

SUPPLEMENT
zu Faunistisch-Ökologische
Mitteilungen

Ökologische Untersuchungen der
Fauna im Litoral der schleswig-holsteinischen
Wattenmeerküste



Faunistisch-Ökologische Mitteilungen
Supplement 23

Herausgegeben im Auftrage der Faunistisch-Ökologischen Arbeitsgemeinschaft
von B. Heydemann, W. Hofmann und U. Irmeler
Zoologisches Institut und Museum der Universität Kiel
Kiel, 1997



neu →

mit freundlichen Grüßen
überreicht von der

Universitätsbibliothek Kiel
- Dissertations- u. Tauschstelle -

Westring 400

D - 24118 Kiel

Tel.: 0431/880-2734

Fax: 0431/880-2736

e-mail: dissertationen@ub.uni-kiel.de

33

Ökologische Untersuchungen der Fauna im Litoral der schleswig-holsteinischen Wattenmeerküste

Redaktion
Hans-Dieter Reinke

Titelbild: Übergangsbereich Salzwiese – Eulitoral bei Westerhever (Foto: H.-D. Reinke)

BIO I 90.168/23
OÖ. Landesmuseum
Biologiezentrum
Inv. 1998/4494

Herausgegeben im Auftrage der
Faunistisch-ökologischen Arbeitsgemeinschaft
von B. Heydemann, W. Hofmann und U. Irmiler
Zoologisches Institut und Museum
der Universität Kiel

Zu beziehen durch:
Faunistisch-ökologische Arbeitsgemeinschaft
Biologiezentrum, Universität
Olshausenstraße 40
D-24098 Kiel

Wachholtz Druck, Neumünster, 1997

This publication is included in the abstracting and indexing coverage of the
Bio Sciences Service of Biological Abstracts.

ISSN 0430-1285

Gedruckt auf chlorfrei gebleichtem Recycling-Papier

Inhalt

EINLEITUNG	7
Untersuchungsgebiete	8

DIE ÖKOLOGISCHE VERTEILUNG DER BODENMESOFAUNA (COLLEMBOLA, ORIBATEI, GAMASINA) IN DER UNTEREN ANDELZONE (PUCCINELLIETUM MARITIMAE) DER NORDSEEKÜSTE SOWIE IM BRACKWASSER-VORLAND DES ELBEÄSTUARS

Von Michael Emde

1. Einleitung	11
2. Untersuchungsgebiet	11
2.1 Untersuchungsflächen im Brackwasser-Vorland des Elbeästuars	12
2.2 Untersuchungsstandorte in der unteren Andelzone der Salzwiesen	12
3. Methoden	13
3.1 Erfassung der Fauna	13
3.2 Messung abiotischer Faktoren	14
4. Ergebnisse	15
4.1 Arteninventar	15
4.2 Vertikale Zonierung	15
4.3 Jahresperiodizität	19
4.4 Verteilungsregulierende Faktoren	22
4.4.1 Vergleich der Untersuchungsflächen in der unteren Andelzone	22
4.4.2 Einfluß der Bodensalinität	24
4.4.3 Dynamik der Oberflächenbesiedlung	26
4.4.4 Räuber-Beute-Beziehungen	27
5. Diskussion	30
6. Zusammenfassung	31
7. Summary	32
Danksagung	32

ÖKOLOGIE DES MAKROZOOBENTHOS IM MITTLEREN EULITORAL DES WATTENMEERES

Von Hans-Dieter Reinke

1. Einleitung	33
2. Untersuchungsgebiete	34
3. Methoden	34
4. Ergebnisse	36
4.1. Wichtige Umweltparameter	36
4.1.1. Salzgehalte	36
4.1.2. Redox-Horizonte	37

4.2. Makrofauna-Untersuchungen	37
4.2.1. Arteninventar der Makrofauna	37
4.2.2. Jahreszeitliche Verteilung der Fauna	40
4.2.3. Verteilung der Fauna	43
4.2.4. Größenklassen der Mollusca	47
4.2.5. Vertikale Zonierung der Makrofauna	50
4.3. Versetzungsexperimente	53
4.3.1. Versetzung von Sediment-Fauna Kompartimenten	53
4.3.2. Versetzung von <i>Macoma baltica</i>	56
5. Diskussion	57
6. Zusammenfassung	60
7. Summary	61

LITORALE ENDOFAUNALEBENSGEMEINSCHAFTEN DES SCHLESWIG-HOLSTEINISCHEN WATTENMEERES SOWIE DER EIDER UND ELBE UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DES OBEREN EU- UND DES UNTEREN SUPRALITORALS

Von Heino Ove Fock

1. Einleitung	63
2. Material und Methode	63
2.1. Stationen	63
2.1.1. Lage und Bezeichnungen	63
2.1.2. Berechnung der Überflutungszahl	64
2.1.3. Vegetation	64
2.2. Umweltparameter	66
2.2.1. Hydrographie, Klima	67
2.2.2. Salzgehalt	67
2.2.3. Sedimentparameter	67
2.2.4. Bodenchemische Parameter	68
2.2.5. Organischer Kohlenstoff	68
2.3. Biotische Parameter	69
2.3.1. Probennahme	69
2.3.2. Biomasse	72
2.3.3. Berechnung der Sekundärproduktionen	75
3. Standörtliche Charakterisierung der Stationen	75
3.1. Hydrographie und Klima	75
3.1.1. Wasserstandsschwankungen	75
3.1.2. Lufttemperatur und Windverteilung	76
3.2. Salzgehalt an den Stationen	76
3.3. Sedimentparameter	79
3.3.1. Korngröße	79
3.3.2. Wassergehalt	80
3.3.3. Lagerungsdichte	80
3.3.4. Glühverlust	82
3.4. Bodenchemische Parameter	83
3.4.1. Erdalkalitionen und pH	83
3.4.2. Redoxhorizont	84

3.5. Nutritiver Kohlenstoff	87
3.6. Gesamtvariabilität der Umweltparameter	90
4. Charakterisierung der Zönosen	91
4.1. Klassifizierung der Zönosen	91
4.2. Zönosen des Supralitorals	93
4.2.1. Zönosen ausgesüßter Vorlandflächen	93
4.2.2. Zönosen der Brachwassersalzwiesen	95
4.2.3. Zönosen des Salzwiesen	95
4.2.4. Transektuntersuchungen	96
4.2.5. Populationsdynamik	98
4.3. Zönosen des Eulitorals	99
4.3.1. Marine und ästuarine Zönosen	99
4.3.2. Lagunen und verarmte marine Zönosen	105
4.3.3. Limnisch und oligohalin geprägte Zönosen	106
4.3.4. Fauna an den Vergleichsstationen im mittleren Eulitoral	107
4.4. Biomasse und Produktion	109
4.4.1. Supralitoral	109
4.4.2. Eulitoral	111
4.5. Verteilung seltener Arten und Randvorkommen	112
4.6. Beschreibung von <i>Paranais litoralis</i> var. <i>imperfectum</i> . var. (<i>Oligochaeta</i> , <i>Naididae</i>)	115
5. Diskussion	115
5.1. Zonierung des Litorals durch physikochemische Parameter	115
5.2. Verteilung des nutritiven Kohlenstoffs	116
5.3. Verbreitung der Arten und Zonierung der Zönosen	117
5.4. Besiedlungsdichten, Biomasse und Produktion der Fauna	119
6. Zusammenfassung	120
7. Summary	121
LITERATUR	123

Ökologische Untersuchungen der Fauna im Litoral der schleswig-holsteinischen Wattenmeerküste

Einleitung

Das Wattenmeer der Nordseeküste, das sich vom holländischen Den Helder bis nach Esbjerg in Dänemark erstreckt, ist nicht nur die größte zusammenhängende Wattenlandschaft der Erde, sondern gilt auch als eine der letzten naturnahen Großlandschaften in Mitteleuropa.

Trotz dieser relativen Unberührtheit und der besonderen ökologischen Bedeutung dieses amphibischen Lebensraumes (ABRAHAMSE et al. 1976, HEYDEMANN 1980a, WOLFF 1983) gibt es aber auch eine Vielzahl von anthropogenen Einflüssen, wie Schadstoffeintrag, Fischerei, Tourismus etc., die den Lebensraum des Wattenmeeres und der gesamten Nordsee gefährden (JONG DE et al. 1993, LOZAN et al. 1994, HEYDEMANN 1980b, 1981, RAT DER SACHVERSTÄNDIGEN FÜR UMWELTFRAGEN 1980).

Aufgrund der internationalen Bedeutung und besonderen Schutzwürdigkeit dieser Naturlandschaft wurde das deutsche Wattenmeer in Niedersachsen, Hamburg und Schleswig-Holstein als Nationalpark ausgewiesen. Der seit 1985 bestehende Nationalpark „Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer“ (MINISTERIUM F. ERN. LANDW. U. FORSTEN 1985) ist mit einer Fläche von 285.000 ha der größte Nationalpark Mitteleuropas.

Neben den Watt- und Wasserflächen werden auch verschiedene andere Lebensräume wie Sände, Strände und Salzwiesen in diesem Nationalpark geschützt. Ein besonderes Landschafts- und Funktionselement im Übergang von limnischen zu marinen Lebensräumen sind die Flußmündungen. Die brackwassergeprägten, vielfältigen Lebensräume der Fluß-Ästuarien stellen durch ihre Salzgehaltsschwankungen, starken Strömungen und anderen Faktoren extrem hohe Anforderungen an die Überlebensfähigkeit der in ihr lebenden Organismenwelt (REMANE 1940, KINNE 1966). Hinzu kommt, daß die Ästuarien durch Verbau, Verkehrsbelastung und immense Schad- und Nährstofffrachten zu den besonders belasteten Lebensräumen unserer Küsten gehören (HÖPNER 1995, LOZAN et al. 1996).

Entsprechend ihrer Höhenlage lassen sich im Wattenmeer drei charakteristische ökologische Hauptzonen unterscheiden: Das Sublitoral, das bei Ebbe nur bei niedrigen Wasserständen oder nicht trockenfällt (vor allem die Priele und Wattströme), das zwischen dem Mittleren Tideniedrigwasser (MTnw) und Mittleren Tidehochwasser (MThw) gelegene Eulitoral, das bei Ebbe periodisch trockenfällt und das von 0 bis etwa 1,50 m über MThw gelegene Supralitoral, das nur noch sporadisch überflutet wird (vor allem die Salzwiesen).

Neben dem Übergangsbereich Süßwasser – Meer in den Ästuarien gibt es im Wattenmeer auch die „biologische Grenze Land – Meer“ (HEYDEMANN 1967), die zwischen Eu- und Supralitoral angesiedelt ist.

Die hier dargestellten Untersuchungen an verschiedenen Stationen von der Elbmündung entlang der Westküste Schleswig-Holsteins bis zum nördlichen Nordfriesland umfassen in der Höhenzonierung das Supralitoral (zum Teil auch das darüber gelegene Epilitoral) und das Eulitoral bis etwa -80 cm MThw. Es wurden die Collembola und Acari

im Bereich der Salzwiese (Supralitoral), die Makrofauna des Benthos unter besonderer Berücksichtigung der Oligochaeta im Eu-, Supra- und Epilitoral sowie die benthische Makrofauna im Eulitoral bei -80 cm MThw untersucht.

Neben der Erfassung der abiotischen Struktur und der Darstellung der Fauna wurden auch experimentelle und angewandte Aspekte, wie z. B. Bioindikation und Monitoring berücksichtigt. Diese Aspekte sind durch die angewandte Naturschutzforschung in der Ökosystemforschung im schleswig-holsteinischen Wattenmeer (LEUSCHNER & SCHERER 1989, STOCK et al. 1996, WILHELMSSEN 1995) und die laufenden und geplanten Monitoring-Vorhaben im internationalen Wattenmeer (KELLERMANN et al. 1994) zu einem besonderen Schwerpunkt der gesamten Wattenmeerforschung geworden.

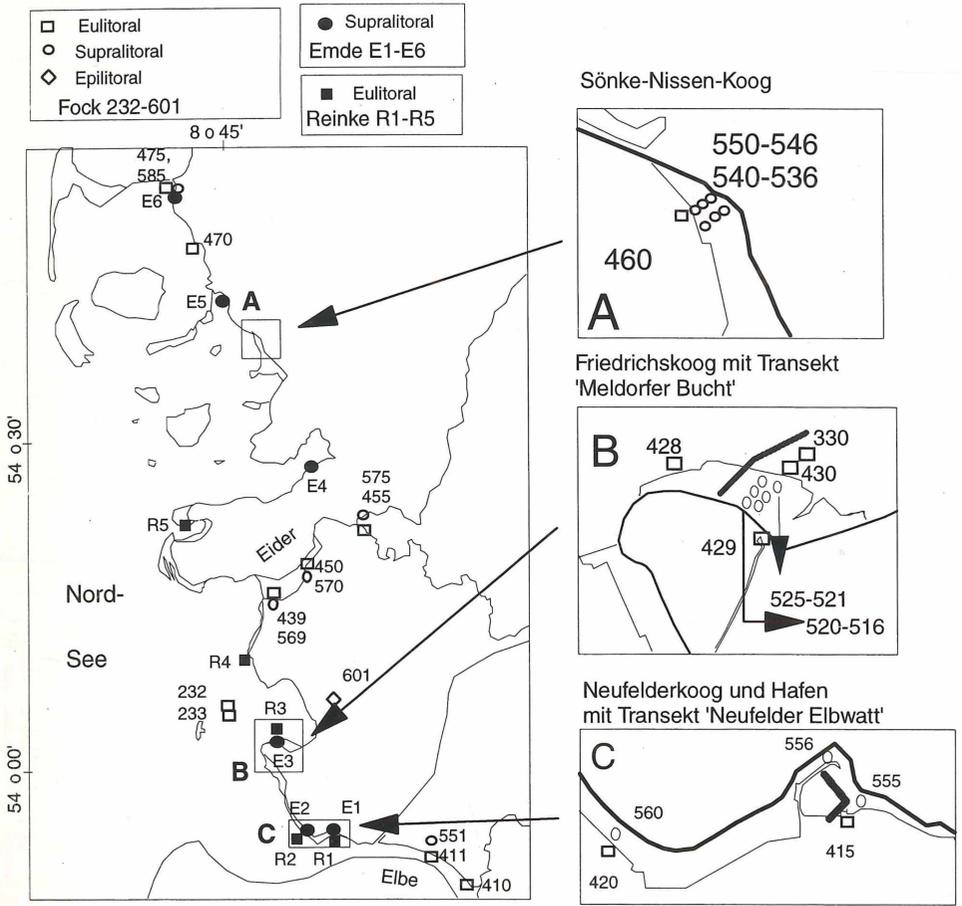
Untersuchungsbiete

Die einzelnen Stationen, in denen die Wirbellosenfauna des Litorals erfaßt wurde, liegen an der Westküste Schleswig-Holsteins von der Elbmündung bis zum Hindenburgdamm. Die Karte 1 mit den Detailkarten A, B und C zeigt die Lage der einzelnen Stationen aus den drei Untersuchungen.

Die im Eu-, Supra- und Epilitoral gelegenen Stationen der Untersuchungen von FOCK tragen dreistellige Ziffern, wobei die erste Ziffer eine vergleichbare Serie von Probennahmestellen gleicher Höhenzonierung im Wattenmeer-Litoral charakterisiert: Die 200'er Serie sind Stationen des küstenfernen, mittleren Eulitorals, die 300'er Serie Stationen des küstennahen, mittleren Eulitorals, die 400'er Serie Stationen des oberen Eulitorals, die 500'er Serie Stationen des Supralitorals und die 600'er Serie Stationen des Epilitorals.

Die Stationen der Untersuchungen von EMDE im Supralitoral sind als E1 – E6 (E1 = Neufeld, E2 = Neufelderkoog, E3 = Edendorf, Friedrichskoog, E4 = Simonsberg, E5 = Fahretoft und E6 = KLANXBÜLL) bezeichnet.

Die Stationen der Untersuchungen von REINKE im -80 cm MThw-Bereich des Eulitorals sind als R1 – R5 (R1 = Neufeld, R2 = Neufelderkoog, R3 = Friedrichskoog, R4 = Büsum und R5 = Westerhever) bezeichnet.



Karte 1: Lage der einzelnen Stationen im Epi-, Supra- und Eulitoral des Wattenmeeres der schleswig-holsteinischen Wattenmeerküste; in Box B und C sind die Transekte durch schwarze Linien gekennzeichnet.

Die ökologische Verteilung der Bodenmesofauna (Collembola, Oribatei, Gamasina) in der unteren Andelzone (Puccinellietum maritimae) der Nordseeküste sowie im Brackwasser-Vorland des Elbeästuars

von Michael Emde

1. Einleitung

Die Salzwiesen der Nordseeküste sind in den letzten Jahrzehnten hinsichtlich zahlreicher taxonomischer Gruppen untersucht worden. Die Ökologie der bodenbiologisch bedeutsamen Collembola (Springschwänze) und Oribatei (Hornmilben) wurde von WEIGMANN (1973a, b; 1975) umfassend dargestellt. Als dritte wichtige Gruppe der Bodenmesofauna sind die Gamasina (Raubmilben) in Salzwiesen der Nordseeküste bisher kaum untersucht worden, obwohl ihnen hohe bioindikatorische Bedeutung zugeschrieben wird (KARG 1982).

Die untere Andelzone wurde für diese Tiergruppen bisher überhaupt nicht untersucht. Dieser exponierteste Bereich des Supralitorals ist durch extreme Lebensbedingungen charakterisiert: Die Bodenmesofauna hat sich ökologisch an ein Faktorenkomplex aus häufigen Überflutungen (ca. 400/Jahr), schwankenden Salzgehalten und häufiger Wassersättigung des Bodens angepaßt.

Im Bereich der Elbmündung ist das Vorland zum Teil als Brackwasserröhricht und zum Teil als Andelzone ausgebildet. In der Vaucheria-Enteromorpha-Zone, dem exponiertesten Bereich des Brackwasserröhrichts, und in dem brackwasserbeeinflussten Andelbereich wurde zu Vergleichszwecken ebenfalls die Bodenmesofauna untersucht.

Ziel vorliegender Untersuchung war es, die zeitlich-räumliche Verteilung der Bodenmesofauna, die Bedeutung verteilungsregulierender Faktoren sowie Räuber-Beute-Beziehungen zwischen den untersuchten Tiergruppen darzustellen.

2. Untersuchungsgebiet

Untersuchungsgebiet ist das Deichvorland der schleswig-holsteinischen Nordseeküste. Dieser Vorlandstreifen erstreckt sich von der Elbmündung (Vorland des Neufelderkooges) in nördlicher Richtung bis zum Hindenburgdamm (Vorland des Friedrich-Wilhelm-Lübke-Kooges) (Karte 1, S. 9).

Durch den Brackwassereinfluß im Elbeästuar ist das östliche Vorland der Neufelder Bucht als Brackwasserröhricht ausgebildet. Im Einflußbereich der Nordsee (euhaliner Bereich) sind die typischen Vorländer dagegen Salzwiesen. Beide Vorlandtypen sind in charakteristischer Weise durch die Sukzessionsfolge der Pflanzengesellschaften bei zunehmender Bodensedimentation (Höhe über der Mittleren Tidehochwasser-Linie) zoniert.

Untersucht wurden zwei Flächen im Brackwasser-Vorland des Elbeästuars und vier Salzwiesenstandorte in der unteren Andelzone. Allen sechs Untersuchungsflächen ist ihre exponierte Lage im jeweiligen Supralitoral mit ähnlich häufigen Überflutungen gemein.

2.1 Untersuchungsflächen im Brackwasser-Vorland des Elbeästuars

Untersuchungsfläche: Neufeld (Östlicher Teil der Neufelder Bucht)

Das Brackwasser-Vorland der nordöstlichen Neufelder Bucht ist bis zu ca. 300 m breit und gliedert sich in die am tiefsten gelegene *Vaucheria-Enteromorpha*-Zone, in die *Bolboschoenus-maritimus*-Zone, in die sich anschließende *Phragmites-australis*-Zone und in den zum Deich hin gelegenen *Agrostis-stolonifera*-Rasen (RAABE 1981).

Die monatliche Erfassung der Fauna und der abiotischen Faktoren erfolgte von November 1986 bis Oktober 1987 in der *Vaucheria*-Zone; die Untersuchungsfläche befand sich etwa auf Höhe der Mittleren Tidehochwasser-Linie. Der Boden war schlickig-weich, sein schwarzer Reduktionshorizont begann schon in ca 1 – 2 cm Tiefe.

Neben den namensgebenden Grünalgen fanden sich in der Untersuchungsfläche lediglich die Laugenblume (*Cotula coronopifolia*) und vereinzelt *Atriplex hastata*.

Untersuchungsfläche: Neufelderkoog
(Westlicher Teil der Neufelder Bucht)

Trotz des Brackwassereinflusses war das Andelgras (*Puccinellia maritima*) hier bestandsbildend, wenn auch nicht in sehr dichtem Wuchs. Diese monatlich beprobte Untersuchungsfläche lag ca. 5 km westlich von der Untersuchungsfläche Neufeld, ebenfalls etwa auf Höhe der Mittleren Tidehochwasser-Linie.

Auf der freien Bodenfläche waren Algenpolster ausgebildet. In den Gruppen wuchs neben *Salicornia dolichostachya* (Queller) und *Spartina anglica* (Schlickgras) auch *Bolboschoenus maritimus* (Meerstrandbinse). Der Boden war trittfest, reduzierende Bedingungen wurden in den oberen 12 cm nicht angetroffen.

2.2 Untersuchungsstandorte in der unteren Andelzone der Salzwiesen

Die monatliche Erfassung der Fauna und der abiotischen Faktoren erfolgte von November 1986 bis Oktober 1987 an 4 Standorten in der unteren Andelzone in unmittelbarer Nachbarschaft zur Quellerzone. Alle Untersuchungsflächen waren aufgrund der intensiven Schafbeweidung kurzrasig.

Standort: Edendorf
(Vorland von Friedrichskoog, ca. 25 km von der Elbmündung entfernt)

Ein ungewöhnlich tiefes Vorland mit ausgeprägter Andel- und Rotschwengelzone. Die Untersuchungsfläche lag etwa auf Höhe der MThw-Linie (Mittlere Tidehochwasser-Linie).

Das bestandsbildende Andelgras (*Puccinellia maritima*) war hier mit viel Queller (*Salicornia dolichostachya*) durchsetzt. Vereinzelt kamen *Spartina anglica* und *Suaeda maritima* vor. Der Boden war trittfest und zeigte in den oberen 12 cm keine Reduktionsschicht.

Standort: Simonsberg (Vorland südwestlich von Husum, ca. 70 km von der Elbmündung entfernt)

Auch hier war das bestandsbildende Andelgras von Quellerpflanzen durchsetzt. Die Untersuchungsfläche lag etwa 10 cm über der MThw-Linie. Vereinzelt trat *Glaux maritima* in Herden auf. Weiter waren *Aster tripolium*, *Spartina anglica*, *Suaeda maritima*, *Halimione portulacoides*, *Artemisia maritima*, *Triglochin maritimum* und *Spergularia marina* anzutreffen. Der Boden war teils trittfest, teils schlickig-weich. Im letzten Fall begann in wenigen cm Tiefe die Reduktionsschicht.

Standort: Fahretoft (Vorland des Hauke-Haien-Kooges, ca. 100 km von der Elbmündung entfernt)

In der unteren Andelzone traten häufig *Aster tripolium* und *Spartina anglica* auf. Die Untersuchungsfläche lag etwa 5 cm über der MThw-Linie. Das Andelgras wuchs lückig auf schlickig-weichem Boden. Außerdem wurden vereinzelt *Salicornia dolichostachya*, *Spartina anglica*, *Suaeda maritima* und *Halimione portulacoides* angetroffen. Im ersten Halbjahr 1988 wurde hier vorgedeicht.

Standort: Klanxbüll (Vorland des Friedrich-Wilhelm-Lübke-Kooges, ca. 120 km von der Elbmündung entfernt).

Das geschlossene Vorkommen des unteren Andelrasens lag hier nicht tiefer als 20 cm über MThw. Der Grund hierfür ist möglicherweise in anhaltender Staunässe zu suchen. Das Vorland ist durch den in nördlicher Richtung nahe gelegenen Hindenburgdamm sehr viel weniger Nordseestürmen ausgesetzt als die übrigen Untersuchungsstandorte. Neben Queller waren *Spartina anglica*, *Suaeda maritima*, *Triglochin maritimum* und *Spergularia marina* anzutreffen. In ca 4 – 8 cm Tiefe wurde in vielen Bodenproben eine 2 – 3 cm dicke Torflage gefunden.

3. Methoden

3.1 Erfassung der Fauna

Die Probennahme erfolgte nach WEIGMANN (1973a) mit einem genormten Bodenstecher von 25 cm² Grundfläche. Jede Bodenprobe wurde in die Horizonte 0 – 4 cm, 4 – 8 cm und 8 – 12 cm Tiefe unterteilt, so daß jede Einzelprobe ein Volumen von genau 100 cm³ hatte. Eine Probennahme umfaßte jeweils 4 Parallelproben. Die Bodenproben wurden zum Schutz gegen Austrocknung in Kunststoffbehältern transportiert und noch am gleichen Tag in Kempson-Apparaturen überführt. Vor der Auslese wurden die einzelnen Bodenproben mit zwei Nägeln vorsichtig aufgerissen, um die Bodenporen freizulegen (vgl. WEIGMANN 1973 a).

Die Auslese der Tiere geschah nach der Kempsonmethode in einem Zeitraum von 7 Tagen (KEMPSON et al. 1963). Die schrittweise Temperaturerhöhung erfolgte in den ersten 2 Tagen von 20° auf 30° C (1° Temperaturschritte) und in den folgenden 5 Tagen von 30° auf 55° C (5° Temperaturschritte).

Als Auffangflüssigkeit diente Ethylenglykol unter Zusatz des Entspannungsmittels Agepon (Fa. Agfa). Nach 7 Tagen (Ausfangzeit) wurde die Auffangflüssigkeit durch eine 50µm Gaze gegeben, und die Tiere in 70%iges Ethanol überführt.

Mit einem batteriegetriebenen Motorexhaustor wurde die epigäische (oberflächenbewohnende) Bodenmesofauna ermittelt. Als Auffangflüssigkeit diente Leitungswasser mit Agepon, welches unmittelbar nach dem Exhaustieren durch eine 50µm Gaze gegeben wurde. Zur Fixierung und Konservierung wurden die Tiere in 70%iges Ethanol überführt.

Die abgesaugten Zufallsquadrate waren $\frac{1}{4}$ bzw. $\frac{1}{2}$ m² groß. Es wurde darauf geachtet, daß mit gleicher Sorgfalt, also vor allem gleich lang (4 bzw. 8 min.), gesaugt wurde. Die so untersuchten Andelflächen waren alle intensiv beweidet, so daß ein Abschneiden der Vegetation vor dem Einsatz des Motorexhaustors nicht notwendig war.

Die Determination von Horn- und Raubmilben (Oribatei und Gamasina) erfolgte bei adulten Tieren auf Artniveau, juvenile Gamasina wurden summarisch gezählt. Eine getrennte Auswertung von Jungtieren und Adulten wurde bei Springschwänzen (Collembola) nicht vorgenommen.

Collembola wurden nach GISIN (1960), STRENZKE (1955) und FJELLBERG (1980) determiniert. *Mesaphorura sp.*, die sog. *Tullbergia-krausbaueri*-Gruppe, konnte nicht näher analysiert werden (vgl. RUSEK 1982).

Die Bestimmung der Oribatei erfolgte nach SELLNICK (1929, 1960), WILLMANN (1931) und neueren Revisionen (SELLNICK & FORSSLUND 1952, SELLNICK & FORSSLUND 1954, WEIGMANN 1969, BALOGH 1972, BALOGH 1983).

Juvenile Hornmilben wurden nicht berücksichtigt. Taxonomisch wurde der Liste der deutschen Hornmilbenarten von WEIGMANN & KRATZ (1981) gefolgt; lediglich bei *Oppiella neerlandica* (OUDEMANS, 1900) (= *Oppia neerlandica*) wurde hiervon abgewichen, da WOAS (1986) diese Art der Gattung *Oppiella* zuordnet.

Zur Bestimmung der Gamasina dienten die Schlüssel von KARG (1971). *Rhodacarus strenzkei* wurde ausschließlich in einigen Vergleichsproben aus der oberen Andelzone bei Simonsberg gefunden (146 Tiere) und wird hier lediglich bei der Klärung von Räuber-Beute-Beziehungen Erwähnung finden.

3.2 Messung abiotischer Faktoren

Temperatur und Luftfeuchte:

An 2 Julitagen (13./14.7.87) wurden in der unteren Andelzone am Standort Simonsberg an der Bodenoberfläche Temperatur- und Luftfeuchteverlauf in 1- stündigen Intervallen zwischen dem Morgen- und Nachmittagshochwasser gemessen (Meßgerät Technotherm 9400).

Salinität des Bodens:

Monatlich wurde die Salinität der Bodenlösung pro Standort und Horizont (0 – 4 cm, 4 – 8 cm und 8 – 12 cm Tiefe) durch Leitfähigkeitsmessung ermittelt. Dazu wurden 10 g

Trockenboden mit 50 ml Aqua dest. versetzt und ca. 1 h geschüttelt. Im anschließend filtrierten Wasser wurde die Leitfähigkeit gemessen (Meßgerät LF 530, Fa. WTW), und die festgestellten Salinitätswerte auf die zuvor ermittelten Bodenwassergehalte umgerechnet.

4. Ergebnisse

4.1 Arteninventar

Im Rahmen dieser Untersuchungen wurden 36 Arten mit insgesamt 24.237 Individuen (16.982 Tiere aus Kempson- und 7.255 Tiere aus Motorexhaustorproben) ausgewertet. Zusätzlich wurden 1.602 juvenile Gamasina (1.260 Tiere aus Kempson- und 342 Tiere aus Motorexhaustorproben) erfaßt. Tab. 1 gibt einen Überblick über das Gesamtarteninventar und die Fangzahlen nach der Kempsonmethode.

Insgesamt wurden 8 Collembola-Arten mit 14.720 Individuen (14.476 Tiere aus Kempson- und 244 Tiere aus Motorexhaustorproben) registriert. Die Gruppe der Oribatei umfaßte 17 Arten mit insgesamt 8.564 Individuen (1.969 Tiere aus Kempson- und 6.595 Tiere aus Motorexhaustorproben). Gamasina wurden in den Untersuchungsflächen mit 11 Arten und insgesamt 953 Individuen (537 Tiere aus Kempson- und 416 Tiere aus Motorexhaustorproben) festgestellt. Bei den zusätzlich erfaßten 1.602 juvenilen Gamasina unterblieb, wie erwähnt, eine genauere Determination.

4.2 Vertikale Zonierung

Collembola, Oribatei und Gamasina können nach GISIN (1943), KLIMA (1956) und KARG (1961) nach den Lebensformtypen des Epigaion (Bodenoberflächenbewohner) und des Endogaion (Bewohner des Bodeninneren) eingeteilt werden. Die morphologische Ausprägung der Lebensformtypen ist bei Oribatei geringer (STRENZKE 1952) und tritt bei Collembola und Gamasina deutlicher hervor.

WEIGMANN (1973a) analysierte die Tiefenverteilung der Arten durch getrennte Auslese der Bodenhorizonte 0 – 4 cm, 4 – 8 cm und 8 – 12 cm Tiefe und aufgrund der unterschiedlichen morphologischen Ausprägungen der Lebensformtypen.

Da jedoch auch im Bodenhorizont 0 – 4 cm endogäische Fauna lebt, wurden hier als weiteres wichtiges Kriterium Motorexhaustorproben aus der unteren Andelzone ausgewertet. So konnte durch einen qualitativen wie quantitativen Vergleich mit dem 0 – 4 cm Bodenhorizont der Kempsonproben eine genauere Abgrenzung des Epigaion vorgenommen werden. Die Zuordnung der Arten zu den genannten Lebensformtypen ist in Tab. 1 dargestellt.

Epigaion

Nur selten wurden die bodenoberflächenbewohnenden Arten ausschließlich im oberen Bodenhorizont gefunden (Tab. 1). Hierfür gibt es methodische wie ökologische Ursachen: Über Arten, die nur mit wenigen Exemplaren registriert wurden, können keine verlässliche Aussagen hinsichtlich ihres bevorzugten Aufenthaltsortes gemacht werden. Nicht ausgeschlossen werden kann, daß einzelne Tiere durch die Probennahme selbst in tiefere Bodenschichten gelangten. Seltene Arten wurden deshalb nach Literaturangaben dem Lebensformtyp zugeordnet (z.B. WEIGMANN 1973a).

