

**Kleinskalige Heterogenität in der arktischen Tiefsee:
Einfluß kleiner Kaltwasser-Schwämme
auf die Diversität
benthischer Nematoden-Gemeinschaften**

**Small-scale heterogeneity in the Arctic deep sea:
Impact of small coldwater-sponges
on the diversity of benthic nematode communities**

Christiane Hasemann

In Erinnerung an eine ungewöhnliche Frau

Für Mus

Christiane Hasemann

Stiftung Alfred-Wegener-Institut
für Polar- und Meeresforschung in der Helmholtz-Gemeinschaft
Postfach 12 01 61
D-27568 Bremerhaven

Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich unveränderte Fassung einer Dissertation, die im Fachbereich Biowissenschaften bei Prof. Dr. W. E. Arntz angefertigt und 2005 dem Fachbereich 02 (Biologie/Chemie) der Universität Bremen vorgelegt wurde.

Sie ist über die Staats- und Universitätsbibliothek Bremen als pdf-Dokument erhältlich unter: <http://elib.suub.uni-bremen.de/dissertations/>

Inhaltsverzeichnis

	Zusammenfassung	1
	Summary	3
1	Einleitung	5
1.1.	Untersuchungsobjekte.....	8
1.1.1.	Schwämme	8
1.1.2.	Nematoden	10
1.1.2.1.	Körperbau	11
1.1.2.2.	Fortpflanzung, Entwicklung und Verbreitung	14
1.1.2.3.	Systematik.....	14
2	Material & Methoden	16
2.1.	Untersuchungsgebiet	16
2.1.1.	Strömungsverhältnisse	18
2.1.2.	Eisverhältnisse.....	19
2.1.3.	Sedimentationsregime und Sedimente	19
2.2.	Probennahme.....	20
2.2.1.	Probennahmedesign	20
2.2.2.	Einsatz des Tiefseesystems „VICTOR 6000“	22
2.2.3.	Unterbeprobung der Sedimentkerne.....	23
2.2.4.	Skalierung der Proben.....	25
2.2.5.	Probenbearbeitung der Meiofauna.....	26
2.2.6.	Präparation der Nematoden.....	26
2.3.	Identifikation und Klassifizierung der Nematoden	27
2.3.1.	Taxonomie	28
2.3.1.1.	Indikatorgattungen der Nematoden-Gemeinschaft	29
2.3.2.	Morphologie	30
2.3.2.1.	Mundhöhlenstruktur (Fraßtypen).....	30
2.3.2.2.	Index der trophischen Diversität	31
2.3.2.3.	Schwanzform.....	32
2.3.2.4.	Körperform	33
2.3.2.5.	Einführung der ökologischen Lebensformkennzahl der Nematoden (F-S-K Zahl).....	34
2.4.	Reproduktions-Index (Maturity Index, MI)	34
2.5.	Biomassebestimmungen	35
2.5.1.	Körpergröße.....	36
2.5.2.	Gewicht	37
2.5.3.	Nematoden-Biomasse-Größen-Spektrum (NBG).....	37
2.6.	Abiotische Parameter und biogene Sedimentkomponenten	38
2.6.1.	Sedimentcharakteristika	38
2.6.2.	Nahrungsverfügbarkeit.....	40
2.6.3.	Sauerstoffgehalt und Porosität.....	41
2.7.	Methoden zur Datenauswertung	43
2.7.1.	Univariate Statistik: Statistische Maßzahlen und Parameter	43

2.7.1.1.	Markante Punkte und Erwartungswerte von Werteverteilungen: Median und Konfidenzintervall.....	43
2.7.1.2.	Konfidenzintervall und Median: Bootstrap-Methode	44
2.7.2.	Indices	44
2.7.2.1.	Variabilität der Meiofauna- und Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen: Variationskoeffizient (CV).....	44
2.7.2.2.	Räumliche Verteilungsmuster der Meiofauna- und Nematoden-Gemeinschaft: Morisita-Index	45
2.7.3.	Statistische Tests.....	46
2.7.3.1.	Nichtparametrischer Test: Mann-Whitney U-Test	46
2.7.3.2.	Graphische Darstellung: Box&Whisker Plots	47
2.7.3.3.	Spearman-Rang-Korrelation.....	47
2.7.3.4.	Statistische Wahrscheinlichkeit: Bonferroni-Korrektur	48
2.7.3.5.	Statistik in Kontingenztabelle: G-Test	48
2.7.3.6.	Varianzanalyse: ANOVA	49
2.7.4.	Multivariate Gemeinschaftsanalyse	51
2.7.4.1.	Bray-Curtis Ähnlichkeitskoeffizient.....	51
2.7.4.2.	Euklidisches Distanzmaß.....	51
2.7.4.3.	MDS-Diagramme.....	52
2.7.4.4.	Multivariate Gemeinschaftsunterschiede: ANOSIM-Analyse	52
2.7.4.5.	Einfluß von Arten auf die Ähnlichkeit: SIMPER-Analyse	53
2.7.5.	Traditionelle Diversitätsmaße	53
2.7.5.1.	Standardisierung der Daten	53
2.7.5.2.	Artenzahl und Artenreichtum	54
2.7.5.3.	Äquität	55
2.7.5.4.	Heterogenität	56
2.7.6.	Diversitätsmaße auf taxonomischer Basis.....	56
2.7.6.1.	Durchschnittliche taxonomische Distanz (AvTD).....	57
2.7.6.2.	Varianz der durchschnittlichen taxonomischen Distanz (VarTD).....	58
2.7.6.3.	Arteninventar-Listen.....	58
2.7.6.4.	Bivariate Analyse von AvTD ($\Delta+$) und VarTD ($\Lambda+$)	59
2.7.7.	Graphische Darstellung der unterschiedlichen Gemeinschaftsstruktur in den Kontroll- und Schwammkernen	60
2.7.7.1.	k-Dominanz Kurven: ABC-Kurven (Abundance Biomass Curves).....	60
2.7.7.2.	Geometrische Abundanzklassen: Arten-Rang-Relation	61
3	Ergebnisse	62
3.1.	Abiotische Sedimentparameter.....	62
3.1.1.	Korngrößenverteilung.....	62
3.1.2.	Sauerstoffgehalt und Porosität.....	66
3.1.3.	Sedimentgebundene Pigmente als Indikatoren für den Nahrungseintrag	68
3.2.	Quantitative Zusammensetzung der Meiofauna	70
3.2.1.	Größenspektrum und Vertikalverteilung der Meiofaunaorganismen.....	72
3.2.2.	Verteilungsmuster der Meiofaunaorganismen	74
3.2.3.	Multivariate Gemeinschaftsstruktur der Meiofaunagruppen.....	76
3.3.	Nematoden-Gemeinschaft des Untersuchungsgebiets	78
3.3.1.	Faunistische Zusammensetzung	78
3.3.2.	Biomasserverteilung.....	81
3.3.3.	Funktionelle Struktur der Gattungen im Untersuchungsgebiet.....	81

3.3.4.	Indikatorgattungen der Nematoden-Gemeinschaft.....	83
3.4.	Kollektive und interaktive Merkmale der Nematoden-Gemeinschaft: Abundanz, Biomasse und Diversität.....	86
3.4.1.	Merkmalsparameter der Nematoden-Gemeinschaft.....	86
3.4.1.1.	Variabilität der Merkmalsparameter.....	89
3.4.2.	Abundanz.....	89
3.4.2.1.	Individuen- und Artendichte innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft.....	91
3.4.2.2.	Vertikalverteilung der Individuen und Arten im Sediment.....	93
3.4.3.	Biomasse.....	96
3.4.3.1.	Biomasseverteilung innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft.....	96
3.4.3.2.	Vertikalverteilung der Nematodenbiomasse im Sediment.....	97
3.4.3.3.	Einfluß großer Einzelindividuen auf die Biomasseverteilung.....	100
3.4.3.4.	Nematoden-Biomasse-Größenspektren (NBG).....	102
3.4.3.5.	Abundanz-Biomasse Kurven.....	104
3.4.4.	Diversität.....	108
3.4.4.1.	Diversitätsmuster der Nematoden-Gemeinschaft.....	108
3.4.4.2.	Dominanzstruktur der Nematoden-Gemeinschaft.....	109
3.4.4.3.	Taxonomische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft.....	111
3.5.	Korrelation zwischen der Nematoden-Gemeinschaft und Umweltfaktoren.....	115
3.5.1.	Summenparameter.....	116
3.5.2.	Gemeinschaftszusammensetzung.....	117
3.6.	Funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft.....	120
3.6.1.	Morphologische Parameter.....	120
3.6.1.1.	Funktionelle Gruppen.....	120
3.6.2.	Aussagekraft des Ansatzes der funktionellen Gruppen.....	126
3.6.3.	Morphologische Diversität der Nematoden-Gemeinschaft.....	126
3.6.4.	Merkmalskoppelung der morphologischen Parameter: F-S-K Gruppen ..	128
3.6.4.1.	Ökologische Lebensformtypen der Nematoden-Gemeinschaft.....	129
3.6.4.2.	Ökologische Lebensformtypen mit Mundhöhlenbewaffnung.....	130
3.6.4.3.	Dominante Lebensformen der Nematoden-Gemeinschaft.....	131
3.6.4.4.	Diversität und Variabilität der ökologischen Lebensformen.....	134
3.6.4.5.	Vertikalverteilung der ökologischen Lebensformen.....	135
3.7.	Beziehung zwischen taxonomischer und funktioneller Diversität.....	138
3.7.1.	Taxonomischer und funktioneller Artenreichtum in den Kontroll- und Schwammkernen.....	138
3.7.2.	Taxonomische und funktionelle Diversitätskomponenten.....	139
4	Diskussion	141
4.1.	Methodendiskussion.....	141
4.1.1.	Probenumfang.....	141
4.1.1.1.	Probengröße.....	141
4.1.1.2.	Probenanzahl.....	142
4.1.2.	Probenbearbeitung der Meiofauna- und Nematoden-Gemeinschaft.....	144
4.1.3.	Diversität: Ökologisches Konzept oder Index zur Beschreibung einer biologischen Eigenschaft?.....	144
4.1.3.1.	Probleme traditioneller Diversitätsmaße.....	145
4.1.3.2.	Taxonomische Diversität als Ergänzung zu traditionellen Diversitätsmaßen.....	146
4.1.3.3.	Funktionelle Diversitäts-Indices.....	149

4.1.4.	Ökologie der Nematoden	150
4.1.4.1.	Charakterarten, Schlüsselarten und Indikatorarten	151
4.1.4.2.	Nematoden-Biomasse-Größen-Spektrum (NBG)	153
4.1.4.3.	Funktionelle Gruppen	154
4.2.	Ergebnisdiskussion.....	157
4.2.1.	Meiofauna-Organismen als Untersuchungsobjekte für Tiefseefragestellungen	157
4.2.2.	Dichte und Dominanzverhältnisse der Meiofauna	158
4.2.2.1.	Größen- und Vertikalverteilung der Meiofauna-Organismen.....	160
4.2.3.	Einfluß biogener Strukturen auf die Zusammensetzung der Meiofauna .	161
4.2.3.1.	Der Schwamm als umweltstrukturierender Faktor	163
4.2.3.2.	Variabilität von Organismendichte und Gemeinschaftsstruktur in den Kontroll- und Schwammkernen	165
4.3.	Nematoden-Gemeinschaft im Untersuchungsgebiet	167
4.3.1.	Faunistische Zusammensetzung	167
4.3.1.1.	Dominanzmuster der Gattung <i>Microloaimus</i>	173
4.3.2.	Diversität der Nematoden-Gemeinschaft im „Hausgarten“-Süd	174
4.3.3.	Biomasseverteilung innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft	178
4.3.3.1.	Horizontale Verteilung der Nematoden-Biomasse	180
4.3.3.2.	Vertikalverteilung der Nematoden-Biomasse im Sediment.....	180
4.3.4.	Trophische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft	182
4.3.5.	Reproduktions-Index.....	185
4.3.6.	Indikatorgattungen	188
4.4.	Koexistenz unter homogenen und heterogenen Umweltbedingungen ...	193
4.4.1.	Einfluß homogener und heterogener Umweltbedingungen auf die Gemeinschaftsstruktur	195
4.4.1.1.	Gemeinschaftsstruktur im Sedimentkernpaar HG6&HG7	196
4.4.1.2.	Individuendichte im Sedimentkernpaar HG6&HG7	199
4.4.2.	Biomasseverteilung in den Kontroll- und Schwammkernen	201
4.4.3.	Wie groß ist der Effekt der biogenen Struktur auf die Struktur der Nematoden-Gemeinschaft?.....	203
4.5.	Verschiedene Aspekte von Diversität für die Strukturierung der Nematoden-Gemeinschaft	204
4.5.1.	Räumliche Skalen von Diversität im Zusammenhang mit verschiedenen Ausbreitungsmechanismen	204
4.5.1.1.	Ausbreitungsmechanismen von Nematoden	206
4.5.1.2.	Definitionen für die Interpretation von Diversität auf Abundanzbasis	207
4.5.2.	Artenreichtum und Ausbreitung auf regionaler und lokaler Ebene	208
4.5.2.1.	Diversität auf regionaler Ebene	208
4.5.2.2.	Diversität auf lokaler Ebene	212
4.5.3.	Bedeutung von räumlicher Skalierung und Ausbreitung für die Interpretation von Diversität auf Abundanzbasis.....	214
4.6.	Diversität auf taxonomischer Basis	215
4.6.1.	Sind niedrige AvTD-Werte und erhöhte VarTD-Werte charakteristisch für Nematoden-Gemeinschaften der Tiefsee?	215
4.6.2.	Ähnlichkeit und lokale Koexistenz der Nematoden-Arten in den Kontroll- und Schwammkernen	217
4.7.	Funktionelle Diversität.....	223

4.7.1.	Definitionen zur funktionellen Diversität.....	224
4.7.1.1.	Funktionelle Gruppen: „response“ und „effect“ Gruppen	225
4.7.2.	Funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft unter homogenen und heterogenen Umwelteigenschaften in den Kontroll- und Schwammkernen	226
4.7.2.1	Reaktion selektiver und nicht-selektiver Partikelfresser auf unterschiedliche Habitat-Bedingungen in den Kontroll- und Schwammkernen	227
4.7.2.2.	Funktionelle Reaktion der Prädatoren und Omnivoren in den Kontroll- und Schwammkernen.....	232
4.7.3.	Konzepte zu Biodiversität und Funktion von Ökosystemen und Gemeinschaften	236
4.7.3.1.	Funktion der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen	238
4.8.	Schlussfolgerungen.....	242
4.9.	Ausblick	245
	Literatur	247
	Anhang.....	i
	Danksagung.....	xx

Zusammenfassung

Im Zusammenhang mit der hohen Biodiversität in der Tiefsee stellt sich die Frage nach der räumlichen Dynamik, der Lebensgemeinschaften in Bezug auf Artenzusammensetzung, Abundanz, Biomasse und Diversität unterliegen. Welche Prozesse produzieren und erhalten Diversität in der Tiefsee und auf welchen Skalen wirken diese Prozesse?

Grundlage ist dabei die Vorstellung, dass biogene Strukturen kleinskalige heterogene Umweltbedingungen verursachen, die sich auf die Struktur der Lebensgemeinschaften und Dynamik der Populationen benthischer Meiofauna-Organismen auswirken. Als ein Beispiel für biogene Strukturen wurde in dieser Untersuchung der Einfluss von Tiefseeschwämmen auf kleinskalige Verteilungsmuster benthischer Tiefsee-Nematoden untersucht und mit abiotischen und biotischen Faktoren in Beziehung gesetzt.

Die Probennahmen erfolgten mit Hilfe des ferngesteuerten ROV „VICTOR 6000“ an der Tiefsee-Langzeitstation „AWI-Hausgarten“ in ca. 2300 m Wassertiefe. Für die Untersuchungen der Meiofauna- bzw. Nematoden-Gemeinschaft wurden insgesamt drei Sedimentkerne um den Schwamm *Tentorium semisuberites* und drei entsprechende Kontrollkerne ausgewertet.

Die Meiofauna aus dem Bereich „Hausgarten-Süd“ zeigt die typische Struktur der Weichboden-Gemeinschaft abyssaler Sedimente. Das dominante Taxon sind Nematoden (66%). Zusammen mit den Foraminiferen umfassen sie 96% der Meiofauna, die übrigen Gruppen sind extrem individuenarm.

Insgesamt verteilen sich in der Nematoden-Gemeinschaft ca. 5800 Individuen auf 367 Arten, 92 Gattungen, 31 Familien und vier Ordnungen. Der hohe Artenreichtum (zwischen 36 und 63 Arten pro 100 Individuen) wird hauptsächlich durch Unterschiede zwischen den Gattungen und nicht durch eine hohe Artenvielfalt innerhalb der Gattungen verursacht. Die artenreichen Gattungen sind auch überwiegend die dominanten. Die Dominanz von bakterivoren-detritivoren Nematoden bestätigt die wichtige Rolle von Bakterien im meiobenthischen Nahrungsnetz arktischer Tiefsee-Gebiete. Der relativ hohe Anteil opportunistischer Gattungen ist maßgeblich auf die Dominanz nicht-selektiver Partikelfresser zurückzuführen (in der Hauptsache Monhysteroidea).

Der Vergleich der Nematoden-Gemeinschaften aus den Kontroll- und Schwammkernen zeigt einen Einfluss der biogenen Struktur „Schwamm“ auf Diversitäts-Muster und Lebensraum-Heterogenität. Dabei zeigen die unterschiedlichen ökologischen Ansprüche der Indikatorgattung *Quadracoma* für die Kontrollsedimente und *Paramonhystera* für die Sedimente um die Schwämme herum, dass die Schwämme aus der kleinskaligen „Sicht“ der Nematoden offenbar als Gradientenbildner wirken und heterogene Umweltbedingungen schaffen.

Auf regionaler Ebene spielt Ausbreitung über die Wassersäule für die Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen offenbar eine größere Rolle als für die Gemeinschaft aus den Kontrollsedimenten. Sie führt zu einer Homogenisierung der Gemeinschaftsstruktur in den Schwammkernen und damit

zu einer sinkenden β -Diversität, erhöht aber gleichzeitig die α -Diversität. Auf lokaler Ebene ist in den Schwammkernen sowohl die α - als auch die β -Diversität höher als in den Kontrollkernen. Die Ergebnisse zur β -Diversität zeigen, dass Ausbreitung über Migration durch das Sediment über kurze Distanzen in stärkerem Ausmaß stattfinden und damit zu einer vermehrten Homogenisierung der Gemeinschaften auf lokaler Ebene beiträgt. Die homogeneren Biotop-Bedingungen in den Kontrollkernen bieten im Vergleich zu den heterogenen Bedingungen in den Schwammkernen den Arten offenbar weniger Mikrohabitate (Refugien) bzw. weniger ökologische Nischen. Dadurch scheint es in den Kontrollsedimenten weniger Arten möglich zu sein, zu koexistieren. Ausbreitung hat somit für die Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontrollkernen einen negativen Effekt auf die α -Diversität. Der höhere Artenreichtum der Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen ist in der Hauptsache durch opportunistische Arten, also Generalisten begründet. Die weniger diverse Gemeinschaft aus den Kontrollkernen wird überwiegend von konservativen Arten, also Spezialisten, gebildet.

Nematoden-Gemeinschaften aus Tiefsee-Gebieten scheinen generell durch eine geringe durchschnittliche taxonomische Diversität charakterisiert zu sein. Unter der Voraussetzung, dass die größere taxonomische Variabilität der Arten in den Schwammkernen aus unterschiedlichen „Ansprüchen“ an die Umweltbedingungen resultieren, würde eine taxonomisch variabelere Nematoden-Gemeinschaft auf heterogene Umweltbedingungen hindeuten. Die höhere taxonomische Variabilität der Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen deutet in Verbindung mit der höheren Artenzahl und der niedrigeren relativen Abundanz innerhalb der Arten eine Nischen-Differenzierung an, so dass das Populationswachstum stärker durch intraspezifische als durch interspezifische Dichte-Effekte limitiert wird. Jedwede Grenze der Ähnlichkeit konkurrierender Arten ist wahrscheinlich in hohem Grad systemspezifisch. Entscheidend für eine stabile Koexistenz scheint viel eher, dass Nischen-Unterschiede der „richtigen“ Art zwischen den Arten bestehen.

Die funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen unterscheidet sich vor allem in den Fraß- und den Körperformtypen. Tendenziell sind in den Schwammkernen selektive Partikelfresser mit eher interstitieller Lebensweise und in den Kontrollkernen nicht-selektive Partikelfresser mit grabender Lebensweise häufiger. Die ökologische Funktion ist innerhalb der jeweiligen Fraßtyp-Gruppen nicht einheitlich, sondern idiosynkratisch. Insgesamt zeigt die Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontrollkernen im Vergleich zu den Schwammkernen eine niedrigere funktionelle Divergenz und damit einen geringeren Grad von Nischenaufteilung. Das Potential zur funktionellen Kompensation (z.B. den Verlust von Arten) scheint in den Schwammkernen größer als in den Kontrollkernen, damit ist die Funktion der Gemeinschaft aus den Schwammkernen stärker von der Diversität (als Artenreichtum) als in den Kontrollsedimenten abhängig. Innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen besteht eine stärkere Interaktionen zwischen den Arten und eine höhere funktionelle Diversität, die ein größeres Ausmaß der Ressourcen-Nutzung zu erlauben scheint.

Summary

In connexion with the high species richness of deep-sea sediments the question arises which spatial processes influence the species composition, abundance and biomass of the communities. Which processes produce and maintain diversity in the deep sea and at what spatial scales do they operate?

The background of the study is the concept that biogenic structures create at a small scale a heterogeneous environment that influences the structure of the communities and the dynamics of the populations of benthic meiofauna organisms. As an example for biogenic structures, the influence of deep-sea sponges on small-scale distribution pattern of benthic deep-sea nematodes was investigated and related to abiotic and biotic factors.

The sampling was carried out with the remotely controlled ROV "VICTOR 6000" at the deep sea long-term station "AWI-Hausgarten" in 2500 m water depth. For the investigation of the meiofauna and nematode community three sediment cores around the sponge *Tentorium semisuberites* and three corresponding control cores were analysed.

The meiofauna from the area of the "Hausgarten-Süd" shows the typical structure of the soft-bottom community of abyssal sediments. The dominant taxon are nematodes (66%). Combined with foraminiferans they account for 96% of the meiofauna, the remaining groups are extremely low in numbers.

Within the nematode community a total number of approx. 5800 individuals are distributed over 367 species, 92 genera, 31 families and 4 orders. The high species richness (36 to 63 species per 100 individuals) is caused mainly by differences between genera and not by a high species diversity within genera. The species rich genera are predominantly also the dominant genera. The dominance of bacterivorous-detritivorous nematodes confirms the important role of bacteria in the meiobenthic food web of the Arctic deep sea. The comparatively high proportion of opportunistic genera can be traced back to the dominance of non-selective deposit-feeders (mainly Monhysteroidea).

The comparison of the nematode communities from sponge and control samples shows an influence of the biogenic structure "sponge" on diversity pattern and habitat heterogeneity. The differential ecological demands of the "indicator genus" *Quadricoma* for control sediments and *Paramonhystera* for the sediments around sponges lead to the conclusion, that from the small-scale perspective of nematodes, deep-sea sponges apparently create gradients and add to the habitat complexity.

On a regional scale, dispersal via the water column apparently plays a larger role for the nematode community of the sponge cores than for the community from the control sediments. It leads to a homogenisation of the community structure of the sponge cores and therefore to a reduced β -diversity, but increases at the same time α -diversity. On a local scale α -diversity and β -diversity is higher in the sponge cores than in the control sediments. The β -diversity results show that dispersion via migration through the sediment happens in stronger extent over short distances and thus contributes to an increased homogenisation of the communities on a local scale. The more

homogeneous habitat conditions in the control sediments offer less micro-habitats (refuges) respectively ecological niches than the heterogeneous habitat conditions of the sediments around the sponges. This seems to reduce the number of species coexisting in the control sediments. Dispersal therefore seems to have a negative effect on α -diversity of the nematode community from the control sediments. The greater species richness of the nematode community from the sediments around the sponges is mainly based on opportunistic species respectively generalists. The less diverse community from the control sediments consists mainly of conservative species respectively specialists.

Nematode communities from deep-sea areas seem to be generally characterised by a low average taxonomic distinctness. Assuming that a greater taxonomic variance of the species from the sponge cores is a result from different environmental demands, a taxonomically variable nematode community points to a heterogeneous environment. The greater taxonomic variance and species richness of the nematode community from the sponge cores in conjunction with the lower relative abundance of the species hints towards a differentiation of ecological niches, leading to a stronger limitation of population growth by intraspecific than by interspecific density effects. The limiting similarity between competitive species is probably to high degree system specific. The right sorts of niche differences might be more decisive for a stable coexistence of species.

The functional structure of the nematode communities from sponge and control cores differs mainly in feeding- and bodyform-types. On average there is a higher proportion of selective deposit feeders with a rather interstitial life style in the sponge core communities whereas in the control core communities non-selective deposit-feeders with a burrowing life style are more abundant. The ecological function is not uniform within the respective feeding types but largely idiosyncratic. Overall the nematode community from the sponge samples show a higher functional divergence and thus a high degree of niche differentiation. It seems that for proper community function the more diverse community in sediments around the sponges is more likely to contain redundant species than that of the less diverse control samples. This functional compensation potential (e.g. for species loss) within the nematode community of the sponge cores seems to be higher than in the control cores. The ecological function of the sponge communities therefore seems to be more dependent on the species diversity than that of the control communities. Within the nematode community from the sponge cores a stronger interaction between the species and a higher functional diversity seems to allow a larger extend of resource utilisation.

1 Einleitung

Die Tiefsee wird im Allgemeinen als homogener von extremen Bedingungen geprägter Lebensraum betrachtet, in dem es gleichmäßig kalt (unterhalb von 2000 m zwischen 3,6°C und -1,0°C in polaren Regionen) und dunkel (in Wassertiefen ab 300 m gelangt kein Sonnenlicht) ist. Es herrscht akuter Nahrungsmangel (im Durchschnitt erreicht nur etwa 1% der Biomasse-Produktion aus der euphotischen Zone der Ozeane den Tiefseeboden) und hoher Druck (bis zu 1 Tonne pro cm²; Gage & Tyler 1991).

Diese Bedingungen haben zu der Vorstellung geführt, dass das Leben in der Tiefsee außerordentlich artenarm sei. Noch im 19. Jahrhundert postulierten Meeresforscher eine leblose azoische Zone unterhalb von 500 m Wassertiefe (Reeve 1855).

Die Artenvielfalt der Tiefsee erweist sich aber im Gegensatz zu diesen Vorstellungen als außerordentlich beeindruckend. Die Diversität sedimentbewohnender Lebensgemeinschaften des vermeintlich homogenen Lebensraumes Tiefseeboden wurde mit der Artenvielfalt von Korallenriffen oder gar tropischen Regenwäldern verglichen (Herring 2002). Grassle & Maciolek (1992) vermuten mehr als 10 Millionen unentdeckte Arten in den Tiefen der Ozeane. Diese Zahl führte zu heftigen Kontroversen und so sehen z.B. Briggs (1994) und May (1994) in einer Anzahl von 500000 unbeschriebenen Arten eine realistischere Einschätzung der Artenvielfalt in der Tiefsee. Selbst diese konservative Einschätzung würde die derzeitige Anzahl von ungefähr 300000 bekannten marinen Arten deutlich übersteigen.

Zu dieser unerwartet hohen Diversität im sedimentären Lebensraum der Tiefsee wurden verschiedene, teilweise kontroverse Hypothesen entwickelt.

Die *Stability Time Hypothesis* (Sanders 1968) geht davon aus, dass es konstante evolutionäre Bedingungen über geologische Zeiträume hinweg zahlreichen Arten erlaubten, durch enge Einnischung der Konkurrenz um limitierende Nahrungsfaktoren zu entgehen. Die Verdrängung von Arten wird durch spezialisierte Ausnutzung des Nahrungsangebotes vermieden.

Neben Konkurrenz wurde das Auftreten von Störungen als strukturierende Kraft postuliert. Die *Intermediate Disturbance Hypothesis* (Connell 1978) und die *Spatial Temporal Hypothesis* (Grassle 1989) postulieren, dass das Tiefsee-Sediment durch kleinräumige und wiederkehrende biogene Störungen geprägt sei. So entsteht ein kleinskaliges Mosaik biogener Flecken, das vermehrt zur Ausbildung von Nischen beiträgt. Dieses ermöglicht einer erhöhten Anzahl von Arten die Besiedlung eines Biotopes. Derzeitiger Konsens ist, dass der Tiefseeboden eine stärker ausgeprägte kleinskalige Biotopstruktur aufweist, als zuvor vermutet und dass diese Mikroheterogenität ein Hauptfaktor für hohe Biodiversität ist. Wahrscheinlich sind Biodiversitätsmuster ein Kompromiss zwischen den verfügbaren Nahrungsressourcen und dem Ausmaß von biotopstrukturierenden Faktoren (*Dynamic Equilibrium Hypothesis*; Huston 1979).

Alle marinen freilebenden Nematoden werden als Organismen der Meiofauna (32 – 1000 µm) betrachtet (Heip et al. 1982). In marinen Sedimenten bilden

freilebende Nematoden die häufigste Gruppe der Metazoa. In der Tiefsee repräsentieren Nematoden zwischen 85 – 95% der sedimentbewohnenden Meiofauna-Organismen (Heip et al. 1985). Ein wichtiges Charakteristikum ihrer Populationen ist die große Anzahl von Arten, mit der sie in den unterschiedlichsten Lebensräumen vertreten sind, oft in einer Größenordnung häufiger als jedes andere Taxon (Platt & Warwick 1980).

In ökologischen Untersuchungen wurden Nematoden in der Vergangenheit häufig als eine taxonomische Einheit der Meiofauna behandelt und als homogene funktionale Gruppe betrachtet. Tatsächlich sind Nematoden ökologisch äußerst heterogen und besetzen unterschiedlichste trophische Ebenen im benthischen Nahrungsnetz. Heip et al. (1982) vergleichen die Unterschiede zwischen Familien mariner Nematoden mit denen zwischen Ordnungen makrobenthischer Gruppen.

Häufig findet man in den Sedimenten der Tiefsee zahlreiche Nematoden-Arten (oft des selben Genus) schon in sehr kleinen Sedimentvolumina. Die Arten unterscheiden sich höchstens in winzigen morphologischen Details und kommen in scheinbarem Widerspruch zu dem generellen Prinzip des Ausschlusses von kompetitiv unterlegenen Arten nebeneinander vor.

Nematoden zeigen im Vergleich zu anderen großen Phyla eine bemerkenswerte strukturelle Uniformität, die einhergeht mit der außerordentlichen Leistungsfähigkeit ihres Hydroskeletts und des Hautmuskelschlauches sowie ihrer Art der Fortbewegung. Nematoden sind daher, unabhängig von der Diversität der bewohnten Lebensräume, immer langgestreckt, drehrund und besitzen außer Borsten oder Papillen keine Körperanhänge. Es gibt Ausnahmen hiervon, aber die enorm erfolgreiche Koexistenz zahlreicher Arten in einer großen Vielfalt von Lebensräumen liegt in der physiologischen, biochemischen und verhaltensorientierten Anpassung von Nematoden, weniger in ihrer strukturellen Diversität (vergl. Lorenzen 1996).

Allein in den Sedimenten der Tiefsee soll die Artenzahl der Nematoden eine Größenordnung von 100 Millionen erreichen (Lamshead 1993). Unabhängig davon, ob diese Vorstellung der Wahrheit entspricht, ist es klar, dass es unzählige Arten in den Sedimenten der Tiefsee gibt, deren größter Teil noch unbeschrieben ist. So scheint es, dass sogar sehr kleine Volumina vermeintlich homogenen Tiefsee-Sediments für Nematoden einen komplexen und diversen Lebensraum darstellen.

Die Heterogenität der Umwelt hängt also von der „Skala“ des Organismus ab, auf den sie bezogen wird. Was dem beobachtenden Ökologen als homogene Umwelt erscheint, kann für einen Organismus ein Mosaik aus Intolerablem und Adäquatem sein. In den meisten (vielleicht in allen) Umwelten gibt es Gradienten von Umweltbedingungen und Ressourcen, die zeitlich oder räumlich bedingt sind, und diese können rhythmisch, gerichtet oder erratisch auftreten. Zusätzlich diversifiziert die Existenz eines bestimmten Organismus ein Biotop für andere Organismen.

Diversität innerhalb natürlicher Lebensgemeinschaften kann also auf die Heterogenität ihrer Lebensräume zurückgeführt werden (Begon et al. 1991). Damit ist bis zu einem gewissen Grad die „Erklärung“ dieser Diversität relativ

einfach. Andererseits enthalten die meisten Lebensgemeinschaften aber auch eine Vielzahl verschiedener Arten, die ähnlich gebaut sind und, wenigstens oberflächlich betrachtet, eine ähnliche Lebensweise haben. Diese trifft - oberflächlich betrachtet- auch auf freilebende marine Nematoden zu. Die Erklärung oder das Verstehen dieser Art von Diversität ist weitaus schwieriger.

Im Zusammenhang mit der hohen Biodiversität in der Tiefsee stellt sich damit die Frage nach der räumlichen Dynamik der Lebensgemeinschaften in Bezug auf Artenzusammensetzung, Abundanz, Biomasse und Diversität. Welche Prozesse produzieren und erhalten Diversität in der Tiefsee und auf welchen Skalen wirken diese Prozesse?

Diese Fragen sollen anhand von Arten und Lebensgemeinschaften der Nematoden auf lokalen räumlichen Skalen beleuchtet werden, die von physikalischen und biologischen Faktoren beeinflusst sind.

Grundlage ist die Vorstellung von einer kleinskaligen Biotopstruktur (Mikroheterogenität) des Tiefseebenthos. Diese „Fleckenhaftigkeit“ des Lebensraumes ist auf biologische Aktivität oder Störung (Fraßgänge, Höhlen, Spuren, Hügel, Faezes, aufragende Strukturen) und das Auftreten sessiler und mobiler Epifauna (Makro- und Megafauna) zurückzuführen. Durch das Fehlen destruktiver starker Bodenströmungen sind biogene Sedimentstrukturen in der Tiefsee von großer Beständigkeit und können deshalb im Zusammenhang mit unterschiedlicher Nahrungsverfügbarkeit als strukturierendes Element wirken.

In unmittelbarer Umgebung der biogenen Strukturen entstehen biogeochemische Gradienten, die sich auf Lebensgemeinschaften der Meiofauna und die Dynamik ihrer Populationen auswirken sollten.

Als ein Beispiel für biogene Strukturen soll in dieser Untersuchung der Einfluß von Tiefseeschwämmen auf kleinskalige Verteilungsmuster benthischer Meiofauna untersucht werden. Es werden im Wesentlichen die Diversitätsmuster von Nematodengesellschaften bestimmt und mit abiotischen und biotischen Faktoren in Beziehung gesetzt.

Folgende Fragen liegen den Untersuchungen zugrunde:

- Ist die biogene Struktur „Schwamm“ gradientenbildend und wirkt sie aus der kleinskaligen Sicht von Nematoden biotopdiversifizierend?
- Ist auf taxonomischer Ebene ein Einfluß dieses Gradienten auf Artenzusammensetzung, Abundanz, Biomasse und Diversität der Nematoden-Gemeinschaft nachweisbar?
- Ist es auf morphologischer Ebene möglich, funktionelle Gruppen innerhalb der Nematodenfauna entlang dieses Gradienten zu identifizieren?

1.1. Untersuchungsobjekte

In dieser Untersuchung wurde die unmittelbare Umgebung der kleinen benthischen Tiefseeschwämme *Tentorium semisuberites* (Schmidt 1870) und *Radiella sol* (Schmidt 1870) (syn. *Trichostemma*; Sars 1872) beprobt, um die kleinräumige Auswirkung biogener Strukturen auf die unmittelbar benachbarte sedimentbewohnende Meiofauna zu überprüfen. Dabei stand der Einfluß dieser sessilen epibenthischen Organismen durch mikrotopographische Veränderungen des Benthos und durch ihre Stoffwechselprodukte auf Abundanz und Diversität freilebender Nematoden im Vordergrund.

1.1.1. Schwämme

Tentorium semisuberites (Schmidt 1870) ist in Teilen der Arktischen See, der Norwegischen See, der Grönlandsee, auf beiden Seiten des Nordatlantiks, bei den Azoren, in der Antarktis (Weddellmeer und Kerguelen) und im Indischen Ozean (vor Sansibar) verbreitet und kommt in Wassertiefen von 26 - 3193 m vor (vergl. Barthel & Tendal 1993). *T. semisuberites* hat eine massive zylindrische Form und ist von einem starren, an ein Exoskelett erinnernden Panzer aus miteinander verklebten Nadeln umgeben (Abb. 1.1). Aus der Siebplatte ragt zentral eine röhrenförmige Verlängerung, an deren Ende das Osculum liegt (Witte 1995).

In einer Untersuchung von Witte (1995) waren die Tiere in Tiefen > 2000 m maximal einen Zentimeter hoch. Barthel & Tendal (1993) fanden in der Norwegischen See höchstens 6,5 mm hohe Tiere, mehr als die Hälfte der Schwämme waren hier allerdings kleiner als 3,5 mm. Menzies et al. (1973) erwähnen 1,5 cm hohe Tiere auf Weichböden aus dem westlichen Nordatlantik in einer Wassertiefe von 2700 m.

T. semisuberites besiedelt in der Regel Hartsubstrat. Die Untersuchung von Barthel & Tendal (1993) registriert eine Reihe von unterschiedlichen Besiedlungssubstraten. Die Tiere haften an kleineren oder größeren Steinen. Auf Weichböden können auch kleinere Objekte, wie miteinander verklebte Foraminiferen oder grobkörniger Sand, als Hartsubstrat-Ersatz dienen. Wenn geeignete Hartsubstrat-Objekte fehlen, kann der Schwamm auch in Weichböden siedeln, indem er ein Polster aus Nadeln als Unterlage formt oder ein Nadelbüschel als Fuß im Sediment verankert (Barthel & Tendal 1993).

Auf Weichböden lebende Tiere sind häufig so tief im Sediment vergraben, dass die Siebplatte genau mit der Sedimentoberfläche abschließt (Witte 1995).

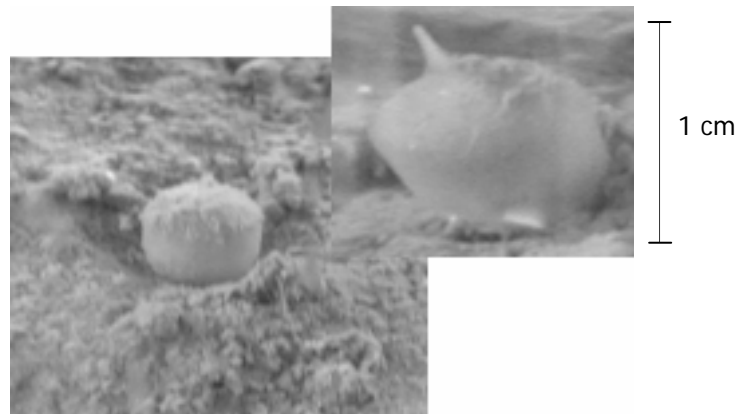


Abb. 1.1: *Tentorium semisuberites* auf der Oberfläche eines Sedimentkerns aus der Beprobung für die Untersuchungen dieser Arbeit.

Radiella sol (Schmidt 1870) (syn. *Trichostemma* Sars 1872) hat sein Verbreitungsgebiet im Arktischen Ozean, der Norwegischen See, der Grönlandsee und in Teilen des Nordatlantiks (Barthel & Tendal 1993). Er kommt in Wassertiefen von 800 - 3940 m vor, in einigen Gebieten findet man ihn auch von 145 - 440 m Wassertiefe (vergl. Barthel & Tendal 1993). *Radiella sol* kommt in zwei verschiedenen Wuchsformen vor. Die flache, diskusförmige Form lebt so auf das Sediment gedrückt, dass die Oberfläche der Tiere mit der Sedimentoberfläche abschließt (Abb. 1.2). Die kegelförmige Form ist in der Regel mit der Spitze im Sediment an einem kleinen Stein befestigt. Die Oberseite ist von einem Nadelkranz umgeben (ca. 400 μm lange Nadeln), der vermutlich vor einem Absinken in das Sediment schützen soll. Das einzelne Osculum liegt zentral ein wenig erhöht auf der Oberfläche. Der Durchmesser der Tiere (einschließlich Strahlenkranz) beträgt bis zu 1,5 cm (Barthel & Tendal 1993), wohingegen Witte (1995) Tiere ohne Strahlenkranz mit einem Durchmesser von höchstens 2,3 cm fand.

Radiella sol dient häufig als Substrat für kleine Kalkschwämme der Gattung *Sycon*, welche meistens an den äußeren Nadeln am Rand der Oberflächenscheibe befestigt sind (Barthel & Tendal 1993).

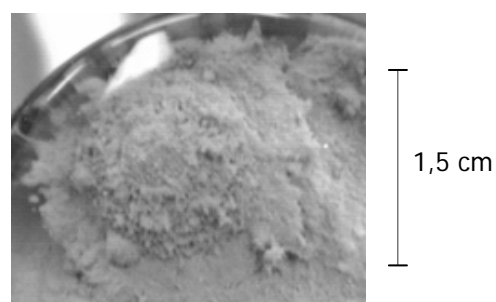


Abb. 1.2: *Radiella sol* auf der Oberfläche eines Sedimentkerns aus der Beprobung für die Untersuchungen dieser Arbeit.

1.1.2. Nematoden

Die Nematoden sind eine der erfolgreichsten Tiergruppen. Mit zahlreichen Arten und in hohen Individuendichten leben sie im Sediment des Meeresbodens von der Tiefsee bis zu den Küsten, am Grunde von großen bis kleinsten Süßgewässern, in Moospolstern und im Erdboden. Es ist kaum möglich, einem Lebensraum mit einem gewissen Feuchtigkeitsgehalt Proben zu entnehmen, die wohl Metazoen, aber keine Nematoden enthalten. Nur im Freiwasser fehlen sie. In Tiefseeböden kommen freilebende Nematoden im Allgemeinen in Besiedlungsdichten von einigen 100000 Individuen pro Quadratmeter vor (Heip et al. 1982).

In der Tiefsee ist die relative Zusammensetzung der Meiofauna (32 bis 1000 µm) ziemlich stabil, in nährstoffarmen wie -reichen Gebieten repräsentieren Nematoden 85 – 95% der Metazoen-Meiofauna (Heip et al. 1985). Die quantitative Verteilung von Nematoden in der Tiefsee ist nahrungslimitiert (Dinet & Vivier 1979) und ihre Dichte nimmt in der Regel mit der Tiefe ab. Auch die Diversität der Nematoden nimmt mit der Tiefe in dem Maße ab, in dem das Sediment feiner wird (Tietjen 1977). Trotzdem ist die Diversität von Nematoden-Gemeinschaften der Tiefsee größer als aus dem Flachwasser mit ähnlichen Sediment-Charakteristika (Heip et al. 1982). Auffallend ist die Existenz einer typischen Nematodenfauna für die Tiefsee mit relativ wenigen Familien und Gattungen aber einer Vielzahl von Arten (Heip et al. 1982). Die Nematodenfauna ähnelt sich dabei auch in weit voneinander entfernten Gebieten auf Familien- und Gattungsebene (Dinet & Vivier 1979, Tietjen 1984, Thistle & Sherman 1985), während die einzelnen Arten ein sehr begrenztes Verbreitungsgebiet haben (Tietjen 1989).

Freilebende Nematoden besetzen verschiedene Rollen im Ökosystem Tiefsee als Konsumenten von Bakterien und Primärproduzenten, als Prädatoren und Aasfresser. Sie haben eine erhebliche Bedeutung in den Stoffwechselbilanzen, in den Nahrungsketten und beim Abbau und der Remineralisierung abgestorbener organischer Substanz (Riemann 1986, Bussau 1993). Qualitative Informationen über Aspekte des Fraßverhaltens deuten auf eine häufig komplexe Natur in den Interaktionen zwischen Nematoden und der Mikroflora im Sediment hin (Heip et al. 1982). Nematoden sind mit Sicherheit wichtige Prädatoren innerhalb der Meiofauna. In welchem Ausmaß marine Nematoden als Nahrung für höhere trophische Stufen tatsächlich zur Verfügung stehen, ist weitgehend unklar (Heip et al. 1982). In der neueren Literatur ist allerdings eine signifikante Konsumierung von Meiobenthos-Organismen durch Makrofauna dokumentiert (vergl. Gee 1989, Coull 1990, Service et al. 1992). Coull & Bell (1979) kommen zu dem Schluss, dass die Meiofauna (und damit in der Hauptsache Nematoden) schlick- und detritusreicher Sedimente als wichtige Nahrungsquelle für höhere trophische Ebenen dienen, wohingegen in sandigen Substraten Meiofauna-Organismen hauptsächlich für die Remineralisierung organischer Substanz von Bedeutung sind.

1.1.2.1. Körperbau

Am Körperbau der Nematoden (drehrund, unsegmentiert, fadenförmig) erstaunt das strenge Festhalten am Rundwurmtyp um so mehr, als die Nematoden die vielfältigsten Lebensräume erfolgreich besiedeln. Diese Bauplankonstanz mag auf die Form der Fortbewegung mit Hilfe des Hydroskeletts zurückzuführen sein (Nicholas 1984). Der Körper von Nematoden besteht aus relativ wenigen Zellen, erwachsene Nematoden haben typischerweise ca. 1000 somatische Zellen. Bei kleinen Nematoden ist Eutelie verbreitet, also Konstanz in Zahl und Anordnung von Körperzellen. Charakteristische Merkmale der Nematoden sind: völliges Fehlen von Wimperepithelien, ringförmiges Gehirn, ventraler Hauptnerv, am After gelegene männliche Geschlechtsöffnung mit cuticularen Haken (Spicula, von großer Bedeutung bei der Identifikation der Arten) und die ventrale im Vorderkörper gelegene weibliche Öffnung (Remane et al. 1986; Abb. 1.3a & b).

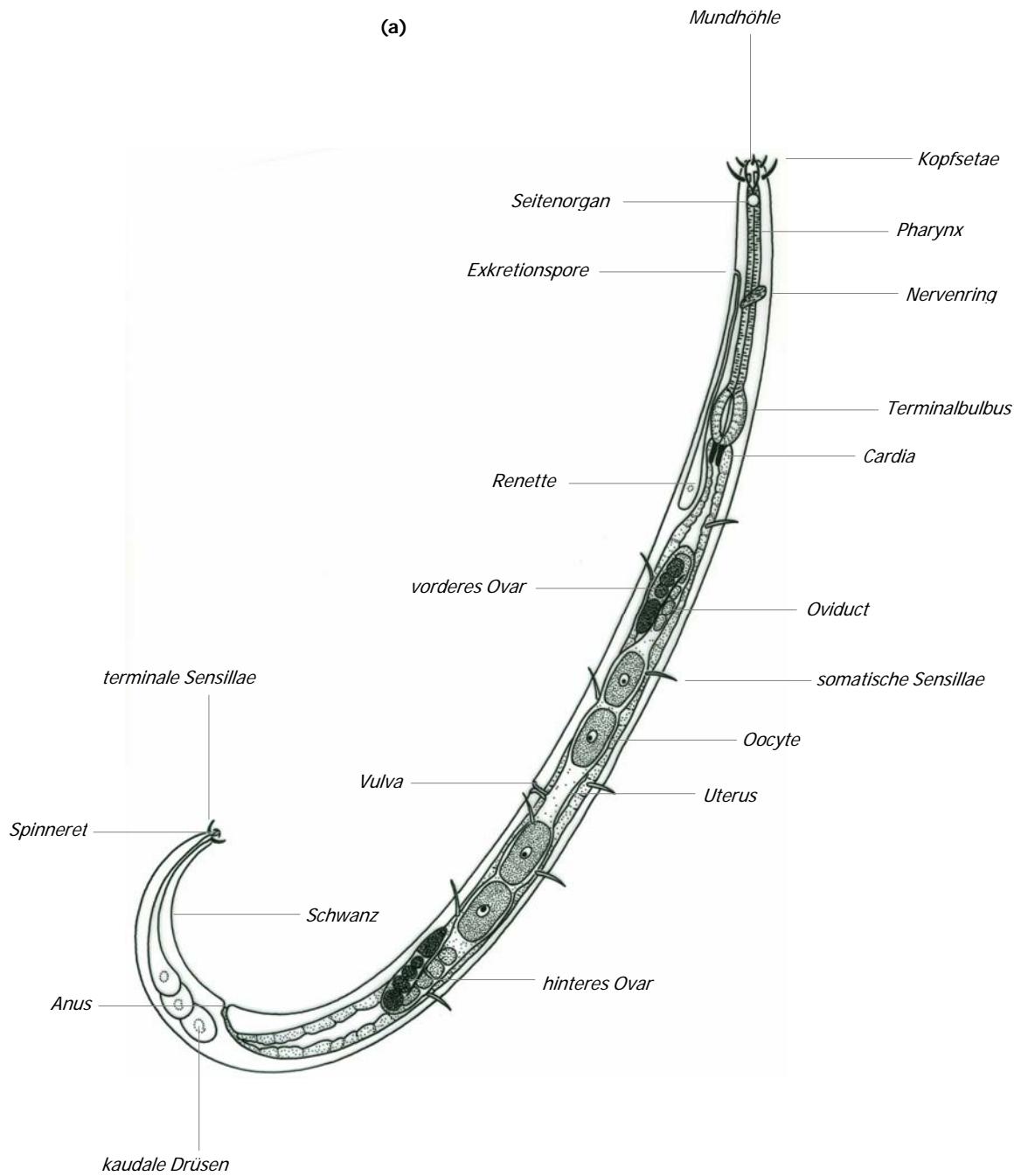


Abb. 1.3a: Schemazeichnung (Übersicht) Nematoda ♀.
Modifiziert nach Platt & Warwick (1988), Zeichnung Jeannette Fabis.

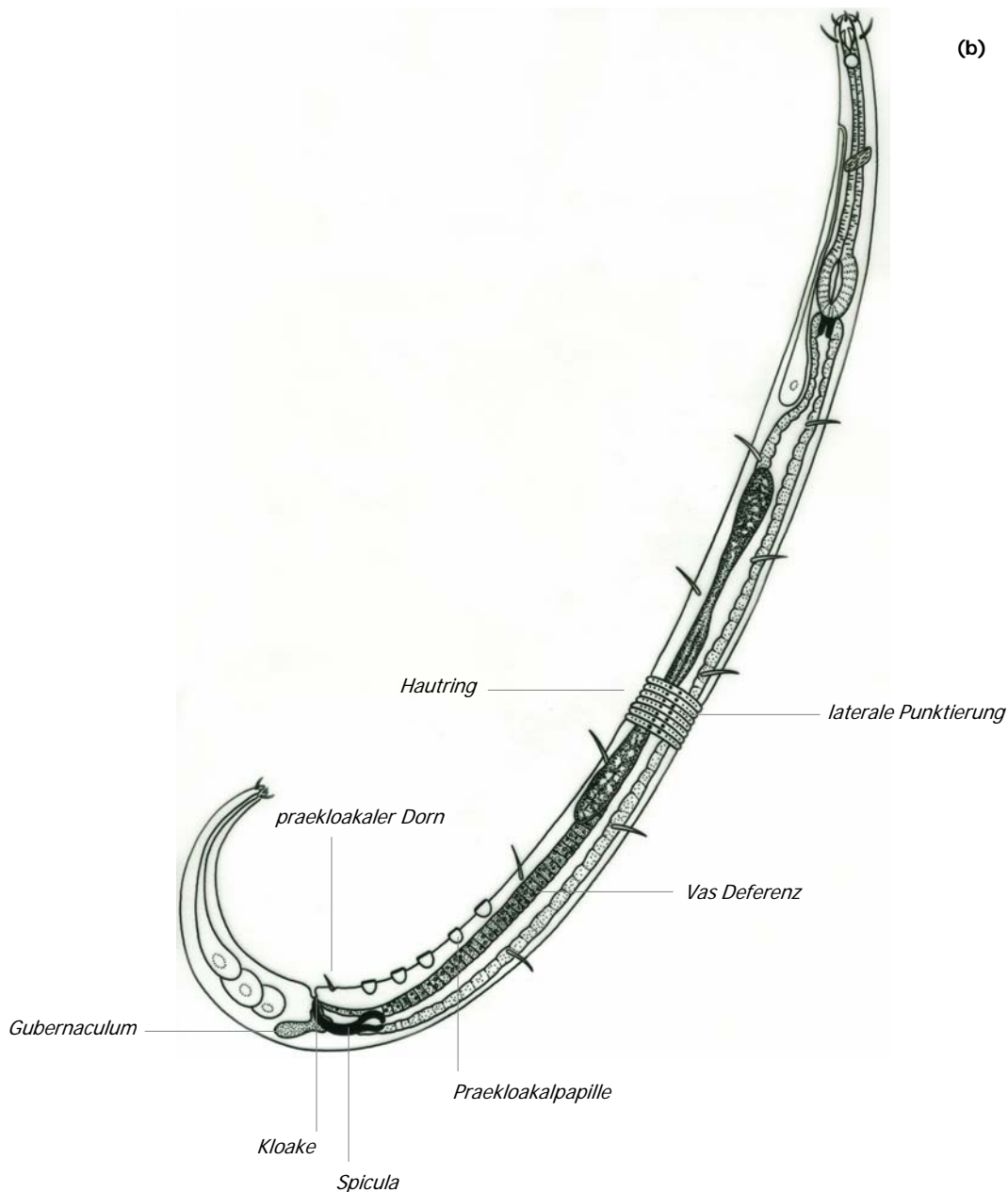


Abb. 1.3b: Schemazeichnung (Übersicht) Nematoda ♂.
Modifiziert nach Platt & Warwick (1988), Zeichnung Jeannette Fabis.

Die Mundhöhle ist vielgestaltig und spiegelt (grob) die Vielfalt der Ernährungsformen wider (Abb. 2.8, Kapitel 2.3.2.1.). Bakterienfresser besitzen eine sehr enge Mundhöhle. Arten, die Diatomeen, Beutetiere oder andere größere Brocken als Ganzes verschlingen, haben eine geräumige, trichterförmige Mundhöhle. Nematoden, die Diatomeen aufbrechen, Aufwuchs abschaben oder Beutetiere verletzen und aussaugen, benutzen hierzu ihre mehr oder weniger kräftigen Zähne der Mundhöhle (Lorenzen 1996).

Die Cuticula enthält verschiedene sensorische Strukturen. Diese Sinnesorgane sind aber alle einfach aufgebaute Sensillen. Die somatischen Sensillen (Mechanorezeptoren) sind deutlich definiert in Längsreihen oder scheinbar

willkürlich über die Körperoberfläche verteilt. Die Kopfsensillen dienen teils als Mechano- und teils als Chemorezeptoren. Dahinter liegen ein Paar Seitenorgane (Amphiden, Chemorezeptoren; Lorenzen 1996). Die Seitenorgane sind von zentraler Bedeutung bei der Geschlechterfindung, mit ihnen nehmen die Männchen artspezifische Lockstoffe aus den Vulvadrüsen der Weibchen wahr (Lorenzen 1996). Außerdem sind diese bilateralen symmetrischen Strukturen von grundlegender Bedeutung für die Identifikation der Arten. Grundsätzlich gibt es zwei Formen: spiralförmig oder nicht-spiralig, dann in der Regel taschenförmig (Warwick et al. 1998). Die Männchen aller Nematoden besitzen am Hinterkörper zusätzliche Sinnesnervenzellen, die beim Erkennen der Weibchen, dem Auffinden der Vulva und der Kopulation eine Rolle spielen.

1.1.2.2. Fortpflanzung, Entwicklung und Verbreitung

Die Geschlechter sind bis auf wenige Ausnahmen getrennt, die Männchen sind durch sekundäre Sexualmerkmale (z.B. ventrale Drüsen, Schwanzlappen) gekennzeichnet. Die Befruchtung der Eizellen erfolgt stets durch Kopulation. Es findet eine direkte benthische Entwicklung des Eis über vier Juvenilstadien zum adulten Tier statt. Einige wenige Arten sind vivipar, die Eier entwickeln sich im Uterus. Jede entwicklungsbedingte Änderung ist mit einer der vier Häutungen assoziiert, voll ausgebildete Gonaden und Kopulationssysteme finden sich allerdings ausschließlich bei den Adulten (Lorenzen 1996). Das bedeutet, dass die Juvenilstadien einiger Arten sehr schwierig, oft unmöglich bis auf Artniveau bestimmbar sind.

Die Lebenszyklen der Nematoden sind üblicherweise kürzer als der jahreszeitliche Zyklus, häufig zwischen 20 - 30 Tagen, und die Reproduktion findet in der Regel kontinuierlich statt. Einige der größeren Nematoden haben einen jährlichen Zyklus. Letztendlich entscheidend für Generationszeit und Fruchtbarkeit ist die Temperatur. Im Experiment bewirkt eine Temperaturerhöhung von 5°C eine sechsfach höhere Eiablage (Warwick 1981a).

Das generelle Fehlen eines planktischen Stadiums hat Auswirkungen auf die Verbreitung, allerdings sind die meisten Arten klein genug, um selbst als Adulte mit der Strömung verbreitet zu werden.

1.1.2.3. Systematik

Das Phylum Nematoda besteht aus zwei Klassen, den Secernentea und Adenophorea. Innerhalb der Secernentea sind die meisten Arten von freier zu zoo- oder phytoparasitischer Lebensweise übergegangen. Die freilebenden Arten der Secernentea leben vorwiegend terrestrisch oder im Süßwasser. Die Adenophorea sind hauptsächlich marin, wenige Arten leben als Parasiten von Tieren oder Pflanzen. Eine Ausnahme hiervon sind die Mermithoidea, welche ausschließlich Parasiten von Evertebraten sind. Details zu allen Gattungen und

Arten, die bis 1979 bekannt waren, finden sich in der bis heute unschätzbaren (Warwick et al. 1998) „Bremerhaven Checklist of Aquatic Nematodes“, aufgestellt von Gerlach & Riemann (1973).

Eine Klassifikation der Adenophorea (exklusiv der Ordnung Dorylaimida) nach Warwick et al. (1998) in Anlehnung an Lorenzen (1981, 1994), findet sich im Anhang (Tab. AI). Diese Liste beschränkt sich auf die Familien und Gattungen, die in dieser Untersuchung bestimmt wurden. Für die Bestimmung wurden die oben genannten Werke benutzt sowie –soweit verfügbar– Primärliteratur mit den entsprechenden Artbeschreibungen.

2 Material & Methoden

2.1. Untersuchungsgebiet

Die Probennahme zu dieser Untersuchung fand während des Nord-Sommers 2001 (August) in der Fram Straße (Arktischer Ozean) westlich von Spitzbergen statt (Abb. 2.1). Hier liegt die erste Tiefsee-Langzeitstation einer polaren Region, der „Hausgarten“ des Alfred-Wegener-Instituts für Polar- und Meeresforschung (79°N, 4°O).

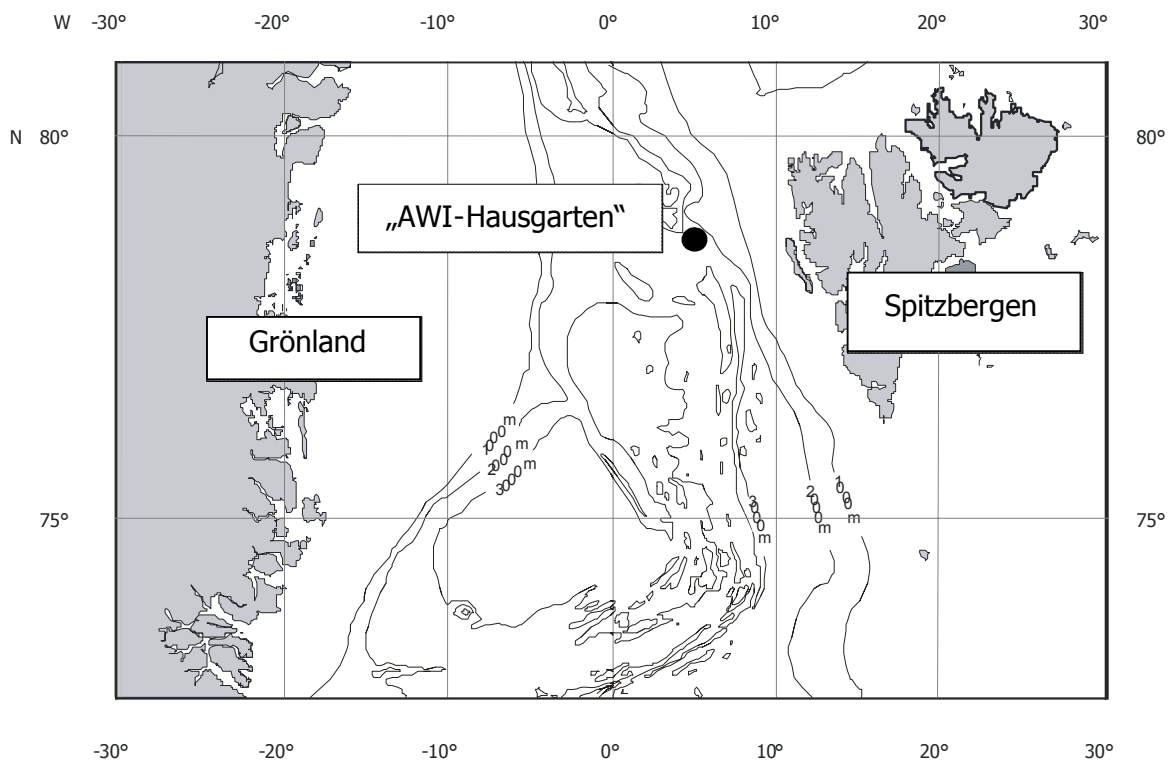


Abb. 2.1: Untersuchungsgebiet (Übersichtskarte).

Der AWI-„Hausgarten“ wurde 1999 etabliert, um in einem multidisziplinären Ansatz saisonale und interannuelle Prozesse in einer polaren Tiefseeregion zu untersuchen (Abb. 2.2). Das Gebiet liegt in einer Übergangszone zwischen zwei Kontinentalplatten, es beinhaltet einen Tiefengradienten von ~1000 bis ~5600 m und damit die vermutlich tiefste Stelle des Europäischen Nordmeers und des Arktischen Ozeans: das Molloy Hole (~5600 m). Entlang dieses Tiefengradienten wurden acht Stationen definiert, an denen wiederholt biologische, geochemische und sedimentologische Untersuchungen durchgeführt werden sollen. Daneben wird ein latitudinaler Transekt entlang der 2500 m Linie, der „Hausgarten-Nord“ und „Hausgarten-Süd“, regelmäßig beprobt. Außerdem wurden zwei Experimentierfelder („Hausgarten-Zentral“ und „Hausgarten-Süd“) etabliert. Überdies sind Verankerungen mit Sinkstoff-Fallen

(einschließlich Strömungsmessern) im „Hausgarten“ ausgebracht, um den Eintrag von organischem Material quantitativ und qualitativ zu erfassen. Die Probenahmestellen zu dieser Untersuchung liegen im Bereich „Hausgarten-Süd“ ($78^{\circ} 45' N$ und $4^{\circ} 52' O$) in einer Wassertiefe von ~ 2311 m.

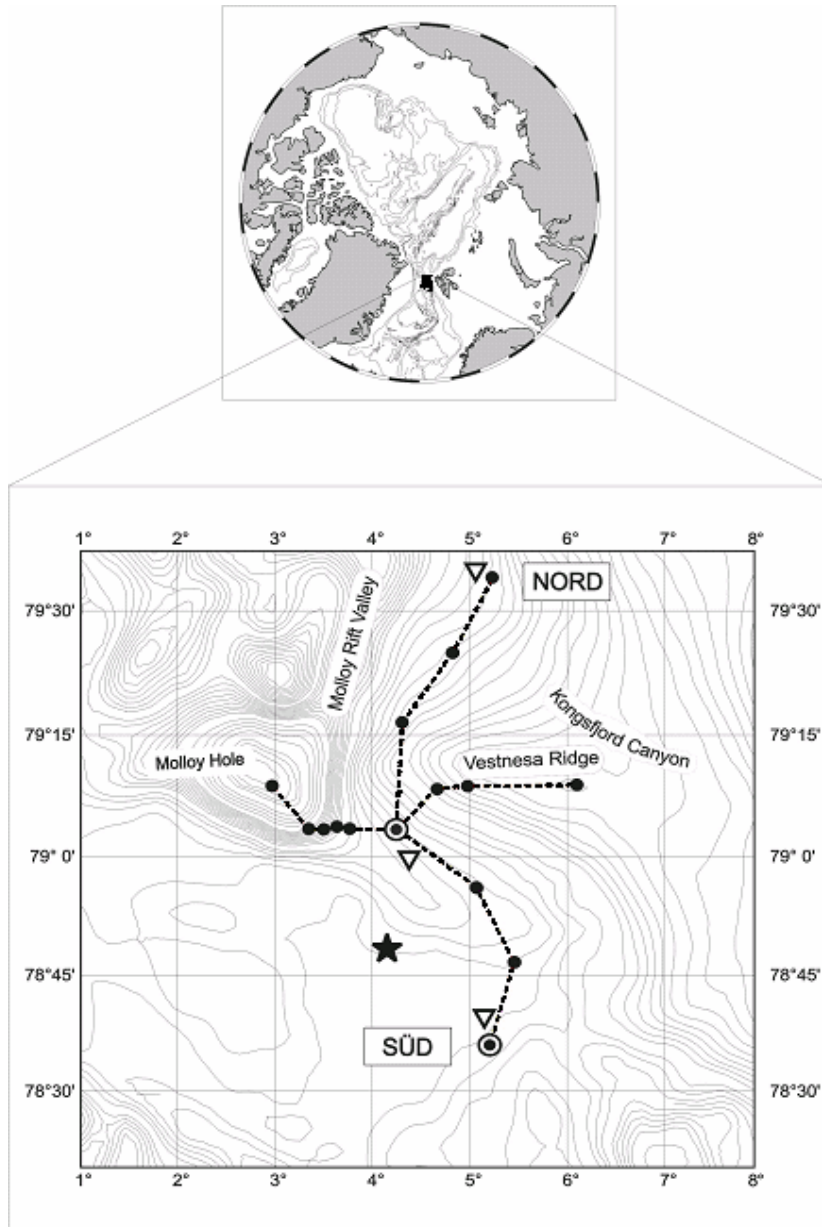


Abb. 2.2: Hausgartengebiet.

- ★ Probenahmegebiet dieser Untersuchung
- Experimentierfeld „Hausgarten-Zentral“ und „Hausgarten-Süd“
- Langzeitstationen für den latitudinalen Gradienten und den Tiefengradienten
- ▽ Position der Sinkstoff-Fallen/Strömungsmesser

2.1.1. Strömungsverhältnisse

Die Fram Straße unterliegt dem Einfluß des West-Spitzbergen-Stroms (*West Spitzbergen Current*, WSC) und des Ost-Grönland-Stroms (*East Greenland Current*, EGC; Abb. 2.3). Aus dem Atlantik wird relativ warmes, salzreiches Wasser durch den West-Spitzbergen-Strom entlang des Kontinentalhanges westlich und nördlich von Spitzbergen in das Nordpolarmeer geführt und dort durch Wärmeabgabe und Eisbildung umgewandelt (Saloranta & Haugan 2001). Teile des West-Spitzbergen-Stroms spalten sich in der zentralen Fram Straße (bei 79°N) durch die komplizierte Bodentopographie vom Hauptstrom ab und fließen als Atlantischer Rückstrom (*Return Atlantic Current*, RAC) wieder südwärts (Aagaard & Coachman 1968, Paquette et al. 1985, Paquette et al. 1985, Manley et al. 1992). Die übrigen Wassermassen des West-Spitzbergen-Stroms teilen sich in zwei Ströme. Der Spitzbergen-Zweig fließt an der Küste Spitzbergens entlang und erreicht den Arktischen Ozean nördlich von Spitzbergen, der Yermark-Zweig fließt nördlich entlang der Nord-West Flanke des Yermark Plateaus und strömt in das Nansen Becken (Perkin & Lewis 1984, Aagaard et al. 1987, Bourke et al. 1988). Die Wassermassen des zentralen Arktischen Ozeans, vorwiegend polares Oberflächenwasser, und ein Großteil des Meereises werden im Ost-Grönland-Strom entlang der Küste Grönlands nach Süden transportiert. Sie leisten einen erheblichen Beitrag zur Erneuerung des Tiefenwassers des Weltmeers (Manley et al. 1992).

Die unmittelbare Nähe von kalten ausströmenden polaren Wassermassen und warmen einströmenden atlantischen Wassermassen bewirkt die Ausbildung einer stabilen Polarfront, die die arktischen von den atlantischen Wassern trennt.

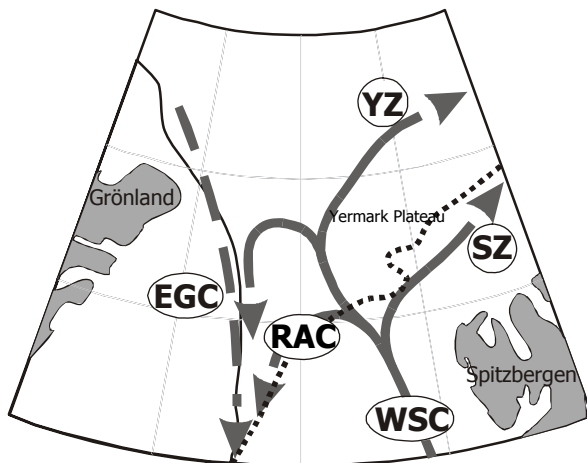


Abb. 2.3: Hydrographische Verhältnisse im Bereich der Fram Straße.
 EGC = Ost-Grönland-Strom (*East Greenland Current*)
 WSC = West-Spitzbergen-Strom (*West Spitsbergen Current*)
 RAC = Atlantischer Rückstrom (*Return Atlantic Current*)
 YZ = Yermark Zweig, SZ = Spitzbergen Zweig,
 = Eisrand (2001), — = Kontinentalrand (1000 m-Linie).

2.1.2. Eisverhältnisse

Die vorherrschenden Strömungsverhältnisse im Bereich der Fram Straße bewirken starke saisonale Schwankungen der Meereisbedeckung im zentralen und östlichen Teil der Meerespassage (Vinje 1977, 1985). In der Regel ist der westliche Teil ganzjährig von Eis bedeckt. Hier wird durch die Transpolar Drift ständig mehrjähriges Eis aus der zentralen Arktis transportiert. Der süd-östliche Teil der Fram Straße wird durch die warmen Wassermassen des West-Spitzbergen-Stroms im Nordsommer weitgehend eisfrei gehalten (Haugan 1999).

Beobachtungen aus den Jahren 1978-2002 zeigen einen Rückgang (- 7,4%) der jährlichen Eisbedeckung in der nördlichen Hemisphäre (Johannessen et al. 1995, Bjørge et al. 1997, Johannessen et al. 1999). Während dieser Zeit war der Rückgang der Eisbedeckung im Sommer am stärksten (14% im September im Vergleich zu 5% im März 1978 – 2002). Das bedeutet eine Reduzierung der Eisfläche mit dickerem, mehrjährigem Eis von durchschnittlich 7 – 9% pro Dekade (Johannessen et al. 2002). Dieser Rückgang der Eisbedeckung ist z. T. eine Folge des strömungsbedingten Eistransports durch die Fram Straße (Vinje 2001), der mit einem positiven Trend der NAO (*North Atlantic Oscillation*) in den späten 1980er und 1990er Jahren zusammenfällt (Johannessen et al. 2002). Während dieser Zeit war auch die Variabilität der Eisbewegung und des Eisexports durch die Fram Straße mit der NAO ($r \sim 0,86$) korreliert (Johannessen et al. 2002).

Der Übergangsbereich von Packeis zu offenem Wasser ist eine Zone höchster Produktivität (Schäfer et al. 2001) und damit von großer Bedeutung für biologische Prozesse. Welchen Einfluß die schrumpfende Eisfläche im Arktischen Ozean auf das marine Ökosystem hat, bleibt Hypothese. Die geringere Eisbedeckung und der vermehrte Zustrom von Schmelzwasser könnten aber zu Veränderungen im Plankton des Nord-Atlantiks führen und damit einen negativen Einfluß auf die arktische Biodiversität ausüben (Beaugrand et al. 2002).

2.1.3. Sedimentationsregime und Sedimente

Sandiger Lehm, Mergel und Schlick charakterisieren die Oberflächensedimente der Fram Straße zwischen Spitzbergen und Grönland. Eisverdriftete glaziale Sande bilden einen Großteil der groben Sediment-Fraktion (Partikel-Ø > 62 µm).

Die Konzentration von organischem Kohlenstoff in Tiefsee-Sedimenten beträgt normalerweise weniger als 0,1%, es werden jedoch in Ausnahmen Werte von 1 – 2% gefunden. In einer Untersuchung von 1996 wurden an einer Station im See-Gebiet dieser Studie (79° 00'N; 05° 55'O, ~2010 m Tiefe) Werte von 1,4% gemessen (Hulth et al. 1996).

Im Vergleich mit anderen Gebieten der Nordischen Gewässer stellt die Fram Straße ein Gebiet dar, das durch höchste Flussraten und den höchsten Anteil von lithogenem Material am Partikelfluss charakterisiert ist (Hebbeln et al.

1998). Auch die saisonalen Muster des Partikelflusses in der Fram Straße unterscheiden sich von anderen Seegebieten, die in der Regel durch höchste Flussraten im Sommer gekennzeichnet sind (Honjo 1990, Hebbeln & Wefer 1991, Bodungen et al. 1995). Der Partikelfluss in der Fram Straße ist dagegen von der Dauer der Sonneneinstrahlung entkoppelt und zeigt in der Regel höchste Flussraten während des Winters (Januar bis März/April). Der Anstieg der Flussrate im Januar, wenn kein Sonnenlicht für die biologische Produktion vorhanden ist, erklärt Hebbeln (2000) mit eisverdriftetem Detritus (*Ice-rafted Detritus*, IRD) aus Meereis der nördlichen Barents See.

Im Gegensatz dazu zeigt aber die Zusammensetzung des Partikelflusses in der Fram Straße die typischen saisonalen Zyklen dieser Breiten, mit höchsten Anteilen biogener Komponenten (Carbonat, biogener Opal und organisches Material) während der produktiven Sommersaison (Honjo 1990, Hebbeln & Wefer 1991, Bodungen et al. 1995). Vor allem der biogene Opal-Fluss ist von der Sonneneinstrahlung beeinflusst und reflektiert die biologische Produktivität im Oberflächenwasser. Während der Übergangszeit zur Wintersaison nimmt der Anteil von biogenem Material ab. Das schwindende Sonnenlicht führt zu einem Zusammenbruch der Primärproduktion, was einen verringerten Eintrag von biogenem Opal und organischem Material zur Folge hat (Hebbeln 2000).

Generell ist der biogene Anteil am Partikelfluss sehr niedrig (< 25%) und sogar in der Sommersaison beträgt der lithogene Anteil mehr als 50% (Hebbeln 2000). Der Sommerfluss von lithogenem Material in der Fram Straße ist hauptsächlich durch den Eintrag suspendierten Materials aus der Barents See in den West Spitzbergen Strom begründet.

2.2. Probennahme

Die Probennahmen zu dieser Untersuchung erfolgten im August 2001 mit dem ferngesteuertem Tiefseesystem (**R**emotely **O**perated **V**ehicle, ROV) „VICTOR 6000“ (Abb. 2.5A) des französischen Meeresforschungsinstitutes IFREMER (Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer) von Bord des Forschungsschiffes „L'Atalante“.

2.2.1. Probennahmedesign

Bei Analysen ökologischer Gemeinschaften ist die Annahme unabhängiger Variablen (Arten oder Umweltfaktoren) häufig unrealistisch, da eine gewisse räumliche Autokorrelation immer vorhanden ist. Abgesehen von dieser räumlichen Autokorrelation soll das gewählte Probennahmedesign aber zu möglichst unabhängigen Proben führen.

Um eine Vergleichbarkeit der Proben zu erzielen und statistisch unabhängige Replikate zu erhalten, erfolgte die Probennahme (Abb. 2.4) nach dem Zufallsprinzip mit Blockbildung (*Randomised Blocks Designs*, Hurlbert 1984). Bei der Blockbildung werden experimentelle Einheiten (Proben) in möglichst

homogenen Blöcken (in der Regel eine diskrete Fläche oder Zeiteinheit) gruppiert. Dieses experimentelle Design wurde gewählt, um den auf die Heterogenität des Sediments zurückgehenden Anteil (Hintergrundrauschen) der Varianz in den tatsächlichen Probeneigenschaften zu isolieren und damit eine höhere statistische Effizienz zu erreichen. Das Probennahmedesign erfordert ein Minimum von vier Replikaten, um mit dem Mann-Whitney U-Test (Mann & Whitney 1947) eine signifikante Aussage ($p < 0,05$) treffen zu können (Hurlbert 1984).

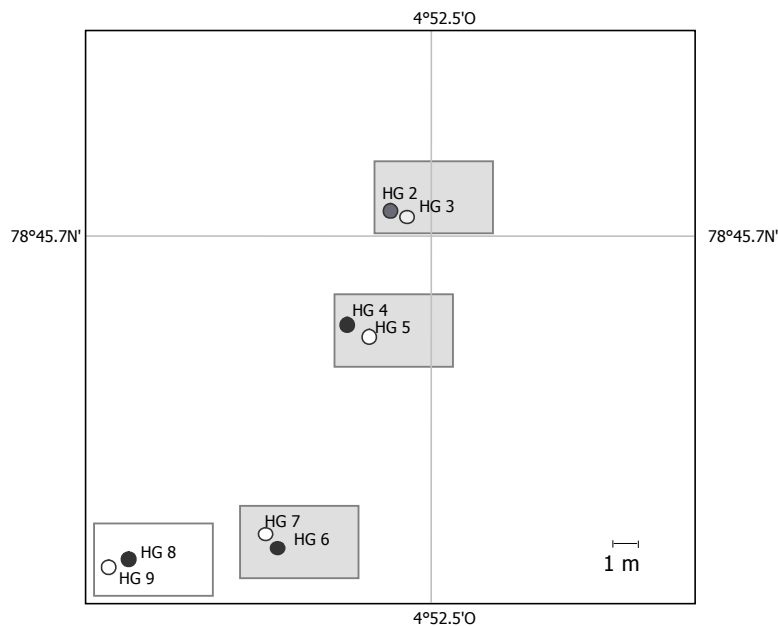


Abb. 2.4: Lage der beprobten Sedimentkerne im Untersuchungsgebiet.
 Experimentelle Einheit:
 ○ Kontrollkerne (HG3, HG5, HG7 & HG9) ● Schwammkerne (HG2, HG4, HG6 & HG8)
 ■ = Block (Nematoden quantitativ & qualitativ erfasst)
 □ = Block (Nematoden quantitativ erfasst)

Für die Untersuchung der Meiofauna- bzw. Nematoden-Gemeinschaften wurden vier Paare (Schwamm-/Kontrollkern) von Sedimentkernen genommen (Abb. 2.4), wobei versucht wurde, vier Schwämme der gleichen Art zu beproben. Allerdings waren die Schwämme anhand des ROV-Videos (siehe Kapitel 2.2.2.) während der Probennahme kaum zu unterscheiden, so dass letztendlich drei Schwämme der Art *Tentorium semisuberites* und ein Schwamm der Art *Radiella so* beprobt wurden.

Aus allen acht Sedimentkernen wurde die Meiofauna gezählt und nach Großgruppen (Foraminifera, Nematoda, harpacticoide Copepoda, Turbellaria, Gastrotricha, Kinorhyncha, Kamptozoa, Bivalvia, Polychaeta, Tardigrada und Ostracoda) bestimmt sowie Abundanz und Biomasse der Nematoden erfasst. Der Zeitrahmen dieser Arbeit ließ keinen Raum, um die Nematoden aller vier Schwamm- und der vier Kontrollkerne taxonomisch zu untersuchen. Um eine Vergleichbarkeit der Proben zu gewährleisten und einen eventuellen Einfluß einer spezifischen Schwammart auszuschließen, sind für die Bestimmung der Nematoden drei Sedimentkerne um den Schwamm *Tentorium semisuberites*

und die entsprechenden Kontrollkerne ausgewählt worden. Aus dem Kern um *Radiella sol* und der entsprechenden Kontrolle sind lediglich die Abundanzen und die Biomassedaten der Nematoden erfasst worden (siehe Tab. 2.2).

2.2.2. Einsatz des Tiefseesystems „VICTOR 6000“

Das in Luft über vier Tonnen schwere Unterwasser-Fahrzeug kann in Tiefen bis zu 6000 m tauchen und ist mit einer Reihe von Instrumenten für wissenschaftliche Untersuchungen u.a. in der Tiefsee bestückt (z.T. optional): zwei Greif-Armen, bis zu sieben digitalen Kameras, einem Wassersammler, einer Ansaugvorrichtung („*slurp-gun*“) zum Einsaugen von Untersuchungsobjekten und mit Temperatursensoren. Das wissenschaftliche Modul ist eine 70 cm hohe „Schlitten“- Konstruktion (Abb. 2.5C), die unter dem eigentlichen Fahrzeug platziert ist. Diese „Lade“ kann zu jeder Mission mit dem entsprechenden wissenschaftlichen Instrumentarium ausgerüstet werden und enthält alle wichtigen Geräte, um jedwede Art von Proben aufzunehmen (Sedimentkerne, Wasserproben, Organismen etc.). Die Instrumente werden ferngesteuert von Bord des Forschungsschiffes bedient. Die genaue Positionierung von „VICTOR 6000“ erfolgt mit dem Unterwasser-Navigationssystem POSIDONIA.

Um Informationen über kleinskalige Variabilität von Meiofauna-Gemeinschaften in der Umgebung von biogenen Strukturen zu erhalten, wurde das Sediment um vier benthische Tiefsee-Schwämme (1 – 2 cm Ø) beprobt (Abb. 2.5): *Tentorium semisuberites* Schmidt 1870 (3x) und *Radiella sol* Schmidt 1870 (1x). Außerdem wurde das Sediment von vier Kontrollflächen (in < 1 m Distanz zu den Schwamm-Flächen) mit augenscheinlich ungestörter und unbesiedelter Sedimentoberfläche beprobt.

Die Probennahme wurde mit PerspexTM Stechrohren (60 mm innerer Durchmesser, 400 mm Länge) durchgeführt, die mit dem Greifarm des ROVs positioniert wurden (Abb. 2.5B). Um kleinskalige Heterogenitätsmuster der Meiofaunaverteilung in den Sedimentkernen erfassen zu können, wurde eine Unterbeprobung der Sedimentkerne an Bord nötig. Dazu war es erforderlich beim Aufsetzen der Stechrohre auf das Sediment, die Schwämme exakt im Zentrum der Stechrohre zu positionieren. Eine derart exakte Positionierung der Stechrohre war mit dem Greifarm des ROVs nicht immer möglich, so dass insgesamt drei Unterproben aus den Schwammkernen fehlen (siehe Tab. 2.2).

Die Unterbeprobung erfolgte in Abhängigkeit von bodennahen Strömungen. Die aktuelle Strömungsrichtung wird durch Partikel-Bewegungen im bodennahen Wasser angezeigt. Außerdem gibt die Ausrichtung größerer fächerförmiger Schwämme im Raum Hinweise auf die Hauptströmungsrichtung im Untersuchungsgebiet (WNW), die der Strömungsrichtung während der Probennahme entsprach. Die Stechrohre wurden so positioniert, dass eine Markierung am Stechrohr immer (exakt) in Strömungsrichtung zeigte (siehe Abb. 2.5B).

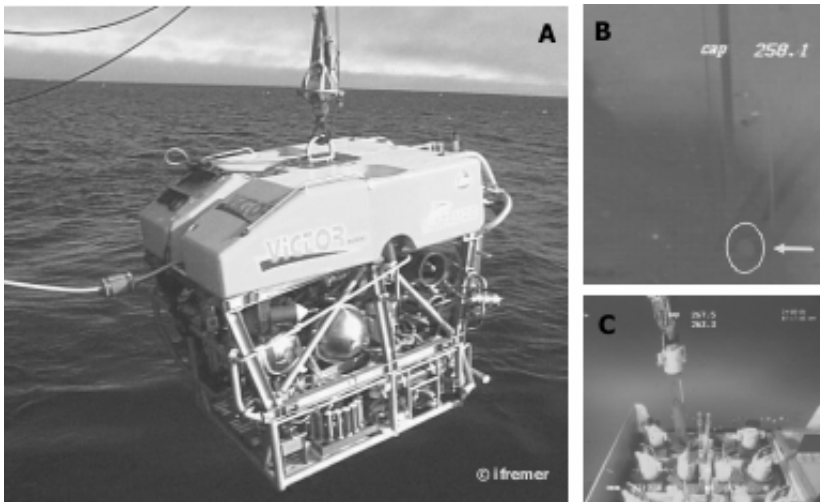


Abb. 2.5: ROV „VICTOR 6000“ vor dem Aussetzen (A); Positionierung eines Stechrohres mit Markierungsstreifen über einem Schwamm (Pfeil) durch den Greifarm (B); Verstauen eines Sedimentkerns in der Geräteschublade des ROVs (C).

2.2.3. Unterbeprobung der Sedimentkerne

Zur Unterbeprobung der obersten fünf Sediment-Zentimeter in jedem Kern wurden Einmalspritzen (\varnothing 1,2 cm) mit abgeschnittenen Vorderenden verwendet. Die Unterproben sind in Strömungsrichtung vor (\blacktriangle) und hinter (\blacktriangledown) dem jeweiligen Schwamm sowie rechts (\blacktriangleleft) und links (\blacktriangleright) vom Schwamm genommen worden (Tab. 2.1). Um die Sedimentfläche zu erfassen, die der Schwamm bedeckt, wurde eine Spritze mit einem Durchmesser von 2 cm aus dem Zentrum (\bullet) des Kerns gezogen, nachdem der Schwamm von der Sedimentoberfläche entfernt wurde. Eine Probe hinter (\blacktriangledown) und zwei Proben rechts (\blacktriangleleft) vom Schwamm konnten nicht genommen werden, da der Schwamm nicht zentral im Sedimentkern positioniert war. Die Sedimentkerne der Kontrollen wurden nach dem selben Schema beprobt (Abb. 2.6).

Tab. 2.1: Symbole für die Position der Unterproben in den Schwammkernen und der entsprechenden Position in den Kontrollkernen.

Unterprobe in Strömungsrichtung:

	Kontrollkerne	Schwammkerne
vor dem Schwamm	\triangle	\blacktriangle
hinter dem Schwamm	∇	\blacktriangledown
rechts des Schwamms	\triangleleft	\blacktriangleleft
links des Schwamms	\triangleright	\blacktriangleright
unter dem Schwamm	\circ	\bullet

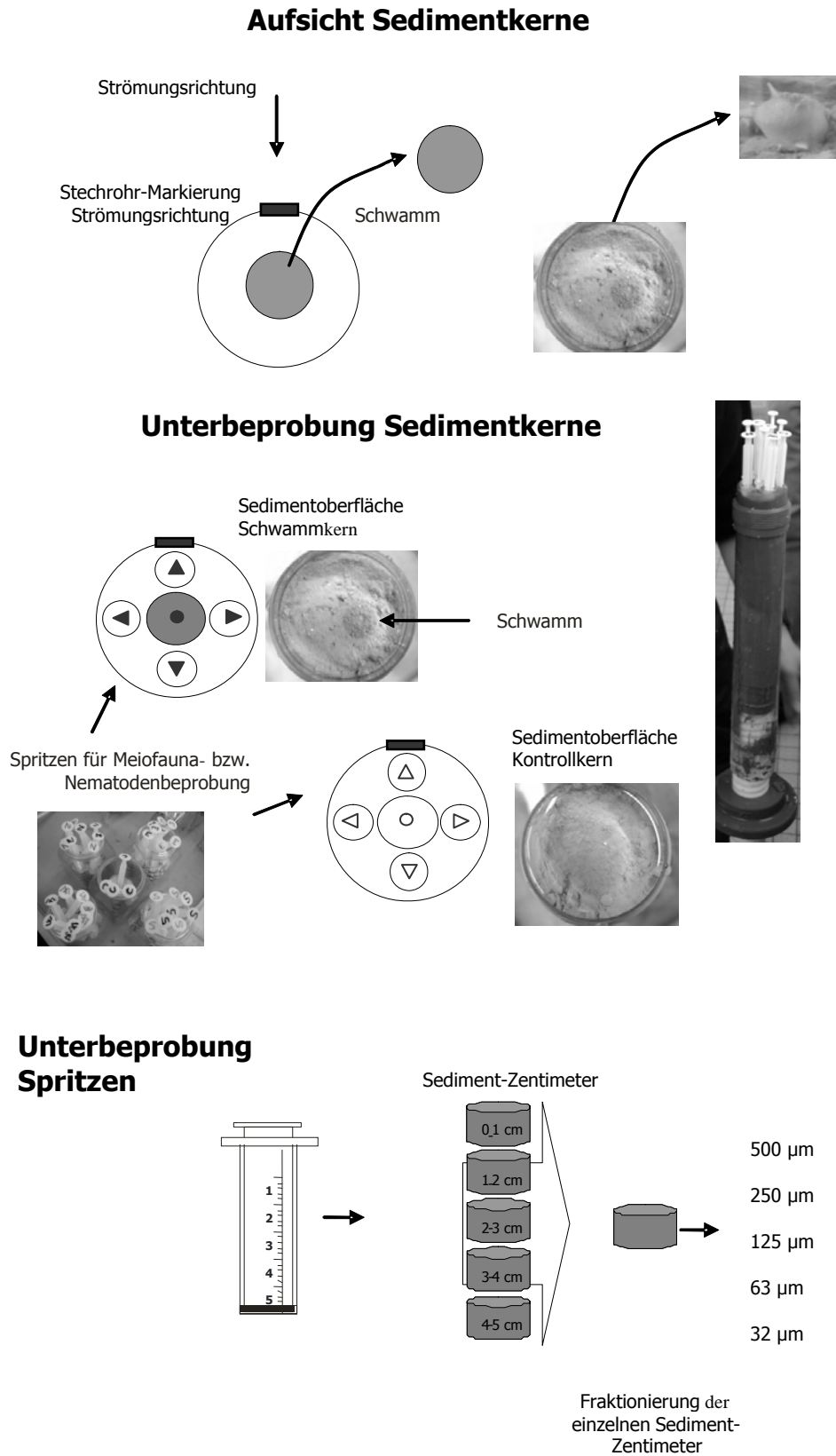


Abb. 2.6: Probennahme-Schema der Sedimentkerne (● Schwamm- und ○ Kontrollkerne).

2.2.4. Skalierung der Proben

Die Ergebnisse für die Meiofauna, insbesondere für die Nematoden, aus den morphologischen und taxonomischen Untersuchungen sowie der Abundanz- und Biomassebestimmungen ebenso wie der Einfluß der abiotischen Parameter werden auf verschiedenen Skalen betrachtet. Um diese unterschiedliche Betrachtungsweise bei der Beschreibung und Diskussion der Ergebnisse zu verdeutlichen, werden die Unterproben eines jeden Sedimentkerns als **Punktproben** und die Sedimentkernkerne selber als **α -Proben** betrachtet. Unterschiede der Ergebnisse aus den Punkt- bzw. α -Proben werden als räumliche Variabilität auf der **β -Ebene** überprüft. Die Schwamm- bzw. Kontrollkerne werden in diesem Zusammenhang als unterschiedliche Biotope betrachtet und die entsprechenden Ergebnisse für den Lebensraum (das Untersuchungsgebiet „Hausgarten-Süd“) auf der „ **γ -Ebene**“ dargestellt und diskutiert (vergl. Abb. 2.7).

Die Begriffe und Definitionen erfolgen in Ahnlehnung an die unterschiedlichen Stufen von Diversität auf Basis einer Zönose (vergl. Schaefer 1992), erheben aber keinen Anspruch auf Übereinstimmung, sondern sollen lediglich dazu beitragen, die unterschiedlichen Skalen der Betrachtungsweise leichter nachvollziehen zu können.

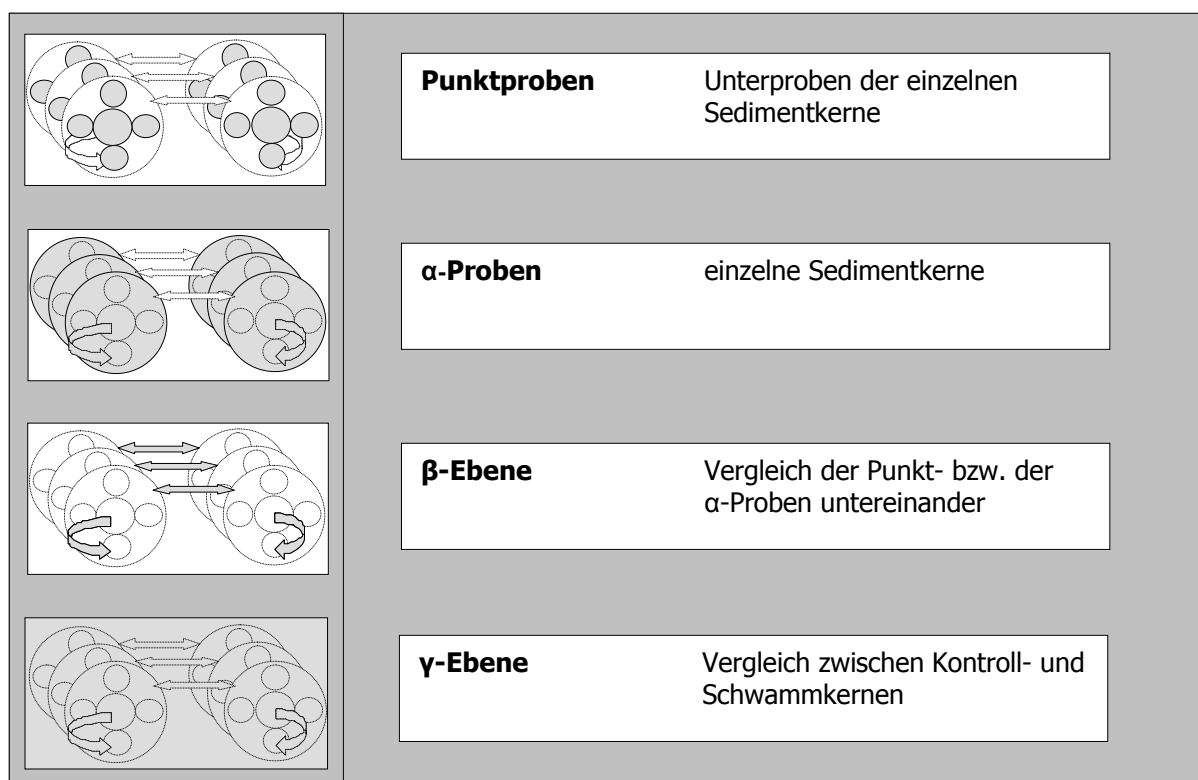


Abb. 2.7: Skalierung der Proben.

2.2.5. Probenbearbeitung der Meiofauna

Die obersten fünf Zentimeter der Sedimentproben wurden in 1 cm-Horizonte geschnitten und mit 4%igen gepufferten Formalin fixiert. Als grobes Maß werden sieben Volumen-Anteile Formalin (in Seewasser) auf ein Teil Sediment gegeben (Warwick et al. 1998).

Die Meiofauna wurde per Hand aussortiert. Dazu wurden die Proben über einem Siebsatz in fünf Größenfraktionen getrennt: 500 µm, 250 µm, 125 µm, 63 µm und 32 µm (Fleeger et al. 1988). Um das Aussortieren der Meiofauna-Organismen zu erleichtern, wurden die jeweiligen Fraktionen für ca. eine Stunde mit Bengal-Rosa angefärbt.

Alle Meiofauna-Organismen wurden unter einem Stereo-Mikroskop (maximale Vergrößerung: 400fach) gezählt und aussortiert (Pfannkuche & Thiel 1988). Die Nematoden wurden für die qualitative Erfassung gesondert behandelt (Kapitel 2.2.5.). Die übrigen Meibenthosorganismen wurden nach Großgruppen identifiziert (Phyla bzw. Klassen).

Die exakte numerische Bestimmung insbesondere der agglutinierten Foraminiferen ist nahezu unmöglich. Verzweigte Formen zerfallen sehr leicht und es ist schwierig, den Lebenszustand der Foraminiferen zweifelsfrei zu erkennen. Aus diesem Grund wurden nur Formen gezählt, die eindeutig als vollständige und „lebende“ Individuen erkennbar waren.

2.2.6. Präparation der Nematoden

Um die Individuen möglichst bis auf Artniveau bestimmen und vermessen zu können, wurden von den Nematoden Dauerpräparate hergestellt. Die Nematoden wurden aus dem Sediment aussortiert und in Blockschälchen mit einer Mischung aus 5% reinem Alkohol, 5% Glycerin und 90% destilliertem Wasser überführt. Damit Alkohol und Wasser langsam verdunsten und die Nematoden in reinem Glycerin zurückbleiben, wurden sie für etwa 5 Tage in einem Exsikator bei Raumtemperatur verwahrt. Außerdem wird den Tieren in Anwesenheit von Ethanol ein Großteil des Bengal-Rosa-Farbstoffs wieder entzogen, was die spätere Bestimmung erleichtert. Die Individuen wurden anschließend in einen frischen Tropfen anhydrogenen Glycerins auf Objektträger (≤ 10 Individuen pro Objektträger) überführt und mit einem Deckgläschen bedeckt. Um die Präparate dauerhaft aufzubewahren, wurden die Deckgläschen mit Parafin versiegelt (McIntyre & Warwick 1984, Higgins & Thiel 1988 und Zitate darin). Insgesamt wurden auf diese Weise über 8000 Nematoden bearbeitet.

Tabelle 2.2. gibt eine Übersicht über die im Weiteren beschriebenen Untersuchungen für die Meiofauna und die Nematoden der einzelnen Kerne und deren Unterproben.

Tab. 2.2: Übersicht Probenbearbeitung für die Meiofauna- bzw. Nematoden-Untersuchung.
 Punktproben ▲, ►, ◀ & ▼ = Ø 1,2 cm; Punktproben ● = Ø 2 cm

Kerne		Unterbeprobung der Kerne					Bearbeitung der Meiofauna	Bearbeitung der Nematoden
		▲	►	◀	▼	●		
HG2	(Schwamm ●)	X	X		X	X	taxonomische Untersuchungen und Abundanzbestimmungen	taxonomische Untersuchung morphologische Untersuchung Abundanzbestimmung Biomassebestimmung
HG3	(Kontrolle ○)	X	X	X	X	X		
HG4	(Schwamm ●)	X	X		X	X	taxonomische Untersuchungen und Abundanzbestimmungen	taxonomische Untersuchung morphologische Untersuchung Abundanzbestimmung Biomassebestimmung
HG5	(Kontrolle ○)	X	X	X	X	X		
HG6	(Schwamm ●)	X	X	X		X	taxonomische Untersuchungen und Abundanzbestimmungen	taxonomische Untersuchung morphologische Untersuchung Abundanzbestimmung Biomassebestimmung
HG7	(Kontrolle ○)	X	X	X	X	X		
HG8	(Schwamm ●)	X	X	X	X	X	taxonomische Untersuchungen und Abundanzbestimmungen	Abundanzbestimmung Biomassebestimmung
HG9	(Kontrolle ○)	X	X	X	X	X		

2.3. Identifikation und Klassifizierung der Nematoden

Identifikation und Vermessung von Nematoden verlangen ein Mikroskop mit einem Öl-Immersionsobjektiv bei 100facher Vergrößerung. Dazu wurde ein Olympus BX50 Systemmikroskop (mit Nomarski-Optik) benutzt.

Wichtig für die Bestimmung von Arten sind die Männchen (vergl. Tab. 2.3). Deren cuticularisierter Kopulationsapparat (Lage und Größe der Spiculae und des Gubernaculum) und die Präsenz und Struktur verschiedener Arten von Praeanalpapillen sind ein wichtiges, häufig einziges, Unterscheidungsmerkmal bei der Artbestimmung. Ziel sollte es daher sein, von jeder designierten Art eine aussagekräftige Darstellung der Organisation des Kopfes, des Schwanzes und des Kopulationsapparates eines Männchens zu haben.

Bei der Bestimmung von Nematoden arbeitet man in der Regel mit Zeichnungen der Exemplare. Da die verschiedenen Merkmale normalerweise in unterschiedlichen Ebenen der Bildschärfe liegen, bietet eine Zeichnung die Möglichkeit, die relativen Positionen und Größenordnung von Bestimmungsmerkmalen zu visualisieren.

Auf die Darstellung durch Zeichnungen wurde in dieser Arbeit verzichtet, zumal die Fragestellung dieser Arbeit die Ökologie, nicht die Taxonomie der Nematoden in den Vordergrund stellt. Stattdessen wurde mit Hilfe einer auf das Mikroskop montierten Videokamera (3-CCD Hitachi HV-C20) eine digitale Bilddatenbank (AnalySIS[®] 3.0) mit etwa 10.000 Detailaufnahmen von ca. 600 Individuen erstellt.

2.3.1. Taxonomie

Alle Nematoden wurden entsprechend der Klassifizierung von Platt & Warwick (1983), die eine leicht modifizierte Version der Klassifizierung nach Lorenzen (1981) darstellt und aktuellerer Literatur zu neuen Genera und Arten freilebender mariner Nematoden bestimmt. Jedes gut erhaltene Individuum wurde zumindest bis auf Gattungsniveau bestimmt. Von den weniger gut erhaltenen Individuen sind nur Kopfregionen in die Auswertung eingegangen, die zumindest auf Familienniveau bestimmbar waren.

Die meisten Tiefsee-Nematoden sind neu für die Wissenschaft und in den Proben in der Regel nur durch einzelne Individuen repräsentiert. Gut erhaltene Männchen, die essentiell für die Identifizierung von Arten sind, fehlen häufig (Lambshhead et al. 1994). Formale Artnamen für viele Tiefsee-Nematoden sind oft nicht vorhanden (Tietjen 1984). Daher wurden nominale Arten nach morphologischen Kriterien eingeführt und mit Arbeitsnamen gearbeitet (*sp 1*, *sp 2* etc.).

Tab. 2.3: Merkmale für die Bestimmung mariner freilebender Nematoden (vergl. Lorenzen 1981, Heip et al. 1982 und Warwick et al. 1998).

1. Habitat
2. Körpergröße und -form
3. Cuticula: Struktur & Muster
4. Somatische Sensillen
5. Kopfregion
 - a. Generelle Form
 - b. Lippen- und Kopfsensillen: Anzahl, Länge und Position
 - c. Mundhöhle: Form, Bewaffnung und Position
6. Seitenorgane: Bau und Position
7. Pharynx
 - a. Generelle Struktur
 - b. Pharyngealdrüse
 - c. Nervenring
 - d. Terminalbulbus
8. Ventraldrüse (Renette)
 - a. Ventralpore
 - b. Position
9. Cardia: Form
10. Weibliches Reproduktionssystem
 - a. Anzahl und Position der Ovarien
 - b. Struktur: ausgestreckt oder antidrom umgeschlagene Ovarien
 - c. Vulva-Position
 - d. Position der Ovarien im Verhältnis zum Darm
11. Männliches Reproduktionssystem
 - a. Anzahl der Testes
 - b. Spiculae: Größe, Form und Position
 - c. Gubernaculum: Größe, Form und Position
 - d. Praeanalpapillen: Präsenz, Struktur und Anzahl
 - e. Position der Testes im Verhältnis zum Darm
12. Schwanzregion
 - a. Generelle Form
 - b. Schwanzdrüsen
 - c. Spinneret

2.3.1.1. Indikatorgattungen der Nematoden-Gemeinschaft

Für die vergleichende Betrachtung der Nematoden-Gemeinschaften aus den Kontroll- und Schwammkernen werden Indikatorgattungen *sensu lato* (Thorson 1957, angewendet von Salzwedel et al. 1985) beschrieben.

Ein Taxon wird dann als charakterisierend für eine Gemeinschaft (hier: Kontroll- bzw. Schwammkerne) bezeichnet, wenn es folgende Kriterien erfüllt:

- numerische Dominanz innerhalb der Gemeinschaft höher als 5%
- Präsenz innerhalb der Gemeinschaft höher als 80%
- DAI (*degree of association regarding individuals*) innerhalb der Gemeinschaft höher als 66%
- DAS (*degree of association regarding stations*) innerhalb der Gemeinschaft höher als 66%

Diese ursprünglich für Gemeinschaften der Makrofauna im Sublittoral aufgestellten Kriterien können nicht direkt auf Nematoden-Gemeinschaften übertragen werden. Meiofauna-Organismen, insbesondere Nematoden, kommen in der Tiefsee häufig in sehr hoher Abundanz und Diversität (bis zu drei Größenordnungen höher als Makrofauna) vor. Die Organismen sind in geringer Dichte über eine Vielzahl von Arten verteilt und Tiefseegemeinschaften werden in der Regel nicht von einem Taxon dominiert. Die oben genannten Kriterien von Salzwedel et al. (1985) wurden deshalb in zwei Punkten modifiziert, um sie auf die Nematoden-Gemeinschaft dieser Untersuchung anwenden zu können:

- numerische Dominanz innerhalb der Gemeinschaft höher als **4%**
- Präsenz innerhalb der Gemeinschaft höher als **60%**
- DAI innerhalb der Gemeinschaft höher als 66%
- DAS innerhalb der Gemeinschaft höher als 66%

Diese Grenzen für die numerische Dominanz und die Präsenz einzelner Gattungen stellen einen Kompromiss zwischen Salzwedels et al. (1985) Kriterien für Charakterarten der Makrofauna und der generellen Struktur von Meiofauna-Gemeinschaften (respektive Nematoden-Gemeinschaften) in der Tiefsee dar. In diesem Zusammenhang wird der Begriff Charakterarten bewusst vermieden; die Kriterien sollen lediglich „Indikatorgattungen“ für die Gemeinschaft in den Kontroll- bzw. Schwammkernen identifizieren.

2.3.2. Morphologie

Es gibt nur sehr wenig Informationen zur Biologie einzelner Nematoden-Arten, insbesondere aus der Tiefsee und die Bestimmung der (kleinsten) Individuen (Größenklasse 32 μm - 63 μm) bis auf Artniveau ist oft nicht möglich, da sie zu klein für die Auflösung der Lichtmikroskopie sind. Deshalb wird in Untersuchungen zur Nematoden-Ökologie der Ansatz der funktionellen Gruppen angewandt. Dieser Ansatz geht davon aus, dass Arten, die bestimmte (morphologische) Anpassungen teilen, eine vergleichbare Ökologie haben (Jumars & Fauchald 1977). Körpergröße (Biomasse), Körperform (Längen-/Breitenverhältnis), Schwanzlänge (bzw. Schwanzform) und die Mundhöhlenstruktur sind eng mit der Ernährungsweise, der Fortbewegungsgeschwindigkeit und der Häufigkeit des Ortswechsels verknüpft (Bussau 1993). In dieser Untersuchung werden daher verschiedene, miteinander verknüpfbare Merkmale, die Anpassungen an bestimmte Umweltbedingungen darstellen, gemeinsam zur Beschreibung unterschiedlicher Lebensformtypen (ökologisch) interpretiert. Dabei werden die Mundhöhlenstruktur, die Schwanzform und die Körperform (Längen-/Breitenverhältnis) als morphologische Merkmale näher betrachtet:

2.3.2.1. Mundhöhlenstruktur (Fraßtypen)

Nematoden sind ökologisch sehr heterogen und besetzen unterschiedliche trophische Positionen im benthischen Nahrungsnetz. Wieser (1953) untersuchte erstmals die Beziehung zwischen Mundhöhlenstruktur, Ernährungsweise und Vorkommen freilebender mariner Nematoden. In der Tiefsee werden Wiesers Gruppen hauptsächlich zur Erforschung der Reaktion von Nematoden auf unterschiedliche Sedimentbeschaffenheit und -zusammensetzung verwendet (Tietjen 1989). Wieser (1953, 1960) unterscheidet vier Gruppen aufgrund ihrer Mundhöhlenstruktur:

- selektive Partikel-Fresser ("selective deposit-feeders")
Formen mit kleiner Mundhöhle, ohne Mundhöhlenbewaffnung; sie ernähren sich von selektiv aufgenommenen Sinkstoffen **(Gruppe IA)**
- nicht-selektive Partikel-Fresser ("non-selective deposit-feeders")
Formen mit verschiedenartigen Mundhöhlen, aber größer als in der vorhergehenden Gruppe, ohne Zähne oder andere Mundhöhlenbewaffnungen; sie ernähren sich nicht-selektiv von Sinkstoffen **(Gruppe IB)**
- Aufwuchs-Fresser ("epigrowth feeders")
Formen mit kleiner bis mittelgroßer Mundhöhle mit kleinen Zähnen; sie ernähren sich stechend oder durch Abschaben oder Raspeln von Oberflächen **(Gruppe IIA)**
- Prädatoren und Omnivore ("predators and omnivores")
Formen mit sehr großer Mundhöhle und großen Zähnen, geeignet, um tierische Beute zu ergreifen oder tierische oder pflanzliche Objekte anzustechen **(Gruppe IIB)**

Nach Jensen (1987b) ernähren sich die Gruppen IA, IB und IIA von Bakterien, Pilzen und einzelligen Algen, entweder durch direkte Nahrungsaufnahme (Partikel-Fresser) oder durch Einsaugen von Zellflüssigkeiten und Abraspeln oder -schaben von Oberflächen (Aufwuchs-Fresser). Die Gruppe IIB ernährt sich überwiegend entweder räuberisch von lebender Beute oder von Aas (Soetaert & Heip 1995).

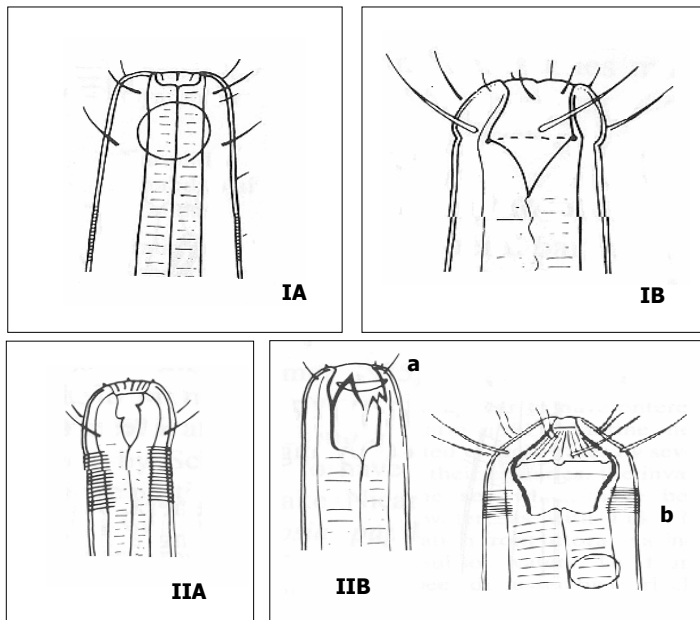


Abb. 2.8: Beziehung zwischen Mundhöhlenstruktur und Fraßtypus-Kategorie (inkl. Beispiel-Gattungen). Gruppe IA selektive Partikel-Fresser: *Terschellingia*. Gruppe IB nicht-selektive Partikel-Fresser: *Theristus*. Gruppe IIA Aufwuchs-Fresser: *Microaimus*. Gruppe IIB Prädatoren und Omnivore (a) und Prädatoren (b): *Oncholaimus* (a) und *Sphaerolaimus* (b). (modifiziert nach Nicholas 1984).

2.3.2.2. Index der trophischen Diversität

Nach der Definition von Wieser (1953) wurden aufgrund der Mundhöhlenstruktur vier Ernährungstypen für die Nematoden unterschieden. Die Einteilung in Ernährungstypen korrespondiert mit verschiedenen trophischen Gilden, die in unterschiedlichen Anteilen in einer Nematoden-Gemeinschaft zu finden sind. Der Index der trophischen Diversität (ITD) basiert auf den prozentualen Anteilen den jede trophische Gilde innerhalb der Gemeinschaft hat.

Der ITD wird wie folgt berechnet:

$$ITD = \sum \theta^2$$

wobei θ der Dichteanteil jeder trophischen Gruppe an der Gesamtdichte der Nematoden-Gemeinschaft ist (Heip et al. 1985).

Der ITD hat bei vier Ernährungstypen eine Skala von 0,25 (höchste Diversität; jede der vier Gilden hat einen Anteil von 25% an der Gemeinschaft) bis 1 (niedrigste Diversität; eine trophische Gilde ist zu 100% dominant).

2.3.2.3. Schwanzform

Obwohl die Einteilung von Nematoden in funktionelle Gruppen nach der Mundhöhlenstruktur eine breite Akzeptanz findet (Jensen 1987b, Tietjen 1989), bieten auch andere Aspekte der Morphologie eine Basis für das Errichten von funktionellen Gruppen (Gerlach 1954). Die Form des Schwanzes spielt eine wichtige Rolle in der Biologie der Nematoden (bei Fortbewegung, Ernährung und Reproduktion) und wird deshalb häufig als charakteristisches Merkmal herangezogen (Traunspurger 2000). Die breite Variation in der Ausformung des Schwanzes ist Grundlage für eine weitere funktionelle Gruppe in der Einteilung von Nematoden (Thistle & Sherman 1985).

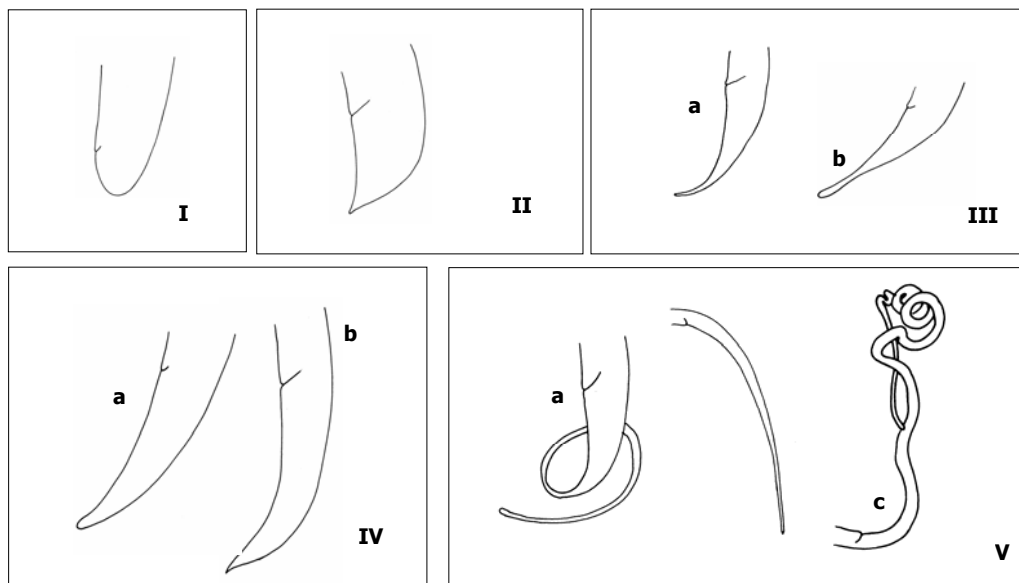


Abb. 2.9: Nematoden-Schwanzformen (Gruppierungen siehe Tab. 2.4)
Zeichnungen Covadonga Orejas.

In dieser Untersuchung werden neun Formen unterschiedlicher Schwanztypen unterschieden. Insgesamt werden die Schwanztypen fünf Hauptkategorien mit bis zu drei Untereinteilungen zugeordnet: abgerundet, kurz-konisch, kurz-zylindrisch, lang-konisch und lang-zylindrisch (Tab. 2.4). Die Bildung der Gruppen ist eine Modifikation der Einteilungen von Platt & Warwick (1983), Thistle & Sherman (1985), Thistle et al. (1995):

Tab. 2.4: Gruppierung der Schwanzformen.

Gruppe I	abgerundet	Gruppe IV	lang-konisch
		a	konisch
Gruppe II	kurz-konisch	b	konisch, spitz zulaufend
Gruppe III	kurz-zylindrisch	Gruppe V	lang-zylindrisch
a	zylindrisch	a	zylindrisch
b	zylindrisch, mit verdickter Spitze	b	dünn
		c	fadenförmig

2.3.2.4. Körperform

In der Annahme, dass die Körperform von Nematoden eine morphologische Anpassung an einen bestimmten Lebensstil (interstitiell *vs* grabend) darstellt, wird hier das Verhältnis von Körperlänge zu -breite betrachtet.

Bei Artbeschreibungen werden unter anderem Angaben zum „De Man Verhältnis a “ („de Man ratio“) verwendet (zitiert in Platt & Warwick 1983). Dieses beschreibt das Verhältnis der gesamten Körperlänge relativ zur maximalen Körperbreite („L/W ratio“) und bietet ein quantitatives Maß für die Körperform (Vanaverbeke et al. 2004a, Soetaert et al. 2002).

In dieser Arbeit wurde ein modifiziertes „de Man Verhältnis a “ (Körperlänge ohne filiformen Schwanz) benutzt. Dabei wurde die Körperlänge ohne filiformes Schwanzende gemessen und durch die Körperbreite geteilt. Ein kleines Längen-/Breitenverhältnis (L/B Verhältnis) beschreibt eine plumpe Körperform und ein großes Längen-/Breitenverhältnis bedeutet eine lang gestreckte Körperform (siehe Abb. 2.10).

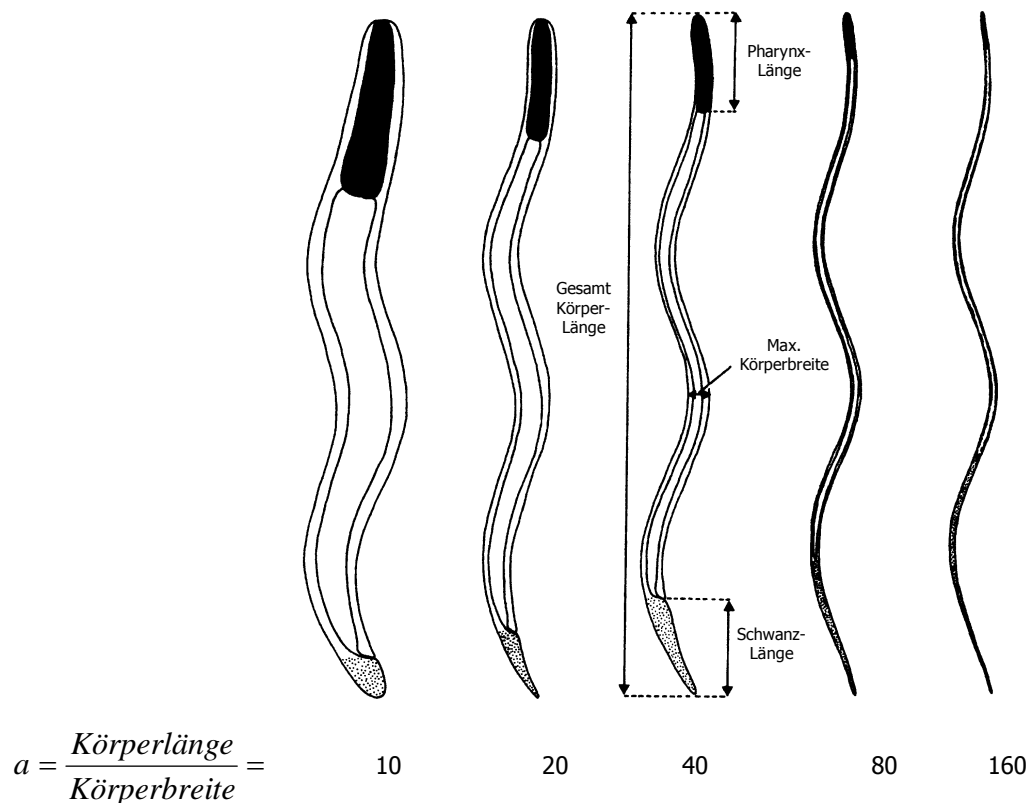


Abb 2.10: Nematoden-Körperformen nach dem De Man Verhältnis a (modifiziert nach Platt & Warwick 1983).

Alle Individuen dieser Untersuchung wurden aufgrund ihres Längen-/Breitenverhältnisses jeweils fünf verschiedenen Gruppen unterschiedlicher Körperformen zugeordnet:

Tab 2.5: L/B-Verhältnis (De Man Verhältnis a) der einzelnen Körperformtypen (Gruppe I – V).

	L/B Verhältnis	Körperform
Gruppe I	0-10	gestaucht
Gruppe II	11-20	plump
Gruppe III	21-40	schlank
Gruppe IV	41-80	sehr schlank
Gruppe V	81-160	fadenförmig

2.3.2.5. Einführung der ökologischen Lebensformkennzahl der Nematoden (F-S-K Zahl)

In dieser Untersuchung werden Lebensformen der Nematoden anhand der Mundhöhlenstruktur in Fraßtypen (F), sowie aufgrund der Schwanzform (S) und Körperform (K) unterschieden. Diese Merkmale lassen sich relativ leicht und schnell untersuchen und sind eng mit der Ernährungsweise, der Fortbewegungsart sowie der Mobilität verknüpft und erlauben daher Rückschlüsse auf die Lebensweise. Diese miteinander verknüpfbaren Merkmale werden als Anpassung an bestimmte Umweltbedingungen gemeinsam betrachtet. Um solche Merkmalskopplungen bei den Nematoden zu untersuchen, wird eine ökologische Lebensformkennzahl (F-S-K Zahl) eingeführt (vergl. Bussau 1993). Die F-S-K Zahl definiert funktionelle Gruppen (F-S-K Gruppen) anhand morphologischer Merkmalsausprägungen innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft.

