©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Faun.-Ökol. Mitt. 8, 147-157 Kiel, 2001

Einfluss von Watttyp und Tide auf das Verhalten von *Hydrobia ulvae* (PENNANT), (Gastropoda: Prosobranchia)

Von Sebastian Hannemann, Björn Küttner, Geraldine Thiere, Kamilla Schenk und Tanja Padeffke

Summary

The influence of sediment type and tide level on the behaviour of *Hydrobia ulvae* (PENNANT), (Gastropoda: Prosobranchia)

In addition to an investigation into the population density of *Hydrobia ulvae* at Westerhever Sand the influence of sediment type and tide level on the behaviour of this species was monitored in the laboratory. We specifically investigated whether the tide rhythm influenced the snails' behaviour under lab conditions without actual changes of the water level. The distribution of the mud snails differed amongst the types of sediment. High densities occurred in mixed and muddy sediments, low densities were found in sandy sediments. Our trials indicate that *Hydrobia* prefers different whereabouts during high and low tide. During high tide the snails preferred floating on the water surface, during low tide they mainly dwelled in the substrate. Moreover, spatial distribution was influenced by the type of sediment at low tide. No external stimulus like in-/decreasing water level was necessary for this behaviour, but tide was proved to act as endogenous trigger.

Einleitung

Die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* ist eine marine Vorderkiemerschnecke (Prosobranchia), die adult Gehäusegrößen von 4-5 mm aufweist (NEWELL 1970, THIES 1985) und im Eulitoral (MEYER 1990) lebt. Im Watt tritt sie häufig in sehr großen Dichten auf: THAMDRUP (1935) zählte an der dänischen Wattküste bei Skalling über 60.000 Individuen pro m^2, NEWELL (1962) fand maximale Dichten von 10.000 pro m^2 an der nördlichen Kent Coast des Themse Ästuars bei Whitstable vor, während MEYER (1990) durchschnittliche Vorkommen von 20.000 pro m^2 für das Schleswig-Holsteinische Wattenmeer angab. Geringere Dichten wiesen NICOL (1935) mit 8.000 pro m^2 für Aberlady/Firth of Forth und HOLME (1949) mit 4.000 pro m^2 für das Exe Estuary/British Isles nach.

Verschiedentlich wurde eine Sedimentgebundenheit von *H. ulvae* diskutiert. NEWELL (1962) fand maximale Dichten an der oberen Grenze der Sand-Schlick-Zone und stellte in einer weiteren Studie (1965) eine negative Korrelation des Vorkommens von *H. ulvae* mit zunehmender Korngröße des Sedimentes fest.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

H. ulvae zählt als Epibiont zu der Kategorie der „deposit-feeder" (Weidegänger) der Wattfauna (THIES 1985). Als Nahrungsquellen dient neben Diatomeen (LINKE 1939) auch Mikroorganismenbewuchs auf Grünalgen, Blaualgen und Detritus (NEWELL 1965, 1970, THIES 1985). Es ist ferner bekannt, dass die Schnecken ihre Fäzes fressen, allerdings wiederum erst nach einer Besiedlung durch heterotrophe Mikroorganismen (NEWELL 1970, MEYER 1990).

Für „deposit-feeder" wie die Wattschnecke ist also insbesondere der organische Gehalt bzw. der Anteil der Bakterienflora im jeweiligen Sediment bedeutsam (NEWELL 1965, DITTMANN 1999). Die Hauptvorkommen der Art liegen im Schlickwatt, was mit dem dort höheren Nahrungsangebot in Verbindung steht (NEWELL 1962, 1965, THIES 1985, PACKHAM & WILLIS 1997). NEWELL (1970) zeigte für die Küste von Whitstable eine positive Korrelation zwischen feinerem Sediment, der Menge der anhaftenden Mikroorganismen und der Abundanz von *H. ulvae* .

„Deposit-feeder" müssen wegen ihres hohen Energieverbrauches fast ununterbrochen Nahrung aufnehmen (PACKHAM & WILLIS 1999). In Anpassung daran hat *H. ulvae* neben der Abweidung des Wattbodens eine weitere Strategie zur Nahrungsbeschaffung entwickelt. Mit Hilfe eines Schleimnetzes kann sie sich mit dem Fuß kopfüber an die Wasseroberfläche heften. In dem Schleimnetz, das sie periodisch auffrisst, werden pelagische Mikroalgen und Bakterien aus dem Wasser eingefangen (NEWELL 1962, 1965, 1970, THIES 1985, MEYER 1990).

Das Anheftungsverhalten dient aber nicht nur der direkten Nahrungsaufnahme, sondern außerdem der Verbreitung der Schnecke. Indem sie sich nach der Anheftung passiv durch den Tidenstrom verdriften lässt, ist es ihr möglich, viel weitere Strecken zurückzulegen als durch die rein kriechende Fortbewegung (NEWELL 1962, THIES 1985). Mit dieser opportunistischen Lebensweise gelingt es *H. ulvae*, sich an die ständig wechselnden Bedingungen des Wattes anzupassen, indem sie ungünstigen Standorten auszuweichen vermag (MEYER 1990).

