

# Untersuchungen des Makrozoobenthos in Salzwiesengruppen und -schlenken an der schleswig-holsteinischen Wattenmeerküste

Von Anke Haase

## Summary

### Investigations of the macrozoobenthos in tidal pools and ditches of the North Sea coast of Schleswig-Holstein.

The macrozoobenthic community structure of two types of aquatic salt marsh habitats, i. e. tidal pools and ditches, has been investigated at four sites situated at the North Sea coast of Schleswig-Holstein. Four tidal pools of different sizes and physical-chemical conditions and two adjacent ditches were sampled. In July and October 1988, sets of core samples were taken from each biotope to estimate abundance and species composition of the macrofauna (> 0,5 cm). In addition, some abiotic factors, i. g. grain size distribution, temperature and salinity, were determined. To evaluate the role of small and some large predators (shore crabs, shrimps, gobies; flatfish, birds), cages covered by a 1-mm and a 20-mm mesh nylon net, respectively, were set up in one of the pools and one of the ditches from July to October, to protect the infauna from epibenthic predation.

Despite of the strong variability in the frequency of inundation, the studied salt marsh biotopes could be classified as polyhalin. Due to the continuous import of particulate detrital material, sediments are characterized by a high organic content. A total of 16 macrobenthic species, especially polychaetes and oligochaetes, were found in the pools, 11 of them occurring in the ditches. The monotonous, low diverse faunal assemblages appeared to be fragments of the benthic association inhabiting the upper intertidal. Only *Cyprideis littoralis* (BRADY 1868) and larval chironomids were considered as typical for tidal pools. The structure and dynamics in these macrofaunal assemblages are determined by both abiotic and biotic factors as sediment type, frequency of inundation, lifeforms, strategies of adaption and reproduction.

It is concluded that in tidal pools young and adult shore crabs are the most important predators, especially grazing on surface dwelling small annelids. In contrary, salt marsh ditches as part of the uppermost intertidal zone are less accessible to epibenthic predators and hence of some relevance as refuge or nursery for the macrofauna.

## 1. Einleitung

Die zum Supralitoral des Wattenmeeres gehörenden semiterrestrischen Salzwiesen entstehen natürlicherweise durch einen Verlandungsprozeß, bei dem sich über der Mittleren Tidehochwasser-Linie (MThw-Linie) eine typische Sukzessionsreihe von Halophytenassoziationen bildet, die nur noch aperiodisch bei höheren Wasserständen überflutet wird.

Die Zahl der jährlichen Überflutungen nimmt mit ansteigendem Niveau von ca. 700 an der MThw-Linie auf ca. 10–20 im obersten Bereich der Salzwiese, der etwa 1,20 m über MThw liegt, ab. Salzwiesen besitzen somit ursprünglich den ökologischen Charakter eines Feuchtgebietes, den sie jedoch infolge intensiver Entwässerungsmaßnahmen zur Förderung ihrer Beweidungsfähigkeit zunehmend verlieren (HEYDEMANN 1980): Die Mehrzahl der Vorländer an der schleswig-holsteinischen Nordseeküste werden von einem künstlichen, geometrisch angelegten Netz aus Gräben, den sog. Grüppen, durchzogen und von Schafen beweidet. Charakteristisch für die wenigen unbeweideten naturnahen, natürlich entwässernden Salzwiesen sind dagegen ein weitmaschiges, gabelig verzweigtes Kleinpriel-System und kleine Salzwasserkolke bzw. -tümpel, die sog. Schlenken (HEYDEMANN & MÜLLER-KARCH 1980).

Der in den Grüppen- und Schlenkenbiotopen lebenden benthischen Makrofauna ist bisher relativ wenig Aufmerksamkeit gewidmet worden. So untersuchten z. B. HOFFMANN (1984) und BOROWSKI (1988) an der ostfriesischen bzw. an der Wurster Küste und ESSINK & KLEEF (1986) in den niederländischen Salzwiesen die Grüppenfauna. Faunistische Bestandsaufnahmen in Meeresstrandtümpeln führten u. a. SICK (1931) in der Kieler Bucht und WARD & FITZGERALD (1982) in Salzwiesen bei Quebec, Kanada, durch.

Die im Sommer 1988 an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins exemplarisch in vier unterschiedlich häufig überfluteten Schlenken und zwei Grüppen erfolgten vergleichenden Untersuchungen des Makrozoobenthos sollten zur Klärung des folgenden Fragenkomplexes beitragen: Lebt in den ausgewählten drei aperiodisch überfluteten Schlenken im Gegensatz zu der gezeitenbeeinflussten Schlenke eine charakteristische, von Brackwasser-elementen geprägte Benthosgemeinschaft? Inwieweit hängen die Besiedlungsstrukturen der Biotope von den jeweiligen abiotischen Faktorengefügen ab, und unterscheiden sich infolgedessen ihre Lebensgemeinschaften voneinander? Welche Beziehungen bestehen zwischen der Bodenfauna der Grüppen, der Schlenken und des Wattenmeer-Eulitorals?

Da im Tidenbereich die Organisation von Benthosgemeinschaften zu einem großen Teil von biotischen Faktoren wie Feinddruck reguliert wird (GEE et al. 1985, QUAMMEN 1984, REISE 1977, 1978, 1985), der sowohl von diversen kleinen und jungen Fischen, Garnelen und Strandkrabben als auch von Küstenvögeln ausgeht (BAIRD et al. 1985, BERGHAHN 1987, GOSS-CUSTARD 1977, KLEIN BRETELER 1976, MUUS 1967, PROKOSCH 1988), ergibt sich eine weitere Fragestellung:

Während des Sommers kamen in einer der Schlenken in größerer Dichte kleine räuberische Krebse wie juvenile *Carcinus maenas* (L.) und *Crangon crangon* (L.), die Grundel *Pomatoschistus microps* (Kröyer) sowie adulte *C. maenas* und ab August im Vorland auch Watvögel vor. Daher sollte parallel zur Besiedlungsstrukturanalyse die Bedeutung dieser Freßfeinde als Regulationsfaktor des Schlenken- und Grüppenbenthos mit Hilfe von Schutzkäfig-Experimenten untersucht werden.

## 2. Lage und Charakteristik der Untersuchungsbiotope

Die Lage der vier Schlenken (S) und der zwei Grüppen (G) in den Vorländern der schleswig-holsteinischen Nordseeküste ist in Abb. 1 dargestellt. Die Schlenken unterscheiden sich in ihren Positionen zur MThw-Linie und daher in ihrer Überflutungshäufigkeit. Drei Schlenken befinden sich im unteren Salzwiesenbereich, dem Puccinellietum: S-SPAR liegt in der stark von *Spartina anglica* durchsetzten Anidelzone einer unbeweideten, natürlich entwässernden Salzwiese (Abb. 2). Die Schlenke S-GEZ besitzt einen gezeiten-

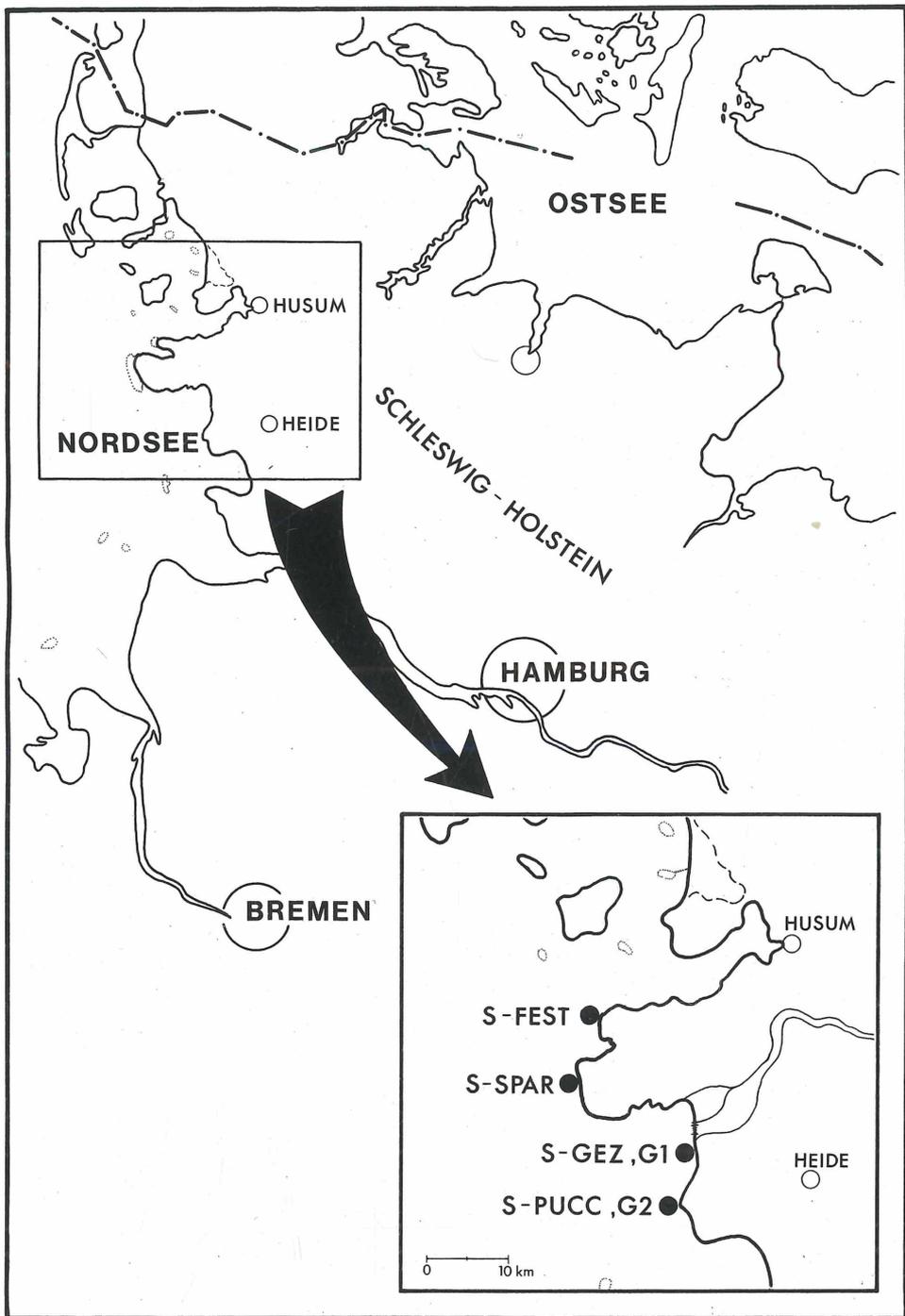


Abb. 1: Lage der untersuchten Salzwiesen-Biotope an der schleswig-holsteinischen Nordseeküste.



