

**Siedlungsmuster und Wechselbeziehungen  
von Seepocken (Cirripedia) auf Muschelbänken  
(*Mytilus edulis* L.) im Wattenmeer**

**Recruitment patterns and biotic interactions  
of barnacles (Cirripedia) on mussel beds  
(*Mytilus edulis* L.) in the Wadden Sea**

---

**Christian Buschbaum**

**Ber. Polarforsch. Meeresforsch. 408 (2002)  
ISSN 1618 - 3193**

**Christian Buschbaum**

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung  
Wattenmeerstation Sylt  
Hafenstraße 43  
25992 List/Sylt

Email: [cbuschbaum@awi-bremerhaven.de](mailto:cbuschbaum@awi-bremerhaven.de)

Die vorliegende Arbeit ist die kaum veränderte Fassung einer kumulativen Dissertation, die 2001 im Fachbereich Biologie der Universität Hamburg vorgelegt wurde.

---

## Inhalt/Contents

Zusammenfassung	3
Summary	6
1. Einleitung	9
2. Das Nordsylter Wattenmeer und seine Muschelbänke	32
3. Direct and indirect effects of <i>Littorina littorea</i> (L.) on barnacles growing on mussel beds in the Wadden Sea	43
4. Predation on barnacles of intertidal and subtidal mussel beds in the Wadden Sea	62
5. Selective settlement of the barnacle <i>Semibalanus balanoides</i> (L.) facilitates its growth and reproduction on mussel beds in the Wadden Sea	79
6. Growth of the mussel <i>Mytilus edulis</i> L. in the Wadden Sea affected by tidal emergence and barnacle epibionts	98
7. Gesamtdiskussion	117
Danksagung	143

---



## Zusammenfassung

Epibenthische Bänke der Miesmuschel *Mytilus edulis* bilden auf den von Umlagerung geprägten Sedimenten des Wattenmeeres die einzige großflächige Ansiedlungsmöglichkeit für Organismen, die auf ein festes Substrat angewiesen sind. Im Untersuchungszeitraum von 1998 – 2000 konnten insgesamt 69 sessile Arten (31 Invertebraten-, 37 Algen- und 1 Flechtenart) auf eulitoral und sublitoral Muschelbänken im Nordsylter Wattenmeer nachgewiesen werden.

Die auffälligsten Aufwuchsorganismen waren die Balaniden *Semibalanus balanoides* und *Balanus crenatus*, die eine deutliche Zonierung im Gezeitengradienten zeigten. *Semibalanus balanoides* war die häufigste Art auf eulitoral Muschelbänken, wogegen *Balanus crenatus* die höchsten Dichten im Sublitoral erreichte. Die Abundanzen beider Seepockenarten sind nicht konstant, sondern weisen deutliche temporäre Schwankungen auf. In starken Balanidenjahren kommt es zu einem völligen Bewuchs der Muschelbänke und der einzelnen Muscheln. Der permanente direkte Kontakt zwischen diesen Organismen kann zu mannigfaltigen interspezifischen Wechselwirkungen führen.

Daraus resultieren zwei zentrale Themen dieser Arbeit. Im Mittelpunkt steht zum einen die Frage nach den Ursachen der starken Populationsschwankungen der Balaniden. Der zweite Schwerpunkt sind biotische Beziehungen zwischen Muscheln und den sie bewachsenden Seepocken.

### Populationsschwankungen von Balaniden

Eine Hypothese für die Fluktuationen des Bewuchses von *S. balanoides* auf eulitoral Muschelbänken ist, daß die Weideaktivität der sehr abundanten Strandschnecke *Littorina littorea* den Rekrutierungserfolg der Seepocken negativ beeinflussen kann. Diese Hypothese konnte in Freilanduntersuchungen bestätigt werden. Eine experimentelle Erhöhung der natürlichen Dichte von *L. littorea* verminderte den Rekrutierungserfolg von *S. balanoides*, wogegen bei Schneckenausschluß die Balaniden ihre höchsten Abundanzen erreichten. Die enge Korrelation zwischen Schneckendichte und Rekrutierungserfolg der Seepocken läßt den Schluß zu, daß interannuelle Fluktuationen der Strandschnecken für Dichteschwankungen von *S. balanoides* auf eulitoral Muschelbänken verantwortlich sein können.

Der negative Einfluß der Schnecken ist aber nur auf die kurze Zeitspanne des Larvenfalls der Seepocken beschränkt (April – Mai), denn in Laborexperimenten wurde deutlich, daß Balaniden mit einem Schalendurchmesser von ca. 2 mm einen größenbedingten Beweidungsschutz erfahren. Danach profitieren die Seepocken von der Weideaktivität der Strandschnecken. Freilandexperimente zeigten, daß bereits geringe Abundanzen von *L. littorea* die Entwicklung ephemerer Makroalgen auf Muscheln und Seepocken unterdrücken, die sonst das Wachstum der Balaniden signifikant verringern würden.

Durch Untersuchungen zur Verteilung von *L. littorea* im Gezeitengradienten wurde erkannt, daß sich die Beweidungseffekte nicht auf sublitorale Muschelbänke ausweiten, da die Schneckendichten hier deutlich abnehmen. Dagegen waren auf sublitoralen Muschelbänken die Abundanzen von juvenilen Seesternen *Asterias rubens* und adulten Strandkrabben *Carcinus maenas* erhöht. Beide Arten nutzen Balaniden als wichtige Nahrungsquelle. Räuberausschlußexperimente im Eu- und Sublitoral zeigten, daß die Predatoren einen wesentlichen Effekt auf die Verteilung und Abundanz von *Balanus crenatus* auf sublitoralen Muschelbänken haben, wogegen im Eulitoral keine Predationseffekte auf *S. balanoides* nachgewiesen werden konnten. Somit unterscheiden sich eu- und sublitorale Muschelbänke nicht nur in der Artenverteilung der Balaniden, sondern auch in den Faktoren, welche die Populationsdynamik der Seepocken bestimmen.

### **Biotische Beziehungen zwischen Balaniden und Miesmuscheln**

Balaniden profitieren grundsätzlich von der Assoziation mit den Muscheln, da ihnen auf den instabilen Sedimenten des Wattenmeeres kein anderes großflächiges Hartsubstrat zur Verfügung steht. Untersuchungen zum Verbreitungsmuster von *S. balanoides* zeigten aber, daß die Balaniden innerhalb einer Muschelbank nicht zufällig verteilt sind. Die meisten Seepocken wurden auf lebenden Muscheln und dort in der Nähe der siphonalen Öffnungen gefunden, während die Abundanz der Balaniden auf toten Muscheln bzw. leeren Muschelschalen geringer war. Dieses spezifische Verteilungsmuster ist auf eine aktive Substratwahl der Cyprislarven zurückzuführen, da sich signifikant mehr Larven auf lebenden *M. edulis* ansiedelten. Die Bevorzugung von lebenden Muscheln ist vermutlich in besseren Lebensbedingungen für die adulten

Seepocken begründet, deren Wachstum und Larvenproduktion auf lebenden Muscheln deutlich erhöht war.

Für die Miesmuschel ist der Bewuchs mit Seepocken von Nachteil. Freilandexperimente zeigten, daß der Schalenzuwachs von *M. edulis* mit Seepocken gegenüber Muscheln ohne Balaniden signifikant verringert ist. Dabei hatten unbeeinflusste und experimentell an der Nahrungsaufnahme gehinderte Balaniden den gleichen Effekt. Daher kann Nahrungskonkurrenz für das reduzierte Wachstum der Muscheln nicht verantwortlich gemacht werden, sondern es liegt vielmehr eine strukturelle Benachteiligung vor.

Während die einzelne Muschel durch Balaniden also negativ beeinflusst wird, wurde andererseits in Rekrutierungsexperimenten erkannt, daß Seepockenbewuchs die Ansiedlung juveniler Muscheln um das Mehrfache erhöht. Dadurch können Balaniden einen Verjüngungseffekt innerhalb der Muschelbänke bewirken, der sich günstig auf die Gesamtpopulation von *M. edulis* auswirkt. Diese Ergebnisse lassen den Schluß zu, daß zwar die einzelnen Individuen unter dem Balanidenbewuchs leiden, auf Populationsebene aber auch positive Effekte für die Muscheln vorhanden sind. Die vorliegende Arbeit leistet einen Beitrag zum Verständnis grundlegender biologischer Prozesse innerhalb von Miesmuschelbänken. Diese sind unerlässlich für den Schutz und die nachhaltige Nutzung der ökosystemar sowie fischereiwirtschaftlich bedeutenden Miesmuscheln im Wattenmeer.

## Summary

On the unstable sedimentary tidal flats of the Wadden Sea, epibenthic mussel beds (*Mytilus edulis* L.) provide the only suitable attachment substrate for sessile organisms. On intertidal and subtidal mussel beds near the island of Sylt (German Bight, North Sea), a total of 69 sessile organisms (31 invertebrates, 37 algae and 1 lichen) was identified during the investigation period from 1998 to 2000.

The barnacles *Semibalanus balanoides* and *Balanus crenatus* were the most conspicuous organisms showing a tidal zonation. *Semibalanus balanoides* was dominant on intertidal mussel beds while *Balanus crenatus* was the most frequent epibiont subtidally. Abundances of both species were not constant but show highly variable interannual fluctuations. In years of strong barnacle spatfall, mussel beds as well as the single mussels may be totally covered by balanids. The direct contact between both organisms may result in various interspecific interactions.

The main objective of this study was to determine the factors responsible for the high interannual barnacle fluctuations on both intertidal and subtidal mussel beds. Furthermore, biotic interactions between mussels and their barnacle epibionts were investigated.

### Fluctuations of barnacle abundances

One hypothesis to explain fluctuations of *Semibalanus balanoides* on intertidal mussel beds is that the grazing activity of the abundant snail *Littorina littorea* may negatively influence balanid recruitment success. This was confirmed in field experiments. An experimental increase of periwinkle densities resulted in decreased recruitment of barnacles, while barnacle numbers were highest when snails were excluded. The strong correlation between periwinkle density and barnacle recruitment success indicates that interannual fluctuations in snail density may be responsible for density variations of *Semibalanus balanoides* on intertidal mussel beds.

The negative effect of *L. littorea* on *Semibalanus balanoides* is restricted to the time period of barnacle spatfall (April – May). Laboratory experiments revealed that balanids > 2 mm shell diameter reach a size refuge from snail grazing and bulldozing activity. Then, barnacles profit from the grazing activity of *L. littorea*, because even low



snail abundances prevent the growth of ephemeral macroalgae which can reduce barnacle growth rate.

Field surveys showed that abundances of *L. littorea* strongly decrease subtidally and, thus, can not be responsible for the variability in barnacle abundances. On subtidal mussel beds juvenile starfish *Asterias rubens* and adult shore crabs *Carcinus maenas* occurred in significantly higher densities. Both species prey on barnacles. Predator exclusion experiments in the intertidal and subtidal zone revealed significant effects of predation on the distribution and abundances of *Balanus crenatus* on subtidal beds of *M. edulis*. On intertidal mussel beds, by contrast, no predation effects on *Semibalanus balanoides* were detectable. Thus, not only do the barnacle species differ between intertidal and subtidal mussel beds, but the biotic control factors do so as well.

#### **Biotic interactions between *M. edulis* and barnacle epibionts**

Barnacles generally profit from the association with mussels because suitable hard substrate constitutes a limiting resource on the unstable sediments of the Wadden Sea. Interestingly, field surveys on barnacle distribution patterns showed that balanids are non-randomly distributed within a mussel bed. Most barnacles were attached to the shells of living mussels near the siphonal apertures. Barnacles were significantly less abundant on dead mussels and empty shells. Field experiments revealed that this distribution pattern is caused by an active habitat selection of barnacle larvae. Settlement of barnacle cyprids was significantly higher on living *M. edulis*, which may be due to better living conditions for adult balanids. Their growth and reproductive output was significantly higher on living mussels.

Mussels are negatively influenced by barnacle overgrowth. Field experiments showed significantly lower growth in overgrown than clean mussels. Living and experimentally sealed barnacles had the same effects, indicating that food competition was not responsible. Presumably, barnacle overgrown mussels are structurally disadvantaged.

These results indicate that single mussels are negatively effected by balanids. However, recruitment experiments revealed that barnacle epibionts can also have a positive effect by significantly enhancing mussel recruitment. This may be regarded as advantageous for the *M. edulis* population because an increased recruitment success

may result in a rejuvenation of the overall population. Thus, single mussels suffer from barnacle overgrowth while barnacle epibionts may cause positive effects on a population level.

The present study contributes to the understanding of fundamental biological processes within mussel beds. This knowledge is essential for the protection of *M. edulis* being a very important organism in the Wadden Sea ecosystem.

## 1. Einleitung

Das von Sedimenten geprägte Wattenmeer erscheint bei oberflächlicher Betrachtung als ein Lebensraum mit wenig Strukturierung, da ein Großteil der Organismen endobenthisch lebt und dem Beobachter verborgen bleibt. Strukturen auf dem Wattboden, wie Seegraswiesen und Muschelbänke, nehmen eine vergleichsweise geringe Fläche ein. Dennoch haben sie eine elementare Funktion an Sedimentküsten.

Die vorliegende Arbeit ist ein Beitrag zur Ökologie von Miesmuschelbänken. Deshalb soll in der folgenden Einleitung zunächst ihr ökosystemarer Stellenwert im Gesamtlebensraum Wattenmeer beschrieben werden, um anschließend die Bedeutung der durchgeführten Untersuchungen abzuleiten.

### 1.1 Bänke von Austern und Miesmuscheln

Aufgrund drastischer Ertragseinbrüche war der Kieler Meereszoologe Karl Möbius am Ende des 19. Jahrhunderts beauftragt ein Konzept für die Befischung von Sylter Austernbänken (*Ostrea edulis* L.) zu entwerfen. Seine grundlegende Erkenntnis war, daß die jährliche Befischung der Muscheln nicht an den Ansprüchen des Marktes, sondern am jährlichen Zuwachs der Austern angepaßt sein sollte. Trotz Möbius Warnungen ist die Europäische Auster aufgrund von Überfischung in der Mitte des 20. Jahrhunderts ausgestorben (Reise 1980; Reise & Schubert 1987; Reise 1991). Überlebt hat hingegen bis heute das grundlegende Konzept der Biozönose, das Möbius bei seinen Arbeiten an den Austernbänken entwickelte (Möbius 1877). Er fand auf und zwischen den Muscheln eine Gemeinschaft von Organismen, die sich in ihrer Artenzusammensetzung und Dichte deutlich von den umliegenden Wattgebieten unterschied. Ausgehend von Möbius Pionierarbeit wird eine Biozönose als eine Lebensgemeinschaft von Populationen verschiedener Arten angesehen, die in einem gegebenen Areal durch mannigfache Wechselbeziehungen in einem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnis stehen (Wehner & Gehring 1995).

Die spezifische Biozönose der Austernbank ist mit der Ausrottung der Austern aus dem Wattenmeer verschwunden und damit auch viele der mit ihnen assoziierten Arten, wie z. B. der Bohrschwamm *Cliona celata* Grant und das Gallertmoostierchen *Alcyonidium gelatinosum* (L.) (Reise 1989). Dennoch sind eine große Anzahl der

Arten, die von Möbius als typisch für die Austernbänke beschrieben worden sind, auch heute noch im Wattenmeer anzutreffen. Sie sind Bestandteil der Lebensgemeinschaft von Bänken der Miesmuschel *Mytilus edulis* L.. Diese haben in den letzten hundert Jahren deutlich zugenommen (Reise et al. 1989), was auf eine verstärkte Eutrophierung und dem damit höherem Nahrungsangebot zurückgeführt werden kann (Reise & Schubert 1987).

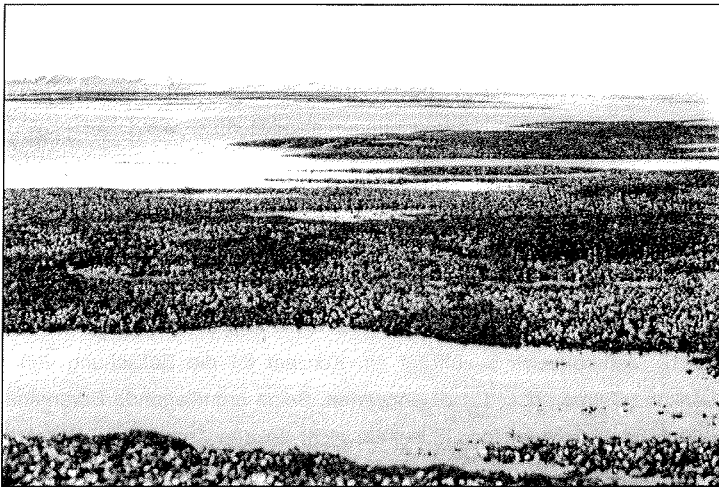


Abb.1.1 Miesmuschelbank (*Mytilus edulis*) im Nordsylter Wattenmeer. Millionen von einzelnen Muscheln verspinnen sich mittels im Fuß gebildeter Byssusfäden zu inselartigen, epibenthischen Aggregationen, die dem Wattboden aufliegen

Miesmuscheln sind nach dem Verschwinden der Austernbänke heute die einzige epibenthische Muschelart im Wattenmeer (abgesehen von der eingeschleppten und in der Ausbreitung befindlichen Pazifischen Auster *Crassostrea gigas*; Reise 1998; Diederich 2000). Wie Austern bilden sie epibenthische Aggregationen aus, die aus Millionen einzelner Miesmuscheln zusammengesetzt sind (Abb. 1.1). Im Gegensatz zu den Austern, deren Bänke sich durch direktes Ansiedeln der planktischen Larven an den Schalen der Alttiere gebildet haben, entstehen die Bänke der Miesmuscheln durch gegenseitiges Verspinnen mittels Byssusfäden, die im Fuß der Tiere gebildet werden. Trotz der unterschiedlichen Art der Aggregation ist der Austern- und Miesmuschelbank gemein, daß ein heterogenes, dreidimensionales Muschelgeflecht entsteht, das auf dem Wattboden eine völlig neue Struktur ausbildet.

In der englischsprachigen Literatur werden die Muscheln deshalb auch als "Ecosystem engineers" bezeichnet (Jones et al. 1994; Dame 2001), da sie für viele Organismen ein neues und zusätzliches Habitat zur Verfügung stellen. So werden die Spalten und Hohlräume zwischen den Muscheln von vielen Arten der vagilen Epifauna genutzt, da sie hier zum Beispiel ein konstantes Mikroklima und Schutz vor Räubern finden (Seed 1976; Suchanek 1985, 1992; Ragnarsson & Raffaelli 1999).

Die Besonderheit der Lebensgemeinschaft Muschelbank im Wattenmeer begründet sich aber zu einem wesentlichen Teil darin, daß die feste Oberfläche der Miesmuschelschalen einer großen Gruppe von sessilen Algen und Invertebraten eine Ansiedlungsmöglichkeit bietet (vgl. Tab. 2.1, Seite 35). Auf den das Wattenmeer charakterisierenden und von Dynamik geprägten Sedimenten besteht diese Möglichkeit sonst nicht, da die einzelnen Sandkörner einer ständigen Umlagerung unterliegen und zudem ihre Oberflächen zu klein sind. Es gibt zwar ephemere Grünalgen (Chlorophyta) der Gattung *Enteromorpha*, die auf einzelnen Sandkörnern auskeimen können (Schories 1995), aber ein Heranwachsen zu adulten Thalli, oder die Ansiedlung einer Larve ist nicht möglich. Eine zusätzliche Ansiedlungsmöglichkeit für sessile Organismen sind künstlich geschaffene Hafentmolen und Steinschüttungen, deren Bedeutung ist aber aufgrund ihrer geringen Flächenausdehnung gering. Deshalb sind die Schalen der Miesmuscheln das einzige Hartsubstrat, welches sessilen Algen und Invertebraten im Wattenmeer in größerem Umfang zur Verfügung steht. Gerade diese besondere Eigenschaft der Muschelbänke und der damit spezifischen Lebensgemeinschaft ihrer assoziierten Organismen unterscheidet die Muschelbank von allen anderen Habitaten der Sedimentküsten (z. B. Tsuchiya & Nishihira 1985; Asmus 1987; Dittmann 1990; Seed & Suchanek 1992; Albrecht & Reise 1994, 1998; Günther 1996; Commito & Dankers 2001).

### **Die Rolle der Miesmuschelbank im Gesamtökosystem Wattenmeer**

Nicht immer sind die Lebensgemeinschaften räumlich so deutlich abzugrenzen, wie bei einer Miesmuschelbank. Dies gilt vor allem dann, wenn die Übergänge der einzelnen Habitate weniger drastisch sind. So weisen die nach der Sedimentzusammensetzung definierten Schlick-, Misch- und Sandwatten zwar ihre eigenen Biozönosen auf, jedoch sind die Grenzen zwischen diesen Habitaten unscharf und Überschneidungen im

Artenspektrum sind die Regel (Beukema 1976; Reineck 1978; Reise 1985; Reise et al. 1994).

Eine Miesmuschelbank und ihre Biozönose läßt sich von den umgebenden Wattflächen klar abgrenzen, was in der inselartigen Struktur der Bänke und in ihrer Bereitstellung von Hartsubstrat begründet ist. Dennoch stehen Muschelbänke nicht isoliert da, sondern sind vielmehr durch mannigfaltige Wechselwirkungen in das Gesamtsystem Wattenmeer integriert. Es gibt mobile Arten, die auf der Muschelbank, aber auch in anderen Habitaten vorkommen. Beispiele sind die Strandschnecke *Littorina littorea* (L.), die Strandkrabbe *Carcinus maenas* (L.) und der Austernfischer *Haematopus ostralegus* L., die zwar auf Muschelbänken hohe Dichten erreichen, aber auch in anderen Wattgebieten regelmäßig anzutreffen sind (Drinnan 1957; Hancock & Urquhart 1965; Brown & O'Connor 1974; Klein-Breteler 1976; O'Connor & Brown 1977; Scherer & Reise 1981; Beukema 1991; Goss-Custard et al. 1993; Thiel & Darnedde 1994; Wilhelmsen & Reise 1994; Günther 1996; McGrorty 1997). Nicht zuletzt dienen die Muscheln selbst einer großen Gruppe von Organismen als wichtige Nahrungsgrundlage. Dazu gehören Seesterne *Asterias rubens* L. und im wesentlichen Vögel, wie Eiderenten *Somateria mollissima* L., Silbermöwen *Larus argentatus* Pontoppidan und Austernfischer *Haematopus ostralegus* (Nehls 1989; Darnedde 1993, 1994; Hertzler 1995; Saier im Druck).

Die Vernetzung einer Muschelbank mit dem sie umgebenden Gebiet ist aber nicht nur auf die Organismenebene und deren Wechselwirkungen beschränkt, denn auch umfangreiche Stoffaustauschprozesse mit den umgebenden Wattgebieten sind bekannt (Asmus & Asmus 1991; Dame et al. 1991; Asmus et al. 1994, 1995; Dankers & Zuidema 1995; Asmus & Asmus 1998). So zeigen Muschelbänke mit die höchsten Stoffumsätze, die in benthischen Gemeinschaften gemessen werden, wobei große Mengen an Sauerstoff verbraucht, aber Nährsalze wie Ammonium, Nitrat, Phosphat und Silikat freigesetzt werden. Ebenfalls von großer Bedeutung ist die enorme Filtrationsleistung der Muscheln. In wenigen Tagen kann der gesamte Wasserkörper des Wattenmeeres die Kiemenfilterapparate der Muscheln passieren. Dabei ist die Filtrationsleistung so hoch, daß ein großer Anteil des gelösten organischen und anorganischen Materials aus der Wassersäule entfernt wird, und die Muscheln einen wesentlichen Effekt auf die Phytoplanktonbiomasse ausüben (Dame & Dankers 1988; Dankers & Koelemaj 1989; Prins et al. 1994, 1995; Dankers & Zuidema 1995). Diese übergreifenden Interaktionen mit den umgebenden Habitaten und ihre Funktion als benthopelagisches Zwischenglied machen eine Muschelbank trotz ihrer

vergleichsweise geringen Flächenausdehnung zu einer Elitestruktur im Lebensraum Wattenmeer.

### Spezifische Wechselwirkungen in Muschelbänken

Gerade ihre ökosystemare Bedeutung macht es notwendig Wechselwirkungen innerhalb einer Muschelbank zu verstehen, da diese Prozesse Auswirkungen auf das gesamte Wattenmeer haben können. Ein Beispiel dafür ist, daß Miesmuschelbänke in verschiedenen Jahren eine unterschiedlich starke Bedeckung mit der Braunalge *Fucus vesiculosus* forma *mytili* aufweisen können. Diese Wuchsform besitzt keine Haftscheibe und ist deshalb nicht direkt auf den Muschelschalen verankert, sondern in das Byssusgeflecht der Miesmuscheln eingesponnen (Albrecht 1995, 1998). Dennoch können die Algen große Flächen einer Muschelbank bedecken, was grundlegende Änderungen im Nährsalzaustausch zwischen Muschelbank und umgebenden Wasser nach sich zieht. Durch einen hohen mikrobiellen Abbau von organischem Material innerhalb einer Muschelbank und des Stoffwechsels der Muscheln selbst (z. B. Ammonium als Endprodukt des Stickstoffstoffwechsels) werden normalerweise viele Nährsalze an die umgebende Wassersäule abgegeben. Bei starkem *Fucus*-Bewuchs wird jedoch ein großer Anteil der Nährsalze direkt von den Makroalgen aufgenommen und somit nicht mehr freigesetzt (Asmus et al. 1990), wodurch die Nährstoffe weiteren Primärproduzenten nicht mehr zur Verfügung stehen. Zusätzlich resultiert aus starkem *Fucus*-Bewuchs ein hoher Strömungswiderstand über der Muschelbank, so daß viel Schlack zwischen den Muscheln abgelagert wird, und sie darin versinken und absterben. Das führt zu starken Dichteabnahme der Muscheln unter den Algen (Albrecht & Reise 1994), wodurch es insgesamt zu einer Reduzierung der Filtrationsleistung kommen kann. Die Wechselwirkungen zwischen einer Miesmuschelbank und deren *Fucus*-Bewuchs zeigt, daß der Einfluß einer einzelnen Art weitreichende Effekte auf die Muscheln selbst, aber auch auf Bereiche haben kann, die über den Rand einer Miesmuschelbank hinausgehen.

Neben *Fucus vesiculosus* forma *mytili* sind Balaniden (Cirripedia) die auffälligsten sessilen Organismen auf einer Muschelbank (Abb. 1.2), wobei im Seegebiet der Insel Sylt die Gemeine Seepocke (*Semibalanus balanoides* L.) und die Gekerbte Seepocke (*Balanus crenatus* Bruguière), die am häufigsten anzutreffenden Arten sind. Neben diesen beiden Arten ist auch die zwischen 1950 - 1960

eingeschleppte Australische Seepocke *Elminius modestus* Darwin regelmäßig anzutreffen (Kühl 1954). Ihre Abundanz ist seit dem strengen Winter 1995/1996 gering (persönliche Beobachtung).

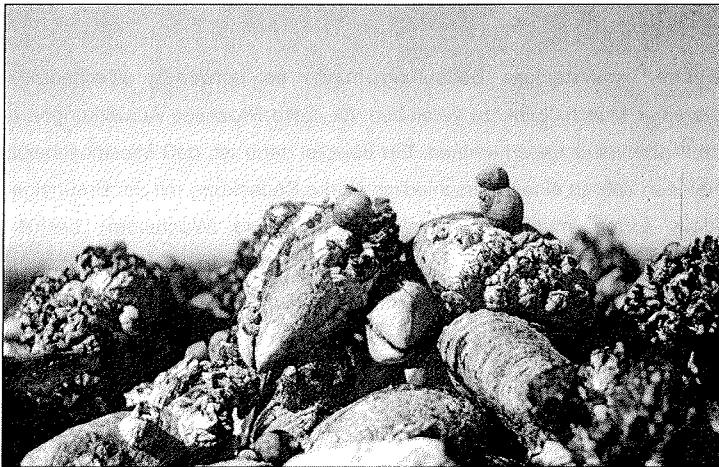


Abb.1.2 Seepocken (*Semibalanus balanoides*) siedeln sich auf den Schalen von Miesmuscheln an

Balaniden siedeln sich, im Gegensatz zu *Fucus*, direkt auf den Muscheln an und stehen dadurch mit ihnen in unmittelbarem permanentem physikalischen Kontakt. Diese enge Seepocken-Muschel Assoziation ist eine von mehr als zweitausend im marinen Lebensraum beschriebenen Epibiosen (Wahl & Mark 1999), bei der eine sessile Art einen anderen Organismus, also ein lebendes Substrat, besiedelt. Zwar sind Epibiosen auch von terrestrischen Lebensräumen bekannt, doch sind sie hier im wesentlichen auf das Pflanzenreich und dort auf feuchte klimatische Regionen (insbesondere tropische Regenwälder) beschränkt. Die Begründung hierfür ist darin zu sehen, daß die Epiphyten keinen Kontakt mehr zum Boden haben und damit ihre Wasser- und Nährstoffversorgung über die Luft bewerkstelligen müssen (Benzing 1989; Kress 1989; Luetge 1989; Bruteig 1994).

Im marinen Milieu besteht dieses Problem nicht, da das die Organismen umgebende Medium Wasser direkter Nahrungs- und Nährstofflieferant ist. Dadurch werden, im Gegensatz zum Landlebensraum, sehr viele Epibiosen von sessilen Tieren gebildet, die als Suspensionsfresser gute Lebensbedingungen vorfinden.



Insgesamt sind Epibiosen allgegenwärtig (Wahl & Mark 1999) und stellen aufgrund des direkten Kontaktes des Substratorganismus (Basibiont) und des Aufwuchsorganismus (Epibiont) eine der engsten zwischenartlichen Beziehungen dar (Wahl 1989). Zwangsläufig entstehen zwischen den Organismen Wechselwirkungen, die für die Partner neutral, von Vorteil, aber auch von Nachteil sein können (Wahl 1989). Gefunden wurden bei bisherigen Untersuchungen eine große Anzahl an Tarneffekten, wobei ein Epibiont den Substratorganismus maskiert und dadurch vor Räubern schützt (z. B. Ross 1971; Bloom 1975; Vance 1978; Feifarek 1987). Häufig sind aber auch negative Effekte für den bewachsenen Organismus zu beobachten, wie eine Erhöhung von Gewicht, Volumen und Strömungswiderstand (Witman & Suchanek 1984; Dittmann & Robles 1991; Wahl 1996, 1997; Buschbaum 1997; Buschbaum & Reise 1999).

Balaniden, als dominierende Epibionten auf Miesmuscheln, verbreiten sich durch planktische Larven, die direkt von den Alttieren ins Wasser entlassen werden. Die für die Crustaceen typische Naupliuslarve vollführt sechs Häutungen, wobei sich mit der letzten Häutung ein anderer Larventyp, die Cyprislarve, entwickelt (Barnes 1971). Diese nimmt keine Nahrung mehr auf und dient dem Aufsuchen eines geeigneten Siedlungsplatzes. Hat sich eine Cyprislarve auf einer Muschelschale angeheftet und die Metamorphose zur festsitzenden Seepocke durchgeführt, wird sie dort ihre ganze Lebensspanne verbringen, denn die Ansiedlung ist irreversibel. In Jahren mit starkem Brutfall kann das dazu führen, daß Miesmuschelbänke vollständig mit Seepocken bedeckt sind, wie es bei Sylt im Frühjahr 1996 nach einem sehr kalten Winter zu beobachten war (Abb. 1.3). Der Seepockenbewuchs auf den Muscheln kann dann über mehrere Jahre erhalten bleiben (persönliche Beobachtung). Damit ist der Balanidenbewuchs auf Miesmuscheln eine der häufigsten Epibiosen und zudem eine der engsten Artengemeinschaften zwischen zwei Organismen im Wattenmeer. Aufgrund der zentralen Bedeutung von Miesmuschelbänken und der zu erwartenden Wechselwirkungen zwischen den Muscheln und Seepocken steht diese Assoziation im Mittelpunkt der vorliegenden Arbeit.



Abb.1.3 Seepockenbewuchs (*Semibalanus balanoides*) auf eulitoralren Muschelbänken nach einem starken Brutfall im Frühjahr 1996

## 1.2 Seepocken auf Muschelbänken

Der Bewuchs von Balaniden auf Muschelbänken ist nicht konstant, sondern unterliegt starken temporären Schwankungen (vgl. Asmus 1987; Reise et al. 1994; Weigand 1998). Es gibt Jahre (z. B. 1996, vgl. Abb. 1.3), in denen der Brutfall und die Ansiedlung von Balaniden sehr stark ausfällt und der Seepockenbewuchs auf Muschelbänken sehr auffällig ist. In anderen Jahren dagegen ist die Seepockenrekutierung viel geringer, wie es in den Jahren 1999 und 2000 zu beobachten war. Mit diesen starken zeitlichen Schwankungen können auch mögliche Wechselwirkungen der Balaniden mit den von ihnen bewachsenen Muscheln unterschiedlich stark ausfallen.

Aus diesem Grunde gliedert sich die Arbeit in zwei übergeordnete Abschnitte. Im ersten Abschnitt werden die Ursachen für die zeitlichen Schwankungen des Rekrutierungserfolges der Seepocken untersucht, um Hinweise darauf zu erhalten, wann es zu einem starken Seepockenbewuchs kommen kann, und welche Faktoren für die temporären Schwankungen verantwortlich sind. Im zweiten Teil der Arbeit wird auf die gegenseitigen Auswirkungen der Balaniden-Muschel Assoziation eingegangen,

da anzunehmen ist, daß starker Balanidenbewuchs zu interspezifischen Wechselwirkungen zwischen den Organismen führt.

Die einzelnen Kapitel sind als Publikationen für internationale Fachzeitschriften konzipiert. Im folgenden werden die beiden Schwerpunkte der Arbeit separat eingeleitet und auf die entsprechenden Kapitel verwiesen.

### **Siedlungsmuster von Seepockenbewuchs auf Muschelbänken**

Schwankungen im Ansiedlungserfolg von benthischen Organismen mit planktischer Larvenphase kann durch unterschiedliche Ursachen bedingt sein. Dabei werden im wesentlichen zwei große Gruppen von Prozessen zusammengefaßt, die sich auf die Phase vor und nach der Ansiedlung auf dem benthischen Substrat beziehen (pre- und postsettlement processes). Hierbei beschreibt der Begriff Ansiedlung (settlement) den Übergang von der pelagischen zur benthischen Lebensweise bzw. die Zahl der Organismen, die diesen Übergang überleben. Als Rekrutierung (recruitment) wird dagegen die Zahl der Organismen bezeichnet, die von einem Beobachter zu einem willkürlichen Zeitpunkt nach der Ansiedlung gezählt werden (Keough & Downes 1982; Rodríguez et al. 1993).

Schwankungen der Larvenzahl in der Wassersäule können für einen unterschiedlichen Rekrutierungserfolg verantwortlich sein (Gaines et al. 1985; Bertness et al. 1992). Dabei ist die Larvenabundanz von verschiedenen Faktoren, wie der Larvenproduktion, Larvenmortalität und Hydrodynamik abhängig (Abb. 1.4). Langzeituntersuchungen im Untersuchungsgebiet zeigen jedoch, daß die Larvenzahlen von Balaniden keinen starken jährlichen Fluktuationen unterliegen (P. Martens & M. Strasser unveröffentlicht; siehe Abb. 7.2 Gesamtdiskussion S. 123) und somit Prozesse vor der Ansiedlung nicht für den unterschiedlich starken Rekrutierungserfolg im Untersuchungsgebiet verantwortlich sein können. Dies legt den Schluß nahe, daß Faktoren während und nach der Ansiedlung der Larven den entscheidenden Einfluß auf die Abundanz der Balaniden auf den Muschelbänken haben.

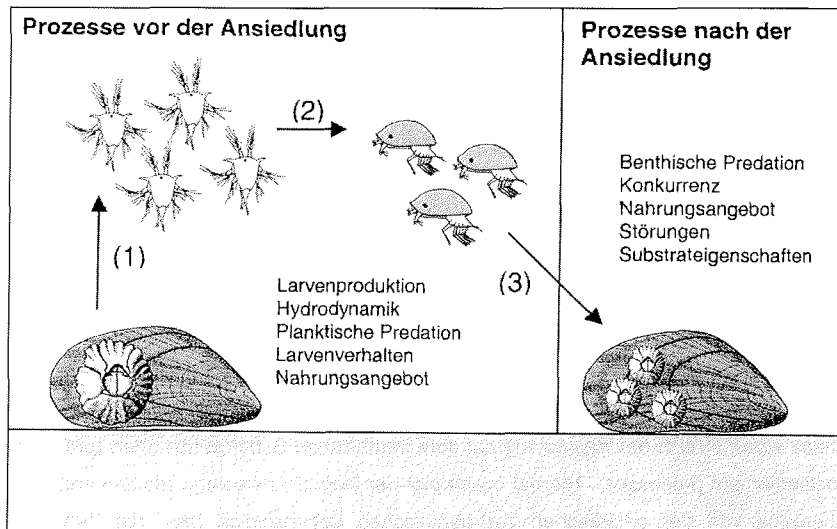


Abb.1.4 Die Populationsdynamik benthischer Organismen mit pelagischer Larvenphase (hier aufgezeigt am Beispiel des Lebenszyklus von Balaniden) kann durch Prozesse vor und nach der Ansiedlung beeinflusst werden. Naupliuslarven werden von den Balaniden direkt in die Wassersäule entlassen (1), wo sie sich mit der 6. Häutung zur Cyprislarve umwandeln (2), die sich dann am Hartsubstrat ansiedelt (3)

Neben Balaniden ist die Strandschnecke *Littorina littorea* eine der häufigsten Arten auf Muschelbänken. Sie erreicht hier im Vergleich zu anderen Habitaten des Wattenmeeres ihre höchsten Dichten, da die Schnecken günstige Nahrungsbedingungen vorfinden, indem sie den Bewuchs auf den Muschelschalen abweiden. Diese Weideaktivität führt dazu, daß Muschelbänke weitgehend frei von ephemeren Makroalgen bleiben, da diese zur bevorzugten Nahrung der Schnecken gehören (Watson & Norton 1985; Norton et al. 1990; Albrecht 1995; Albrecht 1998). Von Untersuchungen an Felsküsten ist aber bekannt, daß *L. littorea* auch einen Einfluß auf sessile Organismen haben kann, die außerhalb ihres Nahrungsspektrums liegen. So zeigt Petraitis (1983, 1987), daß hohe Strandschneckendichten den Ansiedlungserfolg von Balaniden reduzieren können und führt dies darauf zurück, daß die Schnecken bei ihren Weidegängen frisch festgesetzte Larven ebenfalls konsumieren bzw. durch die Kriechaktivität der Schnecken die Larven wieder vom Substrat weggedrückt werden (bulldozing). Überträgt man diese Effekte auf Muschelbänke im Wattenmeer, würde das bedeuten, daß bei hohen Schneckendichten nur ein geringer Ansiedlungserfolg von Seepocken zu beobachten

wäre, wohingegen geringe Dichten von *L. littorea* zu einem hohen Ansiedlungserfolg führen könnten. Daraus resultiert die Hypothese, daß zeitliche Schwankungen in der Dichte von *L. littorea* zu einem unterschiedlich starken Rekrutierungserfolg von Seepocken auf Muschelbänken führen. Diese Hypothese ist in Freilandversuchen überprüft worden (3. Kapitel), indem auf einer Muschelbank die Schneckendichten experimentell manipuliert und der Rekrutierungserfolg der Balaniden erfaßt wurde.

Die Hauptansiedlungszeit der beiden im Wattenmeer häufigsten Seepockenarten *B. crenatus* und *S. balanoides* erstreckt sich im Frühjahr von Anfang April bis Ende Mai, wobei *Balanus crenatus* noch eine schwächer ausfallende Ansiedlungsperiode von September bis Oktober aufweist (Luther 1987). Zum Zeitpunkt des Festsetzens der Cyprislarven am Substrat und kurz nach der Metamorphose, besitzen sie einen Durchmesser von etwa 1 mm. Danach wachsen sie relativ schnell und können nach vier Wochen einen basalen Schalendurchmesser von 5 mm erreichen (Barnes & Powell 1953). Dies übertrifft die Radulabreite einer mittelgroßen *L. littorea* bei weitem (ca. 0,5 mm; Fretter & Graham 1962). Das läßt den Schluß zu, daß die Balaniden nur während der Ansiedlung der Larven und einer kurzen Phase nach der Metamorphose durch *L. littorea* beeinflusst werden, da die Seepocken mit zunehmender Größe zu fest am Substrat verankert und zu groß sind, um von den Schnecken abgeweidet zu werden. Dann wären vor allem die Schneckendichten zur Zeit der Balanidenansiedlung ein entscheidender Faktor für den Rekrutierungserfolg der Seepocken. Deshalb wurde in Laborexperimenten untersucht, ob es einen größenbedingten Beweidungsschutz gibt und bis zu welcher Größe Balaniden durch *L. littorea* beeinflusst werden können (3. Kapitel).

Nach dem Übergang zur benthischen Lebensweise ist Predation durch epibenthische Räuber einer der wichtigsten Faktoren, der die Verteilung und Abundanzen von Invertebraten im Wattenmeer beeinflusst (Reise 1985). Hierbei ist vor allem von der Strandkrabbe *Carcinus maenas* und der Nordseegarnele *Crangon crangon* (L.) bekannt, daß sie einen wesentlichen Effekt auf den Rekrutierungserfolg verschiedener benthischer Organismen, wie Polychaeten (*Scoloplos armiger* O.F. Müller), Schnecken (*Hydrobia ulvae* (Pennant), *Littorina littorea*) und Muscheln (*Cerastoderma edule* (L.), *Macoma balthica* (L.), *Mya arenaria* (L.)) haben können (Scherer & Reise 1981; Reise 1978, 1985; Beukema et al. 1998; Strasser 2000). Strandkrabben erreichen auch auf Muschelbänken hohe Dichten (Scherer & Reise 1981; Thiel & Darnedde 1994; persönliche Beobachtung) und Balaniden gehören zum

bevorzugten Nahrungsspektrum juveniler und adulter *C. maenas* (Rangeley & Thomas 1987; Leonard et al. 1999). Auch junge Seesterne *Asterias rubens* L. nutzen bevorzugt Seepocken, bevor sie mit zunehmender Größe und Alter Muscheln konsumieren (Sloan 1980). Damit liegt die Hypothese nahe, daß neben den Effekten von Strandschnecken auch Predatoren einen Einfluß auf den Rekrutierungserfolg von Balaniden haben können. Mittels Räuberauslußexperimenten wurde diese Hypothese in Freilandexperimenten überprüft (4. Kapitel). Es wurde angenommen, daß bei einem Ausschluß von epibenthischen Räubern die Anzahl von Seepocken auf Muschelbänken erhöht ist, wogegen in den von Räubern zugänglichen Bereichen eine Reduzierung der Balanidendichte erfolgt. Eine gleichzeitige Dichteaufnahme der epibenthischen Predatoren auf Muschelbänken sollte Aufschluß darüber geben, welche Räuber für einen möglichen Predationseffekt verantwortlich sein können.

### Biotische Beziehungen von Balaniden auf Muschelbänken

Mit der Ansiedlung von Balaniden auf den Muschelschalen entsteht eine enge Assoziation, die für beide Partner unterschiedliche Auswirkungen haben kann. Generell kann der Einfluß, den eine Art auf eine andere Art innerhalb einer Lebensgemeinschaft ausübt, negativ, positiv oder neutral ausfallen (Abb. 1.5). Dabei werden die Beziehungen häufig nach einem klassischen Code unterschieden. Dieser ordnet jedem der beteiligten Organismen ein (+) für eine positive Wirkung, ein (-) für eine negative Wirkung und eine (0) für eine neutrale Wirkung zu. Nach der Natur der jeweiligen Interaktion werden sechs Hauptkategorien unterschieden:

1. Konkurrenz (- -),
2. Räuber-Beute-Beziehungen (+ -),
3. Parasitismus (+ -),

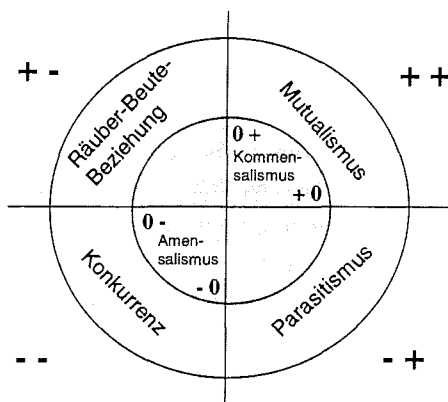


Abb. 1.5  
Schematisches Modell der möglichen Beziehungen zwischen zwei Arten (verändert nach Odum 1991). Der äußere Kreis (hellgrau) beschreibt die gegenseitigen Effekte, bei denen der Einfluß der Arten aufeinander positiv oder negativ ist. Der innere Kreis (dunkelgrau) beschreibt die Beziehungen, bei denen die Effekte für jeweils eine Art von neutraler Wirkung sind

4. Mutualismus (+ +), 5. Kommensalismus (0 +) und 6. Amensalismus (0 -) (vgl. Abrams 1987; Arthur & Mitchell 1989). Da eine (+ -) Beziehung zwischen zwei Organismen nicht immer auf Predation oder Parasitismus zurückgeführt werden kann, fassen Arthur & Mitchell (1989) diese Interaktion als „Kontramensalismus“ zusammen.

Viele Arten-Assoziationen sind oft nicht eindeutig in eine Klassifizierung nach dem oben angeführten Schema einzuordnen. Dies hängt insbesondere davon ab, welcher Aspekt bei der betreffenden Art von der anderen beeinflusst wird. Häufig werden die Effekte an der Populationsgröße, der Wachstumsrate der Population oder an der individuellen Fitness der Organismen der betroffenen Art gemessen. Abrams (1987) zeigt jedoch, daß die Wechselwirkung je nach dem betrachteten Faktor unterschiedlich ausfallen kann. Aus diesem Grunde wurden in dieser Arbeit mehrere Effekte der Muschel-Balaniden Assoziation auf beide Partner untersucht, um anschließend einen generellen Trend der Auswirkungen und ihre ökosystemare Bedeutung abschätzen zu können.

#### **Effekte auf Balaniden**

Für Seepocken im Wattenmeer ist die Assoziation mit Miesmuscheln grundsätzlich positiv und obligat, da ihnen kein anderes großflächiges Hartsubstrat zur Verfügung steht, und sie andernfalls im Wattenmeer sehr selten wären. Jedoch handelt es sich bei Seepocken und Miesmuscheln um Filtrierer mit Überschneidungen im Nahrungsspektrum. Beide können Partikel bis zu einer Mindestgröße von 2  $\mu\text{m}$  aufnehmen (Barnes 1959; Møhlenberg & Riisgard 1977), so daß Nahrungskonkurrenz zwischen den Arten zu erwarten ist. Hier ergibt sich die Frage, ob lebende Muscheln wirklich ein geeignetes Habitat für Seepocken darstellen, oder ob sie es nur zwangsläufig akzeptieren müssen, da ihnen kaum eine andere Ansiedlungsmöglichkeit im Wattenmeer zur Verfügung steht. Eine Muschelbank ist jedoch nicht nur eine Aggregation lebender Muscheln, denn auch ein großer Anteil an Schalenfragmenten abgestorbener Tiere ist in das Byssusgeflecht mit eingesponnen (Albrecht 1998). Mit der bevorzugten Ansiedlung auf leeren Muschelschalen könnten die Seepocken einer Nahrungskonkurrenz ausweichen. Überraschend ist aber, daß vergleichsweise wenige Balaniden auf leeren Muschelschalen anzutreffen sind, wogegen die höchsten Seepockenabundanzen auf lebenden Muscheln erreicht werden (persönliche Beobachtung).

Dieses Verteilungsmuster kann in zwei Faktoren begründet sein:

- a) Da Cyprislarven nicht wahllos jede zur Verfügung stehende Ansiedlungsmöglichkeit nutzen, sondern eine ausgesprochene Substratwahl zeigen (z.B. Crisp et al. 1985; Le Tourneux & Bourget 1988; Thompson et al. 1998), könnte eine Bevorzugung von lebenden Muscheln gegenüber totem Schalenmaterial vorliegen.
- b) Die Lebensbedingungen für Balaniden sind auf lebenden Miesmuscheln günstiger, was sich in einem schnelleren Wachstum, höherer Reproduktionsleistung und geringerer Mortalität und deshalb in höheren Abundanz auswirken könnte.

Welche Faktoren für das Rekrutierungsmuster der Seepocken verantwortlich sind, wurde in Freilandexperimenten ermittelt. Dabei wurde das Ansiedlungsverhalten der Cyprislarven auf lebenden und toten Muscheln untersucht (5. Kapitel). Zudem wurde die Mortalität, das Wachstum und die Reproduktionsleistung von adulten Seepocken auf lebenden und toten Muscheln verglichen.

Es wurde angenommen, daß die Larven der Balaniden lebende Muscheln als Substrat aktiv auswählen, da hier die Lebensbedingungen der adulten Tiere gegenüber totem Substrat verbessert sind, wie es von Laihonen & Furman (1986) für *Balanus improvisus* Darwin in der Ostsee beobachtet werden konnte. Zudem würden die Seepocken der Gefahr einer Einsedimentierung entgehen, da lebende Muscheln diese durch eine aktive Vertikalwanderung vermeiden können (Okun 1999). Insgesamt wären Miesmuscheln im Wattenmeer dann nicht nur eine akzeptierte „Notlösung“ für die Seepocken, sondern sie würden ein Substrat darstellen, was ihnen bevorzugte Lebensbedingungen zur Verfügung stellt.

#### **Effekte auf die Miesmuschel**

Wie die Seepocken, profitieren Miesmuscheln nicht zwangsläufig von ihrer Assoziation, denn sie sind im Gegensatz zu den Balaniden nicht auf die Anwesenheit des Partners angewiesen. Da sie als Basibiont von den Balaniden überwachsen werden, verändert sich ihre äußere Beschaffenheit deutlich. Der Bewuchs kann so stark ausfallen, daß die Muschelschalen vollständig mit Seepocken bedeckt sind (vgl. Abb. 6.2, Seite 103). Diese Strukturveränderung kann erhebliche Nachteile nach sich ziehen. Mit einem zwangsläufig zunehmenden Volumen erhöht sich der Strömungswiderstand der Muscheln, was dazu führen kann, daß die Muscheln losgerissen und in ungünstige Habitate verdriftet werden (Witman & Suchanek 1984). Zwar sind Muscheln in der Lage auf erhöhten hydrodynamischen Stress mit einer



vermehrten Byssusproduktion zu reagieren (Young 1985), wodurch sie eine Verdriftung vermeiden können. Jedoch ist die Bildung von Byssusfäden ein energetisch sehr aufwendiger Prozess (Price 1983) und könnte bei bewachsenen Muscheln zu Einschränkungen in anderen Lebensfunktionen führen (trade-off Effekt). In Verbindung mit der möglichen Nahrungskonkurrenz mit den sie bewachsenen Balaniden wurde deshalb geprüft, ob Seepockenbewuchs die Miesmuscheln negativ beeinflusst. Als Maß dafür wurde das Wachstum der Muscheln herangezogen und in Freilandexperimenten der Schalenzuwachs von Muscheln mit und ohne Seepockenbewuchs verglichen (6. Kapitel).