Die Anheftung an die Wasseroberfläche hängt nach NEWELL (1962) von einem Anstieg der Lichtintensität sowie der Geotaxis der Schnecken ab. NEWELL beobachtete in Freilandversuchen außerdem einen Verhaltenszyklus von *H. ulvae*. Demnach zeigt sie die innerhalb eines Tidenverlaufes auftretenden Verhaltensweisen in bestimmter Reihenfolge: Bei auflaufendem Wasser sucht die Schnecke erhöhte Standpunkte (Kämme von Rippelmarken) auf, um sich von dort an die Wasseroberfläche zu heften und passiv verdriften zu lassen. Anschließend lässt sie sich bei ablaufendem Wasser zu Boden sinken, um dort herumzukriechen und zu fressen. Daraufhin gräbt sie sich ein. Der Zyklus beginnt von vorn, sobald die Schnecke bei auflaufender Flut wieder die Wattoberfläche aufsucht. NEWELL nahm dabei an, dass der Wasserkontakt des Gezeitenwechsels exogener Taktgeber für diesen Zyklus ist.

Im Rahmen unserer Studie führten wir eine Erfassung der Individuendichte von *H. ulvae* für drei auf dem Westerhever Sand vorkommende Sedimenttypen durch. Bei diesen handelte es sich um Sand-, Misch- und Schlickwatt, welche auch auf den organischen Anteil hin überprüft wurden. In einem darauf aufbauenden Laborexperiment wurde untersucht, ob die Sedimentart und vor allem der Tidenstand Einfluss auf die Aufenthaltspräferenz (an der Wasseroberfläche, in und auf dem Sediment) von *H. ulvae* haben. Ziel war es, die Hypothese zu überprüfen, nach der insbesondere die Anheftung an die Wasseroberfläche, eine Verhaltensweise zum Nahrungserwerb bzw. zur Verdriftung, sediment- und tidenabhängig ist. Des Weiteren sollte geklärt werden, ob die Tide als Taktgeber die verschiedenen Schritte des Verhaltenszyklus der Wattschnecke auslöst und ob der Taktgeber endogener Natur ist und somit keines externen Auslösereizes wie beispielsweise Wasserstands- oder Lichtstärkenänderung bedarf.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet war die Wattenfläche hinter dem Westerhever Sand vor der Halbinsel Eiderstedt im nordfriesischen Wattenmeer (54° 22´N 8° 38´E). Im langjährigen Mittel fallen ca. 700 mm Niederschlag, fünf Monate (Mai bis September) haben eine Durchschnittstemperatur von über 10 °C.

Vor dem Deich erstrecken sich ausgedehnte Salzwiesen die regelmäßig überflutet und teilweise von Schafen beweidet werden. Deich, Salzwiesen und Watten stehen unter der Betreuung des „Naturschutzbund Wattenmeer" und gehören zum Nationalpark „Nordfriesisches Wattenmeer".

Durch eine vorgelagerte Sandbank (Westerhever Sand) entsteht keine einheitliche Flutlinie. Das Wasser fließt, begünstigt durch den Ordinger Priel, gleichzeitig von der Tümlauer Bucht in nördlicher Richtung zwischen Sandbank und Salzwiesen sowie durch den der Sandbank vorgelagerten Priel frontal in Richtung der Salzwiesen. Hierdurch entsteht eine charakteristische Wattenfläche mit einem Mosaik aus unterschiedlichen ineinander übergehenden Wattsedimenten.

Direkt anschließend an die Salzwiesen erstreckt sich ein Streifen Sandwatt, der nach etwa 50 m in eine Mischwattform übergeht. Dies bildet den überwiegenden Teil der Watten im Untersuchungsgebiet. Südlich, in Richtung Tümlauer Bucht, schließt sich ein großes Areal stark prieldurchlaufenen Schlickwatts an.

Material und Methoden

Die Laborversuche wurden bei einer Wassertemperatur von 17 ± 2 °C, künstlicher Beleuchtung sowie einem gleichbleibenden Wasserstand durchgeführt. Die Schnecken hälterten wir bei einem Hell-Dunkelrhythmus von 14 zu 10 Stunden in flachen Versuchsgefäßen.

Wir entnahmen im Sand-, Schlick- und Mischwatt an jeweils fünf Standorten je fünf Proben. Sie wurden mit Hilfe eines Stechrahmens (ø 6 cm) mit einer Mächtigkeit von ca. 2 cm eingeholt und im Labor gesiebt (Maschenweite 0,5 mm). Mit Hilfe eines Binokulars zählten wir bei 25facher Vergrößerung alle in den Proben gefundenen lebenden Individuen der Art *H. ulvae* aus.

Die Auswertung erfolgte zunächst unter Anwendung einer two-way ANOVA mit dem Watttyp als Faktor und der Individuendichte pro m^2 als abhängiger Variablen. Daraufhin ermittelten wir anhand der Individuendichten pro m^2 paarweise die Unterschiede der Watttypen zueinander durch eine post-hoc-Analyse (Fisher´s PLSD).