Tab. 1: Tiefenverteilung der Collembola, Oribatei und Gamasina in der unteren Andelzone bzw. im Brackwasservorland (Jahressummen aller Kempsonproben [Ind./1200 cm²])

	Bodenhorizonte			Summe
	0 – 4 cm	4 – 8 cm	8 – 12 cm	
EPIGAION				
Collembola				
<i>Archisotoma pulchella</i> (MONIEZ, 1890)	3102	2681	506	6289
<i>Brachystomella parvula</i> (SCHÄFER, 1896)	24	2		26
<i>Dicyrtoma minuta</i> (FABRICIUS, 1783)	1			1
<i>Folsomia sexoculata</i> (TULLBERG, 1871)	460	59	86	605
<i>Isotoma maritima</i> TULLBERG, 1871	59	18	9	86
<i>Isotoma viridis</i> BOURLET, 1839	75			75
Oribatei				
<i>Achipteria nitens</i> NICOLET, 1855			2	2
<i>Ameronothrus schneideri</i> (OUDEMANS, 1904)	22	2		24
<i>Carabodes labyrinthicus</i> (MICHAEL, 1879)	1			1
<i>Chamobates cuspidatus</i> (MICHAEL, 1884)	2		1	3
<i>Galumna lanceata</i> OUDEMANS, 1900			3	3
<i>Hermannia subglabra</i> BERLESE, 1910	4			4
<i>Hypochthonius rufulus</i> C. L. KOCH, 1836	2		4	6
<i>Liebstadia similis</i> (MICHAEL, 1888)	1			1
<i>Nanhermannia nanus</i> (NICOLET, 1855)		1	1	2
<i>Nothrus silvestris</i> NICOLET, 1855		2	1	3
<i>Paradamaeus clavipes</i> (HERRMANN, 1804)			1	1
<i>Platynothrus peltifer</i> (C. L. KOCH, 1840)	1	3	1	5
<i>Punctoribates quadrivertex</i> (HALBERT, 1920)	1509	343	23	1875
<i>Trichoribates novus</i> SELLNICK, 1928	1			1
Gamasina				
<i>Holoparasitus tirolensis</i> (SELLNICK, 1968)		1		1
<i>Leioseius salinus</i> (HALBERT, 1928)	5			5
<i>Macrocheles glaber</i> (MÜLLER, 1860)	3			3
<i>Neojordensia levis</i> (OUDEMANS ET VOIGTS, 1904)	21	5		26
<i>Parasitus trouessarti</i> (BERLESE, 1889)	17			17
<i>Pergamasus crassipes</i> (LINNE, 1758)	2		1	3
<i>Sejus necorniger</i> (OUDEMANS, 1903)	132	1	1	134
Summe	5444	3118	640	9202
ENDOGAION				
Collembola				
<i>Friesea mirabilis</i> (TULLBERG, 1871)	208	174	94	476
<i>Mesaphorura</i> sp.	811	472	326	1609
<i>Onychiurus debilis</i> (MONIEZ, 1890)	2845	1383	1081	5309
Oribatei				
<i>Oppiella neerlandica</i> (OUDEMANS, 1900)	4	14	17	35
GAMASINA				
<i>Dendrolaelaps halophilus</i> (WILLMANN, 1951)	140	132	63	335
<i>Pachylaelaps hispani</i> BERLESE, 1903		1		1
<i>Pseudoparasitus dentatus</i> (HALBERT, 1920)	4	6	2	12
Summe	4012	2182	1583	7777
OHNE ZUORDNUNG				
Oribatei				
<i>Eniochthonius minutissimus</i> (BERLESE, 1904)		1		1
<i>Hemileius initialis</i> (BERLESE, 1908)	1		1	2
Gesamtsumme:	9457	5301	2224	16982

Eine weitere Ursache für das Auftreten epigäischer Arten in tieferen Bodenschichten ist in spontanem oder periodischem Ausweichen vor ungünstigen abiotischen Faktoren, etwa vor Frösten oder Überflutungen, zu suchen. Trotzdem bleibt auch dann eine Zuordnung zum Epigaion sinnvoll, da sonst alle Lebensabläufe an der Bodenoberfläche stattfinden.

So gehört *Archisotoma pulchella* dem Lebensformtyp nach zum Epigaion, obwohl sie häufig in den tieferen Schichten auftrat. Nach STRENZKE (1955) schützt sich *Archisotoma pulchella* – ihr Hauptvorkommen liegt im Eulitoral – vor auflaufendem Hochwasser durch Verkriechen in verlassene Nereis-Gänge.

Folsomia sexoculata war besonders im Winter in tieferen Bodenschichten zu finden. WEIGMANN (1973b) beschreibt die Art als Bodenüberwinterer.

Für die übrigen epigäischen Collembola-Arten ergab sich die Lebensformzuordnung aufgrund ihrer Bevorzugung der oberen Bodenschicht und ihrer entsprechenden morphologischen Merkmalsausprägungen.

Für viele Oribatei-Arten, die nur in Einzelfunden registriert wurden, konnte die Zuordnung nur aufgrund von Literaturangaben (WEIGMANN 1973a) und ihrer entsprechenden morphologischen Merkmalsausprägung (größere Arten mit rel. dicker Cuticula und starker Pigmentierung) vorgenommen werden.

Punctoribates quadriverter wurde in der kalten Jahreszeit häufiger in tieferen Bodenschichten in deutlichen Aggregationen angetroffen. Außer dem jahreszeitlichen Ausweichen in tiefere Schichten zeigte diese epigäische Art auch ein entsprechendes Verhalten bei auflaufender Flut (s.u.).

Motorexhaustorproben bestätigten die gemachten Aussagen insbesondere für Gamasina. *Leioseius salinus*, *Neojordensia levis* und *Sejus necorniger* wurden regelmäßig mit dem Motorexhaustor erfaßt und können dem Epigaion zugeordnet werden. Für die übrigen epigäischen Gamasina-Arten wurde die Zuordnung wiederum aufgrund ihrer entsprechenden morphologischen Merkmalsausprägung vorgenommen (größere Arten mit längeren Beinen, rel. dicker Cuticula, starker Pigmentierung und starrem Hysterosoma).

Endogaion

Zu den endogäisch lebenden Collembola gehören *Friesea mirabilis*, die regelmäßig in geringen Abundanzen auch an der Bodenoberfläche anzutreffen war, *Mesaphorura sp.* und *Onychiurus debilis*.

Ein Vergleich zwischen Motorexhaustor- und Kempsonproben in der unteren Andelzone bei Simonsberg machte dies sehr deutlich: Während *Friesea mirabilis* in Kempsonproben der oberen Bodenschicht mit ca. 7.900 Ind./m² (0–4 cm; 18.7.87) vertreten war, wurden mit dem Motorexhaustor nur 11 Ind./m² (14.7.87) registriert. Ähnlich waren die Ergebnisse für die beiden anderen endogäischen Collembola-Arten: *Mesaphorura sp.* wurde mit dem Motorexhaustor überhaupt nicht, in Kempsonproben mit ca. 2.800 Ind./m² (0–4 cm; 18.7.87) erfaßt. *Onychiurus debilis* war in Kempsonproben mit ca. 35.200 Ind./m² (0–4 cm; 18.7.87) vertreten und wurde durch den Motorexhaustor mit nur 5 Ind./m² (14.7.87) registriert.

Oppiella neerlandica kann sicher dem Endogaion zugeordnet werden. Einerseits zeigte dies die quantitative Verteilung in den Bodenhorizonten (Tab. 1), andererseits wurde die Art mit keinem Exemplar durch den Motorexhaustor erfaßt.

Unter den Gamasina leben die Vertreter der Rhodacaridae durchweg endogäisch (KARG 1971). Dazu gehören die Arten der Gattungen *Rhodacarus* und *Dendrolaelaps*. Für *Dendrolaelaps halophilus*, *Pachylaelaps hispani* und *Pseudoparasitus dentatus* wird die Zuordnung zum Endogaion dadurch unterstützt, daß sie mit dem Motorexhaustor nicht registriert wurden.

Insgesamt waren die Artenzahlen der Bodenmesofauna biotopbedingt gering, da nur verhältnismäßig wenige Arten ökologisch an die extremen Lebensbedingungen in den hier untersuchten Vorlandbereichen angepaßt sind.

Etwa die Hälfte der epigäischen Arten sind Oribatei, von denen 9 Arten nur im Brackwasservorland auftraten (Abb. 1). Die Zahl endogäischer Arten war mit jeweils 3 (Collembola und Gamasina) und einer Oribatei-Art gering. Allerdings blieben 2 Oribatei-Arten hier unberücksichtigt, weil sie nicht sicher einer Lebensformgruppe zugeordnet werden konnten.

Sowohl im Epigaion wie auch im Endogaion traten Collembola insgesamt mit größter Dominanz auf (Abb. 1). Im Epigaion machten sie 77% der Gesamtindividuenzahl aus, im Endogaion sogar 95%. Epigäische Oribatei stellten mit 21% den zweitgrößten Individuenanteil, im Endogaion war ihr Anteil gering (0,5%). Gamasina traten im Epigaion mit ca. 2% der Individuen deutlich hinter den anderen Gruppen zurück, im Endogaion betrug ihr Individuenanteil 4,5%.

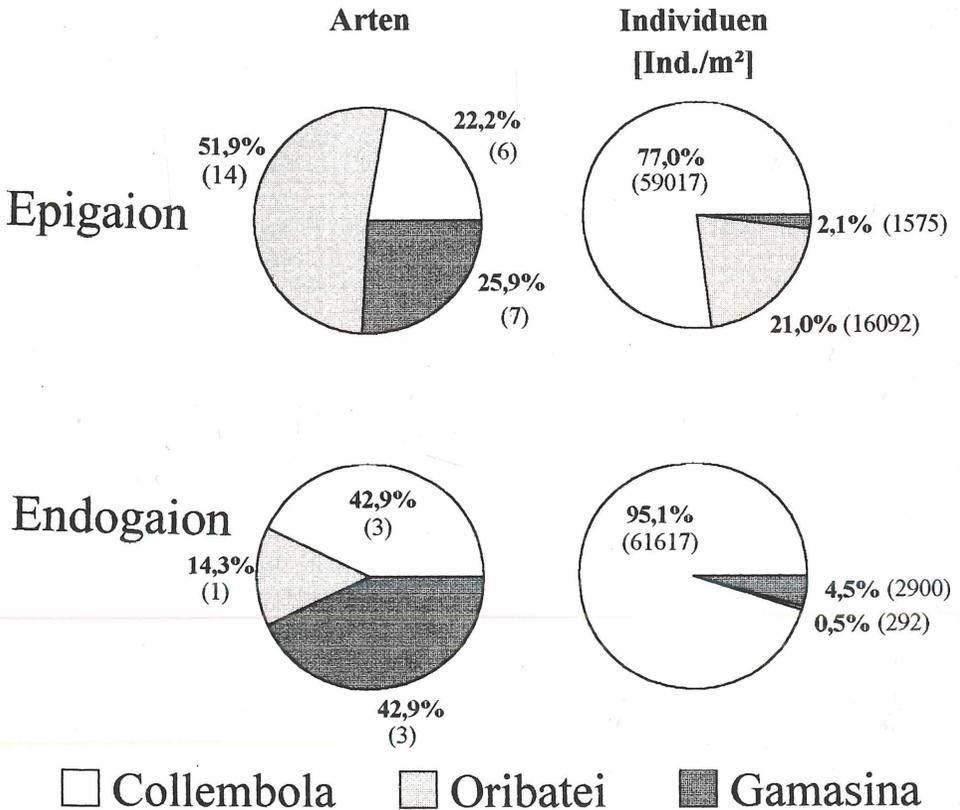


Abb. 1: Arten- und Individuenanteile der Collembola, Oribatei und Gamasina am Epigaion und Endogaion (Jahressummen aller Kempsonproben)

4.3 Jahresperiodizität

Nur für wenige Arten liegen bisher Kenntnisse über Anzahl der Generationen und über Entwicklungszeiten vor. WEIGMANN (1973b, 1975) gibt für einige Collembola und Oribatei nach verschiedenen Autoren eine Auflistung der Entwicklungszeiten. KARG (1971) macht für einige Gamasina, von denen die meisten jedoch nicht in Salzwiesen auftreten, nähere Angaben.

Bei Collembola können zu jeder Jahreszeit Jungtiere auftreten, jedoch ist in bestimmten Monaten für die jeweilige Art eine Häufung erkennbar. Nach WEIGMANN (1975) können kleine Oribatei-Arten mehrere Generationen pro Jahr hervorbringen, während große Arten höchstens eine Generation im Jahr erzeugen.

Bei vielen Arten kam es im Januar und Februar 1987 in den Untersuchungsflächen zum fast vollständigen Populationszusammenbruch. Der Grund dafür lag – wie schon bei WEIGMANN (1973a) für den Winter 1967/68 berichtet – an Eisschollen, die sich in dem ungewöhnlich kalten Winter in der Andelzone aufgeschichtet hatten. Das Auftauen des Eises dauerte bis Ende März und verursachte anhaltende Staunässe, die zu sauerstoffarmen Verhältnissen im Boden und auf der Bodenoberfläche führte.

Abb. 2 zeigt summarisch den phänologischen Verlauf der epigäischen und endogäischen Bodenmesofauna für alle Untersuchungsflächen in 1987. Das Endogaion hatte ein ausgeprägtes Frühjahrs-, Sommer- und Herbstmaximum. Die Abundanzen des Epigaions schwankten weniger im Jahresverlauf, lediglich im März und Oktober waren erhöhte Abundanzen gegenüber dem restlichen Untersuchungszeitraum festzustellen. Im folgenden wird das jahresperiodische Auftreten der häufigeren Arten dargestellt. Dabei konnte grundsätzlich zwischen zwei phänologischen Gruppen, Arten mit 1 Generation und Arten mit 2 bis 3 Generationen im Jahr, unterschieden werden.

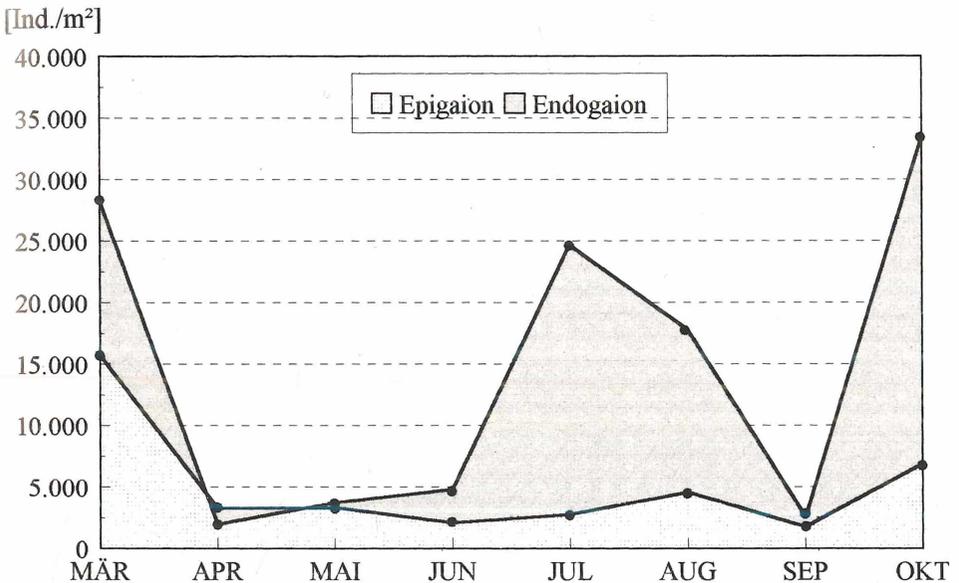


Abb. 2: Phänologie der epigäischen und endogäischen Bodenmesofauna (alle Untersuchungsflächen, 1987)

Epigaion

Folsomia sexoculata trat nur im Herbst und Winter (Oktober bis März) mit höheren Abundanzen in den Untersuchungsflächen auf (Abb. 3). WEIGMANN (1973b) stellte im unteren Rotschwingelrasen Ähnliches fest und beobachtete zusätzlich ein Mai-Juni-Maximum der Jungtiere. Er nimmt wenigstens 2 Generationen pro Jahr an.

Archisotoma pulchella, deren Hauptverbreitung im Eulitoral liegt, trat in allen Untersuchungsflächen vereinzelt auf, in der unteren Anadelzone bei Simonsberg im November und Dezember 1986 in Massen (umgerechnet mit mehr als 420.000 Ind./m²). Derart große Aggregationen lassen sich mit dem Verkriechen in Bodengänge bei auflaufender Flut erklären. Eine phänologische Deutung der Ergebnisse muß unterbleiben, da die Untersuchungsflächen offenbar nicht regelmäßig von *Archisotoma pulchella* besiedelt werden.

Punctoribates quadrivertex hatte in Übereinstimmung mit WEIGMANN (1973a) ein Frühjahrsmaximum (März/April), ein Herbstmaximum (Oktober/November) und ein stets geringeres Sommermaximum (August / September). Danach würde die 1. Generation im März bis April entwickelt sein (Entwicklungsdauer ca. 4 – 6 Monate), die 2. Generation folgt im August bis September (Entwicklungsdauer ca. 4 – 5 Monate) und die 3. Generation im Oktober bis November (Entwicklungsdauer ca. 2 – 3 Monate). *Punctoribates quadrivertex* wurde in der kalten Jahreszeit häufiger in tieferen Schichten (4 – 12 cm Tiefe) angetroffen und trat dann auch deutlich aggregiert auf. Möglicherweise täuschen also die November- und Dezemberfunde höhere Besiedlungsdichten vor als tatsächlich vorhanden (Abb. 3).

Im Gegensatz zu *Punctoribates quadrivertex* gehört *Ameronothrus schneideri* zu den größeren Oribatei-Arten. WEIGMANN (1975) stellt die Phänologie dieser typischen Salzwiesenart dar: *Ameronothrus schneideri* ist ovovivipar und beansprucht für einen vollständigen Entwicklungszyklus einschließlich Embryonalentwicklung etwa 11 Monate. Die höchsten Abundanzen der adulten Tiere wurden, nach Angabe des Autors, von Ende Mai bis August festgestellt.

Diese Angaben decken sich mit den vorliegenden Untersuchungsergebnissen, wenngleich *Ameronothrus schneideri* insgesamt nur in geringen und schwankenden Abundanzen in der unteren Anadelzone auftrat (Abb. 3). Die Augustwerte lagen hier bei ca. 100 Ind./m² (Kempsonproben) bzw. bei ca. 150 Ind./m² (Motorexhaustorproben), während WEIGMANN (1973a) in der oberen Anadelzone ca. 700 Ind./m² (Kempsonproben) registriert hatte.

Sejus necorniger gehört zu den größeren epigäischen Gamasina. Wie auch bei *Ameronothrus schneideri* setzte die Entwicklung der Population erst im Juni ein (Abb. 3). Möglicherweise entwickelt *Sejus necorniger* ebenfalls nur eine Generation pro Jahr.

Endogaion

Onychiurus debilis zeigte ein deutliches Frühjahrsmaximum (März), ein Sommermaximum (Juli) und ein Herbstmaximum (Oktober) (Abb. 3). HALE (1965) beschreibt für *Onychiurus latus* eine genaue Synchronisation der Entwicklungszeiten innerhalb der Population, möglicherweise ausgelöst durch einen Spätfrost im Frühjahr, den nur das Eistadium überstanden hatte. So ließe sich auch der deutlich synchronisierte phänologische Verlauf hier erklären, der durch den Eiswinter (1986/87) hervorgerufen wurde.

Die Entwicklung der 1. Generation dauerte von Oktober bis März (ca. 5 Monate), die Entwicklung der 2. Generation von März bis Juli (ca. 4 Monate) und die Entwicklung der 3. Generation von Juli bis Oktober (ca. 3 Monate). HALE (1965) nennt für verschiedene *Onychiurus*-Arten Entwicklungszeiten von ca. 85 bis 100 Tagen bei konstant 15 °C; im Frei-

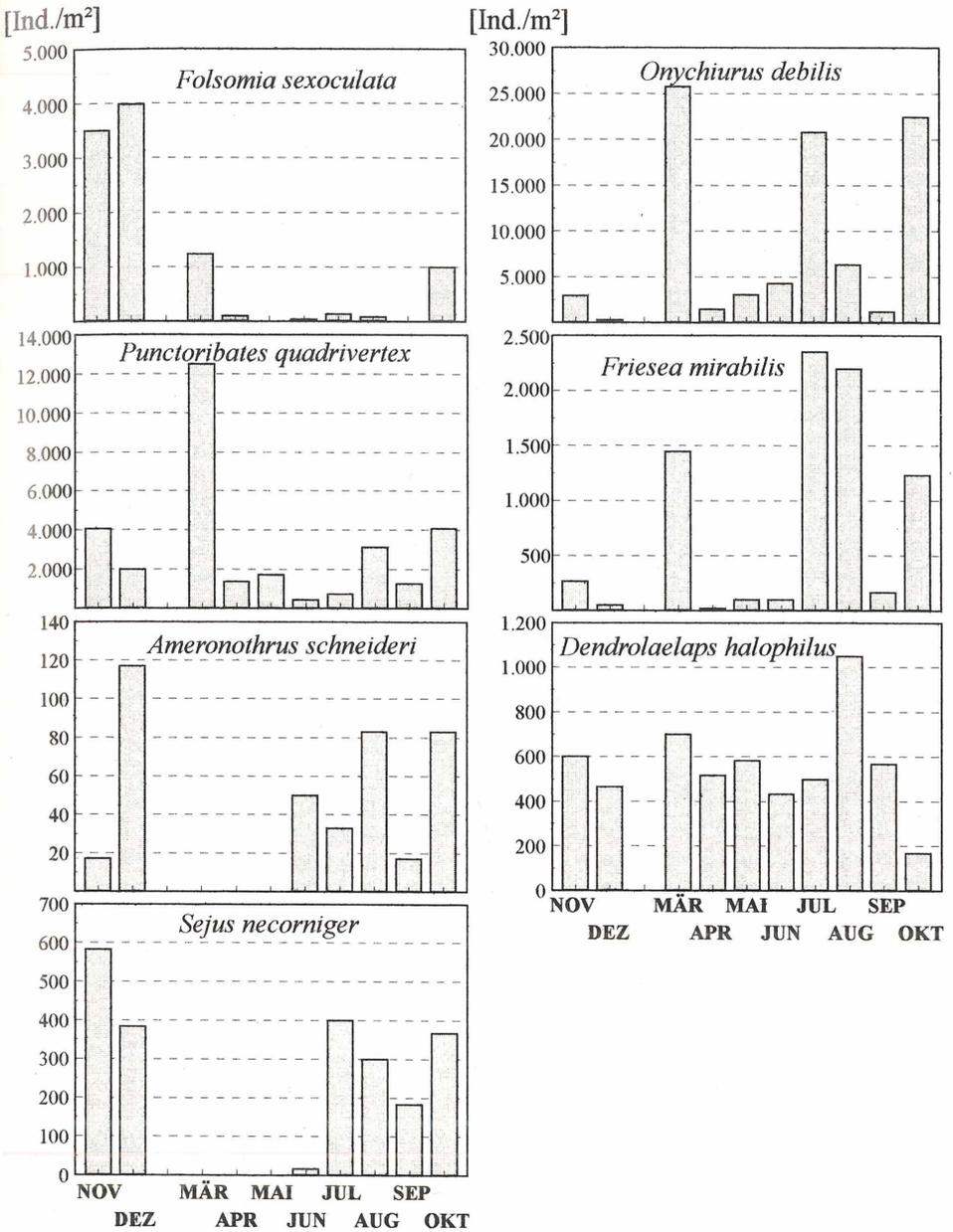


Abb. 3: Phänologie von *Folsomia sexoculata*, *Punctoribates quadrivertex*, *Ameronothrus schneideri*, *Sejus necorniger*, *Onychiurus debilis*, *Friesea mirabilis* und *Dendrolaelaps halophilus* (alle Untersuchungsflächen)

land waren die Entwicklungszeiten aufgrund geringerer Durchschnittstemperaturen länger. Obwohl eine direkte Übertragung dieser Daten auf *Onychiurus debilis* nicht möglich ist, stimmen die Entwicklungszeiträume doch gut überein.

Die Ergebnisse für *Friesea mirabilis* stimmen nur bedingt mit denen von WEIGMANN (1973b) überein. Er beschreibt für Dezember und Januar ein Hauptmaximum und ein zusätzliches für Juni bzw. Juli im oberen Rotschwingelrasen. Dagegen wurde hier in der unteren Andelzone ein Frühjahrsmaximum im März, ein Sommermaximum (Juli/August) und ein Herbstmaximum im Oktober festgestellt (Abb. 3). Andere Autoren (HAARLOV 1960, HALE 1966) sprechen von einem stärkeren Herbstmaximum. Zumindest in einem Eiswinter fällt in der unteren Andelzone ein Wintermaximum aus.

Dendrolaelaps halophilus trat in der unteren Andelzone mit großer Konstanz auf. Deutlich erhöhte Abundanzen waren nur im August feststellbar. Eine Synchronisation der Entwicklungszeiten wie bei *Onychiurus debilis* schien nicht gegeben zu sein, so daß Aussagen über die Anzahl der Generationen nicht gemacht werden können (Abb. 3).

4.4 Verteilungsregulierende Faktoren

Die Fauna der unteren Andelzone und des Brackwasservorlandes ist das ganze Jahr über einem Faktorenkomplex aus Überflutungen, schwankenden Salzgehalten und hohen Bodenwassergehalten ausgesetzt. Auch die Bodenmesofauna ist in vielfältiger Weise ökologisch an diese extremen Lebensbedingungen angepaßt.

4.4.1 Vergleich der Untersuchungsflächen in der unteren Andelzone

Für die Untersuchungen in der unteren Andelzone wurden die exponiertesten Andelrasen ausgewählt, sofern diese nicht inselartig isoliert lagen (vgl. Kap. 2.2). Trotzdem differierte das Höhenniveau dieser 4 Flächen von ca. 0 cm bis 20 cm über MThw und damit auch ihre Überflutungshäufigkeit. Eine Besiedlung neuentstandener Andelrasen kann für die hier untersuchten Tiergruppen lediglich aus höher gelegenen Salzwiesen zonen erfolgen, so daß das Alter der Flächen einen bedeutenden Einfluß auf ihre Besiedlung haben wird.

Tab. 2 zeigt die Besiedlung der vier untersuchten Andelstandorte im Vergleich. Die höchsten Gesamtindividuen- und Artenzahlen wurden in der Untersuchungsfläche Simonsberg, die geringsten in der Untersuchungsfläche Klanxbüll festgestellt.

Größte Unterschiede in der Besiedlungsdichte wurden bei *Collembola* registriert. In Simonsberg lag ihre Besiedlungsdichte bei über 100.000 Ind./m², in Klanxbüll dagegen nur 460 Ind./m². Die Artenzahlen der Springschwänze schwankte lediglich zwischen 8 (Edendorf) und 6 (Fahretoft bzw. Klanxbüll).

Die Besiedlungsdichten der Oribatei und Gamasina zeigten im Standortvergleich keine so große Schwankungsbreiten. Allerdings unterschieden sich die Artenzahlen der Gamasina z. T. erheblich, wobei wiederum die Untersuchungsfläche Simonsberg höchste (7 Arten) und die Untersuchungsfläche Klanxbüll niedrigste (2 Arten) Werte hatte.

Die Ursache für die unterschiedliche Besiedlung dieser scheinbar homogenen Lebensräume liegt in regional unterschiedlich ausgeprägten Faktorenkonstellationen. Neben dem Alter der Flächen, das hier nicht feststellbar war, und ihrem MThw-Niveau war auch der Grad der Wasserübersättigung des Bodens von Bedeutung. Offenbar war die anhaltende Stauflut in der Untersuchungsfläche Klanxbüll die Ursache für eine äußerst geringe Besiedlung durch *Collembola*. Hierfür sprach auch das überdurchschnittlich häufige Auf-

Tab. 2: Vergleich der Untersuchungsflächen in der unteren Andelzone

Art	Besiedlungsdichte [Ind./m ²]			
	Edendorf	Simonsberg	Fahretoft	Klanxbüll
EPIGAION				
Collembola				
<i>Archisotoma pulchella</i>	1100	53680	490	80
<i>Brachystomella parvula</i>	110	40	20	10
<i>Folsomia sexoculata</i>	2080	760	0	10
<i>Isotoma maritima</i>	60	640	160	0
<i>Isotoma viridis</i>	630	0	0	0
Summe:	3980	55120	670	100
Oribatei				
<i>Ameronothrus schneideri</i>	10	110	90	20
<i>Carabodes labyrinthicus</i>	0	0	0	10
<i>Hermannia subglabra</i>	0	10	30	0
<i>Hypochthonius rufulus</i>	0	10	0	0
<i>Paradamaeus clavipes</i>	0	0	10	0
<i>Punctoribates quadrivertex</i>	4800	4450	3240	6160
<i>Trichoribates novus</i>	10	0	0	0
Summe:	4820	4580	3370	6190
Gamasina				
<i>Leioseius salinus</i>	0	50	0	0
<i>Macrocheles glaber</i>	30	0	0	0
<i>Neojordensia levis</i>	0	260	0	0
<i>Parasitus trouessarti</i>	90	50	20	0
<i>Pergamasus crassipes</i>	30	0	0	0
<i>Sejus necorniger</i>	50	160	330	630
Summe:	200	520	350	630
ENDOGAION				
Collembola				
<i>Friesea mirabilis</i>	400	2480	1740	40
<i>Mesaphorura sp.</i>	350	6710	8810	30
<i>Onychiurus debilis</i>	5530	39340	7700	290
Summe:	6280	48530	18250	360
Oribatei				
<i>Oppiella neerlandica</i>	0	330	20	0
Summe:	0	330	20	0
Gamasina				
<i>Dendrolaelaps halophilus</i>	750	500	1110	950
<i>Pachylaelaps hispani</i>	0	10	0	0
<i>Pseudoparasitus dentatus</i>	0	120	0	0
Summe:	750	630	1110	950
Gesamtindividuenzahl [Ind./m ²]:	16030	109830	23770	8230
Gesamtartenzahl:	16	19	14	11

treten von *Sejus necorniger*, dessen Lebensraum in nassen Substraten (an Schilf- und Salicorniawurzeln) liegt (KARG 1971). Auch *Punctoribates quadrivertex* und *Dendrolaelaps halophilus* schienen von den nassen Bodenverhältnissen eher begünstigt zu werden.

Die höchsten Besiedlungsdichten und Artenzahlen in Simonsberg können in erster Linie auf die im Vergleich zu Edendorf und Fahretoft höher gelegene Untersuchungsfläche zurückgeführt werden. Auch endogäische Collembola und Oribatei fanden in der Untersuchungsfläche Simonsberg günstigere Bedingungen vor, und Arten der Oberen Salzwiese (*Hermannia subglabra* und *Hypochthonius rufulus*) drangen hier vereinzelt in die untere Anadelzone ein.

4.4.2 Einfluß der Bodensalinität

Die Salinität der Bodenlösung in gezeitenbeeinflussten Vorländern wird in komplexer Weise von den Faktoren Überflutungen, Bodenprofile und -gefüge und Witterung reguliert (WEIGMANN 1973a). Im Bereich der Elbmündung besteht ein natürlicher Salzgradient mit steigenden Salzgehalten von den Untersuchungsflächen Neufeld und Neufelderkoog bis in den euhalinen Bereich der Vorländer von Friedrichskoog (Untersuchungsfläche Edendorf). Im Jahresdurchschnitt lag die Salinität der Bodenlösung der Untersuchungsfläche Neufeld bei 5,2‰, bei einer Schwankungsbreite von 2,7‰ bis 7,9‰. In der ca. 5 km entfernten Untersuchungsfläche Neufelderkoog betrug der mittlere Salzgehalt 14,1‰ (Minimalwert 6,0‰ und Maximalwert 20,9‰). Alle übrigen Untersuchungsflächen standen nicht unter dem Süßwassereinfluß der Elbe und hatten eine durchschnittliche Bodensalinität von 28,3‰ (Minimalwert 13,8‰ und Maximalwert 53,3‰).

Dieser natürlicher Salzgradient konnte hinsichtlich seiner verteilungsregulierenden Wirkung auf die Bodenmesofauna untersucht werden. Tab. 3 zeigt neben den genannten Salinitätswerten der Bodenlösung die ermittelten Besiedlungsdichten der untersuchten Arten; für die 4 Standorte der unteren Anadelzone sind die Salzgehaltswerte und die Abundanzen als Durchschnittswerte zusammengefaßt.

Die in Tab. 3 vorgenommene Zuordnung in halotopobionte, salztolerante und salzmeidende Arten wurde aufgrund der ermittelten Besiedlungsdichten und nach Literaturlauswertung durchgeführt (GISIN 1960, KARG 1971, WEIGMANN 1973a, WEIGMANN & KRATZ 1981, FJELLBERG 1980). Als halotopobiont wurden Arten bezeichnet, die bisher ausschließlich in salzhaltigen Biotopen nachgewiesen wurden. Salztolerante Arten haben ihren Verbreitungsschwerpunkt in salzfreien Biotopen, salzmeidende Arten werden allenfalls als Zufallsfunde in Salzbiotopen registriert.

Im Epigaion wurden insgesamt 8 halotopobionte, 10 salztolerante und 8 salzmeidende Arten festgestellt. Einige der halotopobionten Arten waren auch mit geringen Abundanzen im Brackwasservorland zu finden, wie z.B. *Archisotoma pulchella* und *Punctoribates quadrivertex*. *Folsomia sexoculata* wurde an der Station Neufeld mit 2.600 Ind./m² registriert, an der Station Neufelderkoog nur mit geringen Abundanzen und in der unteren Anadelzone mit ca. 600 Ind./m². Die Art kommt nur in Salzbiotopen vor, hat allerdings ihr Optimum in der Rotschwingelzone (WEIGMANN 1973a) und wurde deshalb in der unteren Anadelzone nur mit geringeren Besiedlungsdichten festgestellt. Weshalb *Folsomia sexoculata* an der Station Neufeld offenbar günstigere Bedingungen vorfand, muß unklar bleiben, eine salzmeidende Biotoppräferenz kann daraus nicht abgeleitet werden.

