

Berichte
aus dem
Institut für Meereskunde
an der
Christian-Albrechts-Universität Kiel
Nr. 182

ZUR BEDEUTUNG DER MACROFAUNA FÜR DIE
NÄHRGALZPROFILE IM WATTSSEDIMENT

THE IMPACT OF MACROFAUNA ON NUTRIENT CONCENTRATIONS
IN PORE WATER OF INTERTIDAL SANDFLAT SEDIMENTS

D 01 10.3283/IFM - HÜTT. 182

von
Markus Hüttel

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von :
Institut für Meereskunde
Abt. Meeresbotanik
Düsternbrooker Weg 20
2300 Kiel

ISSN 0341-8561

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
vorgelegt von Markus Hüttel, Kiel, 1988

Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurde die Wirkung dominanter Macrobenthosarten des Wattenmeeres auf die Nährsalzkonzentrationen im Sediment des Sandwattes untersucht, mit dem Ziel, die Bedeutung der Fauna für die Stoffwechselprozesse und die Nährsalzprofile im Wattsediment zu erfassen. Dazu wurden Messungen und Versuche im Sandwatt des Königshafens/Sylt durchgeführt.

Alle sechs für die Versuche ausgewählten Macrobenthosarten, die Polychaeten Arenicola marina, Nereis diversicolor, Scoloplos armiger und die Muscheln Macoma baltica, Mya arenaria, Cerastoderma edule, haben einen Einfluß auf die Nährsalzkonzentrationen im Sediment. Die Arten lassen sich in zwei Gruppen unterteilen, die sich in ihrer Wirkung auf die Nährsalzprofile im Sediment unterscheiden :

- Die Substratfresser Arenicola, Nereis, Scoloplos und Macoma steigern die Nitrat- und Nitritkonzentration und führen zu einer Abnahme der Ammonium-, Phosphat- und Silikatkonzentration im Porenwasser.
- Die Suspensionsfresser Mya und Cerastoderma haben relativ geringen Einfluß auf die Nährsalzkonzentration im Sediment. Im Gegensatz zu den Substratfressern erhöhen sie die Ammonium- und Silikatkonzentration im Porenwasser, indem sie durch Biodeposition die Zusammensetzung der obersten Sedimentschicht verändern.

Die Macrobenthostiere verursachen artspezifische Veränderungen der Nährsalzprofile im Sediment, die durch die Lebensweise der Tiere erklärt werden können.

Arenicola, Nereis und Scoloplos leiten relativ nährsalzarmes, oxidationsmittelhaltiges Wasser mit ihrem Ventilationsstrom bis in bestimmte Sedimenttiefen. Abhängig von der Beschaffenheit der Gangwandung, von der Sauerstoffzehrung im Sediment und von der Vermischung des Ventilationswasser mit dem Porenwasser ermöglicht der Wasserstrom in bestimmten Horizonten des Sandsedimentes eine Nitrifikation, die zu artspezifischen Nitrat- und Nitritmaxima unterhalb 3 cm Tiefe führt. Arenicola verursachte dieses Maximum in 15-20 cm Tiefe, Nereis in 6-15 cm und Scoloplos in 7-13 cm Tiefe.

Macoma, die mit ihrem Ingestionssipho die Sedimentoberfläche abpipettiert, stößt das aufgenommene Wasser durch den Egestionssipho in das Sediment aus. Wie bei den Polychaeten führt dieser Wasserstrom in das Sediment zu einer Erhöhung der Nitratkonzentration im Siedlungshorizont der Muschel (3-8 cm).

Durch den in das Sediment geleiteten Wasserstrom erhöhen die Substratfresser den Porenwasseraustausch und senken die Konzentration von Ammonium, Phosphat und Silikat. Der Tiefenbereich, in dem die maximalen Konzentrationsenkungen auftreten, ist abhängig von der Siedlungstiefe der Tiere und von den Nährsalzkonzentrationen in den Horizonten.

Da die Tiere ihren Ventilationsstrom auch bei tiefen Temperaturen aufrechterhalten, beeinflusst die Macrofauna auch im Winter die Nährsalzkonzentrationen im Sediment.

Durch einen Freilandcontainerversuch im Sandwatt des Königshafens/Sylt, durchgeführt im Herbst 1985, konnte der Einfluß der sechs ausgewählten Macrobenthosarten auf die Nährsalzprofile in Sandsediment quantifiziert werden. Bei einer realistischen Biomasse von 100 g(FG)m^{-2} lagen die von den Substratfressern verursachten Konzentrationsänderungen verglichen mit unbesiedeltem Kontrollsediment bei Nitrat zwischen 12% und 88%, Nitrit 1% bis 25%, Ammonium -1% bis -14%, DIN -2% bis -5%, Phosphat -0.5% bis -13% und bei Silikat zwischen -1% bis -5%.

Die stärksten Veränderungen, bezogen auf die gleiche Biomasse, verursachte bei den Substratfressern Nereis, die geringsten Arenicola. Die Suspensionsfresser Mya arenaria und Cerastoderma edule bewirkten eine Steigerung der Ammonium- und Silikatkonzentration um 1% bis 5%.

Die Stärke der von den Tieren verursachten Silikatabnahme im Porenwasser stand in direktem Zusammenhang mit der Pumpleistung der Arten. Bezogen auf die gleiche Biomasse übertraf die von Nereis und Scoloplos bewirkte Silikatabnahme die von Arenicola und Macoma um Faktor 5.

Die Abschätzung des durch die Aktivität der Substratfresser erhöhten effektiven Diffusionskoeffizienten des Silikates im Sediment ($D_{s_{s1}}$) ergab mit Werten zwischen $6 \cdot 10^{-6}$ und $50 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (17°C) eine 1.5- bis 10-fache Steigerung des Silikatdiffusionskoeffizienten im Sediment.

Durch einen Versuch im natürlichen Wattsediment, ohne den Schutz der Container, konnte die Gültigkeit der Ergebnisse aus den Containerversuchen für das Sandwatt belegt werden. Zudem ließ sich in diesem Freilandflächenversuch beweisen, daß Arenicola marina für die Ausbildung einer Schicht mit erhöhter Nitratkonzentration verantwortlich ist, die in ca. 20 cm Tiefe des Sandwattsedimentes im Königshafen zu messen ist. Damit wird die Hypothese von Grundmanis und Murray (1977) bestätigt, daß der gerichtete Wassertransport der Macrofauna in bestimmte Tiefen des anoxischen Sedimentes oxidierte Horizontes schaffen kann, in denen Nitrifikation stattfindet.

ABSTRACT

Microcosm experiments in a tidal sandflat (Königshafen /North Sea) and in a flow-through aquarium were conducted to investigate the impact of endobenthic macrofauna on nutrient concentrations in pore water.

The activities of the six selected species, the polychaetes Arenicola marina, Nereis diversicolor and Scoloplos armiger and the bivalves Mya arenaria, Macoma baltica and Cerastoderma edule had distinct effects on nutrient profiles in sandy sediment.

The effects of the macrobenthic organisms on nutrient profiles were related to their mode of feeding:

- The activities of the substrate feeders Arenicola, Nereis, Scoloplos and Macoma caused an increase of nitrate and nitrite concentrations and a decrease in ammonia, phosphate and silicate concentrations in pore-water.
- The suspension feeders Mya and Cerastoderma caused only small changes in nutrient concentrations in pore water. In contrast to the substrate feeding species, biodeposition of the suspension feeders led to an increase in ammonia and silicate concentrations in the upper sediment layer.

Each of the six species investigated causes specific changes in nutrient profiles which are related to their mode of life. The ventilation current generated by the polychaetes Arenicola, Nereis and Scoloplos leads water into the sediment which is rich in oxygen and sulfate but relatively low in nutrient concentrations. The supply of oxygen promotes nitrification in distinct sediment layers depending on the structure of the burrow wall, oxygen consumption in the surrounding sediment, pore water mixing due to irrigation and the burrowing depth of the species.

Each polychaete produced species-characteristic vertical nitrate and nitrite profiles in the sediment. In the Arenicola-inhabited sediment a nitrate maximum was found in 15 to 20 cm depth, Nereis caused a nitrate maximum in 6 to 15 cm and Scoloplos in the 7 to 13 cm depth interval.

The tellinid Macoma baltica lives in the sediment at 3 to 8 cm depth. Its long inhalant siphon is extended up to the surface where food particles are collected. The short exhalant siphon terminates within the sediment and the ingested water is discharged into the sediment. The supply of oxygenated water around the tip of the exhalant siphon increases nitrification in this sediment layer; a nitrate maximum was measured in the 3 to 8 cm depth interval of the Macoma-inhabited sediment.

The water flow into the sediment induced by the substrate feeders Arenicola, Nereis, Scoloplos and Macoma enhances the exchange of pore water, resulting in a decrease of ammonia, phosphate and silicate. The decrease in concentrations depends on the nutrient concentrations in the pore water and the burrow depth of the species.

The impact of the macrofauna on pore water nutrient concentrations was non-negligible in the winter season as endobenthic species have to maintain their ventilation current also at low temperatures.

To quantify the impact of the six macrobenthos species, an experiment with microcosms was conducted in a sheltered sandflat (Königshafen) during autumn 1985. Compared to control sediment cores without macrofauna, the substrate feeders (100 g m⁻¹(ww) biomass) caused an increase in nitrate (12% to 88%) and nitrite (1% to 25%) and a decrease in ammonia (-1% to -14%), dissolved inorganic nitrogen (-2% to -5%), phosphate (-0.5% to -13%) and silicate concentrations (-1% to -5%).

Related to the same biomass (100 g m⁻¹ww), Nereis was the substrate feeder with the strongest influence and Arenicola the polychaete with the weakest influence on nutrient concentrations in pore water. The suspension feeders Macoma and Cerastoderma caused an increase in ammonia and silicate concentrations of 1% to 5%.

The decrease in silicate due to the infaunal activities was directly related to the water pumping capacities of the species investigated. When normalized to the same biomass, the decrease in silicate caused by Nereis and Scoloplos exceeded the decrease produced by Arenicola and Macoma 5-fold.

An estimate of the effective diffusion coefficient of the silicate showed that the activities of the substrate feeders increased the effective diffusion coefficient by a factor of 1.5 to 10 ($D_{s_1} = 6 \cdot 10^{-6} - 50 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1} (17^\circ \text{C})$).

The results of the microcosm experiments were verified by an in situ experiment in natural, undisturbed sandflat sediment. It was confirmed that Arenicola marina causes a sediment layer with increased nitrate concentrations at a depth of ca. 20 cm. These results support the findings of Grundmanis and Murray (1977) who reported an oxidized sediment layer with nitrification within the anoxic zone of sediment as a result of macrobenthic invertebrate irrigation.

Dank

Diese Arbeit entstand teilweise im Rahmen des Projektes "Biomechanische Einwirkungen auf die Konzentration von Schad- und Nährstoffen im Meeressediment" (MFU 0559A1), welches vom Bundesministerium für Forschung und Technologie gefördert wurde. Während der ersten beiden Jahre der Promotion (1985, 1986) wurde ich durch ein Graduiertenstipendium der Christian-Albrechts-Universität Kiel unterstützt.

Meinem Doktorvater Herrn Prof.Dr. W. Noodt danke ich für seine stete Förderung dieser Arbeit und viele wertvolle Ratschläge. Besonderen Dank schulde ich Prof.Dr. K. Reise für die vielen anregenden Diskussionen und die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Eine sehr große Hilfe bei der Fertigstellung der Arbeit war die Unterstützung und fachkundige Kritik von Prof.Dr. S. Gerlach, ihm bin ich zu großem Dank verpflichtet. Mein Dank gilt außerdem Dr. G. Graf, Dr. W. Calmano und Dr. M. Kersten für ihre Hilfsbereitschaft und Diskussionsbeiträge. Bedanken möchte ich mich auch bei Dr. R. Asmus, Dr. H. Asmus, Dr. M. Elbrächter, Dr. P. Martens und Frau C. Reinecke von der Litoralstation List.

Die Biologische Anstalt Helgoland stellte mir zur Durchführung der praktischen Arbeiten den Arbeitsplatz in der Litoralstation List zur Verfügung.

INHALT

ZUSAMMENFASSUNG und ABSTRACT	I
DANK	VI
1. EINLEITUNG	1
2. MATERIAL und METHODE	4
2.1. Das Versuchskonzept	4
2.2. Das Versuchsgebiet	6
2.3. Die Sedimentaufbereitung	9
2.4. Der Porenwassersammler	9
2.5. Analyse und Auswertung	12
2.6. Die Versuchstiere	14
2.7. Langzeitversuch im Temperaturkonstantraum (TKAQ)	14
2.7.1. Die Hälterungsanlage	15
2.7.2. Aufbau der Sedimentbehälter mit integriertem Probennehmer.	16
2.7.3. Erläuterung der Berechnungen	17
2.8. Der Freilandbehälterversuch (FCON).	24
2.8.1. Die Versuchsbehälter	25
2.8.2. Tierbesatz und Probennahmen	26
2.8.3. Erläuterung der Berechnungen	28
2.9. Freilandversuch mit natürlicher Besiedlung (FVFL) mit Zusatzversuch Arenicola-Ausschluß.	31
2.9.1. Die Versuchsflächen	32
2.9.2. Ausschluß von Arenicola marina	32
2.9.3. Erläuterung der Berechnungen	33
3. ERGEBNISSE	35
3.1. Ergebnisse des Aquarienversuches TKAQ	35
3.1.1. Nährsalzkonzentrationen im freien Wasser	35
3.1.2. Die Sedimentkerne ohne Makrofauna (Kontrollkerne)	36
3.1.3. Die Sedimentkerne mit Arenicola marina	40
3.1.4. Die Sedimentkerne mit Nereis diversicolor	45
3.1.5. Die Sedimentkerne mit Scoloplos armiger	50
3.1.6. Die Sedimentkerne mit Macoma baltica	54
3.1.7. Vergleich der Entwicklungen in den Sedimentkernen	58
3.1.8. Die Silikatdiffusionskoeffizienten in den Sedimentkernen	62

INHALT

3.2. Ergebnisse des Freilandcontainerversuches FCON	65
3.2.1. Nährstoffkonzentrationen im freien Wasser	65
3.2.2. Die Sedimentkerne ohne Makrofauna	65
3.2.3. Die Sedimentkerne mit <i>Arenicola marina</i>	68
3.2.4. Die Sedimentkerne mit <i>Nereis diversicolor</i>	77
3.2.5. Die Sedimentkerne mit <i>Scoloplos armiger</i>	87
3.2.6. Die Sedimentkerne mit <i>Macoma baltica</i>	94
3.2.7. Die Sedimentkerne mit <i>Mya arenaria</i>	102
3.2.8. Die Sedimentkerne mit <i>Cerastoderma edule</i>	107
3.3. Ergebnisse des Freilandflächenversuches FVFL	113
3.3.1. Nährsalzkonzentrationen im freien Wasser	113
3.3.2. Das natürlich besiedelte Sediment	113
3.3.3. Die Versuchsflächen mit erhöhter <i>Arenicola</i> -Abundanz und <i>Arenicola</i> -Ausschluß	116
3.3.4. Die Versuchsfläche mit erhöhter <i>Nereis</i> -Abundanz	121
3.3.5. Die Versuchsfläche mit erhöhter <i>Scoloplos</i> -Abundanz	125
3.3.6. Die Versuchsfläche mit erhöhter <i>Macoma</i> -Abundanz	128
3.3.7. Die Veränderung des effektiven Silikat- diffusionskoeffizienten in der besiedelten Sedimentschicht der Versuchsflächen	131
4. DISKUSSION	134
4.1. Nährsalzprofile im Wattsediment	134
4.1.1. Unter Ausschluß der Macrofauna: Nährsalzprofile im Sediment des Sandwattes, unbeeinflußt von der Bioturbation	135
4.1.2. Die räumlichen Schwankungen der Nährsalzprofile: Konzentrationsunterschiede von 30-40% innerhalb einer 1 m ² Fläche	136
4.2. Die Wirkung der ausgewählten Macrobenthosarten auf die Nährsalzprofile im Sediment	138
4.2.1. Der Einfluß der Bioturbation von <i>Arenicola marina</i>	138
4.2.2. Der Einfluß der Bioturbation von <i>Nereis diversicolor</i>	143
4.2.3. Der Einfluß von <i>Scoloplos armiger</i>	148
4.2.4. Der Einfluß der Bioturbation von <i>Macoma baltica</i>	150
4.2.5. Der Einfluß von <i>Mya arenaria</i>	152
4.2.6. Der Einfluß von <i>Cerastoderma edule</i>	154

INHALT

4.3. Die Nährsalzkonzentrationsänderungen durch die Fauna Bedeutung der Ernährungsweise	155
4.3.1. Der Ventilationsstrom als Hauptursache für den Einfluß der Substratfresser.	156
4.3.2. Effizienter Stoffaustausch zwischen Ventilations- und Porenwasser durch das Konzentrationsgefälle zwischen beiden Wasserkörpern	159
4.4. Advektion als Ursache für artspezifische Nährsalzprofile	160
4.4.1. Die Konsequenz des advektiven Transportes: Sedimenthorizonte mit erhöhten Nitrat- und reduzierten Silikatkonzentrationen	162
4.4.2. Die besondere Bedeutung der Förderband-Fresser: Inversion der Nährsalzprofile in tieferliegenden Sedimenthorizonten	163
4.5. Die Macrobenthosarten steigern den Sedimentdiffusionskoeffizienten und damit die Austauschprozesse zwischen Poren- und Bodenwasser.	166
4.6. Veränderungen der Stickstoff-, Phosphat- und Silikatkonzentrationen durch die Macrofauna liegen im Sandwatt im 10% Bereich der vorhandenen Konzentration	166
4.7. Die Nährsalzprofile unterliegen jahreszeitlichen Veränderungen	168
4.7.1. Tiefe Temperaturen beeinflussen die bakteriellen Abbauprozesse im Sediment	168
4.7.2. Verhaltensänderungen der ausgewählten Macrobenthosarten im Winter	169
4.7.3. Unterschiedliche Nährsalzprofile in besiedelten und unbesiedelten Sedimentkernen des Aquarienversuches im Winter	171
4.7.4. Der Effekt von Arenicola auf die Nährsalzprofile im Winter: Nitrat bis in 20 cm Tiefe des Sandwattsedimentes	172
4.8. Verstärkte Kopplung der Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser und den Konzentrationen im Bodenwasser durch die Aktivität der Infauna	174
4.9. Die Bedeutung der Fauna für das Watt: Steigerung der Mineralisation und Entzug von Nährstoffen	174
5. LITERATURANGABEN	175

Für die Nährstoffverhältnisse in der südlichen Nordsee, einschließlich der Deutschen Bucht, spielt das Sedimentationsgebiet Wattenmeer wegen seiner hohen Mineralisationsleistung eine wichtige Rolle (Reise 1985, Rachor 1985).

Mit der Flut strömen zweimal am Tag ca. 10 km³ Wasser durch die Seegatts und durch die Mündungen der Flüsse Ems, Weser, Elbe und Eider in das ca. 5000 km² große Wattenmeer zwischen Den Helder und Esbjerg (Postma 1982). Diese Wassermasse transportiert ca. 100000 t suspendierte Partikel, davon sind 15000 t organische Substanz (Eisma und Kalf 1987, Gerlach 1987, Cadee 1982, Postma 1981).

Ein Teil der suspendierten Partikel kann sich absetzen und führt diesem Lebensraum jährlich 200 bis 300 g m⁻² organisch gebundenen Kohlenstoff zu. Zusammen mit der Primärproduktion des Wattenmeeres werden dem Sediment im Jahr 300 bis 400 g C m⁻² zugeführt (nach Abschätzungen für das niederländische Wattenmeer von De Wilde und Beukema 1984, Colijn und De Jonge 1984, Cadee 1982, 1980).

Der Eintrag organischer Substanz aus der Nordsee und die hohe Primärproduktion des Wattenmeeres ermöglichen in diesem Gebiet die Entwicklung einer Macrofauna, die in ihrer Biomasse die Macrofauna des Nordseebodens um Faktor 2 bis 10 übertrifft (Watt: 30-40 g AFDW m⁻² Beukema und Cadee 1986, 30-75 g AFDW m⁻² Thiel et al. 1984, 15 g AFDW m⁻² (ohne Mytilus) Reise 1985, Deutsche Bucht: 8 g AFDW m⁻² Salzwedel et al. 1985).

Cirka 20% der dem Wattboden zugeführten organischen Substanz werden von der Macrofauna aufgenommen, 5% von der Meiofauna, der größte Teil, mit 70%, wird direkt durch Microorganismen abgebaut (De Wilde und Beukema 1984).

Die nach der Mineralisierung aus dem Sediment freigesetzten Nährsalze können durch die lichtlimitierte Primärproduktion des Wattenmeeres nur teilweise verbraucht werden und gelangen mit dem Ebbstrom zurück in die Nordsee (Colijn 1984). So erreicht im Sommer, durch die Mineralisierung des während der Frühjahrsphytoplanktonblüte aus der Nordsee eingetragenen organischen Materials, die Phosphatkonzentration im Wasser des Wattenmeeres ihr Maximum, während gleichzeitig im Nordseewasser das Phosphatminimum festgestellt wird (Dittmer et al. 1985, Lillelund et al. 1985, Rachor 1985, Henriksen et al. 1984, Postma 1978). Am Rand des Wattenmeeres werden daher extrem hohe Produktionsraten des Phytoplanktons festgestellt (bis 700 g C m⁻²y⁻¹, Postma 1984).

EINLEITUNG

Für den Abbau der organischen Substanz und die Stoffwechselprozesse im Sediment hat die Macrofauna eine Schlüsselrolle: Durch ihre Bioturbation verändert sie die physikalischen, chemischen und biologischen Eigenschaften des Sedimentes und greift dadurch in den Mineralisierungsprozeß ein.

Korngrößenverteilung, Permeabilität und Wassergehalt des Bodens werden durch die Bioturbation verändert. Oberflächenvergrößerung, Wohngänge, Wühl-, Freß- und Pumpaktivitäten der Tiere fördern den Austausch gasförmiger, gelöster und partikulärer Stoffe zwischen Sediment und Wasser und beeinflussen Redoxpotential und pH-Wert (Dobs und Scholly 1986, Luckenbach 1986, Kikuchi 1986, Rice et al. 1986, Mayer et al. 1985, Baumfalk 1979, Cadee 1976, Aller et al. 1983, Aller 1982, Aller und Dodge 1974, Rhoads und Young 1970).

Durch den Transport von abbaubarem Material und Oxidationsmitteln in das Sediment beschleunigt die Fauna das bakterielle Wachstum im Boden und damit auch den Mineralisierungsprozeß (Aller und Aller 1986, Eckman 1985, Alongi 1985, Hines und Jones 1985, Pamatmat und Findley 1983, Yingst und Rhoads 1980, Driskoll 1975, Dale 1974).

Ergebnisse aus Aquarienversuchen zeigten, daß im Wattenmeer häufig vorkommende Macrobenthosarten einen starken Einfluß auf die Stoffwechselprozesse im Sediment haben:

Nach vergleichenden Untersuchungen von Kristensen und Blackburn (1987) steigert Nereis virens den Abbau organischer Substanz im Sediment. Aller und Yingst (1985) führten Versuche mit Heteromastus filiformis, Macoma baltica und Tellina tenuis durch und wiesen nach, daß diese Tiere das Bakterienwachstum im Sediment stimulieren und die Freisetzung von Ammonium und Silikat erhöhen.

Kristensen (1984) untersuchte die Austauschprozesse zwischen mit Nereis diversicolor besiedeltem Sediment und dem Wasser und fand heraus, daß die Gänge des Polychaeten eine Pufferwirkung haben und abhängig von der Konzentration im Wasser Phosphat und Nitrat aufnehmen oder abgeben.

Henriksen et al. (1983) konnten zeigen, daß Corophium, Macoma, Mya, Arenicola, und Nereis den Fluß des anorganischen Stickstoffes aus dem Sediment erhöhen und zwar hauptsächlich durch ihre Ammoniumexkretion.

Kristensen et al. (1985), Henriksen et al. (1980) und Hylleberg und Henriksen (1980) wiesen nach, daß durch Corophium und Nereis die Nitrifikation im Sediment gesteigert wird.

In allen diesen Untersuchungen konnte nachgewiesen werden, daß im Watt vorkommende Arten die biochemischen Vorgänge im Sediment beeinflussen und die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser verändern. Was aus diesen Versuchen nicht abgeleitet werden kann, ist, welche Bedeutung die Fauna unter den natürlichen Bedingungen im Wattenmeer für die Stoffwechselprozesse im Sediment tatsächlich hat.

EINLEITUNG

Im Vergleich mit sublitoralen Sedimenten ist der Wattboden stark wechselnden Umweltbedingungen ausgesetzt, die sich auch auf die biochemischen Prozesse im Sediment auswirken:

Auch bei ruhigen Wetterverhältnissen verursachen die Wellen und Gezeitenströmungen einen starken Porenwasseraustausch in den obersten Sedimentschichten (Rudgers van der Loeff 1981).

Im Sommer führt bei Niedrigwasser die Sonneneinstrahlung in der obersten Sedimentschicht zu einer starken Erhöhung der Temperaturen (Reise 1985), die dann bei auflaufendem Wasser innerhalb weniger Minuten wieder um 10° bis 15°C absinken. Im Winter können die Temperaturen des Sedimentes bei Ebbe oder Eisbedeckung unter den Gefrierpunkt absinken (Reichert und Dörjes 1980).

Regenschauer bei Ebbe und Süßwasserabflüsse vom Land bewirken Salinitätsschwankungen in den obersten Sedimentschichten (Wolff 1983).

Die hohe Produktivität und Mineralisierungsleistung des Wattenmeeres und die Erkenntnisse aus den Aquarienversuchen zum Einfluß der Macrofauna auf die Stoffwechselprozesse im Sediment begründen die Fragestellung dieser Arbeit:

1. Welche Bedeutung hat die Macrofauna des Sandwattes unter den natürlichen Umweltbedingungen für die Stoffwechselprozesse und Nährsalzkonzentrationen im Sediment ?
2. Wie wirken dominante Macrobenthosarten des Wattenmeeres auf die Nährsalzprofile im Sediment ? Lassen sich art-spezifische Einflüsse auf die Porenwasserzusammensetzung der besiedelten Sedimenthorizonte feststellen ? Wie sind diese Einflüsse zu erklären ?
3. Läßt sich der Einfluß der Macrobenthosarten auf die Nährsalzkonzentrationen im Sediment quantifizieren und wie unterscheidet sich der Einfluß der verschiedenen Lebensformen bei quantitativer Betrachtung ?

Zur Beantwortung dieser drei Fragenkomplexe wurden im Herbst 1985 und Sommer 1986 Versuche im Sandwatt des Königshafens, im Norden der Insel Sylt, durchgeführt.

2.1. Das Versuchskonzept

Zur Klärung der Fragen wurden drei Versuche entworfen, deren Aufbau sich schrittweise den natürlichen Verhältnissen annäherte (Abbildung 2.1.). Diese Vorgehensweise sollte es ermöglichen, zunächst im Hälterungsbecken, unter kontrollierten Bedingungen, den Einfluß der Macrofauna auf die Nährsalzprofile zu isolieren und über einen längeren Zeitraum, auch im Winter, zu beobachten.

Danach sollte festgestellt werden, ob diese Effekte auch unter "rauhem" Freilandbedingungen eine Rolle spielen und ob sie quantifizierbar sind.

Den Abschluß bildete ein Versuch, bei dem sich der Eingriff in das natürliche System nur auf die Veränderung der Abundanz von Arten beschränkt, ohne weitere Manipulation der Sedimentstruktur. Durch diesen letzten Versuch sollte die Gültigkeit der Ergebnisse aus den beiden anderen Versuchen, die in normierten Sedimentkernen durchgeführt wurden, für das natürliche Wattsediment bestätigt werden.

Die Versuche und ihre Zielsetzung:

1. TKAO = Temperatur-kontrollierter Aquarienversuch
Erfassung des Einflusses von Arenicola marina, Nereis diversicolor, Scoloplos armiger und Macoma baltica auf die Nährsalzprofile im Porenwasser. Beobachtung über einen längeren Zeitraum, auch im Winter. Relativ konstante, störungsfreie Versuchsbedingungen
2. FCON = Freilandcontainerversuch
Untersuchung der Bioturbationseffekte im Freiland, jedoch in normierten Sedimentkernen mit bekannter Tierbesiedlung. Quantifizierung des Einflusses von sechs ausgewählten Arten (Arenicola marina, Nereis diversicolor, Scoloplos armiger, Macoma baltica, Mya arenaria, Cerastoderma edule) auf die Nährsalzprofile unter den natürlichen Bedingungen.
3. FVFL = Freilandversuchsflächen
Erfassung der Effekte von Arenicola marina, Nereis diversicolor, Scoloplos armiger, Macoma baltica im Nährstoffkreislauf eines natürlich besiedelten Sedimentes. Überprüfung der Erkenntnisse aus den beiden vorhergehenden Versuchen im natürlichen Wattboden.

METHODE

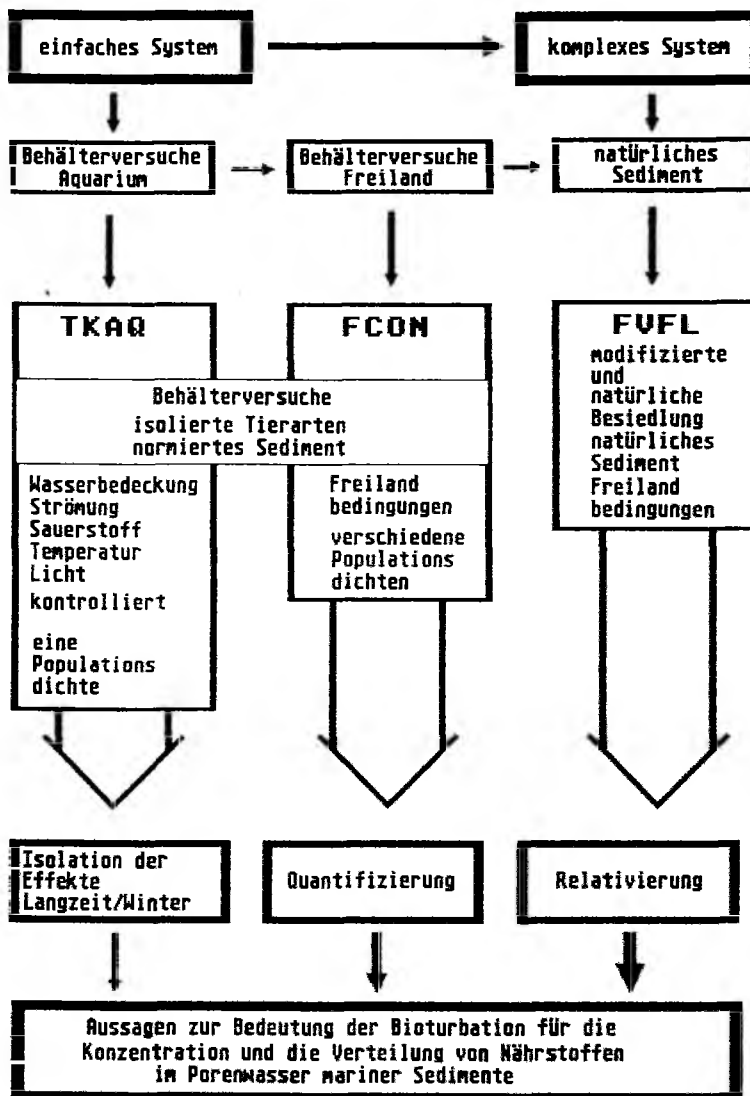


Abbildung 2.1.: Das Versuchskonzept

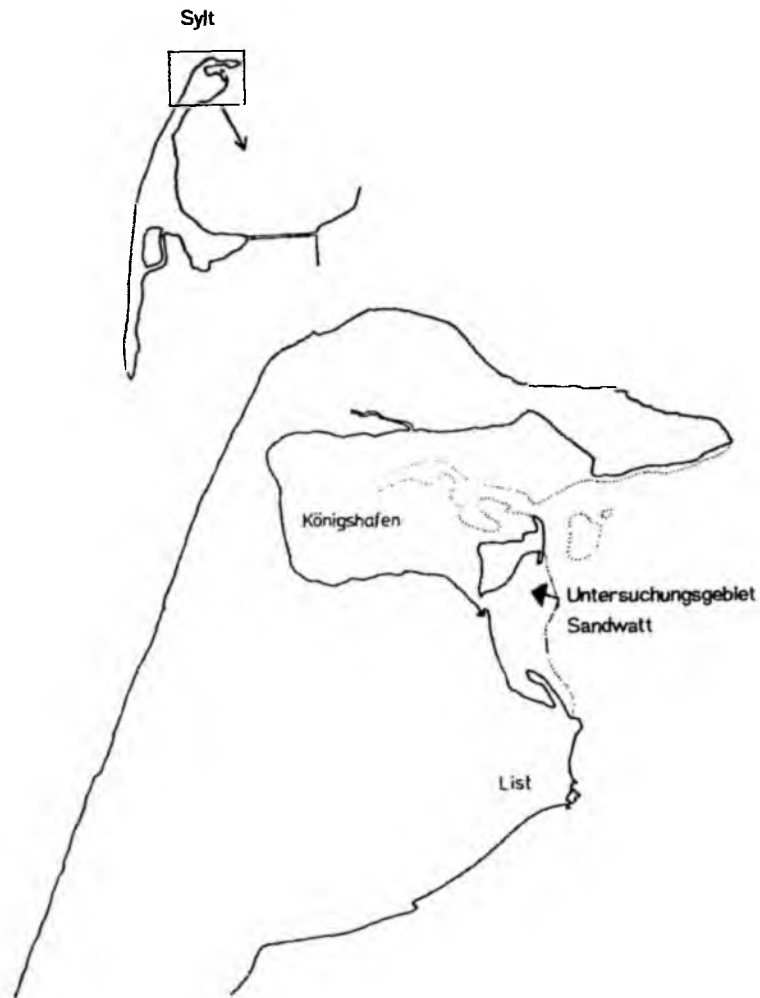


Abbildung 2.2.: Das Versuchsgebiet im Königshafenwatt/Sylt

2.2. Das Versuchsgebiet

Alle Freilanduntersuchungen wurden im Sandwattbereich des Königshafenwatts auf der Ostseite der Insel Sylt durchgeführt ($55^{\circ}02'N$, $8^{\circ}06'W$). Die Versuche fanden im Herbst 1985 und Sommer 1986 südlich der Halbinsel Uthörn statt (Siehe Abbildung 2.2.). Trotz der geschützten Lage besteht das Sediment überwiegend aus relativ grobkörnigem Sand (Tabelle 2.1.), eingeweht von den westlich gelegenen Wanderdünen (Priesmeier 1970).

METHODE

Der mittlere Tidenhub im Königshafenwatt beträgt 1.7 m. Die Versuchsfläche lag bei Niedrigwasser unter normalen Bedingungen etwa 2 Stunden frei, während dieser Zeit standen noch flache Pfützen auf dem Sediment, der Boden blieb bis an die Oberfläche wassergesättigt. Die Strömungsgeschwindigkeit erreicht im Versuchsgebiet bei ablaufendem Wasser 6 cm s^{-1} .

Die mittlere Wassertemperatur liegt im Sommer bei 15° C , im Winter bei 4° C (Reise, 1985). Die Temperaturen während der Versuchszeiten sind Abbildung 2.3. entnehmen. Tabelle 2.2 zeigt Temperaturprofile, die im Sommer 1986 im Wattsediment gemessen wurden.

Die Macrofauna des Versuchsgebietes ist verglichen mit dem inneren Teil des Königshafenwatts relativ artenarm, die häufigsten Arten sind in Tabelle 3.44. aufgelistet.

Tabelle 2.1.: Das Sediment im Versuchsgebiet
(Die Sedimentanalyse wurde nach
Buchanan 1984 durchgeführt)

Zusammensetzung : Grobkörniger Sand mit wenig Muschelschill

Tiefenhorizont:	0-5 cm	5-15 cm	15-25 cm
Median (Md) :	0.431 mm	0.457 mm	0.488 mm
Quartile 1 (Q1) :	0.251 mm	0.265 mm	0.289 mm
Quartile 3 (Q3) :	0.641 mm	0.687 mm	0.809 mm
Sortierungskoeff. :	1.59	1.61	1.67

Gehalt an organischer Substanz ermittelt durch Glühverlust:

	1.21 %	0.79 %	0.48 %
Porosität :	58	45	42

Tabelle 2.2.: Temperaturprofile im Wattsediment
während der Freilandversuche

Datum: 20. September 1985 18. August 1986

Tiefe [cm]	Temperaturen in $^\circ \text{C}$	
1	13.6	17.3
3	13.5	17.5
5	13.5	17.4
10	13.6	17.0
25	13.7	16.3
40	13.7	15.5

METHODE

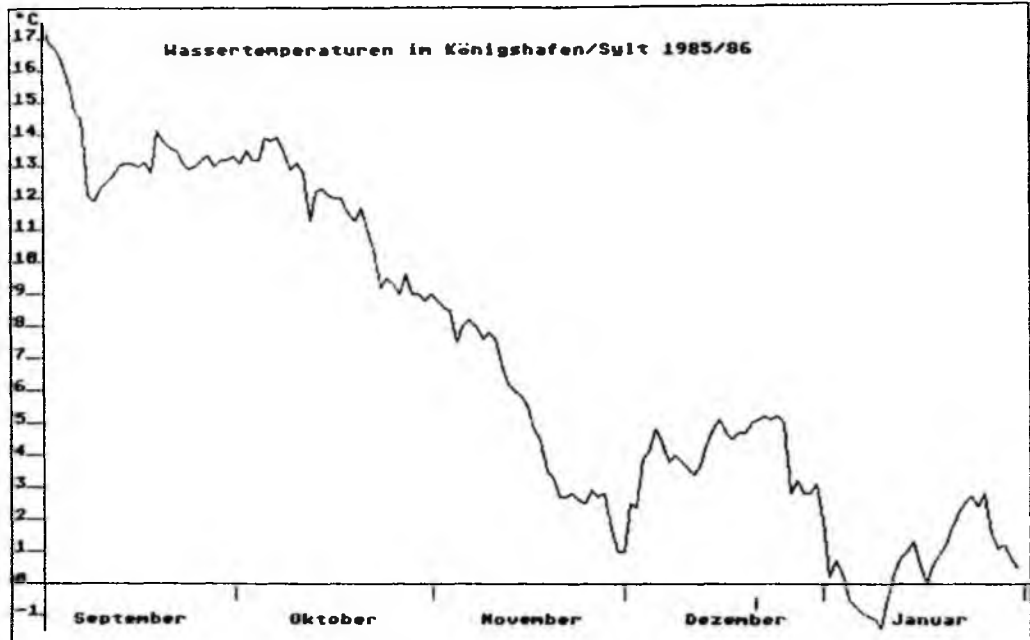


Abbildung 2.3.: Die Wassertemperaturen im Königshafen 1985/86 (Werte der Wetterwarte List/Sylt)

2.3. Die Sedimentaufbereitung

Zur Herstellung vergleichbarer Sedimentkerne für die Behälterversuche wurde der zur Behälterfüllung bestimmte Sand vorbehandelt.

Getrockneter, tierfreier Sand aus dem Königshafenwatt wurde gesiebt (1 mm) und von größeren organischen Partikeln befreit. Nach kräftiger Durchmischung diente dieser Sand als homogene Füllung für die Versuchsbehälter in dem Aquarienversuch TKAQ und dem Freilandversuch FCON. Die Korngrößenverteilung und der Gehalt an organischer Substanz sind in Tabelle 2.3. aufgeführt.

Tabelle 2.3.: Korngröße und organischer Gehalt des zur Füllung der Behälter benutzten Sandes.

Versuch:	Aquarienversuch TKAQ	Freilandversuch FCON
Median :	0.36 mm	0.41 mm
Quartile 1 :	0.26 mm	0.33 mm
Quartile 3 :	0.45 mm	0.50 mm
Sortierungskoeff.:	1.32	1.23
Organischer Gehalt :	0.08 %	0.10 %

2.4. Der Porenwassersammler

Das Versuchskonzept erforderte die Entwicklung eines speziellen Porenwassersammlers. Folgende Bedingungen mußten erfüllt werden:

- Die Beprobung eines Sedimentkernes ohne dessen Zerstörung, geringste mechanische Störung.
- Porenwasserentnahme aus sechs Tiefenhorizonten mit möglichst hoher Trennschärfe.
- Geringes Probenvolumen.
- Gewinnung der Proben unter Ausschluß des Luftsauerstoffs.
- Leichte und schnelle Handhabung des Porenwassersammlers für die Beprobung von 8 Sedimentkernen in einer Stunde (Begrenzte Arbeitszeit bei Niedrigwasser !).

Der Porenwassersammler setzt sich zusammen aus der Einstichsonde und einem Porenwassersauger.

Die Einstichsonde ist in Abbildung 2.4. dargestellt. Sechs gasdichte Kunststoffkapillaren (Tygon) führen in einem Kunststoffrohr (PVC, 1 cm Durchmesser) jeweils zu einem Paar erweiterten (5 mm Durchmesser), sich gegenüberliegenden Ansaugöffnungen, die mit feiner Gaze (40 µm) abgedeckt sind. Die Abstände zwischen den Öffnungen sind Tabelle (2.4) zu entnehmen. Eine stumpfe Kunststoffspitze schließt das Rohr unten ab.

METHODE

Die Einstichtiefe der Sonde wird mit einem Kunststoffteiler eingestellt, der zudem die wichtige Funktion hat, das Ansaugen von auf dem Sediment stehendem Wasser oder Luft zu verhindern. Es wurden zwei Sonden mit verschiedenen Eindringtiefen verwendet (Tabelle 2.4.).

Tabelle 2.4.: Die Ansaugtiefen der verwendeten Einstichsonden

Sonde 1	Sonde 2
3.5 cm	3.0 cm
6.0	5.0
8.5	7.0
11.0	10.0
13.5	15.0
16.0	20.0

Die Porenwasserschläuche der Einstichsonde werden mittels Kunststoffkupplungen an den Porenwassersauger angeschlossen. Die Länge der Schläuche wurde so berechnet, daß das Totvolumen jeder Porenwasserleitung von der Ansaugöffnung bis zur Spritze 1 ml beträgt.

Der Porenwassersauger (Abbildung 2.4.) ist aus sechs 50 ml Spritzen aufgebaut, die fest in eine Halterung eingepaßt sind. Mit einer Drehspindel können diese Spritzen gleichzeitig, kontinuierlich und mit geringem Kraftaufwand aufgezogen werden. Das gewonnene Porenwasser kann über einen Dreiwegehahn an der Spitze der 50 ml Spritzen aus diesen direkt in 30 ml Spritzen überführt werden, dadurch wird jeder Luftkontakt vermieden.

Bei jeder Probennahme wurden aus 6 Sedimenttiefen je 22 ml Porenwasser entnommen. Bei einem gemessenen Porenvolumen von 40 bis 50% (tiefenabhängig) des Sedimentvolumens entspricht dies der Porenwassermenge aus einer 3 cm dicken Sedimentscheibe mit ca. 5 cm Durchmesser.

Da bei der Entnahme des Porenwassers an allen Ansaugöffnungen gleichzeitig dasselbe Volumen Porenwasser eingesogen wird, läßt sich eine Vermischung des Wassers aus den einzelnen Sedimenthorizonten weitgehend vermeiden. Die Trennschärfe des Porenwassersammlers und die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse wird durch die Parallelprofile aus dem Sandwatt dokumentiert (Abbildung 4.3.).

Eine detaillierte Beschreibung und mathematische Erfassung des Ansaugverhaltens und der Trennschärfe einer ähnlichen Einstichsonde gibt Rudgers van der Loeff (1980).

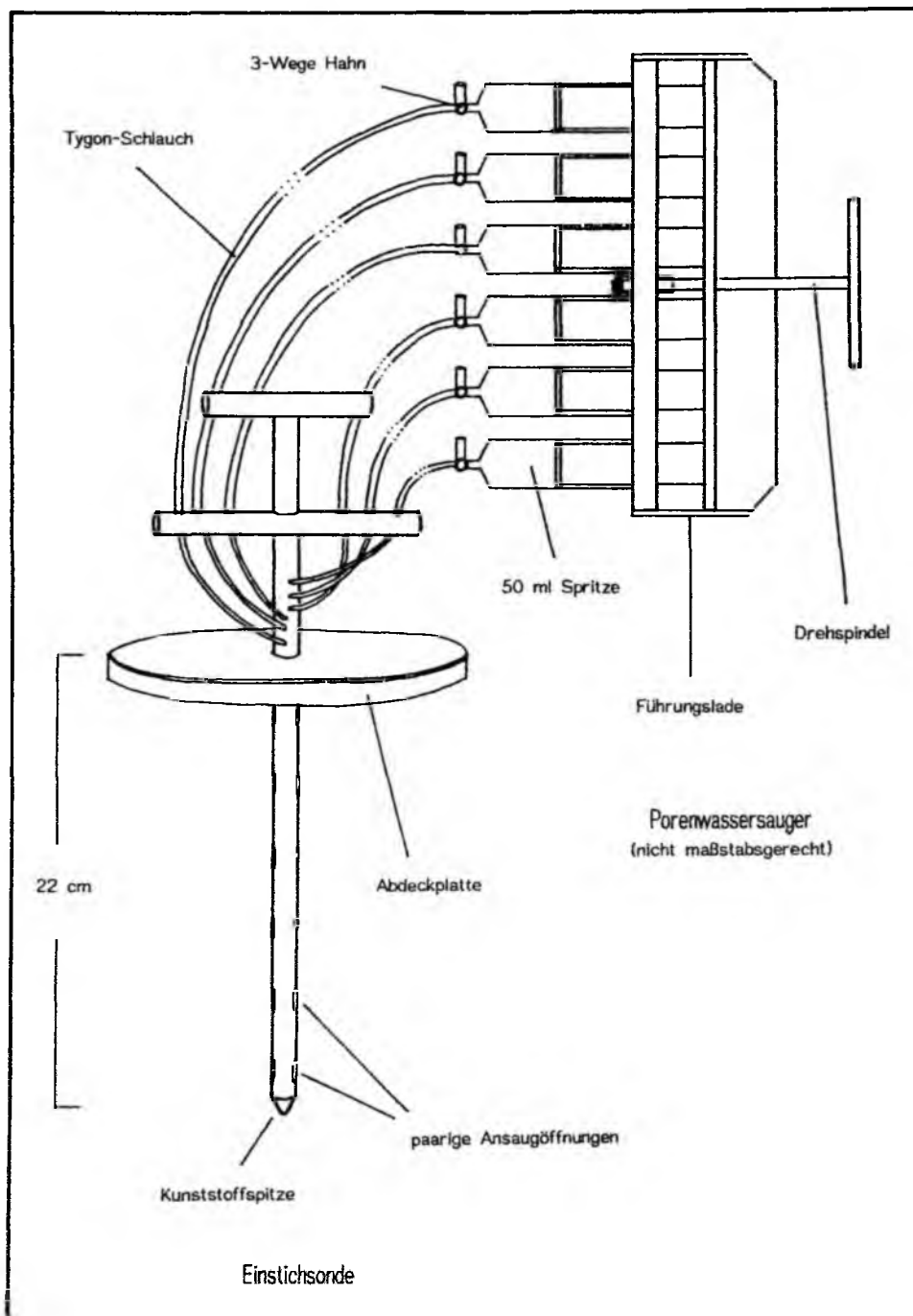


Abbildung 2.4.: Aufbau des im Freiland verwendeten Porenwassersammlers

2.5. Analyse und Auswertung

Alle Porenwasseranalysen wurden nach den Vorschriften von Grasshoff (1983) durchgeführt.

Ammonium

Die Ammoniumkonzentration im Porenwasser wurde durch die Indophenolreaktion bestimmt. Dabei wird das Ammoniak durch Hypochlorid (Hier geliefert durch Dichlor-s-triazin-2,4,6(1H,3H,5H)-trinatriumsalz) zu Monochloramin oxidiert. Mit Natriumnitroprussid als Katalysator reagiert das Chloramin mit Phenol zu Indophenolblau, dessen Konzentration sich dann photometrisch bestimmen läßt.

Nitrit

Nitrit reagiert in sauren Milieu mit Sulfanilamid zu einem Diazoniumsalz. Das Diazoniumion wird mit N-(1-Naphthyl)-äthylendiamin zu einer roten p-Aminoazoverbindung umgesetzt, dessen Extinktion bei 542 nm gemessen wird.

Nitrat

Das Nitrat wird durch verkupfertes Cadmiumgranulat zu Nitrit reduziert, dessen Konzentration dann nach der oben beschriebenen Methode bestimmt werden kann. Zur Feststellung des Nitratgehaltes der Probe ist von der erhaltenen Extinktion die Nitritextinktion der Probe abzuziehen.

Anorganisch gelöstes Phosphat

Hexamolybdänsäure wird unter extrem sauren Bedingungen (pH < 1) mit Phosphat zur Reaktion gebracht. Der entstandene Molybdatophosphatkomplex wird mit Ascorbinsäure in Gegenwart von Antimon(III)ionen reduziert, die daraus hervorgehende Heteropolysäure läßt sich durch ihre Blaufärbung quantitativ erfassen.

Silikat

Die Silikatkonzentration wurde nach der "Blau"-Methode festgestellt. Silikat wird mit Hexamolybdänsäure zur Reduktion gebracht. Die gelbe Molybdatokieselsäure wird, nachdem vorher durch Oxalsäure die möglicherweise entstandenen Molybdatophosphorsäure (s.o.) zerstört wurde, durch Ascorbinsäure zu einer blauen Heteropolysäure reduziert.

METHODE

Da die Probenmenge gering war, die Konzentrationen der Nährsalze im Porenwasser jedoch relativ hoch, wurden die Proben entsprechend den zu erwartenden Werten verdünnt.

Das gewonnene Porenwasser war zumeist klar. Eine Trübung der Proben wurde bis zu einem Blindwert von $E < 0.015$ toleriert weil die in ungünstigeren Fällen vorgenommene Filtration bzw. Zentrifugation eine große Fehlerquelle darstellte. Die Proben wurden gegen das verdünnte Porenwasser gemessen.

10 ml der verdünnten Porenwasserprobe wurden für die Nitratanalyse verwendet, für die übrigen Nährsalze (NO_2^- , NH_4^+ , PO_4^- , $\text{Si}(\text{OH})_4$) jeweils 5 ml. Der organische Gehalt des Sedimentes wurde durch 6 stündiges Ausglühen bei 550°C bestimmt.

Für die Umrechnung der Photometerdaten und die Auswertung der Ergebnisse wurden zwei Computerprogramme entwickelt:

Programm 1 :

- Berechnung der Eichkurven
- Umrechnung der Photometerdaten in Konzentrationen
- Darstellung der Nährsalzprofile
- Speicherung aller Daten in einer Datenbank

Programm 2

- Vergleich von Nährsalzprofilen.
- Zusammenfassen von Nährsalzprofilen.
- Vergleich der Konzentrationen bzw. Nährsalzmengen bestimmter Sedimenthorizonte von ausgewählten Datensätzen.
- Lineare und nichtlineare Regressionsanalyse zur Beurteilung von Nährsalztrends in den einzelnen Horizonten, Korrelationsvergleich.
- Berechnung von Rangordnungen.
- Vergleich zweier Profilserien mit Differenzen- und Quotientendarstellung, Beurteilung der Differenzen nach dem Weir-Test (Sachs 1978). Darstellung der Standardabweichungen und Standardfehler.
- Graphische Darstellung aller errechneten Daten

Der verwendete Computer war ein ATARI 520 ST⁺

2.6. Die Versuchstiere

Für die Versuche wurden häufige Arten des Wattenmeeres ausgesucht, von denen angenommen werden konnte, daß sie durch ihre hohe Abundanz, Biomasse und Lebensweise maßgeblich den Nährstoffhaushalt des Sedimentes beeinflussen.

Es handelt sich dabei um die Polychaeten Arenicola marina (Arenicolidae), Nereis diversicolor (Nereidae) und Scoloplos armiger (Orbiniidae), und um die Muscheln Macoma baltica (Tellinidae), Mya arenaria (Myidae) und Cerastoderma edule (Cardiidae). Die beiden letztgenannten Arten konnten allerdings nur in dem Freilandcontainerversuch eingesetzt werden.

Die Polychaeten und Muscheln wurden 3 Wochen vor Versuchsbeginn gesammelt. Für die Versuche wurden adulte Nereis (Länge: 60-80 mm), Scoloplos (60-80 mm) und Macoma (15-20 mm) verwendet. Bei den Arten Arenicola und Mya dienten kleinere, nicht ganz ausgewachsene Exemplare als Versuchstiere, da das Behältervolumen für die Adulten möglicherweise nicht ausgereicht hätte. (Tierlängen: Arenicola: Freiland: 90-130 mm, Aquarium: 80-100 mm, Mya: 60-70 mm). Auch bei der Art Cerastoderma konnten nur juvenile Tiere (10-20 mm Schalenlänge) eingesetzt werden, da fast alle Adulten infolge Parasitierung kein normales Verhalten zeigten (Laukner 1983, 1984).

Nach einem zweiwöchigen Hälterungstest in einem separaten Becken folgte die Naßgewichtsbestimmung der ausgewählten Tiere und die Überführung in die vorbereiteten Sedimentkerne (Gewichte der Tiere s.u.).

2.7. Langzeitversuch im Temperaturkonstantaquarium (TKAO)

Prinzip des Versuches

Der Versuch sollte zeigen, welchen Einfluß die Fauna unter ungestörten Bedingungen auf die Nährsalzprofile im Sediment hat und ob dieser Einfluß bei abnehmender Temperatur im Winter nachläßt.

Nährsalzprofile von Sedimentkernen ohne Macrofauna und von Sedimentkernen, in die jeweils eine ausgewählte Macrobenthosart in bestimmter Abundanz eingesetzt worden war, wurden über einen Zeitraum von 6 Monaten (August-Januar) beobachtet.

Die Entwicklung der Nährsalzprofile in den Sedimentkernen mit Tieren wird der Entwicklung in den Kontrollkernen ohne Tiere gegenübergestellt. Der Vergleich der Profile zeigt die Beeinflussung der Nährsalzkonzentrationen durch die Tiere.

2.7.1. Die Hälterungsanlage

Um kontrollierte Licht-, Temperatur- und Strömungsbedingungen über einen längeren Zeitraum zu gewährleisten wurde das Hälterungsbecken (300x60x60 cm, ca. 1000 l) in einem Temperaturkonstantraum der Biologischen Anstalt Helgoland/List installiert (Abbildung 2.5.).

Die Temperaturregelung erfolgte der Jahreszeit entsprechend (1°C Abnahme in 14 Tagen), die im Tag/Nacht Rhythmus geschaltete Beleuchtung war zur Verhinderung des Algenwachstums auf geringe Intensität gedrosselt. Ein konstanter Durchfluß grobfiltrierten Seewassers sorgte für naturnahe Wasserverhältnisse und die Ernährung der Tiere.

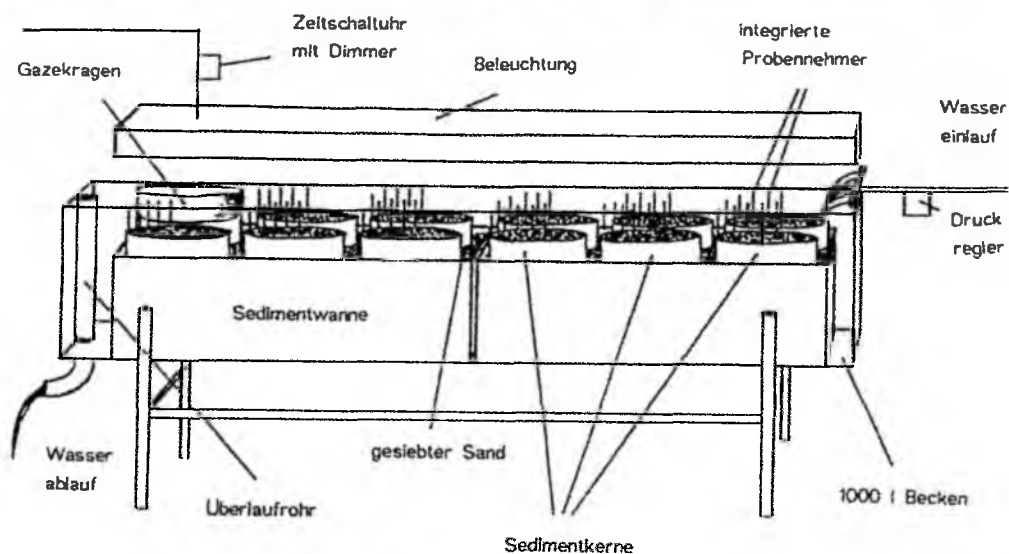
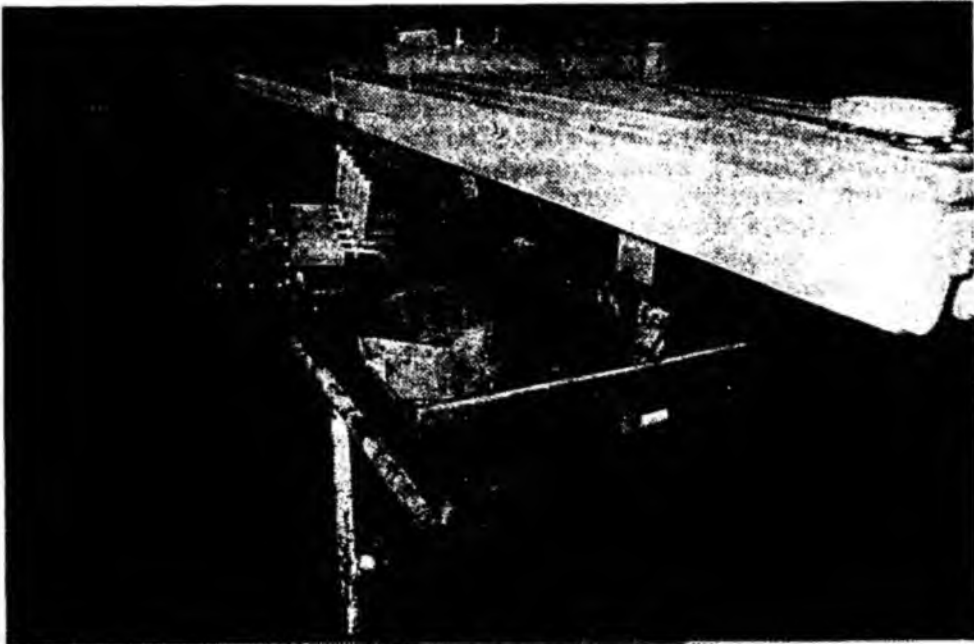


Abbildung 2.5.: Aufbau der Hälterungsanlage

2.7.2. Aufbau der Sedimentbehälter mit integriertem Probennehmer.

In das Hälterungsbecken wurden 10 Behälter mit je 8 dm³ Sediment eingesetzt. Die Sedimentbehälter waren mit 5 festinstallierten Porenwasserableitungen versehen für die störungsfreie Probenentnahme aus 1,3,6,11,16 cm Sedimenttiefe (Abbildung 2.6.). Ein Kragen aus Gaze (500 µm), der vom oberen Rand der Behälter bis über die Wasseroberfläche reichte, verhinderte das Eindringen bzw. Entweichen von Tieren.

Diese Behälter wurden bis zur Hälfte in sandgefüllte Wannen eingebettet, Öffnungen (2 cm Ø, mit 100 µm Gaze bedeckt) an der Unterseite der Behälter ließen einen begrenzten Porenwasseraustausch zwischen den Sedimentkernen und dem Sediment in den Bodenwannen zu. (Durch diesen Aufbau wurde vertikaler Porenwasserfluß ermöglicht).

Die Probenentnahme erfolgte mit dem Porenwassersauger (s.o.). Das Gerät konnte an die Porenwasserableitungen angeschlossen werden. Während der Probennahme wurde die Sedimentoberfläche durch einen Plättikteller im Ansaugbereich des obersten Probennehmers abgedeckt um das Ansaugen von über dem Sediment stehenden Wasser zu verhindern. Zusätzlich wurde eine Wasserprobe über dem Sediment entnommen.

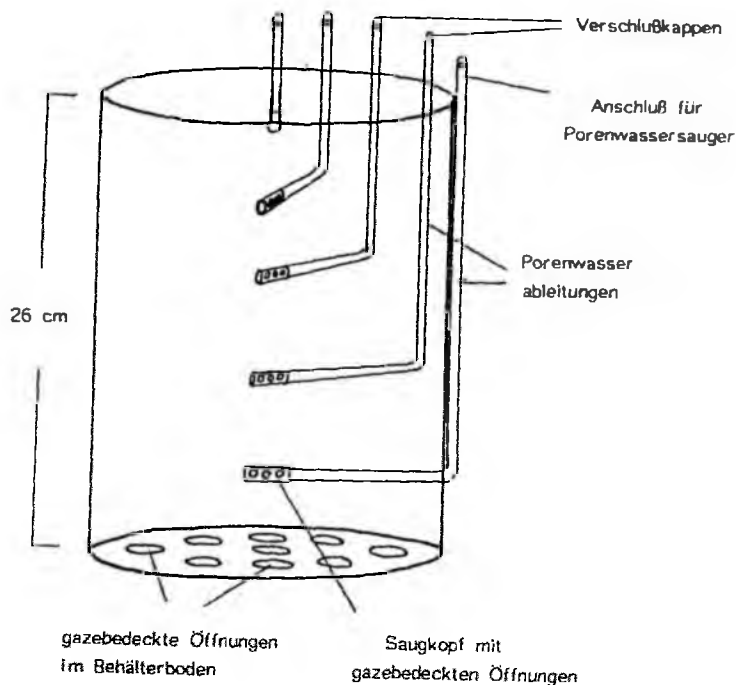


Abbildung 2.6.: Aufbau der Behälter mit integrierten Probennehmern

METHODE

Der Aufbau des Versuches erfolgte Anfang August, zwei Wochen später (14.8.85) wurden die Tiere in die Sedimentblöcke eingesetzt. Die Einstellung eines relativ stabilen Fließgleichgewichtes der Nährsalze mit "ungestörten" Nährstoffprofilen in den Sedimentkernen dauerte danach etwa drei Wochen. Diese Vorlaufphase des Versuches ließ sich durch Messungen am 6.8. und 3.9.85 verfolgen. Der eigentliche Versuch umfaßt 5 Messungen, die am 24.9., 9.10., 2.11., 12.12.85 und 20.1.86 durchgeführt wurden.

Im Dezember 1985 führte stürmisches Wetter zu einem einige Tage dauernden Ausfall der Seewasserversorgung. Eine kurzzeitige Abnahme der Nitratwerte und Anstieg der Ammoniumwerte im Porenwasser war die Folge. Der Tierbesatz ist der Tabelle 2.5. zu entnehmen.

Tabelle 2.5.: Tierbesatz der 12 Sedimentkerne

Kern Nr.	Tierzahl	Tierart	Lebendgewicht
1	0	Vergleichssediment ohne Tiere	-
2	0	Vergleichssediment ohne Tiere	-
3	0	Vergleichssediment ohne Tiere	-
4	0	Vergleichssediment ohne Tiere	-
5	10	<u>Arenicola marina(juv)</u>	11.7 g
6	10	<u>Arenicola marina(juv)</u>	12.9 g
7	20	<u>Nereis diversicolor</u>	6.9 g
8	20	<u>Nereis diversicolor</u>	7.9 g
9	40	<u>Scoloplos armiger</u>	3.2 g
10	40	<u>Scoloplos armiger</u>	3.0 g
11	20	<u>Macoma baltica</u>	30.7 g
12	20	<u>Macoma baltica</u>	31.0 g

Am Versuchsende wurden alle Behälter entleert und die Macrofauna durch Aufschwemmen des Sedimentes und vorsichtigen Sieben (0.5 mm Maschenweite) vom Sand getrennt. Zahl und Gewicht der gefundenen Tiere sind im Ergebnisteil aufgelistet.

2.7.3. Erläuterung der Berechnungen

Während des 6 Monate dauernden Versuches wurden den 12 Sedimentkernen siebenmal Porenwasserproben entnommen (6.8.85, 3.9.85, 24.9.85, 9.10.85, 2.11.85, 12.12.85, 20.1.86). Jede dieser Proben setzte sich aus 5 Unterproben zusammen, die aus den 5 Meßtiefen (1,3,6,11,16 cm) des Sedimentkernes gewonnen worden waren. Zusätzlich wurden bei jeder Probennahme 12 Parallelproben des Aquarienwassers entnommen.

Durch die aus den Proben ermittelten Nährsalzprofile konnte die Entwicklung in den 12 Sedimentkernen im Laufe des Versuches verfolgt werden. Aus dem Vergleich der Profile der besiedelten und unbesiedelten Kerne ließ sich der Einfluß der Tiere auf die Nährsalzkonzentrationen im Sediment ableiten (Abbildung 2.7.).

Um ein Maß für die Konzentrationsänderungen in den Sedimentkernen in Abhängigkeit der Zeit zu erhalten, wurden die Nährsalzkonzentrationen tiefengleicher Horizonte vom 24.9.85, 9.10.85, 2.11.85 und 20.1.86 durch lineare Regression in Beziehung gesetzt. Dabei ist der Regressionskoeffizient ein Maß für die Richtung und die Stärke des Trends, während die Korrelation Gleichförmigkeit und Linearität der Entwicklung widerspiegelt.

Die Proben aus der Vorlaufphase des Versuches (6.8.85 und 3.9.85) und vom 12.12.85 (kurzeitiger Ausfall der Seewasseranlage s.o.) wurden von der Regressionsanalyse ausgeschlossen.

Werden die Regressionskoeffizienten des tierfreien Kontrollsedimentes mit den Koeffizienten des besiedelten Sedimentes verglichen, zeigen sich die durch die Tierbesiedlung verursachten Profilentwicklungen.

Da abgesehen von den Kernen mit Macoma die Nährsalzprofile der beiden mit derselben Tierart besetzten Sedimentkerne eine gute Übereinstimmung und gleichartige Entwicklung aufwiesen, konnten die Werte der beiden gleichbesiedelten Kerne in den Regressionsanalysen zusammengefaßt werden.

Die unterschiedliche Entwicklung in den beiden Macoma-Kernen wurde durch eine technische Panne verursacht: Eine Glasscheibe der Beleuchtung hatte sich aus der Halterung gelöst und ca. eine Woche lang die Sedimentoberfläche eines Kernes teilweise abgedeckt, einige Muscheln starben. Für die Regressionsanalyse wurden hier nur die Werte des ungestörten Kernes verwendet.

Um eine Vorstellung von den Konzentrationsspannen zu geben, werden von der ersten und letzten Versuchsmessung die zwischen den Parallelkernen gemittelten Konzentrationen angegeben.

Bei jeder Probennahme ergaben sich Abweichungen zwischen den beiden Parallelkernen mit derselben Tierart bzw. den Vergleichskernen ohne Tiere. Für jeden Horizont wurden die Standardabweichungen der vier Probennahmen gemittelt und als Abweichung des Horizontwertes während der Versuchsdauer angegeben. Das Mittel dieser Abweichungen von allen Horizonten des Sedimentblockes wird als mittlere Abweichung bezeichnet.

Wenn nicht ausdrücklich anders bezeichnet, ist bei den Konzentrationen immer der Mittelwert der beiden gleichbesiedelten Sedimentkerne angegeben. In Abbildung 2.8. wird die Darstellung der Profile im Ergebnisteil erläutert.

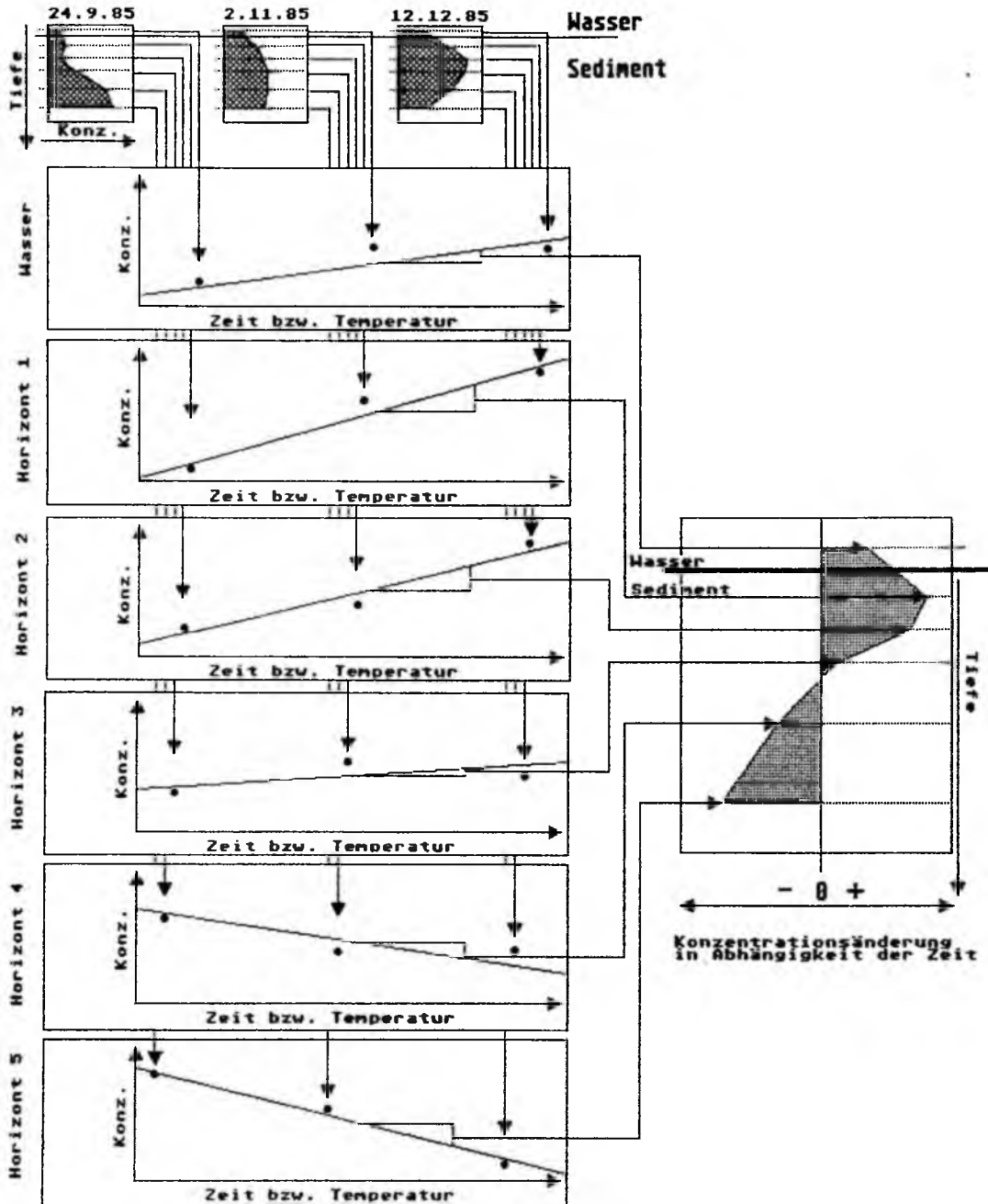
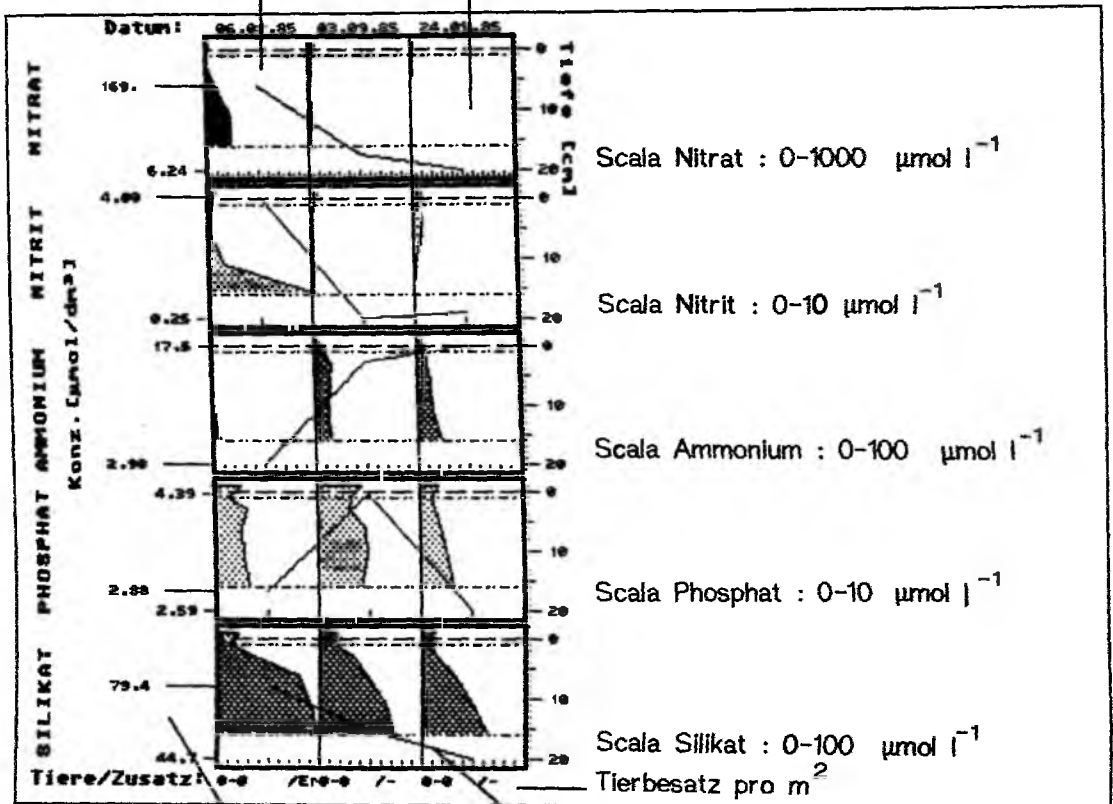


Abbildung 2.7.: Auswertungsschema des Versuches TKAQ

Ganz oben sind drei Beispielprofile aus einem Sedimentkern abgebildet, die an drei aufeinanderfolgenden Terminen gemessen wurden (24.9.85, 2.11.85 und 12.12.85). Darunter ist die Entwicklung der Nährsalzkonzentration in den sechs Meßtiefen in Abhängigkeit der Zeit dargestellt. In der Abbildung rechts werden die Ergebnisse der Regressionsanalysen der sechs Meßtiefen zusammengefaßt, sie zeigt also die Konzentrationsänderungen in Abhängigkeit der Zeit.

Jede senkrechte Spalte stellt die Nährsalzprofile eines Kernes dar



Die Linie gibt die mittlere Konzentration zwischen der oberen und unteren gestrichelten Linie an

Die angegebenen Werte sind die mittlere Konzentration im ersten Kern (Linienanfang), der Maximal- und der Minimalwert

Abbildung 2.8.: Erklärungen zu den Graphiken im Ergebnisteil

METHODE

Bestimmung des Transportkoeffizienten des Silikates in den Sedimentkernen

Die Bioturbation der Infauna steigert den effektiven Sedimentdiffusionskoeffizienten (Dicke 1986), die mittlere Transportgeschwindigkeit gelöster Stoffe aus dem Porenwasser in das Bodenwasser wird durch die Fauna erhöht. Um eine Vorstellung des Einflusses der untersuchten Tierarten auf den Sedimentdiffusionskoeffizienten zu geben, wurde die Mindestgröße der effektiven Transportkoeffizienten des Silikates in den besiedelten Sedimentkernen berechnet.