Für die Entnahme der Proben wurden Zentrifugengläser (ø 1 cm) mit der Öffnung nach unten vollständig in den Boden gedrückt. Beim Herausziehen der Röhrchen blieben etwa 5 cm Sediment enthalten. Im Labor wurden die Gläser mit Wasser aufgefüllt und das Sediment kräftig durchgeschüttelt. Nach der Sedimentation der Proben in den Reagenzgläsern lagerten sich drei Schichten ab. Eine grobkörnige, helle Schicht am Boden; eine etwas feiner gekörnte, dunklere in der Mitte; sowie eine sehr feine obere, die deutlich dunkler im Vergleich zu den anderen war. Von uns wurde lediglich die Dicke der oberen zwei Schichten betrachtet, die den organischen Anteil enthielten. Zur Auswertung wurde die Dicke der beiden oberen Schichten auf die gesamte Sedimentdicke bezogen. Der Anteil y ergab sich nach folgender Rechnung:

$$y = \frac{x_1 + x_2}{x_1 + x_2 + x_3}$$

x1: Schicht Oben, x2: Schicht Mitte, x3: Schicht Unten.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

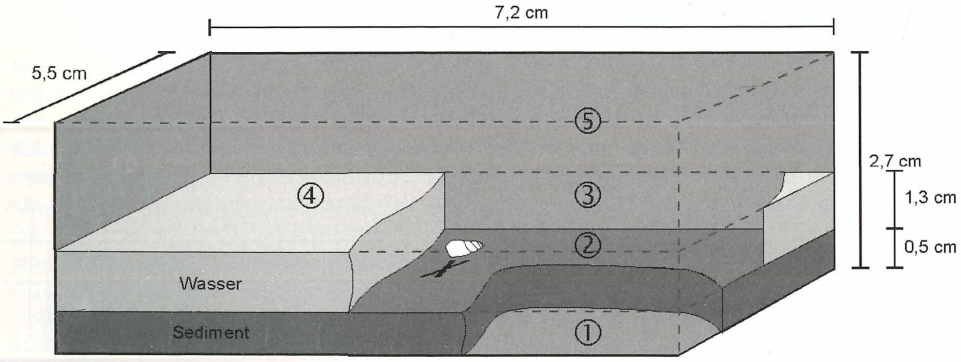
Um nachzuweisen, ob eine Abhängigkeit der Verteilung von *H. ulvae* vom Sediment und der Tide besteht, führten wir einen Laborversuch mit Misch- und Sandwatt durch. Beide Sedimente wurden direkt vor Ort dem jeweiligen Watttyp entnommen.

Für diesen Versuch wurden 31 rechteckige Becken (5,5 x 7,2 cm, Höhe 2,7 cm) mit gesiebtem Sandwatt (5mm mächtig) und 50 ml Salzwasser gefüllt (Abb. 1). Für Mischwatt-Proben wiederholten wir diesen Ansatz. Die Becken wurden eine Stunde vor Versuchsbeginn vorbereitet. Nach einer halben Stunde wurde jeweils ein Tier eingesetzt. Der Versuch wurde an zwei Tagen jeweils im Zeitraum 30 Minuten vor bis 90 Minuten nach dem Extremtidenstand (Niedrigwasser, 23.09.2000, 15.17 Uhr; Hochwasser: 24.10.2000, 10.14 Uhr) durchgeführt. Alle fünf Minuten wurde der Aufenthaltsort der Schnecke notiert. Dabei wurden folgende Varianten unterschieden:

a) Eingegraben im Sediment, b) auf der Bodenoberfläche, c) an der Wand unter der Wasseroberfläche, d) an der Wand oberhalb der Wasseroberfläche und e) an die Wasseroberfläche geheftet.

Die Werte für Anheftung an die Wasseroberfläche und an der oberen Wand wurden später zusammengefasst. Die gewonnenen Auszählungsergebnisse wurden pro Ansatz gemittelt.

Neun Plastikgefäße (ø 25 cm; Höhe 12 cm) wurden mit jeweils 150 ml Sandwatt und 500 ml Salzwasser gefüllt. Der gleiche Ansatz wurde für Mischwatt erstellt. Nach einer Sedimentationsphase von 30 Minuten wurden jeweils 62 Versuchstiere pro Gefäß eingesetzt. Über zwei Stunden wurde alle 5 Minuten die Zahl der an die Wasseroberfläche gehefteten Schnecken notiert. Dieser Versuch wurde an zwei verschiedenen Tagen zur gleichen Uhrzeit (17.30-19.30 Uhr) durchgeführt. Damit konnte eine tageszeitliche Abhängigkeit des Verhaltens der Schnecke ausgeschlossen und mögliche Einflüsse des jeweiligen Tidenstandes (Hochwasser, 20.09., 18.10 Uhr/Niedrigwasser, 25.09., 18.25 Uhr) ermittelt werden.



X: Einsetzort
① Eingegraben im Sediment; ② Auf der Bodenoberfläche; ③ Wand unter der Wasseroberfläche; ④ An die Wasseroberfläche geheftet; ⑤ Wand oberhalb der Wasseroberfläche

Abb. 1: Versuchsaufbau zum Versuch „Aufenthaltspräferenz in Abhängigkeit von Tide und Sediment" und festgelegte Standortkategorien der Schnecke *H. ulvae*.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Versuchsansatz und Versuchstiere wurden an den darauf folgenden Tagen (Hochwasser, 21.09., 18.58 Uhr bzw. Niedrigwasser, 26.09., 19.37 Uhr) unverändert vom Versuch „Aufenthaltspräferenz in Abhängigkeit von Tide und Sediment" übernommen. Dabei zählten wir im Tagesverlauf von 10.00 bis 21.00 Uhr stündlich die sich an der Wasseroberfläche befindlichen Schnecken.

