

Berichte
aus dem
Institut für Meereskunde
an der
Christian-Albrechts-Universität Kiel
Nr. 186

DER EINFLUSS PHYSIKALISCHER UND BIOLOGISCHER FAKTOREN AUF
STRUKTUR UND DYNAMIK DER SUBLITORALEN MACOMA-GEMEINSCHAFT
DER KIELER BUCHT

THE IMPACT OF PHYSICAL AND BIOLOGICAL FACTORS ON
STRUCTURE AND DYNAMICS OF THE SUBLITORAL MACOMA-COMMUNITY
IN KIEL BAY

IFM-BER-186

von

Thomas Brey

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von:
Institut für Meereskunde
Abt. Meeresbotanik
Düsternbrooker Weg 20
D-2300 Kiel, F.R.Germany

ISSN 0341-8561

**Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Universität Kiel, 1988.**

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit untersucht, welche physikalischen und biologischen Faktoren eine Makrozoobenthos-Gemeinschaft des Sandbodens in 12m Wassertiefe auf dem Gabelsfloch in der Kieler Bucht strukturieren und kontrollieren.

Die wichtigsten externen strukturierenden Faktoren sind (i) das große Nahrungsangebot von etwa $200 \text{ gCm}^{-2}\text{y}^{-1}$ (Phytoplankton, Mikrophytobenthos, Makrophytobenthos), (ii) der niedrige und schwankende Salzgehalt ($16 - 20\text{‰}$), und (iii) hydrodynamische Einflüsse: Etwa 300h/Jahr reicht die Geschwindigkeit der welleninduzierten Bodenströmungen theoretisch aus, um Erosion zu verursachen.

Zum Makrozoobenthos des Gabelsfloch gehören etwa 50 Arten, die Gesamtabundanz beträgt im Jahresmittel ca. 33000 Ind./m^2 (0.50mm-Sieb), die mittlere Biomasse wird auf 25 gAFTG/m^2 , die jährliche Produktion auf 26 gAFTG/m^2 geschätzt. Die Gemeinschaft wird von Detritus- und Sedimentfressern dominiert, die nach Abundanz oder Biomasse dominanten Arten sind Macoma balthica (Tellinaceae), Pygospio elegans (Spionidae) und Arenicola marina (Arenicolidae). Mehrere Feldexperimente zeigen, daß viele der in dieser Gemeinschaft vorkommenden Arten in der Lage sind, azoische Sedimentflächen innerhalb kurzer Zeit durch horizontale Immigration über dem Sediment zu besiedeln.

Macoma balthica nimmt mit ihrem Ingestionssiphon Material von der Sedimentoberfläche auf. Mit Hilfe der Regression von Ingestionsfläche zu Muschellänge wurde die Gesamt-Ingestionsfläche verschiedener Macoma-Populationen bestimmt. Die Gesamt-Ingestionsfläche ist um den Faktor 2,6 - 3,2 größer als die verfügbare Sedimentoberfläche. Mit einem Besiedelungsexperiment konnte gezeigt werden, daß adulte M. balthica die Rekrutierung von Muscheln negativ beeinflussen. Aufgrund dieser Ergebnisse wird vermutet, daß die von älteren Tieren dominierte Altersstruktur der Macoma-Population auf dem Gabelsfloch durch einen negativen Effekt auf die eigene Rekrutierung erzeugt wird.

Pygospio elegans ist ein Oberflächentaster. Die Aktionsfläche der Tentakeln der Population auf dem Gabelsfloch ist im Sommer um den Faktor 2 - 3,5 größer als die verfügbare Sedimentoberfläche. Bei einer Population an einer Vergleichsstation im Westerhever Watt beträgt dieser Faktor 5,3. Der Röhrenbau von P. elegans wurde auf individueller und auf Populationsebene untersucht. Der Anteil der Röhren am Sediment ist gering, er beträgt maximal 5% im obersten Zentimeter des Sediments. P. elegans trägt daher nicht direkt, sondern wahrscheinlich indirekt über die Veränderung der chemischen und mikrobiellen Verhältnisse zur Stabilisierung des Sediments bei. Ein deutlicher Effekt von P. elegans auf die Rekrutierung anderer Arten läßt sich nicht nachweisen.

Arenicola marina hat durch seine bioturbate Aktivität einen starken Einfluß auf das Sediment. Vergleichende Untersuchungen an vier Stationen zeigen, daß die Wirkung der Sedimentschichtung durch Arenicola auf andere Arten von den hydrodynamischen Bedingungen abhängt, die sowohl den Typ der Freßtrichter, als auch die kurzfristige Umsatzrate der Kothaufen bestimmen. Auf der Station Gabelsfloch ist die Abundanz vieler Makrobenthos-Arten im Bereich

der Freßtrichter und Kothaufen reduziert, keine der Arten wird jedoch völlig eliminiert. Dieser Effekt ist im Sommer deutlich stärker als im Winter. Die häufigen Standortwechsel von A. marina auf dem Gabelsfloch führen zu einem Mosaik von kleinen Flecken in unterschiedlichen Stadien der Rückkehr zu normalen Verhältnissen. Das nahezu völlige Fehlen von Suspensionsfressern wird auf die bioturbate Aktivität von A. marina zurückgeführt.

Die makrozoobenthische Gemeinschaft des Gabelsfloch ist im Hinblick auf trophische Beziehungen (Nahrungs-Netz) und interspezifische Wechselwirkungen (Interaktions-Netz) sehr einfach aufgebaut. Struktur und Dynamik der Lebensgemeinschaft werden im Sommer durch kleinräumige biologische Störungen (Arenicola marina) und im Winter durch großräumige physikalische Störungen (Hydrodynamik) kontrolliert und reguliert. Konkurrenz zwischen verschiedenen Arten scheint nur während der Rekrutierungsphase von Bedeutung zu sein. Der Einfluß von benthischen Räubern ist von vergleichsweise geringer Bedeutung.

Summary

Physical and biological factors are investigated, which are structuring and controlling the macrozoobenthos-community inhabiting sandy sediments in 12m water depth at the Gabelsfloch in Kiel Bay (Western Baltic).

The most important external factors are (i) the large input of food material of about $200 \text{ gCm}^{-2}\text{y}^{-1}$ (phytoplankton, microphytobenthos, macrophytobenthos-debris), (ii) the low and fluctuating salinity (16 - 20‰) and (iii) hydrodynamic effects. Theoretically wave induced current velocities at the sediment surface are sufficient to cause erosion during 300 h/year.

The macrobenthic community consists of about 50 species. The mean annual abundance amounts to $33,000 \text{ Ind./m}^2$ (0.50mm-sieve), mean annual biomass and annual production are estimated to 25 gAFDW/m^2 and $26 \text{ gAFDW/m}^2/\text{y}^{-1}$, respectively. Surface and subsurface deposit-feeders are dominating the community, Macoma balthica (Tellinaceae), Pygospio elegans (Spionidae), and Arenicola marina (Arenicolidae) are the most important species with respect to abundance or biomass. Field-experiments demonstrate the ability of many species to colonize azoic sediments by horizontal migration above the sediment surface.

Macoma balthica ingests deposits from the sediment surface with its ingestion-siphon. The theoretical total ingestion-area of several different populations of M. balthica was calculated from the regression of ingestion-area on shell-length. This total ingestion-area exceeds the available sediment-surface by a factor of 2.6 - 3.2. A colonization-experiment shows that adult specimens of M. balthica affect the recruitment of bivalves negatively. These results lead to the hypothesis that the age structure of those M. balthica-populations, which are dominated by older individuals, is the result of an intraspecific negative adult-juvenile interaction.

Pygospio elegans is feeding with its tentacles at the sediment-surface. The area, which can theoretically be controlled by the

Pygospio population at Gabelsflach exceeds the available sediment-surface by a factor of 2 - 3.5 during summer. At an intertidal station in the German Waddensea (Westerhever) this factor amounts to 5.3. The tube-building of P. elegans was investigated at the individual and at the population level. With respect to the ambient sediment, the contribution of Pygospio-tubes is low in general; the sediment incorporated in tubes does not exceed 5% of the sediment in the uppermost centimeter. Therefore, the sediment stabilizing effect of P. elegans is not due to direct physical stabilization by the tubes, but may be due to changes in chemical and microbial parameters. There was no distinct effect of P. elegans on the recruitment of other species.

Arenicola marina affects the sediment very strongly due to its bioturbating activity. The comparison of Arenicola bioturbation and its effects on the macrozoobenthos at four different stations shows that these effects depend on the hydrodynamic regime, which controls the geometry of the funnel as well as the short-term turnover-rate of the cast. At the Gabelsflach station, funnels and casts reduce the abundance of other macrobenthic species, but no species is eliminated completely. During summer, this effect is more distinct than during winter. The frequent change of position of A. marina at Gabelsflach leads to a mosaic of small patches, which are in different stages of recovery until they reach ambient conditions. The bioturbating activity of A. marina is supposed to be responsible for the nearly complete lack of suspension-feeders in this community.

With respect to trophic relations (the food-web) and interspecific interactions (the interaction-web) the macrozoobenthic community at Gabelsflach is rather simply structured. The structure and the dynamics of this community are controlled by small-scale biological disturbances during summer (Arenicola marina) and by large-scale physical disturbances during winter (hydrodynamic conditions). Interspecific competition seems to be important only during phases of intense recruitment, whereas the influence of benthic predators seems to play a minor role.

Danksagung

Herrn Prof. S. Gerlach danke ich für seine Unterstützung und sein Vertrauen in meine Arbeit und für die kritische Durchsicht dessen, was schließlich herausgekommen ist.

Herr Dr. H. Rumohr hat mich in jeder Hinsicht nach Kräften unterstützt, seine Kenntnisse und Erfahrungen waren für mich von großem Wert. Ihm und auch den anderen Mitgliedern seiner Arbeitsgruppe, besonders Frau Renate Wrage, danke ich für all die kleinen und großen Hilfen und Gefälligkeiten, die die Reibungsverluste beim Fortschreiten des großen Werkes so wesentlich verminderten.

Frau Dr. D. Barthel habe ich für eine mehr als zweijährige problemlose Kooperation hinsichtlich Schiffszeit und Tauchereinsätzen zu danken.

Kapitän und Besatzung von FK Littorina haben durch professionelle Arbeit, Motivation und gute Atmosphäre an Bord zum Gelingen dieser Arbeit wesentlich beigetragen. Ihnen allen, den 1986 verstorbenen Steuermann W. Wirgenings eingeschlossen, gilt mein besonderer Dank.

Die wissenschaftliche Tauchgruppe Kiel war ein "sine qua non" meiner Arbeit, ihren Mitgliedern sei hier für ihre vielen Einsätze - besonders im Winter - herzlich gedankt.

Mein Dank gilt auch der Studienstiftung des Deutschen Volkes, die die zügige Durchführung dieser Arbeit durch ein Promotionsstipendium erst möglich gemacht hat.

Herr Dr. D. Denzer hat seinen Teil zu vielen entspannenden Stunden ernster und weniger ernster Fachsimpelei - Motto: geteiltes Leid ist halbes Leid - beigetragen. Auch Herr Dr. P. Jensen muß hier erwähnt werden, ihm danke ich zudem für die Durchsicht des Manuskripts.

Last but not least, Ulrike, die die Doppelbelastung der Frau im akademischen Leben - "Er" promoviert und "Sie" promoviert - lange genug ertragen mußte.

INHALTSVERZEICHNIS

1.	Einleitung	1
2.	Material und Methoden	4
2.1.	Die untersuchte benthische Fauna	4
2.2.	Untersuchungsstationen und -zeitraum	4
2.3.	Probennahme im Feld	8
2.3.1.	Geräte für die Probennahme	8
2.3.2.	Sieben und Konservieren	8
2.3.3.	Beschreibung der verschiedenen Probenahmen	9
2.3.3.1.	Linearer Probensatz (TRS1)	10
2.3.3.2.	Zweidimensionaler Probensatz (BOX1)	10
2.3.3.3.	Zählen von <u>Arenicola marina</u> - Kothaufen (ARM1)	10
2.3.3.4.	Proben im Bereich von <u>Arenicola marina</u> - Wohnbauten	10
2.3.3.5.	Der Röhrenbau von <u>Pygospio elegans</u>	11
2.4.	Feld - Experimente	12
2.4.1.	Sediment und Geräte	12
2.4.2.	Beschreibung der verschiedenen Feld-Experimente	13
2.4.2.1.	Kurzzeit-Experimente zur Besiedelung	13
2.4.2.2.	Langzeit-Experimente zur Besiedelung	14
2.4.2.3.	Experimente zur Besiedelung durch horizontalen Transport	14
2.5.	Labor - Experimente	15
2.5.1.	Sediment und Geräte	15
2.5.2.	Beschreibung der verschiedenen Labor-Experimente	15
2.5.2.1.	Experimente zu Wechselwirkungen Tier-Sediment	15
2.6.	Labortechniken	16
2.6.1.	Nahrungs-Analysen	16
2.6.2.	Sedimentanalysen	16
2.7.	Auswertung und statistische Analysen	17
2.7.1.	Analyse von Verteilungsmustern	17
2.7.1.1.	Eindimensionale Verteilungsmuster	18
2.7.1.2.	Zweidimensionale Verteilungsmuster	19
2.7.2.	Vergleichs- und Gemeinschafts-Parameter	24
2.7.3.	Statistische Tests	24
3.	Das Ökosystem Gabelsflach	26
3.1.	Die Lebensbedingungen der benthischen Fauna des Gabelsflachs	26
3.1.1.	Hydrographische und sedimentologische Bedingungen	26
3.1.2.	Das Nahrungsangebot für die benthische Fauna	32
3.1.3.	Externe strukturierende Faktoren der benthischen Gemeinschaft des Gabelsflachs	33

3.2.	Untersuchungen zur Struktur der benthischen Lebensgemeinschaft	34
3.2.1.	Zusammensetzung und Abundanz	34
3.2.2.	Die räumliche Verteilung der benthischen Fauna	34
3.2.3.	Die Zusammensetzung der Nahrung ausgewählter Arten	35
3.3.	Ergebnisse	35
3.3.1.	Zusammensetzung und Abundanz	35
3.3.2.	Die räumliche Verteilung der benthischen Fauna	37
3.3.2.1.	Vertikalverteilung einzelner Arten im Probensatz TRS1	37
3.3.2.2.	Horizontale Verteilungsmuster im Probensatz TRS1	37
3.3.2.3.	Horizontale Verteilungsmuster im Probensatz BOX1	41
3.3.2.4.	Verteilungsmuster adulter <u>Arenicola marina</u>	44
3.3.2.5.	Similarität und Diversität	45
3.3.3.	Die Zusammensetzung der Nahrung ausgewählter Arten	47
3.4.	Diskussion	49
3.4.1.	Zusammensetzung und Abundanz	49
3.4.2.	Biomasse und Produktion	50
3.4.3.	Die räumliche Verteilung der benthischen Fauna	51
3.4.3.1.	Vertikalverteilung	51
3.4.3.2.	Horizontale Verteilungsmuster	52
3.4.4.	Trophische Beziehungen und Gruppen	54
3.4.5.	Die Struktur der benthischen Gemeinschaft als Folge externer Faktoren	56
4.	Biologische Anpassungen und Interaktionen	58
4.1.	Einleitung	58
4.2.	Horizontale Besiedlungs-Mechanismen und deren Bedeutung	60
4.2.1.	Untersuchungen zur horizontalen Besiedelung	60
4.2.2.	Ergebnisse	61
4.2.3.	Diskussion	63
4.3.	<u>Macoma balthica</u>	66
4.3.1.	Untersuchungen zur Ökologie von <u>Macoma balthica</u>	67
4.3.1.1.	Wechselwirkungen <u>Macoma balthica</u> - Sediment	67
4.3.1.2.	Interaktionen von <u>Macoma balthica</u> mit anderen Arten	69
4.3.2.	Ergebnisse	71
4.3.2.1.	Wechselwirkungen <u>Macoma balthica</u> - Sediment	71
4.3.2.2.	Der Einfluß von <u>M. balthica</u> auf die Besiedelung durch Makrofauna	75
4.3.3.	Diskussion	77
4.3.3.1.	Ingestionsfläche und Partikelselektion bei <u>Macoma balthica</u>	77
4.3.3.2.	Interaktionen von <u>Macoma balthica</u> mit anderen Arten	79
4.3.3.3.	Intraspezifische Wechselwirkungen	83
4.3.3.3.1.	Konkurrenz um Ingestionsfläche bzw. Nahrung	83
4.3.3.3.2.	Negative Wirkung adulter Individuen auf die Rekrutierung der Art	84
4.3.3.3.4.	Der Stellenwert intraspezifischer Wechselwirkungen	91

4.4.	<u>Pygospio elegans</u>	93
4.4.1.	Untersuchungen zur Ökologie von <u>Pygospio elegans</u>	94
4.4.1.1.	Die Aktionsfläche der Tentakel von <u>Pygospio elegans</u>	94
4.4.1.2.	Laboruntersuchungen zum Röhrenbau von <u>Pygospio elegans</u>	95
4.4.1.3.	Untersuchungen zum Röhrenbau auf Populationsebene	95
4.4.1.4.	Interaktionen von <u>Pygospio elegans</u> mit anderen Arten	96
4.4.2.	Ergebnisse	97
4.4.2.1.	Die Aktionsfläche der Tentakel von <u>Pygospio elegans</u>	97
4.4.2.2.	Laboruntersuchungen zum Röhrenbau	98
4.4.2.3.	Der Röhrenbau auf Populationsebene	101
4.4.2.4.	Interaktionen von <u>Pygospio elegans</u> mit anderen Arten des Makrozoobenthos	103
4.4.3.	Diskussion	105
4.4.3.4.	Die Bedeutung von Röhrenbauern für die chemischen und physikalischen Verhältnisse im Sediment	105
4.4.3.2.	Der individuelle Röhrenbau von <u>Pygospio elegans</u>	109
4.4.3.3.	Der Röhrenbau von <u>Pygospio elegans</u> auf Populationsebene	109
4.4.3.4.	Die Aktionsfläche der Tentakeln von <u>Pygospio elegans</u>	111
4.4.3.5.	Interaktionen von <u>Pygospio elegans</u> mit anderen Arten	113
4.4.3.6.	Die Anpassung von <u>Pygospio elegans</u> an das Flachwasserbenthal	115
4.5.	<u>Arenicola marina</u>	123
4.5.1.	Untersuchungen zur Ökologie von <u>Arenicola marina</u>	125
4.5.1.1.	Wechselwirkungen <u>Arenicola marina</u> - Sediment	125
4.5.1.2.	Interaktionen von <u>Arenicola marina</u> mit anderen Arten	127
4.5.2.	Ergebnisse	128
4.5.2.1.	Wechselwirkungen <u>Arenicola marina</u> - Sediment	128
4.5.2.2.	Das Makrozoobenthos der vier Feldstationen	134
4.5.2.3.	Interaktionen von <u>Arenicola marina</u> mit anderen Arten	136
4.5.3.	Diskussion	149
4.5.3.1.	Sedimentumsatz und Standortwechsel von <u>A. marina</u>	149
4.5.3.2.	Interaktionen von <u>Arenicola marina</u> mit anderen Arten	152
4.5.3.2.1.	Direkte und indirekte Effekte	152
4.5.3.2.2.	Die Wirkung von Freßtrichtern und Kothaufen	154
4.5.3.2.3.	Der Einfluß von <u>Arenicola marina</u> auf röhrenbauende Arten des Makrozoobenthos	168
4.5.3.2.4.	Der Einfluß von <u>Arenicola marina</u> auf die Struktur der benthischen Lebensgemeinschaft des Gabelsflachs	169
4.5.3.2.5.	Vergleich der Effekte von <u>Arenicola marina</u> mit denen von Arten mit ähnlichem Einfluß auf das Sediment	171
5.	Strukturierende und kontrollierende Faktoren im Ökosystem Gabelsflach	176
5.1.	Trophische Beziehungen	176
5.2.	Interspezifische Interaktionen	179
5.3.	Regulation und Stabilität	184
Literatur		188
Anhang		205

1. Einleitung

Noch zum Ausgang des 19. Jahrhunderts lag der Schwerpunkt der biologischen Meeresforschung auf der Beschreibung einzelner Arten und ihrer Lebensgewohnheiten. Beispiele aus dem deutschsprachigen Raum sind Meyer & Möbius (1865, 1872), Meyer et al. (1873) und Marshall (1895), Rumohr (in press) gibt hierzu eine ausführliche Zusammenfassung. Die "Meeres-Biologie" war noch keine eigenständige Fachrichtung, sondern ein Teil der allgemeinen Zoologie und Botanik, jedoch wurde der Begriff Biozönose erstmals von Möbius (1877) im marinen Bereich verwendet.

Zu Beginn unseres Jahrhunderts fand die Idee faunistischer Assoziationen weite Anwendung in der Erforschung mariner benthischer Lebensräume. Petersen (1918) gliederte erstmals das Makrozoobenthos eines größeren Gebietes anhand quantitativer Daten in Gemeinschaften, die er durch wenige, subjektiv gewählte Leit-Arten charakterisierte. Das Konzept der benthischen Lebensgemeinschaften wurde in den folgenden Jahren stetig weiterentwickelt und verfeinert. Als herausragende Beispiele seien hier Remane (1940) und Thorson (1957) genannt. Das Hauptproblem des Gemeinschafts-Konzepts war die Frage, ob es sich bei einer Gemeinschaft um eine natürliche biologische Einheit oder um eine mehr zufällige Ansammlung von Arten handelt, die nur aufgrund ähnlicher Anforderungen an den Lebensraum am gleichen Ort zu finden sind.

In den fünfziger und sechziger Jahren erhielt die Erforschung mariner Lebensräume mehrere entscheidende Impulse aus der schon weiter entwickelten theoretischen und terrestrischen Ökologie. Auf der einen Seite stand die eigentlich recht naive Frage von Hutchinson (1959): "... why are there so many kinds of animals?", mit der wichtige Ansätze wie zum Beispiel das Konzept der ökologischen Nische oder die Frage nach dem Zusammenhang von Diversität und Stabilität auch in die marine Ökologie Eingang fanden. Auf der anderen Seite wuchs das Interesse an den Flüssen von Energie und den Kreisläufen von Materie durch die einzelnen Kompartimente eines "Ökosystems", wodurch auch in die Benthos-

Forschung neue Ansätze integriert wurden, z.B. populationsdynamische Methoden.

Aus diesen Anfängen hat sich in den letzten dreißig Jahren die Benthos-Ökologie als ein mehr oder weniger eigenständiger Zweig der biologischen Meeresforschung entwickelt (siehe z.B. Earll & Erwin 1983, Odum 1980, Parsons et al. 1984). Noch 1975 konnte zwar E. Mills behaupten, daß "... much of benthic ecology seems a rather shabby and intellectually suspect branch of biological oceanography ...", seitdem aber hat die Benthos-Ökologie spezifische theoretische Grundlagen und Arbeitsmethoden entwickelt. Das Objekt der Benthos-Ökologie sind Struktur und Dynamik benthischer Ökosysteme, das Ziel ist das Verständnis der Faktoren, die benthische Systeme kontrollieren und regulieren.

In der Kieler Bucht hat die Benthos-Ökologie eine durchaus eigenständige Tradition, deren Schwerpunkt die Untersuchung der Erst-Besiedelung azoischer Sedimente und die anschließende Sukzession benthischer Lebensgemeinschaften ist. Aus einer Fülle von Arbeiten, die auf Untersuchungen im Rahmen des Sonderforschungsbereichs SFB 95 "Wechselwirkung Meer-Meeressedimente" beruhen, seien hier nur einige wenige genannt: Arntz & Rumohr (1978, 1982), Brunswig et al. (1976), Richter & Sarnthein (1977), Rumohr & Arntz (1982), Rumohr (1978), Scheibel & Rumohr (1979).

Diese Arbeiten erbrachten in ihrer Gesamtheit wesentliche Erkenntnisse über Struktur und Dynamik der "Abra alba-Gemeinschaft" (Petersen 1918), d.i. die benthische Gemeinschaft, die in der Kieler Bucht schlickige und schlicksandige Sedimente unterhalb der sommerlichen Halokline (etwa 16 m Wassertiefe) bewohnt.

Die benthische Fauna oberhalb der Halokline, die nach Petersen (1918) der "Macoma balthica"-Gemeinschaft zugerechnet wird, wurde in den Arbeiten im Rahmen des SFB 95 nicht berücksichtigt. Eine großräumige Bestandsaufnahme - Artenspektrum, Abundanz, Biomasse, Produktion - dieser Gemeinschaft wurde im Bereich von 5 bis 15 m Wassertiefe erstmals von Brey (1984) durchgeführt. Hierbei zeigte sich, daß die benthische Makrofauna mittel- und feinsandiger

Sedimente in 10 bis 14 m Wassertiefe im Hinblick auf Artenzahl, Biomasse und Produktion ein wichtiger Bestandteil des Gesamtsystems Kieler Bucht ist.

Die sandigen Sedimente im Tiefenbereich 10 bis 14 m haben eine Ausdehnung von etwa 170 km², was etwa 6,6% der Fläche der Kieler Bucht entspricht (Babenerd & Gerlach 1987). Die jährliche Produktion des Makrozoobenthos dieser Fläche beträgt nach den Schätzungen von Brey (1984) etwa 5100 Tonnen aschefreies Trockengewicht. Im Hinblick auf die kommerziell wichtigen demersalen Fischarten - Dorsch, Flunder, Scholle - gewinnt diese Produktion besondere Bedeutung, vor allem vor dem Hintergrund periodisch auftretender Sauerstoffmangel-Situationen in den tieferen Teilen der Kieler Bucht (siehe Weigelt 1987).

Es erscheint mir daher sinnvoll und notwendig, diese produktive Makrozoobenthos-Gemeinschaft als Ökosystem neu zu betrachten. Von besonderem Interesse ist dabei die Frage, ob Struktur und Dynamik dieses Systems von exogenen Faktoren, z.B. von Hydrodynamik und Nahrungszufuhr, oder von endogenen Faktoren, z.B. von Konkurrenz und Räubern, kontrolliert werden.

2. Material und Methoden

In diesem Abschnitt werde ich einen Überblick über alle verwendeten Techniken, Geräte und experimentellen Aufbauten sowie über Auswertungstechniken und statistische Analysen geben.

Da in der vorliegenden Arbeit verschiedene Teilaspekte mit unterschiedlichen Methoden angegangen wurden, enthält dieses Kapitel nur grundsätzliche Beschreibungen der angewandten Techniken, während Detailinformationen zur Methode in die jeweiligen thematisch abgeschlossenen Abschnitte integriert sind. Damit wird die Übersichtlichkeit der gesamten Arbeit verbessert.

2.1. Die untersuchte benthische Fauna

Der Untersuchungsgegenstand dieser Arbeit ist das Makrozoobenthos. "Makro"-Zoobenthos ist üblicherweise definiert als der Anteil der benthischen Fauna, der von einem 1 mm Sieb (Dybern et al. 1976) oder einem 0,5 mm Sieb (Eleftheriou & Holme 1984) zurückgehalten wird.

Diese Definition ist rein methodisch und für die hier untersuchte Fragestellung etwas problematisch, da fast alle Makrobenthosarten zumindest zeitweise - als Juvenile - ein 1 mm oder 0,5 mm Sieb passieren können. Diese Stadien der Makrofauna werden auch als temporäre Meiofauna bezeichnet (McIntyre 1964).

Im Rahmen dieser Arbeit wird der Begriff Makrozoobenthos in einem gegenüber der traditionellen Definition erweiterten Sinn gebraucht, auch die temporäre Meiofauna wird zum Teil mit einbezogen. Der Schwerpunkt liegt auf den taxonomischen Gruppen Mollusca, Polychaeta und Crustacea, die mit den von mir benutzten 0,500 mm und 0,250 mm Sieben nahezu vollständig erfaßt werden (siehe z.B. Eleftheriou & Holme 1984, Tabelle 6.4.).

2.2. Untersuchungsstationen und -zeitraum

Mein zentrales Untersuchungsgebiet war das Gabelsfeld nördlich von Kiel Leuchtturm in der Kieler Bucht (siehe Abb.1).

Das Gabelsfloch ist - neben dem Stoller Grund - das einzige küstenferne Flach der Kieler Bucht, das weniger als 12 m Wassertiefe aufweist. Im Gegensatz zum Stoller Grund diente das Gabelsfloch bisher nicht zur großtechnischen Sandgewinnung durch Saugbagger.

Im Vergleich zu Flachwassergebieten an der Küste und zu küstennahen Flachs, wie z.B. dem Mittelgrund, ist das Gabelsfloch bei jeder Windlage den hydrodynamischen Effekten ungeschützt ausgesetzt. Als zentrale Untersuchungsstation wählte ich am Westhang des Gabelsfloch die Position Decca I 5.74, J 37.43 (54° 32,11N 10° 18,57E), 12 m Wassertiefe. Das Sediment besteht hier aus Fein-/Mittelsand (siehe Tab.1). Diese Station werde ich im folgenden Gabelsfloch nennen.

Auf dieser Station ließ ich 1986 ein quadratisches, 10 m x 10 m großes Areal für die Durchführung von Feldexperimenten mit Schwimmleinen markieren. Da die Taucher im Sommer bei sehr geringer Sichtweite Schwierigkeiten hatten, das Experimentalgebiet wiederzufinden, wurden im Frühjahr 1987 zusätzlich weitere Leinen und eine Unterwasserboje installiert. Die Boje bestand aus einem roten 25 Liter-Kanister an 3 m Leine, als Grundgewichte wurden zwei Trimmgewichte von 25 kg verwendet. Dieser experimentelle Aufbau ging im Sommer 1987 wahrscheinlich durch Grundnetz-Fischerei vollständig verloren.

In den Jahren 1987/88 untersuchte ich außerdem mehrere Vergleichsstationen:

- Station Boknis Eck (Abb.1)

Diese Station liegt an der Südost-Ecke des "Hausgarten"-Gebiets in 19m Wassertiefe. Während einer Video-Untersuchung dieses Gebietes wurde zufällig entdeckt, daß hier bis etwa 20m Tiefe Arenicola marina in teilweise dichten Beständen auftritt. Diese Station ist gegen die in der Kieler Bucht vorherrschenden Südwest-Winde gut geschützt, kann aber von dem Tiefenwasserstrom in der Boknis-Rinne erfaßt werden, da sie unterhalb der Sprungschicht liegt. Das Sediment besteht vorwiegend aus Feinsand mit 17% Schluff/Ton (Tab.1).

- Station Westerhever im Nordsee-Watt (Abb.1).

Die Station Westerhever liegt am Leuchtturm Westerhever bei St. Peter Ording. Im Sommer fällt das Watt an dieser Station pro Tidenzyklus für etwa sechs Stunden trocken, im Winter kann es vorkommen, daß das Wasser nicht vollständig abläuft. Das Sediment besteht aus Feinsand mit 13% Schluff/Ton (Tab.1).

- Station Tirpitz-Mole im Kieler Hafen (Abb.1).

Die Station Tirpitz-Mole ist ein Verlandungsgebiet im Kieler Hafen, wo ständig Sediment abgelagert wird. Die Wassertiefe beträgt je nach Windrichtung und -stärke zwischen Null und einem Meter, im Mittel liegt sie bei 0,5 m. Das Sediment besteht aus feinsandigem Material mit 16% Schluff/Ton-Anteil (Tab.1), vermischt mit Steinen, Schlacke, Glas, Holz und anderem allochthonen Bestandteilen. Das Wasser wird durch vorbeifahrende Schiffe und Wind nahezu ständig bewegt, so daß nach eigenen Beobachtungen ein Teil der obersten Sedimentlage sehr oft aufgewirbelt wird.

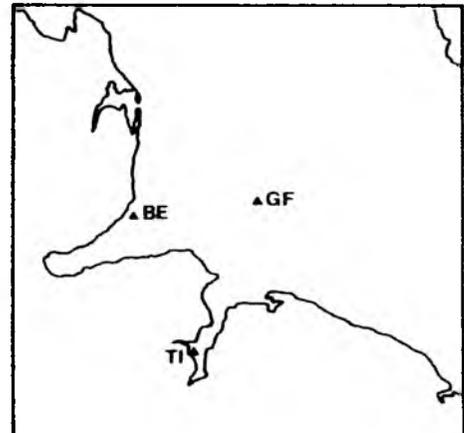
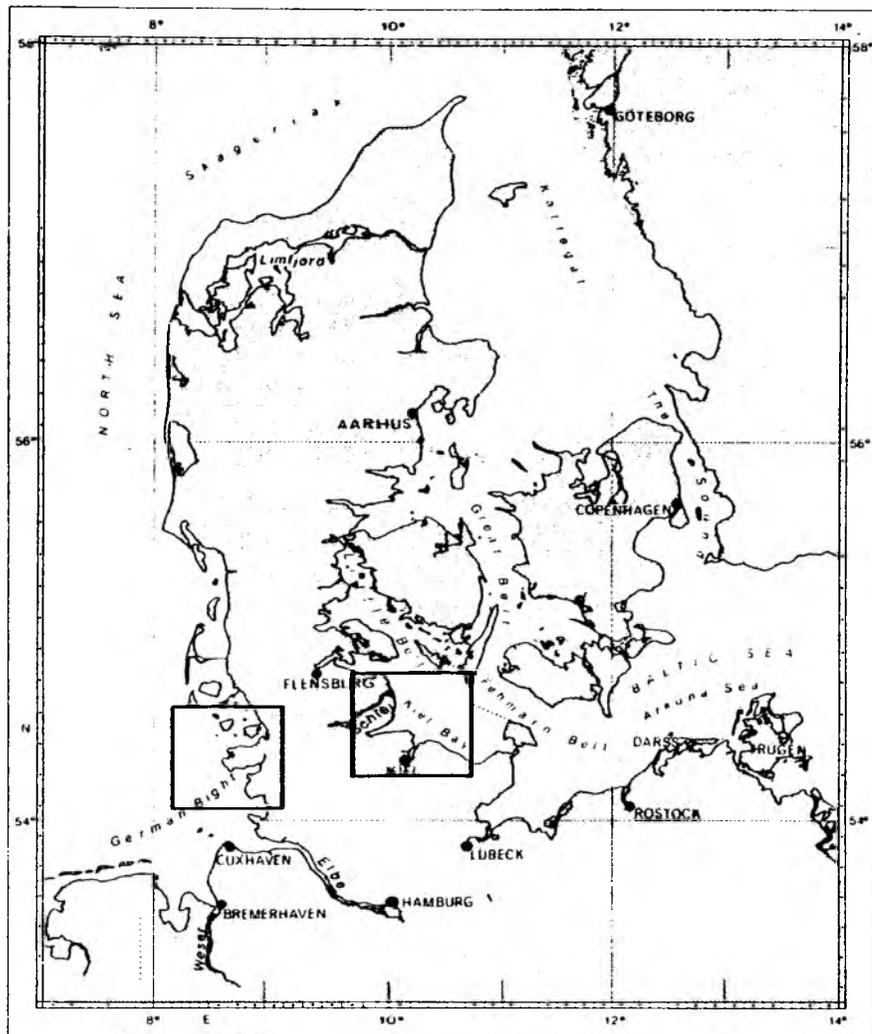
Tab.1 Wassertiefe und Sediment der Untersuchungsstationen.
Sediment-Parameter: Mittelwerte aller Sedimentproben.

	Gabelsflach	Boknis	Eck	Westerhever Watt	Tirpitz-Mole 0.5
Wassertiefe [m]	12	19			
Sediment					
Sand-Fraktion					
>500µm	7.9	1.3		0.2	2.2
>250µm	39.4	28.7		13.9	18.7
>125µm	49.4	53.5		73.0	63.0
<125µm	3.4	16.5		13.0	16.1
Schluff+Ton (<63µm)	0.6	3.7		3.2	1.8
Organ. Anteil %	0.3	1.8		1.1	0.7

Abb.1 Untersuchungsgebiet und -stationen.

WH: Station Westerhever Watt. BE: Station Boknis Eck 19m.

GF: Station Gabelsflach 12m. TI: Station Tirpitz-Mole 0,5m.



2.3. Probennahme im Feld

Auf der Station Gabelsflach nahm ich für verschiedene Zwecke Proben:

- Zur Gewinnung von Lebendmaterial
- Zur Gewinnung von Sediment
- Für eine allgemeine Bestandsaufnahme der Fauna
- Für die Analyse von Verteilungsmustern
- Zur Untersuchung des Röhrenbaus von Pygospio elegans
- Für die Untersuchung der Makrofauna im Bereich der Wohnbauten von Arenicola marina.

Auf den Stationen Tirpitz-Mole, Boknis Eck und Westerhever wurden Proben an den A. marina-Wohnbauten genommen, in Westerhever zusätzlich auch Proben zur Sedimentbindung durch P. elegans.

Auf den Stationen Gabelsflach und Boknis Eck wurden mehrfach Unterwasser-Videokameraanlagen eingesetzt.

2.3.1. Geräte für die Probennahme

- **VanVeen-Backengreifer:** Zur Gewinnung von Lebendmaterial setzte ich einen VanVeen-Greifer ein, der dem in Brey (1984) beschriebenen Modell entspricht: Gewicht 60 kg, Greiffläche 992 cm².
- **Kastengreifer:** Zur Gewinnung großflächiger Proben wurde ein Kastengreifer mit 30 x 30 cm, entsprechend 900 cm² Probenfläche benutzt. Dieser Greifer hat normal 100 kg Blei-Zusatzgewicht, im Jahr 1987 ließ ich zur Verbesserung der Eindringtiefe weitere 60 kg Blei anbringen.
- **Stechrohre:** Für verschiedene Zwecke wurden von Tauchern Proben mit Stechröhren genommen. Ich verwendete PVC-Stechrohre mit 20 cm Höhe und 5,9 cm Innendurchmesser, d.h. 27,3 cm² Fläche.

2.3.2. Sieben und Konservieren

Die Probensätze für die Analyse von Verteilungsmustern wurden erst gesiebt und dann konserviert, alle anderen Proben wurden generell ungesiebt konserviert.

Für die Trennung von Fauna und Sediment benutzte ich DIN-Siebe mit 20 cm Durchmesser und rechteckigen Maschen mit Maschenweiten von 0,50 mm und 0,25 mm. Die Extraktion der Fauna aus der 0,25mm-Fraktion wurde mit einer Sortiermaschine nach Pauly (1973) durchgeführt.

Für Sedimentanalysen wurde eine Siebkolonne von 0,500 bis 0,064mm benutzt.

Die Proben wurden in einer Lösung von 3% Kohrsolin + 0,4% Formaldehyd konserviert. Die Eignung von Kohrsolin, einem Flächen-Desinfektionsmittel, für die Konservierung von Makrobenthos ist in Brey (1986c) beschrieben. Der Zusatz von 0,4% Formaldehyd sollte den Konservierungsvorgang in ungesiebten Proben beschleunigen. Alle Proben wurden mit Bengal-Rosa angefärbt.

Im Labor wurden aussortierte Tiere in Alkohol (70%) überführt.

2.3.3. Beschreibung der verschiedenen Probenahmen

Für die genaue Erfassung der vorhandenen Makrofauna und für die Analyse ihrer kleinräumigen Verteilungsmuster habe ich im Sommer 1986 auf dem Gabelsfeld zwei umfangreiche Probenreihen genommen. Abundanz und Verteilung adulter Arenicola marina wurden durch Auszählen ihrer Kothaufen bestimmt.

Anhand von gezielten Stechrohr-Proben untersuchte ich an allen Untersuchungsstationen den Einfluß der Kothaufen und der Freßtrichter von A. marina auf andere Arten.

Weitere Proben dienten der Analyse von Struktur und Zusammensetzung der Röhren von Pygospio elegans, um eine qualitative und quantitative Abschätzung der Sedimentbindung durch diese Art zu bekommen.

2.3.3.1. Linearer Probenatz (TRS1)

Am 19.06.1986 wurden durch Taucher auf dem Gabelsfeld ein Probenatz mit Stechröhren genommen:

Anzahl Proben:	35
Fläche einer Probe:	27,3 cm ²

Gesamtfläche: 955,5 cm²

Eindringtiefe: ca. 10 cm

Anordnung der Proben: Bündig in gerader Linie.

Es handelt sich um einen Probenreihe (Transect) mit einer Gesamtlänge von 210 cm. Die Proben wurden durch 0,25mm Maschenweite gesiebt. Diesen Probensatz werde ich im folgenden kurz TRS1 nennen.

2.3.3.2. Zweidimensionaler Probensatz (BOX1)

Am 26.06.1986 wurde auf dem Gabelsflach ein Großkastengreifer (30 cm x 30 cm) genommen und in Unterproben aufgeteilt:

Anzahl Proben: 36

Fläche einer Probe: 25 cm²

Gesamtfläche: 900 cm²

Eindringtiefe: > 10 cm

Anordnung der Proben: Quadratisches Feld (6x6).

Die Proben wurden durch 0.50mm Maschenweite gesiebt. Diesen Probensatz werde ich im folgenden BOX1 nennen.

2.3.3.3. Zählen von Arenicola marina - Kothaufen (ARM1)

Da große Exemplare von A. marina tief im Sediment leben und auch vom Kastengreifer nicht erreicht werden, war eine Schätzung ihrer Abundanz über Proben nicht möglich. Daher ließ ich ihre Häufigkeit und Verteilung durch Zählung der Kothaufen schätzen.

Taucher zählten am 30.09.1986 die Kothaufen auf einer quadratischen Fläche von 2,25 m², die in 6 x 6 Quadrate von 625 cm² aufgeteilt war. Dieser Datensatz wird im folgenden ARM1 genannt.

2.3.3.4. Proben im Bereich von Arenicola marina - Wohnbauten

Um den Einfluß der Kothaufen von A. marina auf andere Arten zu untersuchen, wurden an Wohnbauten dieser Art Proben mit Stechrohren genommen. Pro Wohnbau wurde eine Serie von drei Proben genommen: 'Trichter', 'Kothaufen' und 'Kontrolle'.

'Trichter' bezeichnet die Position über der Freßtasche des Tieres, die oft nicht durch einen richtigen Trichter, sondern durch eine mehr oder weniger deutliche Mulde im Sediment gekennzeichnet ist. 'Kothaufen' bezeichnet die Probe, die direkt an der Stelle des Kothaufen genommen wurde, und die Probe 'Kontrolle' wurde an einer Stelle genommen, wo sich nach dem Augenschein weder ein Freßtrichter noch ein Kothaufen befand. Bei jeder Probennahme wurde ein Extra-Stechrohr für Sedimentanalysen genommen.

Auf den Stationen Gabelsflach und Boknis Eck setzte ich zur Probennahme Taucher ein. Auf der Station Tirpitz-Mole konnte ich die Proben bei einem Wasserstand von 0,5 m mit einer Wathose und in Westerhever bei Ebbe ohne Hilfsmittel nehmen.

Die Station Gabelsflach wurde ab September 1986 in - witterungsbedingt - unregelmäßigen Abständen bis zum Frühjahr 1988 insgesamt 13 mal beprobt. An der Station Westerhever wurden im Jahresverlauf 4 mal Proben genommen, die Station Tirpitz-Mole wurde zweimal, die Station Boknis Eck dreimal beprobt. Die entsprechenden Datensätze werden im folgenden mit ARM-GF, ARM-WH, ARM-TI und ARM-BE bezeichnet. Die Tabellen A8, A9, A10 und A11 im Anhang enthalten die Probennahmeterminen und die auf 100 cm² umgerechneten Abundanzwerte jeder Art.

2.3.3.5. Der Röhrenbau von Pygospio elegans

Durch Analyse von Unterproben aus Kastengreifern bzw. von Stechrohrproben von den Stationen Gabelsflach und Westerhever untersuchte ich, welcher Sedimentanteil - qualitativ und quantitativ - in den Röhren von P. elegans gebunden wird.

Jede Probe wurde vor Ort in Schichten von 1 cm Dicke geschnitten und unkonserviert in das Labor überführt. Dort wurden die Proben durch 0,25mm Maschenweite gesiebt und die Röhren und Tiere aussortiert. Die Röhren wurden getrocknet und gewogen, die Tiere wurden gezählt und in einem Fall auch gemessen.

Anhand weiterer Proben vom Gabelsflach (siehe Tab.A8) und von Westerhever (siehe Tab.A10) wurde ebenfalls die Gesamtmenge von

Röhren pro Fläche bestimmt, die Schichtung blieb jedoch unberücksichtigt.

2.4. Feld - Experimente

Mit verschiedenen Feldexperimenten untersuchte ich den Einfluß verschiedener Faktoren auf die Besiedelung von Sediment, das in Versuchsgefäßen für längere Zeit exponiert wurde.

2.4.1. Sediment und Geräte

Das Sediment, das ich für Feld- (und auch Labor-) Experimente benötigte, wurde auf den verschiedenen Ausfahrten zum Gabelsflach gewonnen. Mit dem VanVeen-Greifer genommene Proben wurden durch 1,0 mm Maschenweite gesiebt, das Sediment in einer Wanne aufgefangen. Im Labor ließ ich das Sediment in kleinen Portionen auf einem 0,5 mm Sieb trocknen, anschließend wurde es noch mehrere Monate trocken aufbewahrt. Neu hinzugekommenes Sediment wurde mit dem Lagerbestand vermischt, um eine einheitliche Korngrößenverteilung und einen konstanten Gehalt an organischem Material zu gewährleisten. (Siehe Ergebnisse.)

Diese Behandlung hat sicher bis auf Dauerstadien von Mikro- und Meiofaunaorganismen alle lebenden Tiere abgetötet. Im Folgenden werde ich das so behandelte Sediment vereinfachend als azoisches Sediment bezeichnen.

Das allgemeine Prinzip meiner Feldexperimente war, ein manipuliertes Substrat zu exponieren und die Reaktion der Fauna darauf - Besiedelung, Immigration, Emigration - zu untersuchen. Ich verwendete verschiedene Typen von Behältern für die Exposition von Substraten:

- 6x6-Kasten: Dies ist einen Kasten aus PVC, der ursprünglich für die Hälterung von Strandkrabben konstruiert worden war. Der Kasten hat eine quadratische Grundfläche (Kantenlänge 43,5 cm), die Höhe beträgt 8,0 cm. Die Bodenplatte ist mit zahlreichen Bohrungen (\varnothing 2,5 mm) versehen. Das Innere des Kastens ist durch Zwischenwände in 36 quadratische Felder unterteilt. Jedes Feld

hat eine Fläche von ca. 45 cm² und ist 7,0 cm tief. Auf den Boden jedes Feldes legte ich ein Stück Kunststoff-Gaze (0,40 mm Maschenweite), dann wurde steriles Sediment bis zur Oberkante eingefüllt.

- 83cm²-Rohr: PVC-Rohre mit einem Innendurchmesser von 10,3 cm und einer Höhe von 15,0 cm. Die untere Öffnung der Rohre wurde mit 0,40mm - Kunststoffgaze verschlossen. Diese Rohre wurden bis zu einer Höhe von 14,0 cm mit sterilem Sediment gefüllt. Die Sedimentoberfläche beträgt demnach 83,3 cm², das Sedimentvolumen 1166 cm³.

- 40cm²-Rohr: PVC-Rohre mit einem Innendurchmesser von 7,1 cm in den Höhen 5,0 / 10,0 / 20,0 / 40,0 cm. Die untere Öffnung der Rohre wurde mit 0,40 mm - Kunststoffgaze verschlossen. Diese Rohre wurden bis 1,0 cm unter Oberkante mit sterilem Sediment gefüllt, allerdings wurden die Rohre mit 20 und 40 cm Länge zur Hälfte bzw. zwei Dritteln mit Kies gefüllt, das sterile Sediment kam obenauf. Die Sedimentoberfläche beträgt demnach 39,6 cm², das Sedimentvolumen 158 bis 356 cm³ steriles Sediment.

2.4.2. Beschreibung der verschiedenen Feld-Experimente

2.4.2.1. Kurzzeit-Experimente zur Besiedelung

Mit diesen maximal einen Monat dauernden Experimenten untersuchte ich, welchen Einfluß die Anwesenheit adulter Individuen einer Art auf die Besiedelung von ansonsten makro- und meiofaunafreiem (azoischem) Sediment hat.

Mit Macoma balthica führte ich im Mai/Juni 1986 auf dem Gabelsflach ein Experiment von 31 Tagen Länge durch. Der Versuch wurde in einem 6x6-Kasten angesetzt, die Abundanz der eingesetzten Individuen lag umgerechnet zwischen Null und 1333 Ind./m². Dieses Experiment wird im folgenden EXF1-A genannt.

Wegen des Verschwindens meines markierten Areals und aller dort aufgebauten Experimente im Sommer 1987 führte ich auf dem Gabelsflach keine weiteren Experimente durch. Im April/Mai 1988 wurde der oben beschriebene Versuch aber im "Hausgarten"-Gebiet

(Boknis Eck, 10 m Wassertiefe) wiederholt (EXF1-B).

2.4.2.2. Langzeit-Experimente zur Besiedelung

Im Hinblick auf langsam wachsende Arten wie z.B. Muscheln zeigen Kurzzeitexperimente (ein Monat) nur die unmittelbaren Effekte der eingesetzten Tiere auf die Rekrutierung. Versuche mit mehrmonatiger Dauer können zusätzlich zeigen, ob und wie Wachstum und Sterblichkeit der gesiedelten Tiere langfristig beeinflusst werden.

Für diese Experimente verwendete ich die PVC-Rohre mit 83 cm² Fläche. Versuchstiere waren Arenicola marina und Macoma balthica. Im April 1987 wurde ein erstes Experiment dieser Art auf dem Gabelsflach gestartet. Jeweils sechs Rohre mit entweder einem A. marina (= 120 Ind./m²), 10 M. balthica (= 1200 Ind./m²) oder ohne Versuchstiere (Kontrolle) wurden exponiert. Dieser Versuch ging wie bereits oben beschrieben verloren. Aus terminlichen und logistischen Gründen mußte ich auf weitere Experimente dieses Typs verzichten.

2.4.2.3. Experimente zur Besiedelung durch horizontalen Transport

Die ersten Feldexperimente hatten gezeigt, daß Polychaeten und Crustaceen auch als Adulti zur Besiedelung eines neuen Substrates fähig sind. Diese Phänomene habe ich mit der Besiedelung durch Nematoden und Harpacticoiden unter der Bezeichnung "horizontale Besiedelungs-Mechanismen" zusammengefaßt.

Ein weiteres Experiment sollte nun untersuchen, inwieweit die Möglichkeit zur horizontalen Besiedelung von der vertikalen Distanz zwischen dem natürlichen Sediment und der experimentellen Besiedelungsfläche abhängt.

Dafür verwendete ich PVC-Rohre mit 40 cm² in den Längen (= Höhe über dem natürlichen Sediment) 5, 10, 20, 40 cm. Das Experiment mit fünf Parallel-Versuchen pro Länge wurde im April 1987 für 15 Tage auf dem Gabelsflach exponiert.

2.5. Labor - Experimente

Im folgenden Abschnitt werde ich alle durchgeführten Laborexperimente beschreiben, wobei das gleiche Schema wie in Abschnitt 2.4. über Feld - Experimente verwendet wird.

2.5.1. Sediment und Geräte

Für die Labor-Experimente verwendete ich das gleiche azoische Sediment wie für die Feld-Experimente (siehe 2.4.1.). Sofern nur eine bestimmte Größenfraktion benutzt wurde, wird gesondert darauf hingewiesen.

Die Versuchstiere wurden entweder in Aquarien, die an den Ostsee-Kreislauf des Institutes angeschlossen waren, oder in einer unabhängigen Anlage mit angeschlossener Umwälz- und Filterpumpe sowie einem Tauchkühler gehalten.

Als Experimentalgefäße wurden Plexiglas- oder PVC-Behälter verschiedener Dimensionen verwendet.

Die Temperatur wurde bei den meisten Experimenten bei 12°C gehalten. Das verwendete Seewasser stammte direkt vom Gabelsflach.

2.5.2. Beschreibung der verschiedenen Labor-Experimente

2.5.2.1. Experimente zu Wechselwirkungen Tier-Sediment

Mit den im folgenden beschriebenen Experimenten versuchte ich, bestimmte Wechselwirkungen zwischen den Makrofaunaarten Macoma balthica, Pygospio elegans sowie Arenicola marina und dem Sediment ihres Lebensraums zu quantifizieren.

Sowohl M. balthica als auch P. elegans suchen ihre Nahrung meist an der Sedimentoberfläche, die sie mit dem Siphon bzw. den Tentakeln abtasten. Ich habe diese bearbeitete Sedimentfläche vieler Individuen gemessen. Für M. balthica wurde eine Beziehung zwischen Ingestionsfläche und Tierlänge gesucht, für P. elegans wurde wegen der problematischen Längenmessung nur ein Mittelwert

für die bearbeitete Fläche angestrebt.

P. elegans wirkt nicht nur auf die Sedimentoberfläche, sondern durch den Bau seiner Wohnröhren auch in die Sedimenttiefe. Ich habe Einzelexemplaren dieser Art in kleine Versuchsgefäße eingesetzt und nach unterschiedlicher Inkubationszeit sowohl das Tier als auch die von ihm gebaute Röhre vermessen und gewogen. Das Hauptziel dieser Versuche war eine Gleichung, die die Abhängigkeit der Röhrenlänge von der Tierlänge beschreibt.

Der gewichtigste Effekt von A. marina auf das Sediment ist die Produktion von Kothaufen an der Sedimentoberfläche. Zum Vergleich mit Literaturangaben habe ich die Kotproduktion an mehreren Individuen dieser Art gemessen. Wichtiger jedoch war die Beobachtung der lokalen Migration dieser Art, d.h. die Veränderung der Position von Kothaufen und ggf. Freßtrichter. Ich habe die lokale Migration an Exemplaren von 10 bis 100 mm Länge untersucht.

2.6. Labortechniken

2.6.1. Nahrungs-Analysen

Um die trophischen Beziehungen zwischen den Arten der benthischen Gemeinschaft auf der Station Gabelsflach zu verstehen, analysierte ich Darminhalte verschiedener Arten. Dafür verwendete ich Tiere aus den Probensätzen TRS1 und BOX1 sowie aus Proben, die im Juni 1986 mit dem VanVeen-Greifer genommen worden waren.

Die Tiere wurden unter dem Binokular präpariert, der Darminhalt mit Wasser aufgeschwemmt und unter dem Mikroskop untersucht.

Den Inhalt eines einzelnen Darmes wertete ich nur qualitativ, die einzelnen Nahrungsobjekte wurden aber so genau wie möglich definiert.

2.6.2. Sedimentanalysen

Die im Laufe der Untersuchung gesammelten Sedimentproben wurden bis zur Auswertung tiefgekühlt gelagert.

Für die Sedimentanalysen verwendete ich eine vereinfachte

Modifikation des von Buchanan (1984) beschriebenen Verfahrens, gesiebt wurde durch Prüfsiebe nach DIN 4188/4187.

Etwa 100g makrofaunafreies Sediment wurden bei 80°C getrocknet. Den organischen Gehalt des Sediments bestimmte ich durch Vermuffeln von etwa 10gTG Sediment bei 500°C. 50gTG Sediment wurden mit Leitungswasser durch ein 0,063mm-Sieb geschlämmt, der im Sieb verbleibende Anteil (die Sand-Fraktion) erneut getrocknet und gewogen. Die Gewichts-differenz entspricht dem Schluff/Ton-Anteil des Sediments. Die Sandfraktion wurde bei 500°C vermuffelt und mit einer Siebkolonne der Maschenweiten 0,500mm-0,250mm-0,125mm weiter aufgetrennt.

2.7. Auswertung und statistische Analysen

In diesem Abschnitt werde ich einen Überblick über alle verwendeten Analyseverfahren geben.

2.7.1. Analyse von Verteilungsmustern

Für die Analyse von Verteilungsmustern benutzte ich verschiedene Methoden, die im folgenden beschrieben werden. Es ist nicht meine Absicht, eine erschöpfende Beschreibung der mathematischen Grundlagen zu geben, dafür wird auf die entsprechende Literatur verwiesen. Vielmehr werde ich versuchen, die Arbeitsweise und die Möglichkeiten der Interpretation mehr allgemein vom Standpunkt dieser Arbeit her zu betrachten.

Grundsätzlich können räumliche Verteilungsmuster von Individuen (im weitesten Sinne!) durch eines der drei folgenden Modelle beschrieben werden (siehe z.B. Elliot 1971):

- Regelmäßiges Verteilungsmuster:

Positive Binomial Verteilung, Varianz < Mittelwert

- Zufälliges Verteilungsmuster:

Poisson Verteilung, Varianz = Mittelwert

- Geklumptes Verteilungsmuster ('patchiness'):

Negative Binomialverteilung, Varianz > Mittelwert

Die angegebenen Verhältnisse von Varianz zu Mittelwert beziehen

sich auf zufällig verteilte Proben. Meine Probensätze TRS1 und BOX1 enthalten jedoch mehr Information als ein Satz zufallsverteilter Proben, nämlich die räumliche Lage der Proben zueinander. Ich habe daher vor allem Analyseverfahren verwendet, die diese Information mit verwerten.

2.7.1.1. Eindimensionale Verteilungsmuster

Für die Analyse der eindimensionalen Verteilungsmuster in dem linearen Datensatz TRS1 verwendete ich zwei Methoden der Zeitreihen-Analyse, lineare Autokorrelation und Fourieranalyse. Eingehende Beschreibungen finden sich z.B. bei Chatfield (1975) bzw. bei Jenkins & Watts (1968).

Der grundlegende Mechanismus beider Analysen ist die Transformation einer Meßreihe entlang der Zeitachse vom Zeit- in den Frequenzbereich. Das Ergebnis ist das Spektrum der Zeitfunktion. Anstelle einer Zeitfunktion kann auch eine Meßreihe entlang einer beliebigen Achse, z.B. Länge, analysiert werden. Genau das ist bei dem Probensatz TRS1 der Fall, es liegt eine Meßreihe von n Abundanzwerten entlang einer Linie vor, die Meßwerte sind äquidistant.

Das 'Spektrum', das durch die Transformation entsteht, läßt sich ähnlich interpretieren wie das Frequenzspektrum einer Zeitfunktion: Die Frequenz entspricht jetzt dem Abstand zwischen Meßpunkten, und eine hohe Amplitude bei einer bestimmten Frequenz bedeutet, daß eine hohe Abundanz pro Meßpunkt mit dieser Frequenz, d.h. mit einem bestimmten Periodizität entlang der Meßreihe auftritt.

Im Fall der linearen Autokorrelation wird bei Vorliegen einer Meßreihe mit n Punkten ein Korrelations-Koeffizient für einen bestimmten Abstand k zwischen zwei Meßpunkten über alle Paare mit diesem Abstand k berechnet. Mit $k = 1, 2, 3, \dots, n/4$ erhält man Korrelations-Koeffizienten für alle Frequenzen bis zu einem Abstand von $n/4$ Meßpunkten.

$$r_k = \frac{\sum (N_i - N^m) * (N_{i+k} - N^m)}{(n-k)} / \frac{\sum (N_i - N^m)^2}{n}$$

N_i = Abundanz in Probe i

N^m = mittlere Abundanz

r_k = Korrelations-Koeffizient, $-1 < r_k < 1$

n = Anzahl Meßpunkte

k = Abstand

(zitiert nach Eckman 1979)

Dieser Koeffizient ist ein Maß für die Stärke der Periodizität von hohen - und auch niedrigen - Abundanzwerten, woraus sich auf das periodische Auftreten von Flecken hoher bzw. niedriger Abundanz schließen läßt. Nach Eckman 1979 deuten zudem hohe Werte des Korrelations-Koeffizienten bei kleinen Abständen auf die Existenz einzelner 'patches' hin.

Im Fall der Fourier-Analyse verwendete ich den 'Fast-Fourier-Transform' (FFT) Algorithmus für diskrete Fourier-Transformationen (siehe Cooley & Tukey 1965 und Brigham 1985). Dieser Algorithmus verringert den Rechenaufwand erheblich, funktioniert aber nur, wenn die Anzahl der Meßpunkte n eine Potenz von 2 ist. Im Fall der TRS1-Daten wurden daher die letzten drei Proben bei der Fourier-Analyse nicht berücksichtigt.

Zur Glättung der Datenserien habe ich die Transformation nach Hanning & Tukey (siehe Chatfield 1975) verwendet:

$$N_1' = (N_1 + N_{1-1}/2 + N_{1+1}/2) / 2$$

Ein Nachteil beider Analysemethoden ist die Tatsache, daß sie zwar besonders empfindlich auf periodische Veränderungen reagieren, im Falle unregelmäßig verteilter 'patches' unterschiedlicher Größe aber keine befriedigenden Ergebnisse liefern.

Ich habe daher zusätzlich die im nächsten Abschnitt beschriebene 'mean crowding'-Methode verwendet.

2.7.1.2. Zweidimensionale Verteilungsmuster

Für die Analyse zweidimensionaler Verteilungsmuster - z.B. Probensatz BOX1 - verwendete ich drei verschiedene Verfahren, die alle dem Bereich zweidimensionale Autokorrelation zuzuordnen sind, aber von verschiedenen Ansätzen ausgehen und unterschiedlich komplex sind.

Ein zweidimensionaler Probensatz besteht aus einer Anzahl n_1 von

Proben, die in einem rechteckigen Raster mit den Kantenlängen n_x und n_y (Einheit: Anzahl Felder) angeordnet sind.

Die einfachste Methode wurde erstmals von Iyer (1949) beschrieben und von Pielou (1969) erweitert. Sie kann auf beliebige rechteckige Raster angewandt werden. Die Felder des zu untersuchenden Rasters werden anhand ihrer Abundanzwerte N_i in zwei Klassen aufgeteilt, nämlich Felder mit Abundanzen kleiner als ein bestimmter Wert N_M (z.B. Mittelwert) und Felder mit Abundanzen größer als dieser Wert. Damit erhält man zwei Gruppen, die die Bereiche mit niedrigen Abundanzen und die mit hohen Abundanzen repräsentieren.

Die Verteilung beider Gruppen ($N_i < N_M$ und $N_i > N_M$) kann im Hinblick auf die Lage der einzelnen Felder zueinander untersucht werden. Die Nullhypothese ist: Zufallsgemäße Verteilung dieser Felder auf dem Raster. Für diesen Fall lassen sich nach Pielou (1969) ein Mittelwert und eine Varianz für die Anzahl der Kontakte ('joins') zwischen diesen Feldern berechnen, ein Kontakt ist definiert als das waagerechte, senkrechte oder diagonale Aneinandergrenzen zweier Felder desselben Typs:

$$DD_{exp} = A * a_h^{(2)} / n_t^{(2)}$$

$$s^2 = 2 * B * a_h^{(3)} / n_t^{(3)} + 2 * C * a_h^{(4)} / n_t^{(4)} + m - m^2$$

DD_{exp} = Mittelwert der Kontaktzahl bei Zufallsverteilung

s^2 = Varianz

a_h = Anzahl Felder mit $N_i < N_M$ (bzw. $N_i > N_M$)

n_t = $n_x * n_y$, Reihen * Spalten = Gesamtzahl Felder

$A = 2 - 3 * (n_x + n_y) + 4 * (n_x * n_y)$

$B = 44 - 36 * (n_x + n_y) + 28 * (n_x * n_y)$

$C = A! / (2! * (A-2)!)$

$a_h^{(x)} = a_h * (a_h - 1) * \dots * (a_h - x + 1)$

$n_t^{(x)} = n_t * (n_t - 1) * \dots * (n_t - x + 1)$

Durch Auszählen erhält man die Anzahl der Kontakte zwischen den Feldern mit Abundanzen größer als der Mittelwert, DD_{obs} .

Es gilt: $DD_{obs} < DD_{exp}$ -> regelmäßige Verteilung

$DD_{obs} = DD_{exp}$ -> zufällige Verteilung

$DD_{obs} > DD_{exp}$ -> geklumpete Verteilung

Die zweite Methode für die Analyse zweidimensionaler Verteilungs-

muster beruht auf den Arbeiten von Lloyd (1967) über Dispersionsanalyse. Sie arbeitet direkt mit Abundanzwerten. Das zentrale Begriffspaar ist 'mean' und 'mean crowding', wobei 'mean' die mittlere Anzahl von Individuen pro Feld und 'mean crowding' die mittlere Anzahl von Individuen pro Individuum und Feld beschreibt:

$$m = \sum N_i / n_t, \quad \text{Mittelwert 'mean'}$$

$$s^2 = (\sum N_i^2 - (\sum N_i)^2 / n_t) / (n_t - 1), \quad \text{Varianz}$$

$$m^* = m + (s^2 / m - 1), \quad \text{'mean crowding'}$$

$$N_i = \text{Abundanz in Probe } i$$

Bei ausreichender Anzahl von Werten kann m^* besser über die Annahme einer negative Binomial-Verteilung der Werte geschätzt werden, die als Parameter den Mittelwert m und den Binomial-Koeffizienten k_b hat, der über eine iterative 'maximum-likelihood' Schätzung (nach Bliss & Fisher 1953) erhalten wird.

Den Quotienten aus 'mean crowding' und 'mean' bezeichnet Lloyd als 'patchiness'.

Es gilt:

$p = m^* / m < 1$	\rightarrow regelmäßige Verteilung
$p = m^* / m = 1$	\rightarrow zufällige Verteilung
$p = m^* / m > 1$	\rightarrow geklumpfte Verteilung

Dieser patchiness-Index p kann nicht auf Signifikanz getestet werden.

Dieses Verfahren kann auch auf zufällig verteilte Proben angewandt werden, die im folgenden beschriebene Erweiterung setzt hingegen ein gleichseitiges Probenraster voraus.

Iwao & Kuno (1971) sowie Iwao (1972) haben diese Methode erweitert, indem sie die Größe des einzelnen Feldes als weitere Variable berücksichtigten. Wenn ein quadratisches Raster mit Feldern der Größe i und einer Kantenlänge von $n_x (= n_y)$ Feldern vorliegt, besteht die Möglichkeit, durch Zusammenfassen von benachbarten Feldern Quadrate der Fläche $1 \cdot i, 4 \cdot i, 9 \cdot i, \dots (n_x/2) \cdot i$ zu bilden. (In diesem Beispiel werden bei jedem Schritt beide Kanten des Quadrates um ein Feld verlängert, n_x sollte durch 2 und durch 3 teilbar sein).

Für jede Feldgröße kann nun ein Wert für die 'patchiness' berechnet werden. Werden diese Werte gegen die korrespondierende

Feldgröße aufgetragen, läßt die resultierende Kurve eine Interpretation von Struktur und Größe der vorhandenen Flecken zu (siehe Iwao & Kuno 1971).

Die dritte von mir verwendete Methode ist die räumliche Autokorrelation ('spatial autocorrelation'), angewandt auf meinen Spezialfall eines quadratischen Rasters. Eine ausführliche Beschreibung der Methode geben die beiden Monographien von Cliff & Ord (1973, 1981). Das Grundprinzip entspricht dem der linearen Autokorrelation (siehe 2.2.4.1.): Für jeden Abstand k wird für alle möglichen Kombinationen zweier Felder ('joins') ein Index berechnet, der eine Aussage über die Korrelation der Abundanzwerte aller Felder im Abstand k macht.

Da es sich hier jedoch um eine zweidimensionale Analyse handelt, ist es möglich und in bestimmten Fällen angemessen, neben den Abundanzen der zwei Felder, die verglichen werden, auch die Lage dieser Felder zueinander zu werten. Bei konstantem Abstand k (gemessen in Anzahl Feldern) ist die kleinstmögliche Distanz zwischen zwei Feldern $k \cdot a$ (a = Seitenlänge eines Feldes), die größtmögliche Distanz ist $k \cdot a \cdot \sqrt{2}$, da die Diagonale durch ein quadratisches Feld um den Faktor $\sqrt{2}$ länger als die Kante ist.

Abb.XX soll die Funktion dieser Methode verdeutlichen.

Als Index verwendete ich beide gebräuchlichen Parameter, Moran's I und Geary's c :

$$I = n \cdot \sum \sum w_{ij} \cdot z_i \cdot z_j / W \cdot \sum z_i^2, \quad -1 < I < +1$$

$$c = (n-1)/(2 \cdot W) \cdot \sum \sum w_{ij} \cdot (x_i - x_j)^2 / \sum z_i^2, \quad +\infty > c > 0$$

n = Anzahl Felder

w_{ij} = Gewicht für das Felder-Paar i und j

x_i = Abundanz im Feld i

$z_i = x_i - \bar{x}$

$W = \sum \sum w_{ij}$, Summe aller Gewichte

Der Index I hat Werte zwischen -1 (perfekte negative Autokorrelation) und $+1$ (perfekte positive Ak.), er wird besonders durch die Lage von Extremwerten beeinflusst (Sokal 1979).

Der Index c wurde mit $c = (c \cdot -1) + 1$ transformiert, so daß gilt $c < 0$ (negative Ak.), $c = 0$ (keine Ak.) und $0 < c \leq 1$ (positive Ak.). Geary's c mißt die Ähnlichkeit benachbarter Werte unabhängig

von deren Abweichung vom Mittelwert (Sokal 1979).

Werden die für verschiedene Abstände k errechneten Indices gegen k aufgetragen, erhält man ein Korrelogramm, das im Hinblick auf Verteilungsstrukturen und mögliche Ursachen nach Sokal (1979) interpretiert werden kann. Tab.2 zeigt ein entsprechendes Schema.

Tab.2 Zweidimensionale Autokorrelation nach Cliff & Ord.
 Interpretationsschema verändert nach Sokal (1979).
 I : Moran's Index I; c : Geary's Index c.
 k : Abstand zwischen zwei Feldern.
 PD: Durchmesser eines Flecken ('patch').

- Bereiche von I und c

Autokorrelation:	negativ	keine	positiv
Index I:	-1 <=	0 <=	1
Index c:	-∞ <=	0 <=	1

- Verhältnis von I zu c

Index	I	c	Bedeutung
	groß	klein	Autokorrelation von Extremwerten
	klein	groß	Autokorrelation von zentralen Werten

- Korrelogramm-Interpretation

	Autokorrelation	
Vorzeichen	kleines k	großes k
negativ	- Streuung	- Symmetrische
	- Große Flecken mit	Oberfl.-Strukturen
	PD > k, Lücken > PD	- Symmetrische
	- Gradient	Flecken-Verteilung
positiv	- Heterogene	- Gradient
	kleine Flecken	

2.7.2. Vergleichs- und Gemeinschafts-Parameter

Zum Vergleich von Proben habe ich nur einen Parameter verwendet:

- Similarität (Ähnlichkeit)

Dieser Parameter mißt die Ähnlichkeit in der Zusammensetzung zweier Gemeinschaften bzw. zweier Proben oder Datensätze.

Ich habe "Ruzicka's Index of Similarity" S nach Pielou (1984) benutzt:

$$S = 100 * \sum \min(N_{i1}, N_{i2}) / \sum \max(N_{i1}, N_{i2})$$

min = Der kleinere der beiden Werte

max = Der größere der beiden Werte

N_{ij} = Abundanz von Art i in Probe j

Bereich: $0 \leq S \leq 100$

Zur Beschreibung von Gemeinschaftsstrukturen habe ich die folgenden Parameter benutzt:

- Diversität

Als Maß der Diversität wurde der Shannon-Wiener Index H' (Shannon & Weaver 1963) verwendet:

$$H' = - \sum N_i / A * {}^2\log(N_i / A)$$

N_i = Abundanz von Art i

A = Summe der Abundanzen aller Arten

Bereich: $0 \leq H' \leq H_{max} = {}^2\log(\text{Artenzahl})$

- Äquität (evenness)

Der von mir verwendete Äquitäts-Index J (Pielou 1975) leitet sich aus dem Shannon-Wiener Index ab:

$$J = H' / H_{max}$$

$H_{max} = {}^2\log(\text{Artenzahl})$

Bereich: $0 \leq J \leq 1$

2.7.3. Statistische Tests

Ich habe Wert darauf gelegt, einfache und allgemein verbreitete statistische Testverfahren zu verwenden. Alle Testverfahren wurden nach Sachs (1976) und Sokal & Rohlf (1981) angewandt.

Die folgenden verteilungsfreien Verfahren wurden benutzt:

- H-Test nach Kruskal & Wallis

Vergleich von n unabhängigen Datensätzen.

- Rangvarianzanalyse nach Nemenyi

Multipler Vergleich von n Datensätzen gleichen Umfangs.

Die folgenden Tests setzen Normalverteilung voraus:

- Einfache Varianzanalyse

Vergleich von n Datensätzen mit gleicher Varianz.

- Multipler ungeplanter Vergleich mehrerer Mittelwerte

3. Das Ökosystem Gabelsflach

3.1. Die Lebensbedingungen der benthischen Fauna des Gabelsflachs

3.1.1. Hydrographische und sedimentologische Bedingungen

Die hydrographischen Bedingungen in der Kieler Bucht werden durch die Austauschprozesse zwischen Ostsee und Kattegat/Nordsee geprägt, die in Verbindung mit der Topographie der Kieler Bucht zu einem komplexen System verschiedener Wasserkörper, Fronten und Mischungszonen führen (siehe u.a. Babenerd 1980, Lenz 1977, Magaard & Rheinheimer 1974). Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoffgehalt, aber auch biologische Größen wie Planktonbiomasse und -artenspektrum können an einer Position in einer bestimmten Tiefe rasch wechseln.

Meine Untersuchungsstation Gabelsflach (12m Wassertiefe) liegt relativ zentral in der Kieler Bucht und spiegelt daher die hydrographischen und hydrodynamischen Bedingungen der Kieler Bucht besser wieder als küstennahe Gebiete gleicher Tiefe.

- Wassertemperatur und Salzgehalt

Die Angaben zu Temperatur und Salzgehalt beruhen auf Langzeitmessungen bei Boknis Eck (1957 bis 1975), die von Babenerd (1980) zusammengefaßt wurden.

Die Wassertemperatur in 12 m Tiefe liegt zwischen 1,8°C im Februar und über 14°C im August/September, das Jahresmittel beträgt etwa 8°C. Der Salzgehalt schwankt während eines Jahres zwischen 16‰ und 20‰, das Jahresmittel liegt bei etwa 18‰. Die niedrigsten Werte findet man im Sommer, da die Ausbildung einer termohalinen Sprungschicht in etwa 15 bis 17 m Wassertiefe die Durchmischung des gesamten Wasserkörpers verhindert.

- Hydrodynamische Bedingungen

Die hydrodynamischen Bedingungen sind im Rahmen dieser Arbeit vor allem im Hinblick auf die Erzeugung von Bodenströmungen, die die

benthische Lebensgemeinschaft direkt beeinflussen können, von Interesse. Hierbei sind windinduzierte langsam veränderliche Bodenströmungen von seeganginduzierten oszillierenden Strömungen zu unterscheiden.

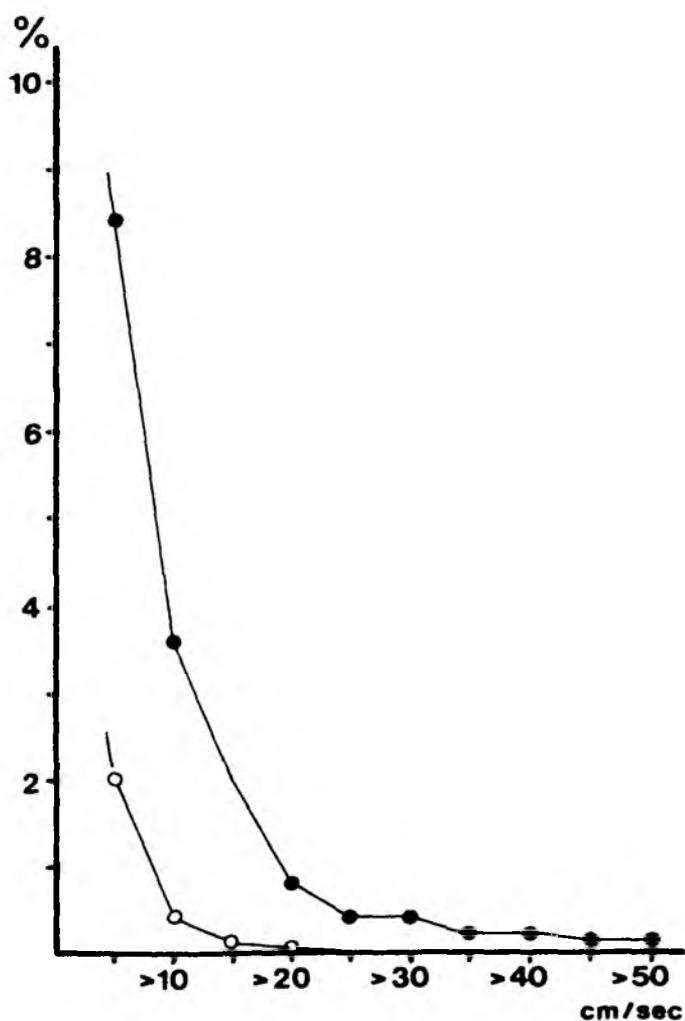
Abb.2 Kumulative Verteilung der Geschwindigkeit oszillierender Bodenströmungen im Gebiet Stoller Grund - Gabelsfeld in 12m Wassertiefe.

Errechnet aus Daten von Schweimer (1976), basierend auf Beobachtungen des Feuerschiffs Kiel 1949-1956.

100% = 17528 Beobachtungen.

Kreis: mittlere Geschwindigkeit V_B

Punkt: maximale Geschwindigkeit $V_{B_{max}}$ (pro 100 Oszillationen)



Windinduzierte Bodenströmungen scheinen im Bereich meiner Untersuchungsstation Gabelsflach von geringer Bedeutung zu sein. Aus den Modellrechnungen von Struve-Blanck (1982) sowie Boehlich & Backhaus (1987) schließe ich, daß auf dem Gabelsflach in 12 m Wassertiefe kaum Strömungen über 10 cm/sec auftreten.

Seeganginduzierte oszillierende Bodenströmungen beruhen auf dem komplexen Zusammenwirken von Windrichtung, Windstärke, Wellenhöhe, Wellenperiode und Wassertiefe. Schweimer (1976) hat aus den Beobachtungen des Feuerschiffs Kiel 1949-1954 die in 12 m Wassertiefe auftretenden oszillierenden Bodenströmungen berechnet. Aus ihren Daten habe ich eine langfristige Verteilung der Geschwindigkeit der Bodenströmung berechnet (Abb.2).

Daraus ergibt sich unter anderem, daß - statistisch gesehen - während eines Jahres die mittlere Geschwindigkeit V_B für 175 Stunden ≥ 5 cm/sec ist. Mittlere Geschwindigkeiten über 10 cm/sec treten für 35 Stunden auf, 30 cm/sec werden für nur etwa 2 Stunden erreicht oder überschritten. Neben der mittleren Geschwindigkeit V_B ist auch $V_{B\text{MAX}}$, die maximale Geschwindigkeit während 100 Oszillationen (Schweimer 1976) von Interesse. Auf ein Jahr bezogen, kann $V_{B\text{MAX}}$ während 736 Stunden ≥ 5 cm/sec (247 Beobachtungen/Jahr), während 315 Stunden ≥ 10 cm/sec (106 Beobachtungen/Jahr) und während 35 Stunden ≥ 30 cm/sec (11 Beobachtungen/Jahr) sein. Über die Dauer einzelner Ereignisse lassen sich ohne eine erneute Aufbereitung der Basisdaten keine genauen Angaben machen.

- Sediment

Das Oberflächensediment des Gabelsflach besteht in 12m Wassertiefe aus einer mehr als 20cm dicken Sandschicht, die auf Mergel aufliegt (Werner et al. 1976, siehe Abb.3).

Die mittlere Korngröße liegt zwischen 0,25 und 0,50 mm. Wie die Korngrößenanalysen der an verschiedenen Terminen genommenen Proben zeigen, ergeben sich zwischen 1986 und 1988 Schwankungen in der Sedimentzusammensetzung (Tab.A7). Da die Navigationsgenauigkeit nach DECCA etwa 40m beträgt, gibt es dafür zwei mögliche Erklärungen: Die Schwankungen beruhen auf Veränderungen

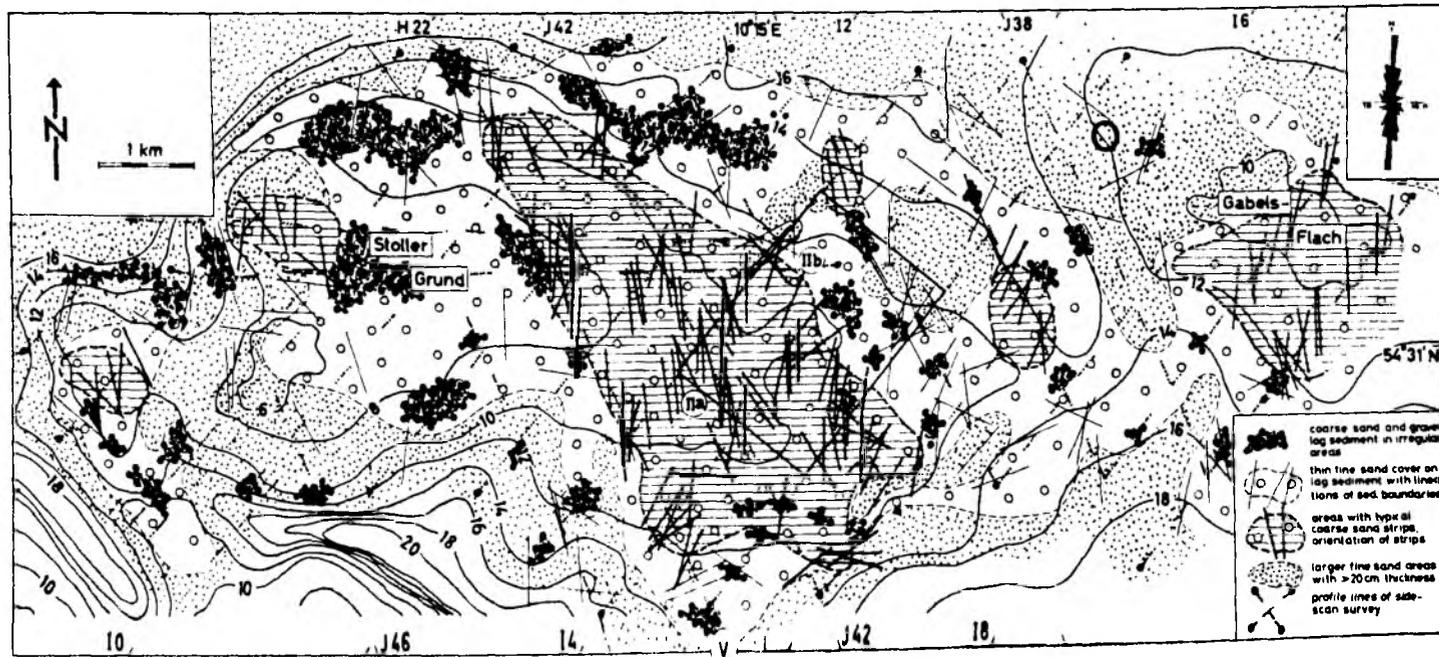


Abb.3 Tiefen- und Sedimentkarte von Stoller Grund und Gabelsflach aus Werner et al. 1976.
Kreis: Station Gabelsflach 12m.

in der Zusammensetzung des Sediments durch hydrodynamische Einflüsse, oder es existieren kleinräumige (10-100m) Muster von gröberen und feineren Sanden.