Galumna lanceata und *Hypochthonius rufulus* haben nach WEIGMANN & KRATZ (1981) in Küstenvegetationen ein Nebenvorkommen und treten subrezedent bis rezedent an Binnenlandsalzstellen auf (WEIGMANN 1973a). *Liebstadia similis* und *Platynothrus peltifer* sind eurytope salztolerante Arten, die regelmäßig in der Oberen Salzwiese angetroffen werden.

Tab. 3: Besiedlung der Bodenmesofauna im natürlichen Salzgradienten der Untersuchungsflächen des Elbeästuars (Besiedlungsdichten der euhalinen Stationen ED = Edendorf, SI = Simonsberg, FA = Fahretoft und KL = Klanxbüll als Mittelwerte)

	Brackwasservorland	untere Anadelzone	
	Station Neufeld	Station Neufelderkoog	Stationen ED, SI, FA, KL
Salinität der Bodenlösung [‰]			
Mittelwert:	5,2	14,1	28,3
Minimum:	2,7	6,0	13,8
Maximum:	7,9	20,9	53,3
Besiedlungsdichte [Ind./m²]			
EPIGAION			
halotopobiont			
<i>Archisotoma pulchella</i>	3258	3025	11533
<i>Isotoma maritima</i>	0	0	183
<i>Folsomia sexoculata</i>	2600	67	592
<i>Ameronothrus schneideri</i>	0	8	50
<i>Hermannia subglabra</i>	0	0	8
<i>Punctoribates quadriverter</i>	42	42	3883
<i>Leiioseius salinus</i>	0	0	8
<i>Parasitus trouessarti</i>	0	8	33
salztolerant			
<i>Isotoma viridis</i>	8	92	133
<i>Brachystomella parvula</i>	50	17	42
<i>Galumna lanceata</i>	8	17	0
<i>Hypochthonius rufulus</i>	33	8	0
<i>Liebstadia similis</i>	8	0	0
<i>Platynothrus peltifer</i>	33	8	0
<i>Macrocheles glaber</i>	0	0	8
<i>Neojordensia levis</i>	0	0	58
<i>Pergamasus crassipes</i>	0	0	8
<i>Sejus necorniger</i>	8	133	242
salzmeidend			
<i>Dicyrtoma minuta</i>	8	0	0
<i>Achipteria nitens</i>	0	17	0
<i>Carabodes labyrinthicus</i>	0	0	<1
<i>Chamobates cuspidatus</i>	0	25	0
<i>Nanhermannia nanus</i>	8	8	0
<i>Nothrus silvestris</i>	8	17	0
<i>Paradamaeus clavipes</i>	0	0	<1
<i>Trichoribates novus</i>	0	0	<1
<i>Holoparasitus tirolensis</i>	8	0	0
ENDOGAION			
halotopobiont			
<i>Onychiurus debilis</i>	158	33	11016
<i>Dendrolaelaps halophilus</i>	0	33	692
salztolerant			
<i>Friesea mirabilis</i>	58	25	975
<i>Pseudoparasitus dentatus</i>	0	0	25
<i>Oppiella neerlandica</i>	0	0	75

Macrocheles glaber, *Neojordensia levis* und *Pergamasus crassipes* besiedeln auch zahlreiche salzfreie Biotope (KARG 1971), obwohl sie hier nur im euhalinen Bereich gefunden wurden.

Alle salzmeidenden Arten stellten in der unteren Andelzone zufällige Einzelfunde dar oder wurden in geringen Abundanzen im Brackwasservorland registriert.

Im Endogaion wurden insgesamt 2 halotopobionte und 3 salztolerante Arten festgestellt. *Pseudoparasitus dentatus* besiedelt nach KARG (1971) auch salzfreie Biotope, wurde hier jedoch nicht im Brackwasserbereich gefunden. Das gleiche gilt für *Oppiella neerlandica*, die nach WEIGMANN & KRATZ (1981) auch Moore und mesophile Wälder besiedelt.

4.4.3 Dynamik der Oberflächenbesiedlung

Auch epigäische Arten der Bodenmesofauna können sich unter bestimmten Voraussetzungen in tiefere Bodenschichten verkriechen. Um die Dynamik der Oberflächenbesiedlung zu erfassen, wurden an 2 Julitagen in 1- bis 3-stündigen Intervallen zwischen den Hochwassern in der unteren Andelzone bei Simonsberg Motorexhaustorproben genommen. Parallel dazu wurde die rel. Luftfeuchte an der Bodenoberfläche gemessen, da zu vermuten war, daß die durchweg feuchtigkeitsliebende Bodenmesofauna der Andelzone besonders empfindlich auf Luftfeuchteschwankungen reagiert.

Beide Untersuchungstage waren niederschlagsfrei. Am 13.7.87 herrschten nord-westliche Winde der Stärke 5 – 6 vor, es war bewölkt, das Nachmittagshochwasser erreichte um ca. 16.30 Uhr die untere Andelzone. Die höchste Temperatur an der Bodenoberfläche wurde mit 20,1°C kurz vor dem Nachmittagshochwasser gemessen. Der 2. Untersuchungstag

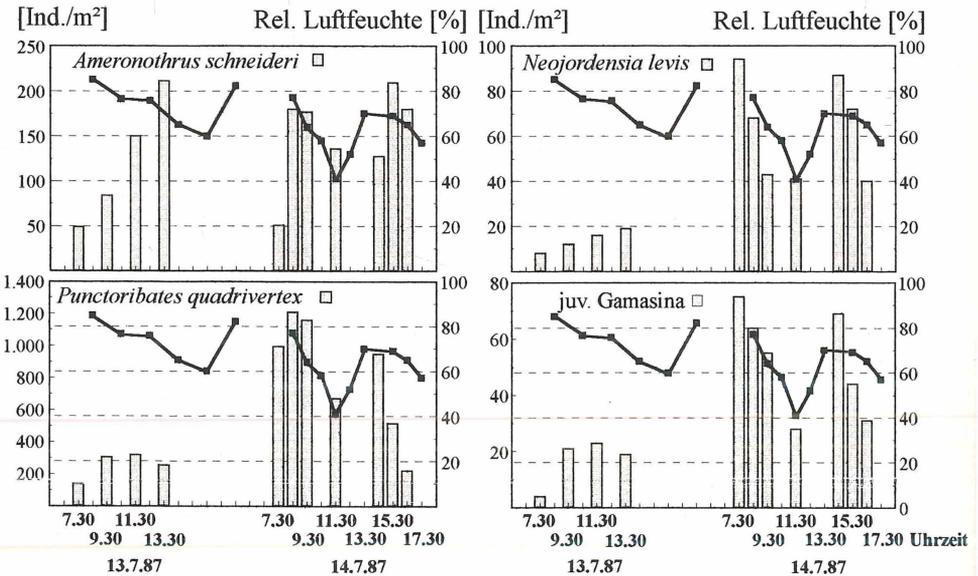


Abb. 4: Oberflächenbesiedlung von *Ameronothrus schneideri*, *Punctoribates quadrivertex*, *Neojordensia levis* und juvenilen *Gamasina* im Tagesverlauf (Motorexhaustorproben) und rel. Luftfeuchte an der Bodenoberfläche.

(14.7.87) war windstill und ab ca. 11.30 Uhr sonnig. Die höchste Temperatur an der Bodenoberfläche wurde mit 24,3°C um 12.00 Uhr gemessen, auch dieses Nachmittagshochwasser (ca. 17.30 Uhr) lief hoch auf und überflutete die Anedelzone vollständig.

Die relative Luftfeuchtigkeit an der Bodenoberfläche erreichte am 1. Untersuchungstag mit 60% unmittelbar vor dem Nachmittagshochwasser seinen niedrigsten Wert. Am 2. Untersuchungstag lag der Wert um 11.30 Uhr mit 41% am niedrigsten.

An beiden Untersuchungstagen war die Oberflächenbesiedlung von *Ameronothrus schneideri* um 7.30 Uhr etwa gleich groß (ca. 50 adulte Tiere pro m²) und zeigte zunächst steigende Tendenz (Abb. 4). Während am 1. Untersuchungstag mit ausgeglichenen Luftfeuchtwerten steigende Oberflächenbesiedlung bis 3 Stunden vor dem Nachmittagshochwasser zu verzeichnen war, sank die Besiedlungsdichte am 2. Untersuchungstag vorübergehend bei Unterschreiten 60%-iger Luftfeuchtigkeit.

Punctoribates quadrivertex und *Neojordensia levis* wurden schon am Morgen des 1. Untersuchungstages im Vergleich zum 2. Untersuchungstag mit wesentlich geringeren Abundanzan an der Bodenoberfläche registriert. Am 2. Untersuchungstag war auch für diese beiden Arten und die juvenilen Gamasina insgesamt eine deutlich sinkende Oberflächenbesiedlung bei sinkender Luftfeuchtigkeit feststellbar (Abb. 4). Demnach begannen *Punctoribates quadrivertex* etwa bei Unterschreiten 60%-iger Luftfeuchte und *Neojordensia levis* bei Unterschreiten 70%-iger Luftfeuchte mit vertikaler Abwanderung. Beide Populationen beteiligten sich mit jeweils bis zu 50% an der Abwanderung, mit steigenden Luftfeuchtwerten stieg auch die Oberflächenbesiedlung wieder an.

Hingewiesen sei besonders bei *Punctoribates quadrivertex* auf eine fast vollständige vertikale Abwanderung am 2. Untersuchungstag unmittelbar vor dem Nachmittagshochwasser, die als Überflutungsschutz diskutiert werden kann (s.u.).

4.4.4 Räuber-Beute-Beziehungen

Neben den Gamasina, die fast ausschließlich räuberisch leben (KARG 1961), wird von den hier bearbeiteten Tiergruppen nur noch *Friesea mirabilis* eine episitische Lebensweise zu geschrieben (GISIN 1960). Als Beutetiere für Raubmilben kommen Collembola, Nematoda, Insektenlarven und -eier, sowie juvenile Oribatei und andere Milben in Frage (KARG 1961). Es werden nach Gestalt und Bezahnung der Cheliceren 3 Spezialisationsgruppen unterschieden:

Nematophage Gamasina (Nematoda-Verzehrer)

Oligophage Gamasina (Collembola- und Acari-Verzehrer)

Polyphage Gamasina (Collembola-, Acari-, Nematoda- und Insektenlarven-Verzehrer)

Im folgenden werden die Nahrungsbeziehungen der Gamasina in der Anedelzone auf der Grundlage einer funktionsmorphologischen mikroskopischen Analyse der Cheliceren und nach Literaturangaben zur Nahrungspräferenz der Arten dargestellt (Abb. 5).

Ergebnisse der mikroskopischen Analyse der Cheliceren finden sich in Tab. 4. Unter der wirksamen Chelicerenlänge wird die Länge des kürzeren Digitus (Lade) von seiner Spitze zum Berührungspunkt beider Laden verstanden. Die Zahnform wird unterschieden in haken- und kegelförmig unabhängig von ihrer Größe. Die Zahnanzahl beschreibt die Lage der Zähne auf den Laden, z.B. nur im distalen Bereich der Digniti oder zweireihig angeordnet auf dem Digitus fixus. Mit Paßgenauigkeit ist das Ineinanderfügen der beiden Ladenbezahnungen, also die Präzision des „Pinzettengriffs“, gemeint.

Tab. 4: Cheliceren der Gamasina in Größe und Form nach mikroskopischer Analyse (Erläuterung im Text) mm = Männchen, ww = Weibchen

Art	Anzahl der Zähne auf dem				wirksame Chelicerenlänge [μ m]		Zahnform, Zahnanordnung und Paßgenauigkeit
	Digitus fixus		Digitus mobilis		mm	ww	
	mm	ww	mm	ww			
EPIGAION							
<i>Pergamasus crassipes</i>	3	3	7	7	137	163	hakenförmig und kegelförmig
<i>Parasitus trouessarti</i>	2		2		104		hakenförmig paßgenau
<i>Sejus necorniger</i>	2	2	2	2	39	44	kegelförmig, nur distal bezahnt, paßgenau
<i>Neojordensia levis</i>	6	10	3	3	29	34	kegelförmig, auf D. fixus zweireihig
<i>Leioseius salinus</i>	4	5	3	3	21	26	hakenförmig und kegelförmig
ENDOGAION							
<i>Rhodacarus strenzkei</i>	3	6	1	4	52	78	mm: kegelförmig, ww: hakenförmig
<i>Pseudoparasitus dentatus</i>		6		3		52	kegelförmig, auf D. fixus zweireihig
<i>Pachylaelaps hispani</i>	3		2		42		kegelförmig, nur distal bezahnt, paßgenau
<i>Dendrolaelaps halophilus</i>	3	8	2	4	26	29	kegelförmig, ww: auf D. fixus zweireihig

Epigaion

Pergamasus crassipes besaß von den in der Andelzone festgestellten Gamasina die größte wirksame Chelicerenlänge. Die Raubmilbe wird von KARG (1961) dem oligophagen Typ zugeordnet und als Predator von Collembola aufgrund von Fütterungsversuchen bezeichnet. Als Beutetierarten kommen in der Andelzone *Isotoma*-Arten, *Folsomia sexoculata* und *Archisotoma maritima* in Betracht.

Nach KARG (1983) weisen die Cheliceren der Arten einer Gattung auf ein gleichartiges Beutespektrum. So bevorzugen nach Angabe des Autors *Parasitus*-Arten Nematoda als Nahrung. Das kann hier nicht bestätigt werden: *Parasitus trouessarti* weist sich durch seine Chelicerenform und -größe deutlich als oligophag aus. Sein Nahrungsspektrum ist danach vergleichbar mit dem von *Pergamasus crassipes*.

Sejus necorniger ist – trotz seiner Körpergröße – aufgrund der pinzettenförmigen Cheliceren nematophag.

Die Familie Podocnidae, zu der auch *Neojordensia levis* gehört, ernährt sich nach KARG (1971) von Springschwänzen und Modermilben. Die Bezahnung deutet für die Weibchen

jedoch auf eine polyphage Ernährung hin. Aufgrund der geringen Größe der Cheliceren kommen nur Oribatei-Larven, juvenile Collembola, kleine Insektenlarven und Nematoda in Frage.

Leioseius salinus hat ein ähnlich breites Nahrungsspektrum, wegen der geringen Chelicerengröße jedoch ohne Collembola.

Endogaion

Die Arten der Gattung *Rhodacarus* verzehren nach KARG (1983) Nematoda und kleine endogäische Collembola. Die mikroskopische Analyse ergab jedoch für *Rhodacarus strenzkei* einen deutlichen Sexualdimorphismus der Cheliceren. Einerseits verhält sich die Chelicerengröße des Weibchens zu der des Männchens wie 3 : 2 – bei etwa gleicher Körpergröße –, andererseits deutet die Bezahnung des Männchens auf nematophage Ernährung, während das Weibchen offenbar von Collembola lebt. Hier kommen wiederum nur juvenile *Onychiurus debilis* und *Mesaphorura sp.* in Frage.

Pseudoparasitus dentatus erscheint aufgrund der Bezahnung nicht sehr spezialisiert. Eine nähere Einordnung konnte auch wegen fehlender Literaturangaben nicht vorgenommen werden.

Die Arten der Gattungen *Pachylaelaps* und *Dendrolaelaps* bevorzugen nach KARG (1983) Nematoda. Die Chelicerenformen von *Pachylaelaps hispani* und *Dendrolaelaps halophilus* bestätigen das. Möglicherweise ist das Nahrungsspektrum weiblicher *D. halophilus* jedoch breiter.

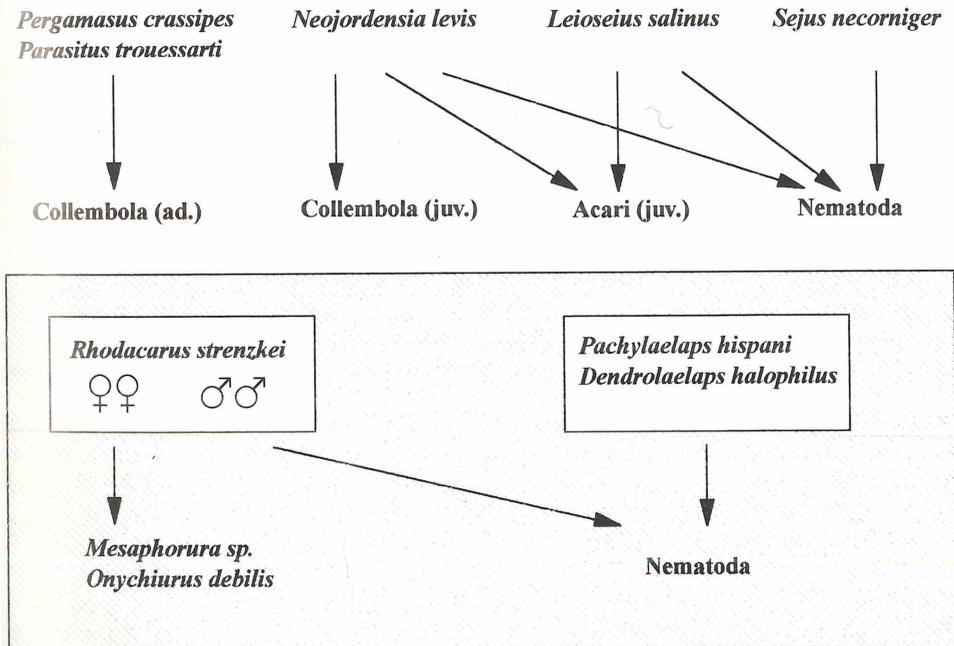


Abb. 5: Räuber-Beute-Beziehungen der untersuchten Arten in der unteren Andelzone

5. Diskussion

Obwohl über aggregiertes Auftreten der Bodenmesofauna wiederholt berichtet worden ist (z.B. JOOSSE 1983, WEIGMANN 1984), fällt die Berücksichtigung dieses Verhaltens bei der Auswertung freilandökologischer Daten außerordentlich schwer. Auch hier konnte möglicherweise nicht immer deutlich zwischen jahreszeitlich bedingten Populationsschwankungen und verhaltensbedingten Aggregationen unterschieden werden. Zufällig erfaßte Aggregationen können Populationszunahmen lediglich vortäuschen.

Besonders deutliche Aggregationen wurden für einige Arten festgestellt. So wurden „Rückzugsnester“ von *Archisotoma pulchella*, die eine Schutzfunktion vor Verdriftung durch die auflaufende Flut haben, registriert, sowie Überwinterungsaggregationen von *Folsomia sexoculata* und z.T. auch von *Punctoribates quadrivertex*.

Die Kempsonmethode stellt die allgemein akzeptierte Standardmethode zur Erfassung der Bodenmesofauna dar. Auch bei tonigen Böden der Salzwiesen wurde sie erfolgreich angewendet. Vergleicht man die Ergebnisse der Kempsonmethode hinsichtlich der epigäischen Bodenmesofauna mit Ergebnissen der Motorexhaustormethode, so stellt man in den Motorexhaustorproben deutliche Erfassungsdifferenzen fest. Lediglich bei *Ameronothrus schneideri* stimmten die durchschnittlichen Besiedlungsdichten beider Methoden etwa überein. Die übrigen Horn- und Raubmilben und vor allem Springschwänze waren in den Motorexhaustorproben erheblich unterrepräsentiert. Möglicherweise ist aber auch die Dynamik der Oberflächenbesiedlung epigäischer Formen wesentlich ausgeprägter, und die unterschiedliche Fängigkeit der Methoden in der regelmäßigen Besiedlung oberflächennaher Bodenschichten durch das Epigaion begründet.

Für Oribatei und Collembola liegen Untersuchungen verschiedener Autoren zur Gezeitenrhythmik vor. SCHULTE (1973) weist für *Ameronothrus marinus* im Felslitoral einen freilaufenden Aktivitätsrhythmus mit der Periodendauer von 12,3 Stunden nach. Allerdings wird die Intensität und vertikale Richtung der Lokomotionsschübe primär vom täglichen Licht-Dunkel-Wechsel bestimmt. Die ökologische Bedeutung liegt nach Angaben des Autors in einer erheblichen Verkürzung der Überflutungszeit und damit Verlängerung der Zeiträume für Nahrungsaufnahme und Mobilität der Art.

FOSTER & MORETON (1981) weisen für *Anurida maritima* einen endogenen Gezeitenrhythmus mit der Periodendauer von 12,4 Stunden nach. Der Rhythmus bleibt sowohl im Freiland bei Nichtüberflutung aufgrund niedriger Hochwasserstände, als auch im Laborexperiment unter konstanten Bedingungen bestehen. Die ökologische Bedeutung liegt nach Angaben der Autoren in der Befähigung der Tiere, rechtzeitig vor der Flut im Substrat Schutz zu suchen und der Verdriftung zu entgehen, auch wenn die Salzwiese längere Zeit nicht überflutet worden war.

Hier wurde die Dynamik der Oberflächenbesiedlung epigäischer Bodenmesofauna untersucht und zumindest bei *Punctoribates quadrivertex* eine deutliche vertikale Abwanderung vor der Überflutung festgestellt. *P. quadrivertex* besitzt eine unbenetzbare Cuticula, so daß bei Überflutung durch den anhaftenden Luftmantel ein starker Auftrieb entsteht, der für die Tiere eine besondere Verdriftungsgefahr darstellt. Ihre hohe Besiedlungsdichte in der unteren Andelzone kann mit einem wirksamen Verdriftungsschutz durch rechtzeitiges Verkrüchen in Bodenporen erklärt werden.

In einem weiteren Laborversuch sollte geklärt werden, ob es sich bei diesem Verhalten von *P. quadrivertex* um einen endogenen Gezeitenrhythmus handelt. Die Ergebnisse eines 72-stündigen Laborversuchs unter konstanten Bedingungen lieferten weitere Indizien, die die These eines freilaufenden endogenen Gezeitenrhythmus bestätigten; aufgrund von Mängeln im Versuchsaufbau war jedoch der schlüssige Beweis hierfür nicht zu erbringen.

Auf der Grundlage von funktionsmorphologischen Untersuchungen der Cheliceren und unter Anwendung des Ausschlußprinzips konnten für eine Reihe von Raubmilben der Andelzone Räuber-Beute-Beziehungen aufgezeigt werden. Bei allen hier untersuchten Gamasina waren die Cheliceren der Weibchen größer als die der Männchen, auch wenn sonst kein geschlechtsspezifischer Größenunterschied bestand. Es wurde deutlich, daß die Körpergröße und die Chelicerengröße für sich genommen wenig über das Beutespektrum aussagen. Ebenso erschien es fragwürdig, auf Gattungsebene Beutespektren zu benennen, wie dies von KARG (1983) vorgenommen wurde. Selbst innerhalb einer Art, wie bei *Rhodacarus strenzkei*, können zur Vermeidung intraspezifischer Konkurrenz unterschiedliche Nahrungsspektren durch Männchen und Weibchen genutzt werden. Möglicherweise gilt dies auch für *Neojordensia levis* und *Dendrolaelaps halophilus*.

Das Brackwasser-Vorland des Elbeästuars ist für die Bodenmesofauna bisher nicht untersucht worden. Mit dem hier durchgeführten Probenumfang konnte ein erster Überblick über das Arteninventar dieses ökologisch außergewöhnlichen Lebensraumes geliefert werden.

Zwei Oribatei-Arten, die hier nur im Einflußbereich des Brackwassers registriert wurden, hatte WEIGMANN (1973a) in der Oberen Salzwiese und hauptsächlich im Sommerkoog angetroffen (*Platynothrus peltifer* und *Liebstadia similis*). Für die Mehrzahl der Arten aus dem brackwasserbeeinflußten Bereich kann das jedoch nicht bestätigt werden. Sie traten in der Oberen Salzwiese und im Sommerkoog nicht auf, so daß sich die Salzwiesenzonierung und die brackwasserbeeinflußten Bereiche faunistisch deutlich unterschieden, auch wenn sie durch einen ähnlichen Salinitätsgradienten geprägt sind. Die hier untersuchten brackwasserbeeinflußten Vorländer im Elbeästuar lassen sich – abgesehen von Ubiquisten – durch eine Verzahnung typischer Feuchtwiesen- und Salzwiesenarten faunistisch charakterisieren.

6. Zusammenfassung

Auf der Grundlage von Freilanduntersuchungen (November 1986 bis Oktober 1987) wird die ökologische Verteilung der Collembola (Springschwänze), Oribatei (Hornmilben) und Gamasina (Raubmilben) in der unteren Andelzone der Nordseeküste sowie im Brackwasser-Vorland des Elbeästuars dargestellt. Zur Erfassung der Bodenmesofauna wurde die Kempsonmethode und die Exhaustorquadratmethode angewendet.

Es wurden 8 Collembola-, 17 Oribatei- und 11 Gamasina-Arten mit insgesamt 24237 Individuen registriert. Die vertikale Zonierung der Arten wurde durch Trennung der Proben in die Horizonte 0 – 4, 4 – 8 und 8 – 12 cm Tiefe sowie durch einen Vergleich mit Motorexhaustorproben ermittelt. Danach sind 27 Arten dem Epigaion (Bodenoberflächenbewohner) und 7 Arten dem Endogaion (Bewohner des Bodeninneren) zuzuordnen.

Anhand der saisonalen Abundanzschwankungen und von Literaturdaten wurden auf die Entwicklungszeiten und die Anzahl der Generationen geschlossen. Zwei phänologische Gruppen, Arten mit 1 Generation und Arten mit 2 – 3 Generationen pro Jahr, lassen sich unterscheiden.

Die ökologische Wirkung der Bodensalinität wurde auf der Grundlage der Verteilung der Arten im natürlichen Salzgradienten des Elbeästuars geschlossen. Danach konnten unter Berücksichtigung von Literaturdaten 10 halotopobionte, 13 salztolerante und 8 salzmeidende Arten unterschieden werden.

Die Dynamik der Oberflächenbesiedlung epigäischer Arten wird anhand von Motorexhaustorproben beschrieben, die in 1- bis 3-stündigen Intervallen an zwei Untersuchungstagen (13./14.7.87) genommen wurden. Es wird ein ursächlicher Zusammenhang zwischen

vertikaler Abwanderung einzelner Arten bei Unterschreitung kritischer Luftfeuchtwerte sowie bei auflaufender Flut angenommen.

Räuber-Beute-Beziehungen zwischen den untersuchten Tiergruppen wurden auf der Grundlage einer mikroskopischen Analyse der Raubmilbencheliceren nach einer Einteilung von KARG (1961) in drei Spezialisierungsgruppen und nach dem Ausschlußprinzip geschlossen, und die Räuber-Beute-Beziehungen in der unteren Andelzone abgeleitet.

7. Summary

Based on field studies from November 1986 to October 1987 the distribution of Collembola, Oribatei and Gamasina are described for the lower Puccinellia zone along the North Sea coast at Schleswig-Holstein (Northern Germany) and the aestuar area of the river Elbe influenced by brackish water.

The investigated microarthropods were collected by Kempson-extractors and suctiontraps. 8 species of Collembola, 17 species of Oribatei and 11 species of Gamasina with totally 24.237 individuals were determined.

The vertical zonation of the species was investigated by separating the soil samples into layers of 0 – 4, 4 – 8 and 8 – 12 cm depth, and suctiontrap samples of the soil surface. 27 species belong to the epigaion (surface inhabiting species) and 7 species belong to the endogaion (soil inhabiting species).

Based on the seasonal phenology of the species and from reference data both periods of development and number of generations were analyzed. Two phenological groups are distinguished: species with 1 generation and those with 2 or 3 generations per year.

Ecological effects of the soil salinity were concluded from the species distribution in the natural salinity gradient that can be found in the aestuar area of the river Elbe. In consideration of reference data the species are classified into: 10 halotopobiotic species, 13 salt tolerating species and 8 salt avoiding species.

The dynamics of the surface inhabiting of epigaion species are described with regard to suctiontrap samples which were collected in between 1- and 3-hourly intervals. It is suggested that the vertical migration of some species is caused on both low values of atmospheric humidity and the recommending high tide.

The predator-prey relations between the investigated microarthropods were investigated by a microscopical analysis of the Gamasina, and the predator-prey-systems of the lower Puccinellia zone developed from these results.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. Gerd Weigmann (Berlin) danke ich für Determinationshilfen in der Gruppe der Hornmilben und für ökologische und taxonomische Ratschläge. In der Gruppe der Raubmilben hat Herr Dr. Wolfgang Karg (Kleinmachnow) Determinationshilfen geleistet, wofür ihm herzlich gedankt sei.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Michael Emde
Frenssenstr. 22
D-24159 Kiel

Ökologie des Makrozoobenthos im mittleren Eulitoral des Wattenmeeres

von Hans-Dieter Reinke

1. Einleitung

Die Bedeutung des Wattenmeeres als eines der größten Feuchtgebiete der Erde wird vor allem am Vogelreichtum der durch die dichte Benthos-Besiedlung nahrungsreichen Eulitoralflächen deutlich. Im Laufe eines Jahres nutzen etwa 10 – 12 Millionen Wat- und Wasservögel das internationale Wattenmeer von Holland bis Dänemark (MELTOFTE et al. 1994).

Die Makrofauna-Benthosorganismen stellen das wichtigste Bindeglied dar zwischen der Primärproduktion, an der im Watt das Mikrophytobenthos den maßgeblichen Anteil hat (ASMUS et al. 1994), und den höheren Konsumentenstufen, insbesondere der Vögel und Fische.

Die benthische Makrofauna stellt damit auch eine ganze Reihe von Schlüsselarten im Nahrungsnetz des Ökosystems Wattenmeer. Bei einer Umwelt-Überwachung im marinen Bereich (CAIRNS 1982, GRAY 1980, PEARCE 1980, WORF 1980) kommt neben den physikalisch-chemischen Parametern gerade dem biologisch-ökologischen Monitoring des Makrozoobenthos zunehmende Bedeutung zu (MC INTYRE & PEARCE 1980, KELLERMANN et al. 1994).

Aufgrund ihrer vielfältigen Schlüsselfunktionen und sessilen Lebensweise erlangen die vielen ortsgebundenen Benthosorganismen bei einem Watt-Monitoring Bedeutung. Neben der Beobachtung der wichtigen Schlüsselarten kann auch eine Erfassung der besonders sensitiv, auf bestimmte Umwelteinflüsse empfindlich reagierenden Indikatororganismen ein wichtiger Aspekt in einem effektiven Monitoring sein (GRAY 1981).

Neben zahlreichen Einzeluntersuchungen zur benthischen Makrofauna des Wattenmeeres (z.B. BEUKEMA 1992, LINKE 1939, MICHAELIS 1987, WOHLBERG 1937, THAMDRUP 1935, KÖNIG 1943) und des Elbe-Mündungsgebietes (CASPER 1949, JEPSEN 1965) gibt es auch Schwerpunkte in der experimentellen Forschung (REISE 1978, 1985) sowie in der ökologischen und ökosystemaren Forschung (vgl. HEYDEMANN 1981, LIEBEZEIT 1994, REISE 1995).

Bei der vorliegenden Untersuchung der Makrofauna sollen neben der Ökologie der verschiedenen Benthosorganismen im mittleren Eulitoral (bei ca. -80 cm MThw = Mittleres Tidehochwasser) des Wattenmeeres auch Aspekte der Bioindikation und des Monitorings berücksichtigt werden. Hierbei wird auch die benthische Makrofauna im direkten Elbe-Mündungsbereich mituntersucht, an deren Überlebensfähigkeit durch die schnellen natürlichen Salzgehalt-Schwankungen aber auch durch die immensen anthropogenen Umweltbelastungen in den Ästuaren besonders hohe Anforderungen gestellt werden (REMANE 1940, KINNE 1964, LOZAN et al. 1996, PERKINS 1974). Um die Auswirkungen des Elbeausflusses

ses auf das Makrobenthos zu untersuchen, wurde die Fauna an verschiedenen Probestationen in einem Gradienten von der Elbemündung entlang der Dithmarscher Küste bis nach Eiderstedt erfaßt. Neben der Zusammensetzung der Fauna wurden die Abhängigkeiten von ökologischen Standortfaktoren auch durch Freiland-Experimente analysiert.

2. Untersuchungsgebiete

Die fünf Untersuchungsgebiete befinden sich an der Wattenmeerküste Schleswig-Holsteins von der Elbemündung bei Neufeld bis zum südlichen Nordfriesland in Westerhever auf der Halbinsel Eiderstedt. Alle Probenahmegebiete sind so gewählt, daß sie auf gleichem Überflutungsniveau, bei etwa -80 cm MThw, liegen. Die einzelnen Untersuchungsareale liegen: Bei Neufeld bei dem Ort Mühlenstraßen im Elbe-Ästuarwatt (Station 1); bei Neufelderkoog im Neufelder Watt vor dem 1923 – 1925 eingedeichten Neufelderkoog (Station 2); bei Friedrichskoog im Südteil der Meldorfer Bucht bei Edendorf (Station 3); nördlich von Büsum vor dem Hedwigenkoog (Station 4); bei Westerhever am Westende der Halbinsel Eiderstedt, vom Leuchtturm „Westerheversand“ in Richtung St. Peter Ording in der Tümlauer Bucht (Station 5).

