

Aus dem
Alfred-Wegener-Institut
für Polar- und Meeresforschung
Bremerhaven

Zur Ökologie von Muschelbrut im Wattenmeer

vorgelegt dem Fachbereich 2 (Biologie/Chemie)
der Universität Bremen

als

Dissertation zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

von

Carmen - Pia Günther

Bremen, 1990

Erkennen heißt nicht zerlegen, auch nicht erklären.

Es heißt, Zugang zur Schau zu finden.

Antoine de Saint-Exupéry

Tag des öffentlichen Kolloquiums:

Gutachter der Dissertation:

1. Gutachter: Prof. Dr. W. Arntz

2. Gutachter: Dr. H. Farke

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. W.E. Arntz für die Betreuung der Arbeit und die konstruktive Kritik am Manuskript dieser Dissertation.

Das Projekt, aus dem diese Dissertation stammt, basierte auf Ideen von Herrn Dr. H. Farke.

Mein besonderer Dank gilt Frau Doris Haberstroh, ohne deren tatkräftigen Einsatz die Probennahmen, in dem Umfang wie sie durchgeführt wurden, nicht möglich gewesen wären. Weiterhin möchte ich mich bei ihr für die sorgfältige Korrektur des Manuskriptes bedanken. Ein herzliches Dankeschön möchte ich an die Leute richten, die mich bei der Arbeit im Institut und im Watt, speziell beim anstrengenden Einsatz der Caissons unterstützt haben, insbesondere Frau Elke Barwich und Frau Marion Puls. Frau Renate Thomczik danke ich für die Reproduktion von Abbildungen. Weiterhin möchte ich mich bei allen Werkstudenten und Praktikanten bedanken, ohne deren Mitarbeit die Untersuchungen nicht möglich gewesen wären. Besonders hervorzuheben ist hierbei die Hilfe von Hans-Jörg Wißmann, Uwe Wittenberg und Eckhardt Ebeling.

Frau Dr. Annette Schöne-Warnefeld und Herrn Dr. Wilfried Heiber danke ich für die Unterstützung bei der Bestimmung der Muschellarven. Dr. Thomas Brey danke ich für die wertvollen Anregungen bzgl. Wachstum und Produktion der untersuchten Arten.

Besonders herzlich möchte ich mich bei Dr. Anita Künitzer für die Korrektur des Manuskriptes, die ständige Diskussionsbereitschaft, die hervorragenden Abendessen und das stets offene Ohr bedanken (unerläßliche Hilfsquellen in der Abschlußphase einer Dissertation). Ein weiteres Dankeschön an alle Freunde, speziell die Teilnehmer der mittäglichen Teerunde.

Inhaltsverzeichnis

	Seitenzahl
- Zusammenfassung.....	4
1. Einleitung.....	6
2. Material und Methoden.....	10
2.1. Untersuchungsgebiet.....	10
2.2. Abiotische Parameter: Hydrographie, Wassertemperatur, Bodentemperatur und Sedimentzusammensetzung.....	12
2.3. Biotische Parameter.....	13
2.3.1. Plankton.....	13
2.3.2. Endofauna.....	15
2.3.2.1. Wahl der Stationen.....	15
2.3.2.2 Methoden.....	17
Ansiedlung und postlarvale Bodenstadien.....	17
Makrofauna.....	20
Driftfauna.....	20
2.3.3. Epifauna.....	20
2.3.3.1. Schiebeharnen.....	20
2.3.3.2. Zählungen.....	22
2.3.3.3. Senkrahmen.....	23
2.4. Erhebung und Aufbereitung der Daten.....	24
2.5. Diskussion.....	27
3. Abiotische Rahmenbedingungen.....	31
3.1. Hydrographie.....	31
3.2. Wassertemperaturen.....	32
3.3. Bodentemperaturen.....	33
3.4. Sedimentzusammensetzung.....	34
3.5. Zusammenfassung.....	35
4. Biotische Rahmenbedingungen.....	36
4.1. Angebot planktischer Larven.....	36
4.2. Gemeinschaftsstrukturen und saisonale Entwicklung der Makrofaunagemeinschaft.....	37
4.2.1. Vergleich der Makrofaunagemeinschaft an den Stationen B1-B5.....	37
4.2.2. Saisonale Entwicklung.....	40
4.3. Epibenthische Räuber.....	44

4.3.1. Vergleich Senkfalle und Schiebehaken.....	45
4.3.2. Schiebehaken.....	47
4.3.2.1. <i>Crangon crangon</i>	47
4.3.2.2. <i>Carcinus maenas</i>	51
4.3.2.3. <i>Pomatoschistus</i> spp.	54
4.3.3. Zählungen.....	54
4.4. Diskussion.....	56
4.4.1. Larvenangebot und Reproduktionszeit.....	56
4.4.2. Zusammensetzung der Makrofauna.....	57
4.4.3. Saisonale Entwicklung der Makrofaunagemeinschaft.....	59
4.4.4. Epibenthische Räuber.....	61
5. Populationsökologie von <i>Macoma balthica</i>	68
5.1. Ansiedlung.....	68
5.1.1. Ergebnisse.....	68
5.1.2. Diskussion.....	73
5.2. Zeitliche und räumliche Verteilung postlarvaler (Probenserie >250µm), juveniler und adulter Stadien (Probenserie >500µm).....	77
5.2.1. Zeitliche Entwicklung an den 5 Stationen.....	77
5.2.2. Räumliche Verteilung.....	81
5.2.2.1. Abundanz.....	81
5.2.2.2. Größenspektrum.....	83
5.2.2.3. Verhältnis von Varianz zu Mittelwert.....	86
5.2.3. Diskussion.....	88
5.3. Wachstum.....	92
5.3.1. Längen-Häufigkeits-Verteilungen an der Station B1.....	92
5.3.1.1. Ansiedlung.....	92
5.3.1.2. Probenserie >250µm.....	93
5.3.1.3. Probenserie >500µm.....	94
5.3.1.4. Vergleich der Serien (Mittlere Schalenlänge und Wachstumsrate).....	96
5.3.2. Längen-Häufigkeits-Verteilungen an der Station B3.....	97
5.3.2.1. Probenserie >250µm	98
5.3.2.2. Probenserie >500µm.....	98
5.3.3. Längen-Häufigkeits-Verteilungen an der Station B4.....	100
5.3.3.1. Probenserie >250µm.....	100
5.3.3.2. Probenserie >500µm.....	101
5.3.4. Mittlere Schalenlänge an den drei Stationen.....	102

5.3.5. Diskussion.....	104
5.4. Mortalität.....	111
5.4.1. Ergebnisse.....	111
5.4.2. Diskussion.....	112
5.5. Biomasse, Produktion, P/\bar{B} und E/\bar{B} -Verhältnis.....	113
5.5.1. Ergebnisse.....	113
5.5.2. Diskussion.....	115
6. Populationsökologie von <i>Mya arenaria</i>.....	117
6.1. Ansiedlung.....	117
6.2. Abundanz.....	119
6.3. Verhältnis von Varianz zu Mittelwert.....	120
6.4. Wachstum.....	120
6.5. Mortalität.....	123
6.6. Biomasse, Produktion, P/\bar{B} und E/\bar{B} -Verhältnis.....	124
6.7. Diskussion.....	126
7. Populationsökologie von <i>Cerastoderma edule</i>.....	132
7.1. Abundanz.....	133
7.2. Verhältnis von Varianz zu Mittelwert.....	133
7.3. Wachstum.....	134
7.4. Diskussion.....	136
8. Driftfauna.....	141
8.1. Ergebnisse.....	141
8.2. Diskussion.....	142
9. Gesamtdiskussion.....	144
9.1. Methodik.....	144
9.2. Dispersion postlarvaler Stadien.....	145
9.3. Wirkung epibenthischen Feinddrucks.....	152
9.4. Schlußbetrachtungen.....	155
10. Literaturverzeichnis.....	157
11. Anhang.....	172

ZUSAMMENFASSUNG

Die Bodentiergemeinschaft des Wattenmeeres ist von Frühjahr bis Herbst eines jeden Jahres durch extrem hohe Dichten von Jungtieren charakterisiert. Die Kenntnisse über die Ansiedlung von planktischen Larven im Wattenmeer, sowie die Dynamik postlarvaler Stadien sind aufgrund der üblicherweise verwendeten, großen Siebmaschenweiten gering. Gerade aber diesen Altersstadien kommt möglicherweise eine besondere Stellung im Energiefluß des Wattenmeeres zu.

An 5 Stationen (von NWL bis HWL, B1 - B5) im Rückseitenwatt der ostfriesischen Insel Borkum wurden 1986 Ansiedlung, räumliche Verteilung, Wachstum, Mortalität und Produktion der Altersklasse 0 von *Macoma balthica*, *Mya arenaria* und *Cerastoderma edule* untersucht. Um die Ansiedlung der planktotrophen Larven dieser Arten zu beschreiben, wurden ihre Dichten in Plankton- und Bodenproben miteinander verglichen. Die Untersuchungen zur Dynamik der benthischen Stadien wurden mit zwei in der Probenfläche und der Siebmaschenweite unterschiedlichen Probenserien durchgeführt. Die Drift postlarvaler Stadien wurde durch bodennahe Planktonfänge innerhalb des Eulitorals nachgewiesen. Parallel zu den Untersuchungen an der Endofauna wurden das Vorkommen und die Größe epibenthischer Räuber im Untersuchungsgebiet erfaßt.

Die Hauptansiedlung von *M. balthica*- und *M. arenaria*-Larven erfolgte nahezu gleichzeitig Ende Mai/Anfang Juni. Die meisten Larven beider Arten gingen an der prielnächsten (tiefsten) Station (B1) zum Bodenleben über, gefolgt von der nächst höher gelegenen Station B2. Während frühe Bodenstadien von *M. arenaria* nicht im oberen Bereich des Watts (B3,B4) gefunden wurden, ist eine geringfügige Erstansiedlung von *M. balthica* in diesem Gebiet nicht auszuschließen. Ein die Ansiedlung limitierender Einfluß der relativ dichten *Mya arenaria*-Siedlung an den Stationen B1 und B2 sowie der Alttiere von *M. balthica* konnte nicht festgestellt werden. Die Ähnlichkeit des Ansiedlungsprozesses bei beiden Arten, die sich im Zahlenverhältnis Larvenangebot zu Anzahl der

ersten Bodenstadien widerspiegelt, kann ein Hinweis auf eine überwiegend passive Ansiedlung der Larven am Boden sein.

Der Ort der Hauptansiedlung von *C. edule* wurde durch den Transekt nicht erfaßt. Die Station B2 war zwar durch ein Herzmuschelfeld charakterisiert, dieses war aber nach zwei Eiswintern nahezu vollständig eliminiert. Der Abundanz der planktischen Larven zufolge war der Hauptansiedlungszeitraum ebenfalls Ende Mai/Anfang Juni. Zu dieser Zeit wurden nur vereinzelt frühe Bodenstadien an den Stationen B1 und B2 gefunden, keine an den Stationen B3 und B4.

Während die frühen postlarvalen Stadien von *M. arenaria* überwiegend am Ort der Ansiedlung blieben, verbreiteten sich die von *M. balthica* bis in den oberen Bereich des Untersuchungsgebietes (B3-B5). Analog zu der Besiedlung dieser Gebiete durch postlarvale *M. balthica* wurde die im Verlauf des Untersuchungsjahres stattfindende Kolonisierung der Station B1 durch *C. edule* ebenfalls postlarvalem Transport zugeschrieben. Demzufolge spielt bei beiden Muschelarten postlarvaler Transport eine wichtige Rolle bei der Besiedlung von Habitaten. Planktonfänge innerhalb der bodennahen Wasserschicht bestätigten, daß im Untersuchungsgebiet *M. balthica* die am stärksten verdriftende Muschelart war, gefolgt von *C. edule*.

Mortalität, Wachstum, mittlere Biomasse, Produktion und P/\bar{B} -Verhältnis wurden für *M. balthica* an den Stationen B1, B3 und B4 sowie für *M. arenaria* an der Station B1 bestimmt. Wachstum und damit auch Produktion beider Arten erwiesen sich hier - wie an den höher gelegenen Stationen (nur *M. balthica*) - als durch gröÙenselektiven Feinddruck beeinflußt. Der Effekt postlarvalen Transports auf Wachstum wird diskutiert.

Übergreifend über die auf Artebene diskutierten Ergebnisse wird die Bedeutung der Dispersion postlarvaler Stadien und die Wirkung epibenthischen Feinddrucks im Wattenmeer erörtert. Der Vergleich postlarvalen Transportes mit der Dispersion planktischer Larvenstadien, der Dispersion von

Meiofauna und der Mobilität adulter Stadien der Makrofauna verdeutlicht, daß es sich hierbei um eine Strategie handeln kann, innerhalb eines unvorhersagbaren Biotops freiwerdende Ressourcen zu nutzen und dadurch Konkurrenz zu vermeiden.

Es wird die Hypothese aufgestellt, daß Initialansiedlung und Immigration einerseits sowie Feinddruck und Emigration andererseits einen Regelkreis darstellen, der in verschiedenen Teilbereichen des Watts mit unterschiedlicher Geschwindigkeit abläuft.

1. Einleitung

Ursache für die Verteilung der Makrofauna im Wattenmeer ist die Wechselwirkung von biotischen Faktoren (Reproduktionsstrategie, Initialansiedlung, Mobilität und Mortalität der Jungtiere sowie in geringerem Umfang der älteren Stadien, fleckenhafte Verteilung der Nahrung) mit den abiotischen, z.T. recht extremen Bedingungen des Biotops (hohe Strömungsgeschwindigkeiten, Sedimentumlagerungen, extrem hohe oder niedrige Temperaturen, Salzgehaltsschwankungen u.ä.). Über Reproduktionsstrategien im Gezeitenbereich sowie das zeitliche Vorkommen planktischer und benthischer Larvenstadien gibt es einige grundlegende Veröffentlichungen (z.B. THORSON, 1946; JØRGENSEN, 1946; SMIDT, 1951; HEIBER, 1988). Dagegen fehlen Untersuchungen über den Prozeß der Ansiedlung als Wechselbeziehung zwischen Plankton und Benthos, wie sie aus anderen marinen Weichbodengemeinschaften vorliegen (z.B. MUUS, 1973; RUMOHR, 1980; LUCKENBACH, 1984; BOSSELMANN, 1989).

Die Ansiedlung planktischer Larven geht in die Dynamik der Populationen zunächst in Form der Bestandserhaltung und der großräumigen Verbreitung einer Art ein. Freilanduntersuchungen am Benthos des Wattenmeeres wurden in der Regel unter Verwendung eines Siebes von 1mm Maschenweite durchgeführt (z.B. BEUKEMA, 1976; 1982). Nur bei wenigen der früheren Untersuchungen wurden feinere Maschenweiten verwendet (SMIDT, 1951; BAGGERMANN, 1953) FARKE, 1979). So entstand eine Informationslücke über die der Ansiedlung folgenden populationsdynamischen Prozesse und die sie bestimmenden Faktoren.

Erst zu Beginn der 80er Jahre wurden verstärkt bei Benthosstudien im Wattenmeer und vergleichbaren Gebieten kleinere Maschenweiten verwendet, wobei z.T. die Initialsiedler, z.T. aber nur die postlarvalen Stadien erfaßt wurden (z.B. MÖLLER & ROSENBERG, 1983; MÖLLER et al.,

1985; REISE, 1987; BACHELET, 1987). REISE (1987) stellte dabei für das Wattenmeer fest, daß die räumliche Verteilung von Jung- und Alttieren nur in den seltensten Fällen übereinstimmt. Er diskutierte sowohl Wanderungen als auch Feinddruck als Erklärungsmöglichkeiten für die Änderungen der Verteilung mit dem Lebensalter.

Besonders die Freilandexperimente von REISE (1976; 1977 a,b; 1978) lenkten die Aufmerksamkeit auf die Jugendstadien der benthischen Makrofauna. Ähnlich zu amerikanischen Studien (VIRNSTEIN, 1977,1979) und den Experimenten im Kieler "Benthosgarten" (ARNTZ, 1977) schloß REISE mit Käfigen epibenthische Räuber von den Versuchsf lächen aus. Dies bewirkte einen extremen Anstieg der Individuendichte der Infauna durch Rekrutierung. Aus den Ergebnissen seiner Aus- sowie Einschlußexperimente (REISE, 1979) leitete REISE (1985) die Hypothese her, daß der Feinddruck auf bestimmte Fraktionen des Makrobenthos, besonders die Jugendstadien, der die Wattenmeergemeinschaft prägende Faktor sei. Die im Lebensraum Watt herrschenden abiotischen Milieufaktoren führen seiner Meinung nach nur in extremer Ausprägung, z.B. nach Eiswintern, zu direkten Auswirkungen auf die Lebensgemeinschaften, während der Feinddruck epibenthischer Räuber fortlaufend mehr oder minder stark in die Populationsstrukturen eingreift und diese verändert. Auf diese Weise würde die Individuendichte der Makrofauna so gering gehalten, daß Raum- und Nahrungskonkurrenz als bestandsregulierende Faktoren von untergeordneter Bedeutung seien.

Eine besondere Bedeutung haben die Jungtiere der Makrofauna, die wegen ihrer geringen Körpergröße auch als "temporäre Meiofauna" bezeichnet werden, in der "small food web"-Theorie von KUIPERS et al. (1981). Das von den Autoren postulierte "kleine Nahrungsnetz", zu dem Bakterien, Mikro- und Meiofauna aber auch kleine Formen der Makrofauna gerechnet werden, nutzt nach ihrer Schätzung etwa 3/4 des Nahrungsangebotes an Detritus und Primärproduktion im Wattenmeer.

Deutliche Anhaltspunkte dafür, daß die Jungtiere der Endofauna eine wesentliche Rolle im Energiefluß eines Ökosystems spielen können, lieferten MÖLLER et. al. (1985) aus dem Gebiet des Skagerraks/Kattegats. Sie zeigten für *Cerastoderma edule*, *Mya arenaria* und *Corophium volutator*, daß Jungtiere bei geringer Biomasse ein hohes Produktionspotential haben und daß diese Produktion nahezu vollständig durch kleine epibenthische Räuber abgeschöpft wird.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß trotz der zahlreichen Untersuchungen im Wattenmeer nach wie vor große Wissenslücken über den Prozeß der Initialansiedlung in situ, die ihn steuernden Faktoren sowie die sich anschließende postlavale Phase auf der Ebene einzelner Arten der Endofauna existieren. Im Jahr 1986 wurde im Borkumer Inselwatt (Deutsche Bucht, Emsästuar) die Ansiedlung sowie die Dynamik der Altersklasse 0 von *Macoma balthica*, *Mya arenaria* und *Cerastoderma edule* an fünf Stationen eines Transektes (zwischen HWL und NWL) untersucht. Um den Stellenwert des im Ökosystems Wattenmeer bedeutsamen Faktors "Feinddruck" in der Studie berücksichtigen zu können, wurden parallel zur Bestandsentwicklung der untersuchten endobenthischen Arten die epibenthischen Räuber im Untersuchungsgebiet erfaßt. Ziel war es, die Jungtierdynamik (Ansiedlung, Mortalität, Wachstum und Produktion) in Abhängigkeit von abiotischen und biotischen Faktoren zu beschreiben.

Dabei wurden insbesondere folgende Schwerpunkte gesetzt:

- Wo und in welchem Umfang findet die Ansiedlung der Larven statt?
- Welchen Einfluß hat die bereits etablierte Makrofauna an den fünf Stationen auf die Ansiedlung?
- Wodurch wird die räumliche Verteilung der Jungtiere bestimmt? Ist sie anders als die der Alttiere?
- Welchen Einfluß hat epibenthischer Feinddruck auf die Dynamik der einzelnen Arten?
- Wie wirken die einzelnen Prozesse (Ansiedlung, Wachstum, Feinddruck) zusammen?

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchungsgebiet

Das in dieser Dissertation untersuchte Rückseitenwatt der ostfriesischen Insel Borkum gehört zu dem insgesamt ca. 96km² großen, überwiegend sandigen Wattenkomplex "Randzel", der im äußeren Mündungsbereich der Ems in die Deutsche Bucht liegt (Abb.1). Der Fluß teilt sich dabei in die Wester- und Osterems, wobei die erstgenannte den tieferen Hauptarm bildet. Der mittlere Tidenhub in der von der Westerems zum Randzel führenden Fischerbalje beträgt 2,4m (DHI,1985). Nach OBERT (1982) ist durch die unterschiedliche Wasserführung in Wester- und Osterems im westlichen Teilbereich des Randzels ein Süßwassereinfluß der Ems bemerkbar. Der von ihm ermittelte Verlauf der Wasserscheide im Bereich des Inselwatts ist nahezu deckungsgleich mit dem Verlauf des Benthosprofils (Abb.4).

Äußere Teilbereiche des Randzels nahe der Westerems wurden im Rahmen des BOEDE-Projekts erfaßt, das zum Ziel hatte, das Ems-Dollart-Gebiet als Ökosystem zu modellieren (BOEDE, 1983). Dabei wurde unter anderem das Makrobenthos kartiert (van ARKEL & MULDER, 1979, 1982) sowie der Bestand an Krabben, Garnelen und Plattfischen erfaßt (STAM, 1979, 1982, 1984 a,b). Die Auswertungen dieser Einzelstudien gingen in die Gesamtbetrachtung des Ökosystemteilbereichs "äußeres Ästuar" ein, wozu z.B. auch die Leybucht gerechnet wurde.

Die einzige Bestandsaufnahme der benthischen Makrofauna des gesamten Randzels wurde von OBERT (1982) durchgeführt, verbunden mit einer Untersuchung der Sedimentverteilung. Nach dieser Untersuchung bestehen annähernd 70% der Fläche aus feinsandigen Sedimenten; rein schlickige Substrate fehlen gänzlich. Das Artenspektrum entsprach nach OBERT weitgehend dem anderer sandiger Wattenkomplexe, allerdings mit zwei Einschränkungen: 1. Es fehlten einige seltenere Species, u.a. mehrere Arten der Gattung *Nephtys*, *Ophelia* spp., *Scolelepis foliosa* und andere, 2. erreichten Arten, die normalerweise schlickige Böden bevorzugen, auf dem Feinsand außergewöhnlich hohe Dichten (*Nereis diversicolor*, *Heteromastus filiformis*, *Capitella capitata*).

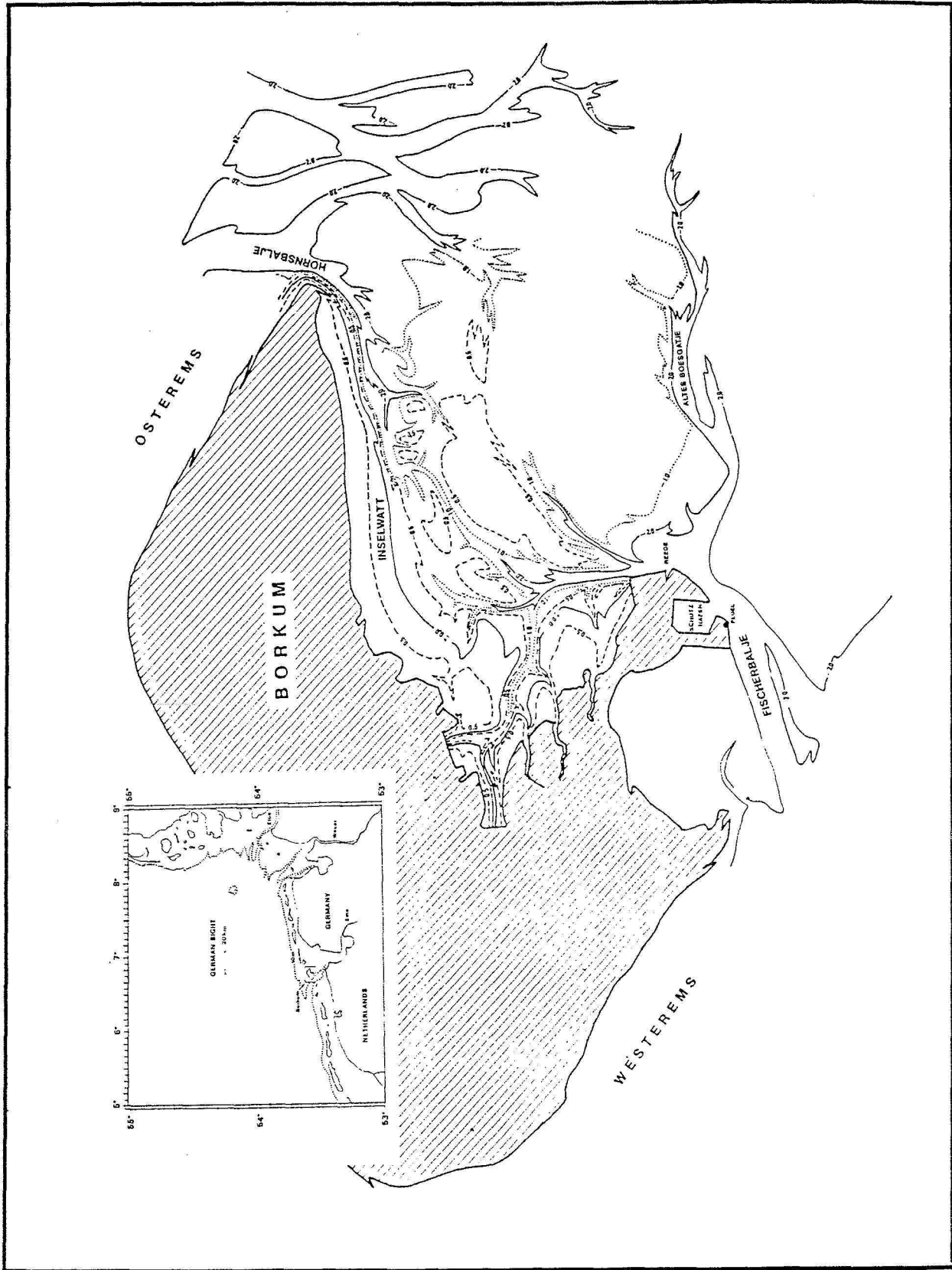


Abb. 1: Topographie des Inselwatts mit be- und entwässernden Stromrinnen.

Die von OBERT (l.c.) errechnete mittlere Biomasse des Randzel betrug 109g ATW/m^2 unter Einschluß der Miesmuschelbänke und 36g ATW/m^2 ohne diese. Weitere Informationen über das Benthos an der Station B3 des Profils stand von den 1983-84 vom Institut für Meeresforschung, Bremerhaven, durchgeführten Öl-Dispergator-Experimenten sowie von den ersten Räuber-Beute-Experimenten 1985 zur Verfügung.

2.2. Abiotische Parameter: Hydrographie, Wassertemperatur, Bodentemperatur und Sedimentzusammensetzung

Die an den 5 Stationen des Transekts geltenden hydrographischen Bedingungen wie Wasserhöhe und Wasserbedeckungszeit wurden im folgenden vom Schreiber des Pegels Fischerbalje (Standort siehe Abb. 1) abgeleitet. Hierfür wurde an mehreren Tagen vor Ort im Watt der Beginn der Wasserbedeckung für die einzelnen Stationen festgehalten. Diesen 5 Zeitpunkten konnten auf der Tidenkurve des Pegelschreibers Höhen zugeordnet werden, die dazu benutzt wurden, die oben erwähnten Parameter direkt abzulesen (Abb.2). Weiterhin wurden die Pegelaufzeichnungen, die vom Wasser- und Schiffsamt Emden zur Verfügung gestellt wurden, bezüglich der Höhe der Hochwasserstände und des damit verbundenen Tidenhubs im Untersuchungszeitraum ausgewertet.

Als Information über die sommerliche Erwärmung des Wasserkörpers im Untersuchungsgebiet wurde die täglich um 8 Uhr beim Feuerschiff "Borkumriff" mit einer Genauigkeit von $1/10^\circ\text{C}$ gemessene Oberflächentemperatur verwendet (DHI, 1987).

Bei jeder Benthosprobennahme wurde an allen 5 Stationen die Bodentemperatur in ca. 3cm Tiefe gemessen.

Zur Untersuchung der Sedimentzusammensetzung wurden mit Plastikrohren (25cm^2 Fläche, 30cm Tiefe) Sedimentkerne gezogen. Das Sediment verblieb in den Rohren, die mit Plastikfolie umwickelt

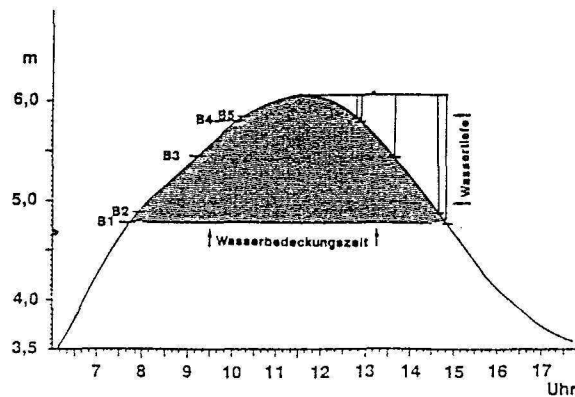


Abb. 2: Mittlere Tidenkurve im Bereich Borkum "Fischerbalje". Über den Zeitpunkt des Wasserbedeckungsbeginns an den 5 Stationen konnten die Wassertiefe und die -bedeckungszeit abgeschätzt werden.

senkrecht stehend aus dem Watt befördert und tiefgefroren wurden. Bei der Aufbereitung wurden die Sedimentkerne in verschiedene Horizonte eingeteilt, für die die folgenden Parameter bestimmt wurden: Wassergehalt, Korngrößenverteilung, Anteil $<63\mu\text{m}$, C_{ges} - und C_{org} . Der Anteil der Fraktion $<63\mu\text{m}$ wurde nur für die Proben weiter aufgeschlüsselt, in denen er mehr als 10% ausmachte (Stationen B1 und B5). Die Sedimentanalysen wurden nach den von BUCHANAN (1984) beschriebenen Verfahren der Trockensiebung (Korngröße) und der Pipettiermethode (Analyse der Fraktion $<63\mu\text{m}$) durchgeführt. C_{ges} und C_{org} wurden mit einem Carbon-Sulfur-Determinator (CS-125) der Fa. Leco Cooperation, St. Joseph, Michigan (USA) gemessen.

2.3. Biotische Parameter

2.3.1. Plankton

Die im folgenden beschriebenen Planktonproben dienten innerhalb der Gesamthematik dazu, den Zeitpunkt der Ansiedlung von Muschelbrut möglichst genau zu bestimmen. Einige wurden direkt

nach der Probennahme analysiert, um die Häufigkeit der Benthosbeprobung an die aktuell ablaufenden Siedlungsprozesse anzupassen.

Jeweils 3 Planktonproben wurden von Mai-September überwiegend in 3-4 tägigen Abständen bei Hochwasser (Stillwasser) genommen. Verwendet wurde dabei ein Apsteinnetz (Abb.3) mit einer Maschenweite von $125\mu\text{m}$. Der Ort der Probennahme ist in Abb. 4 (siehe S1) eingezeichnet. Bei extrem niedrigen Hochwasserständen wurde die Probennahme auf den Standort S2 verlagert. Um in diesem Flachwasserbereich (MTHW ca.50cm) Planktonfänge durchführen zu können, wurde das Netz nicht vertikal, sondern an einem 10m langen Seil horizontal durch den Wasserkörper gezogen. Durch den geringen Durchmesser des Netzkonus war es möglich, das Netz weitgehend in der Mitte des Wasserkörpers zu halten. Um Fänge endobenthischer Organismen zu vermeiden, die durch Schritte aufgewirbelt sein könnten, wurde die Fangstrecke nach jedem Netzzug gegen den Wind versetzt. (In diesem Flachwasserbereich bestimmt beim Kentern der Tidenströme der Wind die Hauptverwirbelungsrichtung.)

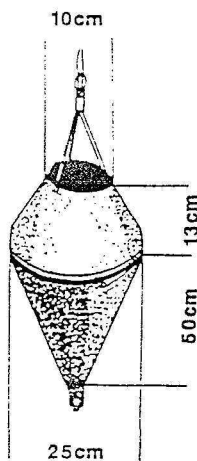


Abb. 3: Schematische Darstellung des Apstein-Netzes.

Die Planktonproben wurden in 5%igem, Borax-gepuffertem Formalin fixiert. Vor der Analyse wurden die Proben mit einem Planktonteiler nach KOTT (1953) geviertelt. Je nach Dichte der Muschellarven wurde 1/4 - 1 Probe aussortiert.

Zur Bestimmung der Genauigkeit dieser Fangmethode wurden 15 Eichfänge durchgeführt, wobei in die Netzöffnung ein wassergelagerter Digital-Strömungsmesser (Modell 2030 der Fa. General Oceanics, USA) eingesetzt wurde. Die Werte dieser Meßreihe sind in Tab. 1 des Anhangs wiedergegeben.

Nach Angaben des Herstellers dieses Strömungsmessers berechnen sich die beprobte Strecke und das gefilterte Wasservolumen wie folgt:

$$(1) \text{ Distanz [m]} = \frac{\text{Differenz in Zählung} \times \text{Rotorkonstante}}{999}$$

$$\text{Rotorkonstante} = 26,87$$

$$(2) \text{ Volumen des gefilterten Wassers [m}^3\text{]} =$$

$$(3,14 \times \text{Netzdurchmesser [m}^2\text{]} \times \text{Distanz [m]})/4$$

Rechnet man die mittlere Umdrehungszahl und ihre Standardabweichung anhand der Formeln in gefilterte Volumina um, dann liegt der methodische Fehler (= Streuung der Fängigkeit) der Planktonfänge bei 10,6%. Die Dichteangaben der Planktonfänge werden auf die theoretisch befischte Distanz von 10m bezogen.

2.3.2. Endofauna

2.3.2.1. Wahl der Stationen

Die Stationen des Benthosprofils (Abb. 4) wurden im April 1986 nach folgenden Kriterien ausgewählt: räumliche Lage im Untersuchungsgebiet, Sedimentbeschaffenheit, Vorkommen der zu untersuchenden Muschelarten und Unterschiede in der Faunengemeinschaft, soweit diese bei äußerer Beurteilung anhand der Lebensspuren der Tiere festgestellt werden konnten.

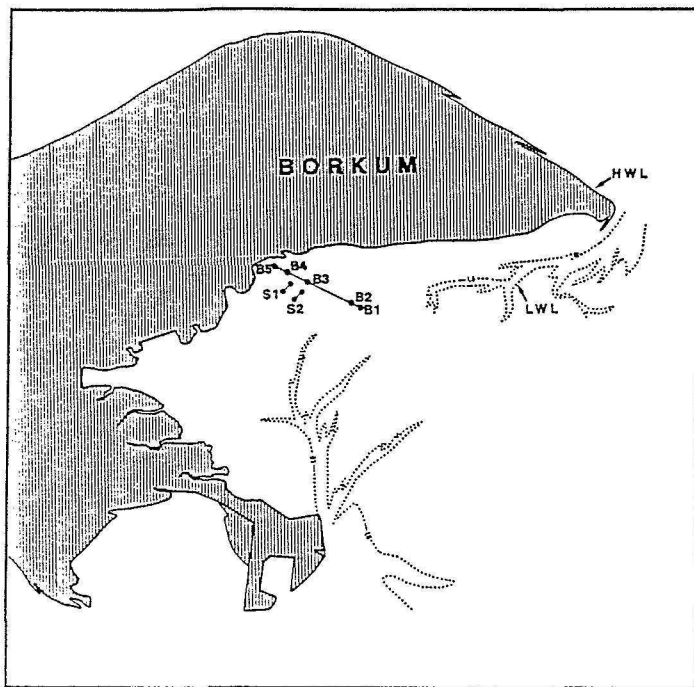


Abb. 4: Räumliche Lage des Benthosprofils und der Schiebehemenstationen.

Die Planktonproben wurden in Höhe der Station S1 gezogen.

Die 5 Stationen waren nach diesem Auswahlverfahren wie folgt zu charakterisieren:

B1: prielnah, "schlickig"; zahlreiche Löcher im Sediment, die von *Mya arenaria*-Siphonen stammen; viele Kotpillen von *Heteromastus filiformis*;

B2: Übergang von "schlickig" + prielnah zu sandig, aber immer noch relativ nah am Priel gelegen; Dichte des Schills diente als Indikator, wo das frühere Herzmuschelfeld besonders dicht war;

B3: Sandwatt mit "gleichmäßiger" Dichte von *Arenicola marina*; die Station liegt nicht im Zentrum der Gesamtzone, ist aber nach den äußerlichen Merkmalen nicht von tiefer liegenden Teilen des gleichen Typus zu unterscheiden; B3 war das Untersuchungsgebiet der vorjährigen Caissonexperimente und erneut Standort der Mesokosmen von Juli-September 1986;

B4: Übergang von *Arenicola*-Sandwatt zur "schlickigeren" *Nereis-Corophium*zone, wobei an B4 noch kein "Schlick" zu verzeichnen ist; Dichte von *A. marina* im Vergleich zu B3 deutlich reduziert, dadurch andere Oberflächenstruktur;

B5: nah an Salzwiesen und Gruppen; "schlickig" im Oberflächenbereich; zahlreiche Gänge von *Corophium* sp..

2.3.2.2. Methoden

Ansiedlung und postlarvale Bodenstadien

Um die frühen postlarvalen Bodenstadien der untersuchten Muschelarten zu erfassen, wurden die Stationen des Profils in 3-9 tägigen Zeitabständen mit einem Stechrohr beprobt. Pro Station wurden 7 Sedimentkerne (15 cm² Fläche, 10cm Tiefe) gezogen und ohne vorheriges Sieben mit Formalin (5%ig, Borax-gepuffert) fixiert. Die Fraktionierung der Proben erfolgte im Labor unter Verwendung eines Siebsatzes von 500, 250 und 125µm Maschenweite, wobei die 125µm-Fraktion den benthischen Anschluß an die Planktonproben darstellt und die 500µm-Fraktion an die Makrofaunaprobenserie anschließt. Die auf diese Art und Weise erstellten Teilproben wurden getrennt aufgearbeitet. Um die Tiere aus der 125µm-Fraktion vom Sediment zu trennen, wurde eine Spülanlage nach BOISSEAU (1957, zitiert nach McINTYRE & WARWICK, 1984) benutzt. Die Teilproben wurden unter einem Auflichtmikroskop (10- bzw. 25fache Vergrößerung nach Fraktion) sortiert.

Die soeben beschriebene Methode wurde bereits bei der 1985 durchgeführten Pilotphase des Projektes angewendet, die im gleichen Untersuchungsgebiet (=B3 des Profils) stattfand. Ein Vergleich von 2 Probennahmedaten der 85er 250µm-Serie mit den Ergebnissen von am gleichen Tag gewonnen 500µm-Proben macht deutlich, daß mit der kleinflächigeren Probenserie nur ein Teil (10-15) der vorhandenen 17-18 Arten erfaßt wurde (Tab.1). In der Regel handelt es sich um

diejenigen Species, die im Zuge der Rekrutierung durch eine hohe Anzahl vor allem kleiner Tiere charakterisiert waren.

Tab. 1: Vergleich der Probenserien >250µm und > 500µm bezüglich der Arterfassung.

Species	25.6.86 >500µm	25.6.86 >250µm	12.7.86 >500µm	12.7.86 >250µm
Polychaeta				
Errantia				
<i>Anaitides mucosa</i>	x	x	x	x
<i>Eteone longa</i>	x	x	x	x
<i>Harmothoe cf. sarsi</i>			x	
<i>Microphthalmus</i> sp.			x	
<i>Nereis diversicolor</i>	x	x	x	x
<i>Nephtys hombergii</i>				
Sedentaria				
<i>Arenicola marina</i>			x	
<i>Capitella capitata</i>	x	x	x	x
<i>Heteromastus filiformis</i>	x	x	x	
<i>Polydora</i> sp.		x	x	
<i>Pygospio elegans</i>	x	x	x	x
<i>Scoloplos armiger</i>	x	x		x
<i>Tharyx marioni</i>	x			
Oligochaeta spp.	x	x	x	x
Mollusca				
Gastropoda				
<i>Hydrobia ulvae</i>	x	x	x	x
<i>Retusa</i> sp.	x	x	x	
Bivalvia				
<i>Macoma balthica</i>	x	x	x	x
<i>Mya arenaria</i>	x		x	
<i>Mytilus edulis</i>		x	x	
Crustacea				
Amphipoda				
<i>Corophium</i> sp.	x	x	x	x
<i>Urothoe poseidonis</i> var. <i>Grimaldii</i>	x		x	
<i>Gammarus</i> sp.	x			
Andere				
Nemertini sp.	x	x		

Die Artenarealkurve der Probenserie $>250\mu\text{m}$ macht deutlich, daß rekrutierende Arten in der Regel bereits mit 4 Proben qualitativ erfaßt werden (Abb.5). Die 0-Altersklasse von *Macoma balthica* - als Vertreterin der untersuchten Bivalvia Arten - wurde stets in den Proben gefunden. Die Abundanzarealkurve dieser Art zeigt, daß die mittlere Individuendichte in 2 von 3 Fällen bereits durch 4 Parallelproben relativ verläßlich erfaßt werden kann (Abb.6). Im folgenden wird diese Probenserie als "Serie $>250\mu\text{m}$ " bezeichnet, die darin gefundenen Tiere als "Postlarven".

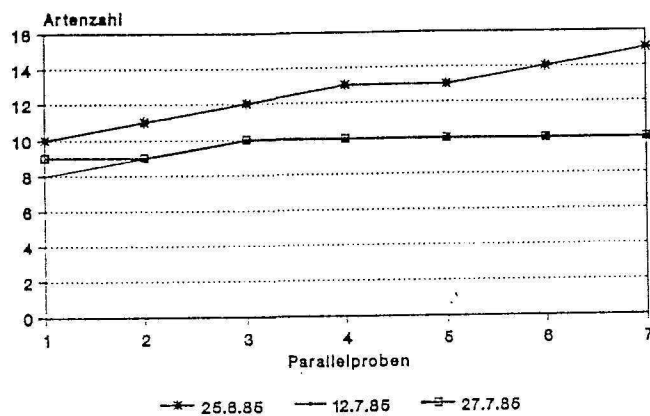


Abb. 5: Artenarealkurve der Probenserie $>250\mu\text{m}$ für die Station B3.

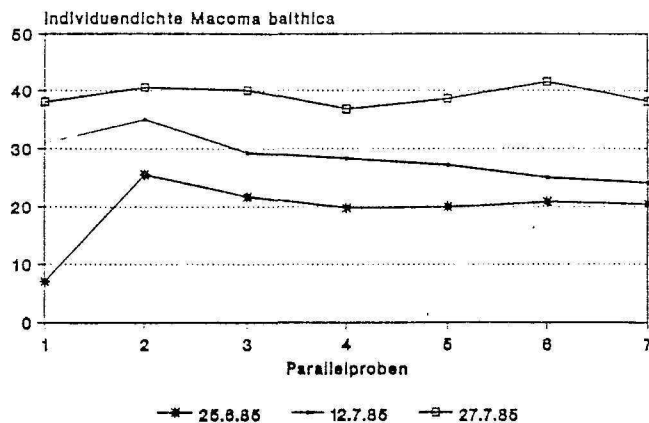


Abb. 6: Individuenarealkurve für *M. balthica* an der Station B3 (Probenserie $>250\mu\text{m}$).

Makrofauna

Zur Dokumentation der Bestände adulter Makrofauna und damit des biologischen Gradienten innerhalb des Profils, sowie später zur quantitativen Erfassung größerer Muscheln der sogenannten 0-Altersklasse, wurden die Stationen in 2-4wöchentlichen Abständen mit einem Stechkasten beprobt. Dieses Gerät hat eine Fläche von 10x10cm bei einer Höhe von ca. 27cm. Es wurden je Station 5 Parallelproben gezogen, die bereits im Feld über ein 500µm-Sieb fraktioniert wurden. Die Fixierung der Proben erfolgte unter Verwendung von 5%igem, gepufferten Formaldehyd. Die Proben wurden unter einem Auflichtmikroskop (10fache Vergrößerung) sortiert. Im folgenden wird diese Probenserie als "Serie>500µm" bezeichnet, die darin enthaltenen Tiere als "Juvenile" oder "Rekruten".

Driftfauna

Um die Drift postlarvaler Bodenstadien von *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule* sowie *Mya arenaria* direkt nachzuweisen, wurde im Juli 1988 ein Planktonnetz (200µm Maschenweite) im bodennahen Bereich (ca. 3cm über Grund) stationär befestigt (Abb. 7). Der Standort im Watt ist vergleichbar mit B3 aus den Vorjahren. Das als Rahmen dienende Schiebehämengestell wurde mit der Netzöffnung senkrecht zum auflaufenden Wasser verankert. Das Netzende wurde ebenfalls am Boden befestigt. Da im Untersuchungszeitraum extrem hohe Hochwasserstände auftraten, wurde das Netz erst nach dem Abfließen des Wassers geleert. Die Proben wurden mit 5%igem, Borax-gepufferten Formaldehyd fixiert.

2.3.3. Epifauna

2.3.3.1. Schiebehämen

Flachwasserfischerei mit einem Schiebehämen nach RILEY (Abb. 8) diente dazu, Vorkommen, Dichte und Größe epibenthischer Räuber im Untersuchungsgebiet B3/B4 zu beschreiben. Hierfür wurden



Abb. 7. Anbringen des Planktonnetzes zur Erfassung der Driftfauna (Foto: Künitzer).

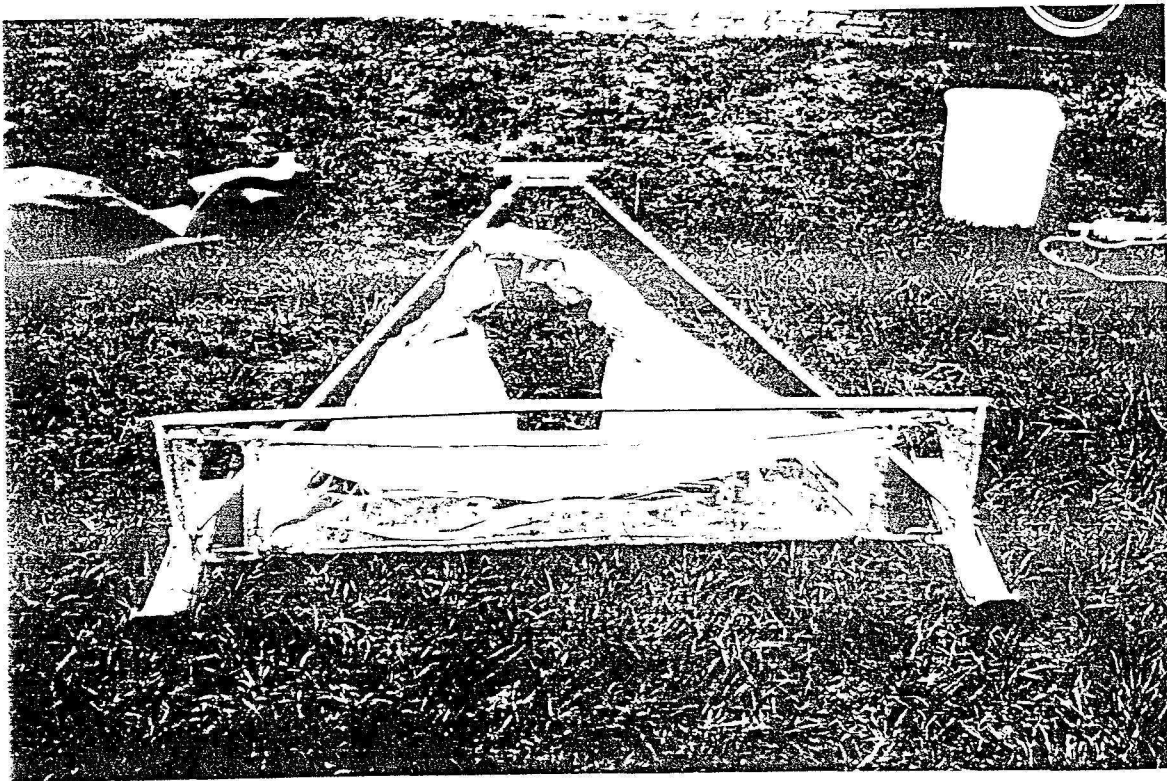


Abb. 8. Der für die Flachwassermischerei verwendete Schieberahmen

die Stationen S1 und S2 von April bis Oktober 1986 in Abständen von 1-2 Wochen bei HW mit diesem Gerät befischt. Das Netz hatte eine Öffnung von 1,2m Breite und eine Maschenweite von 1x1mm. Die Fangstrecke betrug 100m. Pro Fangdatum wurden jeweils 2 Hols an den beiden Stationen durchgeführt.

Mitgefangene Algen, überwiegend der Gattung *Enteromorpha*, wurden vor dem Fixieren bereits nach Tieren abgesucht und ausgesondert. Fixiert wurde wiederum mit einer 5%igen, gepufferten Formalinlösung. Traten in den Proben extrem hohe Dichten von juvenilen *Carcinus maenas* oder *Crangon crangon* auf, wurde die Anzahl der Tiere nach dem Aussortieren aus unterteilten Proben berechnet. Stichproben ergaben, daß der Fehler der aus unterteilten Proben errechneten Anzahl/Fang niedriger als 3% war. Die häufigsten epibenthischen Räuber *Crangon crangon* und *Carcinus maenas* wurden nach dem Sortieren der Proben vermessen (*C. crangon*: Gesamtkörperlänge in mm-Klassen; *C. maenas*: Carapaxbreite mit einem elektronischen Bildanalyse-Programm (VIDS-Programm, Fa. AI Tektron, Meerbusch)).

Das Zeitraster der im Jahr 1986 genommenen Plankton, Benthos- und Schiebehamenproben ist im Anhang, Tabelle 2 wiedergegeben.

2.3.3.2. Zählungen

Um die räumliche Verteilung noch nicht gezeitenwandernder Garnelen und Strandkrabben zu beschreiben, wurde vom 19.7 - 31.8.86 an den Stationen B1-B5 während der Niedrigwasserphase Zählungen in Pfützen durchgeführt, ähnlich wie sie von BERGHAIN (1984) beschrieben wurden. Hierfür wurde ein Kunststoffrahmen (42,5 x 42,5 x 20 cm) verwendet, der zunächst ausgeworfen und dann, um eine Flucht der darin enthaltenen Räuber zu verhindern, in den Boden eingedrückt wurde. Die darin gefangenen Strandkrabben und Garnelen wurden mit den Fingern aufgescheucht und gezählt. Diese Prozedur wurde insgesamt 5mal pro Station durchgeführt.

2.3.3.3. Senkrahmen

Zur Abschätzung der Fängigkeit des Schiebehemens für die häufigsten epibenthischen Räuber wurden Senkfallen von 1x1m Fläche verwendet, ähnlich den von ANEER & NELLBRINK (1977) benutzten. Im Gegensatz zu diesen Autoren, die ihre Rahmen räumlich variabel in einem Flachwasserbereich ohne Tiden einsetzten (d.h. versetzbar, Rahmenhöhe größer als Wasserhöhe), wurden die hier beschriebenen Senkrahmen fest im Watt installiert (Abb. 9). Da die Rahmenhöhe geringer war als die Wassertiefe, mußte die Oberfläche mit Netzgaze (1 x 1 mm Maschenweite) abgedeckt werden.

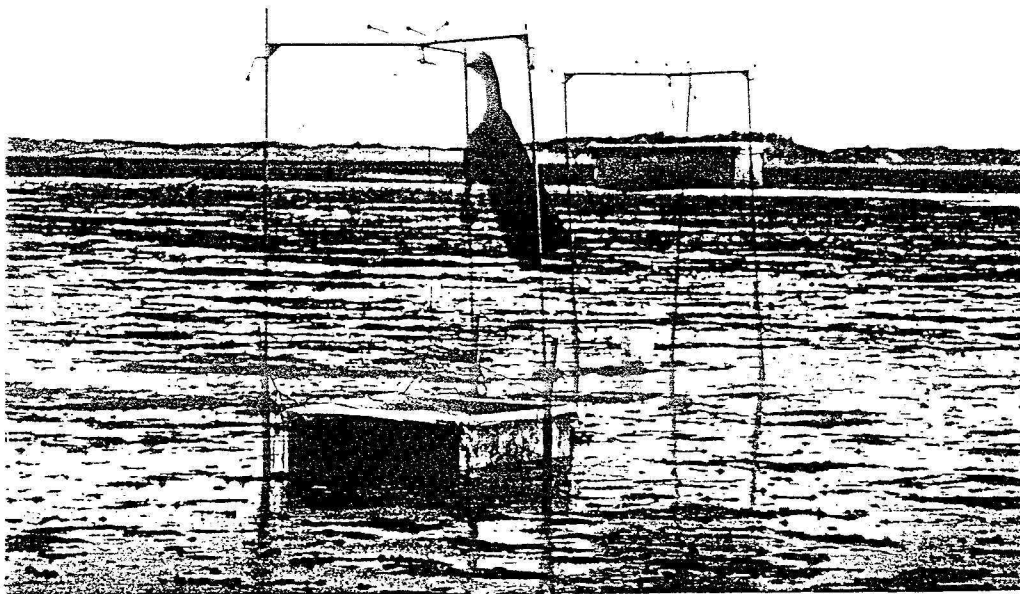


Abb. 9: Aufbau der Senkfallen vor Ort (Foto: Haberstroh).

Die vergleichende Probenahme von Schiebehemen und Senkfallen wurde im August 1987 durchgeführt. Parallel zu den Schiebehemenfängen wurden die Fallen ausgelöst und nach dem Absenken fest in den Boden gedrückt, um ein Unterspülen zu vermeiden. Nach Ablauf des Wassers wurde die Gaze von den Fallen gelöst, die obersten 1-2 Zentimeter des vom Rahmen umfaßten Bodens abgetragen und über ein Sieb (1mm Maschenweite) in eine Wanne gegeben. (Um ein Austrocknen zu vermeiden, schlagen sich epibenthische Räuber bei Niedrigwasser in den Boden

ein, bleiben allerdings im Oberflächenbereich.) Anschließend wurde der Wanneninhalte wieder in den Rahmen ausgebracht. Nach der Konsolidierung des Sediments wurden die Fallen erneut hochgezogen. Die Senkfallenproben wurden mit 5%igem Formaldehyd fixiert und die darin enthaltenen epibenthischen Räuber bestimmt und gezählt. Eine Stichprobe von Strandkrabben und Nordseegarnelen aus Senkfallen und Schiebehaken wurde in mm-Klassen vermessen.

2.4. Erhebung und Aufbereitung der Daten

Für die verschiedenen Untersuchungsschwerpunkte wurden unterschiedliche Anzahlen von Parallelproben bearbeitet (Tab. 2). Die Individuendichte aus den einzelnen Probenserien wird im Ergebnisteil als arithmetisches Mittel der ausgewerteten Parallelproben dargestellt. Zuvor wurde für die Probenserie $>250\mu\text{m}$ geprüft, ob die Darstellung des Mittelwertes stark von der des Medians abweicht (Abb. A1 im Anhang).

Tab. 2: Aufbereitungsschema der Proben

	Ansiedlung	Dynamik der Postlarven	Dynamik "juveniler" und adulter Stadien
Stechrohrfläche	15 cm ²	15cm ²	100cm ²
Anzahl der Proben	4	7	5
Probenfläche	60cm ²	105cm ²	500cm ²
Maschenweite	125 μm	250 μm	500 μm

Vielfach wurden aus den Stechrohr- und den Stechkastenproben nur die Muscheln aussortiert. Dabei wurde in den einzelnen Probenserien chronologisch vorgegangen, um neben den Winterringen bei älteren Muscheln auch die Größenunterschiede als Trennungsmerkmal zwischen 0- und I-Altersklasse zu benutzen. Während bei *Macoma balthica* und *Cerastoderma edule* deutliche Winterringe

ausgebildet wurden (ORTON, 1926 zitiert nach BROCK, 1979; LAMMENS, 1967), war bei der hier untersuchten Population von *Mya arenaria* dieses Merkmal nicht immer deutlich ausgeprägt. Bei dieser Art wurde die Trennung der Altersklassen 0 und I anhand der Längen-Häufigkeits-Verteilung der mit dem Stechkasten erfaßten Tiere vollzogen.

Nach dem Aussortieren und Bestimmen der Bivalvia wurden Tiere <8mm mit einem elektronischen Bildanalyse-Programm (VIDS-Programm, Fa. AI Tektron, Meerbusch, Meßgenauigkeit +25 µm) vermessen. Bei größeren Muscheln wurde die maximale Schalenlänge mit einer Schieblehre ermittelt.

Um zu prüfen, welche Probenserie (>250 oder >500 µm) die Größenstruktur der 0-Altersklasse von *M. balthica* am repräsentativsten wiedergab, wurden die Meßwerte aus den beiden Serien ähnlich dem von BACHELET (1986) verwendeten Verfahren zusammengelegt. Hierfür wurde zunächst ermittelt, für welchen Längenbereich die einzelnen Serien als quantitativ zu bezeichnen waren (Anhang Abb. A2, Tab. A3). So erfaßten beispielsweise Stechkastenproben *Macoma* ab einer Größe von etwa 1000µm quantitativ, Stechröhrenproben ab einer Schalenlänge von 400µm. Die aus beiden Serien zusammengelegte Längen-Häufigkeitsverteilung umfaßte also Tiere der Größe >400-<1000µm aus der Serie >250µm und alle Muscheln >1000µm aus der Serie >500µm. Um die unterschiedlichen Probenflächen auszugleichen wurden die Klassenhäufigkeiten auf 1m² Fläche bezogen.

Zur Erstellung der Längen-Häufigkeits-Verteilungen, für die damit verbundene Statistik (Kolmogoroff-Smirnoff-Test) und zur Berechnung mittlerer Längen (inkl. 95% Vertrauensbereich) wurde das Programm STATPAK (Northwest Analytical, Inc., Portland Oregon, USA) verwendet.

Das Wachstum der untersuchten Muschelarten wird als Zunahme der mittleren Schalenlänge beschrieben. Wachstumsraten werden über die Zunahme der mittleren Schalenlänge pro Tag oder über das größte gefundene Individuum einer Art geschätzt.

Zur Berechnung der Biomasse wurde für jede Muschelart eine Größen-Gewichtsbeziehung hergestellt. Hierfür wurde die maximale Schalenlänge von jeweils 30 Tieren pro Art gemessen und das Feuchtgewicht bestimmt. Dabei wurden die Schalen nicht entfernt. Die Werte gingen in die Gleichung

$$\log_{10}(W) = b \cdot \log_{10}(L) + a$$

ein, um die artspezifischen Größen b und a zu berechnen und damit die Beziehung zwischen Schalenlänge L und Gewicht W mathematisch wiedergeben zu können.