Abb. 2: Die im geschützten Bereich eines unbeweideten und natürlich entwässernden Sandsalzwiesenabschnitts bei St. Peter-Ording gelegene, ca. 10 m<sup>2</sup> große und recht flache Schlenke S-SPAR wies eine maximale Wasserstandshöhe von 25 cm auf (Niveau: ca. 20 cm unter MThw bzw. 120 cm über NN; ca. 560 Überflutungen im Jahr).



Abb. 3: Die mit ca. 25 m<sup>2</sup> Fläche größte Schlenke S-GEZ befindet sich in einem beweideten, stark erodierten und zergliederten Salzwiesenbereich vor Wesselburenerkoog. Das im Gezeitenrhythmus über niedrige Schwellen in sie eindringende Meerwasser erreichte eine durchschnittliche Höhe von 10–15 cm. Eingeschwemmte Grünalgen (*Ulva lactuca*) bildeten einen dichten Teppich. (Niveau: +/- MThw bzw. 162 cm über NN; ca. 700 Überflutungen im Jahr).

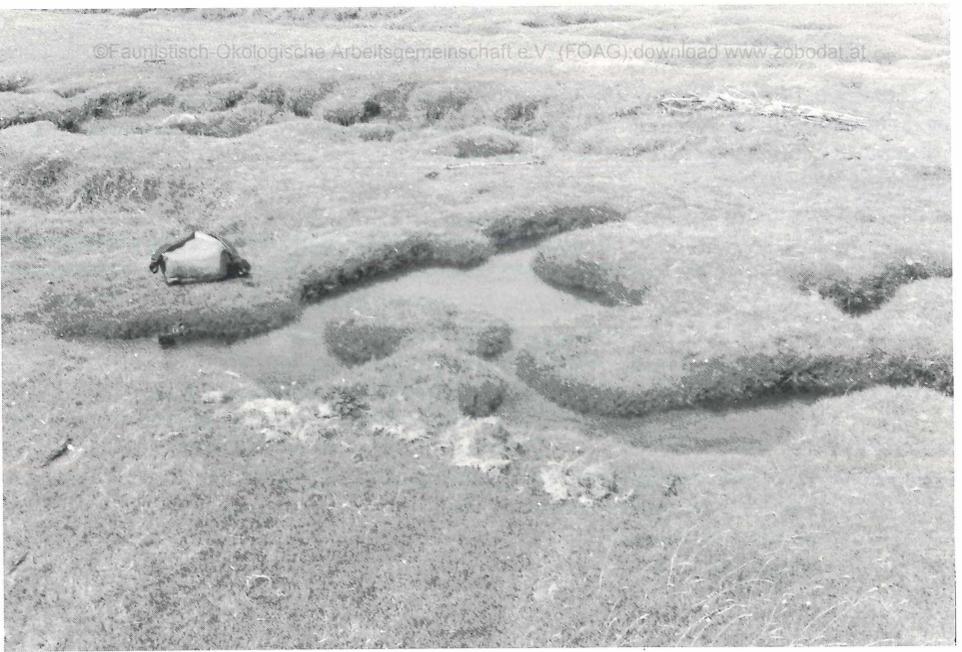


Abb. 4: Die unregelmäßig geformten Ausläufer der in Deichnähe einer stark beweideten Salzwiese vor Hedwigenkoog liegenden Schlenke S-PUCC dehnen sich auf einer Fläche von ca. 9 m<sup>2</sup> aus. Ihre Sohle bedeckten einige Grassoden und im Spätsommer kamen Grünalgenfilze der Gattung *Vaucheria* hinzu. Der mittlere Wasserstand lag zwischen 20 und 25 cm (Niveau: ca. 10 cm über MThw bzw. 152 cm über NN; ca. 350 Überflutungen im Jahr).



Abb. 5: Im Rotschwengelbereich des extensiv beweideten Vorlandes von Westerheversand, ca. 100 m von der natürlichen Abbruchkante entfernt, befindet sich die nur etwa 5 m<sup>2</sup> große und etwa 50 cm tiefe Schlenke S-FEST. Während des Untersuchungszeitraumes erreichte das Wasser eine maximale Höhe von 20 cm (Niveau: ca. 45 cm über MThw bzw. 180 cm über NN; ca. 100 Überflutungen im Jahr).

periodischen Wassereinstrom (Abb. 3). Im Bewuchs der intensiv beweideten Salzwiese der Schlenke S-PUCC dominiert *Puccinellia maritima* (Abb. 4). Die vierte Schlenke, S-FEST, befindet sich in der oberen, von *Festuca rubra litoralis* geprägten Salzwiesenzone, dem Festucetum (Abb. 5).

In den intensiv entwässerten Vorländern vor Wesselburenerkoog und Hedwigenkoog wurden in unmittelbarer Nähe zu den Schlenken S-GEZ bzw. S-PUCC die Gruppen G 1 und G 2 ausgewählt. Beide Gräben sind ca. 30 m lang und im Sohlenbereich durchschnittlich etwa 1 m bzw. 2,50 m breit. Sie münden jeweils in einen größeren deichparallelen Entwässerungsgraben und erfahren ca. 700 gezeitenperiodische Überflutungen im Jahr.

### 3. Methodik

#### 3.1 Untersuchungsablauf

Die Untersuchungen konzentrierten sich auf zwei Schwerpunkte: Die Besiedlungsstrukturen des Makrobenthos in vier Schlenken und zwei Gruppen wurden auf der Basis quantitativer Stechrohrprobenserien, die erste im Juli und die zweite im Oktober 1988, vergleichend analysiert. Außerdem schlossen während des insgesamt 70tägigen Untersuchungszeitraumes in der gezeitenbeeinflussten Schlenke S-GEZ sowie in der Gruppe G 1 Netzkäfige die epibenthischen Freßfeinde des Benthos aus. Die bei der Mehrzahl der Bodenfauna zu beobachtende inhomogene, fleckenhafte Verteilung im Sediment (GRAY 1984, REISE 1979, 1985) erfordert größere, jeweils aus mehreren kleinflächigen Parallelproben bestehende Probenumfänge (ELLIOTT 1977). Die Entnahme der ersten Probenserie in den Biotopen und die anschließende Aufstellung der Netzkäfige in S-GEZ und G 1 erfolgte am 27. 7. 1988. Die zweite Serie wurde erst wieder am 5. 10. 1988 bei der Entfernung der Käfige genommen, denn zwischenzeitliche weitere Probennahmen hätten sich insbesondere in den kleinflächigen Schlenken-Biotopen negativ auf die Benthospopulationen auswirken können.

#### 3.2 Erfassung der abiotischen Faktoren

Um ein grobes Bild von den physikalisch-chemischen Habitatstrukturen zu erhalten, wurden in den Schlenken und Gruppen folgende Parameter erfaßt: Zu jedem Probennahmetermin sind mit einer Thermistorsonde die Temperaturen der Luft, des Wassers bzw. Restwassers und des Sedimentes in einer Tiefe von ca. 5 cm ermittelt worden. Weiterhin wurden jeweils mehrere Zentimeter tief Sedimentkerne ausgestochen und auf ihren Wassergehalt und ihren organischen Anteil (Glühverlust bei 450 °C) sowie mittels Trockensiebung in einem Laborsiebgerät auf ihre Korngrößenzusammensetzung analysiert. Das Protokollieren der Mächtigkeit des durch oxidierte Ferrihydroxide braungefärbten Oberflächenhorizontes diente zur Abschätzung des jeweiligen Durchlüftungsgrades. Während des Untersuchungszeitraumes ist mehrmals durch Titration nach MOHR-KNUDSEN (GRASSHOF 1983) der Salzgehalt des Wassers in den Schlenken bestimmt worden.

### 3.3 Faunistische Untersuchungen

Das zur Probennahme verwendete, 50 cm lange und am unteren Rand angeschliffene Stechrohr aus Plexiglas besitzt eine Grundfläche von 20 cm<sup>2</sup>. Voruntersuchungen zufolge reichte zur quantitativen Erfassung des Makrobenthos eine Einstichtiefe von 20 cm aus. Die Probenpunkte waren zufallsgemäß über die Untersuchungsflächen verteilt, und ihr Einzeichnen in einer Skizze vermied wiederholtes Beprobieren derselben Stellen. Im Juli wurden in jedem Biotop 10 Parallelproben genommen und sog. Arten-Areal-Kurven zur Abschätzung der jeweils erforderlichen Probenzahl erstellt (GRAY 1984). Sie ergaben, daß in den Schlenken acht und in den Grüppen nur sechs Proben (160 bzw. 120 cm<sup>2</sup>) zur 100%igen Erfassung der vorkommenden Arten erforderlich waren, und im Oktober reduzierte sich der Probenumfang entsprechend.