Im Gegensatz zu den Konzentrationen der Stickstoff- und Phosphorsalze wird die Silikatkonzentration im Porenwasser nur unwesentlich durch die bakterielle Aktivität beeinflusst. Da zudem die Löslichkeit und die Konzentration des gelösten Silikates weitgehend unabhängig von den pH und Redoxverhältnissen im Sediment sind, ist die Berechnung des Silikatflusses anhand der Konzentrationsprofile im Porenwasser möglich (Helder und Andersen 1987, Aller 1978, Schink und Guinasso 1975).

Die Berechnung der Transportkoeffizienten des Silikates in den besiedelten Sedimentkernen ist auf den folgenden Annahmen begründet:

- Der Silikatfluß aus den Sedimentkernen mit Tierbesatz war mindestens genauso groß wie der Silikatfluß aus den Kernen ohne Macrofauna.
Da alle Behälter mit dem gleichen normierten Sediment gefüllt waren, und da die Bioturbation die Silikatauflösung und Freisetzung durch Erhöhung des Porenwasseraustausches und den Transport biogener Silikatpartikel in das Sediment eher steigert, ist diese Voraussetzung erfüllt.
- Die Porosität aller Kerne änderte sich 6 Wochen nach Versuchsbeginn nicht mehr wesentlich. Die Porosität, die erst am Ende des Versuches bestimmt werden konnte, wurde auch für die Probennahmeterminen vom 24.9.85, 9.10.85 und 2.11.85 angenommen. Der geringe Unterschied zwischen der Porosität der besiedelten und unbesiedelten Sedimentkerne rechtfertigt auch diese Annahme.
- Das Verhältnis des Diffusionskoeffizienten im Sediment zur Diffusion in freier Lösung wurde als $D_s/D = \phi^{0.75}$ angenommen. Diese Beziehung kann nach Dicke (1986) zur Abschätzung von D_s in Sandsedimenten herangezogen werden und liefert für Sand eine bessere Übereinstimmung zu experimentell ermittelten D_s -Werten, als das häufig zur Abschätzung benutzte Verhältnis $D_s/D = \phi^2$ (Balzer 1984, Aller 1980, Lerman 1978, 1979).

METHODE

Der Silikatfluß aus den Sedimentkernen ohne Macrofauna wurde nach dem 1. Fick'schen Gesetz berechnet (Berner 1971). Da im Sediment für die Diffusion nur der Porenwasserraum zur Verfügung steht, muß in die Formel die Porosität (ϕ) und die Tortuosität (θ) mit einbezogen werden. Mit der Porosität wird der Anteil des Porenraumes am Gesamtvolumen des Sedimentes bezeichnet:

$$\phi = \frac{\text{Volumen Porenraum}}{\text{Volumen Sediment}}$$

Die Porosität läßt sich über den Wassergehalt des Sedimentes bestimmen (Buchanan 1984):

$$\phi = \frac{\frac{\text{Gewicht Wasser}}{\text{Dichte Wasser}}}{\frac{\text{Gewicht Wasser}}{\text{Dichte Wasser}} + \frac{\text{Gewicht Sand}}{\text{Dichte Sand}}}$$

mit

$$\begin{aligned} \text{Dichte Sand (Quarz)} &= 2.65 \text{ g cm}^{-3} \\ \text{Dichte Wasser} &= 1.025 \text{ g cm}^{-3} \end{aligned}$$

Der Wassergehalt des Sedimentes wurde durch den Gewichtsverlust nach 12-stündiger Trocknung bei 110°C bestimmt.

Durch die Tortuosität wird die Verlängerung des Diffusionsweges im Sediment beschrieben. Da die Tortuosität nicht direkt meßbar ist, wird sie mit dem Diffusionskoeffizienten D zum Sedimentdiffusionskoeffizienten D_s zusammengefaßt, es ergibt sich die Formel:

$$F = - \phi D_s \frac{dC}{dx}$$

$$\begin{aligned} F &= \text{Fluß} \quad [\mu\text{mol cm}^{-2} \text{s}^{-1}] \\ D_s &= \text{Sedimentdiffusionskoeffizient} \quad [\text{cm}^2 \text{s}^{-1}] \\ C &= \text{Konzentration} \quad [\mu\text{mol cm}^{-3}] \\ x &= \text{Diffusionsweg} \quad [\text{cm}] \end{aligned}$$

(Weitere Erläuterungen zur Herleitung der Formel in Berner (1971))

Die Porosität der Sedimentschichten der 12 Kerne ließ sich erst am Versuchsende bestimmen, da die Sedimentkerne dabei zerstört werden. Der Sedimentdiffusionskoeffizient konnte dann nach der Beziehung

$$D_s = \phi^{0.75} * D$$

berechnet werden, dabei wurde der von Wollast und Garrels (1971) ermittelte Diffusionskoeffizient des Silikates in Seewasser ($1.0 * 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{s}^{-1}$ bei 25°C) nach der von Li und Gregory (1984) beschriebenen Annäherung an die Stokes-Einstein Beziehung auf die Versuchstemperatur umgerechnet:

$$(D \eta)^{T_1} = (D \eta)^{T_2}$$

$$\begin{aligned} D &= \text{Diffusionskoeffizient} \quad [\text{cm}^2 \text{s}^{-1}] \\ \eta &= \text{Viskosität} \quad [\text{g cm}^{-1} \text{s}^{-1}] \\ T &= \text{Temperatur} \quad [^\circ\text{C}] \end{aligned}$$

METHODE

Der höchste, der am jeweiligen Meßtermin für die Kontrollkerne ohne Macrofauna berechneten Silikatflüsse wurde als Mindestfluß in den besiedelten Kernen angenommen. Die Mindestgröße des effektiven Silikattransportkoeffizienten in den Sedimentkernen mit Macrofauna kann dann nach folgender Formel berechnet werden:

$$D_{sI} = \frac{\text{Silikatfluß}_{\text{kontrolle}} * dx_{\text{Tierkern}}}{\phi_{\text{Tierkern}} * dC_{\text{Tierkern}}}$$

D_{sI} = effektiver Transportkoeffizient des Silikates
im Sediment mit Tieren [$\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$] (Mindestgröße!)

Silikatfluß_{kontrolle} [$\mu\text{mol cm}^2 \text{s}^{-1}$]

x = Diffusionsweg im Sediment mit Tieren [cm]

ϕ_{Tierkern} = Porosität des Sedimentes mit Tieren

C_{Tierkern} = Silikatkonzentration im Sedimentkern mit Tieren
[$\mu\text{mol cm}^{-3}$]

Die so für die besiedelten Sedimentkerne ermittelten effektiven Transportkoeffizienten des Silikates können nach dieser groben Überschlagsrechnung nur die Größenordnung des erreichten effektiven Transportkoeffizienten angeben, sie sind mit Sicherheit geringer als die tatsächlich effektiven Koeffizienten.

Beim Aquarienversuch TKAQ wurden die Silikattransportkoeffizienten für den relativ stabilen Gleichgewichtszustand in den Sedimentkernen nach der Vorlaufphase des Versuches berechnet (24.9, 9.10. und 2.11.85).

2.8. Der Freilandcontainerversuch (FCON)

Prinzip des Versuches

In vorbereitete Sedimentkerne (s.u.) werden zum gleichen Zeitpunkt Tiere einer Art eingesetzt, dabei sind die Tierzahlen so bemessen, daß die Abundanz von Sedimentkern zu Sedimentkern um einen bestimmten Betrag ansteigt. Ein Sedimentkern ohne Tiere dient zur Bestimmung der unbeeinflussten Nährsalzprofile. Im Prinzip wird hier eine Eichreihe mit sedimentlebenden Tieren angelegt.

Nach einem bestimmten Zeitraum werden aus allen Sedimentkernen einer Serie am gleichen Tag Porenwasserproben entnommen. Die Nährsalzkonzentrationen der einzelnen Horizonte der Sedimentkerne werden miteinander verglichen. Die Konzentrationsdifferenzen zwischen den Kernen werden auf den unterschiedlichen Tierbesatz zurückgeführt.



Abbildung 2.9.: Der Freilandbehälterversuch FCON

2.8.1. Die Versuchscontainer

Für die Serie mit Arenicola wurden Kunststoffcontainer mit 33 dm³ Inhalt, für die Serien mit Nereis, Scoloplos, Macoma, Mya und Cerastoderma Behälter mit 12 dm³ Inhalt verwendet.

Gazebedeckte Öffnungen im Boden (2 cm Durchmesser, 100 µm Gaze) ermöglichten den Porenwasseraustausch mit dem darunterliegenden Sediment, durch vier gazebedeckte Öffnungen (7 cm Dm, 500 µm Gaze) am oberen Rand der Behälter konnte das Wasser bei Ebbe ablaufen (Abbildung 2.9).

Nach dem Einfüllen von 10 bzw. 30 dm³ vorbereiteten Sandes (s.o.) wurden die Sedimentcontainer bis zu den oberen Öffnungen in den Wattboden eingelassen. Eine Gazeabdeckung (1.5 mm) verhinderte das Eindringen von größeren Tieren und driftenden Algen und später auch das Entweichen der eingesetzten Tiere.

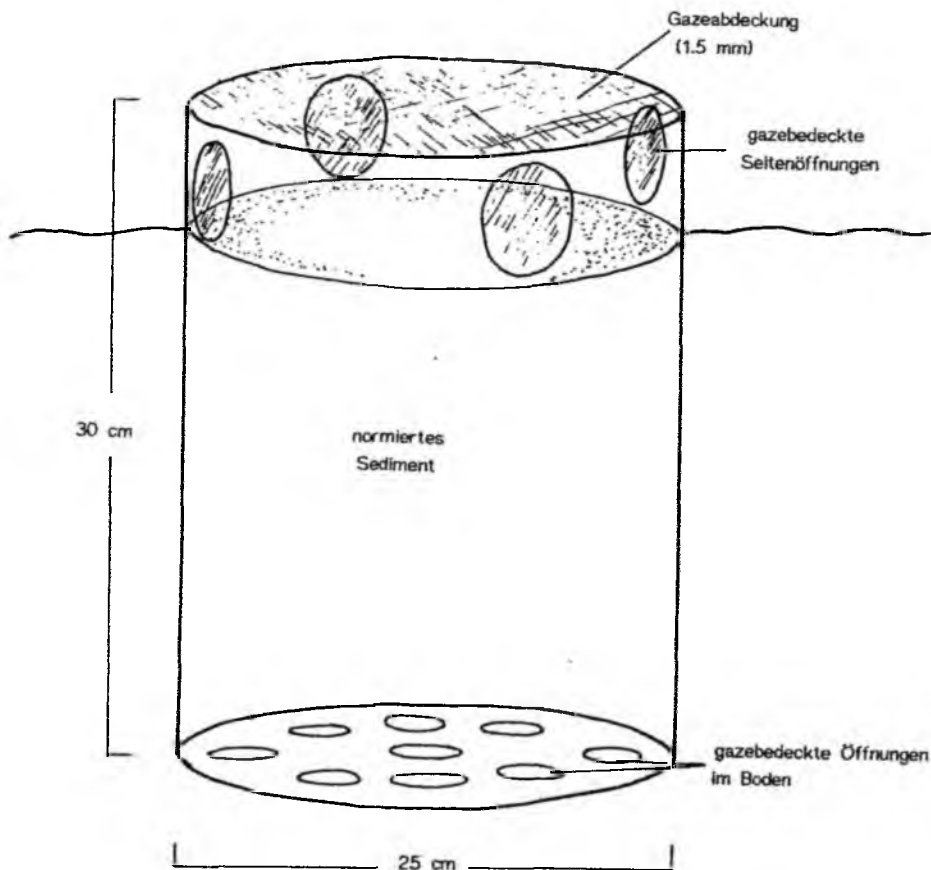


Abbildung 2.10.: Aufbau der Versuchsbehälter

2.8.2. Tierbesatz und Probennahmen

Der Freilandversuch FCON wurde Mitte Juli 1985 im Sandwatt des Königshafens aufgebaut. 42 Behälter mit vorbereitetem Sediment, wurden in sechs Reihen in den Wattboden eingelassen. Der Abstand zwischen den Behältern betrug ca. 3 m (Abbildung 2.9.).

Der Tierbesatz erfolgte erst vier Wochen nach dem Einsetzen der Behälter um die Verdichtung des Sedimentes und die Wiederherstellung der natürlichen Bakterienbesiedlung und Nährsalzprofile zu gewährleisten

Je sechs Behälter waren für eine der sechs ausgewählten Tierarten (Arenicola, Nereis, Scoloplos, Macoma, Mya, Cerastoderma) vorgesehen, ein Sedimentkern jeder Reihe blieb ohne Tierbesatz. Die Polychaeten wurden am 14.8.85, Macoma und Mya am 30.8.85 und Cerastoderma am 1.10.85 in die vorbereiteten Sedimentkerne eingesetzt. Der Besatz der Behälter ist Tabelle 2.6. zu entnehmen.

Die dicht besiedelten Sedimentkerne lockten in zunehmendem Maße nahrungssuchende Watvögel an (meist Austernfischer), die die Abdeckgaze mit ihren Schnäbeln zerstörten und Tiere aus den Behältern erbeuteten. Besonders davon betroffen waren dadurch die Sedimentkerne mit Macoma. Zwei der Kerne (3,5) wurden in den ersten Versuchswochen so zerstört, daß sie für den Versuch unbrauchbar waren. Der Versuch, die übrigen Kerne durch regelmäßiges Nachsetzen von Tieren instand zu halten, gelang nur unbefriedigend (siehe Ergebnisteil).

Die Probennahme begann 1 Monat nach dem Einsetzen der Tiere. Aus den Sedimentblöcken mit Arenicola, Nereis und Macoma wurde im Abstand von 4 bis 5 Wochen zweimal Porenwasser entnommen, aus den übrigen Sedimentblöcken wurden nur einmal Proben entnommen. Die Beprobung aller mit derselben Tierart besetzten Sedimentkerne und die Analyse der Porenwasserproben erfolgte am gleichen Tag.

METHODE

Tabelle 2.6.: Tierbesatz der Sedimentkerne

Kern Nr.	Tier zahl	Eingesetzte Tierart	Lebendgewicht	Termine der Probennahme
0	0	Kern ohne Tierbesatz	0 g	17. 9.85
1	5	<u>Arenicola marina (juv.)</u>	15.3 g	und
2	8	" "	22.4 g	28.10.85
3	10	" "	29.2 g	
4	16	" "	41.8 g	
5	20	" "	51.1 g	
6	32	<u>Arenicola marina (juv.)</u>	82.4 g	
0	0	Kern ohne Tierbesatz	0 g	19. 9.85
1	10	<u>Nereis diversicolor</u>	5.0 g	und
2	20	" "	9.8 g	31.10.85
3	20	" "	9.2 g	
4	40	" "	17.3 g	
5	40	" "	17.5 g	
6	80	<u>Nereis diversicolor</u>	38.4 g	
0	0	Kern ohne Tierbesatz	0 g	18. 9.85
1	10	<u>Scoloplos armiger</u>	0.6 g	
2	20	" "	1.4 g	
3	40	" "	2.5 g	
4	40	" "	2.1 g	
5	80	" "	6.0 g	
6	160	<u>Scoloplos armiger</u>	11.3 g	
0	0	Kern ohne Tierbesatz	0 g	4.10.85
1	8	<u>Macoma baltica</u>	10.2 g	und
2	16	" "	21.5 g	29.10.85
3	24	" " zerstört	29.8 g	
4	32	" "	38.1 g	
5	48	" " zerstört	55.1 g	
6	64	<u>Macoma baltica</u>	78.2 g	
0	0	Kern ohne Tierbesatz	0 g	26.9.85
1	5	<u>Mya arenaria</u>	111.6 g	
2	5	" "	98.1 g	
3	10	" "	232.3 g	
4	10	" "	207.3 g	
5	20	" "	411.3 g	
6	20	<u>Mya arenaria</u>	390.3 g	
0	0	Kern ohne Tierbesatz	0 g	1.11.85
1	40	<u>Cerastoderma edule (juv)</u>	10.2 g	
2	40	" "	21.5 g	
3	80	" "	29.8 g	
4	80	" "	38.1 g	
5	160	" "	55.1 g	
6	160	<u>Cerastoderma edule (juv)</u>	78.2 g	

Am Versuchsende wurde jeweils ein Kern (Nr.4) jeder Serie vorsichtig präpariert, um das normale Verhalten der Tiere unter den Versuchsbedingungen zu kontrollieren und um die Gänge und Wühlspuren zu untersuchen. Ein weiterer Kern jeder Serie (Polychaetenkerne Nr.5, Macoma Nr.2) wurde zur Analyse

METHODE

waagerechten Schichten abgetragen (Schichtdicken im Ergebnisteil). 100 g getrockneten Sedimentes jeder Schicht wurden dann im Muffelofen bei 550°C 6 Stunden ausgeglüht.

2.8.3. Erläuterung der Berechnungen

Die Nährsalzprofile der Sedimentkerne einer Serie (Sedimentkerne mit einer Tierart + ein Kern ohne Tiere) wurden miteinander verglichen um den artspezifischen Einfluß der Tiere auf die Profile festzustellen. Die Nährsalzkonzentrationen tiefengleicher Sedimenthorizonte der Kerne einer Serie wurden durch lineare Regression in Beziehung gesetzt um so die Konzentrationsveränderung in Abhängigkeit von der Biomasse bzw. der Abundanz der Tierbesiedlung zu ermitteln (Abbildung 2.11).

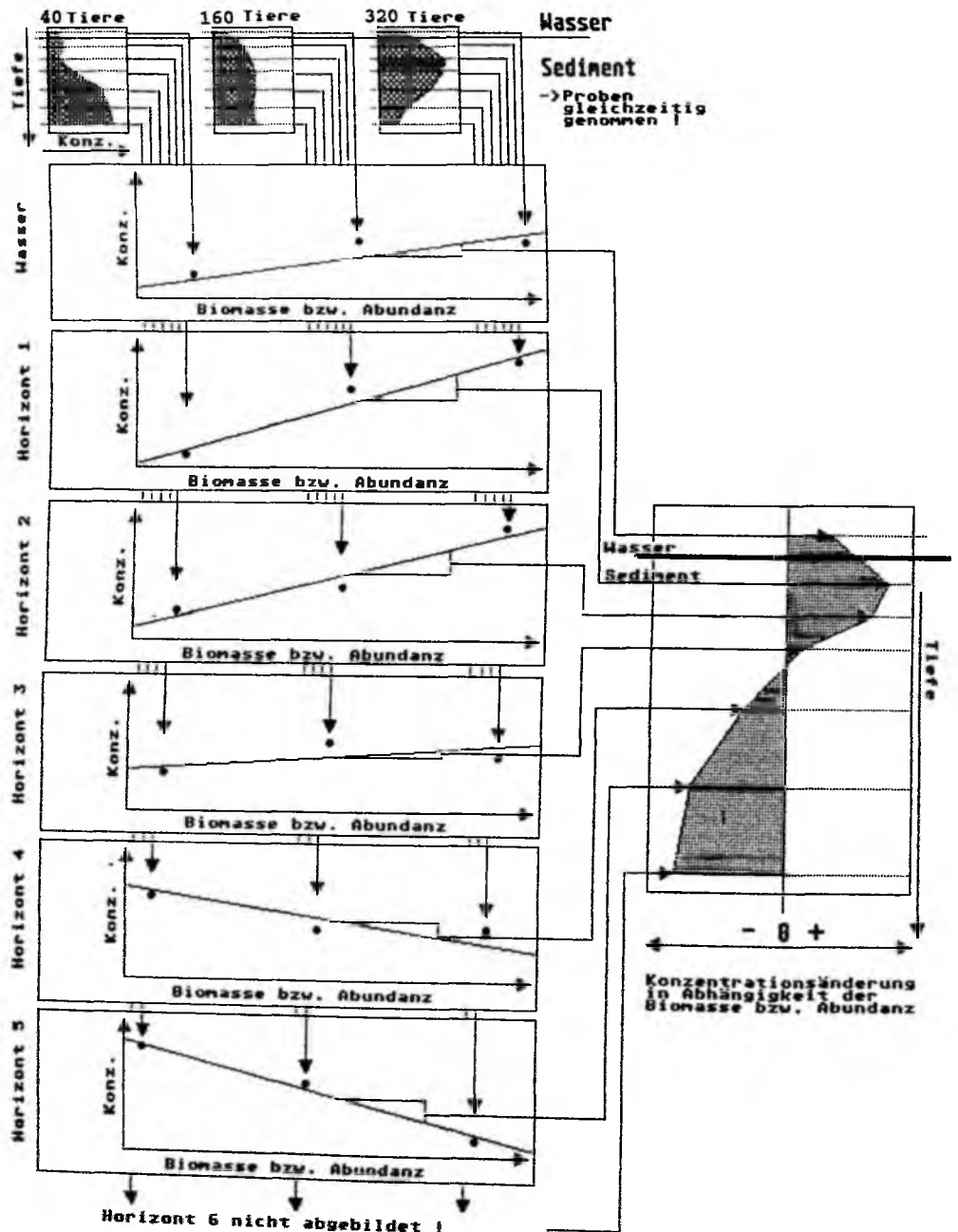
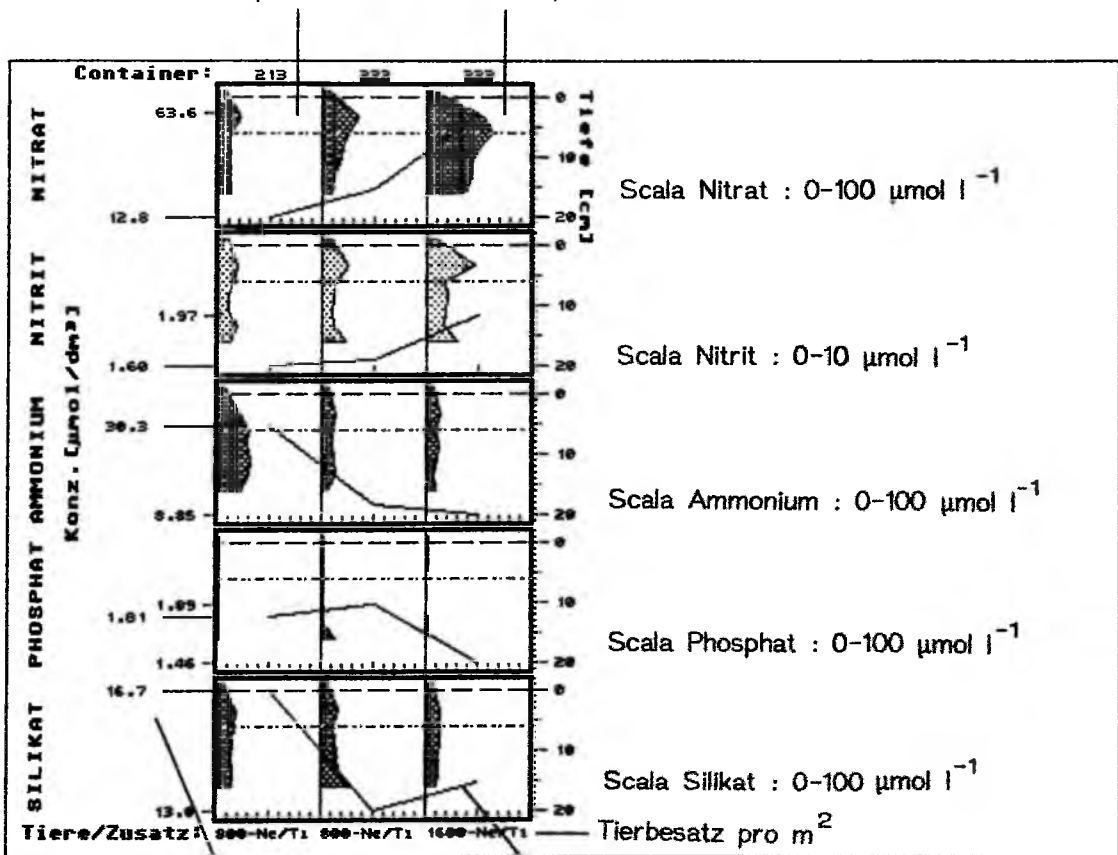


Abbildung 2.11.: Auswertungsschema des Versuches FCON

METHODE

Man erhält so für jeden Sedimenthorizont und jedes Nährsalz einen Regressionskoeffizienten, der die Abhängigkeit der Nährsalzkonzentration im Sedimenthorizont von der Biomasse (bzw. Abundanz) beschreibt. Die Einheit dieses Regressionskoeffizienten (d Konzentration/d Biomasse) ist $\text{nmol l}^{-1} \text{ pro g (FG) m}^{-2}$, also $[\text{nmol l}^{-1} \text{g}^{-1} \text{m}^2]$. Um realistische Werte zu zeigen, werden in den Tabellen die Konzentrationsänderungen angegeben, die durch eine Steigerung der Biomasse um 100 g m^{-2} erreicht wurden. Abbildung 2.12. erläutert die Graphiken im Ergebnisteil.

Jede senkrechte Spalte stellt die Nährsalzprofile eines Kernes dar



Die Linie gibt die Konzentration in der Tiefe der gestrichelten Linie an

Die angegebenen Werte sind die Konzentration im ersten Kern (Linienanfang), der Maximal- und der Minimalwert

Abbildung 2.12.: Erklärungen zu den Graphiken im Ergebnisteil

Berechnung des Silikattransportkoeffizienten

Die Berechnung des Silikatflusses in den Freilandcontainern wurde durch folgende Vorgänge erschwert:

- Wellen und Strömung verursachten einen erhöhten Porenwasseraustausch in den obersten 1-1.5 cm des Sedimentes.
- In den darunterliegenden Schichten führte die starke Bioturbation bei hohen Besiedlungsdichten durch Advektionsprozesse zu ungleichmäßiger Silikatabnahme in den verschiedenen Sedimenthorizonten.

Um dennoch eine Vorstellung vom Einfluß der eingesetzten Macrobenthosarten auf den effektiven Diffusionskoeffizienten des Silikates im Sediment zu geben, wurde die relative Veränderung des Transportkoeffizienten bei steigenden Abundanz errechnet.

Unter der Voraussetzung, daß der Porenwasseraustausch durch Wellen und Stömung in allen Behältern etwa gleichgroß ist, kann dieses Problem durch die Berechnung der relativen Veränderung des Transportkoeffizienten umgangen werden.

Um die Silikatprofile vergleichen zu können wurde angenommen, daß die Tiere die Silikatkonzentrationen bis zu ihrer untersten Siedlungstiefe gleichmäßig beeinflussen. Als Berechnungsgrundlage diente der Silikatgradient, der sich aus den Konzentrationen der Horizonte unter der wellendurchmischten Schicht (0-2 cm) ableiten ließ. Silikatminima in tiefergelegenen Horizonten, verursacht durch gerichteten Flüssigkeitstransport der Tiere, wurden bei der Berechnung nicht berücksichtigt.

Der Silikatfluß, der für die Sedimentkerne ohne Macrofauna ermittelt werden konnte, wurde als Mindestfluß in den besiedelten Kernen angenommen. Die Transportkoeffizienten des Silikates wurden dann wie im Aquarierversuch (s.2.7.3.) berechnet. Da Mya und Cerastoderma durch ihre hohe Filtrationsleistung und Faecesausstoß dem Sediment Silikat zuführen, war die Berechnung des Silikattransportkoeffizienten in den Sedimentkernen mit diesen Arten nicht möglich.

Die für die Sedimentkerne einer Serie berechneten Transportkoeffizienten wurden durch lineare Regression miteinander in Beziehung gesetzt. Das Ergebnis der Regressionsanalyse liefert die relative Veränderung des Transportkoeffizienten in Abhängigkeit der Biomasse bzw. Abundanz der Macrofauna.

2.9. Freilandversuch mit natürlicher Besiedlung (FVFL)
mit Zusatzversuch Arenicola-Ausschluß.

Prinzip des Versuches

Die Nährsalzprofile einer natürlich besiedelten Wattfläche werden mit den Nährstoffprofilen einer Wattfläche mit modifizierter Besiedlung verglichen. Die Modifikation kann entweder aus der Erhöhung oder der Herabsetzung der Abundanz einer Art bestehen.

Die Konzentrationsdifferenzen zwischen den Nährsalzprofilen beider Sedimentflächen beschreiben die Beeinflussung der Nährstoffkonzentrationen durch die Tiere. Ob der Unterschied zwischen den Profilen signifikant ist, kann durch den Weir-Test (Sachs 1978) ermittelt werden.

2.9.1. Die Versuchsflächen

Im Versuchsgebiet wurden 1 m² große Wattflächen durch bis in 35 cm Bodentiefe reichende Kunststoffwände von dem umgebenden Sediment abgegrenzt. Die Wände schlossen mit der Bodenoberfläche ab, das Sediment innerhalb der Umwandung blieb unberührt, die natürliche Besiedlung erhalten.

In vier der fünf abgegrenzten Wattflächen wurde die Abundanz einer Art (Arenicola marina, Nereis diversicolor, Scoloplos armiger, Macoma baltica) durch Zusetzen von Tieren im Gesamtgewicht von ca. 700 g m⁻¹ (Lebendgewicht ohne Schale) erhöht. Im Gegensatz zu Arenicola und Nereis wird Scoloplos beim Auswaschen aus dem Sediment leicht verletzt, der nur 1-2 mm dicke hintere Körperabschnitt des Tieres reißt sehr schnell ab. Die Beschaffung einer genügenden Anzahl intakter Tiere für den Versuch bereitete daher einige Schwierigkeiten, so daß nicht 700 g sondern nur 400 g Scoloplos (ca. 7000 Tiere) in die Scoloplosversuchsfläche eingesetzt werden konnten. Der fünfte Sedimentblock diente als Kontrolle, die Besiedlung dieses Sedimentes blieb unverändert.

Da das Sedimentgefüge nicht gestört werden durfte, war eine Kontrolle der tatsächlich eingestellten Abundanz nur durch eine sehr grobe visuelle Abschätzung möglich (Nereis: Öffnungen der Wohnröhren, Arenicola: Kothaufen, Scoloplos und Macoma: Abschätzung nicht möglich). Um dem zu erwartenden Schwund entgegenzuwirken, wurden regelmäßig Tiere nachgesetzt.

Zur Bestimmung der Nährsalzprofile wurde an vier Terminen zwischen dem 8.6.86 und dem 12.8.86 in jedem der fünf Versuchsfelder vier bis sechs Porenwasserproben (jeweils sechs Tiefen) mit der Einstichsonde 2 entnommen.

Eine Übersicht über den Tierbesatz der Versuchsflächen gibt Tabelle 2.7., Tabelle 2.8. zeigt die Beprobungstermine.

METHODE

2.9.2. Ausschluß von Arenicola marina

Für einen Zusatzversuch wurden Anfang April 1985 zwei 1 m² große Gazematten (2 mm Maschen) in ca. 10 cm Tiefe waagrecht in den Wattboden eingezogen. Zuvor wurde Arenicola aus diesen Sedimentflächen entfernt.

Die Gaze behindert den Polychaeten beim Bau seines Wohnganges und verhindert so die Wiederbesiedlung der Versuchsfläche durch Arenicola. Da die übrige Fauna durch diese Prozedur kaum gestört wird, weil sie entweder nur die Sedimentschicht oberhalb der Gaze besiedelt oder durch die groben Maschen nicht behindert wird, ist dieses Verfahren dazu geeignet, die Effekte der Bioturbation von Arenicola marina von denen der übrigen Fauna zu trennen. Die Probenahme erfolgte parallel zu den anderen Versuchsflächen.

Tabelle 2.7.: Die Veränderung der Besiedlung in den Versuchsflächen.

Fläche Nr.	Zugesetzte Tierart	Natürliche Besiedlung		Modifizierte Besiedlung	
		Abundanz [Ind m ⁻²]	Biomasse (FG) [g m ⁻²]	Abundanz [Ind m ⁻²]	Biomasse (FG) [g m ⁻²]
1	Keine Tiere zugefügt	ca.3800	ca.570		
2	<u>Arenicola marina</u>	33+ 47	130+190	220+ 90	750+310
3	<u>Nereis diversicolor</u>	310+110	110+ 50	1520+ 580	610+230
4	<u>Scoloplos armiger</u>	1990+720	120+ 60	5150+1320	310+110
5	<u>Macoma baltica</u>	120+ 40	70+ 20	1720+ 570	980+330
6	<u>Arenicola</u> -Ausschluß				

Tabelle 2.8.: Die Beprobung der Versuchsfelder

	Serie 1		Serie 2		Serie 3		Serie 4	
	Datum	Profile	Datum	Profile	Datum	Profile	Datum	Profile
Feld 1 natürliche Besiedlung	09.06.86	5	11.07.86	5	27.07.86	6	09.08.86	6
Feld 2 <u>Arenicola marina</u>	10.06.86	5	11.07.86	5	28.07.86	4	09.08.86	4
Feld 3 <u>Nereis diversicolor</u>	16.06.86	5	12.07.86	5	28.07.86	4	08.08.86	4
Feld 4 <u>Scoloplos armiger</u>	08.06.86	5	13.07.86	5	27.07.86	4	09.08.86	4
Feld 5 <u>Macoma baltica</u>	08.06.86	5	13.07.86	5	26.07.86	4	08.08.86	4
Feld 6 <u>Arenicola</u> Ausschluß	09.06.86	5	12.07.86	5	26.07.86	4	10.08.86	4

2.9.3. Erläuterung der Berechnungen

An vier Terminen innerhalb eines Zeitraumes von zwei Monaten wurden in jeder Versuchsfläche 4-6 Porenwasserproben (jeweils 6 Tiefen) entnommen. Aus diesen Parallelmessungen ließen sich die mittleren Nährsalzprofile der Versuchsflächen errechnen.

Die gemittelten Nährsalzprofile der Versuchsflächen mit modifizierter Besiedlung wurden den mittleren Profilen der natürlich besiedelten Flächen gegenübergestellt. Die Konzentrationsdifferenzen zwischen den Flächen in den sechs Sedimenttiefen konnten mit dem Weir-Test auf Signifikanz geprüft werden. Das Verhältnis der Nährsalzkonzentrationen zueinander gab Auskunft über die Profilbeeinflussung durch die Tiere in den besiedelten Sedimenthorizonten.

Abschließend wurde für jede Versuchsfläche aus allen in den acht Wochen vorgenommenen Messungen die mittleren Nährsalzprofile und ihre Standardabweichung errechnet. Diese Zusammenfassung sollte zeigen, ob sich eine Veränderung der Nährsalzprofile durch die Tiere auch über einen längeren Zeitraum, bei den natürlicherweise auftretenden Konzentrationsschwankungen, erkennen läßt.

Wenn keine andere Erklärung angegeben wird, handelt es sich bei den Konzentrationsangaben um die gemittelten Werte aller Messungen.

Berechnung des effektiven Silikattransportkoeffizienten im Sediment der Freilandversuchsflächen

Wellen und Gezeitenströmungen verursachten einen starken Porenwasseraustausch in den obersten 1-3 cm des Sedimentes der Freilandversuchsflächen, der Effekt hatte auf die Nährsalzprofile der ungeschützten Versuchsflächen einen stärkeren Einfluß als auf die Profile in den Freilandcontainern.

In dieser obersten Schicht glich der starke Porenwasseraustausch die Nährsalzkonzentration den Konzentrationen im freien Wasser an, der Einfluß der Bioturbation des Macrobenthos war in diesem Horizont gering im Vergleich zum Effekt der Wellen und Strömung. Die Nährsalzkonzentrationen der Versuchsflächen mit natürlicher und modifizierter Tierbesiedlung unterschieden sich im obersten Horizont daher kaum.

Berechnet wurde deshalb der Silikatfluß zwischen dem obersten, stark durchmischeten Horizont (1-3 cm) und dem darunterliegenden Horizont; zwischen diesen beiden Schichten traten auch die größten Silikatgradienten auf.

Die Berechnung der Silikatdiffusionskoeffizienten im Sediment der Versuchsflächen entspricht der Berechnung bei dem Aquarienversuch (s.2.7.3.).

Der Silikatfluß, der für die Arenicola-Ausschlußfläche, der Versuchsfläche mit der geringsten Bioturbation nach dem 1. Fick'schen Gesetz errechnet werden konnte, wurde als Mindestfluß in den Versuchsflächen mit natürlicher Besiedlung und den Flächen mit erhöhter Siedlungsdichte angenommen.

An jedem Beprobungstermin wurde die Wassertemperatur und die Porosität der Versuchsflächen bestimmt. Mit diesen Werten, dem Silikatfluß der Arenicola-Ausschlußfläche und den Silikatprofilen der anderen Versuchsflächen wurden dann nach demselben Schema wie beim Aquarienversuch die Mindestgröße der Transportkoeffizienten des Silikates in den Versuchsflächen berechnet.

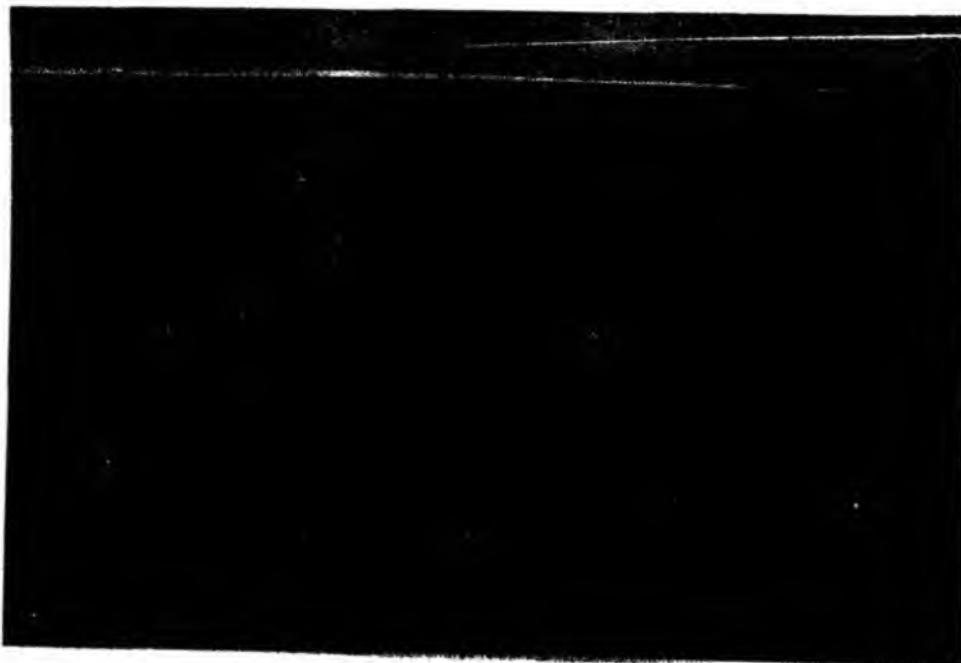


Abbildung 2.13.: Der Freilandflächenversuch

3.

ERGEBNISSE3.1. Ergebnisse des Aquarierversuches TKAQ

Der Versuch sollte zeigen, welchen Einfluß Arenicola, Nereis, Scoloplos und Macoma unter ungestörten Bedingungen auf die Nährsalzprofile im Sediment haben und ob dieser Einfluß bei abnehmender Temperatur im Winter nachläßt.

Die Tiere zeigten im Hälterungsbecken ein normales Verhalten. Auch bei abnehmenden Temperaturen blieben die Polychaeten und Muscheln aktiv, ihre Nahrungsaufnahme konnte noch bei Wassertemperaturen um 2°C beobachtet werden. Die Nährsalzprofile der besiedelten Sedimentkerne unterschieden sich während der gesamten Versuchsdauer deutlich von den Profilen der unbesiedelten Kontrollkerne.

3.1.1. Nährsalzkonzentrationen im Bodenwasser

Die Nitrat- und Nitritkonzentration im Wasser über dem Sediment stieg im Laufe des Versuches an, während die Ammoniumkonzentration abnahm. Phosphat zeigte bei relativ großen Schwankungen keinen Trend, die Silikatwerte gingen leicht zurück.

Tabelle 3.1.: Nährsalzkonzentrationen im Wasser während des Versuches TKAQ [$\mu\text{mol l}^{-1}$]

Datum	24.9.85	9.10.85	2.11.85	12.12.85	20.1.86
Nitrat	48.7+1.5	50.3+2.9	128.8+0.0	116.3+1.5	102.3+4.2
Nitrit	0.9+0.03	1.1+0.0	0.9+0.03	2.6+0.5	1.2+0.4
Ammonium	6.7+0.4	4.1+0.7	3.2+1.0	9.9+5.0	2.1+0.7
DIN	56.3+1.9	55.5+2.1	132.9+1.0	128.8+3.0	105.6+3.8
Phosphat	2.0+0.2	1.8+0.0	3.8+0.1	3.7+0.0	2.0+0.0
Silikat	13.8+0.0	5.7+1.5	10.6+0.6	10.6+1.7	3.4+1.5

3.1.2. Die Sedimentkerne ohne Makrofauna (Kontrollkerne)

Beobachtungen an den Kontrollkernen

Neben dem Fehlen von Gangöffnungen und Fraßspuren auf der Oberfläche unterschieden sich die unbesiedelten Kontrollkerne durch eine dunklere Sedimentoberfläche von den besiedelten Kernen. Diese Färbung war auf die stärkere Besiedlung der Oberfläche mit benthischen Diatomeen und in geringem Maße auch auf organischen Ablagerungen zurückzuführen. Im Laufe des Versuches konnten Zu- und Abnahmen der Diatomeenbesiedlung beobachtet werden, der Grund für diese Entwicklungen ist mir unbekannt.

Es konnte nicht verhindert werden, daß im Laufe des Versuches Polychaetenlarven über die Seewasserversorgung in das Hälterungsbecken gelangten. So wurden auch in den Kontrollsedimenten am Versuchsende 3 bzw. 4 juvenile Polychaeten gefunden, ihr Einfluß auf die Nährsalzprofile ist durch die geringe Anzahl unbedeutend.

Tabelle 3.2.: Eingeschleppte Tiere in den Kontrollkernen

Sedimentkern 1	Sedimentkern 2
2 <u>Malacoceros spec.</u>	1 <u>Malacoceros spec.</u>
1 <u>Ophelina acuminata</u>	1 <u>Lanice conchilega</u>
	2 <u>Ophelina acuminata</u>
Lebendgewicht 0.16 g	0.21 g

Die Entwicklung der Nährsalzprofile in den Kontrollkernen

Die Abbildungen (3.1.) und (3.2.) zeigen die Entwicklung der Nährsalzprofile in den Sedimentkernen ohne Makrofauna.

Die Profile der ersten beiden Messungen (6.8.85 und 3.9.85) dokumentieren die Vorlaufphase des Versuches. Nach dem Einsetzen der Sedimentkerne in das Hälterungsbecken stiegen die Nitrat-, Phosphat- und Silikatkonzentrationen im Porenwasser zunächst stark an, fielen dann aber nach 1 bis 4 Wochen wieder ab. Etwa 6 Wochen nach Versuchsbeginn war ein Gleichgewichtszustand erreicht, der sich nur noch langsam veränderte.

Während des Versuches nahmen in den Kontrollkernen die Nitrat-, Nitrit und Ammoniumkonzentrationen in allen Horizonten langsam zu (Mittel: NO_3^- : +92 $\mu\text{mol l}^{-1}\text{d}^{-1}$, NO_2^- : +17 $\mu\text{mol l}^{-1}\text{d}^{-1}$, NH_4^+ : +115 $\mu\text{mol l}^{-1}\text{d}^{-1}$). Dadurch stieg die Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes im Sedimentblock von 25.6 $\mu\text{mol l}^{-1}$ im September auf 50.5 $\mu\text{mol l}^{-1}$ im Januar an, bei einer Zuwachsrate von 224 $\mu\text{mol l}^{-1}\text{d}^{-1}$.

Bei Phosphat war ein leichter Konzentrationsanstieg nahe der Sedimentoberfläche festzustellen, während sich der Gehalt des Silikates im Porenwasser kaum änderte.

Ende September mußten die Sedimentkerne 3 und 4 versetzt werden, der dadurch verursachte Porenwasseraustausch ist deutlich an den Nährsalzprofilen vom 9.10.85 zu erkennen (kurzzeitiger Anstieg der Nitrat/Nitritwerte und Rückgang der Ammonium-, Phosphat- und Silikatwerte).

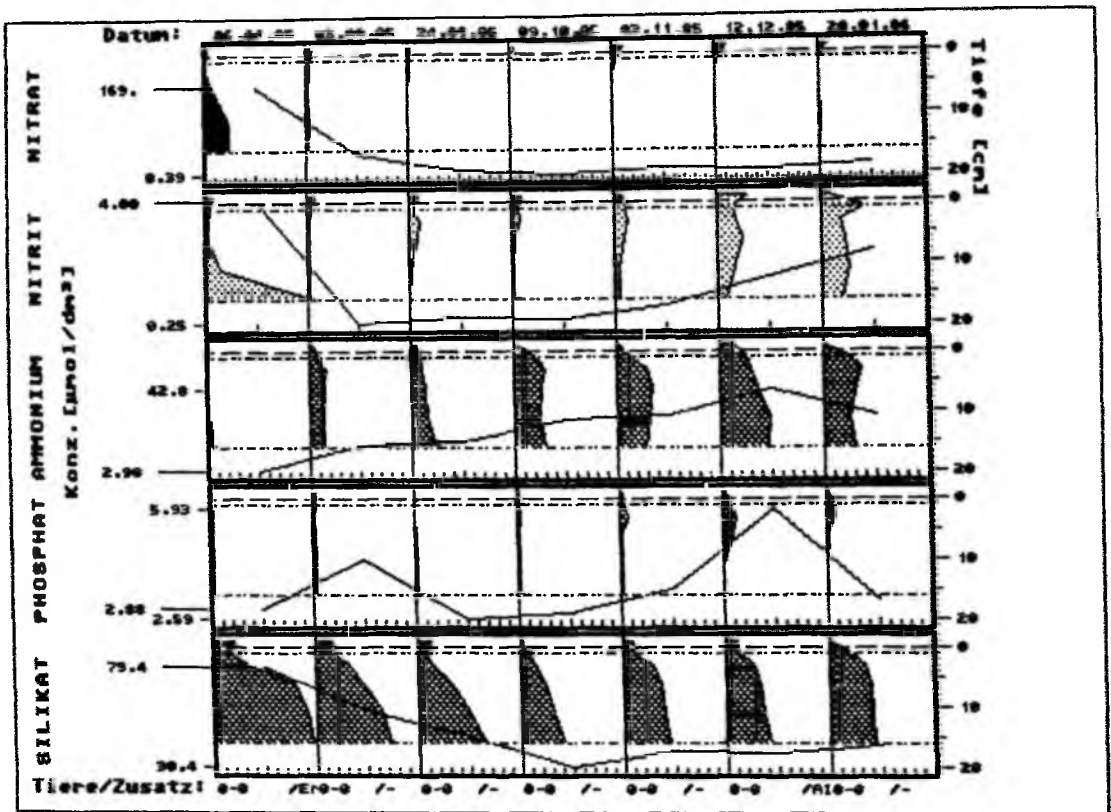
Der Ausfall des Seewasserdurchflusses Anfang Dezember wirkte sich auf die Nährsalzprofile der Kontrollkerne schwächer aus als auf die Profile der besiedelten Kerne. Die Nitratkonzentration nahm zum 12.12.85 etwas (-2.2 $\mu\text{mol l}^{-1}$) ab, und die Ammoniumkonzentration stieg deutlich an (+15.8 $\mu\text{mol l}^{-1}$). Auffällig war die Entwicklung hoher Phosphatkonzentrationen (bis 20 $\mu\text{mol l}^{-1}$) direkt unter der Sedimentoberfläche (vgl. Abbildung (3.1.), Profile vom 12.12.85).

Die Nährsalzkonzentrationen in den Kontrollkernen vom 24.9.85 (Gleichgewichtszustand) bis zum 20.1.86 (Versuchsende) sind in Tabelle 3.3. zusammengefaßt.

Tabelle(3.3.): Die mittleren Nährsalzkonzentrationen in den Kontrollkernen (1+2) während des Versuches
Angaben in [$\mu\text{mol l}^{-1}$]

Datum	24.9.85	9.10.85	2.11.85	12.12.85	20.1.86
Nitrat	4.7+2.2	0.6+ 0.3	8.1+0.6	5.9+ 0.7	12.1+5.8
Nitrit	0.3+0.1	0.5+ 0.2	0.9+0.1	1.6+ 0.05	2.1+0.4
Ammonium	20.6+4.4	27.4+ 0.9	27.3+4.0	43.1+ 0.4	36.2+8.6
DIN	25.6+2.1	28.5+ 0.3	36.3+4.5	50.6+ 1.1	50.5+2.4
Phosphat	3.3+1.0	3.3+ 0.7	4.4+1.3	6.6+ 0.9	4.3+1.6
Silikat	50.7+8.4	38.1+10.8	43.0+6.7	44.3+10.8	47.3+8.9

TKAQ: Kontrolle 1



TKAQ: Kontrolle 2

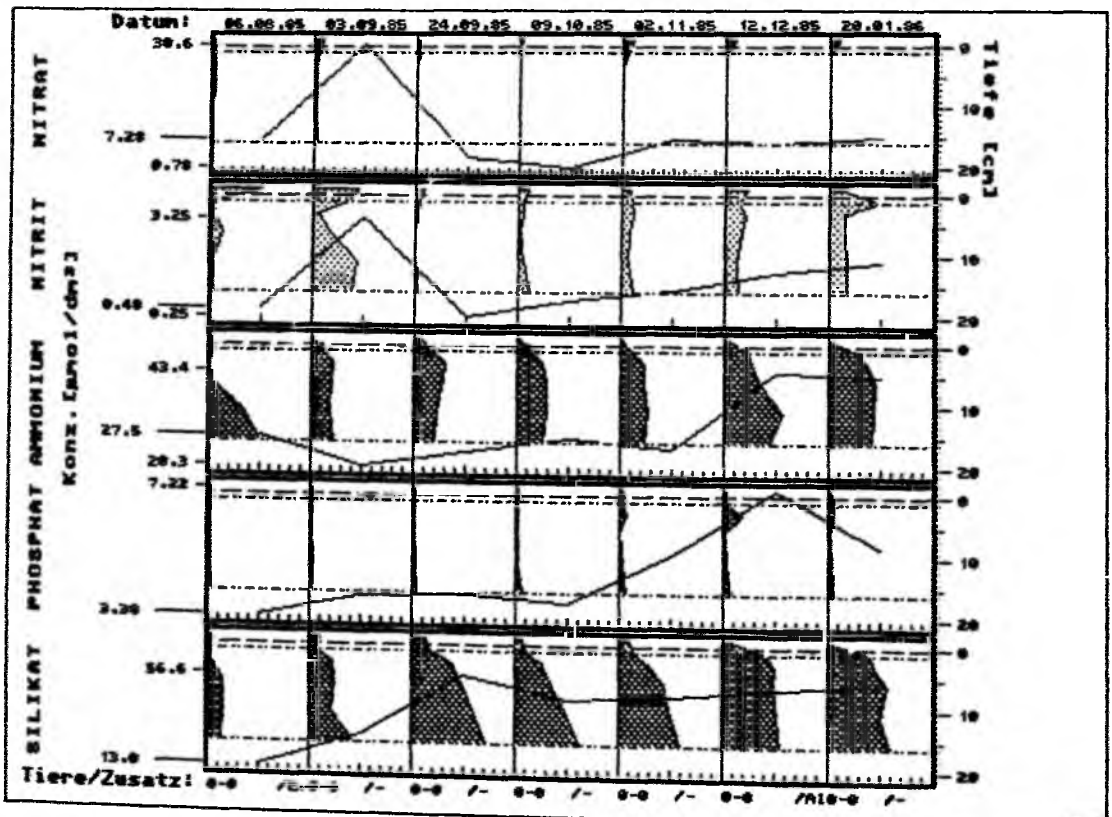
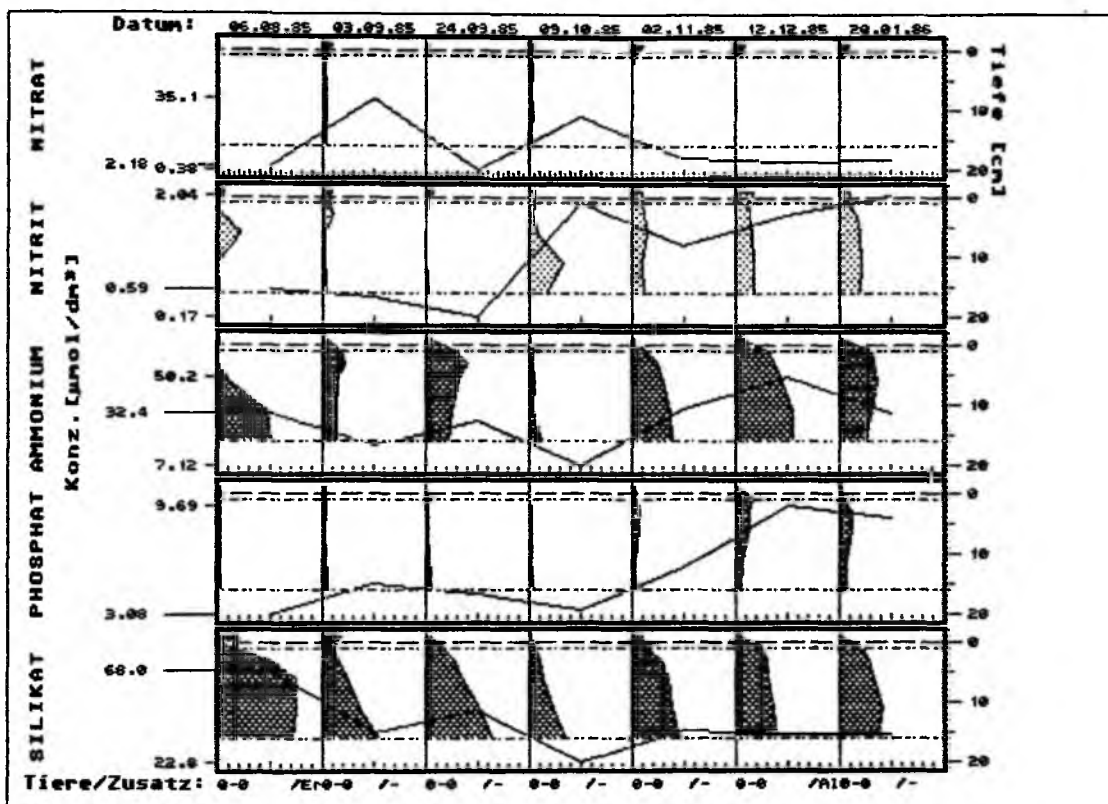


Abbildung 3.1.: Die Entwicklung der Nährsalzkonzentrationen in den Kontrollkernen 1 und 2

TKAQ: Kontrolle 3



TKAQ: Kontrolle 4

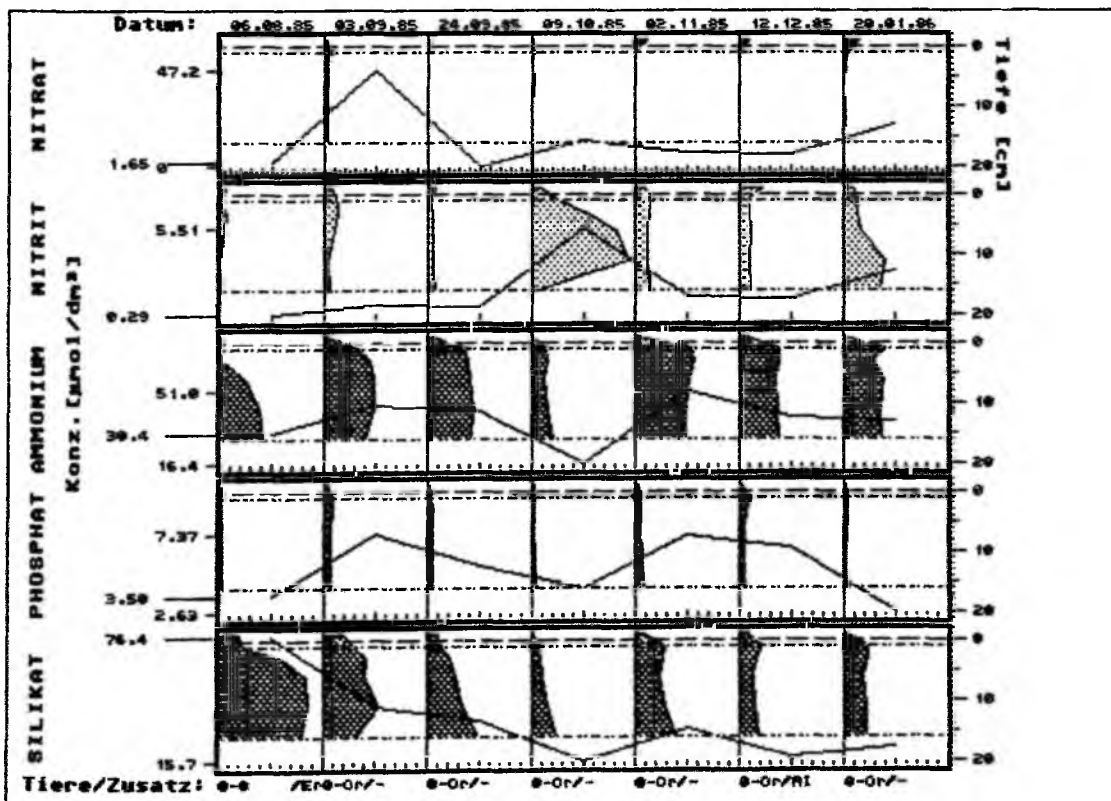


Abbildung 3.2.: Die Entwicklung der Nährsalzkonzentrationen in den Kontrollkernen 3 und 4 (Störung am 9.10.85)

3.1.3. Die Sedimentkerne mit Arenicola marinaDer Tierbesatz und die Entwicklung der Sedimentkerne

Die juvenilen Arenicola wurden zu Versuchsbeginn auf die Oberfläche der vorbereiteten Sedimentkerne gelegt, worauf sie sich sofort eingruben. Wenige Stunden später war an den entstandenen typischen Kothaufen zu erkennen, daß die Tiere mit der Nahrungsaufnahme begonnen hatten.

Frische Kotschnüre belegten während der gesamten Versuchsdauer die Aktivität der Polychaeten im Sediment, die Frequenz der Kothaufenbildung ließ mit fallenden Temperaturen allerdings nach. Wie an den Gewichtsangaben abzulesen ist, nahmen die Tiere während des Versuches nur wenig zu. Dies ist auf den relativ geringen Eintrag organischer Partikel durch das grobfiltrierte Seewasser und die niedrigen Temperaturen zurückzuführen.

Obwohl im Januar festgestellt werden mußte, daß in dem einen Sedimentkern einer, im anderen sogar 2 der 10 eingesetzten Arenicola fehlten, waren beide Sedimentkerne bis zum Behälterboden noch hellbraun gefärbt. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Tiere zu Versuchsbeginn, bevor der Gazekragen installiert wurde, entkommen sind. Die übrigen Polychaeten wurden sämtlichst im untersten Viertel (unterste 4-7 cm) der Sedimentkerne gefunden.

Tabelle 3.4.: Der Tierbesatz der Arenicola-Kerne

Sedimentkern 1			Sedimentkern 2		
Zahl	Art	Lebendgewicht	Zahl	Art	Lebendgewicht
Eingesetzt in die Sedimentkerne am 9.8.85					
10	<u>Arenicola marina(juv)</u>	11.7g	9	<u>Arenicola marina(iuv)</u>	12.9g
Makrofauna der Sedimentkerne am 20.1.86					
10	<u>Arenicola marina(juv)</u>	12.4g	8	<u>Arenicola marina(iuv)</u>	11.1g
2	<u>Ophelina acuminata</u>	0.06g			

Die Entwicklung der Nährsalzprofile in den Sedimentkernen mit *Arenicola marina*

Die Entwicklung der Nährsalzprofile in den beiden Sedimentkernen mit *Arenicola* ist in Abbildung (3.3.) dargestellt.

Wie in den Kontrollkernen gab es nach dem Einsetzen der Sedimentkerne in das Hälterungsbecken einen kurzfristigen Anstieg der Nährsalzkonzentrationen mit Spitzenwerten am 3.9.85. Nach dem Abklingen dieses Anfangspeak zeigten die Nährsalzprofile der *Arenicola*-besiedelten Sedimentkerne eine Entwicklung, die sich deutlich von der in den unbesiedelten Kernen unterschied.

In den durch die Polychaeten besiedelten Sedimentkernen stieg die Nitratkonzentration um den Faktor 7 ($648 \text{ nmol l}^{-1} \text{ d}^{-1}$) schneller an als in den unbesiedelten Kontrollsedimenten. Die stärkste Zuwachsrate wurde mit $713 \text{ nmol l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ in 11 cm Tiefe gemessen.

Dieser Nitratanstieg ließ auch die Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes im Sediment doppelt so schnell anwachsen ($542 \text{ nmol l}^{-1} \text{ d}^{-1}$) wie in den Kontrollsedimenten. Das Verhältnis von oxidiertem zu reduziertem Stickstoff änderte sich dabei zugunsten des Nitrates. Nitrit zeigte in einem der beiden *Arenicola*-Kerne einen Konzentrationsanstieg.

Die Konzentration von Ammonium und Silikat gingen im Gegensatz zu den Kontrollsedimenten zurück (-56 bzw. $-75 \text{ nmol l}^{-1} \text{ d}^{-1}$), mit stärksten Abnahmen in 16 cm Tiefe.

Die Phosphatkonzentration in den *Arenicola*-Sedimenten stieg in den obersten Sedimenthorizonten an ($8 \text{ nmol l}^{-1} \text{ d}^{-1}$), der Zuwachs war jedoch um den Faktor 4 geringer als in den Kontrollsedimenten.

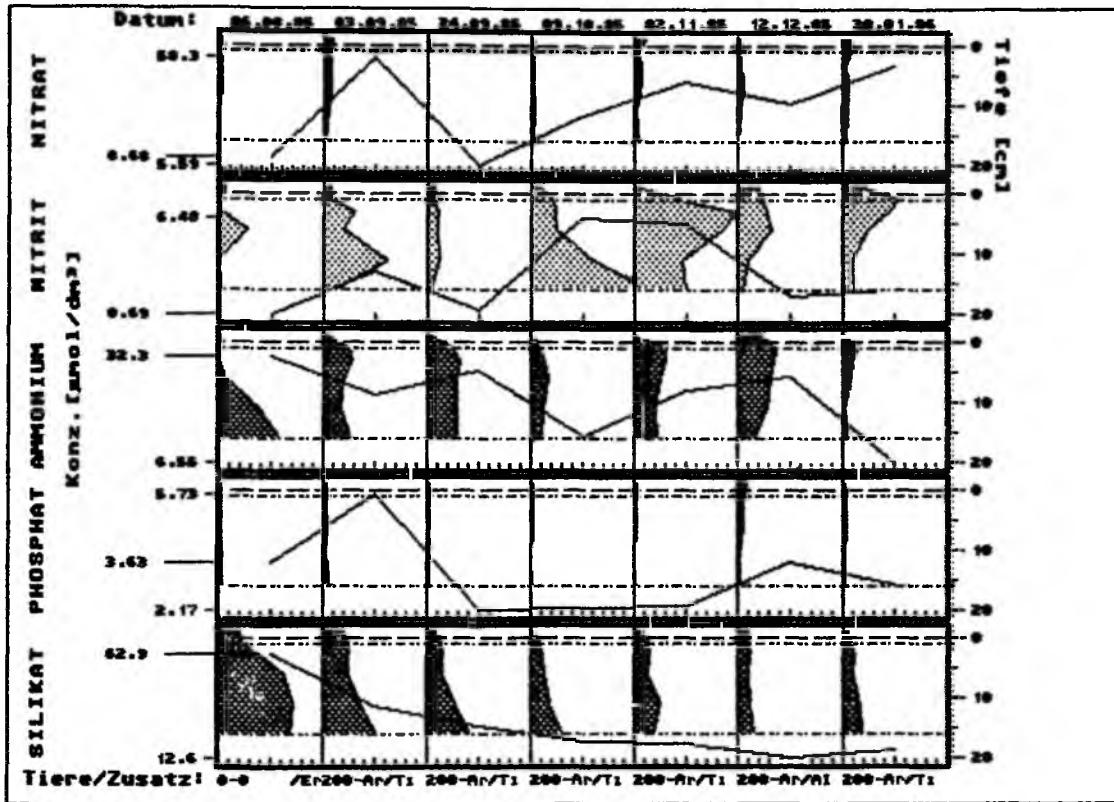
Der Ausfall des Seewasserdurchflusses ließ die Nitratwerte im Porenwasser zum 12.12.85 schnell auf $30 \text{ } \mu\text{mol l}^{-1}$ absinken, während die Ammonium- und Phosphatkonzentrationen zu diesem Termin ihre höchsten Konzentrationen in den Sedimentkernen erreichten (NH_4^+ : $22-30 \text{ } \mu\text{mol l}^{-1}$, PO_4^- : $4.5-5 \text{ } \mu\text{mol l}^{-1}$). Daß die Abnahme der Nitratwerte nicht durch einen Rückgang der Bioturbation verursacht wurde, dokumentieren die Silikatprofile, die im Gegensatz zu den Silikatprofilen der Kontrollsedimente eine kontinuierliche Konzentrationsabnahme während der gesamten Versuchsdauer aufwiesen.

Bei der letzten Messung des Versuches, im Januar, war der Unterschied zwischen den Nährsalzprofilen der Kontrollkerne und den Profilen der Arenicola-besiedelten Kerne am größten. Während in den Kontrollkernen weiterhin hohe Ammonium- und Phosphatkonzentrationen zu messen waren, hatte nach Wiedereinsetzen des Seewasserdurchflusses die Bioturbation von Arenicola die Nitratkonzentration in den besiedelten Kernen wieder stark ansteigen lassen (bis 70-110 $\mu\text{mol l}^{-1}$). Die Ammoniumkonzentrationen waren auf ein Minimum gefallen (7-8 $\mu\text{mol l}^{-1}$) und auch die Phosphatwerte waren deutlich zurückgegangen (auf ca. 3 $\mu\text{mol l}^{-1}$).

Tabelle 3.5.: Die mittleren Nährsalzkonzentrationen in den Sedimentkernen mit je 10 Arenicola marina Angaben in [$\mu\text{mol l}^{-1}$]

Datum	24.9.85	9.10.85	2.11.85	12.12.85	20.1.86
Nitrat	11.5+8.3	29.2+1.2	65.4+27.0	27.4+11.4	89.5+49.2
Nitrit	1.2+0.4	4.2+3.2	4.5+ 2.4	1.4+ 0.4	2.3+ 0.3
Ammonium	25.0+5.9	11.3+2.0	20.3+ 5.2	24.4+ 4.3	5.9+ 0.9
DIN	37.7+2.9	44.8+6.4	90.2+19.4	53.3+16.1	97.7+48.6
Phosphat	2.2+0.05	2.1+0.2	2.2+ 0.1	3.5+ 0.1	2.8+ 0.2
Silikat	25.5+3.1	17.5+4.3	19.1+ 0.7	11.8+ 1.3	12.3+ 5.1

TKAQ: Arenicola 1



TKAQ: Arenicola 2

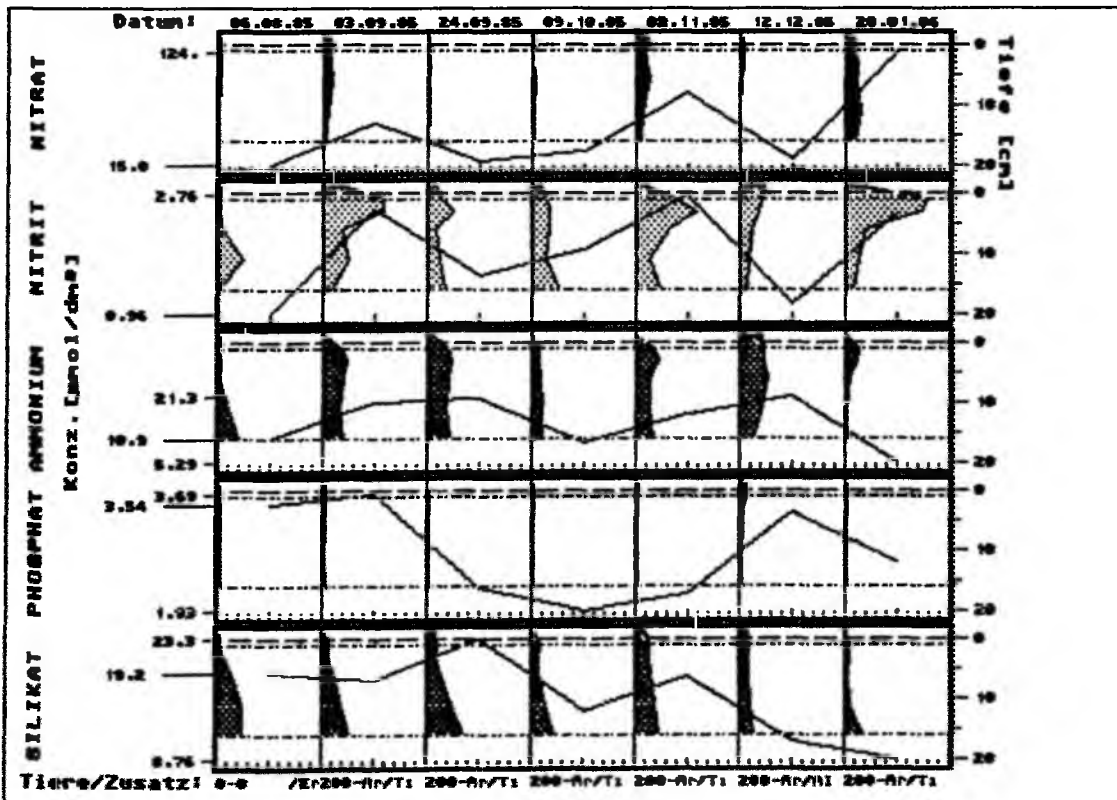
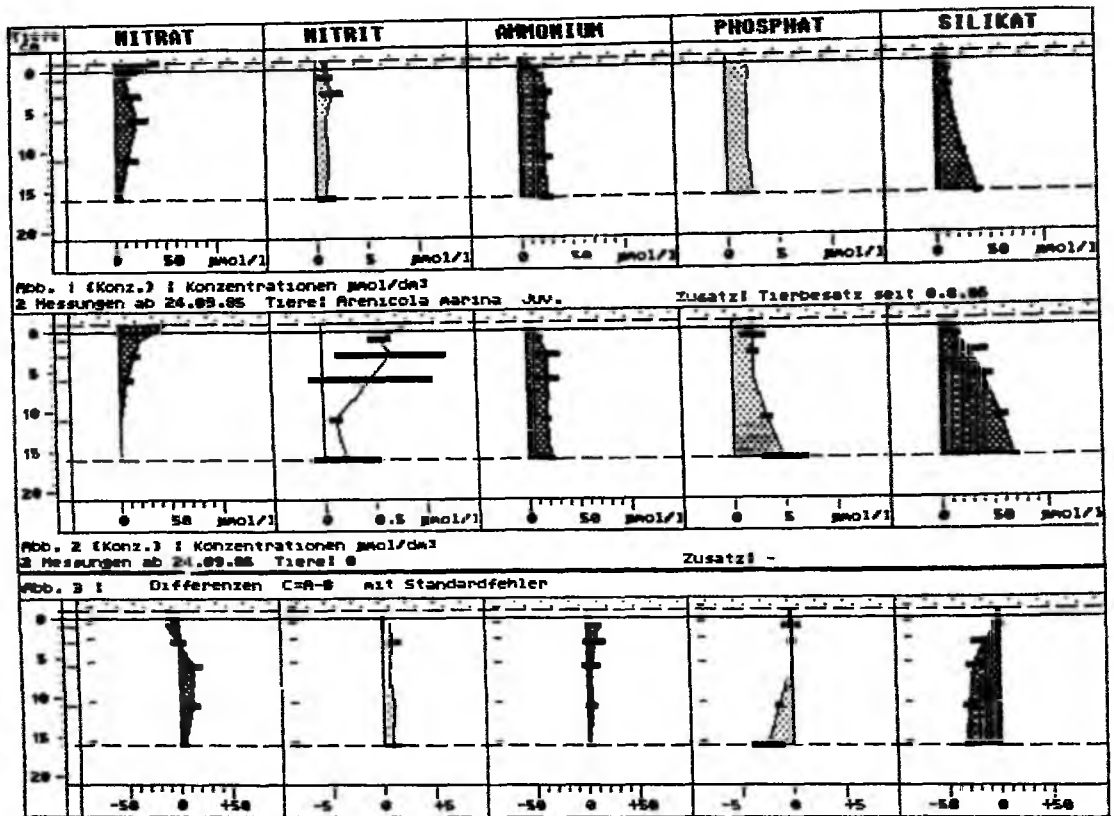


Abbildung 3.3.: Die Entwicklung der Nährsalzprofile in den Sedimentkernen mit je 10 juvenilen *Arenicola marina* (200 m⁻²)

TKAQ: Arenicola 24.9.85



TKAQ: Arenicola-Kontrolle 20.1.86

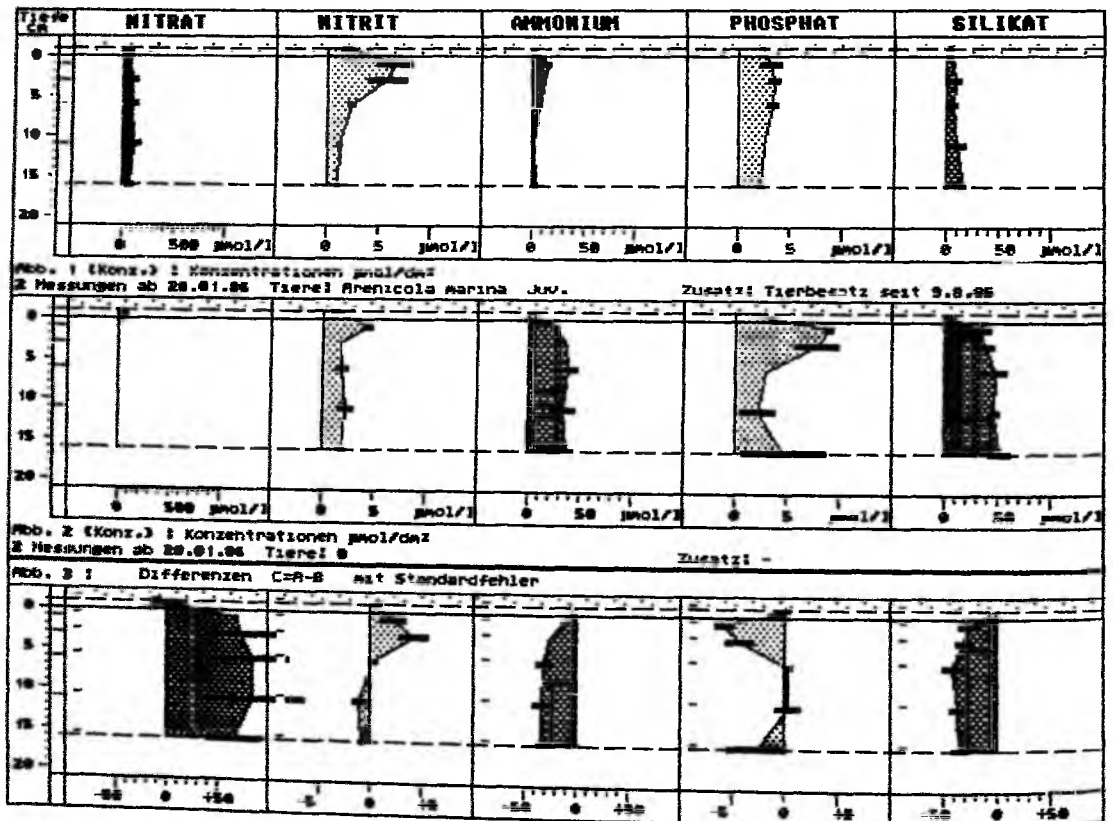


Abbildung 3.4.: Die Nährsalzkonzentrationen in den Sedimentkernen mit *Arenicola marina*, in den Kontrollkernen ohne Makrofauna und die Differenz zwischen beiden, gemessen am 24.9.85 (obere Graphik) und 20.1.1986 (untere Graphik).