Ergebnisse

Individuendichte in verschiedenen Watttypen

Die Auszählung der insgesamt 25 Proben pro Watttyp ergab folgende durchschnittliche Individuenverteilung: Sandwatt: 1 Individuum pro m^2; Schlickwatt: 16.845 Individuen pro m^2; Mischwatt: 22.649 Individuen pro m^2. Die Individuendichten unterschieden sich laut two-way-ANOVA signifikant voneinander ($F = 27{,}600$, $p < 0{,}0001$). Im Einzelnen war diese Differenz anhand der Vergleiche von Schlick- und Sandwatt (Fisher's PLSD, $p < 0{,}0001$) sowie von Misch- und Sandwatt (Fisher's PLSD, $p < 0{,}0001$) festzumachen (Abb. 2). Die Dichten in Misch- und Schlickwatt waren dagegen nicht signifikant unterschiedlich (Fisher's PLSD, $p = 0{,}870$).

Der organische Anteil des Schlickwattes war mit durchschnittlich 4,2 % am höchsten. Die Analyse des Mischwattes ergab einen Anteil von ungefähr 1,0 %, gefolgt von Sandwatt mit ca. 0,9 %.

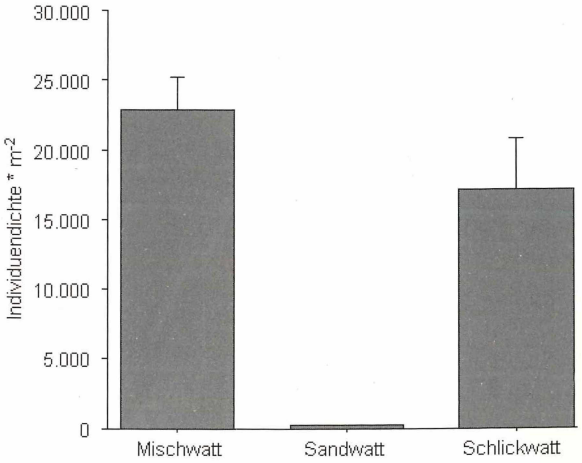


Abb. 2: Durchschnittliche Individuendichte von *H. ulvae* pro m^2 für drei verschiedene Watttypen.

Aufenthaltspräferenz in Abhängigkeit von Tide und Sediment

Die Schnecken hielten sich zur Niedrigwasserzeit vermehrt auf der Bodenoberfläche (Sandwatt 22,8 %, Mischwatt 54,1 %; Abb. 3b) sowie an der unteren Wand (Sandwatt 33,5 %, Mischwatt 19,0 %; Abb. 3c) auf. Bei Hochwasser waren sie vermehrt an der Wasseroberfläche bzw. an der oberen Wand (Sandwatt 51,5 %, Mischwatt 42,7 %; Abb. 3d) zu fin-

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

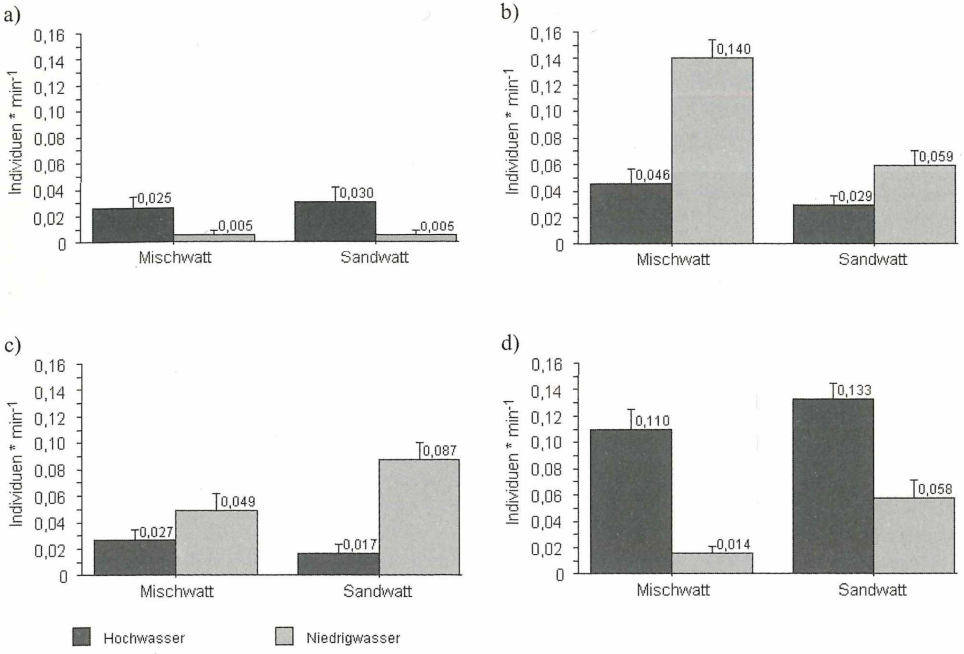


Abb. 3: Aufenthaltspräferenz von *H. ulvae* in Abhängigkeit vom Sediment im Versuchsbecken und den zu dem Zeitpunkt vorliegenden Tidenstand: a) Eingegraben im Sediment; b) auf der Bodenoberfläche; c) Wand unter der Wasseroberfläche; d) an die Oberfläche angeheftet und Wand oberhalb der Wasseroberfläche.

den. Sowohl zur Hoch- als auch zur Niedrigwasserzeit war *H. ulvae* selten im Sediment eingegraben (Hochwasser: Sandwatt 11,4 %, Mischwatt 9,8 %; Niedrigwasser: Sandwatt 2,0 %, Mischwatt 2,0 %; Abb. 3a).