Die in Gefrierbeuteln verpackten und in Kühlboxen transportierten Sedimentkerne wurden bis zur Aufbereitung im Kühlschrank gelagert. Die Extraktion des Makrobenthos geschah durch vorsichtiges Aussieben des zuvor aufgeschlammten Sedimentes bei einer Maschenweite von 0,5 cm. Zur Fixierung diente ein 3%iges Gemisch aus Seewasser und der zur Desinfektion eingesetzten Formaldehyd-Depot-Chemikalie „Kohrsolin“ (Bode Chemie, Hamburg), deren Konservierungseigenschaften denen von Formalin vergleichbar sind, ohne daß Formaldehydgas freigesetzt wird (BREY 1986). Das Identifizieren und Aussortieren der Tiere erfolgte unter einem Binokular bzw. Mikroskop, wobei die Auszählergebnisse von Parallelproben jeweils zusammengefaßt und auf eine Fläche von 100 cm<sup>2</sup> umgerechnet wurden. Endgültiges Konservierungsmittel war 70%iger Ethyl-Alkohol.

Die vom 27. 7. bis 5. 10. 1988 in der Schlenke S-GEZ und der Gruppe G 1 aufgestellten Schutzkäfige sollten die epibenthischen Freßfeinde des Makrobenthos ausschließen, um im Vergleich mit den ungeschützten Flächen ihren Einfluß abschätzen zu können (Abb. 6).



Abb. 6: Die Schutzkäfige in der Gruppe G 1 vor Wesselburenerkoog.

Zur Unterscheidung des Einflusses größerer und kleinerer Freßfeinde wurden die Käfigüberzüge aus Nylonnetzen von 20 mm bzw. aus Gaze von 1 mm Maschenweite genäht. Die Experimente begannen erst Ende Juli, um zu verhindern, daß die engmaschigen Käfige für die im frühen Juli abundanten pelagischen Larvenstadien von *Carcinus maenas* zu einer Falle würden (KLEIN-BRETELER 1976, REISE 1978, 1985).

In der Schlenke und in der Gruppe wurden jeweils vier Käfige, zwei von jeder Maschenweite, aufgestellt. Die Stahlrohr-Gestelle der 20-mm-Käfige maßen 1×1×0,5 m, die der 1-mm-Käfige 0,5×0,5×0,5 m. Die übergestülpten und arretierten Netze steckten ca. 20 cm tief im Sediment. Nach 70 Tagen erfolgte unter Berücksichtigung möglicher Randeffekte in den zentralen Käfigbereichen die Entnahme von jeweils vier Stechrohrproben. Zur statistischen Überprüfung, ob die Besiedlungsdichten inner- und außerhalb der Schutzkäfige sich signifikant voneinander unterschieden, wurden zunächst in jedem Biotoptop die Auszählergebnisse der Parallelproben von Käfigen gleicher Maschenweite zusammengefaßt, da sie sich tendenziell glichen. Lagen die Individuen einer Art normalverteilt vor, sind der F- und der t-Test, anderenfalls der verteilungsfreie Mann-Whitney-U-Test durchgeführt worden (SACHS 1978).

## 4. Ergebnisse

### 4.1 Abiotische Faktoren

Die oberen Sedimentschichten der Biotope unterscheiden sich insbesondere in ihren Feinanteilen, d. h. ihren Schluff- und Tongehalten, deutlich voneinander. Aus Tab. 1 gehen die sich hieraus ergebenden Sedimenttypen gemäß der Einteilung von FIGGE et al. (1980) hervor.

Tab. 1: Einteilung der Sedimente entsprechend ihrem prozentualen Feinanteil (Korngrößenfraktion < 63 µm) nach FIGGE et al. (1980)

Biotopt	Feinanteil (%)	Sedimenttyp
G 1	ca. 42	schlickiger Schlicksand
G 2	ca. 37	schlickiger Schlicksand
S-SPAR	ca. 62	Schlick
S-PUCC	ca. 28	schlickiger Schlicksand
S-GEZ	ca. 11	sandiger Schlicksand
S-FEST	ca. 0,1	Sand

Während der braune Oxidationshorizont im Juli und Oktober in den Gruppen mindestens 10 cm tief reichte, wies er in den Schlenken mit durchschnittlich etwa 5 cm in S-GEZ, 1 cm in S-PUCC sowie S-FEST und nur 0,1 cm in S-SPAR weit geringere Mächtigkeiten auf. In letztgenannter Schlenke schloß sich die schwarze Sulfidzone übergangslos an. Tab. 2 gibt einen Überblick über den organischen Anteil und den Wassergehalt des Sedimentes sowie über die Salzgehalte des Gruppen- und Schlenkenwassers Ende Juli, Anfang September und Anfang Oktober. Hierbei hebt sich das Schlicksediment der Schlenke S-SPAR sowohl durch den höchsten organischen Anteil als auch den höchsten Wassergehalt deutlich ab. Die stichprobenartigen Salzgehaltsmessungen ergaben, daß die Salzgehalte in den Gruppen sowie in der periodisch überfluteten Schlenke S-GEZ und in S-PUCC im Mittel etwa 25 ‰ betragen und in S-SPAR und S-FEST jedoch infolge von Niederschlägen

Tab. 2: Gehalt an organischer Substanz und Wassergehalt der Sedimente (0–5 cm) sowie Salzgehalt des Wassers in den Biotopen

	org. Sub. (%)	Wassergeh. (%)	Salzgeh. (‰) Juli	Salzgeh. (‰) Sept.	Salzgeh. (‰) Okt.
G 1	4	34	25,2	25,9	24,8
G 2	3	28	25,7	24,5	24,6
S-SPAR	11	74	23,6	25,3	17,5
S-GEZ	4	26	24,9	26,0	24,0
S-PUCC	3	24	24,8	23,9	24,3
S-FEST	2	30	15,7	26,4	18,0

zwischenzeitlich knapp unter 20 ‰ sanken. Die Schlenken führten während des Untersuchungszeitraumes permanent Wasser mit Salzgehalten zwischen 18 und 30 ‰, weshalb sie gemäß REMANE & SCHLIEPER (1958) als polyhalin einzustufen sind. Luft-, Wasser- und Sedimenttemperaturen der Biotope (Tab. 3) wichen erwartungsgemäß kaum voneinander ab: Die Temperaturen des Schlenkenwassers und die der trockengefallenen Gruppensedimente entsprachen jeweils etwa denen der Luft. In den Schlenken lagen in einer Sedimenttiefe von 5 cm die Temperaturen stets zwischen den Luft- und den Wasserwerten.

Tab. 3: Luft-, Wasser- und Sedimenttemperatur-Mittelwerte (n = 3) in den Biotopen zu den Probennehmerterminen (°C)

		G 1	G 2	S-SPAR	S-GEZ	S-PUCC	S-FEST
Juli	Luft	17,5	19,5	19,5	17,3	19,5	23,2
	Wasser	–	–	21,9	17,9	20,1	26,6
	Sediment	17,0	20,5	19,8	17,4	19,6	26,0
Okt.	Luft	15,2	14,0	13,0	15,2	14,0	12,0
	Wasser	–	–	12,3	13,5	11,8	09,0
	Sediment	14,9	12,8	12,5	14,7	12,6	10,6

## 4.2 Vergleichende Besiedlungsstrukturanalyse

In Abb. 7 sind für die Monate Juli und Oktober die Gesamtindividuen- und Artendichten des Makrobenthos in den Biotopen unter einer Fläche von 100 cm<sup>2</sup> sowie die relativen Anteile der insgesamt sechs taxonomischen Gruppen vergleichend dargestellt. Die jeweils in beiden Biotoptypen vorherrschenden Taxa waren die Polychaeta und Oligochaeta (Annelida). Die Ostracoda (Arthropoda, Crustacea) traten ausschließlich in S-SPAR auf und stellten hier ca. 70 bzw. 50 % der Gesamtindividuumdichten. Die Gastropoda (Mollusca) waren nur mit *Hydrobia ulvae* vertreten, die insbesondere im Juli in S-GEZ, S-PUCC und in G 1 in größerem Maße vorkam. Sowohl die Bivalvia (Mollusca) als auch die Insecta spielten dagegen eine untergeordnete Rolle.

In den Schlenken und Gruppen wurden insgesamt 16 Makrobenthosarten gefunden, die in Tab. 4 mit ihrem entsprechenden Präsenzwert, d. h. dem prozentualen Anteil der Biotope, in dem eine Art vorkommt (TISCHLER 1979), aufgeführt sind. Im Juli enthielt die

Tab. 4: Arteninventar des Makrozoobenthos mit Angabe der im Juli (J) und Oktober (O) jeweils auf die Gesamtheit der Schlenken bzw. Gruppen bezogenen Präsenzgrade (%) einer Art

	Schl.		Gr.	
	J	O	J	O
<b>Gastropoda</b>				
Hydrobiidae:				
<i>Hydrobia ulvae</i> (PENNANT 1777)	100	100	50	100
<b>Bivalvia</b>				
Tellinidae:				
<i>Macoma balthica</i> (L. 1758)	25	0	100	100
<b>Polychaeta</b>				
Phyllodoceidae:				
<i>Eteone longa</i> (FABRICIUS 1780)	0	25	0	100
Nereidae:				
<i>Nereis diversicolor</i> (O. F. MÜLLER 1776)	75	100	100	100
Spionidae:				
<i>Polydora ligni</i> (WEBSTER 1879)	50	100	50	100
<i>Pygospio elegans</i> (CLAPAREDE 1863)	75	100	100	100
Capitellidae:				
<i>Capitella capitata</i> (FABRICIUS 1780)	0	75	0	0
<i>Heteromastus filiformis</i> (CLAPAR. 1864)	75	75	100	100
Sabellidae:				
<i>Manayunkia aestuarina</i> (BOURNE 1863)	75	75	100	100
<b>Oligochaeta</b>				
Enchytraeidae:				
<i>Lumbricillus lineatus</i> (O. F. MÜLLER 1771)	75	50	50	100
Tubificidae:				
<i>Tubifex costatus</i> (CLAPAREDE 1863)	75	100	100	100
<i>Tubificoides benedeni</i> (UDEKEM 1855)	75	100	100	100
<i>Clitellio arenarius</i> (O. F. MÜLLER 1776)	25	25	0	0
Naididae:				
<i>Paranais litoralis</i> (O. F. MÜLLER 1784)	50	50	0	0
<b>Crustacea</b>				
Ostracoda:				
<i>Cyprideis litoralis</i> (BRADY 1868)	25	25	0	0
<b>Insecta</b>				
Chironomidae:				
<i>Chironomus spec.</i> (MEIGEN 1803)	25	25	0	0

Schlenke S-PUCC nur vier Arten, weshalb in diesem Monat für den Biotoptyp Schlenke vermehrt Präsenzgrade von 75 % auftraten. Bleiben die nur sehr vereinzelt gefundenen Arten *Eteone longa*, *Capitella capitata* und *Clitellio arenarius* unberücksichtigt, so ergibt ein Vergleich der Biotoptypen, daß *Macoma balthica* überwiegend in den Gruppen und *Paranais litoralis*, *Cyprideis litoralis* sowie *Chironomus spec.*-Larven überwiegend in den Schlenken angetroffen wurden.