3.1.4. Die Sedimentkerne mit Nereis diversicolor

Der Tierbesatz und die Entwicklung der Sedimentkerne

Alle Tiere gruben sich sofort nach dem Einsetzen in die vorbereiteten Sedimentkerne ein. Noch am gleichen Tag hatten die Polychaeten senkrechte Gänge im Sediment angelegt, in denen sich die Tiere, wie im Freiland, knapp unterhalb der Sedimentoberfläche aufhielten. Diese Gänge haben keine feste Wandung und fallen bald zusammen wenn sie nicht mehr bewohnt werden.

In den ersten Tagen konnte beobachtet werden, wie die Polychaeten auch tagsüber ihre Umgebung "erkundeten", während dieser Periode wurden auch neue Wohngänge angelegt. Nach dieser Phase verließen die Tiere nur noch nachts den Schutz ihrer Wohnröhre und die Zahl der Gangöffnungen blieb relativ konstant. Die nächtliche Aktivität der Polychaeten wurde durch die abnehmende Temperatur im Winter nicht merklich eingeschränkt.

Nereis konnte schon am ersten Tag bei der Nahrungsaufnahme beobachtet werden, dabei krochen die Polychaeten bis etwa zur Hälfte ihrer Körperlänge aus ihrem Gang und suchten im Umkreis nach freißbaren Partikeln. Kleinere Algenstückchen zogen die Tiere mit ihren kräftigen Kiefern zurück in die Röhre um sie dort zu verzehren, feinere organische Partikel wurden mit einem Sekret gebunden und dann wie mit einem Netz auch in den Gang gezogen.

Durch die regelmäßige "Säuberung" der Sedimentoberfläche waren nach zwei Wochen um die Gangöffnungen helle Höfe entstanden. Im nahen Umkreis der bewohnten Gänge bildeten sich kleine Haufen mit grünlichen Kotpillen. Gegen Versuchsende war die ganze Oberfläche der Nereis-Sedimente mit diesen Pillen übersät.

Bei der Entleerung der Sedimentbehälter am Versuchsende konnte festgestellt werden, daß die Gänge der Tiere bis zum Boden der Behälter in 18 cm Tiefe reichten. Das Sediment wies in allen Tiefen noch eine helle beigefarbene Tönung auf, nur in der Wohntiefe der Tiere, im Bereich zwischen 3.5 und 8.5 cm Tiefe hatten sich dunklere Höfe um die Gänge gebildet. Bis auf ein Tier konnten alle eingesetzten Nereis wiedergefunden werden. Die anderen beiden in der Tabelle(3.6.) aufgelisteten Polychaetenarten sind als Larven über die Seewasserleitung eingeschleppt worden, sie spielen für das Versuchsergebnis jedoch keine Rolle.

Tabelle 3.6.: Der Tierbesatz der Nereis-Kerne

Sedimentkern 1			Sedimentkern 2		
Zahl	Art	Lebendgewicht	Zahl	Art	Lebendgewicht
Eingesetzt in die Sedimentkerne am 9.8.85					
20	<u>Nereis diversicolor</u>	6.85 g	20	<u>Nereis diversicolor</u>	7.89 g

Makrofauna der Sedimentkerne am 20.1.86

19	<u>Nereis diversicolor</u>	6.91 g	20	<u>Nereis diversicolor</u>	8.38 g
2	<u>Malacoceros spec.</u>	(juv)			
1	<u>Ophelina acuminata</u>	0.11 g	2	<u>Ophelina acuminata</u>	0.09 g

Die Entwicklung der Nährsalzprofile in den Sedimentkernen mit 20 Nereis diversicolor

Im Vergleich mit den übrigen untersuchten Tierarten hatte Nereis diversicolor den stärksten Einfluß auf die Entwicklung der Nährsalzkonzentrationen im Sediment.

Nach dem kurzzeitigen Konzentrationsanstieg der Nährsalze, der in allen Sedimentkernen nach dem Einsetzen in das Hälterungsbecken beobachtet werden konnte (Messungen vom 6.8.85 und 3.9.85), fielen in den Nereis-besiedelten Kernen die Konzentrationen von Ammonium, Phosphat und Silikat bis zum Versuchsende im Januar ab (NH_4^+ : $-50 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$, PO_4^- : $-7 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$, SI(OH)_4 : $-96 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$, In den Kontrollsedimenten dagegen stiegen die Ammonium und Phosphatwerte an).

Die Nitratkonzentration in den Nereis-besiedelten Kernen nahm im Vergleich mit den unbesiedelten Sedimentkernen um den Faktor 7 schneller zu ($646 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$) und stieg damit ebenso schnell an wie in den Arenicola-Kernen. Im Gegensatz zu den Kontrollsedimenten waren auch in den oberen Horizonten deutliche Nitratanstiege festzustellen.

Die Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes nahm dadurch im besiedelten Sediment dreimal schneller zu als in den Kontrollsedimenten ($593 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$), dabei änderte sich das Verhältnis der Nitratkonzentration zur Ammoniumkonzentration von 4.5 zu 255.

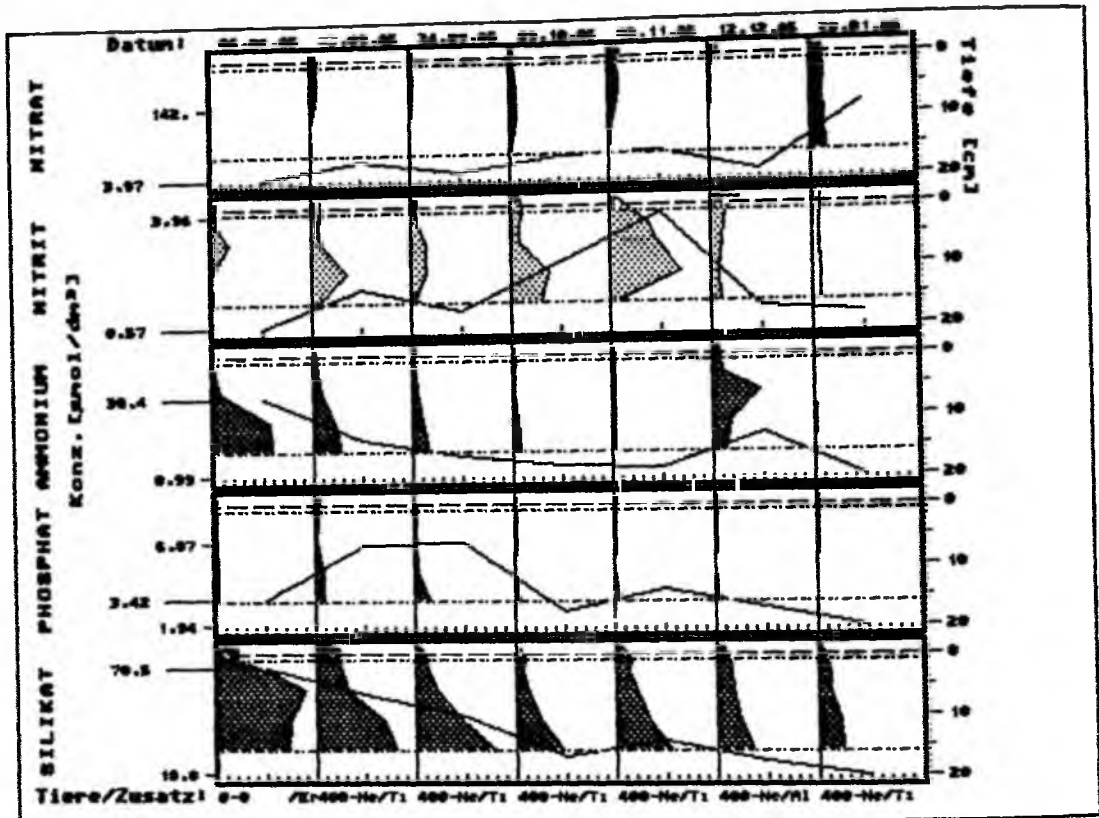
Bei der letzten Versuchsmessung im Januar waren die Ammoniumkonzentrationen in den Kernen mit Nereis bis auf Werte nahe der Nachweisgrenze abgesunken (ca. $0.5 \mu\text{mol l}^{-1}$) während die Nitratkonzentrationen zwischen 100 und $140 \mu\text{mol l}^{-1}$ betragen.

Die stärkste Beeinflussung der Nährstoffprofile durch die Nereisbesiedlung war in den unteren Horizonten (11-16 cm) festzustellen, in diesen Tiefen veränderten sich die Konzentrationen aller gemessenen Substanzen am schnellsten. Ein Phosphatpeak, wie er am 12.12.85, nach dem Ausfall des Seewasserdurchflusses, in den obersten Horizonten der Kontrollsedimente beobachtet werden konnte, trat in den Nereis-Kernen nicht auf.

Tabelle 3.7.: Die mittleren Nährsalzkonzentrationen in den Sedimentkernen mit je 20 Nereis diversicolor Angaben in [$\mu\text{mol l}^{-1}$]

Datum	24.9.85	9.10.85	2.11.85	12.12.85	20.1.86
Nitrat	21.3+7.9	55.5+14.2	99.9+65.9	54.8+57.8	112.2+42.6
Nitrit	0.8+0.3	1.9+ 0.9	2.6+ 2.0	1.1+ 0.04	0.9+ 0.03
Ammonium	8.5+3.0	5.1+ 0.5	2.9+ 2.2	11.4+13.6	0.5+ 0.6
DIN	30.6+4.5	62.5+12.7	105.4+61.6	67.4+44.2	113.6+43.3
Phosphat	5.0+2.5	2.4+ 0.4	3.2+ 1.1	2.5+ 0.6	2.1+ 0.2
Silikat	43.7+4.3	23.2+ 5.1	27.4+10.8	21.6+ 5.5	19.7+ 1.1

TKAQ: Nereis 1



TKAQ: Nereis 2

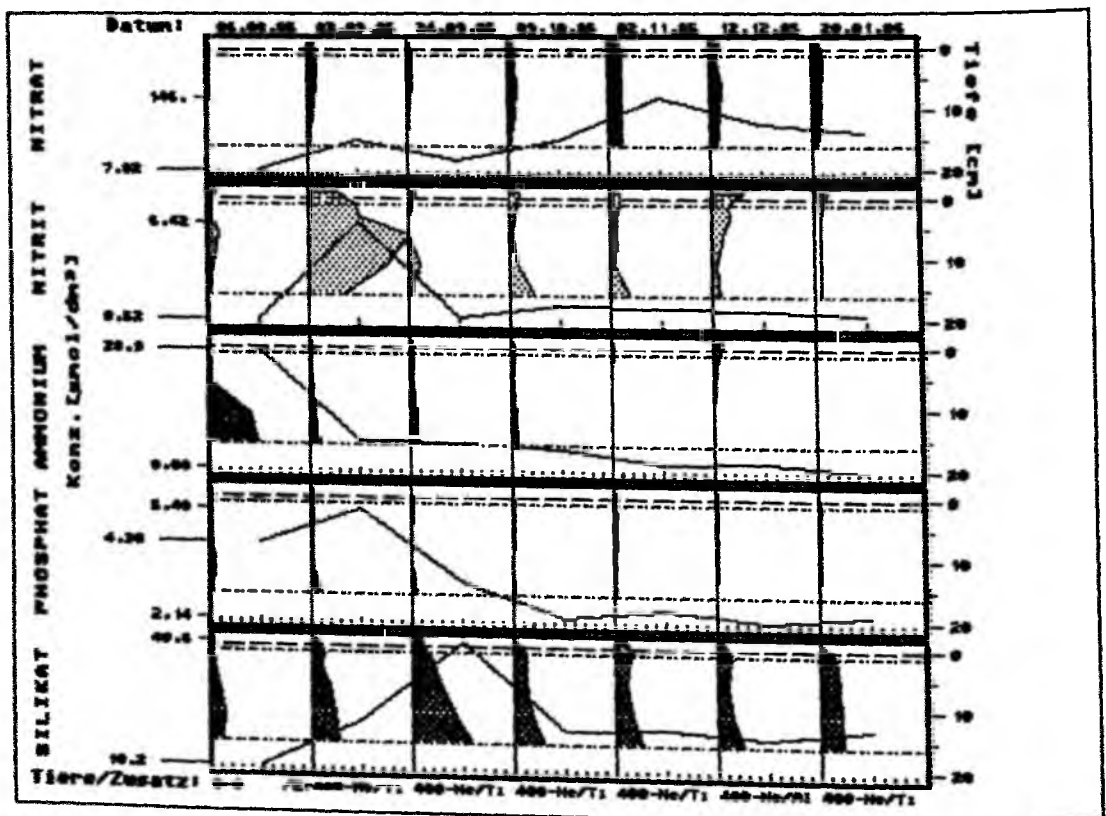


Abbildung 3.5.: Die Entwicklung der Nährsalzprofile in den Sedimentkernen mit je 20 *Nereis diversicolor* (400 m^{-2})

TKAQ: Nereis 24.9.85

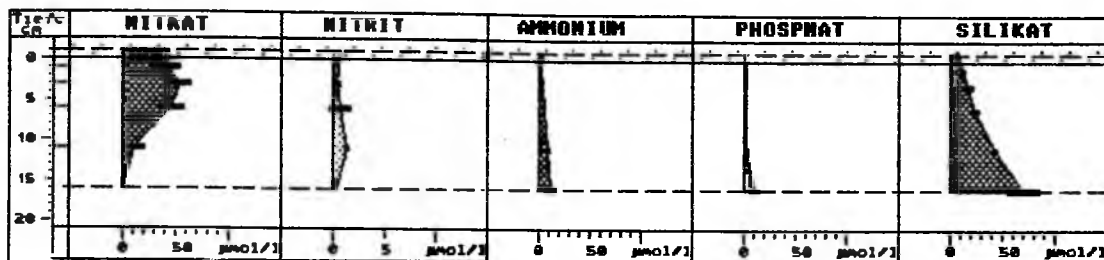


Abb. 1 (Konz.) : Konzentrationen $\mu\text{mol/dm}^3$

2 Messungen ab 24.09.85 Tiere: *Nereis diversicolor* Ad.

Zusatz: Tierbesatz seit 9.8.85

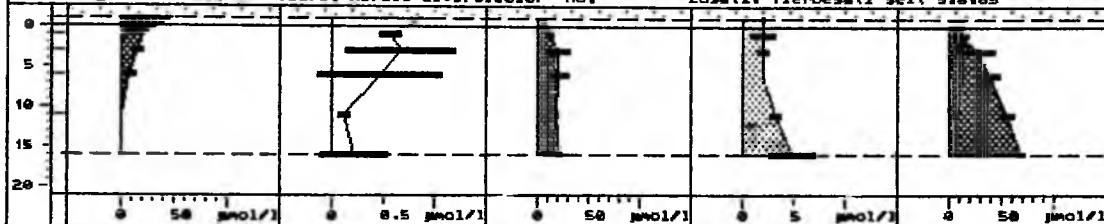
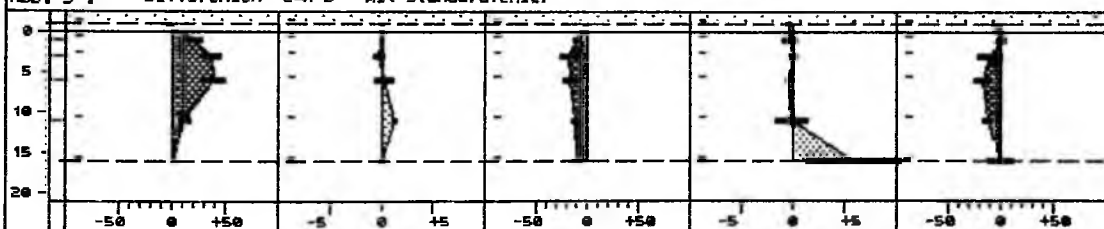


Abb. 2 (Konz.) : Konzentrationen $\mu\text{mol/dm}^3$

2 Messungen ab 24.09.85 Tiere: 0

Zusatz: -

Abb. 3 : Differenzen C-A-B mit Standardfehler



TKAQ: Nereis-Kontrolle 20.1.86

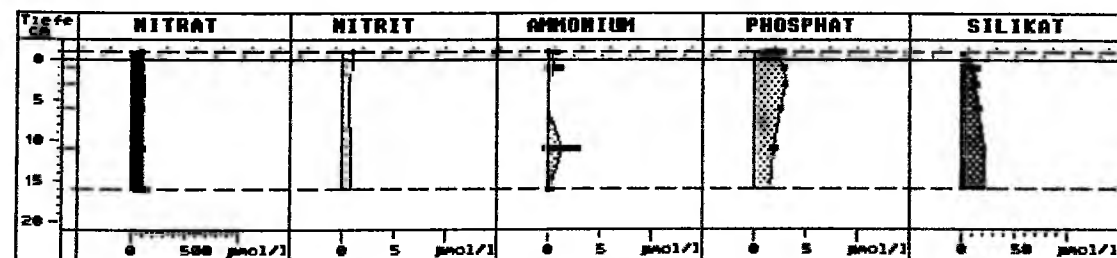


Abb. 1 (Konz.) : Konzentrationen $\mu\text{mol/dm}^3$

2 Messungen ab 20.01.86 Tiere: *Nereis diversicolor* Ad.

Zusatz: Tierbesatz seit 0.8.85

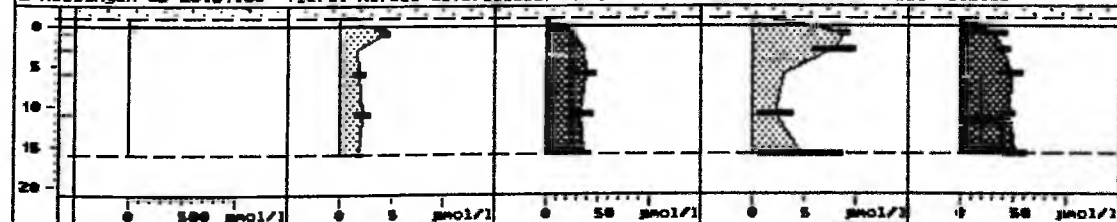


Abb. 2 (Konz.) : Konzentrationen $\mu\text{mol/dm}^3$

2 Messungen ab 20.01.86 Tiere: 0

Zusatz: -

Abb. 3 : Differenzen C-A-B mit Standardfehler

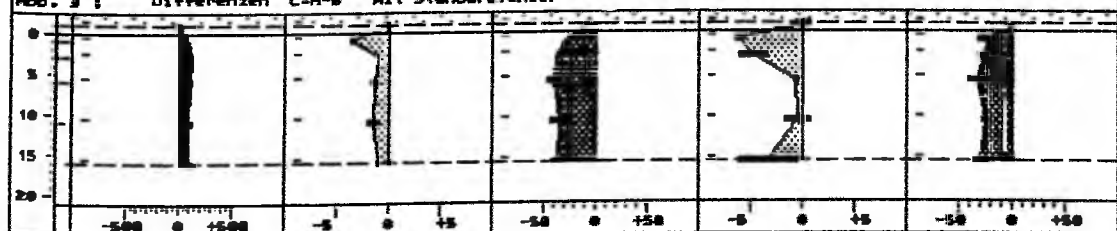


Abbildung 3.6.: Die Nährsalzkonzentrationen in den Sedimentkernen mit *Nereis diversicolor*, in den Kontrollkernen ohne Makrofauna und die Differenz zwischen beiden, gemessen am 24.9.85 (obere Graphik) und 20.1.1986 (untere Graphik).

3.1.5. Die Sedimentkerne mit Scoloplos armigerDer Tierbesatz und Beobachtungen an den Sedimentkernen

Für den Versuch wurden nur Tiere verwendet, die sich sofort in die vorbereiteten Sedimentkerne eingruben. Da diese Polychaeten keine haltbaren Gänge im Sediment anlegen und als Substratfresser ihre Nahrung im Sediment aufnehmen, konnten an der Sedimentoberfläche, abgesehen von den Kotpillen der Tiere, keine Spuren gefunden werden.

Nach etwa vier Wochen war zu erkennen, daß die Aktivität von Scoloplos zu einer Anreicherung grober Sandkörner und Schillstückchen an der Sedimentoberfläche führte.

Bei der Entleerung der Behälter am Versuchsende wurden die meisten Polychaeten im Horizont zwischen 2 und 10 cm Tiefe vorgefunden, wenige Exemplare auch tiefer. Das Sediment der mit Scoloplos besiedelten Kerne wies unterhalb 5 cm Tiefe eine graue Färbung auf.

Tabelle 3.8.: Der Tierbesatz der Scoloplos-Kerne

Sedimentkern 1			Sedimentkern 2		
Zahl	Art	Lebendgewicht	Zahl	Art	Lebendgewicht
Eingesetzt in die Sedimentkerne am 9.8.85					
40	<u>Scoloplos armiger</u>	3.2 g	40	<u>Scoloplos armiger</u>	3.0 g
Makrofauna der Sedimentkerne am 20.1.86					
40	<u>Scoloplos armiger</u>	3.5 g	38	<u>Scoloplos armiger</u>	2.8 g
3	<u>Ophelina acuminata</u>	0.09 g			

Die Entwicklung der Nährsalzprofile in den Sedimentkernen mit Scoloplos armiger

Scoloplos armiger hatte einen relativ geringen Einfluß auf die Nährsalzkonzentrationen im Sediment. Eine deutliche Reduzierung der Ammonium- und Phosphatkonzentrationen wie sie von Arenicola und Nereis verursacht wurde, war in den Kernen mit Scoloplos nicht festzustellen.

Die Entwicklung der Nährsalzprofile in den mit Scoloplos armiger besetzten Sedimentkernen ist in Abbildung 3.7. dargestellt. Wie in den anderen Kernen hatte sich, nach hohen Konzentrationsschwankungen zu Versuchsbeginn, bis zum 24.9.85 ein Gleichgewichtszustand eingestellt. Die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser änderten sich bis zum 9.10.85 nur wenig.

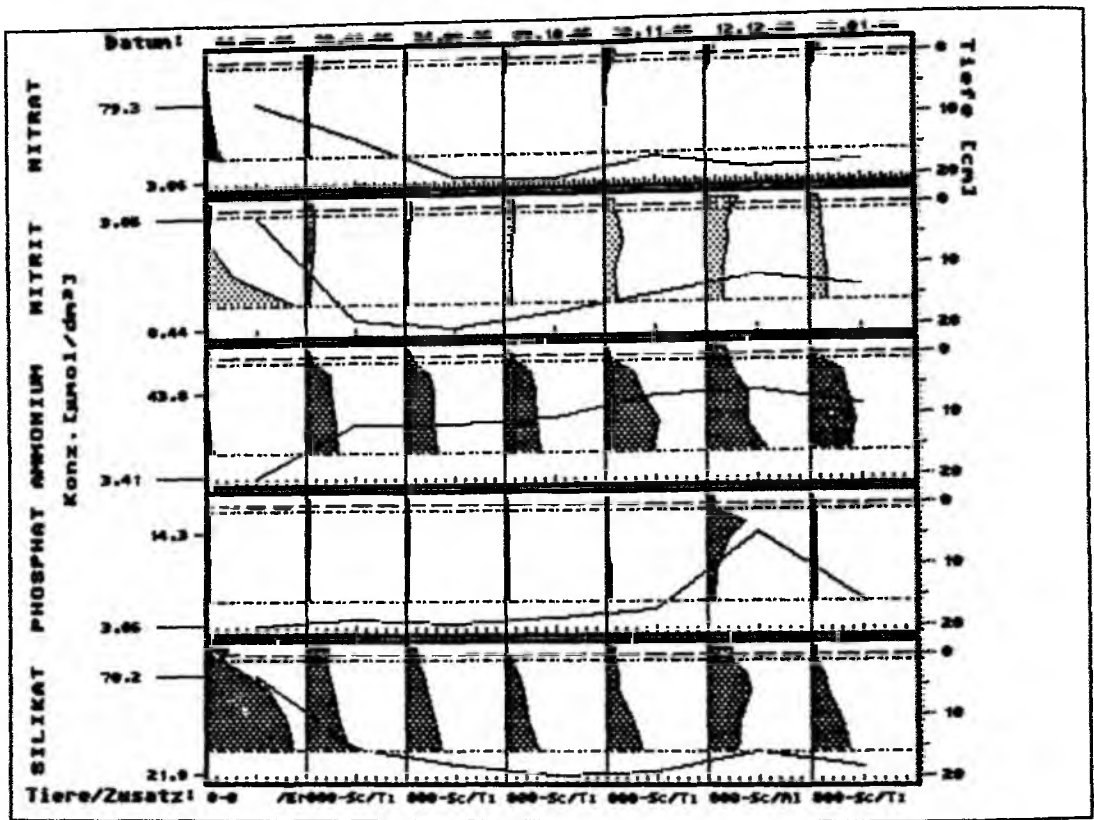
Ende Oktober stieg die Nitratkonzentration in den Horizonten oberhalb 10 cm deutlich an (+17.2 $\mu\text{mol l}^{-1}$), gleichzeitig nahmen auch die Ammonium- und Phosphatwerte zu. Wie in den anderen Sedimentkernen wurden die höchsten Ammonium- und Phosphatkonzentrationen am 12.12.85 gemessen, dabei war in den Scoloplos-Kernen ein extremer Phosphatpeak in 2-5 cm Tiefe festzustellen, vergleichbar mit dem Konzentrationspeak, der zum gleichen Termin in den Kontrollsedimenten gemessen wurde (vgl. Abbildung 3.7.). Diese Spitzenwerte waren am 20.1.86 verschwunden, die Ammonium-, Phosphat- und Silikatkonzentrationen im Porenwasser waren im Januar deutlich geringer als im Dezember (Tabelle s.u.).

Die Zunahme des gelösten anorganischen Stickstoffes in den Sedimentkernen mit Scoloplos war mit 224 $\text{nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$ genauso groß wie in den Kontrollsedimenten und damit bedeutend geringer (Faktor 2-3) als in den mit Arenicola, Nereis und Macoma besiedelten Kernen.

Tabelle 3.9.: Die mittleren Nährsalzkonzentrationen in den Sedimentkernen mit je 40 Scoloplos armiger
Angaben in [$\mu\text{mol l}^{-1}$]

Datum	24.9.85	9.10.85	2.11.85	12.12.85	20.1.86
Nitrat	2.6+0.8	2.8+0.4	20.0+1.4	9.9+0.3	16.8+2.0
Nitrit	0.5+0.1	1.0+0.1	1.6+0.2	1.9+0.1	1.6+0.05
Ammonium	29.9+1.4	31.9+0.3	43.8+1.6	43.5+0.5	35.8+2.5
DIN	33.1+0.7	35.7+0.1	65.4+0.4	55.4+0.9	54.3+0.5
Phosphat	3.9+1.1	4.5+0.9	5.5+0.9	13.3+1.4	5.5+0.9
Silikat	33.8+9.8	26.1+5.7	29.2+7.6	35.5+2.5	28.2+3.1

TKAQ: Scoloplos 1



TKAQ: Scoloplos 2

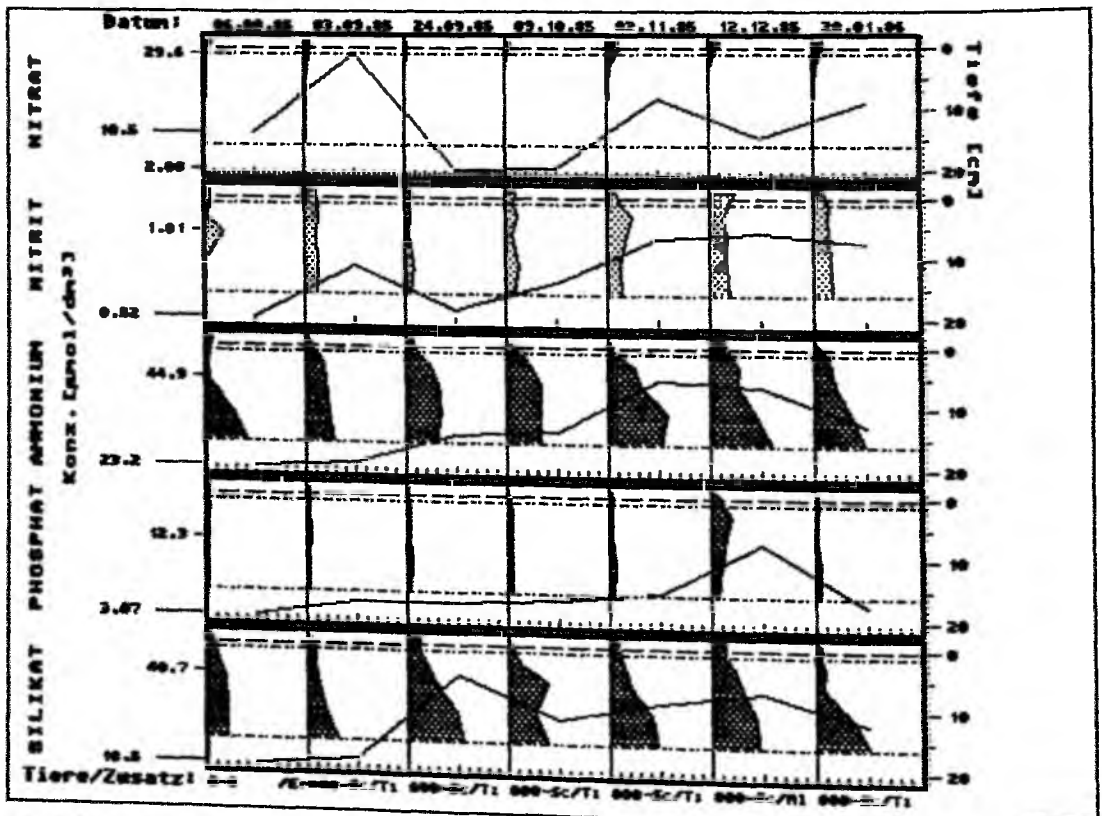
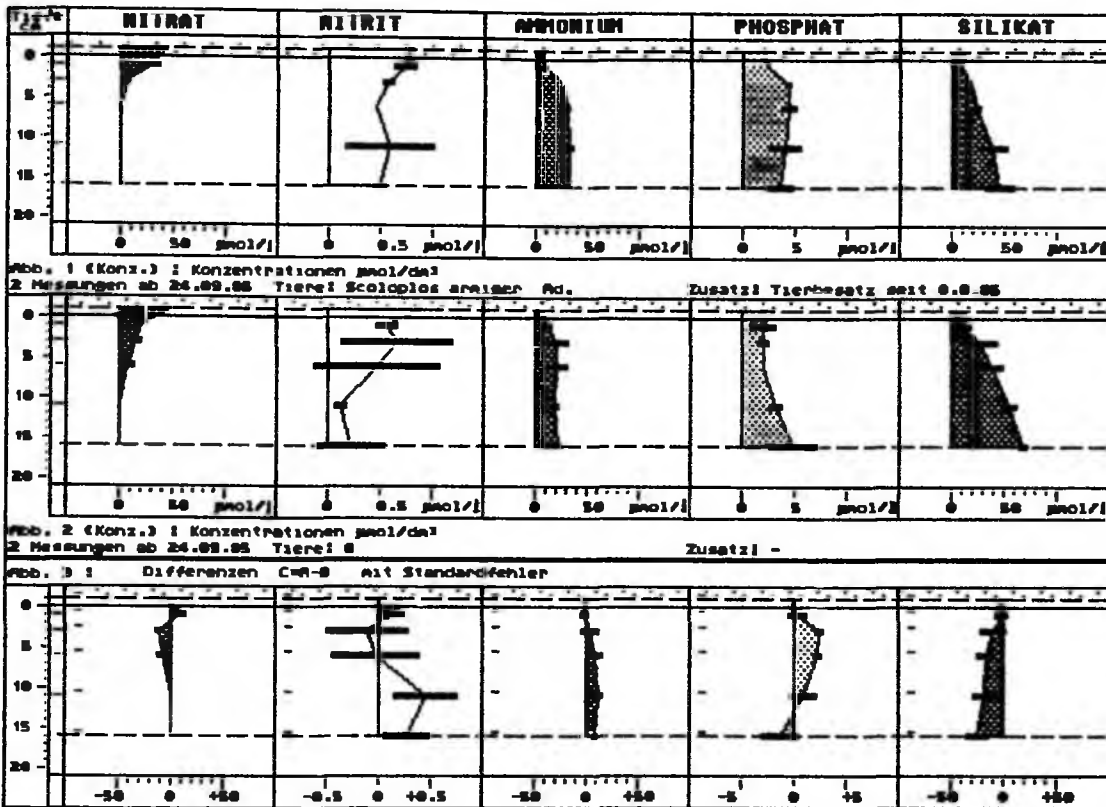


Abbildung 3.7.: Die Entwicklung der Nährsalzprofile in den Sedimentkernen mit je 40 Scoloplos armiger (800 m⁻²)

TKAQ: Scol 24.9 - Kontr. 24.9



TKAQ: Scol 20.1 - Kontr. 20.1

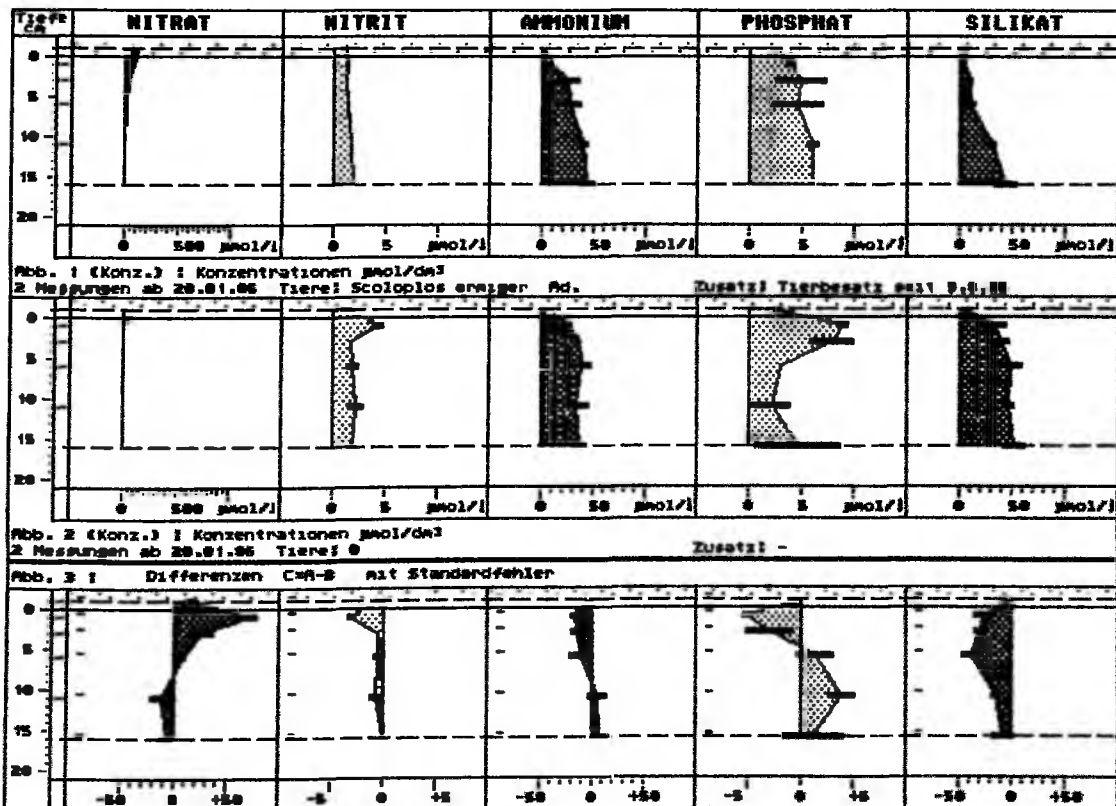


Abbildung 3.8.: Die Nährsalzkonzentrationen in den Sedimentkernen mit *Scoloplos armiger*, in den Kontrollkernen ohne Makrofauna und die Differenz zwischen beiden, gemessen am 24.9.85 (obere Graphik) und 20.1.1986 (untere Graphik).

3.1.6. Die Sedimentkerne mit *Macoma baltica*Der Tierbesatz und die Entwicklung der Sedimentkerne

Für den Versuch wurden nur Tiere verwendet, die sich innerhalb kurzer Zeit (ca. 15 Minuten) in das Sediment eingegraben hatten. Wie die Polychaeten begannen auch die Muscheln am Tag des Einsetzens mit der Nahrungsaufnahme, leicht zu erkennen an der Aktivität des Ingestionssiphons. Wie bei *Nereis* hatten sich nach ca. einer Woche helle Flecken im Aktionsradius der Siphone auf der Sedimentoberfläche gebildet (bis 5 cm Durchmesser).

Die *Macoma* blieb während des Versuches nicht an der Stelle, an der sie sich eingegraben hat. Besonders in den ersten Wochen des Versuches änderten die Muscheln häufiger ihre Position im Sediment, wie an der Austrittsöffnung des Siphos zu erkennen war.

Im Oktober kam es durch einen technischen Fehler zum Absterben von 5 der 20 eingesetzten Muscheln im zweiten *Macoma*-Sedimentkern. Eine Glasscheibe der Beleuchtung hatte sich gelöst und lag mehrere Tage auf dem Sedimentkern. Die Nitratwerte nahmen dadurch stark ab und die Ammonium, Phosphat und Silikatwerte stiegen an, die Nährsalzkonzentrationen dieses Kernes wurden deshalb nicht mit in die Regressionsanalyse mit einbezogen.

Im anderen *Macoma*-Kern wurden alle Tiere am Versuchsende lebend wiedergefunden, die meisten im Horizont zwischen 6 und 8.5 cm Tiefe.

Tabelle 3.10.: Der Tierbesatz der *Macoma*-Kerne

Sedimentkern 1			Sedimentkern 2		
Zahl	Art	Lebendgewicht	Zahl	Art	Lebendgewicht
Eingesetzt in die Sedimentkerne am 9.8.85					
20	<i>Macoma baltica</i>	30.7 g	20	<i>Macoma baltica</i>	31.0 g
Makrofauna der Sedimentkerne am 20.1.86					
20	<i>Macoma baltica</i>	31.5 g	5	<i>Macoma baltica</i>	9.8 g
3	<i>Malacoceros spec.</i> (juv)		1	<i>Malacoceros spec.</i> (juv)	
1	<i>Ophelina acuminata</i>	0.13 g	1	<i>Ophelina acuminata</i>	0.09 g

Die Entwicklung der Nährsalzprofile in den Sedimentkernen mit *Macoma baltica*

Die Entwicklungen der Nährsalzprofile in den beiden Sedimentkernen mit *Macoma baltica* zeigen starke Unterschiede, verursacht durch einen technischen Fehler (s.o.). Die folgenden Erläuterungen beziehen sich deshalb auf die Entwicklung in Kern 1.

Der Gleichgewichtszustand, der sich 7 Wochen nach dem Aufbau des Versuches in dem Sedimentkern mit *Macoma* eingestellt hatte, unterschied sich durch die höheren Nitrat- und geringeren Ammonium- und Silikatwerte von den Nährsalzkonzentrationen in den Kontrollsedimenten. Die Besiedlung des Sedimentes durch *Macoma baltica* verursachte Veränderungen der Nährsalzprofile besonders in der Wohntiefe der Muschel (ca. 6 cm Tiefe).

Die Nitratkonzentration stiegen im Mittel um Faktor 5 stärker an als in den tierfreien Vergleichssedimenten, der deutlichste Anstieg trat in den Tiefen zwischen 3 und 6 cm auf (524 nmol l⁻¹d⁻¹). Nitrit nahm im obersten Horizont zu, jedoch wesentlich langsamer als in den Vergleichssedimenten (Faktor 6).

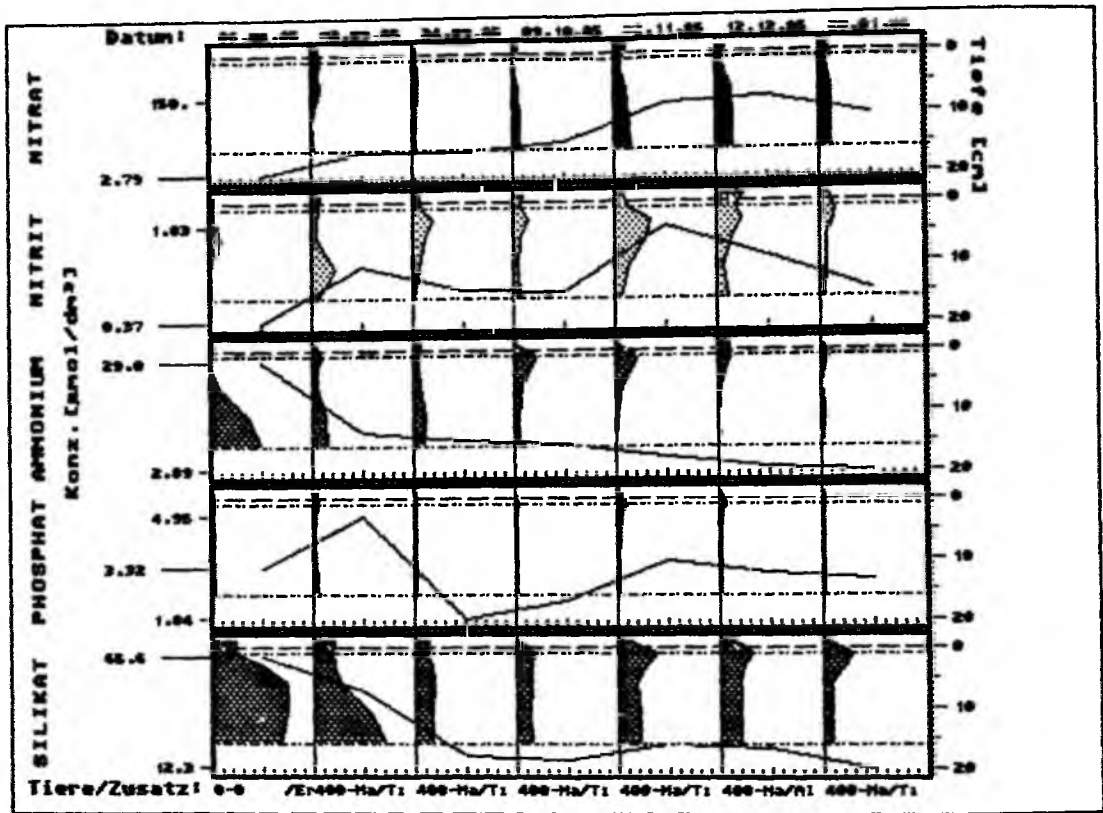
Wie in den anderen besiedelten Sedimenten führte der Nitratanstieg eine Konzentrationszunahme des gesamten gelösten anorganischen Stickstoffes mit sich (451 nmol l⁻¹d⁻¹), der die Zunahme in den Kontrollsedimenten um Faktor 2 übertraf. Das Verhältnis von oxidiertem zu reduziertem Stickstoff verschob sich dabei zugunsten des Nitrates. Während in den Kontrollen ein Anstieg der Ammoniumkonzentrationen festzustellen war, sanken in dem durch *Macoma* besiedelten Sediment die Werte in 6 cm Tiefe deutlich ab (-72 nmol l⁻¹d⁻¹). Die Phosphatwerte zeigten in den drei unteren Horizonten einen geringen Anstieg, dagegen gingen die Silikatkonzentrationen in diesen Tiefe zurück.

Wie in den anderen Sedimentkernen war auch in dem Kern mit *Macoma* eine Abnahme der Nährsalzkonzentrationen nach dem 12.12.85 zu messen.

Tabelle 3.11.: Die mittleren Nährsalzkonzentrationen [µmol l⁻¹] in dem Sedimentkern mit 20 *Macoma baltica*

Datum	24.9.85	9.10.85	2.11.85	12.12.85	20.1.86
Nitrat	45.9	64.6	140.0	150.3	114.0
Nitrit	0.9	0.8	1.8	1.4	0.9
Ammonium	10.0	8.8	6.1	3.6	2.9
DIN	56.8	74.2	147.9	155.3	117.8
Phosphat	1.8	2.4	3.6	3.2	3.0
Silikat	17.3	15.5	23.6	21.7	12.4

TKAQ: Macoma 1



TKAQ: Macoma 2

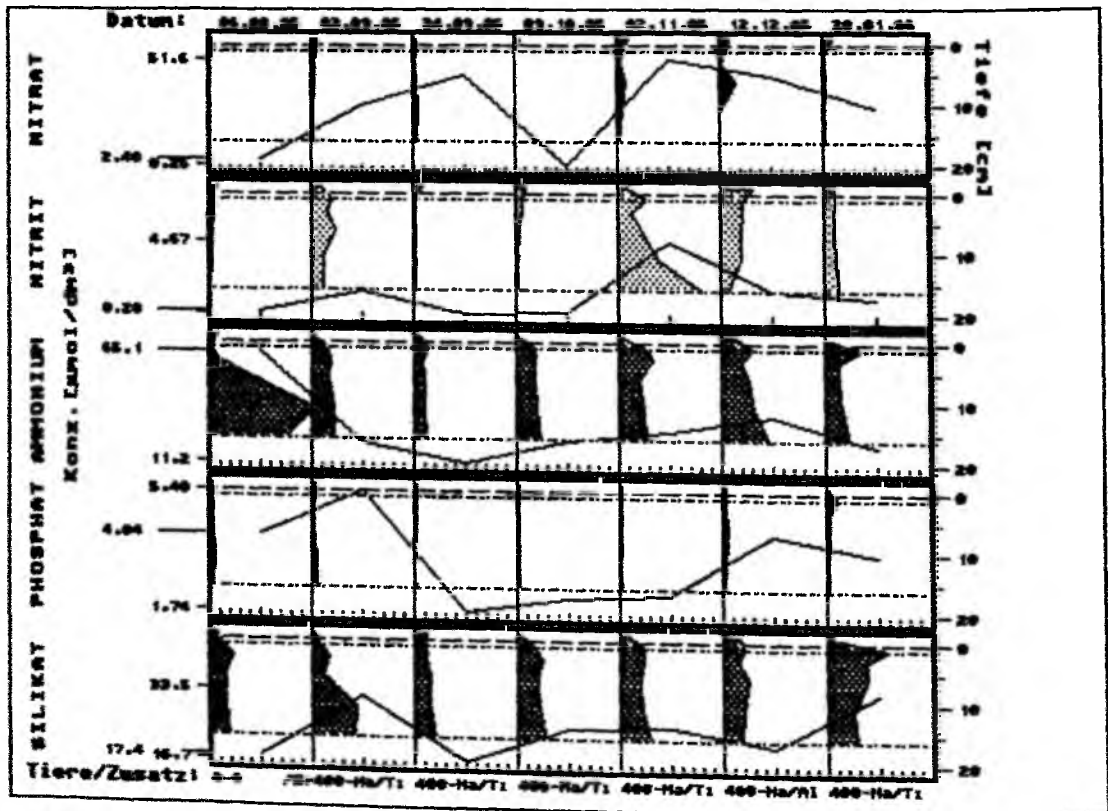
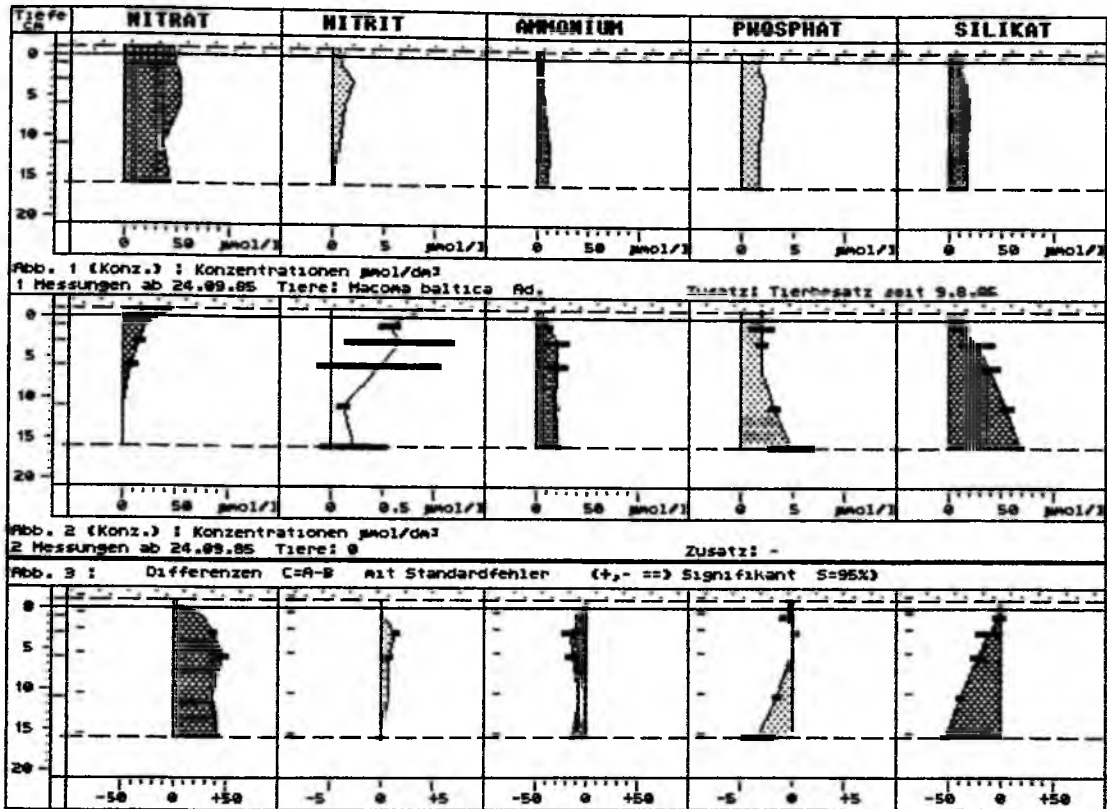


Abbildung 3.9.: Die Entwicklung der Nährsalzprofile in den Sedimentkernen mit 20 bzw. 15 *Macoma baltica* (400 bzw. 300 m⁻²)

TKAQ: Macoma 24.9.85



TKAQ: Macoma-Kontrolle 20.1.86

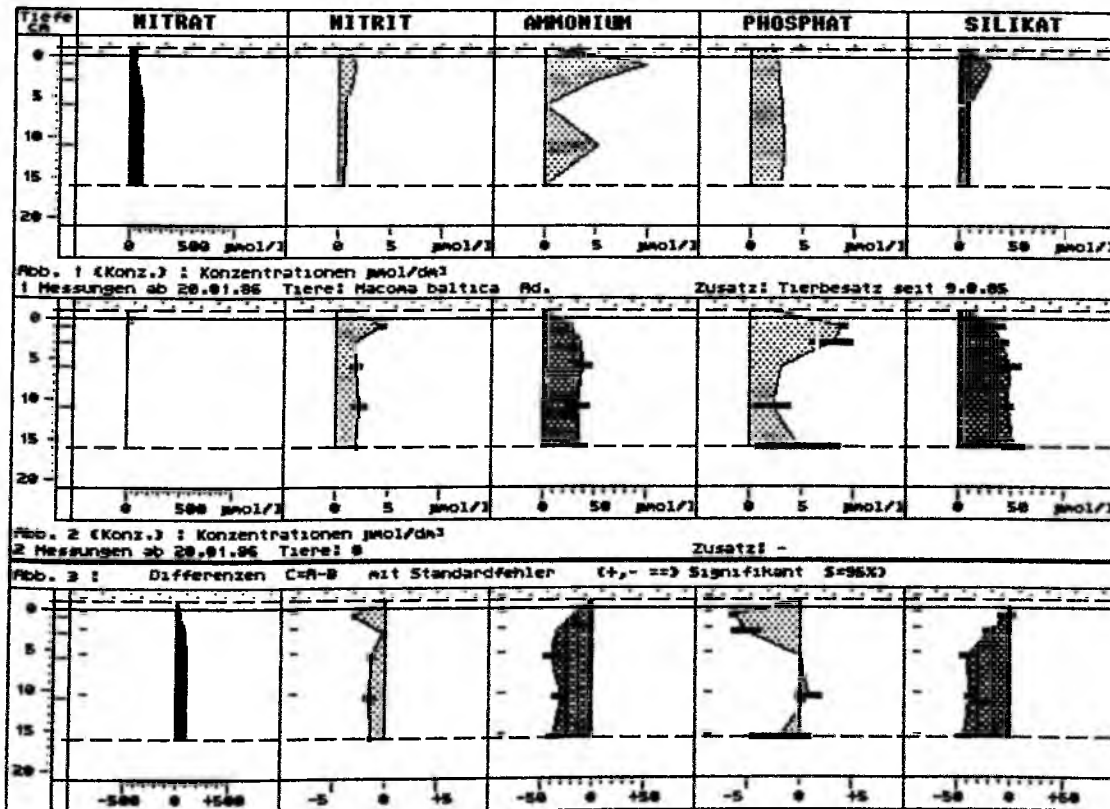


Abbildung 3.10.: Die Nährsalzkonzentrationen in dem Sedimentkern 1 mit *Macoma baltica*, in den Kontrollkernen ohne Makrofauna und die Differenz zwischen beiden, gemessen am 24.9.85 (obere Graphik) und 20.1.1986 (untere Graphik).

3.1.7. Vergleich der Entwicklungen in den Sedimentkernen

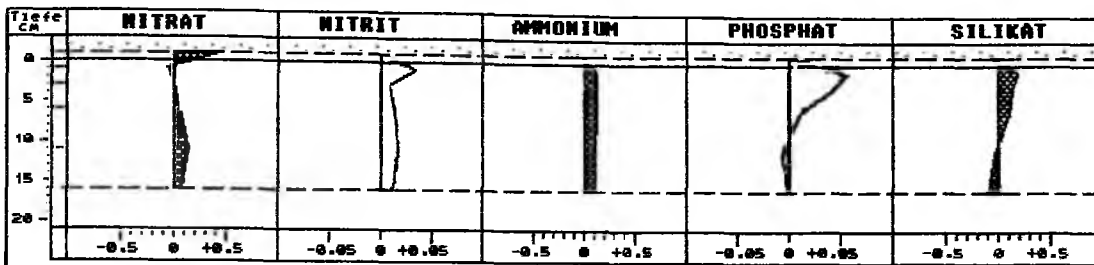
Abbildung 3.11. zeigt die Steigungen, die sich aus der Veränderung der Nährsalzkonzentrationen im Zeitraum zwischen dem 24.9.85 und dem 20.1.86 für die Horizonte der unterschiedlich besiedelten Sedimentkerne ergaben. Dieser Zeitraum umfaßt die Messungen nach Einstellung des Gleichgewichtszustandes. In die Regressionsanalyse wurden jeweils die Werte der beiden mit derselben Tierart besetzten Sedimentkerne aufgenommen. Nicht mit einbezogen in die Analyse wurden die extremen Werte der Messung vom 12.12.85.

Eine große Ähnlichkeit wies die Entwicklung der Nährsalzkonzentrationen in den mit Arenicola, Nereis und Macoma besiedelten Sedimentkerne auf. In diesen Kernen stieg die Nitratkonzentration um Faktor 5-6 stärker an als in den Kontrollkernen (Kontrollen: $+100 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$, besiedelte Kerne: $500-600 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$). Die Nitratkonzentration in den besiedelten Sedimentkernen zeigte eine deutliche Abhängigkeit von der Konzentration im durchfließenden Seewasser (Anstieg NO_3^- : $435 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$). Gleichzeitig nahmen die Ammoniumkonzentrationen um $50-100 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$ ab, während in den Kontrollen die Ammoniumkonzentration um ca. $100 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$ anstieg. Durch die starke Nitratzunahme stieg in den Kernen mit Arenicola, Nereis und Macoma die Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes (DIN) doppelt so schnell wie in den Kontrollkernen (Kontrolle $220 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$ besiedelte Kerne $500 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$).

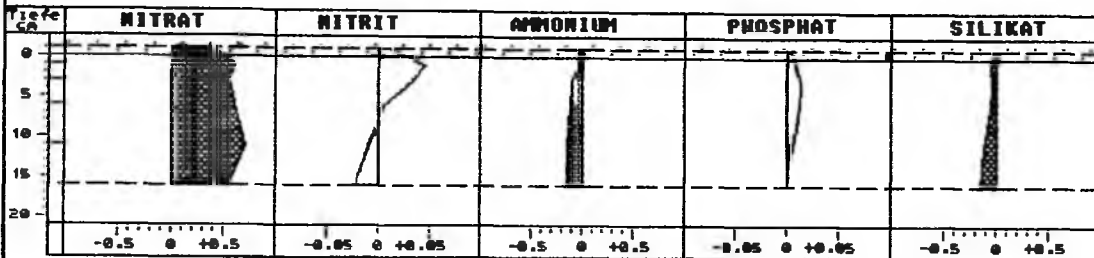
Die Aktivität von Scoloplos armiger hatte einen schwächeren Einfluß auf die Konzentrationsentwicklung der Stickstoffkomponenten im Porenwasser. Der Nitratanstieg in den Scoloplos-Kernen beschränkte sich auf die oberen Horizonte und übertraf den Anstieg in den Kontrollen nur um Faktor 2. Ein Rückgang der Ammoniumkonzentrationen war in den Kernen mit Scoloplos nur in den oberen Horizonten festzustellen. Die mittlere Ammoniumkonzentration im Sediment stieg daher, im Gegensatz zu den anderen besiedelten Sedimentkernen, in den Scoloplos-Kernen während des Versuches weiter an, wenn auch langsamer als in den Kontrollen.

Mit Ausnahme der Sedimentkerne mit Nereis diversicolor stiegen während des Versuches in allen Kernen die Phosphatkonzentrationen langsam an, dabei übertraf der Anstieg in den Kontrollkernen den Phosphatanstieg der besiedelten Kerne um Faktor 2 (Kontrollen $14 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$, besiedelte Kerne: $7-9 \text{ nmol l}^{-1}\text{d}^{-1}$). Wie die Abbildung 3.11. zeigt, konzentrierte sich der Anstieg der Phosphatkonzentrationen in den Kontrollkernen auf die Sedimenthorizonte oberhalb 10 cm Tiefe. In den besiedelten Kernen, abgesehen von den Kernen mit Nereis, erfaßte der Phosphatanstieg auch die tiefer gelegenen Sedimenthorizonte.

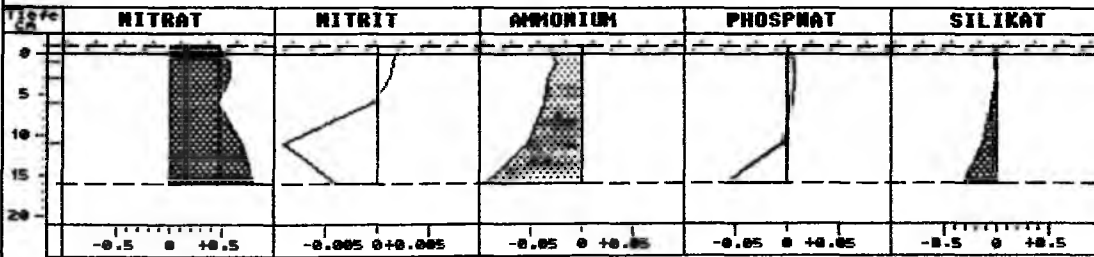
Der Rückgang der mittleren Phosphatkonzentrationen in den Nereis-besiedelten Kernen ist auf die Phosphatabnahme in den Sedimentschichten unterhalb 10 cm Tiefe zurückzuführen, in den darüberliegenden Horizonten stiegen auch in diesen Kernen die Phosphatwerte während des Versuches leicht an.



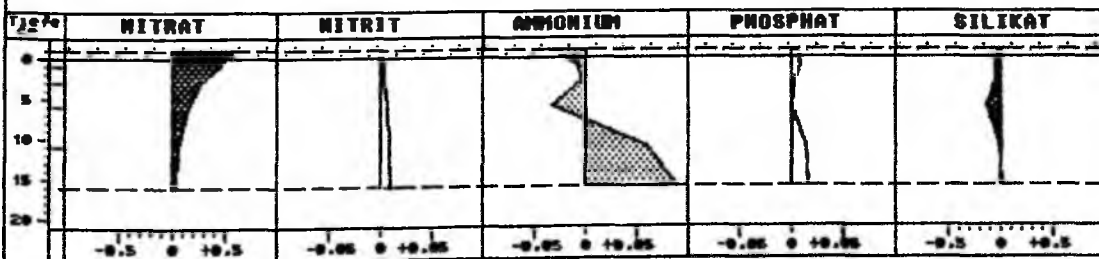
Die Konzentrationsänderungen in den Kontrollkernen ohne Tiere



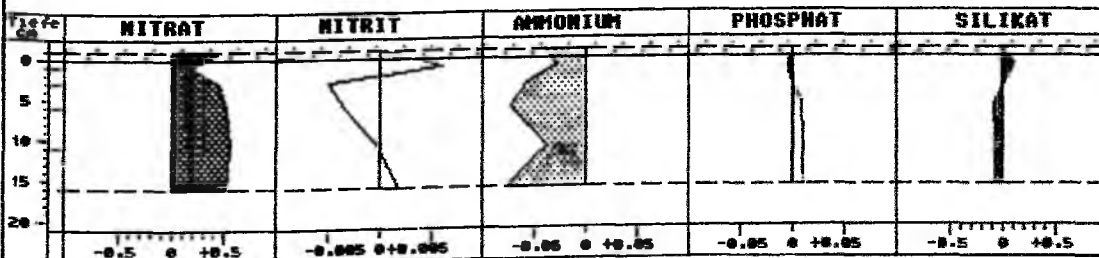
Die Konzentrationsänderungen in den Kernen mit 20 Arenicola



Die Konzentrationsänderungen in den Kernen mit 20 Nereis



Die Konzentrationsänderungen in den Kernen mit 40 Scoloplos



Die Konzentrationsänderungen in den Kernen mit 20 Macoma

Abbildung 3.11.: Die Konzentrationsänderungen in den Sedimentkernen im Zeitraum vom 24.9.85 bis zum 20.1.86. Angaben in $[\text{nmol l}^{-1} \text{d}^{-1}]$

Alle Tierarten verursachten im Laufe des Versuches durch ihre Aktivität eine Abnahme der Silikatkonzentration (-30 bis $-100 \text{ nmol l}^{-1} \text{ d}^{-1}$) während in den Kontrollkernen gleichzeitig die Silikatkonzentrationen anstiegen ($+50 \text{ nmol l}^{-1} \text{ d}^{-1}$) (vgl. Abbildung 3.11.).

Der Tiefenbereich, in dem die höchsten Abnahmeraten auftraten, war artspezifisch verschieden. In den durch Arenicola und Nereis besiedelten Sedimentkernen ging die Silikatkonzentration in den untersten Horizonten zurück, in den Sedimentkernen mit Macoma in allen Schichten unterhalb 5 cm Tiefe und in den Kernen mit Scoloplos in den Schichten oberhalb 10 cm Tiefe.

Die Prozesse, die die Silikatkonzentration im Porenwasser der Kontrollkerne bestimmen (Auflösung biogener silikathaltiger Substanzen), laufen ebenso in den Kernen mit Makrofauna ab. Die Veränderung der Silikatkonzentration in den besiedelten Sedimentkernen während der Versuchsdauer ist also die Summe aus der Silikatzunahme durch die Auflösungsprozesse und die Silikatabnahme durch Diffusion und Bioturbation.

Die Differenzen zwischen den Veränderungsraten, die für die Kontrollkerne und die besiedelten Kerne festgestellt wurden, sind in Abbildung 3.12. dargestellt, sie dokumentieren die Stärke und den Wirkungsbereich der Bioturbation der Arten. Jetzt zeigt sich, daß die Aktivität von Arenicola und Nereis zu einer relativ gleichförmigen Herabsetzung der Silikatkonzentration in allen Sedimentschichten führte, während der Einfluß von Macoma und Scoloplos einen deutlichen Schwerpunkt in ca. 6 cm Tiefe hatte.

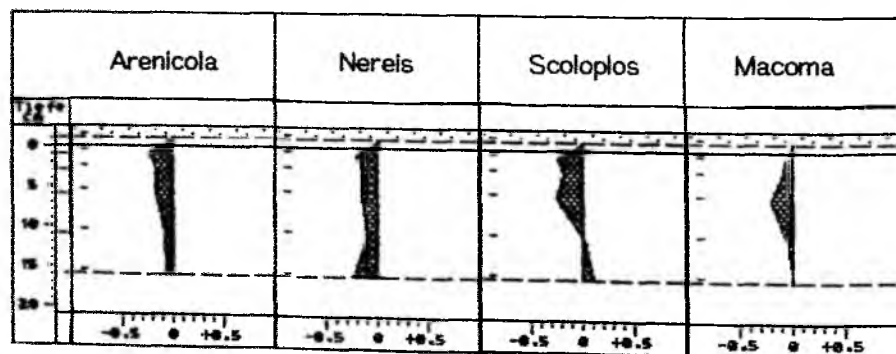


Abbildung 3.12.: Die Differenzen zwischen den Konzentrationsänderungen des Silikates im Zeitraum vom 24.9.85 bis 20.1.86 in den besiedelten Kernen und den Konzentrationsänderungen während desselben Zeitraumes in den Kontrollkernen. Angaben in $[\text{nmol l}^{-1} \text{ d}^{-1}]$

Tabelle 3.12.: Die mittleren Konzentrationen zu Versuchsbeginn (24.9.85) und am Versuchsende (20.1.86) und die mittleren Konzentrationsänderungen bei Zusammenfassung der gleichbesiedelten Sedimentkernpaare.

Besatz	Versuchsbeginn [µmol l ⁻¹]	Versuchsende [µmol l ⁻¹]	Differenz [µmol l ⁻¹]	Konzentrations änderung [nmol l ⁻¹ d ⁻¹]	r
<u>Nitrat</u>					
Wasser	48.7+1.5	102.3+ 4.1	53.5+ 3.1	435	0.58
Kontrolle	4.7+2.2	12.1+ 5.8	7.4+ 4.4	92	0.64
Arenicola	11.5+8.3	89.5+49.2	78.0+35.3	648	0.76
Nereis	21.3+7.9	112.2+42.6	90.9+30.6	646	0.68
Scoloplos	2.6+0.8	16.8+ 2.0	14.2+ 1.5	197	0.68
Macoma	45.9	114.0	68.1	509	0.65
<u>Nitrit</u>					
Wasser	0.9+0.03	1.2+0.4	0.3+0.3	2	0.56
Kontrolle	0.3+0.1	2.1+0.4	1.8+0.3	17	0.98
Arenicola	1.2+0.4	2.3+0.3	1.1+0.3	6	0.17
Nereis	0.8+0.3	0.9+0.04	0.1+0.2	-3	-0.12
Scoloplos	0.5+0.1	1.6+0.05	1.1+0.1	7	0.73
Macoma	0.9	0.9	0	-1	-0.05
<u>Ammonium</u>					
Wasser	6.6+0.4	2.1+0.7	4.6+0.6	-31	-0.81
Kontrolle	20.6+4.4	36.2+8.6	15.6+6.8	115	0.77
Arenicola	25.0+5.9	5.9+0.9	-19.1+4.2	-112	-0.67
Nereis	8.5+3.0	0.5+0.6	-8.0+2.2	-50	-0.85
Scoloplos	29.9+1.4	35.8+2.5	5.9+2.0	21	0.21
Macoma	10.0	2.9	-7.1	-56	-0.98
<u>DIN</u>					
Wasser	56.3+1.9	105.6+ 3.8	49.3+ 3.9	406	0.56
Kontrolle	25.6+2.1	50.5+ 2.4	24.8+ 2.2	224	0.91
Arenicola	37.7+2.9	97.7+48.6	60.0+34.4	542	0.69
Nereis	30.6+4.5	113.6+43.3	83.0+30.1	593	0.66
Scoloplos	33.1+0.7	54.3+ 0.9	21.2+ 0.6	224	0.59
Macoma	56.8	117.7	60.9	451	0.60
<u>Phosphat</u>					
Wasser	2.0+0.2	2.0+0.0	0	0	-0.02
Kontrolle	3.3+1.0	4.3+1.6	1.0+1.7	14	0.71
Arenicola	2.2+0.05	2.8+0.2	0.6+0.2	8	0.90
Nereis	5.0+2.6	2.1+0.2	-2.9+1.8	-7	-0.36
Scoloplos	3.9+1.1	5.5+0.9	1.6+1.0	9	0.49
Macoma	1.8	3.0	1.2	7	0.35
<u>Silikat</u>					
Wasser	13.8+0.0	3.4+1.5	-10.4+1.1	-65	-0.70
Kontrolle	50.7+8.4	47.3+8.9	- 3.4+8.7	48	0.28
Arenicola	25.5+3.1	12.3+5.1	-13.2+4.2	-75	-0.70
Nereis	43.7+4.3	19.7+1.1	-24.0+3.1	-96	-0.57
Scoloplos	33.8+9.8	28.2+3.1	- 5.6+6.2	-38	-0.35
Macoma	17.3	12.4	- 4.9	-29	-0.31

Tabelle 3.13.: Die mittleren Konzentrationsabweichungen zwischen den Parallelen (über alle Horizonte und Probenahmen gemittelt)

Besatz:	Kontrollen	Arenicola	Nereis	Scoloplos	Macoma
Nitrat	28+25%	51+31%	50+16%	14+11%	76+48%
Nitrit	51+33%	46+18%	49+35%	16+ 9%	59+18%
Ammonium	20+ 8%	25+ 7%	55+40%	11+ 8%	72+40%
Phosphat	35+14%	12+ 4%	28+14%	21+ 5%	16+ 8%
Silikat	22+ 6%	24+17%	22+ 9%	24+ 2%	31+25%

Die höheren Abweichungen bei Macoma sind auf das Absterben einiger Tiere in dem zweiten Sedimentkern zurückzuführen (s.o.).

3.1.8. Die Silikatdiffusionskoeffizienten in den Sedimentkernen

Die für den obersten Horizont (bis 3 cm) der vier Sedimentkerne ohne Makrofauna berechneten Silikatdiffusionskoeffizienten und Silikatflüsse sind in Tabelle 3.14. aufgelistet.

Tabelle 3.14.: Der Silikatfluß aus den Sedimentkernen ohne Makrofauna

Datum	24.9.85	9.10.85	2.11.85
Wassertemp. [°C]	12	12	9
Porosität (0-3 cm)	0.58	0.58	0.58
Diffusionskoeff.			
Silikat [$10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$]	7.08	7.08	6.43
Sedimentdiff.koeff			
Silikat [$10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$]	4.71	4.71	4.27

dc/dx : [$\mu\text{mol cm}^{-1}$]
 SI-Fluß: [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$]

	dc/dx	SI-Fluß	dc/dx	SI-Fluß	dc/dx	SI-Fluß
Kern 1	4.01	-9.46	4.74	-7.62	4.21	-9.01
2	11.24	-26.52	7.84	-31.64	9.26	-19.83
3	5.91	-13.95	4.98	-24.42	9.87	-21.14
4	7.18	-16.95	6.26	-15.54	7.44	-15.93
Mittel		16.72		19.80		16.48

Die für die besiedelten Sedimentkerne berechneten effektiven Diffusionskoeffizienten (Mindestwerte !) des Silikates im obersten Sedimenthorizont (-3 cm), die für den 24.9.85, 9.10.85 und 2.11.85 berechnet wurden, sind in Abbildung 3.13. und 3.14. dargestellt.

Die Messungen ergaben eine deutliche Erhöhung des effektiven Diffusionskoeffizienten durch die Polychaeten (Faktor 4-5). In den Kernen mit Macoma nahmen die Koeffizienten nach dem 24.9. stark ab (von Faktor 4-10 auf 1), im zweiten Sedimentkern mit den Muscheln wurde dieser Effekt durch das Absterben von 5 Tieren (s.o.) noch verstärkt.

Tabelle 3.15.: Die effektiven Diffusionskoeffizienten ($D_{s_{s1}}$) des Silikates in den Sedimentkernen mit Tieren gemessen am 24.9.85, 9.10.85 und 2.11.85
 $D_{s_{s1}}$ in [$10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$]

Besatz: [Ind m ⁻²]	Arenicola		Nereis		Scoloplos		Macoma	
	400 (juv)		400		800		400	
	$D_{s_{s1}}$	Fakt.	$D_{s_{s1}}$	Fakt.	$D_{s_{s1}}$	Fakt.	$D_{s_{s1}}$	Fakt.
24.9.85								
Kern 1	22.11	4.70	9.85	2.09	27.63	5.87	19.19	4.08
Kern 2	26.62	5.65	14.41	3.06	12.57	2.67	49.66	10.55*
9.10.85								
Kern 1	24.19	5.14	26.01	5.53	21.05	4.47	7.40	1.57
Kern 2	36.40	7.74	28.23	6.00	16.15	3.43	6.37	1.35
2.11.85								
Kern 1	9.32	2.18	17.75	4.15	25.42	5.95	4.44	1.04
Kern 2	10.22	2.39	13.33	3.12	17.05	3.99	3.48	0.81
	4.63+2.1		3.99+1.5		4.40+1.3		1.77+1.3	

* Extremwert von Mittelwert ausgeschlossen

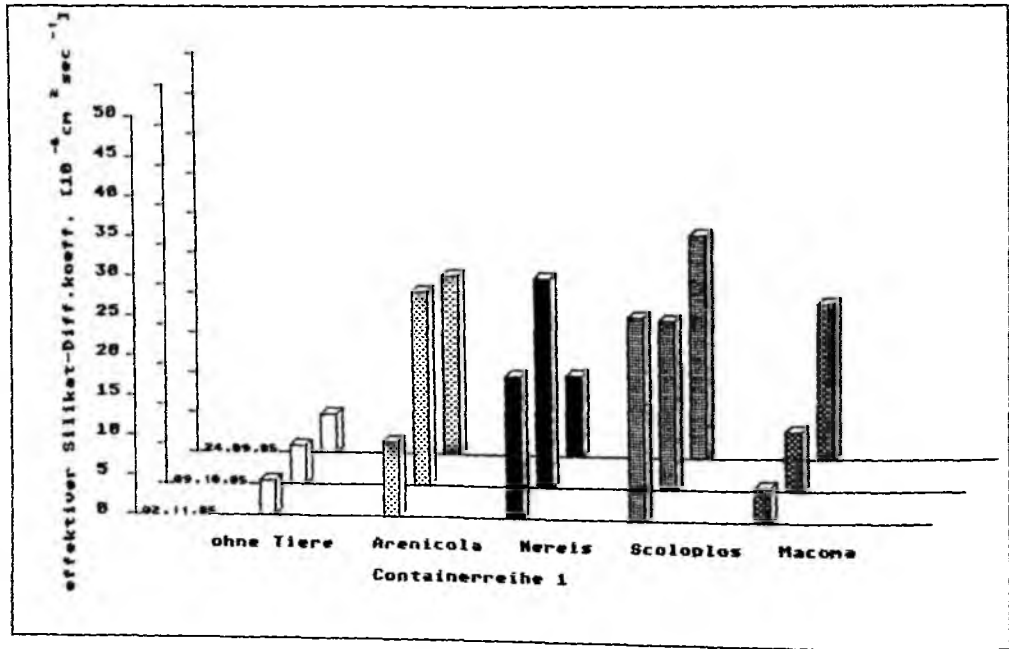


Abbildung 3.13.: Die effektiven Diffusionskoeffizienten des Silikates in den Sedimentkernen (jeweils Kern 1).