Die zweite Vermutung wird durch eigene Beobachtungen und durch geologische Untersuchungen gestützt. Bei meinen Ausfahrten war stets nicht mit Sicherheit vorauszusagen, welches Sediment "auf Station" vorlag. Der erste Bodengreifer enthielt meistens den erwarteten Fein-/Mittelsand, es konnte aber auch Grobsand, z.T. mit Steinen sein. In diesen Fällen reichte es aus, das Schiff kurze Zeit driften zu lassen, um auf der gleichen DECCA-Position eine Stelle mit Fein-/Mittelsand zu finden. UW-Video-Profile bestätigten, daß hier tatsächlich verschiedene Sedimenttypen dicht beieinander liegen.

Geologische Untersuchungen zeigten, daß das Gabelsfeld im Bereich flacher als 12 m - wie auch der benachbarte Stollergrund - eine typische Sediment-Topografie aufweist. Nach Werner et al. (1976) und Altenkirch (1977) liegt hier ein System von Grobsand- und Feinsandstreifen vor, das in N-S-Richtung orientiert ist (Abb.3). Die Streifenbreite ist variabel, beträgt aber im Mittel 20 m für Grobsand und 25 m für Feinsand. Die auf dem Grobsand liegenden Feinsandstreifen sind mobil, die Transportrate ist jedoch gering.

Obwohl nach Abb.3 meine Station Gabelsfeld außerhalb dieses Streifengebietes liegt, deuten meine Erfahrungen darauf hin, daß dieses Muster auch hier - eventuell weniger deutlich ausgeprägt - auftritt.

- Hydrodynamische Einflüsse auf das Sediment an der Station Gabelsfeld

Hier ist von besonderem Interesse, in welchem Umfang hydrodynamische Situationen auftreten, die zu Sedimentumlagerungen und Erosion führen können.

Grafenstein (1982) untersuchte auf dem Stoller Grund die Erosionswirkung von Seegang. Er konnte aus seinen Beobachtungen einen empirischen Zusammenhang zwischen Wellenhöhe und der Entstehung von Wellenrippeln ableiten. Nach Grafenstein (1982)

beträgt die minimale Wellenhöhe, die in 12 m Wassertiefe noch eine Wirkung auf das Sediment hat, 1,6 m. Aufgrund der Topographie der Kieler Bucht können hier keine Wellen entstehen, durch die in 12 m Wassertiefe Korngrößen über 1,15 mm bewegt werden. Aus den Daten von Schweimer (1976) geht hervor, daß Wellenhöhen über 1,5 m je nach Windrichtung und Wellenperiode in 12 m Wassertiefe maximale Bodenströmungen $V_{B\text{MAX}}$ von 12 bis 34 cm/sec erzeugen. Bei diesen Strömungsgeschwindigkeiten können theoretisch Korngrößen zwischen 0,013 und 0,450 mm bewegt werden (Schweimer 1976).

Wellenhöhen über 1,5 m lagen bei 3,3% aller Beobachtungen vor, das entspricht etwa 280 Stunden pro Jahr. Damit stimmt gut überein, daß - wie bereits oben gezeigt wurde - $V_{B\text{MAX}}$ etwa 315 Stunden pro Jahr ≥ 10 cm/sec sein kann.

Aus den Angaben von Grafenstein (1982) und Schweimer (1976) kann man also schließen, daß etwa 300 Stunden pro Jahr hydrographische Bedingungen gegeben sind, die theoretisch Erosion auf dem Gabelsfeld ermöglichen.

Bei der Wertung der Bedeutung dieser Befunde für die tatsächlichen Verhältnisse auf der Station Gabelsfeld sollte jedoch bedacht werden, daß diese Station auf dem Westhang des Gabelsfelds liegt. Das Gefälle am Westhang des Gabelsfelds beträgt in Südwestrichtung 3,0 : 1000, in Westrichtung 2,2 : 1000. Aus dieser Richtung auflaufende Wellen können nach eigenen Beobachtungen bei Windstärken über 6 Bft deutlich verstärkt werden, so daß der Seegang auf der Station in 12m Wassertiefe stärker ist als in benachbarten Gebieten mit größerer Wassertiefe. Es kann also sein, daß in bestimmten Situationen die Wirkung des Seegangs auf das Sediment an meiner Station stärker ist als berechnet.

Die zeitliche Verteilung tatsächlicher Erosionsereignisse über das Jahr ist nicht gleichmäßig. Grafenstein (1982) hat ein Jahr lang (Jan.80-Jan.81) die Bildung und Umlagerung von Wellenrippeln auf dem Stoller Grund untersucht. In diesem Zeitraum konnte er 16 Ereignisse nachweisen. Zehn dieser Ereignisse fanden im Zeitraum November bis einschließlich März, sechs im April-Mai und September-Oktober statt. Zwischen Anfang Juni und Ende August

fand kein Erosionsereignis statt. Diese Verteilung entspricht in etwa der jahreszeitlichen Verteilung der Windereignisse mit einem Minimum im Sommer (siehe z.B. Tab.8 in Babenerd 1980). Die Dauer der einzelnen Ereignisse betrug nach Grafenstein (1982) in drei Fällen weniger als 10 h, in acht Fällen 10 - 20 h und in fünf Fällen mehr als 20 h.

3.1.2. Das Nahrungsangebot für die benthische Fauna

Die Station Gabelsflach liegt innerhalb der euphotischen Zone und oberhalb der sommerlichen Sprungschicht. Die Nahrungsgrundlage der benthischen Gemeinschaft ist daher einerseits die benthische Primärproduktion (Mikro- und Makroalgen), andererseits besteht - im Gegensatz zum Benthos unterhalb der Halokline - eine direkte Ankopplung an die pelagische Primärproduktion. Die benthischen Sekundärproduzenten sind - im Hinblick auf den Zugriff auf das Phytoplankton - den pelagischen Sekundärproduzenten - dem Zooplankton - gleichgestellt.

Die Primärproduktion benthischer Makroalgen in der Kieler Bucht und ihre Verfügbarkeit für das Flachwasserbenthos ist noch weitgehend unbekannt. Auch für die benthische Mikroflora gibt es keine genauen Produktionsdaten aus der Kieler Bucht. Anhand der Literatur schätze ich die Produktion des Mikrophytobenthos in 12m Wassertiefe auf $10 - 50 \text{ gCm}^{-2}\text{y}^{-1}$ (siehe Colijn & deJonge 1984, Gargas 1980, Sundbäck & Jönsson 1988). Die pelagische Primärproduktion liegt in der Kieler Bucht um $150 \text{ gCm}^{-2}\text{y}^{-1}$ (siehe v.Bodungen 1975, Gargas et al. 1980). Damit ergibt sich eine theoretisch zur Verfügung stehende Gesamtprimärproduktion von rund $200 \text{ gCm}^{-2}\text{y}^{-1}$. Auch wenn ein Teil dieser Produktion erst durch die Umsetzung in bakterielle Produktion dem Makrozoobenthos zur Verfügung steht, scheint die benthische Lebensgemeinschaft in 12m Wassertiefe während der Vegetationszeit keiner deutlichen Nahrungslimitierung zu unterliegen.

3.1.3. Externe strukturierende Faktoren der benthischen Gemeinschaft des Gabelsflach

Die wichtigsten externen Faktoren für die Struktur der Lebensgemeinschaft auf dem Gabelsflach sind meiner Meinung nach:

- Großes Nahrungsangebot
- Niedriger und schwankender Salzgehalt.
- Hydrodynamische Einflüsse.

Aufgrund des niedrigen Salzgehaltes ist eine im Vergleich zu ähnlichen Lebensräumen im euhalinen Milieu geringere Anzahl von Arten sowie bei einigen Arten eine Reduktion der maximalen Größe zu erwarten (siehe Remane & Schlieper 1971).

Der geringe Salzgehalt und die unregelmäßigen hydrodynamischen Störungen lassen eine vor allem physikalisch kontrollierte Lebensgemeinschaft (sensu Sanders 1968) erwarten. Eine Gemeinschaft dieser Art ist durch eine geringe Anzahl von Arten und durch die Dominanz weniger Arten (niedrige Diversität) gekennzeichnet. Das große Nahrungsangebot sollte dazu führen, daß die wenigen gutangepaßten Arten sehr hohe Abundanzen (bzw. Biomassen) und hohe Produktionswerte erreichen.

Im folgenden will ich die benthische Lebensgemeinschaft der Station Gabelsflach im Hinblick auf Artenspektrum, Abundanz und trophische Strukturen beschreiben und untersuchen, ob sie dem erwarteten Bild entspricht.

Weiterhin werden in diesem Kapitel die Ergebnisse der demographisch-statistischen Analysen kleinräumiger Verteilungsmuster in den Probensätzen TRS1, BOX1 und ARM1 behandelt und in Beziehung zu den gefundenen Gemeinschaftsstrukturen gesetzt. Anhand dieser Daten wird untersucht, ob sich Wechselwirkungen zwischen adulten Individuen verschiedener Arten nachweisen lassen.

3.2. Untersuchungen zur Struktur der benthischen Lebensgemeinschaft

3.2.1. Zusammensetzung und Abundanz

Die Beschreibung der benthischen Lebensgemeinschaft des Gabelsflachs beruht auf den Proben, die im Zeitraum 1986-1988 an den Wohnbauten von Arenicola marina genommen wurden (Probensatz ARM-GF, Tab.A8), sowie auf den Probensätzen TRS1 (lineare Probenreihe, 0,25 mm Sieb) und BOX1 (Kastengreifer, 0,50 mm Sieb) und der Zählung von Arenicola marina-Kothaufen im Sommer 1986.

3.2.2. Die räumliche Verteilung der benthischen Fauna

Anhand der Probensätze TRS1, BOX1 und ARM1 untersuchte ich die Vertikalverteilung und die kleinräumigen horizontalen Verteilungsmuster der benthischen Makrofauna.

Der Probensatz TRS1 bestand aus 35 Stechrohrproben a 27 cm², die am 19.06.86 bündig in einer Reihe genommen wurden. Nach Aussage der beteiligten Taucher gab es auf dem Gabelsflach zu dieser Zeit keine Rippel, zudem hat die Serie keinen Arenicola marina-Wohnbau erfaßt. Die Proben wurden in drei Schichten geschnitten (0-1cm, 1-4cm, 4-10cm) und durch 0,25mm Maschenweite gesiebt (Anhang Tab.A1).

Der Probensatz BOX1 bestand aus 36 Unterproben a 25 cm² (6x6 Felder) aus einem 30x30 cm Kastengreifer, der am 24.06.86 genommen wurde. Diese Proben wurden durch 0,50mm gesiebt (Anhang Tab.A2).

Die Daten zur Verteilung adulter Arenicola marina (ARM1) wurden durch Zählen der Kothaufen auf einer Fläche von 2,25m² (6 x 6 Felder a 625cm²) erhoben (Anhang Tab.A3).

Neben der Verteilung von Arten untersuchte ich auch den Gemeinschafts-Parameter Diversität sowie die Ähnlichkeit (Similarität) zwischen einzelnen Proben.

3.2.3. Die Zusammensetzung der Nahrung ausgewählter Arten

Ich habe Darminhalte verschiedener Arten untersucht um - ergänzend zu Angaben der Literatur - Informationen über die Nahrung dieser Arten zu erhalten. Von besonderem Interesse war, inwieweit sich die erranten Polychaeten von Pygospio elegans ernähren.

Die untersuchten Tiere wurden im Sommer/Herbst 1986 auf der Station Gabelsflach gesammelt und sofort konserviert.

3.3. Ergebnisse

3.3.1. Zusammensetzung und Abundanz

In allen Proben zusammen fand ich 47 Makrozoobenthos-Arten, verteilt auf 15 Mollusca, 21 Polychaeta (und Oligochaeta), 7 Crustacea und 4 Arten anderer Gruppen (Anthozoa, Halacarida, Nemertini, Sipunculida). Da ich einige Gruppen nicht bis zur Art bestimmt habe (Harmothoe, Nephtys, Oligochaeta, Caprella, Anthozoa), liegt die tatsächliche Anzahl wohl bei über 50 Arten.

Tab.3 zeigt die Abundanz der häufiger auftretenden Arten im Jahresmittel und im Juni 1986. Die Gesamtabundanz beträgt im Jahresmittel etwa 32900 Ind./m² (0,50mm-Fraktion) bzw. 44300 Ind./m² (mit 0,25mm-Fraktion). Im Sommer werden Gesamtabundanzen bis zu 80000 Ind./m² (0,50mm-Fraktion) erreicht. Rechnet man die 0,25mm-Fraktion hinzu, können im Sommer in einzelnen Proben Abundanzen von über 100000 Ind./m² (siehe Anhang Tab.A8) gefunden werden.

Die hinsichtlich der Abundanz bedeutendste Art ist der Spionide Pygospio elegans mit 13100 Ind./m² im Jahresmittel. Im Sommer fand ich Abundanzen bis über 30000 Ind./m², im Probensatz TRS1 wurden über 50000 Ind./m² (0,25mm-Sieb) gezählt.

Weitere Arten mit hoher Abundanz sind die Muscheln Macoma balthica, 3025 Ind./m² und Mysella bidentata, 1971 Ind./m², die Polychaeten Aricidea jefreysii, 3430 Ind./m², Chaetozone setosa,

2064 Ind./m², Polydora quadrilobata, 1141 Ind./m², Scoloplos armiger, 1076 Ind./m², und Streptosyllis websteri, 988 Ind./m². Von den Crustaceen ist nur Phoxocephalus holboelli mit 915 Ind./m² häufiger vertreten. Arenicola marina kann mit bis zu 30 adulten Ind./m² vertreten sein.

Die Werte pro m² wurden auf der Basis des jeweiligen Mittelwertes pro Probe berechnet, die Rohdaten sind im Anhang in den Tabellen A1, A2, A3 und A8 zu finden.

Tab.3 Das Makrozoobenthos der Station Gabelsflach.
Datensätze ARM-GF (Tab.A8), TRS1 (Tab.A1) und BOX1 (Tab.A2)
Mittlere Abundanz (N/100cm²) und Standardabweichung (S.D.)
aller Arten, für die gilt:
Median > 1 oder Mittelwert > 1 in mindestens einem Probensatz.
1) 0.25mm-Fraktion; 2) 0.50mm-Fraktion; 3) beide Fraktionen

Datensatz	ARM_GF (0.50mm)		TRS1 (0.25mm)		BOX1 (0.50mm)	
	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.
Zeitraum	1986 - 1988		19.06.1986		24.06.1988	
Art	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.
Mollusca (0.25) ¹⁾	67.7	116.4	-	-	-	-
Polychaeta (0.25) ¹⁾	44.7	28.0	-	-	-	-
Crustacea (0.25) ¹⁾	1.0	4.3	-	-	-	-
Cardium fasciatum	3.3	6.1	1.5	2.2	0.7	1.5
Corbula gibba	5.4	9.3	1.0	1.6	0.0	0.0
Macoma balthica	30.2	20.4	14.7	8.9	8.7	5.3
Mya arenaria	2.5	4.3	1.5	2.0	0.6	1.4
Mysella bidentata	19.7	19.5	91.6	50.1	30.2	35.9
Mytilus edulis	2.4	6.5	2.6	3.2	1.1	3.6
Hydrobia sp.	0.3	1.3	2.0	3.6	0.9	2.2
Anatides maculata	0.5	1.7	5.6	4.7	1.4	2.2
Arenicola marina (juv.)	0.5	1.4	14.9	14.6	3.7	5.8
Aricidea jeffreysii	34.3	23.6	39.8	17.3	20.1	11.9
Capitella capitata	1.9	3.7	1.1	2.3	3.2	6.5
Chaetozone setosa	20.6	17.6	8.5	6.5	2.8	3.7
Eteone longa	2.0	2.8	3.9	4.1	2.1	3.1
Harmothoe spp.	1.8	3.4	4.2	4.3	1.4	2.6
Nepthys spp.	1.9	2.0	0.5	1.3	0.4	1.2
Polydora quadrilobata	11.4	13.8	4.9	4.4	6.4	7.4
Pygospio eleg. (0.50) ²⁾	131.2	1109.5	-	-	251.8	75.8
Pygospio eleg. (+0.25) ³⁾	132.8	1106.7	534.1	102.7	-	-
Scoloplos armiger	10.8	9.4	9.0	5.6	7.9	5.3
Spio goniocephala	1.5	3.9	2.8	2.4	3.2	4.2
Streptosyllis websteri	10.0	8.5	7.9	6.3	3.1	4.3
Sphaerodoridium balticum	0.8	2.8	8.1	5.2	2.9	3.5
Oligochaeta	3.9	6.3	1.1	3.2	0.0	0.0
Caprella spp.	6.3	10.2	2.7	3.1	0.1	0.7
Corophium insidiosum	2.4	4.5	3.5	4.9	0.4	1.9
Diastylis rathkei	3.5	6.6	2.7	3.5	0.2	0.9
Phoxocephalus holboelli	9.2	8.3	8.8	5.0	6.9	5.0

Im Rahmen dieser Arbeit habe ich keine Biomassen bestimmt. Nach Brey (1984) beträgt auf dem Gabelsfeld im Bereich um 12 m Wassertiefe die Gesamtbio­masse etwa 15 gAFTG/m², worin aber große Mya arenaria und Arenicola marina nicht enthalten sind.

3.3.2. Die räumliche Verteilung der benthischen Fauna

3.3.2.1. Vertikalverteilung einzelner Arten im Probensatz TRS1

Tab.4 gibt einen Überblick über die vertikale Verteilung der am häufigsten auftretenden Arten im Probensatz TRS1. Die röhrenbauenden Spioniden sind hier ausgenommen, da deren vertikale Position im Sediment nicht eindeutig bestimmbar ist.

Aus Tab.4 ist ersichtlich, daß sich die Mehrzahl aller Individuen der meisten Arten im obersten Zentimeter des Sediments aufhält. Ausnahmen sind die Polychaeten Aricidea jeffreysii (18% im obersten Zentimeter), Chaetozone setosa (49%) und Scoloplos armiger (48%).

Unterhalb von 4 Zentimeter Tiefe kommen nur sehr wenige Tiere vor. Aricidea jeffreysii tritt hier sowohl relativ (24%) als auch in absoluten Zahlen (1000 Ind./m²) am häufigsten auf. Allerdings muß berücksichtigt werden, daß unterhalb von 10 cm, d.h. außerhalb der Reichweite meiner Stechrohr-Proben, sowohl große Exemplare von Mya arenaria als auch adulte Arenicola marina leben.

Tab.4 Vertikalverteilung einzelner Arten im Probensatz TRS1.

Art	N/100cm ²	Relative Häufigkeit		
		0-1	1-4	4-10 cm Tiefe
<u>Macoma balthica</u>	14.7	72	28	0
<u>Mysella bidentata</u>	91.6	97	3	<1
<u>Arenicola marina</u> (juv.)	14.9	95	5	0
<u>Aricidea jeffreysii</u>	39.8	18	58	24
<u>Chaetozone setosa</u>	8.5	49	51	0
<u>Scoloplos armiger</u>	9.0	48	49	3
<u>Sphaerodoridium balticum</u>	8.1	95	5	0
<u>Streptosyllis websteri</u>	7.9	67	31	2
<u>Phoxocephalus holboelli</u>	8.8	97	3	0

3.3.2.2. Horizontale Verteilungsmuster im Probensatz TRS1

Um eventuelle Gradienten entlang des Probensatzes zu entdecken, führte ich für jede Art eine Rangkorrelation Abundanz/Probe_i gegen die Probennummer *i* durch. Für keine Art konnte ein Trend in der Abundanz entlang der Probenreihe nachgewiesen werden.

Eine einfache Rangkorrelation zwischen verschiedenen Arten (Anzahl/Probe_i von Art X gegen Anzahl/Probe_i von Art Y) zeigte, das von 171 möglichen Kombinationen zweier Arten nur 14 Arten-Paare eine signifikante Korrelation zeigten (Tab.5). Nur in drei Fällen war diese Korrelation negativ.

Tab.5 Datensatz TRS1: Rangkorrelation zwischen Arten.
Signifikante ($\alpha=0,05$) Rangkorrelationen zwischen allen Arten mit Median der Abundanz/Probe ≥ 1 .
19 Arten \rightarrow 171 mögliche Kombinationen zweier Arten.
r : Rang-Korrelations-Koeffizient
*t*_{test} : Student's Testgröße *t*
 $t_{0.05, 33} = 2,035$

Art x	Art y	r	t _{test}
Macoma balth.	Mysella bid.	0.347	2.126
Mysella bid.	Mytilus edulis	0.344	2.104
Mytilus edulis	Pygospio el.	0.431	2.745
Mytilus edulis	Spaerodorid. b.	0.521	3.505
Anaitides mac.	Halacarida sp.	-0.518	3.475
Arenicola mar. juv.	Chaetozone set.	0.427	2.716
Arenicola mar. juv.	Harmothoe spp.	0.384	2.392
Arenicola mar. juv.	Pygospio el.	0.432	2.749
Aricidea jeff.	Polydora quad.	0.499	3.308
Aricidea jeff.	Caprella lin.	0.351	2.153
Harmothoe spp.	Scoloplos arm.	0.334	2.039
Scoloplos arm.	Caprella lin.	-0.365	2.254
Streptosyllis w.	Caprella lin.	-0.401	2.515
Caprella spp.	Halacarida sp.	0.402	2.518

Die Analyse von Verteilungsmustern nach Lloyd (1976) ergab für einige Arten deutlich geklumpfte Verteilungsmuster (Mysella bidentata, Arenicola marina und Diastylis rathkei), eine Art, Spio filicornis zeigte eine deutlich regelmäßige Verteilung. Für die anderen Arten lag der patchiness-Index *p* zwischen 0,9 und 1,2

(siehe Tab.6).

Die Analyse auf regelmäßige Schwankungen mittels linearer Autokorrelation und Fourier-Analyse ergab für nur wenige Arten eindeutige Ergebnisse: Arenicola marina (juv.) zeigt eine Oszillation mit einer Frequenz von 3 - 4 Proben, Sphaerodoridium balticum zeigt negative Autokorrelation bei einer Frequenz von 4 Proben.

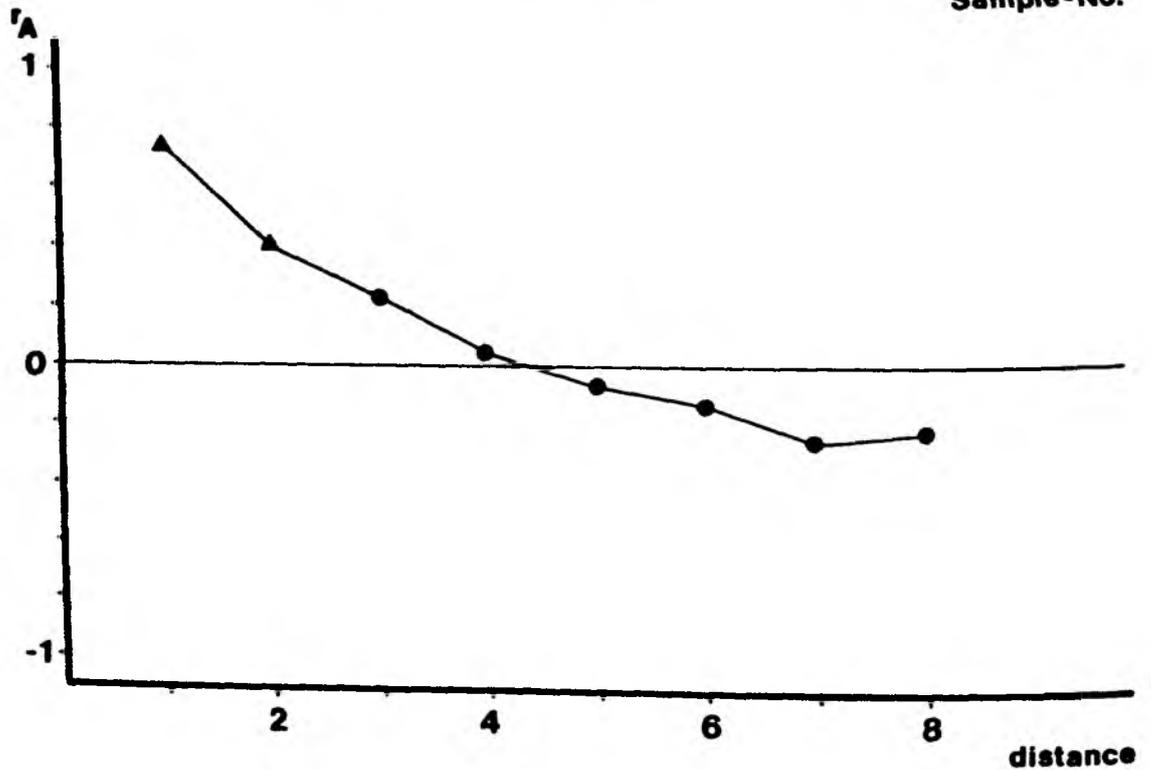
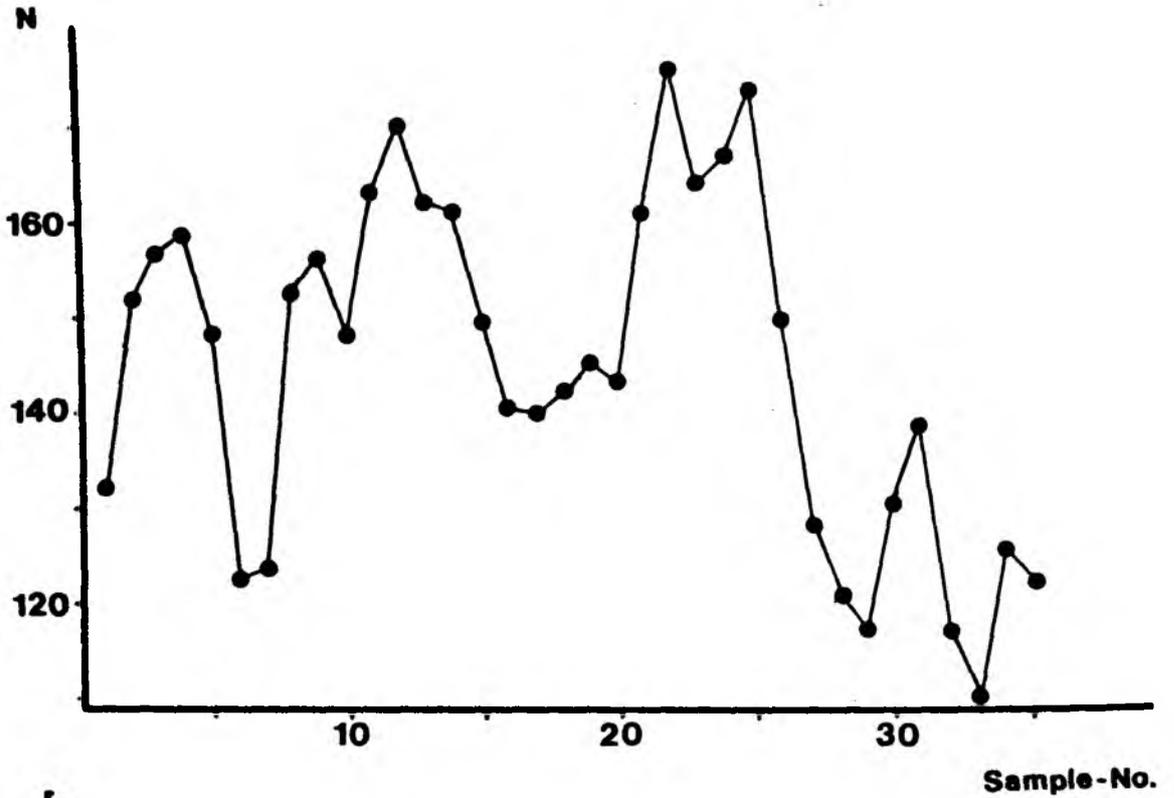
Entlang der Probenreihe gibt es demnach nahezu keine Periodizität in der Abundanz, vor allem keine gemeinsamen regelmäßigen Schwankungen mehrerer Arten, was auf einen externen Faktor (z.B. Rippel) hinweisen würde.

Allerdings weisen die Ergebnisse der linearen Autokorrelation bei allen untersuchten Arten auf das Auftreten einzelner Flecken erhöhter Abundanz entlang der Probenreihe hin. Abb.4 zeigt als Beispiel die Abundanz von Pygospio elegans entlang der Probenreihe und das zugehörige Autokorrellogramm.

Tab.6 Probensatz TRS1 - 'Mean crowding' Verteilungsmusteranalyse. Ergebnisse für alle Arten mit Median der Abundanz/Probe ≥ 1 . Bedeutung des Index p: regelmäßig $< 1 < \text{geklumpt}$.

Art	Median	Patchiness-Index p
Macoma balthica	4.00	1.093
Myrella bidentata	25.00	1.311
Mytilus edulis	1.00	1.049
Anaitides maculata	1.00	1.042
Arenicola marina juv.	3.00	1.656
Aricidea jeffreysii	11.00	1.092
Chaetozone setosa	2.00	1.147
Eteone longa	1.00	1.156
Harmothoe spp.	1.00	1.167
Polydora quadrilobata	1.00	0.971
Pygospio elegans	146.00	1.028
Scoloplos armiger	2.00	0.976
Spio filicornis	1.00	0.404
Streptosyllis websteri	2.00	1.163
Sphaerodoridium balticum	2.00	0.956
Caprella spp.	1.00	0.970
Diastylis rathkei	1.00	1.289
Phoxocephalus holboelli	2.00	0.902

Abb.4 Verteilung von Pygospio elegans im Probensatz TRS1.
 Anzahl/Steckrohr, transformiert nach Hanning & Tukey und
 zugehöriges Autokorrellogramm.
 Dreieck: Signifikant von Null unterschiedlicher
 Korrelationskoeffizient ($\alpha = 0.05$).



3.3.2.3. Horizontale Verteilungsmuster im Probensatz BOX1

Auch mit diesen Daten führte ich zuerst eine Rangkorrelation zwischen der Anzahl/Probe_i von Art X und der Anzahl/Probe_i von Art Y durch. Tab.7 zeigt, daß in nur vier von 36 möglichen Fällen signifikante Korrelationen auftraten, in diesen Fällen war die Korrelation positiv.

Tab.7 Datensatz BOX1: Rangkorrelation zwischen Arten.
Signifikante ($\alpha=0,05$) Rangkorrelationen zwischen allen Arten mit Median der Abundanz/Probe ≥ 1 .
8 Arten \rightarrow 36 mögliche Kombinationen zweier Arten.
r : Rang-Korrelations-Koeffizient
t_{test} : Student's Testgröße t.
t_{0.05,34} = 2,032

Art x	Art y	r	t _{test}
Mysella bid.	Pygospio el.	0.703	5.766
Mysella bid.	Streptosyllis w.	0.368	2.305
Aricidea jeffr.	Polydora quad.	0.340	2.107
Polydora spp.	Scoloplos arm.	0.481	3.200

Die Ergebnisse der Verteilungsmuster-Analysen sind in Tab.8 (Analyse nach Lloyd 1967, 'mean crowding'), in Tab.9 (Analyse nach Pielou 1969) und in Tab.10 (Analyse nach Cliff & Ord 1973/81, 'spatial autocorrelation') dargestellt.

Tab.8 Probensatz BOX1 - 'Mean crowding' Verteilungsmusteranalyse.
Ergebnisse für zwei Feldgrößen und alle Arten mit Median der Abundanz/Probe ≥ 1 .
Bedeutung des Index p: regelmäßig $< 1 <$ geklumpt.

Art	Patchiness-Index p	
	Raster 6 x 6 a 25cm ²	Raster 3 x 3 a 100cm ²
Macoma balthica	0.910	0.915
Mysella bidentata	1.617	1.415
Arenicola marina (juv.)	2.494	1.136
Aricidea jeffreysii	1.187	1.148
Polydora quadrilobata	1.382	1.276
Pygospio elegans	1.064	1.026
Scoloplos armiger	0.941	1.016
Spio filicornis	1.409	1.190
Streptosyllis websteri	1.406	1.284
Sphaerodoridium balticum	1.074	1.087
Phoxocephalus holboelli	0.951	0.926

Tab.9 Probensatz BOX1 - Verteilungsmusteranalyse nach Pielou
 Angegeben sind nur signifikante Befunde ($\alpha=0.05$)
 für Arten mit Median der Abundanz/Probe ≥ 1 .
 Analyse der Proben mit Abundanz $>$ Median.
 DD_{obs} : Beobachtete Anzahl Kontakte.
 DD_{exp} : Erwartete Anzahl Kontakte bei Zufallsverteilung.
 Varianz: Varianz von DD_{exp} .

Art	Median Felder	Anzahl	DD_{obs}	DD_{exp}	Varianz
Mysella bidentata	5.50	18	32	26.71	13.22
Polydora spp.	1.00	14	23	15.89	9.33
Pygospio elegans	66.00	17	42	23.75	12.31
Streptosyllis websteri	1.00	4	2	1.05	0.83

Tab.10 Probensatz BOX1 - 'Spatial autocorrelation'.
 Angegeben sind nur signifikante Befunde ($\alpha=0.05$)
 für Arten mit Median der Abundanz/Probe ≥ 1 .
 k : Abstand zwischen zwei Feldern (in Anzahl Feldern)
 n : Anzahl möglicher Kontakte zwischen zwei Feldern
 Moran's Index I: $-1 \leq I \leq 1$
 Geary's Index c: $0 \leq c \leq 1$
 *: Signifikante Autokorrelation ($\alpha=0.05$)

Art	Abstand k Kontakte n	Index				
		1 220	2 320	3 324	4 256	5 140
Macoma balthica	I	-0.15	-0.04	0.03	0.00	0.00
	c	-0.25*	-0.14	0.01	0.13	0.46*
Mysella bidentata	I	0.14*	-0.16*	-0.06	0.00	0.05
	c	0.19*	-0.22*	-0.06	0.19	0.00
Aricidea jeffreysii	I	0.18*	0.05	0.04	-0.22*	-0.36*
	c	0.19*	0.19*	0.10	-0.38*	-0.25
Polydora spp.	I	0.20*	0.04	-0.04	-0.23*	-0.14
	c	0.09	0.13	-0.02	-0.40*	0.32
Pygospio elegans	I	0.19*	-0.19*	-0.11	0.02	0.03
	c	0.28*	-0.14	-0.07	0.13	-0.20
Scoloplos armiger	I	0.12	0.03	-0.03	-0.05	-0.36*
	c	0.14	0.14	0.02	-0.15	-0.32
Spio. filicornis	I	-0.11	0.03	-0.07	-0.01	0.05
	c	-0.18	-0.17	-0.11	0.28*	0.39
Streptosyllis webst.	I	0.06	-0.06	-0.15*	0.01	0.12
	c	-0.09	-0.40*	-0.23*	0.48*	0.70*

Abb.5 zeigt als Beispiel die Verteilung von Pygospio elegans in den BOX1-Proben.

Abb.5 Verteilung von Pygospio elegans im Probensatz BOX1.
Anzahl/Probe.

Dunkle Dreiecke: Die 10 höchsten Werte.

+ helle Dreiecke: Die 19 höchsten Werte.

52	57	44	112 ▲	66 △	25
62	57	71 △	81 ▲	78 △	53
61	60	87 ▲	88 ▲	85 ▲	52
56	75 △	104 ▲	67 △	35	65
50	77 △	95 ▲	73	50	61
100 ▲	88 ▲	75 △	81 ▲	66 △	65

3.3.2.4. Verteilungsmuster adulter Arenicola marina

In Tab.11 sind die Ergebnisse der Verteilungsanalysen für den Probenatz ARM1 (Kothaufen adulter Arenicola marina, Anhang Tab.A3) angegeben.

Demnach zeigen adulte Individuen ein geklumpertes Verteilungsmuster, die Flecken-Größe liegt zwischen 600 und 2500 cm². Negative Autokorrelationswerte bei Feldabständen ≥ 4 weisen auf symmetrische Anordnung der Flecken bzw. auf einen Gradienten im Datensatz hin.

Tab.11 Probenatz ARM1 - Verteilungsmuster adulter Arenicola marina
Ergebnisse der drei Methoden

- 'Mean crowding'

Bedeutung des Index p: regelmäßig $< 1 <$ geklumpt.

- nach Pielou

DD_{obs}: Beobachtete Anzahl Kontakte.

DD_{exp}: Erwartete Anzahl Kontakte bei Zufallsverteilung.

Varianz: Varianz von DD_{exp}.

- 'Spatial autocorrelation'

k : Abstand zwischen zwei Feldern (in Anzahl Feldern)

n : Anzahl möglicher Kontakte zwischen zwei Feldern

Moran's Index I: $-1 \leq I \leq 1$

Geary's Index c: $-\infty \leq c \leq 1$

*: Signifikanter Wert ($\alpha=0.05$)

'Mean crowding'

		Patchiness-Index p	
Raster: 6 x 6 a 625cm ²		3 x 3 a 2500cm ²	
		1.226	1.223

'nach Pielou'

Median	Anzahl	DD _{obs}	DD _{exp}	Varianz
2.00	12	19*	11.25	7.27

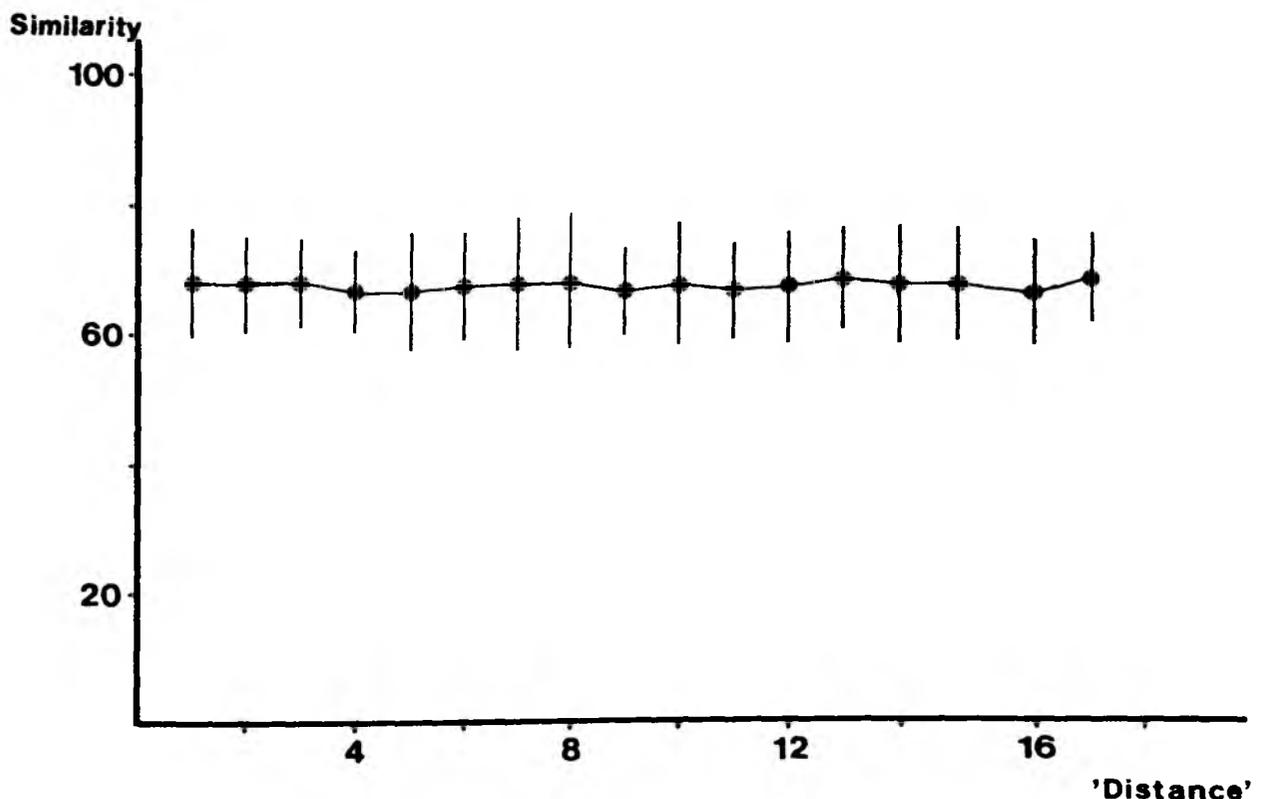
'Spatial autocorrelation'

Abstand k	1	2	3	4	5
Kontakte n	220	320	324	256	140
Index I	0.14*	0.06	-0.05	-0.18*	-0.18
Index c	0.18*	0.17	0.00	-0.26*	-0.20

3.3.2.5. Similarität und Diversität

Der lineare Probensatz TRS1 eignete sich besonders für die Untersuchung der Frage, ob die Ähnlichkeit zwischen zwei Proben von deren Abstand abhängt. Abb.6 zeigt den Wert von 'Ruzicka's Index of similarity' (siehe Pielou 1984) in Abhängigkeit von der Distanz zwischen zwei Proben. Angegeben ist jeweils der Mittelwert des Index für alle möglichen Kombinationen mit dem gegebenen Abstand und seine Standardabweichung.

Abb.6 Datensatz TRS1: Ruzicka's Index of Similarity S für Proben mit Abstand d von 1 bis 18 Probendurchmessern. S ist angegeben als Mittelwert aller möglichen Kombinationen zweier Proben mit gleichem Abstand d. Senkrechte Striche = \pm Standardabweichung.



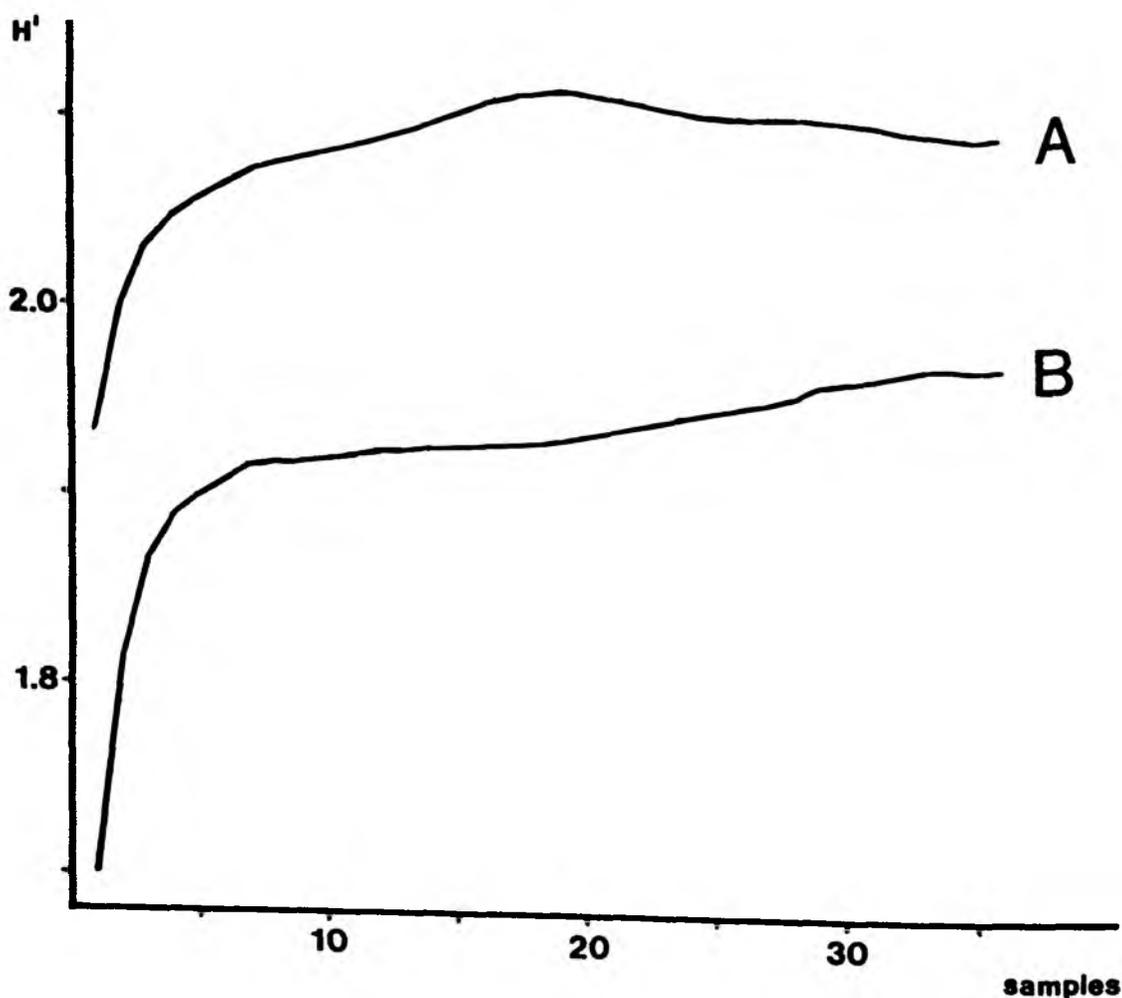
Aus Abb.6 ist zu ersehen, daß die Ähnlichkeit zwischen zwei Proben durchweg bei etwa 69% liegt, der Abstand zwischen den Proben ist ohne sichtbaren Einfluß. Die Standardabweichung S.D. beträgt um die 10 Prozentpunkte. Da bei einer Normalverteilung das Intervall Mittelwert $\pm 2 \cdot S.D.$ etwa 95% aller Werte umfaßt, kann aus den Ergebnissen gefolgert werden, daß die Ähnlichkeit zwischen zwei beliebigen Proben des Datensatzes TRS1 zwischen 50% und 90% liegt.

Im Datensatz BOX1 liegt die mittlere Ähnlichkeit zwischen zwei Proben bei 60% (35 - 85%).

Abb.7 Diversitäts-Index H' in Abhängigkeit von der Probenzahl n .
 H' ist angegeben als Mittelwert aller möglichen Kombinationen von n Proben.

A: Datensatz TRS1 (35 Proben a 27cm²)

B: Datensatz BOX1 (36 Proben a 25cm²)



Die Ähnlichkeit zwischen den beiden Datensätzen TRS1 und BOX1 beträgt 45,5%, während die Ähnlichkeit zwischen den Sommerdaten und den Daten des gesamten Jahres 31,8% (TRS1 - ARM-GF) und 47,8% (BOX1 - ARM-GF) beträgt.

Abb.7 zeigt die Veränderung des Diversitäts-Index H' nach Shannon-Wiener mit zunehmender Anzahl von Proben für die beiden Datensätze TRS1 und BOX1. H' ist für jede Anzahl von Proben als Mittelwert über alle möglichen Kombinationen von Proben angegeben.

Für beide Datensätze zeigt sich ein ähnliches Bild. Der Anstieg der Diversität ist bis zu einer Anzahl von fünf Proben sehr steil und flacht dann stark ab. Im Probensatz TRS1 erreicht H' bei etwa 20 Proben ein Plateau, eine weitere Erhöhung der Probenzahl führt zu keinem weiteren Anstieg der Diversität über den Wert von $H' = 2,10$ hinaus. Im Probensatz BOX1 erreicht H' keine deutliches Plateau, der höchste Wert liegt bei $H' = 1,97$. Die Werte für die Äquität (evenness, $J = H'/H_{max}$) liegen erwartungsgemäß mit 0,40 (TRS1) und 0,38 (BOX1) recht niedrig.

Im Probensatz ARM-GF, der alle Jahreszeiten abdeckt, liegt die Diversität mit $H' = 3,43$ deutlich höher ($J = 0,63$).

3.3.3. Die Zusammensetzung der Nahrung ausgewählter Arten

Die Untersuchung der Darminhalte erbrachte folgende Ergebnisse:

Macoma balthica:

Ich untersuchte 15 Individuen, bei allen ergab sich das gleiche Bild: Wenige kleine Sandkörner, eine geringe Anzahl von intakten Diatomeen-Schalen und viel feines organisches Material unbestimmbarer Herkunft.

Anaitides maculata:

Von diesem erranten Polychaet wurden 14 Exemplare untersucht, 5 davon enthielten nichts im Darm. 5 (56%) der restlichen 9 Individuen enthielten Pygospio elegans-Teile, bei 4 (44%) Individuen war der Darminhalt nicht identifizierbar.

Eteone longa:

Ich untersuchte 29 Exemplare dieses erranten Polychaeten. Bei 20

Individuen war der Darm leer. Von den restlichen 9 Individuen enthielten 8 (89%) ausschließlich Pygospio elegans-Teile, ein Tier (11%) enthielt Teile von Eteone longa.

Nephtys spp.:

Von 6 untersuchten Individuen hatte 1 Tier nichts im Darm. Die restlichen enthielten neben unidentifizierbarem Material alle gregarinenähnliche Einzeller (Darmparasiten?). In zwei Tieren fand ich Borsten von Scoloplos armiger, zwei andere enthielten Borsten von Nephtys spp.

Aricidea jeffreysii:

Die 10 untersuchten Individuen dieser sedentären Polychaetenart enthielten in ihrem Darm sehr feines organisches Material (nicht bestimmbar) und kleine anorganische Partikel. In der 0,25mm-Fraktion gefundene, sehr kleine Tiere hatten vor allem Diatomeen gefressen.

Chaetozone setosa:

Wie Aricidea jeffreysii enthalten Individuen dieser Art im Darm sehr feines organisches Material, aber keinerlei anorganische Partikel. In allen 5 untersuchten Exemplaren fand ich einige Prorocentrum-Zellen.

Pygospio elegans:

Bei dieser Art zeigten alle untersuchten Individuen ein ähnliches Bild: Der überwiegende Anteil des Darminhalts bestand aus feinem organischem Material, daneben traten ab und zu Diatomeen, kleine Sandkörner und einmal Harpacticoiden-Fragmente auf.

Scoloplos armiger:

Ich untersuchte 5 Exemplare dieses sedentären Polychaeten, alle enthielten in ihrem Darm organisches Material und viel Sand.

Phoxocephalus holboelli:

Der Darm von Individuen dieser Amphipoden-Art enthielt neben unidentifizierbarem Material, Diatomeen und Prorocentrum-Zellen vor allem Teile von Harpacticoiden und Teile (Borsten) von P. elegans. Von 33 untersuchten Tieren hatten 2 nichts im Darm, von den restlichen 31 enthielten 17 (55%) Harpacticoiden-Teile und 14 (45%) Pygospio elegans-Teile. Ein Individuum enthielt Borsten eines nicht bestimmaren Polychaeten.

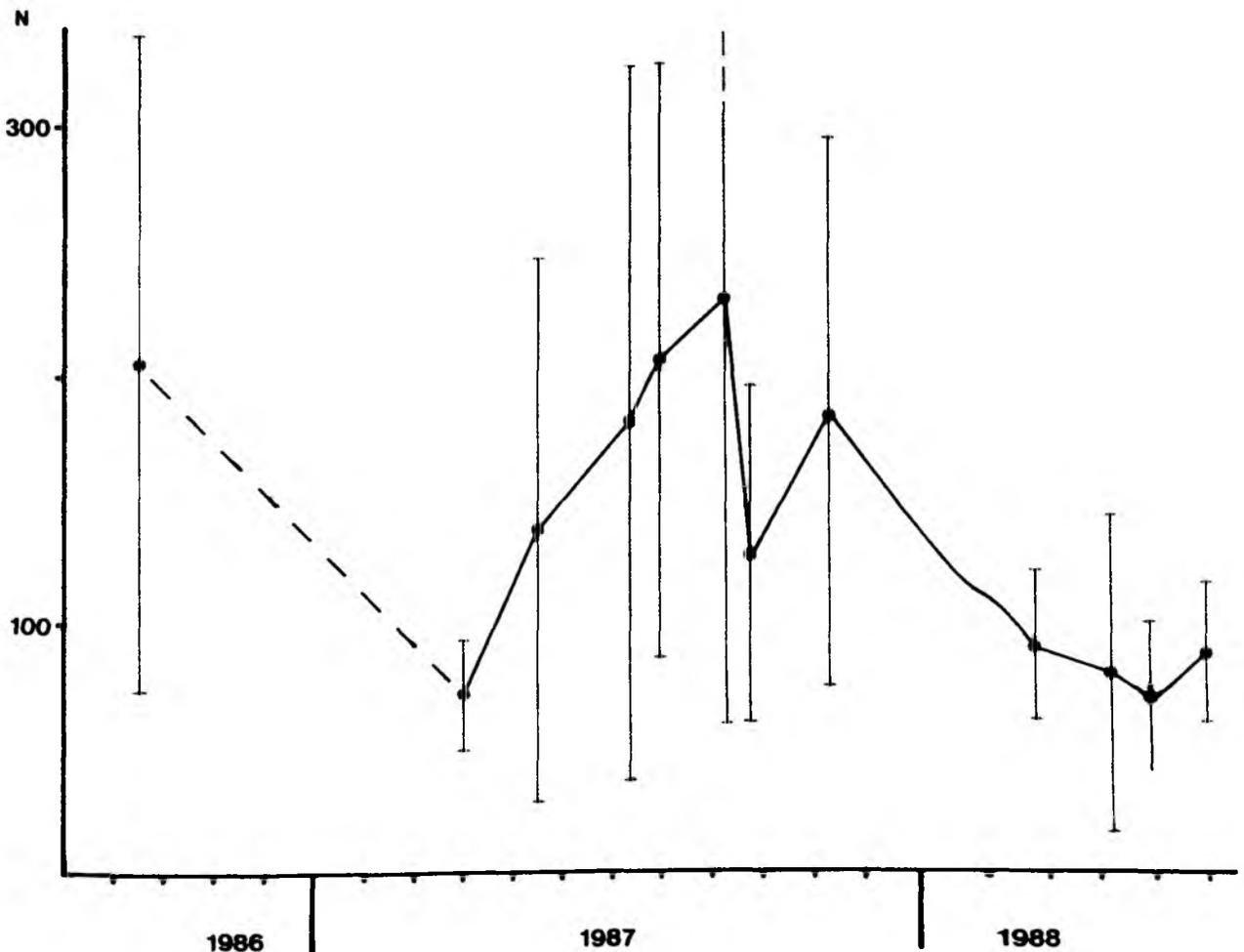
3.4. Diskussion

3.4.1. Zusammensetzung und Abundanz

Die auf der Station Gabelsflech gefundene Artenzahl von über 50 entspricht anderen Befunden im Flachwasser der Kieler Bucht. Brey (1984) fand auf einer Station mit 6m Wassertiefe im Jahresgang insgesamt 57 Arten.

Typisch für fein/mittelsandige Stationen der Kieler Bucht ist auch die numerische Dominanz weniger Arten. Pygospio elegans allein hat einen Anteil von 40% an der Gesamtabundanz, zusammen mit Aricidea jefreysii, Macoma balthica, Mysella bidentata und Chaetozone setosa werden 71% der Gesamtabundanz erreicht.

Abb.8 Pygospio elegans, Datensatz ARM-GF.
Mittlere Abundanz (Ind./100cm²) pro Termin.
Senkrechte Striche: ± Standardabweichung.



Einen ausgeprägten Jahresgang der Abundanz zeigt vor allem Pygospio elegans (Abb.8). Im Winter liegt die Abundanz deutlich unter 100 Ind./100cm², während sie im Sommer in einzelnen Proben auf über 500 Ind./100cm² (d.h. 50000 Ind./m²) ansteigen kann.

Die Zählung der Kothaufen von Arenicola marina erbrachte einen überraschend hohen Abundanzwert von 30 Ind./m². Ich nehme an, daß dies die Obergrenze der Dichte dieser Art auf dem Gabelsflach ist, denn im Wattenmeer werden in sandigen Sedimenten kaum höhere Abundanzen adulter Tiere gefunden (siehe z.B. Beukema 1976, Cadee 1976, Pollack 1979).

Im Vergleich zu Brey (1984) zeigen die vorliegenden Daten (Tab.3), daß die Verwendung eines 0,50mm Siebes anstelle eines 1,0mm Siebes teilweise drastische Effekte auf die Zusammensetzung der Fauna hat. Insbesondere die Abundanz kleiner Polychaeten (Aricidea, Chaetozone, Streptosyllis, Sphaerodoridium und auch Pygospio) steigt deutlich an.

3.4.2. Biomasse und Produktion

Im Hinblick auf die Biomasse sind Macoma balthica, Arenicola marina und wahrscheinlich Mya arenaria am bedeutensten.

Die mittlere jährliche Biomasse beträgt ohne Arenicola marina und ohne große Mya arenaria etwa 15 gAFTG/m² (Brey 1984).

Macoma balthica hatte im Sommer 1982 auf dem Gabelsflach die höchste Biomasse aller gefundenen Arten, etwa 10 gAFTG/m² (Brey 1984). Die Biomasse von Arenicola marina auf dem Gabelsflach kann in etwa aus der Abundanz (Datensatz ARM1, 30 Ind./m²) geschätzt werden. Pollack (1979) hat die Populationsdynamik von Arenicola marina im Watt bei Roscoff intensiv untersucht. Mit seinen Werten ergibt sich für 30 Ind./m² eine Biomasse von 5 - 20 gAFTG/m², d.h. etwa 10 gAFTG/m². Die Biomasse von Mya arenaria kann ich aufgrund mangelnder Daten nicht schätzen.

Die Produktion des Makrobenthos des Gabelsflach kann nur ungenau anhand von Literaturwerten geschätzt werden.

Die jährliche P/B-Rate von Macoma balthica in klimatisch der Kieler Bucht vergleichbaren Gebieten liegt zwischen 0,5 und 2

(Beukema 1980, Burke & Mann 1974, Cranford et al. 1985, Madsen & Jensen 1987, Warwick & Price 1975 und andere). Mit einer angenommenen P/B-Rate von 1,0 und einer mittleren jährlichen Biomasse von 10 gAFTG/m² ergibt sich eine Produktion von 10 gAFTG/m² pro Jahr. Für Arenicola marina wurden ebenfalls P/B-Raten um 1 gefunden (Pollack 1979, Beukema & deVlas 1979), womit sich auch für diese Art eine jährliche Produktion um 10 gAFTG/m² ergibt. Die Biomasse kleiner Polychaeten (Pygospio, Aricidea, Chaetozone u.a.) liegt bei etwa 1 gAFTG/m². Die P/B-Rate dieser Arten liegt vermutlich um 2 (siehe z.B. Buchanan & Warwick 1974, Tamai 1985, Warwick et al. 1978), so daß die jährliche Produktion etwa 2 gAFTG/m² beträgt. Wenn ich für die restlichen 4 g Biomasse ebenfalls eine P/B-Rate um 1 annehme, errechnet sich eine jährliche Gesamtproduktion von ungefähr 26 gAFTG/m² bei einer P/B-Rate von knapp über 1.

Auf 100cm² bezogen beträgt die mittlere Biomasse 0,25 gAFTG und die jährliche Produktion 0,26 gAFTG.

Dieser Produktionswert ist sicherlich eine Unterschätzung der tatsächlichen Verhältnisse, da z.B. große Mya arenaria darin nicht enthalten sind.

26 gAFTG entsprechen etwa 13 gC (Umrechnung nach Brey et al. 1988 und Petersen & Curtis 1980). Bei einer angenommenen Produktionseffizienz (P_{sekundär}/P_{primär}) von 20% (Mann 1980, Parsons et al. 1984) werden für die Erzeugung von 13 gCm⁻² Sekundärproduktion etwa 65 gCm⁻² Primärproduktion benötigt, wobei die Umsetzung von Primärproduktion in mikrobielle Biomasse vernachlässigt wurde. Dies entspräche etwa einem Drittel der theoretisch zur Verfügung stehenden Primärproduktion (ca. 200 gCm⁻²).

3.4.3. Die räumliche Verteilung der benthischen Fauna

3.4.3.1. Vertikalverteilung

Zur Vertikalverteilung des Benthos in Weichböden des Sublitorals wurden verschiedene Untersuchungen durchgeführt, Romero (1983) gibt einen Überblick. In sandigen Sedimenten wurden in der Regel

über 70% der Individuen und der Biomasse in den obersten fünf Zentimetern gefunden.

Wie aus Tab.4 ersichtlich ist, konzentriert sich auch die Fauna des Gabelsflach an der Sediment-Wasser-Grenzschicht. Werden die relativen Häufigkeiten aus Tab.4 auf die Jahresmittelwerte der Abundanz in Tab.3 übertragen, so ergibt sich, daß etwa 58% aller Tiere im obersten Zentimeter des Sediments zu finden sind, 34% halten sich im Tiefenbereich 1 - 4 cm auf, und nur 8% leben noch tiefer im Sediment. Die röhrenbauenden Spioniden sowie adulte Arenicola marina und große Mya arenaria sind in diese Berechnung nicht eingeschlossen.

Werden die Spioniden dem Bereich 0 - 1 cm, und Arenicola marina und Mya arenaria dem Bereich tiefer als 4 cm hinzugerechnet, dann leben mehr als 80% aller Individuen im obersten Zentimeter des Sediments.

Die vertikale Verteilung der Biomasse sieht wahrscheinlich etwas anders aus. Da die vertikale Verteilung von Macoma balthica mit der Größe korreliert ist (siehe z.B. Reading & McGroarty 1978) und die Population auf dem Gabelsflach von großen Individuen dominiert wird (siehe Abschnitt "Macoma balthica") wird die höchste Biomasse - um 15 gAFTG/m² - im Bereich 1 - 4 cm zu finden sein. Adulte Arenicola marina und Mya arenaria leben bis zu 40 cm tief im Sediment (Linke 1939 und Keegan 1974). Es ist daher anzunehmen, daß unterhalb von 10 cm Tiefe noch eine Biomasse in der Größenordnung von 10 gAFTG/m² zu finden ist. Die vertikale Biomasse-Verteilung ist demnach wahrscheinlich bimodal, mit einem Peak dicht unter der Sedimentoberfläche und einem weiteren Peak unterhalb von 10 cm.

3.4.3.2. Horizontale Verteilungsmuster

Tab.12 zeigt für die häufiger auftretenden Arten die gemeinsame Interpretation aller Analysen kleinräumiger Verteilungsmuster. Fünf Arten zeigen zufällige Verteilungsmuster, wobei allerdings Macoma balthica und Phoxocephalus holboelli eine Tendenz in Richtung regelmäßige Verteilung aufweisen. Regelmäßige Verteilungs-

Tab.12 Verteilungsmuster abundanter Arten auf dem Gabel sflach.
Gemeinsame Interpretation der Tabellen 5 - 11.

Art	Verteilungsmuster	Fleckendurchmesser
<i>Macoma balthica</i>	Zufällig -> regelmäßig	
<i>Mysella bidentata</i>	Geklumpt	10 — 15 cm
<i>Arenicola marina</i> juv.	Geklumpt	<= 5 — 10 cm
<i>A. marina</i> adult	Geklumpt	<= 30 — 60 cm
<i>Aricidea jeffreysii</i>	Geklumpt	20 — 35 cm
<i>Polydora quad.</i>	Geklumpt	15 — 30 cm
<i>Pygospio elegans</i>	Geklumpt (Hohe Werte)	10 — 15 cm
<i>Scoloplos armiger</i>	Zufällig	
<i>Spio gonocephala</i>	Zufällig -> geklumpt	
<i>Streptosyllis w.</i>	Geklumpt	<= 10 — 15 cm
<i>Sphaerodoridium b.</i>	Zufällig	
<i>Phoxocephalus holb.</i>	Zufällig -> regelmäßig	

muster in natürlichen Populationen weisen auf einen intraspezifischen Mechanismus hin, der dazu führt, daß jedem Individuum ein annähernd gleichgroßer Teil des gesamten Lebensraums zur Verfügung steht. Holme (1950) konnte zeigen, daß Tellina tenuis unter normalen Bedingungen in Quadraten von 0,1m² Fläche ein regelmäßiges kleinräumiges Verteilungsmuster zeigt. Er nahm an, daß Tellina tenuis durch die Aktivität ihres Ingestionssiphons an der Sedimentoberfläche ein gewisses Territorium "okkupiert". Für Macoma balthica, die sich auf die gleiche Weise ernährt, könnte diese Erklärung ebenfalls Bedeutung haben, was aber durch eine genauere Untersuchung geklärt werden muß.

Mit Ausnahme von adulten Arenicola marina zeigen alle Arten mit geklumpfter Verteilung eine ähnliche mittlere Größe der Flecken, deren Durchmesser um 15 cm liegt. Zusammen mit der Tatsache, daß signifikante Rangkorrelationen zwischen verschiedenen Arten fast immer positiv sind (Tab.5 und Tab.6), weisen diese Befunde auf einen oder mehrere exogene Faktoren hin, die auf viele Arten gleich wirken und so die räumliche Struktur der benthischen Gemeinschaft bestimmen. Direkte inter- und intraspezifische Mechanismen scheinen für die Verteilung der adulten Individuen von untergeordneter Bedeutung zu sein.

Exogene Faktoren können zum Beispiel hydrodynamische Einflüsse (Rippelbildung, siehe Eckmann 1979) oder Nahrungssuche durch

demersale Fische ("feeding pits", siehe z.B. Virnstein 1977) sein. Rippel scheiden jedoch zumindest im Hinblick auf den Datensatz TRS1 aus, da sie zu zu periodischen Schwankungen der Abundanzen führen müßten.

Ein bisher nicht diskutierter Faktor ist Arenicola marina. Diese Art produziert durch die Umlagerung des Sediments bei der Bildung von Freßtrichtern und Kothaufen lokale Störungen der physikalischen Umwelt anderer Arten. Für die meist nur einige Millimeter großen Arten, die nahe der Sediment-Wasser-Grenzschicht leben, können diese lokalen Störungen von großer Bedeutung sein.

Der Vergleich der Probensätze TRS1 und BOX1 ergab eine Ähnlichkeit von nur 45,5%, obwohl die Proben nahezu zur gleichen Zeit (5 Tage Unterschied) und - navigationstechnisch gesehen - am gleichen Ort genommen wurden. Die geringe Ähnlichkeit zwischen beiden Probensätzen kann teilweise durch die Verwendung verschiedener Siebgrößen (0,25mm und 0,50mm) erklärt werden, sie ist aber auch ein Hinweis auf großräumigere Verteilungsmuster im Skalenbereich über ein Meter, die z.B. mit Veränderungen des Sediments zusammenhängen können.

3.4.4. Trophische Beziehungen und Gruppen

Reine Suspensionsfresser, die ihre Nahrung ausschließlich direkt aus der Wassersäule beziehen, sind auf dem Gabelsflach nur schwach vertreten. Neben Mysella bidentata und Polydora quadrilobata ist nur noch Mya arenaria von Bedeutung, die durch die von mir verwendeten Methoden aber nicht quantitativ erfaßt wird.

Die meisten der in Tab.13 aufgeführten Arten beziehen ihre Nahrung zumindest teilweise aus der Sediment-Wasser-Grenzschicht. Pygospio elegans und Macoma balthica können sowohl von der Sediment-Oberfläche, als auch aus der Wassersäule Nahrung aufnehmen (siehe z.B. Taghon et al. 1980 sowie Gilbert 1977). Junge Aricidea jeffreysii, Chaetozone setosa und Streptosyllis websteri fressen in den obersten Zentimetern des Sediments, wie die Zusammensetzung der Darminhalte und die vertikale Verteilung im Sediment zeigen. Arenicola marina ist durch seinen Freßtrichter

mit der Sedimentoberfläche verbunden.

Wenn man davon ausgeht, daß neben Macoma balthica und Pygospio elegans alle Tiere, die sich im obersten Zentimeter des Sediments aufhalten, auch ihre Nahrung aus diesem Bereich beziehen, dann ergibt sich, daß über 80% aller gefundenen Tiere ihre Nahrung direkt aus der Sediment-Wasser-Grenzschicht beziehen.

Neben den bekannt räuberischen Polychaeten Anaitides maculata und Eteone longa (siehe z.B. Hartmann-Schröder 1971) ernährt sich auch der Amphipode Phoxocephalus holboelli zu einem großen Teil von Pygospio elegans. Oliver et al. (1982) untersuchten die Nahrung von sieben verschiedenen Phoxocephaliden aus Nordamerika, Neuseeland und der Antarktis. Alle untersuchten Arten waren ebenfalls räuberisch und ernährten sich überwiegend von sehr kleinen Polychaeten, Nematoden und Copepoden. Labor- und Feldexperimente zeigten, daß die Anwesenheit von Phoxocephaliden insbesondere die Rekrutierung von Polychaeten über pelagische Larven negativ beeinflusst.

Tab.13 Der trophische Status der bedeutenden Arten der Station Gabelsflach.

SF: Suspensionsfresser
 SDF: Oberflächen-Taster (Surface Deposit Feeder)
 SSDF: Sedimentfresser (Sub-Surface Deposit Feeder)
 CARN: Carnivore

	SF	SDF	SSDF	CARN
Macoma balthica	+	+	-	-
Mysella bidentata	+	-	-	-
Arenicola marina	-	(+)	+	-
Aricidea jeffr.	-	+	+	-
Chaetozone setosa	-	+	+	-
Polydora quad.	+	-	-	-
Pygospio elegans	+	+	-	-
Scoloplos armiger	-	-	+	-
Streptosyllis webst.	-	+	-	-
Phoxocephalus holb.	-	+	-	+
Anaitides maculata	-	-	-	+
Eteone longa	-	-	-	+

3.4.5. Die Struktur der benthischen Gemeinschaft als Folge externer Faktoren

Die besonderen Bedingungen der Untersuchungsstation Gabelsflach scheinen die Struktur der benthischen Gemeinschaft in der erwarteten Weise zu beeinflussen.

In Anlehnung an Menge & Sutherland (1987) repräsentieren niedriger Salzgehalt und hydrodynamische Effekte zwei verschiedene Typen von umweltbedingten Stressfaktoren.

Niedriger Salzgehalt führt zu Veränderungen in den biochemischen Reaktionen der betroffenen Tiere. Beispiele hierfür sind verringerte bzw. fehlende Rekrutierung bis hin zum vollständigen Fehlen einer Art. In der Lebensgemeinschaft des Gabelsflachs macht sich die physiologische Störung durch niedrigen Salzgehalt unter anderem durch eine Größenreduktion bei Pygospio elegans bemerkbar. Im Vergleich zu Populationen aus dem Nordsee-Watt, wo ich Tierlängen bis zu 20mm messen konnte, erreichen Individuen vom Gabelsflach maximal 13mm Länge.

Durch Strömung oder Wellen verursachte Veränderungen des Sediments (Rippelbildung, Erosion) wirken in erster Linie mechanisch auf Tiere ein, durch Verschütten, Freispülen, Verdriften oder auch einfach Zerstörung der Wohnbauten. Die Bedeutung dieser physikalischen Störungen für die Fauna des Gabelsflachs zeigt sich schon allein darin, daß die nach Abundanz oder Biomasse dominanten Arten gegen hydrodynamische Einflüsse gut geschützt sind. Macoma balthica lebt im Sediment und kann sich gegebenenfalls tiefer eingraben, Pygospio elegans lebt in Röhren, die zum Teil bis 4cm tief in das Sediment reichen (siehe Abschnitt "Pygospio elegans"), und Arenicola marina ist als adultes Tier vor Erosionsereignissen nahezu vollständig geschützt.

Die starken physiologischen und physikalischen Störungen führen zu einer benthischen Gemeinschaft, die im Hinblick auf Abundanz und auch Biomasse durch wenige Arten dominiert wird. Dies spiegelt sich in niedrigen Werten von Diversität und Äquität insbesondere während des Sommers ($H' = 2,0$; $J = 0,4$) wieder, wenn Pygospio elegans die weitaus höchste Abundanz aller Arten hat.

Wie ich oben zeigen konnte, bezieht der überwiegende Anteil der Fauna (ca. 80%) seine Nahrung direkt aus der Sediment-Wasser-Grenzschicht, hier scheint das beste Nahrungsangebot zu bestehen. Pygospio elegans und Macoma balthica haben als Oberflächen-Taster und fakultative Suspensionsfresser (Taghon et al. 1980 sowie Gilbert 1977) direkten Zugriff auf dieses Angebot. Arenicola marina besitzt mit seinem Freßtrichter eine Art "Anreicherungsmaschine" für auf der Sedimentoberfläche liegende Partikel, wobei allerdings noch nicht klar ist, wovon genau diese Art sich ernährt (Cadee 1976, Rijken 1979).

Die auf dem Gabelsflach besonders erfolgreichen Arten - Macoma balthica, Pygospio elegans und Arenicola marina - sind also in mehrfacher Hinsicht an ihren Lebensraum gut angepaßt. Sie ertragen niedrige Salzgehalte - wie ihre Verbreitung bis in die östliche bzw. mittlere Ostsee zeigt -, sie sind in der Lage, sich vor Erosionseffekten zu schützen, und sie besitzen anscheinend überlegene Ernährungsstrategien.

Die Tatsache, daß ich zwar nicht-zufällige kleinräumige Verteilungsmuster der Fauna fand, aber keinen deutlichen Hinweis auf strukturierende biologische Interaktionen zwischen adulten Individuen der untersuchten Arten ist ein Indiz dafür, daß neben der faunistischen Zusammensetzung auch die räumliche Verteilung der benthischen Lebensgemeinschaft auch im Sommer vor allem von äußeren Faktoren kontrolliert wird.

4. Biologische Anpassungen und Interaktionen

4.1. Einleitung

Wie ich im vorhergehenden Abschnitt zeigen konnte, sind abiotische Faktoren - Salzgehalt und Hydrodynamik - für die Struktur der benthischen Lebensgemeinschaft des Gabelsflachs bestimmend. Biologische Interaktionen zwischen adulten Tieren scheinen hingegen von untergeordneter Bedeutung zu sein.

Vor diesem Hintergrund will ich in den folgenden Kapiteln zwei miteinander verbundene Aspekte untersuchen:

- Wie ist die Fauna des Gabelsflachs und insbesondere die dominanten Arten an diese besonderen Bedingungen angepaßt.
- Existieren in dieser durch externe Faktoren kontrollierten Gemeinschaft direkte oder indirekte inter- oder intraspezifische Wechselwirkungen, die zur Strukturierung der Fauna beitragen und deren Effekte auch vor dem Hintergrund des extern verursachten "Rauschens" meßbar sind.

Ich habe diese Untersuchungen auf zwei Fragen beschränkt:

- Horizontale Besiedelungsmechanismen

In einem hydrodynamisch kontrollierten System gibt es für Arten, die im Weichboden leben, prinzipiell zwei mögliche Strategien, um negative Auswirkungen von z.B. Erosion zu minimieren. Zum einen besteht die Möglichkeit, sehr tief im Sediment zu leben, wie z.B. Mya arenaria oder Arenicola marina, wodurch ein vermehrungsfähiger Teil der Population vollständig geschützt ist. Die zweite Möglichkeit ist eine Anpassung an Erosion und mögliche Verdriftung, z.B. durch hohe Mobilität oder durch eine hohe Vermehrungsrate, wodurch die physikalisch induzierte Mortalität ausgeglichen wird. In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, inwieweit die in diesem Lebensraum vorkommenden Arten in der Lage sind, "freie" Flächen mit reduzierter oder vollständig eliminiertes Fauna kurzfristig zu besiedeln.

- Die Ökologie der dominanten Arten Macoma balthica, Pygospio elegans und Arenicola marina. Neben den Anpassungsstrate-

gien dieser Arten wurde untersucht, inwieweit sie an direkten oder indirekten Wechselwirkungen beteiligt sind, die für die Struktur der Gemeinschaft von Bedeutung sind. Schwerpunkt dieser Untersuchung ist der Einfluß dieser Arten auf das Sediment und die daraus resultierenden Folgen für andere Arten. Arenicola marina ist dabei von besonderem Interesse, da allein von den Größenverhältnissen her diese Art einen besonders starken Einfluß haben sollte, auch auf adulte Individuen anderer Arten. Damit zusammenhängend wurde untersucht, ob diese Arten direkt oder indirekt die Rekrutierung anderer Arten beeinflussen.

4.2. Horizontale Besiedlungs-Mechanismen und deren Bedeutung

Eine Weichbodenfläche kann außer durch freischwimmende pelagische Larven (vertikale Besiedelung) auch aus horizontaler Richtung besiedelt werden. Neben der aktiven horizontalen Immigration, die innerhalb oder oberhalb des Sediments erfolgen kann, muß hier auch die passive Besiedelung durch "bedload"-Transport in Betracht gezogen werden.

Als "bedload"-Transport wird im allgemeinen die gerichtete Bewegung von Partikeln durch bodennahe horizontale Strömungen bezeichnet. Im Litoral und Sublitoral von Meeren mit starken Gezeiten sind dies vor allem die Tidenströme, während in Gebieten mit geringem Tidenhub, wie z.B. der Kieler Bucht, windinduzierte Strömungen von besonderer Bedeutung sind. Je nach Stärke der Stömung können außer Meiofaunaorganismen auch Eier, benthische Larvenstadien oder Adulti von Makrobenthosarten durch "bedload"-Transport verdriftet werden.

In diesem Abschnitt wird untersucht, welche Bedeutung aktive und passive horizontale Immigration oberhalb des Sediments in der benthischen Gemeinschaft des Gabelsflach haben.

4.2.1. Untersuchungen zur horizontalen Besiedelung

Deutliche Hinweise auf horizontale Besiedelung fand ich in den beiden Kurzzeit-Experimenten zur Besiedelung mit Macoma balthica (6x6-Kasten) im Mai/Juni 1986 (EXF1-A) und April/Mai 1988 (EXF1-B). Mit diesen Experimenten untersuchte ich den Einfluß adulter M. balthica auf die Rekrutierung (siehe Abschnitt "Macoma balthica").

Mit einem speziellen Experiment (EXF2) wollte ich untersuchen, ob die horizontale Besiedelung von der vertikalen Distanz zwischen dem natürlichen Sediment und der experimentellen Besiedelungsfläche abhängt.

Feldexperiment EXF2

- Frage:

Wird die Besiedelung von freiem Sediment vom vertikalen Abstand

zum natürlichen Sediment beeinflusst?

- Nullhypothese:

Kein Einfluß.

- Alternativhypothese:

Der vertikale Abstand beeinflusst die horizontale Besiedelung, mit zunehmendem Abstand wird die Besiedelung geringer.

- Aufbau und Durchführung:

Ich verwendete PVC-Rohre mit 40 cm² Fläche in den Längen (= Höhe über dem natürlichen Sediment) 5, 10, 20, 40 cm, je fünf Rohre pro Länge.

Das Experiment wurde am 01.04.1987 auf dem Gabelsfeld ausgebracht und am 15.04.1987 beendet, die Laufzeit betrug 15 Tage.

- Auswertung:

Während der Laufzeit des Experiments war ein Sturm mit Windstärken bis über 8 Bft aufgetreten. Dies führte in allen Rohren zu starker Erosion, teilweise war das gesamte Sediment herausgeschwemmt worden.

Für eine quantitative Auswertung waren nur noch vier Rohre mit 40 cm und zwei Rohre mit 20 cm Länge geeignet. Daher sollten die Ergebnisse nicht als sichere Befunde gewertet werden.

Die Proben wurden durch 0,25 mm und 0,50 mm Maschenweite gesiebt.

4.2.2. Ergebnisse

- Kurzzeitexperimente mit Macoma balthica (EXF1-A und EXF1-B)

Diese Besiedelungs-Experimente zeigen deutlich, daß exponierte Substrate nicht nur durch Larven, sondern auch durch adulte Makrofauna-Organismen besiedelt werden. Ich fand viele Makrofauna-Individuen, deren Größe auf horizontale Immigration hinweist. In Tab.14 sind diese Tiere mit Längenangaben aufgeführt.

Einen weiteren Hinweis auf horizontale Besiedelung gibt die hohe Zahl von Nematoden und Harpacticoiden, die ich in diesen Experimenten gefunden habe (Tab.14).

Tab.14 zeigt deutliche Unterschiede in der horizontalen Immigration zwischen den beiden Experimenten. EXF1-A wurde vor allem von großen erranten Polychaeten besiedelt, während ich in dem Ansatz

EXF1-B auch bis 6 mm lange Muscheln (Astarte borealis, Cardium fasciatum, Corbula gibba) fand.

Tab.14 Besiedelungsexperimente EXF1 mit Macoma balthica.
Liste der Tiere, die aufgrund ihrer Größe vermutlich aktiv oder passiv durch "bedload"-Transport immigriert haben.
Gesamtfläche pro Experiment: 1620 cm²

Art	Gabelsflach Mai/Juni 86 (EXF1-A)		Boknis Eck April/Mai 88 (EXF1-B)	
	Anzahl	Längen [mm]	Anzahl	Längen [mm]
Astarte borealis	-	-	3	3 - 4
Cardium fasciatum	-	-	5	3 - 6
Corbula gibba	-	-	1	4
Anaitides maculata	12	7 - 18	-	-
Chaetozone setosa	-	-	1	10
Eteone longa	8	17 - 32	4	10 - 20
Harmothoe spp.	7	5 - 15	1	10
Nephtys sp.	-	-	1	78
Scoloplos armiger	3	15 - 18	-	-
Streptosyllis websteri	2	12 - 13	-	-
Bathyporeia sp.	-	-	2	4 - 5
Gastrosaccus spinifer	1	12	18	10 - 15
Phoxocephalus holboelli	12	2 - 5	86	2 - 4
Nemertini spp.	2	8 - 13		
Nematoda (250 µm)	1172	-	385	-
Harpacticoidea (250 µm)	1263	-	152	-

- Besiedelungsexperiment EXF2:

In allen, auch in den vollständig erodierten Rohren fand ich mehr oder weniger große Büschel von Rotalgen.