In beiden Biotoptypen waren sowohl im Sommer als auch im Herbst die Besiedlungsstrukturen des Benthals dadurch gekennzeichnet, daß sie von nur ein bis zwei Arten dominiert wurden, während die Mehrzahl der Arten vereinzelt bis selten auftrat (Tab. 5

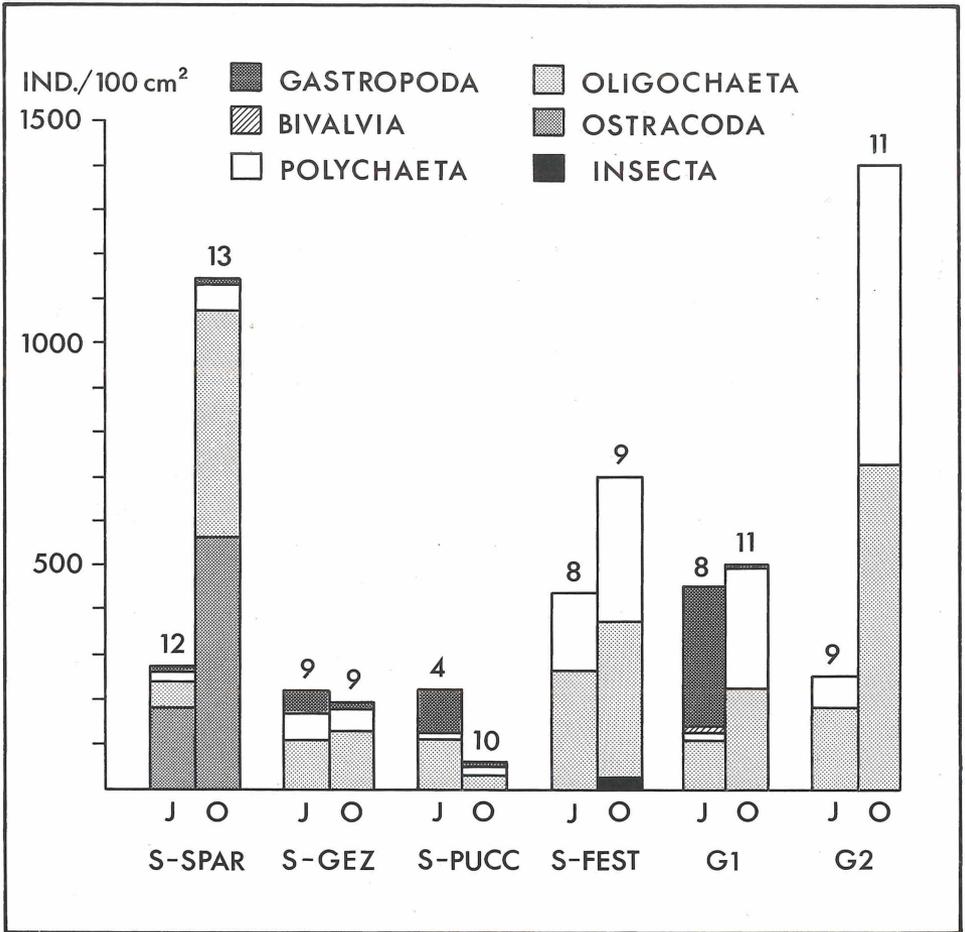


Abb. 7: Gesamtabundanzen (n/100 cm<sup>2</sup>) und Artendichten des Makrozoobenthos in den Schlenken und Gruppen. Ergebnisse aus Stechrohrprobenahmen im Juli (J) und Oktober (O) 1988.

und 6). Einzelfunde waren insbesondere in den Schlenken häufig. Eine gleichmäßigere Verteilung der Individuen auf die Arten wurde jeweils in der Schlenke S-GEZ und in S-PUCC nur im Oktober beobachtet.

In jeder Schlenke besaß zu den Probennahmeterminen jeweils nur eine Art den höchsten Dominanzgrad. In S-SPAR war es *Cyprideis litoralis*, in S-GEZ sowie in S-FEST *Tubifex costatus* und in S-PUCC *Lumbricillus lineatus*. Im Juli erreichten in der Gruppe G 1 *Hydrobia ulvae* und *Tubifex costatus*, in G 2 ausschließlich die letztere Art die höchsten Siedlungsdichten. Im Oktober dominierte in beiden Gräben *Manayunkia aestuarina*, wobei in G 1 *T. costatus* und in G 2 *L. lineatus* eine ebenso bzw. ähnlich hohe Abundanz zeigten.

Die Benthosfauna setzte sich maßgeblich aus den Polychaeta und den Oligochaeta zusammen. Eine Analyse der in den einzelnen Biotopen innerhalb dieser beiden Taxa zu den Probennahmeterminen bestehenden Dominanzstrukturen läßt zwei Tendenzen erkennen:

Tab. 5: Abundanzen (n/100 cm<sup>2</sup>), Gesamtindividuen- und Artenzahlen des Makrozoobenthos in den Schlenken. Ergebnisse aus Stechrohrprobennahmen im Juli (J) und Oktober (O) 1988.

	S-SPAR		S-GEZ		S-PUCC		S-FEST	
	J	O	J	O	J	O	J	O
G <i>Hydrobia ulvae</i>	6	11	36	9	73	4	2	1
B <i>Macoma balthica</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
P <i>Eteone longa</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
P <i>Nereis diversicolor</i>	1	3	8	6	0	1	1	17
P <i>Polydora ligni</i>	1	1	8	1	0	3	0	2
P <i>Pygospio elegans</i>	0	1	19	7	1	3	10	4
P <i>Capitella capitata</i>	0	1	0	1	0	0	0	1
P <i>Heteromastus filiformis</i>	1	4	8	19	0	3	1	0
P <i>Manayunkia aestuarina</i>	21	46	0	0	3	8	155	310
O <i>Lumbricillus lineatus</i>	1	0	1	0	91	13	0	1
O <i>Tubifex costatus</i>	6	169	53	64	0	7	259	323
O <i>Tubificoides benedeni</i>	9	334	31	36	0	10	3	21
O <i>Clitellio arenarius</i>	1	4	0	0	0	0	0	0
O <i>Paranais litoralis</i>	39	3	0	0	0	2	1	0
C <i>Cyprideis litoralis</i>	186	561	0	0	0	0	0	0
I <i>Chironomus spec.</i> (Larven)	1	3	0	0	0	0	0	22
Gesamtindividuenzahl	273	1141	165	144	168	54	431	702
Artenzahl	12	13	9	9	4	10	8	10

B = Bivalvia, C = Crustacea, G = Gastropoda, I = Insecta, O = Oligochaeta, P = Polychaeta

Tab. 6: Abundanzen (n/100 cm<sup>2</sup>), Gesamtindividuen- und Artenzahlen des Makrozoobenthos in den Gruppen. Ergebnisse aus Stechrohrprobennahmen im Juli und Oktober 1988.

	G 1		G 2	
	Juli	Okt.	Juli	Okt.
G <i>Hydrobia ulvae</i>	333	9	0	4
B <i>Macoma balthica</i>	13	1	4	3
P <i>Eteone longa</i>	0	2	0	1
P <i>Nereis diversicolor</i>	10	14	24	21
P <i>Polydora ligni</i>	0	10	2	1
P <i>Pygospio elegans</i>	4	42	15	56
P <i>Heteromastus filiformis</i>	1	4	19	14
P <i>Manayunkia aestuarina</i>	2	201	4	570
O <i>Lumbricillus lineatus</i>	0	17	13	444
O <i>Tubifex costatus</i>	118	198	126	223
O <i>Tubificoides benedeni</i>	3	7	46	85
Gesamtindividuenzahl	484	505	253	1418
Artenzahl	8	11	9	11

B = Bivalvia, G = Gastropoda, O = Oligochaeta, P = Polychaeta

Entweder änderten sich in einem Biotop die Dominanzverhältnisse innerhalb eines Taxons vom Sommer bis zum Herbst oder sie blieben relativ konstant. In der Gruppe der Polychaeta fanden überwiegend Dominanzwechsel statt. Lediglich in S-SPAR und in S-FEST war *Manayunkia aestuarina* deutlich die jeweils häufigste Art. Innerhalb der Oligochaeta veränderten sich in den Biotopen, ausgenommen S-SPAR und G 2, die Dominanzmuster nur geringfügig. In S-FEST war im Juli sowie im Oktober eine auffallend monotone Polychaeten- und Oligochaetenbesiedlung anzutreffen, indem nur *M. aestuarina* und *Tubifex costatus* stark dominierten. Da sich in S-PUCC zwischenzeitlich neue Arten angesiedelt hatten, traten hier auch die deutlichsten Änderungen im Dominanzgefüge auf. Die jeweils im Juli und im Oktober in den Gruppen angetroffenen Polychaeten- und Oligochaeten-Besiedlungsstrukturen besaßen untereinander eine hohe sowohl die Artenzusammensetzung als auch die Häufigkeitsverteilungen betreffende Ähnlichkeit.