Um aus den Daten die Aufenthaltspräferenzen in Abhängigkeit von der Tide und dem Sediment zu ermitteln, wurde jeweils eine two-way-ANOVA durchgeführt. Die Wahl des Aufenthaltsortes variierte in allen Fällen signifikant mit dem Tidenstand (Tab. 1).

Der Sediment-Typ hatte hingegen nur in den Fällen der Anheftung an die Bodenoberfläche und die Wasseroberfläche/obere Wand einen signifikanten Einfluss. Darüber hinaus war eine Signifikanz beim kombinierten Einfluss von Sediment und Tide bei der Bodenoberfläche und auch bei der unteren Wand feststellbar (Tab. 1).

Anheftung an die Wasseroberfläche in Abhängigkeit von Sediment und Tidenstand

Im Sandwatt waren bei Hochwasser durchschnittlich 13,2 % der Individuen pro Minute an der Wasseroberfläche, im Mischwatt im Schnitt 15,1 % Individuen pro Minute. Diese Werte liegen sehr dicht beieinander, sind statistisch jedoch trennbar (two-way-ANOVA; Hochwasser: $F = 5{,}174$, $p = 0{,}0234$).

Zur Niedrigwasserzeit war die Anzahl der angehefteten Individuen insgesamt geringer, am niedrigsten mit durchschnittlich 0,8 % Individuen pro Minute im Mischwatt,

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Tab. 1: Statistische Auswertung der Aufenthaltspräferenz von *H. ulvae* in Abhängigkeit von Watttyp und Tide mittels einer two-way-ANOVA.

Faktor		Aufenthaltsort Eingegraben im Sediment	Bodenoberfläche	Untere Wand	Wasseroberfläche/ Obere Wand
Tide	F-Wert	8,058	33,434	19,334	47,919
	p-Wert	0,0053	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Watttyp	F-Wert	0,075	20,935	1,720	7,205
	p-Wert	0,7849	<0,0001	0,19222	0,0083
Tide x Watttyp	F-Wert	0,075	8,950	5,120	0,700
	p-Wert	0,7849	0,0034	0,0254	0,4044

während sich im Sandwatt noch durchschnittlich 9,8 % der Individuen pro Minute an der Wasseroberfläche aufhielten. Die Signifikanz wurde wiederum per two-way-ANOVA ermittelt (Niedrigwasser: $F = 373{,}070$, $p < 0{,}0001$). Das Anheftungsverhalten war im Mischwatt also stark tidenabhängig, im Sandwatt hingegen nicht.

Die durchschnittlichen Anzahlen der pro 120 Minuten an die Wasseroberfläche gehefteten Tiere wurden für die jeweiligen Einflussfaktoren (Watttyp gegen Hoch- bzw. Niedrigwasser, Tidenstand gegen Sand- bzw. Mischwatt) mittels two-way-ANOVA auf Ähnlichkeiten hin getestet (Abb. 4). Für beide Sedimenttypen befanden sich bei Hochwasser signifikant mehr Schnecken an der Wasseroberfläche als bei Niedrigwasser (Sandwatt: $F = 6{,}162$, $p = 0{,}0134$ bzw. Mischwatt: $F = 763{,}795$; $p < 0{,}0001$).

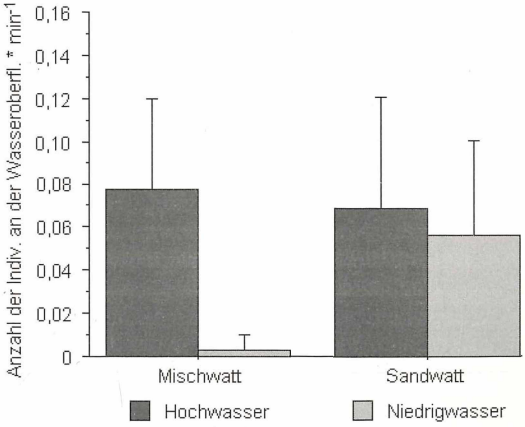


Abb. 4: Durchschnittliche Aufenthaltswahl von *H. ulvae* bezogen auf das Sediment, jeweils zu Hoch- bzw. Niedrigwasserzeiten.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Tide als endogener Taktgeber

Sowohl bei Hoch- als auch bei Niedrigwasser hefteten sich Schnecken an Wand oder Wasseroberfläche. Allerdings schwankte die Anheftungshäufigkeit über die Zeit. Die Anheftung der Schnecken variierte mit dem Tidestand, obwohl in den Versuchsgefäßen diese Wasserstandsschwankungen nicht simuliert wurden (Abb. 5). Zur Niedrigwasserzeit hefteten sich wenig, zur Hochwasserzeit dagegen viele Individuen an die Wasseroberfläche. Am zweiten Versuchstag war die betrachtete Aktivität der Tiere leicht zur Tide im Freiland verschoben. Das Anheftungsmaximum lag dabei 90-120 Minuten vor dem Hochwasser.