Die Sekundärproduktion wurde nach der von CRISP (1971) beschriebenen Gleichung:

$$P = \sum \frac{N_t + N_{t+1}}{2} \cdot \Delta W \quad \text{berechnet.}$$

Die Produktionsabschätzung in Form der Elimination wurde nach der Formel von WINBERG (1971):

$$E = \sum \frac{W_t + W_{t+1}}{2} \cdot (N_{t+1} - N_t)$$

abgeschätzt. P/\bar{B} und E/\bar{B} Verhältnisse wurden im allgemeinen über den Untersuchungszeitraum Mai bis August (Ende der Phase feststellbaren Wachstums) 1986 ermittelt.

Die Berechnung von Diversität (SHANNON & WEAVER, 1963) und Evenness der Makrofauna (>500 μm) an den 5 Stationen sowie eine Clusteranalyse der Gemeinschaften erfolgte mit Hilfe des Programms von PIEPENBURG (Institut für Polarökologie, Kiel). Bei der Auswahl der Datentransformation, von Distanzmaß und Ähnlichkeitsindex wurden nach den Empfehlungen von FIELD et al. (1982) für benthische Datensätze vorgegangen.

Als Maß für die Verteilung der Tiere wurde das Verhältnis von Varianz zu Mittelwert berechnet. Nach ELLIOT (1971) lassen sich hieraus folgende Aussagen ableiten:

Varianz < Mittelwert: gleichmäßige Verteilung (positive Binomialverteilung)

Varianz = Mittelwert: zufällige Verteilung (Poisson-Verteilung)

Varianz > Mittelwert : geklumpfte Verteilung (negative Binomialverteilung).

Der statistische Vergleich der Abundanzen an den 5 Stationen wurde über das graphische Verfahren der "box & whisker plots" durchgeführt (TUKEY, 1977), das von MCGILL et al. (1978) durch die Einführung eines Konfidenzbereichs erweitert wurde. Zur Berechnung wurde das Programm STATVIEW von Microsoft verwendet, das die Spannweite des Kerbbereichs als 95% Konfidenzintervall vorgibt.

2.5. Diskussion

Das Ziel der vorliegenden Dissertation war es, die Ansiedlung, die zeitliche und räumliche Verteilung sowie das Wachstum und die Produktion junger Muscheln im Gezeitenbereich des Watts zu untersuchen. Die wesentlichen Aussagen beruhen also auf den Ergebnissen der kleinflächigen Probenserie mit ihren unteren Maschenweiten von $125\mu\text{m}$ (Ansiedlung) bzw. $250\mu\text{m}$ (Verteilung postlarvaler Stadien). Diese Ergebnisse werden ergänzt durch Daten über das Auftreten planktischer Larven und durch eine zweite unabhängige Benthosprobenserie ($>500\mu\text{m}$).

Eine umfangreiche Zusammenfassung von Publikationen mit dem Schwerpunkt Ansiedlung oder Rekrutierung unter Einbezug der Ansiedlung gab BACHELET (1987, S. 26-29). Ein Teil hiervon, ergänzt durch weitere Literaturzitate, ist in Tabelle 3 aufgeführt. Eine ähnliche Zusammenstellung wurde von BUTMAN (1987) veröffentlicht, die allerdings mehr dem Thema Initialansiedlung zuzuordnen ist. Die einzelnen Untersuchungen unterscheiden sich recht deutlich in der Erfassungsfläche der einzelnen Sedimentkerne, der gesamten Probenfläche und den zeitlichen Abständen zwischen den Probennahmen.

Tab. 3: Untersuchungen zur Ansiedlung von Invertebratenlarven und zur Populationsdynamik von Jungtieren in marinen Weichbodengemeinschaften

Zitat	Gebiet	Maschenweite	Stechrohrfläche	Parallelen	Gesamtfläche	Untersuchungsziel
Bachelet, 1986, 1987	Eulitoral	0,063/0,1mm 0,4mm	8 cm ² 400 cm ²	3 - 5 3 - 5	24-64 cm ² 1200-2000 cm ²	Rekrut. u. Rolle Juveniler in benth. Weichbodengem.
Farke, 1979		0,25mm	10,75 cm ²	5	53,75cm ²	Populationsdynamik Tharyx m.
Farke & Berghuls (1979)		0,05-0,4mm	k.A.			Larvale Entwickl. u. Wanderung v. Arenicola marina
Gee et al., 1985		0,125mm	4,4 cm ²	3	13,2 cm ²	Feinddruck auf Juvenile
Luckenbach, 1984		0,105mm	1,8 cm ²	40	72 cm ²	Ansiedlung u. Rekrutierung
Relse, 1979 a		0,25mm	10 cm ²	6	60 cm ²	Feinddruck auf Juvenile
Relse, 1987		0,25mm	10 cm ²	4 bzw. 12	40 bzw. 120 cm ²	großräumige Verteilung von Juvenilen (Proben gepoolt)
Smidt, 1951		geschlämmt	25 cm ²	4	100 cm ²	Reproduktion, Wachstum u. Produktion von Benthos
Wilson, 1984		0,25mm	78 cm ²	5	390 cm ²	Feinddruck u. Interspez. Wechselwirkungen (juv.+ ad.)
Zajak & Whillach, 1982 a		0,297mm	9,1 cm ²	5	45,5 cm ²	zellf. Variation bei Wiederbesiedlung
Bosselmann, 1989	Sublitoral	0,1mm	10/22 cm ²	2-4 (gepoolt)	40-44 cm ²	Entwicklung benthischer Gemeinschaften durch Larvalans.
Möller, 1986		0,2mm	16 cm ²	20-40	320-640 cm ²	Einfluß phys. Faktoren auf Postlarven u. Rekrutierung
Möller et al., 1985		0,2mm	16 cm ²	20-40	320-640 cm ²	Infauna Produktion, Elimination u. P/B Verhältnisse
Muus, 1973		0,265mm	189 cm ²	5	945 cm ²	Ansiedlung Muschellarven
Rumohr, 1980		0,063/0,125mm	19,6 cm ²	?	?	Entwicklung benthischer Gemeinschaften durch Larvalans.
Olafsson, 1988		0,08mm	4,52/8,76 cm ²	4 bzw. 7-15	18,1/61,3-131,4 cm ²	Effekt von Algenmatten auf Ansiedlung
Watzin, 1983		0,063mm	100 cm ²	7.1.04	600 cm ²	Effekt Meiofauna auf Ansiedlung von Makrofauna

Maßgabe für die Wahl des Probengeräts und damit der beprobten Fläche war, daß die zu untersuchenden Arten und Stadien repräsentativ in den Proben vertreten sein sollten. Angaben über minimale Arten- und Abundanzareale zur objektiven Absicherung der Methoden wurden bei den in Tab. 3 zitierten Artikeln jedoch nicht gemacht. Allerdings geben MÖLLER (1986), MÖLLER & ROSENBERG (1983) und MÖLLER et al. (1985) an, die Anzahl der Parallelproben (20-40) nach der Streuung des "standard errors" ausgerichtet zu haben, um statistisch absicherbare Ergebnisse zu erzielen. Allgemein weist aber die hohe Streuung von Mittelwert bzw. Median gerade bei Dichteangaben von postlarvalen und juvenilen Stadien darauf hin, daß die tatsächlich vorhandene Individuendichte einer Art nur mit einem hohen Fehler abgeschätzt werden kann. So ist z.B. das minimale Abundanzareal von *Macoma balthica* in 2 von 3 Fällen bereits mit 4 Parallelproben erreicht. Es kann aber auch der Fall eintreten, daß selbst bei 7 Parallelproben diese minimale Probenfläche nicht sicher erreicht wird. In solchen Fällen kann, bei geringen zeitlichen Abständen zwischen den Probennahmen, die Zeitserie Aufschluß über die tatsächliche Größenordnung der Abundanz geben. Streuungen des "standard error" in der Größenordnung wie sie in der vorliegenden Arbeit gefunden wurden, traten trotz größerer Probenzahl und -fläche ebenfalls bei MÖLLER & ROSENBERG (1983) auf.

Mit einer Fläche von insgesamt 105cm^2 zur Erfassung postlavalen Stadien liegt die in dieser Arbeit verwendete Methode im oberen Bereich der in Tab. 3 zitierten Untersuchungen aus dem Gezeitenbereich. Die durch die verschiedenen Methoden erfaßten Flächen reichen von $45,5$ (ZAJAK & WHITLACH, 1982) bis 390cm^2 (WILSON, 1989). Die überaus große Probenfläche in der letztgenannten Untersuchung kann dadurch erklärt werden, daß mit einer Methode sowohl juvenile als auch adulte Stadien erfaßt werden sollten. In der vorliegenden Arbeit wurde hierfür eine zweite großflächigere Probenserie mit größerer Maschenweite und weiteren Zeitabständen verwendet.

BACHELET (1986) vereinigte die Längenmessungen von *Macoma balthica* aus zwei Probenserien, um Informationen über die gesamte Population, sowohl die Altersklasse 0 als auch ältere Stadien, zu

erlangen. Das Verfahren wurde in der vorliegenden Arbeit ebenfalls verwendet, um den Fehler kleinflächiger Stechröhre bei der Erfassung großer, aber seltener Stadien dieser Altersklasse zu reduzieren. Es zeigte sich, daß der zusätzliche Informationsgehalt einer solchen gepoolten Verteilung aufgrund der niedrigen Wachstumsrate und der vergleichsweise hohen Ungenauigkeit der Serie $>500\mu\text{m}$ bei der zeitlichen Erfassung des Wachstums relativ gering war. Auf weitergehende Verwendung des vereinigten Datensatzes (z.B. Abschätzung der Abundanz, mittlere Schalenlänge, etc.) wurde weitgehend verzichtet, da die nach SACHS (1986) erforderliche mathematische Voraussetzung zur Bildung arithmetischer Mittel (gleiche Varianzen in den Probenreihen) nicht gegeben war. Das Verfahren von BACHELET (1986) wurde demzufolge nicht auf die anderen Muschelarten angewendet.

Von den Zeitabständen zwischen den Probennahmen her sind von den in Tab. 3 zitierten Veröffentlichungen die von LUCKENBACH (1984, 1-5 Tage) und in der vorliegenden Dissertation (3-9 Tage) eingehaltenen Zeitintervalle die kürzesten. BUTMAN (1987) führte mehrere Untersuchungen an, bei denen ähnlich geringe Zeitabstände zwischen den Probennahmen eingehalten wurden. Dies hat sich bei der Beschreibung der Initialansiedlung sowie der sich anschließenden relativ schnell ablaufenden Prozesse als Vorteil erwiesen. Auch BACHELET (1986) schätzte, daß eine wöchentliche Probennahme zur Erfassung der Initialansiedlung erforderlich sei, hielt aber wegen des zu erwartenden hohen Probenaufkommens einen zweiwöchigen Probennahmerhythmus ein.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß die Aussagekraft der Ergebnisse aus der Probenreihe $>250\mu\text{m}$ durch die häufigen Probennahmen und durch den Vergleich mit einer zweiten unabhängigen Methode bedeutend erhöht werden konnte.

3. Abiotische Rahmenbedingungen

3.1. Hydrographie

Die Hochwasserstände des Pegels Fischerbalje (Abb.10) zeigen, daß in den Hauptuntersuchungszeitraum Mai-September 1986 mehrere besonders hohe Springtiden fielen. Dabei wurde der normale Rhythmus von Spring- und Nipptiden anscheinend durch eine andere Strömungsdynamik überlagert: Bis September ist bei jeweils drei aufeinanderfolgenden Springtiden eine generelle Zunahme der Hochwasserhöhe zu erkennen. Die erwähnten besonders hohen Springtiden ereigneten sich Anfang Juni (Maximum 4.6.86: 6,59m), Ende Juli (Maximum 24.7.86: 6,62m) und Anfang September (Maximum 8.9.86: 6,62m).

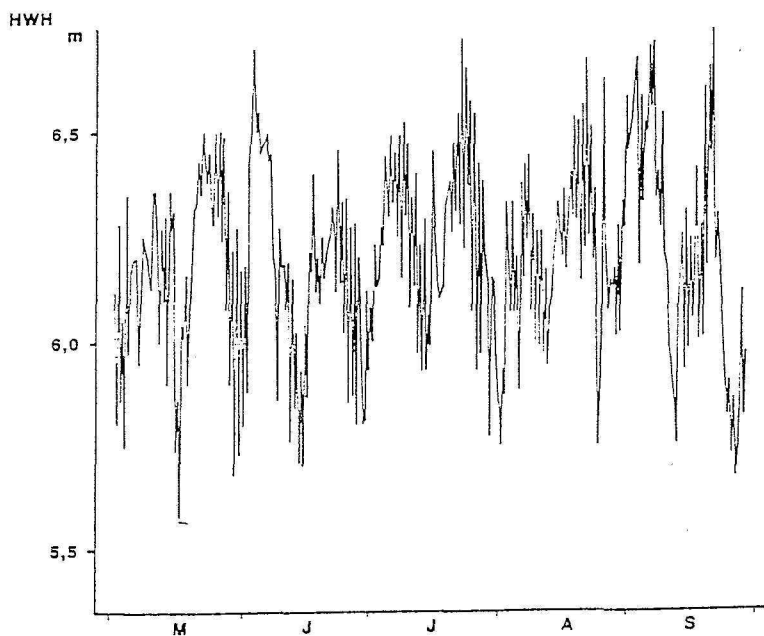


Abb. 10: Darstellung der Hochwasserstände im Untersuchungszeitraum Mai-September 1986 gemessen vom Pegel "Fischerbalje".

Besondere Beachtung muß ferner dem HW-Stand vom 27.8.86 geschenkt werden, der mit 6,53m innerhalb einer Nipp-Periode liegt. Dieser Widerspruch ist durch ein Sturmtief über der Deutschen Bucht zu erklären. An diesem Tag wurde am Feuerschiff "Borkumriff" eine

Windgeschwindigkeit von bis zu 44 Knoten bei einer Wellenhöhe von maximal 3m gemessen (DHI, 1987).

Neben den absoluten Hochwasserständen ist die Größe des Tidenhubs ein Indikator dafür, ob zu bestimmten Zeiten besonders hohe oder niedrige Strömungsgeschwindigkeiten im Untersuchungsgebiet auftraten. Der normale Tidenhub beträgt in der Fischerbalje 2,4m (DHI, 1985). Tidenhübe über 2,8m wurden am 26./27.5. (2,9m), am 23. und 24.7. (2,87 und 2,85m) und am 22. und 23.8. (2,96 und 2,85m) gefunden. Weniger als 2m Tidenhub waren am 18.5. (1,8m), vom 30.7 - 2.8. (1,74 - 1,82m) und am 27., 28. und 30.8. zu verzeichnen.

3.2. Wassertemperaturen

Die Temperatur des Oberflächenwassers beim Feuerschiff "Borkumriff" stieg von Mitte Mai bis Mitte August deutlich von 8,5°C auf maximal 17,9°C am 19.8.86 (Abb. 11, Werte von DHI, 1987). Dabei kam es während des Anstiegs zum Auftreten von zwei relativen Maxima mit Temperaturen um 15,5 (18/19.6.) und 16,7°C (3/4.7.). Die mittlere Oberflächentemperatur war im August mit 17,4°C am höchsten. In den folgenden Monaten nahm die Temperatur kontinuierlich ab, lag aber auch im Oktober noch deutlich über 10°C.

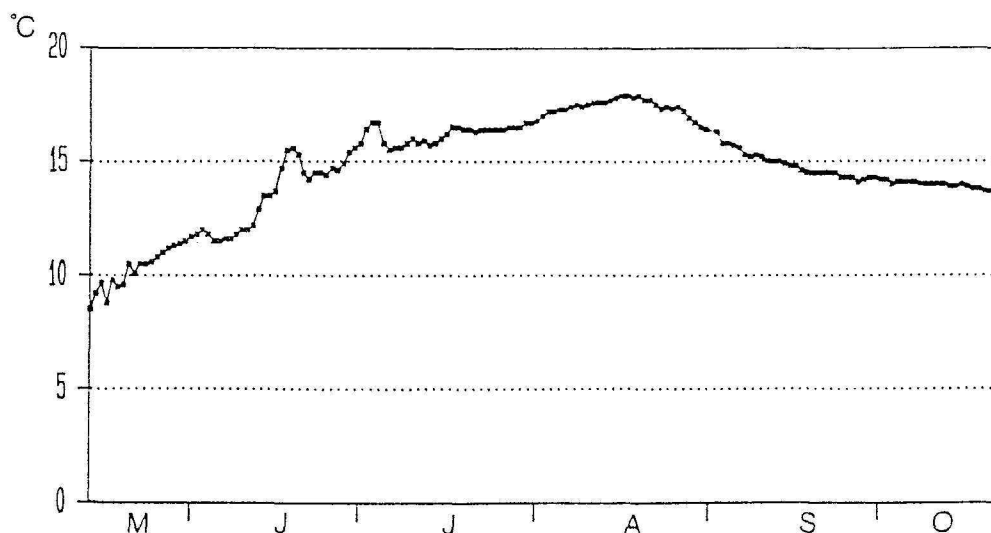


Abb. 11: Verlauf der Oberflächentemperatur des Wasserkörpers beim Feuerschiff "Borkumriff" (Werte aus DHI, 1987).

3.3. Bodentemperaturen

Die Bodentemperaturen waren bei den Probennahmen auf dem Benthosprofil weitgehend ähnlich (Abb. 12). Geringe Unterschiede für die Stationen ergaben sich nur im Bereich der Temperaturmaxima und -minima. So betragen die Minimaltemperaturen der Stationen B1 und B2 5,5°C (14.5.86) und die Maximaltemperaturen 22,7°C (19.6.86, B1) bzw. 23,5°C (2.7.86, B2). An den Stationen B3-B5 lagen die Werte im Bereich zwischen 4,8°C (14.5.) und 26,8°C (2.7.86).

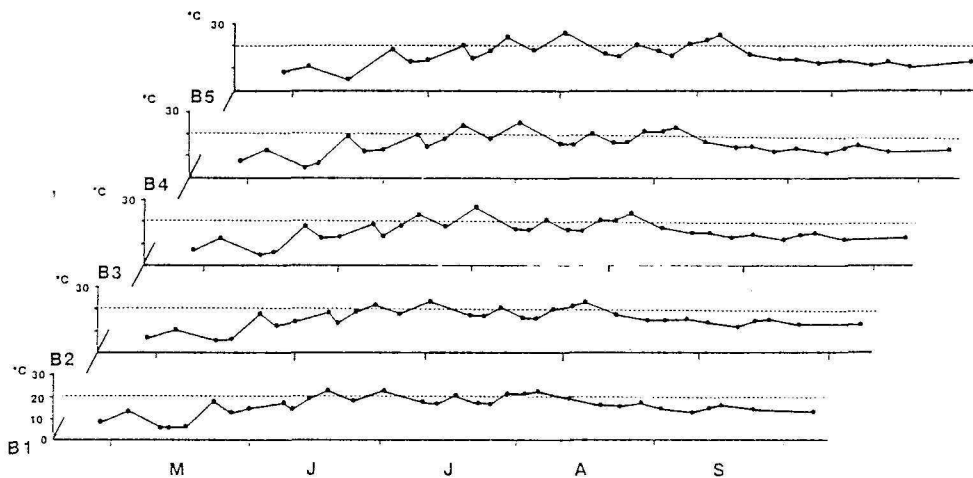


Abb. 12: Bodentemperaturen an den 5 Stationen des Benthosprofils.

3.4. Sedimentzusammensetzung

Das Watt an den Stationen B1-B5 ist aufgrund seiner Sedimentparameter (Tab. 4) im Oberflächenbereich wie folgt zu charakterisieren: B1 als feinstsandiger Schlick, B2-B4 als Feinsand und B5 als schlickiger Feinsand. Dieser Klassifikation liegt die Einteilung der Wattsedimente nach SINDOWSKI (1961, zitiert nach REINECK, 1978) zugrunde.

An den Stationen B2-B4 überwog der Feinsandanteil in allen Horizonten bis 10cm Tiefe. Dagegen wurde an der Station B1 ein Wechsel von feinstsandigem Schlick (0-3cm Tiefe) zu

Tab. 4: Sedimentparameter der Stationen B1-B5 (Sedimentkerne gezogen am 28.5.86).

Station	Redoxhorizont (cm)	Sedimenthorizont (cm)	Wassergehalt (%)	Anteile der verschiedenen Korngrößen im Sediment (%)						Cges (%)	Corg (%)				
				>500µm	>250µm	>125µm	<63µm	Ø31,5µm m	Ø7,8µm m			Ø3,9µm m	Ø<3,9µm m		
5	5-8	0-3	29,43	0,08	2,12	75,48	10,58	11,76	2,92	2,24	1,34	0,6	3,2	0,6993	0,3657
		3-6	21,58	0,16	1,76	79,34	11,22	7,22	1,92	0,88	0,7	0,4	2,2	0,6515	0,2474
		6-10	18,75	0,14	2,7	83,28	8,52	5,16	1,04	0,5	0,38	0,4	2,12	0,2758	0,1393
4	1	0-2	25,16	0,16	1,02	85,52	10,32	3,28						0,3436	0,1704
		2-5	18,85	0,06	0,7	87,18	9,5	2,7						0,2172	0,092
		5-10	18,24	0	1	86,96	8,94	2,98						0,2716	0,0999
3	3-7	0-3	22,05	0,02	2,6	85,42	8,9	2,96						0,2632	0,1084
		3-6	18,71	0,12	3,06	86,88	8,6	2,42						0,1938	0,074
		6-10	17,77	0,12	2,68	85,68	8,88	2,62						0,2092	0,0838
2	2,5-3,5	0-3	23,46	0,74	6,34	70,54	15,28	6,94						0,487	0,2077
		3-6	19,02	0,3	3,88	64,4	20,34	6,04						0,4252	0,1534
		6-10	17,82	0,06	1,9	76,2	17,5	4,04						0,2943	0,1253
1	0,5	0-3	43,02	0,12	1,7	34,92	36,24	26,68	5,84	3,78	3,36	2,74	6,24	1,428	0,7667
		3-6	30,2	0,1	1,68	33,48	44,58	19,88	5,54	2,88	2,16	1,96	4,12	1,448	0,5408
		6-10	22,94	0,16	1,7	35,78	48,08	13,9	4,12	1,68	1,2	1,46	2,48	1,1121	0,3189

schlickigem Feinstsand (3-10cm Tiefe) gefunden. An der Station B5 veränderte sich die Körnung des Sediments ebenfalls mit der Tiefe und zwar vom schlickigen Feinstsand (0-3 cm) zum Feinstsand (3-10cm). Im folgenden wird das Substrat an den Stationen B1 und B5 zur Vereinfachung als Mischsediment bezeichnet.

Der Wassergehalt im Sediment entspricht den Literaturwerten für Sand- bzw. Mischwatten (siehe REINECK, 1978). Die Redoxhorizonte waren an den Stationen B2 und B4 vergleichsweise niedrig, dafür, daß es sich hier um sandige Böden handelt.

Für das gesamte Profil betrachtet, fielen C_{ges} und C_{org} von der Station B1 bis zur Station B3 ab und stiegen von dort aus bis zur Station B5 wieder an. Dies entsprach der räumlichen Verteilung des Feinstsandanteils und des Anteils $<63\mu m$ im Sediment.

Für die Station B1 muß noch hinzugefügt werden, daß das Sediment überwiegend in Form von Kotballen gebunden war. Wie bei dem Fraktionieren der Probenserie $>250\mu m$ beobachtet werden konnte, gab es dabei unterschiedliche Fraktionen an Kotballen: solche, die im Sieb $>250\mu m$ liegenblieben und diejenigen, die der $>125\mu m$ Fraktion angehörten.

3.5. Zusammenfassung

Das Untersuchungsgebiet kann aufgrund der räumlichen Lage der Stationen zueinander in einen oberen (B3-B5) und einen unteren Bereich (B1, B2) eingeteilt werden (Abb. 13). Die Station B3 nimmt hierbei allerdings eine Sonderstellung ein, da sie aufgrund der Wassertiefe und der Wasserbedeckungszeit in etwa die Mitte des Transekts darstellt.

Der Untersuchungszeitraum wird im wesentlichen durch Springtiden, Stürme und Extrema in Boden- und Wassertemperaturen gegliedert. Auf die Bedeutung dieser Faktoren wird in der Diskussion der zeitlichen und räumliche Verteilung der Muscheln und in der Diskussion ihres Wachstums eingegangen.

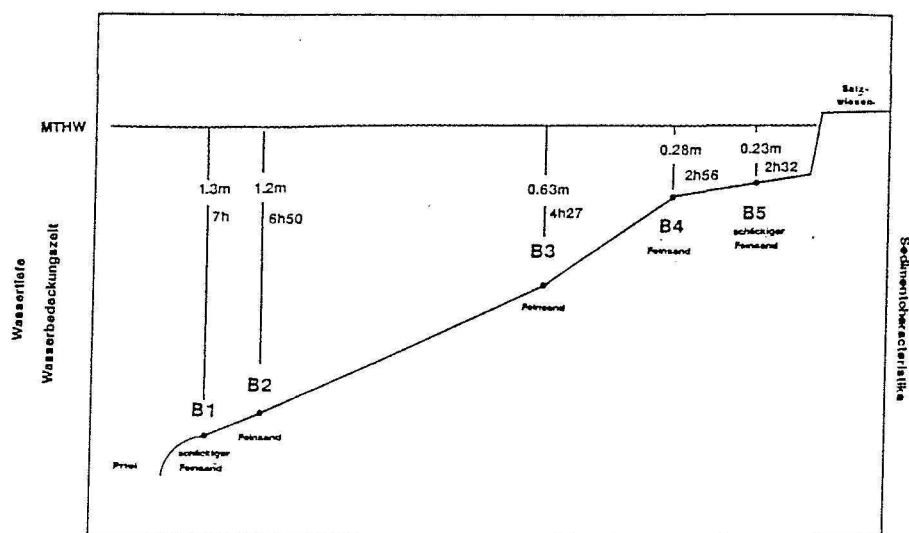


Abb. 13: Schematische Darstellung des Benthosprofils mit abiotischen Parametern.

4. Biotische Rahmenbedingungen

4.1. Angebot planktischer Larven

Die Larvendichte der drei untersuchten Muschelarten *Macoma balthica*, *Mya arenaria* und *Cerastoderma edule* im Wasserkörper ist in Abb. 14 dargestellt. Alle drei Arten waren bereits Mitte Mai im Plankton vertreten. Am 18.5. erreichte *Macoma balthica* mit 2400 Larven/m³ ihre höchste Dichte, gleichzeitig mit der Herzmuschel, *C. edule*, von der 1400 Ind/m³ gefunden wurden. Die Sandklaffmuschel *Mya arenaria* hatte am 21.5. mit 600 Larven/m³ ihre maximale Individuendichte im Plankton. Von allen untersuchten Arten traten nur bei *Cerastoderma edule* über den gesamten Untersuchungszeitraum Larven im Plankton auf. Das Vorkommen von Larven der Sandklaffmuschel und der balthischen Plattmuschel war im wesentlichen auf den Zeitabschnitt Mai/Juni beschränkt. Von *Macoma balthica* wurde noch eine einzelne Larve am 13.8. in den Planktonfängen gefunden.

Die folgenden Bivalvia-Arten waren ebenfalls mit Larven im Plankton vertreten: *Mytilus edulis*, *Modiolus* sp., *Ensis* spp. und *Spisula* sp. Da diese Arten bis auf *Mytilus* nicht im Untersuchungsgebiet siedelten, wird im weiteren nicht auf sie eingegangen.

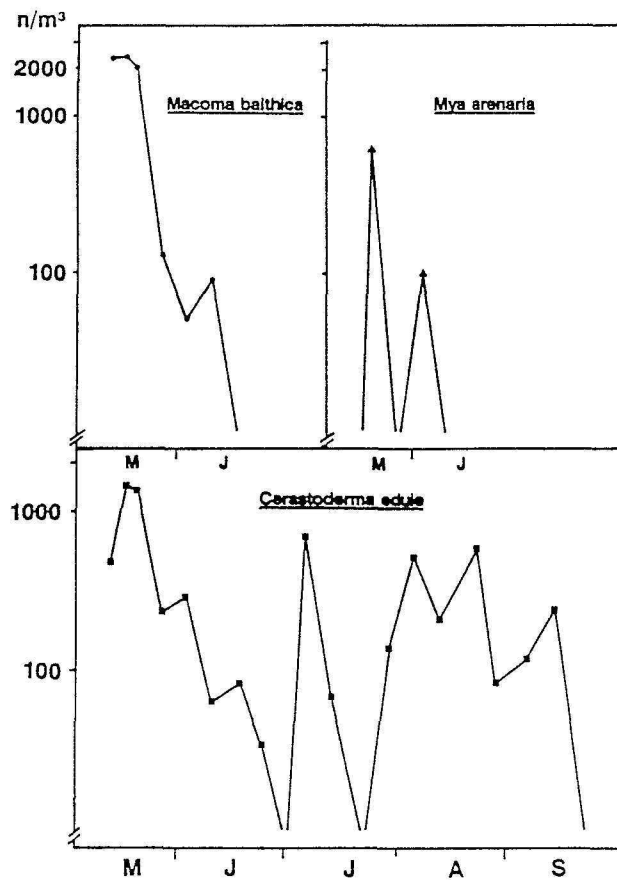


Abb. 14: Dichte der Larven von *Macoma balthica*, *Mya arenaria* und *Cerastoderma edule* im Plankton (Mittelwert aus 2-3 Proben).

4.2. Gemeinschaftsstrukturen und ihre saisonale Entwicklung

4.2.1. Vergleich der Makrofaunagemeinschaft an den Stationen B1-B5

Zur Bestimmung der biotischen Rahmenbedingungen wurden am 19.4.86 exemplarisch die Zusammensetzung und die mittlere Individuendichte der Makrofauna an den Stationen B1 - B5 bestimmt (Tab. 5). Diese Probennahme liegt zeitlich vor der Hauptreproduktionsphase der Endofauna und vor der Einwanderung juveniler epibenthischer Räuber.

Tab. 5: Artenzusammensetzung, mittlere Individuendichte (n/m^2), Diversität und Evenness der benthischen Gemeinschaft an den Stationen B1-B5 des Transekts (GÜNTHER, 1990, ergänzt) Die Ergebnisse entstammen der Probenserie $>500\mu m$ (= $500cm^2$ Probenfläche)

Arten/Station	B 1	B 2	B 3	B 4	B 5
Polychaeta					
Errantia					
<i>Anaitides mucosa</i>	280	220	20	0	60
<i>Eteone longa</i>	0	0	20	20	80
<i>Harmothoe cf. sarsi</i>	0	40	0	0	0
<i>Hesionides</i> sp.	0	20	0	0	0
<i>Microphthalmus</i> sp.	0	100	0	0	0
<i>Nereis diversicolor</i>	1060	460	100	160	660
<i>Nereis virens</i>	20	40	0	0	0
<i>Nereis</i> sp.	320	60	0	0	80
<i>Nephtys hombergii</i>	20	0	0	0	0
Sedentaria					
<i>Arenicola marina</i>	20	0	0	40	40
<i>Capitella capitata</i>	140	880	2460	840	1380
<i>Heteromasus filiformis</i>	9860	6560	620	120	500
<i>Manayunkia aestuarina</i>	0	0	0	0	720
<i>Polydora ciliata</i>	0	80	0	0	0
<i>Polydora ligni</i>	40	60	0	0	0
<i>Pygospio elegans</i>	220	160	540	1000	980
<i>Scaloplos armiger</i>	480	660	4120	880	970
<i>Tharyx marioni</i>	4780	4540	20	0	0
Cliqocnaeta spp.	18760	34820	6900	19360	19480
Mollusca					
Gastropoda					
<i>Hydrobia ulvae</i>	7200	39960	680	180	1790
<i>Littorina littorea</i>	20	0	0	0	0
<i>Littorina saxatilis</i>	0	20	0	0	120
Bivalvia					
<i>Cerastoderma edule</i>	20	100	0	0	0
<i>Macoma balthica</i>	760	1280	420	80	360
<i>Mya arenaria</i>	1040	960	20	80	20
<i>Mytilus edulis</i>	20	400	20	0	0
Crustacea					
Amphipoda					
<i>Bathyporeia pilosa</i>	0	0	80	60	0
<i>Corophium</i> sp.	40	0	440	280	4700
<i>Urothoe poseidonis</i> var. <i>Grimaldii</i>	0	0	40	0	0
Cirrhecia					
<i>Baianus</i> sp.	0	240	0	0	0
Andere					
<i>Nemertini</i> sp.	0	20	0	20	0
<i>Turbellaria</i> sp.	0	60	0	0	0
Gesamtindividuenendichte/ m^2	45100	91740	16500	23120	31930
H'	1,864	1,393	1,664	0,76	1,45
E	0,555	0,438	0,6	0,298	0,523

Die geringste Individuendichte wurde an der Station B3 mit 16.500 Tieren/m² gefunden, die höchste an der Station B2 mit 91.500 Ind./m². Die Oligochaeten bildeten die häufigste taxonomische Gruppe an allen Stationen. Dominante Arten waren *Heteromastus filiformis* (B1), *Hydrobia ulvae* (B2), *Scoloplos armiger* (B3), *Pygospio elegans* (B4) und *Corophium* sp. (B5). Die Diversität nach SHANNON-WIENER war an den Stationen B1 und B3 mit 1,664 am höchsten, die Evenness an der Station B3.

Mittels der Clusteranalyse konnten die Stationen des Benthosprofils in Gruppen ähnlicher Gemeinschaften zusammengefaßt werden. Ausgangswerte waren die in Tab. 3 angegebenen mittleren Anzahlen je Art bzw. taxonomischer Gruppe. Als Distanzmaß wurde der Bray-Curtis-Index verwendet. Die Klassifikation erfolgte nach dem Average-Linkage-Verfahren. Die 5 Stationen des Benthosprofils wurden durch die Clusteranalyse in 2 Gruppen zusammengefaßt (Abb. 15). Die Gruppierung entspricht dabei weitgehend der räumlichen Lage der Stationen zueinander.

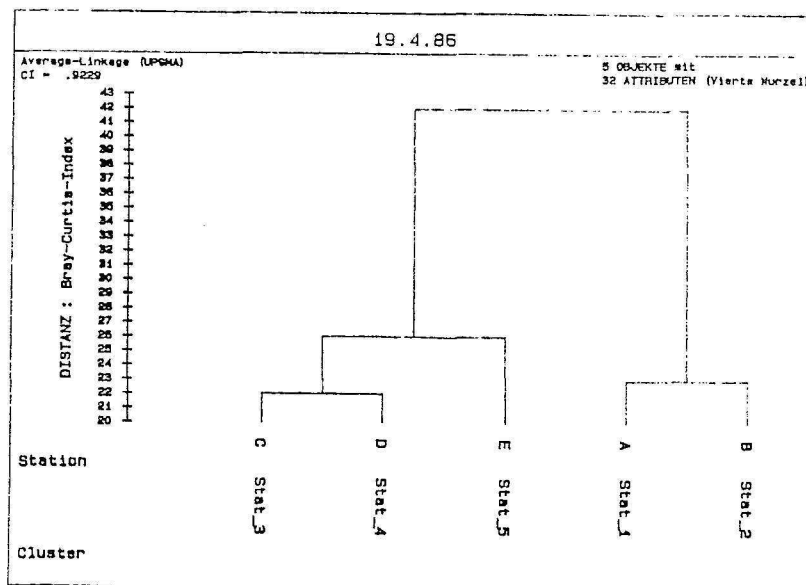


Abb. 15: Gruppierung der Bodentiergemeinschaften des Benthosprofils durch Clusteranalyse.

4.2.2. Saisonale Entwicklung

Die saisonale Entwicklung der benthischen Gemeinschaft wurde von April bis August anhand der Probenserie >500µm untersucht. Veränderungen in der Gemeinschaftsstruktur wurden in Form der Individuendichte und der relativen Abundanz dokumentiert.

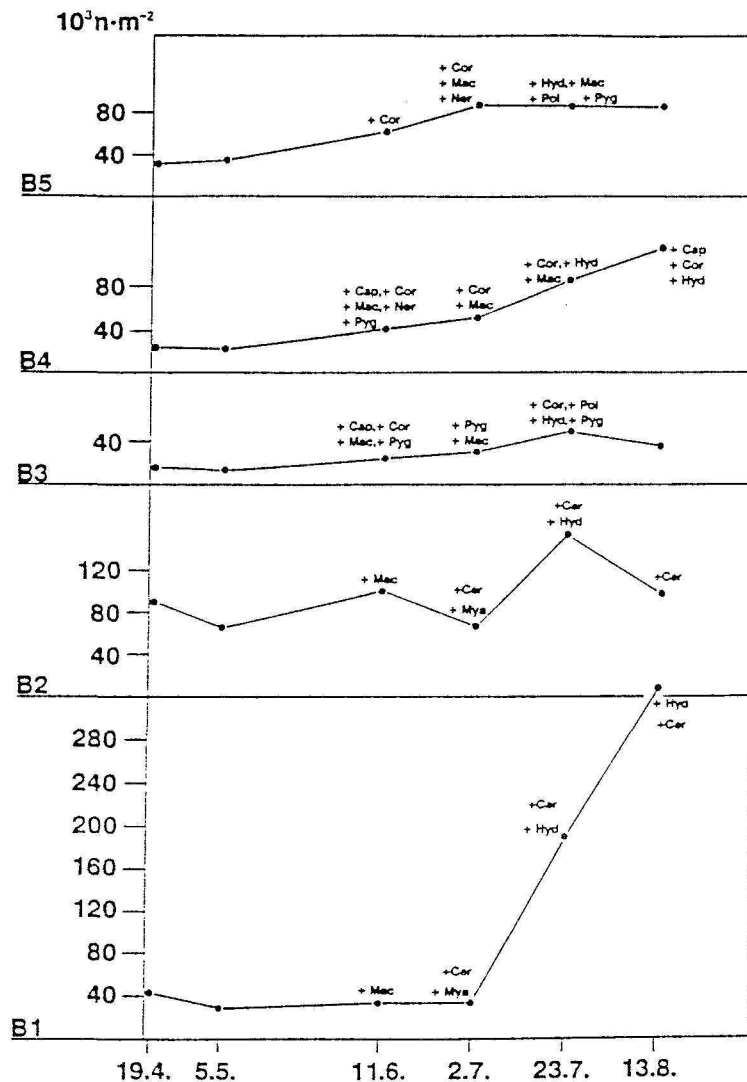


Abb. 16: Mittlere Individuendichte der Endofauna (>500µm) an den Stationen B1-B5 von April-August 1986 (GÜNTHER, 1990). Die Namen der Arten, die sich innerhalb dieses Zeitraums erfolgreich rekrutierten sind in Abkürzungen eingefügt. Cap: *Capitella capitata*; Cor: *Corophium* spp.; Het: *Heteromastus filiformis*; Mac: *Macoma balthica*; Man: *Manayunkia aestuarina*; Mya: *Mya arenaria*; Ner: *Nereis diversicolor*, Oli: Oligochaeten; Oth: (others) andere; Pol: *Polydora ligni*; Pyg: *Pygospio elegans*; Sco: *Scoloplos armiger*, Tha: *Tharyx marioni*.

Im unteren Teil des Borkumer Inselwatts rekrutierten sich von Juni-August 1986 4 Arten, darunter die drei untersuchten Muschelarten und die Schlickschnecke *Hydrobia ulvae* (Abb.16). Im gleichen Zeitraum wurden im oberen Teil des Watts (B3-B5) Juvenile von 7 Arten gefunden. Nur *Macoma balthica* und *Hydrobia ulvae* waren auch hier in höheren Anzahlen vertreten. Dagegen traten die Sandklaffmuschel und die Herzmuschel nur vereinzelt in den Proben dieser Stationen auf.

An den Stationen B1 und B2 stieg die mittlere Individuendichte im Juli durch die Rekrutierung von *Hydrobia ulvae* auf maximal 300.000 Ind./m². Die Fluktuationen an der Station B2 wurden durch Abundanzschwankungen der Schlickschnecke und der Oligochaeten hervorgerufen. Im oberen Teil des Watts stieg die mittlere Individuenzahl/m² bis zum 23.7. an und zwar auf Werte von etwa 40.000 (B3) bis 80.000 Ind/m² (B4, B5). An den Stationen B3 und B5 war dieser Anstieg zeitlich begrenzt, während an der Station B4 noch eine deutliche Zunahme der Infaunadichte zu verzeichnen war.

Der Einfluß der Rekrutierung einzelner Arten auf die Gemeinschaftsstruktur wurde als Veränderung der relativen Abundanz mit der Zeit dargestellt (Abb.17, Tab. 6). An jedem Probennahmetag wurden die Oligochaeten und die drei häufigsten Arten je Station berücksichtigt. Die aufeinanderfolgende Rekrutierung von *M. balthica* und *M. arenaria* spiegelte sich auch auf der Ebene der relativen Abundanz wider. Dagegen war dieser Prozeß bei der Herzmuschel von den überaus hohen relativen Abundanzen der Schlickschnecke überlagert. Die ursprünglich von Polychaeten (*Heteromastus filiformis*, *Tharyx marioni*) dominierte Gemeinschaft verändert sich zunehmend zu einer Mollusken-dominierten.

Die Verteilung der relativen Häufigkeit auf die Arten war an der Station B2 vergleichsweise stabil. Nur durch die Rekrutierung von *Macoma balthica* fand ein Wechsel in der Rangfolge der häufigsten Arten statt.

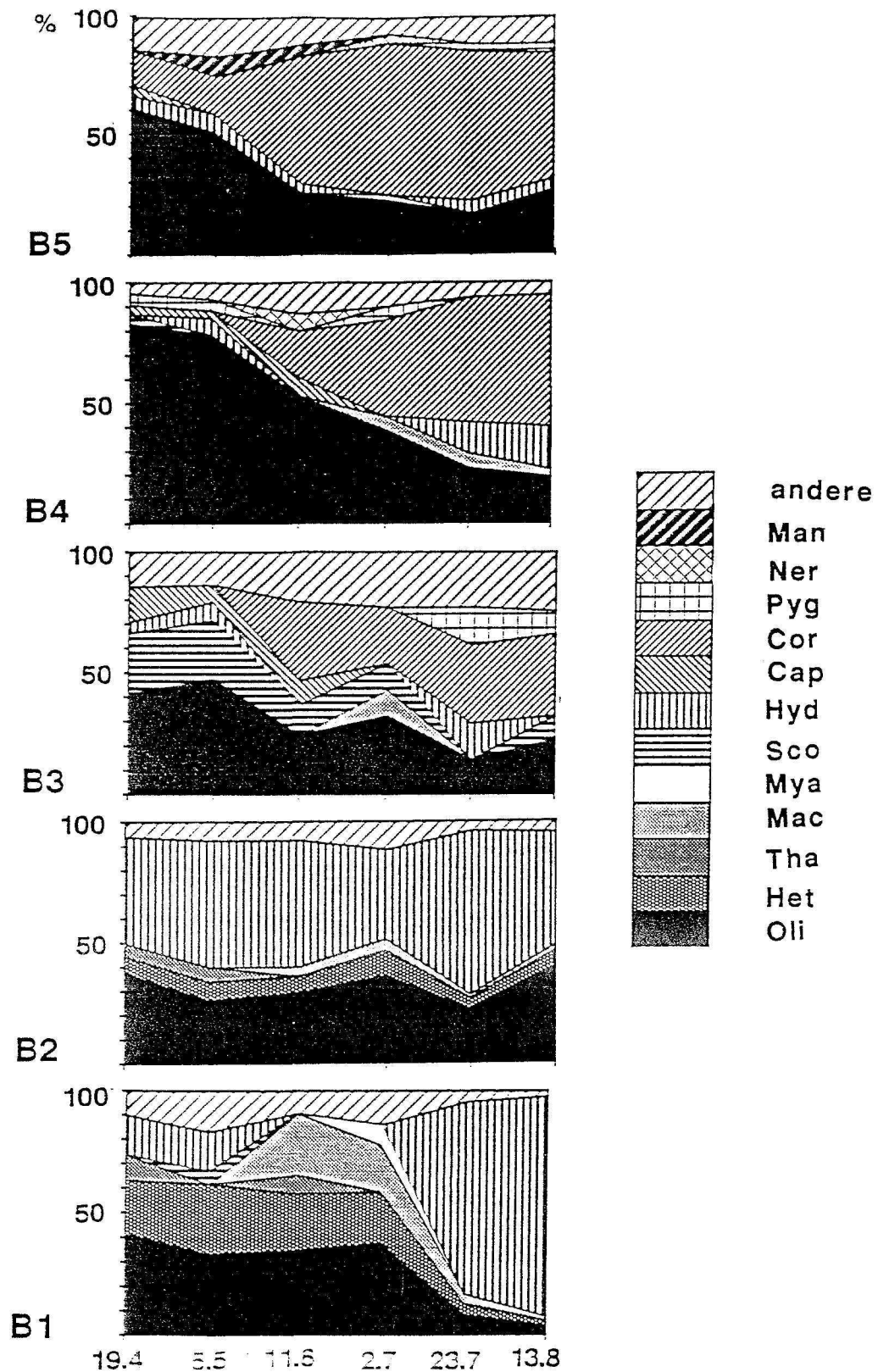


Abb. 17: Relative Abundanz der Endocorona: Die Gruppe der Oligochaeten und die drei häufigsten Arten pro Station und Datum wurden berücksichtigt. Abkürzungen siehe Legende Abb. 10

Tab. 6: Relative Abundanz (% der Gesamtindividuedichte) einzelner Arten der Endofauna.

Erläuterungen wie bei Abb. 16.

Station	Datum					
	19.4.86	5.5.86	11.6.86	2.7.86	23.7.86	13.8.86
B 1						
Oligochaeten	41,8	33,5	35,5	37,9	8,9	4,5
<i>Heteromastus filiformis</i>	21,5	28,8	22,9	20,7	5,1	2,3
<i>Tharyx marioni</i>	10,6			7		
<i>Macoma balthica</i>			25,9	19,2	3,4	1,3
<i>Mya arenaria</i>				8,6		
<i>Scoloplos armiger</i>		5				
<i>Hydrobia ulvae</i>	16	16,1			78,4	89,9
andere	10,1	16,9	8,7	13,6	4,2	2
B 2						
Oligochaeten	38	26,8	29,6	36,6	23	40,9
<i>Heteromastus filiformis</i>	7,1	7,7	6,8	11	4,4	6,8
<i>Tharyx marioni</i>	5	6,2				
<i>Macoma balthica</i>			4,2	4,4	1,6	1,8
<i>Hydrobia ulvae</i>	43,6	51,7	51,7	36,8	67,2	45,8
andere	6,3	7,6	7,8	11,2	3,8	4,7
B 3						
Oligochaeten	41,8	48,4	25	33,1	15,2	23,7
<i>Macoma balthica</i>				10,4		
<i>Scoloplos armiger</i>	25	23,6	12,7	10,5		9,2
<i>Hydrobia ulvae</i>	4,1	7,6			15	
<i>Capitella capitata</i>	14,9	6,8	9,8			
<i>Corophium</i> sp.			32,4	23	31,5	33,4
<i>Pygospio elegans</i>					15,5	9,3
andere	14,2	13,6	20,1	23	22,8	24,4
B 4						
Oligochaeten	83,7	78,8	53,4	40,1	23,9	19,6
<i>Macoma balthica</i>				5	5,6	3,1
<i>Scoloplos armiger</i>	3,8					
<i>Hydrobia ulvae</i>		6,9			13,6	17,7
<i>Capitella capitata</i>	3,6	2,9	7,8			
<i>Corophium</i> sp.			19,2	39,9	50,6	54,3
<i>Pygospio elegans</i>	4,3	4,8		5,1		
<i>Nereis diversicolor</i>			6,9			
andere	4,6	6,5	12,7	9,9	6,3	5,3
B 5						
Oligochaeten	61	51,4	25,6	22,4	16,9	26,9
<i>Macoma balthica</i>				2,2		
<i>Hydrobia ulvae</i>	5,6	7,7	4,3		5,3	5,1
<i>Capitella capitata</i>	4,3					
<i>Corophium</i> sp.	14,7	16,5	54,1	64,6	63,1	52,7
<i>Pygospio elegans</i>						
<i>Nereis diversicolor</i>				3,8		
<i>Manayunkia aestuarina</i>		8,3	4,3			
andere	14,1	16,1	11,7	7	11,8	11,6

Die stärksten Veränderungen in der relativen Abundanz der Infauna wurden an der Station B3 gefunden. Da hier die relative Häufigkeit von *Corophium* nicht so hoch war wie an den Stationen B4 und B5, machten andere Arten wie *Capitella capitata*, *Scoloplos armiger* und *Pygospio elegans* einen vergleichsweise hohen Anteil an der Makrofauna aus. Im gesamten oberen Bereich des Watts erreichte unter den Muscheln nur *M. balthica* eine hohe relative Abundanz (B3,B5: 2.7.; B4: 2.7.-13.8.). Insgesamt wurde der hochgelegene Bereich des untersuchten Watts (B3-B5) in zunehmendem Maße vom Schlickkrebs *Corophium* dominiert, der sich wie die Schlickschnecke *H. ulvae* von dem an der Bodenoberfläche vorhandenen Nahrungsangebot (Detritus, Algen, Bakterien) ernährt.

Zeitliche Unterschiede in dem Maximum der relativen Abundanz einer Art zwischen den Stationen wurden für *M. balthica* (B1,B2 früher als B3-B5), *Nereis diversicolor* (B4 früher als B5) und *Pygospio elegans* (B4 vor B5 und B3) gefunden.

4.3. Epibenthische Räuber

Im Untersuchungszeitraum Mai-Oktober 1986 wurden mindestens 6 Arten epibenthischer Räuber erfaßt (Tab. A4). Davon erreichten *Crangon crangon* und *Carcinus maenas* die höchsten Dichten, gefolgt von den Grundeln (*Pomatoschistus microps* und *P. minutus*), die nicht bis auf die Art bestimmt wurden. Schollen (*Pleuronectes platessa*), Flundern (*Platichthys flesus*) und Seezungen (*Solea solea*) wurden nur vereinzelt mit dem Schiebehamen gefangen und erreichten Dichten von 4 Ind./1000m².

Im folgenden wird im wesentlichen auf die dominanten Arten *C. crangon* und *C. maenas* eingegangen. Ihre Häufigkeit wurde analog zu den Individuendichten der Infauna auf die Fläche von 1m² bezogen. Die Abundanz der Grundeln, als häufigsten Vertretern der Fische wird ebenfalls dargestellt.

4.3.1. Vergleich Schiebehaken und Senkfallen

Für die im Untersuchungsjahr 1986 dominanten epibenthischen Räuber *Crangon crangon* und *Carcinus maenas* wurde die Fängigkeit des Schiebehakens im Vergleich zu einer zweiten Methode, den Senkfallen, abgeschätzt. Die aus den Schiebehakenfängen ermittelte Anzahl der Nordseegarnelen/m² war in der Regel deutlich niedriger als die aus den Senkfallen errechneten (Abb.18). Im Mittel wurden mit dem Schiebehaken nur 58,3% der in den Senkfallen gefangenen Tiere erfaßt. Dadurch wird bei der Anwendung des Schiebehakens die tatsächlich vorhandene Individuendichte um den Faktor 1,7 unterschätzt. Vergleicht man das Größenspektrum der mit den beiden Methoden gefangenen Garnelen (Abb.19), zeigt sich auch hier ein Unterschied. Durch den Schiebehaken wurden Tiere <12mm Gesamtlänge besser erfaßt als mit den Senkfallen, während Tiere >12mm seltener gefangen wurden.

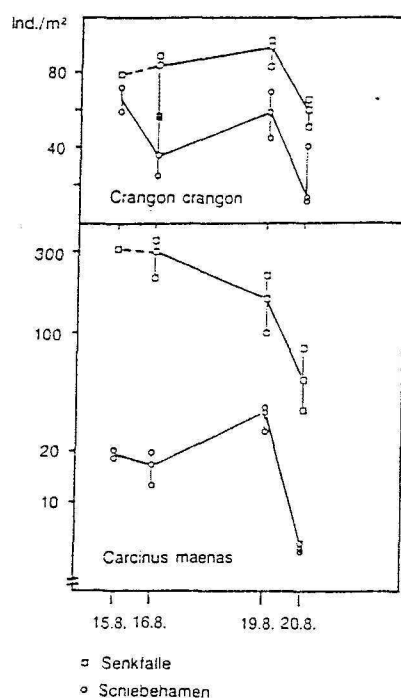
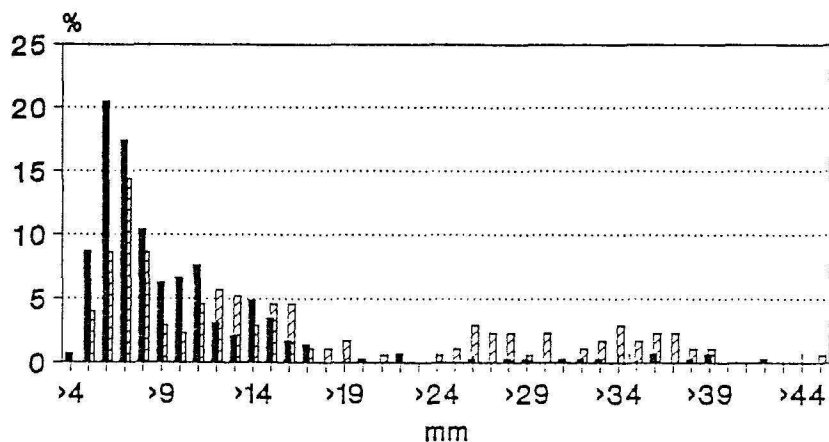


Abb. 18: Vergleich der Fängigkeit von parallel eingesetzten Senkfallen und Schiebehaken für die Arten *Crangon crangon* und *Carcinus maenas* (0-Altersklassen). Die Skala der y-Achse ist bei der Graphik der Strandkrabbe halblogarithmisch.

Noch stärkere Unterschiede zwischen der Fängigkeit der Geräte zeigten sich bei der Strandkrabbe (Abb.18). Im Durchschnitt lag die aus den Schiebehakenfängen ermittelte

Individuendichte/m² um den Faktor 10 niedriger als der Senkfallenwert, bisweilen auch 20fach niedriger (15. und 16.8.87). Im Gegensatz zu den Ergebnissen für die Nordseegarnele zeigte der Vergleich der Größenspektren bei *Carcinus maenas*, daß kleine Tiere (<4mm Carapaxbreite) mit dem Schiebehamen etwas schlechter erfaßt wurden als mit der Senkfalle (Abb. 19). Der Größenbereich war weitgehend ähnlich.

a)



b)

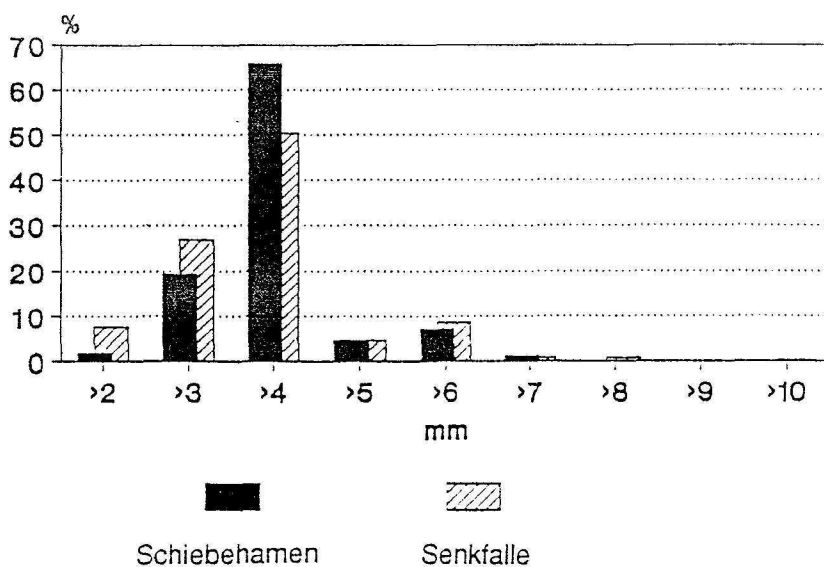


Abb. 19: Vergleich des Größenspektrums von *Crangon crangon* (a, Gesamtlänge) und *Carcinus maenas* (b, Carapaxbreite), die mit dem Schiebehamen bzw. den Senkfallen gefangen wurden (Datum: 16.8.87).

4.3.2. Schiebehemen

4.3.2.1. *Crangon crangon*

Am 19.4.86 wurden keine epibenthischen Räuber auf den höheren Watten gefunden. Die ersten Nordseegarnelen traten erst Ende April in den Schiebehemenfängen auf (Abb. 20). Die höchste Individuendichte war mit etwa 15 Tieren/m² im Juli an der Station S2 (=B3) zu verzeichnen. Ein zweites Maximum wurde Mitte August gefunden (8 Ind/m²). Korrigiert man die Werte um den mittels der Senkfallen ermittelten Faktor von 1,7, dann kommt man auf tatsächlich vorhandene maximale Dichten von 25,5 bzw. 13,6 Ind/m².

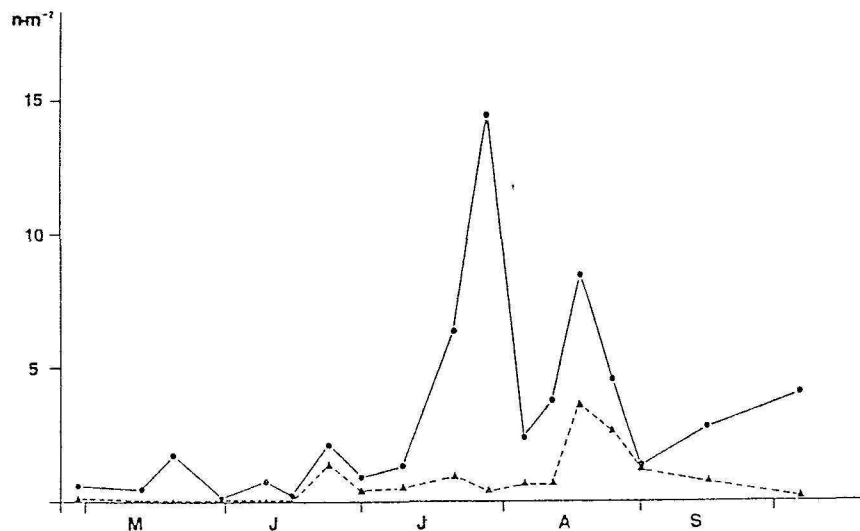


Abb. 20: Mittlere Individuendichte (aus zwei Hols) der Nordseegarnele *Crangon crangon* an den Schiebehemenstationen S1 und S2 (=B3).