Alle Stationen liegen vor den Salzwiesen (in Neufeld auch Röhricht-, Meestrandbinsenzonen und andere) und den Queller- und Schlickgraszonen sowie außerhalb der vorgelagerten Lahnungsfelder. Neben Mikrophytobenthos (bes. Diatomeen) als deutlich grauer oder brauner Belag fanden sich in einigen Fällen Chlorophyceen mit fädigem Thallus (*Enteromorpha* spp., *Chaetomorpha* spp.) sowie vereinzelt *Ulva lactuca* an den Oberflächen der Untersuchungsstationen.

Mit Ausnahme der Station 1 liegen alle Probennahmegebiete im Eulitoral des Nationalparks „Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer“. Eine Kurzcharakteristik der fünf Stationen gibt Tab. 1.

Während die Temperaturen im Winter 1986/87 weit unter dem langjährigen Mittel lagen, waren im Winter des Untersuchungsjahres 1987/88 die Temperaturen deutlich über dem langjährigen Mittel und längere Perioden unter dem Gefrierpunkt wurden nicht verzeichnet.

Die Niederschläge waren in einigen Zeitabschnitten besonders im Winter und Frühjahr 1988 extrem hoch und betragen zum Teil mehr als das Doppelte des langjährigen Mittels.

3. Methoden

Der Salzgehalt des Sedimentwassers wurde mit der MOHR-KNUDSEN-Titrationsmethode gemessen. Nach Trocknung bei 105 °C wurde die Korngrößenzusammensetzung des Sediments mit Siebgrößen von 2,0 bis 0,02 mm Maschenweite das Trockengewichts der einzelnen Siebfractionen bestimmt. Der Wassergehalt wurde als Gewichts-differenz zwischen Naß- und Trockengewicht in % des Naßgewichtes berechnet. Die organische Substanz wurde als getrocknete Probe bei 450 °C bestimmt. Die Redox-Potential-Profile im Sediment wurden optisch erfaßt und anhand ihrer Farbausprägung geschätzt. Die oberste braune Sedimentschicht ist mit Sauerstoff angereichert und durch oxidiertes dreiwertiges Eisen bräunlich gefärbt. Die unterste weitgehend sauerstofffreie Zone ist schwarz, dazwischen befindet sich eine grau gefärbte Übergangszone, die sogenannte Redox-Diskontinuitätschicht (vgl. GRAY 1981).

Zur Erfassung der Makrofauna dienten vor allem Stechrohrproben, die eine Fläche von etwa 90 cm² abdeckten und 20 cm tief in den Boden eingestochen wurden. Die Proben wur-

Tab.1: Kurzcharakteristik der fünf Probennahmestationen von der Elbmündung bis zum südlichen Nordfriesland.

Station	Entfernung zur Elbe	Gezeitenniveau zum MThw	Sediment	Salzgehaltzone
Neufeld	Elbmündung	- 80 cm	Mischwatt	mixo-oligohalin
Neufelderkoog	ca. 5 km	- 80 cm	Schlickwatt	mixo-mesohalin
Friedrichskoog	ca. 20 km	- 80 cm	Mischwatt	mixo-polyhalin
Büsum	ca. 35 km	- 80 cm	Mischwatt	mixo-polyhalin
Westerhever	ca. 60 km	- 80 cm	Sandwatt	mixo-polyhalin

den im Labor gespült, die Fauna in einem 0,5 mm Edelstahlsieb aufgefangen und – außer zur Bestimmung der Lebendbiomasse – in 70 %igem Alkohol fixiert. In der Regel wurden monatlich jeweils 4 Parallelproben pro Gebiet genommen. Ebenfalls monatlich wurden auf einer Fläche von 1 m² die Oberflächenstrukturen mit 10 Parallelproben erfaßt, besonders um größere Arten der Makrofauna, wie *Arenicola marina* und *Mya arenaria* quantitativ bestimmen zu können. Für den Wattwurm (*A. marina*) erfolgte auch eine Vermessung der Kotstrangdicken, da diese Hinweis auf die Größe der dazugehörigen Tiere liefern. Aus einer 20 x 30 cm Fläche mit einer Tiefe von 30 cm (Wattstreifenprobe) wurden größere Arten mit der Hand aussortiert.

Die Biomasse der Wattorganismen wurde als aschefreies Trockengewicht (Trocknen mindestens 3 Stunden bei 105 °C, Veraschen bei 450 °C) bestimmt (vgl. MICHAELIS 1987).

In einem Experiment wurden Sedimentkerne zusammen mit der Makrofauna zwischen der polyhalinen Station Friedrichskoog mit denen der mesohalinen Station Neufelderkoog und der oligohalinen in Neufeld ausgetauscht. Hierzu wurden je 10 nach unten offene Kunststoff-Behälter mit einem Durchmesser von 21 cm und einer Höhe von 18 – 20 cm ins Sediment gestochen und im April versetzt. Zur Kontrolle wurden auch innerhalb der jeweiligen Untersuchungsgebiete Sedimente versetzt.

Im Juni wurde die versetzten Sedimentkerne und die Kontrollen mit dem Stechrohr (s. o.) beprobt. Im August fand eine weitere Beprobung statt.

In einem weiteren Experiment wurden größere Exemplare der Baltischen Tellmuschel, *Macoma balthica*, (> 10 mm) von der Station Friedrichskoog an die Stationen Neufelderkoog und Neufeld (Elbmündung) versetzt. Dort wurden jeweils 10 Individuen im Mai in Versuchsbehälter (oberer Durchmesser 24 cm, Tiefe 25 cm, Rand ca. 2 cm höher als die Wattoberfläche) gesetzt; nach etwa 2 Monaten im Juli wurde die Überlebensrate der Tellmuscheln unter den neuen Lebensbedingungen geprüft. An der Station Friedrichskoog wurden auch größere Tellmuscheln in die gleichen Versuchssysteme zur Kontrolle eingesetzt.

Zur Determination der Makrofauna wurden folgende Literatur verwandt: HARTMANN-SCHRÖDER (1971), FRIEDRICH (1938), BICK & BURCKHARDT (1989) für die Polychaeta; BRINKHURST (1982) für die nur an den marinen Stationen bearbeiteten Oligochaeta; SCHELLENBERG (1942) für die Amphipoda; ZIEGELMEIER (1957, 1966), WILLMANN (1989) für die Mollusca.

4. Ergebnisse

4.1. Wichtige Umweltparameter

4.1.1. Salzgehalt

Von den ökologischen Einzelfaktoren, die die Zusammensetzung der Fauna bestimmen, ist der Salzgehalt in seinen Abstufungen besonders in Ästuarien ein maßgeblicher Faktor. Die Salzgehaltmessungen (Abb. 1) lassen erkennen, daß die Stationen 1 und 2 (Neufeld und Neufelderkoog) deutlich von der Elbe beeinflusst sind, während ab der Station 3 (Friedrichskoog) bereits die für das Watt typischen Salinitätswerte von über 20 ‰ erreicht sind.

Nach Einteilungen in Salzgehaltzonen von CASPERS (1968), die im wesentlichen denen von REMANE (1940) entsprechen, gehören die drei nördlichen Stationen ab Friedrichskoog zur mixo-polyhalinen Zone (18 – 30 ‰), während die Station Neufelderkoog in der mixo-mesohalinen Zone (5 – 18 ‰) und Neufeld in der mixo-oligohalinen (0,5 – 5 ‰) liegt.

Vergleichbare Werte, die denen der in Westerhever gefundenen Werte entspricht, werden auch von THAMDRUP (1935) für das dänische Wattenmeer (ca. 25 – 34,5 ‰) und OBERT (1981) und LINKE (1939) (25 – 30 ‰) für das deutsche Wattgebiet angegeben.

Die höchsten Salzgehalte wurden im Sommer erreicht, während im Frühjahr stets die niedrigsten Werte zu verzeichnen waren.

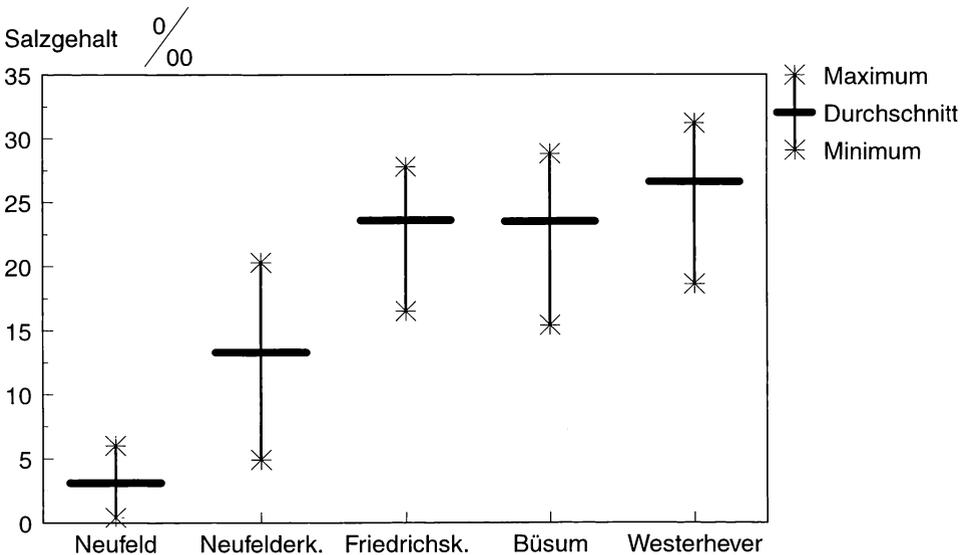


Abb. 1: Salzgehalt als Jahresmittelwerte sowie Minima und Maxima im Sedimentwasser der fünf Untersuchungsgebiete.

4.1.2. Redox-Horizonte

Die graue Übergangsschicht (Diskontinuitätsschicht) im Wattboden ist eine wichtige ökologische Barriere für die meisten Arten. In der lebensfeindlichen, schwarzen, sauerstofffreien Schicht konnte bisher nur eine Gruppe hoch spezialisierter Meiofaunaorganismen (Thiobios) nachgewiesen werden (FENCHEL & RIEDEL 1970). Alle anderen in dieser Tiefe noch vorkommenden Organismen haben durch Gänge und Siphonen direkte Verbindung zur Oberfläche.

Die Tiefe der braunen und grauen Sedimentschichten ist zunächst durch die Sedimentbeschaffenheit bedingt. Während im Westerhever Sandwatt die schwarze Schicht unterhalb von 12 cm erst beginnt, liegt ihr Beginn in den marinen Mischwatten bei etwa 7 bis 10 cm und im Schlickwatt bereits deutlich oberhalb von 5 cm (Abb. 2). Die Watten Neufelds, die auch Mischwattcharakter besitzen, weisen nur eine 2 cm mächtige oxidierte Schicht auf und die Diskontinuitätsschicht geht nur bis ca. 4 cm Tiefe. Hier spielen Sauerstoffzehrung in den eutrophen Ästuarwatten und die mangelnde Bioturbation durch große Wattformen eine Rolle. Durch die Bioturbation größerer Wattlebewesen in bestimmten Tiefen des anoxischen Sediments können oxidierte Horizonte geschaffen werden (HÜTTEL 1988).

Während der Sommermonate wurde an allen Stationen eine Verlagerung der Grenze zwischen brauner und grauer Schicht in Richtung Wattoberfläche beobachtet (vergl. RHODE 1986).

4.1.3. Wassergehalt und Glühverlust

Eine bereits von LINKE (1939) erwähnte Zunahme des Wassergehaltes vom Sand zum Schlick konnte auch in vorliegender Untersuchung beobachtet werden, wobei die Unterschiede zwischen Sand- und Mischwatt allerdings gering sind (Abb. 3). Der Gesamtgehalt an organischer Substanz ist ebenfalls im Schlickwatt mit Abstand am höchsten und im Sandwatt am geringsten.

Die ermittelten Werte ergaben einen Glühverlust von fast 3000 g m⁻² für Schlickwatt, von etwa 1000 g m⁻² im Mischwatt und von ca. 500 g m⁻² im Sandwatt.

4.2. Makrofauna-Untersuchungen

4.2.1. Arteninventar der Makrofauna

Insgesamt wurden 28 Makrofaunaarten in den untersuchten Watten festgestellt. Die Oligochaeta der Ästuarwatten, vereinzelte Nachweise von Nematoda, Trematoda und Larven der Insecta wurden nur summarisch erfaßt. Die Tab. 2 gibt eine Übersicht über die insgesamt mit allen Methoden nachgewiesenen Arten und die Fangzahlen aus den Stechrohrproben. Die höchsten Artenzahlen wiesen die marinen Mischwatten und das Sandwatt in Westerhever auf. Zum Elbmündungsbereich hin nehmen die Artenzahlen deutlich ab und im Elbästuarwatt Neufelds konnten nur noch vier Makrofaunaarten gefunden werden. Die Gesamtfangzahlen ergeben ein ähnliches Bild mit sehr geringen Individuenzahlen im Elbwatt (ca. 41 Ind./90 cm²). Das elbnahe Schlickwatt besitzt mit etwa 193 Ind./90 cm² bereits deutlich höhere Individuendichten, gefolgt vom Sandwatt (309 Ind./90 cm²) und den beiden Mischwatten mit 585 bis 1085 Ind./90 cm².

Sedimenttiefe [cm]

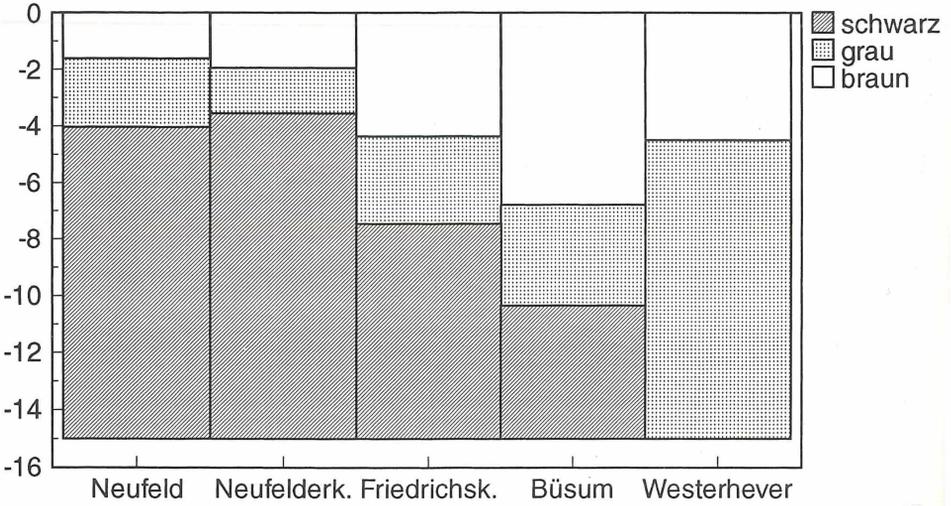


Abb. 2: Jahresmittelwerte der verschiedenen Redox-Horizonte im Wattsediment an den fünf Untersuchungsstationen.

Gewicht

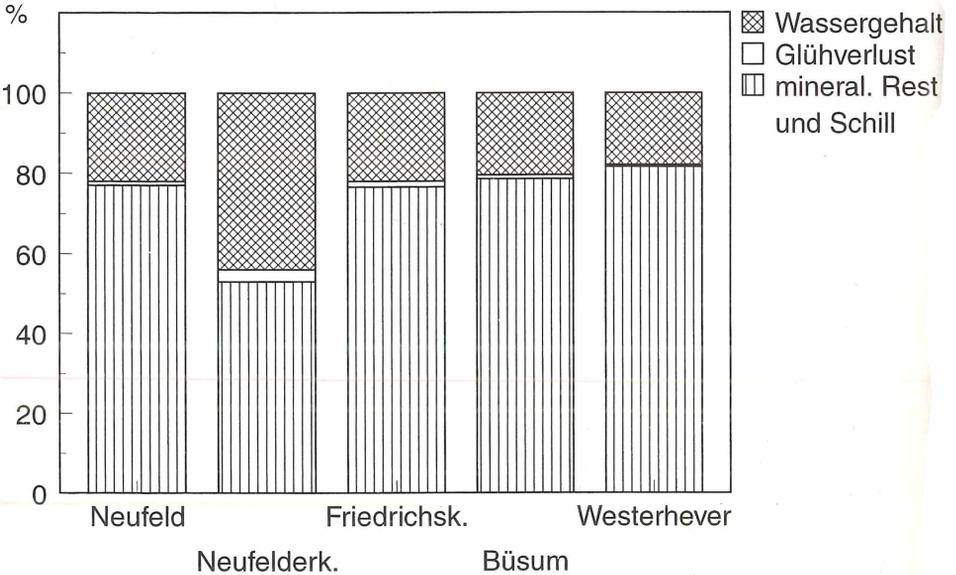


Abb. 3: Jahresmittel der Wasser-Gewichtsprozentanteile und Gewichtsprozent an organischer Substanz des Sediments an den fünf Stationen.

Tab. 2: Artenübersicht und Gesamtfangzahlen aus den Stechrohrproben von Dezember bis August in den 5 Untersuchungsgebieten (X = Nachweise aus anderen Methoden).

Arten	Station				
	Ne	Nk	Fr	Bü	We
Annelida					
<u>Oligoschaeta</u>					
<i>Tubificoides benedii</i> (Udekem 1855)	0	21	676	9874	13
Oligoschaeta übrige	1368	3097	2	1	13
<u>Polychaeta</u>					
<i>Anaitides mucosa</i> (Oersted 1843)	0	0	4	4	18
<i>Arenicola marina</i> (Linne 1758)	0	0	2	8	0
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius 1780)	0	0	369	173	216
<i>Eteone longa</i> (Fabricius 1780)	0	1	200	182	26
<i>Harmothoe sarsi</i> (Kinberg 1865)	0	0	5	1	0
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparede 1864)	0	388	662	1631	39
<i>Lanice conchilega</i> (Pallas 1766)	0	0	0	0	x
<i>Manayunkia aestuarina</i> (Bourne 1883)	0	588	1	0	0
<i>Marenzelleria viridis</i> (Verill 1873)	6	111	1	0	0
<i>Nephtys hombergii</i> (Savigny 1818)	0	1	6	4	0
<i>Nereis diversicolor</i> O. F. Mueller 1776	3	375	173	58	106
<i>Nereis virens</i> Sars 1835	0	0	0	0	x
<i>Polydora ligni</i> Webster 1879	0	1	3	0	0
<i>Pygospio elegans</i> Claparede 1863	0	84	14648	22072	596
<i>Scoloplos armiger</i> (O. F. Mueller 1776)	0	0	0	2	16
<i>Spioghanes bombyx</i> Claparede 1863	0	0	x	0	0
Crustacea					
<u>Amphipoda</u>					
<i>Bathyporeia pilosa</i> Lindstroem 1855	0	0	0	1	421
<i>Corophium volutator</i> (Pallas 1766)	16	1381	559	197	1808
<u>Decapoda</u>					
<i>Carcinus maenas</i> (Linne 1758)	0	2	9	0	5
<i>Crangon crangon</i> (Linne 1758)	0	0	3	1	2
Mollusca					
<u>Bivalvia</u>					
<i>Cerastoderma edule</i> (Linne 1758)	0	0	48	357	85
<i>Ensis directus</i> (Conrad 1843)	0	0	x	0	0
<i>Macoma balthica</i> (Linne 1758)	8	370	1010	2156	346
<i>Mya arenaria</i> Linne 1758	0	0	14	624	22
<i>Mytilus edulis</i> Linne 1758	0	1	0	0	0
<u>Gastropoda</u>					
<i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant 1777)	0	10	1563	697	5293
<i>Retusa truncatula</i> (Brugiere 1792)	0	0	2	0	39
<u>Nematoda</u>					
<i>Trematoda</i>	69	465	939	934	2023
Diptera (Larven)	1	57	167	89	22
Individuensumme	1490	6953	21066	39066	11107
Artenzahl	4	14	23	18	19

4.2.2. Jahreszeitliche Verteilung der Fauna

Aufgrund des im Untersuchungszeitraum relativ milden Winters ohne Eisbildung blieben die Individuenzahlen vieler Makrofaunaarten auch in der kalten Jahreszeit hoch. So konnte bei der häufigsten Art der Mischwatten *Pygospio elegans* mit durchschnittlich etwa 470 Individuen pro Stechröhrprobe (90 cm²) von Dezember bis April nur unwesentlich geringere Durchschnittswerte als während der Sommermonate mit etwa 540 Individuen pro 90 m² gefunden werden. Dies gilt auch für *Capitella capitata* und den Oligochaeten *Tubificoides benedii*, der die durchschnittliche Individuenzahl von ca. 20 Ind./90 m² auch in den meisten Wintermonaten erreicht und sogar übersteigt. (Abb. 4). *Heteromastus filiformis* zeigt ebenfalls sehr hohe Winterdichten mit einem Populationsanstieg an der Station Friedrichskoog im Mai, der im Verlauf des weiteren Jahres zum Herbst hin kontinuierlich abnimmt.

Der Polychaet *Eteone longa* (Phyllodocidae) ist zwar auch im Winter anzutreffen, besitzt aber maximale Individuenzahlen zum Frühjahr und Sommer (Abb. 4). Der Anstieg der Zahlen von *Eteone* geht dabei nicht auf direkten Larvenfall zurück, da die in den Proben gezählten und vermessenen Würmer überwiegend eine Größe von 10 mm und darüber aufwiesen. Exemplare von wenigen Millimetern Größe waren selten und auch während der Wintermonate zu finden. Diese Polychaeten-Art dürfte also aus dem tieferen Eu- und Sublitoral einwandern und während der Sommermonate die nahrungsreichen oberen Watten besiedeln.

Manayunkia aestuarina, die an der mesohalinen Station Neufelderkoog ihre höchsten Individuendichten erreicht, ist im Winter ebenfalls nur in geringen Zahlen nachzuweisen, während die Werte zum Sommer hin deutlich ansteigen (Abb. 5). Nach einem Rückgang der Individuenzahlen zum Spätsommer steigt die Dichte im Spätherbst an, um zum Winter hin wieder deutlich abzufallen. Nach HARTMANN-SCHRÖDER (1971) sterben die Individuen von *Manayunkia* zum Winter hin normalerweise ab und SCHÜTZ (1965) erwähnt die Möglichkeit einer 2. Generation dieses Brackwasserpolychaeten an der Nordseeküste unter günstigen Klimabedingungen.

Marenzelleria viridis zeigt sehr niedrige Individuendichten im Winter und Frühjahr, ist aber das ganze Jahr über nachweisbar. Ab Juni steigen die Individuendichten langsam an und erreichen im November ein deutliches Maximum. Allerdings gehen die Besiedlungsdichten ab Dezember dann wieder schnell auf Werte von 1 – 3 Individuen/90 cm² zurück.

Der Amphipode *Corophium volutator* wird zwar auch im Winter an der Station Neufelderkoog nachgewiesen, allerdings ist bei dieser Art mit dem Larvenfall ein deutlicher Anstieg im Frühsommer zu beobachten und ein zweiter Gipfel deutet sich im Oktober an. Das gleiche gilt im abgeschwächter Form für *Macoma balthica*, die ebenfalls mit dem Auftreten von Jungtieren zum Sommer hin zunimmt und nochmals im Oktober einen weiteren Anstieg zu verzeichnen hat.

Die nur selten gefundenen Polychaeta-Arten wie *Harmothoe sarsi*, *Anaitides mucosa*, *Scoloplos armiger* und *Nephtys hombergii* konnten in Einzelexemplaren auch das ganze Jahr über ohne erkennbaren jahreszeitlichen Schwerpunkt nachgewiesen werden.

Die durchschnittliche Gesamtbiomasse weist hohe Werte während der Wintermonate auf und zeigt große Unterschiede zwischen den einzelnen Stationen (Abb. 6). In den beiden Mischwattgebieten bei Friedrichskoog und Büsum liegen die Biomassewerte fast durchgängig über 20 – 30 g aschefreiem Trockengewicht (ATG)/m². Im Sandwatt bei Westerhever liegen die durchschnittlichen Biomassewerte der Makrofauna deutlich unter denen der Mischwatten, vor allem während der kalten Jahreszeit. Erheblich geringere Biomassewerte findet man in den elbenahen, mesohalinen und oligohalinen Stationen. Im Schlickwatt des Neufelderkoogs steigen die Werte zwar zum Frühjahr und Sommer hin an, erreichen aber kaum Werte, die deutlich über 10 g ATG/m² liegen. Im Elbeästuar der Neu-

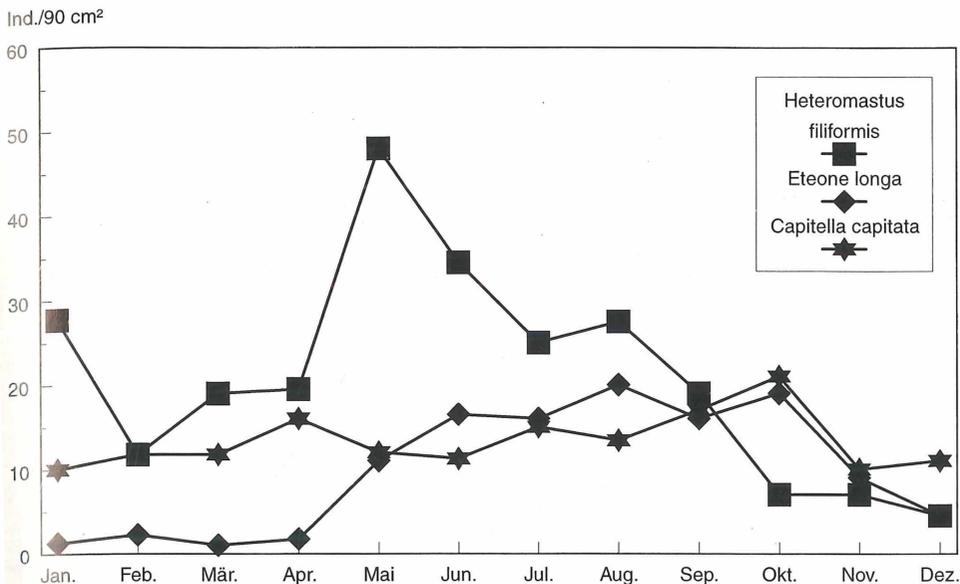


Abb. 4: Jahreszeitliches Auftreten dreier Polychaeta-Arten im Mischwatt der Station Friedrichskoog.

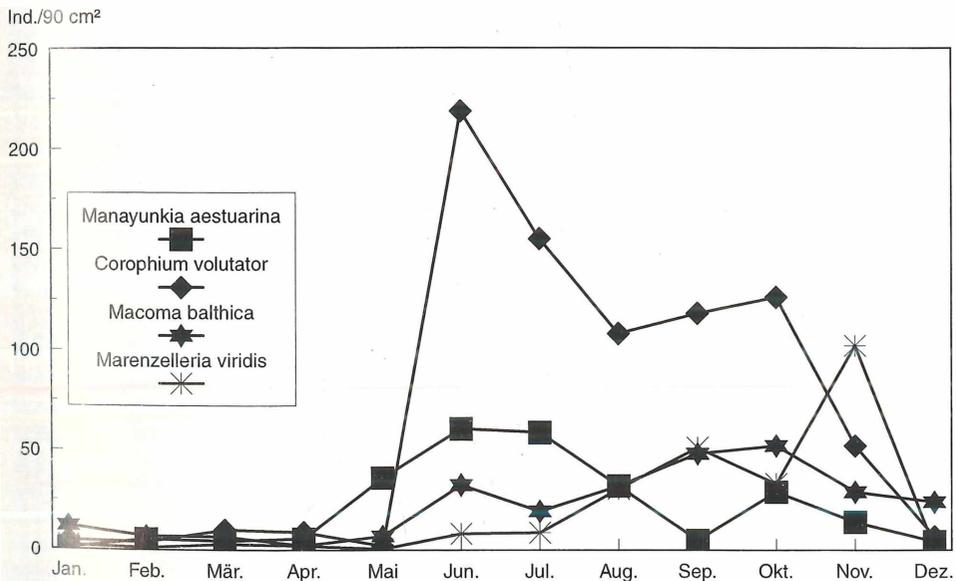


Abb. 5: Jahreszeitliches Auftreten von *Manayunkia aestuarina*, *Corophium volutator*, *Macoma balthica* und *Marenzelleria viridis* im elbnahen Schlickwatt an der Station Neufelderkoog.

felder Watten sind auch während der Sommermonate nur sehr geringe zoobenthische Biomassen vorhanden. Während in den untersuchten Sand- und Schlickwatten hohe jahreszeitliche Unterschiede in der Gesamtbiomasse auftreten sind sie in den beiden Mischwatten nicht besonders ausgeprägt. Die sehr hohen winterlichen Biomassewerte gehen im April etwas herunter und bewegen sich während des Sommers um Werte von ca. 40 g ATG/m²

ATG [g/m²]

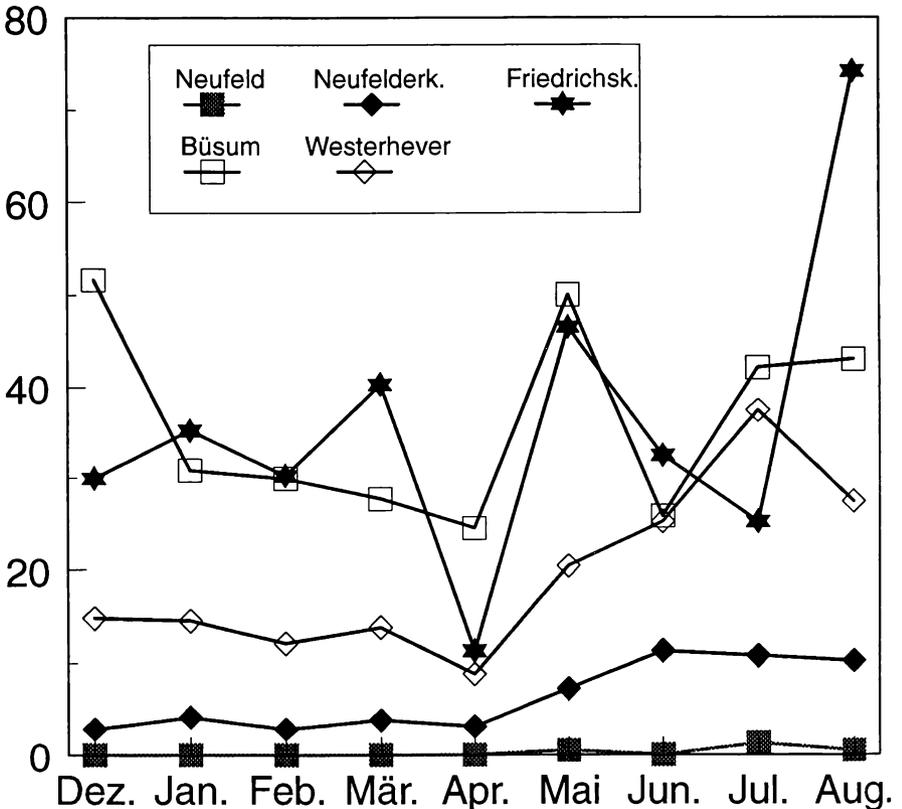


Abb. 6: Entwicklung der Gesamtbiomasse der zoobenthischen Makrofauna an den fünf Stationen, aus den Stechrohrproben des Untersuchungszeitraumes von Dezember bis August; als aschefreies Trockengewicht (ATG)/m².

4.2.3. Verteilung der Fauna

Abundanz

Die mit der Stechrohrmethode erfaßte Makrofauna zeigt an den fünf Untersuchungsstationen unterschiedliche Schwerpunkte der einzelnen Arten (Tab. 3). An den beiden noch vom Elbeestrom direkt beeinflussten oligo-, bzw. mesohalinen Stationen treten die einen gewissen Salzgehalt vertragenden Oligochaeta noch in hohen Zahlen auf, während an den polyhalinen Stationen fast nur noch der marine Oligochaet *Tubificoides benedii* anzutreffen ist. Im Mischwatt bei Büsum erreicht er sogar über ein Viertel der insgesamt erfaßten Makrofauna-Individuen. Dominierende Art der Mischwatten ist *Pygospio elegans*, der im Watt bei Friedrichskoog 77 % der insgesamt dort erfaßten Individuen stellt. Auch die anderen Polychaeta-Arten wurden vor allem in den Mischwatten angetroffen. Aber auch im Sandwatt Westerhevers spielen die Vielborster mit *Capitella capitata*, *Nereis diversicolor*, *Pygospio elegans*, *Scoloplos armiger*, *Anatides mucosa* und anderen noch eine gewisse Rolle. An der mesohalinen Station Neufelderkoog kommen neben den dort häufigen Vielborstern *Heteromastus filiformis* und *Nereis diversicolor* auch zwei fast nur dort nachgewiesene Polychaeta vor: *Manayunkia aestuarina* und *Marenzelleria viridis*. *Marenzelleria* wurde 1983 erstmals entlang des europäischen Festlandes als Einwanderer aus Nord-Amerika nachgewiesen (ESSINK & KLEEF (1993)).