Miesmuschellarven in der Wassersäule benötigen als primäres Ansiedlungssubstrat filigrane Strukturen auf dem Wattboden. Diese werden im Wattenmeer vor allem von verzweigten Hydrozoen und feinen Algen gebildet. Haben die Larven ein geeignetes Ansiedlungssubstrat gefunden und eine Größe von etwa 1-2 mm erreicht, begeben sie sich erneut in die Wassersäule, um sich schließlich in einer schon etablierten Muschelbank anzusiedeln (Seed 1976; Seed & Suchanek 1992). Da für beide Siedlungsprozesse feingliedrige Strukturen notwendig sind, kann ihre Verfügbarkeit einen wesentlichen Faktor im Rekrutierungserfolg von Miesmuscheln darstellen (Reise et al. 1993).

Mit dem Seepockenbewuchs von Muschelbänken verändert sich die Oberflächenbeschaffenheit grundlegend. Balanidenschalen sind in ihrer Oberfläche viel stärker strukturiert als die relativ glatten Schalen der Miesmuscheln. Hinzu kommt, daß zwischen den einzelnen Seepocken eine große Anzahl an feinen Spalten entsteht. Diese neue Oberflächenstruktur kann den Ansiedlungsprozeß junger Muscheln begünstigen und zu einer erhöhten Rekrutierung führen (Seed 1969; Petraitis 1987; Navarrete & Castilla 1990; Barnes 2000). Ob dieser indirekte positive Effekt des Balanidenbewuchses auch für die Miesmuschelrekrutierung im Wattenmeer zutrifft, wurde in Freilanduntersuchungen geprüft. Dazu wurde die Ansiedlung juveniler *M. edulis* in experimentell geschaffenen Muschelbankflächen mit und ohne Seepockenbewuchs erfaßt.

Die Untersuchungen zum Rekrutierungserfolg juveniler Miesmuscheln wurden bisher noch nicht veröffentlicht und werden deshalb nicht in den Publikationen (3. – 6. Kapitel) behandelt. Sie sind aber in der zusammenfassenden Diskussion mit aufgenommen.

### **Populationsschwankungen von Balaniden**

Im Vergleich zu Felsküsten, wo die Verteilung, Dynamik und Ökologie von Balaniden intensiv erforscht wurde (Übersicht in Bertness 1999), gibt es nur wenige Untersuchungen über Seepocken im Wattenmeer. Zwar finden sie sich in Artenlisten und Biomasseerhebungen wieder (z. B. Asmus 1987; Reise et al. 1994), jedoch ist über interspezifische Wechselwirkungen und ihre Funktion im Gesamtökosystem nur wenig bekannt.

Mit dem Bewuchs von Miesmuscheln gehen Seepocken im Wattenmeer eine Beziehung mit einem Organismus ein, der eine elementare Bedeutung für den ganzen Lebensraum hat. Deshalb war es ein Ziel der vorliegenden Untersuchung vorhandene Aus- und Wechselwirkungen von Balanidenbewuchs auf Muschelbänken zu erkennen. Wesentlich dafür ist aber auch ein besseres Verständnis für die starken interannuellen Populationsschwankungen der Balaniden im Wattenmeer. Deshalb war es ein weiterer Schwerpunkt der Arbeit Hinweise über Faktoren zu erhalten, die Fluktuation im Balanidenbewuchs bestimmen können. Diese Kenntnisse sind Voraussetzung, um mögliche Vorhersagen von starken Seepockenjahrgängen und deren Effekten machen zu können.

In der Gesamtdiskussion werden die gefundenen Wechselwirkungen zwischen Balaniden und Miesmuscheln zusammengefaßt und diskutiert, welche Bedeutung starker Seepockenbewuchs für das Habitat Muschelbank haben kann. Da Miesmuscheln nicht nur von ökosystemarer, sondern auch von fischereiwirtschaftlicher Bedeutung sind, ist ein grundlegendes Wissen über biologische Prozesse und ihre Funktion innerhalb einer Muschelbank unerlässlich, um eine nachhaltige Nutzung und ein effektives Management zu gewährleisten. Darüber hinaus ist es ein Ziel des Nationalparks, den Schatz der natürlichen Prozesse im Wattenmeer zu schützen und zu bewahren. Um diesem Ziel gerecht werden zu können, sind umfangreiche und detaillierte Kenntnisse über die ablaufenden Prozesse von höchstem Stellenwert.

## Literatur

- Abrams PA (1987) On classifying interactions between populations. *Oecologia* 73: 272-281
- Albrecht A, Reise K (1994) Effects of *Fucus vesiculosus* covering intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 243-256
- Albrecht A (1995) Gemeinschaftsökologie von Makroalgen auf Miesmuschelbänken (*Mytilus edulis* L.) im Wattenmeer. Doktorarbeit, Universität Hamburg: 134 Seiten
- Albrecht AS (1998) Soft bottom versus hard rock: Community ecology of macroalgae on intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *J exp mar Biol Ecol* 229: 85-109
- Arthur W, Mitchell P (1989) A revised scheme for the classification of population interactions. *Oikos* 56(1): 141-143
- Asmus H (1987) Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. *Mar Ecol Prog Ser* 39: 251-266
- Asmus H, Asmus RM, Reise K (1990) Exchange processes in an intertidal mussel bed: a Sylt-flume study in the Wadden Sea. *Ber Biol Anst Helgoland* 6: 1-79
- Asmus RM, Asmus H (1991) Mussel beds: limiting or promoting phytoplankton? *J exp mar Biol Ecol* 148: 215-232
- Asmus RM, Asmus H, Wille A, Zubillaga GF, Reise K (1994) Complementary oxygen and nutrient fluxes in seagrass beds and mussel banks? In: *Changes in Fluxes in Estuaries* (Dyer KR, Orth RJ ed.) ECSA 22/ERF Symposium: 227-237
- Asmus H, Asmus R, Zubillaga GF (1995) Do mussel beds intensify the phosphorus exchange between sediment and tidal waters? *Ophelia* 41: 37-55
- Asmus H, Asmus R (1998) The role of macrobenthic communities for sediment-water exchange in the Sylt-Rømø Tidal Basin. *Senckenbergiana maritima* 29: 111-119
- Barnes H, Powell HAT (1953) The growth of *Balanus balanoides* (L.) and *B. crenatus* Brug. under varying conditions of submersion. *J Mar Biol Ass* 32: 107-128
- Barnes H (1959) Stomach contents and microfeeding of some common cirripedes. *Can J Zool* 37: 231-236
- Barnes H (1971) A review of some factors affecting settlement and adhesion in the cyprids of some common barnacles. In: *Adhesion in biological systems* (Manly RS ed) Acad. Press, New York: 89-111
- Barnes M (2000) The use of intertidal barnacle shells. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 38: 157-187
- Benzing IE (1989) The evolution of epiphytism. *Ecol Stud* 76: 15-43
- Bertness MD, Gaines SD, Stephens EG, Yund PO (1992) Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *J exp mar Biol Ecol* 156: 199-215

- Bertness MD (1999) The ecology of atlantic shorelines. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts U.S.A.: 417 Seiten
- Beukema JJ (1976) Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth J Sea Res* 10(2): 236-261
- Beukema JJ (1991) The abundance of shore crabs *Carcinus maenas* (L.) on a tidal flat in the Wadden Sea after cold and mild winters. *J exp mar Biol Ecol* 153: 97-113
- Beukema JJ, Honkoop PJC, Dekker R (1998) Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation. *Hydrobiologia* 375/376: 23-34
- Bloom SA (1975) The motile escape response of a sessile prey: a sponge-scallop mutualism. *J exp mar Biol Ecol* 17: 311-321
- Brown RA, O'Connor RJ (1974) Some observations on the relationships between oystercatchers *Haematopus ostralegus* L. and cockles *Cardium edule* L. in Strangford Lough. *Ir Nar J* 18: 73-80
- Bruteig IE (1994) Distribution, ecology and biomonitoring studies of epiphytic lichens on conifers. *Gunneria* 68: 1-24
- Buschbaum C (1997) Epibiose der Strandschnecke *Littorina littorea* (L.) im Wattenmeer. Diplomarbeit, Universität Braunschweig: 70 Seiten
- Buschbaum C, Reise K (1999) Effects of barnacle epibionts on the periwinkle *Littorina littorea* (L.). *Helgol Mar Res* 53: 56-61
- Commito JA, Dankers N (2001) Dynamics of spatial and temporal complexity in European and North American soft-bottom mussel beds. In: Ecological comparisons of sedimentary shores (Reise K ed). *Ecol Stud* 151, Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 39-60
- Crisp DJ, Walker G, Young GA, Yule AB (1985) Adhesion and substrate choice in mussels and barnacles. *J Colloid Interface Sci* 104: 40-50
- Dame RF, Dankers N (1988) Uptake and release of materials by a Wadden Sea mussel bed. *J exp mar Biol Ecol* 118: 207-216
- Dame R, Dankers N, Prins T, Jongsma H, Smaal A (1991) The influence of mussel beds on nutrients in the Western Wadden Sea and Eastern Scheldt Estuaries. *Estuaries* 14: 130-138
- Dame RF, Bushek D, Prins TC (2001) Benthic suspension feeders as determinants of ecosystem structure and function in shallow coastal waters. In: Ecological comparisons of sedimentary shores (Reise K ed). *Ecol Stud* 151, Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 11-38
- Dankers N, Koelemaj K (1989) Variations in the mussel population of the Dutch Wadden Sea in relation to monitoring of other ecological parameters. *Helgol Meeresunters* 43: 529-535
- Dankers N, Zuidema DR (1995) The role of the mussel (*Mytilus edulis* L.) and mussel culture in the Dutch Wadden Sea. *Estuaries* 18: 71-80

- Dernedde T (1993) Vergleichende Untersuchungen zur Nahrungszusammensetzung von Silbermöwe (*Larus argentatus*), Sturmmöwe (*L. canus*) und Lachmöwe (*L. ridibundus*) im Königshafen/Sylt. *Corax* 15: 222-240
- Dernedde T (1994) Foraging overlap of three gull species (*Larus* spp.) on tidal flats in the Wadden Sea. *Ophelia* Suppl. 6: 225-238
- Diederich S (2000) Verbreitung und Überlebensfähigkeit von eingeführten Pazifischen Austern (*Crassostrea gigas*) im Sylter Wattenmeer. Diplomarbeit, Universität Göttingen: 102 Seiten
- Dittmann D, Robles C (1991) Effect of algal epiphytes on the mussel *Mytilus californianus*. *Ecology* 72: 286-296
- Dittmann S (1990) Mussel beds – amensalism or amelioration for intertidal fauna? *Helgol Meeresunters.* 44: 335-352
- Drinnan RE (1957) The winterfeeding of the oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) on the edible cockle (*Cardium edule*). *J Anim Ecol* 26: 441-469
- Feifarek BP (1987) Spines and epibionts as antipredator defenses in the thorny oyster *Spondylus americanus* Hermann. *J exp mar Biol Ecol* 105: 39-56
- Fretter V, Graham A (1962) The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark: 755 Seiten
- Gaines S, Brown S, Roughgarden J (1985) Spatial variation in larval concentrations as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia* 67: 267-272
- Günther CP (1996) Development of small *Mytilus* beds and its effect on resident intertidal macrofauna. *Mar Ecol* 17: 117-130
- Goss-Custard JD, West AD, Dittmann S, Le V (1993) The availability and quality of the mussel prey (*Mytilus edulis*) of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Neth J Sea Res* 31: 419-439
- Hancock DA, Urquhart (1965) The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (*Cardium edule* L.). *Fish Invest London Ser Vol 24 No 2*: 1-33
- Hertzler I (1995) Nahrungsökologische Bedeutung von Miesmuschelbänken für Vögel (Laro-Limikolen) im Nordfriesischen Wattenmeer. Diplomarbeit, Universität Göttingen: 119 Seiten
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386
- Keough MJ, Downes BJ (1982) Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choice and early mortality. *Oecologia* 54: 348-352
- Klein-Breteler (1976) Migration of the shore crab, *Carcinus maenas*, in the Dutch Wadden Sea. *Neth J Sea Res* 10(3): 338-353
- Kress WJ (1989) The systematic distribution of vascular epiphytes. *Ecol Stud* 76: 234-270
- Kühl H (1954) Über das Auftreten von *Elminius modestus* Darwin in der Elbmündung. *Helgol Wiss Meeresunters* 5: 53-56

- Laihonen P, Furman ER (1986) The site of settlement indicates commensalism between blue-mussel and its epibiont. *Oecologia* 71: 38-40
- Leonard GH, Ewanchuk PJ, Bertness MD (1999) How recruitment, intraspecific interactions, and predation control species borders in a tidal estuary. *Oecologia* 118: 492-502
- Le Tourneux F, Bourget E (1988) Importance of physical and biological settlement cues used at different spatial scales by the larvae of *Semibalanus balanoides*. *Mar Biol* 97: 57-66
- Luetzge U (1989) Vascular epiphytes: setting the scene. *Ecol Stud* 76: 1-14
- Luther G (1987) Seepocken der deutschen Küstengewässer. *Helgol Meeresunters* 41: 1-43
- McGrorty S (1997) Winter growth of mussel *Mytilus edulis* as a possible counter to food depletion by oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Mar Ecol Prog Ser* 153: 153-165
- Möbius K (1877) Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin: Wiegandt, Hempel und Parey.
- O'Connor RJ, Brown RA (1977) Prey depletion and foraging strategy in the oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Oecologia* 27: 75-92
- Møhlenberg F, Riisgard HU (1977) Efficiency of particle retention in thirteen species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17: 239-246
- Navarrete SA, Castilla JC (1990) Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: effects of patch size on the utilization of space. *Mar Ecol Prog Ser* 68: 113-119
- Nehls G (1989) Occurrence and food consumption of the common eider, *Somateria mollissima*, in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. *Helgol Meeresunters* 43: 385-393
- Norton TA, Hawkins SJ, Manley NL, Williams GA, Watson DC (1990) Scraping a living: a review of littorinid grazing. *Hydrobiologia* 193: 117-138
- Odum EP (1991) Prinzipien der Ökologie: Lebensräume, Stoffkreisläufe, Wachstumsgrenzen. Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft mbH, Heidelberg: 305 Seiten
- Okun N (1999) Einfluß der Sedimentation auf die Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.). Diplomarbeit, Universität Hamburg: 68 Seiten
- Petraitis PS (1983) Grazing patterns of the periwinkle and their effect on sessile intertidal organisms. *Ecology* 64(3): 522-533
- Petraitis PS (1987) Factors organizing rocky intertidal communities of New England: herbivory and predation in sheltered bays. *J exp mar Biol Ecol* 109: 117-136
- Price HA (1983) Structure and formation of the byssus complex in *Mytilus* (Mollusca Bivalvia). *J Moll Stud* 49: 9-17
- Prins TC, Dankers N, Smaal AC (1994) Seasonal variation in the filtration rates of a semi-natural mussel bed in relation to seston composition. *J exp mar Biol Ecol* 176: 69-86

- Prins TC, Escaravage V, Smaal AC, Peeters JCH (1995) Nutrient cycling and phytoplankton dynamics in relation to mussel grazing in a mesocosm experiment. *Ophelia* 41: 289-315
- Ragnarsson SÁ, Raffaelli D (1999) Effects of the mussel *Mytilus edulis* L. on the invertebrate fauna of sediments. *J exp mar Biol Ecol* 241: 31-43
- Rangeley RW, Thomas MLH (1987) Predatory behaviour of juvenile shore crab *Carcinus maenas* (L.). *J exp mar Biol Ecol* 108: 191-197
- Reineck HE (1970) Das Watt-Ablagerungs- und Lebensraum. Senckenberg-Buch 50. Dr. Waldemar Kramer, Frankfurt am Main: 185 Seiten
- Reise K (1978) Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. *Helgol Wiss Meeresunters* 31: 55-101
- Reise K (1980) Hundert Jahre Biozönose – Die Evolution eines ökologischen Begriffs. *Naturwiss Rundschau* 33(8): 328-334
- Reise K (1985) Tidal flat Ecology – an experimental approach to species interactions. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 191 Seiten
- Reise K, Schubert A (1987) Macrobenthic turnover in the subtidal Wadden Sea: the Norderaue revisited after 60 years. *Helgol Meeresunters.* 41: 69-82
- Reise K (1989) Langfristige Veränderungen im Benthos des Wattenmeeres. *Arbeiten des Deutschen Fischerei-Verbandes* 48: 65-75
- Reise K, Herre E, Sturm M (1989) Historical changes in the benthos of the Wadden Sea around the island of Sylt in the North Sea. *Helgol Meeresunters* 43: 417-433
- Reise K (1991) Karl Möbius: Dredging the first community concept from the bottom of the sea. *Dt Hydrgr Z, Erg-H* 22/90: 149-152
- Reise K, Asmus R, Asmus H (1993) Ökosystem Wattenmeer-Das Wechselspiel von Algen und Tieren beim Stoffumsatz. *Biologie in unserer Zeit* 5: 301-307
- Reise K, Herre E, Sturm M (1994) Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 201-215
- Reise K (1998) Pacific oysters invade mussel beds in the European Wadden Sea. *Senckenbergiana maritima* 28: 176-175
- Rodríguez SR, Ojeda FP, Inestrosa NC (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. *Mar Ecol Prog Ser* 97: 193-207
- Ross DM (1971) Protection of the hermit crabs (*Dardanus* spp.) from octopus by the commensal sea anemone (*Calliactis* spp.). *Nature, Lond* 230: 401-402
- Saier B (im Druck) Direct and indirect effects of seastars *Asterias rubens* on mussel beds (*Mytilus edulis*) in the Wadden Sea. *J Sea Res*
- Scherer B, Reise K (1981) Significant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* L. in the Wadden Sea. *Kieler Meeresforsch, Sonderh* 5: 490-500

- Schories D (1995) Populationsökologie und Massenentwicklung von *Enteromorpha* spp. (Chlorophyta) im Sylter Wattenmeer. Doktorarbeit, Universität Hamburg: 148 Seiten
- Seed R (1969) The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchia) on exposed rocky shores. I. Breeding and settlement. *Oecologia* 3: 277-316
- Seed R (1976) Ecology. In: Marine Mussels: their ecology and physiology (Bayne BL ed). Cambridge University Press, Cambridge: 13-65
- Seed R, Suchanek TH (1992) Population and community ecology of *Mytilus*. In: Gosling, E. (ed) The mussel *Mytilus*. Ecology, physiology, genetics, and culture. Elsevier, Amsterdam: 87-168
- Sloan NA (1980) Aspects of the feeding biology of asteroids. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 18: 57-124
- Strasser M (2000) Rekrutierungsmuster ausgewählter Wattfauna nach unterschiedlich strengen Wintern. *Berichte zur Polar- und Meeresforschung* 377: 127 Seiten
- Suchanek TH (1985) Mussels and their role in structuring rocky shore communities. In: The ecology of rocky coasts: Essays presented to JR Lewis, Hodder and Stoughton (Moore PG, Seed R eds). Sevenoaks: 70-96
- Suchanek TH (1992) Extreme biodiversity in the marine environment: mussel bed communities of *Mytilus californianus*. *Northwest Environ J* 8: 150-152
- Thiel M, Darnedde T (1994) Recruitment of shore crabs *Carcinus maenas* on tidal flats: mussel clumps as an important refuge for juveniles. *Helgol Meeresunters* 48: 321-332
- Thompson RC, Norton TA, Hawkins SJ (1998) The influence of epilithic microbial films on the settlement of *Semibalanus balanoides* cyprids – a comparison between laboratory and field experiments. *Hydrobiologia* 375/376: 1-21
- Tsuchiya M, Nishihira M (1985) Islands of *Mytilus* as a habitat for small intertidal animals: effect of island size on community structure. *Mar Ecol Prog Ser* 25: 71-81
- Vance RR (1978) A mutualistic interaction between a sessile clam and its epibionts. *Ecology* 59(4): 679-685
- Wahl M (1989) Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Mar Ecol Prog Ser* 58: 175-189
- Wahl M (1996) Fouled snails in flow: potential of epibionts on *Littorina littorea* to increase drag and reduce snail growth rates. *Mar Ecol Prog Ser* 138: 157-168
- Wahl M (1997) Increased drag reduces growth of snails: comparison of flume and in situ experiments. *Mar Ecol Prog Ser* 151: 291-293
- Wahl M, Mark O (1999) The predominantly facultative nature of epibiosis: experimental and observational evidence. *Mar Ecol Prog Ser* 187: 59-66
- Watson DC, Norton TA (1985) Dietary preferences of the common periwinkle *Littorina littorea* (L.). *J exp mar Biol Ecol* 88: 193-211
- Wehner R, Gehring W (1995) Zoologie. Georg Thieme Verlag, Stuttgart New York: 861 Seiten



- Weigand C (1998) Seepocken im Wattenmeer - Einfluß von Sediment- und Wasserbewegung auf Abundanz, Biomasse und Mortalität von *Semibalanus balanoides* (L.) auf eulitoralischen Miesmuschelbänken. Diplomarbeit, Universität Bonn: 110 Seiten
- Wihelmsen U, Reise K (1994) Grazing on green algae by the periwinkle *Littorina littorea* in the Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 233-242
- Witman JD, Suchanek TH (1984) Mussels in flow: drag and dislodgement by epizoans. *Mar Ecol Prog Ser* 16: 259-268
- Young GA (1985) Byssus-thread formation by the mussel *Mytilus edulis*: effects of environmental factors. *Mar Ecol Prog Ser* 24: 261-271

## 2. Das Nordsylter Wattenmeer und seine Muschelbänke

### 2.1 Das Nordsylter Wattenmeer

Die Untersuchungen und Freilandexperimente der vorliegenden Arbeit wurden im Nordsylter Wattenmeer durchgeführt (Abb. 2.1). Hierbei handelt es sich um ein Tidebecken, das durch die Inseln Sylt, Rømø und dem Festland umschlossen wird. Seit 1927 ist Sylt durch den Hindenburgdamm mit dem Festland verbunden. Später (1947) wurde der Rømø-Damm errichtet. Beide Dämme stellen die südliche und nördliche Begrenzung des Tidebeckens dar, so daß die einzige Verbindung zur freien Nordsee durch das 2,8 km breite Lister Tief zwischen den Inseln Sylt und Rømø besteht. Detaillierte Untersuchungen über die Geologie und Hydrographie des Gebietes wurden in den Jahren 1990-1995 im Rahmen des interdisziplinären Forschungsprojektes „Sylter Wattenmeer Austauschprozesse (SWAP)“ durchgeführt (Gätje & Reise 1998), worauf sich die folgenden Angaben beziehen. Danach schließt das Tidebecken eine Fläche von 407 km<sup>2</sup> ein. Das bei Niedrigwasser trocken fallende Eulitoral nimmt ein Drittel der Gesamtfläche (134 km<sup>2</sup>) ein, wogegen 57 % (232 km<sup>2</sup>) das flache Sublitoral bis NN – 5 m und 10 % (41 km<sup>2</sup>) die tiefen Rinnen mit einer maximalen Tiefe von NN – 40,5 m umfassen.

Drei Hauptpriele verzweigen sich vom Lister Tief in das Innere der Bucht. Nach Norden zweigt das Rømø-Dyb ab, nach Süd-Osten das Høyer-Dyb und nach Süden die Lister Ley. Die Priele bestimmen das Strömungs- und Transportgeschehen des Wasserkörpers in der Bucht, der im Mittel bei Niedrigwasser 570x10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> umfaßt und bei Hochwasser um das Doppelte auf 1120x10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> ansteigt. Dabei werden die höchsten Strömungsgeschwindigkeiten im Lister Tief erreicht (1,3 ms<sup>-1</sup>). Diese fallen in den drei Hauptpriele auf 0,6 ms<sup>-1</sup> ab und bleiben auf den Wattflächen meist unter 0,1ms<sup>-1</sup>. Der mittlere Tidenhub beträgt ca. 2 m und der Salzgehalt im Gebiet liegt bei 30-32 psu. Die mittlere Jahrestemperatur des Wassers beträgt 9 °C, wobei im Sommerhalbjahresmittel 15 °C, und im Winterhalbjahresmittel 4 °C erreicht werden. Die Inseln Sylt und Rømø schützen die Bucht vor den vorherrschenden westlichen Winden (50 % Jahreshäufigkeit), die aber erhöhte Wasserstände (Windstau) und besonders hohen Seegang verursachen. Östliche Winde kommen seltener vor (30 % Jahreshäufigkeit) und verursachen niedrige Wasserstände und nur geringen Seegang.

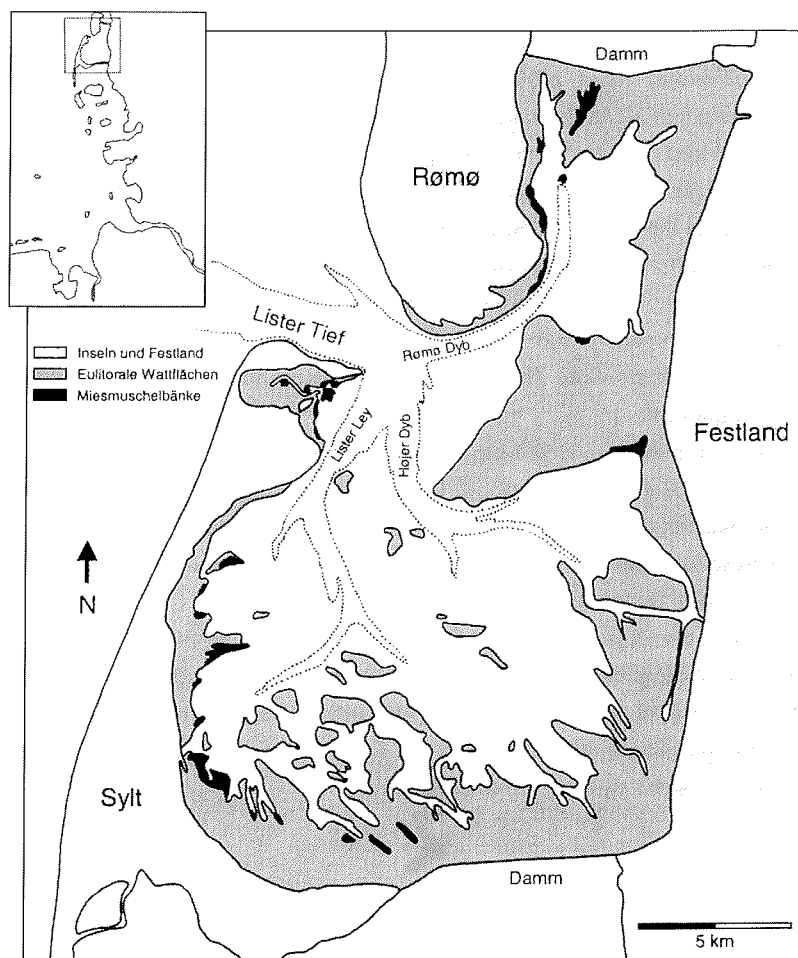


Abb. 2.1 Wattgebiet der Sylt-Rømø Bucht mit eulitoralen Muschelbänken (*Mytilus edulis* L.) und 5 m Tiefenlinie (punktiert); nach Reise et al. (1998), verändert

Der größte Teil des Eulitorals ist durch Sandwatt (72 %, 115 km<sup>2</sup>) gekennzeichnet, deren grobes Sediment auch im Sublitoral vorherrscht. Mischwatt findet sich als schmaler Streifen entlang der Inseln und Dämme und umfaßt 25 % (39 km<sup>2</sup>) der Fläche. Schlickwatt ist in größerer Ausdehnung nur südlich des Rømø-Dammes anzutreffen und erreicht 3 % (5 km<sup>2</sup>) der eulitoralen Flächen.

Die Biota der Sylt-Rømø-Bucht zeigen große Ähnlichkeiten mit anderen Regionen des Wattenmeeres, sind aber gekennzeichnet durch eine vergleichsweise hohe Biodiversität (über 2000 Arten) und Biomasse (etwa 50 g aschefreiem Trockengewicht m<sup>-2</sup>). Die Herzmuschel *Cerastoderma edule* (39 %) und der Wattwurm *Arenicola marina* (L.) (20 %) machen den größten Anteil der Biomasse im Eulitoral aus. Im Sublitoral dagegen dominiert heute die erst Ende der siebziger Jahre eingeschleppte Amerikanische Schwertmuschel *Ensis americanus* (Binney) (Armonies & Reise 1999). Sie gehört zu etwa 20 Arten, die mit dem zunehmenden interkontinentalen Schiffsverkehr seit Mitte des 19. Jahrhunderts in das Sylter Seegebiet eingewandert sind (Reise et al. 1999). Die höchsten Individuenzahlen erreichen die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* (Pennant) und der Polychaet *Pygospio elegans* Claparède.

Die Fischfauna im Nordsylter Wattenmeer unterscheidet sich nicht wesentlich von anderen Gebieten. Allerdings ist der Anteil junger Plattfische (Scholle *Pleuronectes platessa* L., Flunder *Platichthys flesus* (L.), Seezunge *Solea solea* (L.)) vergleichsweise niedrig, was auf den geringen Anteil eulitoralischer Flächen und Schlickwatten im Gebiet zurückgeführt wird.

Auch die Anzahl und Artenzusammensetzung der Vögel zeigt keine wesentlichen Unterschiede zu anderen Wattbereichen. Die höchsten Dichten werden während des Frühjahrs- und Herbstzuges (>150.000 Individuen) erreicht. Die häufigste Art ist der Alpenstrandläufer *Calidris alpina* (L.), wogegen die Biomasse durch die Eiderente *Somateria molissima* L. dominiert wird.

## 2.2 Miesmuschelbänke (*Mytilus edulis* L.)

Epibenthische Bänke der Miesmuschel *Mytilus edulis* finden sich überwiegend an den leewärtigen Bereichen der Inseln Sylt und Rømø, wo sie vor westlichen Stürmen geschützt sind (Abb. 2.1). Insgesamt nehmen sie eine Fläche von 3 km<sup>2</sup> ein (0,3 % der Gesamtfläche), wobei ihre Hauptverbreitung im unteren Eulitoral liegt, an denen sie 1 – 2 Stunden pro Tide frei fallen.

Im Sublitoral finden sich durch eine intensive Saatmuschelfischerei kaum mehr natürliche Miesmuschelbänke. Hier dominieren Muschelkulturflächen, die auf etwa 10 km<sup>2</sup> ausgewiesen, aber unregelmäßig besetzt sind. Letzte natürlich vorkommende sublitorale Miesmuschelbänke finden sich nur noch im östlichen Bereich des

Königshafens, einer geschützten Gezeitenbucht im Norden der Insel Sylt (Abb. 2.2). Hier erstrecken sich zusammenhängende Muschelflächen vom Eulitoral bis in das angrenzende Sublitoral, die von der Fischerei weitgehend unbeeinflusst sind und deshalb für die Durchführung der Freilandexperimente in der vorliegenden Arbeit herangezogen wurden.

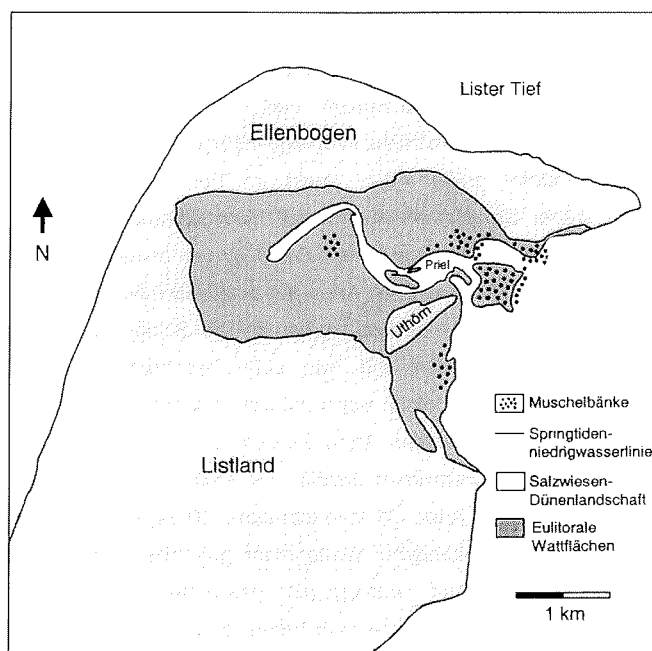


Abb.2.2 Eulitorale und sublitorale Muschelbänke im Königshafen von Sylt. Alle Freilandexperimente wurden auf Miesmuschelbänken nördlich des Ost-West verlaufenden Priels durchgeführt

Erste ökologische Untersuchungen an Miesmuschelbänken im Gebiet wurden von Wohlenberg (1937) am Anfang des 20. Jahrhunderts durchgeführt. Ein historischer Vergleich zeigt, daß sich die Lage der Muschelbänke seitdem wenig verändert hat, obwohl Flächenausdehnung und Muscheldichte Schwankungen unterliegen (Reise et al. 1989).

Miesmuscheln verspinnen sich gegenseitig mit Byssusfäden zu biogenen Riffen, die wie ein Teppich den Wattflächen aufliegen und erreichen dabei Dichten von

bis zu 4000 Tieren pro m<sup>2</sup> (siehe 6. Kapitel). Daraus resultiert im Vergleich zu anderen Wattgebieten eine hohe Biomasse, ein hoher Stoffumsatz und eine hohe Sekundärproduktion (Asmus 1987; Asmus et al. 1990, 1995; Asmus & Asmus 1993; Reise et al. 1993, 1994).

Im Wattenmeer bieten die Schalen der Miesmuscheln die einzige großflächige Ansiedlungsmöglichkeit für Organismen, die auf ein hartes Substrat angewiesen sind. Im Untersuchungszeitraum von 1998 - 2000 ergab eine Artenaufnahme einen Einblick in die Vielfalt von sessilen Organismen auf natürlichen Muschelbänken (Tab. 2.1). Dafür wurden im Nordsylder Wattenmeer eulitorale und sublitorale (unterhalb Springtidenniedrigwasser) Muschelbänke in unregelmäßigen Abständen untersucht. Im Eulitoral konnten relativ große Arten direkt im Feld bestimmt werden. Zur Identifizierung kleinerer Organismen wurden den Muschelbänken Proben mit einem Stechrohr (30 cm Durchmesser) entnommen. Diese wurden anschließend über einem 1000 µm Sieb gespült, und die sessilen Arten auf den Muscheln im Labor bestimmt. Proben von sublitoralen Muschelbänken wurden mittels Schiffseinsatz und Dredge (Maschenweite 1 cm) gewonnen und, wie oben beschrieben, behandelt. Die Bestimmung der Organismen erfolgte, wenn möglich, bis auf Artniveau, mindestens jedoch bis zur Gattung. Zu sessilen Arten wurden festsitzende und nur zu einer geringen Mobilität befähigte Organismen gezählt (z.B. *Metridium senile* (L.)).

Insgesamt konnten 69 Arten (31 Invertebraten-, 37 Algen- und 1 Flechtenart) auf Miesmuschelbänken im Nordsylder Wattenmeer gefunden werden, wobei noch weitere 19 sessile Arten auf anthropogen geschaffenen Hartsubstrat, wie Hafentouren, Steinschüttungen und Schwimmpontons, angetroffen wurden (Tab. 2.1).

Quantitative Angaben über die Häufigkeit der einzelnen Organismen sind auf Muschelbänken aufgrund der Komplexität des Habitates sehr schwierig zu machen. Um dennoch eine Abschätzung über die Regelmäßigkeit des Vorkommens einzelner Arten treffen zu können, wurde ihre „Auffälligkeit“ bestimmt (vgl. Janke 1986). Dabei wurde eine Unterscheidung zwischen häufig vorkommend (+), regelmäßig vorkommend (±) und selten vorkommend (-) getroffen. Diese Angaben können nur von subjektivem Wert sein, da sie sehr von der Größe und Auffälligkeit der einzelnen Art abhängen (manche feinen Rotalgen waren nur mit Hilfe eines Mikroskops bestimmbar). Dennoch wurde nicht darauf verzichtet, um eine grobe Tendenz in der Häufigkeit einer Art angeben zu können.

Taxonomische Namen sind oft Änderungen unterworfen. In dieser Arbeit wurden die Arbeiten von Hayward & Ryland (1995) (Fauna) und Schories et al. (1997) (Algen) für die Namensgebung zugrunde gelegt.

Bei den Aufwuchsorganismen ist zu berücksichtigen, daß nicht alle Arten immer direkt mit den Muschelschalen in Kontakt stehen. Deshalb wurde eine Unterscheidung zwischen „primärem und sekundärem Aufwuchs“ durchgeführt. Diese soll Aufschluß darüber geben, ob ein Organismus direkt auf den Muschelschalen wächst und/oder sich auf einem anderen Epibiont ansiedelt und dann mit der Miesmuschel indirekt assoziiert ist.

Die vorliegende Artenaufnahme stellt nicht den Anspruch auf Vollständigkeit. Sie ist jedoch ein Hinweis auf die Artenvielfalt, die sessile Organismen auf Miesmuschelbänken im Wattenmeer erreichen können.

Tabelle 2.1. Artenliste der auf Miesmuschelbänken und anthropogenem Hartsubstrat gefundenen sessilen Organismen im Untersuchungszeitraum von 1998-2000. Die taxonomische Namensgebung erfolgte nach Hayward & Ryland (1995) und Schories et al. (1997).

auf *M. edulis*: Art mit *Mytilus edulis* assoziiert; **P**: primärer Epibiont auf *M. edulis*; **S**: sekundärer Epibiont auf *M. edulis* (Erläuterungen siehe Text)

(+) häufig vorkommend, (±) regelmäßig vorkommend, (-) selten vorkommend

an Hartsubst.: Art mit anthropogenem Hartsubstrat assoziiert

Eulit.: im Eulitoral lebend; Sublit.: im Sublitoral lebend

Taxon	auf <i>M. edulis</i>	an Hartsubst.	Eulitoral	Sublitoral
<b>Lichenes</b>				
<i>Arthopyrenia sublithoralis</i> (Leight)	P/S +		•	
<b>Diatomeae</b>				
<i>Berkeleya</i> spp. Kütz	P/S ±		•	
<i>Grammatophora</i> spp. Ehrenberg	P/S ±	±	•	•
<i>Licmophora</i> spp. C. A. Ag.	P/S –	–	•	
<b>Chlorophyta</b>				
<i>Bryopsis plumosa</i> (Huds.) C. A. Ag.	P/S ±		•	
<i>Chaetomorpha aerea</i> (Gooden ex Dillw.) Kütz	S ±		•	
<i>Chaetomorpha linum</i> (O.F. Müller in Flor. dan.) Kütz.	S ±		•	
<i>Chaetomorpha sutoria</i> (Berk.) Kornmann	S ±		•	
<i>Cladophora sericea</i> (Huds.) Kütz. sensu van den Hoek	P/S ±		•	
<i>Codium fragile</i> (Suringar) Hariot	P/S ±		•	
<i>Enteromorpha</i> spp. Link	P/S +	+	•	
<i>Enteromorpha compressa</i> (L.) Grev.	P/S ±	±	•	
<i>Enteromorpha flexuosa</i> (Wulfen Ex Roth) J. G. Ag.	P/S ±	±	•	
<i>Enteromorpha linza</i> (L.) J. G. Ag.	P/S –		•	
<i>Enteromorpha prolifera</i> (O.F. Müller in Flor. dan.) J.G.Ag.	P/S ±	±	•	
<i>Ulvoopsis grevillei</i> (Thuret) Gayral	P/S –		•	



Taxon	auf <i>M. edulis</i>	an Hartsbst.	Eulitoral	Sublitoral
<b>Phaeophyta</b>				
<i>Ascophyllum nodosum</i> (L.) Le Jol.		-	•	
<i>Ectocarpus</i> spp. Lyngbye		-		•
<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillw.) Lyngb.	P/S +	+	•	•
<i>Elachista fucicola</i> (Vellay) Aresch.	P/S +	±	•	•
<i>Fucus spiralis</i> L. var. <i>platycarpus</i> (Thur.) Batt.		-	•	
<i>Fucus vesiculosus</i> L.	P/S +	+	•	
<i>Fucus vesiculosus</i> L. f. <i>mytili</i> (Nienburg) Nienhuis	S +		•	
<i>Giffordia granulosa</i> (Sm.) Hamel	P/S -	-	•	
<i>Himantalia elongata</i> (L.) S. F. Gray		-	•	
<i>Laminaria saccharina</i> (L.) Lamour.		-		•
<i>Petalonia fascia</i> (Müller in Flor. dan.) Kuntze	P/S ±		•	
<i>Ralfsia verrucosa</i> (Aresch.) J. G. Ag.	P/S +	±	•	
<i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt	P ±	-		•
<b>Rhodophyta</b>				
<i>Acrochaetium secundatum</i> (Lyngb.) Dixon	P/S ±	±	•	•
<i>Antithamnion plumula</i> (Ellis) Thur. In Le Jolis		-		•
<i>Bangia atropurpurea</i> (Roth) C. A. Ag.	P/S -		•	
<i>Callithamnion corymbosum</i> (Smith in Engl. Bot.)		-	•	
<i>Ceramium nodulosum</i> (Lightf.) Ducluz.	P/S +	+	•	•
<i>Colaconema daviesii</i> (Dillw.) Stegenga	S ±	±		•
<i>Chondrus crispus</i> Stackh.	P/S +		•	•
<i>Dumontia contorta</i> (Gmel.) Rupr.	P/S +		•	
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillw.)	P/S +	+	•	•
<i>Erythrotrichia reflexa</i> (Crouan et Crouan) De Toni sensu Rosenv.	P/S +	+	•	•
<i>Gracilaria verrucosa</i> (Huds.) Papenf.	P/S -		•	
<i>Polysiphonia</i> spp. Greville	P/S +	+	•	•
<i>Polysiphonia elongata</i> (Huds.) sprengel	P/S +	+	•	•

Taxon	auf <i>M. edulis</i>	an Hartsubst.	Eulitoral	Sublitoral
<i>Polysiphonia fucoides</i> (Huds.) Grev.	P/S +	+	•	•
<i>Porphyra umbilicalis</i> (L.) Kütz.	P/S +	+	•	
<i>Stylonema alsidii</i> (Zanard.) Drew	P/S +	+	•	•
Ciliata				
<i>Vorticella</i> spp. Ehrenberg	P/S +	+	•	•
<i>Eufolliculina</i> spp.	P/S ±		•	•
Porifera				
<i>Halichondria panicea</i> (Pallas)	P/S +	±	•	•
<i>Leucosolenia botryoides</i> (Ellis & Solander)		–		•
Hydrozoa				
<i>Coryne pusilla</i> Pallas	P/S –			•
<i>Hydractinia echinata</i> (Fleming)	P/S +	+	•	•
<i>Hydrallmania falcata</i> (L.)	P/S –			•
<i>Obelia</i> spp.	P/S –			•
<i>Obelia dichotoma</i> (L.)		–		•
<i>Obelia geniculata</i> (L.)		–		•
<i>Obelia longissima</i> (Pallas)	P/S +	+	•	•
<i>Sarsia tubulosa</i> (M. Sars)	P/S ±			•
<i>Sertularia cupressina</i> (L.)	P/S –			•
<i>Tubularia larynx</i> Ellis & Solander	P/S –	±	•	•
Anthozoa				
<i>Metridium senile</i> (L.)	P/S +	+	•	•
<i>Sagartiogeton undatus</i> (Müller)	P/S ±	±	•	•
Mollusca				
<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg)	P/S +	±	•	•
<i>Crepidula fornicata</i> (L.)	P/S +	±	•	•
<i>Lepidochitona cinerea</i> (L.)	P/S ±	–	•	•

Taxon	auf <i>M. edulis</i>	an Hartsbst.	Eulitoral	Sublitoral
<b>Polychaeta</b>				
<i>Lanice conchilega</i> (Pallas)	P/S -	-	•	•
<i>Polydora ciliata</i> (Johnston)	P/S +	+	•	•
<i>Pomatoceros triqueter</i> (L.)		-	•	•
<i>Spirorbis</i> spp.		-		•
<b>Crustacea</b>				
<i>Balanus balanus</i> (L.)		-		•
<i>Balanus crenatus</i> Bruguière	P +	+	•	•
<i>Corophium sextonae</i> Crawford		+		•
<i>Elminius modestus</i> Darwin	P ±	±	•	
<i>Jassa falcata</i> (Montagu)		±		•
<i>Limnoria lignorum</i> (Rathke)		±	•	
<i>Semibalanus balanoides</i> (L.)	P +	+	•	•
<b>Bryozoa</b>				
<i>Alcyonidium mytili</i> (Dalyell)	P/S +	+	•	•
<i>Bowerbankia gracilis</i> (Leidy)	P/S -	-		•
<i>Bowerbankia imbricata</i> (Adams)	P/S -	-		•
<i>Conopeum reticulum</i> (L.)	P/S +	+	•	•
<i>Crisia eburnea</i> (L.)		-	•	•
<i>Electra pilosa</i> (L.)	P/S +	±	•	•
<i>Flustra foliacea</i> (L.)	S -		•	•
<b>Ascidia</b>				
<i>Aplidium nordmanni</i> (Milne Edwards)	P/S -	±	•	
<i>Ascidella</i> spp.		+		
<i>Botryllus schlosseri</i> (Pallas)	P/S -	+		•
<i>Ciona intestinalis</i> (L.)		-		•
<i>Molgula</i> spp.	P/S -	+		
<i>Styela clava</i> Herdman	P/S -	+		•
Summe 88	69	61	64	65

## Literatur

- Armonies W, Reise K (1999) On the population development of the introduced razor clam *Ensis americanus* near the island of Sylt (North Sea). *Helgol Meeresunters* 52: 291-300
- Asmus H (1987) Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. *Mar Ecol Prog Ser* 39: 251-266
- Asmus H, Asmus R, Reise K (1990) Exchange processes in an intertidal mussel bed: a Sylt-flume study in the wadden Sea. *Ber Biol Anst Helgoland* 6: 1-79
- Asmus H, Asmus R (1993) Phytoplankton – Mussel bed interactions in intertidal ecosystems. In: *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes* (Dame RF ed.). Springer-Verlag: 584 Seiten
- Gätje C, Reise K (1998) *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport- und Stoffumwandlungsprozesse*. Springer, Berlin: 567 Seiten
- Hayward PJ, Ryland JS (1995) *Handbook of the marine fauna of north-west Europe*. Oxford University Press. Oxford New York Tokyo: 800 Seiten
- Janke K (1986) Die Makrofauna und ihre Verteilung im Nordost-Felswatt von Helgoland. *Helgol Meeresunters* 40: 1-55
- Reise K, Herre E, Sturm M (1989) Historical changes in the benthos of the Wadden Sea around the island of Sylt in the North Sea. *Helgol Meeresunters* 43: 417-433
- Reise K, Asmus R, Asmus H (1993) Ökosystem Wattenmeer – Das Wechselspiel von Algen und Tieren beim Stoffumsatz. *Biologie in unserer Zeit* 5: 301-307
- Reise K, Herre E, Sturm M (1994) Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 201-215
- Reise K, Lackschewitz D, Bayerl K-A (1998) Verteilung der Wattbiotope im Lister Tidebecken. In: *Umweltatlas Wattenmeer, Band I: Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer*, Ulmer Stuttgart: 136-137
- Reise K, Gollasch S, Wolff WJ (1999) Introduced marine species of the North Sea coasts. *Helgol Meeresunters* 52: 219-234
- Schories D, Albrecht A, Lotze H (1997) Historical changes and inventory of macroalgae from Königshafen bay in the northern Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 51: 321-341
- Wohlenberg E (1937) Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. *Helgol wiss Meeresunters* 1: 1-92

### 3. Kapitel

## Direct and indirect effects of *Littorina littorea* (L.) on barnacles growing on mussel beds in the Wadden Sea

Buschbaum C (2000) Hydrobiologia 440: 119-128

© 2000 Kluwer Academic Publishers

### Abstract

On the extensive sedimentary tidal flats of the Wadden Sea, beds of the blue mussel *Mytilus edulis* represent the only major hard substrate and attachment surface for sessile organisms. On this substrate the barnacle *Semibalanus balanoides* is the most frequent epibiont. In summer 1998, it occurred on over 90 % of the large sized mussels (> 45 mm shell length) and the dry weight of barnacles reached 65 % of mussel dry weight. However, the extent of barnacle overgrowth is not constant and differs widely among years. Periwinkles (*Littorina littorea*) may reach densities > 2000 m<sup>-2</sup> on intertidal mussel beds. Field experiments were conducted to test the effect of periwinkle grazing on barnacle densities. An experimental reduction of grazing and bulldozing pressure by periwinkles resulted in increased recruitment of barnacles, while barnacle numbers decreased with increasing snail density. The highest numbers of barnacles survived in the absence of *L. littorea*. However, a lack of periwinkle grazing activity also facilitated settlement of ephemeral algae which settle later in the year. Field experiments showed that the growth rate of barnacles decreased in the presence of these ephemeral algae. Thus, *L. littorea* may reduce initial barnacle settlement, but later may indirectly increase barnacle growth rate by reducing ephemeral algae. It is suggested that periwinkle density may be a key factor in the population dynamics of *S. balanoides* on intertidal mussel beds in the Wadden Sea.

## Introduction

The Wadden Sea is one of the largest coastal soft bottom habitats in the world. In contrast to rocky shores it is dominated by rather unstable sediments and primary hard substrata for colonization of sessile epifauna and macroalgae are generally rare. However, epibenthic mussel beds of *Mytilus edulis* L. provide a widely available substratum for epibionts (aggregations of live blue mussels and shell fragments form three-dimensional structures within otherwise macroscopically unstructured mud and sandflats). This secondary hard substrate is utilized by a large number of sessile epifauna and algae (Sebens 1982; Matsumasa and Nishihira 1994; Albrecht 1998).