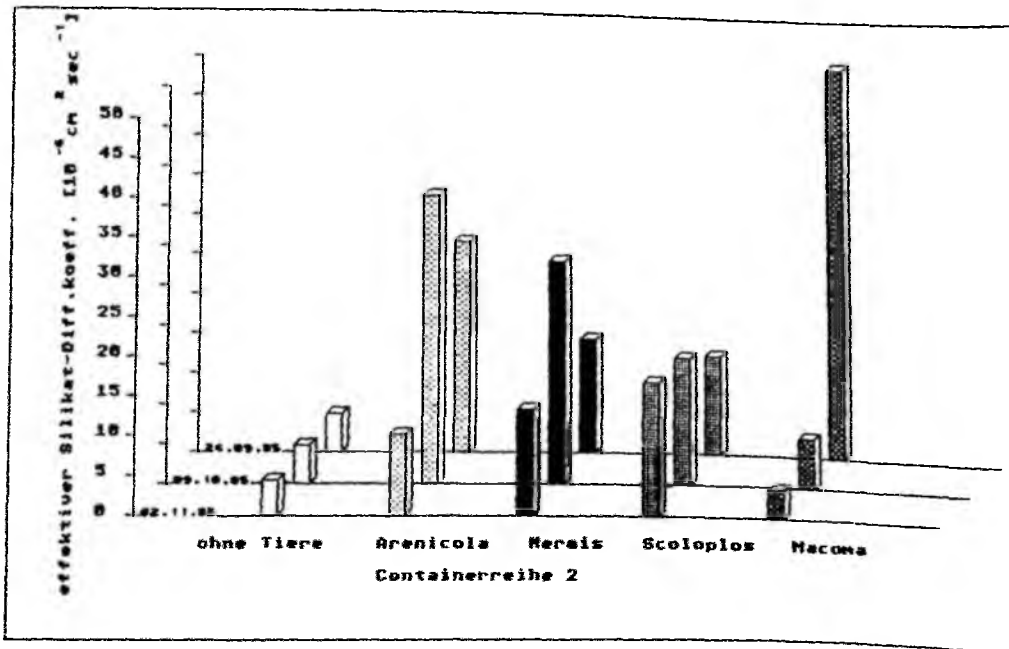


Abbildung 3.14.: Die effektiven Diffusionskoeffizienten des Silikates in den Sedimentkernen (jeweils Kern 2).

3.2. Ergebnisse des Freilandcontainerversuches FCON

In diesem Freilandcontainerversuch wurden Nährsalzprofile in Sedimentkernen gemessen, in die zuvor jeweils eine bestimmte Anzahl einer Makrobenthosart eingesetzt worden waren. Für jede der sechs untersuchten Arten standen sieben Sedimentcontainer zur Verfügung (1 ohne Tiere, 6 mit verschiedenen Abundanzen). Ziel des Versuches war die qualitative und quantitative Erfassung des Einflusses der Tiere auf die Nährsalzprofile im Sediment unter den natürlichen Freilandbedingungen.

3.2.1. Nährstoffkonzentrationen im freien Wasser

Da die Nährstoffwerte bei Ebbe im flach über dem Versuchsstandort stehenden Wasser erheblichen Schwankungen unterlagen und stark von wechselnden Strömungen abhingen, werden hier die bei Flut in diesem Wattbereich gemessenen Konzentrationen angegeben. Diese Werte wurden freundlicherweise von Dr.P.Martens (B.A.H. List) zur Verfügung gestellt.

Tabelle 3.16.: Nährsalzkonzentrationen im freien Wasser während des Versuches FCON

Nährstoff	1.Probenahme	2.Probenahme
	September (17-19.9.85)	Oktober (28-31.10.85)
	[$\mu\text{mol l}^{-1}$]	[$\mu\text{mol l}^{-1}$]
Nitrat	7.6-7.7	13.9-17.4
Nitrit	0.9-1.1	2.6- 3.2
Ammonium	9.7-7.5	9.6- 1.2
Phosphat	1.8-2.2	1.4- 1.6
Silikat	7.3-7.0	6.3-11.0

3.2.2. Die Sedimentkerne ohne Makrofauna

Beobachtungen an den Sedimentkernen

Schon zwei Wochen nach Versuchsbeginn unterschieden sich die Oberflächen der unbesiedelten Sedimentkerne deutlich durch eine dunklere Färbung von der Sedimentoberfläche der besiedelten Kerne. Im Schutz der Behälter konnten sich die auf der Oberfläche siedelnden Diatomeen vermehren.

Das Sediment der Behälter ohne Makrofauna wies am Versuchsende drei unterscheidbare Schichten auf. Der oberste Horizont, bis in etwa 1 cm Tiefe, setzte sich durch den größeren Anteil aus feinen Partikeln und dunklere Färbung von dem darunterliegenden Sediment ab. Ein etwa 2 cm dicker Horizont hellbraunen, oxidierten Sedimentes trennte die oberste Schicht vom leicht graugetönten Sediment der Horizont ab 3 cm Tiefe ab.

Unmittelbar an der Behälterwand konnte sich auf der Sedimentoberfläche mehr partikuläres Material absetzen, die Auflageschicht war hier etwas dicker und berührte den in diesem Bereich nach oben gewanderten grauen Sedimenthorizont.

Die Verteilung der Korngrößen, Porenvolumen und der organischen Substanz im unbesiedelten Kern der Nereis-Serie am Versuchsende sind in Tabelle 3.17. aufgelistet. Die Korngrößenverteilung zeigte keine Ungleichmäßigkeit im Behälter, an der Sedimentoberfläche kam es durch Sedimentation zu einer leichten Anreicherung feiner Partikel und organischer Substanz. Der Anstieg des organischen Gehaltes im untersten Sedimenthorizont ist auf das Eindringen von Detritus beim Einsetzen der (unten offenen) Behälter in den Wattboden zurückzuführen.

Tabelle 3.17.: Die Verteilung der Korngröße und der organischen Substanz (Kern ohne Makrofauna der Nereis-Serie)

Tiefe [cm]:	Korngröße (Median)	Porosität	Organische Substanz %
0- 1			0.92
1- 3	408	0.62	0.57
3- 7			0.21
7-11	412	0.41	0.16
11-15			0.15
15-20	410	0.40	0.20
0-20	411	0.45	0.26

Die weitmaschige (ca. 1.5 mm) Abdeckgaze war natürlich kein Hindernis für Polychaeten und Molluskenlarven, so daß am Versuchsende auch in den "tierfreien" Sedimentkernen einige juvenile Polychaeten und Mollusken gefunden wurden (siehe Tabelle 3.18.). Daß die Zahl dieser Tiere gering blieb, ist wahrscheinlich auf Carcinus maenas und Crangon crangon zurückzuführen, die ebenfalls als Larven in die Behälter eingedrungen waren und sich als wenige Millimeter große Juvenile von den eingetragenen Larven ernährten. So läßt sich auch das Fehlen der sonst an der Sedimentoberfläche siedelnden Spioniden erklären, die in der näheren Umgebung des Versuchsfeldes zu finden waren.

Tabelle 3.18.: Liste der als Larven in die Sedimentkerne gelangten Tierarten mit Angabe der am Versuchsende festgestellten Größen

	Art	Länge [mm]
Crustacea	<u>Carcinus maenas</u>	3- 6 (Carapaxbreite)
	<u>Crangon crangon</u>	5-10
Polychaeta	<u>Scoloplos armiger</u>	10-15
	<u>Capitella capitata</u>	15-30
	<u>Heteromastus filiformis</u>	15-30
	<u>Anaitides macculata</u>	20-25
	<u>Eteone longa</u>	5-15
	<u>Malacoceros fuliginosa</u>	10-20
Mollusca	<u>Macoma baltica</u>	4- 8
	<u>Cerastoderma edule</u>	3-10

Die Nährsalzprofile der Sedimentkerne ohne Makrofauna

Da sich die Nährsalzprofile der Versuchssedimente durch ihren geringen Gehalt an organischer Substanz und die homogene Korngrößenverteilung von den "normalen" Profilen des Sandwattes unterschieden, sollen im folgenden die Nährsalzprofile der unbesiedelten Sedimentkerne kurz beschrieben werden.

Die Sedimentkerne ohne Tierbesatz zeigten, abgesehen von den Phosphatprofilen, bei der ersten Messung im September wie auch bei der zweiten Messung im Oktober eine gute Übereinstimmung der Nährsalzprofile. Der Unterschied zwischen den mittleren Nährsalzkonzentrationen der September- und der Oktobermessung war relativ gering, die Konzentrationen sind in der Tabelle 3.19. aufgelistet.

Die mittleren Abweichungen (Mittel der prozentualen Standardabweichungen aller Horizonte) zwischen den Kontrollprofilen geben einen Eindruck von den Schwankungsbreiten der Profile (Tabelle 3.20.).

Tabelle 3.19.: Die mittleren Nährsalzkonzentrationen Sedimentkerne ohne Tierbesatz
Alle Angaben in $\mu\text{mol l}^{-1}$

Nährsalz	Konzentration September	Konzentration Oktober	Mittel
Nitrat	6.1+ 0.9	5.1+1.0	5.6+1.0
Nitrit	1.0+ 0.3	1.1+0.3	1.0+0.3
Ammonium	35.1+10.3	38.0+8.4	36.6+9.0
Phosphat	6.4+ 5.1	4.4+3.0	5.4+4.1
Silikat	22.5+ 9.0	22.6+9.4	22.5+8.7

Tabelle 3.20.: Die mittlere prozentuale Horizontabweichung in den Sedimentkernen ohne Makrofauna

Nährsalz	Abweichung September	Abweichung Oktober	Abweichung September+Oktober
Nitrat	16+ 2%	22+20%	19+10%
Nitrit	34+ 5%	38+26%	35+13%
Ammonium	36+13%	23+ 5%	30+ 5%
Phosphat	79+10%	67+15%	73+11%
Silikat	41+ 9%	41+ 9%	41+ 8%

Das Maximum der Nitratkonzentrationen lag im obersten Meßhorizont (3 cm), darunter nahmen die Konzentrationen mit zunehmender Tiefe ab. Bei allen Messungen war Nitrat in geringen Konzentrationen bis zum untersten Meßhorizont (16-20 cm Tiefe) nachweisbar. Wie Nitrat zeigte auch Nitrit vom obersten Sedimenthorizont zur Tiefe hin abnehmende Konzentrationen.

Die Ammoniumkonzentrationen stiegen bis in 5 bis 7 cm steil an und veränderten sich dann mit zunehmender Tiefe nur noch wenig. In den tierfreien Sedimentkernen waren die Ammoniumwerte immer deutlich höher als die Summe der Nitrat- und Nitritkonzentrationen. Das Verhältnis Nox/Nred betrug im September durchschnittlich 0.2, im Oktober 0.16.

Da Nitrat und Nitrit in den unbesiedelten Kontrollkernen nur in geringen Konzentrationen zu messen waren, glichen die Profile des gelösten anorganischen Stickstoffes (DIN) im Porenwasser weitgehend den Ammoniumprofilen.

Die Phosphatprofile unterschieden sich stark. Das Maximum lag in den meisten Fällen in ca. 3 cm Tiefe, die Konzentrationen nahmen mit der Tiefe ab. Die Abweichungen zwischen den Profilen wurden mit zunehmender Tiefe kleiner.

Nur geringe Konzentrationsänderungen mit zunehmender Tiefe zeigten die Profile des gelösten Silikates in den Kontrollkernen. Die Form der Silikatprofile war, verglichen mit den anderen Nährstoffprofilen, relativ einheitlich. In den meisten Kontrollkernen wiesen die Profile in den oberen Sedimenthorizonten ein schwaches Maximum auf.

Bei der ersten und zweiten Probennahme wurde die gleiche mittlere Silikatkonzentration im Sediment festgestellt. Im September wurden $22.5+9.0 \mu\text{mol l}^{-1}$ gemessen, im Oktober $22.6+9.4 \mu\text{mol l}^{-1}$.

3.2.3. Die Sedimentkerne mit Arenicola marina

Der Tierbesatz und Beobachtungen an den Sedimentkernen

Da die Polychaeten an demselben Tag, an dem sie gesammelt worden waren, auch in die vorbereiteten Sedimentkerne eingesetzt wurden, überstanden alle Tiere die Umsetzung gut. In den ersten beiden Versuchswochen konnten keine Verluste festgestellt werden. An den Kothaufen ließ sich abzählen, daß alle Arenicola lebten und sich normal verhielten.

Nach dieser Anfangsphase traten allerdings Probleme auf: Das Versuchsfeld wurde mehr und mehr von Scharen nahrungssuchender Watvögel aufgesucht und besonders die Austernfischer entwickelten sich zu Experten im Zerstören der Abdeckgaze. Trotz regelmäßigem Auswechseln der Behälterabdeckungen konnte nicht verhindert werden, daß, vor allem aus den dicht besiedelten Sedimentkernen, Polychaeten erbeutet wurden (Kern 4: Verlust 2 Tiere, Kern 5: Verlust 4 Tiere). Die Stocherspuren der Schnäbel und abgerissene Polychaetensegmente dokumentierten dieses Geschehen. Sedimentkern Nr.6 wurde so sehr durch Vogelkot verunreinigt, daß dieser Kern ersetzt werden mußte.

Bei der Untersuchung der Sedimentkerne konnten keine toten Arenicola oder Verwesungsspuren gefunden werden. Der Sand aus den Behältern wies bis zum untersten Horizont noch eine hellbraune Färbung auf, die nur in den mittleren Schichten (ca. 7 bis maximal 17 cm) einen leichten Grauton enthielt. Die meisten Tiere wurden in der Schicht zwischen 15 und 25 cm Tiefe wiedergefunden.

Tabelle 3.21.: Tierbesatz der Arenicola-Sedimentkerne

Eingesetzte Tiere				Tierbesatz am Versuchsende		
Kern						
Nr.	Zahl Tiere	Lebendgewicht		Zahl Tiere	Lebendgewicht	
0	0					
				20	Crustacea	
				3	Polychaeta	1.6 g
				1	Mollusca	
1	5	<u>Arenicola m.</u> 15.3 g		5	<u>Arenicola m.</u>	16.8 g
				12	Crustacea	
				17	Polychaeta	0.9 g
				1	Mollusca	
2	8	<u>Arenicola m.</u> 22.4 g		8	<u>Arenicola m.</u>	21.3 g
				3	Crustacea	
				7	Polychaeta	1.9 g
				12	Mollusca	
3	10	<u>Arenicola m.</u> 29.2 g		10	<u>Arenicola m.</u>	33.2 g
				6	Crustacea	
				11	Polychaeta	0.4 g
				6	Mollusca	
4	16	<u>Arenicola m.</u> 41.8 g		14	<u>Arenicola m.</u>	43.6 g
				10	Crustacea	
				27	Polychaeta	1.8 g
				10	Mollusca	
5	20	<u>Arenicola m.</u> 51.1 g		16	<u>Arenicola m.</u>	44.1 g
				4	Crustacea	
				10	Polychaeta	1.2 g
				10	Mollusca	
6	32	<u>Arenicola m.</u> 82.4 g		4	<u>Arenicola m.</u>	10.9 g
		(Sedimentkern im			Oktober ersetzt)	
				5	Crustacea	
				13	Polychaeta	0.7 g
				2	Mollusca	

Veränderungen der Sedimentstruktur durch Arenicola marina

Die von den juvenilen Arenicola in den Sedimentbehältern angelegten Gänge glichen im Aufbau den Gängen der adulten Arenicola im Watt, wurden aber in geringerer Tiefe (10-17 cm) angelegt (Abbildung 3.15).

Die schleimverfestigte Wandung des L-förmigen Arenicola-Ganges hatte nach dreimonatiger Versuchsdauer im mittleren Teil des Schwanzschafes eine Dicke von 1 mm und eine mit den Nereis-Gängen vergleichbare Festigkeit. Im oberen Bereich (2-4 cm Tiefe) wies der Gang in einigen Fällen eine leichte rötlich-braune Tönung auf.

Schon nach der relativ kurzen Versuchsdauer war eine Anreicherung von kleinen Schillstückchen im Bereich der Freßtaschen festzustellen (Tabelle 3.22.). Die Fließsand-säulen hoben sich durch den Anteil von feineren Partikeln und durch die etwas dunklere Tönung vom umgebenden Sediment ab und hatten einen Durchmesser zwischen 5 und 15 mm. Im natürlichen Sediment ist genau das Umgekehrte zu beobachten, hier hebt sich das oxidierte Oberflächensediment vom dunklen reduzierten Sediment ab.

Der geringe organische Gehalt des Sedimentes führte in den Arenicola-besiedelten Kernen nur zu einer leichten Grautönung des Sedimentes im Bereich zwischen 3 und 10 cm Tiefe. Im Bereich der Galerien und unterhalb wies das Sediment eine hellbraune Färbung auf, obwohl der Gehalt organischer Substanz in den untersten Sedimentschichten anstieg.

Tabelle 3.22.: Die Verteilung der Korngröße und der organischen Substanz (Behälter 4)

Tiefe [cm]:	Korngröße (Median)	Porosität	Organische Substanz %
0- 1			0.73
1- 3	402	0.63	0.47
3- 7			0.27
7-11	420	0.41	0.16
11-15			0.25
15-20	436	0.39	0.30
0-20	423	0.46	0.29

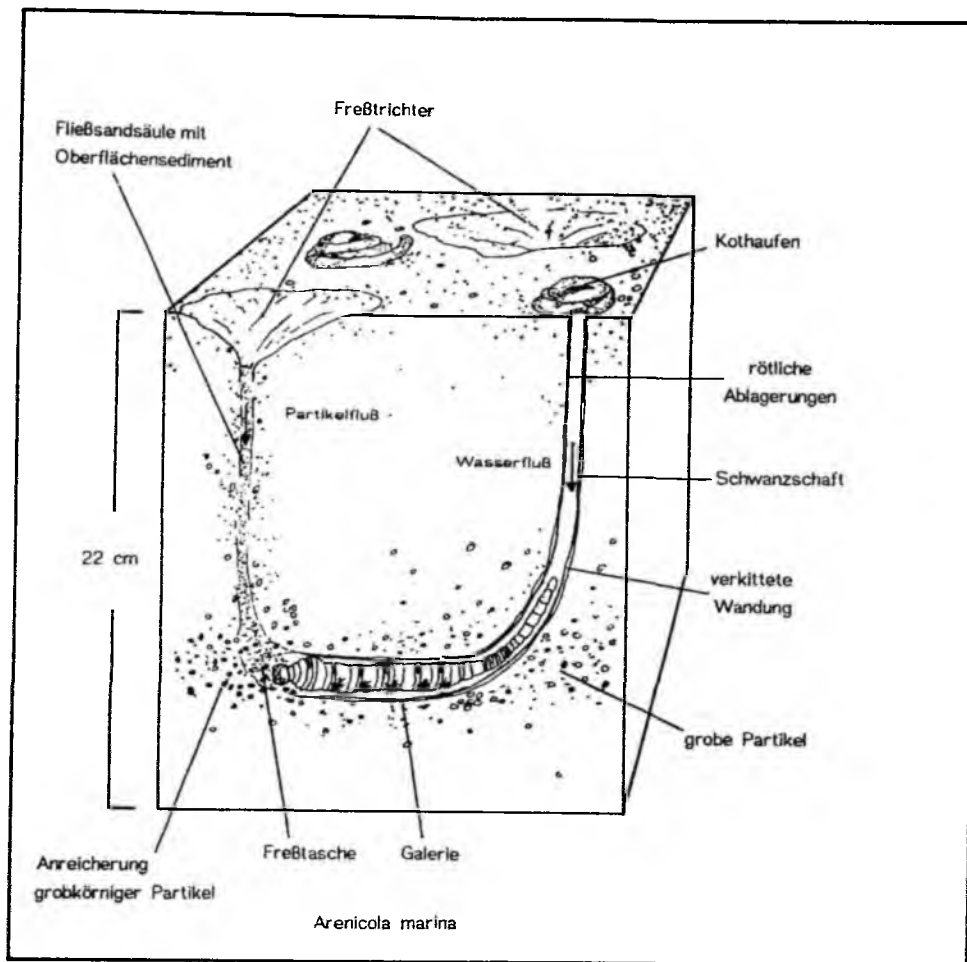


Abbildung 3.15.: Der Sedimentkern mit juvenilen *Arenicola marina*

Die Nährsalzprofile in den Sedimentkernen mit Arenicola

Die Besiedlung der Sedimentkerne durch *Arenicola* verursachte Konzentrationsänderungen bei allen gemessenen Nährsalzen. Die Beeinflussung der Nährstoffprofile hatte zwei Schwerpunkte, in 3-7 cm Tiefe und in 15-20 cm Tiefe. Die Konzentrationsänderungen der stickstoffhaltigen Nährsalze zeigte sich am deutlichsten in den unteren Sedimenthorizonten, während die Phosphat- und Silikatkonzentrationen in den oberen Sedimentschichten am stärksten abnahmen.

Die Nitrat- und Nitritwerte stiegen bei wachsender Biomasse in den unteren Horizonten an ($13 \pm 3 \text{ nmol NO}_3^- \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{m}^2$, $2.5 \pm 0.15 \text{ nmol NO}_2^- \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{m}^2$, 15 cm Tiefe), gleichzeitig nahm die Ammoniumkonzentration ab ($-6.5 \pm 3 \text{ nmol NH}_4^+ \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{m}^2$, 15 cm).

Da im Bereich 0-20 cm Nitratanstieg und Ammoniumrückgang etwa gleichgroß waren, änderte sich durch die Arenicola-Besiedlung die Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes (DIN) im Sedimentkern nicht wesentlich. Wie in den Nereis-Kernen verschob sich jedoch das Verhältnis von oxidiertem Stickstoff zu reduziertem Stickstoff zugunsten des Nitrates.

Bei Phosphat konnte bei hohen Schwankungen nur für den Horizont in 5 cm Tiefe (im Oktober auch in 15 cm Tiefe) eine Konzentrationsabnahme bei steigender Arenicola-Biomasse festgestellt werden (ca. $-3 \text{ nmol l}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ m}^2$). Die mittlere Phosphatkonzentration im Sedimentblock änderte sich dadurch allerdings nicht wesentlich.

Eine Abhängigkeit der Silikatkonzentration von der Biomasse des Polychaeten zeigte sich im September nur durch einen Konzentrationsrückgang in den oberen Sedimentschichten (bis 7 cm). Im Oktober dagegen konnte in allen Horizonten bis 15 cm Tiefe eine Silikatabnahme festgestellt werden, die im Durchschnitt $-10.5 \text{ nmol l}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ m}^2$ betrug.

Tabelle 3.23.: Die Konzentrationsänderungen in Abhängigkeit der Biomasse von Arenicola marina und die Konzentrationen bei der geringsten (0) und höchsten Abundanz

Tiefe	Konzentration Sediment ohne Tiere	Konzentration Sediment mit <u>Arenicola</u>	Konzentrations- änderung pro 100 g m ⁻² Biomasse Reg.koeff. r	
[cm]	[$\mu\text{mol l}^{-1}$]	[$\mu\text{mol l}^{-1}$]	[$\text{nmol l}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ m}^2$]	
<u>Nitrat</u>				
September (640 Ind m ⁻²)				
5	6.2	8.6	150	0.80
20	6.4	35.9	1500	0.79
0-20	6.2	23.2	750	0.83
Oktober (320 Ind m ⁻²)				
7	5.7	13.9	500	0.54
15	4.6	23.2	1500	0.86
0-20	5.0	14.0	600	0.76
<u>Nitrit</u>				
September (640 Ind m ⁻²)				
15	0.9	3.8	150	0.90
0-20	1.0	3.3	80	0.75
Oktober (320 Ind m ⁻²)				
3	1.0	1.7	50	0.80
15	0.8	5.5	350	0.80
0-20	1.0	2.6	115	0.74

Tabelle 3.23.: Die Konzentrationsänderungen in Abhängigkeit der Biomasse von Arenicola marina (Fortsetzung)

Tiefe [cm]	Konzentration Sediment ohne Tiere	Konzentration Sediment mit <u>Arenicola</u>	Konzentrationsänderung pro 100 g m ⁻² Biomasse	
	[μmol l ⁻¹]	[μmol l ⁻¹]	Reg.koeff.	r
			[nmol l ⁻¹ g ⁻¹ m ²]	
<u>Ammonium</u>				
September		(640 Ind m ⁻²)		
5	40.2	23.2	-750	-0.65
15	40.8	20.1	-750	-0.69
0-20	36.3	24.9	-420	-0.57
Oktober		(320 Ind m ⁻²)		
7	38.6	25.5	-950	-0.63
20	37.6	26.4	-1100	-0.76
0-20	39.4	27.4	-850	-0.65
<u>DIN</u>				
September		(640 Ind m ⁻²)		
10	39.6	62.9	1250	0.72
0-20	43.5	51.4	430	0.41
Oktober		(320 Ind m ⁻²)		
15	44.5	53.5	650	0.65
0-20	45.4	44.1	-140	-0.27
<u>Posphat</u>				
September		(640 Ind m ⁻²)		
5	9.1	2.5	-250	-0.61
0-20	6.4	4.6	-25	-0.12
Oktober		(320 Ind m ⁻²)		
3	7.2	1.8	-350	-0.63
15	3.5	2.2	-115	-0.75
0-20	4.2	2.1	-135	-0.57
<u>Silikat</u>				
September		(640 Ind m ⁻²)		
7	24.0	12.4	-470	-0.73
0-20	22.4	17.4	-225	-0.52
Oktober		(320 Ind m ⁻²)		
3	32.3	8.9	-1800	-0.88
10	22.0	10.7	-1150	-0.85
0-20	22.2	11.2	-1050	-0.91

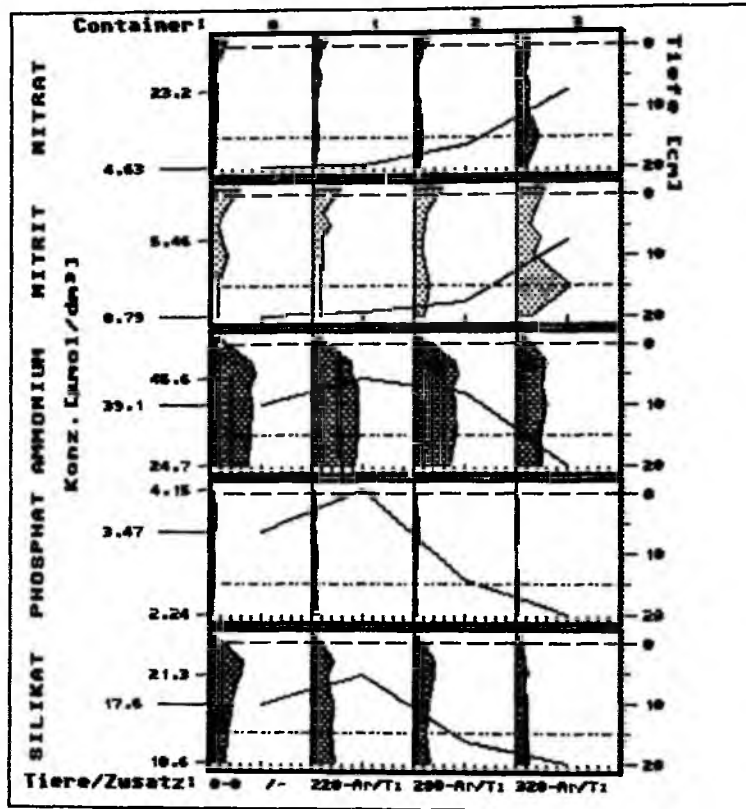


Abbildung 3.16.: Die Nährsalzprofile der Behälterreihe 1 im Oktober, besetzt mit 0, 220, 280 und 320 *Arenicola marina* pro m⁻². Die Linie kennzeichnet den Konzentrationsverlauf in der Tiefe (gestrichelte Linie) mit der stärksten Beeinflussung durch die Bioturbation.

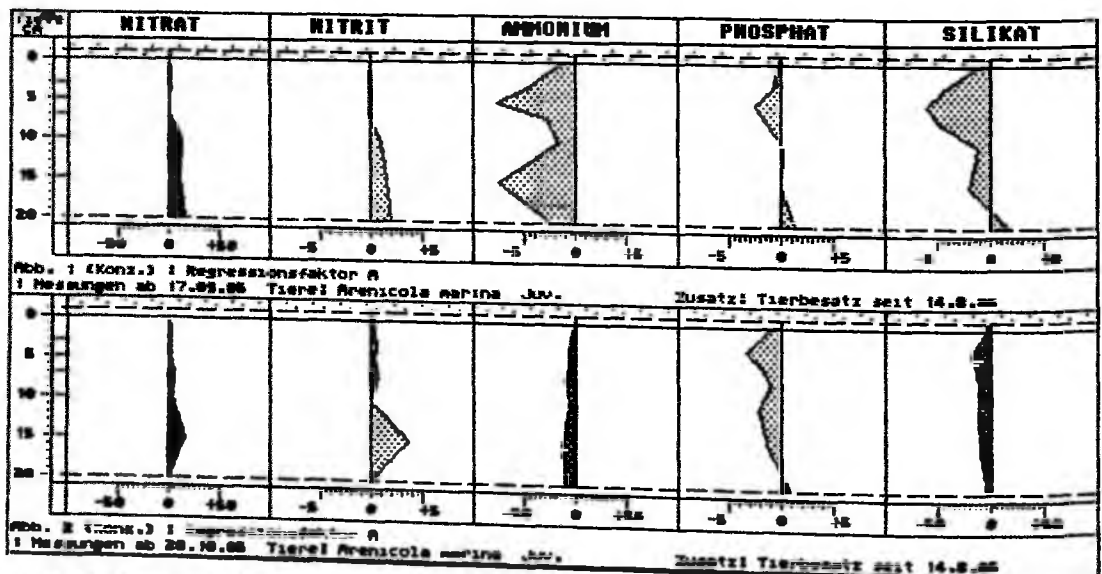


Abbildung 3.17.: Die Abhängigkeit der Nährsalzkonzentrationen von der Bioturbation durch *Arenicola marina*. Gezeigt ist die Konzentrationsänderung in nmol l⁻¹ bei einer Steigerung der Biomasse um 100 g (FG) m⁻².
 Obere Reihe : Ergebnis der Septembermessungen
 Untere Reihe : Ergebnis der Oktobermessungen

Die Steigerung des effektiven Diffusionskoeffizienten des Silikates durch Arenicola marina

Der Einfluß von Arenicola auf den Silikatdiffusionskoeffizienten im Sediment ist in Abbildung 3.18. dargestellt. Bei steigender Biomasse bzw. Abundanz wurde der Diffusionskoeffizient durch die Bioturbation der Polychaeten angehoben. Die Oktobermessung ergab eine Steigerung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten um $8.15 \cdot 10^{-7} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (Faktor 1.21, $r=0.85$) bei Erhöhung der Biomasse um 100 g m^{-2} . Im September war die berechnete Anhebung des Silikatdiffusionskoeffizienten durch die Tiere bei starker Streuung der Werte ($r=0.32$) wesentlich schwächer ($0.91 \cdot 10^{-7} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ bei Steigerung der Biomasse um 100 g m^{-2} , Faktor 1.01).

Die Regressionsanalysen ergaben die folgenden Beziehungen zwischen der Abundanz bzw. Biomasse und dem effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten D_{sI} im Sediment:

Septembermessung ($T = 13.1^\circ \text{C}$):

$$D_{sI} [\text{cm}^2 \text{s}^{-1}] = 29.96 \cdot 10^{-10} * \text{Abundanz} + 7.26 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.36)$$

$$D_{sI} [\text{cm}^2 \text{s}^{-1}] = 9.15 \cdot 10^{-10} * \text{Biomasse} + 7.38 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.32)$$

Oktobermessung ($T = 9.6^\circ \text{C}$):

$$D_{sI} [\text{cm}^2 \text{s}^{-1}] = 247.38 \cdot 10^{-10} * \text{Abundanz} + 2.87 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.78)$$

$$D_{sI} [\text{cm}^2 \text{s}^{-1}] = 81.46 \cdot 10^{-10} * \text{Biomasse} + 3.04 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.85)$$

Tabelle 3.24.: Veränderung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten D_{sI} durch Arenicola marina

Septembermessung			Oktobermessung		
$(T = 13.1^\circ \text{C})$			$(T = 9.6^\circ \text{C})$		
Abundanz	Biomasse	D_{sI}	Abundanz	Biomasse	D_{sI}
[Ind m^{-2}]	[g FG m^{-2}]	[$10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$]	[Ind m^{-2}]	[g FG m^{-2}]	[$10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$]
0	0	5.11	0	0	4.58
100	300	6.34	80	200	4.25
160	440	10.00	100	320	5.74
200	580	8.89	160	400	5.18
320	820	9.51	200	460	6.90
400	1020	8.77	280	860	6.91
640	1880	7.64	320	1080	14.74

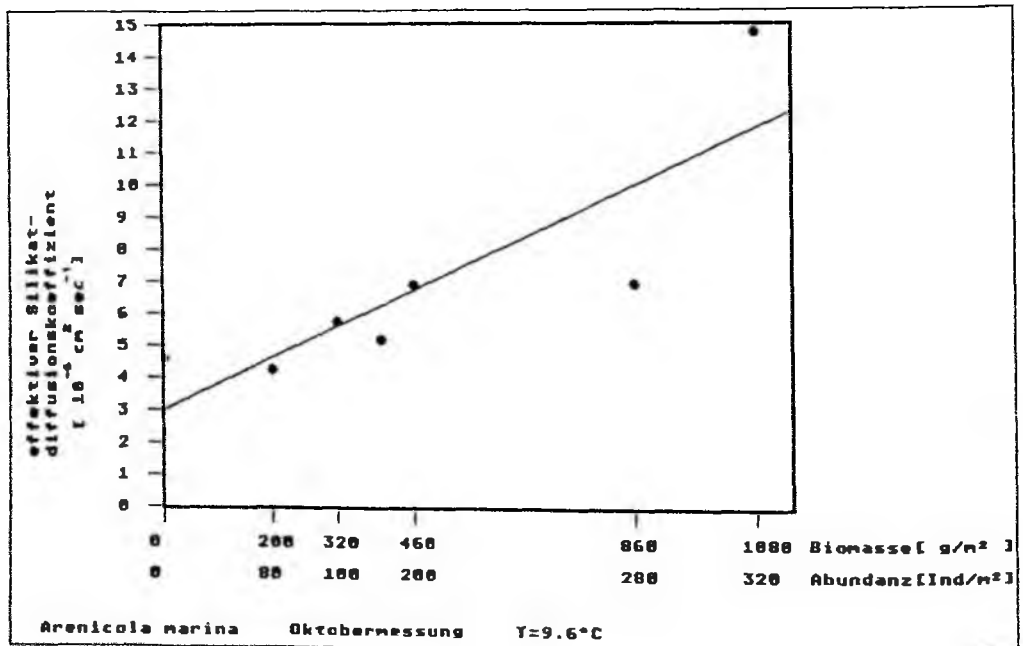
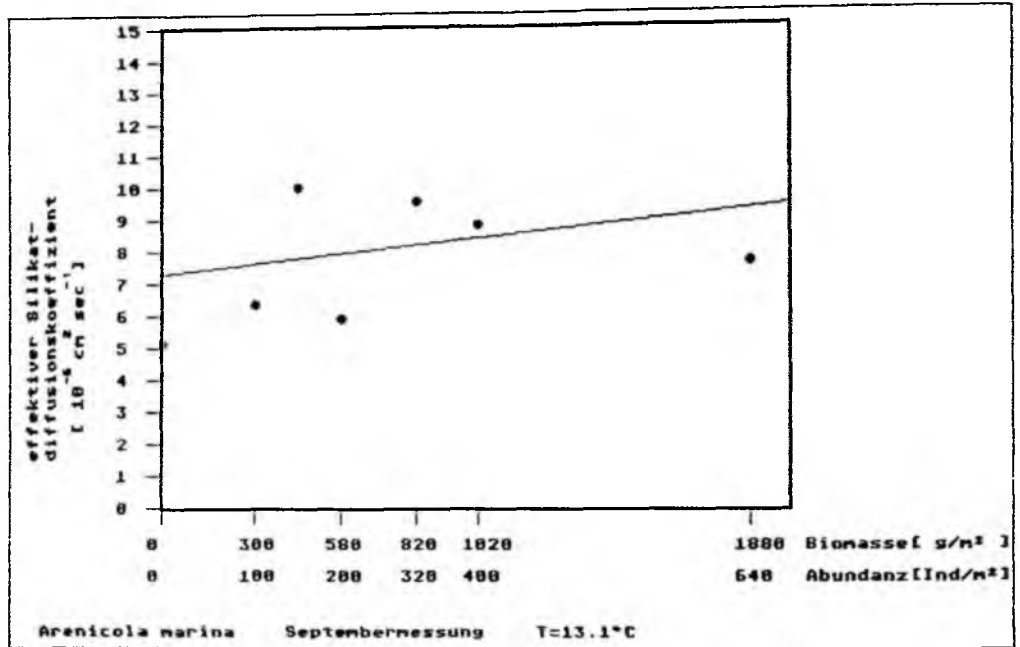


Abbildung 3.18.: Die Veränderung des effektiven Silikat-diffusionskoeffizienten im Sediment durch Arenicola marina
 Obere Abbildung : Ergebnis der Septembermessungen
 Untere Abbildung : Ergebnis der Oktobermessungen

3.2.4. Die Sedimentkerne mit Nereis diversicolor

Der Tierbesatz und Beobachtungen an den Sedimentkernen

Einen Tag nach dem Einsetzen hatten die Tiere ihre Wohngänge angelegt. Die Öffnungen der Wohngänge zeigten eine gleichmäßige Verteilung der Polychaeten in den Sedimentkernen, an der Zahl der Öffnungen konnte abgeschätzt werden, daß sich alle Tiere noch in dem Kern befanden.

Ein Verlassen der Wohngänge konnte im flachen Wasser bei Ebbe nie beobachtet werden, die Nahrungssuche fand wie im Aquarium wahrscheinlich hauptsächlich nachts statt.

Die regelmäßige Zählung der Wohngänge ergab in einigen Sedimentkernen einen Verlust an Tieren, der aber nicht auf das Entweichen von Polychaeten sondern, wie sich am Versuchsende herausstellte, auf das Eindringen von Räufern (Lineus viridis) zurückzuführen war.

Diese Nemertinen finden ihre Beute mit ihrem Geruchssinn und waren durch die 500 um Gaze, die die Seitenöffnungen der Sedimentbehälter abdeckte, nicht auszuschließen. In dem Sedimentkern mit der geringsten Abundanz wurden acht große Lineus aber keiner der 10 Nereis gefunden, in einem der Kerne mit 40 Nereis fehlten 8 Tiere, hier wurden drei Lineus entdeckt.

Der Tierbesatz der Sedimentbehälter zu Versuchsbeginn und am Ende ist in Tabelle 3.25. aufgelistet.

Veränderung der Sedimentstruktur durch Nereis

Die von Nereis in den Versuchsbehältern angelegten Gänge unterschieden sich nicht von den im natürlichen Wattsediment beobachteten Gängen.

Die 5 bis 6 cm langen Polychaeten legten mehr oder weniger gewundene Gänge mit einem Durchmesser von 3 bis 4 mm an, die bis etwa 15 cm Sedimenttiefe reichten. Einige Gänge verzweigten sich in der oberen Hälfte um dann in zwei bis drei Ästen an die Oberfläche zu münden, die meisten waren jedoch unverzweigt.

Die durch Schleim gefestigte Wandung war von 1-2 cm Tiefe bis in 8-10 cm Tiefe durch Eisenhydroxyd leicht rötlich verfärbt, unterhalb dieser Tiefe hob sich die Gangwand durch eine schwache Brauntönung (feine Partikel) vom umgebenden Sediment ab.

Tabelle 3.25.: Tierbesatz der Nereis-Sedimentkerne

Eingesetzte Tiere				Tierbesatz am Versuchsende		
Kern						
Nr.	Zahl Tiere	Lebendgewicht		Zahl Tiere		Lebendgewicht
0	0					
				9	Crustacea	
				10	Polychaeta	0.3 g
				6	Mollusca	
1	10	<u>Nereis div.</u>	5.0 g	0	<u>Nereis div.</u>	0
				8	<u>Lineus viridis</u>	5.2 g
				6	Crustacea	
				7	Polychaeta	1.2 g
				12	Mollusca	
2	20	<u>Nereis div.</u>	9.8 g	20	<u>Nereis div.</u>	11.3 g
				3	Crustacea	
				12	Polychaeta	0.9 g
				8	Mollusca	
3	20	<u>Nereis div.</u>	9.2 g	24	<u>Nereis div.</u>	13.2 g
				6	Crustacea	
				17	Polychaeta	0.8 g
				0	Mollusca	
4	40	<u>Nereis div.</u>	17.3 g	32	<u>Nereis div.</u>	17.6 g
				3	<u>Lineus viridis</u>	2.2 g
				11	Crustacea	
				7	Polychaeta	1.5 g
				10	Mollusca	
5	40	<u>Nereis div.</u>	17.5 g	40	<u>Nereis div.</u>	18.5 g
				9	Crustacea	
				9	Polychaeta	1.4 g
				5	Mollusca	
6	80	<u>Nereis div.</u>	38.4 g	79	<u>Nereis div.</u>	40.0 g
				3	Crustacea	
				4	Polychaeta	0.5 g
				3	Mollusca	

Zwischen 1 und 7 cm Sedimenttiefe waren die Gänge teilweise von einer bis zu 5 mm starken, siltig-schlickigen Schicht ummantelt. Durch ihre feste Konsistenz konnten diese auffälligen Ablagerungen als zwiebelförmige Gebilde aus dem Sediment herausgelöst werden. Der Querschnitt belegte durch die schwarzbraune Färbung hohen organischen Gehalt und anoxische Bedingungen.

Diese Wandverdickung kennzeichnet den, auch in den Aquarienbeobachtungen festgestellten, häufigsten Aufenthaltsort der Tiere. Die Ablagerungen um die Gänge sind durch die ständige Schleimabsonderung der Tiere zu erklären. An der sekretbedeckten Wandung bleiben feine Partikel aus dem Ventilationsstrom und Nahrungsreste haften und es kommt zu verstärktem Bakterienwachstum. Dieses feinkörnige schleimdurchsetzte Gemisch reichert sich um den Gang an.

Auf der Sedimentoberfläche zeigten sich um die Gangöffnungen die typischen, nach allen Seiten ziehenden sternförmigen Kriech- und Fraßspuren. Im Radius dieser Spuren wies die Oberfläche eine hellere Färbung auf, die durch das Abweiden der Sedimentoberfläche durch die Polychaeten verursacht wurde. Auch die traubenförmigen Kothäufchen der Tiere wurden in diesem Bereich gefunden.

Das Sediment der mit Nereis besetzten Behälter wies bei dem Aquarienversuch wie auch bei dem Freilandversuch eine einheitliche hellbraune Färbung bis zum Behälterboden auf. Bis auf die Anreicherung feinen Sedimentes an der Oberfläche, verursacht durch sedimentierte Partikel, war keine Schichtung festzustellen (Tabelle 3.26.). Der Gehalt an organischer Substanz im Oberflächensediment war etwas geringer als in den Sedimentbehältern ohne Makrofauna.

Tabelle 3.26.: Die Verteilung der Korngröße und der organischen Substanz (Behälter 4)

Tiefe [cm]:	Korngröße (Median)	Porosität	Organische Substanz %
0 - 3.5			0.71
3.5- 6	405	0.63	0.45
6 - 8.5			0.24
8.5-11	410	0.41	0.18
11 -13.5			0.16
13.5-16	413	0.40	0.18
0-16	411	0.44	0.24

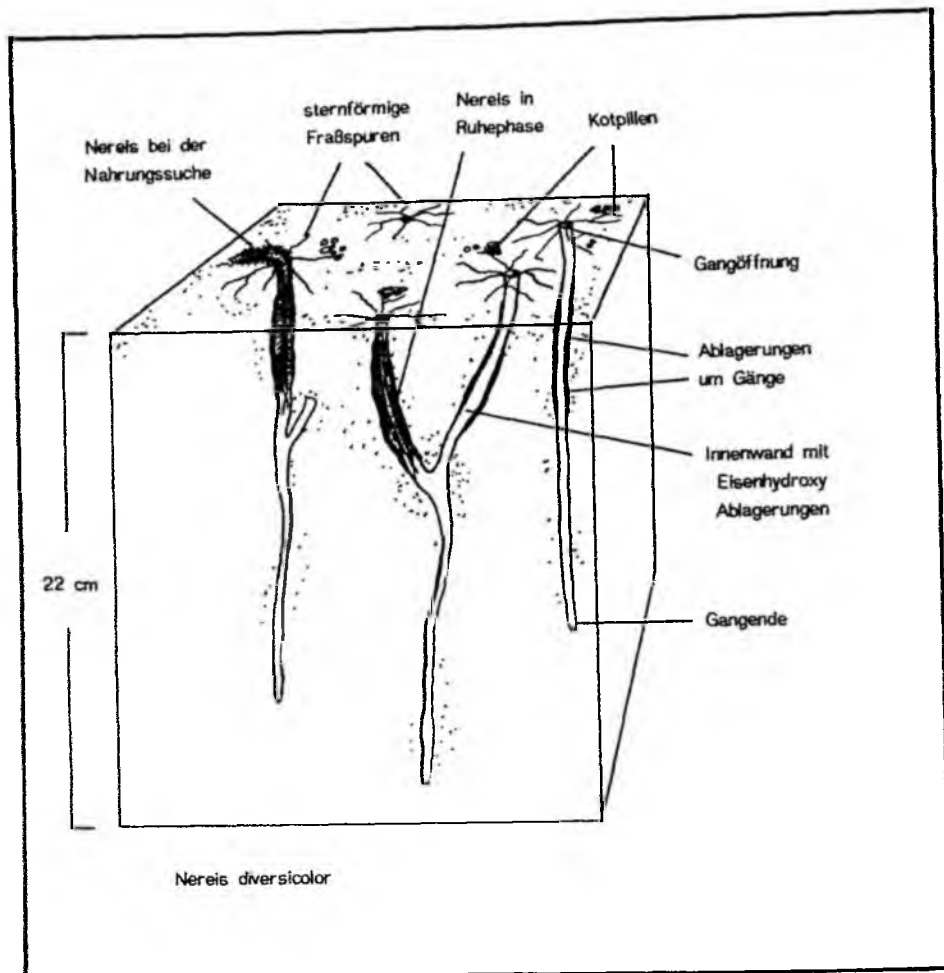


Abbildung 3.19.: Die Gänge von Nereis diversicolor im Sediment

Der Einfluß von Nereis auf die Nährsalzprofile im Sediment

Nereis diversicolor hatte von allen untersuchten Tierarten den stärksten Einfluß auf die Konzentrationen der Stickstoffkomponenten im Porenwasser. In Abbildung 3.20. sind die Profile aus vier Sedimentkernen dargestellt, die mit 0, 400, 800 und 1600 Nereis besiedelt waren. Auffällig ist der kräftige Anstieg der Nitrat- und Nitritkonzentrationen und der gleichzeitige Rückgang der Ammoniumkonzentrationen bei steigender Abundanz (bzw. steigender Biomasse).

Die Nährsalzkonzentrationsänderungen, die pro 100 Gramm Lebendgewicht von Nereis in den verschiedenen Meßtiefen verursacht wurden sind in Abbildung 3.21. dargestellt. Wie die Graphik zeigt, verursachte Nereis Konzentrationsänderungen in allen Sedimentschichten bis 16 cm Tiefe.

Die stärksten Konzentrationsänderungen durch die Aktivität der Polychaeten traten im September in 3.5 bis 8.5 cm Tiefe auf, im Oktober etwas tiefer, in 8.5-13.5 cm. Beide Messungen belegen übereinstimmend die Wirkung von Nereis auf die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser.

Die Bioturbation der Tiere verursachte eine starke Zunahme der Nitratkonzentration ($50-80 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$) und eine ebenso deutliche Abnahme der Ammoniumkonzentration (-35 bis $-50 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$). Mit steigender Biomasse veränderte sich das Konzentrationsverhältnis von oxidiertem zu reduziertem Stickstoff im Porenwasser zugunsten der oxidierten Komponenten.

Im September war der Nitratanstieg fast genausogroß wie der Ammoniumrückgang ($-50 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$), die Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes im Sediment änderte sich daher bei steigenden Abundanzen kaum (DIN: $60-64 \text{ } \mu\text{mol l}^{-1}$). Eine andere Situation stellte sich im Oktober dar: Die Nitratzunahme übertraf bei steigenden Abundanzen die Ammoniumabnahme um das 2.5-fache, die Folge war eine deutliche Zunahme des DIN im Porenwasser ($50 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$).

Wie die Abbildung 3.21. zeigt, verursachten die steigenden Abundanzen bei Phosphat und Silikat ähnliche Konzentrationsänderungen in den einzelnen Sedimenthorizonten, im Oktober war der Einfluß der Tiere allerdings wesentlich schwächer. Die Aktivität der Tiere ließ die Konzentration der beiden Nährsalze im Porenwasser abnehmen (September ca. $-10 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$, Oktober 0 - $-100 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$), dabei traten die höchsten Abnahmen in demselben Horizont auf, in dem auch die stärksten Nitrat- und Ammoniumveränderungen nachgewiesen werden konnten.

Die im Oktober in den unbesiedelten Sedimentkernen festgestellten Phosphat- und Silikatkonzentrationen (2 bzw. $14 \text{ } \mu\text{mol l}^{-1}$) waren deutlich geringer als die im September festgestellten Konzentrationen (10 bzw. $24 \text{ } \mu\text{mol l}^{-1}$), dieser Unterschied erklärt die schwächeren Abnahmeraten durch Nereis im Oktober.

Tabelle 3.27.: Die Konzentrationsänderungen in Abhängigkeit der Biomasse von Nereis diversicolor und die Konzentrationen bei der geringsten (0) und höchsten Abundanz (~ 1600 Ind m^{-2})

Tiefe	Konzentration Sediment ohne Tiere	Konzentration Sediment mit <u>Nereis</u>	Konzentrations- änderung pro 100 g m^{-2} Biomasse Reg.koeff. r	
[cm]	[$\mu mol l^{-1}$]	[$\mu mol l^{-1}$]	[nmol $l^{-1} g^{-1} m^2$]	
<u>Nitrat</u>				
September		(1600 Ind m^{-2})		
6.0	6.8	63.7	7800	0.93
0-16	6.9	50.4	5400	0.95
Oktober		(1580 Ind m^{-2})		
11.0	4.6	95.8	12100	0.87
0-16	5.0	70.7	8250	0.85
<u>Nitrit</u>				
September		(1600 Ind m^{-2})		
3.5	0.8	4.7	450	0.92
0-16	0.6	2.7	250	0.97
Oktober		(1580 Ind m^{-2})		
6.0	0.6	3.5	300	0.71
0-16	0.7	2.0	100	0.32
<u>Ammonium</u>				
September		(1600 Ind m^{-2})		
6.0	59.7	8.8	-7150	-0.68
0-16	52.0	10.8	-4950	-0.70
Oktober		(1580 Ind m^{-2})		
11.0	35.9	1.6	-4300	-0.92
0-16	35.2	8.8	-3250	-0.89

Tabelle 3.27.: Die Konzentrationsänderungen in Abhängigkeit der Biomasse von Nereis diversicolor und die Konzentrationen bei der geringsten (0) und höchsten Abundanz (~ 1600 Ind m^{-2})

Tiefe	Konzentration Sediment ohne Tiere	Konzentration Sediment mit <u>Nereis</u>	Konzentrations- änderung pro 100 g m^{-2} Biomasse Reg.koeff. r	
[cm]	[$\mu mol l^{-1}$]	[$\mu mol l^{-1}$]	[nmol $l^{-1} g^{-1} m^2$]	
<u>Din</u>				
September (1600 Ind m^{-2})				
3.5	61.0	75.1	2550	0.42
0-16	59.5	63.9	700	0.12
Oktober (1580 Ind m^{-2})				
11.0	41.2	98.5	7600	0.80
0-16	40.9	81.5	5050	0.81
<u>Phosphat</u>				
September (1600 Ind m^{-2})				
11.0	9.0	1.5	-800	-0.75*
0-16	9.5	1.8	-850	-0.76
Oktober (1580 Ind m^{-2})				
11.0	2.5	2.3	-50	-0.20
0-16	2.1	2.2	0	0.11
* höchste Rate mit $r > 0.7$				
<u>Silikat</u>				
September (1600 Ind m^{-2})				
8.5	23.4	13.7	-1315	-0.79
0-16	22.3	13.2	-1140	-0.92
Oktober (1580 Ind m^{-2})				
11.0	16.1	11.2	-820	-0.46
0-16	14.3	16.5	-130	-0.09

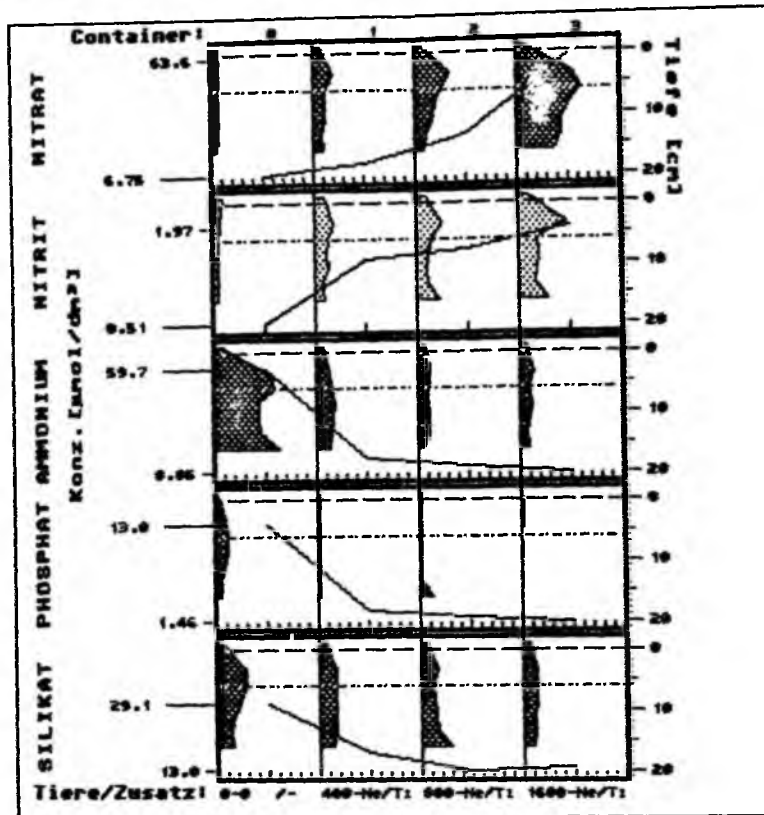


Abbildung 3.20.: Die Nährsalzprofile der Behälterreihe 1 im September, besetzt mit 0, 400, 800 und 1600 *Nereis diversicolor* pro m^{-2} . Die Linie kennzeichnet den Konzentrationsverlauf in der Tiefe (gestrichelte Linie) mit der stärksten Beeinflussung durch die Bioturbation.

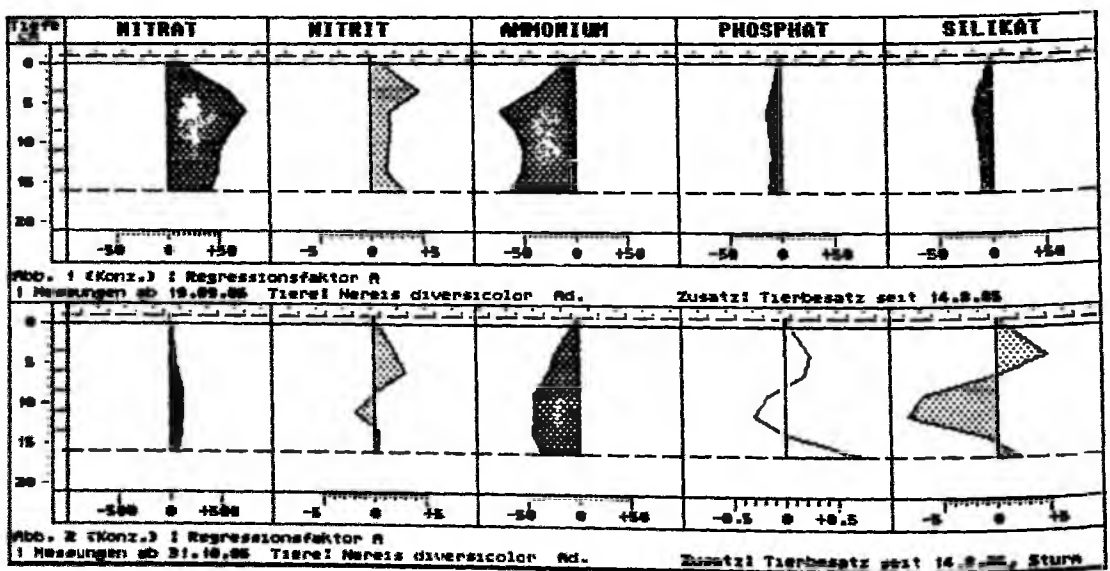


Abbildung 3.21.: Die Abhängigkeit der Nährsalzkonzentrationen von der Bioturbation durch *Nereis diversicolor*. Gezeigt ist die Konzentrationsänderung in $nmol\ l^{-1}$ bei einer Steigerung der Biomasse um $100\ g\ (FG)\ m^{-2}$.
 Obere Reihe : Ergebnis der Septembermessungen
 Untere Reihe : Ergebnis der Oktobermessungen

Die Steigerung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten im Sediment durch Nereis diversicolor

Abbildung 3.22. zeigt die effektiven Diffusionskoeffizienten des Silikates (Mindestgrößen) in den Sedimentkernen mit Nereis. Besonders die Septemberdaten zeigen eine deutliche Steigerung des Koeffizienten in Abhängigkeit der Nereis-Biomasse bzw. Nereis-Abundanz in den Kernen. So führte im September eine Erhöhung der Biomasse um 100 g m^{-2} zu einer Anhebung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten um $10.28 \cdot 10^{-7} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (Faktor 1.18).

Im Oktober war der Einfluß von Nereis auf den effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten wesentlich schwächer als im September.

Die Regressionsanalysen ergaben die folgenden Beziehungen zwischen der Abundanz bzw. Biomasse und dem effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten D_{sI} im Sediment:

Septembermessung ($T = 14.1^\circ \text{C}$):

$$D_{sI} [\text{cm}^2 \text{ s}^{-1}] = 45.97 \cdot 10^{-10} * \text{Abundanz} + 4.91 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.90)$$

$$D_{sI} [\text{cm}^2 \text{ s}^{-1}] = 102.88 \cdot 10^{-10} * \text{Biomasse} + 4.82 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.92)$$

Oktobermessung ($T = 8.8^\circ \text{C}$):

$$D_{sI} [\text{cm}^2 \text{ s}^{-1}] = 9.31 \cdot 10^{-10} * \text{Abundanz} + 3.94 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.43)$$

$$D_{sI} [\text{cm}^2 \text{ s}^{-1}] = 21.61 \cdot 10^{-10} * \text{Biomasse} + 3.85 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.50)$$

Tabelle 3.28.: Veränderung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten D_{sI} durch Nereis diversicolor

Septembermessung			Oktobermessung		
(T = 14.1°C)		D_{sI}	(T = 8.8°C)		D_{sI}
Abundanz	Biomasse		Abundanz	Biomasse	
[Ind m ⁻²]	[g FG m ⁻²]	[10 ⁻⁶ cm ² s ⁻¹]	[Ind m ⁻²]	[g FG m ⁻²]	[10 ⁻⁶ cm ² s ⁻¹]
0	0	5.27	0	0	4.46
200	100	5.37	400	180	2.95
400	220	6.96	480	260	5.51
400	180	7.97	640	340	5.11
800	360	8.89	800	360	3.41
800	340	6.23	1580	800	5.83
1600	740	12.99			

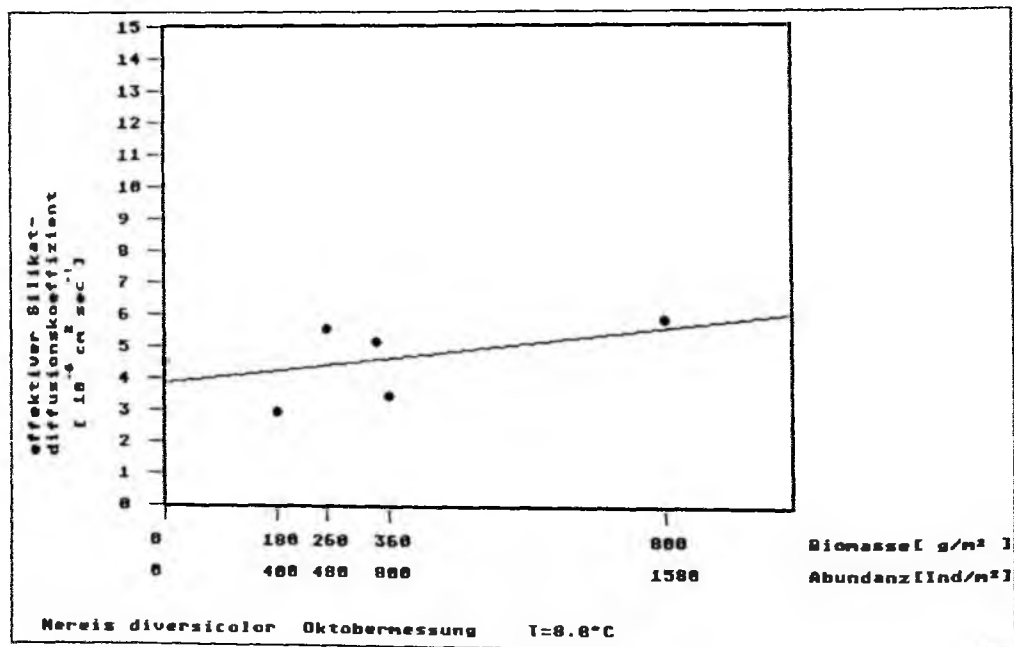
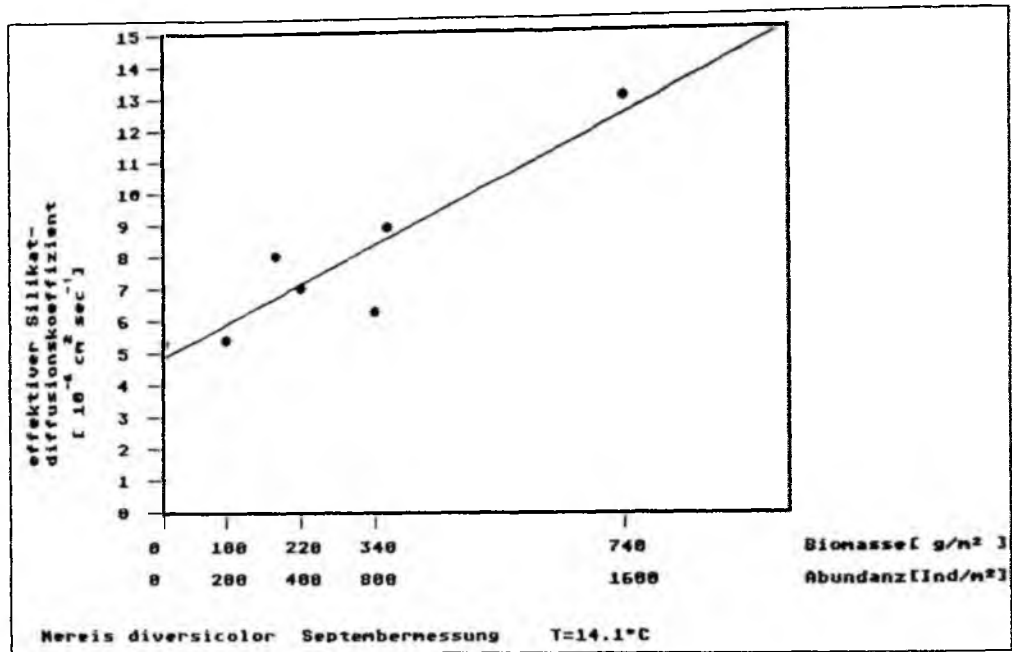


Abbildung 3.22.: Die Veränderung des effektiven Silikat-diffusionskoeffizienten im Sediment durch *Nereis diversicolor*
 Obere Abbildung : Ergebnis der Septembermessungen
 Untere Abbildung : Ergebnis der Oktobermessungen

3.2.5. Die Sedimentkerne mit Scoloplos armiger

Der Tierbesatz und Beobachtungen an den Sedimentkernen

Im Gegensatz zum Aquarierversuch traten beim Freilandcontainerversuch mit Scoloplos Probleme auf. Obwohl nur Tiere verwendet wurden, die sich sofort nach dem Einsetzen in die Versuchsbehälter in das Sediment eingruben, starben einige der Polychaeten ab (vgl. Tabelle 3.29.). Wahrscheinlich waren diese Tiere, die am Vortag gesammelt wurden, durch die Hälterung im Aquarium so geschwächt, daß sie nur kurze Zeit im Sediment überlebten. Das Absterben einiger Polychaeten muß auch als Ursache für die, verglichen mit den Arenicola- und Nereiskernen, uneinheitliche Entwicklung der Nährsalzprofile in den Scoloploskernen angesehen werden.

Die Wirkung der Bioturbation von Scoloplos war während der Versuchsdauer an der Anreicherung grober Partikel, Schillstückchen und Kotpillen auf der Sedimentoberfläche zu erkennen.

Der Einfluß von Scoloplos auf die Sedimentstruktur

Scoloplos baut keine festen Gänge oder Röhren im Sediment. Bei der Nahrungsaufnahme befindet sich der kiemenbesetzte hintere Körperabschnitt des Tieres in einem von einer dünnen Schleimschicht ausgekleideten Gang, der von der Sedimentoberfläche bis in etwa 5 cm Tiefe reicht. Mit seinem Vorderende stößt Scoloplos am unteren Ende des Ganges seitlich in das Sediment vor und nimmt mit seinem Pharynx selektiv feines partikuläres Material im Bereich der Redoxdikontinuität auf (Aquarienbeobachtung, vgl. Myers 1977a, Rice et al. 1986). Am Versuchsende konnten daher in den Scoloplos-Kernen keine auffälligen Strukturen gefunden werden. Die einzigen Spuren der Polychaeten waren die kurzen, noch nicht kollabierten Gangabschnitte, die zur Sedimentoberfläche führten.

Am Versuchsende wurden die meisten Tiere im Sedimenthorizont zwischen 2 und 8 cm Tiefe gefunden. Einige Tiere waren bis zum Behälterboden (16 cm Tiefe) vorgedrungen, dies kann aber auch durch eine Fluchtreaktion beim Herausnehmen der Behälter verursacht worden sein.

Die oberste Sedimentschicht (ca. 1 cm) war von den Kotpillen und kleinen Schillstückchen durchsetzt. Das Sediment der Scoloplos-Kerne wies ab 5-10 cm eine Graufärbung auf. Eine Veränderung des Gehaltes der organischen Substanz im Sediment durch die Bioturbation von Scoloplos ließ sich nach der relativ kurzen Versuchsdauer (5-6 Wochen) jedoch nicht feststellen (vgl. Tabelle 3.30.).

Tabelle 3.29.: Tierbesatz der Scoloplos-Sedimentkerne

Eingesetzte Tiere				Tierbesatz am Versuchsende		
Kern	Nr.	Zahl Tiere	Lebendgewicht	Zahl	Tiere	Lebendgewicht
0	0			12	Crustacea	} 0.4 g
				10	Polychaeta	
				2	Mollusca	
1	10	<u>Scoloplos</u>	0.6	8	<u>Scoloplos</u>	0.5 g
				2	Crustacea	} 0.5 g
				12	Polychaeta	
				2	Mollusca	
2	20	<u>Scoloplos</u>	1.4 g	17	<u>Scoloplos</u>	1.3 g
				8	Crustacea	} 0.5 g
				12	Polychaeta	
				0	Mollusca	
3	40	<u>Scoloplos</u>	2.5 g	38	<u>Scoloplos</u>	2.4 g
				6	Crustacea	} 0.8 g
				7	Polychaeta	
				6	Mollusca	
4	40	<u>Scoloplos</u>	2.1 g	41	<u>Scoloplos</u>	2.0 g
				1	Crustacea	} 0.9 g
				3	Polychaeta	
				14	Mollusca	
5	80	<u>Scoloplos</u>	6.0 g	71	<u>Scoloplos</u>	5.5 g
				0	Crustacea	} 1.0 g
				5	Polychaeta	
				5	Mollusca	
6	160	<u>Scoloplos</u>	11.3 g	149	<u>Scoloplos</u>	9.8 g
				13	Crustacea	} 0.8 g
				7	Polychaeta	
				5	Mollusca	

Tabelle 3.30.: Die Verteilung der Korngröße und der organischen Substanz

Tiefe [cm]	Korngrößenmedian	Porosität	Organische Substanz%
0 - 3.5			0.60
3.5- 6	416	0.61	0.44
6 - 8.5			0.24
8.5-11	412	0.40	0.19
11 -13.5			0.14
13.5-16	413	0.40	0.15
0-16	412	0.44	0.29

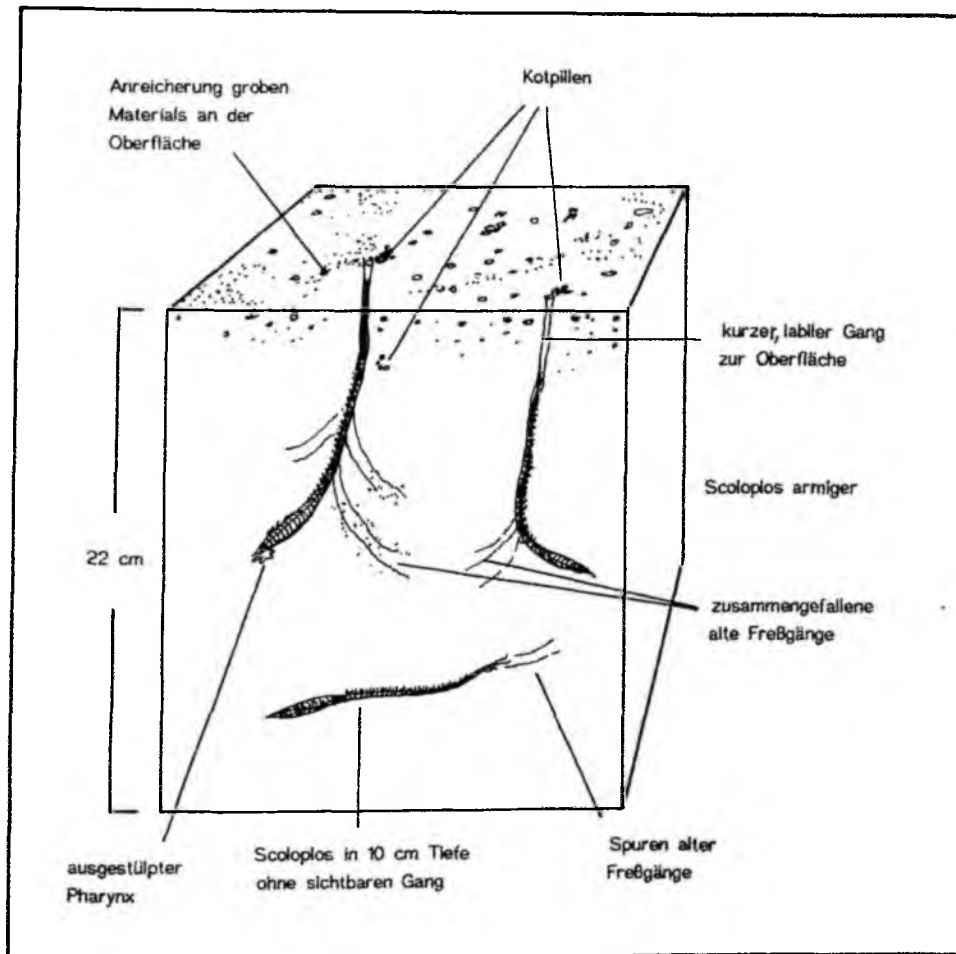


Abbildung 3.23.: Sedimentkern mit Scoloplos armiger

Der Einfluß von Scoloplos auf die Nährsalzprofile im Sediment

Die Steigerung der Biomasse von Scoloplos armiger führte zu einem Anstieg der Nitrat- und Nitritkonzentrationen in den Sedimentschichten zwischen 6 und 16 cm Tiefe, die auch

eine Zunahme der mittleren Nitrat- und Nitritkonzentration in den Sedimentkernen verursachte (NO_3^- : $+32.5 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1} \text{ m}^{-2}$, NO_2^- : $+2.5 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1} \text{ m}^{-2}$).

Die Silikatkonzentrationen in dem Sedimenthorizont oberhalb 8.5 cm Tiefe nahmen bei zunehmender Biomasse von Scoloplos ab ($-2.8 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1} \text{ m}^{-2}$), die stärksten Rückgänge wurden in 3.5 bis 6 cm Tiefe festgestellt.

Die Konzentrationen von Phosphat und Ammonium wiesen in den Sedimentkernen mit Scoloplos starke Schwankungen auf, ein klarer Trend war nicht feststellen (Korrelationen unter 0.5). Die Konzentrationen dieser beiden Nährsalze waren in den besiedelten Kernen jedoch höher als in dem Sedimentkern ohne Scoloplos.

Tabelle 3.31.: Die Konzentrationsänderungen in Abhängigkeit der Biomasse von Scoloplos armiger und die Konzentrationen bei der geringsten (0) und höchsten Abundanz ($\sim 3200 \text{ Ind m}^{-2}$)

Tiefe	Konzentration Sediment ohne Tiere	Konzentration Sediment mit <u>Scoloplos</u> (3200 Ind m^{-2})	Konzentrationsänderung pro 100 g m^{-2} Biomasse Reg.koeff. r	
[cm]	[$\mu\text{mol l}^{-1}$]	[$\mu\text{mol l}^{-1}$]	[$\text{nmol l}^{-1}\text{g}^{-1} \text{ m}^{-2}$]	
<u>Nitrat</u>				
11	4.7	26.8	9050	0.85
0-16	5.0	13.3	3250	0.81
<u>Nitrit</u>				
13.5	1.0	3.2	900	0.67
0-16	0.9	1.5	250	0.58
<u>Ammonium</u>				
11	12.9	10.6	-4150	-0.58
0-16	13.4	15.5	-1350	-0.18
<u>Din</u>				
13.5	18.3	41.1	8600	0.66
0-16	19.3	30.2	2100	0.32
<u>Phosphat</u>				
13.5	1.8	1.5	-715	-0.38
0-16	2.0	2.3	-450	-0.30
<u>Silikat</u>				
3.5	18.2	15.6	-1860	-0.56
0-16	16.9	13.2	-1050	-0.53

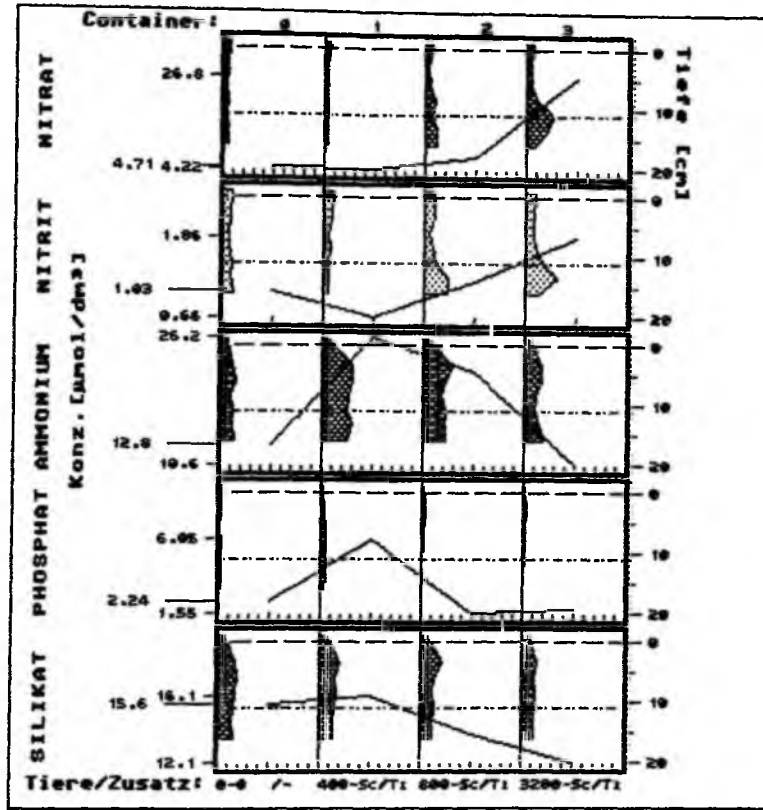


Abbildung 3.24.: Die Nährsalzprofile der Behälterreihe 1 im September besetzt mit 0, 400, 800 und 3200 *Scoloplos armiger* pro m². Die Linie kennzeichnet den Konzentrationsverlauf in der Tiefe (gestrichelte Linie) mit der stärksten Beeinflussung durch die Bioturbation.