Die dreistellige F-S-K Zahl setzt sich aus den Werten für die Gruppierungen der Fraßtypen (F; vergl. Abb. 2.8), den Werten für die Gruppierungen der Schwanzformen (S; vergl. Tab. 2.4) und für die Gruppierungen der Körperformtypen (K; vergl. Tab. 2.5) zusammen. Die erste Ziffer, die F-Zahl kann einen Wert zwischen 1 und 4 entsprechend den vier Gruppen für die Fraßtypen annehmen, die S-Zahl einen Wert zwischen 1 und 5 entsprechend den fünf Gruppen für die Schwanzformtypen und die K-Zahl hat ebenfalls Werte zwischen 1 und 5 entsprechend der fünf Gruppen für die verschiedenen Körperformen. Das bedeutet, es sind insgesamt 100 verschiedene F-S-K Zahlen möglich (zwischen 111 für zahnlöse kurzschwänzige, dicke Nematoden und 455 für bezahnte, langschwänzige, dünne Nematoden), mit denen 100 Merkmalskombinationen beschrieben werden können.

2.4. Reproduktions-Index (Maturity Index, MI)

Eine Nematoden-Gemeinschaft besteht in der Regel aus zahlreichen Arten. Aus evolutionärer Sicht haben supraspezifische Nematodentaxa unterschiedliche

Überlebensstrategien entwickelt, die mit charakteristischen Lebensstrategien assoziiert sind. Lebt eine solche Gemeinschaft in einem Biotop, welcher starken Umweltfluktuationen ausgesetzt ist (unvorhersagbar in der Zeit oder ephemer), sind sogenannte *r*-Strategen diesem Einfluß relativ tolerant gegenüber (Warwick 1986). *K*-selektierte Populationen leben dagegen in einem Biotop ohne zufällige Umweltfluktuationen (zeitlich konstant oder saisonal vorhersagbar).

Bongers (1990) führt in diesem Zusammenhang die Begriffe „*coloniser*“ (*r*-Strategen *sensu lato*) und „*persisters*“ (*K*-Strategen *sensu lato*) ein. So haben im Vergleich z.B. zu den Enoplidae oder Desmoscolecidae die Monhysteridae ein großes Kolonisationspotential, eine hohe Populationsfluktuationsrate, eine relativ kurze Generationszeit und sie produzieren viele kleine Eier. Diese Eigenschaften definiert Bongers (1990) als charakteristisch für „*coloniser*“, gegenteilige Eigenschaften als typisch für „*persisters*“. Marine Nematodentaxa können in diesem Zusammenhang auf einer arbiträren cp-Skala von 1 für „*coloniser*“ bis 5 für „*persisters*“ eingeordnet werden (Tab. AII/Anhang). Diese cp-Klassifikation basiert auf der Annahme, dass die Skalierung unabhängig von biotischen Interaktionen ist und dass Taxa, die einen gemeinsamen Vorfahren haben, auch Ähnlichkeiten in ihren Lebensstrategien aufweisen. Letzteres gilt allerdings mit Einschränkung, da die heutige Klassifikation der Nematoden nicht immer monophyletische Gruppen repräsentiert (Bongers 1990).

Der Reproduktions-Index (*Maturity Index*, MI) für eine Nematoden-Gemeinschaft wird als der gewichtete Mittelwert der einzelnen cp-Werte für die jeweiligen Taxa berechnet (Bongers 1990):

$$MI = \sum_{i=1}^n v(i) * f(i)$$

wobei $v(i)$ = cp Wert des Taxon i (wie in Tab. AII/Anhang angegeben)

und $f(i)$ = Präsenz des Taxon i

2.5. Biomassebestimmungen

Die Biomassebestimmung von Meiofauna-Organismen, vor allem kleinerer Arten wird in der Regel durch Abschätzung des Gewichts aus Volumenmessungen vorgenommen (vergl. McIntyre & Warwick 1984). Für Taxa wie die Nematoden, mit einem relativ regelmäßigen, ringförmigen Körperquerschnitt, kann die Körperform einer geometrischen Figur angenähert werden (Andrássy 1956). So ist es möglich, anhand einer Formel für den „durchschnittlichen Nematoden“ das Körpervolumen aus Längen- und Breitenmessungen zu errechnen. Im Gegensatz zu vielen anderen Meiofaunagruppen, gibt es für Nematoden Angaben zum spezifischen Gewicht und zu dem Verhältnis von Trocken- zu Naßgewicht. Unter der Annahme eines spezifischen Gewichts von 1,13 (Wieser 1960) kann das Volumen in das Trockengewicht umgerechnet werden.

Abschätzungen des Trockengewichtes für Nematoden variieren in der Regel zwischen 20-25% des Naßgewichts (Myers 1967, Wieser 1960).

2.5.1. Körpergröße

Die AnalySIS[®] 3.0-Software (vergl. Kapitel 2.3.) wurde auch für Messungen von Körperlänge und –breite der Nematoden eingesetzt. Mit Hilfe einer Videokamera wurde jedes Individuum einzeln am Bildschirm vermessen.

Für die Körperlänge wurden die Individuen vom Kopf bis zum Schwanzansatz vermessen. Der Schwanz wurde nicht mit gemessen. In den Proben kommen häufig Arten mit sehr langen filiformen Schwänzen vor, im Gegensatz zu Arten mit kurzen Schwänzen würde die Messung der Körperlänge einschließlich Schwanz zu einer falschen Abschätzung des Körpervolumens führen. Die Breite der Nematoden wurde an der dicksten Körperstelle gemessen, in der Regel ist das die Körpermitte (Abb. 2.11).

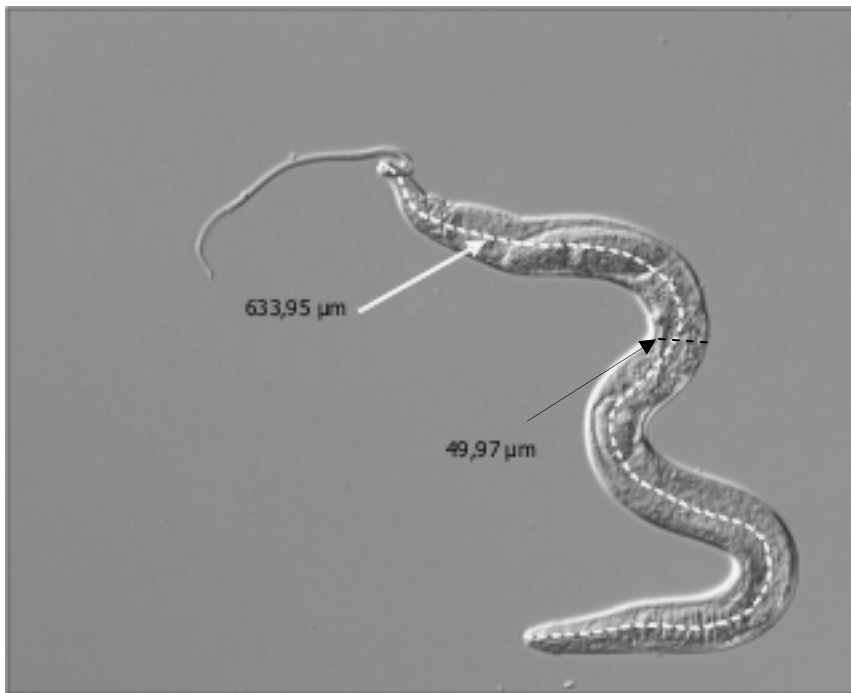


Abb. 2.11: Beispiel einer Längen- und Breitenmessung eines Nematoden der Gattung *Acantholaimus* (♀) mit der AnalySIS[®]-Software (Polygonlänge) für die Berechnung der Biomasse.

2.5.2. Gewicht

Die Biomasse (Nassgewicht) von Nematoden lässt sich nach der Formel von Andrassy (1956) berechnen:

$$G = \frac{a^2 * b}{16 * 100000}$$

wobei

G = Biomasse des Tieres in μg (Nassgewicht)

a = größte Körperbreite in μm

b = Körperlänge in μm (hier: Körperlänge bis zum Beginn des filiformen Schwanzfadens)

16 = empirisch ermittelter Konversionsfaktor (Andrassy 1956)

Um die Biomasse in μg zu erhalten, steht im Nenner der Faktor 100000.

Die Biomasse der Nematoden wird nach Andrassy 1956) in einem Trocken- zu Nass-Gewicht-Verhältnis von 0,25 in das Trockengewicht (μg) umgerechnet.

Die Güte dieser Formel für die Angabe der Biomasse von Nematoden wurde von Wieser (1960) bestätigt.

2.5.3. Nematoden-Biomasse-Größen-Spektrum (NBG)

Das Biomasse-Größen-Spektrum einer Gemeinschaft beschreibt das Verteilungsmuster der Biomasse auf die unterschiedlich großen Organismen (\log_2 -Größenklassen). Es ist, unabhängig von ihrer taxonomischer Zusammensetzung, ein konservatives Merkmal mariner Weichbodengemeinschaften (Schwinghamer 1981, 1983). In dieser Untersuchung soll das **Nematoden-Biomasse-Größen-Spektrum (NBG)** berechnet werden.

Das NBG wird konstruiert, indem die Gesamtbioasse pro Größenklasse (Trockengewicht, μg) auf der y-Achse gegen \log_2 -Gruppen des Trockengewichts der Nematoden (μg) auf der x-Achse aufgetragen wird. So repräsentiert z. B. die Größenklasse 0 die Summe der Biomasse aller Organismen mit einem Trockengewicht von $\geq 2^0$ bis $< 2^1$ (≥ 1 bis $< 2 \mu\text{g}$).

2.6. Abiotische Parameter und biogene Sedimentkomponenten

Wenn Sediment als Lebensraum für Meiofauna beschrieben wird, ist ein entscheidender Faktor die Korngröße. Die Korngröße beschreibt direkt die räumlichen und strukturierenden Bedingungen für Meiofauna und indirekt das physikalische und chemische Milieu. Andere biologisch wichtige Eigenschaften für Meiofauna-Studien sind im Zusammenhang mit der Korngröße, Porosität sowie Wassergehalt und Eindringtiefe von Sauerstoff. Ein weiterer wichtiger Faktor ist der Gehalt an organischer Substanz im Sediment und damit die Nahrungsverfügbarkeit. Es wäre wünschenswert, wenn die Umweltparameter aus den gleichen Proben wie die Meio- bzw. Nematodenfauna bestimmt werden könnten. Dieses ist aber nur für die Korngrößen-Bestimmung in eingeschränktem Maße möglich. Alle anderen Parameter müssen aus Extra-Proben bestimmt werden, wenn auch die Proben für die CPE-Bestimmung nach dem selben Probennahme-Schema genommen wurde wie die Meio- bzw. Nematodenfauna-Proben (vergl. Kapitel 4.1.1.2.).

2.6.1. Sedimentcharakteristika

In dieser Untersuchung wurden die Korngrößen der Sedimentpartikel aus den vier Schwammproben und den entsprechenden Kontrollproben analysiert. Da die Korngröße möglichst aus den selben Proben wie die Meiofaunadaten analysiert werden sollte, standen für die Korngrößenanalyse allerdings nur Sedimente $\geq 32 \mu\text{m}$ zur Verfügung. Um den Silt- ($63 - 4 \mu\text{m}$) und Ton-Anteil ($< 4 \mu\text{m}$) des Sediments im Probennahmegebiet abschätzen zu können, wurde eine Sedimentprobe des Jahres 2002 aus dem Untersuchungsgebiet Hausgarten-Süd ($78^\circ 45' \text{ N}$ und $4^\circ 52' \text{ O}$) als Referenzprobe für die Fraktion $\leq 32 \mu\text{m}$ analysiert.

Die Proben wurden auf einem Siebsatz sukzessiv kleiner werdender Maschenweite (500, 250, 125, $63 \mu\text{m}$) gespült. Jede einzelne Fraktion wurde getrocknet und gewogen. Die Fraktion $< 63 \mu\text{m}$ (Silt und Ton) kann grundsätzlich nicht effektiv über Siebe getrennt werden. Ton- und Siltgehalt wurden deshalb nach der Atterberg-Methode (Atterberg 1911) separiert. Dabei nutzt man das Stoke'sche Gesetz (zitiert in Hahn 1987). Es beschreibt die Zeit, die ein Partikel mit einem bestimmten Korndurchmesser und einer bestimmten Dichte braucht, um durch eine Flüssigkeitssäule bestimmter Dichte und Viskosität abzusinken. Da die Tonpartikel länger in Suspension bleiben als die größeren und schweren Siltpartikel, können sie (bei 21°C und 50 cm Fallhöhe) nach ca. 20 Stunden abgesaugt werden. Dieser Vorgang wird bis zu 10x wiederholt, bis der gesamte Ton aus der Suspension entfernt ist. Die einzelnen Fraktionen können jetzt getrocknet und gewogen werden.

Die Gewichtsanteile der einzelnen Sedimentfraktionen betragen $< 1 \text{ g}$, daher konnten die Fraktionen nicht in einzelne Korngrößen aufgeteilt werden, sondern nur in einen Feinsand-, Silt- und Tonanteil. Trotzdem wurden der Sortierungskoeffizient und der Median (M_d) als statistisches Maß für die

Korngrößenverteilung abgeschätzt. Der Sortierungskoeffizient wurde als Quartilwert der Phi-Skala berechnet (vergl. 1996):

$$QDa = 0,5 (\Phi_{75} - \Phi_{25}),$$

wobei Φ_{75} bzw. Φ_{25} der Äquivalentkorn Durchmesser ist, bei dem 75% bzw. 25% der Teilchen \leq als der betreffende Durchmesser sind. Ein Sortierungsmaß sollte idealerweise ein breites Spektrum an vorhandenen Korngrößen umfassen. Ein Maß für die Streuung der Korngrößen ist die graphische Standardabweichung σ_1 , welche die 5- bzw. 95%-Werte der Häufigkeitsverteilung benutzt, um eine Streuung zu definieren (Tucker 1996). In den am besten sortierten Sedimenten überwiegt eine einzige Korngröße und diese Sedimente haben niedrige σ_1 -Werte (vergl. Tab. 2.6).

Tab. 2.6: Sortierungsgrad (σ_1) als Maß für die Sortierung des Sediments (vergl. Tucker 1996).

Sortierungsgrad (σ_1)

< 0,35	sehr gut
0,35 - 0,50	gut
0,50 - 0,70	mäßig gut
0,70 - 1,00	mäßig
1,0 - 2,0	schlecht
2,0 - 4,0	sehr schlecht
> 4,0	extrem schlecht

Der Medianwert (M_d) ist der „mittelste“ Wert der Korngrößenverteilung, das bedeutet, eine Hälfte der Körner ist gröber und die andere feiner als der Mediandurchmesser. Bei unimodalen Sedimenten kann er aus der 50%-Linie der Summenkurve abgeleitet werden (vergl. 1996):

$$M_d = \Phi_{50},$$

wobei M_d der Median und Φ_{50} der Äquivalentdurchmesser der Phi-Skala ist (die Korngröße, bei der 50% der Körner \leq als der betreffende Durchmesser sind).

Da in dieser Untersuchung nur sehr wenige unterschiedliche Korngrößen erfasst werden konnten, war es nicht immer möglich, die Äquivalentdurchmesser Φ_{50} und Φ_{75} bzw. Φ_{25} zu bestimmen.

Deswegen wurden jeweils die Korngrößen in Φ -Graden bestimmt, die mit einem Prozentwert unter und mit einem Prozentwert über 50% oder 75% bzw. korrespondieren. Diese Werte wurden interpoliert, um den Median und den Sortierungskoeffizienten zu berechnen.

2.6.2. Nahrungsverfügbarkeit

Die Bestimmung sedimentgebundener pflanzlicher Pigmente soll der Abschätzung des Nahrungseintrags durch die Primärproduktion aus der euphotischen Zone des Pelagials dienen (Smetacek 1984). Die Pigment-Konzentrationen wurden bestimmt, um die Verfügbarkeit von Phytodetritus an unterschiedlichen Positionen um einen Schwamm (*Tentorium semisuberites*) herum zu quantifizieren und mit ungestörten Kontrollflächen zu vergleichen.

Für die Bestimmung der Pigment-Werte und deren kleinskaliger Verteilungsmuster um Schwämme wurden acht separate Sedimentkerne in unmittelbarer Nähe zu den Sedimentkernen für die Meiofauna-Analysen gezogen (Abb. 2.12). Die Sedimentkerne für die Bestimmung der Pigment-Konzentrationen liegen in Dezimeter-Abständen zueinander. Sedimentgebundenes Chlorophyll a und dessen Abbauprodukte (Phaeopigmente) wurde durch fluorometrische Messungen nach der Methode von Yentsch & Mentzel (1963) ermittelt. Die Gesamtheit der auf diese Weise gemessenen Pigmente bezeichnet man als chloroplastische Pigment-Äquivalente (*Chloroplastic Pigment Equivalents*, CPE, Thiel 1975b). Die fluorometrische Methode nutzt die Eigenschaft der Chlorophylle und eines Teils ihrer Abbauprodukte, Licht einer bestimmten Wellenlänge aufzunehmen und in energieärmerer Form als Fluoreszenz wieder abzugeben.

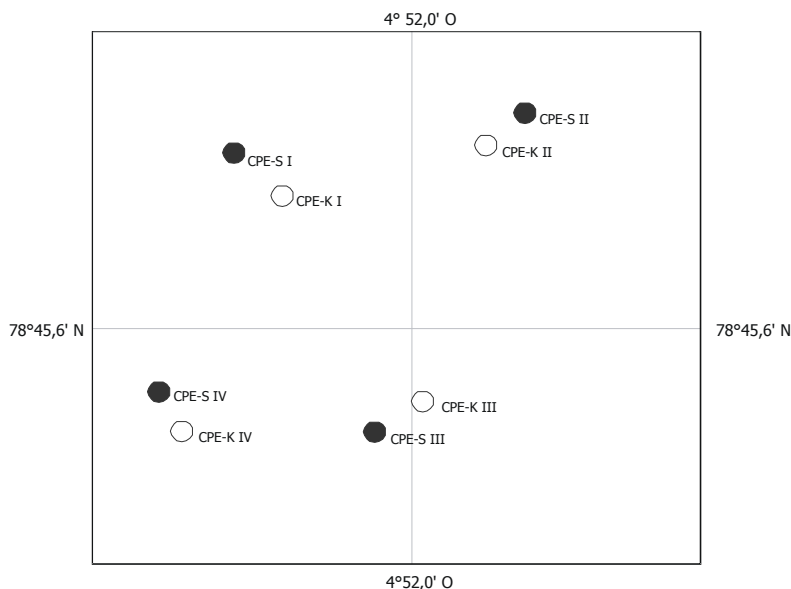


Abb. 2.12: Lage der vier Schwammkerne (● CPE-S I-IV) und der vier Kontrollkerne (○ CPE-K I-IV) für die Bestimmung des CPE-Bestimmungen.

2.6.3. Sauerstoffgehalt und Porosität

Die Sedimentation organischen Materials zum Meeresboden stellt eine wichtige Nahrungsgrundlage benthischen Lebens dar. Benthische Organismen nehmen diesen Kohlenstoff auf und wandeln ihn teilweise unter Sauerstoffverbrauch in Energie um. Der im Sediment-Porenwasser gelöste Sauerstoff wird dabei im Sediment verbraucht, während er aus dem Bodenwasser diffus nachgeliefert wird.

Aus der hoch auflösenden Messung von Sauerstoffgradienten lässt sich der aerobe Grundumsatz von organischem Kohlenstoff im Oberflächensediment berechnen und seine Eintragsmenge quantifizieren.

Im zentralen Hausgartengebiet (78° 45' N und 4° 46' O) wurden Sauerstoffprofile mit Hilfe eines *in situ* Mikro-Profilers (MIC) gemessen, der vom ROV über einer Meßlokation positioniert wurde (Sauter et al. 2002). Der Tiefsee-Profiler besteht aus einer Profil-Einheit, die mit maximal acht Mikrosensoren für O₂-, H₂S-, pH-Wert- und Widerstandsmessungen bestückt werden kann. Außerdem gehören zum System eine tiefseetaugliche Energieversorgung und Schaumstoffblöcke für die Gewichtskompensation (Sauter et al. 2002). Die Sauerstoff-Mikrosensoren sind in der Lage, vertikale Gradienten an der Sediment-Wasser-Grenzfläche mit einer Auflösung von bis zu 0,1 mm zu messen. Über einen speziellen Schalter am Micro-Profiler kann „VICTOR 6000“ eine Messung initiieren. Nach Beendigung eines Messprofils kann der MIC ohne vorheriges Auftauchen an weitere Meßlokationen transportiert und reaktiviert werden.

Zusätzlich zur Messung der Eindringtiefe von Sauerstoff wurde die Porosität aus *in situ* Widerstandsmessungen mit einer sogenannten „*resistivity*“-Probe berechnet. Die Porosität misst die Menge des vorhanden interstitiellen Raumes (Porenraum). Außerdem werden Flussraten und Haltekapazität für Flüssigkeiten und Gase sowie die Diffusion entscheidend von der Porosität bestimmt (Freitag 1999).

Für diese Untersuchung stehen Sauerstoffprofile und ein Porositätsprofil aus 2490 m Wassertiefe des Gebiets „Hausgarten“-Süd (ARK XVIII/1b) aus dem Jahr 2002 zur Verfügung (Sauter, unveröffentlichte Daten). Anhand der Sauerstoff- und Porositätsmessungen wurde der Sauerstoff-Fluss (F_{O₂}) durch die Sediment-Wasser Grenzschicht nach dem 1. Fick'schen Gesetz berechnet (Boudreau 1996):

$$F_{O_2} = -\Phi D_{O_2, Sed} \frac{d[O_2]}{dz} = -\Phi \frac{D_{O_2}^0}{\Phi f} \frac{d[O_2]}{dz} = \frac{D_{O_2}^0}{f} \frac{d[O_2]}{dz} \quad (1)$$

wobei F_{O₂} der Sauerstoff-Fluss, (D_{O₂}⁰) der molekulare Diffusions-Koeffizient von Sauerstoff, Φ die Porosität (Abb. 3.2) und f der Formationsfaktor sind. Die Berechnung des Formationsfaktors basiert auf den Widerstandsmessungen für die Porosität (siehe Sauter et al. 2001).

Der Konzentrationsgradient des Sauerstoffs an der Sediment-Wasser-Grenzfläche wurde berechnet, indem eine Exponentialfunktion an die Messwerte des Sauerstoffprofils angepasst wurde (vergl. Sauter et al. 2001):

$$[O_2] = a_1 + a_2 e^{-a_3 z} \quad (2)$$

Nach Sauter et al. (2001) fügt man die erste Ableitung der Gleichung (2) in die Gleichung (1) ein und erhält den diffusiven Sauerstoff-Fluß (F_{O_2}):

$$F_{O_2} = D_{O_2, \text{Sed}} a_1 a_2 e^{-a_3 z} \quad (3)$$

Der Sauerstoff-Fluss (F_{O_2}) kann mit Hilfe des modifizierten Redfield Quotienten ($O_2/C_{\text{org}} = 170/117$) in die Flussrate für remineralisierbaren organischen Kohlenstoff ($F_{C_{\text{org}}}$) umgewandelt werden (vergl. Sauter et al. 2001).

Außerdem wurde der prozentuale Wassergehalt des Sediments aus einem Sedimentkern der Beprobung von 2001 aus dem Gebiet Hausgarten Süd bestimmt. Dazu wurde das aschefreie Trockengewicht des Sediments vom Naßgewicht abgezogen. Die Gewichts Differenz wird als prozentualer Anteil des Naßvolumens des Sediments ausgedrückt. Diese Umweltparameter stammen aus anderen Proben bzw. sogar aus einem anderen Probennahmezeitraum als die Daten zur Meio- und Nematodenfauna. Damit können die Ergebnisse lediglich als Hintergrundparameter dienen, um eine grundsätzliche Vorstellung eines Sauerstoffgradienten in den Sedimenten aus dem „Hausgarten“-Gebiet zu bekommen (vergl. Kapitel 4.1.1.2.).

2.7. Methoden zur Datenauswertung

Die taxonomische Struktur der Meiofauna- und Nematoden-Gemeinschaft sowie funktionelle Gruppen der Nematoden und ihre räumliche Verteilung im Untersuchungsgebiet sind mittels verschiedener univariater und multivariater Indices und Statistik zusammengefasst und vergleichend für die Verteilung in den Schwammproben und den entsprechenden Kontrollen dargestellt.

Alle Diversitäts- und Ähnlichkeits-Indices sind, wenn nicht anders ausgewiesen, nach Formeln, wie in Krebs (1998), Legendre & Legendre (1998), Magurran (1988) und Zar (1996) angegeben, berechnet. Univariante statistische Analysen wurden mithilfe von STATISTICA Vers. 5.5 (StatSoft Inc. 2000) und StatView for Windows Vers. 5.0.1 (StatView 5.0.1. for Windows 1992-1998) berechnet. Für multivariate Analysen wurden die Programme PRIMER 5 Vers. 5.2.2 (Primer-e 2000) und JMP 5.0.1 a (JMP IN® 5.1 2003) verwendet. Für die Berechnung von Indices und die Korrektur von p-Werten wurde ein Excel Visual-Basic-Modul verwendet (Schroeder 2003).

2.7.1. Univariante Statistik: Statistische Maßzahlen und Parameter

2.7.1.1. Markante Punkte und Erwartungswerte von Werteverteilungen: Median und Konfidenzintervall

Der bekannteste markante „Punkt“ einer Verteilung von Werten ist das arithmetische Mittel (MW, \bar{x}) und ist deshalb die gebräuchlichste statistische Maßzahl zur Charakterisierung des zentralen Wertes einer Verteilung. Zusammen mit der Standardabweichung als Maß für die Streuung der Werte wurden diese statistischen Maßzahlen auch für die deskriptive Darstellung der Meiofauna- und Nematoden-Gemeinschaft in den einzelnen Sedimentkernen verwendet.

Allerdings wird das arithmetische Mittel durch Extremwerte stark beeinflusst. Im Gegensatz zum arithmetischen Mittelwert verändert sich der Median durch einzelne Extremwerte kaum. Der Median wurde deshalb zusammen mit seinem Konfidenzintervall zur Beschreibung der prozentualen Anteile einzelner Morphotypen der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen herangezogen.

Aus Stichproben ermittelte Kennzahlen sind grundsätzlich mit Fehlern behaftet, da man davon ausgehen kann, dass diese sich von den wahren Kennzahlen der Grundgesamtheit (μ) unterscheiden. Das Konfidenzintervall für den Median liefert einen Wertebereich für die mit einem gegebenen Wahrscheinlichkeitsniveau (z.B. 95%) zu erwartende Lage des „wahren“ (Grundgesamtheits-) Wertes.

Deswegen eignet sich das 95%-Konfidenzintervall für den Median, um signifikante Unterschiede in der prozentualen Verteilung der funktionellen Gruppen zwischen den Sedimentkernen zu ermitteln.

2.7.1.2. Konfidenzintervall und Median: Bootstrap-Methode

Um signifikante Unterschiede in der funktionalen Struktur der Nematoden-Gemeinschaft in den einzelnen Punktproben der Kontroll- und Schwammkerne zu ermitteln, wurde das 95%-Konfidenzintervall für den Median nach der Bootstrap-Methode berechnet (Efron 1982, Efron & Gong 1983).

Beim Bootstrap wird eine simulierte Stichprobe der Größe N erzeugt, indem die aktuellen Daten als eine diskrete multivariate Grundgesamtheit behandelt werden, indem jeder Beobachtungsvektor mit gleicher Häufigkeit auftritt. Die Bootstrap-Stichprobe wird durch zufälliges Ziehen mit Zurücklegen der Beobachtungsvektoren aus der aktuellen Datendatei erhalten. Dabei basiert die Bootstrap-Methode auf der Grundannahme, dass die Verteilung der Abschätzungen für einen Parameter, in diesem Fall der Median, den tatsächlichen Daten entspricht. Für die Bootstrap-Stichprobe kann man letztlich mit verschiedenen Methoden das 95%-Konfidenzintervall ermitteln (Dixon 1993, Efron & Gong 1983, Robertson 1991). Das Konfidenzintervall für den Median wurde direkt aus der Häufigkeitsverteilung der Bootstrap-Statistik über die Perzentil-Methode ermittelt. Dabei werden die Einzelwerte nach Größe sortiert. Die unterste Grenze des 95%-Konfidenzintervall ist dabei jener Wert unterhalb dessen 2,5% und die obere Grenze unterhalb derer 97,5% aller Bootstrap-Schätzungen liegen, so dass insgesamt 95% aller Bootstrap-Schätzungen innerhalb dieser beiden Werte liegen (Quinn & Keough 2002).

2.7.2. Indices

2.7.2.1. Variabilität der Meiofauna- und Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen: Variationskoeffizient (CV)

Eines der ältesten und gebräuchlichsten Maße für räumliche Verteilungsmuster ist das Verhältnis von Varianz und Mittelwert (s^2/\bar{x}) der lokalen Dichte von Organismen. Es reicht von 0 für gleichförmige Verteilungen über 1 für zufällige Verteilungsmuster bis zu seinem Maximum, dass mit der Gesamtanzahl der Organismen in einer Probe übereinstimmt (Krebs 1998). Werte > 1 zeigen dabei geklumpfte Verteilungsmuster an. Allerdings ist dieses Maß problematisch, da jegliche Transformation der Daten, das Verhältnis von Varianz zu Mittelwert verändert. Die Hochrechnung von Daten auf eine Fläche führt dabei häufig zu der fälschlichen Annahme von geklumpten Verteilungsmustern, so dass dieses Maß nur für Rohdaten verwendet werden sollte (Schroeder 2003). Da alle Daten dieser Untersuchung auf eine Fläche (10 cm^2) bezogen werden, ist die

Variabilität der Merkmalsparameter der Meiofauna- bzw. Nematoden-Gemeinschaft als das Verhältnis von Standardabweichung (s) zu Mittelwert (\bar{x}) im Variationskoeffizienten CV (s/\bar{x}) ausgedrückt (Elliot 1977). Dieses Maß ist unabhängig von der Probengröße und invariant gegenüber linearen Extrapolationen. Es kann allerdings keine Aussage zu der Art von räumlichen Verteilungsmustern der Organismen treffen.

2.7.2.2. Räumliche Verteilungsmuster der Meiofauna- und Nematoden-Gemeinschaft: Morisita-Index

Räumliche Verteilungsmuster von Organismen können aber mit dem Morisita Index für Verteilungen I_d getestet werden (Morisita 1962).

$$I_d = n \left[\frac{\sum x^2 - \sum x}{(\sum x)^2 - \sum x} \right]$$

wobei n = Anzahl der Proben
 $\sum x$ = Anzahl Organismen

Mit dem Morisita Index ist die Verteilung der Organismen bekannt und der Index testet die statistische Signifikanz nicht-zufälliger Verteilungsmuster (Krebs 1998). Smith-Gill (1975) hat den Morisita Index durch die Standardisierung in einer absoluten Skala von - 1 bis 1 vereinfacht. Es werden dabei nach der Berechnung des I_d die kritischen Werte M_u (gleichförmiger Morisita Index) und M_c (geklumpter Morisita Index) berechnet (Krebs 1998). Anhand dieser Werte kann der standardisierte Morisita Index I_p nach Formeln wie bei Krebs (1998) und Smith-Gill (1975) angegeben, berechnet werden (vergl. dazu auch Anmerkungen in Schroeder 2003):

-geklumpte Verteilungsmuster

$$\text{wenn } I_d \geq M_c > 1: \quad I_p = 0,5 + 0,5 * \left[\frac{I_d - M_c}{n - M_c} \right]$$

$$\text{wenn } M_c > I_d \geq 1: \quad I_p = 0,5 * \left[\frac{I_d - 1}{M_c - 1} \right]$$

-gleichförmige Verteilungsmuster

$$\text{wenn } 1 > I_d > M_u: \quad I_p = -0,5 * \left[\frac{I_d - 1}{M_u - 1} \right]$$

$$\text{wenn } 1 > M_u \geq I_d: \quad I_p = -0,5 + 0,5 * \left[\frac{I_d - M_u}{M_u} \right]$$

In dieser standardisierten Form zeigen I_p -Werte größer als 0,5 signifikant geklumpfte Verteilungen und Werte um 0 zufällige Verteilungsmuster an, während Werte kleiner als -0,5 eine signifikant gleichförmige Verteilung bedeuten (Krebs 1998).

2.7.3. Statistische Tests

2.7.3.1. Nichtparametrischer Test: Mann-Whitney U-Test

Die statistische Signifikanz von Unterschieden zwischen zwei Mittelwerten univariater Maße wurde mit dem U-Test (Mann & Whitney 1947) getestet. Die Interpretation des Tests ist im Wesentlichen identisch zu der des t-Tests für unabhängige Stichproben, mit dem Unterschied, dass der U-Test auf der Basis der Rangsummen und nicht der Mittelwerte berechnet wird. Der U-Test ist die mächtigste (oder sensitivste) nichtparametrische Alternative zum t-Test für unabhängige Stichproben. In manchen Fällen kann er sogar größere Macht besitzen, die Nullhypothese abzulehnen, als der t-Test (Zar 1996). In Stichproben größer 20 nähert sich die Stichprobenverteilung der U-Statistik schnell der Normalverteilung an (Siegel 1956). Für kleinere Stichproben berechnet der Test eine Wahrscheinlichkeit (die mit der entsprechenden U-Statistik verbunden ist), die auf der auf der Auszählung aller möglichen Werte von U (nicht korrigiert um verbundene Ränge) bei gegebener Anzahl von Beobachtungen in den beiden Stichproben basiert (Dinneen & Blakesley 1973). Die Berechnungen dieses Wahrscheinlichkeitswertes basiert also auf der Annahme unverbundener Ränge in den Daten. Diese Einschränkung führt normalerweise nur zu einer kleinen Unterschätzung der statistischen Signifikanz des entsprechenden Effektes (Siegel 1956).

2.7.3.2. Graphische Darstellung: Box&Whisker Plots

Box&Whisker Plots (McGill et al. 1978) wurden für den Vergleich von Individuendichte, Biomasse und Diversitätsmaßen der Meiofauna- und Nematoden-Gemeinschaft in den einzelnen Sedimentkernen verwendet.

Box&Whisker Plots ermöglichen den graphischen Vergleich mehrerer Stichprobengruppen anhand von Quartilen (Tukey 1977). Die Einzelwerte werden nach Größe sortiert. In der Form, die in dieser Untersuchung verwendet wurde, stellen sie den Median, das 1. und 3. Quartil und die Spannweite der Werte einschließlich der Extremwerte dar. Das 1. Quartil (Q1), der Median und das 3. Quartil (Q3) sind dann die Werte, unter denen jeweils 25%, 50% und 75% der Beobachtungen liegen. Der Vertrauensbereich (95%) ergibt sich aus der Standardabweichung des Medians. Überlappen sich die Vertrauensbereiche zweier Datenkollektive nicht, so sind die beiden Mediane signifikant verschieden. Der Nachbarwert ist der größte bzw. kleinste Beobachtungswert, der noch innerhalb der durch die Interquartildistanz vorgegebenen Grenze liegt. Extremwerte sind Werte, die mehr als 1,5 Mal die Interquartildistanz größer als das 75. Perzentil oder kleiner als 25. Perzentil sind (dargestellt als Punkte).

2.7.3.3. Spearman-Rang-Korrelation

Um die Beziehung zwischen der Nematoden-Gemeinschaft und Umweltfaktoren sowie zwischen Summenparametern und multivariater Gemeinschaftszusammensetzung zu beschreiben, wurde der unterschiedlich starke Zusammenhang zwischen verschiedenen Variablen numerisch als Korrelationskoeffizient ausgedrückt. Da die Berechnung des Korrelationskoeffizienten von der Verteilungsform der Werte abhängig ist und die meisten ökologischen Daten von der Normalverteilung abweichen, wurde als quantitatives Assoziationsmaß der Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman berechnet (Spearman 1904). Der Spearmansche Rangkorrelationskoeffizient (Spearmans R) kann im Prinzip als gewöhnlicher Pearsonscher Produkt-Moment-Korrelationskoeffizient (Pearsons r), d.h. im Sinne eines erklärten Streuungsanteils aufgefasst werden. Der Spearmansche Rangkorrelationskoeffizient R basiert jedoch auf der Differenz von Rangwerten. Die Werte zweier Variablen werden der Größe nach geordnet, wobei mehrfach auftretenden Werten entsprechend gemittelte Rangplätze zugeordnet werden. Der niedrigste vorkommende Wert erhält den Rangplatz 1, der zweitniedrigste Wert den Rangplatz 2 und so fort. Aufbauend auf diesen Rängen wird der Korrelationskoeffizient r nach Pearson berechnet. Detaillierte Erörterungen der Spearmanschen R-Statistik, ihrer Macht und Effizienz finden sich u.a. bei Gibbons (1985), Hays (1994) und Siegel & Castellan (1988).

2.7.3.4. Statistische Wahrscheinlichkeit: Bonferroni-Korrektur

Um eine irrtümliche Annahme signifikanter Korrelationen durch multiple Tests zu vermeiden, wurde die Fehlerwahrscheinlichkeit p mit der Bonferroni-Korrektur angepasst.

Statistische Tests produzieren generell Ergebnisse, in denen die Fehlerwahrscheinlichkeit p die Wahrscheinlichkeit angibt, die Nullhypothese fälschlicherweise abzulehnen. Die statistische Signifikanz eines Ergebnisses (p -Niveau) ist also ein Maß für den Grad an „Wahrheit“ des Ergebnisses (im Sinne von repräsentativ für die Grundgesamtheit). Ein p -Niveau von 0,05 besagt z. B., dass die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten eines „scheinbaren“ oder „falschen“ Zusammenhangs in einer Stichprobe 5% beträgt. Üblicherweise wird ein p -Niveau von 0,05 als „Grenzwert“ für das Fehlerniveau akzeptiert.

Bei der Durchführung mehrerer statistischer Signifikanztests mit den gleichen Daten erhöht sich die Fehlerwahrscheinlichkeit mit der Anzahl der Test. Insbesondere die α -Fehlerwahrscheinlichkeit kann in diesem Fall sehr viel größer als 5% sein. Eine einfache Methode, die Fehlerwahrscheinlichkeit der einzelnen Tests anzupassen, ist die Bonferroni-Korrektur der p -Werte. Die Bonferroni-Korrektur wird üblicherweise durch die Reduzierung des α -Niveaus auf α/n (n = Anzahl der durchgeführten Tests) durchgeführt (Krebs 1998, Sokal & Rohlf 1994).

2.7.3.5. Statistik in Kontingenztabellen: G-Test

Signifikante Unterschiede in der proportionalen Verteilung der Nematodenfauna über funktionelle Gruppen in den einzelnen Sedimentkernen wurden mithilfe mehrdimensionaler Kontingenztabellen unter Verwendung des G-Testes überprüft (Sokal & Rohlf 1994).

Kontingenztabellen bieten die Möglichkeit zur Untersuchung von Häufigkeiten für Beobachtungen, die zu verschiedenen Kategorien mehrerer Variablen gehören. Durch die Untersuchung dieser Häufigkeiten können Zusammenhänge zwischen den in Kontingenztabellen dargestellten Variablen identifiziert werden. Kontingenztabellen sollten nur für kategoriale (nominale) Variablen oder Variablen mit einer relativ geringen Anzahl verschiedener Werte verwendet werden.

Statistiken in Kontingenztabellen überprüfen die Zusammenhänge zwischen den kategorialen Variablen und beruhen auf der Tatsache, dass man die Häufigkeiten, die man erwarten würde, wenn es keinen Zusammenhang zwischen den Variablen geben würde, in Kontingenztabellen berechnen kann.

Pearsons *Chi*-Quadrat Test ist der am häufigsten verwendete Signifikanztest zwischen kategorialen Variablen. Der Wert für *Chi*-Quadrat und das zugehörige Signifikanzniveau hängen von der Gesamtzahl der Häufigkeiten und von der Anzahl der Zellen in der Tabelle ab. Die Voraussetzung bei der Verwendung des *Chi*-Quadrat-Tests (über die Zufallsauswahl der Stichproben hinaus) ist, dass erwartete Häufigkeiten nicht zu klein sein dürfen (Hays 1994).

Die generelle Formel für Pearsons *Chi*-Quadrat Test ist:

$$\chi^2 = \sum \frac{(O - E)^2}{E}$$

wobei O = beobachtete Häufigkeit in einer Zelle
 E = erwartet Häufigkeit unter Annahme der Nullhypothese

Immer häufiger werden allerdings G-Tests für die Statistik in Kontingenztabelle angewendet (Sokal & Rohlf 1994).

G-Tests sind Maximum-Likelihood *Chi*-Quadrat-Statistik Signifikanztests und überprüfen im Prinzip dieselbe Hypothese wie die Pearssonsche *Chi*-Quadrat Statistik, ihre Berechnung beruht jedoch auf der Maximum-Likelihood-Methode (Fisher 1922).

Die generelle Formel für G ist:

$$G = 2 \sum O * \ln(O / E)$$

wobei O = beobachtete Häufigkeit in einer Zelle
 E = erwartet Häufigkeit unter Annahme der Nullhypothese

Beide Statistiken berechnen erwartete Häufigkeiten und bei ausreichender Probengröße liegt in der Praxis der Wert für die ML *Chi*-Quadrat-Statistik in der Größenordnung der Pearsonschen *Chi*-Quadrat-Statistik (wenn die Nullhypothese = beobachtete Häufigkeiten resultieren aus der Zufallsbeprobung einer Verteilung mit gegebener erwarteter Häufigkeit).

Allerdings ist die Schätzung der theoretischen *Chi*-Quadrat Verteilung für den G-Test besser als für den Pearson *Chi*-Quadrat Test in Fällen, in denen für jede betrachtete Zelle gilt:

$$|O - E| > E$$

In diesen Fällen sollte immer der G-Test angewendet werden (Sokal & Rohlf 1994).

2.7.3.6. Varianzanalyse: ANOVA

Der Zweck der Varianzanalyse besteht darin, die Signifikanz von Mittelwertdifferenzen zu testen, indem Varianzen (Streuungen) analysiert werden. Die gesamte Streuung wird verschiedenen Quellen zugeordnet, die verschiedene Effekte im Design widerspiegeln. Man kann so die Inner-Gruppen-Streuung (innerhalb der Faktorstufen) mit den Zwischen-Gruppen-Streuungen (zwischen den Faktorstufen) vergleichen. Dabei ist die Nullhypothese, dass keine Mittelwertunterschiede zwischen den Gruppen (oder Faktorstufen) in der Grundgesamtheit bestehen. Die

Inner-Gruppen-Streuung also in etwa so groß wie die Zwischen-Gruppen-Streuung sein sollte.

Für die Analyse der Nematoden-Biomasse-Größen-Spektren (NBG) wurden eine mehrfaktorielle ANOVA (*Analysis of Variance*) durchgeführt und die Interaktionseffekte getestet. Dabei sind die abhängigen Variablen die gemessene Biomasse und die unabhängigen Variablen bzw. die Faktoren sind die Größenklassen und die Zugehörigkeit zu den Kontroll- oder Schwammkernen.

Damit kann die gesamte Varianz in vier Quellen zerlegt werden:

1. Fehlervarianz (innerhalb der Gruppen Kontroll- und Schwammkern)
2. Varianz aufgrund der Zugehörigkeit zu den Größenklassen
3. Varianz aufgrund der Zugehörigkeit zu den Gruppen Kontroll- bzw. Schwammkern
4. Varianz aufgrund der Wechselwirkungen oder Interaktionen zwischen den Faktoren Größenklasse und Kontroll- bzw. Schwammkern (Haupteffekt)

Im Gegensatz zu einfachen Zwei-Gruppen-Untersuchungen mittels t-Test kann in der ANOVA jeder einzelne Faktor getestet werden, während der Einfluß aller anderen Faktoren eliminiert wird. Damit ist die ANOVA im statistischen Sinne mächtiger als der einfache t-Test. Außerdem kann die ANOVA Interaktionseffekte bzw. Wechselwirkungen zwischen den Variablen aufdecken. Deshalb können mit der ANOVA nicht nur eine einfache Interaktion, also die Haupteffekte beschrieben werden, sondern auch Interaktionen höherer Ordnung, also die Modifizierung eines Effektes durch einen anderen Effekt.

Um die die statistische Signifikanz zwischen den Gruppenmittelwerten im Rahmen der Varianzanalyse zu testen, wurde der Tukey-HSD-Test (multipler Vergleichstest oder Post-Hoc-Test) durchgeführt. Dieser Test ist konservativer als der Fisher-LSD-Test, aber nicht so konservativ wie der Scheffe-Test (für eine detaillierte Erläuterung verschiedener Post-Hoc-Tests siehe Winer et al. 1991).

2.7.4. Multivariate Gemeinschaftsanalyse

Zum Vergleich der Gemeinschaftsstruktur in den Kontroll- und Schwammkernen wurden multivariate Verfahren benutzt. Um den Einfluß dominanter Arten zu reduzieren und Datenreihen vergleichen zu können, sind alle Daten 4. Wurzel transformiert worden. Anhand der Abundanzwerte wurde für die Meiofauna insgesamt und die Nematoden-Gemeinschaft eine Bray Curtis-Ähnlichkeitsmatrix erstellt, die als Grundlage für die ANOSIM und die MDS-Analyse dient (Bray & Curtis 1957). Für die Korrelation der Umweltparameter mit den Daten der Nematodenfauna wurde eine Euklidische Distanzmatrix mit normalisierten Daten für die Umweltparameter erstellt.

2.7.4.1. Bray-Curtis Ähnlichkeitskoeffizient

Der Vorteil des Bray-Curtis Koeffizienten liegt gegenüber anderen Distanzmaßen darin, dass er Nullwerte nicht als Ähnlichkeit berechnet. Die Transformation der Daten gewichtet den Einfluß häufiger Arten weniger stark, so dass die Ähnlichkeiten innerhalb der multivariaten Gemeinschaftsstruktur nicht nur auf sehr häufigen Arten beruhen, sondern auch weniger häufige Arten berücksichtigt werden. Da in den Nematoden-Gemeinschaft der Sedimentkerne Arten häufig nur durch Einzelindividuen repräsentiert werden, wurden die Daten 4. Wurzel transformiert, die diesen Effekt noch verstärkt und nicht nur mittelhäufige Arten stärker bewertet (Quadratwurzel transformierte Daten), sondern auch seltene Arten berücksichtigt.

2.7.4.2. Euklidisches Distanzmaß

Das Euklidische Distanzmaß ist generell nicht gut für die Analyse von Arten-Stationsdaten mit vielen Null-Werten geeignet und eher für die multivariate Analyse von z. B. Umweltparametern zugeschnitten. Es wird entweder in seiner einfachen Form oder nach vorheriger Normalisierung der Daten angewendet. Da keine Informationen vorliegen, wie die unterschiedlichen Dimensionen bzw. Einheiten von Umweltparametern gewichtet werden sollen, werden die Differenzen innerhalb der Daten normalisiert, bevor die Euklidische Distanz berechnet wird. Bei der Normalisierung werden die Differenzen skaliert, so dass die größte Differenz auf 1 gesetzt wird. Dabei ist zu beachten, dass das Ergebnis der Distanzmatrix genau gegenteilig zur Bray-Curtis Ähnlichkeitsmatrix ist (hohe Ähnlichkeit = geringe Distanz).

2.7.4.3. MDS-Diagramme

MDS (*Nonmetric Multidimensional Scaling*) ist ein Ordinationsverfahren (Kruskal 1964), das im Gegensatz zur Hauptkomponenten- und Faktorenanalyse keine Voraussetzungen bezüglich Verteilung und Linearität der Daten erfordert (Clarke & Warwick 1994). MDS-Diagramme visualisieren paarweise (Un-)Ähnlichkeiten zwischen Proben geometrisch in zwei Dimensionen. Dabei präsentiert das MDS-Diagramm soviel Informationen aus der zugrunde liegenden Assoziationsmatrix wie es in der reduzierten Anzahl von Dimensionen möglich ist. Die statistische Güte dieser Darstellung wird durch den errechneten „Stress-Wert“ dokumentiert. Je niedriger dieser Wert desto besser die Darstellung. „Stress-Werte“ $< 0,1$ entsprechen einer guten Ordination mit geringem Potential für Fehlinterpretationen, während Werte $< 0,2$ immer noch brauchbare Interpretationsmöglichkeiten bieten. Hohe „Stress-Werte“ ($> 0,2$) deuten auf eine höhere Dimensionalität der Werte hin (Clarke & Warwick 2001b) und sind typisch für Probensätze, die keine klare Struktur zeigen (Rumohr et al. 2001).

2.7.4.4. Multivariate Gemeinschaftsunterschiede: ANOSIM-Analyse

Die statistische Signifikanz multivariater Unterschiede zwischen den Kontroll- und Schwammkernen wurde mit der ANOSIM-Prozedur (*Analysis of Similarity*) getestet, einem Permutationstest der auf Clarkes R Statistik basiert (Clarke & Warwick 2001b). Clarkes R ist ein Maß für das Verhältnis zwischen der mittleren Rangähnlichkeit innerhalb der zu vergleichenden Gruppen (innere Ähnlichkeit, \bar{r}_W) und der Ähnlichkeit zwischen den Gruppen (äußerliche Ähnlichkeit, \bar{r}_B):

$$R = \frac{\bar{r}_B - \bar{r}_W}{M / 2}$$

mit $M = \frac{n(n-1)}{2}$ der Anzahl von Ähnlichkeitsrängen im Test

wobei \bar{r}_B = mittlere Rangähnlichkeit zwischen Gruppen
 \bar{r}_W = mittlere Rangähnlichkeit innerhalb jeder Gruppe
M = Anzahl Ähnlichkeitsränge

Bei $R = 1$ sind alle paarweisen Ähnlichkeiten innerhalb der Gruppen größer als die zwischen Proben aus verschiedenen Gruppen, bei $R = 0$ sind die Ähnlichkeiten zwischen und innerhalb der Gruppen durchschnittlich gleich. Hohe negative Werte von R treten auf, wenn eine oder beide Gruppen Ausreißer enthalten und sind ein Anzeichen, die Homogenität der Proben zu überprüfen (Chapman & Underwood 1999). Da R zwar klein, aber dennoch signifikant von 0 verschieden sein kann (bei genügend vielen Proben), gibt p die

Irrtumswahrscheinlichkeit an, mit der die Nullhypothese ($R = 0$) verworfen wird (ermittelt durch einen Permutationstest, Clarke & Warwick 2001b). Die Punktproben bzw. Sedimentkerne sind klar voneinander zu unterscheiden, wenn $R > 0,75$. Bei Werten für $R > 0,5$ gibt es einige Übereinstimmungen zwischen den untersuchten Gruppen, eine Trennung ist aber noch immer möglich. Während sich die Gruppen bei R -Werten $< 0,25$ nicht mehr trennen lassen (Clarke & Gorley 2001).

2.7.4.5. Einfluß von Arten auf die Ähnlichkeit: SIMPER-Analyse

Wird die Nullhypothese der ANOSIM-Analyse zurückgewiesen, so können jene Arten oder Gattungen, die für die paarweisen Unterschiede zwischen den Gruppen verantwortlich sind, durch die SIMPER-Analyse (*Similarity of Percentage*) ermittelt werden.

Die SIMPER Analyse berechnet die Anteile der einzelnen Arten (oder Gattungen) an der mittleren Ähnlichkeit innerhalb der Gruppen bzw. die mittlere Unähnlichkeit zwischen den Gruppen (Clarke & Gorley 2001). Die relevanten Informationen über die multivariate Gemeinschaftsstruktur sind dabei in einer Abundanzmatrix enthalten, in PRIMER ist dies nur für den Bray-Curtis Koeffizienten implementiert (Clarke & Gorley 2001). Diese Prozedur wäre aber grundsätzlich auf alle additiven Ähnlichkeitsmaße anwendbar.

2.7.5. Traditionelle Diversitätsmaße

Abgesehen von rein quantitativen Beschreibungen wie Organismendichte und Biomasse, sind Diversitätsmaße im weiteren Sinn verbreitete Parameter zur Beschreibung von biologischen Gemeinschaften. Diese beinhalten Artenanzahl, Äquitäts- oder Dominanz-Indices und verschiedene „Diversitäts“-Indices, die die Aspekte Artenreichtum und Äquität vereinen. In dieser Untersuchung wurde eine Kombination dieser Maße auf Art- und Gattungsebene benutzt, um die relevanten Informationen über die numerische Gemeinschaftszusammensetzung der Meio- und insbesondere der Nematodenfauna zusammenzufassen.

2.7.5.1. Standardisierung der Daten

Für einige Diversitäts-Parameter zur Ermittlung unterschiedlicher Gemeinschaftsstrukturen der Nematodenfauna in den Kontroll- und Schwammkernen wurden die Daten z-standardisiert. Die einzelnen Sedimentkerne unterscheiden sich, vor allem aufgrund der verschiedenen Probennahmestellen *per se* voneinander, unabhängig davon, ob es sich um Kontroll- oder Schwammkerne handelt. Die Standardisierung der Daten soll bewirken, dass tatsächlich nur der Effekt Zugehörigkeit zu Kontroll- oder

Schwammkernen betrachtet wird und der zusätzliche Effekt der Zugehörigkeit zu unterschiedlichen Sedimentkernen ausgeschlossen wird.

Die z-Standardisierung der Proben bewirkt, dass die absoluten Häufigkeiten der Arten vernachlässigt werden und nur die Unterschiede zwischen den Häufigkeiten der Arten berücksichtigt werden:

$$z = \frac{(x - \bar{x})}{s}$$

wobei x = Anzahl Individuen
 \bar{x} = Mittelwert
 s = Standardabweichung

Durch die z-Standardisierung bekommen die Daten den Mittelwert 0 und eine Standardabweichung (und Varianz) von 1.

Die betrachteten Einheiten sind damit Standardabweichungen und somit unabhängig von der Varianz der (Arten-)Anzahlen in den einzelnen Sedimentkernen. Damit wird eine Unabhängigkeit der betrachteten Daten von den absoluten Häufigkeiten (und der Abhängigkeit der Varianz von der Probengröße) in den Sedimentkernen erreicht.

2.7.5.2. Artenzahl und Artenreichtum

Der einfachste Aspekt von Diversität ist die Artenzahl, die in einer Gemeinschaft vorkommt (S). Allerdings ist die gesamte Artenzahl einer Gemeinschaft in der Regel nicht bestimmbar, da die Anzahl Arten, die gefunden wird, stark abhängig von der Probengröße ist. Angaben zur Artenzahl sollten sich also immer auf die entsprechende Probengröße beziehen. In dieser Untersuchung werden entsprechende Angaben deswegen immer auf eine Fläche bezogen (10 cm²) und als Artendichte (oder Gattungsdichte) angegeben.

Unter Berücksichtigung der Beziehung von Artenzahl und Probengröße wurde von Sander (1968) die erwartete Anzahl Arten für eine gegebene (kleinere) Anzahl Organismen einer Zufallsauswahl aus vorhandenen Proben als $E(S_n)$ berechnet.

Die korrigierte Formel für diese „rarefaction“ Methode wurde von Hurlbert (1971) entwickelt:

$$E(S_n) = \sum_i \left[1 - \frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right]$$

wobei N = Gesamtanzahl von Organismen
 N_i = Anzahl Organismen pro Art
 n = Anzahl Organismen, die für die Standardisierung gewählt wird
 $(n \leq N)$

In diesem Fall ist die Anzahl Arten auf die Anzahl Organismen bezogen und wird als Artenreichtum bezeichnet (Gotelli & Colwell 2001). Die „rarefaction“ Methode geht von einer zufälligen räumlichen Verteilung der Organismen aus. In der Realität haben die meisten Arten aber geklumpfte Verteilungsmuster und es bestehen sowohl positive als auch negative Assoziationen zwischen verschiedenen Arten. Je stärker diese Verteilungsmuster von der Vorgabe der „rarefaction“ Methode (zufällige Verteilung) abweichen, desto eher wird die Anzahl Arten überschätzt (Krebs 1998).

2.7.5.3. Äquität

Äquitäts-Indices fassen die Dominanzstruktur einer Gemeinschaft zusammen. Höchste Äquität oder Gleichverteilung der Arten in einer Gemeinschaft ist erreicht, wenn alle Arten in gleicher Dichte vorkommen. Je höher die numerische Dominanz einzelner Arten, desto niedriger ist die Äquität. Das am häufigsten verwendete Maß für die Äquität von biologischen Gemeinschaften ist Pielous Äquitäts-Index J' (Pielou 1966):

$$J' = \frac{H'}{H_{\max}} = \frac{H'}{\log_2(S)}$$

wobei H' = beobachtete Heterogenität
 H_{\max} = maximale Heterogenität
 S = Anzahl Arten

Es gibt Untersuchungen, in denen andere Indices empfohlen werden (vergl. Smith & Wilson 1996). Ein Vergleich mit realen Daten zwischen der Abhängigkeit von der Probengröße und der daraus resultierenden Variabilität verschiedener Äquitäts-Indices identifiziert Pielous J' jedoch als das am wenigsten variabelste Maß (Schroeder 2003).

2.7.5.4. Heterogenität

Das Konzept der Heterogenität einer Gemeinschaftsstruktur vereint Aspekte von Artenreichtum und Äquität in einem einzelnen Diversitätsmaß. Der Shannon-Wiener Index (Shannon & Weaver 1963) misst die Ungewissheit der Artzugehörigkeit, wenn ein Organismus aus der entsprechenden Gemeinschaft zusätzlich ausgewählt wird (in Einheiten pro Organismus).

$$H' = \sum_i p_i \log_2(p_i)$$

wobei $p_i = n_i/N$
 n_i = Individuendichte von Art i
 N = Gesamtanzahl Organismen

In der Theorie kann H' sehr hohe Werte annehmen, überschreitet aber in biologischen Gemeinschaften offensichtlich nie einen Wert von 5,0 (Krebs 1998).

Obwohl einige Autoren andere Indices vorschlagen (Hurlbert 1971, Hill 1973, Krebs 1998), sollte die Wahl des Index von der Interpretierbarkeit der Daten abhängen.

Auch hier identifiziert ein Vergleich mit realen Daten zwischen der Abhängigkeit von der Probengröße und der daraus resultierenden Variabilität verschiedener Diversitäts-Indices H' als das am wenigsten variabelste Maß (Schroeder 2003).

2.7.6. Diversitätsmaße auf taxonomischer Basis

Der übliche Ansatz, die Artendiversität eines Lebensraumes zu untersuchen, ist die Beschreibung der Artenvielfalt oder die Verteilung der Individuen auf einzelne Arten bzw. die Kombination dieser Aspekte. Aus diesem Ansatz leiten sich die klassischen Diversitätsmaße ab (s.o.). Es gibt jedoch neuere Ansätze von Warwick & Clarke (1995), die die Struktur der Verwandtschaftsbeziehungen der Arten in einem Untersuchungsgebiet als Diversitätsmaß beinhalten. Hieraus ergibt sich eine völlig eigenständige Gruppe von Indices: Diversitätsmaße auf taxonomischer Basis. Vor allem die **Average Taxonomic Distinctness** (AvTD, Δ^+) aber auch die **Variation in Taxonomic Distinctness** (VarTD, Λ^+) finden im marinen Bereich immer stärkere Verbreitung.

Für die Beschreibung der Diversität der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen wurde die durchschnittliche taxonomische Distanz (Average Taxonomic Distinctness AvTD, Δ^+) und die Varianz dieser Distanz (Variation in Taxonomic Distinctness VarTD, Λ^+) innerhalb der Artenliste jeder Punktprobe überprüft.

Warwick & Clarke definierten diese Diversitätsmaße 1995 und greifen damit einige Probleme auf, die mit dem Artenreichtum als Diversitätsmaß und

anderen Diversitäts-Indices verbunden sind (vergl. Clarke & Warwick 2001b). Diese Maße basieren nicht nur auf der Individuendichte von Arten (x_i , als Anzahl Individuen i in einer Probe) sondern auch auf paarweisen **taxonomischen Distanzen** (ω_{ij}) zwischen jedem Individuenpaar über den systematischen Stammbaum.

2.7.6.1. Durchschnittliche taxonomische Distanz (AvTD)

Clarke & Warwick (1999) nehmen dabei eine einfache lineare Skalierung an, wobei die größte Anzahl von Schritten in einem taxonomischen Stammbaum (zwei Arten mit größter taxonomischer Distanz) auf $\omega = 100$ gesetzt wird. Damit wird die durchschnittliche taxonomische Diversität Δ als die durchschnittliche taxonomische Distanz zwischen jedem Individuenpaar in einer Probe interpretiert oder anders formuliert als die erwartete Verzweigungslänge in einem Stammbaum zwischen zwei zufällig ausgewählten Individuen. Δ ist damit eine Form des Simpson Diversitäts-Index, der definiert ist als die Möglichkeit, dass zwei zufällig aus einer Probe ausgewählte Individuen derselben Art angehören (Simpson 1949). Δ kann als Erweiterung des Simpson Index angesehen werden, mit einer Verzweigungslänge von entweder $\omega = 0$ (dieselben Arten) oder $\omega = 100$ (verschiedene Arten) zu einer feineren Skalierung mit dazwischen liegenden Werten ($0 =$ dieselbe Art, $20 =$ verschiedene Arten in derselben Gattung, $40 =$ verschiedene Gattungen in derselben Familie etc.).

Um den Dominanzeffekt einzelner Arten in der Abundanzverteilung zu reduzieren und ein Maß zu erhalten, dass mehr oder weniger nur die hierarchische Taxonomiestruktur widerspiegelt, dividieren Warwick & Clarke (1995) Δ durch den Simpson-Index und erhalten damit ein Maß, dass die durchschnittlichen taxonomischen Unterschiede (AvTD, Δ^+) in einer Artenliste anzeigt.

$$\Delta^+ = [\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}] / [S(S-1)/2]$$

wobei S = die Anzahl Arten pro Probe
 $i;j$ = Paarung der Arten i und j

Damit ist die durchschnittliche taxonomische Distanz (Δ^+) in einer Artenliste unabhängig von allen Artpaarungen in dieser Liste. Δ^+ spiegelt keine quantitativen Daten wider, sondern Präsenz/Absenz-Daten von Arten in einer Artenliste und definiert Biodiversität als durchschnittlichen taxonomischen Umfang einer Probe.

Clarke & Warwick (1998a) zeigen außerdem, dass das Diversitätsmaß Δ^+ (AvTD) unabhängig von der Anzahl Arten (als Mittelwert) in einer Probe ist.

2.7.6.2. Varianz der durchschnittlichen taxonomischen Distanz (VarTD)

Artenlisten, in denen einheitliche, nicht allzu große taxonomische Distanzen zwischen einzelnen Artenpaaren liegen, können im Vergleich zu Artenlisten mit einer ungleichmäßigeren Skala von kurzen und langen Distanzen denselben durchschnittlichen taxonomischen Umfang haben. Das Diversitätsmaß Δ^+ zeigt dann dieselben Werte für beide Artenlisten an, obwohl sie sich in ihrer taxonomischen Hierarchiestruktur unterscheiden. Das Diversitätsmaß Λ^+ (VarTD) fasst diese Variabilität der taxonomischen Distanzen zusammen (Clarke & Warwick 2001a), wobei es die Varianz der taxonomischen Distanzen $\{\omega_{ij}\}$ zwischen jedem Artenpaar i und j um ihren Mittelwert Δ^+ angibt:

$$\Lambda^+ = [\sum\sum_{i<j} (\omega_{ij} - \Delta^+)^2] / [S(S-1)/2]$$

Damit hat das Diversitätsmaß VarTD (Λ^+) das Potential, Unterschiede in der taxonomischen Struktur von Gemeinschaften zu identifizieren, die z.B. daraus resultieren, dass einige Gattungen sehr artenreich sind, während andere Taxa nur durch eine (oder sehr wenige) Arten repräsentiert werden. In diesem Fall würde die taxonomische Distanz (Δ^+) unverändert bleiben, während die Varianz der taxonomischen Distanz (Λ^+) stark ansteigen würde (Clarke & Warwick 2001a).

Auch das Diversitätsmaß Λ^+ (VarTD) ist unabhängig von der Probengröße. Außerdem transportiert Λ^+ Informationen über die taxonomische Struktur von Artenlisten, die unabhängig von Δ^+ zu interpretieren sind, was in einem bivariaten Ansatz deutlich wird (Clarke & Warwick 2001b, s.u.).

2.7.6.3. Arteninventar-Listen

Die Konstruktion von taxonomischen Distanzmaßen aus Artenlisten ermöglicht es außerdem, taxonomische Distanzmaße auf ihre Abweichung von der „erwarteten“ taxonomischen Distanz zu testen. Dazu ist eine „Master“-Liste nötig, die die taxonomischen Grenzen festlegt und das Arteninventar der Region oder des biogeographischen Gebietes enthält, aus der die betrachteten Arten an einer Probennahmestelle entnommen wurden. Der entscheidende Punkt dabei ist, dass sich die durchschnittliche taxonomische Distanz (AvTD) einer zufällig ausgewählten Teilliste nicht von dem AvTD-Wert der „Master“-Liste (als Mittelwert) unterscheidet (Clarke & Warwick 1998a). Damit können verschiedene Lokalitäten, die mit unterschiedlichem Probennahmeerfolg beprobt wurden, verglichen werden, sowohl untereinander als auch mit Δ^+ des Gesamt-Arteninventars. Letzteres ist der „erwartete Wert“ für die durchschnittliche taxonomische Distanz einer definierten Faunagruppe. Vergleichsweise niedrigere AvTD-Level für eine Lokalität oder zu einem bestimmten Zeitpunkt könnten somit als ein Verlust von Biodiversität interpretiert werden (Clarke & Warwick 2001b).

2.7.6.4. Bivariate Analyse von AvTD (Δ^+) und VarTD (Λ^+)

Die Betrachtung von Gemeinschaften unter dem Aspekt der taxonomischen Distanz (AvTD) oder der Varianz der taxonomischen Distanzen (VarTD) konzentriert sich allerdings nur auf einen einzelnen Index. Ein bivariater Ansatz, der die Δ^+ - und Λ^+ -Werte einer Gemeinschaft zusammen betrachtet, setzt die beobachteten Ergebnisse realer Daten und die erwarteten Ergebnisse des Gesamt-Arteninventars in Beziehung zueinander.

In dieser Untersuchung wurde diese Beziehung anhand von „Ellipsen“-Diagrammen für die Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen dargestellt.

Diese Diagramme zeigen bivariate Äquivalente von univariaten 95%-Konfidenzgrenzen, nämlich 95%-Konfidenzregionen („Ellipsen“), in die 95% der simulierten Werte fallen. Clarke & Warwick (2001b) sehen eine Ellipse als adäquate Beschreibung einer angepassten bivariaten Normalverteilung aus einzeln transformierten Skalen für Δ^+ und Λ^+ . Für verschieden lange Artenlisten (Teillisten) in den einzelnen Punktproben der Kontroll- und Schwammkerne werden jeweils unterschiedliche Konfidenzregionen (Ellipsen) konstruiert bzw. für eine Skala von Werten für m (Anzahl Arten pro Artenliste), die der beobachteten Länge der Artenliste in den Kontroll- bzw. Schwammkernen entspricht. Eine detaillierte Beschreibung der Konstruktion von Konfidenzregionen („Ellipsen“) geben Clarke & Warwick (2001b)

2.7.7. Graphische Darstellung der unterschiedlichen Gemeinschaftsstruktur in den Kontroll- und Schwammkernen

Die graphische Darstellung von Verteilungsmustern der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen anhand von Abundanz-Biomasse-Kurven soll den Einfluß der biogenen Struktur „Schwamm“ als biologischen „Stressfaktor“ untersuchen.

Diese Methode stellt ein Mittelglied zwischen einer univariaten Zusammenfassung und multivariaten Analysen dar und ermöglichen die Auskopplung allgemeiner Eigenschaften der Gemeinschaftsstruktur, die nicht im Zusammenhang mit speziellen Taxa der Gemeinschaft stehen.

2.7.7.1. k-Dominanz Kurven: ABC-Kurven (*Abundance Biomass Curves*)

Abgestufte Abundanz(Dominanz)-Kurven basieren auf der abnehmenden Rangfolge von Arten (oder höherer Taxa) in Abhängigkeit ihrer Dominanz anhand von Biomasse- und Abundanzwerten. Die ABC-Methode, wie ursprünglich von Warwick (1986) beschrieben, zeigt separate k-Dominanz Kurven (Lambhead et al. 1983) für die Individuendichte und Biomasse von Arten in demselben Diagramm. Die Arten werden in der Rangfolge ihrer Dominanz anhand von Biomasse und Abundanz auf der x-Achse (logarithmische Skala) gegen die prozentuale Dominanz innerhalb der Gemeinschaft auf der y-Achse (kumulative Skala) dargestellt. In ungestörten Gemeinschaften wird die Biomasseverteilung von einer oder wenigen Arten dominiert, die durch relativ wenige Individuen repräsentiert werden und deswegen nicht numerisch dominant sind. In diesem Fall liegt die Dominanz-Kurve für die Biomasse in ganzer Länge über der Dominanz-Kurve für die Abundanz. Bei moderaten Störungen verschwinden die großen kompetitiv dominanten Individuen weitgehend und das Ungleichgewicht in der Individuengröße zwischen numerisch dominanten und die Biomasseverteilung dominierenden Arten wird geringer. Dann liegen die Abundanz- und die Biomassekurve nah beieinander und können sich ein oder mehrere Male überkreuzen. Wird die Störung durch z.B. anthropogenen Einfluß stärker, wird die benthische Gemeinschaft zunehmend von einer oder wenigen opportunistischen Arten dominiert. Da diese Arten in der Regel aus kleinen Individuen bestehen, sind sie zwar numerische dominant, aber dominieren nicht die Biomasseverteilung. Infolgedessen liegt die Abundanzkurve in ganzer Länge über der Biomassekurve (Clarke & Warwick 2001b).

Warwicks (1986) Hypothese, den Einfluß von Störungen auf eine Gemeinschaft an der Beziehung zwischen der Dominanzstruktur in der Biomasseverteilung und Individuendichte von Arten zu beschreiben, ist unidirektional und deswegen gut für die Zusammenfassung dieser Beziehung in einem statistischen Maß geeignet (Clarke & Warwick 2001b). Clarke (1990) beschreibt diese Beziehung mit der W-Statistik (W für Warwick). Die W-Statistik misst das Ausmaß, in dem

die Biomasse-Kurve über der Abundanz-Kurve liegt und ermöglicht es, Proben mit unterschiedlichen Anzahlen von Arten miteinander zu vergleichen:

$$W = \sum_{i=1}^S (B_i - A_i) / [50(S-1)]$$

wobei B = Biomasse
 A = Abundanz
 i = Rangplatz einer Art

W kann Werte zwischen -1 und 1 annehmen. W nähert sich 1 an, wenn die Individuen gleichmäßig über die Artenverteilt sind, aber die Biomasse von einer Art dominiert wird. Im umgekehrten Fall nähert der Wert für W sich -1 an. Je kleiner W desto ähnlicher sind sich die Kurven ($\sum (B_i - A_i) \sim 0$), positive W-Werte ($\sum (B_i - A_i) > 0$) deuten auf eine ungestörte und negative W-Werte ($\sum (B_i - A_i) < 0$) auf eine gestörte Gemeinschaft (Clarke & Warwick 2001b).

2.7.7.2. Geometrische Abundanzklassen: Arten-Rang-Relation

Gray & Pearson (1982) empfehlen die graphische Darstellung der Anzahl Arten in geometrischen x^2 -Klassen als Mittel, die Effekte anthropogener Einflüsse als Stressfaktor für biologische Gemeinschaften zu untersuchen. Diese Diagramme stellen die Anzahl Arten, die durch ein Individuum pro Probe (Klasse 1), 2-3 Individuen (Klasse 2), 4-7 Individuen (Klasse 3) usw. repräsentiert werden als Arten-Rang-Relation dar. In ungestörten Gebieten finden sich viele individuenarme Arten und der Kurvenverlauf des Diagramms ist flach mit einem linksgerichteten Maximum (kleine geometrische Klassen). In Gemeinschaften mit erhöhtem Stresslevel (durch z.B. anthropogenen Einfluß) finden sich weniger individuenarme Arten und die höhere Dominanz von individuenreichen Arten bewirkt, dass die höheren geometrischen Klassen stärker repräsentiert sind. Der Kurvenverlauf wird dann unregelmäßiger bzw. nimmt eine „gezackte“ Form an. Gray & Pearson (1982) weisen außerdem darauf hin, dass die mittleren Abundanzklassen V und VI stärker sensitiv auf anthropogen verursachte Änderungen der Gemeinschaft reagieren als die anderen Klassen. Damit sind gerade diese Abundanzklassen am besten geeignet, um Unterschiede zwischen „ungestörten“ und „gestörten“ Gebieten bzw. Proben zu zeigen. In diesem Sinne ist die Darstellung von Gemeinschaften anhand der Arten-Rang-Relation eine Möglichkeit, um „Indikatorarten“ objektiv auszuwählen (Clarke & Warwick 2001b).

3 Ergebnisse

Die Ergebnisse der abiotischen und biotischen Parameter aus den Analysen der Sedimentkerne werden vergleichend für die Meiofauna- bzw. Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen dargestellt. Dabei werden folgende Überlegungen im Zusammenhang mit dem Einfluß biogener Strukturen auf die Zusammensetzung der Gemeinschaft in den Sedimentkernen zugrunde gelegt:

Störung

In der Ökologie von Lebensgemeinschaften ein Vorfall, der Organismen entfernt und Raum schafft, der durch Individuen der gleichen oder anderer Arten besiedelt werden kann (Begon et al. 1991).

Störfaktoren

Störfaktoren, die nicht zum normalen Haushalt eines ökologischen Systems gehören und deshalb eine Störung oder Belastung darstellen. Störungen können natürlich oder anthropogen bedingt sein (Schaefer 1992).

Die biogene Struktur Schwamm gehört zum natürlichen System, aber im Vergleich zu einer unbesiedelten Sedimentoberfläche (bzw. frei von biogenen Strukturen) wird der „Schwamm“ als Störfaktor definiert. In diesem Sinne kann die biogene Struktur als eine Form von „Störung“ (geringen Ausmaßes) wirken, die das natürliche Gleichgewicht von Lebensgemeinschaften (im Vergleich zur unbesiedelten Sedimentoberfläche) beeinflusst.

3.1. Abiotische Sedimentparameter

Bei der physikalischen Beschreibung des Sediments als Lebensraum für Meiofauna sind Korngröße und Porosität sowie der Sauerstoffgehalt wichtige Parameter. Wichtigster biologischer Faktor ist die Nahrungsverfügbarkeit, der anhand des Eintrags sedimentgebundener pflanzlicher Pigmente abgeschätzt wird.

3.1.1. Korngrößenverteilung

Das Sediment der α -Proben der Kontroll- und Schwammkerne hat einen Sortierungskoeffizient um 2, es handelt sich also um schlecht bis sehr schlecht sortiertes Sediment. Schlecht sortierte Sedimente sind heterogen und typisch für geringe Wellen- und Strömungsaktivität (Niedrig-Energie-Gebiete; Gray 1984). Der Median der Korngrößenverteilung in den Kontroll- und Schwammkernen variiert leicht um den Wert 7 der Φ -Skala (Tab. 3.1), das

entspricht mittelgrobem Silt der Uden-Wentworth-Skala für Korngrößen (Wentworth 1922).

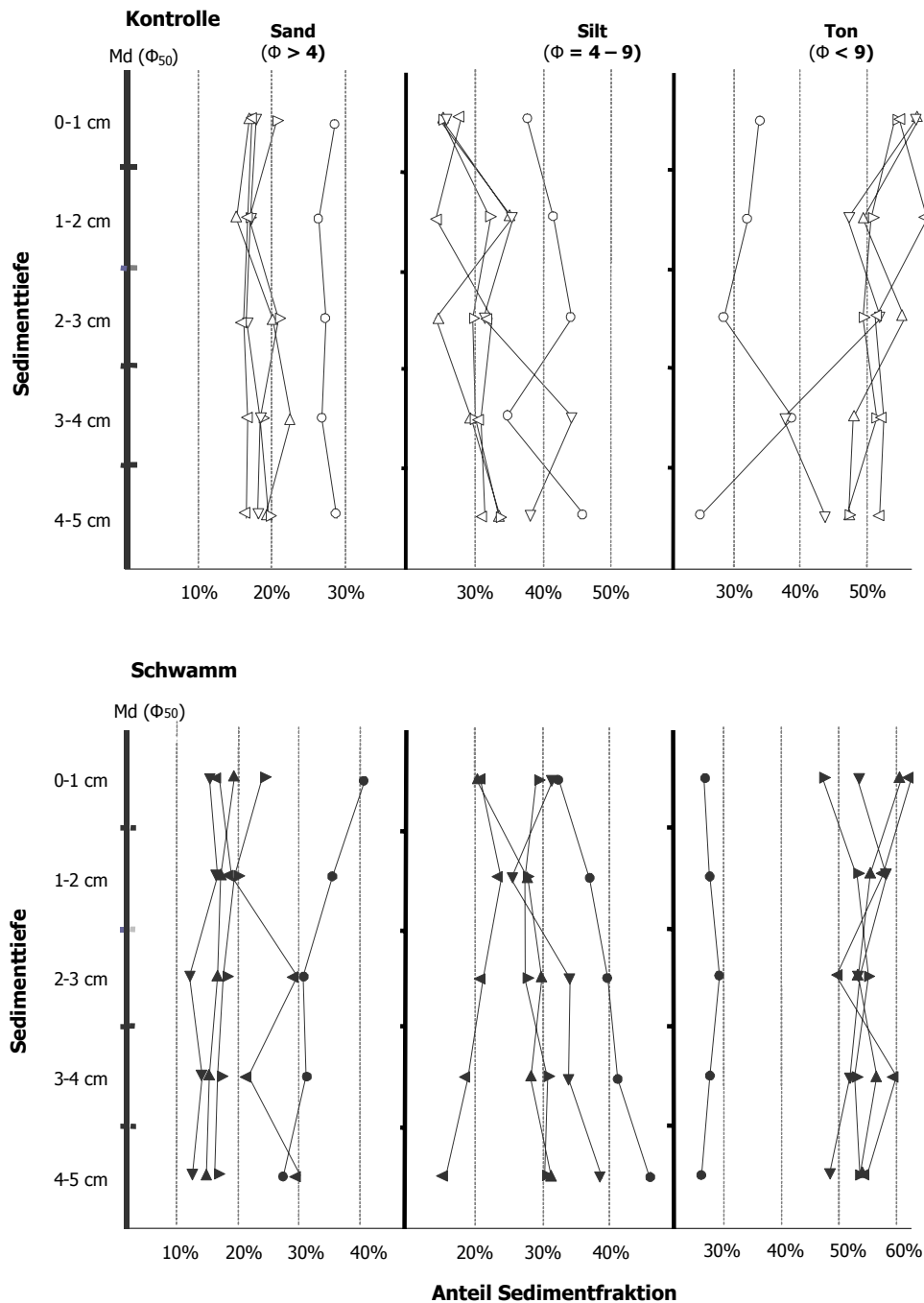
Tab. 3.1: Die Uden-Wentworth Skala in μm und Φ - Notation (Wentworth 1922)

Korngröße [μm]	Φ ($-\log_2$)	Bezeichnung
>2000	-1	Kies
1000 - 2000	0	sehr grober Sand
500 - 1000	1	Grobsand
250 - 500	2	Mittelsand
125 - 250	3	Feinsand
63 - 125	4	sehr feiner Sand
63-32	5	sehr grober Silt
32-16	6	Grobsilt
16-8	7	Mittelsilt
8-4	8	Feinsilt
4-2	9	sehr feiner Silt
< 2	10	Ton

Die Korngrößen in den Punktproben aus dem Zentrum der Kerne (\odot -Proben) sind deutlich anders verteilt als in den sie umgebenden Punktproben (Abb. 3.1). In den \odot -Proben sind die einzelnen Sedimentfraktionen gleichmäßiger verteilt, Feinsand- und Tonanteil betragen im Mittel $\leq 30\%$, während der Siltanteil etwas höher ist ($\leq 40\%$).

Im Gegensatz dazu hat in allen anderen Proben die Tonfraktion mit $> 50\%$ den größten Anteil, ein Drittel des Sediments entfällt auf die Siltfraktion und der Feinsand ist mit einem mittleren Anteil von 18% die kleinste Fraktion.

Die Proben aus dem Zentrum der Kerne sind etwas besser sortiert ($\sigma = < 2$) als die übrigen Punktproben ($\sigma = > 2$), diese Tendenz ist in den Schwammkernen deutlicher als in den Kontrollen ausgeprägt.



bb. 3.1: Anteil (%) der Sand- (>4), Silt- (4-9) und Tonfraktion (< 9) im Sediment der Kontroll- und der Schwammkerne, aufgetragen gegen die Korngröße der Φ -Skala. Dargestellt sind die Mittelwert der Punktproben über die Sedimenttiefe (0-5 cm). \blacktriangle vor, \blacktriangledown hinter, \blacktriangleleft links und \blacktriangleright rechts relativ zum Schwamm (\bullet) in Strömungsrichtung gelegene Punktproben bzw. Punktproben mit entsprechender Positionierung in den Kontrollkernen (vergl. Tab. 2.1 in Kapitel 2.2.3.).

Die Korngrößenverteilung weist zwischen den Punktproben geringe Schwankungen über die Sedimenttiefe auf (Abb. 3.1). Sand und Ton haben jeweils ihre größten prozentualen Anteile (22% bzw. 50%) im obersten Zentimeter und nehmen mit der Tiefe kontinuierlich ab (20% bzw. 44%).

Das Sand/Ton-Verhältnis in den einzelnen Punktproben verschiebt sich nur unwesentlich von 0,45 im obersten Zentimeter zu 0,43 im untersten Zentimeter. Der Siltanteil hingegen ist mit obersten Zentimeter am geringsten (28%) und nimmt kontinuierlich mit der Tiefe zu (38%).

Ausnahmen hiervon sind in den Kontrollen die ▼- und die ●-Proben. Während der Feinsandanteil gleichmäßig über alle Tiefen verteilt ist, ist in den ▼-Proben der Siltanteil (44%) in der Sedimenttiefe 3 - 4 cm sehr viel höher und der Tonanteil (37%) deutlich geringer als in den übrigen Zentimetern.

In den ●-Proben nimmt der Siltanteil mit der Tiefe zu, während der Tonanteil mit der Tiefe abnimmt. Ausnahme ist auch hier der Zentimeter 3 - 4 mit dem niedrigsten Silt- (34%) und dem höchsten Tonanteil (39%) über die Tiefe.

In den Schwammkernen gibt es in den ◀- und ●-Proben Unterschiede in der Korngrößenverteilung zwischen den Sedimentzentimetern.

Der Tonanteil ist gleichmäßig über die Tiefen verteilt, während der Feinsandanteil in den ◀-Proben in der Sedimenttiefe 3 - 4 cm und im untersten Zentimeter den höchsten Wert hat (30%). Die Siltfraktion nimmt ab dem zweiten Zentimeter mit der Tiefe ab und hat im untersten Zentimeter den kleinsten Anteil (15%). In den ●-Proben ist der Feinsandanteil im obersten Zentimeter deutlich höher (41%) als in den anderen Punktproben und nimmt mit der Tiefe kontinuierlich ab (27%), während der Siltanteil mit der Tiefe zunimmt (32 – 46%).

Der Mediandurchmesser der Korngrößen in den Punktproben (MW) über die Tiefe spiegelt den Siltanteil der Sedimente wieder (Abb. 3.1). In den Kontrollen und den Schwammproben entspricht der Korngrößenmedian der Mittelsilt-Fraktion (7), Ausnahme hiervon ist die feinere Körnung des obersten Sedimentzentimeter in den Kontrollen (8, Feinsilt). In den ●-Proben überwiegen im Vergleich zum mittleren Korngrößenmedian aller Punktproben gröbere Körner (5 – 7, sehr grober Silt bis Mittelsilt). Dies zeigt sich am deutlichsten in den oberen Sedimentzentimetern der Schwammkerne.

- Das Sediment in den Kontroll- und Schwammkernen ist insgesamt schlecht sortiert ($\sigma = 2$) und der Korngrößenmedian spiegelt den Siltanteil im Sediment wider ($Md_{(\phi_{50})} = 7$).
- Die Punktproben aus dem Zentrum der Sedimentkerne sind etwas besser sortiert ($\sigma = < 2$) und enthalten gröbere Körner ($Md_{(\phi_{50})} = 5 - 7$) als die Umgebungsproben. Diese Tendenz ist in den Schwammkernen deutlicher als in den Kontrollkernen.
- Die Korngrößenverteilung zeigt insgesamt über die Tiefe nur geringe Schwankungen, ist aber in den Kontroll- und Schwammkerne unterschiedlich verteilt.
- In den Kontrollkernen sind der Silt- und Tonanteil ungleichmäßig über die Tiefe verteilt (▼- und ●-Proben).
- In den Schwammkernen sind dagegen der Feinsand- und Siltanteil ungleichmäßig über die Tiefe verteilt (◀- und ●-Proben).

3.1.2. Sauerstoffgehalt und Porosität

Da entsprechende Untersuchungen in 2001 nicht durchgeführt werden konnten, zeigt Abbildung 3.2 als Momentaufnahme ein *in situ* Sauerstoff-Profil, das 2002 im zentralen „Hausgarten-Gebiet“ (79° 04,43' N und 04° 8,42' O) gemessen wurde (Sauter, unveröffentlichte Daten). Dieses Profil steht damit nicht unbedingt exemplarisch für die Eindringtiefe von Sauerstoff in das Sediment der Kerne aus den Probennahmen dieser Untersuchung.

Die Sauerstoffmessungen stammen aber aus einer vergleichbaren Wassertiefe (2490 m) und derselben Jahreszeit (Nord-Sommer, August) wie die Proben dieser Untersuchung und geben somit einen Eindruck von der Größenordnung, die die Sauerstoffkonzentration in Sedimenten des „Hausgarten-Gebietes“ in ~ 2500 m Wassertiefe annehmen kann.

Gleiches gilt für das Porositätsprofil (Abb. 3.3), das zusätzlich zu den Sauerstoffmessungen ebenfalls während der Messkampagne 2002 erstellt wurde (Sauter, unveröffentlichte Daten). Der prozentuale Wassergehalt wurde aus einem separaten Kern der Beprobung von 2001 berechnet (vergl. auch Kapitel 2.6.3.).

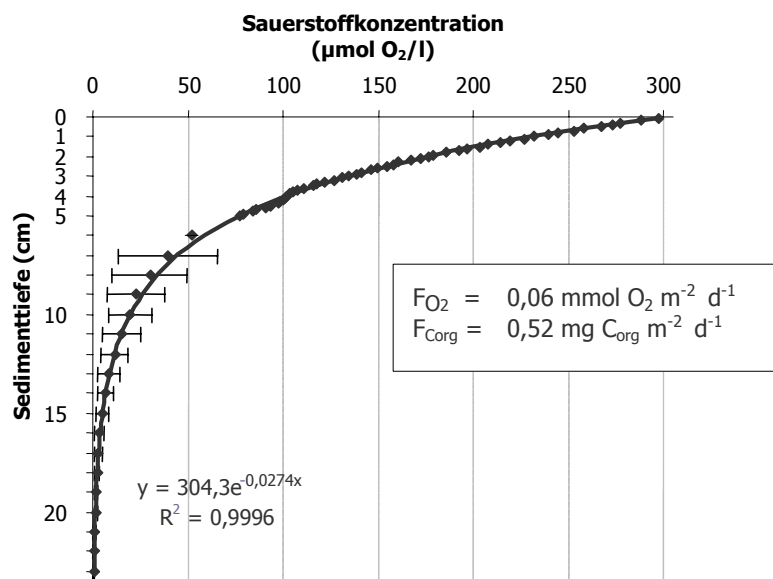


Abb. 3.2: *in situ* Sauerstoff-Profil. Dargestellt sind die Einzelmesswerte der obersten 5 Sedimentzentimeter und ab 6 cm Sedimenttiefe die Mittelwerte (\bar{x} inkl. STABW) der Einzelmessungen pro Zentimeter. Die exponentielle Trendlinie zeigt die beste Anpassung einer Kurve mit den Daten ($R^2 = 0,9996$). F_{O_2} = diffuser Sauerstoff-Fluss und $F_{\text{C}_{\text{org}}}$ = diffusive Flussrate für organischen Kohlenstoff durch die Sediment-Wasser-Grenzschicht.

An der zentralen „Hausgarten“-Station war das Sediment bis in tiefe Sedimentschichten mit Sauerstoff angereichert (Abb. 3.2). In den obersten fünf Zentimetern nimmt die Sauerstoffkonzentration am stärksten ab, beträgt aber in 5 cm Tiefe noch $> 67 \mu\text{mol O}_2/\text{l}$. Erst ab einer Sedimentschicht tiefer als 20 cm fällt die Konzentration unter $1 \mu\text{mol O}_2/\text{l}$. An der Station wurde mit $0,06 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ein vergleichsweise niedriger Sauerstoff-Fluss durch die

Sediment-Wasser-Grenzschicht bestimmt, dessen Umrechnung zu einer $F_{\text{C}_{\text{org}}}$ -Flussrate von $0,52 \text{ mg C}_{\text{org}} \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ führt (Abb. 3.2).

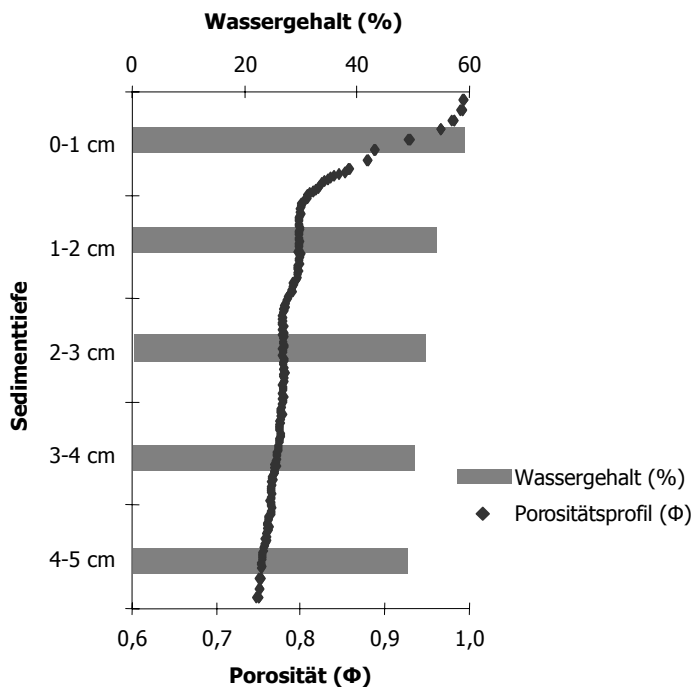


Abb. 3.3: Wassergehalt in % (*ex situ* Messung, 2001) und Porosität Φ (*in situ* Messung, 2000).

Abbildung 3.3 zeigt das Porositätsprofil aus den Berechnungen von hochauflösenden (0,1 - 0,4 mm) *in situ* Widerstandsmessungen der Beprobung im Jahr 2002. Um eine bessere Einschätzung der Sedimentstruktur im Untersuchungsgebiet vornehmen zu können, ist außerdem der prozentuale Wassergehalt aus einem Sedimentkern der Beprobung von 2001 im „Hausgarten-Süd“ dargestellt.

Der Porositäts-Tiefenverlauf (Abb. 3.3) zeigt eine hohe Porosität ($\Phi > 0,9$) an der Oberfläche, die den Übergang der Sediment-Wasser-Grenzschicht markiert. Das Profil ist durch einen steilen Porositätsabfall im obersten Sedimentzentimeter gekennzeichnet, aber auch hier ist die Porosität mit $\geq 0,8$ noch relativ hoch. Ab 2 cm bis in 5 cm Sedimenttiefe wird der Profilverlauf deutlich flacher (0,77 – 0,75), was auf eine langsame Verfestigung des Sediments hindeutet. Der prozentuale Anteil des Wassergehaltes im Sediment (Abb. 3.3) liegt zwischen 59% und 49%. Der prozentuale Wassergehalt nimmt nur langsam mit der Tiefe ab, wobei sich die stärkste Abnahme im obersten Zentimeter zeigt (5%).

Wenn keine anderen Faktoren hinzukommen, nehmen Porosität und Wassergehalt in Folge der Kompaktion exponentiell mit der Tiefe ab. Sowohl der Porositäts-Tiefenverlauf wie auch der prozentuale Wassergehalt im Hausgarten-Gebiet zeigen keine exponentielle Abnahme. Ein Faktor, der das Tiefenprofil beeinflusst, ist die Bioturbationstätigkeit benthischer Organismen im oberflächennahen Sediment, durch die Bodenwasser in Bauten eingestrudelt und durch Gangsysteme gespült wird (Bioirrigation).

- Das Sediment im Hausgarten-Gebiet ist bis in tiefe Schichten mit Sauerstoff angereichert.
- In den oberen fünf Sedimentzentimetern beträgt der Sauerstoffgehalt $> 67 \mu\text{mol O}_2/\text{l}$; der Sauerstoff-Fluss durch die Sediment-Wassergrenzschicht ist vergleichsweise niedrig.
- Das Porositätsprofil und der prozentuale Wassergehalt im Sediment lassen auf stärkere Bioturbationstätigkeiten benthischer Organismen im Hausgarten-Gebiet schließen.

3.1.3. Sedimentgebundene Pigmente als Indikatoren für den Nahrungseintrag

Der Gehalt an chloroplastischen Pigmentäquivalenten (CPE) im Sediment ist abhängig von der Primärproduktion an der Oberfläche und dem Sedimentationsregime und ist ein Maß für den Gehalt an partikulärem organischem Material im Sediment aus dem Eintrag von Phytodetritus.

Höchste Konzentrationen sedimentgebundener Pigmente wurden grundsätzlich in den obersten Schichten (0–2 cm) der Sedimentkerne nachgewiesen (Abb. 3.4). In den Kontrollkernen finden sich signifikante Unterschiede zwischen Sedimentzentimeter 0-1 & 1-2 ($p < 0,001$) und 1-2 & 2-3 ($p < 0,05$), in den tieferen Sedimentschichten unterscheiden sich die CPE-Konzentrationen nicht signifikant. In den Schwammkernen sind die CPE-Werte zwischen den oberen vier Sedimentzentimetern signifikant ($< 0,001$) unterschiedlich, nur zwischen dem 4. und 5. Zentimeter gibt es keine signifikanten Unterschiede.

Im Rahmen einer Varianzanalyse zeigt der Post-Hoc-Test (Fisher-LSD-Test) keine signifikanten Unterschiede der CPE-Konzentrationen zwischen den Kontroll- und Schwammkernen oder zwischen den α -Proben. Das Zentrum der Schwammkerne wurde nicht beprobt, da hier die Schwämme in das Sediment der Kerne eingebettet sind. Deswegen fehlt der Vergleich der zentralen α -Proben, in denen die CPE-Konzentrationen eventuell größer Unterschiede zwischen den Kontroll- und Schwammkernen gezeigt hätten. Trotzdem zeigen die CPE-Werte tendenziell höhere Konzentrationen im Sediment um die Schwämme als in den Kontrollkernen. Dabei wurden in den Unterproben, die in Strömungsrichtung vor und über dem Schwamm liegen höhere CPE-Werte gemessen als in den Unterproben die hinter und unter dem Schwamm genommen wurden (vergl. Abb. 3.4).

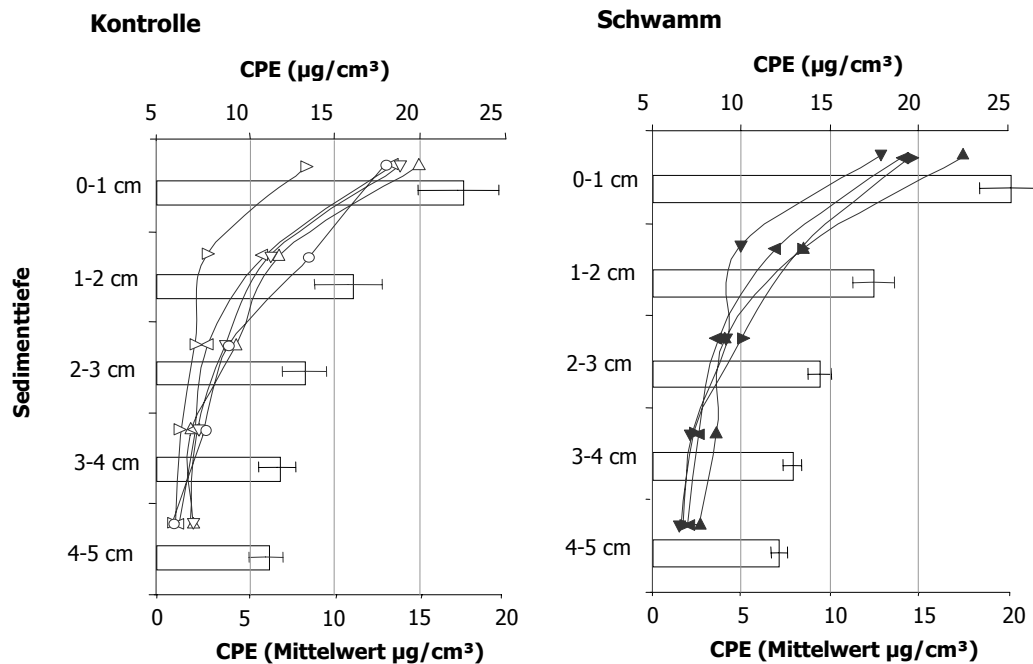


Abb. 3.4: CPE-Konzentration der Schwammkerne und Kontrollen in einer Sedimenttiefe bis 5 cm. Dargestellt sind der Mittelwert (inkl. STABW) der α -Proben und die Mittelwerte der Punktproben aus den Schwammkernen und den Kontrollen. Zuordnung der Punktproben siehe Abbildung 3.1
 □ Mittelwert α -Proben

Die insgesamt hohen CPE-Werte von $\sim 10 \mu\text{g}/\text{cm}^3$ (MW α -Proben, 0-5 cm) deuten auf ein quantitativ hohes Nahrungsangebot im Sediment und scheinen im Widerspruch zu dem hohen Sauerstoffgehalt und der geringen Flussrate für organischen Kohlenstoff (Abb. 3.2) zu stehen. Die Bestimmung der Pigmentkonzentration ist jedoch eine grobe Abschätzung des Nahrungsangebotes und sagt nichts über dessen Qualität aus. Außerdem stammen die Werte für die CPE-Konzentrationen aus dem Hausgarten-Süd Gebiet, während die Sauerstoffprofile aus Messungen im zentralen Hausgartengebiet stammen.

- Die Nahrungsverfügbarkeit (CPE-Gehalt) im Sediment unterscheidet sich nicht zwischen den Kontroll- und Schwammkernen.
- Der CPE-Gehalt in den Kontroll- und Schwammkernen ist in den oberen beiden Sedimentzentimetern am höchsten.
- Der CPE-Gehalt unterscheidet sich in den Kontrollkernen zwischen den oberen drei Sedimentschichten signifikant.
- In den Schwammkernen unterscheidet sich der CPE-Gehalt, mit Ausnahme der unteren Sedimentschicht, zwischen allen Sedimenttiefen signifikant.

3.2. Quantitative Zusammensetzung der Meiofauna

Im Untersuchungsgebiet wurden Meiofauna-Organismen (inklusive Foraminiferen) in einer mittleren Dichte von 2244 Ind./10 cm² (\pm 513 Ind./10 cm²) gefunden (vergl. Tab AIII/Anhang).

Die dominierende Gruppe der Metazoen-Meiofauna in den Kontroll- und Schwammkernen sind die Nematoden, sie stellen 94% der Metazoen und wurden in einer mittleren Dichte von 1240 Ind./10 cm² pro Sedimentkern gefunden. Betrachtet man die Gesamt-Meiofauna, einschließlich der Protozoa bilden die Foraminiferen neben den Nematoden die zweitgrößte Organismengruppe ($\bar{\emptyset}$ 603 Ind./10 cm² pro Sedimentkern). Nematoden (\sim 66%) und Foraminiferen (\sim 30%) gemeinsam repräsentieren 96% aller gefundenen Individuen.

Die übrigen Meiofauna-Taxa sind zusammen mit einem Anteil von 4% ($\bar{\emptyset}$ 77 Ind./10 cm² pro Kern) an der Gesamtorganismenzahl extrem individuenarm und werden für die statistischen Analysen in der Gruppe der „übrigen Meiofauna-Organismen“ zusammengefasst (Turbellaria, Gastrotricha, Kinorhyncha, Kamptozoa, Bivalvia, Polychaeta, Tardigrada, Ostracoda und harpacticoide Copepoda, inklusive Nauplii). Die Copepoden (inklusive Nauplii) wurden mit einem Anteil von 56% ($\bar{\emptyset}$ 42 Ind./10 cm² pro Station) an den „übrigen Meiofauna-Organismen“ am häufigsten gefunden.

Die Individuenzahlen in drei der Sedimentkerne (in den Kontrollkernen HG3 & HG7 und im Schwammkern HG8) weichen deutlich von der durchschnittlichen Meiofaunadichte ab. In allen drei Sedimentkernen ist dies durch die Anzahlen der Nematoden begründet, die in den Sedimentkernen HG3 und HG8 seltener und im Sedimentkern HG7 häufiger als in den anderen Kernen vorkommen (Abb. 3.5).

Etwa die Hälfte (44% \pm 10%) aller Meiofauna-Organismen dieser Untersuchung findet sich im obersten Sedimentzentimeter. In zwei Schwammkernen (HG2 und HG4) und zwei Kontrollkernen (HG5 und HG9) kommen sowohl die Nematoden und Foraminiferen als auch die Gruppe der „übrigen Meiofauna-Organismen“ zu \geq 50% in der obersten Sedimentschicht vor.

In den übrigen Sedimentkernen (HG3, HG6, HG7 und HG8) befindet sich dagegen nur etwa ein Drittel der Organismen in der obersten Sedimentschicht, was überwiegend durch die heterogene Verteilung der Nematoden begründet ist.

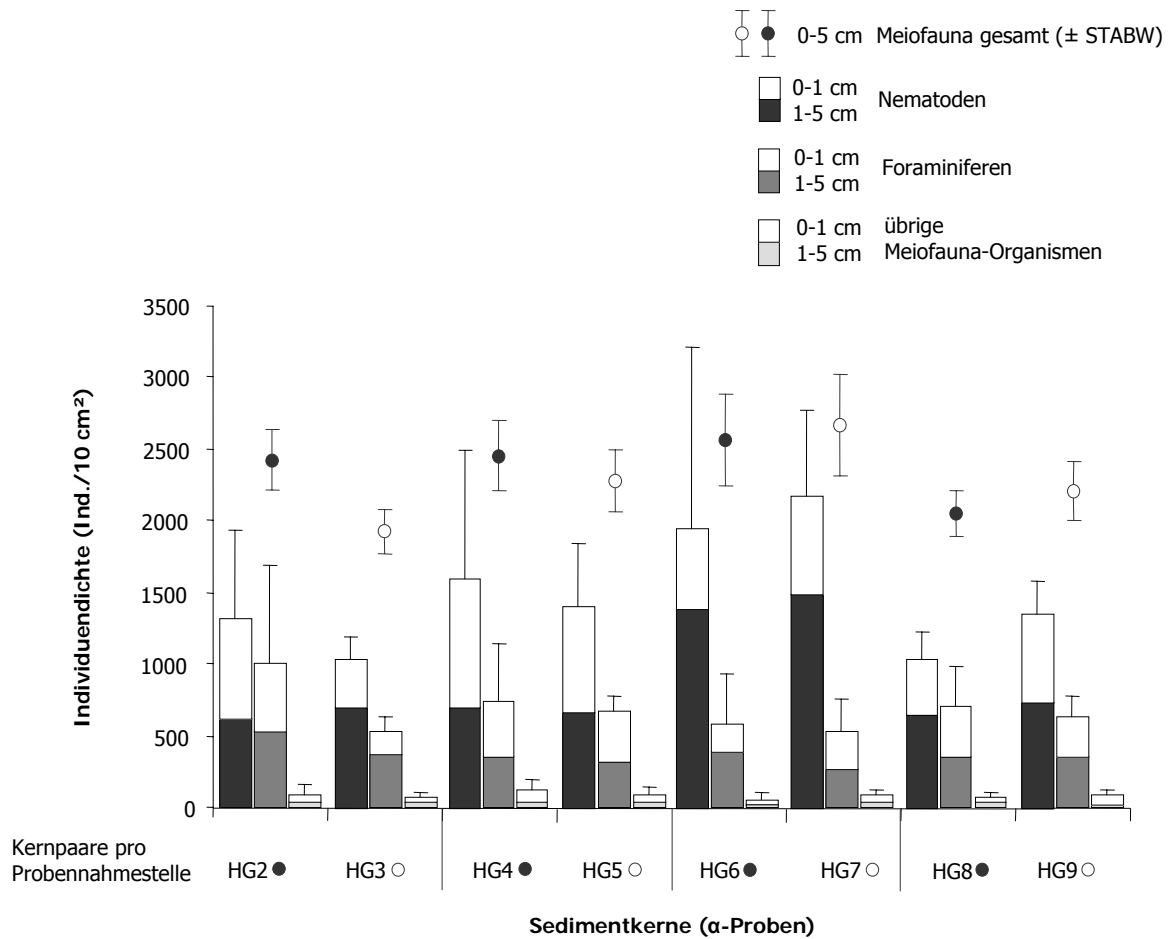


Abb. 3.5: Gesamt-Individuenanzahl (Mittelwerte aus allen Unterproben eines Kernes) für die Meiofauna aus den obersten 5 cm des Sedimentes, dargestellt als Anzahlen für die Nematoden, die Foraminiferen und alle übrigen Meiofauna-Organismen aus dem 1. cm bzw. den obersten 5 cm des Sedimentes. Die Standardabweichung ist für 0-5 cm angegeben.
 Kontrollkerne ○
 Schwammkerne ●

3.2.1. Größenspektrum und Vertikalverteilung der Meiofaunaorganismen

Die relative Verteilung der Meiofauna-Organismen auf die einzelnen (Sieb-)Größenklassen ist in den Kontroll- und Schwammkernen in jeder Sedimenttiefe annähernd gleich (Abb. 3.6).

Über die Hälfte (78%) aller Meiofauna-Organismen befindet sich in den beiden kleinsten Größenklassen (32 μm und 63 μm). In der mittleren Größenklasse > 125 μm finden sich 14% der Organismen, während die größten Siebklassen (250 μm und 500 μm) in jeder Sedimenttiefe die geringsten Abundanzen (4% bzw. 3%) enthalten.

Das dominierende Taxon in jeder Größenklasse sind die Nematoden. Die Nematoden sind damit auch maßgebend für die Unterschiede zwischen den Sedimentzentimetern in den einzelnen Größenklassen.

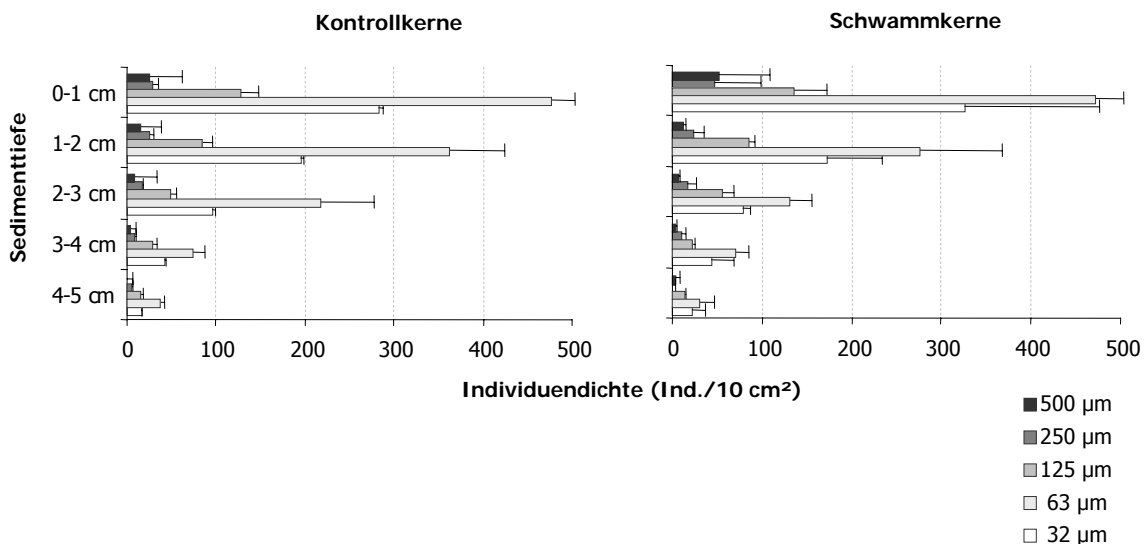


Abb. 3.6: Größerverteilung der Meiofaunaorganismen über die Sedimenttiefe in den Kontroll- und Schwammkernen (Mittelwert \pm STABW der α -Proben).

Sowohl in den Kontroll- als auch in den Schwammkernen ist die mittlere Individuendichte in der obersten Sedimentschicht am höchsten und nimmt mit zunehmender Sedimenttiefe kontinuierlich ab. In den Schwammkernen ist diese Abnahme in jedem Zentimeter signifikant, in den Kontrollkernen hingegen gilt dieses nur für die Abnahme zwischen dem 4. und 5. Zentimeter (Mann-Whitney U-Test, Signifikanzlevel 5%).

Die mittlere Individuendichte in den Kontroll- und Schwammkernen nimmt nicht nur mit jedem Sedimentzentimeter ab, diese Abnahme ist auch in den oberen Sedimentschichten größer als in den tieferen Schichten.

Überprüft man diese Tendenz für jeden Kern separat, fällt auf, dass dieses für ein Kernpaar (HG6&HG7) nicht gilt (Abb. 3.7). Im Gegensatz zum allgemeinen Trend nimmt im Schwammkern HG6 die Individuendichte zwischen dem 2. und 3. und im Kontrollkern HG7 zwischen dem 3. und 4. Zentimeter am stärksten ab. In beiden Sedimentkernen sind die Nematoden im 2. Zentimeter in deutlich

höherer Anzahl als im obersten Zentimeter vertreten und im Kontrollkern zudem auch im 3. Sedimentzentimeter vergleichsweise individuenreich.

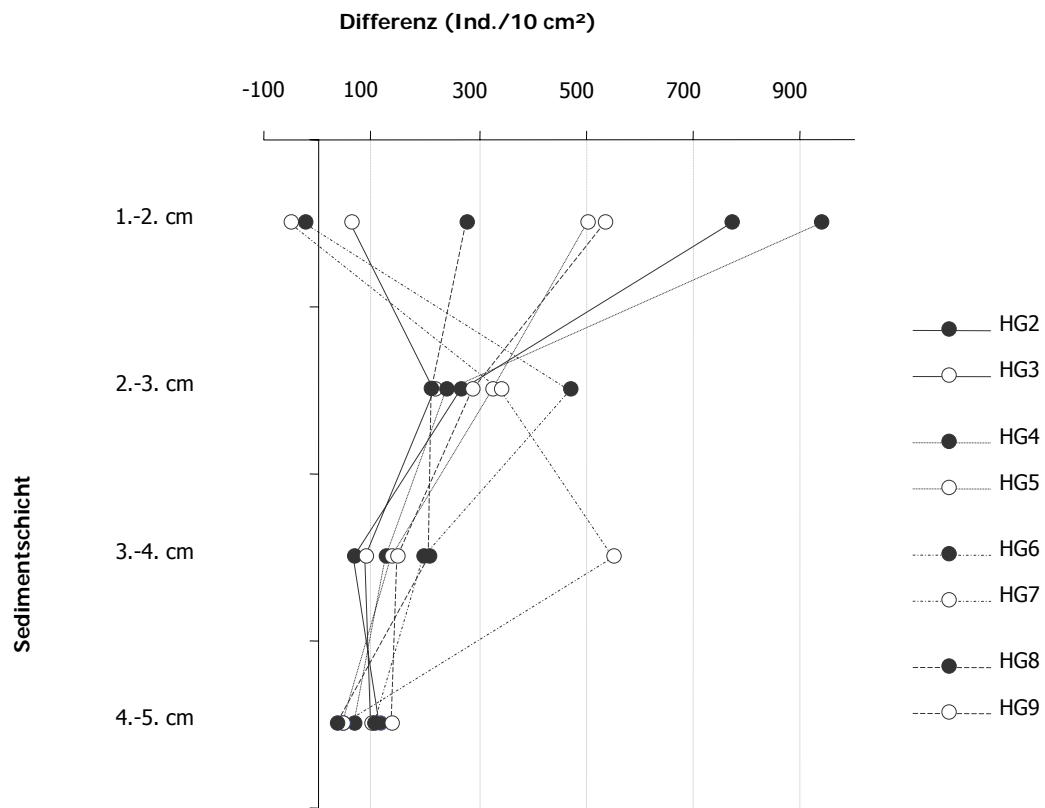


Abb. 3.7: Abnahme der Meiofaunadichte (Ind./10 cm²) mit zunehmender Sedimenttiefe in den Kontroll- und Schwammkernen.

3.2.2. Verteilungsmuster der Meiofaunaorganismen

Alle taxonomischen Gruppen der Meiofauna zeigen sowohl in den Kontroll- als auch in den Schwammkernen signifikant geklumpfte Verteilungsmuster ($I_p \geq 0,5$ für alle Meiofaunagruppen sowohl in den Punkt- als auch in den α -Proben). Auch die Gesamtindividuedichte der Meiofauna unterscheidet sich in den Kontroll- und Schwammkernen (Abb. 3.8) nicht signifikant voneinander. Die Streuung der Werte für die Individuedichte ist jedoch in den Schwammproben höher als in den Kontrollproben. In den Schwammproben findet sich sowohl der höchste Maximalwert für die Meiofaunadichte (4050 Ind./10 cm² gegenüber 3395 Ind./10 cm² in den Kontrollen) als auch der niedrigste Minimalwert (789 Ind./10 cm² gegenüber 1136 Ind./10 cm² in den Kontrollen). Diese unterschiedlich hohe Streuung der Werte für die Individuedichte deutet auf verschieden variable Verteilungsmuster der Meiofaunaorganismen in den Kontroll- und Schwammkernen.

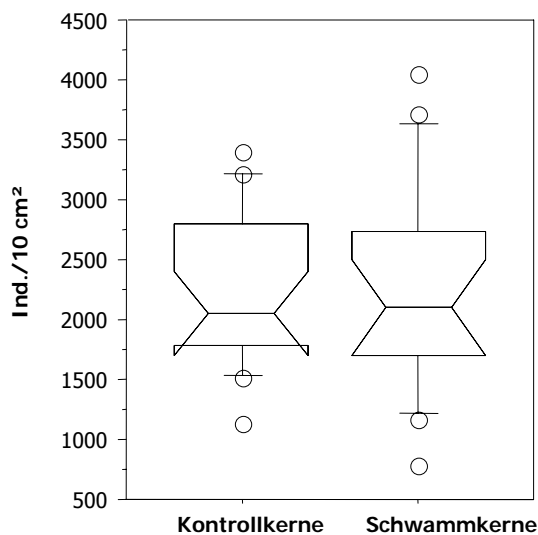


Abb. 3.8: Individuedichte (Ind./10 cm²) der Meiofauna in den Punktproben der Kontroll- und Schwammkerne (Box & Whisker Plot nach McGill et al. 1978).

Die unterschiedlich hohe Variabilität der Individuedichte in den Kontroll- und Schwammkernen spiegelt sich auch in den Werten des Variationskoeffizienten (CV) für die Verteilungsmuster der Meiofaunaorganismen wider (Tab. 3.2).

In den Kontrollkernen ist die Variabilität der Meiofaunadichte innerhalb der α -Proben höher als in den Punktproben. Der Unterschied in der Verteilung der Organismen ist also zwischen den Sedimentkernen der verschiedenen Probennahmestellen größer als zwischen den Punktproben innerhalb eines Sedimentkernes. In den Schwammkernen hingegen unterscheidet sich die Verteilung der Meiofaunaorganismen stärker zwischen den Punktproben innerhalb eines Sedimentkernes als in den Kernen zwischen den einzelnen Probennahmestellen.

Diese Unterschiede in der Variabilität der Verteilungsmuster zwischen der Kontroll- und Schwammproben deutet einen Einfluß der biogenen Struktur Schwamm an.

Tab. 3.2: Variationskoeffizient (CV) für die Verteilung der Meiofaunaorganismen in den Kontroll- und Schwammkernen (Sedimenttiefe 0-5 cm). Punktproben: Mittlere Individuendichte/10 cm² für alle Punktproben in den Kontroll- bzw. Schwammkernen. α -Proben: Mittlere Individuendichte/10 cm² pro Kontroll- (HG3, HG5, HG7 & HG9) bzw. Schwammkern (HG2, HG4, HG6 & HG8).

CV	Punktproben		α -Proben	
	Kontrollkerne n = 5	Schwammkerne n = 5	Kontrollkerne n = 4	Schwammkerne n = 4
Gesamt	0,13	0,22	0,22	0,15
Nematoden	0,14	0,31	0,31	0,25
Foraminiferen	0,10	0,40	0,22	0,26
übrige Meiofauna	0,40	0,74	0,64	0,49

3.2.3. Multivariate Gemeinschaftsstruktur der Meiofaunagruppen

Die multivariate Zusammensetzung der Meiofaunagemeinschaft in den Punktproben der Kontroll- und Schwammkerne zeigt eine ähnliche Tendenz wie die Verteilungsmuster der Organismendichte. Die Meiofaunagemeinschaft ist zwar in den Kontroll- und Schwammproben sehr ähnlich zusammengesetzt (Nematoden und Foraminiferen erklären über 80% der Ähnlichkeit in den Kontroll- und Schwammkernen), aber die etwas höhere mittlere Ähnlichkeit der Gemeinschaftsstruktur innerhalb der Kontrollproben gegenüber der Meiofaunagemeinschaft innerhalb der Schwammkerne (Tab. 3.3) korrespondiert mit der höheren Variabilität der Organismenverteilung in den Schwammkernen (vergl. Tab. 3.2).

Tab. 3.3: Ergebnisse der SIMPER-Analyse für die Anteile der Meiofauna-Gruppen an der mittleren Ähnlichkeit innerhalb der Stichprobengruppen Kontrolle und Schwamm beider Gruppen (Bray-Curtis Ähnlichkeitskoeffizient, 4. Wurzel transformierte Daten).

	Kontrollkerne (Ø Ähnlichkeit: 71,8%)		Schwammkerne (Ø Ähnlichkeit: 68,8%)	
	anteilig%	kumulativ%	anteilig%	kumulativ%
Nematoda	42,7	42,7	43,0	43,0
Foraminifera	41,2	84,0	39,3	82,3
Copepoda (inkl. Nauplii)	11,6	95,7	12,1	94,4
übrige Meiofauna	4,3	100	5,6	100

Um die unterschiedliche Zusammensetzung der Meiofauna in den Kontroll- und Schwammproben zu visualisieren, ist die multivariate Analyse der Gemeinschaftsstruktur in einem MDS-Plot dargestellt (Abb. 3.9).

Allerdings ist nicht nur in den Kontroll- sondern auch in den Schwammkernen die Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit zwischen Punktproben aus dem Zentrum der Kerne und aus dessen Umgebung vergleichbar hoch (ANOSIM-Analyse für Kontroll- und Schwammkerne: globales $R < 0$). Trotzdem zeigt der MDS-Plot in den Kontroll- und Schwammkernen unterschiedliche Gruppierungen der Punktproben, die einen Einfluß der biogenen Struktur „Schwamm“ auf die Gemeinschaftszusammensetzung der Meiofauna andeuten. Die Meiofauna in den Punktproben der Kontrollkerne weist dabei Ähnlichkeiten in der Gemeinschaftszusammensetzung auf, die die Zugehörigkeit der Proben zu demselben Sedimentkern reflektieren. Im Gegensatz dazu ergeben sich innerhalb der Schwammkerne Ähnlichkeiten, die die Position der Punktproben um den Schwamm herum widerspiegeln. Dementsprechend zeigen die Proben in Strömungsrichtung über bzw. vor dem Schwamm sowie die Proben in Strömungsrichtung hinter und links des Schwamms eine ähnliche Gemeinschaftszusammensetzung, unabhängig davon aus welchem Sedimentkern sie stammen.

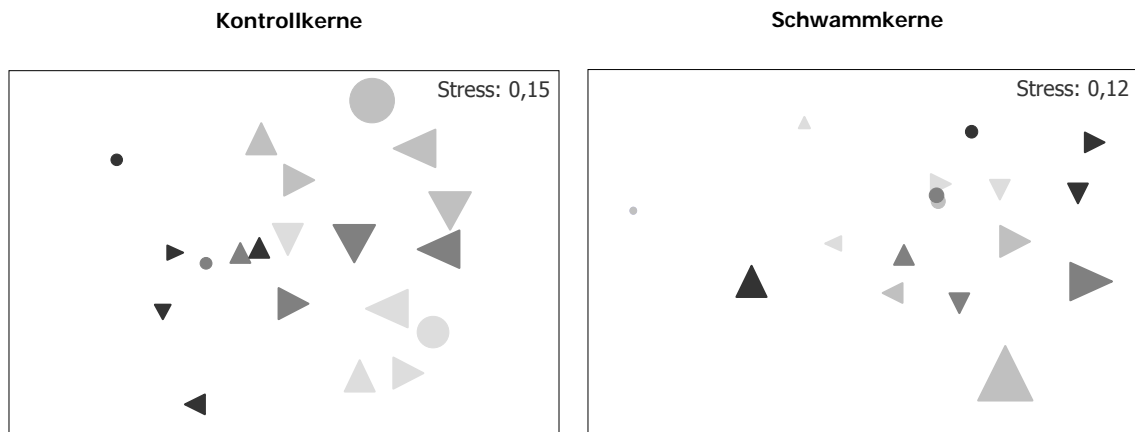


Abb. 3.9: MDS-Plot für die Meiofaunadichte (Ind./10 cm²) in den Punktproben der Kontroll- und Schwammkerne (Sedimenttiefe 0-5 cm) an den einzelnen Probennahmestellen (Bray-Curtis Ähnlichkeitskoeffizient, 4. Wurzel transformierte Dichten).