On rocky shores, herbivorous grazers are very important in structuring patterns of distribution and abundance of algae (e.g. Lubchenco 1978; Lubchenco and Gaines 1981; Hawkins and Hartnoll 1983; Janke 1990; Vadas 1992; Anderson and Underwood 1997; Kim 1997). Removal of algae by grazing activity causes direct and indirect effects on other sessile organisms (e.g. Petraitis 1983, 1987; Bertness 1984; Dungan 1986, 1987; Vadas 1992; Anderson and Underwood 1997; Kim 1997). For example, Van Tamelen (1987) showed that removal of algae by gastropod grazers indirectly led to higher recruitments of barnacles.

On mussel beds in the Wadden Sea, grazing periwinkles, *Littorina littorea* (L.), achieve high densities of hundreds of snails per m<sup>2</sup> (Wilhelmsen and Reise 1994). Their grazing pressure limits the distribution of ephemeral macroalgae which are generally rare in this habitat (Albrecht 1998). Grazing and bulldozing by herbivorous snails was also found to be a mortality factor in young balanids (Connell 1961; Dayton 1971; Denley and Underwood 1979; Hawkins 1983; Underwood et al. 1983; Petraitis 1983; Farrell 1988; Miller and Carefoot 1989). Nevertheless, intertidal mussel beds are often strongly overgrown by the barnacle *Semibalanus balanoides* L. The extent of barnacle epigrowth, however, shows strong temporal variation and differs widely among years (personal observation).

The aim of this study was to test the hypothesis that these activities of *L. littorea* would reduce survival of recently-settled barnacles on mussel beds in the Wadden Sea. In this case, inter-annual fluctuations in snail densities may be responsible for different barnacle settlement success. However, recently settled barnacles may grow very fast (Bertness 1984; Luther 1987), and within a short time period, attain a size refuge that protects them from grazing and bulldozing activity (Denley and Underwood

1979). Then the snails may actually have positive effects on the barnacles because their grazing activity suppresses algal epigrowth which may have disadvantageous effects for balanids (Crisp 1960). Therefore, it was hypothesized that exclusion of snails would facilitate the development of ephemeral algae on mussel shell surfaces and that increasing algal epigrowth would reduce barnacle growth rate. Thus, the effect of periwinkle activity would then switch from a direct negative effect on early stages towards an indirect positive effect on the growth rate of balanids that had attained a size refuge from grazing and bulldozing pressure.

## Material and Methods

### Study area

Investigations were carried out in Königshafen, a shallow tidal bay of about 4.5 km<sup>2</sup>, north of the island of Sylt in the North Sea (55° 02' N, 08° 06' E) (Fig. 3.1). Sandy dunes form the northern and western boundary of the bight while it is limited by dikes in the south. The tidal water enters the bight through a tidal channel in an east-west direction. Due to aerial input of dune sand, the sediment is relatively coarse grained in comparison with other intertidal areas of the north German Wadden Sea. The area belongs to the cold temperate region with a mean annual water temperature of about 9 °C, a summer average of 15 °C, and a winter average of 4°C. The tides are semidiurnal and average tidal range is about 1.8 m. Salinity remains close to 30 psu. Further information about hydrography, geology, sediments and biota of the study area is given elsewhere (Reise 1985; G. Austen 1994; I. Austen 1994; Bayerl and Higelke 1994; Reise et al. 1994).

Intertidal mussel beds cover 1 % of the intertidal area of Königshafen and are partly covered by the brown algae *Fucus vesiculosus* forma *mytili* (Nienburg), which lacks a holdfast and reproduces only vegetatively (Albrecht 1998). In general, large sized mussels (> 45 mm shell length) are located in the top layer of the mussel beds and are often heavily overgrown by balanids. Smaller and newly-settled mussels (shell length ≤ 45 mm) are situated underneath and are attached to the byssus threads of the large mussels. Finally, many small sized mussels stick in sediment which is finer than in the surrounding tidal flats (Albrecht 1994; Okun 1999) due to biodeposit accumulation (Dittmann 1987).

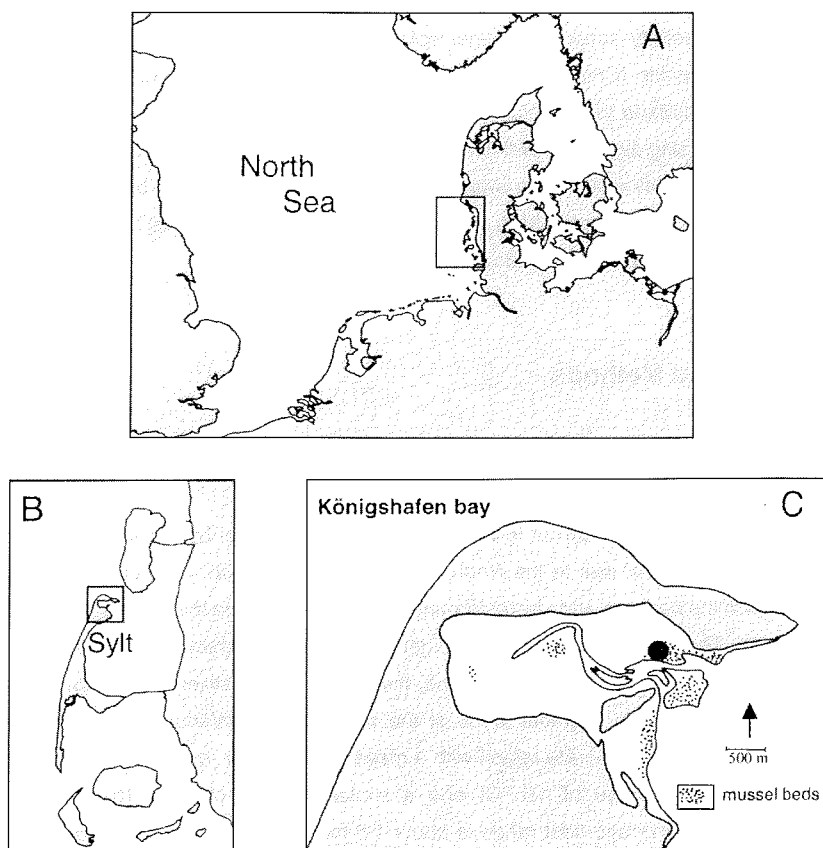


Fig.3.1 Location of the study area: the Königshafen bay (C) in the north of the island of Sylt (B) in the North Sea (A). Investigation site is marked by a black circle

In the northern Wadden Sea, the periwinkle *L. littorea* achieves high abundance in these mussel beds. Average densities are about 400 m<sup>-2</sup> (Reise et al. 1994) but in some years they are far more abundant. Ephemeral algae are dominated by different *Enteromorpha* species. These are restricted to intertidal flats and rarely occur on mussel beds due to high periwinkle grazing pressure (Wilhelmsen and Reise 1994; Albrecht 1998). Growth of ephemeral algae starts mostly in the beginning of June after the settlement of *S. balanoides* in April and May (Luther 1987).



### Extent of barnacle overgrowth on intertidal mussels beds

From June 1998 to August 1999 the extent of *Semibalanus balanoides* was examined on an intertidal mussel bed which is located north of the tidal channel (Fig. 3.1). Species composition and abundance of mussels in this bed did not differ from other mussel beds in the Königshafen area. Samples were taken in June and September 1998, and in March, May and August 1999 using a box corer of 400 cm<sup>2</sup> (sampling depth of 25 cm). At each sampling date, six replicates were taken. In the laboratory, samples were washed over a 1000 µm sieve, and mussels and *L. littorea* were counted. Afterwards, barnacle epigrowth was removed from the mussels and barnacles, and *M. edulis* were dried separately (3 days, 75 °C) to a constant weight. Dry weight of mussels and barnacle overgrowth was determined to the nearest 0.01 g. However, only *M. edulis* with a shell length > 45 mm were examined because smaller mussels were not overgrown by barnacles. The commencement of barnacle settlement on mussels was noted.

### Grazing experiments

The influence of periwinkles on the abundance of recently-settled barnacles on mussel shell surfaces was investigated by grazer exclusion experiments on the same intertidal bed of *Mytilus edulis* where barnacle overgrowth was determined. To keep snail densities constant, circular cages (25 cm high, 20 cm in diameter) with walls made of 6 x 6 mm<sup>2</sup> rust resistant wire netting were used. The upper and lower end of the cages were stabilized with a plastic ring (20 cm in diameter). Roofed cages were used to prevent snail migration. On 20 March 1999 (i.e. before settlement of barnacles), the cages were fixed carefully to the mussel bed using three iron rods per cage (50 cm length; 6 mm in diameter). Care was taken to prevent periwinkles from passing underneath the cages. Caged mussels were cleaned of any epigrowth using a knife. The experiment included six treatments:

1. no snails in the cages;
2. reduced natural density of *L. littorea* (20 snails per cage corresponding to a density of approximately 650 m<sup>-2</sup>);
3. natural (ambient) snail density of March 1999 (50 snails per cage; ~1500 snails m<sup>-2</sup>); and

4. three fold natural density (150 *L. littorea* per cage; ~ 4500 snails per m<sup>2</sup>).

Two treatments served as a control of possible cage artefacts:

5. open cages with walls which left a 10 cm space above the ground so that snails could freely pass into and out of the treated area; and
6. untreated areas of the same size as cages.

Each treatment was replicated 6-fold with a random distribution on the mussel bed. On 13/14 May 1999 (after an experimental period of 8 weeks), when most barnacles had settled, barnacle epigrowth in the cages was determined. This was done using a clear sheet of pvc which was pierced by 100 randomly distributed holes each of 4 mm diameter, resembling the design used by Bertness (1984). The sheet had the same diameter as the cages, and was placed on the top of the cage after removing the roof and enclosed snails. Percent cover of the barnacle epigrowth on caged mussels was obtained by counting the holes with balanids visible underneath. The obtained barnacle percent cover per cage was a rough estimate of barnacle abundance.

#### **Periwinkle grazing effect on different barnacle size classes**

A laboratory experiment was performed to test at which size newly-settled *S. balanoides* are protected against grazing pressure of *L. littorea*. Five size classes of barnacles were tested (each 6-fold replicated):

1. attached but not metamorphosed cypris larvae;
2. freshly metamorphosed barnacles with a basal shell diameter of 0.3 - 0.5 mm;
3. barnacles with basal shell diameter of about 1 mm;
4. barnacles with basal shell diameter of 2 - 3 mm; and
5. barnacles with a basal shell diameter of 5 mm.

For this experiment overgrown mussels with a shell size of 50-60 mm were collected in the field and all barnacles were removed except for one size class. The number of the remaining barnacles was counted (10 - 15 barnacles per mussel) and each mussel was transferred to an aquarium (18 cm length, 12 cm width, 12 cm height) filled with a 2-cm layer of sandy sediment and a 10-cm layer of filtered sea water. Two specimens of *L.*

*littorea* were added two each aquarium (containing a single mussel). A circular fence made of galvanized 6 x 6 mm<sup>2</sup> wire netting surrounded the mussel and the two periwinkles, preventing escape of the snails because they avoid contact with galvanized surfaces (Bertness 1984). As a control the same experiment was repeated without snails. The experiment started on 13 May, 1999. The number of barnacles remaining per mussel was counted after 24 h.

### Exclusion of grazers

The effect of *L. littorea* on algal development and barnacle growth rates was tested by a further field experiment using the same cages as before (25 cm high, 20 cm in diameter). On 24 June 1999, cages were fixed on a tidal flat with mussel clusters near the investigated mussel bed. Each cage contained seven mussels (shell size: 50-60 mm) with 10 – 15 barnacles per mussel and no algal epiphytes initially. The number of barnacles per cage was counted and the rostro-carinal length of the barnacle apertures was measured to the nearest 0.01 mm using a stereo microscope with ocular micrometer. At the beginning of the experiment, barnacle apertures had a length of 2.00 - 3.00 mm. There were 3 treatments, each replicated 6-fold:

1. cages with barnacle overgrown mussels and 20 snails added;
2. cages with barnacle overgrown mussels but without snails; and
3. cages in which barnacle overgrown mussels were cleaned of algal epiphytes by hand. This was done using a brush and a sponge at weekly intervals. All snails were removed from these cages at the beginning of the experiment.

The last treatment served as a control to test if it was really the cleaning activity of snails that influences algal development and barnacle growth. On 26 September 1999 (after an experimental period of 13 weeks), apertures of barnacles were measured again and coverage by ephemeral algae of each mussel shell surface was estimated to the nearest 10 %. To determine barnacle mortality, the number of live balanids was counted.

### Statistical analysis

Results were calculated as mean values with standard deviation ( $\bar{x} \pm \text{SD}$ ). All experiments were analysed by means of analysis of variance (ANOVA). Cochran's test was used to test for homoscedasticity of variances. Different levels within a significant experimental factor were analysed using Tukey's Honest-Significant-Difference (HSD) multiple comparison test. Data of all experiments were homoscedastic in variance except for the estimation of algae percent cover in the grazing exclusion experiment. The data of this experiment were arcsine transformed to eliminate heterogeneity of variance. Effects were considered to be statistical significant, if p-value was  $< 0.05$ .

## Results

### Extent of barnacle overgrowth

On the investigated mussel bed, overgrowth of *S. balanoides* was present throughout the 14 months investigation period. In June 1998, barnacles occurred on  $91.9 \pm 6.3\%$  of the large sized mussels ( $> 45$  mm) and barnacle dry weight reached  $65.2 \pm 21.5\%$  of mussel dry weight. However, the extent of barnacle overgrowth strongly decreased from  $3445 \pm 978$  g m<sup>-2</sup> dry weight at the beginning of the investigation period (June 1998) to  $589 \pm 496$  g m<sup>-2</sup> in August 1999 (Fig. 3.2). In contrast, mussel dry weight (mean over investigation period  $6855 \pm 924$  g m<sup>-2</sup>) and density (mean  $461 \pm 96$  m<sup>-2</sup>) did not show this tendency indicating that a fluctuation in available shell surface was not responsible for decreasing barnacle overgrowth.

Mean density of *L. littorea* was  $1240 \pm 553$  m<sup>-2</sup> with highest densities in spring ( $1842 \pm 362$  m<sup>-2</sup> in 1998 and  $1739 \pm 356$  m<sup>-2</sup> in 1999) shortly after barnacle settlement.

### Grazing effects on newly-settled barnacles

Experimental manipulation of snail density resulted in a significant correlation between snail density and barnacle percent cover in the cages (one-way ANOVA,  $F = 34.027$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 3.3). The highest percentage of barnacles became established in

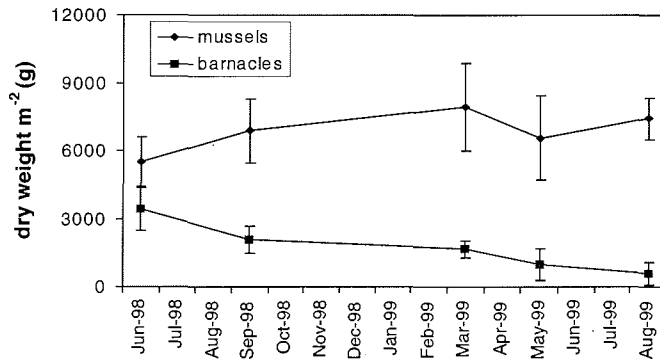


Fig.3.2 Dry weight of mussels and of barnacle overgrowth (means of six replicates  $\pm$  SD) over the investigation period from June 1998 to August 1999

the absence of periwinkles, and increasing snail numbers coincided with decreasing barnacle percentage cover. The mean percentage of recently-settled barnacles differed significantly between the four experimental snail density levels (Tukey's test,  $p < 0.05$ ). The barnacle epigrowth in open cages and the untreated areas did not differ from the cages with a natural density (50 snails cage<sup>-1</sup>) of periwinkles (one-way ANOVA,  $F = 1.963$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.175$ ). Thus, cage artefacts were not detected.

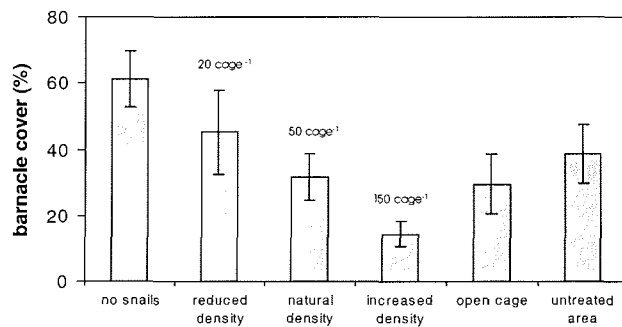


Fig.3.3 Mean percentage of barnacle cover ( $\pm$  SD) ( $n = 6$  cages) on blue mussels *Mytilus edulis* in treatments with different densities of *Littorina littorea* after an experimental period of 8 weeks. Barnacle percent cover in the cages decreased with increasing snail density

### Grazing effects on barnacle size classes

Barnacle survival in the presence of periwinkles depended significantly on barnacle shell size (one-way ANOVA,  $F = 10.404$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 3.4). In the laboratory, highest removal of barnacles occurred in attached but not metamorphosed cypris larvae and differed significantly from all other levels of size (Tukey's test,  $p < 0.03$ ). Removal of metamorphosed balanids decreased with increasing shell size but differences were not significant (Tukey's test,  $p > 0.05$ ). The presence of periwinkles did not affect barnacles  $> 2$  mm shell size. In the control experiments without *L. littorea*, no barnacles disappeared.

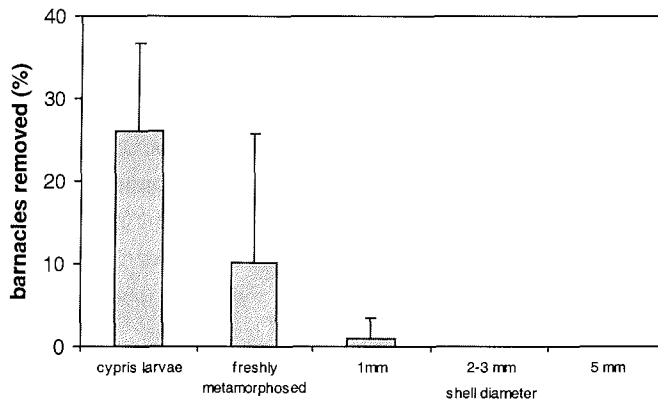


Fig.3.4 Percentage of barnacles (+ SD) ( $n = 6$  aquaria) of different size classes removed by *Littorina littorea* after 24 hours. Removal of barnacles decreased with increasing shell size

### Exclusion of grazers and cascading effects on algal development and barnacle growth rate

#### Algal overgrowth

After 13 weeks, the percentage cover of algae on mussels and attached balanids significantly differed over the three treatments (one-way ANOVA,  $F = 183.477$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.0001$ , followed by Tukey's test,  $p < 0.001$ ) (Fig. 3.5). Algal development was

highest in snail exclusion cages ( $45.56 \pm 12.51$  %) and the lowest percent cover occurred in the treatment with added periwinkles ( $1.85 \pm 3.96$  %) (Fig. 3.6). Mussels cleaned of epigrowth by hand showed an intermediate growth of algae ( $17.41 \pm 9.03$  %), indicating that experimental cleaning activity was less effective than that of *L. littorea*.

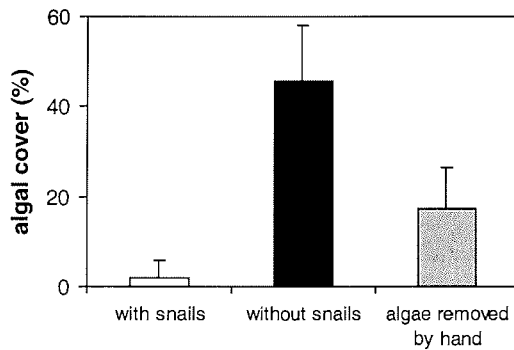


Fig.3.5 Mean percent of algal cover (+ SD) (n = 6 cages) on blue mussels *Mytilus edulis* in three different treatments. Algal percent cover was highest in snail exclusion cages.

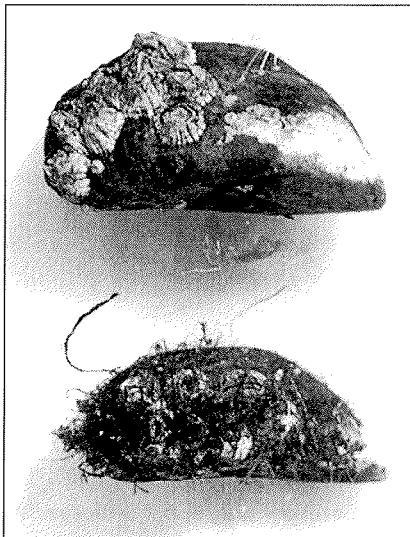


Fig.3.6 Extent of algal overgrowth on blue mussels *Mytilus edulis* in the cages with *Littorina littorea* (above) and in snail exclusion cages (below) after an experimental period of 13 weeks

### Growth rate of barnacles

After the experimental period of 13 weeks, mean growth of balanids in presence of *L. littorea* was  $1.62 \pm 0.23$  mm. This was significantly higher than growth of barnacles in the absence of snails ( $1.27 \pm 0.19$  mm) (one-way ANOVA,  $F = 4.9854$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.0218$ , followed by Tukey's test,  $p = 0.0178$ ) (Fig. 3.7). Weekly removal of algae by hand resulted in intermediate barnacle growth of  $1.48 \pm 0.14$  mm. Differences were not significant compared to the treatments with and without snails (Tukey's test,  $p > 0.05$ ). No differences were found in barnacle mortality (one-way ANOVA,  $F = 0.8498$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.4471$ ). The mortality rate ranged from 40 – 50 % in all three treatments.

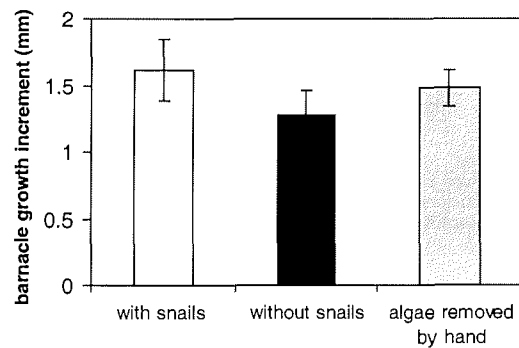


Fig.3.7 Mean barnacle growth increment ( $\pm$  SD) ( $n = 6$  cages) over an experimental period of 13 weeks. Growth rate was highest in the presence of *Littorina littorea*

## Discussion

### Seasonal variation of barnacle epigrowth

The barnacle *Semibalanus balanoides* frequently occurs on epibenthic mussel beds in the northern Wadden Sea and, in some years, intertidal mussel beds may be completely covered by barnacle epigrowth (personal observations). In June 1998, the extent of barnacle overgrowth reached 65 % of mussel dry weight, but decreased to only 8 % of mussel dry weight by August 1999. The high density of balanids in 1998



resulted from a strong barnacle settlement in spring 1996 while settlement success was much lower in the following three years (personal observations). The decreasing abundance of *S. balanoides* from 1998 to 1999 indicates that the barnacle recruitment in these years was not high enough to balance mortality. Such annual variations in recruitment of *S. balanoides* are also reported from other areas (Kendall et al. 1985; Carroll 1996).

In the present study, the cage experiments demonstrated a strong negative correlation between recruitment of *S. balanoides* on mussel beds and abundance of *L. littorea*. Barnacle percent cover decreased significantly with increasing snail densities in the cages. Abundance of periwinkles on intertidal mussel beds may vary strongly between years (Wilhelmsen and Reise 1994; Nicolaysen 1996; Fenske 1997). This may be a consequence of variations in snail recruitment, varying predation intensity (e.g. by crabs; Scherer & Reise 1981), or parasitic infestation (Lauckner 1984). Interestingly, according to Buschbaum and Reise (1999), the barnacle cover on periwinkle shells had a negative effect on snail survival and fecundity, and is, therefore, regarded as a further important factor influencing the population dynamics of *L. littorea*. Although there are no long-term observations on the relationship of snail abundances to the extent of barnacle overgrowth on mussel beds, the strong interaction of snail density and barnacle epigrowth found in this investigation suggests that fluctuating snail densities may be an important factor in interannual variation of *S. balanoides* overgrowth on intertidal mussel beds in the Wadden Sea.

#### **Negative effects of *Littorina littorea* on survival of recently settled barnacles**

*Littorina littorea* is a herbivorous snail, feeding mainly on early successional or ephemeral algae among which different *Enteromorpha* and *Ulva* species are preferred (Lubchenco 1978; Watson and Norton 1985; Imbrie et al. 1989; Norton et al. 1990; Wilhelmsen and Reise 1994). Thus, periwinkle grazing activity reduces the development of ephemeral algae on intertidal mussel beds (Wilhelmsen and Reise 1994; Albrecht 1998). However, herbivorous snails may also have deleterious effects on sessile organisms outside their food spectrum (e.g. Dayton 1971; Denley and Underwood 1979; Menge et al. 1986; Petraitis 1987; Farrell 1988; Miller and Carefoot 1989). These include the inadvertent dislodgement and consumption of settled larvae

as the snails browse across the mussel shell surface (Denley and Underwood 1979; Petraitis 1987; Farrell 1988; Miller and Carefoot 1989), and the bulldozing of newly-settled larvae from their substratum by pushing and dislodging them with their foot, mouth, shell or tentacles (Dayton 1971; Miller and Carefoot 1989). This may explain how the grazing activity of the periwinkle *L. littorea* on mussel shell surfaces may have reduced survival of recently-settled barnacles in the present study.

Reaching a basal shell diameter of 2 mm, *S. balanoides* were no longer affected by the activity of *L. littorea*. This size is within the range of 2-4 mm estimated by Dayton (1971) to be minimum size refuge for *Balanus glandula* (Darwin) from bulldozing by limpets, and is similar to the range of 3-4 mm estimated by Denley and Underwood (1979) as a minimum size refuge for *Tesseropora rosea* (Krauss) from mortality caused by *Cellana tramoserica* (Sowerby). Thus, on intertidal mussel beds, direct effects of *L. littorea* on barnacle epigrowth may be confined to the period of larval settlement and early stages after metamorphosis. *Semibalanus balanoides* achieve a shell diameter of 2 mm after approximately two weeks (Bertness, 1984), after which they were no longer vulnerable to the grazing activity of *L. littorea*.

### **Positive effects of periwinkle grazing on barnacle growth**

The grazing activity by periwinkles prevented dense ephemeral algae epigrowth. Indirectly, this increased barnacle growth rate, because barnacle feeding was hindered by the presence of algae epiphytes. Direct observations showed that the opening of barnacle opercula was not hindered by algal epigrowth but that the feeding activity of the setose cirri was hampered. Algal epiphytes may also reduce the water current which may result in a restricted food supply for barnacles (Crisp 1960). In addition, removal of gastropod grazers may lead to an accumulation of sediment (Bertness 1984; Anderson and Underwood 1997) which was also apparent in the treatments within snail-free cages in the present study. This sediment layer may impair living conditions for filter feeders and was supposed to be a mortality factor in balanids (Bertness 1984). However, barnacles may survive for long periods without feeding (Barnes et al. 1963; Barnes and Barnes 1967). This may be the reason why, in this study, barnacles covered by algal epigrowth did not show a higher mortality rate than uncovered *S. balanoides*. Nevertheless, the low growth might indicate a reduced fitness and cause a higher mortality in winter and a lower reproductive output in the

next spring. Considering the direct negative effects of grazing on barnacle settlement and the indirect positive effects on barnacle growth, best living conditions for barnacles are expected to occur at intermediate periwinkle densities.

## Conclusions

Many factors affect the population dynamics of *Semibalanus balanoides*. Barnacle settlement may be limited by planktonic larval supply (Bertness et al. 1992), while bioorganic films developed on the attachment surface influence settlement of barnacle cypris larvae (Maki et al. 1988; Keough and Raimondi 1995). On rocky shores, Jernakoff (1985) and Jenkins et al. (1999) showed that newly-settled barnacles are hindered in early recruitment by algal epigrowth. As the barnacles grow, predation and competition for space become increasingly important. On intertidal mussel beds, however, these two factors may be of minor importance for barnacle density, because predation by epibenthic predators such as shore crabs *Carcinus maenas* (L.) and starfish *Asterias rubens* L. seem to be only important in the adjacent subtidal zone (Buschbaum, unpublished). Since *S. balanoides* settle earlier in the year than ephemeral algae, and other sessile invertebrates are not common, interspecific competition for space can be disregarded. Therefore, the negative relationship between *L. littorea* density and barnacle percent cover on mussel shell surfaces found in this investigation indicates that grazing activity of periwinkles is a very important factor in settlement and post-settlement processes structuring barnacle distribution on intertidal mussel beds in the Wadden Sea.

## Acknowledgements

I would especially like to thank Hildegard and Richard Myland for their advice during all phases of my work. Bettina Saier, Dr. Martin Thiel and two anonymous reviewers gave valuable comments on the manuscript. I am also grateful to Dr. Werner Armonies and Prof. Karsten Reise for discussions, critical remarks and encouragement.

This article is based in part on a doctoral study of C. Buschbaum in the Faculty of Biology, University of Hamburg, Germany.

## References

- Albrecht AS (1994) Effects of *Fucus vesiculosus* covering intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 243-256
- Albrecht AS (1998) Soft bottom versus hard rock: Community ecology of macroalgae on intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *J exp mar Biol Ecol* 229: 85-109
- Anderson MJ, Underwood AJ (1997) Effects of gastropod grazers on recruitment and succession of an estuarine assemblage: a multivariate and univariate approach. *Oecologia* 109: 442-453
- Austen G (1994) Hydrodynamics and particulate matter budget of Königshafen, southeastern North Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 183-200
- Austen I (1994) The surficial sediments of Königshafen variations over the past 50 years. *Helgol Meeresunters* 48: 163-171
- Barnes H, Barnes M (1967) The effect of starvation and feeding on the production of egg masses in the boreo-arctic cirripede *Balanus balanoides* (L.). *J exp mar Biol Ecol* 1: 1-6
- Barnes H, Barnes M, Finlayson DM (1963) The metabolism during starvation of *Balanus balanoides*. *J mar biol Ass UK* 43: 213-223
- Bayerl KA, Higelke B (1994) The development of northern Sylt during the last Holocene. *Helgol Meeresunters* 48: 145-162
- Bertness MD (1984) Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. *Ecology* 65: 370-381
- Bertness MD, Gaines SD, Stephens EG, Yund PO (1992) Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *J exp mar Biol Ecol* 156: 199-215
- Buschbaum C, Reise K (1999) Effects of barnacle epibionts on the periwinkle *Littorina littorea* (L.). *Helgol Mar Res* 53: 56-61
- Carroll ML (1996) Barnacle population dynamics and recruitment regulation in southcentral Alaska. *J exp mar Biol Ecol* 199: 285-302
- Connell JH (1961) Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecol Monogr* 31: 61-104
- Crisp DJ (1960) Factors influencing growth-rate in *Balanus balanoides*. *J anim Ecol* 29: 95-116
- Dayton PK (1971) Competition, disturbance, and community organizations: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol Monogr* 41: 351-389
- Denley EJ, Underwood AJ (1979) Experiments on factors influencing settlement, survival and growth of two species of barnacles in New South Wales. *J exp mar Biol Ecol* 36: 269-293

- Dittmann S (1987) Die Bedeutung der Biodeposite für die Benthosgemeinschaft der Wattsedimente unter besonderer Berücksichtigung der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. PhD thesis, University of Göttingen, Germany, 182 pp.
- Dungan ML (1986) Three-way interactions: Barnacles, limpets, and algae in a sonoran desert rocky intertidal zone. *Am Nat* 127: 292-316
- Dungan ML (1987) Indirect mutualism: complementary effects of grazing and predation in a rocky intertidal community. In: Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities (Kerfoot WC, Sih A eds). University Press of New England, Hanover, NH, pp 188-200
- Farrell TM (1988) Community stability: effects of limpet removal and reintroduction in a rocky intertidal community. *Oecologia* 75: 190-197
- Fenske C (1997) The importance of intraspecific competition in a *Littorina littorea* population in the Wadden Sea. *Hydrobiologia* 355: 29-39
- Hawkins SJ (1983) Interactions of *Patella* and macroalgae with settling *Semibalanus balanoides*. *J exp mar Biol Ecol* 71: 55-72
- Hawkins SJ, Hartnoll RG (1983) Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 21: 195-282
- Imbrie DW, Hawkins SJ, McCrohan CR (1989) The olfactory-gustatory basis of food preference in the herbivorous prosobranch, *Littorina littorea* (Linnaeus). *J Moll Stud* 55: 217-225
- Janke K (1990) Biological interactions and their role in community structure in the rocky intertidal of Helgoland (German Bight, North Sea). *Helgol Meeresunters* 44: 219-263
- Jenkins SR, Norton TA, Hawkins SJ (1999) Settlement and post-settlement interactions between *Semibalanus balanoides* (L.) (Crustacea: Cirripedia) and three species of furoid canopy algae. *J exp mar Biol Ecol* 236: 49-67
- Jemakoff P (1985) The effect of overgrowth by algae on the survival of the intertidal barnacle *Tesseropora rosea* Krauss. *J exp mar Biol Ecol* 94: 89-97
- Kendall MA, Bowman RS, Williamson P, Lewis JR (1985) Annual variation in the recruitment of *Semibalanus balanoides* on the North Yorkshire coast. *J mar biol Ass UK* 65 (4): 1009-1030
- Keough MJ, Raimondi PT (1995) Responses of settling invertebrate larvae to bioorganic films: effects of different types of films. *J exp mar Biol Ecol* 185: 235-253
- Kim JH (1997) The role of herbivory, and direct and indirect interactions, in algal succession. *J exp mar Biol Ecol* 217: 119-135
- Lauckner G (1984) Impact of trematode parasitism on the fauna of a North Sea tidal flat. *Helgol Meeresunters* 37: 185-199
- Lubchenco J (1978) Plant species diversity in a marine intertidal community: Importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am Nat* 112: 23-39

- Lubchenco J, Gaines SD (1981) A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. *Ann Rev Ecol Syst* 12: 405-437
- Luther G (1987) Seepocken der deutschen Küstengewässer. *Helgol Meeresunters* 41: 1-43
- Maki JS, Ritschoff D, Costlow JD, Mitchell R (1988) Inhibition of attachment of larval barnacles, *Balanus amphitrite*, by bacterial surface films. *Mar Biol* 97: 199-206
- Matsumasa M, Nishihira M (1994) Habitat structure provided by *Mytilus edulis* and the modification by sessile inhabitants. *Bull Mar Biol Stn Asamushi* 19: 51-63
- Menge BA, Lubchenco J, Ashkenas LR (1986) Experimental separation of effects of consumers on sessile prey in the low zone of a rocky shore in the Bay of Panama: direct and indirect consequences of food web complexity. *J exp mar Biol Ecol* 100: 225-269
- Miller KM, Carefoot TH (1989) The role of spatial and size refuges in the interaction between juvenile barnacles and grazing limpets. *J exp mar Biol Ecol* 134: 157-174
- Nicolaysen M (1996) Die Bedeutung von Seegraswiesen (*Zostera noltii*) für die Strandschnecke (*Littorina littorea* L.) im Nordsylder Wattenmeer. MSc thesis, University of Kiel, Germany, 67 pp.
- Norton TA, Hawkins SJ, Manley NL, Williams GA, Watson DC (1990) Scraping a living: a review of littorinid grazing. *Hydrobiologia* 193: 117-138
- Okun N (1999) Einfluß der Sedimentation auf die Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.). MSc thesis, University of Hamburg, Germany, 68 pp.
- Petraitis PS (1983) Grazing patterns of the periwinkle and their effect on sessile intertidal organisms. *Ecology* 64: 522-533
- Petraitis PS (1987) Factors organizing rocky intertidal communities of New England: herbivory and predation in sheltered bays. *J exp mar Biol Ecol* 109: 117-136
- Reise K (1985) Tidal flat ecology. Springer, Berlin, 191 pp.
- Reise K, Herre E, Sturm M (1994) Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 201-215
- Scherer B, Reise K (1981) Significant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* L. in the Wadden Sea. *Kieler Meeresforsch, Sonderh* 5: 490-500
- Sebens KP (1982) Competition for space: growth rate, reproductive output, and escape in size. *Am Nat* 120: 189-197
- Underwood AJ, Denley EJ, Moran MJ (1983) Experimental analyses of the structure and dynamics of mid-shore rocky intertidal communities in New South Wales. *Oecologia* 56: 202-219
- Vadas RL (1992) Littorinid grazing and algal patch dynamics. In: Proceedings of the Third International Symposium on Littorinid Biology (Grahame J, Mill PJ, Reid DG eds): 197-209

- Van Tamelen PG (1987) Early successional mechanisms in the rocky intertidal: the role of direct and indirect interactions. *J exp mar Biol Ecol* 112: 39-48
- Watson DC, Norton TA (1985) Dietary preferences of the common periwinkle *Littorina littorea* (L.). *J exp mar Biol Ecol* 88: 193-211
- Wilhelmsen U, Reise K (1994) Grazing on green algae by the periwinkle *Littorina littorea* in the Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 233-242

## 4. Kapitel

### Predation on barnacles of intertidal and subtidal mussel beds in the Wadden Sea

Buschbaum C, Helgol Mar Res: in press  
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York

#### Abstract

Balanids are the numerically dominant epibionts on mussel beds in the Wadden Sea. Near the island of Sylt (German Bight, North Sea), *Semibalanus balanoides* dominated intertidally and *Balanus crenatus* subtidally. Field experiments were conducted to test the effects of predation on the density of barnacle recruits. Subtidally, predator exclusion resulted in significantly increased abundances of *B. crenatus*, while predator exclusion had no significant effects on the density of *S. balanoides* intertidally. It is suggested that recruitment of *B. crenatus* to subtidal mussel beds is strongly affected by adult shore crabs (*Carcinus maenas*) and juvenile starfish (*Asterias rubens*), whereas recruits of *S. balanoides* in the intertidal zone are mainly influenced by grazing and bulldozing of the very abundant periwinkle *Littorina littorea*. Thus, not only do the barnacle species differ between intertidal and subtidal mussel beds, but the biotic control factors do so as well.



## Introduction

Ecological patterns may look similar, however, the underlying causes might be different. For instance, after severe winters massive recruitment of bivalves was recorded in many parts of the Wadden Sea (Beukema et al. 1998; Strasser 1999). This may on the one hand be caused by unusual high larvae production of adult mussels (Beukema et al. 1998; Honkoop and van der Meer 1998). Alternatively, a decrease in predation pressure caused by a delayed appearance of shore crabs *Carcinus maenas* (L.) and shrimp *Crangon crangon* (L.) may result in a better survival of juvenile bivalves (Beukema 1991, 1992; Beukema et al. 1998; Strasser 2000). Both processes may generate the same ecological pattern.

This paper deals with the abundance fluctuations of barnacles (*Semibalanus balanoides* (L.), *Balanus crenatus* Bruguière) which are the most frequent epibionts on intertidal and subtidal beds of *Mytilus edulis* L. in the Wadden Sea (Buschbaum and Saier 2001). Barnacle abundances are known to show high interannual and seasonal fluctuations in both, the intertidal and subtidal part of the gradient (Buschbaum 2000). Field observations indicated that *S. balanoides* dominated on intertidal and *B. crenatus* on subtidal mussel beds. The aim of this study was to test the hypothesis that different biotic factors in the intertidal and subtidal zone cause barnacle fluctuations. Intertidally, previous experiments demonstrated that variations in barnacle densities are affected by the grazing and bulldozing activity of the very abundant periwinkle *Littorina littorea* L. (Buschbaum 2000).

On subtidal mussel beds, however, *L. littorea* is rare (Saier 2000) and, thus, can not be responsible for barnacle variability there. As there are no other grazers on fouling organisms on the mussel bed, I suspected that predation might be an effective control on barnacle densities. This has been shown to be of importance for macrofauna in the sediments of the study area (Reise 1977, 1978; Scherer and Reise 1981). Field observations on subtidal mussel beds indicated high densities of adult crabs *Carcinus maenas* L. and juvenile starfish *Asterias rubens* L. Both species feed on *S. balanoides* and *B. crenatus* (Ropes 1968; Sloan 1980; Rangeley and Thomas 1987; Leonard et al. 1999; personal observation). I hypothesized that predation might affect abundances of barnacles subtidally while it is expected to be of minor importance on intertidal mussel beds where crab and starfish densities are lower and feeding time is shorter. Thus, field investigations on the density of the benthic predators *C. maenas* and *A. rubens* were conducted on intertidal and subtidal mussel

beds and predation effects on barnacle abundances were tested by predator exclusion experiments.

## Material and Methods

### Study area

The study was performed at mussel beds (*Mytilus edulis* L.) located in Königshafen (55° 02' N; 008° 26' E), a sheltered tidal bay in the north of the island of Sylt (German Bight, Northern Wadden Sea) (Fig. 4.1). The intertidal zone of Königshafen comprises about 4.5 km<sup>2</sup>. Sandy dunes protect the bight against the prevailing westerly winds. Tides are semi-diurnal with a mean amplitude of 1.8 m. Spring and neap tides differ by < 0.2 m, but rare strong easterly winds may lower low tide level by 1 m (Reise et al. 1994). Salinity remains close to 30 psu. Mean annual water temperature is about 9 °C, with a summer average of 15 °C and a winter average of 4 °C. Hydrography, geology and biota are described in detail by Reise (1985), G. Austen (1994), I. Austen (1994), Bayerl and Higelke (1994) and Reise et al. (1994).

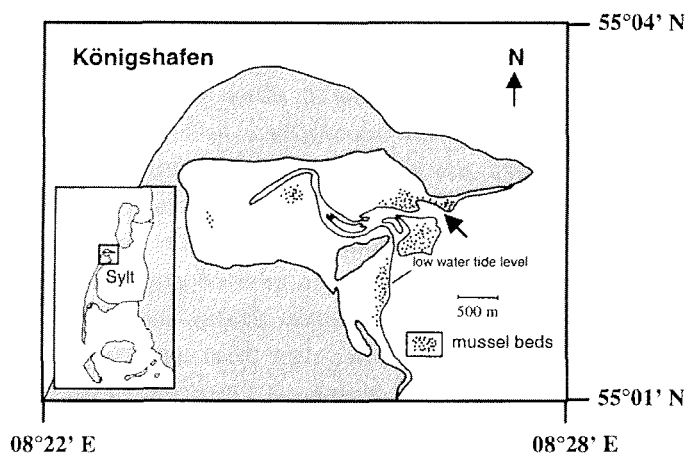


Fig.4.1 Tidal flats of Königshafen with mussel beds dotted. Investigations were carried out on a mussel bed north of the main tidal channel (marked by an arrow)

The balanids *Semibalanus balanoides* and *Balanus crenatus* are the most abundant epibiont species on mussel beds in the area (Albrecht and Reise 1994; Buhs and Reise 1997; Buschbaum and Saier 2001). The barnacle *Elminius modestus* Darwin, regularly occurred on mussel beds but in very low abundances since the ice-winter in 1995/96 (personal observation). Beds of *M. edulis* comprise about 1 % of the intertidal area of Königshafen (Reise et al. 1994). All investigations were conducted on mussel beds near the main tidal channel (Fig. 4.1). Mean exposure time of the intertidal beds was about 1.5 h. Subtidal mussel beds are referred to as areas below the mean low water line and rarely emerging during strong offshore winds for about 20 – 30 minutes. The vertical difference between the intertidal and subtidal sites of the investigated mussel bed was about 0.5 m. Mussel beds in the study area are partly covered by the brown algae *Fucus vesiculosus* forma *mytili* (Nienburg) (Albrecht 1998) and harbour a specific faunal assemblage (Albrecht and Reise 1994). Since these algae only occur intertidally, surveys and experiments were limited to mussel bed areas free of *Fucus*.

#### **Abundance estimates of *Littorina littorea*, *Carcinus maenas* and *Asterias rubens***

Densities of *L. littorea* on intertidal and subtidal mussel beds were estimated from six replicate samples per tidal level. Sampling was carried out using a box corer of 315 cm<sup>2</sup> (sampling depth 10 cm). In the laboratory, the contents were washed through 1mm meshes and periwinkles were counted. Since the grazing and bulldozing effects of *L. littorea* on barnacle recruitment are confined to the period of larval settlement and early stages after metamorphosis (Buschbaum 2000) snail densities were determined in spring 1999 during the phase of barnacle settlement.

Adult *C. maenas* preferentially inhabit the subtidal parts of the Wadden Sea (Klein Breteler 1976; Reise and Bartsch 1990; Buhs and Reise 1997; Scherer unpublished report). This was also true in the study area where most large *C. maenas* were recognized on subtidal mussel beds (personal observations). The distribution patterns of juvenile crabs and of *Asterias rubens* which are both known to feed on barnacles (Rangeley and Thomas 1987) were estimated as before using six replicate samples from intertidal and subtidal mussel beds in summer when predators achieve highest abundances.

### **Barnacle percent cover on intertidal and subtidal mussel beds**

The density and zonation of balanids on intertidal and subtidal mussel beds was estimated as percent cover of *S. balanoides* and *B. crenatus* in both tidal zones in June 1999. A clear sheet of PVC pierced by 100 randomly distributed holes of 4 mm in diameter was placed on the mussel beds and the percentage of both barnacle species was determined by counting the holes with *S. balanoides* and *B. crenatus* visible underneath. The obtained barnacle percentage was a rough estimate for the abundance of both barnacle species on the mussel beds.

### **Predator exclusion experiments**

The effects of predators on the abundance of barnacles attached to mussel shell surfaces was investigated by predator exclusion experiments. Cylindrical cages (25 cm high, 20 cm in diameter) with walls and roofs made of 6 x 6 mm rust resistant wire netting were used. The upper and lower end of the cages were stabilized with a plastic ring (20 cm in diameter). Before barnacle settlement in March, 1999, the cages were fixed on intertidal and subtidal mussel beds using three iron rods per cage (50 cm length; 6 mm in diameter). The cages were anchored 5 cm deep in the mussel bed to prevent predators from passing underneath the cages. All mussels within the cages were cleaned of any epigrowth and crabs and starfish were removed. There were 3 treatments in each tidal zone:

- (1) closed cages without predators but with the ambient density of *L. littorea*,
- (2) uncaged areas of the same size as cages,
- (3) open cages with walls which left a 10 cm space above the ground so that predators and snails could freely pass into and out of the treated plot.

The last treatment was conducted to check for cage artefacts. Each treatment was 6-fold replicated with a random distribution on the mussel bed.

In the intertidal zone, a further treatment (6-fold replicated) tested whether small *C. maenas* prey on barnacles. The same size of cages as above were used which contained the ambient snail density and 10 enclosed juvenile crabs (carapace width 15 - 30 mm).

In weekly intervals, cages of all treatments were controlled and cleaned, if necessary. After an experimental period of 4 months (in July 1999) the percentage cover of barnacles on the treated areas was determined by using the 'pierced-sheet-method' above. After removing the roofs and enclosed periwinkles, the sheet was placed on the top of the cages and barnacle percent cover was determined by counting the holes with living balanids underneath.

### **Statistical analysis**

Results are given as arithmetic means and standard deviations (SD). Differences in densities of *L. littorea*, *C. maenas*, *A. rubens* and barnacle percent cover between intertidal and subtidal mussel beds were analysed by Mann-Whitney U-tests. Data of predator exclusion experiments were subjected to analysis of variance (ANOVA). Different levels within a significant experimental factor were analysed using Tukey's Honest-Significant-Difference (HSD) multiple comparison test. Cochran's test was used to test for homoscedasticity of variances. Data of the cage experiments were heterogeneous in variances and, therefore, log transformed to eliminate heteroscedasticity. Effects were considered to be statistically significant if p-value was < 0.05.

## Results

### Abundances of *Littorina littorea*, juvenile *Carcinus maenas* and *Asterias rubens*

In Spring 1999, density of *Littorina littorea* was about 10-fold higher in the intertidal ( $1739 \pm 356$  snails  $m^{-2}$ ) than subtidal zone ( $167 \pm 107$  snails  $m^{-2}$ ) (Mann-Whitney U-test,  $p < 0.01$ ) (Fig. 4.2).

Juvenile *C. maenas* (carapace width  $\leq 30$  mm) were also significantly more abundant on intertidal ( $211 \pm 98$  crabs  $m^{-2}$ ) than subtidal mussel beds ( $72 \pm 25$  crabs  $m^{-2}$ ) (Mann-Whitney U-test,  $p < 0.01$ ). No *A. rubens* were recorded on intertidal mussel beds while a density of  $100 \pm 79$  starfish  $m^{-2}$  was obtained subtidally (Mann-Whitney U-test,  $p < 0.01$ ). Only juvenile starfish with an arm length  $\leq 20$  mm were recorded.

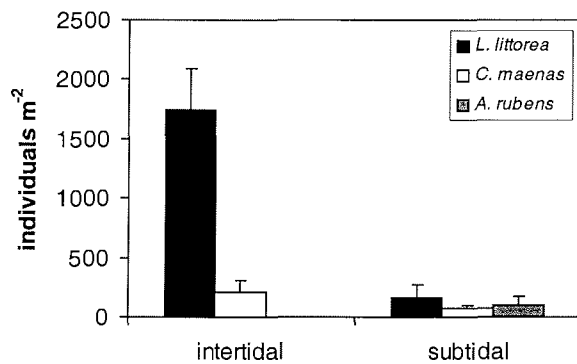


Fig. 4.2 Average densities (+ SD) of *Littorina littorea*, juvenile *Carcinus maenas* and juvenile *Asterias rubens* on intertidal and subtidal mussel beds

### Tidal zonation of barnacles

Barnacle species composition showed a tidal zonation. On intertidal mussel beds, the percent cover of *Semibalanus balanoides* ( $52.0 \pm 6.0$  %) was significantly higher than that of *Balanus crenatus* ( $5.2 \pm 2.1$  %) (Mann-Whitney U-test,  $p < 0.01$ ) while *B. crenatus* ( $28.0 \pm 3.9$  %) was more abundant than *S. balanoides* ( $4.8 \pm 1.2$  %) in the

subtidal zone (Mann-Whitney U-test,  $p < 0.01$ ; Fig. 4.3). The total barnacle cover was significantly higher on intertidal ( $57.2 \pm 7.1$  %) than on subtidal mussel beds ( $32.8 \pm 4.7$  %; Mann-Whitney U-test,  $p < 0.01$ ).

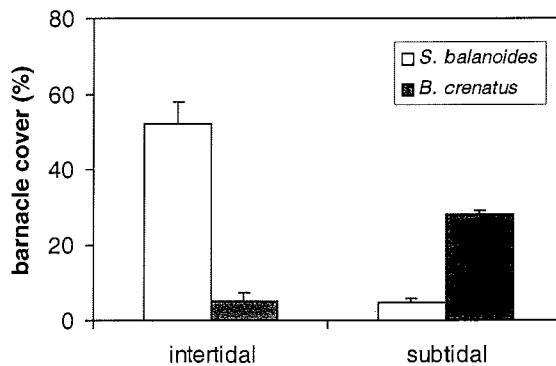


Fig. 4.3 Mean percentage cover of *Semibalanus balanoides* and *Balanus crenatus* (+ SD) on intertidal and subtidal mussel beds

### Predator exclusion experiments

During the experiment in 1999, recruitment of *S. balanoides* was confined to the intertidal mussel bed while *B. crenatus* recruited only into the subtidal zone.