Die Abundanzen von *Crangon crangon* an der höheren Station S1 (ca. 100m unterhalb B4) waren während des gesamten Untersuchungszeitraums niedriger. Der starke Anstieg der Individuendichte an der Station S2 im Juli fand an der Station S1 nicht statt. Dagegen verliefen die Abundanzkurven im August an beiden Stationen parallel, wenn auch auf verschiedenen Niveaus. Von September an nahm die Dichte der Nordseegarnele an der Station S1 ab, an der Station S2 zu. Ein nicht quantifizierbarer Fang vom 21.10.86 (es wurde eine nicht definierte

Strecke befischt) zeigte, daß sich zu diesem Zeitpunkt noch immer *Crangon crangon* im Untersuchungsgebiet aufhielten.

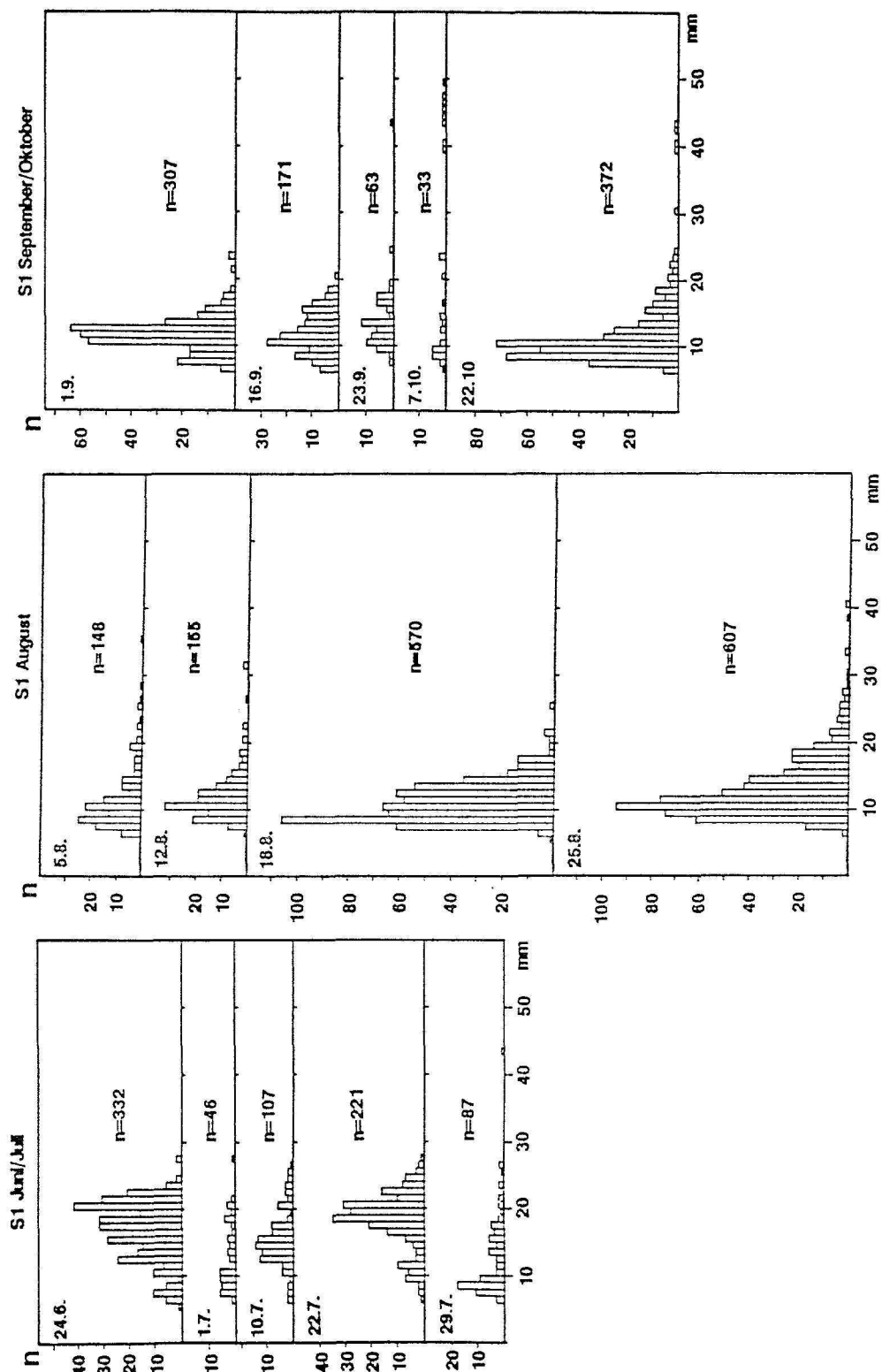


Abb. 21: Längen-Häufigkeits-Verteilung der Nordseegarnele an der Station S1.

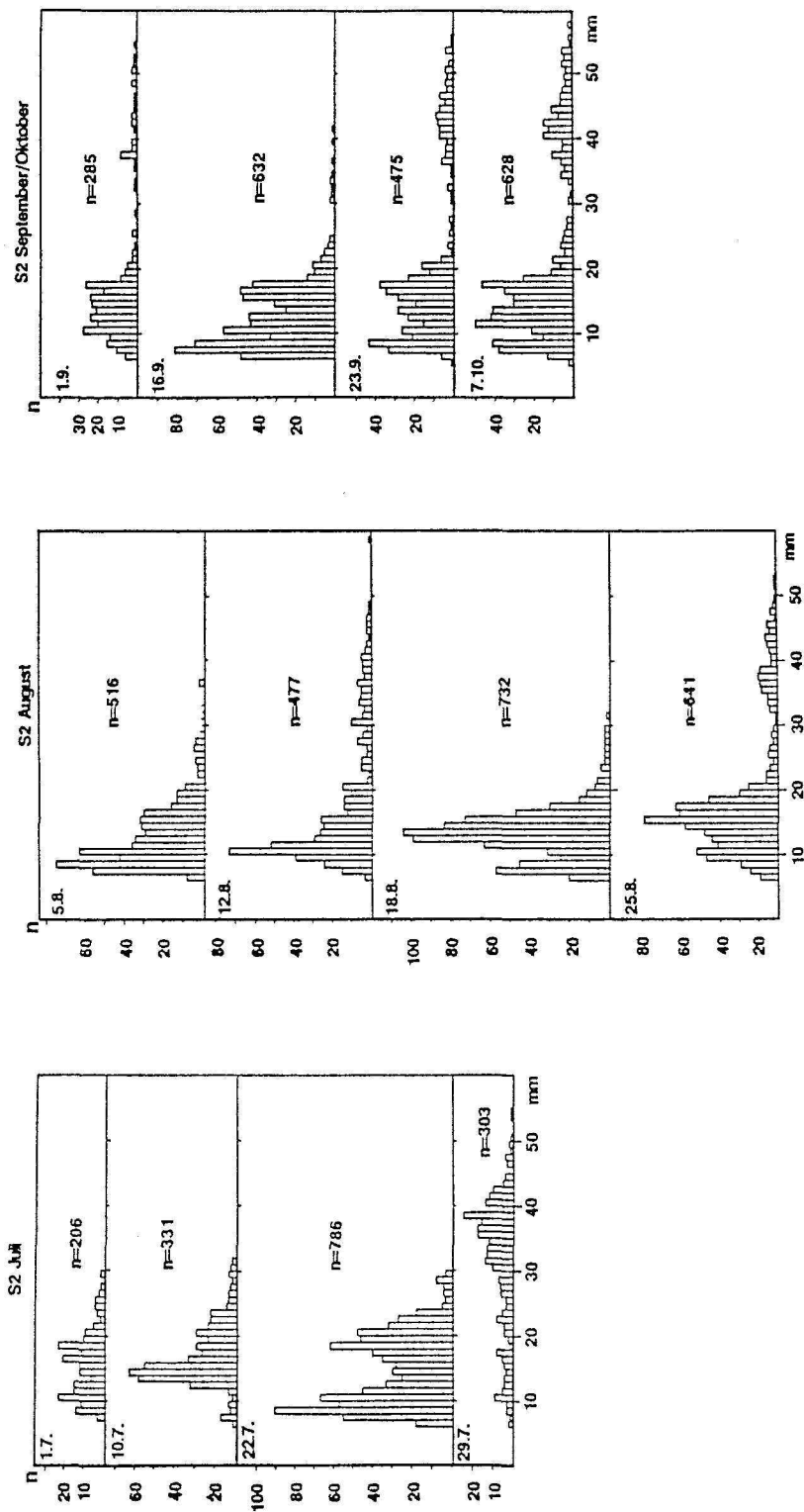


Abb. 22: Längen-Häufigkeits-Verteilung der Nordseegarnele an der Station S2.

Die Längen-Häufigkeits-Verteilungen der Nordseegarnele für die beiden Stationen S1 und S2 sind in den Abb. 21 und 22 wiedergegeben. *Crangon* >30mm wurden an der Station S1 im

Vergleich zu den kleineren Tieren selten gefangen. Während sich im Juni und Juli z.T. mehrere einzelne Brutschübe in der Längen-Häufigkeits-Verteilung abzeichneten, hatte die 0-Altersklasse im August nur einen Peak zwischen 8-11mm. Bei der Abnahme der Individuendichte im September und Anfang Oktober blieb der Größenbereich von 6-20mm im wesentlichen erhalten, nur die Anzahl der Tiere pro Klasse nahm ab. Am 21.10.86 hielten sich überwiegend kleinere Tiere im Untersuchungsgebiet auf.

Anders stellte sich die Situation an der Station S2 dar (Abb. 22). Hier waren im gesamten Untersuchungszeitraum mehrere Peaks in der Längen-Häufigkeits-Verteilung auszumachen. Allerdings bestand auch hier - wie an der Station S1 - der Hauptteil der Population aus Tieren <30mm. Ein weiteres Charakteristikum der tieferen Station S2 war außerdem, daß dieses Gebiet durch eine im Vergleich zu S1 häufigere und stärkere Einwanderung größerer, bereits gezeitenwandernder Garnelen (>25 mm) gekennzeichnet war. Die Einwanderungen wurden am 29.7. erstmalig festgestellt und waren an diesem Datum auch am stärksten.

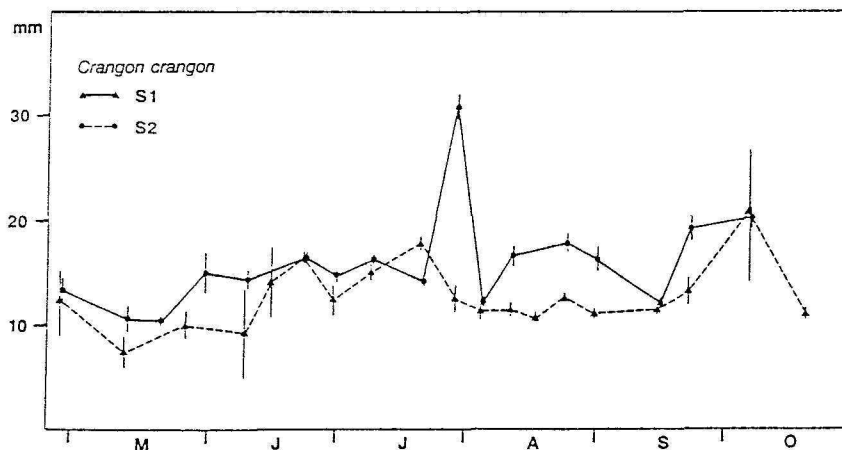


Abb. 23: Mittlere Körperlänge (\pm 95% Konfidenzbereich) von *C. crangon* an den Stationen S1 und S2.

Die mittlere Körperlänge von *C. crangon* lag bis auf wenige Ausnahmen im Bereich von 10 - 20 mm (Abb.23). Die hohe Dichte größerer, gezeitenwandernder Tiere Ende Juli an der Station S2

fürte zu einer einmaligen Erhöhung der durchschnittlichen Länge auf etwa 30mm. Häufig ist die mittlere Körperlänge der an der Station S2 gefischten Garnelen signifikant größer als an der Station S1.

4.3.2.2. *Carcinus maenas*

Die ersten *Carcinus maenas* der 0-Altersklasse traten am 10.7.86 in den Schiebehamenproben auf (Abb.24). Im folgenden verliefen die Abundanzkurven an den beiden Stationen S1 und S2 deutlich unterschiedlich. Die mittleren Individuendichten während des gesamten Untersuchungszeitraums weisen dabei nicht auf einen starken Unterschied zwischen den Stationen hin. Die aus den Schiebehamenfängen ermittelten höchsten Individuendichten von 1,7 (S1) bzw. 1,3 Tieren/m² (S2) Ende August waren niedriger als die Maximalwerte bei der Nordseegarnele. Korrigiert man allerdings auch hier die Abundanz um den aus dem Vergleich mit der Senkfalle ermittelten Faktor, dann muß man von real vorhandenen Dichten von 17 bzw. 13 Strandkrabben/m² ausgehen. Damit lägen die maximalen Individuendichten beider epibenthischer Räuber in der gleichen Größenordnung.

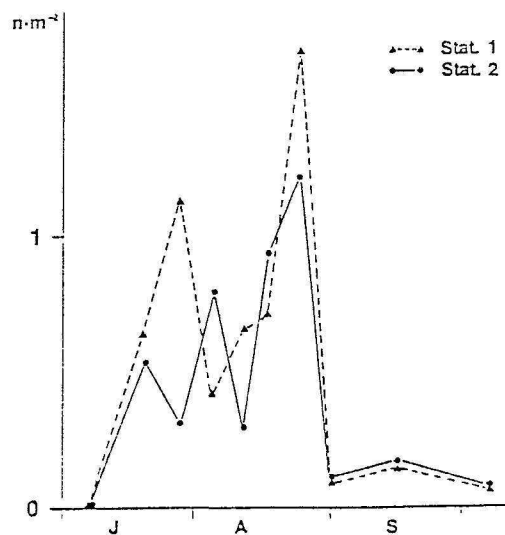


Abb. 24: Mittlere Individuendichte (aus zwei Hols) der Strandkrabbe *Carcinus maenas* an den Schiebehamenstationen S1 und S2.

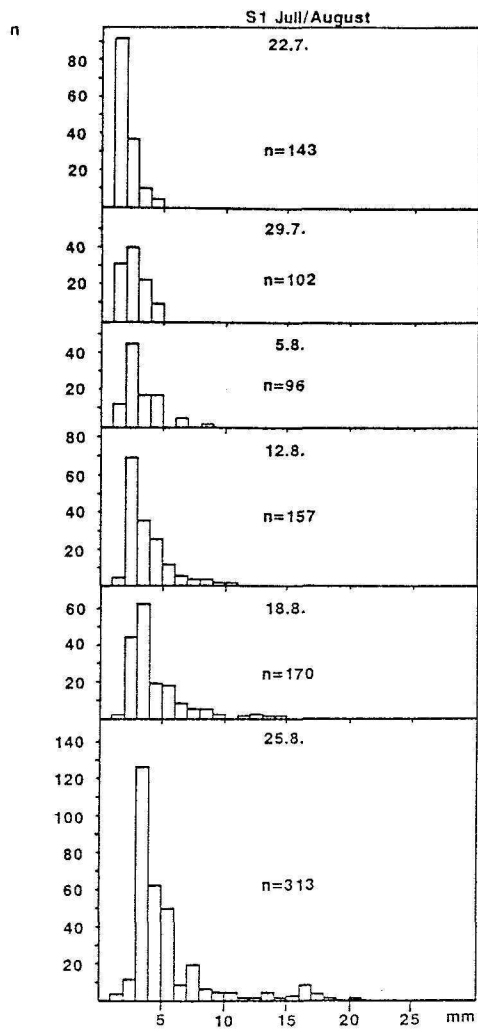


Abb. 25: Längen- Häufigkeits-Verteilung der Strandkrabbe an der Station S1.

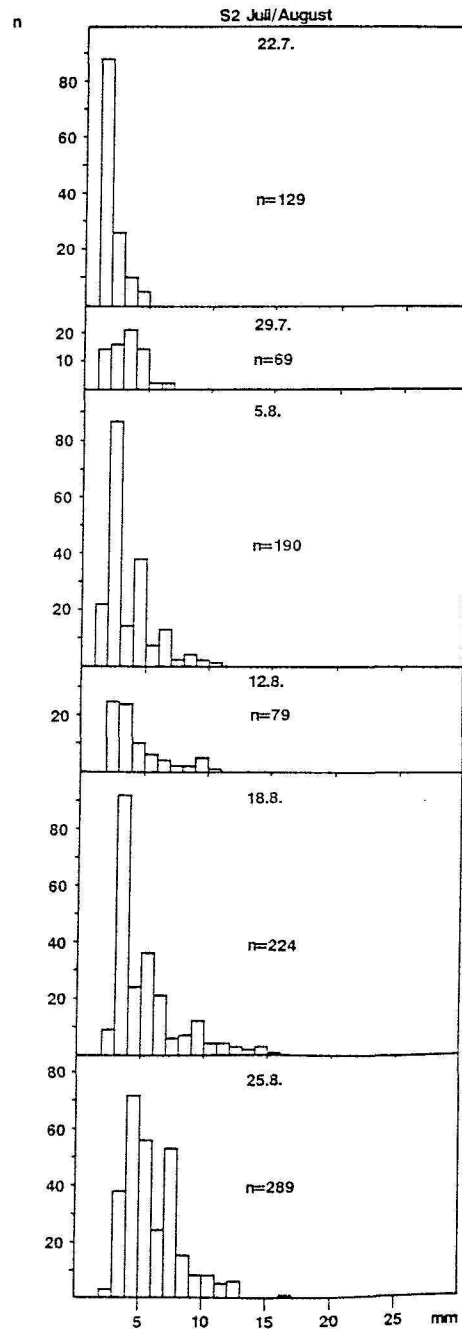


Abb. 26: Längen-Häufigkeits-Verteilung der Strandkrabbe an der Station S2.

Die Längen-Häufigkeits-Verteilung der Strandkrabbe an der Station S1 zeigt, daß die Altersklasse 0 vom 22.7. - 25.8.86 im wesentlichen aus Tieren des Größenbereichs <6mm bestand (Abb. 25). Die größte Krabbe der Altersgruppe 0, die in diesem Zeitraum gefangen wurde, hatte eine Carapaxbreite von 20,4 mm. Das Vorkommen kleiner Stadien von 1-2mm Panzerbreite in allen Fängen weist möglicherweise darauf hin, daß an der Station S1 während der ganzen Periode eine Neuansiedlung von *Carcinus maenas* stattfand.

Die Längen-Häufigkeits-Verteilungen an der Station S2 sind weniger einheitlich im Vergleich zur Station S1 (Abb. 26). Am 5., 18. und 25.8. treten mehrgipfelige Verteilungen auf, die möglicherweise auf unterschiedliche Brutschübe hinweisen. Die größte an dieser Station gefangene Strandkrabbe gehörte der Größenklasse 16-17mm an. Tiere von 1-2mm wurden vom 12.8. an nicht mehr gefangen. Dies kann ein Indiz dafür sein, daß sich von diesem Zeitpunkt an keine Megalopa-Larven mehr angesiedelt haben.

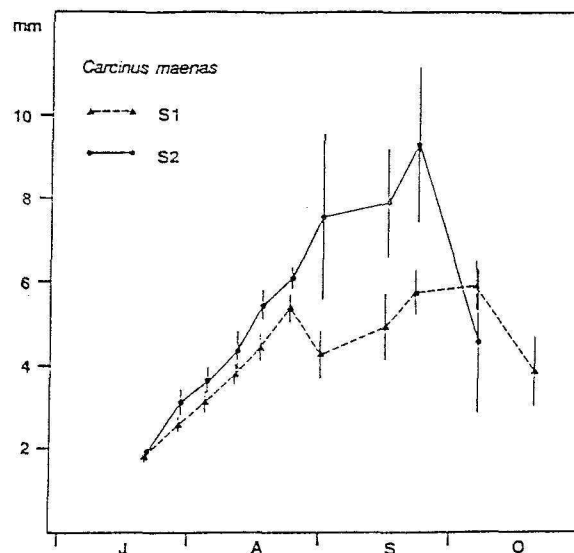


Abb. 27: Mittlere Carapaxbreite ($\pm 95\%$ Konfidenzbereich) von *C. maenas* an den Stationen S1 und S2.

Im Gegensatz zu *C. crangon* nimmt die Carapaxbreite von *C. maenas* an den beiden Stationen S1 und S2 bis Ende August kontinuierlich zu (Abb. 27). An der Station S1 erreichte die Strandkrabbe eine durchschnittliche Breite von etwa 6mm; an der tiefer gelegenen Station S2

wurde sie über 9mm breit. Von Mitte August bis Ende September waren die an der Station S2 gefangenen *C. maenas* signifikant größer als die von S1.

4.3.2.3. *Pomatoschistus* spp.

Die Abundanzen der Grundeln *Pomatoschistus microps* und *P. minutus* gemeinsam sind in Abb. 28 dargestellt. Im Gegensatz zu den dominanten Crustaceen *C. crangon* und *C. maenas* sind die Dichten auf 1000m² bezogen. An der Station S1 wurden 2 Maxima mit Individuendichten von ca. 50 und 70 Ind./1000m² (29.7. und 25.8.86) gefunden. Die höchste Abundanz an der Station S2 betrug am 29.7.86 80 Ind./1000m².

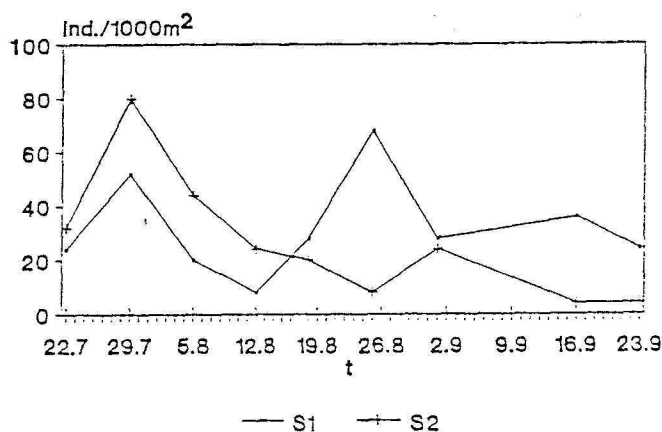


Abb. 28: Mittlere Individuendichte (aus zwei Hols) der Grundeln (*Pomatoschistus microps* und *P. minutus*) an den Stationen S1 und S2.

4.3.3. Zählungen

Die räumliche Verteilung der epibenthischen Räuber *Carcinus maenas* und *Crangon crangon* wurde von Mitte Juli bis Ende August untersucht (Abb.29 und 30). Dies war, nach den Ergebnissen der Schiebehamenfänge zu urteilen, das Zeitintervall mit den höchsten Individuendichten der beiden Arten. Die höchste Abundanz nicht gezeitenwandernder *Crangon crangon* wurde an der Station B3 gefunden (max. 265 Ind./m² 1.8. und 18.8.). Dagegen kam *Carcinus maenas* in besonders hohen Dichten an der Station B5 vor (max. 115 Ind./m²). Im gesamten Zeitraum der Zählungen wurden die höchsten mittleren Dichten beider Räuber gemeinsam an der Station B3 gefunden.

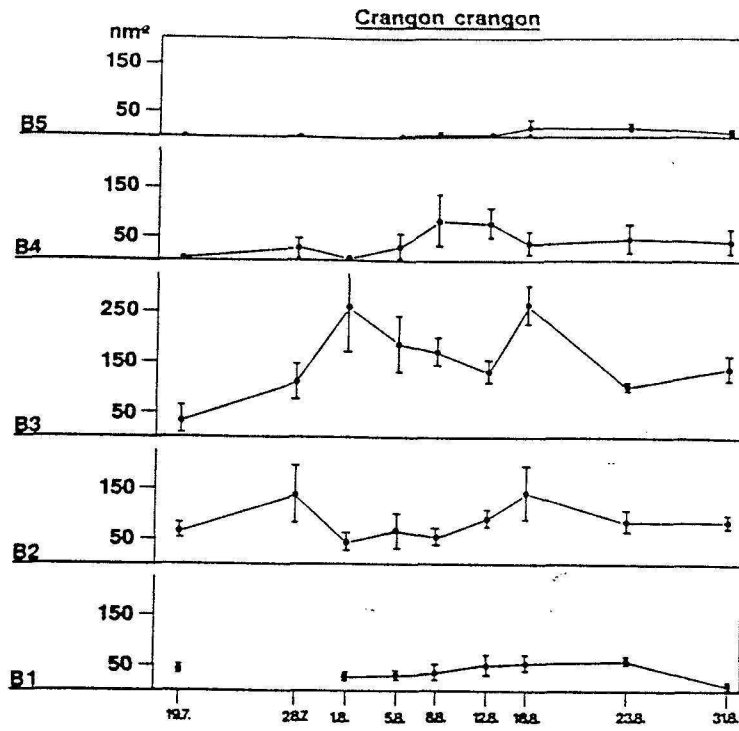


Abb. 29: Mittlere Individuendichte (\pm SD) von *C. crangon* in Pfüthen an den Stationen B1-B5.

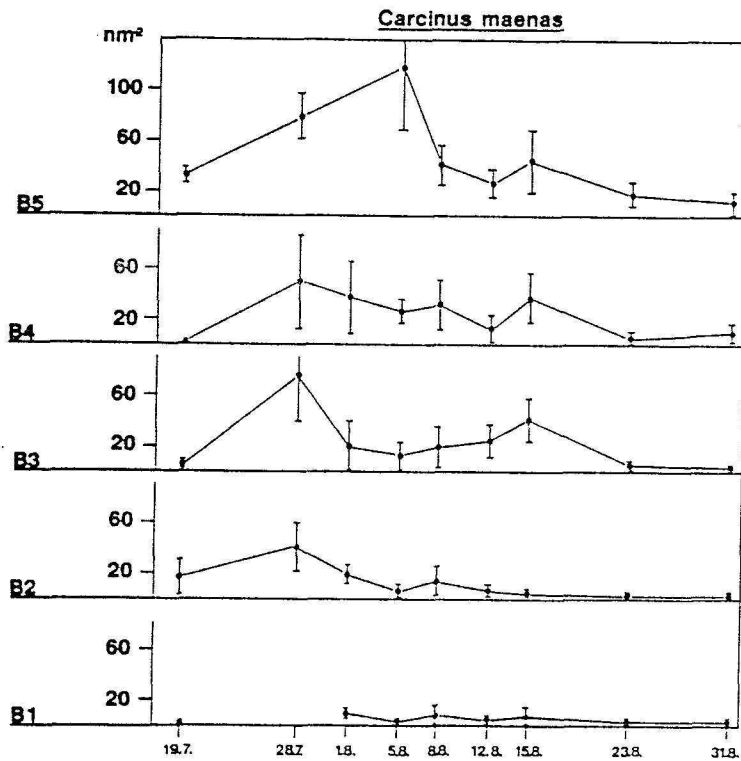


Abb. 30: Mittlere Individuendichte (\pm SD) von *C. maenas* in Pfüthen an den Stationen B1-B5.

4.4. Diskussion

4.4.1 Larvenangebot und Reproduktionszeit

Untersuchungen von LAMMENS (1967) zufolge laicht *Macoma balthica* im niederländischen Wattenmeer von Februar bis April. Die Entwicklung der Gameten ist temperaturabhängig. Die planktische Phase dauert 2-5 Wochen (CADDY, 1969). Die maximale Dichte der Larven von *Macoma balthica* Ende Mai im Plankton war mit etwa 2400 Tieren/m³ etwa 2-4mal so hoch wie bei HEIBER (1988). Während HEIBER (1988) und JØRGENSEN (1946) Larven dieser Art noch bis in den November fingen (Dichte max. 10-50 Ind./m³) war in der vorliegenden Arbeit das Vorkommen im wesentlichen auf Mai/Juni beschränkt.

PFITZENMEYER (1965) beobachtete bei *M. arenaria* von der Chesapeake Bay 2 Laichperioden, die erste fand im April/Mai statt, die zweite von September bis Oktober. Auch BROUSSEAU (1978) stellte zwei Reproduktionszyklen bei der Sandklaffmuschel fest, die aber im Gegensatz zu den Ergebnissen von PFITZENMEYER (1965) kurz aufeinander folgten (März/April und Mai/Juni). Im Roskilde Fjord (Dänemark) wurde nur eine Laichperiode von Ende Mai bis Mitte Juni festgestellt, wobei laichbereite Tiere den ganzen Sommer über gefunden wurden (MUNCH-PETERSEN, 1973). Wie bei *M. balthica* war die Temperatur der die Gonadenentwicklung und damit die Laichperiode bestimmende Faktor (BROUSSEAU, 1978). Die maximalen Individuendichten der Larven von *M. arenaria* in der vorliegenden Untersuchung waren etwa doppelt so hoch wie bei HEIBER (1988) und der Zeitraum des Auftretens war wesentlich kürzer. Der Zeitpunkt des Maximums stimmte allerdings in beiden Untersuchungen überein.

Die Ursache für die Unterschiede zwischen den von HEIBER (1988) gefundenen und den hier präsentierten Ergebnissen von *M. balthica* und *M. arenaria* ist wahrscheinlich methodischer Art. Wenn die Larvendichte nach den Hauptbrutschüben in der Größenordnung der unteren Erfassungsgrenze des Apstein-Netzes von 10-15 Tieren liegt, ist es denkbar, daß diese beiden Arten nicht mehr erfaßt wurden. Hierfür spräche bei *Macoma balthica* der Fund einer einzelnen Larve am 13.8.86. Eine weitere Deutungsmöglichkeit - wie sie von KRISTENSEN

(1957) für *Cerastoderma edule* angeführt wurde - ist, daß nach 2 Eiswintern bei "schlechter" Kondition der Alttiere die Produktion der Gameten stark eingeschränkt war (COE & TURNER, 1938 zitiert nach HUMMEL & BOGAARDS, 1989).

Die Laichzeit von *C. edule* an der Südküste Englands erstreckte sich von Mai bis Juni (BOYDEN, 1971; KINGSTON, 1974). HUMMEL & BOGAARDS (1989) beobachteten bei den von ihnen untersuchten Herzmuscheln aus dem Niederländischen Wattenmeer zwei diskrete Laichphasen. Die erste Abgabe der Geschlechtsprodukte erfolgte im Juni/Juli, die zweite Anfang September. HEIBER stellte die maximale Individuendichte von 1000 Larven/m³ im August fest, im Vergleich zu 1400 Individuen/m³ als Maximum im Mai in der hier beschriebenen Untersuchung. JØRGENSEN (1946) fand maximale Dichten von 465 Ind/m³ im Juni. Der zeitliche Unterschied im Aufkommen der höchsten Larvendichten ist vermutlich in den verschiedenen Temperaturbedingungen in den einzelnen Untersuchungsgebieten und -jahren begründet.

In der hier vorliegenden Untersuchung waren die Alttierbestände von *C. edule* bereits im April so gering, daß davon ausgegangen werden muß, daß die im Plankton gefundenen Larven hauptsächlich von Tieren aus dem Sublitoral stammten.

4.4.2. Zusammensetzung der Makrofauna

Der Eiswinter 1985/86 hatte im Untersuchungsgebiet sichtbare Veränderungen wie das nahezu quantitative Absterben der Herzmuschelpopulation (Stat. B2) und die Zerstörung der Miesmuschelbänke im Prielbereich zur Folge. Weitere Veränderungen in Artenzusammensetzung und Individuendichte waren zu erwarten. Der Vergleich des Artenspektrums bei der '85er Pilotphase des Projektes (Tab.1) mit den '86er Frühjahrsergebnissen der Station B3 (Tab. 5) zeigt - unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Jahreszeiten - nur geringe Unterschiede. Auch ist die Artenzusammensetzung mit OBERTS (1982) Ergebnissen vom Randzel vergleichbar.

Allerdings fehlen aufgrund der auf bestimmte räumliche Strukturen begrenzten Probennahmestrategie und der anderen Probenfläche mehrere Arten, wie z.B. *Harmothoe spec.*, *Lanice conchilega*, *Magellona papillicornis* u.a..

Es kann also wahrscheinlich davon ausgegangen werden, daß OBERTS Aussage über die weitgehende Vergleichbarkeit der benthischen Gemeinschaft des Randzels mit anderen sandigen Wattenkomplexen auch im Untersuchungszeitraum noch Gültigkeit hatte. Diese Schlußfolgerungen können allerdings nicht auf die Individuendichten übertragen werden, da die Maschenweite der vorliegenden Untersuchung 0,5mm betrug, im Vergleich zu 1mm bei BEUKEMA (1976), FARKE & HAUSMANN (1971), MICHAELIS (1969, 1973, 1976, 1981), HAUSER & MICHAELIS (1975), DÖRJES et al. (1986) und anderen Autoren. Ähnlich wie bei dem von DÖRJES et al. (1986) untersuchten Norderneyer Rückseitenwatt deutet sich damit auch im Borkumer Inselwatt - trotz schwankender Umweltparameter - eine vergleichsweise hohe Stabilität der Makrofaunagemeinschaft an.

Die Bodentiergemeinschaft des Wattenmeeres gehört der *Macoma balthica*-Zönose an, die sich von der Hochwasserlinie bis zu einer Wassertiefe von etwa 10m erstreckt (REINECK, 1978). LINKE (1939) unterteilte diese Gemeinschaft in mehrere Variationen: die *Scoplos*-, *Pygospio*-, *Scrobicularia*-, *Corophium*- und *Scolecopsis*-Variation. Namensgebend war hierbei die jeweilige dominierende Art. Innerhalb der Variationen unterschied LINKE (l. c.) zusätzlich verschiedene "Siedlungen", die er ebenfalls nach der häufigsten oder seiner Meinung nach wichtigsten darin vorkommenden Art benannte. Ähnliche Einteilungen der benthischen Gemeinschaft des Wattenmeeres wurden von WOHLLENBERG (1937) und JEPSEN (1965) bei der Beschreibung ihres Untersuchungsgebietes benutzt.

Nach der Einteilung von LINKE (l. c.) würde die Station B5 der *Corophium*-Variation und die Station B3 der *Arenicola*-Siedlung innerhalb der *Scoplos*-Variation angehören. B4 stellt einen nicht eindeutig zuzuordnenden Übergang zwischen beiden Variationen dar. Die Stationen B1 und B2 würden am ehesten der *Mya*- und *Hydrobia*-Siedlung innerhalb der *Scrobicularia*-

Variation entsprechen, obwohl *Scrobicularia plana* als Charakterart nur noch als Schill, nicht jedoch in lebenden Exemplaren gefunden wurde.

Die Unterteilung in Siedlungen oder Variationen geschieht aufgrund einer Begutachtung der Artenzusammensetzung und der Beobachtung der räumlichen Komponente, worauf auch die Auswahl der Stationen innerhalb des Borkumer Inselwatts beruhte. Die Clusteranalyse der Gemeinschaft ergab, daß die 5 Stationen nur 2 Gruppen zuzuordnen waren. Trotz der Unterschiede in der Sediment- und Artenzusammensetzung spiegelte die Gruppierung im wesentlichen die räumliche Lage der Stationen zueinander wider. Es ist anzunehmen, daß ein räumlich wirksamer abiotischer oder biotischer Faktor von größerer Wichtigkeit für die Zusammensetzung der Makrofauna war, als das Sediment.

Nach WOODIN (1976) würde die Station B1 mit Flecken von 500-1000 Ind/m² von *Mya arenaria*, die älter als ein Jahr sind, bereits eine dichte Gemeinschaft von Suspensionfressern darstellen, die durch Einfiltrieren planktischer Larven einen siedlungshemmenden Einfluß ausüben. Die Gemeinschaft an den Stationen B3, B4 und B5 wurde während der Untersuchung überwiegend von grabenden Polychaeten (*Scoloplos armiger*, *Arenicola marina*) aber auch grabenden detritusfressenden Amphipoden gebildet, die nach WOODIN (l.c.) eher einen störenden als einen lethalen Effekt auf siedlungsbereite Larven ausüben. Die röhrenbauenden Polychaeten (*Manayunkia aestuarina*, *Pygospio elegans* und *Polydora ligni*) traten während der Hauptsiedlungsphase der drei untersuchten Muschelarten in zu geringen Dichten auf, um von wesentlicher Bedeutung zu sein.

4.4.3. Saisonale Entwicklung der Makrofaunagemeinschaft

Die Gruppierung der Makrofaunagemeinschaft an den 5 Stationen anhand der Clusteranalyse bestätigte sich im Verlauf ihrer saisonalen Entwicklung.

An den Stationen B1 und B2 war die Rekrutierung der Arten anscheinend sukzessiv, wobei die Jungtiere von *H. ulvae* zunächst an der Station B2, später auch an der Station B1 dominierten.

Im oberen Bereich des Watts (B3-B5) nahm die Individuendichte mehrerer Arten durch Rekrutierung gleichzeitig zu. Darunter befanden sich Species wie *Capitella capitata*, *Pygospio elegans*, *Manayunkia aestuarina* und *Corophium volutator*, die sich mehrmals im Jahr reproduzieren (THORSON, 1946; CHESNEY, 1985; OMORI & TANAKA, 1984; SCHÜTZ, 1965). Ausgehend von der Station B5 entwickelte sich dabei auch an den Stationen B4 und B3 eine numerische Dominanz von *Corophium*.

Ab Ende Juli wird das gesamte Untersuchungsgebiet hauptsächlich von solchen Tieren besiedelt, die sich von bodenlebenden Algen oder anderen Mikroorganismen des Bodens ernähren. Der im Königshafen von Sylt ebenfalls dominanten *H. ulvae* kommt nach ASMUS & ASMUS (1985) eine wesentliche Rolle bei der Ausnutzung benthischer Primärproduktion (überwiegend Diatomeen) zu, da bei der Nahrungsaufnahme durch die Schnecke der bedeutendste Energietransfer von den Primärproduzenten zu den Konsumenten erfolgt. Eine Konkurrenzsituation zu den untersuchten Muschelarten ist nur für die balthische Plattmuschel zu erwarten, die bis zu einer Schalenlänge von 2mm obligater Detritusfresser ist (CADDY, 1969; OLAFSSON, 1988).

Berücksichtigt man Unterschiede in der Maschenweite und bezüglich des Untersuchungsgebietes, dann ist die Verteilung der Jungtiere annähernd vergleichbar zu der von REISE (1987), der hohe Dichten von Muscheln und *H. ulvae* im unteren sowie von juvenilen und kleinen Polychaeten im mittleren Bereich als typisch für ein Sandwatt feststellte. Ergänzend zu REISEs Untersuchung, bei der er Daten mehrerer Transekte ähnlicher Sedimentstruktur poolte, um zu einer allgemeingültigen Aussage zu kommen, zeigen die Darstellung der relativen Abundanz, daß die saisonale Entwicklung der Makrofaunagemeinschaft an keiner der Stationen wirklich konform verlief. Die Ursache kann in einem Gradienten abiotischer Faktoren entlang der Transekte liegen, der sich auf die

Ansiedlung und/oder die Siebrekrutierung auswirkte. Weitere Faktoren sind die "life history strategies" der einzelnen Arten sowie die biotischen Interaktionen zwischen den Organismen: Konkurrenz um Raum und Nahrung sowie Feinddruck.

Worauf zeitliche Unterschiede in der höchsten relativen Abundanz einer Art zwischen den einzelnen Stationen (*M. balthica*, *Nereis diversicolor*, *Pygospio elegans*) beruhen, kann hier nicht definitiv festgestellt werden. (*Macoma balthica* siehe nächstes Kapitel). REISE (1987) weist aber auf die passive sowie aktive Wanderung von Jungtieren als einen im Wattenmeer weitverbreiteten Dispersionsmechanismus hin. Arten, bei denen dieses Phänomen bei jungen bzw. adulten Stadien direkt oder indirekt nachgewiesen wurde sind *Cerastoderma edule* (BAGGERMAN, 1953, HEIBER, 1988), *Nereis diversicolor* (BONSDORFF, 1983), *Heteromastus filiformis* (SMITH & BRUMSICKLE, 1989), *Arenicola marina* (FARKE & BERGHUIS, 1979; McLUSKY et al., 1983), *Bathyporeia pilosa* (ELEFThERIOU, 1979), *Corophium volutator* (JENSEN, 1985), *Hydrobia ulvae* (ANDERSEN, 1971) und *Macoma balthica* (BEUKEMA, 1973; BONSDORFF, 1984; HEIBER, 1988, BEUKEMA & deVLAS, 1989).

Die Ausbreitung der *Corophium*-Zone von B5 bis hin zu B3 (GÜNTHER, 1990) kann dabei durch negative Adulte-Juvenile-Interaktionen (HUGHES, 1988) oder durch den Wanderungen hervorrufenden Einfluß von hohen *Nereis*-Dichten (OLAFSSON & PERSSON, 1986; RÖNN et al., 1988) ausgelöst werden. Der Wirkungsgrad solcher inter- und intraspezifischen Wechselbeziehungen wurde möglicherweise durch die bis in den Juli recht niedrige Anzahl epibenthischer Räuber erhöht.

4.4.4. Epibenthische Räuber

Vergleich der Methoden

Der Vergleich zwischen Schiebehaken und Senkfallen machte deutlich, daß die Fängigkeit des Hamens mit dem Verhalten der Tiere variiert. Beobachtungen bei den Zählungen haben

gezeigt, daß *C. crangon*, die angestoßen werden, ein kurzes Stück schwimmen, bevor sie sich wieder am Boden niederlassen. Übertragen auf den Schiebehamen bedeutet das, daß sie nach dem Kontakt mit der dem Netz vorgelagerten Scheuchkette ebenfalls aufschwimmen und dabei vom Netz erfaßt werden können. Die Strandkrabbe flieht eher seitlich laufend auf dem Boden, als daß sie aufschwimmt. Dadurch wird sie nur im geringen Umfang vom Netz erfaßt.

Der Größenbereich der gefangenen Tiere war bei beiden Methoden recht ähnlich. Die leichte Unterschätzung großer *C. crangon* durch den Schiebehamen hängt sicherlich mit der höheren Schwimgeschwindigkeit größerer Tiere und damit mit der Schiebengeschwindigkeit des Hamens zusammen.

Bei der Erfassung der kleinsten benthischen Stadien dekapoder Krebse in Flachwasserbereichen ist den Senkfallen der Vorzug zu geben. Durch das wiederholte Durchsieben und Umwühlen des Sediments bei festverankerten Fallen entstehen allerdings vermeidbare Fehler in Form der Attraktivität oder Vermeidungsreaktionen hervorrufenden Wirkung derartig gestörter Flächen. Analog zu ANEER & NELLBRINK (1977) sollten die Senkfallen nach jeder Probennahme versetzt werden.

Schiebehamenfänge

Von wesentlicher Bedeutung für die Strukturierung der Bodentiergemeinschaft sind die Jugendstadien der epibenthischen Räuber (Plattfische, Grundeln und dekapode Krebse), die während des Sommers in hohen Individuendichten im Gezeitenbereich des Wattenmeeres vorkommen (REISE, 1985). Die besondere Funktion des Wattenmeeres als "Kinderstube" für diese Tiere kann von den Anpassungen in der Lebensgeschichte an die dort herrschenden Lebensbedingungen abgeleitet werden. Schollenlarven wandern möglicherweise aktiv von den Laichgebieten der Elterntiere in die Watten ein, wobei das mit der Küstennähe zunehmende Nahrungsangebot als "Köder" wirkt (CREUTZBERG et al., 1978).

Nach BERGHAHN (1984) gehen die Larven aller epibenthischen Räuber überwiegend in den ufernahen Bereichen zum Bodenleben über, wobei die kleinsten Stadien einer Art auf den höchsten Platen zu finden sind. Die Larvenfälle der drei Plattfischarten Scholle, Flunder und Seezunge erfolgen in dieser Reihenfolge nacheinander. Dabei kommt es zu Überschneidungen mit den Brutschüben von *Carcinus maenas* und *Crangon crangon*. Während Flundern, Strandkrabben und Seezungen schlückige Sedimente beim Übergang zur epibenthischen Lebensweise bevorzugen, fand BERGHAHN (l.c.) die kleinsten Schollen- und Garnelenstadien auf sandigen Böden.

Alle epibenthischen Räuber (die Grundeln eingeschlossen) bleiben in der ersten Zeit nach dem Übergang zum Bodenleben auch bei Niedrigwasser auf den trockenfallenden Platen, wobei sie vorzugsweise Pfützen und Drainierpriele zu erreichen suchen. Bis auf die Strandkrabbe beginnen alle Arten innerhalb ihres ersten Lebensjahres mit ausgedehnten Gezeitenwanderungen. Auslöser dieser Wanderungen können nach BERGHAHN (1984) erhöhte Temperaturen in den Pfützen sein.

Plattfische:

Ähnlich wie im Nordfriesischen Wattenmeer fanden die Larvenfälle der Plattfische in der Reihenfolge Scholle, Flunder, Seezunge statt (vgl. Tab. A4). Beobachtungen zufolge war der Peak der Schollenansiedlung bereits Anfang Mai, als keine Schiebehamentfänge durchgeführt wurden. Ähnlich wie in anderen Untersuchungsgebieten (BERGMAN et al. 1987; FARKE, mündl. Mitteilungen) war der Schollenjahrgang 1986 mit maximalen Dichten von 4 Ind/1000m² relativ schlecht. Ursache können ein geringes Larvenangebot, hohe Dichten planktischer Räuber (Chaetognaten, vgl. Tab. A4) oder aber Interaktionen innerhalb der im Frühjahr einwandernden Arten der epibenthischen Räuber sein (KÜHL, 1972; van der VEER, 1985; van der VEER & BERGMAN, 1987). Ebenfalls geringe Dichten erreichten die anderen Plattfischarten *Platichthys flesus* und *Solea solea*. Dies kann in der Bevorzugung schlückiger Substrate bei der Larvenansiedlung begründet sein (BERGHAHN, 1984).

Grundeln:

Von den Fischen erreichten nur die Grundeln höhere Individuendichten im Untersuchungsgebiet. Mit maximal 80 Ind./1000m² war die Dichte etwa um den Faktor 10 geringer als im Vorjahr (FARKE & GÜNTHER, unveröffentlichte Daten) und um den Faktor 100-300 geringer als die maximalen Dichten von *C. maenas* und *C. crangon* im gleichen Gebiet. Da der Larvenfall der Grundeln gleichzeitig mit dem der beiden dominanten Krebsarten stattfand, ist bei annähernd gleicher Nahrungszusammensetzung (EVANS, 1983) anzunehmen, daß der Gesamteindruck durch die Konsumption der Grundeln nur geringfügig erhöht wurde.

Crangon crangon:

Als erster epibenthischer Räuber wanderte *Crangon crangon* 1986 ins Untersuchungsgebiet. Ausgehend von der Größe der Tiere kann es sich hierbei z.T. um kleinwüchsige 1jährige Tiere handeln, die im Frühjahr nochmals in die Watten einwandern, um dort zu wachsen und das Adultstadium zu erreichen (KUIPERS & DAPPER, 1981, 1984).

Der bedeutendste Larvenfall fand erst Ende Juli/Anfang August statt, mit maximalen Individuendichten von 25,5 Ind./m² am 29.7.86. Im Vorjahr wurden die höchsten Abundanzen der Nordseegarnele bereits Mitte Juli gefunden. Sie lagen mit 30,5 Ind./m² an der tieferen und 9,5 Ind./m² an der höheren Station in der gleichen Größenordnung wie 1986. Die Abundanz an der tiefer gelegenen Station war in beiden Untersuchungsjahren größer als an der höheren Station. KUIPERS & DAPPER (1981) stellten für das Niederländische Wattenmeer maximale Individuendichten von 70 Ind./m² fest. Der Zeitpunkt des Maximums schwankte in Abhängigkeit vom Untersuchungsjahr von Juni bis August. Dem Zeitverlauf der Populationsentwicklung zufolge ist der Borkumer Bestand durch Sommerlaicher geprägt. KUIPERS & DAPPER (1984) stellten durch den Vergleich von *C. crangon* aus verschiedenen Bereichen der Nordsee fest, daß diese Reproduktionsstrategie, vermutlich temperaturbedingt, in den deutschen und dänischen Watten überwiegt.

Die Larven von *C. crangon* gehen bei einer Gesamtlänge von etwa 5mm zum Bodenleben über. Bis zu einer Größe von 25-30mm bleiben sie auch bei Niedrigwasser auf den trockenfallenden Platen. Erst ab einer Größe von 25-30mm halten sie sich bei Niedrigwasser im Sublitoral auf und wandern mit der Flut auf die höher gelegenen Platen, um dort zu fressen (JANSSEN & KUIPERS, 1980; KUIPERS & DAPPER, 1981). Wegen dieses Verhaltens und wegen des gleichzeitigen Vorkommens von Winter- und Sommerlaichern, die für einen beständigen Nachschub an Larven sorgen, kann die Population nicht als geschlossen angesehen werden. Die Dichte sowie die mittlere Größe variieren mit der Ansiedlung, der Einwanderung, dem Wachstum, der Sterblichkeit und der Abwanderung (KUIPERS & DAPPER, 1981). Wie die Abundanzen, die Längen-Häufigkeits-Verteilung und die mittlere Körperlänge bei der Nordseegarnele zeigen, ist diese Aussage direkt auf den untersuchten Bestand im Borkumer Inselwatt übertragbar.

Die mittlere Größe der Garnelen reflektiert also weniger das Wachstum, als vielmehr das Verhältnis von Input an kleinen Tieren zu Output großer Stadien. Sie ist aber bei der Bewertung des Feinddrucks von Bedeutung, da *Crangon crangon*, wie die anderen epibenthischen Räuber auch, Tiere der Endofauna in Relation zur eigenen Körpergröße erbeutet (z.B. PIHL & ROSENBERG, 1984).

Individuendichte und Körpergröße an der Station S2 waren oftmals größer als an der höher gelegenen Station S1, die der Längen-Häufigkeitsverteilung zufolge ein nahezu reiner Juvenilen-Standort für die Garnele war. An der Station S2 wurden ab Ende Juli in unregelmäßigen Abständen große gezeitenwandernde Garnelen gefangen. Die Folge solcher Einwanderung kann eine erhöhte Konsumption der Bodenfauna durch *C. crangon* sein, wobei es möglicherweise zur intraspezifischen Konkurrenz kommen kann. Es können sich aber auch räuberische Beziehungen innerhalb der Gruppe der epibenthischen Räuber entwickeln. PIHL & ROSENBERG (1984) stellten bei Untersuchungen in schwedischen Gewässern fest, daß große *C. crangon* zwar Organismen der Endofauna fraßen, aber durchaus auch Epifauna wie kleine postlarvale Stadien der eigenen Art, *Carcinus maenas* sowie Mysidaceen erbeuteten.

Carcinus maenas:

Die ersten Strandkrabben der Altersklasse 0 wurden mit dem Schiebehamen am 10.7.86 erfaßt. Trotz der fluktuierenden Individuendichten und des Vorkommens kleiner Stadien handelt es sich im wesentlichen wahrscheinlich um einen starken Brutschub. Die höchsten Individuendichten betragen 17 Tiere/m² und waren nahezu 10fach so hoch wie im Vorjahr (in allen Fällen handelt es sich um korrigierte Werte). Im Unterschied zu *C. crangon* wuchsen die Strandkrabben deutlich und erreichten eine maximale Carapaxbreite von durchschnittlich etwa 6mm (S1) und 9mm (S2). Das Wachstum war wegen des geringfügigen weiteren Larvenfalls und der Tatsache, daß *C. maenas* frühestens ab etwa 20mm Carapaxbreite aus den Wattenbereichen abwandert (KLEIN BRETELER, 1976 a, b), deutlich feststellbar. Die Individuendichten an beiden Stationen unterschieden sich im Mittel nicht wesentlich. Die Krabben an der Station S2 waren ab August etwas größer als an der Station S1.

Vergleich 1985 und 1986

Einen Überblick über die Dichten einzelner epibenthischer Räuber 1985 und 1986 im Borkumer Inselwatt gibt die Tabelle 7. Für *C. crangon* und *C. maenas* bestanden Zeitunterschiede in den Maxima der einzelnen Jahre. 1985 wurden die höchsten Dichten von *C. crangon* Mitte Juli gefunden, deutlich vor *Carcinus maenas*. Im Folgejahr erreichten beide Arten gleichzeitig von Ende Juli bis Ende August ihre höchsten Individuendichten, so daß es möglicherweise zu einer Konkurrenzsituation zwischen diesen Arten kommen konnte. Magenuntersuchungen zufolge, die einen Rückschluß auf die Überlappung der ökologischen Nischen der einzelnen epibenthischen Räuber zuließen, ist eine saisonell auftretende Konkurrenz zwischen epibenthischen Räubern durchaus möglich (PIHL, 1985).

Nach EVANS (1983, EVANS & TALLMARK, 1985) werden geringe Dichten einer Räuber-Species oftmals durch hohe Dichten einer anderen ausgeglichen. Während *C. crangon* in beiden Untersuchungs Jahren annähernd gleiche Dichten erreichte, nahm die Abundanz der Grundeln im Vergleich zum Vorjahr ab, die der Strandkrabbe stieg in gleichem Maße.

Tab. 7: Vergleich der beiden Untersuchungsjahre 1985 und 1986

Art	S1		S2	
	1985	1986	1985	1986
<i>Crangon crangon</i> *	9,3	6,8	30,5	25,5
<i>Carcinus maenas</i> *	1,4	17	2,1	13
<i>Grundeln</i>	0,88	0,07	0,97	0,08
<i>Pleuronectes platessa</i>	0,01	0,004	0,03	0,004

* um die Fängigkeit des Hamens korrigierte Werte

BERGMAN et al. (1987) beschreiben eine Korrelation zwischen der als Nahrung verfügbaren endobenthischen Makrofauna und dem Larvenfall von Schollen. Nimmt man die Gesamtindividuumdichten an der Station B3 als Maß für die 1985 und 1986 verfügbare Nahrung (Tab. 8), dann bestand zwischen den beiden Jahren kein wesentlicher Unterschied.

Tab. 8: Vergleich der mittleren Individuumdichte der Endofauna an der Station B3 1985 und 1986.

Datum	mittlere Individuumdichten	
	1985	1986
11.6.		25320
25.6.	19280	
2.7.		29820
12.7.	41460	
23.7.		49400
27.7.	78180*	
13.8.		37740
30.8.	36640	

* extreme hohe Dichten von *H. ulvae*.

Zählungen

Die räumliche Verteilung der beiden epibenthischen Räuber *C. crangon* und *C. maenas* stimmte weitgehend mit den Ergebnissen von BERGHAIN (1984) überein. Die kleinsten Stadien der Strandkrabben bevorzugten die schlickigeren ufernahen Bereiche der Station B5, wogegen die Garnele überwiegend auf sandigem Grund anzutreffen war, mit höchsten Individuendichten an der Station B3. Neben der unterschiedlicher Substratpräferenz beim Larvenfall ist ein weiterer Grund für diese Trennung, daß *C. crangon* sich bei Niedrigwasser bevorzugt in Pfützen aufhält, die es auf den höheren Platen (B4 und B5) nur in geringem Umfang gab. Im unteren Bereich des Watts war die Individuendichte der nicht gezeitenwandernden Strandkrabben und Garnelen weitaus geringer. BERGHAIN (1984) vermutete, daß die Individuendichten entweder durch die Anwesenheit großer epibenthischer Räuber bei Hochwasser reduziert werden, oder daß die kleinsten Stadien, um intraspezifische Konkurrenz zu den älteren zu vermeiden, sich bevorzugt im oberen Bereich des Watts aufhalten. Eine andere Deutungsmöglichkeit ist, daß das Nahrungsangebot an kleinen Tieren in diesen Gebieten größer ist.

5. Populationsökologie von *Macoma balthica*

5.1. Ansiedlung

5.1.1. Ergebnisse

In Abb. 31 ist die mittlere Dichte von *Macoma balthica*-Larven im Plankton der Abundanz ihrer kleinsten Bodenstadien an den Stationen B1-B3 (prielnah bis zur Mitte des Profils) gegenübergestellt. Die Hauptansiedlung der Larven am Boden fand zwischen dem 21. und 28.5.86 statt. In diesem Zeitraum sank ihre Dichte im Plankton um den Faktor 10 von 2083 auf 163 Ind./m³. Am 11.6. war nochmals ein geringes Maximum von ca 100 Larven/m³ zu verzeichnen.

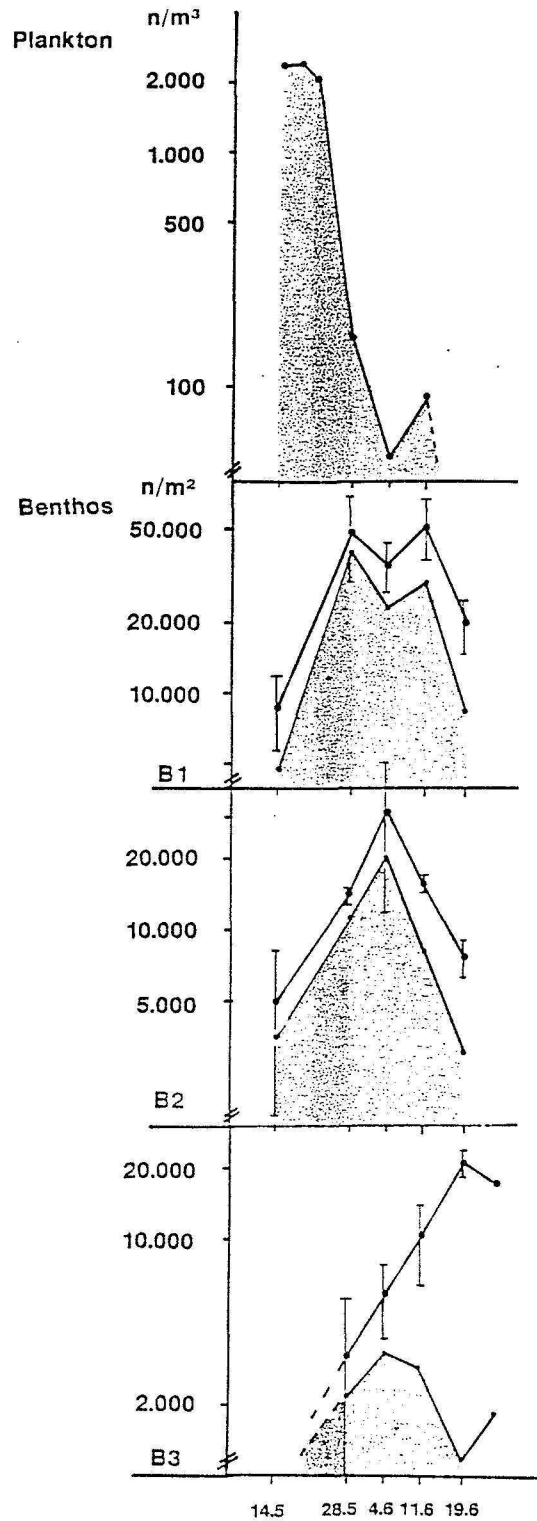




Abb. 31: Mittlere Individuendichte von *Macoma balthica* im Plankton (Larven) und im Benthos (B1-B3, z.T. mit SD).

-  planktische Larven und Bodenstadien der >125 μ m Siebfraction,
-  Zeitintervall, in dem die Hauptansiedlung stattfand.