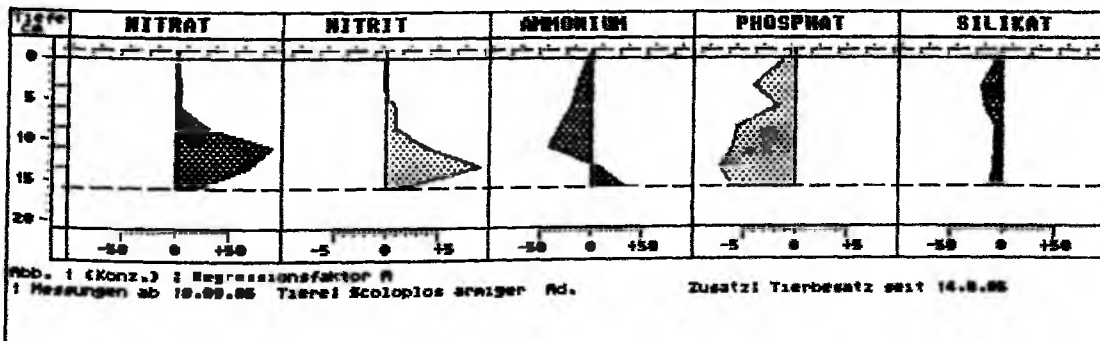


Abbildung 3.25.: Die Abhängigkeit der Nährsalzkonzentrationen von der Bioturbation durch *Scoloplos armiger*. Gezeigt ist die Konzentrationsänderung in nmol l⁻¹ bei einer Steigerung der Biomasse um 100 g (FG) m⁻².

Die Steigerung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten im Sediment durch Scoloplos armiger

Scoloplos armiger steigert wie Arenicola und Nereis den effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten in den besiedelten Sedimenthorizonten. Die Abhängigkeit des Koeffizienten von der Biomasse des Polychaeten ist in Abbildung 3.26. dargestellt. Bei einer Steigerung der Biomasse um 100 g m^{-2} wurde der effektive Silikatdiffusionskoeffizient der besiedelten Sedimentschicht um $9.46 \cdot 10^{-7} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ angehoben (Faktor 1.15, Septembermessung). Die Wirkung von Scoloplos auf den Koeffizienten erreicht damit eine ähnliche Größe wie die Wirkung von Arenicola und Nereis.

Die Regressionsanalysen ergaben die folgenden Beziehungen zwischen der Abundanz bzw. Biomasse und dem effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten D_{s1} im Sediment:

Septembermessung ($T = 12.8^\circ \text{C}$):

$$D_{s1} [\text{cm}^2 \text{ s}^{-1}] = 6.95 \cdot 10^{-10} * \text{Abundanz} + 5.50 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.56)$$

$$D_{s1} [\text{cm}^2 \text{ s}^{-1}] = 94.61 \cdot 10^{-10} * \text{Biomasse} + 5.55 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.55)$$

Tabelle 3.32.: Veränderung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten D_{s1} durch Scoloplos armiger

Septembermessung		
Abundanz	(T = 12.8° C)	
	Biomasse	D_{s1}
[Ind m^{-2}]	[g FG m^{-2}]	[$10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$]
0	0	5.07
200	12	7.82
400	28	5.13
800	50	4.80
800	42	6.34
1600	120	5.98
3200	230	8.23

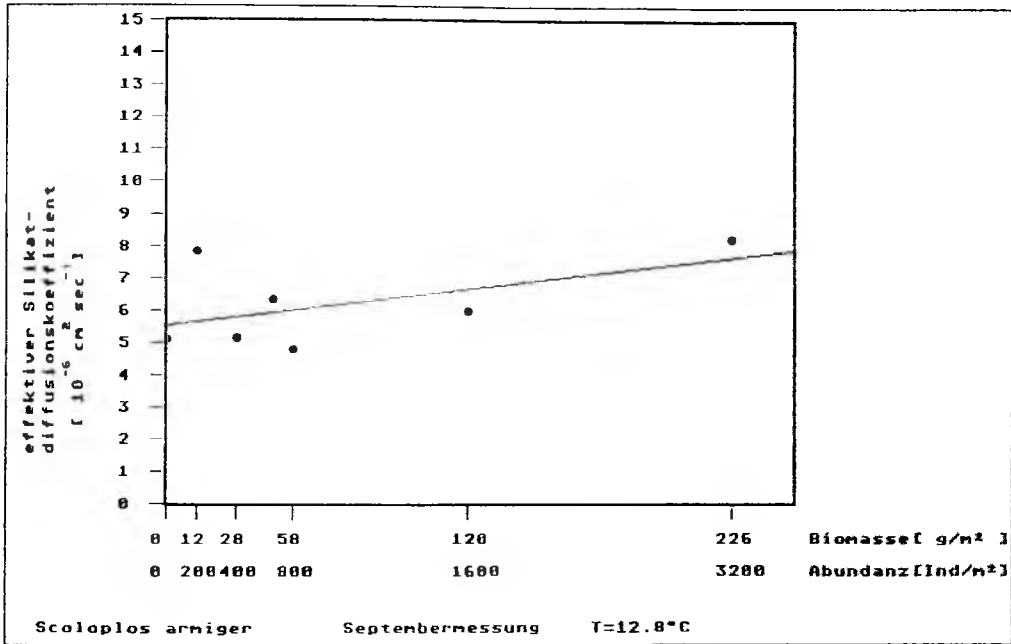


Abbildung 3.26.: Die Veränderung des effektiven Silikat-diffusionskoeffizienten im Sediment durch Scoloplos armiger

3.2.6. Die Sedimentkerne mit *Macoma baltica*

Auch beim Freilandversuch wurden nur *Macoma* verwendet, die sich sofort in die vorbereiteten Sedimentkerne eingruben. Bei niedrigem Wasserstand konnten die Muscheln bei der Nahrungsaufnahme beobachtet werden; wie im Aquarienversuch pipettierten sie mit dem Ingestionssiphon die Sedimentoberfläche ab, der Egestionssiphon blieb im Sediment verborgen. An der Zahl der Siphone bzw. deren Austrittsöffnungen an der Sedimentoberfläche ließ sich die Anzahl von *Macoma* in den Sedimentkernen kontrollieren.

Leider übten auch die Sedimentkerne mit *Macoma* eine starke Attraktion auf Watvögel aus (meist Austernfischer). Anders als bei den Polychaeten konnte die Mindestanzahl der von den Vögeln erbeuteten Tiere anhand der auf der Sedimentoberfläche zurückgelassenen leeren Schalenklappen bestimmt werden, diese Tiere wurden dann ersetzt. Zwei der Kerne (Nr. 3 und 5) wurden in den ersten Versuchswochen allerdings durch Zerwühlung, Verschmutzung durch Vogelkot und Erbeutung der Muscheln so zerstört, daß sie für den Versuch unbrauchbar waren.

Auch bei der Untersuchung der Sedimentkerne am Versuchsende stellte sich heraus, daß einige *Macoma* im Sediment abgestorben waren, als Todesursache ist die Verletzung durch Vögel am wahrscheinlichsten. Um diese toten Tiere hatten sich schwarze Höfe im Sediment gebildet. Dadurch bedingte extreme Phosphat- und Ammoniumkonzentrationen im Porenwasser führten im September wie auch im Oktober zum Ausschluß eines weiteren Sedimentkernes bei der Regressionsanalyse.

Der Tierbesatz und Beobachtungen an den Sedimentkernen

Macoma siedelte im Bereich zwischen 4 und 8 cm Tiefe, die Tiere wurden zumeist schräg-liegend im Sediment gefunden (Abbildung 3.27.). Um die Muscheln waren hellere Höfe im Sediment zu erkennen (ca. 1 cm dicke Schicht), verursacht durch den Wasserausstoß in das Sediment.

Oberhalb der Tiere kennzeichnete ein, sich zur Oberfläche erweiternder, mit Schillstückchen und feinen Partikeln versetzter Sedimentstrang den Aktivitätsbereich der Siphone. Auf der Sedimentoberfläche war der Aktionsradius des Ingestionssiphons an der helleren Färbung zu erkennen, diese Flächen hatten einen Durchmesser von ca. 5 cm.

Der organische Gehalt in den obersten Sedimentschichten (0-3 cm) war geringer als im Sediment ohne Makrofauna (Tabelle 3.34.). Der Anstieg der organischen Substanz in den beiden untersten Horizonten ist auf das Eindringen von Detritus beim Einsetzen der Behälter zurückzuführen.

Bis ca. 10 cm Tiefe hatte das Sediment eine hellbraune Färbung, der darunter liegende Sand wies eine leichte Grautönung auf die sich bis zum Behälterboden fortsetzte.

Tabelle 3.33.: Tierbesatz der Macoma-Sedimentkerne

Eingesetzte Tiere				Tierbesatz am Versuchsende		
Kern						
Nr.	Zahl Tiere	Lebendgewicht		Zahl Tiere	Lebendgewicht	
0	0					
				8	Crustacea	
				26	Polychaeta	1.3 g
				9	Mollusca	
1	8	<u>Macoma balt.</u> 10.2 g		8	<u>Macoma balt.</u>	11.8 g
				16	Crustacea	
				4	Polychaeta	1.9 g
				8	Mollusca	
2	16	<u>Macoma balt.</u> 21.5 g		16	<u>Macoma balt.</u>	22.6 g
				14	Crustacea	
				11	Polychaeta	1.1 g
				5	Mollusca	
3	24	<u>Macoma balt.</u> 29.8 g		zerstört durch Vögel		
4	32	<u>Macoma balt.</u> 38.1 g		32	<u>Macoma balt.</u>	38.0 g
				(Tiere nachgesetzt)		
				7	Crustacea	
				10	Polychaeta	1.4 g
				16	Mollusca	
5	48	<u>Macoma balt.</u> 55.1 g		zerstört durch Vögel		
6	64	<u>Macoma balt.</u> 78.2 g		64	<u>Macoma balt.</u>	77.1 g
				(Tiere nachgesetzt)		
				7	Crustacea	
				11	Polychaeta	0.8 g
				8	Mollusca	

Tabelle 3.34.: Die Verteilung der Korngröße und der organischen Substanz (Kern 4)

Tiefe [cm]:	Korngröße (Median)	Porosität	Organische Substanz %
0 - 3.5			0.73
3.5- 6	406	0.62	0.48
6 - 8.5			0.22
8.5- 11	411	0.41	0.16
11 - 13.5			0.22
13.5- 16	411	0.40	0.26
0 - 16	411	0.43	0.27

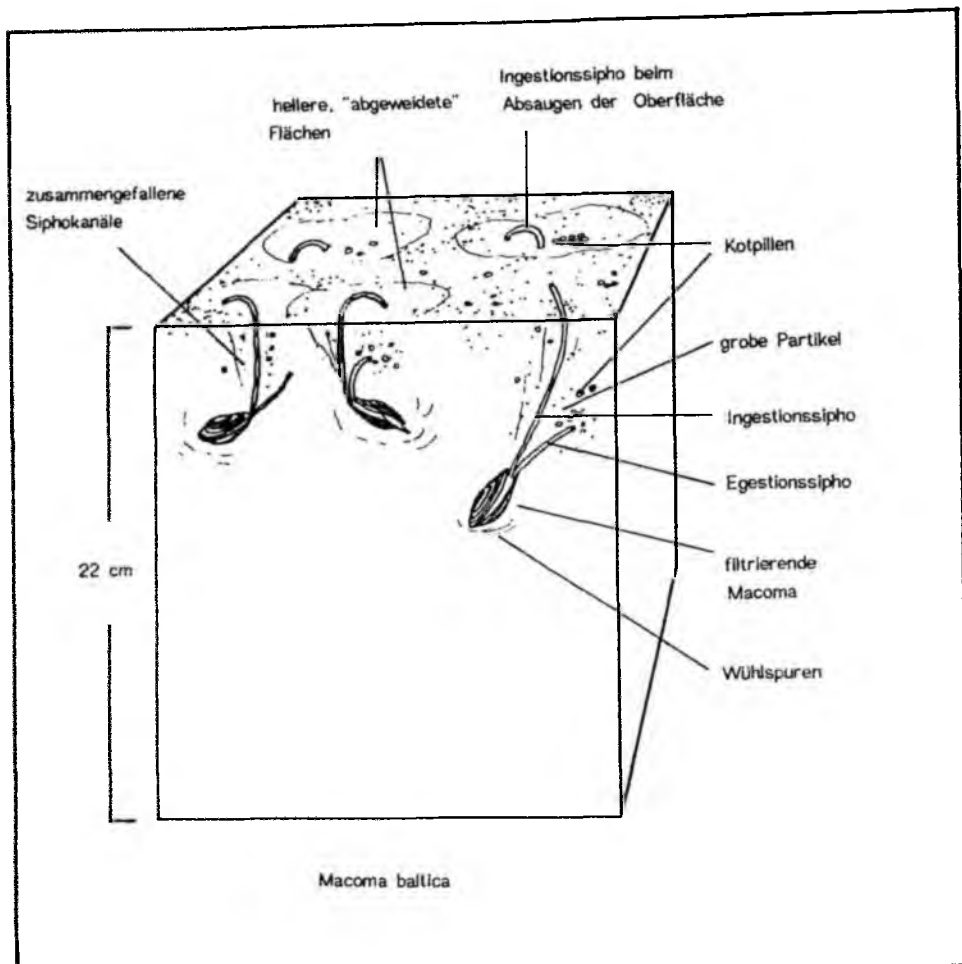


Abbildung 3.27.: Sedimentkern mit *Macoma baltica*

Der Einfluß von *Macoma* auf die Nährsalzprofile

Die durch *Macoma* hervorgerufenen Konzentrationsänderungen im Porenwasser traten in den Horizonten oberhalb 10 cm Tiefe auf, mit einem Schwerpunkt in 3.5-6 cm Tiefe. Wie in den Sedimentkernen mit Polychaeten konnte bei Zunahme der Abundanz von *Macoma* ein Anstieg der oxidierten Stickstoffkomponenten Nitrat und Nitrit gemessen werden (September: +18.5 bzw. +1 nmol l⁻¹g⁻¹m²).

Die Ammoniumkonzentration ging gleichzeitig zurück (September: $-29 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$). Die Tierbesiedlung verursachte so im Porenwasser eine Verschiebung des Verhältnisses von Nitrat zu Ammonium in Richtung Nitrat.

Bei Phosphat und Silikat zeichnete sich ein schwacher Konzentrationsrückgang ab (bei beiden Nährsalzen ca. $-1 - -3.5 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$), der jedoch auf die obersten Horizonte beschränkt blieb und dadurch nur geringen Einfluß auf die mittlere Konzentration im Sedimentblock hatte.

Der Einfluß von Macoma auf die Nährsalzkonzentrationen, der bei der Septembermessung festgestellt werden konnte, war im Oktober wesentlich schwächer, die Aktivität der Tiere hatte offenbar nachgelassen.

Tabelle 3.35.: Die Konzentrationsänderungen in Abhängigkeit der Biomasse von Macoma baltica und die Konzentrationen bei der geringsten (0) und höchsten Abundanz.

Tiefe	Konzentration Sediment ohne Tiere	Konzentration Sediment mit <u>Macoma</u>	Konzentrations- änderung pro 100 g m ⁻² Biomasse Reg.koeff. r	
[cm]	[$\mu\text{mol l}^{-1}$]	[$\mu\text{mol l}^{-1}$]	[nmol l ⁻¹ g ⁻¹ m ²]	
<u>Nitrat</u>				
September (640 Ind m ⁻²)				
6.0	5.2	41.5	4850	0.94
0-16	5.3	19.7	1850	0.90
Oktober (1280 Ind m ⁻²)				
8.5	4.4	18.1	800	0.88
0-16	4.8	9.0	255	0.93
<u>Nitrit</u>				
September (640 Ind m ⁻²)				
6.0	0.8	2.5	250	0.97
0-16	0.8	1.6	105	0.97
Oktober (1280 Ind m ⁻²)				
8.5	1.1	1.5	30	0.73
0-16	1.3	1.3	5	0.20

Tabelle 3.35.: Die Konzentrationsänderungen in Abhängigkeit der Biomasse von *Macoma baltica* (Fortsetzung) und die Konzentrationen bei der geringsten (0) und höchsten Abundanz.

Tiefe [cm]	Konzentration Sediment ohne Tiere [$\mu\text{mol l}^{-1}$]	Konzentration Sediment mit <i>Macoma</i> [$\mu\text{mol l}^{-1}$]	Konzentrationsänderung pro 100 g m^{-2} Biomasse Reg.koeff. r [$\text{nmol l}^{-1} \text{g}^{-1} \text{m}^2$]	
<u>Ammonium</u>				
September		(640 Ind m^{-2})		
13.5	33.0	25.0	-2400	-0.82
0-16	30.3	19.9	-2900	-0.46
Oktober		(1280 Ind m^{-2})		
3.5	31.5	27.0	-350	-0.86
8.5	33.3	22.3	-625	-0.57
0-16	30.5	32.2	100	0.27
<u>DIN</u>				
September		(640 Ind m^{-2})		
13.5	36.7	21.4	-2250	-0.81
0-20	36.4	41.3	-950	-0.18
Oktober		(1280 Ind m^{-2})		
11.0	34.0	47.1	750	0.84
0-20	36.6	42.4	360	0.83
<u>Phosphat</u>				
September		(640 Ind m^{-2})		
8.5	3.7	3.2	-90	-0.52
0-16	3.6	3.6	-265	-0.30
Oktober		(1280 Ind m^{-2})		
8.5	4.7	3.0	-130	-0.82
0-16	3.3	2.8	-110	-0.37
<u>Silikat</u>				
September		(640 Ind m^{-2})		
3.5	23.9	16.4	-845	-0.49
0-16	18.4	16.3	-350	-0.41
Oktober		(1280 Ind m^{-2})		
3.5	20.9	11.8	-760	-0.75
8.5	14.9	18.7	+255	0.92
0-16	14.6	15.0	-90	-0.22

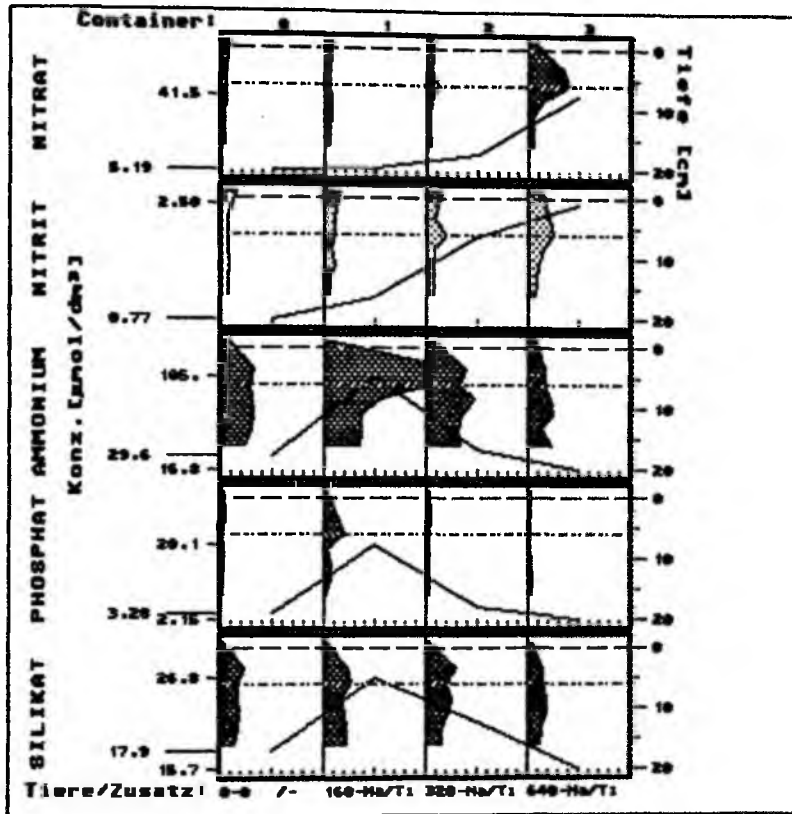


Abbildung 3.28.: Die Nährsalzprofile der Behälterreihe 1 im September, besetzt mit 0, 160, 320 und 640 *Macoma baltica* pro m². Die Linie kennzeichnet den Konzentrationsverlauf in der Tiefe (gestrichelte Linie) mit der stärksten Beeinflussung durch die Bioturbation. Der Ammonium- und Phosphatpeak im 2. Behälter entstand durch Vogelkot.

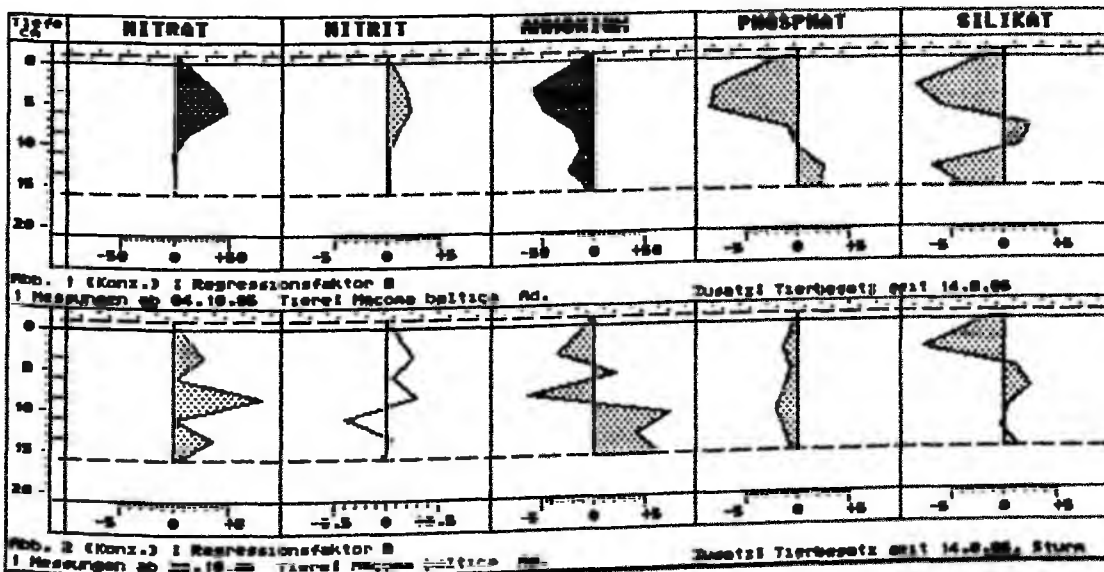


Abbildung 3.29 : Die Abhängigkeit der Nährsalzkonzentrationen von der Bioturbation durch *Macoma baltica*. Gezeigt ist die Konzentrationsänderung in nmol l⁻¹ bei einer Steigerung der Biomasse um 100 g (FG) m⁻².
 Obere Reihe : Ergebnis der Septembermessungen
 Untere Reihe : Ergebnis der Oktobermessungen

Der Einfluß von Macoma auf den effektiven Diffusionskoeffizienten des Silikates im Sediment

Der Einfluß von Macoma auf den effektiven Diffusionskoeffizienten des Silikates im besiedelten Sedimenthorizont war schwach (Abbildung 3.30.). Die Regressionsanalyse ergab sowohl für die im September als auch die für im Oktober errechneten Diffusionskoeffizienten einen leichten Anstieg bei Erhöhung der Macoma-Abundanz, die Korrelation lag allerdings nur bei 0.5 (September) und 0.16 (Oktober), eine sichere Aussage läßt sich deshalb nicht machen. Nach der Regressionsanalyse würde eine Steigerung der Biomasse von Macoma um 100 g m^{-2} eine Anhebung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten um $1.51 \cdot 10^{-7} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ verursachen (Faktor 1.03, September)

Die Regressionsanalysen ergaben die folgenden Beziehungen zwischen der Abundanz bzw. Biomasse und dem effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten D_{s1} im Sediment:

Septembermessung (T = 13.2°C):

$$D_{s1} [\text{cm}^2 \text{ s}^{-1}] = 18.89 \cdot 10^{-10} * \text{Abundanz} + 4.26 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.51)$$

$$D_{s1} [\text{cm}^2 \text{ s}^{-1}] = 15.15 \cdot 10^{-10} * \text{Biomasse} + 4.27 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.50)$$

Oktobermessung (T = 9.0°C):

$$D_{s1} [\text{cm}^2 \text{ s}^{-1}] = 5.00 \cdot 10^{-10} * \text{Abundanz} + 3.55 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.15)$$

$$D_{s1} [\text{cm}^2 \text{ s}^{-1}] = 3.93 \cdot 10^{-10} * \text{Biomasse} + 3.54 \cdot 10^{-6} \quad (r=0.16)$$

Tabelle 3.36.: Veränderung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten D_{s1} durch Macoma baltica

Septembermessung			Oktobermessung		
(T = 13.2°C)			(T = 9.0°C)		
Abundanz	Biomasse	D_{s1}	Abundanz	Biomasse	D_{s1}
[Ind m^{-2}]	[g FG m^{-2}]	[$10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$]	[Ind m^{-2}]	[g FG m^{-2}]	[$10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$]
0	0	5.13	0	0	4.49
160	200	4.02	160	200	2.59
320	400	3.94	320	420	3.67
640	780	6.07	640	820	4.29

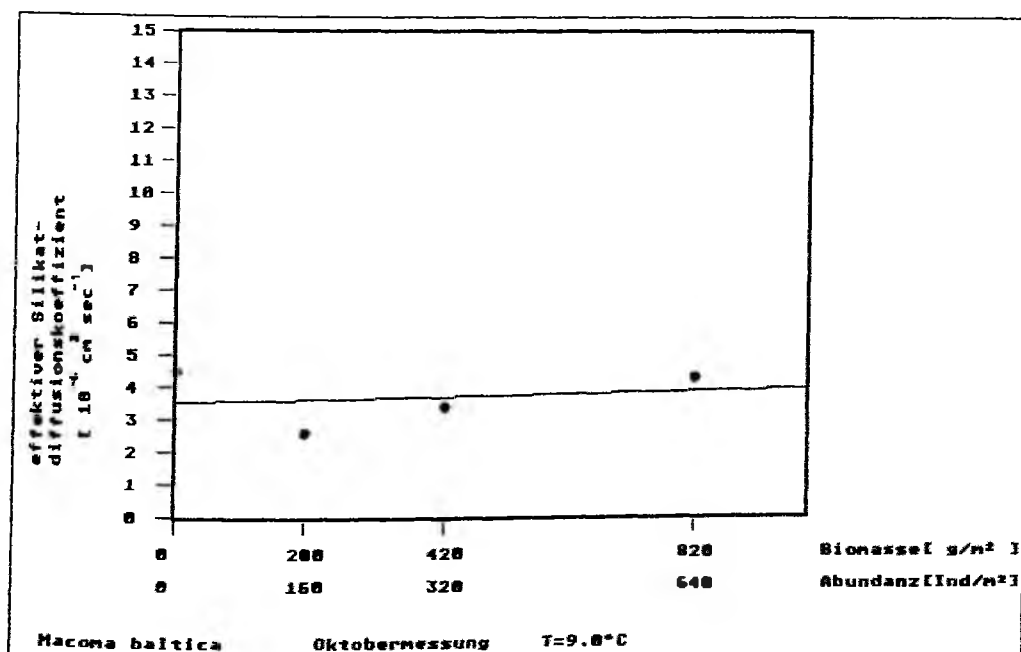
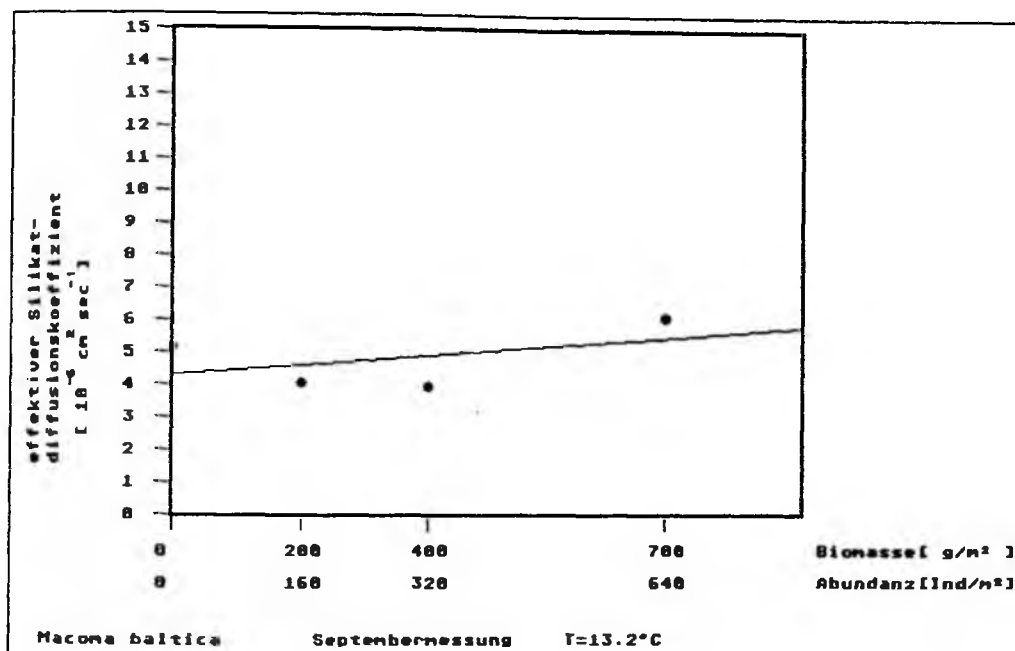


Abbildung 3.30.: Die Veränderung des effektiven Silikat-
diffusionskoeffizienten im Sediment durch Macoma baltica
Obere Abbildung : Ergebnis der Septembermessungen
Untere Abbildung : Ergebnis der Oktobermessungen

3.2.7. Die Sedimentkerne mit *Mya arenaria*

Der Tierbesatz und Beobachtungen an den Sedimentkernen

Größere *Mya* sind nicht in der Lage sich selbstständig in das Sediment einzugraben, auch die Muscheln, die beim Freilandversuch verwendet wurden (7-8 cm Länge), mußten von Hand in die vorbereiteten Sedimentkerne eingesetzt werden.

Die Zahl der lebenden Muscheln ließ sich während der ganzen Versuchsdauer gut an der Ausbildung den Austrittsöffnungen der Siphone an der Sedimentoberfläche überprüfen, Verluste traten nicht auf (Tabelle 3.37.).

Das Sediment um die kleinen Trichter, in denen die Siphone an die Oberfläche mündeten, wies eine dunklere Färbung auf, hervorgerufen durch den Faecesausstoß.

Veränderungen der Sedimentstruktur durch *Mya arenaria*

Die Muscheln veränderten ihre Position im Sediment während des Versuches kaum und wurden so am Versuchsende in dem Sedimenthorizont, in den sie eingesetzt worden waren (10 cm Tiefe) auch wiedergefunden.

In dem Bereich, in dem der Siphon zur Oberfläche vordringt, war eine Anreicherung von größeren Partikeln und Schillstückchen festzustellen. Wenn die Tiere nicht gestört werden, ziehen sie ihren Siphon bei Ebbe nur wenige Zentimeter in das Sediment zurück, eine nennenswerte Sedimentdurchwühlung bis in die Siedlungstiefe der Muschel wird durch die Bewegung des Siphons somit nicht verursacht.

Die Konzentration der partikulären organischen Substanz und die Korngrößenverteilung im Sediment wurde durch *Mya* während der Versuchsdauer (6 Wochen) nicht signifikant verändert (vgl. Tabelle 3.38.).

Das Sediment in den Behältern mit *Mya* wies ab ca. 5 cm Tiefe eine Graufärbung auf, die sich mit zunehmender Tiefe verstärkte.

Tabelle 3.37.: Tierbesatz der Mya-Sedimentkerne

Eingesetzte Tiere			Tierbesatz am Versuchsende		
Kern					
Nr.	Zahl Tiere	Lebendgewicht	Zahl Tiere	Tiere	Lebendgewicht
0	0				
			8	Crustacea	
			7	Polychaeta	0.6 g
			0	Mollusca	
1	5	<u>Mya arenaria</u> 101 g	5	<u>Mya arenaria</u>	111 g
			6	Crustacea	
			9	Polychaeta	0.5 g
			2	Mollusca	
2	5	<u>Mya arenaria</u> 99 g	5	<u>Mya arenaria</u>	98 g
			4	Crustacea	
			11	Polychaeta	0.9 g
			5	Mollusca	
3	10	<u>Mya arenaria</u> 238 g	10	<u>Mya arenaria</u>	232 g
			12	Crustacea	
			13	Polychaeta	1.8 g
			10	Mollusca	
4	10	<u>Mya arenaria</u> 198 g	10	<u>Mya arenaria</u>	207 g
			5	Crustacea	
			13	Polychaeta	0.5 g
			2	Mollusca	
5	20	<u>Mya arenaria</u> 402 g	20	<u>Mya arenaria</u>	411 g
			3	Crustacea	
			5	Polychaeta	0.4 g
			0	Mollusca	
6	20	<u>Mya arenaria</u> 398 g	20	<u>Mya arenaria</u>	390 g
			0	Crustacea	
			7	Polychaeta	0.3 g
			0	Mollusca	

Tabelle 3.38.: Die Verteilung der Korngröße und der organischen Substanz (Kern 4)

Tiefe [cm]	Korngrößenmedian	Porosität	Organische Substanz%
0 - 3.5			0.51
3.5- 6	412	0.60	0.67
6 - 8.5			0.38
8.5- 11	415	0.41	0.18
11 - 13.5			0.21
13.5- 16	411	0.38	0.22
0 - 16	412	0.43	0.36

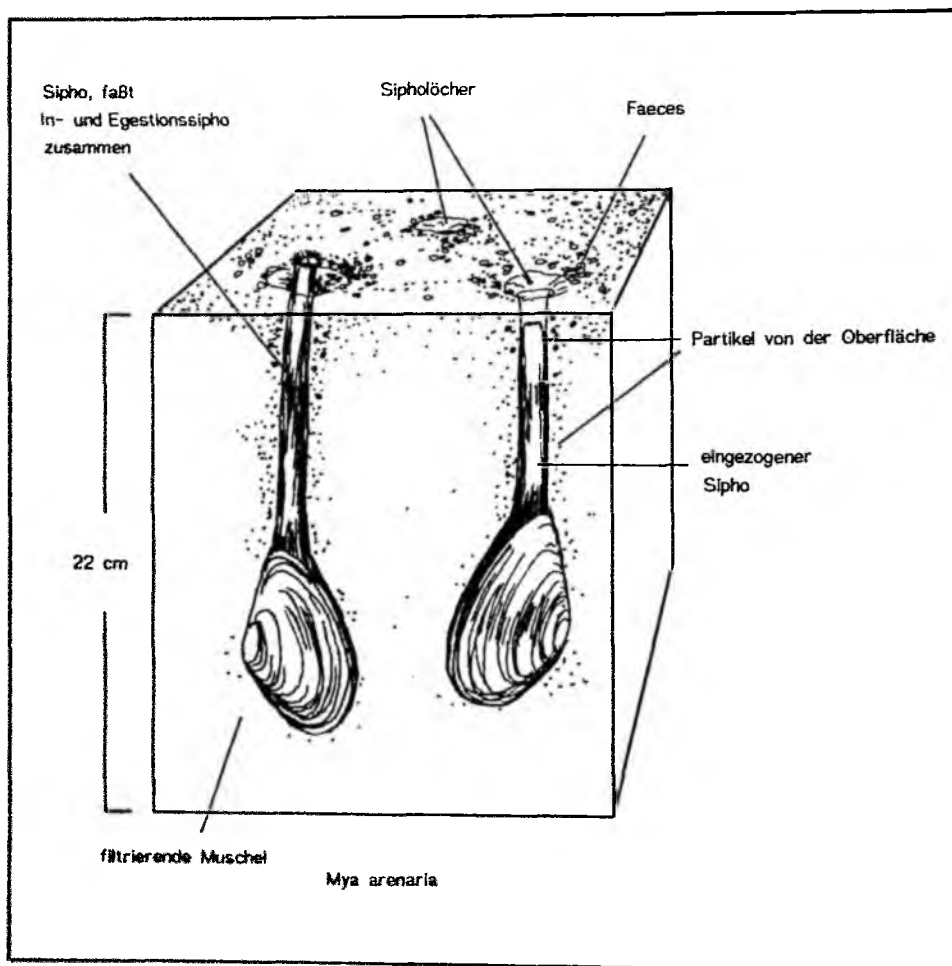


Abbildung 3.31.: Sedimentkern mit Mya arenaria

Der Einfluß von *Mya arenaria* auf die Nährsalzprofile

Von allen untersuchten Makrobenthosarten hatte Mya arenaria den schwächsten Einfluß auf die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser. Die Konzentrationen von Ammonium,

Phosphat und Silikat waren in den Sedimentkernen mit Mya etwas höher als in den unbesiedelten Kernen, die Nitratkonzentration veränderte sich durch die Aktivität der Muscheln nicht (vgl. Tabelle 3.39.).

Bei steigender Abundanz der Muscheln war in den Horizonten oberhalb der Tiere ein Anstieg der Ammonium- Phosphat- und Silikatkonzentrationen zu messen (NH_4^+ : $+3.1 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$, PO_4^- : $+1 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$, $\text{SI}(\text{OH})_4$: $+1.8 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$). Durch den Ammoniumanstieg nahm auch die Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes in den Kernen mit Mya arenaria zu ($+3.1 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$).

Auf einen geringen Sauerstoffeintrag in das Sediment infolge der vertikalen Siphobewegung deutet ein leichter Anstieg der Nitritkonzentrationen oberhalb der Siedlungstiefe der Tiere (10 cm) hin ($+0.1 \text{ nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$).

Tabelle 3.39.: Die Konzentrationsänderungen in Abhängigkeit der Biomasse von Mya arenaria und die Konzentrationen bei der geringsten (0) und höchsten Abundanz ($\sim 400 \text{ Ind m}^{-2}$)

Tiefe [cm]	Konzentration Sediment ohne Tiere [$\mu\text{mol l}^{-1}$]	Konzentration Sediment mit <u>Mya</u> [$\mu\text{mol l}^{-1}$]	Konzentrations- änderung pro 100 g m^{-2} Biomasse Reg.koeff. r [$\text{nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$]	
<u>Nitrat</u>				
11	4.6	4.4	115	0.52
0-16	4.4	4.4	0	0.11
<u>Nitrit</u>				
8.5	1.1	2.2	10	0.52
0-16	1.2	1.7	0	0.47
<u>Ammonium</u>				
3.5	36.1	79.2	525	0.91
0-16	35.7	59.1	310	0.86
<u>Din</u>				
3.5	41.9	85.6	530	0.91
0-16	41.3	65.2	310	0.87
<u>Phosphat</u>				
8.5	9.0	27.9	235	0.91
0-16	9.9	19.4	105	0.95
<u>Silikat</u>				
8.5	29.6	79.7	430	0.65
0-16	26.3	51.2	180	0.53

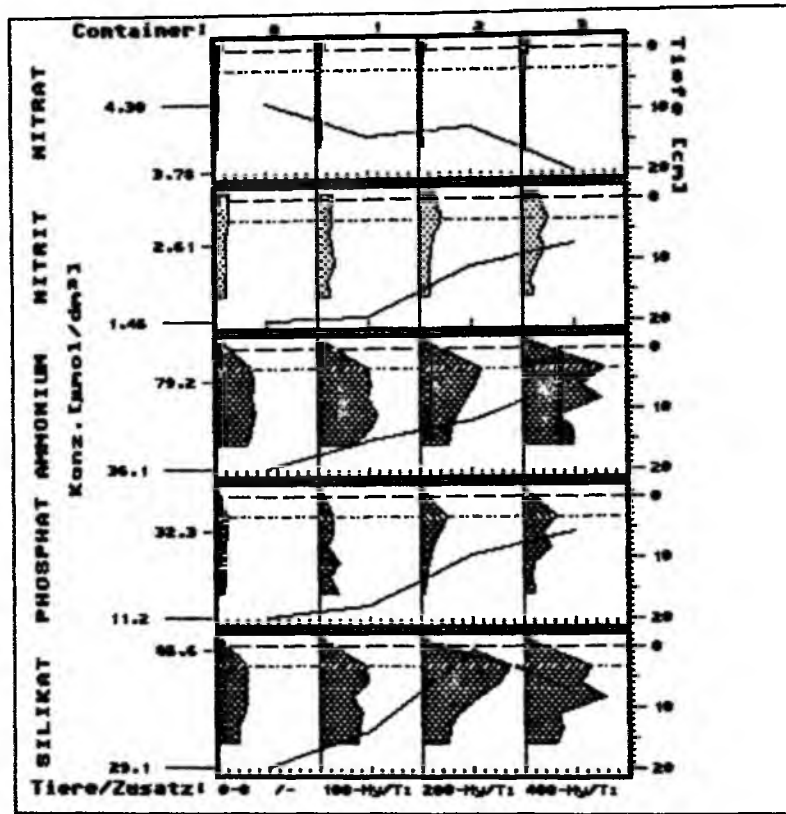


Abbildung 3.32.: Die Nährsalzprofile der Behälterreihe 1 im September, besetzt mit 0, 100, 200, und 400 *Mya arenaria* pro m^{-2} . Die Linie kennzeichnet den Konzentrationsverlauf in der Tiefe (gestrichelte Linie) mit der stärksten Beeinflussung durch die Bioturbation.

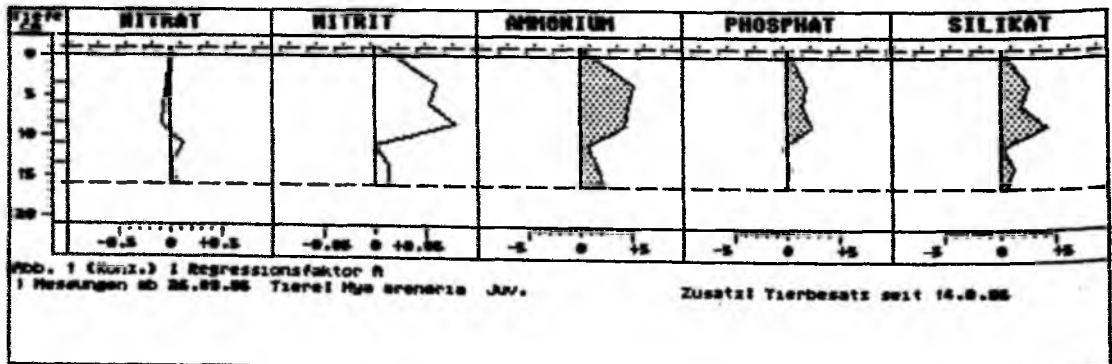


Abbildung 3.33. : Die Abhängigkeit der Nährsalzkonzentrationen von der Bioturbation durch *Mya arenaria*. Gezeigt ist die Konzentrationsänderung in $nmol\ l^{-1}$ bei einer Steigerung der Biomasse um $100\ g\ (FG)\ m^{-2}$.

Der Einfluß von Mya auf den effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten im Sediment

Im Gegensatz zu den Polychaeten führt Mya durch die Filtration des Seewassers und den Ausstoß von Faeces dem Sediment Silikat zu, die Silikatkonzentration steigt mit zunehmender Abundanz von Mya im Sediment an ($1.8 \text{ nmol l}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ m}^2$). Eine Berechnung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten im Sediment durch den Vergleich mit dem Silikatfluß der Kontrollkerne ist daher nicht möglich. Da sich die Bioturbation der Muschel auf relativ geringe und langsame Bewegungen des Siphos beschränken und sich die Nährsalzprofile im Sediment bei steigender Abundanz von Mya nur wenig änderten, kann der Einfluß der Muschel auf den Sedimentdiffusionskoeffizienten als gering angesehen werden.

3.2.8. Die Sedimentkerne mit Cerastoderma edule

Der Tierbesatz und Beobachtungen an den Sedimentkernen

Die juvenilen Herzmuscheln gruben sich nach dem Einsetzen in die Behälter sofort in das Sediment ein. Die Aktivität der Tiere war während des Versuches an den kleinen Vertiefungen in der Sedimentoberfläche erkennbar, die durch die beiden kurzen Siphone verursacht wurden. Da die Muscheln am Tag des Sammelns auch in die Sedimentkerne eingesetzt wurden, starben nur wenige Tiere im Laufe des Versuches ab (vgl. Tabelle 3.40.).

In den Kernen mit Cerastoderma siedelten sich mehr Polychaetenlarven an als in den übrigen Kernen, eine Erklärung dafür könnte der höhere Gehalt organischer Substanz der Oberflächenschicht sein. Wühlspuren wiesen darauf hin, daß die Tiere gelegentlich im Sediment ihren Platz wechselten.

Veränderungen der Sedimentstruktur durch Cerastoderma

Cerastoderma siedelt direkt unter der Sedimentoberfläche, die Veränderung der Sedimentstruktur, die diese Muscheln verursachen, bleiben daher auf die oberste Sedimentschicht beschränkt.

So war in den Behältern mit Cerastoderma das Sediment bis in ca. 3 cm Tiefe von den juvenilen Muscheln durchwühlt und mit feinen Partikeln, Schillstückchen und Faeces durchsetzt. Der organische Gehalt dieser Schicht war deutlich höher, die Korngrößen kleiner verglichen mit den Werten der von anderen Arten besiedelten Sedimentkerne. Die Schicht setzte sich durch ihre dunklere Färbung von dem darunterliegenden Sediment ab.

In den Behältern mit hohen Besiedlungsdichten hatte sich der Faeces der Muscheln angereichert und bildete nach 6 Wochen Versuchsdauer eine ca. 1 mm dicke, feinkörnige Auflage auf dem Sediment. Diese Faecesanreicherung führte auch zu der Anhebung des organischen Gehaltes der obersten Sedimentschicht (vgl. Tabelle 3.41.).

Tabelle 3.40.: Tierbesatz der Cerastoderma-Sedimentkerne

Eingesetzte Tiere				Tierbesatz am Versuchsende		
Kern						
Nr.	Zahl Tiere	Lebendgewicht		Zahl Tiere	Lebendgewicht	
0	0					
				4	Crustacea	
				11	Polychaeta	1.2 g
				6	Mollusca	
1	40	<u>Cerastoderma</u>	13 g	35	<u>Cerastoderma</u>	12 g
				2	Crustacea	
				19	Polychaeta	1.5 g
				12	Mollusca	
2	40	<u>Cerastoderma</u>	10 g	32	<u>Cerastoderma</u>	10 g
				1	Crustacea	
				9	Polychaeta	0.9 g
				15	Mollusca	
3	80	<u>Cerastoderma</u>	20 g	71	<u>Cerastoderma</u>	18 g
				2	Crustacea	
				16	Polychaeta	1.2 g
				0	Mollusca	
4	80	<u>Cerastoderma</u>	22 g	65	<u>Cerastoderma</u>	16 g
				5	Crustacea	
				16	Polychaeta	0.9 g
				2	Mollusca	
5	160	<u>Cerastoderma</u>	46 g	143	<u>Cerastoderma</u>	41 g
				8	Crustacea	
				9	Polychaeta	0.7 g
				6	Mollusca	
6	160	<u>Cerastoderma</u>	43 g	148	<u>Cerastoderma</u>	39 g
				0	Crustacea	
				11	Polychaeta	0.6 g
				2	Mollusca	

Tabelle 3.41.: Die Verteilung der Korngröße und der organischen Substanz

Tiefe [cm]	Korngrößenmedian	Porosität	Organische Substanz%
0 - 3.5			1.04
3.5- 6	402	0.65	0.64
6 - 8.5			0.29
8.5- 11	412	0.42	0.20
11 - 13.5			0.15
13.5- 16	410	0.40	0.18
0 - 16	409	0.45	0.42

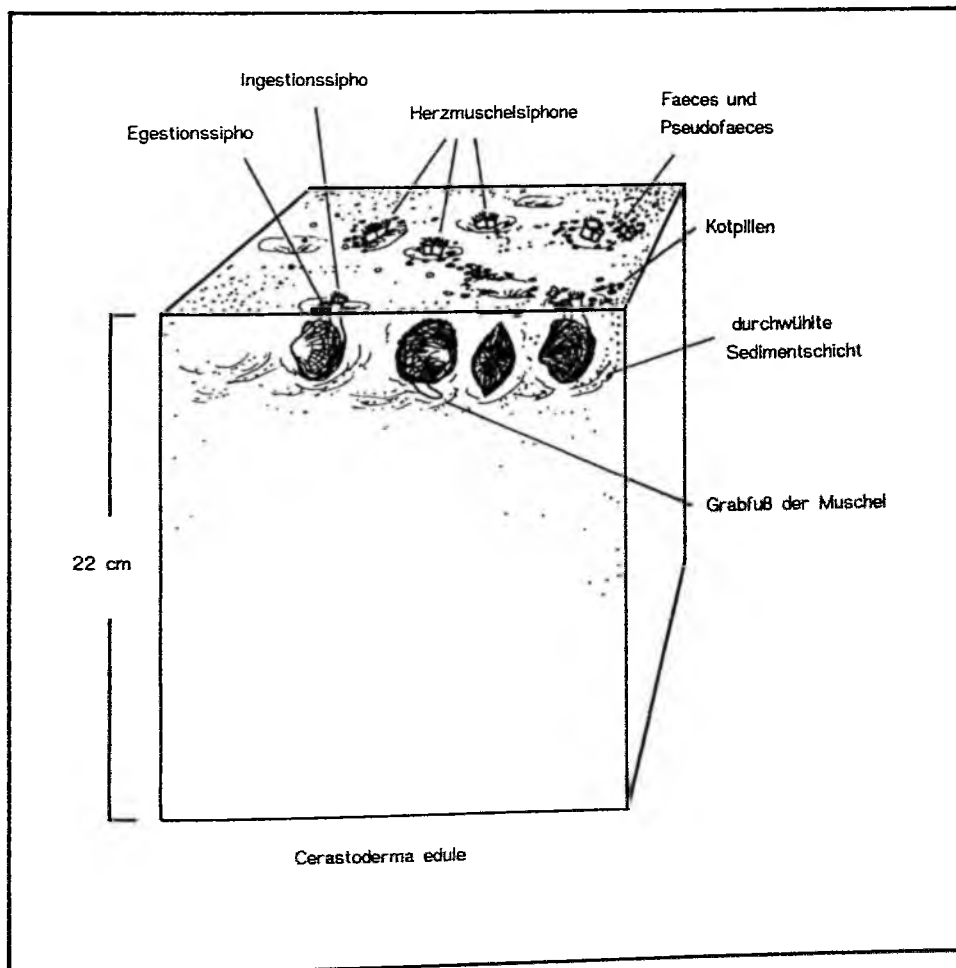


Abbildung 3.34.: Sedimentkern mit Cerastoderma edule

Der Einfluß von Cerastoderma auf die Nährsalzprofile im Sediment

Die Besiedlung des Sedimentes durch Cerastoderma verursacht auch bei hohen Abundanzen nur relativ geringe Nährsalzkonzentrationsänderungen im Porenwasser. Die stärksten

Veränderungen traten bei den Ammonium- und Silikatkonzentrationen auf. Bei steigender Abundanz nahmen die Konzentrationen dieser beiden Nährsalze im Porenwasser zu (NH_4^+ : +5.5 $\text{nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$, $\text{SI}(\text{OH})_4$: +11 $\text{nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$). Die Ammoniumzunahme war dabei auf die unteren Horizonte ab 8.5 cm Tiefe beschränkt, während die Silikatzunahme zwei Schwerpunkte hatte, einen in 3.5 cm, den anderen in 11-16 cm Tiefe. Die Ammonium- und Silikatzunahme in den unteren Horizonten der besiedelten Kerne läßt sich auf den reduzierten Porenwasseraustausch infolge der Faecesbedeckung des Sedimentes erklären. In den Horizonten unterhalb der Siedlungstiefe der Muscheln (6-8.5 cm Tiefe) nahm die Phosphatkonzentration ab (-7 bis -7.5 $\text{nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$).

Die Nitrat- und Nitritwerte wurden durch Cerastoderma kaum beeinflusst, bei Nitrit war bei steigender Abundanz eine geringe Konzentrationsabnahme im Porenwasser festzustellen (-0.3 $\text{nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$).

Tabelle 3.42.: Die Konzentrationsänderungen in Abhängigkeit der Biomasse von Cerastoderma und die Konzentrationen bei der geringsten (0) und höchsten Abundanz ($\sim 3200 \text{ Ind m}^{-2}$)

Tiefe [cm]	Konzentration Sediment ohne Tiere [$\mu\text{mol l}^{-1}$]	Konzentration Sediment mit <u>Cerastoderma</u> (3200 Ind m^{-2}) [$\mu\text{mol l}^{-1}$]	Konzentrations- änderung pro 100 g m^{-2} Biomasse Reg.koeff. r [$\text{nmol l}^{-1}\text{g}^{-1}\text{m}^2$]	
<u>Nitrat</u>				
3.5	4.7	5.6	-185	-0.18
0-16	4.6	5.8	-165	0.19
<u>Nitrit</u>				
6	1.8	0.7	-80	-0.77
0-16	1.5	1.0	-35	-0.59
<u>Ammonium</u>				
16	39.4	55.1	1940	0.50
0-16	41.8	48.6	545	0.22
<u>Din</u>				
16	44.7	60.9	1390	0.53
0-16	47.9	55.3	345	0.19
<u>Phosphat</u>				
8.5	14.7	4.5	-750	-0.46
0-16	8.2	7.8	-130	-0.16
<u>Silikat</u>				
3.5	19.8	49.4	1650	0.54
0-16	26.1	46.8	1110	0.45

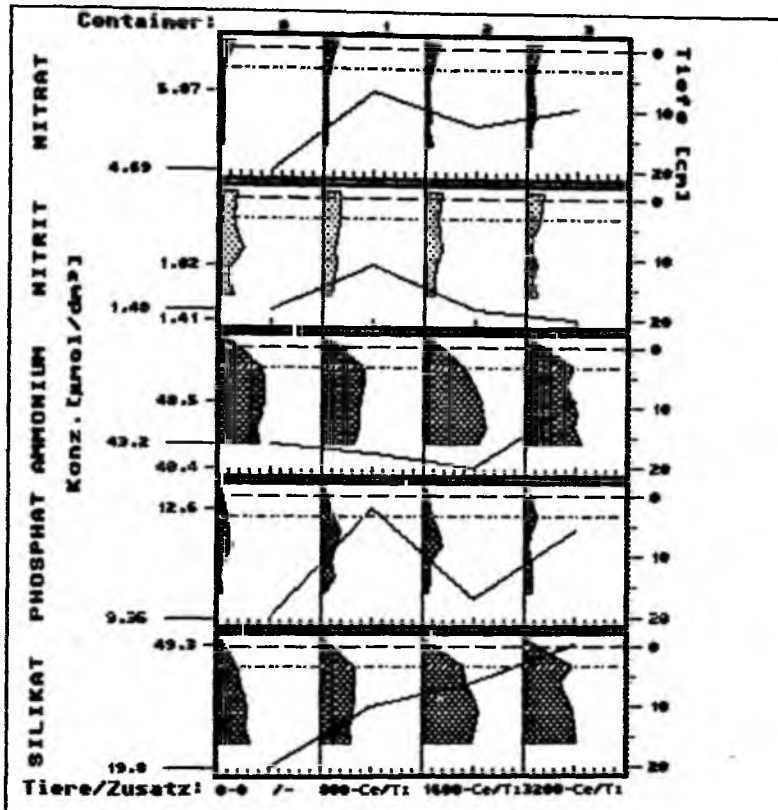


Abbildung 3.35 : Die Nährsalzprofile der Behälterreihe 1 im Oktober, besetzt mit 0, 800, 1600, und 3200 *Cerastoderma edule* pro m^{-2} . Die Linie kennzeichnet den Konzentrationsverlauf in der Tiefe (gestrichelte Linie) mit der stärksten Beeinflussung durch die Bioturbation.

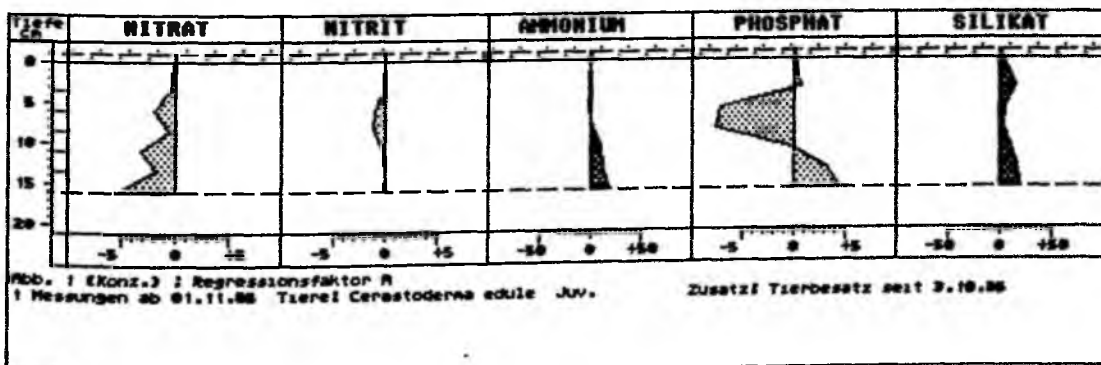


Abbildung 3.36.: Die Abhängigkeit der Nährsalzkonzentrationen von der Bioturbation durch *Cerastoderma edule*. Gezeigt ist die Konzentrationsänderung in $nmol\ l^{-1}$ bei einer Steigerung der Biomasse um $100\ g\ (FG)\ m^{-2}$.

Der Einfluß von Cerastoderma auf den Silikatdiffusionskoeffizienten im Sediment

Für Cerastoderma gilt dasselbe wie für Mya: Durch die Filtration des Seewassers und Ausscheidung von Faeces und Pseudofaeces führen die Muscheln dem Sediment Silikat zu. Die Konzentrationen des Silikates im Porenwasser stieg bei zunehmender Abundanz von Cerastoderma an ($0.5 \text{ nmol l}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ m}^2$). Die Berechnung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten im Sediment durch Vergleich mit dem Kontrollsediment ist daher nicht möglich.

Eine Beeinflussung des Sedimentdiffusionskoeffizienten durch Cerastoderma ist nur in den obersten 5 cm des Sedimentes zu erwarten, da die Muscheln direkt unter der Sedimentoberfläche siedeln. In diesem Horizont führen die Ausscheidungen der Muscheln zu einer Anreicherung feiner Partikel im Sediment, die Porosität wird dadurch erhöht.

Da die Muscheln keinen Wasserstrom durch das Sediment leiten und die Bewegung des kurzen Siphos nur geringen Porenwasseraustausch verursachen können, ist die Steigerung des Sedimentdiffusionskoeffizienten durch die Muschel auf die Erhöhung der Porosität und die Sedimentdurchwühlung beim Eingraben beschränkt. Im Vergleich mit Arenicola und Nereis ist der Einfluß von Cerastoderma (pro Gramm Tiergewicht) auf den effektiven Diffusionskoeffizienten im Sediment als gering anzusehen.

3.3. Ergebnisse des Freilandflächenversuches FVFL

In diesem Versuch wurde der Einfluß von Arenicola marina, Nereis diversicolor, Scoloplos armiger, Macoma baltica auf die Nährsalzprofile des natürlichen Sandwattsedimentes untersucht. Dazu wurden die Nährstoffprofile einer natürlich besiedelten Wattfläche mit den Nährstoffprofilen einer Wattfläche mit modifizierter Besiedlung verglichen. Die Modifikation bestand entweder in der Erhöhung oder der Herabsetzung der Abundanz einer Art.

Durch den Freilandflächenversuch sollten die Ergebnisse des Freilandcontainterversuches für das natürliche Wattsediment überprüft werden.

3.3.1. Nährsalzkonzentrationen im freien Wasser

Wie bei dem Freilandversuch FCON wurden auch bei diesem Versuch als Wasserwerte die bei Flut gemessenen Nährsalzkonzentrationen zugrunde gelegt (s.o.).

Tabelle 3.43.: Nährsalzkonzentrationen im freien Wasser während des Versuches FVFL

(Alle Angaben in $\mu\text{mol l}^{-1}$)

Datum:	9.6.86	11.7.86	26.7.86	8.8.86
Nitrat	4.6	0.0	0.5	0.3
Nitrit	0.5	0.1	0.4	0.4
Ammonium	1.5	1.5	1.6	1.3
DIN	6.6	1.6	2.5	2.0
Phosphat	0.7	1.1	1.2	0.9
Silikat	3.4	6.3	3.8	2.3

3.3.2. Das natürlich besiedelte Sediment

Die Macrofauna

Das Versuchsgebiet lag in einer Wattfläche mit einer relativ artenarmen Macrofauna. Den größten Teil der Biomasse stellt in diesem Gebiet Arenicola marina, mit einer Abundanz von ca. 33 Individuen m^{-2} . Als weitere wichtige Art ist Scoloplos armiger zu nennen, der mit ca. 1990 Individuen m^{-2} der häufigste Polychaet dieses Wattbereiches ist. In wesentlich geringeren Abundanzen (ca. 300 Individuen m^{-2}) wird Nereis diversicolor angetroffen.

Die häufigsten Mollusken des Gebietes sind Macoma baltica, Cerastoderma edule und Mya arenaria. Die beiden letztgenannten Arten traten 1985 und 1986 jedoch nur als Juvenilstadien in nennenswerten Abundanzen auf, adulte Tiere wurden nur selten angetroffen.

Die in der Tabelle 3.44. angegebenen Abundanzen wurden durch die Untersuchung von zwanzig 10 cm² * 25 cm Sedimentkernen ermittelt, die im September 1986 im Versuchsgebiet ausgestochen wurden. Die in der Tabelle ohne Angabe der Abundanz aufgelisteten Arten wurden in nur wenigen Exemplaren in den Stechkernen gefunden.

Tabelle 3.44.: Die im Versuchsgebiet regelmäßig vorkommenden Macrofaunaarten mit den im September 1986 ermittelten Abundanzen

	Art	Abundanz [Ind. m ⁻²]	Biomasse [g FG m ⁻²]
Crustacea	<u>Carcinus maenas</u> <u>Crangon crangon</u>	Flutgäste	
Annelida	<u>Arenicola marina</u>	33+ 47	190
	<u>Scoloplos armiger</u>	1990+720	120
	<u>Nereis diversicolor</u>	310+110	110
	<u>Pygospio elegans</u>	220+420	5
	<u>Heteromastus filiformis</u>	160+150	7
	<u>Capitella capitata</u>	110+140	3
	<u>Malacoceros fuliginosus</u>	60+110	4
	<u>Anaitides macculata</u>		
	<u>Eteone longa</u>		
	<u>Nephtys hombergii</u>		
	<u>Polydora ligni</u>	vereinzelt	
	<u>Scolelepis foliosa</u>	anzutreffende	
	<u>Spio filicornis</u>	Arten	
	<u>Tharyx marioni</u>		
	<u>Lanice conchilega</u>		
	<u>Ampharete acutifrons</u>		
	<u>Tubificoides benedeni</u>	480+320	ca. 0.2
Mollusca	<u>Macoma baltica</u>	120+40	180
	<u>Cerastoderma edule</u> (adult)		
	<u>Mva arenaria</u>	vereinzelt anzutreffen	
	<u>Hydrobia ulvae</u>	Abundanz strömungsabhängig	
Nemertini	<u>Lineus viridis</u>	vereinzelt anzutreffen	

Die Nährsalzprofile im natürlich besiedelten Sediment

Die Nährsalzprofile der natürlich besiedelten Versuchsf lächen veränderten sich während der Versuchsdauer relativ wenig, gemessen an den Veränderungen, die durch Manipulationen der Tierbesiedlung hervorgerufen wurden.

Die Nitrat- und Nitritkonzentrationen nahmen zwischen dem 9.6.86 und dem 8.8.86 in allen Tiefen ab während die Ammonium-, Phosphat- und Silikatwerte keine gerichtete Veränderung zeigten.

Tabelle 3.45.: Mittlere Nährsalzkonzentrationen im natürlich besiedelten Sediment (0-20 cm)

(Alle Angaben in $\mu\text{mol l}^{-1}$)

Serie:	1	2	3	4	1-4
Datum:	9.6.86	11.7.86	26.7.86	8.8.86	
Nitrat	4.1 +1.8	1.3 +0.8	0.9 +0.6	1.5 +1.0	1.9 +1.6
Nitrit	0.31+0.11	0.15+0.06	0.03+0.02	0.04+0.05	0.13+0.13
Ammonium	23.1 +2.1	28.5 +6.4	24.5 +5.2	23.7 +4.9	24.9 +5.0
DIN	27.6 +2.6	29.9 +7.3	25.4 +4.8	25.3 +4.7	26.9 +5.1
Phosphat	3.2 +0.5	5.9 +0.7	6.8 +1.4	4.5 +1.3	5.2 +1.7
Silikat	21.3 +2.4	38.0 +4.4	29.9 +5.9	22.6 +6.6	27.8 +8.2

Tabelle 3.46.: Die mittleren Konzentrationsabweichungen der Horizonte

Nährsalz	Mittel der Einzelserien 1 bis 4	Mittel bei der Zusammenfassung aller Messungen
Nitrat	108+33%	171+65% *
Nitrit	82+34%	128+12% *
Ammonium	28+11%	33+19%
Phosphat	30+ 8%	42+ 8%
Silikat	26+ 8%	34+ 3%

*hohe Abweichungen durch geringe Konzentrationen

3.3.3. Die Versuchsflächen mit erhöhter Arenicola-Abundanz und Arenicola-Ausschluß

Tierbesatz und Beobachtungen an den Versuchsflächen

Wie an den Kothaufen gut zu erkennen war verteilten sich die zugesetzten Arenicola gleichmäßig im Versuchsfeld. Die regelmäßige Zählung der Haufen ließ den Schluß zu, daß sich die Tiere normal verhielten und keine Anstalten machten die Versuchsfläche zu verlassen.

Um dennoch einem geringen Verlust durch Wegfraß entgegenzuwirken, wurden in regelmäßigen Abständen einige Arenicola zugesetzt. Wie sich am Versuchsende herausstellte wäre dies nicht nötig gewesen, die Abundanz war durch das Vorgehen noch weiter angestiegen (ca. 15 %) und betrug zum Schluß 220 Individuen m^{-2} (640 $g\ m^{-2}$).

Das Aussehen der Arenicola-Ausschlußfläche unterschied sich deutlich durch das Fehlen der Kothaufen von dem umgebenden Watt. Zudem konnten sich auf der Fläche die Diatomeen relativ ungestört vermehren, die Sedimentoberfläche setzte sich durch eine intensivere Brauntönung von der natürlich besiedelten Wattfläche ab.

Die Untersuchungen am Versuchsende ergaben, daß die Abundanz juveniler Polychaeten und Mollusken in der Arenicola-Ausschlußfläche höher war als im natürlich belassenen Wattsediment (Scoloplos 3300 Ind m^{-2} , Nereis 540 Ind m^{-2} , Macoma (juv) 680 Ind m^{-2} , Cerastoderma (juv) 1400 Ind m^{-2}).

Die Nährsalzprofile in den Sedimenten mit veränderter Arenicola Abundanz

Abbildungen 3.37. und 3.38.

Die Erhöhung und die Herabsetzung der Abundanz von Arenicola verursachte gegensätzliche Konzentrationsänderungen bei allen gemessenen Nährsalzprofilen im Sediment.

Durch erhöhte Arenicola-Abundanz wurde die Nitratkonzentration in den beiden untersten Meßtiefen (15-20 cm) angehoben ($5.1+1.9\ \mu\text{mol}\ l^{-1}$, Faktor 2.1), jedoch nicht so kräftig wie in der Nereis-Versuchsfläche (Faktor 8.0). Der Ausschluß von Arenicola bewirkte in den gleichen Tiefen ein Herabsetzung der Nitratkonzentration gegenüber dem Kontrollsediment ($-3.4+0.9\ \mu\text{mol}\ l^{-1}$).

Die Nitritkonzentrationen der Arenicola-Fläche übertrafen die Konzentrationen der Kontrollfläche um den Faktor 3.2. In der Ausschluß-Fläche wurden nur bei der ersten Messung erhöhte Nitritwerte festgestellt, die auf den bis zu diesem Zeitpunkt noch nicht abgeschlossenen Übergang zu einem neuen biologisch-chemischen Gleichgewicht zurückzuführen sind.

Unterhalb 5 cm Tiefe waren die Ammoniumkonzentrationen im Arenicola-Sediment geringer als in der natürlich besiedelten Fläche ($-9.0+3.0 \mu\text{mol l}^{-1}$, Faktor 1.4^{-1} , 7 cm Tiefe). Die Abnahme des Ammoniums zog wie in der Nereis-Versuchsfläche auch eine Abnahme der mittleren Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes im Porenwasser mit sich (Mittel: $-2.5+2.4 \mu\text{mol l}^{-1}$).

Trotz der Nitratzunahme und Ammoniumabnahme übertraf bei allen Messungen die Ammoniumkonzentration die Nitratwerte im Sediment, das Verhältnis zwischen oxidiertem und reduziertem Stickstoff verschob sich jedoch durch die Aktivität von Arenicola zugunsten des Nitrates/Nitrites.

In der Ausschluß-Fläche wurden in den unteren Sedimenthorizonten höhere Ammoniumkonzentrationen festgestellt als in der Kontrollfläche ($+8.8+2.5 \mu\text{mol l}^{-1}$, Faktor 1.4, 20 cm Tiefe), dabei stieg die mittlere Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes im Sediment geringfügig an ($+1.9+2.2 \mu\text{mol l}^{-1}$). Im Gegensatz zur Arenicola-Fläche verschob sich das Verhältnis zwischen oxidiertem zu reduziertem anorganischen Stickstoff zugunsten des Ammoniums.

Phosphat und Silikat wurden in gleicher Weise durch die erhöhte Arenicola-Abundanz beeinflusst. Die Konzentrationen nahmen proportional zu ihrem Wert über alle Tiefen ab (bei beiden Stoffen ca. Faktor 2), das heißt, die stärksten Abnahmen traten in den Horizonten mit den höchsten Konzentrationen auf. Die Profile wurden dadurch flacher.

In der Ausschluß-Fläche stiegen die Konzentrationen von Phosphat und Silikat in allen Tiefen an (beide Stoffe ca. Faktor 1.5), die stärksten Zunahmen waren dabei in den Horizonten unterhalb 7 cm Tiefe zu beobachten.

Die Ergebnisse der ersten Meßserie heben sich deutlich von den Resultaten der übrigen drei Serien ab, offenbar hatten sich bis zu dem Zeitpunkt nach dem Versuchsaufbau die Nährsalzprofile noch nicht vollständig normalisiert.

Die Abweichungen zwischen den Parallelprofilen der Nährsalze waren in den beiden Versuchsflächen etwa gleich.

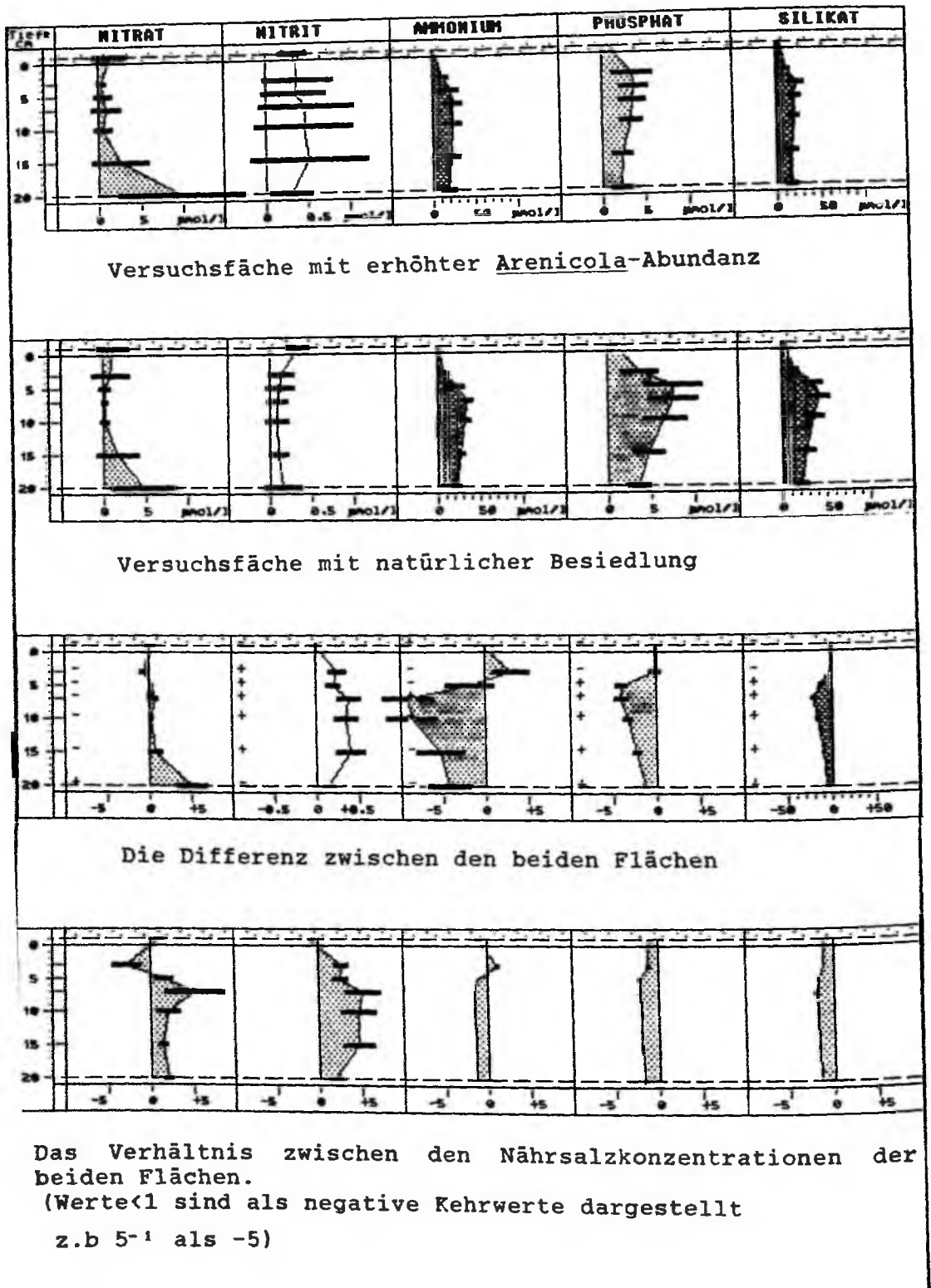


Abbildung 3.37.:

Die Nährsalzprofile im Wattsediment mit erhöhter Abundanz von Arenicola marina (220 m²) im Vergleich zu den Profilen des Wattsedimentes mit natürlicher Besiedlung. Die Profile sind das Resultat von 18 (Fläche mit erhöhter Abundanz) bzw. 22 Messungen (Vergleichsfläche), die zwischen dem 8.6. und 10.8.86 durchgeführt wurden.