In the intertidal, predator exclusion had no effect on barnacle recruitment success. No statistical differences in percent cover of *S. balanoides* were found between closed cages ( $35.2 \pm 8.5$  %), uncaged areas ( $30.2 \pm 4.7$  %), open cages ( $28.8 \pm 7.6$  %) and closed cages with added juvenile *C. maenas* ( $26.7 \pm 4.1$  %) (one-way ANOVA,  $df = 3$ ,  $F = 1.4696$ ,  $p = 0.2529$ ).

In the subtidal, by contrast, percent cover of *B. crenatus* significantly differed between treatments (one-way ANOVA,  $df = 2$ ,  $F = 15.2933$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 4.4). The highest percentage of barnacles established in closed cages ( $59.2 \pm 8.9$  %). This was significantly higher than in open cages ( $46.0 \pm 4.7$  %) and uncaged areas ( $41.0 \pm 2.6$  %) (Tukey's test,  $p < 0.01$ ). As in the intertidal zone, there were no significant differences between uncaged areas and open cages (Tukey's test  $p > 0.05$ ). Thus, in both tidal zones no cage artefacts were detected. At the end of the experiments, largest barnacles achieved a basal shell diameter of about 10 mm.

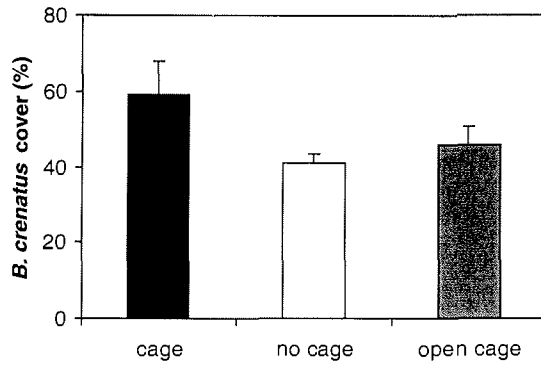


Fig.4.4 Mean percent of *Balanus crenatus* cover (+ SD) on subtidal mussel beds in three different treatments after an experimental period of 4 months

## Discussion

The present study illustrates that the relative abundances of the two barnacle species, *Semibalanus balanoides* and *Balanus crenatus*, differ between tidal zones and that different control factors seem to govern barnacle densities in intertidal and subtidal mussel beds.

With respect to balanid distribution pattern, the barnacles showed a distinct tidal zonation despite of the small vertical range of about 0.5 m and a mean emergence time of about 1.5 h per tide between the investigated intertidal and subtidal mussel beds. *S. balanoides* dominated the intertidal and *B. crenatus* the subtidal zone. This zonation pattern was also reported from artificial hard substrate in the study area (Luther 1976) and from other shores (Barnes and Powell 1953; Meadows 1969; Gruet 1981). The predominant occurrence of *S. balanoides* in the intertidal zone is considered to result from physiological adaptation to emergence (Grainger and Newell 1965; Newell 1976; Foster 1987). *S. balanoides* is capable of oxygen uptake from air and is tolerant against moderate desiccation stress, while *B. crenatus* is not able to survive long periods of emergence. *B. crenatus* may outcompete *S. balanoides* subtidally due to lower mortality, faster growth rates and a stronger attachment to the substrate (Meadows 1969; Luther 1987). Additionally, the calcareous base of *B.*



*crenatus* may be an advantage to lever or push off individuals of *S. balanoides* which have a membranous base (Meadows 1969). Furthermore, pre-settlement factors may influence the distribution patterns of balanids. For example, Grosberg (1982) found most cyprid larvae of *B. crenatus* occurring in deeper water and suggested that the distribution patterns of adult balanids may be a reflection of a vertical zonation of barnacle cyprids in the water column. However, in the turbid tidal waters of the creek adjacent to the mussel bed studied, this mechanism is unlikely to account for the differential settlement. On the other hand, cyprid larvae show a considerable habitat selection behaviour and prefer a substrate where adults of their own species are abundant (Knight-Jones 1953; Larman and Gabbott 1975; Pawlik 1992; Jarrett 1997). In addition to physical factors, this may explain the restricted recruitment of *S. balanoides* intertidally and of *B. crenatus* subtidally as found in the experiments conducted on mussel beds in the present study.

#### Effects on barnacle density

In contrast to this rather constant zonation pattern, abundances of both barnacle species showed high temporal variations (Buschbaum 2000; personal observations). I showed that fluctuations of *S. balanoides* growing on intertidal mussel beds were strongly influenced by variations in grazing and bulldozing activity of the periwinkle *L. littorea* (Buschbaum 2000). High snail densities reduced barnacle settlement success in field experiments. The assumed dominant role of *L. littorea* for intertidal barnacle recruitment is supported by the results of the cage experiments in this study. These did not reveal any significant predation effects on *S. balanoides* attached to intertidal mussels. On subtidal mussel beds, however, the importance of snail grazing is supposed to be negligible because periwinkle abundance was low. This is presumably caused by snail recruitment restricted to the intertidal zone in concert with high crab predation pressure subtidally (Saier 2000). Thus, *L. littorea* can not be responsible for density fluctuations of *B. crenatus*. In contrast to the intertidal zone, an exclusion of predators on subtidal mussel beds resulted in an increased percent cover of barnacles in the cages. Therefore, I assume that predation may be an important density structuring factor for *B. crenatus* subtidally.

Rangeley and Thomas (1987) recorded that balanids are a valuable food source for juvenile *Carcinus maenas* (carapace width 21 – 29 mm) and pointed out

that small crabs may be an important factor for barnacle mortality. Although on intertidal mussel beds abundance of juvenile *C. maenas* was 3-fold higher than subtidally, no predation effects were detectable. Thus, it is unlikely that small crabs had an important impact on barnacles in the investigation area. This is supported by the crab enclosure experiments which did not reveal any effects of juvenile *C. maenas* (carapace width 15 – 30 mm) on barnacle densities and these results are in concordance with findings of Leonard et al. (1999). Presumably, juvenile *C. maenas* used other food sources such as annelids which belong to the preferred prey of small crabs in the Wadden Sea (Reise 1978; Scherer and Reise 1981; Reise 1985) and are very abundant on mussel beds (Dittmann 1990).

Juvenile starfish *A. rubens* were absent on intertidal mussel beds which may be a consequence of high predation pressure by gulls (Dernedde 1993, 1994). Subtidally, however, juvenile *A. rubens* attained a density of about 100 individuals per m<sup>2</sup>. This indicates that they could have been responsible for predation effects on *B. crenatus* in the cage experiment. Indeed, Sloan (1980) reported that barnacles belong to the preferred diet of small *A. rubens* and laboratory experiments revealed that a single juvenile starfish is capable to consume up to 3 barnacles per day (Mertel, personal communication). Juvenile *A. rubens* attack individual balanids by removing the body through the aperture without damaging the outer barnacle shell (personal observations) and the remaining empty barnacle cones are regularly visible on subtidal mussels (Fig. 4.5). Often, however, groups of barnacles were totally crushed and

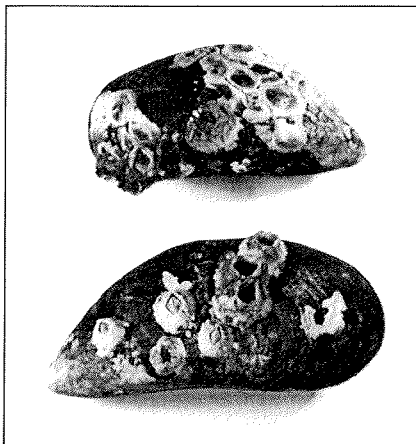


Fig. 4.5 Feeding marks of adult crabs *Carcinus maenas* (above) and juvenile starfish *Asterias rubens* (below) preying on *Balanus crenatus*. After an attack of adult crabs only the calcareous bases of the barnacles remained on the mussel shells while juvenile starfish leave the outer barnacle shell intact

scraped off from the shells of *M. edulis* and only the calcarous bases of *B. crenatus* remained on the bivalves (Fig. 4.5; personal observation). These feeding marks are typical for large *C. maenas* (Rangeley and Thomas 1987). Moreover, direct observations confirmed high numbers of adult crabs preying on barnacles on shallow subtidal mussel beds. Although adult crabs may perform feeding migrations to the intertidal zone (Crothers 1968; Klein-Breteleir 1976; Warman et al. 1993), Dervedde (1993) recorded that high numbers of large *C. maenas* were consumed by gulls (especially *Larus argentatus* Pont.) with a feeding activity being almost exclusively restricted to the intertidal zone of mussel beds.

Thus, I suggest that the predation effects on *B. crenatus* found in the subtidal zone are mainly caused by the feeding activities of both juvenile starfish and adult *C. maenas*. Other carnivorous species frequently occurring in the area such as shrimps *Crangon crangon* and fish *Pomatoschistus* spp. appear to be negligible because adult balanids do not belong to their preferred food spectrum (Plagmann 1939; Pihl and Rosenberg 1984; Pihl 1985; Aarnio and Bonsdorff 1993) and there is no evidence that birds feed on barnacles (Dervedde 1993; Hertzler 1995). Further potential predators which are known to feed on barnacles in other areas such as the gastropods *Nucella* spp. (Connell 1961, 1970), *Neothais scalaris* and *Lepsiella scobina* (Luckens 1975) or the flatworm *Stylochus ellipticus* (Branscomb 1976) are absent from the Wadden Sea.

Another predator to be considered is the shrimp *C. crangon* preying on barnacle nauplii and cyprid larvae in the water column (Plagmann 1939). This may influence barnacle population dynamics before settlement because variations in shrimp predation may result in decreased barnacle larval supply which is an important factor in structuring the adult community (Gaines et al. 1985; Bertness et al. 1992). However, long term data of barnacle cyprid larval abundances in the study area showed no strong interannual variations in the density of cyprid larvae (Martens and Strasser, unpublished data). This indicates that grazing and predation subsequent to barnacle settlement may be the prevailing processes for barnacle abundance variations on mussel beds.

In summary, the same ecological pattern, i.e. the fluctuations of barnacle densities in intertidal and subtidal mussel beds, is affected by different biotic factors. The restriction of grazing effects to the intertidal zone and predation by crabs and starfish to subtidal mussel beds is governed by higher trophic interactions which are illustrated in Fig. 4.6. As shown elsewhere (Buschbaum and Saier 2001), the barnacles

constitute a key member of the mussel bed community because they affect the growth of the mussels which generate the entire habitat.

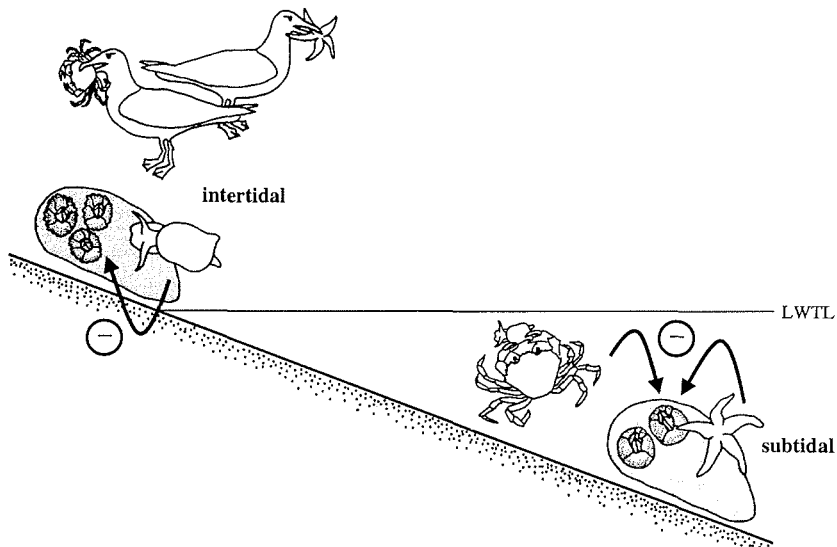


Fig.4.6 Schematic interactions on intertidal and subtidal mussel beds in the Wadden Sea affecting barnacle densities. Intertidally, grazing and bulldozing by periwinkles *Littorina littorea* influence densities of *Semibalanus balanoides* while adult crabs *Carcinus maenas* and juvenile starfish *Asterias rubens* affect *Balanus crenatus* on subtidal mussel beds ( $\rightarrow \ominus$ ). The effects of *L. littorea* are restricted to the intertidal zone, presumably due to crab predation pressure subtidally. The effects of large *C. maenas* and *A. rubens* are restricted to the subtidal zone, presumably due to bird predation intertidally. (LWTL: low water tide level)

### Acknowledgements

The research presented in this paper was made possible by the generous help of Anke Dreeskamp, Jens Mieritz and Ralf Elsner.

The manuscript was greatly improved by comments from Werner Armonies and Karsten Reise. In particular I thank Bettina Saier for field assistance and endless valuable discussions.

The experiments of this study comply with the current laws. This article is based in part on a doctoral study of Christian Buschbaum in the Faculty of Biology, University of Hamburg, Germany.

## References

- Aarnio K, Bonsdorff E (1993) Seasonal variation in abundance and diet of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas) in a northern Baltic Archipelago. *Ophelia* 37: 19-30
- Albrecht A, Reise K (1994) Effects of *Fucus vesiculosus* covering intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 243-256
- Albrecht AS (1998) Soft bottom versus hard rock: Community ecology of macroalgae on intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *J exp mar Biol Ecol* 229: 85-109
- Austen G (1994) Hydrodynamics and particulate matter budget of Königshafen, southeastern North Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 183-200
- Austen I (1994) The surficial sediments of Königshafen variations over the past 50 years. *Helgol Meeresunters* 48: 163-171
- Barnes H, Powell HAT (1953) The growth of *Balanus balanoides* (L.) and *B. crenatus* Brug. under varying conditions of submersion. *J Mar Biol Ass* 32: 107-128
- Bayerl KA, Higelke B (1994) The development of northern Sylt during the last Holocene. *Helgol Meeresunters* 48: 145-162
- Bertness MD, Gaines SD, Stephens EG, Yund PO (1992) Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *J exp mar Biol Ecol* 156: 199-215
- Beukema JJ (1991) The abundance of shore crabs *Carcinus maenas* (L.) on a tidal flat in the Wadden Sea after cold and mild winters. *J exp mar Biol Ecol* 153: 97-113
- Beukema JJ (1992) Dynamics of juvenile shrimp *Crangon crangon* in a tidal-flat nursery of the Wadden Sea after mild and cold winters. *Mar Ecol Prog Ser* 83: 157-165
- Beukema JJ, Honkoop PJC, Dekker R (1998) Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation. *Hydrobiologia* 375/376: 23-34
- Branscomb ES (1976) Proximate causes of mortality determining the distribution and abundance of the barnacle *Balanus improvisus* Darwin in Chesapeake Bay. *Chesapeake Science* 17(4): 281-288
- Buhs F, Reise K (1997) Epibenthic fauna dredged from tidal channels in the Wadden Sea of Schleswig Holstein: spatial patterns and a long-term decline. *Helgol Meeresunters* 51: 343-359
- Buschbaum C (2000) Direct and indirect effects of *Littorina littorea* (L.) on barnacles growing on mussel beds in the Wadden Sea. *Hydrobiologia* 440: 119-128

- Buschbaum C, Saier B (2001) Growth of the mussel *Mytilus edulis* L. in the Wadden Sea affected by tidal emergence and barnacle epibionts. *J Sea Res* 45: 27-36
- Connell JH (1961) Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecol Monogr* 31: 61-104
- Connell JH (1970) A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecol Monogr* 40: 49-78
- Crothers JH (1968) The biology of the shore crab *Carcinus maenas* (L.) 2. The life of the adult crab. *Field Studies* 2: 579-614
- Dernedde T (1993) Vergleichende Untersuchungen zur Nahrungszusammensetzung von Silbermöwe (*Larus argentatus*), Sturmmöwe (*L. canus*) und Lachmöwe (*L. ridibundus*) im Königshafen/Sylt. *Corax* 15: 222-240
- Dernedde T (1994) Foraging overlap of three gull species (*Larus* spp.) on tidal flats in the Wadden Sea. *Ophelia Suppl.* 6: 225-238
- Dittmann S (1990) Mussel beds – amensalism or amelioration for intertidal fauna? *Helgol Meeresunters* 44: 335-352
- Foster BA (1987) Barnacle ecology and adaptation. In: *Barnacle Biology*, Southward AJ (ed.); Balkema, Rotterdam: 113-133
- Gaines S, Brown S, Roughgarden J (1985) Spatial variation in larval concentrations as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia* 67: 267-272
- Grainger F, Newell GE (1965) Aerial respiration in *Balanus balanoides*. *J mar biol Ass UK* 45: 469-479
- Grosberg RK (1982) Intertidal zonation of barnacles: the influence of planktonic zonation of larvae on vertical distribution of adults. *Ecology* 63: 894-899
- Gruet Y (1981) Peuplements de l'estran rocheux sur la côte normande de la baie Du Mont Saint-Michel à Champeux (Manche); Situation et conditions generales. *Bull Soc Linn Normandie* 109: 21-32
- Hertzler I (1995) Nahrungsökologische Bedeutung von Miesmuschelbänken für Vögel (Laro-Limikolen) im Nordfriesischen Wattenmeer. MSc thesis, University of Göttingen, Germany: 119 pp
- Honkoop PJC, van der Meer J (1998) Experimentally induced effects of water temperature and immersion time on reproductive output of bivalves in the Wadden Sea. *J exp mar Biol Ecol* 220: 227-246
- Jarrett JN (1997) Temporal variation in substratum specificity of *Semibalanus balanoides* (Linnaeus) cyprids. *J exp mar Biol Ecol* 211: 103-114
- Klein-Breteler WCM (1976) Migration of the shore crab, *Carcinus maenas*, in the Dutch Wadden Sea. *Neth J Sea Res* 10(3): 338-353
- Knight-Jones EW (1953) Laboratory experiments on gregariousness during setting in *Balanus balanoides* and other barnacles. *J exp Biol* 30: 584-598
- Larman VN, Gabbott PA (1975) Settlement of cyprid larvae of *Balanus balanoides* and

- Elminius modestus* induced by extracts of adult barnacles and other marine animals. *J mar biol Ass UK* 55: 183-190
- Leonard GH, Ewanchuk PJ, Bertness MD (1999) How recruitment, intraspecific interactions, and predation control species borders in a tidal estuary. *Oecologia* 118: 492-502
- Luckens PA (1975) Predation and intertidal zonation of barnacles at Leigh, New Zealand. *NZ J Mar Fresh Res* 9: 355-378
- Luther G (1987) Seepocken der deutschen Küstengewässer. *Helgol Meeresunters* 41: 1-43
- Meadows PS (1969) Settlement, growth and competition in sublittoral populations of barnacles. *Hydrobiologia* 33: 65-92
- Newell RC (1976) Adaptations to intertidal life. In *Adaptations to environment: Essays on the physiology of marine animals*, ed. R.C. Newell, Sydney, Butterworth: 1-82
- Pawlik JR (1992) Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 30: 273-335
- Plagmann J (1939) Ernährungsbiologie der Garnele (*Crangon vulgaris* Fabr.). *Helgol wiss Meeresunters* 2: 113-162
- Pihl L, Rosenberg R (1984) Food selection and consumption of the shrimp *Crangon crangon* in some shallow marine areas in western Sweden. *J exp mar Biol Ecol* 57: 273-301
- Pihl L (1985) Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Mar Ecol Prog Ser* 22: 169-179
- Rangeley RW, Thomas MLH (1987) Predatory behaviour of juvenile shore crab *Carcinus maenas* (L.). *J exp mar Biol Ecol* 108: 191-197
- Reise K (1977) Predator exclusion experiments in an intertidal mud flat. *Helgol wiss Meeresunters* 30: 263-271
- Reise K (1978) Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. *Helgol wiss Meeresunters* 31: 55-101
- Reise K (1985) Tidal flat ecology. Springer, Berlin Heidelberg New York, 191 pp
- Reise K, Bartsch I (1990) Inshore and offshore diversity of epibenthos dredged in the North Sea. *Neth J Sea Res* 25: 175-179
- Reise K, Herre E, Sturm, M (1994) Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 201-215
- Ropes JW (1968) The feeding habits of the green crab, *Carcinus maenas* (L.). *Fish Bull* 67(2): 183-203
- Saier B (2000) Age dependent zonation pattern of the periwinkle *Littorina littorea* (L.) in the Wadden Sea. *Helgol Mar Res* 54: 224-229
- Scherer B, Reise K (1981) Significant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* L. in the Wadden Sea. *Kieler Meeresforsch Sonderh* 5: 490-500

- Sloan NA (1980) Aspects of the feeding biology of Asteroids. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 18: 57-124
- Strasser M (1999) Rekrutierungsmuster ausgewählter Wattfauna nach unterschiedlich strengen Wintern. PhD thesis, University of Hamburg; Germany. 112 pp
- Strasser M (2000) Recolonization patterns of benthic fauna in the intertidal Wadden Sea after severe winter of 1995/96. *Wadden Sea Newsletter* 2000(1): 9-11
- Warman CG, Reid DG, Naylor E (1993) Variation in the tidal migratory behaviour and rhythmic light-responsiveness in the shore crab, *Carcinus maenas*. *J mar biol Ass UK* 73: 355-364



## 5. Kapitel

### **Selective settlement of the barnacle *Semibalanus balanoides* (L.) facilitates its growth and reproduction on mussel beds in the Wadden Sea**

Buschbaum C (2001) Helgol Mar Res 55: 128-134  
© Springer-Verlag and AWI 2001

#### **Abstract**

On the unstable sedimentary tidal flats of the Wadden Sea, suitable attachment substrate for sessile organisms is generally lacking. Epibenthic mussel beds (*Mytilus edulis* L.) provide the only and strongly limited settlement sites available for the barnacle *Semibalanus balanoides* (L.). Field investigations showed that barnacles were non-randomly distributed within a mussel bed. They preferentially occurred near the siphonal apertures of living mussels but rarely grew on dead mussels or shell fragments. Field experiments revealed that this was due to selective settlement of barnacle cyprid larvae. Growth of barnacles was significantly higher upon living mussels than on empty mussel shells. Moreover, a higher reproductive output was obtained by individuals on living mussels which produced twice as many nauplii larvae than barnacles attached to empty shells. This study shows that selective settlement of *S. balanoides* cyprid larvae on living mussels is adaptive with respect to individual fitness.

## Introduction

Most benthic marine invertebrate species disperse by planktonic larvae which spend between minutes and months in the water column before becoming competent to settle. Mortality and hydrodynamic processes substantially influence the survival and distribution of larvae during this pelagic phase (e.g. Gaines and Roughgarden 1985; Butman 1987). In sessile epibenthic species, the benthic phase is initiated by contact with a substratum acceptable for attachment and metamorphosis. Therefore, initial recruitment to benthic populations depends on the availability of suitable substrates (Minchinton and Scheibling 1993; Pineda 1994; Pineda and Caswell 1997), while physical disturbance (Bergeron and Bourget 1986; Jenkins et al. 1999), competition for space or food (Zajac et al. 1989; Hurlbut 1991) and mortality caused by predation (Reise 1977, 1978; Gosselin and Qian 1997) are post-settlement processes affecting recruitment success later (Connell 1985; Ólafsson et al. 1994; Hunt and Scheibling 1997; Todd 1998).

In mobile species, the location of initial settlement may be different from the habitat of adults because specimens are capable of migration when living conditions become unfavourable (Chia 1989). Juveniles of the tellinid clam, *Macoma balthica* (L.), for example, migrate from settlement sites to the habitat of older conspecifics because juveniles demand different environmental conditions than adults do (Armonies and Hellwig-Armonies 1992; Beukema 1993). For sessile organisms, however, it is essential to settle on an attachment site where conditions are favourable for the rest of the life span. Therefore, many sessile invertebrate species, including bryozoans (Hurlbut 1991), ascidians (Young and Chia 1984; Svane and Young 1989; Hurlbut 1993), polychaetes (Qian 1999), and barnacles (e.g. Pyefinch 1948; Kühl 1952; Crisp 1961; Crisp and Meadows 1963; Crisp et al. 1985; Le Tourneux and Bourget 1988; Thompson et al. 1998) demonstrate an active larval choice of a suitable habitat.

In soft bottom marine habitats such as the Wadden Sea, settlement and recruitment of sessile organisms is mainly restricted to shells of epibenthic molluscs because natural hard substrate is generally rare (Buschbaum and Reise 1999). Beds of the mussel, *Mytilus edulis* L. provide the only major attachment surface for sessile organisms on tidal flats. This biogenic hard substrate is utilized by a large number of sessile epifauna and algae (Matsumasa and Nishihira 1994; Albrecht 1998) but in the northern Wadden Sea, the most frequent and dominating epibiont is the barnacle *Semibalanus balanoides* (L.) (Buschbaum and Saier 2001). In the north of the island of

Sylt (German Bight, North Sea) mussel beds comprise about 1 % of the intertidal area (Reise et al. 1994), indicating that this natural attachment surface for barnacles is strongly limited. Nevertheless, epibiont densities varied considerably, both within and between mussel beds.

Due to the net of byssus threads produced by the byssus glands of *M. edulis*, mussel beds are conglomerates of living mussels and shell fragments. Personal field observations indicated that most barnacles were attached to living mussels. It seemed intriguing to ask whether barnacle cyprids execute a selection of different attachment surfaces within a mussel bed despite the restricted availability of hard substrate. I hypothesized that larvae of *S. balanoides* prefer settlement on living mussels where living conditions for balanids after metamorphosis were assumed to be better, as was shown for *Balanus improvisus* Darwin attached to *M. edulis* in the Baltic Sea (Laihonen and Furman 1986). Field investigations were conducted on the distribution and on the recruitment patterns of *S. balanoides* on intertidal mussel beds. Subsequent field experiments tested whether growth and reproductive output of *S. balanoides* attached to living mussels was higher than those of balanids living on dead mussels or shell fragments.

## Material and Methods

### Study area

Surveys and experiments were carried out in Königshafen, a sheltered bay comprising about 4.5 km<sup>2</sup> of intertidal flats near the island of Sylt in the North Frisian Wadden Sea (German Bight, 55°02'N, 08°26'E; Fig. 5.1). The bay is protected from strong onshore winds by dunes. Tides are semi-diurnal and tidal waters enter the bay from the leeward side. Tidal range is about 1.8 m. Average salinity is 30 psu and mean water temperature is 15° C in summer and 4° C in winter. Detailed description of the hydrography, geology and sediments of the study area are given by G. Austen (1994), I. Austen (1994) and Bayerl and Higelke (1994). The biota have been described by Wohlenberg (1937), Reise (1985) and Reise et al. (1994).

Three species of barnacles frequently occur in the area: *Semibalanus balanoides* (L.) is common in the intertidal zone and *Balanus crenatus* Bruguière dominates the subtidal area (Buschbaum and Saier 2001). *Elminius modestus* Darwin

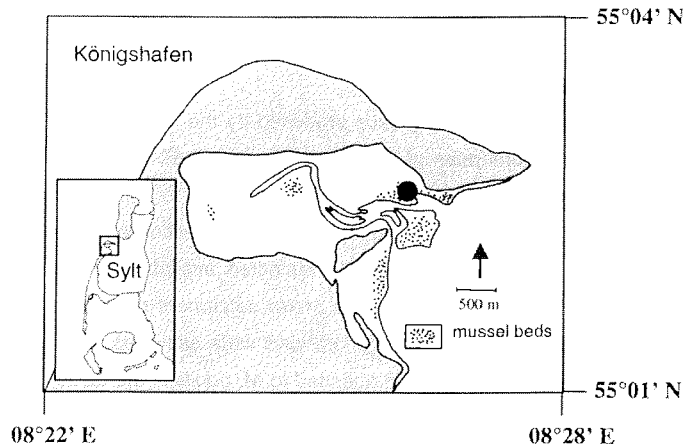


Fig.5.1 The intertidal zone of Königshafen with mussel beds (dotted). All surveys and experiments were carried out on mussel beds north of the tidal inlet (●)

was introduced from Australia and colonized the German Bight in 1953, presumably by ship (Kühl, 1954). This species is sensitive to winter cold and has become low in density since the severe winter in 1995/96 (personal observation). Mussel beds (*Mytilus edulis* L.) provide the largest natural available attachment surface for balanids (about 1 % of the intertidal area of Königshafen, Reise et al. 1994), while artificial hard substrates such as rocky breakwaters are of minor importance. All investigations were carried out on intertidal mussel beds north of the main tidal channel with a mean emersion time of about 2 hours per tide (Fig. 5.1).

### Comparing barnacle overgrowth on shells of living mussels and on empty shells

On 31 May 1999, barnacle overgrowth on living mussels and empty shells was quantified by taking six replicate samples from the mussel bed using a box corer of 315 cm<sup>2</sup>. Contents were washed through a 1000 μm sieve and living mussels as well as intact empty valves were counted. Barnacle epigrowth of both living mussels and empty shells was then scratched off and dried separately at 75° C for 3 d. Dry weight of

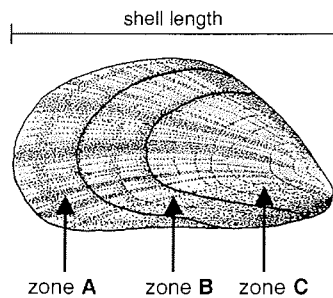


Fig.5.2 *Mytilus edulis* shell divided into three zones of about 30 % surface area each

*edulis* > 35 mm shell length (Fig. 5.2) were considered, because balanids generally occurred from this mussel size upward.

balanids was determined to the nearest 0.01 g. For each sample, barnacle dry weight per mussel valve of living and empty mussels, respectively, was calculated. Dry weight per single mussel valve was determined because bivalve shells usually break into two single valves after the death of the mussel. Therefore, in the field, empty shells occur mostly as single valves. Only *M.*

#### Barnacle settlement and recruitment on shells of living and dead mussels

The term settlement includes attachment to the substrate and metamorphosis, while recruitment refers to survival until the organism is counted by an observer (Keough and Downes 1982). In this study, settlers are defined as attached cyprids and freshly metamorphosed barnacles, whereas recruits are the surviving organisms after a period of 7 weeks.

To test the hypothesis that barnacle cyprid larvae prefer settlement on shells of living *M. edulis* over empty shells, the number of newly settled and recently metamorphosed larvae attached to 40 living mussels and 40 empty valves was counted in the field on 22 May 2000 using a magnifying glass (magnification 8x). Only mussels without adult *S. balanoides* were selected because the occurrence of adult conspecifics and their chemical attractants may influence larval settlement (Knight-Jones 1953, Crisp 1955, Larman and Gabbott 1975, Wethey 1984). To ensure that living and empty shells were equally available to larvae and that settlement was not affected by sediment or mussel aggregations, only mussels and valves of the top layer of the mussel bed were sampled.

An additional field experiment tested barnacle recruitment on shells of living and dead mussels. Eighty naturally clean *M. edulis* (shell length 50 – 65 mm) were collected from a mussel bed and 40 of them were killed by cutting the adductor

muscles. After removing the mussel tissue, the empty shells of killed bivalves were filled with mortar. During this preparation both living and killed mussels were exposed to air for the same period of time (about 4 hours). This was done to prevent differences in biofilm conditions between the treatments. Each living and artificial *M. edulis* was glued by one valve onto a circular piece of PVC netting (15 cm diameter, mesh size 5 x 5 mm.). On 25 April 1999, mussels were randomly distributed on the mussel bed where they had been collected, and were fixed using three iron rods (50 cm in length; 6 mm in diameter). After an experimental period of 7 weeks (when most barnacles had settled) barnacle number of the upper mussel valves was counted on 14 June 1999.

### **Barnacle zonation on *M. edulis* shells**

To determine the occurrence of barnacles in different zones of a mussel shell, 238 *M. edulis* (> 35 mm shell length) with barnacle overgrowth were randomly sampled in September 1998. Each mussel shell was divided into three roughly equal zones of about 30 % each (according to Laihonon and Furman, 1986; Fig. 5.2) and the presence/absence of barnacles in each of the zones was noted.

The settlement of barnacle cyprid larvae on these different shell zones of living mussels and empty mussel shells was tested on 20 May 2000. Thirty living *M. edulis* and 30 empty valves (shell length 50-65 mm) with macroscopically visible barnacle larvae were randomly collected from the mussel bed. Valves with a comparatively high number of barnacles were chosen to detect a larval preference for a distinct mussel shell zone. Therefore, the number of barnacles per valve did not represent the natural density of cyprids and freshly metamorphosed barnacles. The number of attached cyprids and freshly metamorphosed balanids in each shell zone was counted using a magnifying glass (magnification 8x). Again, only mussels and valves of the top layer of the mussel bed and without adult *S. balanoides* were considered, in order to ensure that all shell zones could be reached equally by the cyprid larvae.

### **Experiments on barnacle growth and reproduction**

A field experiment was performed to test whether the growth rates of barnacles attached to living mussels differed from those of balanids growing on empty shells of

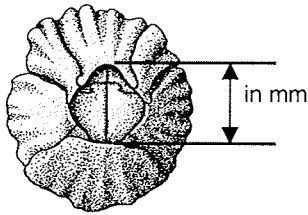


Fig.5.3 Measurement of barnacle size (mm) as rostro-carinal length of the barnacle apertures

dead *M. edulis*. For this experiment, 60 mussels (shell size 50 – 65 mm) with barnacles were collected in the field and all barnacles were removed except for one size class in shell zone A near the siphonal apertures. The number of balanids per mussel was counted (5 – 10 mussel<sup>-1</sup>) and the rostro-carinal length of the barnacle apertures was measured to the nearest 0.01 mm using a stereomicroscope with ocular micrometer (Fig. 5.3). At the beginning of the experiment, barnacle apertures had a length of 2.0 – 3.5 mm.

After barnacle size measurement, 30 of the 60 collected mussels were killed by cutting the adductor muscles and the mussel tissue was removed. One living and one killed mussel were glued onto a piece of circular PVC netting (20 cm in diameter, mesh size 5 x 5 mm) and marked with a number (n = 30 replicates). On 11 June 1999, the experimental devices were fixed to the mussel bed using three iron rods (50 cm length; 6 mm in diameter). After an experimental period of 9 weeks (on 13 August 1999) apertures of barnacles were measured again and the growth increment was calculated. Barnacle mortality was determined by counting the number of living balanids per mussel at the end of the experiment.

To examine the reproductive output of *S. balanoides*, the number of nauplii larvae per balanid was measured. *S. balanoides* is hermaphroditic and viviparous, and breeds once a year (Barnes 1989, 1992). In the study area breeding occurs from March to May (Luther 1987). Larval release has been shown to be synchronized with a diatom bloom in the water column (Barnes 1962). Nauplii larvae develop outside the body within the mantle cavity of the adults (Barnes H 1962; Barnes M 1989) and are visible from below after removing the balanids from the substrate. In the field, *S. balanoides* attached to (1) shells of living mussels, (2) empty shells, and (3) stones within the mussel bed, were carefully removed from the substrate on 28-30 March 2000. Stones seldom occur within intertidal mussel beds but were nevertheless sampled in order to test barnacle reproductive output on another non-living substrate. While still alive, barnacles were observed under a magnifying glass (magnification 8x). When individuals were found bearing ripe eggs with nauplii, the eggs were carefully separated from the calciferous cones in the laboratory and transferred to Petri dishes

containing seawater where the nauplii hatched. Larvae of individual barnacles were then fixed in 2 % formaldehyde solution and kept in 100-ml Kautex bottles. Since larvae numbers per sample were very high, samples were diluted with seawater to 300 ml. Starting from this solution, 5-ml aliquots were removed with a Hensen-Stemple plankton pipette and nauplii counted with a stereomicroscope. Nauplii numbers were calculated back to 300 ml. For each of the three treatments, the larvae number of 30 *S. balanoides* of the same size class (aperture length 4.5 – 6.0 mm) was determined.

### Statistical analysis

Results were calculated as arithmetic means with standard deviation ( $\bar{x} \pm SD$ ). Barnacle dry weight and settlement on living and dead mussels was analysed using analysis of variance (ANOVA). Data of dependent variables were tested for homoscedasticity using Cochran's test. Data for barnacle settlement in different shell zones, recruitment and reproduction were subjected to non-parametric tests because of the heterogeneity of variances despite transformation. Growth and mortality of *S. balanoides* attached to living and killed *M. edulis* was analysed using Wilcoxon's matched pairs signed rank test. Barnacle occurrence on different mussel shell zones was analysed by a chi-square test. Effects were considered to be statistically significant, if  $p$  was  $< 0.05$ .



## Results

### Density of barnacles on shells of living mussels and on empty shells

The field surveys revealed that dry weight of barnacle overgrowth was significantly higher on shells of living mussels ( $1.16 \pm 0.65 \text{ g valve}^{-1}$ ) than on empty shells ( $0.24 \pm 0.32 \text{ g valve}^{-1}$ ) (one-way ANOVA,  $F = 9.735$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.02$ ) (Fig. 5.4).

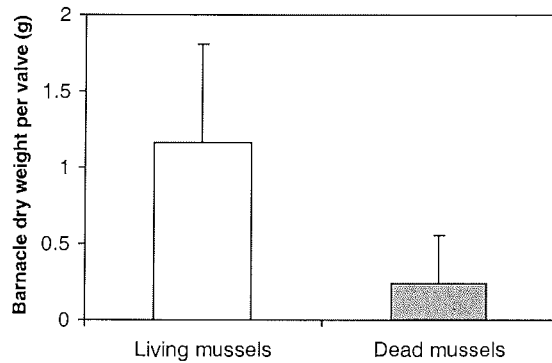


Fig.5.4 Mean (+ SD) barnacle dry weight (g) on mussel valves of living and dead *Mytilus edulis*. Dry weight of *Semibalanus balanoides* was significantly higher on living mussels

Similarly, initial barnacle settlement was also significantly higher on living mussels ( $4.7 \pm 2.4 \text{ valve}^{-1}$ ) than on empty valves ( $1.3 \pm 1.9 \text{ valve}^{-1}$ ) (one-way ANOVA,  $F = 48.122$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 5.5 A).

After an experimental period of 7 weeks, the number of barnacle recruits on living mussels ( $1.2 \pm 1.1 \text{ recruits valve}^{-1}$ ) was significantly higher than on mussels which were filled with mortar at the beginning of the experiment ( $0.2 \pm 0.6 \text{ recruits valve}^{-1}$ ) (Mann-Whitney U-test,  $p < 0.001$ ) (Fig. 5.5 B).

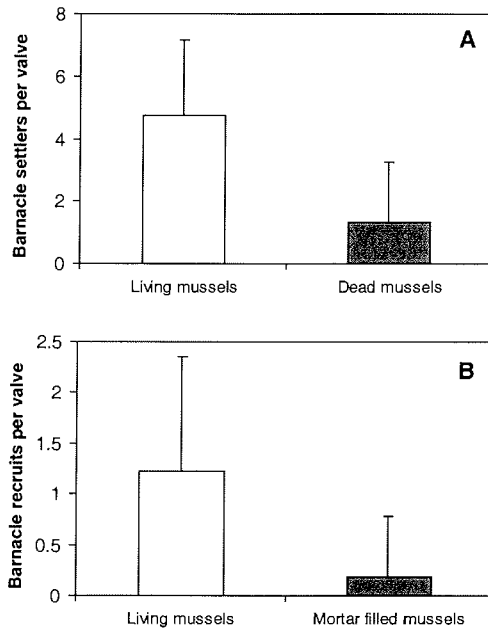


Fig.5.5 Mean number (+ SD, n = 40) of barnacle settlers on living and dead *Mytilus edulis* on 22 May 2000 (A). Mean number (+ SD; n = 40) of barnacle recruits on living and mortar filled mussels after an experimental period of 7 weeks in 1999 (B). Numbers of settlers and recruits were significantly higher on living mussels

### Barnacle distribution on mussel shells

Barnacle occurrence differed significantly over the three distinct shell zones ( $\chi^2 = 69.199$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.0001$ ). 79 % of mussels with barnacles had barnacles in shell zone A, 67 % in shell zone B, and 24 % in zone C (see Fig. 5.2). Only 7 out of the 238 *M. edulis* investigated had barnacles in shell zone C without having them in shell zone A as well. This indicates that *S. balanoides* tend to settle in zone C when zone A was already occupied.

On living mussels collected during the period of barnacle settlement, barnacle larvae showed a preference for the shell zone near the siphonal apertures. Settlement of cyprids in shell zone A ( $5.9 \pm 4.0 \text{ valve}^{-1}$ ) was significantly higher than in shell zone B

( $2.3 \pm 2.3$  valve<sup>-1</sup>) and shell zone C ( $1.3 \pm 1.8$  valve<sup>-1</sup>) (Kruskal-Wallis H-test,  $p < 0.0001$ , followed by Mann-Whitney U-tests,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 5.6). The number of recently settled larvae in shell zone B was also significantly higher than in zone C (Mann-Whitney U-test,  $p < 0.05$ ). In contrast, larval settlement on empty shells was more even and no significant differences over the shell zones were detectable (Kruskal-Wallis H-test,  $p > 0.05$ ).



Fig.5.6 Mean number (+ SD,  $n = 30$  mussel valves) of barnacle settlers in three distinct mussel shell zones from outer edge (A) to middle (B) and inner portion (C) of the shell (see Fig.5.2). On living mussels, barnacle settlement on the shell zones was significantly different

### Growth and reproductive output of *S. balanoides*

After the investigation period of 9 weeks, growth increment of barnacles attached to shells of living mussels ( $1.64 \pm 0.34$  mm) was significantly higher than of barnacles grown on mussels which were killed at the beginning of the experiment ( $1.24 \pm 0.42$  mm) (Wilcoxon's matched pairs signed rank test,  $p < 0.01$ ,  $n = 22$ ; 8 experimental devices were lost during the experiment) (Fig. 5.7). Mean barnacle mortality was about 35 % without a significant difference between both treatments (Wilcoxon's matched pairs signed rank test,  $p = 0.50$ ).

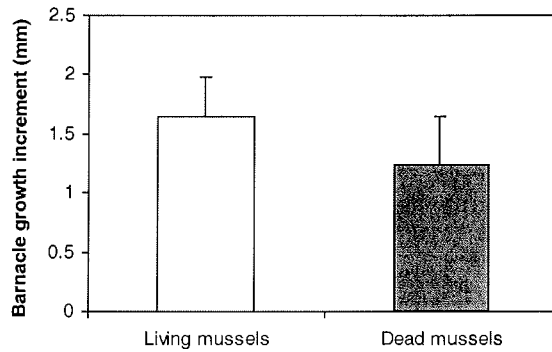


Fig.5.7 Mean (+SD) barnacle growth increment (mm) after an experimental period of 9 weeks. Growth of *Semibalanus balanoides* was significantly higher on living mussels

The reproductive output of *S. balanoides* varied with the type of substrate. In March 2000, average larvae number of barnacles attached to living *M. edulis* was  $1200 \pm 984$  nauplii per barnacle, and was significantly higher than that of balanids on empty shells ( $593 \pm 446$  nauplii per barnacle) and stones ( $465 \pm 268$  nauplii per barnacle) (Kruskal-Wallis H-test,  $p < 0.001$ , following Mann-Whitney U-test,  $p < 0.01$ ) (Fig. 5.8).

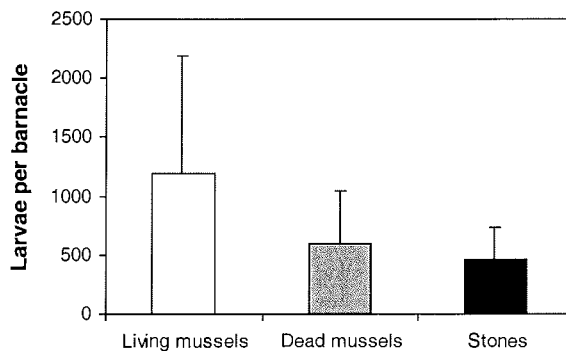


Fig.5.8 Mean (+SD;  $n = 30$ ) number of nauplii per barnacle in each test group of *Semibalanus balanoides*. Larval number of balanids attached to living mussels were significantly higher than those of barnacles on dead mussels or stones

## Discussion

### Selective settlement of barnacles within mussel beds

On the unstable sediments of the Wadden Sea, sessile organisms generally profit from biogenic substrate which constitutes a limiting resource. Nevertheless, in the study area, *Semibalanus balanoides* did not settle and recruit equally on any available substrate within a mussel bed, but showed a non-random distribution, with most balanids attached to the shells of living mussels particularly near the siphonal apertures. Basically the same pattern was found by Laihonon and Furman (1986) for *Balanus improvisus* Darwin attached to *M. edulis* in the Baltic Sea. The recruitment pattern depends on three components: (1) larval supply to the specific substrate, (2) site selection by competent larvae, and (3) the survival of settlers (Bertness et al. 1992). Therefore, the non-random distribution of *S. balanoides* within mussel beds might be a result of a higher planktonic larval supply to living mussels and/or a higher post-settlement mortality of barnacles attached to empty shells. Results of this study, however, indicate that active habitat selection by barnacle cyprid larvae was the major cause for a higher abundance of barnacles on the shells of living *M. edulis*.

Larval habitat selection was reported to be influenced by many factors including physical cues such as surface contours (Crisp and Barnes 1954; Wethey 1984; Raimondi 1988) as well as chemical cues such as biofilms developed on the settlement substrate (Crisp and Meadows 1963; Crisp et al. 1985; Keough and Raimondi 1995; Thompson et al. 1998). Presumably these factors differed between living and dead mussels because living mussels, for example, wipe their shells with their foot (Theisen 1972) which may influence shell surface properties (S. Holmes, personal communication). Crisp (1955), however, showed that currents encourage barnacle settlement which may particularly be the case near the siphonal apertures of living mussels due to their filter activity. The currents produced by the mussel siphones may also enhance the feeding conditions for balanids after metamorphosis (Laihonon and Furman 1986; Bertness et al. 1991; Sanford et al. 1994). Food availability may be enhanced by an increased amount of water passing the balanids, and the costs of foraging might be reduced because balanids may keep the cirral net out into the current instead of actively swiftng it (LaBarbera 1984; Trager et al. 1990). These factors may result in a better nutritional level of *S. balanoides* on living mussels, and this may have resulted in an improved growth and reproductive output compared with

individuals attached to empty shells or stones as has been shown by Crisp (1960) and Barnes and Barnes (1967, 1975). During periods of unfavourable conditions, selective settlement of *S. balanoides* on living mussels may become important for successful recruitment. Then, the doubled larvae production of balanids on living mussels may be essential for a sufficient larval supply which can guarantee a genotype's representation in the next generation.

In the particular case of mussel beds in the Wadden Sea, the accumulation of biodeposits through mussel filtration is an important aspect (Dittmann 1987). To escape sediment burial, mussels vertically migrate to the top of the mussel bed (Okun 1999). Barnacle epifauna may profit from these upward migrations because they are protected against sediment accumulation, which hampers feeding activity and is supposed to be a mortality factor in balanids (Bertness 1984).

#### **Barnacle settlement in relation to available substrate**

Settlement of larvae depend on the amount of suitable habitat, and settlement may be proportional to the available substrate, i.e. the more available substrate, the higher total settlement (Gaines and Roughgarden 1985; Minchinton and Scheibling 1993). Other studies suggest, however, that settlement per unit area intensifies as suitable substrate becomes rare (Bertness et al. 1992; Pineda 1994; Pineda and Caswell 1997) because barnacle larvae become less selective in habitat choice when suitable attachment sites, are limited (Bertness et al. 1992). As a consequence, the settlement behaviour of barnacle cyprid larvae may be masked because the cyprids arriving early in the settlement period select the most suitable attachment sites while larvae arriving later are restricted to less favourable locations (Gaines and Roughgarden 1985; Raimondi 1990; Bertness et al. 1992; Minchinton and Scheibling 1993; Jarrett 1997). This is in agreement with findings of this study; barnacles occurred in the least favourable shell zone C when zone A near the siphonal apertures was occupied. Accordingly, the high interannual variations of barnacle settlement (e.g. Hawkins and Hartnoll 1982; Connell 1985; Gaines and Roughgarden 1985; Raimondi 1990; Buschbaum 2000) should be accompanied by variations in the kind of substrate actually used. Indeed, when barnacle recruitment was very strong in spring 1996 mussels as well as shell fragments were evenly overgrown by *S. balanoides* (personal observation). However, this strong recruitment was not due to a high larval supply in the water column, as had been

shown by Gaines et al. (1985) and Bertness et al. (1992). Instead, long-term data of planktonic larval abundance in the study area (Martens and Strasser, unpublished) revealed that in 1996 cyprid abundance was not higher than in other years and, therefore, is unlikely to be responsible for the high recruitment success.

This indicates that processes subsequent to larval attachment may be stronger determinants of barnacle recruitment success on intertidal mussel beds. As an example, the grazing activity of periwinkles *Littorina littorea* (L.) on mussel beds proved to be a significant mortality factor in recently settled barnacles (Buschbaum 2000). In spring 1996, during the period of barnacle settlement, snail densities were comparatively low, suggesting that reduced grazing pressure was the reason for the high recruitment success of *S. balanoides*. Thus, interannual variations in barnacle recruitment on mussel beds are assumed to be predominantly controlled by post-settlement factors, while the relationship between available settlement surface area and the number of competent larvae may be responsible for the site selectivity observed within the mussel bed. Without mussel beds, *S. balanoides* would be a scarce species in the Wadden Sea.

#### **Acknowledgements**

I would especially like to thank Werner Armonies, Karsten Reise and Bettina Saier for helpful discussions and for critically reading the manuscript. The manuscript was greatly improved by two anonymous reviewers. I am also grateful to Anke Dreeskamp for counting thousands of nauplii larvae. Christine and Gerhard gave valuable comments during different phases of my work.

The experiments of this study comply with the current laws. This article is based in part on a doctoral study of Christian Buschbaum in the Faculty of Biology, University of Hamburg, Germany.