Auf alle ausgewerteten Proben bezogen, waren die Gruppen Mollusca und Crustacea nur mit wenigen Arten und Individuen vertreten. Mysella bidentata (Mollusca) und Diastylis rathkei (Crustacea) wurden mit etwa 4 Ind./Probe und 1,5 Ind./Probe am häufigsten gefunden. Von den Polychaeta wurde die Gattung Harmothoe mit bis zu 12 Ind./Probe und mit Längen von bis zu 10 mm gefunden, dabei schien ein Zusammenhang mit der Menge von Rotalgen pro Probe zu bestehen.

Die Art mit der größten Abundanz in allen Proben war Pygospio elegans. In den Rohren mit 20 cm Länge fand ich einen Mittelwert

von 64 Ind./Probe, in den Rohren mit 40 cm Länge einen Mittelwert von 25 Ind./Probe (incl. 0,25mm Fraktion). Die Tiere waren nur 0,5 - 2,8 mm lang, die mittlere Länge lag sowohl in den 20 cm- als auch in den 40 cm-Proben bei 0,9 mm.

Die Gruppe Nematoda war mit 3 bis 25 Ind./Probe vertreten, Harpacticoida traten mit 1 bis 12 Ind./Probe auf.

4.2.3. Diskussion

Die rasche Besiedelung freier Substrate durch Meiofaunaorganismen ist bekannt. Insbesondere Harpacticoiden scheinen sehr mobil zu sein. In einem von Chandler & Fleeger (1983) durchgeführten Experiment im Watt erreichte die Abundanz der Harpacticoiden auf Flächen, die nur durch das freie Wasser zugänglich waren, innerhalb von 2 Tagen den Stand des umgebenden Sediments. Die Nematoden hingegen hatten auch nach 29 Tagen die experimentellen Flächen noch nicht vollständig besiedelt. Thistle (1980) fand ähnlich schnelle Rekolonisierung durch Harpacticoiden. Scheibel & Rumohr (1979) konnten in einem Experiment im Sublittoral der Kieler Bucht zeigen, daß die Besiedelung durch Meiofauna mit dem Abstand des Substrats von der Sedimentoberfläche abnimmt.

Die Bedeutung horizontaler Besiedelungsmechanismen bei der Makrofauna wurde bisher vor allen unter dem Aspekt "Rekolonisierung durch Larven oder Adulte?" untersucht. Eine Zusammenfassung der vorhandenen Literatur gibt Butman (1987).

Santos & Simon (1980) untersuchten die Frage an ausgedehnten, durch sommerlichen Sauerstoffmangel azoischen Sedimentflächen im Sublittoral. Sie fanden, daß Mollusken und Polychaeten hauptsächlich via Larven, Amphipoden und Cumaceen jedoch nahezu ausschließlich als Adulti siedeln. Nur wenige Polychaetenarten (u.a. Nereis succinea) immigrierten auch als Adulti. Dauer & Simon (1976) untersuchten die Rekolonisierung freier Flächen im Watt durch Polychaeten und fanden, daß mehrere Arten als Adulti immigrierten (Eteone, Nereis). Bell & Devlin (1983) konnten zeigen, daß kleine faunafreie Flecken (100 cm²) im Sublittoral

innerhalb von 8 Stunden vollständig durch Immigration von Adulten besiedelt wurden, wobei die meisten Crustaceenarten durch Schwimmen immigrierten. Bonsdorff (1980) untersuchte die Besiedelung eines 8m tiefen Kanals in einem 2-5 m tiefen Küstengewässer in Finland. Auch hier immigrierten Polychaeten (Nereis) und Crustaceen (Corophium) als Adulti. Außerdem wurde hier auch die aktive horizontale Immigration einer Muschelart, Macoma balthica, gefunden.

Es ist daher nicht überraschend, daß ich in den Besiedelungsexperimenten adulte Individuen der erranten Polychaeten Anaitides maculata, Eteone longa und Harmothoe fand. Die Harmothoe-Arten sind epibenthisch und teilweise sogar hemipelagisch (siehe Bick & Gosselck 1985, Rumohr 1980), womit sich ihr starkes Auftreten in den Proben des Experiments EXF2 erklärt. Der Amphipode Phoxocephalus holboelli hat mit 12 und 86 adulten Ind. in meinen beiden Experimenten EXF1-A und EXF1-B mit die höchste Abundanz. Diese Art scheint daher eine große horizontale Mobilität zu besitzen, wie sie auch für andere Amphipodenarten charakteristisch ist (Santos & Simon 1980, Blaricom 1982, DeWitt 1987).

Die in den Experimenten EXF1-B und EXF2 gefundenen Muscheln - Astarte borealis, Cardium fasciatum, Corbula gibba und Mysella bidentata - sind mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit nicht aktiv eingewandert. Von diesen Arten hat nur Corbula gibba eine ausgeprägt mobile Lebensweise, aber auch sie ist wohl nicht in der Lage, die ca. 10 cm hohe senkrechte Seitenwand der für das Experiment verwendeten Kästen zu erklettern. Diese Muscheln sind wahrscheinlich passiv, durch "bedload"-Transport in die Experimente gelangt. Die hydrographischen Bedingungen während der Experimente stützen diese Hypothese, denn während der Laufzeit der Experimente EXF1-B und EXF2, in denen Muscheln gefunden wurden, kam es je einmal zu einem Sturm mit Windstärken um 8 Bft, während des Experiments EXF1-A hingegen war das Wetter ausgesprochen ruhig. Unklar ist, wie die wenigen Exemplare sedentärer Polychaeten (3 Scoloplos armiger, 1 Chaetozone setosa) in die Experimente gelangt sind. Chaetozone setosa wurde in EXF1-B

gefunden und könnte freigespült und verdriftet worden sein, die drei in EXF1-A gefundenen Exemplare von Scoloplos armiger müssen aber aktiv immigriert sein.

Eine besonderer Fall ist Pygospio elegans, der im Experiment EXF2 mit 140 Ind./100cm², im Experiment EXF1-A mit 100 Ind./100 cm² und im Experiment EXF1-B mit nur 5 Ind./100cm² auftrat. Da Pygospio elegans sowohl pelagische als auch weitentwickelte demersale Larven produzieren kann, ist nicht mit Sicherheit feststellbar, ob die teilweise hohen Besiedelungsdichten auf vertikaler oder horizontaler Besiedelung beruhen. Diese Frage werde ich im Abschnitt "Pygospio elegans" eingehend diskutieren.

Meine Ergebnisse zeigen, daß für Makrofauna-Gemeinschaften des Weichbodens im Sublittoral der Kieler Bucht sowohl aktive als auch passive horizontale Migration oberhalb des Sediments für adulte Tiere von Bedeutung ist. Für die hier vorkommenden Crustaceen-Arten ist dies sogar die einzige Möglichkeit der Verbreitung, da sie keine pelagischen Larvenstadien haben. Die Tatsache, daß ich in meinen Experimenten Muscheln von teilweise beträchtlicher Größe gefunden habe, weist darauf hin, daß auch für adulte Tiere - sofern sie nicht tief genug im Sediment leben - die Gefahr besteht, passiv verdriftet zu werden.

Die passive Verdriftung adulter Individuen des Makrozoobenthos wird aber in 12 m Wassertiefe nicht von gleicher Bedeutung sein wie in sehr flachen sublitoralen Gebieten oder im Wattenmeer, wo Stürme zu massenhafter Verdriftung ganzer Populationen führen können (siehe z.B. Reineck & Singh 1973, Fig.209).

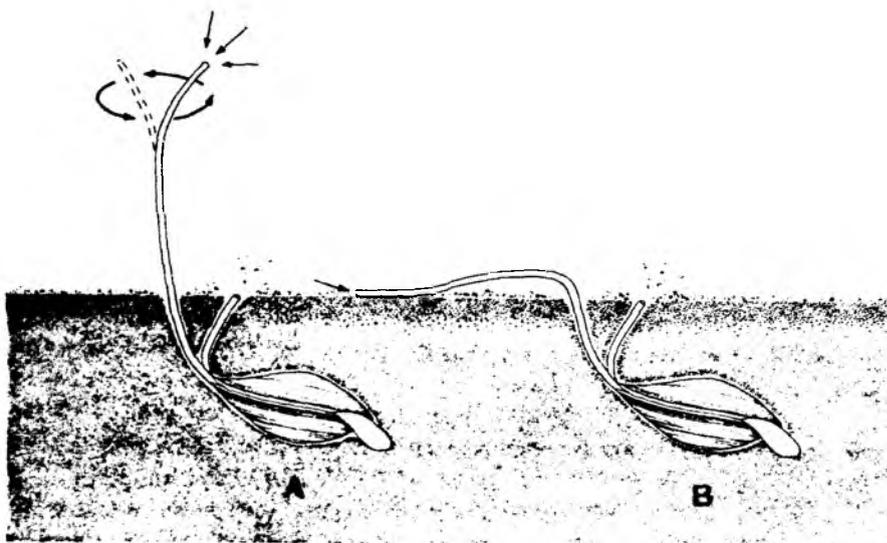
4.3. Macoma balthica

Die Muschel Macoma balthica (Tellinaceae) ist eine der nach Abundanz und Biomasse bedeutendsten Arten in mittel- und feinsandigen Sedimenten der Kieler Bucht. Nach Brey (1984) kommt diese Art im genannten Gebiet mit einer mittleren Abundanz von ca. 1000 Ind./m² und einer mittleren Biomasse von ca. 5 gAFTG/m² vor (Daten auf 1,0 mm Sieb bezogen).

Auf dem Gabelsflach fand ich 1982 etwa 1500 Ind/m² und 10 gAFTG/m². Im Zeitraum 1986 - 1988 trat Macoma balthica mit einer mittleren Abundanz von 3000 Ind/m² auf (0,5mm Sieb, Datensatz ARM-GF). Die jährliche Produktion auf dem Gabelsflach schätze ich auf etwa 10 gAFTG/m² (siehe Abschnitt 3.4.2.).

Macoma balthica ist ein Pipettierer, d.h. zur Nahrungsaufnahme tastet sie die Sedimentoberfläche mit ihrem Ingestionssipho ab, saugt organische Partikel und Sandkörner ein, sortiert das Material und bläst den unbrauchbaren Anteil durch den Ingestionssipho zurück. Unter bestimmten Bedingungen kann diese Art jedoch auch als Suspensionsfresser agieren (Gilbert 1977, Rasmussen 1973, Wilde 1975, Olafsson 1988). Abb.9 zeigt ein Exemplar dieser Art bei der Nahrungsaufnahme.

Abb.9 Macoma balthica bei der Nahrungsaufnahme.
Abbildung aus Rasmussen 1973 (Abb.85, p.309)



Macoma balthica rekrutiert sich über pelagische Larven. Im Plankton treten die Larven vor allem im Juni/Juli auf (Rasmussen 1973, Rumohr 1980). Das Maximum der Rekrutierung liegt in der Kieler Bucht im Juli (eigene Beobachtungen).

4.3.1. Untersuchungen zur Ökologie von Macoma balthica

Die Aktivität des Ingestionssiphos ist vermutlich die intensivste Wechselwirkung zwischen Macoma balthica und ihrer Umwelt. Ich nehme daher an, daß Macoma balthica - wenn überhaupt - durch die Ingestionstätigkeit einen signifikanten Einfluß auf das Sediment oder auf andere Arten des Zoobenthos ausübt.

Die Überprüfung dieser Hypothese wurde von zwei Seiten angegangen:

- Quantifizierung der Siphos-Aktivität von Macoma balthica (Fläche, Partikelselektion).
- Untersuchung des Einflusses dieser Art auf die Besiedelung ansonsten freier Flächen.

4.3.1.1. Wechselwirkungen Macoma balthica - Sediment

In einem Laborexperiment habe ich versucht, die "Ingestionsfläche" des Siphos von Macoma balthica, d.i. die Sedimentfläche, die ein Tier während eines bestimmten Zeitraumes mit seinem Ingestionssiphon bearbeitet, zu bestimmen und in Beziehung zur Länge der Muschel zu setzen.

- Fragen:

1. Wie verhält sich M. balthica bei der Nahrungssuche?
2. Gibt es eine Beziehung zwischen der Länge der Muschel und der Ingestionsfläche des Siphos?
3. Verändert sich die Ingestionsfläche mit der Zeit?

- Aufbau und Durchführung:

Individuen von Macoma balthica (4 bis 16 mm Länge), die auf dem Gabelsflach gesammelt worden waren, wurden bei 12°C im Aquarium gehältert.

Zur Bestimmung der Ingestionsfläche führte ich zwei Versuchsrei-

hen durch: Im ersten Versuch wurde die Ingestionsfläche des Siphos nach 2 und 5 Stunden gemessen. Der zweite Ansatz diente der Bestimmung der maximalen Ingestionsfläche. Die Messung erfolgte nach 24 Stunden, da aus vorausgegangenen Beobachtungen bekannt war, daß längere Versuchszeiten zu keiner wesentlichen Vergrößerung der Ingestionsfläche führen.

Tiere bekannter Länge wurden in das Versuchsgefäß, das etwa 6 cm hoch mit Sediment gefüllt war, eingesetzt. Nach Ablauf der vorgegebenen Zeit wurde der mittlere Radius der vom Ingestions-siphon bearbeiteten Fläche bestimmt, diese war durch die veränderte Oberflächenstruktur meist gut abgrenzbar. Der Durchmesser der Fläche wurde in 45°-Abständen gemessen. Die vier Meßwerte wurden gemittelt und durch 2 geteilt, womit ich einen mittleren Radius der mehr oder weniger kreisrunden Ingestionsfläche erhielt.

Neben der Ingestionsfläche ist die Selektion von Partikeln durch den Ingestionssiphon ein zweiter wichtiger Aspekt der Wechselwirkung von M. balthica mit dem Sediment. Ich weise ausdrücklich darauf hin, daß hier nicht das Größenspektrum der Nahrungspartikel untersucht wird, sondern die Größe der Partikel, die vom Ingestionssiphon eingesaugt werden. Diese Partikel werden in der Mantelhöhle sortiert und zum überwiegenden Teil als Pseudofaeces wieder abgegeben (Gilbert 1977, Hylleberg & Gallucci 1975).

- Frage:

Gibt es eine Beziehung zwischen der Länge der Muschel und der Größe der eingesaugten Partikel?

- Aufbau und Durchführung:

Diese Untersuchung wurde mit Tieren, die im Sommer auf dem Gabelsflach gesammelt worden waren, durchgeführt. Tiere, deren Mantelhöhle Sedimentpartikel enthielt, wurden auf 1 mm genau gemessen. Unter dem Binokular wurde der Durchmesser des größten Partikels auf 0,025 mm genau gemessen.

Die Ergebnisse faßte ich in Längenklassen von 1 mm zusammen, pro Längenkategorie wurde ein mittlerer maximaler Partikeldurchmesser berechnet.

4.3.1.2. Interaktionen von Macoma balthica mit anderen Arten

Die Analyse der Datensätze TRS1 und BOX1 (siehe Abschnitt 3.4.3.) gab keinen Hinweis auf positive oder negative Wechselwirkungen zwischen Macoma balthica und adulten Individuen anderer Arten.

Ein Freiland-Besiedelungsexperiment (EXF1) sollte zeigen, ob und wie Macoma balthica die Besiedelung von ansonsten azoischem Sediment beeinflusst.

- Fragen:

1. Beeinflussen große Individuen (≥ 10 mm Länge) von Macoma balthica die Besiedelung von ansonsten makrofauna-freiem Sediment?
2. Ist dieser Effekt - wenn vorhanden - von der Abundanz von Macoma balthica abhängig?

- Nullhypothesen:

1. Kein Einfluß von Macoma balthica auf die Besiedelung.
2. Keine Dichte-Abhängigkeit.

- Alternativhypothesen:

1. M. balthica hat einen negativen Einfluß auf die Besiedelung.
2. Dieser Einfluß ist positiv mit der Abundanz korreliert.

- Aufbau und Durchführung:

Das im Folgenden beschriebene Experiment wurde zweimal durchgeführt, im Mai/Juni 1986 auf dem Gabelsflach (EXF1-A) und im April/Mai 1988 bei Boknis Eck (EXF1-B) in 10 m Wassertiefe.

Das Experiment wurde in einem Behälter ("Carcinuskasten", siehe 2.4.1.) mit 36 Feldern a 45 cm² angesetzt. Vor der Verwendung wurde der Kasten 48 h im Ostsee-Kreislauf des IfM inkubiert, um das Sediment durch Bakterienbesiedelung zu stabilisieren.

Auf dem Gabelsflach wurde mit dem VanVeen-Greifer eine ausreichende Anzahl von großen Macoma balthica (10 - 15 mm Länge) genommen und gemessen; damit wurde der Kasten besetzt.

Ich verwendete 5 Abundanzstufen: 0, 1, 2, 4, und 6 Ind./Feld, jede Stufe bestand aus mehreren Parallelen (siehe Tab.15). Die Besetzung der Felder erfolgte nach dem Zufallsprinzip, die Eckfelder des Kastens wurden nicht verwendet.

Tab.15 Der Einfluß von Macoma balthica auf Besiedelung.
 Versuchsaufbau der Experimente EXF1-A und EXF1-B.
 N: Anzahl Macoma, Feld-Fläche: 4500 mm²

Statistischer Aufbau:	Stufe	N/Feld	N/100cm ²	Felder
	1	0	0	8
	2	1	2	6
	3	2	4	6
	4	4	9	6
	5	6	13	6

Verteilung im Kasten (N/Feld):

EXF1-A							EXF1-B						
Gabelsflach, Mai/Juni 86							Boknis Eck, April/Mai 88						
	A	B	C	D	E	F		A	B	C	D	E	F
VI	-	0	2	6	4	-	VI	-	6	4	0	2	-
V	4	1	6	0	0	1	V	1	0	6	4	2	4
IV	2	6	4	1	4	6	IV	6	6	0	1	0	2
III	1	2	1	6	0	2	III	2	4	6	1	2	1
II	0	4	2	0	0	1	II	0	1	2	4	0	4
I	-	6	0	4	2	-	I	-	0	6	1	0	-

Nachdem die Tiere sich eingegraben hatten, wurde der Kasten in eine Gitterkiste (63 x 54 x 5 cm) gestellt, mit einem Deckel versehen und von Tauchern ausgebracht. Die Gitterkiste wurde mit zwei großen Häringen am Boden fixiert und der Deckel entfernt. Die Experiment-Dauer betrug 31 Tage (Gabelsflach, 28.05 - 27.06.86) und 32 Tage (Boknis Eck, 29.04 - 31.05.88).

Nach der Bergung des Kastens durch Taucher wurde der Inhalt jedes Feldes ungesiebt konserviert.

- Auswertung:

Für die Auswertung siebte ich die Proben durch 0,50 und 0,25 mm Maschenweite, die Fauna wurde unter dem Binokular bestimmt und gezählt. Mollusca und Polychaeta in der 0,25mm-Fraktion wurden nicht quantitativ bis zur Art bestimmt, Halacarida, Nematoda, Harpacticoidea und Ostracoda wurden jeweils als Gruppe gezählt. Bei ausgewählten Arten wurde die Größenverteilung untersucht. Für die statistische Analyse verwendete ich die einfache Varianzanalyse mit anschließendem multiplen Vergleich von Mittelwerten (siehe Abschnitt 2.7.).

4.3.2. Ergebnisse

4.3.2.1. Wechselwirkungen Macoma balthica - Sediment

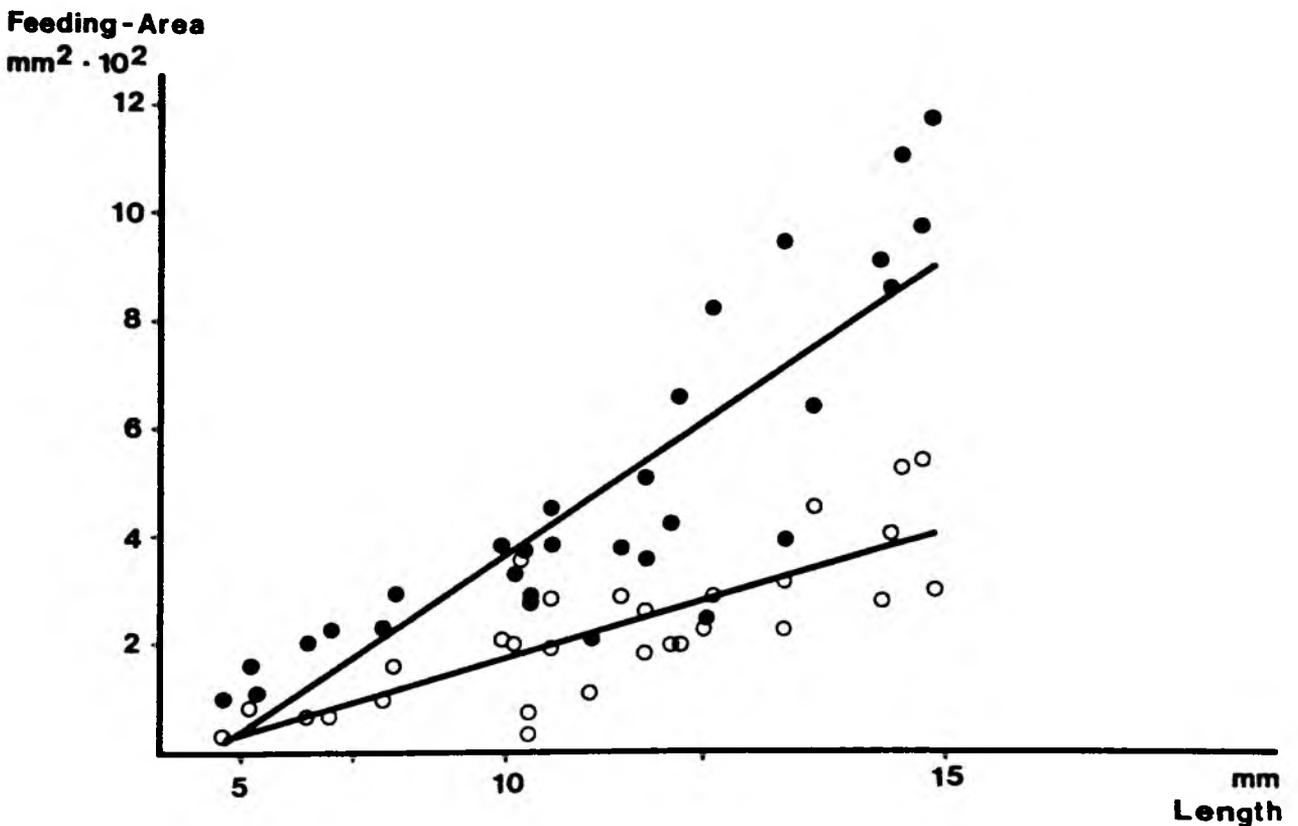
Die Tiere gruben sich nach dem Einsetzen rasch ein und begannen, mit ihrem Ingestionssipho die Oberfläche abzutasten und Material aufzunehmen, wobei anscheinend nur eine grobe Vorsortierung nach der Größe der Partikel stattfand. Nach einer Ingestionsphase unterschiedlicher Dauer wurden nicht verwertbare Bestandteile (z.B. Sandkörner) durch den Ingestionssipho in die Wassersäule "geschossen". Die Kotballen wurden durch den kürzeren Egestions-sipho an der Sedimentoberfläche abgelegt.

Keines der Versuchstiere wanderte im Versuchsgefäß, der Ort, an dem der Ingestionssipho durch die Oberfläche gesteckt wurde, wechselte jedoch häufiger.

Abb.10 Macoma balthica: Beziehung zwischen der Ingestionsfläche und der Tierlänge nach 2 und 5 Stunden.

Kreise: $F_2 = -13.0 + 1.9 * L^2$; $r^2 = 0.655$; $N = 30$ [mm^2 ; mm]

Punkte: $F_5 = -69.4 + 4.4 * L^2$; $r^2 = 0.740$; $N = 30$



Sowohl nach zwei bzw. fünf Stunden (Abb.10) als auch nach 24 Stunden (Abb.11) Experiment-Dauer kann eine empirische Beziehung zwischen Tier-Länge L und der Ingestionsfläche F des Ingestions-siphos nachgewiesen werden. Bei Annahme von Isometrie (Siphonlänge ist linear mit der Muschellänge korreliert) ist die quadratische Gleichung das logischste Anpassungsmodell:

$$F_2 = -13,0 + 1,9 * L^2; \quad r^2 = 0,655; \quad N = 30 \quad [\text{mm}^2; \text{mm}]$$

$$F_5 = -69,4 + 4,4 * L^2; \quad r^2 = 0,740; \quad N = 30$$

$$F_{24} = 689,8 + 31,4 * L^2; \quad r^2 = 0,693; \quad N = 51$$

Abb.12 gibt einen Eindruck von der Wirkung der Ingestionstätigkeit einer Population von Macoma balthica (250 Ind./m², 8-16mm Länge) auf die Sedimentoberfläche, nach 24 Stunden sind nur noch etwa 10% der Oberfläche unberührt.

Abb.11 Macoma balthica: Beziehung zwischen der Ingestionsfläche und der Tierlänge nach 24 Stunden.

$$F_{24} = 689.8 + 31.4 * L^2; \quad r^2 = 0.693; \quad N = 51$$

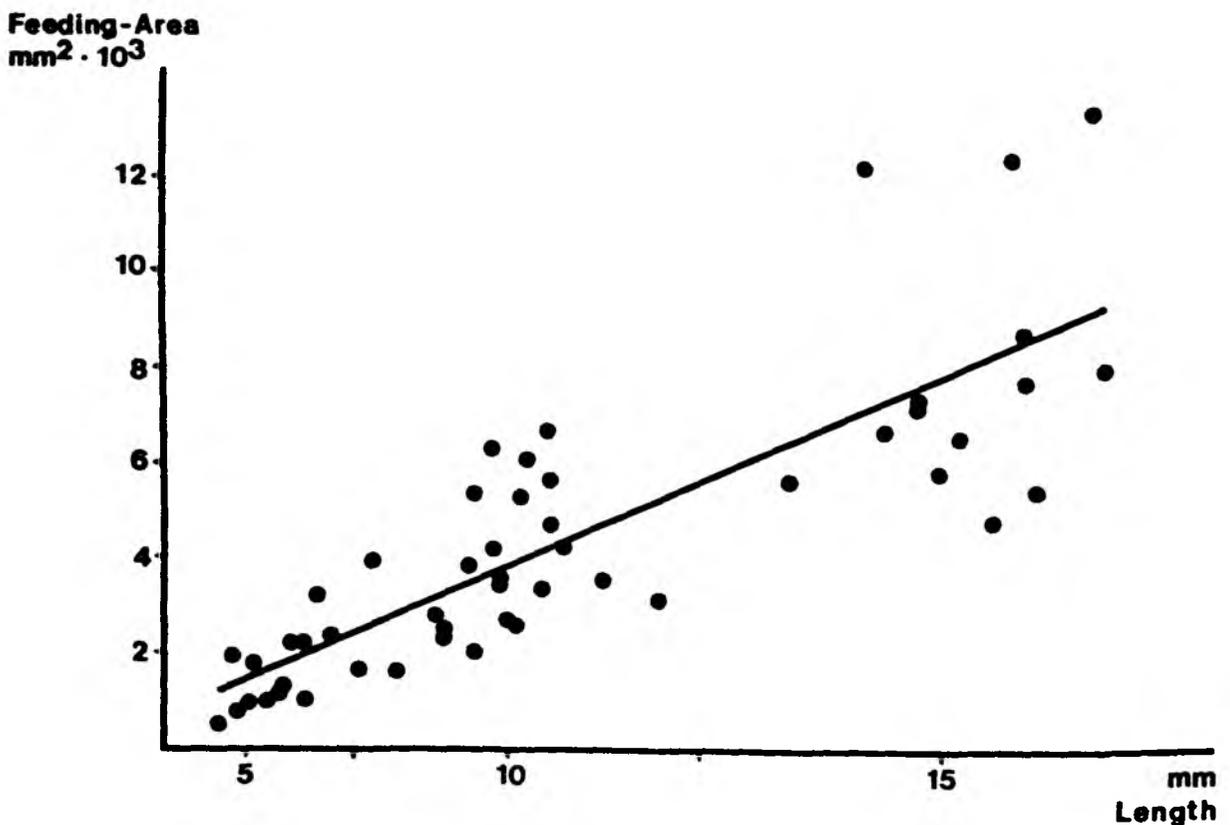
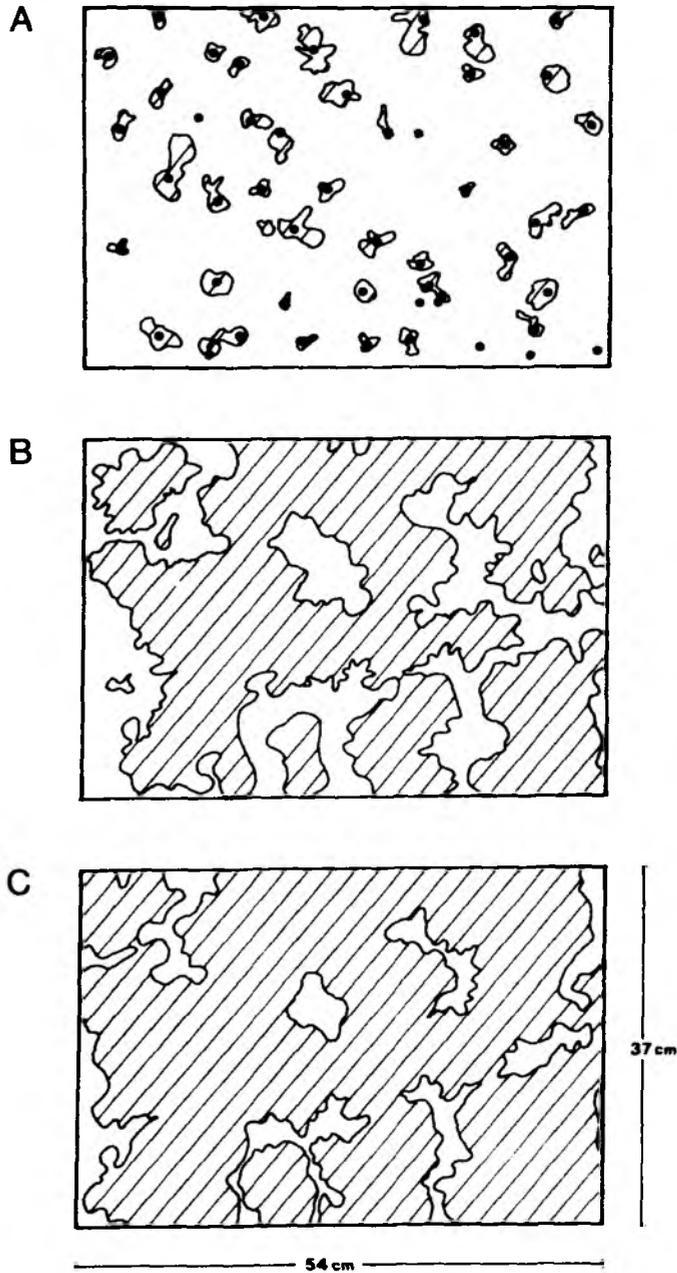


Abb.12 Macoma balthica: Zunahme der bearbeiteten Sedimentoberfläche mit der Zeit im Laborversuch.
 2000cm² Fläche, 50 M. balthica von 8 bis 16mm Länge.
 Die bearbeitete Fläche ist schraffiert dargestellt.
 A: 30 min nach dem Einsetzen, jeder Punkt bezeichnet die Position eines Tieres.
 B: Nach 15 Stunden.
 C: Nach 24 Stunden



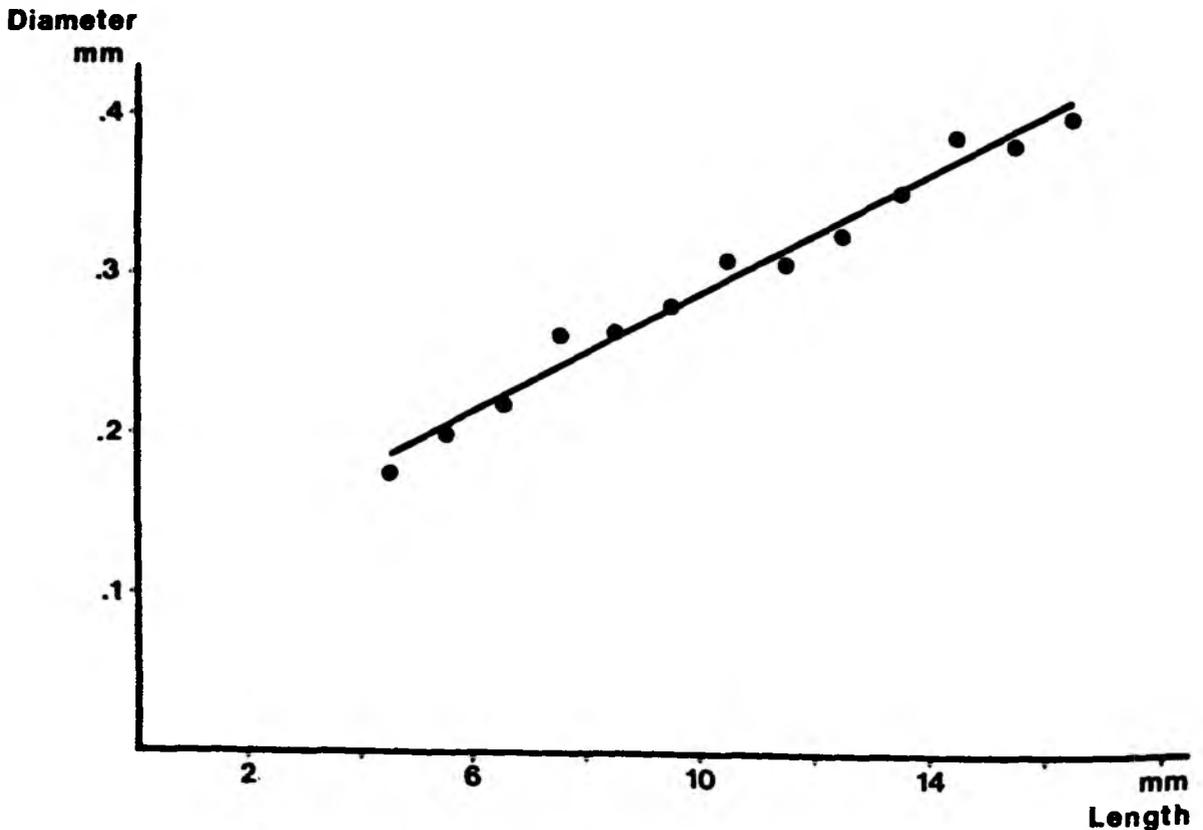
Meine Beobachtungen an verschiedenen Individuen dieser Art bestätigten, daß Macoma balthica mit dem Ingestionssipho auch aus der Wassersäule Nahrung aufnimmt, ein Verhalten, das durch Wasserbewegung stimuliert zu werden scheint.

Die Untersuchung der Partikel in der Mantelhöhle fixierter Tiere erbrachte einen deutlichen Zusammenhang zwischen der Länge eines Tiers L und dem Durchmesser D des größten in dessen Mantelhöhle gefundenen Partikels (siehe auch Abb.13):

$$D = 0.104 + 0.18 * L; \quad r^2 = 0.980; \quad N = 13 \text{ Klassen/ } 68 \text{ Ind.}$$

[mm; mm]

Abb.13 Macoma balthica: Beziehung zwischen Tierlänge und Durchmesser der größten Partikel in der Mantelhöhle.
 $D = 0.104 + 0.18 * L; \quad r^2 = 0.980; \quad N = 13 \text{ Klassen}$



4.3.2.2. Der Einfluß von M. balthica auf die Besiedelung durch Makrofauna

Die Besiedelung der beiden Experimente EXF1-A und EXF1-B verlief sehr unterschiedlich (Anhang Tab.A4 und A5). Im Experiment EXF1-A fand ich in der 0,5mm-Fraktion keine Mollusken, im zweiten Versuch EXF1-B hingegen 11 Arten. Polychaeten sind in beiden Experimenten etwa gleich vertreten (15 und 11 Arten). An Crustaceen wurden 4 bzw. 6 Arten gefunden.

Besonderes unterschiedlich ist die Abundanz von juvenilen Mollusken (0,250mm-Fraktion): 505 Ind./100cm² (d.i. 50500 Ind./m²) in EXF1-A (hauptsächlich Macoma balthica, Cardium sp., Corbula gibba, Arctica islandica), aber weniger als 1 Ind./100cm² in EXF1-B.

Auch in der Abundanz von Spioniden zeigen sich große Unterschiede: In EXF1-A fand ich drei Arten (Pygospio elegans, Polydora quadrilobata, Spio goniocephala) mit zusammen 81 Ind./100cm², während in EXF1-B nur Pygospio elegans mit 2 Ind./100cm² auftrat.

Tab.16 Der Einfluß von Macoma balthica auf Besiedelung (EXF1). Liste aller signifikanten ($\alpha=0,05$) Befunde.

a) Einfache Varianzanalyse.

Tabellenwert der F-Verteilung: $F_{0,05;4,27} = 2.73$

Art	Experiment	Macoma/100cm ²					F-test
		0	2	4	9	13	
Mollusca (250µm)	EXF1-A	571	600	542	438	424	9.80
Polydora quadrilobata	EXF1-A	25	19	15	14	14	4.13
Capitella capitata	EXF1-A	7	3	2	3	1	3.93

b) Multipler Vergleich von Mittelwerten

+: Signifikanter Unterschied

Macoma/100cm ²	Mollusca (250µm)					Polydora					Capitella				
	0	2	4	9	13	0	2	4	9	13	0	2	4	9	13
0	/	-	-	+	+	/	-	-	-	+	/	-	-	-	+
2		/	-	+	+		/	-	-	-		/	-	-	-
4			/	-	+			/	-	-			/	-	-
9				/	-				/	-				/	-

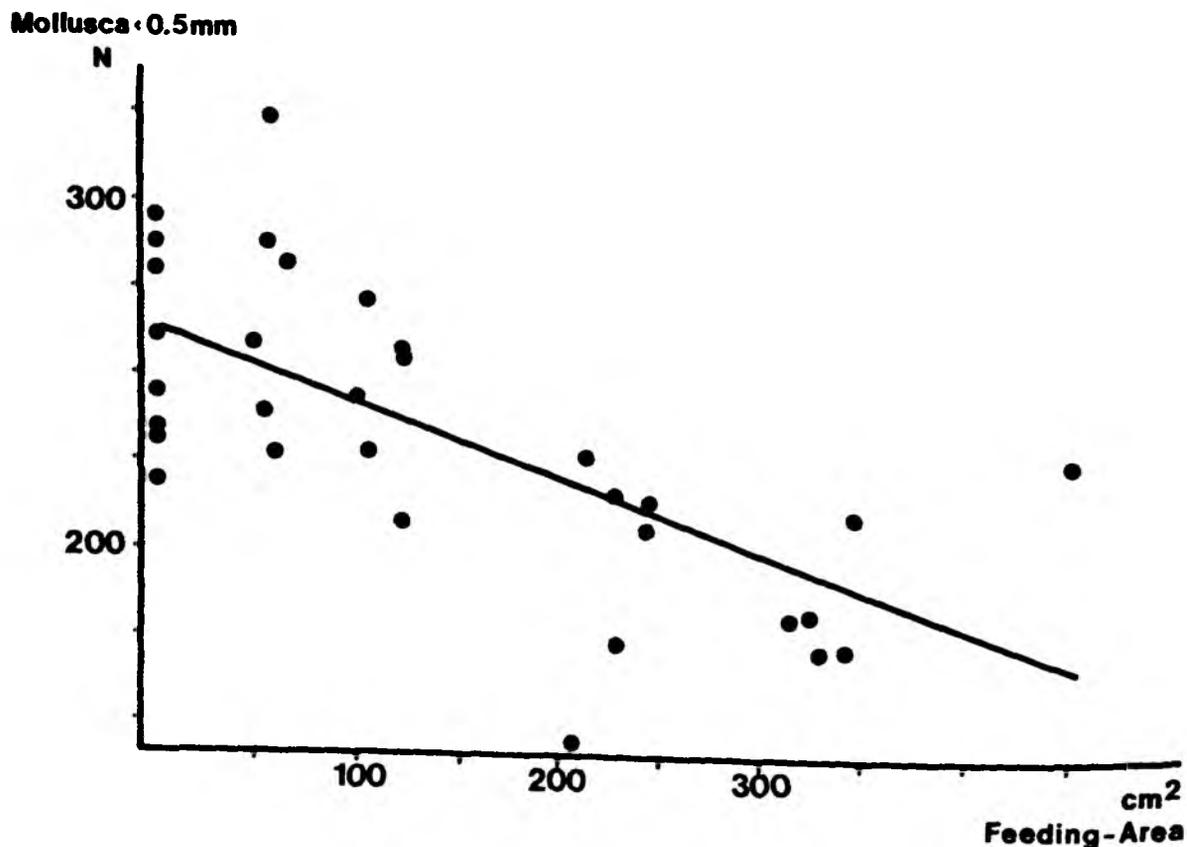
Ein Einfluß von M. balthica auf die Besiedelung durch andere Arten läßt sich nur in wenigen Fällen und auch nur für das Experiment EXF1-A statistisch nachweisen (Tab.16).

Den stärksten negativen Einfluß hat Macoma balthica auf juvenile Mollusken (0,25mm-Fraktion), an zweiter Stelle steht der Einfluß auf Polydora quadrilobata und Capitella capitata.

Macoma balthica hat keinen nachweisbaren Einfluß auf die Abundanz oder die Größenverteilung von Pygospio elegans. Auch die Anzahl von Röhren mit Eikapseln dieser Art war relativ konstant (1 pro Feld).

Mit den Längendaten der eingesetzten Macoma balthica und den oben angegebenen Beziehungen zwischen Länge und Ingestionsfläche des Siphos errechnete ich die Gesamt-Ingestionsfläche pro Feld F_c . Die Anzahl der Mollusken in der 0,25mm-Fraktion N_m wurde mit der Gesamtlänge L_c und der Gesamtingestionsfläche F_c (24h) der eingesetzten adulten Macoma balthica korreliert. Trotz der erheb-

Abb.14 Besiedelungsexperiment EXF1, Gabelsflach Juni 1987.
 Beziehung zwischen der Anzahl gesiedelter Muschel-Larven und der Gesamtingestionsfläche (24h) adulter M. balthica.
 $N_m = 263.1 - 0.213 * F_c$; $r^2 = 0.450$; [N/Feld; cm^2 /Feld]



lichen Streuung lassen sich signifikante lineare Beziehungen erstellen:

$$N_M = 265.7 - 1.068 * L_c; \quad r^2 = 0.503; \quad [N/\text{Feld}; \text{mm}/\text{Feld}]$$

$$N_M = 263.1 - 0.213 * F_c; \quad r^2 = 0.450; \quad [N/\text{Feld}; \text{cm}^2/\text{Feld}]$$

Abb.14 zeigt die Abhängigkeit der Anzahl der Mollusken von der Gesamtgestionsfläche.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß Macoma balthica einen nachweisbaren negativen Einfluß auf das Siedelungsverhalten von Mollusken und auf die Polychaeten Polydora quadrilobata und Capitella capitata hat. Der negative Einfluß von Macoma balthica auf die Abundanz juveniler Mollusken ist mit der Abundanz bzw. der Größe der adulten Tiere korreliert.

4.3.3. Diskussion

4.3.3.1. Ingestionsfläche und Partikelselektion bei

Macoma balthica

Die Fläche, die von einem Individuum von Macoma balthica mit dem Ingestionssipho bearbeitet werden kann, ist in Relation zur Körpergröße beeindruckend groß. Nach der oben angegebenen Gleichung hat ein Tier von 5 mm Länge eine maximale Ingestionsfläche von etwa 14 cm², ein 15 mm langes Tier kann eine Fläche von etwa 80 cm² bearbeiten.

Es ist allerdings fraglich, ob Macoma balthica im Sublitoral diese Fläche voll ausnutzt. Die Laborversuche wurden in Aquarien mit unbewegtem Wasser durchgeführt, während im Freiland - je nach Wassertiefe und Windverhältnissen - das Wasser mehr oder weniger in Bewegung ist. Abgesehen davon, daß Macoma balthica mit zunehmender Wasserbewegung immer mehr zum Suspensionsfressen übergeht (siehe Olafsson 1988), führt diese zusammen mit der Sedimentation von organischem Material dazu, daß auf einer einmal von Macoma balthica "gesäuberten" Stelle über kurz oder lang wieder Nahrungspartikel zu finden sind, so daß das Tier sich eventuell auf eine kleinere Ingestionsfläche beschränken kann. Starke intraspezifische Nahrungskonkurrenz hingegen kann einen gegen-

teiligen Effekt haben.

Hylleberg & Galluci (1975) und Self & Jumars (1988) konnten für Macoma (M. nasuta und M. balthica) und auch für andere detritusfressende Muscheln eine Selektion bei der Aufnahme des vorhandenen Sediments durch den Ingestionssipho nicht nachweisen.

Die eigentliche Sortierung der Partikel findet erst in der Mantelhöhle statt, dabei spielen Durchmesser und spezifisches Gewicht eine Rolle (Self & Jumars 1988). Die Auswahl der Partikel, die in den Magen-Darm-Trakt gelangen, ist hochselektiv. Gilbert (1977) fand im Verdauungstrakt von Macoma balthica (10 - 20 mm Länge) Partikel von 0,004 bis 0,300 mm Durchmesser, nach Self & Jumars (1988) bevorzugen Tiere um 5,5 mm Länge den Größenbereich 0,002 bis 0,020 mm Durchmesser. Hylleberg & Gallucci (1975) fanden für M. nasuta von ca. 40 mm Länge eine deutliche Bevorzugung der Partikel $< 0,080$ mm. Diese Befunde stimmen sowohl mit dem Modell von Taghon et al. (1978) überein, wonach Detritusfresser stets die kleineren Partikel selektieren sollten, als auch mit der Beobachtung von Taghon (1982), daß innerhalb einer Art diese Selektivität mit zunehmender Größe schwächer wird. Der Anteil der eingesaugten Partikel, der nicht gefressen wird liegt, bei über 90% (M. nasuta, Hylleberg & Galucci 1975).

Die von den oben genannten Autoren gemachte Aussage, daß die Aufnahme von Partikeln durch den Ingestionssipho unselektiv ist, bedarf aufgrund meiner Ergebnisse einer Präzisierung. Ich konnte zeigen, daß die maximale Partikelgröße linear von der Größe des Tieres abhängt (Abb.13). Das ist eigentlich einleuchtend, denn Macoma balthica ist kaum in der Lage, Partikel einzusaugen, deren Durchmesser größer als das Lumen des Ingestionssiphos ist. Es findet also doch eine Partikelselektion nach der Größe statt, die aber nicht auf einem aktiven Auswahlmechanismus des Tieres, sondern auf dem Verhältnis von Siphodurchmesser zu Korngrößenverteilung basiert. Wenn alle untersuchten Tiere - auch die kleineren - in der Lage sind, auch die größten vorhandenen Partikel aufzunehmen, ist eine Selektion natürlich nicht gegeben. Genau

dieser Sachverhalt scheint bei den Ergebnissen von Hylleberg & Galluci (1975) und Self & Jumars (1988) vorzuliegen.

4.3.3.2. Interaktionen von Macoma balthica mit anderen Arten

- Meiofauna

In meinen Besiedelungsexperimenten EXF1-A und EXF1-B konnte ich keinen Zusammenhang zwischen der Anzahl adulter Macoma balthica und der Abundanz von Meiofaunaorganismen feststellen. Ich verwendete allerdings ein 0,25mm-Sieb und wertete auch nur zwei Gruppen (Nematoda, Harpacticoidea) quantitativ aus, so daß ich nur einen kleinen, wenig repräsentativen Ausschnitt der Meiofauna erfaßt habe.

Reise (1983) hingegen konnte zeigen, daß Macoma balthica im Wattenmeer die Meiofauna hinsichtlich Abundanz, Artenspektrum und vertikaler Verteilung beeinflusst. Insbesondere Turbellaria zeigen eine deutliche positive Reaktion auf die Anwesenheit von Macoma balthica. Reise (1983) nimmt an, daß dieser Effekt auf dem ständigen Wassertransport durch die Muschel beruht, der lokal den Sauerstoffgehalt und die mikrobielle Aktivität im Sediment steigert. Die Abundanz von Ostracoden wurde in Experimenten von Bonsdorff et al. (1986) durch die Anwesenheit von M. balthica erhöht.

- Makrofauna

Die Auswertung der beiden Besiedelungsexperimente weist darauf hin, daß die Besiedelung durch Makrobenthos auf unterschiedliche Weise erfolgte. EXF1-A wurde hauptsächlich durch Larven besiedelt, während EXF1-B sowohl aktiv (errante Polychaeten, Crustaceen) als auch passiv (Mollusken) durch ältere Tiere besiedelt wurde (siehe Abschnitt 4.2.).

Beide Experimente zeigen deutlich, daß der Einfluß von Macoma balthica auf die Besiedelung ansonsten azoischer Flächen durch Makrofauna beschränkt ist. Die Anwesenheit von Macoma balthica hatte auf die Abundanz von juvenilen Mollusken (0,25mm-Fraktion), von Polydora quadrilobata und von Capitella capitata einen

signifikanten negativen Einfluß (siehe Tab.16).

Welche Ursachen kann es für diese Beziehungen geben?

Im Hinblick auf Capitella capitata handelt es sich eventuell um ein Artefakt, daß auf dem verwendeten 6x6 Kasten beruht. Das Sediment in den einzelnen Feldern war in den unteren Zentimetern während der Exposition anoxisch geworden, und zwar - nach Augenschein - um so mehr, je geringer die Anzahl der eingesetzten Macoma balthica war. Der Einfluß von Macoma balthica auf die Durchlüftung des Sediments könnte hier eine direkte Beziehung zu Capitella capitata vortäuschen.

Die im Experiment EXF1-A gefundenen juvenilen Mollusken (Macoma balthica, Cardium sp., Corbula gibba, Arctica islandica) rekrutieren sich durch pelagische Larven. Macoma balthica zerwühlt mit dem Ingestionssipho ständig die obersten Millimeter des Sediments und kann dabei Partikel bis etwa 0,50 mm Durchmesser aufnehmen (siehe oben), was im Bereich der Größe vieler siedelnder Larven liegt (siehe z.B. Muus 1973). Sowohl die ständige Störung des Sediments als auch die mögliche Ingestion von frisch gesiedelten Muscheln kann deren Mortalität erhöhen. Eingesaugte Larven werden wohl nicht gefressen, da sie zu groß sind, aber wahrscheinlich werden sie beschädigt (siehe z.B. Mileikovsky 1974). Auch Bonsdorff et al. (1986) fand, das Macoma balthica die Rekrutierung von Muscheln (Cardium glaucum, M. balthica) negativ beeinflusst.

Es stellt sich allerdings die Frage, wie die anderen, in den beiden Experimenten in größeren Anzahlen gefundenen Arten dieses Problem vermeiden.

Der negative Effekt der Sipho-Aktivität nimmt wahrscheinlich mit der Größe der betroffenen Tiere ab. Grundsätzlich gibt es also zwei Möglichkeiten, diesen negativen Effekt zu minimieren. Entweder die Imigration erfolgt in einem fortgeschrittenen Entwicklungsstadium (> 0,5 mm), oder das Größenwachstum aus der Gefahrenzone heraus erfolgt an einem Ort, auf den Macoma nicht einwirken kann.

Die einfachste Strategie ist, als adultes Tier zu imigrieren, wie einige der erranten Polychaeten (Anaitides sp., Eteone longa,

Harmothoe sp., Streptosyllis websteri) oder wie Crustaceen (Gastrosaccus spinifer und Amphipoden).

Aktive und passive Immigration adulter Tiere werden im Abschnitt "Horizontale Besiedelung" ausführlich behandelt.

Eine weitere Möglichkeit bietet Brutpflege. Bei Amphipoden und Mysidaceen entwickeln sich die Jungtiere im Marsupium des Weibchens und gelangen erst nach vollständiger Entwicklung in das freie Wasser. In meinen gesamten Proben habe ich daher auch nur sehr wenige Crustaceen in der 0,25mm-Fraktion gefunden.

Pygospio elegans ist die im Experiment EXF1-A am häufigsten gefundene Art ($56 \text{ Ind./100cm}^2 = 5600 \text{ Ind./m}^2$), ihre Abundanz wurde von Macoma balthica nicht nachweisbar beeinflusst. Pygospio elegans hat das Experiment EXF1-A wahrscheinlich durch demersale Larven besiedelt, die bei der Ankunft schon um 1,0 mm lang waren, und die sich durch den Bau einer Röhre zusätzlich schützten. Die generelle Bedeutung dieser Vermehrungsstrategie wird im Abschnitt "Pygospio elegans" diskutiert werden. Im Gegensatz zu mir fand Reise (1983) bei Experimenten im Nordsee-Watt, daß Macoma balthica eine starke negative Wirkung auf Pygospio elegans hat. In seinen Versuchen betrug nach 30 Tagen die Abundanz von Pygospio elegans in den Kontrollen 410 Ind./100cm² in den Experimenten mit Macoma balthica nur 110 Ind./100cm². Dafür gibt es zwei Erklärungen: Zum einen war die Abundanz von Macoma balthica mit 34 Ind./100cm² von ca. 12 mm Länge (das entspricht 1770 cm² Ingestionsfläche!) extrem hoch, zum anderen ist es möglich, daß Pygospio elegans diese Experimente vor allem durch pelagische Larven besiedelt hat, die aufgrund ihrer geringen Größe stärker von Macoma balthica beeinflusst werden.

Weitere Arten, die häufiger auftraten und nicht von Macoma balthica beeinflusst wurden, sind die sedentären Polychaeten Arenicola marina (juvenile Tiere bis 10 mm Länge), Aricidea jeffreysii und Spio filicornis. Ich nehme an, daß die Larven dieser Arten sich durch rasches Eingraben, im Fall von Spio filicornis zudem durch den Bau einer Röhre dem Zugriff von Macoma balthica entzogen haben.

Die bisherigen Überlegungen erklären aber noch nicht vollständig, warum von den Spioniden Polydora quadrilobata, aber nicht Pygospio elegans und Spio filicornis von Macoma balthica beeinflusst werden, obwohl alle drei Arten Röhren bauen. Eine mögliche Ursache hierfür könnte sein, daß Polydora quadrilobata im Gegensatz zu den beiden anderen Arten zum Röhrenbau Detritus-Partikel und nicht Sandkörner verwendet. Zum einen kann die Ingestionsaktivität von Macoma balthica dazu führen, daß die Anzahl feiner Partikel so gering ist, daß Larven von Polydora quadrilobata diese Flächen meiden, zum anderen können die Röhren juveniler Polydora quadrilobata einfach nicht stabil genug sein, um der Siphon-Aktivität von Macoma balthica zu widerstehen.

Der Einfluß von Macoma balthica auf die Struktur der makrobenthischen Lebensgemeinschaft auf dem Gabelsflach beschränkt sich nach den vorliegenden Ergebnissen auf die Rekrutierung von Mollusken und einiger Polychaeten-Arten durch pelagische Larven. Diese Larven sind während des Durchlaufens des Meiofauna-Größenbereichs der Ingestionsaktivität von M. balthica ausgesetzt. Gallagher et al. (1983) fanden bei Besiedelungsexperimenten nur zwei signifikante Effekte von M. balthica, die Rekrutierung von Hobsonia florida (röhrenbauender Polychaet) wurde gefördert, die von Tanais sp. (röhrenbauende Crustacee) wurde gehemmt. Die Autoren nehmen an, daß die Juvenilen von Tanais sp. wegen der Ingestions-Aktivität von Macoma balthica emigriert sind, die positive Wirkung von Macoma balthica auf Hobsonia florida wird von ihnen leider nicht diskutiert.

Generell scheinen die Interaktionen von Macoma balthica mit anderen Arten auf zwei Mechanismen zu beruhen:

- Durch Veränderung der chemischen Verhältnisse im Sediment werden Abundanz und Artenzahl von Mikro- und Meiofauna positiv beeinflusst.
- Durch die Ingestions-Aktivität wird die Rekrutierung bestimmter Gruppen der Makrofauna, insbesondere die von Muscheln mit pelagischen Larven, negativ beeinflusst.

4.3.3.3. Intraspezifische Wechselwirkungen

Die Ingestions-Aktivität von Macoma balthica ist eine potentielle Ursache intraspezifischer Wechselwirkungen, wenn sich die Ingestionsflächen benachbarter Individuen überlappen. Im folgenden will ich untersuchen, ob die vorliegenden Ergebnisse Hinweise auf zwei Interaktions-Mechanismen von besonderer Bedeutung geben:

- Konkurrenz um Ingestionsfläche bzw. Nahrung zwischen allen Individuen einer Population.
- Negative Wirkung der adulten Individuen auf die Rekrutierung der Art.

4.3.3.3.1. Konkurrenz um Ingestionsfläche bzw. Nahrung

Mit Hilfe eine Längen-Häufigkeits-Verteilung und der empirischen Beziehung zwischen Tierlänge und Ingestionsfläche kann die potentielle Gesamt-Ingestionsfläche (= Ingestionsfläche aller Individuen pro Fläche) von Freilandpopulationen von Macoma balthica berechnet werden. Ich habe dies mit den Daten von drei verschiedenen Populationen durchgeführt, mit den zusammengefaßten Datensätzen TRS1 und BOX1 vom Gabelsfloch (Juni 1986), mit Daten einer Station vor dem Schönberger Strand (12m Wassertiefe, Juni 1983, Station Schönberg) und mit Daten von der Station Schleimünde (6m Wassertiefe, Mai und Juli 1982). Die beiden letzten Stationen waren Teil meiner Diplomarbeit (Brey 1984), die Längen-Häufigkeitsdaten wurden bisher noch nicht veröffentlicht.

Auf dem Gabelsfloch betrug die Abundanz von Macoma balthica 909 Ind./m², bei Schönberg 598 Ind./m² und auf der Station Schleimünde 2322 Ind./m². Die Gesamt-Ingestionsfläche (24h, Summe aller Tiere) betrug 27230 cm²/m² (Gabelsfloch), 31850 cm²/m (Schönberg) und 26090 cm²/m² (Schleimünde), sie ist demnach um einen Faktor von 2,6 bis 3,2 größer als die zur Verfügung stehende Fläche.

Die hier berechneten Gesamt-Ingestionsflächen sind aufgrund der ungeklärten Frage der Übertragbarkeit von Laborbefunden auf Freilandbedingungen etwas unsicher. Dennoch sind sie in zweifacher Hinsicht ein starkes Indiz für intraspezifische Konkurrenz

um Ingestionsfläche bzw. Nahrung: Einerseits sind die Werte für alle drei Populationen nahezu gleich, was darauf hinweist, daß eine Obergrenze der Gesamt-Ingestionsfläche existiert, der die untersuchten Populationen schon recht nahe sind. Andererseits ist die Gesamt-Ingestionsfläche zwei- oder dreimal größer als die verfügbare Fläche, wodurch sich die Ingestionsflächen einzelner Individuen zwangsläufig überlappen.

Wie im Abschnitt 3.4.3. schon diskutiert wurde, zeigt Macoma balthica auf dem Gabelsfloch ein in Richtung regelmäßig tendierendes Verteilungsmuster, das als Reaktion auf die intraspezifische Konkurrenz um Sedimentoberfläche interpretiert werden kann.

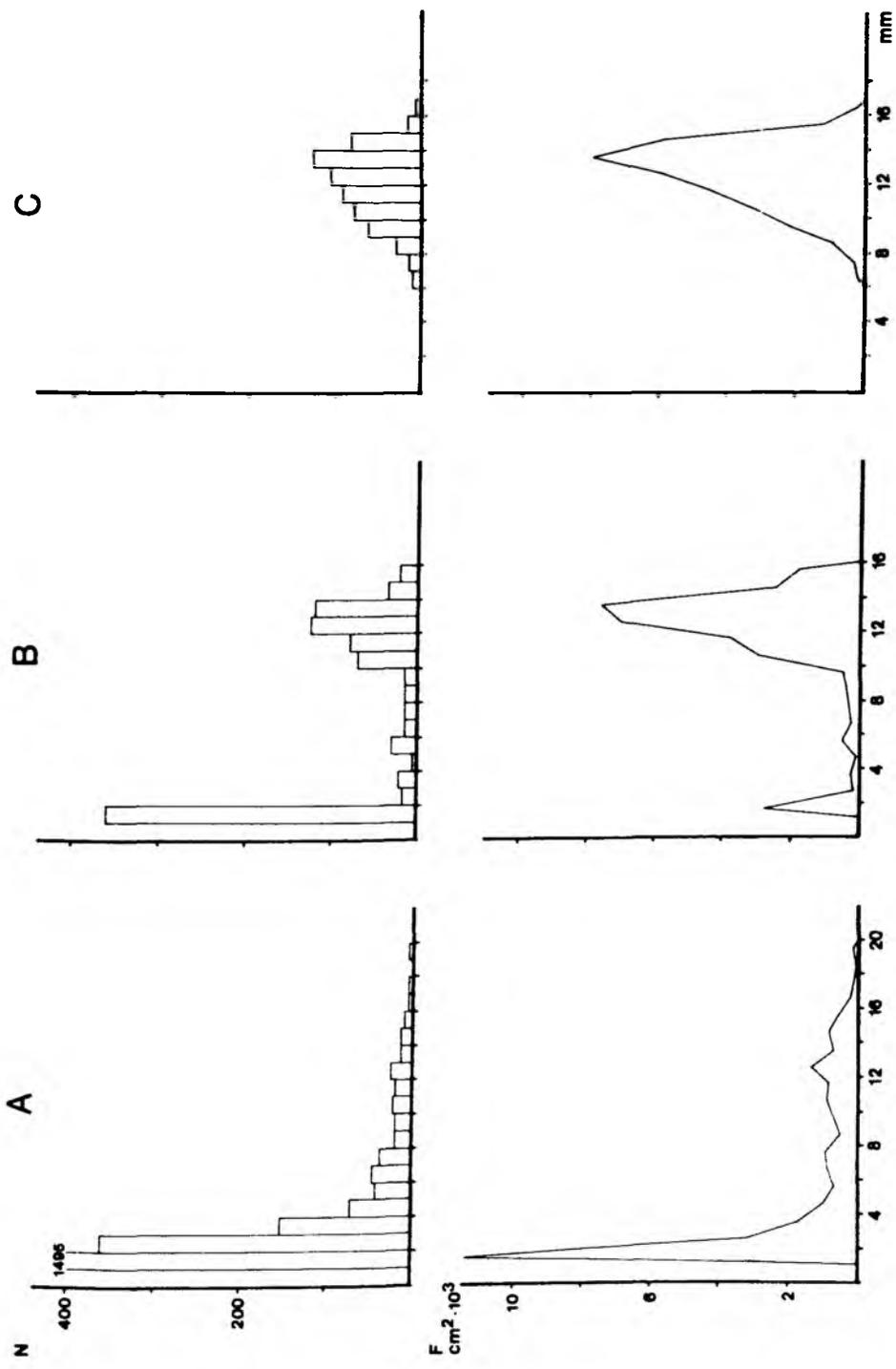
4.3.3.3.2. Negative Wirkung adulter Individuen auf die Rekrutierung der Art

Abb.15 zeigt die Längen-Häufigkeits-Verteilungen und die zugehörigen Verteilungen der Ingestionsflächen pro Längensklasse für die drei untersuchten Populationen (Gabelsfloch, Schönberg, Schleimünde). Die drei Populationen zeigen deutliche Unterschiede: In der Schleimünde-Population dominieren deutlich junge, bis etwa 3 mm lange Individuen, die wahrscheinlich alle der Altersklasse 0 (d.i. Tiere, die im gleichen Jahr rekrutiert haben) angehören. Auf dem Gabelsfloch ist die Anzahl junger Tiere geringer, dafür zeigen die Längensklassen von 10 bis 16 mm hohe Abundanzwerte. In der Population von Schönberg sind bis 6 mm Länge überhaupt keine Tiere vorhanden, das Maximum findet sich ähnlich wie auf dem Gabelsfloch im Längensbereich 10 bis 15 mm. Ähnliche Verteilungen habe ich auch auf anderen Stationen gleicher Wassertiefe in der Kieler Bucht gefunden (unveröffentlichte Daten).

Um aus den vorliegenden Längen-Häufigkeits-Verteilungen auf die Altersstruktur der Populationen schließen zu können, wird eine Wachstumsfunktion benötigt. Nach Bachelet (1980), Vogel (1959) und eigenen, unveröffentlichten Berechnungen läßt sich das Wachstum von Macoma balthica in der Kieler Bucht mit der von Bertalanffy-Funktion

Abb.15 Längen-Häufigkeitsverteilungen und Ingestionsflächen von drei *Macoma balthica*-Populationen (Tiere ≥ 1 mm Länge).

- A: Schleimünde 6m, Mai/Juli 1982
 2322 Ind./m²; Gesamt-Ingestionsfläche (24h): 26090 cm²/m²
- B: Gabelsflach 12m, Juni 1986, Datensätze BOX1 und TRS1
 909 Ind./m²; Gesamt-Ingestionsfläche (24h): 27230 cm²/m²
- C: Schönberg 12m, Juli 1983
 598 Ind./m²; Gesamt-Ingestionsfläche (24h): 31850 cm²/m²



$$L_t = L_{\infty} * (1 - e^{-k*t}); L_{\infty} = 20\text{mm}, k = 0.30$$

angenähert beschreiben. Damit ergeben sich für die Altersklassen Ak1 bis Ak7 mittlere Längen von 5,2; 9,0; 11,9; 14,0; 15,5; 16,7 und 17,6 mm.

In der Population auf dem Gabelsflach sind demnach die Altersklassen Ak0, Ak1 und Ak2 im Vergleich zu den älteren Tieren (ab Ak3) deutlich unterrepräsentiert. In der Population der Station Schönberg fehlen die Altersklassen Ak0 und Ak1 völlig. Dafür gibt es mehrere mögliche Ursachen:

- Starke Schwankungen in der Rekrutierung (Anzahl siedelnder Larven) von Jahr zu Jahr.
- Hohe Mortalität juveniler Tiere durch physikalische Störungen oder Wegfraß.
- Negative Wechselwirkungen zwischen adulten und juvenilen Macoma balthica

Die absolute Anzahl rekrutierender Larven hängt bei Arten mit pelagischer Entwicklung sowohl von der Anzahl der befruchteten Eier als auch von der Sterblichkeit der sich entwickelnden Larven im Plankton ab. Diese Sterblichkeit ist generell sehr hoch (weit über 90%, siehe Thorson 1966 oder Mileikovsky 1971). Sie kann

Tab.17 Macoma balthica: Daten zur Populationsstruktur (1982).
4 Tiefenprofile, 14 Stationen, Kieler Bucht (Brey 1984).

Tiefenprofil	Wassertiefe m	Sedimentanteil < 0,25 mm %	Abundanz N/m ²	Biomasse gAFDW/m ²	Gewicht mg/Ind.
1	10	34	1681	3.253	1.94
	12	53	803	2.963	3.69
	14	53	538	2.121	3.94
2	6	13	98	1.631	16.64
	8	34	1274	3.360	2.64
	10	93	1145	3.064	2.68
	12	83	849	10.333	12.17
3	6	13	98	1.631	16.64
	10	20	1343	6.351	4.23
	12	9	1371	10.484	7.65
4	14	40	2033	17.140	8.43
	6	82	2341	2.686	1.15
	10	10	267	3.024	11.33
	14	8	156	2.067	13.25

zudem von Jahr zu Jahr unterschiedlich sein, wobei das Nahrungsangebot für die Larven und der Fraßdruck durch Räuber die bestimmenden Faktoren sind. Gray (1984) führt Populationsstrukturen der hier vorliegenden Art vor allem auf zeitliche Schwankungen in der Anzahl siedelnder Larven zurück.

Tab.17 zeigt, daß das mittlere Gewicht von Macoma balthica im Sommer 1982 auch auf eng benachbarten Stationen eines Tiefenprofils sehr unterschiedlich sein konnte. Daraus kann man schließen, daß auch die Altersstruktur der Populationen sehr unterschiedlich war. Auch wenn die pelagischen Larven einer Art in der Kieler Bucht an bestimmte Wasserkörper gebunden sind (siehe Banse 1955) und daher die Anzahl siedelnder Larven großräumig sehr unterschiedlich sein kann, ist nicht anzunehmen, daß dies für Stationen, die nur wenige hundert Meter auseinander liegen, von Bedeutung ist. Daher sollte die Altersstruktur von Macoma balthica-Populationen zur gleichen Zeit auf benachbarten Stationen sehr ähnlich sein, wenn die Anzahl der siedelnden Larven der entscheidende Faktor wäre. Das ist aber, wie Tab.17 zeigt, nicht der Fall.

Macoma balthica lebt, wie zu Beginn diskutiert wurde, in einem vor allem hydrodynamisch kontrollierten Lebensraum. Bestimmte Wetterlagen können zu teilweise erheblichen Umlagerungen des Sediments (Rippelbildung) führen. Auf der anderen Seite kann sich Macoma balthica nicht beliebig tief in das Sediment eingraben, da sie mit ihrem Siphon die Sedimentoberfläche abtasten muß. Aus den Daten von Reading & McGroarty (1978) kann man ableiten, daß für Macoma balthica die maximale Eingrabetiefe mit der Schalenlänge korreliert ist, was sich durch die limitierende Wirkung der Länge des Siphons erklären läßt. Da kleine Tiere sich nicht so tief in das Sediment eingraben können wie große (da sonst der Siphon nicht mehr bis zur Sedimentoberfläche reichen würde), sind sie sturminduzierter Erosion vor allem im Winter besonders stark ausgesetzt. Dabei ist nicht so sehr das langfristige Mittel der Erosionsereignisse von Bedeutung, sondern es kommt auf die Stärke einzelner Ereignisse an. Ein einziger starker Sturm ist theoretisch in der

Lage, mehrere Zentimeter Sediment zu erodieren, die freigespülten Tiere zu verdriften und damit eventuell ein oder zwei Altersklassen von Macoma balthica nahezu vollständig zu eliminieren.

Allerdings zeigen die Daten in Tab.17 keinen eindeutigen Zusammenhang zwischen mittlerem Gewicht und der Wassertiefe oder mit dem Sedimentanteil $< 0,25$ mm, was der Fall sein sollte, wenn hydrodynamische Einflüsse der entscheidende Faktor sind.

Eine zweite Erklärung für die starke Dezimierung einer Altersklasse kann eine ungewöhnlich hohe Abundanz benthischer Räuber, wie z.B. Crangon crangon (siehe Möller & Rosenberg 1983, Olafsson 1988) oder juveniler Plattfische (siehe Pihl 1982) sein. Über die Wirkung benthischer und demersaler Räuber im Flachwasser der Kieler Bucht gibt es jedoch nahezu keine Informationen, daher kann ich ihre Bedeutung für die Mortalität juveniler Macoma balthica hier nicht klären.

Woodin (1976) stellte die Hypothese auf, daß negative Interaktionen zwischen Adulten und siedelnden Larven bei Arten, die mehrere Jahre alt werden können, zu einer von bestimmten Altersklassen dominierten Populationsstruktur führen sollten, weil die adulten Tiere die erfolgreiche Rekrutierung einer neuen Altersklasse verhindern. Im folgenden will ich diskutieren, ob die auf dem Gabelsflach und auf der Station Schönberg gefundenen Längen (\approx Alters)-Häufigkeits-Verteilungen, die ein deutliches Maximum alter Tiere zeigen, als Altersklassen-Phänomen (sensu Woodin 1976) interpretiert werden können. Wenn sich diese Vermutung bestätigt, muß zudem geklärt werden, warum dieses Phänomen in der Population von Schleimünde nicht auftritt.

Der negative Einfluß adulter Individuen von Macoma balthica auf die Rekrutierung der eigenen Art ist nachgewiesen. Meinen Ergebnissen zu Folge hat Macoma balthica einen negativen Einfluß auf juvenile Muscheln, dieser Effekt ist mit der Dichte der adulten Individuen korreliert (siehe Abschnitt 4.3.3.2.). Bondorff et al. (1986) zeigten, daß die Mortalität der neu rekrutierenden Altersklasse von Macoma balthica durch die Anwesenheit adulter Individuen um 50% erhöht wird, zudem wird das Wachstum

der juvenilen Tiere gehemmt. Beukema (1982) schloß aus Abundanz- und Biomassedaten von Macoma balthica aus dem Wattenmeer ebenfalls auf eine negative Wirkung der Adulten auf den Rekrutierungserfolg. Olafsson (1988) fand allerdings keinen derartigen Effekt.

Man kann wohl davon ausgehen, daß dieser negative Einfluß von Macoma balthica auf den Rekrutierungserfolg mit der Ingestions-Tätigkeit der Adulten zusammenhängt.

Dieser Zusammenhang kann auf verschiedenen, weiter oben schon angesprochenen Mechanismen beruhen:

- Die Ingestionssiphone aller adulten Tiere wühlen ständig die obersten Millimeter des Sediments um und produzieren damit eine dauernde physikalische Störung.
- Es besteht eine direkte Nahrungskonkurrenz zwischen adulten und juvenilen Tieren.
- Bei der Metamorphose haben die Larven von M. balthica eine Länge von 0,25 - 0,34 mm (Rumohr 1980). Adulte Tiere mit mehr als 8 mm Länge können Partikel einsaugen, die größer als 0,25 mm sind (Abb.M4). Juvenile Tiere können demnach von Adulten eingesaugt werden. Je größer das adulte Tier ist, desto länger besteht für die Juvenilen die Gefahr, eingesaugt zu werden.

Die Stärke des Effekts der adulten Tiere ist in jedem Fall direkt proportional der Gesamt-Ingestionsfläche und damit auch der Tierlänge, der negative Effekt durch Einsaugen der Juvenilen setzt aber erst bei Adulten mit mehr als 8 mm Länge ein.

Im Experiment EXF1-A sind sowohl die Gesamtlänge als auch die Gesamt-Ingestionsfläche der adulten Macoma balthica gut mit der Anzahl von juvenilen Muscheln korreliert, so daß nicht klar ist, welcher der beiden Faktoren der wichtigere ist. Die zusätzliche Verwendung von Tieren < 8 mm hätte diese Frage eventuell klären können.

Da die Ingestions-Aktivität der adulten Tiere eine bestimmte Fläche betrifft, die völlig unabhängig von der Anzahl der dort siedelnden Larven ist, hängt die Überlebenschance einer einzelnen Larve nicht von der Gesamtzahl an Larven, sondern nur von der

Gesamt-Ingestionsfläche der Adulten ab.

Die bisherigen Überlegungen sind aber nur dann völlig richtig, wenn die Ingestions-Aktivität über den gesamten Lebensraum konstant ist. Eine fleckenhafte Verteilung der Adulten kann dazu führen, daß an manchen Stellen die Ingestions-Aktivität gering oder garnicht vorhanden ist, wodurch stets eine größere Anzahl von juvenilen Tieren überlebt (siehe Gray 1985).

Meine Analysen der Verteilungsmuster von Macoma balthica zeigen aber einen Trend in Richtung regelmäßige Verteilung (siehe Abschnitt 3.1.). Bedenkt man zudem die horizontale Mobilität dieser Art (siehe z.B. Bonsdorff 1984), so kann man annehmen, daß die Ingestions-Aktivität relativ gleichmäßig verteilt ist.

Ob unter den bisher diskutierten Voraussetzungen Adult-Juvenil-Interaktionen die Altersklassen-Verteilungen erzeugen und stabilisieren können, wie sie in den Populationen vom Gabelsflach und der Station Schönberg vorliegen (Abb.15), kann nur durch ein Simulationsmodell geklärt werden, das Wachstum, Sterblichkeit, Wirkung der Ingestionsaktivität und weitere Parameter beinhaltet. Ein derartiges Modell soll hier aber nicht erstellt werden, ich will nur einige grundsätzliche Fragen klären.

Ein besonderer Aspekt der Gabelsflach- und Schönberg-Populationen ist, daß nicht nur eine, sondern daß mehrere aufeinanderfolgende Altersklassen (Ak3+) dominieren. Die Altersklassen Ak0, Ak1 und Ak2 sind hingegen nur in geringen Anzahlen oder garnicht vertreten.

Eine derartige Struktur mit mehreren aufeinanderfolgenden starken Altersklassen kann nur dann durch Wechselwirkungen zwischen Adulten und Juvenilen entstehen, wenn der negative Einfluß der Altersklasse Ak1 auf die Rekrutierung schwach oder garnicht vorhanden ist. Ist das nicht der Fall, dann können zwei starke Jahrgänge nicht direkt aufeinander folgen, sondern es entsteht ein mit einer Phase von zwei Jahren oszillierendes System schwacher und starker Altersklassen, wie z.B. von Brock (1980) für Cardium edule beschrieben.

Wenn der negative Effekt der adulten Tiere auf die Rekrutierung auf den Mechanismen "Störung" und "Nahrungskonkurrenz" beruht,

hat auch die Altersklasse Ak1 einen starken Einfluß. Für das "Einsaugen der Juvenilen" ist diese Altersklasse jedoch ohne Bedeutung, da ihre mittlere Länge (5,2 mm) deutlich unter 8 mm liegt. Erst die Altersklasse AK2 ist in der Lage, juvenile Tiere einzusaugen. Erhöhte Mortalität durch "Einsaugen von Juvenilen" ist also ein Mechanismus, durch den theoretisch eine Populationsstruktur mit mindestens zwei aufeinanderfolgenden dominierenden Altersklassen entstehen kann.

4.3.3.3.4. Der Stellenwert intraspezifischer Wechselwirkungen

Populationsdynamische Phänomene lassen sich nur selten auf einen einzigen Wirkmechanismus zurückführen. Auch in dem hier diskutierten Fall der Adult-Juvenil-Interaktionen von Macoma balthica scheinen verschiedene Prozesse miteinander verknüpft zu sein. Es ist z.B. möglich - und auch wahrscheinlich - daß die Mechanismen "Störung", "Nahrungskonkurrenz" und "Einsaugen von Juvenilen" zusammen auftreten und sich addieren. Den gemeinsamen Effekt dieser drei Mechanismen kann ich leider nicht abschätzen, da ich hierfür zumindest deren relative Bedeutung (im Vergleich zueinander) kennen müßte.

Wie lassen sich nun die Unterschiede in der Populationsstruktur von Macoma balthica auf den Stationen Gabelsflach, Schönberg und Schleimünde erklären? Zwei Erklärungen erscheinen mir besonders plausibel: Der Einfluß adulter Individuen auf die Rekrutierung, also ein echtes Altersklassen-Phänomen, und der Einfluß hydrodynamischer Störungen, d.h. Sterblichkeit durch Erosion.

Die Abbildung der Ingestionsfläche pro Längenkategorie (Abb. 15) zeigt, daß in der Schleimünde-Population die kleinen, jungen Tiere den größten Anteil an der Gesamt-Ingestionsfläche haben, während in den beiden anderen Populationen die Tiere über 10 mm den größten Anteil haben. Schließt man die Längenkategorien bis 8 mm von der Berechnung der Gesamt-Ingestionsfläche aus, so ergeben sich deutliche Unterschiede: Die Anzahl der Tiere ≥ 8 mm beträgt 130 Ind./m² auf der Station Schleimünde, 460 Ind./m² auf dem

Gabelsflach und 580 Ind./m² für die Schönberg-Population. Die entsprechenden Gesamt-Ingestionsflächen betragen 6580 cm²/m², 23140 cm²/m² und 31390 cm²/m². Diese Unterschiede sind ein Indiz für einen weitaus stärkeren Effekt der Adulten auf die Juvenilen in den Populationen von den Stationen Gabelsflach und Schönberg. Es bleibt allerdings die Frage, wodurch die notwendigerweise höhere Mortalität adulter Tiere in der Population von Schleimünde verursacht wird.

Die Station Schleimünde ist im Gegensatz zum Gabelsflach und zu Schönberg durch ihre Lage an der Ostküste gut gegen die in der Kieler Bucht vorherrschenden Stürme aus westlicher Richtung geschützt. Dies kann ein wichtiger Faktor für eine geringere Sterblichkeit kleiner Tiere sein. Olafsson (1988), der zwei Macoma-Populationen an der Südküste von Schweden untersuchte, hält hydrodynamische Einflüsse für den bestimmenden Faktor des Rekrutierungserfolges. Die Nahrungs-Konkurrenz zwischen Adulten und juvenilen beeinflusst nach seinen Ergebnissen nur das Wachstum, nicht aber die Sterblichkeit der juvenilen Macoma balthica.

Die bisherige Diskussion hat gezeigt, daß intraspezifische Wechselwirkungen - Konkurrenz um Ingestionsfläche bzw. Nahrung und negative Beeinflussung der Rekrutierung durch die Adulten - für die Populationsstruktur von Macoma balthica von Bedeutung sein können. Es scheint aber, daß diese Wechselwirkungen neben hydrodynamischen Einflüssen, Räubern und der pelagischen Larvenphase nur einer von vielen Faktoren ist, die in schwer zu analysierender Weise zusammenwirken.