Die Größe der Markierungen entspricht den Meiofauna-Anzahlen in der jeweiligen Punktprobe (Zuordnung der Punktproben vergl. Tab. 2.1; Kapitel 2.2.3.).

- Probennahmestelle für das Kernpaar HG2&HG3
- Probennahmestelle für das Kernpaar HG4&HG5
- Probennahmestelle für das Kernpaar HG6&HG7
- Probennahmestelle für das Kernpaar HG8&HG9

- Die Meiofaunagemeinschaft in den Sedimentkernen wird von den Nematoden dominiert (66%), die zweitgrößte Organismengruppe bilden die Foraminiferen (30%), alle übrigen Meiofaunagruppen (4%) sind extrem individuenarm.
- Die überwiegende Mehrheit der Meiofaunaorganismen befindet sich in der obersten Sedimentschicht. Mit zunehmender Sedimenttiefe nimmt die Meiofaunadichte in den Kontroll- und Schwammkernen unterschiedlich stark ab.
- In den Kontrollproben ändert sich das Verteilungsmuster der Meiofaunaorganismen eher mit ihrer Zugehörigkeit zu den verschiedenen Sedimentkernen und in den Schwammproben mit ihrer Positionierung relativ zum Schwamm innerhalb der Sedimentkerne.
- Das unterschiedliche Verteilungsmuster der Meiofaunaorganismen in den Kontroll- und Schwammproben deutet einen Einfluß der biogenen Struktur „Schwamm“ auf die Gemeinschaftsstruktur der Meiofauna an.
- In allen Sedimenttiefen überwiegen Meiofaunaorganismen (78%) der unteren (Sieb-)Größenklassen (32 µm und 63 µm).

3.3. Nematoden-Gemeinschaft des Untersuchungsgebiets

In die Auswertung für die taxonomischen und morphologischen Untersuchungen gehen 5807 Nematoden aus sechs α -Proben (je drei Schwammkerne mit den entsprechenden Kontrollen) ein. Das entspricht einer mittleren Dichte von 1467 Ind./10 cm² (0-5 cm Sedimenttiefe).

Die Angabe Individuen/10 cm² bedeutet Anzahl Individuen unter einer Fläche von 10 cm² in der angegebenen Sedimenttiefe.

3.3.1. Faunistische Zusammensetzung

Im Untersuchungsgebiet wurden insgesamt 367 Arten unterschieden, die sich auf 92 Gattungen, 31 Familien und 4 Ordnungen verteilen (Tab. AI/Anhang).

Auf Familienebene stellen drei große Gruppen zu etwa gleichen Anteilen 53% der Gesamtindividuenzahl: Desmoscolecidae (19%) sowie Monhysteridae und Microlaimidae (je ~17%). Unter den Gattungen haben *Thalassomonhystera* und *Microlaimus* (je ~17%) sowie *Tricoma* (13%) den größten Anteil. Zusammen mit *Halalaimus* und *Acantholaimus* dominieren diese fünf Gattungen die Gemeinschaft zu über 55%.

Lediglich 16 Gattungen ($\leq 17\%$) und 14 Arten ($\leq 14\%$) haben einen Anteil von $> 1\%$ an der Gesamtindividuenzahl.

Microlaimus sp 1 ist die einzige Art im Untersuchungsgebiet, die einen Anteil von $> 10\%$ an der Gesamtindividuenzahl hat. *Microlaimus sp 1* (14%), *Thalassomonhystera bathislandica* (Riemann 1995) (9%) und *Thalassomonhystera sp 4* (5%) sowie *Tricoma sp 25* (4%) aus den drei häufigsten Familien bzw. Gattungen stellen zusammen ~30% aller Individuen.

Nahezu die Hälfte aller Familien kommt in einer Dominanz von unter 1% in den Proben vor. Auf Gattungs- und Artebene wird diese Tendenz noch deutlicher. 83% der Gattungen und 96% aller Arten haben einen Anteil von unter 1% am Gesamtspektrum. Etwa ein Fünftel aller Familien, Gattungen und Arten sind jeweils durch Einzelindividuen vertreten.

Die Nematoden-Gemeinschaft im Untersuchungsgebiet ist sehr fleckenhaft verteilt. Einzelne Familien, einige Gattungen und die meisten Arten treten in einzelnen Punktproben in sehr hoher Dichte und in anderen gar nicht auf. Diese große Spannweite der Minimal- und Maximalwerte äußert sich auch in den z. T. sehr hohen Werten der Standardabweichung vom Mittelwert für die Individuendichten. Der standardisierte Morisita-Index für die Verbreitung zeigt für alle Taxa einen Wert $\geq 0,5$, was eine signifikant ($\alpha = 0,05$) geklumpfte Verteilung der Individuen bedeutet (Tab. 3.5).

Tab. 3.4: Diversitätsmaße.
 S: Anzahl Arten, J': Pielou Äquitäts-Index, $ES_{(1000)}$: erwartete Anzahl Arten/1000 Individuen, H' : Shannon-Wiener Diversitäts-Index.
 N: 1467 Ind./10 cm² (Mittelwert für 0-5 cm Sedimenttiefe).

Diversitätsmaße gesamt	<i>Familie</i>	<i>Gattung</i>	<i>Art</i>
S	31	92	367
J'	0,70	0,68	0,78
$ES_{(1000)}$	23	63	238
$H' (\log_2)$	3,47	4,42	6,72

Die meisten Organismen sind in relativ geringer Dichte über eine Vielzahl von Arten verteilt (hohe Diversität H' und $ES_{(1000)}$, Tab. 3.4). Der hohe Wert für die Äquität (J') der Arten zeigt, dass es keine eindeutige Dominanz für bestimmte Arten in der Gemeinschaft gibt (Tab. 3.4).

Die hohe Diversität spiegelt eher die hohe Familien- bzw. Gattungszahl wider als eine hohe Diversität innerhalb der Familien oder Gattungen. Die Familien der Untersuchung umfassen jeweils eine geringe Anzahl Gattungen (≤ 8), ein Großteil der Familien ist monogenerisch (40%). *Desmoscolex*, *Tricoma*, *Acantholaimus* und *Halalaimus* werden durch die höchsten Artenzahlen (20 - 30 Arten) repräsentiert (Tab. 3.5). Insgesamt 92% aller Gattungen im Untersuchungsgebiet werden durch weniger als zehn Arten repräsentiert; ca. 50% der Gattungen sind monospezifisch.

Ergebnisse

Tab. 3.5: Dominante Taxa (> 1%) im Untersuchungsgebiet (0-5 cm Sedimenttiefe). Dichte: mittlere Anzahl Individuen \pm Standardabweichung / 10 cm², Max/Min*: maximale/minimale Dichte, *: Taxon nicht in allen Proben vorhanden (Min: niedrigste Anzahl, wenn vorhanden), Ip: standardisierter Morisita Index für die Verbreitung, Biomasse: mittl. Trockengewicht \pm Standardabweichung in μ g / 10 cm², MW/Ind.: mittl. Trockengewicht pro Individuum in μ g, **Taxa [n]**: [Anzahl Gattungen] gesamt pro Familie, [n]: [Anzahl Arten] gesamt pro Gattung.

Taxa (> 1%) [n]	Dominanz (%)	Präsenz (%)	Dichte (Ind./10 cm ²)			Biomasse (μ g/10 cm ²)	
			MW	Max/Min	I _p	MW	MW/Ind.
Oxystominidae [6]	5,9	100	87 (\pm34,9)	168/35	0,50	6,81 (\pm5,76)	0,08
<i>Halalaimus</i> ssp. [20]	4,3	100	63 (\pm 32,5)	124/13	0,50	3,12 (\pm 3,29)	0,05
<i>Halalaimus</i> sp 2	1,6	89	19 (\pm 17,6)	88/9*	0,51	0,41 (\pm 0,37)	0,02
Chromadoridae [4]	8,2	100	123 (\pm44,0)	186/51	0,50	10,31 (\pm7,03)	0,08
<i>Acantholaimus</i> ssp. [25]	5,4	100	80 (\pm 32,8)	159/35	0,50	7,45 (\pm 6,86)	0,09
<i>Acantholaimus</i> sp 21	1,3	59	16 (\pm 21,6)	88/6*	0,53	0,82 (\pm 1,28)	0,05
<i>Chromadora</i> ssp. [3]	1,8	81	26 (\pm 22,3)	71/9*	0,51	2,03 (\pm 1,88)	0,08
<i>Chromadora</i> sp 1	1,7	81	21 (\pm 19,2)	62/9*	0,51	1,85 (\pm 1,76)	0,09
<i>Trochamus</i> ssp. [4]	1,1	85	16 (\pm 11,4)	35/3*	0,51	0,32 (\pm 0,25)	0,02
Comesomatidae [5]	4,0	100	59 (\pm27,3)	124/22	0,50	25,71 (\pm17,20)	0,43
<i>Cervonema</i> ssp. [8]	1,8	93	27 (\pm 16,1)	62/9*	0,51	7,84 (\pm 6,72)	0,12
<i>Sabatieria</i> ssp. [7]	1,9	96	28 (\pm 21,7)	88/9*	0,51	16,99 (\pm 14,43)	0,60
<i>Sabatieria</i> sp 1	1,0	67	13 (\pm 15,4)	62/3*	0,52	6,46 (\pm 8,12)	0,50
Cyatholaimidae [5]	1,2	93	18 (\pm10,9)	44/6*	0,51	3,10 (\pm4,06)	0,17
Desmodoridae [3]	1,6	78	26 (\pm24,7)	106/3*	0,53	0,88 (\pm1,02)	0,03
Microlaimidae [1]	16,8	100	250 (\pm361,2)	1450/18	0,54	6,75 (\pm9,82)	0,03
<i>Microlaimus</i> ssp. [6]	16,9	100	250 (\pm 359,4)	1450/18	0,54	6,75 (\pm 9,76)	0,03
<i>Microlaimus</i> sp 1	14,2	100	209 (\pm 350,8)	1415/9	0,55	5,50 (\pm 9,53)	0,03
<i>Microlaimus</i> sp 3	1,7	78	25 (\pm 26,3)	88/3*		0,43 (\pm 0,51)	0,02
Leptolaimidae [7]	4,3	96	69 (\pm41,6)	168/3*	0,51	2,48 (\pm1,85)	0,10
<i>Leptolaimus</i> ssp. [7]	3,2	89	47 (\pm 34,5)	150/3*	0,51	1,40 (\pm 1,22)	0,02
<i>Leptolaimus</i> sp 1	1,9	85	28 (\pm 23,4)	88/3*	0,51	0,89 (\pm 0,85)	0,03
Aegialoalaimidae [2]	1,7	96	25 (\pm13,5)	53/9*	0,50	1,13 (\pm2,10)	0,05
<i>Aegialoalaimus</i> ssp. [10]	1,5	93	22 (\pm 13,5)	44/9*	0,51	1,10 (\pm 2,10)	0,05
Desmoscolecidae [6]	18,9	100	281 (\pm142,1)	645/92	0,50	19,90 (\pm12,54)	0,07
<i>Desmoscolex</i> ssp. [27]	3,6	93	54 (\pm 33,5)	168/16*	0,51	5,98 (\pm 3,91)	0,11
<i>Tricoma</i> ssp. [30]	13,3	100	197 (\pm 108,6)	407/57	0,51	11,37 (\pm 8,43)	0,06
<i>Tricoma</i> sp 7	1,9	63	24 (\pm 36,6)	150/6*	0,54	1,38 (\pm 2,00)	0,06
<i>Tricoma</i> sp 25	3,5	89	44 (\pm 42,0)	186/6*	0,52	1,83 (\pm 2,85)	0,04
Monhysteridae [1]	17,0	100	252 (\pm129,2)	560/88	0,50	5,31 (\pm4,16)	0,02
<i>Thalassomonhystera</i> ssp. [11]	17,0	100	252 (\pm 124,9)	560/88	0,50	5,31 (\pm 4,09)	0,02
<i>Thalassomonhystera</i> sp 4	4,8	100	60 (\pm 48,5)	186/9	0,51	0,87 (\pm 0,72)	0,01
<i>Thalassomonhystera</i> sp 7	1,0	89	15 (\pm 12)	44/9*	0,51	0,44 (\pm 0,56)	0,03
<i>Thalassomonhystera</i> sp 9	1,5	89	22 (\pm 18)	71/9*	0,51	0,30 (\pm 0,33)	0,01
<i>T. bathislandica</i>	8,9	100	112 (\pm 92,2)	292/19	0,51	2,05 (\pm 1,68)	0,02
Xyalidae [8]	9,3	100	138 (\pm74,8)	309/9	0,51	5,25 (\pm4,25)	0,04
<i>Rhynchonema</i> ssp. [5]	2,8	93	42 (\pm 31,5)	133/16*	0,51	0,86 (\pm 0,79)	0,02
<i>Rhynchonema</i> sp 4	2,1	81	26 (\pm 26,7)	106/9*	0,52	0,69 (\pm 0,73)	0,03
<i>Theristus</i> ssp. [12]	2,5	96	37 (\pm 23,7)	124/6*	0,51	1,05 (\pm 1,23)	0,03
Sphaerolaimidae [3]	1,3	89	21 (\pm12,6)	45/6*	0,51	4,75 (\pm6,18)	0,23
Linhomoeidae [8]	2,7	96	39 (\pm28,0)	124/3*	0,51	2,18 (\pm2,43)	0,06
<i>Eleutherolaimus</i> ssp. [6]	1,3	70	19 (\pm 27,5)	106/9*	0,54	0,81 (\pm 1,41)	0,04
Diplopeltidae [6]	4,0	100	64 (\pm34,0)	141/6	0,50	2,20 (\pm1,50)	0,03
<i>Campylaimus</i> ssp. [15]	3,7	100	55 (\pm 30,4)	124/3	0,51	1,81 (\pm 1,39)	0,03
<i>Campylaimus</i> sp 1	1,2	78	17 (\pm 17,5)	62/6*	0,63	0,57 (\pm 0,67)	0,03
gesamt			41457	3245/583	0,50	118,55 (\pm 71,6)	0,08

3.3.2. Biomasserverteilung

Alle nachfolgenden Angaben zur Biomasse der Nematoden-Gemeinschaften beziehen sich auf das Trockengewicht der Organismen.

Die Biomasseverteilung der dominanten Familien der Gemeinschaft erstreckt sich über zwei Größenordnungen von 0,88 µg (Desmodoridae) bis 25,7 µg (Comesomatidae) pro 10 cm². Die Familien Comesomatidae (22%), Desmoscolecidae (17%) und Chromadoridae (9%) stellen mit 48% nahezu die Hälfte der Biomasse der dominanten Taxa. Die Vertreter der Comesomatidae sind auch am größten, sie haben das höchste mittlere Trockengewicht pro Individuum (0,43 µg).

Auf Gattungsebene hat mit *Sabatieria* ebenfalls ein Vertreter der Comesomatidae die höchste Biomasse (16,99 µg/10 cm²), während *Trochamus* mit insgesamt 0,32 µg/10 cm² das niedrigste Trockengewicht hat.

Etwa die Hälfte der Gesamtbiomasse (48%) entfällt auf *Acantholaimus*, *Cervonema*, *Sabatieria*, *Microlaimus*, *Desmoscolex* und *Tricoma* aus den oben genannten drei Familien. *Sabatieria* ist auch die Gattung mit dem höchsten mittleren Trockengewicht pro Individuum (0,60 µg).

Die Biomasseverteilung auf Artebene umfasst Gewichte von 0,30 µg/10 cm² (*Thalassomonhystera* sp 9) bis 6,46 µg/10 cm² (*Sabatieria* sp 1) und hat damit eine geringere Spannbreite als auf Gattungs- bzw. Familienebene. Sechs Arten (*Chromadora* sp 1, *Sabatieria* sp 1, *Microlaimus* sp 1, *Tricoma* sp 7 und *T.* sp 25 sowie *Thalassomonhystera bathislandica*) haben jeweils ein Trockengewicht von > 1 µg/10 cm² und stellen damit 16% der Gesamtbiomasse.

Unter diesen sechs Arten hat *Thalassomonhystera bathislandica* das niedrigste individuelle Trockengewicht (0,02 µg) und *Sabatieria* sp 1 das höchste (0,50 µg).

Insgesamt überwiegen unter den zahlenmäßig dominanten Taxa die Arten (90%), Gattungen (49%) und Familien (51%) mit geringer Größe (individuelles Trockengewicht von 0,01 - 0,04 µg) und vergleichsweise hoher Individuendichte. Das mittlere Trockengewicht innerhalb der Gemeinschaft pro Individuum beträgt 0,08 µg.

3.3.3. Funktionelle Struktur der Gattungen im Untersuchungsgebiet

Für die Berechnung von Dominanz und Diversität in einer Gemeinschaft spielen ökologische Ansprüche der sie konstituierenden Arten bzw. Gattungen keine Rolle. Deswegen werden hier als zusätzliche ökologische Information der cp-Wert respektive Reproduktions-Index (MI, *Maturity Index*) und die Fraßtypen bzw. der Index der trophischen Diversität (ITD) der Gemeinschaft betrachtet.

Tab. 3.6: Anteil Individuen an Fraßtypen und cp-Werten, Index der trophischen Diversität (ITD) sowie Reproduktions-Index (MI).

ökologische Merkmalsparameter der Nematoden-Gemeinschaft		
Fraßtyp		
selektive Partikelfresser	IA	34,8%
nicht-selektive Partikelfresser	IB	34,4%
Aufwuchsfresser	IIA	27,5%
Prädatoren und Omnivore	IIB	3,0%
ITD		0,32
cp-Wert		
„enrichment“ ¹ -Opportunisten	1	17,2%
generelle Opportunisten	2	34,1%
Zwischenstadium	3	20,4%
„persisters“	4	28,2%
extreme „persisters“	5	0,2
MI		2,6

Über 90% der Nematoden des gesamten Untersuchungsgebietes haben keine oder nur kleine Zähne (Tab. 3.6), die Mehrheit davon (Fraßtypen IA und IB, ~ 70%) sind mikrobiovore Partikelfresser mit unbezahnter Mundhöhle. Nicht-selektive Partikelfresser (IB) kommen im gesamten Untersuchungsgebiet zu etwa gleichen Teilen mit den Vertretern des Fraßtyps IA vor. Aufwuchsfresser (IIA) mit kleiner Mundhöhlenbewaffnung sind etwas weniger häufig als Partikelfresser. Prädatoren und Omnivore (Fraßtyp IIB) sind im gesamten Untersuchungsgebiet nur in einem Anteil von 3% vertreten (Tab. 3.6).

Die trophische Struktur (ITD: 0,32) der Nematoden-Gemeinschaft zeigt, dass drei verschiedene trophische Gruppen (IA, IB und IIA) zu etwa gleichen Anteilen im Untersuchungsgebiet koexistieren, während der vierte Ernährungstyp der Prädatoren und Omnivoren (IIB) zahlenmäßig am schwächsten vertreten ist .

Über 50% der Individuen der Nematoden-Gemeinschaft sind sogenannte „enrichment“ Opportunisten (cp-1) oder generelle (cp-2) Opportunisten mit hohem Reproduktionspotential (Tab. 3.6). Generelle Opportunisten haben mit ~ 34% den höheren Anteil.

Etwa 30% der Nematoden gehören Gattungen mit längerer Generationsdauer und niedrigerer Produktionsrate (cp-4) an, wobei der Anteil der extremen „persisters“ (cp-5) im Gesamtspektrum weit unter 1% liegt.

¹ frühe Besiedler von Lebensräumen, die mit neuen Nahrungsressourcen angereichert sind

Ein MI von 2,58 für die Nematoden-Gemeinschaft zeigt, dass die meisten Individuen Gattungen angehören, die ein breites Spektrum von Umweltbedingungen tolerieren (cp-1 und cp-2) und ein relativ hohes Reproduktionspotential haben. Gattungen mit einer enger begrenzten ökologischen Amplitude, die sensibler auf Umweltveränderungen reagieren, sind seltener vertreten (cp-4) bzw. spielen eine zahlenmäßig zu vernachlässigende Rolle (cp-5) im Gesamtspektrum der Gattungen.

3.3.4. Indikatorgattungen der Nematoden-Gemeinschaft

Ein Vergleich der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontrollkernen mit der Gemeinschaft um die Schwämme herum soll zeigen, ob es bestimmte Gattungen gibt, die häufiger in den Kontroll- bzw. Schwammkernen vorkommen. Weisen diese „Indikatoren“ im Vergleich der Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen spezielle Charakteristika auf, könnte dieses hinweisgebend auf einen möglichen Gradienten in den Umweltbedingungen aufgrund der biogenen Struktur „Schwamm“ sein.

Im Untersuchungsgebiet dominante Taxa (*Acantholaimus*, *Microlaimus*, *Thalassomonhystera* und *Tricoma*) wurden aus der Analyse herausgenommen, da dominant im Untersuchungsgebiet bedeutet, dominant in Kontroll- und Schwammkernen (wenn auch nicht in gleichen relativen Anteilen, s.u.) und diese Taxa somit nicht hinweisgebend auf einen möglichen Gradienten sind.

Insgesamt kommen 6 Familien, 16 Gattungen und 78 Arten nur in den Kontrollkernen und 1 Familie, 8 Gattungen und 51 Arten ausschließlich in den Schwammkernen vor. Die meisten dieser Nematoden sind aber so selten, dass die entsprechenden Individuen nicht unbedingt ausschließlich in den Kontroll- bzw. Schwammkernen vorkommen, sondern die Möglichkeit besteht, dass sie jeweils nur zufällig nicht gefunden wurden. Deshalb wurden auch Taxa, die nur durch sehr wenige bzw. Einzelindividuen vertreten sind, nicht berücksichtigt.

Ein Taxon wird als charakterisierend für die Gemeinschaft der Kontroll- bzw. Schwammkerne angesehen, wenn es *sensu lato* die Kriterien von Salzwedel et al. (1985) erfüllt (vergl. Kapitel 2.3.1.1.).

In den Kontrollkernen erfüllt die Gattung *Quadricoma* und in den Schwammkernen die Gattung *Paramonhystera* diese Kriterien (Tab. 3.7). *Quadricoma* gehört der cp-Klasse 4 an, ist also eine K-selektierte Gattung, während *Paramonhystera* ein genereller Opportunist ist (cp-2). Die genannten Gattungen unterscheiden sich auch in ihrer Ernährungsform. *Paramonhystera* ernährt sich nicht-selektiv von Partikeln (IB) und hat eine größere, zahnlose Mundhöhle. *Quadricoma* ist ein selektiver Partikelfresser (IA) mit kleiner, zahnloser Mundhöhle.

Ergebnisse

Tab. 3.7: Indikatorgattungen der Kontroll- & Schwammkerne modifiziert nach Salzwedel et. al (1985).
 Dominanz in den Kontroll- bzw. Schwammkernen: > 4%,
 Präsenz in den Kontroll- bzw. Schwammkernen: > 60%,
 DAI: > 66%, DAS: > 66%.

	<i>Dichte</i> (Ind./10 cm ²)	<i>Dominanz</i> %	<i>Präsenz</i> %	<i>DAI</i>	<i>DAS</i>
Kontrollkerne					
<i>Quadricoma</i>	154	5	73	66	65
Schwammkerne					
<i>Paramonhystera</i>	127	4	60	81	70

Betrachtet man die Arten-Rang-Relation für die Nematoden-Gemeinschaft aller Sedimentkerne gemeinsam (Tab. 3.8), so finden sich alle anhand der modifizierten Kriterien von Salzwedel et al. (1985) ausgewählten „Indikatorgattungen“ in der χ^2 -Klasse V. *Quadricoma*, die als „Indikatorgattung“ für die Nematoden-Gemeinschaft in den Kontrollkernen definiert wurde, ist in den Kontrollkernen in der χ^2 -Klasse V vertreten und befindet sich in den Schwammkernen in einer niedrigeren χ^2 -Klasse (III). Für *Paramonhystera* verhält es sich genau umgekehrt. Diese Gattung ist in den Schwammkernen in der „Indikatorklasse“ V und in den Kontrollkernen in der χ^2 -Klasse III (vergl. auch Kapitel 2.7.7.2.).

Tab. 3.8: Abundanzklassen (Arten-Rang-Relation) der „Indikatorgattungen“ in den Kontroll- und Schwammkernen.

<i>χ^2-Klassen</i>	<i>gesamt</i>	<i>Kontrollkerne</i>	<i>Schwammkerne</i>
<i>Quadricoma</i>	V	V	III
<i>Paramonhystera</i>	V	III	V

- Die dominanten Taxa zeigen die typische Zusammensetzung einer Nematoden-Gemeinschaft des Abyssobenthals (bis Hadobenthal). Der diesen Tiefenbereich charakterisierende Komplex der Gattungen *Theristus*, *Acantholaimus* und *Halalaimus* ist unter den dominanten Gattungen dieser Untersuchung vertreten.
- Die Nematoden-Gemeinschaft zeichnet sich durch einen hohen Artenreichtum hauptsächlich kleiner Individuen aus, die fleckenhaft im Untersuchungsgebiet verteilt sind.
- Im Untersuchungsgebiet dominieren bakterivore-detritivore Nematoden.
- Die Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen wird zur Hälfte von opportunistischen Gattungen mit hohem Reproduktionspotential gebildet.
- Ein *K*-selektierter selektiver Partikelfresser mit kleiner Mundhöhle steht als Indikator für die Nematoden-Gemeinschaft in den Kontrollkernen.
- In den Schwammkernen wird die Indikatorgattung auch von Arten ohne Mundhöhlenbewaffnung repräsentiert, die aber nicht-selektive Partikelfresser mit größerer Mundhöhle sind und als generelle Opportunisten gelten.
- Die Indikatorgattungen für die Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- bzw. Schwammkernen werden durch die objektive Auswahlmethode (Arten-Rang-Relation) bestätigt.

3.4. Kollektive und interaktive Merkmale der Nematoden-Gemeinschaft: Abundanz, Biomasse und Diversität

Diversität beinhaltet zwei Aspekte, die Anzahl der Arten pro Anzahl Individuen (Artenreichtum) und das Dominanzspektrum der Arten und Individuen (Heterogenität und Äquität). Körpergröße bzw. Biomasse ist eine weitere wichtige Achse biologischer Diversität. Abundanz, Biomasse und Diversität können auf verschiedenen Ebenen gemessen werden, und die Natur der Beziehung zwischen Abundanz, Biomasse und Artenreichtum variiert mit der Skala, auf der diese Parameter betrachtet werden. Hier werden Abundanz, Biomasse und Diversität für einzelne Punkte (Unterproben der Sedimentkerne als Punktproben), für einzelne Proben (Sedimentkerne als α -Proben) und Lebensräume (Nematoden-Gemeinschaft in den Kontrollen und um die Schwämme als γ -Proben) auf Gattungs- und Artebene im obersten Sedimentzentimeter und über die gesamte beprobte Sedimenttiefe betrachtet (vergl. Abb. 2.7, Kapitel 2.2.3.).

Im Folgenden werden die Ergebnisse dargestellt, die, gestützt durch Ergebnisse einer Varianzanalyse, Trends in Abundanz, Biomasse und Diversität innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft besonders deutlich aufzeigen.

3.4.1. Merkmalsparameter der Nematoden-Gemeinschaft

Als Merkmalsparameter der Nematoden-Gemeinschaft werden die quantitativen Maße Abundanz und Biomasse und die univariaten Diversitätsmaße Arten- bzw. Gattungsreichtum, Heterogenität und Äquität für die einzelnen Sedimentkerne bzw. Probennahmestellen im Untersuchungsgebiet auf Gattungsebene vergleichend betrachtet. Aus dem Kernpaar HG8&HG9 wurden nur Daten für die quantitativen Maße berechnet (Abb. 3.10a und b), da keine taxonomische Bestimmung der Individuen erfolgte (vergl. Kapitel 2.2.1.).

Der Mann-Whitney U-Test zeigte weder innerhalb der Kontroll- bzw. der Schwammkerne noch für die Nematoden-Gemeinschaft insgesamt signifikante Unterschiede in den Abundanzwerten oder der Biomassebestimmungen, unabhängig davon, ob die Daten aller Sedimentkerne einfließen oder die Daten des Kernpaares HG8&HG9 nicht berücksichtigt werden. Um die Aussagekraft der Daten zu erhöhen, beruhen daher alle Abundanz- und Biomassewerte, die in keinem Zusammenhang mit Aussagen stehen, die von taxonomischen Daten abhängig sind, auf der Auswertung aller Sedimentkerne.

Die Individuendichte und Biomassenwerte weisen insgesamt einen Anstieg vom nordöstlichen Bereich (Kernpaare HG2&HG3 und HG4&HG5) bis in den südwestlichen Bereich (Kernpaar HG6&HG7) des Untersuchungsgebiets auf (Abb. 3.10a und b). An der südwestlichsten Probennahmestelle (HG8&HG9) sinken die Werte wieder ab. Dieses gilt für alle Schwammkerne und die Abundanzwerte aller Kontrollkerne. Die Biomassenwerte der Kontrollkerne folgen diesem Trend nur bedingt, da nicht im Kontrollkern HG7 (parallel zu den Abundanzdaten) die höchste Biomasse bestimmt wurde, sondern im

Kontrollkern HG9. Die Kerne aus dem nordöstlichen Bereich des Untersuchungsgebiets (HG2&HG3 sowie HG4&HG5) zeigen eine größere Diversität (H'), wenn die Individuen gleichmäßiger über die Gattungen verteilt sind (J') und die erwartete Anzahl der Gattungen ($ES_{(900)}$) steigt (Abb. 3.10c, d und e). In diesen Kernen sind im Vergleich zu dem Kernpaar HG6&HG7 weniger Individuen (N) über mehr Gattungen verteilt (Abb. 3.10a und c).

In den Kernen aus dem südwestlichen Bereich des Untersuchungsgebiets (HG6&HG7) lässt der niedrigere Wert für die Äquität auf eine höhere Dominanz einzelner Arten im Gegensatz zu den anderen Kernen schließen. Die höhere Individuendichte in diesen Kernen korrespondiert nicht mit größerem Gattungsreichtum oder höherer Diversität (was die niedrigere Äquität bereits vermuten lässt) als in den übrigen Kernen.

Während die Nematodendichte in den Kernen vom nordöstlichen in den südwestlichen Bereich des Untersuchungsgebiets kontinuierlich ansteigt, kann man einen signifikanten Unterschied ($p < 0,0001$) in der Diversität zwischen den vier Kernen aus dem südwestlichen Bereich und den beiden Kernen aus dem nordöstlichen Bereich feststellen. Dieses gilt für alle Diversitäts-Indices, mit Ausnahme des Gattungsreichtums ($ES_{(900)}$) in den Kontrollkernen (HG3, HG5 und HG7). In den Schwammkernen (HG2, HG4 und HG6) besteht auch hier ein signifikanter Unterschied ($p < 0,0001$) zwischen den verschiedenen Bereichen des Untersuchungsgebiets.

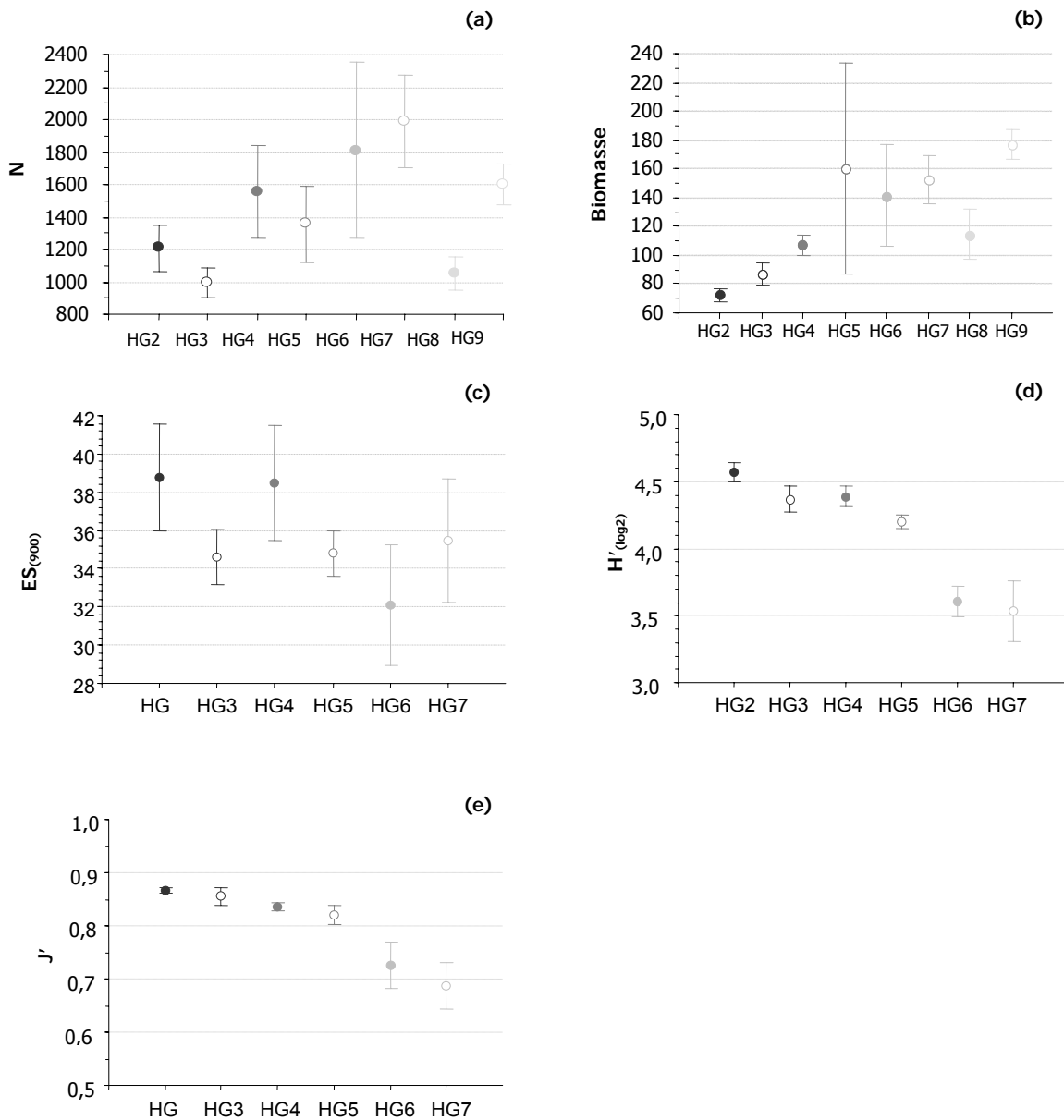


Abb. 3.10: Mittelwert \pm STABW quantitativer Maße und univariater Diversitäts-Indices für die Gattungen der Sedimentkerne HG2 ● + HG3 ○ & HG4 ● + HG5 ○ & HG6 ● + HG7 ○ & HG8 ● + HG9 ○ im Untersuchungsgebiet (0-5 cm Sedimenttiefe). N: Individuendichte pro 10 cm² (a), Biomasse: µg Trockengewicht pro 10 cm² (b), ES₍₉₀₀₎: erwartete Anzahl Gattungen pro 900 Individuen (c), H'(log₂): Shannon-Wiener Diversitäts-Index (d), J': Pielou Äquitäts-Index (e). Alle Angaben beziehen sich auf Durchschnittswerte für die Punktproben eines Sedimentkerns.
● Schwammkerne; ○ Kontrollkerne.

3.4.1.1. Variabilität der Merkmalsparameter

Die Variabilität der Diversitätsmaße (Tab. 3.9) ist in allen Kernen niedriger als die Variabilität der quantitativen Maße (Abundanz und Biomasse). Alle Diversitätsmaße für die Kerne des südwestlichen Bereiches (HG6&HG7) sind deutlich variabler als in den Kernen des nordöstlichen Gebiets (HG2&HG3 sowie HG4&HG5). Diese Unterschiede sind in den Schwammkernen (HG2, HG4 und HG6) für J' und folglich damit auch für H' am schwächsten ausgeprägt. Für die quantitativen Maße gilt dies nur eingeschränkt. Die Verteilung der Biomasse der einzelnen Kerne folgt dem Trend der Diversitätsmaße. Eine Ausnahme bildet der Kontrollkern HG5, er weist den höchsten CV-Wert auf, was durch die hohe Standardabweichung (Abb. 3.10b) bereits angedeutet wird. Die Individuen dagegen sind in einem völlig anderen Muster über die Kerne verteilt. Die Abundanz in den Kernen der nordöstlichen Probennahmestellen (HG2&HG3 sowie HG4&HG5) variiert stärker als im südwestlichen Bereich des Untersuchungsgebiets (HG6&HG7 sowie HG8&HG9). Der Schwammkern HG6 bildet allerdings eine Ausnahme, hier sind die Individuen variabler über die Punktproben des Kernes verteilt als in allen anderen Sedimentkernen (vergl. STABW Abb. 3.10a).

Tab. 3.9: Variationskoeffizient CV (*Coefficient of Variation*) der quantitativen Maße und der Diversitätsmaße für die Gattungen (0-5 cm Sedimenttiefe) der Sedimentkerne HG2 ● + HG3 ○ & HG4 ● + HG5 ○ & HG6 ● + HG7 ○ & HG8 ● + HG9 ○ (α -Proben) im Untersuchungsgebiet. s : Standardabweichung, \bar{x} : Mittelwert
 N : Individuendichte pro 10 cm², Biomasse: μ g Trockengewicht, $ES_{(900)}$: erwartete Anzahl Gattungen pro 900 Individuen, $H'(\log_2)$: Shannon-Wiener Diversitäts-Index, J' : Pielou Äquitäts-Index
 ○ Kontrollkerne; ● Schwammkerne.

Sedimentkerne (α -Proben)	CV (s/\bar{x})				
	N	Biomasse	$ES_{(900)}$	$H'(\log_2)$	J'
● HG2	0,23	0,17	0,16	0,04	0,01
○ HG3	0,19	0,23	0,09	0,02	0,04
● HG4	0,44	0,14	0,18	0,04	0,02
○ HG5	0,27	0,36	0,09	0,03	0,06
● HG6	0,73	0,61	0,24	0,08	0,12
○ HG7	0,31	0,31	0,18	0,06	0,15
● HG8	0,20	0,62			
○ HG9	0,16	0,62			

3.4.2. Abundanz

Abundanz wird hier als Individuendichte, Populationsdichte und Artendichte in den Sedimentkernen und in den einzelnen Punktproben in unterschiedlichen Sedimenttiefen betrachtet.

Um die hohe Variabilität in der quantitativen Zusammensetzung der Nematodenfauna der Kerne zu verdeutlichen, wurde eine MDS-Analyse durchgeführt (Abb. 3.11).

Der auf der Gattungs-Dichte basierende MDS-Plot zeigt drei grau hinterlegte Cluster (a = HG2&HG3, b = HG4&HG5, c = HG2&HG3), die jeweils den Punktproben aus einem Schwammkern und dem entsprechenden Kontrollkern entsprechen (grau hinterlegt). Die ANOSIM-Analyse bestätigt diese Gruppierungen. Der globale R-Wert für die Trennung der Cluster ist mit 0,333 zwar relativ klein, aber signifikant von 0 verschieden ($p < 0,1\%$). Die R-Statistik des paarweisen Tests der Gruppierungen zeigt, dass die Cluster (a) und b am schlechtesten ($R = 0,214$; $p < 1,0\%$) und die Gruppen a und c ($R = 0,490$; $p < 0,1\%$) relativ gut getrennt sind. Die Gruppen (b) und (c) sind mit einem R-Wert von 0,288 ($p < 0,2\%$) besser getrennt als die Gruppen (a) und (b).

Entsprechend findet die SIMPER-Analyse größte durchschnittliche Ähnlichkeit innerhalb der Cluster a und b ($> 64\%$). Die durchschnittliche Ähnlichkeit von Gruppe (c) liegt bei 58%. In allen drei Clustern ist die Gattung *Thalassomonhystera* für die durchschnittliche Ähnlichkeit innerhalb der Gruppierungen hauptverantwortlich.

Der MDS-Plot zeigt einen deutlichen Gradienten vom südwestlichen in den nordöstlichen Bereich des Untersuchungsgebiets in der Abundanz der Gattung *Microaimus*. Diese Gattung ist hauptverantwortlich für die geringste durchschnittliche Ähnlichkeit zwischen den Gruppen (a) und (c) (50%) sowie zwischen den Gruppen (b) und (c) (56%). Die größte durchschnittliche Ähnlichkeit besteht zwischen den Gruppierungen (a) und (b) (61%), hierfür zeichnet die Gattung *Tricoma* hauptverantwortlich.

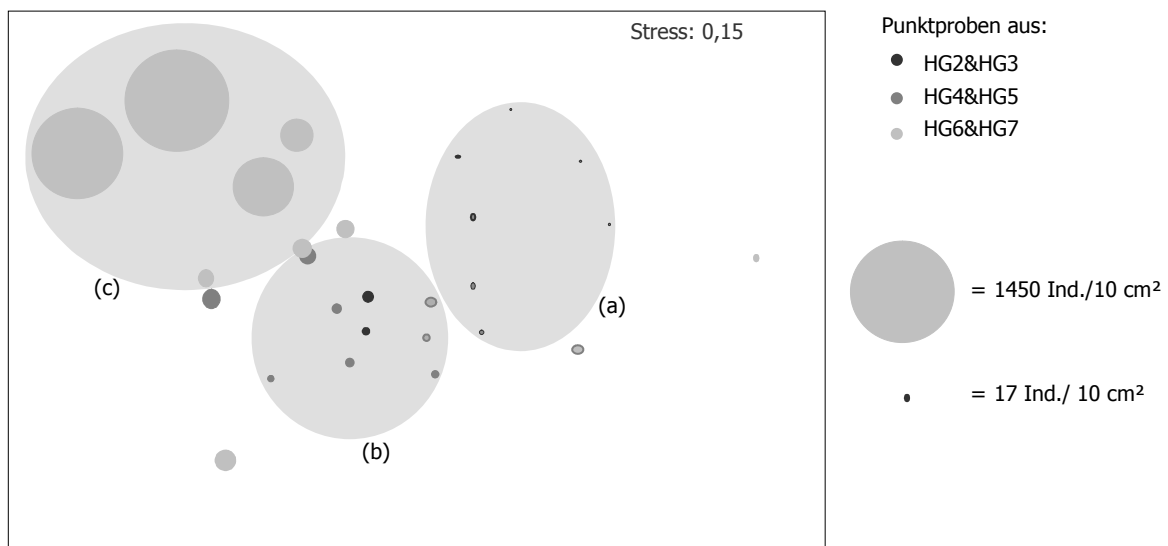


Abb. 3.11: MDS-Plot für Ind./10 cm² pro Gattung (0-5 cm Sedimenttiefe) in den Punktproben der Kontroll- und Schwammkerne (Bray-Curtis Ähnlichkeitskoeffizient, Quadratwurzel transformierte Dichten). Die Größe der abgebildeten Punkte entspricht der Dichte (Ind./10 cm²) der dominanten Gattung *Microaimus* in den Punktproben. Die Angabe der Himmelsrichtungen entspricht der Lage der Sedimentkerne (α -Proben) im Untersuchungsgebiet (vergl. Kapitel 2.2.1., Abb. 2.4)

3.4.2.1. Individuen- und Artendichte innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft

Individuendichte und Artendichte sollen, im Gegensatz zu Artendiversität (Artenreichtum und Gleichmäßigkeit, mit der die Individuen über die Arten verteilt sind, siehe Kapitel 3.4.4.), als Abundanz der Individuen und der Anzahl Arten pro Fläche vergleichend nebeneinander als zwei Parameter betrachtet werden. Diese Betrachtungsweise soll einen möglicherweise unterschiedlich starken Einfluß der beiden Parameter auf die Variabilität innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft im Untersuchungsgebiet nachweisen.

Die Individuendichte nimmt sowohl in den Kontroll- als auch in den Schwammkernen vom nordöstlichen bis zum südwestlichen Bereich des Untersuchungsgebiets zu (Abb. 3.12). Die Individuendichte zwischen den beiden Probenahmestellen im nordöstlichen Bereich des Untersuchungsgebiets (HG2&HG3 sowie HG4&HG5) unterscheidet sich nicht signifikant, während die Individuendichte beider Probenahmestellen signifikante Unterschiede zu der Probenahmestelle im südwestlichen Bereich (HG7&HG8) aufweisen ($p = 0,0043$ bzw. $p = 0,0783$). Mit Ausnahme des Kernpaares HG6&HG7 ist die Individuendichte in den Schwammkernen immer höher als in den entsprechenden Kontrollen. Die Individuendichte variiert zwischen den Probenahmestellen signifikant stärker ($p = 0,0152$) als zwischen den einzelnen Sedimentkernen ($p = 0,1214$) oder den Kontroll- und Schwammkernen ($p = 0,7884$).

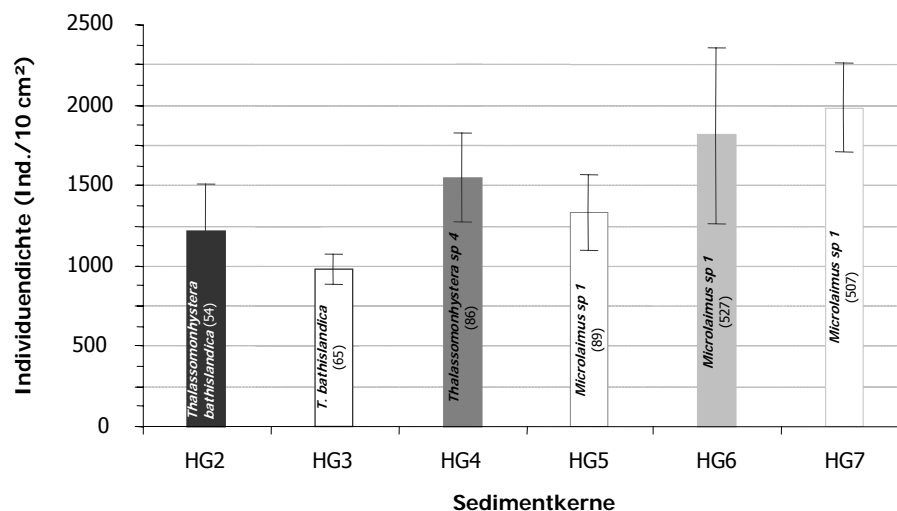


Abb. 3.12: Individuendichte \pm STABW (Ind./10 cm²) pro Sedimentkern (0-5 cm Sedimenttiefe).

Aufgeführt ist die jeweils dominante Art (inkl. Individuendichte) pro Kern.
gefüllte Säulen = Schwammkerne; leere Säulen = Kontrollkerne.

In der Anzahl der Arten finden sich weder zwischen den Probenahmestellen oder den einzelnen Sedimentkernen noch zwischen den Kontroll- und Schwammkernen signifikante Unterschiede (Abb. 3.13). Da aus den Schwammkernen jeweils eine Unterprobe weniger genommen wurde als aus den Kontrollkernen (vergl. Tab. 2.2, Kapitel 2.2.5.) und die gefundene Artenzahl abhängig von der Anzahl Proben ist, wurde in Abb. 3.13 die durchschnittliche Anzahl Arten pro Punktprobe für jeden Sedimentkern dargestellt. In den Punktproben aller Sedimentkerne nimmt die durchschnittliche Artenzahl innerhalb der nordöstlichen Kerne zu und im südwestlichen Bereich wieder ab. Der Anteil der monospezifischen Arten liegt in allen Kernen zwischen 77% (HG2) und 95% (HG6&HG7) pro Punktprobe. Die Artenzahl der Punktproben aus den Schwammkernen ist tendenziell höher als die Artenzahl die pro Punktprobe in den Kontrollkernen gefunden wurde. Eine Ausnahme hiervon ist das Kernpaar HG6&HG7, hier sind im Kontrollkern mehr Arten pro Punktprobe gefunden worden als im Schwammkern. Der Anteil monospezifischer Arten pro Punktprobe folgt diesem Trend und in den Schwammkernen finden sich mehr monospezifische Arten in den Punktproben als in den Kontrollkernen. Auch hier weicht das Kernpaar HG6&HG7 wieder vom allgemeinen Trend ab und so ist der Anteil monospezifischer Arten im Kontrollkern höher als im Schwammkern. In den einzelnen Sedimentkernen dominieren unterschiedliche Arten das Artenspektrum. In den Schwammkernen HG2 und HG4 sowie in dem Kontrollkern HG3 sind *Thalassomonhystera*-Arten (*Thalassomonhystera bathislandica* und *T. sp. 4*) dominant. Der Kontrollkern HG5 und das Kernpaar HG6&HG7 der südwestlichen Probenahmestelle werden von der Art *Microlaimus sp 1* dominiert. Die Populationsdichte von *Microlaimus sp 1* ist im Kernpaar HG6&HG7 deutlich höher als in HG5 und als die Populationsdichte der dominanten *Thalassomonhystera*-Arten der anderen Sedimentkerne (Abb. 3.12).

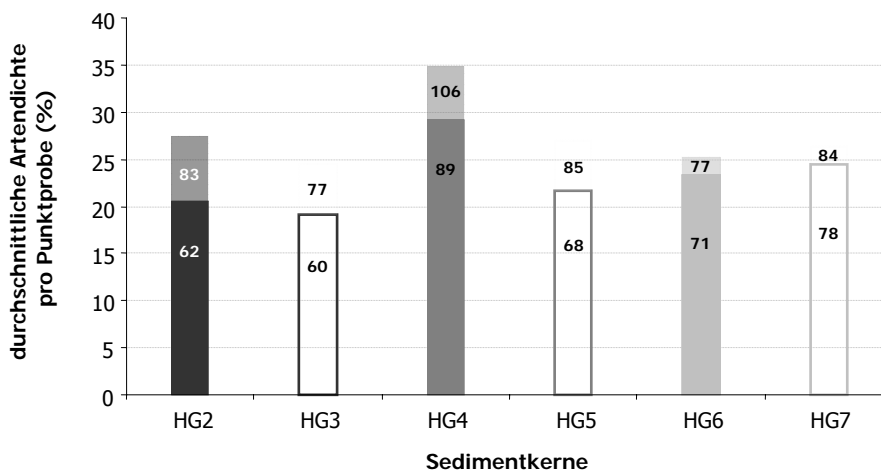


Abb. 3.13: Anteil Arten pro Punktprobe am Artenspektrum (%) aller Kontroll- bzw. Schwammkerne (0-5 cm Sedimenttiefe). gefüllte Säulen = Schwammkerne; leere Säulen = Kontrollkerne. dunkel gefärbt: Anzahl Arten, die durch Einzelindividuen repräsentiert sind.

3.4.2.2. Vertikalverteilung der Individuen und Arten im Sediment

Betrachtet man die Vertikalverteilung der Nematodenfauna im Sediment, nimmt die Arten- und die Individuenzahl pro Fläche mit zunehmender Sedimenttiefe ab, während die Variabilität in der Verteilung der Individuen über die Arten in der obersten Sedimentschicht am niedrigsten ist (Abb. 3.14). Je tiefer die Sedimentschicht, desto weniger Individuen repräsentieren eine Art, die Kurven für die Arten- und Individuenzahl pro Fläche nähern sich immer mehr an und überlappen schließlich im untersten Zentimeter. In den Punktproben der Kontroll- und der Schwammkerne ist der Variationskoeffizient im zweiten Zentimeter am höchsten. In den Schwammkernen nimmt die Variabilität der Individuenverteilung über die Arten ab dem zweiten Zentimeter stark ab und verändert sich dann bis zur untersten Sedimentschicht nicht mehr wesentlich. In den Kontrollkernen ist auch im dritten Zentimeter die Individuenverteilung in den einzelnen Punktproben sehr variabel, hier nimmt die Variabilität erst in den unteren beiden Zentimetern deutlich ab. In den Kontrollkernen ist die Arten- und Individuenzahl pro Fläche geringer, der Variationskoeffizient jedoch höher als in den Schwammkernen. In den Sedimentschichten mit den höchsten Werten für den Variationskoeffizienten ist die Standardabweichung der Individuenzahlen pro Fläche deutlich höher als für die Artenzahlen, die Individuenzahlen tragen stärker zur Variabilität der Punktproben bei als die Artenzahlen.

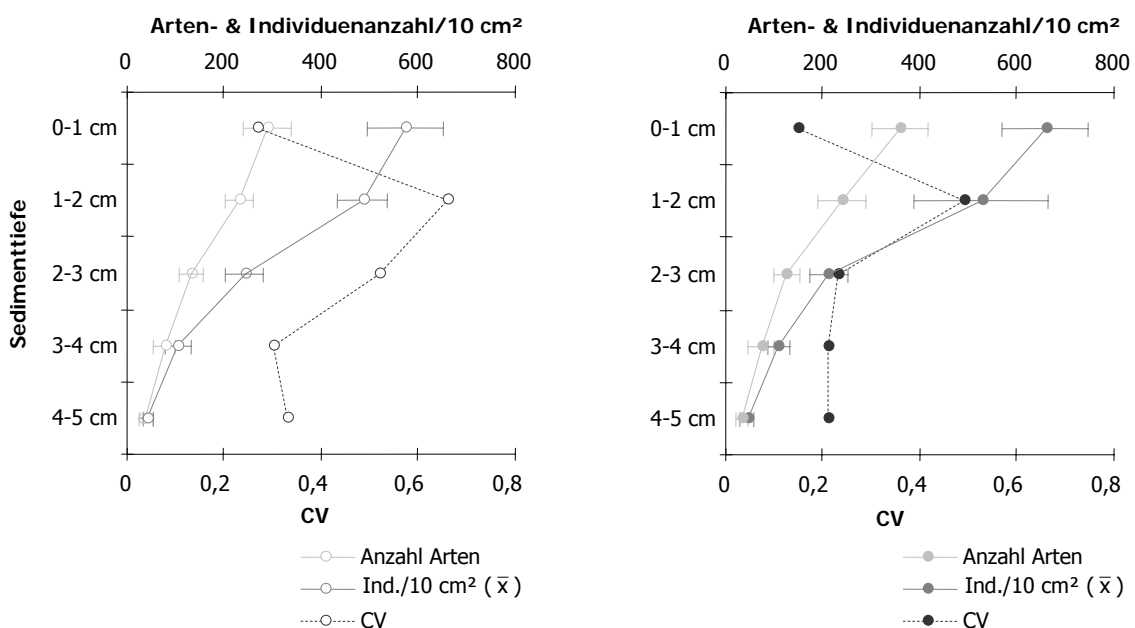


Abb. 3.14: Vertikalverteilung im Sediment der Arten- und Individuendichte ($\bar{x} \pm \text{Stabw}$) pro 10 cm² (obere x-Achse) und des Variationskoeffizienten (CV) der Verteilung der Individuen über die Arten (untere x-Achse) in den Kontroll- (○) und Schwammkernen (●).

In Abbildung 3.15 sind deshalb die Individuenzahlen für jede Punktprobe der Kontrollen und Schwammkerne einzeln und die dominanten Arten in den verschiedenen Sedimentschichten abgebildet.

Über 70% der Individuen in den Punktproben der Kontrollen und der Schwammkerne kommen in den oberen beiden Sedimentzentimetern vor (Abb. 3.15) und ihre Dichte nimmt in allen Punktproben mit zunehmender Tiefe ab. Eine Ausnahme bilden die Punktproben in Strömungsrichtung vor (▲) und rechts (◄) vom Schwamm sowie die entsprechende Punktprobe (◄) in den Kontrollkernen im zweiten Sedimentzentimeter. *Microlaimus sp 1* ist die dominante Art in den beiden obersten Sedimentschichten und kommt vor allem im zweiten Sedimentzentimeter in hoher Individuendichte vor. Die hohe Standardabweichung zeigt, dass das nicht für alle ▲-Proben der Schwammkerne bzw. ◄-Proben der Kontrollen gilt, sondern fast ausschließlich durch die Populationsdichte von *Microlaimus* im Kernpaar HG6&HG7 bewirkt wird (vergl. Abb. 3.10). Diese außergewöhnlich hohe Individuendichte einer Art erklärt den hohen Wert des Variationskoeffizienten (Abb. 3.14) im zweiten Sedimentzentimeter der Kontroll- und Schwammkerne.

Thalassomonhystera bathislandica ist in der Sedimenttiefe 2-3 cm die dominante Art, erreicht hier zwar keinen Anstieg der Individuendichte insgesamt, hat aber in den Kontrollkernen eine höhere Populationsdichte als alle anderen Arten und bewirkt damit den hohen Wert für den Variationskoeffizienten in den Kontrollen (Abb. 3.15).

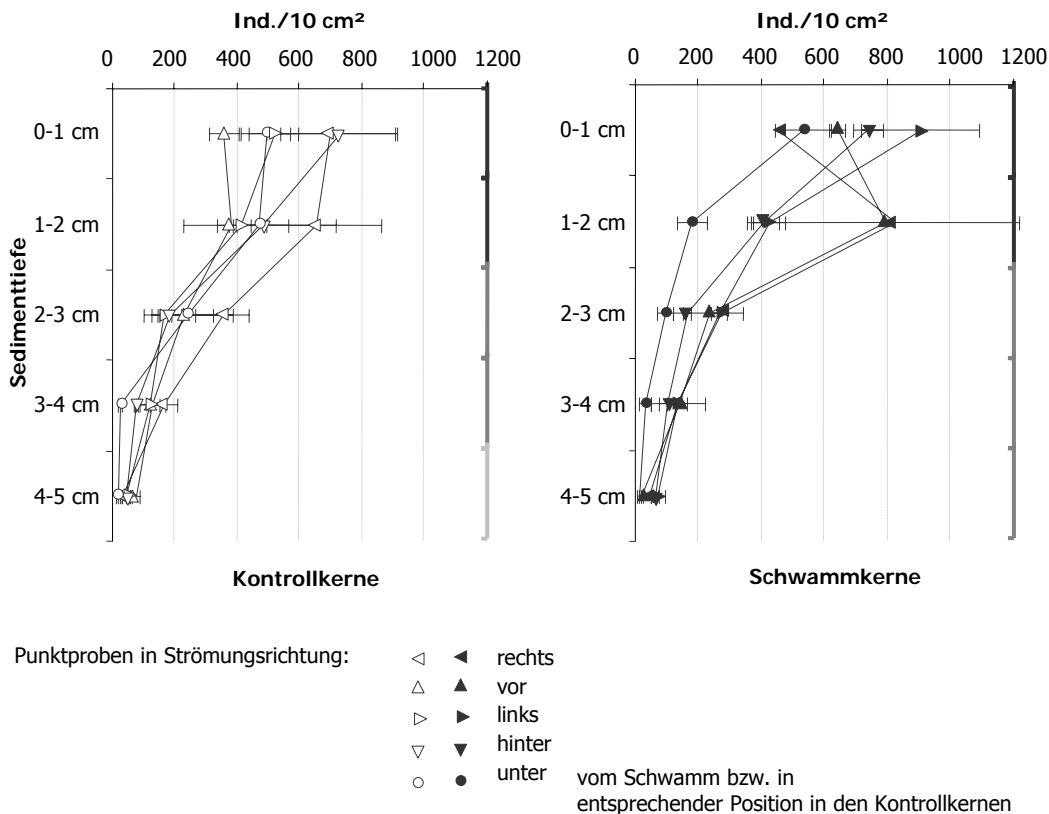


Abb. 3.15: Vertikalverteilung der Individuendichte (Ind./10 cm²) im Sediment der einzelnen Punktproben in den Kontroll- und Schwammkernen. Farbmarkierungen der rechten Ordinate entsprechen den dominanten Art in der jeweiligen Sedimenttiefe (*Microlaimus sp 1*, *Thalassomonhystera bathislandica* und *Longicyatholaimus sp 2*).

- Die Ergebnisse für die Abundanz der Individuen und Artenzahl zeigen vor allem Unterschiede zwischen den einzelnen Sedimentkernen der verschiedenen Probennahmestellen, unabhängig davon, ob es sich um Kontroll- oder Schwammkerne handelt.
- Diese Unterschiede wirken sich auf Individuenebene stärker als auf Artebene aus.
- In der Vertikalverteilung zeigt sich ein Tiefengradient in der Individuen- und Artendichte, der auf Individuenebene deutlicher ausgeprägt ist.
- Die Variabilität der Punktproben nimmt generell mit zunehmender Sedimenttiefe ab, unabhängig davon, ob Punktproben aus den Kontroll- oder Schwammkernen betrachtet werden.
- In beiden Probengruppen ist die Variabilität im zweiten Sedimentzentimeter am höchsten.
- Maßgeblich für die gefundenen Unterschiede ist die Individuendichte der Art *Microlaimus sp1*.

3.4.3. Biomasse

Verschiedene physiologische und ökologische Parameter können als allometrische Funktion des Körpergewichts ausgedrückt werden. Die Individuengröße kann außerdem das Ergebnis von Interaktionen zwischen Arten sein (Konkurrenz, Prädation) und hat damit beträchtlichen Einfluß auf die Gemeinschaftsstruktur. Die Größen- bzw. Biomasseverteilung der Individuen einer Gemeinschaft ist somit ein nützliches Werkzeug, um die Gemeinschaftsstruktur zu beschreiben.

3.4.3.1. Biomasseverteilung innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft

Das durchschnittliche Gewicht pro Nematode beträgt zwischen 0,05 µg und 1,05 µg (Abb. 3.16). Den größten Anteil (~ 85%) an der Biomasse der Nematoden-Gemeinschaft haben Individuen mit einem durchschnittlichem Gewicht von < 0,2 µg in der Größenfraktion $\geq 63 \mu\text{m}$. Nur wenige Individuen (~ 15%) sind größer ($\geq 125 \mu\text{m}$) bzw. schwerer als 0,2 µg. Hauptverantwortlich für die hohe Individuendichte und den hohen Biomasseanteil in den Größenklassen $> 32 \mu\text{m}$ und $> 63 \mu\text{m}$ sind Vertreter der Gattungen *Microlaimus*, *Thalassomonhystera* und *Tricoma*. Das hohe durchschnittliche Individualgewicht bei gleichzeitig abnehmender Gesamtbiomasse und Individuendichte in den oberen beiden Größenklassen ($> 250 \mu\text{m}$ und $> 500 \mu\text{m}$) wird hauptsächlich durch einige große Exemplare der Gattungen *Sabatieria* und *Cervonema* aus der Familie der Comesomatidae sowie ein Einzelexemplar der Gattung *Eurystomina* ($> 500 \mu\text{m}$) verursacht.

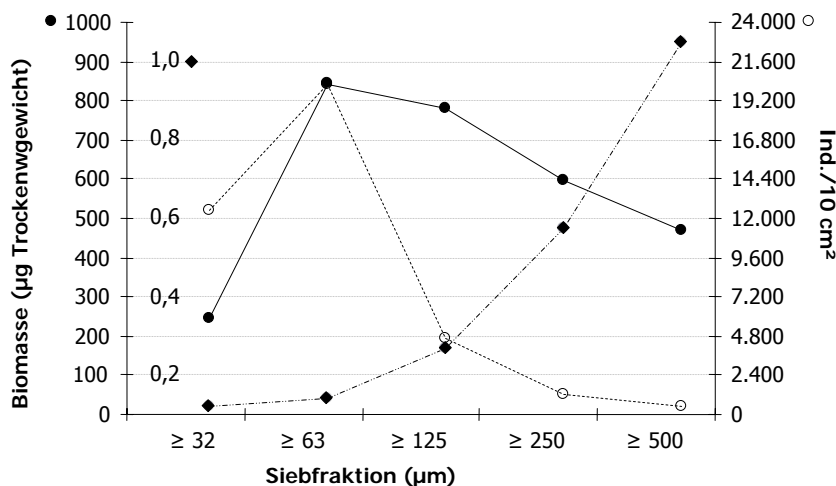


Abb. 3.16: Biomasseverteilung und Individuendichte pro Größenfraktion. Die Größenfraktionen entsprechen den Maschenweiten der Siebfractionen.
 —●— Summe Trockengewicht (µg)
 -◆- mittleres Trockengewicht pro Individuum (µg)
 -○- Individuendichte pro Siebfraction (Ind./10 cm²)

Stellt man den Biomasseanteil der Adulten der Biomasse juveniler Nematoden gegenüber, haben in fast allen Größenfraktionen adulte Organismen den größten Biomasseanteil (Abb. 3.17). Nur für die kleinste Größenfraktion und die Fraktion $> 250 \mu\text{m}$ gilt das nicht, hier ist der Biomasseanteil juveniler Nematoden annähernd gleich hoch wie der Anteil adulter Individuen. Der hohe Biomasseanteil juveniler Nematoden kommt vor allem durch die hohe Individuendichte der Gattung *Thalassomonhystera* in der Größenklasse $> 32 \mu\text{m}$ und einige große Exemplare der Gattung *Sabatieria* in der Größenklasse $> 250 \mu\text{m}$ zustande. Betrachtet man die Geschlechter getrennt, haben die Männchen immer den geringeren Anteil an der Biomasse einer Größenfraktion und kommen auch in geringster Anzahl vor. Auffällig ist der hohe Biomasseanteil weiblicher Nematoden in der Größenklasse $> 500 \mu\text{m}$, der durch einige große Weibchen der Gattung *Sabatieria*, aber vor allen durch ein Einzel-Exemplar der Gattung *Eurystomina* gestellt wird.

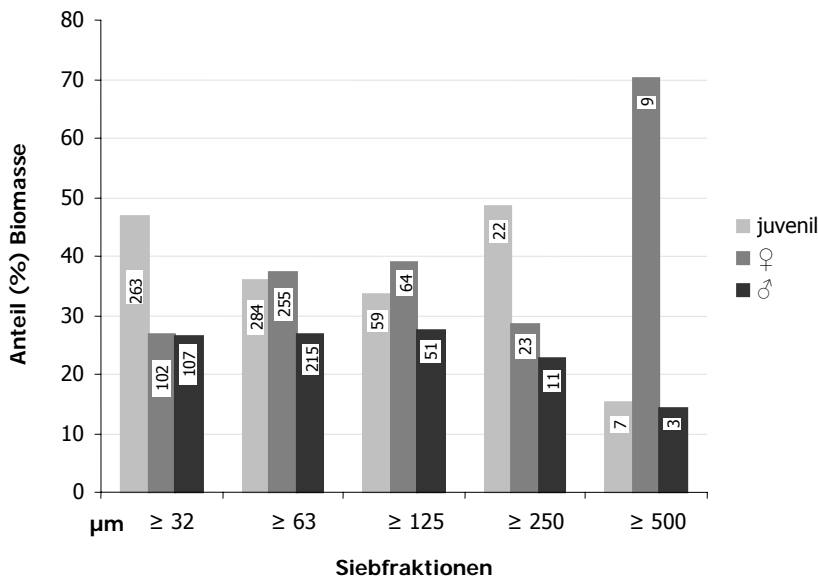


Abb. 3.17: Prozentualer Anteil juveniler, weiblicher und männlicher Nematoden an der Gesamt-Biomasse (μg Trockengewicht) pro Größenklasse (Siebfraktion). Zahlenangaben in den Säulen: Anzahl Individuen (MW/10 cm^2).

3.4.3.2. Vertikalverteilung der Nematodenbiomasse im Sediment

Ähnlich wie bei der Vertikalverteilung der Individuendichte (Kapitel 3.4.2.) findet sich die höchste mittlere Nematodenbiomasse der Kontroll- und Schwammkerne in den obersten beiden Sedimentschichten (je $> 60\%$) und nimmt mit der Tiefe kontinuierlich ab (Abb. 3.18). Im zweiten Sedimentzentimeter bilden auch hier die Punktproben in Strömungsrichtung vor (\blacktriangle) und die Punktproben rechts (\blacktriangleleft) vom Schwamm eine Ausnahme. Das durchschnittliche individuelle Gewicht ist in diesem Zentimeter zwar relativ niedrig, aber die hohe Individuendichte der dominanten Art *Microlaimus sp 1* verursacht auch hier den Anstieg der Biomasse in dieser Sedimenttiefe.

Die Punktproben rechts (◄) und links (►) vom Schwamm weisen auch im untersten Sedimentzentimeter höhere Biomassewerte auf als in den beiden darüber liegenden Sedimentschichten. Das durchschnittliche Individuengewicht ist hier vor allem im unteren Zentimeter relativ hoch, und der Anstieg der Biomassewerte wird nicht durch die hohe Individuendichte einer Art verursacht, sondern durch relativ große Individuen der Gattung *Sabatieria*.

Auffällig ist die extrem hohe Biomasse der ▼-Probe im oberen Zentimeter der Kontrollkerne, die einhergeht mit einem hohen durchschnittlichen Individualgewicht. Dieses wird durch ein Einzel-Individuum der Art *Eurystomina sp 1* verursacht, was auch die hohe Standardabweichung anzeigt. Abgesehen vom obersten Sedimentzentimeter ist die Größenverteilung der Individuen über die Sedimenttiefe in den Kontroll- und Schwammkernen sehr ähnlich. Je tiefer im Sediment, desto größer sind die Individuen bei gleichzeitiger Abnahme der Gesamtbiomasse. Zusammen mit den Ergebnissen aus der Vertikalverteilung der Individuendichte lässt sich feststellen, dass in den oberen Sedimentschichten tendenziell eher kleine Individuen in höherer Dichte vorkommen und in den tieferen Sedimentschichten größere Individuen in geringerer Dichte.

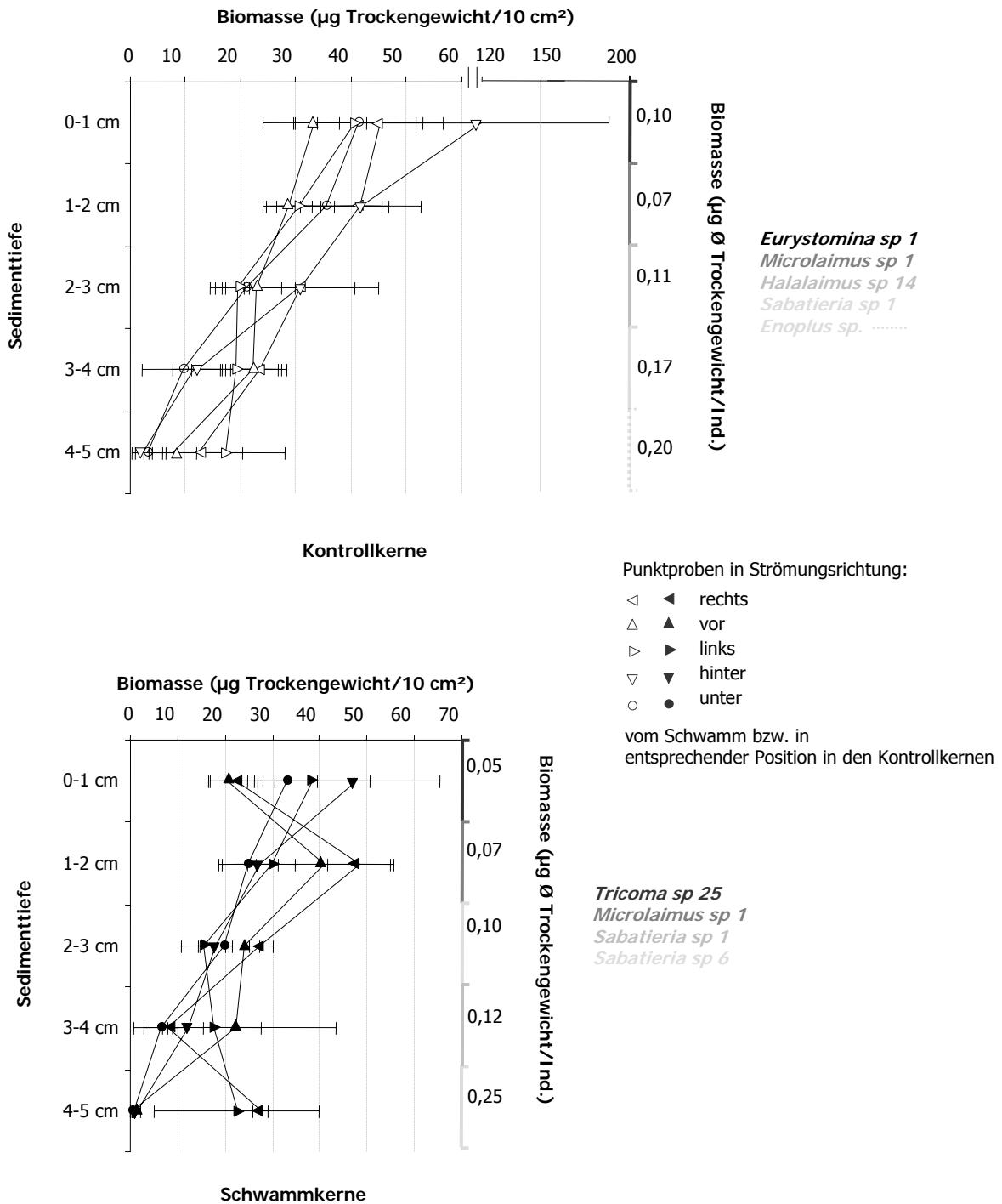


Abb. 3.18: Vertikalverteilung der Biomasse ($\bar{x} \pm \text{STABW}$) im Sediment der einzelnen Unterproben (Punktproben) in den Kontroll- und Schwammkernen. An der rechten y-Achse ist das durchschnittliche individuelle Trockengewicht (μg) pro Sedimenttiefe aufgetragen, die Farbmarkierungen entsprechen der dominanten Art in der jeweiligen Sedimenttiefe.

3.4.3.3. Einfluß großer Einzelindividuen auf die Biomasseverteilung

Das Größenspektrum der Individuen dieser Untersuchung reicht von 0,0008 µg bis 2,3318 µg Trockengewicht. Bis auf wenige Einzelexemplare (10 Individuen) haben alle Nematoden dieser Untersuchung ein Individualgewicht unter 1,0 µg, die meisten haben ein Trockengewicht von wenigen Nanogramm (vergl. Abb. 3.16). Eventuelle Trends in der Biomasseverteilung könnten daher durch wenige große Individuen maskiert werden.

Tatsächlich ist der Wert des Variationskoeffizienten (Tab. 3.10) für die Gesamtbiomasse in den Sedimentkernen einschließlich großer Einzelindividuen im Vergleich zur Biomasse ohne diese Individuen deutlich höher. Die beiden Biomassespektren unterscheiden sich signifikant voneinander (Tab. 3.10), was den großen Einfluß dieser Individuen auf die Biomasseverteilung in den Sedimentkernen unterstreicht.

Tab. 3.10: Variationskoeffizient (CV) für die Biomasse (µg Trockengewicht/10 cm²) gesamt (log₂-Größenklassen 5 bis -11) und ohne große Individuen (log₂-Größenklasse 0 bis -11).
Für den Vergleich der Biomassespektren ist der p-Wert angegeben.

	<i>CV</i>
Biomasse gesamt	0,52
Biomasse ohne große Individuen	0,33
	<i>p-Wert</i>
Biomasse gesamt/ohne große Individuen	0,002

Abbildung 3.19 zeigt die Biomasseverteilung in den einzelnen Sedimentkernen mit (a) und ohne große Einzelexemplare (b). Vor allem in den Kernen HG5, HG6 und HG9 stellen einzelne große Individuen aus den Gattungen *Sabatieria*, *Anticoma*, *Enoplus* und *Eurystomina* einen Großteil der Biomasse.

Allerdings unterscheidet sich die Biomasse der einzelnen Sedimentkerne weder in dem Biomassespektrum einschließlich großer Einzelindividuen noch ohne große Einzelexemplare signifikant voneinander (p = 0,742).

Auch ein Vergleich beider Biomassespektren zwischen den Kontroll- (leere Säulen) und den Schwammkernen (gefüllte Säulen) ergibt keine signifikanten Unterschiede (p = 0,825).

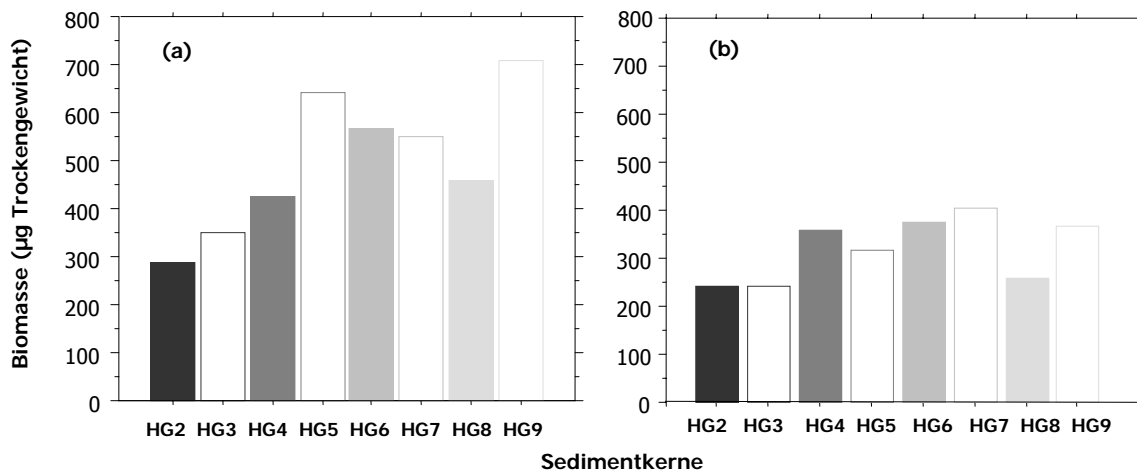


Abb. 3.19: Biomasse (0-5 cm Sedimenttiefe) aller Individuen (a) und ohne große Individuen (b) in den einzelnen Sedimentkernen (MW/ α -Probe). gefüllte Säulen = Schwammkerne; leere Säulen = Kontrollkerne

Betrachtet man die Biomasse, ohne große Einzelexemplare zu berücksichtigen (Individuen mit einem Trockengewicht zwischen $1,5 \mu\text{g}$ und $4 \mu\text{g}$), finden sich jedoch zwischen dem Kernpaar der nordöstlichsten Probenahmestellen (HG2&HG3) und den beiden Kernpaaren der südwestlichen Probenahmestellen (HG6&HG7 sowie HG8&HG9) signifikante Unterschiede (Abb. 3.20). Im Kernpaar HG2&HG3 (nordöstlichste Probenahmestelle) wurden signifikant niedrigere Biomassewerte ermittelt als im Kernpaar HG6&HG7 ($p = 0,0470$) und im Kernpaar HG8&HG9 ($p = 0,0278$) der südwestlichen Probenahmestellen. Die Nematoden-Gemeinschaft im Kernpaar HG6&HG7 weist dabei signifikant höhere Biomassewerte auf als für die Gemeinschaft im Kernpaar HG8&HG9 ermittelt wurden ($p = 0,0462$).

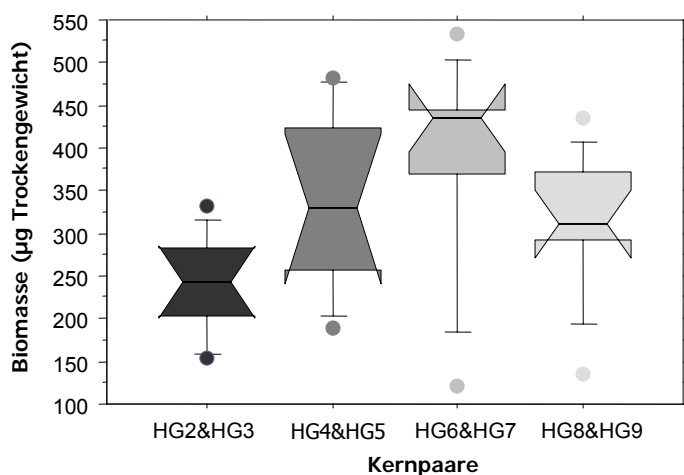


Abb. 3.20: Box & Whisker Plot für die Biomasse (μg Trockengewicht/ 10 cm^2) ohne große Individuen an den einzelnen Probenahmepunkten im Untersuchungsgebiet (0-5 cm Sedimenttiefe). nordöstliche Probenahmestellen = Kernpaare HG2&HG3 und HG4&HG5 südwestliche Probenahmestellen = Kernpaare HG6&HG7 und HG8&HG9

3.4.3.4. Nematoden-Biomasse-Größenspektren (NBG)

Obwohl keine signifikanten Unterschiede in der Biomasse zwischen den Kontroll- und Schwammkernen gefunden wurden, soll der Vergleich der **Nematoden-Biomasse-Größenspektren (NBG)** als ein funktionaler Deskriptor der Nematoden-Gemeinschaft überprüfen, ob es in der Biomasseverteilung über die Individuengröße in den Kontroll- und den Schwammkernen Unterschiede gibt. Abbildung 3.21 zeigt die Mittelwerte der Biomasse für den obersten Sedimentzentimeter in \log_2 -Größenklassen.

Um einen Eindruck des tatsächlichen Größenspektrums der Untersuchung zu geben, ist in Abbildung 3.21 das gesamte NBG (inklusive großer Einzelexemplare) dargestellt,

die Größenklasse 3 (Schwammkerne) und die Größenklasse 5 (Kontrollkerne) wurden aber bei der weiteren Betrachtung der Biomasse nicht berücksichtigt.

Der generelle Trend des Biomasse-Größen-Spektrums in den Kontrollkernen zeigt einen Anstieg mit zunehmender Körpergröße bis zur Größenklasse -1, von da an sinkt die Biomasse wieder bis zur Größenklasse 2. Das Spektrum zeigt drei Spitzen in den \log_2 -Größenklassen -5, -3 und -1. Die Größenklasse -1 weist dabei den höchsten Biomassewert auf, der auch deutlich höher als in der Größenklasse -1 der Schwammkerne ist. Der generelle Trend der Biomasseverteilung über die Körpergröße in den Schwammkernen beschreibt dagegen annähernd eine Gauß'sche Verteilungskurve mit dem höchsten Biomassewert in der \log_2 -Größenklasse -3. Die deutliche Spitze im Biomassespektrum der Kontrollkerne in der Größenklasse -1 fehlt im NBG der Schwammkerne. Insgesamt ist die Biomasse in den Kontrollkernen variabler über die Größenklassen verteilt als in den Schwammkernen. Das NBG in den meisten Größenklassen der Kontroll- und Schwammkerne wird im Wesentlichen von der Biomasse der Gattungen *Tricoma*, *Desmoscolex* und *Microlaimus* bestimmt. Der hohe Biomassewert der Größenklasse -1 in den Kontrollkernen ist vor allem durch die deutlich höheren Biomassewerte der Gattung *Tricoma* im Vergleich zu den anderen Größenklassen und zu der Größenklasse -1 in den Schwammkernen verursacht. In den Kontrollkernen stellt außerdem die Gattung *Pomponema* einen Großteil der Biomasse in dieser Größenklasse, die in den Schwammkernen nicht in dieser Größenklasse vorkommt. In den Schwammkernen hat *Tricoma* dagegen höchste Biomassewerte in der Größenklasse -3, die auch deutlich über den Biomassewerten in der entsprechenden Größenklasse der Kontrollkerne liegt. Außerdem hat in den Schwammkernen die Gattung *Spirinia* einen relativ hohen Biomasseanteil in der Größenklasse -3, während *Spirinia* in den Kontrollkernen in dieser Größenklasse nicht vertreten ist.

Das NBG der Kontrollkerne umfasst in der rechten Hälfte (größere Individuen) zwei Größenklassen mehr als das Biomassespektrum der Schwammkerne. Das liegt im Wesentlichen an großen Individuen, die an der südwestlichsten Probenahmestelle (Kernpaar HG8&HG9) vorkommen und im Schwammkern (HG8) fehlen.

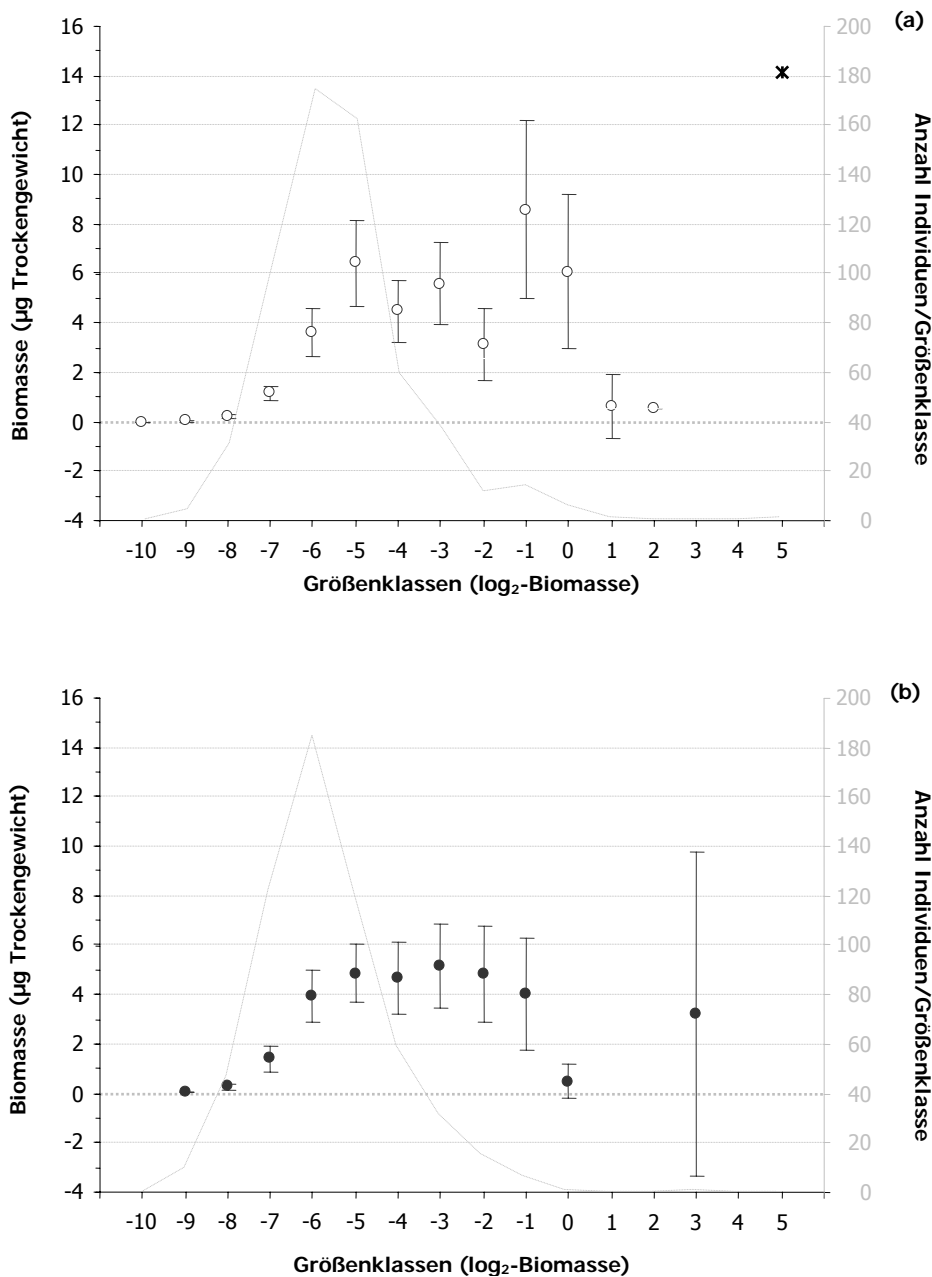


Abb. 3.21: Biomasse-Größenspektrum ($\bar{x}/10 \text{ cm}^2 \pm \text{Stabw}$) und Anzahl Individuen ($\bar{x}/10 \text{ cm}^2$) pro log₂-Größenklasse (0-1 cm Sedimenttiefe) in den (a) Kontroll- und (b) Schwammkernen.
x: Einzelexemplar der Gattung *Eurystomina*

Die Biomasse (Trockengewicht) des oberen Sedimentzentimeters wurde für die Faktoren Kontroll- und Schwammkerne und log₂-Größenklassen einzeln auf signifikante Unterschiede getestet (Tab. 3.11). Außerdem wurden die beiden Biomasse-Größenspektren der Kontroll- und Schwammkerne anhand der Faktorkombination Kontroll-/Schwammkerne*log₂-Größenklasse auf signifikante Unterschiede getestet (zweifaktorielle ANOVA). Um zu überprüfen, in welchen Größenklassen sich die Spektren unterscheiden, wurde eine ANOVA mit Wechselwirkung log₂-Größenklasse*Kontroll-/Schwammkerne gerechnet (Tab. 3.11).

Im Vergleich des Faktors Biomasse (Trockengewicht) beider NBG zeigt sich auch im obersten Sedimentzentimeter kein signifikanter Unterschied zwischen den Kontroll- und Schwammkernen (Tab. 3.11). Dagegen ist die Biomasseverteilung zwischen den einzelnen \log_2 -Größenklassen innerhalb der beiden Biomasse-Größenspektren hochsignifikant unterschiedlich. Obwohl die Biomasse der Kontroll- und Schwammkerne sich nicht signifikant voneinander unterscheidet, sind die Biomasse-Größenspektren der beiden Datenkollektive signifikant unterschiedlich ($p = 0,0433$), was sich hauptsächlich durch die unterschiedliche Biomasse in den Größenklassen 0 und -9 ausdrückt (Tab. 3.11). In den Kontrollkernen sind in der Größenklasse 0 mehr Gattungen vertreten als in den Schwammkernen, während in der Größenklasse -9 in den Schwammkernen mehr Gattungen als in den Kontrollkernen vorkommen.

Tab. 3.11: Vergleich der Biomasse-Größenspektren (0-1 cm) der Kontroll- und Schwammkerne (ohne \log_2 -Größenklassen 3 & 5).
 Ergebnis der ANOVA (*Analysis of Variance*) für die Biomasse (Trockengewicht), p-Wert der Faktoren (zweifaktorielle ANOVA) und der \log_2 -Größenklassen (ANOVA mit Wechselwirkung: \log_2 -Größenklasse*Kontroll-/Schwammkerne).

Faktor	p-Wert
Kontroll-/Schwammkerne	0,6327
\log_2 -Größenklasse	<0,0001
Kontroll-/Schwammkerne* \log_2 -Größenklasse	0,0472
Wechselwirkung (\log_2 -Größenklasse*Kontroll-/Schwammkerne)	
\log_2 -Größenklasse 0	0,0345
\log_2 -Größenklasse -9	0,0433

3.4.3.5. Abundanz-Biomasse Kurven

Die Abundanz-Biomasse Kurven zeigen im Vergleich der Kontroll- und Schwammkerne die k-Dominanz-Kurven für Abundanz und Biomasse (Abb. 3.22). Die Arten sind in einer Rangfolge in Abhängigkeit ihres Einflusses auf Abundanz und Biomasse auf der x-Achse (logarithmische Skalierung) gegen ihre prozentuale Dominanz auf der y-Achse (kumulative Skalierung) aufgetragen. Die W-Statistik misst das Ausmaß, in dem die Biomasse-Kurve über der Abundanz-Kurve liegt. Je kleiner W desto ähnlicher sind sich die Kurven, positive W-Werte deuten auf eine ungestörte und negative W-Werte auf eine gestörte Gemeinschaft (vergl. Clarke & Gorley 2001).

Die Nematoden-Gemeinschaft in den Kontrollkernen (Abb. 3.22a) ist von wenigen Arten mit großen Individuen in geringer Anzahl dominiert. Die numerisch dominanten Arten hingegen sind durch kleine Individuen repräsentiert, deren Abundanz eher zufällig bestimmt ist. Die Verteilung der Individuenzahlen über die Arten ist gleichmäßiger als die Verteilung der

Biomasse, letztere zeigt ein strenges Dominanzmuster. Folglich liegt die Biomasse-Kurve in voller Länge über der Abundanz-Kurve und der W-Wert ist damit relativ hoch. Kurvenverlauf und W-Wert sind Anzeichen für eine ungestörte Gemeinschaft in den Kontrollkernen.

Im Gegensatz dazu sind in den Schwammkernen (Abb. 3.22b) die großen dominierenden Arten seltener und das Ungleichgewicht in der Individuengröße zwischen den Arten, die die Abundanz bzw. die Biomasse dominieren, ist reduziert. Somit fallen die Abundanz- und die Biomasse-Kurve zusammen und überkreuzen sich an einer Stelle. Diese Ähnlichkeit der Kurven zeigt auch der niedrige W-Wert (0,061) an. Der Kurvenverlauf und der W-Wert deuten auf eine moderate Störung der Nematoden-Gemeinschaft in den Schwammkernen.

Bei der Interpretation der Kurven ist allerdings zu beachten, dass die großen, die Biomasse dominierenden Arten nur durch wenige Individuen repräsentiert sind und daher einem höheren Fehler durch die Probennahme unterliegen als die numerisch dominanten Arten.

Die Varianzanalyse der W-Werte zeigt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Kontroll- und Schwammkernen ($p = 0,4225$) im obersten Sedimentzentimeter. Das gilt auch für die W-Statistik der einzelnen Sedimentkerne und der Punktproben der Sedimentkerne sowie für die Probennahmestellen. Über die gesamte beprobte Sedimenttiefe unterscheiden sich die Sedimentkerne ($p = 0,0015$) und die Probennahmestellen ($p < 0,0001$) signifikant voneinander. Die beiden Probennahmestellen des nordöstlichen Bereiches des Untersuchungsgebiets weisen dabei keine signifikanten Unterschiede zueinander auf, dagegen (hoch)signifikante Unterschiede zu der südwestlichen Probennahmestelle ($p < 0,0001$). Auch die signifikanten Unterschiede zwischen den Sedimentkernen bestehen hauptsächlich aus Unterschieden zwischen einzelnen Kernen der unterschiedlichen Probennahmestellen.

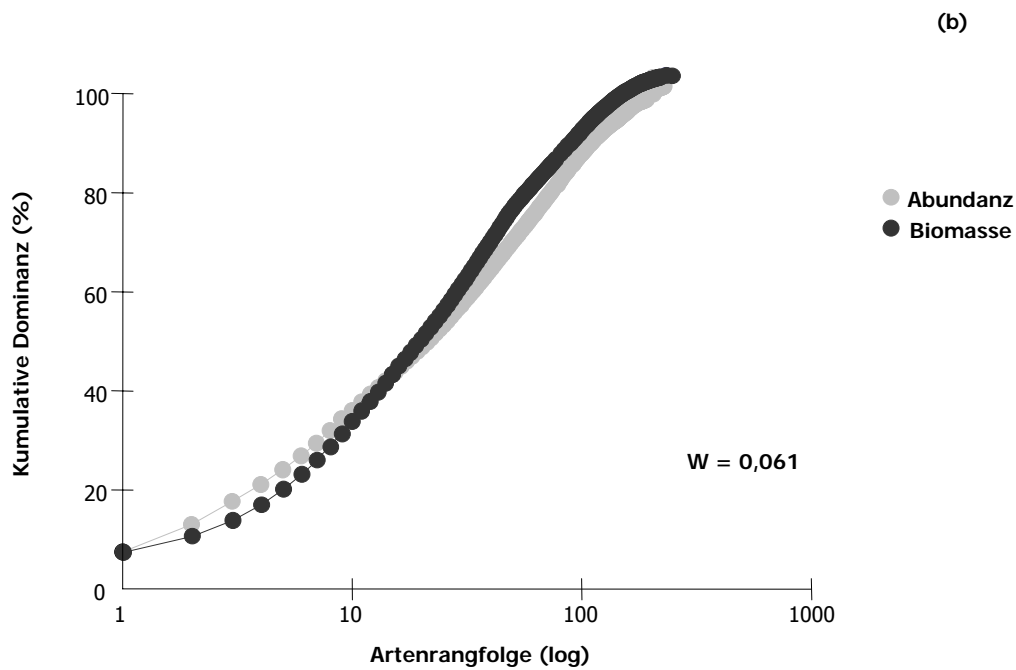
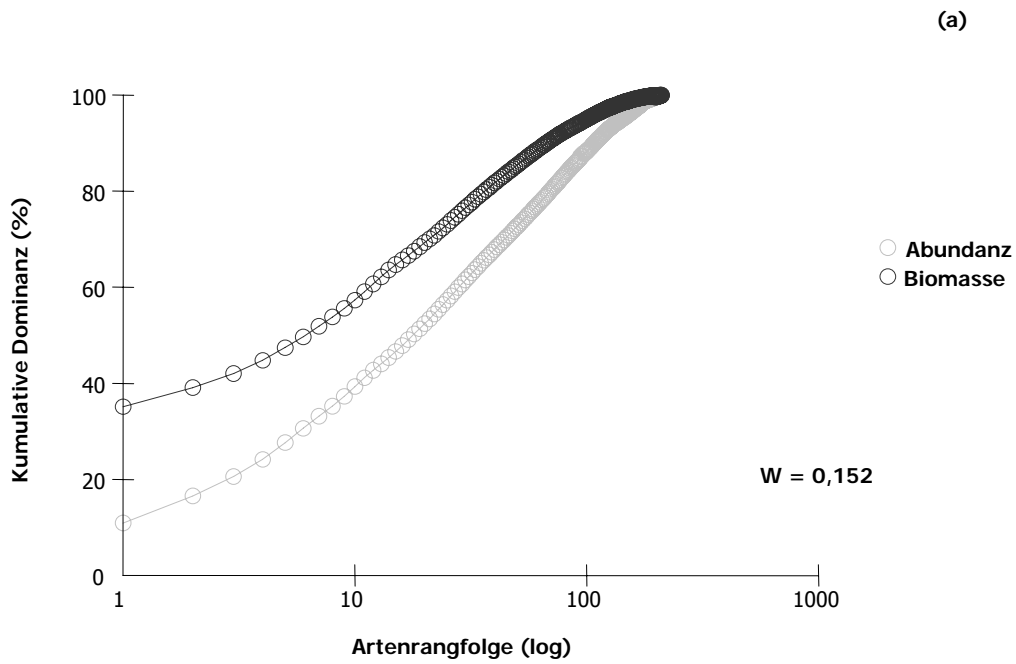


Abb. 3.22: Abundanz-Biomasse Kurven (*abundanc -biomass curves*) für Abundanz (Ind./10 cm²) und Biomasse (µg Trockengewicht) pro Art der (a) Kontroll- und (b) Schwammkerne (\bar{x} /0-1 cm Sedimenttiefe).
W = Ähnlichkeitsmaß für die Abundanz- und die Biomassekurve

- Den Hauptanteil der Biomasse der Nematoden-Gemeinschaft im Untersuchungsgebiet stellen kleinere Individuen (Größenfraktion 63 μm). Dieses Ergebnis korrespondiert mit dem Maximalwert der Größenverteilung für Meiofauna in benthischen Gemeinschaften.
- Die meiste Biomasse befindet sich in der obersten Sedimentschicht. Die Körpergröße der dominanten Arten nimmt mit zunehmender Sedimenttiefe zu. In den oberen Schichten finden sich eher kleine Individuen in größerer Dichte, in den unteren Zentimetern hingegen größere Individuen in geringerer Dichte.
- Das NBG in den Kontrollkernen zeigt eine Verschiebung des gefundenen Maximalwerts für die Individuen-Größe-Verteilung in Richtung größerer Individuen, während in den Schwammkernen eine Übereinstimmung mit dem Maximalwert bzw. eine leichte Tendenz zu kleineren Individuen zu beobachten ist. Die Biomasse-Größen-Spektren im obersten Sedimentzentimeter der Kontroll- und der Schwammkerne unterscheiden sich signifikant voneinander.
- Die Abundanz-Biomasse-Kurven zeigen in der obersten Sedimentschicht für die Kontrollkerne eine ungestörte Gemeinschaft und für die Schwammkerne eine moderat gestörte Gemeinschaft.
- Alle betrachteten Biomasseparameter der Untersuchung, mit Ausnahme des NBG, zeigen keine signifikanten Unterschiede der Nematoden-Gemeinschaft zwischen den Kontroll- oder Schwammkernen. Signifikante Unterschiede in der Biomasseverteilung der Nematoden-Gemeinschaft wurden aber zwischen den verschiedenen Probennahmestellen bzw. Sedimentkernen gefunden.

3.4.4. Diversität

Betrachtet man die Nematoden-Gemeinschaft unter dem Aspekt der Diversität, zeichnet sich ein anderer Trend als für die Abundanz- bzw. Dichteverhältnisse und die Biomasseverteilung innerhalb der Gemeinschaft ab. Die Diversitätsmaße unterscheiden sich zwar auf Art- und Gattungsebene zwischen einigen Probennahmestellen und Sedimentkernen auch signifikant, aber im Gegensatz zu den quantitativen Maßen finden sich hier auch signifikante Unterschiede zwischen den Punktproben sowie zwischen den Kontroll- und Schwammkernen. Besonders deutlich wirken sich die Unterschiede im oberen Sedimentzentimeter aus.

3.4.4.1. Diversitätsmuster der Nematoden-Gemeinschaft

Die Diversitätsmaße $ES_{(200)}$ und $H'_{(\log_2)}$ zeigen signifikante Unterschiede ($p = 0,0414$ bzw. $0,0423$) zwischen der Gemeinschaft um die Schwämme und aus den Kontrollkernen. Die Äquität J' zeigt allerdings keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Datenkollektiven ($p = 0,6612$).

Um im Vergleich der Diversitätsmaße Unterschiede zwischen den Kontroll- und Schwammkernen widerzuspiegeln und nicht Unterschiede zwischen den Sedimentkernen der einzelnen Probennahmestellen, wurden die Daten für den graphischen Vergleich z-standardisiert (Legendre & Legendre 1998).

Die Box und Whisker Plots (Abb. 3.23a und c) zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Kontroll- und Schwammkernen für Artenreichtum und Diversität $H'_{(\log_2)}$. Die Vertrauensbereiche der Mediane der beiden Datenkollektive überlappen nicht. Für die Äquität J' gibt es keine signifikanten Unterschiede zwischen den Kontroll- und Schwammkernen, hier überlappen die Vertrauensbereiche der Mediane (Abb. 3.23b).

Die Kontroll- und Schwammkerne unterscheiden sich in den Diversitätsmaßen $ES_{(200)}$ und $H'_{(\log_2)}$ zwar signifikant, wobei aber einschränkend festgestellt werden muss, dass diese Parameter voneinander abhängig sind. Unter den beiden unabhängigen Parametern $ES_{(200)}$ und J' , gibt es für die Äquität keine signifikanten Unterschiede zwischen den Datenkollektiven.

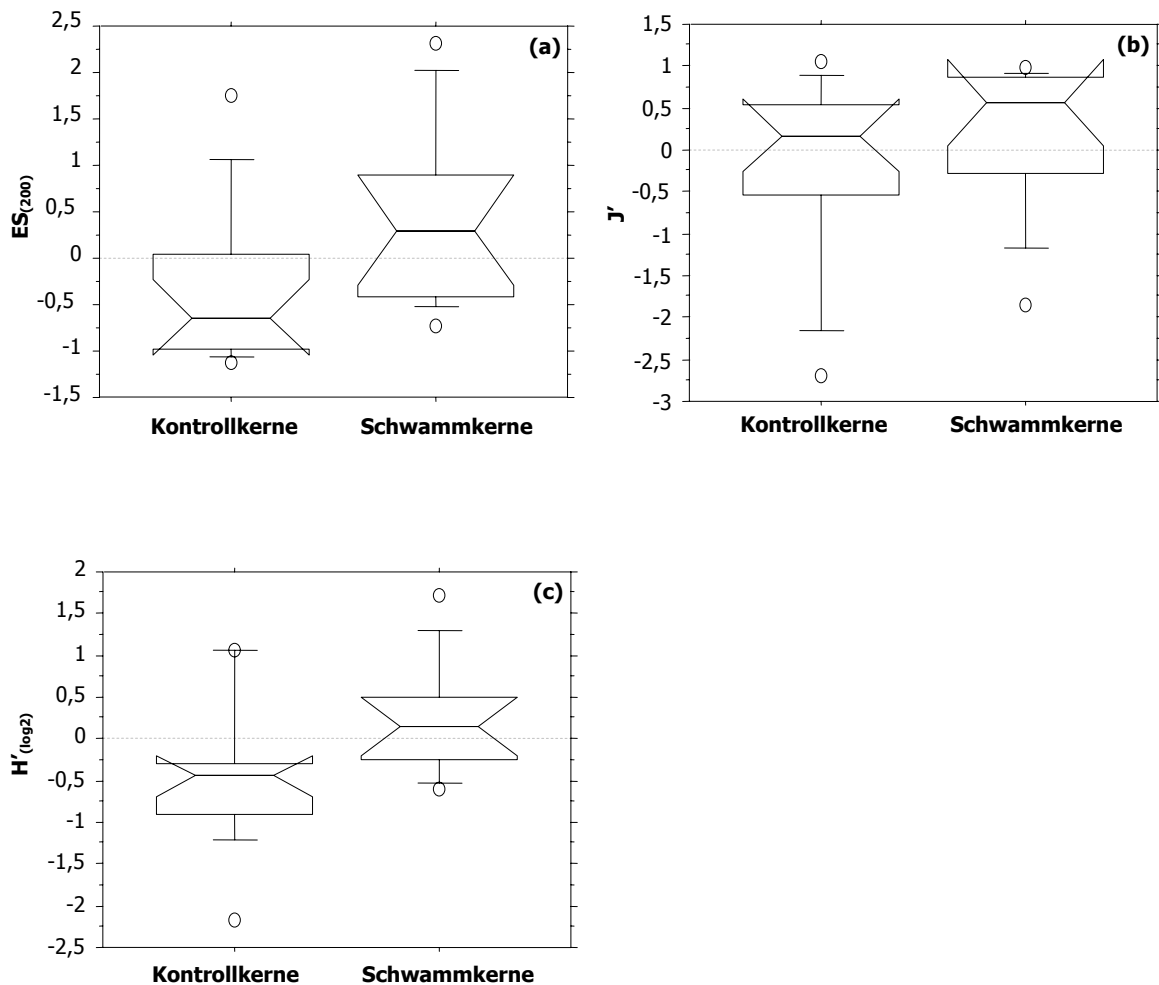


Abb. 3.23: Vergleich der Diversitäts-Indices $ES_{(200)}$, J' und $H'(\log_2)$ für die Arten der Punktproben (0-1 cm Sedimenttiefe) zwischen den Kontroll- und Schwammkernen (γ -Proben) (Box & Whisker Plot nach McGill et al. 1978).

3.4.4.2. Dominanzstruktur der Nematoden-Gemeinschaft

Um die Diversitätsunterschiede der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammproben näher zu betrachten, sind deshalb in Abbildung 3.24 die Äquität J' und der Artenreichtum $ES_{(200)}$ der einzelnen Punktproben gegeneinander aufgetragen und für die Kontroll- und Schwammkerne separat dargestellt.

Die Gruppierung der Punktproben (○) in den Kontrollen spiegelt (ähnlich wie bei den Daten für Dichte und Biomasse der Individuen) Unterschiede in der Diversität zwischen den Kernen wider. In den Schwammkernen hingegen zeigen sich Diversitätsunterschiede aufgrund der Positionierung der Punktproben um den Schwamm.

In den Kontrollen ist in dem Kern aus dem südwestlichen Bereich (HG7 ●) die Dominanz einzelner Arten höher als in den Kernen aus dem nordöstlichen Bereich (HG3 ● und HG5 ●) des Probenahmegebietes. Es findet sich dabei im Sedimentkern HG3 die niedrigste und in HG5 die höchste Artenzahl der

Kontrollkerne im oberen Sedimentzentimeter. Die zentralen Proben (○) aller Kontrollkerne haben die höchste erwartete Artenzahl aller Punktproben, unabhängig davon aus welchem Bereich des Untersuchungsgebietes die Kontrollkerne stammen. Die Äquität J' der ○-Proben entspricht den Dominanzverhältnissen der übrigen Punktproben des jeweiligen Sedimentkernes und weist auch in den zentralen Proben aus dem nordöstlichen Bereich eine gleichmäßigere Verteilung der Individuen über die Arten auf als in dem Kern aus dem südwestlichen Bereich des Untersuchungsgebietes. Die Varianzanalyse bestätigt die Gruppierung innerhalb der Punktproben der Kontrollen und findet signifikante Unterschiede in der Diversität zwischen den einzelnen Sedimentkernen ($p = 0,0293$). Diese Unterschiede beruhen in der Hauptsache auf der Dominanzstruktur der Arten (J'). Die Diversitätsunterschiede zwischen den Punktproben der Kontrollen sind nicht signifikant ($p = 0,2541$). Eine Ausnahme hiervon sind die zentralen Proben, sie unterscheiden sich in der erwarteten Artenzahl $ES_{(200)}$ signifikant von den übrigen Punktproben ($p = 0,0165$).

In den Schwammkernen steigt in Abhängigkeit ihrer Position um den Schwamm die Äquität J' mit zunehmender Artenzahl in fast allen Punktproben. Die niedrigsten Werte finden sich in den Proben in Strömungsrichtung rechts (◄) und vor (▲) dem Schwamm. In den Proben in Strömungsrichtung links (►) und hinter (▼) dem Schwamm sind die Individuen gleichmäßiger über die Arten verteilt, wobei in allen Proben annähernd gleich viele Arten zu erwarten sind ($ES_{(200)}$).

Die Proben aus dem Zentrum (●) der Schwammkerne HG2 und HG4 fallen durch höchste erwartete Artenzahl und Äquität J' auf, während die ●-Probe aus HG6 vergleichsweise wenig Arten enthält. Diese Probe hat außerdem den niedrigsten Äquitäts-Wert aller Punktproben aus den Schwammkernen, d.h. einige der Arten kommen in hoher Dominanz vor. Die Varianzanalyse bestätigt auch für die Proben der Schwammkerne die Gruppierungen, die Abbildung 3.24 zeigt. Zwischen den Sedimentkernen finden sich keine signifikanten Unterschiede für die beiden Diversitätsmaße. Die einzelnen Punktproben aus den Schwammkerne hingegen unterschieden sich signifikant voneinander ($p = 0,0027$). Es zeigen sich dabei signifikante Unterschiede zwischen den Proben vor dem (▲) und links (►) vom Schwamm ($p = 0,0465$) und zwischen den Proben links (►) und rechts (◄) vom Schwamm ($p = 0,0366$), aber keine signifikanten Unterschiede zwischen den Proben vor dem (▲) und rechts (◄) vom Schwamm ($p = 0,4125$) bzw. zwischen den Proben hinter dem (▼) und links (►) vom Schwamm ($p = 0,1828$) finden. In den Schwammkernen unterscheiden sich die zentralen (●) Proben ebenfalls signifikant von den übrigen Punktproben ($p = 0,0339$). Auch zwischen den Proben aus den Schwammkernen beruhen die gefundenen Unterschiede der Diversitätsmaße hauptsächlich auf der erwarteten Artenzahl $ES_{(200)}$.

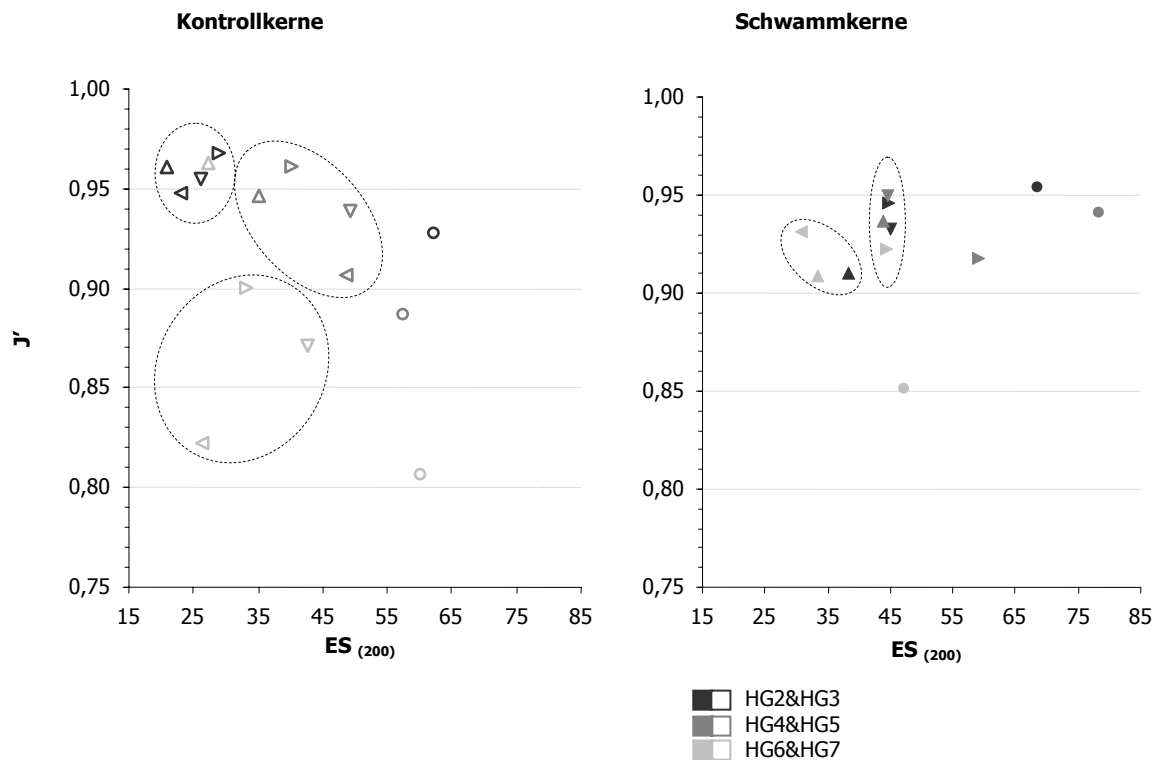


Abb. 3.24: Gemeinsame Darstellung der Diversitäts-Indices J' (Pielou) gegen $ES_{(200)}$ für die Arten in den Punktproben (0-1 cm Sedimenttiefe) der Kontroll- und Schwammkerne. (Symbole für die Punktproben wie in Abb. 3.13; vergl. Tab. 2.1).

3.4.4.3. Taxonomische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft

Sowohl in den Kontroll- als auch in den Schwammkernen unterscheiden sich die zentralen Proben, die im Vergleich der Punktproben untereinander ein größeres Probenvolumen hatten, signifikant von allen anderen Punktproben. Dieses Ergebnis könnte andeuten, dass nicht bzw. nicht nur die Struktur „Schwamm“, sondern auch das Probenvolumen einen entscheidenden Einfluß auf die Diversität der Proben hat (bzw. das Verhältnis Gesamtfläche Sedimentkern zur Fläche Punktprobe).

Zusätzlich zu der Diversität auf Abundanzbasis wurde deswegen die Diversität anhand der durchschnittlichen taxonomischen Unterschiede (**Average taxonomic distinctness** AvTD, Δ^+) und Varianz dieser Unterschiede (**Variation in Taxonomic Distinctness** VarTD, Λ^+) in den Punktproben überprüft, da diese Methode unabhängig vom untersuchten Probenvolumen ist (Clarke & Warwick 2001b und Warwick & Clarke 2001). Der AvTD-Index ist dabei ein Maß für die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft und bezeichnet den mittleren Verwandtschaftsgrad in einem taxonomischen Stammbaum, in dem er alle Arten einer Artenliste jeweils paarweise miteinander vergleicht. Der VarTD-Index ist ein Maß für die Varianz dieser paarweisen Verwandtschaftsgrade innerhalb von Artenlisten und

reflektiert die Ungleichverteilung der Arten in einem taxonomischen Stammbaum. Die Gesamtartenliste der Nematoden-Gemeinschaft aller Sedimentkerne definiert den Erwartungswert für den mittleren Verwandtschaftsgrad (AvTD) und die Varianz dieser Verwandtschaftsgrade bei steigender Artenzahl m .

Abbildung 3.25 zeigt die 95%-Konfidenzintervalle für die Interpolation von AvTD und VarTD bei steigender Artenzahl m in den Kontroll- und Schwammkernen.

Die dargestellten Werte für m sind so gewählt, dass sie jeweils das gesamte Spektrum der Artenanzahlen in den Punktproben abdecken. Jeder beobachteter Wert wird mit „seiner“ relevanten Kontur oder der Interpolation der Konturen von zwei Grenzwerten für m verglichen.

Die Punktproben aus den Kontroll- und Schwammkernen liegen tendenziell alle im Erwartungsbereich für die AvTD-Werte oder niedriger als erwartet und im Bereich mittlerer bis hoher VarTD-Werte. Das bedeutet, in den Kontroll- bzw. Schwammkernen sind die Arten generell ungleichmäßig über die Gattungen verteilt aber ähnlich nah wie in der Gesamtartenliste miteinander verwandt.

Trotzdem finden sich Unterschiede in der taxonomischen Struktur der Nematoden-Gemeinschaft zwischen den Kontroll- und Schwammkernen im Vergleich zur Gesamtartenliste.

In den Kontrollkernen unterscheidet sich die Gemeinschaftszusammensetzung nicht wesentlich von der taxonomischen Struktur der Gesamtartenliste, lediglich in drei Punktproben unterscheidet sich die taxonomische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft signifikant von der Gesamtartenliste (20%).

In einer Probe (▷) aus dem Kontrollkern HG3 und zwei Proben (▽ und ◦) aus dem Kern HG5 (beide Kerne nordöstlicher Probennahmebereich) spiegelt die Artenzusammensetzung eine ungleichmäßigere Artenverteilung über die Gattungen wider als aus der Gesamtartenliste zu erwarten wäre (höherer Wert für VarTD). Die ▷-Probe aus HG3 und die ◦-Probe aus HG5 liegen dabei im erwarteten Bereich für den Verwandtschaftsgrad der Arten, während die Arten in der ▽-Probe aus HG5 phylogenetisch näher miteinander verwandt sind als aus der taxonomischen Struktur der Nematoden-Gemeinschaft insgesamt zu erwarten wäre (niedrigerer AvTD-Wert).

Die Gemeinschaftszusammensetzung in den Schwammkernen zeigt hingegen deutlichere Unterschiede zu der taxonomischen Struktur der Gesamtartenliste. Drei Proben aus dem Sedimentkern HG2 (▲, ► und ●) und jeweils eine Probe aus den Kernen HG4 (▲) und HG6 (●) liegen zwar innerhalb des erwarteten Bereiches, aber die meisten Punktproben liegen außerhalb ihres Konfidenzbereiches oder auf der Grenzlinie der Konfidenzregion (58%). Alle Proben zeigen dabei einen deutlichen Anstieg in der Varianz der taxonomischen Struktur (erhöhte VarTD-Werte), aber einen erwarteten Level für den taxonomischen Verwandtschaftsgrad (AvTD) innerhalb der Artengemeinschaft (▽-Probe aus HG2, ●-Probe aus HG4 und ▲-, ►- sowie ◀-Probe aus HG6) oder niedriger als erwartet (►- und ▽-Probe aus HG4).

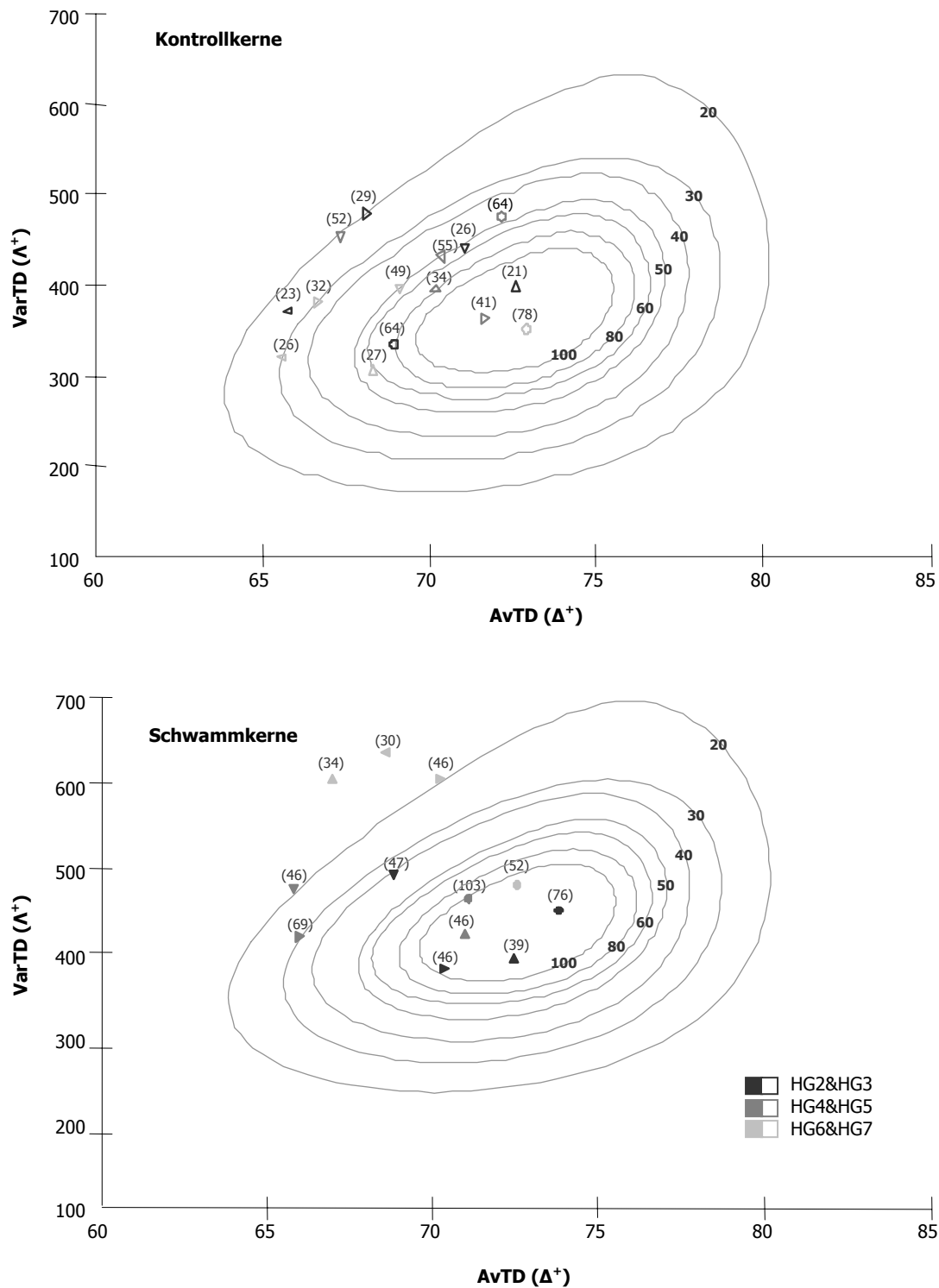


Abb. 3.25: Bivariate Darstellung der Diversitäts-Indices AvTD (Δ^+ / **Average Taxonomic Distinctness**) und VarTD (Λ^+ / **Variation in Taxonomic Distinctness**) für die Arten pro Punktprobe in den Kontroll- und Schwammkernen (0-1 cm Sedimenttiefe). Dargestellt sind die 95%-Vertrauensbereiche für die gemeinsame Verteilung von VarTD und AvTD bei verschiedenen Artenanzahlen/Probe (m) aus 1000 Simulationen. Zahlen in Klammern beziehen sich jeweils auf die tatsächliche Artenanzahl in den Punktproben. Datenpunkte außerhalb der relevanten 95% Kontur zeigen eine statistisch signifikante Abweichung vom Erwartungswert. (Symbole für die Punktproben wie in Abb. 3.18; vergl. Tab. 2.1).