## References

- Albrecht AS (1998) Soft bottom versus hard rock: Community ecology of macroalgae on intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *J exp mar Biol Ecol* 229: 85-109
- Armonies W, Hellwig-Armonies M (1992) Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles. *Neth J Sea Res* 29: 371-378
- Austen G (1994) Hydrodynamics and particulate matter budget of Königshafen, southeastern North Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 183-200
- Austen I (1994) The surficial sediments of Königshafen variations over the past 50 years. *Helgol Meeresunters* 48: 163-171
- Barnes H (1962) Note on variations in the release of nauplii of *Balanus balanoides* with special reference to the spring diatom outburst. *Crustaceana* 4: 118-122
- Barnes H, Barnes M (1967) The effect on starvation and feeding on the time of production of egg masses in the boreo-arctic cirripede *Balanus balanoides* (L.). *J exp mar Biol Ecol* 1: 1-6
- Barnes H, Barnes M (1975) The general biology of *Verruca stroemia* (O.F. Müller). V Effect of feeding, temperature, and light regime on breeding and moulting cycles. *J exp mar Biol Ecol* 19: 227-232
- Barnes M (1989) Egg production in cirripedes. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 27: 91-166
- Barnes M (1992) The reproductive periods and condition of the penis in several species of common cirripedes. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 30: 483-525
- Bayerl KA, Higelke B (1994) The development of northern Sylt during the last Holocene. *Helgol Meeresunters* 48: 145-162
- Bergeron P, Bourget E (1986) Shore topography and spatial partitioning of crevice refuges by sessile epibenthos in an ice disturbed environment. *Mar Ecol Prog Ser* 28: 129-145
- Bertness MD (1984) Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. *Ecology* 65: 370-381
- Bertness MD, Gaines SD, Bermudez D, Sanford E (1991) Extreme spatial variation in the growth and reproductive output of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides*. *Mar Ecol Prog Ser* 75: 91-100
- Bertness MD, Gaines SD, Stephens EG, Yund PO (1992) Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *J exp mar Biol Ecol* 156: 199-215
- Beukema JJ (1993) Successive changes in distribution patterns as an adaptive strategy in the bivalve *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 47: 287-304
- Buschbaum C (2000) Direct and indirect effects of *Littorina littorea* (L.) on barnacles growing on mussel beds in the Wadden Sea. *Hydrobiologia* 440: 119-128



- Buschbaum C, Reise K (1999) Effects of barnacle epibionts on the periwinkle *Littorina littorea* (L.). *Helgol Mar Res* 53: 56-61
- Buschbaum C, Saier B (2001) Growth of the mussel *Mytilus edulis* L. in the Wadden Sea affected by tidal emergence and barnacle epibionts. *J Sea Res* 45: 27-36
- Butman CA (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 Annu Rev* 25: 113-165
- Chia F-S (1989) Differential larval settlement of benthic marine invertebrates. In: *Reproduction, Genetics and Distributions of Marine Organisms* (Ryland JS, Tyler PA eds). Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark: 3-12
- Connell JH (1985) The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J exp mar Biol Ecol* 93: 11-45
- Crisp DJ, Barnes H (1954) The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular reference to surface contour. *J Anim Ecol* 23: 142-162
- Crisp DJ (1955) The behavior of barnacle cyprids in relation to water movement over a surface. *J exp Biol* 32: 569-590
- Crisp DJ (1960) Factors influencing growth-rate in *Balanus balanoides*. *J Anim Ecol* 29: 95-116
- Crisp DJ (1961) Territorial behaviour in barnacle settlement. *J Exp Biol* 38: 429-446
- Crisp DJ, Meadows PS (1963) Adsorbed layers: the stimulus to settlement in barnacles. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 158: 364-387
- Crisp DJ, Walker G, Young GA, Yule AB (1985) Adhesion and substrate choice in mussels and barnacles. *J Coll Int Sci* 104: 40-50
- Dittmann S (1987) Die Bedeutung der Biodeposite für die Benthosgemeinschaft der Wattsedimente. Unter besonderer Berücksichtigung der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. PhD thesis, University of Göttingen, Germany: 182 pp
- Gaines S, Roughgarden J (1985) Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proc Natn Acad Sci USA* 82: 181-186
- Gaines S, Brown S, Roughgarden J (1985) Spatial variation in larval concentrations as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia* 67: 267-272
- Gosselin LA, Qian P-Y (1997) Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Mar Ecol Prog Ser* 146: 265-282
- Hawkins SJ, Hartnoll RG (1982) Settlement patterns of *Semibalanus balanoides* (L.) in the Isle of Man (1977-1981). *J exp mar Biol Ecol* 62: 271-283
- Hunt HL, Scheibling RE (1997) Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Mar Ecol Prog Ser* 155: 269-301
- Hurlbut CJ (1991) Community recruitment: settlement and juvenile survival of seven co-occurring species of sessile marine invertebrates. *Mar Biol* 109: 507-515

- Hurlbut CJ (1993) Larval substratum selection and postsettlement mortality as determinants of the distribution of two bryozoans. *J exp mar Biol Ecol* 147: 103-119
- Jarrett JN (1997) Temporal variation in substratum specificity of *Semibalanus balanoides* (Linnaeus) cyprids. *J exp mar Biol Ecol* 211: 103-114
- Jenkins SR, Norton TA, Hawkins SJ (1999) Settlement and post-settlement interactions between *Semibalanus balanoides* (L.) (Crustacea: Cirripedia) and three species of fucoid canopy algae. *J exp mar Biol Ecol* 236: 49-67
- Keough MJ, Downes BJ (1982) Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choice and early mortality. *Oecologia* 54: 348-352
- Keough MJ, Raimondi PT (1995) Responses of settling larvae to bioorganic films: effects of different types of films. *J exp mar Biol Ecol* 185: 235-253
- Knight-Jones EW (1953) Laboratory experiments on gregariousness during setting in *Balanus balanoides* and other barnacles. *J exp Biol* 30: 584-598
- Kühl H (1952) Über das Aufsuchen des Siedelplatzes durch die Cyprislarven von *Balanus improvisus* Darw. *Verh der Dtsch Zool Ges* 13:189-200
- Kühl H (1954) Über das Auftreten von *Elminius modestus* Darwin in der Elbmündung. *Helgoländer wiss Meeresunters* 5: 53-56
- LaBarbera M (1984) Feeding currents and particle capture mechanisms in suspension feeding animals. *Am Zool* 24: 71-84
- Laihonen P, Furman ER (1986) The site of settlement indicates commensalism between blue mussel and its epibiont. *Oecologia* 71: 38-40
- Larman VN, Gabbott PA (1975) Settlement of cyprid larvae of *Balanus balanoides* and *Elminius modestus* induced by extracts of adult barnacles and other marine animals. *J mar biol Ass UK* 55: 183-190
- Le Tourneux F, Bourget E (1988) Importance of physical and biological settlement cues used at different spatial scales by the larvae of *Semibalanus balanoides*. *Mar Biol* 97: 57-66
- Luther G (1987) Seepocken der deutschen Küstengewässer. *Helgol Meeresunters* 41: 1-43
- Matsumasa M, Nishihira M (1994) Habitat structure provided by *Mytilus edulis* and the modification by sessile inhabitants. *Bull Mar Biol Stn Asamushi* 19: 51-63
- Minchinton TE, Scheibling RE (1993) Variations in sampling procedure and frequency affect estimates of recruitment of barnacles. *Mar Ecol Prog Ser* 99: 83-88
- Okun N (1999) Einfluß der Sedimentation auf die Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.). MSc thesis, University of Hamburg, Germany: 68 pp
- Ólafsson EB, Peterson CH, Ambrose WG Jr (1994) Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediments: the relative significance of pre- and post-settlement processes. *Annu Rev Oceanogr Mar Biol* 32: 65-109
- Pineda J (1994) Spatial and temporal patterns in barnacle settlement rate along a

- southern California rocky shore. *Mar Ecol Prog Ser* 107: 125-138
- Pineda J, Caswell H (1997) Dependence of settlement rate on suitable substrate area. *Mar Biol* 129: 541-548
- Pyefinch KA (1948) Notes on the biology of cirripedes. *J mar biol Assoc UK* 27: 464-503
- Qian P-Y (1999) Larval settlement of polychaetes. *Hydrobiologia* 402: 239-253
- Raimondi PT (1988) Rock type affects settlement, recruitment, and zonation of the barnacle *Chthamalus anisopoma* Pilsbury. *J exp mar Biol Ecol* 123: 253-267
- Raimondi PT (1990) Patterns, mechanisms, consequences of variability in settlement and recruitment of an intertidal barnacle. *Ecol Monogr* 60(3): 283-309
- Reise K (1977) Predator exclusion experiments in an intertidal mud flat. *Helgol wiss Meeresunters* 30: 263-271
- Reise K (1978) Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. *Helgol wiss Meeresunters* 31: 55-101
- Reise K (1985) Tidal flat ecology. Springer, Berlin Heidelberg New York, 191 pp
- Reise K, Herre E, Sturm, M (1994) Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 201-215
- Sanford E, Bermudez D, Bertness MD, Gaines SD (1994) Flow, food supply and acorn barnacle population dynamics. *Mar Ecol Prog Ser* 104: 49-62
- Svane I, Young CM (1989) The ecology and behaviour of ascidian larvae. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 27: 45-90
- Theisen BF (1972) Shell cleaning and deposit feeding in *Mytilus edulis* L. (*Bivalvia*). *Ophelia* 10: 49-55
- Thompson RC, Norton TA, Hawkins SJ (1998) The influence of epilithic microbial films on the settlement of *Semibalanus balanoides* cyprids – a comparison between laboratory and field experiments. *Hydrobiologia* 375/376: 203-216
- Todd CD (1998) Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larvae always disperse as much as we believe? *Hydrobiologia* 375/376: 1-21
- Trager GC, Hwang J-S, Strickler JR (1990) Barnacle suspension-feeding in variable flow. *Mar Biol* 105: 117-127
- Wetthey DS (1984) Spatial patterns in barnacle settlement: day to day changes during the settlement season. *J mar biol Ass UK* 64: 687-698
- Wohlenberg E (1937) Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaft im Königshafen von Sylt. *Helgol wiss Meeresunters* 1: 1-92
- Young CM, Chia F-S (1984) Microhabitat-associated variability in survival and growth of subtidal solitary ascidians during the first 21 days after settlement. *Mar Biol* 81: 61-68
- Zajac RN, Whitlatch RB, Osman RW (1989) Effects of inter-specific density and food supply on survivorship and growth of newly settled benthos. *Mar Ecol Prog Ser* 56: 127-132

## 6. Kapitel

### Growth of the mussel *Mytilus edulis* L. in the Wadden Sea affected by tidal emergence and barnacle epibionts

Buschbaum C, Saier B \* (2001) J Sea Res 45: 27-36

© 2001 Elsevier Science B.V. All rights reserved.

#### Abstract

On the tidal flats in the Wadden Sea mussels *Mytilus edulis* form extensive epibenthic beds. Near the island of Sylt (German Bight, North Sea), these extend from mid intertidal to shallow subtidal zones and are often heavily overgrown by barnacles (*Semibalanus balanoides* and *Balanus crenatus*). The effects of tidal emergence and barnacle epibionts on growth in *M. edulis* were investigated by field experiments and surveys. The results showed that mussel cohort lengths increased from the mid intertidal (25 - 35 mm shell length) over low intertidal (30 - 45 mm) to the subtidal zone (45 - 60 mm). In the low intertidal zone *M. edulis* were heavily overgrown by barnacles ( $2.2 \pm 0.4$  g dry weight mussel<sup>-1</sup>), while balanid epigrowth was significantly lower subtidally ( $0.9 \pm 0.4$  g mussel<sup>-1</sup>) as well as in the mid intertidal zone ( $0.7 \pm 0.3$  g mussel<sup>-1</sup>). Cross-transplantation experiments of clean mussels (25 - 35 mm length) showed that from July to September growth was about 3 mm in the intertidal zone and significantly increased to about 10 mm subtidally. Mussel origin had no influence upon growth. Further field experiments showed significantly lower growth in mussels with barnacles than without. Living and experimentally sealed barnacles did not differ in their effect, indicating that food competition was not responsible. This investigation suggests that fluctuations in the extent of barnacle epigrowth may modify growth patterns in *M. edulis* which are otherwise governed by tidal exposure.

\* first authorship was determined by flipping a coin

## Introduction

Growth of benthic suspension feeders such as *Mytilus edulis* L. is influenced by water temperature, salinity, current velocity and wave impact as well as food quality and quantity (e. g. Coulthard 1929; Harger 1970; Kennedy 1976; Bayne and Worrall 1980; Incze et al. 1980; Kautsky 1982; Fréchette and Bourget 1985a; Wildish and Kristmanson 1985; Seed and Suchanek 1992). Mussel size and age are also important (Baird 1966; Seed 1968; Widdows et al. 1984) and at high mussel densities intraspecific competition for food may reduce growth rate in bivalves (Bertness and Grosholz 1985; Wildish and Kristmanson 1985; Okamura 1986; Newell 1990). On tidal coasts, duration of air exposure is considered to be one of the most important factors for growth in mussels (Baird and Drinnan 1957; Baird 1966; Bertness and Grosholz 1985; Faldborg et al. 1994; McGroarty et al. 1993; McGroarty 1997) and may lead to considerable variations in size and shape between intertidal and subtidal *M. edulis* (Baird 1966; Seed 1968). Epibionts have also been shown to influence mussel growth. Dittmann and Robles (1991), for example, observed decreasing length increment in mussels overgrown by algae, whilst experimental removal of epiphytes led to increasing growth rates.

For a comprehensive understanding of size distributions in mussel beds, the analysis of interactions between major factors is important and was pursued in this study on growth of *M. edulis* in the Wadden Sea. On tidal flats near the island of Sylt, mussel beds extend from intertidal to adjacent subtidal zones within a few metres of horizontal distance and, therefore, present an excellent study site to compare and quantify the effects of tidal submergence on growth in *M. edulis*. Moreover, these mussel beds are commonly overgrown by barnacles (Albrecht 1998; Buschbaum 2000) among which *Semibalanus balanoides* L. dominates the intertidal zone while *Balanus crenatus* Bruguière is primarily found at subtidal sites (Albrecht and Reise 1994; Buhs and Reise 1997). During the investigation period of 1998 balanid cover was high; however, barnacle abundance and distribution may often show highly variable interannual fluctuations (Southward 1991; Bertness et al. 1992; Miron et al. 1995) which presumably affect growth patterns in *M. edulis* in addition to tidal emergence.

This study tested whether mussel growth rates increased with submergence time by crosswise transplanting mussels to intertidal and adjacent subtidal sites. We furthermore hypothesised that mussels with barnacle epibionts suffer from food competition since both species are filter feeders with overlapping spectra of food

particle size down to  $2\ \mu\text{m}$  (Barnes 1959; Møhlenberg and Riisgard 1977). Thus, we expected reduced growth rates in fouled *M. edulis*. Subsequently, we checked for interacting effects and quantified the relative contributions of the two factors: tidal submergence and barnacle epigrowth. In surveys we compared size structures of mussel beds from different tidal levels and concurrently measured their overgrowth with *S. balanoides* and *B. crenatus*. Size differences between mussel cohorts were assumed to increase with increasing time of submergence whilst barnacle epigrowth was expected to modify growth patterns of *M. edulis* in the Wadden Sea.

## Material and methods

### Study area

Field surveys were performed at mussel beds located in Königshafen, a sheltered tidal bay at the northern tip of the island of Sylt (North Sea, German Bight;  $55^{\circ} 02' \text{ N}$ ,  $08^{\circ} 26' \text{ E}$ ) (Fig. 6.1).

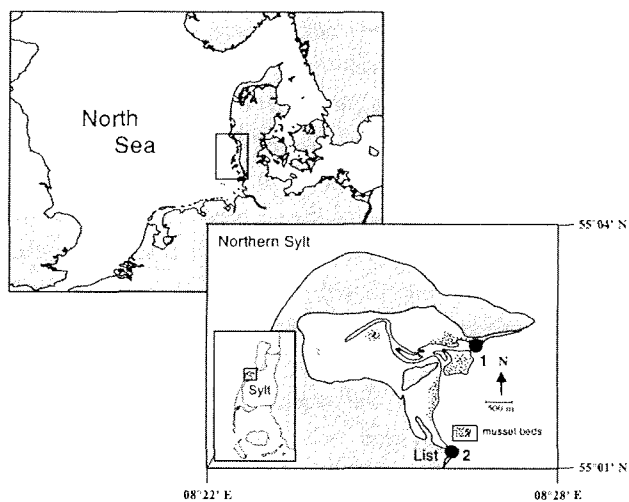


Fig.6.1 Tidal flats of Königshafen with mussel beds (dotted). All experiments were carried out at a mussel bed located at the mouth of a tidal channel (●1). Mussels for experiments were collected near List harbour (●2)

That area is protected from harsh westerly wind conditions by a sand dune system. Tidal waters enter the bay through a tidal channel in an east-west direction. Tides are semi-diurnal and average tidal range is about 1.8 m. Average salinity is 30 psu and mean water temperature is 15° C in summer and 4° C in winter. A detailed description of the hydrography, geology, sediments and biota of the study area is given by Reise (1985), G. Austen (1994), I. Austen (1994), Bayerl and Higelke (1994) and Reise et al. (1994). Mussel beds comprise about 1 % of the intertidal area of Königshafen (Reise et al. 1994). The investigated beds of *M. edulis* are all located close to the low water tide mark and therefore represent both intertidal and subtidal areas within a few metres of horizontal distance. Mean exposure time of the low intertidal and mid intertidal mussel beds was between 1 and 3 hours per tide, respectively. In this investigation subtidal habitats are referred to as areas remaining submerged at spring water low tides and comprise water depths of about 0.5 - 1 m at low tide.

#### **Length frequency distribution of *M. edulis***

To obtain length distributions of *M. edulis* in intertidal and subtidal zones, samples were collected in the mid intertidal, low intertidal and in the subtidal zones using a stratified random sampling design. A total of 18 samples per tidal level were investigated. Sampling was carried out in September 1998, using a box corer of 500 cm<sup>2</sup>. The contents were washed through 1-mm meshes to collect all mussels except the smallest recruits. Mussels were counted and their length measured (maximum anterior-posterior axis) to the nearest 0.1 mm using vernier callipers and then grouped into 5-mm size classes.

#### **Barnacle overgrowth**

We quantified barnacle overgrowth at the same investigation sites as for length frequency distribution of *M. edulis*. Six replicate samples were taken in September 1998, using a box corer of 315 cm<sup>2</sup> in mid intertidal, low intertidal as well as subtidally. Barnacle species composition of each mussel was recorded and barnacle coverage of each mussel shell surface was estimated to the nearest 25 %. Then, barnacles

attached to mussel shell surfaces were scratched off and dried at 75° C for 3 days. Mussels per sample were counted and dry weight of balanids was determined to the nearest 0.01 g. Mean barnacle dry weight per mussel was calculated for each sample. Only *M. edulis* > 35 mm shell length were considered because balanids generally occurred from this size upward. This may be due to the ability of small *M. edulis* to clean the shells with their foot (Theisen 1972).

### Mussel growth experiments

Experiments on mussel growth were performed in the summer 1998 and 1999 at location 1 (Fig. 6.1). Clean and barnacle overgrown *M. edulis* were collected near List harbour where they occurred from the intertidal to the subtidal zone on an artificial hard substrate (boat slipway). At this site, small (25–35 mm long) mussels were exceptional in being heavily overgrown with barnacles. This size class was used because length increments of larger specimens were expected to be too small to clearly demonstrate effects of tidal submergence and barnacle epibionts.

To test whether mussel origin and tidal level might affect growth in *M. edulis*, naturally clean mussels of intertidal and subtidal origin were transplanted to both low intertidal (mean exposure time 1 hour) and subtidal (water depth of about 0.5 m at low tide) zones of a mussel bed.



Fig.6.2 Barnacle overgrown (above) and clean *Mytilus edulis* (below).

To determine whether barnacle epibionts affect growth and how tidal level and epigrowth interact, intertidal mussels covered with barnacles (shell coverage  $\geq 50\%$ ; Fig. 6.2) were also exposed in low intertidal and subtidal areas of the mussel bed. For each of the treatments, 60 replicates were exposed in pockets (one mussel per pocket) made of pvc-netting (10 x 20 cm; mesh size of 10 mm) on 2 July 1998. These were fixed with iron rods and resampled after 12 weeks. To prevent effects of intraspecific competition for food, the experimental set-ups of both tidal zones were fixed at the edge of a tidal channel with a strong current (about  $0.5 \text{ m s}^{-1}$  at moderate wind conditions,



Behrens et al. 1996) which may determine food availability for suspension feeders (Fréchette and Bourget 1985a). In addition, subtidal mussels were fixed just below the intertidal mussels in close horizontal distance of about 15 metres. Eventually, the pockets were fixed onto the top mussel layer to prevent food limitation due to a stagnant boundary layer (Fréchette and Bourget 1985b). Individual lengths were recorded at the beginning and at the end of the experiment to the nearest 0.1 mm and length increment was calculated.

In the summer of 1999 an experiment was conducted to test whether the barnacle epibionts were responsible for a decreased growth in overgrown *M. edulis*. Again, mussels were taken from near List harbour. This experiment compared growth of (1) mussels collected with shells free of barnacles and (2) mussels with  $\geq 50\%$  coverage but cleaned from their barnacle epigrowth. A second experiment tested for food competition between *M. edulis* and their barnacle overgrowth. We used (1) mussels with natural barnacle epigrowth of at least 50% coverage and (2) mussels with barnacle valves sealed with sea water-resistant wax, which prevented balanid feeding activity but kept barnacle cones in place. Both experiments were performed on the low intertidal part of the mussel bed on 15 July 1999 and lasted for 12 weeks as described above. The number of replicates for each treatment was 32. The length of each mussel was recorded at the beginning and at the end of the experiments (see above).

### Statistical analysis

Results are presented as arithmetic means with standard deviation ( $\bar{x} \pm SD$ ). Mussel growth increments were calculated as final mussel shell length minus initial mussel shell length. We did not correct growth rates for initial size differences (Kaufmann 1981) because all tested growth models (Bertalanffy, Gompertz, power) showed a poor fit. In addition, all mussels used for growth experiments were within the same initial size range and showed no statistical size differences. Growth experiments were subjected to analysis of variance (ANOVA). Different levels within a significant experimental factor were analysed using Tukey's Honest-Significant-Difference (HSD) multiple comparison test.

The relative magnitude of fixed factors was calculated according to Howell (1997). We applied the following formula:

$$\omega^2 = (SS_{\text{treatment}} - [k - 1] MS_{\text{error}}) / (SS_{\text{total}} + MS_{\text{error}});$$

k = number of treatments, SS = sum of squares, MS = mean squares

Cochran's test was used to test for homoscedasticity of variances and data of dependent variables were transformed ( $\log(x + 1)$ ) when variances were heterogeneous. In two cases (mussel growth rate comparisons between intertidal and subtidal; effects of barnacle epibionts on mussel growth in the intertidal and the subtidal) variances remained heterogeneous despite transformation. Those data were tested for normality using the Kolmogorov-Smirnoff test. In both cases transformed data were normally distributed. Additionally, differences in mean values were much higher than differences in variances indicating that the influence of differences in variances on differences in mean values was negligible (Hennig personal communication, 2000). Therefore, ANOVA was applied in these two experiments despite heterogeneity of variances. Effects were considered to be statistically significant if p-value was < 0.05 and the Bonferroni-procedure was applied at multiple comparisons of data. Mortality rates in growth experiments were analysed by chi-square tests (2 x 2 frequency tables).

## Results

### Length frequency distribution of *M. edulis* in intertidal and subtidal beds

Mussel size structure and density differed between intertidal and subtidal sites (Fig. 6.3). In the subtidal, most individuals ranged from 45 to 60 mm (1996 cohort) in length. A minor peak occurred between 10 and 15 mm (1997 cohort). In the mid and low intertidal, the size-frequency distribution was distinctly bimodal. In the mid intertidal, maximum numbers were at 10-15 mm (1997 cohort) and 25-35 mm (1996 cohort) and mussel length did not exceed 60 mm. In the low intertidal, peaks were at 10-15 mm (1997 cohort) and 30-45 mm (1996 cohort), while mussels achieved about the same maximum length as subtidal specimens. Mussel size classes that were dominant at subtidal sites (45 - 60 mm) were under-represented at both intertidal sites. Density of

*M. edulis* was two times higher in the intertidal ( $4156 \pm 642 \text{ m}^{-2}$  in the mid intertidal and  $4089 \pm 1257 \text{ m}^{-2}$  in the low intertidal) than in the subtidal ( $2104 \pm 1130 \text{ m}^{-2}$ ) (one-way ANOVA,  $F = 15.866$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.0001$ ; followed by Tukey's test,  $p < 0.01$ ). Mussel density did not significantly differ between mid and low intertidal site (Tukey's test,  $p = 0.992$ ).

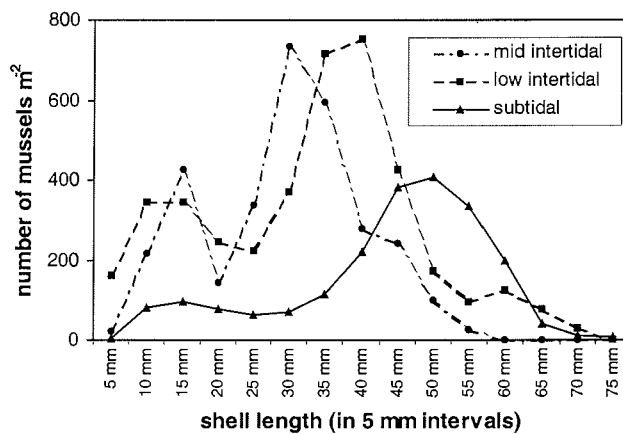


Fig.6.3 Length frequency distribution of *Mytilus edulis* at mid and low intertidal and shallow subtidal beds. Peaks of maximum numbers refer to strong mussel recruitment in 1996. Subtidal mussel beds showed a higher proportion of larger mussels but density was higher in the intertidal zone (each point represents the mean of 18 replicates)

### Extent of barnacle overgrowth

In the low intertidal dry weight of barnacle overgrowth per mussel ( $2.18 \pm 0.40 \text{ g}$ ) was significantly higher than in both the mid intertidal ( $0.72 \pm 0.30 \text{ g mussel}^{-1}$ ) and the subtidal zone ( $0.90 \pm 0.36 \text{ g mussel}^{-1}$ ) (one-way ANOVA,  $F = 30.280$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.0001$ ; followed by Tukey's test,  $p < 0.001$ ) (Fig. 6.4). The extent of barnacle epigrowth was not significantly different in the higher intertidal and the subtidal zones (Tukey's test,  $p = 0.667$ ). Correspondingly, barnacle percentage cover was strongest in low intertidal zones where 58 % of the mussels had no or few barnacles, 29 % were covered half, 8 % reached up to three-quarters cover and 5 % of mussel shells were totally covered. In mussels of the shallow subtidal and high intertidal zones, 82 % had

no or little barnacle overgrowth, 12 % were half covered or more, and no mussels were totally covered.

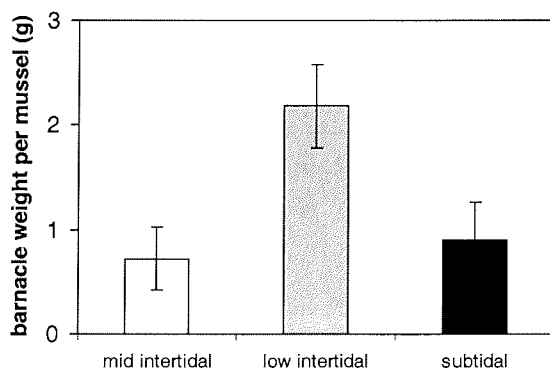


Fig.6.4 Barnacle dry weight per mussel of intertidal and subtidal mussel beds (means of six replicates  $\pm$  SD). Overgrowth of barnacles was highest on mussels in the low intertidal zone

Barnacle species composition showed a tidal zonation. In the mid intertidal zone only *Semibalanus balanoides* occurred whilst in the subtidal zone *Balanus crenatus* was almost exclusively found on *M. edulis*. In low intertidal sites *S. balanoides* was dominant and present on all barnacle-overgrown mussels, whereas *B. crenatus* was found on 10 % of mussels with barnacles. All balanids had a shell diameter of  $\geq 5$  mm and were  $> 4$  months old. They originated from barnacle recruitment in the spring of 1998 and previous years (personal observation).

## Mussel growth experiments

### Effects of tidal level and mussel origin

Tidal level significantly affected mussel growth rate (two-way ANOVA,  $F = 364.331$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 6.5). Over the 12-week study period, intertidal *M. edulis* placed intertidally grew  $3.3 \pm 1.8$  mm. Length increment was significantly lower than in intertidal mussels placed subtidally ( $10.1 \pm 3.1$  mm). Mussel origin had no significant

effect on mussel growth (two-way ANOVA,  $F = 0.973$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.325$ ). Growth of intertidal mussels placed intertidally did not significantly differ from that of subtidal transplants to the intertidal ( $3.0 \pm 1.6$  mm). Neither was growth of subtidal mussels in the subtidal ( $9.6 \pm 3.1$  mm) significantly different from that of intertidal transplants to the subtidal zone (see above). There were no significant interactions between location and origin (two-way ANOVA,  $F = 0.019$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.891$ ). Mortality was significantly higher intertidally (chi-square,  $p < 0.01$ ; data of intertidal and subtidal origin pooled) whilst mussel origin had no influence on mortality (chi-square,  $p = 0.655$ ; data of intertidal and subtidal location pooled).

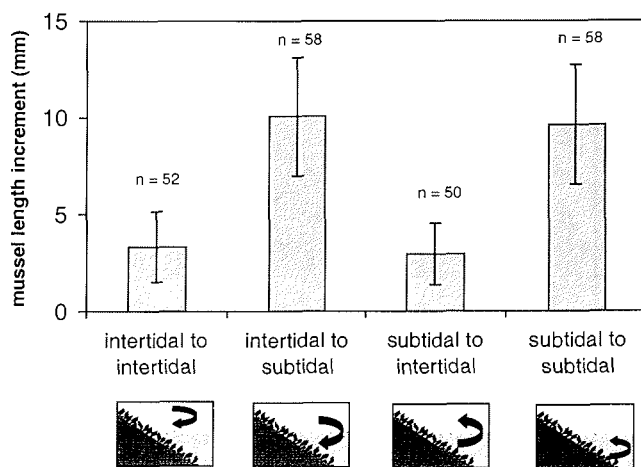


Fig.6.5 Growth of *Mytilus edulis* (initial length of 25-35 mm) in the intertidal and subtidal zone (cross transplantation of 4 x 60 mussels) (means of n replicates  $\pm$  SD; n = number of mussels alive at the end of the experiment) from July to September 1998. Mussel length increment in the intertidal was significantly lower compared to transplants to the subtidal. Mussel origin had no significant influence on growth

### Effects of barnacle epibionts

In 1998, barnacle epibionts significantly decreased growth in *M. edulis* (two-way ANOVA,  $F = 56.365$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 6.6). In the intertidal zone clean mussels (see above, data from previous experiment) grew twice as much as fouled specimens ( $3.3 \pm 1.8$  mm and  $1.5 \pm 1.2$  mm, respectively). Subtidally, clean mussels attained a length increment of  $10.1 \pm 3.1$  mm (see above) compared to  $6.7 \pm 4.4$  mm in barnacle-

covered conspecifics. As in previous experiments, tidal level significantly influenced mussel growth (two-way ANOVA,  $F = 194.438$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.0001$ ). There were no significant interactions between barnacle overgrowth and tidal level on mussel growth rate (two-way ANOVA,  $F = 0.006$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.938$ ). Again, mortality was higher in the intertidal. No significant differences in mortality rate between clean and fouled mussels were detectable (chi-square,  $p = 0.512$ ; data of intertidal and subtidal location pooled). The analysis of the relative magnitude of the two major factors affecting mussel growth revealed that tidal level ( $\omega^2 = 0.42$ ) was 3.5 times higher than barnacle epibionts ( $\omega^2 = 0.12$ ) in the experiments in 1998.

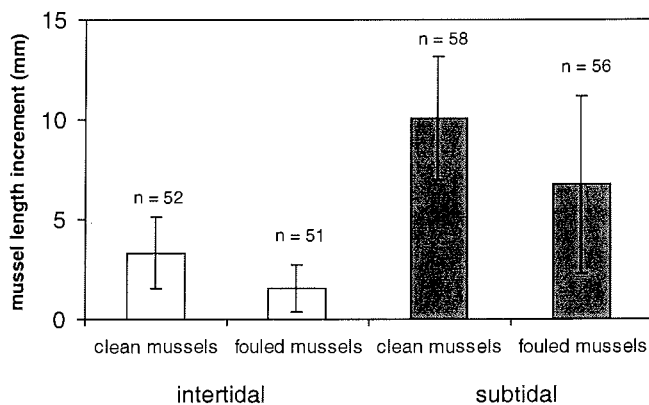


Fig.6.6 Effects of barnacle epibionts on growth of *Mytilus edulis*. Balanids significantly reduced mussel length increment in both intertidal and subtidal zones (means of  $n$  replicates  $\pm$  SD;  $n$  = number of mussels alive at the end of the experiments)

In 1999, growth increment of mussels in which balanids were removed by hand ( $4.3 \pm 1.8$  mm) was not significantly different from mussels with naturally clean shell surfaces ( $5.0 \pm 2.3$  mm) (one-way ANOVA,  $F = 1.092$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.304$ ). This indicates that restricted growth in fouled mussels was actually due to barnacle epibionts.

Growth of mussels with living barnacle overgrowth was  $3.0 \pm 1.6$  mm and did not in the low intertidal significantly differ from mussels with glued barnacle epibionts ( $3.4 \pm 1.0$  mm) (one-way ANOVA,  $F = 0.659$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.424$ ). Therefore, competition

for food between mussels and balanids was not responsible for the decreased growth in barnacle overgrown *M. edulis*.

## Discussion

The results of this study indicate that the growth rate of *M. edulis* in the Wadden Sea is dominated by tidal level, i. e. it substantially increases with time of submergence. The length increment of *M. edulis* placed subtidally was approximately three times higher than in the intertidal zone. Furthermore, mussel cohort lengths increased from intertidal to subtidal sites. A reduction in mussel growth rate with decreasing submergence time was also found at many other tidal coasts.

The availability of food is controlled by immersion time, which in turn is a direct function of tidal height (Baird and Drinnan 1957; Baird 1966; Seed 1968; Suchanek 1978; Bertness and Grosholz 1985). Therefore, the longer time for feeding is considered to be the main reason for faster growth in the subtidal. However, an average duration of low intertidal emergence (2 hours per day) decreased feeding time by about 10 % but lowered growth by about 70 % in this investigation. Thus, additional costs of intertidal life have to be considered. Widdows and Shick (1985) showed that *M. edulis* is largely anaerobic during tidal exposure when large fluctuations in temperature, salinity and oxygen availability can induce a switch from an aerobic to an anaerobic type of energy metabolism (De Zwaan and Wijsman 1976; De Zwaan 1977).

During anaerobiosis there is an almost complete reduction in the rates of energetic processes such as digestion and growth (De Zwaan and Mathieu 1992). The ATP turnover is less than 4 % of the resting aerobic rates (Widdows 1987). In addition, the restoration of normal physiological functioning following anaerobiosis may be a further component of the aerial exposure costs (De Zwaan and Mathieu 1992). Interestingly, Gillmor (1982) recorded little difference in growth rates between 0 % and 20 % air exposed mussels, and then a marked decline above 20 %. However, this was tissue growth rather than shell length. Thus, subtidal mussels generally appear to grow rapidly due to the increase in shell length, but this may not be matched by the tissue growth. Consequently, the tissue growth may show less of a difference than the shell (Widdows personal communication, 2000). Eventually, further demands may occur in summer when high temperatures may reduce growth in *M. edulis* (Almada-Villela et al.

1982) and even cause mortality from heat stress (Tsuchiya 1983). This might also explain the higher mortality in the intertidal zone as found in this study.

At our study site the density of intertidal *M. edulis* was two times higher than subtidally, which may result from higher recruitment in the intertidal and a stronger predation pressure by large crabs (*Carcinus maenas* L.), ducks (*Somateria mollissima* L.) and starfish (*Asterias rubens* L.) in the subtidal zone. Consequently, intraspecific competition for food might have been an additional reason for restricted intertidal mussel growth as suggested by Bertness and Grosholz (1985), Okamura (1986) and Newell (1990). However, comparisons of single and grouped *M. edulis* revealed no influence of mussel density on growth at our study site (Saier and Buschbaum, in preparation). Furthermore, no size and density differences were recorded between intertidal *M. edulis* located at the edges and the central part of the selected mussel bed (Buschbaum unpublished report). Thus, competition for food between mussels is negligible in our comparison of the low intertidal and subtidal zone.

Within intertidal and subtidal mussel beds the genetic composition may vary, with certain strains showing an improved growth rate in specific environments. However, cross-transplantation experiments revealed no differences in growth between intertidal and subtidal *M. edulis* placed in either intertidal or subtidal zones. This indicates that the bivalves acclimatised fast to their new environment and suggests that shell length differences of both intertidal and subtidal *M. edulis* were determined by environmental rather than genotypic factors. Similar conclusions were reached by Coe (1946), Widdows et al. (1984) and Kautsky et al. (1990). In our experiment we used intertidal and subtidal specimens of the same size (25-35 mm shell length) but possibly of different age. Baird (1966) and Bertness and Grosholz (1985) showed that length increment in *M. edulis* decreased with increasing mussel age. We therefore expected restricted growth of mussels collected in the intertidal zone. However, identical growth rates in intertidal and subtidal mussels transplanted to one particular tidal zone indicate that growth capacity of the chosen intertidal mussels was not influenced. The age of *M. edulis* seems difficult to determine in relation to mussel size. According to Dankers and Zuidema (1995) small mussels (< 40 mm) grow at almost the same rate in intertidal and subtidal areas and in growth rate comparisons initial lengths of *M. edulis* seem to be of major concern. We found that 1-year-old mussels (1997 cohort) had the same growth rates in mid and low intertidal and subtidal mussel beds, but in their second year (1996 cohort) growth in *M. edulis* was reduced with increasing emergence time.



Thus, tidal emergence predominantly affects 2-year-old mussels and probably older ones.

Furthermore, our study showed that barnacle epigrowth significantly reduced growth in *M. edulis*. This finding disagrees with the results of Laihonon and Fuhrman (1986) in the Baltic Sea, where the influence of a single barnacle per mussel was investigated. Decreased growth rates in overgrown mussels possibly be attributed to the following factors: Since both *M. edulis* and balanids are suspension feeders, competition for food may have occurred. However, in our experiments mussels with glued barnacles showed no difference in growth compared to mussels overgrown with living balanids. Thus, food competition cannot explain the decreased growth in overgrown mussels. Possibly, the structure of barnacle cones might change hydrodynamic conditions and lead to differences in microcurrents. Reduced growth rates were also found in *Mytilus californianus* (Conrad) overgrown by red algae (Dittman and Robles 1991). Such epiphytes may screen out food particles and create a stagnant boundary layer of water from which food is readily depleted (Vogel 1981; Paine and Suchanek 1983). Whether such an effect applies to barnacle overgrowth remains obscure. At our study site another important epibiont on intertidal mussel beds is the brown algae *Fucus vesiculosus* forma *mytili* (Nienburg) (Albrecht 1998). These algae negatively affected survival of mussels but effects on growth have not yet been investigated (Albrecht and Reise 1994). Witman and Suchanek (1984) showed that mussels overgrown with algae are more strongly attached to the substratum to prevent dislodgement due to higher flow forces. Because of this hydrodynamic stress, mussels with epibionts need to invest much energy in byssus thread production (Price 1983; Okamura 1986). Such a drag-induced trade-off effect by epibionts in conjunction with reduced growth was also reported from other epibenthic molluscs such as the periwinkle *Littorina littorea* (L.) (Wahl 1996, 1997) and may also apply to the *M. edulis* – *S. balanoides* association.

We conclude that growth in *M. edulis* is substantially affected by submergence time and to a lesser extent by barnacle epibionts. However, it has to be taken into consideration that interannual fluctuations in abundance and distribution of barnacles (Southward 1991; Bertness et al. 1992; Miron et al. 1995) may lead to highly variable growth patterns in *M. edulis*. In 1998, barnacle cover was heavy on mussels at our low intertidal sites, which harbour most of the *M. edulis* population (Reise et al. 1994). In such a case, barnacle epibionts may affect the entire *M. edulis* population of an area by

limiting growth, increasing mortality and potentially restricting reproductive output as suggested by Dittman and Robles (1991).

### **Acknowledgements**

We are most grateful to Werner Armonies for inspiring discussions and thank Karsten Reise for helpful comments and for critically reading the manuscript. We are also grateful to Christian Hennig (University of Hamburg, Germany) for statistical advice and two anonymous reviewers for their valuable comments.

This article is dedicated to Jupp Borger in joyful remembrance of his assistance and generous help.

This article is in part based on two doctoral studies of C. Buschbaum and B. Saier in the Faculty of Biology, University of Hamburg.

## References

- Albrecht AS, Reise K (1994) Effects of *Fucus vesiculosus* covering intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 243-256
- Albrecht AS (1998) Soft bottom versus hard rock: Community ecology of macroalgae on intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *J Exp Mar Biol Ecol* 229: 85-109
- Almada-Villela PC, Davenport J, Gruffydd LLD (1982) The effects of temperature on the shell growth of young *Mytilus edulis* L. *J Exp Mar Biol Ecol* 59: 275-288
- Austen G (1994) Hydrodynamics and particulate matter budget of Königshafen, southeastern North Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 183-200
- Austen I (1994) The surficial sediments of Königshafen; variations over the past 50 years. *Helgol Meeresunters* 48: 163-171
- Baird RH, Drinnan RE (1957) The ratio of shell to meat in *Mytilus* as a function of tidal exposure to air. *J Cons Perm Int Explor Mer* 22: 329-326
- Baird RH (1966) Factors affecting the growth and condition of mussels (*Mytilus edulis* L.). *Fish Invest Minist Agric Fish Food Lond, Ser II* 25: 1-33
- Barnes H (1959) Stomach contents and microfeeding of some common cirripedes. *Can J Zool* 37: 231-236
- Bayerl KA, Higelke B (1994) The development of northern Sylt during the last Holocene. *Helgol Meeresunters* 48: 145-171
- Bayne BL, Worrall CM (1980) Growth and production of mussel *Mytilus edulis* from two populations. *Mar Ecol Prog Ser* 3: 317-328
- Behrens A, Gayer G, Günther H (1996) Atlas der Strömungen und Wasserstände in der Sylt-Rømø-Bucht. GKSS Forschungszentrum, Geesthacht. Band 1-8
- Bertness MD, Grosholz E (1985) Population dynamics of the ribbed mussel, *Geukensia demissa*: The costs and benefits of an aggregated distribution. *Oecologia* 67: 192-204
- Bertness MD, Gaines SD, Siphens EG, Yund PO (1992) Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *J Exp Mar Biol Ecol* 156 (2): 199-215
- Buhs F, Reise K (1997) Epibenthic fauna dredged from tidal channels in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein: spatial patterns and a long-term decline. *Helgol Meeresunters* 51: 343-359
- Coe WR (1946) A resurgent population of the Californian bay mussel *Mytilus edulis diegensis*. *J exp Zool* 99: 1-14
- Coulthard HS (1929) Growth of the sea mussel. *Contr Canadian Biol, N S*, 4: 121-136
- Dankers N, Zuidema DR (1995) The role of the mussel (*Mytilus edulis* L.) and mussel culture in the Dutch Wadden Sea. *Estuaries* 18(1a): 71-80
- De Zwaan A, Wijsman TCM (1976) Anaerobic metabolism in Bivalvia (Mollusca). Characteristics of anaerobic metabolism. *Comp Biochem Physiol* 54B: 313-324

- De Zwaan A (1977) Anaerobic energy metabolism in bivalve molluscs. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 115: 103-187
- De Zwaan A, Mathieu M (1992) Cellular biochemistry and endocrinology. In: *The mussel Mytilus: ecology, physiology and culture* (Gosling E ed),. Elsevier Amsterdam, London, New York, Tokyo: 223-307
- Dittmann D, Robles C (1991) Effect of algal epiphytes on the mussel *Mytilus californianus*. *Ecology* 72: 286-296
- Faldborg K, Jensen KT, Maagaard L (1994) Dynamics, growth, secondary production and elimination by waterfowl of an intertidal population of *Mytilus edulis* L. *Ophelia Suppl* 6: 187-200
- Fréchette M, Bourget E (1985a) Energy flow between the pelagic and benthic zones: factors controlling particulate organic matter available to an intertidal mussel bed. *Can J Fish Aquat Sci* 42: 1158-1165
- Fréchette M, Bourget E (1985b) Food-limited growth of *Mytilus edulis* L. in relation to the benthic boundary layer. *Can J Fish Aquat Sci* 42: 1166-1170
- Gillmor RB (1982) Assessment of intertidal growth and capacity adaptations in suspension-feeding bivalves. *Mar Biol* 68: 277-286
- Harger JRE (1970) The effect of wave impact on some aspects of the biology of sea mussels. *Veliger* 12: 401-414
- Howell DC (1997) *Statistical methods for psychology*. 4rd edition. Duxbury Press. Belmont. California. USA, 724 pp.
- Incze LS, Lutz RA, Watling L (1980) Relationships between effects of environmental temperature and seston on growth and mortality of *Mytilus edulis* in a temperate northern estuary. *Mar Biol* 57: 147-156
- Kaufmann KW (1981) Fitting and using growth curves. *Oecologia* 49: 293-299
- Kautsky N (1982) Growth and size structure in a Baltic *Mytilus edulis* population. *Mar Biol* 68: 117-133
- Kautsky N, Johannesson K, Tedengren M (1990) Genotypic and phenotypic differences between Baltic and North Sea populations of *Mytilus edulis* evaluated through reciprocal transplantations. I. Growth and morphology. *Mar Ecol Prog Ser* 59: 203-210
- Kennedy VS (1976) Desiccation, higher temperatures and upper intertidal limits of three species of sea mussels (Mollusca: Bivalvia) in New Zealand. *Mar Biol* 35: 127-137
- Laihonon P, Furman ER (1986) The site of settlement indicates commensalism between bluemussel and its epibiont. *Oecologia* 71: 38-40
- McGrorty S, Goss-Custard JD, Clarke RT (1993) Mussel *Mytilus edulis* (Mytilacea) dynamics in relation to environmental gradients and intraspecific interactions. *Neth J Aqu Ecol* 27(2-4): 163-171

- McGrorty S (1997) Winter growth of mussels *Mytilus edulis* as a possible counter to food depletion by oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Mar Ecol Prog Ser* 153: 153-165
- Miron G, Boudreau B, Bourget E (1995) Use of larval supply in benthic ecology: Testing correlations between larval supply and larval settlement. *Mar Ecol Prog Ser* 124: 301-305
- Møhlenberg F, Riisgard HU (1977) Efficiency of particle retention in thirteen species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17: 239-246
- Newell CR (1990) The effects of mussel (*Mytilus edulis*, Linnaeus, 1758) position in seeded bottom patches on growth at subtidal lease sites in Maine. *J Shellfish Res* 9: 113-118
- Okamura B (1986) Group living and the effects of spatial position in aggregations of *Mytilus edulis*. *Oecologia* 69: 341-347
- Paine RT, Suchanek TH (1983) Convergence of ecological processes between independently evolved competitive dominants: a tunicate-mussel comparison. *Evolution* 37: 821-831
- Price HA (1983) Structure and formation of the byssus complex in *Mytilus* (Mollusca, Bivalvia). *J Moll Stud* 49: 9-17
- Reise K (1985) Tidal flat ecology. Springer Berlin 191 pp.
- Reise K, Herre E, Sturm M (1994) Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 201-215
- Seed R (1968) Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis*. *J mar Biol Ass UK* 48: 561-584
- Seed R, Suchanek TH (1992) Population and community ecology of *Mytilus*. In: *The mussel Mytilus: Ecology, physiology, genetics and culture* (Gosling E ed), Amsterdam: Elsevier: 87-169
- Southward AJ (1991) 40 years of changes in species composition and population-density of barnacles on a rocky shore near Plymouth. *J Mar Biol Ass UK* 71(3): 495-513
- Suchanek TH (1978) The ecology of *Mytilus edulis* L. in exposed rocky intertidal communities. *J Exp Mar Biol Ecol* 31: 105-120
- Tsuchiya M (1983) Mass mortality in a population of the mussel *Mytilus edulis* L. caused by high temperature on rocky shores. *J. Exp Mar Biol Ecol* 66: 101-111
- Theisen BF (1972) Shell cleaning and deposit feeding in *Mytilus edulis* L. (Bivalvia). *Ophelia* 10: 49-55
- Vogel S (1981) *Life in moving fluids*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA
- Wahl M (1996) Fouled snails in flow: potential of epibionts on *Littorina littorea* to increase drag and reduce snail growth rates. *Mar Ecol Prog Ser* 138: 157-168

- Wahl M (1997) Increased drag reduces growth of snails: comparison of flume and in situ experiments. *Mar Ecol Prog Ser* 151: 291-293
- Widdows J, Donkin P, Salked PN, Cleary JJ, Lowe DM, Evans SV, Thomson PE (1984) Relative importance of environmental factors in determining physiological differences between two populations of mussels (*Mytilus edulis*). *Mar Ecol Prog Ser* 17: 33-47
- Widdows J, Shick JM (1985) Physiological responses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule* to aerial exposure. *Mar Biol* 85: 217-232
- Widdows J (1987) Application of calorimetric methods in ecological studies in ecological studies. In: A.M. James (Ed), *Thermal and energetic studies of cellular biological systems*. Wright, Bristol: 182-215
- Wildish DJ, Kristmanson DD (1985) Control of suspension feeding bivalve production by current speed. *Helgol Meeresunters* 39: 237-243
- Witman JD, Suchanek TH (1984) Mussels in flow-drag and dislodgement by epizoans. *Mar Ecol Prog Ser* 16: 259-268

## 7. Gesamtdiskussion

### 7.1 Der Untersuchungsanlaß

Sessile Organismen im Wattenmeer sind auf Miesmuschelbänke (*Mytilus edulis*) als einzige großflächige Ansiedlungsmöglichkeit angewiesen. Dadurch ist ihr Vorkommen weitgehend auf diese Bänke beschränkt. Die auffälligsten Aufwuchsorganismen sind die Seepocken *Semibalanus balanoides* und *Balanus crenatus*. Diese zeigen aufgrund ihrer physiologischen Anpassung eine deutliche Zonierung im Gezeitengradienten. *S. balanoides* erreicht die höchsten Dichten auf eulitoralischen Muschelbänken, wogegen *B. crenatus* im Sublitoral die dominierende Art ist (vgl. 4. Kapitel). Beide Seepockenarten zeigen starke zeitliche Abundanzschwankungen. Ein Beispiel dafür ist der außergewöhnlich starke Bewuchs von *S. balanoides* auf eulitoralischen Muschelbänken im Jahr 1996. Dieser resultierte aus einem sehr hohen Rekrutierungserfolg im Frühjahr dieses Jahres. Die Balaniden erreichten so hohe Dichten, daß die Muschelbänke fast vollständig mit Seepocken bedeckt waren (vgl. Einleitung Abb. 1.3, Seite 12). Dieser Balanidenjahrgang konnte über mehrere Jahre verfolgt werden. Jedoch nahm insgesamt die Abundanz der Seepocken auf den Muschelbänken ab, da ihre Rekrutierung in den folgenden Jahren deutlich geringer ausfiel (vgl. 3. Kapitel). Solche Populationsschwankungen einzelner Arten sind nicht ungewöhnlich und von Seepocken auch für andere Gebiete beschrieben worden (z.B. Hawkins & Hartnoll 1982; Connell 1985; Southward 1991; Gaines & Bertness 1992). Erklärungen für Fluktuationen und Besiedlungsstrukturen einzelner Organismen zu finden, ist ein zentrales Ziel der Ökologie von Lebensgemeinschaften.