### 4.3 Besiedlungsstrukturen nach Ausschluß epibenthischer Freßfeinde

Nur fünf der im Juli ausgebrachten acht Schutzkäfige konnten schließlich ausgewertet werden: Die beiden in der Schlenke ausgebrachten Käfige mit den 1-mm-Netzen waren bereits Mitte September während eines sehr heftigen Sturmes auf- und fortgeschwemmt worden. In der Gruppe mußte einer der großen Käfige vorzeitig entfernt werden, da das 20-mm-Netz vermutlich von Schafen so stark beschädigt worden war, daß es seinen Zweck nicht mehr erfüllte. Eine vergleichende Korngrößenanalyse ließ keine Auswirkung der Käfige mit einer Maschenweite von 20 mm auf die Sedimentzusammensetzung der

Tab. 7: Abundanzen (n/100 cm<sup>2</sup>) des Makrozoobenthos ungeschützter (U) und durch Netzkäfige mit Maschenweiten von 20 mm (K 20) sowie 1 mm (K 1) vor epibenthischen Freßfeinden geschützter Schlenken- und Gruppenflächen nach 70 Tagen (27. 07.–05. 10. 88). Signifikante Unterschiede sind mit \* gekennzeichnet (t-Test bzw. Mann-Whitney-U-Test; p < 0,05).

	S-GEZ			G 1	
	U	K 20	U	K 20	K 1
G <i>Hydrobia ulvae</i>	9	6	9	28	185*
B <i>Macoma balthica</i>	0	1	1	1	0
P <i>Eteone longa</i>	1	0	2	0	0
P <i>Nereis diversicolor</i>	6	6	14	9	13
P <i>Polydora ligni</i>	1	5	10	3	2
P <i>Pygospio elegans</i>	7	22	42	36	10
P <i>Capitella capitata</i>	1	0	0	0	0
P <i>Heteromastus filiformis</i>	19	13	4	13	3
P <i>Manayunkia aestuarina</i>	0	1	201	126	136
O <i>Lumbricillus lineatus</i>	0	1	17	4	6
O <i>Tubifex costatus</i>	64	38	198	288	228
O <i>Tubificoides benedeni</i>	36	61	7	43*	4
Gesamtindividuenzahl	144	155	505	551	587
Artenzahl	9	10	11	10	9

B = Bivalvia, G = Gastropoda, O = Oligochaeta, P = Polychaeta

eingeschlossenen Flächen erkennen. Durch die Käfige in der Schlenke hindurch verlaufende Rippelmarken deuteten auf unbeeinträchtigte Strömungsverhältnisse hin. Dagegen waren die 1-mm-Netze in den Gräben binnen kurzer Zeit von Diatomeen besiedelt. Unter diesen Käfigen hatte sich der Schluff- und Tonanteil des Sedimentes geringfügig um 3 %, der Gehalt an Wasser und organischer Substanz um 6 bzw. 1 % erhöht. Demnach bewirkten die engmaschigen Netze eine leichte Verminderung der Strömungsgeschwindigkeit, was die Sedimentation suspendierter Partikel begünstigte.

Wenn auch der Ausschluß größerer epibenthischer Freßfeinde durch die 20-mm-Netzkäfige auf das Makrobenthos der gezeitenbeeinflussten Schlenke keine signifikant veränderten Individuen- und Artendichten zur Folge hatte, so scheinen doch tendenziell die Abundanzen von *Pygospio elegans* und *Tubificoides benedeni* unter den Käfigen angestiegen, die von *Tubifex costatus* dagegen zurückgegangen zu sein (Tab. 7). In der Gruppe wiesen unter dem 20-mm-Käfig *T. benedeni* und *Hydrobia ulvae* signifikant um den Faktor 6 bzw. 3 höhere Siedlungsdichten auf. Unter dem Schutz der 1-mm-Netze entwickelt hier *H. ulvae* sogar eine signifikant um den Faktor 21 höhere Individuendichte, wobei es sich mehrheitlich um juvenile Tiere unter 2 mm Körperlänge handelte.

## 5. Diskussion

Infolge des Gezeiteneinflusses bilden die Salzwiesen, die natürlicherweise entstandene Überschwemmungstümpel und die künstlich angelegten Entwässerungsgräben eine ökologisch funktionelle Einheit. Die in der vorliegenden Arbeit gemessenen Ökofaktoren Salzgehalt des Wassers, Sedimenttyp, organische Substanz- und Wassergehalte sowie Oxidationshorizont des Sedimentes sind eng miteinander verknüpft, indem sie die physikalischen Umweltbedingungen wie Überflutungshäufigkeit und -dauer, Strömungsverhältnisse und Witterung widerspiegeln (DANKERS & BEUKEMA 1983, GRAY 1984, LINKE 1939, REINECK 1978). Im folgenden werden diese Zusammenhänge auf die untersuchten Biotope bezogen diskutiert.

Im Gezeitenrhythmus sind die obersten Sedimentschichten der Gruppen vom Meerwasser überflutet bzw. den atmosphärischen Einflüssen ausgesetzt, und in Temperatur und Salzgehalt gleichen sie sich jeweils entsprechend an. Dagegen führten die drei aperiodisch überschwemmten, tendenziell polyhalinen Schlenken während des Untersuchungszeitraumes permanent Wasser. Sowohl die jeweilige Witterung, d. h. Einstrahlungsgrad und Niederschlagsmenge, als auch die Zahl der Überflutungen bestimmten Temperatur und Salzgehalt ihrer Wasserkörper und Sedimentoberflächen: Je seltener eine Schlenke überflutet wurde, desto größer waren die Schwankungsbreiten. Aufgrund des regelmäßigen Meerwassereinstromes wies die Schlenke S-GEZ die insgesamt ausgeglichene Temperatur- und Salzgehaltsverhältnisse auf. Ihr mittlerer Salzgehalt entsprach mit ca. 26 ‰ dem des Wattenmeer-Eulitorals (HEYDEMANN 1981).

Das Sediment mit dem höchsten Feinanteil und organischen Substanzgehalt findet sich in der deichnahen und am häufigsten unregelmäßig überfluteten Schlenke S-SPAR infolge der Einschwemmung von Sediment- und Detrituspartikeln sowie Pflanzenresten aus dem seawärts sich erstreckenden unbeweideten Salzwiesenareal. Die Sedimente der Gruppen und der Schlenken S-PUCC und S-GEZ gehören zum Mischwatt-Sedimenttyp Schlicksand. In letzterer Schlenke spiegeln Rippelmarken und ihr erhöhter Sandanteil die exponierte Lage wider. Der Sedimenttyp der ca. 100 m von der natürlichen Vorland-Abbruchkante entfernten Schlenke S-FEST entspricht dem des ihr vorgelagerten Sandwatts. Ein Vergleich der organischen Anteile in den Untersuchungsbiotopen mit den von REINKE

(1988) bei 80 cm unter MThw für die entsprechenden Sedimenttypen ermittelten Werten ergibt einen um den Faktor 3–5 höheren Detritusgehalt.

Die Oxidation des organischen Materials durch Benthosorganismen führt im Sediment zur Bildung eines vertikalen chemischen Gradienten: Auf den gut durchlüfteten, hellbraunen Oxidationshorizont direkt an der Oberfläche folgt eine durch Eisensulfid schwarz gefärbte Reduktionszone, in der sulfatreduzierende Bakterien für die meisten aeroben Organismen toxisch wirkenden Schwefelwasserstoff produzieren (FENCHEL & RIEDL 1970, GRAY 1984, REINECK 1978, REISE 1985, RHOADS 1974). Die sommerlich-warmen Temperaturen in den detritusreichen Schlenken begünstigen zudem diese sauerstoffzehrenden, zu anaeroben Bedingungen führenden Abbauprozesse (FENCHEL & RIEDL 1970). Die Sulfidzone beginnt im stark von pflanzlichen Überresten durchsetzten Schlicksediment der flachen Schlenke S-SPAR unmittelbar unterhalb der nur millimeterdünnen oxidierten Schicht. In den anderen Biotopen trat die reduzierende Zone erst in einer Tiefe von mehreren Zentimetern auf, wobei die mächtigsten Oxidationshorizonte die Sedimente der Gruppen und der Schlenke S-GEZ aufwiesen. Der Sauerstoffaustausch über das Porenwasser beschränkt sich auf die oberste Sedimentschicht (REVSBECH et al. 1980). Es ist die Bioturbationsaktivität des Makrobenthos, die eine tiefergehende Durchlüftung bewirkt (HÜTTEL 1988, REISE 1985, RHOADS 1974). Arten, die im Sediment Gangsysteme anlegen oder es durchwühlen wie *Heteromastus filiformis* und *Nereis diversicolor*, sind in den Gruppen und der Schlenke S-GEZ insgesamt häufiger als in den anderen Schlenken vertreten gewesen.

Die in der vorliegenden Arbeit in verschiedenen Schlenken-Typen in den Salzwiesen der schleswig-holsteinischen Nordseeküste durchgeführten faunistischen Untersuchungen sollten Aufschluß über die Zusammensetzung und Struktur ihrer benthischen Makrofauna geben, der bisher nur wenig Aufmerksamkeit gewidmet worden war. Der Frage nach einem charakteristischen, brackwassertypischen Arteninventar lag die Annahme zugrunde, daß die Schlenken infolge ihrer räumlichen Isolation starken Ausübungsprozessen unterliegen und marine Arten zurücktreten. Wie die Salzgehaltmessungen ergaben, können sie jedoch in der Tendenz als polyhalin gelten. Es wurden in ihnen zu jedem Probennahmetermin jeweils 15 und insgesamt 16 Arten nachgewiesen. Von ihnen trat lediglich der Muschelkrebs *Cyprideis litoralis* ausschließlich im Schlicksediment, seinem nach REMANE (1940) bevorzugten Lebensraum, auf, während die übrigen Arten keine eindeutigen Sedimentpräferenzen erkennen ließen.