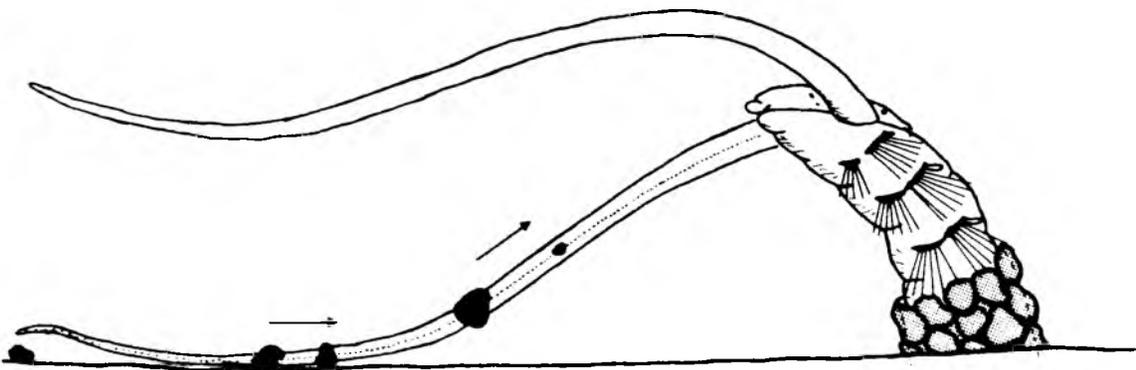
4.4. Pygospio elegans

Der Spionide Pygospio elegans ist der bestandsbildende Polychaet mittel- und feinsandiger Gebiete der Kieler Bucht (siehe Brey 1984). Auf dem Gabelsflach fand ich im Jahresmittel etwa 130 00 Ind./m², im Sommer kann diese Art 50000 Ind./m² (0,50mm Fraktion) erreichen (siehe Abschnitt 3.3.1.).

Pygospio elegans ernährt sich von Material, das auf der Sedimentoberfläche liegt und mit den Tentakeln zur Mundöffnung transportiert wird. Nach Hempel (1957) wird im Freiland an der Spitze der Röhre ein Filternetz gebaut. Bei bestimmten Strömungsverhältnissen kann diese Art auch zum Suspensionsfressen mittels der Tentakel übergehen (Taghon et al. 1980, Dauer et al. 1981).

Das Tier selbst wohnt in einer geraden oder verzweigten Röhre, die aus verklebten Sandkörnern besteht. Röhrenbau und Nahrungsaufnahme wurden von Hempel (1957) ausführlich beschrieben. Abb. 16 zeigt ein Exemplar von Pygospio elegans beim Absuchen des Sediments mit den Tentakeln.

Abb.16 Pygospio elegans: Abtasten der Sedimentoberfläche mit den Tentakeln. Der Durchmesser der Röhre beträgt etwa 1 mm.



Pygospio elegans gehört zu den hemisessilen Arten unter den Spioniden, d.h. adulte Individuen können ihre Röhre verlassen und an einer anderen Stelle eine neue Röhre bauen (siehe z.B. Fauchald & Jumars 1979).

Pygospio elegans verfügt über ein äußerst variables Repertoire von Vermehrungsstrategien, das von asexueller Fragmentation bis zu einer mehrwöchigen pelagischen Larvenphase reicht (Rasmussen 1953, Hobson & Green 1968, Anger 1984).

Gray (1984) rechnet diese Art zu den "klassischen Opportunisten" wie Capitella capitata und Polydora ciliata.

4.4.1. Untersuchungen zur Ökologie von Pygospio elegans

Für die Fragestellung dieser Arbeit sind drei Aspekte der Ökologie von Pygospio elegans von besonderem Interesse:

- Die "Aktionsfläche", d.i. die Fläche, die ein Tier mit seinen Tentakeln bestreichen kann.
- Quantitative Aspekte des Röhrenbaus, vor allem im Hinblick auf die Bedeutung der Röhren für die Sedimentstabilität.
- Interaktionen zwischen Pygospio elegans und anderen Makrozoobenthosarten.

4.4.1.1. Die Aktionsfläche der Tentakel von Pygospio elegans

An der Station Gabelsflach wurde eine PVC-Schale mit den Maßen 41 x 32 cm etwa 4 cm hoch mit Sediment gefüllt, das zuvor mit 1 mm Maschenweite gesiebt worden war, um größere Tiere zu entfernen. Aus zwei VanVeen-Greifern entnahm ich dann Sediment von den obersten 3-5 cm und verteilte es gleichmäßig in der Schale. Mit bloßem Auge sichtbare Individuen anderer Arten wurden herausgesammelt. Im Labor ließ ich die Schale einen Tag stehen. In dieser Zeit setzten sich auch die feineren Sedimentanteile ab und die in der Schale enthaltenen Pygospio elegans sammelten diese feinen Partikel um ihre Röhren, so daß um jede Röhre ein runder, "leergefegter" Hof entstand.

Der Radius dieser Aktionsfläche wurde an 50 zufällig ausgewählten

Individuen unter dem Binokular gemessen. Diese Untersuchung wurde zweimal, am 19.06.86 und am 15.07.87 durchgeführt.

Weiterhin beobachtete ich das Verhalten einzelner Tiere bei der Nahrungsaufnahme, wobei ich als Futter Rotalgenpulver (Partikelgröße $\leq 0,25$ mm; getrocknete Rotalgen, mit Kugelmühle gemahlen) benutzte.

4.4.1.2. Laboruntersuchungen zum Röhrenbau von Pygospio elegans

Auf der Station Gabelsflach gewonnenes Lebendmaterial wurde in PVC-Becken bis zur weiteren Verwendung gehältert.

Für die Versuche zum Röhrenbau verwendete ich Rollrandgläsern der Maße 45 x 23 mm (15 ml Volumen), die 40 mm hoch mit azoischem Sediment gefüllt wurden. Pro Gläschen wurde jeweils ein Individuum eingesetzt. Die Tiere wurden für eine vorgegebene Zeit bei 12°C gehältert. Nach Versuchsende trennte ich die Röhren vom umgebenden Sediment und vermaß sie unter dem Binokular, teilweise wurden Trockengewicht und organischer Gehalt bestimmt. Die Würmer wurden in einer Mischung aus Kohrsolin und Ethanol getötet und ihre Länge gemessen. Die folgenden Fragen wurden untersucht:

- Wie schnell baut Pygospio elegans seine Röhre?
- Wie wird die Röhre angelegt?
- Wird eine bestimmte Sedimentfraktion bevorzugt?
- Welche Beziehung besteht zwischen Röhrenlänge und Wurmlänge?

Der wichtigste Versuch dieser Reihe wurde mit 130 Individuen (2-13 mm Länge) durchgeführt, die gleichzeitig angesetzt wurden. An zehn aufeinanderfolgenden Tagen wurden jeweils 13 (bzw. 12) zufällig ausgewählte Individuen und ihre Röhren vermessen.

4.4.1.3. Untersuchungen zum Röhrenbau auf Populationsebene

Der Röhrenbau im natürlichen Sediment wurde an mehreren Proben-sätzen vom Gabelsflach und aus dem Westerhever Sandwatt untersucht. Die Proben zweier Proben-sätze wurden in 1 cm Scheiben geschnitten, die Röhrenstücke heraussortiert, getrocknet und gewogen, von weiteren Proben wurde nur die Gesamtmenge von Röhren

bestimmt. Pygospio elegans wurde nur gezählt oder auch gemessen. Die Ergebnisse wurden auf 100 cm² umgerechnet.

4.4.1.4. Interaktionen von Pygospio elegans mit anderen Arten

Anhand der Verteilungsmuster in den Probensätzen TRS1 und BOX1 (siehe Abschnitt 3.4.3.) suchte ich nach Hinweise auf Interaktionen zwischen Pygospio elegans und adulten Individuen anderer Arten.

Der Einfluß von Pygospio elegans auf die Besiedelung von zunächst faunafreiem Sediment durch andere Arten wurde in einem Feldexperiment (EXF3) untersucht, das im Rahmen einer Semesterarbeit unter meiner Anleitung in Westerhever durchgeführt wurde.

- Nullhypothese:

Die Besiedelung durch andere Arten ist unabhängig von der Anwesenheit adulter Pygospio elegans.

- Alternativhypothese:

Pygospio elegans beeinflusst die Besiedelung durch andere Arten.

- Aufbau und Durchführung:

Als Experimentalgefäße wurden 12,5 cm lange PVC-Rohre mit 27 cm² Oberfläche verwendet. Am unteren Ende waren diese Rohre mit 0,40 mm Gaze verschlossen, am oberen Rand hatten sie einen 2 cm hohen Kragen aus 0,40 mm Gaze. Die Rohre wurden mit Sediment gefüllt, das durch Sieben in Süßwasser-Suspension faunafrei gemacht worden war.

Nach einem Tag Inkubationszeit in Seewasser wurden adulte Individuen von Pygospio elegans in die Rohre eingesetzt. Es wurden drei Stufen unterschiedlicher Abundanz angelegt: 0, 30 und 60 Ind./27cm², das entspricht 0, 111 und 222 Ind./100cm². Die Abundanz von Pygospio elegans in Kontrollproben lag bei 26 Ind./100cm², so daß die Abundanzen im Experiment um den Faktor 4 bzw. 8 über den Abundanzen im Feld lagen.

Die Rohre wurden am 08.05.1988 ausgebracht. Die verschiedenen Abundanzstufen wurden zufällig auf die Gitterpunkte eines Rechtecks verteilt und bündig bis zum oberen Rand des Rohrs eingegraben. Der Abstand von Rohr zu Rohr betrug etwa 15 cm.

Nach zwei und nach vier Wochen Expositionszeit wurden Röhren entnommen und gleichzeitig Kontrollproben an gleichen Stelle gezogen (siehe Tab.18).

Die Proben wurden ungesiebt fixiert und im Labor durch 0,50 mm und 0,25 mm Maschenweite gesiebt, die Makrofauna wurde bestimmt und gezählt.

Für die statistische Auswertung wurden die einfache Varianzanalyse, der H-Test, der multiple ungeplante Vergleich von Mittelwerten und die Rangkorrelation benutzt.

Tab.18 Einfluß adulter Pygospio elegans auf Besiedelung.
 Versuchsaufbau des Experiments EXF3 im Westerhever Watt.
 Stufe 0: Kontrollprobe aus Umgebung,
 N: Eingesetzte Anzahl adulter Pygospio
 Proben-Fläche: 2700 mm²

Stufe		0	1	2	3
N/Probe		-	0	30	60
N/100cm ²		-	0	111	222
Datum	Tag	Anzahl Proben			
07.05.88	0	5	0	0	0
21.05.88	14	5	8	8	8
04.06.88	28	5	8	8	8

4.4.2. Ergebnisse

4.4.2.1. Die Aktionsfläche der Tentakel von Pygospio elegans

An einzelnen Individuen konnte ich beobachten, daß die Tiere nicht nur von der Sedimentoberfläche, sondern auch aus der Wassersäule Partikel aufnahmen, insbesondere dann, wenn das Wasser bewegt wurde. Dies bestätigt die Befunde von Taghon et al. (1980). Zudem konnte ich beobachten, daß die Tiere manchmal nicht nur die Tentakel aus der Röhre streckten, sondern zur Vergrößerung ihrer Reichweite die Röhre halb verließen.

Weiterhin konnte ich beobachten, daß Pygospio elegans keinerlei Territorialverhalten zeigt. Der kleinste gemessene Abstand zwischen zwei Wohnröhren betrug 3,5 mm (19.06.86, 42 Ind./100cm² = 4200 Ind./m²) bzw. 3,9 mm (15.07.87, 38 Ind./100cm² = 3800

Ind./m²). Kontakte zwischen Tentakeln verschiedener Individuen traten häufig auf, führten aber nie zu Vermeide-Reaktionen oder aggressivem Verhalten.

Die mittlere Fläche des von einem Tier mit seinen Tentakeln bestrichenen Gebiets betrug 57 mm² (s = 5 mm²) bzw. 80 mm² (s = 6 mm²).

4.4.2.2. Laboruntersuchungen zum Röhrenbau von Pygospio elegans

Aus dem zehntägigen Versuch ergab sich, daß schon nach zwei Tagen das Verhältnis Röhrenlänge/Tierlänge keinen signifikanten Zuwachs mehr zeigte. Im Mittel betrug dieses Verhältnis 4,07, d.h. etwa 4 mm Röhre pro 1 mm Tier.

77% der Tiere bauten gerade, am unteren Ende L-förmig gebogene Röhren, 18% bauten zusätzlich eine (4% zwei, 1% drei) Abzweigung von der Hauptröhre. Die Länge der Tiere betrug 2 - 12 mm. Nur wenige Röhren reichten bis zum Boden des Versuchsgefäßes.

Aus den Daten dieses Versuchs ergibt sich folgende empirische Beziehung zwischen Röhrenlänge L_r und Tierlänge L_p (Abb.17):

$$L_r = 2,275 + 3,567 * L_p; \quad r^2 = 0,671; \quad N = 127 \text{ [mm;mm]}$$

$$\log(L_r) = 0,731 + 0,813 * \log(L_p); \quad r^2 = 0,697; \quad N = 127$$

Weiterhin wurde die Beziehung zwischen Röhrenlänge L_r und Röhrengewicht (Trockengewicht) W_r untersucht. Hier zeigte ein lineares Modell die beste Anpassung (siehe auch Abb.18):

$$W_r = -2,152 + ,.864 * L_r; \quad r^2 = 0,927; \quad N = 94 \text{ [mg;mm]}$$

Der Vergleich der Korngrößenverteilungen von verfügbarem Sediment und dem in die Röhren eingebautem Sedimentkörnern zeigte keine gravierenden Unterschiede, Pygospio elegans scheint aber die Sediment-Fractionen >0,250mm zu bevorzugen (Tab.19).

Der organische Gehalt des Versuchssediments betrug 0,5%, die von Pygospio elegans gebauten Röhren hatten jedoch einen organischen Anteil von 1,0% (N = 10; 200 Röhren; s = 0,2). Die Zunahme wird durch den Schleim verursacht, mit dem Pygospio elegans die Sedimentpartikel verklebt.

Verlassene Röhren bleiben erstaunlich lange erhalten, nach meinen Beobachtungen sind leere Röhren auch nach 20 Tagen noch nicht

Abb.17 Pygospio elegans: Beziehung zwischen Röhrenlänge und Tierlänge.

$$L_T = 2.275 + 3.567 * L_P; r^2 = 0.671; N = 127; \text{mm-mm}$$

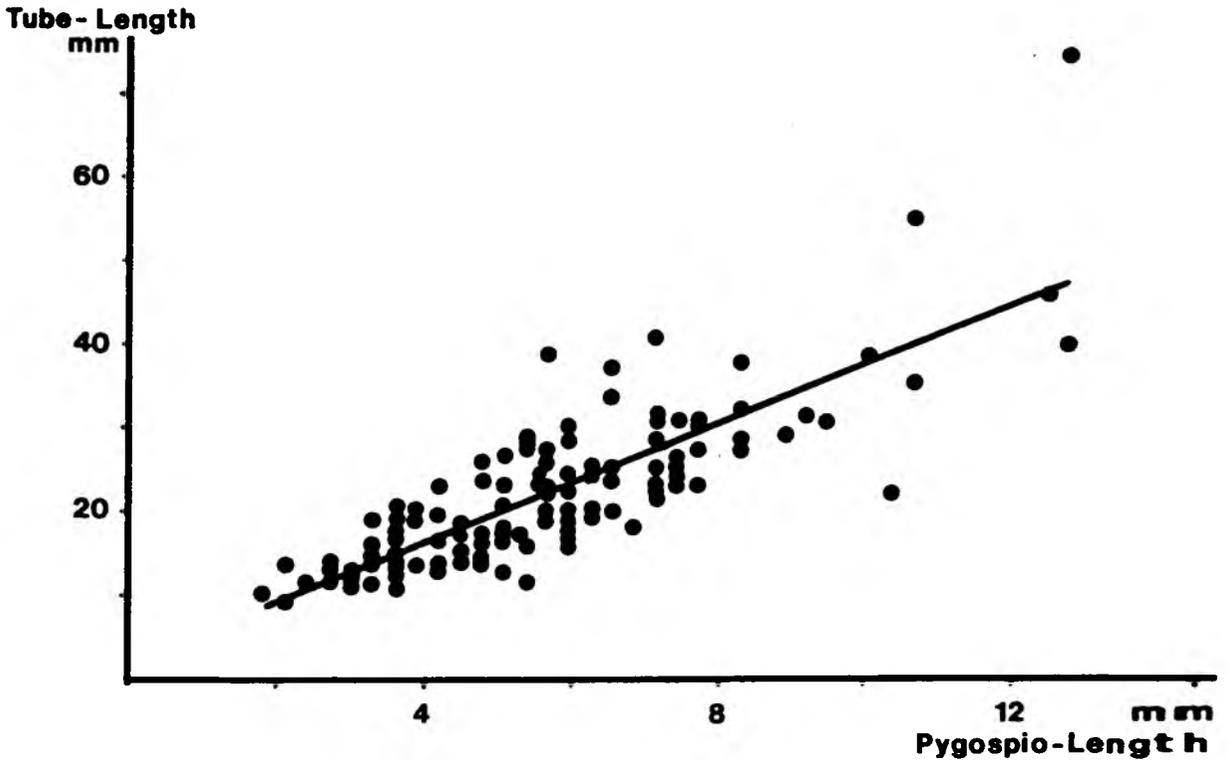
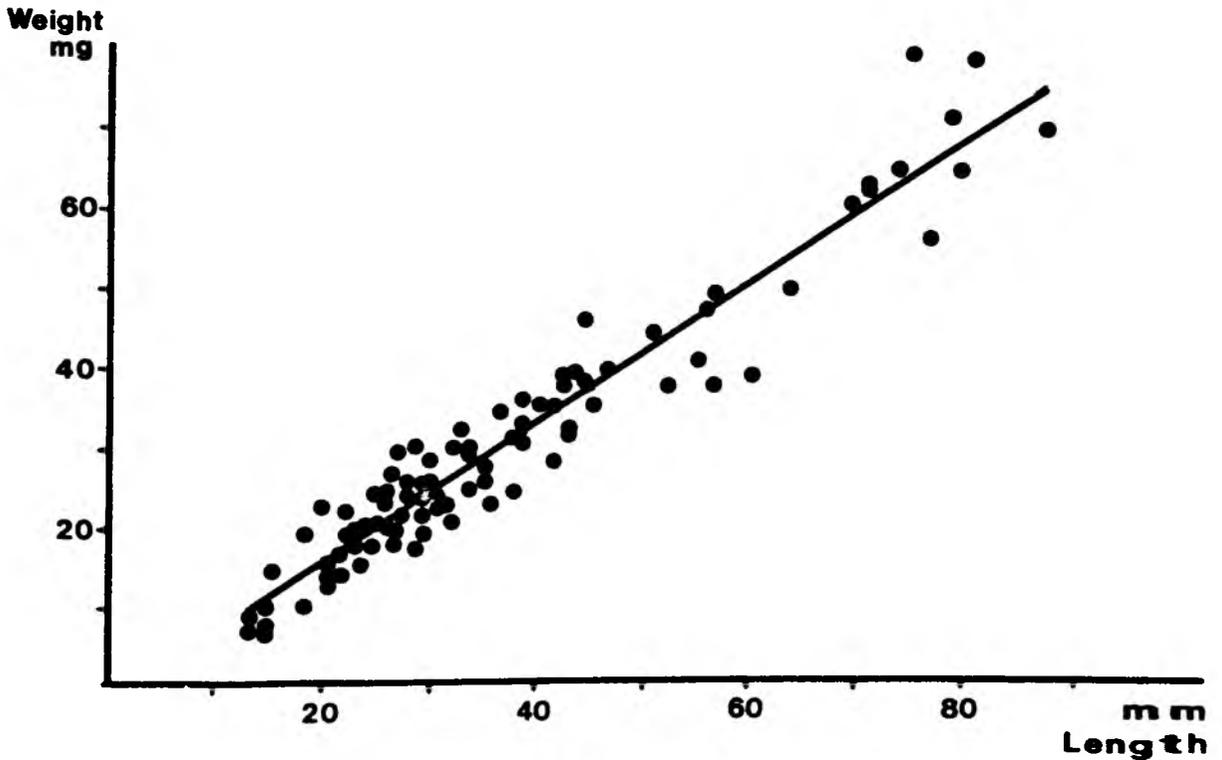


Abb.18 Pygospio elegans: Beziehung zwischen Röhrengewicht und Röhrenlänge.

$$W_T = -2.152 + 0.864 * L_T; r^2 = 0.927; N = 94; \text{mg-mm}$$

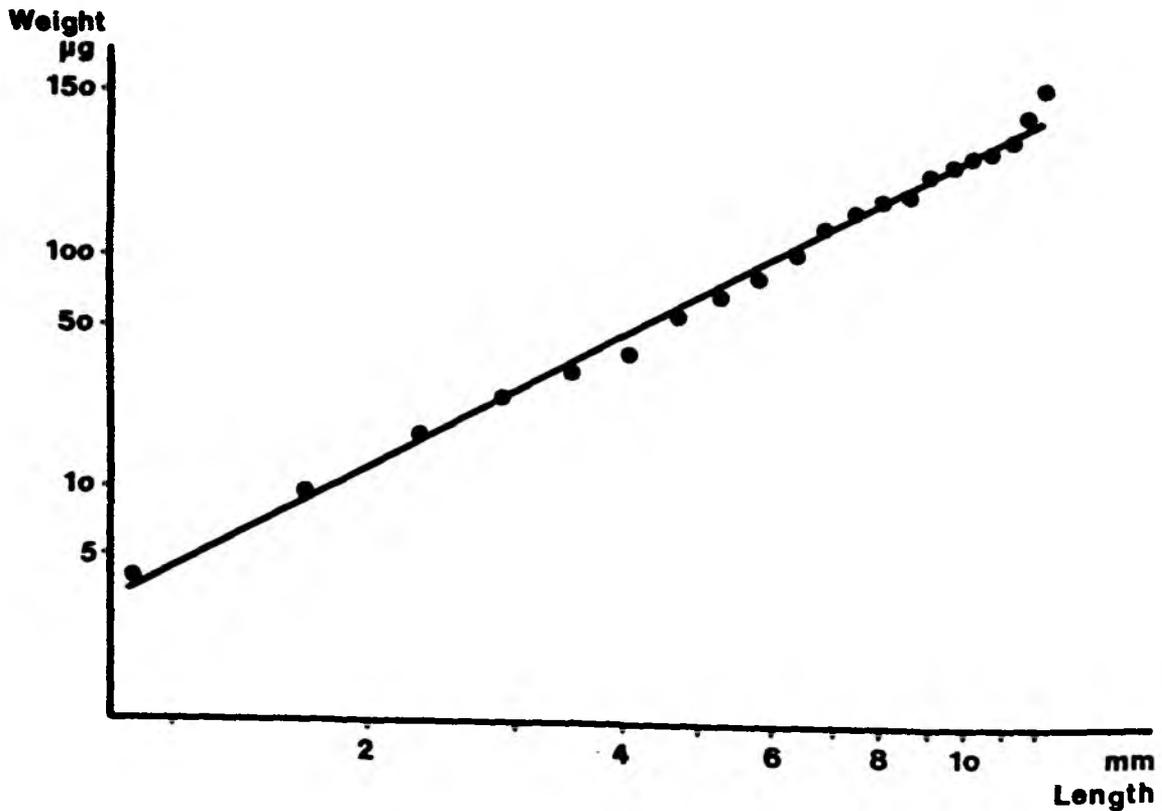


Tab.19 Vergleich der Korngrößenverteilung des verfügbaren mit der des von Pygospio elegans in die Röhren eingebauten Sediments.
 Faktor = %Röhren/%Sediment

Fraktion	Laborversuche			Westerhever Nov. 87		
	Sediment %	Röhren %	Faktor	Sediment %	Röhren %	Faktor
> 500 µm	3.0	10.5	3.5	0.1	0.4	4.0
> 250 µm	34.7	43.1	1.2	2.0	2.9	1.5
> 125 µm	58.3	43.3	0.7	74.2	78.8	1.1
> 63 µm	4.0	3.1	0.8	23.7	17.9	0.8
< 63 µm	< 0.1	< 0.1	-	5.1	1.3	0.3

Abb.19 Pygospio elegans: Beziehung zwischen Tiergewicht und Tierlänge.

$$\log(W_F) = 0.641 + 1.750 * \log(L_F); r^2 = 0.992; \mu\text{g}-\text{mm}$$



vollständig zerfallen.

Die Beziehung zwischen Tierlänge L_P und Tiergewicht W_P (Trockengewicht) von Pygospio elegans läßt sich mit der Gleichung

$$\log(W_P) = 0,641 + 1,750 * \log(L_P); r^2 = 0,992 \quad [\mu\text{g};\text{mm}]$$

21 Klassen; 289 Ind.

(siehe Abb.19) beschreiben.

4.4.2.3. Der Röhrenbau auf Populationsebene

Tab.20 faßt alle diesen Punkt betreffende Ergebnisse zusammen.

Auf der Station Gabelsflach waren im Juli 1987 im Mittel 5,10 g/100 cm² (s = 1,34) an Sediment in den Röhren von Pygospio elegans gebunden. 84% dieser Röhren befanden sich in 0-1 cm Sedimenttiefe, 12% in 1-2 cm Sedimenttiefe, 4% unter 2 cm Tiefe. Unter 4 cm Tiefe wurden keine Röhren mehr gefunden.

Die Abundanz von Pygospio elegans betrug 291 Ind./100 cm² (s = 26) mit einer mittleren Länge von 5,23 mm (s = 0,74). Pro Individuum wurde demnach 17,5 mg Röhre gefunden.

Aus der oben angegebenen Beziehung zwischen Röhren- und Tierlänge und der Längen-Gewichts-Funktion für Röhren ergibt sich bei einer mittleren Tierlänge von 5,23 mm/Ind. eine mittlere Röhrenlänge von 21 mm/Ind und ein mittleres Röhrengewicht von 16 mg/Ind.

Im Westerhever Watt (21.07.87) reichten die Röhren von Pygospio elegans bis in 6 cm Sedimenttiefe. 51% der Röhren wurde in 0-1 cm Tiefe gefunden, 32% in 1-2 cm Tiefe, 13% in 2-3 cm Tiefe, der Rest darunter. Das mittlere Gesamtgewicht der Röhren betrug 8,21 g/100 cm² (s = 3,16). Bei einer Abundanz von 384 Ind./m² ergab sich demnach ein mittleres Röhrengewicht von 21,4 mg/Ind.

Die Länge der Tiere wurde bei diesen Proben nicht gemessen, mit den in Abschnitt 4.4.2.3. angegebenen Funktionen läßt sich aber ein Schätzwert angeben. 21,4 mg/Ind. Röhre entspricht einer mittleren Röhrenlänge von 27,3 mm/Ind, woraus sich für Pygospio elegans eine mittlere Länge von 7,4 mm errechnet.

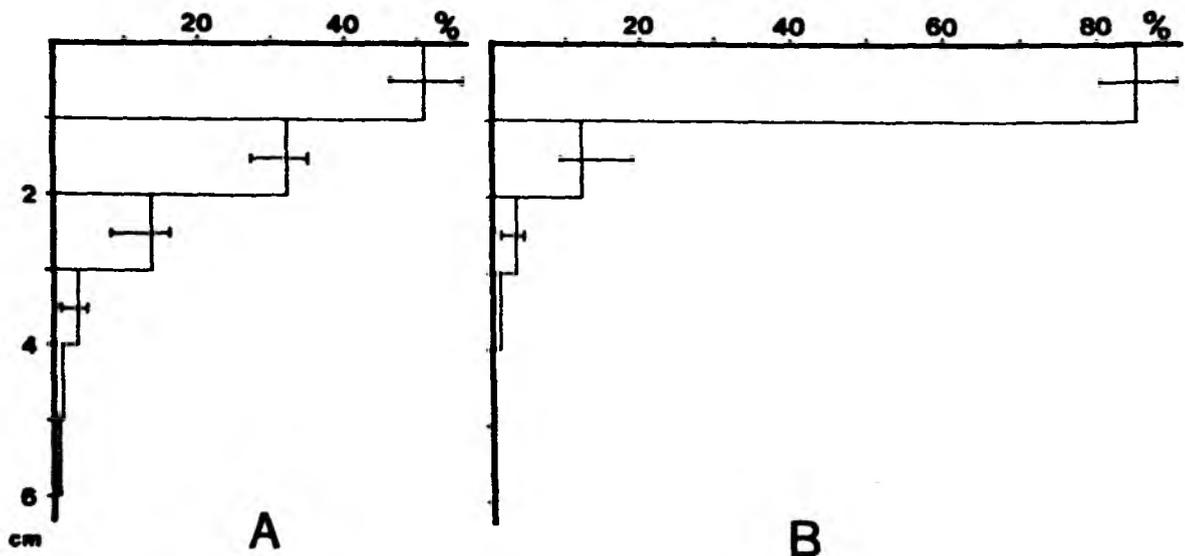
Abb.20 zeigt die Verteilung der Röhren über die Sedimenttiefe für beide Stationen.

Tab.20 Anteil von Pygospio elegans-Röhren am Sediment.
 Alle Angaben beziehen sich auf 100 cm².

Station	Datum	Anzahl Proben	Röhren gTG	Max.Tiefe cm	Pygospio N	mg Röhre pro Ind.
Gabelsflach	10.07.87	6	5.10	4	291	17.5
	23.02.88	4	5.67	-	94	60.6
	07.04.88	4	4.38	-	150	29.2
	29.04.88	4	1.55	-	77	20.1
	01.06.88	4	3.66	-	96	38.0
Westerhever	21.07.87	5	8.21	6	384	21.4
	24.11.87	5	9.74	-	638	15.3
	26.03.88	5	3.14	-	56	56.0
	12.06.88	5	1.50	-	385	3.9

Abb.20 Tiefenverteilung der Röhren von Pygospio elegans im Sediment.

A: Westerhever, 21.07.1987, Summe = 8,21 gTG
 B: Gabelsflach 12m, 10.07.1987, Summe = 5,10 gTG
 Waagerechte Striche: Spannweite Minimum bis Maximum.



Tab.20 zeigt auch Veränderungen in der Röhrenmenge mit der Jahreszeit an den Stationen Gabelsflach und Westerhever. Auf dem Gabelsflach wurden die höchsten Werte im Juli 1987 und Februar 1988 mit über 5 g/100cm² gefunden. Ende April wurden hingegen - nach zwei Tagen Sturm aus östlicher Richtung - nur 1,6 g/100cm² Röhren gefunden. In Westerhever liegen die Werte im Sommer und Herbst mit 8 - 10 g/100cm² deutlich höher als auf dem Gabelsflach. Im Juni 1988 fand ich hier - ebenfalls nach einem starken Sturm - nur 1,5 g/100cm² Röhren.

4.4.2.4. Interaktionen von Pygospio elegans mit anderen Arten des Makrozoobenthos

Die Analyse der Verteilungsmuster in den Probensätzen TRS1 und BOX1 gab - mit einer Ausnahme - keine deutlichen Hinweise auf Interaktionen zwischen adulten Individuen von Pygospio elegans und anderen Arten. Im Probensatz BOX1 fand ich eine signifikante positive Rangkorrelation der Abundanzen von Pygospio elegans und Mysella bidentata. Auch die Besiedelungsexperimente mit Macoma balthica (siehe Abschnitt 4.3.) ließen sich keine derartigen Rückschlüsse zu.

Das Feldexperiment EXF3 zum Einfluß von Pygospio elegans auf Besiedelung führte zu keinen eindeutigen Resultaten. Die Arten, die das Experiment in nennenswerten Anzahlen als Adulti besiedelten - Cardium edule, Hydrobia ulvae, Retusa obtusa, Capitella capitata, Eteone longa, Nereis sp., Heteromastus filiformis, Oligochaeta - wurden von Pygospio elegans nicht beeinflusst.

Nur eine Art - Macoma balthica - zeigte während der Laufzeit des Experiments einen starken Larvenfall (siehe Tab.21). Die Abundanz juveniler Macoma in den Kontrollproben stieg von 30 Ind./100cm² (08.05) über 126 Ind./100cm² (21.05) auf 246 Ind./100cm² (04.06) - In den experimentellen Röhren lag die Abundanz am 25.05. bei 166 Ind./100cm², am 04.06. war sie jedoch mit 2395 Ind./100cm² (= 239500 Ind./m²) um den Faktor 10 größer als in den Kontrollproben, hier handelt es sich offensichtlich um ein durch den Aufbau des Experiments verursachtes Artefakt.

Tab.21 Feldexperiment EXF3. Der Einfluß von Pygospio elegans auf die Rekrutierung von Macoma balthica.
 Proben-Fläche: 2700 mm², Sieb 250µm.
 Stufe 0: Kontrollprobe aus Umgebung,
 N_P: Anzahl eingesetzte Pygospio
 N_M: Anzahl Macoma der Altersklasse 0

Stufe	Nr./Probe eingesetzt	N _M /Probe								
		No.	1	2	3	4	5	6	7	8
a) 08.05.1988										
0	-		5	7	15	7	5	-	-	-
b) 21.05.1988										
0	-		24	30	43	45	28	-	-	-
1	0		25	23	27	56	4	-	-	-
2	30		90	56	31	70	57	-	-	-
3	60		49	82	23	37	39	-	-	-
c) 04.06.1988										
0	-		51	25	119	92	45	-	-	-
1	0		497	650	388	536	1004	1014	968	554
2	30		731	560	490	271	914	770	1060	502
3	60		484	527	339	575	314	742	846	783

Tab.22 Feldexperiment EXF3. Veränderungen in der Abundanz von Pygospio elegans.
 Proben-Fläche: 2700 mm², Sieb 250µm.
 Stufe 0: Kontrollprobe aus Umgebung
 N: Anzahl Pygospio
 Adult: Länge > 5mm

Stufe	N/Probe eingesetzt	N/Probe gefunden								
		No.	Adult		Juvenil					
		1	2	3	4	5	6	7	8	
a) Zu Beginn des Experiments (08.05.1988)										
0	-		7/ 9	2/ 3	8/ 3	11/10	5/ 3			
b) Nach zwei Wochen Exposition (21.05.1988)										
0	-		5/11	4/ 4	1/11	1/16	12/22			
1	0		0/ 5	5/ 5	0/ 8	0/ 2	0/ 2			
2	30		28/17	32/20	15/12	12/15	23/ 9			
3	60		40/ 5	39/26	31/ 6	47/ 4	51/ 2			
c) Nach vier Wochen Exposition (04.06.1988)										
0	-		11/22	6/47	14/26	11/70	6/27	-	-	-
1	0		2/ 9	0/37	2/21	19/140	0/13	2/24	0/46	0/19
2	30		25/62	20/82	11/57	14/46	23/59	20/43	14/104	16/59
3	60		39/29	19/33	40/73	33/113	21/42	14/62	28/61	28/16

Weder am 25.05. noch am 04.06. läßt sich ein signifikanter Unterschied in der Abundanz juveniler Macoma balthica zwischen den verschiedenen Dichte-Stufen von Pygospio elegans (0, 30, 60 Ind./Probe) nachweisen. Die Mittelwerte pro Dichte-Stufe in den Proben vom 04.06. weisen allerdings auf einen negativen Einfluß von Pygospio elegans hin (701, 662 und 576 Ind./Probe). Eine Rang-Korrelation zwischen der Abundanz juveniler Macoma balthica und der Abundanz adulter Pygospio elegans (wiedergefundene Individuen) in den Proben vom 04.06. ergab eine schwache negative Beziehung ($n = 24$; $r_s = -0,231$; $P < 0,15$ einseitig).

4.4.3. Diskussion

4.4.3.4. Die Bedeutung von Röhrenbauern für die chemischen und physikalischen Verhältnisse im Sediment

Im folgenden will ich diskutieren, welchen Einfluß eine röhrenbauende Art prinzipiell auf chemische und physikalische Parameter im Sediment hat und inwieweit der derzeitige Kenntnisstand Rückschlüsse auf die Bedeutung von Pygospio elegans erlaubt.

Die chemischen Verhältnisse im Sediment - Verteilung, Umsatz und Austauschprozesse von im Porenwasser gelösten oder ausgefällten chemischen Substanzen - können durch Tiere, die einen Wohnbau oder eine Wohnröhre mit einer Verbindung zur Sedimentoberfläche besitzen, stark verändert werden.

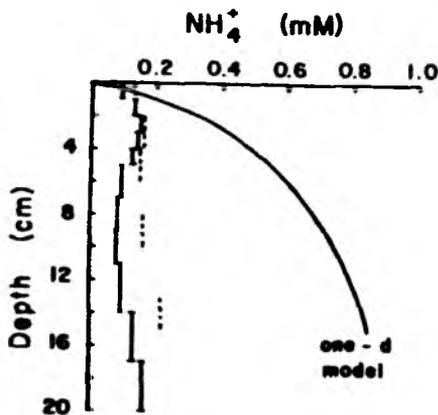
Die Irrigation eines Wohnbaus mit sauerstoffreichem Wasser führt zu vom umgebenden Sediment abweichenden chemischen Verhältnissen, die sowohl vertikale als auch horizontale Konzentrationsgradienten im Sediment verändern oder erzeugen, wodurch sich neue Gleichgewichtszustände einstellen. Diese lokalen Veränderungen können große ökologische Bedeutung haben, wie am Beispiel des Wohnbaus von Arenicola marina für Bakterien (Reichardt 1988) und Meiozoobenthos (Reise 1981, 1987) gezeigt werden konnte.

Eine eingehende Untersuchung über die Bedeutung von Polychaeten-Wohnbauten für die Sedimentchemie wurde von Aller (1980) durchgeführt. Er konnte anhand der Verteilung von Ammonium (NH_4^+)

zeigen, daß schon wenige Wohnbauten von Heteromastus filiformis deutliche Auswirkungen auf die chemischen Verhältnisse haben. Weniger als 100 Ind./m² (Wohnbautiefe 0-15cm, Röhrendurchmesser 0,5mm) reduzierten die Konzentration von NH₄⁺ im Porenwasser um den Faktor 3. Abb.21 zeigt die Abweichung der gemessenen von der erwarteten NH₄⁺-Konzentration an einer Station. Die Austauschprozesse zwischen Porenwasser und Wassersäule untersuchte Aller anhand von Silizium (Si), da dessen Fluß im Gegensatz zum NH₄⁺-Fluß nur durch den Transport und nicht durch die Reaktionsrate bestimmt wird. Der Fluß von Si aus dem Sediment in die Wassersäule wurde durch die Tätigkeit von Heteromastus filiformis um den Faktor 10 erhöht.

Obwohl sich die Wohnbauten von Heteromastus filiformis dreimal so tief in das Sediment erstrecken wie die von Pygospio elegans auf dem Gabelsflach, scheinen mir die Ergebnisse von Aller (1980) für die Diskussion der Interaktionen zwischen Pygospio elegans und dem Sediment in zwei Punkten von Bedeutung:

Abb.21 Der Einfluß von Heteromastus filiformis auf die Ammonium-Konzentration im Sediment.
Fig.3 aus Aller (1980).



Der erhöhte Fluß von chemischen Substanzen aus dem Sediment in die Wassersäule wird durch die Irrigationstätigkeit des Röhrenbewohners verursacht, d.h. es ist anzunehmen, daß Pygospio elegans im Prinzip die gleiche Wirkung hat wie Heteromastus filiformis. Der erhöhte Fluß von Nährstoffen aus mehreren Zentimetern Tiefe an die Sedimentoberfläche könnte eine Steigerung der mikrobenthischen Primärproduktion bewirken, ähnlich wie für die mikrobielle Produktion schon früher postuliert wurde ("microbial gardening", Yingst & Rhoads 1980). Da das Mikrophytobenthos vor allem aus Diatomeen besteht, ist in diesem Zusammenhang der erhöhte Fluß von Silizium besonders interessant. Dieser hypothetischen Effekt kann jedoch nur über die Messungen der mikrobenthischen Primärproduktion nachgewiesen werden, da Pygospio elegans den Aufbau höherer Diatomeen-Biomasse durch Wegfraß verhindert.

Der zweite Punkt ergibt sich aus der Tatsache, daß aufgrund der horizontalen Konzentrationsgradienten der Bewohner eines Baus ein Minimum an Irrigation leisten muß, um die Konzentration von z.B. NH_4^+ unterhalb der für ihn ungünstigen Werte zu halten. Das von Aller (1980) konstruierte dreidimensionale Transport-Modell berücksichtigt auch die gegenseitigen Beeinflussung benachbarter Wohnbauten. Es zeigt, daß für eine Population von Tieren mit kleinem Durchmesser der Wohnröhren (0,5mm) die erforderliche Irrigationsleistung pro Individuum um so geringer ist, je kleiner der Abstand der Röhren voneinander ist. D.h. auf Populationsebene ist - bei gleichbleibender Abundanz - der Energieaufwand für Irrigation bei fleckenhafter Verteilung geringer als bei zufälliger Verteilung der Individuen über die Fläche. P. elegans ist, wie in Abschnitt 3.2. gezeigt wurde, deutlich fleckenhaft verteilt.

Die mögliche Stabilisierung von Sedimenten durch röhrenbauende Arten ist seit längerem Gegenstand intensiver Untersuchungen. Aus Feld-Beobachtungen schlossen Sanders et al. (1962), Fager (1964), Neumann & Scoffin (1970) und andere, daß die Anwesenheit von Röhren stabilisierend wirkt. In Laborversuchen kamen u.a. Rhoads et al. (1978) und Yingst & Rhoads (1978) zu den gleichen Schlüs-

sen.

Eckman (1981) fand jedoch, daß im Laborversuch die Röhren von Owenia fusiformis unabhängig von ihrer Dichte das Sediment destabilisierten und die Erosion verstärkten. Er konnte zeigen, daß eine rein physikalische, allein durch Abschwächung der turbulenten Strömung an der Sedimentoberfläche bedingte Verringerung der Erosion von der Abundanz der Röhren und deren Durchmesser abhängt. Bei einem Röhrendurchmesser von 1 mm (Pygospio elegans) ist nach Eckman (1981) eine Abundanz von über 1000 Ind./100cm² (= 100000 Ind./m²) nötig, um statt eines destabilisierenden einen stabilisierenden Effekt zu erreichen. Allerdings konnte Eckman (1985) zeigen, daß aus dem Sediment ragende Röhren durch Erzeugung lokaler Störungen der Strömung die Besiedelung des Sediments durch Bakterien fördern.

Der offensichtliche Zusammenhang zwischen Sedimentstabilität und röhrenbauenden Makrofaunaorganismen beruht demnach nicht auf einem direkten hydrodynamischen Effekt. Eckman (1981) und andere nehmen an, daß der stabilisierende Effekt von Röhrenbauern indirekt zustande kommt. Bakterien, Diatomeen oder filamentöse Algen produzieren Schleim, der die Sedimentpartikel miteinander verklebt (siehe z.B. Reichardt 1986, Holland 1974, Grant et al. 1986). Die röhrenbauende Makrofauna fördert eventuell durch Bereitstellung von mehr Nährstoffen (siehe oben) das Wachstum der Mikrofauna und -flora.

Die Röhren selbst könnten in diesem durch Schleim stabilisierten Sediment die Funktion eines zusätzlich stabilisierenden Gerüsts (im Sinne eines Fachwerks) haben.

Die Bedeutung der Sedimentstabilisierung im Zusammenhang mit Pygospio elegans zeigen die Arbeiten von Führböter (1983) und Führböter & Manzenrieder (1987). Sie verglichen die für die Erzeugung von Erosion nötigen Strömungsgeschwindigkeiten (V_{krit}) von sterilem und von natürlichem Sediment aus dem Nordsee-Watt (Mellum und Norderney). Sie konnten zeigen, daß die kritische Strömungsgeschwindigkeit V_{krit} durch biologische Sedimentstabilisierung im Mittel um den Faktor 5,4 (Mellum) bzw. 3,0 (Norderney) erhöht wird (V_{krit} für steriles Sediment: 18 und 22 cm/sec). Da

die Korngrößenverteilung in beiden Testfeldern sehr ähnlich war (mittlerer Durchmesser 0,17 und 0,22 mm), könnte die bei Mellum auftretende höhere Stabilisierung auf die im Vergleich zu Norderney höhere Abundanz von Pygospio elegans zurückzuführen sein (bis 400 Ind./100cm², Führböter & Manzenrieder 1987).

Auch im Sublitoral der Kieler Bucht hat Führböter (1983) die biologische Sedimentstabilisierung gemessen. Für ein feinsandiges Sediment in 10m Wassertiefe gibt er einen Stabilisierungsfaktor von 3,3 an (V_{krit} für steriles Sediment: 30 cm/sec).

4.4.3.2. Der individuelle Röhrenbau von Pygospio elegans

P. elegans baut nach meinen Ergebnissen eine Wohnröhre, deren Länge und Gewicht proportional mit der Größe des Tieres zunehmen (siehe Abb.17 und 18). Für den Bau der Röhre verwendet P. elegans das vorhandene Sediment, allerdings scheinen Partikel größer als 0,250mm leicht bevorzugt zu werden (siehe Tab.19), was auch von Hempel (1957) beobachtet wurde. Diese Größenselektivität ist aber längst nicht so deutlich ausgeprägt wie bei anderen Arten, z.B. Cistenoides (Pectinaria) gouldii (Whitlatch & Weinberg 1982). Im Gegensatz zu den Befunden von Hempel (1957) bauten in meinen Laborversuchen viele Tiere (23%) verzweigte Röhren, zudem war der nach unten weisende Röhrenteil am Ende L-förmig gebogen. Ein Grund für diese unterschiedlichen Ergebnisse könnte sein, daß Individuen verschiedener Populationen untersucht wurden. Hempel (1957) hat ihre Beobachtungen wahrscheinlich an Tieren aus dem Nordsee-Watt gemacht, während meine Tiere aus dem Sublitoral der Kieler Bucht stammen.

4.4.3.3. Der Röhrenbau von Pygospio elegans auf Populationsebene

Wie meine Ergebnisse zeigen, scheint der quantitative Anteil der Röhren von Pygospio elegans am Sediment im Mittel nicht besonders groß zu sein. Das Trockengewicht von Sediment vom Gabelsflach beträgt etwa 1,6 g/cm³ (eigene Messung). Ein Röhrengewicht von 5 g/100cm² (bei 291 Ind./100cm², Tab.20) entspricht damit gerade

0,8% des Gesamtgewichts der obersten 4cm des Sediments. Im obersten Zentimeter des Sediments haben die Röhren einen Gewichtsanteil von 2,7% (4,3 g/100cm², siehe Abb.20). Allerdings ist zu überlegen, ob die Abundanz von P. elegans durch die Menge von Röhren pro Sedimentgewicht oder -volumen nach oben begrenzt ist, oder ob hier andere Faktoren wirken.

Zur Klärung dieser Frage wird ein ungefährender Wert für die maximal vorhandene Menge an Röhren benötigt. Für das Gabelsfloch muß ich die maximale Röhrenmenge aus der maximalen Abundanz schätzen. Die höchste Abundanz von Pygospio elegans, die ich während meiner Untersuchungen in Kontrollproben gefunden habe, betrug 550 Ind./100cm² (09.87, Tab.A6). Unter der Annahme, daß das Röhrengewicht pro Individuum vom Juni (17,5 mg) auch für September zutrifft, ergibt sich ein Gesamtgewicht von 9,6 g/100cm² an Röhren. Für das Westerhever Watt findet sich in Tab.A8 ein Maximalwert von 12,5 g/100cm² (11.87, 726 Ind./100cm²).

Im obersten Zentimeter des Sediments befanden sich in den Proben, die in 1cm-Schichten geschnitten wurden, 84% (Gabelsfloch) bzw. 51% (Westerhever) aller Röhren. Auf die Maximalwerte übertragen ergeben sich 8,1 bzw. 6,4 g/100cm² im obersten Zentimeter, das entspricht 5,1% bzw. 4,0% des Sedimentgewichts.

8100mg Röhren entsprechen 7000mm Röhrenlänge (Gleichung Abb.18). Mit einem Röhrendurchmesser von etwa 1 mm (eigene Messung) ergibt sich ein Röhrenvolumen von 5,5 cm³, d.h. 5,5% des Volumens des obersten Zentimeters des Sediments werden von Pygospio-Röhren eingenommen. In Westerhever sind es 4,3%.

Sowohl der Gewichts- als auch der Volumenanteil der Röhren am Sediment erscheinen zu niedrig, um schon an eine rein physikalische Obergrenze heranzureichen. Die Abundanz von Pygospio elegans scheint demnach nicht durch mangelnden Raum für die Röhren begrenzt zu sein.

Wie Tab.20 zeigt, verändert sich der Anteil von Röhren am Sediment mit der Zeit, ein jahreszeitlicher Rythmus ist allerdings nur schwer zu erkennen. Dies liegt zum Teil an der geringen Anzahl von Daten und an der Tatsache, daß der Herbst 1987 außergewöhnlich mild war, wodurch auch im November an beiden

Stationen noch eine dichte Population von P. elegans bestand. Betrachtet man in Tab.20 das Röhrengewicht pro Individuum, so zeigt sich ein klareres Bild. Im Februar/März finden sich die höchsten Werte (61 und 56 mg/Ind), währen auf dem Gabelsfach im Juli (18 mg/Ind.) und in Westerhever im Juni (4 mg/Ind.) die niedrigsten Werte gefunden wurden. Diese niedrigen Werte sind Folge der einsetzenden Rekrutierung, durch die die mittlere Tierlänge in der Population nach unten gedrückt wird. In Westerhever hatte die Probennahme am 12. Juni die erste starke Rekrutierungswelle erfaßt, der Großteil der Tiere war nur wenige Millimeter lang. Die hohen Werte für das Röhrengewicht pro Individuum im Winter weisen darauf hin, daß zum einen nur große Tiere überwintern und daß zum anderen verlassene Röhren sich nicht sofort auflösen, sondern noch längere Zeit intakt bleiben, wie ich es auch im Labor beobachten konnte.

4.4.3.4. Die Aktionsfläche der Tentakeln von Pygospio elegans

Die Fläche, die ein Individuum von Pygospio elegans im Mittel mit seinen Tentakeln bestreichen kann, beträgt für die Population auf dem Gabelsfach im Sommer etwa 70 mm². D.h., 150 Individuen haben eine Aktionsfläche von zusammen 100cm². Im Sommer werden auf dem Gabelsfach Abundanzen von 300 bis 500 Ind./100cm² erreicht, so daß die Aktionsfläche die zur Verfügung stehende Fläche um den Faktor 2 bis 3,5 übersteigen kann. Die mittlere Aktionsfläche hängt von der Größenstruktur der Population ab und wird sich daher im Jahresverlauf ändern. Da ich weder die Größenstruktur der Gabelsfach-Population über das Jahr verfolgt, noch eine Beziehung zwischen Tierlänge und Aktionsfläche aufgestellt habe, kann ich diese Veränderungen nicht quantifizieren. Die mittlere Aktionsfläche wird im Herbst/Winter am größten sein, wenn nur noch adulte Individuen vorhanden sind, und im Frühjahr/Sommer mit steigender Reproduktionsrate und Abundanz abnehmen.

Im Westerhever Watt wird die mittlere Aktionsfläche größer sein als auf dem Gabelsfach, weil Pygospio elegans in der Nordsee

größer wird. Da die Messung der Aktionsfläche in etwa zur gleichen Zeit erfolgte wie die Längenmessungen bei der Untersuchung des Röhrenbaus (Juli), kann man annehmen, daß auf dem Gabelsfeld eine mittlere Aktionsfläche von 70 mm^2 einer mittleren Tierlänge von $5,23 \text{ mm}$ entspricht. Unter der Voraussetzung, daß die Aktionsfläche linear mit dem Quadrat der Länge zunimmt ($F_{\text{Kreis}} = r^2 \cdot n$) und mit der geschätzten mittleren Länge von Pygospio elegans im Juli in Westerhever ($= 7,4 \text{ mm}$), ergibt sich für die Westerhever-Population im Sommer eine mittlere Aktionsfläche von 140 mm^2 ($70 \cdot 7,4^2 / 5,23^2$). Bei einer Abundanz von 380 Ind./100cm^2 bedeutet dies, daß die Aktionsfläche um den Faktor $5,3$ größer ist als die vorhandene Fläche.

Dieses Verhältnis von Aktionsfläche zu vorhandener Fläche kann auf intraspezifische Konkurrenz um Nahrung hinweisen, seine Bedeutung hängt jedoch davon ab, inwieweit Pygospio elegans - insbesondere im Sublitoral der Kieler Bucht - seine Nahrung auch direkt als Suspensionsfresser aus der Wassersäule bezieht.

Taghon et al. (1980) konnten zeigen, daß der Übergang zum Suspensionsfressen bei Spioniden (Pseudopolydora kempii, Pygospio elegans, Boccardia proboscidea) von der Strömungsgeschwindigkeit und dem Partikelgehalt des Wassers abhängt. Bei Strömungsgeschwindigkeiten unter 5 cm/sec nahmen die meisten Tiere ihre Nahrung von der Sedimentoberfläche auf. Bei einem Partikel-Fluß von $0,06 \text{ mg/cm}^2/\text{sec}$ und einer Strömungsgeschwindigkeit von 12 cm/sec betätigten sich etwa 70% der Versuchstiere (P. kempii) als Suspensionsfresser. Dauer et al. (1981) fanden bei sechs anderen Spioniden-Arten die gleiche Verhaltensweise.

Nach Schweimer (1976) treten durch Seegang induzierte Bodenströmungen mit Geschwindigkeiten über 5 cm/sec in 12 m Wassertiefe in der Kieler Bucht jedoch nur selten auf. Nach den Daten des Feuerschiffs Kiel (1949-1954, 17528 Beobachtungen) lagen derartige Verhältnisse nur in 2% aller Fälle vor (siehe Abb.2). Windinduzierte Bodenströmungen über 5 cm/sec scheinen Modellrechnungen zu Folge ebenfalls nicht häufig aufzutreten (siehe Boehlich & Backhaus 1987, Struve-Blanck 1982), allerdings muß die mögliche Überlagerung beider Komponenten in Betracht gezogen

werden. Es ist daher anzunehmen, daß sich Pygospio elegans auf dem Gabelsflach vor allem von Material an der Sedimentoberfläche ernährt, was bedeuten würde, daß intraspezifische Konkurrenz um Nahrung stattfindet.

Zajac (1986) fand, daß bei Polydora ligni die Zeit bis zur Geschlechtsreife, die Zeit zwischen zwei Eiablagen und die Anzahl der gelegten Eikapseln negativ mit der Abundanz der Tiere korreliert ist. Dieser Effekt war auch bei hohen Nahrungskonzentrationen feststellbar und beruht wahrscheinlich auf direkten negativen Interaktionen wie z.B. aggressivem Verhalten. Aggressives Kämpfen mit den Tentakeln und gegenseitiges Beißen, wie von Levin (1981) für Pseudopolydora paucibranchiata beschrieben, konnte ich jedoch bei Pygospio elegans nicht feststellen, Ich konnte allerdings im Labor häufig beobachten, daß zwei Individuen um einen Nahrungspartikel "stritten", wobei allerdings einer der Kontrahenten stets nach kurzer Zeit aufgab. Wilson (1985) konnte nachweisen, daß die Vermehrungsrate durch asexuelle Fragmentation bei einer Population von Pygospio elegans ebenfalls vom Nahrungsangebot und der Abundanz der Tiere abhing.

Es besteht also die Möglichkeit, daß innerhalb der Pygospio elegans-Population auf dem Gabelsflach Nahrungskonkurrenz stattfindet, wenn die Menge an sedimentierenden Material pro Zeiteinheit und Fläche geringer ist als der Wegfraß. Da diese Art kein dichteabhängiges Territorialverhalten zeigt, läßt sich der Nachweis für intraspezifische Konkurrenz nicht über Verteilungsmuster, sondern nur über Populationsparameter wie Wachstum und Vermehrung führen.

4.4.3.5. Interaktionen von Pygospio elegans mit anderen Arten

In diesem Abschnitt werden zwei Interaktions-Mechanismen diskutiert, die teilweise schwierig zu trennen sind: Zum einen die direkten Interaktionen zwischen Pygospio elegans und anderen Arten der Makrofauna, und zum anderen die Bedeutung des Röhrenbaus von Pygospio elegans, durch den das Sediment und damit der Lebensraum anderer Arten verändert wird, d.i. Interaktion durch

Interferenz.

Direkte Interaktionen von Pygospio elegans mit anderen Arten konnte ich nicht eindeutig nachweisen. Die Ergebnisse des Besiedelungsexperiments EXP3 weisen auf einen negativen Effekt von Pygospio elegans auf die Rekrutierung von Macoma balthica hin, dieser Effekt scheint aber nur schwach zu sein. Allerdings kann dieses Ergebnis wegen der besonderen Bedingungen des Experiments nicht verallgemeinert werden. Neben der zeitlichen Beschränkung sind die Veränderungen in der Abundanz von Pygospio elegans durch Mortalität und Rekrutierung (siehe Tab.22) das schwerwiegendste Problem dieses Versuchs, da dadurch die a priori festzulegende Struktur des Experiments verändert wird.

Es ist also durchaus möglich, daß Pygospio elegans auf siedelnde Larven anderer Arten einen stärkeren Einfluß hat. Wilson (1981) konnte zeigen, daß Pygospio elegans im Laborversuch die Mortalität juveniler Abarenicola pacifica (5-6 Borstensegmente) um den Faktor 5 erhöht. Für verschiedene Polydora-Arten wurde ein negativer Effekt auf die Rekrutierung anderer Arten demonstriert (siehe z.B. Whitlatch & Zajac 1985, Wilson 1983). Im Gegensatz zu Wilson (1981) fand ich jedoch keine Exemplare von Pygospio elegans, deren Darm Polychaetenborsten enthielt.

Viele Untersuchungen haben gezeigt, daß dichte Bestände von röhrenbauenden Arten einen positiven Einfluß auf Artenzahl oder Abundanz der restlichen Fauna haben (siehe z.B. Bailey-Brock 1979, Gallagher et al. 1983, Haines & Maurer 1980, Horne 1982, Wilson 1979, Woodin 1978, 1981). Die Röhren tragen direkt oder indirekt zur Stabilisierung des Sediments bei oder bilden für die andere Infauna lokale Schutzzonen vor Räubern und physikalischen Störungen. Indirekte Effekte von Pygospio elegans auf andere Arten beruhen wohl vornehmlich auf der Veränderung des Sediments durch den Bau der Wohnröhren.

Der - vermutlich positive - Einfluß von Pygospio elegans auf die Mikrofauna und die Mikroflora wurde bereits im Abschnitt 4.4.3.1. diskutiert.

Nach Reise (1983) erhöht die Anwesenheit von P. elegans die Abundanz von kleinen Benthosorganismen (Nematoda, Ciliata, kleine

Polychaeta) im Vergleich zu Kontrollproben um über 40%.

In diesem Zusammenhang kann auch die positive Korrelation von Pygospio elegans und Mysella bidentata, die ich im Datensatz BOX1 gefunden habe, von Bedeutung sein. Mysella bidentata ist sehr klein (bis 3mm) und lebt auf dem Gabelsflach im obersten Zentimeter des Sediments, wodurch sie sehr anfällig für Erosion ist. Davor ist sie in Gebieten mit hoher Abundanz von P. elegans, die zu stabilerem Sediment führt, besser geschützt. Ockelmann & Muus (1978) fanden, daß im Øresund unter 20 m Wassertiefe die Abundanz von Mysella bidentata mit der des Ophiuroiden Amphiura filiformis korreliert ist. Mysella bidentata lebt in dessen Wohnbau, wodurch ihre Mortalität im Vergleich zu freilebenden Populationen deutlich herabgesetzt wird. Es ist möglich, daß im Flachwasser eine ähnliche Beziehung zu Pygospio elegans besteht.

Pygospio elegans scheint also verschiedene Effekte auf andere Arten zu haben:

- Die Nahrungsaufnahme kann die Rekrutierung von Polychaeten und Muscheln negativ beeinflussen, zusätzlich ist interspezifische Nahrungskonkurrenz mit anderen Arten, die an der Sedimentoberfläche fressen (Macoma balthica) denkbar.
- Der Röhrenbau hat durch Sedimentstabilisierung und eventuell durch Erzeugung lokaler geschützter Zonen eine positive Wirkung auf Mikrofauna/-flora, Meiofauna und auch Makrofauna.

4.4.3.6. Die Anpassung von Pygospio elegans an das Flachwasserbenthal

Pygospio elegans ist - numerisch betrachtet - die erfolgreichste Art der benthischen Lebensgemeinschaft im Flachwasser der Kieler Bucht (siehe Brey 1984 und Ergebnisse dieser Arbeit). Pygospio elegans ist nahezu über die gesamte nördliche Hemisphäre verbreitet (Hartmann-Schröder 1971) und kann - insbesondere in Wattgebieten - Abundanzen von bis zu 1000 Ind./100cm² (= 10000 Ind./m²) erreichen (siehe z.B. Wilson 1981, Gallagher et al. 1983, Raffaelli & Milne 1987 oder Tab.A10).

Diese hohen Abundanzen weisen darauf hin, daß Pygospio elegans besonders gut an die abiotischen und biotischen Bedingungen von Lebensräumen des Eulitorals und des flachen Sublitorals angepaßt ist. Verschiedene Faktoren tragen zu dieser erfolgreichen Anpassung bei:

- Salzgehaltstoleranz
- Ernährungsweise
- Röhrenbau
- Vermehrungs- und Verbreitungsstrategien

Seine Salzgehaltstoleranz befähigt Pygospio elegans nicht nur zur Besiedelung von Gebieten mit ständig niedriger Salinität, sondern auch - und das erscheint noch wichtiger - zum Ertragen ständiger, auch kurzfristiger Schwankungen der Salinität, wie sie insbesondere in Wattgebieten auftreten.

Die Ernährungsweise von Pygospio elegans ist nicht nur im Hinblick auf den Typ - Oberflächen-Taster oder Suspensionsfresser - sondern auch in Bezug auf die Nahrung selbst sehr flexibel. Pygospio elegans frißt anscheinend von auf Sandkörnern sitzenden Diatomeen bis zu Polychaeten-Larven alles, was an organischen Partikeln unter einer bestimmten Größe in der Sediment-Wasser-Grenzschicht verfügbar ist.

Die Wohnröhre von Pygospio elegans scheint nicht nur eine direkte Schutzfunktion, z.B. vor Freßfeinden und für die Brutpflege zu haben, sondern sie ist Teil eines synergistischen Systems aus Mikrofauna und -flora, Meiofauna und Makrofauna, das die Stabilität des Sediments deutlich erhöht. Allen & Moore (1987) konnten zeigen, daß Pygospio elegans ein Indikator für Wattgebiete mit mäßiger bis mittelstarker ständiger Erosion und Sedimentation ist. Die Wohnröhre selbst und die damit verbundene Stabilisierung des Sediments schützen Pygospio elegans vor Störungen bis zu einer bestimmten Stärke.

Die Vermehrungs- und Verbreitungsstrategien von Pygospio elegans

spielen meiner Ansicht nach für die Anpassung an seinen Lebensraum eine besonders wichtige Rolle, die ich hier ausführlich diskutieren will.

Pygospio elegans kann sich, wie schon oben gesagt, auf verschiedene Arten vermehren. Neben asexueller Vermehrung durch Fragmentation existiert sexuelle Vermehrung durch Larven (siehe Rasmussen 1953, Hobson & Green 1968, Rasmussen 1973, Anger 1984). Nach Rasmussen (1973) gibt es nur einen morphologischen Larventyp, dessen Entwicklungsschema wahrscheinlich von äußeren Bedingungen, wie z.B. dem Nahrungsangebot gesteuert wird. Das Entwicklungsstadium der Larven beim Verlassen der Brutröhre kann zwischen drei Segmenten und 20 Segmenten liegen. Während der Phase in der Brutröhre ernähren sich die Larven von speziell für diesen Zweck gebildeten, dotterreichen Nähreiern ("nurse eggs"). Die anschließende pelagische Phase kann entsprechend mehrere Wochen dauern oder völlig fehlen. In diesem Fall handelt es sich um demersale Larven (siehe Mileikovsky 1971) oder besser juvenile Stadien, die sich bald nach dem Verlassen der Brutröhre eine eigene Wohnröhre bauen. In keinem Fall werden nur befruchtete Eier abgegeben. Die Reproduktionsphase zeigt meist ein ausgeprägtes Maximum, das je nach Population im Herbst oder im Frühjahr (Rasmussen 1973), oder auch im Sommer (Heiber 1988) liegen kann. Bei der asexuellen Fragmentation entstehen 2 - 5 Bruchstücke (Rasmussen 1953, Gudmundsson 1985), die sich innerhalb der Röhre zu vollständigen Individuen regenerieren und sie dann verlassen, um eine eigene Röhre zu bauen.

Es gibt einige Indizien dafür, daß asexuelle und sexuelle Vermehrung nicht innerhalb einer Population auftreten, sondern daß zwei (oder mehrere) verschiedene Rassen mit verschiedenen Vermehrungsformen existieren. Anger (1984) arbeitete mit drei verschiedenen Populationen aus dem Nordsee-Watt (Sylt), aus der Kieler Bucht (Auslaß des Klärwerk Bülk) und von Stralsund. Während der gesamten Untersuchungszeit im Labor (14 Monate) vermehrte sich die Population aus der Kieler Bucht nur asexuell, die beiden anderen Populationen nur sexuell. In meinen Proben vom Gabelsflach habe ich - wie auch in allen Proben meiner Diplom-

arbeit (Brey 1984) - kein einziges Tier im Zustand der Fragmentation gefunden. In der Schlei hingegen scheint eine Population zu leben, die sich rein asexuell vermehrt (Stotz 1986 und pers. Mitt.). Anger (1984) vermutet, daß die von ihr untersuchte Population aus der Kieler Bucht durch genetische Isolation die Fähigkeit zur sexuellen Reproduktion verloren hat. Die Frage, ob es sich hier um unterschiedliche Rassen, oder nur um Anpassung an verschiedene Umweltbedingungen handelt, sollte durch eine vergleichende Untersuchung auf genetischer oder enzymatischer Basis geklärt werden.

Die Pygospio elegans-Population auf dem Gabelsflach vermehrt sich nur sexuell über Larven. Da ich keine Planktonproben genommen habe, weiß ich nicht, ob und wann in der Kieler Bucht eine echte pelagische Larvenentwicklung stattfindet.

Rasmussen (1973) fand freischwimmende Individuen mit 3 bis 14 Segmenten und juvenile Bodenstadien mit 9 (wenige Stunden nach dem Siedeln und der Metamorphose) bis 14 Segmenten (kurz nach dem Verlassen der Brutröhre). In der von Gudmundsson (1985) untersuchten Population verließen die juvenilen Tiere mit 14 - 20 Segmenten die Brutröhre. Es ist daher nicht möglich, anhand der Anzahl von Segmenten juveniler Tiere mit Sicherheit auf ihre Larvalentwicklung rückzuschließen.

Auf dem Gabelsflach fand ich im Sommer große Röhren, die viele juvenile Tieren mit 9 bis 12 Segmenten (0,7 bis 1,1 mm Länge) enthielten. Wurde eine solche Röhre in einer Petrischale mit etwas Sediment geöffnet, schwärmten die Tiere aus und schwammen umher. Nach ein bis zwei Tagen waren sie zum Bodenleben übergegangen, und nach fünf Tagen hatten sie bereits 14 bis 20 Segmente (1,2 bis 1,5 mm).

Im Besiedelungsexperiment EXF2 (April 1987, siehe Abschnitt 4.2.) fand ich etwa 140 Ind./100cm² an juvenilen Pygospio elegans, die 8 bis 20 Segmente hatten (im Mittel 12 Segmente und 0,9 mm Länge). Diese Tiere müssen entweder aktiv schwimmend oder passiv treibend durch das freie Wasser das experimentelle Substrat (20 und 40 cm über dem Sediment) besiedelt haben. Im Besiedelungsexperiment EXF1-A (Juni 1986, siehe Abschnitt 4.2. und 4.3.) fand

ich hingegen kein Tier mit weniger als 12 Segmenten. Auch im gesamten Material des Probensatzes ARM-GF (Anhang Tab.A8) fand ich nur im April juvenile Pygospio elegans mit weniger als 10 Segmenten.

Daraus kann man schließen, daß Pygospio elegans auf dem Gabelsflach im Frühjahr Larven mit wenigen Segmenten produziert, die eine pelagische Phase von vermutlich einigen Tagen bis wenige Wochen durchlaufen. Während des Sommers betreibt Pygospio elegans eine ausgedehntere Brutpflege, die juvenilen Tiere verlassen die Brutröhre mit mindestens 12 Segmenten und haben - wenn überhaupt - nur eine sehr kurze pelagische Phase. Dieses Verhalten entspricht in etwa dem der von Rasmussen (1973) im Isefjord und dem der von Gudmundson (1985) im Blyth-Ästuar gefundenen Populationen.

Die Arbeit von Banse (1955) ist ein Indiz dafür, daß Pygospio elegans in der gesamten Kieler Bucht ein ähnliches Reproduktionsverhalten zeigt. Banse (1955) untersuchte das Meroplankton der Kieler Bucht im März (FS Flensburg) und September (FS Flensburg und Großer Belt) 1953. Im März fand er pelagische Larven von Pygospio elegans mit Abundanzen bis zu 340 Ind./m³, im September hingegen fand er keine Larven dieser Art.

Diese Vermehrungsstrategie kann als Anpassung an die besonderen Bedingungen des Lebensraums von Pygospio elegans in der Kieler Bucht interpretiert werden. Pygospio elegans ist eine kurzlebige Art, nur wenige Individuen leben länger als ein Jahr. Die Abundanz zeigt eine ausgeprägte jahreszeitliche Schwankung mit einem Minimum im Winter/Frühjahr (siehe Brey 1984, Gudmundson 1985). Wenn sich im Frühjahr die Lebensbedingungen verbessern (steigende Wassertemperatur, höheres Nahrungsangebot, weniger Störungen durch Stürme) produziert Pygospio elegans eine große Zahl wenig entwickelter pelagischer Larven, die während ihrer planktischen Phase weit verbreitet werden. Dadurch besteht eine hohe Wahrscheinlichkeit, daß alle potentiellen Standorte, auch die, von denen Pygospio elegans im Winter völlig verschwunden ist, besiedelt werden.

Während des Sommers vermehrt sich Pygospio elegans über weit ent-

wickelte demersale Stadien. Damit geht zwar einerseits die Möglichkeit der schnellen Verbreitung über weite Distanzen verloren, andererseits werden zwei Phasen hoher Mortalität, die pelagische Phase und die Phase der temporären Meiofauna, vermieden. Beim Verlassen der Brutröhre sind die juvenilen Pygospio elegans etwa 1,0 mm lang und somit jenseits des Größenbereichs, in dem juvenile Makrofauna durch die Aktivität der permanenten Meiofauna (siehe z.B. Bell & Coull 1980) und durch Interaktionen mit adulten Makrofauna-Organismen (siehe z.B. Woodin 1976, Peterson 1979, Hunt et al. 1987, Luckenbach 1987) gefährdet ist. Nach Angaben von Thorson (1966) und Mileikovsky (1971) kann man davon ausgehen, daß für die Mortalität für pelagische Larven von Pygospio elegans vom Verlassen der Brutröhre bis zum Erreichen einer Größe von etwa 1 mm bei über 99% liegt.

Das Volumen eines Tieres mit 14 Segmenten ist etwa 20 mal größer als das eines Tiers mit 3 Segmenten (geschätzt nach Fig.31 und Fig.32 in Rasmussen 1973), für den Energiegehalt kann man in etwa den gleichen Faktor annehmen. Wird eine größenunabhängige, konstante Assimilationseffizienz während des Heranwachsens in der Brutröhre angenommen, muß das brütende Weibchen 20 mal mehr Energie in Form von Nähreiern bereitstellen, um ein juveniles Tier mit 14 Segmenten anstelle eines mit 3 Segmenten zu produzieren.

Berücksichtigen wir aber die Mortalität von 99% von der pelagischen Larve bis zum juvenilen Tier mit 14 Segmenten, d.h. von 100 geschlüpften Larven überlebt eine, so zeigt sich, das auf diesem Weg die Produktion eines Tieres im 14-Segment-Stadium (etwa 1 mm lang) etwa fünfmal mehr Energie erfordert als die direkte Entwicklung bis zu diesem Stadium in der Brutröhre ($100 * 1 / 1 * 20 = 5$). Die Vermehrung über weitentwickelte demersale Stadien ist demnach für die Population energetisch günstiger, wenn die Mortalität der Larven in der Brutröhre gering ist.

Im Zusammenhang mit den verschiedenen Verbreitungsstrategien von Pygospio elegans ist auch von Bedeutung, daß auch adulte Tiere in der Lage ist, ihre Röhre völlig zu verlassen und zumindest kurze Strecken über dem Sediment kriechend zurückzulegen (Fauchald &

Jumars 1979, Wilson 1981, Wilson 1983).

Im Gegensatz zu den von Gudmundsson (1985), Rasmussen (1973) und von mir untersuchten Populationen scheint es aber auch Populationen zu geben, die nahezu ganzjährig pelagische Larven produzieren. Heiber (1988) fand im Bereich des Wurster Watts (Hoher Knechtsand) mit Ausnahme der Monate Oktober bis Dezember im Plankton stets mehr als 50 Pygospio-Larven/m³, Smidt (1951) fand im dänischen Wattenmeer während des ganzen Jahres pelagische Larven.

Pygospio elegans-Populationen mit den hier beschriebenen Eigenschaften sind an typische Lebensräume angepaßt, die vor allem durch einem jahreszeitlichen Zyklus von Störungen des Sediments charakterisiert sind.

Einer vorhersagbaren, regelmäßig auftretenden starken großräumigen Störung (Winter) folgt eine Zeit schwacher großräumiger und unvorhersagbarer, häufiger kleinskaliger Störungen (Sommer). Die großräumige Störung im Winter führt zu einer starken Reduktion der Population, während die Störungen im Sommer den Aufbau hoher Dichten nicht verhindern können.

Großräumige Störungen in Form von Erosion werden im Sommer im Sublitoral durch Stürme, im Watt vor allen durch die Tiden, aber auch durch Stürme verursacht. Wie Allen & Moore (1987) zeigen konnten, kann Pygospio elegans Störungen bis zu einer bestimmten Stärke unbeschadet überstehen. Treten im Sommer starke großräumige Störungen auf, kann Pygospio elegans die betroffenen Flächen nur langsam vom Rand her besiedeln. In Gebieten, in denen derartige Ereignisse häufiger sind, gehört Pygospio elegans entweder nicht zu den dominanten Arten, oder es leben dort Populationen, die eine andere Vermehrungs- und Verbreitungsstrategie haben, wie z.B. im Wattenmeer.

Während des Sommers können kleine Flecken, innerhalb derer die Fauna z.B. durch die Nahrungssuche epibenthischer Invertebraten oder demersaler Fische reduziert wurde (siehe z.B. Virnstein 1977), durch demersale juvenile Stadien oder durch Immigration von adulten Tieren aus der näheren Umgebung rasch besiedelt

werden (siehe Besiedelungsexperiment EXF1-A). Ein ökologisches Pendant zu Pygospio elegans scheint an der pazifischen Küste Amerikas Streblospio benedicti zu sein, der sehr ähnliche Eigenschaften zeigt (siehe Levin 1984).

Im Gegensatz zu Gray (1984) halte ich Pygospio elegans nicht für einen "klassischen Opportunisten", obwohl diese Art Opportunistenmerkmale wie hohe Vermehrungsrate und hohe Abundanzen an bestimmten Standorten aufweist. Von Opportunisten wie Capitella capitata oder verschiedenen Polydora-Arten unterscheidet sich Pygospio elegans - zumindest in Populationen mit dem beschriebenen Wechsel pelagischer und demersaler Larven - meiner Ansicht nach in drei wichtigen Punkten:

- P. elegans ist im Gegensatz zu echten Opportunisten nicht in der Lage, praktisch jederzeit "aus dem Stand" ausgedehnte azoische Flächen zu besiedeln.
- Hohe Abundanzen von P. elegans sind im Allgemeinen nicht ein Stadium in der Sukzession verschiedener Besiedelungsstadien, sondern ein im Jahresgang regelmäßig vorkommender Bestandteil langfristig vorhandener benthischer Lebensgemeinschaften.
- Im Gegensatz zu opportunistischen Arten entwickeln sich die hohen Bestandsdichten von P. elegans an Standorten, die schon von anderen Arten besiedelt sind (siehe Gallagher 1983 und Abschnitt 4.3.).

Sollte es sich aber bestätigen, daß genetisch unterschiedliche Rassen von Pygospio elegans existieren, muß diese Frage neu bewertet werden. Eine Pygospio-Rasse oder gar -Unterart, die sich ausschließlich asexuell durch Fragmentation vermehrt, die zudem nur an Standorten mit organischer Belastung gefunden wird und dort zu den numerisch dominanten Art gehört (Anger 1975, Stotz 1986), kann eher als Opportunist bezeichnet werden. Allerdings würde es sich um einen "lokalen Opportunisten" handeln, weil ihm die Möglichkeit der schnellen weiträumigen Verbreitung fehlt.

4.5. Arenicola marina

Der Polychaet Arenicola marina (Arenicolidae) ist eine der charakteristischen Arten sandiger und schlicksandiger Teile des Wattenmeeres der europäischen Nordsee- und Atlantikküsten.

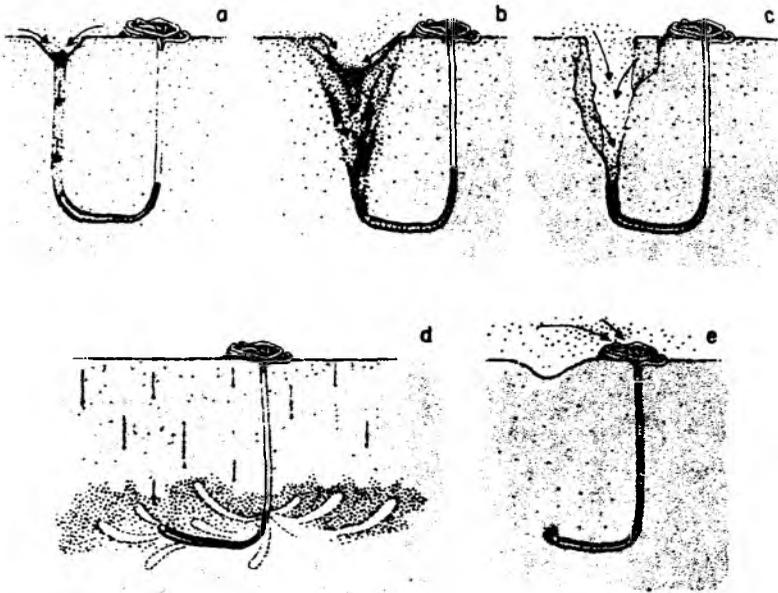
Einzelne Individuen erreichen Längen bis 20 cm und Gewichte bis 5 gAFTG. (Hartmann-Schröder 1971, Pollack 1979). Biomasse und Produktion sind von Standort zu Standort sehr unterschiedlich, können aber Werte bis 20 gAFTG/m² und 27 gAFTG/m²/Jahr erreichen (Beukema & deVlas 1979, Pollack 1979, Wolff & deWolf 1977 u. a.)

Im Sublitoral der Kieler Bucht kommt Arenicola marina auf mittelsandigen bis schlicksandigen Sedimenten in Wassertiefen bis etwa 15 m vor, im Bereich des Hausgartens (Boknis Eck) tritt diese Art bis 20 m Wassertiefe auf. Über Abundanz und Biomasse liegen für die Kieler Bucht - wie für das Sublitoral ganz allgemein - keine Daten vor.

Zur Lebensweise dieser Art existiert eine Fülle von Literatur, viele Autoren haben sowohl qualitative als auch quantitative Aspekte untersucht. Arenicola marina ist ein Sedimentfresser, der in einer L- oder U-förmigen Röhre lebt (Marshall 1895, Wells 1944), die je nach Größe des Tieres bis zu 40 cm in die Tiefe reichen kann (Cadee 1976). Arenicola marina lebt im waagerechten Teil der Röhre und frißt im Kopfbereich Sediment, das von oben nachrutscht, womit - je nach Sedimenttyp - entweder an der Sedimentoberfläche eine Mulde (L-Röhre) oder ein richtiger Trichter (U-Röhre) entsteht (Wells 1944, Rijken 1979). Abb.22 zeigt die verschiedenen Typen des Wohnbaus. Die eigentliche Nahrung besteht wahrscheinlich aus Mikroorganismen, die auf der Oberfläche der Sedimentkörner wachsen (siehe u.a. Hylleberg 1975, Self & Jumars 1988).

Der Kot wird durch den hinteren Röhrenausgang an der Sedimentoberfläche in Form eines Kotstrangs abgegeben, welcher den charakteristischen Kothaufen bildet. Die Kotproduktion ist von der Größe des Tieres und von vielen anderen Bedingungen abhängig und sehr variabel. Cadee (1976) fand für zwei Populationen des Wattenmeeres Jahresmittelwerte von 11 - 13 ml pro Tag und

Abb.22 Arenicola marina: Verschiedene Typen der Nahrungsaufnahme.
a) Normaler Wattenmeer-Typ b) In lockerem Sediment
c) In festem, kompaktem Sediment
d) In nährstoffreichem Sediment e) Filtration
Zeichnungen reproduziert aus Rijken (1979).



Individuum. Nach Wells (1944), Rijken (1979) und anderen Autoren wechselt die Position des Kothaufens kaum, die des Freßtrichters jedoch häufiger. Der Wohnbau, die Kothaufen und auch - wenn vorhanden - die Freßtrichter haben einen erheblichen Einfluß auf physikalische und chemische Eigenschaften und damit auch auf ökologische Parameter des Sediments (siehe Reichardt 1988, Reise 1987, Wilson 1981).