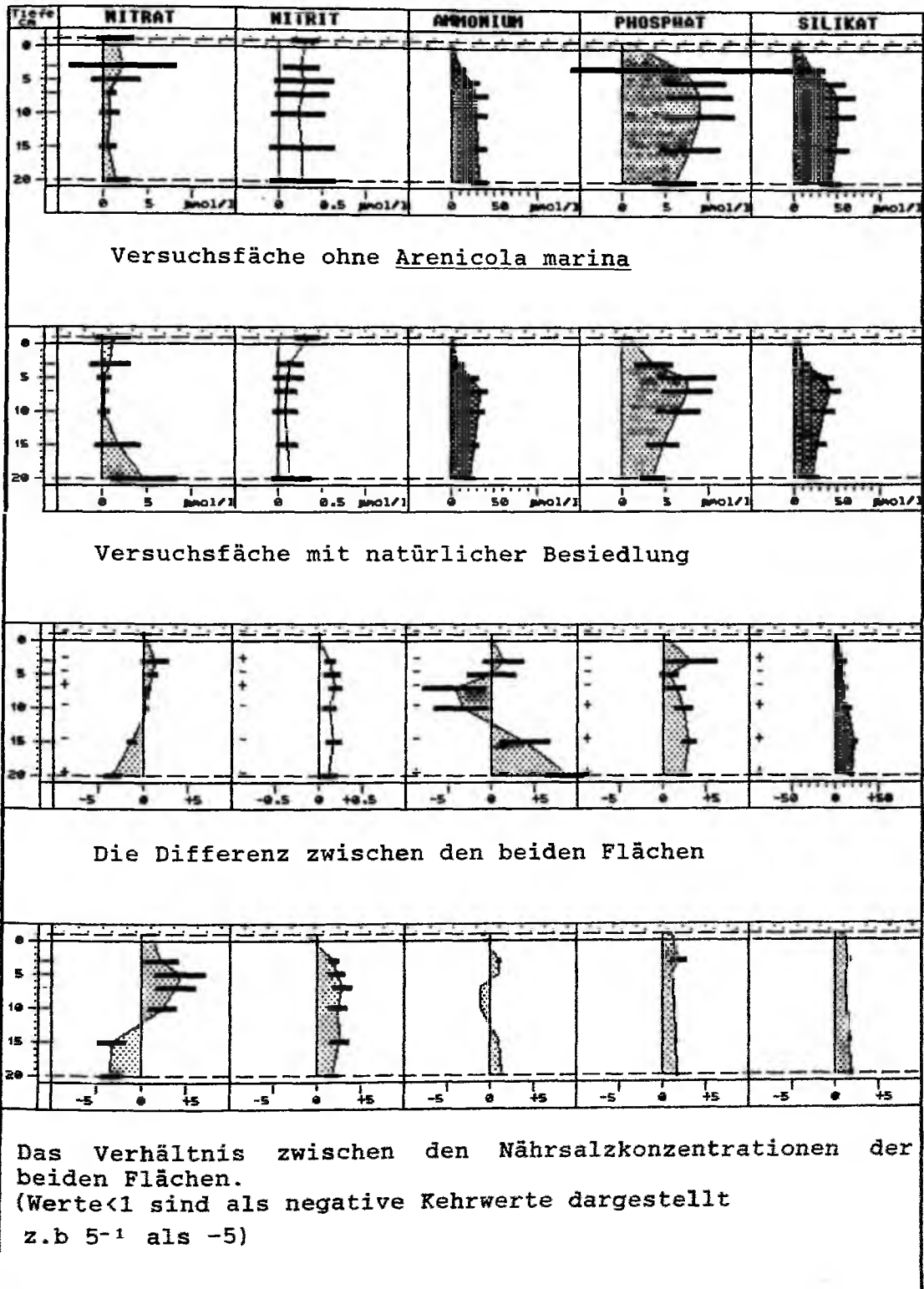


Abbildung 3.38.:

Die Nährsalzprofile im Wattsediment nach Ausschluß von Arenicola marina im Vergleich zu den Profilen des Wattsedimentes mit natürlicher Besiedlung. Die Profile sind das Resultat von 18 (Ausschlußfläche) bzw. 22 Messungen (Vergleichsfläche), die zwischen dem 8.6. und 10.8.86 durchgeführt wurden.

Tabelle 3.47. : Die höchsten und die mittleren Differenzen zwischen den Konzentrationen in der Arenicola-Fläche und der Kontrollfläche und in der Ausschluß-Fläche und der Kontrollfläche

(Für die Differenz Abweichungen als Standardfehler)

Tiefe [cm]	Konzentration bei veränderter <u>Arenicola</u> -Abundanz [$\mu\text{mol l}^{-1}$]	Konzentration bei natürlicher Besiedlung [$\mu\text{mol l}^{-1}$]	Diff. [$\mu\text{mol l}^{-1}$]	Faktor	Tiefen des sign. Unterschiedes [cm]
<u>Nitrat</u>					
Erhöht:					
20	9.9+7.6	4.8+3.8	5.1+1.9	2.1	20
3-20	3.4+2.2	1.9+1.6	1.5+0.6	1.8	
Ausschluß:					
20	1.4+1.5	4.8+3.8	-3.4+0.9	3.4 ⁻¹	7, 20
3-20	1.1+1.5	1.9+1.6	-0.7+0.5	1.7 ⁻¹	
<u>Nitrit</u>					
Erhöht:					
15	0.52+0.71	0.11+0.13	0.41+0.17	4.7	3-15
3-20	0.42+0.41	0.13+0.13	0.29+0.10	3.2	
Ausschluß:					
7	0.28+0.31	0.09+0.12	0.18+0.08	3.1	3, 7
3-20	0.27+0.28	0.13+0.13	0.14+0.07	2.1	
<u>Ammonium</u>					
Erhöht:					
7	24.5+10.5	33.5+8.4	- 9.0+3.0	1.4 ⁻¹	7-10
3-20	20.6+ 9.1	24.9+5.0	- 4.3+2.4	1.2 ⁻¹	
Ausschluß:					
20	31.9+ 9.3	23.0+5.9	8.8+2.5	1.4	20
3-20	27.4+ 8.0	24.9+5.0	2.5+2.2	1.1	
<u>DIN</u>					
Erhöht:					
7	25.9+11.2	33.8+8.3	- 7.9+3.2	1.3 ⁻¹	7-10
3-20	24.4+ 9.1	26.9+5.1	- 2.5+2.4	1.1 ⁻¹	
Ausschluß:					
20	33.5+ 8.5	28.0+6.9	5.5+2.5	1.2	20
3-20	28.8+ 8.0	26.9+5.1	1.9+2.2	1.1	
<u>Phosphat</u>					
Erhöht:					
7	3.5+1.6	7.6+2.9	- 4.0+0.7	2.2 ⁻¹	7-20
3-20	3.0+1.2	5.2+1.7	- 2.2+0.5	1.7 ⁻¹	
Ausschluß:					
15	7.8+3.5	4.8+1.9	3.0+0.9	1.6	10-20
3-20	7.6+3.2	5.2+1.7	2.4+0.8	1.5	
<u>Silikat</u>					
Erhöht:					
7	21.4+7.6	41.8+13.0	-20.3+3.3	2.0 ⁻¹	7-20
3-20	17.8+5.4	27.8+8.2	-10.0+2.2	1.6 ⁻¹	
Ausschluß:					
15	49.4+16.0	27.2+10.5	22.2+4.4	1.8	10-20
3-20	43.3+ 9.8	27.8+ 8.2	15.5+2.9	1.5	

Tabelle 3.48.: Die mittleren Konzentrationsabweichungen der Horizonte bei erhöhter Abundanz und Ausschluß von Arenicola marina

Nährstoff	Mittel der Einzelserien 1 bis 4		Mittel bei der Zusammenfassung aller Messungen	
	Erhöht	Ausschluß	Erhöht	Ausschluß
Nitrat	90+22%	104+24%	148+51%	161+54%
Nitrit	54+30%	63+30%	114+20%	122+20%
Ammonium	24+ 9%	25+12%	48+ 4%	42+14%
Phosphat	41+14%	44+21%	52+ 9%	66+52%
Silikat	27+ 6%	30+15%	37+ 4%	39+11%

3.3.4. Die Versuchsfläche mit erhöhter Nereis-Abundanz

Der Tierbesatz und Beobachtungen an der Versuchsfläche

Wie an den Öffnungen der Wohngänge zu erkennen war, verteilten sich die Polychaeten nach dem Einsetzen relativ gleichmäßig in der ganzen Versuchsfläche. Offensichtlich versuchten die Tiere, einen gewissen Abstand zum nächsten Artgenossen zu wahren, denn dicht benachbarte Wohngänge wurden nie beobachtet. Aufgrund der ungeschützten Lage konnten Freßspuren auf der Sedimentoberfläche nicht festgestellt werden, sie wurden durch die Stömung verwischt.

Trotz der stark erhöhten Abundanz ging nach Abschätzungen der Zahl der Gangöffnungen die Abundanz der Polychaeten während des Versuches nur langsam zurück. Die Abnahme ist auf die Auswanderung der Tiere und auf Wegfraß durch Fische und Vögel zurückzuführen.

Dieser Ausdünnung wurde durch regelmäßiges Nachsetzen von Nereis entgegengewirkt, die Abundanz sollte auf diese Weise relativ konstant gehalten werden. Wie die Untersuchung des Sedimentes am Versuchsende ergab nahm die Abundanz dennoch um 15 bis 20 % gegenüber dem Ausgangswert ab. Die ermittelte Abundanz am Versuchsende betrug 1520 Individuen m⁻², mit einem Lebendgewicht von insgesamt 608 g m⁻².

Die Nährsalzprofile im Sediment mit erhöhter Nereis Abundanz

Abbildung 3.39.

Verglichen mit den anderen Versuchsflächen hatte die Erhöhung der Abundanz von Nereis (310 auf 1520 Ind m^{-2}) die stärkste Wirkung auf die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser. Der Einfluß der Polychaeten erstreckte sich bis zur untersten Meßtiefe in 20 cm und nach dem Verlauf der Profile zu urteilen auch noch tiefer.

Am auffälligsten war die Steigerung der Nitratkonzentration im Sediment ($+13.3 \pm 2.8 \mu\text{mol l}^{-1}$, Faktor 8) bei gleichzeitiger Herabsetzung der Ammoniumkonzentration ($-16.0 \pm 1.4 \mu\text{mol l}^{-1}$, Faktor 3^{-1}). Die Zunahme der Nitratwerte war dabei in den untersten Horizonten (15-20 cm) am stärksten, während die Ammoniumwerte in allen Tiefen unterhalb 5 cm relativ gleichmäßig abnahmen. Die Nitritkonzentrationen zeigten eine signifikante Zunahme in 10 bis 15 cm Tiefe (Faktor 3).

Die starke Ammoniumabnahme ließ die Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes (DIN) im Porenwasser trotz hoher Abundanz nicht anwachsen, im Vergleich zur natürlich besiedelten Kontrollfläche konnte in der Siedlungstiefe des Polychaeten sogar eine Abnahme des gelösten Stickstoffes festgestellt werden ($-17.5 \pm 2.7 \mu\text{mol l}^{-1}$, Faktor 2).

Nitratzunahme und Ammoniumabnahme verschoben im Nereis-Sediment das Verhältnis des oxidierten Stickstoffes zum reduzierten Stickstoff zugunsten des Nitrates. Dies drückt sich deutlich in der Differenz (Nitrat+Nitrit)-Ammonium aus, die in der Nereis-Versuchsfläche positive Werte erreichte (Mittel: $6.6 \mu\text{mol l}^{-1}$) während für das natürlich besiedelte Sediment grundsätzlich negative Werte errechnet wurden ($-22.9 \mu\text{mol l}^{-1}$).

Bei den Phosphat- und Silikatprofilen führte die Steigerung der Nereis-Abundanz zu einer deutlichen Herabsetzung der Konzentration in den Horizonten zwischen 5 und 10 cm Tiefe (Faktor 2.9^{-1} bzw. 2.6^{-1} in 7 cm Tiefe).

Die prozentualen Abweichungen zwischen den Parallelprofilen von Nitrat und Nitrit waren im Nereis-Sediment geringer als im Kontrollsediment.

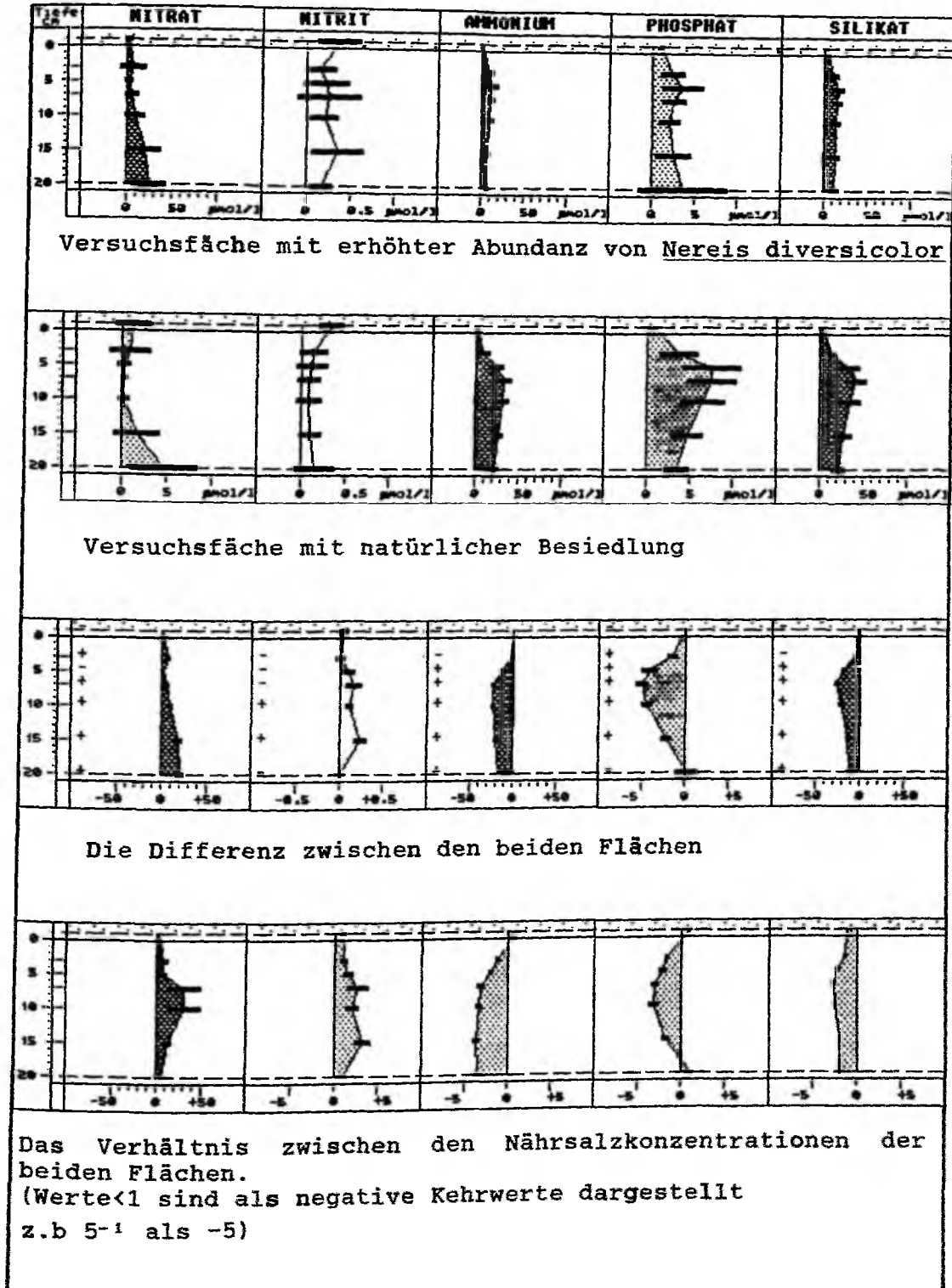


Abbildung 3.39.:

Die Nährsalzprofile im Wattsediment mit erhöhter Abundanz von *Nereis diversicolor* (1520 m⁻²) im Vergleich zu den Profilen des Wattsedimentes mit natürlicher Besiedlung. Die Profile sind das Resultat von 18 (Fläche mit erhöhter Abundanz) bzw. 22 Messungen (Vergleichsfläche), die zwischen dem 8.6. und 10.8.86 durchgeführt wurden.

Tabelle 3.49.: Die höchsten und die mittleren Differenzen zwischen den Konzentrationen der Nereis-Fläche und der Kontrollfläche (Zusammenfassung aller Messungen)

Konzentrationen in $\mu\text{mol l}^{-1}$, Tiefen in cm. Für die Differenz wird die Abweichung als Standardfehler angegeben.

Tiefe Konzentration Konzentration Diff. Faktor Tiefen
 bei erhöhter bei natürlicher des sign.
 Nereis-Abundanz Besiedlung Unterschiedes

Nitrat

20	26.4+19.4	4.8+3.7	21.6+ 4.6	5.5	3, 7-20
3-20	15.2+11.8	1.9+1.6	13.3+ 2.8	8.0	

Nitrit

15	0.36+0.29	0.11+0.13	0.24+0.07	3.3	10-15
3-20	0.24+0.16	0.13+0.13	0.11+0.05	1.8	

Ammonium

10	10.0+5.1	33.0+7.9	-23.0+2.1	3.3 ⁻¹	5-20
3-20	8.8+3.9	24.9+5.0	-16.0+1.4	2.8 ⁻¹	

DIN

7	16.3+ 8.7	33.8+8.3	-17.5+2.7	2.1 ⁻¹	5-10
3-20	24.3+11.0	26.9+5.1	- 2.6+2.8	1.1 ⁻¹	

Phosphat

7	2.6+1.3	7.6+2.9	-5.0+0.7	2.9 ⁻¹	3-15
3-20	2.9+1.9	5.2+1.7	-2.3+0.6	1.8 ⁻¹	

Silikat

7	16.1+5.4	41.8+13.0	-25.7+3.0	2.6 ⁻¹	5-20
3-20	13.8+5.5	27.8+8.2	-14.0+2.2	2.0 ⁻¹	

Tabelle 3.50.: Die mittleren Konzentrationsabweichungen der Horizonte in der Nereis-Fläche

Nährsalz	Mittel der Einzelserien 1 bis 4	Mittel bei der Zusammenfassung aller Messungen
Nitrat	62+10%	120+46%
Nitrit	73+19%	93+24%
Ammonium	29+ 7%	51+ 4%
Phosphat	39+11%	85+34%
Silikat	18+ 6%	44+10%

3.3.5. Die Versuchsfläche mit erhöhter Abundanz von Scoloplos armiger

Tierbesatz und Beobachtungen an den Versuchsflächen

Eine Kontrolle der Scoloplos-Abundanz während des Versuches war nicht möglich, die Scoloplos-Versuchsfläche unterschied sich nicht von der natürlich besiedelten Wattfläche. Da ein Verlust durch Wegfraß von Fischen und Vögeln zu erwarten war, wurden mehrmals Tiere nachgesetzt um dem Rückgang der Abundanz entgegenzuwirken.

Am Versuchsende wurde eine Abundanz von 5150 Ind m^{-2} festgestellt (310 g Lebendgewicht m^{-2}), das bedeutet eine ca. dreifache Steigerung der Abundanz gegenüber der natürlich besiedelten Versuchsfläche.

Die Nährsalzprofile der Versuchsfläche mit erhöhter Scoloplos-Abundanz

Abbildung 3.40.

Die Steigerung der Abundanz von Scoloplos um Faktor 3 hatte wenig Einfluß auf die Nährsalzkonzentrationen im Sediment. Die Konzentrationen aller gemessenen Nährsalze war im obersten Horizont bis 7 cm Tiefe etwas geringer als in der natürlich besiedelten Versuchsfläche, signifikant war dieser Unterschied jedoch nur bei Silikat (Meßtiefe 5 cm : natürlich besiedelte Fläche 35 $\mu\text{mol l}^{-1}$, Scoloplos-Versuchsfläche 27 $\mu\text{mol l}^{-1}$)

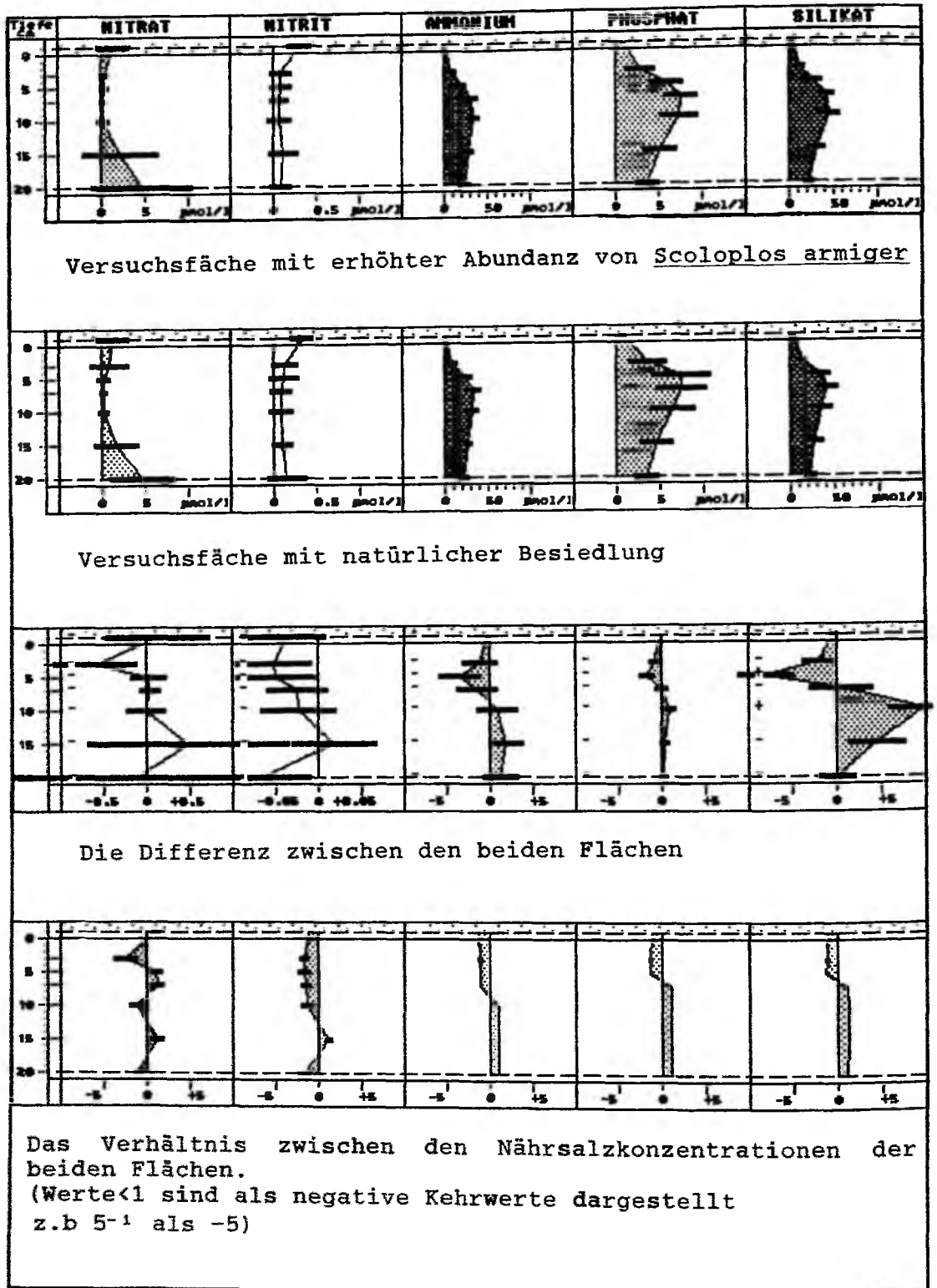


Abbildung 3.40.:

Die Nährsalzprofile im Wattsediment mit erhöhter Abundanz von Scoloplos armiger (5150 m^{-2}) im Vergleich zu den Profilen des Wattsedimentes mit natürlicher Besiedlung. Die Profile sind das Resultat von 18 (Fläche mit erhöhter Abundanz) bzw. 22 Messungen (Vergleichsfläche), die zwischen dem 8.6. und 10.8.86 durchgeführt wurden.

Tabelle 3.51.: Die höchsten und die mittleren Differenzen zwischen den Konzentrationen der Scoloplos-Fläche und der Kontrollfläche (Zusammenfassung aller Messungen)

Konzentrationen in $\mu\text{mol l}^{-1}$, Tiefen in cm. Für die Differenz wird die Abweichung als Standardfehler angegeben.

Tiefe	Konzentration bei erhöhter <u>Scoloplos</u> -Abundanz	Konzentration bei natürlicher Besiedlung	Diff.	Faktor	Tiefen des sign. Unterschiedes
-------	---	--	-------	--------	--------------------------------

Nitrat

3	0.4+0.5	1.0+2.3	-0.58+0.50	2.4 ⁻¹	
3-20	1.9+2.4	1.9+1.6	0.01+0.70	1.0	

Nitrit

3	0.09+0.12	0.14+0.16	-0.05+0.04	1.6 ⁻¹	
3-20	0.10+0.10	0.13+0.13	-0.03+0.04	1.3 ⁻¹	

Ammonium

5	21.3+6.4	24.8+8.5	-3.5+2.4	1.2 ⁻¹	
3-20	25.1+4.7	24.9+5.0	0.3+1.5	1.0	

DIN

10	34.2+7.5	33.4+7.5	0.8+2.4	1.0	
3-20	27.1+4.5	26.9+5.1	0.2+1.5	1.0	

Phosphat

5	6.0+1.9	7.6+3.3	-1.6+0.8	1.3 ⁻¹	
3-20	5.2+1.3	5.2+1.7	0.0+0.5	1.0	

Silikat

5	27.1+1.0	35.0+1.1	-0.8+0.3	1.3 ⁻¹	3, 10
3-20	29.4+5.7	27.8+8.2	1.6+2.2	1.1	

Tabelle 3.52.: Die mittleren Konzentrationsabweichungen der Horizonte in der Scoloplos-Fläche

Nährstoff	Mittel der Einzelserien 1 bis 4	Mittel bei der Zusammenfassung aller Messungen
Nitrat	72+16%	132+34%
Nitrit	78+14%	103+31%
Ammonium	32+ 8%	45+ 6%
Phosphat	35+12%	65+22%
Silikat	22+ 7%	35+12%

3.3.6. Das Sediment mit erhöhter Abundanz von *Macoma baltica*

Der Tierbesatz und Beobachtungen an der Versuchsfläche

Die Verteilung von *Macoma* in der Versuchsfläche wurde von mir vorgenommen, nach Möglichkeit gleichmäßig. Im Gegensatz zu den drei Polychaetenarten war ein aktives Verlassen der Versuchsfläche bei dieser Art ausgeschlossen. Dennoch wurden auch hier regelmäßig Tiere nachgesetzt um dem Wegfraß durch Watvögel entgegenzuwirken.

Am Versuchsende konnte festgestellt werden, daß die Vögel nicht so viele Muscheln erbeutet hatten wie befürchtet, die Abundanz war durch das Nachsetzen um weitere 20-25% gestiegen und betrug 1720 Ind m^{-2} (1380 g m^{-2}).

Die Nährsalzprofile im Sediment mit erhöhter *Macoma* Abundanz

Abbildung 3.41.

Die Erhöhung der Abundanz von *Macoma baltica* führte bei allen im Porenwasser gemessenen Nährsalzen zu Konzentrationsänderungen. Der Einfluß der Muscheln beschränkte sich auf die oberen Sedimentschichten bis ca. 10 cm Tiefe, darunter blieben die Nährsalzprofile weitgehend unverändert.

Die Nitrat- und Nitritkonzentrationen wurden durch die Aktivität von *Macoma* in dem Bereich zwischen 5 und 10 cm erhöht (maximal Faktor 5 bzw. 2.5).

Die Ammoniumprofile zeigten bei allen vier Meßterminen eine signifikante Konzentrationsabnahme um Faktor 1.4^{-1} ($-7.2 \pm 1.8 \mu\text{mol l}^{-1}$). Diese Abnahme ließ auch die Konzentration des gesamten gelösten anorganischen Stickstoffes im Sediment um durchschnittlich $-6.2 \pm 1.9 \mu\text{mol l}^{-1}$ absinken (Faktor 1.3^{-1}).

Nitratzunahme und Ammoniumabnahme führten dazu, daß im Sediment mit erhöhter *Macoma*-Abundanz verhältnismäßig mehr oxidierter Stickstoff vorlag als im natürlich besiedelten Kontrollsediment.

Phosphat und Silikatprofile wurden in gleicher Weise durch die Steigerung der *Macoma*-Abundanz beeinflusst: Durch eine deutliche Herabsetzung der Konzentrationen in den Sedimenthorizonten bis 10 cm Tiefe, bei Phosphat um den Faktor 1.9^{-1} ($-3.7 \pm 0.8 \mu\text{mol l}^{-1}$), bei Silikat um Faktor 2.2^{-1} ($-23.1 \pm 2.9 \mu\text{mol l}^{-1}$), wurden die Profile im oberen Bereich abgeflacht und die Profilmaxima in ca. 15 cm Tiefe verlagert.

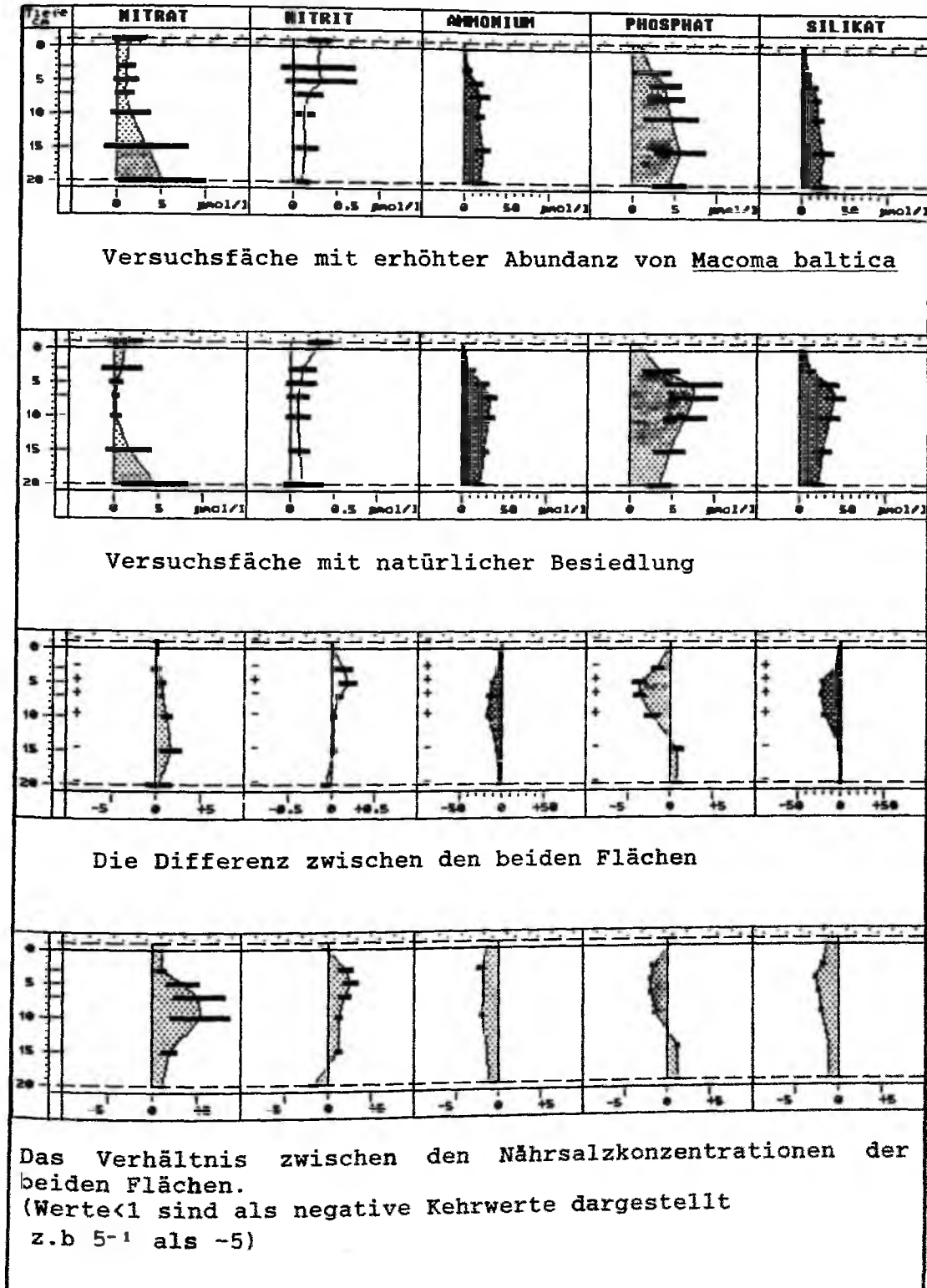


Abbildung 3.41.:

Die Nährsalzprofile im Wattsediment mit erhöhter Abundanz von *Macoma baltica* (1720 m^{-2}) im Vergleich zu den Profilen des Wattsedimentes mit natürlicher Besiedlung. Die Profile sind das Resultat von 18 (Fläche mit erhöhter Abundanz) bzw. 22 Messungen (Vergleichsfläche), die zwischen dem 8.6. und 10.8.86 durchgeführt wurden.

Tabelle 3.53.: Die höchsten und die mittleren Differenzen zwischen den Konzentrationen der Macoma-Fläche und der Kontrollfläche (Zusammenfassung aller Messungen)

Konzentrationen in $\mu\text{mol l}^{-1}$, Tiefen in cm. Für die Differenz wird die Abweichung als Standardfehler angegeben.

Tiefe Konzentration Konzentration Diff. Faktor Tiefen
bei erhöhter bei natürlicher des sign.
Macoma-Abundanz Besiedlung Unterschiedes

Nitrat

10	1.5+2.3	0.3+0.6	1.2+0.6	5.0	5-10
3-20	2.8+2.7	1.9+1.6	0.9+0.7	1.5	

Nitrit

5	0.33+0.41	0.13+0.17	0.20+0.10	2.5	5
3-20	0.17+0.13	0.13+0.13	0.04+0.04	1.3	

Ammonium

10	17.4+6.8	33.0+7.9	-15.6+2.3	1.9 ⁻¹	3-10
3-20	17.7+6.3	24.9+5.0	- 7.2+1.8	1.4 ⁻¹	

DIN

10	19.0+8.1	33.4+7.5	-14.4+2.5	1.8 ⁻¹	5-10
3-20	20.7+6.9	26.9+5.1	- 6.2+1.9	1.3 ⁻¹	

Phosphat

5	3.9+1.9	7.6+3.3	-3.7+0.8	1.9 ⁻¹	5-10
3-20	4.4+1.8	5.2+1.7	-0.8+0.6	1.2 ⁻¹	

Silikat

7	18.6+4.0	41.8+13.0	-23.1+2.9	2.2 ⁻¹	3-10
3-20	19.2+6.2	27.8+ 8.2	- 8.6+2.3	1.5 ⁻¹	

Tabelle 3.54.: Die mittleren Konzentrationsabweichungen der Horizonte der Macoma-Fläche

Nährsalz	Mittel der Einzelserien 1 bis 4	Mittel bei der Zusammenfassung aller Messungen
Nitrat	91+40%	120+23%
Nitrit	105+60%	112+20%
Ammonium	37+12%	55+24%
Phosphat	42+20%	60+15%
Silikat	32+ 9%	43+11%

3.3.7. Die Veränderung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten in der besiedelten Sedimentschicht der Versuchsflächen

Abbildung 3.42. zeigt die effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten (Mindestgrößen!) im Horizont 3-5 cm, unterhalb der durch Wellen und Strömung durchmischten obersten Sedimentschicht. Dargestellt werden die Koeffizienten der in natürlicher und erhöhter Abundanz besiedelten Versuchsflächen im Vergleich zu den Silikatdiffusionskoeffizienten der Arenicola-Ausschluß-Fläche (weiße Balken).

Die Macrofauna verursachte in allen Versuchsflächen eine deutliche Erhöhung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten, die höchsten Koeffizienten konnten in der Nereis-Fläche festgestellt werden (Erhöhung um Faktor 10 verglichen mit der Ausschlußfläche).

Tabelle 3.55.: Die effektiven Diffusionskoeffizienten des Silikates im Sedimenthorizont 3-5 cm der Versuchsflächen

$D_{s_{s1}}$ in [$10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$]

Serie	1 Faktor		2 Faktor		3 Faktor		4 Faktor	
Temperatur	13°C		15°C		18°C		15°C	
<u>Arenicola</u> Ausschluß	4.87	1	5.14	1	5.57	1	5.21	1
natürliche Besiedlung	6.52	1.34	5.30	1.03	5.92	1.06	5.21	1.00
<u>Arenicola</u>	11.16	2.29	9.98	1.94	22.27	3.99	7.89	1.51
<u>Nereis</u>	8.56	1.75	50.77	9.87	14.62	2.62	8.45	1.62
<u>Scoloblos</u>	7.17	1.47	10.10	1.96	6.42	1.15	10.76	2.06
<u>Macoma</u>	12.51	2.57	18.89	3.67	27.06	4.85	16.42	3.15

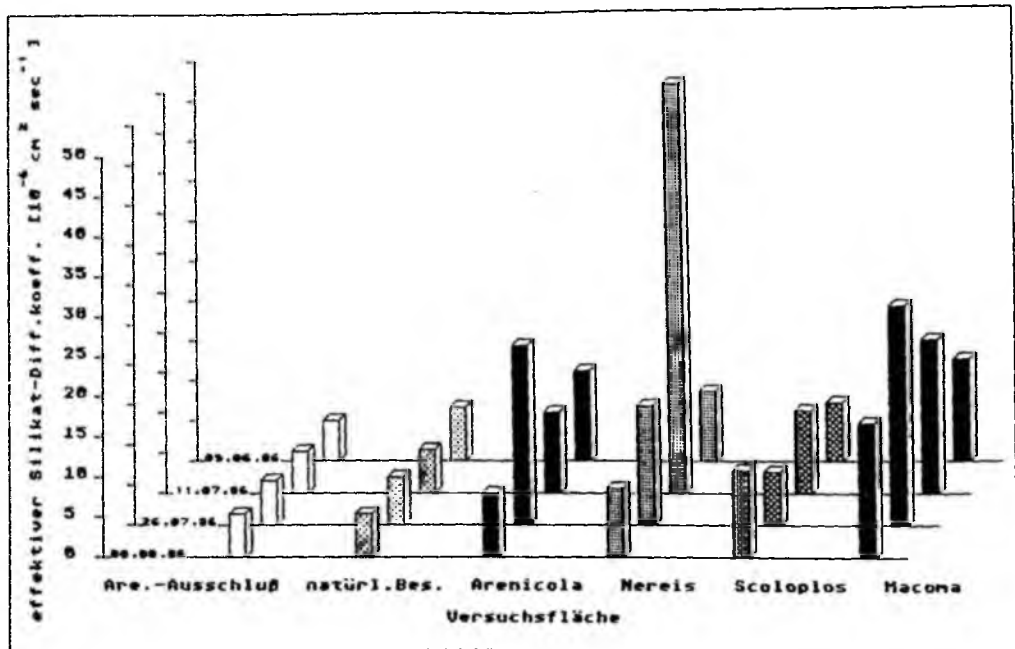


Abbildung 3.42.: Die effektiven Diffusionskoeffizienten des Silikates in den Versuchsflächen unterhalb der wellendurchmischten Sedimentschicht (0-2 cm).

4.1. Nährsalzprofile im Wattsediment

Die Nährsalzprofile im Wattsediment sind das Produkt einer Reihe zusammenwirkender chemischer, biologischer und physikalischer Prozesse, die in Abhängigkeit von der Sedimenttiefe die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser beeinflussen. Die wichtigsten Prozesse sind die

- Freisetzung und Festlegung von Nährsalzen im Sediment
(Knox et al. 1986, Balzer 1986, Boynton und Kemp 1985, Howes et al. 1985, Aller 1982, Aller und Benninger 1981, Rosenfeld 1981, 1979, Berner 1980, 1971, Kamatani und Riley 1979, Fanning und Schink 1969)
- Sedimentbeschaffenheit
(Nowicki et al. 1985, Mayer et al. 1985, Goldhaber et al. 1977, Hargrave 1972, Rhoads 1967)
- Temperatur und Licht
(Jørgensen und Sørensen 1985, Sørensen und Jørgensen 1979, Hines et al. 1982, Hansen et al. 1981)
- Wasserbewegung
(Aigner und Reineck 1983, Rudgers van der Loeff 1980, 1981, Vanderbroght et al. 1977, Riedl et al. 1972)
- Inhaltsstoffe des Wassers über dem Sediment
(Oviatt et al. 1986, Asmus 1986, Berounsky und Nixon 1985, Zimmermann et al. 1985, Rudgers van der Loeff 1980 a,b)
- Phytobenthos
(Baillie 1986, Lowthion et al. 1985 a,b, Pregnall und Rudy 1985, Fujita 1985, Asmus 1982, Boer 1981, Perkins und Abbott 1972, McRoy et al. 1972)
- Macrofauna und ihre Bioturbation
(Aller und Aller 1986, Reise 1985, Krantzberg 1985, Lee und Swartz 1980, Aller und Yingst 1985, Aller et al. 1983, Aller und Yingst 1978, Myers 1977a,b, Schink und Guinasso 1977, Rhoads et al. 1977, 1971, 1965)

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit dem letzten Punkt, dem Einfluß der Macrofauna auf die Nährsalzprofile im Sediment. Durch den Vergleich der Nährsalzprofile besiedelter und unbesiedelter Sedimente lassen sich die Einflüsse der Macrofauna von den übrigen Prozessen isolieren.

Die Nährsalzprofile in den Sedimentcontainern ohne Macrofauna und die Profile der Arenicola-Ausschlußflächen zeigen, wie die übrigen aufgezählten Prozesse unter weitgehendem Ausschluß der Bioturbation auf die Nährsalzprofile im Sandwatt einwirken. Bevor der Einfluß der Fauna diskutiert wird, soll auf diese Profile eingegangen werden.

4.1.1. Unter Ausschluß der Macrofauna: Nährsalzprofile im Sediment des Sandwattes, unbeeinflußt von der Bioturbation

Sandwattflächen, wie das Versuchsgebiet im Königshafen, mit Sedimenten, die fast ausschließlich aus Sand mit Korngrößen über 0.063 mm bestehen, sind kennzeichnend für Wattgebiete mit relativ hohen Strömungsgeschwindigkeiten (Reineck et al. 1986). Im Versuchsgebiet wurden Strömungsgeschwindigkeiten von 6 cm s^{-1} gemessen, Reise (1985) stellte im gleichen Watt Gezeitenströmungen bis 11 cm s^{-1} fest.

In Sandwatten kann sich daher nur wenig spezifisch leichtes, organisches Material absetzen, die Böden weisen dementsprechend geringen organischen Gehalt und niedrige Nährsalzkonzentrationen auf (Reise 1985, Nowicki et al. 1985, Mayer et al. 1985, Bordovskiy 1965).

So war während des Sommers der organische Gehalt ($<2\%$) und die mittleren Konzentrationen von Ammonium ($25-40 \mu\text{mol l}^{-1}$), Phosphat ($3-9 \mu\text{mol l}^{-1}$) und Silikat ($20-50 \mu\text{mol l}^{-1}$) im Sediment der Versuchsfläche relativ gering. Die Konzentrationsbereiche stimmen überein mit den Konzentrationsspannen, die Rudgers van der Loeff (1980) in einem Sandwatt mit geringer Tierbesiedlung im holländischen Wattenmeer (Balgzand bei Texel) feststellte.

Der Einfluß der Wasserbewegung: Hoher Porenwasseraustausch im obersten Horizont

In den obersten Sedimentschichten des Sandwattes verursachen Stömung und Wellen einen starken Porenwasseraustausch, der die Nährsalzkonzentrationen in dieser Schicht den Konzentrationen im Wasser angleicht. Rudgers van der Loeff (1981) konnte durch "in situ"-Versuche auf einer exponierten Sandwattfläche (Balgzand, holländisches Wattenmeer) zeigen, daß bei geringem Wellengang der Sedimentdiffusionskoeffizient bis in 1 cm Sedimenttiefe etwa um Faktor 10, bei mäßigem Wellengang bis in 2 cm Tiefe um Faktor 40 erhöht wurde.

Dieser Effekt ist deutlich an den Nährsalzprofilen der ungeschützten Freilandversuchsflächen zu erkennen (Abbildungen 3.37.-3.41.): Die Konzentrationen nahmen in der obersten Schicht nur langsam zu und stiegen dann ab 3 cm Tiefe schneller an. In ca. 5 cm war ein Wert erreicht, der sich mit zunehmender Tiefe nur noch geringfügig änderte. Auf die Nährsalzprofile im geschützten Sediment der Freilandcontainer hatte die Wasserbewegung einen wesentlich schwächeren Einfluß.

Phosphatmaxima in der Tiefe der Redoxdiskontinuität

Die bakterielle Aktivität ist im Bereich der Redoxdiskontinuität (RPD) am höchsten (Hylleberg 1984, Fenchel und Riedl 1970). Sowohl in den Freilandcontainern ohne Macrofauna als auch in der Arenicola-Ausschlußfläche wurden in diesem Bereich (5-7 cm) die höchsten Phosphatkonzentrationen festgestellt.

Ähnliche Phosphatprofile wurden von Montgomery et al. (1979), Martens et al. (1978), Balzer (1978), Goldhaber et al. (1977) gemessen. Phosphatmaxima im Tiefenbereich der Redoxdiskontinuität werden durch redoxabhängige Festlegungs- und Freisetzungsprozesse erklärt (Aller und Yingst 1985, Berner 1976).

Abgesehen von den starken Schwankungen unterworfenen Phosphatkonzentrationen unterschieden sich in den Sedimentkernen ohne Tiere die Nährsalzkonzentrationen der Sedimenthorizonte unterhalb 5 cm Tiefe kaum.

4.1.2. Die räumlichen Schwankungen der Nährsalzprofile : Konzentrationsunterschiede von 30-40% innerhalb einer 1 m² Fläche

Trotz relativ homogenen Sandsedimentes und dem Ausschluß von Arenicola wiesen die "gleichzeitig" (+30 min) innerhalb einer 1 m² großen Ausschlußfläche gemessenen Nährsalzprofile deutliche Unterschiede auf.

Die prozentualen Standardabweichungen tiefengleicher Horizonte (von 18 Profilen, gemessen an 4 Terminen zwischen Juni und August 86) betragen im Mittel aller Horizonte 29% für Ammonium, 42% für Phosphat und 23% für Silikat; sie gleichen damit den Abweichungen, die Montgomery et al. (1979) bei Parallelmessungen in einem Mischsandwatt feststellten: NH₄⁺: 34%, PO₄⁻: 31%, SI(OH)₄: 40% (auch innerhalb 1 m², Indian River estuary).

Untersuchungen von Matishoff et al. (1975) zu den räumlichen Schwankungen der Nährsalzkonzentrationen im Sediment der Chesapeake Bay ergaben geringere Abweichungen (NH₄⁺: 15%, PO₄⁻: 16%, SI(OH)₄: 10%).

Die für die Arenicola-Ausschlußfläche berechneten räumlichen Nitrat- und Nitritabweichungen tiefengleicher Horizonte waren aufgrund der geringen Konzentrationen noch wesentlich höher (136% bzw. 104%). Durch die Verwendung normierten Sedimentes ließen sich diese Abweichungen in den tierfreien Containern auf 33% bzw. 27% reduzieren.

Der Grund für die Abweichungen sind kleinräumige Veränderungen der Sedimentzusammensetzung, der Redox- und pH-Verhältnisse oder des organischen Gehaltes (micro-environments), die zu lokalen Veränderungen der Bakterienbesiedlung und damit auch der Nährsalzkonzentrationen führen (Anderson und Tufail 1986, Jahnke 1985, Anderson und Meadows 1978).

Die Infauna beeinflusst die räumlichen Nährsalzschwankungen

Die Steigerung der Besiedlungsdichte von Arenicola, Nereis und Macoma führte zu einer Zunahme der räumlichen Konzentrationsschwankungen von Ammonium und Silikat (Phosphat nur bei Nereis). Diese Zunahme ist auf die lokalen Konzentrationsänderungen zurückzuführen, die von den relativ ungleichmäßig im Sediment verteilten Tieren verursacht werden (Meadows und Tufail 1986, Kristensen et al. 1985, Aller 1982, Reise 1979 a, Anderson und Meadows 1978).

Die Steigerung der Abundanz von Scoloplos im Wattsediment reduzierte die räumlichen Schwankungen von Ammonium, Phosphat und Silikat. Da Scoloplos im Gegensatz zu Arenicola und Nereis ständig neue Gänge im Sediment gräbt (Hartmann-Schröder 1971, Myers 1977 a) und die einzelnen Individuen nur geringen Wasseraustausch zwischen Porenwasser und Bodenwasser verursachen (Myers 1977), führt die Bioturbation dieser Polychaeten zu einer Sedimentdurchmischung, die lokalen Konzentrationsänderungen entgegenwirkt. Rice (1986) wies diese effektive Sedimentdurchmischung durch Scoloplos in Aquarienversuchen nach.

Das Verhältnis der räumlichen zu den zeitlichen Schwankungen

Seegang, Temperatur, Lichtverhältnisse und Eintrag organischen Materials können innerhalb von Stunden die Nährsalzkonzentrationen im Wattsediment verändern (Reise 1985, Hylleberg und Henriksen 1980, Matishoff et al. 1975).

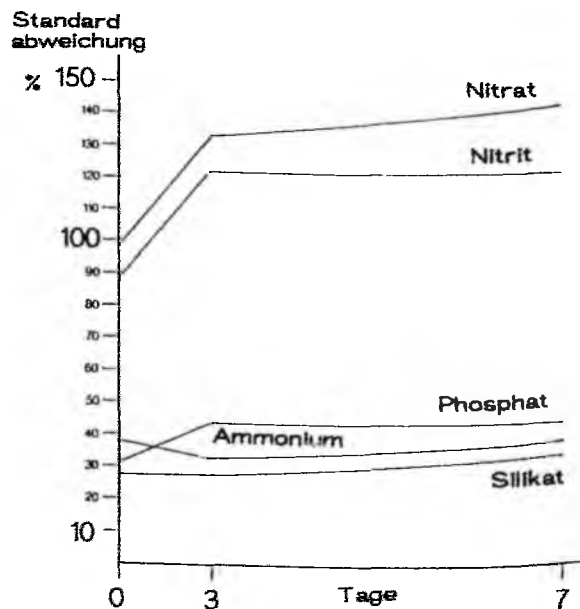
Das Verhältnis von räumlicher zu zeitlicher Schwankung der Nährsalzprofile ist in Abbildung 4.1. dargestellt. Die Zahlen geben die prozentualen Standardabweichungen* zwischen 36 Nährsalzprofilen aus einer Wattfläche (1 m²) an, die innerhalb eines Tages, im Zeitraum von 3 Tagen, und in einem Zeitraum von 7 Tagen gemessen wurden. Die Abweichungen der innerhalb einer Woche gemessenen Profile ist nur geringfügig höher als die Abweichungen am gleichen Tag gemessener Profile. Nitrat und Nitrit unterliegen den stärksten zeitlichen Schwankungen.

* (prozentuale Standardabweichung tiefengleicher Horizonte, gemittelt über alle Horizonte)

Abbildung 4.1.:

Die Veränderung der prozentualen Standardabweichung der Nährsalzkonzentrationen bei Entnahme der Porenwasserproben an einem Tag, innerhalb von drei Tagen und innerhalb einer Woche.

(Probenfläche 1 m², je 6*6 Proben)



4.2. Die Wirkung der ausgewählten Macrobenthosarten auf die Nährsalzprofile im Sediment

4.2.1. Der Einfluß der Bioturbation von Arenicola marina auf die Nährsalzprofile

Arenicola marina erhöhte im Sediment der Freilandcontainer die Konzentrationen von Nitrat und Nitrit im Bereich zwischen 15 und 20 cm Tiefe. Durch die Aktivität des Polychaeten wurden die Konzentrationen von Ammonium, Phosphat und Silikat in allen Sedimenthorizonten bis 20 cm Tiefe herabgesetzt (Abbildung 3.16., 3.17.).

Die unterschiedlichen Prozesse um Schwanzschaft, Galerie, Freßtasche und Fließsandsäule des Arenicola-Baues erklären die Wirkung des Polychaeten auf die Nährsalzprofile.

Prozesse im Bereich des Schwanzschafes

Um sich mit dem nötigen Sauerstoff zu versorgen, pumpt Arenicola 40-400 ml h⁻¹ Wasser durch seinen L-förmigen Bau (Baumfalk 1979 a, Foster-Smith 1978, Jacobsen 1967, Krüger 1964). Die Pumprate ist dabei streng mit der Temperatur korreliert, bei 8°C wird nur halb soviel Wasser durch den Gang befördert wie bei 16°C. Das Wasser wird durch peristaltische Pumpbewegungen durch den Schwanzschaft des Baues angesogen (vgl. Abbildung 3.15.).

Im Bereich des Schwanzschafes wird ein direkter Übertritt des sauerstoffreichen und relativ nährsalzarmen Ventilationswassers in das Sediment durch die schleimverkittete Wand weitgehend verhindert. In diesem Bereich bestimmt die Diffusion durch die Wand die Austauschprozesse zwischen dem Ventilationswasser und dem Porenwasser bzw. dem Sediment.

Um den Schwanzschaft herum belegt eine 2-4 mm starke hellbraune Schicht oxidierten Sedimentes den Übertritt von Sauerstoff aus dem Gang in das Sediment (Reise 1985, Reise und Ax 1979). Messungen, die Scherer (1984) mit Microelektroden (Revsbech 1983, 1980, 1979) durchgeführt hat, zeigen, daß die maximale Eindringtiefe des Sauerstoffes vom Schwanzschaft in das umgebende Sediment nur 1.5 mm beträgt. Nitrat und Nitrit waren in einer 15 mm dicken Schicht um den Schaft nachweisbar, dabei fielen die Werte mit zunehmendem Abstand vom Ganglumen exponentiell ab.

Bakterielle Aktivität in der Wandung

Die Wandung bewohnter Polychaetenröhren zeichnet sich durch hohe bakterielle Aktivität aus. Schleim und anhaftende Detrituspartikel bilden ein günstiges Substrat für bakterielles Wachstum, der Ventilationsstrom führt Oxidationsmittel heran und hemmende Stoffwechselprodukte ab (Yingst und Rhoads 1980).

Die durch den bakteriellen Abbau in der Gangwand freigesetzten Nährsalze diffundieren sowohl in den Gang als auch in das den Gang umgebende Sediment. Bei Untersuchungen der Porenwasserzusammensetzung um den Gang des Polychaeten

DISKUSSION

Amphitrite ornata stellten Aller und Yingst (1978) eine Abnahme der Ammonium-, Fe^{++} und Mn^{++} Konzentrationen mit zunehmendem Abstand vom Gang fest, während die höchsten Konzentrationen in der Gangwandung zu messen waren.

Ein solcher Konzentrationsgradient ist auch um den Schwanzschaft des Arenicola-Baues zu erwarten. Hylleberg (1975) stellte um den Schwanzschaft des Baues von Abarenicola pacifica, einer mit Arenicola marina nah verwandten Art, einen erhöhten Gehalt von organischer Substanz und Protein und eine Herabsetzung des Redoxpotentials fest. Dies läßt auf eine höhere Bakteriendichte in diesem Bereich schließen. Reise (1985) erklärt die Zunahme von Nematoden um den Schwanzschaft des Arenicola-Baues durch höhere Bakteriendichte in diesem Bereich.

Aus diesen Erkenntnissen läßt sich ableiten, daß die um den Schwanzschaft des Arenicola-Baues ablaufenden Prozesse nicht für die deutliche Abnahme der Ammonium- und Silikatkonzentration verantwortlich gemacht werden können, wie sie in den Freilandcontainern mit Arenicola in allen Sedimenthorizonten bis 20 cm Tiefe festgestellt wurden.

Auch im Bereich der Galerie des Arenicola-Baues läßt die hier besonders dicke Schleimauskleidung (Reise 1985, Reise und Ax 1979) nicht auf eine Herabsetzung der Nährsalzkonzentrationen durch die Aktivität des Polychaeten schließen. Der Gehalt organischer Substanz ist um die Galerie des Baues von Abarenicola pacifica deutlich erhöht, das Redoxpotential genauso niedrig wie um den Schwanzschaft (Hylleberg 1975).

Die Herabsetzung der Nährsalzkonzentration im Porenwasser durch die Bioturbation von Arenicola muß also auf die Prozesse im Bereich der Freßtasche des Arenicola-Baues und der Fließsandsäule zurückgeführt werden (vgl. Abbildung 3.15.).

Prozesse im Bereich der Freßtasche

Am Ende der Galerie tritt das Ventilationswasser aus dem Gang in das Sediment über. Arenicola preßt das Wasser in das Sediment der vor seinem Kopfende befindlichen Freßtasche. Der Druck, den ein 10 cm langes Tier mit seinem Wasserstrom erzeugt, beträgt nach Messungen von Foster-Smith (1978) $12000 \text{ dyn cm}^{-2}$ und ist damit relativ hoch gegenüber dem Flüssigkeitsdruck, den andere Polychaeten erzeugen (Malacoceros fuliginosus, 3-4 cm langes Tier: 305 dyn cm^{-2}).

Da Arenicola den Sauerstoff nicht restlos aus dem Ventilationsstrom aufnehmen kann (Shumway 1979), gelangt im Bereich der Freßtasche sauerstoffhaltiges Wasser in das Sediment. Dies wird durch Redoxmessungen von Hylleberg (1975) bestätigt, die ein gegenüber dem Schwanzschaft und der Galerie stark erhöhtes, positives Redoxpotential (+120 mV) im Bereich der Freßtasche des Baues von Abarenicola pacifica ergaben.

Ein weiterer Beleg für die Einleitung sauerstoffhaltigen Wassers in die Freßtasche ist die Verteilung der Meiofauna

im Arenicola-Bau. Reise (1987) und Reise und Ax (1979) fanden die höchsten Abundanzen sauerstoffabhängiger Meiofauna (Copepoda, Annelida, Gastrotricha, Turbellaria) in der Freßtasche des Arenicola-Baues, während im umgebenden anoxischen Sediment die Abundanzen auf 0 sanken.

Der Sauerstoffeintrag ermöglicht Nitrifikation im Bereich der Freßtasche. Bei steigender Abundanz von Arenicola in den Freilandcontainern stieg infolgedessen die Nitrat- und Nitritkonzentration in 15-20 cm Tiefe deutlich an. Auch im natürlichen Sandwatt mit Arenicola-Besiedlung war ein leichter Anstieg der Nitratkonzentration in 15-20 cm zu messen: Bei Erhöhung der Arenicola-Abundanz in der Freilandversuchsfläche wurde dieser Anstieg verstärkt, nach Ausschluß von Arenicola aus einer Versuchsfläche blieb der Nitratanstieg aus.

Prozesse im Bereich der Fließsandsäule

Da die Fließsandsäule dem in das Sediment gepreßten Ventilationswasser den geringsten Widerstand bietet, gelangt das Wasser durch den lockeren Sandstrang zurück an die Oberfläche (Rijken 1979, Newell 1979, Wells 1945,). Dies bedeutet, daß ein im Vergleich zum umgebenden Porenwasser nährsalzärmer Wasserstrom, der zwar geringe, aber doch vorhandene Mengen von Oxidationsmitteln (O_2 , NO_3^- , NO_2^- , SO_4^-) enthält (die Redoxwerte der Fließsandsäule sind nach Messungen von Hylleberg (1975) höher als im umgebenden Sediment), aus 15-20 cm Tiefe zur Sedimentoberfläche fließt. Dabei ist dieser Wasserstrom nicht durch eine Röhre oder verkittete Gangwand vom umgebenden Sediment getrennt, der direkte Austausch mit dem Porenwasser ist möglich.

Dieser aus dem Sediment gerichtete Wasserstrom ist für die Herabsetzung der Ammonium- und Silikatkonzentration im Porenwasser durch die Aktivität von Arenicola verantwortlich.

Herabsetzung der Nährsalzkonzentration

In den Freilandcontainern mit Arenicola und im Arenicola-besiedelten Sandwatt wurden die höchsten Konzentrationen von Ammonium, Phosphat und Silikat in 3.5 - 5 cm Tiefe, dem Bereich der Redox-Potential-Diskontinuität (RPD) festgestellt, unterhalb dieses Horizontes nahmen die Konzentrationen wieder ab (vgl. Abbildung 3.33.).

In den Containern ohne Macrofauna und in dem Sediment der Arenicola-Ausschluß-Fläche nahmen die Konzentrationen unterhalb der Redoxdiskontinuität, abgesehen von der redoxabhängigen Phosphatkonzentration (s.o.), nicht ab.

Diese Ergebnisse beweisen, daß Arenicola marina für die Abnahme der Ammonium- und Silikatkonzentrationen in den Sedimenthorizonten unterhalb 5 cm Tiefe verantwortlich ist. Die Abnahme läßt sich durch die Einleitung relativ nährsalzarmen Wassers in die unteren Sedimentschichten mit dem Ventilationsstrom von Arenicola erklären. Den gleichen Effekt, die Abnahme der Ammonium- und Silikatkonzentration

unterhalb der Redoxdiskontinuität, verursachen Polychaeten und Krebse durch ihren Ventilationsstrom in Sedimenten des Puget Sound (Emerson et al. 1984 (s.u.)).

Das aus der Tiefe aufwärtsfließende Ventilationswasser fließt so bis in ca. 5 cm Tiefe entgegen dem Gradienten der mit der Tiefe zunehmenden Nährsalzkonzentrationen. Da so die Nährsalzkonzentration im Sedimenthorizont immer höher ist als die Konzentration im aufwärtsfließenden Wasser, gibt jeder Horizont Nährsalze an das Ventilationswasser ab. Die Menge, die abgegeben wird, ist dabei proportional zum Konzentrationsgefälle zwischen Porenwasser und dem Ventilationswasser. Der Freilandcontainerversuch und der Freilandflächenversuch bestätigen diese Überlegungen.

Beim Freilandcontainerversuch konnte bei einer Erhöhung der Arenicola-Abundanz eine Herabsetzung der Ammonium-, Phosphat und Silikatkonzentrationen in allen Sedimenthorizonten festgestellt werden, mit Abnahmeraten, die proportional zu den Nährsalzkonzentrationen in den Horizonten waren (vgl. Abbildung 3.17.). Asmus (1986) stellte im Königshafenwatt eine deutliche Steigerung des Ammonium-, Nitrit- und Nitratflusses aus dem Sediment nach Erhöhung der Biomasse von Arenicola fest. Nach Abschätzungen von Henriksen et al. (1983) können bis zu 30% des durch Arenicola aus dem Sediment freigesetzten gelösten anorganischen Stickstoffes der Exkretion des Polychaeten entstammen.

Beim Vergleich der Nährsalzprofile der natürlich besiedelten Versuchsfläche und der Fläche mit erhöhter Arenicola-Dichte sind die von Arenicola in den einzelnen Horizonten verursachten Konzentrationsabnahmen gut zu erkennen (vgl. Abbildung 3.37.). Das Verhältnis zwischen den Nährsalzkonzentrationen tiefergleicher Horizonte der Kontrollfläche (natürliche Besiedlung) und der Arenicola-Fläche (Abbildung 3.37.) zeigt, daß sich die Faktoren, um die Arenicola die Nährsalzkonzentrationen in den einzelnen Schichten reduziert, nicht stark unterscheiden (NH_4^+ : 1.1-1.4, PO_4^- : 1.6-2.1, $\text{SI}(\text{OH})_4$: 1.4-1.8). Die Abnahmeraten waren also proportional zu den Nährsalzkonzentrationen in den Horizonten.

Der vertikale Partikeltransport

Neben dem Ventilationsstrom ist der vertikale Partikeltransport die zweite wichtige Komponente der Bioturbation von Arenicola. Welche Bedeutung hat dieser Partikeltransport für die Nährsalzkonzentrationen im Sediment ?

Durch die Aufnahme von Sediment im Bereich der Freßtasche rutscht Sediment nach, es entsteht eine Fließsandsäule, die bakterien- und diatomeenhaltiges Sediment von der Oberfläche zum Polychaeten gelangen läßt. Versuche von Rijken (1979) ergaben, daß der Durchmesser der Fließsandsäule im Sandwatt nicht mehr als 5 mm beträgt, eine scharfe Grenze trennt die Säule vom umgebenden Sediment (vgl. Reise und Ax 1979). Durch den geringen Durchmesser gelangt das Sediment in nur 1-4 Stunden von der Oberfläche bis in 15-20 cm Tiefe zu Arenicola. Eine weitere Erkenntnis der Versuche von Rijken (1979) ist, daß sich die Tiere fast ausschließlich vom

Sediment der Fließsandsäule ernähren, anoxisches Sediment aus dem Siedlungshorizont des Polychaeten wurde nur selten aufgenommen (beim Verlagern des Trichters). Arenicola stößt das unverdauliche Material auf die Sedimentoberfläche aus. Baumfalk (1979) stellte als Folge der Faecesausscheidung eine schwache Anreicherung feinen Sandes in der obersten Sedimentschicht (bis ca. 1 cm) fest.

Aus diesen Ergebnissen läßt sich ableiten, daß der vertikale Partikeltransport durch Arenicola in den Horizonten oberhalb der Freßtasche nur in einem eng begrenzten Bereich um die Fließsandsäule einen Einfluß auf die Sedimentzusammensetzung hat.

Sedimentveränderung im Bereich der Freßtasche

Im Bereich der Freßtasche kommt es durch die selektive Aufnahme feiner Partikel (Baumfalk 1979 b) zu einer Anreicherung von groben Bestandteilen des Oberflächensedimentes (Cadee 1976, Straaten 1954). Zudem werden in der Freßtasche durch die Filterwirkung des Sandes Partikel aus dem Ventilationsstrom angereichert, der in diesem Bereich aus dem Arenicola-Gang in das Sediment übertritt (Krüger 1959).

Bei einem angenommenen mittleren Ventilationsstrom von 100 ml h^{-1} und einer mittleren Sestonfracht im Königshafenwatt von 5 mg l^{-1} ($0.6 \text{ mg POC l}^{-1}$) (Hickel 1984) werden täglich 12 mg Seston bzw. 1.5 mg POC in den Arenicola-Bau hineingesogen.

Hylleberg (1975) konnte im Bau von Abarenicola pacifica die höchsten Konzentrationen an organischem Kohlenstoff in der Freßtasche messen. Cadee (1976) stellte einen erhöhten Gehalt organischer Substanz in der Siedlungstiefe von Arenicola marina fest, hervorgerufen durch die Anreicherung grober Detrituspartikel, die von Arenicola nicht aufgenommen wurden. Auch in den mit Arenicola besetzten Freilandcontainern konnte eine Zunahme des Gehaltes organischer Substanz in der Siedlungstiefe der Polychaeten (15-20 cm) festgestellt werden (vgl. Tabelle 3.22.).

Daraus ergibt sich, daß der Einfluß des Partikeltransportes von Arenicola auf die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser im Bereich der Freßtasche am größten ist. Die Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes (DIN) erreichte in diesem Horizont ihr Maximum (Freilandcontainerversuch) (vgl. Tabelle 3.23.).

Obwohl der Partikeltransport durch Arenicola besonders im Bereich der Freßtasche einen Einfluß auf die Nährsalzkonzentrationen im Sediment hat, werden die Nährsalzprofile durch den Flüssigkeitstransport (= Ventilationsstrom) des Polychaeten geprägt. Dies läßt sich unter anderem darauf zurückführen, daß der Ventilationsstrom, der Oxidationsmittel (O_2 , SO_4^- , NO_3^-) in das Sediment und gelöste Nährsalze aus dem Sediment transportiert, um Faktor 400 höher ist als der Partikeltransport ($\text{ca. } 200 \text{ ml h}^{-1}$ zu $12 \text{ cm}^3 \text{ d}^{-1}$; Baumfalk 1979, Cadee 1976).

4.2.2. Der Einfluß der Bioturbation von *Nereis diversicolor* auf die Nährsalzprofile

Von den untersuchten Macrobenthosarten hatte *Nereis diversicolor* den stärksten Einfluß auf die Nährsalzprofile im Sediment, Ursache dafür ist der von den Tieren erzeugte Ventilationsstrom und die Struktur des Gangsystems.

Der Einfluß von *Nereis* auf die Sedimentstruktur und den vertikalen Partikeltransport

Nereis gräbt mehr oder weniger gewundene, senkrechte Gänge in das Sediment, nach Messungen von Renfro (1973) können die Tiere dabei ca. $0.1 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1}$ Sediment bewegen. Beim Bau des Ganges wird das Sediment verdrängt und nur zu einem geringen Teil an die Oberfläche geschafft (eigene Beobachtung).

In den Aquarienversuchen und den Freilandversuchen im Sandwatt konnte festgestellt werden, daß die eingesetzten *Nereis* im sandigen Sediment wenig verzweigte Gangsysteme mit einer Öffnung anlegten. Nach Reise (1981) sind diese blind-endenden Gänge typisch für die jüngeren Tiere (3-5 cm). Bei den ausgewachsenen Polychaeten und in schlickigem Sediment haben die *Nereis*-Gänge oft zwei oder mehr Öffnungen zur Oberfläche (Hartmann-Schröder 1971). Dadurch erweitern die Tiere zum einen ihre "Weidefläche", zum anderen wird so der Widerstand, der sich dem Ventilationsstrom bietet, herabgesetzt.

Die Aquarienversuche und Beobachtungen von Kristensen (1984) zeigten, daß *Nereis* denselben Gang über mehrere Monate benutzt. Auch das ausgeprägte Territorialverhalten der Tiere (Reise 1979 a, Evans 1971) läßt darauf schließen, daß *Nereis* nur bei Störungen und schlechten Lebensbedingungen neue Gänge anlegt. Da sich die Polychaeten überwiegend von sedimentierten oder herangeschwemmten Detritusteilchen ernähren (Fauchald und Jumars 1979), die bei jeder Flut erneut herangetragen werden, und da *Nereis* zudem die Fähigkeit besitzt, nahrhafte Partikel aus dem Wasser zu filtern (Harley 1950, Goerke 1971, 1966), ist das Anlegen neuer Wohngänge aus Gründen der Ernährung nicht notwendig.

Nereis verursacht deshalb nur relativ geringe Sedimentumschichtung. Der Partikeltransport durch den Polychaeten beschränkt sich weitgehend auf das Material, das durch den Ventilationsstrom der Tiere in die Gangöffnung gesogen wird (bzw. hineinfällt) und nicht von *Nereis* aufgenommen wird.

Bei Abundanzen von ca. 1000 Ind m^{-2} , wie sie im Königshafenwatt angetroffen werden (Reise 1981), einer Pumpleistung von ca. 40 ml h^{-1} pro Tier (Kristensen 1983 a,b,c) und einer mittleren Sestonkonzentration des Wassers von 5 mg l^{-1} (Hickel 1984) gelangt mit dem Ventilationsstrom von *Nereis* $4.8 \text{ g Seston m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in den Wattboden ($0.6 \text{ g POC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

DISKUSSION

De Wilde und Beukema (1984) schätzen den jährlichen Eintrag partikulären Kohlenstoffes durch Sedimentation in das Balgzand-Watt (Sandwatt im holländischen Wattenmeer bei Texel) auf 250 bis 300 g POC $m^{-2}y^{-1}$ \sim 0.7-1 g POC $m^{-2}d^{-1}$. Wenn man einen ähnlichen Eintrag für das Königshafenwatt annimmt, so erhöht eine dichte Nereis-Besiedlung während des Sommers die Zufuhr von partikulärem Kohlenstoff in das Sediment um Faktor 1.5 bis 2 (blind endende Gänge vorausgesetzt).

Der Ventilationsstrom von Nereis

Im Gegensatz zu vielen sedentären Polychaeten verfügt Nereis nicht über speziell ausgebildete Kiemen (Hartmann-Schroeder 1971, Kristensen 1983 a). Nereis kann deshalb dem Wasser nur relativ wenig Sauerstoff entziehen, bei hohem Sauerstoffgehalt (100 mm Hg) 5.5%, bei abnehmendem Sauerstoffgehalt bis 27% (sedentäre Polychaeten mit Kiemen dagegen 40-60%) (Kristensen 1983 a).

Um sich mit dem nötigen Sauerstoff zu versorgen und um die Anreicherung von Schwefelwasserstoff zu verhindern erzeugt Nereis in seinem Gang einen kräftigen abwärtsgerichteten Wasserstrom, dabei wird durch schlängelnde Bewegungen in der dorsoventralen Achse Wasser im Gang nach unten gepreßt. Die Pumpleistung nimmt proportional zur Temperatur zu und beträgt bei einem ausgewachsenen Tier (0.5 g) zwischen 0.1 ml (5°C) und 1 ml (20°C) pro Minute (Kristensen 1983 a,b,c).

Im natürlichen Sediment pumpt ein etwa 5 cm langer Nereis nach Messungen von Foster-Smith (1978) während der Ventilationsperioden 41+15 ml h^{-1} durch seinen Gang (12°C). Der maximale Flüssigkeitsdruck, den das Tier dabei erzeugt, ist mit 9400 dyn (1 dyn = 1 cm $g s^{-2}$ = $10^{-5}N$) relativ hoch gemessen an dem Druck, den ein 10 cm langer Arenicola erzeugt (12000 dyn). Dies ist eine Erklärung dafür, warum Nereis in sandigem Sediment auf eine Ausströmöffnung des Ganges verzichten kann und häufig blind endende Gänge im Sediment bewohnt.

Die Wirkung des Ventilationsstromes: Sauerstoffeintrag in das Sediment

Am auffälligsten ist die Steigerung der Nitratkonzentration im Porenwasser durch die Aktivität von Nereis. Da der Polychaet dem Ventilationswasser höchstens 27% des Sauerstoffes entziehen kann (s.o.), führt der Ventilationsstrom Wasser mit relativ hohem Sauerstoffgehalt in die tieferliegenden Sedimentschichten (Kristensen 1985, Sørensen et al. 1979). Anderson und Meadows (1978) stellten eine starke Erhöhung des Redoxpotentials um den Gang von Nereis diversicolor fest. Reise (1981) fand sauerstoffabhängige Meiofauna in hoher Abundanz bis in 16 cm Tiefe um Nereis Gänge.

Erhöhtes Nitrifikationspotential in der Gangwand

Der Sauerstoffeintrag ermöglicht Nitrifikation um den Nereis-Gang. Kristensen und Blackburn (1987) beobachteten in Aquarierversuchen eine 2.5-fache Steigerung der Nitrifikation im Sediment durch Nereis virens (1000 Ind m^{-2}). Nach Schätzungen von Henriksen et al. (1980) verursachte Nereis virens in einem Bereich des Limfjordes (Dänemark) 35% der Nitrifikation im Sediment. Sayama und Kurihara (1983) stellten hohe Nitrat- und Nitritkonzentrationen in der Gangwand der verwandten Art Neanthes japonica (Nereidae) fest.

Kristensen et al. (1985) konnten in der Wandung des Baues von Nereis virens ein hohes Nitrifikationspotential messen, das noch höher war als das Potential an der Sedimentoberfläche. Die Autoren begründen das höhere Nitrifikationspotential, das direkt von der Anzahl der nitrifizierenden Bakterien abhängt (Hansen et al. 1981), mit der Beschaffenheit der Wandung:

Wenn Nereis nicht gerade die Sedimentoberfläche im Umfeld seiner Gangöffnung abweidet, hält sich das Tier im oberen Abschnitt seines Ganges, knapp unterhalb der Sedimentoberfläche auf (eigene Beobachtung), hier steht dem Tier der meiste Sauerstoff zur Verfügung. In diesem Bereich (1-6 cm) führt die Schleimabsonderung des Polychaeten und die an der schleimbeschichteten Wandung anhaftenden Partikel zu einer feinkörnigen, organisch angereicherten Ummantelung des Ganges, die nach zweimonatiger Versuchsdauer im Watt eine Stärke von ca. 5 mm erreicht hatte (vgl. Abbildung 3.19.).