Der Schlickkrebs *Corophium volutator* erreicht im Sandwatt Westerhevers und im Schlickwatt Neufelderkoogs Werte um 20 %, während der Amphipode *Bathyporeia pilosa* nur in Westerhever gefunden werden konnte.

Die Baltische Tellmuschel *Macoma balthica* ist neben *Nereis diversicolor* die einzige Art die an allen fünf Stationen einige Bedeutung erlangt, wenngleich diese Art im elbenahen Bereich nur in sehr geringer Individuengröße gefunden wurde. Die Sandklaff- und Herzmuschel werden nur an den polyhalinen Stationen nachgewiesen.

Von den Schnecken erreicht die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* im Sandwatt besonders hohe Zahlen mit fast 60 % der festgestellten Individuen der gesamten Makrofauna. Die Wattschnecke tritt aber auch in den beiden Mischwatten noch auf und wird auch im Schlickwatt Neufelderkoogs nachgewiesen.

In den Wattstreifenproben werden neben *Nereis virens*, größere Exemplare von *Mya arenaria* (in Friedrichskoog und Westerhever) und *Arenicola marina* (in Friedrichskoog) sowie *Nereis diversicolor* angetroffen. Nur der Wattringelwurm *N. diversicolor* tritt in allen Untersuchungsgebieten auf. Die durchschnittliche Länge der gefangenen Tiere beträgt im elbenahen Watt in Neufeld ca. 3 cm, im Schlickwatt Neufelderkoogs etwa 4,6 cm und in den beiden polyhalinen Mischwatten 4,4 cm (Büsum) bis 6,4 cm (Friedrichskoog). Im Sandwatt Westerhevers wird mit 7 cm die höchste Durchschnittslänge der in den Wattstreifenproben erfaßten Wattringelwürmer festgestellt. Ein ähnliches Bild ergibt sich bei der Betrachtung der Biomasse der Wattringelwürmer. Das aschefreie Trockengewicht (ATG) zeigt im Mai und Juli aufgrund der geringen Besiedlungsdichte im Neufelder Watt sehr niedrige Werte und auch im Watt Neufelderkoogs und Büsums bleiben die Werte unter 0,1 g ATG/m². Im Friedrichskooger und Westerhever Watt liegen die Biomassewerte für *Nereis diversicolor* deutlich höher und gehen im Mai in Westerhever sogar über 0,4 g ATG/m² (Abb. 7).

Obwohl die Besiedlungsdichte der größeren Arten im Bereich der -80 cm MThW-Linie des Wattenmeeres relativ gering ist, kann ihr Beitrag zur gesamten zoobenthischen Biomasse hoch sein. So werden neben den Biomassen für *Nereis diversicolor* auch Werte von ca. 0,3 g für *Arenicola marina* und 2,45 g ATG/m² für *Mya arenaria* in Friedrichskoog sowie ca. 0,1 g ATG/m² in Westerhever ermittelt.

Tab. 3: Dominanz (in %) der einzelnen Makrofauna-Arten an den fünf Untersuchungsstationen; ermittelt aus den gesamten Stechrohrproben des Untersuchungszeitraumes.

	Stationen				
	Neufeld	Neufelder- koog	Friedrichs- koog	Büsum	Westerhever
<i>Anaitides mucosa</i>	–	–	0,01	0,01	0,2
<i>Arenicola marina</i>	–	–	0,01	0,01	–
<i>Capitella capitata</i>	–	–	1,5	0,5	2,4
<i>Eteone longa</i>	–	0,01	1,0	0,5	0,3
<i>Harmothoe sarsi</i>	–	–	0,01	0,01	–
<i>Heteromastus filiformis</i>	–	5,5	2,4	4,3	0,4
<i>Marenzelleria viridis</i>	0,6	5,1	0,01	–	–
<i>Manayunkia aestuarina</i>	–	7,4	0,01	–	–
<i>Nephtys hombergii</i>	–	0,01	0,01	0,01	–
<i>Nereis diversicolor</i>	0,3	5,5	0,8	0,2	1,2
<i>Polydora ligni</i>	–	0,01	0,1	–	–
<i>Pygospio elegans</i>	–	1,2	77,1	58,0	6,6
<i>Scoloplos armiger</i>	–	–	–	0,01	0,2
<i>Tubificoides benedii</i>	–	0,3	2,65	26,0	0,1
<i>Oligoschaeta</i>	97,1	45,3	0,01	0,01	0,1
<i>Bathyporeia pilosa</i>	–	–	–	0,01	4,6
<i>Corophium volutator</i>	1,3	22,2	3,0	0,5	20,0
<i>Carcinus maenas</i>	–	0,01	0,01	–	0,1
<i>Crangon crangon</i>	0,1	–	0,01	0,01	0,01
<i>Cerastoderma edule</i>	–	–	0,2	0,9	0,9
<i>Macoma balthica</i>	0,5	7,2	4,2	5,7	3,8
<i>Mya arenaria</i>	–	0,01	0,1	1,6	0,2
<i>Mytilus edulis</i>	–	0,01	0,01	–	58,4
<i>Hydrobia ulvae</i>	–	0,2	7,0	1,8	0,4
<i>Retusa truncatula</i>	–	–	0,01	–	–
Individuensumme	1.478	9.060	30.705	38.043	9.062

Die Zählungen der Kothaufen vom Wattwurm (*Arenicola marina*) wurden an den drei polyhalinen Stationen, an denen der Wattwurm anzutreffen war, durchgeführt. Die Durchmesser der Sandstränge, die in direktem Zusammenhang mit der Größe der dazugehörigen Würmer stehen, wurden gemessen und in drei Größenklassen eingeteilt (Abb. 8).

Während der Sommermonate nähern sich die festgestellten Besiedlungsdichten denen von BEUKEMA & DE VLAS (1979) an, die für das holländische Watt mittlere Zahlenwerte von ca. 17 Ind./m² angeben.

Die Besiedlungsdichte ist im Sandwatt Westerhevers am geringsten. Hier werden überwiegend große Individuen nachgewiesen. Im Juni und besonders im Juli setzt an allen drei Stationen eine Besiedlung mit jüngeren Wattwürmern ein.

Durch den Anstieg der Dichte junger Wattwürmer ab Juni ist ein Einfluß auf die übrige Makrofauna anzunehmen. Reise (1985) erwähnt, daß durch die Bioturbation der Wattwürmer bestimmte Arten begünstigt werden können. Allerdings ist durch Raum- und Nah-

Biomasse [ATG/m²]

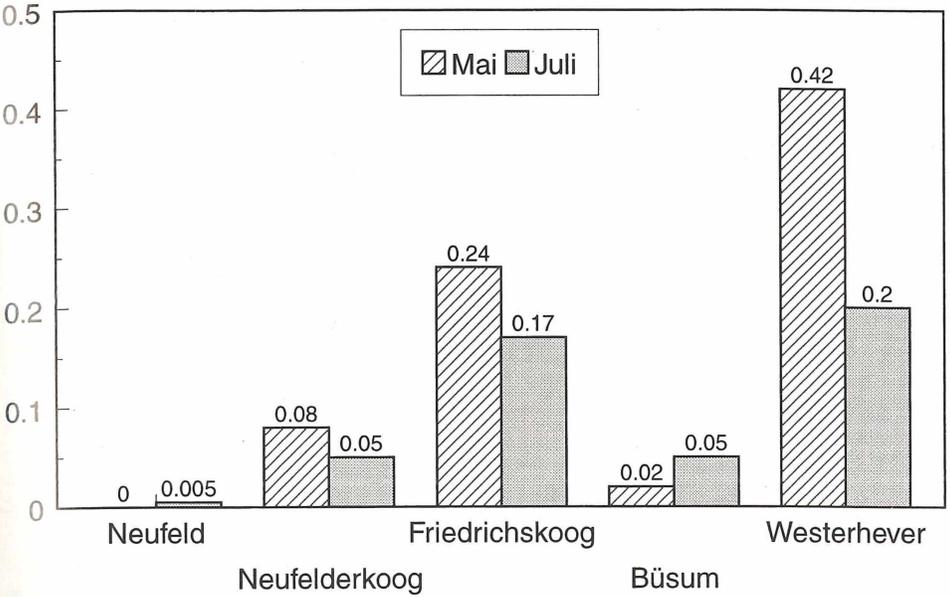


Abb. 7: Biomasse (aschefreies Trockengewicht ATG/m²) des Watttingelwurm *Nereis diversicolor* aus den Wattstreifenproben in den Monaten Mai und Juli an den fünf Untersuchungsstationen.

Anzahl Sandstränge/ m²

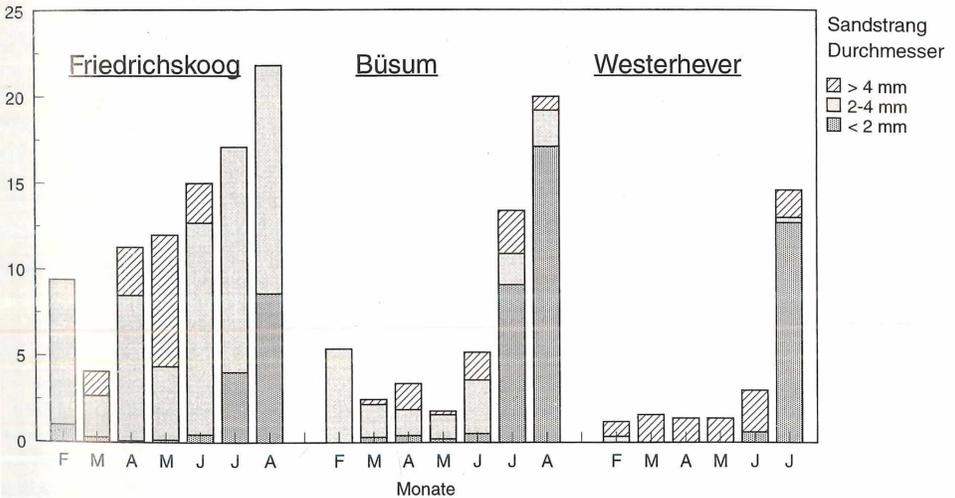


Abb. 8: Besiedlungsdichte des Wattwurm *Arenicola marina* an den drei polyhalinen Stationen von Februar bis August, ermittelt anhand der Mittelwerte von je zehn Oberflächenzählungen der Kothaufen und Zuordnung zu drei Größenklassen der Sandstrang-Durchmesser.

rungskonkurrenz auch mit einem negativen Einfluß auf andere Wattorganismen zu rechnen, da WITTE & DE WILDE (1979) beispielsweise Verdrängungsprozesse zwischen *Nereis diversicolor* und jungen *Arenicola marina* fanden.

Der Bäumchenröhrenwurm (*Lanice conchilega*) konnte nur anhand der Oberflächenzählungen im Westerhever Sandwatt nachgewiesen werden. Allerdings war die Besiedlungsdichte mit maximal 0,2 Ind./m² gering.

Biomasse

Ein Vergleich der ermittelten Biomasse-Werte ergibt deutliche Unterschiede in Abhängigkeit vom untersuchten Sediment und Salzgehalt. Im Elbe-Ästuarwatt bei Neufeld werden nur sehr geringe Biomassen für das Feucht-, Trocken und aschefreie Trockengewicht gefunden (Tab. 4).

Die höchsten Werte für die Biomasse werden in den beiden polyhalinen Mischwatten mit 36,9 und 34,2 g aschefreiem Trockengewicht (ATG)/m² gefunden. In den sandigen und schllickigen Sedimentbereichen werden deutlich geringere Biomassen ermittelt. Im mesohalinen Schlickwatt bei Neufelderkoog werden nur 6,2 g ATG/m² und im Sandwatt Westerhevers 20 g ATG/m² nachgewiesen. Der Anteil der Makrofauna geht also in extremer werdenden Sedimenten mit deutlich geringeren oder höheren Sandgehalten und abnehmenden Salzgehalten stark zurück. An der Station Neufeld werden nur noch lediglich 0,37 g ATG/m² gefunden.

Die ähnlich hohen Werte des aschefreien Trockengewichtes für die beiden Mischwatten bei größeren Unterschieden im Frischgewicht geht auf die unterschiedlichen Anteile der einzelnen Taxa zurück (Abb. 9). Der Anteil der Mollusca und Oligochaeta unterscheidet sich zwischen Friedrichskoog und Büsum. An allen polyhalinen Stationen machen die Mollusca etwa 50 % der gesamten zoobenthischen Makrofauna aus. Im mesohalinen Watt Neufelderkoogs erreichen die Mollusca sogar über 60 % der Gesamtbiomasse. BEUKEMA (1983) weist ebenfalls auf die große Bedeutung der Mollusca an der Gesamtbiomasse im Wattenmeer hin. Bei einer Aufstellung der maßgeblich an der Biomasse beteiligten Organismen werden neben *Arenicola marina* 4 Arten der Mollusca genannt: *Mytilus edulis* (5,2 g ATG/m²), *Mya arenaria* (4,1), *Cerastoderma edule* (3,6) und *Macoma balthica* (2,1).

Tab. 4: Biomasse der Makrofauna aus den Stechrohrproben der fünf Untersuchungs-Stationen als Feuchtgewicht, Trockengewicht und aschefreies Trockengewicht (ATG), in g/m².

	Neufeld	Neufelderkoog	Friedrichskoog	Büsum	Westerhever
Feuchtgewicht (g/m ²)	3,5	71,1	431,3	522,8	342,5
Trockengewicht (g/m ²)	0,5	12,2	127,2	147,5	84,4
aschefreies Trockengewicht (g/m ²)	0,37	6,2	36,9	34,2	20,0

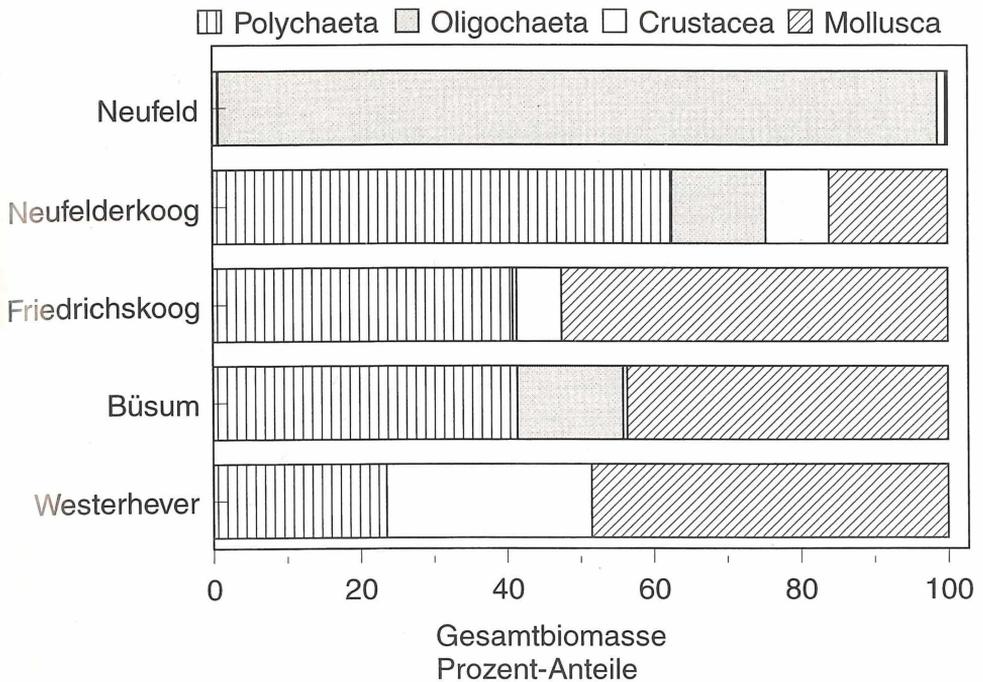


Abb. 9: Prozent-Anteile verschiedener taxonomischer Gruppen der Benthosfauna an der gesamten zoobenthischen Biomasse an den fünf Untersuchungs-Stationen; Mittelwerte aus den Stechrohrproben von Dezember bis August.

Große Bedeutung kommt auch den Polychaeta an den marinen Stationen zu. Im mesohalinen Watt Neufelderkoogs erreichen sie sogar über 60 % der gesamten zoobenthischen Biomasse. Die Crustacea erlangen im Schlickwatt Neufelderkoogs und im Sandwatt Westerhevers höhere Anteile an der Biomasse. Sie sind in den beiden polyhalinen Mischwatten aber nur mit sehr geringen Anteilen vertreten. An der oligohalinen Station bei Neufeld liegt der Anteil der Oligochaeta bei über 90 %.

4.2.4. Größenklassen der Mollusca

Von den häufig vertretenen Mollusca wurde lediglich die Baltische Tellmuschel (*Macoma balthica*) an allen Untersuchungsstationen von der Elbemündung bis nach Eiderstedt gefunden.

Macoma ist mit etwa 10 % an der gesamten makrozoobenthischen Biomasse im Wattenmeer beteiligt und gehört zu den Arten des Eulitorals, die kaum durch Sedimentbeschaffenheit, Tidenniveau, Salinität usw. beschränkt werden (BEUKEMA 1983). Die Resistenz gegen Gefrieren, Anaerobiose, Hitze etc. wird allgemein als hoch beschrieben (THEEDE 1978). Die Wasserbedeckungszeit spielt für *Macoma balthica* eine wichtige Rolle, da sie die Hauptmenge ihrer Nahrung der über dem Sediment stehenden Wassersäule entnimmt (HUMMEL 1985). Dieser Faktor ist an allen Stationen bei -80 cm MThw gleich und weist mit

einer Wasserbedeckungszeit von etwa 14 Stunden am Tag für die Tellmuschel günstige Verhältnisse auf. Im Elbe-Ästuar wurden nur sehr geringe Abundanzen erreicht und auch Größen über 2 mm konnten nicht im Untersuchungszeitraum nachgewiesen werden (Abb. 10).

Die höchsten Zahlen werden von den heranwachsenden Juvenilen über 0,5 mm Schalengröße (Siebmaschenweite) des Larvenfalls bestimmt. Das Auftauchen junger Exemplare von *Macoma* wurde in Friedrichskoog etwa ab August und in Büsum und Westerhever ab Juni beginnend beobachtet. Die maximalen Schalenbreiten lagen bei ca. 23 – 25 mm und wurden in den Mischwatten festgestellt.

Die Größenklassen-Zusammensetzung ist in den Watten Friedrichskoogs, Büsums und Westerhevers ähnlich mit höchsten Individuenzahlen um 1 mm. Lediglich im Schlickwatt Neufelderkoogs liegt das Maximum nicht bei 1 mm sondern um 3 mm. Möglicherweise haben die Larven Schwierigkeiten das Schlickwatt zu besiedeln, so daß die ganz jungen Stadien hier fehlen (vgl. GÜNTHER 1991). Insgesamt sind die Individuenzahlen im Schlick- und Sandwatt auch deutlich geringer im Vergleich zu den polyhalinen Mischwatten, aber es wird an allen Stationen eine Etablierung junger Tellmuscheln während des Sommers beobachtet.

Die Herzmuschel *Cerastoderma edule* findet ebenso wie die Tellmuschel weite Verbreitung im Lebensraum Wattenmeer. Das Vorkommen der Herzmuschel ist im Watt allerdings starken Fluktuationen unterworfen, da zum einen harte Winter die Populationen des Eulitorals völlig auslöschen können, zum anderen ist der Reproduktionserfolg von Jahr zu Jahr sehr unterschiedlich (VERWEY 1983).

Cerastoderma wurde nur an den polyhalinen Stationen gefunden und konnte in keinem Exemplar in den Watten Neufelds und Neufelderkoogs nachgewiesen werden. Im Gegensatz zu *Macoma balthica* liegen bei der Herzmuschel die höchsten Werte nicht im Bereich der kleinsten Größen (1 mm) sondern bei 3 – 4 mm (Friedrichskoog) oder 5 – 7 mm (Abb. 11). Die maximalen Größen liegen um etwa 15 mm, größere Exemplare bis 20 mm wurden nur in Büsum sehr vereinzelt in den Proben gefunden.

Auch die Sandklaffmuschel *Mya arenaria* spielt durch ihre hohen Biomasseanteile am Zoobenthos des Wattenmeeres eine wichtige Rolle als Zwischenglied in der Nahrungskette. Sie ist die größte Wattmuschel und auch diejenige, die als ausgewachsenes Tier das Wattsediment am tiefsten besiedelt. Die Abhängigkeit der Sandklaffmuschel von der Sedimentbeschaffenheit ist gering (THAMDRUP 1935), Salzgehalte unter 15 ‰ vermag diese Art allerdings nicht zu vertragen (KÜHL 1983). Daher wurde *Mya* auch nicht an den elbnahen Stationen nachgewiesen, sondern nur an den drei polyhalinen Stationen. Die mit Abstand höchsten Individuenzahlen werden vor allem bei den Größen 1 – 5 mm in Büsum gefunden (Tab. 5). Die höchste Dichte junger Klaffmuscheln wurde mit etwa 3400 Exemplaren/m² im Büsumer Watt im Dezember erreicht. Eine ähnliche Verteilung der Sandklaffmuscheln findet man im Sandwatt Westerhevers. Im Mischwatt Friedrichskoogs werden auch einige Individuen im Bereich 1 – 5 mm nachgewiesen, allerdings sind hier auch etwa ebensoviele Individuen der Größenklassen 25 – 40 mm anzutreffen. In diesem Gebiet wurden auch sehr große Exemplare der Sandklaffmuschel (bis 85 mm) nachgewiesen. Die größeren Exemplare von *Mya* fehlen in den beiden anderen Gebieten.

Von den Gastropoda erreichte vor allem die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* hohe Besiedlungsdichten. Dieser typische Wattbewohner kann sehr hohe Individuendichten erreichen, leistet allerdings nur einen geringen Beitrag zur Gesamtbiomasse. Es ist eine sehr mobile Art. Vor allem junge Schnecken heften sich an die Wasseroberfläche und lassen sich mit dem Gezeitenstrom verdriften (ARMONIES & HARTKE 1995). Trotz dieser hohen Mobilität konnte *Hydrobia* während des ganzen Untersuchungszeitraumes im elbnahen Schlickwatt bei Neufelderkoog nur in wenigen Exemplaren nachgewiesen werden.

Ind./90 cm²

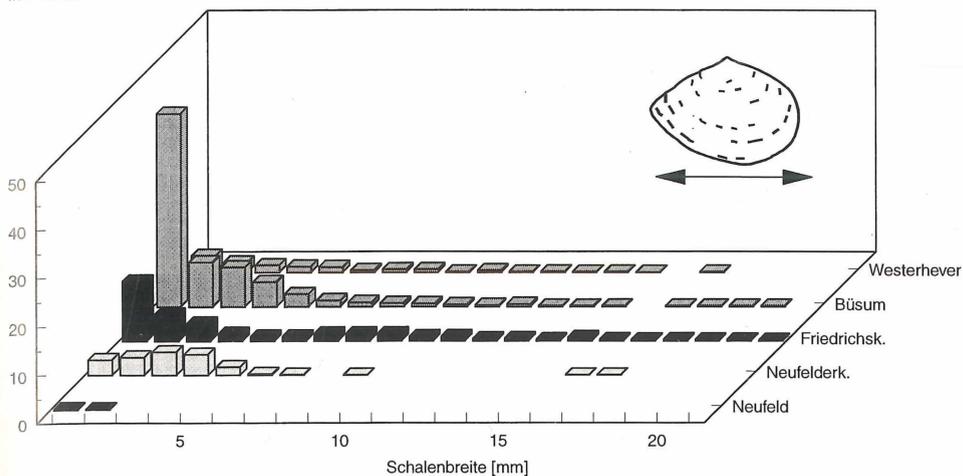


Abb. 10: Größenklassen-Zusammensetzung von *Macoma balthica* an den fünf Untersuchungsstationen; gemittelte Werte des Untersuchungszeitraumes, bezogen auf eine Probe von 90 cm².

Größenklassenanteile [%]

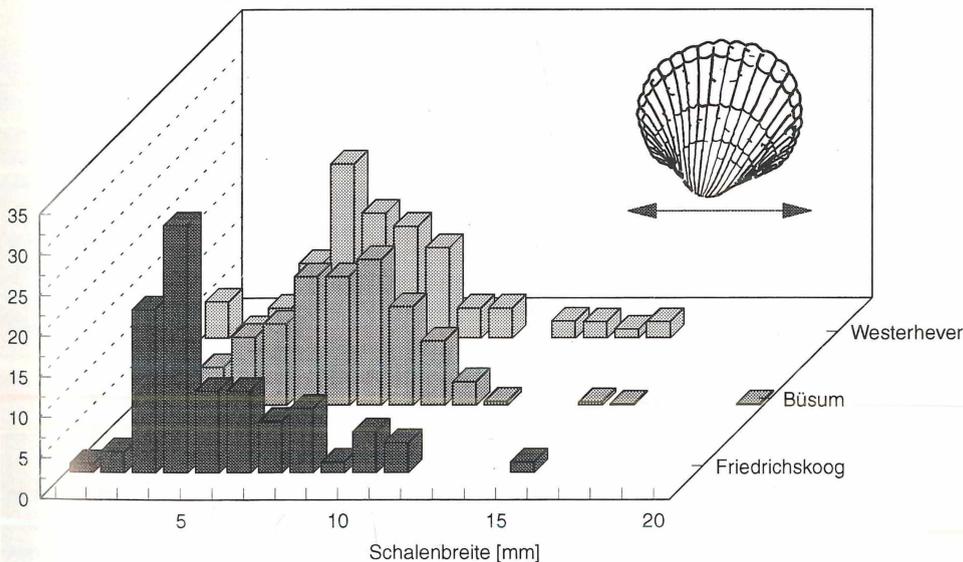


Abb. 11: Prozent-Anteile verschiedener Schalengrößen von *Cerastoderma edule* an der Gesamtpopulation in den drei polyhalinen Untersuchungsgebieten; Mittelwerte des gesamten Untersuchungszeitraumes.

Tab. 5: Anteile verschiedener Schalengrößen von *Mya arenaria* (Ind./m²) während des Untersuchungszeitraumes an den drei polyhalinen Stationen.

Schalbreite (mm)	Friedrichskoog	Büsum	Westerhever
1	9	72	11
2	6	646	35
3	9	932	18
4	6	302	25
5	3	106	18
6	–	38	7
7	–	64	14
8	–	45	–
9	–	23	–
10	–	23	–
11	–	4	–
12	–	8	–
13	–	4	–
14	3	–	–
15	–	4	–
16	–	–	–
17	–	–	–
18	–	–	–
19	–	–	4
20	–	–	–
20 – 25	–	–	–
25 – 30	15	–	–
30 – 35	6	–	–
35 – 40	3	–	–

Die Verteilung auf die Größenklassen von 1 – 3 mm ist relativ gleichmäßig, allerdings findet man im Büsumer Mischwatt und vor allem im Sandwatt Westerhevers ein deutliches Maximum in der Größenklasse von 1 – 2 mm (Abb. 12). In Westerhever ist dies auf eine plötzliche Besiedlung durch 1 – 2 mm große Wattschnecken im August zurückzuführen. Während die Besiedlungsdichten für diese Art in Westerhever im Juni und Juli bei etwa 10.000 Individuen/m² lagen, wurden im August Werte von 80.000 Individuen/m² ermittelt.

Wattschnecken mit einer Gehäusegröße von mehr als 3 mm sind nur im Sandwatt Westerhevers in nennenswerter Zahl vertreten.

4.2.5. Vertikale Zonierung der Makrofauna

Aufgrund der anoxischen Verhältnisse, die im Wattboden je nach Sedimentbeschaffenheit bereits nach wenigen mm bis zu mehreren cm einsetzen, ist es nur wenigen Wattbewohnern möglich, in tieferen Schichten zu leben. Diejenigen Formen, die in den tieferen Horizonten leben, besitzen alle durch Röhren und Gänge direkte Verbindungen zur Oberfläche. In der völlig reduzierten Zone können wahrscheinlich nur einige Nematoda als einzige Metazoa existieren (ODUM 1980).

Anzahl/90 cm²

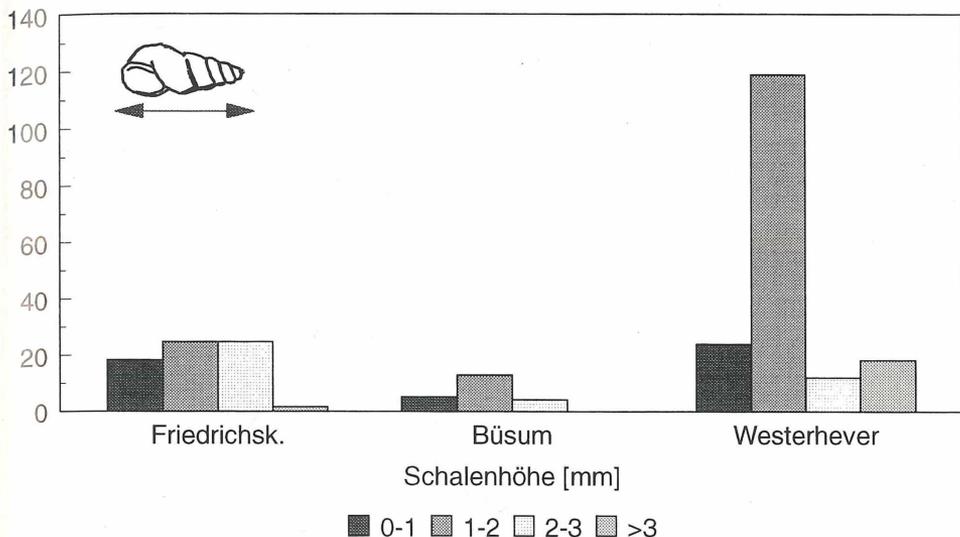


Abb. 12: Durchschnittliche Besiedlungsdichten bei vier verschiedenen Größenklassen von *Hydrobia ulvae* an den drei polyhalinen Stationen; Durchschnittswerte des Untersuchungszeitraumes auf eine Probe gemittelt.

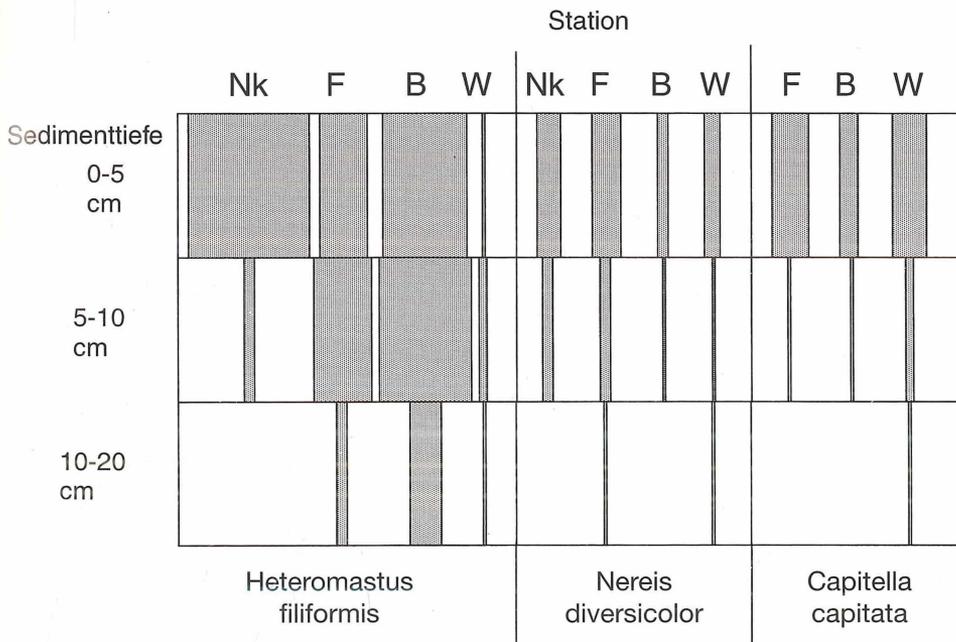


Abb. 13: Vertikale Verteilung dreier Polychaeta-Arten im Sediment der verschiedenen Untersuchungsgebiete; Nk = Neufelderkoog, F = Friedrichskoog, B = Büsum, W = Westerhever.

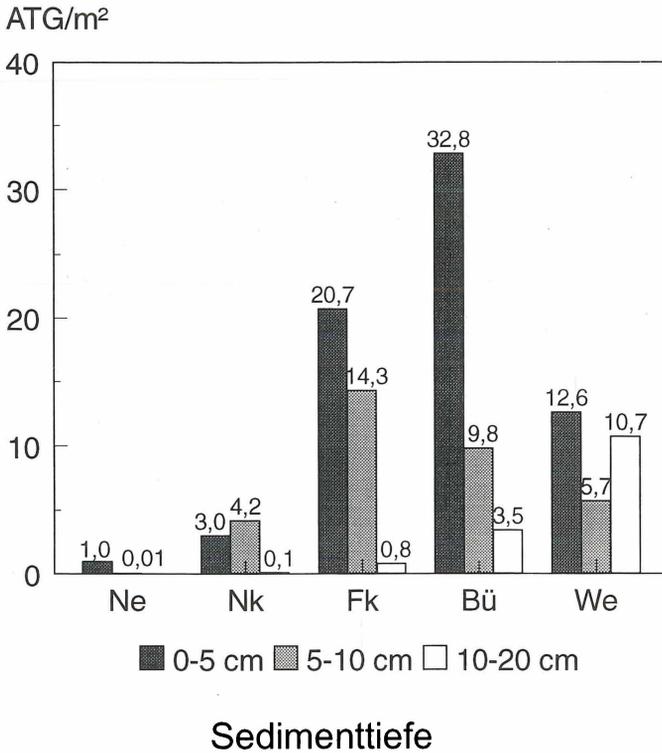


Abb. 14: Vertikale Verteilung der zoobenthischen Biomasse in drei verschiedenen Tiefen des Sediments an den fünf Untersuchungsstationen; Mittelwerte aus den Mai- und Juniprobe; ATG = aschefreies Trockengewicht; Ne = Neufeld, Nk = Neufelderkoog, Fk = Friedrichskoog, Bü = Büsum, We = Westerhever.