Im Nordsee-Watt findet die Reproduktion von Arenicola marina im Herbst statt. Die juvenilen Tiere zeigen nach Reise (1985) im ersten Lebensjahr ein charakteristisches Migrationsverhalten. Die demersalen Larven verlassen mit 3 Segmenten das Wohngebiet der Adulten und überwintern überwiegend im Bereich der Muschelbänke an der Niedrigwasserlinie in horizontalen Schleimröhren dicht unter der Sedimentoberfläche. Im folgenden Frühjahr/Frühsummer wachsen sie in den Seegraswiesen auf 3 - 20 mm Länge heran und wechseln dann in den Bereich der Hochwasserlinie, wo sie erstmals den typischen Arenicola-Wohnbau zeigen. Im Herbst kehren die jetzt einjährigen Tiere, die bis zu 60 mm lang sind, in das

Wohngebiet der Adulten zurück.

Auch die adulten Tiere sind hemisessil, vor allem im Winter können Migrationen in sublitorale Gebiete beobachtet werden (Beukema & deVlas 1979, Newell 1948, Werner 1956). Längere Strecken legt Arenicola marina schwimmend zurück, wobei er mit dem Hinterende voran - also rückwärts - schwimmt (Werner 1956).

4.5.1. Untersuchungen zur Ökologie von Arenicola marina

Erst durch die Einsätze von Tauchern und UW-Video-Anlagen wurde klar, daß Arenicola marina auf dem Gabelsflach in teilweise erheblichen Dichten (bis 30 Ind/m², siehe Abschnitt 4.1.) vorkommt. Allein aufgrund der Größe dieser Tiere und der von ihnen bewegten Sedimentmengen wurde ihre ökologische Bedeutung innerhalb der Lebensgemeinschaft des Gabelsflach zu einem zentralen Punkt meiner Untersuchungen.

Aus der Literatur ist bekannt, daß die durch Arenicola marina erfolgende Umschichtung des Sediments einen meßbaren Einfluß auf die Makrofauna haben kann (Reise 1987, Wilson 1981), d.h. daß Wechselwirkungen zwischen Arenicola marina und anderen Arten bestehen. Vergleichende Untersuchungen an verschiedenen Standorten mit unterschiedlichen hydrodynamischen Bedingungen sollten zeigen, inwieweit externe hydrodynamische Faktoren die Effekte interspezifischer Wechselwirkungen beeinflussen.

4.5.1.1. Wechselwirkungen Arenicola marina - Sediment

Mit einigen Laborexperimenten wollte ich die Literaturangaben über Kotproduktion und besonders über lokale Migration anhand von Tieren aus dem Sublitoral überprüfen, da vorliegende Daten sich nur auf Populationen aus dem Watt beziehen.

- Fragen:

1. Wieviel Kot produziert ein Individuum pro Zeiteinheit bei konstanter Temperatur?
2. Wird ein Freßtrichter ausgebildet?
3. Wie häufig wechseln die Positionen von Freßtrichter und

Kothaufen?

- Aufbau und Durchführung:

Insgesamt wurden drei Versuchsreihen durchgeführt, mit 60 bis 70 mm langen Tieren bei verschiedenen Temperaturen, mit kleineren Tieren von 10-25 mm Länge und mit einem großen Exemplar von über 100 mm Länge. Die Versuchstiere stammten mit Ausnahme des 100 mm Exemplars von der Station Gabelsflach, das große Tier wurde an der Tirpitz-Mole (Kieler Hafen) ausgegraben. Die Tiere wurden in kleinen Plastikbehältern (10x10x15 cm) mit 10 cm Sediment im Ostseekreislauf des Instituts bis zur weiteren Verwendung gehältert.

Ein PVC-Becken (24 x 24 cm) wurde mit 10 cm azoischem Sediment gefüllt, das mit natürlichem Sediment von der Station Gabelsflach angeimpft worden war. Nach zwei Tagen wurde ein einzelnes Exemplar von Arenicola marina (60 - 70 mm lang) eingesetzt und für längere Zeit (bis zu 383 Stunden) gehältert.

Der von diesem Tier produzierte Kot wurde in einem Aluschälchen, das ein Loch in der Mitte hatte und genau über dem Hinterausgang der Wohnröhre plaziert wurde, aufgefangen, getrocknet und gewogen. Der organische Anteil wurde durch Vermuffeln bei 500°C bestimmt.

Die Länge der Meßintervalle war auch innerhalb eines Versuchs variabel. Standort-Veränderungen des Tieres wurden notiert. Als Standortveränderung wurden gewertet: Verlegen des Kothaufens, Verlegen der Fraß-Mulde und beides zusammen. Verschiedene Versuche wurden bei 5°C, 8°C und 14°C durchgeführt.

In den weiteren Experimenten wurde eine runde Wanne (ø 40 cm) 20 cm hoch mit Sediment gefüllt und bei 12°C gehältert. Nach einigen Tagen wurde Oberflächensediment der Station Gabelsflach zugegeben, das neben der üblichen Fauna auch juvenile Arenicola marina (etwa 15-25 mm lang) enthielt. Nach 5 Tagen Eingewöhnungszeit wurden die Standort-Veränderungen von 10 Individuen 10 Tage lang beobachtet.

Danach wurde das 100 mm lange Individuum eingesetzt und 30 Tage lang beobachtet.

Zusätzlich wurden Struktur und Dynamik von Trichtern und Kothaufen an den Stationen Gabelsflach, Boknis Eck (UW-Video und Taucher-Beobachtungen) sowie Westerhever und Tirpitz-Mole beobachtet.

4.5.1.2. Interaktionen von Arenicola marina mit anderen Arten

Zu diesem Thema konnte ich nur deskriptive Untersuchungen erfolgreich durchführen, ein im Sommer 1986 geplantes und angesetztes Besiedelungsexperiment ging - wie schon erwähnt - verloren. Im Gegensatz zu den zuvor behandelten Arten Macoma balthica und Pygospio elegans ist es jedoch aufgrund der Größe von Arenicola marina und der daraus resultierenden großen Fläche von Freßtrichter und Kothaufen möglich, die Wirkung eines Individuums auf die Abundanz anderer Arten anhand von Feldproben zu untersuchen.

- Fragen:

1. Beeinflußt die Sedimentumlagerung durch Arenicola marina andere Makrobenthos-Arten?
2. Ist diese Beeinflussung - wenn vorhanden - von äußeren Faktoren, z.B. hydrodynamischen Bedingungen, abhängig?

- Nullhypothesen:

1. Freßtrichter und Kothaufen von Arenicola marina haben keinen Einfluß auf Populationen anderer Arten.
2. Die Effekte von Freßtrichtern und Kothaufen sind nicht unterscheidbar.
3. Die Effekte (wenn nachgewiesen) sind für alle Arten gleich.
4. Die Effekte (wenn nachgewiesen) sind unabhängig von standorttypischen abiotischen Bedingungen.

- Alternativhypothesen:

1. Freßtrichter und Kothaufen beeinflussen andere Arten.
2. Die Effekte von Freßtrichtern und Kothaufen sind unterschiedlich.
3. Verschiedene Arten werden unterschiedlich beeinflußt.
4. Standorttypische abiotische Bedingungen beeinflussen diese Effekte.

- Durchführung:

Für diese Untersuchung wurden an der Station Gabelsfach und an drei Vergleichsstationen - Boknis Eck, Westerhever Watt und Tirpitz-Mole (siehe Abschnitt 2.2.) - Daten erhoben. Wie im Abschnitt 2.3.3.4 beschrieben, wurden mit 27 cm²-Stechrohren etwa 10 cm tiefe Parallelproben von Freßtrichter, Kothaufen und einer Kontrollfläche genommen.

Auf der Station Gabelsfach wurden zwischen September 1986 und Juni 1988 13 mal Proben genommen. Die Station Westerhever wurde an vier Terminen, die Station Boknis Eck an drei Terminen und die Station Tirpitzmole an zwei Terminen beprobt.

- Auswertung

Die fixierten Proben wurden im Labor durch 0,50 und 0,25mm Maschenweite gesiebt. Die Tiere in der 0,50mm-Fraktion wurden soweit wie möglich bis zur Art bestimmt, von der 0,25mm-Fraktion wurde mit wenigen Ausnahmen nur die Abundanz taxonomischer Großgruppen (Mollusca, Polychaeta, Oligochaeta, Crustacea) bestimmt.

Für die statistische Auswertung verwendete ich die einfache Varianzanalyse bzw. den H-Test und den ungeplanten multiplen Test auf unterschiedliche Mittelwerte.

4.5.2. Ergebnisse

4.5.2.1. Wechselwirkungen Arenicola marina - Sediment

- Laborexperimente

Tab.23 zeigt die Ergebnisse der Messungen an den drei mittelgroßen (60 - 70 mm langen) Individuen von Arenicola marina.

Da die Meßintervalle für die Kotproduktion unterschiedlich lang waren, wurde auf die Berechnung von Varianzen verzichtet. Auf alle Versuche bezogen, lag die Kotproduktion zwischen 0 g/h und 1 g/h, d.h. grob geschätzt zwischen 0 g/Tag und 24 g/Tag.

Tab.23 zeigt deutliche Unterschiede in der Zahl der Standortwechsel pro Tag (0,13 bis 0,85), und zwar sowohl zwischen den einzelnen Tieren, als auch zwischen den verschiedenen Temperaturen. Klare Zusammenhänge sind jedoch nicht erkennbar. Insgesamt

wurden 26 Standortwechsel beobachtet. Viermal wurde nur der Vorderteil der Wohnröhre, d.i. der Freßtrichter verlegt, fünfmal erfolgte ein Umdrehen in der Wohnröhre und 17 mal wurde die gesamte Wohnröhre verlegt, teilweise um bis zu 20 cm.

Nur in wenigen Fällen legte der Wurm einen richtigen Freßtrichter an, meist bildete sich nur eine Mulde durch nachrutschendes Sediment. Die von Arenicola marina ausgeschiedenen Kotstränge zerfielen innerhalb weniger Stunden zu losem Sediment. Der organische Gehalt des Kotsediments war von dem des umgebenden Sediments nicht signifikant unterschiedlich (0.5%).

Tab.23 Sedimentumsatz von Arenicola marina im Laborversuch bei drei verschiedenen Temperaturen.

Drei Individuen von ca. 60 - 70 mm Länge.

V_rrichter : Veränderung nur der Freßtrichter-Position.

V_{haufen} : Veränderung der Kothaufen-Position.

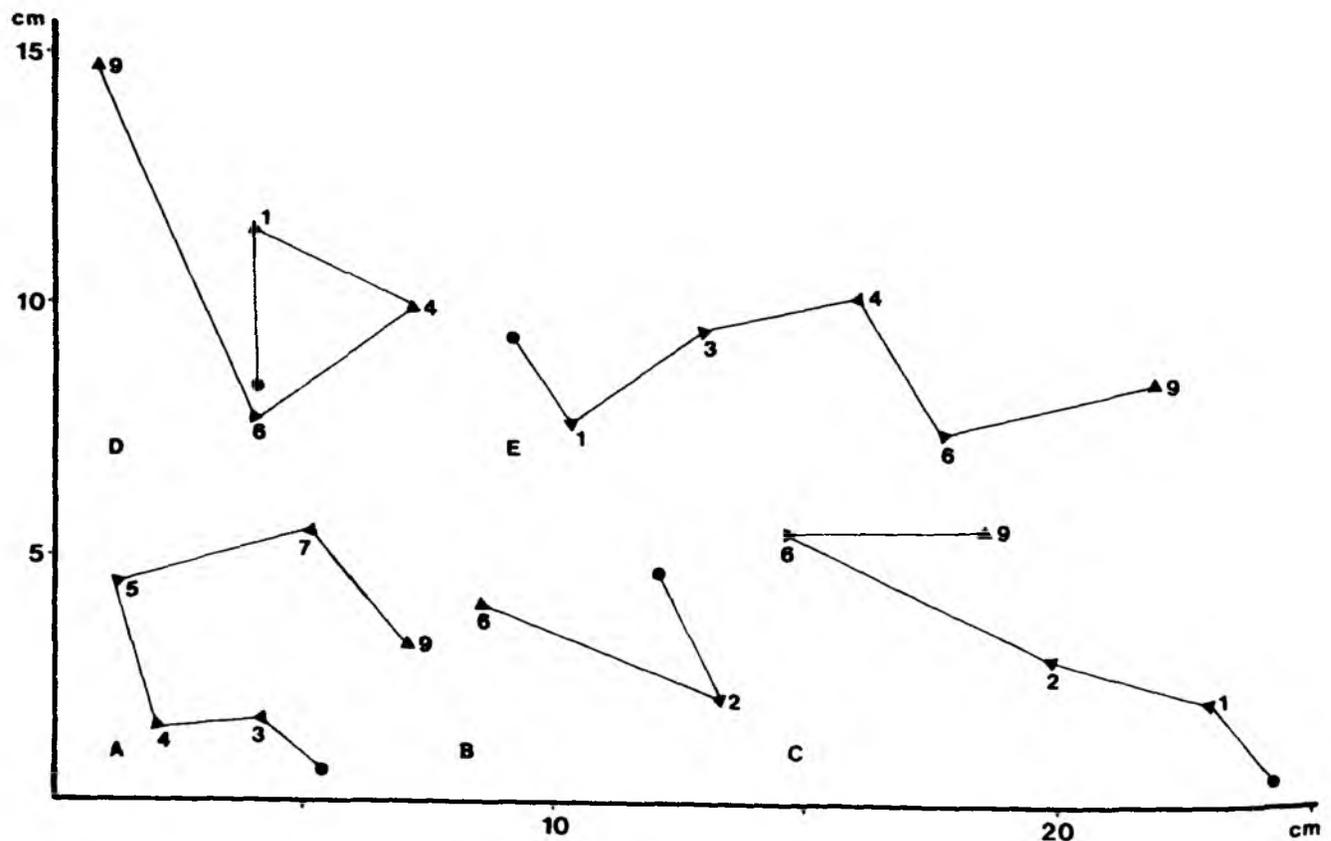
Verweildauer: Minimum-Maximum.

	Tier Nr.	I	II	III	Mittel
5° C					
Dauer	[h]	736	-	-	-
Kotproduktion	[gd ⁻¹]	7.3	-	-	7.3
V _r richter		2	-	-	2
V _{haufen}		0	-	-	0
V _{summe}		4	-	-	4
Wechsel	[d ⁻¹]	0.13	-	-	0.13
Verweildauer	[d]	-	-	-	0.83-14.17
8° C					
Dauer	[h]	226	213	242	239
Kotproduktion	[gd ⁻¹]	10.1	11.1	14.3	11.8
V _r richter		0	0	0	0
V _{haufen}		4	3	5	4
V _{summe}		4	3	5	4
Wechsel	[d ⁻¹]	0.42	0.34	0.50	0.40
Verweildauer	[d]	-	-	-	0.40-4.33
14° C					
Dauer	[h]	237	169	-	203
Kotproduktion	[gd ⁻¹]	14.9	12.7	-	13.8
V _r richter		2	0	-	1
V _{haufen}		2	6	-	4
V _{summe}		4	6	-	5
Wechsel	[d ⁻¹]	0.41	0.85	-	0.59
Verweildauer	[d]	-	-	-	0.77-2.00

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß ein Arenicola marina von etwa 60 bis 70 mm Länge aus dem Sublitoral der Kieler Bucht bei 8-14°C etwa 10-15 g Kot pro Tag produziert und etwa alle zwei Tage einmal den Standort wechselt.

Auch die juvenilen Exemplare von Arenicola marina zeigten deutlichen Standortwechsel. Im Mittel wurde 0,56 mal pro Tag (0,30-0,70; N = 10) ein neuer Kothaufen gebildet, d.h. wie im zuvor beschriebenen Experiment wechseln auch juvenile Tiere etwa alle zwei Tage den Standort. Die Kothaufen hatten an der Basis einen Durchmesser von 15-30 mm, Freßtrichter waren nicht zu sehen. Abb.23 zeigt die Muster der Standortwechsel von fünf ausgewählten Individuen.

Abb.23 Lokale Migration juveniler Arenicola marina im Labor: Veränderung der Kothaufen-Position innerhalb von 10 Tagen. Punkt : Tag 0, Beginn der Beobachtung. Zahlen: Zeit nach Beginn in Tagen.



Das große (100 mm) Exemplar wechselte innerhalb von 30 Tagen 16 mal den Standort, im Mittel also 0.53 mal pro Tag, d.h. ebenfalls etwa alle zwei Tage. Nur zweimal wurde ein deutlicher Freßtrichter ausgebildet. Der Durchmesser der Kothaufen betrug je nach Verweildauer 50-160 mm.

- Feldbeobachtungen

Die UW-Video- und UW-Fotoaufzeichnungen von Arenicola marina-"Feldern" auf dem Gabelsflach zeigen, daß dort auch große Individuen die Position ihrer Kothaufen häufig verändern. Regelmäßig konnten Kothaufen verschiedener Stadien dicht nebeneinander beobachtet werden.

In Abb.24-A (Gabelsflach, Sommer 1987), sind deutlich alte, nicht mehr benutzte Kothaufen, auf denen keine Kotstränge liegen, und aktive Kothaufen zu sehen. Auf Farbfotos ist zu erkennen, daß aktive Kothaufen aus sehr hellem Sediment bestehen, während nicht benutzte Haufen - anscheinend mit zunehmendem Alter - immer mehr die Farbe des umliegenden Sediments annehmen. Aus meinen Videoaufzeichnungen kann man zudem schließen, daß nicht mehr benutzte Haufen allmählich immer flacher werden, bis sie nicht mehr als Erhebungen erkennbar sind.

Wie in den Laborversuchen werden auch auf dem Gabelsflach nur selten richtige Freßtrichter, sondern meist nur Mulden ausgebildet, die Art des Wohnbaus entspricht dem Typ b) in Abb.22.

Die Auswertung der Video-Aufnahmen von Arenicola marina-Standorten bei Boknis Eck (19 m) zeigte vor allem, daß die dortigen Kothaufen im Mittel wesentlich größer sind als die auf den drei anderen Stationen gefundenen. Die Freßtrichter sind in der Regel gut ausgebildet, sie haben in vielen Fällen einen scharfen Rand und sind sehr steil. Diese Beobachtungen lassen eine Einordnung zwischen Typ b) und Typ c) in Abb.22 zu. Anhand des vorliegenden Materials ist nicht sicher zu entscheiden, ob Arenicola marina an diesem Standort seine Kothaufen ebenso häufig verlegt wie auf dem Gabelsflach. Die Größe einzelner Haufen und die großen Freßtrichter sprechen gegen diese Annahme, generell scheinen Stand-

Abb.24 Arenicola marina - Kothaufen an verschiedenen Standorten.
Schematische Zeichnungen nach Originalaufnahmen.

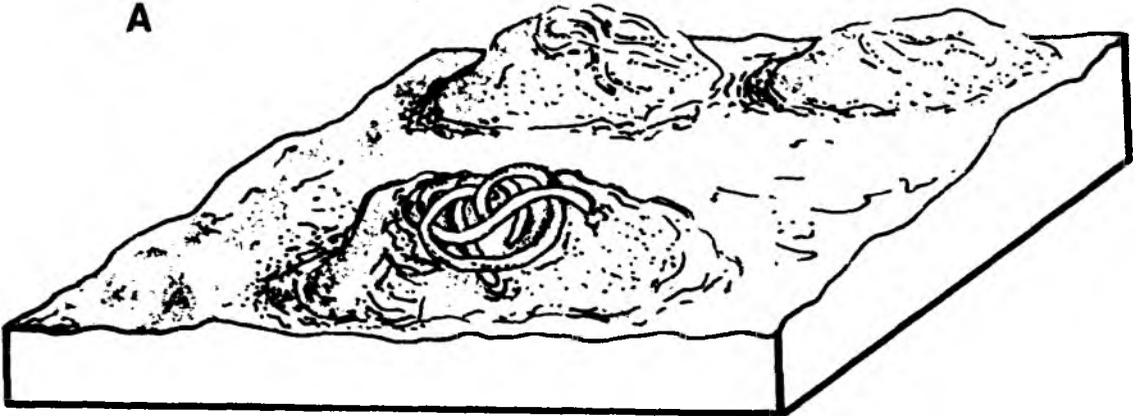
A: Gabelsflach 12m, Juli 1987.

Im Vordergrund ein aktiver Haufen, in der Mitte hinten ein gerade aufgegebener Haufen, hinten links ein seit mehreren Tagen unbenutzter Haufen.

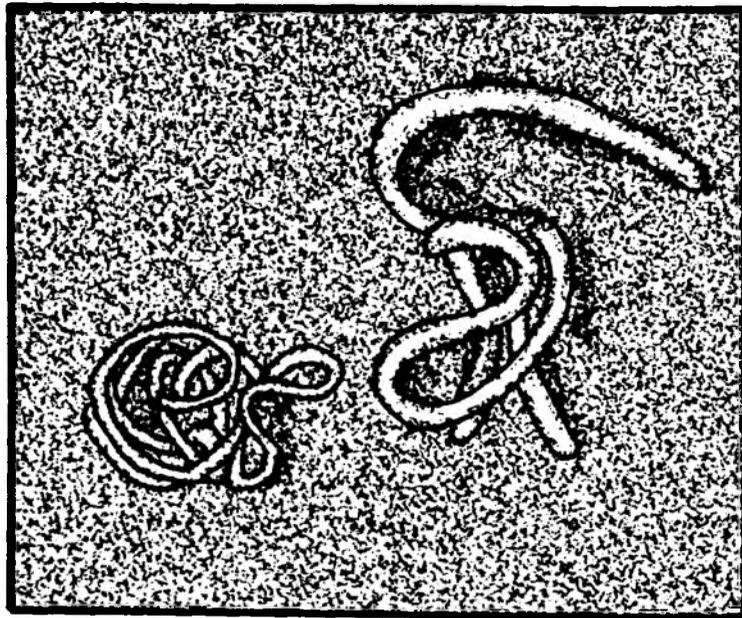
B: Tirpitz-Mole, Juli 1988.

Auf der glatten Sedimentoberfläche liegen nur Kotschnüre, eine Haufenbildung wird durch ständige Erosion verhindert.

A



B



ortwechsel jedoch vorzukommen, da ich auch alte, inaktive Kothaufen beobachten konnte.

Im Westerhever Watt produziert Arenicola marina nach eigenen Beobachtungen und nach Mitteilung von S. Flothmann (IfM Kiel) im Sommer während der etwa sechsständigen Niedrigwasserperiode große Kothaufen, die im Mittel an der Basis einen Durchmesser von etwa 70 mm und eine Höhe von etwa 40 mm haben. Die Abundanz von Arenicola marina betrug an der untersuchten Stelle im Juli ca. 10 Ind./m². Im November war nicht nur die Abundanz deutlich geringer (ca. 5 Ind./m²), auch die Kothaufen waren sehr viel kleiner, der Durchmesser lag bei etwa 40 mm, die Höhe betrug etwa 20 mm. Betrachtet man einen Kothaufen als Kreiskegel, so ergibt sich aus den angegebenen Werten eine ungefähre Obergrenze für das Volumen von 50 cm³ im Sommer und von 8 cm³ im Spätherbst. Diese Kothaufen werden vom auflaufenden Wasser vollständig erodiert. Sofort nach dem Abfließen der Tide sind keine Kothaufen zu sehen, d.h. während der Hochwasserperiode eventuell entstandene Kothaufen werden vom ablaufenden Wasser erodiert. Die Freßtrichter waren stets deutlich zu sehen, sie waren relativ flach und hatten meist in der Mitte des Trichters ein deutliches Loch, das vermutlich der Anfang der Wohnröhre war. Im Juli betrug der Durchmesser der Trichter an der Sedimentoberfläche etwa 60 mm, im November etwa 50 mm. Die Lage der Kothaufen bleibt meist über Wochen hinweg konstant, einzelne Tiere verändern jedoch manchmal ihre Position deutlich. Dieser Wohnbau entspricht dem Typ a) in Abb.22.

An der Tirpitz-Mole konnte ich zu keiner Zeit richtige Kothaufen beobachten. An die Oberfläche abgegebene Kotstränge wurden von der nächsten stärkeren Welle erfaßt, in kleine Stücke zerrissen und weggerollt. Die hinteren Ausgänge der Wohnbauten waren meist nur durch Kotstränge von wenigen Zentimetern Länge markiert. (Abb.24-B wurde im August 1988 an einem windstillen Tag aufgenommen.) Im September 1987 waren keine Freßtrichter zu sehen, sondern nur ein kleines Loch, das das Vorderende der Wohnröhre an der Sedimentoberfläche kennzeichnete. Im Dezember 1987 waren an

den Vorderenden der Wohnbauten leichte Mulden ausgebildet. Zum Standortwechsel kann ich für diese Station keine Angaben machen. Der hier beobachtete Typ des Wohnbaus läßt sich keinem der Beispiele in Abb.22 eindeutig zuordnen.

4.5.2.2. Das Makrozoobenthos der vier Feldstationen

Die Datensätze der vier Probenreihen sind im Anhang in den Tabellen A8 (Gabelsflach, ARM-GF), A9 (Boknis Eck, ARM-BE), A10 (Westerhever, ARM-WH) und A11 (Tirpitz-Mole, ARM-TI) zusammengestellt, die Ergebnisse der Sedimentanalysen zeigt Tab.A7.

Die Tabellen Tab.A12 bis Tab.A15 geben für die vier Stationen Mittelwert, Standardabweichung und Median der Abundanz aller Arten über alle Proben an. Tab.24 zeigt vergleichend Artenzahl, Gesamtabundanz und Diversität bzw. Äquität.

Das an der Station Gabelsflach vorgefundene Sediment ist mit einer Ausnahme an allen Terminen recht ähnlich (Tab.A7). Den Hauptanteil bilden stets die 0,125mm- und 0,250mm-Fraktion, der Schluff/Ton-Anteil und der organische Gehalt liegen unter 1%. Am 09.09.87 ist der Schluff/Ton-Anteil mit 5,7% sehr hoch, was daran liegt, daß an diesem Termin die Probennahme anscheinend an einer Stelle mit unüblich dünner Sandschicht durchgeführt wurde, so daß das Stechrohr bis in den Mergel reichte. Das Makrozoobenthos der Station Gabelsflach ($329 \text{ Ind./100cm}^2 = 32900 \text{ Ind./m}^2$) wird im Jahresgang numerisch von der Gruppe Polychaeta dominiert (235 Ind./100cm^2). Pygospio elegans, Aricidea jefreysii, Macoma balthica, Chaetozone setosa und Mysella bidentata sind die am häufigsten auftretenden Arten.

Die Sedimentanalysen von Boknis Eck (Tab.A7) zeigen deutliche Unterschiede zwischen dem ersten und den zwei folgenden Terminen. Am 23.02.88 ist der Anteil der 0,063mm-Fraktion sehr hoch (32,3%), der der 0,250mm-Fraktion sehr niedrig (0,8%), an den beiden anderen Terminen ist es umgekehrt. Das Sediment ist hier aufgrund der starken Neigung des Hanges auch an eng benachbarten Stellen deutlich unterschiedlich, wenn auch stets die Feinsand-Fraktion überwiegt. Der Schluff/Ton-Anteil liegt um 4%, der

organische Gehalt zwischen 1% und 2%. Bei Boknis Eck (222 Ind./100cm² = 22200 Ind./m²) spielt die Gruppe Mollusca die wichtigste Rolle (235 Ind./100cm²), die häufigsten Arten sind Mysella bidentata, Corbula gibba, Macoma balthica, Chaetozone setosa und Syndosmya alba.

Das Sediment der Station Tirpitz-Mole besteht vorwiegend aus Feinsand (Tab.A7) mit 1% bis 2% Schluff/Ton und einem organischen Gehalt um 1%. An der Tirpitz-Mole (539 Ind./100cm² = 53900 Ind./m²) sind die Oligochaeta die bedeutendste Gruppe (421 Ind./100cm²), weitere Arten mit hoher Abundanz sind Nereis sp. und Mya arenaria.

Auch in Westerhever besteht das Sediment überwiegend aus Feinsand mit mehr als 70% in der 0,125mm-Fraktion. Der Schluff/Ton-Anteil liegt zwischen 1% und 5%, der organische Gehalt unter 1%. Auf der Station Westerhever (587 Ind./100cm² = 58700 Ind./m²) haben die Polychaeten die höchste Abundanz (365 Ind./100cm²), die dominanten Arten sind Pygospio elegans, Macoma balthica, Corophium sp., Oligochaeta sp. und Fabricia sabella.

Tab.24 Summenparameter der benthischen Lebensgemeinschaften der untersuchten vier Stationen auf der Basis aller vorhandenen Proben (siehe Anhang).
Diversität und Äquität beziehen sich auf die 500µm-Fraktion.

Station	GF	BE	WH	TI
Artenzahl	43	48	21	12
N/100cm ² Mollusca	69	139	136	50
Polychaeta	235	76	365	66
Oligochaeta	4	1	31	421
Crustacea	23	6	55	2
Summe	331	222	587	539
N/100cm ² (500+250µm)	445	276	864	810
Diversität H'	3.43	4.15	2.48	1.30
Äquität J	0.63	0.74	0.56	0.36

Artenzahl und Diversität/Äquität sind dort hoch, wo die Gesamtabundanz niedrig ist und umgekehrt. Boknis Eck hat die höchste Artenzahl (48) und Äquität (0,74), gefolgt von Gabelsflach mit 43 Arten und einer Äquität von 0,63. In Westerhever fand ich nur 21 Arten und eine Äquität von 0,56, während an der Tirpitz-Mole die niedrigsten Werte, 12 Arten und eine Äquität von 0,36 auftraten (Tab.24).

4.5.2.3. Interaktionen von Arenicola marina mit anderen Arten

In diesem Abschnitt will ich die oben aufgestellten Hypothesen anhand des vorliegenden Datenmaterials prüfen. Die Ergebnisse der Analysen sind im Anhang in den Tabellen Tab.A16 bis Tab.A19 und in den Tabellen Tab.25 bis Tab.32 dargestellt.

Tab.25 zeigt die Unterschiede in Abundanz, Diversität und Äquität zwischen den Trichter- (T), Haufen- (H) und Kontroll-Proben (K) der vier Stationen Gabelsflach (GF), Boknis Eck (BE), Westerhever (WH) und Tirpitz-Mole (TI). Die Tabellen Tab.A16 bis Tab.A19 zeigen die Ergebnisse der Analysen auf Unterschiede in der Abundanz einzelner Arten in Trichter-, Kothaufen- und Kontrollproben. Grundlage dieser Analysen sind alle Probensätze, allerdings wurden selten auftretende Arten (Mittelwert $\leq 1,0$) ausgeschlossen. Tab.26 bis Tab.28 zeigen auf der Basis höherer Taxa, wieviele Arten in welcher Weise beeinflusst werden, und Tab.29 faßt die Arten zusammen, bei denen auf mindestens einer Station ein signifikanter Effekt von Arenicola marina gefunden wurde. In Tab.30 wird der Einfluß von Arenicola marina auf röhrenbauende Arten dargestellt und Tab.31 faßt die gefundenen saisonalen Unterschiede zusammen. In Tab.32 wird die relative Stärke des Einflusses von Arenicola marina an den vier Stationen verglichen.

Im folgenden werde ich den Einfluß des Wohnbaus von Arenicola marina an den verschiedenen Stationen auf die Abundanz des Makrozoobenthos auf verschiedenen Ebenen darstellen:

- Höhere Taxa, Diversität und Äquität
- Arten im Rahmen höherer Taxa



- Einzelne Arten
- Saisonale Unterschiede

- Höhere Taxa, Diversität und Äquität

Wie Tab.25 zeigt, sind an allen vier Stationen mehr oder weniger große Unterschiede in der Abundanz höherer Taxa und der gesamten Fauna sowie in Diversität und Äquität zwischen FreStrichter- (T), Kothaufen- (H) und Kontroll-Proben (K) zu sehen.

Die Gesamtabundanz nimmt bei den Stationen GF, WH und TI in der Reihenfolge K > T > H ab, an der Station BE ist die Reihenfolge jedoch T > K > H (Tab.25).

Diversität und Äquität sind an der Station TI in den drei Probensätzen nahezu gleich, für die Stationen GF und WH liegen die Werte von T- und H-Proben höher als die der K-Proben. An der Station BE sind Diversität und Äquität der H- und K-Proben in etwa gleich, während die T-Proben deutlich niedrigere Werte zeigen.

Tab.25 Der Einfluß des Wohnbaus von A. marina auf Individuenzahl und Diversität.
 T: Trichter, H: Kothaufen, K: Kontrolle, N/100cm².
 Werte auf der Basis aller vorhandenen Proben.
 Diversität und Äquität beziehen sich auf die 500µm-Fraktion.
 % Diff.: Abweichung vom Kontroll-Wert in Prozent.

		Gabelsflach			Boknis Eck			Westerhever			Tirpitz-Mole		
		T	H	K	T	H	K	T	H	K	T	H	K
N/100cm ²	Mollusca	86	53	66	275	61	90	160	75	167	51	40	60
	Polychaeta	240	162	305	97	49	80	283	249	575	60	58	84
	Oligochaeta	6	3	3	1	2	1	34	28	30	394	366	504
	Crustacea	22	13	28	3	3	6	29	60	72	2	2	2
	Summe	354	231	402	376	115	177	506	412	844	507	466	650
	(500+250µm)	482	317	524	448	134	247	843	487	1332	780	700	810
% Diff.	Mollusca	+30	-20		+206	-34		-4	-55		-15	-33	
	Polychaeta	-21	-50		+21	-39		-51	-57		-29	-31	
	Oligochaeta	+100	-0		0	-100		+13	-7		-22	-27	
	Crustacea	-21	-54		-50	-50		-60	-17		0	-0	
	Summe	-12	-43		+112	-35		-40	-51		-22	-28	
	(500+250µm)	-8	-40		+81	-46		-37	-63		-4	-14	
Diversität	H'	3.43	3.53	3.27	3.63	4.55	4.48	2.79	2.73	2.16	1.36	1.32	1.35
Äquität	J	0.63	0.65	0.60	0.65	0.81	0.80	0.63	0.61	0.48	0.38	0.37	0.38

Die Abundanz höherer Taxa wird nach Tab.25 unterschiedlich beeinflusst. Bei den Mollusca liegt auf den Stationen GF und BE die Reihenfolge T > K > H, auf den beiden anderen Stationen die Reihenfolge K > T > H vor. Die Abundanz der Gruppe Polychaeta zeigt dreimal die Reihenfolge K > T > H, nur an der Station BE fand ich T > K > H. Bei den Oligochaeta sind die Unterschiede nur an der Station TI deutlich (K > T > H), wenn auch nicht signifikant (siehe unten). Die Gruppe Crustacea zeigt nur an den Stationen GF und WH ausreichende Abundanz, die Reihenfolge ist einmal K > T > H und - besonders bemerkenswert - K > H > T. Nur in wenigen Fällen - Mollusca auf den Stationen GF und BE sowie Polychaeta auf der Station BE - hat der Wohnbau von Arenicola marina, und zwar stets der Freßtrichter, einen positiven Einfluß auf die Abundanz.

Diese Ergebnisse zeigen, daß generell ein Einfluß der Freßtrichter und Kothaufen von Arenicola marina auf die benthische Makrofauna vorhanden ist, der schon an Parametern oberhalb des Artniveaus eindeutig festgestellt werden kann. Stärke und Richtung dieses Einflusses hängen von drei Faktoren ab:

- Freßtrichter oder Kothaufen
- Taxonomische Gruppe
- Untersuchungsstation

Damit sind die Fragen dieser Untersuchung durch Bestätigung der Alternativhypothesen prinzipiell positiv beantwortet. Im folgenden werde ich untersuchen, ob die drei genannten Faktoren auch bei der Berücksichtigung einzelner Arten wirksam sind.

- Arten im Rahmen höherer Taxa

Auf die Artenzahl selbst hat Arenicola marina keinen deutlichen Einfluß. In den Proben von Kothaufen und Trichter fehlen auf dem Gabelsflach 5 Arten, bei Boknis Eck 5 Arten, in Westerhever 3 Arten und an der Tirpitz-Mole 2 Arten, dabei handelt es sich aber in allen Fällen um Arten mit geringen Abundanzen.

Die Tabellen Tab.A16 bis Tab.A19 enthalten die Analysen der Abundanzen einzelner Arten auf Unterschiede zwischen T-, H- und K-Proben. Alle Arten, die eine mittlere Abundanz von mehr als

1 Ind./100cm² hatten, wurden untersucht.

Aus Tab.26 geht hervor, das der Anteil der Arten, die signifikante Unterschiede in der Abundanz zeigen, auf den vier Stationen unterschiedlich hoch ist. Auf der Station GF ist ein Effekt für 54% der untersuchten Arten nachweisbar, bei der Station BE für 50%, in Westerhever für 38% und bei der Station TI für 14% (10%-Niveau). Allerdings läßt sich auf der Basis der "Anzahl von beeinflussten Arten" ein signifikanter Unterschied nur zwischen den Stationen GF und TI sowie BE und TI nachweisen.

Tab.26 Vergleich der Anzahl der durch Arenicola marina signifikant beeinflussten Arten an den vier Stationen.

GF: Gabelsflach, BE: Boknis Eck, WH: Westerhever, TI: Tirpitz-Mole.

Σ : Summe aller untersuchten Arten

'+' : kein Einfluß, '-' : signifikanter Einfluß (α = 0.10)

1) Nicht bis zur Art bestimmt, wird als 1 Art gewertet.

2) 250µm-Fractionen und Oligochaeta

*) Signifikanter Unterschied zwischen den Stationen (α = 0.10).

a) Anzahl beeinflusster und nicht beeinflusster Arten

Taxon	GF			BE			WH			TI		
	Σ	-	+	Σ	-	+	Σ	-	+	Σ	-	+
Mollusca (250µm) ¹⁾	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0
Polychaeta (250µm) ¹⁾	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1
Oligochaeta (250µm) ¹⁾	/	/	/	/	/	/	/	/	/	1	0	1
Mollusca	8	2	6	12	5	7	5	3	2	3	1	2
Polychaeta errantia	5	4	1	4	3	1	3	1	2	2	0	2
Polychaeta sedentaria	8	6	2	11	5	6	5	2	3	4	0	4
Oligochaeta ¹⁾	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
Crustacea	4	2	2	2	1	1	2	2	0	1	0	1
Summe	28	15	13	32	16	16	18	9	9	14	2	12

b) Anzahl beeinflusster Arten - Multipler Rang-Test nach Nemenyi

	Anzahl				Testmatrix			
	GF	BE	WH	TI	BE	WH	TI	
Mollusca	2	5	3	1	GF	4	10	48*
Polychaeta errantia	4	3	1	0	BE	-	14	52*
Polychaeta sedentaria	6	5	2	0	WH	-	-	38
Crustacea	2	1	2	0				
Andere ²⁾	1	2	1	1				

Tab.27 Der Einfluß des Wohnbaus von A. marina auf die Abundanz anderer Arten.
 Reihenfolge der Abundanzen in Trichter- (T), Kothaufen- (H) und
 Kontroll-Proben (K) bei allen Arten mit signifikanten Befunden.
 GF: Gabelsflach, BE: Boknis Eck, WH: Westerhever, TI: Tirpitz-Mole.
 1) Nicht bis zur Art bestimmt, wird als 1 Art gewertet.

		Reihenfolge der Abundanz						
		Datensätze	T>K>H	T>H>K	H>T>K	H>K>T	K>T>H	K>H>T
Mollusca	(250µm) ¹⁾	GF	0	1	0	0	0	0
		BE	1	1	0	0	0	0
		WH	0	0	0	0	0	0
		TI	1	0	0	0	1	0
Polychaeta	(250µm) ¹⁾	GF	1	0	0	0	1	0
		BE	1	0	0	0	1	0
		WH	1	1	0	0	0	0
		TI	0	0	0	0	0	0
Oligochaeta	(250µm) ¹⁾	GF	0	/	/	/	/	/
		BE	0	/	/	/	/	/
		WH	0	/	/	/	/	/
		TI	0	0	0	0	0	0
Mollusca		GF	2	2	0	0	0	0
		BE	5	4	1	0	0	0
		WH	3	1	0	0	2	0
		TI	1	1	0	0	0	0
		Summe	9	8	0	0	1	0
Polychaeta errantia		GF	4	2	0	0	1	1
		BE	3	3	0	0	0	0
		WH	1	0	0	0	1	0
		TI	0	0	0	0	0	0
		Summe	7	5	0	0	1	1
Polychaeta sedentaria		GF	6	0	0	0	6	0
		BE	5	1	1	0	2	1
		WH	2	0	0	0	2	0
		TI	0	0	0	0	0	0
		Summe	11	1	1	0	8	1
Oligochaeta ¹⁾		GF	0	0	0	0	0	0
		BE	0	0	0	0	0	0
		WH	0	0	0	0	0	0
		TI	0	0	0	0	0	0
		Summe	0	0	0	0	0	0
Crustacea		GF	2	0	0	0	2	0
		BE	1	0	0	0	1	0
		WH	2	0	0	1	0	1
		TI	0	0	0	0	0	0
		Summe	5	0	0	1	3	1
Alle Taxa		GF	15	4	0	0	10	1
		BE	16	9	2	0	4	1
		WH	9	2	0	1	5	1
		TI	2	1	0	0	1	0
		Summe	42	16	2	1	20	3

In Tab.27 habe ich versucht, die Richtung der signifikanten Effekte in Abhängigkeit von der Station und der taxonomischen Gruppe darzustellen. Die Tabelle zeigt, daß der Einfluß von Arenicola marina bei den Arten mit signifikanten Unterschieden in der Abundanz in den meisten Fällen zu der Reihenfolge T > K > H (38%) oder K > T > H (48%) führt. In Tab.28 ist der prozentuale Anteil dieser beiden Reihenfolgen an den Daten von Tab.27 in Abhängigkeit von Station und taxonomischer Gruppe dargestellt. Hier zeigt sich, daß die Reihenfolge T > K > H vor allem bei Mollusca und Polychaeta errantia auftritt, während für die Abundanz von Arten der Gruppen Polychaeta sedentaria und Crustacea die Reihenfolge K > T > H überwiegt. Deutliche Unterschiede zwischen den Stationen zeigt die Gruppe Mollusca, auf den sublitoralen Stationen GF und BE überwiegt die Reihenfolge T > K > H, auf der Station WH die Reihenfolge K > T > H.

Tab.28 Die Richtung des Effekts von Arenicola marina auf andere Arten in Abhängigkeit von Station und taxonomischer Gruppe. Datenbasis: Alle Datensätze mit signifikantem Befund. Prozentualer Anteil der am häufigsten auftretenden Reihenfolgen der Abundanz T > K > H und K > T > H. GF: Gabelsflach, BE: Boknis Eck, WH: Westerhever, TI: Tirpitz-Mole.
 1): 100% = 1 Art

a) Reihenfolge T > K > H

	GF	BE	WH	TI	Alle Station
Mollusca	100	80	33	100 ¹⁾	89
Polychaeta errantia	50	100	0	-	71
Polychaeta sedentaria	0	20	0	-	9
Crustacea	0	0	0	-	0
Alle Taxa	27	56	22	50	38

b) Reihenfolge K > T > H

	GF	BE	WH	TI	Alle Station
Mollusca	0	0	66	0	11
Polychaeta errantia	25	0	100 ¹⁾	-	14
Polychaeta sedentaria	100	40	100	-	73
Crustacea	100	100 ¹⁾	0	-	60
Alle Taxa	67	25	56	50	48

- Einzelne Arten

Tab.29 zeigt die mit dem ungeplanten multiplen Test gefundenen Unterschiede in der Abundanz einzelner Arten in Trichter- (T), Haufen- (H) und Kontrollproben (K), nach taxonomischen Gruppen und den vier Stationen geordnet.

Auf alle signifikanten Befunde (37 Arten, 0,50mm-Fraktion) bezogen, ergab sich in 51% aller Fälle (N=19) ein signifikanter Unterschied in der Abundanz zwischen T- und H-Proben (T-H), in 41% aller Fälle (N=15) zwischen T- und K-Proben (T-K) und in 46% aller Fälle (N=17) zwischen H- und K-Proben (H-K).

Am häufigsten traten die Fälle $T > H$ (N=18) und $H < K$ (N=16) auf. Die Fälle $T > K$ (N=6) und $T < K$ (N=9) waren etwa gleich häufig, während die Fälle $T < H$ und $H > K$ nur einmal auftraten (Bathyporeia sp. in Westerhever, Tab.A18). Auch für die 0,25mm-Fraktionen von Mollusca und Polychaeta gilt in den meisten Fällen $T > H$ und $H < K$.

Aus diesen Befunden läßt sich als generelle Tendenz ableiten, daß die Abundanz einzelner Arten in den Trichterproben und in den Kontrollproben meist höher ist als in den Proben vom Kothaufen, die Unterschiede zwischen Trichter- und Kontrollproben sind hingegen nicht so konsistent. Wenn die Abundanz einer Art signifikant beeinflusst wird, tritt also fast immer einer der drei Fälle $T > K > H$, $T = K > H$ oder $K > T > H$ auf. D.h., der Effekt der Kothaufen ist im Vergleich zu Kontroll- und Trichterproben meist negativ, während der Effekt der Trichter im Vergleich zu den Kontrollproben auch positiv sein kann.

Dieser positive Effekt der Freßtrichter tritt bei 5 Arten und auf zwei Stationen auf: Mysella bidentata (GF und BE), Syndosmya alba (BE), Onoba striata (BE), Pectinaria koreni (BE) und Pherusa plumosa (BE). Auch bei der 0,25mm-Fraktion der Mollusca findet sich auf diesen beiden Stationen die Reihenfolge $T > K > H$, allerdings auf der Station BE sehr viel deutlicher ausgeprägt.

Ein positiver Effekt der Kothaufen läßt sich nur für eine Art feststellen, den Amphipoden Bathyporeia sp. in Westerhever. Diese Art hat in den H-Proben die höchste Abundanz (siehe Tab.A18).

Tab.29 Signifikante Unterschiede der Abundanz zwischen Trichter (T), Kothaufen (H) und Kontrolle (K), alle Daten. Ungeplanter multipler Test auf Unterschiede ($\alpha = 0.05$). Alle Arten, bei denen die einfache Varianzanalyse an mindestens einer Station einen signifikanten Befund erbrachte.

*) : $\alpha = 0.10$

ns: Kein signifikanter Unterschied.

Taxon	Gabelsflach			Boknis Eck			Westerhever			Tirpitz-Mole		
	T-H	T-K	H-K	T-H	T-K	H-K	T-H	T-K	H-K	T-H	T-K	H-K
MOLLUSCA												
250µm-Fraktion	ns	ns	ns	T>H	ns	H<K	ns	ns	ns	ns	T<K	H<K
<i>Cardium edule</i>		-			-		ns	ns	ns	T>H	ns	H<K
<i>Corbula gibba</i>	ns	ns	ns	T>H	ns	ns		-			-	
<i>Macoma balthica</i>	T>H	ns	ns	T>H	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Mya arenaria</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	T>H	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Mysella bidentata</i>	T>H	T>K	ns	T>H	T>K	ns		-			-	
<i>Syndosmya alba</i>		-		T>H	T>K	ns		-			-	
<i>Hydrobia</i> sp.		-			-		ns	ns	H<K		-	
<i>Onoba striata</i>	ns	ns	ns	ns	T>K	ns		-			-	
<i>Retusa obtusa</i>		-			-		ns	T<K	H<K		-	
POLYCHAETA												
250µm-Fraktion	T>H	ns	H<K	T>H	ns	H<K	T>H	ns	H<K	ns	ns	ns
POLYCAETA ERRANTIA												
<i>Anaitides maculata</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	H<K		-	
<i>Eteone longa</i>	ns	T<K [*]	ns		-			-	ns	ns	ns	ns
<i>Harmothoe</i> spp.	ns	ns	ns	T>H	ns	ns		-			-	
<i>Nephtys</i> spp.	T>H [*]	ns	ns	T>H	ns	ns		-			-	
<i>Pholoe minuta</i>	T>H	ns	ns	T>H	ns	ns		-			-	
<i>Streptosyllis webst.</i>	T>H	ns	ns	T>H [*]	ns	ns		-			-	
POLYCHAETA SEDENTARIA												
<i>Aricidea jeffreysii</i>	ns	T<K	ns	ns	T<K	ns		-			-	
<i>Chaetozone setosa</i>	ns	T<K	H<K	ns	ns	ns		-			-	
<i>Pectinaria koreni</i>	T>H	ns	H<K	T>H	T>K	ns		-			-	
<i>Pherusa plumosa</i>		-		ns	T>K	ns		-			-	
<i>Polydora</i> spp.	T>H	ns	H<K	ns	ns	H<K [*]	ns	ns	H<K	ns	ns	ns
<i>Pygospio elegans</i>	T>H	T<K	H<K	ns	ns	ns	ns	T<K	H<K	ns	ns	ns
<i>Scoloplos armiger</i>	ns	ns	H<K	ns	ns	ns	ns	ns	ns		-	
<i>Terebellides stroemi</i>		-		ns	T<K	H<K		-			-	
CRUSTACEA												
<i>Bathyporeia</i> sp.		-			-		T<H	ns	H>K		-	
<i>Caprella</i> spp.	T>H	ns	H<K		-			-			-	
<i>Corophium</i> spp.		-			-		ns	T<K	ns	ns	ns	ns
<i>Diastylis rathkei</i>		-		ns	ns	H<K		-			-	
<i>Phoxocephalus holb.</i>	ns	ns	H<K		-			-			-	

Tab.30 Der Einfluß von *Arenicola marina* auf die Abundanz röhrenbauender Arten und die vorhandenen Röhren. (Aus Tab.A16 bis Tab.A19).
Angaben pro 100cm², alle Daten.

Nullhypothese H₀: Die verschiedenen Probensätze entstammen der gleichen Grundgesamtheit.

W_T/W_{Tab}: Testwert/Tabellenwert; wenn > 1 wird H₀ abgelehnt (α = 0.05).

Taxon	Trichter (T)		Kothaufen (H)		Kontrolle (K)		Test W _T /W _{Tab}
	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	
- Gabelsflach							
<i>Pectinaria koreni</i>	2.9	3.2	0.4	1.3	3.9	5.0	1.94
<i>Polydora quadrilob.</i>	12.7	13.2	6.0	9.4	15.4	16.4	2.76
<i>Pygospio el.</i> (500µm)	138.2	124.2	78.4	52.7	177.1	115.4	4.29
<i>P. el.</i> (250+500µm)	137.3	114.5	81.7	51.3	179.5	118.6	4.07
<i>Spio goniocephala</i>	1.2	2.5	2.2	5.8	2.1	4.0	0.13
<i>Corophium insid.</i>	2.7	5.7	1.5	2.5	3.2	4.8	0.50
- Boknis Eck							
<i>Pectinaria koreni</i>	18.8	22.9	1.6	3.3	3.1	3.7	1.32
<i>Polydora ciliata</i>	4.0	10.6	1.9	3.4	1.8	2.9	0.02
<i>Polydora quadrilob.</i>	4.1	3.9	1.8	3.6	8.0	8.5	0.92
<i>Pygospio elegans</i>	2.8	4.4	1.0	1.8	1.8	2.9	0.12
<i>Spio goniocephala</i>	0.9	2.2	0.7	1.5	3.4	6.3	0.48
<i>Terebellides stroemi</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	12.0	16.9	1.20
- Westerhever							
<i>Fabricia sabella</i>	106.8	45.9	94.0	31.2	103.0	22.3	0.05
<i>Polydora ciliata</i>	4.4	4.7	1.6	2.2	8.8	4.3	1.12
<i>Pygospio el.</i> (500µm)	212.4	197.0	196.0	253.8	507.2	411.1	2.45
<i>P. el.</i> (250+500µm)	251.1	204.1	203.3	252.6	545.0	435.9	2.52
<i>Corophium sp.</i>	25.8	31.3	47.1	50.9	69.1	67.1	1.42
- Tirpitz-Mole							
<i>Polydora sp.</i> (500µm)	6.4	7.3	8.3	17.8	11.1	18.9	0.06
<i>P. sp.</i> (250+500µm)	29.4	37.0	26.0	34.5	38.9	49.0	0.04
<i>Pygospio elegans</i>	2.2	3.2	2.4	2.2	2.2	4.9	0.10
<i>Spio goniocephala</i>	4.1	6.0	2.3	2.6	3.4	3.6	0.07
<i>Corophium sp.</i>	4.6	4.0	4.4	2.9	4.4	2.9	0.01
Röhren von <i>Pygospio elegans</i>							
- Gabelsflach							
Röhren gDW/100cm ²	3.6	1.9	2.3	1.5	3.9	3.5	0.65
Röhren mg/Ind.	68.2	67.4	50.6	45.1	40.0	39.5	0.43
- Westerhever							
Röhren gDW/100cm ²	7.7	7.5	5.5	5.0	4.7	4.0	0.29
Röhren mg/Ind.	125.6	359.3	44.6	68.1	36.9	65.0	0.78

Von besonderem Interesse ist der Einfluß von Arenicola marina auf röhrenbauende Arten. An den vier untersuchten Stationen kamen folgende Röhrenbauer vor: Die Polychaeten Fabricia sabella (WH), Pectinaria koreni (GF, BE), Polydora spp. (GF, BE, WH, TI), Pygospio elegans (GF, BE, WH, TI), Spio goniocephala (GF, BE, TI), Terebellides stroemi (BE) und Amphipoden der Gattung Corophium (GF, WH, TI). Tab.30 faßt die Analysen der Abundanz dieser Arten zusammen.

Auf den Stationen GF und WH ist für alle röhrenbauenden Arten ein negativer Effekt von Freßtrichter und Kothaufen nachweisbar, mit Ausnahme von Spio goniocephala und Corophium sp. an der Station GF und von Fabricia sabella an der Station WH. Bei allen Arten ist die Reihenfolge der Abundanzen $K > T > H$.

Auf der Station BE ist der Effekt von Arenicola marina nicht so eindeutig, Pectinaria koreni hat die höchste Abundanz in den T-Proben, während Polydora quadrilobata und Terebellides stroemi in den K-Proben am häufigsten sind. Für Polydora ciliata, Pygospio elegans und Spio goniocephala läßt sich kein signifikanter Effekt nachweisen.

An der Station TI wird keine der röhrenbauenden Arten von Freßtrichtern oder Kothaufen nachweisbar beeinflusst.

- Saisonale Unterschiede

An den Arten, die auf den Stationen Gabelsflach und Westerhever währen des ganzen Jahres auftraten, untersuchte ich, ob saisonale Unterschiede des Effekts von Arenicola marina feststellbar sind. Hierfür teilte ich das Jahr in "Sommer" und "Winter" ein, wobei die Grenzen bei dem Datensatz vom Gabelsflach mit Rücksicht auf artspezifische Zyklen von Fall zu Fall festgelegt wurden.

Tab.31 zeigt alle Arten, bei denen ein unterschiedlicher Effekt von Arenicola marina im "Sommer" und im "Winter" feststellbar war. In elf der zwölf aufgeführten Fälle ist im "Sommer" ein signifikanter Effekt von Arenicola marina feststellbar, während im "Winter" kein Unterschied in der Abundanz zwischen Freßtrichter-, Kothaufen- und Kontroll-Proben nachzuweisen ist. Pygospio elegans wird auf dem Gabelsflach auch im "Winter" signifikant

beeinflusst, aber nicht so stark wie im "Sommer". Abb.25 zeigt die Abundanzen der auf dem Gabelsfloch betroffenen Arten im Jahresgang.

Tab.31 Saisonale Unterschiede im Einfluß des Wohnbaus von Arenicola marina auf die Abundanz (N/100cm²) anderer Arten.

Alle Arten der Stationen Gabelsfloch und Westerhever, bei denen Unterschiede zwischen "Sommer" und "Winter" feststellbar sind.

Test: Varianzanalyse (A) oder H-Test (H).

Testniveau: $\alpha = 0.05$ (*): signifikant bei $\alpha = 0.10$

Gabelsfloch: "Sommer" 22 x 3 Proben, $F_{0.05; 2; 19} = 2.61$

"Winter" 20 x 3 Proben, $F_{0.05; 2; 17} = 2.64$

Westerhever: Immer 10 x 3 Proben, $F_{0.05; 2; 7} = 3.26$

$\chi^2_{0.05; 2} = 5.99$

Nullhypothese H₀: Die verschiedenen Probensätze entstammen der gleichen Grundgesamtheit.

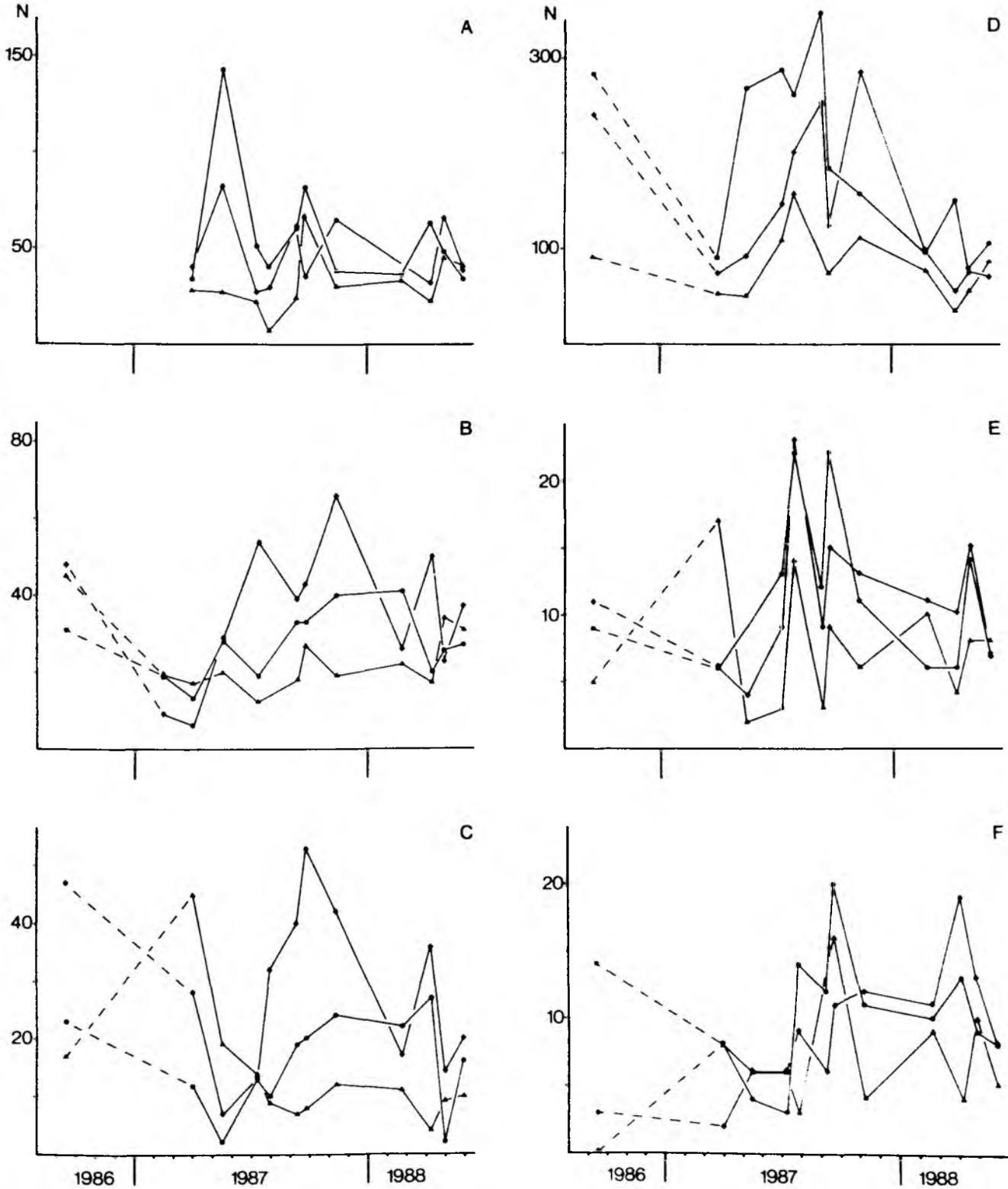
W_T/W_{Tab} : Testwert/Tabellenwert; wenn > 1 wird H₀ abgelehnt.

T: Freßtrichter, H: Kothaufen, K: Kontrolle.

	Zeit	T		H		K		Testergebnis	
		Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Test	W_T/W_{Tab}
- Gabelsfloch									
Taxon									
Polychaeta (250µm)	Jul-Nov	45.2	22.3	31.7	28.2	55.1	27.1	A	1.40
	Feb-Jun	48.2	26.8	34.0	15.3	54.0	37.6	A	0.95
Macoma balthica	Jun-Sep	41.7	23.1	26.3	15.4	29.0	16.8	A	1.59
	Nov-Mai	34.5	26.2	21.8	11.7	27.8	21.5	A	0.39
Mysella bidentata	Jul-Nov	39.1	29.5	11.1	8.7	18.8	11.6	A	4.75
	Feb-Jun	20.9	15.4	13.0	14.9	14.6	16.3	A	0.99
Pygospio elegans	Mai-Sep	165.8	129.0	94.5	59.1	244.1	124.9	A	4.93
	Nov-Mai	122.0	111.6	66.9	36.0	116.4	48.5	H	1.50
Streptosyllis web.	Jun-Sep	11.8	9.2	6.7	7.2	13.8	9.7	A	1.87
	Nov-Mai	10.8	8.2	7.4	7.0	8.7	7.8	A	0.32
Phoxocephalus hol.	Jul-Nov	7.6	9.3	7.2	9.3	13.1	10.4	H	1.07
	Feb-Jun	10.9	7.0	6.9	6.1	9.2	5.2	A	0.88
- Westerhever									
Taxon									
Mollusca (250µm)	Jun+Jul	441.1	221.0	96.5	54.2	850.7	807.8	A	5.33
	Nov+Mar	4.0	3.9	3.4	3.6	10.0	10.8	H	0.62
Polychaeta (250µm)	Jun+Jul	85.3	55.0	15.6	13.0	85.7	31.4	A	7.55
	Nov+Mar	17.5	15.4	14.7	11.8	14.5	16.3	A	0.04
Macoma balthica	Jun+Jul	202.7	150.3	90.7	89.6	224.7	191.0	H	0.81*
	Nov+Mar	35.1	35.3	19.3	17.5	23.3	18.3	A	0.33
Hydrobia sp	Jun+Jul	25.1	10.8	3.6	4.1	30.4	10.3	A	10.47
	Nov+Mar	14.9	12.9	23.2	11.3	16.0	4.7	A	0.69
Pygospio elegans	Jun+Jul	229.9	150.4	78.0	43.2	742.2	466.5	H	3.79
	Nov+Mar	272.3	253.6	328.6	312.9	347.7	311.5	H	0.05
Bathyporeia sp.	Jun+Jul	0.0	0.0	17.1	22.2	0.0	0.0	H	2.88
	Nov+Mar	5.8	7.8	8.4	7.9	3.9	11.4	H	0.54

Abb.25 Die Abundanz (N/100cm²) ausgewählter Arten am Wohnbau von Arenicola marina im Jahresgang.

A: Polychaeta 0.25mm-Fraktion, D: Pygospio elegans
 B: Macoma balthica, E: Streptosyllis websteri,
 C: Mysella bidentata, F: Phoxocephalus holboelli
 Karo: Freßtrichter; Dreieck: Kothaufen; Punkt: Kontrolle.



Durch Tab.31 wird die spezifische Wirkung von Arenicola marina auf verschiedene Gruppen der Makrofauna noch einmal verdeutlicht. Die Abundanz von Muscheln (Macoma balthica, Mysella bidentata) ist in den Trichter-Proben meist am höchsten, und die Abundanz von Polychaeten (Pygospio elegans, Streptosyllis websteri) wird von den Kothaufen stark, von den Freßtrichtern weniger stark negativ beeinflusst. Dies gilt auch für den Gastropoden Hydrobia sp.

Der Sonderfall des Amphipoden Bathyporeia sp. wurde schon weiter oben angesprochen. Tab.31 zeigt, das Individuen dieser Art im "Sommer" ausschließlich in den Proben von Kothaufen gefunden wurden.

- Zusammenfassung der Ergebnisse

Die wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchung zur Wirkung von Arenicola marina auf die Abundanz anderer Arten des Makrozoobenthos lassen sich in wenigen Punkten zusammenfassen:

- Freßtrichter und Kothaufen von Arenicola marina können die Abundanz von Arten des Makrozoobenthos beeinflussen.
- Ein Kothaufen führt generell zu einer Reduktion der Abundanz, die einzige Ausnahme ist der Amphipode Bathyporeia sp. in Westerhever. Die Reduktion der Abundanz ist auf der Station Westerhever am stärksten und auf der Station Tirpitz-Mole am schwächsten.
- Die Wirkung der Freßtrichter hängt einerseits von der betroffenen Art, andererseits von der untersuchten Station ab.
- Auf den sublitoralen Stationen (Gabelsflach und Boknis Eck) ist die Abundanz von Muscheln und von erranten Polychaeten (Harmothoe, Pholoe) im Bereich der Freßtrichter erhöht, für die eulitoralen Stationen (Westerhever und Tirpitz-Mole) trifft dies nicht zu.
- Die Abundanz röhrenbauender Arten wird - mit Ausnahme der Station Tirpitz-Mole - fast immer negativ beeinflusst.
- Die Wirkung von A. marina ist bei vielen Arten im Sommer deutlich stärker als im Winter.

4.5.3. Diskussion

4.5.3.1. Sedimentumsatz und Standortwechsel von Arenicola marina

- Sedimentumsatz

Ich will hier auf eine ausführliche Diskussion der Kotproduktion und des Sedimentumsatzes von Arenicola marina verzichten, da diese von anderen Autoren, vor allem von Cadee (1976) schon geleistet wurde.

In meinen Laborversuchen setzte ein Individuum von Arenicola marina von etwa 60 bis 70 mm Länge im Mittel je nach Temperatur zwischen 7 und 15 gTG/Tag an Sediment um. Ein Tier dieser Länge hat nach eigenen Messungen ein Feuchtgewicht (FG) von etwa 1,5 g. Cadee (1976) fand in Laborversuchen bei 15,5°C für Tiere zwischen 1 und 2 gFG doppelt so hohe Sedimentumsatzraten (um 30 gTG/Tag) wie ich. Eine Erklärung hierfür kann sein, daß der Sedimentumsatz von Arenicola marina mit dem Nahrungsgehalt des Sediments steigt (Wilde & Berghuis 1979). Cadee (1976) gibt für das Sediment seiner Stationen einen organischen Anteil von 0,5 bis 3% an, das von mir verwendete Sediment vom Gabelsflach hatte einen organischen Anteil von 0,5%.

Aus den wenigen von mir durchgeführten Experimenten zur Kotproduktion von Arenicola marina können keine eindeutigen Schlüsse auf den Sedimentumsatz sublitoraler Populationen in der Kieler Bucht gezogen werden. Es ist aber anzunehmen, daß im Vergleich zu den meisten Standorten im Wattenmeer die Kotproduktion von Individuen vergleichbarer Größe auf dem Gabelsflach geringer ist. Ein Vergleich der Kotproduktion der Population, d.i. Sedimentumsatz pro Fläche, ist auch bei Kenntnis der Abundanzen schwierig, da die individuelle Kotproduktion mit der Tierlänge steigt (Cadee 1976), die Längen-Häufigkeits-Verteilungen der Population vom Gabelsflach wie auch die der im Wattenmeer untersuchten Populationen unbekannt ist. Eine der von Cadee (1976) untersuchten Populationen liegt mit 42,5 Ind/m² im gleichen Abundanzbereich wie die Gabelsflach-Population mit 30 Ind/m². Wenn wir eine identische Längenstruktur annehmen, sollte gemäß Wilde &

Berghuis (1979) die Population mit dem höheren Nahrungsangebot - also die im Wattenmeer - auch den höheren Sedimentumsatz zeigen. Die Längenstruktur der beiden Populationen wird aber nicht identisch sein, denn der geringere Salzgehalt am Standort Gabelsflach (etwa 18‰) führt vermutlich auch bei Arenicola marina zu einer deutlichen Größenreduktion. Dadurch sollte sich die Differenz im Sedimentumsatz zu Gunsten der Wattenmeer-Population weiter vergrößern. Allerdings ist bei der Betrachtung des Sedimentumsatzes pro Fläche zu bedenken, daß Arenicola marina im Wattenmeer im Winter in das Sublitoral abwandert, so daß nicht nur aufgrund sinkender Temperaturen, sondern auch aufgrund geringerer Abundanzen (siehe z.B. Beukema & deVlas 1979) der Sedimentumsatz in den Wintermonaten sehr niedrig ist. Auf dem Gabelsflach sind einerseits die Temperaturen im Winter nicht so niedrig wie im Wattenmeer, andererseits konnte ich dort keine Hinweise auf eine Winterwanderung von Arenicola marina finden. Die Beobachtung von Kothaufen von Arenicola marina im Januar und Februar 1988 auf dem Gabelsflach ist ein Indiz für die Richtigkeit dieser Überlegung. Zusammenfassend nehme ich an, daß der jährliche Sedimentumsatz pro Fläche auf dem Gabelsflach geringer ist als auf Stationen mit vergleichbarer Abundanz von Arenicola marina im Wattenmeer, der jahreszeitliche Zyklus ist aber vermutlich nicht so stark ausgeprägt. In Zentimeter pro Jahr umgerechnet, wird der Sedimentumsatz von Arenicola marina auf dem Gabelsflach zwischen 5 und 10 cm/Jahr liegen (siehe Tab.II in Cadée 1976).

- Standortwechsel

Mit dem Terminus "Standortwechsel" will ich im folgenden die Verlegung der Freßtrichter, der Kothaufen oder des gesamten Wohnbaus bezeichnen. Ein Standortwechsel grenzt sich ab von weiträumigen Bewegungen, wie z.B. der Winterwanderung adulter Tiere in das Sublitoral (Beukema & deVlas 1979, Newell 1948, Werner 1956) oder der Wanderung der Altersklasse Ak0 über verschiedene Standorte (Reise 1985) im Wattenmeer.

Alle von mir untersuchten Individuen zeigten im Labor häufige Standortwechsel. Unabhängig von der Länge der Tiere (10 bis

100 mm) konnte ich etwa einen Positionswechsel alle zwei Tage beobachten. In 75% der beobachteten Fälle wurde die Position des Kothaufens verändert. Meine Fotos und Video-Aufzeichnungen vom Gabelsflach zeigen, daß auch dort die Kothaufen häufig verlegt werden, allerdings ist unbekannt, mit welcher Frequenz dies geschieht.

Angaben zu Standortwechseln von Arenicola marina habe ich bei Rijken (1979), Schwarz (1932), Thamdrup (1935) und Wells (1944) gefunden. Wells (1944) beobachtete 4 Individuen (10-14 cm Länge) über 30 Tage im Aquarium und fand, daß die Position des Freßtrichters häufig, die des Kothaufens aber nur sehr selten wechselte. Im Mittel beobachtete er einen Wechsel alle 20 Tage. Rijken (1979) beobachtete im Wattenmeer Freßtrichter und Kothaufen von A. marina auf einer Fläche von 0.25 m² über 45 Tage. In dieser Zeit wechselte die Position aller Freßtrichter, die Mehrzahl der Kothaufen wurde nicht verlegt. Alle Autoren stimmen darin überein, daß die Position der Freßtrichter variabel, die der Kothaufen jedoch relativ konstant ist.

Hier besteht also eine deutliche Diskrepanz zwischen meinen Beobachtungen und den Angaben anderer Autoren, die im folgenden diskutiert werden soll.

Meine und die Arbeiten der oben genannten Autoren unterscheiden sich vor allem in einem Punkt: Die von mir verwendeten Tiere und das Sediment stammen aus dem Sublitoral, während in den anderen Labor- und Feldexperimenten Tiere und Sediment aus Wattgebieten benutzt wurden. Allerdings verwendete Wells (1944) bei seinen Beobachtungen Aquarien mit ständiger Wasserbedeckung, so daß das Fehlen des Tiden-Zyklus wohl nicht als alleiniger Auslöser von Standortwechseln betrachtet werden kann. Gegen diese Hypothese spricht auch meine Beobachtung, daß an der sublitoralen Station Boknis Eck Standortwechsel wahrscheinlich weniger häufig sind als auf dem Gabelsflach.

Ich nehme an, daß häufige Wechseln der Position von Arenicola marina auf dem Gabelsflach eine Reaktion auf das vergleichsweise geringe Nahrungsangebot ist. Wie oben schon gesagt, beträgt der organische Gehalt des Sediments auf dem Gabelsflach etwa 0,5%,

was etwa 30 bis 50% des organischen Gehalts des Oberflächen-Sediments von Sandwatten entspricht (Cadee 1976, Linke 1939), oder auch dem Sediment an der Station Boknis Eck entspricht. Dem höheren organischen Gehalt entspricht eine höhere Biomasse von Mikrofauna und -flora, die vermutlich die Nahrungsgrundlage von Arenicola marina sind (Hylleberg 1975, Jacobsen 1967, Rijken 1979 und andere). Mit dem organischen Gehalt ist auch die "Festigkeit" des Sediments und die Ausbildung des Freßtrichters korreliert. Das Sediment des Gabelsflach ist im Vergleich zu Wattgebieten wie z.B. der Station Westerhever relativ locker, wodurch Freßtrichter des Typs b in Abb.W1 entstehen. Bei diesem Freßtrichter-Typ nimmt Arenicola marina offensichtlich sehr viel weniger Sediment der nahrungsreichen Oberflächenschicht auf als bei Freßtrichtern des Typs a, wie sie in Westerhever ausgebildet sind. Da zudem die Biomasse der Nahrungsorganismen im Sediment geringer als an anderen Standorten ist, besteht die Möglichkeit, daß der Wegfraß durch Arenicola marina an einer bestimmten Stelle größer ist als die Produktion der Nahrungsorganismen. Das Verlegen der Wohnröhre von Arenicola marina auf dem Gabelsflach könnte dann als eine Art "Weidegänger"-Strategie interpretiert werden, bei der für die Populationen der Nahrungsorganismen an einer bestimmten Stelle Phasen der intensiven Ausbeutung mit Phasen der Regeneration abwechseln.

4.5.3.2. Interaktionen von Arenicola marina mit anderen Arten

4.5.3.2.1. Direkte und indirekte Effekte

Wie schon im Abschnitt über Pygospio elegans ausgeführt, müssen auch hier zwei Interaktions-Mechanismen, nämlich direkte und indirekte Wechselwirkungen zwischen Arenicola marina und anderen Organismen unterschieden werden.

Über direkte Wechselwirkungen liegen bisher nur wenige Arbeiten vor, zu nennen wären hier unter anderem die Arbeiten von Bergman et al. (1988) und deVlas (1979), die sich mit der Bedeutung von Arenicola marina als Nahrung für Plattfische beschäftigen und

von Wilson (1981), der nachweisen konnte, daß Spioniden Larven von Abarenicola pacifica fressen.

Indirekte Interaktionen zwischen Arenicola marina und anderen Arten werden vermutlich zum größten Teil über Veränderungen des Sediments wirken. Da adulte Arenicola marina und die von ihnen bewirkten Veränderungen des Sediments an den Standorten, wo diese Art auftritt, im Vergleich zu fast allen anderen Arten extrem groß sind, ist anzunehmen, daß indirekte Interaktionen über das Sediment in diesem Fall relativ einseitig sind.

Die Wirkung von Arenicola marina auf das Sediment hat eine physikalische und eine chemische Komponente. Die Konstruktion des Wohnbaus und die Freßtätigkeit verändern die Topografie im Sediment und an der Sedimentoberfläche. Zudem findet ein Sedimenttransport statt, der weniger vertikal von unten nach oben, sondern mehr horizontal von der Oberfläche im Freßtrichterbereich zur Oberfläche in Kothaufenbereich führt. Aufgrund der Partikelselektion von Arenicola marina führt dieser Transport im Sediment zu einer Stratifizierung ("Schill-Horizonte", siehe z.B. Wells 1944, Straaten 1952). Die chemische Komponente wirkt vor allem im Wohnbau von Arenicola marina, dessen Wandung aufgrund der Irrigation des Baus als eine Erweiterung der Wasser-Sediment-Grenzschicht betrachtet werden kann. Im Vergleich zum umgebenden Sediment liegen völlig andere chemische Verhältnisse vor.

In der Wandung der Wohnröhre laufen qualitativ und quantitativ ähnliche mikrobiologische Prozesse ab wie an der Sedimentoberfläche (Reichardt 1988). Hylleberg (1975) nimmt an, daß Arenicoliden in der Freßtasche am Kopfende ihrer Wohnröhre einen regelrechten "Mikroben-Garten" betreiben. Auch die im Sediment lebende Meiofauna wird durch die Wohnröhren beeinflusst. Die experimentelle Entfernung von Arenicola marina aus einem Sandwatt führte zu einer deutlichen Reduktion (bis 90%) der Abundanz der im Sediment lebenden Meiofauna (Reise 1981, Reise 1983), einzelne Abschnitte der Röhre bilden zudem Mikrohabitate für bestimmte Arten der Meiofauna (Reise 1987).

Im Hinblick auf mikrobielle Aktivität und Meiofauna sind die Unterschiede zwischen Freßtrichter bzw. Kothaufen und dem Ober-

flächensediment (0 - 1cm Tiefe) nicht so extrem wie zwischen Wohnröhre und umgebenden Sediment. Allerdings haben verschiedene Autoren auch hier Effekte feststellen können. Jacobsen (1967) konnte zeigen, daß der Stickstoff-Gehalt (NH₂-N) des Oberflächensediments - der als Maß für mikrobielle Biomasse betrachtet werden kann - im Bereich des Freßtrichters höher und im Bereich des Kothaufens niedriger ist als an nicht beeinflussten Stellen. Reichardt (1988) fand in den Kothaufen eine höhere Protease-Aktivität als in unbeeinflusstem Oberflächensediment. Reise (1987) konnte zeigen, daß von 15 an der Sedimentoberfläche lebenden Plathelminthen-Arten 9 Arten Freßtrichter oder Kothaufen meiden, während eine Art nur dort auftritt, die Gesamtabundanz der Oberflächen-Meiofauna wird hingegen nicht beeinflusst (Reise 1983). Jensen (1980) fand an einer sublitoralen Station im Öresund, daß sowohl Freßtrichter als auch Kothaufen die Abundanz des Nematoden Chromadora lorenzeni negativ beeinflussen.

Meine Untersuchung hat die Wirkung des Wohnbaus von Arenicola marina, insbesondere des Freßtrichters und des Kothaufens auf die Abundanz des Makrozoobenthos zum Inhalt. Hierzu liegen nur wenige Angaben aus der Literatur vor: Wilson (1981) konnte zeigen, daß die Bioturbationsaktivität von Abarenicola pacifica die Abundanz des Spioniden Pygospio elegans und die der Cumacee Cumella vulgaris signifikant reduziert. Brenchley (1981) untersuchte die gemeinsamen Effekte von A. pacifica und des anomuren Krebses Upogebia pugettensis und fand eine deutliche Reduktion der Abundanz verschiedener röhrenbauender Arten.

Keine der genannten Arbeiten beinhaltet jedoch eine getrennte Untersuchung der Effekte von Freßtrichtern und Kothaufen auf Arten des Makrozoobenthos, wie ich sie durchgeführt habe.

4.5.3.2.2. Die Wirkung von Freßtrichtern und Kothaufen

Wie meine Ergebnisse zeigen, gibt es prinzipielle Unterschiede in der Wirkung von Freßtrichtern (T) und Kothaufen (H) von Arenicola marina auf die Abundanz anderer Arten. Die Freßtrichter können

positiv oder negativ wirken (6 Fälle $T > K$ und 10 Fälle $T < K$, siehe Tab.29), während nachweisbare Effekte der Kothaufen mit einer Ausnahme immer negativ sind (20 Fälle $H < K$).

Die Stärke dieser Effekte hängt von der taxonomischen Gruppe, der Station und der Jahreszeit ab.

- Die Wirkung der Freßtrichter von Arenicola marina

Die Abundanz bestimmter Arten im Bereich der Freßtrichter wird einerseits durch Struktur und Funktion der Freßtrichter, andererseits durch das Verhalten der betroffenen Arten bestimmt. Beide Faktoren werden wiederum durch die hydrodynamischen Bedingungen beeinflusst.

Von der Struktur her gesehen, ist ein Freßtrichter ein - je nach Sedimenttyp (siehe Abb.22) - mehr oder weniger tiefes Loch im Boden. Partikel, die aus der Wassersäule sedimentieren, werden unter dem Einfluß auch schwacher lateraler Wasserbewegungen immer in Richtung des tiefsten Punkts transportiert. Das gilt natürlich auch für Partikel, die durch stärkere hydrodynamische Einwirkung resuspendiert wurden. Ein Freßtrichter wirkt also schon aufgrund seiner Struktur als Sedimentfalle (zum Vergleich siehe Savidge & Taghon 1988, Aller & Aller 1986). Die Struktur eines Freßtrichters ist aber nicht statisch. Im Zentrum eines Freßtrichters findet ein ständiger Sedimenttransport von oben nach unten statt. Je nach Sedimenttyp führt dies zu einem mehr oder weniger starken Lateraltransport im Oberflächenbereich vom Rand des Trichters zum Zentrum hin, wo das Oberflächensediment dann in die Tiefe verschwindet. Vergleicht man z.B. in Abb.22 die Wohnbau-Typen a (stabiles Sediment, kleiner Trichter und langer Kanal nach unten zur Freßtasche) und b (lockeres Sediment, stürzt von den Seiten her nach), so wird klar, daß bei vergleichbarer Sedimentumsatzrate pro Tier ein Individuum mit einem Wohnbau vom Typ a wesentlich mehr Oberflächensediment umsetzt als ein Individuum mit einem Wohnbau vom Typ b.

Benthische Organismen, die in der obersten Sedimentschicht leben (etwa 0 - 1cm) und nur eine geringe Mobilität besitzen, können durch die Wirkung der Trichter als Sedimentfalle und durch den

lateralen Sedimenttransport in den Freßtrichtern dort angereichert werden. Andererseits sollte der Vertikaltransport von Sediment von oben nach unten im Zentrum des Trichters die Abundanz eben dieser wenig mobilen Organismen reduzieren. Das Verhältnis dieser beiden Prozesse zueinander bestimmt, ob die Abundanz der betroffenen Arten im Bereich der Freßtrichter erhöht oder erniedrigt ist.