Hieraus resultiert der erste Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit, nämlich Faktoren aufzuzeigen, die für die Besiedlungsmuster und Populationsdynamik von Seepocken auf Muschelbänken verantwortlich sein können. Ein weiterer Schwerpunkt ist die ökologische Bedeutung von starkem Balanidenbewuchs auf Muschelbänken im Wattenmeer abzuschätzen. Ein hoher Rekrutierungserfolg der Seepocken kann dazu führen, daß die einzelnen Muscheln vollständig mit Balaniden bewachsen sind. Deshalb sollten Untersuchungen zu möglichen interspezifischen Wechselwirkungen zwischen Seepocken und Muscheln Aufschluß darüber geben, welche Konsequenzen ein starker Brutfall von Seepocken für *M. edulis* nach sich ziehen kann.

Voraussetzung für die entstehenden Wechselwirkungen ist ein hoher Rekrutierungserfolg der Balaniden. Daher soll im folgenden zunächst auf die Faktoren eingegangen werden, welche die Besiedlungsstruktur von Seepocken beeinflussen können. Im Anschluß werden die Wechsel- und Auswirkungen von starkem Balanidenbewuchs auf Muschelbänken diskutiert, um abschließend ein Fazit der ökologischen Bedeutung der engen Muschel-Balaniden Assoziation ziehen zu können.

## **7.2 Populationsdynamik von Balaniden auf Muschelbänken**

Seepocken gehören im marinen Lebensraum zu den benthischen Organismen, die einen Lebenszyklus mit planktischem Larvenstadium zur Verbreitung aufweisen. Die Organismen halten sich in zwei verschiedenen Lebensräumen auf: die Larven im Pelagial und die adulten Tiere im Benthos. Aus dieser räumlichen Entkopplung resultiert, daß Dynamik und Verteilung sowohl von pelagischen wie von benthischen Prozessen abhängig sein kann. So wird generell unterschieden zwischen Faktoren, die vor dem Übergang der Larven zum benthischen Leben in der Wassersäule stattfinden (pre-settlement processes), und denen, die nach der Larvenansiedlung am Substrat erfolgen (post-settlement processes).

### **Bedeutung von Prozessen vor und nach der Larvenansiedlung für die Struktur von Lebensgemeinschaften**

Den Prozessen vor und nach der Larvenansiedlung wurde in der marinen Ökologie im Verlauf des 20. Jahrhunderts unterschiedlich viel Aufmerksamkeit gewidmet. Thorson (1950) wies bereits früh auf die Bedeutung der Larven und ihre Ökologie hin, doch standen bis in die 1980er Jahre Prozesse nach der Larvenansiedlung im Mittelpunkt der Untersuchungen. Ein Grund dafür war, daß das Larvenangebot als ein nicht limitierender Faktor betrachtet wurde, da benthische Organismen oft eine sehr hohe Zahl an planktischen Larven produzieren (Bertness 1999). Deshalb wurden in Modellen zur Verteilung und Abundanz von Organismen vor allem die Faktoren nach der Ansiedlung, wie Konkurrenz, Predation und Störungen, berücksichtigt (Connell 1971, 1975; Dayton 1971; Paine 1977, 1984; Lewin 1986; Menge & Sutherland 1987; Menge & Farrell 1989; Underwood & Fairweather 1989). Die allgemeine Gültigkeit



dieser Modelle war allerdings beschränkt, da sie nur auf Lebensgemeinschaften übertragen werden konnten, in denen das Larvenangebot sehr hoch ist (Connell 1985; Lewin 1986). In Habitaten mit einer geringen oder stark fluktuierenden Larvenzufuhr fanden die vorhandenen Modelle keine Bestätigung (Underwood & Denley 1984). Hier wurde erkannt, daß die Verteilung und Abundanz der Organismen in erster Linie vom Angebot der Larven bestimmt ist, und der Einfluß von Prozessen nach der Larvenansiedlung von vergleichsweise geringer Bedeutung ist (Connell 1985; Gaines & Roughgarden 1985; Gaines et al. 1985; Bertness et al. 1992; Miron et al. 1995; Todd 1998). Ein klassisches Beispiel sind Felsküsten, wo Platzkonkurrenz zwischen den Individuen nur auftritt, wenn die Larvenzufuhr und Ansiedlung sehr hoch ist und das Ansiedlungssubstrat zum limitierenden Faktor wird (Bertness 1999, Abb. 7.1).

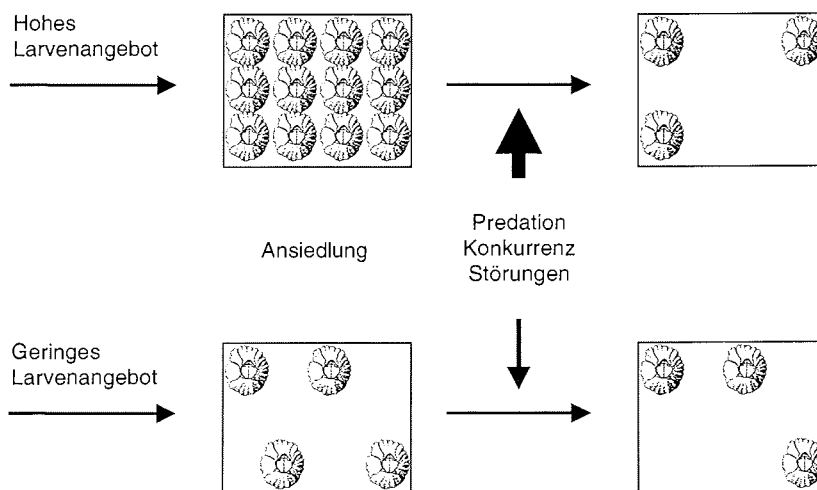


Abb.7.1 Modell der relativen Bedeutung von Faktoren nach der Larvenansiedlung bei hohem und geringem Larvenangebot (aufgezeigt am Beispiel von Balaniden). Bei hohem Larvenangebot erfolgt eine starke Ansiedlung, wodurch anschließende post-settlement Prozesse einen großen Einfluß auf die Populationsstruktur der Organismen haben. Bei geringem Larvenangebot ist die Rekrutierung gering und post-settlement Prozesse haben nur einen geringen Einfluß auf die Verteilung und Abundanz der Organismen

Durch diese Erkenntnis wurde den die Larven beeinflussenden Faktoren in der Wassersäule mehr Aufmerksamkeit geschenkt. So traten hydrodynamische Prozesse, Larvenproduktion und Larvenmortalität mehr in den Vordergrund der Untersuchungen. Da alle diese Faktoren insgesamt einen Einfluß auf das Larvenangebot haben, wurde

der Begriff "supply-side ecology" geprägt (Lewin 1986; Roughgarden et al. 1988; Young 1988, 1990; Underwood & Keough 2000).

In einem zweiten Schritt hat man versucht die relative Bedeutung der Prozesse vor, als auch nach der Larvenansiedlung abzuschätzen und in Modellen zu integrieren. In verschiedenen Gebieten kann der jeweilige Einfluß unterschiedlich stark ausgeprägt sein. So zeigen Young et al. (1998), daß im Wash-Ästuar (Ostküste Englands) vor allem pre-settlement Prozesse eine große Bedeutung für die Struktur der benthischen Gemeinschaften haben können. Bei einer Untersuchung in der Seine-Bucht (Frankreich) sprechen Thiébaud et al. (1998) sowohl Faktoren vor und nach der Larvenansiedlung einen wichtigen Stellenwert zu. Dagegen machen Ólafsson et al. (1994) in einem Modell über Weichbodengemeinschaften vor allem Prozesse nach der Larvenansiedlung für die Populationsdynamik einzelner Arten verantwortlich. Diese Modelle beziehen sich jeweils auf ein bestimmtes Gebiet oder Substrat. Innerhalb dessen versuchen sie die relative Bedeutung von pre- und postsettlement Prozessen für die Lebensgemeinschaft artübergreifend zu beschreiben. Untersuchungen an verschiedenen benthischen Invertebraten des Wattenmeeres weisen aber darauf hin, daß die relative Bedeutung der Prozesse vor und nach der Larvenansiedlung weniger auf der Ebene eines ganzen Lebensraumes, sondern mehr auf Artniveau betrachtet werden muß (vgl. Raimondi 1990). So ist zum Beispiel die Verteilung und Dichte der Herzmuschel *Cerastoderma edule* im Nordsylder Wattenmeer vorwiegend von benthischer Predation, also einem Faktor nach der Larvenansiedlung, bestimmt. Dagegen zeigt die Populationsdynamik des Bäumchenröhrenwurms *Lanice conchilega* (Pallas) eine deutliche Korrelation zum Angebot der Larven (Strasser 2000 a,b).

Mit der unterschiedlichen Bedeutung der Prozesse für einzelne Arten innerhalb eines Lebensraumes wurde die Frage aufgeworfen, welche Faktoren für die Verteilung und Abundanz der Seepocken auf Muschelbänken im Wattenmeer verantwortlich gemacht werden können.

### Larvenangebot von Balaniden im Nordsylder Seegebiet

Um diese Frage beantworten zu können, ist eine Betrachtung der Balanidenlarven im Pelagial sowie der adulten Tiere auf den Muschelbänken unerlässlich. Untersuchungen zu Prozessen in der Wassersäule sind methodisch aufwendig, was den Rahmen dieser vornehmlich benthischen Arbeit gesprengt hätte. Es konnte aber auf Planktonproben zurückgegriffen werden, die für das Nordsylder Seegebiet seit 1996 vorliegen. Diese wurden im Rahmen des Projektes "Ökologische Winterfolgen und pelago-benthische Wechselwirkungen im Sylder Wattenmeer" durchgeführt (Strasser et al. 1999). Tägliche Probennahmen am Lister Fähranleger (10 Liter Schöpfemer) dokumentieren die Larvenabundanz verschiedener benthischer Invertebraten einschließlich Balaniden. Damit stand eine geeignete Datengrundlage zur Verfügung, um temporäre Schwankungen der Larvenzahlen im Untersuchungsgebiet zu erkennen (Abb. 7.2; Strasser unveröffentlicht). Diese zeigten, daß die Abundanz der

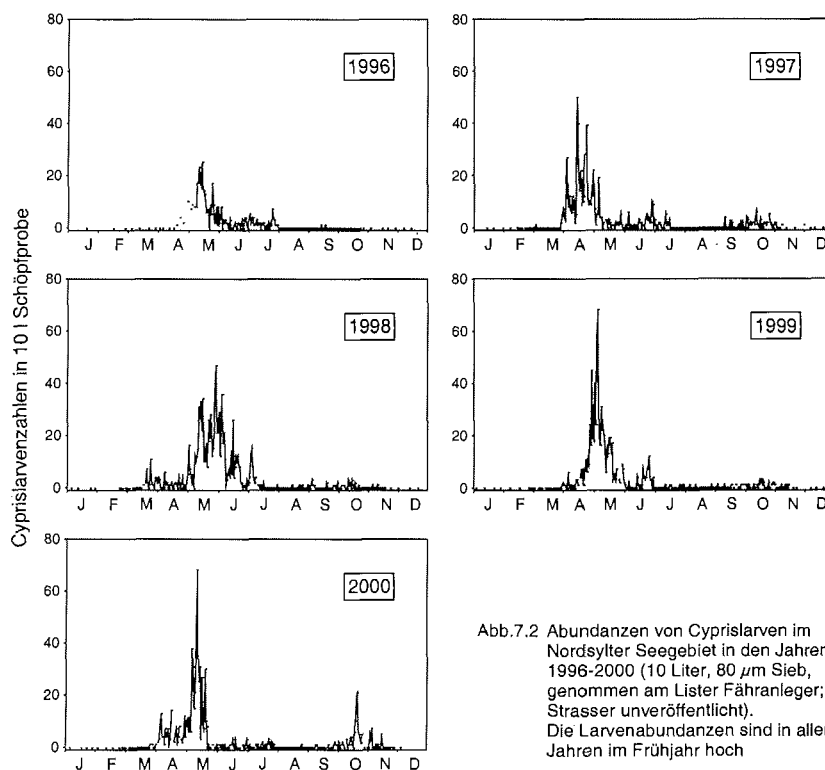


Abb.7.2 Abundanz von Cyprislarven im Nordsylder Seegebiet in den Jahren 1996-2000 (10 Liter, 80  $\mu$ m Sieb, genommen am Lister Fähranleger; Strasser unveröffentlicht). Die Larvenabundanz sind in allen Jahren im Frühjahr hoch

Cyprislarven (letztes Larvenstadium vor der Metamorphose zur adulten Seepocke) im Zeitraum 1996 bis 2000 jeweils im Frühjahr ein deutliches Maximum in der gleichen Größenordnung aufweisen. Sie können nicht den starken Larvenfall im Frühjahr 1996 im Vergleich zur deutlich schwächeren Ansiedlung in den Folgejahren erklären.

Die geringe interannuelle Variabilität der Larvenabundanzen läßt die Hypothese zu, daß der unterschiedliche Rekrutierungserfolg der Seepocken auf Muschelbänken in erster Linie von Prozessen nach der Larvenansiedlung beeinflusst wird.

### **Siedlungsmuster von *S. balanoides* auf eulitoralen Muschelbänken**

Durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit konnte die oben angeführte Hypothese bestätigt werden. Auf den untersuchten eulitoralen Muschelbänken wurde ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Abundanz der Strandschnecke *L. littorea* und der Dichte der Balanidenart *S. balanoides* gefunden. Eine experimentelle Erhöhung der Schneckendichten auf den Muschelbänken reduzierte den Ansiedlungserfolg der Balaniden, wohingegen bei Schneckenausschluß der Rekrutierungserfolg am höchsten war. Dies weist darauf hin, daß interannuelle Schwankungen der Schneckendichten für Fluktuationen in der Seepockenabundanz verantwortlich sein können. Das deckt sich mit den Beobachtungen im starken Balanidenrekrutierungsjahr 1996, als die Strandschnecken vergleichsweise geringe Dichten von etwa 400 Tieren m<sup>-2</sup> aufwiesen (Buschbaum 1997), welche weit unter den Dichten der folgenden Jahre lagen (z. B. 1998: ~1850 Schnecken m<sup>-2</sup>; 1999: ~1700 Schnecken m<sup>-2</sup>; siehe 3. Kapitel). Damit korrelierte die geringe Schneckenabundanz von 1996 mit einem hohen Rekrutierungserfolg von *S. balanoides*. In den folgenden Jahren war die Dichte von *L. littorea* viel höher und der Rekrutierungserfolg der Balaniden niedrig. Diese Zusammenhänge sprechen für die Übertragbarkeit der experimentell gefundenen Ergebnisse. Zudem zeigen die Untersuchungen, daß auf Muschelbänken Dichteschwankungen einzelner Arten sehr eng miteinander verknüpft sein können, da veränderte Schneckenabundanzen unmittelbar mit fluktuierenden Balanidenzahlen beantwortet werden.

Die Dichteschwankungen der Strandschnecke *L. littorea* kann durch abiotische Faktoren, wie sehr tiefe Wintertemperaturen (z. B. der strenge Winter 1995/1996), verursacht werden (persönliche Beobachtung). Aber auch Predationseffekte und die

Parasitierung durch digene Trematoden können einen Einfluß auf die Abundanzen von *L. littorea* bewirken (Lauckner 1984 a,b; Scherer & Reise 1981; Huxham et al. 1993).

In den Schneckenausschlußexperimenten waren die Beweidungseffekte von *L. littorea* auf den Rekrutierungserfolg von *S. balanoides* sehr deutlich. Die zusätzlich durchgeführten Laborexperimente zeigten aber, daß die Schnecken nur in einem sehr schmalen Zeitfenster einen Einfluß auf den Ansiedlungserfolg der Seepocken haben. Mit einem basalen Schalendurchmesser von ca. 2 mm, den *S. balanoides* nach etwa zwei Wochen erreicht (Bertness 1984), sind die Balaniden zu groß, um von den Schnecken beeinflusst zu werden. Der Beweidungseffekt ist nur auf den kurzen Zeitraum von etwa Anfang April bis Ende Mai, also auf die Ansiedlungsphase der Seepockenlarven, beschränkt. Dies ist von besonderer Bedeutung, wenn die Wassertemperatur aus dem Jahr 1996 mit den folgenden Jahren verglichen wird (Abb. 7.3). Hier zeigt sich, daß die Temperaturen 1996 zur Zeit der Balanidenansiedlung (April bis Mai) niedriger waren. Die geringen Frühjahrstemperaturen könnten zu einer verminderten Beweidungsintensität der Schnecken auf den Muschelbänken geführt

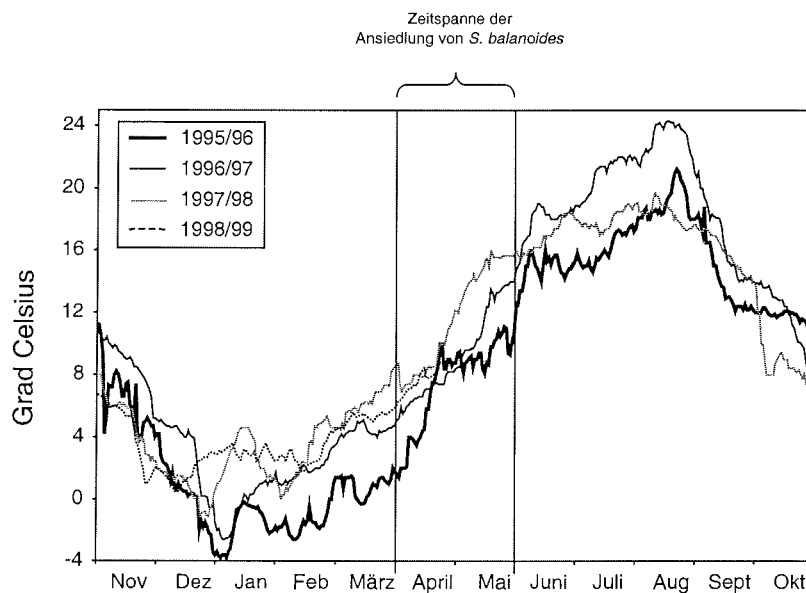


Abb.7.3 Jahresverläufe der Wassertemperatur bei List von November 1995 bis April 1999 auf Grundlage von täglichen Messungen der Wetterstation List/Sylt (ab April 1999 standen keine täglichen Meßwerte mehr zur Verfügung)

haben, was den Rekrutierungserfolg der Balaniden begünstigt. Dieser zusätzliche Zusammenhang deutet darauf hin, daß die Schneckendichte in Verbindung mit der Temperatur sicherlich ein entscheidender Faktor für die Balanidenrekrutierung ist. Nicht auszuschließen sind weitere Faktorenkombinationen, wie zum Beispiel der Einschlickungsgrad und die Algenbedeckung auf den Muschelbänken (siehe Albrecht & Reise 1994).

### **Siedlungsmuster von *B. crenatus* auf sublitoralen Muschelbänken**

Auf sublitoralen Muschelbänken ist die Balanidenart *B. crenatus* die dominierende Aufwuchsart. Die Beweidungseffekte von *L. littorea* auf eulitoralen Muschelbänken weiten sich nicht auf die Siedlungsstruktur von *B. crenatus* im Sublitoral aus, denn beim Übergang vom Eulitoral in das angrenzende Sublitoral nehmen die Dichten von *L. littorea* abrupt ab. Mögliche Erklärungen sind eine erhöhte Predation durch die Strandkrabbe *C. maenas*, eine fehlende Rekrutierung und ein starker Bewuchs der Schnecken durch Epibionten (Scherer & Reise 1981; Buschbaum & Reise 1999; Saier 2000; vgl. 4. Kapitel).

Die Freilandexperimente auf sublitoralen Muschelbänken zeigten auch hier, daß Faktoren nach der Larvensiedlung für die Verteilungsmuster der Balaniden verantwortlich gemacht werden können (4. Kapitel). Die höchsten Dichten von *B. crenatus* wurden erreicht, wenn Räuber von den Muschelbankflächen ausgeschlossen waren. Eine gleichzeitige Aufnahme der Räuberabundanzen und deren Fraßverhalten ergab, daß juvenile Seesterne *Asterias rubens* und adulte Strandkrabben *C. maenas* für diese Predationseffekte verantwortlich zu machen sind. Ein weiterer möglicher Predator ist die im Wattenmeer häufige Sandgarnele *Crangon crangon* (L.), die vor allem einen Einfluß auf frisch festsessende Cyprislarven ausüben kann, da diese zum Nahrungsspektrum der Garnelen gehören (Plagmann 1939). Angaben über ihre Dichte und Verteilung konnten aber aufgrund ihrer hohen Mobilität nicht gemacht werden.

Im Gegensatz zu den Beweidungseffekten der Strandschnecken auf eulitoralen Muschelbänken sind die Predationseffekte im Sublitoral nicht auf ein enges Zeitfenster im Frühjahr zur Larvensiedlung der Balaniden beschränkt. Juvenile Seesterne und adulte Strandkrabben sind im Gegensatz zu *L. littorea* in der Lage auch große Seepocken zu konsumieren (Sloan 1980; Leonard et al. 1999). Somit hat *B. crenatus* auf sublitoralen Muschelbänken während der gesamten Lebensspanne keinen

größenbedingten Predationsschutz, wie ihn *S. balanoides* im Eulitoral mit einem basalen Schalendurchmesser von etwa 2 mm erreicht.

Adulte *C. maenas* sind im oberen Sublitoral von April bis Oktober sehr häufig, bevor sie über den Winter in die tiefen Priele abwandern (Reise 1977, 1985). Dazu kommen die juvenilen Seesterne, die von Ende Mai bis Mitte September ebenfalls im oberen Sublitoral anzutreffen sind (Saier im Druck). Damit ist die Zeitspanne des Predationsdrucks auf *B. crenatus* auf sublitoralen Muschelbänken deutlich länger (sieben Monate), als der Beweidungseffekt von *L. littorea* auf *S. balanoides* im Eulitoral von nur wenigen Wochen (Anfang April bis Ende Mai; Abb. 7.4). Dieser sehr lang andauernde Predationsdruck auf sublitoralen Muschelbänken kann eine Erklärung dafür sein, warum der Bewuchs von *B. crenatus* oftmals geringer ausfällt als der von *S. balanoides* auf eulitoralischen Muschelbänken (vgl. 4. Kapitel und 5. Kapitel).

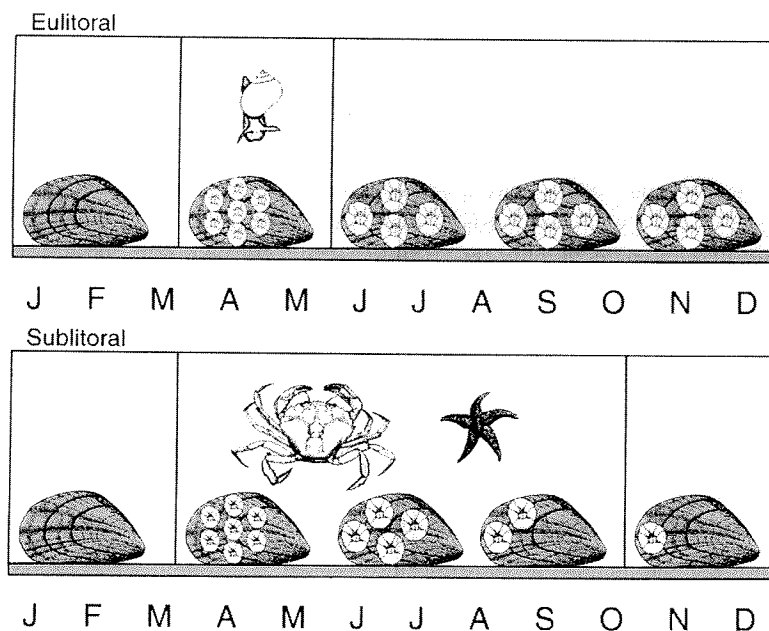


Abb.7.4 Zeitspanne des Beweidungsdrucks von *Littorina littorea* auf *Semibalanus balanoides* im Eulitoral und von Predatoren auf *Balanus crenatus* im Sublitoral im Jahresverlauf. Die Effekte von *L. littorea* auf eulitoralischen Muschelbänken sind im Vergleich zu den Predationseffekten im Sublitoral auf ein kleineres Zeitfenster beschränkt (zur besseren Anschaulichkeit wurde am Jahresbeginn von einer unbewachsenen Muschel ausgegangen)

Die Beschränkung der Predationseffekte durch adulte *C. maenas* und juvenile *A. rubens* auf sublitorale Muschelbänke ist eine Konsequenz des starken Predationsdrucks durch Vögel (vor allem die Silbermöwe *Larus argentatus* Pontoppidan), dem diese beiden Arten auf eulitoralischen Muschelbänken ausgesetzt sind (Dernedde 1993, 1994; vgl. 4. Kapitel).

### **Gibt es Konkurrenz um die limitierte Ressource Hartsubstrat?**

Insgesamt wurden die Beweidungs- und Predationseffekte auf eulitoralischen und sublitoralischen Muschelbänken als wesentliche Faktoren erkannt, die einen Einfluß auf die Populationsdynamiken der beiden häufigsten Balanidenarten *S. balanoides* und *B. crenatus* im Wattenmeer ausüben können. Aufgrund der vergleichsweise geringen Flächenausdehnung der Muschelbänke im gesamten Lebensraum Wattenmeer und der damit stark limitierten Ressource Hartsubstrat soll auf einen weiteren Faktor eingegangen werden: Die intra- und interspezifische Raumkonkurrenz von sessilen Organismen auf Miesmuschelbänken.

Bis Mitte der 1970er Jahre wurde Konkurrenz als der dominierende Faktor für die Struktur von Lebensgemeinschaften, sowohl in marinen als auch terrestrischen Lebensräumen, angesehen (MacArthur 1972; Cody 1975; Schoener 1983; Connell 1983). Vor allem Experimente zur Raumkonkurrenz zwischen sessilen Organismen im Gezeitenbereich felsiger Küsten gaben eine Großzahl an Hinweisen für die wichtige Rolle der Konkurrenz in der Strukturierung von Lebensgemeinschaften (Branch 1984). Konkurrenz um Raum kann aber nur auftreten, wenn dieser zum limitierenden Faktor wird (Abb. 7.1). Werden aber die Zahlen der Organismen durch biotische Störungen (z. B. Predation, Beweidung) oder physikalische Störungen (z. B. Sturm, Eisgang) gering gehalten, so spielt Konkurrenz nur eine untergeordnete Rolle (Bertness 1999).

### **Interspezifische Konkurrenz**

Die Beweidungsaktivität von *L. littorea* auf eulitoralischen Muschelbänken läßt einen starken Bewuchs der verschiedensten Organismen auf den Muschelschalen kaum zu. So zeigt Albrecht (1998), daß schon eine Schneckendichte von  $> 15$  Individuen  $m^{-2}$  ausreicht, um einen ephemeren Algenbewuchs auf den Muschelbänken zu unterdrücken. Hinzu kommt, daß auch bei geringem Balanidenbewuchs auf den



Muscheln kaum andere Organismen in großer Individuendichte vorkommen (persönliche Beobachtung). Dies deutet darauf hin, daß Seepocken die einzigen Organismen sind, die dem starken Beweidungsdruck oftmals entkommen können (Connell 1975). Daß die Konkurrenz zwischen den sessilen Organismen vor allem durch die Beweidung von *L. littorea* unterdrückt wird, zeigen die Käfigexperimente, in denen die Dichte der Schnecken experimentell variiert wurde (3. Kapitel). Nur bei einem vollkommenen Ausschluß von *L. littorea* konnten sich auf den Muscheln weitere sessile Organismen (ephemere Makroalgen) ansiedeln, die mit den Seepocken in Wechselwirkung getreten sind. Bei schon geringen Schneckendichten haben sich außer Balaniden keine anderen sessilen Algen und Invertebraten in größeren Abundanzen entwickelt.

Aus diesen Experimenten geht hervor, daß *L. littorea* auf eulitoralischen Muschelbänken eine Schlüsselart darstellt. Neben ihrem Einfluß auf den Rekrutierungserfolg von *S. balanoides*, verhindert sie interspezifische Konkurrenz, denn Strandschnecken sind immer anwesend, auch wenn sie Abundanzschwankungen unterworfen sind. Somit ist anzunehmen, daß trotz des extrem limitierten Siedlungsraums für sessile Organismen im Wattenmeer keine interspezifische Konkurrenz auf eulitoralischen Muschelbänken einen Einfluß auf die Populationsstruktur von *S. balanoides* hat.

Eine Bewertung der interspezifischen Konkurrenz für sublitorale Muschelbänke ist schwieriger durchzuführen. Der Beweidungsdruck von *L. littorea* im Eulitoral ist weitgehend unselektiv und hat damit einen Einfluß auf den Großteil aller Organismen, die sich auf den Muschelschalen ansiedeln können. Die Predatoren *C. maenas* und *A. rubens* auf sublitoralen Muschelbänken sind weitaus selektiver und beeinflussen in erster Linie die Balanidenart *B. crenatus*, so daß andere Organismen durchaus eine Überlebenschance haben und dann mit den Seepocken in Raumkonkurrenz treten können. Dafür spricht, daß neben *B. crenatus* auch weitere sessile Organismen auf sublitoralen Muschelbänken regelmäßig beobachtet werden können (Tab. 2.1, Seite 35). Jedoch sind weitere Untersuchungen notwendig um mögliche Auswirkungen auf die Populationsdynamik von *B. crenatus* zu erkennen. Zu vermuten ist aber, daß interspezifische Konkurrenz für die Populationsdynamik der Balaniden auf sublitoralen Muschelbänken eine größere Rolle spielt als im Eulitoral.

### Intraspezifische Konkurrenz

Intraspezifische Raumkonkurrenz kann sowohl auf eulitoralen, als auch auf sublitoralen Muschelbänken auftreten, wenn es zu einem starken Ansiedlungserfolg der Cyprislarven kommt. In diesem Fall sind die Muschelschalen vollständig mit jungen Seepocken bedeckt (Abb. 7.5).



Abb.7.5 Massenrekrutierung von juvenilen Balaniden auf *Mytilus edulis* (Foto K. Reise)

Das beginnende Wachstum führt unweigerlich zu Raumkonkurrenz, der viele Individuen erliegen, da sich die Balaniden gegenseitig vom Substrat wegdrücken (Barnes & Powell 1950; Wetthey 1984; Bertness 1989). Die den ersten Ansiedlungsprozeß bei hoher Raumkonkurrenz überlebenden Seepocken zeigen eine besondere Wuchsform. Sie wachsen mehr in die Höhe als in die Breite, wodurch ein sogenanntes Turm- bzw. Buckelwachstum entsteht (Luther 1987; Abb. 7.6). Durch die hohe Individuendichte bildet jede Seepocke nicht mehr ihre eigene Mauerkrone aus, sondern die Einzeltiere verwachsen kolonieartig miteinander.



Abb.7.6 Schalenmorphologie von *Semibalanus balanoides* ohne Raumkonkurrenz (links) und mit Turmwachstum bei hoher Raumkonkurrenz (rechts; nach Bertness 1999)

Das Turm- und Buckelwachstum der Seepocken kann vielseitige Auswirkungen haben. Durch das Zusammenwachsen der einzelnen Tiere werden instabilere Schalen ausgebildet, wodurch die Balaniden leichter Predatoren und physikalischem Stress zum Opfer fallen (Barnes & Powell 1950; Bertness 1989). Es sind aber auch positive Effekte der kolonieartigen Wuchsform beschrieben. So investieren die Individuen weniger Energie in die Bildung von Schalenmaterial, da die Seitenwände der Mauerkronen von mehreren Tieren gemeinsam genutzt werden können (Wu et al. 1977; Wu 1980; Bertness 1999). Zudem bietet die besondere Schalenform mehr Platz für Eier und Larven, so daß die Reproduktion gesteigert sein kann (Wethey 1984).

Trotz der Raumlimitierung ist auch bei einem starken Balanidenfall ausgeprägtes Turm- und Buckelwachstum auf den Muscheln nur selten vorhanden (persönliche Beobachtung). Daher ist anzunehmen, daß Raumkonkurrenz nur auf die Ansiedlungsphase der Balaniden beschränkt ist, und nach einer hohen Anfangsmortalität der jungen Seepocken an Einfluß verliert.

### Physikalische Störungen

Vor allem an exponierten Küsten mit hohen Wellenenergien haben neben den oben besprochenen biotischen Prozessen auch abiotische Störungen einen großen Einfluß auf die Verteilung und Abundanz der Organismen (z. B. Dayton 1971; Sousa 1984; Menge & Sutherland 1987; Menge & Farrell 1989; Menge & Olson 1990; Hunt & Scheibling 1997; Sousa 2000). Der größte Teil der Muschelbänke im Wattenmeer befindet sich aber in windgeschützten Gebieten, so daß schwere Stürme nur geringe Effekte auf die Muscheln und die auf ihnen wachsenden Balaniden ausüben (Nehls & Thiel 1993). Dafür spricht auch, daß die Lage eines Großteils der Muschelbänke schon

über Jahrzehnte konstant ist (Dankers & Koelemaj 1989; Reise et al. 1989; Obert & Michaelis 1991; Beukema et al. 1993; Nehls & Thiel 1993; Dankers et al. 1993). Nicht auszuschließen sind aber Auswirkungen von eisreichen Wintern, da diese besonders einschneidende Ereignisse im Wattenmeer sind. Sie können mit massiven Verlusten von Teilen der Makrofauna verbunden sein (Crisp 1964; Ziegelmeier 1964; Dörjes 1980; Strasser 2000a). Neben den kalten Temperaturen können vor allem mit der Tide treibende Eisschollen einen Hobeffect auf die Muscheln und damit auch auf die Seepocken ausüben (Ruth 1998). Da Eisgang nicht in das Sublitoral vordringt, sind davon aber nur eulitorale Muschelbänke betroffen. Auf sublitoralen Muschelbänken sind physikalische Störungen im wesentlichen nur durch die Fischereiaktivität des Menschen verursacht. Dieser nicht natürliche Einfluß ist allerdings so stark, daß ungestörte sublitorale Muschelbänke mit ihrer Aufwuchsgemeinschaft im Nordsylter Wattenmeer vermutlich nicht mehr existent sind.

#### **Schlußfolgerung zur Populationsdynamik der Balaniden**

Die geringen interannuellen Fluktuationen der Cyprislarvenabundanzen im Pelagial lassen den Schluß zu, daß die Populationsdynamik von *S. balanoides* auf eulitoralen Muschelbänken, und von *B. crenatus* auf sublitoralen Muschelbänken vorwiegend durch Prozesse nach der Larvensiedlung bestimmt wird (Abb. 7.7). Auf eulitoralen Muschelbänken kann dafür in erster Linie die Beweidungsaktivität der sehr abundanten Strandschnecke *L. littorea* verantwortlich gemacht werden, wogegen im Sublitoral Predationseffekte eine wichtige Rolle spielen. Trotz der extrem geringen Verfügbarkeit von Hartsubstrat im Wattenmeer ist auf eulitoralen Muschelbänken aufgrund des hohen Beweidungsdrucks durch *L. littorea* keine interspezifische Konkurrenz um Raum zu vermuten. Im Sublitoral dagegen sind Konkurrenzeffekte noch nicht hinreichend untersucht, wobei aber anzunehmen ist, daß sie einen größeren Einfluß haben als im Eulitoral. Insgesamt scheinen aber die biotischen Störungen durch Beweidung und Predation die wichtigsten Faktoren zu sein, die für die Verteilung und Abundanz von Balaniden auf Muschelbänken im Wattenmeer verantwortlich sind. Natürliche physikalische Störungen, die einen Effekt auf die Populationsdynamik von Balaniden bewirken, kommen nur in sehr strengen Wintern vor und sind dann im wesentlichen auf das Eulitoral beschränkt.

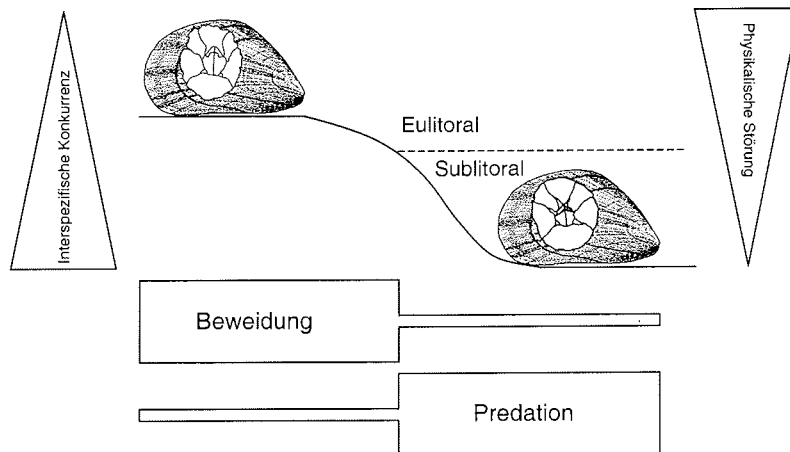


Abb.7.7 Modell der Faktoren und deren angenommene Effektstärke, die einen Einfluß auf die Populationsdynamik von *S. balanoides* auf eulitoralen Muschelbänken und *B. crenatus* auf sublitoralen Muschelbänken ausüben können. Dem größten Einfluß werden Beweidung im Eulitoral und Predation im Sublitoral zugesprochen

### 7.3 Beziehungen zwischen Seepocken und Miesmuscheln

Nachdem im vorangegangenen Abschnitt die Faktoren betrachtet wurden, die für die Verteilung und Dynamik der Balaniden auf eulitoralen und sublitoralen Muschelbänken verantwortlich gemacht werden können, soll nun auf die interspezifischen Wechselwirkungen zwischen Seepocken und Miesmuscheln eingegangen werden.

Die Beziehung zwischen Balaniden und der von ihnen bewachsenen Muscheln ist für die Seepocken grundsätzlich positiv, da sie auf den instabilen Sedimenten des Wattenmeeres keine andere großflächige Ansiedlungsmöglichkeit haben und ohne Muschelbänke in nur geringen Dichten vorkämen. Der Einfluß von Miesmuscheln auf die Balaniden geht aber über die einfache Bereitstellung von Hartsubstrat hinaus. Die Untersuchungen zeigen, daß *S. balanoides* auf lebenden Muscheln ein schnelleres Wachstum und eine höhere Reproduktionsleistung aufweist als auf leeren Schalen oder anderem Hartsubstrat. Da die Lebensbedingungen gegenüber totem Substrat verbessert sind (mögliche Erklärungen siehe Diskussion 5. Kapitel, Seite 91), bilden lebende Miesmuscheln für Balaniden eine sehr geeignete Ansiedlungsmöglichkeit. Das

führt dazu, daß schon die Cyprislarven in der Wassersäule, trotz des extrem limitierten Hartsubstrates im Wattenmeer, eine aktive Substratwahl vollziehen und lebende Muscheln als Ansiedlungssubstrat bevorzugen. Nur bei einer sehr hohen Siedlungsdichte weichen die Seepockenlarven auch auf andere Ansiedlungsmöglichkeiten aus und sind dann in höheren Abundanzen auf leeren Muschelschalen anzutreffen. Die Versuchsergebnisse zur aktiven Substratwahl der Cyprislarven und deren Effekte sind im 5. Kapitel ausführlich diskutiert.

Der positive Effekt, der für die Balaniden gefunden werden konnte, kehrte sich für *M. edulis* um, wie aus den Untersuchungen zum Muschelwachstum ersichtlich wurde. In den Freilandexperimenten von 1998/99 war der Schalenzuwachs von *M. edulis* mit Balanidenbewuchs signifikant verringert, so daß ein negativer Einfluß auf die Gesamtkonstitution der Muscheln durch die Epibionten zu vermuten ist (vgl. 6. Kapitel). Insgesamt scheinen also die gegenseitigen Auswirkungen der Muschel-Balaniden Assoziation eine deutliche Tendenz zu zeigen. Die Balaniden sind positiv beeinflusst, wogegen die Miesmuscheln unter der Gemeinschaft leiden. Dieser erste Eindruck entsteht, wenn die Effekte der Seepocken auf die einzelne bewachsene Muschel betrachtet werden. Aufgrund der Bedeutung von Miesmuscheln im Wattenmeer ergibt sich die Frage, inwieweit sich dieser Einfluß auf die Populationsdynamik von *M. edulis* auswirken kann.

#### **Effekte von Balanidenbewuchs auf die Populationsdynamik von *M. edulis***

Ein vermindertes Schalenwachstum von bewachsenen *M. edulis* läßt vermuten, daß die individuelle Fitness der Muscheln reduziert ist (mögliche Gründe dafür, siehe Diskussion 6. Kapitel Seite 112). Dies könnte sich in einer verminderten Reproduktionsleistung und erhöhten Mortalität auswirken (Suchanek 1986; siehe auch Dittmann & Robles 1991), wie es auch von der Strandschnecke *L. littorea* bekannt ist (Buschbaum & Reise 1999). Damit wäre eine Beeinflussung der gesamten Muschelpopulation zu vermuten, so daß ein starkes Balanidenjahr mit einem Rückgang der Muschelabundanzen beantwortet werden könnte. Eine erhöhte Mortalität bewachsener Miesmuscheln ist aber in den Freilandversuchen nicht festgestellt worden, so daß sich Seepockenbewuchs nicht letal auf die Muscheln auszuwirken scheint. Dafür spricht auch, daß nach dem starken Balanidenjahr 1996

kein auffälliger Rückgang der Dichten von *M. edulis* auf den Muschelbänken zu erkennen war (Saier unveröffentlichte Daten; 3. Kapitel).

Ein schlechter Gesamtzustand der Muscheln könnte sich in einer geringeren Larvenproduktion und damit in einer verminderten Reproduktion widerspiegeln. Jedoch ist die Larvenversorgung von Miesmuscheln im Wattenmeer kein limitierender Faktor. Auch nach schweren Wintern mit einer sehr hohen Mortalität werden in der folgenden Saison immer genug Larven produziert, um die erlittenen Verluste auszugleichen (Bahr 1950; Obert & Michaelis 1991).

Somit hat zwar starker Seepockenbewuchs einen negativen Einfluß auf die einzelne Muschel, aber bei einer Betrachtung der Populationsdynamik von *M. edulis* treten diese Effekte nicht deutlich in Erscheinung. So ist die Muschel-Balaniden Assoziation auf der Ebene der einzelnen Individuen als eine kontramensalistische Beziehung anzusehen, bei der ein Organismus profitiert und der andere negativ beeinflusst wird (Arthur & Mitchell 1989; vgl. Einleitung Seite 17). Eine Blickweise auf Populationsebene ergibt aber ein anderes Bild. Die Balaniden profitieren weiterhin, die Muscheln aber zeigen in ihrer Populationsdynamik keine erkennbare Beeinflussung, so daß eine kommensalistische Beziehung zwischen Muscheln und Seepocken vorliegt, wie es auch Laihonen & Furman (1986) für die Miesmuschel-Balaniden Assoziation (*Balanus improvisus* Darwin) in der Ostsee annehmen. Die Klassifizierung einer zwischenartigen Beziehung hängt somit sehr stark von der Art der Betrachtungsweise ab. Diese Diskrepanz wird noch deutlicher, wenn ein weiterer Effekt der Muschel-Balaniden Beziehung beleuchtet wird.

In einem zusätzlichen Freilandexperiment wurde die Hypothese geprüft, daß die Rekrutierung von Jungmuscheln auf Muschelbankflächen mit Balanidenbewuchs höher ist, als auf unbewachsenen Flächen. Dafür wurden im Juli 1999 künstlich arrangierte Muschelaggregationen ausgebracht, die entweder aus Muscheln mit Seepockenbewuchs (*S. balanoides*) oder unbewachsenen Muscheln bestanden (jeweils sechs Parallelen). Die Aggregationen hatten einen Durchmesser von 20 cm und waren durch ein PVC-Geflecht (Maschenweite 5 x 5 mm) umzäunt, um eine seitliche Muschelwanderung zu verhindern. Nach Versuchsende im Oktober 1999 wurden die angesiedelten Jungmuscheln in den einzelnen Aggregationen gezählt. Die Ergebnisse zeigten, daß die Anzahl der Rekruten in den bewachsenen Muschelflächen ( $1800 \pm 399 \text{ m}^{-2}$ ) gegenüber den unbewachsenen Flächen ( $278 \pm 213 \text{ m}^{-2}$ ) um das sechsfache erhöht war (Abb. 7.8). Damit hat Seepockenbewuchs einen positiven Einfluß auf die Rekrutierung von juvenilen *M. edulis*. Eine gesteigerte

Muschelrekrutierung bei Anwesenheit von Seepocken konnte auch in vielen anderen Gebieten beobachtet werden (Seed 1969; Petraitis 1987; Navarrete & Castilla 1990; Barnes 2000). Die hohe Jungmuschelansiedlung wird auf die Struktur der Balanidenschalen zurückgeführt, die für die Muschellarven ein geeignetes Ansiedlungssubstrat bildet. Zudem finden die juvenilen *M. edulis* in den Spalten

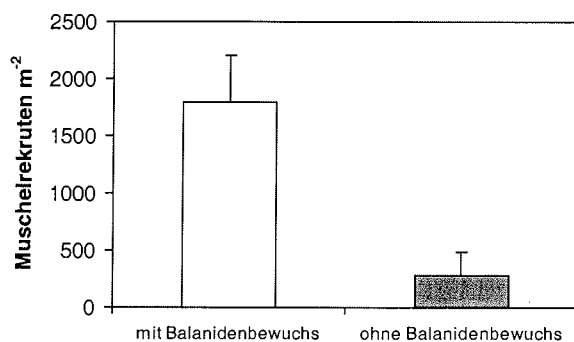


Abb.7.8 Mittlere Anzahl der Muschelrekruten (+SD) auf Muschelaggregationen mit und ohne Balanidenbewuchs nach Versuchsende im Oktober 1999 (1-Weg ANOVA,  $p < 0,0001$ ;  $n = 6$ )

zwischen den Seepocken Schutz vor Predatoren.

Neben der erhöhten Rekrutierung sind noch weitere positive Effekte von Balanidenbewuchs auf Miesmuscheln beschrieben worden. So zeigen Laudien & Wahl (1999) und Saier (im Druck), daß Seepocken die von ihnen bewachsenen Muscheln vor einer Predation durch Seesterne *A. rubens* schützen können. Auch Eiderenten *Somateria mollissima* meiden Muscheln mit Seepocken, da sie bei den Vögeln starke Verletzungen beim Verschlucken verursachen können (Leopold et al. 2001). Mit diesen positiven Effekten für die Muschelpopulation ist die Beziehung zwischen *M. edulis* und Seepocken als eine mutualistische Lebensgemeinschaft anzusehen, da beide Partner voneinander profitieren.

Die verschiedenen oben angeführten gegenseitigen Effekte verdeutlichen, daß eine Klassifizierung der Balaniden-Muschel Assoziation nicht eindeutig durchzuführen ist, da diese stark von den betrachteten Faktoren abhängt. Die Schwierigkeit, den gegenseitigen Einfluß von zwei im selben Lebensraum vorkommenden und miteinander interagierenden Arten zu beurteilen, liegt darin, daß nur selten alle



bestehenden Interaktionen zwischen ihnen bekannt sind. Mit dem Wissen um die Vielzahl der möglichen Wechselwirkungen zweier Arten kann deshalb eine Einteilung in ein bestimmtes Schema immer nur subjektiv und relativ sein (vgl. Abrams 1987).

### **Die Bedeutung der Muschel-Balaniden Assoziation für das Gesamtsystem Wattenmeer**

Im Vergleich zu den sedimentgeprägten Wattflächen sind die Bänke von *M. edulis* vergleichsweise kleine Habitatinseln, die jedoch aufgrund ihrer mannigfaltigen Interaktionen für das Gesamtsystem Wattenmeer von entscheidender Bedeutung sind. Welche Rolle kann dabei eine einzelne zwischenartliche Beziehung, wie die Muschel-Balaniden Assoziation, einnehmen?

Als epibenthisch lebende Art modifizieren Miesmuscheln das Habitat Wattboden. Die dreidimensionale Struktur der Muschelaggregationen bietet einer Großzahl von weiteren Organismen günstige Lebensbedingungen, die sonst im Wattenmeer nicht abundant wären. Den gleichen Effekt der Strukturbildung haben auch die sich auf den Muscheln ansiedelnden Balaniden und können deshalb, wie die Muscheln selbst, als „Ecosystem engineers“ bezeichnet werden (Jones et al. 1994; Dame et al. 2001). In den Spalten zwischen den einzelnen Seepocken siedeln sich vor allem sehr feingliedrige Organismen an. Dazu gehören kleinwüchsige Hydrozoen und Rotalgen, die sonst kaum Ansiedlungsmöglichkeiten finden (vgl. Tab 2.1, Seite 35). Deshalb konnte die höchste Artenvielfalt von sessilen Organismen auf Muschelbänken dann angetroffen werden, wenn diese mit Seepocken bewachsen waren. Indirekt steigert somit der Balanidenbewuchs die Biodiversität im gesamten Lebensraum Wattenmeer. Die Oberflächenstruktur der Balaniden hat aber noch einen weiteren sehr wichtigen Effekt. Sie begünstigt die Rekrutierung einer Reihe von Organismen mit planktischer Larvenphase. Dazu gehört die Strandschnecke *L. littorea* (Saier 2000) und auch die eingeschleppte Pazifische Auster *Crassostrea gigas* (Diederich 2000).

Insbesondere ist aber die verstärkte Rekrutierung der Miesmuschel selbst von besonderer Bedeutung. Etwa 30 % der Muschelbiomasse wird im Nordsylter Wattenmeer jährlich von Vögeln konsumiert (Nehls et al. 1998), was durch eine Jungmuschelansiedlung wieder ausgeglichen werden muß. Kommt es bei Balanidenbewuchs zu einer erhöhten Muschelrekrutierung, werden die Verluste durch die Konsumenten nicht nur ersetzt, sondern durch einen Überschuß an jungen

Muscheln kann es gleichzeitig zu einer Verjüngung der Muschelbestände kommen, was den Erhalt der Gesamtpopulation sichert. Mit der zentralen Bedeutung von Miesmuschelbänken im Wattenmeer können deshalb auch die Effekte der spezifischen Balaniden-Muschel Assoziation von ökosystemarer Bedeutung sein.