- Im Gegensatz zu der Individuendichte und der Biomasseverteilung zeigen sich in der Nematoden-Gemeinschaft Unterschiede in der Diversität zwischen den Kontroll- und den Schwammkernen.
- Die Tatsache, dass sich die Diversität in den Punktproben der Kontrollen eher mit ihrer Zugehörigkeit zu einem bestimmten Sedimentkern und in den Schwammproben mit der Positionierung innerhalb der Sedimentkerne ändert, deutet einen Einfluß der Struktur „Schwamm“ auf die Diversität der Nematoden-Gemeinschaft an.
- Die taxonomische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und den Schwammkernen unterscheidet sich voneinander. Im Gegensatz zu den Kontrollkernen zeigt die Nematoden-Gemeinschaft der Schwammkerne eine höhere Variabilität der taxonomischen Struktur, was eine ungleichmäßigere Verteilung der Arten über die Gattungen andeutet.

3.5. Korrelation zwischen der Nematoden-Gemeinschaft und Umweltfaktoren

Eine Korrelation zwischen der Nematoden-Gemeinschaft und Umweltfaktoren besteht sowohl für einige der Summenparameter als auch für die multivariate Zusammensetzung der Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen. Die Korrelation einzelner Arten mit den Umweltfaktoren erschien dabei nicht sinnvoll. Die Analyse einer solchen Korrelation würde voraussetzen, dass bestimmte Umweltfaktoren einen Einfluß auf die Populationsgröße einzelner Arten haben. Um eine realistische Schätzung der Populationsgröße einzelner Arten vornehmen zu können, wäre eine großskaligere Beprobung im Untersuchungsgebiet nötig gewesen, da die einzelnen Sedimentkerne nicht notwendigerweise repräsentativ für eine bestimmte Populationsgröße sind. Deswegen sind nicht einzelne Arten sondern die Nematoden-Gemeinschaft als solche aus den Kontroll- und Schwammkernen im Vergleich analysiert worden. Die Umweltfaktoren Sauerstoff und Porosität sind in diese Analyse nicht eingegangen, da diese Ergebnisse während einer Messkampagne ein Jahr nach der Erhebung der Nematodenfaunadaten ermittelt wurden. Die Nahrungsverfügbarkeit als CPE-Gehalt hingegen wurde in die Analyse einbezogen. Die Werte für den CPE-Gehalt stammen zwar nicht aus denselben Sedimentkernen wie die Daten für die Nematodenfauna, sind aber auch aus Kontroll- und Schwammkernen erhoben worden und stehen damit repräsentativ für die Verteilung der chloroplastischen Pigmentäquivalente im Sediment um die biogene Struktur Schwamm bzw. im Sediment der entsprechenden Kontrollkerne.

Das Signifikanzniveau (p -Wert) für die Korrelation der Gemeinschaftszusammensetzung und der Umweltfaktoren wurde über die PRIMER Routine-Prozedur RELATE (*relating similarity matrices*) ermittelt.

Die relativ große Anzahl der möglichen Kombinationen, die getestet werden können, erhöht die Fehlerrate, signifikante Korrelationen zu entdecken. Deswegen wurde die Fehlerwahrscheinlichkeit mithilfe der Bonferroni-Prozedur angepasst, um das Signifikanzniveau der einzelnen Korrelationen zu bereinigen.

3.5.1. Summenparameter

Letztendlich wurden die Faktoren Sedimenttiefe sowie Korngrößenverteilung (Sand-, Silt- und Tonanteil) und Nahrungsverfügbarkeit (als CPE-Gehalt) in den Sedimentkernen mit den Summenparametern Artendichte (S), Individuendichte (N), Pielou´s Äquitäts Index (J) und Shannon-Wiener Diversitäts Index (H') der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen korreliert (Tab. 3.12).

Die höchsten positiven Korrelationen bestehen zwischen der Arten- und Individuendichte (N und S) in den Kontroll- und Schwammkernen und der Nahrungsverfügbarkeit (CPE-Gehalt). Arten- und Individuendichte sind außerdem stark negativ mit der Sedimenttiefe korreliert. Die Diversität (H') ist wie die Arten- und Individuendichte negativ mit der Sedimenttiefe und positiv mit dem CPE-Gehalt korreliert, allerdings ist diese Korrelation weniger stark. Im Gegensatz zu Art- und Individuendichte sowie Diversität ist die Äquität (J) positiv mit der Sedimenttiefe und negativ mit dem CPE-Gehalt korreliert. Abgesehen von der Äquität sind die Summenparameter außerdem negativ mit dem Silt- und Tonanteil in den Kontrollkernen korreliert. In den Schwammkernen bestehen dagegen positive Korrelationen von Artendichte und Diversität zum Sandanteil und eine negative Korrelation zum Siltanteil des Sediments.

Tab. 3.12: Höchste Rangkorrelationen zwischen Umweltfaktoren und Summenparametern der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen.
 S: Artendichte; N: Individuendichte; J': Äquität; H': Diversität, *R*: Spearmans' s Rho; *p*: (nicht angepasste) Fehlerwahrscheinlichkeit für *R*; *Bonferroni-p*: angepasste Fehlerwahrscheinlichkeit für *R*. Signifikante (angepasste Fehlerwahrscheinlichkeit) Korrelationen sind fettgedruckt.

Parameter	Faktor	<i>R</i>		<i>p</i>		<i>Bonferroni-p</i>	
		K	S	K	S	K	S
S	Sedimenttiefe	-0,941	-0,865	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001
	CPE-Gehalt	0,896	0,871	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001
	Sandanteil	+	0,363	+	0,048	+	0,576
	Siltanteil	-0,520	-0,407	0,008	0,043	0,092	0,521
	Tonanteil	-0,523	+	0,007	+	0,201	+
N	Sedimenttiefe	-0,936	-0,910	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001
	CPE-Gehalt	0,883	0,900	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001
	Siltanteil	-0,90	+	0,054	+	0,644	+
	Tonanteil	-0,398	+	0,049	+	0,587	+
J'	Sedimenttiefe	0,679	0,549	< 0,001	0,005	0,002	0,054
	CPE-Gehalt	-0,672	-0,460	< 0,001	0,041	0,003	0,494
H'	Sedimenttiefe	-0,847	0,749	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001
	CPE-Gehalt	0,733	0,731	< 0,001	< 0,001	< 0,001	0,003
	Sandanteil	+	0,505	+	0,010	+	0,121
	Siltanteil	-0,519	-0,400	0,008	0,048	0,094	0,570
	Tonanteil	-0,474	+	0,017	+	0,201	+

3.5.2. Gemeinschaftszusammensetzung

Die multivariate Gemeinschaftszusammensetzung der Nematodenfauna ist ebenfalls signifikant mit den Umweltbedingungen in den Kontroll- und Schwammkernen korreliert. Die Stärke dieser Korrelationen und die maßgeblich Einfluß nehmenden Faktoren variieren zwischen den Kontroll- und Schwammkernen. Einige der getesteten Umweltfaktoren erreichen dabei zwar signifikante aber niedrige Werte für *R*, in Tabelle 3.13 sind nur die stärksten Korrelationen aufgeführt.

Insgesamt stimmen die Umweltfaktoren, die signifikante Korrelationen mit der multivariaten Gemeinschaftszusammensetzung ergeben, in den Kontroll- und Schwammkernen weitgehend überein. Die stärksten Korrelationen ergeben die Faktoren Sedimenttiefe und Korngrößenverteilung (als Sand-, Silt- oder Tonanteil), die Nahrungsverfügbarkeit (als CPE-Gehalt) ist für die Gemeinschaftszusammensetzung offenbar weniger entscheidend. Allerdings

reicht in den Kontrollkernen schon ein einzelner Faktor, nämlich die Sedimenttiefe, um den Korrelationskoeffizienten zu maximieren. In den Schwammkernen ist die Kombination der beiden Variablen Sedimenttiefe und Siltanteil im Sediment nötig, um die bestmögliche Korrelation zu erreichen. Weder in den Kontroll- noch in den Schwammkernen steigt die Korrelation durch die zusätzlich Kombination mit einem dritten Umweltfaktor. Insgesamt sind die Korrelationen zwischen multivariater Gemeinschaftszusammensetzung der Nematodenfauna und den Umweltfaktoren in den Schwammkernen durchschnittlich stärker als in den Kontrollkernen.

Tab. 3.13: Höchste Rangkorrelationen zwischen Nematodenfauna-Daten und Umweltfaktoren in den Kontroll- und Schwammkernen.

R: Spearman's Rangkorrelation zwischen der Distanzmatrix der Umweltfaktoren (Euklidische Distanz, normalisierte Daten) und der Ähnlichkeitsmatrix der Abundanzdaten der Nematodenfauna (Bray-Curtis, 4. Wurzel transformierte Daten). Bonferroni angepasstes Signifikanzniveau: * 1%.

Faktoren	<i>R</i>	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
Kontrollkerne	3 0,630 *	Sedimenttiefe	Sandanteil	CPE-Gehalt
	3 0,547 *	Sedimenttiefe	Siltanteil	Tonanteil
	2 0,567 *	Sedimenttiefe	Tonanteil	
	2 0,565 *	Sedimenttiefe	Siltanteil	
	2 0,562 *	Sedimenttiefe	Sandanteil	
	1 0,663 *	Sedimenttiefe		
Schwammkerne	3 0,675 *	Sedimenttiefe	Sandanteil	Siltanteil
	3 0,671 *	Sedimenttiefe	Siltanteil	CPE-Gehalt
	2 0,757 *	Sedimenttiefe	Siltanteil	
	2 0,603 *	Sedimenttiefe	Sandanteil	
	2 0,554 *	Sedimenttiefe	CPE-Gehalt	
	1 0,671 *	Sedimenttiefe		

- Die Summenparameter der Nematoden-Gemeinschaft Arten- und Individuendichte (S und N) sowie die Diversität (H') aus den Kontroll- und Schwammkernen und die Sedimenttiefe sind stark negativ miteinander korreliert, während eine stark positive Korrelation dieser Summenparameter mit der Nahrungsverfügbarkeit in den Sedimentkernen besteht.
- Die Äquität (J') der Nematoden-Gemeinschaft dagegen ist positiv mit der Sedimenttiefe und negativ mit dem Nahrungseintrag korreliert.
- In den Kontrollkernen bestehen außerdem Korrelationen einiger Summenparameter mit dem Silt- und Tonanteil, in den Schwammkernen dagegen mit dem Sand- und Siltanteil des Sedimentes.
- Die Korrelation der Umweltfaktoren mit der multivariaten Gemeinschaftszusammensetzung der Nematodenfauna zeigt, dass die Sedimenttiefe von entscheidender Bedeutung für die Verteilung der Arten in den Kontroll- und Schwammkernen ist.
- In den Kontrollkernen bestimmt die Sedimenttiefe als einzelner Faktor maßgeblich die Artenzusammensetzung, während in den Schwammkernen die Kombination der Faktoren Sedimenttiefe und Siltanteil den größten Einfluß auf die Artzusammensetzung der Gemeinschaft nimmt.

3.6. Funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft

Die Nematoden-Gemeinschaft dieser Untersuchung ist sehr divers und viele Arten sind sehr selten, was den Einblick in ihre Ökologie erschwert. Um die ökologische Strukturierung der Nematoden-Gemeinschaft zu untersuchen und damit die Diversitätsmuster der Gemeinschaft besser zu verstehen, wurden die Arten bzw. Gattungen in funktionellen Gruppen zusammengefasst. Dabei werden Arten nicht (primär) aufgrund ähnlicher taxonomischer Merkmale, sondern aufgrund gemeinsamer ökologischer Merkmale (*functional response traits*, Hooper et al. 2005) nach dem Konzept der „Gilde“ oder „Genossenschaft“ zusammengefasst (Root 1967, Wilson 1999). Der Terminus funktionelle Gruppe bzw. funktionelle Gilde wird hier definiert als eine Gruppierung ökologisch ähnlicher Arten, die entweder ähnliche Ressourcen nutzen („objective character Rootian α guild“ *sensu* Wilson 1999) oder die aufgrund von bestimmten Umweltbedingungen zur selben Zeit am selben Ort vorkommen („objective β character guild“ *sensu* Wilson 1999, „functional guild“ *sensu* Gitay & Noble 1997, „functional type“ *sensu* Hodgson et al. 1999).

3.6.1. Morphologische Parameter

Um die funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft zu beschreiben, wurden zunächst morphologische Parameter ausgewählt anhand derer funktionelle Gruppen gebildet wurden.

Ein morphologisches Charakteristikum, das in Arbeiten zur Nematodenökologie breite Anwendung findet, ist Wiesers (1953) Einteilung in Fraßtypen aufgrund der Mundhöhlenstruktur. Eine zweite morphologische Einteilung der Nematoden basiert auf Schwanzformtypen, da die Schwanzform wichtig für die Bewegung und Reproduktion ist (Thistle & Sherman 1985). Überdies zeigen Nematoden signifikante Unterschiede in Körpergröße und –proportionen. Deswegen wurde außerdem das Verhältnis von Körperlänge zu –breite (im Gegensatz zu der gewöhnlich angegebenen Körpergröße ausgedrückt als Volumen oder Biomasse) als morphologische Anpassung an eine bestimmte Lebensweise untersucht und eine Einteilung in funktionelle Gruppen aufgrund der Körperform vorgenommen.

3.6.1.1. Funktionelle Gruppen

Die Einteilung der Arten in funktionelle Gruppen setzt voraus, dass es funktionelle Unterschiede zwischen den Arten der Nematoden-Gemeinschaft als Anpassung an unterschiedliche Umweltbedingungen oder Ressourcennutzung gibt.

Signifikante Unterschiede in der proportionalen Verteilung der Nematodenfauna über die funktionellen Gruppen in den einzelnen Sedimentkernen deuten auf

unterschiedliche ökologische Bedingungen in den Kernen. Die Nullhypothese (keine Unterschiede zwischen den Sedimentkernen) wurde mithilfe mehrdimensionaler Kontingenztabellen unter Verwendung des G-Testes überprüft (Sokal & Rohlf 1994).

Die Daten wurden untersucht, indem das 95%-Konfidenzintervall für den Median der prozentualen Abundanz der Individuen jeder Kategorie gebildet wird (Thistle et al. 1995). Überlappt das 95%-Konfidenzintervall zweier Mediane nicht, werden die Mediane als signifikant unterschiedlich angesehen und als Hinweis auf unterschiedliche ökologische Bedingungen für die Nematoden-Gemeinschaft in den Sedimentkernen gewertet.

In Abbildung 3.26a - c sind die 95%-Konfidenzintervalle um den Median der prozentualen Abundanz adulter Individuen in funktionellen Gruppen aufgrund der Mundhöhlenstruktur (Abb. 3.26a), der Schwanzform (Abb. 3.26b) und der Körperform (Abb. 3.26c) für die einzelnen Sedimentkerne dargestellt. Die (zu diskutierende) Interpretation der Lebensweise aufgrund der Mundhöhlenstruktur sowie der Schwanz- und Körperform (vergl. Abb. 3.26a - c) ist aus der Literatur übernommen (Vanaverbeke et al. 2004b, Danovaro & Gambi 2002, Tita et al. 1999, Thistle et al. 1995, Jensen 1987b, Thistle & Sherman 1985, Wieser 1953 u.a.).

a. *Fraßtypen*

In der Nematoden-Gemeinschaft der einzelnen Sedimentkerne kommt die funktionelle Gruppe der Prädatoren und Omnivoren (IIB) in niedrigster proportionaler Abundanz vor, während nicht-selektive und selektive Partikelfresser (IA und IB) am häufigsten sind (Abb. 3.26a). In den Kernpaaren der einzelnen Probennahmestellen sind selektive Partikelfresser jeweils in den Schwammkernen häufiger als in den Kontrollkernen, während nicht-selektive Partikelfresser in den Kontrollkernen in höherer proportionaler Abundanz vorkommen.

Die trophische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft des Kernpaares HG6&HG7 unterscheidet sich von den anderen Kernpaaren. Hier sind Aufwuchsfresser (IIA) häufiger als Partikelfresser (IA und IB) und ihr Anteil ist im Schwammkern deutlich höher als im Kontrollkern. Die trophische Gilde der Prädatoren und Omnivoren (IIB) ist unter den adulten Individuen des Kontrollkernes (HG7) gar nicht repräsentiert.

Die proportionale Zusammensetzung der funktionellen Fraßtypgruppen innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft unterscheidet sich zwischen den Sedimentkernen ($p = 0,005$). Dieses deutet auf ökologische Unterschiede zwischen den Kernen aus der „Perspektive“ der Nematoden. Die Analyse des 95%-Konfidenzintervalls für den Median ergibt in 28% der möglichen Fälle signifikante Unterschiede in der trophischen Struktur der Gemeinschaft zwischen den Sedimentkernen. Allerdings sind diese Unterschiede zwischen den einzelnen Probennahmestellen größer als zwischen Kontroll- und Schwammkernen. Eine Ausnahme bilden nicht-selektive Partikelfresser der beiden Kernpaare aus dem nordöstlichen Bereich des Probennahmegebietes

(HG2&HG3 und HG4&HG5) und selektive Partikelfresser des Kernpaares HG4&HG5. Die proportionalen Unterschiede der beiden funktionellen Gruppen zwischen dem Kontroll- und Schwammkern einer Probennahmestation sind signifikant.

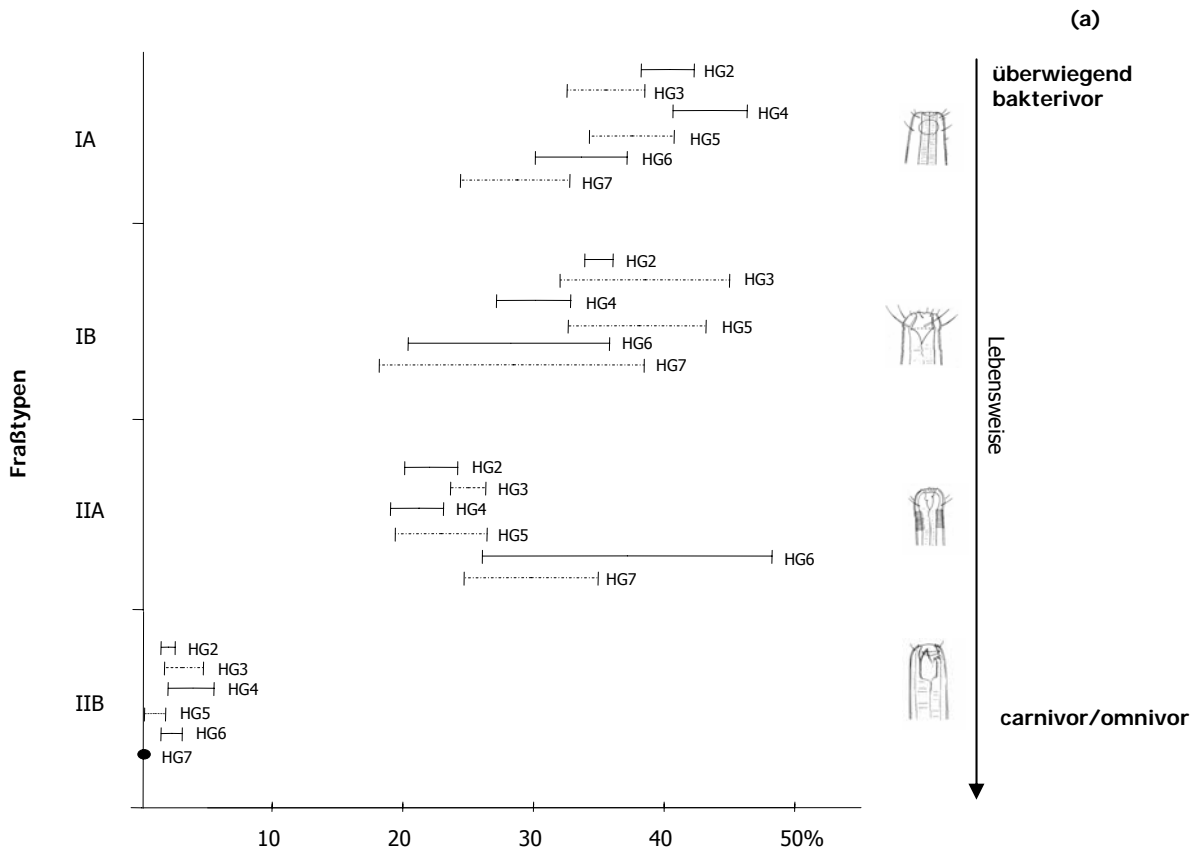


Abb. 3.26a: Prozentuale Abundanz (95%-Konfidenzintervall des Medians) in den funktionellen Gruppen (Ind./10 cm²) des morphologischen Parameters „Fraßtyp“ in den einzelnen Sedimentkernen (0-5 cm Sedimenttiefe).
 - - - - - Kontrollkerne ——— Schwammkerne

b. Schwanzformtypen

Interpretiert man kurze Schwanzformtypen (funktionelle Gruppen I, II und III) als ein Anzeichen für eine mobile Lebensweise und lange Schwanzformtypen (funktionelle Gruppen IV und V) als Hinweis auf eine weniger mobile oder sogar hemisessile Lebensweise, sind die meisten adulten Individuen der Nematoden-Gemeinschaft wenig mobil (Abb. 3.26b). So hat auch die funktionelle Gruppe IV (lange, konisch geformte Schwänze) jeweils den größten proportionalen Anteil in der Nematoden-Gemeinschaft der einzelnen Sedimentkerne.

Nur im Kernpaar HG2&HG3 kommen kurzschwänzige, mobil lebende Nematoden häufiger vor als Vertreter der funktionellen Gruppen IV und V.

Wie die Fraßtypgruppen sind auch die funktionellen Schwanzformtypgruppen nicht in gleichen proportionalen Anteilen über die einzelnen Sedimentkerne verteilt ($p = 0,0176$). Die morphologische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft anhand der Schwanztypgruppen als Reaktion auf verschiedene ökologische Bedingungen in den Sedimentkernen basiert hauptsächlich auf Unterschieden zwischen den Probennahmestellen. In den Kontroll- und Schwammkernen einer Probennahmestelle sind die Verteilungsmuster der funktionellen Gruppen sehr ähnlich. Eine Ausnahme davon ist das Kernpaar HG4&HG5, hier kommen im Kontrollkern signifikant mehr Individuen mit langen, konisch geformten Schwänzen (Gruppe IV) vor als im Schwammkern.

Insgesamt weist die proportionale Verteilung der Schwanzformtypen in der Nematoden-Gemeinschaft auf größere ökologische Unterschiede zwischen den Sedimentkernen hin als aufgrund der trophischen Struktur gefunden wurden (43% signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Sedimentkernen).

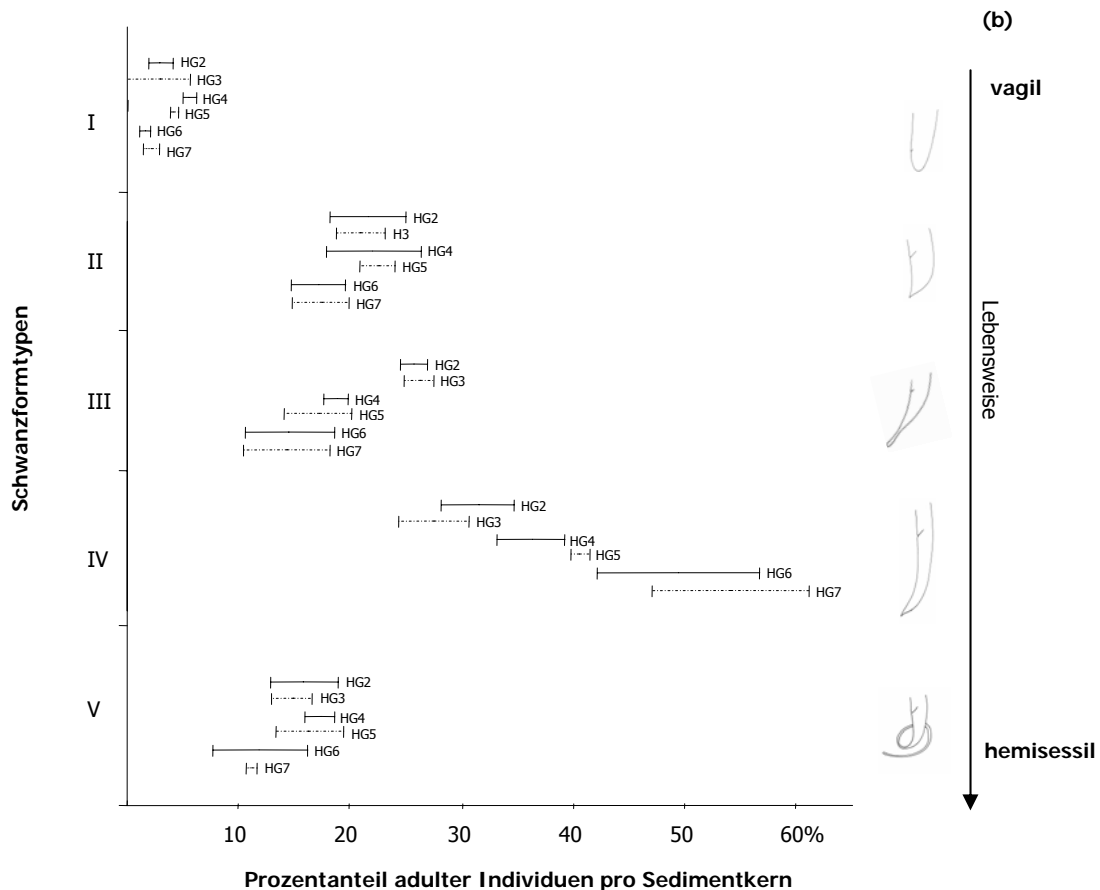


Abb. 3.26b: Prozentuale Abundanz (95%-Konfidenzintervall des Medians) in den funktionellen Gruppen (Ind./10 cm²) des morphologischen Parameters „Schwanzformtyp“ in den einzelnen Sedimentkernen (0-5 cm Sedimenttiefe).
 - - - - - Kontrollkerne ————— Schwammkerne

c. Körperformtypen

Die proportionale Verteilung der funktionellen Körperformtypgruppen in den einzelnen Sedimentkernen zeigt (Abb. 3.26c), dass die Nematoden dieser Untersuchung hauptsächlich im interstitiellen Raum zwischen den Sedimentkörnern leben (Gruppen II, IV und V). Nur im Kernpaar der südwestlichen Probennahmestelle (HG6&HG7) ist der Anteil von Nematoden mit grabender Lebensweise höher (Gruppen I und II).

Die morphologische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft unterscheidet sich signifikant in der Zusammensetzung der fünf Körperformtypgruppen zwischen den Sedimentkernen ($p = 0,0019$). Auch hier sind diese Unterschiede zwischen den Sedimentkernen einer Probennahmestelle größer als zwischen Kontroll- und Schwammkernen. Trotzdem finden sich zwischen den Kontroll- und Schwammkernen auch Unterschiede in der Verteilung der Arten mit grabender bzw. interstitieller Lebensweise. Nematoden mit grabender Lebensweise sind in allen Kontrollkernen einer Probennahmestelle häufiger als in den entsprechenden Schwammkernen. Für die Kernpaare HG2&HG3 (Gruppe I) und HG4&HG5 (Gruppe II) aus dem nordöstlichen Bereich des

Untersuchungsgebietes sind diese Unterschiede signifikant. Interstitiell lebende Nematoden sind dagegen in den Schwammkernen einer Probennahmestelle in größeren proportionalen Anteilen vertreten als im entsprechenden Kontrollkern. Der proportionale Anteil interstitiell lebender Nematoden der funktionellen Gruppe IV ist dabei im Schwammkern HG4 signifikant höher als im Kontrollkern HG5.

Insgesamt beschreibt die unterschiedliche Merkmalsausprägung der Körperformtypen als Anpassung an die ökologischen Bedingungen in den Sedimentkernen mehr Unterschiede (47%) zwischen den Kernen als die Fraß- und Schwanzformtypgruppen.

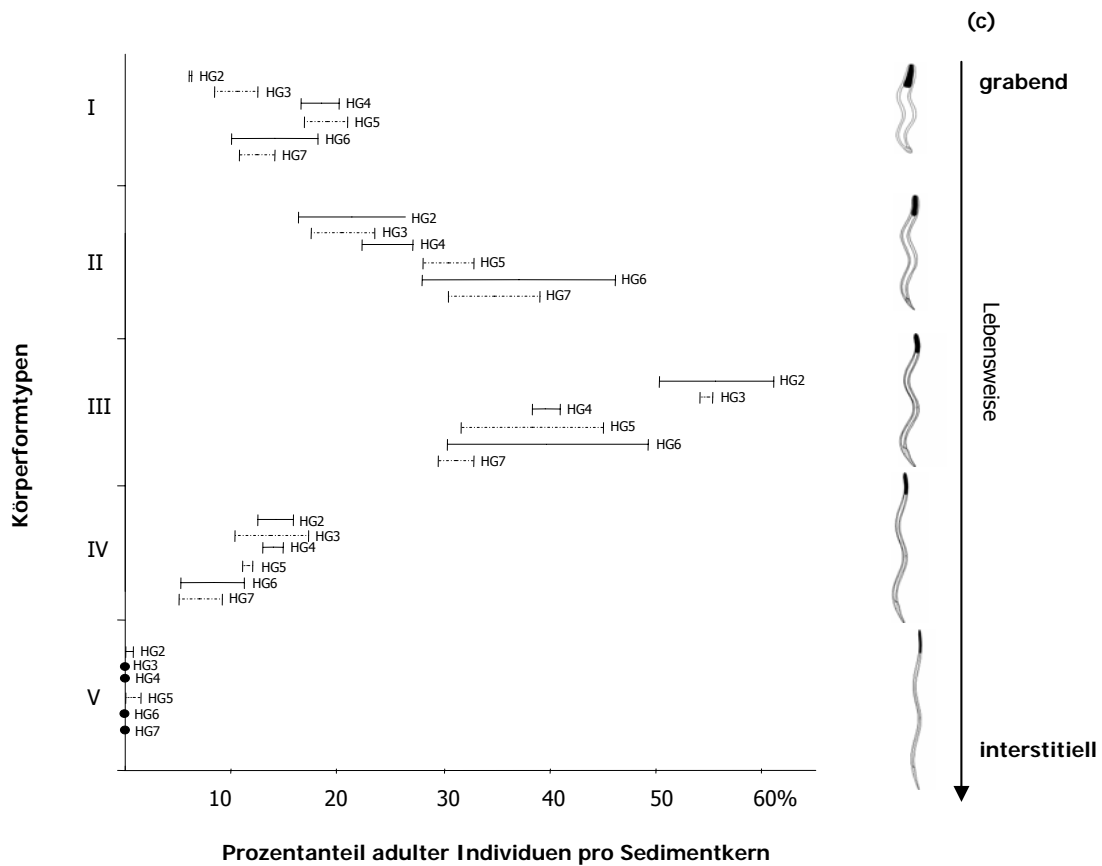


Abb. 3.26c: Prozentuale Abundanz (95%-Konfidenzintervall des Medians) in den funktionellen Gruppen (Ind./10 cm²) des morphologischen Parameters „Körperformtyp“ in den einzelnen Sedimentkernen (0-5 cm Sedimenttiefe).
 - - - - - Kontrollkerne ——— Schwammkerne

3.6.2. Aussagekraft des Ansatzes der funktionellen Gruppen

Die funktionelle Gruppierung anhand morphologischer Merkmalsausprägungen hat gezeigt, dass alle drei Ansätze (Fraßtyp, Schwanzformtyp- und Körperformtypgruppen) geeignet sind, um Unterschiede in der morphologischen Struktur der Nematoden-Gemeinschaft als Reaktion auf unterschiedliche Umweltbedingungen in den einzelnen Sedimentkernen zu identifizieren.

Ein Vergleich der drei Ansätze soll zeigen, ob die morphologischen Parameter unterschiedliche ökologische Informationen transportieren und somit die Kombination der Parameter ein umfassenderes Bild der Ökologie der Nematoden-Gemeinschaft liefert als ein einzelner Parameter.

Dazu wurden für jeden Sedimentkern die funktionellen Gruppen eines morphologischen Parameters in die Rangfolge der Abundanz ihrer Individuen gestuft. Transportiert dieser morphologische Parameter keine anderen ökologischen Informationen im Vergleich zu einem zweiten morphologischen Charakteristikum, sollte die Rangfolge der funktionellen Gruppen beider Parameter für alle Sedimentkerne übereinstimmen (Thistle et al. 1995).

Diese Prozedur wurde für alle fünf funktionellen Gruppen der Schwanz- und Körperformtypen in jeder Fraßtypgruppe und für alle Schwanzformtypgruppen in jeder Körperformgruppe durchgeführt. Bei vier funktionellen Fraßtypgruppen und sechs Sedimentkernen sind höchstens 120 Übereinstimmungen und bei fünf Schwanz- und Körperformtypgruppen und sechs Sedimentkernen höchstens 150 Übereinstimmungen möglich.

Für die funktionelle Gruppierung aufgrund des Schwanzformtyps zeigt sich, dass es in 57% der möglichen Fälle keine Übereinstimmung mit den Fraßtypgruppen gibt, bei den Körperformtypen findet sogar in 80% der Fälle keine Übereinstimmung mit den Fraßtypgruppen statt. Die funktionellen Gruppen der morphologischen Parameter Schwanzformtyp und Körperformtyp zeigen in 81% der Fälle keine Übereinstimmung.

Die Chance, dass diese Diskrepanz zwischen den drei morphologischen Parametern Fraßtyp, Schwanzformtyp und Körperformtyp zufällig vorkommt, ist kleiner als 0,005.

Die Parameter, die in dieser Untersuchung zur Beschreibung der morphologischen Struktur der Nematoden-Gemeinschaft gewählt wurden, transportieren also im Vergleich jeweils unterschiedliche ökologische Informationen.

3.6.3. Morphologische Diversität der Nematoden-Gemeinschaft

Der Index der trophischen Diversität (ITD) basiert auf den prozentualen Anteilen, den jede trophische Gruppe innerhalb einer Gemeinschaft hat. Für die Angabe zur Diversität der morphologischen Parameter (Tab. 3.14) wurde der trophische Diversitätsindex zu einem Index für die strukturelle Diversität (ISD) modifiziert und analog zum ITD auch für die funktionellen Gruppen der Parameter Schwanzform- und Körperformtyp berechnet. Dabei ist zu beachten,

dass der Index für die Diversität der morphologischen Parameter Schwanzform- und Körperformtyp eine andere Skalierung hat als für den Parameter Fraßtyp (vergl. Tab. 3.14).

Tab. 3.14: Index der strukturellen Diversität (ISD) für die funktionellen Gruppen der Parameter Fraßtyp, Schwanz- und Körperformtyp.

Sedimentkerne α-Proben	ISD		
	Fraßtyp (0,25-1)	Schwanzformtyp (0,20-1)	Körperformtyp (0,20-1)
Bereich			
HG2	0,32	0,23	0,35
HG3	0,35	0,24	0,40
HG4	0,33	0,25	0,31
HG5	0,34	0,26	0,33
HG6	0,30	0,35	0,34
HG7	0,32	0,37	0,36

Die strukturelle Diversität unterscheidet sich zwischen den einzelnen Parametern (Fraßtyp, Schwanzformtyp und Körperformtyp) und ist für jeden einzelnen Parameter an einer anderen Probennahmestelle am höchsten. Zwischen den Kontroll- und Schwammkernen einer Probennahmestelle sind die Diversitätsunterschiede geringer als zwischen den Probennahmestellen.

Die trophische Strukturierung der Gemeinschaft bewirkt an der südwestlichen Probennahmestelle (Kernpaar HG6&HG7) die höchste Diversität, während die funktionelle Gruppierung in Schwanzformtypen an der nordöstlichsten Probennahmestelle (Kernpaar HG2&HG3) eine diversere Nematoden-Gemeinschaft zeigt als an den anderen beiden Probennahmestellen. Im Gegensatz dazu ist die Diversität der Gemeinschaft unter dem Aspekt unterschiedlicher Körperformen im Kernpaar HG4&HG5 am höchsten (nordöstlicher Bereich des Untersuchungsgebietes).

Die Beschreibung der Diversität anhand der verschiedenen morphologischen Parameter betont unterschiedliche Aspekte der Nematoden-Gemeinschaft. Jeder einzelne Parameter transportiert andere ökologische Informationen und wirkt sich damit unterschiedlich stark auf die Einschätzung der Diversität der Gemeinschaft an den einzelnen Probennahmestellen aus.

Die eindimensionale Einteilung in vier (Fraßtypen) bzw. fünf (Schwanzform- und Körperformtypen) funktionelle Gruppen erfasst die ökologischen Aspekte der Nematoden-Gemeinschaft nur auf einer sehr groben Skala.

Letztendlich ist ein Konzept, das einen Gradienten von möglichen morphologischen Merkmalsausprägungen beinhaltet, das informativste System zur Beschreibung der funktionellen Struktur der Nematoden-Gemeinschaft.

Ein Schritt in Richtung dieses „besten“ Systems soll die Kombination der funktionellen Gruppen aller drei Parameter sein (siehe Kapitel 3.6.4.). Die Kombination der Parameter erlaubt es, die Gattungen als einen Punkt in einem kontinuierlichen Parameterraum zu beschreiben. Dieses ermöglicht eine kleinskalig aufgelöste Darstellung der funktionellen Struktur der Nematoden-Gemeinschaft.

- Die morphologischen Parameter, die zur Beschreibung der Nematoden-Gemeinschaft gewählt wurden, erweisen sich als geeignet, um Unterschiede in der funktionellen Zusammensetzung der Nematoden-Gemeinschaft zu identifizieren.
- Jeder einzelne Parameter transportiert dabei unterschiedliche ökologische Informationen über die Nematoden-Gemeinschaft.
- Für einige Kernpaare identifizieren die einzelnen Parameter signifikante Unterschiede zwischen der morphologischen Struktur der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen.
- Die morphologische Struktur und Diversität der Nematoden-Gemeinschaft unterscheidet sich aber stärker zwischen den einzelnen Probennahmestellen.

3.6.4. Merkmalskoppelung der morphologischen Parameter: F-S-K Gruppen

Um alle ökologischen Informationen der verschiedenen morphologischen Charakteristika zu erfassen, kann man die Nematoden-Gemeinschaft in einem Dreieransatz beschreiben.

Die morphologischen Parameter Fraß-, Schwanzform- und Körperformtyp bilden dabei drei Funktionsachsen, entlang derer Arten sich voneinander unterscheiden und beinhalten damit eine arbiträre Festlegung der Grenzen zwischen denen die funktionellen Gruppen des jeweiligen Parameters liegen.

Die morphologischen Merkmale liegen aber bei jedem Individuum der Nematoden-Gemeinschaft gekoppelt vor, erst deren Zusammenwirken zeichnet ein Gesamtbild der funktionellen Struktur der Gemeinschaft als Anpassung an bestimmte Umweltbedingungen bzw. Ressourcenverfügbarkeit.

Daher wurde in dieser Untersuchung ein Einzelansatz verfolgt und die Gemeinschaft entlang einer einzelnen Funktionsachse beschrieben, deren funktionelle Gruppen jeweils aus einer Kombination der Merkmale der drei morphologischen Parameter Fraß-, Schwanzform- und Körperformtyp (F-S-K Gruppen) bestehen.

Die Arten einer solchen funktionellen Merkmalskopplungsgruppe repräsentieren dabei alle denselben Lebensformtyp. Dieser ökologische Lebensformtyp wird dabei nicht mehr, wie in einem Dreieransatz, durch klar voneinander abgegrenzte morphologische Parameter beschrieben, sondern ist entlang eines (mehr oder weniger kontinuierlichen) Gradienten von morphologischen Merkmalsausprägungen als funktionelle Anpassung an verschiedene Umweltbedingungen charakterisiert.

Entsprechend der vier funktionellen Gruppen für den morphologischen Parameter Fraßtyp und der jeweils fünf funktionellen Gruppen für die Parameter Schwanz- und Körperformtyp (vergl. Kapitel 2.3.2.5.) sind insgesamt 100 verschiedene F-S-K Gruppen bzw. ökologische Lebensformtypen möglich.

3.6.4.1. Ökologische Lebensformtypen der Nematoden-Gemeinschaft

In der Nematoden-Gemeinschaft dieser Untersuchung kommen insgesamt 52% der möglichen Merkmalskoppelungen vor. Die ökologischen Lebensformtypen (funktionelle F-S-K Gruppen) der Nematoden-Gemeinschaft unterscheiden sich in 48% der möglichen Fälle signifikant zwischen den einzelnen Sedimentkernen. Damit beschreiben die funktionellen F-S-K Gruppen für die Nematoden-Gemeinschaft mehr Unterschiede zwischen den Sedimentkernen als jeder der drei morphologischen Parameter einzeln.

In Abbildung 3.27 sind die Lebensformtypen der Nematoden-Gemeinschaft unter dem Aspekt ihrer ökologischen Relevanz dargestellt, da alle 52 Lebensformtypen graphisch nicht darstellbar sind. Der Darstellung liegt dabei die dreidimensionale Einteilung der Nematoden-Gemeinschaft anhand der funktionellen F-S-K Gruppen zugrunde.

Für den Parameter Fraßtyp wurden dabei zunächst „zahnlose Mundhöhle“ (Partikelfresser) und „bezahnte Mundhöhle“ (Aufwuchsfresser sowie Prädatoren und Omnivore), für den Parameter Schwanzformtyp „kurzschwänzig“ (mobil) und „langschwänzig“ (hemisessil) und für den Parameter Körperformtyp „schlank“ (interstitiell) und „voluminös“ (grabend) als wichtigste ökologische Merkmalsausprägungen angenommen.

Es zeigt sich, dass die häufigste ökologische Lebensform der Gemeinschaft interstitiell lebende Partikelfresser sind (50%), von denen über die Hälfte hemisessil im Sediment lebt. Partikelfresser mit grabender Lebensweise und interstitiell lebende Nematoden mit bezahnter, größerer Mundhöhle kommen zu etwa gleichen Anteilen innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft vor (~ 20%). Auch unter den Partikelfressern sind hemisessile Formen am häufigsten, während die Nematoden mit bezahnter Mundhöhle hauptsächlich mobil leben. Den kleinsten Anteil an der funktionellen Struktur der Gemeinschaft haben Nematoden mit bezahnter Mundhöhle und grabendem Lebensstil (< 10%). Unter ihnen sind mobile und hemisessile Lebensformen zu etwa gleichen Teilen vertreten.

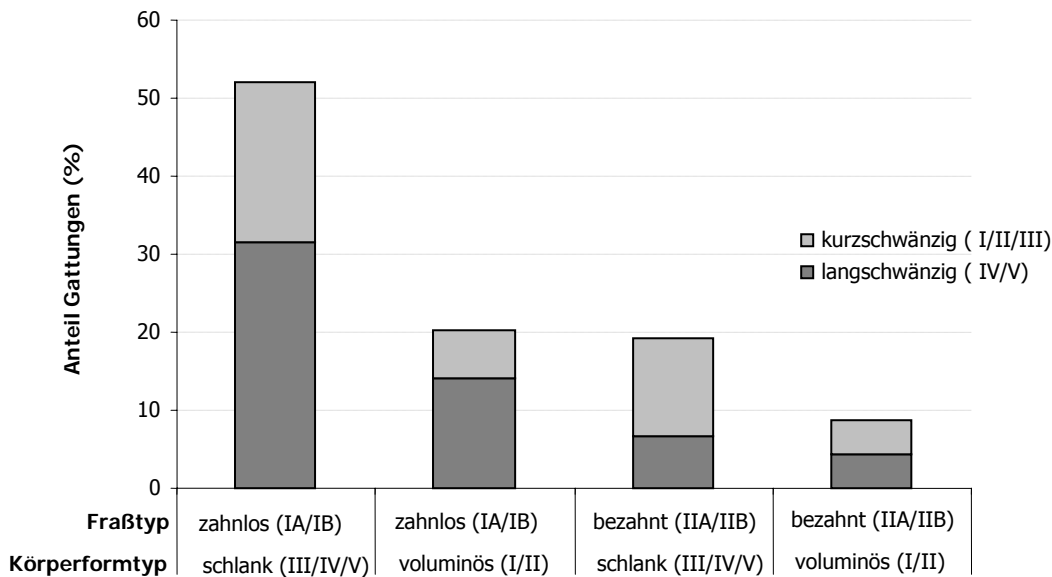


Abb. 3.27: Prozentualer Anteil der ökologischen Lebensformen innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft in den Sedimentkernen (0-5 cm Sedimenttiefe).

3.6.4.2. Ökologische Lebensformtypen mit Mundhöhlenbewaffnung

Die Lebensformen mit bezahnter Mundhöhle erfordern eine genauere Betrachtung, da unter ihnen die Unterscheidung in Aufwuchsfresser sowie Prädatoren und Omnivore (IIB) eine wichtige ökologische Aussage für die funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft trifft. Man kann davon ausgehen, dass die meisten Lebensformen in der Gruppe der Prädatoren und Omnivoren tatsächlich räuberisch leben (vergl. Wieser 1953), obwohl die Unterscheidung dieser Lebensformtypen in Nicht-Räuber (Aufwuchsfresser, IIA) und Räuber (Prädatoren und Omnivoren, IIB) mit einigen Unsicherheiten behaftet ist.

Die Lebensformtypen der Aufwuchsfresser und der Prädatoren und Omnivoren sind in den Kontroll- und Schwammkernen unterschiedlich verteilt. Die Unterschiede in der funktionellen Gruppe der Prädatoren und Omnivoren sind dabei signifikant.

In den Kontrollkernen setzt sich die Gruppe der Nematoden mit bezahnter Mundhöhle zu 97% aus Aufwuchsfressern und zu 3% aus Prädatoren und Omnivoren zusammen, in den Schwammkernen ist der Anteil der Prädatoren und Omnivore (8%) deutlich höher als in den Kontrollkernen ($p = 0,0215$).

Die meisten räuberisch lebenden Nematoden haben eine schlanke Körperform, unter ihnen lassen sich aufgrund der Schwanzformtypen zwei Lebensformtypen unterscheiden (Abb. 3.28): lauernde Räuber (langschwänzig) und vagile Räuber, die das Sediment aktiv nach Beute absuchen (kurzschwänzig). Die meisten Räuber in den Kontroll- und Schwammkernen entsprechen letzterem Lebensformtyp.

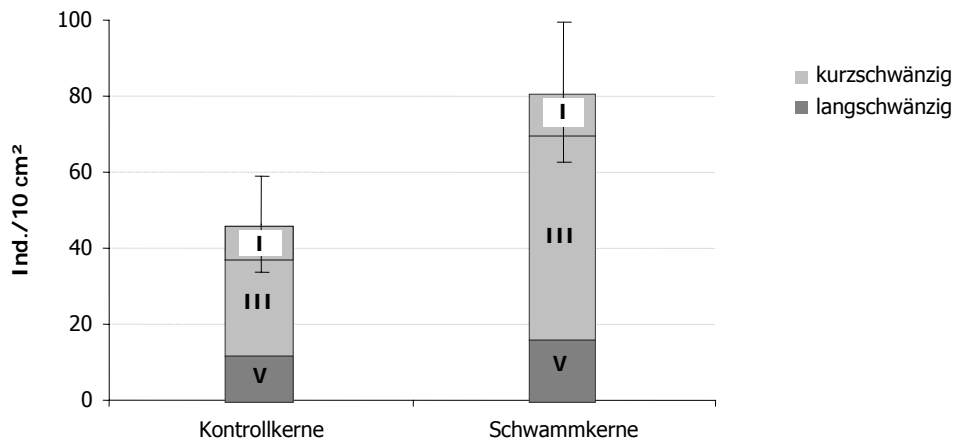


Abb. 3.28: Anzahl der kurz- und langschwänzigen Nematoden (Adulte) innerhalb der trophischen Gilde der Prädatoren und Omnivore in den Kontroll- und Schwammkernen (0-5 cm Sedimenttiefe). STABW für die Gesamtindividuumdichte der Prädatoren und Omnivoren in den Kontroll- und Schwammkernen.

I = kurzer Schwanz, abgerundetes Körperende

III = kurze, zylindrische Schwanzform

V = lange, zylindrische Schwanzform

Innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft besteht außerdem eine signifikant positive Korrelation zwischen der Nematoden-Biomasse (ohne Prädatoren und Omnivore) und der Biomasse der Prädatoren und Omnivoren ($r = 0,4240$; $p = 0,039$), sowie zwischen selektiven Partikelfressern ($r = 0,4645$; $p = 0,022$). In den Kontrollkernen ist die Biomasse der Prädatoren und Omnivoren am stärksten mit der Biomasse nicht-selektiver Partikelfresser korreliert ($r = 0,4595$), allerdings ist diese Korrelation nicht signifikant ($p = 0,133$). In den Schwammkernen bestehen signifikante Korrelationen zwischen der Biomasse der Prädatoren und Omnivoren und selektiven Partikelfressern ($r = 0,8103$; $p = 0,001$), Aufwuchsfressern ($r = 0,7393$; $p = 0,006$) und der Nematoden-Biomasse ohne Prädatoren und Omnivore ($r = 0,7375$; $p = 0,006$). Diese Korrelationen deuten auf eine Räuber/Beute Beziehung innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft zwischen der Gruppe der Prädatoren und Omnivoren und Partikelfressern bzw. Aufwuchsfressern hin (vergl. auch Tab. IVb/Anhang).

3.6.4.3. Dominante Lebensformen der Nematoden-Gemeinschaft

In Abbildung 3.29 sind die ökologischen Lebensformen dargestellt, die in der Gemeinschaft der einzelnen Sedimentkerne einen prozentualen Anteil $\geq 5\%$ haben. Dieses trifft auf insgesamt acht der 52 vorkommenden Lebensformen zu.

An allen drei Probennahmestellen im Untersuchungsgebiet nehmen jeweils andere ökologische Lebensformen den größten Anteil innerhalb der Gemeinschaft ein. Mit Ausnahme der nordöstlichsten Probennahmestelle

(Kernpaar HG2&HG3) ist die jeweils häufigste ökologische Lebensform im Kontroll- und Schwammkern einer jeden Probenahmeestelle identisch.

Im nordöstlichen Bereich des Untersuchungsgebietes haben Partikelfresser (Kernpaar HG2&HG3 = nicht-selektive und Kernpaar HG4&HG5 = selektive) und im südwestlichen Bereich (Kernpaar HG6&HG7) Aufwuchsfresser den größten Anteil unter den dominanten Lebensformen.

Die schlanke Gestalt des dominanten Lebensformtyps im Kernpaar HG2&HG3 lässt auf eine interstitielle Lebensweise der meisten Nematoden schließen. Im Schwammkern kommen dabei vorwiegend mobile Arten vor (kurzer, zylindrisch geformter Schwanz), während die Arten im Kontrollkern weniger mobil leben (langer, konisch geformter Schwanz). Der dominante Lebensformtyp im Kernpaar HG4&HG5 deutet auf eine überwiegend grabende Lebensweise der meisten Nematoden in beiden Sedimentkernen (gestauchte Körperform). Der kurze, konisch geformte Schwanz dieses Lebensformtyps lässt darauf schließen, dass diese Arten relativ mobil sind und häufig ihren Aufenthaltsort wechseln. Auch in der Gemeinschaft des südwestlich gelegenen Kernpaares (HG6&HG7) kommen hauptsächlich Nematoden mit grabender Lebensweise vor (plumpe Körperform), hier leben die meisten Arten allerdings weniger mobil (langer, konisch geformter Schwanz).

Es dominieren also vier verschiedene ökologische Lebensformtypen die Nematoden-Gemeinschaft in den einzelnen Sedimentkernen:

- kleine, nicht-selektive Partikelfresser mit mobiler, interstitieller Lebensweise
- kleine, selektive Partikelfresser mit wenig mobiler, interstitieller Lebensweise
- größere, selektive Partikelfresser mit mobiler, grabender Lebensweise
- große Aufwuchsfresser, mit wenig mobiler, grabender Lebensweise.

Die ökologischen Lebensformtypen beschreiben eine funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft, die sich zwischen den einzelnen Sedimentkernen hochsignifikant unterscheidet ($p < 0,001$). Im Gegensatz zu den funktionellen Gruppen der einzelnen morphologischen Parameter zeigen die Merkmalskoppelungen der ökologischen Lebensformtypen auch signifikante Unterschiede zwischen den Kontroll- und Schwammkernen, allerdings nur in der obersten Sedimentschicht ($p = 0,0483$).

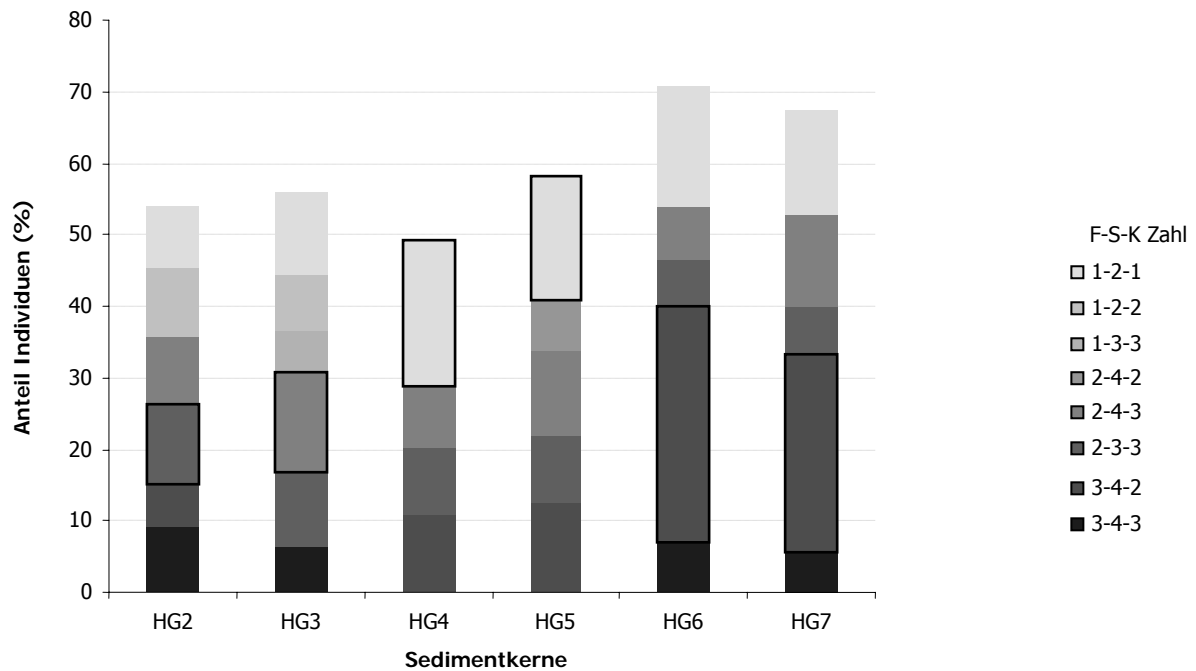


Abb. 3.29: Prozentuale Anteile der dominanten ökologischen Lebensformen ($\geq 5\%$) in der Nematoden-Gemeinschaft der einzelnen Sedimentkerne (0-5 cm Sedimenttiefe). **F-S-K** Zahlen für die funktionellen Gruppen:
 Fraßtyp = 1 (selektive Partikelfresser), 2 (nicht-selektive Partikelfresser), 3 (Aufwuchsfresser)
 Schwanzformtyp = 2 (kurz-konisch), 3 (kurz-zylindrisch), 4 (lang-konisch)
 Körperformtyp = 1 (gestaucht), 2 (plump), 3 (schlank)
 □ = F-S-K Gruppe mit dem höchsten prozentualen Anteil pro Sedimentkern

Ein Vergleich der Rangfolge der F-S-K Gruppen mit den funktionellen Gruppen der Fraß-, Schwanzform- und Körperformtypen soll überprüfen, inwieweit die Lebensformtypen für die funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft neue bzw. umfassendere Informationen transportieren als die einzelnen morphologischen Parameter.

Die Rangfolge der Lebensformtypen in den einzelnen Sedimentkernen ergibt in keinem der möglichen Fälle eine Übereinstimmung mit der Rangfolge der funktionellen Fraßtypgruppen und nur in 3% der möglichen Fälle eine Übereinstimmung mit den Schwanzformtypgruppen. Für die Körperformtypgruppen ist die Übereinstimmung mit den Lebensformtypen etwas höher als für die beiden anderen morphologischen Parameter, aber auch hier unterscheidet sich die Rangfolge der jeweiligen funktionellen Gruppen zwischen den Sedimentkernen in 88% der möglichen Fälle.

Das Ergebnis zeigt, dass die morphologische Merkmalskoppelung zu Lebensformtypen ein informativerer Ansatz ist, um die funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft zu beschreiben als ein Einzelansatz mit dem jeweiligen morphologischen Parameter.

3.6.4.4. Diversität und Variabilität der ökologischen Lebensformen

Funktionelle Diversität ist eine wichtige Komponente von Biodiversität. Im Gegensatz zur taxonomischen Diversität gibt es aber keine allgemein gültigen Methoden zur Quantifizierung funktioneller Diversität (Petchey & Gaston 2002). Eine häufiges Maß für funktionelle Diversität ist die Anzahl funktioneller Gruppen, die durch die Arten einer Gemeinschaft repräsentiert werden (Fonseca & Ganade 2001, Tilman 2001, Tilman et al. 2001). Das Diversitätsmaß FGR (*Functional Group Richness*) ist als erwartete Anzahl ökologischer Lebensformtypen pro Anzahl Arten auch in dieser Untersuchung verwendet worden (Tab. 3.15). Außerdem wurden die univariaten Diversitätsmaße H' und J' für Nematoden-Gemeinschaft angegeben. Als zusätzliche Information für die Verteilung der Lebensformtypen wurde der Variationskoeffizient (CV) für die funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft berechnet.

Aus den Kontrollkernen wurden mehr Punktproben (15) gewonnen als aus den Schwammkernen (12). In die Analyse für die funktionelle Diversität sind nur Punktproben eingegangen, die sowohl aus den Kontroll- als auch aus den Schwammkernen beprobt wurden, so dass für die Beschreibung der funktionellen Diversität in den Kontroll- und Schwammkernen jeweils die gleiche Anzahl Punktproben betrachtet wurden (je 12 Punktproben).

Die meisten ökologischen Lebensformen kommen in der Nematoden-Gemeinschaft des Kernpaares HG4&HG5 vor, hier sind auch die funktionelle Diversität ($FGR_{(100)}$) und Heterogenität H' am höchsten. Die Äquität J' der funktionellen Struktur ist im Kernpaar HG2&HG3 am höchsten. Im Gegensatz dazu sind die Lebensformtypen im Kernpaar HG6&HG7 am variabelsten verteilt (höchster Wert für den CV).

Die funktionelle Diversität ($FGR_{(100)}$) und Heterogenität H' der Nematoden-Gemeinschaft sind in den Schwammkernen eines jeden Kernpaares höher oder gleich hoch wie in dem entsprechenden Kontrollkernen. Die Äquität (J') der funktionellen Gemeinschaftsstruktur zeigt dagegen keinen eindeutigen Trend. In einem Kernpaar (HG4&HG5) ist die Äquität in Kontroll- und Schwammkerne gleich hoch, sowie einmal im Schwammkern (HG2) und einmal im Kontrollkern (HG7) höher. Die Variabilität der funktionellen Gruppen innerhalb der Gemeinschaft ist in allen Schwammkernen höher als in den Kontrollkernen.

Die funktionelle Diversität $FGR_{(100)}$ und Heterogenität H' der Nematoden-Gemeinschaft sind auf einem 10% Niveau in den Schwammkernen signifikant höher als in den Kontrollkernen ($p = 0,0756$ bzw. $p = 0,0667$).

Alle anderen für die funktionelle Struktur berechneten Diversitätsmaße sowie der Variationskoeffizient zeigen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Kontroll- und Schwammkernen (weder bei 5%igem noch bei 10%igem Signifikanzlevel).

Auch zwischen den einzelnen Probennahmestellen gibt es keine signifikanten Diversitätsunterschiede.

Tab. 3.15: Univariate Diversitätsmaße und Variationskoeffizient für die ökologischen Lebensformtypen der Kontroll- und Schwammkerne (0-1 cm Sedimenttiefe). S = Anzahl Lebensformtypen pro Sedimentkern, N = Anzahl Arten pro Sedimentkern, J': Pielou Äquitäts-Index, $FGR_{(100)}$: erwartete Anzahl Lebensformtypen pro 100 Arten, $H'_{(\log 2)}$: Shannon-Wiener Diversitäts-Index, CV = Variationskoeffizient.

Sedimentkerne α-Proben	S	N	J'	$FGR_{(100)}$	$H'_{(\log 2)}$	CV
HG2	31	162	0,89	28	4,43	0,23
HG3	26	117	0,88	25	4,11	0,14
HG4	36	199	0,85	29	4,39	0,36
HG5	31	142	0,85	28	4,21	0,23
HG6	31	129	0,86	29	3,28	0,62
HG7	28	131	0,89	26	4,28	0,27

3.6.4.5. Vertikalverteilung der ökologischen Lebensformen

Die funktionelle Strukturierung der Nematoden-Gemeinschaft anhand der F-S-K-Gruppen beschreibt für jeden Sedimentzentimeter (0-5 cm Sedimenttiefe) eine „typische“ ökologische Lebensform (Abb. 3.30).

In den beiden oberen Sedimentschichten unterscheiden sich die dominanten Lebensformtypen in allen drei morphologischen Merkmalsausprägungen (Mundhöhlenstruktur, Schwanzform und Körperform). Im oberen Zentimeter dominieren selektive Partikelfresser mit gestauchter Körperform und kurzen, konisch geformten Schwänzen (1-2-1), im zweiten Sedimentzentimeter hingegen sind Aufwuchsfresser mit plumper Körperform und langen, konisch geformten Schwänzen die häufigste Lebensform (3-4-2). Beiden Lebensformen ist eine grabende Lebensweise gemeinsam. Im obersten Sedimentzentimeter repräsentiert der Lebensformtyp mobile Arten, die mehr oder weniger dauerhafte Gänge „graben“, während im zweiten Sedimentzentimeter eher keine Gänge gegraben werden und das Sandlückensystem für die Bewegung durch das Sediment eine größere Rolle als für die Lebensformen im obersten Zentimeter spielen.

In allen darunter liegenden Sedimentschichten sind nicht-selektive Partikelfresser mit interstitieller Lebensweise (schlanker Körper) die kennzeichnende Lebensform, die sich nur im untersten Sedimentzentimeter durch die Schwanzform unterscheiden. Im dritten und vierten Sedimentzentimeter repräsentiert die dominante Lebensform weniger mobile Nematoden mit langen, konisch geformten Schwänzen (2-4-3) und in der untersten Sedimentschicht mobile Nematoden mit kurzen, zylindrisch geformten Schwänzen (2-3-3).

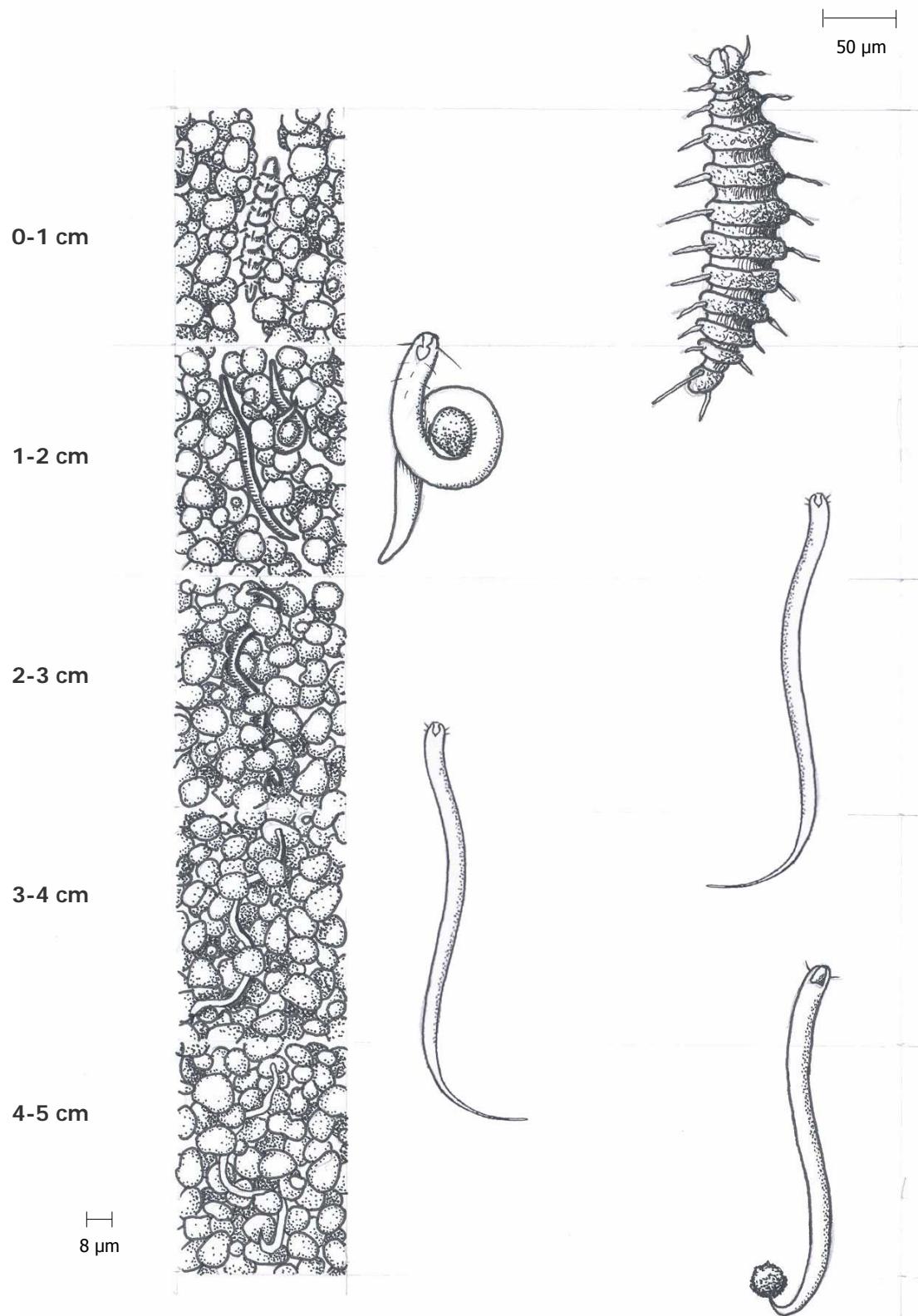


Abb. 3.30: Dominante ökologische Lebensformen der Nematodenfauna aus den Sedimentkernen in den verschiedenen Sedimentschichten (0-5 cm Sedimenttiefe).
Zeichnung Jan Kranczoch.

- Die F-S-K Zahl beschreibt ökologische Lebensformtypen (funktionelle F-S-K Gruppen) der Nematoden-Gemeinschaft: kleine, eher langschwänzige Formen mit kleiner, oft zahnloser Mundhöhle sind dabei die vorherrschende Lebensform innerhalb der untersuchten Gemeinschaft. Diese Arten leben höchstwahrscheinlich wenig mobil im Interstitialraum des Sedimentes.
- Die multivariaten funktionellen F-S-K Gruppen beschreiben mehr ökologische Unterschiede innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft der Sedimentkerne als die univariaten funktionellen Gruppen der einzelnen morphologischen Parameter (Fraß-, Schwanzform- und Körperformtyp).
- Die funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft unterscheidet sich zwischen den verschiedenen Probennahmestellen. In den Kontroll- und Schwammkernen ist die funktionelle Struktur der Gemeinschaft in der obersten Sedimentschicht signifikant unterschiedlich.
- Die funktionelle Diversität $FGR_{(100)}$ und Heterogenität H' der Nematoden-Gemeinschaft ist in den Schwammkernen signifikant höher als in den Kontrollkernen (10% Signifikanzlevel).
- Auch die funktionelle Variabilität der Nematoden-Gemeinschaft ist in den Schwammkernen höher als in den Kontrollkernen.
- Die F-S-K Zahl beschreibt für jede Sedimenttiefe (0-5 cm) typische ökologische Lebensformtypen innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft.

3.7. Beziehung zwischen taxonomischer und funktioneller Diversität

Biodiversität kann auf verschiedenen Ebenen betrachtet werden: (1) als mikro-taxonomische (auf Artebene), (2) phylogenetische, (3) morphologische, (4) ökologische, (5) genetische oder (6) biochemische Diversität (Adrianov 2003).

Hier wird die mikro-taxonomische Ebene als Artenreichtum der Gemeinschaft in Beziehung zur morphologischen Ebene als Lebensformenreichtum innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft gesetzt. Dabei werden die ökologischen Lebensformtypen, die anhand der Lebensformkennzahl ermittelt wurden, als Funktionstypen betrachtet, die bestimmte morphologische Merkmale teilen. Die Funktionstypen entsprechen dabei dem Konzept der ökologischen Gilden (Simberloff & Dayan 1991, Wilson 1999). Diese Betrachtungsweise unterstellt, dass Arten, die der selben Gilde angehören respektive dem selben Lebensformtyp entsprechen, auch die selbe ökologische Nische besetzen (Wilson 1999). Damit sagt die Anzahl der Lebensformtypen etwas über die Vielfalt der vorhandenen ökologischen Nischen aus (Leibold 1995).

Nach den Konzepten zur Nischendifferenzierung sollten funktionelle Charakteristika koexistierender Arten sich ab einem bestimmten Level voneinander unterscheiden. Das bedeutet für die Beziehung von taxonomischer zu funktioneller Vielfalt, ein Anstieg der Artendiversität sollte unter bestimmten Voraussetzungen zu einem Anstieg der morphologischen Diversität oder zu einer differenzierteren Einteilung des vorhandenen Nischenraums führen (Díaz & Cabido 2001).

3.7.1. Taxonomischer und funktioneller Artenreichtum in den Kontroll- und Schwammkernen

In den Punktproben der Kontroll- und der Schwammkerne steigt tatsächlich mit zunehmender Artenzahl die Anzahl der ökologischen Lebensformtypen (Abb. 3.31). In den Kontrollkernen besteht dabei eine lineare Beziehung zwischen Arten- und Lebensformreichtum, während diese Beziehung in den Schwammkernen weniger festgelegt ist. Hier steigt zwar zunächst die Anzahl der Lebensformtypen mit zunehmender Artenzahl, aber nur bis zu einem bestimmten Punkt. Danach wirkt sich ein Anstieg der Artenzahl nicht wesentlich auf die Zunahme der Lebensformtypen aus. Insgesamt nimmt in den Schwammkernen die Anzahl der Lebensformtypen langsamer mit zunehmender Artenzahl zu als in den Kontrollkernen, es sind insgesamt tendenziell mehr Arten pro Lebensformtyp vertreten als in den Punktproben der Kontrollkerne.

Die funktionelle Biotopstruktur der Schwammkerne scheint daher eine Gemeinschaft zu begünstigen, in der die Diversität weniger durch die Anzahl der Arten bestimmt ist als vielmehr dadurch, welche Arten zusammen vorkommen sowie durch die Interaktionen zwischen den Arten.

bewirkt. In den Kontrollkernen hingegen ist ein Anstieg des Artenreichtums abhängig von der Vielfalt der vorhandenen Nischen und geht deswegen mit steigender funktioneller Diversität einher.

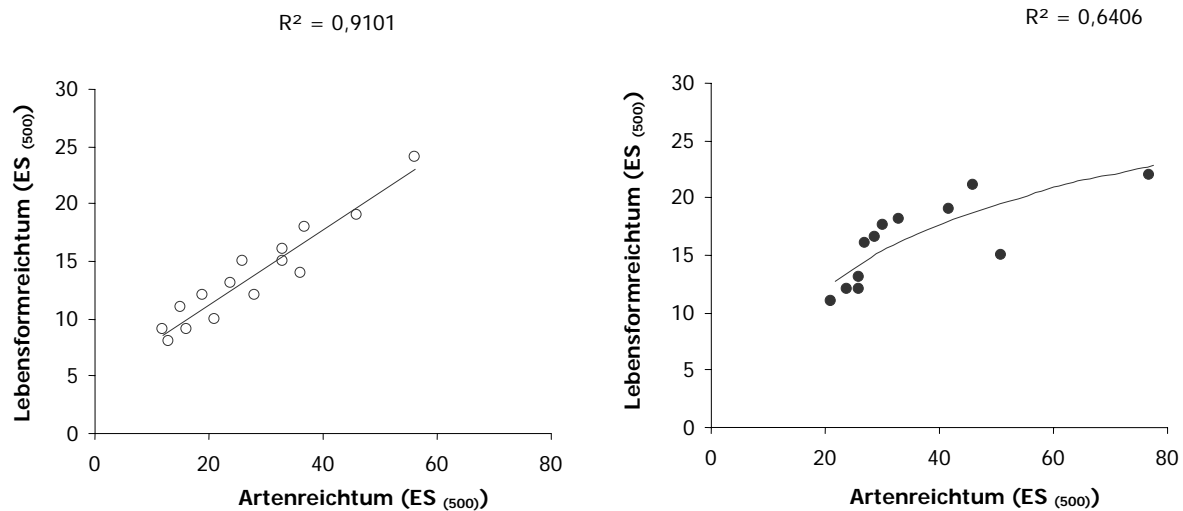


Abb. 3.31: Beziehung zwischen morphologischer und taxonomischer Diversität in den Punktproben der Kontroll- (○) und Schwammkerne (●) (Sedimenttiefe 0-1 cm). R² für eine lineare Beziehung in den Kontrollproben und eine logarithmische Beziehung in den Schwammproben.

3.7.2. Taxonomische und funktionelle Diversitätskomponenten

Mithilfe eines generellen Schemas für die Korrelation zwischen Lebensform- und Artenreichtum (vergl. Schmid et al. 2001) soll überprüft werden, ob diese Annahme auf die Nematoden-Gemeinschaft in den Punktproben der Kontroll- und Schwammkerne zutrifft (Abb. 3.32). Dabei wurden die Punktproben der einzelnen Kontroll- und Schwammkerne als diskrete „patches“ betrachtet, die jeweils unterschiedliche Nematoden-Gemeinschaften beinhalten. Es wird dabei die Anzahl Arten pro Punktprobe der funktionellen Diversität als Anzahl Lebensformtypen pro Punktprobe gegenübergestellt. Die Anzahl Arten und die Anzahl Lebensformen sind als Ränge dargestellt, um das Verhältnis von funktioneller und taxonomischer Diversität übersichtlicher darzustellen. Entlang der vertikalen Linie (1a) bleibt die Anzahl der Arten konstant während die Anzahl der Lebensformtypen ansteigt. In dem Schema von Schmid et al. (2001) ist der extreme Fall, dass eine Gemeinschaft nur aus einer oder wenigen Arten (1-5 Arten) besteht, die funktionelle Diversität innerhalb dieser Gemeinschaft aber trotzdem variiert, durch eine vertikale Linie (1b) angegeben. Entlang dieser Linie ändert sich die phänotypische oder genetische Variabilität innerhalb der Art. Der kleinste Rang für die Anzahl Arten in den Punktproben der Kontroll- und Schwammkerne enthält 19 Arten. Es ist also unwahrscheinlich, dass innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft steigende funktionelle Diversität mit phänotypischer oder genetischer Variabilität einhergeht und die vertikale Linie 1b (vergl. Schmid et al. 2001) ist deswegen in Abbildung 3.32 nicht dargestellt.

Entlang der horizontalen Linien bleibt die Anzahl der Lebensformtypen konstant, aber die Anzahl der Arten (Arten mit enger Nische (2a) und Arten mit weiter Nische Arten (2b)) steigt an.

Es wird deutlich, dass in allen Punktproben mit steigendem Artenreichtum auch die Anzahl der Lebensformtypen mehr oder weniger stark zunimmt. Die Nematoden-Gemeinschaft in den meisten Punktproben der Schwammkerne besteht aber aus Arten, die ein breiteres Spektrum von Ressourcen-Klassen einer Nischendimension nutzen können (2b) als die Arten im überwiegenden Teil der Punktproben aus den Kontrollkernen (2a).

Damit bestätigt sich die Annahme, dass die Nematoden-Gemeinschaft in den Schwammkernen vornehmlich aus Arten besteht, die den vorhandenen Nischenraum besser ausnutzen können als die Mehrheit der Arten in den Kontrollkernen.

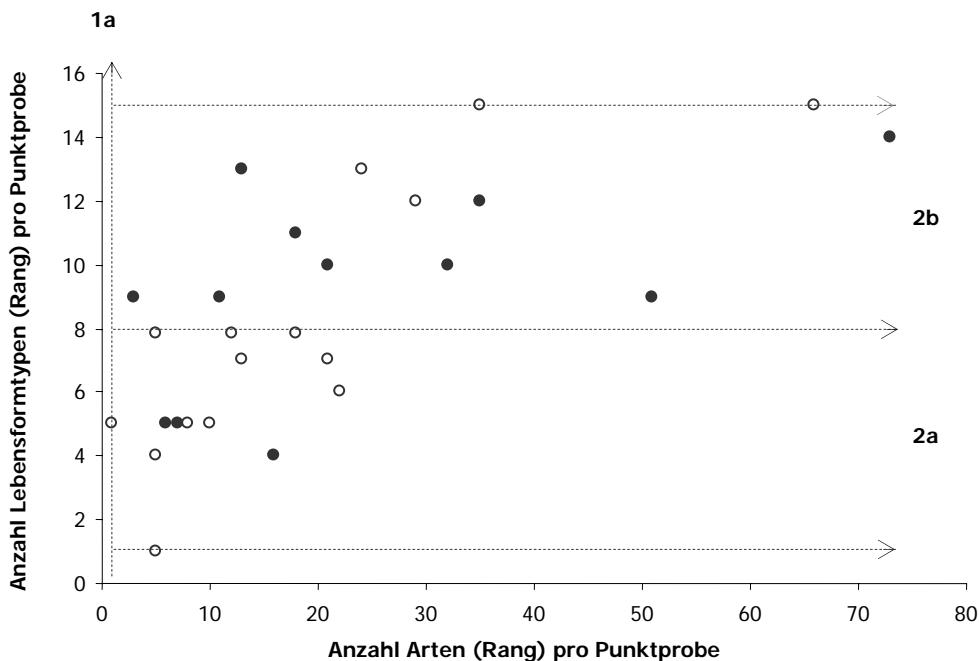


Abb. 3.32: Schema für die Korrelation von Lebensform- und Artenreichtum in Anlehnung an Schmid et al. 2001. Dargestellt ist die Rangfolge der Arten- und Lebensformzahl in den Punktproben der Kontroll- (o) und Schwammkerne (●) (Sedimenttiefe 0-5 cm).

- Der Artenreichtum der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontrollkernen ist stärker als in den Schwammkernen von der Vielfalt der vorhandenen ökologischen Nischen abhängig.
- Die Gemeinschaft in den Schwammkernen besteht dagegen aus Arten, die den Nischenraum der vorhandenen ökologischen Nischen besser ausnutzen können, als die Arten der Gemeinschaft in den Kontrollkernen.

4 Diskussion

4.1. Methodendiskussion

4.1.1. Probenumfang

Eine der häufigsten Fragen in ökologischen Untersuchungen ist die nach dem Probenumfang und wie viel „Fehler“ in der Einschätzung zugelassen werden soll bzw. wie groß der Vertrauensbereich für einen Beobachtungswert (Konfidenzintervall) sein darf (Krebs 1998). Die gewählte Sammelstrategie sollte durch die Verteilungsmuster der Fauna bestimmt sein. Fleckenhafte Verteilungsmuster erfordern einen deutlich größeren Probenumfang als zufällige Verteilungsmuster (Underwood et al. 2000). In Tiefseegemeinschaften herrscht eine zufällige Verteilung der Organismen vor (Gray 1984). Allerdings ist es bei Faunadaten aus der Tiefsee wichtig, die räumliche Skala der Verteilungsmuster zu beachten.

Quantitative Tiefseeproben, die mit einem vergleichsweise großen Probennahmegerät genommen werden, können zufällige Verteilungsmuster ergeben, während durchaus geklumpfte Aggregationsmuster auf einer kleineren Skala auftreten. Das gilt insbesondere für Meiofaunadaten, deren Verteilungsmuster von kleinskaligen Gradienten beeinflusst werden können.

Aus diesem Grund ist eine große Anzahl kleiner Proben meist einer kleinen Anzahl größerer Proben vorzuziehen, da bei gleichem Sortieraufwand eine größere Fläche abgedeckt werden kann. Außerdem steigt die Anzahl der Freiheitsgrade für statistische Tests. Dies gilt für die Beprobung relativ kleiner Organismen, wie Nematoden (z.B. Megafauna ist mit einer Vielzahl kleiner Proben nicht zu erfassen). Dabei ist allerdings zu bedenken, dass eine Vielzahl kleiner Proben gleichzeitig dazu führen kann, dass vermehrt Artefakte auftreten, die das Ergebnis beeinflussen.

Eine annehmbare Probengröße in ökologischen Untersuchungen stellt also immer einen Kompromiss zwischen einem erhöhten Aufwand und der erreichbaren Steigerung der Präzision in der Abschätzung der Ergebnisse dar (Krebs 1998), zumal eine Power-Analyse² für nichtparametrische und multivariate Methoden nicht zur Verfügung steht.

4.1.1.1. Probengröße

Für die Unterbeprobung der einzelnen Sedimentkerne wurden Spritzen mit unterschiedlichem Durchmesser verwendet (\emptyset 2 cm aus dem Zentrum,

² Die "Power" eines Tests ist die Wahrscheinlichkeit, dass die Ergebnisse (p -Werte) einer statistischen Analyse den vorgegebenen Alpha-Wert erreichen werden. Anders formuliert: Power ist die Wahrscheinlichkeit, signifikante Ergebnisse zu erhalten.

Ø 1,2 cm für die Umgebung; vergl. Kapitel 2.2.2. und 2.2.3.). Der Innendurchmesser der Stechrohre (60 mm) ist zu klein, um alle Unterproben mit großen Spritzen (Ø 2 cm) zu nehmen. Dieses Probennahmedesign soll das begrenzt zur Verfügung stehende Probenvolumen eines Sedimentkernes optimal ausnutzen.

Alle Maße, die mit der Artenzahl oder Gemeinschaftsstruktur zu tun haben, zeigen eine systematische Abhängigkeit von der Probengröße. So sind Artenzahl, Diversität und Äquität sowie die meisten Ähnlichkeitsmaße nachhaltig von der Probengröße beeinflusst (Hill 1973, Colwell & Coddington 1994, Krebs 1998, Gray 2002b). Diese Abhängigkeit impliziert, dass Vergleiche solcher Maße nur zwischen Proben gleicher Größe stattfinden sollten. Da die Unterproben aus den Sedimentkernen verschieden große Sedimentflächen beproben, ist ein Vergleich der Diversität mit traditionellen Diversitätsmaßen, die auf Artenreichtum und Abundanzverteilung von Individuen beruhen, zwischen den Kontroll- und Schwammkernen unter Einbezug aller Punktproben praktisch nicht möglich und statistisch nicht aussagekräftig. Die zentralen Punktproben aus den Sedimentkernen sind zwar für die Beschreibung des Arteninventars in den Kontroll- und Schwammkernen berücksichtigt worden, nicht jedoch für die statistische Interpretation der auf Artenreichtum beruhenden Diversität. Diversitätsmaße auf taxonomischer Basis sind von der Probengröße nicht beeinflusst, deswegen können mit diesen Diversitätsmaßen auch Proben unterschiedlicher Größe verglichen werden.

Um trotz unterschiedlicher Probennahmegrößen eine seriöse Aussage unter Einbeziehung aller Punktproben zur Diversität der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen treffen zu können, wurde die Diversität zusätzlich zu den traditionellen Diversitätsmaßen mit Diversitätsmaßen auf taxonomischer Basis beschrieben (vergl. Kapitel 2.7.5.2. und 4.1.3.).

4.1.1.2. Probenanzahl

Jeder einzelne vom ROV gewonnene Sedimentkern ist fünf Mal (bzw. in Ausnahmefällen vier Mal, vergl. Kapitel 2.2.1.) unterbeprobte worden. Diese Unterproben sind nicht unabhängig voneinander und somit *sensu* Hurlbert (1984) Pseudoreplikate. Diese Tatsache führt zwangsläufig zu einem Fehler in der statistischen Analyse und Interpretation der Daten (Hurlbert 2004). Aufgrund des häufig begrenzten Probenvolumens ist es bei der Analyse der Daten allerdings nicht immer zu vermeiden, mit Pseudoreplikaten zu arbeiten. Die übliche Konsequenz von Pseudoreplikaten in statistischen Analysen ist eine Unterschätzung des p-Wertes, häufig über mehrere Größenordnungen (Lombardi & Hurlbert 1996 und darin zitierte Autoren).

Wie im Methodenteil (vergl. Kapitel 2.2.3.) erwähnt, wurden für die Bestimmung der Meiofauna- bzw. Nematoden-Gemeinschaften zwar vier Sedimentkern-Paare (Kontroll-/Schwammkern) genommen, aber nur drei Kernpaare komplett ausgewertet. Das ist eine Parallele weniger, als von (Hurlbert 1984) für das RBD-Probennahmedesign (*Randomised Block Design*,

vergl. Kapitel 2.2.1.) gefordert. Das bedeutet, dass Aussagen zur statistischen Signifikanz dieser Daten zu einem Fehler 2. Ordnung führen können und dass das Fehlen signifikanter Unterschiede eine Konsequenz zu weniger Replikate sein kann.

Idealerweise sollten alle untersuchten Parameter aus einem Sedimentkern entnommen werden. Das ist bei der Vielzahl der Unterproben für die Meiofaunabeprobung und die Umweltparameter grundsätzlich nicht möglich.

So war es nicht möglich, für die Korngrößenanalyse separate Unterproben aus den selben Sedimentkernen wie für die Meiofauna-Beprobung zu gewinnen. Deswegen erfolgte die Korngrößenanalyse mit den Punktproben, aus denen zuvor die Meiofauna aussortiert wurde. Durch die Größen-Fraktionierung der Sedimentproben für die Meiofauna-Sortierung kam es zu einem Verlust der Größenfraktion $\leq 32 \mu\text{m}$, die einen wichtigen Anteil an der Korngrößenzusammensetzung des Sediments stellt. Um trotzdem eine realistische Abschätzung der Sedimentzusammensetzung des Tiefsee-Sediments in den Kernpaaren vornehmen zu können, wurde zusätzlich eine separate Referenzprobe analysiert (vergl. Kapitel 2.6.1.). Die CPE-Analyse für die Abschätzung des Nahrungseintrags in das Sediment musste ebenfalls aus separaten Sedimentkernen erfolgen (vergl. Kapitel 2.6.2.). Bei der Auswahl der Probennahmestelle für die CPE-Kerne wurde mit Hilfe der „VICTOR“-Kameras versucht, eine Fläche auszuwählen, die die selbe Oberflächenstruktur hat, wie die Sedimentoberfläche der Probennahmestellen für die Meiofaunaproben. Außerdem ist es bei allen vier Schwammkernen der CPE-Beprobung gelungen, Schwämme der Art *Tentorium semisuberites* zu beproben. *T. semisuberites* ist auch für die Beprobung der Schwammkerne der Meio- bzw. Nematodenfauna herangezogen worden. Soweit es durch das Probennahmeverfahren mit dem ROV möglich war, sind damit in den Sedimentkernen der CPE-Beprobung und der Meio- bzw. Nematodenfauna-Beprobung vergleichbare Bedingungen hergestellt worden. Die Bestimmung kleinskaliger Heterogenitätsmuster in den CPE-Kernen erfolgt also anhand der gleichen biogenen Struktur wie in den Sedimentkernen für die Faunadaten. Damit können die untersuchten CPE-Werte zwar nur bedingt mit den Faunadaten korreliert werden, zeigen aber grundsätzlich Verteilungsmuster, wie sie um den Schwamm als biogene Struktur möglich wären.

Die Ergebnisse aller Umweltparameter (CPE-Werte, Sauerstoffgehalt im Sediment, Porosität, Wassergehalt) können lediglich als Hintergrundinformation dienen, da sie aus unterschiedlichen Sedimentkernen und damit Probennahmestellen gewonnen wurden.

Statistische Anforderungen an das Probennahmedesign haben sich zu einer eigenen Disziplin entwickelt (Elliot 1977).

Besonders bei Untersuchungen in der Tiefsee stellt das Probenvolumen aber einen Kompromiß zwischen den statistischen Ansprüchen und der Realität dar.

Die Unwägbarkeiten der Arbeit auf See sowie der hohe Aufwand an Technik (und damit verbunden an Kosten) und Zeit limitiert das Probenvolumen. Mithilfe des ROV's ist es dennoch gelungen, einen ungewöhnlich präzisen Probensatz vom Tiefseeboden zu gewinnen.

4.1.2. Probenbearbeitung der Meiofauna- und Nematoden-Gemeinschaft

Während der Sortierung und Präparation der Nematodenfauna sind ca. 130 Individuen (von insgesamt > 8200 Individuen) verloren gegangen. Jedes einzelne Individuum wird bis zum Zeitpunkt, da es als Dauerpräparat auf Objektträger platziert wird, mindestens drei Mal auf eine Sortiernadel gebracht und entsprechend oft umgebettet. Die Einzelindividuen sind mit bloßem Auge nicht erkennbar, daher sind dies die kritischen Punkte für den Verlust von Individuen. Häufig findet man Einzelindividuen selbst auf den Objektträgern unter dem Mikroskop nicht wieder, weil sie bei der Versiegelung in das noch flüssige Parafin rutschen. Angesichts dieser Schwierigkeiten scheint ein Verlust von ~ 130 Individuen ($\hat{=}$ 1,5% aller gefundenen Nematoden) akzeptabel.

4.1.3. Diversität: Ökologisches Konzept oder Index zur Beschreibung einer biologischen Eigenschaft?

Diversität als ökologisches Konzept scheint ein intuitives und leicht zu untersuchendes Merkmal in der Ökosystem-Forschung.

Tatsächlich gibt es jedoch eine Vielzahl von Definitionen für Diversität, die mit den verschiedenen Aspekten, die untersucht werden sollen, variieren.

Das Fehlen von eindeutigen Definitionen oder Maßen für (Bio)Diversität hat zu den wohlbekannten Kommentaren von Hurlbert (1971) über das „non-concept of species diversity“ und von Poole (1974) über Diversitätsmaße als „answers to which questions have not yet been found“ geführt. Zudem herrscht in der Literatur Uneinigkeit darüber, ob Diversität als ökologisches Konzept bzw. biologisches Phänomen getrennt von Diversität als Index betrachtet werden kann (Pielou 1980, Sugihara 1982, Molinari 1989, Ricotta 2005). Letztlich führt die Komplexität von ökologischen Daten zu der Notwendigkeit, diese Daten zusammenzufassen und Diversität anhand von Indices zu beschreiben. Eine Konsequenz der weit gefassten Definitionen für Diversität ist die Vielzahl der Diversitätsmaße, die jeweils unterschiedliche Aspekte einer Gemeinschaft in wenigen Zahlen zusammenfassen.

Aus der Vielzahl der Aspekte von Diversität sind in dieser Untersuchung (neben der Artenzahl S) auf Abundanzverteilungen beruhende, taxonomische und funktionelle Diversität für die Gemeinschaftsstruktur der Nematodenfauna gemessen und beschrieben worden.

Dabei ist das Verständnis der (statistischen) Eigenschaften eines Index wichtig, um bestimmte Aspekte einer Gemeinschaftsstruktur als (z.B. auf Abundanzwerten beruhende, taxonomische oder funktionelle etc.) Diversität quantifizieren zu können. In diesem Zusammenhang steht Diversität nicht als eindeutige, inhärente Eigenschaft eines biologischen Systems.

Wie die Diversität einer Gemeinschaft beurteilt wird, ist davon abhängig, unter welchem Aspekt und mit welchem Index sie beschrieben wird.

Werte für die Diversität einer Gemeinschaft sollten deswegen auf der Basis von beobachteten Korrelationen mit anderen Umweltvariablen beurteilt werden (Molinari 1989).

4.1.3.1. Probleme traditioneller Diversitätsmaße

Der erste und offensichtlichste Weg, Diversität zusammenzufassen, beinhaltet die Darstellung der Anzahl Arten auf einer bestimmten Fläche (S). Es ist einleuchtend, dass die bloße Abschätzung des Artenreichtums eine Gemeinschaftsstruktur nur ziemlich grob beschreibt. Eine komplexere Definition von Diversität stellt die Verteilung der relativen Individuendichten von Arten dar (Hengeveld 1996, Ricotta 2000). Traditionelle Diversitätsmaße, die auf Artenreichtum und der Abundanzverteilung von Individuen beruhen (H' , J' & ES), haben allerdings einige Nachteile als Maß für biologische Diversität:

1. *Der gemessene Artenreichtum ist stark von der Probengröße bzw. dem Probenerfolg abhängig.*

In nahezu allen marinen Untersuchungen ist es nicht möglich, vollständige Datensätze zu erheben. Der „wahre“ Artenreichtum einer Station ist selten vollständig durch die Probennahme repräsentiert (vergl. Gage & Coghill 1979).

„The harder you look, the more species you find“ (Warwick & Clarke 1995), ist ein grundlegendes Charakteristikum der meisten biologischen Beprobungen.

Der gemessene Artenreichtum ist damit nicht nur stark von der Probengröße abhängig, sondern auch zwischen verschiedenen Studien mit unbekanntem, unkontrollierten oder unterschiedlichen Probengrößen nicht vergleichbar. Gleiches gilt für eine Reihe von klassischen Diversitäts-Indices, wie Shannon-Wieners H' , Pielous J' , Margalefs d oder Brillouins H (Clarke & Warwick 2001b).

2. *Diversitätsmaße auf der Basis von Abundanzverteilungen sagen nichts über phylogenetische oder funktionelle Diversität aus.*

„A measure of biodiversity of a site ought ideally to say something about how different the inhabitants are from each other“ (Harper & Hawksworth 1994). Es ist offensichtlich, dass eine Probe mit zehn Arten der selben Gattung als weniger divers angesehen werden sollte als eine Probe mit zehn Arten, die alle unterschiedlichen Familien angehören.

Das Schlüsselkonzept bei der Entwicklung von praktikablen Diversitäts-Indices sind genetische, taxonomische (phylogenetische) und nicht zuletzt funktionelle Beziehungen der Individuen innerhalb einer Probe.

Solche Indices sollten die „wahre“ Biodiversität einer Probe widerspiegeln und robust gegen variierende Probennahmeerfolge sein (Clarke & Warwick 2001b, Warwick & Clarke 2001).

3. *Es gibt keine statistische Analyse, die die Abweichung von traditionellen Diversitätsmaßen vom Erwartungswert prüft.*

Diversitätsmaße für Artenreichtum können zwischen verschiedenen Gebieten (oder Zeiträumen) mit streng kontrollierten und gleichen Probennahmedesigns verglichen werden. Es gibt aber keine Möglichkeit, solche Werte mit einem absoluten Standardwert zu vergleichen. Wie hoch der Artenreichtum an einer bestimmten Probennahmestelle ohne Einflüsse verschiedener Art (durch z.B. bestimmte biogen oder anthropogen verursachte Effekte) wäre, kann also nicht generell beantwortet werden (Clarke & Warwick 2001b, Warwick & Clarke 2001).

4. *Die Reaktion von Diversitätsmaßen für den Artenreichtum auf Umweltveränderungen ist nicht monoton.*

Clarke & Warwick (2001b) diskutieren das bekannte Paradigma (vergl. Wilkinson 1999 und Zitate darin), dass ein moderates Ausmaß von Umweltveränderungen (v.a. im Sinne von Störungen) zu einem Anstieg des Artenreichtums führt, bevor der Artenreichtum mit zunehmender Veränderung bestimmter Umweltparameter wieder abnimmt. Dem gegenüber wäre ein biologischer Index vorzuziehen, dessen Bezug zu der Intensität von Umweltveränderungen strikt monoton ist (Anstieg oder Abnahme von Artenreichtum, aber nicht beides; Clarke & Warwick 2001b).

5. *Der Artenreichtum einer Gemeinschaft kann zwischen verschiedenen Habitattypen stark variieren.*

Wiederum wäre ein Diversitätsmaß ideal, das weniger sensitiv gegenüber natürlichen Schwankungen von Umweltvariablen ist, aber trotzdem auf z. B. anthropogene Einflüsse reagiert (Clarke & Warwick 2001b).

4.1.3.2. Taxonomische Diversität als Ergänzung zu traditionellen Diversitätsmaßen

Warwick & Clarke (1995, 1998) und Clarke & Warwick (1998a, 1999 & 2001a&b) schlagen verschiedene Diversitätsmaße auf taxonomischer Basis vor, die die oben beschriebenen Probleme im Zusammenhang mit traditionellen Diversitätsmaßen behandeln (vergl. Warwick & Clarke 1995, 1998, Mouillot et al. 2005a). Unter diesen misst die **Average Taxonomic Distinctness (AvTD, Δ^+)** den durchschnittlichen taxonomischen Umfang und die **Variation of Taxonomic Distinctness** die taxonomische Varianz (**VarTD, Λ^+)** von Arten in einer Gemeinschaft anhand von Präsenz/Absenz-Daten.

Die Kombination von **AvTD** und **VarTD** bietet eine statistisch robuste Zusammenfassung der taxonomischen Beziehungsmuster innerhalb einer Gemeinschaft (Clarke & Warwick 2001b).

Diese Diversitäts-Indices, die z.T. in Kapitel 2.7.5.2. detailliert beschrieben wurden, sind relativ neu und bislang sind nur wenige Studien veröffentlicht, die diese Diversitätsmaße anwenden. Im marinen Bereich wurden diese Diversitäts-

Indices nur in wenigen Ausnahmen für die Beschreibung verschiedener Gemeinschaften angewendet (Somerfield et al. 1997, Hall & Greenstreet 1998, Piepenburg et al. 1997, Rogers et al. 1999, Price et al. 1999, Woodd-Walker et al. 2002, Gambi et al. 2003, Mouillot et al. 2005a).

Robustheit gegenüber Probennahmedetails und Sensibilität gegenüber verschiedenen Einflüssen sind generell widersprüchliche Kriterien von Diversitätsmaßen.

Diversitätsmaße auf taxonomischer zeigen dabei gegenüber den traditionellen Diversitätsmaßen verschiedene Vorteile (Clarke & Warwick 2001b):

1. Aussagekraft – sie reflektieren Verlust oder Steigerung von Biodiversität oder zeigen eine Änderung der Gemeinschaftszusammensetzung an (unabhängig von sich ändernder Diversität), indem sie monoton auf Einflüsse reagieren.
2. Robustheit – sie können sinnvoll zwischen Studien aus geographisch unterschiedlichen Gebieten verglichen werden, die nur wenige (oder gar keine) gemeinsame Arten beinhalten, verschiedene Habitate betrachten und unterschiedliche Probengrößen untersuchen.

In dieser Untersuchung wurden für die Beschreibung der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen die beiden Diversitätsmaße AvTD (Δ^+) und VarTD (Λ^+) in einem bivariaten Ansatz verwendet.

Dieser Ansatz wurde bislang nur in zwei Untersuchungen zur Beschreibung von Diversitätsmustern veröffentlicht (Clarke & Warwick 2001a, Warwick & Light 2002).

Der bivariate Ansatz hat drei Vorzüge gegenüber der univariaten Betrachtung der beiden Diversitätsmaße Δ^+ und Λ^+ :

1. Der bivariate Ansatz kompensiert automatisch das wiederholte Testen, das einem univariaten Ansatz von zwei einzelnen Tests innewohnt (Clarke & Warwick 2001a&b).
2. Die „failure to reject“ Region der Nullhypothese innerhalb der simulierten 95%-Abgrenzung ist nicht rechteckig, wie sie es bei zwei separaten Tests wäre. Dadurch ist es möglich, auch für Faunagruppen (z.B. Komponenten des Makrobenthos; Clarke & Warwick 2001b), bei denen die simulierten Δ^+ - und Λ^+ -Werte miteinander korreliert sind, signifikante Unterschiede zu einem Erwartungswert zu erkennen. Keiner der beiden Indices allein würde dann zu einer Ablehnung der Nullhypothese führen (Clarke & Warwick 2001b).
3. Für die Interpretation von Diversitätsmustern ist es wissenswert, ob intrinsische Artefakte bei der Korrelation von zwei Indices zu erwarten sind. Solche Artefakte können entstehen, wenn Indices aus der selben Artenliste berechnet werden. Clarke & Warwick (2001b) zeigen, dass keine interne Korrelation zwischen AvTD und VarTD zu erwarten ist, und dass die empirische Korrelation von Δ^+ und Λ^+ nicht Null, sondern groß und positiv ist. Das impliziert eine natürliche Korrelation der beiden Gemeinschaftsmerkmale, unabhängig von der Lokalität, die betrachtet wird (Clarke & Warwick 2001b).

Die Anwendung der genannten Diversitätsmaße setzt die Kenntnis des Arteninventars eines betrachteten Gebietes voraus. Was für (marine) Gemeinschaften generell gilt, trifft auf Gemeinschaften von Tiefsee-Nematoden in ganz besonderem Maße zu: es ist nahezu unmöglich, alle Arten einer Tiefsee-Gemeinschaft zu kennen. Unter diesem Gesichtspunkt ist die Arteninventarliste, die für den bivariaten Vergleich der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen verwendet wurde, als Gesamtliste aller gefundenen, nicht aller vorhandenen Nematodenarten zu betrachten. Clarke & Warwick (2001b) zeigen, dass sinnvolle Aussagen zur taxonomischen Diversität einer Gemeinschaft, die auf der Kombination von Artenlisten aus untersuchten Proben (hier: Sedimentkerne) beruhen, möglich sind. Die Erweiterung der Arteninventarliste um neue Arten wird wenig Einfluss auf den theoretischen Mittelwert von Δ^+ (AvTD) haben, vor allem wenn diese Arten zufällig über den taxonomischen Stammbaum der Artenliste verteilt sind. Nematoden-Gemeinschaften aus der Tiefsee sind generell dadurch definiert, dass sie aus zahlreichen Arten bestehen, die im Vergleich dazu auf eine geringe Anzahl Gattungen bzw. Familien verteilt sind. Es ist also unwahrscheinlich, dass zusätzliche Arten einer Familie oder gar einer Ordnung bzw. Klasse angehören, die in der Arteninventarliste nicht bereits aufgeführt ist. Hier zeigt sich der Vorteil des AvTD, der den **durchschnittlichen** taxonomischen Umfang statt der Gesamt-Distanz in einer Artenliste berechnet (Clarke & Warwick 2001b). Letztlich sind die Anwendungsmöglichkeiten von Diversitätsmaßen auf taxonomischer Basis jedoch dadurch begrenzt, dass jede beliebige Erkenntnis zu Diversität im Allgemeinen aus Daten gezogen wird, die lediglich auf Artenlisten (bzw. aus Proben mit unbekanntem oder unkontrolliertem Probennahmeerfolg) basieren. Es sind sicher weitere Untersuchungen zu den Anwendungsmöglichkeiten dieser Diversitätsmaße nötig, vor allem was ihr Vermögen angeht, Umwelteinflüsse auf Gemeinschaften abzuschätzen (Mouillot et al. 2005a).

Taxonomische Diversitätsmaße sollten auch nicht als Ersatz sondern als Ergänzung zu den traditionellen Diversitätsmaße betrachtet werden (Ricotta 2005). Dennoch stellt die Anwendung von Diversitätsmaßen, die taxonomische Unterschiede zwischen Arten beinhalten, einen wichtigen Schritt in der Ökologie dar (Mouillot et al. 2005a).

4.1.3.3. Funktionelle Diversitäts-Indices

Aus Diversitätsmaßen, die auf der Abundanzverteilung oder taxonomischen Unterschieden von Arten basieren, alleine lässt sich kein Effekt auf Ökosystemprozesse ableiten, der auf funktionellen Unterschieden zwischen den Arten beruht (Díaz & Cabido 2001). Deswegen ist es sinnvoll, traditionelle und/oder taxonomische Diversitätsmaße zusammen mit Maßen für funktionelle Diversität zu verwenden (Hooper 1998, Fonseca & Ganade 2001, Naeem & Wright 2003).

In der Literatur werden verschiedene Indices für funktionelle Diversität diskutiert (vergl. Tilman et al. 1997, Hector et al. 1999, Walker et al. 1999, Petchey & Gaston 2002, Mason et al. 2003). Alle Indices für funktionelle Diversität wurden für terrestrische Pflanzengemeinschaften entwickelt und auf ihre statistische Aussagekraft geprüft (Petchey et al. 2004).

Ein übliches Maß für funktionelle Diversität ist die Anzahl funktioneller Gruppen, die durch die Arten einer Gemeinschaft repräsentiert werden (*Functional Group Richness*, FGR), das auch in dieser Untersuchung verwendet wurde (Naeem & Li 1997, Hooper 1998, Hector et al. 1999, Rastetter et al. 1999, Fonseca & Ganade 2001, Tilman 2001, Tilman et al. 2001).

Mit der Zusammenfassung von Arten in funktionellen Gruppen sind allerdings verschiedene Probleme verbunden (Schulze & Mooney 1993, Lavorel et al. 1997):

1. Das Ergebnis ist abhängig von der Anzahl und der Art der funktionellen Parameter, die gemessen werden. Die Einteilung einer Gemeinschaft in funktionelle Gruppen ist typischerweise eine subjektive Entscheidung, die hauptsächlich vom Untersuchungsobjekt (und vom Untersuchenden) abhängt (Díaz & Cabido 1997, Pillar 1999, Fonseca & Ganade 2001).
2. Die Skala, auf der Unterschiede zwischen Arten als funktionell signifikant qualifiziert werden, ist in der Regel arbiträr (Simberloff & Dayan 1991, Vitousek & Hooper 1993, Root 2001). Schlussfolgerungen zur funktionellen Diversität hängen damit von der Anzahl der betrachteten Gruppen ab (Petchey & Gaston 2002).

Wie die meisten Indices für funktionelle Diversität berücksichtigt der FGR als Diversitätsmaß die Individuendichte einzelner Arten innerhalb der funktionellen Gruppen nicht (Ricotta 2005). Diesem Index liegt die Annahme zugrunde, dass alle Arten innerhalb einer Gruppe funktionell identisch sind und es damit redundant ist, welche Arten in einer Gruppe zusammengefasst wurden (Lawton & Brown 1993). Dieser Kritikpunkt an Indices für funktionelle Diversität gilt vor allem dann, wenn den gewählten funktionellen Gruppen keine ökologische Information zugrunde liegt. In dieser Untersuchung wurden funktionelle Gruppen gewählt, die ökologische Informationen über die morphologischen Merkmalsausprägungen der Arten implizieren.

Der FGR scheint (unabhängig von der Verteilung der Individuen über die Arten) als Diversitätsmaß für die Nematoden-Gemeinschaft geeignet, um zumindest einen Großteil der funktionellen Varianz zwischen den Arten zu erklären (vergl. Walker et al. 1999).

Letztlich gibt es jedoch keine einfachen, zufriedenstellenden oder standardisierten Maße für funktionelle Diversität (Díaz & Cabido 2001, Tilman 2001), und die Aussagekraft der meisten Diversitäts-Indices ist weitgehend unerforscht (Petchey et al. 2004). Abgesehen von den (kontrovers diskutierten) empirischen Kriterien von Mason et al. (2003) für Pflanzengesellschaften, fehlt eine generelle Zusammenstellung von grundlegenden statistischen Voraussetzungen, die ein aussagekräftiger Index für funktionelle Diversität erfüllen sollte (Ricotta 2005).

4.1.4. Ökologie der Nematoden

Alle Aussagen zur Ökologie von Tiefsee-Nematoden sind auf indirekte Hinweise angewiesen, die den Charakter von Indizien haben, aus denen sich lediglich Hypothesen ableiten lassen. Dabei gibt es einige Unabänderlichkeiten, die den Erkenntnisprozess erschweren:

1. Es gibt keine Lebendbeobachtungen der Tiefsee-Nematoden (mit Ausnahme von Riemann 1974a, vergl. Kapitel 4.1.4.3.b).
2. Vom Zeitpunkt der Probennahme auf dem Meeresboden bis zur Fixierung der Proben an Bord vergeht eine große Zeitspanne. Irgendwann während dieser Zeit sterben die Nematoden, wahrscheinlich durch Temperatur- und/oder Druckänderungen, während die Proben an Bord genommen werden. Der Stress einer solchen Probennahme könnte ein atypisches Verhalten der Tiere bewirken. In diesem Zusammenhang wäre es möglich, dass sie während der Probennahme verstärkt in höhere oder tiefere Sedimentschichten wandern.
3. Bei der Bestimmung besonders kleiner und juveniler Organismen stößt man häufig an die Leistungsgrenzen eines Lichtmikroskops. So ist der Anteil derer, denen innerhalb einer Familie bzw. Gattung ein Arbeitsname zugewiesen wurde, in den beiden kleinsten Fraktionen (vor allem in den Siebfraktionen 32 - 63 μm) größer als in den Sieb-Größenklassen $\geq 125 \mu\text{m}$.

4.1.4.1. Charakterarten, Schlüsselarten und Indikatorarten

Es gibt in der Literatur umfangreiche Diskussionen über Anwendung, Konzept und Methoden zur Ermittlung von Charakter-, Schlüssel- oder Indikatorarten. Nach Schaefer (1992) sind:

- **Charakterarten:** Arten, die innerhalb eines größeren Gebietes ganz oder vorzugsweise in einem bestimmten Biotoptyp vorkommen.
- **Schlüsselarten:** Arten, die in einer Lebensgemeinschaft eine wichtige Funktion übernehmen. Durch ihr Wegfallen würde sich das Ökosystem stark verändern.
- **Indikatorarten (Zeigerarten):** Arten, deren Vorkommen oder Fehlen in einem Lebensraum innerhalb gewisser Grenzen bestimmte Faktorenverhältnisse anzeigt. Indikatorarten sollten eine geringe Reaktionsbreite haben.

Die meisten Konzepte und Methoden zur Charakterisierung bzw. Zustandsbeschreibung einer Gemeinschaft sind entweder für terrestrische Pflanzengesellschaften (überwiegend Schlüsselarten) oder im marinen Bereich für Mega- oder Makrofaunagemeinschaften aus dem Flachwasser entwickelt worden (Reish 1955, Thorson 1957, Rosenberg et al. 1975, Pearson & Rosenberg 1978, Gray & Pearson 1982, Bellan 1985, Salzwedel et al. 1985, Rhoads & Germano 1986, Grall & Glémarec 1997, Weisberg et al. 1997, Simboura & Zenetos 2002, Rygg 2002, Solan et al. 2003).

Die Anwendung von Meiofaunaorganismen als biologische Indikatoren für marine Habitate, vor allem aus der Tiefsee, ist aufgrund taxonomischer Probleme nicht sehr weit verbreitet und wird in der Literatur ausführlich diskutiert (Herman & Heip 1988, Coull & Chandler 1992, Kennedy & Jacoby 1999, Snelgrove & Smith 2002, Thistle 2003b). Es gibt zahlreiche Untersuchungen, die unterschiedliche Analysemethoden für die Anwendung von Mega- bzw. Makrofauna und Meiofaunaorganismen bei Umweltbeobachtungen als Bioindikatoren beschreiben (vergl. Kennedy & Jacoby 1999 und Zitate darin, Netto et al. 1999a&b, Schratzberger & Warwick 1999a, Boyd et al. 2000, Danovaro 2000, Schratzberger et al. 2000, Warwick & Robinson 2000, Ahnert & Schriever 2001, Mirto et al. 2002, Rygg 2002, Vanaverbeke et al. 2002, Rzeznik-Orignac et al. 2003, Gwyther 2003, Rosenberg et al. 2004, Gheskiere et al. 2005a u.a.)

Die Untersuchungen verfolgen dabei unterschiedliche Zielsetzungen, aber die meisten Methoden zielen darauf ab, Monitoring-Organismen für Biotopqualifizierungen zu identifizieren, um gestörte von ungestörten (im Sinne von anthropogenem Einfluss) Gebieten im Flachwasser zu unterscheiden. Nur die Untersuchungen von Ahnert & Schriever (2001) und Gwyther (2003) beschreiben Meiofaunagemeinschaften aus der Tiefsee. Die zitierten Untersuchungen verwenden entweder Methoden, die nur auf das betrachtete Untersuchungsgebiet angewendet werden können, oder werden für Biotopqualifizierungen eingesetzt. Dabei wird die Gemeinschaftsstruktur, die

trophische Struktur oder die Lebensstrategie der Organismen unter dem Einfluß von (anthropogenen) Störungen beschrieben, aber es werden keine Arten oder Gattungen benannt.

Objektive Methoden zur Identifizierung von sensiblen bzw. toleranten Arten, die auch auf andere Untersuchungsgebiete übertragbar wären, wenden Thorson (1957) und Salzwedel et al. (1985), Gray & Pearson (1982), Rygg (2002) und Rosenberg et al. (2004) an.

Verschiedene Voraussetzungen, die für die Anwendung der Indikatorarten-Indices $ES_{100 (min5)}$ von Rygg (2002) bzw. $ES_{50 (0,05)}$ von Rosenberg et al. (2004) beachtet werden müssen, widersprechen der Struktur von Nematoden-Gemeinschaften aus der Tiefsee generell bzw. werden vom Probennahmedesign dieser Untersuchung nicht erfüllt. Die Organismen müssen zufällige Verteilungsmuster aufweisen, und einzelne Arten müssen mindestens 20 Mal in den Proben gefunden werden. Außerdem sind die Indices nur auf gleiche Probengrößen anwendbar und der $ES_{100 (min5)}$ unterschätzt Arten, die durch Einzelindividuen vertreten sind (vergl. Rygg 2002, Rosenberg et al. 2004). Die grundsätzlichen Überlegungen, die den Indices von Rygg (2002) und Rosenberg (2004) zugrunde liegen, ähneln aber den Annahmen, die Gray & Pearson (1982) für die Berechnung von geometrischen Abundanzklassen getroffen haben (Rosenberg et al. 2004).

In dieser Untersuchung wurde der Ansatz von Thorson (1957) bzw. Salzwedel et al. (1985) in Kombination mit den geometrischen Abundanzklassen (als Arten-Rang-Relation) von Gray & Pearson (1982) verwendet, um objektiv „Indikatorgattungen“ für die Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- bzw. Schwammkernen zu ermitteln.

Die Kriterien von Thorson (1957) und Salzwedel et al. (1985) wurden für Makrofaunaarten aus dem Flachwasser aufgestellt, und auch die geometrischen Abundanzklassen (Gray & Pearson 1982) wurden ursprünglich für Makrofauna entwickelt. Deshalb wurden die Kriterien in modifizierter Weise auf die Nematoden-Gemeinschaft in dieser Untersuchung angewendet. Mega- bzw. Makrofaunagemeinschaften aus dem Flachwasser sind im Allgemeinen anders strukturiert als Meiofaunagemeinschaften aus der Tiefsee. Die Diversität (ES_{1000}) von Makrofaunagemeinschaften aus dem Flachwasser wird in einer Langzeituntersuchung aus der Deutschen Bucht (Nordsee) mit 30 bis 50 Arten angegeben (Schroeder 2003). Die Diversität (ES_{100}) von Makrofaunagemeinschaften ist mit durchschnittlich ca. 50 Arten in der Tiefsee deutlich höher als im Flachwasser (Snelgrove & Smith 2002). Innerhalb der Meiofauna aus der Tiefsee erreichen schon einzelne Taxa, wie die Nematoden, eine Diversität (ES_{100}) von 50 Arten.

Einzelne Arten einer Tiefseegemeinschaft erreichen selten die Dominanz und Präsenz, die Makrofaunaarten innerhalb einer Flachwassergemeinschaft einnehmen.

Die Organismen sind in der Tiefsee über mehr Arten verteilt als im Flachwasser, so dass die Prozentangaben von Salzwedel et al. (1985) für die numerische Dominanz und Präsenz der Arten innerhalb der Gemeinschaft niedriger angesetzt wurden (vergl. Kapitel 2.3.1.1.). Außerdem wurden die „Indikatoren“

in dieser Untersuchungen auf höherem taxonomischen Level als Gattungen betrachtet und nicht auf Artebene beschrieben, wie bei Thorson (1957) und Salzwedel et al. (1985). Die Aggregationsmuster einer Reihe von benthischen Organismen (Makrobenthos, Meiobenthos, Korallenriffe) zeigen, dass bei diesem Ansatz nur wenig Information verloren geht (Kennedy & Jacoby 1999, anhand von Daten von Warwick 1988). Die auf diese Weise ermittelten „Indikatorgattungen“ wurden durch die geometrischen Abundanzklassen (Gray & Pearson 1982) bestätigt.

Durch die Kombination der oben beschriebenen Ansätze wurde versucht, aus den vorhandenen Methoden **objektive** Kriterien auszuwählen, die in leicht modifizierter Form auch auf Meiofauna-Gemeinschaften aus der Tiefsee anwendbar sind. Die meisten in der Literatur zitierten Methoden zur Beschreibung von Meiofauna als Bioindikatoren sind in dieser Untersuchung für die allgemeine Analyse der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen verwendet worden (Diversitäts-Indices, Reproduktions-Index, multivariate Methoden, k-Dominanz Kurven und Morphotypen).

Die identifizierten „Indikatorgattungen“ sind ein Faktor unter vielen, der hinweisgebend auf einen möglichen Gradienten infolge der biogenen Struktur „Schwamm“ sein könnte.

4.1.4.2. Nematoden Biomasse-Größen-Spektrum (NBG)

Biomasse-Größen-Spektren sind eine umfassende und aussagekräftige Generalisierung in der Beschreibung benthischer Gemeinschaften, die in ökologischen Studien Anwendung findet (Peters 1983). Schwinghmer (1981, 1985) Warwick (1984), Warwick & Joint (1987) und Warwick et al. (1986) entwickelten diese Methode erstmals für die Organismen der Mikro-, Meio- und Makrofauna unterschiedlicher mariner Habitate. Darauf folgende benthische Untersuchungen dokumentierten in der Regel das Biomassespektrum der gesamten benthischen Gemeinschaft. Es gibt nur vereinzelt Studien, die das Biomasse-Größen-Spektrum eines einzelnen Taxons innerhalb des Benthos analysieren (Vanreusel et al. 1995a, Vanaverbeke et al. 2003).

Nematoden sind in der Tiefsee das dominierende Taxon innerhalb des Meiobenthos, und man kann davon ausgehen, dass der Anteil des Meiobenthos am Biomassespektrum von der Biomasse der Nematoden geprägt ist. In dieser Untersuchung wird ausschließlich das Biomasse-Größen-Spektrum der Nematoden innerhalb der Meiofaunagemeinschaft betrachtet.

4.1.4.3. Funktionelle Gruppen

a. *Mundhöhlenstruktur*

Wiesers (1953) relativ simples Schema der Klassifizierung von Nematoden in Fraßtypen nach der Morphologie ihrer Mundhöhle ist seit seiner Einführung immer wieder benutzt worden und hat in der marinen Nematodenforschung den Status eines Paradigmas erreicht.

Die Gültigkeit von Wiesers (1953) Ansatz ist seither in verschiedenen Untersuchungen diskutiert worden (Wieser 1960, Boucher 1972, Ward 1975, Jensen 1987a, Moens & Vincx 1997a, Moens et al. 1999b), da einige wichtige Ausnahmen existieren. Wieser (1953) selber warnt davor, eine Einteilung mit ökologischer Zielsetzung ausschließlich auf morphologischen Fakten aufzubauen. Er kommt jedoch zu dem Schluss, dass eine „ökologisch-morphologische Einteilung der Nematoden aufgrund ihrer Ernährungsweise und Mundhöhlenstruktur in verschiedene Typen durchaus möglich ist“. Es gibt nur wenige bedeutsame Änderungsvorschläge in der Literatur zu Wiesers (1953) Kategorien.