FOCK (1989) untersuchte das Makrobenthos der Pioniervegetationszone bei ca. 20 cm unter MThw entlang der schleswig-holsteinischen Wattenmeerküste. Nach den Arten mit den höchsten Präsenzgraden nennt er die hier lebende, mit ca. 40 Arten recht artenarme Gemeinschaft „*Manayunkia aestuarina*-*Tubifex costatus*-Coenose“. SANDERS (1968, 1979) bezeichnet eine solche Flachwasser-Lebensgemeinschaft als „physikalisch kontrolliert“, denn die Fauna muß an unvorhersehbare, extreme Umweltschwankungen angepaßt sein. In ihrer Zusammensetzung jeweils variierende Fragmente dieser Benthosgemeinschaft fanden sich in den Schlenkenbiotopen wieder. Von den nach FOCK (1989) in den polyhalinen Küstenabschnitten lebenden 19 Arten der Coenose wurden in den Schlenken alle 7 Polychaeten- und 5 von insgesamt 8 Oligochaetenarten sowie eine von zwei Gastropodenarten und die einzige Bivalvia-Art nachgewiesen. Diese Arten gelten ausnahmslos als euryhalin, eurytherm und euryoxybiont (HARTMANN-SCHRÖDER 1971, REMANE & SCHLIEPER 1958). In der „*M. aestuarina*-*T. costatus*-Coenose“ wiederum kommen weder *Cyprideis litoralis* noch Chironomidenlarven vor. Letztere scheinen typische Bewohner von flachen Stillwasserzonen zu sein, denn REMANE & SCHLIEPER (1958) beschreiben ihr massenhaftes Auftreten in Strandseen. *C. litoralis* und *Manayunkia aestuarina* bezeichnen sie als typische Brackwasserorganismen. Doch ihre hohen Abundanzen in den polyhalinen Schlenken

zeigen, daß ihr Lebensraum nicht auf das Brackwasser beschränkt ist, sondern sie vielmehr als extrem euryhaline marine Arten mit einer Präferenz für ruhige Flachwasserbereiche gelten müssen (vgl. HARTMANN-SCHRÖDER 1971, MUUS 1967, SCHÜTZ 1965, SICK 1931).

In den Schlenken wurden bei nur geringen Artenzahlen z. T. sehr hohe Individuendichten erreicht, wobei die Maxima im Sommer wie im Herbst mit 273 bzw. 1141 Ind./100 cm<sup>2</sup> jeweils in der Schlicksediment-Schlenke S-SPAR auftraten. Zum Vergleich: REISE (1978) fand im Oktober im Schlickwatt des Sylter Königshafens mit 119 Ind./100 cm<sup>2</sup> nur etwa 10 % der Individuendichte. Hohe Abundanzten bei gleichzeitig geringem Artenreichtum sind ein allgemeines Kennzeichen für Benthosgemeinschaften des Eulitorals, denn die wenigen angepaßten euryöken Arten können bei dem umfangreichen Nahrungsangebot große Populationen aufbauen (WOLFF 1983). Die in den Schlenken angetroffenen Makrobenthosarten sind überwiegend detritophag, und sie finden aufgrund der starken Anreicherung von organischem Material optimale Bedingungen vor. Zum Lebensformtyp des Allesverzehers gehört lediglich *Nereis diversicolor* (GOERKE 1971), und *Eteone longa*, die einzige räuberische Art (REISE 1985), wurde nur einmal in der Schlenke S-GEZ gefunden. Das Nahrungsnetz der Makrobenthos-Gemeinschaften in den Schlenkenbiotopen scheint demnach dem u. a. von ODUM (1980) für ästuarine Salzwiesenökosysteme beschriebenen Modell der Abfallstoffumsetzung über die Detritus-Nahrungskette zu entsprechen.

Die häufigen Einzelfunde weisen darauf hin, daß das Arteninventar einer Schlenke u. a. davon abhängt, welche Arten bei hohen Wasserständen eingespült werden. Daneben spielt für die Besiedlungsstruktur auch der Larvalentwicklungstyp der eingeschwemmten Arten eine wesentliche Rolle. Über die Hälfte der in den Schlenken lebenden Arten betreibt Brutpflege oder ihre Larven entwickeln sich direkt. Brutpflegende Arten wie *Manayunkia aestuarina* und *Cyprideis litoralis* besaßen hohe Individuendichten und pflanzten sich offensichtlich während des Untersuchungszeitraumes fort (vgl. HARTMANN 1975, SCHÜTZ 1965). *Eteone longa* und *Heteromastus filiformis* produzieren pelagische, *Nereis diversicolor* und *Capitella capitata* dagegen benthische Larven, wobei *C. capitata* sogar beide Larventypen erzeugen kann (HARTMANN-SCHRÖDER 1971). Diese Arten kamen in den aperiodisch überfluteten Schlenken in relativ niedrigen Individuendichten vor, was auf einen nur geringen Import ihrer freischwimmenden Larven schließen läßt. Die Verbreitung von *H. ulvae* erfolgt sowohl über pelagische Larven als auch durch passives Verdriften der Adulti unter Ausnutzung der Tidenströmungen, was zu ihrem beobachteten fleckenhaften Auftreten führen kann (MUUS 1967, THIES 1985).

Optimale Anpassungsstrategien an extreme Lebensräume bilden die Reproduktionsweisen der Oligochaeta (FOCK 1989, GIERE & PFANNKUCHE 1982). Die asexuelle Vermehrung ermöglicht den Naididae bei günstigen Umweltbedingungen einen schnellen Populationsaufbau, die beobachteten starken Abundanzschwankungen sind für sie daher typisch. Dagegen halten die sich holobenthisch entwickelnden Tubificidae *Tubifex costatus* und *Tubificoides benedeni* durch ganzjährige kontinuierliche Eikonproduktion ihre Populationen relativ konstant. Die Zuckmückenlarven der Gattung *Chironomus* gelangen nicht passiv und zufällig, sondern durch eine gezielte Eiablage der adulten Tiere in die Schlenken (THIENEMANN 1954). In größerer Anzahl wurden sie nur im Oktober in S-SPAR, der Schlenke der unbeweideten Salzwiese, gefunden. Die hier in der obersten Schicht des schwefelwasserstoffhaltigen Sedimentes siedelnden dominanten Arten *Manayunkia aestuarina*, *Cyprideis litoralis*, *Tubifex costatus* und *Tubificoides benedeni* gehören nach REMANE (1940) und REMANE & SCHLIEPER (1958) zu den Charakterformen der für brackige Flachwasser-Weichböden typischen „*Cyprideis litoralis*-*Manayunkia aestuarina*-Coenose“, da sie anoxischen Verhältnissen gegenüber extrem unempfindlich sind (vgl. GIERE & PFANNKUCHE 1982; SCHÜTZ 1965).

Zu beiden Probennahmeterminen besaßen die Makrobenthosgemeinschaften der Schlenken ähnlich einförmige Dominanzstrukturen, indem in ihnen jeweils nur eine Art unverändert dominant blieb. Diese euryöken Arten konnten, einmal eingespült, aufgrund ihrer Fortpflanzungsstrategien wie Brutpflege, Kokonablage und asexueller Vermehrung sowie mangelnder Konkurrenz in den nahrungsreichen Biotopen hohe Populationsdichten aufbauen. Die etablierten Dominanzverhältnisse blieben dann den Sommer über relativ stabil, da in den Biotopen keine störenden, die Populationen negativ beeinflussenden Faktoren wirksam waren. Nach SANDERS (1968, 1979) finden in „physikalisch kontrollierten“ Gemeinschaften häufig Dominanzwechsel statt, weil aufgrund der sich ständig ändernden Umwelt der jeweilige Konkurrenzvorteil je nach Anpassungsgrad bei einer anderen Art liegen kann. Auch biotische Faktoren wie Störungen und Feinddruck durch Räuber oder Nahrungs- und Raumkonkurrenz können zu Dominanzänderungen führen (DAYTON & OLIVER 1980, GEE et al. 1985, GRAY 1974, REISE 1978, 1985), doch epi- und endobenthische Freßfeinde kamen in den aperiodisch überfluteten Schlenken kaum vor. Laut PIANKA (1980) muß jedoch in einem räumlich begrenzten Lebensraum, wie ihn die Schlenken darstellen, ein Anwachsen der Individuendichte letztlich zu Konkurrenzerscheinungen und damit zu Wechseln im Dominanzgefüge führen (vgl. GRAY 1977).

Es zeigte sich, daß sowohl in der Zusammensetzung als auch in der Dominanzstruktur des Makrobenthos der Salzwiesen-Biototypen Gruppen und Schlenken große Übereinstimmungen bestehen. Beide Gruppen enthielten im Oktober jeweils dieselben 11 Arten, 3 bzw. 2 Arten mehr als im Juli. Sie sind ausnahmslos Vertreter der von FOCK (1989) „*Manayunkia aestuarina-Tubifex costatus*-Coenose“ genannten Lebensgemeinschaft der obersten Eulitoralzone. Weitere Arten, wie sie REINKE (1988) für das vorgelagerte Mischwatt bei 80 cm unter MThw angibt, fehlen. Demnach entspricht die Benthosgemeinschaft der untersuchten Gruppen-Biotope wie die der Schlenken einem artenarmen Ausschnitt der unter ähnlichen Extrembedingungen wie geringe Wasserbedeckungszeiten lebenden Coenose des oberen Eulitorals. Insbesondere juvenile *Macoma balthica* und *Nereis diversicolor* erreichten in ihnen höhere Individuendichten als in den Schlenken, was sich mit den von ESSINK & KLEFF (1986) in niederländischen Gruppen angestellten Beobachtungen deckt: In den Entwässerungsgräben der Salzwiesen vermuten sie für diese Arten eine „Kinderstube“-Funktion.