Die vorliegende Arbeit liefert einen Beitrag zum Verständnis von Populationsdynamiken und biotischen Beziehungen im Ökosystem Wattenmeer. Am Beispiel von Muschelbänken und der auf ihnen wachsenden Seepocken wird gezeigt, daß verschiedene Faktoren für ein gleiches ökologisches Muster (Fluktuationen in der Verteilung und Abundanz der Balaniden) verantwortlich sein können. Unabhängig von den Ursachen für einen starken Balanidenbewuchs entstehen Wechselwirkungen zwischen den Muscheln und Seepocken, die weitreichende Effekte nach sich ziehen können. In einem Lebensraum, in dem viele wirtschaftliche und naturschutzgebundene Interessen und damit auch Konflikte bestehen, sind Kenntnisse über diese natürlichen Prozesse Grundlage für eine nachhaltige Nutzung und ein effektives Küstenzonenmanagement.

## Literatur

- Abrams PA (1987) On classifying interactions between population. *Oecologia* 73: 272-281
- Albrecht A, Reise K (1994) Effects of *Fucus vesiculosus* covering intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *Helgol Meeresunters* 48: 243-256
- Albrecht AS (1998) Soft bottom versus hard rock: Community ecology of macroalgae on intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *J exp mar Biol Ecol* 229: 85-109
- Arthur W, Mitchell P (1989) A revised scheme for the classification of population interactions. *Oikos* 56(1): 141-143
- Bahr K (1950) Die Ergebnisse der Miesmuscheluntersuchungen an der Ostfriesischen Küste in den Jahren 1947-1950. *Veröff Inst Küst Binnenfisch* 68: 1-29
- Barnes H, Powell HT (1950) The development, general morphology, and subsequent elimination of barnacle populations after a heavy initial settlement. *J Anim Ecol* 19: 175-179
- Barnes M (2000) The use of intertidal barnacle shells. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 38: 157-187
- Bertness MD (1984) Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. *Ecology* 65: 370-381
- Bertness MD (1989) Intraspecific competition and facilitation in northern acorn barnacles. *Ecology* 70(1): 257-268
- Bertness MD, Gaines SD, Stephens EG, Yund PO (1992) Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *J exp mar Biol Ecol* 156: 199-215
- Bertness MD (1999) The ecology of Atlantic shorelines. Sinauer Associates Inc., Sunderland: 417 Seiten
- Beukema JJ, Essink K, Michaelis H, Zwarts L (1993) Year-to-year variability in the biomass of macrobenthic animals on tidal flats of the Wadden Sea: How predictable is this food source for birds? *Neth J Sea Res* 31(4): 319-330
- Branch GM (1984) Competition between marine organisms: Ecological and evolutionary implications. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 22: 429-593
- Buschbaum C (1997) Epibiose der Strandschnecke *Littorina littorea* (L.) im Wattenmeer. Diplomarbeit, Universität Braunschweig: 70 Seiten
- Buschbaum C, Reise K (1999) Effects of barnacle epibionts on the periwinkle *Littorina littorea* (L.). *Helgol Mar Res* 53: 56-61
- Cody ML (1975) Towards a theory of continental species diversities. In: *Ecology and evolution of communities* (Cody ML, Diamond JM eds.), Belknap, Cambridge, MA: 214-257
- Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Proc Adv Study Inst Dynamics Numbers Popul* (Oosterbeek 1970): 298-312

- Connell JH (1975) Some mechanisms producing structure in natural communities; a model and evidence from field experiments. In: Ecology and evolution of communities. Belknap, Cambridge, Massachusetts, USA; Cody ML, Diamond JM (ed.): 460-490
- Connell JH (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am Nat* 122: 661-696
- Connell JH (1985) The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J exp mar Biol ecol* 93: 11-45
- Crisp DJ (1964) The effects of the winter 1962/63 on the british marine fauna. *Helgol Wiss Meeresunters* 10: 313-327
- Dame RF, Bushek D, Prins TC (2001) Benthic suspension feeders as determinants of ecosystem structure and function in shallow coastal waters. In: Ecological comparisons of sedimentary shores (Reise K ed). *Ecol Stud* 151, Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 11-38
- Dankers N, Koelemaj K (1989) Variations in the mussel population of the Dutch Wadden Sea in relation to monitoring of other ecological parameters. *Helgol Meeresunters* 43: 529-535
- Dankers N, Herlyn M, Sand Kristensen P, Michaelis H, Millat G, Nehls G, Ruth M (1999) Blue mussels and blue mussel beds in the littoral. In: De Jong F et al. (eds.), Wadden Sea Quality Status Report. Wadden Sea No. 9, Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany: 141-145
- Dayton PK (1971) Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol Monogr* 41(4): 351-389
- Dernedde T (1993) Vergleichende Untersuchungen zur Nahrungszusammensetzung von Silbermöwe (*Larus argentatus*), Sturmmöwe (*L. canus*) und Lachmöwe (*L. ridibundus*) im Königshafen/Sylt. *Corax* 15: 222-240
- Dernedde T (1994) Foraging overlap of three gull species (*Larus* spp.) on tidal flats in the Wadden Sea. *Ophelia Suppl* 6: 225-238
- Diederich S (2000) Verbreitung und Überlebensfähigkeit von eingeführten Pazifischen Austern (*Crassostrea gigas*) im Sylter Wattenmeer. Diplomarbeit, Universität Göttingen: 102 Seiten
- Dittmann D, Robles C (1991) Effect of algal epiphytes on the mussel *Mytilus californianus*. *Ecology* 72: 286-296
- Dörjes J (1980) Auswirkungen des kalten Winters 1978/79 auf das marine Makrobenthos. *Natur & Mus* 110: 109-115
- Gaines S, Roughgarden J (1985) Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proc Natl Acad Sci USA* 82: 181-186

- Gaines S, Brown S, Roughgarden J (1985) Spatial variation in larval concentrations as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia* 67: 267-272
- Gaines SD, Bertness MD (1992) Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species. *Nature* 360: 579-580
- Hawkins SJ, Hartnoll RG (1982) Settlement patterns of *Semibalanus balanoides* (L.) in the Isle of Man (1977-1981). *J exp mar Biol Ecol* 62: 271-283
- Hunt HL, Scheibling RE (1997) Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Mar Ecol Prog Ser* 155: 269-301
- Huxham M, Raffaelli D, Pike A (1993) The influence of *Cryptocotyle lingua* (Digenea: Platyhelminthes) infections on the survival and fecundity of *Littorina littorea* (Gastropoda: Prosobranchia); an ecological approach. *J exp mar Biol Ecol* 168: 223-238
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386
- Laihonen P, Furman ER (1986) The site of settlement indicates commensalism between blue mussel and its epibiont. *Oecologia* 71: 38-40
- Lauckner G (1984 a) Brackish-water submergence of the common periwinkle, *Littorina littorea*, and its digenean parasites in the Baltic Sea and in the Kattegat. *Helgol Meeresunters* 37: 177-184
- Lauckner G (1984 b) Impact of trematode parasitism on the fauna of a North Sea tidal flat. *Helgol Meeresunters* 37: 185-199
- Laudien J, Wahl M (1999) Indirect effects of epibiosis on host mortality: Seastar predation on differently fouled mussels. *Mar Ecol* 20(1): 35-47
- Leonard GH, Ewanchuk PJ, Bertness MD (1999) How recruitment, intraspecific interactions, and predation control species borders in a tidal estuary. *Oecologia* 118: 492-502
- Leopold MF, Kats RKH, Ens BJ (2001) Diet (preferences) of common eiders *Somateria mollissima*. *Wadden Sea Newsletter* 2001(1): 25-31
- Lewin R (1986) Supply-side ecology. *Science* 234: 25-27
- Luther G (1987) Seepocken der deutschen Küstengewässer. *Helgol Meeresunters* 41: 1-43
- MacArthur RH (1972) *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York: 269 Seiten
- Menge BA, Sutherland JP (1987) Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Am Nat* 130: 730-757
- Menge BA, Farrell TM (1989) Community structure and interaction webs in shallow marine hard-bottom communities: tests of an environmental stress model. *Adv Ecol Res*: 189-262
- Menge BA, Olson AM (1990) Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *TREE* 5: 52-57

- Miron G, Boudreau B, Bourget E (1995) Use of larval supply in benthic ecology: testing correlations between larval supply and larval settlement. *Mar Ecol Prog Ser* 124: 301-305
- Navarrete SA, Castilla JC (1990) Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: effects of patch size on the utilization of space. *Mar Ecol Prog Ser* 68: 113-119
- Nehls G, Thiel M (1993) Large-scale distribution patterns of the mussel *Mytilus edulis* in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein: Do storms structure the ecosystem? *Neth J Sea Res* 31(2): 181-187
- Nehls G, Hertzler I, Ketzenberg C, Scheiffarth G (1998) Die Nutzung stabiler Miesmuschelbänke durch Vögel. In: *Ökosystem Wattenmeer; Austausch-, Transport- und Stoffumwandlungsprozesse* (Gätje C, Reise K eds), Springer Berlin Heidelberg: 421-435
- Obert B, Michaelis H (1991) History and ecology of the mussel beds (*Mytilus edulis* L.) in the catchment area of a Wadden Sea tidal inlet. In: Elliott M, Ducruoy J-P (eds) *Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons*. Olsen & Olsen, Fredensborg: 185-194
- Ólafsson EB, Peterson CH, Ambrose WG Jr (1994) Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediments: the relative significance of pre- and post-settlement processes. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 32: 65-109
- Paine RT (1977) Controlled manipulations in the marine intertidal zone, and their contributions to ecological theory. In: *The changing scenes of natural sciences 1776-1976. Special Publication 12. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, Pennsylvania, USA*: 667-685
- Paine RT (1984) Ecological determinism in the competition for space. *Ecology* 65: 1339-1348
- Petraltis PS (1987) Factors organizing rocky intertidal communities of New England: herbivory and predation in sheltered bays. *J exp mar Biol Ecol* 109: 117-136
- Plagmann J (1939) Ernährungsbiologie der Garnele (*Crangon vulgaris* Fabr.). *Helgol wiss Meeresunters* 2: 113-162
- Raimondi PT (1990) Patterns, mechanisms, consequences of variability in settlement and recruitment of an intertidal barnacle. *Ecol Monogr* 60(3): 283-309
- Reise K (1977) Predator exclusion experiments in an intertidal mud flat. *Helgol wiss Meeresunters* 30: 263-271
- Reise K (1985) *Tidal flat ecology*. Springer Verlag, Berlin: 191 Seiten
- Reise K, Herre E, Sturm M (1989) Historical changes in the benthos of the Wadden Sea around the island of Sylt in the North Sea. *Helgol Meeresunters* 43: 417-433
- Roughgarden J, Gaines S, Possingham H (1988) Recruitment dynamics in complex life cycles *Science* 241: 1460-1466

- Ruth M (1998) Miesmuschelbänke. In: Umweltatlas Wattenmeer, Band I Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer. Ulmer, Stuttgart: 98-99
- Saier B (2000) Age-dependent zonation of the periwinkle *Littorina littorea* (L.) in the Wadden Sea. *Helgol Mar Res* 54: 224-229
- Saier B (im Druck) Direct and indirect effects of seastars *Asterias rubens* on mussel beds (*Mytilus edulis*) in the Wadden Sea. *J Sea Res*
- Schoener TW (1983) Field experiments on interspecific competition. *Am Nat* 122: 240-285
- Scherer B, Reise K (1981) Significant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* L. in the Wadden Sea. *Kieler Meeresforsch Sonderh* 5: 490-500
- Seed R (1969) The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores I. Breeding and settlement. *Oecologia* 3: 277-316
- Sloan NA (1980) Aspects of the feeding biology of Asteroids. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 18: 57-124
- Sousa WP (1984) The role of disturbance in natural communities. *Ann Rev Ecol Syst* 15: 353-391
- Sousa WP (2000) Natural disturbance and the dynamics of marine benthic communities. In: *Marine community ecology* (Bertness MD, Gaines SD, Hay ME eds.), Sinauer Associates, Inc., Sunderland Massachusetts: 85-130
- Southward AJ (1991) 40 years of changes in species composition and population-density of barnacles on a rocky shore near Plymouth. *J Mar Biol Ass UK* 71: 495-513
- Strasser M, Kruse I, Reise K (1999) Ökologische Winterfolgen und pelago-benthische Wechselwirkungen im Sylter Wattenmeer. Abschlußbericht: 135 Seiten
- Strasser M (2000 a) Rekrutierungsmuster ausgewählter Wattfauna nach unterschiedlich strengen Wintern. *Berichte zur Polar- und Meeresforschung* 377: 127 Seiten
- Strasser M (2000 b) Recolonization patterns of benthic fauna in the intertidal Wadden Sea after the severe winter of 1995/1996. *Wadden Sea Newsletter* 1: 9-11
- Suchanek TH (1986) Mussels and their role in structuring rocky shore communities. In: *The ecology of rocky shores* (Moore PG, Seed R, eds) Hodder and Stoughton, Sevenoaks, England: 70-96
- Thiébaud E, Lagadeuc Y, Olivier F, Dauvin JC, Retière C (1998) Do hydrodynamic factors affect the recruitment of marine invertebrates in a macrotidal area? *Hydrobiologia* 375/376: 165-176
- Thorson G (1950) Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol Rev* 25: 1-45
- Todd CD (1998) Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larvae always disperse as much as we believe? *Hydrobiologia* 375/376: 1-21

- Underwood AJ, Denley EJ (1984) Paradigms, explanations, and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. In: Ecological communities (Strong D, Simberloff D, Abele L, Thistle A, eds) Princeton University Press, Princeton, NJ: 151-180
- Underwood AJ, Fairweather PG (1989) Supply-side ecology and benthic marine assemblages. TREE 4: 16-20
- Underwood AJ, Keough MJ (2000) Supply-side ecology – The nature and consequences of variations in recruitment of intertidal organisms. In: Marine community ecology (Bertness MD, Gaines SD, Hay ME eds.), Sinauer Associates, Inc., Sunderland Massachusetts: 183-200
- Wethey DS (1984) Effects of crowding on fecundity in barnacles: *Semibalanus (Balanus) balanoides* and *Chthamalus dalli*. Can J Zool 62: 1788-1795
- Wu RSS, Levings CD, Randell DJ (1977) Differences in energy partitioning between crowded and uncrowded individual barnacles. Can J Zool 55: 643-647
- Wu RSS (1980) Effects of crowding on the energetics of the barnacle *Balanus glandula* Darwin. Can J Zool 58: 559-566
- Young CM (1988) Novelty of supply-side ecology. Science 235: 415-416
- Young CM (1990) Larval ecology of marine invertebrates: a sesquicentennial history. Ophelia 32: 1-48
- Young EF, Bigg GR, Grant A, Walker P, Brown J (1998) A modelling study of environmental influences on bivalve settlement in The Wash, England. Mar Ecol Prog Ser 172: 197-214
- Ziegelmeier E (1964) Einwirkungen des kalten Winters 1962/63 auf das Makrobenthos im Ostteil der Deutschen Bucht. Helgol Wiss Meeresunters 10: 276-282



## Danksagung

Für die wissenschaftliche Betreuung dieser Arbeit danke ich Prof. Dr. Karsten Reise. Vor allem die von ihm ermöglichte thematische Freiheit während der Untersuchungen habe ich sehr genossen. Unermüdlicher Ratgeber war Dr. Werner Armonies, dessen Scharfsinn und Auffassungsgabe schwer zu erreichen sind.

Dr. Martin Wahl danke ich für die Begutachtung der Dissertation.

Die Abundanzen der Cyprislarven sowie die Wassertemperaturdaten des Untersuchungszeitraumes stellte mir Matthias Strasser zur Verfügung.

Alle Mitarbeiter der Wattenmeerstation auf Sylt haben mir hervorragende Arbeitsbedingungen ermöglicht und Hanne Halliger, Gurdy Bardt und Lilo Herre griffen mir auch häufig außerhalb des Instituts unter die Arme. Mit Iris Menn habe ich trotz vieler Notreparaturen eine nette Wohngemeinschaft erlebt.

Bettina Saier hat mit mir über zwei Jahre ein Labor und vieles mehr geteilt, was mir nicht mehr aus dem Kopf gehen wird. Von ihrem Gefühl für alles Englische habe ich sehr profitiert.

Anke Dreeskamp weiß, wofür ich ihr danke.

Ohne die Hilfe meiner Eltern Christine und Gerhard Buschbaum, sowie meiner Großeltern Hildegard und Richard Myland wäre vieles nicht so, wie es ist.

Zu dem Gelingen dieser Arbeit haben noch zahlreiche weitere hier nicht namentlich erwähnte Freunde und Bekannte beigetragen. Auch ihnen sei hier nochmals ganz herzlich gedankt.

---

## Folgende Hefte der Reihe „Berichte zur Polarforschung“ sind bisher erschienen:

- \* **Sonderheft Nr. 1/1981** – „Die Antarktis und ihr Lebensraum“  
Eine Einführung für Besucher – Herausgegeben im Auftrag von SCAR
- \* **Heft Nr. 1/1982** – „Die Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/81“  
zusammengestellt von Heinz Kohnen
- \* **Heft Nr. 2/1982** – „Deutsche Antarktis-Expedition 1980/81 mit FS ‚Meteor‘“  
First International BIOMASS Experiment (FIBEX) – Liste der Zooplankton- und Mikronektonnetzfüge  
zusammengestellt von Norbert Klages
- \* **Heft Nr. 3/1982** – „Digitale und analoge Krill-Echolot-Rohdatenerfassung an Bord des Forschungs-  
schiffes ‚Meteor‘“ (im Rahmen von FIBEX 1980/81, Fahrtabschnitt ANT III), von Bodo Morgenstern
- Heft Nr. 4/1982** – „Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/81“  
Liste der Planktonfänge und Lichtstärkemessungen  
zusammengestellt von Gerd Hubold und H. Eberhard Drescher
- \* **Heft Nr. 5/1982** – „Joint Biological Expedition on RRS ‚John Biscoe‘, February 1982“  
by G. Hempel and R. B. Heywood
- \* **Heft Nr. 6/1982** – „Antarktis-Expedition 1981/82 (Unternehmen ‚Eiswarte‘)“  
zusammengestellt von Gode Gravenhorst
- Heft Nr. 7/1982** – „Marin-Biologisches Begleitprogramm zur Standorterkundung 1979/80 mit MS ‚Polar-  
sirkel‘ (Pre-Site Survey)“ – Stationslisten der Mikronekton- und Zooplanktonfänge sowie der Bodenfischerei  
zusammengestellt von R. Schneppenheim
- Heft Nr. 8/1983** – „The Post-Fibex Data Interpretation Workshop“  
by D. L. Cram and J.-C. Freytag with the collaboration of J. W. Schmidt, M. Mall, R. Kresse, T. Schwinghammer
- \* **Heft Nr. 9/1983** – „Distribution of some groups of zooplankton in the inner Weddell Sea in summer 1979/80“  
by I. Hempel, G. Hubold, B. Kaczmaruk, R. Keller, R. Weigmann-Haass
- Heft Nr. 10/1983** – „Fluor im antarktischen Ökosystem“ – DFG-Symposium November 1982  
zusammengestellt von Dieter Adelung
- Heft Nr. 11/1983** – „Joint Biological Expedition on RRS ‚John Biscoe‘, February 1982 (II)“  
Data of micronekton and zooplankton hauls, by Uwe Piatkowski
- Heft Nr. 12/1983** – „Das biologische Programm der ANTARKTIS-I-Expedition 1983 mit FS ‚Polarstern‘“  
Stationslisten der Plankton-, Benthos- und Grundschieppnetzfüge und Liste der Probennahme an Robben  
und Vögeln, von H. E. Drescher, G. Hubold, U. Piatkowski, J. Plötz und J. Vofß
- \* **Heft Nr. 13/1983** – „Die Antarktis-Expedition von MS ‚Polarbjörn‘ 1982/83“ (Sommerkampagne zur  
Atka-Bucht und zu den Kraul-Bergen), zusammengestellt von Heinz Kohnen
- \* **Sonderheft Nr. 2/1983** – „Die erste Antarktis-Expedition von FS ‚Polarstern‘ (Kapstadt, 20. Januar 1983 –  
Rio de Janeiro, 25. März 1983)“, Bericht des Fahrtleiters Prof. Dr. Gotthilf Hempel
- Sonderheft Nr. 3/1983** – „Sicherheit und Überleben bei Polarexpeditionen“  
zusammengestellt von Heinz Kohnen
- \* **Heft Nr. 14/1983** – „Die erste Antarktis-Expedition (ANTARKTIS I) von FS ‚Polarstern‘ 1982/83“  
herausgegeben von Gotthilf Hempel
- Sonderheft Nr. 4/1983** – „On the Biology of Krill *Euphausia superba*“ – Proceedings of the Seminar  
and Report of the Krill Ecology Group, Bremerhaven 12. - 16. May 1983, edited by S. B. Schnack
- Heft Nr. 15/1983** – „German Antarctic Expedition 1980/81 with FRV ‚Walther Herwig‘ and RV ‚Meteor‘“ –  
First International BIOMASS Experiment (FIBEX) – Data of micronekton and zooplankton hauls  
by Uwe Piatkowski and Norbert Klages
- Sonderheft Nr. 5/1984** – „The observatories of the Georg von Neumayer Station“, by Ernst Augstein
- Heft Nr. 16/1984** – „FIBEX cruise zooplankton data“  
by U. Piatkowski, I. Hempel and S. Rakusa-Suszczewski
- \* **Heft Nr. 17/1984** – Fahrtbericht (cruise report) der ‚Polarstern‘-Reise ARKTIS I, 1983“  
von E. Augstein, G. Hempel und J. Thiede
- Heft Nr. 18/1984** – „Die Expedition ANTARKTIS II mit FS ‚Polarstern‘ 1983/84“,  
Bericht von den Fahrtabschnitten 1, 2 und 3, herausgegeben von D. Fütterer
- Heft Nr. 19/1984** – „Die Expedition ANTARKTIS II mit FS ‚Polarstern‘ 1983/84“,  
Bericht vom Fahrtabschnitt 4, Punta Arenas-Kapstadt (Ant-II/4), herausgegeben von H. Kohnen
- Heft Nr. 20/1984** – „Die Expedition ARKTIS II des FS ‚Polarstern‘ 1984, mit Beiträgen des FS ‚Valdivia‘  
und des Forschungsflugzeuges ‚Falcon 20‘ zum Marginal Ice Zone Experiment 1984 (MIZEX)“  
von E. Augstein, G. Hempel, J. Schwarz, J. Thiede und W. Weigel
- Heft Nr. 21/1985** – „Euphausiid larvae in plankton from the vicinity of the Antarctic Peninsula,  
February 1982“ by Sigrid Marschall and Elke Mizdalski
- Heft Nr. 22/1985** – „Maps of the geographical distribution of macrozooplankton in the Atlantic sector of  
the Southern Ocean“ by Uwe Piatkowski
- Heft Nr. 23/1985** – „Untersuchungen zur Funktionsmorphologie und Nahrungsaufnahme der Larven  
des Antarktischen Krills *Euphausia superba* Dana“ von Hans-Peter Marschall

- Heft Nr. 24/1985** – „Untersuchungen zum Periglazial auf der König-Georg-Insel Südshetlandinseln/ Antarktika. Deutsche physiogeographische Forschungen in der Antarktis. – Bericht über die Kampagne 1983/84“ von Dietrich Barsch, Wolf-Dieter Blümel, Wolfgang Flügel, Roland Mäusbacher, Gerhard Stäblein, Wolfgang Zick
- \* **Heft Nr. 25/1985** – „Die Expedition ANTARKTIS III mit FS ‚Polarstern‘ 1984/1985“ herausgegeben von Gotthilf Hempel.
  - \* **Heft Nr. 26/1985** – „The Southern Ocean“; A survey of oceanographic and marine meteorological research work by Hellmer et al.
  - \* **Heft Nr. 27/1986** – „Spätpleistozäne Sedimentationsprozesse am antarktischen Kontinentalhang vor Kapp Norvegia, östliche Weddell-See“ von Hannes Grobe
  - Heft Nr. 28/1986** – „Die Expedition ARKTIS III mit ‚Polarstern‘ 1985 mit Beiträgen der Fahrtteilnehmer, herausgegeben von Rainer Gersonde
  - \* **Heft Nr. 29/1986** – „5 Jahre Schwerpunktprogramm ‚Antarktisforschung‘ der Deutschen Forschungsgemeinschaft.“ Rückblick und Ausblick. Zusammenge stellt von Gotthilf Hempel, Sprecher des Schwerpunktprogramms
  - Heft Nr. 30/1986** – „The Meteorological Data of the Georg-von-Neumayer-Station for 1981 and 1982“ by Marianne Gube and Friedrich Obleitner
  - \* **Heft Nr. 31/1986** – „Zur Biologie der Jugendstadien der Notothenioidei (Pisces) an der Antarktischen Halbinsel“ von A. Kellermann
  - \* **Heft Nr. 32/1986** – „Die Expedition ANTARKTIS IV mit FS ‚Polarstern‘ 1985/86“ mit Beiträgen der Fahrtteilnehmer, herausgegeben von Dieter Fütterer
  - Heft Nr. 33/1987** – „Die Expedition ANTARKTIS-IV mit FS ‚Polarstern‘ 1985/86 – Bericht zu den Fahrtabschnitten ANT-IV/3-4“ von Dieter Karl Fütterer
  - Heft Nr. 34/1987** – „Zoogeographische Untersuchungen und Gemeinschaftsanalysen an antarktischen Makroplankton“ von U. Piatkowski
  - Heft Nr. 35/1987** – „Zur Verbreitung des Meso- und Makrozooplanktons in Oberflächenwasser der Weddell See (Antarktis)“ von E. Boysen-Ennen
  - Heft Nr. 36/1987** – „Zur Nahrungs- und Bewegungsphysiologie von *Salpa thompsoni* und *Salpa fusiformis*“ von M. Reinke
  - Heft-Nr. 37/1987** – „The Eastern Weddell Sea Drifting Buoy Data Set of the Winter Weddell Sea Project (WWSP)“ 1986 by Heinrich Hoerber und Marianne Gube-Lenhardt.
  - Heft Nr. 38/1987** – „The Meteorological Data of the Georg von Neumayer Station for 1983 and 1984“ by M. Gube-Lenhardt
  - Heft Nr. 39/1987** – „Die Winter-Expedition mit FS ‚Polarstern‘ in die Antarktis (ANT V/1-3)“ herausgegeben von Sigrid Schnack-Schiel
  - Heft Nr. 40/1987** – „Weather and Synoptic Situation during Winter Weddell Sea Project 1986 (ANT V/2) July 16 - September 10, 1986“ by Werner Rabe
  - Heft Nr. 41/1988** – „Zur Verbreitung und Ökologie der Seegurken im Weddellmeer (Antarktis)“ von Julian Gutt
  - Heft Nr. 42/1988** – „The zooplankton community in the deep bathyal and abyssal zones of the eastern North Atlantic“ by Werner Beckmann
  - \* **Heft Nr. 43/1988** – „Scientific cruise report of Arctic Expedition ARK IV/3“ Wissenschaftlicher Fahrtbericht der Arktis-Expedition ARK IV/3, compiled by Jörn Thiede
  - \* **Heft Nr. 44/1988** – „Data Report for FV ‚Polarstern‘ Cruise ARK IV/1, 1987 to the Arctic and Polar Fronts“ by Hans-Jürgen Hirche
  - Heft Nr. 45/1988** – „Zoogeographie und Gemeinschaftsanalyse des Makrozoobenthos des Weddellmeeres (Antarktis)“ von Joachim Voß
  - Heft Nr. 46/1988** – „Meteorological and Oceanographic Data of the Winter-Weddell-Sea Project 1986 (ANT V/3)“ by Eberhard Fahrbach
  - Heft Nr. 47/1988** – „Verteilung und Herkunft glazial-mariner Gerölle am Antarktischen Kontinentalrand des östlichen Weddellmeeres“ von Wolfgang Oskierski
  - Heft Nr. 48/1988** – „Variationen des Erdmagnetfeldes an der GvN-Station“ von Arnold Brodscholl
  - \* **Heft Nr. 49/1988** – „Zur Bedeutung der Lipide im antarktischen Zooplankton“ von Wilhelm Hagen
  - \* **Heft Nr. 50/1988** – „Die gezeitenbedingte Dynamik des Ekström-Schelfeises, Antarktis“ von Wolfgang Kobarg
  - Heft Nr. 51/1988** – „Ökomorphologie nototheniider Fische aus dem Weddellmeer, Antarktis“ von Werner Ekau
  - Heft Nr. 52/1988** – „Zusammensetzung der Bodenfauna in der westlichen Fram-Straße“ von Dieter Piepenburg
  - \* **Heft Nr. 53/1988** – „Untersuchungen zur Ökologie des Phytoplanktons im südöstlichen Weddellmeer (Antarktis) im Jan./Febr. 1985“ von Eva-Maria Nöthig
  - Heft Nr. 54/1988** – „Die Fischfauna des östlichen und südlichen Weddellmeeres: geographische Verbreitung, Nahrung und trophische Stellung der Fischarten“ von Wiebke Schwarzbach
  - Heft Nr. 55/1988** – „Weight and length data of zooplankton in the Weddell Sea in austral spring 1986 (Ant. V/3)“ by Elke Mizdalski
  - Heft Nr. 56/1989** – „Scientific cruise report of Arctic expeditions ARK IV/1, 2 & 3“ by G. Krause, J. Meinke und J. Thiede

- Heft Nr. 57/1989** – „Die Expedition ANTARKTIS V mit FS ‚Polarstern‘ 1986/87“  
Bericht von den Fahrtabschnitten ANT V/4-5 von H. Miller und H. Oerter
- **Heft Nr. 58/1989** – „Die Expedition ANTARKTIS VI mit FS ‚Polarstern‘ 1987/88“  
von D. K. Fütterer
  - Heft Nr. 59/1989** – „Die Expedition ARKTIS V/1a, 1b und 2 mit FS ‚Polarstern‘ 1988“  
von M. Spindler
  - Heft Nr. 60/1989** – „Ein zweidimensionales Modell zur thermohalinen Zirkulation unter dem Schelfeis“  
von H. H. Hellmer
  - Heft Nr. 61/1989** – „Die Vulkanite im westlichen und mittleren Neuschwabenland,  
Vestfjella und Ahlmannryggen, Antarktika“ von M. Peters
  - \* **Heft Nr. 62/1989** – „The Expedition ANTARKTIS VII/1 and 2 (EPOS I) of RV ‚Polarstern‘  
in 1988/89“, by I. Hempel
  - Heft Nr. 63/1989** – „Die Eisalgenflora des Weddellmeeres (Antarktis): Artenzusammensetzung und Biomasse  
sowie Ökophysiologie ausgewählter Arten“ von Annette Bartsch
  - Heft Nr. 64/1989** – „Meteorological Data of the G.-v.-Neumayer-Station (Antarctica)“ by L. Helmes
  - Heft Nr. 65/1989** – „Expedition Antarktis VII/3 in 1988/89“ by I. Hempel, P. H. Schalk, V. Smetacek
  - Heft Nr. 66/1989** – „Geomorphologisch-glaziologische Detailkartierung  
des arid-hochpolaren Borgmassivet, Neuschwabenland, Antarktika“ von Karsten Brunk
  - Heft Nr. 67/1990** – „Identification key and catalogue of larval Antarctic fishes“,  
edited by Adolf Kellermann
  - Heft Nr. 68/1990** – „The Expedition Antarktis VII/4 (Epos leg 3) and VII/5 of RV ‚Polarstern‘ in 1989“,  
edited by W. Arntz, W. Ernst, I. Hempel
  - Heft Nr. 69/1990** – „Abhängigkeiten elastischer und rheologischer Eigenschaften des Meereises vom  
Eisgefüge“, von Harald Hellmann
  - \* **Heft Nr. 70/1990** – „Die beschalteten benthischen Mollusken (Gastropoda und Bivalvia) des  
Weddellmeeres, Antarktis“, von Stefan Hain
  - Heft Nr. 71/1990** – „Sedimentologie und Paläomagnetik an Sedimenten der Maudkuppe (Nordöstliches  
Weddellmeer)“, von Dieter Cordes
  - Heft Nr. 72/1990** – „Distribution and abundance of planktonic copepods (Crustacea) in the Weddell Sea  
in summer 1980/81“, by F. Kurbjewit and S. Ali-Khan
  - Heft Nr. 73/1990** – „Zur Frühdiagenese von organischem Kohlenstoff und Opal in Sedimenten des südlichen  
und östlichen Weddellmeeres“, von M. Schlüter
  - Heft Nr. 74/1990** – „Expeditionen ANTARKTIS-VIII/3 und VIII/4 mit FS ‚Polarstern‘ 1989“  
von Rainer Gersonde und Gotthilf Hempel
  - Heft Nr. 75/1991** – „Quartäre Sedimentationsprozesse am Kontinentalhang des Süd-Orkey-Plateaus im  
nordwestlichen Weddellmeer (Antarktis)“, von Sigrun Grünig
  - Heft Nr. 76/1990** – „Ergebnisse der faunistischen Arbeiten im Benthos von King George Island  
(Südshetlandinseln, Antarktis)“, von Martin Rauschert
  - Heft Nr. 77/1990** – „Verteilung von Mikroplankton-Organismen nordwestlich der Antarktischen Halbinsel  
unter dem Einfluß sich ändernder Umweltbedingungen im Herbst“, von Heinz Klöser
  - Heft Nr. 78/1991** – „Hochauflösende Magnetostratigraphie spätquartärer Sedimente arktischer  
Meeresgebiete“, von Norbert R. Nowaczyk
  - Heft Nr. 79/1991** – „Ökophysiologische Untersuchungen zur Salinitäts- und Temperaturtoleranz  
antarktischer Grünalgen unter besonderer Berücksichtigung des  $\beta$ -Dimethylsulfoniumpropionat  
(DMSP) - Stoffwechsels“, von Ulf Karsten
  - Heft Nr. 80/1991** – „Die Expedition ARKTIS VII/1 mit FS ‚Polarstern‘ 1990“,  
herausgegeben von Jörn Thiede und Gotthilf Hempel
  - Heft Nr. 81/1991** – „Paläoglazilogie und Paläozeanographie im Spätquartär am Kontinentalrand des  
südlichen Weddellmeeres, Antarktis“, von Martin Melles
  - Heft-Nr. 82/1991** – „Quantifizierung von Meereseigenschaften: Automatische Bildanalyse von  
Dünnschnitten und Parametrisierung von Chlorophyll- und Salzgehaltsverteilungen“, von Hajo Eicken.
  - Heft Nr. 83/1991** – „Das Fließen von Schelfeisen - numerische Simulationen  
mit der Methode der finiten Differenzen“, von Jürgen Determann
  - Heft Nr. 84/1991** – „Die Expedition ANTARKTIS-VIII/1-2, 1989 mit der Winter Weddell Gyre Study  
der Forschungsschiffe ‚Polarstern‘ und ‚Akademik Fedorov‘“, von Ernst Augstein,  
Nikolai Bagriantsev und Hans Werner Schenke
  - Heft Nr. 85/1991** – „Zur Entstehung von Unterwassereis und das Wachstum und die Energiebilanz  
des Meereises in der Atka Bucht, Antarktis“, von Josef Kipfstuhl
  - \* **Heft Nr. 86/1991** – „Die Expedition ANTARKTIS-VIII mit FS ‚Polarstern‘ 1989/90. Bericht vom  
Fahrtabschnitt ANT-VIII/5“, von Heinz Miller und Hans Oerter
  - Heft Nr. 87/1991** – „Scientific cruise reports of Arctic expeditions ARK VI/1-4 of RV ‚Polarstern‘  
in 1989“, edited by G. Krause, J. Meincke & H. J. Schwarz
  - Heft Nr. 88/1991** – „Zur Lebensgeschichte dominanter Copepodenarten (*Calanus finmarchicus*,  
*C. glacialis*, *C. hyperboreus*, *Metridia longa*) in der Framstraße“, von Sabine Diel

- Heft Nr. 89/1991** – „Detaillierte seismische Untersuchungen am östlichen Kontinentalrand des Weddell-Meeress vor Kapp Norvegia, Antarktis“, von Norbert E. Kaul
- Heft Nr. 90/1991** – „Die Expedition ANTARKTIS-VIII mit FS ‚Polarstern‘ 1989/90. Bericht von den Fahrabschnitten ANT-VIII/6-7“, herausgegeben von Dieter Karl Fütterer und Otto Schrems
- Heft Nr. 91/1991** – „Blood physiology and ecological consequences in Weddell Sea fishes (Antarctica)“, by Andreas Kunzmann
- Heft Nr. 92/1991** – „Zur sommerlichen Verteilung des Mesozooplanktons im Nansen-Becken, Nordpolarmeer“, von Nicolai Mumm
- Heft Nr. 93/1991** – „Die Expedition ARKTIS VII mit FS ‚Polarstern‘, 1990. Bericht vom Fahrabschnitt ARK VII/2“, herausgegeben von Gunther Krause
- Heft Nr. 94/1991** – „Die Entwicklung des Phytoplanktons im östlichen Weddellmeer (Antarktis) beim Übergang vom Spätwinter zum Frühjahr“, von Renate Scharek
- Heft Nr. 95/1991** – „Radiosotopenstratigraphie, Sedimentologie und Geochemie jungquartärer Sedimente des östlichen Arktischen Ozeans“, von Horst Bohrmann
- Heft Nr. 96/1991** – „Holozäne Sedimentationsentwicklung im Scoresby Sund, Ost-Grönland“, von Peter Marienfeld
- Heft Nr. 97/1991** – „Strukturelle Entwicklung und Abkühlungsgeschichte von Heimefrontfjella (Westliches Dronning Maud Land/Antarktika)“, von Joachim Jacobs
- Heft Nr. 98/1991** – „Zur Besiedlungsgeschichte des antarktischen Schelfes am Beispiel der Isopoda (Crustacea, Malacostraca)“, von Angelika Brandt
- \* **Heft Nr. 99/1992** – „The Antarctic ice sheet and environmental change: a three-dimensional modelling study“, by Philippe Huybrechts
- \* **Heft Nr. 100/1992** – „Die Expeditionen ANTARKTIS IX/1-4 des Forschungsschiffes ‚Polarstern‘ 1990/91“ herausgegeben von Ulrich Bathmann, Meinhard Schulz-Baldes, Eberhard Fahrbach, Victor Smetacek und Hans-Wolfgang Hubberten
- Heft Nr. 101/1992** – „Wechselbeziehungen zwischen Schwermetallkonzentrationen (Cd, Cu, Pb, Zn) im Meerwasser und in Zooplanktonorganismen (Copepoda) der Arktis und des Atlantiks“, von Christa Pohl
- Heft Nr. 102/1992** – „Physiologie und Ultrastruktur der antarktischen Grünalge *Prasiola crispa* ssp. *antarctica* unter osmotischem Streß und Austrocknung“, von Andreas Jacob
- \* **Heft Nr. 103/1992** – „Zur Ökologie der Fische im Weddellmeer“, von Gerd Hubold
- Heft Nr. 104/1992** – „Mehrkanaelige adaptive Filter für die Unterdrückung von multiplen Reflexionen in Verbindung mit der freien Oberfläche in marinen Seismogrammen“, von Andreas Rosenberger
- Heft Nr. 105/1992** – „Radiation and Eddy Flux Experiment 1991 (REFLEX I)“, von Jörg Hartmann, Christoph Kottmeier und Christian Wamser
- Heft Nr. 106/1992** – „Ostracoden im Epipelagial vor der Antarktischen Halbinsel - ein Beitrag zur Systematik sowie zur Verbreitung und Populationsstruktur unter Berücksichtigung der Saisonalität“, von Rüdiger Kock
- \* **Heft Nr. 107/1992** – „ARCTIC '91: Die Expedition ARK-VIII/3 mit FS ‚Polarstern‘ 1991“, von Dieter K. Fütterer
- Heft Nr. 108/1992** – „Dehnungsbeben an einer Störungszone im Ekström-Schelfeis nördlich der Georg-von-Neumayer-Station, Antarktis. – Eine Untersuchung mit seismologischen und geodätischen Methoden“, von Uwe Nixdorf.
- \* **Heft Nr. 109/1992** – „Spätquartäre Sedimentation am Kontinentalrand des südöstlichen Weddellmeeres, Antarktis“, von Michael Weber.
- \* **Heft Nr. 110/1992** – „Sedimentfazies und Bodenwasserstrom am Kontinentalhang des norwestlichen Weddellmeeres“, von Isa Brehme.
- Heft Nr. 111/1992** – „Die Lebensbedingungen in den Solekanälchen des antarktischen Meereises“, von Jürgen Weissenberger.
- Heft Nr. 112/1992** – „Zur Taxonomie von rezenten benthischen Foraminiferen aus dem Nansen Becken, Arktischer Ozean“, von Jutta Wollenburg.
- Heft Nr. 113/1992** – „Die Expedition ARKTIS VIII/1 mit FS ‚Polarstern‘ 1991“, herausgegeben von Gerhard Kattner.
- \* **Heft Nr. 114/1992** – „Die Gründungsphase deutscher Polarforschung, 1865 - 1875“, von Reinhard A. Krause.
- Heft Nr. 115/1992** – „Scientific Cruise Report of the 1991 Arctic Expedition ARK VIII/2 of RV ‚Polarstern‘ (EPOS II)“, by Eike Racher.
- Heft Nr. 116/1992** – „The Meteorological Data of the Georg-von-Neumayer-Station (Antarctica) for 1988, 1989, 1990 and 1991“, by Gert König-Langlo.
- Heft Nr. 117/1992** – „Petrogenese des metamorphen Grundgebirges der zentralen Heimefrontfjella (westliches Dronning Maud Land / Antarktis)“, von Peter Schulze.
- Heft Nr. 118/1993** – „Die mafischen Gänge der Shackleton Range / Antarktika: Petrographie, Geochemie, Isotopengeochemie und Paläomagnetik“, von Rüdiger Hotten.
- \* **Heft Nr. 119/1993** – „Gefrierschutz bei Fischen der Polarmeere“, von Andreas P. A. Wöhrmann.
- \* **Heft Nr. 120/1993** – „East Siberian Arctic Region Expedition '92: The Laptev Sea - its Significance for Arctic Sea-Ice Formation and Transpolar Sediment Flux“, by D. Dethleff, D. Nürnberg, E. Reimnitz, M. Saarso and Y. P. Sacchenko. – „Expedition to Novaja Zemlja and Franz Josef Land with RV. ‚Dainie Zelentsy‘“, by D. Nürnberg and E. Groth.

- \* **Heft Nr. 121/1993** – „Die Expedition ANTARKTIS X/3 mit FS ‚Polarstern‘ 1992“, herausgegeben von Michael Spindler, Gerhard Dieckmann und David Thomas
- Heft Nr. 122/1993** – „Die Beschreibung der Korngestalt mit Hilfe der Fourier-Analyse: Parametrisierung der morphologischen Eigenschaften von Sedimentpartikeln“, von Michael Diepenbroek.
- \* **Heft Nr. 123/1993** – „Zerstörungsfreie hochauflösende Dichteuntersuchungen mariner Sedimente“, von Sebastian Gerland.
- Heft Nr. 124/1993** – „Umsatz und Verteilung von Lipiden in arktischen marinen Organismen unter besonderer Berücksichtigung unterer trophischer Stufen“, von Martin Graeve.
- Heft Nr. 125/1993** – „Ökologie und Respiration ausgewählter arktischer Bodenfischarten“, von Christian F. von Dorrien.
- Heft Nr. 126/1993** – „Quantitative Bestimmung von Paläoumweltparametern des Antarktischen Oberflächenwassers im Spätquartier anhand von Transferfunktionen mit Diatomeen“, von Ulrich Zielinski
- \* **Heft Nr. 127/1993** – „Sedimenttransport durch das arktische Meereis: Die rezente lithogene und biogene Materialfracht“, von Ingo Wollenburg.
- Heft Nr. 128/1993** – „Cruise ANTARKTIS X/3 of RV ‚Polarstern‘: CTD-Report“, von Marek Zwierz.
- Heft Nr. 129/1993** – „Reproduktion und Lebenszyklen dominanter Copepodenarten aus dem Weddellmeer, Antarktis“, von Frank Kurbjeweit
- Heft Nr. 130/1993** – „Untersuchungen zu Temperaturregime und Massenhaushalt des Filchner-Ronne-Schelfeises, Antarktis, unter besonderer Berücksichtigung von Anfrrier- und Abschmelzprozessen“, von Klaus Grosfeld
- Heft Nr. 131/1993** – „Die Expedition ANTARKTIS X/5 mit FS ‚Polarstern‘ 1992“, herausgegeben von Rainer Gersonde
- Heft Nr. 132/1993** – „Bildung und Abgabe kurzketziger halogener Kohlenwasserstoffe durch Makroalgen der Polarregionen“, von Frank Laturnus
- Heft Nr. 133/1994** – „Radiation and Eddy Flux Experiment 1993 (REFLEX II)“, by Christoph Kottmeier, Jörg Hartmann, Christian Wamser, Axel Bochert, Christof Lüpkes, Dietmar Freese and Wolfgang Cohrs
- \* **Heft Nr. 134/1994** – „The Expedition ARKTIS-IX/1“, edited by Hajo Eicken and Jens Meincke
- Heft Nr. 135/1994** – „Die Expeditionen ANTARKTIS X/6-8“, herausgegeben von Ulrich Bathmann, Victor Smetacek, Hein de Baar, Eberhard Fahrbach und Gunter Krause
- Heft Nr. 136/1994** – „Untersuchungen zur Ernährungsökologie von Kaiserpinguinen (*Aptenodytes forsteri*) und Königspinguinen (*Aptenodytes patagonicus*)“, von Klemens Pütz
- \* **Heft Nr. 137/1994** – „Die kanozoische Vereisungsgeschichte der Antarktis“, von Werner U. Ehrmann
- Heft Nr. 138/1994** – „Untersuchungen stratosphärischer Aerosole vulkanischen Ursprungs und polarer stratosphärischer Wolken mit einem Mehrwellenlängen-Lidar auf Spitzbergen (79° N, 12° E)“, von Georg Beyerle
- Heft Nr. 139/1994** – „Charakterisierung der Isopodenfauna (Crustacea, Malacostraca) des Scotia-Bogens aus biogeographischer Sicht: Ein multivariater Ansatz“, von Holger Winkler.
- Heft Nr. 140/1994** – „Die Expedition ANTARKTIS X/4 mit FS ‚Polarstern‘ 1992“, herausgegeben von Peter Lemke
- Heft Nr. 141/1994** – „Satellitenaltimetrie über Eis – Anwendung des GEOSAT-Altimeters über dem Ekströmisen, Antarktis“, von Clemens Heidland
- Heft Nr. 142/1994** – „The 1993 Northeast Water Expedition. Scientific cruise report of RV ‚Polarstern‘ Arctic cruises ARK IX/2 and 3, USCG ‚Polar Bear‘ cruise NEWP and the NEWLand expedition“, edited by Hans-Jürgen Hirche and Gerhard Kattner
- Heft Nr. 143/1994** – „Detaillierte refraktionsseismische Untersuchungen im inneren Scoresby Sund Ost-Grönland“, von Notker Fechner
- Heft Nr. 144/1994** – „Russian-German Cooperation in the Siberian Shelf Seas: Geo-System Laptev Sea“, edited by Heidmarie Kassens, Hans-Wolfgang Hubberten, Sergey M. Pryamikov and Rüdiger Stein
- \* **Heft Nr. 145/1994** – „The 1993 Northeast Water Expedition. Data Report of RV ‚Polarstern‘ Arctic Cruises IX/2 and 3“, edited by Gerhard Kattner and Hans-Jürgen Hirche.
- Heft Nr. 146/1994** – „Radiation Measurements at the German Antarctic Station Neumayer 1982 - 1992“, by Torsten Schmidt and Gerd König-Langlo.
- Heft Nr. 147/1994** – „Krustenstrukturen und Verlauf des Kontinentalrandes im Weddell-Meer / Antarktis“, von Christian Hübscher.
- **Heft Nr. 148/1994** – „The expeditions NORILSK/TAYMYR 1993 and BUNGER OASIS 1993/94 of the AWI Research Unit Potsdam“, edited by Martin Melles.
- \*\* **Heft Nr. 149/1994** – „Die Expedition ARCTIC '93. Der Fahrtabschnitt ARK-IX/4 mit FS ‚Polarstern‘ 1993“, herausgegeben von Dieter K. Fütterer.
- Heft Nr. 150/1994** – „Der Energiebedarf der Pygoscelis-Pinguine: eine Synopse“, von Boris M. Culik.
- Heft Nr. 151/1994** – „Russian-German Cooperation: The Transdrift I Expedition to the Laptev Sea“, edited by Heidmarie Kassens and Valeriy Y. Karpiv.
- Heft Nr. 152/1994** – „Die Expedition ANTARKTIS-X mit FS ‚Polarstern‘ 1992. Bericht von den Fahrtabschnitten / ANT-X / 1a und 2“, herausgegeben von Heinz Miller.
- Heft Nr. 153/1994** – „Aminosäuren und Huminstoffe im Stickstoffkreislauf polarer Meere“, von Ulrike Hubberten.
- Heft Nr. 154/1994** – „Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea“, by Claudio Richter.