Zusätzliche qualitative Informationen zur Biologie der Ernährungsweise mariner Nematoden stammen aus Untersuchungen ihres Darminhaltes (Perkins 1958, Hopper & Meyers 1967, Thun 1968, Deutsch 1978). Romeyn & Bouwman (1983) unterscheiden zwei Haupternährungsstrategien: einen selektiven und einen nicht-selektiven Mechanismus, wobei sie den Sensillenbesatz des Kopfes in den Ansatz des selektiven Mechanismus' der Nahrungsauswahl einbeziehen. Jensen (1987b) löst Wiesers (1953) Unterteilung in selektive und nicht selektive Sinkstoff-Fresser auf. Während er Wiesers (1953) Kategorie IIA bestätigt, unterteilt er die Gruppe IIB in echte Räuber und Aasfresser. Neue und zusätzliche Informationen zur Ernährungsbiologie freilebender Nematoden bieten die Beobachtungen aus dem Westerschelde-Ästuar von Moens & Vincx (1997a). Moens & Vincx (1997a) und Moens, Verbeeck, et al. (1999a) führen sechs Ernährungstypen basierend auf ihrer Hauptnahrungsquelle ein: Microvore, Ciliaten-Fresser, Sinkstoff-Fresser *sensu strictu*, Epistrat-Fresser, fakultative Prädatoren und Prädatoren. Diese Einteilung in Ernährungstypen beruht auf Lebendbeobachtungen, die es für die Gattungen aus der Tiefsee nicht gibt.

Wiesers (1953) Ansatz bleibt indessen ein wichtiges und gängiges Werkzeug, um die Ökologie von Nematoden-Gemeinschaften zu interpretieren (Tita et al. 2001, Lamshead et al. 2002, Warwick et al. 2002, Danovaro & Gambi 2002, Gambi et al. 2003, Rzeznik-Orignac et al. 2003). Er wird deshalb auch in dieser Arbeit verwendet.

b. Schwanzformen

Obwohl die Schwanzform eine wichtige Rolle in der Nematodenbiologie spielt (Adams & Tyler 1980), wird sie selten als Grundlage für ökologische Gruppierungen verwendet. Thistle & Sherman (1985) und Thistle et al. (1995) zeigen, dass Nematoden anhand von Schwanzformtypen sinnvoll in ökologischen Gruppen zusammengefasst werden können. Dabei enthalten die Schwanzformtypen andere ökologische Informationen als die etablierte Einteilung aufgrund von Fraßtypen (Thistle et al. 1995). Ursprünglich unterscheiden Thistle & Sherman (1985) bei Nematoden elf Schwanzformtypen. Diese Einteilung wird von Bussau (1993) und Thistle et al. (1995) auf fünf bzw. vier Gruppen reduziert. Letztlich kann man vier verschiedene Grundformen unterscheiden: kurz und rund, konisch, konisch-zylindrisch sowie lang und fadenförmig (Platt & Warwick 1983).

Diese Unterscheidungen sind auch Grundlage der Einteilung in die fünf Schwanzformtypen dieser Untersuchung: abgerundet, kurz-konisch, kurz-zylindrisch, lang-konisch sowie lang-zylindrisch (fadenförmig). In der Analyse werden diese Kategorien als ökologisch relevant und damit als funktionelle Gruppen betrachtet.

Diese Klassifikation ist als Hypothese zu verstehen, da es keine Beobachtungen oder Untersuchungen zu der ökologischen Bedeutung von Schwanzformtypen gibt (Thistle et al. 1995). Es sind zwar verschiedene Fortbewegungsarten dokumentiert, bei denen der Schwanz eine wichtige Rolle spielt (Adams & Tyler 1980), aber die funktionelle Bedeutung ist nur für einen Schwanzformtyp dokumentiert.

Riemann (1974a) zeigt, dass langschwänzige Nematoden einen hemisessilen Lebensstil haben. Arten mit langen und fadenförmigen Schwänzen leben nach Steiner (1921), Stauffer (1924), Kreis (1929), Riemann (1974a) und Bussau (1993) mit der Schwanzspitze in tieferen Sedimentschichten verankert und strecken ihr Vorderende an die Sedimentoberfläche oder in das unvollständige Lückensystem des Sediments. Dabei führt das Vorderende Bewegungen aus, um die Umgebung nach Nahrung abzusuchen. Bei Störungen wird das Vorderende durch Aufwickeln des Schwanzes zurückgezogen. Ein langer Schwanz ist für eine schnelle Fortbewegung mit häufigem Ortswechsel eher hinderlich und impliziert eine hemisessile Lebensweise (Riemann 1974a, Bussau 1993, Riemann et al. 2003). Im Gegensatz dazu scheinen kurze Schwänze auf eine mobile Lebensweise hinzuweisen (vergl. Bussau 1993).

Langschwänzige Nematoden als eine ökologische Gruppe zu betrachten, wird auch durch andere Untersuchungen bestätigt (vergl. Fegley 1987).

c. Körperform

Die Körpergröße beeinflusst viele Aspekte von Organismen, wie z.B. Physiologie, Energie-Budget, biotische und abiotische Wechselbeziehungen (Peters 1983, Calder 1984, Schwinghamer 1983, Vanaverbeke et al. 2004a). Die



vermutete Beziehung zwischen äußerer Gestalt und Diversität sowie Organismendichte (Chase et al. 1998) hat das Interesse an Größenverteilungen in Evertebraten-Gemeinschaften neu belebt (Soetaert et al. 2002).

Neben der Einteilung der Nematoden in funktionelle Gruppen aufgrund von Mundhöhlenstruktur und Schwanzform wird in dieser Untersuchung die Körperform als eine Funktion der herrschenden Umweltbedingungen betrachtet. Es gibt einige Untersuchungen, in denen die Körpergröße von Nematoden als Biomasse oder Körperlänge im Zusammenhang mit Umweltparametern betrachtet wird (Tietjen et al. 1989, Soetaert & Heip 1995, Vanaverbeke et al. 1997b, Sommer & Pfannkuche 2000, Danovaro et al. 2000, Vanreusel et al. 2000, Soltwedel 2000, Brown et al. 2001). Trotzdem sind nur wenige Untersuchungen veröffentlicht, in denen die Körperform (als Verhältnis von Körperlänge zu -breite) von Nematoden als morphologische Anpassung an einen bestimmten Lebensstil betrachtet wird (Tita et al. 1999, Soetaert et al. 2002, Vanaverbeke et al. 2004b).

Ratsimbazafy et al. (1994), Tita et al. (1999), Soetaert et al. (2002) und Vanaverbeke et al. (2004) kommen zu dem Schluss, dass verschiedene Morphotypen aufgrund der Körperform existieren. Die Ergebnisse von Soetaert et al. (2002) für Nematoden-Gemeinschaften an Kontinentalrändern zeigen, dass Nematoden dabei grundsätzlich zwei verschiedenen Morphotypen angehören: lange und dünne oder kurze und dicke Formen. Dabei ermöglicht ein schmaler, langer Körper es den Nematoden, sich schnell durch das Sediment zu bewegen (Tita et al. 1999, Soetaert et al. 2002). Der kurze und dicke Körperformtyp führt zu einer verringerten Mobilität der Nematoden. Diese Formen bewegen sich grabend durch das Sediment. Da mit zunehmender Körpergröße die Kapazität für die Sauerstoffaufnahme abnimmt, sind diese Formen in den oligotrophen Sedimenten der Tiefsee in der Regel auf die obersten Sedimentschichten oder grobkörnige Sedimente beschränkt. Allerdings führt der größere Körperdurchmesser auch zu einer Verringerung des Fraßdruckes durch räuberische Nematoden (Soetaert et al. 2002, Vanaverbeke et al. 2004), denen kleine, schmale Individuen (wie z. B. juvenile Stadien) eher ausgesetzt sind (Soetaert et al. 2002).

Mithilfe unterschiedlicher Morphotypen aufgrund der Körperform lassen sich, im Gegensatz zu den Parametern Biomasse oder Volumen, interstitielle und grabende Lebensweise von Nematoden unterscheiden.

Meiofaunaorganismen sind für Bioturbationsprozesse im Sediment verantwortlich (Cullen 1973, Chandler & Fleeger 1984, Nehring et al. 1990, Aller & Aller 1992). Dennoch ist sehr wenig über ihren tatsächlichen Einfluss auf die Strukturierung des Sediments oder biogeochemische Prozesse bekannt (Tita et al. 1999). Vermutlich haben Nematoden zwei verschiedene Bioturbationseffekte auf das Sediment. Grabende Nematoden verlagern Sedimentkörner und organisches Material. Interstitiell lebende Nematoden gleiten durch das Porenwasser im Interstitialraum und vermischen es dadurch (Tita et al. 1999).

Die Unterscheidung von interstitieller und grabender Lebensweise ist also ein wichtiger Schritt für das generelle Verständnis benthischer Systeme (Tita et al. 1999).

4.2. Ergebnisdiskussion

4.2.1. Meiofauna-Organismen als Untersuchungsobjekte für Tiefseefragestellungen

Die Tiefsee ist aus vielen Gründen von großem ökologischem Interesse. Die Lebensbedingungen sind im Extrembereich vieler Gradienten für ökologischen Stress (z.B. Druck oder Nahrungseintrag) und die Tiefsee ist unerwartet artenreich (Hessler & Sanders 1967). Diese große Artenvielfalt in der Tiefsee ist eine zentrale Frage in der Tiefsee-Ökologie (Hessler & Sanders 1967, Sanders 1968, Rex 1973, 1976, Jumars 1975, 1976, Thistle 1979, Jumars & Gallagher 1982, Gage & Tyler 1991, Boucher & Lamshead 1995, Paterson & Lamshead 1995, Gage 1996). Die große Flächenausdehnung und beträchtliche Heterogenität (Gage & Tyler 1991) dieses Lebensraumes verhindern allgemeingültige Schlussfolgerungen, da sie auf einer geringen Anzahl von untersuchten Gebieten basieren. Quantitative Beprobungen (Gage 1975, Fleeger et al. 1988, Bett et al. 1994) und experimentelle Untersuchungen in der Tiefsee sind grundsätzlich schwieriger durchzuführen als im Flachwasser (Thistle 2003a). Folglich ist es besonders wichtig, Organismen für eine Untersuchung auszuwählen, die der jeweiligen Fragestellung entsprechen. In den meisten Tiefsee-Untersuchungen werden Makro- (z. B. Polychaeten oder Mollusken) oder Megafauna-Gemeinschaften (z.B. Seesterne oder Seeigel) betrachtet.

Unter bestimmten Bedingungen sind mehrzellige Meiofauna-Organismen (wie Nematoden oder harpacticoide Copepoden) die bessere Wahl für Tiefsee-Untersuchungen, da sie im Vergleich zu größeren Organismen eine kürzere Generationszeit und eine höhere Stoffwechselrate haben. Zudem finden hier aufgrund der langsameren Bewegung und des Fehlens von planktischen Larven viele Prozesse auf einer kleineren räumlichen Skala statt. In Verbindung mit der kleineren Körpergröße erlaubt dies auch mit geringerem Probenvolumen eine quantitative Beprobung der Fauna (Thistle 2003b).

Das Wissen über die Ökologie von Tiefsee-Meiofauna ist in den letzten 15 Jahren deutlich gestiegen (vergl. Soltwedel 2000). Trotzdem sind die meisten quantitativen Informationen auf den Atlantischen, Pazifischen und Indischen Ozean (Shirayama & Kojima 1994, Vincx et al. 1994, Chen 1999, Ingole et al. 2000, Neira et al. 2001, Raghukumar et al. 2001, Netto et al. 2005) sowie das Mittelmeer beschränkt (Soyer 1985, De Bovée et al. 1990, Soetaert et al. 1991, Danovaro & Fabiano 1995, Danovaro et al. 1995, Tselepides et al. 2004). Über die Meiofauna polarer Tiefseeregionen ist relativ wenig bekannt (Arnaud 1992, Arntz et al. 1994, Vanhove et al. 1995). Es gibt einige umfassende Meiofauna-Untersuchungen aus antarktischen Gewässern (tiefer als 100 m; Herman & Dahms 1992, Vanhove et al. 1995, 2004, Fabiano & Danovaro 1999, Brandt et al. 2004, Gutzmann et al. 2004). Aus dem arktischen Ozean sind Meiofauna-Untersuchungen aus dem Barentsmeer (Pfannkuche & Thiel 1987, Soltwedel et al. 2000a, 2005b), aus der Grönlandsee (Soltwedel et al. 2003b, 2005a), dem zentralen Arktischen Ozean (Schewe & Soltwedel 1999, 2003, Schewe 2001, Ambrose Jr. 2003) und dem Laptevmeer (Vanaverbeke et al.

1997a) veröffentlicht. In der Arbeit von Clough et al. (1997) aus dem zentralen Arktischen Ozean wird Infauna bis 250 µm betrachtet. Damit beinhalten die angegebenen Abundanz- und Biomassedaten Größenklassen der Meio- und Makrofauna (vergl. Giere 1993, und Zitate darin), deswegen wird diese Untersuchung hier nicht berücksichtigt. Thiel (1983), Tietjen (1992) und Soltwedel (2000) geben einen Überblick über Meiofauna-Untersuchungen aus ca. 40 Jahren Tiefseeforschung.

4.2.2. Dichte und Dominanzverhältnisse der Meiofauna

In den meisten Untersuchungen werden die Meiofauna-Gemeinschaften auf höherer taxonomischer Ebene betrachtet (Thiel 1983), wobei einzellige Foraminiferen etwa die Hälfte (30 - 70%) aller Meiofauna-Organismen stellen können (Gooday 1986, Gage & Tyler 1991). Die Metazoen-Meiofauna wird von zwei Taxa dominiert: Nematoden und harpacticoidale Copepoden (Higgins & Thiel 1988, Giere 1993). Nematoden stellen in der Regel 70 - 95% aller Individuen der Meiofauna, während Harpacticoida in geringeren Anteilen von 5 - 20% vorkommen (Baguley et al. 2004). Andere Meiofauna-Taxa sind üblicherweise extrem individuenarm und haben zusammen nur einen geringfügigen Anteil (5 - 20%) an der Gesamtindividuenzahl (Baguley et al. 2004). Die Ergebnisse dieser Untersuchung zeigen eine typische Verteilung der Meiofauna-Taxa für Tiefsee-Gemeinschaften. Das dominante Taxon sind Nematoden (66%), zusammen mit den Foraminiferen umfassen sie 96% der Gesamt-Individuen.

Die Metazoen-Meiofauna repräsentiert eine typische Weichboden-Gemeinschaft bathyalen und abyssalen Sedimente.

Dabei wird die Gemeinschaftsstruktur der Metazoen-Meiofauna zu 94% von den Nematoden dominiert, gefolgt von den Copepoden (3%). Werte in der selben Größenordnung für Meiobenthos des Arktischen Ozeans finden auch Vanreusel et al. (1995b), Vanaverbeke et al. (1997a) und Soltwedel et al. (2005a). Diese typische Struktur von Meiofauna-Gemeinschaften ist auch aus verschiedenen Tiefsee-Sedimenten anderer Ozeane bekannt (Shirayama 1984, Heip et al. 1985, Vanhove et al. 1995, Galeron et al. 2001, Sommer & Pfannkuche 2000, Vanhove et al. 2004, Gutzmann et al. 2004, Netto et al. 2005). Der relativ hohe Anteil der Nematoden in der vorliegenden Untersuchung korrespondiert mit Ergebnissen von Shirayama & Kojima (1994), Vincx et al. (1994), Vanhove et al. (1995), Vanaverbeke et al. (1997a) und Gutzmann et al. (2004) aus vergleichbaren Wassertiefen. Die relative Abundanz von Nematoden nimmt generell mit zunehmender Wassertiefe zu, während der Prozentanteil der anderen Metazoen-Meiofaunagruppen abnimmt (Soltwedel 2000).

Die Dichte der Meiofauna-Organismen von durchschnittlich 2244 Ind./10 cm² bzw. 1498 Ind./10 cm² der Metazoen-Meiofauna ist bis zu 30 Mal höher, als in vergleichbaren Wassertiefen für arktische Gewässer dokumentiert (Vanreusel et al. 1995b, Vanaverbeke et al. 1997a, Schewe & Soltwedel 1999, Schewe & Soltwedel 2003; vergl. auch Abb. 4.1).

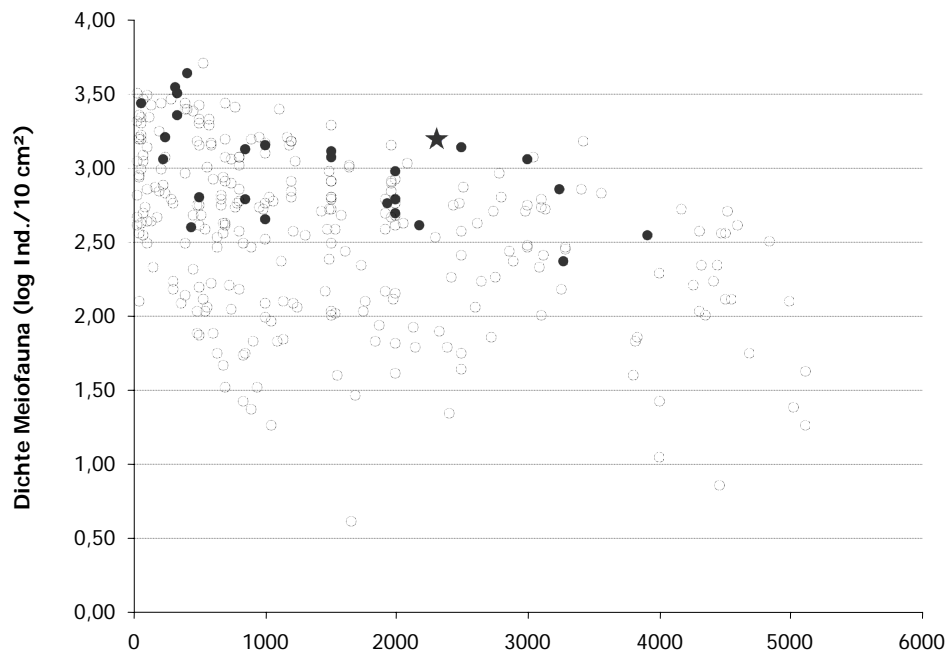


Abb. 4.1: Bestand („standing stock“) von Metazoen-Meiofauna in unterschiedlichen Wassertiefen entlang der Kontinentalhänge verschiedener Klimazonen (Literaturdaten aus Soltwedel 2000).

- Untersuchungsergebnisse aus Nordpolargebieten
- ★ Meiofauna-Dichte (exkl. Foraminiferen) dieser Untersuchung

Allerdings stammen diese Ergebnisse zum Teil aus Gebieten mit permanenter Eisbedeckung und kennzeichnen einen extrem oligotrophen Lebensraum durch den stark reduzierten Eintrag von organischem Material auf den Meeresboden.

Die hohe Meiofauna-Dichte dieser Untersuchung korrespondiert mit den relativ hohen CPE-Werten, die für das „Hausgarten-Süd“-Gebiet dokumentiert sind (vergl. Kapitel 3.1.3.).

Gutzmann et al. (2004) und Vanhove et al. (2004) fanden vergleichbar hohe Individuenzahlen in ähnlichen Wassertiefen in der Antarktis. Diese Untersuchungsgebiete zeichnen sich ebenfalls durch eine hohe Primärproduktion (Vanhove et al. 2004) bzw. durch relativ hohe CPE-Werte im Sediment aus (Gutzmann et al. 2004).

4.2.2.1. Größen- und Vertikalverteilung der Meiofauna-Organismen

Insgesamt befinden sich 78% aller Meiofauna-Organismen dieser Untersuchung in den beiden kleinsten Größenklassen (32 – 63 µm und 63 – 125 µm), wobei im Mittel 50% aller Organismen in der Größenklasse 63 - 125 µm vorkommen. Diese Verteilung der Meiofauna-Organismen auf die einzelnen Größenklassen stimmt mit der durchschnittlichen prozentualen Größen-Verteilung von Meiofauna-Organismen in der Tiefsee überein (Tseitlin 2002; vergl. Tab. 4.1). Die Nematoden sind das dominierende Taxon in jeder Größenklasse und verschiedene Studien zeigen, dass die Abundanz von großen Nematoden und nicht die Individuengröße generell mit der Tiefe abnimmt (Soetaert & Heip 1989, De Bovée et al. 1990, Vanreusel et al. 1995b, Soltwedel et al. 1996, Schewe & Soltwedel 1999, Soetaert et al. 2002, Gambi et al. 2003). Große Individuen gehören vor allem räuberisch lebenden Nematoden-Familien an (wie Enoplidae, Leptosomatidae, Oncholaimidae oder Halichoanollaimidae). Räuberische Nematoden haben mit durchschnittlich 3% einen geringen Anteil an der Nematoden-Gemeinschaft dieser Untersuchung. Der Höchstwert der Meiofauna-Organismen ist also wohl eher auf die geringe Abundanz großer Individuen als auf eine generell geringere Individualgröße der Organismen in der Tiefsee zurückzuführen.

Der relativ hohe Wert in den unteren Größenklassen bestätigt damit nur bedingt die These von Thiel (1975b), wonach Meiofauna-Gemeinschaften in der Tiefsee aufgrund des verringerten Nahrungseintrags generell von kleinen Individuen geprägt sind.

Tab. 4.1: Prozentuale Verteilung von Meiofauna-Organismen in der Tiefsee über verschiedene Größenklassen (Tseitlin 2002).

> 500 µm	1,2%
500-250 µm	2,7%
125-250 µm	14,7%
63-125 µm	43,9%
32-63 µm	37,6%

Übereinstimmend mit anderen Meiofauna-Untersuchungen befindet sich die überwiegende Mehrzahl der Meiofauna-Organismen in dieser Untersuchung in den oberen beiden Sedimentzentimetern (Vincx et al. 1994, Sommer & Pfannkuche 2000, Vanhove et al. 2004). Die Vertikalverteilung von Meiofauna in der Tiefsee zeigt ein generelles Muster: 90% aller Meiofauna-Organismen befinden sich in den obersten fünf Sedimentzentimetern, und ihre Dichte nimmt kontinuierlich mit zunehmender Sedimenttiefe ab (Vincx et al. 1994). Die Vertikalverteilung von Meiofauna im Sediment kann auf den Nahrungseintrag (Thiel 1983, Shirayama 1984, Pfannkuche 1985, Tietjen et al. 1989), Wechselwirkungen mit Makrofauna-Organismen (Pfannkuche & Thiel 1987), Mikrobiota (Woods & Tietjen 1985, Danovaro et al. 1995, Vanreusel et al. 1995b) und physikalische Eigenschaften des Sediments (Dinet

& Vivier 1977) zurückzuführen sein. Der Sauerstoffgehalt im Sediment ist in der Regel nicht der limitierende Faktor für die Vertikalverteilung von Meiofauna innerhalb der obersten 5-10 cm und kontrolliert lediglich die maximale Eindringtiefe von Meiofauna in das Sediment (Shirayama 1984). Die Sauerstoffprofile von Sauter et al. (2002) zeigen, dass das Sediment im „Hausgarten-Gebiet“ bis in tiefe Sedimentschichten mit Sauerstoff angereichert ist, die Sauerstoffkonzentration fällt erst in einer Sedimenttiefe ab 20 cm unter $1 \mu\text{mol O}_2/\text{l}$. Folglich sollte der Sauerstoffgehalt keinen entscheidenden Einfluss auf die Vertikalverteilung haben.

Das Vertikalprofil der Meiofauna scheint hauptsächlich von der Kombination der Faktoren Nahrungseintrag und Sedimentcharakteristika kontrolliert (vergl. auch Tab. 3.12, Kapitel 3.5.1.; Vincx et al. 1994). Der CPE-Gehalt ist genau wie die Meiofauna-Dichte in den oberen beiden Sedimentschichten am höchsten (Abb. 3.4, Kapitel 3.1.3.). Die größten Unterschiede in der Vertikalverteilung sowohl der verschiedenen Sedimentfraktionen (Ton-, Silt- und Sandanteil) als auch der Meiofauna-Dichte (vor allem in den Kontrollkernen) finden sich zwischen dem dritten und vierten Sedimentzentimeter (Abb. 3.1, Kapitel 3.1.1. und Abb. 3.12, Kapitel 3.2.1.).

Die Vertikalverteilung der Meiofauna-Organismen scheint mit dem Nahrungsgehalt in den einzelnen Sedimentschichten der Sedimentkerne korreliert. Die unterschiedlich starke Abnahme der Meiofauna- bzw. Nematoden-Dichte zwischen den einzelnen Sedimentzentimetern könnte dagegen mit der ungleichmäßigen Tiefenverteilung des Ton- Silt- und Feinsandanteils in den Sedimentkernen in Zusammenhang stehen.

4.2.3. Einfluß biogener Strukturen auf die Zusammensetzung der Meiofauna

Fährten, Fraßspuren, Kothügel und –schnüre von Makrofauna-Organismen und über Grund herausragende Wohnröhren sowie Seegrashalme und sessile, epibenthische Organismen definieren die Mikrotopographie der Sedimentoberfläche (z. B. Bell et al. 1978, Thistle 1979, Reise 1981, 1987, Thistle 1983a, Hicks 1989 und Zitate darin, Reidenauer 1989, Warwick et al. 1990, Schaff & Levin 1994, Warwick et al. 1997, Koopmann 2001, Grünberger 2002, Austen et al. 2003). All diese Strukturen bewirken eine Änderung linearer zu nichtlinearen Strömungsmustern (Turbulenzen) im Umfeld der Strukturen und beeinflussen die lokale Erosion bzw. Sedimentation von Sedimentpartikeln (Eckman 1983, Nowell & Jumars 1984, Eckman 1985, Palmer 1986). Es ist bekannt, dass Mikroorganismen (z.B. Flagellaten, Ciliaten, Protozoen), Meiofauna- und kleine Makrofauna-Organismen sich häufig um biogene Strukturen herum ansammeln (Hogue & Miller 1981, Thistle 1983a, Hicks 1989 und Zitate darin, Óafsson 2003).

Erhöhte Abundanzen im Bereich biogener Strukturen sind wahrscheinlich eine direkte Folge der durch die Struktur verursachten erhöhten Biotop-Heterogenität (Thistle 1979, Bell & Coen 1982, Vopel & Thiel 2001, Thistle 2003b).

Biogene Strukturen können aber auch einen Schutzeffekt haben. Die Effizienz der Nahrungssuche von Prädatoren kann durch die physiognomisch-topographische Komplexität um die biogenen Strukturen herum eingeschränkt sein (Hicks 1989).

Während der letzten drei Jahrzehnte sind eine beträchtliche Anzahl von Untersuchungen durchgeführt worden, die den Einfluß von Makrofauna (Prädation, Bioturbationseffekte oder andere biologisch verursachten Störungen) auf Meiofauna-Gemeinschaften in marinen Weichböden beschreiben. Obwohl biogene Strukturen potentiell eine zentrale Rolle für die Strukturierung von Tiefsee-Gemeinschaften spielen (Jumars 1976, Aller & Aller 1986), stammen die meisten Informationen über den Effekt biogener Strukturen auf Sedimenteigenschaften und biologische Gemeinschaftsstrukturen aus dem Flachwasser (> 70%, Ólafsson 2003). Die meisten Untersuchungen betrachten dabei den Einfluß evertebrater Makrofaunaarten der Crustacea, Polychaeta oder Mollusca, nur eine Handvoll Untersuchungen befassen sich mit anderen Makrofauna-Gruppen (vergl. Ólafsson 2003 und Zitate darin). Dabei untersuchen die meisten Studien den Prädationsdruck mobiler Epifauna auf Meiofauna-Organismen (Bell & Coull 1978, Bell 1980, Scherer & Reise 1981, Gee et al. 1985, Gee 1987, Smith & Coull 1987, Nilsson et al. 1993, Schratzberger & Warwick 1999b) oder allgemeine Auswirkungen, ohne zwischen bestimmten Faktoren (wie z. B. Prädation) und anderen modifizierenden Faktoren zu unterscheiden (Reise 1983, Hoffman et al. 1984, Dye & Lasiak 1986, Warwick et al. 1990, Dittmann 1993, 1996, Kennedy 1993, Ólafsson et al. 1993, Austen et al. 1998, Botto & Iribane 1999, Austen & Thrush 2001, Carlén & Ólafsson 2002). Der Einfluß biogener Strukturen wurde am Beispiel von Wohnhöhlen von Crustaceen (Bell et al. 1978, DePatra & Levin 1989, Dittmann 1996, Dobbs & Guckert 1988) bzw. Polychaeten sowie deren Röhren, Fraßspuren oder Kotschnüren (Reise 1984, 1987, Eckman & Thistle 1988, Ólafsson et al. 1990, Thistle & Eckman 1990) untersucht. Nahezu alle Untersuchungen (87%) kamen zu dem Ergebnis, dass die Makrofauna-Organismen selbst oder durch sie erzeugte biogene Strukturen (Fraßspuren, Wohnhöhlen oder Kotschnüre etc.) entweder einen negativen oder positiven Effekt auf Dichte und Diversität von Meiofauna-Gemeinschaften haben (Ólafsson 2003). Assoziation von Makro- oder Meiofauna-Organismen mit Schwämmen wurden sowohl für das Sublitoral (Pearse 1950, Oshel & Steele 1985, Gutt et al. 1991, Duffy 1992) als auch für die Tiefsee (Klitgaard 1991, 1995, Thiel 2000) beschrieben.

Der Einfluss sessiler benthischer Organismen auf Verteilungsmuster der Meiofauna wurde bislang selten betrachtet und die Bedeutung epibenthischer Schwämme für die Strukturierung von Nematoden-Gemeinschaften ist bisher nur in der Arbeit von Grünberger (2002) untersucht.

4.2.3.1. Der Schwamm als umweltstrukturierender Faktor

Witte (1995) hat in einem experimentellen Ansatz die Partikelaufnahme und -deposition des Schwamms *Therea abyssorum* (Koltun 1959) untersucht. *T. abyssorum* gehört zusammen mit *Radiella sol* und *Tentorium semisuberites* zu den drei häufigsten Schwämmen der tiefen Norwegischen und Grönlandsee sowie Teilen des Arktischen Beckens (Barthel & Tendal 1993, Witte 1995). Witte (1995) geht von der Annahme aus, dass die Biodepositionsleistung von *T. abyssorum* auch auf andere Porifera der Norwegischen Tiefsee übertragen werden kann. Da es keine Untersuchungen zur Partikelaufnahme und -deposition von *Radiella sol* und *Tentorium semisuberites* gibt, werden daher ähnliche Effekte angenommen, wie sie *T. abyssorum* auf den Austausch gelöster und partikulärer Stoffe zwischen Sediment und bodennaher Wassersäule hat.

Witte (1995) zeigt, dass *T. abyssorum* Partikel bis zu einer Größe von 3 µm unabhängig von der Strömungsgeschwindigkeit aufnehmen kann. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit qualitativen Untersuchungen von Göbel (1993), die von ihr untersuchten marinen Demospongien nahmen Partikel im Größenspektrum von 0,15 - 6,0 µm auf. Die von den Schwämmen aufgenommen Partikel werden in Form von 50 – 100 µm großen Faeces wieder deponiert (Witte 1995). Durch die Filtrationstätigkeit der Tiere kommt es so zur Deposition sehr feinen Materials, die Porifera stellen damit für Depositionsfresser eine sonst nicht verfügbare Nahrungsquelle bereit. Außerdem tragen die Tiere als passive Strömungshindernisse (Abb. 4.2a und b) zu einer Destabilisierung und Erosion des Sediments oder erhöhter Deposition von lateral transportiertem Material bei (Eckman et al. 1981, Luckenbach 1986). Indem die Schwämme die Strömungsgeschwindigkeit verringern und Turbulenz erhöhen, wird organisches Material um die Schwämme herum abgelagert. Dabei kann die aktive und passive Biodeposition zwischen 7,3 und 10,2 mg d⁻¹ g⁻¹ AFTG⁻¹ (AFTG, aschefreies Trockengewicht Schwamm) betragen (Witte et al. 1997).

Im Vergleich zu anderen biogenen Strukturen stellen Schwammarten eine Vielzahl von verschiedenen Mikrohabitaten und bilden einen Gradienten im Nahrungsangebot für Meiofauna-Organismen (Witte 1995).



Abb. 4.2a: Skizze der Position von *Tentorium semisuberites* (Schmidt 1870) im Sediment. Zeichnung Jan Kranczoch.

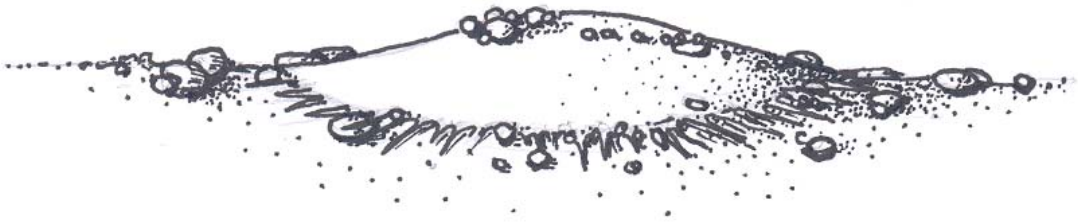


Abb. 4.2b: Skizze der Position von *Radiella sol* (Schmidt 1870) im Sediment. Zeichnung Jan Kranczoch.

4.2.3.2. Variabilität von Organismendichte und Gemeinschaftsstruktur in den Kontroll- und Schwammkernen

In der vorliegenden Untersuchung finden sich insgesamt keine signifikanten Unterschiede der Meiofauna-Dichte zwischen den Kontroll- und Schwammkernen.

Lediglich in zwei Kernpaaren (HG2&HG3 und HG4&HG5) ist die Meiofauna-Dichte in den Schwammkernen höher als in den Kontrollkernen (vergl. Abb. 3.10, Kapitel 3.2.). In den Kernpaaren HG6&HG7 und HG8&HG9 finden sich dagegen in den Kontrollkernen höhere Abundanzen als in den Schwammkernen. Auch andere Untersuchungen (z. B. Hicks 1989, Thistle & Eckman 1990, Ólafsson et al. 1990, Dittmann 1996, Austen & Thrush 2001 und Austen et al. 2003) konnten keinen eindeutigen Effekt biogener Strukturen auf die Dichte von endobenthischen Meiofauna-Organismen nachweisen. Thistle (1980), Creed & Coull (1984), Varon & Thistle (1988) und Carlén & Ólafsson (2002) ermitteln einen negativen Einfluß biogener Strukturen auf die Dichte assoziierter Meiofauna-Gemeinschaften. Die genannten Studien (sowohl Felduntersuchungen als auch experimentelle Ansätze) untersuchten unterschiedlichste Strukturen (z.B. Wohnhöhlen von Crustaceen, Fraßspuren und Schlammkügelchen von Polychaeten oder mechanische Störungen der Sedimentoberfläche durch fegende Seegrasbewegungen). Allerdings befasste sich keine dieser Untersuchungen mit dem Einfluss sessiler epibenthischer Organismen auf Meiofauna-Gemeinschaften. Offensichtlich gibt es aber trotz der unterschiedlichen Natur von biologisch produzierten Strukturen Ähnlichkeiten zwischen ihren Auswirkungen auf Meiofauna-Gemeinschaften (Ólafsson 2003).

In einer Untersuchung aus dem zentralen „Hausgarten“-Gebiet (75° 23' N, 11° 14' W, ~3143 m Wassertiefe) fand Grünberger (2002) eine signifikant höhere Dichte der Meiofauna-Organismen um den Tiefseeschwamm *Thenea abyssorum* als im Kontrollsediment. Zu vergleichbaren Ergebnissen im Zusammenhang mit verschiedenen biogenen Strukturen kommen auch Reise (1981, 1983), Warwick et al. (1986), Reidenauer (1989) u.a. (vergl. Ólafsson 2003 und Zitate darin). Es ist zu vermuten, dass die erhöhte Meiofaundichte in den Schwammkernen HG2 und HG4 im Zusammenhang mit einem erhöhten Nahrungsangebot stehen (vergl. Bell et al. 1978). In diesem Fall wären die Meiofauna-Organismen aktiv auf die Nahrungsquelle zugewandert. Möglicherweise wurden aber auch verdriftete Meiofauna-Organismen passiv (durch das kleinskalige Strömungsmilieu) in der Umgebung der Schwämme abgelagert (DePatra & Levin 1989). Die dazu im Widerspruch stehenden Ergebnisse für die Kernpaare HG6&HG7 und HG8&HG9 könnten damit erklärt werden, dass verschiedene Arten (vor allem der Nematoden) unterschiedliche Reaktionen zeigen und die Zusammenfassung der Meiofauna-Organismen auf Taxa-Niveau Effekte auf niedrigerem taxonomischem Level maskiert. Abiotische und biotische Unterschiede zwischen den einzelnen Probennahmestellen könnten den Effekt der biogenen Struktur auf Taxa-Ebene überlagern.

Es ist möglich, dass Dichte und Diversität der Meiofauna-Gemeinschaft insgesamt nur geringfügig durch die biogene Struktur beeinflusst wird, während einzelne Arten oder Gattungen (vor allem der dominanten Nematoden) durchaus Unterschiede in Dichte und/oder vor allem Diversität zwischen Kontroll- und Sedimentkernen zeigen.

Die unterschiedlich hohe Variabilität der Verteilungsmuster der Organismendichte und der multivariaten Zusammensetzung der Meiofauna-Gemeinschaft in den Punktproben der Kontroll- und Schwammkerne scheint diese Annahme zu bestätigen. Warwick & Clarke (1993b) zeigen, dass Gemeinschaften, die aufgrund von Störungen unter Stress stehen, in der Regel eine höhere Variabilität aufweisen als ungestörte Gemeinschaften. Der Schwamm als biogene Struktur entspricht zwar nicht der klassischen Definition von Störung (vergl. Schaefer 1992 und Begon et al. 1991), wirkt aber im Vergleich zur unbesiedelten Sedimentoberfläche auf das natürliche Gleichgewicht der Meiofauna-Gemeinschaft, indem er eine heterogene Sedimentoberfläche schafft. Die höhere Variabilität der Meiofauna-Gemeinschaft in den Schwammkernen im Vergleich zu den Kontrollkernen zeigt sich vor allem in Abhängigkeit von der Position der Punktproben im Verhältnis zum Schwamm. Die Punktproben in Strömungsrichtung vor und hinter dem Schwamm unterscheiden sich am deutlichsten in der Gemeinschaftszusammensetzung. Auch hierin zeigt sich vermutlich der Einfluss des Schwamms als Strömungshindernis. Infolge erhöhter Deposition organischen Materials vor dem Schwamm (angedeutet durch erhöhte CPE-Werte, vergl. Kapitel 3.1.3., Abb. 3.4) variiert das Nahrungsangebot in der Umgebung des Schwammes und könnte die unterschiedlichen Verteilungsmuster der Meiofauna-Gemeinschaft in den einzelnen Punktproben bewirken. Die Biodepositionsleistung des Schwamms (Stoffwechsel-Endprodukte) erhöht insgesamt das Nahrungsangebot für Depositionsfresser in seiner Umgebung im Vergleich zu den Kontrollsedimenten.

Vermutlich wird durch das erhöhte Nahrungsangebot in der Umgebung der Schwämme die räumliche Variabilität der Meiofauna-Gemeinschaftsstruktur in den Kontroll- und Schwammkernen unterschiedlich beeinflusst. Außerdem ist zu vermuten, dass die Meiofauna-Organismen durch passive Ablagerungsprozesse (im Gegensatz zu den Punktproben der Kontrollkerne) unterschiedlich in den Punktproben um die Schwämme herum verteilt sind.

Letztlich sind die Prozesse, die kleinskalige Unterschiede zwischen Meiofauna-Gemeinschaften um biogene Strukturen und in „ungestörtem“ Sediment bewirken, nicht völlig klar (Eckman & Thistle 1988, Ólafsson 2003). In etwa jeder zweiten Untersuchung (vor 1990 in 59% und nach 1990 in 41% aller Untersuchungen, vergl. Ólafsson 2003) wird die Meiofauna lediglich anhand der dominanten Taxa beschrieben (Ólafsson 2003). Es ist wahrscheinlich, dass auf dieser Ebene viele signifikante Einflüsse von Makro- oder Mega-Fauna auf einzelne Meiofauna-Arten oder Gruppen von Arten nicht erkannt werden können. Weniger als 30% aller Studien betrachten die Nematoden, die das dominante Taxon in marinen Meiofauna-Gemeinschaften sind, auf Gattungs- oder Artebene (Ólafsson 2003).

4.3. Nematoden-Gemeinschaft im Untersuchungsgebiet

In einer Vielzahl von Untersuchungen wird der Einfluß der Sedimentzusammensetzung, biogener Strukturen, der Sauerstoffkonzentration im Sediment und im darüber stehenden Wasser, von Sedimentationsraten organischen Materials, des Gehalts von organischem Kohlenstoff und anderer biogeochemischer Parameter sowie der Abundanz von Mikrobiota auf horizontale und vertikale Verteilungsmuster, Abundanz, Diversität, Morphologie, trophische Zusammensetzung und andere ökologische Aspekte von Nematoden-Gemeinschaften in der Tiefsee diskutiert (Heip et al. 1982, 1985, Jensen 1988 und Zitate darin, Giere 1993 und Zitate darin, Ólafsson 2003 und Zitate darin). Trotz ihrer Allgegenwärtigkeit und Dominanz ist das Wissen über die Diversität von Nematoden Gemeinschaften auf wenige Tiefsee-Gebiete beschränkt: den Atlantik, Ost Pazifik, das westliche Mittelmeer, den Arktischen Ozean und das Weddell-Meer (vergl. Gambi et al. 2003 und Zitate darin).

Die insgesamt beprobte Fläche des Meeresbodens in der Tiefsee ist noch immer sehr klein. Trotzdem ist das Wissen um benthische Tiefsee-Gemeinschaften in den letzten Jahren gestiegen, und es zeichnen sich einige generelle Trends ab. Die Dichte von Nematoden-Gemeinschaften nimmt vom Schelf zu den Tiefsee-Ebenen ab (Soetaert et al. 1997, Cook et al. 2000), während ihre relative Abundanz innerhalb der Meiofauna mit der Tiefe zunimmt (Vincx et al. 1994). Die Gemeinschaften werden zunehmend von Individuen mit geringer Körpergröße gebildet und die taxonomische Zusammensetzung ändert sich graduell in eine typische Tiefsee-Gemeinschaft, die aus wenigen charakteristischen Gattungen besteht (Dinet & Vivier 1979, Tietjen 1984, 1989, Soetaert & Heip 1995, Vanhove et al. 1999, Netto et al. 2005). Trotz der relativ einheitlichen generischen Verteilung von Nematoden gibt es dabei nur geringe Überschneidungen in der Artenzusammensetzung zwischen den verschiedenen Tiefsee-Gebieten (Jensen 1988, Tietjen 1989). Bis dato sind nur zwei Untersuchungen veröffentlicht, die die Nematoden-Gemeinschaft in Tiefsee-Sedimenten des arktischen Ozeans beschreiben (Vanaverbeke et al. 1997a, Vanreusel et al. 2000).

4.3.1. Faunistische Zusammensetzung

Tiefseesedimente beherbergen weltweit ähnliche Zusammensetzungen abyssaler Nematoden-Gemeinschaften, unabhängig von der geographischen Lage der Untersuchungsgebiete (Vanhove et al. 2004). Dabei werden Gemeinschaften in Wassertiefen von 2000 m bis 8000 m einheitlich von wenigen Gattungen mit einer Abundanz > 5% dominiert (Soetaert & Heip 1995). Zu den Gattungen, die in der Regel abyssale Nematoden Gemeinschaften dominieren, zählen *Daptonema* bzw. *Theristus*, Monhysteride, *Acantholaimus* bzw. *Spiliphera*, *Halalaimus*, *Leptolaimus*, *Desmoscolex*, *Tricoma* bzw. *Quadricoma*, *Dichromadora*, *Prochromadorella*, *Microlaimus*, *Bolbolaimus*, *Syringolaimus*, *Eleutherolaimus*,

Paralongicyatholaimus und *Metalinhomoeus* (vergl. Vanhove et al. 2004 und Zitate darin).

In Tabelle 4.2 sind aus den Untersuchungen, die die Gemeinschaftsstruktur von Nematoden im Indischen Ozean (Cook et al. 2000, Muthumbi et al. 2004), im Pazifik (Neira et al. 2001, Vopel & Thiel 2001, Gambi et al. 2003), im Atlantik (Tietjen 1971, 1976, 1984, 1989, Dinet & Vivier 1979, Thistle & Sherman 1985, Vanreusel et al. 1992, Soetaert & Heip 1995, Vanaverbeke et al. 1997b, Lamshead et al. 2000, Soetaert et al. 2002, Van Gaever et al. 2004, Netto et al. 2005), in Polargebieten (Jensen 1988, Vanhove et al. 1995, 1999, 2004, Vanaverbeke et al. 1997a, Vanreusel et al. 2000) und aus dem Mittelmeer (Soetaert et al. 1995) beschreiben, Ergebnisse aus Wassertiefen zwischen 1900 m und 2500 m vergleichend mit den Ergebnissen aus dem „Hausgarten“-Süd in 2311 m Wassertiefe dargestellt.

Die bekannten abyssalen Gattungen sind überwiegend auch im „Hausgarten“-Süd dominant.

Im Vergleich mit den anderen Untersuchungen (Tab. 4.2) sind unter den zehn am häufigsten vorkommenden Gattungen nur *Daptonema* und *Metalinhomoeus* im „Hausgarten“-Süd nicht dominant (Dominanz < 1%).

Im Vergleich der Gemeinschaftsstruktur im „Hausgarten“-Süd mit anderen Untersuchungen aus verschiedenen Tiefsee-Gebieten (in Tab. 4.2) zeigt eine multivariate Gemeinschaftsanalyse für die dominanten Gattungen (> 1%), dass sich die Nematoden-Gemeinschaft im „Hausgarten“-Süd von anderen Tiefseegebieten unterscheidet (Abb. 4.3). Insgesamt besteht jedoch die größte Ähnlichkeit mit den arktischen Nematoden-Gemeinschaften, die SIMPER-Analyse zeigt > 50% Ähnlichkeit zu den Nematoden-Gemeinschaften der anderen arktischen Untersuchungsgebiete (Ähnlichkeit zu den übrigen Untersuchungsgebieten < 50%).

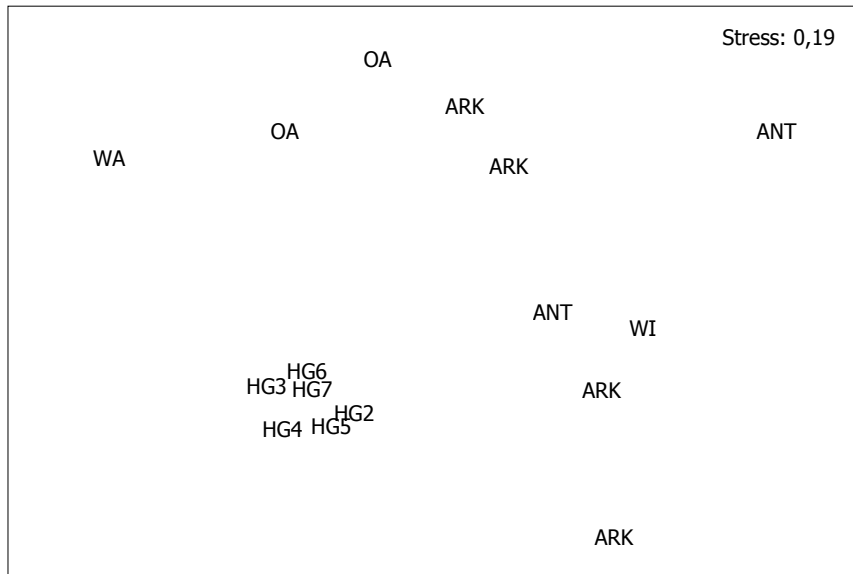


Abb. 4.3: Multivariate Gemeinschaftsanalyse (MDS; Bray Curtis-Ähnlichkeitsindex, relative Dominanz > 1%) abyssaler Nematoden-Gemeinschaften aus dem Ost-Atlantik (OA), dem West-Atlantik (WA), dem West-Indik (WI), der Antarktis (ANT), der Arktis (ARK) und dem „Hausgarten“-Süd (HG2-HG7). Referenzen siehe Tab. 4.2.

Vier Gattungen werden nur im „Hausgarten“-Süd in einer relativen Abundanz > 1% gefunden: *Chromadora* und *Trochamus* (Chromadoridae) sowie *Rhynchonema* (Xyalidae) und *Eleutherolaimus* (Linhomoeidae) kommen unter den dominanten Gattungen der anderen Untersuchungen nicht vor (vergl. Tab. 4.2). *Eleutherolaimus* wird allerdings als eine typische Gattung abyssaler Nematoden-Gemeinschaften beschrieben (Vanhove et al. 2004) und seine Dominanz im „Hausgarten“-Süd ist daher nicht ungewöhnlich. Ökologisch ähnliche Gattungen der Chromadoridae, wie *Prochromadorella*, *Dichromadora*, *Chromadorita*, *Neochromadora* oder *Chromadorina* finden sich in vergleichbaren Dominanzmustern auch in den anderen Tiefseegebieten (Tab. 4.2). Ähnliche Gattungen der Xyalidae (*Metadesmolaimus*, *Linhystera* oder *Amphimonhystera*) und der Linhomoeidae (*Paralinhomoeus*, *Metalinhomoeus* oder *Disconema*) sind ebenfalls in den Untersuchungen der anderen Tiefseegebiete verzeichnet (Tab. 4.2).

Tab. 4.2: Vergleich dominanter Nematodengattungen aus dem nordöstlichen und westlichen Atlantik, dem West-Indik und aus Polargebieten (Antarktis und Arktis)
* > 1%, ** > 5%*** > 10%

Gattungen dieser Untersuchung und mit dieser Untersuchung übereinstimmende Ergebnisse sind * gedruckt
a Dinet & Vivier 1979, **b** Vanaverbeke et al. 1997b (Station F), **c** Tietjen 1976 (höchstes Vorkommen an den Stationen in 2000 m bzw. 2500 m Wassertiefe, Gattungen < 5% Dominanz sind nicht berücksichtigt), **d** Tietjen 1989 (Station 5), **e** Muthumbi et al. 2004, **f** Vanhove et al. 2004 (Station 141), **g** Vanaverbeke et al. 1997a (Station 3), **h** Vanreusel et al. 2000 (Station 26, Daten aus 1991), **i** Vanreusel et al. 2000 (Station 7, Daten aus 1994), **j** diese Untersuchung (*Thalassomonhystera* dieser Untersuchung wurde *Monhystera* der anderen Untersuchungen gleichgesetzt).

	2000 4700	2182 m _b	2000 bzw. 2500 m _c	2217 m _d	2000 m _e	2300 m _r	1935 m _g	2031 m _h	2200 m _i	★ 2311 m _j
Monhystera		***	**	**	***	**	**	***	***	***
Acantholaimus	*	***		*	**	*	*	**	***	**
Microlaimus	**	*		**	*	***	*			***
Leptolaimus	*	*	***	*	*		***	***		*
Halalaimus	**	**	**	**	*	*	*	*	*	*
Theristus	***	*		**			*	*		*
Daptonema		**			*	*	*	*	***	
Metalinhomoeus			**				***	***		
Desmoscolex	*	*		*		*	*	*		*
Aegialoalaimus			***			*		*		*
Campylaimus	*	*				*	*		*	*
Tricoma				*		*				***
Sabatieria	*		**		*					*
Oxystomina	*	*	*	*	*					
Molgolaimus				*	*	***				
Syringolaimus	*				*			**		
Cervonema	*	*			*					*
Sphaerolaimus	*						*		*	
Procoma			***							
Longicyatholaimus	*		**							
Diplopeltula	*				*	*				
Spiliphera	**									
Southerniella						*	*			
Quadricoma	*	*								
Pselionema							*	*		
Prochromadorella						*	*			
Pomponema				*				*		
Paralinhomoeus			**							
Paracanthonchus						**				
Metadesmolaimus		*					*			
Diplopeltis			**							
Cyartonema					*		*			
Amphimonhysterella							*	*		
Acanthopharynx			**							
Viscosia									*	
Trochamus										*
Thalassoalaimus	*									
Tarvaia				*						
Setoplectus				*						
Rhynchonema										*
Procamacolaimus						*				
Pareudesmoscolex		*								
Neochromadora							*			
Mesacanthion				*						
Linhystra		*								
Halichoanolaimus				*						
Greffliella				*						
Filipjeva				*						
Eleutherolaimus										*
Disconema			*							
Dichromadora						*				
Dichromadora								*		
Desmodora				*						
Chromadorita						*				
Chromadorella							*			
Chromadora										*
Ceramonema				*						
Camacolaimus				*						
Calomicrolaimus		*								
Anticoma							*			
Amphimonhystera				*						
Actinonema				*						
	Ost-Atlantik		West-Atlantik		West-Indik	Scotiasee	Arktischer Ozean			

Theristus gehört in vielen Tiefsee-Untersuchungen zu den am häufigsten gefundenen Gattungen (Soetaert & Heip 1995) und zählt zu den charakteristischen Gattungen abyssaler Tiefen (Vanhove et al. 2004 und Zitate darin). Grünberger (2002) interpretiert das Fehlen der Gattung *Theristus* in ihrer Untersuchung aus dem zentralen „Hausgarten“-Gebiet im Zusammenhang mit niedrigen Individuendichten von *Theristus* in einer Untersuchung von Jensen (ohne Zitat, vergl. Grünberger 2002) als typisch für ihr Untersuchungsgebiet. Das steht im Widerspruch zu den hier dargestellten Ergebnissen aus dem „Hausgarten“-Süd wie auch zu den Ergebnissen von Vanaverbeke et al. (1997a) und Vanreusel et al. (2000, Daten aus 1991) aus dem Arktischen Ozean. Hier zählt *Theristus* zu den dominanten Gattungen der Nematoden-Gemeinschaft. Die meisten Individuen (> 75%) von *Theristus* wurden im „Hausgarten“-Süd in den Größenfraktionen 63 µm und 32 µm gefunden. Grünberger (2002) hat in ihrer Untersuchung nur Individuen ≥ 125 µm genauer taxonomisch bestimmt und kleinere sowie juvenile Organismen nicht in die Gemeinschaftsanalyse einbezogen. Das Fehlen von *Theristus* in ihrer Untersuchung könnte also eher auf methodische Ursachen zurückzuführen sein, als auf eine geringe Bedeutung dieser Gattung für Nematoden-Gemeinschaften im „Hausgarten“-Gebiet, wie sie von Grünberger (2002) vermutet wird.

In den Untersuchungen von Vanreusel et al. (2000) und Vanaverbeke et al. (1997a) ist die Gattung *Metalinhomoeus* in relativ hoher Abundanz vertreten. Da *Metalinhomoeus* in keinem anderen Tiefseegebiet ähnlich hohe Abundanzen wie im Arktischen Ozean aufweist (vergl. Vanaverbeke et al. 1997a, Vanreusel et al. 2000), interpretieren Vanreusel et al. (2000) die hohe Individuendichte von *Metalinhomoeus* als auffälligstes Unterscheidungskriterium zwischen den Nematoden-Gemeinschaften des Arktischen Ozeans und anderer Tiefseegebiete. *Metalinhomoeus* gehört zwar nicht zu den dominanten Gattungen dieser Untersuchung, kommt aber auch im „Hausgarten“-Süd in vergleichbar hoher Individuendichte (8 – 10 Ind./10 cm²) wie in den Untersuchungen von Vanreusel et al. (2000) vor.

Die Unterschiede zwischen der Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten“-Süd und den anderen arktischen Untersuchungsgebieten resultieren größtenteils aus verschiedenen Dominanzmustern der einzelnen Gattungen und nicht aus der Präsenz oder Abwesenheit bestimmter Gattungen in den verschiedenen Untersuchungsgebieten.

Eine große Anzahl von Untersuchungen zeigt, dass die Struktur und Gemeinschaftszusammensetzung (Familie, Gattung, Art) von Nematoden-Gemeinschaften in erster Linie durch die Sedimentbeschaffenheit und die Nahrungsverfügbarkeit bzw. die Nahrungsquelle beeinflusst wird (Heip et al. 1985, Giere 1993 und Zitate darin). Es wird vermutet, dass der vorherrschende Morphotyp in einer Nematoden-Gemeinschaft die Qualität des Nahrungsangebots widerspiegelt, während Verhaltensmuster (bzw. räumliche Verteilung) von Nematoden eine direkte Konsequenz der Sedimentbeschaffenheit sind (Soetaert & Heip 1989, Tita et al. 1999, Soetaert et al. 2002). Die hohe Dominanz von *Tricoma* (Desmoscolecidae) und *Microlaimus* (Microlaimidae) im „Hausgarten“-Süd im Vergleich zum Laptevmeer

(Vanaverbeke et al. 1997a) und dem Lomonosov-Rücken bzw. der Tiefsee-Ebene der Chukchi-See (Vanreusel et al. 2000) ist besonders auffällig. In der Untersuchung von Vanreusel et al. (2000) kommt *Tricoma* zwar auch in der Nematoden-Gemeinschaft vor, aber in Wassertiefen um 2000 m in einer Dominanz unter 1%. Höhere Dominanzen dieser Gattung (bis 4,8%) finden Vanreusel et al. (2000) vor allem in Wassertiefen um 1000 m und tiefer als 3000 m. Vanaverbeke et al. (1997a) macht keine Angaben zu Gattungen mit einer Dominanz unter 1%, aber die ökologisch ähnlichen Gattungen *Desmoscolex* bzw. *Quadricoma* (Desmoscolecidae) finden sich auch in der Nematoden-Gemeinschaft des Laptevmeers (vergl. Tab. 4.2; Vanaverbeke et al. 1997a). Ähnlich hohe Abundanzen wie in dieser Untersuchung werden von Hoste (unveröffentlichte Ergebnisse) für einen Tiefentransekt (1000 m - 5500 m, vergl. Abb. 2.2, Kapitel 2.1.) im zentralen „Hausgarten“-Gebiet beschrieben.

4.3.1.1. Dominanzmuster der Gattung *Microlaimus*

Die ungewöhnlich hohen Dominanzen von *Microlaimus* (vergl. Kapitel 3.4.2., Abb. 3.11 und Kapitel 3.4.2.1., Abb. 3.7) werden, im Vergleich zu den anderen Kernpaaren, hauptsächlich durch die extrem hohen Individuenzahlen dieser Gattung im Kernpaar HG6&HG7 (bis zu fünf Mal höhere Abundanzen) verursacht und könnten im Zusammenhang mit der Sedimentstruktur oder einem erhöhten Nahrungsangebot in diesem Kernpaar stehen. Die Korngrößenzusammensetzung in diesem Kernpaar unterscheidet sich deutlich von den anderen Sedimentkernen (vergl. Kapitel 3.1.1.). Der Sandanteil ist mit ~ 30% doppelt und der Siltanteil mit ~ 20% halb so hoch wie in den anderen Kernen, der Tonanteil entspricht ungefähr dem Anteil in den anderen Sedimentkernen (~ 50%). Das Vorkommen von *Microlaimus* in Sedimenten mit einem erhöhten Sandanteil ist auch in anderen Untersuchungen dokumentiert (Tietjen 1976, 1977, Vanaverbeke et al. 1997a, Muthumbi et al. 2004). *Microlaimus* ist ein Aufwuchsfresser, nach Giere (1993) bevorzugen Aufwuchsfresser heterogene Sedimente mit einem erhöhten Sandanteil. Vanhove et al. (1999) finden ebenfalls eine hohe Variabilität von Aufwuchsfressern (und Partikelfressern) zwischen einzelnen Unterproben ihres Untersuchungsgebiets und interpretieren die hohe Abundanz von Aufwuchsfressern im Weddellmeer mit der Korngrößenverteilung im Sediment und/oder dem Nahrungsangebot.

Die Ergebnisse aus dem „Hausgarten“-Süd sind nur Momentaufnahmen, und es gibt keine Erkenntnisse darüber, ob die Dominanz von *Microlaimus* dauerhaft ist. Nach Bongers (1991) ist *Microlaimus* mit einem cp -Wert von 2 ein r -Strategie, und es wäre vorstellbar, dass die starke Dominanz von *Microlaimus* in einem Kernpaar eine r -strategische Reaktion auf besondere Umweltbedingungen (erhöhter Nahrungseintrag?) an dieser Probennahmestelle ist.

Fleckenhafte Verteilungen in Nematoden-Gemeinschaften sind ein bekanntes Phänomen in verschiedenen Habitaten (Heip et al. 1985, Li et al. 1997) und

kleinskalige Variabilität ist kennzeichnend für Tiefsee-Meiofauna (Thistle 1978, Thiel 1983, Eckman & Thistle 1988). Veränderliche Umwelteigenschaften können ein vielschichtiges Mosaik lokaler „patches“ erzeugen, das zu kleinskaliger Variabilität der biogeochemischen Umweltbedingungen und einer damit einhergehenden stark variierenden Verteilung von Nematoden führt (vergl. Vanhove et al. 1999).

Es gibt keine Ergebnisse zum Nahrungsangebot oder der Nahrungsquelle für die einzelnen Sedimentkerne der Meiofaunabeprobung aus dem „Hausgarten“-Süd.

Die unterschiedliche Sedimentzusammensetzung in dem Kernpaar HG6&HG7 im Vergleich zu den übrigen Sedimentkernen bietet den einzigen Erklärungsansatz für die unterschiedlichen Aggregationsmuster der Gattungen in den Kernpaaren.

Letztlich gibt es aber keinen direkten Hinweis, in welchem Zusammenhang die Sedimentstruktur oder das Nahrungsangebot mit der deutlich erhöhten Dichte von *Microaimus* in dem Kernpaar HG6&HG7 steht, während andere Gattungen nicht mit erhöhten Abundanzen auf die Sedimentzusammensetzung (oder ein möglicherweise erhöhtes Nahrungsangebot) in diesem Kernpaar reagieren.

4.3.2. Diversität der Nematoden-Gemeinschaft im „Hausgarten“-Süd

Die Entdeckung der späten 60er Jahre einer erstaunlich hohen Diversität kleiner Organismen in der Tiefsee war eine wichtige und unerwartete Erkenntnis. Das hat dazu geführt, die bis dahin gültige Annahme einer artenarmen Tiefseefauna zu revidieren (Hessler & Sanders 1967, Sanders & Hessler 1969, Rex 1981). Seitdem haben viele Autoren eine hohe Diversität für verschiedene Faunagruppen in der Tiefsee dokumentiert. Einige der ersten Untersuchungen, die eine hohe Diversität innerhalb von Nematoden-Gemeinschaften in der Tiefsee beschreiben, stammen von Tietjen (1976, 1984, 1989), Vitiello (1976), Vivier (1978), Dinet & Vivier (1979), Rutgers van der Loeff & Lavaley (1986) und Jensen (1988). Ein Vergleich der Diversitäten von Nematoden-Gemeinschaften verschiedener Untersuchungsgebiete ist grundsätzlich schwierig. Verschiedene Autoren benutzen unterschiedliche Indices, mit variierender Sensitivität für häufige bzw. seltene Arten (Soetaert et al. 1991), und viele der verwendeten Indices sind abhängig von der Anzahl der beprobten Organismen oder der beprobten Fläche (Sanders 1968, Heip et al. 1988, Soetaert & Heip 1990).

Um einen Eindruck von der Artenvielfalt der Nematoden-Gemeinschaften aus dem „Hausgarten“-Süd zu bekommen, sind die Diversitäten von Nematoden-Gemeinschaften aus verschiedenen Untersuchungen den Ergebnissen aus dem „Hausgarten“-Süd gegenübergestellt (zur Problematik des Vergleichs von Diversität aus verschiedenen Untersuchungen vergl. Kapitel 4.1.3.1.). Dazu wurden in Tabelle 4.3 Ergebnisse zur Diversität auf Artebene (obere Tabellenhälfte) und auf Gattungsebene (untere Tabellenhälfte) aus verschiedenen Untersuchungen zusammengetragen. Dabei ist zu berücksichtigen, dass diese Untersuchungsergebnisse aus verschiedenen Wassertiefen stammen. Da die Diversität von benthischen Gemeinschaften sich

mit der Wassertiefe ändert, sind in der unteren Tabellenhälfte Ergebnisse aufgeführt, die aus ähnlichen Wassertiefen stammen, wie sie im „Hausgarten“-Süd beprobt wurden. Allerdings wurde in diesen Untersuchungen die Diversität der Nematoden-Gemeinschaften nur auf Gattungsebene untersucht.

Tab. 4.3: Diversität und Äquität der Arten und Gattungen* in Tiefsee-Sedimenten verschiedener Untersuchungsgebiete. k.A.: keine Angaben

	Untersuchungsgebiet	Wassertiefe (m)	Diversität H'	Äquität J	Referenz
Arten	Mittelmeer	1200	6,0	k.A.	Soetaert et al. 1991
	Norwegische See	1245	5,0	0,94	Jensen 1988
	Norwegische See	1255	3,9	0,90	Jensen 1988
	Norwegische See	1426	4,5	0,95	Jensen 1988
	Puerto Rico-Graben	2217	4,0	0,89	Tietjen 1989
	„Hausgarten“-Süd	2311	6,7	0,78	diese Untersuchung
	Venezuela-Bassin	3517	4,0	0,97	Tietjen 1984
Gattungen	Laptevmeer	1935	3,3*	k.A.	Vanaverbeke et al. 1997a
	Lomonosov-Rücken	2031	3,4*	k.A.	Vanreusel et al. 2000
	West-Indik	2053	2,5*	k.A.	Muthumbi et al. 2004
	Chukchi Tiefsee-Ebene	2200	2,4*	k.A.	Vanreusel et al. 2000
	„Hausgarten“-Süd	2311	4,4*	0,68*	diese Untersuchung

Die Diversität der Nematoden-Gemeinschaft im „Hausgarten“-Süd (Shannon-Wiener-Diversität H') ist sowohl auf Art- als auch auf Gattungsebene signifikant höher als in fast allen anderen Untersuchungen (vergl. Tab. 4.3).

Danovaro & Gambi (2002) finden in ihrer Untersuchung eine Kopplung von Diversität (H') und Äquität (J') der Nematoden-Gemeinschaft sowohl mit hohen Nahrungs-Konzentrationen als auch mit einer heterogenen Zusammensetzung der Nahrungsquellen (inkl. organischem Detritus, mikrophytobenthischen Algen und Bakterien). Nur Soetaert et al. (1991) finden eine vergleichbar hohe Artendiversität in 1200 m Wassertiefe im Mittelmeer wie im „Hausgarten“-Süd. Die CPE-Werte in der Untersuchung von Soetaert et al. (1991) sind allerdings im Vergleich zur Wassertiefe relativ gering (vergl. Soetaert & Heip 1989) und scheinen damit im Widerspruch zu den Erkenntnissen von Danovaro & Gambi (2002) zu stehen. Soetaert et al. (1991) finden keine Korrelation zwischen Diversität und Wassertiefe einzelner Stationen und erklären die hohen Diversitätswerte für einzelne Stationen mit einem relativ hohen Sandanteil im Sediment (vergl. Heip & Decraemer 1974) und der daraus resultierenden größeren Anzahl von Mikrohabitaten (Tietjen 1984). Genau wie für die Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten“-Süd, geben Soetaert et al. (1991) die Shannon-Diversität H' zur Basis 2 ($\log_{(2)}$) an. Alle anderen Untersuchungen, sofern überhaupt Angaben gemacht wurden, welcher Logarithmus verwendet wurde (zur Basis 2, e oder 10), verwenden den Shannon-Index H'_(e). Möglicherweise sind die deutlich höheren Diversitätswerte von Soetaert et al. (1991) und im „Hausgarten“-Süd auf die Wahl des

Shannon-Index $H' \log_{(2)}$ zurückzuführen, der im Vergleich mit den anderen Shannon-Indices grundsätzlich höhere Werte berechnet.

In den Untersuchungen von Tietjen (1984, 1989) und Jensen (1988) wird der organische Gehalt des Sedimentes mit Werten $\leq 1\%$ als relativ niedrig angegeben, und der Siltanteil im Sediment liegt im Unterschied zu den Ergebnissen aus dem „Hausgarten“-Süd durchschnittlich etwa 10% höher. Beide Faktoren könnten die niedrigere Diversität im Vergleich zu der Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten-Süd“ erklären.

Im Vergleich der Diversitäten von Nematoden-Gemeinschaften aus verschiedenen Wassertiefen (Tab. 4.3) stehen die Ergebnisse aus dem „Hausgarten“-Süd im Gegensatz zu der allgemeinen Auffassung, dass die Diversität des Meio-Benthos mit zunehmender Wassertiefe ansteigt (Sanders 1968, Coull 1972, Gage 1993) und korrespondieren eher mit den Ansichten von Rex (1976, 1983), Lamshead (1993) und Patterson (1993). Danach folgt Diversität einer hyperbolischen Kurve, die ihr Maximum zwischen 2000 m und 3000 m Wassertiefe erreicht und sowohl in flacheren als auch in tieferen Wassertiefen abnimmt. Allerdings werden hier nur wenige Untersuchungen aus verschiedenen Gebieten miteinander verglichen (Tab. 4.3) und die Ergebnisse stammen z. T. aus der Beprobung von einzelnen Stationen, deswegen ist es schwierig, Schlussfolgerungen zur Diversität in Anhängigkeit von der Wassertiefe zu ziehen.

Vermutlich ist die Diversität der Nematoden-Gemeinschaft im „Hausgarten“-Süd aber stark von der Sedimentzusammensetzung (Heip & Decraemer 1974) sowie Sedimentationsintervallen von organischem Material (Danovaro & Gambi 2002) beeinflusst.

Inwieweit regionale Diversität für die lokale Diversität in den Sedimentkernen des „Hausgarten“-Süd eine Rolle spielt (Boucher & Lamshead 1995), ist unklar. Sollte die regionale Diversität Einfluß auf die lokale Diversität nehmen (Boucher & Lamshead 1995), dann müßte die Diversität der Nematoden-Gemeinschaften in den Untersuchungen von Vanaverbeke et al. (1997a) und Vanreusel et al. (2000) aus dem Arktischen Ozean vergleichbar hoch sein wie im „Hausgarten“-Süd. Aber auch auf Gattungsebene ist die Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten“-Süd deutlich diverser als im Laptevmeer (Vanaverbeke et al. 1997a) oder am Lomonosov-Rücken bzw. der Chukchi-See (Vanreusel et al. 2000). Die transpolaren Transekte aus der Untersuchung von Vanreusel et al. (2000) liegen in permanent eisbedeckten Regionen des Arktischen Ozeans und sind damit durch einen stark reduzierten und sehr fleckenhaften Eintrag von organischem Material auf den Meeresboden gekennzeichnet (Soltwedel 1997a). Die Sedimente in der Untersuchung von Vanaverbeke et al. (1997a) sind ebenfalls durch einen geringen Eintrag von organischem Material geprägt, der CPE-Gehalt im Sediment liegt mit $1,07 \mu\text{g}/\text{cm}^3$ deutlich unter den relativ hohen CPE-Werten (durchschnittlich $10 \mu\text{g}/10 \text{cm}^3$) für die Sedimente im „Hausgarten“-Gebiet.

Der vergleichsweise hohe Anteil von organischem Material in den Sedimenten des „Hausgarten“-Gebietes hat möglicherweise maßgeblichen Einfluß auf die hohe Diversität der Nematoden-Gemeinschaft in diesem Gebiet.

Allerdings könnten auch methodische Unterschiede zwischen den Untersuchungen von Vanaverbeke et al. (1997a) bzw. Vanreusel et al. (2000) und der Beprobung des „Hausgarten“-Süd zu einer unterschiedlichen Einschätzung der Diversität der Nematoden-Gemeinschaften aus dem Arktischen Ozean geführt haben. Vanaverbeke et al. (1997a) und Vanreusel et al. (2000) wählen zufällig 100 (Vanreusel et al. 2000) bzw. 200 Nematoden (Vanaverbeke et al. 1997a) pro Probe aus und Vanaverbeke et al. (1997a) haben eine untere Siebgröße von 40 µm für die Beprobung verwendet. In der Untersuchung aus dem „Hausgarten“-Süd sind jeweils alle Nematoden einer Punktprobe bestimmt worden, und als untere Siebgröße wurde eine Maschenweite von 32 µm verwendet. Möglicherweise sind deshalb die Gattungen der Nematoden-Gemeinschaft in den Untersuchungen von Vanaverbeke et al. (1997a) und Vanreusel et al. (2000) nicht vollständig erfasst. Vanaverbeke et al. (1997a) dokumentieren an der Station in ~ 2000 m Wassertiefe 26 Gattungen und Vanreusel et al. (2000) in 2031 m bzw. 2200 m Wassertiefe jeweils 18 Gattungen, während im „Hausgarten“-Süd zwischen 54 - 64 Gattungen pro Sedimentkern identifiziert werden konnten.

Der hohe Artenreichtum innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft des „Hausgarten“-Süd-Gebietes (zwischen 36 und 63 Arten pro 100 Individuen) ist hauptsächlich durch Unterschiede zwischen den Gattungen verursacht und nicht durch eine hohe Artenvielfalt innerhalb der Gattungen. Insgesamt gibt es nur acht Gattungen, die durch mehr als zehn Arten repräsentiert werden.

Die Gattungen *Acantholaimus*, *Desmoscolex*, *Halalaimus* und *Tricoma* (je ≥ 20 Arten) sind durch die größte Anzahl Arten repräsentiert. Außerdem werden die Gattungen *Aegialolaimus*, *Campylaimus*, *Thalassomonhystera* und *Theristus* durch eine relativ hohe Anzahl Arten vertreten (je ≥ 10 Arten). Ähnliche taxonomische Zusammensetzung zeigen auch Nematoden-Gemeinschaften aus anderen Tiefseeregionen (Dinet & Vivier 1979, Thistle & Sherman 1985, Tietjen 1989, Soetaert et al. 1995).

Die artenreichen Gattungen sind in der Regel auch die dominanten Gattungen (vergl. auch Tietjen 1989). Offensichtlich gehört dieses Muster zu einer erfolgreichen Koexistenz vieler Individuen.

Die Arten der meisten Gattungen kommen zwar bevorzugt in den oberen Sedimentschichten vor, trotzdem scheinen die dominanten und damit artenreichen Gattungen gleichmäßiger über die verschiedenen Sedimentzentimeter verteilt zu sein als die weniger dominanten und damit artenarmen Gattungen. Die räumliche Trennung über die vertikale Ebene könnte dazu beitragen, die Koexistenz von nah miteinander verwandten Arten einer Gattung zu fördern.

Ein Vergleich der vertikalen Verteilungsmuster von *Thalassomonhystera* und *Acantholaimus* deutet eine weitere „Strategie“ an, die die Konkurrenz um Nahrungsressourcen nah verwandter Arten minimieren könnte. Innerhalb der Gattung *Thalassomonhystera* ist die Gestalt der Mundhöhle der einzelnen Arten sehr ähnlich (unbewaffnet, konisch geformt und einfach gestaltet, geringe Größenunterschiede zwischen den Arten) und es ist anzunehmen, dass alle *Thalassomonhystera*-Arten dieselben oder ähnliche Nahrungsressourcen nutzen.

Die Verteilung von *Thalassomonhystera* im Sediment entspricht dabei dem oben beschriebenen Muster, wobei größere Individuen eher in tieferen und kleinere Individuen in den oberen Sedimentschichten anzutreffen sind. Die Arten der Gattung *Acantholaimus* zeigen dagegen eine größere Variationsbreite der Mundhöhlenstruktur als die *Thalassomonhystera*-Arten. Die vielfältige Mundhöhlengestalt der *Acantholaimus*-Arten lässt auf ein relativ breites Nahrungsspektrum innerhalb dieser Gattung schließen (Soetaert et al. 1995). Die räumliche Trennung über die vertikale Ebene ist bei *Acantholaimus* weniger offensichtlich, und die meisten Arten scheinen die oberen beiden Sedimentzentimeter zu bevorzugen. Beobachtungen von Jensen (1988) und Soetaert et al. (1995) zeigen, dass die Fülle der verschiedenen Mundhöhlenformen bei Arten von *Acantholaimus* dazu beitragen können, die Koexistenz vielen Arten innerhalb dieser Gattung zu fördern.

Es scheinen sich zwei „Strategien“ der erfolgreichen Koexistenz zwischen nah verwandten Arten für einige Gattungen abzuzeichnen, die möglicherweise zur Erklärung der Koexistenz einer hohen Anzahl von Arten innerhalb kleinster Sedimentvolumina beitragen: räumliche Trennung in der vertikalen Ebene (wie z.B. bei *Cervonema*, *Halalaimus*, *Sabatieria*, *Thalassomonhystera* oder *Theristus*) und unterschiedliche Nutzung von Nahrungsressourcen aufgrund höherer morphologischer Variabilität der Mundhöhle (*Acantholaimus*).

Offensichtlich tragen aber auch andere Mechanismen zu der Koexistenz nah verwandter Arten bei, da die morphologisch und ökologisch sehr ähnlichen Arten der Gattungen *Desmoscolex* und *Tricoma* nahezu ausschließlich im obersten Sedimentzentimeter vorkommen.

Letztlich ist insbesondere für Nematoden aus Tiefsee-Sedimenten die Art der Ressourcennutzung praktisch unbekannt (Moens & Vincx 1997a, Jesús-Navarrete & Herrere-Gómez 2002) und es ist vorstellbar, dass die zur Verfügung stehenden Ressourcen diverser als die Gattungen sind und die räumliche Heterogenität im Sediment groß genug ist, um die Koexistenz auch nah verwandter Arten zu fördern.

4.3.3. Biomasseverteilung innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft

Ein Vergleich mit andern Untersuchungen aus dem Arktischen Ozean zeigt, dass im „Hausgarten“-Süd größere Nematoden vorkommen als z. B. in der Chukchi-See oder auf dem Lomonosov-Rücken (Vanreusel et al. 2000). Das durchschnittliche Gewicht pro Individuum aus dem „Hausgarten“-Süd entspricht dem höchsten mittleren Trockengewicht pro Nematode aus der Untersuchung von Vanreusel et al. (2002), die mit 0,08 µg Trockengewicht die höchsten Biomassewerte pro Individuum in der Chukchi-See finden. Die niedrigen Biomassewerte der Nematoden-Gemeinschaft stehen vermutlich im Zusammenhang mit den oligotrophen Bedingungen in der Chukchi-See (vergl. Vanreusel et al. 2000). Abgesehen von sehr großen Einzelindividuen (0,8 - 30 µg) aus den Gattungen *Eurystomina*, *Enoplus*, *Epacanthion*, *Enoploides*, *Enoplolaimus*, *Micoletzkyia*, *Richtersia* und *Trefusia* (überwiegend

Prädatoren sowie drei Partikelfresser) haben im „Hausgarten“-Süd ca. 7% der Individuen ein Trockengewicht zwischen 0,09 µg und 0,6 µg. Nematoden dieser Größenordnung sind im Untersuchungsgebiet von Vanreusel et al. (2000) lediglich als zwei Ausnahmen vom allgemeinen Größenspektrum am Lomonosov-Rücken dokumentiert. Qualität und Quantität des Nahrungsangebotes haben einen großen Einfluß auf die Größe von Nematoden (Soetaert et al. 2002). Im „Hausgarten“-Süd sind mit durchschnittlich 10 µg/cm³ (0-5 cm Sedimenttiefe) relativ hohe CPE-Werte gemessen worden. Das häufigere Vorkommen größerer Individuen als z.B. in der Untersuchung von Vanreusel et al. (2000) spiegelt also vermutlich eine höhere Nahrungsverfügbarkeit im Sediment des „Hausgarten“-Gebiets wider.

Im Allgemeinen nehmen in eutrophen Gebieten größere Organismen an Bedeutung zu, während in oligotrophen Gebieten kleinere Individuen dominieren (Thiel 1975b). In der Regel drückt sich das in einer Verschiebung des Größenspektrums in Richtung kleiner werdender Organismen mit zunehmender Wassertiefe aus (Pfannkuche & Soltwedel 1998, Flach et al. 1999, 2002, Galéron et al. 2000). Allerdings wird diese Größenverschiebung mit zunehmender Wassertiefe nicht immer beobachtet (Sibuet et al. 1989), und für bestimmte taxonomische Gruppen gibt es sowohl Untersuchungen, die diese Tendenz bestätigen (Soetaert & Heip 1989, Gage & Tyler 1991, Carney et al. 1983) oder einen gegenteiligen Trend beobachten (Rex & Etter 1998) als auch Untersuchungen, die keinerlei Größenverschiebungen feststellen (Flach et al. 1999). Die Abnahme der Organismengröße mit zunehmender Wassertiefe wird als Anpassung an nahrungslimitierte Bedingungen erklärt (Thiel 1978), da kleinere Organismen einen geringeren Grundumsatz haben und damit besser an den reduzierten Eintrag von Nahrung in größeren Wassertiefen angepasst sind (Soetaert & Heip 1995, Vanreusel et al. 1995a, Soltwedel et al. 1996, Sommer & Pfannkuche 2000, Brown et al. 2001). Im „Hausgarten“-Süd ist allerdings ein nicht unerheblicher Anteil der Individuen (ca. 7%) deutlich größer als die größten Nematoden, die Vanreusel et al. (2000) im Arktischen Ozean in ähnlichen Wassertiefen finden. Vergleichbar große Nematoden dokumentieren Soetaert et al. (2002) im Nordostatlantik in Wassertiefen zwischen 700 m und 1800 m und Vanhove et al. (2004) im Weddellmeer in Wassertiefen zwischen 750 m und 1000 m.

Insgesamt ist die durchschnittliche Individualgröße der Nematoden in den Sedimentkernen aus dem „Hausgarten“ zwar vergleichbar niedrig wie in anderen Untersuchungen aus ähnlichen Wassertiefen, aber es gibt durchaus größere Nematoden, wie sie auch in flacheren und damit weniger nahrungslimitierten Wassertiefen gefunden werden. Das deutet darauf hin, dass nicht unbedingt die Individualgröße der Nematoden mit zunehmender Wassertiefe abnimmt, sondern dass vielmehr verringerte Abundanzen großer Individuen für abnehmende Biomassewerte mit zunehmender Wassertiefe verantwortlich sind (vergl. Vanhove et al. 2004).

4.3.3.1. Horizontale Verteilung der Nematoden-Biomasse

Die Nematoden-Gemeinschaft dieser Untersuchung ist hauptsächlich von kleinen Individuen mit geringer Biomasse aus den Gattungen *Campylaimus*, *Leptolaimus*, *Microlaimus*, *Rhynchonema*, *Theristus* und vor allem *Thalassomonhystera* geprägt.

Der überwiegende Teil (ca. 93%) der Individuen im „Hausgarten“-Süd hat ein individuelles Trockengewicht zwischen 0,004 und 0,2 µg. Das relativ niedrige mittlere Trockengewicht innerhalb der dominanten Gattungen pro Individuum von 0,08 µg entspricht der durchschnittlichen Größe für Nematoden aus oligotrophen Tiefseeregionen (Rutgers van der Loeff & Lavaleye 1986, Tietjen 1989, Vanreusel et al. 1995a) und ist bis zu zehn Mal niedriger als bei Nematoden aus marinen Flachwasserbereichen mit schlickigem Sediment (Giere 1993). Eine grobe Kalkulation über die durchschnittliche individuelle Biomasse zeigt, dass der potentielle freie Raum, der jedem Nematoden im Sediment zur Verfügung steht, in einer Größenordnung von 0,07 - 0,1 ml Sediment liegt. Das ist um einige Zehnerpotenzen höher als der Raum, den ein Nematode in nährstoffreichen schlickigen Sedimenten besetzt (Jensen 1988). Damit stellt sich die Frage, wieviel Energie Tiefsee-Nematoden für die Nahrungs- oder Partnersuche verbrauchen. Über die Dynamik von Tiefsee-Nematoden ist praktisch nichts bekannt, aber Soetaert et al. (1991) berechnen für eine Nematoden-Gemeinschaft aus einem Tiefsee-Transekt im Mittelmeer einen durchschnittlichen Abstand zwischen einer Nematode und ihrem nächsten Nachbarn von 657 Körperlängen, was eine beeindruckend hohe Zahl ist. Für Organismen, die 500 µm lang sind, und das sind die wenigsten Nematoden in Tiefsee-Gebieten, geben Soetaert & Heip (1989) immerhin noch einen Abstand von 44 Körperlängen zwischen zwei Individuen an. Das deutet darauf hin, dass die Partnersuche bei Tiefsee-Nematoden mit hohen metabolischen Kosten verbunden ist, wenn die Individuen zufällig verteilt sind.

Die Einsparung von Energie wird als wesentlicher strukturierender Faktor für Meiofauna-Gemeinschaften aus der Tiefsee betrachtet (Soetaert et al. 1991) und könnte die geklumpten Verteilungsmuster (auf einer cm-Skala) von Tiefsee-Meiofauna (vergl. Eckman & Thistle 1988, Soetaert et al. 1991), insbesondere in Nematoden-Gemeinschaften, erklären.

4.3.3.2. Vertikalverteilung der Nematoden-Biomasse im Sediment

Die Nematoden in den unteren Sedimentzentimetern sind durchschnittlich größer als in den oberen Sedimentschichten. Das mittlere Individualgewicht verdoppelt sich fast von 0,06 µg im ersten Sedimentzentimeter bis auf 0,11 µg im untersten Sedimentzentimeter, wobei die größten Nematoden (zwischen 0,09 – 0,6 µg Trockengewicht) nicht unbedingt ausschließlich in den unteren beiden Sedimentzentimetern vorkommen. Die Abundanz kleiner Individuen mit geringer Biomasse nimmt allerdings mit zunehmender

Sedimenttiefe deutlich ab (ca. 80% aller Individuen bis 0,05 µg Trockengewicht kommen in den oberen beiden Sedimentzentimetern vor). Soetaert & Heip (1989) finden ebenfalls keine Tiefen-Präferenz großer Nematoden für bestimmte Sedimentschichten, dokumentieren aber auch eine Abnahme der Abundanz kleiner Individuen mit zunehmender Sedimenttiefe. Jensen (1983) unterscheidet in einer Untersuchung aus dem Sublittoral drei Sedimentschichten anhand der Größenverteilung von Nematoden: der oberste Zentimeter wird von kleinen Nematoden (0,42 µg Trockengewicht) und die mittlere Sedimentschicht (2-4 cm) von grossen Nematoden (0,73 – 1,05 µg Trockengewicht) dominiert, während unterhalb von 4 cm bis in 9 cm Sedimenttiefe auch wieder kleinere Nematoden vorkommen.

Vermutlich wird die Tiefenverteilung bestimmter Arten vornehmlich durch die biogeochemischen Eigenschaften des Sedimentes kontrolliert (Jensen 1981, 1987b, Platt & Lamshead 1985, Steyaert et al. 1999).

Nahrungsverfügbarkeit (Thiel 1983, Lamshead et al. 1995, Soetaert et al. 1997) in Kombination mit der Sauerstoffkonzentration im Sediment (Shirayama 1984, Vanreusel et al. 1995b) sowie die Sedimentstruktur oder zunehmende Störungen nahe der Sedimentoberfläche (Carman et al. 1987) sind dabei bestimmende Faktoren für die Vertikalverteilung von Nematoden im Sediment. Die Fähigkeit von Organismen, in verschiedene Sedimenttiefen vorzudringen, steht im Zusammenhang mit ihrer Mobilität und Größe (Wheatcroft et al. 1990). Das Porositätsprofil aus dem „Hausgarten“-Gebiet zeigt eine zunehmende Verfestigung des Sedimentes zwischen dem 2. und 5. Sedimentzentimeter (vergl. Kapitel 2.3.1.) Die zunehmende Verdichtung des Sediments in den unteren Schichten beeinflusst die Fähigkeit der Nematoden, durch das Sediment zu gleiten (Soetaert et al. 2002). Das könnte eine verringerte Abundanz kleiner Nematoden in den unteren Sedimentschichten zur Folge haben, da durch die Verdichtung des Sediments ihr Aktionsradius eingeschränkt wird. Größere Nematoden können sich auch in tieferen Sedimentschichten grabend fortbewegen. In der Regel ist die Verteilung großer Nematoden in oligotrophen Tiefsee-Sedimenten aufgrund ihrer verringerten Kapazität, suboxischen Bedingungen zu widerstehen, auf die oberen Sedimentschichten beschränkt.

Das Sediment im „Hausgarten“-Gebiet ist bis in tiefe Schichten mit Sauerstoff angereichert (in 5 cm Tiefe noch > 67 µmol O₂/l; vergl. Kapitel 3.1.2.). Das könnte es auch größeren Nematoden ermöglichen, in tiefere Sedimentschichten vorzudringen.

Bei der Betrachtung der Vertikalverteilung der Nematoden-Biomasse kann allerdings auch die Möglichkeit eines Probennahme-Artefakts nicht ausgeschlossen werden. Zwischen der Entnahme der Sedimentkerne am Meersboden und der Beprobung der Kerne an Bord vergeht in der Regel einige Zeit (ein „VICTOR“-Tauchgang kann bis zu 24 Stunden dauern). Es ist denkbar, dass vorwiegend die größeren Nematoden, die einen größeren Aktionsradius besitzen, in diesem Zeitraum als Fluchtreaktion verstärkt in tiefere Sedimentschichten abwandern (vergl. Soetaert & Heip 1989).

Letztlich bleiben die bestimmenden Faktoren für die Tiefen-Präferenz einzelner Nematoden-Arten weiterhin unklar, da es kaum autökologische Informationen zu frei lebenden Nematoden gibt.

4.3.4. Trophische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft

Wie in den meisten Untersuchungen aus Tiefsee-Gebieten ist die trophische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten“-Süd relativ einfach (Tietjen 1984, Rutgers van der Loeff & Lavaleye 1986, Jensen 1988, Soetaert & Heip 1995 und Zitate darin, Vanaverbeke et al. 1997a, Vanreusel et al. 2000 und Danovaro & Gambi 2002). Die Nematoden-Gemeinschaft besteht hauptsächlich aus Individuen ohne Zähne (Partikelfresser) oder mit kleinen Zähnen (Aufwuchsfresser). Partikelfresser (selektive & nicht-selektive) sind die dominante Komponente (70%) und stellen zusammen mit den Aufwuchsfressern 97% aller Individuen in den Sedimentkernen dieser Untersuchung. Prädatoren und Omnivore sind mit 3% Anteil an der Nematoden-Gemeinschaft nur in geringer Dichte repräsentiert (Abb. 4.4).

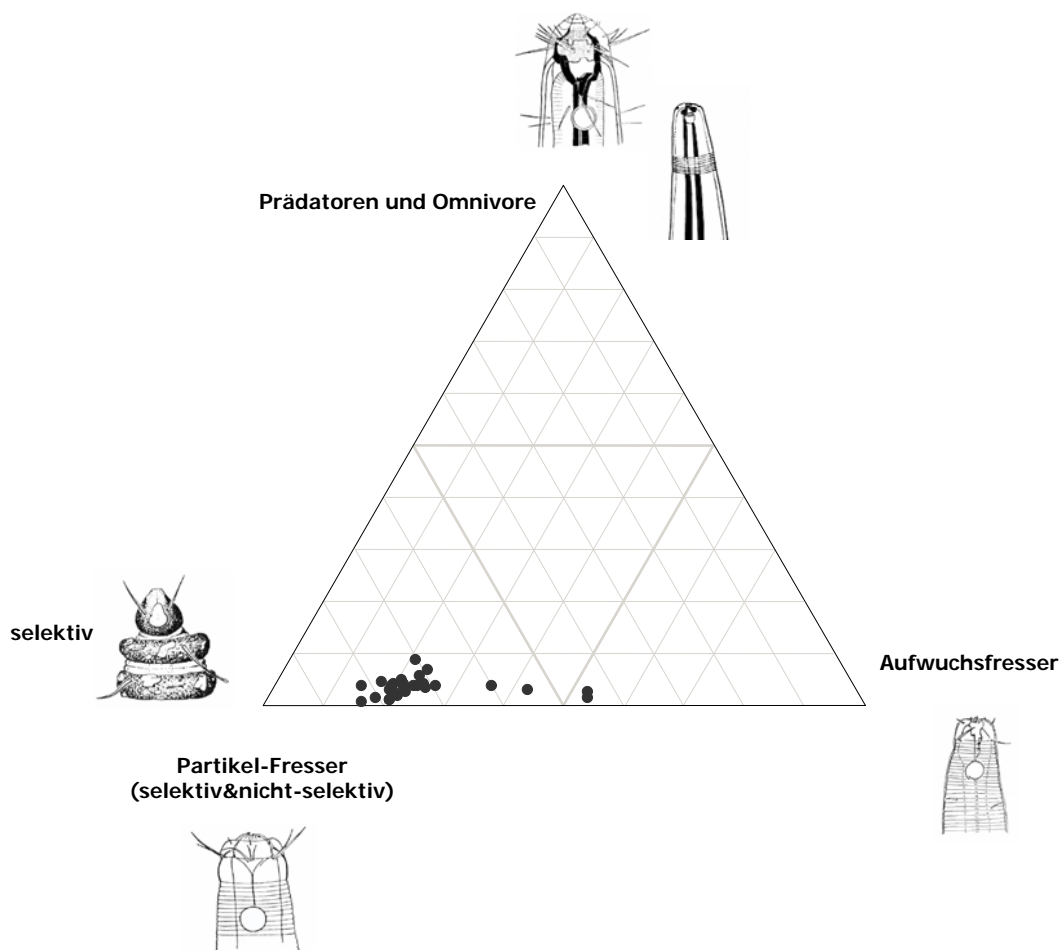


Abb. 4.4: Ternär-Diagramm für die prozentualen Anteile der Fraßtypen im Untersuchungsgebiet (Ind./10 cm² in 0-5 cm Sedimenttiefe pro Punktprobe ●).

Verschiedene Autoren haben die Beziehung zwischen Sedimentstruktur, Nahrungsquantität sowie -qualität und der trophischen Struktur von Nematoden-Gemeinschaften untersucht (Wieser 1953, Tietjen 1969, Warwick & Buchanan 1970, Boucher 1972, Danovaro & Gambi 2002 und Zitate darin). In der Regel sind Aufwuchsfresser in sandigen Substraten dominant, (nicht-selektive) Partikelfresser charakterisieren feine Sedimente, und Prädatoren und Omnivore sind in beiden Systemen die am wenigsten abundante Komponente, kommen aber häufiger in grobkörnigeren Sedimenten vor (Jensen 1987b, Danovaro & Gambi 2002). Die Dominanz von Partikelfressern in den siltig-tonigen Sedimenten der Kontroll- und Schwammkerne im „Hausgarten“-Süd korrespondiert mit den Ergebnissen anderer Untersuchungen, die den Zusammenhang von trophischer Struktur und Sedimentcharakteristika bei Nematoden beschreiben (vergl. Danovaro & Gambi 2002). Der Anteil der Aufwuchsfresser in den einzelnen Sedimentkernen scheint auch im „Hausgarten“-Süd in Beziehung zum Sandanteil im Sediment zu stehen und ist in dem Kernpaar HG6&HG7 am höchsten, dessen Sediment auch den größten Sandanteil aufweist (vergl. Kapitel 3.1.1. und Kapitel 3.6.1.1., Abb. 3.26a).

Die hohen CPE-Werte im „Hausgarten“-Süd implizieren einen hohen Eintrag von Phytodetritus in das Sediment. Die Zusammensetzung und physikalischen Charakteristika von Phytodetritus sind jahreszeitlich abhängig und reflektieren die geographische Lage und Prozesse am Meeresboden (Gooday 2002). In der Regel enthalten Phytodetritus-Aggregate aber frisches Phytoplankton, Cyanobakterien und chloroplastische Pigmente (Thiel et al. 1989, Smith et al. 1996). Die trophische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft deutet darauf hin, dass diese Nahrungsquelle auch im „Hausgarten“-Süd vor allem von Partikelfressern genutzt wird.

Jensen (1987b, 1988) vermutet, dass sich Aufwuchsfresser hauptsächlich von Bakterien, Pilzen und einzelligen Algen ernähren. Als Hauptnahrungsquelle von Aufwuchsfressern aus dem Flachwasser werden Diatomeen angegeben (Giere 1993 und Zitate darin). Es ist bekannt, dass sedimentierende Aggregate in hohen Breiten der nördlichen und vor allem südlichen Hemisphäre einen hohen Anteil Diatomeen enthalten können (Bodungen et al. 1986, 1995, Graf et al. 1987). Trotzdem steht diese Nahrungsquelle Aufwuchsfressern in der Tiefsee nicht in dem Maße zur Verfügung wie im Flachwasser. Bakterien sind deswegen in der Tiefsee eine wichtige Nahrungsquelle sowohl für Partikel- als auch für Aufwuchsfresser (Jensen 1987, 1988, Soetaert & Heip 1995, Vanaverbeke et al. 1997a).

In der Regel ist die Reaktion der Metazoen-Meiofauna auf den Eintrag von Phytodetritus weniger direkt und offensichtlich als von Bakterien und Protozoen, deren Populationen häufig die stärkste und schnellste Reaktion auf den Eintrag organischen Materials zeigen (Soltwedel 2000, Gooday 2002 und Zitate darin).

Die Dominanz von bakterivoren-detritivoren Nematoden im „Hausgarten“-Süd, wie sie auch von Vanaverbeke et al. (1997a) und Vanreusel et al. (2000) in der Arktis gefunden wurde, bestätigt die wichtige Rolle von Bakterien im meiobenthischen Nahrungsnetz, vor allem im Vergleich zu Untersuchungen aus der Antarktis, in denen Aufwuchsfresser dominant sind (Vanhove et al. 1999 und Zitate darin).

Viele dieser bakteriovoren Nematoden sezernieren Schleim, um organisches Material einzufangen, das ein geeignetes Substrat für mikrobielles Wachstum darstellt und möglicherweise von Bakterien abgeweidet wird (Riemann & Schrage 1978, Jensen 1987b, vergl. aber auch Riemann & Helmke 2002). Nematoden aus Tiefseegebieten, in denen die Sedimente nur wenig organisches Material enthalten, scheinen in der Lage zu sein, „mikrobielle Gärten“ zu bilden und damit das Nahrungsangebot im Sediment zu verbessern (vergl. Soetaert & Heip 1995, Vanaverbeke et al. 1997a). Mit Bakterien bedeckte Nematoden sind aus Tiefsee-Regionen des Mittelmeers (Soetaert & Heip 1995) und des Pazifik (Renaud-Mornant & Gourbault 1990) dokumentiert. Nematoden mit epizoischen Bakterien kommen im „Hausgarten“-Süd in den Gattungen *Leptonemella* und *Megadesmolaimus* vor. Es ist allerdings nicht klar, inwieweit dies bei *Megadesmolaimus* im Zusammenhang mit der Fähigkeit steht, „mikrobielle Gärten“ zu bilden, da Soetaert & Heip (1995) und Renaud-Mornant & Gourbault (1990) für diese Gattung keine ähnlichen Beobachtungen erwähnen. Für *Leptonemella*-Arten aus dem Flachwasser dagegen sind ectosymbiontische Bakterien gut dokumentiert (Riemann et al. 2003).

Tietjen (1984, 1989), Jensen (1988) und Vanhove et al. (1999) finden außerdem eine Korrelation zwischen Aufwuchsfressern und der Deposition von planktischen Foraminiferen. Eine ähnliche Korrelation zwischen der Dichte von Aufwuchsfressern und der Foraminiferen-Dichte konnte in den Sedimentkernen des „Hausgarten“-Süd nicht festgestellt werden und es gibt in dieser Untersuchung keinen Hinweis darauf, dass Aufwuchsfresser Protozoen als Nahrungsquelle nutzen können.

Soetaert & Heip (1995) zeigen, dass ein qualitativ hohes Nahrungsangebot zu einem Anstieg der trophischen Diversität von Tiefsee-Gemeinschaften führt. Die Gruppe der Prädatoren und Omnivoren kommt in solchen Nematoden-Gemeinschaften in relativ hoher Abundanz vor (mit einem Anteil von ca. 20%). In der Nematoden-Gemeinschaft dieser Untersuchung ist der Anteil der Prädatoren und Omnivoren mit 3% deutlich niedriger (vergl. Abb. 4.4). Vanaverbeke et al. (1997a) finden im Laptevmeer räuberische lebende Nematoden in ähnlich geringer Dichte. Vanaverbeke et al. (1997a) vermuten ebenfalls einen Zusammenhang zwischen einem qualitativ geringen Nahrungsangebot und der trophischen Struktur der Nematoden-Gemeinschaft. Lebendbeobachtungen an ästuarinen Nematoden von Moens & Vincx (1997a) zeigen, dass Vertreter der Familien Oncholaimidae und Encheliidae sich nicht nur räuberisch von Nematoden und anderen Meiofauna-Organismen, sondern auch von Aas ernähren, was auch in anderen Untersuchungen aus dem Flachwasser beschrieben wird (vergl. Moens & Vincx 1997a und Zitate darin). Nematoden aus diesen Familien kommen im „Hausgarten“-Süd und in

verschiedenen anderen Tiefsee-Regionen nur in wenigen Einzelexemplaren vor (Tietjen 1984, Jensen 1988, Renaud-Mornant & Goubault 1990, Soetaert et al. 1991). Jensen (1988) und Soetaert & Heip (1995) vermuten, dass das geringe Vorkommen von aasfressenden Nematoden in der Tiefsee im Zusammenhang mit dem Mangel an frisch gestorbenen Organismen steht.

In welcher Form Tiefsee-Nematoden verschiedene Nahrungsquellen tatsächlich nutzen können und damit ihre Rolle im Nahrungsnetz der Tiefsee-Sedimente bleibt unklar, da es keine entsprechenden Lebendbeobachtungen von Tiefsee-Nematoden gibt. Die wenigen Experimente zum Fraßverhalten von Nematoden stammen überwiegend aus dem Flachwasser (vergl. Tietjen 1976, Moens & Vincx 1997a, Moens et al. 1999a&c&d, Moens et al. 2000), und es ist fraglich, ob diese Beobachtungen auf Tiefsee-Nematoden übertragbar sind. Beobachtungen von Moens & Vincx (1997a) aus dem Flachwasser zeigen allerdings, dass die meisten Nematoden opportunistische Nahrungssuchende sind, deren Fraßstrategie sich mit der zur Verfügung stehenden Nahrung ändert.

Auch wenn die verschiedenen Fraßtypen innerhalb einer Nematoden-Gemeinschaft bestimmte Nahrungspräferenzen zeigen, scheint es nahe liegend, dass dieses opportunistische Fraßverhalten für Nematoden in den nahrungslimitierten Sedimenten der Tiefsee in besonderem Maße zutrifft.

4.3.5. Reproduktions-Index

Der Reproduktions-Index für Nematoden (*Maturity Index*, MI) wurde von Bongers (1990) als Mittel zur Determination von Störungen in marinen und terrestrischen Biotopen eingeführt. Bei der Betrachtung von Nematoden-Gemeinschaften entlang von Umweltgradienten bietet der Reproduktions-Index dabei ökologische Informationen, die Diversitäts-Indices nicht transportieren (Neilson et al. 1996). Bisher haben sich nur wenige Untersuchungen mit der Wirkung von Umweltbedingungen auf den Reproduktions-Index von Nematoden-Gemeinschaften aus Tiefseegebieten beschäftigt (vergl. Bongers et al. 1991, Vanhove et al. 1999, Gambi et al. 2003, Vanhove et al. 2004).

Der MI-Wert (2,58) für die Nematoden-Gemeinschaft dieser Untersuchung ist höher als die Werte für Nematoden-Gemeinschaften aus anderen Regionen des Arktischen Ozeans bei vergleichbaren Wassertiefen (zwischen 1935 m und 2200 m Wassertiefe, berechnet aus den prozentualen Angaben der dominanten Gattungen von Vanaverbeke et al. 1997a und Vanreusel et al. 2000).

Der Reproduktions-Index für diese Gemeinschaften aus dem Laptevmeer und der Chukchi-See hat Werte zwischen 2,0 und 2,3. Allerdings liegen die MI-Werte für die „Hausgarten“-Gemeinschaft in dem Bereich, den Gambi et al. (2003) für Nematoden-Gemeinschaften aus abyssalen bis in hadale Tiefen des West-Pazifiks angeben (2,4 - 2,7).

Unter der Annahme, dass die Einteilung von Nematoden-Gattungen in „colonisers“ vs. „persisters“ (*sensu* Bongers & Ferris 1999) auch auf

Tiefsee-Gemeinschaften übertragbar ist, zeigen die niedrigeren MI-Werte der Untersuchungen von Vanaverbeke et al. (1997a) und Vanreusel et al. (2000), dass die arktischen Nematoden-Gemeinschaft aus dem zentralen Arktischen Ozean stärker von opportunistischen Gattungen („coloniser“) geprägt sind als im „Hausgarten“-Süd. Das höhere mittlere Individual-Gewicht innerhalb der Gemeinschaft im „Hausgarten“-Süd im Vergleich zu den mittleren Individuengewichten aus der Untersuchung von Vanreusel et al. (2000) scheint diese Einschätzung zu bestätigen (Vanaverbeke et al. 1997a geben keine Biomasse-Daten an). Von opportunistischen Gattungen *sensu* Bongers et al. (1991) ist bekannt, dass die durchschnittliche Individuengröße kleiner ist als in den „persisters“-Gattungen mit höheren cp-Werten.

Ein Vergleich mit den MI-Werten, die Bongers et al. (1991) für Tiefseefauna-Gemeinschaften aus dem West-Atlantik in 2200 m – 8400 m Wassertiefe (zwischen 2,80 – 2,93; aus Daten von Tietjen 1989) ermittelt haben, zeigt allerdings, dass die Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten“-Süd stärker von opportunistischen Gattungen geprägt ist.

Der relativ hohe Anteil opportunistischer Gattungen in allen Untersuchungen ist mehr oder weniger auf die Dominanz nicht-selektiver Partikelfresser zurückzuführen (Fraßtyp IB, in der Hauptsache Monhysteridae).

Bongers et al. (1991) und Lamshead (1986) finden übereinstimmend niedrigste durchschnittliche MI-Werte für nicht-selektive Partikelfresser von 2,1 bzw. 2,5. Für alle anderen Fraßtypen liegen die MI-Werte höher. Der durchschnittliche MI für selektive Partikelfresser (IA) wird von Bongers et al. (1991) mit 3,7 und für Aufwuchsfresser (IIA) sowie Prädatoren und Omnivore (IIB) mit 3,0 angegeben. Lamshead (1986) beobachtet einen ähnlichen Trend: 3,2 (IA), 2,6 (IIA) und 2,7 (IIB).

Nematoden aus opportunistischen Gattungen (normalerweise mit kurzer Generationsdauer und hohem Kolonisationspotential) sind toleranter gegenüber Umweltveränderungen (Bongers et al. 1991), und die höheren MI-Wert könnten darauf hindeuten, dass die untersuchten Sedimente im „Hausgarten“-Süd für Nematoden weniger stabile Umweltbedingungen bieten als die Sedimente im West-Atlantik aus der Untersuchung von Tietjen (1989). Im Vergleich dazu scheinen die Umweltbedingungen in den permanent eisbedeckten bzw. extrem oligotrophen Sedimenten des zentralen Arktischen Ozeans (vergl. Vanaverbeke et al. 1997a, Vanreusel et al. 2000) für Nematoden allerdings noch variabler oder weniger voraussehbar zu sein, da hier der Anteil opportunistischer Gattungen deutlich höher ist.

Ein Grund für das relativ häufige Vorkommen opportunistischer Gattungen in den Tiefsee Sedimenten des Arktischen Ozeans könnte der gepulste Nahrungseintrag in Form von Phytodetritus aus der euphotischen Zone (vergl. Rice & Lamshead 1992, Gooday 2002) oder räumlich fleckenhaft absinkenden Kadavern sein (vergl. Bongers et al. 1991).

Bongers et al. (1991) zeigen, dass der Anstieg von Sedimentationsraten organischen Materials zu einem Anstieg des MI-Wertes für Nematoden-Gemeinschaften führt. Außerdem werden vor allem opportunistische Nematoden-Arten („colonisers“) von beköderten Substraten angezogen und ihre Individuendichte nimmt in der Umgebung von

verwesenden Kadavern stärker zu als die Individuendichte von Gattungen mit höheren cp-Werten („persisters“, vergl. Bongers et al. 1991).

Auch oder gerade unter Tiefsee-Bedingungen scheinen Lebensspuren (Kriech- und Fraßspuren) vor allem von Makrofauna-Organismen ökologische Nischen vor allem für opportunistische Arten bzw. Gattungen der Nematodenfauna (r -Strategen nach Bongers et al. 1991) zu bieten. Bongers et al. (1991) zeigen, dass Störung (wie sie in Form von Bioturbation z.B. durch Makrofauna-Organismen auftritt) und der Anstieg von Sedimentationsraten zu einer Verringerung des MI-Wertes führen. Unter der Annahme, dass ein Biotop mit stabilen Umweltbedingungen durch Arten mit enger ökologischer Nische charakterisiert ist, werden Störungen vor allem die sensibelsten Arten beeinflussen, und die Nischen der nachteilig beeinflussten Arten werden frei und/oder von weniger spezialisierten Arten oder Arten mit höherem Reproduktionspotential gefüllt; was zu einer Verringerung des MI-Wertes führt. Andererseits begünstigt auch ein Anstieg des Nahrungseintrags sich schnell reproduzierende Arten, resultiert also auch in einem verringerten MI-Wert (Bongers et al. 1991).

Dieses Ergebnis scheint im Widerspruch zu dem niedrigeren MI-Wert aus den Untersuchungen von Vanaverbeke et al. (1997a) und Vanreusel et al. (2000) für Nematoden-Gemeinschaften aus extrem oligotrophen Sedimenten zu stehen. Die untersuchten Sedimente im „Hausgarten“-Süd sind durch einen deutlich höheren Nahrungseintrag gekennzeichnet, aber die Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen hat höhere MI-Werte als die Nematoden-Gemeinschaften aus dem Laptevmeer und der Chukchi-See.

Im Zuge eines Besiedlungsprozesses nach einer Störung schließen sich aber Arten opportunistischer Gattungen („colonisers“ mit niedrigem cp-Wert) und Arten, die stärker spezialisiert („persisters“ mit einem hohen cp-Wert) nicht aus, solange der Nahrungseintrag hoch genug ist (vergl. Bongers et al. 1991).

Möglicherweise ist der Nahrungseintrag im „Hausgarten“-Süd hoch genug, um beiden Lebensformen eine Existenz zu ermöglichen.

Dagegen sind die Bedingungen in den oligotrophen Sedimenten aus dem zentralen Arktischen Ozean so „extrem“, dass Arten mit einer engen Nische („persisters“) dort nur begrenzt vorkommen und Arten überwiegen, die ein breiteres Spektrum von Umweltbedingungen tolerieren können.

Der relativ niedrige MI-Index könnte ein charakteristisches Merkmal von Tiefsee-Gemeinschaften sein, der die extremen Bedingungen in diesem Lebensraum widerspiegelt.

4.3.6. Indikatorgattungen

Bei dem Versuch, Indikatorgattungen für die Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontrollkernen und um die Schwämme herum zu beschreiben, stellt sich zunächst die Frage, auf welchen Effekt die Indikatoren hinweisen sollen. In diesem Zusammenhang wird vorausgesetzt, dass der Schwamm als biogene Struktur eine höhere Variabilität der räumlichen, taxonomischen und funktionellen Gemeinschaftsstruktur bewirkt.

Die Nematoden-Gattungen wurden also zunächst dahingehend betrachtet, ob sie auf homogene (Kontrollkerne) oder heterogene Umwelt-Bedingungen (Schwammkerne) hinweisen.

Arten oder auch Gattungen, die Indikatoren für eine gradientenbildende biogene Struktur darstellen, sollten in räumlichen und zeitlichen Skalen der Struktur entsprechen (Thistle 2003b). Zielarten mit einem Wirkungsbereich („ambits“ *sensu* Lloyd 1967) auf dieser Skala und einer Generationszeit, die kürzer als die Beständigkeit der Struktur ist, sollten in der Lage sein, ihr gesamtes Leben in der durch die Struktur verursachten Biotop-Heterogenität zu verbringen.

Es gibt keine Informationen über die Lebensdauer der Schwämme *Radiella sol* oder *Tentorium semisuberites*. Beide Arten haben eine geographisch und bathymetrisch weite Verbreitung und variieren in Größe und Populationsstruktur in Abhängigkeit von den lokalen ökologischen Bedingungen. Es ist also wahrscheinlich, dass Tiere mit einer Höhe von 3 cm aus einem bestimmten Gebiet das selbe Alter haben, wie Individuen mit 1 cm Höhe aus einem Gebiet mit ungünstigeren ökologischen Bedingungen (Tendal, pers. Mitteilung). Nach einer Einschätzung von Tendal (pers. Mitteilung) sind Individuen in der Größe, wie sie im „Hausgarten“-Süd beprobt wurden, vermutlich mehrere 10 Jahre alt oder sogar wesentlich älter.

Die Generationszeit von Nematoden umfasst unterschiedliche Zeitspannen und kann je nach Art von wenigen Tagen bis zu fast zwei Jahren betragen (Heip et al. 1985 und Zitate darin für Flachwasser-Nematoden), für die Lebensdauer ist sogar eine Spanne von 855 Tagen für *Halichoanolaimus robustus* dokumentiert. Das Leben der meisten Nematoden spielt sich aber in der Regel innerhalb einer Zeitspanne von wenigen Wochen oder Monaten ab (vergl. Heip et al. 1985).

Es scheint legitim, einen Effekt des Schwamms auf die Nematoden-Gemeinschaften in den Kontrollkernen und um die Schwämme herum anhand von Indikatorgattungen zu untersuchen.

Entscheidend für die Beurteilung eines Effektes der biogenen Struktur Schwamm anhand von Indikatorgattungen sind die ökologischen und biologischen Eigenschaften der Gattungen; die taxonomischen Unterschiede sind nur soweit interessant, wie sie Auswirkungen auf die Ökologie und/oder Biologie der Gattungen haben.

Quadricoma (Abb. 4.5a) wurde als Indikatorgattung für die Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontrollkernen und *Paramonhystera* (Abb. 4.5b) für die Gemeinschaft um die Schwämme identifiziert. *Quadricoma*

kommt auch in den Schwammkernen vor, aber ca. 70% aller Individuen wurden in den Kontrollkernen gefunden. *Paramonhystera* dagegen kommt nahezu ausschließlich in den Schwammkernen vor ($\sim 90\%$) und ist dort, abgesehen von zwei Einzelindividuen, auch nur durch eine einzige Art repräsentiert. Das zeigt besonders deutlich, dass die Habitat-Bedingungen um die Schwämme den ökologischen Ansprüchen der Gattung *Paramonhystera* eher entsprechen als in den Kontrollkernen. Möglicherweise ist dies ein Hinweis auf bestimmte Nahrungsressourcen in der Umgebung der Schwämme, die *Paramonhystera* bevorzugt nutzt.

Die Verteilung von *Quadricoma* in den Sedimentkernen zeigt keine so eindeutige Habitat-„Präferenz“ (für eine homogene Sedimentoberfläche) wie die Verteilungsmuster von *Paramonhystera* (für eine heterogene Sedimentoberfläche).

Paramonhystera und *Quadricoma* sind zwar beide Partikelfresser, aber *Quadricoma* ist ein selektiver Partikelfresser mit kleiner Mundhöhle, der sich von Nahrungspartikeln in Bakterien-Größe ernährt. *Paramonhystera* ist ein nicht-selektiver Partikelfresser mit einem größeren Nahrungsspektrum, da er auch größere Nahrungspartikel bewältigen kann. Die vielfältigeren Möglichkeiten für *Paramonhystera*, Nahrungsquellen zu nutzen, könnte eine höhere Diversität der Nahrungsressourcen um den Schwamm herum widerspiegeln. Die Deposition von organischem Material aktiviert remineralisierende Bakterien, die als Nahrungsquelle sowohl für selektive als auch für nicht-selektive Partikelfresser dienen (Moens & Vincx 1997a). Untersuchungen von Ólafsson & Elmgren (1997) und Vanaverbeke et al. (2004) zeigen, dass selektive Partikelfresser Bakterien stärker als Nahrungsquelle nutzen als Detritus. Die Filtrationsleistung der Schwämme und ihre Wirkung als passives Strömungshindernis führen in der Umgebung der Schwämme zu einer erhöhten Deposition von organischen Partikeln (vergl. Witte 1995, Eckman et al. 1981, Luckenbach 1986). Das könnte zur Folge haben, dass es in der Umgebung der Schwämme sowohl zu einem Anstieg von lebenden (Bakterien) als auch von unbelebten (Detritus) Nahrungsquellen kommt, die nicht-selektive Partikelfresser erschöpfender nutzen können, als selektive Partikelfresser.

Die Gattung *Quadricoma* aus den Kontrollkernen gehört mit einem cp-Wert von 4 zu der Gruppe konservativer Besiedler („persisters“), während die Indikatorgattung aus den Schwammkernen ein genereller Opportunist („coloniser“) ist. Die Produktivitäts-Charakteristika genereller Opportunisten sind weniger ausgeprägt als in der Gruppe der extremen Opportunisten (cp-Wert 1), und generelle Opportunisten deuten im Gegensatz zu extremen Opportunisten eher auf „Stress“ als auf einen erhöhten Nährstoffeintrag hin (Bongers & Ferris 1999). Trotzdem steigt die Individuendichte opportunistischer Nematoden-Arten in Habitaten mit einer Anreicherung von organischem Material, auch als Reaktion auf die verstärkte mikrobielle Aktivität, schneller an als die Individuendichte konservativer Besiedler (Bongers & Ferris 1999).

Arten bzw. Gattungen in verschiedenen cp-Gruppen unterscheiden sich in ihrer ökologischen Amplitude und generelle Opportunisten, wie die Indikatorgattung für die Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen deuten auf eine Gemeinschaft, die ausgeprägte Besiedlungsfähigkeiten und eine hohe Toleranz

gegenüber Störungen hat. Im Gegensatz dazu deutet der hohe cp-Wert von 4 für die Indikatorgattungen aus den Kontrollkernen darauf hin, dass das Sediment in den Kontrollkernen stabilere (im Sinne von homogen) Umweltbedingungen für die Nematoden-Gemeinschaft bietet.

Es gibt in dieser Untersuchung einige Gattungen, die ausschließlich in den Kontroll- bzw. Schwammkernen vorkommen. Diese Gattungen wurden zwar als Indikatorgattungen nicht in Betracht gezogen, da die meisten nur durch einzelne Individuen vertreten sind (vergl. Kapitel 3.3.4.), es zeigt sich aber eine Tendenz, dass die Gattungen, die nur im Schwamm-Nähe vorkommen, niedrigere cp-Werte haben als jene, die ausschließlich in den Kontrollsedimenten gefunden wurden. Fast alle Gattungen aus den Schwammkernen haben einen cp-Wert von 2, und keine Gattung hat einen höheren cp-Wert als 4. In den Kontrollkernen hingegen haben die Gattungen fast alle cp-Werte von 3 oder 4, eine Gattung (*Enoplus*) hat sogar einen cp-Wert von 5.

Diese Tendenz scheint die Vermutung zu bestätigen, dass die Habitat-Eigenschaften um die Schwämme eher opportunistische Gattungen begünstigen, während die Nematoden-Gemeinschaft in den Kontrollkernen eher durch konservative Gattungen mit einer niedrigeren ökologischen Amplitude beschrieben wird.

Ein weiterer ökologisch relevanter Unterschied zwischen den Indikatorgattungen der Kontroll- und Schwammkerne ist die Körperform. Der Körperformtyp von *Paramonhystera* repräsentiert eine schlanke Körperform, während die Indikatorgattung aus den Kontrollkernen Nematoden mit einer plumpen, gedrunenen Körperform repräsentiert (Abb. 4.5).

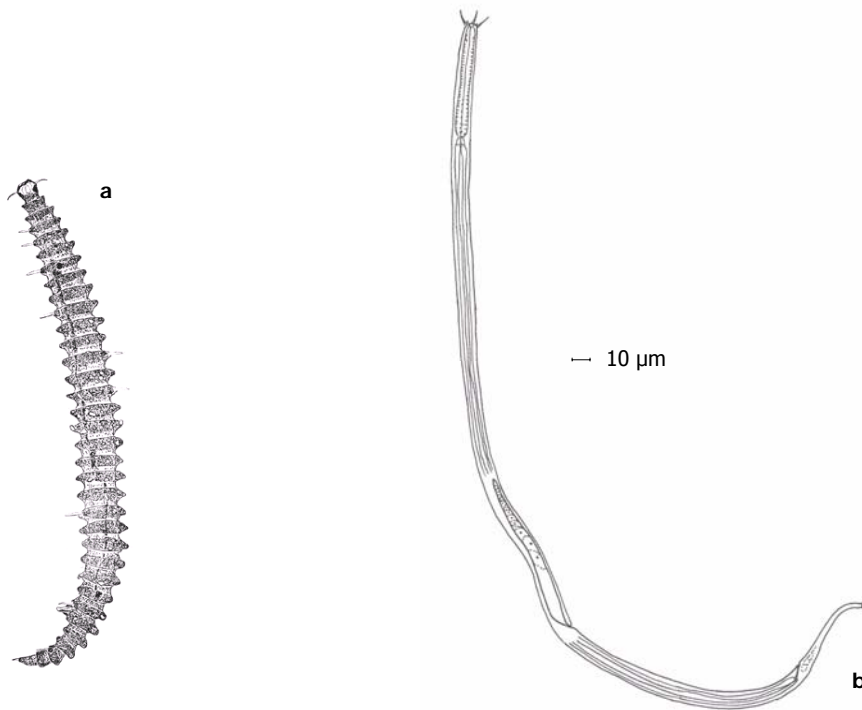


Abb. 4.5: Vertreter der Gattungen *Quadricoma* (a) und *Paramonhystera* (b) als Beispiele für die Indikator-Gattungen aus den Kontroll (a)- und Schwammkernen (b). Zeichnung Gustavo Fonseca.