Die Abnahme der Larvenstadien im Plankton stimmte in ihrem zeitlichen Verlauf am besten mit der Zunahme von Bodenstadien an der Station B1 überein. Selbst der Peak vom 11.6. im Plankton deutete sich in den benthischen Abundanzen der Muschel an: Am 28.5. wurde ein Maximum von durchschnittlich 49.500 Tieren/m² und am 11.6. von ca. 51.000 Tieren/m² gefunden, die zum überwiegenden Teil aus der 125µm-Fraktion stammten.

Dagegen zeigten die Individuendichten von *Macoma balthica* an den Stationen B2 und B3 weder im Auftreten der Tiere in der 125µm-Fraktion noch in der Entwicklung der gesamten 0-Altersklasse einen deutlichen Bezug zu den planktischen Prozessen. Das zeigt sich in der zeitlichen Verschiebung der Abundanzmaxima an diesen Stationen, die im Gegensatz zum 28.5 und 11.6. (Station B1; gute Übereinstimmung zum Plankton) am 4.6.(B2) bzw. 19.6. (B3) liegen. Dabei stimmte an der letztgenannten Station das Maximum der kleinsten Stadien (125µm-Fraktion) zeitlich nicht mit dem Maximum der gesamten Altersklasse überein (Differenz von mindestens 2 Wochen).

Um die Besiedlung der Stationen B1-B3 durch *Macoma balthica* genauer charakterisieren zu können, wurden die Längen-Häufigkeits-Verteilungen analysiert (Abb. 32). Für die Station B1 zeigte sich auch hier ein Zusammenhang zu den Vorgängen im Plankton. Am 28.5.86 dominierten Tiere aus dem Größenbereich 200-300µm (Initialsiedler nach OLAFSSON, 1988). Eine Woche später hatte sich - ohne Nachschub an Larven aus dem Plankton - das Maximum um eine Klasse verlagert. Am 11.6. nahm gleichzeitig mit der Gesamtabundanz (Abb. 18) die Anzahl der Tiere im Größenbereich 250-400µm zu, ein Hinweis auf eine neuerliche Ansiedlung von Larven.

Anders stellt sich die Situation an der Station B2 dar. Unabhängig von den Veränderungen in der Individuendichte blieb von 28.5-11.6. das Maximum der Längen-Häufigkeits-Verteilung von 300-350µm erhalten. Es wurden zwar Muscheln im Größenbereich von 200-300µm gefunden, jedoch war aus ihrer Häufigkeit kein Zusammenhang zur Dynamik der planktischen Larven zu erkennen.

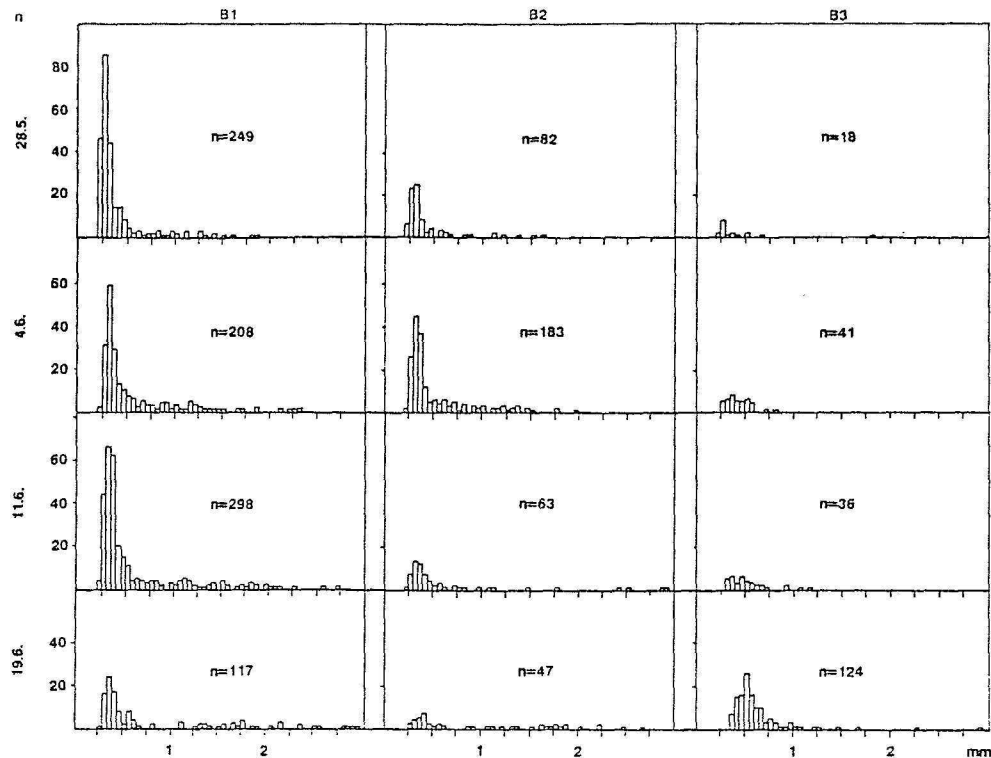


Abb. 32: Längen-Häufigkeits-Verteilung von *M. balthica* in der Ansiedlungsphase (28.5.- 19.6.86) an den Stationen B1-B3.

Dies galt noch im verstärkten Maß für die Station B3. Die Größe der am 28.5.86 gefundenen *Macomen* weist auf eine mögliche geringfügige Initialbesiedlung durch Larven hin. Allerdings fehlen am 11.6. Tiere der Größenklasse 200-300µm gänzlich. Die hohe Abundanz von *Macoma balthica* am 19.6. war durch ein Maximum der Längen-Häufigkeits-Verteilung bei 500-550µm gekennzeichnet und stand weder vom Larvenangebot, noch von dem Größenspektrum her mit planktischen Prozessen in Beziehung.

Ausgehend von den Werten vom 28.5., an dem die Stationen bei unterschiedlichen Individuendichten ein weitgehend ähnliches Größenspektrum von *Macoma balthica* aufwiesen, entwickelten sich zwischen den Stationen mit zunehmender Zeit deutliche Unterschiede in den Längen-Häufigkeits-Verteilungen. Am 19.6. waren an der Station B1 Tiere der Größenklasse von 350-400µm, an der Station B2 von 400-450µm und an der Station B3 von

500-550 μ m die häufigsten. Der statistische Vergleich dieser Verteilungen mit dem Kolmogoroff-Smirnoff-Test zeigt signifikante Unterschiede zwischen allen 3 Stationen ($p < 0,05$).

Der Vergleich der Siedlungsdichte von *Macoma balthica* $>125\mu$ m an den verschiedenen Stationen ist für die einzelnen Daten in Abb. 33 dargestellt. Einbezogen ist auch die Station B4 als weiterer Stellvertreter der höher gelegenen Wattareale. Am 14.5.86 waren die Individuendichten an den Stationen B1 und B2 signifikant höher als an B3 und B4. Dies war auch am 28.5 und 11.6. der Fall. Gleichzeitig war an diesen Tagen die Dichte an der Station B1 statistisch signifikant höher als die Dichte an der Station B2. Am 19.6. hatte sich die Situation dahingehend geändert, daß an den Stationen B1 und B3 signifikant höhere Abundanzen als an B2 und B4 gefunden wurden.

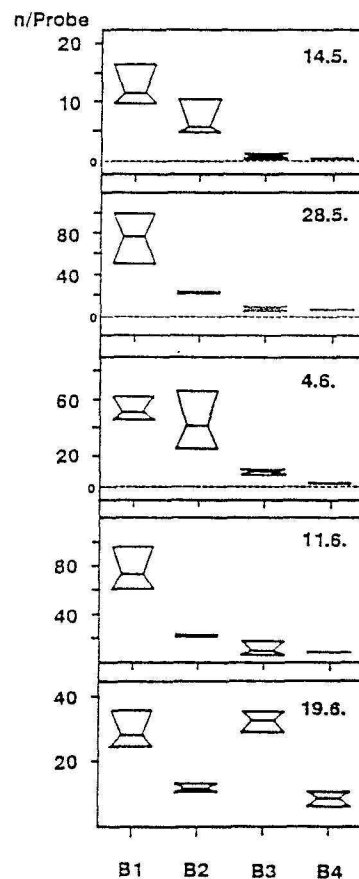


Abb. 33: Räumliche Verteilung von *M. balthica* während der Ansiedlung dargestellt als "box & whisker plots".

Das Verhältnis von Varianz zu Mittelwert für die kleinsten Stadien von *Macoma balthica* $>125\mu\text{m}$ (Tab.9) zeigt deutlich, daß die Ansiedlung geklumpt und nicht gleichmäßig verteilt stattfand.

Tab. 9: Verhältnis von Varianz zu Mittelwert für *M. balthica* in der Ansiedlungsphase.

Datum	B 1	B 2	B 3	B 4
28.5.86	11,5	0,1	2,8	0,2
4.6.86	3	15,7	1	0,7
11.6.86	6,7	0,1	6,1	0
19.6.86	2	0,4	0,6	0,9

5.1.2. Diskussion

Die räumliche Verteilung der kleinsten Stadien von *Macoma balthica* an den untersuchten Stationen B1-B3 zeigt, daß die Initialansiedlung im wesentlichen auf die tiefer liegenden Wattengebiete (B1, B2) beschränkt war. Dabei wurde die Station B1 mit ihren Mischsedimenten deutlich bevorzugt. Im oberen Bereich des Watts (B3) weist nur das Größenspektrum vom 28.5.86 darauf hin, daß hier möglicherweise eine Initialansiedlung geringen Umfangs stattgefunden hat. Andererseits zeigt der starke Anstieg der Individuendichte am 19.6.86 im Zusammenhang mit dem Größenspektrum der Muscheln, daß der Bestand der 0-Altersklasse an dieser Station im wesentlichen aus eingewanderten Tieren gebildet wird. Aus diesem Grund kann es sich bei den am 28.5. gefundenen kleinsten Stadien ebenfalls um Tiere handeln, die im tieferen Wattenbereich zum Bodenleben übergangen und dann mit der Flut in höhere Gebiete eingewandert sind, bzw. verdriftet wurden. In diesem Zusammenhang könnten die Unterschiede in der zeitlichen Entwicklung der Abundanz zwischen den eng benachbarten Stationen B1 und B2 als Initialansiedlung, überlagert von einer Umverteilung der Muscheln, interpretiert werden, eine Hypothese, die durch die unterschiedlichen Größenspektren an diesen beiden Stationen gestützt werden kann.

Untersuchungen, bei denen die Initialsiedler von *Macoma balthica* berücksichtigt wurden, liegen aus dem Gezeitenbereich von SMIDT (1951) und BACHELET (1987) sowie aus dem Sublitoral von ANKAR (1980), MÖLSÄ et al. (1986) und OLAFSSON (1988) vor. BACHELET (1987) stellte für die von ihm untersuchte Population im Gironde-Ästuar ebenso wie SMIDT (1951) im dänischen Wattenmeer bei Esbjerg fest, daß *Macoma* sich überwiegend im Juni ansiedelt. Dies stimmt mit Ergebnissen von OLAFSSON (1988) für die gleiche Art im Sublitoral des Skagerrak überein. Die beiden letztgenannten Autoren kamen wie MUUS (1973) für *Macoma calcarea* zu dem Schluß, daß der Typ des Sediments keinen eindeutigen Einfluß auf die Ansiedlung hat. Im Gegensatz dazu wurde in der vorliegenden Arbeit bei in etwa gleichem zeitlichen Erfolgen der Ansiedlung eine deutliche Bevorzugung tiefer im Watt liegender Mischsedimente festgestellt.

Als Grund für die Initialansiedlung in einem bestimmten Gebiet wird in der Regel eine der beiden folgenden Hypothesen angeführt: 1. die aktive Substratwahl durch Larven anhand eines dem Sediment anhaftenden Schlüsselreizes oder 2. das passive, einem Sedimentpartikel ähnliche Verhalten von Larven, das schließlich in Abhängigkeit von der Topographie und dem Strömungsregime im Untersuchungsgebiet zur Ablagerung in bestimmten Arealen führt.

In Laboratoriumsexperimenten beobachteten BUTMAN und Mitarbeiter (1988), daß die Larven des Polychaeten *Capitella capitata* und der Muschel *Mercenaria mercenaria* ohne Einfluß von Strömung aktive Substratwahl betrieben. Während die Polychaetenlarven auch unter Strömungsbedingungen eindeutig zwischen den angebotenen Substraten unterschieden, wählten die Bivalvialarven den Ort ihrer Metamorphose eher zufällig.

Ein "Ping-Pong"-Ball-ähnliches Verhalten beobachtete ANDRE (mündliche Mitteilung) in Laboratoriumsexperimenten mit Larven der Herzmuschel *C. edule*. Ein ähnliches Verhalten wurde bereits bei GRASSLE & BUTMAN (1989) für *Capitella capitata* beschrieben und als

Zurückweisung eines ungeeigneten Substrates durch die siedlungsbereite Larve - also aktive Substratwahl - interpretiert.

ECKMAN (1983) besetzte verödete Experimentalflächen im Gezeitenbereich mit unterschiedlichen Dichten von künstlichen "Grashalmen". Die Halme veränderten die Transportrate des Wassers am Boden und damit die Scherkräfte der bodennahen Strömungen. Die Sedimentation, das Siedlungsmuster und der Umfang der Rekrutierung hing von der Anwesenheit und Dichte der Halme ab. Auf die Bedeutung hydrodynamischer Faktoren auf die Ansiedlung planktischer Larven bodenlebender Organismen weisen u.a. auch die Untersuchungen von HANNAN (1984), NOWELL & JUMARS (1984) und LUCKENBACH (1987) hin.

BUTMAN (1987) führt einem Review Ergebnisse für und wider die aktive Substratwahl und die passive Ablagerung der Larven bei der Ansiedlung auf. Hier wie in weiteren Veröffentlichungen (BUTMAN, 1986; BUTMAN et al., 1988; BUTMAN, 1989; GRASSLE & BUTMAN, 1989) kommt sie zu dem Schluß, daß beide Hypothesen sich nicht ausschließen müssen, d.h. daß sowohl die Hydrodynamik des bodennahen Wasserkörpers als auch die Akzeptanz des Substrates durch die Larven eine Rolle spielen, aber auf verschiedenen Skalen wirksam werden. Zu einer ähnlichen Aussage kamen WOODIN (1986) und BOSSELMANN (1989), die Ansiedlung als Mischstrategie aus der Vermeidung negativer Reize, der Attraktivität positiver Reize und der Hydrodynamik definierten.

Ob es sich bei der hier untersuchten Ansiedlung von *Macoma balthica* um aktive Substratwahl handelt oder um einen durch hydrodynamische Faktoren gesteuerten Prozeß konnte nicht eindeutig bestimmt werden. Fest steht, daß "gregarious settlement" nicht stattgefunden hat. Bei dieser Form der Ansiedlung ruft ein von den Alttieren ausgehender positiver Schlüsselreiz eine Massenansiedlung von kompetenten Larven hervor. Ein solcher Effekt von adulten Stadien ist z.B. bei der Ansiedlung der Auster *Ostrea edulis* bekannt (BAYNE, 1969). Im Falle

einer solchen Ansiedlung hätten die Siedlungsdichten an der Station B2 höher sein müssen als an B1, da hier die Individuendichte der Alttiere am höchsten war.

Auch von einem limitierenden, negativen Einfluß der Alttiere sowie von den an den Stationen B1 und B2 in etwa gleicher Individuendichte vorkommenden Filtrierern (*Mya arenaria*) auf die Ansiedlung kann nicht ausgegangen werden, andernfalls hätte die Ansiedlung in den höheren Wattengebieten (nahezu ohne Filtrierer) stärker sein müssen als in den tieferen; des weiteren wäre die Siedlungsdichte von *M. balthica* an der Station B2 mit niedrigeren Dichten von *M. arenaria* dann höher gewesen. WOODINs (1976) Hypothese, daß hohe Dichten von Filtrierern einen negativen Effekt auf die larvale Ansiedlung aus dem Plankton haben, traf in dem vorliegenden Beispiel nicht zu. Obwohl filtrierende Organismen durchaus in der Lage sind planktische Larven einzustrudeln (z.B. KRISTENSEN, 1957) ist ein Einfluß auf die Ansiedlung nicht zwingend (ERTMAN & JUMARS, 1988; MAURER, 1983).

Im Gegensatz zu den Ergebnissen von SMIDT (1951), MUUS (1973) und BACHELET (1987) wurde in der vorliegenden Arbeit ein die Ansiedlung überlagernder Transport von Postlarven von den tiefer liegenden Watten auf die höheren gefunden. Ein ähnlich mobiles Verhalten ist besonders von Vertreterinnen der Gattung *Donax* aus strömungsexponierten Küstengebieten bekannt (TRUEMAN, 1971; LEBER, 1982 a, b). Im Wattenmeer beschrieb BAGGERMAN (1953) starke postlarvale Wanderungen bei der Herzmuschel *Cerastoderma edule*, geringe bei *M. arenaria* und *M. balthica*. Im Falle *Macoma balthica* konnten Wanderungen teilweise direkt nachgewiesen werden, überwiegend als Fang postlarvaler Stadien im Plankton oder in Sedimentfallen (BEUKEMA, 1973; HEIBER, 1988; OLAFSSON, 1988; BEUKEMA & deVLAS, 1989; eigene Fänge driftender Postlarven) oder in Laboratoriumsexperimenten (BONSDORFF, 1983, BEUKEMA & de VLAS, 1989). Dabei handelt es sich z.T. um Winterwanderungen (BEUKEMA, 1973; BEUKEMA & de VLAS, 1989), z.T. um den resuspendierenden Einfluß von stürmischen Wetterperioden (OLAFSSON, 1988) oder um Fänge unterschiedlicher Altersstadien sowohl in Winter als auch im Sommer (HEIBER, 1988).

In einigen Fällen wurde auch indirekt über die räumliche Verteilung oder die Wiederbesiedlung gestörter Gezeitenareale auf Transportprozesse auf der Ebene postlarvaler oder auch älterer Stadien von *Macoma balthica* geschlossen (z.B. RATCLIFFE et al., 1981; McLUSKY et al., 1983). Hierbei war allerdings der direkte Anschluß von Wanderungen an die Initialansiedlung und Metamorphose nicht bekannt, und die quantitative Bedeutung der Wanderungen konnte nicht abgeschätzt werden.

Zusammenfassend muß im Gesamtkomplex von Ansiedlung und (passiver oder aktiver) Wanderung von *Macoma balthica* im Wattenmeer offensichtlich zwischen den auf die höheren Watten ausgerichteten Sommerwanderungen und den ins Sublitoral gerichteten Winterwanderungen unterschieden werden. Aufgrund der zeitlichen Reihenfolge beider Phänomene muß die Terminologie von BEUKEMA (1973) und BEUKEMA & deVLAS (1989), die die Winterwanderung als "secondary spatfall" bezeichnen, revidiert werden. Die unterschiedlichen Richtungen der Wanderungen in Abhängigkeit von der Jahreszeit und die Ausbildung eines Byssus-Gebildes zur Stützung des Transportes (BEUKEMA & de VLAS, 1989) kann als Hinweis bewertet werden, daß es sich bei diesen Phänomenen - auch wenn der hydrodynamische Aspekt nicht unterschätzt werden darf - möglicherweise um aktive Vorgänge handelt.

5.2. Zeitliche und räumliche Verteilung postlarvaler (Probenserie >250 µm), juveniler und adulter Stadien (Probenserie >500µm)

5.2.1. Zeitliche Entwicklung an den 5 Stationen

Probenserie >250µm

Die mittlere Individuendichte postlarvaler Stadien von *Macoma balthica* an den Stationen B1-B5 ist in Abb. 34 dargestellt. Ähnlich war der zeitliche Verlauf des Vorkommens an den Stationen B1 und B2. An beiden Stationen wurden zwei Abundanzmaxima gefunden. Die höchste mittlere Individuendichte betrug am 11.6. ca. 21.500 Ind./m² an der Station B1 und am 4.6.

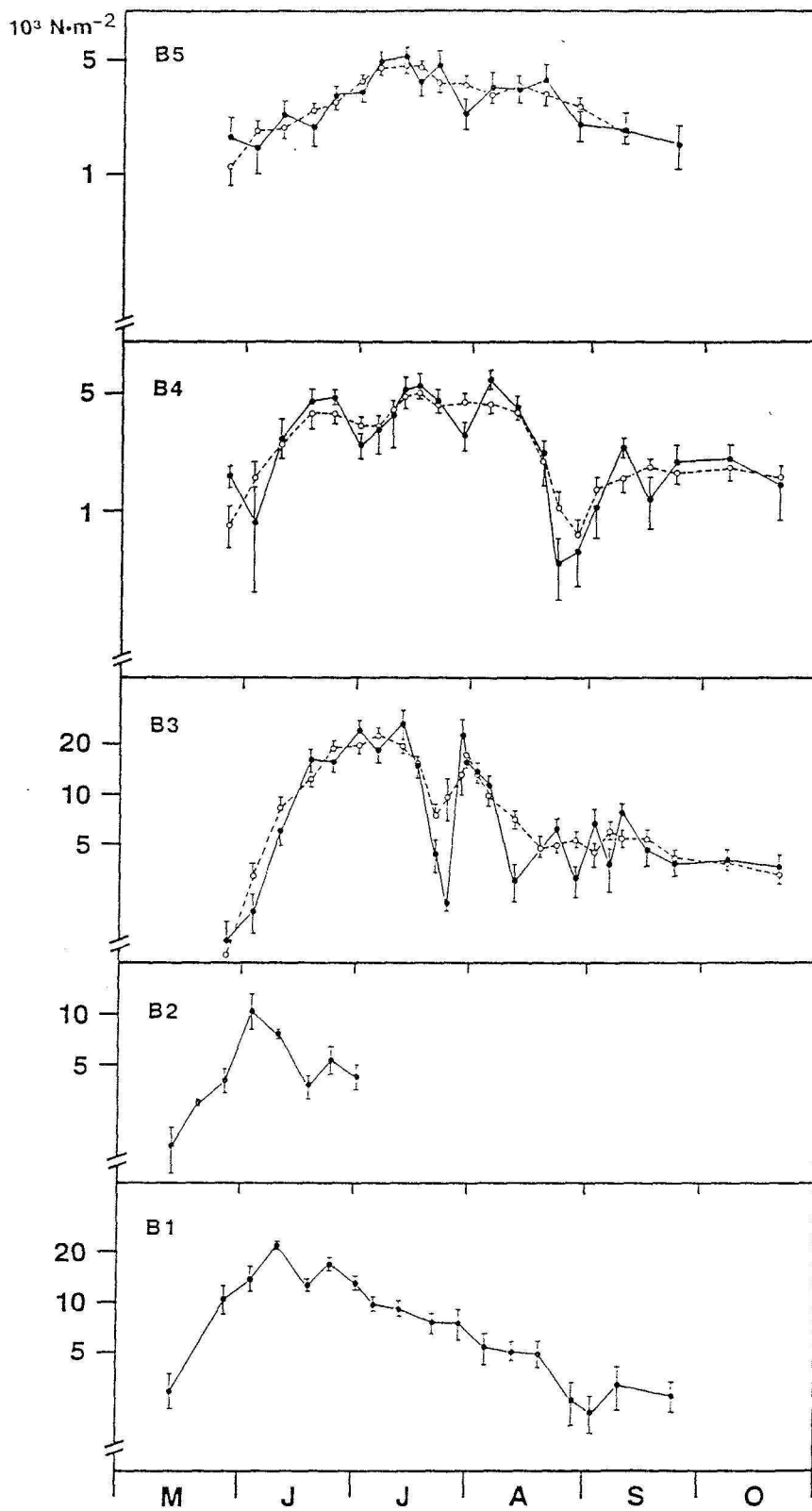


Abb. 34: Mittlere Individuendichte postlarvaler *M. balthica* an den Stationen B1-B5 in halblogarithmischer Darstellung (\pm SE). Für die Stationen B3-B5 wurden neben den Originalwerten (durchgezogene Linie) die übergreifenden Mittelwerte von 3 aufeinanderfolgenden Daten (gestrichelte Linie) eingezeichnet.

10.700 Tiere/m² an der Station B2. Ein späteres Maximum trat gleichzeitig an beiden Stationen auf (25.6.86) und war mit 17.000 bzw. 5400 Ind./m² niedriger als das vorhergehende.

Im oberen Bereich des Watts (B3-B5) schwankte die mittlere Individuendichte postlarvaler *Macoma balthica* beträchtlich. Dabei war die höchste Variabilität in den Abundanzen an der Station B3 zu verzeichnen, gefolgt von der Station B4. Die maximale Abundanz an der Station B3 betrug etwa 26.900 Muscheln/m². Die Individuendichten an den beiden höher liegenden Stationen waren mit Höchstwerten von 6000 (B4) bzw. 5100 Ind./m² deutlich niedriger.

Um an diesen Stationen einen Trend in den Abundanzen der überwiegend zugewanderten Postlarven (vgl. Kapitel Ansiedlung) zu erkennen, wurde über die Werte von 3 aufeinanderfolgenden Probenahmen das übergreifende Mittel gebildet (ohne Gewichtung). An den Stationen B3 und B4 deutet der resultierende Trend ebenfalls einen zweigipfeligen Kurvenverlauf an, der im Vergleich zu den Stationen B1 und B2 jedoch zeitlich verschoben und auseinandergezogen ist. Die zeitliche Differenz zwischen den Stationen B1 und B3 (Maximum der Kurve des übergreifenden Mittels) betrug 26 Tage, zwischen B3 und B4 11 Tage.

Probenserie >500µm

Die Probennahmen im April und Mai 1986 dokumentieren die Dichte des Alttierbestandes (Abb. 35). Die höchsten Abundanzen der mindestens 1-jährigen *Macomen* wurden mit 1280 Ind./m² (19.4.86) an der Station B2 gefunden, die niedrigsten an der Station B4 mit im Mittel 80 Muscheln/m².

Durch die Rekrutierung erhöhte sich die mittlere Individuendichte an den Stationen B1 und B2 im Juni auf 8920 bzw. 4220 Tiere/m². An der Station B3 gab es 2 relative Maxima (2.7 und 8./22.10.) mit Abundanzen von etwa 3100 und 3200 Tieren/m². Die höchsten Individuendichten an den Stationen B4 und B5 wurden am 23.7.86 gefunden (4820 und 2360 Tiere/m²).

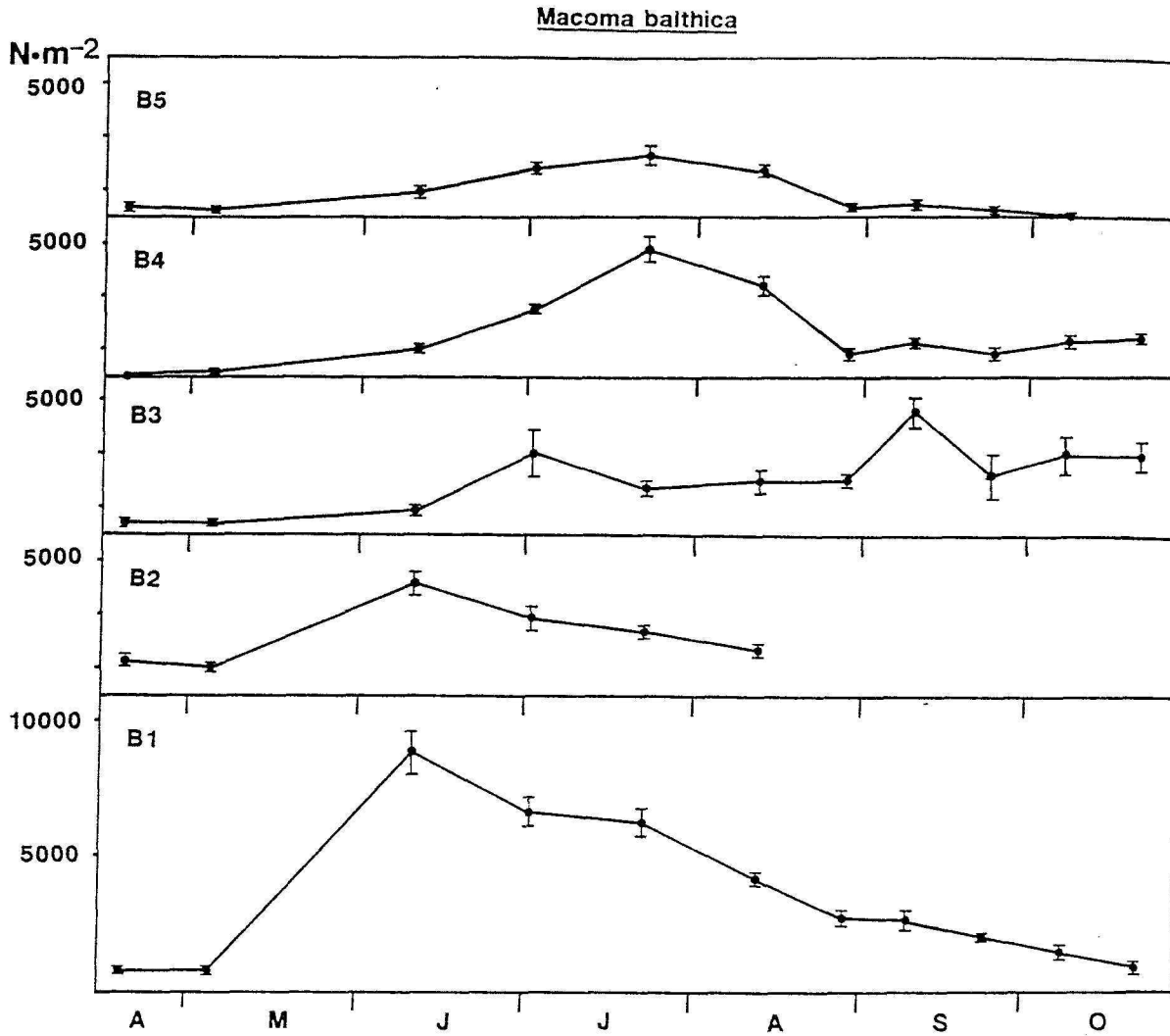


Abb. 35: Mittlere Individuendichte von *M. balthica* (>500µm) an den Stationen B1-B5 (±SE).

Ähnlich wie bei den Abundanzen >125µm (Kapitel Ansiedlung) und >250µm wurde durch die Wanderungen der Muscheln von den unteren Bereichen des Watts zu den höher gelegenen auch in den Ergebnissen der großflächigeren Probenreihe eine zeitliche Verschiebung der Maxima gefunden. Diese betrug zwischen den Stationen B1 und B3 sowie zwischen B3 und B4 21 Tage. Im Unterschied zu der Serie >250µm war die Differenz in der Individuendichte zwischen den Stationen B3 und B4 bei den größeren Tieren der 0-Altersklasse geringer. Weiterhin wurde der in der Probenreihe >250µm dokumentierte Einbruch in den Abundanzen vom 23.7. (B3) und 24/29.8 (B4) durch die Ergebnisse der großflächigeren Probenreihe bestätigt.

5.2.2. Räumliche Verteilung

5.2.2.1. Abundanz

Probenserie >250µm

Die höchsten Dichten von *Macoma balthica*-Postlarven wurden zu Beginn der Untersuchungen (28.5.-4.6.86) an den zwei Stationen gefunden, die innerhalb des Untersuchungsgebietes am tiefsten liegen (Abb. 36). Dies entspricht dem Ergebnis aus dem vorigen Kapitel, daß die Ansiedlung im wesentlichen in diesem Gebiet stattfand. Am 4.6. nahm die Abundanz an der Station B2 stark ab, stieg dafür aber am 19.6. an der nächst höheren Station B3 stark an (vgl. Kapitel Ansiedlung). Innerhalb dieser Zeitspanne fand die Wanderung vom unteren Bereich des Watts zu den höheren statt.

Abb. 36

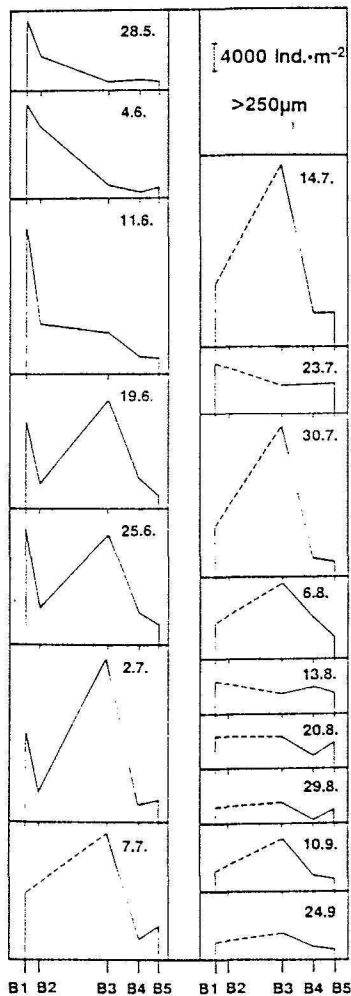


Abb. 37

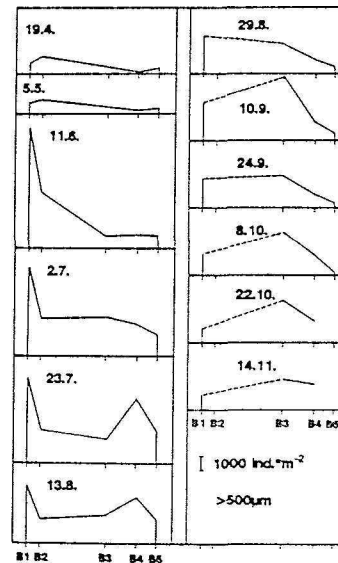


Abb. 36: Räumliche Verteilung postlarvaler *M. balthica* an den einzelnen Probenmetagen.

Abb. 37: Räumliche Verteilung von *M. balthica* (>500µm) bei den einzelnen Probennahmen.

Vom 2.-14.7. wurden an der Station B3 die signifikant höchsten Individuendichten auf dem Transekt gefunden (box & whisker plots, siehe Anhang). Am 23.7 sank die Individuendichte hier deutlich, so daß die Werte statistisch nicht von den anderen Stationen zu unterscheiden waren. Bereits eine Woche später allerdings fand sich wieder die signifikant höchste Individuendichte von *Macoma*-Postlarven an dieser Station. Vom 13.-29.8. waren die Individuendichten auf allen Stationen des Transektes niedrig. Am 10.9. stieg die Abundanz an der Station B3 im Vergleich zu den anderen Stationen und zum vorherigen Datum nochmals an. Dabei waren die Werte in der Mitte des Transekts wiederum signifikant höher als an den Stationen B1 und B4.

Probenserie >500µm

Die räumliche Verteilung der juvenilen *Macoma balthica* (Abb. 37) zeigte bis zum 11.6.86 analog zur Verteilung der Postlarven (Vergl. Abb.36) eine signifikant höhere Dichte an den beiden unteren Stationen B1 und B2 (zugehörige "box & whisker plots" siehe Anhang, Abb.). Am 2.7. war die Abundanz an den Stationen B2-B4 sehr ähnlich. Dagegen waren an den beiden darauffolgenden Probenahmedaten die höchsten Individuendichten an den Stationen B1 und B4 zu verzeichnen. Diese Verteilung änderte sich am 29.8, möglicherweise unter Einfluß eines Sturms (27.8.86, vgl. Kapitel abiotische und biotische Rahmenbedingungen). Vom 10.9.86 an war bei der räumlichen Verteilung nahezu stets ein Maximum an der Station B3 zu erkennen. Im Oktober waren die Abundanzen hier signifikant höher als an den Stationen B1 und B4.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß Unterschiede in der räumlichen Verteilung postlarvaler und juveniler Stadien nur bis Ende August gefunden wurden. Danach ist die Aussage beider Serien über die Verteilung der 0-Altersklasse auf die Stationen sehr ähnlich. Der anfängliche Unterschied (bis zum 2.7.) ist dabei wahrscheinlich auf die verschiedenen Siebmaschenweiten zurückzuführen. Die sich vom 2.7.an bis zum 29.8 einschließlich in der Probenserie >250µm

abspielenden Fluktuationen sind aufgrund der größeren Zeitabstände zwischen den Probennahmen in der Serie $>500\mu\text{m}$ nicht erfaßt. Die Verteilung der Juvenilen am 23.7. und 13.8. bestätigt jedoch die Ergebnisse der $>250\mu\text{m}$ Serie von diesen Tagen.

5.2.2.2 Größenspektrum

Probenserie $>250\mu\text{m}$

Der räumliche Vergleich des Größenspektrums von postlarvalen *Macoma balthica* zeigt im Gegensatz zu den Ergebnissen aus dem Kapitel Ansiedlung, daß Tiere $>1\text{mm}$ an den beiden unteren Stationen häufig vorkamen, während an den oberen Stationen, besonders an B3 und B5 kleinere Muscheln ($<1\text{mm}$) die häufigsten waren (Abb. 38).

Probenserie $>500\mu\text{m}$

Der räumliche Vergleich der Längen-Häufigkeitsverteilung von juvenilen *Macoma balthica* $>500\mu\text{m}$ weist auch in dieser Probenserie auf eine divergierende Entwicklung im unteren (B1, B2) und oberen Bereich (B3, B4, B5) des Watts hin (Abb.39). Am 11.6.86 dominierten an beiden unteren Stationen Tiere aus dem Größenbereich 1-1,5mm, während an den oberen Stationen die Größenklasse 0,5-1mm die häufigste war. Am 2.7. hatte sich die Kohorte auf allen Stationen mit Ausnahme von B5 um mindestens eine Größenklasse verlagert. Vom 23.7.86 an waren im unteren Teil des Watts Muscheln $>2\text{mm}$ die häufigsten, im oberen Bereich dagegen Tiere von 0,5-1,5 mm.

Das Absinken der Abundanzen an der Station B3 vom 2.7. auf den 23.7., das in noch viel stärkeren Maße in der Probenserie $>250\mu\text{m}$ gefunden wurde, korrespondiert mit einer Zunahme der Abundanzen an der Station B4 und B5 im gleichen Zeitraum. Die Abnahme an B3 fand im Größenbereich 1,0-1,5mm statt, die Zunahme an den beiden höheren Stationen im Größenbereich 0,5-1,5mm.

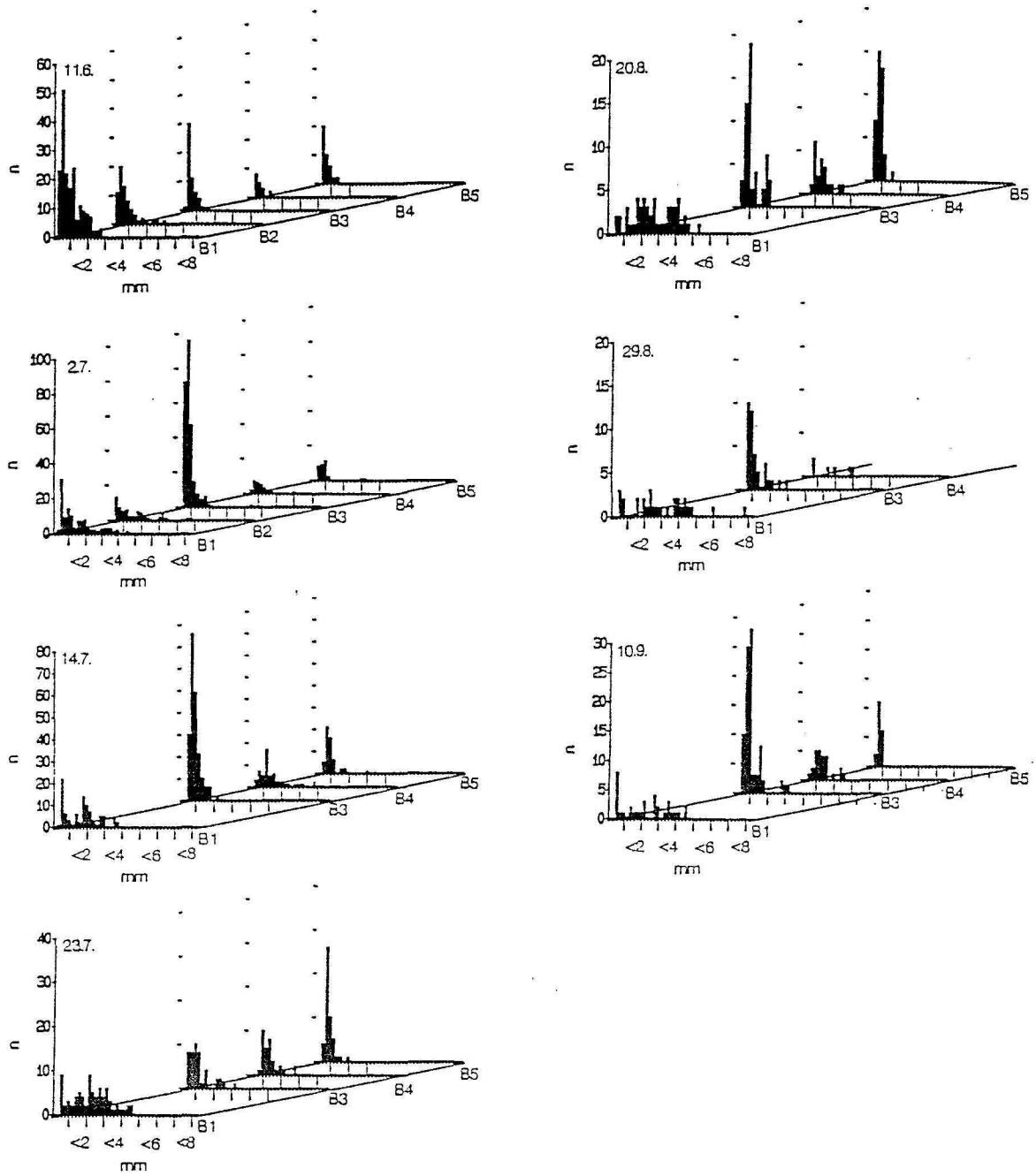
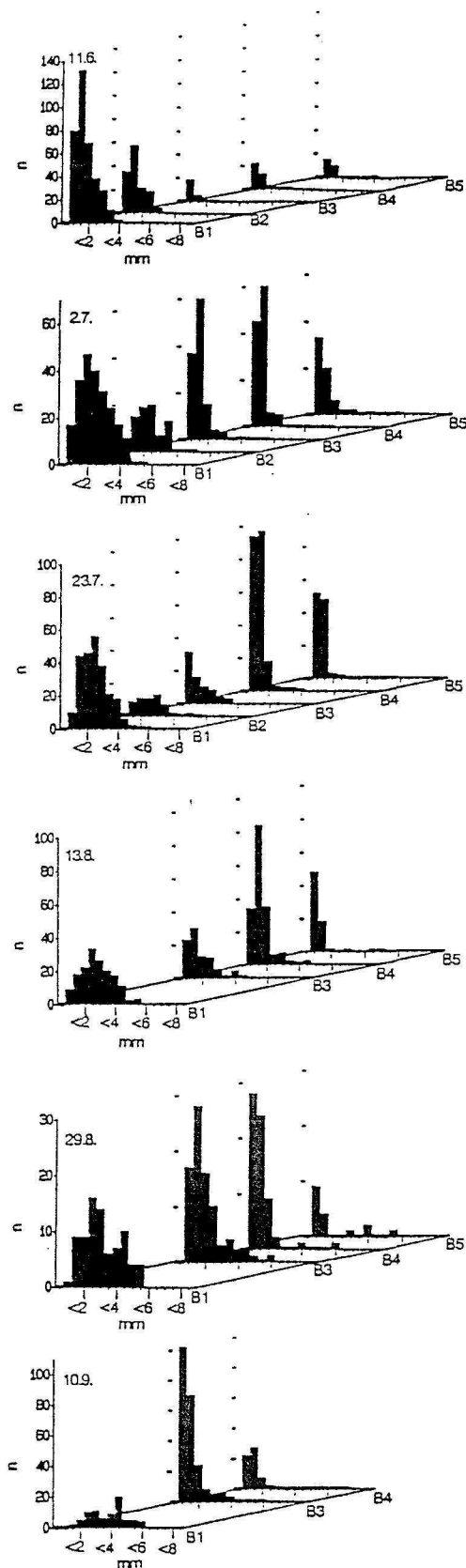


Abb. 38: Vergleich der Längen-Häufigkeits-Verteilung postlarvaler *M. balthica* an den 5 Stationen des Transekts.



Bei der Probennahme Ende August war an der Station B4 der Größenbereich 0,5 - 1mm reduziert, an der Station B5 die Größenklasse von 0,5-1mm. An der Station B3 wurde kein Unterschied zum vorherigen Datum gefunden.

Wenn sich auch die einzelnen Längen-Häufigkeits-Verteilungen aufgrund der verschiedenen Siebmaschenweiten unterscheiden, so ist doch die Aussage aus den beiden Probenserien ähnlich. Es deutet sich eine divergierende Entwicklung im unteren (B1, B2) und oberen Bereich des Watts an, mit deutlichem Wachstum an den Stationen B1 und B2.

Abb. 39: Vergleich der Längen-Häufigkeits-Verteilung juveniler *M. balthica* an den 5 Stationen des Transekts.

5.2.2.3. Verhältnis von Varianz zu Mittelwert

Probenserie >250µm

Das Verhältnis von Varianz zu Mittelwert wies an der Station B1 für die Probennahmen am 28.5., 4.6. 30.7 und 10.9. auf eine deutlich geklumpfte Verteilung der postlarvalen Muscheln hin (Tab. 10a). Die beiden erstgenannten Daten wie auch der 25.6. mit seinem V/M Verhältnis von 2 liegen noch innerhalb der Periode, in der metamorphosierte *Macoma balthica* in größerem Umfang in die 250µm-Fraktion hineinwachsen. Die gleichmäßigste Verteilung an der Station B1 wurde am 11.6. gefunden. An der Station B2 zeigten die Proben am 4.6. die am stärksten geklumpfte Verteilung an, am 11.6. (wie an der Station B1) die gleichmäßigste Verteilung.

Eine stärker aggregierte Verteilung wurde an der Station B3 erst am 19.6. gefunden. Von diesem Datum an stieg in 12 - 16tägigen Abständen der Grad der Flecken-Bildung bis zum 30.7. an. Die Daten mit den höchsten V/M-Verhältnissen waren dabei gleichzeitig von einer Zunahme der Abundanz gekennzeichnet (19.6., 2.7., 14.7. 30.7.). Nach dem 30.7. nahm das V/M Verhältnis deutlich ab, mit Tendenz zur zufälligen Verteilung der Tiere. Eine stärkere fleckenhafte Verteilung wurde nochmals am 10.9. gefunden.

Während das Verhältnis von Varianz zu Mittelwert an der Station B3 auf eine überwiegend geklumpfte Verteilungsform von *Macoma* rückschließen läßt, war ihr Vorkommen an der Station B4 und B5 eher durch eine zufällige bis gleichförmige Verteilung gekennzeichnet. Daten mit höheren V/M-Verhältnissen waren hier der 4.6., 14.7. und 13.8. (B4) sowie der 28.5., 6.8. und 20.8. (B5).

Im Vergleich aller Stationen (ausgenommen B2) wurde in der Probenserie >250µm die am stärksten geklumpfte Verteilung an der Station B3 gefunden, gefolgt von B1 und B4.

Probenserie >500µm

Die Verteilung adulter *Macoma balthica* (19.4.86, 5.5.86) war an allen Stationen des Profils als weitgehend gleichmäßig zu bezeichnen (Ausnahme 19.4. B2; Tab. 10 b). Am 11.6. änderte sich die Verteilungsform der in dieser Probenserie erfaßten Muscheln durch den Prozeß der

Rekrutierung hin zu fleckenhaftem Vorkommen. An der Station B1 waren der 11.6., der 10.9. und der 8.10 durch ein besonders geklumpstes Vorkommen der Muscheln in den Proben gekennzeichnet. Das höchste V/M-Verhältnis an den Stationen B2 und B3 wurde am 2.7. gefunden. Während an den Stationen B1 und B2 ein Trend zur Rückkehr zur zufälligen bis gleichmäßigen Verteilung schon früh zu erkennen war, zeigte die Verteilung an der Station B3 eher die Tendenz zur weiteren Patchbildung. Obwohl die Abundanzen an der Station B4 zeitweilig höher waren als an der Station B3, ist die Verteilung der Tiere dort weitaus weniger stark geklumpt.

Tab. 10: Verhältnis von Varianz zu Mittelwert für *M. balthica* aus den Probenserien >250µm und >500µm.

Serie	Datum	B 1	B 2	B 3	B 4	B 5
a) >250µm	28.5.86	3,9	1,3	1,2	0,4	1,9
	4.6.86	4	5,7	1,6	3,6	1,7
	11.6.86	0,5	0,3	2,3	2,8	0,9
	19.6.86	1,1	1,1	4,1	1,4	1,3
	25.6.86	2	1,8	3	0,8	0,5
	2.7.86	1	1,3	5,4	0,8	0,6
	7.7.86	1,2		4,8	0,9	1
	14.7.86	1,1	8,8	8,8	3	1,4
	23.7.86	1,7		2,4	1	1,6
	30.7.86	3,3		17,3	1,1	1,1
	6.8.86	2,4		2,1	1,1	2,4
	13.8.86	0,9		2,1	2	1,4
	20.8.86	1,7		1,4	1,8	2,4
	29.8.86	2,2		1,4	0,9	1
	3.9.86	1,5		4,1	1,5	
	10.9.86	3		1,1	0,5	1,8
	24.9.86	1,2		1,2	1,4	1,3
b) >500µm	19.4.86	0,8	1,2	0,6	0,3	0,6
	5.5.86	0,3	0,8	0,6	0,9	0,8
	11.6.86	3,3	2,2	1,4	1	3,2
	2.7.86	2,3	3	15	0,4	1,5
	23.7.86	2,2	0,7	2,1	2,3	2,7
	13.8.86	0,5	1,1	4,3	1,6	1,3
	29.8.86	1,7		1,4	2,8	0,9
	10.9.86	1,9		5	1,2	2,8
	24.9.86	0,4			2,4	0,7
	8.10.86	2,7		9	1,7	0,9
	22.10.86	1,5		5	0,5	
14.11.86	0,9		0,5	2,8		

5.2.3. Diskussion

In der vorliegenden Arbeit konnte festgestellt werden, daß die zeitliche Popuationsentwicklung der 0-Altersklasse von *M. balthica* in den einzelnen Wattengebieten nicht übereinstimmt, daß sich die räumliche Verteilung mit der Zeit ändert und sich dadurch eine Diskrepanz zwischen Jungtier- und Alttierverteilung entwickelt. Diese drei Merkmale charakterisieren die Weiterentwicklung der durch Initialansiedlung und postlarvalen Transport entstandenen räumlichen Verteilungen (vgl. 4.1.). In diesem Zusammenhang ist der deutliche zeitliche Unterschied im Maximum der Individuendichten zwischen den Stationen B1/B2 und B3 als Verzug durch den Transport von jungen Muscheln aus den tieferen Bereichen des Watts in die höher gelegenen zu interpretieren. Langsameres Wachstum im oberen Bereich des Watts, wie es von VINCENT et al. (1989) nachgewiesen wurde, ist zumindest bei der Probenserie $>250\mu\text{m}$ nicht der Grund für die Zeitdifferenz, da hier schon am 19.6.86 Tiere einer Modalgröße von $500-550\mu\text{m}$ dominierten. Das ist eine Schalenlänge, die bei einer Maschenweite von $250\mu\text{m}$ bereits quantitativ erfaßt wird.

Die räumliche Verteilung von *M. balthica* im Gezeitenbereich wurde bereits in mehreren Untersuchungen erfaßt (SNELI, 1968; BOYDEN & LITTLE, 1973; MYREN & PELLA, 1977; TUNNICLIFFE & RISK, 1977; WOLFF & de WOLF, 1977; READING, 1979; RATCLIFFE et al. 1981; OBERT, 1982; CRANFORD et al., 1985; REISE, 1987). Die Untersuchungsgebiete variierten dabei vom Wattenmeer über die norwegische Küste bis hin zu ästuarinen Weichböden. Nur in der von REISE (1987) durchgeführten Untersuchung wurde wie in der vorliegenden Arbeit eine untere Siebmaschenweite von $250 \times 250\mu\text{m}$ verwendet.

Unabhängig von der räumlichen Lage des Untersuchungsgebietes und dem vorherrschenden Substrat war das Ergebnis mehrerer dieser Veröffentlichungen entweder, daß sich das räumliche Verteilungsmuster der Population während der Untersuchung geändert hat, oder - bei Aufteilung in Altersklassen - daß die Verteilung kleiner und großer *Macoma balthica* nicht übereinstimmt (SNELI, 1968; BOYDEN & LITTLE, 1973; MYREN & PELLA, 1977; WOLFF & de WOLF, 1977; READING, 1979; RATCLIFFE et al. 1981; OBERT, 1982; REISE, 1987). Die

Unterschiede in der Verteilung wurden entweder auf Veränderungen im Ort der Ansiedlung (READING, 1979) oder auf den Transport kleiner Stadien zurückgeführt (BOYDEN & LITTLE, 1973; MYREN & PELLA, 1977; WOLFF & de WOLF, 1977; RATCLIFFE et al., 1981; REISE, 1987).

BOYDEN & LITTLE (1973) schlossen aus den Abundanzen von *M. balthica* im Verlauf der von ihnen untersuchten Transekte, daß sich die Muscheln durch Transport an Orten anreichern, an denen eine Veränderung des Höhenprofils, z.T. begleitet von Sedimentveränderungen, zu finden war. Eine ähnliche Akkumulation von Muscheln etwa der gleichen Größe (Probenserie $>250\mu\text{m}$) fand an der Station B3 statt. Zwar bestehen sedimentologisch nur geringe Unterschiede zwischen den Stationen B3 und B4 jedoch kann aus der unterschiedlichen Wassertiefe auf eine Änderung im Gefälle (Abb. 13) rückgeschlossen werden.

Auf den Transport und die Akkumulation der Muscheln in den höheren Watten kann möglicherweise das Modell von POSTMA (1954, 1961) angewendet werden, das den gerichteten Sedimenttransport durch Gezeitenströme in die höheren Watten erläutert. Demnach würde es sich bei der Akkumulation von Muscheln in einem Gebiet - vorausgesetzt sie fände passiv statt - um einen Nettotransport via Flut- und Ebbstrom, modifiziert durch die Topographie des Untersuchungsgebietes, handeln.

Die Bedeutung von Transportprozessen für die Zusammensetzung der Makrofaunagemeinschaft im Watt war bereits von OHDE (1981) aus Modellrechnungen folgernd postuliert worden. Er stellte zunächst eine Korrelation zwischen Watthöhe und räumlichen Koordinaten der Probennahmeorte mit der Zusammensetzung der Makrofauna fest. Diese räumlich vorgegebenen Bedingungen zerlegte OHDE in einzelne Faktoren und testete mittels der Faktorenanalyse ihre Bedeutung für die Makrofaunagemeinschaft. Die Analyse ergab, daß die Transportwirkung der Wellen in Zusammenhang mit der Wassertiefe bereits 55% der Variabilität des Systems ausmachte. Hieraus formulierte OHDE die Hypothese, daß sich die Verteilung der Makrofauna im Watt im wesentlichen durch den Einfluß hydrodynamischer Kräfte

erklären läßt, und testete sie mittels eines hydrographischen Rechnermodells. Zu den Organismen, die nach diesem Modell durch Wellen richtungsabhängig auf die höheren Watten transportiert wurden, zählten auch *Macoma balthica*, *Mya arenaria* und *Cerastoderma edule*.

Die Schwankungen in den Abundanzen der Probenserie $>250\mu\text{m}$ an den Stationen B3 und B4 sind möglicherweise z.T. methodischen Ursprungs, da das minimale Abundanzareal nicht in jedem Fall durch 7 Parallelproben abgedeckt wird (vgl. Abb. 6). Gemeinsam aber mit den Daten aus der Probenserie $>500\mu\text{m}$, die für die Station B3 einen zweiten Anstieg der Individuendichte im September und Oktober dokumentiert, kann gefolgert werden, daß es sich nicht um einen einmaligen Transport von Jungmuscheln handelt, sondern um einen Prozeß, der entweder kontinuierlich in Abhängigkeit von abiotischen Faktoren oder in Zyklen stattfindet. Daten mit unerwartet hohen Individuendichten von *M. balthica* an der Station B3 waren neben dem 19.6. der 30.7.86 ($>250\mu\text{m}$) und der 10.9.86 ($>500\mu\text{m}$). Gerade zu diesen Zeiten fanden die im Kapitel 3.1. erwähnten besonders hohen Springtiden im Untersuchungsgebiet statt. Ob dieser Zusammenhang durch die Variation in der Strömungsgeschwindigkeit oder durch endogene Rhythmen in den Muscheln hervorgerufen wird, ist spekulativ. Weiterhin offen bleibt, ob die in dieser Arbeit gefundene Verteilung der 0-Altersklasse - berücksichtigt man eine möglicherweise aktive Beteiligung der Muscheln an den Prozessen (BEUKEMA & deVLAS, 1989) - nicht auch durch eine Überlagerung von wataufwärts und watabwärts gerichteten Wanderungen zustandekommen kann.

Obwohl im Borkumer Inselwatt die Verteilung der adulten *Macoma balthica* offensichtlich anders war als bei SNELI (1968), BOYDEN & LITTLE (1973), MYREN & PELLA (1977), RATCLIFFE et al. (1981) oder REISE (1987), zeigte sich auch hier ein Unterschied zur räumlichen Verteilung der Muschelbrut. Im Unterschied zu den Ergebnissen dieser Autoren war die Individuendichte älterer *Macoma balthica* im tiefer gelegenen Bereich des Watts größer als im mittleren und höheren. Die Dichte der postlarvalen *Macoma balthica* (Probenserie $>250\mu\text{m}$, $<1\text{mm}$) war an den Stationen B1 und B3 am höchsten, die der juvenilen - je nach Zeitpunkt - an den Stationen B1 und B4 oder an B3. Unterschiede in der räumlichen Verteilung von Jung- und Alttieren

können daraufhinweisen, daß 1. negative Adulte-Juvenile-Interaktionen stattfinden, 2. die Überlebensrate mit den räumlichen Bedingungen variiert und auf die Verteilung Einfluß nimmt oder daß 3. nach dem ersten Sommer weitere Transportprozesse stattfinden.