- Heft Nr. 155/1995** – „Benthos in polaren Gewässern“, herausgegeben von Christian Wiencke und Wolf Arntz.
- Heft Nr. 156/1995** – “An adjoint model for the determination of the mean oceanic circulation, air-sea fluxes and mixing coefficients”, by Reiner Schlitzer.
- Heft Nr. 157/1995** – „Biochemische Untersuchungen zum Lipidstoffwechsel antarktischer Copepoden“, von Kirsten Fahl.
- \* **Heft Nr. 158/1995** – „Die Deutsche Polarforschung seit der Jahrhundertwende und der Einfluß Erich von Drygalskis“, von Cornelia Lüdecke.
- \* **Heft Nr. 159/1995** – “The distribution of  $\delta^{18}\text{O}$  in the Arctic Ocean: Implications for the freshwater balance of the halocline and the sources of deep and bottom waters”, by Dorothea Bauch.
- \* **Heft Nr. 160/1995** – „Rekonstruktion der spätquartären Tiefenwasserzirkulation und Produktivität im östlichen Südatlantik anhand von benthischen Foraminiferenvergesellschaftungen“, von Gerhard Schmiedl.
- Heft Nr. 161/1995** – „Der Einfluß von Salinität und Lichtintensität auf die Osmolytkonzentrationen, die Zellvolumina und die Wachstumsraten der antarktischen Eisdiatomeen *Chaetoceros sp.* und *Navicula sp.* unter besonderer Berücksichtigung der Aminosäure Prolin“, von Jürgen Nothnagel.
- Heft Nr. 162/1995** – „Meereistransportiertes lithogenes Feinmaterial in spätquartären Tiefseesedimenten des zentralen östlichen Arktischen Ozeans und der Framstraße“, von Thomas Letzig.
- Heft Nr. 163/1995** – „Die Expedition ANTARKTIS-XI/2 mit FS ‚Polarstern‘ 1993/94“, herausgegeben von Rainer Gersonde.
- Heft Nr. 164/1995** – „Regionale und altersabhängige Variation gesteinsmagnetischer Parameter in marinen Sedimenten der Arktis“, von Thomas Frederichs.
- Heft Nr. 165/1995** – „Vorkommen, Verteilung und Umsatz biogener organischer Spurenstoffe: Sterole in antarktischen Gewässern“, von Georg Hanke.
- Heft Nr. 166/1995** – „Vergleichende Untersuchungen eines optimierten dynamisch-thermodynamischen Meereismodells mit Beobachtungen im Weddellmeer“, von Holger Fischer.
- \* **Heft Nr. 167/1995** – „Rekonstruktionen von Paläo-Umweltparametern anhand von stabilen Isotopen und Faunen-Vergesellschaftungen planktischer Foraminiferen im Südatlantik“, von Hans-Stefan Niebler
- Heft Nr. 168/1995** – „Die Expedition ANTARKTIS XII mit FS ‚Polarstern‘ 1993/94. Bericht von den Fahrtabschnitten ANT XII/1 und 2“, herausgegeben von Gerhard Kattner und Dieter Karl Fütterer
- Heft Nr. 169/1995** – „Medizinische Untersuchung zur Circadianrhythmik und zum Verhalten bei Überwinterern auf einer antarktischen Forschungsstation“, von Hans Wortmann
- Heft-Nr. 170/1995** – DFG-Kolloquium: Terrestrische Geowissenschaften -- Geologie und Geophysik der Antarktis.
- Heft Nr. 171/1995** – „Strukturentwicklung und Petrogenese des metamorphen Grundgebirges der nördlichen Heimfrontjella (westliches Dronning Maud Land/Antarktika)“, von Wilfried Bauer.
- Heft Nr. 172/1995** – „Die Struktur der Erdkruste im Bereich des Scoresby Sund, Ostgrönland: Ergebnisse refraktionsseismischer und gravimetrischer Untersuchungen“, von Holger Mandler.
- Heft Nr. 173/1995** – „Paläozoische Akkretion am paläopazifischen Kontinentalrand der Antarktis in Nordvictorialand – P-T-D-Geschichte und Deformationsmechanismen im Bowers Terrane“, von Stefan Matzer.
- Heft Nr. 174/1995** – “The Expedition ARKTIS-X/2 of RV ‚Polarstern‘ in 1994“, edited by Hans-W. Hubberten
- Heft Nr. 175/1995** – “Russian-German Cooperation: The Expedition TAYMYR 1994“, edited by Christine Siegert and Gmitry Bolshiyarov.
- \* **Heft Nr. 176/1995** – “Russian-German Cooperation: Laptev Sea System“, edited by Heidemarie Kassens, Dieter Piepenburg, Jörn Thiede, Leonid Timokhov, Hans-Wolfgang Hubberten and Sergey M. Priamikov.
- Heft Nr. 177/1995** – „Organischer Kohlenstoff in spätquartären Sedimenten des Arktischen Ozeans: Terrigener Eintrag und marine Produktivität“, von Carsten J. Schubert
- Heft Nr. 178/1995** – “Cruise ANTARKTIS XII/4 of RV ‚Polarstern‘ in 1995: CTD-Report“, by Jüri Sildam.
- Heft Nr. 179/1995** – „Benthische Foraminiferenfaunen als Wassermassen-, Produktions- und Eisdriftanzeiger im Arktischen Ozean“, von Jutta Wollenburg.
- Heft Nr. 180/1995** – „Biogenopal und biogenes Barium als Indikatoren für spätquartäre Produktivitätsänderungen am antarktischen Kontinentalhang, atlantischer Sektor“, von Wolfgang J. Bonn.
- Heft Nr. 181/1995** – „Die Expedition ARKTIS X/1 des Forschungsschiffes ‚Polarstern‘ 1994“, herausgegeben von Eberhard Fahrbach.
- Heft Nr. 182/1995** – “Laptev Sea System: Expeditions in 1994“, edited by Heidemarie Kassens.
- Heft Nr. 183/1996** – „Interpretation digitaler Parasound Echolotaufzeichnungen im östlichen Arktischen Ozean auf der Grundlage physikalischer Sedimenteigenschaften“, von Uwe Bergmann.
- Heft Nr. 184/1996** – “Distribution and dynamics of inorganic nitrogen compounds in the troposphere of continental, coastal, marine and Arctic areas“, by Maria Dolores Andrés Hernández.
- Heft Nr. 185/1996** – „Verbreitung und Lebensweise der Aphroditen und Polynoiden (Polychaeta) im östlichen Weddellmeer und im Lazarevmeer (Antarktis)“, von Michael Stiller.
- Heft Nr. 186/1996** – “Reconstruction of Late Quaternary environmental conditions applying the natural radionuclides  $^{230}\text{Th}$ ,  $^{10}\text{Be}$ ,  $^{231}\text{Pa}$  and  $^{238}\text{U}$ : A study of deep-sea sediments from the eastern sector of the Antarctic Circumpolar Current System“, by Martin Frank.
- Heft Nr. 187/1996** – “The Meteorological Data of the Neumayer Station (Antarctica) for 1992, 1993 and 1994“, by Gert König-Langlo and Andreas Herber.
- Heft Nr. 188/1996** – „Die Expedition ANTARKTIS-XI/3 mit FS ‚Polarstern‘ 1994“, herausgegeben von Heinz Miller und Hannes Grobe.
- Heft Nr. 189/1996** – „Die Expedition ARKTIS-VII/3 mit FS ‚Polarstern‘ 1990“, herausgegeben von Heinz Miller und Hannes Grobe

- Heft Nr. 190/1996** – "Cruise report of the Joint Chilean-German-Italian Magellan 'Victor Hensen' Campaign in 1994", edited by Wolf Arntz and Matthias Gorny.
- Heft Nr. 191/1996** – „Leitfähigkeits- und Dichtemessung an Eisbohrkernen“, von Frank Wilhelms.
- Heft Nr. 192/1996** – „Photosynthese-Charakteristika und Lebensstrategie antarktischer Makroalgen“, von Gabriele Weykam.
- Heft Nr. 193/1996** – „Heterogene Reaktionen von  $N_2O_5$  und HBr und ihr Einfluß auf den Ozonabbau in der polaren Stratosphäre“, von Sabine Seisel.
- Heft Nr. 194/1996** – „Ökologie und Populationsdynamik antarktischer Ophiuroiden (Echinodermata)“, von Corinna Dahm.
- Heft Nr. 195/1996** – „Die planktische Foraminifere *Neoglobobulimina pachyderma* (Ehrenberg) im Weddellmeer, Antarktis“, von Doris Berberich.
- Heft Nr. 196/1996** – „Untersuchungen zum Beitrag chemischer und dynamischer Prozesse zur Variabilität des stratosphärischen Ozons über der Arktis“, von Birgit Heese
- Heft Nr. 197/1996** – "The Expedition ARKTIS-XI/2 of 'Polarstern' in 1995", edited by Gunther Krause.
- Heft Nr. 198/1996** – „Geodynamik des Westantarktischen Riftsystems basierend auf Apatit-Spaltspuranalysen“, von Frank Lisker.
- Heft Nr. 199/1996** – "The 1993 Northeast Water Expedition. Data Report on CTD Measurements of RV 'Polarstern' Cruises ARKTIS IX/2 and 3", by Gerion Budéus and Wolfgang Schneider.
- Heft Nr. 200/1996** – "Stability of the Thermohaline Circulation in analytical and numerical models", by Gerrit Lohmann.
- Heft Nr. 201/1996** – „Trophische Beziehungen zwischen Makroalgen und Herbivoren in der Potter Cove (King George-Insel, Antarktis)“, von Katrin Iken.
- Heft Nr. 202/1996** – „Zur Verbreitung und Respiration ökologisch wichtiger Bodentiere in den Gewässern um Svalbard (Arktis)“, von Michael K. Schmid.
- **Heft Nr. 203/1996** – „Dynamik, Rauigkeit und Alter des Meereises in der Arktis – Numerische Untersuchungen mit einem großskaligen Modell“, von Markus Harder.
- Heft Nr. 204/1996** – „Zur Parametrisierung der stabilen atmosphärischen Grenzschicht über einem antarktischen Schelfeis“, von Dörthe Handorf.
- Heft Nr. 205/1996** – "Textures and fabrics in the GRIP ice core, in relation to climate history and ice deformation", by Thorsteinn Thorsteinsson.
- Heft Nr. 206/1996** – „Der Ozean als Teil des gekoppelten Klimasystems: Versuch der Rekonstruktion der glazialen Zirkulation mit verschiedenen komplexen Atmosphärenkomponenten“, von Kerstin Fieg.
- Heft Nr. 207/1996** – „Lebensstrategien dominanter antarktischer Oithonidae (Cyclopoida, Copepoda) und Oncaeidae (Poecilostomatoida, Copepoda) im Bellingshausenmeer“, von Cornelia Metz.
- Heft Nr. 208/1996** – „Atmosphäreneinfluß bei der Fernerkundung von Meereis mit passiven Mikrowellenradiometern“, von Christoph Oelke.
- Heft Nr. 209/1996** – „Klassifikation von Radarsatellitendaten zur Meereiserkennung mit Hilfe von Line-Scanner-Messungen“, von Axel Bochert.
- Heft Nr. 210/1996** – „Die mit ausgewählten Schwämmen (Hexactinellida und Demospongiae) aus dem Weddellmeer, Antarktis, vergesellschaftete Fauna“, von Kathrin Kunzmann.
- Heft Nr. 211/1996** – "Russian-German Cooperation: The Expedition TAYMYR 1995 and the Expedition KOLYMA 1995", by Dima Yu. Bolshiyarov and Hans-W. Hubberten.
- Heft Nr. 212/1996** – "Surface-sediment composition and sedimentary processes in the central Arctic Ocean and along the Eurasian Continental Margin", by Ruediger Stein, Gennadij I. Ivanov, Michael A. Levitan, and Kirsten Fahl.
- Heft Nr. 213/1996** – „Gonadenentwicklung und Eiproduktion dreier *Calanus*-Arten (Copepoda): Freilandbeobachtungen, Histologie und Experimente“, von Barbara Niehoff
- Heft Nr. 214/1996** – „Numerische Modellierung der Übergangszone zwischen Eisschild und Eisschelf“, von Christoph Mayer.
- Heft Nr. 215/1996** – „Arbeiten der AWI-Forschungsstelle Potsdam in Antarktika, 1994/95“, herausgegeben von Ulrich Wand.
- Heft Nr. 216/1996** – „Rekonstruktion quartärer Klimaänderungen im atlantischen Sektor des Südpolarmeeres anhand von Radiolarien“, von Uta Brathauer.
- Heft Nr. 217/1996** – „Adaptive Semi-Lagrange-Finite-Elemente-Methode zur Lösung der Flachwassergleichungen: Implementierung und Parallelisierung“, von Jörn Behrens.
- Heft Nr. 218/1997** – "Radiation and Eddy Flux Experiment 1995 (REFLEX III)", by Jörg Hartmann, Axel Bochert, Dietmar Freese, Christoph Kottmeier, Dagmar Nagel and Andreas Reuter.
- Heft Nr. 219/1997** – „Die Expedition ANTARKTIS-XII mit FS 'Polarstern' 1995. Bericht vom Fahrtabschnitt ANT-XII/3, herausgegeben von Wilfried Jokat und Hans Oerter.
- Heft Nr. 220/1997** – „Ein Beitrag zum Schwerfeld im Bereich des Weddellmeeres, Antarktis. Nutzung von Altimetermessungen des GEOSAT und ERS-1“, von Tilo Schöne.
- Heft Nr. 221/1997** – „Die Expeditionen ANTARKTIS-XIII/1-2 des Forschungsschiffes 'Polarstern' 1995/96“, herausgegeben von Ulrich Bathmann, Mike Lukas und Victor Smetacek.
- Heft Nr. 222/1997** – "Tectonic Structures and Glaciomarine Sedimentation in the South-Eastern Weddell Sea from Seismic Reflection Data", by László Oszkó.



- Heft Nr. 223/1997** – „Bestimmung der Meereisdicke mit seismischen und elektromagnetisch-induktiven Verfahren“, von Christian Haas.
- Heft Nr. 224/1997** – „Troposphärische Ozonvariationen in Polarregionen“, von Silke Wessel.
- Heft Nr. 225/1997** – „Biologische und ökologische Untersuchungen zur kryopelagischen Amphipodenfauna des arktischen Meereises“, von Michael Poltermann.
- Heft Nr. 226/1997** – “Scientific Cruise Report of the Arctic Expedition ARK-XI/1 of RV 'Polarstern' in 1995“, edited by Eike Rachor.
- Heft Nr. 227/1997** – „Der Einfluß kompatibler Substanzen und Kryoprotektoren auf die Enzyme Malatdehydrogenase (MDH) und Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase (G6P-DH) aus *Acrosiphonia arcta* (Chlorophyta) der Arktis“, von Katharina Kück.
- Heft Nr. 228/1997** – „Die Verbreitung epibenthischer Mollusken im chilenischen Beagle-Kanal“, von Katrin Linse.
- Heft Nr. 229/1997** – „Das Mesozooplankton im Laptevmeer und östlichen Nansen-Becken - Verteilung und Gemeinschaftsstrukturen im Spätsommer“, von Hinrich Hanssen.
- Heft Nr. 230/1997** – „Modell eines adaptierbaren, rechnergestützten, wissenschaftlichen Arbeitsplatzes am Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung“, von Lutz-Peter Kurdelski
- Heft Nr. 231/1997** – „Zur Ökologie arktischer und antarktischer Fische: Aktivität, Sinnesleistungen und Verhalten“, von Christopher Zimmermann
- Heft Nr. 232/1997** – „Persistente chlororganische Verbindungen in hochantarktischen Fischen“, von Stephan Zimmermann
- Heft Nr. 233/1997** – „Zur Ökologie des Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP)-Gehaltes temperierter und polarer Phytoplanktongemeinschaften im Vergleich mit Laborkulturen der Coccolithophoride *Emiliania huxleyi* und der antarktischen Diatomee *Nitzschia lecoointei*“, von Doris Meyerdieks.
- Heft Nr. 234/1997** – „Die Expedition ARCTIC '96 des FS ‚Polarstern‘ (ARK XIII) mit der Arctic Climate System Study (ACSYS)“, von Ernst Augstein und den Fahrteilnehmern.
- Heft Nr. 235/1997** – „Polonium-210 und Blei-210 im Südpolarmeer: Natürliche Tracer für biologische und hydrographische Prozesse im Oberflächenwasser des Antarktischen Zirkumpolarstroms und des Weddellmeeres“, von Jana Friedrich
- Heft Nr. 236/1997** – “Determination of atmospheric trace gas amounts and corresponding natural isotopic ratios by means of ground-based FTIR spectroscopy in the high Arctic“, by Arndt Meier.
- Heft Nr. 237/1997** – “Russian-German Cooperation: The Expedition TAYMYR/SEVERNAYA ZEMLYA 1996“, edited by Martin Melles, Birgit Hagedorn and Dmitri Yu. Bolshiyarov
- Heft Nr. 238/1997** – “Life strategy and ecophysiology of Antarctic macroalgae“, by Iván M. Gómez.
- Heft Nr. 239/1997** – „Die Expedition ANTARKTIS XIII/4-5 des Forschungsschiffes ‚Polarstern‘ 1996“, herausgegeben von Eberhard Fahrbach und Dieter Gerdes.
- Heft Nr. 240/1997** – „Untersuchungen zur Chrom-Speziation in Meerwasser, Meereis und Schnee aus ausgewählten Gebieten der Arktis“, von Heide Giese.
- Heft Nr. 241/1997** – “Late Quaternary glacial history and paleoceanographic reconstructions along the East Greenland continental margin: Evidence from high-resolution records of stable isotopes and ice-rafted debris“, by Seung-II Nam.
- Heft Nr. 242/1997** – “Thermal, hydrological and geochemical dynamics of the active layer at a continuous permafrost site, Taymyr Peninsula, Siberia“, by Julia Bolke.
- Heft Nr. 243/1997** – „Zur Paläoozeanographie hoher Breiten: Stellvertreterdaten aus Foraminiferen“, von Andreas Mackensen.
- Heft Nr. 244/1997** – “The Geophysical Observatory at Neumayer Station, Antarctica. Geomagnetic and seismological observations in 1995 and 1996“, by Alfons Eckstaller, Thomas Schmidt, Viola Graw, Christian Müller and Johannes Rogenhagen.
- Heft Nr. 245/1997** – „Temperaturbedarf und Biogeographie mariner Makroalgen - Anpassung mariner Makroalgen an tiefe Temperaturen, von Bettina Bischoff-Bäsmann.
- Heft Nr. 246/1997** – „Ökologische Untersuchungen zur Fauna des arktischen Meereises“, von Christine Friedrich.
- Heft Nr. 247/1997** – „Entstehung und Modifizierung von marinen gelösten organischen Substanzen“, von Berit Kirchoff.
- Heft Nr. 248/1997** – “Laptev Sea System: Expeditions in 1995“, edited by Heidemarie Kassens.
- Heft Nr. 249/1997** – “The Expedition ANTARKTIS XIII/3 (EASIZ I) of RV 'Polarstern' to the eastern Weddell Sea in 1996“, edited by Wolf Arntz and Julian Gutt.
- Heft Nr. 250/1997** – „Vergleichende Untersuchungen zur Ökologie und Biodiversität des Mega-Epibenthos der Arktis und Antarktis“, von Adreas Starmans.
- Heft Nr. 251/1997** – „Zeitliche und räumliche Verteilung von Mineralvergesellschaftungen in spätquartären Sedimenten des Arktischen Ozeans und ihre Nützlichkeit als Klimaindikatoren während der Glazial/Interglazial-Wechsel“, von Christoph Vogt.
- Heft Nr. 252/1997** – „Solitäre Ascidien in der Potter Cove (King George Island, Antarktis). Ihre ökologische Bedeutung und Populationsdynamik“, von Stephan Kühne.
- Heft Nr. 253/1997** – “Distribution and role of microprotozoa in the Southern Ocean“, by Christine Klaas.
- Heft Nr. 254/1997** – „Die spätquartäre Klima- und Umweltgeschichte der Bunge-Oase, Ostantarktis“, von Thomas Kulbe

- Heft Nr. 255/1997** – "Scientific Cruise Report of the Arctic Expedition ARK-XIII/2 of RV 'Polarstern' in 1997", edited by Ruediger Stein and Kirsten Fahl.
- Heft Nr. 256/1998** – „Das Radionuklid Tritium im Ozean: Meßverfahren und Verteilung von Tritium im Südatlantik und im Weddellmeer“, von Jürgen Sültenfuß.
- Heft Nr. 257/1998** – „Untersuchungen der Saisonalität von atmosphärischem Dimethylsulfid in der Arktis und Antarktis“, von Christoph Kleefeld.
- Heft Nr. 258/1998** – „Bellingshausen- und Amundsenmeer: Entwicklung eines Sedimentationsmodells“, von Frank-Oliver Nitsche.
- Heft Nr. 259/1998** – "The Expedition ANTARKTIS-XIV/4 of RV 'Polarstern' in 1997", by Dieter K. Fütterer.
- Heft Nr. 260/1998** – „Die Diatomeen der Laptevsee (Arktischer Ozean): Taxonomie und biogeographische Verbreitung“, von Holger Cremer
- Heft Nr. 261/1998** – „Die Krustenstruktur und Sedimentdecke des Eurasischen Beckens, Arktischer Ozean: Resultate aus seismischen und gravimetrischen Untersuchungen“, von Estella Weigelt.
- Heft Nr. 262/1998** – "The Expedition ARKTIS-XIII/3 of RV 'Polarstern' in 1997", by Gunther Krause.
- Heft Nr. 263/1998** – „Thermo-tektonische Entwicklung von Oates Land und der Shackleton Range (Antarktis) basierend auf Spaltspuranalysen“, von Thorsten Schäfer.
- Heft Nr. 264/1998** – „Messungen der stratosphärischen Spurengase ClO, HCl, O<sub>3</sub>, N<sub>2</sub>O, H<sub>2</sub>O und OH mittels flugzeuggetragener Submillimeterwellen-Radiometrie“, von Joachim Urban.
- Heft Nr. 265/1998** – „Untersuchungen zu Massenhaushalt und Dynamik des Ronne Ice Shelves, Antarktis“, von Astrid Lambrecht.
- Heft Nr. 266/1998** – "Scientific Cruise Report of the Kara Sea Expedition of RV 'Akademic Boris Petrov' in 1997", edited by Jens Matthiessen and Oleg Stepanets.
- Heft Nr. 267/1998** – „Die Expedition ANTARKTIS-XIV mit FS ‚Polarstern‘ 1997. Bericht vom Fahrtabschnitt ANT-XIV/3“, herausgegeben von Wilfried Jokat und Hans Oerter.
- Heft Nr. 268/1998** – „Numerische Modellierung der Wechselwirkung zwischen Atmosphäre und Meereis in der arktischen Eisrandzone“, von Gerit Birnbaum.
- Heft Nr. 269/1998** – "Katabatic wind and Boundary Layer Front Experiment around Greenland (KABEG '97)", by Günther Heinemann.
- Heft Nr. 270/1998** – "Architecture and evolution of the continental crust of East Greenland from integrated geophysical studies", by Vera Schindwein.
- Heft Nr. 271/1998** – "Winter Expedition to the Southwestern Kara Sea - Investigations on Formation and Transport of Turbid Sea-Ice", by Dirk Dethleff, Per Loewe, Dominik Weiel, Hartmut Nies, Gesa Kuhlmann, Christian Bahe and Gennady Tarasov.
- Heft Nr. 272/1998** – „FTIR-Emissionsspektroskopische Untersuchungen der arktischen Atmosphäre“, von Edo Becker.
- Heft Nr. 273/1998** – „Sedimentation und Tektonik im Gebiet des Agulhas Rückens und des Agulhas Plateaus („SETA-RAP“)“, von Gabriele Uenzelmann-Neben.
- Heft Nr. 274/1998** – "The Expedition ANTARKTIS XIV/2", by Gerhard Kattner.
- Heft Nr. 275/1998** – „Die Auswirkung der 'NorthEastWater'-Polynya auf die Sedimentation von NO-Grönland und Untersuchungen zur Paläo-Ozeanographie seit dem Mittelweichsel“, von Hanne Notholt.
- Heft Nr. 276/1998** – „Interpretation und Analyse von Potentialfelddaten im Weddellmeer, Antarktis: der Zerfall des Superkontinents Gondwana“, von Michael Studinger.
- Heft Nr. 277/1998** – „Koordiniertes Programm Antarktisforschung“. Berichtskolloquium im Rahmen des Koordinierten Programms „Antarktisforschung mit vergleichenden Untersuchungen in arktischen Eisgebieten“, herausgegeben von Hubert Miller.
- Heft Nr. 278/1998** – „Messung stratosphärischer Spurengase über Ny-Ålesund, Spitzbergen, mit Hilfe eines bodengebundenen Mikrowellen-Radiometers“, von Uwe Raffalski.
- Heft Nr. 279/1998** – "Arctic Paleo-River Discharge (APARD). A New Research Programme of the Arctic Ocean Science Board (AOSB)", edited by Ruediger Stein.
- Heft Nr. 280/1998** – „Fernerkundungs- und GIS-Studien in Nordostgrönland“ von Friedrich Jung-Rothenhäusler.
- Heft Nr. 281/1998** – „Rekonstruktion der Oberflächenwassermassen der östlichen Laptevsee im Holozän anhand von aquatischen Palynomorphen“, von Martina Kunz-Pirring.
- Heft Nr. 282/1998** – "Scavenging of <sup>231</sup>Pa and <sup>230</sup>Th in the South Atlantic: Implications for the use of the <sup>231</sup>Pa/<sup>230</sup>Th ratio as a paleoproductivity proxy", by Hans-Jürgen Walter.
- Heft Nr. 283/1998** – „Sedimente im arktischen Meereis - Eintrag, Charakterisierung und Quantifizierung“, von Frank Lindemann.
- Heft Nr. 284/1998** – „Langzeitanalyse der antarktischen Meereisbedeckung aus passiven Mikrowellendaten“, von Christian H. Thomas.
- Heft Nr. 285/1998** – „Mechanismen und Grenzen der Temperaturanpassung beim Pierwurm *Arenicola marina* (L.)“, von Angela Sommer.
- Heft Nr. 286/1998** – „Energieumsätze benthischer Filtrierer der Potter Cove (King George Island, Antarktis)“, von Jens Kowalke.
- Heft Nr. 287/1998** – "Scientific Cooperation in the Russian Arctic: Research from the Barents Sea up to the Laptev Sea", edited by Eike Rachor.

- Heft Nr. 288/1998** – „Alfred Wegener. Kommentiertes Verzeichnis der schriftlichen Dokumente seines Lebens und Wirkens“, von Ulrich Wutzke.
- Heft Nr. 289/1998** – “Retrieval of Atmospheric Water Vapor Content in Polar Regions Using Spaceborne Microwave Radiometry”, by Jungang Miao.
- Heft Nr. 290/1998** – „Strukturelle Entwicklung und Petrogenese des nördlichen Kristallingürtels der Shackleton Range, Antarktis: Proterozoische und Ross-orogene Krustendynamik am Rand des Ostantarktischen Kratons“, von Axel Brommer.
- Heft Nr. 291/1998** – „Dynamik des arktischen Meereises - Validierung verschiedener Rheologieansätze für die Anwendung in Klimamodellen“, von Martin Kreyscher.
- Heft Nr. 292/1998** – „Anthropogene organische Spurenstoffe im Arktischen Ozean, Untersuchungen chlorierter Biphenyle und Pestizide in der Laptevsee, technische und methodische Entwicklungen zur Probenahme in der Arktis und zur Spurenstoffanalyse“, von Sven Utschakowski.
- Heft Nr. 293/1998** – „Rekonstruktion der spätquartären Klima- und Umweltgeschichte der Schirmacher Oase und des Wohlthat Massivs (Ostantarktika)“, von Markus Julius Schwab.
- Heft Nr. 294/1998** – „Besiedlungsmuster der benthischen Makrofauna auf dem ostgrönländischen Kontinentalhang“, von Klaus Schnack.
- Heft Nr. 295/1998** – „Gehäuseuntersuchungen an planktischen Foraminiferen hoher Breiten: Hinweise auf Umweltveränderungen während der letzten 140.000 Jahre“, von Harald Hommers.
- Heft Nr. 296/1998** – “Scientific Cruise Report of the Arctic Expedition ARK-XIII/1 of RV ‘Polarstern’ in 1997”, edited by Michael Spindler, Wilhelm Hagen and Dorothea Stübing.
- Heft Nr. 297/1998** – „Radiometrische Messungen im arktischen Ozean - Vergleich von Theorie und Experiment“, von Klaus-Peter Johnsen.
- Heft Nr. 298/1998** – “Patterns and Controls of CO<sub>2</sub> Fluxes in Wet Tundra Types of the Taimyr Peninsula, Siberia - the Contribution of Soils and Mosses“, by Martin Sommerkorn.
- Heft Nr. 299/1998** – “The Potter Cove coastal ecosystem, Antarctica. Synopsis of research performed within the frame of the Argentinian-German Cooperation at the Dallmann Laboratory and Jubany Station (King George Island, Antarctica, 1991 - 1997)“, by Christian Wiencke, Gustavo Ferreyra, Wolf Arntz & Carlos Rinaldi.
- Heft Nr. 300/1999** – “The Kara Sea Expedition of RV ‘Akademik Boris Petrov’ 1997: First Results of a Joint Russian-German Pilot Study“, edited by Jens Matthiessen, Oleg V. Stepanets, Ruediger Stein, Dieter K. Fütterer, and Eric M. Galimov.
- Heft Nr. 301/1999** – “The Expedition ANTARKTIS XV/3 (EASIZ II)“, edited by Wolf E. Arntz and Julian Gutt.
- Heft Nr. 302/1999** – „Sterole im herbstlichen Weddellmeer (Antarktis): Großräumige Verteilung, Vorkommen und Umsatz“, von Anneke Mühlebach.
- Heft Nr. 303/1999** – „Polare stratosphärische Wolken: Lidar-Beobachtungen, Charakterisierung von Entstehung und Entwicklung“, von Jens Biele.
- Heft Nr. 304/1999** – „Spätquartäre Paläoumweltbedingungen am nördlichen Kontinentalrand der Barents- und Kara-See. Eine Multi-Parameter-Analyse“, von Jochen Knies.
- Heft Nr. 305/1999** – “Arctic Radiation and Turbulence Interaction Study (ARTIST)“, by Jörg Hartmann, Frank Albers, Stefania Argenti, Axel Bocher, Ubaldo Bonafé, Wolfgang Cohrs, Alessandro Conidi, Dietmar Freese, Teodoro Georgiadis, Alessandro Ippoliti, Lars Kaleschke, Christof Lüpkes, Uwe Maixner, Giangiuseppe Mastrantonio, Fabrizio Ravegnani, Andreas Reuter, Giuliano Trivellone and Angelo Viola.
- Heft Nr. 306/1999** – “German-Russian Cooperation: Biogeographic and biostratigraphic investigations on selected sediment cores from the Eurasian continental margin and marginal seas to analyze the Late Quaternary climatic variability“, edited by Robert R. Spielhagen, Max S. Barash, Gennady I. Ivanov, and Jörn Thiede.
- Heft Nr. 307/1999** – „Struktur und Kohlenstoffbedarf des Makrobenthos am Kontinentalhang Ostgrönlands“, von Dan Seiler.
- Heft Nr. 308/1999** – “ARCTIC ‘98: The Expedition ARK-XIV/1a of RV ‘Polarstern’ in 1998“, edited by Wilfried Jokat.
- Heft Nr. 309/1999** – „Variabilität der arktischen Ozonschicht: Analyse und Interpretation bodengebundener Millimeterwellenmessungen“, von Björn-Martin Sinnhuber.
- Heft Nr. 310/1999** – „Rekonstruktion von Meereisdrift und terrigenem Sedimenteintrag im Spätquartär: Schwermineralassoziationen in Sedimenten des Laptev-See-Kontinentalrandes und des zentralen Arktischen Ozeans“, von Marion Behrends.
- Heft Nr. 311/1999** – „Parameterisierung atmosphärischer Grenzschichtprozesse in einem regionalen Klimamodell der Arktis“, von Christoph Abegg.
- Heft Nr. 312/1999** – „Solare und terrestrische Strahlungswechselwirkung zwischen arktischen Eisflächen und Wolken“, von Dietmar Freese.
- Heft Nr. 313/1999** – “Snow accumulation on Ekströmsen, Antarctica“, by Elisabeth Schlosser, Hans Oerter and Wolfgang Graf.
- Heft Nr. 314/1999** – „Die Expedition ANTARKTIS XV/4 des Forschungsschiffes ‚Polarstern‘ 1998“, herausgegeben von Eberhard Fahrbach.
- Heft Nr. 315/1999** – “Expeditions in Siberia in 1998“, edited by Volker Rachold.
- Heft Nr. 316/1999** – „Die postglaziale Sedimentationsgeschichte der Laptevsee: schwermineralogische und sedimentpetrographische Untersuchungen“, von Bernhard Peregovich.
- Heft-Nr. 317/1999** – „Adaption an niedrige Temperaturen: Lipide in Eisdiatomeen“, von Heidi Lehmal.
- Heft-Nr. 318/1999** – „Effiziente parallele Lösungsverfahren für elliptische partielle Differentialgleichungen in der numerischen Ozeanmodellierung“, von Natalja Rakowsky.

- Heft-Nr. 319/1999** – “The Ecology of Arctic Deep-Sea Copepods (Euchaetidae and Aetideidae). Aspects of their Distribution, Trophodynamics and Effect on the Carbon Flux”, by Holger Auel.
- Heft-Nr. 320/1999** – “Modellstudien zur arktischen stratosphärischen Chemie im Vergleich mit Meßdaten”, von Veronika Eyring.
- Heft-Nr. 321/1999** – “Analyse der optischen Eigenschaften des arktischen Aerosols”, von Dagmar Nagel.
- Heft-Nr. 322/1999** – “Messungen des arktischen stratosphärischen Ozons: Vergleich der Ozonmessungen in Ny-Ålesund, Spitzbergen, 1997 und 1998”, von Jens Langer.
- Heft-Nr. 323/1999** – “Untersuchung struktureller Elemente des südöstlichen Weddellmeeres / Antarktis auf der Basis mariner Potentialfelddaten”, von Uwe F. Meyer.
- Heft-Nr. 324/1999** – “Geochemische Verwitterungstrends eines basaltischen Ausgangsgesteins nach dem spätpleistozänen Gletscherrückzug auf der Taimyrhalbinsel (Zentralsibirien) - Rekonstruktion an einer sedimentären Abfolge des Lama Sees”, von Stefanie K. Harwart.
- Heft-Nr. 325/1999** – “Untersuchungen zur Hydrologie des arktischen Meereises - Konsequenzen für den kleinskaligen Stofftransport”, von Johannes Freitag.
- Heft-Nr. 326/1999** – “Die Expedition ANTARKTIS XIV/2 des Forschungsschiffes 'Polarstern' 1998”, herausgegeben von Eberhard Fahrbach.
- Heft-Nr. 327/1999** – “Gemeinschaftsanalytische Untersuchungen der Harpacticoidenfauna der Magellanregion, sowie erste similaritätsanalytische Vergleiche mit Assoziationen aus der Antarktis”, von Kai Horst George.
- Heft-Nr. 328/1999** – “Rekonstruktion der Paläo-Umweltbedingungen am Laptev-See-Kontinentalrand während der beiden letzten Glazial/Interglazial-Zyklen anhand sedimentologischer und mineralogischer Untersuchungen”, von Claudia Müller.
- Heft-Nr. 329/1999** – “Räumliche und zeitliche Variationen atmosphärischer Spurengase aus bodengebundenen Messungen mit Hilfe eines Michelson interferometers”, von Justus Notholt.
- Heft-Nr. 330/1999** – “The 1998 Danish-German Excursion to Disko Island, West Greenland”, edited by Angelika Brandt, Helge A. Thomsen, Henning Heide-Jørgensen, Reinhard M. Kristensen and Hilke Ruhberg.
- Heft-Nr. 331/1999** – “Poseidon” Cruise No. 243 (Reykjavik - Greenland - Reykjavik, 24 August - 11 September 1998): Climate change and the Viking-age fjord environment of the Eastern Settlement, sw Greenland”, by Gerd Hoffmann, Antoon Kuijpers, and Jörn Thiede.
- Heft-Nr. 332/1999** – “Modeling of marine biogeochemical cycles with an emphasis on vertical particle fluxes”, by Regina Usbeck.
- Heft-Nr. 333/1999** – “Die Tanaidaceenfauna des Beagle-Kanals und ihre Beziehungen zur Fauna des antarktischen Festlandssockels”, von Anja Schmidt.
- Heft-Nr. 334/1999** – “D-Aminosäuren als Tracer für biogeochemische Prozesse im Fluß-Schelf-Ozean-System der Arktis”, von Hans Peter Fitznar.
- Heft-Nr. 335/1999** – “Ökophysiologische Ursachen der limitierten Verbreitung reptanter decapoder Krebse in der Antarktis”, von Markus Frederich.
- Heft-Nr. 336/1999** – “Ergebnisse der Untersuchung des grönländischen Inlandeises mit dem elektromagnetischen Reflexionsverfahren in der Umgebung von NGRIP”, von Fidan Göktas.
- Heft-Nr. 337/1999** – “Paleozoic and mesozoic tectono-thermal history of central Dronning Maud Land, East Antarctica, – evidence from fission-track thermochronology”, by Stefanie Meier.
- Heft-Nr. 338/1999** – “Probleme hoher Stoffwechselraten bei Cephalopoden aus verschiedenen geographischen Breiten”, von Susanne Zielinski.
- Heft-Nr. 339/1999** – “The Expedition ARKTIS XV/1”, edited by Gunther Krause.
- Heft-Nr. 340/1999** – “Microbial Properties and Habitats of Permafrost Soils on Taimyr Peninsula, Central Siberia”, by Nicolé Schmidt.
- Heft-Nr. 341/1999** – “Photoacclimation of phytoplankton in different biogeochemical provinces of the Southern Ocean and its significance for estimating primary production”, by Astrid Bracher.
- Heft-Nr. 342/1999** – “Modern and Late Quaternary Depositional Environment of the St. Anna Trough Area, Northern Kara Sea”, edited by Ruediger Stein, Kirsten Fahl, Gennadij I. Ivanov, Michael A. Levitan, and Gennady Tarasov.
- Heft-Nr. 343/1999** – “ESF-IMPACT Workshop/Oceanic impacts: mechanisms and environmental perturbations, 15-17 April 1999 in Bremerhaven”, edited by Rainer Gersonde and Alexander Deutsch.
- Heft-Nr. 344/1999** – “Die Klimageschichte der hohen nördlichen Breiten seit dem mittleren Miozän: Hinweise aus sedimentologischen-tonmineralogischen Analysen (ODP Leg 151, zentrale Framstraße)”, von Amelie Winkler.
- Heft-Nr. 345/1999** – “Kurzfristige Klimaschwankungen im Scotiameer und Ergebnisse zur Kalbungsgeschichte der Antarktis während der letzten 200 000 Jahre”, von Annette Hofmann.
- Heft-Nr. 346/2000** – “Glazialmarine Sedimentationsentwicklung am westantarktischen Kontinentalrand im Amundsen- und Bellingshausenmeer - Hinweise auf Paläoumweltveränderungen während der quartären Klimazyklen”, von Claus-Dieter Hillenbrand.
- Heft-Nr. 347/2000** – “Zur Ökologie des Phytoplanktons im arktischen Laptevmeer - ein jahreszeitlicher Vergleich”, von Kirsten Tuschling.
- Heft-Nr. 348/2000** – “Untersuchungen zum Fettstoffwechsel des Südlichen See-Elefanten (*Mirounga leonina* L.) in der Antarktis”, von Sven Ramdohr.

- Heft-Nr. 349/2000** – „Licht- und Temperatureinfluß auf den enzymatischen Oxidationsschutz der antarktischen Eisdiatomee *Entomoneis kufferathii* Manguin“, von Raimund Schriek.
- Heft-Nr. 350/2000** – „Die Expedition ARKTIS XV/3 des Forschungsschiffes 'Polarstern' 1999“, herausgegeben von Ursula Schauer.
- Heft-Nr. 351/2000** – „Dissolution kinetics of biogenic silica in marine environments“, by Dirk Rickert.
- Heft-Nr. 352/2000** – „Geometrie und Kinematik des tertiären Deckenbaus im West Spitzbergen Falten- und Überschiebungsgürtel, Brøggerhalvøya, Svalbard“, von Kerstin Saalmann.
- Heft-Nr. 353/2000** – „Zur Ökologie der Benthos-Foraminiferen der Potter Cove (King George Island, Antarktis)“, von Michaela Mayer.
- Heft-Nr. 354/2000** – „Expeditions in Siberia in 1999“, edited by Volker Rachold.
- Heft-Nr. 355/2000** – „Temperaturrekonstruktion im Tropischen Atlantik für das Letzte Glaziale Maximum: CLIMAP neu betrachtet“, von Carsten Porthun.
- Heft-Nr. 356/2000** – „Niederfrequente Variabilität großräumiger atmosphärischer Zirkulationsstrukturen in spektralen Modellen niedriger Ordnung“, von Antje Weisheimer.
- Heft-Nr. 357/2000** – „Late Quaternary paleoclimatic reconstructions along the Eurasian continental margin“, by Hans Peter Kleiber.
- Heft-Nr. 358/2000** – „Holocene environmental history of East Greenland - evidence from lake sediments“, by Bernd Wagner.
- Heft-Nr. 359/2000** – „Scientific Cooperation in the Russian Arctic: Ecology of the White Sea with Emphasis on its Deep Basin“, edited by Eike Rachor.
- Heft-Nr. 360/2000** – „Scientific Cruise Report of the Joint Russian-German Kara-Sea Expedition of RV 'Akademik Boris Petrov' in 1999“, edited by Ruediger Stein and Oleg Stepanets.
- Heft-Nr. 361/2000** – „Planktic foraminifer ecology and stable isotope geochemistry in the Arctic Ocean: implications from water column and sediment surface studies for quantitative reconstructions of oceanic parameters.“, by Renate Volkmann.
- Heft-Nr. 362/2000** – „Eisbohrkernuntersuchungen zur räumlichen und zeitlichen Variabilität von Temperatur und Niederschlagsrate im Spätholozän in Nordgrönland“, von Matthias Schwager.
- Heft-Nr. 363/2000** – „Benthische Peracarida (Crustacea, Malacostraca) des arktischen Mellemfjordes, West-Grönland“, von Anne-Nina Lörz.
- Heft-Nr. 364/2000** – „Die Expeditionen ANTARKTIS XVI/3-4 des Forschungsschiffes 'Polarstern' 1999“, herausgegeben von Ulrich Bathmann, Victor Smetacek und Manfred Reinke.
- Heft-Nr. 365/2000** – „Organic carbon in Late Quaternary sediments: Responses to paleoenvironmental changes in the Laptev and Kara seas (Arctic Ocean)“, by Bettina Boucsein.
- Heft-Nr. 366/2000** – „Flugzeuggestützte Topographie- und Schweremessung: Meßsystem und Anwendung auf die Region Framstraße, Spitsbergen und Nordostgrönland“, von Tobias Boebel.
- Heft-Nr. 367/2000** – „Messung dielektrischer Eigenschaften polarer Eiskerne“, von Frank Wilhelms.
- Heft-Nr. 368/2000** – „The Expedition ARKTIS-XV/2 of RV 'Polarstern' in 1999“, edited by Wilfried Jokat.
- Heft-Nr. 369/2000** – „Interpretation seismischer und gravimetrischer Daten des Weddellmeeres, Antarktis“, von Johannes Rogenhagen.
- Heft-Nr. 370/2000** – „Struktureigenschaften und Nahrungsbedarf der Zoobenthosgemeinschaften im Bereich des Lomonossowrückens im Arktischen Ozean“, von Hendrik Deubel.
- Heft-Nr. 371/2000** – „Die Rolle der Schneebedeckung für die Kryptogamen-Vegetation in der maritimen Antarktis (Potter-Halbinsel), King George Island“, von Jana Barbro Winkler.
- Heft-Nr. 372/2000** – „Biodiversity of the Weddell Sea: macrozoobenthic species (demersal fish included) sampled during the expedition ANT XIII/3 (EASIZ I) with RV 'Polarstern'“, edited by Julian Gutt, Boris I. Sirenko, Wolf E. Arntz, Igor S. Smirnov, and Claude De Broyer.
- Heft-Nr. 373/2000** – „Benthische Foraminiferen im Boreas-Becken, Grönlandsee: Verbreitung und paläo-ozeanographische Rekonstruktionen für die letzten 450.000 Jahre“, von Sabine Magnus.
- Heft-Nr. 374/2000** – „Scherwellendoppelbrechungsanalyse von Registrierungen der Stationen des seismologischen Netzwerkes an der Neumayer Station, Antarktis: Seismische Anisotropie und die tektonische Entwicklung des Kontinentalrandes Queen Maud Lands“, von Christian Müller.
- Heft-Nr. 375/2000** – „Effects of enhanced UV-radiation on photosynthesis of Arctic/cold-temperate macroalgae“, by Kai Bischof.
- Heft-Nr. 376/2000** – „Saisonalität und kurzperiodische Variabilität des Seesalz-Aerosols und des bodennahen Ozons in der Antarktis (Neumayer-Station) unter Berücksichtigung der Meereisbedeckung“, von Jörg Hofmann.

**Ab dem Heft-Nr. 377 erscheint die Reihe unter dem Namen:  
„Berichte zur Polar- und Meeresforschung“**

- Heft-Nr. 377/2000** – „Rekrutierungsmuster ausgewählter Wattfauna nach unterschiedlich strengen Wintern“ von Matthias Strasser.
- Heft-Nr. 378/2001** – „Der Transport von Wärme, Wasser und Salz in den Arktischen Ozean“, von Boris Cisewski.
- Heft-Nr. 379/2001** – „Analyse hydrographischer Schnitte mit Satellitenaltimetrie“, von Martin Losch.

- Heft-Nr. 380/2001** – „Die Expeditionen ANTARKTIS XVI/1-2 des Forschungsschiffes POLARSTERN 1998/1999“, herausgegeben von Eberhard Fahrbach und Saad El Nagggar.
- Heft-Nr. 381/2001** – „UV-Schutz- und Reparaturmechanismen bei antarktischen Diatomeen und *Phaeocystis antarctica*“, von Lieselotte Riegger.
- Heft-Nr. 382/2001** – „Age determination in polar Crustacea using the autofluorescent pigment lipofuscin“, by Bodil Bluhm.
- Heft-Nr. 383/2001** – „Zeitliche und räumliche Verteilung, Habitatspräferenzen und Populationsdynamik benthischer Copepoda Harpacticoida in der Potter Cove (King George Island, Antarktis)“, von Gritta Veit-Köhler.
- Heft-Nr. 384/2001** – „Beiträge aus geophysikalischen Messungen in Dronning Maud Land, Antarktis, zur Auffindung eines optimalen Bohrpunktes für eine Eiskerntiefbohrung“, von Daniel Steinhage.
- Heft-Nr. 385/2001** – „Actinium-227 als Tracer für Advektion und Mischung in der Tiefsee“, von Walter Geibert.
- Heft-Nr. 386/2001** – „Messung von optischen Eigenschaften troposphärischer Aerosole in der Arktis“, von Rolf Schumacher.
- Heft-Nr. 387/2001** – „Bestimmung des Ozonabbaus in der arktischen und subarktischen Stratosphäre“, von Astrid Schulz.
- Heft-Nr. 388/2001** – „Russian-German Cooperation SYSTEM LAPTEV SEA 2000: The Expedition LENA 2000“, edited by Volker Rachold and Mikhail N. Grigoriev.
- Heft-Nr. 389/2001** – „The Expeditions ARKTIS XVI/1 and ARKTIS XVI/2 of the Research Vessel ‚Polarstern‘ in 2000“, edited by Gunther Krause and Ursula Schauer.
- Heft-Nr. 390/2001** – „Late Quaternary climate variations recorded in North Atlantic deep-sea benthic ostracodes“, by Claudia Didié.
- Heft-Nr. 391/2001** – „The polar and subpolar North Atlantic during the last five glacial-interglacial cycles“, by Jan P. Helmke.
- Heft-Nr. 392/2001** – „Geochemische Untersuchungen an hydrothermal beeinflussten Sedimenten der Bransfield Straße (Antarktis)“, von Anke Dähmann.
- Heft-Nr. 393/2001** – „The German-Russian Project on Siberian River Run-off (SIRRO): Scientific Cruise Report of the Kara-Sea Expedition ‚SIRRO 2000‘ of RV ‚Boris Petrov‘ and first results“, edited by Ruediger Stein and Oleg Stepanets.
- Heft-Nr. 394/2001** – „Untersuchungen der Photooxidantien Wasserstoffperoxid, Methylhydroperoxid und Formaldehyd in der Troposphäre der Antarktis“, von Katja Riedel.
- Heft-Nr. 395/2001** – „Role of benthic cnidarians in the energy transfer processes in the Southern Ocean marine ecosystem (Antarctica)“, by Covadonga Orejas Saco del Valle.
- Heft-Nr. 396/2001** – „Biogeochemistry of Dissolved Carbohydrates in the Arctic“, by Ralph Engbrodt.
- Heft-Nr. 397/2001** – „Seasonality of marine algae and grazers of an Antarctic rocky intertidal, with emphasis on the role of the limpet *Nacilla concinna* Strebel (Gastropoda: Patellidae)“, by Dohong Kim.
- Heft-Nr. 398/2001** – „Polare Stratosphärenwolken und mesoskalige Dynamik am Polarwirbelrand“, von Marion Müller.
- Heft-Nr. 399/2001** – „North Atlantic Deep Water and Antarctic Bottom Water: Their Interaction and Influence on Modes of the Global Ocean Circulation“, by Holger Brix.
- Heft-Nr. 400/2001** – „The Expeditions ANTARKTIS XVIII/1-2 of the Research Vessel ‚Polarstern‘ in 2000“, edited by Victor Smetacek, Ulrich Bathmann, Saad El Nagggar.
- Heft-Nr. 401/2001** – „Variabilität von CH<sub>2</sub>O (Formaldehyd) - untersucht mit Hilfe der solaren Absorptionsspektroskopie und Modellen“, von Torsten Albrecht.
- Heft-Nr. 402/2001** – „The Expedition ANTARKTIS XVII/3 (EASIZ III) of RV ‚Polarstern‘ in 2000“, edited by Wolf E. Arntz and Thomas Brey.
- Heft-Nr. 403/2001** – „Mikrohabitatansprüche benthischer Foraminiferen in Sedimenten des Südatlantiks“, von Stefanie Schumacher.
- Heft-Nr. 404/2002** – „Die Expedition ANTARKTIS XVII/2 des Forschungsschiffes ‚Polarstern‘ 2000“, herausgegeben von Jörn Thiede und Hans Oerter.
- Heft-Nr. 405/2002** – „Feeding Ecology of the Arctic Ice-Amphipod *Gammarus wilkitzkii*. Physiological, Morphological and Ecological Studies“, by Carolin E. Arndt.
- Heft-Nr. 406/2002** – „Radiolarienfauna im Ochotskischen Meer - eine aktuopaläontologische Charakterisierung der Biozönose und Taphozönose“, von Anja Nimmergut.
- Heft-Nr. 407/2002** – „The Expedition ANTARKTIS XVIII/5b of the Research Vessel ‚Polarstern‘ in 2001“, edited by Ulrich Bathmann.
- Heft-Nr. 408/2002** – „Siedlungsmuster und Wechselbeziehungen von Seepocken (Cirripedia) auf Muschelbänken (*Mytilus edulis* L.) im Wattenmeer“, von Christian Buschbaum.

\* vergriffen / out of print.

\*\* nur noch beim Autor / only from the author.