Im Watt bleibt eine dichte Faunenbesiedlung auf die obersten 5 bis maximal 10 cm Sedimenttiefe beschränkt. Hier siedeln die meisten Gastropoda, Bivalvia, Oligochaeta, Crustacea und die Mehrzahl der Polychaeta (alle kleineren). In der Schicht von 10 – 20 cm kommen bereits nur noch wenige Arten in geringer Zahl vor. In mehr als 20 cm Tiefe leben fast nur noch größere Exemplare von *Mya arenaria* und *Arenicola marina*. Allerdings werden für *Heteromastus filiformis* auch Tiefenausbreitungen bis zu 30 cm Sedimenttiefe beobachtet (SHAFFER 1983).

Nereis diversicolor besiedelt als junger Organismus vor allem den Bereich bis 5 cm Sedimenttiefe, größere Tiere kommen besonders in Tiefen bis 10 cm vor, allerdings wurde die Art in Friedrichskoog und Büsum in geringer Zahl auch tiefer als 10 cm angetroffen (Abb. 13). Der Kotpillenwurm *Heteromastus filiformis* ist im Schlickwatt Neufelderkoogs im Bereich 0 – 5 cm zu finden, kann aber noch bis 10 cm Tiefe nachgewiesen werden. In den Mischwatten Friedrichskoogs und Büsums und auch im Sandwatt Westerhevers bevorzugt der Kotpillenwurm die Zone 5 – 10 cm.

Trotz ihres roten Blutfarbstoffs und des damit vorhandenen guten Sauerstoff-Bindevermögens und einer Anpassung an stark sauerstoffarme Bedingungen (wie bei *Heteromastus*) präferiert der Capitellidae *Capitella capitata* die oberen Sedimentschichten, wengleich die

Art auch in 5 – 10 cm Tiefe noch angetroffen wird und im Sandwatt Westerhevers sogar bis 20 cm Sedimenttiefe vordringt.

Auch wenn die Mehrzahl der Benthosorganismen im Watt vor allem die oberen 5 cm des Sediments besiedelt, kann der Beitrag der tiefer siedelnden Organismen zur Gesamtbiomasse aufgrund ihrer Größe recht hoch sein. Abb. 14 zeigt die Biomassewerte für die Proben vom Mai und Juli in drei Tiefenhorizonten des Sediments für alle fünf Stationen.

In den Mischwatten in Friedrichskoog und Büsum findet sich die Hauptbiomasse in den oberen 5 cm, was vor allem durch die dominanten Polychaeta (z. B. *Pygospio elegans*) und die *Bivalvia* bedingt ist. Die noch recht hohen Biomasse-Werte in der Schicht 5 – 10 cm gehen in den Mischwatten unterhalb von 10 cm deutlich zurück. Im Sandwatt Westerhevers hingegen werden in der Tiefenschicht von 10 – 20 cm fast noch genauso hohe Biomassen gefunden wie in den oberen 5 cm. Im Schlickwatt Neufelderkoogs werden in der Schicht von 5 – 10 cm sogar die höchsten Biomassen ermittelt, was vor allem durch größere Exemplare von *Heteromastus filiformis*, *Nereis diversicolor* und *Marenzelleria viridis* zustande kommt.

4.3. Versetzungsexperimente

4.3.1. Versetzung von Sediment-Fauna Kompartimenten

In den versetzten Sedimentkernen wurde neben der Entwicklung der versetzten und eingewanderten Fauna anhand des Wassergehaltes und dem Gehalt an organischer Substanz (Glühverlust) die Entwicklung der Sedimente an den drei untersuchten Stationen sowie in den versetzten Sedimenten untersucht (Tab. 6). In den beiden Mischwatten in Neufeld und Friedrichskoog betrug der Wassergehalt des Sedimentes etwa 21 bis 24 Prozent. Dieser Wert wird in den zwischen diesen beiden Stationen ausgetauschten Sedimenten (Ne → Fk und Fk → Ne) durch die Versuchsanordnung in den Behältern zwar überschritten, erreicht aber nicht die höheren Werte, die im Schlickwatt Neufelderkoogs und in den von und nach Neufelderkoog versetzten Sedimenten (Nk → Fk und Fk → Nk) gemessen wurden. Auch der Glühverlust übersteigt in den Mischwatten nicht 1,1 %, während im Schlickwatt im April bereits 2,6 % und in späteren Monaten stets über 3 % Gehalt an organischer Substanz gemessen wurden. In den von Neufelderkoog ins Mischwatt Friedrichskoogs versetzten Sedimenten wurden Glühverlustwerte von über 2 % gemessen. In den von Friedrichskoog nach Neufelderkoog gebrachten Sedimenten stieg der Glühverlust von 1,2 % auf 5,7 %. Zu den veränderten Salzgehaltsbedingungen für die versetzte Fauna kommt also in den von und nach Neufelderkoog versetzten Sedimenten noch ein höherer Schlickanteil hinzu.

Einfluß auf die Arten-Zusammensetzung

Die mit den Sedimenten versetzte Fauna ist in der neuen Umgebung bereits nach zwei Monaten fast vollständig verschwunden und durch die autochthone Fauna der umgebenden Sedimente ersetzt.

Die Tab. 7 zeigt die Entwicklungen einiger wichtiger Arten zwei und vier Monate nach der Versetzung im April an der Station Friedrichskoog, in den an dieser Station ausgetauschten (Fk ↔ Fk) und den von den beiden elbenahen Stationen herangebrachten Sedimenten (Ne + Nk → Fk). Viele der in den Sedimenten von den elbenahen Stationen im

Tab. 6: Wassergehalt und Glühverlust (Angaben in %) in den Sedimenten der Stationen Neufeld (Ne), Neufelderkoog (Nk) und Friedrichskoog (Fk) im April (Zeitpunkt der Sedimentversetzung) und im Juni und August sowie in den Versuchssystemen der versetzten Sediemente; Mittelwerte aus je 3 Proben.

	Stationen			versetzte Sedimente			
	Neufeld	Neufelderdk.	Friedrichsk.	Ne→Fk	Nk→Fk	Fk→Ne	Fk→Nk
<u>Wassergehalt</u>							
April	22,4	39,9	23,7	–	–	–	–
Juni	23,7	42,5	21,4	27,9	36,4	22,0	32,5
August	22,7	39,1	21,1	30,3	35,8	28,2	49,5
<u>Glühverlust</u>							
April	0,54	2,6	1,1	–	–	–	–
Juni	0,99	3,7	1,1	1,0	2,2	0,6	1,2
August	0,8	3,9	0,8	1,5	3,3	1,1	5,7

Watt Friedrichskoogs beobachteten Veränderungen wurden auch in den Kontrollsedimenten beobachtet. So ist zum Beispiel der Anteil von *Pygospio elegans* und *Eteone longa* in den versetzten und Kontrollsedimenten deutlich geringer als im umgebenden Sediment der Station Friedrichskoog, während die Arten *Polydora ligni* und *Cerastoderma edule* hingegen in den versetzten Sedimenten und Kontrollen deutlich höhere Werte aufwiesen. *Heteromastus filiformis* und *Tubificoides benedii* scheinen die Versuchssysteme erst allmählich anzunehmen, da diese Arten erst im August in den aus Neufeld und Neufelderkoog herangebrachten Sedimenten die Besiedlungsdichten des umgebenden Sedimentes erreichen.

Die Entwicklung der Fauna in den an die Stationen Neufeld und Neufelderkoog versetzten Sedimente im Vergleich zu der aus Friedrichskoog zeigt Tab. 8. An der oligohalinen Station Neufeld ist bereits nach zwei Monaten die versetzte Fauna nicht mehr nachweisbar und die Oligochaeta des Brackwassers haben die Sedimente besiedelt. Im August liegt die Besiedlungsdichte mit 100 Ind./90 cm² sogar höher als die mittlere Besiedlung des umliegenden Sedimentes mit 79 Ind./90 cm². Interessant ist, daß auch *Marenzelleria viridis* in die Versuchssysteme einwandern konnte, obwohl diese Art sonst kaum an dieser Station nachgewiesen wurde.

Im Schlickwattgebiet Neufelderkoogs geht *Pygospio elegans* deutlich in den versetzten Sediementen zurück. Während im Juni noch 20 Ind./90 cm² nachgewiesen werden ist die Art im August aus den Versuchssystemen verschwunden. Die Dichten von *Tubificoides benedii*, *Capitella capitata* und langfristig auch *Macoma balthica* gehen zurück, während die von *Heteromastus filiformis* gleich bleibt. Die typischen Arten der mesohalinen Watten Neufelderkoogs *Marenzelleria viridis*, *Manayunkia aestuarina* und die Oligochaeta des Brackwassers besiedeln schnell die eingesetzten Mischwattsedimente, zeigen allerdings nach 4 Monaten bereits wieder deutliche Rückgänge in ihren Besiedlungsdichten.

Fünf Arten besiedeln schnell die von den beiden elbenahen Stationen herangebrachten Versuchssysteme an der polyhalinen Station bei Friedrichskoog (Abb. 15). *Pygospio elegans* tritt nach zwei Monaten zunächst in hoher Individuenzahl auf, geht allerdings nach vier Monaten deutlich zurück. *Polydora ligni*, die Baltische Tellmuschel und die Herzmuschel wandern in die Versuchssysteme ein, ebenso *Capitella capitata*, die allerdings im Mischwatt aus Neufeld deutlich höhere Besiedlungsdichten erreicht als in dem Schlickwatt von der Station Neufelderkoog. Für die anderen Arten scheint die Sedimentbeschaffenheit keine so große Rolle bei der Besiedlung der neuen Sedimente zu spielen.

Tab. 7: Vergleich der Fauna in den von den Stationen Neufeld (Ne) und Neufelderkoog (Nk) nach Friedrichskoog (Fk) im April versetzten Sedimente (Nk u. Ne → Fk) und in den innerhalb der Station Friedrichskoog ausgetauschten Sediemente der gleichen Versuchssysteme (Fk ↔ Fk) sowie den Proben des umgebenden Sedimentes im Juni und August (2 und 4 Monate nach der Versetzung); gemittelte Werte, Ind./90 cm².

	Juni			August		
	Station Friedrichsk. Fk	Kontrolle Fk↔Fk	versetzte Sedimente Ne+Nk→Fk	Station Friedrichsk. Fk	Kontrolle Fk↔Fk	versetzte Sedimente Ne+Nk→Fk
<i>Pygospio elegans</i>	332	146	134	698	350	32
<i>Polydora ligni</i>	0	1	6	0	62	12
<i>Eteone longa</i>	16	4	4	16	3	2
<i>Capitella capitata</i>	11	17	7	13	3	8
<i>Heteromastus filiformis</i>	35	13	11	30	27	32
<i>Macoma balthica</i>	29	25	22	85	38	24
<i>Cerastoderma edule</i>	0	5	7	1	8	4
<i>Tubificoides benedii</i>	14	27	3	26	27	15

Tab. 8: Darstellung der Faunenentwicklung anhand ausgewählter Arten in den im April von Friedrichskoog nach Neufelderkoog (Fk → Nk) und Neufeld (Fk → Ne) versetzten Sedimente nach 2 und 4 Monaten im Vergleich zum Herkunftgebiet der versetzten Sediemente in Friedrichskoog (Fk); Angaben in Ind./90 cm² (Mittelwerte).

	Friedrichskoog Fk	Neufelderkoog Fk→Nk		Neufeld Fk→Ne	
	April	Juni	August	Juni	August
<i>Pygospio elegans</i>	383	20	0	0	0
<i>Heteromastus filiformis</i>	20	23	14	0	0
<i>Capitella capitata</i>	16	0	0	0	0
<i>Marenzelleria viridis</i>	0	54	18	1	1
<i>Manayunkia aestuarina</i>	0	44	1	0	0
<i>Macoma balthica</i>	17	27	2	0	2
<i>Tubificoides benedii</i>	19	32	1	0	0
übrige Oligochaeta	0	50	36	23	100

Insgesamt läßt sich an allen Stationen ein ortsgemäßes statt eines herkunftsgemäßen Verhaltens der Faunenkompartimente beobachten. Die aus anderen Wattgebieten eingeführte Fauna verschwindet sehr schnell aus den versetzten Sedimenten und die eingesetzten Sedimente werden von den verschiedenen Arten der umgebenden Wattgebiete in unterschiedlicher Weise neu besiedelt.

Die Makrofauna-Biomassen sind in den Versuchssystemen an den Stationen Neufelderkoog und Friedrichskoog deutlich höher als in den umgebenden Watten. In Neufelderkoog kommt dies vor allem durch die großen Mengen von eingewanderten Exemplaren von *Marenzelleria viridis* zustande, während sich in Friedrichskoog vor allem die hohen Dichten von *Macoma balthica* und *Cerastoderma edule* auswirken. In Neufelderkoog wurden in den

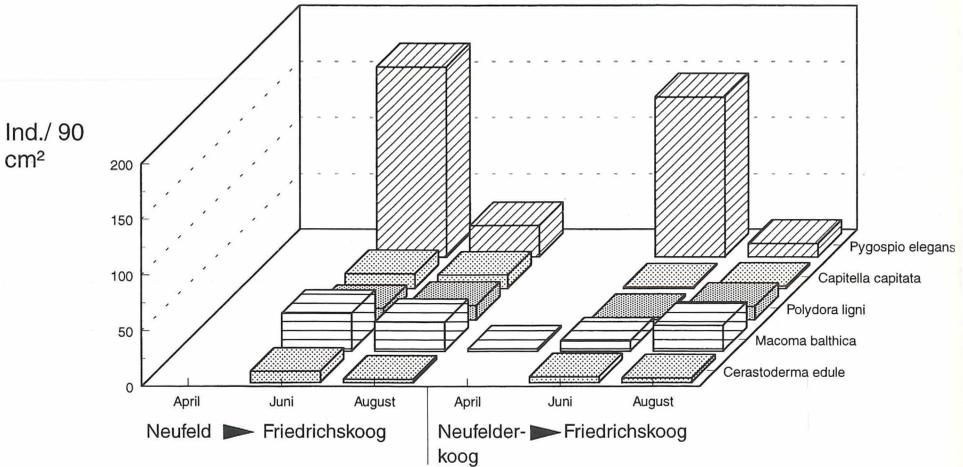


Abb. 15: Darstellung der wichtigsten eingewanderten Makrofauna-Arten in die im April von Neufeld und Neufelderkoog nach Friedrichskoog versetzten Sedimente nach 2 und 4 Monaten.

von Friedrichskoog versetzten Sedimenten Biomassen von ca. 30 g ATG/m² gemessen, in dem umliegenden Schlickwatt wurden lediglich um die 10 g ATG/m² gemessen.

Im Watt Friedrichskoogs wurde im August eine Makrofauna-Biomasse von etwa 75 g ATG/m² festgestellt, während in den von Neufeld versetzten Seimenten Werte über 100 g ATG/m² und in denen von Neufelderkoog sogar 311 g ATG/m² im gleichen Monat ermittelt wurden.

4.3.2 Versetzung von *Macoma balthica*

In einem weiteren Experiment wurde die Baltische Tellmuschel in Exemplaren größer als 10 mm von der polyhalinen Station Friedrichskoog an die beiden elbenahen Stationen im Mai versetzt. Nach zwei Monaten wurde die Überlebensrate von *Macoma balthica* unter den neuen Lebensbedingungen untersucht. Die Art wurde ausgewählt, da die Tellmuschel auch an den Stationen im Elbemündungsgebiet nachgewiesen werden konnte, wenngleich nur in geringen Zahlen und sehr kleinen Exemplaren. Salinitätswerte von unter 10 ‰ kann *Macoma balthica* vertragen. Das Limit wird von BEUKEMA (1983) mit 2,7 ‰ angegeben. Reproduktion und Wachstum sind unter diesen Bedingungen allerdings stark reduziert.

Die Untersuchung der versetzten Tiere nach zwei Monaten im Juli ergab für die Tellmuscheln der Station Neufelderkoog eine Überlebensrate von 87 %, während an der oligohalinen Station Neufeld keines der versetzten Tiere mehr nachgewiesen werden konnte (Tab. 9). In den Kontrollsystemen an der Station Friedrichskoog betrug die Überlebensrate 100 %, so daß man davon ausgehen kann, daß die Verlusten an den beiden elbnahen Stationen durch die extremen Lebensbedingungen bedingt waren und nicht auf die veränderte Lebenssituation in den Versuchssystemen zurückging.

Die Überlebensrate an der Station Neufelderkoog mit ihrem mesohalinen Schlickwatt liegt zwischen den beiden anderen Stationen. Hier behauptet sich *Macoma balthica* über den Untersuchungszeitraum gut, befindet sich aber dennoch an der Grenze ihrer natürlichen Überlebensfähigkeit.

Tab. 9: Überlebensrate von je 10 von der Station Friedrichskoog (Fk) versetzten Exemplaren der Tellmuschel, *Macoma balthica*, der Größe über 10 mm in den Versuchsbehältern der Stationen Neufelderkoog (Nk) und Neufeld (Ne) nach zwei Monaten.

	Versuchsbehälter-Nr.											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Überlebensrate Fk→Nk (%)	70	80	90	90	80	100	100	80	90	70	100	90
Überlebensrate Fk→Ne (%)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-

5. Diskussion

Die verschiedenen untersuchten Wattgebiete unterscheiden sich bei gleicher Überflutungsdauer in der Zusammensetzung der benthischen Makrofauna und den Biomassen. In den elbenahen Gebieten, die dem oligohalinen und mesohalinen Bereich zugeordnet werden, haben die Oligochaeta einen bedeutenden Anteil an der Abundanz und Biomasse. Mit steigendem Salzgehalt nimmt diese Bedeutung ab und der Anteil der marinen Wattorganismen zu. In den polyhalinen Watten kommt von den salztoleranten Oligochaeta (PFANNKUCHE 1980), lediglich der marine Oligochaet *Tubificoides benedii* noch in größerer Anzahl vor. In höher gelegenen Wattbereichen und in polyhalinen Sedimenten innerhalb der Salzwiesen (Gruppen und Schlenken) wurden allerdings auch weitere Oligochaeta, wie *Tubifex costatus* und *Paranais litoralis* als typische Faunenelemente nachgewiesen (FOCK 1995, HAASE 1993).

Der Anteil der Mollusca an der Biomasse und Abundanz liegt in den polyhalinen Untersuchungsgebieten hoch, in den elbenahen Watten niedriger. Die Versetzungsexperimente mit *Macoma balthica* ergeben allerdings, daß größere Individuen einzelner Arten in den elbenahen Watten gut überleben können. Es mag sein, daß hier vor allem die Winter wegen des niedrigeren Gefrierpunktes des ausgesüßten Wassers besonders die sessilen, mehrjährigen Organismen dezimieren. Dies würde das Fehlen von *Cerastoderma edule* und die nur einjährigen Größenklassen von *Macoma balthica* an der Station Neufelderkoog erklären.

Charakteristische Faunenelemente der elbenahen Watten, die allerdings nur an der mesohalinen Station Neufelderkoogs gefunden wurden, sind die Polychaeta-Arten *Manayunkia aestuarina* und *Marenzelleria viridis*. *M. aestuarina*, die seit etwa 1880 an der englischen Küste beobachtet wurde, konnte seit 1930 auch in schleswig-holsteinischen Küstengewässern gefunden werden (SCHÜTZ 1965) und besiedelt zahlreich die Brackgewässer der Nord- und Ostsee. FOCK (1995) findet diese Art im Übergangsbereich Salzwiese-Wattenmeer in hohen Abundanzen. Auch HAASE (1993) weist die Art zahlreich in Schlenken und Gruppen innerhalb von Salzwiesen bei Büsum und in Eiderstedt nach, während sie bei -80 cm MThw im polyhalinen Watt nicht mehr von Bedeutung ist. *Marenzelleria viridis*, ist ein Neubürger des Wattenmeeres, der autochton an der atlantischen Ostküste Nord-Amerikas lebt (GEORGE 1966, MACIOLEK 1984). Er wurde 1983 im Ems-Ästuar erstmalig an der Nordseeküste nachgewiesen (ESSINK & KLEEF 1988). Dieser Polychaet, der wahrscheinlich im Ballastwasser von Schiffen nach Europa gelangen konnte, befindet sich seitdem in der Ausbreitung, hat sich auch in anderen Ästuarien der Nordsee etabliert und wurde bereits in der Elbe nachgewiesen (ESSINK & KLEEF 1993, LELING 1986). *M. viridis* dringt auch in die Brackgewässer der Ostsee vor, wo 1985 bereits erste Individuen gefunden werden konnten

(BICK & BURCKHARDT 1989). Das massenhafte Eindringen neuer Arten in bestehende Lebensgemeinschaften verändert deren Zusammensetzungen und führt zu neuen spezifischen Interaktionen. Im Extremfall können die heimischen Arten verdrängt werden, wie bei den heimischen Seepockenarten *Balanus balanoides* und *B. improvisus*, die größtenteils durch die neuseeländische Art *Elminius modestus* ersetzt worden sind (HEIBER & RACHOR 1989). Es wurden auch zwischen *M. viridis* negative Korrelationen zu der indigenen Art *Nereis diversicolor* nachgewiesen (ATKINS et al. 1987, ESSINK & KLEEF 1993).

Da zwar insgesamt im Wattenmeer noch ökologische Nischen verfügbar zu sein scheinen und das Auftreten neuer Arten wie *Ensis directus* (ESSINK 1986) und *M. viridis* bislang keine besonderen Probleme verursacht haben, stellt die anthropogene Verschleppung von Tier- und Pflanzenarten dennoch eine große potentielle Bedrohung für die marinen Küstenlebensgemeinschaften dar (ESSINK 1994, MICHAELIS & REISE 1994). Allerdings ist eine Abschätzung der Auswirkungen der Einführung und Etablierung neuer Tierarten in Lebensgemeinschaften oft schwierig, da die genaue Kenntnis der Bedingungen der Lebensgemeinschaften vor Einführung der dem System fremden Arten nicht genügend bekannt war (HEDGPETH 1980).

Dieser Aspekt unterstreicht die Bedeutung eines Grundlagen-Monitorings der Wattlebensgemeinschaften, aber auch die Beobachtung der Entwicklung neu etablierter Tier- und Pflanzenarten, wie *M. viridis* in den mesohalinen Watten Neufelderkoogs, um mögliche gravierende Auswirkungen frühzeitig erkennen zu können.

Die Substratspezifität von *Marenzelleria viridis* scheint gering zu sein, da die Art in den durchgeführten Feldexperimente Mischwattsedimente mühelos besiedeln konnte. Allerdings besitzen die planktischen Larven eine geringe Salinitätstoleranz, die eine Ausbreitung von *M. viridis* in die oligohalinen Bereiche begrenzt (BICK & BURCKHARDT 1989). Dies würde auch das weitgehende Fehlen dieses Polychaeten an der oligohalinen Station Neufeld erklären.

Auch die Angaben zur Biomasse ergeben charakteristische Unterschiede im Vergleich verschiedener elbenaher und elbeferner Wattgebiete. Die Biomasse liegt in Elbenähe weit unter den Werten der untersuchten marinen Watten, wo durchschnittlich über den gesamten Untersuchungszeitraum zwischen 20 und 40 g ATG/m² ermittelt werden konnten. Der multifaktorielle Elbeeinfluß, vor allem mit seinen Salzgehaltsschwankungen, führt dazu, daß in den beiden Stationen nahe der Elbe nur noch 6, bzw. unter 1 g ATG/m² gefunden wurden. Beim Vergleich der verschiedenen marinen Sedimente werden die höchsten Biomasse-Werte in den beiden Mischwatten festgestellt, während das Sandwatt mit 20 g ATG/m² bereits deutlich unter den dort festgestellten Makrofauna-Biomassen liegt. Bei den marinen Watten müssen die Biomasse-Werte der größeren Wattorganismen, die mit der Stechrohrmethode nur unzureichend erfaßt werden, noch hinzukommen. OBERT (1982) erwähnt auch hohe Biomassen für die Sandklaffmuschel und findet bei *Arenicola marina* mit einer Biomasse von 3,5 – 10 g/m² die höchsten Werte aller Nicht-Mollusca unter den Wattbewohnern.

Eine vergleichbare Abnahme der Biomasse mit extremer werdenden Umweltbedingungen wird auch von BEUKEMA (1983) erwähnt. Als mittlere Jahresbiomasse des Makrozoobenthos wird von BEUKEMA (1976) für das Holländische Watt ein Wert von etwa 27 g ATG/m² angegeben. REISE (1994) gibt eine Übersicht verschiedener Untersuchungen der Biomasse im Wattenmeer, die von 9 g ATG/m² im Dollard bis zu sogar 65 g ATG/m² auf der Insel Sylt reichen. Die extrem niedrigen Werte in den beiden elbenahen Stationen liegen damit zum Teil noch deutlich unter den im Dollard-Ästuar gefundenen Werten.

Langfristige Faunenveränderungen unter Berücksichtigung möglicher anthropogener Einflüsse werden beispielsweise von DÖRJES et al. (1986), MICHAELIS (1987) und RIESEN & REISE (1982) für das Wattenmeer dargestellt. Langfristige Veränderungen der Fauna im

Eldebereich ergeben sich durch einen Vergleich mit Ergebnissen von JEPSEN (1965), der Benthosuntersuchungen im Vormündungsgebiet der Elbe durchführte und auch das Neufelder Watt beprobte. Er fand in diesem Bereich neben *Macoma balthica*, *Heteromastus filiformis*, *Nereis diversicolor* und *Corophium volutator* auch die typischen marinen Arten *Pygospio elegans* und *Mya arenaria*, die in der vorliegenden Untersuchung in größeren Zahlen erst ab der Station Friedrichskoog im polyhalinen Bereich gefunden wurden. *Manyunkia aestuarina* (und *Marenzelleria viridis*), die typische Art des mesohalinen Watts wird nicht erwähnt. Ob jedoch von JEPSEN (1965) die Proben weiter draußen im Watt unter anderen Salzgehaltsbedingungen genommen wurden oder ob hier tatsächlich eine Veränderung der Fauna stattgefunden hat läßt sich schwer feststellen. Durch die Sediment-Versetzungs-Experimente nach Neufelderkoog in die Neufelder Watten mitversetzte Tiere von *Pygospio elegans* und andere marine Elemente, wie *Tubificoides benedii* und *Capitella capitata* konnten sich allerdings nicht oder zumindest nicht dauerhaft in diesem Gebiet behaupten.

Die durchgeführten Feldexperimente belegen, daß die Makrofauna mariner Watten nicht in der Lage ist, sich mit ihren typischen Artensammensetzungen und Abundanzen in elbenahen Gebieten zu behaupten, ebenso wie umgekehrt die Ästuarfauna unter polyhalinen Bedingungen sehr schnell verschwindet. Im Experiment besiedelt jeweils autochthone Fauna umliegender Sedimente sehr schnell eingeführte Sedimente. Daher kann man davon ausgehen, daß kein historisches Verteilungsmuster für bestimmte Arten vorliegt, sondern daß der multifaktoriell zusammengesetzte Einfluß der Elbe mit Aussüßung des Meerwassers, Strömung und Eintrag verschiedener gelöster Substanzen und Schadstoffe die Zusammensetzung der Fauna im Elbmündungsgebiet maßgeblich bestimmt. Auch die Sedimentbeschaffenheit scheint in den elbenahen Watten ein Faktor von untergeordneter Bedeutung zu sein.

Einzelne marine Organismen oder Lebensgemeinschaften können in Ästuarien durch Verlagerung ihrer Grenzen in den Flußmündungen bioindikatorische Eigenschaften aufweisen. So konnten RIEDEL-LORJE et al. (1995) anhand des Vordringens von *Corophium volutator*, *Nereis diversicolor* und *Bathyporeia pilosa* im Elbe-Ästuar eine Verlagerung der oberen Brackwassergrenze nachweisen. Auch Verschmutzungsindikatoren sind in der benthischen Makrofauna bekannt. So werden nach Verschmutzungskatastrophen oft *Polydora*-Arten und auch *Capitella capitata* als einzige Besiedler stark gestörter Ökosysteme beobachtet (GRAY 1981, PEARSON 1980, REISH 1980). *Capitella* konnte in der vorliegenden Untersuchung nur in den marinen Wattbereichen angetroffen werden und fehlte in den mesohalinen und oligohalinen Wattbereichen ganz. Auch bei den Versetzungs-Experimenten zeigte diese Art keine besonderen Reaktionen, während *Polydora ligni* in größeren Zahlen in die Versuchssysteme eingewandert ist, obwohl diese Art in den umliegenden Watten vorher kaum nachgewiesen wurde (vgl. MICHAELIS 1978). Auch KÖNIG (1943) konnte beobachten, wie *P. ligni* im frisch aufgeschlickten Bereich des neuen Friedrichskoog Sicherungsdammes plötzlich auftauchte. Auch die Art *Spiophanes bombyx* konnte in den versetzten Sedimenten, allerdings in geringer Zahl, gefunden werden. Massenvorkommen dieser Art konnte ZIEGELMEIER (1970) in der Wiederbesiedlungsphase nach katastrophalen Umwelteinflüssen (strenger Winter, vgl. auch HEIBER 1985) in der Nordsee feststellen. Ein Auftreten der genannten Arten kann also innerhalb eines auf Einzelarten beschränkten Monitorings durchaus geeignet sein, Störungen und schädigende Umwelteinflüsse anzuzeigen.

Viele Polychaeta-Arten werden schwimmend in der Wassersäule angetroffen (ARMONIES 1994), so daß für diese eine schnelle Neubesiedlung gestörter und auch von der Makrofauna ganz verlassener Areale im Wattenmeer leicht möglich ist. Auch Langzeittrends, wie ein Rückgang von *Pygospio elegans* oder der deutliche langjährige Anstieg von *Heteromastus filiformis* (MICHAELIS 1987, BEUKEMA & ESSINK 1986), lassen sich durch Makrofauna-Untersuchungen über einen längeren Zeitraum gut nachweisen und können Hinweise auf lang-

fristige Änderungen des gesamten Ökosystems Wattenmeer geben. Ebenso können die Abschätzung von positiven Veränderungen oder die Bewertung des Erfolgs durchgeführter Umweltschutzmaßnahmen (z. B. Reduzierung des Schadstoffeintrages) zu einem Monitoring dazugehören (REINKE 1989).

Die Brackwasserwatten der Ästuar gehören zu den stark gefährdeten Biotoptypen des deutschen Nordseebereiches (RIECKEN et al. 1995). Sie werden sogar als von der vollständigen Vernichtung bedrohte Biotoptypen betrachtet (SSYMANK & DANKERS 1996). Eine vorgeschlagene Unterschutzstellung und Einbeziehung der letzten großflächigen Ästuarwatten Schleswig-Holsteins bei Neufeld in den Nationalpark Wattenmeer, wie es der Synthesebericht der Ökosystemforschung Wattenmeer vorsieht (STOCK et al. 1996) ist unbedingt zu fordern. Die brackwasserbeeinflussten Watten Neufelds und Neufelderkoogs könnten auch in einem Monitoring der benthischen Makrofauna Bedeutung erlangen, da die Fauna in diesen Gebieten auf zusätzliche Stressoren (z. B. Verschmutzung) zum Teil empfindlich reagieren. Auch im aktiven Biomonitoring durch Versetzung einzelner Arten lasen sich in diesem Gebiet wertvolle Erkenntnisse über Stressoren ableiten. Belastungen durch veränderte Salzgehalte oder Schadstoffe lassen sich durch diese Indikatororganismen, die sich hier im Grenzbereich ihrer Überlebensfähigkeit befinden, erkennen. Die Untersuchung der Wachstumsraten und Reproduktionsfähigkeit versetzter Indikatororganismen, wie dies von ESSINK & BOS (1985) beispielsweise für verschiedene Watt-Molluskenarten durchgeführt wurde, kann hierbei die Sensibilität und Verlässlichkeit eines auf versetzten Indikatororganismen beruhenden Monitorings erhöhen.

Danksagung

Für die Bestätigung von *Marenzelleria viridis* danke ich Dr. Karel Essink und Peter Tydeman (Haren, Niederlande).

6. Zusammenfassung

Die zoobenthische Makrofauna wurde an fünf ausgewählten Stationen von der Elbmündung mit den Ästuarwatten bei Neufeld bis zum südlichen Nordfriesland bei Westerhever im Eulitoral des Wattenmeeres in den Jahren 1987/88 vergleichend untersucht.