Bei *Macoma balthica* kommen alle angeführten Erklärungsmöglichkeiten zum Tragen. Die zeitweilig vorhandenen zwei Verteilungsmaxima im Borkumer Inselwatt können dadurch erklärt werden, daß ein Teil der Population offensichtlich ortsstabil an der Station B1 verblieb. Dies kann von dem deutlichen Wachstum der Tiere an dieser Station im Vergleich zu den Stationen B3-B5 abgeleitet werden. Daß nicht alle *Macoma balthica* von der Station B1 bis auf die höher gelegenen Watten transportiert wurden, spricht indirekt dafür, daß es sich bei der Abwanderung offensichtlich um einen aktiven Prozeß handelt. Neben negativen Interaktionen zwischen den Alttieren und den soeben metamorphisierten Jungstadien (BONSDORFF et al., 1986; OLAFSSON, 1988) kann Konkurrenz innerhalb der Altersklasse 0 oder interspezifische Konkurrenz zu anderen sehr frühen postlarvalen Stadien von Polychaeten (*Arenicola marina*, *Tharyx marioni*, *Heteromastus filiformis*, *Capitella capitata*) oder der Sandklaffmuschel der Auslöser für die Abwanderung sein. Von einem starken Einfluß der Schlickschnecke *H. ulvae* auf diesen Prozeß ist nicht auszugehen, da diese Art Ende Mai noch nicht in hohen Dichten an der Station B1 auftrat.

Ausgehend von den unterschiedlich hohen Dichten der epibenthischen Räuber im Untersuchungsgebiet, mit den höchsten Abundanzen im obersten Bereich des Watts, ist anzunehmen, daß räumliche Unterschiede im Feinddruck ebenfalls zu Veränderungen in der räumlichen Verteilung der Beute führen. REISE (1987) nahm an, daß neben Wanderungen Feinddruck die Ursache unterschiedlicher Verteilungen von Jung- und Alttieren ist.

Weiterhin können Winterwanderungen, sowie Herbst- und Frühjahrsstürme zu einer Redistribution sowohl kleiner als auch größerer Stadien von *M. balthica* führen (BEUKEMA, 1973; BEUKEMA & deVLAS, 1989; HEIBER, 1988; OLAFSSON, 1988).

Über die Siedlungsform ist zu sagen, daß die Rekrutierung von *Macoma balthica*, angefangen von der Initialansiedlung über die Wanderung von Postlarven bis hin zur räumlichen Verteilung der Juvenilen, im allgemeinen in geklumpfter Form stattfand. Das Ausmaß der fleckenhaften Verteilung der einzelnen Altersstadien nahm dabei im Laufe der Zeit an nahezu allen Stationen deutlich ab, möglicherweise ein Hinweis darauf, daß Emigration und Feinddruck als Ausgleichskräfte zu den fleckenbildenden Prozessen Ansiedlung und Einwanderung wirken.

5.3. Wachstum

Im folgenden wird das Längenwachstum von *Macoma balthica* anhand von Verschiebungen in der Längen-Häufigkeits-Verteilung und der Zunahme der mittleren Schalenlänge der Muscheln beschrieben. Verglichen wird das Wachstum an den Stationen B1 (repräsentativ für die tieferen Stationen), B3 (Mitte des Transekts) und B4 (stellvertretend für die oberen Stationen). Analog zu den verschiedenen Probenreihen und den unterschiedlichen bearbeiteten Fraktionen wird die Längen-Häufigkeits-Verteilung in 3 Abschnitte unterteilt: Ansiedlungsphase (nur Station B1), $>250\mu\text{m}$ und $>500\mu\text{m}$. Es wurde in allen Serien nur die 0-Altersklasse untersucht.

5.3.1. Längen-Häufigkeits-Verteilungen an der Station B1

5.3.1.1. Ansiedlung

Vom 28.5.86 bis zum 4.6. verschob sich das Dichtemaximum von *Macoma balthica* um $50\mu\text{m}$ (Abb. 40). Durch die Neuansiedlung von Larven blieb das Maximum vom 4.6. ($300\text{-}350\mu\text{m}$) auch am 11.6. erhalten. Gleichzeitig nahm die Abundanz der Klasse von $350\text{-}400\mu\text{m}$ stark zu. Am 19.6. war hier der Peak der 0-Altergruppe.

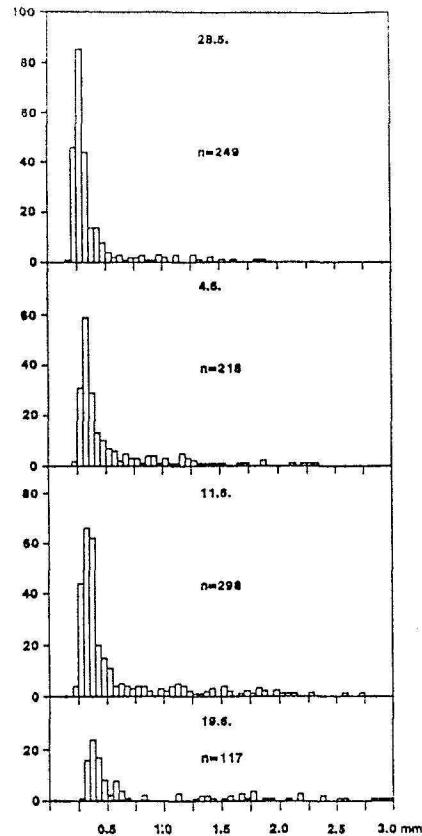


Abb. 40: Längen-Häufigkeits-Verteilung von *M. balthica* >125µm an der Station B1 im Zeitraum der Ansiedlung.

5.3.1.2. Probenserie >250 µm

Durch den relativ langen Ansiedlungszeitraum ließ sich in der Siebfraktion >250µm bis zum 25.6. kein Peak verfolgen. Vom 21.5. bis zum 14.7.86 war die Größenklasse von 400-600µm die häufigste an der Station B1 (Abb. 41). Hieraus lösten sich mit der Zeit einzelne Tiere (das konnte anhand der Zunahme größerer Tiere und der Verbreiterung des Größenbereiches der 0-Altersklasse festgestellt werden), die allerdings in dieser Probenserie keine erkennbare Kohorte bildeten.

Wird die Zunahme der Länge der jeweils größten Tiere pro Datum benutzt, dann ergibt sich vom 21.5. - 2.7. ein durchschnittliches Wachstum von 66µm/Tag. Nach dem 23.7. war die Anzahl der Muscheln in den einzelnen Klassen zu gering um in dieser Darstellungsform Aussagen über Wachstum machen zu können.

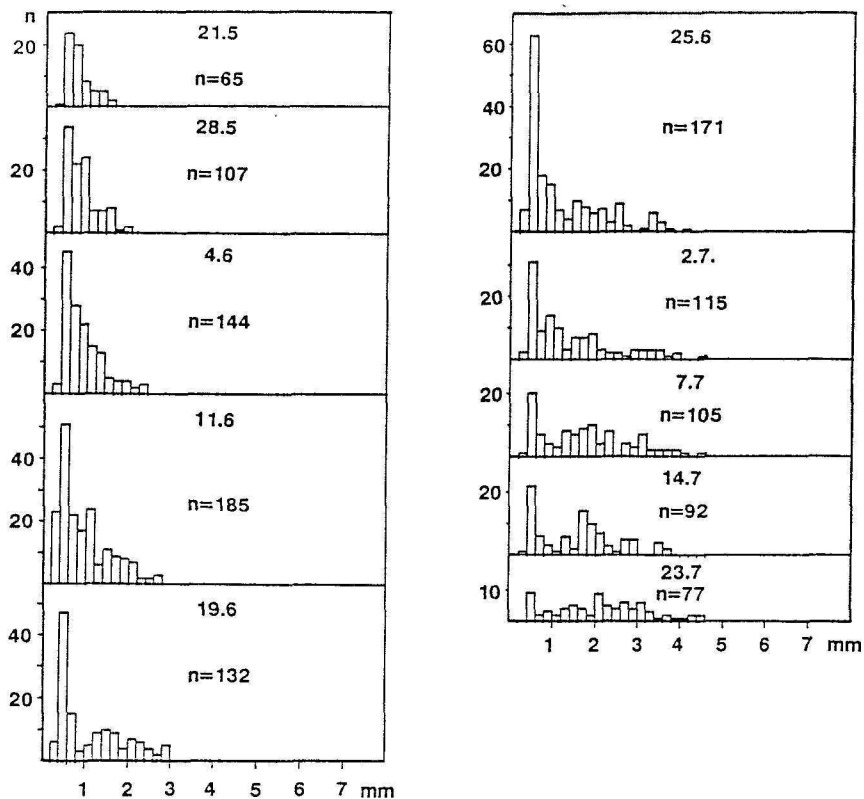


Abb. 41: Längen-Häufigkeits-Verteilungen postlarvaler *M. balthica* (Station B1) vom 21.5.-23.7.86

5.3.1.3. Probenserie >500 μ m

Die Meßdaten aus dieser Probenserie wurden in 200 μ m- und 500 μ m-Klassen unterteilt, um zu prüfen, bei welcher Klassenbreite die Wachstumsrate am besten bestimmt werden konnte (Abb. 42). Da bei der genaueren Darstellungsweise (200 μ m-Klassen) die Verschiebung der Kohorte nicht eindeutig zu verfolgen war (Abb. 42 a), wurde für die >500 μ m Probenserie an allen Stationen die 0,5mm Klassenbreite gewählt (Abb. 42 b).

Wachstum war nur für einen begrenzten Zeitraum anhand der Verlagerung des Dichtemittels der Längen-Häufigkeits-Verteilung zu erkennen. Aus den Verschiebungen des Peaks vom 11.6. bis 23.7. konnte ein durchschnittliches Wachstum von etwa 29 μ m/Tag abgeleitet werden. An den darauffolgenden Probennahmetagen ließen die Veränderungen in der Größenzusammensetzung keine Rückschlüsse mehr auf die Wachstumsgeschwindigkeit zu. Das Dichtemittel lag bei der Größenklasse 2-2,5mm.

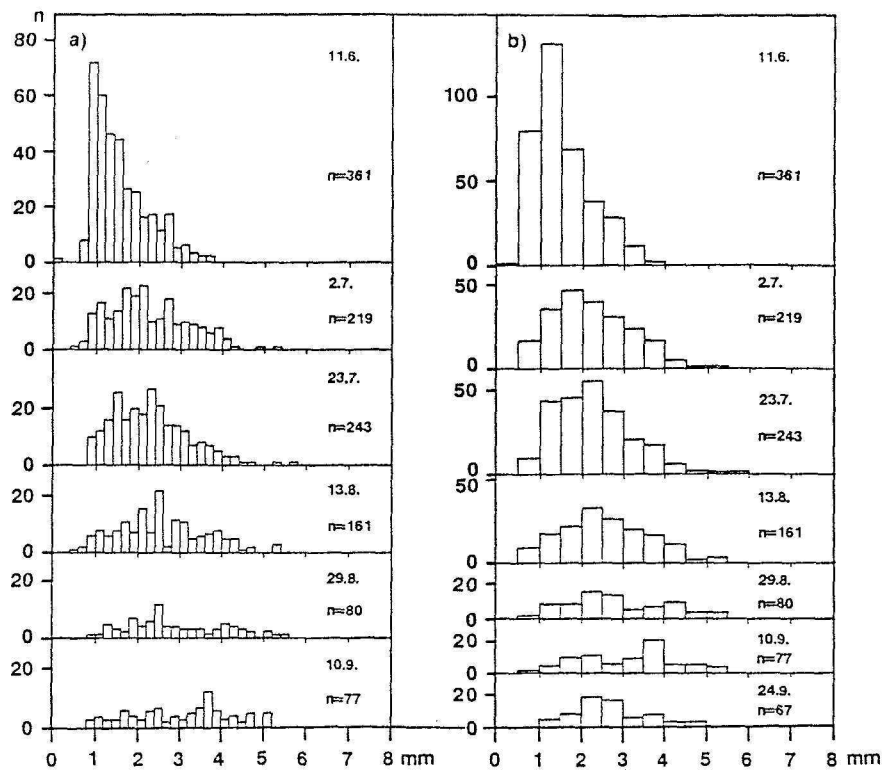


Abb. 42: Längen-Häufigkeits-Verteilung juveniler *M. balthica* an der Station B1, dargestellt in 0,2 und 0,5mm-Klassen.

Um Information über die Zusammensetzung der gesamten Alterklasse zu bekommen, wurde analog zu dem von Bachelet (1986) verwendeten Verfahren die Daten aus den >250 und >500 μ m Probenserien zusammengefaßt (siehe Material und Methoden). Die Größenklassen <1mm stammen aus der >250 μ m Serie, die Größenklassen >1mm aus der >500 μ m Probenserie, beide wurden auf 1m² umgerechnet.

Die Längen- Häufigkeitsverteilung der "zusammengelegten" Probenserie (Abb.43) veranschaulicht in besonderem Maße, daß bis in den September - neben den wachsenden *Macoma balthica* - ein Pool an kleinen, nur 400-600 μ m langen Muscheln vorhanden war. Es handelt sich hierbei entweder um Tiere, die tatsächlich nicht gewachsen sind, oder es hat eine geringfügige, aber ständige Ansiedlung stattgefunden.

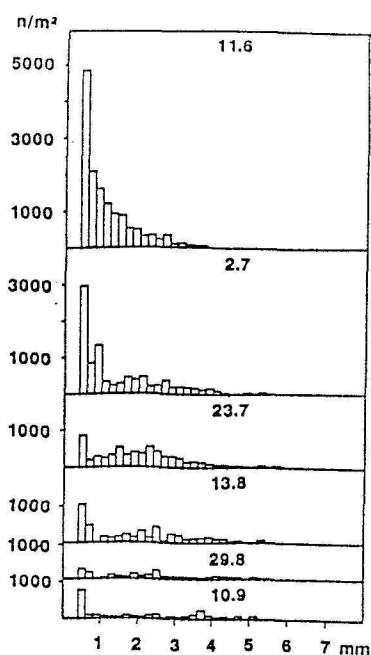


Abb. 43: Längen-Häufigkeits-Verteilung der 0-Altersklasse von *M. balthica* (Schalenlänge $>400\mu\text{m}$) bezogen auf den m^2 an der Station B1.

5.3.1.4. Vergleich der Serien (Mittlere Schalenlänge und Wachstumsrate)

Vergleicht man die mittleren Schalenlängen aus den drei Probenserien, wird deutlich, daß die Aussage über das Wachstum der 0-Altersklasse von der gewählten Methode bzw. Fraktion abhängt (Abb. 44). Betrachtet man die Zunahme der mittleren Schalenlänge unabhängig von der mittleren Größe bei der Siebrekrutierung, dann war in der Serie $>125\mu\text{m}$ die Wachstumsrate am höchsten, in der Serie $>500\mu\text{m}$ am niedrigsten (Abb. 45).

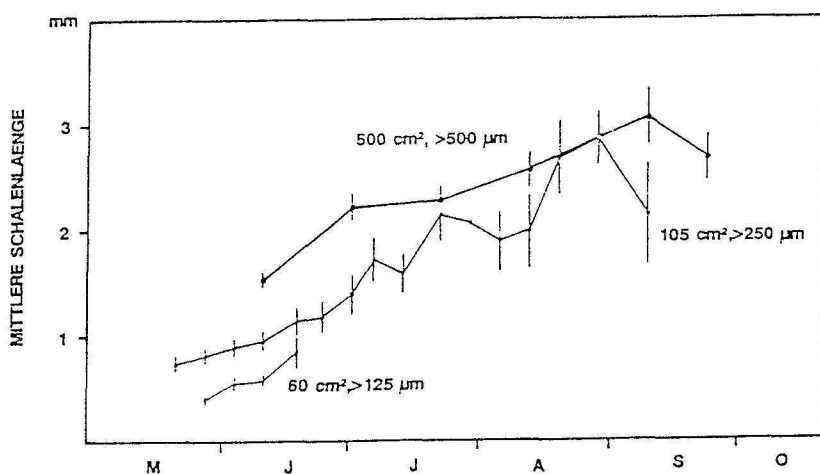


Abb. 44: Mittlere Schalenlänge von *M. balthica* an der Station B1 aus den verschiedenen Probenserien, bzw. Fraktionen ($\pm 95\%$ Konfidenzbereich).

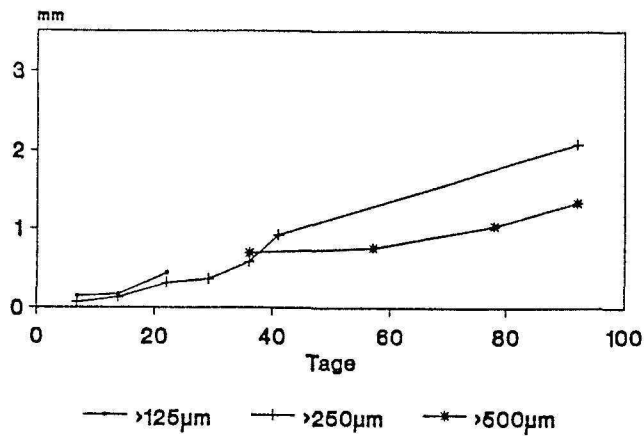


Abb. 45: Wachstumsrate von *M. balthica* (Station B1) nach den verschiedenen Probenreihen bzw. Fraktionen.

5.3.2. Längen-Häufigkeits-Verteilungen an der Station B3

Obwohl die bisherigen Ergebnisse für die Stationen B3 und B4 daraufhinweisen, daß die Population von *M. balthica* hier nicht als unbedingt ortsstabil zu betrachten ist, wurde dennoch versucht, eine Wachstumsrate für diese Gebiete abzuschätzen.

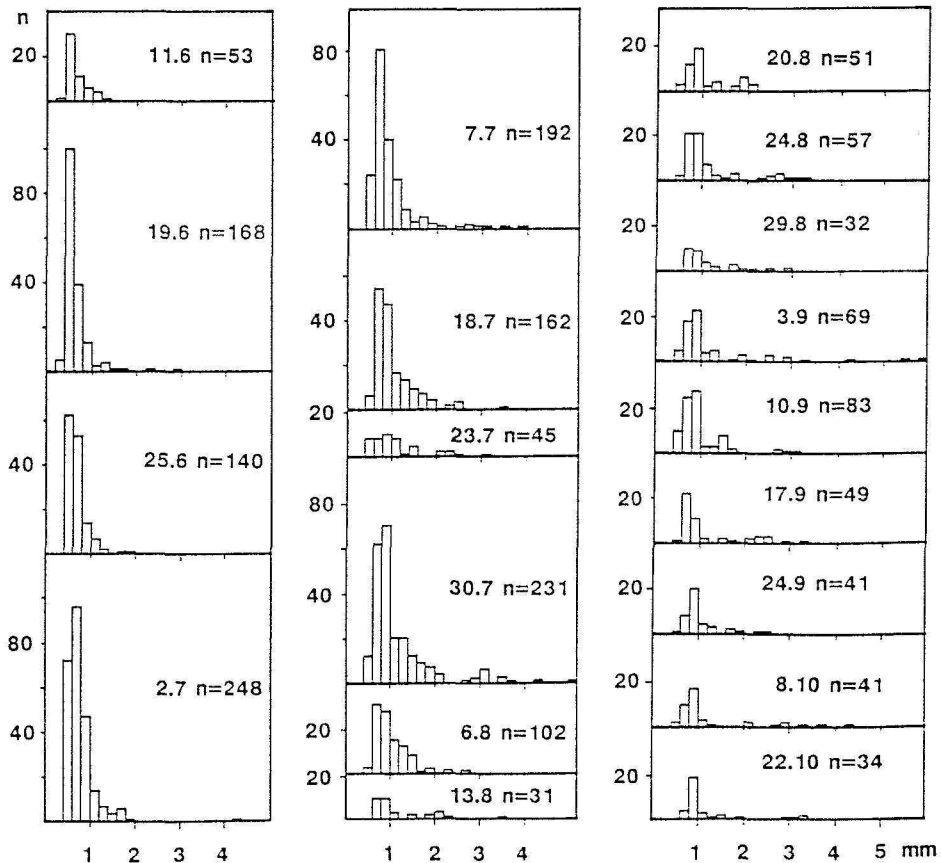


Abb. 46: Längen-Häufigkeits-Verteilung von postlarvalen *M. balthica* (B3) vom 11.6.-22.10.86.

5.3.2.1. Probenserie >250 μm

Das Wachstum von *Macoma balthica* an der Station B3 ist in Abb. 46 dargestellt. Vom 11.6. bis zum 30.7.86 verschob sich das Dichtemittel in der Längen-Häufigkeits-Verteilung um 400 μm von der Größenklasse 400-600 auf 800-1000 μm . Vom 6.8.86 an ließ sich Wachstum an dieser Darstellungsform nicht mehr feststellen. Charakteristisch für die nachfolgenden Daten war, daß Muscheln im Größenbereich 600-1000 μm die häufigsten waren.

5.3.2.2. Probenserie > 500 μm

Die Längen-Häufigkeits-Verteilungen von *Macoma balthica* aus dieser Probenserie ergaben kein zeitlich homogenes Bild, um die Wachstumsgeschwindigkeit abschätzen zu können. Vom 11.6. auf den 2.7. und vom 23.7. auf den 13.8. verschob sich der Peak der 0-Altersklasse um 500 μm von 0,5 - 1 mm auf 1,0 - 1,5 mm (Abb. 47). Die durchschnittliche Zunahme der Schalenlänge betrug in diesen Zeiträumen 23,8 $\mu\text{m}/\text{Tag}$. Am 13. und 29.8. bestanden nur geringe Unterschiede zwischen den Längen-Häufigkeits-Verteilungen (häufigste Klasse 1-1,5 mm). Vom 10.9. bis zum 14.11. war an allen Daten die Größenklasse 0,5-1,0 mm die häufigste.

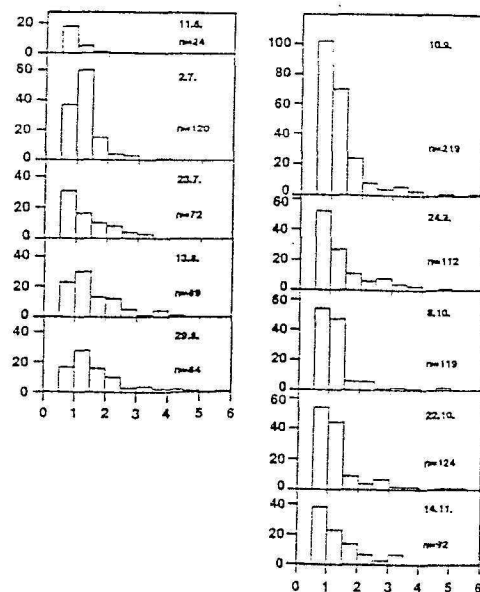
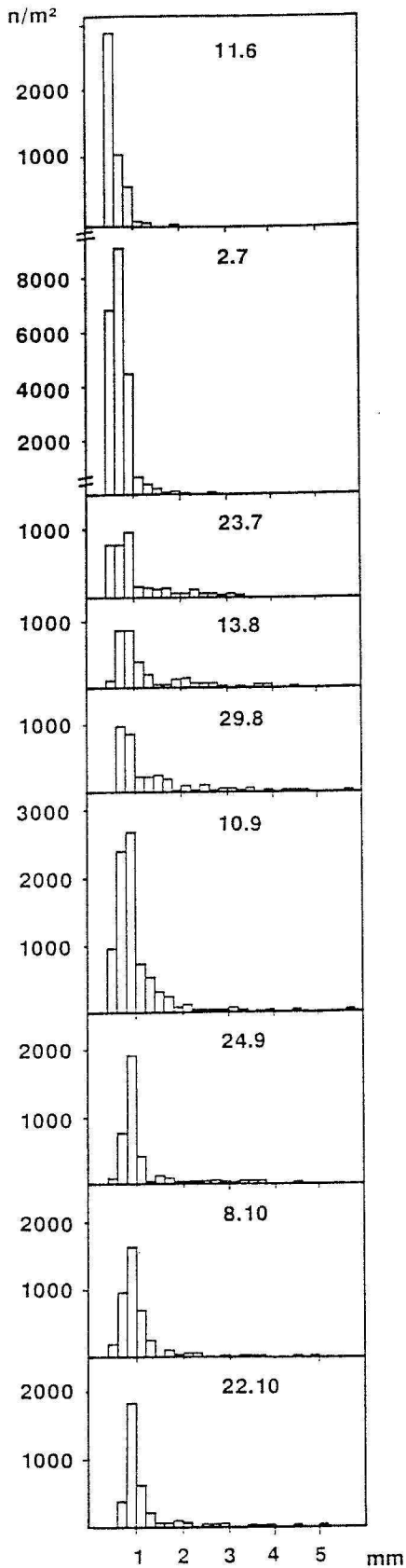


Abb. 47: Längen-Häufigkeits-Verteilung juveniler *M. balthica* an der Station B3.



Die zusammengelegte Größenverteilung aus beiden Serien (Abb. 48) veranschaulicht nochmals, daß die 0-Alterklasse an der Station B3 von Tieren < 1mm dominiert wird. Der starke Abfall der Individuen/Klasse bei einer Schalenlänge von etwa 1mm kann auf den Einfluß von Feinddruck hinweisen.

Abb. 48: Längen-Häufigkeits-Verteilung der 0-Altersklasse von *M. balthica* (B3) bezogen auf den m².

5.3.3. Längen-Häufigkeits-Verteilungen an der Station B4

5.3.3.1. Probenserie >250 μ m

Die Längen-Häufigkeits-Verteilung postlarvaler *Macoma balthica* an der Station B4 ist in Abb. 49 dargestellt. Vom 11.6 - 11.7. verschob sich der Peak um 800 μ m. An den späteren Probennahmetagen war keine Verschiebung des Dichtemaximums erkennbar. Auffällig war allerdings, daß Tiere der Größenklassen 400-800 μ m an einigen Tagen gefunden wurden, an anderen nicht. An den folgenden Daten trat diese Größenklasse auf, obwohl sie bei der vorhergehenden Probennahme nicht gefunden wurde: 14.7./6.8./10.9.. Dieses Vorkommen weist entweder auf eine starke räumliche Heterogenität oder aber auf eine Neueinwanderung kleinerer Muscheln hin.

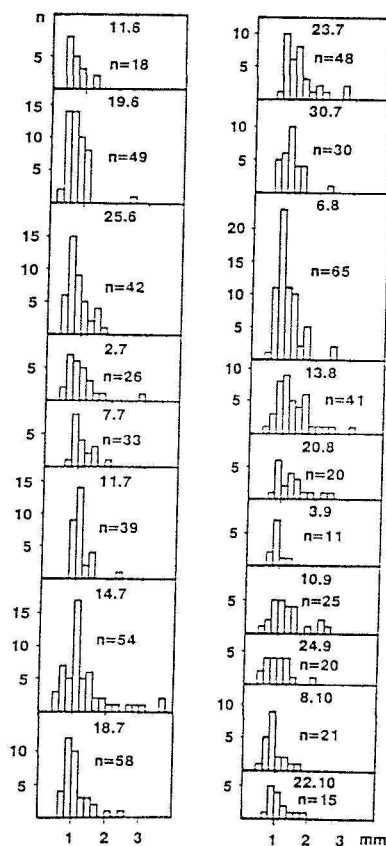
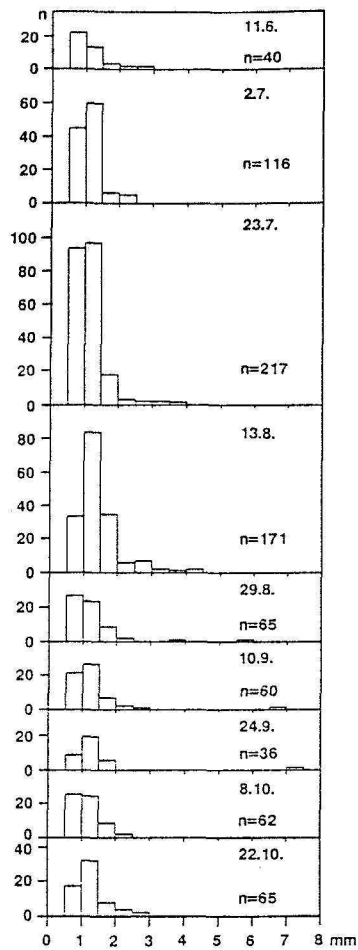


Abb 49: Längen-Häufigkeits-Verteilung postlarvaler *M. balthica* (B4) vom 11.6.-22.10.86.

5.3.3.2. Probenserie >500µm



Die Wachstumsrate von *Macoma balthica* konnte über diese Probenserie nicht abgeschätzt werden (Abb. 50). Zwar verschob sich der Peak vom 11.6. auf den 2.7. um 500µm (= 23,8µm/Tag), jedoch ist der 23.7.86 von einer deutlichen Zunahme von Tieren <1mm gekennzeichnet, so daß weiterführende Aussage nicht möglich sind. Im weiteren Verlauf der Probennahmen war entweder die Klasse 0,5-1 mm oder die Klasse 1,0-1,5 mm Schalenlänge am stärksten besetzt.

Abb 50: Längen-Häufigkeits-Verteilung juveniler *M. balthica* an der Station B4.

Aus der Verschiebung des Peaks bei der zusammengelegten Längen-Häufigkeits-Verteilung könnte eine Wachstumsrate von 9,5 µm/Tag (11.6. - 13.8.) abgeleitet werden (Abb. 51). Allerdings zeigt der Vergleich zu den Ergebnissen der Probenserie >250µm, daß die Verschiebung des Peaks bei großen Zeitabständen nicht die tatsächlichen Verhältnisse widerspiegelt, und somit möglicherweise zu falschen Aussagen führt.

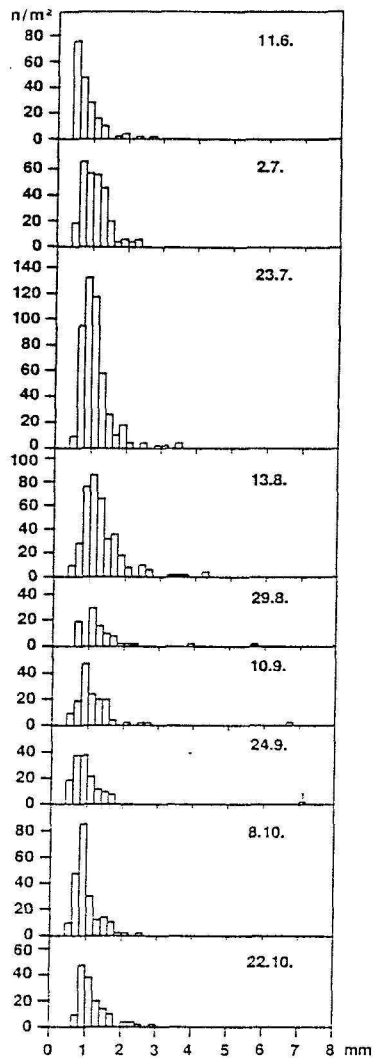


Abb. 51: Längen-Häufigkeits-Verteilung der 0-Altersklasse von *M. balthica* (B4) bezogen auf den m².

5.3.4. Mittlere Schalenlänge an den drei Stationen

Das Wachstum als Zunahme der mittleren Schalenlänge der 0-Altersklasse an den drei Stationen B1, B3 und B4 ist für die beiden Probenserien $>250\mu\text{m}$ und $>500\mu\text{m}$ in den Abb. 52 und 53 dargestellt. Die höchste mittlere Schalenlänge von etwa 3mm wurde an der Station B1 Ende August ($>250\mu\text{m}$) bzw. im September ($>500\mu\text{m}$) gemessen. Für die Stationen B3 und B4 ergeben sich aus den Ergebnissen der Serie $>250\mu\text{m}$ keine signifikanten Unterschiede. Während man den Anstieg der mittleren Schalenlänge von Juni bis Mitte Juli möglicherweise als langsames Wachstum interpretieren kann, lassen die nachfolgenden Werte an beiden

Stationen keinen Schluß auf Wachstum zu. In der Serie $>500\ \mu\text{m}$ unterscheiden sich die mittleren Schalenlängen an den Stationen B3 und B4 nur am 23.7 und 29.8. Während der Verlauf der Kurve an der Station B4 nicht auf Wachstum hindeutet, zeichnet sich an der Station B3 langsames Wachstum ab, das auf einem signifikant niedrigeren Niveau als an der Station B1 stattfindet.

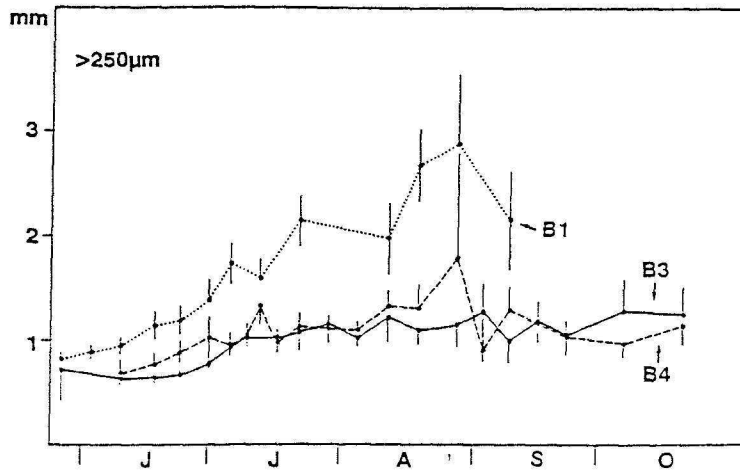


Abb. 52: Vergleich der mittleren Schalenlänge von *M. balthica* (Probenserie $>250\ \mu\text{m}$, $\pm 95\%$ Konfidenzbereich) an den Stationen B1, B3 und B4.

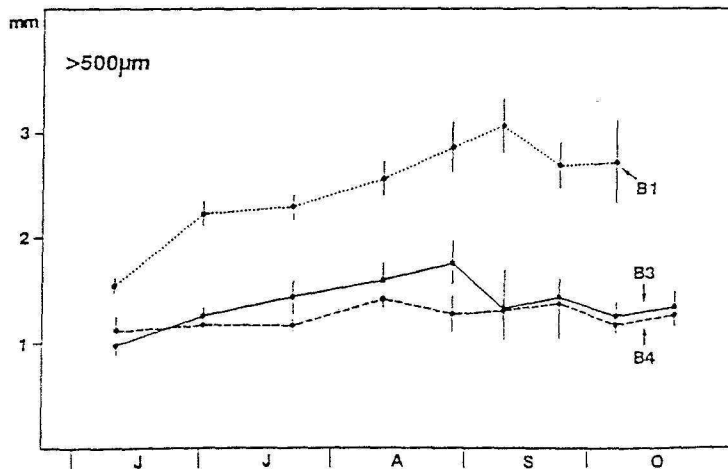


Abb. 53: Vergleich der mittleren Schalenlänge von *M. balthica* aus (Probenserie $>500\ \mu\text{m}$, $\pm 95\%$ Konfidenzbereich) an den Stationen B1, B3 und B4.

5.3.5. Diskussion

Temperatur

Studien an einer arktischen Population von *Macoma balthica* ebenfalls im Gezeitenbereich zeigten, daß die Temperatur beim Wachstum eine wesentliche Rolle spielen kann (GREEN, 1973). Das größere Wachstum der Muscheln in höher gelegenen Teilen seines Untersuchungsgebietes führte GREEN bei annähernd gleichem Nahrungsangebot im wesentlichen auf die stärkere Erwärmung des Bodens durch Sonneneinstrahlung während der Niedrigwasserphase zurück. Obwohl die punktuellen Temperaturmessungen bei den Probennahmen nicht sehr aussagekräftig sind, bestanden im Borkumer Inselwatt keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Stationen bezüglich der Temperatur. Das höhere Wachstum an der Station B1 ist also wahrscheinlich nicht auf den Einfluß der Temperatur zurückzuführen.

Experimenten von DeWILDE (1975) zufolge, ist die Temperatur ein wesentlicher, die Dauer der Wachstumsperiode bestimmender Faktor: eine Zunahme der Schalenlänge war bis zu Temperaturen von 10°C gut feststellbar, ab 15 °C fand kein Wachstum mehr statt. Wurden Temperaturen über 25°C erreicht, setzte je nach untersuchter Altersgruppe eine mehr oder weniger hohe Mortalität ein. Basierend auf diesen Ergebnissen folgerten BEUKEMA et al. (1985), daß die Wachstumsperiode von *Macoma balthica* im Wattenmeer, die von März bis Ende Juni reicht, (ausgenommen die 0-Altersklasse) zum großen Teil über die Temperatur festgelegt wird.

Dies gilt, wie Tab. 11 zu entnehmen ist, nicht für die 0-Altersklasse, deren Wachstumsperiode mindestens bis zum August, meistens aber bis in den September oder später reicht. RATCLIFFE et al. (1981) konnten nachweisen, daß Muschelbrut von *Macoma* im Gegensatz zu den von DeWILDE untersuchten älteren Tieren hohe Temperaturen von 39°C über einen Zeitraum von 6h tolerieren kann, ohne Änderungen im Verhalten zu zeigen, wie es z.B. die 1jährigen taten. Die höchsten bei den Probennahmen gemessenen Bodentemperaturen

betragen im oberen Wattenbereich ca. 27°C. Von einem wachstumslimitierenden Einfluß der Temperatur ist nicht auszugehen.

Tab. 11: Wachstum der Altersklasse 0 von *M. balthica* nach verschiedenen Autoren

Referenz	Ende der Wachstumsperiode	mittlere Schalenlänge	Siebmaschenweite
ANKAR (1980)	August/September	0,82mm	
BACHELET (1980)	Oktober	3-8mm je nach Brutschub	0,5mm
BACHELET (1986)	November	1,4,6,8mm in einzelnen Kohorten	0,063-0,1mm
BEUKEMA & DEPREZ (1986)*	September (Balgzand) November (Frankreich)	7-8mm	1mm
BURKE & MANN (1974)	August	5mm	0,7mm
GILBERT (1973)	November ?	9,7mm	?
GREEN (1973)			
VINCENT et al. (1989)		2,9-3,2mm	

* mittlere Schalenlänge der 0-Altersklasse berechnet aus der Länge bei Anlage des ersten Jahres

Nahrung

Selbst unter Berücksichtigung, daß die in anderen Untersuchungen meistens verwendeten Siebmaschenweiten zwischen 0,5 und 1mm dazu führen, die mittlere Schalenlänge zu überschätzen, ist die Zunahme in der Schalenlänge der hier untersuchten 0-Altersklasse von *Macoma balthica* als eher als gering einzustufen (Tab. 11). Die wesentlichen Unterschiede z. B. zu BACHELETs (1980, 1986) Untersuchungen liegen in der längeren Wachstumsphase der 0-Altersklasse im Gironde-Ästuar. Die mittlere Länge von *M. balthica*, die sich im Mai/Juni ansiedelten, betrug Ende August/Anfang September 3-4 mm (BACHELET, 1986).

Die mittlere Schalenlänge betrug im September, am Ende der Wachstumsperiode, zwischen 3 (B1) und 1,2 mm (B4) und nahm räumlich betrachtet vom unteren zum oberen Wattenbereich ab. Zu diesem Ergebnis kamen auch VINCENT et al. (1989), die das Wachstum an 3 Stationen

unterschiedlicher Höhe im Gezeitenbereich des St.-Lawrence-Ästuars verglichen. Durch Experimente, in denen der Einfluß unterschiedlicher Individuendichten auf das Wachstum untersucht wurde, kamen die Autoren zu der Schlußfolgerung, daß die Population im oberen 2/3 des Watts nahrungslimitiert war und darum langsamer wuchs.

In den von BACHELET (1980) untersuchten Schlickwatten des Gironde-Ästuars wuchsen balthische Plattmuscheln der 0-Altersklasse (0,5mm Maschenweite) im oberen Gezeitenbereich besser als im unteren und erreichten im Oktober, am Ende ihrer Wachstumsperiode, im Mittel eine Schalenlänge von 3-8mm je nach Standort und Brutschub. Auch MADSEN & JENSEN (1987) stellten fest, daß das Wachstum von *M. balthica* im oberen Bereich des von ihnen untersuchten organisch belasteten Watts am höchsten war. Sie schlossen sich in ihrer Diskussion der Argumentation von BEUKEMA et al. (1977) für ältere Tiere an, daß die Nahrungsbedingungen in Form von Mikrophytobenthos und Bakterien in den höher gelegenen Wattenböden offensichtlich besser sind und sich in größerem Schalenwachstum niederschlagen. Die hohe Bedeutung der Bakterien in der Ernährung von *M. balthica* (älter als die 0-Gruppe) scheinen auch die Untersuchungen von TUNNICLIFFE & RISK (1977), BLACK (1980) und REISE (1983) zu belegen, die zeigen, daß die räumliche Verteilung der Muscheln mit der der Bakterien korreliert sein kann, daß die Muschel über ihr "deposit feeding" in der Lage ist große Mengen der bakteriellen Produktion abzuschöpfen und daß dabei möglicherweise durch eine Art "gardening"-Effekt neue Bakterienproduktion angeregt wird.

Ob *M. balthica* in oberen oder unteren Gezeitenbereichen besser wächst, scheint in temperierten Gebieten eine Frage des Nahrungsangebotes zu sein. Dabei unterscheidet sich das Wachstum in nahrungsreichen Schlickwatten von den -ärmeren Sandwatten in Bezug auf den Ort des besten Wachstums. Vom Angebot an organischer Substanz erscheint die Station B1 am günstigsten für das Wachstum kleiner *M. balthica*. Weiterhin bietet die Oberfläche des im wesentlichen aus Kotpillen bestehenden Sediments Bakterien einen besseren Nährboden als die Sände an den Stationen B3 und B4. Nach Reichhardt (1988) gibt es "gardening"-Effekte

von *Arenicola marina* auf die Bakterien des Sediments. Allerdings bleibt dieser Einfluß auf den Gangbereich des Pierwurms beschränkt, so daß diese Nahrung nicht den in der obersten Sedimentschicht siedelnden *M. balthica* der Altersklasse 0 zur Verfügung steht. Ähnlich gute Nahrungsbedingungen wie an der Station B1 wären noch am ehesten an der Station B5 zu erwarten gewesen. Doch zeigt die Längen-Häufigkeits-Verteilung von *M. balthica* (vgl. räuml. u. zeitl. Vert.) keine deutlichen Unterschiede im Vergleich zu den Stationen B3 und B4. Es stehen hier offensichtlich keine besonderen Nahrungsressourcen zur Verfügung.

Konkurrenz

ANKAR (1980) führte die unterschiedlichen Zeiten deutlichen Wachstums bei adulten *Macoma balthica* und ihrer Brut sowohl auf den verschiedenartigen Freßmodus als auch auf Differenzen in der Präferenz der Nahrungspartikel zurück. Dennoch kann es, wie OLAFSSON (1988) in Experimenten feststellte, bei Dichten von 1000 Ind/m² an Alttieren zur intraspezifischen Konkurrenz zwischen adulten und jungen Plattmuscheln kommen, jedoch ohne daß diese zu einer erhöhten Mortalität führt. Intraspezifische Konkurrenz zwischen Jung- und Alttieren erscheint an der Station B1 möglich zu sein, da hier ein großer Bestandteil der Altersklasse 0 über 2mm groß ist und damit nach CADDY (1969) den gleichen Freßmodus wie die Alttiere hat.

Feinddruck

Neben den klassischen, als wachstumsbestimmend angesehenen Faktoren Nahrung, Temperatur und Konkurrenz kann die Messung des Wachstums auch durch größenselektiven Feinddruck beeinflußt werden. Größenselektiver Feinddruck auf die Benthosorganismen des Wattenmeeres wird durch epibenthische Räuber und durch Vögel ausgeübt. Bei den epibenthischen Räufern wie *Crangon crangon*, *Carcinus maenas* und *Pleuronectes platessa*, um die häufigsten zu nennen, konnte eine deutliche Beziehung zwischen eigener Körpergröße und der Größe der Beuteorganismen hergestellt werden (KEUS, 1986; JENSEN

& JENSEN, 1985; KUIPERS, 1977). MAGNHAGEN (1985) stellte bei Fludern und Sand- sowie Strandgrundeln ebenfalls eine gröbenselektive Nahrungswahl fest.

Aus BERGHAHNs (1984) Untersuchungen über die räumliche Verteilung epibenthischer Räuber im Gezeitenbereich und aus den eigenen Erhebungen kann gefolgert werden, daß der Feinddruck epibenthischer Räuber starke räumliche Unterschiede in Bezug auf die Dichte und das Größenspektrum der Räuber aufweist. Die Abundanzen der kleinsten nicht gezeitenwandernden Stadien der im Untersuchungsjahr 1986 dominanten epibenthischen Räuber *C. crangon* und *C. maenas* waren im oberen Bereich des untersuchten Rückseitenwatts höher als im unteren. Der höchste von ihnen ausgeübte Feinddruck fand - ihren Dichten zufolge - an der Station B3 (kumulative Wirkung von *C. maenas* und *C. crangon*) und an der Station B5 (überwiegend *C. maenas*) statt.

Nach KEUS (1986) können *C. crangon* einer mittleren Länge von 25 - 30mm *M. balthica* einer Länge bis zu 2mm erbeuten. Der mittleren Länge der Nordseegarnele an den Stationen S2 (=B3) und S1 (~B4) zufolge ist anzunehmen, daß der Feinddruck bezüglich des ausgewählten Größenbereichs der Beute ähnlich war. Durch die höhere Anzahl und das Hinzukommen größerer gezeitenwandernder Stadien war an der Station B3 der Einfluß des selektiven Feinddrucks auf die Längen-Häufigkeits-Verteilung bei ca. 1mm Schalenlänge wesentlich deutlicher als an der Station B4.

MATTILA et al. (1990) beobachteten in Einschlußexperimenten mit unterschiedlicher Dichte von *Crangon crangon*, daß die mittlere Schalenlänge von *M. balthica* bei der höchsten Dichte an Garnelen am niedrigsten war. Die Autoren interpretierten dieses Ergebnis als eine Auswirkung der Konkurrenz unter den Räubern, die dazu führt, daß zunehmend auch kleinere Organismen erbeutet wurden. Für die Population von *M. balthica* bedeutete dies eine Reduzierung der Anzahl zunächst in den größeren, dann auch in kleineren Größenklassen, die durch schnelles Wachstum kleinerer Tiere nicht ausgeglichen werden konnte.

JENSEN & JENSEN (1985) zufolge können kleine *C. edule* von nur 16% größeren Strandkrabben bewältigt werden. Überträgt man dieses Größenverhältnis von Beute zu Räuber auf *M. balthica*, was bei deren im Vergleich zur Herzmuschel dünneren Schalen zulässig sein dürfte, dann waren die Jungtiere von *C. maenas* im oberen Bereich des Watts bereits kurz nach der Ansiedlung in der Lage, die dort lebenden *M. balthica* zu bewältigen.

Es ist anzunehmen, daß mit zunehmender Carapaxbreite eine rapide Veränderung in der Beutepräferenz von *C. maenas* eintrat. Anders verhält es sich mit der Nordseegarnele, die solange sie unter 20mm Länge ist, überwiegend Tiere in Meiofaunagröße zu sich nimmt (PLAGMANN, 1939; EVANS, 1983; JENSEN & JENSEN, 1985). Bei mittleren Längen von 10-20mm während der gesamten Untersuchungsperiode war der von *C. crangon* auf *M. balthica* ausgeübte Feinddruck sicherlich von größerem Einfluß auf ihre mittlere Größe als der von *C. maenas*.

Deutlich anders stellt sich die Situation an der Station B1 dar. Der Anzahl der kleinsten Stadien von *C. crangon* und *C. maenas* zufolge war ihr Einfluß auf die Bodentierfauna geringer als an den höher gelegenen Stationen. Nach BERGHAIN (1984) halten sich im Prielrandbereich die älteren gezeitenwandernden Stadien epibenthischer Räuber auf, um dort zu fressen. Wie bei *M. arenaria* (Kap. 6) ist bei *M. balthica* das im Vergleich zu anderen Autoren (Tab. 11) frühe Ende der Wachstumsperiode darauf zurückzuführen, daß sich das Dichtemittel der Längen-Häufigkeits-Verteilung nicht mehr verschiebt. *M. balthica* dieser Größe können von nahezu allen gezeitenwandernden Stadien epibenthischer Räuber erbeutet werden. Vergleicht man den größenspezifischen Einfluß von *C. crangon* an der Station B3 mit den Ergebnissen an der Station B1, dann ist es wahrscheinlich, daß die größeren Stadien der Nordseegarnele für die beobachteten Effekte verantwortlich sind.

Untersuchungen von KIRCHHOFF (1979) an benthosfressenden Entenvögeln wiesen auch bei dieser Tiergruppe ein deutlich größenselektives Freßverhalten nach, das zur Vermeidung von interspezifischer Konkurrenz zwischen den einzelnen Arten beitrug. Hierbei bildeten

Cerastoderma edule und *Mytilus edulis* zwischen 2 und 5mm die untere Grenze des Fraßspektrums.

Transport

Wie die Fänge driftender *M. balthica* (Kap. 8) belegen, können diese Muscheln bis zu einer Schalenlänge von 4mm innerhalb der Wassersäule transportiert werden. Um den Einfluß des Transportes auf die Abschätzung des Wachstums zu ermitteln, wird im folgenden geprüft, ob ein Zusammenhang zwischen starken Abundanzzunahmen und Veränderungen im Größenspektrum besteht.

Der Eintrag postlarvaler Stadien an der Station B3 am 19.6. führte zu einer Zunahme von Tieren im Größenbereich von etwa 0,5-0,55mm. Weitere deutliche Zusammenhänge zwischen Größe und Abundanz ließen sich aus dieser Probenserie nicht ableiten, obwohl die Längen-Häufigkeits-Verteilungen aus der Probenserie $>250\mu\text{m}$ an den Stationen B3 und B4 möglicherweise auf den Einfluß von Transportprozessen deuten. Die Ergebnisse aus der Serie $>500\mu\text{m}$ an der Station B3 geben allerdings einen Hinweis, daß Zunahmen der Individuendichte (10.9.) mit einer Erniedrigung der mittleren Schalenlänge und einer aus der Längen-Häufigkeits-Verteilung deutlichen Zunahme der Tiere $<1\text{mm}$ einhergehen. An der Station B4 ergab sich am 23.7. eine vergleichbare Konstellation.

Transportprozesse führen also an den Stationen B3 und B4 im wesentlichen zu einem Eintrag kleiner Muscheln. Unabhängig davon, daß man an diesen Stationen im Extremfall versucht, das Wachstum einer nicht ortsstabilen Population abzuschätzen, bewirkt der Input überwiegend kleiner Tiere verstärkend zum Feinddruck eine Reduzierung des "meßbaren" Wachstums. Einen ähnlichen Effekt gibt es bei dem noch nicht gezeitenwandernden Teil der 0-Altersklasse von *Crangon crangon* (KUIPERS & DAPPER, 1981).

Wachstumsrate

Die Wachstumsrate von *M. balthica* an der Station B1 war mit $66 \mu\text{m}/\text{Tag}$ von allen untersuchten Muschelarten die niedrigste. Sie war ebenfalls niedriger als die maximale Wachstumsrate im Gironde-Ästuar von $169 \mu\text{m}/\text{Tag}$, lag aber im Bereich der für andere Kohorten ermittelten Rate (BACHELET, 1986). Unterschiede in der Wachstumsrate zwischen den beiden Probenserien (>250 und $>500 \mu\text{m}$) sind auf die im Größenbereich 2-3mm stattfindende gröbenselektive Mortalität zurückzuführen. Demzufolge stellt die Abschätzung der Wachstumsrate an der Station B3 von $23 \mu\text{m}/\text{Tag}$ ebenfalls einen unteren Grenzwert der tatsächlichen Wachstumsrate dar.

5.4. Mortalität

5.4.1. Ergebnisse

Die Abnahme der Individuendichte mit der Zeit verlief an der Station B1 nach den Ergebnissen beider Probenserien (>250 und $>500 \mu\text{m}$) linear (Abb. 54). Die Sterblichkeitsrate betrug 238 ($>250 \mu\text{m}$) bzw. 53,4 Tiere/Tag $\cdot\text{m}^2$. Damit war die Sterblichkeit von Tieren zwischen 0,4 und 1mm (Serie $>250 \mu\text{m}$) etwa 4mal so hoch wie die größerer Individuen. Nach 99 bzw. 148 Tagen, gerechnet vom Datum der Ansiedlung (28.5.86), betrug die Populationsdichte nur noch 10% der ursprünglich in den Serien gefundenen Maximalwerte. Die Sterblichkeitsrate von *M. balthica* an den höheren Stationen konnte nicht bestimmt werden.

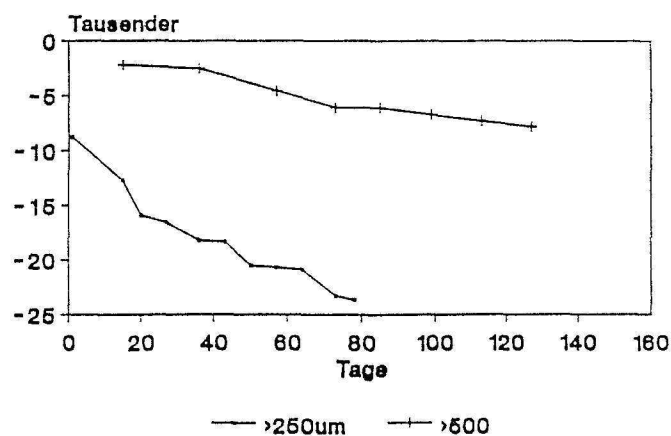


Abb. 54: Mortalität von *M. balthica* (Probenserien $>250 \mu\text{m}$ und $>500 \mu\text{m}$).

Vergleicht man die Mortalität (ausgedrückt als Anzahl der Überlebenden in %) von *M. balthica* mit der mittleren Größe der Muscheln (beide Angaben bezogen auf die Serie >500µm), dann ist kein Zusammenhang erkennbar (Abb. 55).

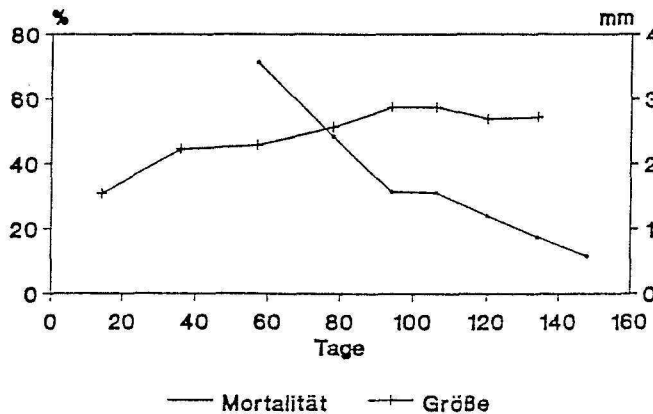


Abb. 55: Mortalität und mittlere Schalenlänge juveniler *M. balthica*.

5.4.2. Diskussion

Die Mortalität von *M. balthica* an der Station B1 liegt mit 238 Ind./Tag·m² etwa 1/5 niedriger als die von KEUS (1986) für diese Art bestimmte Sterblichkeit durch den Feinddruck von *C. crangon*. Die Mortalität verlief linear und veränderte sich nicht mit zunehmender Größe. Das bedeutet im Zusammenhang mit den Ergebnissen der Längen-Häufigkeits-Verteilung, daß die Altersklasse 0 nicht aus dem Beutespektrum der stärksten Fraßfeinde herauswuchs.

Die Abundanzen an den oberen Stationen weisen auf eine starke räumliche Heterogenität und auf den Einfluß von Transportprozessen hin. Die Mortalität konnte nicht bestimmt werden, da Ein- und Auswanderungsraten für die Stationen nicht bekannt waren. Aufgrund der hohen Dichten kleinster Stadien epibenthischer Räuber ist anzunehmen, daß die Sterblichkeit im oberen Bereich des Watts im Juli/August deutlich höher ist als im unteren und daß sie - wie im vorigen Diskussionspunkt angesprochen wurde - *M. balthica* in dem Größenbereich von 1mm betrifft. Da der Rückgang der Muscheldichten an der Station B3 im August mit den höchsten Dichten der epibenthischen Räuber *C. crangon* und *C. maenas* zeitlich übereinstimmt, scheint ein kausaler Zusammenhang plausibel. Starke Effekte von beiden Räubern auf kleine Stadien

der Endofauna wurden u.a. von REISE (1979), SCHERER & REISE (1981), PIHL & ROSENBERG (1982, 1984), EVANS (1983), MÖLLER & ROSENBERG (1983), JENSEN & JENSEN (1985) und PIHL (1985) nachgewiesen.

Neben den epibenthischen Räubern und den Vögeln können auch endobenthische Räuber zur Sterblichkeit von *M. balthica* beitragen. In erster Linie ist hier *Nereis diversicolor* zu nennen, der sowohl durch aktives Fressen der Muscheln als auch durch Störungen bei seiner Grabaktivität Mortalität bei *M. balthica* hervorrufen kann (RÖNN et al., 1988). Diese Wechselbeziehung innerhalb der Endofauna ist dort wirksam, wo hohe Dichten von *Nereis* auftreten und *M. balthica* sehr klein ist (B4, B5). Nach AMBROSE (1984 a, b) werden die endobenthischen Räuber ebenso wie endobenthische Herbivore durch epibenthischen Feinddruck reguliert. Da außerdem die *Nereiden* im oberen Bereich des Watts überwiegend kleine Jungtiere waren, ist ein hoher Feinddruck dieser Art auf *M. balthica* nicht sehr wahrscheinlich.

Eine weitere Ursache der Sterblichkeit können Trematodeninfektionen sein. Bei diesen Parasiten dienen Muscheln ebenso wie die Schlickschnecke *H. ulvae* als Zwischenwirte (HULSCHER, 1973; LAUCKNER, 1987). Einer Untersuchung von SWENNEN & CHING (1974) im niederländischen Wattenmeer zufolge, zeigte die Altersklasse 0 von *M. balthica* allerdings noch keinen Befall.

5.5. Biomasse, Produktion, P/\bar{B} - und E/\bar{B} -Verhältnis

5.5.1 Ergebnisse

In die Abschätzung von Biomasse, Produktion und P/\bar{B} Verhältnis geht im folgenden neben der Längen-Gewichts-Beziehung (Abb.56) der Median der Schalenlänge aus den Probenserien $>250\mu\text{m}$ und $>500\mu\text{m}$ ein. Wegen starker Schwankungen in der Abundanz (B3, B4) und in der mittleren Schalenlänge (alle Stationen) konnte der Untersuchungszeitraum nicht

als homogen betrachtet werden. Demzufolge wurden für die Berechnung der Produktion Zeitintervalle benutzt, in denen der Median der Schalenlänge (= mittleres Gewicht/Individuum) anstieg. In die Berechnung der Elimination gingen Zeiträume ein, in denen die Individuendichte abnahm.