Arten mit größerer Mobilität, z.B. errante Polychaeten, können die Freßtrichter aktiv aufsuchen und verlassen. Für die Abundanz dieser Arten ist entscheidend, ob ein Freßtrichter im Vergleich zum umgebenden Sediment eine - z.B. auf dem Nahrungsangebot beruhende - höhere oder niedrigere Attraktivität hat.

Im folgenden will ich untersuchen, inwieweit sich meine Ergebnisse mit den hier besprochenen Mechanismen erklären lassen. Die positive Wirkung der Freßtrichter wird insbesondere bei der Gruppe Mollusca deutlich. Im Vergleich zu den Kontrollproben ist die Abundanz dieser Gruppe im Jahresmittel auf den Stationen Gabelsflach (GF) und Boknis Eck (BE) in den Trichter-Proben deutlich höher als in den Kontrollen (1,3:1 und 3,0:1), auf den Stationen Westerhever (WH) und Tirpitz-Mole (TI) ist das Verhältnis ausgeglichen oder umgekehrt (1:1 und 0,9:1). Auch bei der 0,25mm-Fraktion der Mollusken zeigt sich ein ähnliches Bild, an den Stationen GF und BE ist die Abundanz in den Trichter-Proben höher als in den Kontrollen (1,2:1 und 1,9:1), an den beiden anderen Stationen ist es umgekehrt (0,5:1 und 0,4:1). Auf dem Art-Niveau ist dieser positive Effekt der Freßtrichter noch deutlicher. Auf der Station GF werden die Muscheln Macoma balthica (1,1:1) und Mysella bidentata (1,8:1), bei Boknis Eck die Muscheln Corbula gibba (5,7:1), Macoma balthica (1,5:1), Mysella bidentata (4,0:1) und Syndosmya alba (3,4:1) in dieser Weise beeinflusst. Auf den beiden anderen Stationen ist für keine Muschel-Art ein deutlicher Unterschied zwischen Freßtrichter und Kontrolle zu sehen.

Die geringe Größe der betroffenen Tiere spricht dafür, daß auf den Stationen GF und besonders BE eine passive Anreicherung von

Muscheln in den Freßtrichtern stattfindet. Bei denen in den Freßtrichtern in erhöhten Anzahlen gefundenen Muscheln - von der 0,25mm-Fraktion ganz abgesehen - handelt es sich in der Mehrzahl um relativ kleine Individuen. Mysella bidentata ist generell nur wenige Millimeter lang, und die bei Boknis Eck gefundenen Corbula gibba und Syndosmya alba waren durchweg ebenfalls kleiner als 3 mm. Muscheln dieses Größenbereichs können zum einen relativ leicht erodiert und resuspendiert werden (siehe Besiedelungsexperiment EXF1-B in Abschnitt 4.3.), zum anderen haben sie, wenn sie erst einmal mit dem lateralen Sedimenttransport in den Freßtrichter gelangt sind, wenig Möglichkeiten, daraus zu entkommen.

In den Trichter-Proben von Boknis Eck findet sich auch eine deutlich erhöhte Abundanz der sedentären Polychaeten Pectinaria koreni und Pherusa plumosa, was ebenfalls auf eine passive Anreicherung wenig mobiler Tiere hinweist.

Es stellt sich nun allerdings die Frage, warum auf den Stationen WH und TI dieser Anreicherungseffekt nicht zu beobachten ist, bzw. im Hinblick auf die 0,25mm-Fraktion sogar das Gegenteil. Das bedeutet, daß an diesen Stationen die Anreicherungsrate geringer ist als die Verlustrate. Dafür bieten sich zwei Erklärungen an, entweder ist die Anreicherungsrate an diesen Stationen geringer als an den Stationen GF und BE, oder die Mortalität der angereicherten Tiere ist höher.

An der Station TI sind die Verhältnisse relativ eindeutig: Aufgrund des ständigen Wellenschlags werden die Freßtrichter ständig wieder zusedimentiert, wodurch eine Anreicherung von kleinen und wenig mobilen Tieren nach dem Prinzip der Sedimentfalle nicht oder nur in geringem Umfang möglich ist. Im Watt von Westerhever sind die Verhältnisse etwas komplizierter: Dort werden Freßtrichter ausgebildet, die relativ flach sind und in deren Mitte der Anfang der Wohnröhre dicht unter der Oberfläche liegt (siehe Abb.22). Mit dem auf- und ablaufenden Tidenströmen wird der Trichter wahrscheinlich immer etwas zusedimentieren, aber es findet sicherlich auch eine Anreicherung von kleinen Muscheln in diesem Bereich statt. Im Gegensatz zu den Stationen

GF und BE aber führt die Konstruktion des Freßtrichters in Westerhever dazu, daß vorwiegend Sediment aus den obersten Zentimetern umgesetzt wird (siehe oben). Für die Organismen, die im Bereich der Freßtrichter passiv angereichert wurden, bedeutet dies eine im Vergleich zu dem Freßtrichter-Typ auf dem Gabelsfeld und bei Boknis Eck höhere Verlustrate.

Der Sedimenttyp - stabil oder locker - und damit verbunden die hydrodynamischen Bedingungen bestimmen also, welchen Effekt die Freßtrichter von Arenicola marina auf kleine, wenig mobile und nahe der Sedimentoberfläche lebende benthische Organismen haben.

An den Stationen GF und BE zeigen auch viele errante Polychaeten (Harmothoe spp., Nephtys spp., Pholoe minuta, Streptosyllis websteri) sowie der Gastropode Onoba striata in den Trichter-Proben eine im Vergleich zu den Kontrollen erhöhte Abundanz. Im Gegensatz zu oben genannten Arten handelt es sich hier m.E. nicht um einen passiven, sondern um einen aktiven Vorgang. Diese Arten ernähren sich von lebenden oder toten Tieren (siehe z.B. Hartmann-Schröder 1971) und sind sehr mobil. Die hohe Abundanz von kleinen Muscheln in den Freßtrichtern könnte für diese Arten eine besonders ergiebige Nahrungsquelle sein.

Signifikant negative Effekte der Freßtrichter fand ich - mit wenigen Ausnahmen - nur bei Arten, die mobil oder hemisessil sind. Diese sind der Gastropode Retusa obtusa (WH), die Polychaeten Aricidea jeffreysii (GF, BE), Chaetozone setosa (GF), Eteone longa (GF) und Pygospio elegans (GF, WH) und der Amphipode Corophium sp. (WH). Es ist anzunehmen, daß adulte Individuen der meisten dieser Arten die Freßtrichter aktiv meiden oder bei der Entstehung eines neuen Trichters emigrieren. Bei den weniger mobilen Arten wie Pygospio elegans kann die geringere Abundanz im Bereich der Freßtrichter auch durch erhöhte Sterblichkeit verursacht werden, wie schon von Linke (1939) vermutet wurde. Gegen eine große Bedeutung dieses Faktors spricht allerdings, daß in meinen Proben der Anteil junger Pygospio elegans in den Trichter-Proben nicht höher war als in den Kontrollen. Wilson (1981) führt die geringere Abundanz von Pygospio elegans im Bereich des

Wohnbaus von Arenicola marina auf beide Faktoren, Emigration und Mortalität zurück.

Die oben angesprochenen Ausnahmen sind der Polychaet Terebellides stroemi bei Boknis Eck und die 0,25mm-Fraktion der Mollusken an der Tirpitz-Mole. Terebellides stroemi fand ich bei Boknis Eck nur an einem Termin (31.05.88) und nur in den Kontrollproben. Die Tiere waren nur wenige Millimeter lang, was darauf hinweist, daß die Rekrutierung erst kurz zuvor stattgefunden hat. Die Larven von Terebellides stroemi scheinen beim Siedeln die Freßtrichter und Kothaufen von Arenicola marina aktiv gemieden zu haben. Eine im Vergleich zu den Kontrollen niedrige Abundanz kleiner Mollusken in den Trichter-Proben findet sich nicht nur an der Tirpitz-Mole, sondern auch in Westerhever, wenngleich der Unterschied hier nicht signifikant ist.

Einen ausgeprägten negativen Effekt der Freßtrichter ohne gleichzeitigen negativen Effekt der Kothaufen konnte ich nur in einem Fall feststellen (siehe nächsten Absatz).

- Die Wirkung der Kothaufen von Arenicola marina

Die Kothaufen von Arenicola marina können als eine strukturelle und dynamische Veränderung der Oberflächenschicht des Sediments betrachtet werden. Die Stärke dieser Veränderung hängt, wie schon weiter oben angesprochen, vermutlich besonders von den gegebenen hydrodynamischen Bedingungen ab. Ein Kothaufen ist zuerst einmal eine topographische Veränderung der Sedimentoberfläche, aus dem Blickwinkel epibenthischer Arten stellt er einen Berg in einer ansonsten mehr oder weniger flachen Ebene dar. Ein Kothaufen von Arenicola marina muß aber auch als dynamisches System verstanden werden, durch welches hindurch Sediment mit einer bestimmten "Umsatzrate" transportiert wird. Auf der einen Seite wird von Arenicola marina Sediment in das System "Kothaufen" importiert, auf der anderen Seite wird durch Erosion Sediment aus dem System exportiert. Ist der Sediment-Import größer als der Export, wird im folgenden von Netto-Import, im umgekehrten Fall von Netto-Export gesprochen. Während der Sediment-Import von der individuellen physiologischen Konstitution von Arenicola abhängt, wird

der Sediment-Export von den hydrographischen Bedingungen gesteuert. Im folgenden muß auf den Unterschied zwischen den Begriffen "Kothaufen" und "Kothaufen-System" geachtet werden. Ein Kothaufen ist die sichtbare Anhäufung von Sediment, das von Arenicola marina ausgeschieden wurde, während ein Kothaufen-System durch die Sediment-Umsatzrate (Import durch Arenicola marina, Export durch Erosion) an einer bestimmten Position definiert ist.

Sowohl der topographische als auch der dynamische Aspekt können für das Makrozoobenthos von Bedeutung sein. Die Ablagerung der Kotstränge von Arenicola marina an der Sedimentoberfläche kann - vom Standpunkt der dort lebenden Tiere aus - als Sedimentation betrachtet werden. Ein Kothaufen-System ist daher auch ein Ort extrem erhöhter Sedimentation, und zwar nicht Sedimentation von feinem organischen Material, sondern von Sand in erheblichen Mengen. Dies wird insbesondere für Organismen, die sessil oder hemisessil an oder dicht unter der Sedimentoberfläche leben und von dort oder aus der Wassersäule ihre Nahrung beziehen, von Bedeutung sein. Brenchley (1981) konnte in Laborexperimenten zeigen, daß vor allem röhrenbauende Arten, die an der Sedimentoberfläche fressen, durch Sedimentation stark beeinträchtigt werden, während tiefer im Sediment lebende und auch dort fressende Arten nicht beeinflußt werden. Die Beobachtungen von Turk & Risk (1981) weisen in die gleiche Richtung. Die im Gegensatz zum umgebenden Sediment leichte Erodierbarkeit von Kothaufen kann ebenfalls ein Problem besonders für sessile und hemisessile Arten sein.

Das dynamische Kothaufen-System hat neben der Sediment-Umsatzrate noch eine zweite zeitliche Komponente, nämlich das absolute Alter. Es ist zu vermuten, daß die Veränderungen in der benthischen Makrofauna umso deutlicher sind, je länger ein Individuum von Arenicola marina seine Kotstränge an derselben Position ablegt.

Im folgenden will ich diskutieren, inwieweit sich die vom mir gefundenen Effekte der Kothaufen von Arenicola marina auf andere

Arten in Bezug zu den beschriebenen strukturellen und dynamischen Aspekten setzen lassen.

Im Gegensatz zu den Freßtrichtern konnte ich für die Kothaufen von Arenicola marina nur in einem Fall einen positiven Effekt auf eine Art des Makrozoobenthos nachweisen. Der Amphipode Bathyporeia sp. trat auf der Station Westerhever im Sommer ausschließlich in den Proben von Kothaufen auf (Tab.31). Eine Erklärung hierfür mag das Verhalten dieses Amphipoden bei Ebbe sein. Nach eigenen Beobachtungen und nach der Mitteilung von F. Buhs (Zool. Inst, Univ. Kiel) ist Bathyporeia im Westerhever Watt auch bei Niedrigwasser aktiv und kriecht an der Sedimentoberfläche herum. Bei Beschattung flüchtet das Tier. Ich nehme an, daß Bathyporeia während der Probennahme gezielt zu den Kothaufen von Arenicola marina flüchtet und sich dort eingräbt. In diesem Fall würde die Kothaufen aufgrund ihrer topographischen Bedeutung die Verteilung von Bathyporeia sp. beeinflussen.

Die negative Wirkung der Kothaufen ist sowohl auf der Ebene höherer Taxa und der Gesamtabundanz (siehe Tab.25) als auch auf der Ebene einzelner Arten (siehe Tab.27) sichtbar. In 84 der 98 untersuchten Datensätze einzelner Arten und der 0,25mm-Fractionen (siehe Tab.A16 bis Tab.A19) war die mittlere Abundanz in den Haufen-Proben niedriger als in den Kontrollen, allerdings war dieser Unterschied nur in 20 Fällen auf dem 10%-Niveau signifikant. Die deutlichste negative Wirkung haben die Kothaufen von Arenicola marina auf sedentäre röhrenbauende Polychaeten, auf die 0,25mm-Fractionen von Mollusken und Polychaeten sowie auf einzelne Arten anderer Gruppen. Tab.32 zeigt die relative Stärke dieser Effekte an den vier Stationen.

Extrem stark ist die negative Wirkung der Kothaufen an der Station Westerhever. Wie Tab.32 zeigt, werden die Abundanz der 0,25mm-Fraktion der Mollusca, die Abundanzen der röhrenbauenden Arten und die Abundanz von Retusa obtusa und Anaitides maculata um über 90% reduziert, die Abundanz der 0,25mm-Fraktion der Polychaeta ist um 70%, die von Hydrobia sp. um 44% vermindert.

Die mobilen epibenthischen Arten Hydrobia sp., Retusa obtusa und Anaitides maculata bewegen sich auch bei Ebbe über die Sediment-

Tab.32 Die relative Stärke des negativen Effekts der Kothaufen von Arenicola marina auf Mollusca (250µm), Polychaeta (250µm), röhrenbauende Arten und die jeweils drei am stärksten betroffenen anderen Arten. Verringerung der Abundanz in Prozent der Kontroll-Abundanz. GF: Gabelsflach, BE: Boknis Eck, WH: Westerhever, TI: Tirpitz-Mole. *) : Nicht signifikant auf dem 10%-Niveau.

Taxon	GF	BE	WH	TI
Mollusca (250µm)	-23* ⁾	-64	-95	-84
Polychaeta (250µm)	-40	-76	-70	-63* ⁾
Röhrenbauer	-57	-66	-93	-18* ⁾
Syndosmya alba	/	-67	/	/
Hydrobia sp.	/	/	-44	/
Retusa obtusa	/	/	-94	/
Anaitides maculata	/	/	-90	/
Chaetozone setosa	-58	/	/	/
Pholoe minuta	/	-66	/	/
Streptosyllis webst.	-39	/	/	/
Caprella sp.	-67	/	/	/
Diastylis rathkei	/	-65	/	/

oberfläche. Die Kothaufen werden wahrscheinlich deshalb gemieden, weil sie im Vergleich zum umliegenden Sediment, auf dem sich meist ein dünner Wasserfilm befindet, völlig trockenfallen. Wie bei Bathyporeia sp. steht auch hier der topographische Faktor im Vordergrund, allerdings mit gegensätzlicher Wirkung.

Die Abundanz der sessilen und hemisessilen Arten kann im Bereich der Kothaufen deswegen niedriger sein, weil die pelagischen Larven in diesen Bereichen der Sedimentoberfläche - eventuell aufgrund fehlender chemischer Stimuli des Mikro- oder Makroben- thos (siehe z.B. Scheltema 1974, Butman 1987) - weniger häufig siedeln. Dazu können erhöhte Mortalität und Emigration der adulten Tiere aufgrund der Sedimentumlagerung kommen. Das betrifft besonders die röhrenbauenden Polychaeten, vor allem die dominante Art Pygospio elegans. Die Bedeutung von Arenicola marina für Röhrenbauer wird im nächsten Abschnitt ausführlich diskutiert werden. Für die deutlich verringerte Abundanz der 0,25mm-Fractionen von Mollusken und Polychaeten (sofern es sich nicht um röhrenbauende Arten handelt) bietet sich allerdings eine

einfachere Erklärung an. Diese Tiere, insbesondere die Mollusken, können sich nur wenig gegen Erosion schützen. Im Watt werden aber die Kothaufen von Arenicola marina bei jeder Tide abgetragen, was auch zu einer Verteilung der dort lebenden kleinen Tiere über das umliegende Sediment führen kann.

An den Stationen Gabelsflach und Boknis Eck ist die Wirkung der Kothaufen auf die Abundanz anderer Arten in etwa vergleichbar, aber nicht so stark wie in Westerhever, während an der Station Tirpitz-Mole nur sehr schwache Effekte nachweisbar sind. Diese Unterschiede zwischen den verschiedenen Stationen lassen sich anhand des oben beschriebenen Modells eines dynamischen Kothaufen-Systems erklären, dabei soll im folgenden nur die Sommer-Situation betrachtet werden.

An allen Stationen werden die Kothaufen nicht beliebig groß, was bedeutet, daß langfristig (über mehrere Tage/Wochen) gesehen der Sediment-Import und der Sediment-Export in einem Kothaufen-System im Gleichgewicht sind. Auf ein großes Individuum von Arenicola marina übertragen bedeutet das etwa 48 gTG/Tag Import durch Kotproduktion und die gleiche Menge Export durch Erosion an allen Stationen.

Betrachten wir aber anstatt der langfristigen mittleren Sediment-Import- und Sediment-Exportraten (48 gTG/Tag) die Umsatzraten über kürzere Zeiträume, z.B. pro Stunde: Die Sediment-Importrate ist an allen vier Stationen und zu jeder Stunde gleich (48 gTG/Tag = 2 gTG/h), wenn wir annehmen, daß Arenicola marina an allen Stationen im Tagesverlauf eine konstante Kotproduktion zeigt, was natürlich nicht ganz richtig ist (siehe Abschnitt 4.5.2.). Die Sediment-Exportrate zeigt jedoch gravierende Unterschiede, da die hydrodynamischen Bedingungen an den vier Stationen unterschiedlich sind. Neben den hydrodynamischen Bedingungen kommt als weiterer Faktor hinzu, daß Arenicola marina auf den sublitoralen Stationen, zumindest auf dem Gabelsflach, recht häufig seinen Standort wechselt.

Ich setze nun voraus, daß an allen Stationen die hydrodynamischen Bedingungen über längere Zeiträume (mehrere Tage) konstant sind, was natürlich nicht völlig richtig ist.

An der Station Westerhever liegt während der Niedrigwasser- und auch während der Hochwasserperiode (je etwa 6 Stunden) ein Netto-Sediment-Import von ca. $6 \times 2 = 12$ gTG in das Kothaufen-System vor, da zumindest bei Niedrigwasser kein Sediment-Export stattfindet. Bei Hochwasser wird allerdings ab einer bestimmten Windstärke Export durch Erosion auftreten. Der Sediment-Export aus dem Kothaufen-System tritt ein, wenn der Kothaufen vom auf- bzw. ablaufenden Wasser erodiert wird. Nimmt man an, daß dieser Vorgang etwa eine Stunde dauert, so ergibt sich der folgende Rythmus in der Sediment-Exportrate: Etwa 6 Stunden lang beträgt die Export-Rate 0 gTG/h (Niedrigwasser), daran anschließend steigt sie für eine Stunde auf 12 gTG/h und liegt dann wieder für 6 Stunden bei 0 gTG/h (Hochwasser und wenig Wind). Da wir oben vorausgesetzt haben, daß die Kotproduktion von Arenicola marina konstant bei 2 gTG/h liegt, beträgt die Netto-Exportrate während der einen Stunde des Gezeitenwechsels 10 gTG/h.

An den beiden sublitoralen Stationen gibt es große Kothaufen, d.h. über einen bestimmten Zeitraum hinweg wurde Sediment im Kothaufen-System akkumuliert. Nachdem Arenicola marina zu einem neuen Standort gewechselt hat, findet demnach zeitweise ein Netto-Sediment-Import in das neue Kothaufen-System statt, der in dem hier angenommenen Fall bei 2 gTG/h liegt. Der Sediment-Export durch Erosion scheint erst dann so groß wie der Import zu sein, wenn der Kothaufen eine bestimmte Größe erreicht hat. Dies wird verständlich, wenn man bedenkt, daß mit zunehmendem Volumen eines Kothaufens auch die Hang-Fläche zunimmt. Wenn - wie auf den sublitoralen Stationen - die hydrodynamischen Kräfte normalerweise gering sind, gewinnt die Hang-Fläche eines Kothaufens eine besondere Bedeutung, da an einem Hang aufgrund der zusätzlichen Wirkung der Schwerkraft Erosion durch Wasserbewegung viel eher auftritt als auf einer ebenen Fläche. Neu ausgeschiedene Kotstränge von Arenicola marina rollen dann eventuell einfach vom Kothaufen herunter. Wechselt Arenicola marina den Standort, dann findet an der alten Position ein Netto-Export aus dem Kothaufen-System statt, bis der Haufen vollständig abgetragen ist. Nicht zu vergessen sind allerdings sporadisch auftretende Sommerstürme,

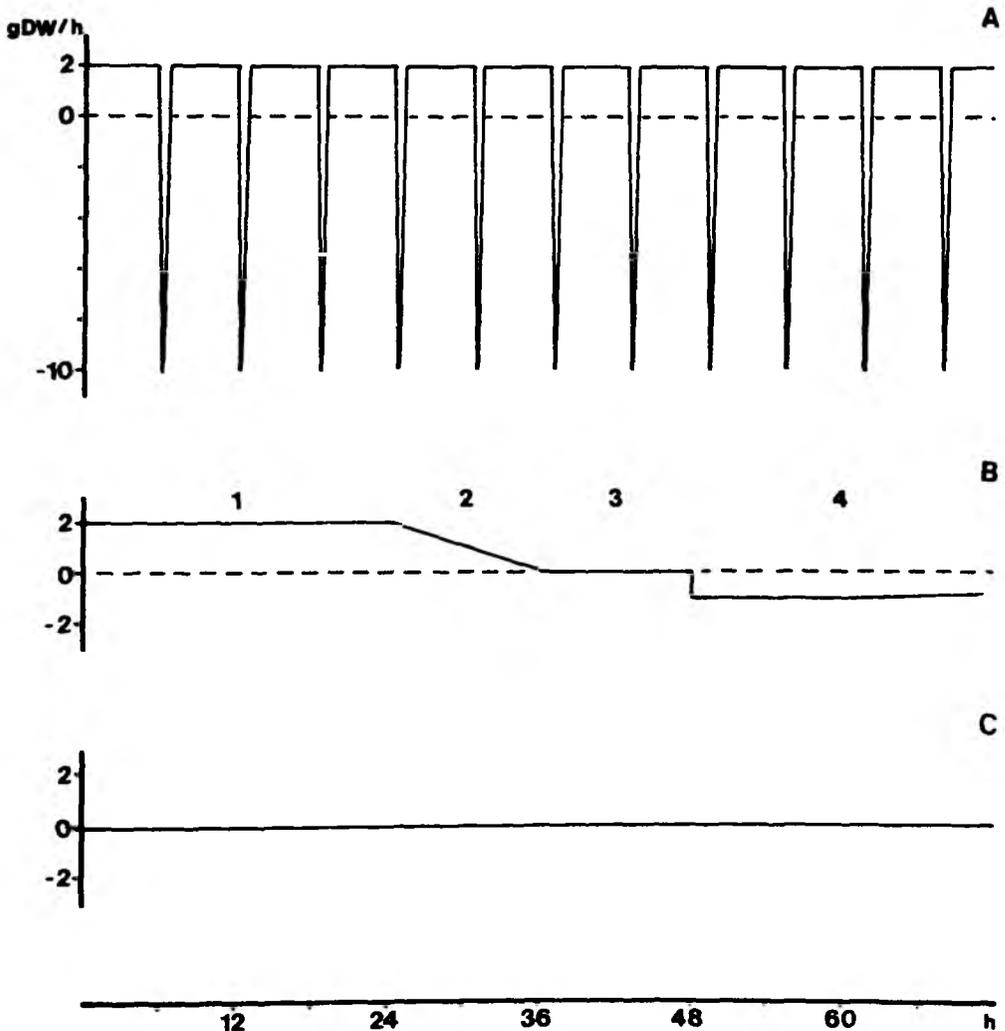
durch die Kothaufen auf den sublitoralen Stationen in kurzer Zeit vollständig erodiert werden können (siehe Abschnitt 3.1.).

Abb.26 Netto-Sediment-Umsatzraten (gDW/h) in einem Kothaufen-System von *Arenicola marina* an verschiedenen Stationen. Ein Tier mit einer konstanten Kotproduktion von 2 gDW/h. '+' : Netto-Import; '-' : Netto-Export.

A: Westerhever Watt
 Netto-Import bei Hoch- und Niedrigwasser.
 Netto-Export bei Gezeitenwechsel.

B: Gabelsflach (schematisch)
 1: Neues Kothaufen-System, Netto-Import.
 2: Beginnender Sediment-Export.
 3: Gleichgewichts-Phase.
 4: *A. marina* hat Standort gewechselt, Netto-Export.

C: Tirpitz-Mole
 Ständiges Gleichgewicht.



An der Station Tirpitz-Mole hingegen kommt es nur bei sehr ruhigen Bedingungen und auch nur ansatzweise zur Bildung von Kothaufen (siehe Abb.24). Hier ist also die Menge des im Kothaufen-System akkumulierten Sediments in der Regel sehr gering, weil Sediment-Import und Sediment-Export ständig - auch über kurze Zeiträume - im Gleichgewicht sind. Es findet also meistens weder Netto-Import noch Netto-Export statt.

Aus diesen Überlegungen folgt, daß in den Kothaufen-Systemen auf der Station Westerhever in regelmäßigen Abständen (d.i. etwa 4 mal pro Tag) Netto-Sediment-Exportraten auftreten, die 5 mal höher sind als auf den sublitoralen Stationen (2 gTG/h) und sehr viel höher als an der Station Tirpitz-Mole (0 TG/h, siehe Abb.26). Ich nehme an, daß dies eine entscheidende Ursache für die beobachteten starken Effekte der Kothaufen in Watt sind. Neben kurzfristig auftretenden hohen (maximalen) Netto-Exportraten ist aber wahrscheinlich auch die Menge des in einem Kothaufen-System akkumulierten Sediments für die Wirkung auf das Makrozoobenthos von Bedeutung. Beide Faktoren hängen von den vorherrschenden hydrodynamischen Bedingungen ab. Abb.27 zeigt ein Diagramm, das die gleichzeitige Abhängigkeit des Effekts eines Arenicola-Kothaufen-Systems auf das Makrobenthos von der maximalen Netto-Sediment-Exportrate und von der akkumulierten Sediment-Menge darstellt.

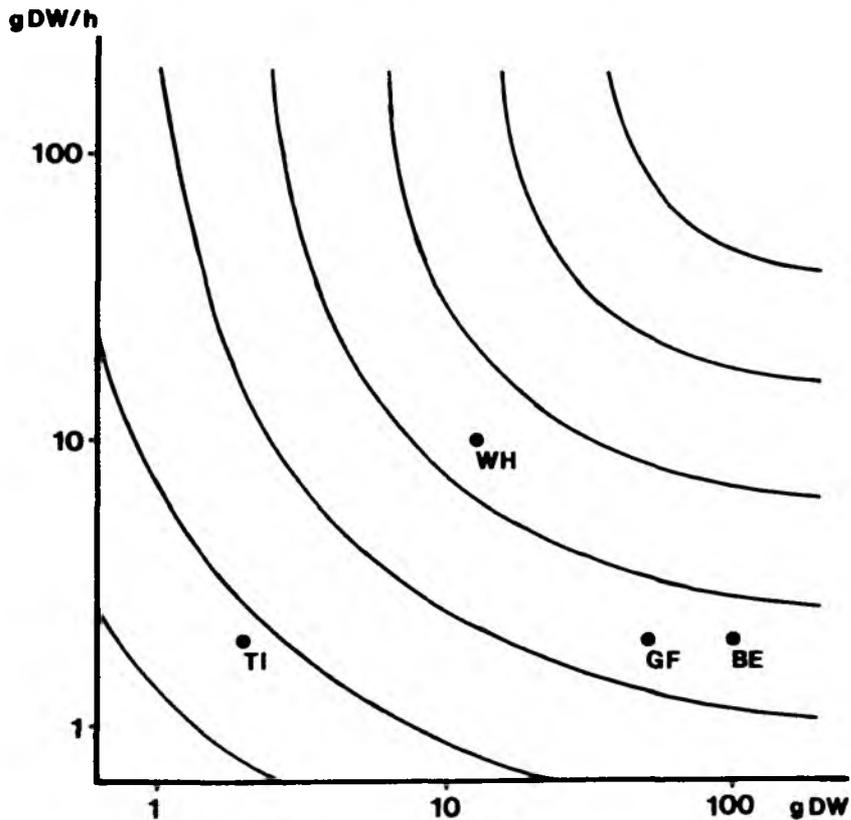
- Zusammenfassung der Wirkmechanismen

Wie die vergleichende Untersuchung an verschiedenen Stationen zeigt, hängt der Einfluß des Wohnbaus von Arenicola marina auf die Abundanz anderer Arten im Wesentlichen von zwei Faktoren ab, der Aktivität von Arenicola marina selbst und von den äußeren hydrodynamischen und damit verbunden sedimentologischen Bedingungen.

Für die Wirkung der Freßtrichter ist der Typ des Wohnbaus entscheidend, der die jeweilige Bedeutung zweier antagonistischer Prozesse bestimmt. Die passive Anreicherung von Organismen nach dem Sedimentfallenprinzip ist umso stärker, je tiefer und steiler

der Freßtrichter (oder die Freßmulde) ist. Der Transport von Organismen mit dem Oberflächensediment nach unten ist hingegen in tiefen Freßtrichtern (Typ b in Abb.22) geringer als in flachen Freßtrichtern (Typ a in Abb.22).

Abb.27 Abhängigkeit des Effekts der Arenicola-Kothaufen-Systeme von der maximalen Netto-Sediment-Exportate (gDW/h) und von der akkumulierten Sediment-Menge (gDW).
Hyperbeln: Linien gleicher Effekt-Stärke.



Von entscheidender Bedeutung für die Wirkung der Kothaufen sind die hydrodynamischen Bedingungen, von denen die beiden direkt wirksamen Faktoren, die maximale kurzfristige Netto-Sediment-Exportate und die akkumulierte Sediment-Menge in einem Kothaufen-System bestimmt werden.

4.5.3.2.3. Der Einfluß von Arenicola marina auf röhrenbauende Arten des Makrozoobenthos

Sowohl Brenchley (1981) als auch Wilson (1981) berücksichtigten in ihren Arbeiten über die Wirkung der Bioturbation von Arenicoliden auf Röhrenbauer nur den Aspekt der Sedimentation, der allerdings auch für sich genommen von großer Bedeutung ist.

Wie meine Ergebnisse zeigen (Tab.30), ist die Wirkung von Arenicola marina auf röhrenbauende Arten differenzierter. Sowohl Freßtrichter als auch Kothaufen haben eine negative Wirkung auf die Abundanz von Röhrenbauern, der Einfluß der Kothaufen ist aber generell weitaus stärker.

Die unterschiedlich starke Wirkung der Kothaufen an den verschiedenen Stationen weist darauf hin, daß für röhrenbauende Arten Sedimentation und Erosion von Bedeutung sind. Gerade bei röhrenbauenden Arten ist anzunehmen - und meine Ergebnisse bestätigen dies -, daß kurzfristig auftretende hohe Netto-Sediment-Exportraten und die Häufigkeit ihres Auftretens in einem Kothaufen-System entscheidend ist. Ein Individuum einer röhrenbauenden Art nimmt seine Nahrung aus einem eng begrenzten Tiefenhorizont auf, sei es im Sediment (Pectinaria koreni), von dessen Oberfläche (Pygospio elegans) oder aus der Wassersäule (Polydora spp.). Dies erfordert eine bestimmte optimale Lage der Wohnröhre in Relation zur Sedimentoberfläche. Kleine Ungleichgewichte zwischen Sediment-Import (durch A. marina) und Sediment-Export (durch Erosion) in einem Kothaufen-System zwingen dort lebende röhrenbauende Arten, ganz abgesehen von möglichen Beschädigungen an der Röhre, die Position ihrer Wohnröhre ständig neu zu "justieren", wenn sie dazu überhaupt in der Lage sind. Je größer aber die kurzfristige maximale Sediment-Umsatzrate in einem Kothaufen-System ist, desto größer ist auch die kurzfristige Veränderung im Niveau der Sedimentoberfläche, und desto mehr Energie müssen die Röhrenbauer in die Aufrechterhaltung der optimalen Röhrenposition stecken.

Auch röhrenbauende Arten des Meiozoobenthos werden von Arenicola marina beeinflusst. Jensen (1980) untersuchte die Abundanz des

Nematoden Chromadora lorenzeni am Wohnbau von Arenicola marina im Öresund in 15,5m Wassertiefe. Er fand eine Reduktion der Abundanz um 73% im Bereich der Freßtrichter und um 98% im Bereich der Kothaufen. Dieser Nematode baut nach mündl. Auskunft von P. Jensen eine Wohnröhre aus Sandkörnern, womit die gefundenen Differenzen in der Abundanz in den Rahmen der hier diskutierten Mechanismen passen. Die von Jensen (1980) gefundenen Effekte sind sogar stärker als die von mir auf den Stationen Gabelsflach und Boknis Eck in vergleichbarer Wassertiefe beobachtete Reduktion der Abundanz makrobenthischer Röhrenbauer (Trichter: GF -21%, BE +11%; Haufen: GF -57%, BE -66%). Dies könnte ein Hinweis auf einen Zusammenhang zwischen der Stärke des Effekts und der Größe der betroffenen Tiere sein, adulte Individuen von C. lorenzeni sind etwa 1,2 mm lang, während die an meinen Stationen betroffenen Röhrenbauer im Mittel größer als 5 mm sind.

4.5.3.2.4. Der Einfluß von Arenicola marina auf die Struktur der benthischen Lebensgemeinschaft des Gabelsflachs

Der Einfluß von Arenicola marina auf die Struktur einer benthischen Lebensgemeinschaft hängt davon ab, inwieweit seine Aktivität die physikalischen und chemischen Verhältnisse des Lebensraums verändert.

Die Vergrößerung der Sediment-Wasser-Grenzschicht durch die Wandung des Wohnbaus ist wahrscheinlich im mittel-/feinsandigen Sediment des Gabelsflachs von geringerer Bedeutung für Mikro- und Meiofauna als in feineren Sedimenten mit höherem organischen Gehalt, wie den von Reichardt (1988) und Reise (1983) untersuchten, da die oxische/suboxische Zone vergleichsweise tief in das Sediment hineinreicht.

Daher ist hier in erster Linie die Bedeutung des Sedimentumsatzes von Arenicola marina für die makrobenthische Gemeinschaft zu diskutieren. Der Vergleich verschiedener Parameter auf Gemeinschaftsebene (Tab.25) zeigt, daß sowohl Freßtrichter als auch Kothaufen dazu führen, daß räumlich begrenzte Flecken mit reduzierter Abundanz der Makrofauna, gleichzeitig aber auch mit

den Effekten von Leptosynapta tenuis und Arenicola marina ist jedoch festzustellen. Die Abundanz von Prinospio heterobranchia (Spionidae) wird von den Kothaufen von Leptosynapta tenuis nur gering beeinflusst (-32%), während im Bereich von Arenicola-Kothaufen die Abundanz von Spioniden deutlich reduziert ist (GF: -60%, WH: -90%). Der schwächere Effekt der Kothaufen von Leptosynapta tenuis beruht m.E. darauf, daß die Kothaufen in den alten Frestrichtern gebildet werden und dadurch relativ gut gegen Erosion geschützt sind.

- Balanoglossus aurantiacus

Dieser Enteropneust kommt in Sandwatten an der Ostküste der USA vor. Er kann bis 80 cm Körperlänge erreichen und lebt in einem U-förmigen Wohnbau, der bis zu 60 cm in die Tiefe reicht (siehe Fig.6 in Duncan 1987). Die vordere Öffnung ist ein einfaches Loch an der Sedimentoberfläche, durch das der Wohnbau irrigiert wird. An der hinteren Öffnung wird der Kothaufen gebildet. Am vorderen Ende der Röhre zweigt in ca. 10 cm Tiefe ein zweiter Arm ab, der in den Frestrichter mündet. Vorder- und Hinterende der Röhre können mehr als 100 cm voneinander entfernt sein. Balanoglossus aurantiacus verlegt seine Wohnröhre alle ein bis zwei Tage, wobei alte Wohnbauöffnungen teilweise zu Kothaufen umfunktioniert werden. Im Sandwatt der Nordsee kommt Balanoglossus clavigerus vor, der eine sehr ähnliche Lebensweise zu haben scheint (siehe Fig.16 in Remane 1940).

Duncan (1987) vermutet, daß die Aktivität von Balanoglossus aurantiacus ähnliche Effekte auf das übrige Zoobenthos hat wie die von Leptosynapta tenuis. leider hat er aber die in seiner Dissertation - die nicht zugänglich ist - enthaltenen diesbezüglichen Ergebnisse noch nicht publiziert.

- Echiurida der Tiefsee

Smith et al. (1986) fanden in den von ihnen untersuchten Gebieten große (10 cm hoch, 30 cm Durchmesser) Hügel, von denen sie annahmen, daß sie aus Kotpillen eines Echiuriden, vermutlich Promator benthophila bestehen. Die meisten grabenden Echiuriden

leben in einer U-förmigen Röhre (Risk 1973), deren Vorderende in einen flachen FreStrichter von bis zu 100 cm (!) Durchmesser mündet (Ohta 1984), während sich am anderen Ende ein oder mehrere der oben beschriebenen Kothaufen befinden.

In Feldexperimenten fanden Smith et al. (1986), daß aktive Kothaufen um 1 - 2 cm pro Monat wachsen, was um den Faktor 1000 über der natürlichen Sedimentationsrate liegt. Dennoch ist der Effekt der Haufen auf die Zusammensetzung und die Abundanz der übrigen Makrofauna eher schwach. Im Bereich der Kothaufen ist die Artenzahl um etwa 30% reduziert, die Gesamtabundanz ist 15 - 48% niedriger als auf Kontrollflächen, die dominanten Arten sind jedoch identisch. Smith et al. (1986) nehmen an, daß diese geringen Effekte der Echiuriden-Kothaufen entweder auf einer für Tiefsee-Verhältnisse unüblich schnellen Rekolonisierung oder auf einer Resistenz der dort auftretenden Arten des Makrozoobenthos gegen bioturbate Störungen beruhen.

Die Ergebnisse von Smith et al. (1986) zeigen m.E., daß in der untersuchten Tiefsee-Lebensgemeinschaft ähnlich wie im Flachwasser eine Anpassung von Makrobenthos-Organismen an ein räumlich-zeitliches Mosaik von bioturbaten Störungen vorhanden ist. Außerdem bestätigen sie indirekt, daß die Stärke des bioturbaten Effekts auf die restliche Fauna von der maximalen Netto-Sediment-Exportrate (oder -Importrate) abhängt. Diese Rate ist in der Tiefsee gering, daher ist auch der Effekt gering.

- Molpadia oolitica

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Arten lebt Molpadia oolitica nicht in einer U-förmigen Röhre, sondern ist ein sogenannter "head-down-feeder". Das etwa 20 cm lange Tier lebt kopfüber in schlückigem Sediment, das Hinterende mit dem Anus befindet sich an der Oberfläche, wo sich durch das ausgeschiedene Sediment ein Kothaufen von 2 - 3 cm Höhe und 30 cm Durchmesser bildet. Auf dem Sediment zwischen den Kothaufen sammelt sich das von Molpadia oolitica ausgeschiedene Sediment als lose, leicht erodierbare Schicht an. Die Kothaufen werden bevorzugt von röhrenbauenden Polychaeten, vor allem Euchone incolor, besiedelt.

den Effekten von Leptosynapta tenuis und Arenicola marina ist jedoch festzustellen. Die Abundanz von Prinospio heterobranchia (Spionidae) wird von den Kothaufen von Leptosynapta tenuis nur gering beeinflusst (-32%), während im Bereich von Arenicola-Kothaufen die Abundanz von Spioniden deutlich reduziert ist (GF: -60%, WH: -90%). Der schwächere Effekt der Kothaufen von Leptosynapta tenuis beruht m.E. darauf, daß die Kothaufen in den alten FreStrichtern gebildet werden und dadurch relativ gut gegen Erosion geschützt sind.

- Balanoglossus aurantiacus

Dieser Enteropneust kommt in Sandwatten an der Ostküste der USA vor. Er kann bis 80 cm Körperlänge erreichen und lebt in einem U-förmigen Wohnbau, der bis zu 60 cm in die Tiefe reicht (siehe Fig.6 in Duncan 1987). Die vordere Öffnung ist ein einfaches Loch an der Sedimentoberfläche, durch das der Wohnbau irrigiert wird. An der hinteren Öffnung wird der Kothaufen gebildet. Am vorderen Ende der Röhre zweigt in ca. 10 cm Tiefe ein zweiter Arm ab, der in den FreStrichter mündet. Vorder- und Hinterende der Röhre können mehr als 100 cm voneinander entfernt sein. Balanoglossus aurantiacus verlegt seine Wohnröhre alle ein bis zwei Tage, wobei alte Wohnbauöffnungen teilweise zu Kothaufen umfunktioniert werden. Im Sandwatt der Nordsee kommt Balanoglossus clavigerus vor, der eine sehr ähnliche Lebensweise zu haben scheint (siehe Fig.16 in Remane 1940).

Duncan (1987) vermutet, daß die Aktivität von Balanoglossus aurantiacus ähnliche Effekte auf das übrige Zoobenthos hat wie die von Leptosynapta tenuis, leider hat er aber die in seiner Dissertation - die nicht zugänglich ist - enthaltenen diesbezüglichen Ergebnisse noch nicht publiziert.

- Echiurida der Tiefsee

Smith et al. (1986) fanden in den von ihnen untersuchten Gebieten große (10 cm hoch, 30 cm Durchmesser) Hügel, von denen sie annahmen, daß sie aus Kotpillen eines Echiuriden, vermutlich Prometor benthophila bestehen. Die meisten grabenden Echiuriden

leben in einer U-förmigen Röhre (Risk 1973), deren Vorderende in einen flachen Freßtrichter von bis zu 100 cm (!) Durchmesser mündet (Ohta 1984), während sich am anderen Ende ein oder mehrere der oben beschriebenen Kothaufen befinden.

In Feldexperimenten fanden Smith et al. (1986), daß aktive Kothaufen um 1 - 2 cm pro Monat wachsen, was um den Faktor 1000 über der natürlichen Sedimentationsrate liegt. Dennoch ist der Effekt der Haufen auf die Zusammensetzung und die Abundanz der übrigen Makrofauna eher schwach. Im Bereich der Kothaufen ist die Artenzahl um etwa 30% reduziert, die Gesamtabundanz ist 15 - 48% niedriger als auf Kontrollflächen, die dominanten Arten sind jedoch identisch. Smith et al. (1986) nehmen an, daß diese geringen Effekte der Echiuriden-Kothaufen entweder auf einer für Tiefsee-Verhältnisse unüblich schnellen Rekolonisierung oder auf einer Resistenz der dort auftretenden Arten des Makrozoobenthos gegen bioturbate Störungen beruhen.

Die Ergebnisse von Smith et al. (1986) zeigen m.E., daß in der untersuchten Tiefsee-Lebensgemeinschaft ähnlich wie im Flachwasser eine Anpassung von Makrobenthos-Organismen an ein räumlich-zeitliches Mosaik von bioturbaten Störungen vorhanden ist. Außerdem bestätigen sie indirekt, daß die Stärke des bioturbaten Effekts auf die restliche Fauna von der maximalen Netto-Sediment-Exportrate (oder -Importrate) abhängt. Diese Rate ist in der Tiefsee gering, daher ist auch der Effekt gering.

- Molpadia oolitica

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Arten lebt Molpadia oolitica nicht in einer U-förmigen Röhre, sondern ist ein sogenannter "head-down-feeder". Das etwa 20 cm lange Tier lebt kopfüber in schlickigem Sediment, das Hinterende mit dem Anus befindet sich an der Oberfläche, wo sich durch das ausgeschiedene Sediment ein Kothaufen von 2 - 3 cm Höhe und 30 cm Durchmesser bildet. Auf dem Sediment zwischen den Kothaufen sammelt sich das von Molpadia oolitica ausgeschiedene Sediment als lose, leicht erodierbare Schicht an. Die Kothaufen werden bevorzugt von röhrenbauenden Polychaeten, vor allem Euchone incolor, besiedelt,

während die dazwischenliegenden Flächen von diesen Arten gemieden werden.

Im Vergleich zu Arenicola marina und wohl auch zu allen anderen oben genannten Arten haben die Kothaufen von Molpadia oolitica genau den gegenteiligen Effekt: Sie bieten anscheinend anderen Arten der Makrofauna ein stabileres Substrat als die zwischen den Haufen liegenden Senken, die ständig mit dem Kot von Molpadia oolitica, der an den Hängen des Kothaufen "abfließt", aufgefüllt und später von den Tidenströmen wieder freigespült werden. Rhoads & Young (1971) nehmen an, daß die Anwesenheit der röhrenbauenden Arten die Kothaufen zusätzlich stabilisiert.

Diese grundsätzlichen Unterschiede in der Wirkung der Kothaufen beruhen wahrscheinlich vor allem darauf, daß es sich hier nicht um sandiges, sondern um schlickiges Sediment handelt, das zudem in unkonsolidierter Form abgegeben wird. Das führt dazu, daß auch schon bei sehr geringer Höhe der Kothaufen neu ausgeschiedenes Sediment nicht mehr auf dem Haufen liegenbleibt, sondern in die Senken fließt. Das Höhen-Durchmesser-Verhältnis der Kothaufen von Molpadia oolitica ist ein Indiz für die Richtigkeit dieser Vermutung.

Die bisherige Diskussion zeigt, daß die Lebensweise von Arenicola marina und die daraus resultierenden Konsequenzen für das übrige Makrozoobenthos kein Einzelfall sind. Arten verschiedener Taxa (Polychaeta, Echinodermata (Holothuroidea), Enteropneusta, Echiurida) haben in verschiedenen benthischen Ökosystemen die gleiche ökologische Nische besetzt und zeigen verblüffend ähnliche Anpassungen. Die typischen Kennzeichen dieses Lebensform-Typs sind die Körpergröße und der mehr oder weniger U-förmige Wohnbau mit Freßtrichter und Kothaufen an der Sedimentoberfläche. Der Bewohner des Baus frißt bevorzugt nahrungsreiches Sediment aus der Oberflächenschicht und gibt seinen Kot wieder an die Sedimentoberfläche ab, er lebt jedoch tief im Sediment, wo er vor großen epibenthischen Räubern (Krabben, Fische, Vögel) und vor Erosion gut geschützt ist. Das häufige Auftreten dieses Wohnbautyps deutet darauf hin, daß es sich hierbei um eine optimale Strategie

für einen großen Sedimentfresser handelt. Die bioturbate Aktivität dieser Arten und die von ihnen geschaffenen Strukturen haben in allen Fällen ähnliche Auswirkungen auf die übrige Makrofauna. Andere Wohnbautypen hingegen können die makrobenthische Gemeinschaft in ganz anderer Weise beeinflussen (siehe Molpadia oolitica).

5. Strukturierende physikalische und biologische Faktoren im Ökosystem Gabelsflach

Im folgenden will ich versuchen, die in den vorhergehenden Abschnitten diskutierten physikalischen und biologischen Faktoren, die in der untersuchten benthischen Lebensgemeinschaft von Bedeutung sind, in einen Zusammenhang zu bringen. Damit soll deutlich werden, welche Faktoren und Prozesse diese Gemeinschaft strukturieren und kontrollieren.

Struktur und Dynamik einer Lebensgemeinschaft können unter zwei verschiedenen Aspekten analysiert werden, unter dem Aspekt der trophischen Beziehungen und des Energieflusses, und unter dem Aspekt biologischer Interaktionen. Im ersten Fall ist das primäre Ziel der Analyse das Nahrungs-Netz ("food-web"), durch das die verschiedenen Arten miteinander verbunden sind, im zweiten Fall ist die Verbindung der verschiedenen Arten durch biologische Wechselwirkungen, das Interaktions-Netz ("interaction-web"), von besonderem Interesse. Die beiden Netze sind je nach untersuchter Gemeinschaft mehr oder weniger stark miteinander verbunden, ein Räuber-Beute-Verhältnis ist zum Beispiel ein Bestandteil des Nahrungs-Netzes und des Interaktions-Netzes (siehe z.B. Paine 1980, Menge & Sutherland 1987).

Im folgenden will ich von den trophischen Beziehungen in der makrobenthischen Gemeinschaft des Gabelsflach ausgehen und darauf aufbauend die Bedeutung interspezifischer Wechselwirkungen diskutieren. Zum Abschluß sollen die Lebensgemeinschaft und ihre regulierenden Faktoren als Gesamtsystem betrachtet werden.

5.1. Trophische Beziehungen

Betrachtet man die Vertikalverteilung im Sediment und die Ernährungsweise der makrobenthischen Fauna der Station Gabelsflach, so sind zwei Punkte besonders auffällig:

- Suspensionsfressende Arten, vor allem Filtrierer, sind deutlich unterrepräsentiert. Nur 8 Arten (17%) mit zusammen 4250 Ind./m² (13%) gehören zu dieser trophischen Gruppe.

- Detritusfressende Arten überwiegen, 25 Arten (53%) mit zusammen 26100 Ind./m² (79%) können als Detritus- oder Sedimentfresser im weitesten Sinne betrachtet werden. Die Mehrzahl dieser Tiere hält sich im obersten Zentimeter des Sediments auf.

In Abb.28 habe ich versucht, die trophischen Beziehungen der nach Abundanz oder Biomasse bedeutenden Arten darzustellen, wobei auch die Meiofaunata Nematoda und Harpacticoidea (Copepoda) mit eingeschlossen wurden. Aus zwei Gründen habe ich Phytoplankton, Makrophytobenthos, Mikrophytobenthos, Detritus, Bakteria und Protozoa zu einem großen Nahrungs-"Pool" für die meio- und makrozoobenthischen Sekundärproduzenten zusammengefaßt: Einerseits ist es in einem benthischen System oberhalb der Halokline aufgrund der hydrodynamischen Bedingungen (Sedimentation lebenden Planktons und Resuspension) unwahrscheinlich, daß die verschiedenen Nahrungsquellen separate Ausgangspunkte von getrennten Energieflüssen sind. Andererseits weisen meine Nahrungsanalysen darauf hin, daß die dominanten Detritusfresser des Gabelsflach im Hinblick auf ihre Ernährung recht flexibel sind, auch wenn Mikroorganismen wahrscheinlich den Hauptanteil der Nahrung bilden (siehe Fenchel 1969, Self & Jumars 1988, Taghon et al. 1978).

Abb.28 zeigt, daß die trophische Struktur der benthischen Gemeinschaft unter dieser Voraussetzung sehr einfach ist. Die Mehrheit der vorhandenen Arten ernährt sich direkt aus dem Nahrungs-Pool, wenige Arten sind carnivor. Betrachtet man die verschiedenen Wege vom Nahrungs-Pool zu den Sekundärproduzenten, so zeigt sich, daß nur vier der zwölf in Abb.28 aufgeführten Taxa ihre Nahrung aus der Wassersäule aufnehmen. Neun Taxa nehmen Nahrung von der Sedimentoberfläche auf und sieben Taxa fressen im Sediment. Interessant ist, daß nur drei der in Abb.28 gezeigten Arten auf eine der drei Ernährungstypen beschränkt sind: Mysella bidentata und Polydora quadrilobata sind ausschließlich Suspensionsfresser, und Scoloplos armiger frißt nur im Sediment. Alle anderen Arten scheinen in dieser Hinsicht mehr oder weniger flexibel zu sein. Von besonderer Bedeutung scheint mir, daß zwei der drei nach Abundanz oder Biomasse bedeutendsten Arten, Macoma

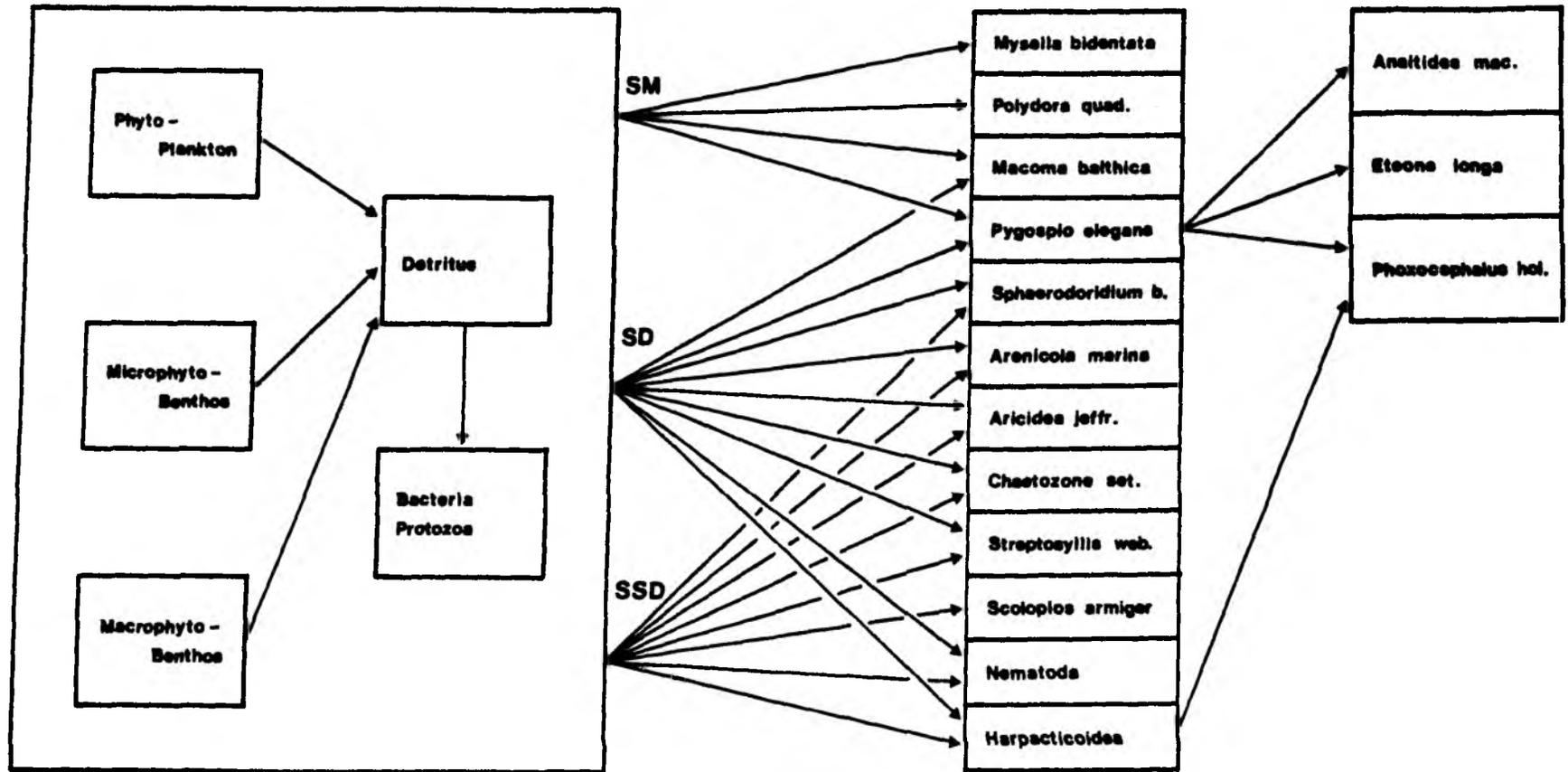


Abb.28 Das Nahrungs-Netz der makrobenthischen Gemeinschaft des Gabelsflach. Schematische Darstellung unter Vernachlässigung unbedeutender Arten.
SM: Suspendiertes Material
SD: Auf dem Sediment liegendes Material
SSD: Im Sediment befindliches Material

balthica und Pygospio elegans, sowohl aus der Wassersäule als auch von der Sedimentoberfläche Nahrung aufnehmen können.

Zwischen Sekundärproduzenten und Karnivoren existieren nur wenige Verbindungen. Aus Abb.28 ist ersichtlich, daß Pygospio elegans das wichtigste Nahrungstier der karnivoren Arten ist, da zwei Arten, Anaitides maculata und Eteone longa, nahezu ausschließlich diesen Spioniden fressen, während Phoxocphalus holboelli außer Pygospio auch harpacticoide Copepoden frißt.

Bemerkenswert an der trophischen Struktur dieser Gemeinschaft ist einerseits das weitgehende Fehlen der für den Bereich oberhalb der Halokline in der Kieler Bucht typischen Suspensionsfresser wie Cardium spp., Mya arenaria und auch Astarte spp. (siehe Brey 1984), andererseits die starke Konzentration der Detritusfresser auf die Sediment-Wasser-Grenzschicht.

Mehrere Indizien sprechen dafür, daß es sich bei dieser Gemeinschaft nicht um eine typische "Deposit-feeding Community" sensu Rhoads & Young (1970) handelt. Das Sediment ist sandig mit einem sehr geringen Anteil an Ton/Schluff und einem sehr geringen organischen Gehalt. Daher gibt es auch nur wenige Arten - mit niedrigen Abundanzen -, die ausschließlich im Sediment fressen (Scoloplos armiger, Pectinaria koreni). Der geringe Grad der trophischen Vernetzung ist nach Levinton (1972) zudem ein Merkmal typischer suspensionsfressender Gemeinschaften.

Diese Überlegungen führen zu der Hypothese, daß das Makrozoobenthos des Gabelsflach eigentlich von Suspensionsfressern dominiert werden müßte (siehe auch Wildish 1977), daß aber ein bestimmter Faktor die Ansiedlung von suspensionsfressenden Arten, insbesondere von Filtrierern, verhindert. Diese Hypothese will ich im nächsten Abschnitt diskutieren.

5.2. Interspezifische Interaktionen

Die Bedeutung intraspezifischer Wechselwirkungen, insbesondere die der Konkurrenz um Nahrung wurde bereits in den Abschnitten zur Ökologie einzelner Arten behandelt. Hier sollen interspezi-

fische Wechselwirkungen zwischen den dominanten Arten im Vordergrund stehen.

Abb.29 stellt die wichtigen Teile des Interaktions-Netzes der makrobenthischen Lebensgemeinschaft des Gabelsflach dar. Grundlage dieses Schemas sind die in der vorliegenden Arbeit enthaltenen Ergebnisse.

Arenicola marina nimmt in diesem Netz offensichtlich eine zentrale Stellung ein, da mit einer Ausnahme alle dargestellten Arten durch die bioturbate Aktivität dieser Art mehr oder weniger stark negativ beeinflusst werden. Auch das weitgehende Fehlen der für den Bereich oberhalb der Halokline in der Kieler Bucht typischen Suspensionsfresser kann durch die bioturbate Aktivität von Arenicola marina erklärt werden.

Rhoads & Young (1970) entwickelten die "trophic group amensalism"-Hypothese, um zu erklären, warum in manchen Gebieten eine deutliche räumliche Trennung existiert zwischen benthischen Gemeinschaften, die von Suspensionsfressern dominiert werden, und Gemeinschaften, die von Detritusfressern dominiert werden. Thayer (1979, 1983) hat diese Hypothese in eine allgemeine Systematik der Effekte von Bioturbation integriert, die auch den Aspekt unterschiedlicher Mobilität verschiedener Arten (siehe Brenchley 1981, 1982) berücksichtigt.

Nach dieser Hypothese verhindert die ständige Umlagerung der obersten Sedimentschicht durch mobile grabende bzw. sedimentfressende Arten die erfolgreiche Besiedelung dieser Gebiete durch immobile suspensionsfressende Arten, da zum einen Larven und juvenile Tiere ständig verschüttet werden und zum anderen die Filtrierapparate dieser Arten durch resuspendiertes Material ständig verstopft werden.

Die Stärke des bioturbaten Effekts auf die restliche Fauna hängt nach Thayer (1983) von drei Faktoren ab, von der Sediment-Umsatzrate, von der Mobilität und von der Größe des Bioturbators (hierzu siehe auch Posey 1987).

Adulte Arenicola marina sind die stärksten Bioturbatoren in der Lebensgemeinschaft des Gabelsflach. Sie haben eine hohe Sediment-Umsatzrate, sie sind sehr mobil (Standortwechsel) und im Ver-

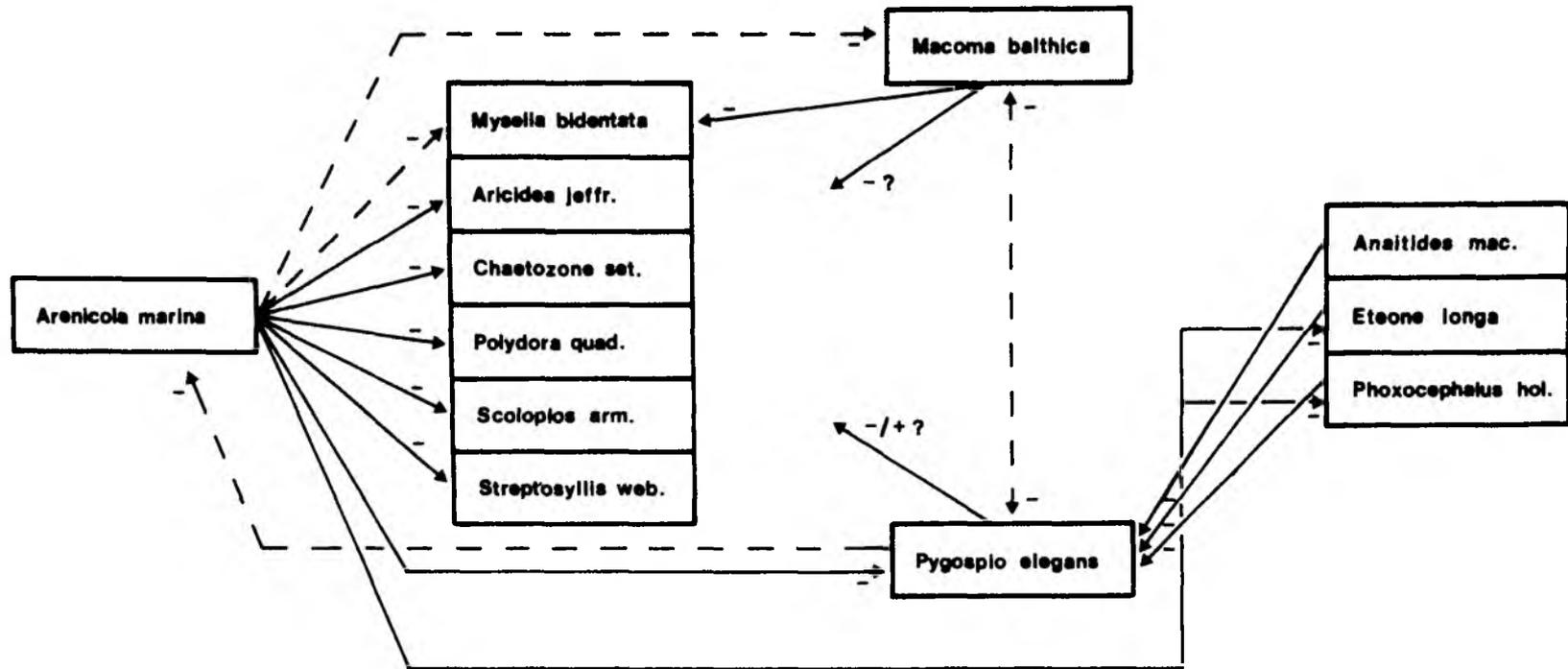


Abb.29 Das Interaktions-Netz der makrobenthischen Gemeinschaft des Gabelsflach. Schematische Darstellung unter Vernachlässigung unbedeutender Arten.
Durchgezogene Linien: Starke Effekte
Gestrichelte Linien: Schwache Effekte
-: Negative Effekte
+: Positive Effekte

gleich zur restlichen Fauna sehr groß. Es ist daher wahrscheinlich, daß Arenicola marina der entscheidende Faktor für das Fehlen sessiler Suspensionsfresser ist.

Das würde bedeuten, daß eine Art - Arenicola marina - durch ihre bioturbate Tätigkeit nicht nur eine andere Art, sondern einen Ernährungstyp ("feeding-guild") aus der Gemeinschaft nahezu vollständig ausschließt. Wenn wir zudem berücksichtigen, daß Arenicola marina die Abundanz weiterer 13 Arten negativ beeinflusst (siehe Tab.29), wird klar, daß die Struktur der benthischen Gemeinschaft des Gabelsflach entscheidend von Arenicola marina geprägt wird.

Dieser Wirkung von Arenicola marina auf viele andere Arten steht keine vergleichbare Wirkung dieser Arten auf Arenicola gegenüber. Der möglichen negative Effekt von Spioniden auf die Rekrutierung von Arenicola marina (Wilson 1981) kann nicht als direkter antagonistischer Effekt betrachtet werden, da auch eine lokal hohe Mortalität der Rekruten aufgrund der Mobilität adulter Arenicola nicht unbedingt zu einer Reduktion der Abundanz führen muß.

Es handelt sich also hier nicht um eine biologische Wechselwirkung im eigentlichen Sinn, sondern um einen typischen Amensalismus (siehe Odum 1980).

Der Ausschluß von Suspensionsfressern führt anscheinend dazu, daß diese jetzt freie Nische zumindest teilweise von solchen Arten besetzt wird, die sowohl von der Sedimentoberfläche als auch aus der Wassersäule Nahrung aufnehmen können, wie Macoma balthica und Pygospio elegans. Die Bedeutung von Wechselwirkungen zwischen Macoma balthica bzw. Pygospio elegans und anderen Arten ist nicht klar erkennbar.

Macoma balthica kann, wie schon im Abschnitt 4.3. diskutiert wurde, die Rekrutierung anderer Arten, vor allem von Mollusken, durch Störung der Sedimentoberfläche oder Ingestion negativ beeinflussen.

Pygospio elegans hat eine mehr ambivalente Stellung. Durch die Wohnröhren dieser Art wird das Sediment stabilisiert, das Wachstum von Mikroorganismen wird eventuell gefördert (siehe Abschnitt

4.4.), wodurch die Überlebensrate und das Wachstum anderer Arten gefördert werden kann. Kleine, mobile grabende Tiere (z.B. Aricidea jeffreysii) können jedoch durch das Röhrengeflecht behindert werden (Brenchley 1981, 1982, Posey 1987). Zudem kann Pygospio einen negativen Einfluß auf die Rekrutierung anderer Arten haben.

Zwischen diesen beiden Arten kann es aufgrund der sehr ähnlichen Ernährungsweise zu Konkurrenz um Nahrung kommen. Im Sommer beträgt die Gesamt-Ingestionsfläche der Macoma-Population auf dem Gabelsflach etwa das dreifache, die Gesamt-Aktionsfläche der Pygospio-Population beträgt etwa das zweieinhalbfache der vorhandenen Fläche. Die beiden Populationen konkurrieren also zwangsläufig um Sedimentoberfläche, wenn auch die Stärke der Konkurrenz um Nahrung davon abhängt, inwieweit sich die Nahrungsspektren der beiden Arten überschneiden und welchen Anteil die Nahrung von der Sedimentoberfläche an der Ernährung hat. Das gemeinsame Vorkommen dieser beiden Arten in hohen Abundanzen zeigt jedoch, daß interspezifische Konkurrenz in diesem Fall keine starken Effekte auf eine der beiden Populationen hat.

Die Räuber-Beute-Beziehungen zwischen Anaitides maculata, Eteone longa, Phoxocephalus holboelli und Pygospio elegans haben im Interaktions-Netz in etwa den gleichen Stellenwert wie im Nahrungs-Netz. Aus dem Befund von Brey (1984) kann man schließen, daß die Bedeutung der Räuber für eine Pygospio-Population im Laufe eines Jahres schwankt, möglicherweise sind benthische Räuber im Herbst kurzzeitig der wichtigste kontrollierende Faktor (siehe Abb.25 in Brey 1984). Auch demersale Fische können als Räuber von Bedeutung sein, sie sollen aber hier nicht berücksichtigt werden.

Die makrobenthische Gemeinschaft des Gabelsflach scheint nicht nur einen geringen Grad trophischer Vernetzung (Abb.28) aufzuweisen, sondern es existieren anscheinend auch nur wenige direkte Interaktions-Mechanismen auf der Basis von interspezifischer Konkurrenz oder von Räuber-Beute-Beziehungen (Abb.29).

Entscheidend scheint der amensalistische negative Effekt von

Arenicola marina auf andere Arten zu sein, der zu dem bereits in Abschnitt 4.5. diskutierten räumlich-zeitlichen Mosaik von Flecken unterschiedlicher "Sukzessions"-Stadien in der makroben-
thischen Gemeinschaft des Gabelsflach führt. Arenicola marina kontrolliert und reguliert die Populationen der meisten anderen Arten innerhalb bestimmter Grenzen.

Der Ausschluß von Arenicola marina wird wahrscheinlich zu einer Verringerung der Artenzahl und zu einer höheren Abundanz von Pygospio elegans und Macoma balthica führen. Eine weitere Folge könnte aber auch ein deutlicher Anstieg der Abundanz von filtrierenden Arten wie Cardium fasciatum oder Mya arenaria sein. Es ist daher nicht völlig klar, ob der Ausschluß von Arenicola marina die Diversität der Gemeinschaft erhöhen wird, sicher erscheint hingegen eine Erhöhung der Produktivität, da an die Stelle weniger großer Individuen von Arenicola viele kleine Tiere verschiedener Arten mit höheren Wachstumsraten treten werden.

Die bestimmende Rolle von Arenicola marina ist allerdings zeitlich auf den Sommer beschränkt. Im Winter sind Temperatur und Nahrungsangebot niedrig, d.h. die Aktivität des Makrozoobenthos ist gering, kurzlebige Arten wie Pygospio elegans haben niedrige Abundanzen oder sind garnicht vorhanden. Gleichzeitig sind die hydrodynamischen Einflüsse besonders stark und häufig (siehe Abschnitt 3.1.1.). In dieser Zeit werden Struktur (Artenspektrum, Abundanz) und Dynamik (Energiefluß) der Gemeinschaft von externen physikalischen Faktoren kontrolliert.

5.3. Regulation und Stabilität

Die Frage nach den Faktoren und Prozessen, die Struktur und Dynamik eines Ökosystems kontrollieren, entwickelte sich - historisch betrachtet - aus der Frage, warum es überhaupt so viele verschiedene Arten gibt (Hutchinson 1959).

Die vergleichende Untersuchung der Diversität von Lebensgemeinschaften (siehe z.B. Sanders 1968) führte zu verschiedenen Theorien über die Bedeutung einzelner regulierender Faktoren. Neben

Konkurrenz (competition, siehe z.B. MacArthur & Wilson 1967) und Raubdruck (predation, siehe z.B. Paine 1966) spielen Störungen (disturbance) eine bedeutende Rolle in verschiedenen theoretischen Ansätzen (siehe z.B. Gray 1984, Huston 1979, Menge & Sutherland 1987).

Die Bedeutung von großräumigen physikalischen Störungen als Ausgangspunkt der Entwicklung einer Lebensgemeinschaft über verschiedene Sukzessions-Stadien hinweg ist seit längerem ein integraler Bestandteil der theoretischen Grundlagen der Ökosystemforschung (siehe z.B. Connell & Slayter 1977, Gray 1977, Odum 1980). Kleinräumige physikalische oder biologische Störungen wurde erstmals von Grassle & Grassle (1972) als strukturierende Faktoren betrachtet. Im Hinblick auf Lebensgemeinschaften des marinen Weichbodens bilden kleinräumige Störungen in den letzten Jahren einen Schwerpunkt der Forschung (siehe z.B. Bell & Devlin 1983, Blaricom 1982, Brenchley 1981, DeWitt 1987, Eckman 1979, Probert 1984, Savidge & Taghon 1988, Wilson, 1981, Woodin 1978, Woodin 1981, Zajac & Whitlatch 1982).

Wie meine Ergebnisse zeigen, wird die makrobenthische Lebensgemeinschaft des Gabelsflach im Sommer vor allem durch kleinräumige biologische Störungen (Arenicola marina) und im Winter durch großräumige physikalische Störungen (Hydrodynamik) kontrolliert und reguliert. Konkurrenz zwischen verschiedenen Arten scheint nur während der Rekrutierungsphase einen signifikanten Einfluß zu haben, Räuber sind nur für Pygospio elegans von besonderer Bedeutung.

Diese Befunde passen sehr gut zu den Vorhersagen eines von Menge & Sutherland (1987) entwickelten Modells, das die relative Bedeutung von Störungen, Konkurrenz und Räubern in Abhängigkeit von umweltbedingtem Streß, von Rekrutierung und vom trophischen Niveau vorhersagt. Eine Gemeinschaft auf niedrigem trophischen Niveau wird nach diesem Modell bei hohem Umwelt-Streß (Gabelsflach: Winter) durch physikalische Faktoren und bei moderatem Umwelt-Streß (Gabelsflach: Sommer) durch Konkurrenz und teilweise durch Räuber kontrolliert. Die kontrollierende Wirkung von Konkurrenz wird in Phasen starker Rekrutierung am stärksten

sein (Gabelsflach: Mortalität siedelnder Larven durch Bioturbation).

Die diskutierten physikalischen und biologischen Störungen bedingen auf dem Gabelsflach eine Lebensgemeinschaft von geringer Komplexität, aber von hoher Dynamik. Neben den langen, physikalisch gesteuerten jährlichen Zyklen von Wachstum, Reproduktion und Stagnation existieren kurze, kleinräumige Zyklen von Emigration/Mortalität und Immigration/Rekolonisation, die biologisch gesteuert werden.

Hier stellt sich zum Abschluß die Frage, ob ein solches System als stabil bezeichnet werden kann. Das entscheidende Kriterium für Stabilität ist eine langfristig konstante Struktur des Systems, wobei die Struktur durch Parameter wie Artenspektrum, Abundanz (Biomasse) einzelner Arten und Abundanz (Biomasse) trophischer Gruppen definiert wird (Pimm 1984). Kehrt das System nach einer beliebig großen Störung wieder in seine Ausgangslage zurück, spricht man von globaler Stabilität. Sind mehrere stabile Zustände möglich, so spricht man von Nachbarschafts-Stabilität (Gray 1977).

Über langfristige Veränderungen in der Struktur des Makrozoobenthos des Gabelsflach ist so gut wie nichts bekannt. Die verfügbaren Daten reichen von 1982 (Brey 1984) bis 1988, in dieser Zeit hat sich die Zusammensetzung der Fauna nicht wesentlich verändert. Ein weiteres Indiz für langfristige Stabilität des Artenspektrums ist die fortdauernde Gültigkeit der Zuordnung der Flachwasser-Gebiete der Kieler Bucht zur Macoma balthica-Gemeinschaft durch Petersen (1918). Abundanz und Biomasse dominanter Arten im Flachwasser der Kieler Bucht haben sich aber wahrscheinlich in der Zwischenzeit aufgrund antropogener Einflüsse verändert (Brey 1986).

Es gibt also keine Hinweise darauf, daß sich das Artenspektrum der untersuchten Gemeinschaft in den letzten 70 Jahren gravierend verändert hat. Dies würde bedeuten, daß das untersuchte System unter diesem Aspekt globale Stabilität zeigt. Globale Stabilität schein allgemein eine charakteristische Eigenschaft von Gemein-

schaften des Weichbodens im Eulitoral und flachen Sublitoral zu sein. Auch nach schweren Störungen, z.B. Eiswintern mit Wassertemperaturen unter 0 °C und Eisgang, die zum Teil erhebliche Schäden verursachen können (siehe Blegvad 1929, Tiedtke 1964) oder einer großflächigen vollständigen Extinktion der Fauna durch Toxine (siehe Simon & Dauer 1977) stellt sich der ursprüngliche Zustand relativ schnell wieder ein, die Struktur der Lebensgemeinschaft wird langfristig nicht verändert.

Interessant ist in diesem Zusammenhang der Vergleich der benthischen Gemeinschaft, welche die schlickigen und schlick-sandigen Sedimente unterhalb der Halokline in der Kieler Bucht bewohnt, mit der hier untersuchten Gemeinschaft sandiger Sedimente oberhalb der Halokline. Auch die Lebensgemeinschaft unterhalb der Halokline wird vor allem von physikalischen Faktoren kontrolliert. Wassertemperaturen unter 0 °C in strengen Wintern und Sauerstoffmangel-Situationen im Sommer führen in unregelmäßigen Abständen zu Massensterben der benthischen Fauna und zu daran anschließender Wiederbesiedelung (siehe z.B. Rumohr 1986). Im Sommer 1981 trat eine besonders schwere Sauerstoffmangel-Situation auf, die anscheinend zu einer dauerhaften Veränderung im Artenspektrum und im Abundanz/Biomasse-Verhältnis verschiedener Arten zueinander führte (Weigelt 1987). Die Gemeinschaft ist vermutlich nach der Störung nicht in den vorherigen stabilen Zustand zurückgekehrt, sondern es hat sich ein anderes stabiles Gleichgewicht eingestellt. Das würde bedeuten, daß das benthische System unterhalb der Halokline keine globale Stabilität, sondern Nachbarschafts-Stabilität aufweist.

Literatur

- Allen, P.L. and J.J. Moore, 1987: Invertebrate macrofauna as potential indicators of sandy beach instability. *Estuarine Coast. Shelf Sci.* 24: 109-125.
- Aller, J.Y. and R.C. Aller, 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: 755-790.
- Aller, R.C., 1980: Relationship of tube-dwelling benthos with sediment and overlying water chemistry. p.285-308 in: Tenore, K.R. and B.C.Coull (eds): *Marine benthic dynamics*. Univ. South Carolina Press, 451pp.
- Altenkirch, J., 1977: Sedimentverteilungsmuster im Abraisionsgebiet des Stoller Grundes (Kieler Bucht) und ihre zeitliche Veränderung. Univ. Kiel, SFB 95 Report No. 26, 46pp.
- Anger, K., 1975: On the influence of sewage pollution on inshore benthic communities in the south of Kiel Bay. Part 2: Quantitative studies on community structure. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 27: 408-438.
- Anger, V., 1984: Reproduction in *Pygospio elegans* (Spionidae) in relation to its geographical origin and to environmental conditions: a preliminary report. *Fortschritte der Zoologie* 29: 45-51.
- Arntz, W.E. and H. Rumohr, 1978: The Benthosgarten: Field experiments on benthic colonization in the Western Baltic II. Subsequent successional stages. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 4: 97.
- Babenerd, B., 1980: Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht. Diss., Univ. Kiel., 226 p.
- Babenerd, B. and S. Gerlach, 1987: Bathymetry and Sediments of Kieler Bucht. p.16-31 in: Rumohr, J., E. Walger and B. Zeitzschel (eds): *Seawater-sediment interactions in coastal waters*. Springer, Berlin, New-York.
- Bachelet, G., 1980: Growth and recruitment of the Tellinid *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde Estuary. *Mar. Biol.* 59: 105-117.
- Bailey-Brock, J.H., 1979: Sediment trapping by chaetopterid polychaetes on a Hawaiian fringing reef. *J. Mar. Res.* 37: 643-656.

- Banse, K., 1955: Über das Verhalten von meroplanktischen Larven in geschichtetem Wasser. Kieler Meeresforsch 11: 188-200.
- Bell, S.S. and B.C. Coull, 1980: Experimental evidence for a model of juvenile macrofauna - meiofauna interactions. p.179-192 in: Tenore, K.R. and B.C. Coull (eds): Marine benthic dynamics. Univ. South Carolina Press, 451pp.
- Bell, S.S. and D.J. Devlin, 1983: Short-term macrofaunal recolonization of sediment and epibenthic habitats in Tampa Bay, Florida. Bull. Mar. Sci. 33: 102-108.
- Bergman, M.J.N., H. van der Veer and L. Karczmarski, 1988: Impact of tail-nipping on mortality, growth and reproduction of *Arenicola marina*. Neth. J. Sea Res. 22: 83-90.
- Beukema, J.J., 1976: Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. Netherl. J. Sea Res. 10: 236-261.
- Beukema, J.J., 1980: Calcimass and carbonate production by molluscs on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea: I. The Tellinid bivalve *Macoma balthica*. Netherl. J. Sea Res. 14: 323-338.
- Beukema, J.J., 1982: Annual variation in reproduction success and biomass of the major macrozoobenthic species living in a tidal flat area of the Wadden Sea. Netherl. J. Sea Res. 16: 37-45.
- Bick, A. and F. Gosselck, 1985: Arbeitsschlüssel zur Bestimmung der Polychaeten der Ostsee. Mitt. Zool. Mus. Berlin 61: 171-272.
- Blaricom, G.R. van, 1982: Experimental analysis of structural regulation in a marine sand community exposed to oceanic swell. Ecology 52: 283-305.
- Blegvad, H., 1929: Mortality among animals of the littoral region in ice winters. Rep. Danish Biol. Stat. 35: 49-62.
- Bliss, C.I. and R.A Fisher, 1953: Fitting the negative binomial distribution to biological data and note on the efficient fitting of the negative binomial. Biometrics 9: 176-200.
- Bodungen, B. von, 1975: Der Jahresgang der Nährsalze und der Primärproduktion des Planktons in der Kieler Bucht unter Berücksichtigung der Hydrographie. Diss., Univ. Kiel, 116p.