Während die Sedimentstruktur und die Salzgehaltbedingungen der einzelnen Stationen unterschiedlich waren, befanden sich alle Untersuchungsgebiete bei einem Überflutungsniveau von ca. -80 cm MThw.

Neben den abiotischen Parametern wurde die Makrofauna mittels Stechrohrproben und Sieben (0,5 mm Edelstahlsieb) erfaßt. Die Besiedlung größerer Arten der Makrofauna wurde durch die Erfassung der Oberflächenstrukturen und durch Handsammlungen ermittelt.

Es wurden 28 Makrofauna-Arten der Annelida, Mollusca und Crustacea in den untersuchten Watten festgestellt. Die Dominanzstruktur der Fauna, die Phänologie ausgewählter Arten, die verschiedenen Größenklassen der wichtigsten Mollusca-Arten und die vertikale Zonierung der Fauna werden für die einzelnen Untersuchungsgebiete dargestellt.

Die zoobenthische Biomasse der Makrofauna wird in ihrer vertikalen Zonierung im Wattboden und im Vergleich der einzelnen Stationen dokumentiert. Die fast nur aus Oligochaeta bestehende, verarmte Makrofauna der oligohalinen Ästuarwatten weist mit 0,37 g aschefreiem Trockengewicht (ATG)/m² im Jahresdurchschnitt sehr geringe Werte auf. Im

mesohalinen Wattbereich werden 6,2 g ATG/m², in den polyhalinen Watten 20 g ATG/m² (Sandwatt) bis zu 37 g ATG/m² (Mischwatt) ermittelt.

Zur weiteren Untersuchung der ökologischen Abhängigkeiten der Makrofauna im elbnahen Eulitoral wurden in einem Freilandexperiment Makrofauna-Kompartimente zwischen den Stationen im Bereich der Watten unterschiedlicher Salzgehaltbedingungen ausgetauscht. Die Makrofauna der zusammen mit der Infauna versetzten Sedimente zeigte überwiegend eine ortsgemäße und keine herkunftsgemäße Entwicklung. Die indigene Fauna der einzelnen Wattbereiche ist schnell in die Versuchssysteme eingewandert und die versetzten Makrofauna-Arten verschwanden oder büßten zumindest ihre typischen Abundanzen aus den Herkunftsgebieten ein.

Sediment austausch innerhalb der Stationen (Kontrollen) hat ergeben, daß einige der beobachteten Veränderungen in den versetzten Sedimenten, wie z. B. das plötzliche Auftreten von *Polydora ligni*, auf die besonderen Bedingungen in den Versuchssystemen zurückzuführen waren.

Eine Versetzung von größeren Exemplaren von *Macoma balthica* (> 10 mm Schalenbreite) in den Elbmündungsbereich hat für das mesohaline Untersuchungsgebiet eine Überlebensrate von 87 % nach zwei Monaten Standzeit ergeben, während die Baltische Tellmuschel im oligohalinen Watt nicht zu existieren vermochte.

Die Verteilung der Faunenschwerpunkte von der Elbemündung in die polyhalinen Watten, die Bedeutung der Etablierung neuer Makrofauna-Arten im Watt, wie *Marenzelleria viridis* im Elbeästuar, sowie Aspekte des Naturschutzes und Monitorings unter Berücksichtigung der durchgeführten Feldexperimente und der Bedeutung der elbnahen Eulitoralwatten werden diskutiert.

7. Summary

The macrozoobenthos in the eulitoral of the Wadden Sea was investigated at 5 different stations during 1987/88. The sites were located at the west coast of Schleswig-Holstein (northern Germany). They were distributed from the estuary of river Elbe at Neufeld up to 60 km north.

The sites with different sediments and salinities were situated at the same inundation level of 80 cm below middle high tide level.

The fauna was registered by sieving the sediment with a sieve of 0.5 mm mesh size, hand sampling and recording faunal traces on the sediment surface.

28 species of macrobenthic annelida, mollusca and crustacea were found. The dominance structure, phenology of selected species, different size classes of important mollusc species and the vertical zonation of the fauna were analysed.

The average macrozoobenthic biomass was compared between the different tidal flats. The sites in the estuary of the river Elbe showed low values ranging between 0.37 g and 6.2 g ash free dry weight/m² while at the marine stations values range between 20 g and 37 g ash free dry weight/m².

In a field experiment, sediments together with the macrofauna were exchanged between the estuarine and marine tidal flats. Most of the transplanted macrofaunal species disappeared fastly from the exchanged sediments and the zoobenthic species of the surrounding tidal flats settled the transplanted sediments.

Control exchanges of sediments within the sites showed that some effects of faunal changes were due to the conditions of the experimental systems, e. g. high numbers of the polychaete *Polydora ligni* in the transplanted sediments.

Furthermore, some specimen of *Macoma balthica* (larger than 10 mm) were transplanted to the estuarine tidal flats. Survival rates up to 87 % were recorded after two months.

The distribution of the macrozoobenthic species at the different tidal flats investigated, the introduction of new species, e. g. *Marenzelleria viridis* in the estuary of river Elbe, are discussed with respect to environmental protection and monitoring of the marine and brackish tidal flats.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Hans-Dieter Reinke
Forschungsstelle f. Ökosystemforschung
und Ökotechnik
Universität
Olshausenstraße 40
D-24098 Kiel

Litorale Endofaunalebensgemeinschaften des schleswig-holsteinischen Wattenmeeres sowie der Eider und Elbe unter besonderer Berücksichtigung des oberen Eu- und des unteren Supralitorals

von Heino Ove Fock

1. Einleitung

Das Litoral des Wattenmeeres ist geprägt durch das Auftreten zweier Grenzlinien. Zum einen besteht die ‚biologische Grenze Land – Meer‘ im schmalen Saum zwischen Eu- und Supralitoral (Heydemann 1967). Zum anderen treffen limnische und marine Ökosysteme im Wattenmeer aufeinander. Durch den Süßwassereintrag entsteht in den Ästuaren eine Vermischungszone mit Brackwasserökosystemen.

Die Endofauna und insbesondere die Synusie der Annelida im oberen Eulitoral und unteren Supralitoral des Wattenmeeres ist unter Berücksichtigung der genannten Grenzlinien bislang nur wenig untersucht worden. In dieser Arbeit wird die Endofauna im oberen Eulitoral und den angrenzenden Biotopen entlang eines Salinitäts- und Höhengradienten untersucht.

2. Material und Methoden

2.1. Stationen

2.1.1. Lage und Bezeichnung

Die Stationen (Nummern in Karte 1, S. 9) erstrecken sich auf die Zonen des Eu-, Supra- und Epilitorals. In den Gebieten Neufelder Koog und Hafen an der Elbmündung (5 Stationen), Meldorfer Bucht mit Friedrichskoog (10 Stationen) und Sönke-Nissen-Koog im Nordfriesischen Wattenmeer (7 Stationen) wurden Transekte vom Eu- ins Supralitoral angelegt.

Entsprechend der zonalen Verteilung sind 5 Stationstypen definiert:

200'er Serie. Stationen des mittleren Eulitorals in Küstenferne (Lage ca. 190 cm unter MThw). Hier nur St. 232 (Position 54° 6.56' N 8° 45.19' E) und St. 233 (54° 6.2' N 8° 45.25' E) auf dem Bielshövensand/Meldorfer Bucht.

300'er Serie. Stationen des mittleren Eulitorals in Küstennähe in enger Benachbarung zu der entsprechenden Station der 400'er Serie (Lage ca. 80 cm unter MThw). Hier sind die Stationen 315 (vorgelagert der St. 415, andere entsprechend), 320, 328 und 360 einmal (Juni 1992) untersucht worden. Station 330 ist 1992 ganzjährig beprobt worden.

400'er Serie. Stationen des oberen Eulitorals, in der Regel mit beginnender terrestrischer Vegetation. 13 Stationen einschließlich der St. 429, die, bereits eingedeicht, an einem Entwässerungsgraben liegt. Die Entwässerung wird über den Hafen Friedrichskoog gewährleistet und führt zu einer unregelmäßigen Überflutung der Schlick- und Röhrichtflächen.

500'er Serie. Stationen des Supralitorals mit regelmäßigen Überflutungen durch Hochwasser. Hierzu gehören 14 in 1992 regelmäßig untersuchte Stationen sowie 6 zeitweise beprobte Vergleichsstationen (St. 'en 518, 523, 536, 538, 546, 548).

Im Rahmen der 500'er Serie sind zwei Areale dichter beprobt worden, die als Schafbeweidungsexperiment durch das Landesamt für den Nationalpark ‚Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer‘ angelegt worden sind¹. Die Beweidung wird in dem hier vorgestellten Teil in zwei Stufen durchgeführt: (1) unbeweidet seit 1988, (2) mit ca. 10 Schafen/ha, welches einer intensiven Vollbeweidung der Salzwiesen entspricht. Es handelt sich um das Salzwiesenareal Friedrichskoog mit den unbeweideten Stationen 516 (deichnah) -518-520 (deichfern) und den beweideten Flächen 521 (deichnah) -523-525 (deichfern) sowie um das Areal im Sönke-Nissen-Koog mit den unbeweideten Stationen 536-538-540 und den beweideten Stationen 546-548-550, letztgenannte Station jeweils deichfern.

600'er Serie. Stationen des Epilitorals, die nur über Windeinträge einem Salzeinfluss unterliegen, aber nicht mehr überflutet werden. Hier wird nur die Station 601 im ehemaligen Vorland der Meldorfer Bucht untersucht, die seit 1978 als Speicherkoog eingedeicht ist. Die Station 601 befindet sich in einem Forschungsreservat, in dem seit mehr als 25 Jahren keine landwirtschaftliche Nutzung stattfindet.

2.1.2. Berechnung der Überflutungszahl

Für die Stationen wurde die Überflutungszahl als Produkt aus jährlicher Überflutungsdauer h (in Stunden pro Jahr) und der Überflutungswahrscheinlichkeit p berechnet (Tab. 1). Aus der Gezeitenkurve für den Landespegel Neufeld/Elbe werden die Überflutungstunden beim jeweiligen Wasserstand, aus den Pegeldaten (1992) die Anzahl der Hochwasserstände über MThw für jede Dezimale erfaßt. So stehen bei 70 cm über MThw 70 Überflutungen jährlich an, bei 50 cm 220 Überflutungen. Für die Höhenstufe +70 cm MThw wird die Überflutungsdauer/Sturm auf 10 h angesetzt, bei +50 cm auf 12 h.

Die Überflutungswahrscheinlichkeit p wird nach der Zahl möglicher Ereignisse ermittelt. 4 Ereignisse treten täglich auf: 2 x Flut und 2 x Ebbe. Die 220 Salzwiesenüberflutungen werden im Eulitoral als zusätzliches Flutereignis gezählt und bei den Ebbe-Ereignissen abgezogen. Daraus ergeben sich Überflutungswahrscheinlichkeiten von 65 % im Eulitoral, 15 % bei +50 cm und 5 % bei +70 cm (vgl. Tab. 2).

2.1.3. Vegetation

Die Stationen 330 und 439 sind vegetationsfrei. An den Wattenmeerstationen 428 und 475 tritt *Salicornia* spp. allein auf, an den St. 'en 420, 430, 460 und 470 zusammen mit dem Schlickgras *Spartina anglica* im Pionierstadium der Vegetationsentwicklung. An den Stationen 415 und 450 liegt angrenzend ein Brackwasserröhricht mit *Scirpus maritimus* mit zeit-

¹ Teil A 5.3 der Ökosystemforschung Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, Abschlußbericht MEYER et al. (1994).

Tabelle 1: Lage zum MThw-Niveau und Überflutungszahl (UEF) der Stationen. Ohne die St.'en 232, 233 und 429, die nicht modelliert worden sind. Die Höhenmessung für das Supralitoral erfolgte im Sommer 1994, für das Eulitoral 1992.

Station	Lage zu MThw [cm]	UEF	Station	Lage zu MThw [cm]	UEF
330	-65	3263	516	68	46
410	-55	3133	520	60	160
411	-20	2646	521	60	160
415	-25	2730	525	55	205
420	-25	2730	540	47	381
428	-25	2730	550	50	369
430	-20	2646	551	55	205
439	-33	2860	555	55	205
450	-10	2405	556	68	48
455	-75	3367	560	46	390
460	89/90: -63	89/90: 3250	569	31	414
	91/92: -38	91/92: 2899	570	54	206
470	-20	2646	575	26	423
475	-20	2646	585	41	393
			601	-	= 0

Tabelle 2 Berechnung der Überflutungszahl aus $h \cdot p$ (h in Stunden/Jahr).

Lage zum MThw in cm	jährliche Überflutungs- dauer h	Überflutungs- wahrschein- lichkeit p
70 und mehr	700	.05
55 – 65	1520	.10
50	2340	.15
0	3151	.65
-10	3701	.65
-20	4073	.65
-30	4364	.65
-40	4553	.65
-50	4762	.65
-60	4976	.65
-70	5149	.65
-80	5278	.65

weiliger Schlauchalgenbedeckung (*Vaucheria* spp.) vor. An den Stationen 411, 410 und 455 sowie 420 treten im Röhricht außerdem Schilf (*Phragmites australis*) und die Simse *Schoenoplectus tabernaemontani* auf. Im Supralitoral ist der Typus des Andelrasens (*Puccinellietum maritimae*) weit verbreitet. Er liegt an den unbeweideten Stationen 520, 540 sowie an den beweideten Stationen 525, 550, 560, 569 und 585 (je beweidet) vor. Die Beweidung mit Schafen führt zu einer sehr niedrigen Vegetation („Golfrasen“), die nur aus wenigen Arten zusammengesetzt ist.

Die Stationen 516 und 521 entsprechen dem Typus der oberen Salzwiese, geprägt durch den Rotschwengel *Festuca rubra* ssp. *litoralis* und die Bottenbinse *Juncus gerardii*. Die Stationen 518 und 523 entsprechen einer Übergangszone zwischen Andel- und Rotschwengelzone.

An der extensiv beweideten Station 570 entstand ein Vegetationsmosaik aus den Elementen *Festuca rubra*/*Juncus gerardii*, *Agrostis stolonifera* und *Scirpus maritimus*.

An den Stationen 555 und 556 hat sich die Vegetationseinheit *Lolio-Cynosuretum* etabliert (Dierßen et al. 1991). Feuchtgrünland bestimmt das Bild an den Stationen 575 und 551, in Randbereichen mit der Sumpfdotterblume *Caltha palustris*.

An der Station 601 liegt eine durch *Epilobium hirsutum* und *E. angustifolium* geprägte Hochstaudenflur vor mit lokal hohem Brennesselanteil (*Urtica dioica*).

2.2. Umweltparameter

Die Umweltparameter wurden alle 2 Monate mit je 2 Parallelproben erhoben. Ausnahmen bilden mikrobieller Kohlenstoff und frei extrahierbarer Kohlenstoff für die Stationen 470 und 601 (insgesamt 3 Proben) (Tab. 3).

Tab. 3: Zeitliche Übersicht der Probennahme (C_F = frei extrahierbarer Kohlenstoff, C_MIK = mikrobieller Kohlenstoff, Ca = Calcium, CHLA = Chlorophyll a, GS = Korngröße, GV = Glühverlust, LD = Lagerungsdichte, Mg = Magnesium, PHEO = Pheopigment, RH = Redoxhorizont, S = Salinität, WGH = Wassergehalt).

Zeitraum	Stationen
	Parameter
1989 – 1990	Eulitoral: 410, 415, 420, 428, 430, 439, 450, 455, 460, 470, 475 und Vergleichsproben; Supralitoral: 516, 518, 520, 521, 523, 525 und Vergleichsproben an den Stationen 536-550
	S, GS, GV, WGH, LD // Insecta (516-525), Annelida, Mollusca
Sommer 1991	Vergleichsproben im Supralitoral
1991 – 1992	wie 1989/90, zusätzlich Eulitoral: 330, 411, 429 und Vergleichsproben; zusätzlich Supralitoral: 540, 550, 551, 555, 556, 560, 569, 570, 575, 585, 601
	zusätzlich: RH, CHLA, PHEO, C_MIK, C_F, Ca, Mg // ohne Insecta

2.2.1. Hydrographie, Klima

Die Pegeldata für Neufeld, Büsum, Schlüttsiel und Dagebüll sind von der Abteilung Gewässerkunde in Büsum des Amtes für Land- und Wasserwirtschaft/Heide sowie für Eidersperrwerk, Tönning und Friedrichstadt durch die WSD Nord in Tönning zur Verfügung gestellt worden.

Klimadaten entstammen dem Deutschen Wetterdienst/Außenstelle Schleswig und der Abteilung Gewässerkunde/Büsum (ALW HEIDE (1989)).

2.2.2. Salzgehalt

Wasser

An den Eulitoralstationen wurden Wasserproben bei Niedrigwasser aus anstehenden Restwasserflächen entnommen und mit dem CT-Meßgerät WTW-LF 191 gemessen. Der Meßfehler im Vergleich zur Titration nach Mohr-Knudsen beträgt bei $> 30\%$ = 1.6 %; bei $> 20\%$ = 2 %; bei 8% = 7.5 % und bei 1% = 67 %. Daher wurde bei den schwach salzhaltigen Stationen 455 und 410/411 wie bei Bodenlösungen verfahren (s.u.) (STRICKLAND & PARSONS 1968, KRAMER et al. 1992).

Boden

Bodenlösungen bzw. Extrakte und Wasser der Stationen 410/411 und 455 wurden aufgrund der Farbe, Trübung und zusätzlicher Ionenarten konduktometrisch mit Silbernitratlösung und einem WTW-LF 530 titriert. Die Silberlösung wird gegen Standardseewasser eingestellt. Die so gemessene Chlorinität wurde auf Salinität zurückgerechnet.

Zur Vorbereitung wurde der Wassergehalt des Bodens bestimmt, die getrocknete Probe dann mit 100 ml Aqua dest. 24 h extrahiert. 5 ml des Extraktes wurden weiterbearbeitet (JANDER & BLASIUS 1977, KRAMER et al. 1992).

2.2.3. Sedimentparameter

Die Boden- oder Sedimentschicht bis 4 cm Tiefe wurde analysiert. Die Lagerung erfolgte tiefgefroren.

Wassergehalt

Der Wassergehalt wurde gravimetrisch durch Trocknen der Boden- bzw. Sedimentprobe bei 105°C für 24 h bestimmt (KRETSCHMAR 1972, HARTGE & HORN 1992).

Wasserkapazität

Die Wasserkapazität (Feldkapazität) beschreibt den Wassergehalt bei Sättigung. Die Messung wird an Stechringproben aus dem Supra- und Epilitoral in einem mit anstehendem Wasser gefüllten Kiesbett durchgeführt (KRETSCHMAR 1972). Eulitoralsedimente sind wassergesättigt.

Lagerungsdichte

Zur Bestimmung der Lagerungsdichte wurden 100 cm^3 -Stechringe senkrecht bis zum Anschlag mit einem Stempel in den Boden eingedrückt, ausgegraben und bündig abge-

schnitten. Nach Trocknung 24 h bei 105° C wurden die Proben ausgewogen (KRETSCHMAR 1972).

Korngröße

Die Korngröße wurde durch nasse Siebung auf 355, 250, 200, 160, 125, 100, 80, 63 und 20 µm Maschenweite bestimmt. BULLER & MCMANUS (1979) und DALSGAARD et al. (1991) beschreiben als sinnvolle Grenze ein Sieben bis 21 µm Maschenweite. Für die Berechnung des Mittelwertes wird die Größe des Anteils, der das 20 µm-Sieb passiert, mit 5 µm angesetzt. Die Probe wurde nach Bestimmung des Glühverlustes (s.u.) fein zerbröckelt und zerdrückt, anschließend mit Glaskugeln in einem Schüttelgefäß gepulvert und 15 Minuten naß gesiebt, nachdem ein Detergenz hinzugefügt worden ist (KRAMER et al. 1992).

2.2.4. Bodenchemische Parameter

Ca. 5 g einer getrockneten Bodenprobe werden mit Aqua dest. 24 h extrahiert. Im Extrakt wurden freie Erdalkalitionen und der pH-Wert gemessen.

Die Messung von Calcium und Magnesium nebeneinander im Extrakt erfolgte komplexometrisch. Die Summe der Erdalkali wurde als Summe beider Ionensorten berechnet (= SEA) (Komplexometrische Bestimmungsmethoden mit Titriplex, Fa. E. Merck, Darmstadt; JANDER & BLASIUS 1977).

Der pH-Wert wurde im Bodenextrakt (= Aufschlammung mit dest. Wasser) mit einem WTW pH 96 gemessen (KRETSCHMAR 1972, SCHACHTSCHABEL et al. 1992).

Zur Messung des Redoxpotentials wurde ein ungestörter Boden/Sedimentkern mit einem 3.6 cm-Durchmesser Stechrohr entnommen und mit Gummistopfen verschlossen. Die Messung erfolgte nach ca. 6 h nach Überführung ins Labor. Die Probe wurde waagrecht eingespannt und eine Elektrode durch seitliche Bohrungen von oben senkrecht bis in die Mitte der Probe eingeführt. Bei trockenen Proben (besonders Supralitoral) wurde mit einer Spritzflasche die Kontaktstelle zwischen Probe und Elektrode mit Wasser benetzt. Das Redoxpotential wurde mit einer Ingold Einstabmeßkette Pt M4804 M6 an WTW-pH 96 nach Stabilisierung des Wertes gemessen (KRETSCHMAR 1972).

Um die in 1 cm-Abstand durchgeführten Messungen des Redoxpotentials miteinander vergleichen zu können, wurde als Bezugsgröße für die nutzbare Sphäre des Bodens der Redoxhorizont (RH) als Fläche über der -200 mV-Linie berechnet. Bei den gegebenen pH-Werten ist -200 mV der Übergangsbereich, an dem aus Sulfat das giftige Hydrogensulfid gebildet wird (BROOKINS 1988). Sofern der Schnittpunkt mit der -200 mV-Achse nicht erreicht wurde (vor allem Supralitoral), wurde die Fläche über der -200 mV-Linie bis zu einer Tiefe von 10 cm bestimmt.

2.2.5. Organischer Kohlenstoff

Zur Bestimmung des Glühverlustes (GV) als Gesamtmenge des organischen Materials wurde die Probe bei 450° C für 24 h geglüht, da bei dieser Temperatur Karbonate erhalten bleiben. Bei durchwurzelten Böden wurden Wurzelstücke vorher ausgesiebt und manuell entfernt (BUCHANAN 1984, KRAMER et al. 1992).

Nach der Fumigations-Extraktionsmethode wurde der mikrobiologische Biomasse-Kohlenstoff (C_MIK) als Differenz zwischen Gesamtextraktion nach Chloroform-Fumigation und Extraktion ohne vorhergehende Fumigation (C_F = frei extrahierbar) bestimmt. Der

erhaltene C_{MIK} -Wert wurde durch einen Umrechnungswert $k_{\text{EC}} = 0.35$ (hier verwendet) dividiert, um die im Filter zurückgehaltenen partikulären Teile mitzuerfassen. Nach eigenen Berechnungen durch Abgleich mit Phytobenthos-Zählungen und Biomasseberechnungen über Biovolumen muß der k_{EC} -Wert allein für Mikrophytobenthos mindestens 0.5 oder kleiner betragen. Buchanan (1984) empfiehlt eine Kennzeichnung des Meßwertes mit Hinweis auf die Methode, da der k_{EC} -Wert bei seiner Untersuchung zwischen 0.75 und 0.9 schwankt und somit nicht als Konstante eingesetzt werden kann.

Die Probe von ca. 250 g wurde im Eulitoral aus den oberen 2 cm des Sediments entnommen. Im Supralitoral wurde ein Sodenkegel entnommen, der obere Horizont mit der Vegetation ca. 1 cm tief abgeschnitten und dann die Probe als Scheibe entnommen. Nach Tiefkühlagerung wurde die Probe bei Raumtemperatur soweit getrocknet (Ross 1988, 1989), daß sie über ein 5-mm-Siebnetz (Eulitoral) oder über ein 1-mm-Netz (Supralitoral) pelletiert werden konnte. Bei durchwurzeltten Böden wurden Wurzelstücke zusätzlich manuell entfernt (BUCHANAN 1984, SCHINNER et al. 1991).

Die Änderungsraten zwischen je zwei Monaten wurden absolut gemittelt und mit 6 multipliziert, um die Jahresproduktion zu erhalten. Dieses Verfahren wurde gewählt, um der hohen mikrobiellen turnover-Rate Rechnung zu tragen. Nach SCHWINGHAMER et al. (1986) sind P/B-Werte für die Mikroflora zwischen 24.3 bis 52 bei einem Schwankungsbereich von 2 bis 292 anzunehmen.

Für die Pigmentanalyse (Chl a und Pheopigment) wurden mit einer Kunststoffspritze (wichtig bei wasserhaltigen Eulitoralsedimenten) mit abgeschnittener Spitze jeweils vier 1 ml-Proben (0.8 cm² Fläche, ca. 1.25 cm tief) pro Station und Termin entnommen. Die Proben werden anschließend in einer Kühlbox transportiert und tiefgefroren gelagert. Der Aufschluß mit Glasperlen in einer Zelmühle (15', Wasserkühlung) wird in 90 %-igem Aceton durchgeführt. Weiterbearbeitung mittels der Hexanmethode (s.u.).

In einer modifizierten Pigmentanalyse nach LORENZEN (1967) wurde noch DARLEY & WHITNEY (1979) zusätzlich Hexan als Extraktionsphase genutzt, um aus dem Acetonextrakt nur rein hydrophobe Anteile zu erhalten. Auf diese Weise wird Chl a von seinen Abbauprodukten getrennt. Dies ist im Wattenmeer bei dem hohen Anteil organogenen Sediments und Detritus wichtig. Der Detritus wurde als Volumen von Kotpillen und amorphen Flocken gemessen.

Der Rückgewinnungsanteil von Chl a aus der Acetonphase beträgt mit der Hexanmethode ca. 70 % (Abb. 1) (LORENZEN 1967, DARLEY & WHITNEY 1979).

2.3. Biotische Parameter

2.3.1. Probennahme

Sofern nicht gesondert vermerkt, wurden die Proben vom Oktober 1989 bis Dezember 1990 und vom Oktober 1991 bis Dezember 1992 im Abstand von zwei Monaten genommen. Station 330, 429 sowie die Salzwiesenstationen mit Nummern größer als 550 sind nur 1992 untersucht worden (vgl. Tab. 3).

Im Eulitoral sind 2 Proben, im Supralitoral 4 Parallelproben pro Termin genommen worden.

Marine Bodenfauna : Makrozoobenthos

Mit einem Stechrohr mit 78.5 cm² Grundfläche wurden 20 cm lange Sedimentkerne entnommen. Die Proben wurden nach Transport und kurzer Zwischenlagerung (max. 24 h) im

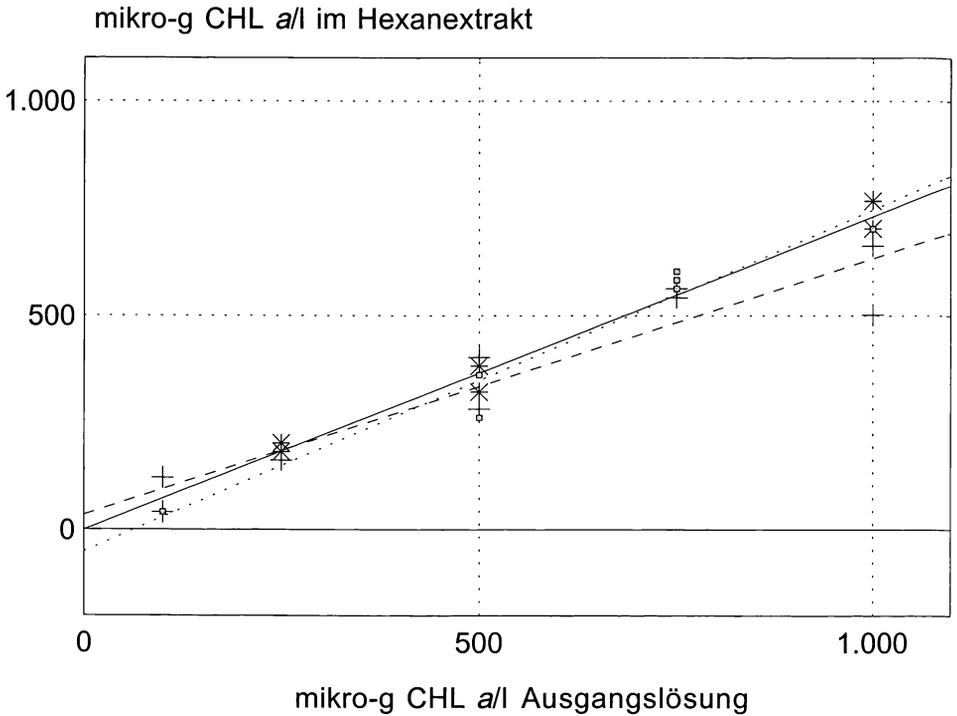


Abb. 1: Wiedergewinnungsrate des Chl a aus dem Acetonextrakt bei der Hexanmethode. Stamm-lösung 1 mg Chl a/l Aceton; Chl a aus Spinat.

Labor aufgeschlämmt und durch ein schwimmendes 500- μ m-Sieb abgeseibt. Das schwimmende Sieb bestand aus einem mit Nylongaze bespannten leichten Holzrahmen, das in einer wassergefüllten Wanne aufschwimmt, die gleichzeitig als Sedimentauffangbecken diente. Dadurch wurde die Probe nicht mit vollem Druck gefiltert, sondern in der Wasserschicht verwirbelt und die Gefahr reduziert, kleine Makrofauna durchs Netz zu drücken. Nach jedem Siebvorgang wurde der Siebrückstand mit einer Brause abgespült und in einem Vorratsgefäß gesammelt. Nach Dekantieren überschüssiger Flüssigkeit wurde die Probe mit 20 ml Borax-gepuffertem 40 %-igem Formalin fixiert (Endkonzentration ca. 5 %). Vor der Weiterbearbeitung wurde die Probe gewaschen, die Endfixierung wurde mit 70 %igem Alkohol vorgenommen (DANKERS & BEUKEMA 1983, ELEFThERIOU & HOME 1984, BLOMQUIST 1991).

Hemiedaphische Annelida im Supralitoral

Mit einem Stechrohr von 10 cm² Fläche wurden ca. 15 cm lange Kerne nach vorheriger Entfernung der oberirdischen Vegetation entnommen.

Die Fauna wurde durch Sandextraktion gewonnen. Im Labor wurden die Kerne ca. 3 cm mit sterilem Sand (Korngröße 500 – 1000 μ m) und mit 20 ml Wasser überschichtet, so daß der Sand einen Wasserüberstand aufwies.

Nach 72 h wurde der Überstand mit dem Sand ausgespült und mit 4 %-igem gepuffer-tem Formaldehyd fixiert. Nach dem Aussortieren wurde die Probe in 70 %-igem Alkohol endfixiert. Diese Methode ist besonders für microdrile Oligochaeta geeignet (Southwood 1978, Koßmagk-Stephan 1985).

Die lichtmikroskopische Präparation der Oligochaeta erfolgte nach Anfärbung (verändert nach BÖCK 1989):

- Färben in Parakarmin-Lsg. (Lsg. hat ‚rotweinfarbe‘) 5 Min.
- Überführen in 70 %-igen Alkohol 5 Min.
- Überführen in 96 %-igen Alkohol 5 Min.
- Überführen in Isopropanol 7 Min.
- Einbetten in Zeiss L25

Hemiedaphische Collembola im Supralitoral (Collembola)

Mit Stechringen von 25 cm² Fläche und 4 cm Tiefe wurden nach Entfernung der oberflächlichen Vegetation die Bodenkerne entnommen. Im Labor wurden die Kerne in der Mitte aufgeschnitten und die vier Hälften der beiden Parallelproben in den Auffangbehälter eines Kempson-Extraktors gepackt. Das Temperaturprogramm erstreckte sich über 5 Tage. Von anfänglich 20° C (oder Raumtemperatur) wurde in den ersten 3 Tagen gleichmäßig auf 30° C geheizt und diese Temperatur dann konstant gehalten. Die Fangflüssigkeit (Glykol) wurde über ein 250 µm-Sieb ausgespült und der Rückstand in 70 %-igem Alkohol aufgenommen (SOUTHWOOD 1978, EMDE 1989).

Lumbricidae (Oligochaeta)

Epigäische Lumbricidae wurden mit stark verdünnter Formalinlösung (Endkonzentration unter 0.1 %) ausgetrieben und an der Oberfläche (epigäisch) aufgenommen. Hierzu wurde die oberirdische Vegetation entfernt, ein 20x20 cm Blechrahmen aufgesetzt und eingedrückt und ca. 2 l Formalinlösung zugefügt. Nach Einsickern der Flüssigkeit wurden die ausgetriebenen Tiere per Hand eingesammelt. Der Vorgang wird pro Fläche zweimal durchgeführt (SOUTHWOOD 1978, KOBEL-LAMPARSKI & LAMPARSKI 1988).

Andere entomofaunistische Methoden

Für die Analyse der Salzwiesenzönosen werden zusätzlich Daten verwendet, die mit Formalin-Bodenfallen und Photoelektoren erhalten wurden (FOCK & REINKE 1994, MEYER et al. 1995).