Die Schwämme bewirken als passives Strömungshindernis auch eine Destabilisierung des Sediments (Witte 1995) und es ist anzunehmen, dass sich dieser Effekt am stärksten in der obersten Sedimentschicht auswirkt. Die Korngrößenanalyse zeigt, dass das Sediment in den Kontrollen im oberen Zentimeter eine feinere Körnung aufweist (Feinsilt) als in den Schwammproben. In den Schwammkernen ist vor allem die zentrale Punktprobe in der obersten Sedimentschicht durch gröberes Sediment charakterisiert (sehr grober bis grober Silt).

Beide Indikatorgattungen kommen fast ausschließlich im obersten Sedimentzentimeter vor, und die unterschiedlichen Körperformen, die für *Paramonhystera* eine interstitielle und für *Quadricoma* eine grabende Lebensweise andeuten, könnten einen Effekt des Schwamms auf die Sedimentstruktur widerspiegeln. Die gröbere Sedimentstruktur in der oberen Sedimentschicht in den Schwammkernen ermöglicht es *Paramonhystera*, sich im Sandlückensystem zwischen den Sedimentkörnern fortzubewegen. In feineren Sedimenten ist der Raum zwischen einzelnen Sedimentpartikeln häufig zu begrenzt, um kleinen Nematoden mit interstitieller Lebensweise die Fortbewegung zu ermöglichen, da sie in der Regel nicht in der Lage sind, Sedimentkörner zu bewegen. Nematoden mit grabender Lebensweise wie *Quadricoma* sind auch in feineren Sedimenten relativ mobil, da sie

Sedimentpartikel bewegen können und labile oder dauerhafter bestehende „Gänge“ graben.

Die als Indikatoren identifizierten Gattungen für die Gemeinschaften aus den Kontroll- und Schwammkernen zeigen verschiedene ökologische Eigenschaften. Die damit verbundenen ökologischen Ansprüche könnten hinweisgebend auf unterschiedliche Umwelteigenschaften der Sedimente um die Schwämme bzw. der Kontrollsedimente sein. Aus der kleinskaligen „Sicht“ von Nematoden wirkt die biogene Struktur „Schwamm“ offenbar als Gradientenbilder.

4.4. Koexistenz unter homogenen und heterogenen Umweltbedingungen

Die Abundanz- und Dominanzmuster der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen werden durch verschiedene Mechanismen verursacht, die durch intra- und interspezifische Wechselwirkungen zu einer Koexistenz der Individuen und Arten führen. In der theoretischen Ökologie beschäftigt sich eine Vielzahl von Modellen und Theorien mit räumlichen Verteilungsmustern von Arten (z.B. Levins & Culver 1971, Levin 1974, Hastings 1980, Nee & May 1992, Tilman et al. 1994, Loreau & Mouquet 1999, Amaresekare & Nisbet 2001, Yu & Wilson 2001). Eine detaillierte Betrachtung der zahlreichen Mechanismen, die bei intra- und interspezifischer Koexistenz von Arten wirksam werden, ist weder im Rahmen dieser Arbeit möglich, noch Thema dieser Untersuchung. Daher werden für die Beschreibung der Verteilungsmuster der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Sedimentkernen nur einige ausgewählte Mechanismen betrachtet und sind im Folgenden diskutiert.

„What checks the natural tendency of each species to increase in number is most obscure.“ (Darwin 1859).

Seit Darwin und vermutlich schon lange vor ihm, basieren Erklärungen für Seltenheit und Häufigkeit von Arten auf Versionen von zwei Theorien: die Limitierung von Populationen durch die Verfügbarkeit essentieller Ressourcen (z.B. Nahrung oder Raum) und die Kontrolle von Populationen durch natürliche Feinde (z.B. Prädatoren, Parasiten oder Krankheiten). In Gemeinschaften, in denen Arten die selben Ressourcen nutzen und den selben Prädations-Druck erfahren, können sich die Arten durchsetzen, die mit dem niedrigsten Ressourcen-Level oder unter dem höchsten Feinddruck eine positive Zuwachsrates aufrecht erhalten können (vergl. neutrale Modelle Hubbell 1979, 1997, Holt & Grover 1994). Eine Koexistenz von Arten ist nur möglich, wenn die Arten unterschiedlich auf Ressourcenverfügbarkeit und/oder Prädations-Druck reagieren. Nach Pielou (1966) definieren die Unterschiede zwischen Arten, die eine Koexistenz ermöglichen, die ökologische Nische einer Art. Koexistenz fördert also eine Form der Nischendifferenzierung bzw. Nischenaufteilung zwischen den Arten, die eine stärkere intraspezifische Konkurrenz relativ zur interspezifischen Konkurrenz bewirkt (Chesson 2000a). Ökologische Unterschiede zwischen Arten, die zu einer Nischenaufteilung führen, wirken dabei grundsätzlich auf drei Ebenen: Spezialisierung auf bestimmte Ressourcen (klassische Ressourcenaufteilung nach MacArthur & Levins 1967, Tilman 1982), zeitliche Nischenaufteilung (Armstrong & McGehee 1976, 1980, Chesson 1985, Chesson 2000a&b) oder räumliche Nischenaufteilung (May & Hassel 1981, Chesson 2000a&b). Der Nischenraum einer Art besteht letztlich entlang von vier Achsen: Ressourcenverfügbarkeit, Feinddruck, Raum und Zeit. Die räumliche Koexistenz von Arten beinhaltet eine Form der Nischendifferenzierung, die auf dem Zusammenspiel zwischen kompetitiver Dynamik und räumlichen Prozessen wie Emigration, Immigration und Kolonisation beruht und die lokale Gemeinschaften zu einer Meta-Gemeinschaft vereint (Wilson 1992). Die Meta-Populations-Theorie (Levins 1969, Hanski

1991a&b, Nee et al. 1991, Gyllenberg & Hanski 1992, Hanski & Gyllenberg 1993, Hanski et al. 1993) fordert dabei eine Beziehung zwischen Abundanz und Verbreitung über die „carrying capacity“-Hypothese² (Nee et al. 1991) und die „rescue effect“-Hypothese³ (Hanski 1991a).

Die wenigen Studien, die kleinskalige horizontale Verteilungsmuster mariner Nematoden im Flachwasser untersucht haben (vergl. Heip et al. 1985), kommen zu dem Schluss, dass fleckenhafte Verteilungsmuster auf einer Zentimeterskala existieren und dass dominante Arten unabhängig voneinander vorkommen (Delmotte 1975, Hogue 1982). Aggregationsmuster einzelner Nematoden-Arten in hoher Dichte haben also keine konstanten räumlichen Intervalle. Juvenile einer Art kommen in der Regel zusammen mit den Adulten der selben Art vor (Heip et al. 1985).

Unter der Annahme, dass das auch auf Tiefsee-Nematoden zutrifft, könnte man die Theorie der Meta-Populationen auf die Verteilungsmuster von Arten innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft in den verschiedenen Punktproben der Sedimentkerne übertragen.

Die Verteilung der Arten über die Punktproben in den Schwammkernen zeigt, dass 27% der Arten in mehr als der Hälfte aller Punktproben vorkommen, in den Kontrollkernen sind es dagegen nur 12% der Arten. In den Kontrollkernen haben die meisten Arten (70%) eine enge Verbreitung über die Punktproben und kommen nur in maximal einem Drittel aller Punktproben vor, in den Schwammkernen ist der Anteil von Arten mit engem Verbreitungsmuster deutlich geringer (58%).

Im Zusammenhang mit der „carrying capacity“-Hypothese und der Annahme, dass die lokale „carrying capacity“ einer Art das Ausmaß ihrer ökologischen Spezialisierung reflektiert (Hanski 1991b), deuten diese Verteilungsmuster darauf hin, dass die Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen überwiegend durch Arten gebildet wird, die als Generalisten bezeichnet werden können. Die engere Verbreitung der meisten Arten in den Kontrollkernen könnte ein Hinweis sein, dass die Gemeinschaft in den Kontrollkernen überwiegend aus Spezialisten besteht (vergl. Hanski 1991b). In diesem Zusammenhang sollten die Arten in den Schwammkernen nicht nur eine weitere Verbreitung, sondern auch größere lokale Populationen haben und in den Kontrollkernen sollte die enge Verbreitung der Arten mit kleinen lokalen Populationen im Zusammenhang stehen. Die Metapopulations-Theorie betrachtet aber immer nur einzelne Arten. Biotische Interaktionen sowohl innerhalb als auch zwischen Arten sind, neben den oben genannten Faktoren, eine wichtige Größe für die Dynamik von Populationen, die sich in heterogenen anders als in homogenen Habitaten auf die Gemeinschaftsstruktur auswirkt (vergl. Holt et al. 2002, 2004).

² „species carrying capacity“: interspezifische Varianz in der lokalen Abundanz von Arten, wobei Arten mit hoher lokaler Abundanz geringere Extinktionsraten und höhere Kolonisationsraten haben als weniger abundante Arten, was wiederum zu einer weiteren Verbreitung von Arten mit hoher Abundanz führt (Nee et al. 1991).

³ „rescue effect“: die Immigrationsrate in einem System steigt mit der Anzahl besiedelter „patches“ und senkt die Wahrscheinlichkeit, dass eine lokale Population ausstirbt (Hanski 1991a).

Dabei ist für eine Nischendifferenzierung die Unterscheidung von homogenen und heterogenen Umweltbedingungen von grundsätzlicher Bedeutung und bietet eine wichtige Achse für die grundlegenden Mechanismen, die eine räumliche Koexistenz von Individuen einer und/oder verschiedener Arten ermöglichen (Amarasekare 2003a).

Kleinskalige Habitat-Heterogenität, wie sie durch biogene Strukturen verursacht wird, hat dabei einen wichtigen Einfluß für die Strukturierung benthischer Gemeinschaften (Bradshaw et al. 2003).

Für die Ökologie der Gemeinschaftsstruktur der Nematoden ist dabei die Frage wie so viele konkurrierende Arten zur selben Zeit, im selben Raum und mit der selben Ressourcennutzung koexistieren können von zentraler Bedeutung (Hutchinson 1959, Cornell & Lawton 1992).

4.4.1. Einfluß homogener und heterogener Umweltbedingungen auf die Gemeinschaftsstruktur

Räumlich heterogene und homogene Umweltbedingungen wirken sich unterschiedlich auf die Abundanz- und Biomassemuster der Nematoden-Gemeinschaft aus. Räumliche Heterogenität in einer kompetitiven Umwelt bietet eine zusätzliche Achse, entlang der sich Arten unterscheiden können. Dies erweitert die Möglichkeiten für die Koexistenz von Arten.

Für einzelne Arten kann das bedeuten, dass sie zur Gruppe der Generalisten gehören und ein breites Spektrum von Umweltbedingungen tolerieren und deswegen in höherer Abundanz in heterogenen Umwelten vorkommen (Holt et al. 2004). Dies würde mit der „carrying capacity“ Hypothese für Metapopulationen korrespondieren. Andererseits kann die räumliche Heterogenität von Umweltbedingungen aber auch die Koexistenz vieler verschiedener Arten und damit vieler Individuen fördern. Dann würde räumliche Heterogenität eher auf Gemeinschaftsebene zu einer Erhöhung der Abundanz führen, als die Individuendichte einzelner Arten zu fördern. In der Regel fördert eine permanent räumlich heterogene Umwelt eher die Koexistenz vieler Arten als die Dominanz einzelner Arten (vergl. Holt et al. 2004). In homogenen Umwelten mit räumlich und zeitlich gleich bleibenden Umweltbedingungen werden dagegen eher Arten bevorzugt, die an die speziellen Umweltbedingungen angepasst sind und deswegen in hoher Individuendichte über ein Biotop verteilt sind.

In homogenen Umwelten wird die Gemeinschaft eher von wenigen Arten in hoher Individuendichte dominiert, während sich in heterogenen Umwelten die Gemeinschaft eher aus vielen verschiedenen Arten in geringerer Individuendichte zusammensetzt (vergl. Snyder & Chesson 2003, 2004).

Für die Struktur der Nematoden-Gemeinschaft in den Sedimentkernen aus dem „Hausgarten“-Süd würde eine Verteilung vieler Arten in relativ geringer Individuendichte über einzelne Punktproben also aus der kleinskaligen „Sicht“ der Nematoden heterogene Umweltbedingungen in den Schwammkernen

beschreiben. Während die Dominanz weniger Arten in höherer Dichte homogene Umweltbedingungen in den Kontrollkernen zeigen würde. In den Schwammkernen finden sich im Durchschnitt mehr Arten (\bar{x} 86 Arten) als in den Kontrollkernen (\bar{x} 79 Arten) pro Punktprobe. Auch der Anteil von Arten, die durch Einzelindividuen vertreten sind, ist in den Schwammkernen höher (vergl. Kapitel 3.4.2.1., Abb. 3.13). Die Dominanz der häufigen Arten ist dabei in den Kontrollkernen tendenziell ausgeprägter als in den Schwammkernen. So kommen in den Kontrollkernen die jeweils drei dominanten Arten eines Kerns in einer Dominanz zwischen 10% und \geq 30% vor und haben zusammen durchschnittlich eine Dominanz von 50%. In den Schwammkernen dagegen stellen die drei häufigsten Arten zwischen 6% und 28% der Individuen eines Sedimentkerns und haben zusammen einen Anteil von ca. 40% an der Nematoden-Gemeinschaft eines Schwammkerns.

Die unterschiedlichen Dominanzmuster der Arten zeigen nur einen Trend auf und sind nicht signifikant. Zusammen mit der Tatsache, dass in den Schwammkernen mehr Arten durch Einzelindividuen vertreten sind als in den Kontrollkernen, könnte dies aber auf eine höhere Biotop-Heterogenität für die Nematoden-Gemeinschaft in den Schwammkernen hinweisen. Damit ist zu vermuten, dass die biogene Struktur gradientenbildend wirkt.

Die Beziehung zwischen Individuendichte und Verteilung der Arten über die Punktproben („abundance-occupancy relationship“) in den Kontroll- und Schwammkernen scheint also durch verschiedene Mechanismen beeinflusst zu sein und kann nicht durch einen einzelnen generellen Mechanismus (wie z.B. die „carrying capacity hypothesis“) erklärt werden. Das relative Verhältnis von Individuendichte und Verteilung der Arten über die Punktproben unterscheidet sich zwischen den Kontroll- und Schwammkernen in Abhängigkeit von unterschiedlichen Umweltbedingungen und interspezifischen Interaktionen.

4.4.1.1. Gemeinschaftsstruktur im Sedimentkernpaar HG6&HG7

Das Kernpaar HG6&HG7 weicht in der Artenzahl und im Dominanzmuster von dem oben beschriebenen Trend ab. Dabei kommen in diesen Kernen insgesamt mehr Arten vor und im Vergleich zum Schwammkern treten im Kontrollkern mehr Arten auf, die durch Einzelindividuen vertreten sind. Tatsächlich trifft das hauptsächlich auf die zentrale Punktprobe des Kontrollkerns zu. Die Tatsache, dass ein Großteil der Arten im Kontrollkern nur in einer Punktprobe vorkommt, statt gleichmäßig über alle Punktproben verteilt zu sein, widerspricht der Vorstellung von gleichmäßigen Art-Verteilungsmustern in einer homogenen Umwelt.

Ein Grund für die hohe Artenzahl in der zentralen Probe könnte die Probengröße sein, da diese Probe eine größere Sedimentfläche abdeckt als die anderen Punktproben. Der Zusammenhang zwischen Probengröße und Artenzahl ist bereits ausführlich in Kapitel 4.1.1. und folgenden Kapiteln diskutiert worden.

Die meisten Individuen aus dieser Punktprobe gehören Arten mit hohem cp-Wert ($>$ 65%) an, was auf eine geringe Toleranz gegenüber

Umweltveränderungen hinweist und eher auf stabile Umweltbedingungen deutet. In allen anderen Punktproben aus diesem Sedimentkern kommen diese konservativen Arten in etwa gleichen prozentualen Anteilen (zwischen 60% und 66%) vor. Allerdings sind die wenigen Arten in der zentralen Punktprobe, die als opportunistisch gelten (cp-Wert 1 oder 2), in hoher Individuendichte vorhanden. Letztlich sind diese Abundanz- und Dominanzmuster der Nematoden-Gemeinschaft aber nur eine Momentaufnahme, und es gibt keine Information über die zeitliche Variabilität der Gemeinschaft.

Unter der Annahme, dass die Besiedlung bzw. Wiederbesiedlung eines Biotops letztendlich eine Verdrängung von nicht-spezialisierten Arten (mit niedrigem cp-Wert) durch mehr spezialisierte Arten ist (vergl. Bongers et al. 1991), wäre es vorstellbar, dass die derzeitigen Abundanz- und Dominanzmuster eine Reaktion auf z.B. ein erhöhtes Nahrungsangebot in diesem Kern sind. Bei einem hohen Eintrag von organischem Material werden opportunistische Arten (wie sie in hoher Individuendichte in diesem Kontrollkern vorkommen) solange nicht von konservativen Arten („persisters“ *sensu* Bongers & Ferris 1999) ersetzt, wie der Eintrag von organischem Material in das Sediment relativ hoch bleibt (vergl. Bouwman 1983, Bongers et al. 1991). Möglicherweise zeigt die Gemeinschaftsstruktur in dem Kernpaar HG6&HG7 eine solche Situation, die auf die Nutzung einer ephemeren, zeitlich begrenzten Ressource hindeutet. Sowohl im Kontroll- als auch im Schwammkern reagiert die Nematoden-Gemeinschaft mit einer Erhöhung der Abundanz. Die Gemeinschaftsstruktur im Kontrollkern wird dabei von vielen Arten, die als wenig tolerant gegenüber Umweltveränderungen gelten, aber jeweils nur in geringer Individuendichte vorkommen und einigen wenige Arten in sehr hoher Individuendichte, die als tolerant gegenüber Umweltveränderungen gelten, gebildet.

Diese Abundanzmuster konservativer und opportunistischer Arten könnten ein Anzeichen für eine Gemeinschaft sein, in der die intraspezifische Konkurrenz bei den dominanten opportunistischen Arten (wie *Microloaimus sp 1*) stärker als die interspezifische Konkurrenz wirkt. Dies würde mit den Mechanismen für Koexistenz, wie sie mit dem „aggregation model of coexistence“ beschrieben werden, korrespondieren.

Das „aggregation model of coexistence“⁴ (Shorrocks et al. 1979, de Jong 1979, Atkinson & Shorrocks 1981, 1984, Hanski 1981, Hartley & Shorrocks 2002) beschreibt interspezifische räumliche Aggregationsmuster in einer zeitlich und/oder räumlich heterogenen Umwelt und verbindet dabei Diversität und die Nutzung ephemerer Ressourcen. Das „aggregation model of covariance“ basiert auf einer heterogenen Verteilung der Ressourcen und der Verbreitung von Arten zwischen den verschiedenen Ressourcen-„patches“. Damit steht es in Beziehung zu dem Konzept der Meta-Populationen. Dieses Modell ist besonders geeignet, um die Koexistenz von Arten in Evertebraten-Gemeinschaften zu untersuchen (Hartley & Shorrocks 2002). Die Nutzung einer ephemeren

⁴ „aggregation model of coexistence“: durch die intraspezifische Konkurrenz in Aggregaten einzelner Arten, können als überlegen geltende Konkurrenten bestimmte Ressourcen nicht nutzen, die dann für Arten, die als unterlegene Konkurrenten gelten, nutzbar sind (Hartley & Shorrocks 2002). Die intraspezifische Konkurrenz ist also höher als die interspezifische Konkurrenz (Begon et al. 1991).

Ressource (durch einen zeitlich begrenzten Nahrungseintrag?) würde es dann mehr Arten ermöglichen zu koexistieren, und führt deswegen zu einer höheren Artenzahl.

Die Gemeinschaftsstruktur im Schwammkern zeigt eine andere Zusammensetzung. Der Anteil von konservativen Arten, die als schlechtere Konkurrenten gelten, ist deutlich niedriger als im Kontrollkern, während opportunistische Arten z.T. in hoher Individuendichte vorkommen. Die Koexistenz der Arten im Schwammkern ist offenbar stärker durch interspezifische als durch intraspezifische Konkurrenz geprägt, was im Zusammenhang mit den heterogenen Habitat-Bedingungen stehen könnten, die durch die biogene Struktur verursacht werden.

Möglicherweise bewirken heterogene (und damit physikalisch instabilere?) Umweltbedingungen, dass sich konservative Arten nicht oder nur sehr begrenzt im Schwammkern ansiedeln können, während die physikalisch stabileren Umweltbedingungen im Kontrollkern es diesen Arten eher ermöglichen, im Wettbewerb um eine ephemere Ressource mit opportunistischen Arten zu koexistieren.

Ergebnisse von Schratzberger & Warwick (1999a) zeigen, dass sich verschiedene Störungen unterschiedlich auf die Gemeinschaftsstruktur von Nematoden auswirken. Das steht mit der unterschiedlichen Gemeinschaftsstruktur der Nematoden in dem Kontroll- und Schwammkern im Einklang. Die Gemeinschaftsstruktur von Nematoden vor allem in siltig-tonigen Sedimenten unterliegt bei physikalischen Störungen einem stärkeren Wandel als in Folge eines erhöhten Nahrungseintrags (Schratzberger & Warwick 1999a). Die Auswirkungen, die verschiedene Arten von Störungen (biologische bzw. physikalische Störung oder erhöhte Nährstoffkonzentrationen) auf Nematoden-Gemeinschaften haben, sind abhängig von der Struktur und der morphologischen und physiologischen Anpassung der Arten an natürliche Umweltbedingungen (Schratzberger & Warwick 1999a). Für die Nematoden-Gemeinschaft in den Schwammkernen kann das bedeuten, dass hier Destabilisierung und Erosion des Sediments um die Schwämme herum den entscheidenden Einfluß auf die Gemeinschaftsstruktur haben. Dabei zeigen tolerante Arten, wie sie in höherer Anzahl in den Schwammkernen vorkommen, kaum Änderungen der Abundanzmuster im Zusammenhang mit physikalischen Störungen, reagieren aber auf einen erhöhten Nahrungseintrag mit erhöhten Abundanzen (Schratzberger & Warwick 1999a). Vermutlich steht die höhere Individuendichte im Sedimentkern HG6 im Vergleich zu den anderen Schwammkernen damit im Zusammenhang.

Die Probennahme dieser Untersuchung umfasst mehrere räumliche Skalen auf horizontaler (Punktproben, α - und γ -Proben sowie die β -Ebene, vergl. Abb. 2.7, Kapitel 2.2.3.) und vertikaler Ebene (Sedimenttiefe). Jeder einzelne Sedimentkern (α -Proben) wirkt als „patch“ auf einer Skala, während die jeweiligen Punktproben „patches“ auf einer kleineren verschachtelten Ebene darstellen, die zusätzlich eine vertikale räumliche Skala über die Sedimenttiefe enthalten. Die Aggregationsmuster der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen sind also von mehr als einer räumlichen Skala abhängig. Aggregationsmuster, die aus der räumlichen Variation von zwei

miteinander verschachtelten räumlichen Skalen resultieren, erhöhen im Vergleich zu Voraussagen, die nur eine räumliche Skala betrachten, die Wahrscheinlichkeit der Koexistenz von konkurrierenden Arten (Inouye 1999). Wenn das Kriterium für die Koexistenz verschiedener Arten eine nicht-lineare Funktion der Arten-Verteilung ist, dann sind die Aggregationsmuster der Arten vor allem von der Variabilität der Umweltbedingungen auf mehreren räumlichen Skalen abhängig und resultieren nicht aus den durchschnittlichen Umweltbedingungen einer räumlichen Skala (Jensens Ungleichung, vergl. Ruel & Ayres 1999, Inouye 2005b).

4.4.1.2. Individuendichte im Sedimentkernpaar HG6&HG7

Die hohe Individuendichte im Kernpaar HG6&HG7 wird durch die ungewöhnlich hohe Dichte von *Microlaimus* verursacht. Mögliche Gründe für das erhöhte Aufkommen von *Microlaimus* in diesem Kernpaar wurden bereits ausführlich diskutiert. *Microlaimus* kommt aber sowohl im Kontroll- als auch im Schwammkern in ähnlich hoher Individuendichte vor. *Thalassomonhystera* hingegen ist im Schwammkern HG6 in vergleichbar hoher Dichte vertreten, wie in allen anderen Schwammkernen, kommt im Kontrollkern HG7 aber in deutlich höherer Dichte als im Schwammkern HG6 vor. Dabei wird die insgesamt höhere Individuendichte im Kontrollkern hauptsächlich durch juvenile Individuen von *T. bathislandica* verursacht. Das Geschlechterverhältnis innerhalb dieser Art ist sowohl im Schwamm- als auch im Kontrollkern in etwa ausgeglichen. Da aber im Kontrollkern insgesamt mehr adulte Individuen als im Schwammkern vorkommen, ist die Chance, dass zwei Nematoden unterschiedlichen Geschlechts auf einander treffen, deutlich höher als im Schwammkern.

Die hohe Individuendichte im Kontrollkern ist möglicherweise durch eine höhere Reproduktionsrate in diesem „*Thalassomonhystera*-Aggregat“ zu erklären.

Der Anteil juveniler *T. bathislandica* liegt mit $\sim 74\%$ im Kontrollkern HG7 deutlich über dem Anteil von $\sim 50\%$ im Schwammkern HG6. Der prozentuale Anteil juveniler und adulter *T. bathislandica* im Sedimentkern HG6 entspricht dabei der Alterstruktur dieser Art in den übrigen Sedimentkernen. Vergleicht man die Verteilung männlicher und weiblicher *T. bathislandica* in den Punktproben aus dem Schwammkern mit der Verteilung im Kontrollkern, so zeigt sich, dass die beiden Geschlechter im Kontrollkern in annähernd ähnlicher Individuendichte in allen Punktproben vorkommen ($CV = 0,15$), während sie im Schwammkern deutlich heterogener verteilt sind ($CV = 0,46$). In allen anderen Sedimentkernen kommen adulte *T. bathislandica* zwar in ähnlicher Dichte wie im Kernpaar HG6&HG7 vor, aber die Geschlechter sind variabler über die einzelnen Punktproben der Kerne verteilt als im Kernpaar HG6&HG7 (CV zwischen 0,91 und 2,01). Möglicherweise ist diese ungleichmäßige Verteilung der Männchen und Weibchen der Grund, dass es trotz vergleichbar hoher Individuendichte der Adulten zu einer geringeren Reproduktion in diesen Sedimentkernen kommt (Anteil juveniler Individuen zwischen 30% und 45%).

Biologische Faktoren wie Reproduktionsprozesse zusammen mit Nahrungsverfügbarkeit werden auch in anderen Untersuchungen für kleinskalige Verteilungsmuster von Nematoden verantwortlich gemacht (Delmotte 1975, Hogue 1982, vergl. Heip et al. 1985 und Zitate darin).

Unter der Annahme, dass der höhere Anteil juveniler *T. bathislandica* im Kontrollkern auf eine stärkere biologische Interaktion in Form von Reproduktionsprozessen im Vergleich zum Schwammkern innerhalb dieser Art hindeutet, würde das bedeuten, dass innerhalb dieser Art biologische Interaktion einen stärkeren Einfluß auf die Abundanz hat als die erhöhte Habitat-Heterogenität im Schwammkern.

Habitat-Heterogenität hat möglicherweise in diesem Fall einen höheren Einfluß auf die Varianz in der Verteilung der Individuen über die Punktproben als auf die Abundanz (vergl. Holt et al. 2004).

Microlaimus sp 1 ist die dominante Art im Kernpaar HG6&HG7 und kommt in deutlicher höherer Abundanz vor als *T. bathislandica*. Wenn die Annahmen für *T. bathislandica* stimmen, sollte der Anteil juveniler Individuen auch bei dieser Art sehr hoch sein. Tatsächlich wird die hohe Individuendichte von *Microlaimus sp 1* aber hauptsächlich von adulten Individuen bestimmt und der Anteil Juveniler liegt mit 30% (HG6) und 22% (HG7) niedriger als in allen anderen Sedimentkernen. Die Männchen und Weibchen dieser Art sind aber ungleichmäßiger über die Punktproben im Schwammkern (CV = 1,04) und Kontrollkern (CV = 0,66) verteilt, als das bei *T. bathislandica* der Fall ist. Möglicherweise ist das variable Verteilungsmuster der Geschlechter dafür verantwortlich, dass *Microlaimus sp 1* sich trotz hoher Individuendichte in diesem Kernpaar weniger stark reproduziert hat als *Thalassomonhystera bathislandica*.

Die hohe Abundanz von *Microlaimus sp 1* spiegelt vielleicht die Fähigkeit dieser Art wider, eine ephemere Ressource effektiver als andere Arten zu nutzen, während bei *Thalassomonhystera bathislandica* intraspezifische Aggregation die biologische Interaktion (in Form von Reproduktion) innerhalb dieser Art erhöht.

Verschiedene Studien zu Aggregationsmustern von Insekten, zeigen, dass intraspezifische Aggregation Koexistenz fördern kann, obwohl ein Wettbewerb um Ressourcen auf relativ begrenztem Raum stattfindet (Wertheim et al. 2000, Krijger & Sevenster 2001, Woodcock et al. 2002). Koexistenz wird in diesem Fall nur dann gefördert, wenn die interspezifische Konkurrenz nicht zu hoch ist. Da sowohl *Microlaimus sp 1* als auch *T. bathislandica* in hoher Individuendichte vor allem in der zentralen Punktprobe koexistieren, scheint die interspezifische Konkurrenz zwischen diesen Arten relativ gering zu sein. *Microlaimus sp 1* ist ein Aufwuchsfresser, während *T. bathislandica* ein nicht-selektiver Partikelfresser ist. Beide Arten haben außerdem unterschiedliche vertikale Verteilungsmuster, *Microlaimus sp 1* kommt überwiegend in der obersten Sedimentschicht und im zweiten Sedimentzentimeter vor und ist ab einer Sedimenttiefe von drei Zentimetern fast gar nicht mehr zu finden. *T. bathislandica* hingegen kommt hauptsächlich im zweiten und dritten Sedimentzentimeter vor, so dass es in der Vertikalverteilung der beiden Arten in der oberen Sedimentschicht und im dritten Sedimentzentimeter kaum zu

Überschneidungen kommt. Möglicherweise führen die unterschiedliche Ernährungsweise und die ungleiche Vertikalverteilung zu einer unterschiedlichen Ressourcennutzung und damit zu einer verminderten interspezifischen Konkurrenz zwischen diesen Arten.

4.4.2. Biomasseverteilung in den Kontroll- und Schwammkernen

Obwohl in den Schwammkernen generell eine höhere Individuendichte als in den Kontrollkernen zu verzeichnen ist, sind die durchschnittlichen Biomassewerte für die Nematoden-Gemeinschaft in den Kontrollkernen höher als im Sediment um die Schwämme (vergl. Kapitel 3.4.1., Abb. 3.10b).

Die höheren Biomassen in den Kontrollkernen deuten darauf hin, dass die Individuen in den Schwammkernen tendenziell kleiner als in den Kontrollkernen sind.

Verschiedene Beispiele zeigen (vergl. Bongers et al. 1991, mit Daten aus Hopper & Meyers 1967, Gerlach 1977, Boucher 1990, Tietjen 1980), dass der MI sowohl bei Störungen als auch bei steigender mikrobieller Aktivität (als Anzeichen für einen erhöhten Gehalt von organischem Material im Sediment) absinkt. Unter der Annahme, dass Habitate mit stabilen Umweltbedingungen von einer Reihe von Arten mit engen ökologischen Nischen besiedelt werden, beeinflussen Störungsereignisse die sensibleren Arten. Nischen von Arten, die nachteilig beeinflusst werden, bleiben frei und/oder werden von Arten mit einem höheren Reproduktionspotential besetzt (Bongers et al. 1991). Ein quantitativ höheres Nahrungsangebot begünstigt zusätzlich sich schnell reproduzierende Arten (Bongers et al. 1991). Das bedeutet, Biotope mit weniger stabilen Umweltbedingungen werden zunehmend von Arten besetzt, die nach Bongers et al. (1991) den cp-Gruppen 1 oder 2 angehören. Nematoden aus diesen Gruppen sind nicht nur durch kurze Generationszeiten und hohe Reproduktionsraten gekennzeichnet, sondern diese Gruppen werden auch von kleineren Individuen gebildet als Arten mit einem höherem cp-Wert, welche vornehmlich in Habitaten mit stabileren Umweltbedingungen vorkommen (Bongers & Bongers 1998).

Die niedrigeren Biomassewerte der Nematoden-Gemeinschaft im Sediment um die Schwämme könnten durch einen höheren Anteil kleinerer Arten mit niedrigerem cp-Wert und höherem Reproduktionspotential verursacht sein, was sich in einem höheren Anteil juveniler und damit kleinerer Individuen als in den Kontrollkernen ausdrücken würde.

Tatsächlich ist der Anteil von Arten mit einem cp-Wert von 1 oder 2 in den Schwammkernen mit durchschnittlich $\sim 40\%$ höher als in den Kontrollkernen ($\sim 36\%$). Auch der Anteil juveniler Nematoden ist mit durchschnittlich 45% in den Schwammkernen höher als in den Kontrollkernen (40%).

Das Nematoden-Biomasse-Größen-Spektrum (NBG) zeigt für die Gemeinschaft aus den Schwammkernen im Vergleich zu den Kontrollkernen ebenfalls eine Verlagerung des Spektrums in kleinere Größenklassen (vergl. Kapitel 3.4.3.4.). Vanaverbeke et al. (2003) haben Nematoden-Gemeinschaften aus dem

Flachwasser unter verschiedenen Umweltbedingungen anhand von Nematoden-Biomasse-Größen-Spektrum beschrieben. Dabei zeigten die Gemeinschaften aus Sedimenten, die regelmäßig physikalischen Störungen unterliegen, eine Verlagerung der Biomasse in kleinere Größenklassen. Die Sedimentation von Phytoplankton während einer Frühjahrsblüte korrespondiert dagegen mit der Verlagerung der Biomassewerte im NBG in Abhängigkeit von der Alterstruktur der Nematoden-Gemeinschaft (vergl. Vanaverbeke et al. 2003). Das NBG zeigte dabei keine ausgeprägten „peaks“ in einzelnen Größenklassen. Vanaverbeke (unveröffentlicht, zitiert in Vanaverbeke et al. 2003) interpretiert dieses Ergebnis mit der hohen Diversität der Nematoden-Gemeinschaft im Zusammenhang mit der gleichmäßigen Verteilung der einzelnen Fraßtypen. Höhere Biomasse-Werte und ein steiler Anstieg der Biomasse in einzelnen Größenklassen des NBG erklären Vanaverbeke et al. (2003) mit einer höheren Nahrungsverfügbarkeit (direkt oder indirekt über den mikrobiellen „loop“), wie es für verschiedene Tiefsee-Gebiete beschrieben wurde (Vanreusel et al. 1995a, Soltwedel et al. 1996, Vanaverbeke et al. 1997a). Für die Kontrollkerne zeigt das NBG in den \log_2 -Größenklassen 0 und -1 einen steilen Anstieg der Biomasse, der tatsächlich zu 60% von der Biomasse im Kontrollkern HG7 verursacht wird.

Der durch die Biomasse im Kontrollkern HG7 verursachte Anstieg in zwei Größenklassen des NBG scheint die Annahme eines punktuell erhöhten Nahrungseintrages (als ephemere Ressource) in diesem Bereich des Untersuchungsgebietes zu bestätigen (vergl. Kapitel 4.4.1.1.).

Im Zusammenhang mit den Ergebnissen von Vanaverbeke et al. (2003) zeigt das NBG in den Schwammkernen eine Gemeinschaft, die eher von physikalischen Störungen beeinflusst ist. Möglicherweise ist das auf den Einfluß der biogenen Struktur „Schwamm“ auf die Sedimentstruktur zurückzuführen und zeigt, dass die Destabilisierung und Erosion des Sediments in der Nähe des Schwammes einen entscheidenden Einfluß auf die Struktur der Nematoden-Gemeinschaft ausübt.

Das Nematoden-Biomasse-Größen-Spektrum (NBG) für die Nematoden-Gemeinschaft deutet auf vergleichsweise heterogene Umweltbedingungen in den Schwammkernen hin.

Offensichtlich begünstigen die heterogenen Umweltbedingungen Nematoden mit kleiner Körpergröße. Kleinere Organismen gehören häufig opportunistischen Arten an, die oft mit Habitaten, in denen wiederholt physikalische Störungen auftreten, assoziiert sind (Newell et al. 1998).

Das NBG zeigt eine unterschiedliche funktionelle Reaktion der Nematoden-Gemeinschaft auf die Bedingungen in den Kontroll- und Schwammkernen, die mit einer homogenen Umwelt in den Kontroll-Sedimenten und mit heterogenen Umweltbedingungen in den Schwammkernen interpretiert werden können.

4.4.3. Wie groß ist der Effekt der biogenen Struktur auf die Struktur der Nematoden-Gemeinschaft?

Wenn zunehmend Störungen (z.B. als physikalische Störungen oder durch einen erhöhten Nährstoffeintrag) einen Lebensraum beeinflussen und heterogene Umweltbedingungen schaffen, verändert sich die Verteilung der Individuen über die Arten und unterscheidet sich von der Verteilung der Biomasse über die Arten. Konservative Arten sind dann im Vergleich zu opportunistischen Arten benachteiligt und opportunistische Arten bestimmen zunehmend die Gemeinschaftsstruktur.

Die Beschreibung der Nematoden-Gemeinschaft anhand der Abundanz-Biomasse-Kurven (ABC-Kurven, **Abundance Biomass Curves**) zeigt, dass die kompetitiv dominanten Arten in den Kontrollkernen durch größere Individuen repräsentiert sind als in den Schwammkernen (vergl. Kapitel 3.4.3.5.). Unter homogenen Umweltbedingungen wird die Biomasseverteilung von großen Arten dominiert. Diese Arten dominieren in der Regel aber nicht die Abundanzkurve, so dass die k-Dominanzkurve für die Biomasse über der Abundanzkurve liegt. Die ABC-Kurven zeigen, dass in den Kontrollkernen kleine opportunistische Arten zwar in einer gewissen numerischen Signifikanz vorkommen (vergl. Abb. 3.22a), aber nur einen kleinen Anteil an der Biomasseverteilung der Gemeinschaft haben. In den Schwammkernen dagegen sind die Abundanz- und die Biomassekurve stärker aneinander angeglichen als in den Kontrollkernen. Die großen kompetitiv dominanten Arten sind also mehr oder weniger eliminiert und der Anteil von kleinen opportunistischen Arten ist in den Schwammkernen deutlich höher als in den Kontrollen. Ein ausgeglicheneres Verhältnis zwischen den Arten, die die Biomasseverteilung und die Abundanz dominieren, zeigt eine Gemeinschaftsstruktur, die auf einen Lebensraum hindeutet, der moderaten Störungen unterliegt (Clarke & Warwick 2001b).

Die biogene Struktur schafft heterogene Umweltbedingungen, die kleinen, opportunistischen Arten mit höherem Reproduktionspotential gegenüber großen, konservativen Arten mit längerer Lebensdauer einen Vorteil bieten.

4.5. Verschiedene Aspekte von Diversität für die Strukturierung der Nematoden-Gemeinschaft

Die Anzahl der Arten ist ein traditionelles Maß für Biodiversität in ökologischen Untersuchungen, aber das abstrakte Konzept von Biodiversität als „variety of life“ (Gaston 1996a) kann nicht durch ein einzelnes Maß ausgedrückt werden (Harper & Hawksworth 1994, Heywood & Watson 1995, Warwick & Clarke 1995). Lokaler Artenreichtum und biotische Unterschiede sind positive Komponenten von Biodiversität, während biotische Ähnlichkeit negativ mit der Gesamt-Biodiversität korreliert ist (Colwell & Coddington 1994). Verschiedene Untersuchungen zu mariner Biodiversität zeigen, dass es keine einzelne „korrekte“ Skala gibt, auf der Ökosysteme beschrieben werden können (Levin 1992, Thrush et al. 1997a&b, Ward et al. 1998). Ökologische Prozesse laufen unter dem Einfluß verschiedener räumlicher (und zeitlicher) Skalen ab und nehmen unterschiedlichen Einfluß auf die Biodiversität (Estes & Peterson 2000). Zusätzlich zur Arten-Diversität sind die Ausbreitung von Arten und Unterschiede in der Gemeinschaftsstruktur (Ellingsen 2001) sowie funktionelle Redundanz (Snelgrove et al. 1997) wichtige Aspekte mariner Diversität.

Für die Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten-Süd“ werden die Effekte von Diversität nicht nur als die Anzahl an Arten und ihre relative Dichte betrachtet, sondern die Gemeinschaftsstruktur wird außerdem anhand der funktionellen Eigenschaften der Arten beschrieben. Ein weiterer Aspekt von Diversität, der die Unterschiede zwischen verschiedenen Gemeinschaften beleuchtet, wird über die taxonomische Zusammensetzung der Nematoden-Gemeinschaft beschrieben (Tilman & Lehman 2001).

Die Anzahl der Arten und funktioneller Gruppen sowie die taxonomische Diversität tragen dazu bei, den Umfang der Arten-Charakteristika in einer Gemeinschaft abzuschätzen, und beschreiben zusammen den Einfluß verschiedener Aspekte von Diversität auf die Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen.

4.5.1. Räumliche Skalen von Diversität im Zusammenhang mit verschiedenen Ausbreitungsmechanismen

Biodiversität steht in der Regel in einem positiven Zusammenhang mit Biotop-Heterogenität (MacArthur & Wilson 1967, Kohn & Leviten 1976, Tokeshi 1999), obwohl diese Beziehung stark von der Skala abhängig ist, die betrachtet wird (Hewitt et al. 2005). Veränderungen der abiotischen Umwelteigenschaften (z.B. Strömungen, Sedimentregime oder Temperatur) nehmen dabei auf großer Skala primär Einfluß auf die Biodiversität in marinen Weichböden (Schneider et al. 1987, Ellingsen 2002). Auf kleiner räumlichen Skala gewinnt die Bedeutung von Organismen und ihrer Lebensspuren an der Sediment-Wasser Grenzschicht für die Strukturierung eines Biotops zunehmend Beachtung (vergl. Thrush & Dayton 2002 und Zitate darin). Der Einfluß biogener Strukturen wirkt sich zwar

auf kleiner räumlicher Skala aus, aber die Beständigkeit dieser Strukturen verleiht ihnen das Potential, merklich zur strukturellen und funktionellen Biodiversität der Umwelt beizutragen (Hewitt et al. 2005).

Weichboden-Sediment, das ein kleinskaliges Mosaik von beständigen biogenen Strukturen enthält, kann deswegen abgesehen von der α - auch eine hohe β -Diversität aufweisen (und damit auch eine hohe γ -Diversität).

In diesem Zusammenhang besteht eine enge Beziehung zwischen der Skala, die betrachtet wird, und den Prozessen, die die Diversität beeinflussen (Huston 1994). Auf einer kleinen Skala sind die Arten gezwungen, zu interagieren und um die limitierenden Ressourcen zu konkurrieren (Gray 1997a). Um die Konkurrenz zwischen verschiedenen Arten zu reduzieren, müssen sie unterschiedliche Ressourcen nutzen (die Ebene der α -Diversität; Whittaker 1960, 1967, 1972).

Wenn die biogene Struktur „Schwamm“ einen Umweltgradienten für die Nematoden-Gemeinschaft schafft, sollte die Diversität der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen auf verschiedenen räumlichen Skalen diesen Gradienten widerspiegeln.

Definitionen für die verschiedenen Ebenen der Diversität basieren hauptsächlich auf ökologischen Studien aus dem terrestrischen Bereich (vergl. Whittaker 1960, 1975, 1977). Diese Untersuchungen zeigten, dass Artenreichtum von der Heterogenität und Struktur der Umwelt sowie Diversität der Topographie, Immigrations- und Emigrations-Raten sowie Störungen und verfügbarer Energie auf ökologischer (und evolutionärer) Ebene beeinflusst wird (vergl. Gaston 1996a und Zitate darin).

Aber wie kann man diese Ideen auf marine Untersuchungen übertragen? Marine Systeme unterscheiden sich in vielerlei Hinsicht von terrestrischen Systemen, und Paradigmen aus dem terrestrischen Bereich sind oft nicht auf marine Biodiversität anwendbar (May 1994, Gray 1997a, Heip et al. 1998). In marinen Systemen sind die Grenzen zwischen Habitaten oder Gemeinschaften oft weniger ausgeprägt als an Land, und es ist schwieriger sie gegeneinander abzugrenzen (Gray 2000). Im Gegensatz zu terrestrischen Systemen sind die Ausbreitungs-Barrieren für marine Organismen relativ schwach, und viele Arten verbreiten sich möglicherweise über weitere Distanzen als an Land (vergl. Ellingsen 2002).

Für die Interpretation von Arten-Diversität ist es wichtig, die Mechanismen zu verstehen, die Dichte und räumliche Verteilung von Arten beeinflussen (He & Legendre 2002). Wenn ein Mechanismus ungleichmäßigere Abundanz-Muster oder räumliche Verteilungsmuster von Arten bewirkt, sollte dieser Faktor zur Koexistenz von Arten beitragen und umgekehrt (He & Legendre 2002). Abundanz und räumliche Verteilung werden auch von anderen Autoren als die hauptsächlich Einfluß nehmenden Faktoren auf die Arten-Diversität genannt (Crawley 1997).

Hier wird die α - und β -Diversität im Zusammenhang mit Ausbreitung und räumlicher Verteilung der Nematoden-Arten betrachtet.

4.5.1.1. Ausbreitungsmechanismen von Nematoden

In marinen Systemen ist die benthische und planktische Gemeinschaftsstruktur auf regionaler Ebene miteinander gekoppelt (Connolly & Roughgarden 1999). Das gilt für Nematoden-Gemeinschaften allerdings nur in eingeschränktem Maß, da freilebende marine Nematoden keine Larvenstadien besitzen. Nematoden werden in der Regel als schlechte Schwimmer betrachtet (Fegley 1985), und ihnen wird nur ein begrenztes Ausbreitungsvermögen zugesprochen (Fleeger et al. 1984). Obwohl Nematoden schlechte Schwimmer sind, sind sie häufig in der Wassersäule zu finden und können sich auch über die Wassersäule auszubreiten (vergl. Hagerman Jr. & Rieger 1981, Mott & Harrison 1983, Palmer 1983, Fleeger et al. 1984, Fegley 1985, Armonies 1988, Bertelsen 1997, Powers 1998, Ullberg & Ólafsson 2003a&b).

Freilebende marine, benthische Nematoden besiedeln Sedimente relativ schnell, wenn physikalische Kräfte stark genug sind, um sie vom Sediment in die Wassersäule zu transportieren (Ullberg & Ólafsson 2003a&b, Ullberg 2004). Im Vergleich zu der hohen Dichte, in der Nematoden normalerweise im Sediment vorkommen, sind sie aber in der Wassersäule in relativ geringer Abundanz zu finden (Bell 1980, Sibert 1981, Jacobs 1984, DePatra & Levin 1989, Soetaert & Van Rijswijk 1993). Wenn physikalische Kräfte für eine „Aufwirbelung“ der Nematoden vom Sediment in die Wassersäule fehlen, verläuft eine Besiedlung deutlich langsamer und scheint stärker durch biologische Faktoren beeinflusst zu sein (Ullberg & Ólafsson 2003b). Drei Untersuchungen zeigen, dass die ursprüngliche Besiedlungsdichte azoischer Sedimente durch Nematoden, die keiner oder nur sehr geringer Strömung ausgesetzt sind, selbst nach acht bzw. 18 Monaten noch nicht wieder erreicht wurde (vergl. Widbom 1983, Ólafsson & Moore 1990, 1992).

Migration durch das Sediment scheint in Gebieten mit keiner oder sehr geringer Strömung (wie in der Tiefsee) für freilebende marine Nematoden der wichtigste Ausbreitungs-Mechanismus zu sein (vergl. Ullberg & Ólafsson 2003b).

Das Vorkommen von Nematoden ist weniger als bei anderen meiobenthischen Organismen auf die Sedimentoberfläche beschränkt, und viele Nematoden-Arten haben eine relativ tiefe Vertikalverteilung innerhalb des Sediments (Hendelberg & Jensen 1993). Nematoden, die tiefer im Sediment leben, sind langsamere Besiedler als Nematoden, die an der Sedimentoberfläche leben (Alongi et al. 1983, Ólafsson & Moore 1992). An der Sedimentoberfläche lebende Nematoden sind empfänglicher für passive Ausbreitungsmechanismen, da sie physikalischen und/oder biologischen Störungen (und damit einer „Aufwirbelung“ in die Wassersäule) stärker ausgesetzt sind (Ullberg & Ólafsson 2003b).

Störungen der Sedimentoberfläche fördern die Nematoden-Drift (Palmer & Gust 1985) und sind vermutlich ein wichtiger Faktor für die Ausbreitung und frühe Besiedlung auch über größere Distanzen (Ullberg & Ólafsson 2003b).

4.5.1.2. Definitionen für die Interpretation von Diversität auf Abundanzbasis

Im Folgenden wird Arten-Diversität im Zusammenhang mit unterschiedlichen Ausbreitungsmechanismen diskutiert, es werden verschiedene räumliche Skalen betrachtet. Dabei wird „Ausbreitung“ im weiteren Sinne als „dispersal“⁸ für die Interpretation der Diversitätsmuster der Nematoden-Gemeinschaft verwendet (vergl. Schaefer 1992).

Die Ausbreitung von Organismen findet auf regionaler und lokaler Ebene statt und wirkt sich unterschiedlich auf die Diversität von Gemeinschaften aus. Die Begriffe „regional“ und „lokal“ beschreiben eigentlich (zeitliche und) räumliche Skalen, wie sie in der Makroökologie betrachtet werden. Die Prozesse, die in dieser Untersuchung betrachtet werden, laufen auf einer deutlich kleineren räumlichen Skala ab. Die Begriffe „regional“⁹ und „lokal“¹⁰ werden im Folgenden verwendet, um die verschiedenen räumlichen Skalen für Ausbreitung und Diversität klar voneinander abzutrennen.

Die Definitionen von α - und β -Diversität werfen einige Probleme auf, die mit der räumlichen Skala zu tun haben, auf der Diversität betrachtet wird. β -Diversität misst die Variabilität der Artzusammensetzung von Gemeinschaften, und es gibt keine objektiven Definitionen für die Skala, auf der die α -Diversität von der β -Diversität abgegrenzt wird. Es ist schwierig, zwischen der γ -Diversität (auf größerer räumlicher Skala) und α -Diversität einer Gemeinschaft mit großer β -Diversität zu unterscheiden (Underwood 1986, Gray 2000).

Es ist wichtig, α -¹¹ und β -Diversität¹² auf derselben räumlichen Skala zu vergleichen und diese Skala genau zu definieren. Verschiedene Maße zur Ermittlung von β -Diversität sind von Magurran (1988) diskutiert worden. Hier wird der Bray Curtis-Ähnlichkeitsindex verwendet, um eine Aussage über die β -Diversität zu treffen (vergl. Gray 2000). Dabei wird die Bray Curtis-Distanz (1 - Ähnlichkeit) als direktes Maß für die β -Diversität benutzt.

⁸ In der Populationsökologie ein Vorgang der Verteilung von Mitgliedern einer Population von einem Ausgangsgebiet auf andere Orte; im weiteren Sinne auch Ausbreitung umfassend

⁹ Regionale Ausbreitung: Ausbreitung zwischen Meta-Gemeinschaften (hier: Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- bzw. Schwammkernen)

¹⁰ Lokale Ausbreitung: Ausbreitung zwischen lokalen Gemeinschaften (hier: Nematoden-Gemeinschaft aus den Punktproben)

¹¹ α -Diversität („within-habitat heterogeneity“, Fisher et al. 1943, Whittaker 1960, 1967): Diversität der Nematoden-Gemeinschaft in den verschiedenen skalierten Proben.

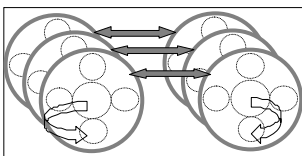
¹² β -Diversität („between-habitat heterogeneity“, Whittaker 1960, 1975, 1977): Das Ausmaß, in dem sich die Zusammensetzung der Nematoden-Gemeinschaft zwischen den verschiedenen skalierten Proben unterscheidet.

4.5.2. Artenreichtum und Ausbreitung auf regionaler und lokaler Ebene

Die Ergebnisse für den Artenreichtum der Nematoden-Gemeinschaft zeigen sowohl auf regionaler Ebene in den Sedimentkernen (vergl. Abb. 3.18 in Kapitel 3.4.4.1.) als auch auf lokaler Ebene in den Punktproben ($p = 0,0804$) in allen Schwammkernen eine höhere α -Diversität der Gemeinschaft als in den entsprechenden Kontrollen. Die höheren Werte für die Äquität in den Schwammkernen bestätigen die Vermutung, dass permanent heterogene Biotope (im Gegensatz zu zeitlich begrenzten Störungen) eine Gemeinschaft fördern, die aus vielen Arten in geringerer Individuendichte gebildet wird und nicht die Dominanz weniger (opportunistischer) Arten begünstigt (vergl. Kapitel 4.4.1.).

Die β -Diversität der Kontrollkerne ist auf regionaler Ebene höher als in den Schwammkernen. Auf lokaler Ebene ist allerdings die β -Diversität der Punktproben in den Schwammkernen höher. Außerdem zeigt sich, dass die β -Diversität insgesamt auf regionaler Ebene (zwischen den Sedimentkernen) höher ist als auf lokaler Ebene (innerhalb der Sedimentkerne zwischen den Punktproben).

Das kann bedeuten, dass die räumliche Skala zu groß ist und die Ausbreitungsmechanismen der Nematoden auf dieser räumlichen Skala nicht mehr wirken, oder dass die Umwelteigenschaften in den Kontroll- und Schwammkernen so unterschiedlich sind, dass die interspezifische Konkurrenz zwischen Arten aus den Kontroll- und Schwammkernen stärker wirkt als mögliche Ausbreitungsmechanismen.



4.5.2.1. Diversität auf regionaler Ebene

Zwischen der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernpaaren ist die Ähnlichkeit nicht höher als zwischen den Gemeinschaften der einzelnen Kontrollkerne oder der Schwammkerne unter sich (Tab. 4.4). Daraus kann man schließen, dass es weniger Ausbreitung zwischen den Gemeinschaften aus den Kontroll- und Schwammkernen gibt als zwischen den Gemeinschaften der einzelnen Schwammkerne bzw. genauso wenig Austausch wie zwischen den einzelnen Kontrollkernen.

Die höhere α -Diversität (und gleichzeitig niedrigere β -Diversität) der Schwammkerne im Vergleich zu den Kontrollkernen könnte im Zusammenhang mit einem unterschiedlichen Ausbreitungspotential der Arten aus den Kontroll- und Schwammkernen stehen.

Tab. 4.4: Bray Curtis-Distanz für die Gemeinschaften aus den Kontroll- und Schwammkernen als Maß für die β -Diversität.

Bray Curtis-Distanz (Skala 0-1)	0-5 cm	0-1 cm
Kontroll- & Schwammkerne (gesamt)	0,48	0,48
HG2&HG3	0,48	0,49
HG4&HG5	0,51	0,50
HG6&HG7	0,46	0,47
Kontrollkerne (HG3, HG5 & HG7)	0,48	0,43
HG3&HG5	0,36	0,31
HG5&HG7	0,51	0,46
HG3&HG7	0,57	0,44
Schwammkerne (HG2, HG4 & HG6)	0,41	0,34
HG2&HG4	0,37	0,35
HG4&HG6	0,43	0,36
HG2&HG6	0,45	0,30

Das würde bedeuten, dass die Nematoden aus den Schwammkernen über größere Distanzen verbreitet werden als Nematoden aus den Kontrollkernen. Wenn tatsächlich Ausbreitung für die niedrigere β -Diversität in den Schwammkernen verantwortlich ist, sollten die Arten aus den Schwammkernen in größerem Ausmaß über die Wassersäule transportiert werden. Bei den Arten aus den Kontrollkernen würde im Gegensatz dazu Ausbreitung über Migration durch das Sediment eine größere Rolle spielen. Die Ausbreitung durch Migration verläuft über Distanzen, die einer lokalen Verbreitung entsprechen und wirkt sich auf regionaler Ebene weniger stark auf die β -Diversität der Nematoden-Gemeinschaften aus den Kontrollkernen aus.

Die unterschiedlichen Ausbreitungsmechanismen der Nematoden aus den Kontroll- und Schwammkernen können aus einem interaktiven Effekt zweier Faktoren resultieren: verschiedene abiotische Umweltbedingungen und biologisch bzw. morphologisch unterschiedliche Eigenschaften der Arten in den Kontroll- und Schwammkernen.

Die durchschnittliche Individuengröße der Nematoden in den Kontrollkernen (0,09 μg Trockengewicht) ist etwas höher als in den Schwammkernen (0,07 μg Trockengewicht). Der Anteil größerer Individuen in den unteren Sedimentschichten ist in den Kontrollkernen höher als in Schwammkernen (vergl. Vertikalverteilung der Nematoden-Biomasse; Kapitel 3.4.3.2., Abb. 3.13.). Außerdem befindet sich in den Schwammkernen (80 % der Individuen \cong 72 % der Gesamt-Biomasse) ein größerer Teil der Individuen in den oberen Sedimentschichten als in den Kontrollkernen (73 % der Individuen \cong 66 % der Gesamt-Biomasse).

Der Einfluß der biogenen Struktur „Schwamm“ auf die Strömungsmuster (Verringerung der Strömungsgeschwindigkeit und Erhöhung der Turbulenz um die Schwämme herum) könnte groß genug sein, um als physikalische Kraft die „Aufwirbelung“ der Nematoden in den Schwammkernen von der Sedimentoberfläche in die Wassersäule zu bewirken. In den Kontrollkernen fehlt diese physikalische Kraft, und die Nematoden aus den Kontrollkernen haben deswegen eine geringere Chance, in die Wassersäule zu gelangen, und damit auch eine geringere Chance zu einer Ausbreitung über weitere Distanzen. Zusätzlich könnte der Schwamm als Strömungshindernis eine vermehrte passive Ablagerung, aber auch eine aktive Besiedlung von Nematoden in seiner Umgebung bewirken.

Möglicherweise führen die Biodepositionsleistung bzw. die Stoffwechselprodukte der Schwämme zu einem erhöhten Nahrungsgebot in ihrer Umgebung. Das Sediment um die Schwämme herum würde also für die Nematoden einen attraktiveren Lebensraum im Vergleich zu den Kontrollkernen darstellen, was zu einem aktiven Besiedlungsprozess in der Umgebung der Schwämme führen könnte.

Verschiedene Untersuchungen zeigen, dass Ansiedlungsprozesse von Nematoden nicht ausschließlich zufälligen oder passiven Mechanismen unterliegen (Ullberg & Ólafsson 2003a&b, Ullberg 2004). Ullberg & Ólafsson (2003a&b) vertreten die Auffassung, dass Nematoden sich durch aktives Schwimmen fortbewegen können. Obwohl benthische Nematoden als schlechte Schwimmer bekannt sind (vergl. Palmer 1984), gibt es Beobachtungen von schwimmenden Nematoden aus dem Phytal (Jensen 1981) und anderen Lebensräumen (Peters 1928).

In der Untersuchung von Ullberg & Ólafsson (2003a) sind alle Arten (bis auf eine Ausnahme), die eine aktive Habitat-Wahl zeigen, durch kleine Individuen repräsentiert, wie sie vermehrt in den Schwammkernen vorkommen. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit den Schlußfolgerungen von Crofton (1966), wonach sich nur die kleinsten Nematoden frei schwimmend im Wasser bewegen können. Für größere Nematoden ist die Viskosität nicht ausreichend, um sich über sinusförmige Wellenbewegungen auszubreiten, wie sie Nematoden zum Schwimmen nutzen (Crofton 1966). Ullberg & Ólafsson (2003a) sind außerdem der Meinung, dass sich marine Nematoden chemotaktisch an „bevorzugte“ Stellen leiten lassen, wie es für parasitische und terrestrische Nematoden und andere marine Organismen dokumentiert ist (vergl. Ullberg & Ólafsson 2003a und Zitate darin). Chemische Signale sind für Organismen in aquatischen Systemen wichtig, um Nahrung zu finden, bei der Partnersuche oder um Feinden auszuweichen (z.B. Tomba et al. 2001). Das wichtigste chemorezeptive Organ bei Nematoden sind die Seitenorgane (Amphiden), die in der Kopfregion liegen (Coomans & De Grisse 1981), daneben spielen aber auch die inneren labialen Sensillen eine wichtige Rolle, um z.B. Na^+ und Cl^- zu entdecken (Dusenbery 1983). In diesem Zusammenhang ist die fleckenhafte Verteilung von Nahrungsressourcen in marinen Weichböden vermutlich eine Ursache für die geklumpten Verteilungsmuster von Nematoden auf verschiedenen räumlichen Skalen (Gerlach 1977, Lee et al. 1977, Ólafsson 1992, Fabiano & Danovaro 1999, Neira et al. 2001).

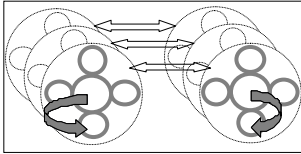
Die Veränderung der Strömung durch die biogene Struktur als physikalische Kraft, das vermehrte Vorkommen kleinerer Organismen in den oberen Sedimentschichten und damit in der Wassersäule, verbunden mit aktiven Schwimmbewegungen im Zusammenhang mit Chemotaxis könnten dazu führen, dass die Nematoden aus den Schwammkernen sich über größere Distanzen verbreiten als in den Kontrollkernen, und deswegen stärker im Austausch mit ihrer Umgebung stehen.

Dadurch könnte die höhere α -Diversität in den Schwammkernen verursacht sein, da sich mehr Arten passiv (Schwamm als Strömungshindernis?) und aktiv (attraktiverer Lebensraum, da höheres Nahrungsangebot?) in der Umgebung des Schwammes ansiedeln. Die β -Diversität in den Schwammkernen ist vor allem im obersten Sedimentzentimeter niedriger als in den Kontrollkernen, und der Diversitäts-Unterschied zwischen dem oberen Zentimeter im Vergleich zur gesamten Sedimenttiefe ist in den Schwammkernen größer als in den Kontrollkernen (Tab. 4.4). Das könnte darauf hindeuten, dass vor allem in den Schwammkernen (aus der oberen Sedimentschicht) Ausbreitung in größerem Ausmaß stattfindet und zu einer Homogenisierung der Gemeinschaften in den Schwammkernen führt (niedrigere β -Diversität). Das würde die Vermutung unterstützen, dass die Arten in den Schwammkernen eine stärkere Verbreitung über die Wassersäule erfahren als in den Kontrollkernen.

Ullberg & Ólafsson (2003b) vermuten, dass physikalische Störungen in Niedrig-Energiegebieten, wie z.B. in der Tiefsee, wichtiger für die Verbreitung von Nematoden-Arten sind als biologische Prozesse. Trotzdem gibt es für die Verbreitungsmuster verschiedene morphologische (Warwick 1971, Tietjen 1976, Thistle & Sherman 1985), einige verhaltensabhängige (Flegley 1987, Chandrasekara & Frid 1996) und auch physiologische Faktoren (Gerlach 1948, 1957, Riemann 1988).

Wenn tatsächlich Ausbreitung eine der Hauptursachen für die Diversitätsunterschiede auf regionaler Ebene in den Kontroll- und Schwammkernen ist, zeigen die Ergebnisse dieser Untersuchung einen unterschiedlichen Ausbreitungs-Effekt auf die Koexistenz und damit auf die Diversität der Gemeinschaften.

Auf regionaler Ebene würde Ausbreitung zu einer Homogenisierung der Gemeinschaftsstruktur in den Schwammkernen führen bzw. zu einer sinkenden β -Diversität (vergl. Cadotte & Fukami 2005). Das größere Ausmaß von *Ausbreitungs*-induzierten Änderungen der Gemeinschaftsstruktur erhöht dabei gleichzeitig die α -Diversität in den Schwammkernen (vergl. Gering & Crist 2002).



4.5.2.2. Diversität auf lokaler Ebene

Auf lokaler Ebene zeichnet sich ein anderes Diversitätsmuster zwischen den Kontroll- und Schwammkernen ab als auf regionaler Skala.

Innerhalb der Schwammkerne ist sowohl die α - als auch die β -Diversität (Tab. 4.5) höher als in den Kontrollkernen (0 – 5 cm Sedimenttiefe).

Die Gemeinschaften der einzelnen Punktproben aus den Kontrollkernen weisen also eine ähnlichere Gemeinschaftsstruktur zueinander auf als in den Schwammkernen, während gleichzeitig der Artenreichtum der Gemeinschaften in den Punktproben aus den Schwammkernen höher ist als in den Kontrollkernen. Die β -Diversität im Kontrollkern HG7 entspricht nicht dem oben beschriebenen Diversitätsmuster. Mögliche Gründe für die „ungewöhnliche“ Gemeinschaftsstruktur in diesem Sedimentkern sind bereits in Kapitel 4.4.1.1. ausführlich diskutiert worden.

Im oberen Sedimentzentimeter zeichnet sich allerdings ein anderes Muster ab. Besonders in dieser Sedimentschicht ist zwar in den Schwammkernen die α -Diversität höher als in den Kontrollen, die β -Diversität ist jedoch in den Schwammkernen niedriger (vergl. Tab. 4.5).

Insgesamt ist in beiden Punktproben-Gruppen (Kontroll- und Schwammkerne) die β -Diversität niedriger als auf regionaler Ebene.

Tab. 4.5: Bray Curtis-Distanz für die Nematoden-Gemeinschaft in den Punktproben der Kontroll- und Schwammkerne als Maß für die β -Diversität.

Bray Curtis-Distanz (Skala 0-1)	0-5 cm	0-1 cm
Punktproben Kontroll- & Schwammkerne (gesamt)	0,38	0,36
Punktproben Kontrollkerne (Δ, \triangleright, ∇, \triangleleft)	0,40	0,39
HG3	0,29	0,30
HG5	0,32	0,36
HG7	0,51	0,54
Punktproben Schwammkerne (\blacktriangle, \blacktriangleright, \blacktriangledown, \blacktriangleleft)	0,46	0,34
HG2	0,32	0,25
HG4	0,33	0,32
HG6	0,38	0,35

Die Ausbreitung der Nematoden mittels Migration durch das Sediment könnte in diesem Zusammenhang über kurze Distanzen in stärkerem Ausmaß stattfinden und damit zu einer vermehrten Homogenisierung der Gemeinschaften auf lokaler Ebene beitragen.

In den Kontrollkernen scheint Ausbreitung offensichtlich über kurze Distanzen eine größere Rolle zu spielen als in den Schwammkernen. Dies könnte im Zusammenhang mit dem insgesamt höheren Anteil von größeren Organismen in den unteren Sedimentschichten der Punktproben aus den Kontrollen stehen. Man kann davon ausgehen, dass größere Nematoden sich grabend

fortbewegen. Kleinere Nematoden können keine Sedimentkörner bewegen und sind eher darauf angewiesen, dass ein Sandlückensystem vorhanden ist, um sich im Interstitialraum fortbewegen zu können. Da das Sediment mit zunehmender Sedimenttiefe kompakter wird, ist es wahrscheinlich, dass größere Nematoden in diesen Sedimentschichten mobiler sind als kleinere. Im oberen Sedimentzentimeter bietet das Sediment eher ein Sandlückensystem. Die größere Ähnlichkeit der Gemeinschaft aus den Schwammkernen in dieser Sedimentschicht deutet darauf hin, dass sich hier im Vergleich zu den unteren Sedimentschichten auch kleinere Nematoden vermehrt durch Migration ausbreiten können.

Die Verbreitung von Arten kann negative oder positive Auswirkungen auf die Diversität von Gemeinschaften haben (Ellingsen 2002, Cadotte & Fukami 2005). Die geringen Unterschiede in der β -Diversität lassen vermuten, dass auf kleinerer räumlicher Skala die Arten in den Kontrollkernen ein ähnlich hohes Ausbreitungspotential wie in den Schwammkernen haben. Die α -Diversität ist dennoch in den Schwammkernen höher.

Offensichtlich hat in den Schwammkernen die erhöhte Biotop-Komplexität aufgrund der biogenen Struktur einen größeren Einfluß auf die Gemeinschaftsstruktur als die *Ausbreitung* der Arten durch Migration.

Verschiedene Untersuchungen zeigen, dass zunehmende kleinskalige Komplexität der Umwelt zu einer erhöhten Diversität führt (vergl. De Troch et al. 2001 und Zitate darin). Allerdings gibt es auch Gegenbeispiele. Einen negativen Effekt von Ausbreitung auf die lokale α -Diversität dokumentierten Cadotte & Fukami (2005) als Ergebnis experimenteller Ansätze. Bei erhöhter Ausbreitungs-Rate nimmt auf lokaler Ebene der Verlust räumlicher Refugien für einzelne Arten durch negative Interaktionen zwischen den Arten zu (vergl. Cadotte & Fukami 2005). Die vermuteten homogeneren Umweltbedingungen in den Kontrollkernen bieten im Vergleich zu den wahrscheinlich heterogenen Bedingungen in den Schwammkernen den Arten offenbar weniger Mikrohabitate (Refugien) bzw. weniger ökologische Nischen. Das könnte dazu führen, dass es in den Kontrollkernen weniger Arten möglich ist, zu koexistieren und Ausbreitung somit in den Kontrollkernen einen negativen Effekt auf die α -Diversität ausübt.

In den Kontrollkernen würde *Ausbreitung* vor allem die intraspezifische Aggregation fördern, während in den Schwammkernen aufgrund der höheren Umwelt-Heterogenität interspezifische Aggregation gefördert wird.

Intraspezifische Aggregation kann, im Gegensatz zu den Voraussagen des „aggregation model of species coexistence“ (Ivey 1988, vergl. Veech et al. 2003 und Zitate darin und Kapitel 4.4.1.1.) einen negativen Effekt auf die lokale Arten-Diversität ausüben (He & Legendre 2002, Veech et al. 2003). Die erwartete Anzahl von Arten auf lokaler Ebene nimmt durch intraspezifische Aggregation stärker ab, als der Artenreichtum auf regionaler Ebene (als „species pool“) erwarten lässt (He & Legendre 2002).

4.5.3. Bedeutung von räumlicher Skalierung und Ausbreitung für die Interpretation von Diversität auf Abundanzbasis

Die verschiedenen räumlichen Skalen, die in dieser Untersuchung für die Diversität auf Abundanzbasis der Nematoden-Gemeinschaft betrachtet wurden, spiegeln nach dem Ansatz von Gray (2000) für Makrofauna-Organismen lokale Diversität wider und entsprechen eher der Punkt-Diversität („point species richness“, SR_P) und Proben-Diversität („sample species richness“, SR_S).

Aus der kleinskaligen Sicht von Nematoden, deren Ausbreitungs-Potential im Vergleich zur Makrofauna deutlich kleinere räumliche Skalen umfasst, scheint es durchaus berechtigt, die räumliche Skala der Punktproben als lokal und der Sedimentkerne als regional zu betrachten.

Letztlich ist Diversität, als die Koexistenz verschiedener Arten auf unterschiedlichen räumlichen Skalen, abhängig von der Balance zwischen der Skala von interspezifischer und intraspezifischer Konkurrenz (Murrell & Law 2003), der Skala von Wettbewerb und Heterogenität der Umwelt (Bolker & Pacala 1999) oder der Skala von Ausbreitung und Heterogenität der Umwelt (Snyder & Chesson 2004). Grundsätzlich können drei verschiedene Typen von Prozessen auf regionaler und lokaler Ebene auf die Gemeinschaftsstruktur wirken (Schluter & Ricklefs 1993). Auch die unterschiedliche Struktur der Nematoden-Gemeinschaft auf lokaler und regionaler Ebene in den Sedimenten um die biogene Struktur „Schwamm“ und in den Kontrollsedimenten ist von diesen Prozessen beeinflusst.

Die Ausbreitung (Migration durch das Sediment) der Nematoden innerhalb eines Biotops (zwischen den Punktproben der einzelnen Sedimentkerne) beeinflusst die räumliche (und zeitliche) Variabilität der lokalen Meta-Gemeinschaften. Ausbreitung der Nematoden durch die Wassersäule und damit die Ausbreitung zwischen den Kontroll- und Schwammkernen erhöht den Artenreichtum vor allem in den Schwammkernen durch neu hinzu kommende Arten, die im Vergleich zum Artenspektrum in den Kontrollkernen eher kurzlebig und schlechtere Besiedler sind (vergl. Southwood 1996). Schließlich kann der Artenreichtum durch lokale ökologische Interaktionen wie artenspezifische Reaktionen auf die Umweltbedingungen, inter- und intraspezifische Konkurrenz um Ressourcen sowie Prädation limitiert sein (vergl. Wiens 1989).

Der Artenreichtum der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen wurde zwar über unterschiedliche Ausbreitungsmechanismen auf verschiedenen räumlichen Skalen interpretiert, trotzdem wirken auch andere Mechanismen auf die Gemeinschaftszusammensetzung. Die verschiedenen Aspekte, die die Verteilungs- und Diversitätsmuster der Nematoden-Gemeinschaft beeinflussen, sind z. T. bereits an anderer Stelle betrachtet worden (vergl. Kapitel 4.4.) und werden im Weiteren anhand taxonomischer und funktioneller Diversitätsmuster interpretiert.

4.6. Diversität auf taxonomischer Basis

In einer Gemeinschaft, in der die meisten Arten einer Gattung angehören, ist die Diversität intuitiv niedriger als in einer Gemeinschaft in der die Arten über viele Gattungen verteilt sind (vergl. Ricotta et al. 2005). Traditionelle Diversitätsmaße, wie der Artenreichtum und Diversitäts-Indices wie z.B. Shannon-Wiener H' etc., fassen Informationen über die relative Dichte von Arten innerhalb einer Gemeinschaft oder einer Probe zusammen, ohne diese (phylogenetische bzw. taxonomische) Variabilität oder auch funktionelle Unterschiede zu reflektieren (Heino et al. 2005). Deswegen wurden andere Diversitätsmaße entwickelt, um taxonomische Diversität bzw. taxonomische Unterschiede zwischen Arten in einer Gemeinschaft abschätzen zu können. Obwohl die Idee, Diversität über die taxonomischen Beziehungen zwischen Arten zu beschreiben, nicht neu ist (vergl. Rao 1982, Vane-Wright et al. 1991, Faith 1992, Humphries et al. 1995), finden Diversitätsmaße auf taxonomischer Basis erst seit den Untersuchungen von Warwick & Clarke (1995) in größerem Umfang in der Ökologie Anwendung (Shimatani 2001).

4.6.1. Sind niedrige AvTD-Werte und erhöhte VarTD-Werte charakteristisch für Nematoden-Gemeinschaften der Tiefsee?

Die Punktproben aus den Kontroll- und Schwammkernen liegen tendenziell alle im Erwartungsbereich für die durchschnittliche taxonomische Distanz (AvTD) oder niedriger als erwartet und im Bereich mittlerer bis hoher Varianz-Werte (VarTD; vergl. Kapitel 3.4.4.3.). Clarke & Warwick (2001a) interpretieren ein ähnliches Ergebnis (erwartet AvTD-Werte bei erhöhten VarTD-Werten) für die Nematodenfauna von Sandstränden der Isles of Scilly im Zusammenhang mit einer verringerten Biotop-Diversität, und spekulieren, dass eine solche taxonomische Struktur typisch für Insel-Gemeinschaften sein könne. Allerdings basieren diese Vermutungen auf den Ergebnissen einer einzelnen Probennahme (vergl. Clarke & Warwick 2001a&b).

Unter der Voraussetzung, dass die taxonomische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten“-Süd insgesamt (Gesamtartenliste der Kontroll- und Schwammkerne) eine Zusammensetzung widerspiegelt, bei der die Arten über viele Familien (31) aber wenige Ordnungen (vier) verteilt sind, deutet eine erhöhte Varianz der taxonomischen Struktur auf eine ungleichmäßigere Verteilung der Arten über die Gattungen. Da in der Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten“-Süd alle Arten derselben Klasse angehören, scheinen die größten taxonomischen Unterschiede zwischen den Arten in den Kontroll- und Schwammkernen auf **niedrigem taxonomischem Level** (Familien- bzw. Gattungsebene) vorzukommen. Im Gegensatz dazu ist die taxonomische Struktur der Insel-Gemeinschaften in der Untersuchung von Clarke & Warwick (2001a) auf **höherem taxonomischem Level** (Unterordnung, Ordnung oder Unterklasse) variabler (erhöhte VarTD-Werte) als die britische Gesamtarten-Liste vermuten ließe.

Die Ergebnisse verschiedener Untersuchungen zeigen, dass Nematoden in der Tiefsee über relativ wenige charakteristische Tiefsee-Gattungen verteilt sind, dass es aber kaum Überschneidungen in der Artenverteilung gibt (Dinet & Vivier 1979, Jensen 1988, Tietjen 1989, Soetaert & Heip 1995, Vanhove et al. 1999, 2004, Netto et al. 2005). Für solche Gemeinschaften wären relativ niedrige AvTD-Werte kennzeichnend.

Niedrige AvTD-Werte könnten ein generelles Charakteristikum von Nematoden-Gemeinschaften aus der Tiefsee sein.

Taxonomische Unterschiede innerhalb dieser Tiefsee-Gemeinschaften würden sich hauptsächlich auf niedrigem taxonomischen Level in der unterschiedlichen Verteilung der Arten über die Gattungen und damit in erhöhten VarTD-Werten äußern.

Ein erwarteter Level der durchschnittlichen taxonomischen Unterschiede bei einer erhöhten taxonomischen Varianz der Nematoden-Gemeinschaften resultiert also nicht unbedingt aus einer verringerten Biotop-Diversität.

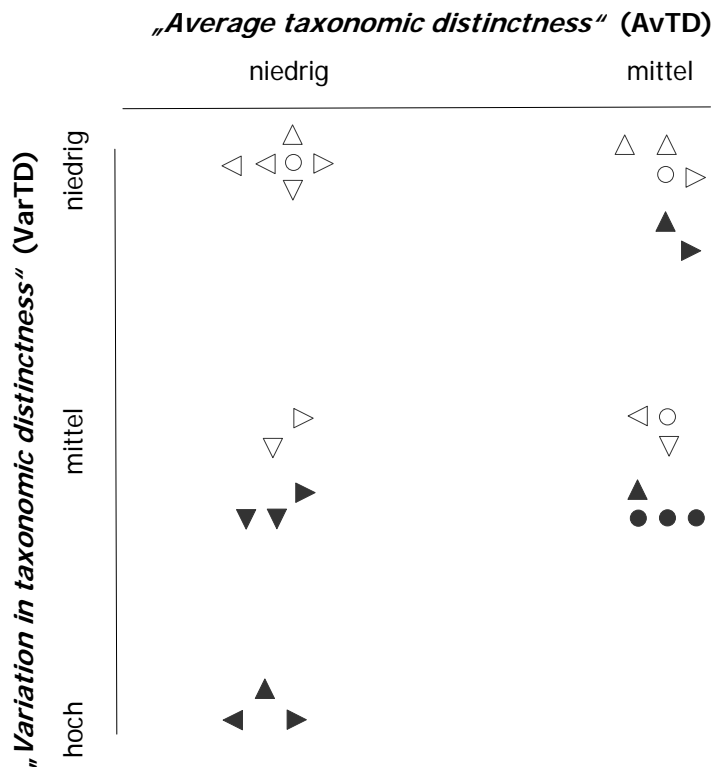
Es ist eher wahrscheinlich, dass unterschiedlich hohe VarTD-Werte für die Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten“-Süd die Heterogenität bzw. Homogenität von Umweltbedingungen widerspiegeln und damit u.U. das Ausmaß kleinskaliger Biotop-Heterogenität.

Ergebnisse von Mouillot et al. (2005a) zeigen, dass der durchschnittliche taxonomische Unterschied (AvTD) einer Gemeinschaft eher auf eine Störung hinweist und weniger mit heterogenen Umwelteigenschaften assoziiert ist. Die Variabilität von Umweltbedingungen beeinflusst dagegen eher die Varianz der taxonomischen Unterschiede (VarTD) in einer Gemeinschaft. So zeigen die von Mouillot et al. (2005a) untersuchten Gemeinschaften hohe VarTD-Werte bei variablen Umweltbedingungen und niedrige VarTD-Werte bei geringer Variabilität der Umweltbedingungen (aber vergl. auch von Euler & Svensson 2001).

In Tabelle 4.6. sind die Tendenzen für die taxonomische Diversität der Nematoden-Gemeinschaft in den Punktproben zusammengefasst. Dabei zeigt sich, dass die Punktproben der Schwammkerne eher im Bereich einer erhöhten taxonomischen Varianz liegen als die Punktproben der Kontrollkerne. Die erhöhten VarTD-Werte der Nematoden-Gemeinschaft in den Schwammkernen im Vergleich zur Gesamtartenliste lassen auf eine ungleichmäßigere Artenverteilung (über den taxonomischen Stammbaum) schließen. Einige Gattungen sind stärker repräsentiert (und mit vielen Arten vertreten), während andere Gattungen sehr artenarm oder sogar monospezifisch sind und dementsprechend weniger stark in der Gemeinschaft der Schwammkerne repräsentiert sind.

Die erhöhte taxonomische Varianz der Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen könnten in Anlehnung an die Ergebnisse von Mouillot et al. (2005a) auf diversere Biotop-Eigenschaften der Sedimente um die Schwämme herum hindeuten. Während die niedrigere taxonomische Varianz in den Kontrollkernen die homogeneren Biotop-Eigenschaften in den Sedimenten der Kontrollkerne widerspiegelt.

Tab. 4.6: Taxonomische Diversität in den Punktproben der Kontroll- (offene Symbole) und Schwammkerne (gefüllte Symbole). Zuordnung der Punktproben wie in Tab. 2.1, Kapitel 2.2.3.. Modifiziert nach Mouillot et al. 2005a.



4.6.2. Ähnlichkeit und lokale Koexistenz der Nematoden-Arten in den Kontroll- und Schwammkernen

Die Betrachtung der Nematoden-Gemeinschaft unter dem Aspekt der taxonomischen Diversität führt schließlich zu der Frage: „Müssen konkurrierende Arten unterschiedlich sein, um koexistieren zu können?“ (Kingsland 1985).

Verschiedene Hypothesen und Theorien im Zusammenhang mit dem Konzept der ökologischen Nische betrachten die ökologische Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit von koexistierenden Arten (vergl. Chase & Leibold 2003). Ein wichtiger Versuch, diese Fragen zu beantworten, basiert auf den Abwandlungen der Lotka-Volterra-Modelle, die von MacArthur & Levins (1967) initiiert und von May (1973) weiterentwickelt wurden (z.B. „the principle of limiting similarity“¹³,

¹³ Das klassische Konzept der „limiting similarity“ von Hutchinson (1959) basiert auf dem „Lotka-Volterra“-Modell der interspezifischen Konkurrenz (MacArthur & Levins 1967) und besagt, dass das Ressourcen-Spektrum zwischen koexistierenden Arten aufgeteilt wird. Die Breite eines genutzten Ausschnitts aus einem Ressourcentyp der von einer Art eingenommen wird, definiert die Nischenbreite. Die erlaubte Ähnlichkeit zwischen koexistierenden Arten ist dabei limitiert und die Anzahl Arten wird durch die Anzahl der möglichen Aufteilungen begrenzt (vergl. Meszena et al. im Druck).

Hutchinson 1959; „community-wide character displacement“, Strong et al. 1979 bzw. „character displacement“¹⁴, Brown & Wilson 1956). Allerdings sind diese Modelle kritisch zu betrachten (Abrams 1983), da sie instruktiv sind, ohne „richtig“ zu sein (vergl. Begon et al. 1991). Die Vorstellung einer begrenzten Ähnlichkeit zwischen koexistierenden Arten hat zu zahlreichen Versuchen geführt, die Gemeinschaftsstruktur im Zusammenhang mit verschiedenen Hypothesen zu betrachten (vergl. Leibold 1998 und Zitate darin). Einige Untersuchungen kommen zu dem Ergebnis, dass lokal koexistierende Arten sich stärker unterscheiden als zufällig zu erwarten wäre, andere zeigen ein gegenteiliges Muster und wieder andere finden keine signifikanten Unterschiede oder zeigen variierende Ergebnisse (vergl. Leibold 1998). Diskussionen über die Signifikanz dieser Ergebnisse konzentrieren sich hauptsächlich auf methodische Ansätze oder beziehen sich auf zugrunde liegende biotische Phänomene, die durch diese Untersuchungen nicht erfasst wurden (vergl. Leibold 1998).

Die Koexistenz ähnlicher Arten wird häufig mit ähnlichen Verteilungsmustern in Abhängigkeit von gemeinsamen Biotop-Ansprüchen interpretiert (ähnliche fundamentale Nischen, vergl. Wiens 1977, Zobel 1992, Putman 1994, Leibold 1995). In der wirklichen Welt ist aber kein Quadratcentimeter Boden genau wie ein anderer und die Umweltbedingungen unterliegen saisonalen Schwankungen. Jede Kraft, die ständig ihre Richtung ändert, verzögert zumindest, oder kann gar verhindern, dass ein Gleichgewicht oder ein stabiler Zustand erreicht wird. Jede Kraft, die das Fortschreiten des Konkurrenz-Ausschlusses unterbricht, kann Aussterben verhindern und Diversität vergrößern (vergl. Begon et al. 1991).

Offensichtlich wird in den Kontrollkernen eher die Koexistenz von taxonomisch ähnlichen Arten gefördert, während in den Schwammkernen unähnlichere Arten koexistieren. In der Nematoden-Gemeinschaft der Kontrollsedimente kommen hauptsächlich konservative Arten vor, während die Nematoden-Gemeinschaft der Schwammkerne überwiegend durch opportunistische Arten gebildet wird (vergl. Kapitel 4.4.2. und 4.4.3.).

¹⁴ „community-wide character displacement“ (Strong et al. 1979) bzw. „character displacement“ (Brown & Wilson 1956) bezieht sich auf die gleichförmige Ausdifferenzierung morphologischer Charakteristika, die aus der Konkurrenz ähnlicher Arten um Ressourcen resultiert. Diese Hypothesen beschreiben die Konkurrenz von Arten um limitierte Ressourcen, wobei es entweder zu einem kompetitiven Ausschluß der unterlegenen Art kommt oder zu einer Koexistenz der Arten. Koexistenz entsteht, wenn phänotypische Unterschiede zwischen Individuen einer Population zu einer unterschiedlichen Nutzung der Ressourcen führen und dadurch die Konkurrenz um Ressourcen verringert wird (vergl. Losos 2000). Im Vergleich zu der Hypothese des „community-wide character displacement“ ist „character displacement“ eine stärker evolutionäre Hypothese (Leibold 1998, Abrams 1990).

Heterogene Biotop-Bedingungen in den Sedimenten um die Schwämme könnten als Kraft wirken, die das Fortschreiten des Konkurrenz-Ausschlusses unterbricht und dadurch die größere taxonomische Variabilität und den größeren Artenreichtum in den Schwammkernen bewirkt. In den Kontrollkernen hingegen führen die homogeneren Biotop-Bedingungen zu einer stärkeren Konkurrenz der Arten um die Ressourcen. Begrenzt verfügbare Ressourcen würden in den Kontrollkernen stärker als in den Schwammkernen limitierend wirken und führen zu einem verringerten Artenreichtum der Nematoden-Gemeinschaft in Verbindung mit einer niedrigeren taxonomischen Variabilität.

Im Zusammenhang mit der unterschiedlichen taxonomischen Gemeinschaftsstruktur der Nematoden aus den Kontroll- und Schwammkernen werden hier lediglich zwei Aspekte des Nischenkonzeptes (vergl. Leibold 1995) betrachtet, die sich unterschiedlich auf die Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen auswirken könnten.

Es gibt zahlreiche Möglichkeiten, wie Nischen getrennt werden können. Eine Möglichkeit ist die Ressourcenaufteilung oder allgemeiner die **unterschiedliche Ressourcennutzung** (siehe auch Tilman 1982, 1996, Begon et al. 1991) Das kann beobachtet werden, wenn Arten dasselbe Habitat bewohnen, aber trotzdem unterschiedliche Ressourcen nutzen. Diese Bedingung des Nischen-Konzeptes beinhaltet den Effekt oder Einfluß von Arten auf verschiedene Umweltkomponenten („impact vector“ oder „consumption vector“; vergl. Petraitis 1989, Leibold 1998). In vielen Fällen sind dabei die durch ähnliche Arten genutzten Ressourcen räumlich (oder zeitlich) getrennt. Unterschiedliche Ressourcennutzung wird sich dann in der Differenzierung von Mikrohabitaten zwischen den Arten ausdrücken (oder durch zeitliche Trennung der Arten; Begon et al. 1991).

Die zweite Möglichkeit zur Nischendifferenzierung basiert auf **unterschiedlichen Umweltbedingungen**. Diese Bedingung korrespondiert mit den „Ansprüchen“ von Arten an die Umweltbedingungen bzw. mit der Reaktion auf bestimmte Umweltparameter („responses of species“; z.B. Tilman 1982, Holt & Grover 1994, Leibold 1996). Zwei Arten können die genau gleichen Ressourcen nutzen, wird ihre Fähigkeit dieses zu tun durch die Umweltbedingungen beeinflusst (wie es der Fall sein muß, vergl. Begon et al. 1991) und sie unterschiedlich auf diese Bedingungen reagieren, kann jede von ihnen der anderen unter unterschiedlichen Bedingungen überlegen sein. Auch das kann sich durch Mikrohabitatdifferenzierung (oder durch zeitliche Trennung) ausdrücken (vergl. Begon et al. 1991). Obwohl es nicht immer leicht ist, zwischen Umweltbedingungen und Ressourcen zu unterscheiden (Nischen können durch einen Faktor unterschieden werden, der sowohl eine Ressource wie auch ein Umweltfaktor sein kann), können die relativen Unterschiede zwischen diesen beiden Komponenten des Nischenkonzeptes einen wichtigen Einfluß auf die Möglichkeit der Koexistenz von ähnlichen oder unähnlichen Arten ausüben (Leibold 1998).

So ist es vorstellbar, dass die Koexistenz der Arten in den Schwammkernen hauptsächlich von der Reaktion der Arten („response of species“) auf die vermuteten heterogenen Umweltbedingungen abhängt. Dabei werden die Interaktionen zwischen den Arten davon bestimmt, inwieweit sich die

ökologischen Ansprüche entlang der relevanten Umweltparameter überschneiden oder nicht.

In den Schwammkernen könnte das zu einer negativen Korrelation von taxonomischer Ähnlichkeit und lokaler Koexistenz führen.

Im Vergleich zur regionalen Ebene schafft die biogene Struktur „Schwamm“ auf lokaler Ebene heterogenere Umweltbedingungen. Auf lokaler Ebene werden in den Schwammkernen (taxonomisch) ähnliche Konkurrenten (niedriger bzw. erwarteter AvTD-Wert) von den heterogenen Umweltbedingungen unterschiedlich betroffen, was sich in einer variableren Verteilung der Nematoden-Arten über die Gattungen äußert (erhöhte VarTD-Werte).

Im Vergleich zu der regionalen Ebene sind die Arten innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft der Kontrollkerne tendenziell weniger variabel bzw. im Erwartungsbereich über die Gattungen verteilt.

Die niedrigere taxonomische Variabilität der Arten in den Kontrollkernen könnte durch ähnliche Ansprüche an dieselben potentiell begrenzten Ressourcen bestimmt sein.

Trotzdem wäre eine stabile Koexistenz ähnlicher Arten (im Vergleich zu den Schwammkernen) in den Kontrollkernen möglich, wenn die konkurrierenden Arten durch unterschiedliche Ressourcennutzung koexistieren. Daraus folgt, dass die lokale Koexistenz ähnlicher Arten gefördert wird, wenn die Arten sich ausreichend in ihrem relativen „impact vector“ unterscheiden, solange sie sich nicht zu stark in ihrer relativen „response“ auf die Umweltbedingungen unterscheiden (Leibold 1998).

In früheren Ansätzen wurde eine stabile Koexistenz mit einer Koexistenz an einem Gleichgewichtspunkt gleichgesetzt. Mittlerweile wird Stabilität als die Fähigkeit von Arten angesehen, sich in der Anwesenheit der restlichen Gemeinschaft von einer niedrigen Diversität zu erholen („invasibility criterion“, Huston & Law 1985, Chesson & Ellner 1989, Law & Morton 1993, Abrams 1999). In diesem Zusammenhang wäre eine Koexistenz instabil, wenn die koexistierenden Arten eine sehr ähnliche durchschnittlichen „Fitness“ („average fitness“) für eine dauerhafte Koexistenz zeigen (Chesson 2000a). Auch eine stabile Koexistenz profitiert von einer ähnlichen durchschnittlichen „Fitness“ der Arten, fordert aber eine Nischen-Differenzierung zwischen den Arten, die einen negativen intraspezifischen Dichte-Effekt auf das Populationswachstum relativ zu einem negativen interspezifischen Dichte-Effekt ausübt (Chesson 2000). Ist eine Art von einer bestimmten Ressource abhängig (Reaktion der Art) und reduziert gleichzeitig diese Ressource (Effekt der Art), dann besteht eine dichte-abhängige Rückkoppelung („feedback loop“) mit der Ressource. Wenn eine zweite Art in einer ähnlichen Beziehung zu einer anderen Ressource steht, dann wird jede Art ihr eigenes Wachstum stärker behindern als das Wachstum der anderen Art. Dieses geschieht auch dann, wenn beide Arten einen Teil der Ressource konsumieren, von der die jeweils andere Art stärker abhängig ist (Tilman 1982, Grover 1997). Das Ergebnis ist eine stabile Koexistenz (Chesson 2000). Diese Vorgaben an die Nischen-Differenzierungen werden häufig als „limitierende Ähnlichkeit“ bezeichnet (Abrams 1983, Pacala & Tilman 1994).

Unter der Annahme, dass die relativ niedrige durchschnittliche taxonomische Unterschiedlichkeit der Nematoden-Gemeinschaft sowohl in den Kontroll- als auch in den Schwammkernen eine ähnliche durchschnittliche „Fitness“ widerspiegelt, könnte die höhere taxonomische Variabilität der Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen in Verbindung mit den Ergebnissen für die Anzahl Arten und die relative Dichte der Arten (vergl. Kapitel 4.4.1.) auf eine Nischen-Differenzierung hinweisen, die im Zusammenhang mit dem oben beschriebenen Dichte-Effekt stehen könnte.

Im Vergleich zu der geringeren taxonomischen Variabilität der Gemeinschaft aus den Kontrollkernen, weist die taxonomische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen eher auf eine stabile Koexistenz der Arten hin als in den Kontrollkernen.

Allerdings ist auch klar, dass das Prinzip der limitierenden Ähnlichkeit zwischen Arten nicht generell zu einer stabilen Nischendifferenzierung führen muss (Chesson 2000). Eine präzise Begrenzung der Ähnlichkeit würde einen bestimmten minimalen Wert für eine stabile Nischendifferenzierung bedeuten. Einen solchen Wert kann es nicht geben (Abrams 1983, 1996). So wird eine stabile Nischendifferenzierung vermutlich viel eher durch die „richtige“ Art von Nischen-Unterschieden gefördert (Chesson 2000). Obwohl es also nicht möglich ist, ein bestimmtes Limit für die Ähnlichkeit zwischen Arten vorauszusagen, wird doch das Konzept, das Nischen-Unterschiede der „richtigen“ Art zu einer stabilen Koexistenz führen, allgemein akzeptiert (Abrams 1983, Chesson 2000).

Die unterschiedliche taxonomische Struktur der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen zeigt, dass jedwede Grenze der Ähnlichkeit konkurrierender Arten wahrscheinlich in hohem Grad systemspezifisch ist, also von Art zu Art bzw. von Biotop zu Biotop variiert (vergl. Abrams 1983).

Ein Zusammenhang zwischen Koexistenz und „Unterschiedlichkeit“ bleibt dennoch bestehen. Die allgemeinen Aussagen der früheren Modelle (MacArthur & Levins 1967, May 1973) behalten damit eine gewisse Gültigkeit: (1) In einer realen Umwelt mit all ihrer Variabilität wird es sicherlich bestimmte Grenzen für die Ähnlichkeit koexistierender Arten geben, die Arten werden sich nicht genau gleichen. (2) Diese Grenzen werden die Unterschiede zwischen Arten und die Variabilität innerhalb von Arten zum Ausdruck bringen (vergl. Begon et al. 1991).

Die Gemeinschaftsstruktur der Nematoden wird, abgesehen von z.B. der biogenen Struktur bzw. anderen abiotischen Faktoren und biotischen Interaktionen, zusätzlich von vielen zeitlich wirksamen Faktoren beeinflusst. Bei der Betrachtung der Nematoden-Gemeinschaften aus den Kontroll- und Schwammkernen handelt es sich um eine Momentaufnahme. Im Rahmen dieser Arbeit können nicht alle relevanten Faktoren erfasst und diskutiert werden (für eine ausführliche Diskussion in Verbindung mit dem Nischenkonzept vergl. Chesson 2000 und Chase & Leibold 2003).

Letztlich ist jedoch für das Verständnis der Koexistenz verschiedener Arten unter verschiedenen Umweltbedingungen, die Frage nach den (taxonomischen) Unterschieden zwischen den Arten nicht allein Antwort gebend. Schließlich ist für das Verständnis der Gemeinschaftsstruktur der Nematoden entscheidend, **wie** Arten koexistieren bzw. **welche Art** und **welcher Umfang** von Nischendifferenzierung in den Kontroll- bzw. Schwammkernen besteht.

Die taxonomischen Diversitätsmaße zeigen zwar, dass es Unterschiede zwischen den koexistierenden Arten in der Nematoden-Gemeinschaft gibt und dass diese Unterschiede in den Kontroll- und Schwammkernen verschieden groß sind, sie sagen aber nicht, worin diese Unterschiede bestehen sollten (vergl. Abrams 1983, Roughgarden 1986).

Deswegen wird im Folgenden Nischendifferenzierung als Grundlage für die Koexistenz der verschiedenen Nematoden-Arten in den Kontroll- und Schwammkernen mit Hilfe funktioneller Gruppen und funktioneller Diversität betrachtet.

4.7. Funktionelle Diversität

Die Beziehungen zwischen Diversität, Komplexität, Stabilität und Funktion von Ökosystemen sind einige der fundamentalen Fragen in der (marinen) Ökologie. Das Verständnis dieser Beziehungen ist sowohl für die Ökologie von Ökosystemen als auch von Gemeinschaften von zentraler Bedeutung, um z.B. die Reaktion von Gemeinschaften auf Umweltveränderungen zu erfassen (Bengtsson 1998). Diversität ist letztendlich ein Maß für die Bandbreite der verschiedenen Charakteristika („*traits*“), die in einer Gemeinschaft vorkommen und es gibt eine Vielzahl von Möglichkeiten, diese Charakteristika von Arten zu messen, einschließlich der Arten-Anzahl, taxonomische Diversität oder Anzahl funktioneller Gruppen.

Es gibt wachsende Übereinstimmung darüber, dass der Effekt von Diversität auf Ökosystem-Prozesse eher in Beziehung zu funktionellen Charakteristika von Arten und ihren Interaktionen gesetzt werden sollte als zu der Anzahl Arten *per se* (Johnson et al. 1996, Grime 1997, Tilman et al. 1997, Crawley et al. 1999, Schläpfer & Schmid 1999, Tilman 1999, Walker et al. 1999, Chapin III et al. 2000, Loreau 2000, Hector et al. 2000, Huston et al. 2000). Es besteht also ein Zusammenhang zwischen der Artenvielfalt und der Funktion einer Gemeinschaft (Arntz et al. 1999 und Zitate darin). In neueren Untersuchungen wird funktioneller Diversität in diesem Zusammenhang eine entscheidende Bedeutung für Ökosystem-Prozesse zugeschrieben (Díaz & Cabido 2001). Obwohl die Untersuchung der Verteilungsmuster von Organismen in der marinen Ökologie eine lange Geschichte hat (z.B. Thorson 1957, Sanders 1968, Pearson et al. 1986, Rex et al. 1993), stammen die meisten Konzepte und Theorien zur funktionellen Diversität aus Untersuchungen und Experimenten in terrestrischen Ökosystemen, insbesondere im Zusammenhang mit Pflanzen-Diversität (Naeem et al. 1994, Tilman et al. 1997, Hector et al. 1999, Schmid et al. 2001, Giller et al. 2004). Die Rolle von Pflanzen-Diversität für die „Funktion“¹⁵ von terrestrischen Ökosystemen ist Gegenstand kontroverser Diskussionen an prominenter Stelle in der Literatur (Hodgson et al. 1998, Lawton et al. 1998, Hector et al. 2000, Huston et al. 2000). Die verschiedenen Untersuchungen zur funktionellen Diversität betrachten in der Hauptsache Ökosystem-Prozesse, indem sie Ergebnisse auf relativ kleiner räumlicher Skala zu Verallgemeinerungen auf großer räumlicher Skala ausweiten (auf Landschaften oder noch größere Skalen; vergl. Bolam et al. 2002). Inwieweit diese Generalisierungen zulässig sind, bleibt größtenteils unbeantwortet (Thrush et al. 1997a&b). Die meisten Theorien und Hypothesen zu Funktion und Biodiversität von Ökosystemen sehen über skalenabhängige Fragen hinweg (z.B. Tilman & Downing 1994, Tilman et al. 1996, Nilsson et al. 1999, Bolam et al. 2002) und die Entwicklung operabler Konzepte, prüfbarer Hypothesen und klar definierter Variablen bleibt ein Problem in diesem Feld der Ökologie (Andre

¹⁵ Es ist fraglich, ob ein Ökosystem tatsächlich eine bestimmte „Funktion“ haben kann oder in einer bestimmten Weise „funktioniert“. Letztlich werden mit dem Begriff „Funktion“ in der Regel Produktivität, Stabilität, Nachhaltigkeit und/oder Ausmaß der Ressourcen-Nutzung zusammengefasst und ist als „ecosystem functioning“ bzw. „ecosystem function“ in der relevanten Literatur fest etabliert (vergl. dazu auch Harper & Hawksworth 1994).

et al. 1994, Givnish 1994, Gaston 1996b, Martinez 1996, Aarssen 1997, Huston 1997, Bengtsson 1998, Hodgson et al. 1998, Wardle 1999, Giller et al. 2004). Die große Diversität der funktionellen Rollen mariner Evertebraten, verschiedene Bedeutungen von Funktion, die benutzt werden, um funktionelle Gruppen voneinander abzugrenzen und nicht zuletzt, die Tatsache, dass die funktionelle Bedeutung vieler morphologischer und biologischer Eigenschaften mariner (Meiofauna-)Arten weitgehend unbekannt ist (vor allem aus der Tiefsee), vor allem aber die physikalischen und chemischen Unterschiede zwischen Wasser und Luft, limitieren bis zu einer gewissen Grenze die direkte Übertragung terrestrischer Konzepte auf marine Habitate (für eine ausführliche Diskussion dieser Unterschiede vergl. z.B. Huston 1994). Unter Berücksichtigung dieser Unterschiede sollten einige der generellen Prinzipien aber auch auf marine Lebensräume anwendbar sein (Huston 1994) und werden im Zusammenhang mit der funktionellen Struktur der Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten“-Süd betrachtet (vergl. Diskussionen dazu in Huston 1994, Gaston 1996b, Lawton 1999, Giller et al. 2004)

4.7.1. Definitionen zur funktionellen Diversität

Was die Funktion einer Gemeinschaft oder eines Ökosystems beinhaltet und wie funktionelle Diversität gemessen werden kann, wird in verschiedenen Untersuchungen unterschiedlich definiert. In Abhängigkeit von dem Ökosystem und dem Kompartiment, das betrachtet wird, variieren die Aspekte von funktioneller Diversität, die die verschiedenen empirischen und mechanistischen Ansätze beleuchten: Artenreichtum, verschiedene Diversitäts-Indices, Schlüssel-Arten, funktionelle Gruppen, trophische Beziehungen usw. (Bengtsson 1998).

Für die Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten-Süd“ wird funktionelle Diversität in Abhängigkeit von Anzahl, Typ und Verteilung verschiedener ökologischer Funktionen der Nematoden in den Kontroll- und Schwammkernen beschrieben und schließlich im Zusammenhang mit Artenreichtum betrachtet.

Im Rahmen dieser Arbeit kann mit der Interpretation der funktionellen Diversität der Nematoden-Gemeinschaft nicht ausführlich in die kontroverse Diskussion um die funktionellen Konsequenzen biologischer Diversität eingestiegen werden (für einen Überblick siehe Kinzig et al. 2001 und Zitate darin). Der Interpretation und Diskussion der funktionellen Diversität sind deswegen einige Definitionen vorangestellt, um die Konzepte und Ansätze zu beschreiben, die im Zusammenhang mit funktioneller Diversität und Artenreichtum der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen betrachtet werden.

4.7.1.1. Funktionelle Gruppen: „response“ und „effect“ Gruppen

Es gibt keine universelle funktionelle Klassifizierung für Arten innerhalb Gemeinschaften oder Ökosystemen, das gilt besonders für die Klassifizierung mariner Evertebraten aus dem Benthos (vergl. Gerino et al. 2003). Die Klassifizierungen beruhen vornehmlich auf den Zielen der Untersuchungen, der räumlichen Skala (lokal bis global) und dem ökosystemaren Prozess oder den Umweltfaktoren, die betrachtet werden (Díaz & Cabido 2001, Gerino et al. 2003). Deswegen sind funktionelle Gruppen, wie die meisten Kategorien, die benutzt werden um die reale Welt zu simplifizieren, arbiträre Einteilungen in einem relativ kontinuierlichen Charakteristika-Raum.

Funktionelle Klassifizierungen von Ökosystemen oder Gemeinschaften verfolgen in der Regel zwei relativ unterschiedliche Ziele. Entweder gilt es, die „Reaktion“ (*response*) von Arten auf verschiedene Umweltbedingungen, wie z.B. Störungen oder Umwelt-Heterogenität und Nahrungs- bzw.- Ressourcenverfügbarkeit zu untersuchen („*functional response groups*“¹⁶) oder die Auswirkungen von Arten auf „Eigenschaften“ eines Ökosystems bzw. von Gemeinschaften, wie z.B. Stabilität, Dynamik der Ressourcen bzw. Ausmaß der Ressourcen-Nutzung oder Produktivität zu untersuchen („*functional effect groups*“¹⁷; Landsberg 1999, Walker et al. 1999).

Die Nematoden-Arten aus dem „Hausgarten“-Süd wurden in Fraßtypen, Schwanzformtypen und Körperformtypen als „*functional response groups*“ eingeteilt. Die Identifizierung von „*functional response groups*“ in der Nematoden-Gemeinschaft aus den Sedimentkernen soll helfen zu verstehen, **wie** die Gemeinschafts-Struktur von den unterschiedlichen Umweltbedingungen in den Kontroll- und Schwammkernen beeinflusst wird.

Der multiple funktionelle Ansatz, die Nematoden-Arten in Lebensformtypen anhand der F-S-K Gruppen einzuteilen, spiegelt dagegen „*functional effect groups*“ wider. Dabei wurde eine hierarchische Klassifizierung der Fraßtypen, Schwanzformtypen und Körperformtypen („*functional response groups*“) in Lebensformtypen („*functional effect groups*“) vorgenommen (Abb. 4.7). Ziel dabei ist es, herauszufinden, welche Auswirkungen **Diversität** (als Artenreichtum) unter homogenen (Kontrollsedimente) und heterogenen (Sedimente um die Schwämme) Umweltbedingungen auf die **Funktion** der Nematoden-Gemeinschaft hat.

¹⁶ „functional response groups“: Gruppen von Arten, die auf abiotische und biotische Umweltbedingungen in gleicher oder zumindest ähnlicher Weise „reagieren“ (Díaz & Cabido 2001).

¹⁷ „functional effect groups“: Gruppen von Arten, die gleiche oder zumindest ähnliche Effekte auf relevante Prozesse für Ökosysteme oder Gemeinschaften haben (Díaz & Cabido 2001).

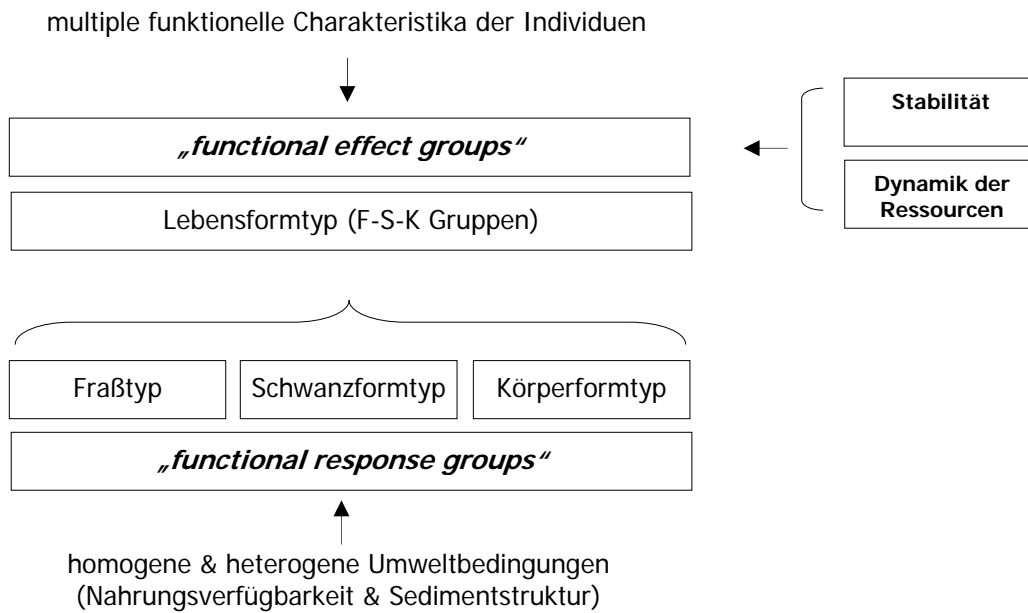


Abb. 4.7: Hierarchische Klassifizierung der funktionellen Gruppen (modifiziert nach Hooper et al. 2002).

4.7.2. Funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft unter homogenen und heterogenen Umwelteigenschaften in Kontroll- und Schwammkernen

Die Korrelation der Umweltfaktoren mit der Gemeinschafts-Zusammensetzung hat gezeigt (Tab. 3.13, Kapitel 3.5.2.), dass für die Strukturierung der Nematoden-Gemeinschaft vor allem die Nahrungsverfügbarkeit im Sediment (als CPE-Gehalt) und die Sedimentstruktur wichtig ist. Die Unterscheidung in funktionelle Gruppen erfolgt zwar anhand morphologischer Merkmale, diese Merkmale spiegeln aber auch unterschiedliche Verhaltensweisen wider (wie z.B. Mobilität und Fraßverhalten).

Für die Betrachtung der funktionellen Diversität wurde die Nematoden-Gemeinschaft zunächst in trophische Gilden eingeteilt. Die Einteilung von Gemeinschaften anhand ihrer Ernährungsweise wird als gezielter Ansatz angesehen, funktionelle Diversität zu betrachten, da die Ernährungsweise generell als zentraler Prozess für die Strukturierung mariner Gemeinschaften betrachtet wird (Pearson & Rosenberg 1978, 1987). Obwohl dieser Ansatz eine stärkere Verbindung zwischen den Arten und der Funktion der Nematoden-Gemeinschaft als die relative taxonomische Zusammensetzung bietet, kann die Reduzierung von Arten auf eine kleine Anzahl funktioneller Gruppen einen Verlust potentiell wichtiger ökologischer Informationen bedeuten. Außerdem kann mit Hilfe der trophischen Gruppen nichts über Interaktionen gesagt werden, die über trophische Beziehungen zwischen den Arten hinausgehen und andere ökologische Funktionen, die für die Strukturierung der Nematoden-Gemeinschaften aus den Kontroll- und Schwammkernen potentiell wichtig sein könnten, gehen verloren. Deswegen

wurde außerdem eine Einteilung in funktionelle Gruppen anhand biologischer Eigenschaften der Nematoden vorgenommen. Dabei repräsentieren die funktionellen Einteilungen in Schwanz- und Körperformtypen morphologische Merkmalsunterschiede, die sich aber auf die Nematoden-Biologie auswirken (vergl. Kapitel 4.1.4.3. und Zitate darin). Allerdings ist die funktionelle Bedeutung vor allem für die verschiedenen Schwanzform- und Körperformtypen nicht sehr gut untersucht und nur für wenige funktionelle Gruppen von Flachwasser-Nematoden dokumentiert (vergl. Thistle et al. 1995, Tita et al. 1999).

Die Interpretation der Ergebnisse stützt sich hauptsächlich auf die funktionelle Gruppierung aufgrund der Mundhöhlenstruktur, und rheagogische Beziehungen innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft müssen in den Hintergrund treten.

Trotz ihrer hohen numerischen Abundanz ist wenig über die funktionelle Rolle von Nematoden im marinen Benthos bekannt. Meiobenthos wurde lange als „black box“ betrachtet, die einen energetischen Eintrag aus niedrigeren trophischen Leveln (z. B. durch Primärproduktion und mikroheterotrophe Organismen) erhält, aber wenig zum Energie-Fluß zu höheren trophischen Leveln beiträgt (McIntyre 1969, McIntyre & Murison 1973). In der neueren Literatur ist allerdings eine signifikante Konsumierung von Meiobenthos-Organismen durch Makrofauna dokumentiert (vergl. Gee 1989, Coull 1990, Service et al. 1992). Nematoden stellen dabei aber auch eine Nahrungsquelle für eine Reihe anderer Meiofauna-Organismen dar (Martens & Schockaert 1986, Kennedy 1994, Coull pers. Mitteilung, zitiert in Moens et al. 1999a), unter anderem auch für räuberisch lebende Nematoden (Moens & Vincx 1997a). Als Taxon konsumieren Nematoden eine Vielfalt unterschiedlicher Nahrungsquellen, einschließlich Detritus, Bakterien, Diatomeen (und andere Mikroalgen), Cyanophyten, Ciliaten sowie andere Meiofauna-Organismen (als Prädatoren und Aasfresser; vergl. Moens et al. 1999a). Diese komplexen Beziehungen können durch die Interpretation der funktionellen Struktur der Nematoden-Gemeinschaft aus dem „Hausgarten“-Süd nicht erschöpfend erfasst werden. Im Folgenden werden nur bestimmte funktionelle Aspekte betrachtet, die vor allem auf einen Unterschied zwischen einer möglichen ökologischen Funktion der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen hinweisen.

4.7.2.1 Reaktion selektiver und nicht-selektiver Partikelfresser auf unterschiedliche Habitat-Bedingungen in den Kontroll- und Schwammkernen

Die funktionelle Struktur der Nematoden-Gemeinschaft unterscheidet sich vor allem in den Fraßtypen und den Körperformtypen zwischen den Kontroll- und Schwammkernen. Tendenziell sind in den Schwammkernen selektive Partikelfresser mit eher interstitieller Lebensweise und in den Kontrollkernen nicht-selektive Partikelfresser mit grabender Lebensweise häufiger (vergl. Kapitel 3.6.1.1).

Betrachtet man aber die selektiven und nicht-selektive Partikelfresser im Zusammenhang mit anderen funktionelle Eigenschaften, so fällt auf, dass in den Schwammkernen selektive Partikelfresser deutlich weniger Ähnlichkeiten zu einander aufweisen, als der MDS-Plot vermuten läßt und außerdem innerhalb dieser Gruppe weniger Ähnlichkeit zueinander besteht als in den Kontrollkernen (Abb. 4.8a und b). Für die Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen zeigt sich ebenfalls, dass die funktionellen Unterschiede innerhalb der beiden Gruppen von Partikelfressern größer sind als der MDS-Plot suggeriert (Abb. 4.8a und b). Hier sind allerdings die funktionellen Unterschiede innerhalb der Gruppe der selektiven Partikelfresser deutlich höher als in der funktionellen Gruppe der nicht-selektiven Partikelfresser (Abb. 4.8b). Außerdem ist der Anteil der Prädatoren und Omnivoren in den Schwammkernen gegenüber der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontrollkernen höher (vergl. Kapitel 3.6.1.1. und 3.6.4.2). Diese Unterschiede werden als funktionelle Reaktion auf unterschiedliche Habitatbedingungen exemplarisch für Partikelfresser sowie die Beziehung zwischen Prädatoren und Omnivoren und den übrigen funktionellen Fraßtyp-Gruppen für die Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen vergleichend betrachtet.

a.



b.

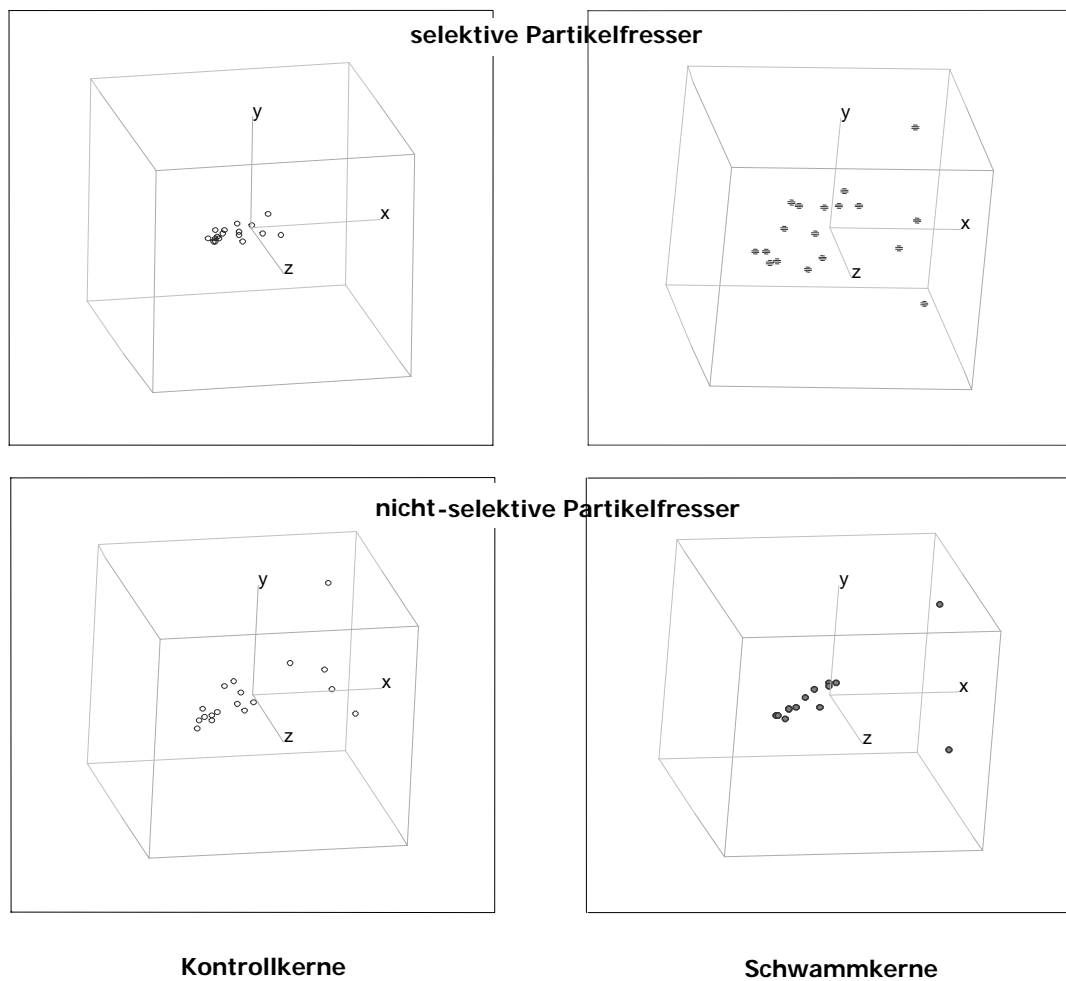


Abb. 4.8: **a.** MDS-Plot für die Verteilung der Arten in den Kontroll- und Schwammkernen über die vier funktionellen Gruppen aufgrund der Mundhöhlenstruktur (Fraßtyp IA: selektive Partikelfresser, Fraßtyp IB: nicht-selektive Partikelfresser, Fraßtyp IIA: Aufwuchsfresser, Fraßtyp IIB: Prädatoren und Omnivore). **b.** Verteilung selektiver und nicht-selektiver Partikelfresser im funktionellen Nischenraum anhand der funktionellen Diversität der Arten in den Gruppierungen der Lebensformtypen (F-S-K Gruppen) aufgrund der Mundhöhlenstruktur (x-Achse: Fraßtyp IA bzw. Fraßtyp IB), der Schwanzform (y-Achse) und der Körperform (z-Achse).

Durch die Biodepositions-Leistung der Schwämme wird in ihrer Umgebung vermehrt organisches Material abgelagert, das eine zusätzliche Nahrungsquelle für Depositionsfresser darstellt (Witte 1995). Daher könnte man annehmen, dass die Nematoden-Gemeinschaft um die Schwämme herum darauf eher mit einem vergleichsweise erhöhten Anteil von nicht-selektiven Partikelfressern reagiert, von denen angenommen wird, dass sie sich hauptsächlich von Detritus ernähren (z.B. Wieser 1953, Moens et al. 1999c&d).