Der kontrollierende Einfluß epibenthischer Freßfeinde auf die Zusammensetzung und Dynamik von Makrobenthos-Gemeinschaften des Eulitorals wurde u. a. von GEE et al. (1985), JENSEN & JENSEN (1985) und REISE (1977, 1978, 1985) durch ihren experimentellen Ausschluß demonstriert. Da die dem Gezeitenrhythmus unterliegenden Gruppenflächen als in die Salzwiesen hineinreichende Eulitoralausläufer angesehen werden können, bestand die Frage, inwieweit hier ebenfalls Feinddruck das Benthos strukturiert. In der periodisch überfluteten Schlenke S-GEZ befanden sich in größerer Anzahl Arten, die nach REISE (1985) und SCHERER & REISE (1981) starken Raubdruck auf das Makrobenthos ausüben: *Carcinus maenas*, *Crangon crangon* sowie *Pomatoschistus microps*. Aufgrund der permanenten Wasserbedeckung konnten sie hier, im Gegensatz zum Eulitoral, gezeitenunabhängig Nahrung aufnehmen. Watvögel nutzten Beobachtungen zufolge dagegen überwiegend die freifallende Gruppenfläche und seltener die Schlenke als Nahrungshabitat.

GRAY (1984), HULBERG & OLIVER (1980), REISE (1985) und VIRNSTEIN (1978) u. a. weisen darauf hin, daß Abundanzänderungen bei Räuber-Ausschluß-Experimenten auch die Folge von Käfig-Artefakten sein können. In der vorliegenden Untersuchung bleibt diese Möglichkeit insofern unberücksichtigt, als daß die in der Gruppe aufgestellten engmaschigen Netzkäfige die Schwebstoffakkumulation allenfalls geringfügig gefördert und somit die Habitatstrukturen nicht nennenswert verändert hatten.

In der Schlenke erzielten die beiden Netzkäfige mit einer Maschenweite von 20 mm keinen signifikanten Schutzeffekt. Kleinere Freißeinde wie *Crangon crangon*, juvenile *Carcinus maenas* und *Pomatoschistus microps* konnten relativ ungehindert unter die Käfige gelangen. Ihr Beutespektrum erstreckt sich auf Junggut sowie auf die kleinwüchsigen, an der Sedimentoberfläche lebende Makrofauna (REISE 1983). Während sich von Juli bis Oktober die Individuendichten potentieller Beutetiere wie Spionidae und Obligochaeta in der Schlenke relativ wenig geändert hatten, zeigten sie dagegen unter den Käfigen mit Ausnahme von *Tubifex costatus* einen tendenziellen, wenn auch nicht signifikanten Anstieg. *Heteromastus filiformis* konnte aufgrund seiner Siedlungstiefe seine Abundanz in der gesamten Schlenke im Laufe des Sommers in etwa verdoppeln (vgl. REISE 1978). Adulte *C. maenas* ernähren sich geschlechtsspezifisch bevorzugt von größeren Vertretern der Annelida bzw. Molluska und tragen durch ihre Konzentration auf die jeweils am häufigsten vorkommende Beutetierart, in der Schlenke war es *T. costatus*, zur Verhinderung einer Habitatmonopolisierung bei (SCHERER & REISE 1981). Demnach könnte die Beobachtung, daß in der Schlenke S-GEZ die Verteilung der Individuen auf die Arten die insgesamt gleichmäßigste war, auf den regulierenden Einfluß des hier zahlreichen *C. maenas* zurückzuführen sein.

Unter den Netzkäfigen der Gruppe trat *Hydrobia ulvae* in jeweils signifikant höheren Individuendichten auf, wobei die engmaschigen Netze offensichtlich zu einer Falle für ihre im Juli abundanten pelagischen Larven geworden waren, aus der die herangewachsenen Jungtiere nicht mehr entweichen konnten (vgl. REISE 1977, 1985). Da die Annelida hier keine signifikant veränderten numerischen Dominanzen zeigten, wird NEWELLS (1965) Vermutung gestützt, daß *H. ulvae* zu ihnen nicht in Nahrungskonkurrenz tritt, weil sie ihren eigenen, bakteriell angereicherten Faeces abweidet. Ihr vermehrtes Auftreten unter dem 20-mm-Netzkäfig dürfte dagegen eine Folge ihres bereits erwähnten Verhaltens, sich durch Gezeitenströme verfrachten zu lassen und ihr hieraus resultierendes zufallsbedingten fleckenhaften Verteilung sein. Auch die Siedlungsdichte von *Tubificoides benedeni* war unter dem 20-mm-Netzkäfig signifikant angestiegen. Da sich *T. benedeni* REISE (1978) zufolge jedoch epibenthischen Räubern entzieht, indem er ähnlich wie *Heteromastus filiformis* in tieferen Sedimentschichten Nahrung aufnimmt und nach GRAY (1977) auf Störungen des Habitats wie Sedimentumlagerungen opportunistisch reagiert, führen GEE et al. (1985) in ihren Experimenten seinen Abundanzanstieg auf die Wühlaktivität von adulten *Carcinus maenas* zurück. Diese Erklärung könnte auch auf die Beobachtung in der Gruppe zutreffen, denn möglicherweise hat der 20-mm-Netzkäfig kleineren *C. maenas* zeitweilig als Refugium gedient.

Die Experimente deuten darauf hin, daß epibenthische Freißeinde bei der Strukturierung der Makrobenthosgemeinschaft einer Gruppe eine nur untergeordnete Rolle spielen. Während die Individuendichte des Benthos im Eulitoral über die Sommermonate infolge natürlicher Mortalität und Raubdruck abnimmt (BEUKEMA 1983, MUUS 1967, REISE 1977, 1985), stieg in der untersuchten Gruppe von Juli bis Oktober, ohne Berücksichtigung von *Hydrobia ulvae*, die Gesamtabundanz etwa um den Faktor 3. Die Ergebnisse gehen einher mit der Schlußfolgerung von REISE (1978, 1983, 1985), daß der Feinddruck durch Krebse und Fische auf das kleinwüchsige Makrobenthos mit abnehmender Wasserbedeckungszeit vom unteren zum oberen Eulitoral sukzessiv geringer und gleichzeitig der Raubdruck durch Watvögel auf größere Benthosorganismen wie adulte *Bivalvia* stärker wird. Die Untersuchungen unterstützen demnach die Vermutung, daß der die oberste Eulitoralzone bildende Gruppen-Komplex ein ideales Refugium bzw. eine „Kinderstube“ für den Nachwuchs der Benthosfauna darstellt (vgl. ESSINK & KLEEF 1986).

## 6. Zusammenfassung

Im Sommer 1988 wurde an der schleswig-holsteinischen Wattenmeerküste die Besiedlungsstruktur des in aquatischen Salzwiesenbiotopen lebenden Makrozoobenthos (> 0,5 mm) exemplarisch an vier unterschiedlich häufig überfluteten Salzwassertümpeln, sog. Schlenken, und zwei gezeitenabhängigen Entwässerungsgräben, sog. Gruppen, untersucht. Im Juli und im Oktober erfolgten die Entnahme von Stechrohrproben-Serien zur Ermittlung von Abundanz und Artenzusammensetzung sowie Messungen physikalisch-chemischer Parameter, u. a. Korngrößenverteilung, Temperatur und Salzgehalt. Parallel zur Besiedlungsstrukturanalyse schlossen während des insgesamt 70tägigen Untersuchungszeitraumes in einer der Schlenken und einer der Gruppen Netzkäfige mit Maschenweiten von 20 mm und 1 mm größere und kleinere epibenthische Freßfeinde wie Watvögel, Plattfische, Grundeln, Strandkrabben und Garnelen aus, um ihren regulierenden Einfluß auf die Benthosgemeinschaften dieser Biotoptypen abschätzen zu können.

Obwohl die untersuchten Salzwiesenbiotope sich stark in ihren Überflutungshäufigkeiten unterscheiden, bewegten sich ihre Salzgehalte im polyhalinen Bereich. Die Sedimente weisen infolge des fortwährenden Eintrags von partikulärem Material einen hohen organischen Anteil auf. In den Schlenken konnten insgesamt 16 Makrobenthosarten, überwiegend Polychaeta und Oligochaeta, nachgewiesen werden, während in den Gruppen nur 11 von ihnen vorkamen. Die in ihren Zusammensetzungen variierenden Benthosgemeinschaften der Biotope erwiesen sich jeweils als Fragmente der in der oberen Eulitoralzone des Wattenmeeres lebenden Coenose, gekennzeichnet durch die Dominanz einiger weniger euryöker Arten. Als typische Bewohner des Biotoptyps Schlenke konnten nur *Cyprideis littoralis* (BRADY, 1868) und Chironomidenlarven ausgemacht werden. Die für die jeweilige Besiedlungsstruktur eines Salzwiesenbiotops entscheidenden abiotischen und biotischen Faktoren wie Überflutungshäufigkeit und Sedimenttyp sowie Lebensformen, Anpassungsstrategien und Reproduktionsweisen werden im biocoenotischen Konnex diskutiert.

Nur ein Teil der im Rahmen des Räuber-Ausschluß-Experimentes aufgestellten Netzkäfige konnte ausgewertet werden. Demnach scheinen auf das Makrozoobenthos der Schlenken, insbesondere auf die oberflächennah siedelnden kleinen Annelida, juvenile und adulte *Carcinus maenas* (L., 1758) regulierend zu wirken. Auf die Benthosfauna der Salzwiesengruppen wird ein geringerer Feinddruck als auf die des unteren Eulitorals ausgeübt, weshalb dieser Biotoptyp als Refugium bzw. „Kinderstube“ von Bedeutung sein dürfte.

### Literatur

- BAIRD, D., EVANS, P. R., MILNE, H. & PIENKOWSKI, M. W. (1985): Utilization by shorebirds of benthic invertebrate production in intertidal areas. *Oceanogr. Mar. Ann. Rev.* 23, 573–597.
- BERGHAHN, R. (1987): The Wadden Sea as a nursery for fish and crustacean species. In: Tougaard, S., & S. Asbirk (eds.): *Proc. 5th Intern. Wadden Sea Symp.*, Esbjerg, Denmark. Esbjerg, 65–85.
- BEUKEMA, J. J. (1976): Quantitative data on the benthos of the Wadden Sea proper. In: WOLFF, W. J. (ed.): *Ecology of the Wadden Sea*. Vol. 1, Rep. 4, Balkema, Rotterdam, 134–142.
- BOROWSKI, C. (1988): Zur Ökologie des Makrozoobenthos in Salzwiesengruppen und -prielen an der Wurster Küste. (Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer). Diplomarbeit Univ. Hamburg.
- BREY, T. (1986): Formalin and formaldehyde-depot chemicals: effects on dry weight and ash free dry weight of two marine bivalve species. *Meeresforsch.* 31, 52–57.
- DANKERS, N. & BEUKEMA, J. J. (1983): Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. In: WOLFF, W. J. (ed.): *Ecology of the Wadden Sea*. Vol. 1, Rep. 4, Balkema, Rotterdam, 69–103.