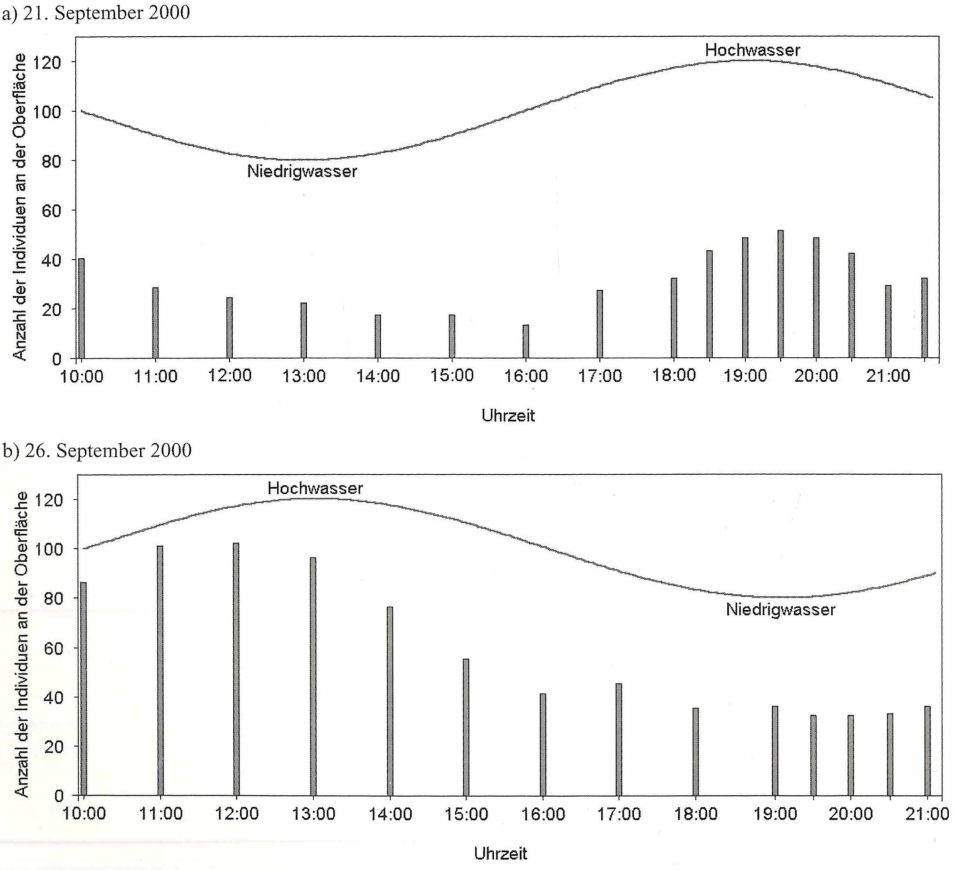


Abb. 5: Anheftungshäufigkeit von *H. ulvae* an die Wasseroberfläche an zwei verschiedenen Tagen mit Sandwatt als Sediment im Versuchsbecken. Die Säulen stellen die Anzahl der angehefteten Individuen dar, die Kurven entsprechen den im Freiland vorherrschenden Tidenverhältnissen.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Diskussion

Bei der Dichteerfassung von *H. ulvae* lassen sich deutliche Unterschiede zwischen den untersuchten Watttypen feststellen. NEWELL (1962) fand maximale Dichten an der oberen Grenze der Sand-Schlick-Zone und stellte 1965 eine negative Korrelation des Vorkommens von *H. ulvae* mit zunehmender Korngröße des Sedimentes fest. Wir registrierten vom Sand-, über das Schlick- zum Mischwatt hin eine zunehmende Dichte. Signifikante Unterschiede der Individuendichten liegen sowohl bei Sand- und Mischwatt als auch bei Sand- und Schlickwatt vor.

H. ulvae benötigt als „deposit-feeder" für eine positive Bilanz bei der Nahrungsaufnahme einen Mindestgehalt an organischer Substanz im Sediment (NEWELL 1965, DITTMANN 1999).

Die von uns gefundene geringe Besiedlungsdichte im Sandwatt lässt sich mit dessen geringem organischen Gehalt erklären. Die Schnecken graben sich vor allem zur Hochwasserzeit in das Sediment ein, im Sandwatt werden sie hierbei durch die grobe Korngröße behindert. Sie haben im Sandwatt vermutlich eine kurze Verweildauer, da sich die an der Bodenoberfläche befindlichen Tiere bei Hochwasser nur schwer vor Verdriftung schützen können. Dabei lässt sich nicht sagen, ob die fehlende Eingrabemöglichkeit, bedingt durch die grobe Korngröße, oder das geringe Nahrungsangebot der ausschlaggebende Faktor für den Ortswechsel ist.

Die durchschnittliche Korngröße nimmt vom Misch- zum Schlickwatt ab, während der organische Gehalt ansteigt. Hierbei wäre eigentlich zu erwarten, dass im Schlickwatt die günstigsten Lebensbedingungen herrschen und somit auch die größte Individuendichte vorliegen sollte. NEWELL (1962, 1965), THIES (1985) und PACKHAM & WILLIS (1997) fanden eine solche Dichteverteilung.