Die Tatsache, dass der Anteil selektiver Partikelfresser, die vermutlich hauptsächlich Bakterien als Nahrungsquelle nutzen (z.B. Wieser 1953, Moens et al. 1999c&d), in den Schwammkernen höher ist als in den Kontrollkernen, deutet darauf hin, dass die Nematoden-Gemeinschaft dieses erhöhte Nahrungsangebot nicht direkt nutzt. Nach Witte (1995) haben die Partikel, die die Schwämme als Faeces deponieren eine Größe von 50 – 100 µm und sind damit zu groß, um direkt von Nematoden aufgenommen zu werden.

Es ist vorstellbar, dass das erhöhte Nahrungsangebot in der Umgebung der Schwämme zu einem verstärkten mikrobiellen Wachstum führt und der höhere Anteil von bakterivoren Nematoden im Sediment um die Schwämme herum könnte bedeuten, dass die Nematoden-Gemeinschaft dieses erhöhte Nahrungsangebot indirekt über die Bakterien-Biomasse nutzt.

Heterotrophe Bakterien sind ein wichtiges Bindeglied für die Funktion vieler Ökosysteme, besonders für die Mineralisation von Nährstoffen (Valiela 1995). Ein Anstieg der Nährstoff-Mineralisation unter dem Einfluß von Bakterien abweidenden („grazer“) Organismen, namentlich Nematoden (aber auch Protisten) ist gut dokumentiert (Johannes 1965, Ferris et al. 1997, Bonkowski et al. 2000). „Grazer“ können die Aktivität bakterieller Gemeinschaften stimulierend (Findlay & Tenore 1982, Alkemade et al. 1992a&b) oder hemmend (De Mesel et al. 2003) beeinflussen. Dieses kann in einem direkten Einfluß durch Abweiden bestehen (Ingham et al. 1985). Bioturbation (Abrams & Mitchell 1980, Alkemade et al. 1992b) und die Sekretion von nährstoffreichen Komponenten wie Schleim (Riemann & Schrage 1978, Jensen 1996, Riemann & Helmke 2002) durch Nematoden kann ebenso einen wichtigen stimulierenden Einfluß ausüben (vergl. De Mesel et al. 2004). Nematoden weiden Bakterien-Gemeinschaften selektiv ab (vergl. De Mesel et al. 2003, 2004). So können z.B. lange und filamentöse Bakterien-Zellen einer Aufnahme durch bestimmte Nematoden-Arten entgehen, da deren Mundhöhlen zu klein sind (Tietjen 1980). Experimentelle Ergebnisse lassen außerdem vermuten, dass einige Nematoden-Arten durch Chemotaxis in der Lage sind, verschiedenen Bakterien-Stämme zu unterscheiden und bevorzugt zu konsumieren (Tietjen & Lee 1977, Moens et al. 1999d).

Die Untersuchung von De Mesel et al. (2004) zeigen, dass die Zusammensetzung der bakterielle Gemeinschaft in ihrem Mikrokosmos-Experiment hauptsächlich durch das Substrat bestimmt wird. Es ist vorstellbar, dass im Sediment um die Schwämme durch die Stoffwechselprodukte derselben die Diversität (und Abundanz) der Bakterien-Gemeinschaft vergleichsweise stärker gefördert wird als in den Kontrollsedimenten.

Selektive Partikelfresser würden als Reaktion auf eine diversere Bakterien-Gemeinschaft in den Schwammkernen mehr funktionelle Unterschiede aufweisen als in den Kontrollkernen (vergl. Abb. 4.8b).

Da in den Schwammkernen interstitiell lebende Nematoden häufiger als Nematoden mit grabender Lebensweise sind, ist der Bioturbations-Effekt auf Dekomposition und Verteilung von organischem Material im Vergleich zu den Kontrollsedimenten vermutlich geringer. In den Kontrollkernen dagegen könnten die sich vorwiegend grabend fortbewegenden Nematoden einen größeren Einfluß auf die mikrobielle Gemeinschaft haben. Die grabende Lebensweise trägt zu einer erhöhten Diffusion von Nährstoffen und Sauerstoff in das Sediment bei und fördert damit die Remineralisierung von Nährstoffen. Die Verteilung der Nematoden-Arten über die funktionellen Gruppen der Schwanzformtypen zeigt außerdem (vergl. Abb. 3.26b, Kapitel 3.6.1.1.), dass in den Kontrollkernen tendenziell mehr Nematoden mit kurzen Schwänzen vorkommen als in den Schwammkernen. Diese Tendenz, zusammen mit der grabenden Lebensweise läßt darauf schließen, dass die Nematoden in den Kontrollkernen sich mobiler durch das Sediment bewegen als in den Schwammkernen. Das könnte bedeuten, dass die Nematoden in den Kontrollkernen als Vektoren dienen und Bakterien zu neuen Ressourcen-„patches“ transportieren (Moens et al. 2005). In der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen wurden einige Individuen der Gattung *Megadesmolaimus* und *Leptonemella* gefunden, von denen einige mit Bakterien bedeckt sind (vergl. Kapitel 4.3.4.). Tatsächlich kommen diese Gattungen bis auf wenige Einzelindividuen nahezu ausschließlich in den Kontrollkernen vor, wobei alle Individuen, die mit Bakterien bedeckt sind (hauptsächlich Individuen aus der Gattung *Leptonemella*) in den Kontrollkernen gefunden wurden.

Die höhere Abundanz und funktionelle Diversität nicht-selektiver Partikelfressern in den Kontrollkernen könnte bedeuten, dass Bakterien als Nahrungsquelle für die Nematoden-Gemeinschaft in den Kontrollsedimenten eher im Zusammenhang mit der Konsumierung von Detritus-Partikeln, mit denen zusammen sie nicht-selektiv aufgenommen werden, eine Rolle spielen. Ergebnisse zu dem Fraßverhalten einiger nicht-selektiver Partikelfresser-Arten aus dem Flachwasser zeigen, dass diese Nematoden Nahrungspartikel in hoher Rate ingestieren, ohne zwischen verschiedenen Bakterien-Stämmen oder anderen Nahrungsquellen wie z.B. Detritus zu unterscheiden, (vergl. Moens, unveröffentlicht, zitiert in De Mesel et al. 2004). Im Zusammenhang mit der niedrigeren Abundanz und funktionellen Diversität selektiver Partikelfresser in den Kontrollekernen, scheint dort der Einfluß der Nematoden-Gemeinschaft auf die Bakterien-Gemeinschaft im Vergleich zu den Schwammkernen größer zu sein als umgekehrt.

Die Beziehung zwischen der mikrobiellen und der Nematoden-Gemeinschaft in den Sedimenten der Kontroll- und Schwammkerne ist vermutlich durch eine Kombination von „*bottom-up*“ und „*top-down*“ Effekten geprägt (vergl. De Mesel et al. 2004). Die Ergebnisse zur funktionellen Struktur der Nematoden-Gemeinschaft lassen die Vermutung zu, dass diese Beziehung in den Schwammkernen stärker von einem „*bottom-up*“ Effekt geprägt wird und in den Kontrollkernen die Auswirkung von „*top-down*“ Effekten größer ist.

Obwohl die exakte Natur und die Auswirkungen dieser komplexen Interaktionen zwischen Nematoden- und mikrobiellen Gemeinschaften nicht aufgeklärt werden können, kann der Effekt von Nematoden auf die Funktion mikrobieller Nahrungs-Netze potentiell weitreichend sein (vergl. Moens et al. 2005). Durch Bioturbation, die Sezernierung nährstoffreicher Schleime, den Transport bestimmter Bakterien zu Nahrungsquellen sowie selektives (und nicht-selektives) „*grazing*“ können Nematoden Auswirkungen auf Dekomposition und Mineralisation von organischem Material (Moens et al. 2005) und damit auf wichtige Ökosystem-Prozesse haben.

4.7.2.2. Funktionelle Reaktion der Prädatoren und Omnivoren in den Kontroll- und Schwammkernen

Die Ergebnisse für die verschiedenen Fraßtypen innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft insgesamt zeigen außerdem eine Korrelation zwischen der Nematoden-Biomasse (ohne Prädatoren und Omnivore) und der Biomasse der Prädatoren und Omnivoren. In den Schwammkernen besteht dabei eine signifikante Korrelation zwischen selektiven Partikelfressern sowie Aufwuchsfressern und den Prädatoren und Omnivoren. In den Kontrollkernen gibt es keine signifikanten Korrelationen zwischen der Gruppe der Prädatoren und Omnivoren und den anderen Fraßtypen, aber die stärkste Korrelation besteht zu nicht-selektiven Partikelfressern (vergl. Kapitel 3.6.4.2. und Tab. A IVb/Anhang).

Da Nematoden die häufigste Metazoen-Gruppe unter den Meiofauna-Organismen in den Sedimenten aus den Kontroll- und Schwammkernen sind, ist es wahrscheinlich, dass räuberisch lebende Nematoden andere Nematoden als Beute-Organismen nutzen und somit einen strukturierenden Einfluß auf die Nematoden-Gemeinschaft ausüben können.

Es gibt nur wenige Untersuchungen zu der Ernährungsbiologie von räuberisch lebenden Nematoden (z.B. Moens et al. 1999a, 2000, Hamels et al. 2001, Danovaro & Gambi 2002). Trotzdem sollen hier anhand der verschiedenen Lebensformtypen in den funktionellen Gruppen die unterschiedlichen trophischen Beziehungen zwischen Prädatoren und Omnivoren und Partikel- sowie Aufwuchsfressern in den Kontroll- und Schwammkernen vergleichend betrachtet werden.

Moens et al. (1999a, 2000) betrachten in einem experimentellen Ansatz Prädations-Raten von zwei Nematoden-Arten (*Enoplodes longispiculosus* und

Adoncholaimus fuscus) aus dem Flachwasser. Ihre Ergebnisse lassen vermuten, dass Prädation selektiv zwischen potentiellen Beute-Nematoden stattfindet. Außerdem können diese Autoren eine funktionelle Reaktion (Solomon 1949) nachweisen, also eine Abhängigkeit der Konsumationsrate von der Nahrungsdichte. Möglicherweise sind die unterschiedlichen Ergebnisse für die Korrelation der Biomasse der Prädatoren und Omnivoren mit der Nematoden-Biomasse sowie der Partikel- und Aufwuchsfresser in den Kontroll- und Schwammkernen in diesem Zusammenhang zu sehen. Die relative Dichte von Prädatoren und Omnivoren zu selektiven sowie nicht-selektiven Partikelfressern ist in den Schwammkernen jeweils doppelt so hoch und zu Aufwuchsfressern 2,5 Mal höher als in den Kontrollkernen. Die meisten Vertreter des Fraßtyps 2B sind sowohl in den Kontroll- als auch in den Schwammkernen kurzschwänzig, was impliziert, dass sie nicht zu den lauernden Räubern zählen, sondern das Sediment aktiv nach Beute absuchen. Möglicherweise ist in den Kontrollkernen die relative Dichte von Prädatoren zu potentiellen Beute-Nematoden zu gering, um einen maßgeblichen Effekt auf die Population potentieller Beute-Nematoden ausüben zu können.

Die „Handhabungszeit“ („*handling time*“, vergl. Holling 1959) zum Fressen eines Beuteobjektes (Beute suchen, verfolgen, überwältigen und fressen) wird möglicherweise durch einen größeren „Suchaufwand“ soweit verlängert (vergl. Begon et al. 1991), dass räuberische lebende Nematoden in den Kontrollkernen weniger effizient sind als in den Schwammkernen.

Die Gruppe der Prädatoren und Omnivoren hat in den Kontrollkernen ihre höchste Abundanz im zweiten Sedimentzentimeter, in dieser Sedimenttiefe sind auch nicht-selektive Partikelfresser in den Kontrollsedimenten am häufigsten (die auch insgesamt zu dem häufigsten Lebensformtyp in den Kontrollkernen zählen). Selektive Partikelfresser und Aufwuchsfresser kommen jeweils in der obersten Sedimentschicht am häufigsten vor. Möglicherweise sind deshalb die Prädatoren und Omnivoren in den Kontrollkernen in der Lage, nicht-selektive Partikelfresser effizienter als Beute zu nutzen (kürzere Handhabungszeit?) als die anderen Fraßtypen. Dadurch könnte die stärkere Korrelation zwischen der Biomasse dieser beiden Fraßtyp-Gruppen im Vergleich zu den anderen funktionellen Fraßtyp-Gruppen erklärt werden. Insgesamt ist die Anzahl unterschiedlicher Lebensformtypen (F-S-K Gruppen) in der funktionellen Gruppe der Prädatoren und Omnivoren relativ gering (fünf), während die Anzahl der Lebensformtypen in der Gruppe der selektiven (16) und nicht-selektiven Partikelfresser (15) sowie der Aufwuchsfresser (elf) vergleichsweise hoch ist. Prädation bei Nematoden erfolgt offenbar selektiv an verschiedenen Beute-Nematoden (vergl. Moens et al. 1999a, 2000).

Möglicherweise können die wenigen verschiedenen Lebensformtypen unter den räuberisch lebenden Nematoden in den Kontrollkernen nur einen kleinen Ausschnitt des potentiellen Beute-Spektrums nutzen.

In den Schwammkernen scheint dagegen die relative Dichte potentieller Beute-Nematoden hoch genug zu sein, um die „Handhabungszeit“ soweit zu verkürzen, dass eine effizientere Nutzung des potentiellen Beute-Spektrums stattfinden kann als in den Kontrollkernen.

Allerdings sind die Biomasse nicht-selektiver Partikelfresser und Prädatoren und Omnivoren negativ miteinander korreliert, obwohl nicht-selektive Partikelfresser nach selektiven Partikelfressern am häufigsten in den Schwammkernen vorkommen. Nicht-selektive Partikelfresser haben zwar in den Schwammkernen ihre höchste Abundanz im obersten Sedimentzentimeter, während die Prädatoren und Omnivoren im zweiten Sedimentzentimeter am häufigsten sind, aber auch die anderen Fraßtypen haben maximale Abundanzen in der oberen Sedimentschicht. Die negative Korrelation der Biomasse dieser beiden Fraßtypen hängt möglicherweise mit der Anzahl und Dominanz der Lebensformtypen in der Gruppe der Prädatoren und Omnivoren und nicht-selektiver Partikelfresser zusammen. Unter den nicht-selektiver Partikelfressern sind über 70% aller Individuen auf drei verschiedene Lebensformtypen verteilt, von denen die Hälfte (49%) aufgrund der kurzen Schwanzform vermutlich eine mobile Lebensweise hat. Nicht-selektive Partikelfresser mit langem Schwanz, von denen man annehmen kann, dass sie für mobile Räuber leichter zu handhaben sind (kürzere Handhabungszeit und effizientere Nutzung des Beutespektrums) kommen überwiegend in den Sedimentkernen HG6 und HG2 vor (69%), während Prädatoren und Omnivore im Sedimentkern HG4 (55%) am häufigsten sind. Möglicherweise trägt diese Verteilung der Lebensformtypen dazu bei, die Handhabungszeit so weit zu verkürzen, dass nicht-selektive Partikelfresser weniger effizient als potentielle Beute-Nematoden räuberisch lebender Nematoden genutzt werden können als die Nematoden der anderen Fraßtyp-Gruppen.

Vermutlich trägt die höhere funktionelle Diversität in der Gruppe der Prädatoren und Omnivoren (elf Lebensformtypen) aus den Schwammkernen insgesamt dazu bei, dass räuberisch lebende Nematoden dort einen größeren Ausschnitt des potentiellen Beute-Spektrums nutzen können als in den Kontrollkernen.

Diese Ergebnisse scheinen die Vermutungen von Moens et al. (1999a, 2000) zu bestätigen, nach denen bei Nematoden die Konsumationsrate von der Beutedichte abhängt und eine selektive Auswahl der Beute-Organismen stattfindet

Es gibt keine Ergebnisse zur Bakterien-Biomasse sowie Zusammensetzung der Bakterien-Gemeinschaften oder zu der Prädationsrate und Ernährungsbiologie der räuberisch lebenden Nematoden-Arten in den Kontroll- und Schwammkernen; die zitierten Untersuchungen beinhalten Ergebnisse aus Experimenten mit Flachwasser-Nematoden. Letztlich haben die Interpretationen zu den trophischen Beziehungen aufgrund funktioneller Eigenschaften den Charakter von Hypothesen.

Trotzdem können einige Schlußfolgerungen zur funktionellen Diversität der Nematoden-Gemeinschaft getroffen werden. Die Verteilung der verschiedenen Lebensformtypen (F-S-K Gruppen) in den funktionellen Fraßtyp-Gruppen zeigt, dass die funktionelle Bedeutung der verschiedenen Nematoden-Arten nicht einheitlich ist und es damit nicht gleichgültig ist, welche Arten in den einzelnen funktionellen Fraßtyp-Gruppen vorkommen. Dieses gilt für alle funktionellen Fraßtyp-Gruppen, zeigt sich aber am deutlichsten in den funktionellen Gruppen der selektiven und nicht-selektiven Partikelfresser und weniger deutlich in der Gruppe der Prädatoren und Omnivoren. Dies gilt vor allem für die Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen.

Die verschiedenen Arten in den einzelnen funktionellen Fraßtyp-Gruppen haben einen unterschiedlichen Einfluß auf ökologische Prozesse. Die funktionelle Beziehung zwischen der Diversität der Nematoden-Arten und Dynamik der Ressourcen (als ökologische Funktion der Nematoden-Gemeinschaft) ist idiosynkratisch (vergl. Mikola & Setälä 1998, De Mesel et al. 2003).

Zusammenfassend zeigen die Werte für die funktionelle Strukturierung der Nematoden-Gemeinschaft anhand der funktionellen Parameter Fraßtyp, Schwanzformtyp und Körperformtyp (errechnet anhand der Artenzahl gewichtet nach der Anzahl Individuen pro Art in den einzelnen funktionellen Gruppen) keine signifikanten Unterschiede zwischen den Gemeinschaften aus den Kontroll- und den Schwammkernen. Trotzdem deuten die Ergebnisse einen Trend an, der sich auch in der Betrachtung der Individuendichte in den verschiedenen funktionellen Gruppen abzeichnet (Abb. 3.26a, b und c, Kapitel 3.6.1.1.): in den Schwammkernen ist die funktionelle Diversität höher als in den Kontrollkernen.

Die im Vergleich zu den Kontrollkernen höhere funktionelle Diversität der Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen könnte auf eine höhere funktionelle Divergenz in den Schwammkernen hindeuten.

Höhere funktionelle Divergenz induziert einen höheren Grad von Nischenaufteilung und damit eine niedrigere Konkurrenz um Ressourcen. Das könnte bedeuten, dass in den Schwammkernen eine effizientere Nutzung der Ressourcen eine erhöhte ökologische Gemeinschafts-Funktion bewirkt (vergl. Mason et al. 2005).

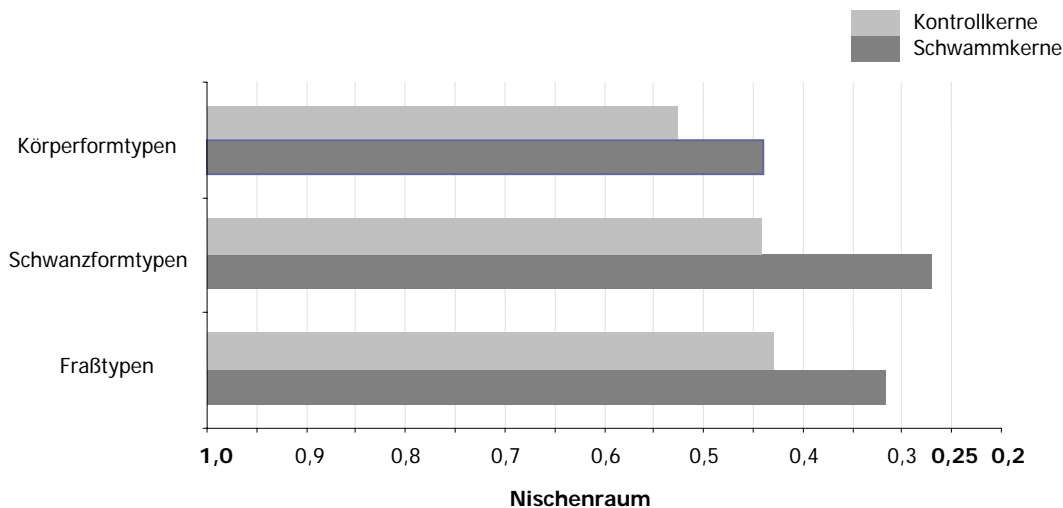


Abb. 4.9: Funktionelle Divergenz der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen. Die Weite des Nischenraums ist definiert durch die Skala des ITD (Index der trophischen Diversität) bzw. ISD (modifizierter ITD für die strukturelle Diversität der Schwanz- und Körperformgruppen). Vergl. Kapitel 3.6.3. Skalierung für die funktionelle Diversität

- Fraßtyp: 1,0 (niedrigste Diversität) – 0,25 (höchste Diversität)
- Schwanz- & Körperformtyp: 1,0 (niedrigste Diversität) - 0,20 (höchste Diversität)

4.7.3. Konzepte zu Biodiversität und Funktion von Ökosystemen und Gemeinschaften

Was bedeutet Funktion bzw. funktionelle Diversität im Zusammenhang mit dem Artenreichtum der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen und welche Funktion wird mithilfe der funktionellen Gruppen der Lebensformtypen (*functional effect groups*⁴⁾ betrachtet?

Ideen, die über 20 Jahre und länger ruhten, wurden durch die Veröffentlichung von Schulze & Mooney (1993) „*Biodiversity and Ecosystem Function*“ wieder aufgegriffen. Schulze & Mooney (1993) benutzten verschiedene theoretische Methoden, experimentelle Ergebnisse und Daten, die sich in den zurückliegenden Jahren angesammelt hatten, um die ursprünglichen Fragen der großen Denker in dieser Disziplin - Darwin (1859), Odum (1953), Elton (1958) und May (1973) - erneut zu untersuchen. Biodiversität, von der bis dahin angenommen wurde, dass sie durch Produktivität und Variabilität von Umweltbedingungen kontrolliert wird, wird nun als ein kontrollierender Faktor für die Funktion von Ökosystemen betrachtet (vergl. Givnish 1994, Tilman & Downing 1994, Naeem et al. 1994, Huston 1997, Aarssen 1997, Grime 1997, Tilman 1997, Wardle et al. 1997b, Doak et al. 1998). Obwohl vermutlich verschiedene Aspekte beider Vorstellungen für die Biodiversität im Zusammenhang mit der Funktion von Ökosystemen eine Rolle spielen, führte die Umkehrung lang angenommener Ursache-und-Wirkung-Beziehungen zu einer erneuten Untersuchung von Konzepten und Definitionen und forderte die Entwicklung neuer Hypothesen (Kinzig et al. 2001 und Zitate darin).

Verschiedene Hypothesen formulieren dabei die Beziehung zwischen Artenreichtum und Funktion in einer Gemeinschaft oder einem Ökosystem: „redundant species hypothesis“¹⁸, „rivet hypothesis“¹⁹, „idiosyncratic hypothesis“²⁰ und die „null hypothesis“²¹ (vergl. Lawton 1994). Auf diese anfänglichen phänomenologischen und deskriptiven Hypothesen folgten verschiedene mechanistische Erklärungen, von denen zwei Ansätze als maßgeblich für die Beziehung zwischen Diversität und Funktion in einem Ökosystem angenommen werden: der „*selection effect*“²² und der „*niche complementary effect*“²³.

Im Zusammenhang mit der funktionellen Diversität bzw. den funktionellen Gruppen („*functional effect groups*“) der Nematoden-Gemeinschaft stellt sich die Frage, welche ökosystemare Funktion vergleichend für die Gemeinschaften aus den Kontroll- und Schwammkernen angesehen bzw. interpretiert werden soll. Es werden zwei Aspekte betrachtet, von denen angenommen wird, dass sie für die Funktion der Nematoden-Gemeinschaften eine Rolle spielen:

- Wie wirkt sich funktionelle Diversität auf die **Dynamik der Ressourcen** (bzw. das Ausmaß der Ressourcennutzung) in der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und aus den Schwammkernen aus?
- Wie wirkt sich funktionelle Diversität im Zusammenhang mit homogenen und heterogenen Umweltbedingungen auf die **Stabilität** der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen aus?

¹⁸ Die „redundant species hypothesis“ besagt, dass eine minimale Diversität für ein funktionierendes Ökosystem (oder eine Gemeinschaft) nötig ist, aber darüber hinaus sind die meisten Arten redundant in ihrer Rolle für Ökosystemprozesse (Walker 1992, Lawton & Brown 1993).

¹⁹ Die „rivet hypothesis“ vertritt die konträre Ansicht zur „redundant species hypothesis“. Alle Arten sind wichtig für Ökosystem-Prozesse (Ehrlich & Ehrlich 1981). Die Hypothese betrachtet die Arten in einer Gemeinschaft oder in einem Ökosystem wie Nieten (*rivets*) oder Schrauben, die eine komplexe Maschine zusammenhalten und fordert, dass die Funktion von Ökosystemen oder Gemeinschaften beeinträchtigt wird, wenn bestimmte Arten (*rivets*) ausfallen (vergl. Lawton 1994, Naeem et al. 1995).

²⁰ Die „idiosyncratic response hypothesis“ besagt, dass die Funktion von Ökosystemen oder Gemeinschaften sich ändert, wenn sich die Diversität verändert. Allerdings sind das Ausmaß und die Richtung der Veränderung nicht vorhersehbar, da die funktionellen Rollen der einzelnen Arten komplex sind (Lawton 1994).

²¹ Die „null hypothesis“ beinhaltet die Vorstellung, dass die Funktion von Ökosystemen oder Gemeinschaften gegenüber Änderungen der Diversität (Verlust oder Zugang von Arten) unempfindlich ist (Lawton 1994).

²² „selection effect“ (Aarssen 1997, Huston 1997, Tilman et al. 1997): je höher der Artenreichtum in einer Gemeinschaft desto größer ist die Wahrscheinlichkeit der Präsenz einer Art mit besonders wichtigen Eigenschaften, welche bestimmte Funktionen von Ökosystem (oder Gemeinschaften) dominieren kann (Loreau 1998, Crawley et al. 1999, Tilman & Lehman 2001).

²³ „niche complementary effect“ (Tilman et al. 1997, Loreau 1998, Lehman & Tilman 2000): eine höhere Diversität repräsentiert eine größere Vielfalt funktioneller Charakteristika. Dadurch besteht eine höhere Chance, Ressourcen effizienter in einer räumlich oder zeitlich variablen Umwelt zu nutzen (vergl. Tilman & Lehman 2001).

Um diese Fragen zu beantworten, werden die Lebensformtypen („functional effect groups“) im Zusammenhang mit dem Artenreichtum der Nematoden-Gemeinschaft unter den Aspekten komplementärer Ressourcen-Nutzung („niche complementary effect“) und funktioneller Redundanz („redundant species hypothesis“) betrachtet. Mit dem Konzept der funktionellen Redundanz ist die „insurance“-Hypothese eng verknüpft (Loreau 2000). Je höher die Varianz der „functional response groups“ in einer Gemeinschaft, desto weniger Arten sind „nötig“ (als geringerer Artenreichtum), um ein Ökosystem „abzupuffern“ (Díaz & Cabido 2001). Funktioneller Reichtum (als interspezifische Variation der Reaktionen auf Umweltbedingungen) sollte also zu dem „insurance“ Effekt beitragen, da ein größerer funktioneller Reichtum die Chancen erhöht, dass letztlich einige Arten unterschiedlich auf variable Umweltbedingungen oder Störungen reagieren (Díaz & Cabido 2001).

Unterschiedliche funktionelle Typen (oder Gruppen) können als Fälle von komplementärer Ressourcen-Nutzung angesehen werden, wobei Arten unterschiedlicher funktioneller Gruppen einen höheren Grad von Komplementarität zeigen als Arten innerhalb derselben funktionellen Gruppe. Je mehr komplementäre Nischen einander gegenübergestellt sind, desto stärker sollte der Effekt von Biodiversität auf die Funktion von Ökosystemen oder Gemeinschaften sein. Nur wenn alle Arten gleichmäßig komplementäre Nischen haben (jede Art trägt in gleicher Weise und im gleichen Ausmaß zur ökologischen Funktion bei), ist zu erwarten, dass die Rate ökosystemarer Prozesse linear mit dem Arten-Reichtum ansteigt. Gibt es Unterschiede in der Reaktion auf die Umweltbedingungen und die Effekte auf Ökosystem-Prozesse sind zwischen bestimmten Arten größer als zwischen anderen, dann sollte diese Beziehung nicht linear sein. Solche Unterschiede der funktionellen Charakteristika und Dichte von Arten sollten dann zu einer nicht-linearen Reaktion auf die Zugabe oder den Verlust von Arten führen (vergl. Kinzig et al. 2001 und Zitate darin). Dabei wird der potentielle Anteil einer Art an der Funktion eines Ökosystems oder einer Gemeinschaft als ihre Funktion („*performance*“ vergl. Schmid et al. 2001) entlang einer Achse gemessen, die den gesamten in einer Gemeinschaft zur Verfügung stehenden Nischenraum beschreibt (z.B. Whittaker 1975, Hutchinson 1978).

4.7.3.1. Funktion der Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen

Die Beziehung zwischen Artenreichtum und funktioneller Diversität unterscheidet sich in den Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontroll- und Schwammkernen. In den Kontrollsedimenten ist diese Beziehung linear, je höher der Artenreichtum, desto größer die funktionelle Diversität (als Anzahl funktioneller Gruppen). In den Schwammkernen ist das Verhältnis von Artenreichtum zu funktioneller Diversität nicht-linear. Hier besteht eine stärker negative Korrelation zwischen der Anzahl Arten und den funktionellen (bzw. ökologischen) Unterschieden zwischen den Arten (vergl. Abb. 3.31 und 3.32, Kapitel 3.7.1 und 3.7.2.).

Das könnte bedeuten, die funktionellen Nischen bzw. Art und Umfang der Ressourcen-Nutzung (bzw. die Funktion oder „performance“) der Arten in den Kontrollkernen (unter homogenen Umweltbedingungen) überschneiden sich nicht (keine Nischenüberlappung), bzw. zumindest weniger stark als in den Schwammkernen. Während es in den Schwammkernen zu einer stärkeren Nischenüberlappung zwischen den einzelnen Nematoden-Arten kommt.

Die Unterschiede in der funktionellen Struktur der Nematoden-Gemeinschaften implizieren, dass es in den Schwammkernen für die Funktion der Gemeinschaft weniger wichtig ist, welche Arten vorkommen als in den Kontrollkernen.

Allerdings ist das Ausmaß, in dem bestimmte Gemeinschaften von funktionell redundanten oder unterschiedlichen Arten gebildet wird, nicht nur von dem Artenreichtum abhängig, sondern auch von der Individuendichte opportunistischer oder konservativer Arten (Generalisten oder Spezialisten) innerhalb der funktionellen Gruppen (Rosenfeld 2002). Die Ergebnisse für die Arten in den Kontrollkernen haben gezeigt, dass die Gemeinschaft überwiegend von konservativen Arten, also Spezialisten, gebildet wird, während der Anteil opportunistischer Arten, also Generalisten, in den Schwammkernen höher ist (vergl. Kapitel 4.4.2. und 4.4.3.). Die Arten in den Schwammkernen sind eher in der Lage ihre realisierte Nische zu erweitern (oder gleichbedeutend: es besteht eine größere Konkurrenz zwischen den Arten aus den Schwammkernen; vergl. Rosenfeld 2002).

Für die Funktion der Gemeinschaft aus den Schwammkernen ist das Potential zur funktionellen Kompensation (z.B. den Verlust von Arten) größer ist als in den Kontrollkernen (vergl. Lawton & Brown 1993).

Die insgesamt niedrigere funktionelle Diversität (als Anzahl funktioneller Gruppen), die niedrigere Anzahl Arten in den funktionellen Gruppen und der vergleichsweise geringe Anteil von Arten, deren verschiedene Individuen in mehr als einer funktionellen Gruppe vorkommen (vergl. Tab. 4.7) in den Kontrollkernen im Vergleich zu den Schwammkernen deutet darauf hin, dass unter den homogenen Habitat-Bedingungen in den Kontrollsedimenten der Nematoden-Gemeinschaft weniger (funktioneller) Nischenraum zur Verfügung steht, die funktionellen Nischen enger, aber unterschiedlicher sind und dass es weniger freien Nischenraum gibt. Das bedeutet, es findet weniger Interaktionen zwischen den Arten in den Kontrollkernen statt. Eine Änderung der Umweltbedingungen (z.B. durch Störung bzw. Veränderung der zur Verfügung stehenden Ressourcen) würde dann vermutlich mit einer Änderung der Diversität und damit der ökologischen Funktion der Gemeinschaft einhergehen (da eine Änderung des Artenreichtums auch eine Veränderung der funktionellen Diversität bedeutet). Das heißt in Gemeinschaften mit schwachen Interaktionen zwischen den Arten, besteht vermutlich eine positive Beziehung zwischen der Arten-Diversität und dem Ausmaß der ökologischen Funktion (vergl. Rosenfeld 2002). Der Verlust von Arten könnte nicht durch die verbleibenden Arten kompensiert werden und würde vermutlich gleichzeitig den Verlust einer funktionellen Gruppe bedeuten, die potentiell wichtig für die ökologischen Prozesse innerhalb der Gemeinschaft sein könnte (vergl. Ruesink & Srivastava 2001 und Zitate darin). In den Schwammkernen kommen dagegen insgesamt mehr funktionelle Gruppen vor. In den einzelnen funktionellen Gruppen sind

außerdem mehr Arten vertreten und der Anteil von Arten, deren Individuen in mehr als einer funktionellen Gruppe vorkommen, ist höher ist in den Kontrollkernen (Tab. 4.7). Das deutet darauf hin, dass die heterogenen Umweltbedingungen in den Schwammkernen der Nematoden-Gemeinschaft insgesamt einen größeren funktionellen Nischenraum bieten. Die Nischen überlappen sich stärker als in den Kontrollkernen.

Tab. 4.7: Anteil von Arten in den Kontroll- und Schwammkernen, deren Individuen über eine unterschiedliche Anzahl funktioneller Gruppen der Lebensformtypen verteilt sind.

Anzahl funktionelle Gruppen/Art	Anteil Arten Kontrollkerne	Anteil Arten Schwammkerne
1	63 %	47 %
2	33 %	37 %
3	4 %	12 %
4	-	4 %

Eine Veränderung der Umweltbedingungen würde vermutlich von der Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen kompensiert, ohne das es zu einer Veränderung der Diversität kommt oder die Varianz der Diversität wäre zumindest gedämpft (vergl. Ruesink & Srivastava 2001 und Zitate darin). Die vermutlich stärkeren Interaktionen der Arten innerhalb der Gemeinschaft aus den Schwammkernen können zu einer intensiveren interspezifischen Konkurrenz führen. Die Reduzierung der Individuendichte einzelner Arten würde also zu einer kompetitiven Entlastung führen und könnte durch eine höhere Individuendichte anderer Arten ausgeglichen werden (Tilman 1996, 1999, Naeem & Li 1997, Tilman et al. 1998). Diese negative Rückkoppelung zwischen den Arten reduziert nicht nur die Variabilität der Gesamt-Abundanz innerhalb der Gemeinschaft sondern auch die Variabilität der ökologischen Funktion der Gemeinschaft insgesamt (Ruesink & Srivastava 2001, Rosenfeld 2002). Eine Reduzierung der Biodiversität würde sich allerdings negativ auf das „natural insurance capital“ (Folke et al. 1996) der Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen auswirken, also auf das Potential für funktionelle Kompensation innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft.

Die Funktion der Nematoden-Gemeinschaft in den Schwammkernen ist vermutlich stärker von der Biodiversität abhängig als in den Kontrollkernen.

Die Ergebnisse zur funktionellen Diversität der Nematoden-Gemeinschaft haben gezeigt, dass der Level der ökologischen Funktion innerhalb der Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen höher ist (höhere funktionelle Diversität und mehr Interaktionen zwischen den Arten) als in den Kontrollsedimenten und das Ausmaß der Ressourcen-Nutzung (bzw. die Dynamik der Ressourcen) höher ist. Die Frage ist, in welcher Beziehung diese Unterschiede zu der Stabilität der Gemeinschaften aus den Kontroll- und Schwammkernen stehen.

Die Stabilität einer Gemeinschaft (oder eines Ökosystems) definiert sich durch die Kapazität in einem bestimmten Status zu bestehen. Stabilität hat verschiedene Komponenten und Grimm & Wissel (1997) führen die Vielzahl von Definitionen für Stabilität auf drei grundsätzlich unterschiedliche Eigenschaften

zurück: *Konstanz* (die Fähigkeit im Wesentlichen unverändert zu bleiben; in diesem Zusammenhang bedeutet *Resistenz*, unter dem Einfluß von Störungen im Wesentlichen unverändert zu bleiben), *Resilienz* (die Fähigkeit nach einer zeitlichen Störung in einen ursprünglichen Zustand zurück zu kehren) und *Persistenz* (die Fähigkeit eines ökologischen Systems über die Zeit fortzubestehen, vergl. Grimm & Wissel 1997 und Zitate darin für die o.g. Definitionen).

Die Nematoden-Gemeinschaft aus den Kontrollkernen scheint weniger stabil (im Sinne von resilient) zu sein als die Gemeinschaft aus den Schwammkernen. Solange die Umweltbedingungen sich allerdings nicht verändern, kann das aber bedeuten, dass die Stabilität (im Sinne von Konstanz) der Gemeinschaft in den Kontrollkernen weniger von der Diversität (als Artenreichtum) abhängt als in den Schwammkernen.

4.8. Schlußfolgerungen

Die Frage nach der hohen Diversität der meisten Tiefsee-Gemeinschaften (Gage & Tyler 1991, Grassle & Maciolek 1992, Boucher & Lamshead 1995, Gage 1996) beinhaltet zwei Aspekte (Grassle & Sanders 1973, Gage & Tyler 1991): evolutionäre Erklärungen – wie kommt es zu dem großen „pool“ von Arten in der Tiefsee? - und ökologische Erklärungen – wie kommt es, dass an einem bestimmten Ort eine relativ große Anzahl Arten in der Lage ist in der Tiefsee zu koexistieren? (Sanders 1968, Jumars & Gallagher 1982, Gage 1996, Grant 2000).

Die Untersuchungen zur Diversität der Nematoden-Gemeinschaften aus dem „Hausgarten“-Gebiet konzentrieren sich auf die ökologische Fragestellung der Koexistenz von Nematoden-Arten unter verschiedenen Habitatbedingungen. Normalerweise führt interspezifische Konkurrenz zu einem kompetitiven Ausschluß vieler Arten, solange dieses nicht durch andere Faktoren verhindert wird. Diese Ansicht ist ein beherrschendes Paradigma in der Ökologie (Grant 2000).

Warum führt interspezifische Konkurrenz unter den vermeintlich uniformen Umweltbedingungen in der Tiefsee nicht zur Eliminierung vieler Arten und damit zu einer niedrigen Diversität der Gemeinschaften?

Theoretische Ansätze zur Koexistenz von Arten bieten hauptsächlich vier Konzepte (Etter & Mullineaux 2001):

- **lokale räumliche Heterogenität**
(MacArthur 1972, Tilman 1982; vergl. Kapitel 4.4. und Zitate darin)
- **„nonequilibrium dynamics“**
(Caswell 1978, Armstrong & McGehee 1980; vergl. Kapitel 4.4. und Zitate darin)
- **Interaktionen zwischen drei und mehr trophischen Ebenen**
(Janzen 1970, vergl. Zitate in Kapitel 4.7.2.)
- **Rekrutierungs-Begrenzung**
(Tilman 1994, Hurtt & Pacala 1995, vergl. Kapitel 4.5. & 4.6. und Zitate darin)

Die verschiedenen Hypothesen und Theorien, die im Zusammenhang mit der hohen Arten-Vielfalt in der Tiefsee entwickelt oder auf die Tiefsee übertragen wurden, betrachten dabei Diversität unter dem Aspekt eines Gleichgewicht-Zustandes oder eines Ungleichgewicht-Zustandes (Snelgrove & Smith 2002).

Die „stability time hypothesis“ von Sanders (1968) beruht auf Gleichgewichts-Erklärungen und besagt, dass die physikalische Stabilität von Umweltbedingungen über evolutionäre Zeiträume ökologisch spezialisierten Arten erlaubt, sich differenziert einzunischen, was zu einer durch Spezialisten geprägten Artenvielfalt führt. Die Voraussagen dieser Hypothese treffen höchstens auf großer räumlichen Skala für die Tiefsee zu. In diesem Zusammenhang ermöglichen die stabilen physikalischen Bedingungen in der Tiefsee erst, dass eine biologische, durch Organismen verursachte kleinskalige Heterogenität der Umwelt über längere Zeiträume besteht als in vergleichbaren

Flachwasser-Systemen. Die Beständigkeit dieser Strukturen kann dazu führen, dass Sukzessions-Prozesse weniger dynamisch verlaufen und damit kompetitiv unterlegenen Arten mehr Zeit bieten, neue „patches“ zu besiedeln (vergl. z.B. Etter & Mullineaux 2001). Das sollte auf lokaler Ebene den Ausschluß von Arten reduzieren (Caswell & Cohen 1991, Caswell & Etter 1999).

Alternative Erklärungen basieren auf dem Einfluß von Störung und/oder Prädation (Dayton & Hessler 1972). Dabei betonen Dayton & Hessler (1972), dass durch Prädation die Populationsgröße der Infauna-Arten unter ihrem Maximum gehalten wird und deswegen die Entwicklung von Generalisten statt von Spezialisten gefördert wird. Grassle & Sanders (1973) nehmen statt dessen an, dass die Arten an ein bestimmtes Sukzessionsstadium angepasst sind, dass nach einer lokaler Störung eintritt. Unter der Annahme, dass verschiedene „patches“ unterschiedliche Sukzessionsstadien widerspiegeln, wird Diversität durch kleinskalige Störungen im Zusammenhang mit niedrigen Raten kompetitiven Ausschlusses erhalten. Rex (1983) diskutiert Tiefseediversität mit Hilfe von Hustons „dynamic equilibrium hypothesis“ (Huston 1979). Dabei genügen bei einem niedrigen Populationswachstum bereits geringe Störungen, um Biodiversität zu erhöhen. Grassle (1989) erklärt Biodiversität durch eine Kombination von Biotop-Heterogenität im Zusammenhang mit einer mittleren Störungsintensität. Gage (1996) vereinigt ebenfalls die „intermediate disturbance“ Ideen von Connell (1978) und Huston (1979) zur Erklärung von Diversitätsmustern in der Tiefsee (vergl. Grant 2000).

Im Vergleich zu vielen Flachwasser-Gemeinschaften tragen lange Generationszeiten, langsame Populationswachstumsraten und geringe Populationsdichten der meisten Tiefseeorganismen (Grassle & Morse-Porteous 1987, Smith & Hessler 1987, Gage & Tyler 1991) dazu bei, Konkurrenzausschlußzeiten zu verlängern (Grant 2000, Snelgrove & Smith 2002). Dieses Szenario sollte außerdem dazu führen, dass mit

einem Anstieg der lokalen Diversität auch die Anzahl ökologisch bzw. funktionell ähnlicher Arten steigt (Snelgrove & Smith 2002).

Für die Nematoden-Gemeinschaften aus den Kontroll- und Schwammkernen treffen unterschiedliche Vorraussagen der verschiedenen Hypothesen zu, die sich aber nicht notwendigerweise ausschließen. Unter den homogenen Umweltbedingungen in den Kontrollkernen steigt mit zunehmender Artenzahl die Anzahl funktioneller Gruppen. Hier geht die Arten-Diversität also mit der Zunahme ökologisch unterschiedlicher Gruppen einher und homogene Umweltbedingungen führen zu einer Gemeinschaft die vorwiegend durch Spezialisten in vergleichsweise hoher Populationsdichte geprägt ist. Allerdings ist unter den homogenen Umweltbedingungen in den Kontrollsedimenten der funktionelle Reichtum geringer als unter heterogenen Umweltbedingungen in den Schwammkernen. Die Ergebnisse aus den Schwammkernen zeigen, dass höhere Diversität nicht mit homogenen (bzw. physikalisch stabilen) Umweltbedingungen einhergeht, sondern unter heterogenen Umweltbedingungen die Gemeinschaft durch eine größere Anzahl Arten gebildet wird. Hier führen die Biotop-Bedingungen offenbar dazu, dass die Gemeinschaft durch Generalisten in vergleichsweise geringer Populationsdichte und höherer Anzahl funktioneller Gruppen gebildet wird. Das unterstützt die Aussagen von Jumars (1975) und Grassle (1989), wonach kleinskalige Heterogenität der

Umwelt die Anzahl verfügbarer Nischen erhöht sowie von Dayton & Hessler (1972), dass im Zusammenhang mit niedrigen Populationsdichten Infauna-Gemeinschaften hauptsächlich von Generalisten gebildet werden. Solange die Heterogenität der Umwelt nicht zu groß ist und dazu führt, dass Individuen verschiedener Arten nicht miteinander interagieren, führen diese Mechanismen dabei gleichzeitig zu einer gewissen Redundanz innerhalb der funktionellen Gruppen (vergl. Huston 1994 und Zitate darin), wie in der Nematoden-Gemeinschaft aus den Schwammkernen.

Grundsätzlich nimmt ein Zusammenspiel mehrerer Prozesse und Mechanismen auf unterschiedlichen räumlichen (und zeitlichen) Skalen Einfluß auf die Diversitätsmuster der Nematoden-Gemeinschaft. Basierend auf der begrenzten Kenntnis von Tiefsee-Ökosystemen, ist es wahrscheinlich, dass eine Vielzahl von Ungleichgewichts-Prozessen eine Rolle spielt, die auf komplexe Weise miteinander interagieren. Räumliche (und zeitliche) Heterogenität besteht auf kleinerer räumlicher Skala und über längere Zeiträume hinweg als in vergleichbaren Flachwasser-Umwelten. Geringere Produktivität und niedrigere Populationswachstumsraten in abyssalen Tiefen als in vergleichbaren Flachwasser-Biotopen führen zu einer gewissen kompetitiven Ähnlichkeit der Arten und verzögern möglicherweise den kompetitiven Ausschluß. Dadurch wird es möglich, dass auf einer kleinen räumlichen Skala die Heterogenität der Umwelt für die Diversität der Gemeinschaften eine größere Rolle spielt als Produktivität und kompetitiver Ausschluß (vergl. Huston 1994).

Erklärungen, wie die hohe Diversität in der Tiefsee zustande kommt, wurden als „*perhaps [...] one of the greatest challenges facing deep-sea biology*“ (Gage 1996) beschrieben (Grant 2000). Die hier vorgelegten Ergebnisse zu den Diversitätsmustern der Nematoden-Gemeinschaft bieten nur einen Ansatz, um die Funktion der Nematoden-Gemeinschaften aus den Kontroll- und Schwammkerne zu erklären.

4.9. Ausblick

Bedeutung die Schlussfolgerungen zur funktionellen Struktur bzw. ökologischen Funktion der Nematoden-Gemeinschaft in den Kontroll- und Schwammkernen, dass Diversität (als Artenreichtum) von untergeordneter Bedeutung für biologische Prozesse in einer Gemeinschaft (oder einem Ökosystem) ist? Sicher nicht!

Trotzdem liegt die Hauptbedeutung von Arten-Diversität nicht in der Diversität selber als „Funktion“ innerhalb einer Gemeinschaft oder in einem Ökosystem. Eine hohe Diversität impliziert aber eine Quelle für neue Arten, die wiederum verschiedene funktionelle Bedeutung für eine Gemeinschaft oder ein Ökosystem haben können (z.B. bei sich ändernden Umweltbedingungen; vergl. Frost et al. 1995, Folke et al. 1996, Bengtsson 1998). Obwohl es möglich ist, diese Bereitstellung des sogenannten „*natural insurance capital*“ (Folke et al. 1996) als funktionelle Rolle von Diversität anzusehen, entbehrt dieses Argument wissenschaftlichen Inhalts solange Diversität nicht mit der Frage verknüpft wird, was Arten in Gemeinschaften oder Ökosystemen „tun“.

Sicher erklären viele der bestehenden ökologischen Theorien einige der Verteilungsmuster von Organismen in aquatischen bzw. marinen Habitaten und wurden auch in dieser Arbeit als Erklärungsversuch für die Diversitäts-Muster der Nematoden-Gemeinschaft in der Tiefsee herangezogen. Die Ergebnisse und Interpretation zur Diversität der Nematoden-Gemeinschaften aus dem „Hausgarten“-Süd haben dabei gezeigt, dass ein Arrangement dieser verschiedenen Möglichkeiten es eher erlauben wird, Diversitäts-Muster, Populations-Dynamik und räumliche Verteilung von Arten in der Tiefsee abzuschätzen. Letztlich sind aber wesentlich mehr Daten zur Nischen-Spezialisierung und Populations-Dynamik von Tiefsee-Arten nötig, um abschätzen zu können, ob das ausreichend ist, um die hohe Diversität in der Tiefsee zu erklären.

Die besonderen Charakteristika aquatischer Systeme limitieren die Möglichkeiten, Schlussfolgerungen zu den Effekten von Biodiversität auf die Funktion von Ökosystemen aus terrestrischen Experimenten direkt auf aquatische Systemen zu übertragen. Angesichts der langen Geschichte und der bisherigen Erkenntnisse aus Untersuchungen aquatischer Ökosysteme, sollten diese Systeme aber ein ausgezeichnetes Versuchsgebiet bieten, um die derzeitigen Hypothesen vollständiger zu hinterfragen und die Allgemeingültigkeit der Muster und Prozesse die bis jetzt identifiziert wurden, zu testen (vergl. Gessner et al. 2004). Dabei könnten vor allem experimentelle Ansätze zum Erfolg führen, die die traditionellen System-Ansätze der Limnologie und biologischen Ozeanographie mit der experimentellen Gemeinschafts-Ökologie auf unterschiedliche marine Habitate anwenden (Underwood 2000, Emmerson et al. 2001, Stergiou & Browman 2005 und Zitate darin). Eine stärkere Betonung sollte auf die verschiedenen Eigenschaften von Diversität (z.B. als physiologische, morphologische, verhaltensorientierte und andere Eigenschaften die durch die Arten einer Gemeinschaft repräsentiert werden) gelegt werden, um die Effekte von Diversität auf die Funktion von Gemeinschaften und Ökosystemen zu evaluieren und die zugrunde liegenden

Mechanismen und Prozesse auf einer räumlichen und zeitlichen Skala zu identifizieren (vergl. Giller et al. 2004).

Es bleibt also festzustellen, dass der Fokus von Untersuchungen sich von Artenreichtum-zentrierten Ansätzen mehr zu einer breiter gefächerten Betrachtung der vielfältigen Aspekte von Biodiversität verlagern sollte. Außerdem erscheint es wichtig, bestehende ökologische Theorien auf die verschiedenen marinen Lebensräume zuzuschneiden oder neue zu entwickeln, die besser an die besonderen Bedingungen mariner Weichboden-Habitate bzw. an die besonderen Umweltbedingungen in der Tiefsee angepasst sind. Oder anders formuliert: „Exciting times are ahead.“ (Ólafsson 2003).

Literatur

- Aagaard, K. & Coachman, L. K. (1968). The East Greenland Current north of the Denmark Strait II. *Arctic* 21, 267-290.
- Aagaard, Ks Fodvik, A. & Hillman, S. R. (1987). The West Spitsbergen Current: disposition and water mass transformation. *J. Geophys. Res.* 92, 3778-3784.
- Aarssen, L. W. (1997). High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos* 80, 183-184.
- Abrams, B. I. & Mitchell, M. J. (1980). Role of nematode-interactions in heterotrophic systems with emphasis on sewage sludge decomposition. *Oikos* 35, 404-410.
- Abrams, P. A. (1983). The theory of limiting similarity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 14, 359-376.
- Abrams, P. A. (1990). Ecological vs evolutionary consequences of competition. *Oikos* 57, 147-151.
- Abrams, P. A. (1999). Is predator-mediated coexistence possible in unstable systems? *Ecology* 80, 608-621.
- Adams, P. J. M. & Tyler, S. (1980). Hopping locomotion in a nematode: functional anatomy of the caudal gland apparatus of *Theristus caudasaliens* sp. n. *J. Morphol.* 164, 265-285.
- Adrianov, A. V. (2003). Marine biological diversity: patterns, processes and modern methodology. *Russ. J. Nematol.* 11(2), 119-126.
- Ahnert, A. & Schriever, G. (2001). Response of abyssal Copepoda Harpacticoida (Crustacea) and other meiobenthos to an artificial disturbance and its bearing on future mining for polymetallic nodules. *Deep-Sea Res. II* 48(17-18), 3779-3794.
- Alkemade, R., Wielemaker, A., De Jong, S. A. & Sandee, A. J. J. (1992b). Experimental evidence for the role of bioturbation by the marine nematode *Diplolaimella dievengatensis* in stimulating the mineralization of *Spartina anglica* detritus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 90(2), 149-155.
- Alkemade, R., Wielemaker, A. & Hemminga, M. A. (1992a). Stimulation of *Spartina anglica* leaves by the bacterivorous marine nematode *Diplolaimelloides bruciei*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 159, 267-278.
- Aller, J. Y. & Aller, R. C. (1986). Evidence for localized enhancement of biological activity associated with tube and burrow structures in deep-sea sediments at the HEBBLE site, western North Atlantic. *Deep-Sea Res.* 33(6A), 755-790.
- Aller, R. C. & Aller, J. Y. (1992). Meiofauna and solute transport in marine muds. *Limnol. Oceanogr.* 37(5), 1018-1033.

- Alongi, D. M., Boesch, D. F. & Diaz, R. J. (1983). Colonization of meiobenthos in oil-contaminated subtidal sands in the lower Chesapeake Bay. *Mar. Biol.* 72, 325-335.
- Amarasekare, P. (2003a). Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecol. Letters* 6, 1109-1122.
- Amarasekare, P. & Nisbet, R. (2001). Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *Am. Nat.* 158, 572-84.
- Ambrose Jr., W. G. (2003). Arctic benthic diversity: deep-sea meiofauna and shelf macrofauna. *Proc. Arctic Biodiv. Workshop, Alaska Sea Grant College Program, M-26*, 67-73.
- Andre, M., Brechignac, F. & Thibault, P. (1994). Biodiversity in model ecosystems. *Nature* 371, 565.
- Andrássy, I. (1956). Die Rauminhalts- und Gewichtsbestimmung der Fadenwürmer (Nematoden). *Acta Zool. Acad. Sci. Hungar.* 2(1-3), 1-15.
- Armonies, W. (1988). Hydrodynamic factors affecting behaviour of intertidal meiobenthos. *Ophelia* 28, 183-193.
- Armstrong, R. A. & McGehee, R. (1976). Coexistence of species competing for shared resources. *Theor. Popul. Biol.* 9, 317-328.
- Armstrong, R. A. & McGehee, R. (1980). Competitive exclusion. *Am. Nat.* 115, 151-170.
- Arnaud, P. M. (1992). The state of art in Antarctic benthic research. In: Gallardo, V. A. et al. (eds). *Oceanografia in Antartide*. University of Concepcion, 341-346.
- Arntz, W. E., Brey, T. & Gallardo, V. A. (1994). Antarctic zoobenthos. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 32, 241-304.
- Arntz, W. E., Gili, J. M. & Reise, K. (1999). Unjustifiably ignored: reflections on the role of benthos in marine ecosystems. In: Gray, J.S., Ambrose Jr., W. & Szaniawska, A. (eds). *Biogeochemical Cycling and Sediment Ecology*. NATO ASI Series. Kluwer Academic Publishers: Dordrecht-Boston-London, 105-124.
- Atkinson, W. D. & Shorrocks, B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50, 461-471.
- Atkinson, W. D. & Shorrocks, B. (1984). Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. *Am. Nat.* 124, 336-351.
- Atterberg, A. (1911). Die Plastizität der Tone. *Int. Mitt. Bodenkunde* 1, 1911.
- Austen, M. C., Parryz, D. M., Widdicombe, S., Somerfield, P. J. & Kendall, M. A. (2003). Macrofaunal mediation of effects of megafaunal bioturbation on nematode community structure. *Vie Milieu* 54(3), 201-209.

- Austen, M. C. & Thrush, S. F. (2001). Experimental evidence suggesting slow or weak response of nematode community structure to a large suspension-feeder. *J. Sea Res.* 46(1), 69-84.
- Austen, M. C., Widdicombe, S. & Villano-Pitacco, N. (1998). Effects of biological disturbance on diversity and structure of meiobenthic nematode communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 174, 233-246.
- Baguley, J. G., Hyde, L. J. & Montagna, P. A. (2004). A semi-automated digital microphotographic approach to measure meiofaunal biomass. *Limnol. Oceanogr. Methods* 2, 181-190.
- Barthel, D. & Tendal, O. S. (1993). The sponge association of the abyssal Norwegian-Greenland Sea: species composition, substrate relationships and distribution. *Sarsia* 78(2), 83-96.
- Beaugrand, G., Reid, P. C., Ibañez, F., Lindley, J. A. & Edwards, M. (2002). Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296, 1692-1694.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1991). *Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Bell, S. S. (1980). Meiofauna-macrofauna interactions in a high salt marsh. *Ecol. Monogr.* 50, 487-505.
- Bell, S. S. & Coen, L. D. (1982). Investigations on epibenthic meiofauna. 1. Abundances on and repopulation of the tube-caps of *Diopatra cuprea* (Polychaeta: Onuphidae) in a subtropical system. *Mar. Biol.* 67(3), 303-309.
- Bell, S. S. & Coull, B. C. (1978). Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia* 35, 141-148.
- Bell, S. S., Watzin, M. C. & Coull, B. C. (1978). Biogenic structure and its effect on the spatial heterogeneity of meiofauna in a salt marsh. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 35(2), 99-107.
- Bellan, G. (1985). Effects of pollution and man-made modifications on marine benthic communities in the mediterranean: a review. In: Moraitou-Apostopoulou, M. & Kiortis, V. (eds). *Mediterranean Marine Ecosystems*. Plenum Publishing Corporation, New York, 163-194.
- Bengtsson, J. (1998). Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Appl. Soil Ecol.* 10, 191-199.
- Bertelsen, R. D. (1997). Active and passive settling by marine benthic nematodes. Dissertation, Old Dominion University, UMI Dissertation Services Ann Arbor, MI, 74 pp.
- Bett, B. J., Vanreusel, A., Vincx, M., Soltwedel, T., Pfannkuche, O., Lamshead, P. J. D., Gooday, A. J., Ferrero, T. & Dinert, A. (1994). Sampler bias in the quantitative study of deep-sea meiobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 104(1-2), 197-203.

- Bjørge, E., Johannessen, O. M. & Miles, M. W. (1997). Analysis of merged SMMR-SSM/I time series of Arctic and Antarctic sea ice parameters. *Geophys. Res. Letters* 24, 413-416.
- Bodungen, B. v., Antia, A., Bauerfeind, E., Haupt, O., Koeve, M., Machado, E., Peeken, I., Peinert, R., Reitmeier, S., Thomson, C., Voss, M., Wunsch, M., Zeller, U. & Zeitzschel, B. (1995). Pelagic processes and vertical flux of particles: an overview of a long-term comparative study in the Norwegian Sea and Greenland Sea. *Geol. Rundschau* 84, 11-27.
- 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.
- Bolam, S. G., Fernandes, T. F. & Huxam, M. (2002). Diversity, biomass, and ecosystem processes in the marine benthos. *Ecol. Monogr.* 72(4), 599-615.
- Bolker, B. M. & Pacala, S. W. (1999). Spatial moment equations for plant competition among insect parasitoids: understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *Am. Nat.* 153, 575-602.
- Bongers, T. (1990). The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, 14-19.
- Bongers, T., Alkemade, R. & Yeates, G. W. (1991). Interpretation of disturbance-induced maturity decrease in marine nematode assemblages by means of Maturity Index. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76, 135-142.
- Bongers, T. & Bongers, M. (1998). Functional diversity of nematodes. *Appl. Soil Ecol.* 10, 239-251.
- Bongers, T. & Ferris, H. (1999). Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends Ecol. Evol.* 6, 224-228.
- Bonkowski, M., Griffiths, B. & Scrimgeour, C. (2000). Substrate heterogeneity and microfauna in soil organic "hotspots" as determinants of nitrogen capture and growth of ryegrass. *Appl. Soil Ecol.* 14, 37-53.
- Botto, F. & Iribane, O. (1999). Effect of the burrowing crab *Chasmagnathus granulata* (Dana) on the benthic community of a SW Atlantic coastal lagoon. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 241, 263-284.
- Boucher, G. (1972). Distribution quantitative et qualitative des Nématodes d'une station de vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer. *Cah. Biol. Mar.* 13, 457-474.
- Boucher, G. (1990). Pattern of nematode species diversity in temperate and tropical subtidal sediments. *P.S.Z.N. I: Mar. Ecol.* 11(2), 133-146.

- Boucher, G. & Lamshead, P. J. D. (1995). Ecological biodiversity of marine nematodes in samples from temperate, tropical, and deep-sea regions. *Conserv. Biol.* 9(6), 1594-1604.
- Boudreau, B. P. (1996). A method-of-lines code for carbon and nutrient diagenesis in aquatic sediments. *Comput. Geosci.* 22, 479-496.
- Bourke, R. H., Wiegel, A. M. & Paquette, R. G. (1988). The westward turning branch of the West Spitsbergen Current. *J. Geophys. Res.* 93, 14065-14077.
- Bouwman, L. A. (1983). A survey of nematodes from the Ems estuary. Part 2: species assemblages and associations. *Zool. Jb. (Syst)* 110, 345-376.
- Boyd, S. E., Rees, H. L. & Richardson, C. A. (2000). Nematodes as sensitive indicators of change at dredged material disposal sites. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 51(6), 805-819.
- Bradshaw, C., Collins, P. & Brand, A. R. (2003). To what extent does upright sessile epifauna affect benthic biodiversity and community composition? *Mar. Biol.* 143(4), 783-791.
- Brandt, A., De Broyer, C., Gooday, A. J., Hilbig, B. & Thomson, M. R. A. (2004). Introduction to ANDEEP (ANTarctic benthic DEEP-sea biodiversity: colonization history and recent community patterns)--a tribute to Howard L. Sanders. *Deep-Sea Res. II* 51(14-16), 1457-1465.
- Bray, J. R. & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27, 225-349.
- Briggs, J. C. (1994). Species diversity: land and sea compared. *Syst. Biol.* 43, 130-135.
- Brown, C. J., Lamshead, P. J. D., Smith, C. R., Hawkins, L. E. & Farley, R. (2001). Phytodetritus and the abundance and biomass of abyssal nematodes in the central, equatorial Pacific. *Deep-Sea Res. I* 48(2), 555-565.
- Brown, W. L. & Wilson, E. O. (1956). Character displacement. *Syst. Zool.* 5, 49-64.
- Bussau, C. (1993). Taxonomische und ökologische Untersuchungen an Nematoden des Peru-Beckens. Dissertation, Christian-Albrechts-Universität, Kiel, 621 pp.
- Cadotte, M. W. & Fukami, T. (2005). Dispersal, spatial scale, and species diversity in a hierarchically structured experimental landscape. *Ecol. Letters* 8, 548-557.
- Calder, W. A. (1984). Size, function, and life history. Harvard University Press, Cambridge, MA, 431 pp.
- Carlén, A. & Ólafsson, E. (2002). The effects of the gastropod *Terebrallia palistris* on infaunal communities in a tropical tidal mud-flat in east Africa. *Wet. Ecol. Man.* 10, 303-311.

- Carman, K. R., Sherman, K. M. & Thistle, D. (1987). Evidence that sediment type influences the horizontal and vertical distribution of nematodes at a deep-sea site. *Deep-Sea Res.* 34(1), 45-53.
- Carney, R. S., Haedrich, R. L. & Rowe, G. T. (1983). Zonation of fauna in the deep sea. In: Rowe, G. T. (ed). *The Sea, Vol. 8: Deep-sea Biology*. J. Wiley and Sons. New York, 371-398.
- Caswell, H. (1978). Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model. *Am. Nat.* 112, 127-153.
- Caswell, H. & Cohen, J. E. (1991). Communities in patchy environments: a model of disturbance, competition and heterogeneity. In: Kolasa, J., Pickett, S. A. (eds). *Ecological Heterogeneity*. New York, U.S.A., Springer Verlag, 97-122.
- Caswell, H. & Etter, R. J. (1999). Cellular automaton models for competition in patchy environments: facilitation, inhibition and tolerance. *Bull. Math. Biol.* 61, 625-649.
- Chandler, G. T. & Fleeger, J. W. (1984). Tube-building by a marine meiobenthic harpacticoid copepod. *Mar. Biol.* 82, 15-19.
- Chandrasekara, W. U. & Frid, C. L. J. (1996). The effects of relic fauna on initial patch colonisation in a british saltmarsh. *Neth. J. Aquat. Ecol.* 30, 49-60.
- Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., David U. Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. & Diaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234-242.
- Chapman, M. G. & Underwood, A. J. (1999). Ecological patterns in multivariate assemblages: Information and interpretation of negative values in ANOSIM tests. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 180, 257-265.
- Chase, J. M. & Leibold, M. A. (2003). *Ecological Niches*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 212 pp.
- Chase, M. R., Etter, R. J., Rex, M. A. & Quattro, J. M. (1998). Bathymetric patterns of genetic variation in a deep-sea protobranch bivalve, *Deminucula atacellana*. *Mar. Biol.* 131(2), 301-308.
- Chen, G. (1999). Ecology and systematics of the meiofauna and nematode community in the Strait of Magellan and the Beagle Channel (Chile). Ph.D. Thesis, Ghent University, Belgium, 315 pp.
- Chesson, P. (1985). Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theor. Popul. Biol.* 28, 362-287.
- Chesson, P. (2000a). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31(1), 343-366.
- Chesson, P. (2000b). General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theor. Popul. Biol.* 58(3), 211-237.

- Chesson, P. L. & Ellner, S. (1989). Invasibility and stochastic boundedness in monotonic competition models. *J. Math. Biol.* 27, 117-138.
- Chitwood, B. G. & Chitwood, M. B. (1950). *Introduction to Nematology*. University Press, Baltimore, London and Tokyo, 334 pp.
- Clarke, K. R. (1990). Comparisons of dominance curves. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 138, 143-157.
- Clarke, K. R. & Gorley, R. N. (2001). *Primer v5: user manual/tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, 91 pp.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (1994). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Natural Environment Research Council, UK, 144 pp.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (1998a). A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *J. Appl. Ecol.* 35(4), 523-531.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (1999). The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 184, 21-29.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (2001a). A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 216, 265-278.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (2001b). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E Ltd. 2nd edition, Plymouth Marine Laboratory, UK.
- Clough, L. M., Ambrose Jr., W. G., Cochran, J. K., Barnes, C., Renaud, P. E. & Aller, R. C. (1997). Infaunal density, biomass and bioturbation in the sediments of the Arctic Ocean. *Deep-Sea Res. II* 44(8), 1683-1704.
- Colwell, R. K. & Coddington, J. A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 345, 101-118.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302-1310.
- Connolly, S. R. & Roughgarden, J. (1999). Theory of marine communities: Competition, predation, and recruitment-dependent interaction strength. *Ecol. Monogr.* 69(3), 277-296.
- Cook, A. A., Lamshead, P. J. D., Hawkins, L. E., Mitchell, N. & Levin, L. A. (2000). Nematode abundance at the oxygen minimum zone in the Arabian Sea. *Deep-Sea Res. II* 47, 75-85.
- Coomans, A. & De Grisse, A. (1981). Sensory structure. In: Zuckerman, B. M. & Rhode, R. (eds). *Plant Parasitic Nematodes*. Academic Press, New York. 3, 127-174.
- Cornell, J. H. & Lawton, J. H. (1992). Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical framework. *J. Anim. Ecol.* 61, 1-12.

- Coull, B. C. (1972). Species diversity and faunal affinities of meiobenthic Copepoda in the deep sea. *Mar. Biol.* 14(1), 48-51.
- Coull, B. C. (1990). Are members of the meiofauna food for higher trophic levels? *Trans. Am. microsc. Soc.* 109, 233-246.
- Coull, B. C. & Bell, S. B. (1979). Perspectives of marine meiofaunal ecology. *Mar. Sci.* 10, 189-216.
- Coull, B. C. & Chandler, G. T. (1992). Pollution and meiofauna: field, laboratory, and mesocosm studies. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 30, 191-271.
- Crawley, M. J. (1997). The structure of plant communities. In: Crawley, M. J. (ed). *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford, London, UK, 475-531.
- Crawley, M. J., Brown, S. L., Heard, M. S. & Edwards, G. R. (1999). Invasion resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecol. Letters* 2, 140-148.
- Creed, E. L. & Coull, B. C. (1984). Sand dollar, *Mellita quinquesperforata* (Leske), and sea pansy, *Renilla reniformis* (Cuvier) effects on meiofaunal abundances. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 84, 225-234.
- Crofton, H. D. (1966). *Nematodes*. Hutchinson University Library, London.
- Cullen, D. J. (1973). Bioturbation of superficial marine sediment by interstitial meiobenthos. *Nature* 242, 323-324.
- Danovaro, R. (2000). Benthic microbial loop and meiofaunal response to oil-induced disturbance in coastal sediments: a review. *Int. J. Environ. Poll.* 13(1-6), 380-391.
- Danovaro, R., Croce, N. D., Eleftheriou, A., Fabiano, M., Papadopoulou, N., Smith, C. & Tselepides, A. (1995). Meiofauna of the deep eastern Mediterranean Sea: distribution and abundance in relation to bacterial biomass, organic matter composition and other environmental factors. *Prog. Oceanogr.* 36(4), 329-341.
- Danovaro, R. & Fabiano, M. (1995). Meiofaunal abundance and distribution in bathyal sediments of the Mediterranean Sea: an overview. *Biol. Mar. Mediterr.* 2(2), 217-225.
- Danovaro, R. & Gambi, C. (2002). Biodiversity and trophic structure of nematode assemblages in seagrass systems: evidence for a coupling with changes in food availability. *Mar. Biol.* 141(4), 667-677.
- Danovaro, R., Tselepides, A., Otegui, A. & Della Croce, N. (2000). Dynamics of meiofaunal assemblages on the continental shelf and deep-sea sediments of the Cretan sea (NE Mediterranean): relationships with seasonal changes in food supply. *Prog. Oceanogr.* 46(2-4), 367-400.
- Darwin, C. (1859). *The origin of species*. John Murray, London, England, Kapitel 3.
- Dayton, P. K. & Hessler, R. R. (1972). Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep-Sea Res.* 19, 199-208.

- De Bovée, F., Guidi, L. D. & Soyer, J. (1990). Quantitative distribution of deep-sea meiobenthos in the Northwestern Mediterranean (Gulf of Lions). *Continent. Shelf Res.* 10, 1123-1145.
- de Jong, G. (1979). The influence of the distribution of juveniles over patches of food on the dynamics of a population. *Neth. J. Zool.* 29, 33-51.
- De Mesel, I., Derycke, S., Moens, T., Van der Gucht, K., Vincx, M. & Swings, J. (2004). Top-down impact of bacterivorous nematodes on the bacterial community structure: a microcosm study. *Environ. Microbiol.* 6(7), 733-744.
- De Mesel, I., Derycke, S., Swings, J., Vincx, M. & Moens, T. (2003). Influence of bacterivorous nematodes on the decomposition of cordgrass. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 296, 227-242.
- De Troch, M., Fiers, F. & Vincx, M. (2001). Alpha and beta diversity of harpacticoid copepods in a tropical seagrass bed: the relation between diversity and species' range size distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 215, 225-236.
- Delmotte, G. (1975). Ruimtelijk patroon van Nematoda in een brakwaterhabitat. M. Sc. Thesis, State University of Ghent, Belgium, 21 pp.
- DePatra, K. D. & Levin, L. A. (1989). Evidence of the passive deposition on meiofauna into fiddler crab burrows. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 125, 173-192.
- Deutsch, A. (1978). Gut structure and digestive physiology of two marine nematodes, *Chromadorina germanica*, Bütschli, 1874, and *Diplolaimella* sp. *Biol. Bull.* 155, 317-335.
- Díaz, S. & Cabido, M. (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *J. Veg. Sci.* 8, 463-474.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16, 646-655.
- Dinet, A. & Vivier, M. H. (1977). Le meiobenthos abyssal du Golfe de Gascogne. *Cah. Biol. Mar.* 18, 85-97.
- Dinet, A. & Vivier, M. H. (1979). The meiobenthic nematode fauna of the deep Bay of Biscay. 2. The population component and their diversity. *Cah. Biol. Mar.* 20(1), 109-123.
- Dinneen, L. C. & Blakesley, B. C. (1973). A generator for the sampling distribution of the Mann Whitney U statistic. *Appl. Statist.* 22, 269-273.
- Dittmann, S. (1993). Impact of foraging soldiercrabs (Decapoda, Myctyridae) on meiofauna in a tropical tidal flat. *Rev. Biol. Trop.* 41, 627-637.
- Dittmann, S. (1996). Effects of macrobenthic burrows on infaunal communities in tropical tidal flats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134, 119-130.

- Dixon, P. M. (1993). The bootstrap and the jackknife: describing the precision of ecological indices. In: Scheiner, S. & Gurevitch, J. (eds.) Design and Analysis of Ecological Indices. Chapman & Hall, New York, 290-318.
- Doak, D. F., Bigger, D., Harding, E. K., Marvier, M. A., Omalley, R. E. & Thomson, D. (1998). The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *Am. Nat.* 151(264-276).
- Dobbs, F. C. & Guckert, J. B. (1988). *Callianassa trilobata* (Crustacea, Thalassinidae) influences abundances of meiofauna and biomass, composition, and physiologic state of microbial communities within its burrow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45, 127-136.
- Duffy, J. E. (1992). Host use patterns and demography in a guild of tropical sponge-dwelling shrimps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 90, 127-138.
- Dusenbery, D. B. (1983). Chemotactic behavior of nematodes. *J. Nematol.* 15, 168-173.
- Dye, A. H. & Lasiak, T. A. (1986). Microbenthos, meiobenthos and fiddler-crabs - trophic interactions in a tropical mangrove sediment . *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45, 127-136.
- Eckman, J. E. (1983). Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnol. Oceanogr.* 28, 241-257.
- Eckman, J. E. (1985). Flow perturbation by a protruding animal tube affects sediment bacterial recolonization. *J. Mar. Res.* 43, 419-435.
- Eckman, J. E., Nowell, A. R. & Jumars, P. A. (1981). Sediment destabilisation by animal tubes. *J. Mar. Res.* 39, 361-374.
- Eckman, J. E. & Thistle, D. (1988). Small-scale spatial pattern in meiobenthos in the San Diego trough. *Deep-Sea Res.* 35, 1565-1578.
- Efron, B. (1982). The jackknife, the bootstrap, and other resampling plans. Society for Industrial and Applied Mathematics, CMBS Monograph, Philadelphia. 38.
- Efron, B. & Gong, G. (1983). A leisurely look at the bootstrap, the jackknife, and cross-validation. *Amer. Statist.* 37, 36-48.
- Ehrlich, P. R. & Ehrlich, A. H. (1981). Extinction. The Causes and Consequences of the Disappearance of Species. Random House, New York.
- Ellingsen, K. E. (2001). Biodiversity of a continental shelf soft-sediment macrobenthos community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 218, 1-15.
- Ellingsen, K. E. (2002). Soft-sediment benthic biodiversity on the continental shelf in relation to environmental variability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 232, 15-27.
- Elliot, J. M. (1977). Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biol.* 25.
- Elton, C. S. (1958). The Ecology of Invasions by Plants and Animals. Methuen & Co. Ltd, London.

- Emmerson, M. C., Solan, M., Emes, C., Paterson, D. M. & Raffaelli, D. (2001). Consistent patterns and the idiosyncratic of biodiversity in marine ecosystems. *Nature* 411, 73-77.
- Estes, J. A. & Peterson, C. H. (2000). Marine ecological research in seashore and seafloor systems: accomplishments and future directions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 195, 281-289.
- Etter, R. J. & Mullineaux, L. S. (2001). Deep-sea communities. In: Bertness, M. D., Gaines, S. & Hay, M. E. (eds). *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts, 367-393.
- Euler, F. von & Svensson, S. (2001). Taxonomic distinctness and species richness as measures of functional structure in bird assemblages. *Oecologia* 129(2), 304-311.
- Fabiano, M. & Danovaro, R. (1999). Meiofauna distribution and mesoscale variability in two sites of the Ross Sea (Antarctica) with contrasting food supply. *Polar Biol.* 22(2), 115-123.
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* 61, 1-10.
- Fegley, S. R. (1985). Experimental studies on the erosion of meiofauna from soft-substrates by currents and waves. Univ. of N Carolina at Chapel Hill, University Microfilms Int., Ann Arbor, MI.
- Fegley, S. R. (1987). Experimental variation of near-bottom current speeds and its effects on depth distribution of sand-licing meiofauna. *Mar. Biol.* 95, 183-191.
- Ferris, H., Venette, R. C. & Lau, S. S. (1997). Population energetics of bacterial-feeding nematodes: carbon and nitrogen budget. *Soil. Biol. Biochem.* 29, 1183-1194.
- Findlay, S. & Tenore, K. R. (1982). Effect of a free-living marine nematode (*Diplolaimella chitwoodi*) on detrital carbon mineralization. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8(2), 161-166.
- Fisher, R. A. (1922). On the interpretation of *Chi*-square from contingency tables, and the calculation of *p*. *J. Royal Stat. Soc.* 85, 87-94.
- Fisher, R. A., Corbet, A. S. & Williams, C. B. (1943). The relationships between the number of species and the number of individuals in random samples of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12, 42-58.
- Flach, E., Muthumbi, A. W. & Heip, C. (2002). Meiofauna and macrofauna community structure in relation to sediment composition at the Iberian margin compared to the Goban Spur (NE Atlantic). *Prog. Oceanogr.* 52(2-4), 433-457.
- Flach, E., Vanaverbeke, J. & Heip, C. (1999). The meiofauna:macrofauna ratio across the continental slope of the Goban Spur (north-east Atlantic). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 79, 233-241.

- Fleeger, J. W., Chandler, G. T., Fitzhugh, G. R. & Phillips, F. E. (1984). Effects of tidal currents on meiofauna densities in vegetated salt marsh sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19, 49-53.
- Fleeger, J. W., Thistle, D. & Thiel, H. (1988). Sampling equipment. In: Higgens, R. P. & Thiel, H. (eds). *Introduction to the Study of Meiofauna*. Smithsonian Institute Press, Washington DC, London, 115-125.
- Flegley, S. R. (1987). Experimental variation of near-bottom current speeds and its effects on depth distribution of sand-living meiofauna. *Mar. Biol.* 95, 183-191.
- Folke, C., Holling, C. S. & Perrings, C. (1996). Biological diversity, ecosystems and the human scale. *Ecol. Appl.* 6, 1018-1024.
- Fonseca, C. R. & Ganade, G. (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *J. Ecol.* 89(1), 118-125.
- Freitag, T. (1999). Geomikrobiologische, biogeochemische und sedimentologische Zusammenhänge in der Entstehung und Funktionsweise "Schwarzer Flecken" im Wattenmeer. Dissertation, C.v.O Universität, Oldenburg, 217 pp.
- Frost, T. M., Carpenter, S. R., Ives, A. R. & Kratz, T. K. (1995). Species compensation and complementarity in ecosystem function. In: Jones, C. G. & Lawton, J. H. (eds). *Linking Species and Ecosystems*. Chapman and Hall, London, 224-239.
- Gage, J. D. (1975). A comparison of the deep-sea epibenthic sledge and anchor-box dredge samplers with the van Veen grab and hand coring by diver. *Deep-Sea Res.* 22, 693-702.
- Gage, J. D. (1996). Why are there so many species in deep-sea sediments? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 200(1-2), 257-286.
- Gage, J. D. & Coghill, G. G. (1979). Studies on the dispersion patterns of Scottish sea-loch benthos from contiguous core transects. In: Coull, B. (ed). *Ecology of Marine Benthos*. University of South Carolina Press, Columbia, 319-338.
- Gage, J. D. & Tyler, P. A. (1991). *Deep-Sea Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 504 pp.
- Gage, J. D. & May, R. M. (1993). A dip into the deep seas. *Nature* 365, 600-610.
- Galeron, J., Sibuet, M., Vanreusel, A., Mackenzie, K., Gooday, A. J., Dinét, A. & Wolff, G. A. (2001). Temporal patterns among meiofauna and macrofauna taxa related to changes in sediment geochemistry at an abyssal NE Atlantic site. *Prog. Oceanogr.* 50(1-4), 303-324.
- Galéron, J., Sibuet, M., Mahaut, M.-L. & Dinét, A. (2000). Variation in structure and biomass of the benthic communities at three contrasting sites in the tropical Northeast Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 197, 121-137.

- Gambi, C., Vanreusel, A. & Danovaro R. (2003). Biodiversity of nematode assemblages from deep-sea sediments of the Atacama Slope and Trench (South Pacific Ocean). *Deep-Sea Res. I* 50, 103-117.
- Gaston, K. J. (1996a). Species-range size distribution: patterns, mechanisms and implications. *Trends Ecol. Evol.* 11, 197-201.
- Gaston, K. J. ed. (1996b). *Biodiversity: A Biology of Numbers and Differences*. Blackwell, Oxford, 396 pp.
- Gee, J. M. (1987). Impact of epibenthic predation on estuarine intertidal harpacticoid copepod populations. *Mar. Biol.* 96, 497-510.
- Gee, J. M. (1989). An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zool. J. Linn. Soc.* 96, 243-261.
- Gee, J. M., Warwick, R. M., Davey, J. T. & George, C. L. (1985). Field experiments on the role of epibenthic predators in determining prey densities in an estuarine mudflat. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 21, 429-448.
- Gering, J. C. & Crist, T. O. (2002). The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecol. Letters* 5, 433-444.
- Gerino, M., Stora, G., François-Carcaillet, F., Gilbert, F., Poggiale, J.-C., Mermillod-Blondin, F., Desrosiers, G. & Vervier, P. (2003). Macro-invertebrate functional groups in freshwater and marine sediments: a common mechanistic classification. *Vie Milieu* 53(4), 221-231.
- Gerlach, S. A. (1948). Die Nematodenfauna des Sandstrandes in der Kieler Bucht. *Verh. Dt. Zool. Ges. Kiel* 42, 156-165.
- Gerlach, S. A. (1954). Nouveaux nématodes libres des aux souterraines littorales francaises. *Vie Milieu* 4, 94-110.
- Gerlach, S. A. (1957). Die Nematodenfauna des Sandstrandes an der Küste von Mittelbrasilien (Brasilianische Meeres-Nematoden IV). *Mitt. Zool. Mus. Berl.* 33, 411-459.
- Gerlach, S. A. (1977). Means of meiofaunal dispersal. *Mikrofauna Meeresbodens.* 61, 89-103.
- Gerlach, S. A. & Riemann, F. (1973). The Bremerhaven checklist of aquatic nematodes. A catalogue of Nematoda Adenophora excluding the Dorylaimida. *Veroeff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 4, 1-736.
- Gessner, M. O., Inchausti, P., Persson, L., Raffaelli, D. G. & Giller, P. S. (2004). Biodiversity effects on ecosystem functioning: insights from aquatic systems. *Oikos* 104, 419-422.
- Gheskiere, T., Vincx, M., Weslawski, J. M., Scapini, F. & Degraer, S. (2005a). Meiofauna as descriptor of tourism-induced changes at sandy beaches. *Mar. Environ. Res.* 60(2), 245-265.

- Gibbons, J. D. (1985). *Nonparametric Statistical Inference*. New York: Marcel Dekker (2nd ed.).
- Giere, O. (1993). *Meiobenthology: The Microscopic Fauna in Aquatic Sediments*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 328 pp.
- Giller, P. S., Hillebrand, H., Berninger, U.-G., Gessner, M. O., Hawkins, S., Inchausti, P., Inglis, C., Leslie, H., Malmqvist, B., Monaghan, M. T., Morin P. J. & O'Mullan, G. (2004). Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* 104, 423-436.
- Gitay, H. & Noble, I. R. (1997). What are functional types and how should we seek them? In: Smith, T. M., Shugart, H. H. & Woodward, F. I. (eds): *Plant Functional Types*. Cambridge University Press, 3-19.
- Givnish, T. J. (1994). Does diversity beget stability? *Nature* 371, 113-114.
- Göbel, Y. (1993). Gibt es Unterschiede in den Größenspektren der von verschiedenen Schwammarten aufgenommenen Partikel? Diplomarbeit, Christian-Albrecht-Universität, Kiel, 60 pp.
- Gooday, A. J. (1986). Soft shelled Foraminifera in meiofaunal samples from the bathyal northeast Atlantic. *Sarsia* 71, 275-287.
- Gooday, A. J. (2002). Biological responses to seasonally varying fluxes of organic matter to the ocean floor: a review. *J. Oceanogr.* 58(2), 305-332.
- Gotelli, N. J. & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Letters* 4, 379-391.
- Graf, G., Gerlach, S. A., Linke, P., Queisser, W., Ritzrau, W., Scheltz, A., Thomson, L. & Witte, U. (1987). Benthic-pelagic coupling in the Greenland-Norwegian Sea and its effect on the geological record. *Geol. Rundschau* 84, 49-58.
- Grall, J. & Glémarec, M. (1997). Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbation in the Bay of Brest. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 44, 43-53.
- Grant, A. (2000). Deep-sea diversity: overlooked messages from shallow-water sediments. *Mar. Ecol.* 2, 97-112.
- Grassle, J. F. (1989). Species diversity in deep-sea communities. *Trends Ecol. Evol.* 4, 12-15.
- Grassle, J. F. & Maciolek, N. J. (1992). Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *Am. Nat.* 139(2), 313-341.
- Grassle, J. F. & Morse-Porteous, L. S. (1987). Macrofaunal colonization of disturbed deep-sea environments and the structure of deep-sea benthic communities. *Deep-Sea Res.* 34, 1911-1950.

- Grassle, J. F. & Sanders, H. L. (1973). Life histories and the role of disturbance. *Deep Sea Res. Oceanogr.* 20(7), 643-659.
- Gray, J. S. (1984). Die Ökologie mariner Sedimente: Eine Einführung. Übers. H. Rumohr. Deutsche Auflage. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, 187 pp.
- Gray, J. S. (1997a). Gradients in marine biodiversity. *Marine Biodiversity: Patterns and Processes*, 18-34.
- Gray, J. S. (2000). The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250(1-2), 23-49.
- Gray, J. S. (2002b). Species richness of marine soft sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 244, 285-297.
- Gray, J. S. & Pearson, T. H. (1982). Objective selection of sensitive species indicative of pollution-induced change in benthic communities. I. Comparative Methodology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9, 111-119.
- Grime, J. P. (1997). Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science* 277(5330), 1260-1261.
- Grimm, V. & Wissel, C. (1997). Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109, 323-334.
- Grover, J. P. (1997). Resource Competition. Chapman & Hall, London, 342.
- Grünberger, E. K. (2002). Biotic interactions at the sediment-water interface of the Arctic deep sea: the role of the demosponge *Thenea abyssorum* (Porifera) in structuring nematode communities. Diplomarbeit, Universität Wien, 48 pp.
- Gutt, J., Gorny, M. & Arntz, W. E. (1991). Spatial distribution of Antarctic shrimps (Crustacea: Decapoda) by underwater photography. *Antarct. Sci.* 3(4), 371-377.
- Gutzmann, E., Martínez Arbizu, P., Rose, A. & Veit-Köhler, G. (2004). Meiofauna communities along an abyssal depth gradient in the Drake Passage. *Deep-Sea Res. II* 51, 1617-1628.
- Gwyther, J. (2003). Nematode assemblages from *Avicennia marina* leaf litter in a temperate mangrove forest in south-eastern Australia. *Mar. Biol.* 142(2), 289-297.
- Gyllenberg, M. & Hanski, I. (1992). Single-species metapopulation dynamics: a structured model. *Theor. Popul. Biol.* 42, 35-61.
- Hagerman Jr., G. M. & Rieger, R. M. (1981). Dispersal of benthic meiofauna by wave and current action in Bogue Sound, North Carolina, USA. *Mar. Ecol.* 2, 245-270.
- Hahn, H. H. (1987). Wassertechnologie - Fällung, Flockung, Separation. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York.

- Hall, S. J. & Greenstreet, S. P. (1998). Taxonomic distinctness and diversity measures: responses in marine fish communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 166, 227-229.
- Hamels, I., Moens, T., Muylaert, K. & Vyverman, W. (2001). Trophic interactions between ciliates and nematodes from an intertidal flat. *Aquat. Microb. Ecol.* 26(1), 61-72.
- Hanski, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environments with and without predation. *Oikos* 37, 306-312.
- Hanski, I. (1991a). Reply to Nee, Gregory and May. *Oikos* 62, 88-89.
- Hanski, I. (1991b). Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biol. J. Linn. Soc.* 42, 17-28.
- Hanski, I. & Gyllenberg, M. (1993). Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. *Am. Nat.* 142, 17-41.
- Hanski, I., Kouki, J. & Halkka, A. (1993). Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. In: Ricklefs, R. & Schluter, D. (eds). *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, 108-116.
- Harper, J. L. & Hawksworth, D. L. (1994). Biodiversity: measurement and estimation. Preface. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 345, 5-12.
- Hartley, S. & Shorrocks, B. (2002). A general framework for the aggregation model of coexistence. *J. Anim. Ecol.* 71, 651-662.
- Hastings, A. (1980). Disturbance, coexistence, history and competition for space. *Theor. Popul. Biol.* 18, 363-373.
- Haugan, P. M. (1999). Structure and heat content of the West Spitsbergen Current. *Polar Res.* 18(2), 183-188.
- Hays, W. L. (1994). *Statistics*. Fort Worth: Harcourt Brace (5th edition), 994 pp.
- He, F. & Legendre, P. (2002). Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology* 83, 1185-1198.
- Hebbeln, D. (2000). Flux of ice-rafted detritus [IRD] from sea ice in the Fram Strait. *Deep-Sea Res. II* 47(9-11), 1773-1790.
- Hebbeln, D., Henrich, R. & Baumann, K.-H. (1998). Paleoceanography of the last interglacial/glacial cycle in the Polar North Atlantic. *Quaternary Science Reviews* 17, 125-153.
- Hebbeln, D. & Wefer, G. (1991). Effects of ice coverage on sedimentation in the Fram Strait. *Nature* 350, 409-411.
- Hector, A., Beale, A. S., Otway, S. J. & Lawton, J. H. (2000). Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos* 90, 357-371.

- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C. P. H., O'Donovan, G., Otway, S. J., Pereira, J. S., Prinz, A., Read, D. J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.-D., Siamantziouras, A.-S. D., Spehn, E. M., Terry, A. C., Troumbis, A. Y., Woodward, F. I., Yachi, S. & Lawton, J. H. (1999). Plant diversity and productivity experiments in european grasslands. *Science* 286(5442), 1123-1127.
- Heino, J., Soininen, J., Lappalainen, J. & Virtanen, R. (2005). The relationship between species richness and taxonomic distinctness in freshwater organisms. *Limnol. Oceanogr.* 50(3), 978-986.
- Heip, C. & Decraemer, W. (1974). The diversity of nematodes communities in the southern North Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 54, 251-255.
- Heip, C., Herman, P. M. J., Soetart, H. & Soetaert, K. (1998). Indices of diversity and evenness. *Oceanis (Doc. Oceanogr.)* 24(4), 61-87.
- Heip, C., Vincx, M., Smol, N. & Vranken, G. (1982). The systematics and ecology of free-living marine nematodes. *Helmitholog. Abs. Ser. B, Plant Nematol.* 51(1), 1-31.
- Heip, C., Vincx, M. & Vranken, G. (1985). The ecology of marine nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 23, 399-489.
- Heip, C., Warwick, R. M., Carr, M. R., Herman, P. M. J., Huys, R., Smol, N. & Holsbeke van, K. (1988). Analysis of community attributes of the benthic meiofauna of Frierfjord/Langesundfjord. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56, 171-180.
- Hendelberg, M. & Jensen, P. (1993). Vertical distribution of the nematode fauna in a coastal sediment influenced by seasonal hypoxia in the bottom water. *Ophelia* 37, 83-94.
- Hengeveld, R. (1996). Measuring ecological diversity. *Biodivers. Letters* 3, 58-65.
- Herman, P. M. J. & Heip, C. (1988). On the use of meiofauna in ecological monitoring: Who needs taxonomy? *Mar. Poll. Bull.* 19(12), 665-668.
- Herman, R. L. & Dahms, H. U. (1992). Meiofauna communities along a depth transect off Halley Bay (Weddel Sea-Antarctica). *Polar Biol.* 12, 313-320.
- Hessler, R. R. & Sanders, H. L. (1967). Faunal diversity in the deep sea. *Deep-Sea Res.* 14, 65-78.
- Hewitt, J. E., Thrush, S. F., Halliday, J. & Duffy, C. (2005). The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology* 86(6), 1619-1626.
- Heywood, V. H. & Watson, R. T. (1995). *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Hicks, G. R. F. (1989). Does epibenthic structure negatively affect meiofauna? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 133, 39-55.
- Higgins, R. P. & Thiel, H. eds. (1988). *Introduction to the Study of Meiofauna*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., London, 488 pp.
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54(2), 427-732.
- Hodgson, J. G., Thompson, K., Wilson, P. J. & Bogaard, A. (1998). Does biodiversity determine ecosystem function? The Ecotron experiment reconsidered. *Funct. Ecol.* 12, 843-848.
- Hodgson, J. G., Wilson, P. J., Hunt, R., Grime, J. P. & Thompson, K. (1999). Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85, 282-294.
- Hoffman, J. A., Katz, J. & Bertness, M. D. (1984). Fiddler crab deposit-feeding and meiofaunal abundance in salt marsh habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 82, 161-174.
- Hogue, E. W. (1982). Sediment disturbance and the spatial distributions of shallow water meiobenthic nematodes on the open Oregon coast. *J. Mar. Res.* 40, 551-573.
- Hogue, E. W. & Miller, C. B. (1981). Effects of sediment microtopography on small-scale spatial distributions of meiobenthic nematodes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 53, 181-191.
- Holling, C. S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 91, 385-398.
- Holt, A., Warren, P. H. & Gaston, K. J. (2002). The importance of biotic interactions in abundance-occupancy relationships. *J. Anim. Ecol.* 71, 846-854.
- Holt, A. R., Warren, P. H. & Gaston, K. J. (2004). The importance of habitat heterogeneity, biotic interactions and dispersal in abundance-occupancy relationships. *J. Anim. Ecol.* 73, 841-851.
- Holt, R. D. & Grover, J. T. D. (1994). Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *Am. Nat.* 149, 745-765.
- Honjo, S. (1990). Particle fluxes and modern sedimentation in polar oceans. In: Smith, W. O. (ed). *Polar Oceanography, Part B*. Academic Press, London, 687-737.
- Hooper, D. U. (1998). The role of complementary and competition in ecosystem response to variation in plant diversity. *Ecology* 79, 704-7019.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75(1), 3-35.

- Hooper, D. U., Solan, M., Symstad, A., Diaz, S., Gessner, M. O., Buchmann, N., Degrange, V., Grime, P., Hulot, F., Mermillod-Blondin, F., Roy, J., Spehn, E. & Peer van, L. (2002). Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. In: Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P. (eds) *Biodiversity and Ecosystem Functioning*. Oxford, University Press, chapter 17, 195-248.
- Hopper, B. E. & Meyers, S. P. (1967). Population studies on benthic nematodes within a subtropical seagrass community. *Mar. Biol.* 1, 85-96.
- Hubbell, S. P. (1979). Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203, 1299-1309.
- Hubbell, S. P. (1997). A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16, 9-21.
- Hulth, S., Hall, P. O. J., Blackburn, T. H. & Landen, A. (1996). Arctic sediments (Svalbard): Pore water and solid phase distributions of C, N, P and Si. *Polar Biol.* 16(6), 447-462.
- Humphries, C. J., Williams, P. H. & Vane-Wright, R. I. (1995). Measuring biodiversity value for conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26, 93-111.
- Hurlbert, S. H. (1971). The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52(4), 577-586.
- Hurlbert, S. H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54(2), 187-211.
- Hurlbert, S. H. (2004). On misinterpretations of pseudoreplication and related matters: a reply to Oksanen. *OIKOS* 104(3), 591-597.
- Hurtt, G. C. & Pacala, S. W. (1995). The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *J. Theor. Biol.* 176, 1-16.
- Huston, M. A. (1979). A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113(1), 81-101.
- Huston, M. A. (1994). *Biological diversity: the coexistence of species in changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, 681 pp.
- Huston, M. A. (1997). Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110, 449-460.
- Huston, M. A., Aarssen, L. W., Austin, M. P., Cade, B. S., Fridley, J. D., Garnier, E., Grime, J. P., Hodgson, J., Lauenroth, W. K., Thompson, K. & Wardle, D. A. (2000). No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science* 289(5483), 1255.
- Huston, V. & Law, R. (1985). Permanent coexistence in general models of three interacting species. *J. Math. Biol.* 21, 285-298.

- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalina, or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93, 145-159.
- Hutchinson, G. E. (1978). *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven.
- Ingham, R. E., Trofymow, J. A., Ingham, E. R. & Coleman, D. C. (1985). Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers; effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecol. Monogr.* 55, 119-140.
- Ingole, B. S., Ansari, Z. A., Rathod, V. & Rodrigues, N. (2000). Response of meiofauna to immediate benthic disturbance in the central indian ocean basin. *Mar. Georesour. Geotechnol.* 18(3), 263-272.
- Inouye, B. D. (1999). Integration nested spatial scales: implications for the coexistence of competitors on a patchy resource. *J. Anim. Ecol.* 68, 150-162.
- Inouye, B. D. (2005b). The importance of the variance around the mean effect size of ecological processes: comment. *Ecology* 86(1), 262-265.
- Ivey, A. R. (1988). Aggregation and the coexistence of competitors. *An. Zool. Fenn.* 25, 75-88.
- Jacobs, L. J. (1984). The free-living inland aquatic nematodes of Africa - a review. *Hydrobiologia* 113, 259-291.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical rain forests. *Am. Nat.* 104, 501-528.
- Jensen, P. (1981a). Phyto-chemical sensitivity and swimming behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 4, 203-206.
- Jensen, P. (1981b). Species distribution and a microhabitat theory for marine mud dwelling Comesomatidae (Nematoda) in European waters. *Cah. Biol. Mar.* 22, 231-214.
- Jensen, P. (1983). Meiofaunal abundance and vertical zonation in a sublittoral soft bottom, with a test of the Haps corer. *Mar. Biol.* 74, 319-326.
- Jensen, P. (1987a). Differences in microhabitat, abundance, biomass and body size between oxybiotic and thiobiotic free-living marine nematodes. *Oecologia* 71(4), 564-567.
- Jensen, P. (1987b). Feeding ecology of free-living aquatic nematodes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35(1/2), 187-196.
- Jensen, P. (1988). Nematode assemblages in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. *Deep Sea Res. I* 35(7), 1173-1184.
- Jensen, P. (1996). Burrows of marine nematodes as centres for microbial growth. *Nematologica* 42, 320-329.
- Jesús-Navarrete, A. & Herrere-Gómez, J. (2002). Vertical distribution and feeding types of nematodes from Chetumal Bay, Quintana Roo, Mexico. *Estuaries* 25(6A), 1131-1137.

- JMP IN® 5.1 (2003). Windows Academic Product. SAS Institute Inc.
- Johannes, R. E. (1965). Influences of marine protozoa on nutrient regeneration. *Limnol. Oceanogr.* 10, 434-442.
- Johannessen, O. M., Bengtsson, L., Miles, M. W., Kuzima, S. I., Semenov, V. A., Alekseev, G. V., Nagurnyi, A. P., Zakharov, V. F., Bobylev, L., Pettersson, L. H., Hasselmann, K. & Cattle, H. P. (2002). Arctic climate change - observed and modeled temperature and sea ice variability. NERSC Technical Report 218, 22 pp.
- Johannessen, O. M., Miles, M. W. & Bjørgø, E. (1995). The Arctic's shrinking sea ice. *Nature* 376, 126-127.
- Johannessen, O. M., Shalina, E. V. & Miles, M. W. (1999). Satellite evidence for an Arctic sea ice coverage in transformation. *Science* 286, 1937-1939.
- Johnson, K. H., Vogt, K. A., Clark, H. J., Schmidt, O. J. & Vogt, D. J. (1996). Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 11, 372-377.
- Jumars, F. A. & Fauchald, K. (1977). Between-community contrasts in successful polychaete feeding strategies. In: Coull, B. C. (ed). *Ecology of Marine Benthos*. University of South Carolina Press, Columbia, 1-20.
- Jumars, P. A. (1975). Environmental grain and polychaete species' diversity in a bathyal benthic community. *Mar. Biol.* 30(3), 253-266.
- Jumars, P. A. (1976). Deep-Sea species diversity: does it have a characteristic scale. *J. Mar. Res.* 34(2), 217-246.
- Jumars, P. A. & Gallagher, E. D. (1982). Deep-sea community structure: three plays on the benthic proscenium. In: Ernst, W. G. & Mroin, J. (eds). *Ecosystem Processes in the Deep Ocean*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New York, 217-255.
- Kennedy, A. D. (1993). Minimal predation upon meiofauna by endobenthic macrofauna in the Exe estuary, South West England. *Mar. Biol.* 117, 311-319.
- Kennedy, A. D. (1994). Predation within meiofaunal communities: description and results of a rapid-freezing method of investigation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 114(1-2), 71-79.
- Kennedy, A. D. & Jacoby, C. A. (1999). Biological indicators of marine environmental health: Meiofauna - a neglected benthic component? *Environ. Monitor. Assess.* 54(1), 47-68.
- Kingsland, S. (1985). *Modeling Nature*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Kinzig, A. P., Pacala, S. W. & Tilman, D. E. (2001). *The Functional Consequences of Biodiversity. Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton and Oxford, 366 pp.

- Klitgaard, A. B. (1991). *Gnathia abyssorum* (G. O. Sars, 1872) (Crustacea, Isopoda) associated with sponges. *Sarsia* 76, 33-39.
- Klitgaard, A. B. (1995). The fauna associated with outer shelf and upper slope sponges (Porifera, Demospongiae) at the Faroe Islands, Northeastern Atlantic. *Sarsia* 80, 1-22.
- Kohn, A. J. & Leviten, P. J. (1976). Effect of habitat complexity on population density and species richness in tropical intertidal predatory gastropod assemblages. *Oecologia* 25(3), 199-210.
- Koopmann, H.-H. (2001). Biologische Wechselwirkungen an der Sediment-Wasser-Grenzschicht der arktischen Tiefsee: die Rolle ausgewählter sessiler Makrofauna bei der Strukturierung meiobenthischer Lebensgemeinschaften. Diplomarbeit, Freie Universität Berlin, 62 pp.
- Krebs, C. J. (1998). *Ecological Methodology*. 2nd ed. Harper Collins, New York, 620 pp.
- Kreis, H. A. (1929). Freilebende marine Nematoden von der Nordwest-Küste Frankreichs (Trébeurden; Côtes du Nord). *Capita Zoologica* 2(7), 1-99.
- Krijger, C. L. & Sevenster, J. G. (2001). Higher species diversity explained by stronger spatial aggregation across six neotropical *Drosophila* communities. *Ecol. Letters* 4(2), 106-115.
- Kruskal, J. B. (1964). Multidimensional scaling by optimising goodness of fit to a non-metric hypothesis. *Psychometrika* 29, 1-27.
- Lamshead, P. J. D. (1986). Sub-catastrophic sewage and industrial waste contamination as revealed by marine nematode faunal analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29, 247-260.
- Lamshead, P. J. D. (1993). Recent developments in marine benthic biodiversity research. *Oceanis (Doc. Oceanogr.)* 19(6), 5-24.
- Lamshead, P. J. D., Brown, C. J., Ferrero, T. J., Mitchell, N. J., Smith, C. R., Hawkins, L. E. & Tietjen, J. (2002). Latitudinal diversity patterns of deep-sea marine nematodes and organic fluxes: a test from the central equatorial Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 236, 129-135.
- Lamshead, P. J. D., Elce, B. J., Thistle, D., Eckman, J. E. & Barnett, P. R. O. (1994). A comparison of the biodiversity of deep-sea marine nematodes from three stations in the Rockall Trough, Northeast Atlantic, and one station in the San Diego Trough, Northeast Pacific. *Biodivers. Letters* 2, 95-107.
- Lamshead, P. J. D., Ferrero, T. J. & Wolff, G. A. (1995). Comparison of the vertical distribution of nematodes from two contrasting abyssal sites in the Northeast Atlantic subject to different seasonal inputs of phytodetritus. *Int. Rev. Hydrobiol.* 80(2), 327-331.

- Lamshead, P. J. D., Platt, H. M. & Shaw, K. M. (1983). The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *J. Nat. Hist.* 17(6), 859-874.
- Lamshead, P. J. D., Tietjen, J. H., Ferrero, T. & Jensen, P. (2000). Latitudinal diversity gradients in the deep sea with special reference to North Atlantic nematodes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 194, 159-167.
- Landsberg, J. (1999). Response and effect - different reasons for classifying plant functional types under grazing. In: Eldridge, D. & Freudenberger, D. (eds). *People and Rangelands: Building the Future. Proceedings of the VI International Rangeland Congress. VI International Rangeland Congress, Townsville, Australia*, 911-915.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T. D. A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12(12), 474-478.
- Law, R. & Morton, R. D. (1993). Alternative permanent states of ecological communities. *Ecology* 74(6), 1347-1361.
- Lawton, J. H. (1994). What do species do in ecosystems? *Oikos* 71, 367-374.
- Lawton, J. H. (1999). Biodiversity and ecosystem processes: theory, achievements and future directions. In: Kato, M. (ed). *The Biology of Biodiversity*. Springer-Verlag, Tokyo.
- Lawton, J. H. & Brown, V. K. (1993). Redundancy in ecosystems. In: Schulze, E.-D. & Mooney, H. A. (eds). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer Verlag, New York, 255-270.
- Lawton, J. H., Naeem, S., Thompson, L. J., Hector, A. & Crwaley, M. J. (1998). Biodiversity and ecosystem function: getting the Ecotron experiment in its correct context. *Funct. Ecol.* 12, 848-852.
- Lee, J., Tietjen, J., Mastropaolo, C. & Rubin, H. (1977). Food quality and the heterogenous spatial distribution of meiofauna. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 30, 272-282.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*. Elsevier Science B. V., Amsterdam, 853 pp.
- Lehman, C. L. & Tilman, D. (2000). Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *Am. Nat.* 156(5), 534-552.
- Leibold, M. (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76(5), 1371-1382.
- Leibold, M. (1998). Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evol. Ecol.* 12, 95-110.
- Leibold, M. A. (1996). A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence and diversity patterns in communities. *Am. Nat.* 147, 784-812.

- Levin, S. A. (1974). Dispersion and population interactions. *Am. Nat.* 108, 207-228.
- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 73, 1943-1967.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15, 237-240.
- Levins, R. & Culver, D. (1971). Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 68, 1246-1248.
- Li, J., Vincx, M., Herman, P. M. J. & Heip, C. (1997). Monitoring meiobenthos using cm-, m- and km-scales in the Southern Bight of the North Sea. *Mar. Environ. Res.* 43(4), 265-278.
- Lloyd, M. (1967). Mean crowding. *J. Anim. Ecol.* 36, 1-30.
- Lombardi, C. M. & Hurlbert, S. H. (1996). Sunfish cognition and pseudoreplication. *Anim. Behav.* 52(2), 419-422.
- Loreau, M. (1998). Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95, 5632-5636.
- Loreau, M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *OIKOS* 91, 3-17.
- Loreau, M. & Mouquet, N. (1999). Immigration and the maintenance of local species diversity. *Am. Nat.* 154, 427-440.
- Lorenzen, S. (1981). Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden. *Veroeff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 7, 472 pp.
- Lorenzen, S. (1994). *The Phylogenetic Systematics of Freelifving Nematodes.* The Ray Society 162, 383 pp.
- Lorenzen, S. (1996). Nematoda (Fadenwürmer). In: Westheide, W. & Rieger, R. (eds). *Spezielle Zoologie. Erster Teil: Einzeller und Wirbellose Tiere,* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 692-710.
- Losos, J. B. (2000). Ecological character displacement and the study of adaptation. *PNAS* 97(11), 5693-5695.
- Luckenbach, M. W. (1986). Sediment stability around animal tubes: the roles of hydrodynamic processes and biotic activity. *Limnol. Oceanogr.* 31(4), 779-787.
- MacArthur, R. H. (1972). Strong or weak interactions? *Trans. Connecticut Acad. Arts Sci.* 44, 177-188.
- MacArthur, R. H. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101, 377-387.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography.* Princeton University Press, New Jersey, USA.

- Magurran, A. (1988). *Ecological Diversity and its Measurement*. University Press, Cambridge, 179 pp.
- Manley, T. O., Bourke, R. H. & Hunkins, K. L. (1992). Near-surface circulation over the Yermak Plateau in northern Fram Strait. *J. Mar. Syst.* 3, 107-125.
- Mann, H. B. & Whitney, D. R. (1947). On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Ann. Math. Statist.* 18, 50-60.
- Martens, P. M. & Schockaert, E. R. (1986). The importance of turbellarians in the marine meiobenthos: a review. *Hydrobiologia* 123, 295-303.
- Martinez, N. D. (1996). Defining and measuring functional aspects of biodiversity. In: Gaston, K. J. (ed). *Biodiversity: A Biology of Numbers and Differences*. Blackwell Press, Oxford, UK, 114-148.
- Mason, N. W. H., MacGillivray, K., Stell, J. B. & Wilson, J. B. (2003). An index of functional diversity. *J. Veg. Sci.* 14, 571-578.
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G. & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112-118.
- May, R. M. (1973). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- May, R. M. (1994). Biological diversity: differences between land and sea. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 343, 105-111.
- May, R. M. & Hassel, M. P. (1981). The dynamics of multiparasitoid host interactions. *Am. Nat.* 117, 234-261.
- McGill, R., Tuckey, J. W. & Larsen, W. A. (1978). Variations of Box Plots. *Am. Statistician* 32(1), 12-16.
- McIntyre, A. D. (1969). Ecology of marine benthos. *Bio. Rev.* 44, 245-290.
- McIntyre, A. D. & Murison, D. J. (1973). The meiofauna of a flat fish nursery ground. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 53, 93-118.
- McIntyre, A. D. & Warwick, R. M. (1984). Meiofauna techniques. In: Holme, N. A. & McIntyre, A. D. (eds). *Methods for the Study of Marine Benthos*. IBP handbook no. 16 (2nd edition). Blackwell, Oxford, 217-244.
- Menzies, R. J., George, R. Y. & Rowe, G. T. (1973). *Abyssal environment and ecology of the world oceans*. John Wiley & Sons Ltd, Biffins Lane, Chichester, Sussex, UK, 511 pp.
- Meszana, G., Gyllenberg, M., Pasztor, L. & Metz, J. A. J. (im Druck). Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory. *Theor. Popul. Biol.*
- Mikola, J. & Setälä, H. (1998). Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web. *Oikos* 83, 180-194.

- Mirto, S., La Rosa, T., Gambi, C., Danovaro, R. & Mazzola, A. (2002). Nematode community response to fish-farm impact in the western Mediterranean. *Environ. Pollut.* 116(2), 203-214.
- Moens, T., dos Santos, G. A. P., Thompson, F., Swings, J., Fonsêca-Genevois, V., Vincx, M. & De Mesel, I. (2005). Do nematode mucus secretions affect bacterial growth? *Aquat. Microb. Ecol.* 40, 77-93.
- Moens, T., Herman, P. M. J., Verbeeck, L., Steyaert, M. & Vincx, M. (2000). Predation rates and prey selectivity in two predacious estuarine nematode species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 205, 185-193.
- Moens, T., Van Gansbeke, D. & Vincx, M. (1999c). Linking estuarine nematodes to their suspected food. A case study from the Westerschelde estuary (South-West Netherlands). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 79(6), 1017-1027.
- Moens, T., Verbeeck, L., de Maeyer, A., Swings, J. & Vincx, M. (1999d). Selective attraction of marine bacterivorous nematodes to their bacterial food. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 176, 165-178.
- Moens, T., Verbeeck, L. & Vincx, M. (1999a). Feeding biology of a predatory and a facultatively predatory nematode (*Enoploides longispiculosus* and *Adoncholaimus fuscus*). *Mar. Biol.* 134(3), 585-593.
- Moens, T., Verbeeck, L. & Vincx, M. (1999b). Preservation and incubation time-induced bias in tracer-aided grazing studies on meiofauna. *Mar. Biol.* 133(1), 69-77.
- Moens, T. & Vincx, M. (1997a). Observations on the feeding ecology of estuarine nematodes. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 77(1), 211-227.
- Molinari, J. (1989). A calibrated index for the measurement of evenness. *Oikos* 56, 319-326.
- Morisita, M. (1962). Id-Index, a measure of dispersion of individuals. *Res. Pop. Ecol.* 4, 1-7.
- Mott, J. B. & Harrison, A. D. (1983). Nematodes from river drift and surface drinking water supplies in southern Ontario. *Hydrobiologia* 102, 27-38.
- Mouillot, D., Gaillard, S., Aliaume, C., Verlaque, M., Belsher, T., Troussellier, M. & Do Chi, T. (2005a). Ability of taxonomic diversity indices to discriminate coastal lagoon environments based on macrophyte communities. *Ecol. Indicators* 5(1), 1-17.
- Murrell, D. J. & Law, R. (2003). Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors. *Ecol. Letters* 6(1), 48-59.
- Muthumbi, A. W., Vanreusel, A., Duineveld, G., Soetaert, K. & Vincx, M. (2004). Nematode community structure along the continental slope off the Kenyan coast, Western Indian Ocean. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 118-205.
- Myers, R. F. (1967). Osmoregulation in *Panagrellus redivivus* und *Aphelenchus avenae*. *Nematologica* 12, 579-586.

- Naeem, S. & Li, S. (1997). Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390(6659), 507-509.
- Naeem, S., Lindsey, J. T., Lawler, S. P., Lawton, J. H. & Woodfin, R. M. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368, 734-738.
- Naeem S., Thompson L.J., L. S. P. L. J. H. & Woodfin R.M. (1995). Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 347, 249-262.
- Naeem, S. & Wright, J. P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecol. Letters* 6(6), 567-579.
- Nee, S., Gregory, R. D. & May, R. M. (1991). Core and satellite species: theory and artefacts. *Oikos* 62, 83-87.
- Nee, S. & May, R. M. (1992). Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *J. Anim. Ecol.* 61, 37-40.
- Nehring, S., Jensen, P. & Lorenzen, S. (1990). Tube-dwelling nematodes: tube construction and possible ecological effects on sediment-water interfaces. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 64(1-2), 123-128.
- Neilson, R., Boag, B. & Palmer, L. F. (1996). The effect of environment on marine nematode assemblages as indicated by the maturity index. *Nematologica* 42, 232-242.
- Neira, C., Sellanes, J., Levin, L. A. & Arntz, W. E. (2001). Meiofaunal distribution on the Peru margin: relationship to oxygen and organic matter availability. *Deep-Sea Res. I* 48, 2453-2472.
- Netto, S. A., Attrill, M. J. & Warwick, R. M. (1999a). The effect of a natural water-movement related disturbance on the structure of meiofauna and macrofauna communities in the intertidal sand flat of Rocas Atoll (NE, Brazil). *J. Sea Res.* 42(4), 291-203.
- Netto, S. A., Gallucci, F. & Fonseca, G. F. C. (2005). Meiofauna communities of continental slope and deep-sea sites off SE Brazil. *Deep-Sea Res. I* 52(5), 845-859.
- Netto, S. A., Warwick, R. M. & Attrill, M. J. (1999b). Meiobenthic and macrobenthic community structure in carbonate sediments of Rocas atoll (North-East, Brazil). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 48(1), 39-50.
- Newell, R. C., Seiderer, L. J. & Hitchcock, D. R. (1998). The impact of dredging works in coastal waters: a review of the sensitivity to disturbance and subsequent recovery of biological resources on the sea bed. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 36, 127-178.
- Nicholas, W. L. (1984). Marine nematodes. In: Nicholas, W. L. (ed). *The Biology of Free-living Nematodes*. Second edition. Clarendon Press, Oxford, 180-192.

- Nilsson, M.-C., Wardle, D. A. & Dahlberg, A. (1999). Effect of plant litter species composition and diversity on the boreal forest plant-soil system. *Oikos* 86, 16-26.
- Nilsson, P., Sundback, K. & Jonsson, B. (1993). Effect of the brown shrimp *Crangon crangon* on endobenthic macrofauna, meiofauna and meiofaunal grazing rates. *Neth. J. Sea Res.* 31, 95-106.
- Nowell, A. R. M. & Jumars, P. A. (1984). Flow environments of aquatic benthos. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15, 303-328.
- Odum, E. P. (1953). *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia, Penn.
- Ólafsson, E. (2003). Do macrofauna structure meiofauna assemblages in marine soft-bottoms? A review of experimental studies. *Vie Milieu* 53(4), 249-265.
- Ólafsson, E. (1992). Small-scale spatial distribution of marine meiofauna: the effects of decaying macrofauna. *Oecologia* 90, 37-42.
- Ólafsson, E. & Elmgren, R. (1997). Seasonal dynamics of sublittoral meiobenthos in relation to phytoplankton sedimentation in the Baltic Sea. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 45(2), 149-164.
- Ólafsson, E., Elmgren, R. & Papakosta, O. (1993). Effects of the deposit-feeding benthic bivalve *Macoma balthica* on meiobenthos. *Oecologia* 93, 457-462.
- Ólafsson, E. & Moore, C. G. (1992). Effects of macroepifauna on developing nematode and harpacticoid assemblages in a subtidal muddy habitat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 84(2), 161-171.
- Ólafsson, E. & Moore, C. G. (1990). Control of meiobenthic abundance by macroepifauna in a subtidal muddy habitat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 65, 214-249.
- Ólafsson, E., Moore, C. G. & Bett, B. J. (1990). The impact of *Melinna palmata* Grube, a tube building polychaete, on meiofaunal community structure in a soft bottom subtidal habitat. *Estuar. Coast Shelf* 31, 883-893.
- Oshel, P. E. & Steele, D. H. (1985). Amphipod *Paramphitoe hystrix*: a micropredator on the sponge *Haliclona ventilabrum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23(3), 307-309.
- Pacala, S. W. & Tilman, D. (1994). Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogenous environments. *Am. Nat.* 143, 222-257.
- Palmer, M. A. (1983). The role of behavior and flow in the dispersal of marine meiofauna. Dissertation, University of South Carolina, Columbia.
- Palmer, M. A. (1984). Invertebrate drift: behavioural experiments with intertidal meiobenthos. *Mar. Behav. Physiol.* 10, 235-253.
- Palmer, M. A. (1986). Hydrodynamics and structure: interactive effects on meiofauna dispersal. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.* 104(1-3), 53-68.

- Palmer, M. A. & Gust, G. (1985). Dispersal of meiofauna in a turbulent tidal creek. *J. Mar. Res.* 43, 179-210.
- Paquette, R. G., Bourke, R. H., Newton, J. F. & Perdue, W. F. (1985). The East Greenland polar front in autumn. *J. Geophys. Res. (C Oceans)* 90 (C3), 4866-4882.
- Paterson, G. L. J. & Lamshead, P. J. D. (1995). Bathymetric patterns of polychaete diversity at the Rockall Trough, northeastern Atlantic. *Deep-Sea Res. I* 42, 1199-1214.
- Patterson, G. L. J. (1993). Patterns of polychaete assemblage structure from bathymetric transect in the Rockall Trough, NE Atlantic Ocean. PhD Thesis, University of Wales.
- Pearse, I. E. (1950). Notes on the inhabitants of certain sponges at Bimini. *Ecology* 34, 149-151.
- Pearson, T. H., Duncan, G. & Nuttall, J. (1986). Long term changes in the benthic communities of Loch Linnhe and Loch Eil (Scotland). *Hydrobiologia* 142, 113-119.
- Pearson, T. H. & Rosenberg, R. (1978). Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 16, 229-311.
- Pearson, T. H. & Rosenberg, R. (1987). Feast and famine: structuring factors in marine benthic communities. In: Gee, J. H. R. & Giller, P. S. (eds). *Organisation of Communities Past and Present*. Blackwell Scientific, Oxford, 373-395.
- Perkin, R. G. & Lewis, E. L. (1984). Mixing in the West Spitsbergen current. *J. Phys. Oceanogr.* 14(8), 1315-1325.
- Perkins, E. J. (1958). The food relationships of the microbenthos with particular reference to that found at Whitstable, Kent. *An. Mag. Nat. Hist.* 13, 64-77.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol. Letters* 5(3), 402-411.
- Petchey, O. L., Hector, A. & Gaston, K. J. (2004). How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85(3), 847-857.
- Peters, B. G. (1928). On the bionomics of the vinegar eelworm. *J. Helminthol.* 6, 1-38.
- Peters, R. H. (1983). *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge Studies of Ecology. Cambridge University Press, Cambridge, 431 pp.
- Petraitis, P. S. (1989). The representation of niche breadth and overlap on Tilman's consumer-resource graphs. *Oikos* 56, 28-292.
- Pfannkuche, O. (1985). The deep-sea meiofauna of the Porcupine Seabight and abyssal plain (NE Atlantic): population structure, distribution, standing stocks. *Oceanol. Acta* 8, 343-353.