Die Anreicherung feiner Partikel und organischer Substanz um den Gang von Nereis virens wird auch von Kristensen et al. (1985) beschrieben.

Das feinkörnige Material der Wandung bietet den Bakterien eine große besiedelbare Oberfläche pro Volumeneinheit, dabei stabilisieren die Puffereigenschaften der feinkörnigen Sedimentfraktion einen günstigen pH-Wert für die Nitrifizierer (Fenchel und Blackburn 1979). Durch den hohen organischen Gehalt der Wandung (Kristensen et al. 1985) und die Exkretion des Polychaeten steht Ammonium in hohen Konzentrationen zur Verfügung (Kristensen 1984, Henriksen et al. 1983).

Die hohe Nitrifikation im Gang von Nereis diversicolor zeigte sich sowohl in den Versuchsbehältern als auch in der Freilandversuchsfläche durch einen deutlichen Anstieg der Nitratkonzentration im Porenwasser. Der Anstieg war schon bei relativ niedrigen Abundanzen (400 Ind m^{-2}) zu messen und erfaßte alle Sedimenthorizonte bis in 20 cm Tiefe (vgl. Abbildung 3.20.).

Ursachen für die Ausbildung des Nitratmaximums

Die höchste Nitratkonzentration wurde in den Freilandcontainern zwischen 5 und 11 cm Sedimenttiefe gemessen. Kristensen und Blackburn (1987) stellten in Sedimentkernen, die ausschließlich durch Nereis virens (1000 Ind m⁻², mit 0.3 g Lebendgewicht pro Tier, d.h. die Tiere waren etwas kleiner als die von mir verwendeten Nereis diversicolor) eine deutliche Steigerung der Nitratkonzentration in 6-8 cm Sedimenttiefe durch die Bioturbation der Polychaeten fest.

Im Bereich der Wandverdickung (1-6 cm Tiefe) wird das von der Innenseite der Gangwandung in das Sediment diffundierende Nitrat durch die erhöhte heterotrophe Aktivität schnell verbraucht (Kristensen et al. 1985).

Unterhalb 6 cm Tiefe nimmt die Dicke der Wandung stark ab, das untere Drittel des Ganges hat nur noch eine dünne Schleimauskleidung und kollabiert leicht. Wenn der Nereis-Gang nur eine Öffnung hat, und das war bei den meisten Gängen in den Versuchscontainern der Fall, staut sich das Wasser des Ventilationsstromes im Gang, ein Teil des Wassers wird in das umgebende Sediment übertreten. Der Austritt des Wassers aus dem Gang ist auf den Abschnitt unterhalb der Wandverdickung beschränkt, in diesem Bereich kann das aus dem Gang austretende Wasser auch Nitrifikation im umgebenden Sediment ermöglichen. Das Nitratmaximum und Ammoniumminimum in dieser Tiefe untermauern diese Hypothese.

Grundmanis und Murray (1977) begründen Nitrifikationszonen in 20 bis 25 cm Sedimenttiefe, umgeben von anoxischem Sediment, die sie in Sedimentkernen aus dem Puget Sound vorfanden, mit der Einleitung sauerstoffhaltigen Wassers durch Macrobenthosorganismen.

Nereis reduziert Ammonium-, Phosphat- und Silikatkonzentrationen im Sediment

Die Besiedlung des Sedimentes mit Nereis führte sowohl in den Containern als auch in der Versuchsfläche zu deutlichen Abnahmen der Ammonium-, Phosphat- und Silikatkonzentrationen im Porenwasser. Bei zunehmender Abundanz der Polychaeten gingen die Konzentrationen dieser Nährsalze in allen Horizonten bis 16 cm Tiefe zurück (vgl. Abbildung 3.20., 3.21.).

Die Konzentrationsabnahmen lassen sich auf die Steigerung der Austauschfläche zwischen Porenwasser und Bodenwasser durch die Nereis-Gänge und auf den durch Nereis erhöhten Porenwasseraustausch (s.o.) zurückführen.

Untersuchungen von Hylleberg und Henriksen (1980) zeigten, daß Nereis virens das Redoxpotential im Sediment anhebt und die Konzentrationen von Ammonium und Phosphat im Porenwasser herabsetzt. Der Fluß von Ammonium und Phosphat aus dem Sediment wurde durch die Polychaeten deutlich erhöht.

Daß der Ventilationsstrom im Sediment lebender Macrobenthostiere den Silikatfluß extrem steigern kann, wiesen Gust und Harrison (1981) in Versuchen mit Alpheus mackay nach. Dieser Krebs baut verzweigte Gangsysteme bis 30 cm Tiefe und belüftet seinen Bau wie Nereis durch einen kräftigen Wasserstrom. Bei einer Abundanz von 50 Ind m⁻² erhöhte Alpheus den Silikatfluß aus dem Sediment um Faktor 5 (Pumprate: 350 ml h⁻¹Ind⁻¹).

Die Nährsalzkonzentrationen im Bodenwasser beeinflussen die Wirkung des Ventilationsstromes

Die Wirkung des Ventilationsstromes von Nereis auf die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser hängt in hohem Maße von den Nährsalzkonzentrationen im Ventilationsstrom ab. So stellte Kristensen (1984) bei geringen Nährsalzkonzentrationen im Bodenwasser (Wasser über dem Sediment) eine Freisetzung von Nitrat und Phosphat aus dem Gang von Nereis virens fest, während höhere Konzentrationen im Ventilationsstrom zu einer Nitrat- und Phosphataufnahme des Sedimentes führten.

Ammonium wird dagegen unabhängig von der Konzentration im Bodenwasser aus dem Sediment freigesetzt, dabei entstammte bei den Untersuchungen von Kristensen (1984, Norsminde Fjord) ca. 40% des freigesetzten Ammoniums der Exkretion des Polychaeten (Exkretion N.virens: 0.69+0.16 µmol NH₄⁺ g⁻¹ Lebendgewicht h⁻¹, Henriksen et al. 1983).

Im Königshafenwatt waren die Nährsalzkonzentrationen des Flutwassers während der Sommermonate erheblich niedriger als die Konzentrationen im Porenwasser, der Ventilationsstrom ließ deshalb die Konzentrationen im Porenwasser abnehmen. Bei der Oktobermessung des Freilandcontainerversuches unterschieden sich die Phosphat- und Silikatkonzentrationen des Porenwassers nur wenig von den Konzentrationen des Flutwassers, die Bioturbation von Nereis führte dementsprechend nur zu geringen Konzentrationsabnahmen dieser Nährsalze im Porenwasser (vgl. Abbildung 3.21.).

4.2.3. Der Einfluß von Scoloplos armiger auf die Nährsalzprofile

Auch Scoloplos erzeugt einen Ventilationsstrom

Myers (1977 a) beobachtete im Aquarium einen Wasserstrom aus Scoloplos-Gängen, verursacht durch die Aktivität der Cilien auf den Kiemen des Polychaeten. Durch diesen Wasserstrom fördert Scoloplos den Austausch gelöster Stoffe zwischen Porenwasser und Bodenwasser. Bezogen auf die gleiche Biomasse zeigt sich, daß Scoloplos einen ähnlich starken Einfluß auf die Nährsalzprofile im Sediment hat wie Arenicola und Nereis.

Einfluß auf die Nährsalzkonzentrationen

In den Freilandcontainern führten hohe Abundanzen von Scoloplos (ca. 3200 Ind m⁻²) zum Anstieg der Nitrat- und Nitritkonzentration und zur Abnahme der Ammonium- und Silikatkonzentration im Sediment (vgl. Abbildung 3.24., 3.25.).

Sauerstoffeintrag

Der Nitrat- und Nitritanstieg in 10-13 cm Tiefe läßt auf einen Eintrag sauerstoffhaltigen Wassers in das Sediment durch Scoloplos schließen. Diese Annahme wird durch Beobachtungen von Myers (1977 a) unterstützt, der im Aquarium die Entstehung von hellen Höfen oxidierten Sedimentes (2-10 mm dick) um bewohnte Scoloplos-Gänge innerhalb 12-24 Stunden nach dem Anlegen der Gänge feststellte.

Ammoniumabnahme

Bei steigender Abundanz von Scoloplos nahm in den Freilandcontainern die Ammoniumkonzentration in den Sedimentschichten bis 13 cm Tiefe ab.

Aller und Yingst (1985) konnten in Containerversuchen mit Heteromastus filiformis, einem Polychaeten ähnlicher Größe und mit ähnlicher Lebensweise wie Scoloplos, ebenfalls eine Herabsetzung der Ammoniumkonzentration im Porenwasser durch die Aktivität der Polychaeten feststellen. Der Einfluß der beiden Polychaetenarten auf die Ammoniumkonzentration im Sediment ist sowohl auf die Ernährungsweise der Tiere als auch auf die Steigerung des Ammoniumflusses durch die Aktivität der Polychaeten zurückzuführen.

Der Effekt des Förderband-Fressens

Scoloplos armiger wie auch Heteromastus filiformis sind sogenannte Förderband-Fresser (conveyor-belt feeder). Mit diesem Ausdruck bezeichnet Rhoads (1973) substratfressende Macrobenthosarten, die partikuläres Material in tieferen Sedimentschichten aufnehmen und die unverdaulichen Reste auf

die Sedimentoberfläche ausstoßen. Diese Arten, die charakteristisch für ungestörte Benthosgemeinschaften sind (Rhoads und Boyer 1982) leisten eine effektive Sedimentdurchmischung (Myers 1977 b).

Scoloplos nimmt selektiv feine bakterienreiche Partikel ($70\% < 63 \mu\text{m}$) im Tiefenbereich der Redoxdiskontinuität auf und stößt täglich 64 bis 120 mg (TG) unverdauliches Material auf die Sedimentoberfläche aus (Rice 1986, Rice et al. 1986). Durch diese Ernährungsweise wird der Gehalt der organischen Substanz im Tiefenbereich der Nahrungsaufnahme des Polychaeten meßbar herabgesetzt (Rice et al. 1986).

Steigerung der Ammoniumproduktion und des Ammoniumflusses

Die Versuche von Aller und Yingst (1985) mit Heteromastus zeigten, daß die Aufnahme von Bakterien durch die Polychaeten das Bakterienwachstum und damit die Ammoniumproduktion stimulierte (Stimulation durch Weidedruck, Yingst und Rhoads 1980). Infolge der Steigerung des Ammoniumflusses durch Heteromastus (bis Faktor 5 bei 360 Ind m^{-2}) war die Ammoniumkonzentration in dem besiedelten Sediment dennoch geringer als die Konzentrationen des tierfreien Kontrollsedimentes. Die gleichen Prozesse müssen in den Sedimentkernen mit Scoloplos armiger angenommen werden.

Herabsetzung der Silikat- und Phosphatkonzentration

Die Steigerung der Austauschprozesse zwischen Sediment und Wasser durch die Bioturbation zeigte sich in den Containern mit Heteromastus (Aller und Yingst 1985) und in den Freilandcontainern mit Scoloplos durch eine Herabsetzung der Silikatkonzentration im Porenwasser.

Aller und Yingst (1985) berechneten eine Steigerung des Silikatflusses durch Heteromastus (360 Ind m^{-2}) um Faktor 1.5 bis 2 gegenüber unbesiedelten Kontrollkernen. Die stärksten Veränderungen der Silikatprofile im Vergleich mit den Kontrollkernen verursachten sowohl Heteromastus als auch Scoloplos im Bereich der Redoxdiskontinuität, zwischen 3 und 7 cm Tiefe.

Die Phosphatkonzentration im Sediment wurde weder von Scoloplos noch von Heteromastus (Aller und Yingst 1985) signifikant beeinflusst.

4.2.4. Der Einfluß der Bioturbation von *Macoma baltica* auf die Nährsalzprofile

Macoma baltica hatte sowohl bei dem Aquarienversuch als auch bei den Freilandversuchen einen starken Einfluß auf die Nährsalzprofile im Sediment. Wie die Bioturbation der untersuchten Polychaetenarten führte die Aktivität von *Macoma* zu einer Steigerung der Nitrat- und Nitritkonzentration und einer Herabsetzung der Ammonium-, Phosphat und Silikatkonzentration im Sediment. Der Einfluß der Muschel beschränkte sich dabei, im Gegensatz zum Einfluß der Polychaeten, weitgehend auf die Sedimenthorizonte oberhalb 10 cm Tiefe (vgl. Abbildung 3.28., 3.29.).

Macoma pumpt Wasser in das Sediment

Der Grund für den unerwartet starken Einfluß von *Macoma* auf die Nährsalzkonzentrationen der oberen Sedimenthorizonte ist der Porenwasseraustausch, den die Muschel in diesem Bereich verursacht. *Macoma* siedelt 2 bis 10 cm tief im Sediment und pipettiert mit dem Ingestionssiphon die Oberfläche nach nahrhaften Partikeln ab (Hummel 1985, Beukema et al. 1985, Cranford et al. 1985). Das eingesogene Wasser wird in sandigem Sediment über den kürzeren Egestionssiphon in unmittelbarer Nähe der Muschel in das Sediment ausgestoßen (De Vlas 1985, Reise 1981, 1983, 1987, Ankar 1977, eigene Beobachtung) (vgl. Abbildung 3.27.).

Die Filtrationsrate von *Macoma baltica* beträgt zwischen 6 und 21 ml h⁻¹ (Hummel 1985, Harvey und Luoma 1984). Meyhofer (1985) bestimmte die Pumprate der verwandten Art *Macoma nasuta*, danach leitet ein 3.3 cm großes Tier ca. 28 ml h⁻¹ durch seine Mantelhöhle, auch diese Art stößt das Wasser unterhalb der Sedimentoberfläche aus (Hylleberg und Gallucci 1975)

Durch den Wasserausstoß in das Sediment verhindert die Muschel, daß der Egestionssiphon durch Fische und Krebse abgefressen wird (De Vlas 1985) und wirkt zudem der H₂S-Entwicklung in ihrem Umfeld entgegen (Reise 1983).

Sauerstoffeintrag durch den Wasserausstoß

Der Wasserausstoß führt dem Sediment in der Siedlungstiefe der Muschel sauerstoffhaltiges Wasser zu, um die Öffnung des Egestionssiphons entsteht ein heller Bereich oxidierten Sedimentes (Reise 1985, 1983, Henriksen et al. 1983, eigene Beobachtung). Der Sauerstoffeintrag steigert die Abundanz der Meiofauna in dem die Muschel umgebenden Sediment (Reise 1987, 1981). Reise (1983) interpretiert die Begünstigung des Wachstums von Micro- und Meioorganismen durch die Muschel als Gardening-Effekt (vgl. Hylleberg 1975).

Steigerung der Nitrifikation

Die durch die Sauerstoffzufuhr ermöglichte Nitrifikation führte sowohl in den Freilandcontainern als auch in der Freilandversuchsfläche zu einer Steigerung der Nitratkonzentration in den Sedimenthorizonten zwischen 3 und 10 cm Tiefe. Henriksen et al. (1983) konnten in einem Aquarierversuch einen deutlichen Anstieg der Nitratkonzentration und des Nitrifikationspotentials im Sediment oberhalb von Macoma messen.

Die Bedeutung der Fecal-Pellets

Henriksen et al. (1983) führen die Steigerung des Nitrifikationspotentials auf die Anreicherung der Fecal-Pellets von Macoma im obersten Sedimenthorizont zurück. Macoma scheidet täglich etwa 0.4 bis 3.4 mg (TG) Faeces aus (Risk und Moffat 1977), die Menge des ausgestoßenen Pseudofaeces (nicht in den Darm aufgenommenes Material, das durch den Ingestionssipho wieder ausgestoßen wird) ist noch wesentlich höher (ca. 500 mg (TG) Ind⁻¹d⁻¹, Risk und Moffat 1977, Bubnova 1972).

Nach Untersuchungen von Henriksen et al. (1983) weisen die Fecal-Pellets, im Gegensatz zum Pseudofaeces, ein extrem hohes Nitrifikationspotential auf (3200-5200 nmol NO₃⁻cm⁻³d⁻¹). Die Ausscheidung der Pellets im Sediment (Risk und Moffat 1977) und die Unterwühlung von Faeces steigert so das Nitrifikationspotential des obersten Sedimenthorizontes.

Abnahme der Ammonium-, Phosphat und Silikatkonzentration

Der erhöhte Porenwasseraustausch durch den Wasserausstoß von Macoma läßt die Konzentrationen von Ammonium, Phosphat und Silikat in den Horizonten bis 10 cm Tiefe abnehmen. Das von der Muschel abgegebene Wasser fließt zur Sedimentoberfläche (Ankar 1977) und transportiert so die Nährsalze aus dem Sediment.

In den Aquarierversuchen von Henriksen et al. (1983) verursachte Macoma (500 Ind m⁻²) eine 3-fache Steigerung des Nitratflusses und eine 12-fache Steigerung des Ammoniumflusses aus dem Sediment verglichen mit unbesiedeltem Kontrollsediment. Die starke Erhöhung des Stickstoffflusses ist nach Henriksen et al. (1983) zum größten Teil auf die Ammoniumexkretion der Tiere zurückzuführen.

Sedimentdurchwühlung durch Macoma

Neben dem Wasserausstoß der Muschel in das Sediment hat die Sedimentdurchwühlung von Macoma einen Einfluß auf die Nährsalzprofile im Porenwasser (Aller und Yingst 1985). Nach den Ergebnissen der Freilandversuche ist dieser Einfluß jedoch relativ gering, die Nährsalzprofile wurden durch den Wasserausstoß geprägt.

Beim Abpipettieren der Sedimentoberfläche durchwühlt Macoma die oberste Sedimentschicht, so daß typische sternförmige Fraßspuren und kleine Krater auf der Sedimentoberfläche entstehen (Reise 1983, Risk und Moffat 1977). Der oberste Sedimenthorizont (bis in ca. 1 cm Tiefe) dicht besiedelter Wattsedimente (3500 Ind m^{-2}) kann dadurch effektiv durchmischt werden (Risk und Moffat 1977).

Einen geringeren Anteil an der Sedimentdurchwühlung hat die Bewegung der Muschel im Sediment. Macoma ändert ihre Position im Sediment abhängig von Veränderungen an der Sedimentoberfläche (Erosion, Sandrippeln, Algen, Schill, Steine) (eigene Beobachtung). Die Siedlungstiefe der Muschel ist abhängig von der Temperatur und während des Sommers geringer als im Winter (Reading und McGrorty 1978). Im Wattenmeer ist Macoma selten tiefer als 7.5-10 cm im Sediment anzutreffen (Aller und Yingst 1985, Reise 1981, Reading und McGrorty 1978), während Hines und Comtois (1985) die adulten Tiere in der Chesapeake Bay und San Francisco Bay in 15 - 30 cm Sedimenttiefe vorfanden.

4.2.5. Der Einfluß von Mya arenaria auf die Nährsalzprofile

Mya arenaria hat nur wenig Einfluß auf die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser. Im Gegensatz zu Macoma verursachte die Besiedlung der Freilandcontainer durch Mya nur eine geringe Steigerung der Ammonium-, Phosphat und Silikatkonzentrationen in allen Sedimenthorizonten oberhalb ihrer Siedlungstiefe (0-10 cm). Da sich die adulten Mya kaum noch im Sediment bewegen können (Kühl 1955), ist die Wirkung der Muschel auf die Stoffwechselprozesse im Sediment auf die Aktivität des voluminösen Siphos und auf die Biodeposition zurückzuführen.

Der Effekt der Siphobewegung

Der Siphos wird bei Wasserbedeckung 1-2 cm aus dem Sediment herausgestreckt und bei Niedrigwasser oder Störungen wieder bis knapp unter die Sedimentoberfläche eingezogen (vgl. Abbildung 3.31.). Diese Bewegung verursacht einen geringen vertikalen Partikel- und Flüssigkeitstransport um den Siphos. Oftmals wird selbst diese Bewegung durch die an das Siphosende angehefteten Muscheln, Hydrozoen und Algen verhindert (Kühl 1983).

Sauerstoffeintrag durch den Siphos

Henriksen et al. (1983) beschreiben eine 2 bis 5 mm dicke oxidierte Sedimentschicht um den Siphokanal, die sich an der Austrittsstelle des Siphos aus der Muschelschale noch erweitert. Eine solche oxidierte Zone um den Siphos konnte im Sediment des Königshafenwattes nicht beobachtet werden, im Nährstoffarmen Sediment der Freilandcontainer war nur im oberen Bereich des Siphokanals (bis 3 cm Tiefe) eine leichte rötliche Verfärbung der Wandung zu erkennen.

In einem Aquarienversuch stellten Henriksen et al. (1983) ein hohes Nitrifikationspotential ($1200 \text{ nmol NO}_3\text{-cm}^{-3}\text{d}^{-1}$) in der Wandung des Siphokanals fest, das noch höher war als das Potential der obersten Sedimentschicht (0-1 cm: $450 \text{ nmol NO}_3\text{-cm}^{-3}\text{d}^{-1}$). In der bis 5 mm starken oxidierten Sedimentschicht um den Siphos war die Nitratkonzentration höher als im umgebenden Sediment ($20 \text{ } \mu\text{mol NO}_3\text{-l}^{-1}$), die höchsten Konzentrationen wurden im Bereich zwischen 6 und 12 cm Sedimenttiefe gemessen ($60 \text{ } \mu\text{mol NO}_3\text{-l}^{-1}$).

Eine deutliche Steigerung der Nitratkonzentration im Porenwasser durch die Aktivität von Mya konnte bei dem Freilandcontainterversuch nicht beobachtet werden. Auf eine geringe Erhöhung der Nitrifikation durch Mya deutet ein schwacher Anstieg der Nitritkonzentration in den Sedimentschichten oberhalb 10 cm Tiefe bei zunehmender Abundanz der Muschel hin.

Der Effekt der Faecesabsonderung

Der Anstieg der Ammonium-, Phosphat- und Silikatkonzentration, der in den oberen Sedimenthorizonten (0-10 cm) der mit Mya besetzten Freilandcontainer gemessen wurde, ist auf die Anreicherung von Faeces und Pseudofaeces und die Schleimabsonderung des Siphos (Kühl 1983) zurückzuführen.

Im Verhältnis zu ihrer Größe ist die Filtrationsrate von Mya nur gering. Nach Messungen von Winter (1969) filtert eine 4 cm lange Mya 280 bis 350 ml h^{-1} , ausgewachsene Tiere erreichen Filtrationsraten von 600 bis 1300 ml h^{-1} (6-8 cm lange Tiere, Allen 1962). Der Faeces- und Pseudofaecesausstoß beträgt nach Winter (1969) 7-9 mg Trockenmasse $\text{Ind}^{-1}\text{d}^{-1}$, Haven und Morales-Alamo (1966) bestimmten eine Biodepositionsrate von 25 mg (FG) $\text{Ind}^{-1}\text{d}^{-1}$.

Nach vier Wochen Versuchsdauer im Watt hatte die Faecesabsonderung in den mit Mya besetzten Freilandcontainern zu einer deutlich sichtbaren Anreicherung feiner partikulärer Materials um die Austrittsöffnungen der Siphone an der Sedimentoberfläche geführt. Kühl (1983) beschreibt eine erhöhte Abundanz von Diatomeen um die Austrittsöffnungen der Mya-Siphone (vgl. Abbildung 3.31.).

Das organisch angereicherte Sediment um die Austrittsöffnungen gelangt durch die vertikale Siphobewegung in den Siphokanal (eigene Beobachtung). Dieses Material, und die Schleimabsonderung des Siphos, erhöhen den organischen Gehalt im Sediment um den Siphos und steigern damit auch die Konzentrationen von Ammonium, Phosphat und Silikat im Porenwasser dieses Bereiches.

4.2.6. Der Einfluß von Cerastoderma edule auf die Nährsalzprofile

Die juvenilen Cerastoderma (1-2 cm), die in die Freilandcontainer eingesetzt worden waren, hatten auch bei hohen Abundanzen (3200 Ind m⁻²) nur geringen Einfluß auf die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser des Sedimentes. Der einzige deutlich erkennbare Effekt der Muscheln war eine Erhöhung der Silikatkonzentration im obersten Sedimenthorizont (0-5 cm).

Geringer Einfluß der Wühlaktivität

Der schwache Einfluß von Cerastoderma auf die Nährsalzprofile läßt sich durch die Lebensweise der Tiere erklären: Die Muscheln siedeln direkt unter der Sedimentoberfläche, die kurzen Siphone, die an der Basis verwachsen sind, durchstoßen beide die Sedimentoberfläche (Reise 1985, Verwey 1983, Wolff 1973). Der Einfluß der juvenilen Muscheln bleibt deshalb auf den obersten Sedimenthorizont bis 3 cm Tiefe beschränkt.

In diesem obersten Horizont werden die Nährsalzprofile im Sandwattsediment durch den von Wellen und Strömung verursachten starken Porenwasseraustausch geprägt, die Nährsalzkonzentrationen werden den Konzentrationen des freien Wassers angeglichen. Die Steigerung des Porenwasseraustausches durch die Wühlaktivität der Muscheln, die Tiere verändern häufig ihre Position im Sediment (Jensen 1985, Reise 1983, eigene Beobachtung), zeigt deshalb nur geringen Einfluß auf die Nährsalzprofile.

Im Gegensatz zu Macoma pumpt Cerastoderma das filtrierte Wasser nicht in das Sediment, die Muscheln verursachen keine oxischen Bereiche in tiefergelegenen Sedimenthorizonten, eine Anreicherung von Meioorganismen um die Muschel ist nicht zu beobachten (Reise 1987, 1985, 1983).

Einfluß der Faecesausscheidung

Den stärksten Einfluß auf die Nährsalzprofile hat Cerastoderma durch die Faecesausscheidung auf die Sedimentoberfläche. Nach Untersuchungen von Vahl (1972) pumpt Cerastoderma ca. 2 Liter Wasser pro Stunde durch ihre Mantelhöhle und produziert etwa 0.5 g (FG) Faeces pro Tag (adultes Tier).

Nach vierwöchiger Versuchsdauer war die oberste Sedimentschicht der dicht besiedelten Freilandcontainer mit Fecal-Pellets durchsetzt. Da auch Planktonorganismen mit silikathaltigen Gerüstsubstanzen gefiltert werden, führt die Faecesanreicherung in der obersten Sedimentschicht, wie in Containern mit Mya, zu einer Erhöhung der Silikatkonzentration im Porenwasser.

4.3. Die Nährsalzkonzentrationsänderungen durch die Fauna: Bedeutung der Ernährungsweise

Die Nährsalzkonzentrationen im Wattboden werden durch den Eintrag gelöster und fester Substanzen in das Sediment, durch die Vorgänge im Sediment (Festlegung, Umformung, Freisetzung) und durch den Export von Stoffen aus dem Sediment bestimmt (Aller 1982 a, Berner 1980, Lerman 1979). Die Macrofauna greift über alle drei Prozesse in den Stoffhaushalt des Sedimentes ein; wie stark und in welcher Form die einzelnen Prozesse beeinflußt werden ist artspezifisch.

Die Ergebnisse des Freilandversuches ließen zwei Gruppen erkennen mit gegensätzlichem Einfluß auf die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser:

1. Zum Sediment orientierte Arten, Substratfresser, die durch ihre hohe Aktivität im Sediment den Austausch des Porenwassers fördern und dadurch die Nitratkonzentration anheben und die Ammonium- Phosphat- und Silikatkonzentration im Porenwasser reduzieren. Dazu gehören Arenicola marina, Nereis diversicolor, Scoloplos armiger und Macoma baltica.
2. Zum Wasser orientierte Arten, Suspensionsfresser, die durch geringe Aktivität im Sediment nur wenig Porenwasseraustausch verursachen, die jedoch durch ihre filtrierende Ernährungsweise dem Sediment zusätzliche Nährstoffe zuführen und durch Biodeposition die Zusammensetzung und die physikalischen Eigenschaften der obersten Sedimentschicht verändern (Myers 1977 a,b, Rhoads 1973, Young 1971, Rhoads und Young 1970). Diese Suspensionsfresser, im Freilandversuch durch die Arten Mya arenaria und Cerastoderma edule repräsentiert, verursachten keine Zunahme der Nitratkonzentration, führten aber zu einem Anstieg der Ammonium-, Phosphat- und Silikatkonzentration im Porenwasser.

Nach vergleichenden Untersuchungen von Haven und Morales-Alamo (1966) übertrifft die Biodeposition von Cerastoderma die von Mya um Faktor 25 (650 zu 25 mg (FG) ind⁻¹d⁻¹). Auch in den Freilandcontainern konnte die wesentlich höhere Faeces- und Pseudofaecesproduktion der Herzmuscheln beobachtet werden, daher verursachte Cerastoderma im Vergleich mit Mya einen stärkeren Anstieg der Ammonium- und Silikatkonzentrationen im Porenwasser.

Während die Suspensionsfresser bei hohen Siedlungsdichten den Wasseraustausch zwischen Porenwasser und Bodenwasser durch die Anreicherung der feinkörnigen Biodeposite auf der Sedimentoberfläche sogar verringern können (Schlickanreicherung auf Herzmuschelfeldern und unter Miesmuschelbänken, Dittmann 1987, Thiel et al. 1984), steigert die Wühlaktivität der Substratfresser den Wasseraustausch (Kikuchi 1986, Krantzberg 1985, Lee und Swartz 1980, Korosec 1979).

DISKUSSION

4.3.1. Der Ventilationsstrom als Hauptursache für den Einfluß der Substratfresser.

Die von Arenicola, Nereis, Scoloplos und Macoma verursachten Veränderungen der Nährsalzprofile können, wie oben beschrieben, weitgehend durch den Wasserstrom erklärt werden, den die Tiere in das Sediment leiten. Um diese Hypothese zu prüfen, soll im Folgenden die Pumpleistung der Arten den gemessenen Konzentrationsabnahmen des Silikates im besiedelten Sediment (bis 16 cm) gegenübergestellt werden.

Tabelle 4.1.: Pumpraten der untersuchten Macrobenthosarten bzw. ähnlicher Arten (T=12-16°C)

Tierart	Autor	Messung	umgerechnet auf 1 g Lebendgewicht
<u>Arenicola marina</u>	Baumfalk 1979	40 cm ³ h ⁻¹ kleinere Tiere (ca. 4 g)	10 cm ³ g ⁻¹ h ⁻¹
	Foster-Smith 1978	50 cm ³ h ⁻¹ kleinere Tiere (ca. 4 g)	12 cm ³ g ⁻¹ h ⁻¹
	Krüger 1971	30 cm ³ h ⁻¹ kleineres Tier (ca. 5 g)	6 cm ³ g ⁻¹ h ⁻¹
	Krüger 1971	120-200 cm ³ h ⁻¹ adulte Tiere (ca. 12 g)	10-17 cm ³ g ⁻¹ h ⁻¹
	Jacobsen 1967	20 cm ³ h ⁻¹ adultes Tier (ca. 8 g)	2.5 cm ³ g ⁻¹ h ⁻¹
<u>Nereis diversicolor</u>	Kristensen 1983 a-c	30 cm ³ h ⁻¹ adulte Tiere (ca. 0.5 g)	60 cm ³ g ⁻¹ h ⁻¹
	Foster-Smith 1978	20 cm ³ h ⁻¹ adultes Tier (ca. 0.2 g)	66 cm ³ g ⁻¹ h ⁻¹
<u>Malacoceros fuliginosus</u>	Foster-Smith 1978	0.8-1.75 cm ³ h ⁻¹ (ca. 0.03 g)	26-58 cm ³ g ⁻¹ h ⁻¹
(ähnliche Größe wie <u>Scoloplos</u> und erzeugt wie dieser den Wasserstrom durch Cilienaktivität)			
<u>Macoma baltica</u>	Hummel 1985	6-21 cm ³ h ⁻¹ adulte Tiere (ca. 1.5 g)	4-14 cm ³ g ⁻¹ h ⁻¹
<u>Macoma nasuta</u>	Meyhöfer 1985	28 cm ³ h ⁻¹ (ca. 2 g)	14 cm ³ g ⁻¹ h ⁻¹ (20°C)

Tabelle 4.1. zeigt die von den verschiedenen Autoren mit unterschiedlichen Methoden gemessenen Pumpraten. Da für Scoloplos keine Messungen gefunden werden konnten, werden die von Foster-Smith (1978) bestimmten Pumpraten von Malacoceros fuliginosus als Mindestleistung angenommen. Dieser Polychaet, der mit 6 cm Länge nicht ganz die Größe von Scoloplos erreicht (10 cm), hat ähnlich ausgebildete Kiemen wie Scoloplos und erzeugt wie dieser durch Cilienaktivität einen Wasserstrom in seinem Gang (Hartmann-Schröder 1971).

Unterschiedliche Pumpleistungen bei den untersuchten Arten

Um die Pumpleistungen untereinander und mit den verursachten Konzentrationsänderungen des Silikates vergleichen zu können, zeigt die vierte Spalte der Tabelle 4.1. die Leistungen umgerechnet auf 1 g Lebendgewicht. Danach übertrifft die Pumpleistung von Nereis und Scoloplos die Leistung von Arenicola und Macoma um das 4 bis 6-fache.

Nereis verfügt nicht über speziell ausgebildete Kiemen, die Tiere können deshalb, obwohl die blattförmigen Dorsalamellen der Parapodien den Gasaustausch erleichtern (Mangum et al. 1980), dem Wasser nur relativ wenig Sauerstoff entziehen (maximal 27%, Kristensen 1983 a).

Dem von Scoloplos erzeugten Wasserstrom wird, bei einem Durchmesser von nur 1-2 mm und dem dementsprechend ungünstigen Verhältnis von Volumen zu Oberfläche, unter anoxischen Bedingungen im Sediment schnell der Sauerstoff entzogen.

Im Gegensatz dazu erzeugt Arenicola zwar einen langsamen (ca. 0.5 cm s^{-1} , Baumfalk 1979), jedoch durch seinen relativ großen Durchmesser (ca. 0.2 cm^2) effektiveren Ventilationsstrom, dem das Tier zudem durch seinen wirkungsvollen Blutfarbstoff Hämoglobin und gut ausgebildete Kiemen den Sauerstoff effizient entziehen kann (Halbsättigung des Blutes bei 2 Torr O_2 , Krüger 1959, 1971).

Dem von Macoma durch den Ingestionssipho angesaugten Wasser wird im Gegensatz zum Ventilationsstrom der Polychaeten kein Sauerstoff durch das umgebende Sediment entzogen. So bringt eine relativ geringe Wassermenge genügend Sauerstoff in die Mantelhöhle der Muschel trotz Siedlungstiefen bis 10 cm (sogar bis 30 cm nach Angaben von Hines und Comtois 1985).

Direkter Zusammenhang zwischen Pumpleistung und Silikatabnahme

Da die Silikatabnahme im Porenwasser durch bakterielle Stoffwechselprozesse und Redoxverhältnisse nur geringfügig beeinflusst wird (Aller 1980 a, Schink et al. 1975), spiegelt die Konzentrationsabnahme in den besiedelten Sedimentkernen den durch die Tiere verursachten Porenwasseraustausch wider (Helder und Andersen 1987, McCaffrey et al. 1980). In Tabelle 4.2. sind die Pumpleistungen der Tiere (= Wasserfluß in das Sediment) und die gemessenen Konzentrationsänderungen des Silikates und Nitrates (0-16 cm Tiefe, Septembermessung) zusammengestellt.

Tabelle 4.2.: Wasserfluß in das Sediment (Pumpleistung) und die Konzentrationsänderungen des Silikates und Nitrates im Tiefenbereich 0-16 cm bei Steigerung der Biomasse um 100 g (FG) m⁻². (Freilandcontainerversuch)

Tierart	Pumpleistung (aus Tab.4.1.) [cm ³ g ⁻¹ h ⁻¹]	Veränderung der Silikat- konzentration [nmol l ⁻¹]		Veränderung der Nitrat- konzentration [nmol l ⁻¹]		
		Verhältnis	Verhältnis	Verhältnis	Verhältnis	
<u>Arenicola</u>	2.5 - 17	1	-225	1	+750	1
<u>Nereis</u>	60 - 66	6	-1141	5.1	+5400	7.2
<u>Scoloplos</u>	26 - 58	4	-1050	4.7	+3250	4.3
<u>Macoma</u>	4 - 14	1	-350	1.6	+1850	2.5
<u>Mya</u>	gering		+180		0	
<u>Cerastoderma</u>	0		+1115		-165	

Die Verhältnisse zwischen den Pumpleistungen der Tiere (Arenicola:Nereis:Scoloplos:Macoma = 1:6:4:1) und die Verhältnisse zwischen den verursachten Silikatabnahmen (1:5.1:4.7:1.6) stimmen überein.

Die tierbedingten Veränderungen der Nitratkonzentrationen, die direkt von dem Sauerstoffeintrag in das Sediment abhängen (Aller 1980 a, Aller et al. 1980), zeigen ebenfalls eine direkte Abhängigkeit von der Pumpleistung der vier Macrobenthosarten.

Über den Sauerstoffeintrag in das Sediment wird auch die Konzentration des gelösten reaktiven Phosphates bestimmt. Die Anhebung des Redoxpotentials durch den Ventilationsstrom führt zur Festlegung des Phosphates im Sediment durch Präzipitation mit Eisenionen (Balzer 1986, Krom und Berner 1981). Die Phosphatfestlegung kann dazu führen, daß trotz des erhöhten Austausches zwischen Porenwasser und dem freien Wasser durch die Aktivität der Fauna kein Phosphatfluß vom Sediment in das Wasser stattfindet (Aller und Yingst 1985).

Mya und Cerastoderma, die keinen Wasserstrom in das Sediment leiten, verursachen durch Biodeposition (und damit Minderung des Porenwasseraustausches durch eine feinkörnige Sedimentauflage) entgegengesetzte Konzentrationsänderungen bei Silikat und Nitrat.

Die Hypothese, daß der von den Substratfressern erzeugte Wasserstrom in das Sediment als Hauptursache für die Konzentrationsänderungen im Porenwasser anzusehen ist, wird dadurch bestätigt.

4.3.2. Effizienter Stoffaustausch zwischen Ventilations- und Porenwasser durch das Konzentrationsgefälle zwischen beiden Wasserkörpern

Der Stoffaustausch zwischen Porenwasser und dem freien Wasser, das als Ventilationswasser durch die Gänge der Fauna in die tieferen Sedimentschichten gelangt, geschieht durch direkte Vermischung und durch Diffusion.

Die direkte Vermischung, wie sie als advektiver Flüssigkeitsaustausch im Sandwattsediment auftrat, erreicht in groben, permeablen Sedimenten ihre stärkste Wirkung, während die Effizienz der Diffusion in schlickigen Sedimenten trotz geringerer Wasserdurchlässigkeit wegen der höheren Porosität zunimmt (Aller 1982, Berner 1980, Grundmanis und Murray 1977).

Die Wirksamkeit beider Austauschprozesse hängt von den Konzentrationsgradienten zwischen dem in das Sediment geleiteten Wasser und dem Porenwasser ab (Kristensen 1984). Die vertikal in das Sediment führenden Gänge der Macrofauna leiten nährsalzarmes, oxidationsmittelhaltiges Wasser entgegen einem Gradienten zunehmender Nährsalzkonzentration und abnehmender Oxidationsmittelkonzentration in das Sediment. Durch die Flußrichtung entgegen dem Gradienten besteht auch bei intensiven Austauschprozessen ein Konzentrationsgefälle zwischen dem Wasser im Gang und dem Porenwasser im umgebenden Sediment. Dadurch wird der diffusive Stoffaustausch zwischen den beiden Wasserkörpern bis zum tiefsten Punkt des Ganges aufrechterhalten (Abbildung 4.2.).

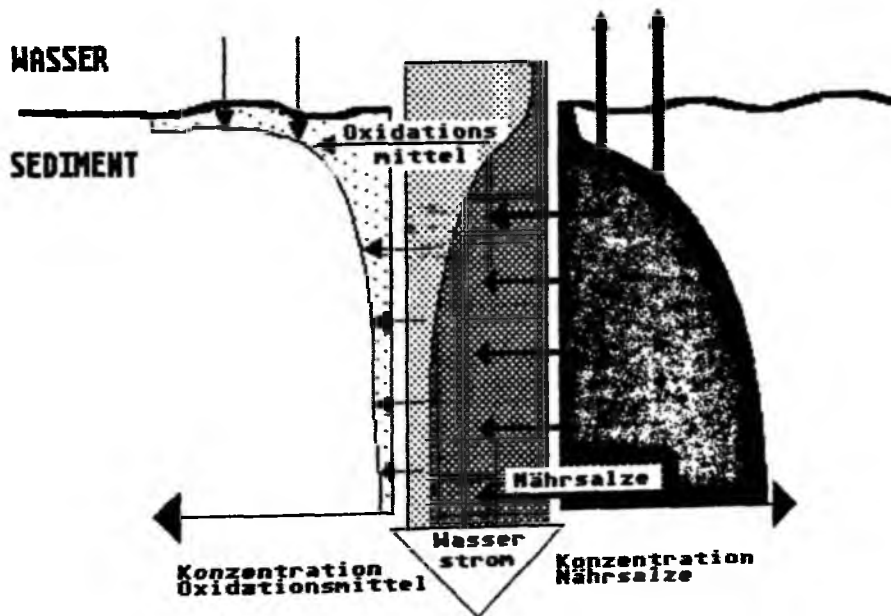


Abbildung 4.2.: Effizienter Stoffaustausch durch gleichbleibendes Konzentrationsgefälle zwischen Porenwasser und Ventilationsstrom.

4.4. Advektion als Ursache für artspezifische Nährsalzprofile

Arenicola, Nereis, Scoloplos und Macoma pumpen relativ nährstoffarmes, O_2 , NO_3^- , SO_4^{2-} -haltiges Bodenwasser durch Gänge bzw. Siphone in bestimmte Sedimenttiefen, durch das rückfließende Wasser werden gelöste Stoffe aus dem Sediment geschwemmt. Der Wasserstrom bewirkt die stärksten Konzentrationsänderungen dort, wo der Stoffaustausch zwischen zugeführtem Wasser und Porenwasser bzw. Sediment am intensivsten ist.

Die Tiere verursachen also gerichtete Transportprozesse zwischen Bodenwasser und den Sedimenthorizonten, diese Advektionsprozesse erklären die arttypische Beeinflussung der Nährsalzprofile in bestimmten Tiefenbereichen. In Tabelle 4.3. sind die Effekte, die durch die Tiere verursacht wurden und die Tiefenbereiche, in denen diese Effekte am stärksten ausgeprägt waren zusammengestellt, zum Vergleich werden Ergebnisse anderer Arbeiten angeführt.

DISKUSSION

Tabelle 4.3.: Effekte des advektiven Wassertransportes der untersuchten Tierarten auf die Nährsalzprofile im Sediment.

Quelle	Effekt	Tiefenbereich des maximalen Effektes
<u>Arenicola marina</u>		
Diese Arbeit	Steigerung NO_3^- , NO_2^- Rückgang NH_4^+ , PO_4^- , $\text{SI}(\text{OH})_4$	15 - 20 cm
<u>Abarenicola pacifica</u> (kleinere Art)		
Hylleberg (1975)	Steigerung Eh	5 - 12 cm
<u>Nereis diversicolor</u>		
Diese Arbeit	Steigerung NO_3^- , NO_2^- Rückgang NH_4^+ , PO_4^- , $\text{SI}(\text{OH})_4$	6 - 15 cm
<u>Nereis virens</u>		
Kristensen und Blackburn (1987)	Steigerung NO_3^-	6 - 9 cm
Hylleberg und Henriksen (1980)	Rückgang NH_4^+ (nährstoffarmes Sediment) Steigerung Eh	6 - 12 cm 4 - 7 cm
Henriksen et al. (1980)	Rückgang NH_4^+	4 - 8 cm
<u>Scoloplos armiger</u>		
Diese Arbeit	Steigerung NO_3^-	5 - 10 cm
Rice (1986)	Advectiver Flüssigkeitstransport bis	6 cm
<u>Macoma baltica</u>		
Diese Arbeit	Steigerung NO_3^- , NO_2^- Rückgang NH_4^+ , PO_4^- , $\text{SI}(\text{OH})_4$	3 - 8 cm
Henriksen et al. (1983)	Steigerung NO_3^-	0 - 3 cm
<u>Mya arenaria</u>		
Diese Arbeit	Geringe Zunahme NO_2^-	3 - 11 cm
Henriksen et al. (1983)	Steigerung NO_3^-	6 - 12 cm
<u>Cerastoderma edule</u>		
Diese Arbeit	Kein Effekt	

4.4.1. Die Konsequenz des advektiven Transportes: Sedimenthorizonte mit erhöhten Nitrat- und reduzierten Silikatkonzentrationen

Welche Bedeutung der advektive Flüssigkeitstransport durch Macrobenthostiere für die Nährsalzkonzentrationen in natürlich besiedelten Sedimenten haben kann, zeigen die Profile aus dem mit Arenicola marina besiedelten Sandwatt des Königshafens: Unterhalb 10 cm Tiefe nehmen die Nitrat- und Nitritkonzentrationen zu und die Ammonium-, Phosphat- und Silikatkonzentrationen wieder ab. Durch den Ausschluß von Arenicola wurde diese ungewöhnliche Profilentwicklung verhindert (Abbildung 3.37., 3.38.).

Dieser Effekt der Macrofauna auf die Nährsalzprofile ist nicht auf das dicht besiedelte Watt beschränkt.

Christensen et al. (1983) stellten an den Sulfatprofilen in Sedimenten des Schelfes vor dem US-Staat Washington eine Irrigationszone mit einem Sulfatmaximum zwischen 2 und 10 cm Sedimenttiefe fest, verursacht durch Polychaeten, Holothurien und irreguläre Seeigel.

Die Nährsalzprofile im Sediment des Quartermaster Harbor (Puget Sound, 15 m Tiefe) zeigten bei Untersuchungen von Emerson et al. (1984) ein deutliches Ammonium- und Silikatminimum zwischen 20 und 30 cm Tiefe, hervorgerufen durch die Aktivität von Polychaeten (Cirratulidae) und sedimentbewohnenden Krebsen (Thalassinidae).

Grundmanis und Murray (1977) stellten ähnliche Profile an einer Station in 200 m Wassertiefe im Puget Sound fest. In diesem Gebiet verursacht die Holothurie Molpadia intermedia durch Bioturbation ein Nitrat- und Nitritmaximum und Silikatminimum in 20-30 cm Sedimenttiefe.

Nach Untersuchungen von McCaffrey et al. (1980) in der Narragansett Bay (Rhode Island) sind die Polychaeten Spiochaetopterus oculans und Maldanopsis elongata in diesem Gebiet für einen Rückgang der Silikatkonzentration zwischen 4 und 7 cm Sedimenttiefe verantwortlich.

Dichte Besiedlung des Sedimentes durch den Polychaeten Clymenella torquata (Maldanidae) führt zu einem oxidierten Sedimenthorizont in 10-30 cm Tiefe (Aller 1978, Rhoads 1974).

4.4.2. Die besondere Bedeutung der Förderband-Fresser: Inversion der Nährsalzprofile in tieferliegenden Sedimenthorizonten

Die Mechanismen, über die Arenicola marina, Scoloplos armiger, Molpadia intermedia, Maldanopsis elongata und Clymenella torquata auf die Stoffwechselprozesse und Nährsalzprofile im Sediment einwirken sind gleich:

1. Die Tiere (Arenicola ausgenommen) ernähren sich durch selektive Aufnahme feiner organischer Partikel aus einer tieferliegenden Sedimentschicht, dadurch wird der organische Gehalt und damit die Abundanz der Bakterien in diesem Horizont herabgesetzt (Aller 1982 a).
2. Da das unverdauliche Feinmaterial auf die Sedimentoberfläche ausgeschieden wird, verarmt die Tiefenschicht an Feinmaterial, es entsteht ein grobkörniger Horizont mit erhöhter Permeabilität (biogenic graded bedding, Rhoads und Stanley 1965).
3. Durch den Ventilationsstrom der Tiere wird dem "abgemagerten", grobkörnigen Horizont sauerstoffhaltiges und nährsalzarmes Bodenwasser zugeführt (Grundmanis und Murray 1977).

So verursacht die Aktivität der Förderbandfresser* die Ausbildung eines tiefen Sedimenthorizontes, der in seiner Porenwasserzusammensetzung, seinem Redoxpotential und im organischem Gehalt dem obersten Sedimenthorizont gleicht und damit zur beobachteten Umkehrung der Nährsalzprofile führt.

Dies erklärt die "Anomalien" der Nährsalzprofile im Arenicola-besiedelten Sandwatt mit steigenden Nitratkonzentrationen und abnehmenden Ammonium-, Phosphat- und Silikatkonzentrationen in den Horizonten unterhalb 10 cm Tiefe (vgl. Aller 1982 a).

* Der Ausdruck Förderbandfresser ist für Arenicola nicht ganz zutreffend weil das meiste aufgenommene Substrat direkt von der Sedimentoberfläche kommt (Trichterfresser).

4.5. Die Macrobenthostiere steigern den Sedimentdiffusionskoeffizienten und damit die Austauschprozesse zwischen Poren- und Bodenwasser.

Um die durch advektiven Flüssigkeitstransport im Porenwasser verursachten Konzentrationsänderungen zu beschreiben, haben Hammond und Fuller (1979) ein Advektionsmodell entworfen, das von Luedke und Bender (1979), McCaffrey et al. (1980) und Emerson et al. (1984) weiterentwickelt wurde.

In diesen Modellen wird die Transportgeschwindigkeit von Tracern durch Advektion zur Berechnung des effektiven Transportkoeffizienten verwendet, der wiederum zur Erklärung der Nährsalzprofile und der Austauschprozesse zwischen Sediment und Wasser herangezogen wird. Durch diese Modelle konnten

DISKUSSION

die genannten Autoren die Steigerung des Nährsalzflusses zwischen Sediment und Wasser durch den von den Tieren verursachten advektiven Flüssigkeitstransport berechnen.

Da weder bei dem Aquarienversuch noch bei den Freilandversuchen Tracer eingesetzt wurden, kann der advektive Transport hier nicht bestimmt werden, die Anwendung dieser Modelle ist deshalb nicht möglich.

Um dennoch einen groben Eindruck vom Einfluß der Macrobenthosarten auf den Nährsalzfluß zu geben, wurde die relative Steigerung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten durch die Fauna aus dem Vergleich zwischen besiedelten und unbesiedelten Sedimentkernen berechnet.

Die aus den Ergebnissen des Aquarienversuches und der Freilandversuche berechnete Steigerung des effektiven Silikatdiffusionskoeffizienten durch die Macrofauna um Faktor 1.5 bis 10 (Sommer) stimmt überein mit den Faktoren, die in anderen Gebieten festgestellt wurden (Tabelle 4.4.).

Tabelle 4.4.: Steigerung des effektiven Diffusionskoeffizienten des Silikates im Sediment durch die Aktivität der Macrofauna

Autor	Gebiet	Sedimentdiffkoeff. SI [10 ⁻⁶ cm ² s ⁻¹]		Faktor	
		ohne Fauna	mit Fauna		
Helder und Andersen (1987)	Bay of Fundy			2.7-4.0	
	Texel, Sandwatt			2.2-6.1	
Callender und Hammond (1982)	Potomac River Estuary			2.6-6.1	
Lyons et al. (1982)	Great Bay New Hampshire			3 - 8	
Rudgers vd.Loeff (1984)	Gullmar Fjord Schweden,	Sommer	12	119	10
		Herbst	7-8	15-45	2 - 6
		Winter	3.5	3.5	1
Aller und Yingst (1985)	Aquarienmessung	6.9	13.8-34.5	2 - 5	
Dicke (1986)	Boknis Eck Kieler Bucht	2.7	5.9-15.9	2.2-5.9	
Diese Arbeit	Aquarienmessung				
	Winter	4.7	4.4-25.4	1.0-6.0	
	Sandwatt Königshafen				
	Sommer	4.9-5.6	5.2-50.8	1.5-10	

Obwohl der effektive Diffusionskoeffizient des Silikates von einer Reihe zwischen den Untersuchungsgebieten stark variierender Parameter abhängt (Temperatur, Sedimentbeschaffenheit, Wasserbewegung, Abundanz und Zusammensetzung der Fauna, Sedimentation usw.), ist der Einfluß der Fauna mit einem Faktor zwischen 2 und 10 in allen Gebieten relativ ähnlich.

Im Vergleich dazu können im Gezeitenbereich des Sandwattes schon geringe Wellen (Amplitude ca. 10 cm) eine Steigerung des Sedimentdiffusionskoeffizienten im obersten Horizont (bis 2 cm) um Faktor 40 bis 50 verursachen (Rudgers van der Loeff 1981, 1980). Vanderborgh und Billen (1977 a) berechneten für Schlicksedimente vor der belgischen Küste eine Erhöhung des Silikatdiffusionskoeffizienten der obersten Sedimentschicht (bis 3.5 cm) um Faktor 100, verursacht durch Wellen und Strömung.

Die Bedeutung der Wattfauna für den Nährsalzaustausch liegt in der Steigerung des Sedimentdiffusionskoeffizienten in den tieferliegenden Schichten.

Auch die Nährsalzprofile aus dem Sandwatt des Königshafens zeigen einen deutlichen Knick in 3 cm Sedimenttiefe, der die untere Grenze der wellendurchmischten Schicht kennzeichnet (Abbildung 3.37.-3.41.).

Wie die Konzentrationsdifferenzen zwischen den Nährsalzprofilen der natürlich besiedelten Versuchsfläche und den Versuchsflächen mit erhöhten Macrofauna Abundanzen beweisen, werden die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser oberhalb 3 cm Sedimenttiefe durch die Wasserbewegung bestimmt. Die Nährsalzkonzentrationen in dieser Schicht sind in allen Versuchsflächen gleich und unterscheiden sich nur wenig von den Konzentrationen des Wassers über dem Sediment (erkennbar an den Differenzen zwischen den Profilen, Abbildungen 3.37-3.41.).

Im Sandwatt liegt daher die Bedeutung der Fauna für den Stoffaustausch zwischen Sediment und Wasser in der Steigerung des Sedimentdiffusionskoeffizienten unterhalb der durch die Wasserbewegung durchmischten Schicht. Dies ist deshalb interessant, weil gerade in der obersten Sedimentschicht bis ca. 5 cm die meisten Tiere anzutreffen sind (Reise 1985, Hines und Comtois 1985, Whitlatch 1980).

Nur die Arten, die tiefer als 3 cm in das Sediment vorstoßen, können unter Freilandbedingungen die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser entscheidend beeinflussen. Aus diesem Grund hatte Scoloplos, der im geschützten Sediment der Freilandcontainer deutliche Konzentrationsänderungen im Porenwasser oberhalb 6 cm Tiefe hervorrief, in der ungeschützten Versuchsfläche nur relativ geringen Einfluß auf die Nährsalzprofile (Abbildung 3.40.).

Eine Ausnahme stellen Massenvorkommen flachsiedelnder Macrobenthosarten dar (z.B. Cerastoderma, Corophium, Pygospio), die durch extrem hohe Abundanzen trotz starker Wasserbewegung die Eigenschaften des obersten Sedimenthorizontes entscheidend verändern können.

4.6. Veränderungen der Stickstoff-, Phosphat- und Silikatkonzentrationen durch die Macrofauna liegen im Sandwatt im 10% Bereich der vorhandenen Konzentration

In dem Freilandcontainerversuch konnte gezeigt werden, daß die Macrofauna abhängig von ihrer Abundanz bzw. Biomasse Veränderungen der Nährsalzkonzentrationen im Sediment hervorruft (Tabelle 4.5.). Die relative Bedeutung dieser Veränderungen für die Nährsalzkonzentrationen im Sandwattsediment kann durch den Vergleich der Konzentrationen im Sediment ohne Macrofauna mit den Konzentrationen im besiedelten Sediment gezeigt werden.

Tabelle 4.5.: Die mittleren Veränderungen der Nährsalzkonzentrationen im Sediment (bis 16 cm) bei Steigerung der Biomasse um 100 g m^{-2} . (Freilandcontainerversuch, September)

Angaben in $[\text{nmol l}^{-1}]$

	Nitrat	Nitrit	Ammonium	DIN	Phosphat	Silikat
<u>Arenicola</u>	750	80	-420	430	-25	-225
<u>Nereis</u>	5400	250	-4950	700	-850	-1140
<u>Scoloplos</u>	3250	250	-1350	2100	-450	-1050
<u>Macoma</u>	1850	105	-2900	-950	-265	-350
<u>Mya</u>	0	0	310	310	105	180
<u>Cerastoderma</u>	-165	-35	545	345	-130	-1115

In Tabelle 4.6. sind die prozentualen Konzentrationsänderungen zusammengestellt, die durch die Macrobenthosarten, berechnet für eine Standardbiomasse von $100 \text{ g Lebendgewicht m}^{-2}$, relativ zum unbesiedelten Sediment verursacht wurden (im Bereich bis 16 cm Tiefe, nach 4 Wochen Versuchsdauer). $100 \text{ g Lebendgewicht m}^{-2}$ entsprechen etwa 20 Arenicola m^{-2} , 250 Nereis m^{-2} , 1700 Scoloplos m^{-2} , 70 Macoma m^{-2} , 5 Mya m^{-2} , 30 Cerastoderma m^{-2} und stellen damit realistische Biomassen für das Sandwatt dar (Reise 1985, Beukema 1983, Beukema 1976, Wolf 1973).

DISKUSSION

Tabelle 4.6.: Prozentuale Konzentrationsänderungen im Porenwasser verursacht durch eine Standardbiomasse von 100 g(FG)Tiere m⁻². Bezugsgröße ist die Konzentration im unbesiedelten Sediment

	Nitrat	Nitrit	Ammonium	DIN	Phosphat	Silikat
Bezugsgröße [µmol l ⁻¹]	6.1	1.0	35.1	42.2	6.4	22.5
<u>Arenicola</u>	12%	8%	-1%	1%	-0.5%	-1%
<u>Nereis</u>	88%	25%	-14%	2%	-13%	-5%
<u>Scoloplos</u>	53%	25%	-4%	5%	-7%	-5%
<u>Macoma</u>	30%	10%	-8%	-2%	-4%	-2%
<u>Mya</u>	0%	0%	1%	1%	2%	1%
<u>Cerastoderma</u>	-3%	3%	2%	1%	-2%	5%

Wie die Tabelle 4.6. zeigt, liegen die Veränderungen der Konzentrationen des DIN, Phosphates und Silikates im 10% Bereich. Bei Nitrat und Nitrit werden höhere prozentuale Veränderungen erreicht, weil die Konzentrationen der oxidierten Stickstoffkomponenten im Sediment ohne Macrofauna relativ gering sind.

Die prozentualen Veränderungen stimmen in der Größenordnung mit den Veränderungen überein, die Aller und Yingst (1985), Kristensen (1984), Henriksen et al. (1983), Sayama und Kurishara (1983), Hylleberg und Henriksen (1980), in vergleichenden Aquarienversuchen mit besiedelten und unbesiedelten Sedimentkernen feststellen konnten (beurteilt nach den in den Veröffentlichungen abgebildeten Nährsalzprofilen und den angegebenen Abundanzen).

Die Fauna erhöht die Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes (DIN) im Sediment

Obwohl die Ammoniumkonzentration im Porenwasser durch die Nitrifikation und durch Auswaschung mit dem Ventilationsstrom der Tiere abnahm, waren in den besiedelten Sedimentkernen, mit Ausnahme der Macoma-Kerne, höhere Konzentrationen an gelöstem anorganischen Stickstoff (DIN) zu messen als in den Sedimentkernen ohne Fauna. Neben der Zufuhr abbaubaren Materials und der Stimulation des Bakterienwachstums (Reichardt 1986, Aller und Yingst 1985, Pamatmat und Findley 1983, Yingst und Rhoads 1980, Aller und Yingst 1978, Driskoll 1975) ist dafür die Ammoniumexkretion der Tiere

DISKUSSION

verantwortlich. Messungen von Henriksen et al. (1983) ergaben Ammoniumexkretionsraten von $0.2 \mu\text{mol NH}_4^+\text{g(FG)}^{-1}\text{h}^{-1}$ für Arenicola, $0.7 \mu\text{mol NH}_4^+\text{g(FG)}^{-1}\text{h}^{-1}$ für Nereis, $0.1 \mu\text{mol NH}_4^+\text{g(FG)}^{-1}\text{h}^{-1}$ für Macoma. In Aquarienversuchen konnten diese Autoren nachweisen, daß in nährstoffarmen Sedimenten (0.3% org.C) der Fluß von $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ aus dem Sediment geringer war als die Ammoniumausscheidung der Tiere.

So muß die deutliche Zunahme der Konzentration des gelösten anorganischen Stickstoffes durch Nereis, die bei allen Versuchen festgestellt werden konnte, auch auf die relativ hohe Ammoniumexkretion der Tiere zurückgeführt werden (vgl. Kristensen und Blackburn 1987, Kristensen 1984). Dieses Exkret-Ammonium kann zum Teil noch im Gang nitrifiziert werden und steigert dann die Nitratkonzentration im Sediment (Henriksen et al. 1983).

4.7. Die Nährsalzprofile unterliegen jahreszeitlichen Veränderungen

Im Winter bewirken die niedrigen Temperaturen eine Veränderung der Stoffwechselprozesse im Sediment (Jørgensen und Sørensen 1985, Hines und Jones 1985, Hines et al. 1982, Hansen et al. 1981, Rudgers van der Loeff et al. 1984, Rudgers van der Loeff 1980, Sørensen und Jørgensen 1979), die meisten Macrobenthosarten des Wattenmeeres ändern ihr Verhalten (Reise 1985, Hummel 1985 b, Evans 1971, McCall 1977, Mangum 1969). Der Aquarienversuch sollte zeigen, ob und welchen Einfluß Arenicola marina, Nereis diversicolor, Scoloplos armiger und Macoma baltica bei niedrigen Temperaturen auf die Nährsalzprofile im Sediment haben.

4.7.1. Tiefe Temperaturen beeinflussen die bakteriellen Abbauprozesse im Sediment

Die bakterielle Aktivität wird durch niedrige Temperaturen reduziert. Die Sauerstoffzehrung wird geringer, die Produktion von CO_2 , Ammonium und Phosphat nimmt ab und das Redoxpotential in den oberen Sedimentschichten steigt an (Officer et al. 1985, Jørgensen und Sørensen 1985, Rudgers van der Loeff 1980, Driskoll 1975). Diese Veränderungen verschieben die relative Bedeutung der terminalen Elektronenacceptoren bei den bakteriellen Abbauprozessen (Hines et al. 1982).

Die Sulfatreduktion nimmt im Winter ab (Jørgensen 1977, Jørgensen und Sørensen 1985), dagegen nimmt die Denitrifikation zu, weil das limitierende Nitrat im Winter durch das Anwachsen der Nitrifikation in hoher Konzentration zur Verfügung steht (Kaspar 1983, Swerinski 1977, 1981). So stellten Sørensen et al. (1979) an der dänischen Nordseeküste einen Rückgang der Sulfatreduktion von $10 - 15 \text{ mmol SO}_4^{2-}\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$ im Sommer auf $3-8 \text{ mmol SO}_4^{2-}\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$ im Winter fest, während gleichzeitig die Denitrifikation von $0.02-0.2 \text{ mmol NO}_3^-\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$ auf $1-3 \text{ mmol NO}_3^-\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$ anstieg.

Höhere Nitrifikationsraten im Sediment während des Winters

Die höhere Nitrifikation im Winter führen Hansen et al. 1981 hauptsächlich auf drei Gründe zurück:

- Die Konkurrenz um das verfügbare Ammonium im oxischen Sedimenthorizont steigt im Sommer durch heterotrophe Bakterien und Algen an, dadurch wird das Wachstum der nitrifizierenden Bakterien begrenzt.
- Durch die geringere Sauerstoffzehrung heterotropher Bakterien und stärkere Wellenwirkung ist die Eindringtiefe des Sauerstoffes in das Sediment im Winter größer, der Sedimenthorizont mit Nitrifikation wird dadurch erweitert.
- Das Wachstum der nitrifizierenden Bakterien wird durch H_2S gehemmt (Bremner und Bundy 1974), die H_2S Entwicklung im Sediment ist im Winter durch Rückgang der Sulfatreduktion geringer.

Die genannten Vorgänge bedingen das Maximum der Nitrifikation während der kalten Jahreszeit (Hansen et al. 1981), obwohl die höheren Temperaturen im Sommer das Wachstum der nitrifizierenden Bakterien und die Ammoniumproduktion beschleunigen (Swierinski 1981).

Geringere Silikatauflösung bei niedrigen Temperaturen

Auch der von den bakteriellen Abbauprozessen und Oxidationsmitteln unabhängige Silikatlösungsprozeß (Helder und Andersen 1987) wird durch niedrige Temperaturen deutlich verlangsamt. Die Abhängigkeit der Löslichkeit (C_e) des biogenen Silikates (z.B. silikathaltige Gerüstsubstanzen von Diatomeen) läßt sich nach Kamatani und Riley (1979) durch die Gleichung $C_e(SiO_2 \text{ mg l}^{-1}) = 67.8 + 1.48 T(^{\circ}C)$ beschreiben.

4.7.2. Verhaltensänderungen der ausgewählten Macrobenthosarten im Winter

Faecesproduktion und Pumprate von *Arenicola* nehmen im Winter ab

Während des Winters nimmt die Aktivität von *Arenicola marina* im Watt ab. Cadée (1976) stellte deutliche saisonale Schwankungen der Faecesproduktion fest mit höchsten Produktionsraten im Juni/Juli und um Faktor 10 geringere Raten im Winter. Da das Wachstum von *Arenicola* in der weiten Spanne von 5° bis 25°C temperaturunabhängig ist (De Wilde und Berghuis 1977), macht Cadée (1976) neben der Temperatur das geringe Nahrungsangebot für die nachlassende Aktivität des Polychaeten im Winter verantwortlich.

Eine lineare Abhängigkeit der Pumprate von *Arenicola* von der Temperatur konnte Baumfalk (1979) in Laborversuchen feststellen. So führte die Temperaturerhöhung von 8° auf 15°C zu einer Verdopplung der Pumprate.

DISKUSSION

Die Siedlungstiefe von Arenicola schützt den Polychaeten vor extrem niedrigen Temperaturen an der Sedimentoberfläche (z.B. bei Niedrigwasser), die kleineren Tiere wandern bei sehr tiefen Temperaturen in das Sublitoral ab (Reise 1985, Reichert und Dörjes 1980).

Nereis reduziert seinen Ventilationsstrom bei sinkenden Temperaturen

Nereis diversicolor zieht sich bei abnehmenden Temperaturen in tiefere Sedimentschichten (bis 60 cm) zurück (Hartmann-Schröder 1971). Die nah verwandte Art Nereis succinea reduziert bei tiefen Temperaturen ihre Nahrungsaufnahme (Evans 1971, Mangum 1969).

Die Stärke des Ventilationsstromes von Nereis diversicolor und die Dauer der Ventilationsperioden nimmt bei sinkenden Temperaturen zwar deutlich ab, die Ventilation wird aber nicht eingestellt (Kristensen 1983 b).

In extremen Eiswintern hat sich Nereis als sehr kälteresistent erwiesen und überstand auch unbeschadet Perioden mit Eisbedeckung (Reichert und Dörjes 1980, Crisp et al. 1964).

Starkes Wachstum von Scoloplos auch bei tiefen Temperaturen

Zum Verhalten von Scoloplos armiger während des Winters liegen keine Beobachtungen vor. Auch während des Aquarientversuches ließ die verborgene Lebensweise der Tiere keine Rückschlüsse auf die Aktivität zu. Rice et al. (1986) konnten feststellen, daß die Nahrungsaufnahme von Scoloplos bei abnehmender Temperatur verlangsamt wird.

Nach Untersuchungen von Asmus (1982) zeigt das Individualgewicht von Scoloplos im Königshafenwatt im Februar und März bei Wassertemperaturen zwischen 0.2° und 3.5° C die stärksten Zunahmen, bei den Juvenilen konnte im November (T=2-8° C) starkes Wachstum festgestellt werden. Diese Messungen lassen den Schluß zu, daß Scoloplos durch tiefe Temperaturen nur wenig beeinflusst wird und auch im Winter aktiv bleibt.

Crisp et al. (1964), Crisp (1964), Ziegelmeier (1964, 1970) und Hauser (1973) konnten nach strengen Eiswintern keine Schädigung der Scoloplos-Population feststellen.

Das geringere Nahrungsangebot läßt die Aktivität von Macoma im Winter abnehmen

Eine Abnahme der Aktivität von Macoma baltica im Winter wird von Risk und Moffat (1977) beschrieben. Diese Abnahme wird, ähnlich wie bei Arenicola, nicht durch die geringen Temperaturen verursacht, sondern durch das geringere Nahrungsangebot im Winter (Hummel 1985 b).

Wie Arenicola und Nereis ist auch Macoma sehr resistent gegen tiefe Temperaturen und übersteht unbeschadet extreme Eiswinter (Reichert und Dörjes 1980, Ziegelmeier 1964). Bei niedrigen Temperaturen schützen sich die Muscheln, indem sie im Sediment tiefer wandern (Reading und McGrorty 1978).

Aus den angeführten Untersuchungen geht hervor, daß die nachlassende Aktivität der Macrofauna im Winter nicht nur auf die Temperatur, sondern vor allem auf das nachlassende Nahrungsangebot zurückzuführen ist (vgl. Kannevorff und Christensen 1986, 1985, Graf et al. 1982)

4.7.3. Unterschiedliche Nährsalzprofile in besiedelten und unbesiedelten Sedimentkernen des Aquarienversuches im Winter

Die Nährsalzprofile in den Sedimentcontainern des Aquarienversuches zeigen, daß Arenicola, Nereis, Scoloplos und Macoma auch bei niedrigen Temperaturen im Winter (3°C) einen deutlichen Einfluß auf die Nährsalzkonzentrationen im Sediment haben (vgl. Abbildung 3.11.).

In den Behältern ohne Macrofauna war die Nitratzunahme bei fallenden Temperaturen auf den obersten Horizont bis 3 cm Tiefe beschränkt, die Ammonium-, Phosphat- und Silikatkonzentrationen stiegen in den unteren Horizonten bis zum Versuchsende im Januar an (vgl. Abbildung 3.1., 3.2.).

Die zwischen November und Januar gemessenen Nährsalzprofile zeigen eine gute Übereinstimmung mit Nährsalzprofilen, die Rudgers van der Loeff (1980) in einem Sandwatt mit geringer Macrofaunabesiedlung (im Balgzand, holländisches Wattenmeer bei Texel) während des Winters gemessen hat.

Eine andere Entwicklung zeigten die Nährsalzprofile in den besiedelten Sedimentkernen. Trotz reduzierter Aktivität verursachten alle eingesetzten Macrobenthosarten einen deutlichen Anstieg der Nitratkonzentrationen auch in den unteren Sedimenthorizonten (Scoloplos bis 10 cm, Arenicola, Nereis, Macoma bis 16 cm), die Konzentration übertraf die der unbesiedelten Sedimentkerne um das 4 bis 10 fache.

Daß die Nitratkonzentration durch die Nitrifikation im Sediment gesteigert wurde und nicht nur durch das mit dem Ventilationsstrom eingetragene Wasser, belegen die gleichzeitig abnehmenden Ammoniumkonzentrationen und der schnellere Anstieg und die höheren Konzentrationen des Nitrates im Sediment verglichen mit den Konzentrationen im Flutwasser. Phosphat- und Silikatkonzentrationen nahmen bis zum Versuchsende im Januar ab.

DISKUSSION

Wodurch läßt sich der deutliche Unterschied zwischen besiedelten und unbesiedelten Kernen erklären ?

Wie bereits beschrieben, wirken Arenicola, Nereis, Scoloplos und Macoma hauptsächlich durch den von ihnen erzeugten Atemwasser- bzw. Filtrationswasserstrom auf die Nährsalzprofile. Dieser Wasserstrom wird bei niedrigen Temperaturen zwar reduziert, aber nicht eingestellt (Hummel 1985, Kristensen 1983 b, Baumfalk 1979, Risk und Moffat 1977, Cadee 1976).

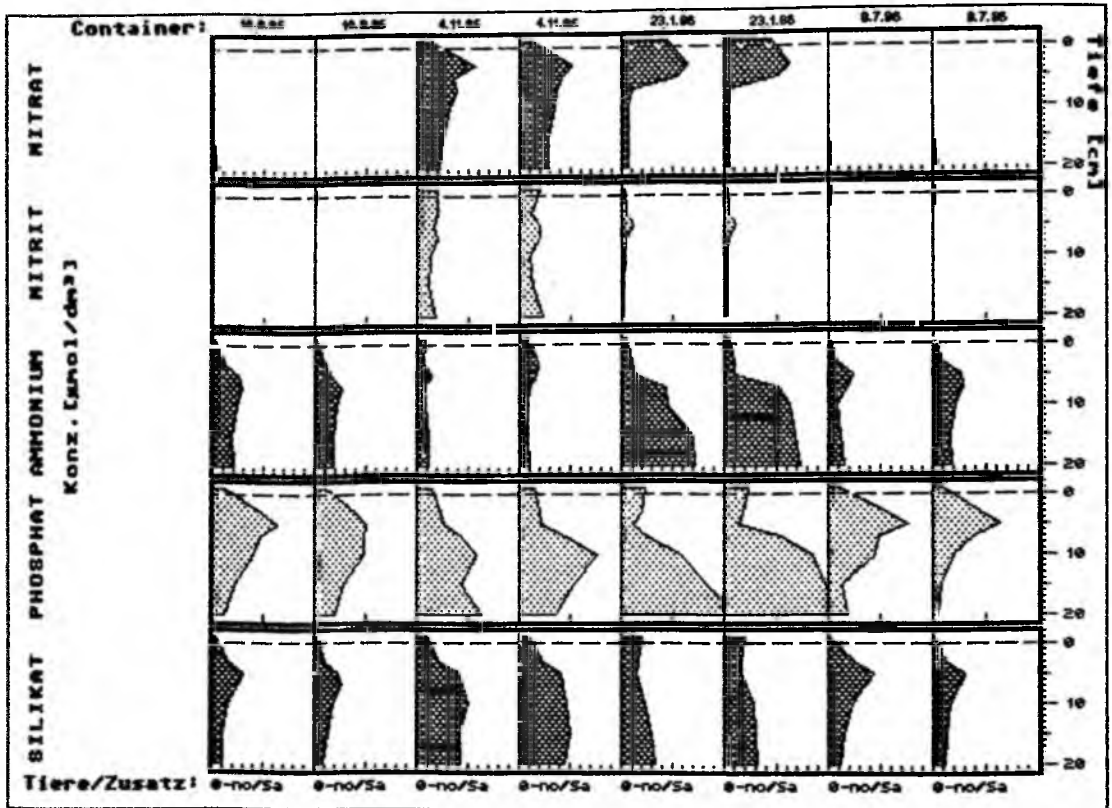
4.7.4. Der Effekt von Arenicola auf die Nährsalzprofile im Winter: Nitrat bis in 20 cm Tiefe des Sandwatt-sedimentes

Die Aquarienmessungen werden durch Freilandmessungen bestätigt. In Porenwasserproben, die im November im Arenicola-besiedelten Sandwatt entnommen wurden, konnten relativ hohe Nitratwerte bis in 20 cm Tiefe nachgewiesen werden (Abbildung 4.3.).

Nach einer Phase mit anhaltender Eisbedeckung des Sandwattes, bei der durch Abschluß der Sedimentoberfläche die Aktivität von Arenicola vermutlich stark eingeschränkt wurde, war im Januar 1986 Nitrat nur noch bis 7 cm Tiefe vorhanden, darunter stiegen die Ammoniumwerte stark an.