Die höchsten Werte für die mittlere Biomasse, die Produktion und die Elimination wurden für die Station B1 errechnet (Tab. 12). Die Biomasse war mit durchschnittlich 4,5 bzw. 5,9g/m² (Feuchtgewicht) etwa 5 -15 mal so hoch wie an den Stationen B3 und B4. Die Produktion von 19,5 (10,6) g/m² betrug das 7-10 (max. 25) fache der oberen Stationen, und auch die Elimination war etwa 3-6 mal so hoch.

$$n = 30, \quad y = 2,921x - 0,865, \quad r^2 = 0,877$$

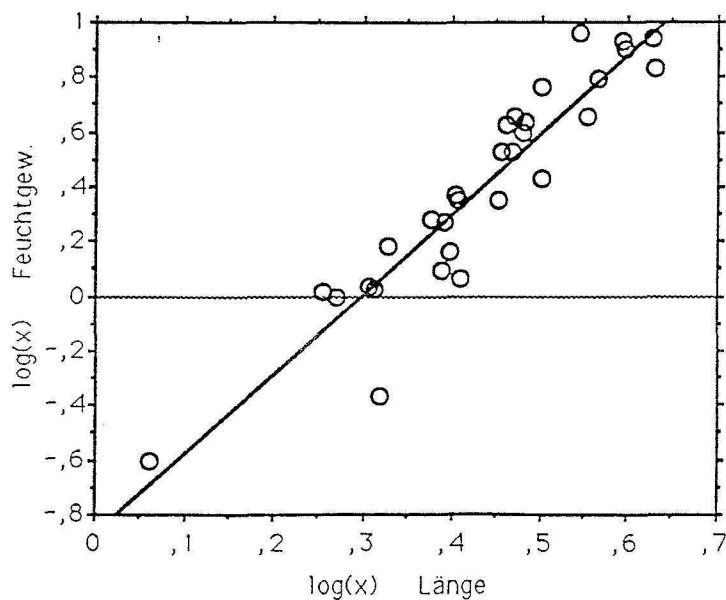


Abb. 56: Längen-Feuchtgewichts-Beziehung für *M. balthica* (doppelt logarithmische Darstellung).

Das höchste P/\bar{B} -Verhältnis in der Probenserie $>250\mu\text{m}$ wurde für die Stationen B1 und B4 ermittelt (4,4). Der niedrigste Wert war 1,8 an der Station B3. Hier wie an der Station B4 wurde das höchste E/\bar{B} -Verhältnis von 4,2 gefunden .

Tab. 12: Mittlere Biomasse, kumulative Produktion und Elimination sowie \bar{P}/\bar{B} - und E/\bar{B} -Verhältnisse für *Macoma balthica* an den Stationen B1, B3 und B4 (Juni-August).

	\bar{B}^*	P^*	E^*	\bar{P}/\bar{B}	E/\bar{B}
B 1					
>250 μm	4,5	19,6	12	4,4	2,7
>500 μm	5,9	10,6	8,7	1,8	1,5
B 3					
>250 μm	0,9	1,6	3,8	1,8	4,2
>500 μm	0,4	0,7	0,3	1,8	0,8
B 4					
>250 μm	0,5	2,2	2,1	4,4	4,2
>500 μm	0,5	0,4	0,8	0,8	1,6

* g Feuchtgewicht/m²

5.5.2. Diskussion

Die Abschätzung der Produktion nach beiden Serien ergab deutliche Unterschiede. Analog zur Unterschätzung der Individuendichte und der Wachstumsrate in der Probenserie >500 μm wurde die Produktion um 50 - 80% unterschätzt. Dadurch war das \bar{P}/\bar{B} -Verhältnis nach den Werten der Serie >500 μm deutlich niedriger als unter Berücksichtigung der kleinsten Stadien. Trotz der Unterschätzung großer Stadien der Altersklasse 0 gab die kleinflächigere Probenserie eine realistischere Information über die Altersklasse.

Die Berechnung der Produktion an den Stationen B3 und B4 nach der Methode von CRISP (1971) wurde durch die geringe Zunahme des mittleren Individualgewichts mit der Zeit und die starken Abundanzschwankungen in der Serie >250 μm erheblich beeinflusst. Sie stellt allenfalls eine Minimumabschätzung der tatsächlichen Produktion dar. Der Versuch, Produktion nach dem Verfahren von HYNES & COLEMAN (1968) oder dessen Modifikation (BENKE, 1979) zu berechnen, resultierte für alle Stationen dagegen in unrealistisch hohen Produktionswerten. Die Methode von KUIPERS & DAPPER (1981), angewendet auf die "offene" Population von *Crangon crangon*, erscheint ein vielversprechender Lösungsansatz für das Problem, allerdings

wäre hierfür eine den jeweiligen Standorten entsprechende, feinddruckunabhängige Wachstumsrate die Voraussetzung.

Die Abschätzung der Elimination nach der Methode von WINBERG (1971) ergab für die Station B3 höhere Werte als die der dort stattfindenden Produktion. Dies wurde im wesentlichen durch die unterschiedliche Berechnung hervorgerufen. Um Produktion nach der Methode von CRISP (1971) berechnen zu können, muß eine Zunahme des mittleren Individualgewichts vorliegen. Dagegen ist die Methode von WINBERG (l. c.) nur von der Abnahme der Individuendichte abhängig. Die Abschätzung von Produktion über die Elimination ist für die Muscheln an der von hohem epibenthischen Feinddruck beeinflussten Station B3 sicherlich realistischer.

Das P/\bar{B} -Verhältnis an den Stationen B1 und B4 war in der gleichen Größenordnung wie bei ANKAR (1980), wenngleich die Produktion selbst deutlich niedriger war. BURKE & MANN (1974) schätzten das P/\bar{B} -Verhältnis der 0-Altersklasse von *M. balthica*, gesiebt über 0,7mm Gaze, auf 1,53, ein ähnliches Ergebnis wie an der Station B1 ermittelt nach der Serie $<500\mu\text{m}$. CRANFORD et al. (1985) berechneten für *M. balthica* der gleichen Altersklasse, die wie in der vorliegenden Untersuchung über 0,5mm Maschen gesiebt wurden, P/\bar{B} -Werte zwischen 3,8 und 7.

Die Unterschiede in der Abschätzung von Elimination und Produktion nach den beiden Probenserien macht deutlich, daß die Produktion sowie deren Abschöpfung im wesentlichen im Bereich der kleinen Muscheln ($<1\text{mm}$) stattfand. Der Energiefluß zwischen endobenthischer Makrofauna und der 0-Gruppe epibenthischer Räuber wurde von MÖLLER et al. (1985) für verschiedene sublitorale Standorte abgeschätzt. Die Autoren bestimmten die Dichte, Biomasse und Produktion endo- und epibenthischer Herbivorer und deren Konsumption durch die im gleichen Gebiet lebenden epibenthischen Räuber. Durch die Gegenüberstellung der Elimination von *C. edule*, *M. arenaria*, *C. volutator* und deren Konsumption durch Fraßfeinde zeigten MÖLLER et al. (l. c.), daß epibenthischer Feinddruck die Hauptursache für

die Mortalität war. Da im Wattenmeer epibenthischer Feinddruck nach REISE (1985) ebenfalls der wesentliche strukturierende biotische Faktor ist, kann davon ausgegangen werden, daß in der vorliegenden Untersuchung die Elimination im wesentlichen durch epibenthischen Feinddruck hervorgerufen wurde (vgl. Diskussion Mortalität und Wachstum). Der Unterschied zwischen Produktion und Elimination war an der Station B1 am höchsten, das bedeutet, daß hier die Produktion in Biomasse der Muscheln festgelegt bleibt und nur etwa 60% in die nächst höhere trophische Ebene überführt werden. An der Station B4 und - wie aus den Dichten der epibenthischen Räuber sowie der hohen Elimination zu folgern ist - auch an der Station B3 wurde die Produktion mehr oder weniger vollständig durch Feinddruck abgeschöpft.

6. Populationsökologie von *Mya arenaria*

Die Sandklaffmuschel *Mya arenaria* war im Untersuchungsgebiet im wesentlichen an den Stationen B1 und B2 zu finden. Wegen der großen Ähnlichkeit dieser Stationen bezüglich der Artenzusammensetzung der Makrofauna und der geltenden abiotischen Faktoren (z.B. Wasserbedeckungszeit und -tiefe) wurde nur eine, die Station B1, weitergehend bearbeitet. Bis auf die Ansiedlung beziehen sich also die weiteren Ergebnisse über *M. arenaria* auf dieses Gebiet.

6.1. Ansiedlung

Die Larven der Sandklaffmuschel *Mya arenaria* traten in zwei Schüben im Plankton auf (Abb 57). Ihre höchsten Dichten wurden am 21.5. und 4.6. gefunden. Parallel zu der starken Abnahme der planktischen Individuendichte vom 21.5 auf den 28.5 und vom 4.6. auf den 11.6. nahm die Abundanz benthischer Stadien an der Station B1 zu. Die maximale Individuendichte dieser Erstsiedler betrug hier etwa 13.000 Tiere/m² (11.6.86).

An der Station B2 fand die Ansiedlung von *M. arenaria* in weitaus geringeren Dichten statt (max. 2800 Ind./m²). Ähnlich wie bei *Macoma balthica* verlief die Abundanzkurve an der Station

B2 zeitverschoben zur Station B1, d.h. die höchsten Individuendichten wurden hier ungefähr eine Woche später gefunden.

Frühe Bodenstadien von *Mya arenaria* wurden an den Stationen B3 und B4 nicht verzeichnet.

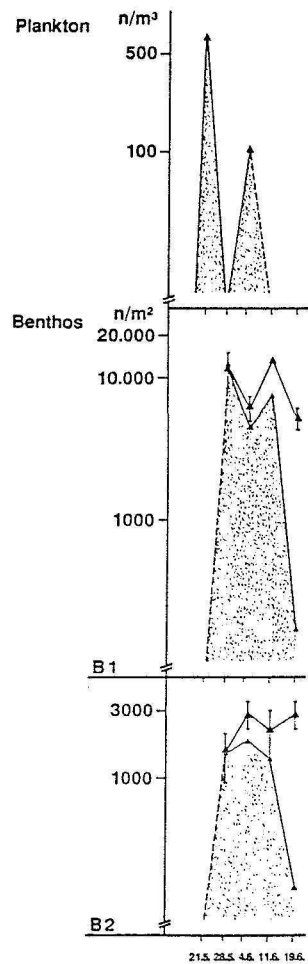


Abb. 57: Mittlere Individuendichte von *Mya arenaria* in Plankton (Larven) und Benthos (\pm SE).

■ planktische Larven und Bodenstadien der >125µm Fraktion.

Vorkommen und Häufigkeit der Größenklasse von 200-300µm (Initialsiedler nach JØRGENSEN 1946) am 28.5. und 11.6.86 bestätigten, daß an der Station B1 eine Initialansiedlung durch *M. arenaria*-Larven stattgefunden hatte (Abb.58).

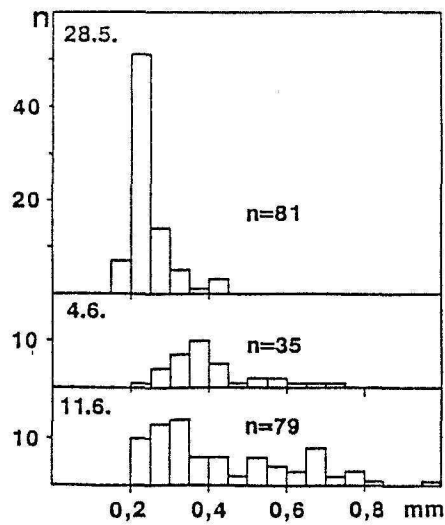


Abb. 58: Längen-Häufigkeits-Verteilung von *M. arenaria* in der Ansiedlungsphase (28.5.-11.6.86) an der Station B1.

6.2. Abundanz

Die mittlere Individuendichte postlarvaler *M. arenaria* erreichte Mitte Juni ein Maximum von etwa 5000 Tieren/m² (Abb.59). In der Probenserie >500µm wurde die höchste Abundanz von etwa 2000 juvenilen Sandklaffmuscheln/m² Anfang Juli gefunden. Am Ende des Untersuchungszeitraums (24.9 bzw. 22.10.86) lag in beiden Probenserien die Individuendichte unter 1000 Tieren/m².

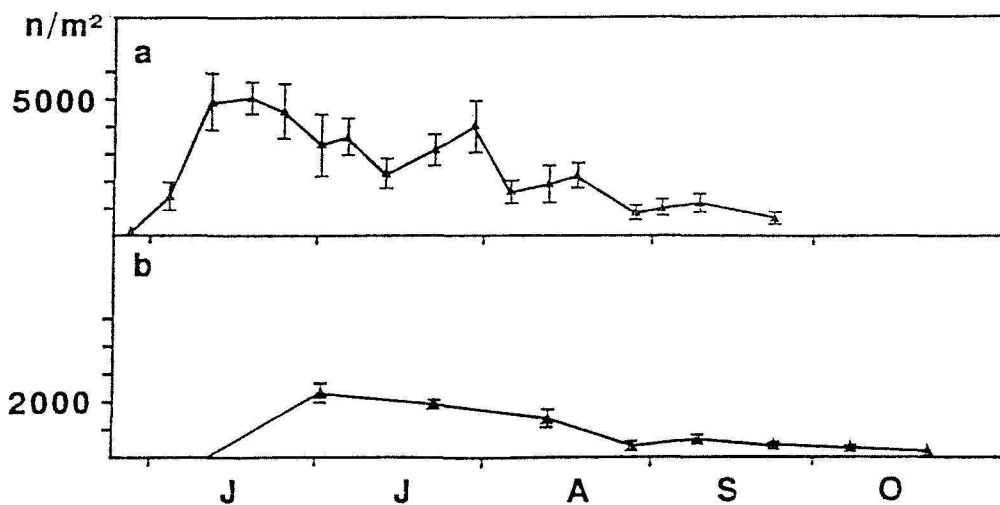


Abb. 59: Mittlere Individuendichte (\pm SE) von postlarvalen (a) und von juvenilen (b) *M. arenaria* an der Station B1.

6.3. Verhältnis von Varianz zu Mittelwert

Das Verhältnis von Varianz zu Mittelwert (Tab.13) zeigt, daß die geklumpete Ansiedlung von *M. arenaria*-Larven eine geklumpete Verteilung postlarvaler Stadien zur Folge hat, die mit der Zeit abnimmt. Die Juvenilen kommen nur noch teilweise in aggregierter Form vor, ihre Verteilung wird der älterer Stadien ähnlich.

Tab. 13: Verhältnis von Varianz zu Mittelwert für *M. arenaria* aus den verschiedenen Probenserien und unterschiedlicher Altersstadien.

Datum	>125µm	>250µm	0-Alter	>500µm I+älter	gesamt
28.5.86	5,6	1			
4.6.86	1,5	1,9			
11.6.86	0,1	2			
19.6.86	1	0,7			
25.6.86		2,2			
2.7.86		3,5	2,1	3,4	1,9
7.7.86		1,4			
14.7.86		1,3			
23.7.86		1,1	0,8	1,3	0,7
30.7.86		2,1			
6.8.86		1,1			
13.8.86		2,7	3,3	1,4	3,2
20.8.86		1			
29.8.86		0,7	2	0,9	0,8
3.9.86		1			
10.9.86		1	0,6		
24.9.86		0,7	1,5	0,9	0,6
8.10.86			0,2	2,1	1,7
22.10.86			0,5	1,5	1,4

6.4. Wachstum

Die Längen-Häufigkeits-Verteilungen von *M. arenaria* aus den beiden Probenserien sind in den Abb. 60 und 61 dargestellt. Vom 11.6. - 25.6. wuchsen frisch metamorphosierte Jungtiere in die Fraktion >250µm hinein, was das Vorhandensein der Größenklasse 0-0,5mm anzeigt (Abb. 60). Vom 2.-23.7. wurde diese Größenklasse nicht in den Proben gefunden, trat aber am 30.7. und 6.8. wieder auf. Die Ergebnisse dieser beiden Probennahmen zeigen weiterhin, daß Tiere <1mm nur noch einen geringen Teil der gesamten 0-Altersklasse ausmachen.

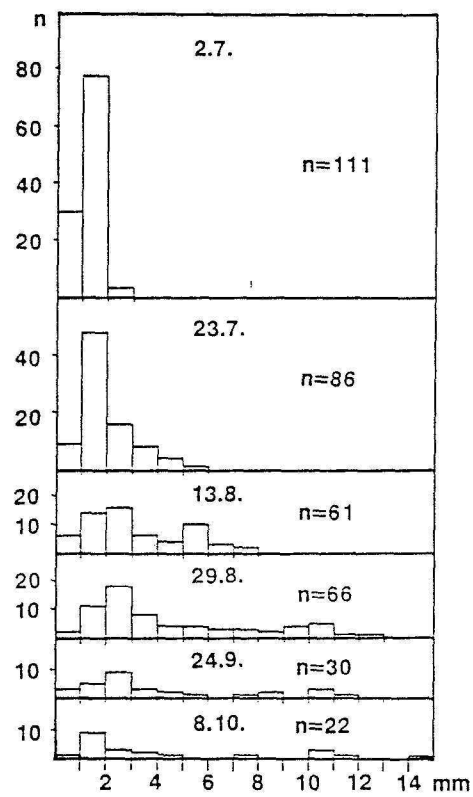
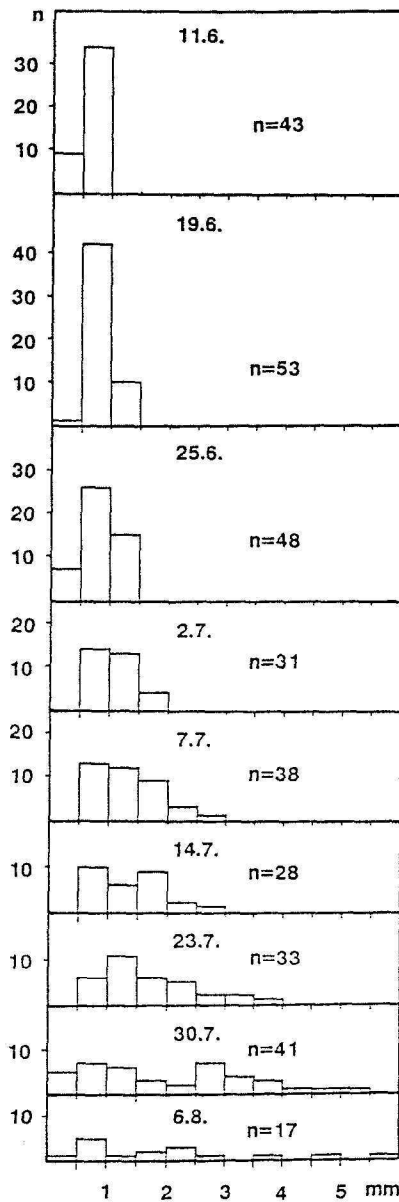


Abb. 60: Längen-Häufigkeits-Verteilung postlarvaler

M. arenaria (>250µm) an der Station B1.



Abb. 61: Längen-Häufigkeits-Verteilung juveniler *M. arenaria* (>500µm) an der Station B1.

Die Längen-Häufigkeits-Verteilung von *Mya arenaria* >500µm zeigt ähnlich wie bei *Macoma balthica* ab August keine Verschiebung des Peaks mehr, der bei der Größenklasse 2-3 mm liegt (Abb. 61). Die größte Muschel der Altersklasse 0 hatte eine Schalenlänge von 14,9mm

und war damit etwa doppelt so groß wie das größte Exemplar der entsprechenden Altersklasse von *M. balthica*, die zum gleichen Zeitpunkt gesiedelt hatte. Setzt man als Ansiedlungsdatum den 28.5.86 an und geht von einer Schalenlänge von 0,2mm zum Zeitpunkt der Ansiedlung aus, dann liegt die durchschnittliche tägliche Wachstumsrate (unter der Voraussetzung, daß das Wachstum über den Zeitraum linear verlief) bei ca. 110µm/Tag.

Wachstum als Zunahme der mittleren Schalenlänge ist in Abb. 62 für beide Probenserien dargestellt. Ende August war die Wachstumsperiode bei einer mittleren Schalenlänge von ca. 4,5mm beendet. Das durchschnittliche Wachstum über den Zeitraum 28.5.-29.8.86 betrug 50µm/Tag, das maximale im August (Serie >500µm) etwa 100µm/Tag. Dieser Wert liegt in der gleichen Größenordnung, wie die über die größte im Untersuchungszeitraum gefundene *M. arenaria* der Altersklasse 0 geschätzte Wachstumsgeschwindigkeit. Obwohl bei Verwendung der kleinflächigeren Probenserie die Wahrscheinlichkeit geringer wird, große und wenig abundante Tiere der untersuchten Altersklasse zu erfassen, ist der Unterschied in der mittleren Schalenlänge, errechnet aus beiden Probenserien, nicht signifikant.

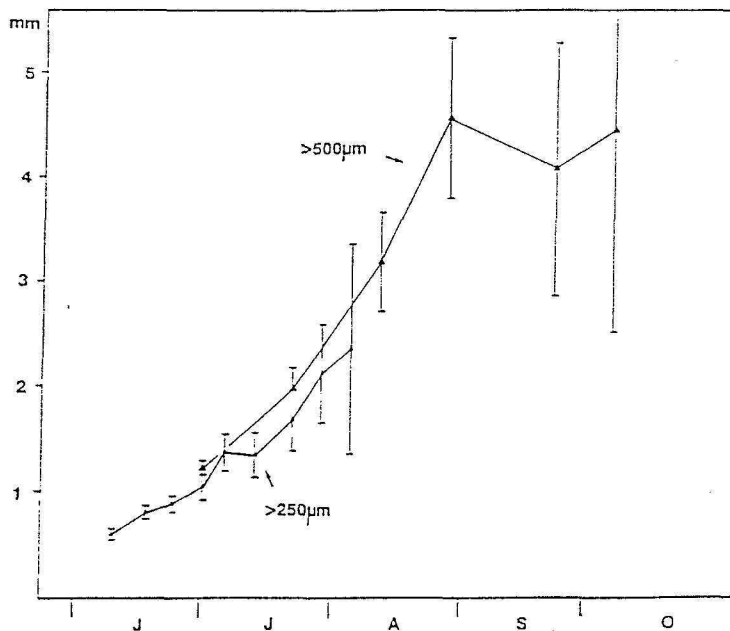


Abb. 62: Mittlere Schalenlänge ($\pm 95\%$ Konfidenzbereich) von *M. arenaria* (beide Probenserien).

Die Darstellung der Wachstumsrate läßt einen exponentiellen Anstieg des Wachstums vermuten (Abb. 63).

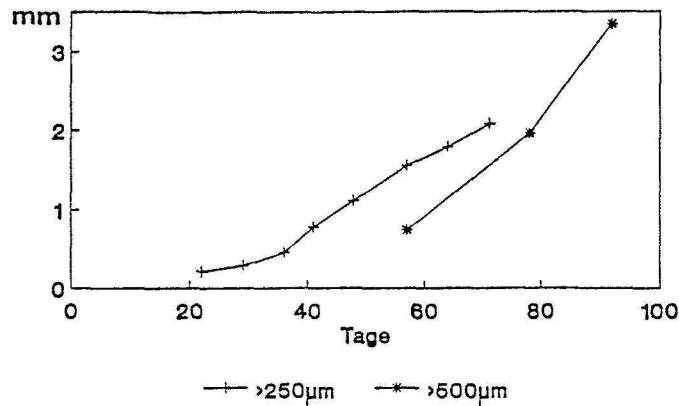


Abb. 63: Wachstumsrate von *M. arenaria* ermittelt aus beiden Probenserien.

6.5. Mortalität

Mortalität ausgedrückt als Anteil der Überlebenden (%) der ursprünglichen maximalen Individuendichte aus den Serien >250 und >500 µm ist in Abb. 64 dargestellt. Probennahmedaten, an denen keine Abnahme der Individuendichte festzustellen war, wurde der gleiche Wert zugeordnet, wie dem vorigen Datum.

Die Sterblichkeitsrate verlief im Untersuchungszeitraum nicht kontinuierlich. Nach 94 Tagen wurde die Mortalität gering. Die Abnahme der Mortalität stimmte mit der Phase größten Wachstums überein (Abb. 65) Bis zum Winterbeginn (November) lebten noch ca 8% des Jahrgangs.

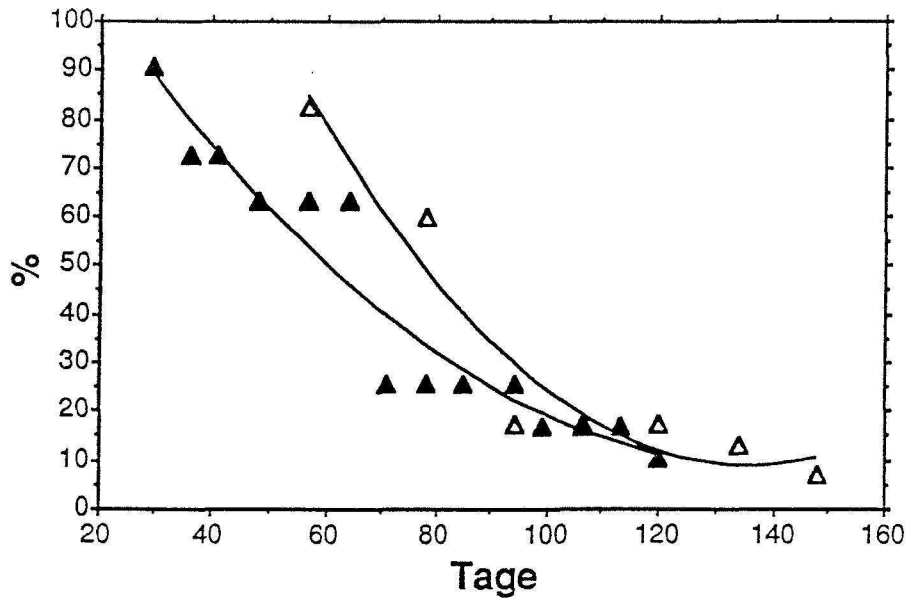


Abb. 64: Mortalität von postlarvalen (Δ) und juvenilen (▲) *M. arenaria*.

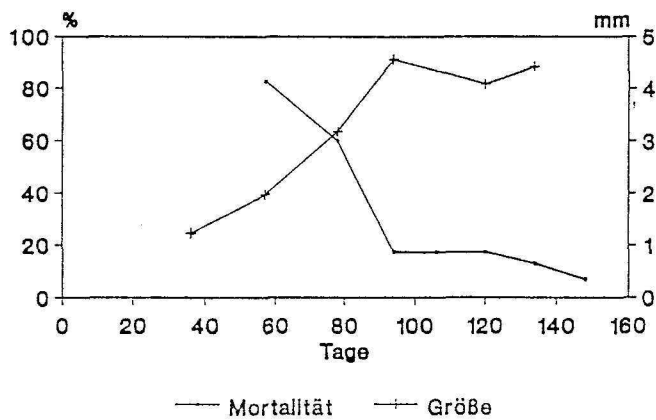


Abb. 65: Mortalität und mittlere Schalenlänge juveniler *M. arenaria*.

6.6. Biomasse, Produktion, P/\bar{B} - und E/\bar{B} -Verhältnis

Die Abschätzung von Biomasse, Produktion sowie P/\bar{B} - und E/\bar{B} -Verhältnis wurde analog zu dem bei *Macoma balthica* angewendeten Verfahren für beide Probenserien (>250 und >500 μm) durchgeführt. Dabei wurde für die Umrechnung von individueller Schalenlänge zu individuellem Gewicht die in Abb. 66 dargestellte Längen-Gewichts-Beziehung benutzt.

Die höchste Biomasse von 2,9-3,6g Feuchtgewicht/ m^2 wurde in beiden Serien Ende Juli/Anfang August gefunden (Abb. 67, Tab. 14). Die Abschätzung der Produktion für das Zeitintervall Juni bis August ergab Werte von 3,9(>250 μm) bzw. 4,2g/ m^2 (>500 μm). Das P/\bar{B} -Verhältnis betrug 2,9 bzw. 2,2, das E/\bar{B} -Verhältnis 1,7.

n = 18,

$$y = 2,774x - 0,795 \quad r^2 = 0,973$$

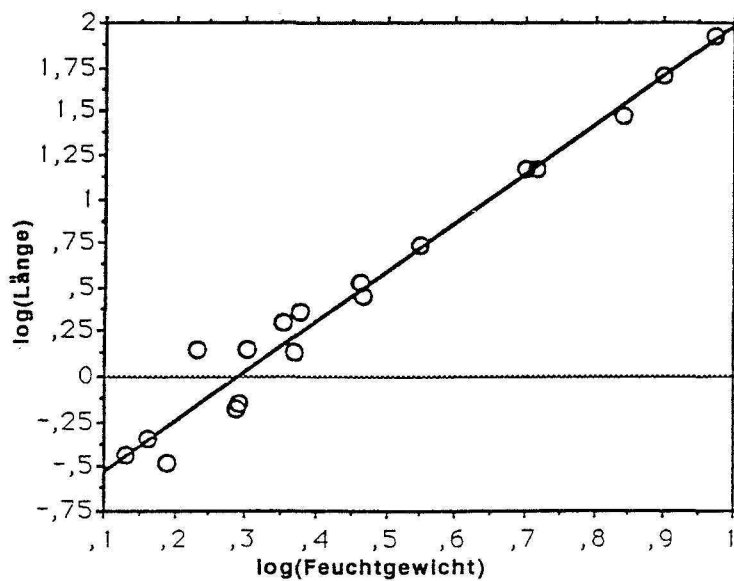


Abb. 66: Graphische Darstellung der Längen-Feuchtwichts-Beziehung von *M. arenaria*.

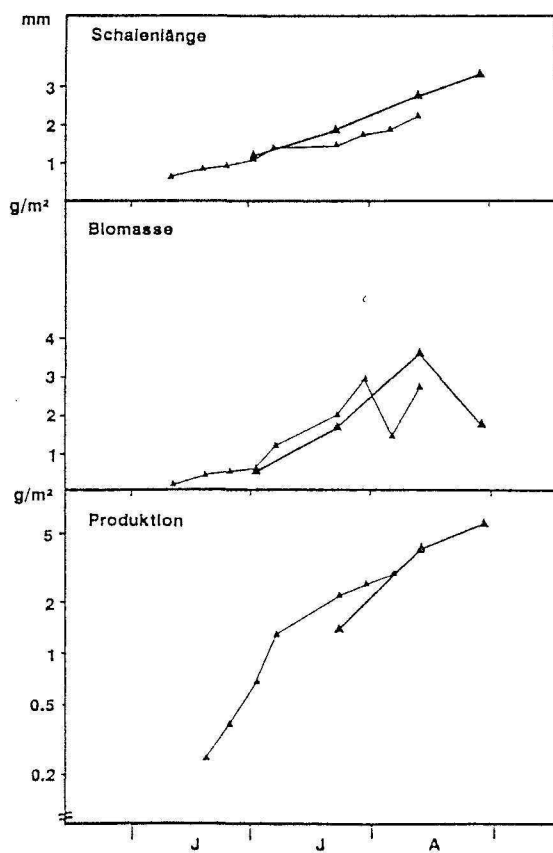


Abb. 67: Mittlere Schalenlänge (Median), berechnete Biomasse und Produktion (kumulativ) von *M. arenaria* an der Station B1.

Tab. 13: Berechnung von mittlerer Biomasse, Produktion, Elimination, P/\bar{B} und E/\bar{B} -Verhältnis für *M. arenaria* aus den Probenserien >250 und >500µm.

Serie	\bar{B}^*	P^*	E^*	P/\bar{B}	E/\bar{B}
>250µm	1,72	3,90	2,28	2,2	1,7
>500µm	1,86	5,71	4,52	3,1	2,4

* g Feuchtgewicht/m²

6.7. Diskussion

Ansiedlung

Die Hauptansiedlung von *Mya arenaria* fand - wie bereits von SMIDT (1951) festgestellt - im Juni statt. Das war im Untersuchungsjahr 1986 zeitgleich zur Ansiedlung von *Macoma balthica*. Die Größe der Initialsiedler lag mit Schalenlängen zwischen 200 und 300µm etwas niedriger als die von JØRGENSEN (1946) ermittelte Länge von 0,3 mm. Der Unterschied kann entweder in der unterschiedlichen zeitlichen Erfassung des Ansiedlungsprozesses oder in Unterschieden zwischen den Subpopulationen von *M. arenaria* begründet sein.

Während SMIDT (1951) für *Mya arenaria* und MUUS (1973) für die nahverwandte Art *Mya truncata* keine Substratpräferenz bei der Larvenansiedlung feststellten, war die Ansiedlung in der vorliegenden Untersuchung auf die tiefer liegenden Wattenbereiche (B1, B2) beschränkt. Stärker noch als *Macoma balthica* bevorzugte *Mya arenaria* dabei die Mischsedimente an der Station B1 vor den mehr sandigen Böden an der Station B2. An den höheren Stationen B3 und B4 wurden keine frühen Bodenstadien der Sandklaffmuschel gefunden, die auf eine Initialansiedlung in diesem Gebiet hinweisen könnten.

Ähnlich wie bei der balthischen Plattmuschel (vgl. Diskussion Ansiedlung *Macoma*) weisen der Ort und der Prozeß der Ansiedlung von *M. arenaria* nicht auf limitierende Einflüsse der

Altierbestände oder "gregarious settlement" hin, wenngleich eine erhöhte Larvalmortalität beim Übergang zum Bodenleben nicht auszuschließen ist. Vergleicht man das Angebot planktischer Larven mit der Anzahl früher Bodenstadien, dann ist das Zahlenverhältnis bei *M. arenaria* (1:26) und *M. balthica* (1:23) sehr ähnlich. Diese Ähnlichkeit in Verbindung mit den Ergebnissen aus anderen Untersuchungen, die keine räumlich selektive Ansiedlung bei diesen Arten feststellten, sind Hinweise dafür, daß die Ansiedlung kompetenter Larven passiv, in Abhängigkeit von der Hydrodynamik und Topographie des Untersuchungsgebietes, erfolgt.

Die im Gegensatz zu *M. balthica* mehr ortsstabile Siedlungsweise der Sandklaffmuschel, die nicht von einem nahezu sofort einsetzenden Transport metamorphosierter Tiere begleitet wird, beruht möglicherweise auf der Fähigkeit kleiner *Mya arenaria* sich ähnlich wie *Mytilus edulis* mit Hilfe von Byssus-Fäden am Boden zu verankern (SMIDT, 1951; KÜHL, 1954; eigene Beobachtungen). Diese Verankerung besagt allerdings nicht, daß der einmal gewählte Siedlungsort auf alle Zeiten beibehalten werden muß, da die Muschel außerdem in der Lage ist, die Byssus-Fäden wieder aktiv zu lösen (KELLOGG, 1899 zitiert nach YONGE, 1962).

MATTHIESSEN (1960 a) fand für ein Gezeitegebiet an der Ostküste der USA, daß junge *Mya* von 2-15mm Schalenlänge ihre Verteilung innerhalb eines Transektes deutlich veränderten, wobei ein Transport in Richtung der höheren Gezeitenbereiche stattfand. Durch den Vergleich von Sinkgeschwindigkeiten der Muscheln mit der von Sedimentpartikeln kam MATTHIESSEN zu dem Schluß, daß die Zonierung von *Mya arenaria*-Populationen im Gezeitenbereich im wesentlichen durch hydrodynamische Kräfte zurückzuführen sei. BAGGERMAN (1953) konnte im Niederländischen Wattenmeer ebenfalls einen Transport postlarvaler Sandklaffmuscheln aufzeigen, der in dem von ihr gewählten Untersuchungsgebiet den Transport von *Macoma balthica* deutlich überstieg. McLUSKY & ELLIOTT (1981) kamen aufgrund der sehr ähnlichen Verteilung von *Mya arenaria* Jung- und Altieren für die von ihnen untersuchte ästuarine Population zu dem Schluß, daß Transportprozesse postlarvaler Stadien in ihrem Untersuchungsgebiet nur von untergeordneter Bedeutung waren. Ob- und in welchem Ausmaß Transportprozesse postlarvaler Stadien bei der räumlichen Verbreitung von

Muschelpopulationen eine Rolle spielen, variiert also anscheinend mit dem Untersuchungsgebiet.

Daß bei den Transportprozessen ebenfalls aktive Verhaltensweisen der Sandklaffmuscheln zu vermuten sind, zeigen die Ergebnisse von SIGURDSSON et al. (1976), die bei der nahverwandten Art *Mya truncata* eine Verdriftung mittels Byssus-Fäden nachwiesen. Die Autoren verglichen dabei den Transport von Muscheln über Byssus-Fäden mit dem Transport junger Spinnen, die an Spinnfäden hängend vom Wind verweht werden.

Abundanz

Die höchste Dichte von *M. arenaria* Brut ermittelten MÖLLER & ROSENBERG (1983), die im Küstenbereich des Skagerraks einen Maximalwert von 950.000 Ind./m², im Mittel 13. - 458.000 Ind./m² (gesiebt über 200µm) fanden. Von diesem außerordentlichen Brutfall überlebten noch 8240 Ind./m² den ersten Winter und beeinflussten nach Meinung der Autoren den Bruterfolg des nächsten Jahres. Die Dichten der *Mya*-Brut anderer Jahre waren mit 12.800-132.000 Ind./m² in der Regel deutlich niedriger. Diese Jahrgänge waren bereits nach 2-3 Monaten wieder eliminiert.

KÜHL (1955) berichtete von einem ebenfalls bestandsbildenden Brutfall mit Dichten bis zu 100.000 *Mya* der Altersklasse 0, die in sogenannten Brutwatten aggregiert vorkamen. Seiner Beschreibung nach dürfte ein solcher Standort vergleichbar sein mit der Station B1. Die hier ermittelten 5000 Ind./m² (>250µm) sind vermutlich auf einen besonders schwachen Brutfall zurückzuführen. Die Anzahl der Juvenilen (ca. 2000 Ind./m²) liegt in der gleichen Größenordnung wie die von MUNCH-PETERSEN (1973; 1440 Ind./m²) und MATTHIESSEN (1960 a; 1500 Ind./m²) gefundene, die unter Verwendung eines Siebes von 1,25 bzw. 1 x 1,5mm Maschenweite ermittelt wurde.

Verhältnis von Varianz zu Mittelwert

Untersuchungen von MUNCH-PETERSEN (1973), BOTTON (1984) und MÖLLER & ROSENBERG (1983) aber auch den eigenen Ergebnissen zufolge, ist die Verteilung von jungen *M. arenaria* geklumpt. In Käfigexperimenten zum Ausschluß epibenthischer Räuber, überwiegend *Limulus polyphemus*, verglich BOTTON (1984) den Einfluß von Feinddruck auf die Verteilungsform von drei Muschelarten. Davon reproduzierte sich eine, *Gemma gemma*, im Gegensatz zu *Mulinia lateralis* und *Mya arenaria* nicht über planktische Larven. Die beiden letztgenannten Arten unterschieden sich in der Beweglichkeit ihrer Jungtiere. Während *M. arenaria* und *G. gemma* unter dem Schutz des Käfigs ihre ursprünglich aggregierte Siedlungsform beibehielten, änderte sich die von *M. lateralis* von aggregiert hin zu gleichförmig verteilt. Ohne Schutz der Käfige war das Vorkommen von *M. arenaria* und *G. gemma* nicht mehr aggregiert, während *M. lateralis* weiterhin in dieser Verteilungsform zu finden war, obwohl ihre Abundanzen durch den Feinddruck reduziert wurden. Der Übergang zwischen postlarvalen und juvenilen Stadien von geklumpter zu geklumpter bis gleichmäßiger Verteilung ist demzufolge auf Feinddruck zurückzuführen.

Wachstum

Die Wachstumsperiode von *M. arenaria* war in der vorliegenden Untersuchung bereits im August (29.8.) beendet, während MUNCH-PETERSEN (1973) UND MÖLLER & ROSENBERG (1983) Wachstum bis in den September bzw. in den November hinein feststellten. MATTHIESSEN (1960 b) beobachtete in einem Salzwassersee, daß Wachstum auch der älteren Stadien bis in den November hinein fortdauerte. Im Gegensatz zu *Macoma balthica* ist bei *M. arenaria* die Wachstumsperiode nicht von Temperaturen $>10^{\circ}\text{C}$ limitiert, sondern sie steigt mit der Temperatur an (BROUSSEAU, 1979). Im Hinblick auf die große Streuung der Mittelwerte ist es möglich, daß das Wachstum der relativ seltenen großen Individuen der Altersklasse 0 nicht mehr quantitativ erfaßt wurde und daher die Wachstumsperiode im August nur scheinbar beendet war.

Die extrem starke Altersklasse 0 aus dem Bereich des Skagerrak erreichte eine durchschnittliche Schalenlänge von 8mm (Maximum: 20mm, MÖLLER & ROSENBERG, 1983). In schwächeren Jahrgängen wurden dagegen im Mittel nur 2-3mm Schalenlänge erreicht. MUNCH-PETERSEN (1973) errechnete aus der Anlage des ersten Winterrings eine mittlere Länge von 17,4mm (Maximum: 24mm). SMIDT(1951) gab für die dänischen Watten Werte von 2-4,4mm (Maximum: 6mm) an. Die Angaben beziehen sich auf verschiedene Untersuchungsgebiete. SMIDT erklärt die relativ geringen Werte dadurch, daß ständig neue Brut zum Bodenleben übergeht. Vergleichbare mittlere Schalenlängen (4,5mm) wurden für die Altersklasse 0 im Borkumer Inselwatt ermittelt. Die Längen-Häufigkeits-Verteilungen Ende Juli/Anfang August aus der Serie $>250\mu\text{m}$ geben möglicherweise den Hinweis, daß ein späterer, sehr geringer Brutfall stattfand. Dieser hatte allerdings keinen erkennbaren Einfluß auf die Berechnung der mittleren Schalenlänge.

Neben der Salinität und der Temperatur wird das Wachstum filtrierender Muscheln von der Strömungsgeschwindigkeit und dem Gehalt an suspendierten Partikeln beeinflusst (GRIZZLE & MORIN, 1989; ECKMAN et al. , 1989). GRIZZLE & LUTZ (1989) stellten, basierend auf Untersuchungen an *Mercenaria mercenaria*, die Hypothese auf, daß das Wachstum suspensionsfressender Muscheln durch den horizontalen Sestonfluß innerhalb des Einstrudelbereichs bestimmt wird. Dieser horizontale Sestonfluß wird möglicherweise durch die stärkere Filtrierleistung älterer *M. arenaria* (Dichte ca. 1000 Ind./m²) erheblich reduziert, so daß das Wachstum durch intraspezifische Konkurrenz limitiert sein könnte.

Intraspezifische Konkurrenz zwischen adulten und juvenilen Muscheln wurde bislang bei *Macoma balthica* nachgewiesen (BONSDORFF et al., 1986; OLAFSSON, 1988). Bei filtrierenden Organismen wurde bislang davon ausgegangen, daß keine Wachstum beeinflussende Konkurrenz auftritt. PETERSEN (1982) stellte in Experimenten fest, daß das Wachstum filtrierender Muscheln dichteabhängig war, wobei er allerdings in späteren Untersuchungen ergänzen mußte, daß die räumliche Lage innerhalb des Gezeitenbereichs einen stärkeren Einfluß hatte (PETERSEN & BLACK, 1987). Geht man davon aus, daß die

Filtrierleistung einer Muschel in etwa mit der Größe zunimmt, so erzeugen große *M. arenaria* durch Filtration einen breiteren und höheren, trichterförmigen Strudel als kleine. Die Jungtiere sind damit auf das Nahrungsangebot der bodennahen Wasserschicht angewiesen, das im Vergleich zu höheren Bereichen der Wassersäule wachstumslimitierend sein kann (FRECHETTE & BOURGET, 1985).

Weiterhin wurde im August in zunehmendem Maße die Herzmuschel, die ebenfalls Suspensionsfresser ist, an der Station B1 gefunden. Über interspezifische Konkurrenz zwischen den Jungtieren beider Arten liegen keine Informationen vor. In Küstenbereichen des Skagerrak war das Wachstum von *M. arenaria* trotz extrem hoher Individuenzahlen und gleichfalls hoher Dichten an Herzmuscheln hoch, während es in späteren Jahren - nach Ausbildung eines Altierbestandes - wesentlich niedriger war. (MÖLLER & ROSENBERG, 1983). Dies ist ein Hinweis darauf, daß Altierbestände von Suspensionsfressern eine wachstumslimitierende Wirkung auf die Jungtiere haben.

Mortalität

MUNCH-PETERSEN (1973) ermittelte, daß die Mortalitätsrate der von ihm untersuchten *M. arenaria*-Population konstant war. BROUSSEAU (1979) beobachtete dagegen eine extrem hohe Sterblichkeit bei jungen Tieren (<1 Jahr) und eine deutliche Verringerung der Sterblichkeitsrate mit zunehmendem Alter. Auch innerhalb des ersten Lebensjahres ist nach der vorliegenden Untersuchung die Mortalitätsrate nicht als konstant anzusehen. Der größte Verlust an Individuen, der als Sterblichkeit, aber auch als Abwanderung interpretiert werden kann, findet in den ersten 30 Tagen nach der Ansiedlung statt und beträgt ca. 61% der maximal 13.000 Erstsiedler. Etwa 100 Tage nach der Ansiedlung setzt bei gleichzeitigem Wachstum auf eine Schalenlänge von durchschnittlich 4,5mm eine Verringerung der Mortalität ein.

Aufgrund der Längen-Häufigkeits-Verteilung von *M. arenaria*, die ähnlich wie die von *M. balthica* ab August nahezu keine Verschiebung des Modalwertes von 2-3mm zeigt, ist davon

auszugehen, daß neben der intraspezifischen Konkurrenz größenspezifischer Feinddruck die Mortalität hervorruft. PIHL & ROSENBERG (zitiert bei MÖLLER & ROSENBERG (1983) als pers. Mitteilung) ermittelten, daß *Mya arenaria* bis zu 3mm von *Crangon crangon* erbeutet wurden. Diese Art war neben *C. maenas* einer der dominanten epibenthischen Räuber im Borkumer Inselwatt, und besonders die großen, gezeitenwandernden Tiere dieser Art halten sich bevorzugt im Prielrandbereich auf (BERGHAWN, 1984).

Die Koinzidenz von hoher Mortalität und gleichzeitigem hohem "Wachstum" ist vermutlich dadurch zu erklären, daß durch den Feinddruck das Verhältnis kleiner zu großer Tiere reduziert wird, wodurch die mittlere Schalenlänge ansteigt und eine scheinbare Zunahme der Wachstumsrate hervorruft. Im Gegensatz zu *Macoma balthica*, bei der die Verknüpfung von "langsamem" Wachstum mit größenselektivem Feinddruck dazu führt, die Wachstumsrate zu unterschätzen, bewirkt der größenselektive Feinddruck auf die kleinen Stadien der "schnellwüchsigen" *M. arenaria* zu einer Überschätzung des Wachstums.

Biomasse, Produktion und P/\bar{B} -Verhältnis

Die Biomasse von *M. arenaria* war wesentlich niedriger als bei *M. balthica* der gleichen Altersklasse. Entsprechendes gilt für die Produktion. Das P/\bar{B} -Verhältnis von 2,2-3,1 (je nach Siebmaschenweite) lag an der unteren Grenze der von MÖLLER & ROSENBERG (1983) mit vergleichbaren Methoden ermittelten Werte von 2,0-13,5 .

7. Populationsökologie von *Cerastoderma edule*

Ähnlich wie bei *Mya arenaria* war das Vorkommen der Herzmuschel im wesentlichen auf die tieferen Wattenbereiche mit den Stationen B1 und B2 beschränkt. Die folgenden Ergebnisse beziehen sich ausschließlich auf die Station B1.

Obwohl im Mai 1986 die höchsten Individuendichten an *Cerastoderma edule*-Larven im Plankton zu verzeichnen waren (Abb. 14), fanden sich zu dieser Zeit in der benthischen 125 μ m-Fraktion der Stationen B1 und B2 nur vereinzelt Herzmuscheln. An den Stationen B3 und B4 wurden keine erstsiedelnden *C. edule* gefunden.

7.1. Abundanz

Obwohl bereits Mitte Juni die ersten Herzmuscheln in der >250 μ m Fraktion vorkamen, erreichte diese Art ihre maximale Individuendichte von etwa 5000 Individuen/m² erst im August (Abb. 68). Die höchste Dichte juveniler Stadien betrug ungefähr 6 Wochen später ca. 2500 Muscheln/m².

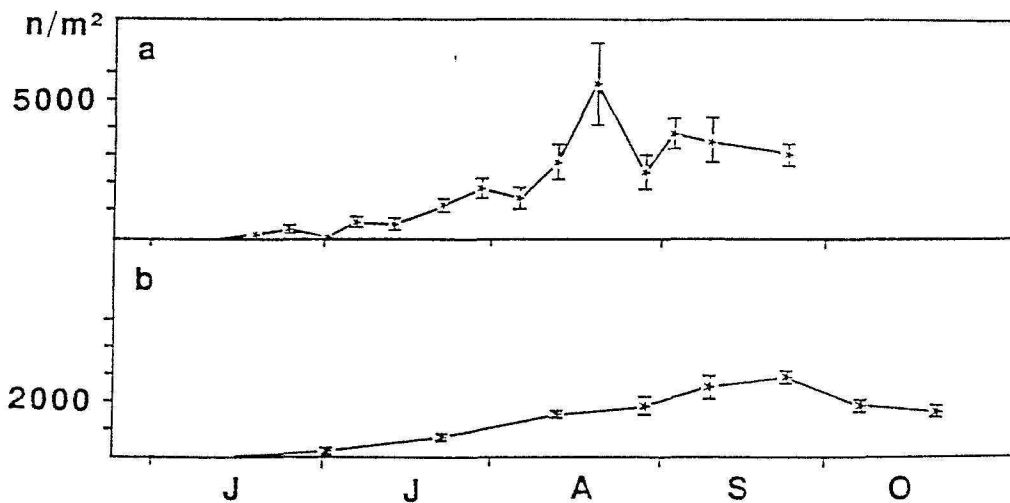


Abb. 68: Mittlere Individuendichte (\pm SE) von postlarvalen (a) und juvenilen (b) *Cerastoderma edule* an der Station B1.

7.2. Verhältnis von Varianz zu Mittelwert

Das Verhältnis von Varianz zu Mittelwert zeigte nur am 20.8. (>250 μ m) und am 29.8. bzw. 10.9.86 (>500 μ m) ein deutlich geklumpstes Auftreten der postlarvalen und juvenilen Herzmuscheln an (Tab. 15), sonst war die Verteilung eher zufällig bis gleichförmig.

Tab. 13: Verhältnis von Varianz zu Mittelwert von *C. edule* an der Station B1.

Datum	>250 μ m	>500 μ m
19.6.86	1	
25.6.86	0,7	
2.7.86	.	1,3
7.7.86	0,6	
14.7.86	0,8	
23.7.86	0,7	1,1
30.7.86	0,7	
6.8.86	1,2	
13.8.86	1,6	0,4
20.8.86	4,2	
29.8.86	1,8	2,9
3.9.86	0,9	
10.9.86	1,8	2,4
24.9.86	0,5	1
8.10.86		1
22.10.86		0,8

7.3. Wachstum

In der Längen-Häufigkeits-Verteilung von *Cerastoderma edule* >250 μ m dominierte an allen Probennahmedaten die Größenklasse 0,5-1mm (Abb. 69). Die Klasse von 0-0,5mm war ebenfalls stets vertreten. Dies ist ein Anzeichen dafür, daß ein kontinuierlicher Nachschub an kleinen Herzmuscheln stattfand.

Eine ähnliche Aussage muß für die Tiere aus der Serie >500 μ m gemacht werden (Abb. 70). Hier war die Größenklasse von 1-2mm Schalenlänge die häufigste. Dies ist der Größenbereich, bei dem *C. edule* bei Verwendung eines 500 μ m-Siebes erfaßt wird. Die größten Exemplare gehörten der Größenklasse 19-20mm an (24.9. und 22.10.). Setzt man auch hier den 28.5.86 als Ansiedlungsdatum der ersten Herzmuscheln an und geht von einer Siedlungsschalenlänge von etwa 300 μ m aus (JØRGENSEN, 1946), dann liegt die durchschnittliche tägliche Wachstumsrate bei ca. 158 μ m. Damit ist die Wachstumsgeschwindigkeit der 0-Altersklasse von *C. edule* höher als die der beiden anderen untersuchten Arten. Am 10.9. und 24.9. fehlten die Klassen von 12-15 bzw. von 12-16mm. Diese Lücke in der Längen-Häufigkeits-Verteilung war

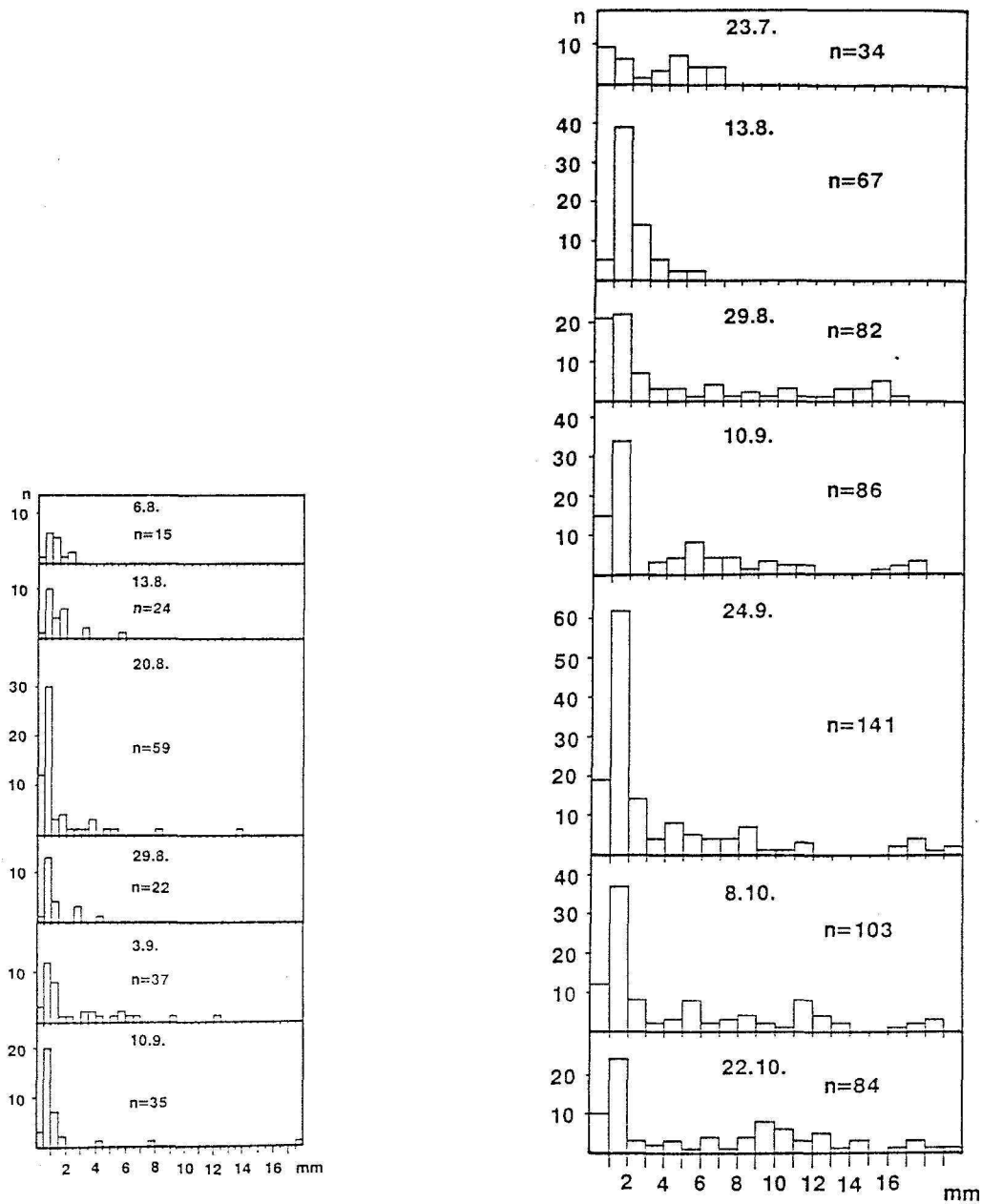


Abb. 69: Längen-Häufigkeits-Verteilung postlarvaler *C. edule* (>250 μ m) an der Station B1.



Abb. 70: Längen-Häufigkeits-Verteilung juveniler *C. edule* (>500 μ m) an der Station B1.

im Oktober nicht mehr so deutlich ausgeprägt. Ihr Vorhandensein weist auf eine Mortalität hin, die selektiv gerade auf die größeren Tiere der 0-Altersklasse einwirkte.

Die mittlere Schalenlänge von *C. edule* war beträchtlichen Schwankungen unterworfen, die nicht auf den zeitlichen Verlauf des Wachstums rückschließen lassen (Abb.71). Die großen Tiere der Alterklasse 0 waren in der Serie $>250\mu\text{m}$ offensichtlich unterrepräsentiert (vgl. Längen-Häufigkeits-Verteilungen), so daß sich die Ergebnisse beider Methoden signifikant unterschieden. Die größte mittlere Schalenlänge betrug Ende Oktober ca. 6,5mm.

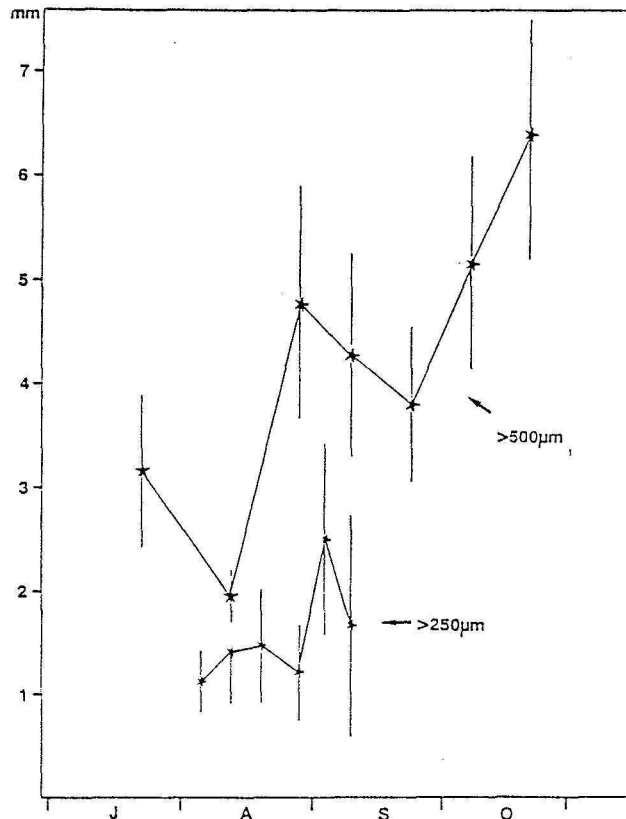


Abb. 71: Mittlere Schalenlänge ($\pm 95\%$ Konfidenzbereich) von *C. edule* (beide Probenserien).