- DAYTON, P. K. & OLIVER, J. S. (1980): An evaluation of experimental analysis of population and community patterns in benthic marine environments. In: TENORE, K. R. & COULL, B. C. (eds.): Marine benthic dynamics, Univ. South Carolina Press, Columbia, 93–120.
- ELLIOTT, J. M. (1977): Statistical analyses of samples of benthic invertebrates. Freshwater Biol. Ass. Sci. Publ. No. 25.
- ESSINK, K. & KLEEF, H. L. (1986): Bezinkvelden in de Waddenzee. Een kinderkamer voor macroscopische bodemfauna? Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren; GWAO – 86.158. Groningen.
- FENCHEL, T. M. & RIEDL, R. J. (1970): The sulfide system: a new biotic community underneath the oxydized layer of marine sand bottoms. Mar. Biol. 7, 255–268.
- FIGGE, K., KÖSTER, R., THIEL, H. & WIELAND, P. (1980): Schlickuntersuchungen im Wattenmeer der Deutschen Bucht. Zwischenbericht über ein Forschungsprojekt des KFKI. Die Küste 35, 185–204.
- FOCK, H. (1989): Freiland-ökologische und experimentelle Untersuchungen zur Verteilung der Eulitoralfauna in der Nord-Süd-Zonierung der schleswig-holsteinischen Wattenmeerküste. Diplomarbeit Univ. Kiel.
- GEE, J. M., WARWICK, R. M., DAVEY, J. T. & GEORGE, C. L. (1985): Field experiments on the role of epibenthic predators in determining prey densities in an estuarine mudflat. Estuar. Coast. Shelf Sci. 21, 429–448.
- GIERE, O. & PFANNKUCHE, O. (1982): Biology and ecology of marine oligochaeta. A review. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 20, 173–308.
- GOERKE, H. (1971): Die Ernährungsweisen der *Nereis*-Arten der deutschen Küsten. Veröffentl. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven 13, 1–50.
- GOOS-CUSTARD, J. D. (1977): The ecology of the Wash. III. Densityrelated behaviour and the possible effects of a loss of feeding grounds on wading birds (Charadrii). J. Appl. Ecol. 14, 721–739.
- GRASSHOF, K. (1983): Methods of Sea Water Analyses. Verlag Chemie Weinheim.
- GRAY, J. S. (1974): Animal-sediment relationship. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 12, 223–261.
- GRAY, J. S. (1977): The stability of benthic ecosystems. Helgoländer wiss. Meeresunters. 30, 427–444.
- GRAY, J. S. (1984): Ökologie mariner Sedimente. Springer, Berlin, Heidelberg.
- HARTMANN, G. (1975): Ostracoda. In: BRONNS, H. G. (Hrsg.): Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Arthropoda, Crustacea. Fischer, Jena, 569–786.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. (1971): Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. In: DAHL, M. (Hrsg.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, 58. Teil. Fischer, Jena.
- HEYDEMANN, B. (1980): Die ökologische Spezialisierung des Wattenmeeres. Natur und Landschaft 55, 232–239.
- HEYDEMANN, B. (1981): Ökologie und Schutz des Wattenmeeres. Schriftenr. Bundesmin. f. Ern. Landw. u. Forsten, Angew. Wissenschaft, H. 225.
- HEYDEMANN, B. & MÜLLER-KARCH, J. (1980): Biologischer Atlas Schleswig-Holstein. Wachholtz, Neumünster.
- HOFFMANN, B. (1984): Vergleichende Benthosuntersuchungen in den Entwässerungsgräben unterschiedlich genutzter Salzwiesen in Ostfriesland. Diplomarbeit Univ. Hohenheim.
- HÜTTEL, M. (1988): Zur Bedeutung der Makrofauna für die Nährsalzprofile im Wattsediment. Ber. Inst. f. Meereskunde, Kiel 182, 1–203.
- HULBERG, L. W. & OLIVER, J. S. (1980): Caging manipulations in marine soft-bottom communities: importance of animal interactions or sedimentary habitat modifications. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37, 1130–1139.
- JENSEN, K. T. & JENSEN, J. N. (1985): The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 89, 157–174.
- KLEIN BRETELER, W. C. M. (1976): Settlement, growth and production of the shore crab, *Carcinus maenas*, on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 10, 354–376.
- LINKE, O. (1939): Die Biota des Jadebusens. Helgoländer wiss. Meeresunters. 1, 201–348.
- MUUS, B. J. (1967): The fauna of Danish estuaries and lagoons. Medd. Dan. Fisk. Havunders (n.s.), Vol. 5.
- NEWELL, R. C. (1965): The role of detritus in the nutrition of two deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. Proc. Zool. Soc. Lond. 144, 25–45.

- ODUM, E. P. (1980): The status of three ecosystem-level hypotheses regarding salt marsh estuaries: tidal subsidy, outwelling and detritus-based food chains. In: KENNEDY, V. S. (ed.): Estuarine perspectives, Academic Press, New York, London, 485–507.
- PIANKA, E. R. (1980): Konkurrenz und Theorie der ökologischen Nische. In: MAY, R. M. (Hrsg.): Theoretische Ökologie, Chemie-Verlag Weinheim, 105–128.
- PROKOSCH, P. (1988): Das schleswig-holsteinische Wattenmeer als Frühjahrs-Aufenthaltsgebiet arktischer Watvogelpopulationen am Beispiel von Kiebitzregenpfeifer, Knutt und Pfuhschnepfe. *Co-rax*, 12 (4), 273–442.
- QUAMMEN, M. L. (1984): Predation by shorebirds, fish and crabs on invertebrates in intertidal mudflats: an experimental test. *Ecology* 65, 529–537.
- REINECK, H.-E. (1978): Das Watt. Ablagerungs- und Lebensraum. 2. Aufl. W. Kramer, Frankfurt.
- REINKE, H.-D. (1988): Ökologische Abhängigkeiten und Zusammenwirken der Makrofauna-Kompartimente an der -80 cm MThw-Linie des Wattenmeeres. Diplomarbeit Univ. Tübingen.
- REISE, K. (1977): Predator exclusion experiments in an intertidal mud flat. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 30, 263–271.
- REISE, K. (1978): Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 31, 55–101.
- REISE, K. (1979): Spatial configurations generated by motile benthic polychaetes. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 32, 55–72.
- REISE, K. (1983): The role of predation on intertidal flats. In: WOLFF, W. J. (ed.): Ecology of the Wadden Sea. Vol. 1, Rep. 4, Rotterdam, 105–107.
- REISE, K. (1985): Tidal flat ecology. Springer, Berlin.
- REMANE, A. (1940): Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In: GRIMPE, G.; WAGLER, E.: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee 1, Leipzig, 1–153.
- REMANE, A. & SCHLIEFER, C. (1958): Ökologie des Brackwassers. In: THIENEMANN, A. (Hrsg.): Die Binnengewässer, Band 22, Schweizerbart, Stuttgart.
- REVSBECH, N. P., SÖRENSEN, J., BLACKBURN, T. H. & LOMHOLD, J. P., (1980): Distributions of oxygen in marine sediments measured with microelectrodes. *Limnol. Oceanogr.* 25, 403–411.
- RHOADS, D. C. (1974): Organismen-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 12, 263–300.
- SACHS, L. (1978): Angewandte Statistik: Statistische Methoden und ihre Anwendung (5. Aufl.). Berlin.
- SANDERS, H. L. (1968): Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.* 110, 351–369.
- SANDERS, H. L. (1979): Evolutionary ecology and life-history patterns in the deep sea. *Sarsia* 64, 1–7.
- 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.
- SCHÜTZ, L. (1965): Über Verbreitung, Ökologie und Biologie des Brackwasserpolychaeten *Manayunkia aestuarina* (Bourne), insbesondere an den Küsten Schleswig-Holsteins. *Faunist.-ökol. Mitt.* 2, 226–234.
- SICK, F. (1931): Die Fauna der Meeresstrandtümpel des Bottsandes (Kieler Bucht). *Arch. Naturgesch.* N. F. 2, 54–96.
- THIENEMANN, A. (1954): Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. In: THIENEMANN, A. (Hrsg.): Die Binnengewässer, Band 20, Schweizbart, Stuttgart.
- THIES, M. (1985): Biologie des Wattenmeeres. Anlitz Verlag Köln.
- TISCHLER, W. (1979): Einführung in die Ökologie. Fischer, Stuttgart.
- VIRNSTEIN, R. (1978): Predator caging experiments in soft sediments: caution advised. In: WILEY M. L. (ed.): Estuarine interactions, Academic Press New York, San Francisco, London.
- WARD, G. & FITZGERALD, G. J. (1982): Macrobenthic abundance and distribution in tidal pools of a Quebec salt marsh. *Can. J. Zool.* 61, 1071–1085.
- WOLFF, W. J. (1983): Adaptions of invertebrate species to the wadden sea environment. In: WOLFF, W. J. (ed.): Ecology of the Wadden Sea. Vol. 1, Rep. 4, Balkhema Rotterdam, 61–68.

Anschrift der Verfasserin:  
Dipl.-Biol. Anke Haase  
Forschungs- und Technologiezentrum Westküste  
Hafentörn, Büsum

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Faunistisch-Ökologische Mitteilungen](#)

Jahr/Year: 1988-1990

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Haase Anke

Artikel/Article: [Untersuchungen des Makrozoobenthos in Salzwiesengruppen und -schlenken an der schleswig-holsteinischen Wattenmeerküste 347-367](#)