- Pfannkuche, O. & Soltwedel, T. (1998). Small benthic size classes along the N.W. European Continental Margin: spatial and temporal variability in activity and biomass. *Prog. Oceanogr.* 42(1-4), 189-207.
- Pfannkuche, O. & Thiel, H. (1987). Meiobenthic stocks and benthic activity on the NE-Svalbard shelf and the Nansen Basin. *Polar Biol.* 7, 253-266.
- Pfannkuche, O. & Thiel, H. (1988). Sample processing. In: Higgens, R. P. & Thiel, H. (eds). *Introduction to the study of Meiofauna*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, London, 134-145.
- Pielou, E. C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* 13, 131-144.
- Pielou, E. C. (1980). Review on Grassle et al. (1979). *Biometrics* 36, 742-743.
- Piepenburg, D., Voß, J. & Gutt, J. (1997). Assemblages of sea stars (Echinodermata: Asteroidea) and brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) in the Weddell Sea (Antarctica) and off Northeast Greenland (Arctic): a comparison of diversity and abundance. *Polar Biol.* 17(4), 305-322.
- Pillar, V. D. P. (1999). On the identification of optimal plant functional types. *J. Veg. Sci.* 10, 631-640.
- Platt, H. M. & Lambshead, P. J. D. (1985). Neutral model analysis of patterns of marine benthic species diversity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 24(1-2), 75-81.
- Platt, H. M. & Warwick, R. M. (1983). Free-living marine nematodes. Part 1: British Enoplids: Pictorial Key by World Genera and Notes for the Identification of British Species. *Synop. British Fauna. New Ser.* 28, 315 pp.
- Platt, H. M. & Warwick, R. M. (1988). Free-living Marine Nematodes. Part 2. British Chromadorids. Pictorial Key to World Genera and Notes for the Identification of British Species. *Synop. British Fauna. New Ser.* 38, 510 pp.
- Poole, R. W. (1974). *An Introduction to Quantitative Ecology*. McGraw-Hill, New York.
- Powers, S. P. (1998). Recruitment of soft-bottom benthos (benthic invertebrates, encrusting community, infaunal community). Dissertation, Texas A&M University, Austin.
- Price, A. R. G., Keeling, M. J. & O'Callaghan, C. J. (1999). Ocean-scale patterns of "biodiversity" of Atlantic asteroids determined from taxonomic distinctness and other measures. *Biol. J. Linn. Soc.* 66, 187-203.
- Primer-e (2000). *PRIMER 5 for Windows: Plymouth routines in multivariate ecological research*. Plymouth, UK.
- Putman, R. J. (1994). *Community Ecology*. Chapman and Hall, London.
- Quinn, G. P. & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. University Press, Cambridge, 537 pp.

- Raghukumar, C., Bharathi, P. A. L., Ansari, Z. A., Nair, S., Ingole, B., Sheelu, G., Mohandass, C., Nath, B. N. & Rodrigues, N. (2001). Bacterial standing stock, meiofauna and sediment-nutrient characteristics: indicators of benthic disturbance in the Central Indian Basin. *Deep-Sea Res. II* 48(16), 3381-3399.
- Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theor. Popul. Biol.* 21, 24-43.
- Rastetter, E. B., Gough, L. & Hartley, A. E. (1999). A revised assessment of species redundancy and ecosystem reliability. *Conserv. Biol.* 13, 440-443.
- Ratsimbazafy, R., Boucher, G. & Dauvin, J.-C. (1994). Mesures indirectes de la biomasse des nématodes du méiobenthos subtidal de la Manche. *Cah. Biol. Mar.* 35(4), 511-523.
- Reeve, L. E. (1855). *Literary papers of the late Professor Edward Forbes*, F.R.S. London.
- Reidenauer, J. A. (1989). Sand-dollar *Mellita quinquesperforata* (Leske) burrow tails: sites of harpactoid disturbance and nematode attraction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 130, 223-235.
- Reise, K. (1981). High abundance of small zoobenthos around biogenic structures in tidal sediments of the Wadden Sea. *Helgol. Meeresunters.* 34(4), 413-425.
- Reise, K. (1983). Biotic enrichment of intertidal sediments by experimental aggregates of the deposit-feeding bivalve *Macoma balthica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12, 229-236.
- Reise, K. (1984). Experimental sediment disturbances on a tidal flat: responses of free-living platyhelminthes and small polychaeta. *Hydrobiologia* 118, 73-81.
- Reise, K. (1987). Spatial niches and long-term performance in meiobenthic platyhelminthes of an intertidal lugworm flat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38, 1-11.
- Reish, D. J. (1955). The relation of polychaetous annelids to harbor pollution. *Pub. Health. Rep. Wash.* 70, 1168-1174.
- Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. (1986). 4. Klasse: Nematoda (Fadenwürmer). In: Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. (eds). *Systematische Zoologie*. 3. Auflage. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, New York, 121-132.
- Renaud-Mornant, J. & Goubault, N. (1990). Evaluation of abyssal meiobenthos in the eastern central Pacific (Clarion-Clipperton fracture zone). *Prog. Oceanogr.* 24(1-4), 317-329.
- Rex, M. A. (1973). Deep-sea species diversity: decreased gastropod diversity at abyssal depths. *Science* 181, 1051-1053.

- Rex, M. A. (1976). Biological accommodation in the deep-sea benthos: comparative evidence on the importance of predation and productivity. *Deep-Sea Res.* 23, 975-639.
- Rex, M. A. (1981). Community structure in the deep-sea benthos. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12, 331-353.
- Rex, M. A. (1983). Geographical patterns of species diversity in the deep-sea benthos. In: Rowe, G. T. (ed). *The Sea, Vol. 8: Deep-sea biology.* J. Wiley and Sons. New York, 453-472.
- Rex, M. A. & Etter, R. J. (1998). Bathymetric patterns of body size: implications for deep-sea biodiversity. *Deep-Sea Res. II* 45, 103-127.
- Rex, M. A., Stuart, C. T., Hessler, R. R., Allen, J. A., Sanders, H. L. & Wilson, G. D. F. (1993). Global-scale latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos. *Nature* 365(6447), 636-639.
- Rhoads, D. C. & Germano, J. D. (1986). Interpreting long-term changes in benthic community structure: a new protocol. *Hydrobiologia* 142, 291-308.
- Rice, A. I. & Lambshead, P. J. D. (1992). Patch dynamics in the deep-sea benthos: the role of a heterogeneous supply of organic matter. In: Giller, P. S., Hildrew, A. G. & Raffaelli, D. G. (eds). *Aquatic Ecology: Scale, Pattern and Process.* Blackwell Scientific, Oxford, England, 469-497.
- Ricotta, C. (2000). From theoretical ecology to statistical physics and back: self-similar landscape metrics as a synthesis of ecological diversity and geometrical complexity. *Ecol. Model.* 125(2-3), 245-253.
- Ricotta, C. (2005). Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheor.* 53(1), 29-38.
- Ricotta, C., Avena, G. & Chiarucci, A. (2005). Quantifying the effects of nutrient addition on the taxonomic distinctness of serpentine vegetation. *179(1)*, 21-29.
- Riemann, F. (1974a). On hemisessile nematodes with flagelliform tails living in marine soft bottoms and on micro-tubes found in deep sea sediments. *Mikrofauna Meeresbodens.* 40, 1-15.
- Riemann, F. (1986). *Berichte der Abteilungen. Nematodenkunde. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* (21), 195-201.
- Riemann, F. (1988). Nematoda. In: Higgins, R. & Thiel, H. (eds). *Introduction to the Study of Meiofauna.* The Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., 293-301.
- Riemann, F. (1995). The deep-sea nematode *Thalassomonhystera bathislandica* sp nov. and microhabitats of nematodes in flocculent surface sediments. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* (75), 715-725.

- Riemann, F. & Helmke, E. (2002). Symbiotic relations of sediment-agglutinating nematodes and bacteria in detrital habitats: the enzyme-sharing concept. *P.S.Z.N.: Mar. Ecol.* 23(2), 93-113.
- Riemann, F. & Schrage, M. (1978). The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. *Oecologia* 34(1), 75-88.
- Riemann, F., Thiermann, F. & Bock, L. (2003). *Leptonemella* species (Desmodoridae, Stilbonematinae), benthic marine nematodes with ectosymbiotic bacteria, from littoral sand of the North Sea island of Sylt: taxonomy and ecological aspects. *Helgol. Mar. Res.* 57, 118-131.
- Robertson, C. (1991). Computationally intensive statistics. In: Lovie, P. & Lovie, A. D. (eds). *New Developments in Statistics for Psychology and the Social Sciences*. BPS and Routledge, London 2, 49-80.
- Rogers, S. I., Clarke, K. R. & Reynolds, J. D. (1999). The taxonomic distinctness of coastal bottom dwelling fish communities of the North-east Atlantic. *J. Anim. Ecol.* 68, 769-782.
- Romeyn, K. & Bouwman, L. A. (1983). Food selection and consumption by estuarine nematodes. *Hydrobiol. Bull.* 17, 103-109.
- Root, R. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37, 317-350.
- Root, R. B. (2001). Guilds. In: Levin, S. A. (ed). *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego, CA, 294-302.
- Rosenberg, R., Blomqvist, M., Nilsson, H. C., Cederwall, H. & Dimming, A. (2004). Marine quality assessment by use of benthic species-abundance distributions: a proposed new protocol within the European Union Water Framework Directive. *Mar. Poll. Bull.* 49(9-10), 728-739.
- Rosenberg, R., Nilsson, K. & Landner, L. (1975). Effects of a sulphate pulp mill on the benthic macrofauna in a firth of the Bothnian Sea. *Merentutkimuslait. Julk./Havsforkningsinst. Skr.* 239, 289-300.
- Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98(1), 156-162.
- Ruel, J. J. & Ayres, M. P. (1999). Jensen's inequality predicts effects of environmental variation. *Trends Ecol. Evol.* 14(9), 361-366.
- Ruesink, J. L. & Srivastava, D. S. (2001). Numerical and per capita responses to species loss: mechanisms maintaining ecosystem function in a community of stream insect detritivores. *Oikos* 93, 211-234.
- Rumohr, H., Karakassis, I. & Nørrevang Jensen, J. (2001). Estimating species richness, abundance and diversity with 70 macrobenthic replicates in the Western Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 214, 103-110.

- Rutgers van der Loeff, M. M. & Lavaleye, M. S. S. (1986). Sediments, fauna and the dispersal of radionuclides at the NE Atlantic dumpsite for low-level radioactive waste. Report of the Dutch DORA program. NIOZ, Texel, 134 pp.
- Rygg, B. (2002). Indicator species index for assessing benthic ecological quality in marine waters of Norway. Norwegian Institute for Water Research, Oslo, Report SNO 4548-2002, 32 pp.
- Rzeznik-Orignac, J., Fichet, D. & Boucher, G. (2003). Spatio-temporal structure of the nematode assemblages of the Brouage mudflat (Marennes Oleron, France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 58(1), 77-88.
- Saloranta, T. M. & Haugan, P. M. (2001). Interannual variability in the hydrography of Atlantic water northwest of Svalbard. *J. Geophys. Res. (C Oceans)* 106(C7), 13,931-13,943.
- Salzwedel, H., Rachor, E. & Gerdes, D. (1985). Benthic macrofauna communities in the German Bight. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 20, 199-267.
- Sanders, H. L. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.* 102(925), 243-282.
- Sanders, H. L. & Hessler, R. R. (1969). Ecology of the deep-sea benthos. *Science* 163, 1419-1424.
- Sauter, E. J., Schlueter, M. & Baumann, L. (2002). Geochemistry of deep-sea sediments and the bottom water. *Ber. Polarforsch. Meeresforsch.* 422, 29-33.
- Sauter, E. J., Schlueter, M. & Suess, E. (2001). Organic carbon flux and remineralization in surface sediments from the northern North Atlantic derived from pore-water oxygen microprofiles. *Deep-Sea Res. I* 48(2), 529-553.
- Schaefer, M. (1992). *Wörterbuch der Ökologie*. 3. überarb. und erw. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Jena, 433 pp.
- Schäfer, P. T., Gerlach, S., Graf, G., Suess, E. & Zeitschel, B. (2001). The environment of the northern North Atlantic Ocean: modern depositional processes and their historical documentation. In: Schäfer, P., Ritzrau, W., Schlüter, M. & Thiede, J. (eds). *The Northern North Atlantic: A Changing Environment*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1-17.
- Schaff, T. R. & Levin, L. A. (1994). Spatial heterogeneity of benthos associated with biogenic structures on the North Carolina continental slope. *Deep-Sea Res. II* 41(4-6), 901-918.
- Scherer, B. & Reise, K. (1981). Significant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* L. in the Wadden Sea. *Kieler Meeresforsch.* 5, 490-500.

- Schewe, I. (2001). Small-sized benthic organisms of the Alpha Ridge, Central Arctic Ocean. *Int. Rev. Hydrobiol.* 86(3), 317-335.
- Schewe, I. & Soltwedel, T. (1999). Deep-sea meiobenthos of the central Arctic Ocean: distribution patterns and size-structure under extreme oligotrophic conditions. *Vie Milieu* 49(2-3), 79-92.
- Schewe, I. & Soltwedel, T. (2003). Benthic response to ice-edge-induced particle flux in the Arctic Ocean. *Polar Biol.* 26, 610-620.
- Schläpfer, F. & Schmid, B. (1999). Ecosystem effects of biodiversity - a classification of hypotheses and exploration of empirical results. *Ecol. Appl.* 9, 893-912.
- Schluter, D. & Ricklefs, R. E. (1993). Species diversity: an introduction to the problem. In: Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (eds). *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, 1-10.
- Schmid, B., Joshi, J. & Schläpfer, F. (2001). Empirical evidence for biodiversity-ecosystem functioning relationships. In: Kinzig, A., Pacala, S. W. & Tilman, D. (eds). *The Functional Consequences of Biodiversity*. Princeton University Press. Princeton & Oxford, 120-150.
- Schneider, D. C., Gagnon, J. M. & Gilkinson, K. D. (1987). Patchiness of epibenthic megafauna on the outer Grand Banks of Newfoundland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 39(1), 1-13.
- Schratzberger, M., Rees, H. L. & Boyd, S. E. (2000). Effects of simulated deposition of dredged material on structure of nematode assemblages - the role of burial. *Mar. Biol.* 136(3), 519-530.
- Schratzberger, M. & Warwick, R. M. (1999a). Differential effects of various types of disturbances on the structure of nematode assemblages: an experimental approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 181, 227-236.
- Schratzberger, M. & Warwick, R. M. (1999b). Impact of predation and sediment disturbance by *Carcinus maenas* (L.) on free-living nematode community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 235(2), 255-271.
- Schroeder, A. (2003). Community dynamics and development of soft bottom macrobenthos in the German Bight (North Sea) 1969-2000. Dissertation, Universität Bremen, 190 pp.
- Schulze, E.-D. & Mooney, H. A. (1993). Ecosystem function of biodiversity: a summary. In: Schulze, E.-D. & Mooney, H. A. (eds). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer Verlag, New York, 497-510.
- Schwinghamer, P. (1981). Characteristic size distribution of integral benthic communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38, 1255-1263.
- Schwinghamer, P. (1983). Generating ecological hypotheses from biomass spectra using causal analysis: A benthic example. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13(2-3), 151-166.

- Schwinghamer, P. (1985). Observations on size-structure and pelagic coupling of some shelf and abyssal benthic communities. Proc. 19th Eur. Mar. Biol. Symp.: Plymouth, Devon, U.K., 347-360.
- Service, S. K., Feller, R. J., Coull, B. C. & Woods, R. (1992). Predation effects of three fish species and a shrimp on macrobenthos and meiobenthos in microcosms. Estuar. Coast. Shelf Sci. 34, 277-293.
- Shannon, C. E. & Weaver, W. (1963). The mathematical theory of communication. Univ. of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- Shimatani, K. (2001). On the measurement of species diversity incorporating species differences. Oikos 93(1), 135-147.
- Shirayama, Y. (1984). The abundance of deep-sea meiobenthos in the Western Pacific in relation to environmental factors. Oceanol. Acta 7(1), 113-121.
- Shirayama, Y. & Kojima, S. (1994). Abundance of deep-sea meiobenthos off Sanriku, northeastern Japan. J. Oceanogr. 50(1), 109-117.
- Shorrocks, B., Atkinson, W. D. & Charlesworth, P. (1979). Competition on a divided and ephemeral resource. J. Anim. Ecol. 48, 899-908.
- Sibert, J. R. (1981). Intertidal hyperbenthic populations in the Nanaimo Estuary. Mar. Biol. 64, 259-265.
- Sibuet, M., Lambert, C. E., Chesselet, R. & Laubier, L. (1989). Density of major size groups of benthic fauna and trophic input in deep basins of the Atlantic Ocean. J. Mar. Res. 47, 851-867.
- Siegel, S. (1956). Nonparametric statistics for the behavioral science. New York: McGraw Hill, 312 pp.
- Siegel, S. & Castellan, N. J. (1988). Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York: McGraw Hill (2n Edition), 385 pp.
- Simberloff, D. & Dayan, T. (1991). The guild concept and the structure of ecological communities. Annu. Rev. Ecol. Syst. 22(1), 115-143.
- Simboura, N. & Zenetos, A. (2002). Benthic indicators to use in ecological quality classification of Mediterranean soft bottom marine ecosystem, including a new biotic index. Medit. Mar. Sci. 3, 77-111.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. Nature 163, 668.
- Smetacek, V. (1984). The supply of food to the benthos. In: Fasham, M. J. (ed). Flows of Energy and Materials in Marine Ecosystems: Theory and Practice. Plenum Press, New York, 517-548.
- Smith, B. & Wilson, J. B. (1996). A consumer's guide to evenness indices. Oikos 76, 70-82.
- Smith, C. R. & Hessler, R. R. (1987). Colonization and succession in deep-sea ecosystems. Trends Ecol. Evol. 2, 359-363.

- Smith, C. R., Hoover, D. J., Doan, S. E., Pope, R. H., Demaster, D. J., Dobbs, F. C. & Altabet, M. A. (1996). Phytodetritus at the abyssal seafloor across 10° of latitude in the central equatorial Pacific. *Deep-Sea Res. II* 43(4-6), 1309-1338.
- Smith-Gill, S. J. (1975). Cytophysiological basis of disruptive pigmentary patterns in the leopard frog *Rana pipiens*. II. Wild types and mutant cell specific patterns. *J. Morphol.* 146, 35-54.
- Smith, L. D. & Coull, B. C. (1987). Juvenile spot (pisces) and grass shrimps predation on meiobenthos in muddy and sandy substrata. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 105, 123-136.
- Snelgrove, P. V. R., Blackburn, T. H., Hutchings, P. A., Alongi, D. M., Grassle, J. F., Hummel, H., King, G., Koike, I., Lamshead, P. J. D., Ramsing, N. B. & Solis-Weiss, V. (1997). The importance of marine sediment biodiversity in ecosystem processes. *Ambio.* 26(8), 578-583.
- Snelgrove, P. V. R. & Smith, C. R. (2002). A riot of species in an environmental calm: the paradox of the species-rich deep-sea floor. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 40, 322-342.
- Snyder, R. E. & Chesson, P. (2003). Local dispersal can facilitate coexistence in the presence of permanent spatial heterogeneity. *Ecol. Letters* 6, 301-309.
- Snyder, R. E. & Chesson, P. (2004). How the spatial scales of dispersal, competition, and environmental heterogeneity interact to affect coexistence. *Am. Nat.* 164(5), 633-650.
- Soetaert, K. & Heip, C. (1989). The size structure of nematode assemblages along a Mediterranean deep-sea transect. *Deep-Sea Res.* 36(1A), 93-102.
- Soetaert, K. & Heip, C. (1990). Sample-size dependence of diversity indices and the determination of sufficient sample size in a high-diversity deep-sea environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59(3), 305-307.
- Soetaert, K. & Heip, C. (1995). Nematode assemblages of deep-sea and shelf break sites in the North Atlantic and Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 125(1-3), 171-183.
- Soetaert, K., Heip, C. & Vincx, M. (1991). The meiobenthos along a Mediterranean deep-sea transect off Calvi (Corsica) and in adjacent Canyon. *P.S.Z.N. I: Mar. Ecol.* 12, 227-242.
- Soetaert, K., Muthumbi, A. W. & Heip, C. (2002). Size and shape of ocean margin nematodes: morphological diversity and depth-related patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 242, 179-193.
- Soetaert, K. & Van Rijswijk, P. (1993). Spatial and temporal patterns of the zooplankton in the Westerschelde estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 97, 47-59.

- Soetaert, K., Vanaverbeke, J., Heip, C., Herman, P. M. J., Middelburg, J. J., Sandee, A. & Duineveld, G. (1997). Nematode distribution in ocean margin sediments of the Goban Spur (northeast Atlantic) in relation to sediment geochemistry. *Deep-Sea Res. I* 44(9-10), 1671-1683.
- Soetaert, K., Vincx, M. & Heip, C. (1995). Nematode community structure along a Mediterranean shelf-slope gradient. *Mar. Ecol.* 16(3), 189-206.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1994). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd edition, W. H. Freeman, New York, 880 pp.
- Solan, M., Germano, J. D., Rhoads, D. C., Smith, C., Michaud, E., Parry, D., Wenzhoefer, F., Kennedy, B., Henriques, C., Battle, E., Carey, D., Iocco, L., Valente, R., Watson, J. & Rosenberg, R. (2003). Towards a greater understanding of pattern, scale and process in marine benthic systems: a picture is worth a thousand worms. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 285-286, 313-338.
- Solomon, M. E. (1949). The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18, 1-35.
- Soltwedel, T. (1997a). Meiobenthos distribution pattern in the tropical East Atlantic: indication for fractionated sedimentation of organic matter to the sea floor? *Mar. Biol.* 129(4), 747-756.
- Soltwedel, T. (2000). Metazoan meiobenthos along continental margins: a review. *Prog. Oceanogr.* 46(1), 59-84.
- Soltwedel, T., Hasemann, C., Queric, N.-V. & von Juterzenka, K. (2005a). Gradients in activity and biomass of the small benthic biota along a channel system in the deep Western Greenland Sea. *Deep-Sea Res. I* 52(5), 815-835.
- Soltwedel, T., Miljutina, M., Mokievsky, V. O. & Vopel, K. (2003b). The meiobenthos of the Molloy Deep (5600 m), Fram Strait, Arctic Ocean. *Vie Milieu.* 53(1), 1-13.
- Soltwedel, T., Mokievsky, V. O. & Schewe, I. (2000a). Benthic activity and biomass on the Yermak Plateau and in adjacent deep-sea regions northwest of Svalbard. *Deep-Sea Res. I* 47(9), 1761-1785.
- Soltwedel, T., Pfannkuche, O. & Thiel, H. (1996). The size structure of deep-sea meiobenthos in the north-eastern Atlantic: nematode size spectra in relation to environmental variables. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 76(2), 327-344.
- Soltwedel, T., Portnova, D., Kolar, I., Mokievsky, V. & Schewe, I. (2005b). The small-sized benthic biota of the Hakon Mosby Mud Volcano (SW Barents Sea slope). *J. Mar. Syst.* 55(3-4), 271-290.
- Somerfield, P. J., Olsgard, F. & Carr, M. R. (1997). A further examination of two new taxonomic distinctness measures. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 154, 103-112.

- Sommer, S. & Pfannkuche, O. (2000). Metazoan meiofauna of the deep arabian sea: standing stocks, size spectra and regional variability in relation to monsoon induced enhanced sedimentation regimes of particulate organic matter. *Deep-Sea Res. II* 47(14), 2957-2977.
- Southwood, T. R. E. (1996). Natural communities: structure and dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351, 1113-1129.
- Soyer, J. (1985). Mediterranean sea meiobenthos. In: Moraitou-Apostoloupolou, M. & Kiortsi, V. (eds). *Mediterranean Marine Ecosystem*. Plenum Press, New York, 85-108.
- Spearman, C. (1904). "General intelligence," objectively determined and measured. *Amer. J. Psychol.* 15, 201-293.
- StatSoft Inc. (2000). *STATISTICA for Windows*. Tulsa, OK.
- StatView 5.0.1. for Windows (1992-1998). SAS Institute Inc.
- Stauffer, H. (1924). Die Lokomotion der Nematoden. *Zool. Jahrb. Abt. f. Syst.* 49, 1,119.
- Steiner, G. (1921). Untersuchungen über den allgemeinen Bauplan des Nematodenkörpers. *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat.* 43, 1-96.
- Stergiou, K. I. & Browman, H. I. (2005). Bridging the gap between aquatic and terrestrial ecology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 304, 271-307.
- Steyaert, M., Garner, N., Van Gansbeke, D. & Vincx, M. (1999). Nematode communities from the North Sea: environmental controls on species diversity and vertical distribution within the sediment. *Estuar. Coast Shelf* 39, 367-388.
- Strong, D. R., Szyska, L. A. & Simberloff, D. S. (1979). Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution* 33, 897-913.
- Sugihara, G. (1982). Comment to Patil and Taillie (1982). *J. Am. Stat. Assoc.* 1, 95-107.
- Thiel, H. (1975b). The size structure of the deep-sea benthos. *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.* 60(5), 575-606.
- Thiel, H. (1978). The faunal environment of manganese nodules and aspects of deep-sea time scales. In: *Environmental Biogeochemistry and Geomicrobiology. Volume 3: Methods, Metals and Assessment*, 887-896.
- Thiel, H. (1983). Meiobenthos and nanobenthos of the deep sea. In: Rowe, G. T. (ed). *The Sea*. J. Wiley and Sons: New York 8, 167-230.
- Thiel, H., Pfannkuche, O., Schriever, G., Lochte, K., Gooday, A. J., Hemleben, C., Mantoura, R. F. C., Turley, C. M., Patching, J. W. & Riemann, F. (1989). Phytodetritus on the deep-sea floor in a central oceanic region of the Northeast Atlantic. *Biol. Oceanogr.* 6(2), 203-239.

- Thiel, M. (2000). Population and reproduction biology of 2 sibling amphipod species from ascidians and sponges. *Mar. Biol.* 137(4), 661-674.
- Thistle, D. (1978). Harpacticoid dispersion patterns: implications for deep-sea diversity maintenance. *J. Mar. Res.* 36(2), 377-397.
- Thistle, D. (1979). Harpacticoid copepods and biogenic structures: implications for deep-sea diversity maintenance. In: Livingston, R. J. (ed). *Ecological Processes in Coastal and Marine Systems*. Plenum, New York, 217-231.
- Thistle, D. (1980). The response of a harpacticoid copepod community to a small-scale natural disturbance. *J. Mar. Res.* 38, 225-395.
- Thistle, D. (1983a). The role of biologically produced habitat heterogeneity in deep-sea diversity maintenance. *Deep-Sea Res.* 30(12A), 1235-1245.
- Thistle, D. (2003a). The deep-sea floor: an overview. In: Tyler, P.A. (ed). *Ecosystems of the World 28*. Elsevier Science, 5-37.
- Thistle, D. (2003b). On the utility of metazoan meiofauna for studying the soft-bottom deep sea. *Vie Milieu* 53(2-3), 97-101.
- Thistle, D. & Eckman, J. E. (1990). The effect of biologically produced structure on the benthic copepods of a deep-sea site. *Deep-Sea Res.* 37, 541-554.
- Thistle, D., Lamshead, P. J. D. & Sherman, K. M. (1995). Nematode tail-shape groups respond to environmental differences in the deep sea. *Vie Milieu*. 45(2), 107-115.
- Thistle, D. & Sherman, K. M. (1985). The nematode fauna of a deep-sea site exposed to strong near-bottom currents. *Deep-Sea Res.* 32(9A), 1077-1088.
- Thorson, G. (1957). Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In: Hedgpeth, J. W. (ed). *Treatise on Marine Ecology and Paleoecology*. Mem. Geol. Soc. Am. 12, 461-534.
- Thrush, S. F. & Dayton, P. K. (2002). Disturbance to marine benthic habitats by trawling and dredging: implications for marine biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33(1), 449-473.
- Thrush, S. F., Pridmore, R. D., Bell, R. G., Cummings, V. J., Dayton, P. K., Ford, R., Grant, J., Green, M. O., Hewitt, J. E., Hines, A. H., Hume, T. M., Lawrie, S. M., Legendre, P., McArdle, B. H., Morrissey, D., Schneider, D. C., Turner, S. J., Walters, R. A., Whitlatch, R. B. & Wilkinson, M. R. (1997b). The sandflat habitat: scaling from experiments to conclusions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 216, 1-9.
- Thrush, S. F., Schneider, D. C., Legendre, P., Whitlatch, R. B., Dayton, P. K., Hewitt, J. E., Hines, A. H., Cummings, V. J., Lawrie, S. M. & Grant, J. (1997a). Scaling-up from experiments to complex ecological systems: Where to next? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 216(1-2), 243-254.

- Thun, W. v. (1968). Autökologische Untersuchungen an freilebenden Nematoden des Brackwassers. Dissertation, Christian-Albrechts Universität, Kiel, 72 pp.
- Tietjen, J. H. (1969). The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries. *Oecologia* 2, 251-291.
- Tietjen, J. H. (1971). Ecology and distribution of deep-sea meiobenthos off North Carolina. *Deep-Sea Res.* 18(10), 941-957.
- Tietjen, J. H. (1976). Distribution and species diversity of deep-sea nematodes off North Carolina. *Deep Sea Res.* 23(8), 755-768.
- Tietjen, J. H. (1977). Population distribution and structure of the free-living nematodes of Long Island Sound. *Mar. Biol.* 43(2), 123-136.
- Tietjen, J. H. (1980). Population structure and species composition of the free-living nematodes inhabiting sands of the New York Bight Apex. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 10, 61-73.
- Tietjen, J. H. (1984). Distribution and species diversity of deep-sea nematodes in the Venezuela Basin. *Deep-Sea Res.* I 31(2), 119-132.
- Tietjen, J. H. (1989). Ecology of deep-sea nematodes from the Puerto Rico Trench area and Hatteras Abyssal Plain. *Deep-Sea Res.* I 10(36), 1579-1594.
- Tietjen, J. H. (1992). Abundance and biomass of metazoan meiobenthos in the deep sea. In: Rowe, G. T. & Patriente, V. (eds). *Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle*. Kluwer Academic Publishers, Netherland, 45-62.
- Tietjen, J. H., Deming, J. W., Rowe, G. T., Macko, S. & Wilke, R. J. (1989). Meiobenthos of the Hatteras Abyssal Plain and Puerto Rico Trench: abundance, biomass and associations with bacteria and particulate fluxes. *Deep Sea Res.* I 36(10), 1567-1577.
- Tietjen, J. H. & Lee, J. J. (1977). Feeding behavior of marine nematodes. In: Coull, B. C. (ed). *Ecology of Marine Benthos*. University of South Carolina Press, Columbia, 21-35.
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75(1), 2-16.
- Tilman, D. (1996). Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77, 350-363.
- Tilman, D. (1997). Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. *Oikos* 80, 185.
- Tilman, D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80(5), 1455-1474.

- Tilman, D. (2001). Functional diversity. In: Levin, S. A. (ed). Encyclopedia of Biodiversity. Academic Press, San Diego, CA, 109-120.
- Tilman, D. & Downing, J. D. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367, 363-365.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277(5330), 1300-1302.
- Tilman, D. & Lehman, C. (2001). Biodiversity, composition, and ecosystem processes: theory and concepts. In: Kinzig, A., Pacala, S. W. & Tilman, D. (eds). *The Functional Consequences of Biodiversity. Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton and Oxford, 9-41.
- Tilman, D., Lehman, C. & Bristow, C. E. (1998). Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *Am. Nat.* 151, 277-282.
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L. & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *371(6492)*, 65-66.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. & Lehman, C. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294(5543), 843-845.
- Tilman, D., Wedin, D. & Knops, J. (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379, 718-720.
- Tita, G., Desrosiers, G., Vincx, M., Gagne, J. P. & Locat, J. (2001). Diversity and vertical distribution of nematode assemblages: the Saguenay Fjord (Quebec, Canada). *Cah. Biol. Mar.* 42(3), 263-274.
- Tita, G., Vincx, M. & Desrosiers, G. (1999). Size spectra, body width and morphotypes of intertidal nematodes: an ecological interpretation. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 79 (6), 1007-1015.
- Tokeshi, M. (1999). *Species Coexistence: Ecological and Evolutionary Perspectives*. Blackwell Science, Oxford.
- Tomba, A. M., Keller, T. A. & Moore, P. A. (2001). Foraging in complex odor landscapes: chemical orientation strategies during simulation by conflicting chemical cues. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 20, 211-222.
- Traunspurger, W. (2000). The biology and ecology of lotic nematodes. *Freshwater Biol.* 44, 29-45.
- Tseitlin, V. B. (2002). The distribution of deep-sea meioebnthic organisms. *Oceanology* 42(1), 113-116.
- Tselepides, A., Lampadariou, N. & Hatziyanni, E. (2004). Distribution of meiobenthos at bathyal depths in the Mediterranean Sea. A comparison between sites of contrasting productivity. *Sci. Mar.* 68(3), 39-51.

- Tucker, M. (1996). Methoden der Sedimentologie. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 376 pp
- Tukey, J. W. (1977). Exploratory data analysis. Reading, MA: Addison-Wesley.
- Ullberg, J. (2004). Dispersal in free-living, marine, benthic nematodes: passive or active processes? Dissertation, Universitet Stockholm.
- Ullberg, J. & Ólafsson, E. (2003a). Free-living marine nematodes actively choose habitat when descending from the water column. Mar. Ecol. Prog. Ser. 260, 141-149.
- Ullberg, J. & Ólafsson, E. (2003b). Effects of biological disturbance by *Monoporeia affinis* (Amphipoda) on small-scale migration of marine nematodes in low-energy soft sediments. Mar. Biol. 143, 867-874.
- Underwood, A. J. (1986). What is a community? In: Raup, D. M. & Jablonski, D. (eds). Patterns & Processes in the History of Life. Dahlem Konferenzen 1986. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 351-367.
- Underwood, A. J. (2000). Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 250(1-2), 51-76.
- Underwood, A. J., Chapman, M. G. & Connell, S. D. (2000). Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 250(1-2), 97-115.
- Valiela, I. (1995). Marine Ecological Processes. Springer-Verlag, New York, USA, 205-324.
- Van Gaever, S., Vanreusel, A., Hughes, J. A., Bett, B. J. & Kirirakoulakis, K. (2004). The macro- and micro-scale patchiness of meiobenthos associated with the Darwin Mounds (north-east Atlantic). J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 84, 547-556.
- Vanaverbeke, J., Arbizu, P. M., Dahms, H.-U. & Schminke, H. K. (1997a). The metazoan meiobenthos along a depth gradient in the Arctic Laptev Sea with special attention to nematode communities. Polar Biol. 18(6), 391-401.
- Vanaverbeke, J., Gheschiere, T., Steyaert, M. & Vincx, M. (2002). Nematode assemblages from subtidal sandbanks in the Southern Bight of the North Sea: effect of small sedimentological differences. J. Sea Res. 48(3), 197-207.
- Vanaverbeke, J., Soetaert, K., Heip, C. & Vanreusel, A. (1997b). The metazoan meiobenthos along the continental slope of the Goban Spur (NE Atlantic). J. Sea Res. 38(1-2), 93-107.
- Vanaverbeke, J., Soetaert, K. & Vincx, M. (2004a). Changes in morphometric characteristics of nematode communities during a spring phytoplankton bloom deposition. Mar. Ecol. Prog. Ser. 273, 139-146.

- Vanaverbeke, J., Steyaert, M., Soetaert, K., Rousseau, V., Van Gansbeke, D., Parent, J.-Y. & Vincx, M. (2004b). Changes in structural and functional diversity of nematode communities during a spring phytoplankton bloom in the southern North Sea. *J. Sea Res.* 52(4), 281-292.
- Vanaverbeke, J., Steyaert, M., Vanreusel, A. & Vincx, M. (2003). Nematode biomass spectra as descriptors of functional changes due to human and natural impact. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 249, 157-170.
- Vane-Wright, R. I., Humphries, C. J. & Williams, P. H. (1991). What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biol. Conserv.* 55, 235-254.
- Vanhove, S., Arntz, W. E. & Vincx, M. (1999). Comparative study of the nematode communities on the southeastern Weddell Sea shelf and slope (Antarctica). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 181, 237-256.
- Vanhove, S., Vermeeren, H. & Vanreusel, A. (2004). Meiofauna towards the South Sandwich Trench (750–6300 m), focus on nematodes. *Deep-Sea Res. II* 51, 1665-1687.
- Vanhove, S., Wittoeck, J., Desmet, G., Berghe van den, B., Herman, R. L., Bak, R. P. M., Nieuwland, G., Vosjan, J. H., Boldrin, A., Rabitti, S. & Vincx, M. (1995). Deep-sea meiofauna communities in Antarctica: structural analysis and relation with the environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 127(1-3), 65-76.
- Vanreusel, A., Clough, L., Jacobsen, K., Ambrose, W., Jivaluk, J., Ryheul, V., Herman, R. L. & Vincx, M. (2000). Meiobenthos of the central Arctic Ocean with special emphasis on the nematode community structure. *Deep-Sea Res. I* 47(10), 1855-1879.
- Vanreusel, A., Vincx, M., Bett, B. J. & Rice, A. L. (1995a). Nematode biomass spectra at two abyssal sites in the NE Atlantic with a contrasting food supply. *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.* 80(2), 287-296.
- Vanreusel, A., Vincx, M., Schram, D. & Gansbeke, D. (1995b). On the vertical distribution of the metazoan meiofauna in shelf break and upper slope habitats of the NE Atlantic. *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.* 80(2), 313-326.
- Vanreusel, A., Vincx, M., Van Gansbeke, D. & Gijssels, W. (1992). Structural analysis of the meiobenthos communities of the shelf break area in two stations of the Gulf of Biscay (N.E. Atlantic). *Belg. J. Zool.* 122(2), 185-202.
- Varon, R. & Thistle, D. (1988). Response of a harpacticoid copepod to a small-scale natural disturbance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 118, 245-256.
- Veech, J. A., Crist, T. O. & Summerville, K. S. (2003). Intraspecific aggregation decreases local species diversity of arthropods. *Ecology* 84(12), 3376–3383.

- Vincx, M., Bett, B. J., Dinert, A., Ferrero, T., Gooday, A. J., Lamshead, P. J. D., Pfannkuche, O., Soltwedel, T. & Vanreusel, A. (1994). Meiobenthos of the deep Northeast Atlantic. *Adv. Mar. Biol.* 30, 2-88.
- Vinje, T. (2001). Fram Strait ice fluxes and atmospheric circulation: 1950-2000. *J. Climate* 14(16), 3508-3517.
- Vinje, T. E. (1977). Sea ice conditions in the European sector of the marginal seas of the Arctic, 1966-1975. *Norsk Polar Inst. Arb.* 1975, 163-174.
- Vinje, T. E. (1985). Sea ice distribution 1971-80. *Norsk Polarinstutt Skifter* 179D.
- Vitiello, P. (1972). Le genre *Wieseria* Gerlach, 1956 (Nematoda Oxystominidae). *Tethys*. 4(3), 645-650.
- Vitiello, P. (1976). Peuplements de nématodes marins des fonds envasés de Provence. II. Fonds détritiques envasés et vases bathyales. *Annls Inst. Océanogr.*, Monaco 52(2), 283-311.
- Vitousek, P. M. & Hooper, D. U. (1993). Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In: Schulze, E.-D. & Mooney, H. A. (eds). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer Verlag, New York, 3-14.
- Vivier, M. H. (1978). Conséquences d'un déversement de boue rouge d'alumine sur le méiobenthos profond (canyon de Cassadaigne, Méditerranée). *Tethys* 8, 249-262.
- Vopel, K. & Thiel, H. (2001). Abyssal nematode assemblages in physically disturbed and adjacent sites of the eastern equatorial Pacific. *Deep-Sea Res. II* 48(17-18), 3795-3808.
- Walker, B., Kinzig, A. & Langdrige, J. (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2, 95-113.
- Walker, B. H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Biol. Conserv.* 6, 18-23.
- Ward, A. R. (1975). Studies on the sublittoral free living nematodes of Liverpool Bay. 2. Influence of sediment composition on the distribution of marine nematodes. *Mar. Biol.* 30(3), 217-225.
- Ward, T. J., Kenchington, R. A., Faith, D. P. & Margules, C. R. (1998). *Marine BioRap guidelines: rapid assessment of marine biological diversity*. CSIRO, Perth, 52 pp.
- Wardle, D. A. (1999). Is "sampling effect" a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? *Oikos* 87, 403-407.
- Wardle, D. A., Zackrisson, O., Hörnberg, G. & Gallet, C. (1997b). The influence of island area on ecosystem properties. *Science* 277, 1296-1299.
- Warwick, R. M. (1971). Nematode association in the Exe estuary. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 51, 439-454.

- Warwick, R. M. (1981a). The influence of temperature and salinity on energy partitioning in the marine nematode *Diplolaimelloides brucei*. *Oecologia* 51(3), 318-325.
- Warwick, R. M. (1984). Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia* 61(1), 32-41.
- Warwick, R. M. (1986). A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Mar. Biol.* 92, 557-562.
- Warwick, R. M. (1988). The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. *Mar. Poll. Bull.* 19(6), 259-268.
- Warwick, R. M. & Buchanan, J. B. (1970). The meiofauna off the coast of Northumberland - I. The structure of nematode population. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 50, 129-146.
- Warwick, R. M. & Clarke, K. R. (1993b). Increased variability as a symptom of stress in marine communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 172(1-2), 215-226.
- Warwick, R. M. & Clarke, K. R. (1995). New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 129, 301-305.
- Warwick, R. M. & Clarke, K. R. (1998). Taxonomic distinctness and environmental assessment. *J. Appl. Ecol.* 35(4), 532-543.
- Warwick, R. M. & Clarke, K. R. (2001). Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 39, 207-231.
- Warwick, R. M., Clarke, K. R. & Gee, J. M. (1990). The effect of disturbance by soldier crabs *Mictyris platycheles* H Milme Edwards on meiobenthic community structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 135, 19-33.
- Warwick, R. M., Dexter, D. & Kuperman, B. (2002). Freelifving nematodes from the Salton Sea. *Hydrobiologia* 473(1-3), 121-128.
- Warwick, R. M., Gee, J. M., Berge, J. A. & Ambrose, W. G. J. (1986). Effects of the feeding activity of the polychaete *Streblosoma bairdi* (Malmgren) on meiofaunal abundance and community structure. *Sarsia* 71(1), 11-16.
- Warwick, R. M. & Joint, I. R. (1987). The size distribution of organisms in the Celtic Sea: from bacteria to metazoa. *Oecologia* 73(2), 185-191.
- Warwick, R. M. & Light, J. (2002). Death assemblages of molluscs on St Martin's Flats, Isles of Scilly: a surrogate for regional biodiversity? *Biodivers. Conserv.* 11(1), 99-112.
- Warwick, R. M., McEvoy, A. J. & Thrush, S. F. (1997). The influence of *Atrina zelandica* Gray on meiobenthic nematode diversity and community structure. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.* 214, 231-247.

- Warwick, R. M., Platt, H. M. & Somerfield, P. J. (1998). Free-living Marine Nematodes. Part III Monhysterids. Synop. British Fauna New Ser. 53, 296 p.
- Warwick, R. M. & Robinson, J. (2000). Sibling species in the marine pollution indicator genus *Pontonema* Leidy (Nematoda: Oncholaimidae), with a description of *P. mediterranea* sp nov. J. Nat. Hist. 34(5), 641-662.
- Weisberg, S., Ranasinghe, J. A., Dauer, D. M., Schaffer, L. C., Diaz, R. J. & Frithsen, J. B. (1997). An estuarine benthic index of biotic integrity (B-IBI) for Chesapeake Bay. Estuaries 20, 149-158.
- Wentworth, C. K. (1922). A scale of grade and class terms for clastic sediments. J. Geol. 30(5), 377-392.
- Wertheim, B., Sevenster, J. G., Eijs, I. E. M. & Van Alphen, J. J. M. (2000). Species diversity in a mycophagous insect community: the case of spatial aggregation vs. resource partitioning. J. Anim. Ecol. 69(2), 335-351.
- Wheatcroft, R. A., Jumars, P. A., Smith, C. R. & Nowell, A. R. M. (1990). A mechanistic view of the particulate biodiffusion coefficient: step lengths, rest periods and transport directions. J. Mar. Res. 48, 177-207.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecol. Monogr. 30, 279-338.
- Whittaker, R. H. (1967). Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev. 42, 207-264.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21, 213-251.
- Whittaker, R. H. (1975). Communities and Ecosystems. 2nd Edition Macmillan, New York.
- Whittaker, R. H. (1977). Evolution of species diversity in land communities. In: Hecht, M. H., Steere, W. C. & Wallace, B. (eds). Evolutionary Biology. Plenum, New York 10, 1-67.
- Widbom, B. (1983). Colonization of azoic sediment by sublittoral meiofauna in Gullmar Fjord -- Swedish west coast. Oceanol. Acta, 213-217.
- Wiens, J. A. (1977). On competition and variable environments. Am. Sci. 65, 590-597.
- Wiens, J. A. (1989). The Ecology of Bird Communities: Foundations and Patterns. Cambridge University Press, Sydney, Australia.
- Wieser, W. (1953). Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. Arkiv för Zoologi 4(26), 439-484.
- Wieser, W. (1960). Benthic studies in Buzzards Bay. II. The meiofauna. Limnol. Oceanogr. 5, 121-137.

- Wilkinson, D. M. (1999). The disturbing history of intermediate disturbance. *Oikos* 84, 145-147.
- Wilson, D. S. (1992). Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73, 1984-2000.
- Wilson, J. B. (1999). Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86, 507-522.
- Winer, B. J., Brown, D. R. & Michels, K. M. (1991). *Statistical principles in experimental design*. McGraw-Hill, New York.
- Witte, U. (1995). Reproduktion, Energiestoffwechsel und Biodepositionsleistung dominanter Porifera aus der Tiefsee des Europäischen Nordmeeres. *Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel* 53, 1-98.
- Witte, U., Brattegard, T., Graf, G. & Springer, B. (1997). Particle capture and deposition by deep-sea sponges from the Norwegian-Greenland Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 154, 241-252.
- Woodcock, B. A., Watt, A. D. & Leather, S. R. (2002). Aggregation quality and coexistence: a case study on carrion fly communities in slug cadavers. *J. Anim. Ecol.* 71, 131-140.
- Woodd-Walker, R. S., Ward, P. & Clarke, A. (2002). Large-scale patterns in diversity and community structure of surface water copepods from the Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 236, 189-203.
- Woods, D. R. & Tietjen, J. H. (1985). Horizontal and vertical distribution of meiofauna in the Venezuela Basin. *Mar. Geol.* 68(1-4), 233-241.
- Yentsch, C. S. & Menzel, D. W. (1963). A method of the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.* 10, 221-231.
- Yu, D. W. & Wilson, H. B. (2001). The competition-colonization trade-off is dead; long live the competition-colonization trade-off. *Am. Nat.* 158, 49-63.
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical analysis*. 3rd edition. Prentice Hall, London, 662 pp.
- Zobel, M. (1992). Plant species co-existence: the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos* 65, 314-320.

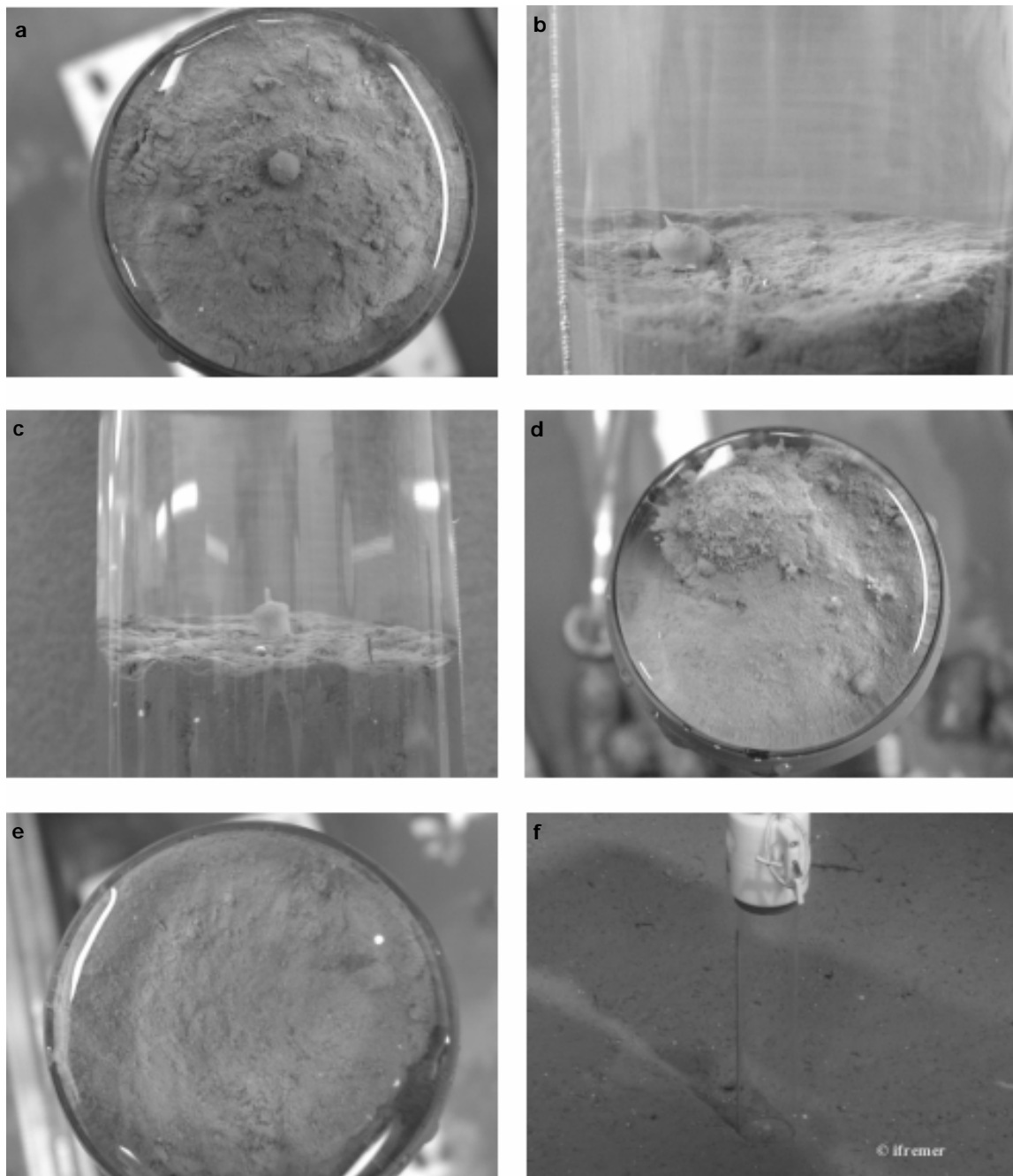


Abb. A I: Kernbilder der vier beprobten Schwämme (**a – d**) und eines Kontrollkerns (**e**).
Tentorium semibuertes (**a – c**) und *Radiella sol* (**d**)
Beprobung eines Schwammkerns am Tiefseeboden mit dem ROV „VICTOR 6000“ (**f**).

Anhang

Tab. A I: Artenliste inklusive Rohdaten für die Nematoden-Gemeinschaft aus den einzelnen Kontroll- (20 Punktproben) & Schwammkernen (17 Punktproben).

	HG2	HG3	HG4	HG5	HG6	HG7	gesamt
PHYLUM							
KLASSE							
UNTERKLASSE							
ORDNUNG							
UNTERORDNUNG							
Familie							
<i>Gattung</i>							
NEMATODA							
ADENOPHOREA							
ENOPLIA							
ENOPLIDA							
Enoplidae							
<i>Enoplus</i> Dujardin 1845						1	1
Thoracostomopsidae							
<i>Enoploides</i> Ssaweljev 1912		2		1			3
<i>Enoplolaimus</i> De Man 1893		1		3			4
<i>Epacanthion</i> Wieser 1953						1	1
<i>Paramesacanthion</i> Wieser 1953	1	1	3				5
Phanodermatidae							
<i>Micoletzkyia</i> Ditlevsen 1926						1	1
Anticomidae							
<i>Anticoma</i> Bastian 1865					1	1	2
Ironidae							
<i>Dolicholaimus</i> De Man 1888				1		1	2
<i>Syringolaimus</i> De Man 1888	9	12	5	10	5	3	44
Leptosomatidae							
<i>Gen. indet.</i>		2		5		3	10
Oxystominidae							
<i>Halalaimus</i> De Man 1888	49	25	43	55	32	51	255
<i>Litinium</i> Cobb 1920	2	7	9			3	21
<i>Oxystomina</i> Filipjev 1921	8	10	7	2	2	6	35
<i>Thalassoalaimus</i> De Man 1893				2		2	4
<i>Wieseria</i> Gerlach 1956	6	3	4	4	3	7	27
<i>Gen. indet.</i>		1	4	4			9
Oncholaimidae							
<i>Meyersia</i> Hopper 1967	3		1	4	1		9
Enchelidiidae							
<i>Bathyeurystomina</i> Lamshead & Platt 1979		1				1	2
<i>Eurystomina</i> Filipjev 1921				1			1
TREFUSIIDA							
Trefusiidae							
<i>Trefusia</i> De Man 1893			1				1
MERIMERMITHIDA							
Benthimermithidae							
<i>Benthimermis</i> Petter 1980		1					1

Tab. A I (Fortsetzung)

	HG2	HG3	HG4	HG5	HG6	HG7	gesamt
CHROMADORIA							
CHROMADORIDA							
CHROMADORINA							
Chromadoridae							
<i>Acantholaimus</i> Allgén 1933	47	68	42	43	66	71	337
<i>Chromadora</i> Bastian 1865	9	26	11	18	26	20	110
<i>Chromadorella</i> Filipjev 1918	1		3		6		10
<i>Trochamus</i> Boucher & Bovée 1972	10	18	15	8	6	9	66
Comesomatidae							
<i>Cervonema</i> Wieser 1954	16	14	13	31	13	20	107
<i>Comesomoides</i> Gourbault 1980	3		1	1	3	3	11
<i>Laimella</i> Cobb 1920				1	1		2
<i>Pierrickia</i> Vitiello 1970		1		1		1	3
<i>Sabatieria</i> Rouville 1903	31	31	5	15	18	20	110
Ethmolaimidae							
<i>Filitonchus</i> Platt 1982		1					1
Cyatholaimidae							
<i>Cyatholaimus</i> Bastian 1865					1	1	2
<i>Longicyatholaimus</i> Micoletzky 1924	8	5	6	5		5	29
<i>Minolaimus</i> Vitiello 1970	1	2	7			2	12
<i>Paracyatholaimus</i> Micoletzky 1922	2	3	1	1	1	2	10
<i>Pomponema</i> Cobb 1970		7	1	2	4	8	22
Selachnematidae							
<i>Gammanema</i> Cobb 1894			1				1
<i>Halichoanolaimus</i> De Man 1886		3		1	1	2	7
<i>Richtersia</i> Steiner 1916				1			1
Desmodoridae							
<i>Molgolaimus</i> Ditlevsen 1921	5		10	4	5	3	27
<i>Spirinia</i> Gerlach 1963	14	2	18	15		4	53
Microlaimidae							
<i>Microlaimus</i> De Man 1880	48	22	79	94	263	485	991
LEPTOLAIMINA							
Leptolaimidae							
<i>Alaimella</i> Cobb 1920	5	1	4	3	1	7	21
<i>Antomicron</i> Cobb 1920	2						2
<i>Camacolaimus</i> De Man 1889	3	1	16	2	3	7	32
<i>Diodontolaimus</i> Southern 1914	1			3			4
<i>Leptolaimoides</i> Vitiello 1971	4	2	2	2	3	5	18
<i>Leptolaimus</i> De Man 1876	31	8	40	24	35	26	164
<i>Procamacolaimus</i> Gerlach 1954			1			1	2
Aegialoalaimidae							
<i>Aegialoalaimus</i> De Man 1907	14	9	20	15	12	15	85
<i>Cyartonema</i> Cobb 1920	2		1	4		4	11
Diplopeltoididae							
<i>Diplopeltoides</i> Gerlach 1962	3	5	8	7	4	3	30
<i>Gen.</i> indet	7	2	2			2	13
TUBOLAIMOIDIDAE							
<i>Chitwoodia</i> Gerlach 1956			2				2

Tab. A I (Fortsetzung)

	HG2	HG3	HG4	HG5	HG6	HG7	gesamt
Ceramonematidae							
<i>Psellionema</i> Cobb 1933	2	2	2	3	2	3	14
DESMOSCOLECINA							
Desmoscolecidae							
<i>Desmolorenzia</i> Freudenhammer 1975	2	1	1				4
<i>Desmoscolex</i> Claparède 1863	32	35	52	30	17	30	196
<i>Greeffiella</i> Cobb 1922					1		1
<i>Quadricoma</i> Filipjev 1922	3	12	6	9	3	11	44
<i>Tricoma</i> Cobb 1893	65	89	139	143	123	184	743
MONHYSTERIDA							
Monysteridae							
<i>Thalassomonhystera</i> Jacobs 1987	102	103	126	150	166	357	1004
Xyalidae							
<i>Amphimonhystera</i> Allgén 1929	15	15	13	3	6	9	61
<i>Amphimonhystrella</i> Timm 1961		1					1
<i>Daptonema</i> Cobb 1920	19	7	5	10	5	12	58
<i>Gnomoxyala</i> Lorenzen 1977	14	10	9	5	4	12	54
<i>Linhystera</i> Juario 1974	8	12	3	7	1	2	33
<i>Paramonhystera</i> Steiner 1916	18	1	12	2	17		50
<i>Rhynchonema</i> Cobb 1920	25	24	26	36	16	19	146
<i>Theristus</i> Bastian 1865	22	27	33	17	16	33	148
Sphaerolaimidae							
<i>Metasphaerolaimus</i> Gourbault & Boucher 1981	3	3	3	4	1	8	22
<i>Sphaerolaimus</i> Bastian 1865	5	3	12	11	11	13	55
<i>Subsphaerolaimus</i> Lorenzen 1978	1			1	1		3
Siphonolaimidae							
<i>Astomonema</i> Ott, Rieger & Enderes 1982			1				1
<i>Siphonolaimus</i> De Man 1883	2	1	1				4
Linhomoeidae							
<i>Disconema</i> Filipjev 1922					1		1
<i>Eleutherolaimus</i> Filipjev 1922	11	1	28	12	1	12	65
<i>Eumorpholaimus</i> Schulz 1932	2	1				2	5
<i>Linhomoeus</i> Bastian 1865	2			1		1	4
<i>Megadesmolaimus</i> Wieser 1954	3		2	4	1	8	18
<i>Metalinhomoeus</i> De Man 1907	3	13	4	3	9	12	44
<i>Gen. I</i> indet		1	1			3	5
<i>Gen. II</i> indet		2		1			3
Axonolaimidae							
<i>Ascolaimus</i> Ditlevsen 1919			1				1
<i>Axonolaimus</i> De Man 1889				1			1
Diplopeltidae							
<i>Araeolaimus</i> De Man 1888			1		1	1	1
<i>Campylaimus</i> Cobb 1920	30	30	29	48	30	30	197
<i>Diplopeltula</i> Gerlach 1950	1	1					2
<i>Morlaixia</i> Vincx & Gourbault 1988					2	1	3
<i>Pararaeolaimus</i> Jensen 1991	4	1	7	4		2	18
<i>Gen.</i> indet	1		1	3		3	8

Tab. A II: cp-Werte für marine Nematodenfamilien und -gattungen nach Bongers (1990) in alphabetischer Reihenfolge. * = heterogene Familien, die genauerer Untersuchung bedürfen.

Aegialoalaimidae*	4	Enoplidae	5	Paracyatholaimus	2
Aegialoalaimus	4	Enoploides	2	Paramonhystera	2
Amphimonhystera	2	Enoplolaimus	2	Phanodermatidae	4
Anticoma	2	Enoplus	5	Pomponema	4
Anticomidae	2	Gammanema	3	Pselionema	3
Antomicron	3	Greefiella	4	Quadricoma	4
Araeolaimus	3	Halalaimus	4	Rhynchonema	3
Ascolaimus	2	Halichoanolaimus	3	Richtersia	3
Axonolaimidae	2	Ironidae*	4	Sabatieria	2
Camacolaimus	3	Laimella	2	Selachinematidae	3
Ceramonematidae	3	Leptolaimidae*	3	Siphonolaimidae	3
Chromadora	3	Leptolaimus	2	Siphonolaimus	3
Chromadorella	3	Leptosomatidae	5	Sphaerolaimidae	3
Chromadoridae*	3	Linhomoeidae*	2	Sphaerolaimus	3
Comesomatidae	2	Linhomoeus	2	Spirinia	3
Cyartonema	3	Metalinhomoeus	2	Syringolaimus	4
Cyatholaimidae*	3	Microlaimidae*	3	Thalassoalaimus	4
Cyatholaimus	3	Microlaimus	2	Theristus	2
Daptonema	2	Molgolaimus	3	Thoracostomopsidae*	2
Desmodoridae*	3	Monhystera	1	Trefusia	4
Desmoscolecidae	4	Monhysteridae	1	Trefusiidae	4
Desmoscolex	4	Oncholaimidae*	4	Tricoma	4
Diplopeltidae	3	Oncholaimus	4	Tubolaimoididae	3
Eleutherolaimus	2	Oxystomina	4	Wieseria	4
Enchelidiidae	4	Oxystominidae	4	Xyalidae*	2

Tab. A III: Meiofauna-Organismen in den Punktproben der einzelnen Sedimentkerne.

Rohdaten für einzelne Sedimentschichten und die gesamte Sedimenttiefe.

HG2	Turbellaria	Gastrotricha	Nematoda	Kinoryncha	Kamptozoa	Polychaeta	Tardigrada	Ostracoda	Copepoda	Nauplii	Bivalvia	Foraminifera
0-1 cm	0	0	85	0	0	0	0	0	1	0	0	15
1-2 cm	0	0	31	0	0	0	0	0	0	0	0	5
▲ 2-3 cm	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	1
3-4 cm	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	1
4-5 cm	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0-5 cm	0	0	135	0	0	0	0	0	1	0	0	22
0-1 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1-2 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
◀ 2-3 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3-4 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4-5 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0-5 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0-1 cm	1	0	94	0	0	2	0	1	1	3	1	80
1-2 cm	0	1	37	0	0	0	0	0	2	0	0	44
▼ 2-3 cm	0	0	22	0	0	0	0	0	0	0	0	24
3-4 cm	0	0	17	1	0	0	0	0	0	0	0	28
4-5 cm	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	10
0-5 cm	1	1	176	1	0	2	0	1	3	3	1	186
0-1 cm	5	1	79	2	0	0	2	0	0	0	1	40
1-2 cm	0	0	43	0	0	0	1	0	0	1	0	16
▶ 2-3 cm	2	1	26	0	0	1	0	0	0	0	0	10
3-4 cm	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	44
4-5 cm	1	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	17
0-5 cm	8	2	170	2	0	1	3	0	0	1	1	127
0-1 cm	0	2	154	1	0	0	0	0	1	2	3	229
1-2 cm	0	2	90	1	0	0	0	1	0	0	0	60
● 2-3 cm	0	0	48	0	0	0	0	0	1	0	0	25
3-4 cm	0	0	10	0	0	0	0	0	0	1	0	9
4-5 cm	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	8
0-5 cm	0	4	312	2	0	0	0	1	2	3	3	331
gesamt	9	7	793	5	0	3	3	2	6	7	5	666

HG3	Turbellaria	Gastrotricha	Nematoda	Kinoryncha	Kamptozoa	Polychaeta	Tardigrada	Ostracoda	Copepoda	Nauplii	Bivalvia	Foraminifera
0-1 cm	0	0	34	0	0	0	0	0	0	0	0	20
1-2 cm	0	0	43	0	0	1	0	0	0	0	0	17
Δ 2-3 cm	0	0	17	0	0	1	0	0	0	0	0	15
3-4 cm	0	0	25	0	0	0	0	0	0	2	0	12
4-5 cm	0	0	13	0	0	0	0	0	0	1	0	2
0-5 cm	0	0	132	0	0	2	0	0	0	3	0	66
0-1 cm	0	0	37	0	6	0	0	1	0	0	0	17
1-2 cm	2	1	48	0	0	1	0	0	0	1	0	31
◁ 2-3 cm	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	6
3-4 cm	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	6
4-5 cm	0	0	7	0	0	0	0	0	1	0	0	4
0-5 cm	2	1	128	0	6	1	0	1	1	1	0	64
0-1 cm	0	1	39	0	0	0	0	0	0	1	0	15
1-2 cm	0	0	41	0	0	0	0	0	1	0	1	23
▽ 2-3 cm	0	0	17	0	0	0	0	1	0	0	0	10
3-4 cm	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	3
4-5 cm	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	7
0-5 cm	0	1	111	0	0	0	0	1	1	1	1	58
0-1 cm	0	2	32	0	0	0	0	0	2	2	0	11
1-2 cm	0	0	29	0	0	0	0	1	0	0	0	20
▷ 2-3 cm	0	0	25	0	0	0	0	0	1	0	0	14
3-4 cm	0	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	12
4-5 cm	0	0	8	0	0	0	0	0	1	0	0	2
0-5 cm	0	2	115	0	0	0	0	1	4	2	0	59
0-1 cm	0	0	123	0	0	0	1	1	2	0	1	61
1-2 cm	0	0	73	0	0	1	0	0	1	1	0	27
○ 2-3 cm	0	0	27	0	0	0	0	0	1	3	0	12
3-4 cm	0	0	15	0	0	0	0	0	1	1	0	3
4-5 cm	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0-5 cm	0	0	240	0	0	1	1	1	5	5	1	103
gesamt	2	4	726	0	6	4	1	4	11	12	2	350

Tab: A III (Fortsetzung)

HG4	Turbellaria	Gastrotricha	Nematoda	Kinoryncha	Kamptozoa	Polychaeta	Tardigrada	Ostracoda	Copepoda	Nauplii	Bivalvia	Foraminifera
0-1 cm	0	0	84	1	0	0	0	0	2	5	0	34
1-2 cm	0	0	42	0	0	0	0	0	1	0	0	19
▲ 2-3 cm	0	0	13	1	0	0	0	0	0	0	0	2
3-4 cm	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4-5 cm	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	4
0-5 cm	0	0	147	2	0	0	0	0	4	5	0	59
0-1 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1-2 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
◀ 2-3 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3-4 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4-5 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0-5 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0-1 cm	0	2	77	0	0	0	0	0	7	7	2	35
1-2 cm	1	0	56	1	0	0	0	0	0	0	0	19
▼ 2-3 cm	0	1	22	0	0	0	0	0	0	0	0	9
3-4 cm	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	2
4-5 cm	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	4
0-5 cm	1	3	171	1	0	0	0	0	7	7	2	69
0-1 cm	0	0	161	3	0	0	0	0	2	3	1	60
1-2 cm	0	0	43	1	0	0	0	0	0	0	0	18
▶ 2-3 cm	0	0	37	0	0	0	0	0	0	0	0	30
3-4 cm	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	17
4-5 cm	0	0	15	0	0	1	0	0	0	0	0	4
0-5 cm	0	0	281	4	0	1	0	0	2	3	1	129
0-1 cm	0	2	241	3	0	1	2	3	6	10	0	130
1-2 cm	0	0	56	0	0	0	0	0	2	1	0	52
● 2-3 cm	0	1	31	0	0	0	0	0	2	0	0	18
3-4 cm	0	0	23	0	0	0	0	0	2	0	0	10
4-5 cm	0	0	3	0	0	0	0	0	0	4	0	2
0-5 cm	0	3	354	3	0	1	2	3	12	15	0	212
gesamt	1	6	953	10	0	2	2	3	25	30	3	469

HG5	Turbellaria	Gastrotricha	Nematoda	Kinoryncha	Kamptozoa	Polychaeta	Tardigrada	Ostracoda	Copepoda	Nauplii	Bivalvia	Foraminifera
0-1 cm	0	0	54	0	0	0	0	0	0	3	0	24
1-2 cm	0	0	46	0	0	0	0	0	1	0	0	37
Δ 2-3 cm	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	8
3-4 cm	0	0	5	0	0	0	0	0	0	2	0	0
4-5 cm	0	0	6	0	0	0	0	0	0	2	0	1
0-5 cm	0	0	123	0	0	0	0	0	1	7	0	70
0-1 cm	0	1	130	1	0	2	0	1	5	3	0	66
1-2 cm	0	0	55	0	0	0	0	1	2	1	0	18
◁ 2-3 cm	0	0	14	0	0	0	0	0	2	0	0	4
3-4 cm	0	0	14	0	0	0	0	0	2	0	0	4
4-5 cm	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
0-5 cm	0	1	214	1	0	2	0	2	11	4	0	95
0-1 cm	0	0	96	0	0	0	0	0	1	2	0	46
1-2 cm	0	0	50	0	0	0	0	0	0	2	0	28
▽ 2-3 cm	0	0	31	0	0	0	0	0	1	0	0	12
3-4 cm	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	5
4-5 cm	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0-5 cm	0	0	191	0	0	0	0	0	2	4	0	91
0-1 cm	0	1	81	0	0	0	0	0	1	3	0	42
1-2 cm	0	0	53	0	0	0	0	1	0	0	1	15
▷ 2-3 cm	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	9
3-4 cm	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	2
4-5 cm	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
0-5 cm	0	1	157	0	0	0	0	1	1	3	1	71
0-1 cm	0	0	156	0	0	1	0	0	5	11	0	70
1-2 cm	0	0	57	0	0	1	0	0	1	1	0	49
○ 2-3 cm	0	0	24	0	0	0	0	0	2	0	0	16
3-4 cm	0	0	5	0	0	2	0	0	0	0	0	56
4-5 cm	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	16
0-5 cm	0	0	247	0	0	4	0	0	8	12	0	207
gesamt	0	2	932	1	0	6	0	3	23	30	1	534

Anhang

Tab: A III (Fortsetzung)

HG6	Turbellaria	Gastrotricha	Nematoda	Kinoryncha	Kamptozoa	Polychaeta	Tardigrada	Ostracoda	Copepoda	Nauplii	Bivalvia	Foraminifera
0-1 cm	0	0	70	0	0	0	0	0	2	1	0	10
1-2 cm	0	0	205	0	0	0	0	1	0	2	0	30
▲ 2-3 cm	0	0	59	0	0	0	0	0	0	0	0	26
3-4 cm	0	0	38	0	0	0	0	0	0	0	0	8
4-5 cm	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	2
0-5 cm	0	0	375	0	0	0	0	1	3	3	0	76
0-1 cm	0	1	53	0	0	0	0	0	2	2	0	28
1-2 cm	0	0	93	0	0	0	0	0	0	0	0	19
◀ 2-3 cm	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	2
3-4 cm	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	2
4-5 cm	0	0	5	0	0	0	0	0	1	0	0	2
0-5 cm	0	1	181	0	0	0	0	0	3	2	0	53
0-1 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1-2 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
▼ 2-3 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3-4 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4-5 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0-5 cm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0-1 cm	0	0	82	1	0	1	1	1	2	3	0	36
1-2 cm	0	0	62	0	0	0	0	0	0	1	0	34
▶ 2-3 cm	0	0	39	0	0	0	0	0	0	0	0	19
3-4 cm	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	6
4-5 cm	0	0	4	0	0	1	0	0	1	0	0	0
0-5 cm	0	0	201	1	0	2	1	1	3	4	0	95
0-1 cm	0	0	137	0	0	0	0	0	1	0	0	44
1-2 cm	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	13
● 2-3 cm	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	2
3-4 cm	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
4-5 cm	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0-5 cm	0	0	187	0	0	1	0	0	1	0	0	59
gesamt	0	1	944	1	0	3	1	2	10	9	0	283

HG7	Turbellaria	Gastrotricha	Nematoda	Kinoryncha	Kamptozoa	Polychaeta	Tardigrada	Ostracoda	Copepoda	Nauplii	Bivalvia	Foraminifera
0-1 cm	0	0	40	0	0	0	2	0	1	1	0	14
1-2 cm	0	0	44	0	0	0	0	0	1	0	0	9
Δ 2-3 cm	0	0	52	0	0	0	1	0	1	0	0	9
3-4 cm	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	7
4-5 cm	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	2
0-5 cm	0	0	157	0	0	0	3	0	3	1	0	41
0-1 cm	0	0	81	0	0	0	1	0	2	4	0	38
1-2 cm	0	0	131	1	0	0	0	0	1	0	0	12
◁ 2-3 cm	0	0	36	0	0	0	0	0	1	0	0	6
3-4 cm	0	0	36	0	0	0	0	0	1	0	0	6
4-5 cm	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	2
0-5 cm	0	0	287	1	0	0	1	0	5	5	0	64
0-1 cm	0	0	122	0	0	1	0	0	6	5	0	67
1-2 cm	0	0	114	1	0	1	0	0	0	0	0	20
▽ 2-3 cm	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	8
3-4 cm	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4-5 cm	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	4
0-5 cm	0	0	271	1	0	2	0	0	6	5	0	99
0-1 cm	0	0	66	0	0	1	0	1	2	1	0	19
1-2 cm	0	0	65	0	0	0	1	0	1	0	0	13
▷ 2-3 cm	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	2
3-4 cm	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	4
4-5 cm	0	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	5
0-5 cm	0	0	179	0	0	1	1	1	3	1	0	43
0-1 cm	0	0	215	0	0	0	1	0	9	1	2	41
1-2 cm	0	0	326	0	0	0	0	0	4	0	1	39
○ 2-3 cm	0	0	299	0	0	0	0	0	0	0	0	36
3-4 cm	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	6
4-5 cm	0	0	9	0	0	1	0	0	2	0	0	11
0-5 cm	0	0	857	0	0	1	1	0	15	1	3	133
gesamt	0	0	1751	2	0	4	6	1	32	13	3	380

Tab: A III (Fortsetzung)

HG8	Turbellaria	Gastrotricha	Nematoda	Kinoryncha	Kamptozoa	Polychaeta	Tardigrada	Ostracoda	Copepoda	Nauplii	Bivalvia	Foraminifera
0-1 cm	0	2	35	0	0	1	1	0	2	2	0	25
1-2 cm	0	0	27	0	0	0	0	0	0	1	0	2
▲ 2-3 cm	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	5
3-4 cm	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	7
4-5 cm	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
0-5 cm	0	3	81	0	0	1	1	0	2	3	0	41
0-1 cm	0	0	31	0	0	0	0	0	0	0	0	27
1-2 cm	0	0	49	0	0	0	0	0	2	0	1	21
◀ 2-3 cm	0	0	10	0	0	0	0	0	1	0	0	4
3-4 cm	0	0	10	0	0	0	0	0	1	0	0	4
4-5 cm	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	2
0-5 cm	0	0	106	0	0	0	0	0	4	0	1	58
0-1 cm	0	0	61	0	0	0	1	1	2	1	0	75
1-2 cm	0	0	33	0	0	0	0	0	0	1	0	17
▼ 2-3 cm	0	0	30	0	0	1	0	0	0	0	0	20
3-4 cm	0	0	12	0	0	1	0	0	0	0	0	9
4-5 cm	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	5
0-5 cm	0	0	137	0	0	2	1	1	3	2	0	126
0-1 cm	0	0	29	0	0	0	0	1	1	1	0	30
1-2 cm	0	0	44	1	0	0	0	0	1	0	0	32
▶ 2-3 cm	0	1	23	0	0	1	1	0	1	1	0	7
3-4 cm	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	4
4-5 cm	0	0	10	0	0	0	0	0	2	0	0	0
0-5 cm	0	1	114	1	0	1	1	1	5	2	0	73
0-1 cm	0	2	178	0	0	1	0	3	1	3	0	100
1-2 cm	0	0	103	3	0	1	0	0	0	1	0	65
● 2-3 cm	0	0	56	1	0	0	0	0	1	0	0	25
3-4 cm	0	0	16	0	0	0	0	0	0	1	0	13
4-5 cm	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	19
0-5 cm	0	2	364	4	0	2	0	3	2	5	0	222
gesamt	0	6	802	5	0	6	3	5	16	12	1	520

HG9	Turbellaria	Gastrotricha	Nematoda	Kinoryncha	Kamptozoa	Polychaeta	Tardigrada	Ostracoda	Copepoda	Nauplii	Bivalvia	Foraminifera
0-1 cm	5	0	71	0	0	0	0	0	0	1	1	32
1-2 cm	0	0	42	0	0	0	0	0	0	0	0	21
Δ 2-3 cm	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	10
3-4 cm	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	13
4-5 cm	2	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	7
0-5 cm	7	0	173	0	0	0	0	0	0	1	1	83
0-1 cm	2	0	94	0	0	1	0	0	1	4	0	43
1-2 cm	2	0	49	0	0	0	0	0	0	0	0	15
◁ 2-3 cm	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	15
3-4 cm	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	15
4-5 cm	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	7
0-5 cm	4	0	198	0	0	1	0	0	1	4	0	95
0-1 cm	0	0	72	0	0	1	0	1	3	3	0	37
1-2 cm	0	0	48	0	0	0	0	0	0	0	0	13
▽ 2-3 cm	0	0	25	0	0	0	0	0	0	2	0	7
3-4 cm	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	4
4-5 cm	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	3
0-5 cm	0	0	153	0	0	1	0	1	3	5	0	64
0-1 cm	7	0	84	0	0	0	0	0	0	3	1	41
1-2 cm	3	0	44	1	0	0	1	0	0	2	0	33
▷ 2-3 cm	1	0	22	0	0	0	0	0	0	0	0	8
3-4 cm	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	10
4-5 cm	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	2
0-5 cm	11	0	168	1	0	0	1	0	0	5	1	94
0-1 cm	13	0	267	0	0	3	0	3	2	4	0	127
1-2 cm	2	0	181	0	0	0	1	1	1	0	1	58
○ 2-3 cm	2	0	98	0	0	0	0	0	0	0	0	47
3-4 cm	1	0	45	0	0	0	0	1	0	0	0	39
4-5 cm	2	0	25	0	0	1	0	0	1	0	0	11
0-5 cm	20	0	616	0	0	4	1	5	4	4	1	282
gesamt	42	0	1308	1	0	6	2	6	8	19	3	618

Anhang

Tab. A IVa: Biomasse (μg Trockengewicht) der Familien und Gattungen in den einzelnen Sedimentkernen (0-5 cm Sedimenttiefe).

Biomasse μg (Trockengewicht)			Sedimentkerne							
Familie	Gattung	Geschlecht	HG2	HG3	HG4	HG5	HG6	HG7	Gesamt	
Aegialoalaimidae	<i>Aegialoalaimus</i>	f	0,04	0,13	0,40	1,07	0,27	0,10	2,01	
		j	0,72	0,06	0,17	0,05	0,08	0,82	1,90	
		m	0,05	0,05	0,06	0,16	0,01	0,17	0,51	
	<i>Aegialoalaimus ges.</i>			0,82	0,24	0,62	1,28	0,36	1,09	4,42
	<i>Cyartonema</i>	f	0,01		0,01	0,01				0,04
		j				0,02			0,02	0,04
		m	0,00			0,01			0,02	0,03
<i>Cyartonema ges.</i>			0,02		0,01	0,05		0,04	0,12	
Aegialoalaimidae ges.			0,83	0,24	0,64	1,33	0,36	1,13	4,53	
Anticomidae	<i>Anticoma</i>	f						0,03	0,03	
		j					4,53		4,53	
<i>Anticoma ges.</i>							4,53	0,03	4,56	
Anticomidae ges.							4,53	0,03	4,56	
Axonolaimidae	<i>Ascolaimus</i>	f			0,00				0,00	
	<i>Ascolaimus ges.</i>					0,00			0,00	
	<i>Axonolaimus</i>	j				0,01			0,01	
	<i>Axonolaimus ges.</i>						0,01		0,01	
Axonolaimidae ges.					0,00	0,01			0,01	
Benthimermitidae	<i>Benthimermis</i>	f		0,65					0,65	
	<i>Benthimermis ges.</i>				0,65				0,65	
Benthimermitidae ges.				0,65					0,65	
Ceramoneematidae	<i>Psilonema</i>	f	0,03			0,01	0,02	0,05	0,11	
		j		0,02	0,01	0,03	0,02	0,05	0,12	
		m		0,03					0,03	
<i>Psilonema ges.</i>			0,03	0,05	0,01	0,05	0,03	0,09	0,25	
Ceramoneematidae ges.			0,03	0,05	0,01	0,05	0,03	0,09	0,25	
Chromadoridae	<i>Acantholaimus</i>	f	0,52	0,98	4,03	2,34	2,20	2,11	12,18	
		j	1,23	1,47	1,57	3,56	1,40	1,70	10,93	
		m	0,58	0,87	3,63	0,48	0,17	3,78	9,50	
	<i>Acantholaimus ges.</i>			2,33	3,31	9,23	6,38	3,77	7,60	32,61
	<i>Chromadora</i>	f	0,20	0,82	0,06	0,51	0,46	0,58	2,62	
		j	0,13	0,16	0,16	0,31	0,45	0,35	1,58	
		m	0,18	0,76	0,48	0,84	1,00	0,51	3,77	
	<i>Chromadora ges.</i>			0,51	1,74	0,71	1,66	1,91	1,43	7,96
	<i>Chromadorella</i>	j	0,01				0,05		0,06	
	<i>Chromadorella ges.</i>			0,01				0,05	0,06	
	<i>Trochamus</i>	f	0,10	0,16	0,13	0,04	0,07	0,11	0,61	
		j	0,01	0,08	0,07	0,03	0,02	0,02	0,23	
		m	0,09	0,16	0,09	0,05	0,02	0,02	0,44	
<i>Trochamus ges.</i>			0,20	0,39	0,30	0,12	0,11	0,15	1,28	
Chromadoridae ges.			3,05	5,44	10,23	8,17	5,84	9,18	41,91	
Comesomatidae	<i>Cervonema</i>	f	0,88	2,95	2,60	1,03	1,11	5,94	14,49	
		j	1,70	0,77	0,42	2,26	1,94	3,22	10,32	
		m	0,41	2,42	0,32	1,80	0,23	1,84	7,02	
	<i>Cervonema ges.</i>			2,98	6,14	3,33	5,09	3,28	11,00	31,83
	<i>Comesomoides</i>	f					0,03	0,02	0,05	
	<i>Comesomoides ges.</i>			0,06		0,00	0,07	0,04	0,05	0,22
	<i>Comesomoides ges.</i>			0,06		0,00	0,07	0,07	0,06	0,27
	<i>Laimella</i>	f				0,07	1,25		1,32	
	<i>Laimella ges.</i>						0,07	1,25	1,32	
	<i>Pierrickia</i>	f		0,53						0,53
		j				0,04				0,04
		m						0,97		0,97
	<i>Pierrickia ges.</i>				0,53		0,04		0,97	1,54
<i>Sabatieria</i>	f	5,09	3,80	0,17		5,70	0,28	15,05		
	j	10,43	3,80	1,37	10,63	10,44	7,35	44,02		
	m		4,80				1,46	6,26		
<i>Sabatieria ges.</i>			15,52	12,41	1,54	10,63	16,14	9,08	65,33	
Comesomatidae ges.			18,56	19,08	4,88	15,90	20,75	21,11	100,28	

Tab. A IVa (Fortsetzunh)

Biomasse µg (Trockengewicht)		Sedimentkerne								
Familie	Gattung	Geschlecht	HG2	HG3	HG4	HG5	HG6	HG7	Gesamt	
Cyatholaimidae	<i>Cyatholaimus</i>	m					0,25	0,19	0,44	
	<i>Cyatholaimus ges.</i>						0,25	0,19	0,44	
	<i>Longicyatholaimus</i>	f	0,03	0,13	1,21	0,27		0,16	1,81	
		j	0,46	0,14	0,10	0,09			0,07	0,85
		m	0,05						0,09	0,15
	<i>Longicyatholaimus ges.</i>		0,55	0,27	1,30	0,36		0,32		2,80
	<i>Minolaimus</i>	f	0,03		0,16			0,12		0,31
		j		0,05	0,76					0,81
		m			0,04					0,04
	<i>Minolaimus ges.</i>		0,03	0,05	0,96			0,12		1,17
	<i>Paracyatholaimus</i>	f	0,01	0,02	0,03					0,06
		j	0,01	0,01				0,05		0,08
		m	0,02			0,04	0,03	0,01		0,10
	<i>Paracyatholaimus ges.</i>		0,02	0,05	0,03	0,04	0,03	0,06		0,23
<i>Pomponema</i>	f		1,60	0,29				0,13	2,02	
	j		1,45		0,07	0,43	2,87		4,83	
	m		1,47			1,96			3,43	
<i>Pomponema ges.</i>			4,52	0,29	0,07	2,39	3,00		10,28	
Cyatholaimidae ges.			0,60	4,89	2,58	0,48	2,67	3,69	14,92	
Desmodoridae	<i>Leptonemella</i>	f						0,11	0,11	
		j						0,38	0,38	
	<i>Leptonemella ges.</i>							0,49	0,49	
	<i>Molgolaimus</i>	f	0,03		0,12			0,07	0,21	
		j	0,04		0,03	0,07			0,14	
		m			0,08		0,03		0,12	
	<i>Molgolaimus ges.</i>		0,07		0,23	0,07	0,03	0,07	0,47	
	<i>Spirinia</i>	f	0,60	0,04	0,38	0,22		0,09	1,32	
	j	0,13	0,11	0,15	0,25		0,05	0,69		
<i>Spirinia ges.</i>		0,73	0,15	0,53	0,47		0,14	2,01		
Desmodoridae ges.			0,80	0,15	0,76	0,53	0,03	0,70	2,97	
Desmoscolecidae	<i>Desmolorenzia</i>	f	0,12						0,12	
		j		0,34					0,34	
		m			0,33				0,33	
	<i>Desmolorenzia ges.</i>		0,12	0,34	0,33				0,79	
	<i>Desmoscolex</i>	f	0,76	0,77	1,13	0,87	0,89	2,20	6,63	
		j	0,34	1,26	1,16	0,83	0,70	0,40	4,70	
		m	1,15	1,53	2,55	1,44	1,56	1,74	9,96	
	<i>Desmoscolex ges.</i>		2,25	3,57	4,85	3,13	3,15	4,35	21,29	
	<i>Greeffiella</i>	f						0,04	0,04	
	<i>Greeffiella ges.</i>							0,04	0,04	
	<i>Quadricoma</i>	f	0,05	0,05		0,73	0,11	0,19	1,12	
		j	0,04	0,06	0,16	0,22		0,04	0,54	
		m		0,26	0,82	0,69	0,10	0,23	2,09	
	<i>Quadricoma ges.</i>		0,10	0,37	0,99	1,64	0,21	0,46	3,75	
	<i>Tricoma</i>	f	0,43	1,11	4,80	3,16	4,77	3,70	17,97	
	j	0,46	2,20	2,04	2,80	1,89	3,49	12,88		
	m	0,80	1,22	1,16	2,10	1,36	3,03	9,66		
<i>Tricoma ges.</i>		1,69	4,53	8,00	8,06	8,02	10,21	40,51		
Desmoscolecidae ges.			4,15	8,81	14,16	12,83	11,41	15,02	66,38	
Diplopeltidae	<i>Araeolaimus</i>	f			0,02				0,02	
		j					0,01	0,00	0,02	
	<i>Araeolaimus ges.</i>				0,02		0,01	0,00	0,03	
	<i>Campylaimus</i>	f	0,78	0,33	0,27	0,67	0,31	0,63	2,98	
		j	0,35	0,37	0,15	1,04	0,29	0,23	2,42	
		m	0,16	0,15	0,23	0,31	0,19	0,17	1,22	
	<i>Campylaimus ges.</i>		1,29	0,85	0,65	2,02	0,79	1,03	6,62	
	<i>Gen. indet</i>	f	0,02			0,05		0,06	0,12	
		j			0,03			0,02	0,05	
	m				0,02			0,02		
<i>Gen. indet ges.</i>		0,02		0,03	0,06		0,08	0,19		

Tab. A IVa (Fortsetzung)

Biomasse µg (Trockengewicht)			Sedimentkerne						
Familie	Gattung	Geschlecht	HG2	HG3	HG4	HG5	HG6	HG7	Gesamt
Diplopeltidae	<i>Diplopeltula</i>	j	0,01						0,01
		m		0,02					0,02
	<i>Diplopeltula ges.</i>		0,01	0,02					0,03
	<i>Morlaixia</i>	f					0,04		0,04
		j					0,02	0,01	0,03
	<i>Morlaixia ges.</i>						0,06	0,01	0,06
	<i>Pararaeolaimus</i>	m	0,10	0,04	0,39	0,30		0,29	1,12
	<i>Pararaeolaimus ges.</i>		0,10	0,04	0,39	0,30		0,29	1,12
Diplopeltidae ges.			1,42	0,91	1,08	2,38	0,86	1,41	8,05
Diplopeltoididae	<i>Gen. indet</i>	f	0,06	0,10				0,03	0,18
		j	0,09	0,01	0,58				0,68
		m						0,03	0,03
	<i>Gen. indet ges.</i>		0,14	0,11	0,58			0,06	0,89
	<i>Diplopeltoides</i>	f	0,01	0,01	0,20	0,13	0,06	0,15	0,57
		j	0,02	0,08	0,01	0,03	0,03		0,17
	m	0,02	0,03	0,04	0,18		0,03	0,30	
	<i>Diplopeltoides ges.</i>		0,05	0,12	0,26	0,34	0,10	0,18	1,04
Diplopeltoididae ges.			0,19	0,22	0,84	0,34	0,10	0,24	1,93
Enchelidiidae	<i>Bathyeurystomina</i>	j						0,33	0,33
		m		1,55					1,55
	<i>Bathyeurystomina ges.</i>			1,55				0,33	1,88
	<i>Eurystomina</i>	f				31,94			31,94
	<i>Eurystomina ges.</i>				31,94			31,94	
Enchelidiidae ges.				1,55		31,94		0,33	33,81
Enoplidae	<i>Enoplus</i>	j						4,00	4,00
	<i>Enoplus ges.</i>							4,00	4,00
Enoplidae ges.							4,00	4,00	
Ethmolaimidae	<i>Fillitonchus</i>	j		0,12					0,12
	<i>Fillitonchus ges.</i>			0,12					0,12
Ethmolaimidae ges.				0,12					0,12
Ironidae	<i>Dolicholaimus</i>	j			0,02			0,03	0,05
	<i>Dolicholaimus ges.</i>				0,02			0,03	0,05
	<i>Syringolaimus</i>	f		0,22	0,11	0,17	0,10		0,60
		j	0,29	0,40	0,14	0,69	0,28	0,07	1,87
		m	0,23		0,67	0,08	0,11		1,09
	<i>Syringolaimus ges.</i>		0,52	0,62	0,92	0,94	0,49	0,07	3,56
Ironidae ges.			0,52	0,62	0,95	0,94	0,49	0,10	3,61
Leptolaimidae	<i>Alaimella</i>	f	0,06	0,04	0,19			0,09	0,38
		j	0,17		0,15	0,11		0,34	0,76
		m	0,40			0,22	0,25	0,30	1,18
	<i>Alaimella ges.</i>		0,63	0,04	0,34	0,33	0,25	0,73	2,32
	<i>Antomicron</i>	j	0,04						0,04
	<i>Antomicron ges.</i>		0,04						0,04
	<i>Camacolaimus</i>	f	0,06		0,83			0,10	0,99
		j	0,03	0,00	0,20	0,00	0,04	0,25	0,52
		m			0,10	0,04			0,13
	<i>Camacolaimus ges.</i>		0,08	0,00	1,12	0,04	0,04	0,35	1,64
	<i>Diodontolaimus</i>	f	0,09			0,03			0,12
		j				0,03			0,03
		m				0,03			0,03
	<i>Diodontolaimus ges.</i>		0,09			0,09			0,18
	<i>Leptolaimoides</i>	f	0,02	0,01		0,03		0,03	0,09
		j	0,01	0,01	0,01		0,01	0,01	0,05
	m	0,01				0,02		0,03	
<i>Leptolaimoides ges.</i>		0,04	0,02	0,01	0,03	0,02	0,04	0,17	
<i>Leptolaimus</i>	f	0,38	0,15	0,35	0,17	0,54	0,55	2,15	
	j	0,43	0,11	0,60	0,29	0,49	0,18	2,11	
	m	0,05		0,15	0,04	0,15	0,11	0,50	
<i>Leptolaimus ges.</i>		0,86	0,25	1,11	0,51	1,18	0,84	4,76	

Tab. A IVa (Fortsetzung)

Biomasse µg (Trockengewicht)			Sedimentkerne						
Familie	Gattung	Geschlecht	HG2	HG3	HG4	HG5	HG6	HG7	Gesamt
Leptolaimidae	<i>Procamacolaimus</i>	f						0,09	0,09
		j			0,09				0,09
	<i>Procamacolaimus ges.</i>				0,09			0,09	0,18
Leptolaimidae ges.			1,75	0,32	2,66	1,00	1,50	2,05	9,29
Leptosomatidae	<i>Gen. indet.</i>	f					0,14	1,10	1,24
		j		0,16			2,49	0,19	2,84
	<i>Gen. indet. ges.</i>			0,16			2,63	1,29	4,08
Leptosomatidae ges.				0,16			2,63	1,29	4,08
Linhomoeidae	<i>Disconema</i>	f						0,09	0,09
		j							
	<i>Disconema ges.</i>							0,09	0,09
	<i>Eleutherolaimus</i>	f		0,05	0,76	0,19		0,60	1,60
		j	0,26		0,26	0,12	0,10	0,13	0,88
		m			0,26	0,09			0,35
	<i>Eleutherolaimus ges.</i>		0,26	0,05	1,28	0,40	0,10	0,73	2,83
	<i>Eumorpholaimus</i>	f						0,28	0,28
		j	0,13	0,14				0,36	0,63
	<i>Eumorpholaimus ges.</i>		0,13	0,14				0,64	0,91
	<i>Gen. indet. I</i>	j						0,06	0,06
	<i>Gen. indet. I ges.</i>							0,06	0,06
	<i>Gen. indet. II</i>	f		0,04					0,04
		j		0,07		0,24			0,31
	<i>Gen. indet. II ges.</i>			0,10		0,24			0,35
	<i>Linhomoeus</i>	f		0,15					0,15
		m				0,07		0,06	0,13
	<i>Linhomoeus ges.</i>			0,15		0,07		0,06	0,28
	<i>Megadesmolaimus</i>	f	0,02			0,09		0,02	0,14
		j	0,01		0,05	0,03	0,02	0,11	0,21
m							0,12	0,12	
<i>Megadesmolaimus ges.</i>		0,03		0,05	0,12	0,02	0,25	0,46	
<i>Metalinhomoeus</i>	f	0,11	0,29	0,07		0,10	1,25	1,83	
	j	0,02	0,06	0,03	0,05	0,24	0,04	0,45	
	m	0,06	0,08	0,08	0,08	0,04	0,07	0,32	
<i>Metalinhomoeus ges.</i>		0,13	0,40	0,19	0,12	0,38	1,37	2,60	
Linhomoeidae ges.			0,55	0,85	1,52	0,96	0,59	3,12	7,59
Microlaimidae	<i>Microlaimus</i>	f	0,21	0,34	0,93	1,14	2,73	6,28	11,63
		j	0,23	0,05	0,26	0,43	1,34	1,58	3,90
		m	0,37	0,23	1,03	0,89	3,19	5,50	11,22
	<i>Microlaimus ges.</i>		0,81	0,62	2,22	2,46	7,27	13,37	26,75
Microlaimidae ges.			0,81	0,62	2,22	2,46	7,27	13,37	26,75
Monhysteridae	<i>Thalassomonhystera</i>	f	0,47	1,11	0,74	2,19	0,84	3,51	8,86
		j	0,77	0,44	1,49	0,74	1,00	2,16	6,60
		m	0,44	0,56	0,42	1,09	0,92	1,79	5,22
	<i>Thalassomonhystera ges.</i>		1,67	2,11	2,65	4,02	2,76	7,46	20,68
Monhysteridae ges.			1,67	2,11	2,65	4,02	2,76	7,46	20,68
Oncholaimidae	<i>Meyersia</i>	j	1,72		0,23	3,65			5,59
	<i>Meyersia ges.</i>		1,72		0,23	3,65			5,59
Oncholaimidae ges.			1,72		0,23	3,65			5,59
Oxystominidae	<i>Halalaimus</i>	f	0,38	0,30	2,94	1,70	1,32	1,00	7,65
		j	0,60	0,35	0,15	0,33	0,28	0,28	1,99
		m	0,55	0,16	0,38	0,19	0,23	0,65	2,16
	<i>Halalaimus ges.</i>		1,52	0,81	3,48	2,21	1,83	1,93	11,79
	<i>Litinium</i>	f	0,95	0,06	0,58				1,59
		j		0,13	0,01			0,19	0,33
		m		0,84	0,82			0,13	1,80
	<i>Litinium ges.</i>		0,95	1,03	1,41			0,33	3,71
	<i>Gen. indet. I</i>	f			0,06				0,06
		j		0,01	0,29	0,02			0,32
m					0,06			0,06	
<i>Gen. indet. I ges.</i>			0,01	0,35	0,09			0,45	

Tab. A IVa (Fortsetzung)

Biomasse µg (Trockengewicht)			Sedimentkerne							
Familie	Gattung	Geschlecht	HG2	HG3	HG4	HG5	HG6	HG7	Gesamt	
Oxystominidae	<i>Oxystomina</i>	f	0,40	1,85	0,30			0,08	2,63	
		j	0,10		0,22	0,14	0,07	1,14	1,67	
		m	1,44	1,59	1,85			2,06	6,94	
	<i>Oxystomina ges.</i>			1,95	3,44	2,36	0,14	0,07	3,29	11,24
	<i>Thalassoalaimus</i>	f				0,32			0,32	
		j					0,06		0,06	
	<i>Thalassoalaimus ges.</i>					0,32		0,06	0,38	
	<i>Wieseria</i>	f		0,04	0,12	0,05	0,06	0,03	0,31	
		j	0,11	0,05	0,01	0,03	0,01	0,09	0,31	
		m	0,01		0,01				0,02	
<i>Wieseria ges.</i>			0,12	0,09	0,15	0,09	0,07	0,12	0,64	
Oxystominidae ges.			4,54	5,38	7,74	2,85	1,97	5,73	28,21	
Phanodermatidae	<i>Micoletzkyia</i>	j						0,79	0,79	
	<i>Micoletzkyia ges.</i>							0,79	0,79	
Phanodermatidae ges.								0,79	0,79	
Selachnematidae	<i>Gammanema</i>	f			0,11				0,11	
	<i>Gammanema ges.</i>				0,11				0,11	
	<i>Halichoanolaimus</i>	f						0,60	0,60	
		j		0,35		1,25	0,16	0,14	1,90	
		m		2,08					2,08	
	<i>Halichoanolaimus ges.</i>			2,43		1,25	0,16	0,75	4,59	
	<i>Richtersia</i>	f				1,46			1,46	
<i>Richtersia ges.</i>					1,46			1,46		
Selachnematidae ges.			2,43	0,11	2,70	0,16	0,75	6,15		
Siphonolaimidae	<i>Siphonolaimus</i>	f			0,01				0,01	
		j	0,02	0,01					0,02	
	<i>Siphonolaimus ges.</i>			0,02	0,01	0,01			0,03	
Siphonolaimidae ges.			0,02	0,01	0,01			0,03		
Sphaerolaimidae	<i>Metasphaerolaimus</i>	f	0,13	0,10	0,50	0,01	0,05	0,39	1,20	
		j	0,02	0,09	0,04	0,09		0,50	0,74	
	<i>Metasphaerolaimus ges.</i>			0,15	0,20	0,54	0,11	0,05	0,89	1,94
	<i>Sphaerolaimus</i>	f	0,66		2,93	0,15	0,97		4,71	
		j	0,32	0,12	1,72	2,66	0,66	2,07	7,54	
		m			1,35	0,76	0,67		2,78	
	<i>Sphaerolaimus ges.</i>			0,98	0,12	6,00	3,57	2,30	2,07	15,03
	<i>Subsphaerolaimus</i>	f	0,37			0,68			1,05	
j					0,65		0,65			
<i>Subsphaerolaimus ges.</i>			0,37		0,68	0,65		1,69		
Sphaerolaimidae ges.			1,50	0,31	6,54	4,36	3,00	2,96	18,66	
Thoracostomopsidae	<i>Enoploides</i>	f			1,42				1,42	
		j					1,29		1,29	
	<i>Enoploides ges.</i>					1,42		1,29	2,71	
	<i>Enoplolaimus</i>	j		0,27			3,07		3,34	
	<i>Enoplolaimus ges.</i>			0,27			3,07		3,34	
	<i>Epacanthion</i>	j						3,37	3,37	
	<i>Epacanthion ges.</i>							3,37	3,37	
	<i>Paramesacanthion</i>	f		1,72	1,11				2,83	
		j			0,40				0,40	
		m	0,23						0,23	
<i>Paramesacanthion ges.</i>			0,23	1,72	1,51			3,46		
Thoracostomopsidae ges.			0,23	1,99	2,93		4,36	3,37	12,88	
Trefusiidae	<i>Trefusia</i>	m			1,07				1,07	
	<i>Trefusia ges.</i>				1,07				1,07	
Trefusiidae ges.					1,07			1,07		
Tubolaimoididae	<i>Chitwoodia</i>	j		0,03					0,03	
	<i>Chitwoodia ges.</i>			0,03					0,03	
Tubolaimoididae ges.				0,03				0,03		

Tab. A IVa (Fortsetzung)

Biomasse μg (Trockengewicht)			Sedimentkerne							
Familie	Gattung	Geschlecht	HG2	HG3	HG4	HG5	HG6	HG7	Gesamt	
Xyalidae	<i>Amphimonhystera</i>	f	0,10	0,08	0,16	0,60	0,16	0,03	1,13	
		j	0,11	0,05	0,06	0,01		0,02	0,26	
		m	0,12	0,10	0,18	0,02	0,47	0,03	0,92	
	<i>Amphimonhystera ges.</i>			0,33	0,24	0,40	0,63	0,63	0,08	2,30
	<i>Amphimonhystrella</i>	f		0,83						0,83
<i>Amphimonhystrella ges.</i>			0,83						0,83	
	<i>Daptonema</i>	f	0,09	1,46	0,31	0,19		1,17	3,23	
		j	0,63	0,15	0,01	0,03	0,33	0,27	1,43	
		m	0,27			0,06	0,07	0,05	0,46	
	<i>Daptonema ges.</i>			0,99	1,62	0,33	0,28	0,40	1,49	5,11
	<i>Gnomoxyala</i>	f	0,06	0,05	0,06	0,02	0,04	0,12	0,36	
		j	0,08	0,04	0,05	0,02	0,02	0,02	0,23	
		m	0,12	0,06	0,02		0,02	0,11	0,33	
	<i>Gnomoxyala ges.</i>			0,26	0,15	0,13	0,04	0,08	0,26	0,92
	<i>Linhystera</i>	f	0,03	0,34	0,17	0,07	0,09	0,04	0,72	
		j	0,06	0,01	0,07	0,25			0,39	
		m	0,02	0,05		0,08		1,73	1,88	
	<i>Linhystera ges.</i>			0,11	0,39	0,24	0,40	0,09	1,77	2,99
	<i>Paramonhystera</i>	f	0,07		0,03	0,13	0,05		0,27	
		j	0,06			0,01	0,01		0,08	
		m	0,06	0,02	0,06		0,05		0,19	
	<i>Paramonhystera ges.</i>			0,19	0,02	0,09	0,13	0,12	0,55	
	<i>Rhynchonema</i>	f	0,25	0,25	0,21	0,47	0,12	0,10	1,39	
		j	0,10	0,10	0,11	0,16	0,17	0,08	0,72	
		m	0,01	0,19	0,14	0,41	0,06	0,18	0,98	
	<i>Rhynchonema ges.</i>			0,35	0,53	0,45	1,04	0,36	3,09	
<i>Theristus</i>	f	0,09	0,14	0,38	0,16	0,12	0,69	1,58		
	j	0,56	0,10	0,47	0,06	0,14	0,31	1,64		
	m	0,04	0,04	0,35	0,16	0,12	0,31	1,03		
<i>Theristus ges.</i>			0,70	0,28	1,19	0,39	0,38	1,31	4,25	
<i>Xyalidae ges.</i>			2,93	4,06	2,83	2,91	2,04	5,27	20,05	
Gesamt			45,88	61,00	66,64	99,79	73,36	103,17	449,83	

Tab. A IVb: Korrelation der Biomasse der selektiven und nicht-selektiven Partikel- und Aufwuchsfresser mit der Biomasse der Pradatoren und Omnivoren.

insgesamt		IIB	
	IA	0,4645 (P = 0,022)	
	IB	0,0963 (p = 0,654)	
	IIA	0,3425 (p = 0,101)	
Biomasse ges. (ohne IIB)		0,4243 (p = 0,039)	
Kontrollkerne		Schwammkerne	
	IIB		IIB
	IA	0,0863 (p = 0,790)	IA 0,8103 (p = 0,001)
	IB	0,4595 (p = 0,133)	IB -0,2003 (p = 0,532)
	IIA	0,0115 (p = 0,972)	IIA 0,7393 (p = 0,006)
Biomasse ges. (ohne IIB)		0,1933 (p = 0,547)	Biomasse ges. (ohne IIB) 0,7375 (p = 0,006)

Anhang

Tab. A V: Werte für Chlorophyll A, Phaeopigmente und CPE in den Kontroll- und Schwammkernen (pro Sedimenthorizont und gesamte beprobte Sedimenttiefe).

Schwammkerne

CPE-SI	Sedimenttiefe	Chlorophyll A	Phaeopigment	CPE
	0-1 cm	0,39	18,69	19,08
	1-2 cm	0,11	10,80	10,91
	2-3 cm	0,06	7,72	7,77
	3-4 cm	0,05	5,32	5,37
	4-5 cm	0,04	5,29	5,32
Summe	0-5 cm	0,64	47,81	48,46

CPE-SII	Sedimenttiefe	Chlorophyll A	Phaeopigment	CPE
	0-1 cm	0,28	15,79	16,07
	1-2 cm	0,06	9,30	9,37
	2-3 cm	0,05	7,27	7,32
	3-4 cm	0,05	6,48	6,53
	4-5 cm	0,05	6,08	6,13
Summe	0-5 cm	0,49	44,93	45,41

CPE-SIII	Sedimenttiefe	Chlorophyll A	Phaeopigment	CPE
	0-1 cm	0,18	14,89	15,07
	1-2 cm	0,07	10,24	10,31
	2-3 cm	0,03	7,54	7,57
	3-4 cm	0,05	6,29	6,34
	4-5 cm	0,05	5,41	5,46
Summe	0-5 cm	0,38	44,37	44,75

CPE-SIV	Sedimenttiefe	Chlorophyll A	Phaeopigment	CPE
	0-1 cm	0,16	12,92	13,08
	1-2 cm	0,07	8,39	8,46
	2-3 cm	0,07	6,84	6,90
	3-4 cm	0,05	6,38	6,43
	4-5 cm	0,05	5,36	5,41
Summe	0-5 cm	0,40	39,89	40,28

Kontrollkerne

CPE-KI	Sedimenttiefe	Chlorophyll A	Phaeopigment	CPE
	0-1 cm	0,24	19,86	20,10
	1-2 cm	0,08	12,91	13,00
	2-3 cm	0,06	8,58	8,64
	3-4 cm	0,05	7,70	7,75
	4-5 cm	0,05	7,03	7,08
Summe	0-5 cm	0,48	56,08	56,56

CPE-KII	Sedimenttiefe	Chlorophyll A	Phaeopigment	CPE
	0-1 cm	0,26	16,90	17,16
	1-2 cm	0,08	11,87	11,95
	2-3 cm	0,07	9,86	9,93
	3-4 cm	0,08	8,15	8,23
	4-5 cm	0,08	6,88	6,96
Summe	0-5 cm	0,57	53,66	54,23

CPE-KIII	Sedimenttiefe	Chlorophyll A	Phaeopigment	CPE
	0-1 cm	0,21	18,53	18,74
	1-2 cm	0,10	13,32	13,42
	2-3 cm	0,08	9,94	10,02
	3-4 cm	0,06	7,58	7,64
	4-5 cm	0,07	7,70	7,77
Summe	0-5 cm	0,51	57,08	57,59

CPE-KIV	Sedimenttiefe	Chlorophyll A	Phaeopigment	CPE
	0-1 cm	0,16	15,02	15,18
	1-2 cm	0,05	7,08	7,14
	2-3 cm	0,05	5,71	5,75
	3-4 cm	0,04	4,82	4,86
	4-5 cm	0,04	4,23	4,27
Summe	0-5 cm	0,34	36,86	37,20

Tab. A VI: Gewichtsanteile (g) der Sedimentfraktionen in den Punktproben der Kontroll- und Schwammkerne für die einzelnen Sedimentzentimeter.

Schwammkerne					Kontrollkerne				
HG2					HG3				
Sedimenttiefe	Silt (g)	Sand (g)	Sand/Silt	Sedimenttiefe	Silt (g)	Sand (g)	Sand/Silt	in Gew. %	
								Sand	11,92
								Silt	50,48
								Ton	37,6
0-1 cm	0,3889	0,4817	1,2	0-1 cm	0,2436	0,1524	0,6		
1-2 cm	0,4133	0,2080	0,5	1-2 cm	0,3750	0,2188	0,6		
• 2-3 cm	0,5079	0,2056	0,4	◦ 2-3 cm	0,5142	0,2240	0,4		
3-4 cm	0,5166	0,2261	0,4	3-4 cm	0,4508	0,2936	0,7		
4-5 cm	0,5682	0,1771	0,3	4-5 cm	0,5855	0,3199	0,5		
				◁ 0-1 cm	0,1638	0,0627	0,4		
				1-2 cm	0,1086	0,0526	0,5		
				2-3 cm	0,1619	0,0555	0,3		
				3-4 cm	0,1517	0,0755	0,5		
				4-5 cm	0,1904	0,0557	0,3		
				▽ 0-1 cm	0,1054	0,0499	0,5		
				1-2 cm	0,1318	0,0439	0,3		
▼ 2-3 cm	0,1713	0,0615	0,4	2-3 cm	0,1659	0,0648	0,4		
3-4 cm	0,1364	0,0604	0,4	3-4 cm	1,2751	0,0588	0,0		
4-5 cm	0,1673	0,0565	0,3	4-5 cm	0,3325	0,1152	0,3		
				▷ 0-1 cm	0,1357	0,0427	0,3		
				1-2 cm	0,2035	0,1097	0,5		
► 2-3 cm	0,1329	0,0761	0,6	2-3 cm	0,1910	0,0827	0,4		
3-4 cm	0,1998	0,0495	0,2	3-4 cm	0,1939	0,0867	0,4		
4-5 cm	0,1776	0,0383	0,2	4-5 cm	0,2904	0,0941	0,3		
				△ 0-1 cm	0,1207	0,0545	0,5		
				1-2 cm	0,1981	0,0367	0,2		
▲ 2-3 cm	0,1496	0,0642	0,4	2-3 cm	0,0780	0,0581	0,7		
3-4 cm	0,1491	0,0568	0,4	3-4 cm	0,1487	0,0651	0,4		
4-5 cm	0,1770	0,0402	0,2	4-5 cm	0,2144	0,0682	0,3		

Tab. A VI (Fortsetzung)

Schwammkerne				Kontrollkerne					
	Sedimenttiefe	Silt (g)	Sand (g)	Sand/Silt		Sedimenttiefe	Silt (g)	Sand (g)	Sand/Silt
HG4					HG5				
	0-1 cm	0,5027	0,5293	1,1		0-1 cm	0,3254	0,3234	1,0
	1-2 cm	0,5057	0,5510	1,1		1-2 cm	0,3940	0,1769	0,4
•	2-3 cm	0,5651	0,2489	0,4	◦	2-3 cm	0,4768	0,3307	0,7
	3-4 cm	0,5500	0,1736	0,3		3-4 cm	0,3326	0,2401	0,7
	4-5 cm	0,6885	0,1528	0,2		4-5 cm	0,6502	0,2277	0,4
						0-1 cm	0,1472	0,0820	0,6
					◁	1-2 cm	0,1589	0,0635	0,4
						2-3 cm	0,2367	0,0878	0,4
						3-4 cm	0,2324	0,0550	0,2
						4-5 cm	0,1962	0,0581	0,3
	0-1 cm	0,1680	0,0520	0,3		0-1 cm	0,1849	0,1276	0,7
	1-2 cm	0,0858	0,0713	0,8		1-2 cm	0,1632	0,1607	1,0
▼	2-3 cm	0,1614	0,0558	0,3	▽	2-3 cm	0,2050	0,0925	0,5
	3-4 cm	0,2121	0,0831	0,4		3-4 cm	0,2171	0,0789	0,4
	4-5 cm	0,2658	0,0826	0,3		4-5 cm	0,3242	0,0654	0,2
	0-1 cm	0,1841	0,1080	0,6		0-1 cm	0,1047	0,0861	0,8
	1-2 cm	0,1760	0,0968	0,6		1-2 cm	0,1652	0,0676	0,4
▶	2-3 cm	0,1963	0,0882	0,4	▷	2-3 cm	0,1626	0,0808	0,5
	3-4 cm	0,1748	0,0718	0,4		3-4 cm	0,1921	0,0998	0,5
	4-5 cm	0,2425	0,0860	0,4		4-5 cm	0,2558	0,0944	0,4
	0-1 cm	0,1308	0,0644	0,5		0-1 cm	0,1448	0,1262	0,9
	1-2 cm	0,1988	0,0884	0,4		1-2 cm	0,3120	0,1063	0,3
▲	2-3 cm	0,2054	0,0634	0,3	△	2-3 cm	85,7500	0,1558	0,0
	3-4 cm	0,2303	0,0528	0,2		3-4 cm	0,2508	0,2161	0,9
	4-5 cm	0,1908	0,0505	0,3		4-5 cm	0,2796	0,1363	0,5

Tab. A VI (Fortsetzung)

Schwammkerne				Kontrollkerne					
	Sedimenttiefe	Silt (g)	Sand (g)	Sand/Silt		Sedimenttiefe	Silt (g)	Sand (g)	Sand/Silt
HG6					HG7				
	0-1 cm	0,1700	0,2795	1,6		0-1 cm	0,3172	0,2201	0,7
	1-2 cm	0,2096	0,3204	1,5		1-2 cm	0,2482	0,2444	1,0
•	2-3 cm	0,1081	0,3334	3,1	◦	2-3 cm	0,2718	0,2180	0,8
	3-4 cm	0,1513	0,4614	3,0		3-4 cm	0,0822	0,0978	1,2
	4-5 cm	0,1845	0,4579	2,5		4-5 cm	0,2840	0,3547	1,2
	0-1 cm	0,0844	0,0705	0,8		0-1 cm	0,0897	0,0993	1,1
	1-2 cm	0,1061	0,0864	0,8		1-2 cm	0,0575	0,1025	1,8
◀	2-3 cm	0,1092	0,1563	1,4	◁	2-3 cm	0,1092	0,1041	1,0
	3-4 cm	0,0791	0,0944	1,2		3-4 cm	0,0858	0,1136	1,3
	4-5 cm	0,0698	0,1434	2,1		4-5 cm	0,0887	0,1324	1,5
						0-1 cm	0,0653	0,0777	1,2
						1-2 cm	0,3399	0,0986	0,3
					▽	2-3 cm	0,1075	0,0929	0,9
						3-4 cm	0,0754	0,1996	2,6
						4-5 cm	0,0824	0,1314	1,6
	0-1 cm	0,1465	0,1102	0,8		0-1 cm	0,1173	0,1896	1,6
	1-2 cm	0,0826	0,0777	0,9		1-2 cm	0,1350	0,0884	0,7
▶	2-3 cm	0,0736	0,0845	1,1	▷	2-3 cm	0,1129	0,1707	1,5
	3-4 cm	0,0859	0,1227	1,4		3-4 cm	0,0837	0,0935	1,1
	4-5 cm	0,0508	0,1079	2,1		4-5 cm	0,0624	0,1308	2,1
	0-1 cm	0,0859	0,0900	1,0		0-1 cm	0,0808	0,0588	0,7
	1-2 cm	0,0594	0,1003	1,7		1-2 cm	0,0923	0,1032	1,1
▲	2-3 cm	0,0870	0,1147	1,3	△	2-3 cm	0,0831	0,0913	1,1
	3-4 cm	0,0381	0,0954	2,5		3-4 cm	0,1087	0,1216	1,1
	4-5 cm	0,0898	0,1246	1,4		4-5 cm	0,0941	0,1134	1,2

Danksagung

An dieser Stelle ein Dank an alle, die am Entstehungsprozess dieser Arbeit beteiligt waren und von denen vermutlich viele ziemlich froh sind, daß es nun ein Ende hat.

Herrn Prof. Dr. Wolf Arntz VIELEN DANK für die Betreuung dieser Arbeit. Danke für die konstruktive Kritik, auch per email aus Chile.

Ein ganz besonderer Dank an Dr. Thomas Soltwedel, der vermutlich der einzige Mensch ist, der diese Arbeit nicht nur einmal gelesen hat, sondern auch sämtliche Versionen in allen Stadien des Entstehungsprozesses kennt. Danke, daß du dafür gesorgt hast, nicht „nachzulassen“, und daß du immer geglaubt hast, „alles werde gut“.

Ein спасибо geht an Dr. Vadim Mokievsky. Alles, was ich über die Bestimmung von Nematoden weiß, habe ich von Vadim gelernt. Vielen Dank auch für die ausgesprochen fürsorgliche Betreuung während meines Aufenthaltes in Moskau.

Dank an Herrn Dr. habil. Franz Riemann für seine freundliche Bereitschaft, mir Einblick in seine beeindruckende Nematoden- und Literatur-Sammlung zu gewähren.

Dr. Friederike Hoffmann Vielen Dank für die Bestimmung der biogenen Strukturen *Radiella sol* und *Tentorium semisuberites*.

Vielen Dank auch an Prof. Dr. Ole Tendal für die netten und informativen Antwort-emails auf meine Anfragen zu Tiefsee-Schwämmen aus dem Arktischen Ozean.

Für die geduldige und ausführliche Beratung bei statistischen Problemen sei Herrn Werner Wosniok herzlich gedankt.

Besonderer Dank gilt meiner Arbeitsgruppe. Die außergewöhnliche Atmosphäre in der „Tiefsee“ hat dazu beigetragen, die (laaaange) Zeit der Doktorarbeit zu einem ganz speziellen Erlebnis werden zu lassen.

Danke an Michael, Thomas, Eberhard, Jens, Katrin, Corinna, Karen, Katrin, Nadia, Christoph, Melanie, Uli, Burkhard, Jan, Anja, Ingo, Fabiane, Gustavo, Sarah, Janett, Friederike, Mareike und Sandra.

Besonders erwähnen möchte ich Dr. Jens Matthießen und Dr. Eberhard Sauter. Jens sei Dank für die Korngrößen-Analysen und Eberhard für die Sauerstoffprofile und seine Geduld, mir die Datenanalyse zu erklären.

Jan Wegner hat durch seine computertechnische Hilfe bei der Erstellung der Bilddatendank nicht unwesentlich dazu beigetragen, die Bestimmung der Nematoden in einem halbwegs erträglichen Zeitrahmen zu schaffen

Thomas freut sich hoffentlich, daß er es nach dem 21. Mal doch noch an diese Stelle geschafft hat!!!

Besonders unter den Hochs und Tiefs in dieser Zeit mussten meine Büro-Kolleginnen leiden und sie haben das mehr oder weniger klaglos getan. Danke an Nadia, Katrin und Corinna.

Corinna durfte außerdem auch noch die letzten Stunden vor dem Ausdrucken mit mir verbringen und hat auch das ertragen. Danke für deine Hilfe.

Katrin hat es am längsten mit mir ausgehalten. Danke für alles. Schade, daß dein Büro jetzt so weit im Süden ist.

Sarah Brückner, Friederike Wolfahrt, Janett Feickert und Mareike Volkenandt haben unzählige Nematoden eingedeckelt und mindestens genauso viele Seiten kopiert. Danke.

Dank auch an Fabiane Gallucci und Gustavo Fonseca, mit Euch kamen Leute in die Arbeitsgruppe, denen eine gewisse Begeisterung für Nematoden eigen ist, die sonst eher selten anzutreffen ist. Besonders Gustavo sei Dank für seine Hilfe, Diskussionsbereitschaft und seine Zeichnungen.

Aber die Hilfe war auch Arbeitsgruppen-übergreifend.

Michael Potthoff hat meine „spannenden“ Nematoden-Texte gelesen, obwohl er sich durch lange Bandwurmsätze kämpfen musste.

Ute Jacob hat auch noch nach dem 84. Anruf den Hörer abgenommen und alle meine Fragen beantwortet. Viele wertvolle Tips kamen von Ute.

Jennifer Dannheim sei Dank für die Hilfe beim „Endcheck“. Danke Jenny.

Jeannette Fabis und Dr. Jan Kranczoch haben die Nematoden und Schwämme gezeichnet. Jeannette und Jan, **VIELEN DANK** für eure schönen Zeichnungen!

Dr. Covadonga Orejas hat „die breite Variation in der Ausformung des Schwanzes bei Nematoden“ zeichnerisch dargestellt. **DANKE**, Cova.

Almuth Börden sei Dank für die Korrekturen der englischen Zusammenfassung. Liebe Alu, Danke für Alles!

Tilman Alpermann und Sabine Koch haben dafür gesorgt, daß ich genügend zu essen bekam (und ich befürchte, das haben sie sehr gut gemacht) und die Kaltgetränk-Vorräte niemals ausgingen. Ihr wisst jetzt sicher mehr über Nematoden, als euch lieb ist. Danke, daß ihr immer da wart.

Ohne die Unterstützung meiner Familie und ihr unbedingtes Vertrauen wäre auch diese Arbeit nicht möglich gewesen.

Danke an Jochen, Jan und Phillip und besonders an meine Eltern dafür, daß ihr immer da seid und ich immer auf euch zählen kann. Mutter sei außerdem für das Korrekturlesen und die Hilfe beim Anhang gedankt.

Und Alex, **DANKE**.

Ende.