- Boehlich, M.J. and J.O. Backhaus, 1987: Simulation windangeregter Strömungen im System Nordsee-Ostsee zur Interpretation eutrophierungsrelevanter biologisch-chemischer Prozesse in deutschen Küstengewässern. Umweltforschungsplan des Bundesministers für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit, Forschungsbericht 102 04 215/18, 52p.
- Bonsdorff, E., 1980: Macrozoobenthic recolonization of a dredged brackish water bay in SW Finland. *Ophelia* Suppl. 1: 145-155.
- Bonsdorff, E., 1984: Establishment, growth and dynamics of a *Macoma balthica* (L.) population. *Limnologica* 15: 403-405.
- Bonsdorff, E., O. Karlsson and E. Leppäkoski, 1984: Ecological changes in the brackish water environment of the Finnish west coast caused by engineering work. *Ophelia* Suppl. 3: 33-44.
- Bonsdorff, E., J. Mattila, C. Rönne and C.-S. Österman, 1986: Multidimensional interactions in shallow soft-bottom ecosystems; testing the competitive exclusion principle. *Ophelia* Suppl. 4: 37-44.
- Brenchley, G.A., 1981: Disturbance and community structure: an experimental study of bioturbation in marine soft-bottom environments. *J. Mar. Res.* 39: 767-790.
- Brey, T., 1984: Gemeinschaftsstrukturen, Abundanz, Biomasse und Produktion des Makrozoobenthos sandiger Böden der Kieler Bucht in 5 - 15 m Wassertiefe. Berichte aus dem Institut für Meereskunde Kiel, No 123, 124p.
- Brey, T., 1986: Formalin and Formaldehyde-depot chemicals: effects on dry weight and ash free dry weight of two marine bivalve species. *Meeresforschung/Reports on Marine Research* 31: 52-57.
- Brey, T., 1986: Increase in macrozoobenthos above the halocline in Kiel Bay comparing the 1960s with the 1980s. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28: 299-302.
- Brey, T., H. Rumohr and S. Ankar, 1988: The energy content of macrobenthic invertebrates: General conversion factors from weight to energy. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 117: 271-278.
- Brigham, E.O., 1985: Fast Fourier Transformation. Oldenbourg 1985, 245p.
- Brock, V., 1980: Notes on relations between density, settling and growth of two sympatric cockles, *Cardium edule* (L.) and *C. glaucum* (Brugiere). *Ophelia* Suppl. 1: 241-248.

- Buchanan, J.B., 1984: Sediment analysis. p.41-65 in: Holme. N.A. and A.D. McIntyre (eds): Methods for the study of marine benthos. IBP Handbook No.16, Blackwell, Oxford, 2nd edition, 387p.
- Buchanan, J.B. and R.M. Warwick, 1974: An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 54: 197-222.
- Burke, M.V. and K.H. Mann, 1974: Productivity and production:biomass ratios of bivalve and gastropod populations in a Eastern Canadian estuary. J. Fish. Res. Bd. Canada 31: 167-177.
- Butman, C.A., 1987: Larval settlement of soft-sediment invertebrates: The spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 25: 113-165.
- Brunswig, D., W.E. Arntz and H. Rumohr, 1976: A tentative field experiment on population dynamics of macrobenthos in the Western Baltic. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 3: 49-59.
- Cadee, G.C., 1976: Sediment reworking by *Arenicola marina* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Netherl. J. Sea. Res. 10: 440-460.
- Chandler, G.T. and J.W. Fleeger, 1983: Meiofauna colonization of azoic estuarine sediment in Louisiana: Mechanisms of dispersal. J.Exp. Mar. Biol. Ecol. 69: 175-188.
- Chatfield, C., 1975: The Analysis of time series: Theory and practice. Chapman and Hall, London, 263p.
- Cliff, A.D. and J.K. Ord, 1973: Spatial autocorrelation. Pion, London, 177p.
- Cliff, A.D. and J.K. Ord, 1981: Spatial processes. Models and applications. Pion, London, 266p.
- Connell, J.H. and R.O. Slayter, 1977: Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Amer. Nat. 111: 1119-1144.
- Cooley, J.W. and J.U. Tukey, 1965: An algorithm for the machine calculation of complex Fourier series. Math. of Comput. 19: 297-301.
- Cranford, P.J., D.L. Peer and D.C. Gordon, 1985: Population dynamics and production of *Macoma balthica* in Cumberland Basin and Shepody Bay, Bay of Fundy. Netherl. J. Sea Res. 19: 135-146.

- Dauer, D.M. and J.L. Simon, 1976: Habitat expansion among polychaetous annelids repopulating a defaunated marine habitat. *Mar. Biol.* 37: 169-177.
- Dauer, D.M., C.A. Maybury and R.M. Ewing, 1981: Feeding behaviour and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake Bay. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 54: 21-38.
- DeWitt, T.H., 1987: Microhabitat selection and colonization rates of a benthic amphipod. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 36: 237-250.
- Duncan, P.B., 1987: Burrow-structure and burrowing activity of the funnel-feeding enteropneust *Balanoglossus aurantiacus* in Bogue Sound, North Carolina, USA. *Mar. Ecol.* 8: 75-95.
- Dybern, B.I., H. Ackefors and R. Elmgren, 1976: Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. *Baltic Marine Biologists, Publication No 1.*
- Earll, R. and D.G. Erwin, 1983: *Sublittoral ecology.* Clarendon Press, Oxford, 277p.
- Eckman, J.E., 1979: Small-scale patterns and processes in a soft-substratum, intertidal community. *J. Mar. Res.* 37: 437-457.
- Eckman, J.E., 1985: Flow disruption by an animal-tube mimic affects sediment bacterial colonization. *J. Mar. Res.* 43: 419-435.
- Eckman, J.E., A.R.M. Nowell and P.A. Jumars, 1981: Sediment destabilization by animal tubes. *J. Mar. Res.* 39: 361-374.
- Eleftheriou, A. and N.A. Holme, 1984: Macrofauna techniques. p.140-216 in: Holme, N.A. and A.D. McIntyre (eds): *Methods for the study of marine benthos.* Blackwell Sci., Oxford, 387p.
- Elliot, J.M., 1971: Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshw. Biol. Ass. Publ.* No 25, 148p.
- Fager, E.W., 1964: Marine sediments: Effects of a tube-building polychaete. *Science* 143: 356-359.
- Fauchald, K. and P.A. Jumars, 1979: The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 17: 193-284.

- Fenchel, T., 1969: The ecology of marine microbenthos IV. The structure and functions of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated Protozoa. *Ophelia* 6: 1-182.
- Führböter, A., 1983: Über microbiologische Einflüsse auf den Erosionsbeginn bei Sandwatten. *Wasser und Boden* 3: 106-116.
- Führböter, A. and H. Manzenrieder, 1987: Biostabilisierung von Sandwatten durch Mikroorganismen. p.123-138 in: Krumbein, W.E.; H.-E. Reineck and W. Ziegler (eds.): *Mellum - Portrait einer Insel*. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt/M.
- Gallagher, E.D., P.A. Jumars and D.D. Trueblood, 1983: Facilitation of soft-bottom benthic succession by tube builders. *Ecology* 64: 1200-1216.
- Gargas, E., 1980: Production and photosynthetic efficiency of microalgae (phytoplankton and microbenthos) in a shallow Danish fjord. *Vatten* 2: 125-138.
- Gargas, E., S. Mortensen and G. Nielsen, 1980: Production and photosynthetic efficiency of phytoplankton in the open Danish waters 1975-1977. *Ophelia* Suppl. 1: 123-144.
- Gilbert, M.A., 1977: The behaviour and functional morphology of deposit feeding in *Macoma balthica* (L.), in New England. *J. Moll. Stud.* 43: 18-27.
- Grafenstein, U. von, 1982: Zur Erosionswirkung von Seegang: Beobachtungen an Wellenrippeln in der Kieler Bucht (Westl. Ostsee). Univ. Kiel, SFB 95 Report No 63, 39p.
- Grant, J., U.V. Bathmann and E.L. Mills, 1986: The interaction between benthic diatom films and sediment transport. *Estuarine Coast. Shelf Sci.* 23: 225-238.
- Grassle, J.F. and H.L. Sanders, 1973: Life histories and the role of disturbance. *Deep Sea Res.* 20: 643-659.
- Gray, J.S., 1977: The stability of benthic ecosystems. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 30: 427-444.
- Gray, J.S., 1984: *Ökologie mariner Sedimente*. Springer, Berlin, New York, 193p.
- Gudmundsson, H., 1985: Life history patterns of polychaete species of the family Spionidae. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 65: 93-111.

- Haines, J.L. and D. Maurer, 1980: Quantitative faunal associates of the serpulid polychaete *Hydroides dianthus*. Mar. Biol. 56: 43-47.
- Hartmann-Schröder, G., 1971: Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. In: Dahl, M. and F. Peus (eds): Die Tierwelt Deutschlands. Fischer, Jena, 594p.
- Heiber, W., 1988: Die Faunengemeinschaft einer großen Stromrinne des Wurster Wattengebietes (Deutsche Bucht). Diss. Univ. Bonn (FRG), 398pp.
- Hempel, C., 1957: Über den Röhrenbau und die Nahrungsaufnahme einiger Spioniden (Polychaeta sedentaria) der deutschen Küsten. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 6: 100-135.
- Hobson, K.D. and R.H. Green, 1968: Asexual and sexual reproduction of *Pygospio elegans* in Barnstable Harbor, Massachusetts. Biol. Bull. 135: 410.
- Holland, A.F., R.G. Zingmark and J.M. Dean, 1974: Quantitative evidence concerning the stabilization of sediments by marine benthic diatoms. Mar. Biol. 27: 191-196.
- Holme, N.A., 1950: Population-dispersion in *Tellina tenuis* da Costa. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 29: 267-280.
- Horne, D.J., 1982: The ostracod fauna of an intertidal Sabellaria reef at Blue Anchor, Somerset, England. Estuarine Coast. Shelf Sci. 15: 671-678.
- Hunt, J.H., W.G. Ambrose and C.H. Peterson, 1987: Effects of the gastropod, *Ilyanassa obsoleta* (Say), and the bivalve, *Mercenaria mercenaria* (L.), on larval settlement and juvenile recruitment of infauna. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 108: 229-240.
- Huston, M., 1979: A general hypothesis of species diversity. Am. Nat. 113: 81-101.
- Hutchinson, G.E., 1959: Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals. Am. Nat. 93: 145-159.
- Hylleberg, J., 1975: Selective feeding by *Abarenicola pacifica* with notes on *Abarenicola vagabunda* and a concept of gardening in lugworms. Ophelia 14: 113-137.
- Hylleberg, J. and V.F. Gallucci, 1975: Selectivity in feeding by the deposit-feeding bivalve *Macoma nasuta*. Mar. Biol. 32: 167-178.

- Iwao, S., 1972: Application of the $m^* - m$ method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. Res. Popul. Ecol. 14: 97-128.
- Iwao, S. and E. Kuno, 1971: An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. p.461-513 in: Patil, G.P., E.C. Pielou and W.E. Waters (eds): Statistical ecology, Vol 1. Penn State Univ. Press, 582p.
- Iyer, P.V.K., 1949: The first and second moments of some probability distributions arising from points on a lattice and their application. Biometrika 36: 135-141.
- Jacobsen, V.H., 1967: The feeding of the lugworm *Arenicola marina* (L.). Quantitative studies. Ophelia 4: 91-109.
- Jenkins, G.M. and D.G Watts, 1968: Spectral analysis and its applications. Holden-Day, Oakland, 525p.
- Jensen, P., 1980: Description of the marine free-living nematode *Chromadora lorenzeni* n. sp. with notes on its microhabitats. Zool. Anz. Jena 205: 213-218.
- Keegan, B.F., 1974: Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland. III. The bivalves of Galway Bay and Kilkerrin Bay. Proc. Roy. Irish Ass. 74 (B): 85-123.
- Lenz, J., 1977: Hydrographic conditions. p12-25 in: G. Rheinheimer (ed.): Microbial ecology of a brackish water environment. Springer, New York, Berlin, 287p.
- Levin, L.A., 1981: Dispersion, feeding behaviour and competition in two spionid polychaetes. J. Mar. Res. 39: 99-117.
- Levin, L.A., 1984: Life history and dispersal patterns in a dense infaunal polychaete assemblage: community structure and response to disturbance. Ecology 65: 1185-1200.
- Levinton, J., 1972: Stability and trophic structure in deposit-feeding and suspension-feeding communities. Amer. Nat. 106: 472-486.
- Linke, O., 1939: Die Biota des Jadebusenwattes. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 1: 201-348.
- Lloyd, M., 1967: Mean crowding. J. Anim. Ecol. 36: 1-30.
- Luckenbach, M.W., 1987: Effects of adult infauna on new recruits: Implications for the role of biogenic refuges. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 105: 197-206.
- MacArthur, R.H. and E.O. Wilson, 1967: The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton.

- Madsen, P.B. and K. Jensen, 1987: Population dynamics of *Macoma balthica* in the Danish Wadden Sea in an organically enriched area. *Ophelia* 27: 197-208.
- Magaard, L. and G. Rheinheimer (eds.), 1974: *Meereskunde der Ostsee*. Springer, New York, Berlin, 269p.
- Mann, K.H., 1980: Benthic secondary production. p.103-118 in: Barnes, R.K. and K.H. Mann (eds): *Fundamentals of aquatic ecosystems*. Blackwell Scientific, London, 229p.
- Marshall, W., 1895: *Die deutschen Meere und ihre Bewohner*. Leipzig, 839p.
- McIntyre, A.D., 1964: Meiofauna of sublittoral muds. *J.Mar. Biol. Ass. U.K.* 44: 665-674.
- Menge, B.A. and J.P. Sutherland, 1987: Community regulation: Variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Am. Nat.* 130: 730-757.
- Meyer, H.A. und K. Möbius, 1865: *Die Fauna der Kieler Bucht 1. Hinterkiemer oder Ophistobranchia*. Leipzig, 90p.
- Meyer, H.A. und K. Möbius, 1865: *Die Fauna der Kieler Bucht 2. Prosobranchia und Lamellibranchia*. Leipzig, 60p.
- Meyer, H.A., K. Möbius, G. Karsten and V. Hensen, 1871: *Die Expedition zur physikalisch-chemischen und biologischen Untersuchung der Ostsee. Jahresber. Comm. Wiss. Unters. Deutsch. Meere* 1: 1 - 178.
- Mileikovsky, S.A., 1971: Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: A re-evaluation. *Mar. Biol.* 10: 193-213.
- Mileikovsky, S.A., 1974: On predation of pelagic larvae and early juveniles of marine bottom invertebrates by adult benthic invertebrates and their passing alive through their predators. *Mar. Biol.* 26: 303-311.
- Mills, E.L., 1975: Benthic organisms and the structure of marine ecosystems. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 32: 1657-1663.
- Möbius, K., 1877: *Die Auster und die Austernwirtschaft*. Berlin.
- Möller, P. and R. Rosenberg, 1983: Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, Western Sweden. *Ophelia* 22: 33-55.
- Muus, K., 1973: Settling, growth and mortality of young bivalves in the Oresund. *Ophelia* 12: 79-116.

- Myers, A.C., 1977: Sediment processing in a marine subtidal sandy bottom community. I Physical aspects. J. Mar. Res. 35: 608-632.
- Myers, A.C., 1977: Sediment processing in a marine subtidal sandy bottom community. II Biological consequences. J. Mar. Res. 35: 633-647.
- Neumann, A.C. and T.P. Scoffin, 1970: The composition, structure and erodability of subtidal mats, Abaco, Bahamas. J. Sedim. Petrol. 40: 274-297.
- Newell, G.E., 1948: A contribution to our knowledge of the life history of *Arenicola marina* L. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 27: 554-579.
- Ockelman, K.W. and K. Muus, 1978: The biology, ecology and behaviour of the bivalve *Mysella bidentata* (Montagu). *Ophelia* 17: 1-93.
- Odum, E.P., 1984: *Grundlagen der Ökologie*. Thieme, Stuttgart, 836p.
- Ohta, S., 1984: Star-shaped feeding traces produced by echinuran worms on the deep-sea floor of the Bay of Bengal. *Deep-Sea Res.* 31: 1414-1432.
- Olafsson, E.B., 1988: Dynamics in deposit-feeding and suspension-feeding populations of the bivalve *Macoma balthica*: an experimental study. Diss. University of Lund, Sweden, 122p.
- Oliver, J.S., J.M. Oakden and P.N. Slattery, 1982: Phoxocephalid amphipod crustaceans as predators on larvae and juveniles in marine soft-bottom communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7: 179-184.
- Paine, R.T., 1966: Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Paine, R.T., 1980: Food webs: Linkage, interaction strength and community infrastructure. *J. Anim. Ecol.* 49: 667-685.
- Parsons, T.R., M. Takahashi and B. Hargrave, 1984: *Biological oceanographic processes*. Pergamon Press, Oxford, New York, 3rd edition, 330p.
- Pauly, D., 1973: Über ein Gerät zur Vorsortierung von Benthosproben. *Ber. Deutsch. Wiss. Komm. Meeresforsch.* 22: 458-460.
- Petersen, G.G.J., 1918: The sea bottom and its production of fish-food. *Report. Danish Biol. Stat. Bd. Agr.*, Copenhagen.

- Petersen, G.H. and M.A. Curtis, 1980: Differences in energy flow through major components of subarctic, temperate and tropical marine shelf ecosystems. Dana 1: 53-64.
- Peterson, C.H., 1979: Predation, competitive exclusion, and diversity in the soft-sediment benthic communities of estuaries and lagoons. p.233-264 in: Livingston, R.J. (ed): Ecological processes in costal and marine systems. Plenum Press, N.Y.
- Pielou, E.C., 1969: An introduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience, New York, 286p.
- Pielou, E.C., 1975: Ecological diversity. Wiley, New York, 254p.
- Pielou, E.C., 1984: The interpretation of biological data. J. Wiley & Sons, N.Y., 263p.
- Pihl, L., 1982: Food intake of young cod and flounder in a shallow bay on the Swedish west coast. Netherl. J. Sea Res. 15: 419-432.
- Pimm, S.L., 1984: The complexity and stability of ecosystems. Nature 307: 321-326.
- Pollack, H., 1979: Populationsdynamik, Produktivität und Energiehaushalt des Wattwurms *Arenicola marina* (Annelida, Polychaeta). Helgoländer wiss. Meeresunters. 32: 313-358.
- Posey, M.H., 1987: Influence of relative mobilities on the composition of benthic communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. 39: 99-104.
- Probert, P.K., 1984: Disturbance, sediment stability and trophic structure of soft-bottom communities. J. Mar. Res. 42: 893-921.
- Raffaelli, D. and H. Milne, 1987: An experimental investigation of the effects of shorebird and flatfish predation on estuarine invertebrates. Estuarine Coast. Shelf Sci. 24: 1-13.
- Rasmussen, E., 1953: Asexual reproduction in *Pygospio elegans* Claparede (Polychaeta sedentaria). Nature 171: 1161-1162.
- Rasmussen, E., 1973: Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). Ophelia 11: 1-507.
- Reading, C.J. and S. McGrorty, 1978: Seasonal variation in the burying depth of *Macoma balthica* (L.) and its accessibility to wading birds. Estuarine Coast. Mar. Sci. 6: 135-144.

- Reichardt, W., 1986: Polychaete tube walls as zoned microhabitats for marine bacteria. *Actes Colloques IFREMER* 3: 415-425.
- Reichardt, W.T., 1988: Impact of bioturbation by *Arenicola marina* on microbiological parameters in intertidal sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44: 149-158.
- Reidenauer, J.A. and D. Thistle 1981: Response of a soft-bottom harpacticoid copepod community to stingray (*Dasyatis sabina*) disturbance. *Mar. Biol.* 65: 261-267.
- Reineck, H.-E. and I.B. Singh, 1973: *Depositional sedimentary environments*. Springer, Berlin, 439p.
- Reise, K., 1981: High abundance of small zoobenthos around the biogenic structures in tidal sediments of the Wadden Sea. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 34: 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., 1983: Experimental removal of lugworms from marine sand affects small zoobenthos. *Mar. Biol.* 74: 327-332.
- Reise, K., 1985: *Tidal flat ecology*. Springer, Berlin - New York, 198pp.
- Reise, K., 1987: Spatial niches and long-term performance in meiobenthic Plathelminthes of an intertidal lugworm flat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38: 1-11.
- Remane, A., 1940: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. Vol. Ia of: Grimpe, G. (ed): *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee*, Leipzig.
- Remane, A. and C. Schlieper (eds), 1971: *Biology of brackish water*. Vol. 25 of: *Die Binnengewässer*, Stuttgart, New York, 372p.
- Rhoads, D.C. and D.K. Young, 1970: The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.* 28: 150-178.
- Rhoads, D.C. and D.K. Young, 1971: Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts. II. Reworking by *Molpadia oolitica* (Holothuroidea). *Mar. Biol.* 11: 255-261.

- Rhoads, D.C., J.Y. Yingst and W.J. Ullman, 1978: Seafloor stability in central Long Island Sound: Part I. Temporal changes in erodibility of fine-grained sediment. p.221-244 in: Wiley, M.L. (ed): Estuarine interactions. Academic Press, N.Y., London.
- Richter, W. and M. Sarnthein, 1977: Molluscan colonization of different sediments on submerged platforms in the Western Baltic Sea. p.531-539 in: Keegan, B.F., P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden (eds): Biology of benthic organisms. Pergamon Press.
- Rijken, M., 1979: Food and food uptake in *Arenicola marina*. Netherl. J. Sea Res. 13: 406-421.
- Risk, M.J., 1973: Silurian Echiurids: Possible feeding traces in the Thorold sandstone. Science 180: 1285-1287.
- Rohlf, F.J. and R.R. Sokal, 1981: Statistical Tables. Freeman & Co, San Francisco, 2nd edition, 219p.
- Romero, M., 1983: Vertikale Verteilungsmuster der Makrofauna im Sediment. Diplom-thesis Univ. Kiel, 131p.
- Rumohr, H., 1978: The Benthosgarten: Field experiments on benthic colonization in the Western Baltic I. Initial colonization. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 4: 96.
- Rumohr, H., 1980: Der "Benthosgarten" in der Kieler Bucht. Experimente zur Bodentierökologie. Diss. Univ. Kiel, 195p.
- Rumohr, H., 1986: Historische Indizien für Eutrophierungserscheinungen (1875-1939) in der Kieler Bucht (westliche Ostsee). Meeresforsch./Reports on Mar. Res. 31: 115-123.
- Rumohr, H., in press: A brief history of benthos research in Kiel Bay and in the Baltic. Proc. 4th Int. Conf. History Oceanogr. Hamburg 1987.
- Rumohr, H. and W.E. Arntz, 1982: The "Benthosgarten" - A new approach for the study of soft bottom communities. Meeresforsch./Reports on Mar. Res. 29: 225-238.
- Sachs, L., 1976: Angewandte Statistik. Springer, Berlin, New York, 552p.
- Sanders, H.L., 1968: Marine benthic diversity: A comparative study. Amer. Nat. 102: 243-282.
- Sanders, H.L., E.M. Goudsmit, E.L. Mills and G.E. Hampson, 1962: A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts. Limnol. Oceanogr. 7: 63-79.

- Santos, S.L. and J.L. Simon, 1980: Marine soft-bottom community establishment following annual defaunation: Larval or adult recruitment? *Mar Ecol. Prog. Ser.* 2: 235-241.
- Savidge, W.B. and G.L. Taghon, 1988: Passive and active components of colonization following two types of disturbance on intertidal sandflat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 115: 137-155.
- Scheibel, W. and H. Rumohr, 1979: Meiofaunaentwicklung auf künstlichen Weichböden in der Kieler Bucht. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 32: 305-312.
- Scheltema, R.S., 1974: Biological interaction determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalass. Jugoslavica* 10: 263-296.
- Schwarz, A., 1932: Der tierische Einfluß auf die Meeressedimente. *Senckenbergiana* 14: 118-172.
- Schweimer, M., 1976: Erosionshäufigkeit in der westlichen Ostsee als Folge des Seegangs. Univ. Kiel, SFB 95 Report No. 21, 59p.
- Self, R.F.L. and P.A. Jumars, 1988: Cross-phyletic patterns of particle selection by deposit feeders. *J. Mar. Res.* 46: 119-143.
- Shannon, C.E. and W. Weaver, 1963: The mathematical theory of communication. Univ. of Illinois Press, Urbana.
- Simon, J.L. and D.M. Dauer, 1977: Reestablishment of a benthic community following natural defaunation. p.139-154 in Coull, B.C. (ed): *Ecology of marine benthos*. Univ. S.Carolina Press, Columbia.
- Smidt, E.L.B., 1951: Animal production in the Danish Waddensea. *Meddel. fra Komm. Danmark Fisk.- og. Havunders Ser. Fiskeri* 11 (6), 151p.
- Smith, C.R., P.A. Jumars and D.J. DeMaster, 1986: In situ studies of megafaunal mounds indicate rapid sediment turnover and community response at the deep-sea floor. *Nature* 323: 251-253.
- Sokal, R.R., 1979: Ecological parameters inferred from spatial correlograms. p.167-196 in: Patil, G.P. and M. Rosenzweig (eds): *Contemporary quantitative ecology and related parameters*. Internat. Co-operative Publishing House, Fairland, Maryland, 695pp.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf, 1981: *Biometry*. Freeman and Co., San Francisco, 2nd edition, 859p.

- Stotz, W., 1986: Das Makrozoobenthos der Schlei - Produktion und Bedeutung als Fischnahrung. Diss. Univ. Kiel, 166p.
- Straaten, L.M.J.U. van, 1952: Biogene textures and the formation of shell beds in the Dutch Wadden Sea. Proc. Koninkl. Nedl. Akad. Wetenschap. Ser.B 55: 500-516.
- Struve-Blanck, S., 1982: Die Strömungen in der Kieler Bucht. Ber. Inst. f. Meereskunde Kiel No. 102, 112p.
- Sundbäck, K. and B. Jönsson, 1988: Microphytobenthic productivity and biomass in sublittoral sediments of a stratified bay, southeastern Kattegat. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 122: 63-81.
- Taghon, G.L., 1982: Optimal foraging by deposit-feeding invertebrates: Roles of particle size and organic coating. Oecologia 52: 295-304.
- Taghon, G.L., A.R.M. Nowell and P.A. Jumars, 1980: Induction of suspension feeding in spionid polychaetes by high particulate fluxes. Science 210: 562-564.
- Taghon, G.L., R.F.L. Self and P.A. Jumars, 1978: Predicting particle size selection by deposit feeders: A model and its implications. Limnol. Oceanogr. 23: 752-759.
- Tamai, K., 1985: Production estimation of Spionid polychaete *Paraprinospio* sp. (type B) in Suo-nada, Japan. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 51: 213-218.
- Thamdrup, H.M., 1935: Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. Medd. Komm. Danm. Fisk.- og Havunders., Fiskeri 10: 1-125.
- Thayer, C.W., 1979: Biological bulldozers and the evolution of marine benthic communities. Science 203: 458-461.
- Thayer, C.W., 1983: Sediment-mediated biological disturbance and the evolution of marine benthos. p.479-625 in: McCall, P.L. and M.J.S. Tevesz (eds): Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. Plenum Press, New York, 837p.
- Thistle, D., 1980: The response of a harpacticoid copepod community to a small-scale natural disturbance. J. Mar. Res. 38: 381-395.
- Thorson, G., 1957: Bottom communities. Geol. Soc. America Memoir 67: 461-535.
- Thorson, G., 1966: Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. Netherl. J. Sea Res. 3: 267-293.

- Tiedtke, B., 1964: Über die ökologische Bedeutung eines extrem kalten Winters für die eulitorale Hartbodenfauna der Kieler Förde. *Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst.* 35: 33-60.
- Turk, T.R. and M.J. Risk, 1981: Effect of sedimentation on infaunal invertebrate populations of Cobequid Bay, Bay of Fundy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 642-648.
- Virnstein, R.W., 1977: The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* 58: 1199-1217.
- Vogel, K., 1959: Wachstumsunterbrechungen bei Lamellibranchiaten und Branchipoden. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 109.
- Warwick, R.M. and R. Price, 1975: Macrofauna production in an estuarine mud-flat. *J. mar. Biol. Ass. U.K.* 55: 1-18.
- Warwick, R.M., C.L. George and J.R. Davies, 1978: Annual macrofauna production in a Venus community. *Estuarine Cost. Mar. Sci.* 7: 215-241.
- Weigelt, M., 1987: Auswirkungen von Sauerstoffmangel auf die Bodenfauna der Kieler Bucht. *Diss. Univ. Kiel*, 299p.
- Wells, G.P., 1944: The mode of life of *Arenicola marina* L. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 26: 170-207.
- Werner, B., 1956: Über die Winterwanderung von *Arenicola marina* L. (*Polychaeta sedentaria*). *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 5: 353-378.
- Werner, B., 1956: Eine Beobachtung über die Wanderung von *Arenicola marina* L. (*Polychaeta sedentaria*). *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 5: 93-102.
- Werner, F., J. Altenkirch, R.S. Newton and E. Seibold, 1976: Sediment patterns and their temporal variation on abrasion ridges in a moderate flow regime (Stoller Grund, Western Baltic). *Meyniana* 28: 95-105.
- Whitlatch, R.B. and J.R. Weinberg, 1982: Factors influencing particle selection and feeding rate in the polychaete *Cistenides (Pectinaria) gouldii*. *Mar. Biol.* 71: 33-40.
- Whitlatch, R.B. and R.N. Zajac, 1985: Biotic interactions among estuarine infaunal opportunistic species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 21: 299-311.
- Wilde, P.A.W.J. de, 1975: Influence of temperature on behaviour, energy metabolism and growth of *Macoma balthica*. p.239-256 in: Barnes, H. (ed.): *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp.* Aberdeen Univ. Press.

- Wilde, P.A.W.J. de and E.M. Berghuis, 1979: Laboratory experiments on growth of juvenile lugworms, *Arenicola marina*. Netherl. J. Sea Res. 13: 487-502.
- Wildish, D.J., 1977: Factors controlling marine and estuarine sublittoral macrofauna. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 30: 445-454.
- Wilson, W.H., 1979: Community structure and species diversity of the sedimentary reefs constructed by *Petaloproctus socialis* (Polychaeta: Maldanidae). J. Mar. Res. 37: 623-641.
- Wilson, W.H., 1981: Sediment-mediated interactions in a densely populated infaunal assemblage: The effects of the polychaete *Abarenicola pacifica*. J. Mar. Res. 39: 735-748.
- Wilson, W.H., 1983: The role of density dependence in a marine infaunal community. Ecology 64: 295-306.
- Woodin, S.A., 1976: Adult-Larval interactions in dense infaunal assemblages: Patterns of abundance. J. Mar. Res. 34: 25-41.
- Woodin, S.A., 1978: Refuges, disturbance, and community structure: A marine soft-bottom example. Ecology 59: 274-284.
- Woodin, S.A., 1981: Disturbance and community structure in a shallow water sand flat. Ecology 62: 1052-1066.
- Yingst, J.Y. and D.C. Rhoads, 1978: Seafloor stability in central Long Island Sound: Part II. Biological interactions and their potential importance for seafloor erodibility. p.245-260 in: Wiley, M.L. (ed): Estuarine interactions. Academic Press, New York, 603p.
- Yingst, J.Y. and D.C. Rhoads, 1980: The role of bioturbation in the enhancement of bacterial growth rates in marine sediments. p407-421 in: Tenore, K.R. and B.C. Coull (eds): Marine benthic dynamics. Univ. South Carolina Press, Columbia, 451p.
- Zajac, R.N., 1986: The effects of intra-specific density and food supply on growth and reproduction in an infaunal polychaete, *Polydora ligni* Webster. J. Mar. Res. 44: 339-359.
- Zajac, R.N. and R.B. Whitlatch, 1982: Responses of estuarine infauna to disturbance. I. Spatial and temporal variation of initial recolonization. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10: 1-14.
- Zajac, R.N. and R.B. Whitlatch, 1982: Responses of estuarine infauna to disturbance. II. Spatial and temporal variation of succession. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10: 15-27.

Anhang

Im Anhang sind sämtliche Rohdaten enthalten

Tab. A1 Datensatz TRS1 - Linearer Probensatz.

Tab. A2 Datensatz BOX1 - Zweidimensionaler Raster.

Tab. A3 Datensatz ARM1: A. marina - Kothaufen.

Tab. A4 Feldexperiment EXF1-A

Tab. A5 Feldexperiment EXF1-B

Tab. A6 Feldexperiment EXF2

Tab. A7 Sedimentanalysen

Tab. A8 Datensatz ARM-GF, Trichter-, Haufen- und Kontrollproben.

Tab. A9 Datensatz ARM-BE, Trichter-, Haufen- und Kontrollproben.

Tab. A10 Datensatz ARM-WH, Trichter-, Haufen- und Kontrollproben.

Tab. A11 Datensatz ARM-TI, Trichter-, Haufen- und Kontrollproben.

Tab. A12 ARM-GF, Mittelwert, Standartabweichung und Median

Tab. A13 ARM-BE, Mittelwert, Standartabweichung und Median

Tab. A14 ARM-WH, Mittelwert, Standartabweichung und Median

Tab. A15 ARM-TI, Mittelwert, Standartabweichung und Median

Tab. A16 ARM-GF, Varianzanalyse und H-Test: T-H-K

Tab. A17 ARM-BE, Varianzanalyse und H-Test: T-H-K

Tab. A18 ARM-WH, Varianzanalyse und H-Test: T-H-K

Tab. A19 ARM-TI, Varianzanalyse und H-Test: T-H-K

Tab. A1 Gabelsflach 12m, Datensatz TRS1 - Linearer Transect, 19.06.1986.
 35 Stechröhre a 27.3 cm²; 0,250 mm - Sieb.
 Anzahl/Probe und Summe (955,5 cm²).

Arctica islandica																	
1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Astarte elliptica																	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Astarte montagui																	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
Cardium fasciatum																	
0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1
1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	14
Corbula gibba																	
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	9
Macoma balthica																	
1	9	3	4	3	4	2	9	6	5	1	3	2	5	3	4	4	11
6	2	6	6	4	1	2	5	5	0	3	3	2	4	6	2	4	140
Mya arenaria																	
1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0
1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	14
Mysella bidentata																	
37	54	16	26	23	23	25	48	37	26	25	13	9	33	12	26	41	19
19	16	59	26	4	16	36	18	34	24	14	41	16	34	21	7	0	878
Mytilus edulis																	
2	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	3	1	0	1	0
3	0	1	2	0	1	2	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	25
Acera bullata																	
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1	0	2	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	11
Hydrobia sp.																	
1	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	3
0	1	2	0	0	1	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	19
Onoba striata																	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Ampharete sp.																	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	6
Anaitides maculata																	
3	1	1	0	3	2	0	0	0	2	1	2	5	1	1	4	3	3
1	2	3	2	3	1	0	2	1	1	1	0	2	1	0	1	0	53
Arenicola marina (juv).																	
4	2	1	2	1	0	0	3	2	1	4	6	0	4	2	4	6	8
8	2	18	6	0	6	12	1	6	11	2	1	8	1	3	5	1	141
Aricidea jeffreysii																	
18	14	12	6	2	5	5	6	9	11	7	13	10	13	15	11	14	14
6	12	10	13	11	22	12	20	7	5	7	10	17	8	7	18	10	380

Tab.A1, Fortsetzung

Capitella capitata																		
2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	10
1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	10	
Chaetozone setosa																		
2	1	1	1	2	1	1	1	5	0	4	4	1	0	6	0	4	4	81
3	1	1	4	0	2	2	0	2	7	4	2	3	3	3	3	3	81	
Eteone longa																		
0	2	1	0	0	0	2	0	4	0	2	3	3	2	0	2	2	0	37
1	1	1	3	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	37	
Harmothoe spp.																		
3	0	2	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	0	2	3	3	3	40
3	1	1	1	2	1	2	3	1	3	0	0	0	0	0	0	1	40	
Nephtys spp.																		
0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	
Pholoe minuta																		
1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	11
0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	11	
Polydora quadrilobata																		
1	2	2	0	0	0	1	3	0	0	1	2	2	0	2	4	4	3	47
0	0	0	1	2	4	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	47	
Pygospio elegans																		
133	165	148	169	152	124	94	187	146	149	152	202	128	193	132	144	143	131	5103
163	123	165	194	153	156	202	136	128	124	109	128	161	105	99	142	123	5103	5103
Scoloplos armiger																		
2	0	3	6	2	5	4	3	1	0	4	4	1	1	2	5	2	2	86
3	2	2	4	3	4	1	4	1	2	2	2	4	0	1	1	3	86	
Spaerodoridium balticum																		
2	1	1	3	3	2	1	1	2	1	2	1	2	4	4	4	3	2	77
3	1	2	5	0	3	2	2	3	0	1	3	4	6	2	1	0	77	
Spio gonioccephala																		
1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	2	0	0	1	1	27
0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	0	1	0	0	2	27	
Streptosyllis websteri																		
1	1	2	4	2	2	3	2	0	4	6	2	1	2	3	2	0	3	75
3	3	3	7	0	3	1	0	1	4	0	1	1	1	5	1	1	75	
Oligochaeta sp.																		
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	2	2	0	10
0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	
Caprella spp.																		
2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2	1	0	1	0	26
1	1	0	1	1	0	2	1	2	0	0	3	1	1	0	2	2	26	
Corophium insidiosum																		
0	2	0	2	0	1	1	0	0	0	3	0	3	2	0	1	2	0	33
5	2	0	0	0	0	0	0	2	2	1	4	0	0	0	0	0	33	
Diastylis rathkei																		
0	0	0	1	0	0	2	1	3	1	1	0	0	0	0	1	0	1	26
0	0	2	0	0	3	1	2	1	1	1	0	3	0	1	0	0	26	
Phoxocephalus holboelli																		
1	2	1	5	2	1	2	6	2	2	3	2	2	1	0	3	4	3	84
2	2	1	3	5	2	2	2	5	2	1	3	3	4	2	1	2	84	

Tab.A1, Fortsetzung

Halacarida sp.

1	1	1	6	0	0	0	4	2	0	2	2	2	1	2	0	1	1	
3	3	0	1	0	1	15	2	10	0	3	7	3	1	3	4	4		86

Anthozoa sp.

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0		3

Nemertini sp.

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3

Sipunculida sp.

0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0		3

Summe

220	260	198	239	204	172	150	269	224	205	223	267	176	273	190	226	243	213	
238	178	285	284	191	230	299	205	212	194	158	214	235	175	160	194	162		7566

Tab. A2 Gabelsflach 12m, Datensatz BOX1 - Kastengreifer, 24.06.1986.
 6x6 Proben a 25 cm²; 0,50 mm - Sieb.
 Anzahl/Probe und Summe (900 cm²).

Arctica islandica	0	0	0	0	0	1	Astarte spp.	0	0	0	0	0	9	
0	0	0	0	0	0		0	1	0	0	0	1	0	
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0		0	1	2	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	1		3	0	0	0	1	0	0	
Cardium fasciatum	0	0	0	0	0	6	Macoma balthica	2	4	2	4	2	1	78
0	0	0	0	0	0		2	1	0	4	1	3		
0	0	1	0	0	1		2	0	1	2	4	1	3	
0	1	0	0	0	0		3	2	4	0	5	1	1	
0	0	0	1	0	0		1	2	2	3	4	3	3	
1	0	0	0	1	0		2	4	1	2	1	2	2	
Mya arenaria	0	0	0	0	0	5	Mysella bidentata	3	4	1	47	7	0	297
0	0	0	1	0	1		10	2	4	32	10	1	1	
1	0	0	0	1	0		9	5	14	20	8	3	3	
0	0	0	0	0	0		1	14	14	6	6	5	5	
0	0	0	0	0	0		5	4	8	4	4	5	5	
0	0	0	0	0	0		7	7	4	5	7	11	11	
Mytilus edulis	0	0	0	0	0	10	Acera bullata	0	0	0	0	0	0	3
0	0	0	2	0	0		1	1	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	5	0	0		0	1	0	0	0	0	0	
0	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	
0	1	0	1	0	0		0	0	0	0	0	0	0	
Hydrobia sp.	0	0	0	0	0	8	Retusa truncatula	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	
0	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	1	0	
0	0	0	1	0	1		0	0	0	0	0	0	0	
0	1	0	0	0	2		0	0	0	0	0	0	0	
0	1	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	
Ampharete sp.	0	0	0	0	0	4	Anaitides maculata	0	0	0	0	0	0	13
0	1	0	0	1	0		0	0	0	0	1	2	0	
0	0	0	0	0	0		0	0	0	1	1	1	1	
0	0	0	0	0	0		0	0	0	1	1	1	1	
0	0	1	0	0	0		0	1	0	0	0	1	1	
0	0	0	1	0	0		0	1	0	0	1	0	0	
0	0	0	0	1	0		0	1	0	0	1	0	0	
Arenicola marina (juv.)	0	0	0	2	0	33	Aricidea jefreysii	6	4	4	5	2	2	181
0	0	0	2	0	0		9	9	2	4	1	0	0	
5	0	0	5	2	1		7	3	6	2	3	8	8	
0	0	1	0	5	1		5	2	5	7	0	1	1	
1	0	0	0	0	0		11	10	5	7	8	2	2	
0	1	2	1	0	1		6	7	7	4	10	7	7	
0	1	0	3	0	1									

Tab.A2, Fortsetzung

Capitella capitata							Chaetozone setosa						
1	0	0	0	0	0	31	1	1	0	0	3	0	27
2	0	0	0	0	0		0	1	0	0	1	2	
0	0	0	2	0	0		0	0	0	0	1	2	
0	0	1	0	5	6		0	0	0	1	1	2	
1	1	0	0	1	0		0	2	0	0	3	0	
0	2	1	6	0	2		0	1	1	2	2	0	
Eteone longa							Harmothoe spp.						
0	0	0	0	1	0	21	0	0	0	2	0	0	14
1	0	0	0	1	0		0	0	2	1	0	1	
1	1	0	0	1	1		0	2	1	0	1	1	
0	0	1	0	0	0		0	0	0	1	0	0	
3	0	0	2	2	1		0	0	0	0	0	0	
0	1	2	1	0	1		0	0	0	1	0	1	
Nephtys spp.							Pholoe minuta						
0	0	0	1	0	0	4	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	
0	0	1	0	0	0		0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0		0	0	0	1	0	0	
0	1	0	0	0	1		0	0	0	0	0	0	
Polydora quadrilobata							Pygospio elegans						
1	0	1	1	0	0	63	52	57	44	112	66	25	2474
1	1	0	1	2	2		62	57	71	81	78	53	
1	1	2	1	1	1		61	60	87	88	85	52	
1	0	2	5	1	1		56	75	104	67	35	65	
1	4	0	3	9	2		50	77	95	73	50	61	
2	4	2	5	4	0		100	88	75	81	66	65	
Scoloplos armiger							Spaerodoridium balticum						
0	0	2	1	1	1	71	0	0	1	1	1	0	26
3	3	0	3	2	4		0	0	1	2	1	1	
2	2	1	2	2	1		0	2	0	1	0	1	
1	0	1	2	2	4		0	0	0	2	0	0	
2	3	0	1	5	4		0	0	1	0	1	2	
1	2	4	3	3	3		3	3	0	1	0	1	
Spio gonioccephala							Streptosyllis websteri						
0	1	1	0	0	0	29	0	0	1	2	0	0	28
3	0	0	0	0	1		1	1	0	3	1	0	
0	0	2	2	3	0		1	1	5	1	0	1	
1	0	4	0	0	1		0	0	1	1	3	0	
1	1	1	1	1	2		1	0	0	1	1	0	
0	2	0	0	1	0		0	1	0	0	1	0	
Oligochaeta													
0	0	0	0	0	0	3							
0	0	0	0	0	0								
0	0	0	0	0	0								
0	0	0	0	0	0								
2	1	0	0	0	0								
0	0	0	0	0	0								

Tab.A2, Fortsetzung

<i>Caprella</i> spp.								<i>Corophium insidiosum</i>							
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	4		
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0			
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0			
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0			
0	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	0			
0	0	0	0	0	0		2	0	0	0	0	0			
<i>Diastylis rathkei</i>								<i>Eudorellopsis deformis</i>							
0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1		
0	0	0	0	1	0		0	0	1	0	0	0			
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0			
0	0	0	0	1	0		0	0	0	0	0	0			
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0			
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0			
<i>Phoxocephalus holboelli</i>								<i>Halacarida</i> sp.							
1	2	3	2	1	0	62	0	1	0	4	1	0	8		
2	1	2	0	2	4		0	0	0	1	0	0			
0	3	0	2	3	0		0	0	0	0	0	0			
3	3	3	2	0	0		0	0	0	0	0	0			
1	0	4	2	1	2		0	0	0	0	0	0			
4	3	2	1	1	2		0	1	0	0	0	0			
<i>Anthozoa</i> sp.								<i>Nemertini</i> sp.							
0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2		
0	0	0	0	0	0		0	0	0	1	0	0			
0	0	0	0	0	1		0	0	0	0	0	0			
0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0			
0	1	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0			
0	0	0	0	0	0		0	0	1	0	0	0			
Summe															
67	74	60	189	85	30	3859									
104	78	83	138	107	76										
84	80	122	163	119	75										
72	99	144	96	61	88										
79	108	119	101	92	87										
131	131	100	117	99	101										

**Tab.A3 Datensatz ARM1: Verteilung adulter Arenicola marina.
Zählung der Kothaufen.**

Anzahl pro Feld,

1 Feld = 25 x 25 cm², Gesamtfläche = 2.25m².

2	0	2	0	4	1
2	0	0	3	1	1
3	5	4	2	2	1
4	3	2	2	1	0
0	5	3	3	0	1
5	4	0	2	1	0

Tab.A4 Feld-Experiment EXF1-A:
 Einfluß von M. balthica auf Besiedelung A.
 Gabelsflach 12m; Exposition: 28.05 - 27.06.1986
 32 Felder a 45 cm²; Sieb: 500µm und 250µm.
 Anzahl pro Feld.

Art	N _{Macoma}	Anzahl/Feld							
Mollusca (250µm-Fraktion)	0	231	288	219	234	245	261	295	280
	1	288	239	227	259	282	324		
	2	257	243	208	271	228	255		
	4	145	174	216	206	227	214		
	6	182	172	172	210	226	181		
Polychaeta (250µm-Fraktion)	0	1	0	2	1	0	0	2	4
	1	0	3	2	2	4	5		
	2	4	1	1	0	4	2		
	4	1	1	0	6	2	2		
	6	3	2	1	2	5	1		
Ampharete sp.	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0		
	2	0	0	0	0	0	0		
	4	0	0	0	0	0	0		
	6	0	0	0	0	0	0		
Anaitides maculata	0	1	2	0	0	2	4	1	1
	1	0	0	0	1	1	1		
	2	0	1	0	0	0	0		
	4	0	0	0	0	1	0		
	6	0	0	0	2	0	0		
Arenicola marina	0	0	1	0	2	3	1	1	4
	1	1	3	2	3	3	3		
	2	2	1	2	1	0	2		
	4	0	0	4	1	1	0		
	6	1	2	1	1	1	1		
Aricidea jefreysii	0	3	2	2	2	0	5	1	1
	1	1	7	1	1	0	1		
	2	2	1	0	0	2	0		
	4	0	2	0	0	6	0		
	6	0	0	0	2	0	4		
Capitella capitata	0	6	1	4	1	6	2	2	4
	1	2	4	1	0	1	1		
	2	0	0	0	0	2	2		
	4	2	0	0	1	4	0		
	6	1	2	0	0	0	0		
Chaetozone setosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0		
	2	1	0	0	0	0	0		
	4	1	0	0	0	0	0		
	6	0	0	0	0	0	1		
Eteone longa	0	0	2	0	1	0	0	1	0
	1	1	1	0	0	0	0		
	2	2	1	0	0	1	0		
	4	2	1	1	0	1	0		
	6	0	0	0	0	1	0		

Fortsetzung Tab.A4 Feld-Experiment EXF1-A:
Einfluß von M. balthica auf Besiedelung A.

Art	N _{Macoma}		Anzahl/Feld						
Harmothoe spp.	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	1	0	0	0
	2	2	0	0	0	0	0	0	0
	4	1	0	1	0	0	1	0	0
	6	2	0	0	0	1	0	0	0
Pholoe minuta	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0
	4	0	0	0	0	0	0	0	0
	6	0	0	0	0	0	0	0	0
Polydora spp.	0	12	8	15	19	11	6	10	8
	1	6	17	5	4	10	9		
	2	8	5	6	11	6	5		
	4	7	8	7	4	7	4		
	6	4	6	11	6	4	7		
Pygospio elegans (incl. 250µm-Fraktion)	0	47	28	16	20	13	31	21	11
	1	45	29	21	27	14	23		
	2	16	54	37	23	19	35		
	4	29	26	28	40	75	18		
	6	33	11	15	31	10	25		
Scoloplos armiger	0	0	0	1	0	0	0	1	0
	1	1	0	0	0	0	0		
	2	1	0	2	0	0	1		
	4	0	1	0	1	0	0		
	6	0	0	0	0	0	4		
Spio gonocephala	0	1	5	2	4	0	1	5	3
	1	2	5	3	7	1	3		
	2	2	0	4	2	0	0		
	4	9	4	3	4	1	4		
	6	3	1	3	2	1	6		
Streptosyllis websteri	0	0	0	0	0	0	2	1	0
	1	0	0	0	0	0	1		
	2	0	0	0	0	0	0		
	4	0	0	0	1	0	0		
	6	0	1	0	0	0	1		
Sphaerodoridium balticum	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	1	0	0	0	0	0		
	2	0	0	0	0	0	0		
	4	0	0	0	0	0	0		
	6	0	0	1	1	0	1		
Corophium insidiosum	0	2	0	0	0	0	0	1	0
	1	1	1	0	0	0	0		
	2	1	0	1	0	0	0		
	4	1	1	0	0	0	1		
	6	0	0	0	1	0	0		

Fortsetzung Tab.A4 Feld-Experiment EXF1-A:
Einfluß von M. balthica auf Besiedelung A.

Art	N _{Macoma}		Anzahl/Feld						
Diastylis rathkei	0	0	1	0	1	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	1	0		
	2	0	0	0	0	0	0		
	4	0	0	0	0	0	0		
	6	0	0	0	0	0	0		
Gastrosaccus spinifer	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0		
	2	0	0	0	0	0	0		
	4	0	0	0	0	0	0		
Phoxocephalus holboelli	0	3	1	0	1	0	0	0	0
	1	0	0	1	1	0	0		
	2	0	0	0	1	0	0		
	4	0	2	0	2	0	0		
Halacarida sp.	0	2	4	1	2	4	7	1	1
	1	2	8	2	4	3	3		
	2	0	5	6	2	1	2		
	4	2	1	1	0	3	0		
	6	0	0	1	5	1	0		
Anthozoa sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0		
	2	1	0	0	0	0	0		
	4	0	0	0	0	0	0		
Nemertini sp.	0	0	0	0	0	1	0	0	1
	1	0	0	0	0	0	0		
	2	0	0	0	0	0	1		
	4	0	0	0	0	0	0		
Sipunculida sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	1	0	1	0	0	0	0		
	2	0	0	0	0	0	0		
	4	0	0	0	0	0	0		
	6	0	0	0	0	0	0		

Fortsetzung Tab.A4 Feld-Experiment EXF1-A:
Einfluß von M. balthica auf Besiedelung A.

Art	N _{Macoma}	Anzahl/Feld								
Harpacticoidea (250µm-Fraktion)	0	44	22	60	59	56	36	95	38	
	1	49	15	41	5	17	30			
	2	6	32	42	8	55	28			
	4	6	29	47	73	96	9			
	6	24	67	43	11	39	3			
	0	60	10	72	11	14	38	43	28	
Nematoda (250µm-Fraktion)	1	34	22	24	15	33	58			
	2	31	27	14	14	25	74			
	4	10	6	10	34	63	27			
	6	8	12	12	15	10	263			
	0	5	2	1	2	2	3	1	4	
	1	9	3	0	4	3	1			
Ostracoda (250µm-Fraktion)	2	3	3	2	0	2	8			
	4	5	1	0	8	2	1			
	6	8	7	2	1	4	2			

Tab.A5 Feld-Experiment EXF1-B:
 Einfluß von Macoma balthica auf Besiedelung B.
 Boknis Eck 10m; Exposition: 29.04 - 31.05.1988
 32 Felder a 45 cm²; Sieb: 500µm und 250µm.
 Anzahl pro Feld.
 Angaben in eckigen Klammern: Gemessene Längen.

Art	N _{Macoma}		Anzahl/Feld							
Mollusca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
(250µm-Fraktion)	1	3	0	0	1	0	0			
	2	1	0	0	0	0	0			
	4	0	0	1	0	0	0			
	6	2	1	1	1	0	1			
Polychaeta	0	0	0	2	2	2	3	1		3
(250µm-Fraktion)	1	0	2	3	6	7	1			
	2	2	4	0	1	1	1			
	4	2	4	4	1	2	3			
	6	5	2	1	4	4	0			
Crustacea	0	1	0	1	1	2	0	0		1
(250µm-Fraktion)	1	1	1	1	3	2	0			
	2	0	0	1	2	2	2			
	4	0	0	1	0	0	1			
	6	0	3	1	0	1	1			
Astarte borealis	0	0	0	0	0	0	1	0		1
[<= 4mm]	1	2	0	1	0	1	0			
	2	0	0	0	1	1	1			
	4	0	0	0	0	0	0			
	6	1	0	0	0	0	0			
Astarte elliptica	0	0	0	0	0	0	0	0		0
[<= 2mm]	1	0	0	0	0	0	0			
	2	1	0	0	0	0	0			
	4	0	0	0	0	0	0			
	6	0	0	0	0	0	0			
Cardium fasciatum	0	1	0	0	0	0	0	0		1
[<= 6mm]	1	0	0	0	0	1	0			
	2	0	2	0	0	0	0			
	4	1	0	0	0	0	1			
	6	0	0	0	0	0	1			
Corbula gibba	0	4	1	3	0	0	6	2		3
[<= 4mm]	1	3	2	0	0	0	2			
	2	0	4	1	3	2	3			
	4	3	0	1	0	1	2			
	6	0	0	0	1	0	1			
Macoma balthica	0	1	2	2	2	2	2	1		2
[<= 4mm]	1	3	2	1	2	1	0			
	2	2	4	0	2	0	4			
	4	1	1	1	0	0	1			
	6	0	1	0	3	1	0			
Mya arenaria	0	1	0	1	0	1	0	0		0
[<= 6mm]	1	2	0	0	0	0	0			
	2	0	0	1	1	0	0			
	4	0	0	0	0	0	0			
	6	3	1	0	1	0	0			

Fortsetzung Tab.A5 Feld-Experiment EXF1-B:
Einfluß von M. balthica auf Besiedelung B.

Art	N _{Macoma}					Anzahl/Feld			
Mysella bidentata [<= 2mm]	0	1	2	1	0	1	1	1	0
	1	0	0	3	1	2	4		
	2	1	1	0	0	1	3		
	4	4	0	1	1	2	3		
	6	3	0	0	0	3	0		
Mytilus edulis [<= 2mm]	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	1	0	0	0	0	0	0		
	2	0	0	0	0	0	0		
	4	0	0	0	0	0	0		
Syndosmya alba [<= 2mm]	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	2	0	0	0		
	2	0	0	0	0	0	0		
	4	0	0	0	0	0	0		
Onoba striata [<= 2mm]	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	1	0	0	0		
	2	0	0	0	0	1	0		
	4	0	0	0	0	0	0		
Retusa truncatula [<= 2mm]	0	2	6	0	0	2	1	0	1
	1	0	1	2	1	2	3		
	2	0	1	1	1	1	2		
	4	2	1	4	0	2	1		
	6	1	3	0	0	2	0		
Arenicola marina (juv.)	0	1	0	0	0	0	1	0	0
	1	0	0	0	0	0	0		
	2	0	2	0	0	0	1		
	4	0	0	0	1	0	0		
Aricidea jeffreysii	0	0	0	3	2	2	0	0	0
	1	0	0	2	3	1	0		
	2	0	1	0	0	0	0		
	4	3	0	0	0	0	0		
	6	0	0	0	0	0	0		
Chaetozone setosa	0	0	1	0	1	3	0	1	0
	1	0	0	0	0	1	0		
	2	1	0	0	0	0	0		
	4	0	1	2	0	1	0		
Eteone longa	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0		
	2	2	0	0	0	0	1		
	4	0	0	0	0	1	0		
	6	0	0	0	0	1	0		

Fortsetzung Tab.A5 Feld-Experiment EXF1-B:
Einfluß von M. balthica auf Besiedelung B.

Art	N _{Macoma}		Anzahl/Feld						
Eulalia viridis	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	1	0	0	0	0	0	0		
	2	0	0	0	0	0	0		
	4	0	0	0	0	0	0		
	6	0	0	0	0	0	0		
Harmothoe spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0		
	2	0	0	0	0	0	0		
	4	0	0	0	1	0	0		
	6	0	0	0	0	0	0		
Heteromastus filiformis	0	0	0	1	0	1	0	0	0
	1	1	0	0	3	0	0		
	2	0	0	0	0	1	0		
	4	0	1	0	0	0	0		
	6	1	0	0	0	0	0		
Nephtys spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0		
	2	0	0	0	0	0	0		
	4	1	0	0	0	0	0		
	6	0	0	0	0	0	0		
Pygospio elegans (incl. 250µm-Fraktion)	0	3	0	5	2	0	2	1	5
	1	0	1	2	0	3	0		
	2	1	1	1	1	0	0		
	4	1	1	1	0	0	3		
	6	0	0	2	2	2	0		
Spio gonioccephala	0	0	0	0	2	1	2	0	1
	1	0	1	1	3	0	0		
	2	0	1	1	2	0	0		
	4	1	0	1	0	1	0		
	6	0	2	2	1	1	0		
Streptosyllis websteri	0	1	1	0	4	4	2	0	0
	1	0	0	1	1	1	0		
	2	1	1	2	0	0	0		
	4	1	3	0	1	0	1		
	6	0	0	0	0	1	1		
Oligochaeta	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	1	0	0	0	2	0	0		
	2	0	1	0	0	0	0		
	4	0	0	0	0	0	0		
	6	0	0	0	0	1	1		
Bathyporeia sp.	0	0	0	0	0	0	0	9	0
	1	0	1	0	0	1	0		
	2	0	0	0	0	0	0		
	4	0	0	1	0	0	0		
	6	0	0	0	0	0	0		

Fortsetzung Tab.A5 Feld-Experiment EXF1-B:
Einfluß von M. balthica auf Besiedelung B.

Art	N _{Macoma}		Anzahl/Feld						
Corophium insidiosum	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	1	1	1	0	0	0	0		
	2	0	2	0	1	0	0		
	4	1	0	2	2	0	0		
	6	0	0	0	0	0	0		
Diastylis rathkei	0	0	0	0	1	0	0	0	2
	1	1	0	1	0	0	0		
	2	0	0	0	0	0	1		
	4	0	0	0	0	0	0		
	6	0	0	0	0	0	0		
Gammarellus homari	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0		
	2	0	0	2	0	0	0		
	4	0	0	0	0	1	0		
	6	0	0	0	0	0	0		
Gastrosaccus spinifer	0	0	0	4	1	1	0	1	1
	1	0	0	1	1	0	0		
	2	1	0	1	0	3	1		
	4	0	0	0	0	1	1		
	6	2	0	0	0	0	1		
Phoxocephalus holboelli	0	2	4	5	3	3	3	4	2
	1	9	1	4	5	5	2		
	2	2	5	1	3	1	3		
	4	2	3	1	3	8	2		
	6	2	4	2	0	2	2		
Halacarida sp.	0	2	1	1	3	1	2	4	0
	1	0	2	3	4	1	2		
	2	1	1	2	1	5	4		
	4	0	2	2	1	1	4		
	6	2	0	2	1	1	5		
Nemertini sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	0
	1	0	1	0	0	0	0		
	2	0	0	1	0	0	1		
	4	1	0	0	0	0	0		
	6	0	0	0	0	0	0		
	4	0	0	0	0	0	0		

Fortsetzung Tab.A5 Feld-Experiment EXF1-B:
Einfluß von M. balthica auf Besiedelung B.

Art	N _{Macoma}		Anzahl/Feld						
Harpacticoidea (250µm-Fraktion)	0	3	6	4	3	2	4	1	6
	1	7	5	3	7	8	9		
	2	3	6	4	14	5	10		
	4	1	2	0	6	6	3		
	6	5	1	2	3	2	3		
Nematoda (250µm-Fraktion)	0	2	9	5	7	10	15	22	15
	1	10	17	8	24	15	14		
	2	9	9	21	8	14	7		
	4	14	28	9	8	4	13		
	6	7	14	8	15	18	14		
Ostracoda (250µm-Fraktion)	0	3	2	1	1	3	5	4	0
	1	3	7	1	1	2	4		
	2	2	2	2	5	2	4		
	4	4	0	2	3	0	5		
	6	6	0	4	2	4	1		

Tab.A6 Feldexperiment EXF2:
Besiedelung freier Flächen in unterschiedlicher Höhe
über dem Sediment.
Gabelsflach 12m, 01.04.87 - 15.04.87
Probenfläche 28cm², Sieb: 500µm und 250µm.
Ausgebrachte Proben: 5x 5, 5x 10, 5x 20, 5x 40cm hoch.
Auswertbare Proben: 2x 20, 4x 40cm.
Anzahl/Probe, Werte in Klammern: Längenbereich [mm].

Art	Probe	1	2	3	4	5	6
	Höhe [cm]	20	20	40	40	40	40
Mollusca (250µm)		1	4	6	0	0	1
Polychaeta (250µm)		30	20	30	17	31	19
<i>Mya arenaria</i> (2.1)		0	0	0	1	0	0
<i>Mysella bidentata</i> (0.9 - 2.1)		2	5	3	1	1	2
<i>Onoba striata</i> (0.9 - 2.7)		2	3	0	0	0	0
<i>Anaitides maculata</i> (8.0)		0	0	1	0	0	0
<i>Harmothoe</i> spp. (1.9 - 8.5)		0	0	1	1	1	12
<i>Pholoe minuta</i> (1.1 - 2.1)		0	0	1	0	0	3
<i>Polydora ciliata</i> (1.4 - 1.6)		0	0	1	0	0	3
<i>Pygospio elegans</i> (1.4 - 2.8)		63	16	8	0	4	2
<i>P. elegans</i> (+250µm) (0.5 - 2.8)		93	36	35	16	30	17
<i>Corophium insidiosum</i> (3.5 - 4.1)		0	0	0	0	0	5
<i>Diastylis rathkei</i> (5.7 - 8.2)		0	3	5	0	1	0
<i>Gastrosaccus spinifer</i> (12.2 - 14.9)		2	0	0	0	0	0
<i>Asterias rubens</i> (8.3)		0	0	0	0	0	1
Harpacticoidea (250µm)		1	2	4	2	2	12
Nematoda (250µm)		10	7	8	6	3	25

Tab.A7 Ergebnisse der Sedimentanalysen an den vier Stationen Gabelsfloch (GF), Boknis Eck (BE), Westerhever (WH) und Tirpitz-Mole (TI).

Station	Datum	%org.	%Schluff & Ton	Sand-Fraktion				
				<125µm	>125µm	>250µm	>500µm	
GF	28.05.86	0.3	0.6	3.8	42.9	38.9	14.5	
	01.04.87	0.3	0.5	3.1	54.0	38.5	4.3	
	15.04.87	0.3	0.4	2.5	47.2	34.9	15.4	
	14.05.87	0.3	0.4	2.2	40.1	43.8	4.8	
	27.07.87	0.3	0.7	6.1	57.3	29.8	6.8	
	09.09.87	0.6	5.7	6.6	43.8	38.7	10.9	
	22.09.87	0.4	0.6	2.8	42.8	40.8	14.2	
	12.11.87	0.3	0.6	4.1	51.4	40.8	3.7	
	23.02.88	0.4	0.7	2.7	45.6	45.7	5.9	
	07.04.88	0.3	0.7	3.1	54.3	38.5	4.2	
	29.04.88	0.3	0.6	3.0	44.1	44.9	8.0	
	01.06.88	0.3	0.5	3.6	54.6	36.7	5.1	
	BE	23.02.88	1.8	6.0	32.3	66.1	0.8	0.8
		29.04.88	0.6	2.2	10.2	49.4	38.7	1.7
31.05.88		1.1	2.9	7.1	44.9	46.6	1.4	
WH	21.07.87	0.4	1.8	14.4	73.3	12.1	0.1	
	24.11.87	0.8	5.1	23.7	74.2	2.0	0.1	
	23.03.88	0.4	1.2	5.5	70.7	23.6	0.2	
	12.06.88	1.0	4.6	8.3	73.7	17.8	0.2	
TI	02.09.87	1.4	2.4	17.2	56.8	23.0	2.9	
	21.12.87	0.7	1.1	15.0	69.2	14.4	1.4	

Tab A8 Stechrohproben am Wohnbau von *Arenicola marina*, Gabelsflach 12m.
 Probenserie: T = Trichter, H = Kot-Haufen, K = Kontrolle.
 Abundanz aller Arten, umgerechnet auf 100 cm².
 Probenfläche: 27 cm², Eindringtiefe aus Probenvolumen errechnet.
 Sieb-Maschenweite: 500µm (bzw. 250µm, wo angegeben).
 1): incl. Oligochaeta

Datum	02.09.88		30.09.88		01.04.87		14.05.87		10.07.87			27.07.87				10.09.87				22.09.87				12.11.87				
Probenserie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26		
Art																												
Mollusca	T	44	118	319	248	15	33	0	0	160	165	83	402	504	735	33	11	119	78	26	44	78	26	37	44	67	48	
250µm Fraktion	H	89	30	119	274	15	7	0	0	96	96	148	273	313	404	30	11	7	22	30	15	22	15	44	33	41	33	
	K	141	104	163	233	22	4	4	0	180	128	243	64	305	402	37	41	74	107	22	19	81	52	33	130	159	87	
Polychaeta ¹⁾	T	-	-	-	-	48	33	87	98	43	17	22	43	9	35	30	59	93	63	19	37	44	41	56	63	81	59	
250µm Fraktion	H	-	-	-	-	37	19	44	19	26	26	13	0	9	17	48	0	37	11	122	44	63	37	22	22	41	33	
	K	-	-	-	-	52	15	178	107	43	7	100	26	30	65	37	70	63	70	85	63	70	111	37	37	44	33	
Crustacea	T	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	9	4	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
250µm Fraktion	H	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	K	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Arctica islandica</i>	T	4	4	0	0	0	0	0	4	4	0	4	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	
	H	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	
	K	7	11	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4	0	4	4	0	0	0	0	
<i>Astarte</i> spp.	T	4	0	4	0	0	0	0	0	4	0	0	4	0	4	0	0	0	4	4	11	0	0	0	0	0	0	
	H	0	0	0	0	11	0	0	4	4	0	4	4	9	0	4	0	4	4	0	0	4	0	4	0	4	4	
	K	4	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	4	0	0	11	4	0	0	7	
<i>Cardium fasciatum</i>	T	0	19	0	15	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	4	11	0	0	0	4	0	0	4	7	4	0	
	H	0	4	7	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	22	11	15	19	26	0	4	0	
	K	15	19	7	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	4	4	22	7	7	15	0	7	0	
<i>Corbula gibba</i>	T	7	0	19	11	4	7	0	0	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0	11	0	4	
	H	0	0	26	63	4	7	0	4	4	0	0	4	0	0	0	0	0	0	4	7	4	4	7	7	11	7	
	K	7	0	4	59	0	0	11	0	0	0	9	4	0	4	4	4	4	0	0	0	0	0	0	11	7	19	
<i>Macoma balthica</i>	T	48	30	104	11	7	11	0	11	39	22	26	26	73	63	19	41	52	44	19	44	85	22	52	111	41	59	
	H	33	37	67	44	7	30	22	11	22	30	7	21	5	10	30	11	11	19	15	52	26	15	30	19	15	11	
	K	33	56	15	19	26	11	7	19	55	13	17	21	21	16	19	33	59	22	22	56	41	11	22	63	30	44	
<i>Musculus marmoratus</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4	0	0	0	0	0	
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	19	
<i>Mya arenaria</i>	T	19	11	7	7	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	4	4	0	7	4	0	0	4	0	
	H	11	4	15	0	4	0	0	4	0	0	0	0	0	0	4	0	0	7	0	4	4	0	0	0	4	4	
	K	7	30	11	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0	4	4	7	4	7	0	11	7	0	
<i>Mysella bidentata</i>	T	30	26	74	59	30	26	7	7	17	13	7	9	57	30	7	41	44	67	15	52	111	33	15	100	11	41	
	H	11	4	30	22	19	70	15	22	17	26	0	13	4	9	7	11	4	4	7	4	22	0	19	7	15	7	
	K	22	30	4	37	19	4	4	0	17	0	22	15	4	11	7	15	19	33	22	33	7	19	4	33	22	37	
<i>Mytilus edulis</i>	T	11	33	22	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	11	19	7	
	H	22	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	
	K	26	22	4	37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	15	0	0	0	0	4	0	0	4	
<i>Phaxas pellucidus</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Synedasma alba</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Tab. A8 Fortsetzung

Datum Probenserie	02.09.86		30.09.86		01.04.87		14.05.87		10.07.87			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Art												
Hydrobia sp.	T	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0
	H	4	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
Littorina	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
littorea	H	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Onoba striata	T	7	0	7	15	0	4	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Retusa truncatula	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ampharete sp.	T	4	0	4	7	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Anaitides	T	4	0	7	0	0	4	0	0	4	0	4
maculata	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	7	0	11	0	0	0	0	0	0	4
Arenicola marina (juvenil)	T	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aricidea	T	30	15	11	4	11	15	33	15	70	83	61
jeffreysii	H	48	37	104	59	37	41	59	87	52	43	55
	K	44	30	52	30	22	33	48	98	100	91	35
Capitella	T	4	0	15	0	4	4	0	0	0	0	0
capitata	H	4	0	4	11	11	4	0	0	0	0	0
	K	0	4	0	4	0	15	4	0	0	4	0
Chaetozone setosa	T	4	11	4	0	15	4	0	0	7	7	4
	H	4	15	4	11	0	7	7	7	13	22	4
	K	4	15	30	15	22	4	19	11	30	13	22
Eteone longa	T	4	0	4	0	0	0	0	0	4	0	0
	H	4	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	4	7	11	0	11	0	4	0	4	4
Fabriciella	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
balthica	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Harmothoe spp.	T	0	4	0	4	0	0	0	7	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
	K	0	4	4	0	0	0	4	0	0	0	0
Malacoceros	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
tetroceratus	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nephtys spp.	T	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	4	0	0	0	0	4	0	0	0	4
	K	0	4	0	0	0	4	0	0	0	0	0
Ophelia rathkei	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tab.A8 Fortsetzung

Datum	02.09.86		30.09.86		01.04.87		14.05.87		10.07.87		
	1	2	3	4	5	8	7	8	9	10	11
Art											
<i>Pectinaria koreni</i>	T	4	7	4	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	4	4	4	11	0	0	0	0	0	0
<i>Pholoe minuta</i>	T	11	7	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polydora</i>	T	11	4	4	0	19	28	19	7	22	4
<i>quadrilobata</i>	H	11	0	4	0	15	4	0	0	4	0
	K	0	7	4	4	15	19	4	0	39	0
<i>Pygospio elegans</i>	T	258	470	52	178	78	48	22	30	313	70
	H	141	148	11	70	22	52	15	37	134	52
	K	298	283	229	344	93	87	178	130	330	117
<i>Pygospio elegans</i>	T	-	-	-	-	89	59	81	104	321	74
+ 250µm Fraktion	H	-	-	-	-	48	56	48	52	143	52
	K	-	-	-	-	107	74	326	211	335	122
<i>Scoloplos armiger</i>	T	0	0	11	0	22	30	4	0	13	30
	H	0	4	15	30	7	11	0	0	13	0
	K	0	7	26	15	19	22	15	44	13	22
<i>Sphaerodoridium</i>	T	7	0	0	7	0	0	0	0	0	0
<i>balticum</i>	H	4	4	0	4	4	0	0	0	0	0
	K	28	0	0	7	0	0	0	0	0	0
<i>Spio gonocephala</i>	T	4	11	0	7	0	0	0	0	0	0
	H	22	26	4	0	0	4	4	0	0	0
	K	19	11	4	0	0	0	0	0	0	4
<i>Streptosyllis</i>	T	28	11	7	0	11	0	4	4	7	4
<i>websteri</i>	H	4	7	0	7	7	26	4	0	4	4
	K	19	7	4	7	0	11	7	11	7	13
<i>Oligochaeta</i>	T	4	0	0	0	0	0	11	0	0	7
	H	0	0	0	4	0	0	0	4	4	0
	K	0	4	7	0	4	4	0	0	7	4
<i>Caprella</i> spp.	T	11	11	7	22	4	0	0	0	0	0
	H	7	0	0	0	4	4	0	0	0	0
	K	0	0	25	70	4	0	0	0	0	4
<i>Corophium</i>	T	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>insidiosum</i>	H	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
	K	4	0	0	7	0	0	0	0	9	0
<i>Diastylis rathkei</i>	T	0	0	0	0	26	0	0	4	0	0
	H	0	0	0	0	7	0	0	4	0	0
	K	0	0	0	0	4	0	26	7	4	0
<i>Eudorellopsis</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>deformis</i>	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gastrosaccus</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>spinifer</i>	H	4	0	7	7	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>Idothea baltica</i>	T	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

27.07.87			10.09.87				22.09.87				12.11.87			
12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
0	0	0	0	4	0	7	4	0	7	4	4	4	7	4
0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4	0	0
0	0	0	0	15	0	4	11	4	4	0	0	19	7	4
0	0	0	0	0	11	0	0	0	4	4	7	98	30	30
0	0	0	0	4	0	0	7	0	11	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	7	7	0	7	0	7	52	11
4	7	7	7	52	52	37	4	0	37	0	19	28	22	22
7	4	4	41	44	4	4	4	0	4	0	15	15	0	7
4	7	30	37	33	89	44	4	15	11	15	15	33	19	28
22	230	298	37	398	330	215	74	93	152	159	198	498	241	207
70	222	152	215	48	52	52	59	11	148	44	100	141	78	119
98	270	374	111	404	552	282	104	158	170	248	104	187	174	185
28	251	328	41	411	337	228	78	98	158	187	198	498	241	207
78	235	157	215	48	56	52	74	22	148	44	104	141	78	119
109	283	391	130	415	558	289	107	189	181	259	104	187	174	185
13	0	22	4	26	11	0	7	11	7	7	15	0	4	4
0	4	0	7	19	0	4	7	0	15	7	0	7	11	0
7	28	4	4	30	30	11	0	15	11	15	4	7	0	15
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
0	0	0	4	7	0	0	0	4	0	0	4	4	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
0	0	4	0	0	0	0	7	4	0	0	0	0	4	0
13	26	30	11	4	15	4	7	15	33	4	22	22	0	7
13	0	30	7	0	4	0	4	0	11	19	4	7	11	0
39	13	13	15	11	19	4	15	33	19	22	4	15	7	19
0	4	0	0	0	0	7	4	7	4	0	7	4	0	4
0	0	4	0	4	0	0	0	4	0	0	4	0	4	0
7	0	0	0	7	0	0	0	4	4	0	4	4	4	11
0	0	0	0	11	0	4	4	4	0	0	4	22	15	11
4	0	0	0	0	0	0	4	0	7	7	0	0	0	0
0	0	0	0	22	7	4	0	4	0	30	0	7	30	28
0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	4	0	0	7	0
4	0	4	7	4	4	0	0	0	4	0	0	0	0	0
0	4	0	0	19	11	0	11	0	0	0	0	0	7	4
0	0	0	0	0	11	0	0	4	4	4	0	4	0	0
0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	4	0	4	0	0
0	4	0	0	4	0	15	7	0	4	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	7	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	4	0	0	4	0	0	0	0	7	0	0	0
4	0	0	4	0	26	4	0	0	4	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	4	15	0	4	0	0	0	0	0	0

Tab. A8 Fortsetzung

Datum Probenserie	02.09.86		30.09.86		01.04.87		14.05.87		10.07.87			27.07.87			10.09.87				22.09.87				12.11.87				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
Phoxocephalus holboelli	T	4	7	0	0	0	4	4	7	0	4	13	0	0	28	0	22	0	0	4	7	22	11	7	30	4	7
	H	0	0	0	0	11	4	7	4	7	7	7	0	4	4	22	4	22	4	4	15	37	7	7	0	7	0
	K	19	22	0	15	4	11	4	4	7	4	4	4	4	39	7	19	15	7	11	7	30	30	11	19	15	0
Pygospio-Röhren [g DW]	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	K	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pygospio-Röhren [mg DW/Ind.]	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	K	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Stechrohr- Eindringtiefe [cm]	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	10	7	8	10	11	11	9	10	9	7	8
	H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	8	11	12	8	12	9	10	11	11	11	9	
	K	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	13	10	8	9	11	12	11	12	11	8	7	

Tab. AB Blatt 2.

Datum Probenserie	23.02.88				07.04.88				29.04.88			
	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
Art												
Mollusca	T	0	0	4	4	4	0	22	0	0	0	7
250µm Fraktion	H	4	0	11	4	4	0	4	0	0	4	0
	K	4	4	19	4	0	7	0	0	0	4	7
Polychaeta ¹⁾	T	25	58	41	44	37	11	33	48	58	28	130
250µm Fraktion	H	22	52	33	28	19	33	19	15	59	41	26
	K	19	19	63	44	48	63	48	93	33	63	58
Crustacea	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	41	0
250µm Fraktion	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arctica islandica	T	0	0	0	0	0	0	4	0	4	0	0
	H	0	0	4	0	0	0	7	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Astarte spp.	T	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
	K	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	4
Cardium fasciatum	T	4	0	0	4	0	0	0	0	0	4	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	11	4	0	4
	K	4	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Corbula gibba	T	11	4	11	4	22	0	4	4	4	4	0
	H	0	4	11	4	4	15	0	4	0	0	4
	K	11	0	22	0	4	4	4	11	0	0	0
Macoma balthica	T	19	37	28	22	52	63	56	30	15	37	7
	H	4	28	41	15	4	22	22	19	28	41	44
	K	15	11	98	41	7	28	11	37	30	11	19
Musculus	T	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
marmoratus	H	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Mya arenaria	T	0	4	0	0	4	7	11	0	0	4	0
	H	0	0	4	0	0	0	0	0	4	0	4
	K	0	0	4	11	4	0	0	4	0	0	0
Mysella bidentata	T	15	19	19	15	19	74	33	19	0	15	19
	H	15	11	7	11	7	4	0	4	4	4	4
	K	22	15	44	7	44	4	7	52	0	7	0
Mytilus edulis	T	0	0	0	0	15	4	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	7	0	0	4	0	0	0	0	0
Phaxas pellucidus	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Syndosmya alba	T	0	4	0	0	0	7	0	11	0	0	0
	H	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	4	11	0	0	0	0	0	0	0	4

01.08.88

39 40 41 42

4 0 0 0
0 7 0 0
0 4 0 0
52 22 30 56
30 41 22 70
33 15 48 41

0 0 0 4
7 0 4 15

0 0 0 0
0 0 4 0
0 0 0 0
0 0 0 0
0 0 0 0
0 0 0 0
0 4 0 0
0 0 4 0
7 4 0 4
7 4 0 26
0 11 0 7

11 15 19 28
52 41 26 30
19 33 33 37
0 48 30 30

0 0 0 0
0 0 0 0
0 0 0 0
0 0 0 0
0 0 0 0
0 0 0 0

37 19 11 11
7 15 4 15

4 7 22 30
0 0 0 0
0 0 0 0
0 0 0 0
0 0 0 0
0 0 0 0
0 0 0 0
0 0 7 7
0 0 0 0
0 0 0 0

Tab. AB Blatt 2. Fortsetzung

Datum Probenserie	Art	23.02.88				07.04.88				29.04.88			
		27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
Hydrobia sp.	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Littorina littorea	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Onoba striata	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
	H	0	0	15	4	0	0	4	0	4	0	0	0
Retusa truncatula	T	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	4
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	4
Ampharete sp.	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
Anaitides maculata	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arenicola marina (juvenil)	T	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	4	4	0	0	0	4	4
Aricidea jeffreysii	T	31	15	19	19	37	4	30	44	59	83	19	48
	H	4	63	7	15	30	44	52	37	56	22	22	30
	K	26	37	19	59	0	22	33	67	30	59	48	70
Capitella capitata	T	0	0	0	4	0	0	0	4	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0	0	0
	K	4	4	0	0	0	4	0	0	0	0	4	0
Chaetozone setosa	T	19	22	30	33	19	19	19	41	26	89	56	19
	H	15	44	19	19	5	30	15	26	87	26	22	30
	K	52	37	63	52	37	44	19	26	22	37	81	78
Eteone longa	T	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	4	4
	H	4	0	4	0	4	4	0	0	4	4	0	0
	K	4	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
Fabriciella balthica	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Harmothoe spp.	T	4	0	0	0	0	0	0	4	0	4	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4
	K	0	0	4	0	0	0	0	4	0	0	0	4
Malacoceros tetroceratus	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nephtys spp.	T	4	11	4	4	4	4	4	4	0	4	4	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0
	K	0	4	7	4	4	0	4	4	0	0	4	0
Opnelia rathkei	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

01.06.88

39 40 41 42

0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
4	0	7	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	4	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
4	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
22	7	33	15
0	4	0	28
15	37	0	11
0	0	0	0
0	4	0	0
0	0	0	0
41	19	22	28
11	22	22	41
19	37	28	15
0	4	0	0
7	4	0	0
7	7	0	4
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	4
0	0	0	0
0	4	4	0
0	0	4	4
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
7	0	4	0
0	0	0	0
0	0	4	4
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0

Tab.A3 Blatt 2. Fortsetzung.