Nährsalzprofile, die Rudgers van der Loeff (1980) und Sørensen et al (1979) während des Winters in nährstoffarmen Sandwattsedimenten ohne Arenicola gemessen haben, zeigen zwar einen deutlichen Nitratanstieg im Porenwasser, die Zunahme ist aber auf die Horizonte bis 10 cm Tiefe beschränkt.

DISKUSSION



Sandwatt Daten

Konzentr. g Sätze	Messdaten							
	16.8.85	16.8.85	4.11.85	4.11.85	23.1.86	23.1.86	8.7.86	8.7.86
Tiefen [cm]	Nitrat							
-1	0.51	0.51	14.1	14.1	45.3	45.3	0.2	0.2
3	-	-	57.16	53.19	66.55	64.24	-	-
5	-	-	36.52	42.88	55.28	52.72	-	-
7	-	-	39.49	37.18	10.28	7.837	-	-
10	-	-	32.28	36.65	7.085	6.228	-	-
15	-	-	25.86	28.81	7.451	6.228	0.923	0.458
20	5.53	0.687	22.37	28.59	7.376	6.228	4.442	6.006
	Nitrit							
-1	0.2	0.2	2.1	2.1	0.36	0.36	0.4	0.4
3	0.087	-	2.073	1.225	0.624	0.549	0.055	0.096
5	-	-	1.675	2.913	1.300	1.262	-	-
7	-	-	2.163	2.088	0.662	0.512	-	-
10	-	-	1.458	1.112	0.399	0.399	-	-
15	-	-	1.308	1.375	0.249	0.399	0.014	0.055
20	-	0.087	1.973	2.453	0.324	0.399	0.075	0.214
	Ammonium							
-1	2.1	2.1	9.7	9.7	5.5	5.5	1.5	1.5
3	12.93	11.28	9.026	19.35	10.03	11.21	9.647	11.49
5	26.23	17.74	15.69	16.87	12.69	11.33	24.89	28.05
7	29.58	27.15	0.794	10.15	43.55	52.64	10.46	28.81
10	24.98	32.58	9.442	0.498	45.91	63.85	9.865	22.60
15	19.37	19.38	12.15	9.678	71.53	68.58	11.71	18.25
20	20.59	10.97	12.27	10.26	73.30	73.53	16.10	19.22
	Phosphat							
-1	1.2	1.2	1.6	1.6	2.4	2.4	1	1
3	4.946	4.028	2.374	2.157	2.157	1.941	5.708	4.556
5	0.429	5.876	2.679	2.291	1.204	1.637	7.746	6.462
7	4.771	4.982	4.364	4.541	2.634	5.625	4.911	3.848
10	4.089	4.068	5.842	7.792	5.972	9.529	4.645	2.075
15	2.284	2.338	4.485	5.365	8.399	9.829	1.456	0.968
20	1.299	2.988	5.488	9.894	11.47	11.13	1.543	0.458
	Silikat							
-1	3.4	3.4	11.1	11.1	20.1	20.1	3.1	3.1
3	15.86	19.72	23.04	24.49	16.72	16.95	26.25	13.03
5	30.98	23.81	41.14	42.13	15.50	16.72	43.52	30.78
7	25.43	25.94	45.03	43.62	19.85	23.27	36.42	25.37
10	16.29	19.55	56.64	49.16	23.93	23.03	24.47	17.28
15	11.68	13.73	43.06	50.88	31.22	30.43	15.14	13.41
20	10.47	9.499	44.14	45.36	34.83	32.39	12.64	12.24

In $\mu\text{mol/l}$ - Tiereinmale Besiedlung Zusatzsandwatt ab 10.08.85

Abbildung 4.3.: Nährsalzprofile im Sandwattsediment: Die Probennahmen erfolgten im Sommer 1985, Winter 1985/86 und Sommer 1986.

4.8. Verstärkte Kopplung zwischen den Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser und den Konzentrationen im Flutwasser durch die Aktivität der Infauna

Die Benthosfauna beschleunigt die Übertragung von Veränderungen im Wasser über dem Meeresboden auf das Porenwasser.

Nach Ausfall der Seewasserversorgung Anfang Dezember führte der abnehmende Sauerstoff- und Nitratgehalt des Aquarienwassers in den Sedimentkernen ohne Tierbesatz nur zu geringen Veränderungen der Nitrat-, Nitrit und Ammoniumprofile im Porenwasser, die Phosphatkonzentration stieg im obersten Horizont deutlich an.

Im Gegensatz dazu waren in den besiedelten Sedimentkernen extreme Konzentrationsänderungen zu messen. In den Kernen mit Arenicola und Nereis gingen die Nitratkonzentrationen stark zurück, Phosphat nahm nur geringfügig zu. Nach Wiedereinsetzen des Seewasserdurchflusses stiegen die Nitratkonzentrationen in den Arenicola- und Nereis-Kernen wieder steil an, bis auf Werte, wie sie vor der Störung gemessen wurden.

Da Arenicola nur unter extrem ungünstigen Bedingungen seinen Ventilationsstrom reduziert (Krüger 1966, 1971) und da Nereis diversicolor seinen Ventilationsstrom bei Sauerstoffmangel noch steigert (Kristensen 1983 a), spiegeln die drastischen Veränderungen der Nitratprofile in den besiedelten Kernen nicht eine Reduzierung der Bioturbation wider, sondern zeigen die Veränderung des Sauerstoff- und Nitratgehaltes des in das Sediment gepumpten Ventilationswassers.

Daß Arenicola und Nereis ihren Ventilationsstrom nicht reduzierten belegen auch die während der Störung weiterhin abnehmenden Silikatkonzentrationen.

Im Gegensatz dazu stiegen die Silikatwerte in den Sedimentkernen mit Macoma baltica kurzfristig an. In den Kernen mit Macoma, die unter ungünstigen Bedingungen ihre Aktivität stark einschränkt (Hummel 1985 a,b,c), waren entsprechend dem reduzierten Porenwasseraustausch, auch die Veränderungen der Nährsalzprofile durch den Seewasserausfall geringer.

4.9. Die Bedeutung der Fauna für das Watt: Steigerung der Mineralisation und Entzug von Nährstoffen

In vergleichenden Untersuchungen konnten Kristensen und Blackburn (1987) feststellen, daß hoher Sauerstoffgehalt des über dem Sediment stehenden Wassers den Abbau organischer Substanz im Boden nicht beschleunigt (unter anoxischen Bedingungen im Wasser und Sediment war der Abbau sogar schneller), wenn nicht Macrofauna das sauerstoffhaltige Wasser in das Sediment einleitet.

Daraus schließen die Autoren, daß sich die Zunahme der Mineralisation durch die Aktivität der Fauna nicht allein durch den Eintrag von Sauerstoff in das anoxische Sediment

begründen läßt, sondern nur durch einen Komplex von Folgeprozessen erklärt werden kann, der an die Besiedlung des Sedimentes durch die Fauna geknüpft ist.

Durch die Aquarien- und Freilandversuche konnte gezeigt werden, daß zwischen der Biomasse der Substratfresser und der Nitratkonzentration in den Sedimentschichten unterhalb 3 cm Tiefe eine direkte Abhängigkeit besteht. Die Hypothese von Grundmanis und Murray (1977) und Aller (1978, 1982), daß Macrobenthostiere durch gerichteten Wassertransport im anoxischen Bereich des Sedimentes oxidierte Zonen mit Nitrifikation verursachen können, ließ sich für das Arenicola-besiedelte Sandwatt beweisen.

Die Bedeutung dieser Nitrifizierung liegt in der dadurch bewirkten Steigerung der Denitrifikation (Blackburn 1986, Jörgensen und Sørensen 1985, Kristensen 1984, Sørensen et al. 1979). Die Produkte der Denitrifikation, N_2O und molekularer Stickstoff, können als Gas in die Atmosphäre entweichen, so daß dem Ökosystem Stickstoff entzogen wird (King und Nedwell 1985, Rønner 1985, Oremland et al. 1984, Kaspar 1983, Blackburn und Henriksen 1983, Koike und Hattori 1978, Sørensen 1978).

In den Freilandcontainerversuchen verursachte die Besiedlung des Sedimentes mit Substratfressern (Arenicola, Nereis, Scaloplos, Macoma, jeweils 100 g (FG) m^{-2}) eine Steigerung der mittleren Nitratkonzentration im Sediment um 10% bis 90% (vgl. Tabelle 4.6.).

Durch Versuche mit markiertem Stickstoff (^{15}N) konnten Goeyens et al. (1987) zeigen, daß im Wattsediment (Mokbaai, Balgzand bei Texel) 63% zugesetzten Nitrates zu N_2 und N_2O , 32% zu NH_4^+ und nur 4% partikulär gebunden werden. Im Sediment der Aarhus Bucht (Dänemark) werden im Sommer 62%, im Winter 32% des Nitrat-Stickstoffes durch Denitrifikation zu N_2 umgeformt und so dem Sediment entzogen (Blackburn 1986, Blackburn und Henriksen 1983).

Nach Untersuchungen von Henriksen et al. (1984) erhöhen Corophium volutator und Nereis diversicolor im Sediment des Sandwattes Hobo Dyb (Dänemark) die Nitrifikation um 15% bis 50%. Henriksen et al. (1980) schätzen nach Ergebnissen aus Aquarienversuchen, daß Nereis virens in Sedimenten des Limfjord (Dänemark) für 35 % der Nitrifikation und 38% der Denitrifikation verantwortlich ist. In Sedimenten des Kysing Fjord (Dänemark) verursacht Nereis virens nach Berechnungen von Kristensen (1985) 50% bis 80% der Denitrifikation und Nitratreduktion.

Aus diesen Ergebnissen wird ersichtlich, welche Bedeutung die Macrofauna für den Entzug von Stickstoff aus dem Ökosystem Wattenmeer hat.

LITERATURANGABEN

- Abdollahi, H., Newell, D.B., 1979. Seasonal temperature as a factor influencing bacterial sulfate reduction in a saltmarsh sediment. *Microbiol.Ecol.*, 5: 73-79.
- Aigner, T., Reineck, H.E., 1983. Seasonal variation of wave-base on the shoreface of the barrier island Norderney. *Senckenbergiana Maritima*, 15(1-3): 87-92.
- Allen, J.A., 1962. Preliminary experiments on the feeding and excretion of bivalves using *Phaeodactylum* labelled with ³²P. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 42.
- Allen, J.A., Barnett, P.R.O., Boyd, J.M., Kirkwood, R.C., Mackay, D.W., Smyth, J.C. (eds) 1986. Bioturbation, microbial activity and sediment properties in an estuarine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section B-Biological Sciences: Vol 90*, 129-142
- Aller, J.Y., Aller, R.C., 1986. Evidence for localized enhancement of biological activity associated with tube and burrow structures in deep sea sediments at the Hebble Site, western North Atlantic. *Deep Sea Research*, Vol.33, No.6: 755-790.
- Aller, R.C., 1978. Experimental studies of changes produced by deposit feeders on pore water, sediment, and overlying water chemistry. *American Journal of Science*, 278: 1185-1234.
- Aller, R.C., (a), 1980. Quantifying solute distributions in the bioturbated zone of marine sediments by defining an average microenvironment. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 44(12): 1955-1965.
- Aller, R.C., 1982 a. The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water. In: McCall, P.L., Tevesz, M.J.S, (Eds), *Animal-Sediment Relations*. Plenum Press, New York, 1982.
- Aller, R.C., 1982 b. Carbonate dissolution in nearshore terrigenous muds: The role of physical and biological reworking. *Journal of Geology*, 90(1): 79-95.
- Aller, R.C., 1983. The importance of the diffusive permeability of animal burrow linings in determining marine sediment chemistry. *Journal of Marine Research*, 41: 299-322.
- Aller, R.C., Benninger, L.K., 1981. Spatial and temporal patterns of dissolved ammonium, manganese, and silica fluxes from bottom sediments of Long Island Sound, USA. *Journal of Marine Research*, 39, 295-314.

- Aller, R.C., Yingst, J.Y., 1978. Biogeochemistry of tube-dwellings: A study of the sedentary polychaete *Amphitrite ornata* (Leidy). *Journal of Marine Research*, 36: 201-254.
- Aller, R.C., Yingst, J.Y., 1980. Relationships between microbial distributions and the anaerobic decomposition of organic matter in surface sediments of Long Island Sound, USA. *Marine Biology*, 56: 29-42.
- Aller, R.C., Yingst, J.Y., 1985. Effects of the marine deposit - feeders *Heteromastus filiformis* (polychaeta), *Macoma balthica* (bivalvia), and *Tellina texana* (bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. *Journal of Marine Research*, 43: 615-645.
- Aller, R.C., Yingst, J.Y., Ullman, W.J., 1983. Comparative biogeochemistry of water in intertidal *Onuphis* (polychaeta) and *Upogebia* (crustacea) burrows: temporal patterns and causes. *Journal of Marine Research*, 41: 571-604.
- Alongi, D.M., Tietjen, J.H., 1980. Population growth and trophic interactions among freeliving marine nematodes. In: Tenore, K.R., Coull, B.C., (Eds), *Marine Benthic Dynamics*, University of South Carolina Press, Columbia: 151-167.
- Amiard, J.C., Amiard-Triquet, C., 1986. Influence of ecological factors and experimental metallic contaminations on the burrowing behaviour of *Cardium edule* (L), bivalve mollusc. *Water Air Soil Pollution*. Vol 27, No 1-2 pp 117-130.
- Anderson, F.E., Meyer, L., 1986. The interaction of tidal currents on a disturbed intertidal bottom with a resulting change in particulate matter quantity, texture and food quality. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 22: 19-29.
- Anderson, J.G., Meadows, P.S., 1978. Microenvironments in marine sediments. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section B*, 76(1-3): 1-16.
- Ankar, S., 1977. The softbottom ecosystem of the northern Balthic proper with special reference to the macrofauna. *Contr. Askö Lab.* 19: 1-62.
- Appeldoorn, R.S., 1983. Variation in the growth rate of *Mya arenaria* and its relationship to the environment as analyzed through principal components analysis and the w parameter of the Bertalanffy equation. *Fish. Bull.*, Vol.81, No.1, pp 75-84.
- Asmus, H., 1982. Field measurements on respiration and secondary production of a benthic community in the northern Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 16: 403-413.

- Asmus, H., 1984. Freilanduntersuchungen zur Sekundärproduktion und Respiration benthischer Gemeinschaften im Wattenmeer der Nordsee. Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel, Nr. 122.
- Asmus, R., 1984. Benthische und pelagische Primärproduktion und Nährsalzbilanz. Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel, Nr. 131.
- Asmus, R., 1986. Nutrient flux in short-term enclosures of intertidal sand communities. *Ophelia*, 26, Proceedings of the 20th European Marine Biology Symposium: 1-19.
- Asmus, R., 1982. Field measurements on seasonal variation of the activity of primary producers on a sandy tidal flat in the northern wadden sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 16: 389-402.
- Ballie, P.W., 1986. Oxygenation of intertidal estuarine sediments by benthic microalgal photosynthesis. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 22, 2: 143-161.
- Balzer, W., 1978. Untersuchungen über Abbau organischer Materie und Nährstoff-Freisetzung am Boden der Kieler Bucht beim Übergang vom oxischen zum anoxischen Milieu. B. Dissertation, Christian-Albrechts-Universität Kiel.
- Balzer, W., 1984. Organic matter degradation and biogenic element cycling in a nearshore sediment (Kiel Bight). *Limnology and Oceanography*, 29(6): 1231-1246.
- Balzer, W., 1986. Forms of phosphorus and its accumulation in coastal sediments of Kieler Bucht. *Ophelia*, 26: 19-37.
- Baumfalk, Y.A., 1979. On the pumping activity of *Arenicola marina*. *Netherlands Journal of Sea Research*, 13(3/4): 422-427.
- Baumfalk, Y.A., 1979. Heterogenous grain size distribution in tidal flat sediment caused by bioturbation activity of *Arenicola marina* (polychaeta). *Netherlands Journal of Sea Research*, 13(3/4): 428-440.
- Bell, S.S., 1985. Habitat complexity of polychaete tube - caps: Influence of architecture on dynamics of a meioepibenthic assemblage. *Journal of Marine Research*, 43: 647-671.
- Bell, S.S., Watsin, M.C., Coull, B.C., 1978. Biogenic structure and its effect on the spatial heterogeneity of meiofauna in a salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 35: 99-107.
- Ben-Yaakov, S., 1973. pH buffering of pore water of recent anoxic marine sediments. *Limnology and Oceanography*, 18: 86-94.

- Bender, K., Davis, W.R., 1984. The effect of feeding by *Yoldia limatula* on bioturbation. *Ophelia*, 1984, 23(1): 91-100.
- Bennekom, A.J.v., Krijgsman, E.v., Hartingsveld, G.G.M., Van der Veer, H.F.J., Voorst, v., 1974. The seasonal cycles of reactive silicate and suspended diatoms in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 8(2/3): 174-207.
- Berner, R.A., (a), 1976. The benthic boundary layer from the viewpoint of a geochemist. In: *The Benthic Boundary layer* (I.N.McCave, ed.), pp.33-55, Plenum Press, New York.
- Berner, R.A., (a), 1964. An idealized model for dissolved sulfate distribution in recent sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 28: 1497-1503.
- Berner, R.A., 1963. Electrode studies of hydrogen sulfide in marine sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 27: 563-575.
- Berner, R.A., 1971. *Principles of Chemical Sedimentology*. McGraw-Hill, New York, 240 pp.
- Berner, R.A., 1979. Kinetics of nutrient regeneration in anoxic marine sediments. *Physics and Chemistry of the Earth*, 1979, 11: 279-292.
- Berner, R.A., 1980. *Early Diagenesis-A Theoretical Approach*. Princeton University press, Princeton, New Jersey.
- Berounsky, V.M., Nixon, S.W., 1985. Eutrophication and the rate of net nitrification in a coastal marine ecosystem. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 20: 773-781.
- Beukema, J.J. 1976. Biomass and species richness of the macro benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10: 236-261.
- Beukema, J.J., 1974. Seasonal changes in the biomass of the macrobenthos of a tidal flat area in the Dutch wadden sea *Netherlands Journal of Sea Research*, 1974, 8(1): 94-107.
- Beukema, J.J., 1983. The baltic tellin *Macoma balthica*. In: *Ecology of the Wadden Sea, Vol.1*, Wolff, W.J. (ed), A.A.Balkema/Rotterdam 1983: 116-118.
- Beukema, J.J., Cadée, G.C., 1986. Zoobenthos responses to eutrophication of the Dutch Wadden Sea. *Ophelia*, 26, Proceedings of the 20th European Marine Biology Symposium 1986: 55-65.

- Beukema, J.J., De Bruin, W., Jansen, J.J.M., 1978. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea: long term changes during a period with mild winters. *Netherlands Journal of Sea Research*, 1978, 12(1): 58-77.
- Beukema, J.J., Knol, E., Cadée, G.G., 1985. Effects of temperature on the length of the annual growing season in the tellinid bivalve *Macoma baltica* (L) living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1985, Vol.90, no.2, 129-144.
- Beukema, J.J., Meehan, B.W., 1985. Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics of *Macoma baltica*. *Marine Biology*, Vol.90, No 1, pp 27-33.
- Beukema, J.J., 1983. Quantitative data on the benthos of the wadden sea proper. In: *Ecology of the Wadden Sea*, Vol.1, Wolff, W.J. (ed), A.A.Balkema/Rotterdam 1983: 134-136.
- Blackburn, T.H., Henriksen, K., 1983. Nitrogen cycling in different types of sediments from Danish waters. *Limnology and Oceanography* 28:477-493.
- Blackburn, T.H., 1986. Nitrogen cycle in marine sediments. *Ophelia*, 26: 65-77.
- Blegvad, K.E., 1929. Mortality among animals of the littoral region in ice winters. *Rep.Dan.Biol.Stat.* 35: 49-62.
- Boer, P.L., 1981. Mechanical effects of microorganisms on intertidal bedform migration. *Sedimentology*, 1981, 28: 129-132.
- Bokuniewicz, H.J., Gordon, R.B., Rhoads, D.C., 1975. Mechanical properties of the sediment-water interface. *Marine Geology*, 18: 263-278.
- Boon, J.J., 1979. Pyrolysis mass spectrometry of a benthic marine ecosystem - the influence of *Arenicola marina* on the organic matter cycle. *Netherlands Journal of Sea Research*, 13(3/4): 457-478.
- Bordovskiy, O.K., 1965. Accumulation and transformation of organic substances in marine sediments 3. accumulation of organic matter in bottom sediments. *Marine Geology*, 3: 33-82.
- Boynton, W.R., Kemp, M.W., 1985. Nutrient regeneration and oxygen consumption by sediments along an estuarine salinity gradient. *Marine Ecology-Progress Series*, 23: 45-55.
- Bradford, M.E., Robert, H.P., 1987. The relationship between chemically analyzed phosphorus fractions and bioavailable phosphorus. *Limnology and Oceanography*, Vol 32, 5, pp 1124-1138.

- Brafield, A.E., Newell, G.E., 1961. The behaviour of *Macoma balthica* (L). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 41: 81-87.
- Bremner, J.M., Bundy, L.G., 1974. Inhibition of nitrification in soils by volatile sulfur compounds. Soil Biology & Biochemistry, 6, 161-165.
- Briggs, K.B., Tenore, K.R., Hanson, R.B., 1979. The role of microfauna in detrital utilization by the polychaete *Nereis succinea* (Frey and Leuckart). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 36(3):225-234.
- Brousseau, D.J., 1978. Population dynamics of the soft shell clam *Mya arenaria*. Marine Biology, 50, 63-71.
- Brown, B., 1982. Spatial and temporal distribution of a deposit-feeding polychaete on a heterogeneous tidal flat. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 65: 213-267.
- Brown, S., 1986. Feces of intertidal invertebrates: influence of particle selection in feeding on trace element concentration. Marine Ecology-Progress Series, 28: 219-231.
- Bubnova, N.P., 1972. The nutrition of the detritus-feeding mollusc *Macoma baltica* (L), and *Portlandia arctica* (Gray) and their influence on bottom sediments. Oceanology, 12: 899-905.
- Buchanan, J.B., 1984. Sediment analysis. In: Holme, N.A., McIntyre, A.D. (eds.), Methods for the Study of Marine Benthos: 41-63.
- Buresh, R.J., Patrick, W.H., 1981. Nitrate reduction to ammonium and organic nitrogen in an estuarine sediment. Soil Biology & Biochemistry, 13: 279-278.
- Cadée, G.C., 1976. Sediment reworking by *Arenicola marina* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research, 10(4): 440-460.
- Cadée, G.C., 1979. Sediment reworking by the polychaete *Heteromastus filiformis* on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research, 13(3/4): 441-456.
- Cadée, G.C., 1980. Reappraisal of the production and import of organic carbon in the western Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research, 14: 305-322.
- Cadée, G.C., 1982. Tidal and seasonal variation in particulate and dissolved organic carbon in the western Dutch Wadden Sea and Marsdiep tidal inlet. Netherlands Journal of Sea Research, 15: 228-249.

- Cadée, G.C., 1984. Has the input of organic matter into the western part of the Dutch Wadden Sea increased during the last decades?. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10:71-83.
- Callender, E., Hammond, D.E., 1982. Nutrient exchange across the sediment water interface in the Potomac River Estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 15: 395-413.
- Christensen, E.R., 1982. A model for radionuclides in sediments influenced by mixing and compaction. *Journal of Geophysical Research*, 87: 566-572.
- Christensen, H., Kanneworff, E., 1986. Sedimentation of phytoplankton during a spring bloom in Oresund. *Ophelia* 26: 109-123.
- Christensen, H., Kanneworff, E., 1985. Sedimenting phytoplankton as a major food source for suspension and deposit feeders in the Oresund. *Ophelia*, 24(3): 223-244.
- Christensen, J.P., Devol, A.H., Smethie, W.M.Jr., 1984. Biological enhancement of solute exchange between sediments and bottom water on the Washington Continental Shelf. *Continental Shelf Research* 3(1): 9-23.
- Colijn, F., 1984. Characteristics of primary production in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10: 41-51.
- Colijn, F., DeJonge, V.N., 1984. Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary. *Marine Ecology-Progress Series*, 14: 185-196.
- Cranford, P.J., Peer, D.L., Gordon, D.C., 1985. Population dynamics and production of *Macoma baltica* in Cumberland Basin and Shepody Bay, Bay of Fundy. *Netherlands Journal of Sea Research*, Vol 19, No.2, pp 135-146.
- Crisp, D.J. et al. 1964. The effects of the severe winter 62/63 on marine life in Britain. *Journal of animal ecology*, 33: 165-210.
- Crisp, D.J., 1964. The effects of the winter of 1962/63 on the British marine fauna. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 10: 313-327.
- Cullen, D.J., 1973. Bioturbation of superficial marine sediments by interstitial meiobenthos. *Nature*, Vol.242, March 30, :323-324.
- Cytrich, H., Eversberg, U., Graf, G., 1986. Interaction between pelagial and benthal during autumn in Kiel Bight. II. Benthic activity and chemical composition of organic matter. *Ophelia*, 26, Proceedings of the 20th European Marine Biology Symposium, 1986: 123-135.

- Dale, N.G., 1974. Bacteria in intertidal sediments: factors related to their distribution. *Limnology and Oceanography*, 19: 509-518.
- Davey, J.T., George, C.L., 1986. Factors affecting estuarine polychaetes: A field experiment with *Nereis diversicolor* and *Nephtys hombergii* in the Tamar Estuary at Plymouth. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 22, No.5, pp 603-618.
- De Vlas, J., 1985. Secondary production by siphon regeneration in a tidal flat population of *Macoma baltica*. *Netherlands Journal of Sea Research*, Vol. 19, No.2, pp 147-164.
- De Wilde, P.A.W.J., Berghuis, E.M., 1977. Growth experiments on juvenile lugworms *Arenicola marina* in the laboratory. *Netherlands Journal of Sea Research*, 11, 1977.
- De Wilde, P.A.W.J., Beukema, J.J., 1984. The role of zoobenthos in the consumption of organic matter in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10: 145-159.
- De Wilde, P.A.W.J., 1975. The influence of temperature on the behaviour, energy metabolism and growth of *Macoma baltica* (L). In *Proceedings of the 9th Marine Biology symposium*, Barnes (ed), Aberdeen University Press.
- De Wilde, P.A.W.J., Farke, H., 1983. The lugworm *Arenicola marina*. In: *Ecology of the Wadden Sea*, Vol.1, Wolff, W.J. (ed), A.A.Balkema/Rotterdam : 111-113.
- Dicke, M., 1986. Vertikale Austauschkoefizienten und Porenwasserfluß an der Sediment/Wasser-Grenzfläche. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel*, Nr. 155.
- Dittmann, S., 1987. Die Bedeutung der Biodeposite für die Benthosgemeinschaft der Wattsedimente. Unter besonderer Berücksichtigung der Miesmuschel *Mytilus edulis*. *Dissertation, Georg-August-Universität Göttingen*, 1987.
- Dittmer, J.D., Juodaitis, U., Rachor, E., 1985. Sauerstoffverhältnisse in der Deutschen Bucht - ein Beitrag zur Eutrophierungsfrage. *Verh. Ges. Ökologie (Bremen 1983)*, 13.
- Dobbs, F.C., Scholly, T.A., 1986. Sediment processing and selective feeding by *Pectinaria koreni* (Polychaeta: Pectinariidae). *Marine Ecology-Progress Series*, 29: 165-176.
- Doerjes, J., 1980. Auswirkung des kalten Winters 1978/1979 auf das marine Makrobenthos. *Natur und Museum*, 110(4): 47-48.

- Driscoll, E.G., 1975. Sediment - animal - water interaction, Buzzards Bay, Massachusetts. *Journal of Marine Research*, 33, 3: 275-302.
- Eaton, J.F., 1982. Seasonality and discrimination in the feeding behaviour of the soft shell clam *Mya arenaria*. *J. Shellfish. Res.*, Vol. 2, 1, 93.
- Eckman, J.E., 1985. Flow disruption by an animal tube mimic affects sediment bacterial colonization. *Journal of Marine Research*, 43(2): 419-435.
- Eisma, D., Kalf, J., 1987. Distribution, organic content and particle size of suspended matter in the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, Vol 21(4), 265-285.
- Emerson, S., Jahnke, R., Heggie, D., 1984. Sediment-water exchange in shallow water estuarine sediments. *Journal of Marine Research*, 42: 709-730.
- Evans, S.M., 1971. Behaviour in Polychaetes. *Quarterly Review of Biology*, 46, 379-405.
- Fanning, K.A., Schink, D.R., 1969. Interaction of marine sediments with dissolved silica. *Limnology and Oceanography*, 1969, 14: 59-68.
- Fauchald, K.F., Jumars, P.A., 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 17: 193-284.
- Fenchel, T., Blackburn, T.H., 1979. Bacteria and mineral cycling. Academic Press, London, 225 pp.
- Fenchel, T., Riedl, R.J., 1970. The sulfide system: A new biotic community underneath the oxidized layer of marine sandy bottoms. *Marine Biology*, 1970, 7: 255-268.
- Florey, E., 1969. *Lehrbuch der Tierphysiologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 570 S.
- Foster-Smith, R.L., 1978. An analysis of water flow in tube living animals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 34: 73-95.
- Fujita, R.M., 1985. The role of nitrogen status in regulating transient ammonium uptake and nitrogen storage by macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 92: 283-301.
- Gee, J.M., Warwick, R.M., Schanning, M., Berge, J.A., Ambrose, W.G., 1985. Effects of organic enrichment on meiofauna abundance and community structure in sublittoral soft sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 91: 247-262.
- Gerlach, S.A., 1987. Pflanzennährstoffe und die Nordsee- ein Überblick. Seevögel, Zeitschrift Verein Jordsand, Hamburg 1987, Band 8, Heft 4.

- Goerke, H., 1966. Nahrungsfiltration von *Nereis diversicolor* O.F.Müller (Nereidae, Polychaeta). Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 10: 49-58.
- Goerke, H., 1971. Die Ernährungsweise der *Nereis* Arten (Polychaeta/Nereidae) der deutschen Küsten. Veröffentlichungen des Institutes für Meeresforschung in Bremerhaven, 10, 49-58.
- Goeyens, L., De Vries, R.T.P., Bakker, J.F., Helder, W., 1987. An experiment on the relative importance of denitrification, nitrate reduction and ammonification in coastal marine sediment. Netherlands Journal of Sea Research, 21, 3: 171-175.
- Goeyens, L., De Vries, R.T.P., Bakker, J.F., Helder, W., 1987. An experiment on the relative importance of denitrification, nitrate reduction and ammonification in coastal marine sediment. Netherlands Journal of Sea Research, 21, 3: 171-175.
- Goldhaber, M.B., Aller, R.C., Cochran, J.K., Rosenfeld, J.K., Martens, C.S., Berner, R.A., 1977. Sulfate reduction, diffusion, and bioturbation in Long Island Sound sediments: report of the FOAM group. American Journal of Science, 277: 193-237.
- Goreau, T.J., 1977. Quantitative effects of sediment mixing on stratigraphy and biochemistry: A signal theory approach. Nature, 265: 525-526.
- Graf, G., 1986. Winter inversion of biomass and activity profile in a marine sediment. Marine Ecology-Progress Series, 33. 231-235.
- Graf, G., 1987. Benthic nutrient flow during a simulated autumn bloom sedimentation. Marine Ecology-Progress Series, 39: 23-29.
- Graf, G., Bengtsson, W., Diesner, U., Schulz, R., Theede, H., 1982. Benthic response to sedimentation of a spring phytoplankton bloom. Process and budget. Marine Biology, 77: 235-246.
- Grant, J., 1983. The relative magnitude of biological and physical sediment reworking in an intertidal community. Journal of Marine Research, 41(4): 673-689.
- Grant, W.D., Boyer, L.F., Sanford, L.P., 1982. The effect of bioturbation on the initiation of motion of intertidal sands. Journal of Marine Research, 1982, 40, 3: 659-677.
- Grasshoff, K., Ehrhardt, M., Kremling, K., 1983. Methods of Seawater Analysis. Verlag Chemie, 417 S.
- Gray, J.G., 1974. Animal sediment relationships. Oceanography and Marine Biology, Annual Review, 12: 223-261.

- Groenendaal, M., 1979. On sulfide and the distribution of *Arenicola marina* in a tidal mud flat in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 13(3,4): 562-570.
- Grundmanis, V., Murray, J.W., 1977. Nitrification and denitrification in marine sediments from Puget Sound. *Limnology and Oceanography*, 22(5): 804-813.
- Guinasso, N.L., Schink, D.R., 1975. Quantitative estimates of biological mixing rates in abyssal sediments. *Journal of Geophysical Research*, 80(21): 3032-3043.
- Gust, G., Harrison, J.T., 1981. Biological pumps at the sediment-water interface: mechanistic evaluation of the alpheid shrimp *Alpheus mackayi* and its irrigation pattern. *Marine Biology*, 64(1): 71-78.
- Hammond, D.E., Fuller, C., 1979. The use of radon-222 as a tracer in San Francisco Bay. In: *San Francisco Bay: The urbanized estuary* (T.J. Conomos, ed.), pp. 213-230.
- Hansen, J.I., Henriksen, K., Blackburn, T.H., 1981. Seasonal distribution of nitrifying bacteria and rates of nitrification in coastal marine sediments. *Microbial Ecology*, 7(4). 297-304.
- Hargrave, B.T., 1972. Aerobic decomposition of sediment and detritus as a function of particle surface area and organic content. *Limnology and Oceanography*, 17: 583-596.
- Harley, M.B., 1950. Occurrence of a filter feeding mechanism in the polychaete *Nereis diversicolor*. *Nature*, 165: 734-735.
- Hartmann-Schröder, G., 1983. The ragworm *Nereis diversicolor*. In: *Ecology of the Wadden Sea*, Vol.1, Wolff, W.J. (ed), A.A.Balkema/Rotterdam : 113-114.
- Hartmann-Schröder, G., 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. In: *Tierwelt Deutschlands*, Dahl (ed), 58. Teil, VEB Gustav-Fischer Verlag, Jena.
- Harvey, R.W., Luoma, S.N., 1984. The role of bacterial extrapolymer and suspended bacteria in the nutrition of the deposit feeding clam *Macoma baltica*. *Journal of Marine Research*, Vol.42, No.4., 1985, pp 957-968.
- Hauser, B., 1973. Bestandsänderungen der Macrofauna an einer Station im Ostfriesischen Watt. *Jahresberichte der Forschungsstelle Norderney*, 24: 171-204.
- Haven, D.S., Morales Alamo, R., 1966. Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. *Limnology and Oceanography*, 11: 487-498.

- Helder, W., Andersen, F.O., 1987. An experimental approach to quantify biologically mediated dissolved silicate transport at the sediment-water interface. *Marine Ecology-Progress Series*, 39: 305-311.
- Henriksen, K., Hansen, J.I., Blackburn, T.H., 1980. The influence of benthic infauna on exchange rates of inorganic nitrogen between sediment and water. *Ophelia*, Suppl. 1: 249-256.
- Henriksen, K., Jensen, A., Rasmussen, M.B., 1984. Aspects of nitrogen and phosphorus mineralization and recycling in the northern part of the Danish Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10: 51-71.
- Henriksen, K., Rasmussen, M.B., Jensen, A., 1983. Effect of bioturbation on microbial nitrogen transformations in the sediment and fluxes of ammonium and nitrate to the overlying water. *Ecological Bulletins*, 35, Hallberg, R. (Ed), *Environmental Geochemistry*: 193-205.
- Hickel, W., 1984. Seston in the Wadden Sea of Sylt (German Bight, North Sea). *Netherlands Journal of Sea Research*, 10, 1984: 113-133.
- Hines, A.H., Comtois, K.L., 1985. Vertical distribution of infauna in sediments of a subestuary of central Chesapeake Bay. *Estuaries*, 8, 3: 296-304.
- Hines, M.E., Jones, G.E., 1985. Microbial biogeochemistry and bioturbation in the sediments of Great Bay, New Hampshire. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 20: 729-742.
- Hines, M.E., Lyons, W.B., 1982. Biogeochemistry of nearshore Bermuda Sediments. 1. Sulfate reduction rates and nutrient generation. *Marine Ecology-Progress Series*, 8(1). 87-94.
- Hines, M.E., Orem, W.H., Lyons, W.B., Jones, G.E., 1982. Microbial activity and bioturbation induced oscillations in pore water chemistry of estuarine sediments in spring. *Nature* 299: 433-435.
- Holland, A.F., Zingmark, R.G., Dean, J.M., 1974. Quantitative evidence concerning the stabilization of sediments by marine benthic diatoms. *Marine Biology*, 27: 191-196.
- Howes, B.L., Dacey, J.W.H., King, G.M., 1984. Carbon flow through oxygen and sulfate reduction pathways in salt marsh marine sediments. *Limnology and Oceanography*, 29: 1037-1051.
- Howie, D.I., 1984. The reproductive biology of *Arenicola marina* L. *Fortschritte in der Zoologie*, Vol. 29., pp. 247-264.

- Hull, S.C., 1987. Macroalgal mats and species abundance: a field experiment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 25: 519-532.
- Hummel, H., 1985. Food intake of *Macoma baltica* (Mollusca) in relation to seasonal changes in its potential food on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 19, 1: 52-76.
- Hummel, H., 1985. Food intake and growth in *Macoma baltica* (Mollusca) in the laboratory. *Netherlands Journal of Sea Research*, 19, 1: 77-83.
- Hummel, H., 1985. An energy budget for a *Macoma baltica* (Mollusca) population living on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, Vol. 19., No.1, pp 84-92.
- Humphreys, T.J., 1985. Production of *Nereis diversicolor* in an upper estuarine creek. *Journal of Biological Education*, 19, 2: 141-146.
- 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., Gallucci, V., 1975. Selectivity in feeding by the deposit feeding bivalve *Macoma nasuta*. *Marine Biology*, 32: 167-178.
- Hylleberg, J., Henriksen, K., 1980. The central role of bioturbation in sediment mineralization and element recycling. *Ophelia*, Suppl.1: 1-16.
- Hylleberg, J., Riis-Vestergaard, H., 1984. marine Environments; The Fate of Detritus. B. *Biologiske Studier* 5, Akademisk Forlag, pp.287.
- Jacobsen, V., 1967. Feeding in the lugworm *Arenicola marina* (L.): Quantitative Studies. *Ophelia*, 1967, 4: 91-109.
- Jacques, A., Brethes, J.C.F., Desrosiers, G., 1984. Growth of *Mya arenaria* in relation with sediment characteristics and immersion period on the Ramouski flat. *Sci. Tech. Eau.*, Vol 17, No.1 95-100.
- Jahnke, R., 1985. A model of microenvironments in deep sea sediments: Formation and effects on porewater profiles. *Limnology and Oceanography*, 30; 5: 956-966.
- Jensen, K.T., 1985. The presence of the bivalve *Cerastoderma edule* affects migration, survival and reproduction of the amphipod *Corophium volutator*. *Marine Ecology-Progress Series*, Vol. 25, No.3 pp 269-277.
- Johnson, R.G., 1977. Vertical variation in particulate matter in the upper twenty centimeters of marine sediments. *Journal of Marine Research*, 35: 273-282.

- Jorgensen, B.B., (a), 1977. The sulfur cycle of a coastal marine sediment (Limfjorden, Denmark). *Limnology and Oceanography*, 22: 814-831.
- Jorgensen, B.B., Revsbech, N.P., 1985. Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus. *Limnology and Oceanography*, 30(1): 111-122.
- Jorgensen, B.B., Sorensen, J., 1985. Seasonal cycles of O₂, NO₃, and SO₄ reduction in estuarine sediments: the significance of an NO₃ reduction maximum in spring. *Marine Ecology-Progress Series*, 24: 65-74.
- Jumars, P.A., Self, R.L.F., 1986. Gut-marker and gut-fullness methods for estimating field and laboratory effects of sediment transport on ingestion rates of deposit feeders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 98: 293-310.
- Kamatani, A., Riley, J.P., 1979. Rate of dissolution of diatom silica walls in seawater. *Marine Biology*, 55: 29-35.
- Kanneworff, E., Christensen, H., 1986. Benthic community respiration in relation to sedimentation of phytoplankton in the Oresund. *Ophelia* 26: 269-285.
- Kaspar, H.F., 1983. Denitrification, nitrate reduction to ammonium, and inorganic nitrogen pools in intertidal sediments. *Marine Biology*, 74: 133-139.
- Kaspar, H.F., Asher, R.A., Boyer, I.C., 1985. Microbial nitrogen transformations in sediments and inorganic nitrogen fluxes across the sediment/water interface on the South Island West Coast, New Zealand. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 21: 245-255.
- Kikuchi, E., 1986. Contribution of the polychaete, *Neanthes Japonica* (Izuka), to the oxygen uptake and carbon dioxide production of an intertidal mud-flat of the Nanakita river estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol.97: 81-93.
- King, D., Nedwell, D.B., 1985. The influence of nitrate concentration upon end-products of nitrate dissimilation by bacteria in anaerobic salt marsh sediments. *FEMS Microbiology Ecology*, 31: 278-282.
- Knox, S., Whitfield, M., Turner, D.R., Liddicoat, M.I., 1986. Statistical analysis of estuarine profiles: III. Application to nitrate, nitrite and ammonium in the Tamar Estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 22: 619-636.
- Koike, I., Hattori, A., 1978. Denitrification and ammonia formation in anaerobic coastal sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, 35: 278-282.
- Koroleff, F., 1976. Methods of sea water analysis. Grasshoff, K. (ed), Verlag Chemie, Weinheim.

- Korosec, M.A., 1979. The effect of biological activity of dissolved species transport across the sediment-water interface of San Francisco Bay. M.S.Thesis, University of Southern California, Los Angeles.
- Krantzberg, G., 1985. The influence of bioturbation on physical, chemical and biological parameters in aquatic environments: A review. Environmental Pollution Series A-Ecological and Biological, 39(2): 99-122.
- Kristensen, E., 1984. Life cycle, growth and production in estuarine populations of the polychaetes *Nereis virens* and *Nereis diversicolor*. Holarct. Ecol. vol.7, no.3, 249-256.
- Kristensen, E., 1984. Effect of natural concentrations on nutrient exchange between a polychaete burrow in estuarine sediment and overlaying water. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 75: 171-190.
- Kristensen, E., 1985. Exchange of oxygen and inorganic nitrogen in a bioturbated estuarine sediment water system. J.Coastal Res. 1985.
- Kristensen, E., Jensen, M.H., Andersen, T.K., 1985. The impact of polychaete (*Nereis virens* Sars) burrows on nitrification and nitrate reduction in estuarine sediments. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 85: 75-91.
- Kristensen, E.,(a) 1983. Ventilation an oxygen uptake by three species of *Nereis* (Annelida: Polychaeta). I. Effects of hypoxia. Marine Ecology-Progress Series, 12: 289-297.
- Kristensen, E.,(b) 1983. Ventilation an oxygen uptake by three species of *Nereis* (Annelida: Polychaeta). II. Effects of temperature and salinity changes. Marine Ecology-Progress Series, 12: 299-306.
- Kristensen, E.,(c) 1983. Comparison of polychaete (*Nereis* spp.) ventilation in plastic tubes and natural sediment. Marine Ecology-Progress Series, 12:307-309.
- Kristensen, E., Blackburn, T.H., 1987. The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems: Influence of bioturbation and anoxia. Journal of Marine Research, 45, 1, pp 231-257.
- Krom, M.D., Berner, R.A., 1980. Adsorption of phosphate in anoxic marine sediments. Limnology and Oceanography, 25, pp 797-806.
- Krom, M.D., Berner, R.A., 1981. The diagenesis of phosphorus in a nearshore marine sediment. Geochimica et Cosmochimica Acta, 45: 207-216.

- Krom, M.D., Berner, R.A., 1980 b. The diffusion coefficients of sulfate, ammonium, and phosphate ions in anoxic marine sediments. *Limnology and Oceanography*, 25: 327 - 337.
- Krüger, F., 1959. Zur Ernährungsphysiologie von *Arenicola marina*. *Zoologischer Anzeiger Suppl.* 22: 115-120.
- Krüger, F., 1964. Versuche über die Abhängigkeit der Atmung von *Arenicola marina* (Annelides Polychaeta) von Grösse und Temperatur. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 10: 38-63.
- Krüger, F., 1966. Messungen der Pumptätigkeit von *Arenicola marina* L. im Watt. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 11: 70-91.
- Krüger, F., 1971. Bau und Leben des Wattwurmes *Arenicola marina*. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 22: 149-200.
- Kühl, H., 1955. Studien über die Klaffmuschel *Mya arenaria* 3. Das Junggut. *Arch. Fischereiwiss.* 6.
- Kühl, H., 1983. The sandgaper *Mya arenaria*. In: *Ecology of the Wadden Sea, Vol.1*, Wolff, W.J. (ed), A.A.Balkema/Rotterdam : 118-119.
- Laukner, G., 1983. Diseases of Mollusca: Bivalvia. In: *Diseases of marine animals*, 2, Kinne, O., (Ed): *Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg*, 477-961.
- Laukner, G., 1984. Impact of trematode parasitism on the fauna of a North Sea tidal flat. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 37: 185-199.
- Lee, H., Swartz, R.C., 1980. Biological processes affecting the distribution of pollutants in marine sediments. Part II.: Biodeposition and bioturbation. In: *Contaminants and sediments (R.A.Baker, Ed.)*, Volume 2, Science Publishers, Ann Arbor, Michigan, 2: 555-605.
- Lerman, A., 1978. Chemical exchange across sediment-water interface. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 6: 281-303.
- Lerman, A., 1979. *Geochemical Processes: Water and Sediment Environments*. John Wiley and Sons, New York.
- Levinton, J.S., 1980. Particle feeding by deposit-feeders: Models, data, and prospectus. In: Tenore, K.R., Coull, B.C., (Eds), *Marine Benthic Dynamics*, University of South Carolina Press, Columbia: 423-441.
- Li, Y.H., Gregory, S., 1974. Diffusion of ions in sea water and deep sea sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 38: 703-714.

- Lillelund, K., Berghahn, R., Diercking, R., 1985. Veränderungen im Phosphatgehalt des Wassers in einem Prielsystem im Wattgebiet nahe der Nordstrander Bucht (östliche Nordsee) im Verlauf einer Tide. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie, 70, 1: 101-112.
- Lonne, O.J., Gray, J.S., 1988. Influence of tides on microgrowth bands in *Cerastoderma edule* from Norway. Marine Ecology-Progress Series, 42: 1-7.
- Lowthion, D., Soulsby, P.G., Houston, M.C.M., 1985. Investigations of a eutrophic tidal basin: Part 1: factors affecting the distribution and biomass of macroalgae. Marine Environmental Research, 15: 263-284.
- Luckenbach, M.W., 1986. Sediment stability around animal tubes. The role of hydrodynamic processes and biotic activity. Limnology and Oceanography, 31, 4: 779-788.
- Luedtke, N.A., Bender, M.L., 1979. Tracer study of sediment-water interactions in estuaries. Estuarine and Coastal Marine Science, 9(5): 643-651.
- Lyle, M., 1983. The brown-green color transition in marine sediments: A marker of the Fe(III)- Fe(II) redox boundary. Limnology and Oceanography, 28 (5): 1026-1033.
- Lyons, W.B., Loder, S.C., Murray, S.M., 1982. Nutrient pore water chemistry, Great Bay, New Hampshire: benthic fluxes. Estuaries 5: 230-233.
- Mangum, C.P., 1969. Low temperature blockage of the feeding response in boreal and temperate zone polychaetes. Chesapeake Science, 10, 1: 64-68.
- Mangum, C.P., Saintsing, D.G., Johnson, J.M., 1980. The site of ion transport in an estuarine annelid. Mar.Biol.Lett.1: 197-204.
- Manheim, F.T., 1970. The diffusion of ions in unconsolidated sediments. Earth and Planetary Science Letters, 9: 307-309.
- Marcus, N.H., Schmidt-Gengenbach, J., 1986. Recruitment of individuals into the plankton: the importance of bioturbation. Limnology and Oceanography, 31(1): 206-210.
- Martens, C.S., Berner, R.A., Rosenfeld, J.K., 1978. Interstitial water chemistry of anoxic Long Island Sounds sediments. 2. Nutrient regeneration and phosphate removal. Limnology and Oceanography, 23(4): 605-617.
- Matishoff, G., 1982. Mathematical models of bioturbation. In: McCall, P.L., Tevesz, M.J.S. (Eds), Animal-Sediment Relations. Plenum Press, New York.

- Matishoff, G., Bricker, O.P., Holden, G.R., Kaerk, P., 1975. Spatial and temporal variations in the interstitial water chemistry of Chesapeake Bay sediments. In: Marine chemistry in the coastal environment, Church, T.M. (ed), American Chemical Society Symposium, Series 18, pp 343-363.
- Mayer, L.M., Rahaim, P.T., Guerin, W., Macko, S.A., Watling, L., Anderson, F.E., 1985. Biological and granulometric controls on sedimentary organic matter of an intertidal mudflat. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 20:491-503.
- McCaffrey, R.J., Myers, A.C., Davey, E., Morrison, G., Bender, M., Luedke, N., Cullen, D., Froelich, P., Klinkhammer, G., 1980. The relation between pore water chemistry and benthic fluxes of nutrients and manganese in Narragansett Bay, Rhode Island. *Limnology and Oceanography*, 25: 31-44.
- McCall, P.L., 1977. Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound. *Journal of Marine Research*, 35: 221-266.
- McCall, P.L., Tevesz, M.J.S. (Eds), 1982. Animal-sediment relations. Plenum Press, New York.
- McRoy, C.P., Barsdate, R., Nebert, M., 1972. Phosphorus cycling in an eelgrass (*Zostera marina* L.) ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 17: 58-67.
- Meadows, P.S., Tufail, A., 1986. Bioturbation, microbial activity and sediment properties in an estuarine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 90 129-142.
- Meyes, E., Howie, D.I.D., 1985. Biochemical composition and sediment temperature in relation to the reproductive cycle in the lugworm *Arenicola marina*. *Netherlands Journal of Sea Research*, 19(2): 111-118.
- Meyhöfer, E., 1985. Comparative pumping rates in suspension-feeding bivalves. *Marine Biology*, 85: 137-142.
- Mitchell, R., Nevo, Z., 1964. Effects of bacterial polysaccharide accumulation on infiltration of water through sand. *Applied Microbiology*, 12: 219-223.
- Moeller, P., 1985. Production and abundance of juvenile *Nereis diversicolor*, and oogenic cycle of adults in shallow waters of western Sweden. *J.Mar.Biol.Assoc.U.K:* Vol 65, no.3, Aug. 1985, S. 603-616.
- Moeller, P., 1986. Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal areas. *Marine Ecology-Progress Series*, 30: 33-47.

- Mohlenberg, F., Riisgard, H.U., 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia*, 17(2): 239-246.
- Mohlenberg, F., Riisgard, H.U., 1979. Filtration rate, using a indirecte technique, in thirteen species of suspension-feeding bivalves. *Marine Biology*, 54: 143-147.
- Möller, P., Rosenberg, R., 1983. Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* im marine shallow water, western Sweden. *Ophelia*, 22: 33-55.
- Montgomery, H.A.C., Soulsby, P.G., Hart, I.C., Wright, S.L., 1985. Invesigations of a eutrophic tidal basin: Part 1: Nutrients and environmental Aspects. *Marine Environmental Research*, 15: 285-302.
- Montgomery, J.R., Zimmermann, C.F., Price, M.T., 1979. The collection, analysis and variation of nutrients in estuarine pore water. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 9: 203-214.
- Muus, B.J., 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. *Medd.Dan.Fisk.Havunders(n.s.)* Vol.5.
- Myers, A.C., (a), 1977. Sediment processing in a marine subtidal community. I.Physical aspects. *Journal of Marine Research*, 35: 609-632.
- Myers, A.C., (b), 1977. Sediment processing in a marine subtidal sandy bottom community. II. Biological consequences. *Journal of Marine Research*, 35: 633-647.
- Newell, C.R., 1983. The effects of sediment type on growth rate and shell allometry in the soft shell clam *Mya arenaria*. *J. Shellfish. Res.*, vol.3, no.1, 1983, s.98.
- Newell, R.C., 1979. *Biology of Intertidal Animals*. Elsevier, New York.
- Newell, R.I.E., Bayne, B.L., 1980. Seasonal changes in physiology, reproductive condition and carbohydrate content of the cockle *Cardium (Cerastoderma) edule* (*Bivalvia: Cardiidae*). *Marine Biology*, 56: 11-19.
- Nichols, F.H., 1974. Sediment turnover by a deposit-feeding polychaete. *Limnology and Oceanography*, 19: 945-950.
- Nossier, M.A., 1986. Ecophysiological responses of *Cerastoderma edule* (L) and *Cerastoderma glaucum* (Bruguiere) to different salinity regimes and exposure to air. *Journal of Molluscan Studies*, Vol.52, No.2 pp 110-119.
- Nowicki, B., Nixon, S., 1985. Benthic nutrient remineralization in a coastal lagoon system. *Estuaries*, 8, 2b: 182-190.

- Officer, C.B., Lynch, D.R., 1983. Determination of mixing parameters from tracer distributions in deep-sea sediment cores. *Marine Geology*, 52(1-2): 59-74.
- Olafsson, E.B., Persson, L.E., 1986. The interaction between *Nereis diversicolor* O.F. Müller and *Corophium volutator* as a structuring force in shallow brackish sediment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 103, no. 1-3, pp 107-117.
- Oremland, R.S., Umberger, C., Culbertson, C.W., Smith, R.L., 1984. Denitrification in San Francisco bay intertidal sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, 5, 1106-1112.
- Oviatt, C.A., Keller, A.A., Sampou, P.A., Beatty, L.L., 1986. Patterns of productivity during eutrophication: a mesocosm experiment. *Marine Ecology-Progress Series*, 28: 69-80.
- Pagee, J.A.V., Postma, L., 1987. North Sea pollution. The use of modelling techniques for impact assessment of waste inputs. In: *Reasons for Concern. Proceedings of the 2nd North Sea Seminar 1986*, Werkgroep Noordzee, pp 97-113.
- Pamatmat, M., Findlay, S., 1983. Metabolism of microbes, nematodes, polychaetes, and their interactions in sediment, as detected by heat flow measurements. *Marine Ecology-Progress Series*, 11: 31-38.
- Pamatmat, M.M., 1980. Facultative anaerobiosis of benthos. In: Tenore, K.R., Coull, B.C., (Eds), *Marine Benthic Dynamics*, University of South Carolina Press, Columbia: 69-93.
- Pamatmat, M.M., Graf, G., Bengtsson, W., Novak, C.S., 1981. Heat production, ATP concentration, and electron transport activity of marine sediments. *Marine Ecology-Progress Series*, vol.4: 135-143.
- Pekkarinen, M., 1984. Regeneration of the inhalant siphon and siphonal sense organs of brackish-water (*Baltic-Sea*) *Macoma baltica*. *Ann. Zool. Fenn.*, 21,1, 29-40.
- Perkins, E.J., Abbott, O.J., 1972. Nutrient enrichment and sand flat fauna. *Marine Pollution Bulletin*, 3, : 70-74.
- Petr, T., 1977. Bioturbation and exchange of chemicals in the mud-water interface. In: Golterman, H.L., (Ed), *Interactions between sediments and fresh water*, Junk, The Hague, : 216-226.
- Pienkowski, M.W., 1983. Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators. *Marine Ecology-Progress Series*, 11: 141-150.

- Pollehne, F., 1980. Sedimentation of organic matter. Remineralization and nutrient cycles in a marine shallow water ecosystem. Diss., 1980, Universität Kiel, 149 pp.
- Pomeroy, L.R., Smith, E.E., Grant, C.M., 1965. The exchange of phosphate between estuarine water and sediments. *Limnology and Oceanography*, 2: 167-172.
- Postma, H., 1981. Exchange of Materials between the North Sea and the Wadden Sea. *Marine Geology*, 40: 199-213.
- Postma, H., 1982. Hydrography of the Wadden Sea: movements and properties of water and particulate organic matter. Balkema, Rotterdam: 1-75.
- Postma, H., 1984. Introduction to the symposium on organic matter in the wadden sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10: 15-23.
- Pregnall, A.M., Rudy, P.P., 1985. Contribution of green macroalgal mats (*Enteromorpha* spp.) to seasonal production in an estuary. *Marine Ecology-Progress Series*, 24: 167-176.
- Priesmeier, K., 1970. Form und genese der Dünen des Listlandes auf Sylt. *Schr. Naturw. Ver., Schleswig-Holstein* 40, 11-51.
- Probert, P.K., 1984. Disturbance, sediment stability and trophic structure of soft bottom communities. *Journal of marine research*, Vol.42, No.4, 893-921.
- Rachor, E., 1983. Meeresverschmutzung und ihre Auswirkungen in der Nordsee. *Geographische Rundschau*, 35. 292-299.
- Rachor, E., 1985. Eutrophierung der Nordsee - Bedrohung durch Sauerstoffmangel. *Abh. Naturw. Verein Bremen*.
- Rachor, E., Albrecht, H., 1983. Sauerstoff-Mangel im Bodenwasser der Deutschen Bucht. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 19: 209-227.
- Rachor, E., Gerlach, S.A., 1978. Changes of macrobenthos in a sublittoral sand area of the German Bight, 1967 to 1975. *Rap.P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer.*, 1978, 172: 418-431.
- Reading, C.J., McGroarty, S., 1978. Seasonal variations in the burying depth of *Macoma balthica* (L.) and its accessibility to wading birds. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 1978, 6: 135-144.
- Reichardt, W.T., 1986. Polychaete tube walls as zoned microhabitats for marine bacteria. GERBAM- Deuxieme Colloque Internationale de Bacteriologie marine - CNRS, Brest, 1-5 octobre 1984, IFEMER, Actes de Colloques, 3, 1986, pp.415-425.

- Reichert, A., Dörjes, J., 1980. Die Bodenfauna des Crildumersieler Wattes (Jade, Nordsee) und ihre Veränderungen nach dem Eiswinter 78/79. *Senckenbergiana maritima* 12 (5/6): 213-245.
- Reineck, H.E., Chen, C.M., Wang, S.S., 1986. Backbarrier tidal flats between Wangerooze and mainland, North Sea. *Senckenbergiana Maritima*, 17, 4-6, 241-252.
- Reise, K., 1979 a. Spatial configurations generated by mobile benthic polychaetes. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 32: 55-72.
- Reise, K., 1979 b. Moderate predation on meiofauna by the macrobenthos of the Wadden Sea. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 32: 435-465.
- Reise, K., 1981. High abundance of small zoobenthos around biogenic structures in tidal sediments of the wadden sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 34: 413-425.
- Reise, K., 1982. Long-term changes in the macrobenthic invertebrate fauna of the wadden sea: are the polychaetes about to take over. *Netherlands Journal of Sea Research*, 16: 26-36.
- Reise, K., 1983. Biotic enrichment of intertidal sediments by experimental aggregates of the deposit feeding bivalve *Macoma baltica*. *Marine Biology*, 12: 229-236.
- Reise, K., 1984. Indirect effects of sewage on a sandy tidal flat in the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10: 159-165.
- Reise, K., 1985. *Tidal Flat Ecology*. Ecological Studies 54, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 190.
- Reise, K., 1987 a. Spatial niches and long term performance in meiobenthic Plathelminthes of an intertidal lugworm flat. *Marine Ecology-Progress Series*, 38: 1-11.
- Reise, K., 1987 b. Experimental analysis of processes between species on marine tidal flats. *Ecological studies*, 61, Schulze, E.D., Zwölfer, H., (eds), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 1987, 391-400.
- Reise, K., Ax, P., 1979. A meiofaunal thriobios limited to the anaerobic sulfide system of marine sand does not exist. *Marine Biology*, 54: 225-237.
- Renfro, W.C., 1973. Transfer of ^{65}Zn from sediments by marine polychate worms. *Marine Biology*, 21.
- Revsbech, N.P., Jorgensen, B.B., Blackburn, T.H., 1979. Oxygen in the sea bottom measured with a microelectrode. *Science*, 207: 1355-1356.

- Revsbech, N.P., Jorgensen, B.B., Brix, O., 1981. Primary production of microalgae in sediments measured by oxygen microprofile, H^14CO_3 -fixation, and oxygen exchange methods. *Limnology and Oceanography*, 26:717-730.
- Revsbech, N.P., Madsen, B., Jorgensen, B.B., 1986. Oxygen production and consumption in sediments determined at high spatial resolution by computer simulation of oxygen microelectrode data. *Limnology and Oceanography*, 31(2): 293-304.
- Revsbech, N.P., Sorensen, J., Blackburn, T.H., Lomholt, J.P., 1980. Distribution of oxygen in marine sediments measured with microelectrodes. *Limnology and Oceanography* 25(3): 403-411.
- Revsbech, N.P., Ward, D.M., 1983. Oxygen microelectrode that is insensitive to medium chemical composition: use in an acid microbial mat dominated by *Cyanidium caldarium*. *Applied and Environmental Microbiology* 45,3: 755-759.
- Rhoads, D.C., 1963. Rates of sediment reworking by *Yoldia limatula* in Buzzards Bay, Massachusetts and Long Island Sound. *Journal of Sedimentary Petrology*, 33: 723-727.
- Rhoads, D.C., 1967. Biogenic reworking of intertidal and subtidal sediments in Barnstable Harbor and Buzzards Bay, Massachusetts. *Journal of Geology*, 75: 461-476.
- Rhoads, D.C., 1973. The influence of deposit - feeding benthos on water turbidity and nutrient recycling. *American Journal of Science*, 273: 1-22.
- Rhoads, D.C., 1974. Organism - sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 12: 263-300.
- Rhoads, D.C., Aller, R.C., Goldhaber, M.B., 1977. The influence of colonizing benthos on physical properties and chemical diagenesis of the estuarine seafloor. In: *Ecology of marine benthos*. B.C.Coull (Ed), University of South Carolina Press, Columbia 1977. Im Kapitel : Recruitment and Competition.
- Rhoads, D.C., Boyer, L.F., 1982. The effects of marine benthos on physical properties of sediments: a successional perspective. In: McCall, P.L., Tevesz, M.J.S, (Eds), *Animal-Sediment Relations*. Plenum Press, New York.
- Rhoads, D.C., Stanley, D.J., 1965. Biogenic graded bedding. *Journal of Sedimentary Petrology*, 35(4): 956-963.
- Rhoads, D.C., Young, D.K., 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *Journal of Marine Research*, 28/2: 150-178.

- Rhoads, D.C., Young, D.K., 1971. Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts. II. Reworking by *Molpadia oolitica* (Holothuroidea). *Marine Biology*, 11: 255-261.
- Rice, D.L., 1986. Early diagenesis in bioadvective sediments: relationships between the diagenesis of beryllium-7, sediment reworking rates, and the abundance of conveyor belt deposit feeders. *Journal of Marine Research*, 44(1): 149-184.
- Rice, D.L., Bianchi, T.S., Roper, E.H., 1986. Experimental studies of sediment reworking and growth of *Scoloplos* spp. (Orbiniidae: polychaeta). *Marine Ecology-Progress Series*, 30:9-19.
- Rice, D.L., Bianchi, T.S., 1985. Effects of population density of subsurface deposit feeders on diagenetic processes in intertidal sediments. *Estuaries*, 1985, 8(2B): 62 A.
- Riedl, R.J., Huang, N., Machan, R., 1972. The subtidal pump: A mechanism of interstitial water exchange by wave action. *Marine Biology*, 13: 210-221.
- Rijken, M., 1979. Food and food uptake in *Arenicola marina*. *Netherlands Journal of Sea Research*, 13: 406-421.
- Risk, M.J., Moffat, J.S., 1977. Sedimentological significance of fecal pellets of *Macoma baltica* in the Minas Basin, Bay of Fundy. *Journal of Sedimentary Petrology*, 47, 1425-1436.
- Rizzo, W.M., Wetzel, R.L., 1985. Intertidal and shoal benthic community metabolism in a temperate estuary: studies of spatial and temporal scales of variability. *Estuaries*, 8(4): 342-351.
- Rönner, U., 1985. Nitrogen transformations in denitrification counteracts. *Ambio*, 14, 3: 134-138.
- Rosenfeld, J.K., 1979. Ammonium adsorption in nearshore anoxic sediments. *Limnology and Oceanography*, 24:356-364.
- Rosenfeld, J.K., 1981. Nitrogen diagenesis in Long Island Sound sediments. *American Journal of Science*, 281(4): 436-462.
- Rudgers Van Der Loeff, M.M., Anderson, L.G., Hall, P.O.J., Iverfeldt, A., Josefson, A.B., Sundby, B., Westerlund, S.F.G., 1984. The asphyxiation technique: An approach to distinguishing between molecular diffusion and biologically mediated transport at the sediment-water interface. *Limnology and Oceanography*, 29,4: 675-686.
- Rudgers Van Der Loeff, M.M., 1980. Nutrients in the interstitial waters of the southern bight of the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 14(2): 144-171.

- Rudgers Van Der Loeff, M.M., 1980. Time variation in the interstitial nutrient concentrations at an exposed subtidal station in the Dutch Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research, 14(2): 123-143.
- Rudgers Van Der Loeff, M.M., 1981. Wave effects on sediment water exchange in a submerged sand bed. Netherlands Journal of Sea Research, 15(1): 100-112.
- Rutgers Van Der Loeff, M.M., Van Es, F.B., 1981. Sediment water exchanges of nutrients and oxygen on tidal flats in the Ems Dollard estuary. Netherlands Journal of Sea Research, 15(1): 113-129.
- Sachs, L., 1978. Angewandte Statistik. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 551 S.
- Salzwedel, H., Rachor, E., Gerdes, D., 1985. Benthic Macrofauna Communities in the German Bight. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 20: 199-267.
- Sanchez Salazar, M.E., Griffith, C.L., Seed, R., 1987. The interactive roles of predation and tidal elevation in structuring populations of the edible cockle *Cerastoderma edule*. Estuarine Coastal and Shelf Science, 25, 2, pp 245.
- Sayama, M., Kurihara, Y., 1983. Relationship between burrowing activity of the polychaetous annelid, *Neanthes japonica* (Izuka) and nitrification-denitrification processes in the sediments. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 72(3): 233-241.
- Scherer, B., 1984. Meiofauna der Sulfidschicht im Wattboden der Nordsee. Dissertation, Georg-August-Universität Göttingen.
- Schink, D.R., Guinasso, N.L.Jr., 1977. Effects of bioturbation on sediment-seawater interaction. Marine Geology, 23: 133-154.
- Schink, D.R., Guinasso, N.L.Jr., 1978. Redistribution of dissolved and adsorbed materials in abyssal marine sediments undergoing biological stirring. American Journal of Science, 278(5): 687-702.
- Schink, D.R., Guinasso, N.L.Jr., Fanning, K.A., 1975. Processes affecting the concentration of silica at the sediment-water interface of the Atlantic Ocean. Journal of Geophysical Research, 80(21): 3013-3031.
- Schott, F., Ehrhardt, M., 1969. On fluctuations and mean relations of chemical parameters in the northwestern North Sea. Kieler Meeresforschung, 25: 272-278.
- Schöttler, U, Surholt, B, Zebe, E., 1984. Anaerobic metabolism in *Arenicola marina* and *Nereis diversicolor* during low tide. Marine Biology, Vol. 81, no. 1 S: 69-73.

- Shumway, S.E., 1979. The effects of body size, oxygen tension and mode of life on the oxygen uptake rates of polychaetes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 64a: 273-278.
- Smith, S.V., 1984. Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. *Limnology and Oceanography*, 29,6: 1149-1160.
- Sorensen, J., 1978. Capacity for denitrification and reduction of nitrate to ammonia in a coastal marine sediment. *Applied and Environmental Microbiology*, 35: 301-305.
- Sorensen, J., Jorgensen, B.B., Revsbech, N.P., 1979. A comparison of oxygen, nitrate, and sulfate respiration in coastal marine sediments. *Microbial Ecology*, 5: 105-115.
- Starkel, W.M., 1985. Predicting the effect of macrobenthos on the sediment / water flux of metals and phosphorus. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42: 95-100.
- Straaten L.M.J.U.van, 1954. Composition and structure of recent marine sediments in the Netherlands. *Leidse Geol. Meded.* 19: 1-18.
- Swartz, R.C., Lee, H., II, 1980. Biological processes affecting the distribution of pollutants in marine sediments. Part 1: Accumulation, trophic Transfer, Biodegradation and Migration. In: Baker, R.A., (ed.), *Contaminants and Sediments. Vol.2: Analysis, Chemistry, Biology.* Ann Arbor Science Publishers Inc., Ann Arbor, MI (USA), Vol.2: 533-553.
- Szwerinski, H., 1977. Nitrification. *Ecological Studies*, Vol 25: *Microbial Ecology of brackish water environment*, Rheinheimer, G. (ed), 1977.
- Szwerinski, H., 1981. Investigations on nitrification in the water and the sediment of the Kiel Bight (Baltic Sea). *Kieler Meeresforschung, Sonderh.* 5: 396-407.
- Taghon, G.L., Self, R.F.L., Jumars, P.A., 1978. Predicting particle selection by deposit feeders: A model and its implications. *Limnology and Oceanography*, 23: 752-759.
- Thiel, H., Grossmann, M., Spsychala, H., 1984. Quantitative Erhebungen über die Makrofauna in einem Testfeld im Büsumer Watt und Abschätzung ihrer Auswirkungen aus den Sedimentverband. *Die Küste*, N 40: 259-318.
- Trevor, J.H., 1978. The dynamics and mechanical energy expenditure of the polychaetes *Neanthes cirrosa*, *Nereis diversicolor* and *Arenicola marina* during burrowing. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 6: 605-619.

- Ullman, W.J., Aller, R.C., 1982. Diffusion coefficients in nearshore marine sediments. *Limnology and Oceanography*, 27: 552-556.
- Vahl, O., 1972. Porosity of the gill, oxygen consumption and pumping rate in *Cardium edule* (L) (Bivalvia). *Ophelia* 10, 1972.
- Van der Veer, H.W., Bergman, M.J.N., Beukema, J.J., 1985. Dredging activities in the Dutch Wadden Sea: effects on macrobenthic infauna. *Netherlands Journal of Sea Research*, 19(2): 183-190.
- Van Es, F.B., 1984. Decomposition of organic matter in the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10, 133-145.
- Vanderborght, J.P., Wollast, R., Billen, G., 1977 b. Kinetic models of diagenesis in disturbed sediments. II. Nitrogen diagenesis. *Limnology and Oceanography*, 22: 794-803.
- Vanderborght, J.P., Wollast, R., Billen, G., 1977 a. Kinetic models of diagenesis in disturbed sediments. I. Mass transfer properties and silica diagenesis. *Limnology and Oceanography*, 22: 787-793.
- Vanderborght, J.P., Billen, G., 1975. Vertical distribution of nitrate in interstitial water of marine sediments with nitrification and denitrification. *Limnology and Oceanography*, 20: 953-961.
- Veldhuis, M.J.W., Venekamp, L.A.H., Ietswaart, T., 1987. Availability of phosphorus sources for blooms of *Phaeocystis poucheti* (Haptophyceae) in the North Sea: Impact of the river Rhine. *Netherlands Journal of Sea Research*, Vol. 21, 3, pp 219-229.
- Verwey, J., 1983. The cockle *Cerastoderma edule*. In: *Ecology of the Wadden Sea*, Vol.1, Wolff, W.J. (ed), A.A.Balkema/Rotterdam : 115-116.
- Ward, L.G., 1985. Effects of benthic organisms on sediment dynamics in middle Chesapeake Bay. *Estuaries*, 8(2B): 63 A.
- Warwick, R.M., 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*, 92, 4: 557-563.
- Wells, S.P., 1945. The mode of life in *Arenicola marina* L.. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 26, 170-207.
- Wells, S.P., 1954. Defecation in relation to the spontaneous activity cycles of *Arenicola marina* L.. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 33: 51-63.

- Westernhagen, H.v., Hickel, W., Bauerfeind, E., Niermann, U., Kröncke, I., 1986. Sources and effects of oxygen deficiencies in the south eastern North Sea. *Ophelia*, 26, Proceedings of the 20th European Marine Biology Symposium 1986: 457-473.
- Whitlach, R.B., 1980. Patterns of resource utilization and coexistence in marine intertidal deposit feeding communities. *Journal of Marine Research*, 38: 743-765.
- Widbom, B., Elmgren, R., 1988. Response of benthic meiofauna to nutrient enrichment of experimental marine ecosystems. *Marine Ecology-Progress Series*, Vol.42, 3, pp 257-268.
- Wilson, J.G., 1984. Assessment of the effect of short term salinity changes on the acute oxygen consumption of *Cerastoderma edule*, *Macoma baltica* and *Tellina tenuis* from Dublin bay. *J.Life. Sci.R.Dublin Soc.*, Vol 5, No.1 pp. 57-63.
- Winter, J.E., 1969. Über den Einfluß der Nahrungskonzentration und anderer Faktoren auf die Filterleistung und Nahrungsausnutzung der Muscheln *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus*. *Marine Biology*, 4: 87-135.
- Winther, U., Gray, J.S., 1985. The Biology of *Mya arenaria* (*Bivalvia*) in the eutrophic inner Oslofjord. *Sarsia*, 70: 1-9.
- Wolff, W.J., 1973. The estuary as a habitat: An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Mouse and Sheldt. *Zool.Verh,Leiden*, 126. 1-242.
- Wolff, W.J., (ed) 1983. Ecology of the Wadden Sea, Vol 1. Geomorphology, Hydrology, Flora and Vegetation. A.A. Balkema/Rotterdam pp. 211.
- Wollast, R., Garrels, R.M., 1971. Diffusion coefficient of silica in seawater. *Nature Phys. Sci.*, 229: 94.
- Woodin, S.A., 1985. Effect of defecation by arenicolid polychaete adults on spionid polychaete juveniles in field experiments: selective settlement or differential mortality. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 87: 119-132.
- Yingst, J.Y., 1978. Patterns of micro- and meiofaunal abundance in marine sediments, measured with the adenosine triphosphate assay. *Marine Biology*, 47: 41-54.
- Yingst, J.Y., Rhoads, D.C., 1980. The role of bioturbation in the enhancement of bacterial growth rates in marine sediments. In: Tenore, K.R., Coull, B.C., (Eds), *Marine Benthic Dynamics*, University of South Carolina Press, Columbia: 407-423.

- Young, D.K., 1971. Effects of infauna on the sediment and seston of a subtidal environment. *Vie et Milieu* (Supplement) 22: 557-571.
- Zeitzschel, B., 1980. Sediment-water interactions in nutrient dynamics. In: Tenore, K.R., Coull, B.C., (Eds), *Marine Benthic Dynamics*, University of South Carolina Press, Columbia: 195-219.
- Ziegelmeier, E., 1957. Die Muscheln der deutschen Meeresgebiete. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 6.
- Ziegelmeier, E., 1964. Einwirkungen des kalten Winters 1962/1963 auf das Makrobenthos im Ostteil der Deutschen Bucht. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 10: 276-282.
- Ziegelmeier, E., 1978. Macrobenthos investigations in the eastern part of the German Bight from 1950 to 1974. *Rap.P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer.*, 172: 432-444.
- Ziegelmeier, E., 1970. Über Massenvorkommen verschiedener makrobenthaler Wirbelloser während der Wiederbesiedlungsphase nach Schädigungen durch katastrophale Umwelteinflüsse. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 21: 9-20.
- Zimmermann, C.F., Montgomery, J.R., Carlson, P.R., 1985. Variability of dissolved reactive phosphate flux rates in nearshore estuarine sediments: effects of groundwater flow. *Estuaries*, 8, 2B, : 228-236.
- Zottoli, R.A., Carriker, M.R., 1974. External release of protease by stationary burrow-dwelling polychaetes. *Journal of Marine Research*, 32: 331-342.