Bei Westerhever lag dagegen im Mischwatt die größte Wattschneckendichte vor. Im Schlickwatt ist das Nahrungsangebot am größten. Es finden hier jedoch viele sauerstoffzehrende Abbauprozesse statt. Zudem ist die Bodendurchlüftung durch die geringe Porengröße möglicherweise nicht ausreichend. Das so entstandene Sauerstoffdefizit könnte ein minimierender Faktor für die Besiedlung des Schlickwattes durch *H. ulvae* sein.

Im Freiland begibt sich *H. ulvae* zu Beginn der Flut auf die Rippelmarken, um bei aufsteigenden Wasser leichter an die Wasseroberfläche zu gelangen. Der Standort der oberen Wand ist als solcher genauso exponiert wie die Rippelmarken und dürfte damit ähnlich zu bewerten sein. Die Grundfläche der Versuchsbecken war begrenzt und deshalb nutzten die Schnecken die untere Wand als zusätzliches „Fresshabitat".

Es lässt sich ein eindeutiger Zusammenhang zwischen den bevorzugten Aufenthaltsorten und dem Tidenstand feststellen (Tab. 1, Abb. 3a bis d). Unabhängig vom Sediment und Wasserstand in den Untersuchungsgefäßen hielten sich die Schnecken zur Hochwasserzeit signifikant häufiger an der Wasseroberfläche bzw. an der oberen Wand auf. Zu Niedrigwasser waren die Bodenoberfläche und die untere Wand die signifikant bevorzugten Aufenthaltsorte.

In einem ungestörten Watt nimmt der organische Gehalt des Sedimentes zur Küste hin zu und die Korngröße ab. Lassen sich die Tiere bei aufsteigendem Wasser verdriften, gelangen sie also in vorteilhafte Nahrungsgebiete. Durch die bei Westerhever vorgelagerte Sandbank kommt es im Untersuchungsgebiet nicht zu der oben genannten klassischen Zonierung des Wattes. Dadurch ist es möglich, dass Tiere beim Driften auch auf ungünstiges Sediment wie zum Beispiel das Sandwatt gelangen. Dies könnte ein Grund dafür sein, dass ein insgesamt vergleichsweise geringes Driftverhalten auftrat (11-14,5 %).

NEWELL (1962) zeigte, dass durch einen Anstieg der Lichtintensität bis zu 80 % der Individuen die Wasseroberfläche aufsuchen. Unsere Untersuchung wurde bei gleichblei-

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

benden Lichtverhältnissen durchgeführt, um ausschließlich die Einflüsse von Sediment und Tidenstand zu testen. Die von uns gefundenen Zahlen sind jedoch mit den Driftraten von NEWELLs Kontrollgruppe unter gleichbleibenden Lichtverhältnissen analog (10-15 %).

Allgemein ist zu sagen, dass sich bei auflaufendem Wasser deutlich mehr Tiere an die Wasseroberfläche heften. Die Anheftung erfolgt bei Hochwasser unabhängig von Sediment bzw. Nahrungsangebot, da sie bei beiden Sedimenten gleichermaßen vorkommt.

Im Zuge ihres Verhaltenszyklus graben sich die Tiere einmal pro Tidenzyklus in den Boden ein (NEWELL 1962). An Standorten mit günstigem Nahrungsangebot verbleiben die Tiere zur Hochwasserzeit zum Schutz vor Verdriftung im Sediment. Durch den geringen Untersuchungszeitraum, der nur die Tidenextreme mit den zwei darauf folgenden Stunden berücksichtigt hat, ist es somit denkbar, dass das Eingrabeverhalten insgesamt unterrepräsentiert wurde. So ist die von uns ermittelte Eingraberate von 15 % nur halb so groß wie die von NEWELL (1962) beschriebene.

Bei Niedrigwasser und ungünstigem Nahrungsangebot heften sich die Schnecken an die Wasseroberfläche. Dort spannen sie ein Schleimnetz, das sie auffressen, nachdem sich Mikroorganismen darauf angesiedelt haben (NEWELL 1962, 1965, 1970, THIES 1985, MEYER 1990). Diese alternative Fressweise ermöglicht es *H. ulvae*, den geringen Nahrungsgehalt des Sedimentes zu kompensieren. Damit lässt sich erklären, warum in den Versuchsgefäßen mit Sandwatt bis zu dreimal so viele Tiere die Wasseroberfläche geheftet waren.

Mit Hilfe dieses Versuches sollte herausgefunden werden, welchem Taktgeber das Anheftungsverhalten von *H. ulvae* unterliegt. NEWELL (1962) postulierte, dass für die Anheftung der externe Reiz „auflaufenden Wassers" nötig sei. In unserem Versuch wurden die Tiere im Labor in Gefäßen mit gleichbleibendem Wasserstand gehalten, während zu verschiedenen Tidenständen das Anheftungsverhalten aufgenommen wurde. Dabei hefteten sich signifikant mehr Tiere an die Wasseroberfläche, wenn im Freiland Hochwasser herrschte, ohne dass sich der Wasserstand in den Gefäßen tatsächlich änderte. Im Tagesverlauf sind daher Schwankungen im Anheftungsverhalten erkennbar, die offenbar dem im Watt bei Westerhever herrschenden Gezeitenrhythmus folgen.