7.4. Diskussion

Ansiedlung

Im Gegensatz zu *M. balthica* und *M. arenaria* wurde das Gebiet der Initialansiedlung von *C. edule* nicht durch den Transekt erfaßt. Findet die Ansiedlung passiv wie die Sedimentation unbelebter Partikel statt, dann müßten die Larven von *C. edule*, die im Vergleich zu den beiden anderen Arten erst bei einer größeren Länge siedlungsbereit sind, in tieferen Bereichen in nächster Nähe zum Priel abgelagert werden. Andererseits kann der Unterschied zu den

anderen Bivalvia-Arten durchaus auch in der selektiven Auswahl eines anderen Standortes begründet sein.

BAGGERMAN (1953) beobachtete, daß Herzmuscheln von 0,6-2mm Schalenlänge regelmäßig mit der Flut transportiert wurden. Eine Akkumulation der Brut fand an windgeschützten Orten statt, an denen die Strömungsgeschwindigkeit niedrig war. Die Sinkgeschwindigkeit dieser kleinen Stadien entsprach nach experimentellen Untersuchungen der von Sandpartikeln mit dem Durchmesser von 100-125µm. Auch KRISTENSEN (1957) beobachtete besonders hohe Individuendichten von Herzmuscheln in windgeschützten Gebieten mit niedrigen Strömungsgeschwindigkeiten, unter anderem auch in Bereichen mit hohen Dichten des Bäumchenröhrenwurms *Lanice conchilega*.

Die Besiedlung der Station B1 durch *C. edule* fand hauptsächlich durch etwa 1-2mm große Tiere statt. Nach dem Sturm vom 27.8. wurden allerdings auch verstärkt große Tiere gefunden, die sich nicht durch das Wachstum kleiner Stadien erklären lassen. MEIXNER (1979) beobachtete bei stark erodierenden Wasserströmungen, daß 2-3cm große Herzmuscheln mit dem ablaufenden Wasser mitrollten und nicht in der Lage waren, sich schnell wieder einzugraben. Ein ähnlicher Prozeß ist als Ursache für das plötzliche Vorkommen großer Herzmuscheln anzunehmen.

SMIDT (1951) berichtete über eine ortsstabile Ansiedlung von Herzmuscheln im dänischen Wattenmeer. Ob postlarvale Transporte stattfinden oder nicht, hängt bei *C. edule*, wie bereits für *M. arenaria* und *M. balthica* festgestellt wurde, offensichtlich stark von den räumlichen Bedingungen des Untersuchungsgebietes ab.

Vorausgesetzt, daß sich die Strömungsbedingungen im Untersuchungsgebiet im Vergleich zu den Vorjahren nicht verändert hatten, bedeutet die Tatsache, daß die Stationen B1 und B2 nicht durch Herzmuschellarven besiedelt wurden, daß das ehemalige Herzmuschelfeld an der Station B2 durch die Einwanderung postlarvaler Stadien entstanden war.

Abundanzen

Die höchsten Individuendichten von 100.000 Ind./m² an jungen *C. edule* wurden von SMIDT (1944, zitiert nach SMIDT, 1951) im dänischen Wattenmeer registriert. Meist lag die Jahrgangsstärke allerdings in der Größenordnung von etwa 20.-30.000 Ind./m² oder niedriger. WOHLBERG (1937) ermittelte Dichten von etwa 40.000 Ind./m² im Königshafen von Sylt. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen MÖLLER & ROSENBERG (1983) für Küstenbereiche des Skagerrak. Die Brut von *C. edule* erreichte in verschiedenen Jahren eine mittlere Dichte von 33-59.000 Ind./m², das Minimum waren 4800 Ind./m².

Die Individuendichte der Herzmuschelbrut war bei den soeben zitierten Autoren bedeutend höher als der für den Standort B1 ermittelte Wert von maximal 5000 Ind./m². Die niedrigeren Dichten könnten dadurch zu erklären sein, daß die Station B1 ein Einwanderungsgebiet darstellt, während die vorgenannten Untersuchungen wahrscheinlich in Gebieten der Initialansiedlung stattfanden.

Individuendichten adulter oder größerer Tiere der Altersklasse 0 (gesiebt über 1mm Maschen) lagen mit 500-5000 Ind./m² in der gleichen Größenordnung wie die der Juvenilen an der Station B1 (EVANS, 1977; KRISTENSEN, 1957; McLUSKY & ELLIOT, 1981; MEIXNER, 1979).

Verhältnis von Varianz zu Mittelwert

Nach MÖLLER & ROSENBERG (1983) siedelt die Herzmuschel ebenso wie die Sandklaffmuschel in aggregierter Form. Die Einwanderung von Herzmuscheln an der Station B1 bewirkte dagegen eine eher zufällige bis gleichmäßige Verteilung der Jungtiere. Dies kann ein durch die geringen Anzahlen hervorgerufenes Artefakt sein, da das Verhältnis von Varianz zu Mittelwert bei niedrigen Zahlen gegen 1 strebt (CLARKE & MILNE). Nach SCHUITEMA (1970) ist die Verteilung älterer Herzmuscheln selbst innerhalb eines dichten Feldes zufällig bis

gleichmäßig. In weiteren Untersuchungen stellte er fest, daß die Muscheln ihre Verteilung durch Kurzstreckenwanderungen von bis zu 10cm bei Niedrigwasser regulierten. Durch diese Wanderungen werden nach SCHUIITEMA (l.c.) "leere" Flächen entdeckt und besiedelt.

Wachstum

Ähnlich wie bei *M. balthica* an den oberen Stationen des Transektes führte der Import von Herzmuscheln an der Station B1 zu Schwankungen in der mittleren Schalenlänge. Gleichzeitig streuten die Mittelwerte aufgrund des Vorkommens sowohl relativ kleiner, aber auch besonders großer Tiere beträchtlich. Aus diesem Grund war eine Aussage über den zeitlichen Verlauf des Wachstums und über die Dauer der Wachstumsperiode nicht möglich.

Nach SMIDT (1951) dauert die Wachstumsphase von *C. edule* bis in den November hinein an, während KRISTENSEN (1957) Wachstum der Altersklasse 0 nur bis Ende September feststellen konnte. Der erstgenannte Autor errechnete aus der Anlage des ersten Winterrings eine mittlere Länge der Altersklasse 0 im dänischen Wattenmeer von 2, 8 bis 9mm je nach untersuchtem Jahrgang. Mit der gleichen Methode kam KRISTENSEN (1957) für das holländische Wattenmeer auf Werte von 14,9-17mm. Die Ergebnisse dieser Methode waren im Vergleich zu der durchschnittlichen Schalenlänge des gleichen Jahrgangs, gemessen am Ende der Wachstumsperiode (10,2-13,5mm), höher.

Ebenfalls über die Schalenlänge bei der Anlage des ersten Winterrings ermittelte BROCK (1979) für mehrere Populationen verschiedener geographischer Breite eine mittlere Länge von 13,9-21,7 mm. Die Altersklasse 0 einer *C. edule*-Population in der Irischen See hatte eine mittlere Schalenlänge von 4,5mm, bei geringer Streuung der Länge innerhalb des Jahrgangs (SEED & BROWN, 1975).

MÖLLER & ROSENBERG stellten in Abhängigkeit vom Untersuchungsgebiet eine mittlere Schalenlänge von 3-8mm (größte Tiere 7-23mm) fest. Dabei war im Unterschied zu *Mya arenaria* keine Beziehung zwischen der Stärke des Brutfalls und der Wachstumsgeschwindigkeit

festzustellen. Da die meisten Herzmuscheln dieser Untersuchung zufolge den Winter nicht überlebten, ist von einem ansiedlungs- oder wachstumshemmenden Einfluß der Alttiere auf die Brut nicht auszugehen. Die in der vorliegenden Untersuchung ermittelte größte durchschnittliche Schalenlänge von 6,5mm (größtes Tier 22mm) entspricht also weitgehend den in der Literatur veröffentlichten Werten. Ausgehend von der über das größte gefundene Exemplar der Altersklasse 0 berechnete Wachstumsrate war *C. edule* mit 158µm die schnellwüchsigste der drei untersuchten Arten.

Mortalität

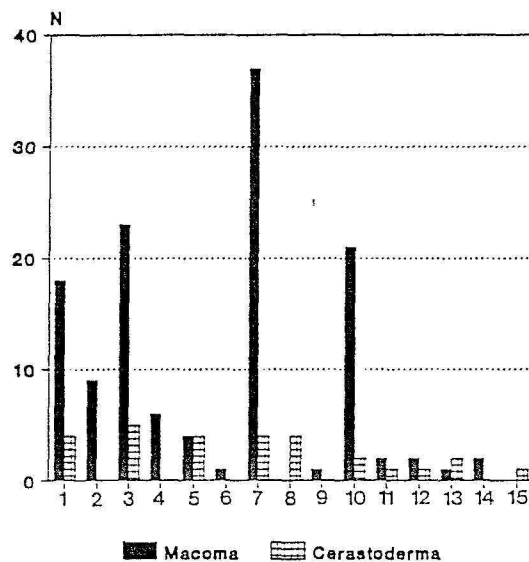
Wegen der ständigen Einwanderung von Muscheln konnte die Mortalität nicht abgeschätzt werden. An der Längen-Häufigkeits-Verteilung war aber der Einfluß gröbenselektiven Wegfraßes zu erkennen. Vergleichbar zu *M. balthica* und *M. arenaria* war bei der Herzmuschel eine starke Abnahme der Anzahl der Tiere in der Größenklasse 2-3mm zu verzeichnen. Ursache hierfür kann die Emigration der 1,5-2mm großen Tiere aus dem Untersuchungsgebiet (BAGGERMAN, 1953; KRISTENSEN, 1957) und/oder ein gröbenspezifischer Feinddruck wie bei den anderen Arten sein.

Einen Überblick, welche Stadien bzw. Größen der Herzmuschel von welchem Räuber erbeutet werden können, gibt REISE (1981). Während die Elimination kleiner Brut auf den Feinddruck kleinerer epibenthischer Räuber der Altersklasse 0 zurückzuführen ist (JENSEN & JENSEN, 1985; KUIPERS et al., 1986), werden größere Stadien von Schollen der Altersklasse II oder adulten *Carcinus maenas* gefressen. Ab etwa 1cm Schalenlänge bildet *C. edule* eine bedeutende Nahrung für den Austernfischer (*Haematopus ostralegus*, SEED & BROWN, 1975; REISE, 1981). Ungefähr ab der gleichen Länge wird sie auch von der Eiderente erbeutet (KIRCHHOFF, 1979). Die Lücke in der Längen-Häufigkeits-Verteilung im Bereich von 12-15mm ist also wahrscheinlich auf den Feinddruck benthosfressender Vögel zurückzuführen, die besonders an den tiefer gelegenen Stationen bei auf- und ablaufendem Wasser beobachtet wurden.

8. Drift

8.1. Ergebnisse

In Abb. 72 ist die Häufigkeit postlarvaler Stadien von *M. balthica* und *C. edule* in den Driftproben dargestellt. Während die Herzmuschel eine maximale Zahl von 5 Tieren im Fang erreichte (15.7.88, 2.HW), wurden von *Macoma* bis zu 37 Individuen in einer Probe gefunden. Die Längen-Häufigkeits-Verteilung von *M. balthica* aus den 4 Fängen mit den höchsten Individuenzahlen zeigt, daß Tiere bis zu 4mm Schalenlänge im Wasserkörper verdriftet wurden (Abb.73). Von der Sandklaffmuschel wurden nur einzelne postlarvale Stadien gefunden.



Zeichenerklärung

1: 14.7.88 2.HW	6: 18.7.88 1.HW	11: 20.7.88 2.HW
2: 15.7.88 1.HW	7: 18.7.88 2.HW	12: 21.7.88 1.HW
3: 15.7.88 2.HW	8: 19.7.88 1.HW	13: 21.7.88 2.HW
4: 16.7.88 1.HW	9: 19.7.88 2.HW	14: 22.7.88 1.HW
5: 17.7.88 2.HW	10: 20.7.88 1.HW	15: 22.7.88 2.HW

Abb. 72: Häufigkeit von *M. balthica* und *C. edule* in den Driftfängen.

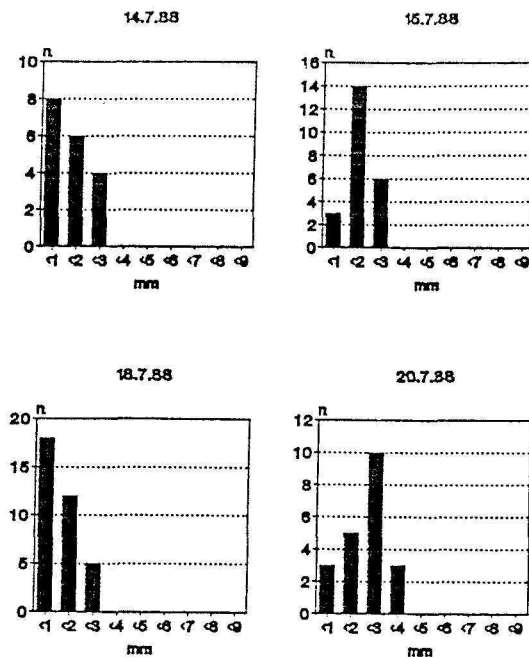


Abb. 73: Längen-Häufigkeits-Verteilungen von *M. balthica* aus den Driftfängen.

8.2. Diskussion

Die Fänge postlarvaler *M. balthica*, *C. edule* und *M. arenaria* haben nachgewiesen, daß der Transport innerhalb des Eulitoral über die Wassersäule erfolgt, wie es bereits auch von den größeren Stromrinnen bekannt ist (HEIBER, 1988). Dabei wird *M. balthica* im Untersuchungsgebiet am meisten verdriftet, *C. edule* mittelstark und *M. arenaria* nur geringfügig.

HEIBER (1988) stellte in seinen Untersuchungen innerhalb des Pelagials der Robinsbalje fest, daß die Jugendstadien von *C. edule* am stärksten mit dem Wasserkörper verdriftet wurden. BAGGERMAN (1953) stellte starken Transport postlarvaler Stadien sowohl bei *C. edule* als auch *M. arenaria* fest, geringeren bei *M. balthica*. Der Umfang der Drift der einzelnen Arten variiert also offensichtlich mit den räumlichen Bedingungen, d.h. ob die Untersuchung im oberen oder unteren Eulitoral oder in den benachbarten Rinnen stattfindet. *M. balthica* verteilt sich gerichtet auf die oberen Wattengebiete. Sie macht dort einen hohen Anteil der driftenden Muscheln aus, während ihre Dichte im unteren Bereich des Watts bereits stark reduziert ist. *C. edule* und

M. arenaria verteilen sich offensichtlich stärker innerhalb der tiefer gelegenen Wattengebiete, wo sie also einen höheren Anteil der driftenden postlarvalen Muschelstadien ausmachen (BAGGERMAN, 1953).

9. Gesamtdiskussion

9.1. Methodik

Das Problem der bei Untersuchungen im Benthos anzuwendenden Maschenweite wurde bereits vielfach aufgegriffen. Die Untersuchungen von REISH (1959) und BACHELET (1984,1985) haben gezeigt, daß Artenzahl, Individuendichte und Biomasse mit der verwendeten Maschenweite variieren.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Ergebnisse einer "kleinflächigen" (105cm²) Probenserie, gesiebt über 250µm, mit einer "großflächigen" (500cm²) Probenserie, gesiebt über 500µm, verglichen. Dabei war die größte Fehlerquelle der Probenserie >250µm in ihrer geringen Fläche begründet: die quantitative Abschätzung der Individuendichte besonders bei niedrigen Abundanz und die Unterschätzung der selteneren, größeren Individuen der Altersklasse 0 (z.B. *C. edule*) mit zunehmendem zeitlichen Abstand von der Ansiedlung. Hierdurch wird Wachstum ausgedrückt als Zunahme der mittleren Größe, bei zunehmender Länge und Seltenheit der Tiere unterschätzt. Nach KÜNITZER (1990) war dieser Effekt möglicherweise die Ursache für die niedrigen Wachstumsraten von Muscheln bei MUUS (1973) und BOSSELMANN (1989).

Andererseits bewirkt gröbenselektiver Feinddruck offensichtlich ab 1mm Schalenlänge, also ab der Größe, bei der das 0,5mm Sieb Muscheln der Alterklasse 0 quantitativ erfaßt, einen deutlichen Effekt auf die Längen-Häufigkeits-Verteilung und zwar in Abhängigkeit von der Dichte und der Größe der Räuber sowie der Dauer des Wegfraßes. Dadurch erweisen sich die Ergebnisse der Probenserie >500µm zwar überwiegend als quantitativ, aber auch bedeutend durch Feinddruck beeinflusst, wodurch die Abundanz, die Produktion und das P/\bar{B} -Verhältnis der gesamten Altersklasse wesentlich unterschätzt werden. Außerdem überschätzt diese Serie durch das Fehlen der kleinsten Stadien zumindest in den ersten Monaten nach der Ansiedlung die mittlere Größe der Altersklasse 0.

Trotz der ergänzenden Wirkung der beiden voneinander unabhängigen Probenserien haben Unterschiede in den Ergebnissen in besonderem Maße veranschaulicht, wie stark das Resultat einer Untersuchung durch die Methodik vorgegeben wird .

9.2. Dispersion postlarvaler Stadien

Bei marinen Wirbellosen mit planktischer Reproduktion wird in der Regel die Larvalperiode als "Dispersionsphase" bezeichnet (z.B. PALMER & STRATHMAN, 1981). COHEN (1967) verwendet in seinem Modell über optimales Wanderverhalten den Begriff "migration", GADGIL (1971) in seinen Ausführungen über den Effekt von Dispersion "dispersal". Aus der Begriffsverwendung der bislang angeführten Autoren kann die folgende Arbeitsdefinition für Dispersion abgeleitet werden: Dispersion ist ein Vorgang, der zur räumlichen Verteilung von Individuen einer Population führt. Der Maßstab dieser Verteilung variiert in Abhängigkeit von dem zugrunde liegenden Prozeß.

Der Begriff der Dispersion findet Eingang in das ökologische Konzept von K- und r-Strategie. Bei den r-Strategen spielt die Dispersion eine wesentliche Rolle bei der schnellen Besiedlung neuer Habitats (SOUTHWOOD, 1980).

Theoretischen Ausführungen von GADGIL (1971) zufolge führt Dispersion zu einer Abwanderung von weniger geeigneten Standorten und zu einer ungleichmäßigen Verteilung innerhalb eines Gebietes. Das Risiko der Dispersion liegt in der Mortalität und der Verbreitung in andere Gebiete mit niedrigerer Tragekapazität k . Dennoch bedeutet sie auf der Ebene der Population in der Regel einen Vorteil. Nach CHESSON & HUNTLEY (1988) hat die Verteilung auf mehrere Siedlungsräume - ähnlich wie die Verteilung des Risikos der Arterhaltung auf mehrere Altersstufen - eine Pufferwirkung in bezug auf ungünstige, schwankende Umweltbedingungen und Konkurrenz.

Das Wattenmeer ist ein Ökosystem mit starken Fluktuationen seiner abiotischen (Temperatur, Salzgehalt, Strömungsgeschwindigkeit) und biotischen Bedingungen (fleckenhafte Verteilung und zeitliche Schwankungen im Auftreten von Nahrung, Organismen, Räubern etc.). Nach CHESSON & HUNTLEY (1988), GADGIL (1971) und SOUTHWOOD (1980) müßte die Dispersion postlarvaler Stadien innerhalb eines solchen Biotops eine Verteilung des Risikos darstellen. Durch den Vergleich mit (1) der planktischen Dispersionsphase, (2) der Dispersion von Meiofauna und (3) der Mobilität der

Alttiere sollen der Maßstab, die Auswirkung sowie die Bedeutung der Dispersion herausgearbeitet werden.

Maßstab

Die Larven der drei untersuchten Muschelarten sind planktotroph. Abhängig von der Dauer der Larvalentwicklung einer Art kann sich die Dispersion planktotropher Larven über Distanzen einer Größenordnung von über 100km erstrecken (THORSON, 1950). Während die planktische Verbreitung den Austausch zwischen Wattenmeer und Nordsee, aber auch zwischen den durch Rinnen getrennten Kompartimenten des Watts ermöglicht, ist die Dispersion postlarvaler Stadien auf das Eulitoral des Watts gerichtet und von kleinskaligerer Natur. Dennoch bedeutet sie eine Verlängerung der Dispersionsphase über das planktische Larvenstadium hinaus.

Untersuchungen über Dispersionsprozesse benthischer Organismen wurden bislang überwiegend an der permanenten Meiofauna durchgeführt (ARMONIES, 1989; BELL & SHERMAN, 1980; HAGERMAN & RIEGER, 1981; PALMER, 1986; PALMER & BRANDT, 1981; PALMER & GUST, 1985; SHERMAN & COULL, 1980). Obwohl mehrere Arten der permanenten Meiofauna durch Abwanderung in tiefere Sedimentschichten in der Lage sind, dem resuspendierenden Einfluß von starken Strömungen und Wellen auszuweichen (PALMER & MOLLOY, 1986), werden sowohl benthische Copepoden als auch Nematoden in die Wassersäule resuspendiert. Der Transport der Organismen findet dabei in der Masse des resuspendierten Sediments statt und variiert mit dem Tidenzyklus und der Tageszeit (BELL & SHERMAN, 1980; PALMER & BRANDT, 1981, ARMONIES, 1989). Laboratoriumsexperimenten von PALMER (1986) zufolge beeinflussen sowohl die Strömungsgeschwindigkeit als auch die Oberflächenstruktur des Bodens den Übergang von Meiofaunaorganismen in die Wassersäule, also die gleichen Faktoren, die die Ansiedlung von Larven und Postlarven maßgeblich steuern. Die Transportstrecke resuspendierter Organismen in Meiofaunagröße liegt nach HAGERMAN & RIEGER (1981) in der Größenordnung von 0,4 - 14,7km.

Berechnet man aus der Strecke zwischen den Stationen B2 und B3 und der Dauer des Transportes von postlarvalen *M. balthica* den Transport/Tide, dann kommt man auf einen Wert von etwa 16m/Tide, der deutlich niedriger ist als der von HAGERMAN & RIEGER (l. c.) ermittelte.

Angaben über das Wandervermögen adulter Makrofaunaorganismen sind selten. BONSDORFF (1984) gibt für *Macoma balthica* eine Strecke von bis zu 7,5cm/Tag an, SCHUITEMA (1970) für *C. edule* eine Strecke von etwa 10cm.

Auswirkungen

Die Auswirkungen der Dispersion sind am besten anhand von Wiederbesiedlungsexperimenten festzustellen. Die Besiedlung organismenfreier oder gestörter Sedimente kann durch larvale Initialansiedlung, durch Ansiedlung/Einwanderung von Postlarven oder durch die Einwanderung von adulten Stadien erfolgen. Diese Prozesse geschehen gleichzeitig, und ihr Wirkungsgrad ist für die makrobenthische Fauna zunächst einmal abhängig von der Jahreszeit und dem zur Verfügung stehenden Larvenangebot (RUMOHR, 1980, SIMON & DAUER, 1977; ZAJAC & WHITLACH, 1982 a,b; BOSSELMANN, 1989). In späteren Sukzessionsphasen spielen dann zunehmend biotische Interaktionen zwischen den Siedlern, Zehrung durch Räuber sowie die saisonale Oszillation abiotischer Parameter eine bedeutende Rolle (ARNTZ & RUMOHR, 1982, 1986).

SHERMAN & COULL (1980) stellten fest, daß die Wiederbesiedlung azoischen Sediments durch Meiofauna aufgrund ihrer Resuspension in die Wassersäule innerhalb von Stunden nach der Störung einsetzt. Dabei ist das aktuelle Angebot driftender Meiofauna in einem Gebiet höher als der auf den Boden niedergehende Anteil (FEGLEY, 1988). Dieser Autor vermutete, daß das Verhalten der einzelnen Arten sowie das Angebot mikrobieller Nahrung die Wiederbesiedlungsrate mehr beeinflusste als die Größenordnung der resuspendierten Organismen.

Die Einwanderung postlarvaler Stadien der Makrofauna auf experimentelle Flächen wurde von mehreren Autoren festgestellt (LEVIN, 1984; BOSSELMANN, 1989). In der Untersuchung von SMITH & BRUMSICKLE (1989) machte dieser Prozeß den Hauptanteil der Wiederbesiedlung aus.

BELL & DEVLIN (1983) sowie FRID (1989) konnten nachweisen, daß adulte Stadien der Infauna kleine, experimentell verödete Flächen von 100 bzw. 28cm² bereits innerhalb von 1-2 Tagen wiederbesiedeln konnten. Mischformen von der Ansiedlung planktischer Larven und der Einwanderung adulter Stadien stellten BHAUD et al. (1981), SANTOS & SIMON (1980) und DIAZ-CASTANEDA & PATRICK (1986) fest. Einen indirekten Hinweis für die Dispersion adulter Stadien stellt die schnelle Wiederbesiedlung von Flächen dar, die durch das Graben nach dem als Köder verwendeten Pierwurm *Arenicola marina* gestört wurden (McLUSKY et al., 1983; van den HEILIGENBERG, 1987).

Aufgrund der unterschiedlichen Aussagen von Wiederbesiedlungsexperimenten untersuchten SMITH & BRUMSICKLE (1989), inwieweit der Modus und die Geschwindigkeit der Wiederbesiedlung mit dem experimentellen Design, d.h. der zu besiedelnden Fläche und ihrer Höhe über dem Boden, variiert. Sie kamen zu der Schlußfolgerung, daß weiträumige und großflächige Besiedlungen durch planktische Ansiedlung erfolgen, während bei kleinflächigeren Störungen die Einwanderung postlarvaler Stadien von wesentlicher Bedeutung ist. Versuchsflächen, die nur 9cm über dem Boden ausgebracht wurden, wurden wesentlich langsamer und in deutlich geringeren Dichten wiederbesiedelt. Die Autoren folgerten, daß diese Form des experimentellen Ansatzes zu artifiziellen Ergebnissen führen kann.

Für die permanente Meiofauna liegt der Vorteil der Dispersion darin, Biotope zu kolonisieren, die zuvor nicht oder nur in geringem Umfang besiedelt waren, und an denen kurzfristig freie Ressourcen wie Nahrung und Raum zur Verfügung stehen (SHERMAN & COULL, 1980). Dieser Vorteil ist besonders bei *M. balthica* nicht zu erkennen, deren Larven überwiegend an der Station B1 zum

Bodenleben übergangen. Ihr schnelles Wachstum zeigte, daß die Nahrungsbedingungen an dieser Station am besten waren. Dennoch war eine Konkurrenzsituation nach der Metamorphose nicht auszuschließen. CHESSON & HUNTLEY (1988) führen als Beispiel an, daß gute Nahrungsbedingungen für eine Altersstufe in Zusammenhang mit einer hohen Überlebensrate zu einer verschärften Konkurrenz bei der nächsten Altersstufe führen können, wenn eine Veränderung in den Ansprüchen stattgefunden hat.

Die durch die Dispersion hervorgerufene Akkumulation postlarvaler *M. balthica* an der Station B3 erscheint in zweifacher Weise ungünstig: 1. es kann eine Konkurrenzsituation entstehen, 2. es ist das Gebiet höchster Dichten epibenthischer Räuber. Wie bereits in der Diskussion der räumlichen Verteilung der Muscheln festgestellt wurde, akkumulieren die postlarvalen Stadien dort, wo sich die Strömungsverhältnisse ändern. Dabei ist ihr Verhalten einem Sediment- oder Detrituspartikel ähnlich, so daß es wahrscheinlich ist, daß dort, wo sich die Postlarven anreichern, auch Detritus in stärkerem Umfang sedimentiert. In Sandwatten mit mehr oder weniger ausgebildeten Rippelmarken sind solche Bedingungen möglicherweise in den kleinskaligen Rippeltälern zu finden. Großräumiger können günstigere Ernährungsbedingungen in Mulden auftreten, in denen durch die Verlangsamung der Wasserströmung ein besseres Nahrungsangebot besteht als vielleicht wenige Meter vor und hinter der Mulde. Die schnelle Besiedlung solcher Räume wurde bereits mehrfach als Reaktion von Organismen auf die dort zur Verfügung stehenden Nahrungsressourcen interpretiert (THISTLE, 1981; VAN BLARIKOM, 1982; SAVIDGE & TAGHON, 1988):

Da die Dispersion von *M. balthica* auf Standorte ausgerichtet ist, die durch einen hohen Feinddruck gekennzeichnet sind, kann einer der wesentlichen Vorteile in der Entschärfung einer Konkurrenzsituation an der Station B1 liegen. Wie Untersuchungen von JENSEN & JENSEN (1985) aber auch die hier vorliegenden Ergebnisse gezeigt haben, sind schnelles Wachstum und mit der Größe zunehmende Siedlungstiefe oder zunehmende Schalendicke die einzigen Möglichkeiten einer Art, den Bestand in einem nicht vorhersagbaren, durch hohen Feinddruck kleiner Räuber

beeinflußten System zu erhalten. Damit kommt der Muschelbrut an der Station B1 und darunter den schnellwüchsigen, großen Tieren die wesentliche, bestandserhaltende Funktion zu.

Bedeutung

Allgemein wird angenommen, daß mit der planktischen Dispersion ein für die Population bedeutender genetischer Austausch verbunden ist (STRATHMAN, 1974; STRATHMAN, 1986). Ein anderer Aspekt ist der der Verbreitung im geographischen Maßstab (MILEIKOVSKY, 1971; SCHELTEMA, 1986; JABLONSKI, 1986). Diese weiträumige Verteilung stellt allerdings nicht nur einen Vorteil dar: PALMER & STRATHMAN (1981) folgerten aus Modellrechnungen, daß die Wahrscheinlichkeit, in ein günstigeres Gebiet zu kommen, mit der Dauer der Larvalphase und der Entfernung von den Elterntieren abnimmt. Der Vorteil der oftmals länger dauernden planktotrophen gegenüber der lecitotrophen, planktischen Entwicklung läge demnach nicht in dem Vermögen größere Strecken zu bewältigen, sondern in der Möglichkeit, mehr (weil kleinere) Eier zu produzieren.

Ein Beispiel dafür, daß Transport älterer Stadien der Makrofauna zur weiträumigen Verbreitung einer Art führen kann, gibt JOHANNSSON (1988). Er verglich die geographische Verbreitung planktisch reproduzierender *Littorina*-Arten mit der von Brutpflege betreibenden Spezies der gleichen Gattung. Dabei kam er zu dem Ergebnis, daß die Brutpflege betreibenden Arten weiter verbreitet waren und erklärte dies dadurch, daß die Verbreitung durch postlarvale Stadien, wie sie bei nichtpelagischer Larvalentwicklung vorausgesetzt werden muß, in einzelnen Fällen offensichtlich erfolgreicher sein kann.

Die Resuspension von permanenter Meiofauna und die Resuspension und Dispersion von postlarvalen Stadien der Makrofauna sind ähnliche Prozesse. Sie dienen wahrscheinlich der Vermeidung von Konkurrenz und der schnellen Nutzung von innerhalb des Gezeitenbereichs unvorhersagbar freigewordenen Ressourcen. Dabei hat die Aufteilung der Altersklasse 0 von *M. balthica* in einen

wandernden und einen nichtwandernden Teil die Bedeutung einer "mixed strategy". Diese ist nach GADGIL (1971) dann von Vorteil, wenn nicht sichergestellt werden kann, daß bei der Dispersion Gebiete mit höherer Tragekapazität erreicht werden.

Die Einordnung der Lebensgeschichte der drei untersuchten Muschelarten in das Konzept der K- und r-Strategie ist schwierig, da die Definition beider Begriffe mit dem jeweiligen Autor variiert (vgl. McCALL, 1977 mit SOUTHWOOD, 1980). Neben der Produktion einer hohen Nachkommenschaft, kurzer Generationszeit, schnellem Wachstum, der Fähigkeit zur Dispersion und schnellen Besiedlung neuer Habitate ist nach SOUTHWOOD (l. c.) die aus diesen Fähigkeiten resultierende Elastizität (oftmals synonym zu Resilienz) ein Merkmal von r-Strategie. Der ursprünglich in der Frage nach der Stabilität von Ökosystemen verwendete Begriff Elastizität (z.B. ORIANI, 1974) wurde von HARRISON (1979) und CONNELL & SOUSA (1983) auf die Stabilität von Populationen übertragen. Elastizität beschreibt die Fähigkeit einer Gemeinschaft, nach einer Störung in den Ausgangspunkt (WESTMAN, 1978, zitiert nach SHERMAN & COULL, 1980) zurückzugelangen. Nach GRAYs (1977, 1984) Modell der "neighbourhood stability" kann dabei auch ein ähnliches Stadium, mit unterschiedlicher Rangfolge der Arten, als neues Gleichgewicht angesehen werden.

Das Dispersionsvermögen der postlarvalen Stadien von *M. balthica*, *M. arenaria* und *C. edule* erhöht vergleichbar zur Resuspension von Organismen der Meiofauna (SHERMAN & COULL, 1980) die Elastizität der Populationen, auf lokale Störungen, aber auch auf Konkurrenz zu reagieren. Durch die Möglichkeit sich neu zu verteilen entsteht eine gewisse Unabhängigkeit von dem durch den abiotischen Faktor Temperatur gesteuerten, Reproduktionsprozeß. Dabei sind zwischen den Arten graduelle Unterschiede festzustellen: die langsamwüchsige *M. balthica* hat die höchste Elastizität (=Dispersionsvermögen), gefolgt von *C. edule*, während die Population von *M. arenaria* - zumindest im Untersuchungsgebiet - die geringste Elastizität aufwies.

Im Gegensatz zu den starken Populationsschwankungen bei extremen r-Strategen (s. SOUTHWOOD 1980) bildet *M. balthica* neben *Arenicola marina* einen der stabilsten Bestände im niederländischen Wattenmeer (BEUKEMA et al., 1983). *A. marina* führt in seiner Postlarvalphase ebenso wie *M. balthica* ausgeprägte Wanderungen innerhalb des Gezeitenbereichs durch. Die von diesem sedentären Polychaeten im Spätherbst produzierten Postlarven werden im bodennahen Bereich der Wassersäule verdriftet und lassen sich schließlich im Bereich der Prielränder nieder. Von hier wandern die Jungtiere im Frühsommer des nächsten Jahres mit der Flut auf höher gelegene Wattflächen, wo sie in einer oftmals als "Brutwatt" bezeichneten Zone Bestände über 200 Ind./m² (eigene Zählungen) bilden können. Im folgenden Herbst findet eine Dispersion in Richtung auf die Habitate der Adulten statt (REISE, 1981 b). Dieses im Vergleich zu *M. balthica* noch um ein Vielfaches spezialisierte Verhalten bewirkt offensichtlich auf Populationsebene eine Stabilisierung innerhalb eines nichtstabilen Habitats. Dies ist auch für *M. balthica* zu vermuten.

Überträgt man wie GRASSLE & GRASSLE (1974) oder McCALL (1977) den Aspekt der Lebensgeschichte der einzelnen Arten auf die von ihnen gebildete Gemeinschaft, dann bedeutet das postlarvale Dispersionsvermögen zahlreicher Spezies des Wattenmeeres (vgl. Kap. 4) eine Erhöhung der Elastizität des gesamten Systems. Der Effekt dieses Dispersionsvermögens bzw. der Mobilität der Infauna auf die Zusammensetzung der benthischen Gemeinschaft wurde bislang nur in einem Review-Artikel von POSEY (1987) berücksichtigt.

9.3. Wirkung epibenthischen Feinddrucks

Die räumliche Verteilung epibenthischer Räuber im Watt ist gekennzeichnet durch eine mehr oder weniger deutliche Separation von kleinen, nicht gezeitenwandernden Stadien, die überwiegend in den höheren, geschützten Bereichen des Watts leben, und größeren, gezeitenwandernden Tieren, die eher die tieferliegenden Wattengebiete bei ihren Tidenwanderungen aufsuchen (BERGHAIN, 1984; KUIPERS & JANSSEN, 1980). Neben der Bevorzugung unterschiedlicher Lebensräume wird

Konkurrenz zwischen den einzelnen Altersstadien durch das unterschiedliche Größenspektrum der Beutetiere vermieden. Der Einfluß kleiner epibenthischer Räuber im oberen Bereich des Watts ist somit ein anderer als der von größeren Räubern im tieferen Bereich. Dies zeigt sich in der vorliegenden Arbeit auf Artebene bei *M. balthica*. Im oberen Bereich des Watts beeinflußt gröbenselektiver Feinddruck die Längen-Häufigkeits-Verteilung bei etwa 1mm, im unteren Bereich bei 2-3mm Schalenlänge. Ähnliche raumspezifische Auswirkungen epibenthischen Feinddrucks auf der Ebene der makrobenthischen Gemeinschaft sind zu erwarten.

Den Einfluß epibenthischen Feinddrucks auf unterschiedliche Standorte im Watt untersuchte REISE (1976, 1978) in Ausschlußexperimenten mit Käfigen (Maschenweite 5mm), die er im Sand- und Schlickwatt, in der *Corophium*-Zone und in einer Seegraswiese ausbrachte. Aufgrund der geringen Effekte der Ausschlußversuche auf die Makrofauna der *Corophium*-Zone und der Seegraswiese kam er zu dem Schluß, daß epibenthischer Feinddruck in den höheren Wattenbereichen von geringerer Bedeutung sei als in den von ihm untersuchten Sand- und Schlickwatten. Als Begründung führte REISE (l. c.) an, daß die hochgelegenen Gebiete für die Räuber schlecht zu erreichen seien.

An dem experimentellen Ansatz von REISE (1976, 1978) gibt es einen wesentlichen Kritikpunkt: die großen Maschenweiten, die das Eindringen kleiner, eben zum Bodenleben übergegangener Bodenstadien epibenthischer Räuber nicht verhindern. Gerade diese kleinen Stadien kommen aber in hoher Zahl auf den höher gelegenen Watten vor, dort wo die Ausschlußkäfige nur geringe Effekte hervorriefen. Die aus diesen Experimenten gezogene Schlußfolgerung REISES (1978, 1985) über die räumlichen Unterschiede in den Auswirkungen epibenthischen Feinddrucks basieren also möglicherweise auf einem experimentellen Artefakt.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit über die räumliche Verteilung von *Macoma balthica* (Kap. 5), aber auch anderen Jungtieren der Endofauna (Kap. 4), in Zusammenhang mit der räumlichen Verteilung der epibenthischen Räuber ergeben folgendes Bild: Im oberen Bereich des Watts (B3-B5)

treffen kleine, langsam wachsende Tiere der Infauna mit einer hohen Anzahl kleiner epibenthischer Räuber zusammen; im unteren Bereich des Watts (B1-B2) wachsen die Organismen der Infauna schneller, werden aber von den dort fressenden, gezeitenwandernden und damit bereits größeren Stadien der Räuber erbeutet.

Dies kann am Beispiel von *M. balthica* erläutert werden. Im unteren Bereich des Watts wächst die Altersklasse 0 deutlich schneller als im oberen Bereich, sie produziert ein Vielfaches. Geht man mit MÖLLER et al. (1985) davon aus, daß die Elimination überwiegend durch epibenthischen Feinddruck erfolgt, dann ist der Energiefluß von einer einzelnen, nicht mehrmals im Jahr reproduzierenden Beutespezies zu den epibenthischen Räubern in den tiefer liegenden Wattengebieten am höchsten.

Vergleicht man aber die Zusammensetzung der Makrofauna an den beiden Kompartimenten "höher" und "tiefer" liegendes Watt miteinander, dann ist festzustellen, daß an den Stationen B3-B5 mehrere wiederholt im Jahr reproduzierende Arten vorkommen (GÜNTHER, 1990). Bei Laboratoriumsexperimenten von CHESNY (1985) bewirkte Feinddruck auf den mehrfach im Jahr diskontinuierlich reproduzierenden Polychaeten *Capitella capitata* eine Zunahme der Produktion und des P/\bar{B} -Verhältnisses unter gleichzeitiger Erhöhung des Turnovers der gesamten Population. Übertragen auf die Situation in Gebieten, die durch mehr oder weniger kontinuierlich reproduzierende Arten besiedelt werden, heißt das, daß der Feinddruck kleiner epibenthischer Räuber auf die kleinen Stadien der Makrofauna zu einem erhöhten Angebot an Jungtieren führen kann.

Im Zusammenhang mit der Ansiedlung planktischer Larven und der Dispersion postlarvaler Stadien bewirkt die Suchaktivität der Räuber nicht nur Mortalität, sondern stellt auch eine Störung der Sedimentoberfläche dar und kann dadurch erneute Dispersion zur Folge haben (AMBROSE, 1984 c; PALMER, 1986). Gleichzeitig bewirkt Feinddruck nach REISES (1985) Konzept über die strukturierenden Faktoren im Wattenmeer ebenso wie Dispersion eine Minderung von Konkurrenz und macht Ressourcen verfügbar. Diese freien Ressourcen führen möglicherweise zu einer

Erhöhung der Immigrations- und Ansiedlungsrate, ähnlich wie epibenthischer Feinddruck auf die kontinuierlich reproduzierende Art *Capitella capitata* eine Erhöhung des P/\bar{B} -Verhältnisses hervorrief. Erste Hinweise für eine solche Wirkung von Feinddruck haben experimentelle Untersuchungen mit planktischen Mikrokosmen geliefert (ROBINSON & DICKERSON, 1984, 1987; ROBINSON & EDGEMON, 1989), die zeigten, daß ein System durch den Einfluß von Feinddruck für das Eindringen neuer Arten oder neuer Individuen geöffnet wird.

Epibenthischer Feinddruck beeinflußt also wahrscheinlich sehr stark die Umsatzrate des benthischen Systems, wobei die Wechselbeziehung von Ansiedlung und Immigration einerseits und Wegfraß und Emigration andererseits einen Regelkreis darstellt. Die Verweilzeit innerhalb des Regelkreises wird durch die Größe und die Transportrate der Organismen vorgegeben. Kleine Räuber fressen kleine Beute. Die entstehende Lücke (Ressource) kann am schnellsten durch die Ansiedlung von Larven oder die Immigration postlarvaler Stadien ergänzt werden, die wiederum relativ schnell in das Beutespektrum des Räubers wachsen. In den unteren Bereichen der Watten ist die Spanne von Ansiedlung eines Organismus bis zu seinem Wegfraß durch die niedrigeren Dichten kleiner epibenthischer Räuber und die besseren Wachstumsbedingungen größer, dadurch ist die Umsatzrate geringer.

Die hohe Umsatzrate im oberen Bereich des Watts, hervorgerufen durch hohen Feinddruck kleiner epibenthischer Räuber bewirkt, solange Reproduktion und Dispersion das Gegengewicht halten, daß das System weiterhin als Nahrungsbasis für die während des Sommers ständig einwandernden ersten Bodenstadien der epibenthischen Räuber dienen kann.

9.4. Schlußbetrachtungen

Aufgrund der eingehend diskutierten Verknüpfung von Initialansiedlung, Dispersion (Wanderung, Transport) und Feinddruck muß der bislang übliche Denkansatz über die Ursachen der räumlichen

Verteilungen der endobenthischen Makrofauna sowie über den Erhalt von Populationen im Gezeitenbereich revidiert werden. Es handelt sich nicht ausschließlich um die Wechselbeziehung von Ansiedlung und Mortalität, wie z.B. in den Studien von JENSEN & JENSEN (1985) oder von BUTMAN (1987) im wesentlichen angenommen wurde, sondern um die Wechselwirkung von Ansiedlung, Dispersion und Mortalität.

Dispersion von Muschelbrut innerhalb eines unvorhersagbaren Schwankungen unterworfenen Ökosystems stellt eine Strategie dar, Konkurrenz zu vermeiden und freie Ressourcen zu nutzen. Durch Dispersion wird es den Populationen ermöglicht, elastisch auf Störungen zu reagieren. Die Notwendigkeit einer dispersiven Strategie weist indirekt darauf hin, daß Konkurrenz im Watt von größerer Bedeutung ist, als von REISE (1985) angenommen wurde.

Unabhängig davon, ob es sich bei den Wanderungen von jungen Muscheln um aktive oder passive Prozesse handelt, erhebt sich allein aus der Tatsache, daß sie wandern, für den untersuchenden Wissenschaftler das Problem, Individuendichte, Sterblichkeit und Wachstum definitiv festzustellen. Obwohl Wanderungen von Muscheln und anderen - zumeist jungen - endobenthischen Organismen seit längerem bekannt sind, besteht ein eindeutiges Defizit an Information über quantitative Transportraten innerhalb des Eulitorals, die mit abiotischen Faktoren wie Strömungsgeschwindigkeit, Wasserstand, Topographie der Sedimentoberfläche oder lunaren Zyklen zu korrelieren sind.

Trotz der Strategie der häufigen Probennahmen konnte die Frage des "turnover" im untersuchten Wattengebiet nicht beantwortet werden. Es fehlen neben Immigrations- und Emigrationsraten Informationen über eine von Wanderungen und Feinddruck nicht beeinflusste Wachstumsrate der Muscheln, besonders für das obere Eulitoral. Diese Raten wären eine wesentliche Voraussetzung, den Energiefluß im natürlichen System abzuschätzen.

10. LITERATURVERZEICHNIS

- Ambrose, W.G., 1984 a. Influences of predatory polychaetes and epibenthic predators on the structure of a soft-bottom community in a Maine estuary. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 81: 115-145.
- Ambrose, W.G., 1984 b. Role of predatory infauna in structuring marine soft-bottom communities. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 17: 109-115.
- Ambrose, W.G., 1984 c. Increased emigration of the amphipod *Phepoxyinius abronis* (Barnard) and the polychaete *Nephtys caeca* (Fabricius) in the presence of invertebrate predators. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 80: 67-75.
- Anderson, A., 1971. Intertidal activity, breeding and the floating habit of *Hydrobia ulvae* in the Ythan estuary. - J. Mar. Biol. Ass. U.K. 51: 423-437.
- Aneer, G. & S. Nellbrink, 1977. A drop trap investigation of the abundance of fish in very shallow water in the Asko Area, Northern Baltic proper. - In: Keegan, B.F., P. O'Ceidigh & P.J.S Boaden (eds.): Biology of benthic organisms. Proc. 11th Europ. Mar. Biol. Symp., Pergamon Press, Oxford (U.K.): 21-30.
- Ankar, S. 1980. Growth and production of *Macoma balthica* (L.) in a northern Baltic soft bottom. - Ophelia, Suppl. 1: 31-48.
- Arkel, M. A. van & M. Mulder, 1979. Inventarisatie van de macrobenthische fauna van het Eems-Dollard estuarium. - BOEDE Publ. en Versl. 2-1979: 122pp..
- Arkel, M. A. van & M. Mulder, 1982. Macrobenthische fauna van het Eems-Dollard estuarium: een qualitative survey (1978); een quantitative survey (1979); veranderingen in een periode van vijf jaar. - BOEDE Publ. en Versl. 7-1982: 63pp..
- Armonies, W., 1989. Meiofaunal emergence from intertidal sediment measured in the field: significant contribution to nocturnal planktonic biomass in shallow waters. - Helgoländer Meeresunters. 43: 29-43.
- Arntz, W.E., 1977. Results and problems of an "unsuccessful" benthic cage experiment (western Baltic). - In: Keegan, B.F., P. O'Ceidigh & P.J.S Boaden (eds.): Biology of benthic organisms. Proc. 11th Europ. Mar. Biol. Symp., Pergamon Press, Oxford (U.K.): 31-44.
- Arntz, W.E & H. Rumohr, 1982. An experimental study of macrobenthic colonization and succession, and the importance of seasonal variation in temperate latitudes. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 64: 17-45.
- Arntz, W.E. & H. Rumohr, 1986. Fluctuations of benthic macrofauna during succession and in an established community. - Meeresforsch. 31: 97-114.
- Asmus, H. & R. Asmus, 1985. The importance of the grazing food chain for energy flow and production in three intertidal sand bottom communities of the northern Wadden Sea. - Helgoländer Meeresunters. 39: 273-301.

- Bachelet, G., 1980. Growth and recruitment of the tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde estuary (SW France). - Mar. Biol. 59: 105-117.
- Bachelet, G., 1984. Le recrutement des populations annelidiennes sur substrat meubles: aspects methodologiques. - Oceanis 10: 735-746.
- Bachelet, G., 1985. Influence de la maille de tamisage sur les estimation d'abondance des stades juveniles du macrobenthos marin. - C.R. Acad. Sc. Paris, t 301, Série III, 18: 795-798.
- Bachelet, G. 1986. Recruitment and year-to-year variability in a population of *Macoma balthica* (L.). - Hydrobiol 142: 233-248.
- Bachelet, G., 1987. Processus de recrutement et role des stades juveniles d'invertebrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. - Diss. Univ. Bordeaux, Frankreich: 478pp..
- Baggerman, B., 1953. Spatfall and transport of *Cardium edule* (L.). - Arch. Neerl. Zool. 10: 315-342.
- Bayne, B.L., 1969. The gregarious behaviour of the larvae of *Ostrea edulis* L. at settlement. - J. Mar. Biol. Ass. U.K. 49: 327-356.
- Bell, S.S. & K.M. Sherman, 1980. A field investigation of meiofaunal dispersal: tidal resuspension and implications. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 3: 245-249.
- Bell, S.S. & D.J. Devlin, 1983. Short-term recolonization of sediment and epibenthic habitats in Tampa Bay, Florida. - Bull. Mar. Sci. 33: 102-108.
- Benke, A.C., 1979. A modification of the Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations. - Limnol. Oceanogr. 24:168-171.
- Berghahn, R. 1984. Zeitliche und räumliche Koexistenz ausgewählter Fisch- und Krebsarten im Wattenmeer unter Berücksichtigung von Räuber-Beutebeziehungen und Nahrungskonkurrenz. - Diss. Univ. Hamburg:220 pp..
- Bergman, M.J.N., A. Stam & H.W. van der Veer, 1987. Abundance and growth of 0-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in relation to food abundance in a coastal nursery area. - ICES C.M./L:10: 9pp..
- Beukema, J.J., 1973. Migration and secondary spatfall of *Macoma balthica* (L.) in the western part of the Wadden Sea. - Neth. J. Zool. 23: 356-357 (nur Abstract).
- Beukema, J.J. & M. Déprez, 1986. Single and dual growing seasons in the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.). - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 102:33-45.
- Beukema, J. J., 1976. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 10: 236-261.
- Beukema, J.J. & J. deVlas, 1989. Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 52: 193-200.
- Beukema, J.J., G.C. Cadee & H. Hummel, 1983: Differential variability in time and space of numbers in suspension and deposit feeding benthic species in a tidal flat area. - Oceanol. Acta 17: 21-26.

- Beukema, J.J., G.C. Cadee & J.J.M. Janssen, 1977. Variability of growth rate of *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea in relation to the availability of food.- *In*: Keegan, B.F., P. O'Ceidigh & P.J.S. Boaden (eds.): Biology of benthic organisms. Proc. 11th Europ. Mar. Biol. Symp., Pergamon Press, Oxford (U.K.): 69-77.
- Beukema, J.J., E.Knol & G.C. Cadee, 1985. Effects of temperature on the length of the annual growing season in the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. - *J. Exp.Mar. Biol. Ecol.* 90: 129-144.
- Bhaud, M., D. Aubin & G. Duhamel, 1981. Recutement du substrat en larves d'invertebres rôle de l'hydrodynamisme. - *Oceanis* 7: 97-113.
- Black, L.F., 1980. The biodeposition cycle of a surface deposit-feeding bivalve, *Macoma balthica* (L.). - *In*: Kennedy, K.S. (ed.): Estuarine perspectives. Academic press, New York: 389-402.
- BOEDE-Groep, 1983. Biologisch onderzoek Eems-Dollard estuarium. - BOEDE Publ. en Versl. 1-1983: 266pp..
- Boisseau, J.P., 1957. Technique pour l'étude quantitative de la fauna interstitielle des sables. - *Comptes Rendus du Congrès des Sociétés Savantes de Paris et des Departments*: 117-119.
- Bonsdorff, E., 1983. Recovery potential of macrozoobenthos from dredging in shallow brackish waters. - *Oceanol. Acta. Proc. 17th EMBS, Brest France*: 27-32.
- Bonsdorff, E., 1984. Establishment, growth and dynamics of a *Macoma balthica* (L.) population. - *Limnologica* 15: 403-405.
- Bonsdorff, E., J. Mattila, C. Rönn & C.S. Österman, 1986. Multidimensional interactions in shallow soft-bottom ecosystems: testing the competitive exclusion principle. - *Ophelia, Suppl.* 4: 37-44.
- Botton, M.L., 1984. Spatial distribution of three species of bivalves on an intertidal flat: the interaction of life-history strategy with predation and disturbance. - *Veliger* 26: 282-287.
- Boyden, C. R., 19871. A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. - *J. Mar. Biol. Ass.U. K.* : 605-622.
- Boyden, C.R. & C. Little, 1973. Faunal distribution in soft sediments of the Severn estuary. - *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 1: 203-223.
- Brock, V., 1979. Habitat selection of two congeneric bivalves, *Cardium edule* and *C. glaucum* in sympatric and allopatric populations. - *Mar. Biol.* 54: 149-156.
- Brousseau, D.J., 1978. Spawning cycle, fecundity, and recruitment in a population of soft-shell clam, *Mya arenaria*, from Cape Ann, Massachusetts. - *Fish. Bull.* 76: 155-166.
- Brousseau, D.J., 1979. Population dynamics of the soft shell clam *Mya arenaria*. - *Mar. Biol.* 50: 63-72.
- Bosselmann, A., 1989. Entwicklung benthischer Tiergemeinschaften im Sublitoral der Deutschen Bucht. Untersuchungen zur Initialbesiedlung durch pelagische Ausbreitungsstadien. - *Diss. Univ. Bremen*: 235pp..

- Buchanan, J.B., 1984. Sediment analysis. - *In*: Holme, N. A. & A.D. McIntyre (eds.): Methods for the study of marine benthos. IBP Handbook 16, 2.ed., Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne: 41-65.
- Butman, C.A., 1986. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: some predictions based on an analysis of near-bottom velocity profiles. - *In*: Nihoul, J.C.J. (ed.): Marine interfaces ecohydrodynamics. Elsevier Oceanography Series 42: 487-513.
- Butman, C.A., 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: The spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. - *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 25: 113-165.
- Butman, C.A., 1989. Sediment-trap experiments on the importance of hydrodynamical processes in distributing settling invertebrate larvae in near-bottom waters. - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 134: 37-88.
- Butman, C.A., J.P. Grassle & C.M. Webb, 1988. Substrat choices made by marine larvae settling in still water and in a flume flow. - *Nature* 333: 771-773.
- Caddy, J.F., 1969. Development of mantle organs, feeding and locomotion in the postlarvae of *Macoma balthica* (L.) (Lamellibranchiata). - *Can. J. Zool.* 47: 609-617.
- Chesny, E.J. Jr., 1985. Laboratory studies of the effect of predation on production and the production-biomass ratio of the opportunistic polychaete *Capitella capitata* (type I). - *Mar. Biol.* 87: 307-312.
- Chesson, P.L. & N. Huntly, 1988. Community consequences of life-history traits in a variable environment. - *Ann. Zool. Fennici* 25: 5-16.
- Clarke, R.B. & A. Milne, 1955. The sublittoral fauna of two sandy bays on the Isle of Cumbrae, Firth of Clyde. - *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 34: 161-180.
- Coe, W.R. & H.J. Turner, 1938. Development of the gonads and gametes in the soft-shell clam (*Mya arenaria*). - *J. Morphol.* 62: 91-111.
- Cohen, D., 1967. Optimization of seasonal migratory behaviour. - *Am. Nat.* 101: 5-17.
- Connell, J.H. & W.P. Sousa, 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. - *Am. Nat.* 121: 789-824.
- Cranford, P.J., D.L. Peer & D.C. Gordon, 1985. Population dynamics and production of *Macoma balthica* in Cumberland Basin and Shepody Bay, Bay of Fundy. - *Neth. J. Sea Res.* 19: 135-146.
- Creutzberg, F., A.T.G.W. Elting & J. van Noort, 1978. The migration of plaice larvae *Pleuronectes platessa* into the western Wadden Sea. - *In*: McLusky, D.S. & A.J. Berry (eds.): Proc. 12th EMBS, Pergamon Press, Oxford, New York: 243-251.
- Crisp, D.J., 1971. Energy flow measurements. - *In*: Holme, N.A. & A.D. McIntyre (eds.): Methods for the study of marine benthos. IBP Handbook 16, 1.ed., Blackwell Scientific Publications, Oxford: 197-279.

- DHI, 1985. Hoch- und Niedrigwasserzeiten für die Deutsche Bucht und deren Flußgebiete. - Vertrieb: Eckhardt & Messtorff, Hamburg: 111pp.
- Diaz-Castaneda, V. & S. Patrick, 1986. Contribution des mollusques a la recolonisation d'un sediment pollue mis en enceintes experimentales en mediterranee (Toulon, France). - *Haliotis* 15: 335-344.
- Dörjes, J., H. Michaelis & B. Rhode, 1986. Long term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisean coast, Germany). - *Hydrobiologia* 142: 217-232.
- Eckman, J.E., 1983. Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. - *Limnol. Oceanogr.* 28: 241-257.
- Eckman, J.E., C.H. Peterson & J.A. Calahan, 1989. Effects of flow speed, turbulence and orientation on growth of juvenile bay scallops *Argopecten irradians concentricus* (Say). - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 132: 123-140.
- Eleftheriou, A., 1979. The ecology and biology of the shallow-water hyperbenthos in a sandy bay. - Thesis, University of Aberdeen: 241pp..
- Elliot, J.M., 1977. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. - Freshwater Biological Association, Scientific Publication No. 25, 2. Auflage: 157pp..
- Ertman, S.C. & J.A. Jumars, 1988: Effects of bivalve siphonal currents on the settlement of inert particles and larvae. - *J. Mar. Res.* 46: 797-813.
- Evans, S., 1977. Growth and biomass release of a non-stable population of *Cardium edule* (Bivalvia). - *Zoon* 5: 133-141.
- Evans, S., 1983. Production, predation and food niche segregation in a marine shallow soft-bottom community. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 147-157.
- Evans, S. & B. Tallmark, 1985. Niche separation within the mobile predator guild on marine shallow soft bottoms. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23: 279-286.
- Farke, H., 1979. Population dynamics, reproduction and early development of *Tharyx marioni* (Polychaeta, Cirratulidae) on tidal flats of the German Bight. - *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 18: 69-99.
- Farke, H. & E.M. Berghuis, 1979. Spawning, larval development and migration of *Arenicola marina* under field conditions in the Western Wadden Sea. - *Neth. J. Sea Res.* 13: 529-535.
- Farke, H. & K. Hausmann, 1971. Untersuchung der Boden-Makrofauna als Nahrungsgrundlage für Brut- und Gastvögel auf einer Wattfläche südöstlich Mellums. - *Jber. Forsch.-Stelle f. Insel- u. Küstenschutz Norderney 1969*: 101-117.
- Fegley, S.R., 1988. A comparison of meiofaunal settlement onto the sediment surface and recolonization of defaunated sandy sediment. - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 125: 97-113.
- Field, J.G., K. R. Clarke & R. M. Warwick, 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 37-52.