Datum	Probenserie	23.02.88				07.04.88				29.04.88			
		27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
Art													
<i>Pectinaria koreni</i>	T	0	7	4	0	0	11	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
	K	0	0	7	7	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pholoe minuta</i>	T	0	7	7	7	0	15	0	7	0	0	0	0
	H	0	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	4	0	4	4	7	0	0	0	0	0
<i>Polydora quadrilobata</i>	T	7	7	19	15	0	15	0	15	7	4	15	11
	H	4	4	4	7	7	0	0	0	11	11	0	4
	K	4	19	4	15	15	15	26	0	4	0	11	7
<i>Pygospio elegans</i>	T	122	37	130	119	15	89	7	52	44	89	37	89
	H	56	78	87	100	44	48	15	15	85	56	4	87
	K	104	48	128	93	137	204	111	89	56	86	87	83
<i>Pygospio elegans</i> + 250µm Fraktion	T	122	41	100	126	37	89	19	74	63	104	37	98
	H	56	81	67	100	48	52	15	15	96	59	7	63
	K	104	52	126	93	152	228	119	104	56	122	87	63
<i>Scoloplos armiger</i>	T	0	4	22	7	19	11	15	19	7	7	0	22
	H	11	11	7	7	0	19	7	4	15	7	4	15
	K	11	15	15	11	26	4	19	22	7	4	4	4
<i>Sphaerodoridium balticum</i>	T	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Spio gonioccephala</i>	T	0	0	0	4	0	0	0	0	4	4	0	0
	H	4	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0	0
	K	0	4	0	0	0	4	0	4	0	0	0	4
<i>Streptosyllis websteri</i>	T	4	7	22	11	7	4	11	19	22	19	0	19
	H	0	22	11	7	4	0	4	7	11	11	0	11
	K	0	4	19	0	0	15	0	7	22	11	0	22
<i>Oligochaeta</i>	T	0	4	7	7	4	7	4	11	15	4	48	37
	H	4	4	0	4	7	15	4	0	11	19	7	4
	K	7	4	4	4	19	0	4	7	4	0	0	0
<i>Caprella spp.</i>	T	0	15	26	33	7	4	4	4	0	7	7	4
	H	19	15	23	19	0	0	0	0	4	0	0	7
	K	26	0	11	19	7	0	26	4	11	7	19	0
<i>Corophium insidiosum</i>	T	0	0	15	11	0	0	0	0	0	0	7	15
	H	7	0	0	4	0	7	0	0	7	4	0	7
	K	7	0	0	0	4	0	7	0	0	0	0	0
<i>Diastylis rathkei</i>	T	0	4	4	0	0	33	0	7	0	7	4	0
	H	0	0	4	4	4	4	4	0	4	7	4	11
	K	7	19	4	4	0	7	30	37	0	11	11	4
<i>Eudorellopsis deformis</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	T	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	7	0
	K	4	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
<i>Idothea baltica</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tab A9 Blatt 2. Fortsetzung.

Datum	23.02.88				07.04.88				29.04.88				
	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	
Art													
Phoxocephalus holboelli	T	11	7	19	7	15	22	26	11	7	11	15	19
	H	7	4	19	4	7	0	7	0	15	19	7	0
	K	15	4	11	11	7	15	11	19	11	7	15	4
Pygospio-Röhren [g DW]	T	6.2	1.3	2.1	4.5	5.0	3.9	4.9	3.1	2.0	1.5	0.9	1.7
	H	2.3	1.2	1.4	2.0	3.9	1.3	2.0	0.7	1.8	2.3	1.3	1.1
	K	2.4	3.4	14.7	2.1	3.4	8.8	3.1	2.2	0.8	0.8	2.7	1.9
Pygospio-Röhren [mg DW/Ind.]	T	51	33	21	36	136	44	282	41	32	14	23	17
	H	41	14	21	20	81	24	133	45	19	38	177	16
	K	23	66	177	23	22	39	27	21	15	7	40	30
Stechrohr- Eindringtiefe [cm]	T	11	11	12	10	6	8	14	9	12	12	13	13
	H	11	11	9	11	12	11	10	15	12	11	13	14
	K	13	13	10	11	9	9	9	9	13	13	13	13

01.06.88

39 40 41 42

11 7 0 15

4 15 0 0

4 11 0 15

7.1 5.8 4.0 3.4

2.9 4.3 1.9 6.6

1.4 3.4 6.6 4.7

120 68 154 39

34 42 47 58

16 46 51 37

9 11 10 11

9 13 12 13

8 9 11 9

Tab A9 Stechrohrproben am Wohnbau von Arenicola marina.
 Soknis Eck (Hausgarten) 19m Wassertiefe.
 Probenserie: T = Trichter, H = Kot-Haufen, K = Kontrolle.
 Abundanz aller Arten, umgerechnet auf 100 cm³.
 Probenfläche: 27 cm², Eindringtiefe aus Probenvolumen errechnet.
 Sieb-Maschenweite: 500µm (bzw. 250µm, wo angegeben).

Datum	Probenserie	23.02.1988				29.04.1988				31.05.1988			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Art													
Mollusca	T	0	28	4	11	67	85	141	133	28	26	22	19
250µm Fraktion	H	0	7	4	0	19	30	4	4	15	0	11	11
	K	22	22	11	26	4	19	30	15	58	30	26	33
Polychaeta/Oligoch.	T	15	33	44	28	19	26	41	15	33	7	22	19
250µm Fraktion	H	4	15	15	4	15	22	11	7	28	0	3	7
	K	30	59	11	26	48	52	74	130	28	33	19	33
Crustacea	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
250µm Fraktion	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arctica islandica</i>	T	0	0	0	4	0	4	4	4	0	4	0	4
	H	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
	K	0	0	4	0	0	0	0	0	4	0	4	0
<i>Astarte borealis</i>	T	0	0	4	0	7	7	7	0	30	19	0	11
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	11
	K	4	4	0	4	0	0	0	0	15	0	15	4
<i>Astarte elliptica</i>	T	0	0	11	0	0	0	0	0	4	7	0	0
	H	7	0	0	4	0	0	0	0	7	0	0	0
	K	11	4	0	0	0	0	0	0	4	11	4	4
<i>Cardium fasciatum</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	4	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Corbula gibba</i>	T	0	11	7	11	174	204	226	237	4	11	4	15
	H	0	7	0	0	37	26	7	4	15	0	4	4
	K	7	7	7	7	0	19	15	48	11	19	11	7
<i>Macoma balthica</i>	T	15	30	22	11	26	19	22	7	30	22	15	30
	H	0	19	0	11	4	7	4	4	26	15	15	15
	K	4	19	4	26	0	4	22	7	19	15	26	26
<i>Macoma calcarea</i>	T	0	0	7	0	0	4	4	0	0	7	4	4
	H	4	4	7	7	0	4	4	7	7	0	0	7
	K	4	4	4	4	4	4	0	0	11	15	7	4
<i>Musculus discors</i>	T	0	0	0	0	0	0	7	4	15	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0
<i>Mya arenaria</i>	T	0	0	0	0	0	0	4	0	0	4	0	7
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	4	11
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	4	0
<i>Mya truncata</i>	T	0	0	0	0	11	11	19	48	0	0	4	0
	H	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	4
	K	7	0	0	4	0	0	7	0	0	7	4	4

Tab. A9 Fortsetzung

Art	Datum Probenserie	23.02.1988				29.04.1988				31.05.1988		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Mysella bidentata</i>	T	44	122	200	89	178	89	159	133	226	111	19
	H	41	37	19	7	11	7	0	0	48	30	37
	K	74	22	30	22	4	4	63	22	37	52	11
<i>Syndosmya alba</i>	T	0	52	7	26	48	15	37	56	41	19	11
	H	0	0	4	4	0	0	0	0	0	4	11
	K	15	4	0	7	0	0	4	7	11	15	19
<i>Mytilus edulis</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
<i>Acera bullata</i>	T	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
<i>Retusa truncatula</i>	T	0	0	0	0	4	0	4	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	22	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Onoba striata</i>	T	0	4	11	11	0	0	4	0	11	0	0
	H	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
- Ampharetidae sp.	T	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	4
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
- 233 Anaitides maculata	T	0	0	0	0	0	4	4	0	4	4	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	4	0	0	0	4	0	0	4
Arenicola marina (juv.)	T	0	0	0	0	0	4	4	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aricidea jeffreysii</i>	T	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	7	11	4	0	7	4	4	0	0	0
	K	0	11	4	0	7	4	0	11	4	7	4
<i>Capitella capitata</i>	T	0	0	0	4	0	0	0	0	4	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	4	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetozone setosa</i>	T	4	0	0	4	0	19	33	11	15	19	15
	H	0	4	0	0	41	37	19	19	7	11	11
	K	4	0	0	4	22	63	19	59	7	26	52
<i>Euchone papillosa</i>	T	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	7	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Harmothoe sarsi</i>	T	4	7	0	4	0	4	11	11	4	0	4
	H	0	4	4	0	0	0	0	0	4	0	4
	K	0	4	4	0	0	4	4	0	4	0	0
<i>Heteromastus filiformis</i>	T	0	0	0	4	4	4	15	7	7	0	0
	H	4	7	0	0	0	0	0	4	7	0	4
	K	4	4	4	0	0	7	0	0	0	7	4

88
12

78
28
22
30
11
19
0
0
4
0
0
0
0
0
0
0
0
0
0
4
4
4
0
4
0
0
0
4
0
0
4
0
0
4
0
0
15
0
0
4
0
4
7
11
0
0

Tab. A9 Fortsetzung

Datum	Probenserie	23.02.19		
		1	2	3
Art				
Nepthys spp.	T	0	19	4
(< 5 mm Länge)	H	4	0	0
	K	0	0	4
Nepthys spp.	T	4	19	4
(Summe)	H	7	4	4
	K	4	0	4
Nereimyra punctata	T	0	0	0
	H	0	0	0
	K	0	4	0
Paraonis fulgens	T	0	0	4
	H	0	0	0
	K	0	4	0
Paraonis gracilis	T	0	0	0
	H	4	0	0
	K	0	0	11
Pectinaria koreni	T	0	0	0
	H	11	0	4
	K	11	7	0
Pherusa plumosa	T	0	0	7
	H	0	0	0
	K	0	0	0
Pholoe minuta	T	0	22	0
	H	0	4	0
	K	4	7	0
Polydora ciliata	T	7	0	0
	H	0	4	0
	K	7	4	0
Polydora	T	4	4	4
quadrilobata	H	4	0	0
	K	4	15	0
Pygospio elegans	T	0	0	0
	H	0	4	0
	K	0	4	0
Scoloplos armiger	T	11	15	0
	H	7	15	22
	K	4	11	15
Sphaerodoridium	T	0	0	0
balticum	H	0	0	0
	K	0	0	0
Spio gonioccephala	T	0	0	0
	H	0	0	0
	K	0	0	0
Streptosyllis	T	11	0	4
websteri	H	0	4	4
	K	7	4	7
Terebellides	T	0	0	0
stroemi	H	0	0	0
	K	0	0	0

88	29.04.1988					31.05.1988			
4	5	6	7	8	9	10	11	12	
30	7	0	4	4	26	11	19	7	
4	0	0	0	0	11	4	0	7	
15	0	0	0	0	11	7	15	4	
30	7	0	4	4	26	11	19	7	
4	0	0	4	0	11	4	0	11	
26	4	0	0	0	15	7	15	4	
0	0	0	4	4	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	4	
0	0	0	0	0	4	4	0	0	
4	0	0	0	0	0	0	0	0	
4	0	0	0	0	0	0	0	0	
4	0	0	4	4	0	0	0	0	
4	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	63	63	11	19	33	19	7	11	
0	0	0	0	0	0	0	0	4	
0	0	0	7	0	4	4	4	0	
0	0	4	4	4	15	26	7	0	
0	0	0	0	0	0	4	0	7	
0	0	0	0	0	4	0	4	0	
15	7	52	22	11	11	0	7	7	
0	0	0	4	0	0	0	0	7	
15	0	7	4	0	0	0	4	4	
0	0	0	0	0	37	0	4	0	
0	0	0	0	0	11	0	4	4	
7	0	0	0	0	4	0	0	0	
7	0	4	4	0	11	0	0	11	
0	0	0	0	0	11	0	0	7	
19	0	0	4	0	26	11	11	7	
0	0	11	0	11	4	0	0	7	
0	4	0	0	0	4	0	0	0	
0	7	0	4	7	0	0	0	0	
19	0	4	4	4	0	0	0	11	
26	7	0	0	0	11	0	0	4	
15	4	0	0	4	11	15	4	19	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	4	4	0	0	
0	0	7	4	0	0	0	0	0	
0	0	4	4	0	0	0	0	0	
0	4	0	4	22	0	7	4	0	
7	0	4	4	4	15	4	4	0	
0	0	0	4	0	7	0	0	0	
0	0	0	0	4	0	0	4	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	0	37	0	4	7	

Tab. A9 Fortsetzung

Art	Datum Probenserie	23.02.1988				29.04.1988				31.05.19		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Trochochaeta	T	4	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
multisetosa	H	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0
???	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oligochaeta	T	7	0	0	0	0	0	0	4	0	4	0
	H	0	0	4	4	0	0	4	4	0	0	4
	K	4	0	0	0	0	0	4	0	4	0	0
Amphipoda sp.	T	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
	H	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Caprella spp.	T	0	0	0	0	0	4	7	4	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0	0
Diastylis rathkei	T	0	0	0	4	0	4	7	4	0	4	4
	H	0	4	0	0	4	4	7	0	0	0	0
	K	4	4	4	7	4	0	19	7	0	7	7
Eudorellopsis deformis	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
Gastrosaccus spinifer	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0
	K	4	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0
Phoxocephalus holboelli	T	0	0	0	0	0	4	4	7	0	0	0
	H	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	7	4	11	4	0	0	0
Anthozoa spp.	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stechrohr- Eindringtiefe [cm]	T	12	12	13	9	9	10	9	10	12	11	8
	H	16	15	14	14	12	13	12	12	12	12	13
	K	11	11	13	9	9	11	11	12	11	8	12

88
12

0
0
0
0
4
0

0
0
0

0
0
0
0
0
0
7
7

11
0
0
0
0
0
0
0
0
0

0
0
0

12
15
13

Tab A10 Stechrohrproben am Wohnbau von *Arenicola marina*.
 Westerhever Watt, 21.07.1987 und 24.11.1987.
 Probenserie: T = Trichter, H = Kot-Haufen, K = Kontrolle.
 Abundanz aller Arten, umgerechnet auf 100 cm².
 Probenfläche: 27 cm², Eindringtiefe aus Probenvolumen errechnet.
 Sieb-Maschenweite: 500µm (bzw. 250µm, wo angegeben).

Datum Probenserie	21.07.1987					24.11.1987					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Art											
Mollusca	T	348	241	426	329	96	0	0	7	7	11
250µm Fraktion	H	78	30	67	78	41	0	0	4	7	0
	K	152	311	100	330	311	4	4	0	7	4
Polychaeta/Oligoch.	T	137	74	85	215	30	37	15	41	7	37
250µm Fraktion	H	28	4	15	0	11	4	33	22	7	33
	K	115	67	46	115	115	33	4	19	22	46
Crustacea	T	4	4	0	4	0	0	0	0	0	0
250µm Fraktion	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	4	44	4	0	4	0	0	0	0	0
<i>Cardium edule</i>	T	7	7	7	15	19	0	0	4	4	0
	H	4	0	0	0	4	0	0	0	0	0
	K	41	19	7	33	19	0	0	0	0	0
<i>Ensis sp. juv.</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Macoma balthica</i>	T	52	74	104	33	56	89	22	74	87	70
	H	7	19	7	11	22	41	19	52	19	33
	K	48	74	30	33	81	48	30	37	46	30
<i>Mya arenaria</i>	T	37	11	70	52	41	7	7	22	11	0
	H	19	4	19	0	7	0	0	0	7	4
	K	33	52	7	22	44	0	4	7	4	0
<i>Mytilus edulis</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hydrobia sp.</i>	T	26	26	44	33	26	11	11	19	15	15
	H	0	0	0	4	0	26	22	33	22	22
	K	44	30	30	33	33	22	15	22	15	15
<i>Retusa obtusa</i>	T	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anaitides maculata</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Capitella capitata</i>	T	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0
<i>Eteone longa</i>	T	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4
	H	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Fabricia sabella</i>	T	0	0	0	0	0	126	37	163	104	104
	H	0	0	0	0	0	104	44	96	96	130
	K	0	0	0	0	0	111	96	93	137	78

Tab. A10 Fortsetzung

Art	Datum Probenserie	21.07.1987					24.11.1987				
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Heteromastus filiformis	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nereis sp.	T	7	19	33	7	7	0	0	4	4	4
	H	15	11	4	11	11	0	0	0	0	7
	K	19	7	19	22	4	7	4	4	0	0
Polydora ciliata	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pygospio elegans	T	107	78	111	407	133	507	200	556	678	441
	H	41	44	41	44	67	822	511	522	726	430
	K	833	1182	670	722	1637	670	574	719	593	611
Pygospio elegans + 250µm Fraktion	T	244	152	185	622	159	519	200	559	678	452
	H	59	44	52	44	74	822	530	526	726	430
	K	941	1233	748	826	1748	670	574	726	607	611
Scoloplos armiger	T	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
	H	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Oligochaeta	T	4	11	4	4	11	163	41	78	93	111
	H	15	0	0	4	19	111	89	78	52	74
	K	7	0	19	15	7	119	70	111	78	44
Bathyporeia sp.	T	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
	H	30	70	33	15	15	0	0	4	19	4
	K	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
Carcinus sp. (juv.)	T	7	15	4	11	7	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
Corophium sp.	T	15	22	11	22	0	37	7	37	37	19
	H	11	4	11	15	11	130	56	70	52	122
	K	30	93	52	4	128	148	141	278	104	96
Crangon crangon	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Turbellaria sp.	T	0	0	0	0	0	11	37	11	7	41
	H	0	0	0	0	0	0	44	4	4	7
	K	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0
Pygospio-Röhren [g DW]	T	-	-	-	-	-	16.6	17.7	23.9	6.4	18.8
	H	-	-	-	-	-	10.4	10.7	12.1	14.7	12.7
	K	-	-	-	-	-	8.7	7.6	12.5	8.8	11.3
Pygospio-Röhren [mg DW/Ind.]	T	-	-	-	-	-	32	88	43	9	42
	H	-	-	-	-	-	13	20	23	15	29
	K	-	-	-	-	-	13	13	17	14	18
Stechrohr- Eindringtiefe [cm]	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	K	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

26.03.1989

12.06.1988

11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
41	41	22	11	15	11	15	11	52	26
4	33	26	11	26	56	26	59	7	11
0	56	0	4	11	26	33	37	11	41
0	4	0	0	0	19	33	52	26	30
0	0	4	0	0	11	19	48	0	4
4	0	7	0	7	22	19	4	11	26
0	0	0	0	0	11	0	4	7	0
0	0	0	0	0	0	0	4	0	4
0	0	0	0	0	7	4	11	15	7
37	70	148	33	4	293	89	111	133	111
52	15	89	48	37	78	93	48	56	156
33	170	41	11	26	222	363	374	333	359
37	70	163	41	4	333	126	163	167	148
59	15	89	48	41	85	115	59	63	185
33	178	41	11	26	267	393	444	370	452
0	0	0	0	0	19	37	44	56	19
0	0	0	0	0	0	19	19	26	15
0	0	0	0	0	52	22	48	37	48
4	37	7	52	15	11	11	11	19	0
22	7	15	30	26	0	0	11	0	7
4	33	26	19	11	7	11	7	4	15
7	7	7	26	7	0	0	0	0	0
4	4	22	15	11	0	4	4	0	0
0	0	37	4	4	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	30	87	137	30	4	11	0	0	0
59	15	78	178	93	7	15	0	4	11
37	78	48	44	26	11	11	11	22	22
0	0	0	0	0	0	4	0	15	0
0	0	0	0	0	7	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	7	0	4	0	0
0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2.5	2.4	4.6	1.1	5.3	3.7	1.7	4.7	4.9	1.4
2.3	4.2	2.3	2.5	2.7	1.5	1.4	1.3	1.7	1.7
1.4	5.3	3.7	2.9	1.0	1.5	1.6	1.5	1.6	1.5
68	34	28	26	1422	11	14	29	29	9
45	283	26	53	72	18	12	23	28	9
41	31	90	257	40	6	4	3	4	3
12	12	13	14	12	11	11	12	11	11
13	13	14	14	12	13	12	13	12	12
15	10	13	13	14	11	10	10	11	12

Tab. All Stachrohrproben am Wohnbau von Arenicola marina.
 Tirpitz-Meile, Kieler Hafen.
 Probenserie: T = Trichter, W = Kot-Haufen, K = Kontrolle.
 Abundanz aller Arten, umgerechnet auf 100 cm².
 Probenfläche: 27 cm², Proben-Eindringtiefe: ca. 10 cm.
 Sieb-Maschenweite: 500µm (bzw. 250µm, wo angegeben).

Datum	Probenserie	02.09.1987						21.12.87		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Art										
Mollusca	T	15	0	15	7	4	0	0	0	0
250µm Fraktion	H	0	7	4	4	0	0	0	0	0
	K	7	22	30	19	28	0	0	0	0
Polychaeta	T	85	87	70	44	19	0	0	0	0
250µm Fraktion	H	19	37	44	11	21	0	4	0	0
	K	22	70	87	74	89	0	0	0	0
Oligochaeta	T	650	140	283	693	413	33	48	11	33
250µm Fraktion	H	270	540	188	310	836	48	59	41	30
	K	483	803	550	480	497	63	11	56	33
Crustacea	T	7	0	0	0	0	0	0	0	0
250µm Fraktion	H	0	0	0	4	0	0	0	0	0
	K	0	0	4	0	4	0	0	0	0
<i>Cardium edule</i>	T	4	4	11	4	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	4	4	4	7	0	0	0	0	0
<i>Macoma balthica</i>	T	11	4	4	15	4	7	0	7	4
	H	0	15	11	4	11	0	7	0	0
	K	0	11	0	22	81	7	0	0	0
<i>Mya arenaria</i>	T	137	33	30	107	56	4	15	0	22
	H	22	104	37	52	81	15	19	11	7
	K	33	52	85	126	115	15	7	0	4
<i>Hydrobia</i> sp.	T	11	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	K	0	4	0	0	0	0	0	0	4
<i>Capitella capitata</i>	T	4	7	19	0	11	0	7	0	0
	H	0	15	7	11	4	11	0	4	4
	K	7	11	22	4	4	4	0	0	0
<i>Eteone</i> sp.	T	11	0	0	19	19	4	0	0	0
	H	7	0	15	7	15	4	15	4	0
	K	15	11	11	15	11	0	0	0	4
<i>Nereis</i> sp.	T	85	59	67	78	44	7	11	0	7
	H	41	89	48	41	48	0	4	7	15
	K	44	74	198	93	93	11	4	4	15
<i>Nereis</i> sp. + 250µm Fraktion	T	111	63	67	85	52	7	11	0	7
	H	41	89	48	44	58	0	4	7	15
	K	44	78	226	100	96	11	4	4	15
<i>Polydora</i> spp.	T	19	15	7	15	0	4	4	0	0
	H	0	56	4	19	4	0	0	0	0
	K	0	11	22	59	19	0	0	0	0
<i>Polydora</i> spp. + 250µm Fraktion	T	78	78	78	52	0	4	4	0	0
	H	19	93	48	26	74	0	0	0	0
	K	22	78	59	128	104	0	0	0	0

10

0
0
0
4
0
0
0
30
19
15
0
0
0

0
0
0
0
4
0
4
4
0
0
0
0

0
0
4
7
19
7
4
11
4
4
11
4
0
0
0
0
0
0

Tab. A11 Fortsetzung

Datum Probenserie	Art	02.09.1987					21.12.87			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Pygospio elegans	T	4	0	7	0	0	0	0	0	0
	H	0	4	4	4	0	0	0	0	0
	K	0	0	0	11	0	0	0	0	0
Spio goniocephala	T	4	0	0	0	0	7	7	4	19
	H	0	0	0	0	0	4	4	4	4
	K	0	0	0	4	4	7	0	11	4
Oligochaeta	T	930	378	681	585	952	74	144	63	59
	H	387	1185	367	693	600	41	189	70	78
	K	533	548	1648	1167	789	85	59	19	107
Oligochaeta + 250µm Fraktion	T	1580	518	964	1278	1365	107	193	74	93
	H	637	1725	553	1003	1236	89	248	111	107
	K	1016	1151	2198	1627	1286	148	70	74	141
Corophium sp.	T	11	4	0	4	4	0	0	0	0
	H	4	7	4	7	0	0	0	0	0
	K	4	7	4	0	7	0	0	0	0

10

0
0
0
7
4

74
70
85
104
89
100

0
0
0

Tab.A12 Stechrohrproben am Wohnbau von A. marina, Gabelsflach 12m.
Mittlere Abundanz (N/100cm²) über alle Proben.
13 Termine, 42 x 3 Proben a 27cm².
S.D.: Standardabweichung
¹⁾: 38 x 3 Proben.

Art	Mittelwert	S.D.	Median
Mollusca (250µm-Fraktion)	67.7	116.4	20.5
Polychaeta (250µm-Fraktion) ¹⁾	44.7	28.0	41.0
Crustacea (250µm-Fraktion) ¹⁾	1.0	4.3	0.0
Arctica islandica	0.9	1.9	0.0
Astarte spp.	1.3	2.5	0.0
Cardium fasciatum	3.3	6.1	0.0
Corbula gibba	5.4	9.3	4.0
Macoma balthica	30.2	20.4	26.0
Musculus marmoratus	0.5	2.2	0.0
Mya arenaria	2.5	4.3	0.0
Mysella bidentata	19.7	19.5	15.0
Mytilus edulis	2.4	6.5	0.0
Phaxas pellucidus	<0.1	0.4	0.0
Syndosmya alba	0.5	1.8	0.0
Hydrobia sp.	0.3	1.3	0.0
Littorina littorea	<0.1	0.4	0.0
Onoba striata	1.4	3.1	0.0
Retusa truncatula	0.4	1.3	0.0
Ampharete sp.	0.2	1.0	0.0
Anaitides maculata	0.5	1.7	0.0
Arenicola mar. (juv.)	0.5	1.4	0.0
Aricidea jeffreysii	34.3	23.6	30.0
Capitella capitata	1.9	3.7	0.0
Chaetozone setosa	20.6	17.6	19.0
Eteone longa	2.0	2.8	0.0
Fabriciola sp.	<0.1	0.5	0.0
Harmothoe spp.	1.8	3.4	0.0
Malacoceros tetroceratus	<0.1	0.4	0.0
Nephtys spp.	1.9	2.0	0.0
Ophelia rathkei	<0.1	0.5	0.0
Pectinaria koreni	1.6	3.3	0.0
Pholoe minuta	3.4	10.6	0.0
Polydora quadrilobata	11.4	13.8	7.0
Pygospio el. (500µm-Fraktion)	131.2	1109.5	96.0
Pygospio elegans (250+500µm) ¹⁾	132.8	1106.7	102.0
Scoloplos armiger	10.8	9.4	7.0
Sphaerodoridium balticum	0.8	2.8	0.0
Spio goniocephala	1.5	3.9	0.0
Streptosyllis websteri	10.0	8.5	7.0
Oligochaeta	3.9	6.3	4.0
Caprella spp.	6.3	10.2	2.0
Corophium insidiosum	2.4	4.5	0.0
Diastylis rathkei	3.5	6.6	0.0
Eudorellopsis deformis	0.1	0.6	0.0
Gastrosaccus spinifer	0.6	1.7	0.0
Idothea baltica	0.5	2.8	0.0
Phoxocephalus holboelli	9.2	8.3	7.0

Tab.A13 Stechrohrproben am Wohnbau von A. marina, Boknis Eck 19m.
 Mittlere Abundanz (N/100cm²) über alle Proben.
 3 Termine, 12 x 3 Proben a 27cm²; S.D.: Standardabweichung

Art	Mittelwert	S.D.	Median
Mollusca (250µm-Fraktion)	26.6	32.8	19.0
Polychaeta (250µm-Fraktion)	26.9	24.3	22.0
Crustacea (250µm-Fraktion)	0.1	0.7	0.0
Arctica islandica	1.2	1.9	0.0
Astarte borealis	4.1	6.8	0.0
Astarte elliptica	2.2	3.5	0.0
Cardium fasciatum	0.6	1.4	0.0
Corbula gibba	32.4	65.1	7.0
Macoma balthica	15.0	9.5	15.0
Macoma calcarea	3.9	3.5	4.0
Musculus discors	1.2	3.4	0.0
Mya arenaria	1.3	2.5	0.0
Mya truncata	3.7	8.7	0.0
Mysella bidentata	57.6	59.2	37.0
Syndosmya alba	13.3	16.0	7.0
Mytilus edulis	0.4	1.3	0.0
Acera bullata	0.1	0.7	0.0
Retusa truncatula	0.9	3.8	0.0
Onoba striata	1.3	3.2	0.0
Ampharetidae sp.	0.9	1.8	0.0
Anaitides maculata	0.9	1.7	0.0
Arenicola mar. (juv.)	0.3	1.1	0.0
Aricidea jeffreysii	2.9	3.6	0.0
Capitella capitata	0.6	1.4	0.0
Chaetozone set.	15.0	17.2	11.0
Euchone papillosa	0.6	1.7	0.0
Harmothoe sarsi	2.7	3.0	4.0
Heteromastus filiformis	3.0	3.7	2.0
Nephtys spp. (< 5mm)	6.0	7.8	4.0
Nephtys spp. (Summe)	7.3	8.0	4.0
Nereimyra punctata	0.7	1.5	0.0
Paraonis fulgens	0.8	1.6	0.0
Paraonis gracilis	0.5	2.0	0.0
Pectinaria koreni	7.8	15.4	0.0
Pherusa plumosea	2.4	5.2	0.0
Pholoe minuta	5.9	10.0	4.0
Polydora ciliata	2.6	6.5	0.0
Polydora quadrilobata	4.7	6.2	4.0
Pygospio elegans	1.9	3.2	0.0
Scoloplos armiger	7.3	7.4	4.0
Sphaerodoridium balticum	0.2	0.9	0.0
Spio gonioccephala	1.7	4.1	0.0
Streptosyllis websteri	2.8	3.6	2.0
Terebellides stroemi	1.3	6.3	0.0
Trochochaeta multisetosa	0.6	1.7	0.0
Polychaeta undet.	0.2	0.9	0.0
Oligochaeta	1.3	2.1	0.0

Tab.A13, Fortsetzung.

Stechrohrproben am Wohnbau von A. marina, Boknis Eck 19m.

Art	Mittelwert	S.D.	Median
Amhipoda sp.	0.2	0.9	0.0
Caprella spp.	0.6	1.7	0.0
Diastylis rathkei	3.7	4.0	4.0
Eudorellopsis deformis	0.1	0.7	0.0
Gastrosaccus spinifer	0.5	1.7	0.0
Phoxocephalus holboelli	1.3	2.8	0.0

Tab.A14 Stechrohrproben am Wohnbau von A. marina, Westerhever Watt.
 Mittlere Abundanz (N/100cm²) über alle Proben.
 4 Termine, 20 x 3 Proben a 27cm².
 S.D.: Standardabweichung
 1): 15 x 3 Proben

Art	Mittelwert	S.D.	Median
Mollusca (250µm-Fraktion)	234.3	2169.9	30.0
Polychaeta (250µm-Fraktion)	38.9	42.9	24.0
Crustacea (250µm-Fraktion)	1.3	5.7	0.0
Cardium edule	5.5	9.2	0.0
Ensis sp. (juv.)	0.5	1.5	0.0
Macoma balthica	99.3	1133.3	39.0
Mya arenaria	10.1	15.1	4.0
Mytilus edulis	0.1	0.7	0.0
Hydrobia sp.	18.9	12.7	19.0
Retusa obtusa	1.6	4.5	0.0
Anaitides maculata	1.2	3.4	0.0
Capitella capitata	0.5	1.5	0.0
Eteone longa	1.4	2.8	0.0
Fabricia sabella	25.3	247.0	0.0
Heteromastus filiformis	12.1	16.4	0.0
Nereis sp.	9.7	11.9	4.0
Polydora ciliata	1.2	3.1	0.0
Pygospio el. (500µm-Fraktion)	305.2	329.3	140.5
Pygospio elegans (250+500µm)	333.1	344.0	181.5
Scoloplos armiger	7.9	15.6	0.0
Oligochaeta	30.9	37.7	15.0
Bathyporeia sp.	6.0	12.2	0.0
Carcinus sp. (juv.)	0.8	2.7	0.0
Corophium sp.	47.3	54.0	28.0
Crangon crangon	0.5	2.2	0.0
Pygospio-Röhren gDW/100cm ² 1)	6.0	5.7	3.7
Pygospio-Röhren mg/Ind. 1)	69.0	213.4	26.0

Tab.A15 Stechrohrproben am Wohnbau von A. marina, Tirpitz-Mole.
 Mittlere Abundanz (N/100cm²) über alle Proben.
 2 Termine, 10 x 3 Proben a 27cm².
 S.D.: Standardabweichung

Art	Mittelwert	S.D.	Median
Mollusca (250µm-Fraktion)	5.3	8.7	0.0
Polychaeta (250µm-Fraktion)	24.9	31.0	7.5
Oligochaeta (250µm-Fraktion)	241.5	242.4	101.5
Crustacea (250µm-Fraktion)	0.6	1.7	0.0
Cardium edule	1.4	2.7	0.0
Macoma balthica	7.6	15.0	4.0
Mya arenaria	39.9	42.1	22.0
Hydrobia sp.	0.6	2.2	0.0
Capitella capitata	5.3	5.9	4.0
Eteone longa	7.3	6.8	7.0
Nereis sp. (500µm-Fraktion)	40.1	43.5	28.0
Nereis sp. (250+500µm)	43.5	49.3	28.0
Polydora sp. (500µm-Fraktion)	8.6	15.1	0.0
Polydora sp. (250+500µm)	31.4	39.6	4.0
Pygospio elegans	1.1	2.6	0.0
Spio goniocephala	3.3	4.2	4.0
Oligochaeta (500µm-Fraktion)	421.3	428.1	278.0
Oligochaeta (250+500µm)	662.8	642.1	383.0
Corophium sp.	2.2	3.1	0.0

Tab.A16 Der Einfluß des Wohnbaus von A. marina auf die Abundanz anderer Arten.

Daten: Gabelsflach 12m, 13 Termine, 42 x 3 Proben (T,H,K), N/100cm².

Alle Arten mit Mittelwert > 1.0.

Termine, an denen eine Art nicht auftrat, sind ausgeschlossen.

Test: Varianzanalyse (A), $F_{0.05; 2, 123} = 3.00$

oder H-Test (H), $\chi^2_{0.05; 2} = 5.99$

Testniveau: $\alpha = 0.05$ (*): signifikant bei $\alpha = 0.10$

Nullhypothese H₀: Die verschiedenen Probensätze entstammen der gleichen Grundgesamtheit.

'+' : H₀ angenommen, '-' : H₀ abgelehnt.

- 1) : 6 Termine, 26 x 3 Proben, $F_{0.05; 2, 75} = 3.13$
- 2) : 9 Termine, 28 x 3 Proben, $F_{0.05; 2, 81} = 3.12$
- 3) : 11 Termine, 34 x 3 Proben, $F_{0.05; 2, 99} = 3.10$
- 4) : 11 Termine, 35 x 3 Proben, $F_{0.05; 2, 102} = 3.09$
- 5) : 11 Termine, 37 x 3 Proben, $F_{0.05; 2, 108} = 3.09$
- 6) : 11 Termine, 38 x 3 Proben, $F_{0.05; 2, 111} = 3.08$
- 7) : 12 Termine, 39 x 3 Proben, $F_{0.05; 2, 114} = 3.08$
- 8) : 12 Termine, 40 x 3 Proben, $F_{0.05; 2, 117} = 3.07$
- 9) : ab 4/87 gezählt, 38 x 3 Proben, $F_{0.05; 2, 111} = 3.08$
- 10) : ab 2/88 gemessen, 16 x 3 Proben, $F_{0.05; 2, 45} = 3.24$

Art	Trichter (T)		Kothaufen (H)		Kontrolle (K)		Testergebnis		
	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Test	H ₀ :	chi, F
Mollusca (250µm)	82.9	152.1	52.5	94.7	67.8	93.2	H	+	1.09
Polychaeta (250µm) 9)	46.8	24.5	32.9	22.0	54.5	32.6	A	-	7.68
Astarte spp. 3)	1.4	2.5	1.9	2.8	1.6	2.7	H	+	0.50
Cardium fasciatum 4)	2.6	4.5	4.6	7.8	4.8	6.8	H	+	1.73
Corbula gibba	4.1	6.1	5.7	10.5	6.5	10.7	H	+	0.73
Macoma balthica	38.2	24.6	24.1	13.8	28.4	18.9	A	-	4.41
Mya arenaria 4)	3.0	4.3	2.2	3.4	3.6	5.8	H	+	0.98
Mysella bidentata	30.4	25.3	12.0	11.9	16.8	14.0	A	-	11.94
Mytilus edulis	3.5	7.2	0.7	3.5	3.0	7.8	H	+	3.30
Onoba striata 5)	2.8	4.2	1.1	2.9	1.0	2.1	H	+	3.05
Aricidea jeffreysii	27.5	21.7	34.5	21.4	41.0	26.0	A	-	3.44
Capitella capitata	1.8	4.2	1.7	3.1	2.2	3.9	H	+	0.57
Chaetozone setosa	17.7	18.3	17.0	13.0	27.3	19.0	H	-	9.39
Eteone longa	1.1	1.8	1.9	2.7	2.9	3.3	H	+	5.39*
Harmothoe spp. 7)	2.9	5.0	1.1	1.9	1.7	2.8	H	+	2.07
Nephtys spp. 3)	2.1	2.7	0.6	1.4	1.4	2.1	H	+	4.95*
Pectinaria koreni 2)	2.9	3.2	0.4	1.3	3.9	5.0	H	-	11.61
Pholoe minuta 1)	10.0	19.3	1.3	2.8	5.0	10.4	H	-	10.23
Polydora quadrilob.	12.7	13.2	6.0	9.4	15.4	16.4	A	-	8.28
Pygospio el. (500µm)	138.2	124.2	78.4	52.7	177.1	115.4	A	-	12.88
P. el. (250+500µm) 9)	137.3	114.5	81.7	51.3	179.5	118.6	A	-	12.55
Scoloplos armiger	10.5	9.3	8.1	7.5	13.7	10.5	A	-	3.77
Spio gonioccephala 3)	1.2	2.5	2.2	5.8	2.1	4.0	H	+	0.76
Streptosyllis webst.	11.3	8.6	7.0	7.1	11.4	9.1	A	-	3.86
Oligochaeta	5.5	9.3	3.0	4.2	3.2	3.8	H	+	1.96
Caprella spp.	7.2	8.7	3.1	5.9	9.5	13.9	H	-	8.88
Corophium insid. 8)	2.7	5.7	1.5	2.5	3.2	4.8	H	+	1.54
Diastylis rathkei 6)	3.3	6.9	1.8	2.7	4.2	5.8	H	+	3.27
Phoxocephalus holb.	9.2	8.4	7.0	7.8	11.2	8.5	A	-	3.86
Röhren gDW/100cm ² 10)	3.6	1.9	2.3	1.5	3.9	3.5	A	+	2.10
Röhren mg/Ind. 10)	68.2	67.4	50.6	45.1	40.0	39.5	A	+	1.39

Tab.A17 Der Einfluß des Wohnbaus von *A. marina* auf die Abundanz anderer Arten.

Daten: Boknis Eck 19m, 3 Termine, 12 x 3 Proben (T,H,K), N/100cm².

Alle Arten mit Mittelwert > 1.0.

Termine, an denen eine Art nicht auftrat, sind ausgeschlossen.

Test: Varianzanalyse (A), $F_{0.05;2,33} = 3.30$

oder H-Test (H), $\chi^2_{0.05;2} = 5.99$

Testniveau: $\alpha = 0.05$ (*): signifikant bei $\alpha = 0.10$

Mullhypothese H₀: Die verschiedenen Probensätze entstammen der gleichen Grundgesamtheit.

'+' : H₀ angenommen, '-' : H₀ abgelehnt.

1) 1 Termin, 4 x 3 Proben, $F_{0.05;2,9} = 4.26$

2) 2 Termine, 8 x 3 Proben, $F_{0.05;2,21} = 3.47$

Art	Trichter (T)		Kothaufen (H)		Kontrolle (K)		Testergebnis	
	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Test H ₀ :	chi, F
Mollusca (250µm)	46.7	48.8	8.8	9.1	24.5	13.0	A	- 6.42
Polychaeta (250µm)	25.0	11.1	10.8	8.0	45.1	32.1	A	- 14.33
Arctica islandica	2.0	2.1	0.7	1.5	1.0	1.8	H	+ 3.19
Astarte borealis	7.1	9.3	1.5	3.6	3.8	5.5	H	+ 4.50
Astarte elliptica	1.8	3.6	1.5	2.8	3.2	4.1	H	+ 1.75
Corbula gibba	75.3	100.8	8.7	11.7	13.2	12.3	A	- 3.31
Macoma balthica	20.8	7.6	10.0	8.1	14.3	9.5	A	- 4.70
Macoma calcarea	2.5	2.8	4.3	2.9	5.1	4.2	H	+ 3.04
Musculus discors ²⁾	3.3	5.4	0.9	2.5	1.9	2.7	H	+ 1.36
Mya arenaria	1.3	2.4	1.6	3.3	1.0	1.8	H	+ 0.02
Mya truncata	7.8	14.1	0.7	1.5	2.8	3.1	H	+ 3.69
Mysella bidentata	120.7	62.1	21.9	16.8	30.3	22.4	A	- 20.61
Syndosmya alba	28.5	18.5	2.8	4.1	8.4	7.2	H	- 16.11
Onoba striata	2.5	4.3	0.3	1.2	0.0	0.0	H	- 6.07
Aricidea jeffreisii	0.9	2.2	3.1	3.7	4.7	3.8	H	- 7.32
Chaetozone set.	10.0	10.5	12.4	14.2	22.6	23.1	A	+ 1.08
Harmothoe sarsi	4.1	3.9	1.7	2.0	2.3	2.5	H	+ 2.86
Heteromastus filif.	4.3	4.9	2.2	2.9	2.5	2.8	H	+ 1.28
Nephtys spp. (< 5mm)	10.9	10.2	2.5	3.6	4.7	6.0	H	- 6.63
Nephtys spp. (Summe)	11.3	9.8	4.1	3.9	6.6	8.1	H	+ 4.48
Pectinaria koreni	18.8	22.9	1.6	3.3	3.1	3.7	H	- 7.93
Pherusa plumosea	5.6	7.8	0.9	2.2	0.6	1.5	A	- 3.91
Pholoe minuta	12.8	14.5	1.3	2.4	3.8	4.4	H	- 10.50
Polydora ciliata	4.0	10.6	1.9	3.4	1.8	2.9	H	+ 0.10
Polydora quadrilob.	4.1	3.9	1.8	3.6	8.0	8.5	H	+ 5.53 ^{*)}
Polydora quad. + cil.	8.1	13.1	3.8	6.6	9.9	10.4	H	+ 3.43
Pygospio elegans	2.8	4.4	1.0	1.8	1.8	2.9	H	+ 0.70
Scoloplos armiger	5.7	6.7	7.7	9.1	8.5	6.6	H	+ 1.31
Spio goniocephala	0.9	2.2	0.7	1.5	3.4	6.3	H	+ 2.85
Streptosyllis webst.	4.8	4.5	1.6	2.6	2.2	2.9	H	+ 4.61 ^{*)}
Terebellides stroemi ¹⁾	0.0	0.0	0.0	0.0	12.0	16.9	H	- 7.16
Oligochaeta	1.3	2.4	1.7	2.0	1.0	1.8	H	+ 0.83
Diastylis rathkei	2.8	2.7	2.2	2.9	6.2	5.1	H	- 6.11
Phoxocephalus holb. ¹⁾	3.8	2.9	1.8	3.5	6.5	3.3	A	+ 2.17

Tab.A18 Der Einfluß des Wohnbaus von *A. marina* auf die Abundanz anderer Arten.

Daten: Westerhever Watt, 4 Termine, 20 x 3 Proben (T,H,K), N/100cm².

Alle Arten mit Mittelwert > 1.0.

Termine, an denen eine Art nicht auftrat, sind ausgeschlossen.

Test: Varianzanalyse (A), $F_{0.05;2,57} = 3.16$

oder H-Test (H), $\chi^2_{0.05;2} = 5.99$

Testniveau: $\alpha = 0.05$ (*): signifikant bei $\alpha = 0.10$)

Nullhypothese H₀: Die verschiedenen Probensätze entstammen der gleichen Grundgesamtheit.

'+' : H₀ angenommen, '-' : H₀ abgelehnt.

1): 1 Termin, 5 x 3 Proben, $F_{0.05;2,12} = 3.89$

2): 2 Termine, 10 x 3 Proben, $F_{0.05;2,27} = 3.35$

3): ab 11/87 gemessen, 15 x 3 Proben, $F_{0.05;2,42} = 3.23$

Art	Trichter (T)		Kothaufen (H)		Kontrolle (K)		Testergebnis		
	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Test	H ₀ :	chi,F
Mollusca (250µm)	222.6	271.0	50.0	60.6	430.4	703.7	A	+	1.74
Polychaeta (250µm)	51.4	52.5	15.2	12.1	50.1	43.9	A	-	4.00
Cardium edule	6.0	7.4	1.9	4.5	8.8	12.7	H	+	3.09
Macoma balthica	118.9	136.6	55.0	72.7	124.0	167.6	A	+	1.47
Mya arenaria	15.2	19.4	4.3	5.8	11.0	15.3	A	-	3.32
Hydrobia sp.	20.0	12.7	13.4	13.0	23.2	10.7	H	-	6.81
Retusa obtusa 1)	2.2	3.2	0.8	1.8	13.8	7.7	H	-	9.97
Anaitides maculata 1)	5.0	3.1	0.8	1.8	8.2	7.8	A	-	6.37
Eteone longa	1.5	2.7	0.8	1.6	0.6	1.8	H	+	0.30
Fabricia sabella 1)	106.8	45.9	94.0	31.2	103.0	22.3	A	+	0.18
Heteromastus filif. 2)	24.5	15.0	25.9	19.2	21.9	19.5	A	+	0.20
Nereis sp.	12.5	15.0	7.3	11.3	9.3	8.6	H	+	1.97
Polydora ciliata 1)	4.4	4.7	1.6	2.2	8.8	4.3	A	-	4.36
Pygospio el. (500µm)	212.4	197.0	196.0	253.8	507.2	411.1	H	-	7.73
P. el. (250+500µm)	251.1	204.1	203.3	252.6	545.0	435.9	H	-	7.97
Scoloplos armiger	17.9	21.0	8.3	10.3	21.1	22.9	H	+	1.51
Oligochaeta	34.4	44.2	28.0	34.0	30.4	35.8	H	+	0.31
Bathyporeia sp.	2.9	6.2	12.7	16.9	2.5	8.3	H	-	10.51
Corophium sp.	25.8	31.3	47.1	50.9	69.1	67.1	A	-	4.48
Röhren gDW/100cm ² 3)	7.7	7.5	5.5	5.0	4.7	4.0	H	+	1.75
Röhren mg/Ind. 3)	125.6	359.3	44.6	68.1	36.9	65.0	A	+	2.53*

Tab.A19 Der Einfluß des Wohnbaus von A. marina auf die Abundanz anderer Arten.
 Daten: Tirpitz-Mole, 2 Termine, 10 x 3 Proben (T,H,K), N/100cm².

Alle Arten mit Mittelwert > 1.0.

Termine, an denen eine Art nicht auftrat, sind ausgeschlossen.

Test: Varianzanalyse (A), $F_{0.05;2,27} = 3.35$

oder H-Test (H), $\chi^2_{0.05;2} = 5.99$

Testniveau: $\alpha = 0.05$ (*): signifikant bei $\alpha = 0.10$

Nullhypothese H₀: Die verschiedenen Probensätze entstammen der gleichen Grundgesamtheit.

'+' : H₀ angenommen, '-' : H₀ abgelehnt.

¹⁾ : 1 Termin, 5 x 3 Proben, $F_{0.05;2,12} = 3.89$

Art	Trichter (T)		Kothaufen (H)		Kontrolle (K)		Testergebnis		
	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Mittel	S.D.	Test	H ₀ :	chi,F
Mollusca (250µm) ¹⁾	8.2	6.7	3.0	3.0	20.8	8.8	A	-	9.64
Polychaeta (250µm)	28.9	34.3	13.6	16.3	32.2	37.9	H	+	0.58
Oligochaeta (250µm)	233.4	265.4	213.9	223.8	277.1	257.9	H	+	0.12
Cardium edule	4.6	4.0	0.0	0.0	3.8	2.5	H	-	7.17
Macoma balthica	5.6	4.6	5.2	5.5	12.1	25.3	H	+	0.44
Mya arenaria	40.8	46.5	35.2	33.9	43.7	48.7	A	+	0.03
Capitella capitata	4.8	6.4	5.6	5.3	5.6	6.7	H	+	0.35
Eteone longa	6.0	7.8	8.6	6.9	7.4	6.1	H	+	0.99
Nereis sp. (500µm)	36.2	33.9	30.4	28.0	53.8	62.0	A	+	0.26
N. sp. (250+500µm)	40.7	33.1	31.5	28.8	58.2	70.6	A	+	0.23
Polydora sp. (500µm)	6.4	7.3	8.3	17.8	11.1	18.9	H	+	0.38
P. sp. (250+500µm)	29.4	37.0	26.0	34.5	38.9	49.0	H	+	0.24
Pygospio elegans	2.2	3.2	2.4	2.2	2.2	4.9	H	+	0.59
Spio gonocephala	4.1	6.0	2.3	2.6	3.4	3.6	H	+	0.39
Oligochaeta (500µm)	394.0	366.2	366.0	369.3	504.0	555.2	A	+	0.01
Oligoch. (250+500µm)	627.6	607.9	579.8	573.5	781.1	778.2	H	+	0.08
Corophium sp. ¹⁾	4.6	4.0	4.4	2.9	4.4	2.9	H	+	0.07

BERICHTE AUS DEM INSTITUT FÜR MEERESKUNDE

Verzeichnis der veröffentlichten Arbeiten

-
- | | | |
|-----|--|---|
| 1 | (1973) FECHNER, H. | Orthogonale Vektorfunktionen zur stetigen Darstellung von meteorologischen Feldern auf der Kugeloberfläche |
| 2 | (1974) SPETH, P. | Mittlere Meridionalschnitte der verfügbaren potentiellen Energie für jeden Januar und Juli aus dem Zeitraum 1967 bis 1972 |
| 3 | (1974) SPETH, P. | Mittlere Horizontalverteilungen der Temperatur und der verfügbaren potentiellen Energie und mittlere Meridionalschnitte der Temperatur für jeden Januar und Juli aus dem Zeitraum 1967 bis 1972 |
| 4 | (1974) DEFANT, Fr. | Das Anfangstadium der Entwicklung einer baroklinen Wellenstörung in einem baroklinen Grundstrom |
| 5 | (1974) FECHNER, H. | Darstellung des Geopotentials der 500 mb-Fläche der winterlichen Nordhalbkugel durch natürliche Orthogonalfunktionen |
| 7 | (1974) SPETH, P. | Die Veränderlichkeit der atmosphärischen Zirkulation, dargestellt mit Hilfe energetischer Größen |
| 8 | (1975) SKADE, H. | Eine aerologische Klimatologie der Ostsee. Teil I - Textband |
| 9 | (1975) SKADE, H. | Eine aerologische Klimatologie der Ostsee. Teil II - Abbildungsband |
| 10 | (1975) MÜLLER, H. | Bestimmungstabellen für die Fischparasiten der Kieler Bucht |
| 11 | (1975) KEUNECKE, K.H.,
KOHN, H.,
KRAUSS, W.,
MIOGA, G.,
SCHOTT, F.,
SPETH, P.,
WILLEBRAND, J.,
ZENK, W. | Baltic 75 - Physikalischer Teil
Messungen des IfM, der FWG und der DFVLR |
| 13 | (1975) RUMOHR, H. | Der Einfluß von Temperatur und Salinität auf das Wachstum und die Geschlechtsreife von nutzbaren Knochenfischen (Eine Literaturstudie) |
| 14 | (1975) PULS, K.E.,
MEINCKE, J. | General Atmospheric Circulation and Weather Conditions in the Greenland-Scotland Area for August and September 1973 |
| 15 | (1975) MÜLLER, H. | Bibliography on parasites and diseases of marine fishes from North Sea and Baltic Sea |
| 16 | (1975) LÜBE, D. | Schwermetall-Kontamination von Phytoplankton unter natürlichen Verhältnissen und in Laborkulturen |
| 17 | (1976) BEHR, H.D. | Untersuchungen zum Jahresgang des atmosphärischen Wärmehaushalts für das Gebiet der Ostsee. Teil I - Textband |
| 18 | (1976) BEHR, H.D. | Untersuchungen zum Jahresgang des atmosphärischen Wärmehaushalts für das Gebiet der Ostsee. Teil II - Abbildungsband |
| 19 | (1976) BROCKMANN, Ch.,
MEINCKE, J.,
PETERS, H.,
SIEDLER, G.,
ZENK, W. | GATE - Oceanographic Activities on FRG-Research Vessels |
| 20a | (1977) WILLEBRAND, J., | Inverse Analysis of the Trimooored Internal Wave Experiment (IWEX) |
| 20b | MÖLLER, P.,
OLBERS, D.J. | Part 1
Part 2 |
| 21 | (1976) MÜLLER, H. | Die Biologie des Flachwassers vor der westdeutschen Ostseeküste und ihre Beeinflussung durch die Temperatur - eine Literaturstudie |
| 22 | (1976) PETERS, H. | GATE - CTD Data measured on the F.R.G. Ships Shipboard Operations-Calibration-Editing |
| 23 | (1976) KOLTERMANN, K.P.,
MEINCKE, J.,
MÖLLER, T. | Overflow '73 - Data Report 'Meteor' and 'Meerkatze 2' |
| 24 | (1976) LIEBING, H. | Grundlagen zur objektiven Ermittlung eines Bodenluftdruckfeldes für ein begrenztes Gebiet (Ostsee) |
| 25 | (1976) SIMONS, T.J. | Topographic and Baroclinic Circulations in the Southwest Baltic |
| 26 | (1976) KIELMANN, J.,
HOLTORFF, J.,
REIMER, U. | Data Report Baltic '75 |
| 27 | (1976) BEHRENDT, J. | Der Zusammenhang zwischen wahren und geostrophischem Wind über der Ostsee während "Baltic '75" |

- 28 (1977) DEFANT, Fr.,
SPETH, P. Zwischenbericht der Arbeitsgruppe "Diagnose Empirischer Felder der Allgemeinen Atmosphärischen Zirkulation" im Schwerpunkt "Energiehaushalt und Zirkulation der Atmosphäre" der Deutschen Forschungsgemeinschaft
- 29 (1977) MEINCKE, J. Measurements of Currents and Stratification by FRV "Anton Dohrn" during the GATE Equatorial Experiment
- 30 (1977) SANFORD, Th. Design Concepts for a Shallow Water Velocity Profiler and a Discussion of a Profiler Based on the Principles of Geomagnetic Induction
- 31 (1977) MÖLLER, H. Indexed bibliography on parasites and diseases of marine fish from North Sea and Baltic Sea (2nd edition)
- 32 (1977) BROCKMANN, Ch.,
HUGHES, P.,
TOMCZAK, M. Data Report on Currents, Winds and Stratification in the NW African Upwelling Region during early 1975
- 33 (1977) SIERTS, H.W. Meteorologische Einflüsse auf das Auftriebsgebiet vor Nordwest-Afrika
- 34 (1977) CUBASCH, U. Spektren des Windes über Land und über Meer im Periodenbereich von 1 Minute bis 1 Tag
- 35 (1977) KAMINSKI, U. Klassifikation der Wetterlagen über dem Wetterschiff - C - durch vertikale natürliche Orthogonalfunktionen
- 36 (1977) JECKSTRÖM, W. Eine Entwicklung des Geopotentialfeldes der 500 mb-Fläche im Winter der Nordhalbkugel in natürliche Orthogonalfunktionen und eine Interpretation der Ergebnisse im Zusammenhang mit tatsächlichen synoptischen groß-skaligen Wetterlagen
- 37 (1977) CLAUSS, E.,
HESSLER, G.,
SPETH, P.,
UHLIG, K. Datendokumentation zum meteorologischen Meßprojekt 1976
- 38 (1977) KIRK, E. Objektive Analysen meteorologischer Parameter über der Kieler Bucht
- 40 (1978) OSTHAUS, A.,
SPETH, P. Large-scale horizontal fluxes of sensible energy and of momentum caused by mean standing eddies for each January and July of the period 1967 until 1976
- 41 (1978) SPETH, P. Mean meridional cross-sections of the available potential energy for each January and July of the period 1973 until 1976
- 42 (1978) SPETH, P. Mean meridional cross-sections of the available potential energy for each April and October of the period 1967 until 1976
- 43 (1978) SPETH, P. Mean horizontal fields of temperature available potential energy and mean meridional cross-sections of temperature for each January and July of the period 1967 until 1976
- 44 (1978) FECHNER, H. Darstellung meteorologischer Felder mit endlichem Definitionsgebiet durch Reihen orthogonaler Funktionen
- 45 (1978) RIECKE, W. In der Meteorologie benutzte objektive horizontale Analysenverfahren im Hinblick auf die Anwendung bei wissenschaftlichen Untersuchungen
- 46 (1978) OSTHAUS, A. Die Struktur der stehenden Temperatur- und Geopotentialwellen im Januar und Juli und die durch sie hervorgerufenen Transporte von sensibler Energie und Drehimpuls
- 47 (1978) CORNUS, H.-P. Untersuchungen zu Deckschichtänderungen und zur Anwendbarkeit eindimensionaler Deckschichtmodelle im äquatorialen Atlantik während GATE 1974
- 48 (1978) WÖRNER, F.G.,
KÖHN, A. Liste der Mikronekton- und Zooplanktonfänge der Deutschen Antarktis-Expedition 1975/76
- 49 (1978) DETLEFSEN, H. Wasseroberflächentemperaturen und Luftdruckdifferenzen im Auftriebsgebiet vor Nordwest-Afrika von 1969-1976
- 50 (1978) MENGELKAMP, H.-T. Wind-, Temperatur- und Feuchteprofile über der Ostsee während des Meßprojektes "Kieler Bucht" 1976
- 51 (1978) BROCKMANN, C.,
FAHRBACH, E.,
URQUIZO, M. ESACAN - Data report
- 52 (1978) STROFING, R. Die Struktur der atmosphärischen Temperatur- und Geopotentialwellen und die durch sie hervorgerufenen Transporte von sensibler Energie und Drehimpuls während eines viertel-jährigen Winterzeitraums November 1967 - Januar 1968
- 53 (1978) SPETH, P. Mean horizontal fields of temperature and geopotential height for each January, April, July and October for the period 1967 - 1976
- 54 (1978) KREY, J.(+),
BABENERO, B.,
LENZ, J. Beobachtungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht: 1957-1975 - 1. Datenband
- 55 (1978) PAULY, D. A preliminary compilation of fish length growth parameters
- 56 (1978) WITTSTOCK, R.-R. Vergleich der aus Temperatur- und Dichtefluktuationen berechneten Vertikalgeschwindigkeit im GATE-Gebiet

- 57 (1978) STRUVE, S. Transport und Vermischung einer passiven Beimengung in einem Medium mit einem vorgegebenen Geschwindigkeitsfeld
- 58 (1978) MÜLLER, H. Effects of Power Plant Cooling on Aquatic Biota - An Indexed Bibliography -
- 59 (1978) JAMES, R.,
WÜRNER, F.G. Results of the Sorting of the Mikronekton and Zooplankton Material sampled by the German Antarctic Expedition 1975/76
- 60 (1978) WÜRNER, F.G. Liste der Mikronekton- und Zooplanktonfänge der 2. Deutschen Antarktis-Expedition 1977/78
- 61 (1978) SCHWEIMER, M. Physikalisch-ozeanographische Parameter in der westlichen Ostsee - Eine Literaturstudie -
- 62 (1979) MÖLLER, T.J.,
MEINCKE, J.,
BECKER, G.A. Overflow '73: The Distribution of Water Masses on the Greenland-Scotland Ridge in August/September 1973 - A Data Report -
- 63 (1979) PAULY, D. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula
- 64 (1979) WOBBER, C. Die zweidimensionalen Seiches der Ostsee
- 65 (1979) KILS, U. Schwimmverhalten, Schwimmleistung und Energiebilanz des antarktischen Krills, Euphausia superba - Ergebnisse der zweiten deutschen Antarktis-Expedition des "FFS Walther Herwig" im Südsommer 1977/78
- 66 (1979) KREMLING, K.,
OTTO, C.,
PETERSEN, H. Spurenmetall-Untersuchungen in den Förden der Kieler Bucht - Datenbericht von 1977/78
- 67 (1979) RHEINHEIMER, G. Mikrobiologisch-ökologische Untersuchungen in verschiedenen Flüssen Schleswig-Holsteins - Daten -
- 68 (1979) KNOLL, M. Zur Wärmebilanz der ozeanischen Deckschicht im GATE-Gebiet
- 69 (1979) ZENK, W.,
SCHAUER, U.,
PETERSOHN, U.,
MITTELSTAEDT, R.U. Bodenströmungen und Schichtungsverhältnisse in der nördlichen Kieler Bucht im März 1978
- 70 (1979) REDELL, R.-D. Winderzeugte Trägheitsbewegungen und Energiekorrelationen interner Wellen im tropischen Atlantik
- 72 (1979) HERRMANNSEN, U. Energiespektren von Temperatur, Geopotential und Wind an ausgewählten Gitterpunkten des DWD-Gitternetzes der Nordhalbkugel
- 73 (1979) PERKUHN, J. Spektrale Betrachtung der großskaligen Transporte von sensibler Energie und Drehimpuls an ausgewählten Gitterpunkten des DWD-Gitternetzes der Nordhemisphäre
- 74 (1979) VOGL, Ch. Die Struktur der stehenden Temperatur- und Geopotentialwellen im April und Oktober und die durch sie hervorgerufenen Transporte von sensibler Energie und Drehimpulse
- 75 (1980) NIELAND, H. Die Nahrung von Sardinen, Sardinellen und Maifischen vor der Westküste Afrikas
- 76 (1980) DAMM, U. Langfristige Veränderungen in der Verbreitung von Nordseefischen, untersucht durch Korrelations- und Varianzanalyse
- 77 (1980) DAUB, P. Wind-, Temperatur- und Feuchteprofile über der Kieler Bucht im Zeitraum April bis Oktober 1977
- 78 (1980) EBBRECHT, H.-G. Die verfügbare potentielle Energie des Planetarischen Wirbels und ihre jährliche Variation
- 79 (1980) WOSNITZA-MENDO, C. Zur Populationsdynamik und Ökologie von Tilapia rendalli (Blgr.) im Lago Sauce (Peru)
- 80 (1981) ZEITZSCHEL, B.,
ZENK, W. ANTARKTIS 80/81, Beobachtungen und erste Ergebnisse der "Meteor"-Reise 56 aus der Scotia-See und der Bransfield-Straße im November/Dezember 1980 (ANT I): ein nautischer und wissenschaftlicher Bericht
- 81 (1981) STRUNK, H.A. Die kinetische Energie des planetarischen Wirbels und ihre jährliche Variation
- 82 (1981) PETERS, H. Zur Kinematik eines stochastischen Feldes interner Wellen in einer Scherströmung
- 83 (1981) WILLEBRAND, J. Zur Erzeugung großräumiger Ozeanischer Strömungsschwankungen in mittleren Breiten durch veränderliche Windfelder
- 84 (1981) STRAMMA, L. Die Bestimmung der Dynamischen Topographie aus Temperaturdaten aus dem Nordostatlantik
- 85 (1981) BAUERLE, E. Die Eigenschwingungen abgeschlossener, zweigeschichteter Wasserbecken bei variabler Bodentopographie
- 86 (1981) MÖLLER, H. Feldführer zur Diagnose der Fischkrankheiten und wichtigsten Fischparasiten in Nord- und Ostsee
- 87a (1981) KIELMANN, J. Grundlagen und Anwendung eines numerischen Modells der geschichteten Ostsee
- Teil 1 -
- 87b (1981) KIELMANN, J. - Teil 2 - (Anhang, Literatur, Abbildungen)

- 88 (1981) WOODS, J.D. The GATE Lagrangian Batfish Experiment - Summary Report -
89 (1981) LEACH, H., The GATE Lagrangian Batfish Experiment - Data Report -
MINNETT, P.J.
- 90 (1981) MOLLER, T.J. Current and temperature measurements in the North-East Atlantic during NEADS
- a data report
- 91 (1981) LUPATSCH, J., Der Zustand der Fischbestände in der Schlei und die Entwicklung der Fischerei im Zeit-
NELLEN, W. raum 1962 - 1981
- 92 (1981) HESSLER, G. Untersuchung bodennaher Temperatur- und Windfelder im Übergangsbereich Land-See am
Beispiel der Kieler Bucht
- 93 (1981) STEINHAGEN- Fucus vesiculosus als Schwermetall-Bioakkumulator - Der Einfluß von Temperatur, Salz-
SCHNEIDER, G. gehalt und Metallkombination auf die Inkorporationsleistung
- 94 (1982) RIEGER, K.-W. Die räumliche und zeitliche Veränderlichkeit des meridionalen Transportes sensibler
Energie im 850 und 200 mb-Niveau während eines Jahre (1975)
- Teil 1 - Textband
- Teil 2 - Abbildungsband
- 95 (1982) MYDLA, B. Longitudinale und zeitliche Veränderlichkeit des durch stehende und wandernde Wellen
getätigten meridionalen Transportes von relativem Drehimpuls im 200 und 500 mb-Niveau in
der Breitenzone von 20° bis 60°N während des Jahres 1975
- Teil 1 - Textband
- Teil 2 - Abbildungsband
- 96 (1982) WILLENBRINK, E. Wassermassenanalyse im tropischen und subtropischen Nordostatlantik
- 97 (1982) HORCH, A., CTD Measurements Made From F.S. POSEIDON During JASIN 1978
MINNETT, P., - A Data Report -
WOODS, J.D.
- 98 (1982) ASTHEIMER, H. Die Variabilität der Phytoplanktonschichtung in driftenden Wasserkörpern. Untersuchungen
aus dem Skagerrak, Kattegat und Bornholm-Becken im März 1979
- 99 (1982) QUADFASEL, D. Über den Monsunresponse der Zirkulation im westlichen äquatorialen Indischen Ozean
- 100 (1982) LEACH, A. Spektrale Untersuchungen des Geopotentials und des Geostrophischen Windes im 200 mb-
Niveau und Parametrisierung von großturbulentem meridionalen Drehimpulstransport
- 101 (1982) SIEDLER, G. SI-Einheiten in der Ozeanographie
- 102 (1982) STRUVE-BLANCK, S. Die Strömungen in der Kieler Bucht
- 103 (1982) KXSE, R., CTD-Data from the North Canary Basin - "Poseidon" Cruise 86/2 -
RATHLEV, J. 26 March - 13 April, 1982
- 104 (1982) KRAUSS, W., A detailed description of a semispectral model on the β -plane
WOBBER, Ch.
- 105 (1982) SCHAUER, U. Zur Bestimmung der Schubspannung am Meeresboden aus der mittleren Strömung
- 106 (1983) HORSTMANN, U. Distribution patterns of temperature and watercolour in the Baltic Sea as recorded in
satellite images: Indicators for phytoplankton growth
- 107 (1982) WITTSTOCK, R.-R. Zu den Ursachen bodennaher Strömungsschwankungen in der nordöstlichen Kieler Bucht
- 108 (1982) SCHRÖDER, M. Das statische Verhalten von Einpunktverankerungen bei Anströmung
- 109 (1982) BREITENBACH, J., Anleitung für Benutzer des Rechenprogramms STASIP (statics of single-point moorings)
SCHRÖDER, M.
- 110 (1983) BAUERFEIND, E., Planctological and chemical data from the Atlantic at 22°W obtained in February to
BOJE, R., June 1979 ("FGGE-Equator '79")
FAHRBACH, E.,
LENZ, J.
MEYERHOFER, M.,
ROLKE, M.
- 111 (1983) SY, A. Warmwassersphäre - Handling and Processing of Hydrographic Data -
- Technical Report -
- 112 (1983) KETZLER, C. Zur Kinematik der Gezeiten im Rockall-Gebiet
- 113 (1983) FAHRBACH, E. Transportprozesse im zentralen äquatorialen Atlantik und ihr Einfluß auf den Wärme-
inhalt
- 114 (1983) MOLLER, T.J., Some Eulerian current measurements and XBT-sections from the North East Atlantic
ZENK, W. - October 1980 - March 1982 - A Data Report -
- 115 (1983) VIEHOFF, Th. Bestimmung der Meeresoberflächentemperatur mittels hochauflösender Infrarot-Satelliten-
messungen
- 116 (1983) HILLER, W., Objective analysis of hydrographic data sets from mesoscale surveys
KXSE, R.H.

- 117 (1983) PRICE, J.M. Historic hydrographic and meteorological data from the North Atlantic and some derived quantities
- 118 (1983) FAHRBACH, E., Nordostatlantik '81 - Data Report -
KRAUSS, W.,
- 119 (1983) MEINCKE, J., Nordostatlantik '82 - Data Report -
SY, A.
- 120 (1983) HORCH, A., Die Erwärmung des Ozeans hervorgerufen durch solare Strahlungsenergie
BARKMANN, W.,
WOODS, J.D.
- 121 (1983) SINN, M. Berechnung der solaren Bestrahlung einer Kugel sowie des menschlichen Körpers aus Werten der Global- und Himmelsstrahlung
- 122 (1984) ASMUS, H. Freilanduntersuchungen zur Sekundärproduktion und Respiration benthischer Gemeinschaften im Wattenmeer der Nordsee
- 123 (1984) BREY, Th. Gemeinschaftsstrukturen, Abundanz, Biomasse und Produktion des Makrozoobenthos sandiger Böden der Kieler Bucht in 5 - 10 m Wassertiefe
- 124 (1984) KREMLING, K., Chemical Data from the NW African Upwelling Region ("Auftrieb '75" and "Ostatlantik-Biozirkel 1983")
WENCK, A.
- 125 (1984) STRAMMA, L. Wassermassenausbreitung in der Warmwassersphäre des subtropischen Nordostatlantiks
- 126 (1984) JÄGER, T., Beleuchtete Netzgehegeanlagen zur Aufzucht von Fischbrut bis zur Setzlingsgröße
NELLEN, W.,
SELL, H.
- 127 (1984) MÖLLER, T.J. Eulerian Current Measurements from the North East Atlantic - March 1982 - October 1983 - A Data Report -
- 128 (1984) WOODS, J.D. The Warmwatersphere of the Northeast Atlantic - A Miscellany -
- 128 (1987) WOODS, J.D. The Warmwatersphere of the Northeast Atlantic - A Miscellany - (second, expanded edition)
- 129 (1984) FINKE, M. Messungen zum Widerstandsbeiwert von Verankerungskomponenten
- 130 (1984) GERLACH, S.A. Oxygen Depletion 1980 - 1983 in Coastal Waters of the Federal Republic of Germany. First Report of the Working Group "Eutrophication of the North Sea and the Baltic"
- 131 (1984) ASMUS, R. Benthische und pelagische Primärproduktion und Nährsalzbilanz
Eine Freilanduntersuchung im Watt der Nordsee
- 132 (1984) BAUER, J., Isopycnic Atlas of the North Atlantic Ocean - monthly mean maps and sections -
WOODS, J.D.
- 133 (1984) KNOLL, M. Feinstrukturen in der jahreszeitlichen Sprungschicht im JASIN-Gebiet
- 134 (1984) FAHRBACH, E., Nordostatlantik '83 - Data Report -
KRAUSS, W.,
MEINCKE, J.,
SY, A.
- 135 (1984) SAURE, G. Verhalten der Freifallprofilsonde FPS
- 136 (1984) FIEDLER, M., Eine Analyse der fischereibiologischen und fischereilichen Verhältnisse in einem für Ölförderung genutzten Offshore-Bereich des deutschen Ostseegebietes
TEMMING, A.,
WEIGELT, M.
- 137 (1985) BÜNING, C. Eine Untersuchung der Dynamik der windgetriebenen ozeanischen Zirkulation mit einem wirbelauflösenden barotropen Modell
- 138 (1985) WEIGELT, M. Auswirkungen des Sauerstoffmangels 1981 auf Makrozoobenthos und Bodenfische in der Kieler Bucht
- 139 (1985) BREITENBACH, J., A compilation of hydrographic data from the Canary Basin, October to November 1983
ZENK, W.,
DASCH, W.,
WITTSTOCK, R.-R.,
SCHLOSSER, P.
- 140 (1985) LENZ, J., Hydrographic, chemical, and planktological data from the North-West-African upwelling area, obtained from february to april 1983 (OSTATLANTIC-BIOZIRKEL)
SCHNEIDER, G.,
ELBRÄCHTER, M.,
FRITSCHKE, P.,
JOHANNSEN, H.,
WEISSE, T.
- 141 (1985) OSTERROHT, C., Chemical planktological and microbiological investigations at an anchor station in Kiel Bight during 1981/82
WENCK, A.,
KREMLING, K.,
GÖCKE, K.

- 142 (1985) ENNENGA, U. Objektive Analyse aktueller Wind- und Druckfelder über dem Nordatlantik
- 143 (1985) BAUER, J., FISCHER, J., LEACH, H., WOODS, J.D. SEA ROVER Data Report I - North Atlantic Summer 1981 - NOA '81 -
- 144 (1985) WEISSE, Th. Die Biomasse und Stoffwechselaktivität des Mikro- und Mesozooplanktons in der Ostsee
- 145 (1985) NIESSLBECK, P., VOIGT, M., KIM, S.J., BOLMS, G., HOPPE, H.-G. Auswirkungen von Salzgehalts- und Temperaturänderungen auf die Extrazelluläre Enzymaktivität marin-pelagischer Mikroorganismen
- 146 (1985) FAHRBACH, E., KRAUSS, W., MEINCKE, J., SY, A. Nordatlantik '84 - Data Report -
- 147 (1985) PAULY, D. Zur Fischereibiologie tropischer Nutztiere - Eine Bestandsaufnahme von Konzepten und Methoden -
- 148 (1985) BABENERD, B., ZEITZSCHEL, B. Trends für eintragsrelevante Faktoren und für die Nährsalzkonzentrationen im Wasser der Kieler Bucht - Ein Beitrag zur Erforschung der Eutrophierung der Nord- und Ostsee -
- 149 (1986) BREY, T., PAULY, D. Electronic Length Frequency Analysis - A User's Guide to ELEFAN 0, 1 AND 2 (Revised and Expanded Version)
- 150 (1985) LIPPERT, A. Erzeugung niederfrequenter ozeanischer Variabilität durch fluktuierende Windfelder
- 151 (1986) ZARKESCHWARI, M. Fische als Fischräuber, dargestellt an der Nahrung demersaler Fische der Nordsee
- 152 (1986) STIENEN, Ch. Die Phytoplanktonentwicklung in Abhängigkeit von der Nährsalzkonzentration Ein Vergleich zwischen Kieler Förde und Kieler Bucht
- 153 (1986) BAUER, E. Isopyknische und diapyknische Ausbreitungsvorgänge im tropischen und subtropischen Nordatlantik
- 154 (1986) AMBAR, I. et al. (TOPOGULF GROUP) TOPOGULF - A joint programme initiated by IFREMER, Brest (France) - IFM, Kiel (W.Germany) - Data Report -
- 155 (1986) DICKE, M. Vertikale Austauschoeffizienten und Porenwasserfluß an der Sediment/Wasser-Grenzfläche
- 156 (1986) ONKEN, R. Numerische Simulation der Erzeugung und Instabilität mesoskaliger Fronten Numerical Simulation of the Generation and Instability of Mesoscale Fronts
- 157 (1986) WENZEL, M.K.CH. Die mittlere Zirkulation des Nordatlantik auf der Grundlage klimatologischer hydrographischer Daten
- 158 (1986) BARTHEL, K.-G. Die Stellung dominanter Copepoden-Arten im Nahrungsgefüge typischer Wasserkörper der Grönland-See
- 159 (1986) WOBBER, Ch. Ein numerisches Modell zur Untersuchung barokliner Rossby-Wellen im Nordatlantik
- 160 (1987) ISEMER, H.-J. Optimierte Parametrisierungen der klimatologischen Energie- und Impulsflüsse an der Oberfläche des Nordatlantik
- 160a (1987) ISEMER, H.-J. The Bunker Climate Atlas of the North Atlantic Ocean - a technical description of the data tape -
- 161 (1987) SCHLOSSEL, P. Infrarotfernerkundung von Oberflächentemperaturen sowie atmosphärischen Temperatur- und Wasserdampfstrukturen
- 162 (1987) VIEHOFF, Th. Bestimmung mesoskaliger Variabilitäten der Oberflächentemperatur und der Attenuation im Nordatlantik aus Satellitenmessungen
- 163 (1986) KILS, U. Verhaltensphysiologische Untersuchungen an pelagischen Schwärmen Schwarmbildung als Strategie zur Orientierung in Umwelt-Gradienten Bedeutung der Schwarmbildung in der Aquakultur
- 164 (1987) FISCHER, J. Struktur und Dynamik einer mesoskaligen Front im Wirbelfeld des Nordatlantischen Stromes
- 165 (1987) STAMMER, D., WOODS, J.D. Isopycnic Potential Vorticity Atlas of the North Atlantic Ocean - monthly mean maps -
- 166 (1987) MÖLLER, T.J., FINKE, M., DASCH, W., WITTSTOCK, R.-R. Hydrographic and current measurements in the North-East Atlantic Ocean Data Report F.S. Meteor Cruises 69/5 and 69/6 October to November 1984
- 167 (1987) BECKMANN, A. Die Modellierung mesoskaliger quasigeostrophischer Instabilität
- 168 (1987) ROLKE, M. Ein Verfahren zur Auswertung von Zooplanktonfeldproben mittels der quantitativen automatischen Bildanalyse am Beispiel von Material der "Meteor-Aquatorexpedition 1979"

- 169 (1987) STEGMANN, P.M. Untersuchungen zur Variabilität der sonnenlichtangeregten Fluoreszenz von Phytoplankton in der Ostsee im Hinblick auf Fernerkundung
- 170 (1987) MOLLER, T.J. Analyse niederfrequenter Strömungsschwankungen im Nordostatlantik
- 171 (1987) BARKMANN, W. Der Einfluß der Wärmebilanz auf die Struktur der saisonalen Grenzschicht
- 172 (1988) FINKE, M. Zirkulation und Rossbywellen im Kanarenbecken
- 173 (1987) SIEDLER, G.
SCHMICKLER, H.
MÖLLER, T.J.
SCHENKE, H.W.
ZENK, W. Forschungsschiff METEOR, Reise Nr. 4 Kapverden-Expedition, Oktober - Dezember 1986
- 174 (1987) SCHNEIDER, G.
LENZ, J. Die Bedeutung der Größenstruktur und des Stoffumsatzes des Zooplanktons für den Energie-transfer im pelagischen Ökosystem der Auftriebsregion vor NW-Afrika
- 175 (1987) LEACH, H.
DIDDEN, N.
FIEKAS, V.
FISCHER, F.
HORCH, A.
WOODS, J. SEA ROVER Data Report II - North Atlantic Summer 1983 - NOA '83 -
- 176 (1987) WEIGELT, M. Auswirkungen von Sauerstoffmangel auf die Bodenfauna der Kieler Bucht
- 177 (1988) BREY, TH.
SORIANO, M.
PAULY, D. Electronic length frequency analysis. A revised and expanded user's guide to elefan 0, 1 and 2 (2nd Edition)
- 178 (1988) HALBEISEN, H.-W.† Bestimmungsschlüssel für Fischlarven der Nordsee und angrenzender Gebiete
In der Oberarbeit von
SCHÖFER, W.
- 179 (1988) GERDES, R. Die Rolle der Dichtediffusion in numerischen Modellen der nordatlantischen Zirkulation
- 180 (1988) LENZ, J.
SCHNEIDER, G.
EL HAG, A.G.D.
GRADINGER, R.
FRITSCHÉ, P.
MOIGIS, A.
PILLEN, T.
ROLKE, M.
WEISSE, T. Planktological data from the central Red Sea and the Gulf of Aden (R.V. "Meteor", cruise No. 5/2, January - March 1987)
- 181 (1988) SIEDLER, G.
BLOBAUM, H.
KOY, U.
MEYER, P.
ZENK, W.
ZNIERZ, M. Schwankungen des Wärmehalts der Warmwassersphäre im Nordatlantik, Meßprogramm 1984 - 1986
- 182 (1988) HOTTEL, M. Zur Bedeutung der Macrofauna für die Nährsalzprofile im Wattsediment
- 183 (1988) ABELE, D. Carotinoide als biogene Marker für benthische Makroalgen im Sediment der Kieler Bucht
- 184 (1988) MÖLLER, T.J.
SIEDLER, G.
ZENK, W. Forschungsschiff METEOR Reise Nr. 6. ATLANTIK 87/88, Fahrtabschnitte Nr. 1 - 3, Oktober - Dezember 1987
- 185 (1988) BUCHHOLZ, F. Zur Lebensweise des antarktischen und des nordischen Krills, Euphausia superba und Meganyctiphanes norvegica.
- 186 (1989) BREY, TH. Der Einfluß physikalischer und biologischer Faktoren auf Struktur und Dynamik der Sublitoralen Macoma-Gemeinschaft der Kieler Bucht.