Da die unterschiedliche Anheftung nicht auf die Schwankung des Wasserstandes, den direkten Wasserkontakt oder eine Beleuchtungsänderung zurückzuführen war, kann angenommen werden, dass die Steuerung endogen erfolgte. Die Notwendigkeit eines exogenen Auslösereizes für das Anheftungsverhalten kann somit ausgeschlossen werden. Die Hypothese NEWELLs bestätigte sich somit nicht ganz, vielmehr folgte der Verhaltenszyklus dem endogenen Takt der „Tide". Die leichte Verschiebung der Tidenkurve gegenüber der Anheftungskurve ist damit zu erklären, dass sich die Tiere bereits den zweiten Tag im Labor befanden und sich ihre „innere Uhr" ohne den tatsächlichen Wasserkontakt leicht verstellt hatte.

Zusammenfassung

Nach einer Dichteaufnahme von *Hydrobia ulvae* in drei verschiedenen Watttypen am Westerhever Sand wurden drei Laborversuche zum Einfluss von Sedimenttyp und Tidenstand auf das Verhalten dieser Schnecken sowie zur Bedeutung der Tide auf das Verhalten durchgeführt. Aus der Dichteerfassung ergab sich eine sedimentabhängige Verteilung der Wattschnecken. Hohe Dichten lagen im Mischwatt und Schlickwatt vor, im Sandwatt wurde dagegen nur eine geringe Individuendichte festgestellt. Innerhalb der Versuchsanordnung lag eine unterschiedliche Aufenthaltspräferenz bei Ebbe und Flut für die Schnecken vor. So hefteten sich die Schnecken zur Hochwasserzeit vermehrt an die Wasseroberfläche, während sie zur Niedrigwasserzeit hauptsächlich am Boden zu finden

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

waren. Sie wurden nur bei Niedrigwasser zusätzlich durch den Sedimenttyp beeinflusst. Ein direkter Auslösereiz durch auflaufendes Wasser war nicht notwendig. Die Tide kann als zusätzlicher endogener Taktgeber angesehen werden.

Danksagung

Wir danken Dr. F. Suhling für Beratung im Feld sowie Prof. Dr. O. Larink für konstruktive Kommentare zum Manuskript.

Literatur

DITTMANN, S. (1999): The Wadden Sea ecosystem. Stability properties and mechanisms. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

HOLME, N.A. (1949): The fauna of sand and mud banks near the mouth of the Exe estuary. J. mar. biol. Ass. U. K. 28, 189-237.

LINKE, O. (1939): Die Biota des Jadebusenwattes. Helgoländer wiss. Meeresuntersuchungen 1, 201-348.

MEYER, H.U. (1990): Gemeine Wattschnecke *(Hydrobia ulvae)* In: Tiere im Wattenmeer. Zur Lebensweise ausgewählter Arten. Verlag Schmidt & Klaunig, Kiel.

NEWELL, R. (1962): Behavioural aspects of the ecology of *Peringia (=Hydrobia) ulvae* (PENNANT) (Gastropoda, Prosobranchia). Proc. Zool. Soc. London 138, 49-75.

NEWELL, R. (1965): The role of detritus in the nutritition of two marine depositfeeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the beivalve *Macoma baltica*. Proc. Zool. Soc. London 144, 25-45.

NEWELL, R.C. (1970): Biology of intertidal animals. Paul Elek (Logos Press), London.

NICOL, E.A.T. (1935): The ecology of a salt marsh. J. mar. biol. Ass. U. K. 20, 203-261.

PACKHAM, J.R. & WILLIS, A.J. (1997). Ecology of Dunes, Salt Marsh and Shingle. Chapman & Hall, London.

THAMDRUP, H.M. (1935): Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. Medd. Komm. Danmarks. Fisk. Havundersog. 10, 1-22.

THIES, M. (1985): Biologie des Wattenmeeres. Praxis-Schriftenreihe Abt. Biologie, Bd. 32, Aulis-Verlag Deubner & Co Köln.

Adressen der Verfasser:

Sebastian Hannemann
Eichtalstraße 26a, D-38114 Braunschweig
s.hannemann@tu-bs.de

Björn Küttner
Nordstraße 37b, D-38106 Braunschweig
b.kuettner@tu-bs.de

Geraldine Thiere
Karl-Hintze-Weg 1, D-38104 Braunschweig
g.thiere@web.de

Kamilla Schenk
Bienroder Weg „An der Schunter" 31/29, D-38108 Braunschweig
k.schenk@tu-bs.de

Tanja Padeffke
Reichenbergstraße 13, D-38114 Braunschweig
t.padeffke@tu-bs.de

Zoologisches Institut, Technische Universität Braunschweig

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Faunistisch-Ökologische Mitteilungen

Jahr/Year: 2000-2007

Band/Volume: 8

Autor(en)/Author(s): Hannemann Sebastian, Küttner Björn, Thiere Geraldine, Schenk Kamilla, Padeffke Tanja

Artikel/Article: Einfluss von Watttyp und Tide auf das Verhalten von Hydrobia ulvae (Pennant), (Gastropoda: Prosobranchia) 147-157