- Frechette, M. & E. Bourget, 1985. Food-limited growth of *Mytilus edulis* L. in relation to the benthic boundary layer. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1166-1170.
- Frid, C.L.J., 1989: The role of recolonization processes in benthic communities, with special reference to the interpretation of predator-induced effects. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 126: 163-171.
- Gadgil, M., 1971. Dispersal: Population consequences and evolution. - Ecology 52: 253-261.
- Gee, J.M., R.M. Warwick, J.T. Davey & C.L. George, 1985. Field experiments on the role of epibenthic predation in determining prey densities in an estuarine mudflat. - Estuar. Coast. Shelf Sci. 21: 429-448.
- Grassle, J.F. & J.P. Grassle, 1974. Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. - J. Mar. Res. 32: 253-284.
- Grassle, J.P. & C.A. Butman, 1989. Active habitat selection by larvae of the polychaetes *Capitella* spp I and II in a laboratory flume. - In: Ryland, J.S. & P.A. Tyler (eds.): Reproduction, genetics and distributions of marine organisms. 23rd EMBS, University of Wales, Swansea, Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark: 107-114.
- Gray, J.S., 1977. The stability of benthic ecosystems. - Helgoländer Wiss. Meeresunters. 30: 427-444.
- Gray, J.S., 1984. Ökologie mariner Sedimente. Springer Verlag, Heidelberg: 193pp..
- Green, R.H., 1973. Growth and mortality in an arctic intertidal population of *Macoma balthica* (Pelecypoda, Tellinidae). - J. Fish. Res. Bd. Can. 30: 1345-1348.
- Grizzle, R.E. & R.A. Lutz, 1989. A statistical model relating horizontal seston fluxes and bottom sediment characteristics to growth of *Mercenaria mercenaria*. - Mar. Biol. 102: 95-105.
- Grizzle, R.E. & P.J. Morin, 1989. Effect of tidal currents, seston, and bottom sediments on growth of *Mercenaria mercenaria*: results of a field experiment. - Mar. Biol. 102: 85-93.
- Günther, C.-P., 1990. Distribution patterns of juvenile macrofauna on an intertidal sandflat: An approach to the variability of predator/prey interactions. - In: Barnes, M. & R.N. Gibson (eds.): Trophic relationships in the marine environment. Aberdeen University Press: 77-88.
- Hagerman, G.M.jr., & R.M. Rieger, 1981. Dispersal of benthic meiofauna by wave and current action in Bogue Sound, North Carolina, USA. - Mar. Ecol. 2: 245-270.
- Hannan, C.A., 1984. Planctonic larvae may act like passive particles in turbulent near-bottom flows. - Limnol. Oceanogr. 29: 1108-1116.
- Harrison, G.W., 1979. Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence and variability. - Am. Nat. 113: 659-669.
- Hauser, B. & H. Michaelis, 1975. Die Makrofauna der Watten, Strände, Riffe und Wracks um den Hohen Knechtsand in der Wesermündung. - Jber. 1974, Forsch. Stelle f. Insel- u. Küstenschutz, 26: 85-119.
- Heiber, W., 1988. Die Faunengemeinschaft einer großen Stromrinne des Wurster Wattengebietes (Deutsche Bucht). - Diss. Univ. Bonn: 398pp..

- Heiligenberg, T. van den, 1987. Effects of mechanical and manual harvesting of lugworms *Arenicola marina* L. on the benthic fauna of tidal flats in the Dutch Wadden Sea. - *Biological Conservation* 39: 165-177.
- Holling, C.S., 1973. Resilienz and stability of ecological systems. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1-23.
- Hughes, R.G., 1988. Dispersal by benthic invertebrates: the *in situ* swimming behaviour of the amphipod *Corophium volutator*. - *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 68: 565-579.
- Hulscher, J.B., 1973. Burying depth and trematode infection in *Macoma balthica*. - *Neth. J. Sea Res.* 6: 141-156.
- Hummel, R. & R.H. Bogaards, 1989. Changes in the reproductive cycle of the cockle *Cerastoderma edule* after disturbance by means of tidal manipulations. - *In: Ryland, J.S. & P.A. Tyler (eds.):* Reproduction, genetics and distributions of marine organisms. 23rd EMBS, University of Wales, Swansea, Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark: 133-136.
- Hynes, H.B.N. & M.J. Coleman, 1968. A simple method of assessing the annual production of stream benthos. - *Limnol. Oceanogr.* 13: 569-573.
- Jablonski, D., 1986. Larval ecology and macroevolution in marine invertebrates. - *Bull. Mar. Sci.* 39: 565-587.
- Janssen, G.M. & B. R. Kuipers, 1980. On tidal migration in the shrimp *Crangon crangon*. - *Neth. J. Sea Res.* 14: 339-348.
- Jensen, K.T., 1985. The presence of the bivalve *Cerastoderma edule* affects migration, survival and reproduction of the amphipod *Corophium volutator*. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25: 269-277.
- Jensen, K.T. & J.N. Jensen, 1985. The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 89: 157-174.
- Jepsen, U., 1967. Die Struktur der Wattenbiozönosen im Vormündungsgebiet der Elbe. - *Arch. Hydrobiol., Suppl. "Elbe-Ästuar":* 252-370.
- Jørgensen, C.B., 1946. Lamellibranchia. - *In: Thorson, G.:* Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. Medd. Komm. Danm. Fisk.-og Havunders, Serie: Plankton 4:277-311.
- Johannesson, K., 1988: The paradox of Rockall: why is a brooding gastropod (*Littorina saxatilis*) more widespread than one having a planktonic larval dispersal stage (*L. littorea*)? - *Mar. Biol.* 99: 507-513.
- Kellogg, J.L., 1899. The life history of the common clam *Mya arenaria*. - *Ann. Rep. Comm. Inland Fish., Rhode I* 26: 78-96.
- Keus, B., 1976. De predatie van de garnal (*Crangon crangon*) op het broed van het nonnetje (*Macoma balthica*). - *Interne Verslagen NIOZ, 1986-5:* 43pp..
- Kirchhoff, K., 1979. Nahrungsökologische Untersuchungen an benthosfressenden Enten in der Hohwachter Bucht. - *Dipl.-Arbeit Univ. Kiel:* 105pp..

- Klein Breteler, W.C.M., 1976 a. Migration of the shore crab, *Carcinus maenas*, in the Dutch Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 10: 338-353.
- Klein Breteler, W.C.M., 1976 b. Settlement, growth and production of the shore crab, *Carcinus maenas*, on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 10: 354-376.
- Kingston, P.F., 1974. Studies on the reproductive cycle of *Cardium edule* and *Cardium glaucum*. - Mar. Biol. 28: 317-327.
- Kott, P., 1953. Modified whirling apparatus for the subsampling of plankton. - Aust. J. Mar. Freshw. Res. 4: 387-393.
- Kristensen, I., 1957. Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. - Arch. Neerl. Zool. 12: 351-453.
- Kühl, H., 1955. Studien über die Klaffmuschel *Mya arenaria*. 3. Das Junggut. - Arch. FischWiss. 6: 33-44.
- Kühl, H., 1972. Hydrography and biology of the Elbe estuary. - Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev. 10: 225-309.
- Künitzer, A., 1990. Zur Verbreitung und Populationsdynamik der Bodenfauna der zentralen Nordsee. - Diss. Univ. Bremen: 218pp..
- Kuipers, B.R., 1977. On the ecology of juvenile plaice on a tidal flat in the Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 11: 56-91.
- Kuipers, B.R. & R. Dapper, 1981. Production of *Crangon crangon* in the tidal zone of the Dutch Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 15: 33-53.
- Kuipers, B.R. & R. Dapper, 1984. Nursery function of Wadden Sea flats for the brown shrimp *Crangon crangon*. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 17: 171-182.
- Kuipers, B.R., P.A.W. de Wilde & F. Creutzberg, 1981. Energy flow in tidal flat ecosystems. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 5: 215-221.
- Kuipers, B.R., H.W. van der Veer & J.J. Zijlstra, 1986. Interaction between juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*) and benthos in a tidal flat area. - ICES C.M. 1986/L:3
- Lammens, J.J., 1967. Growth and reproduction in a tidal flat population of *Macoma balthica* (L.). - Neth. J. Sea Res. 3: 315-382.
- Lauckner, G., 1987. Effects of parasites on juvenile Wadden Sea invertebrates. - In: Tougaard, S. & S. Asbirk (eds.): Proc. 5th Int. Wadden Sea Symp., National Forest and Nature Agency & Museum of Fisheries and Shipping, Esbjerg: 103-121.
- Leber, K.M., 1982 a. Bivalves (Tellinacea: Donacidae) on a North Carolina beach: contrasting population size structures and tidal migrations. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 7: 297-301.
- Leber, K.M., 1982 b. Seasonality of macroinvertebrates on a temperate, high wave energy beach. - Bull. Mar. Sci. 32: 86-98.
- Levin, L.A., 1984. Life history and dispersal patterns in a dense infaunal polychaete assemblage: Community structure and response to disturbance. - Ecology 65: 1185-1200.

- Linke, O., 1939. Die Biota des Jadebusenwattes. - Helgoländer Wiss. Meeresunters. 1: 201-348.
- Luckenbach, M., 1984. Settlement and early post-settlement survival in the recruitment of *Mulinia lateralis* (Bivalvia). - Mar. Ecol. Prog. Ser. 17: 245-250.
- Luckenbach, M.W., 1987. Effects of adult infauna on new recruits: implications for the role of biogenic influences. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 105: 197-206.
- Madsen, P.B. & K. Jensen, 1987. Population dynamics of *Macoma balthica* in the Danish Wadden Sea in an organically enriched area. - Ophelia 27: 197-208.
- Magnhagen, C., 1985. Random prey capture or active choice? An experimental study on prey size selection in three marine fish species. - Oikos 45: 206-216.
- Matthiessen, G.C., 1960 a. Intertidal zonation in populations of *Mya arenaria*. - Limnol. Oceanogr. 5: 381-388.
- Matthiessen, G.C., 1960 b. Observations on the ecology of the soft clam *Mya arenaria* in a salt pond. - Limnol. Oceanogr. 5: 291-300.
- Mattila, J., E.B. Olafsson & A. Johansson, 1990. Predation effects of *Crangon crangon* on benthic infauna on shallow sandy bottoms - an experimental study from southern Sweden. - In: Barnes, M. & R.N. Gibson (eds.): Trophic relationships in the marine environment. Aberdeen University Press: 507-516.
- Maurer, D., 1983. The effect of an infaunal suspension feeding bivalve *Mercenaria mercenaria* (L.) on benthic recruitment. - Mar. Ecol. 4: 263-276.
- McCall, P.L., 1977. Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound. - J. Mar. Res. 35: 221-266.
- McGill, R., W. Tukey & A.L. Wayne, 1978. Variations of box plot. - The American Statistician 32: 12-16.
- MyLusky, D.S. & M. Elliot, 1981. The feeding and survival strategies of estuarine molluscs. - In: Jones, N.V. & W.J. Wolff (eds.): Feeding and survival strategies of estuarine organisms. Plenum Press, New York: 109-121.
- McLusky, D.S., F.S. Anderson & S. Wolfe-Murphy, 1983. Distribution and population recovery of *Arenicola marina* and other benthic fauna after bait digging. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 11: 173-179.
- Meixner, R., 1979. Die Fischerei auf Herzmuscheln (*Cardium edule*) im niedersächsischen Wattenmeer. - Arch. FischWiss. 29: 141-153.
- Michaelis, H., 1969. Makrofauna und Vegetation der Knechtsandwatten. - Jber. Forsch.-Stelle f. Insel- und Küstenschutz, Bd. 19: 147-174.
- Michaelis, H., 1973. Untersuchungen über das Makrobenthos der Wesermündung. - Jber. Forsch.-Stelle f. Insel- und Küstenschutz, Bd. 24: 103-170.
- Michaelis, H., 1976. Die Makrofauna des nördlichen Eversandes (Wesermündung). - Jber. Forsch.-Stelle f. Insel- und Küstenschutz, Bd. 27: 167-180.

- Michaelis, H., 1981: Intertidal benthic animal communities of the estuaries of the rivers Ems and Weser. - In: Dankers, N., H. Kühl & W.J. Wolff (eds.): Invertebrates of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam: 158-188.
- Mileikovsky, S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. - Mar. Biol. 10: 193-213.
- Möller, P., 1986. Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal waters. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 30:33-47.
- Möller, P. & R. Rosenberg, 1983. Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, Western Sweden. - Ophelia 22: 33-55.
- Möller, P., L. Pihl & R. Rosenberg, 1985. Benthic faunal energy flow and biological interaction in some shallow marine soft bottom habitats. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 27: 109-121.
- Mölsä, H., S. Häkkinä & M. Ruhakka, 1986. Reproductive success of *Macoma balthica* in relation to environmental stability. - Ophelia, Suppl. 4: 167-177.
- Munch-Petersen, S., 1973. An investigation of a population of the soft clam *Mya arenaria* in a Danish estuary. - Medd. Dan. Fisk.-og Havunders. 7: 47-73.
- Muus, K., 1973. Settling, growth and mortality of young bivalves in the Øresund. - Ophelia 12: 79-116.
- Myren, R.T. & J.J. Pella, 1977. Natural variability in distribution of an intertidal population of *Macoma balthica* subject to potential oilpollution at Port Valdez, Alaska. - Mar. Biol., 41: 371-382.
- Nowell, A.R.M. & P.A. Jumars, 1984. Flow environments of aquatic benthos. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 303-328.
- Obert, B., 1982. Bodenfauna der Watten und Strände um Borkum - Emsmündung. - Jber. 1981, Forsch.-Stelle f. Insel- und Küstenschutz, Norderney, Bd. 33: 139-162.
- Ohde, J., 1981. Entstehung von Besiedlungsmustern der Makro-Endofauna im Wattenmeer der Elbe-Mündung. - Diss. Univ. Hamburg: 445pp..
- Olafsson, E.B., 1988. Dynamics in deposit-feeding and a suspension-feeding populations of the bivalve *Macoma balthica*: an experimental study.- Doctoraal Diss. Univ. Lund, Schweden: 122pp..
- Olafsson, E.B. & L.P. Persson, 1986. The interactions between *Nereis diversicolor* O.F. Müller and *Corophium volutator* Pallas as a structuring force in a shallow brackish sediment. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 103: 103-117.
- Omori, K. & M. Tanaka, 1984. Life history trait changes among four seasonal generations of the mudflat amphipod, *Corophium volutator*. - Physiol. Ecol. Japan 2: 89-114.
- Orton, J.H., 1926. On the growth of *Cardium edule*. Part I. Experimental observations. - J. Mar. Biol. Ass. U.K. 14: 239-279.
- Palmer, A.R. & R.R. Strathmann, 1981. Scale of dispersal in varying environments and its implications for life histories of marine invertebrates. - Oecologia 48: 308-318.

- Palmer, M.A., 1986. Hydrodynamics and structure: interactive effects on meiofauna dispersal. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 104: 53-68.
- Palmer, M.A. & R.R. Brandt, 1981. Tidal variation in sediment densities of marine benthic copepods. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 4: 207-212.
- Palmer, M.A. & G. Gust, 1985. Dispersal of meiofauna in a turbulent tidal creek. - J. Mar. Res. 43: 179-210.
- Palmer, M. A. & R.M. Molloy, 1986. Flow and the vertical distribution of meiofauna: a flume experiment. - Estuaries 9: 225-228.
- Peterson, C.H., 1982. The importance of predation and intra- and interspecific competition in the population biology of two infaunal suspension feeding bivalves, *Protothaca staminea* and *Chione undatella*. - Ecol. Monogr. 52: 437-475.
- Peterson, C.H. & R. Black, 1987. Resource depletion by active suspension feeders on tidal flats: Influence of local density and tidal elevation. - Limnol. Oceanogr. 32: 143-166.
- Pihl, L., 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 22: 169-179.
- Pihl, L. & R. Rosenberg, 1982. Production, abundance and biomass of mobile epibenthic marine fauna in shallow waters, western Sweden. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 57: 273-301.
- Pihl, L. & R. Rosenberg, 1984. Food selection and consumption of the shrimp *Crangon crangon* in some shallow marine areas in western Sweden. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 15: 159-168.
- Plagmann, U., 1939. Ernährungsbiologie der Garnele (*Crangon vulgaris* F.). - Helgoländer Wiss. Meeresunters. 2: 113-162.
- Posey, M.H., 1987. Influence of relative mobilities on the composition of benthic communities. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 39: 99-104.
- Postma, H., 1954. Hydrography of the Dutch Wadden Sea. - Arch. Néerl. Zool. 10: 405-511.
- Postma, H., 1961. Transport and accumulation of suspended matter in the Dutch Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 1: 148-190.
- Ratcliffe, P. J., N.V. Jones & N.J. Walters, 1981. The survival of *Macoma balthica* (L.) in mobile sediments. - In: Jones, N.V. & W.J. Wolff (eds.): Feeding and survival strategies of estuarine organisms. Plenum Press, New York: 91-108.
- Reading, C.J., 1979. Changes in the downshore distribution of *Macoma balthica* (L.) in relation to shell length. - Estuar. Coast. Mar. Sci. 8: 1-13.
- Reichardt, W., 1988. Impact of bioturbation by *Arenicola marina* on microbiological parameters in intertidal sediments. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 44: 149-158.
- Reineck, H.-E., 1978. Das Watt: Ablagerungs- und Lebensraum. - Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt/a. Main: 142pp..
- Reise, K., 1976: Feinddruck auf die Wattenfauna der Nordsee. - Diss. Univ. Göttingen:

- Reise, K., 1977 a. Predator exclusion experiments in an intertidal mudflat. - Helgoländer Wiss. Meeresunters. 30: 263-271.
- Reise, K., 1977 b. Predation pressure and community structure of an intertidal soft-bottom fauna. - In: Keegan, B.F., P. O'Ceidigh & P.J.S Boaden (eds.): Biology of benthic organisms. Proc. 11th Europ. Mar. Biol. Symp., Pergamon Press, Oxford (U.K.): 513-519.
- Reise, K., 1978. Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. - Helgoländer Wiss. Meeresunters. 31: 55-101.
- Reise, K., 1979. Moderate predation on meiofauna by the macrobenthos of the Wadden Sea. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 32: 453-465.
- Reise, K., 1981. Ökologische Experimente zur Dynamik und Vielfalt der Bodenfauna in den Nordseewatten. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1981: 1-15.
- Reise, K., 1983. Biotic enrichment of intertidal sediments by experimental aggregates of the deposit-feeding bivalve *Macoma balthica*. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 12: 229-236.
- Reise, K., 1985. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. - Ecological studies 54. Billings, W.D., F. Golley, O.L. Lange; J.S. Olson & H. Remmert (eds.), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokio:
- Reise, K., 1987. Distribution and abundance of small and juvenile macrofauna on the tidal flats in the Frisian Wadden Sea. - In: Tougaard, S. & S. Asbirk (eds.): Proc. 5th Int. Wadden Sea Symp., National Forest and Nature Agency & Museum of Fisheries and Shipping, Esbjerg: 7-25.
- Reish, D.J., 1959. A discussion of the importance of the screen size in washing quantitative marine bottom samples. - Ecology 40: 307-309.
- Robinson, J.V. & J.E. Dickerson, 1984. Testing the invulnerability of laboratory island communities to invasion. - Oecologia 61: 169-174.
- Robinson, J.V. & J.E. Dickerson, 1987. Does invasion sequence affect community structure?. - Ecology 68: 587-595.
- Robinson, J.V. & M.A. Edgemon, 1989. The effect of predation on the structure and invasibility of assembled communities.- Oecologia 79: 150-157.
- Rönn, C., E. Bonsdorff & W.G. Nelson, 1988. Predation as a mechanism of interference with infauna in shallow brackish water soft-bottoms; experiments with an infauna predator, *Nereis diversicolor* O.F. Müller. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 116: 143-157.
- Rumohr, H., 1980. Der "Benthosgarten" in der Kieler Bucht - Experimente zur Bodentierökologie. - Rep. Sonderforschungsbereich 95, Univ. Kiel, 55: 179pp..
- Sachs, L., 1984. Angewandte Statistik. - Springer Verlag, Berlin Heidelberg, New York, Tokyo (6. Auflage): 552pp..
- Santos, S.L. & J.L. Simon, 1980. Marine soft-bottom community establishment following annual defaunation: Larval or adult recruitment? - Mar. Ecol. Prog. Ser. 2: 235-241.

- Savidge, W.B. & G.L. Taghon, 1988. Passive and active components of colonization following two types of disturbance on an intertidal sandflat. - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 115: 137-155.
- Scheltema, R.S., 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. - *Bull. Mar. Sci.* 39: 290-322.
- Scherer, B. & K. Reise, 1981. Significant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* L. in the Wadden Sea. - *Kieler Meeresforsch. Sonderheft* 5: 490-500.
- Schütz, L., 1965. Über Verbreitung, Ökologie und Biologie des Brackwasserpolychaeten *Manayunkia aestuarina* (Bourne) insbesondere an den Küsten Schleswig-Holsteins.
- Schuitema, K.A., 1970. Verspreiding en verplaatsing van *Cardium edule* L. binnen een populatie. - NIOZ Publ. en Versl. 1970-7: 48pp..
- Seed, R. & R.A. Brown, 1975. The influence of reproductive cycle, growth, and mortality on population structure in *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.) and *Mytilus edulis* L., (Mollusca, Bivalvia). - In: Barnes, H. (ed.): Proc. 9th EMBS, Aberdeen University Press: 257-274.
- Shannon, C.E. & H. Weaver, 1963. The mathematical theory of communication. - University of Illinois Press, Urbana: 118pp..
- Sherman, K.M. & B.C. Coull, 1980. The response of meiofauna to sediment disturbance. - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 46: 59-71.
- Sigurdsson, J.B., C.W. Titman & P.A. Davies, 1976. The dispersal of young postlarval molluscs by byssus threads. - *Nature* 262: 386-387.
- Sindowski, K.H., 1961. Einteilung Wattsedimente. - *Arch. Nieders. Landesamt Hannover.*
- Simon, L.J. & D.M. Dauer, 1977. Reestablishment of a benthic community following natural defaunation. - In: Coull, B.C. (ed.): Ecology of marine benthos. University of South Carolina Press, Columbia: 139-154.
- Smidt, E.L.B., 1944. Biological studies of the invertebrate fauna of the harbour of Copenhagen. - *Vid. Medd. Dansk. Naturh. Forening København*, Bd. 107.
- Smidt, E.L.B., 1951. Animal production in the Danish Wadden Sea. - *Medd. Komm. Danm. Fisk-og Havunders.*, Ser. Fisk 11: 151pp.
- Smith, C.R. & S.J. Brumsickle, 1989. The effects of patch size and substrate isolation on colonization modes and rates in an intertidal sediment. - *Limnol. Oceanogr.* 34: 1263-1277.
- Snell, J.-A., 1968. The intertidal distribution of polychaetes and molluscs on a muddy shore in Nord-Møre, Norway. - *Sarsia* 31: 63-68.
- Southwood, T.R.E., 1980. Binomische Strategien und Populationsparameter. - In: May, R.M. (ed.): Theoretische Ökologie. Verlag Chemie, Weinheim; Deerfield Beach, Florida; Basel: 25-45.
- Stam, A., 1979. De vissen, krabben en garnalen van het Eems-Dollard estuarium. I. Kwalitatieve inventarisatie. - BOEDE Publ. en Vers. 1-1979: 37pp..

- Stam, A., 1982. De vissen, krabben en garnalen van het Eems-Dollard estuarium. II. Kwantitatieve inventarisatie van de garnalen. - BOEDE Publ. en Versl. 4-1982: 38pp..
- Stam, A., 1984 a. De vissen, krabben en garnalen van het Eems-Dollard estuarium. III. Kwantitatieve inventarisatie van de platvissen. - BOEDE Publ. en Versl. 2-1984: 51pp..
- Stam, A., 1984 b. Tabellen behorende bij het Verslag de vissen, krabben en garnalen van het Eems-Dollard estuarium. III. Kwantitatieve inventarisatie van de platvissen. BOEDE Publ. en Versl. 2-1984 (Bijlage): 16pp..
- Strathmann, R., 1974. The spread of sibling larvae of sedentary marine invertebrates. - Am. Nat. 108: 29-44.
- Strathmann, R., 1986. What controls the type of larval development? Summary statement for the evolution session. - Bull. Mar. Sci. 39: 616-622.
- Swennen, C. & H.L. Ching, 1974. Observations on the trematode *Parvatrema affinis*, causative agent of crawling tracks of *Macoma balthica*. - Neth. J. Sea Res. 8: 108-115.
- Thistle, D., 1981. Natural physical disturbances and communities of marine soft bottoms. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 6: 223-228.
- Thorson, G., 1946. Reproduction and development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). - Medd. Komm. Danm. Fisk.-og Havunders. Kobh. Serie: Plankton 4: 523pp..
- Thorson, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. - Biol. Rev. 25: 1-45.
- Trueman, E.R., 1971. The control of burrowing and the migratory behaviour of *Donax denticulus* (Bivalvia: Tellinacea). - J. Zool. (London) 165: 453-469.
- Tukey, W., 1977. Exploratory data analysis. - Addison-Westey Publishing, Reading, Mass..
- Tunncliffe, V. & M.J. Risk, 1977. Relationships between the bivalve *Macoma balthica* and bacteria in intertidal sediments: Minas Basin, Bay of Fundy. - J. Mar. Res. 35: 499-507.
- Van Blarikom, G.R., 1982. Experimental analyses of structural regulation in a marine sand community exposed to oceanic swell. - Ecol. Monogr. 52: 283-306.
- Veer, H.W. van der, 1985. Impact of coelenterate predation on larval plaice *Pleuronectes platessa* and flounder *Platichthys flesus* stock in the western Wadden Sea. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 25: 229-238.
- Veer, H.W. van der & M.J.N. Bergman, 1987. Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice *Pleuronectes platessa* population in the western Wadden Sea. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 35: 203-215.
- Virnstein, R.W., 1977. The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. - Ecology 58: 1199-1217.
- Virnstein, R.W., 1979. Predation on estuarine infauna: response patterns of component species. - Estuaries 2: 69-86.

- Vincent, B., D. Joly & C. Brassard, 1989. Effets la densité sur la croissance du bivalve *Macoma balthica* (L.) en zone intertidale. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 126: 145-162.
- Watzin, M.C., 1983. The effects of meiofauna on settling macrofauna. Meiofauna may structure macrofaunal communities. - Oecologia (Berl.) 59: 163-166.
- Westman, W.E., 1978. Measuring the inertia and resiliency of ecosystems. - Bioscience 28: 705-710.
- Wilde, P.A.W. de, 1975. Influence of temperature on behaviour, energy metabolism and growth of *Macoma balthica* (L.). - In: Barnes, H. (ed.): Proc. 11th EMBS, Aberdeen, University Press: 239-256.
- Wilson, W.H. jr., 1989. Predation and the mediation of intraspecific competition in an infaunal community in the Bay of Fundy. - J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 132: 221-245.
- Winberg, G.G., 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. - Academic Press, London, New York: 175pp..
- Wohlenberg, E., 1937: Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. - Helgoländer Wiss. Meeresunters. 1: 1-92.
- Wolff, W.J. & L. de Wolf, 1977. Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen estuary, The Netherlands. - Estuar. Coast. Mar. Sci. 5: 1-24.
- Woodin, S.A., 1976. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. - J. mar. Res. 34: 25-41.
- Woodin, S.A., 1986. Settlement of infauna: larval choice? - Bull. Mar. Sci. 39: 401-407.
- Yonge, C.M., 1962. On the primitive significance of the byssus in the bivalvia and its effects in evolution. - J. mar. Biol. Ass. U.K. 42: 113-125.
- Zajac, R.N. & R.B. Whitlatch, 1982 a. Responses of estuarine infauna to disturbance. I. Spatial and temporal variation of initial recolonization. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 10: 1-14.
- Zajac, R.N., & R.B. Whitlatch, 1982 b. Responses of estuarine infauna to disturbance. II Spatial and temporal variation of succession. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 10: 15-27.

- Anhang -

Tab. A1: Eichfänge des Planktons mit eingesetztem Digital-Strömungsmesser. Anfangs- und Endwert geben die Anzahlen der Umdrehungen auf der Strömungsmesserskala an.

Fang	Anfangswert	Endwert	Differenz
1	52265	52534	269
2	52534	52764	230
3	52764	52963	199
4	52963	53208	245
5	53208	53415	207
6	53415	53644	229
7	53644	53865	221
8	53865	54104	239
9	54104	54316	212
10	54316	54523	207
11	54578	54799	221
12	54799	55088	289
13	55088	55278	190
14	55278	55515	237
15	55515	55785	270

$$\bar{x} = 231$$

$$S_{n-1} = 28,09$$

Tab. A2: Probennahmeraster 1986

Datum	Plankton	>250 μ m	>500 μ m	Schiebehaken	Sediment
19.4.86	x	x	x		
20.4.86				x	
29.4.86	x	x		x	
5.5.86		x	x		
6.5.86				x	
7.5.86	x	x			
13.5.86				x	
14.5.86	x	x			
16.5.86	x				
17.5.86		x			
18.5.86	x			x	
20.5.86					
21.5.86	x	x	x		
23.5.86	x				
25.5.86	x				
27.5.86				x	
28.5.86	x	x			x
30.5.86	x				
31.5.86				x	

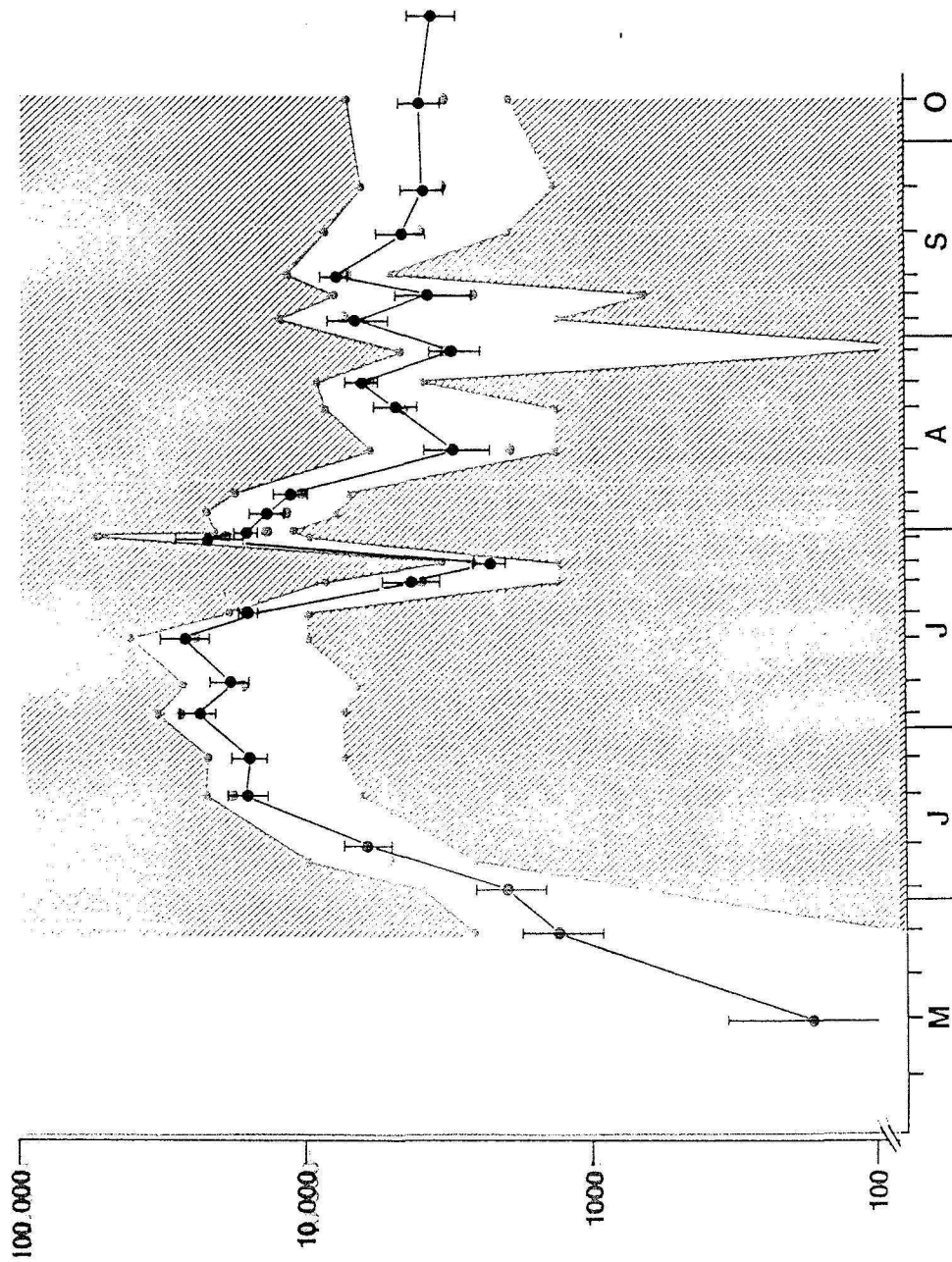


Abb. A1: Vergleich der Darstellung von Mittelwert und Median.

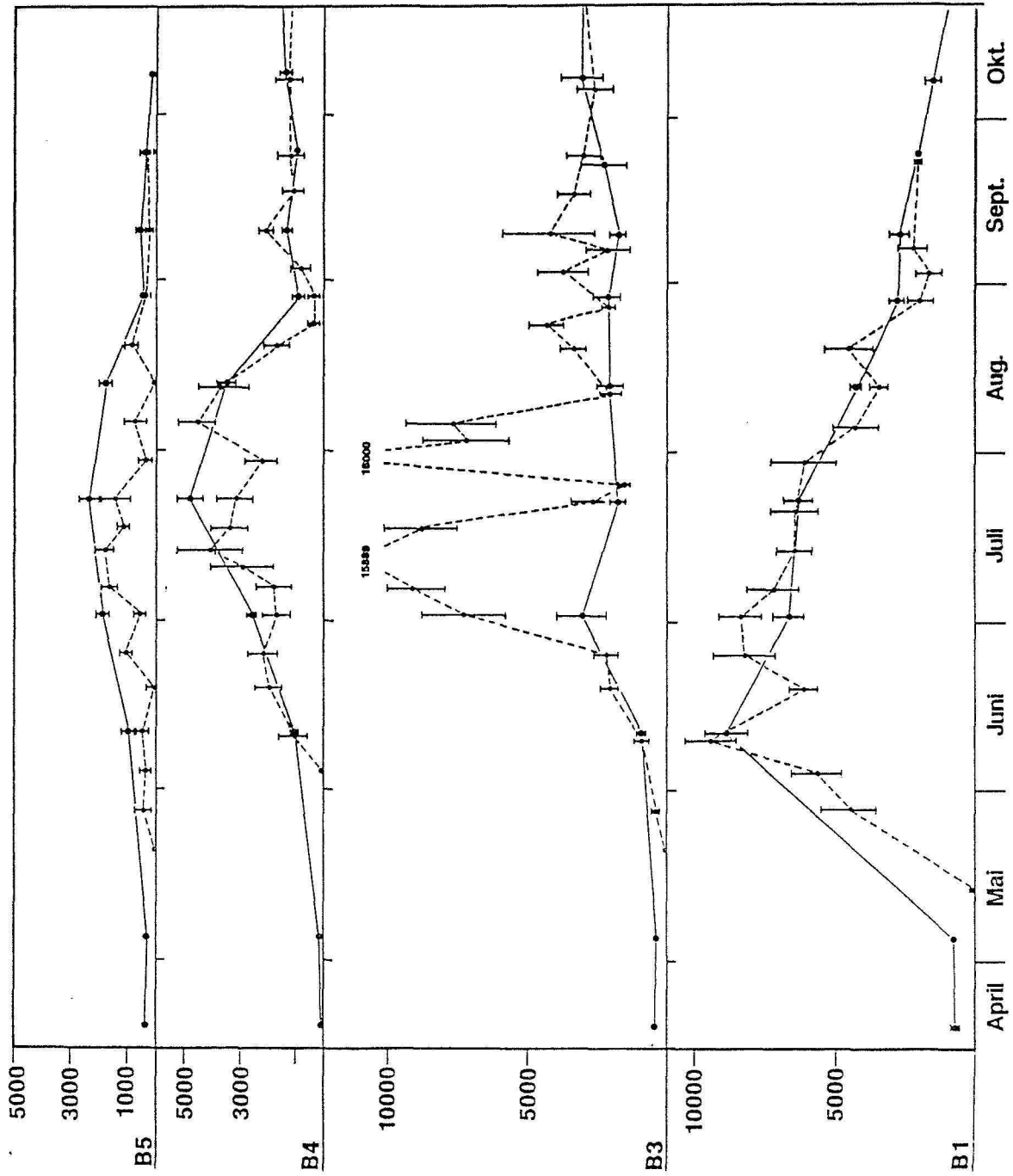


Abb. A2: Vergleich der Anzahl von *M. balthica* in den 500µm Fraktionen der Serien >250 und >500µm.

Tab. A3: Vergleich des erfaßten Größenspektrums von *M. balthica* in den Probenreihen >250 un >500µm.

Datum	Klasse (mm)	>250µm	%	>500µm	%
11.6.86	<1	5	50	18	75
	<2	5	50	6	25
2.7.86	<1	42	56	37	31
	<2	32	43	75	63
	<3	0		7	6
	<4	0		1	1
	<5	1	1	0	0
23.7.86	<1	10	34	31	43
	<2	13	45	26	26
	<3	5	17	12	17
	<4	1	3	3	4
13.8.86	<1	8	40	23	26
	<2	7	35	43	48
	<3	4	20	17	19
	<4	1	5	5	6
	<5	0	0	1	1
29.8.86	<1	10	43	17	20
	<2	10	43	44	52
	<3	3	13	13	15
	<4	0	0	6	7
	<5	0	0	3	4
	<6	0	0	1	1
10.9.86	<1	25	56	102	47
	<2	16	36	94	43
	<3	3	7	12	5
	<4	1	2	9	4
	<5	0	0	1	0
	<6	0	0	1	0
24.9.86	<1	20	63	52	46
	<2	10	31	38	34
	<3	2	6	14	13
	<4	0	0	7	6
	<5	0	0	1	1
8.10.86	<1	16	57	54	44
	<2	4	14	53	43
	<3	5	18	11	9
	<4	2	7	4	3
	<5	1	4	1	1
	<6	0	0	1	1
22.10.86	<1	18	62	54	44
	<2	7	84	53	43
	<3	1	3	11	9
	<4	3	10	4	3
	<5	0	0	1	1
	<6	0	0	1	1

Species	29.4.86		13.5.86		20.5.86		27.5.86		3.6.86		10.6.86		16.6.86		24.6.86		1.7.86		10.7.86		22.7.86		29.7.86		5.8.86		12.8.86		18.8.86		25.8.86		1.9.86		23.9.86		7.10.86	
	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2		
Crustacea																																						
<i>Carcinus maenas</i>	x	x																																				
<i>Crangon crangon</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Corophium sp.</i>	x		x																																			
<i>Anplijoda sp.</i>	x	x																																				
<i>Mysis sp.</i>	x	x																																				
Pisces																																						
<i>Ammodytes lancea</i>																																						
<i>Clupea harengus</i>																																						
<i>Osmerus eperlanus</i>																																						
<i>Pholis gunellus</i>																																						
<i>Platichthys flesus</i>																																						
<i>Pleuronectes platessa</i>	x																																					
<i>Pomatoschistus sp.</i>																																						
<i>Solea solea</i>																																						
<i>Sprattus sprattus</i>																																						
<i>Syngnathus rostellatus</i>																																						
Larven (nicht bestimmt)																																						
Chaetognata	x	x																																				

Tab. A4: Anzahl epibenthischer und anderer Räuber in den Schiebehamenfängen.

Art	Methode	15.8.87			16.8.87			19.8.87			20.8.87		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Crangon crangon</i>	Schiebehamen	71	57,8	n	35,7	23,6	57,6	43,7	58,4	68,7	10,5	13,4	40,7
	Senkfallen	n	n	78	55	88	83	96	93	82	50	65	59
<i>Carcinus maenas</i>	Schiebehamen	20,2	18,2	n	12,6	16,6	19,5	25,7	35,7	34,4	5,6	6,9	9
	Senkfallen	n	n	312	347	301	211	223	99	160	53	35	82

Tab. A5: Vergleich Schiebehamenfänge und Senkfallen bezogen auf den m2 (n - nicht genommene Probe).

Tab. A6: Anzahl von *M. balthica* (je Probe) >125 μ m während der Ansiedlungszeit (Stationen B1-B4).

Datum	B1	B2	B3	B4
14.Mai	10	5	1	0
	20	4	0	0
	9	15	1	0
	13	6	0	0
28.Mai	101	19	5	3
	97	23	6	5
	42	21	0	5
	57	21	9	5
4.Jun	71	19	12	0
	41	80	5	2
	53	52	10	1
	49	31	8	1
11.Jun	57	19	20	7
	62	23	9	7
	107	21	4	7
	83	21		
19.Jun	40	9	30	10
	32	11	36	7
	24	14	35	5
	24	12	27	11

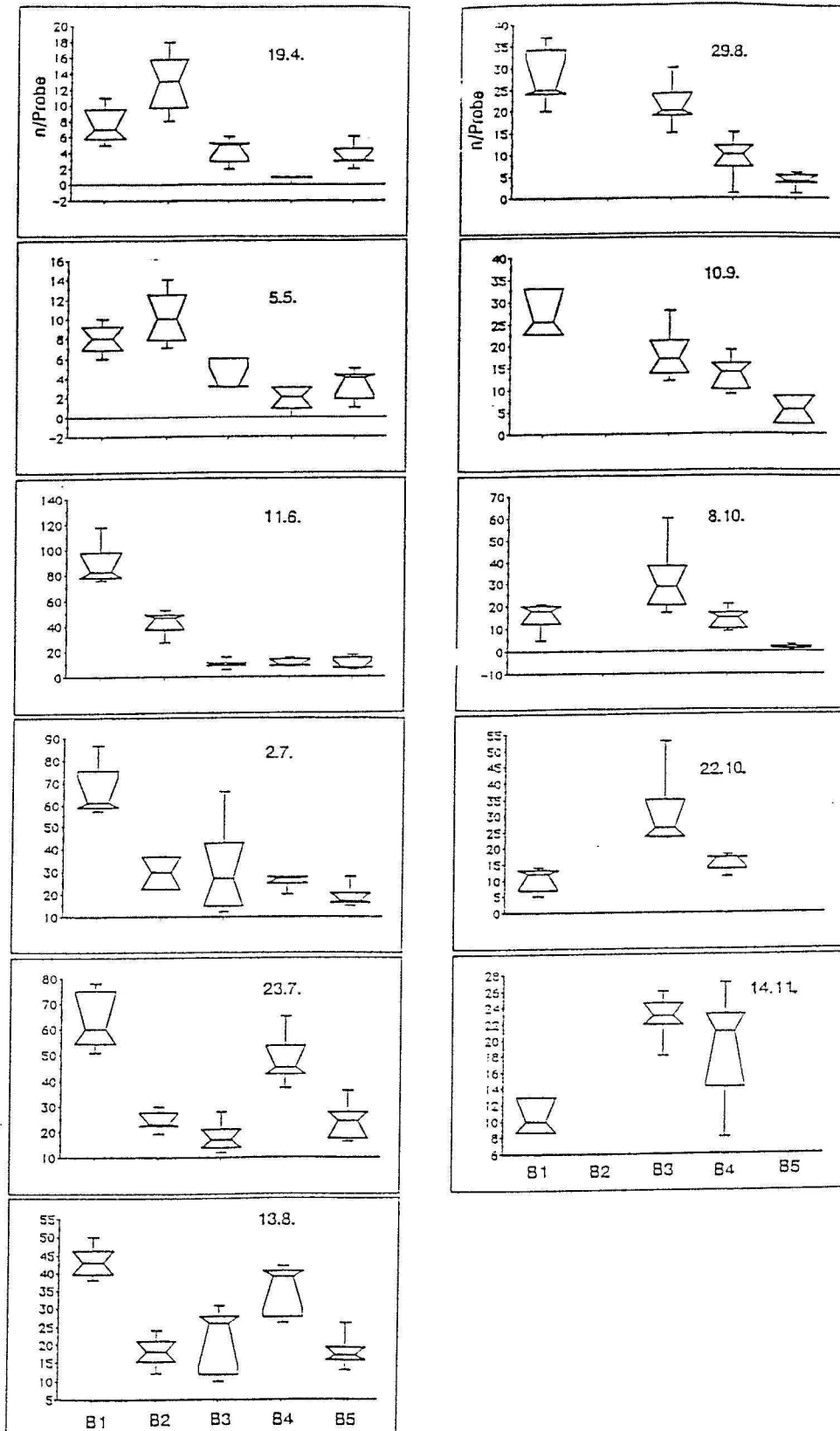


Abb. A4: "Box and whisker plots" zum Vergleich der räumlichen Verteilung von *M. balthica* >500µm.

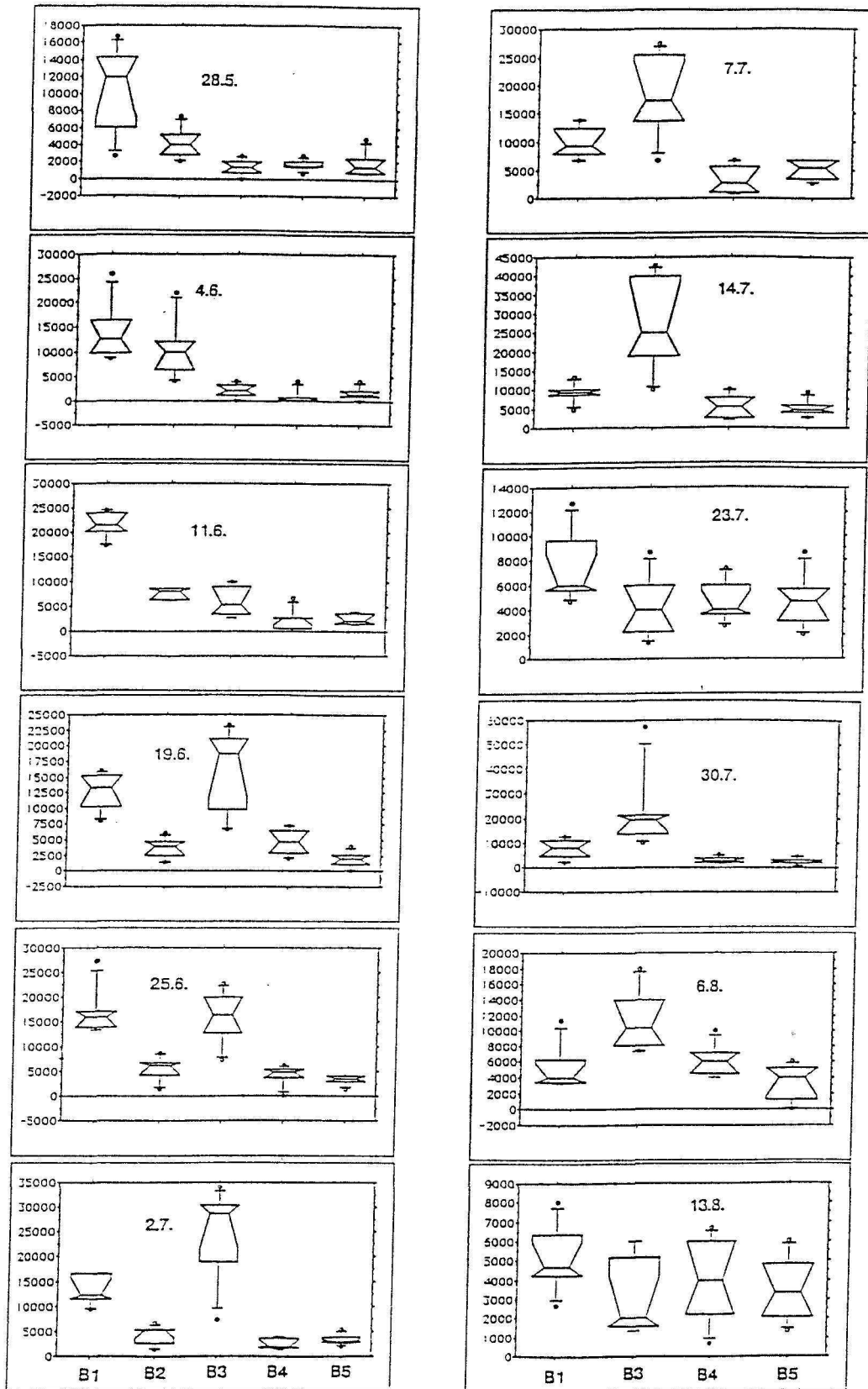


Abb. A3: "Box-and-whisker plots" für den Vergleich der Individuendichte postlarvaler *M. balthica* an den Stationen B1-B5. Der Kerbbereich gibt das 95%-Konfidenzintervall des Medians an.

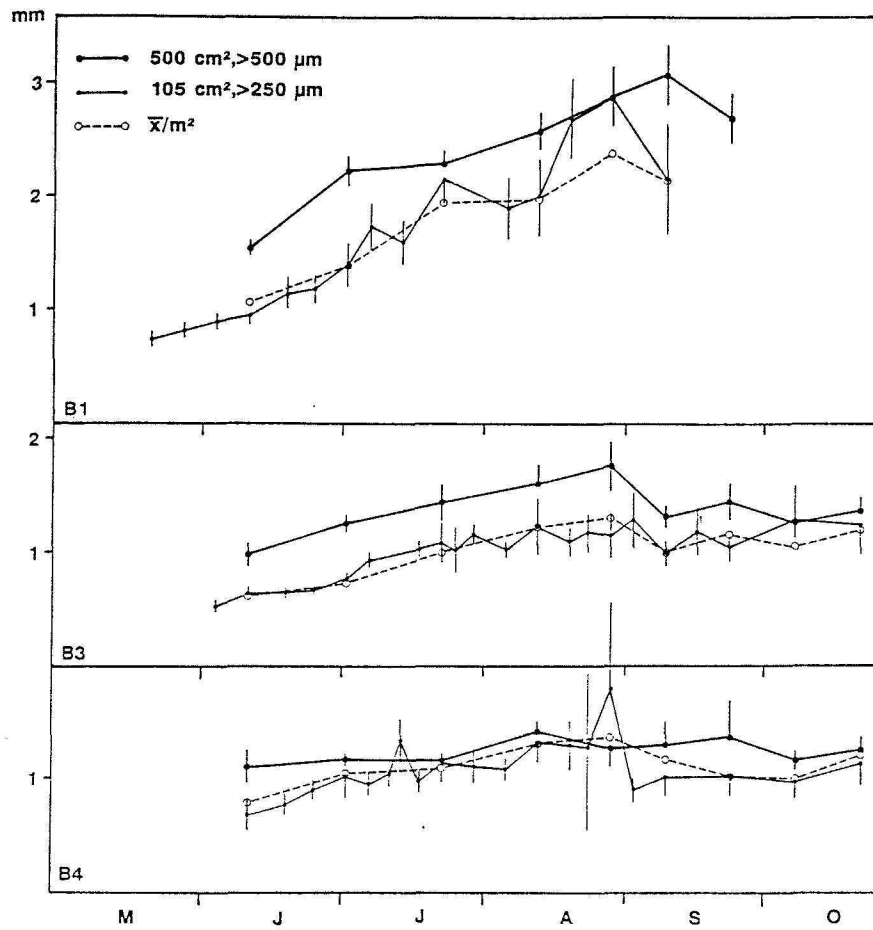


Abb. A5: Mittlere Schalenlänge von *M. balthica* >250µm (•) und >500µm (●, mit 95% Konfidenzbereich) sowie der Klassenmittelwert aus der zusammengelegten Längen-Häufigkeits-Verteilung.

Tab. A7: Mittlere Biomasse, Produktions- und Eliminationsberechnungen *M.balthica* >250µm.

Station	Datum	Mittleres Gewicht/ Ind.(mg FG)	N/m2	Standing Crop (mg/m2)	Produktion (mg/m2)	Elimination (mg/m2)	
B1	28.5.86	0,05947	10381,5	617,4			
	4.6.86	0,05935	13905,5	825,3			
	11.6.86	0,0653	21556,6	1407,7	105,5		
	19.6.86	0,04471	12762,5	570,6		483,8	
	25.6.86	0,06192	17048,5	1055,7	256,5		
	2.7.86	0,15388	13111,7	2017,7	1386,8	424,8	
	7.7.86	0,60182	9905,3	5961,2	5155,1	1211,5	
	23.7.86	1,21902	7619,4	9288,2	5408,2	2081,1	
	30.7.86	1,02432	7524,2	7707,2		106,8	
	6.8.86	0,82016	5333,6	4374,4		2028,9	
	13.8.86	0,84306	5143,1	4335,9	120	158,4	
	20.8.86	2,09416	4952,6	10371,6	6315,4	279,8	
	29.8.86	2,31388	2571,6	5950,4	826,6	5247,8	
	10.9.86	1,07943	3238,3	3495,5			
					$\bar{B}=4141,3 \text{ mg/m}^2$	$P=19574,1 \text{ mg/m}^2$	$E=12022,9 \text{ mg/m}^2$
						$P/\bar{B} = 4,8$	$E/\bar{B} = 2,9$
B3	28.5.86	0,02913	1333,4	38,8			
	11.6.86	0,02437	6095,5	148,6			
	19.6.86	0,02381	16191,3	385,6			
	25.6.86	0,03255	15889,7	517,2	140,2	8,5	
	2.7.86	0,04544	24001,2	1090,7	257,1		
	7.7.86	0,06667	18572,4	1238,7	451,9	304,3	
	18.7.86	0,09021	15715,1	1417,7	403,6	224,1	
	23.7.86	0,1046	4381,2	458,3	144,6	1103,9	
	30.7.86	0,0994	22286,8	2215,3			
	6.8.86	0,10632	11333,9	1205	116,3	1126,6	
	13.8.86	0,11043	3047,8	336,6	29,6	898	
	20.8.86	0,08594	4857,4	417,4			
	29.8.86	0,09522	3047,8	290,2	36,7	163,9	
	3.9.86	0,09456	6667	630,4			
	10.9.86	0,08118	7905,2	641,7			
					$\bar{B} = 735,5 \text{ mg/m}^2$	$P = 1580 \text{ mg/m}^2$	$E = 3829,3 \text{ mg/m}^2$
					$P/\bar{B} = 2,1$	$E/\bar{B} = 5,2$	
B4	11.5.86	0,0357	2666,8	95,2			
	19.6.86	0,04665	4666,9	217,7	40,2		
	25.6.86	0,07518	4778,2	359,2	134,7		
	2.7.86	0,09316	2476,1	230,7	65,2	193,8	
	7.7.86	0,10122	3142,8	318,1	22,6		
	11.7.86	0,15016	3809,5	572	170,1		
	14.7.86	0,21094	5142,9	1084,8	272,1		
	18.7.86	0,09391	5619,6	527,7			
	23.7.86	0,13103	4571,6	599	189,1	117,9	
	30.7.86	0,16737	2857,5	478,3	135	255,7	
	6.8.86	0,1206	6191	746,7			
	13.8.86	0,2262	4000,2	904,5	540,1	379,9	
	20.8.86	0,25369	2000,1	507,4	82,5	479,9	
	29.8.86	0,69214	571,4	395,5	563,8	675,7	
	3.9.86	0,08246	1047,4	86,4			
	10.9.86	0,21131	2380,8	503,1	220,9		
				$\bar{B} = 476,6 \text{ mg/m}^2$	$P = 2436,3 \text{ mg/m}^2$	$E = 2102,9 \text{ mg/m}^2$	
					$P/\bar{B} = 5,1$	$E/\bar{B} = 4,4$	

Tab. A8: Mittlere Biomasse, Produktions- und Eliminationsberechnungen *M. balthica* >500µm.

Serie>500µm Station	Datum	mittleres Gewicht	N/m2	"standing crop"	P	E
B1	11.6.86	0,3364	8140	2738,2		
	2.7.86	1,179	5940	7001,8	5931,9	1666,9
	23.7.86	1,453	5580	8632,9	1578,2	473,8
	13.8.86	1,9414	3540	6872,5	2227,1	3462,3
	29.8.86	2,1629	2020	4369	893,8	3119,3
				$\bar{B} = 5922,9$	$\Sigma P = 10631$ $P/\bar{B} = 1,8$	$\Sigma E = 8722,3$ $E/\bar{B} = 1,5$
B3	11.6.86	0,0955	500	47,8		
	2.7.86	0,1929	2660	513,1	153,9	
	23.7.86	0,2028	1360	275,8	19,9	257,3
	13.8.86	0,26865	1680	451,3	100,17	
	29.8.86	0,40186	1700	683,2	450,2	
				$\bar{B} = 394,2$	$\Sigma P = 724,2$ $P/\bar{B} = 1,8$	$\Sigma E = 257,3$ $E/\bar{B} = 0,7$
B4	11.6.86	0,123	930	114,4		
	2.7.86	0,1914	2450	468,6	115,6	
	23.7.86					
	13.8.86	0,2566	3370	864,9	298,22	289,9
	29.8.86	0,1584	790	125,1		535,4
				$\bar{B} = 485,9$	$\Sigma P = 413,8$ $P/\bar{B} = 0,85$	$\Sigma E = 825,3$ $E/\bar{B} = 1,7$

Tab. A9: Mittlere Biomasse, Produktions- und Eliminationsberechnungen *M. arenaria*

Serie	Datum	Mittleres Gewicht/ Ind.(mg FG)	N/m2	Standing Crop (mg/m2)	Produktion (mg/m2)	Elimination (mg/m2)
>250µm	11.6.86	0,0387	4889,1	189,4		
	19.6.86	0,0869	5047,9	438,8	239,5	
	25.6.86	0,116	4571,7	528,4	140	48,3
	2.7.86	0,194	3333,5	645,8	308,3	191,9
	7.7.86	0,366	3619,2	1324,6	597,9	
	23.7.86	0,627	3143	1971,3	882,5	135,7
	30.7.86	0,727	4000,2	2909,4	357,2	
	6.8.86	0,87	1619,1	1408,3	401,8	1902,5
	13.8.86	1,424	1904,9	2712,6	976,2	
				$\bar{B}=1718,4 \text{ mg/m}^2$	$P=3903,4 \text{ mg/m}^2$	$E=2278,4 \text{ mg/m}^2$
				$P/\bar{B} = 2,9$	$E/\bar{B} = 1,7$	
>500µm	2.7.86	0,223	2320	517		
	23.7.86	0,857	1920	1646,2	1344,1	216
	13.8.86	2,56	1400	3585	2827	888,4
	29.8.86	4,269	400	1707,8	1538,1	3414,5
			$\bar{B}=1864 \text{ mg/m}^2$	$P=5709,2$	$E=4518,9$	
				$P/\bar{B} = 3,1$	$E/\bar{B} = 2,4$	