Mikrophytobenthos

Objektträgergroße Kunststoffplatten von 5 mm Stärke mit einer 1 cm-Bohrung wurden auf die Sedimentoberfläche gedrückt und unten und oben mit Glasobjektträgern abgedeckt. Die Probe wurde zur weiteren Untersuchung aufgeschlämmt und ein Aliquot im Planktonmikroskop unfixiert ausgezählt.

Spezielle Bestimmungsliteratur

Die Bestimmung erfolgte nach:

für Oligochaeta	MICHAELSEN (1927), UDE (1929), SPERBER (1950 A, B), v. BÜLOW (1955, 1957), NIELSEN & CHRISTENSEN (1959, 1961, 1963), BRINKHURST (1982, 1986), KOßMAGK-STEPHAN (1985), SIMS & GERARD (1985)
für Polychaeta	HARTMANN-SCHRÖDER (1971), BICK & GOSSELK (1985), BICK & BURCKHARDT (1989)
für Collembola	GISIN (1960)
für Gastropoda	THOMPSON & BROWN (1976), GRAHAM (1988)

2.3.2. Biomasse

Die in dieser Arbeit gemachten Biomasseangaben beziehen sich auf konservierte Individuen. Größere Individuen sind direkt gewogen und das aschefreie Trockengewicht (ATG) bestimmt worden. Bei Proben mit geringer Individuendichte ist für bestimmte Arten entsprechend der Größenzusammensetzung ein Äquivalentgewicht eingesetzt worden (Tab. 4).

Tab. 4: Biomassenäquivalente für ausgewählte Arten des Eu- und Supralitorals.

Art/Gruppe		Biomassenäquivalent (mg ATG/Ind.)
<i>Corophium volutator</i>	große Ind. (> 3,5 mm)	0,159
	kleine Ind. (< 3,5 mm)	0,035
	Mischgruppe	0,094
<i>Hydrobia ulvae</i> (auch: <i>Assimineia grayana</i> ,	kleine Ind. (< 2 mm)	0,200
	Mischgruppe	0,480
<i>Potamopyrgus jenkinsi</i>		
<i>Pygospio elegans</i>		0,080
<i>Amphichaeta sannio</i> ^a		0,000049
<i>Limapontia</i> spp.		0,011
Diptera / Larven		0,062
Collembola ^b		0,005
<i>Onychiurus debilis</i>		0,0047
<i>Folsomia sexoculata</i>		0,0076
<i>Tullbergia krausbaueri</i>		0,0041
<i>Brachystomella parvula</i>		0,0063
<i>Friesea mirabilis</i>		
<i>Isotoma viridis</i>	große Ind.	0,0355
	Mischgruppe	0,0216
Coleoptera / adult (Carabidae,		0,806
<i>Heterocerus flexuosus</i>)		
Coleoptera / Larven, auch		0,270
Formicidae		
<i>Orchestia gammarellus</i>		2,512

a KOENE (1981) gibt abweichend einen Wert von $4,14 \cdot 10^{-4}$ mg C pro Individuum an, also ca. 18 x mehr.

b Für Collembola aus dem Eulitoral

Bei *Manayunkia aestuarina* (Polych.) und den Oligochaeta (o. Lumbricidae) ist die Biomasse über das Biovolumen berechnet worden.

Längenmessung und Biovolumen

Die Genauigkeit der Längenmessungen wurde auf 0.1 mm durchgeführt, bei *M. aestuarina* auf 0.05 mm. Der Durchmesser wurde bei *M. aestuarina* in der Körpermitte, bei den Oligochaeta zwischen Clitellum und Körpermitte gemessen. Bei der linearen Regression der Länge zum Durchmesser wurde eine Berechnung des Achsenabschnittes nicht durchgeführt, um die nachfolgenden Volumenberechnungen zu vereinfachen. SMIT et al. (1993) gehen auf die gleiche Weise vor, während KOSSMAGK-STEPHAN (1985) eine vollständige Regression durchführt. Das Volumen wurde als Zylinder berechnet (Tab. 5). Für die weitere Bearbeitung wurden Teilvolumina nach den Größenklassen der jeweiligen Population berechnet. Die Größenklassen umfassen Abschnitte von 1 mm resp. 0.5 mm Breite (bei *M. aestuarina*). Die Teilvolumina werden addiert und mit der Wichte multipliziert. Bei *M. aestuarina* und *T. costatus* traten erhebliche stationsspezifische Unterschiede auf.

Tab. 5: Berechnung des Biovolumens für ausgewählte Arten. (Länge l in mm, n = gemessene Individuen, r^2 = Wert für die lineare Regsion Länge zu Durchmesser.)

<i>Manayunkia aestuarina</i>	n = 91, $r^2 = 0,51$	$V = \pi * 0,000806 \text{ l}^3$	marines Watt
	n = 34, $r^2 = 0,51$	$V = \pi * 0,002394 \text{ l}^3$	Eider ^a
	n = 17, $r^2 = 0,47$	$V = \pi * 0,000995 \text{ l}^3$	Eider, ab Juni 92
<i>Tubifex costatus</i>	n = 46, $r^2 = 0,17$	$V = \pi * 0,000806 \text{ l}^3$	marines Watt
	n = 22, $r^2 = 0,46$	$V = \pi * 0,000625 \text{ l}^3$	Eider
	n = 40, $r^2 = 0,16$	$V = \pi * 0,000995 \text{ l}^3$	Elbe ^b
<i>Tubificoides benedii</i>	n = 37, $r^2 = 0,19$	$V = \pi * 0,000198 \text{ l}^3$	
<i>Limnodrilus</i> spp.	n = 12, $r^2 = 0,27$	$V = \pi * 0,000197 \text{ l}^3$	
<i>Marionina</i> spp. ^c	n = 14, $r^2 = 0,88$	$V = \pi * 0,000364 \text{ l}^3$	
<i>Enchytraeus</i> spp. ^d	n = 31, $r^2 = 0,13$	$V = \pi * 0,000650 \text{ l}^3$	
<i>Fridericia</i> spp.	n = 20, $r^2 = 0,20$	$V = \pi * 0,000349 \text{ l}^3$	
Naididae ^e , o. <i>Amphichaeta sannio</i>		$V = p * 0,0007 \text{ l}^3$	gesetzt
Ceratopogonidae / Larven		$V = p * 0,0003 \text{ l}^3$	gesetzt

a Stationen 439, 450

b Stationen 415, 420

c auch für andere schlanke Enchytraeiden wie *E. minutus*, *E. rivalis*

d auch für *Henlea ventriculosa*

e auch für *Lumbricillus* spp.

Bestimmung der Massen

Für je eine Population von *M. aestuarina* und *T. costatus* sowie für vier Populationen von *Tub. benedii* von der St. 330 wurde das Volumen und anschließend die Masse bestimmt.

Die Dichte für *M. aestuarina* beträgt 0,080008 (jeweils mg/mm³ ATG = g/cm³), für *T. costatus* 0,0538 und für *Tub. benedii* 0,065, 0,076, 0,096 und 0,1096. Die mittlere Dichte der Tubificiden beträgt 0.08008. Werte von SMIT et al. (1993) ergeben nach Umrechnung von Frisch- auf aschefreies Trockengewicht eine Dichte von 0,194 g cm³ ohne Konservierung für den Tubificiden *Branchiura sowerbyi*.

Einfluß der Konservierung

Bei hartschaligen Tieren kann die Biomasse mithilfe allometrischer Formeln berechnet werden (RUMOHR et al. 1987, KRAMER et al. 1992). Dieses bestehende feste Verhältnis zwischen Größe und Gewicht wurde hier verwendet, um das Biomassenverhältnis frisch gefangener (*M*) zu langfristig konservierten *Macoma balthica* (*M_k*) zu bestimmen (Abb. 2). Die Dauer der Konservierung beträgt ca. 18 Monate. Das Verhältnis lag bei $M_k/M = 0,0082/0,0130 = 0,63$, da der Exponentialterm in beiden Gleichungen nahezu identisch war.

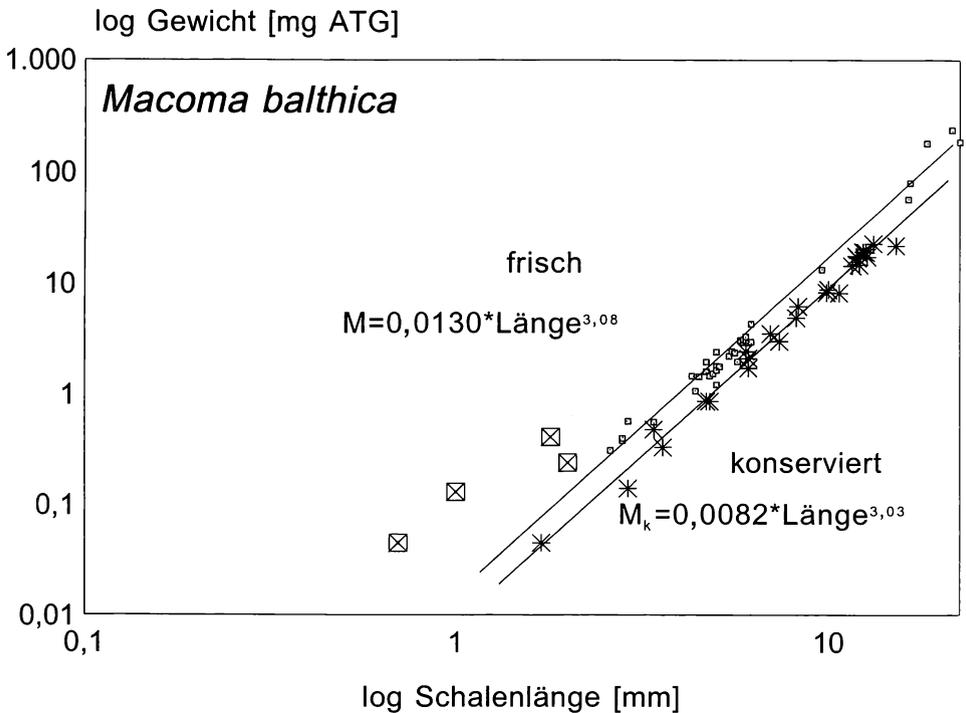


Abb. 2: Einfluß der Konservierung auf das Gewicht von *M. balthica*. Log-log-Darstellung allometrischer Beziehung zwischen Länge und Gewicht.

Die r^2 -Werte der Regressionskurven betragen 0,89 (M) und 0,86 (Mk). Vier Werte sind in der Rechnung nicht berücksichtigt (Abb. 2: gekreuzte Kästchen). Der Gewichtsverlust durch langzeitige Konservierung in 70 %-igem Alkohol nach vorhergehender Formalin-Fixierung beträgt 37 % des aschefreien Trockengewichtes. Dieser Wert stimmt mit dem Ergebnis von MILLS et al. (1982) überein, die für Bivalvia bei Alkoholfixierung einen Verlust von 32,4 % des Feuchtgewichtes angeben. Für Annelida geben sie einen Gewichtsverlust von 65,5 %, für Crustacea zwischen 17,3 und 29,6 % an. WIEDERHOLM & ERIKSSON (1977) geben für Oligochaeta einen Verlust von 10,7 % und für Crustacea von 15,8 % des Trockengewichtes nach zweimonatiger Alkoholfixierung an.

2.3.3. Berechnung der Sekundärproduktion

Die Berechnung der Sekundärproduktion P erfolgt nach der ‚Steigungs‘-Methode:

$$P = \Delta B + \Sigma M$$

Hierbei ist ΔB die Biomassendifferenz zwischen Anfang und Ende einer Untersuchungsperiode und ΣM die Summe aller Verluste zwischen den Probenentnahmen (CRISP 1984).

3. Standörtliche Charakterisierung der Stationen

3.1. Hydrographie und Klima

Die Hydrographie des Untersuchungsgebietes wird wesentlich durch die Wasserstände der Tiden und den Zustrom von Frischwasser aus Elbe und Eider bestimmt, wobei der Elbeeinfluss dominierend ist (HESSE et al. 1994).

3.1.1. Wasserstandsschwankungen

Entscheidend für die Wasserversorgung der hoch gelegenen Eulitoralbereiche und der Supralitoralstationen ist die Variabilität des mittleren Hochwassers. Der Verlauf der Wasserstände im Wattenmeer und in der Elbe ist von der Tendenz her gleich. Charakteristisch sind für beide Gebiete besonders tiefe Wasserstände im Winter (Jan. – Feb., Apr.), wobei 1986 und 1992 im Oktober zusätzliche kurzfristige niedrige Wasserstände zu verzeichnen waren. Durch die niedrigen Wasserstände im Februar 1991 wurde das Jahresmittel um 7,3 cm erniedrigt. Für den Untersuchungszeitraum Okt. 1989 – Dez. 1990 und Okt. 1991 – Okt. 1992 traten extreme Schwankungen im Wattenmeer und in der Elbe nicht auf.

Der Wasserstandsverlauf in der Eider ist dem des Wattenmeeres teilweise gegenläufig. Im Sommer 1991 wurden über 3 Monate Wasserstände von über 30 cm unter MThw gehalten, im Jahre 1992 sogar über vier Monate hinweg ein Wasserstand von über 40 cm unter dem normalen Hochwasserstand. Allerdings führte dies zu einer relativ geringen Absenkung im Jahresmittel beider Jahre um durchschnittlich nur 6,5 cm, da durch starke Überstauung der Negativtrend abgeschwächt wurde. Die Schwankungen fielen in der Eider dafür deutlich stärker aus, die Standardabweichung lag zwischen 12,5 und 26,2 cm.

Tabelle 6: Jährliche Überflutungszahlen (UEF) der Eulitoralstationen.

Station	normal	korrigierte UEF			
		1989	1990	1991	1992
410	3172	3145	3296	3068	3127
411	2646			2542	2646
415	2730	2703	2854	2626	2685
420	2730	2703	2854	2626	2685
428	2730	2703	2854	2626	2685
430	2646	2618	2769	2542	2600
439	2860	3185	2951	2756	2756
450	2405	2730	2496	2301	2301
455	3367	3627	3458	3276	3276
460	3250/2899	3223	3376	2796	2854
470	2646	2618	2769	2542	2600
475	2646	2618	2769	2542	2600

Entsprechend der unterschiedlichen Wasserführung ändern sich die jährlichen Überflutungszahlen der Eulitoralstationen (Tab. 6). Bei Änderung um 1 cm im MThw reduziert sich die jährliche Überflutungszeit um durchschnittlich 25 h. An der Station 460 erfolgte ein Positionswechsel.

3.1.2. Lufttemperaturen und Windverteilung

Die Jahresmitteltemperaturen lagen 1989 bei 9,8°C, 1990 bei 10,0°C, 1991 bei 8,8°C und 1992 bei 9,8°C.

Der jahreszeitliche Verlauf der Lufttemperaturen ist dem der Wassertemperatur gleich, die Maxima liegen jeweils im Zeitraum Juli-August. Sowohl im Winter (Dezember-März 1990 und 1992) und im Juni – August (nur 1992) trat eine positive Abweichung von über 2°C auf im Vergleich zum langjährigen Mittel. In den Monaten April und Mai 1992 lagen die Temperaturen noch über 1° C über dem langjährigen Durchschnitt. Der Temperaturverlauf der Monate September bis November folgte dem langjährigen Trend.

Die Windverteilung war 1992 extrem abweichend vom langjährigen Mittel. Während die Monate Januar bis April sehr viel weniger östliche Windanteile hatten, war der Anteil dieser ablandigen Winde in den Sommermonaten extrem hoch (Maximum : Juni 1992 mit 59 %). Die östlichen Winde sind eine von mehreren Ursachen für niedrige Wasserstände und negativ mit den Abweichungen vom MThw korreliert ($r=-0,61$).

3.2. Salzgehalt an den Stationen

Die Einteilung in Salinitätsklassen (nach McLUSKY 1981 : 9) gemäß der Mittelwerte (Tab. 7) ergibt für die Eulitoralstationen folgende Verteilung:

Mixo-oligohalin (0,5 bis 5 ‰): Stationen 410, 411, 455;

mixo-mesohalin (5 bis 18 ‰): Stationen 415, 450, (429);

mixo-polyhalin (18 bis 30 ‰): Stationen 420, 428, 430, 439, 460, (470/1990);

mixo-euhalin (30 ‰ bis volle Meerwasserkonz.): (470/1992), 475.

1989/90 - - - - - 1991/92 ———

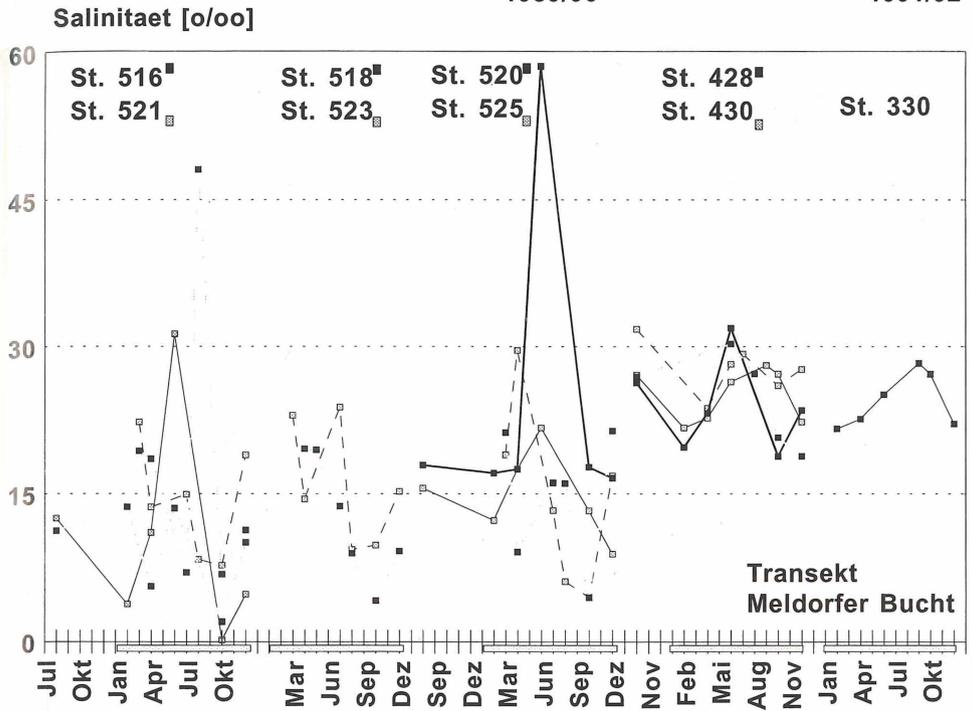


Abb. 3: Jahreszeitliche Schwankung der Salinität im Transekt Meldorfer Bucht. Balken an der x-Achse repräsentiert jeweils 12 Monate für 1992 (Station 330: -65 cm MTHw, Station 5/6/521: +60-68 cm MTHw).

Die Schwankungen innerhalb eines Jahres sind anteilig umso stärker, je geringer der mittlere Salzgehalt wird. Im polyhalinen Bereich beträgt der Variationskoeffizient nur noch 10 – 20 % des Mittelwertes. Darüberhinaus sind die Schwankungen im Bereich des Eiderästuars stärker als an den vergleichbaren Stationen im Elbeästuar im gleichen Zeitraum (Tab. 7, eingerahmte Boxen). So variiert der Variationskoeffizient an der Station 455 von 0,88 bis 0,97, während an der Elbestation 410 der entsprechende Wert 0,59-0,63 beträgt.

Durch entsprechend längere Trockenliegezeiten ist die Verdunstung im oberen Eulitoral intensiver als auf den unteren und mittleren Wattflächen. So wies St. 330 (1992) einen um ca. 1 ‰ geringeren Salzgehalt auf als die höher gelegene St. 430.

Der mittlere Salzgehalt nimmt im Supralitoral entlang der Höhentransekte kontinuierlich ab. Abb. 3 zeigt die jahreszeitlichen Schwankungen entlang des Transektes Meldorfer Bucht. Extreme Einzelwerte wurden an der Station 520 (1992) und 516 (1990) mit 60,6 resp. 48,1 ‰ jeweils in den Sommermonaten Juni und August erreicht. Die Schwankungen im Bereich der Stationen 430 und 330 des Eulitorals folgten der o.a. jahreszeitlichen Dynamik für den Salzgehalt des Wassers, das Maximum lag in den Monaten September bis Oktober. An der benachbarten Station 428 trat in den Jahren 1990 und 1992 das Maximum im Juni auf.

Tabelle 7: Mittlere Salzgehalte der Stationen. Zum Vergleich sind Variationskoeffizienten der Eulitoralstationen an Elbe und Eider durch Kasteneinrahmung hervorgehoben.

Variationskoeffizient = Standardabweichung/Mittelwert; MIN und MAX = minimaler bzw. maximaler Einzelwert;

* da an St. 429 nicht genügend Werte vorlagen, werden keine weiteren Angaben gemacht.

St.	Serie / Jahr	Mittelwert MW [‰]	Stdabw. [%]	Variations- koeffizient	MW mit Höchst- werten	MIN [‰]	MAX [‰]
330	92	24,48	2,58			21,6	28,3
410	90	1,67	1,05	0,63		0,5	3,5
410	92	1,92	1,14	0,59		0,5	3,6
411	92	3,20	2,54	0,79		0,7	6,6
415	90	9,04	3,11	0,34		3,1	13,1
415	92	5,86	2,97	0,51	0,6	8,6	
420	90	20,03	4,30	0,21		11,3	23,4
420	92	20,10	2,81	0,14		16,0	21,4
428	90	24,76	4,27			18,8	30,4
428	92	23,90	4,36			19,7	31,9
429	92	15,00 *					
430	90	27,97	2,39			23,6	31,8
430	92	25,07	2,51			21,7	28,1
439	89	19,68	5,99	0,30		12,9	27,8
439	92	19,60	3,96	0,20		16,4	27,6
450	90	9,73	7,00	0,72		1,6	18,5
450	92	7,80	6,81	0,87		2,2	19,7
455	90	0,26	0,23	0,88		0,0	0,6
455	92	0,90	0,87	0,97		0,3	2,6
460	90	29,59	3,95			23,7	35,0
460	92	28,83	2,90			25,4	33,4
470	90	29,57	5,44			22,8	37,7
470	92	31,14	3,24			26,9	36,1
475	90	31,26	4,37			27,4	38,5
475	92	35,12	11,07			24,9	41,5
516	90	14,10	12,50			2,0	48,1
516	92	9,93	5,06			2,4	18,1
518	90	14,61	7,42				
520	90	13,65	6,52			4,5	21,4
520	92	24,02	14,34			15,6	60,6
521	90	14,28	5,33			7,7	22,3
521	92	12,43	10,36			0,2	34,8
523	90	19,51	11,91				
525	90	14,18	7,11			4,5	29,6
525	92	15,00	4,02			8,9	22,4
540	92	20,87	8,26		37,41	7,4	189,3
550	92	13,47	4,06		19,72	4,9	75,9
551	92	2,27	3,10			0,0	9,0
555	92	9,38	7,25			3,9	27,6
556	92	0,75	0,59			0,0	1,4
560	92	13,93	6,95		41,40	6,2	145,9
569	92	16,38	11,42			6,9	45,4
570	92	8,72	6,38			0,5	19,4
575	92	0,98	1,63			0,0	4,9
585	92	14,94	4,69		31,44	6,8	130,5
601	92	0,00	0,00			0,0	0,0

An den nicht in der Abbildung berücksichtigten Stationen 540 (189,3 ‰), 560 (145,9 ‰) und 585 (130,5 ‰) waren die sommerlichen Extremwerte (1992) noch höher.

Abb. 4 zeigt den jahreszeitlichen Verlauf des Salzgehaltes im Transekt Neufelder Elbwatt. Die Schwankungen an der Station 556 fielen im Gegensatz zu o.a. Salzwiesen sehr gering aus. St. 556 entspricht höhenmäßig der St. 516, kann aber durch ein Stauwehr vom direkten Salzwassereinfluß abgesperrt werden (die Dauer einer möglichen Absperrung konnte nicht ermittelt werden). An den Stationen 555 und 415 erfolgte der Anstieg jeweils im Juni, der höchste Wert im Eulitoral wurde im Gegensatz zur Supralitoralstation erst im Oktober erreicht.

Ein Vergleich der Werte für 1990 und 1992 ergab für das Eulitoral mehrheitlich einen geringfügig niedrigeren Durchschnittswert für 1992, Ausnahmen bildeten die Stationen 410, 470 und 475. Für die Supralitoralstationen im Bereich des Transektes Meldorfer

Bucht ist der Trend uneinheitlich, St. 516 und 521 wiesen 1992 niedrigere Werte auf, für die Stationen in der Andelzone 520 und 525 galt das Gegenteil.

3.3. Sedimentparameter

3.3.1. Korngröße

Bis auf Station 410, die einen Silt/Tonanteil von durchschnittlich 48 % aufweist und damit zum Mischwatttypus gehört, entsprechen alle übrigen Stationen dem Schlickwatt-

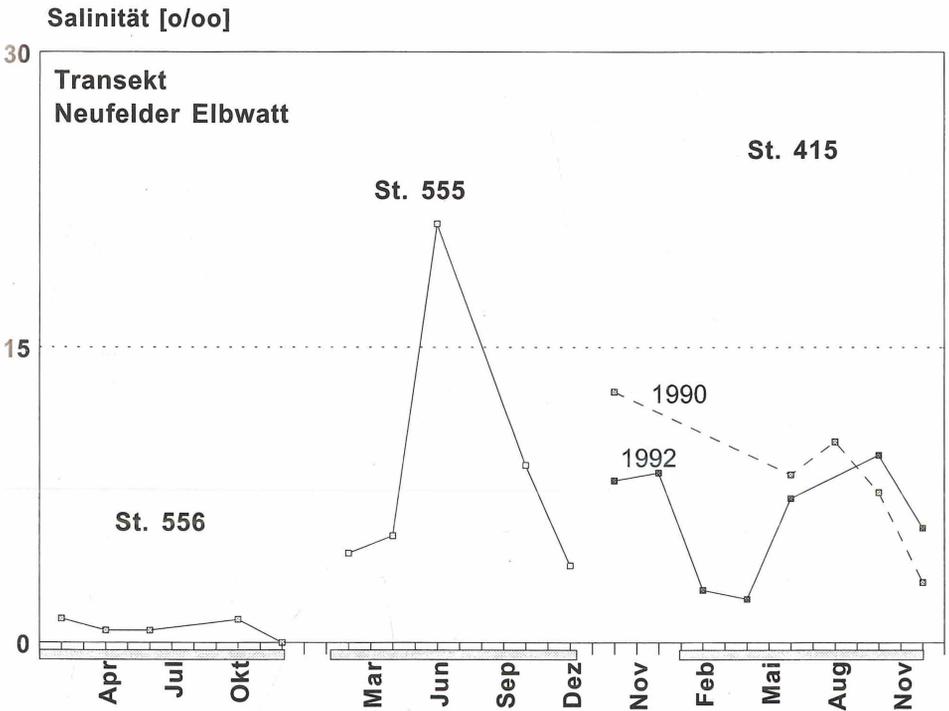


Abb. 4: Jahreszeitliche Schwankung der Salinität für 1992 im Transekt Neufelder Elbwatt (vgl. Abb. 3)

typus (Silt/Ton-Anteil > 50 %). Sehr hohe Siltanteile sind an den Flußstationen 411 (85 %), 450 (89 %) und 455 (90 %) anzutreffen. Hohe Anteile kennzeichnen auch die Stationen im nordfriesischen Watt (460 - 68 %; 470 - 82 %, 475 - 88 %), geringere Gehalte hingegen die Stationen 330 (57 %), 428 (62 %), 430 (68 %) und 439 (63 %). Die Gehalte an den Elbestationen 415 (79 %) und 420 (77 %) sind geringer als an den vergleichbaren Stationen in der Eider.

Innerhalb der Silt/Ton-Fraktion (Korngröße $\leq 63 \mu\text{m}$) nahm der Anteil $\leq 20 \mu\text{m}$ an den Flußstationen 411, 450 und 455 wie auch an St. 475 einen dominierend hohen Anteil von ca. 80 % ein. Der Feinstanteil ging im äußeren Bereich der Flußmündungen und an den marinen Stationen auf 40 - 60 % zurück. Nur die St. 410 und 428 betrug die Feinstfraktion weniger als 40 %. Die Fraktion $\leq 20 \mu\text{m}$ ist für die Anlagerung von Schadstoffen besonders wichtig. Die Station 330 weist mit $60,26 \mu\text{m}$ (Tab. 3.4) einen höheren mittleren Durchmesser auf als die höherliegenden Stationen 428 und 430 (1992 : $52,58$ bzw. $48,52 \mu\text{m}$). Gleichzeitig besitzt diese Station mit 27 % den geringsten Feinstanteil ($\leq 20 \mu\text{m}$). Der Grobsiltanteil (zwischen 20 und $63 \mu\text{m}$) ist mit 30 % größer als der Feinstanteil. Von 1990 auf 1992 nahm an der St. 430 der mittlere Durchmesser um ca. $10 \mu\text{m}$ ab, während an den anderen Stationen ein entgegengesetzter Trend zu verzeichnen war.

Die Sedimentdynamik im Supralitoral ist geringer. Zwischen den Korngrößenmittelwerten der Eu- und Supralitoralstationen bestehen gute Übereinstimmungen. Die eingedeichte Station 601 in der Meldorfer Bucht weist einen ähnlich hohen Wert auf wie die entsprechenden Stationen im Vorland (516 - 525) und zeigt damit seine Zugehörigkeit zum gleichen Sedimenttypus.

Hohe Schwankungen der Sedimentzusammensetzung treten an der Station 410 im Elbewatt auf.

3.3.2. Wassergehalt

Besonders hohe Wassergehalte im Eulitoral liegen an den Stationen 410, 411 und 470 vor (Tab. 8). Diese Stationen sind sich morphologisch sehr ähnlich und weisen eine flache Geländeneigung und daher geringe Entwässerung auf. Die übrigen Eulitoralstationen werden stärker entwässert. Stationen mit hohem Feinstanteil im Sediment besitzen einen höheren Wassergehalt als welche mit Feinsandanteilen (St. 330, 428 und 430).

Die Eiderstationen erreichen selbst im Supralitoral hohe Werte um 100 %. Die Beweidung bewirkt eine Erhöhung des Wassergehaltes.

Die Wassersättigung der Böden (Abb. 5), als Verhältnis von aktuellem Wassergehalt zur Wasserkapazität, sank im Juni 1992 aufgrund fehlender Niederschläge um ca. 20 % ab. Minimale Werte wurden an der Station 521 und 540 erreicht mit 12 % Wassersättigung. Im Jahr 1990 war die sommerliche Austrocknung sehr viel geringer als 1992.

3.3.3. Lagerungsdichte

Die Sedimente der marinen Stationen 330, 428, 430 und 460 weisen mit über $1,3 \text{ g/cm}^3$ die höchsten Lagerungsdichten (LD) auf (Tab. 8). Sehr lockere Schlicksedimente treten an den Stationen mit hohem Wassergehalt auf (St. 410, 411, 450, 470 und 475).

Im Supralitoral sind die Unterschiede weniger stark ausgeprägt. Maximalwerte sind noch unter $1,2 \text{ g/cm}^3$, z.B. bei den Salzwiesen St. 516 bis 550 mit durchschnittlichen Lagerungsdichten von 1 g/cm^3 . Die Stationen entlang der Eider und die langfristig unbeweidete St. 601 im eingedeichten Speicherkoog der Meldorfer Bucht sind deutlich leichter

Tabelle 8: Übersicht über die Sedimentparameter Wassergehalt (WGH), Glühverlust (GV), Lagerungsdichte (LD) und mittlere Korngröße (GS = grain size) und den jeweiligen Variationskoeffizienten, bezogen auf den Untersuchungszeitraum 1989/90 (= ,90') und 1991/92 (= ,92').
TG = Trockengewicht, VK = Variationskoeffizient, * = wegen zu geringem Stichprobenumfang keine Angaben zur Variation

Station	Datum	Wassergehalt [% TG]	VK _{WGH}	Glühverlust [% TG]	VK _{GV}	Lagerungsdichte [g/cm ³]	VK _{LD}	Mittelwert Korngröße [µm]	VK _{GS}
330	92	32,65	0,03	1,35	0,45	1,39	0,04	60,26	0,02
410	90			1,16	0,73			95,15	0,34
410	92	110,65	0,76	5,71	0,78	0,79	0,47	83,87	0,54
411	92	188,15	0,30	7,52	0,23	0,44	0,16	26,70	0,07
415	90			2,98	0,85			39,96	0,18
415	92	45,78	0,09	2,49	0,46	1,13	0,04	39,56	0,16
420	90			2,62	0,13			44,55	0,12
420	92	40,58	0,05	1,73	0,25	1,20	0,06	42,97	0,09
428	90			0,99	0,36			67,72	0,15
428	92	28,26	0,03	1,23	0,29	1,44	0,02	52,58	0,05
429	92	49,27	*	3,23	*	1,08	*	67,36	*
430	90			1,41	0,12			58,88	0,11
430	92	31,10	0,06	2,25	0,45	1,38	0,03	48,52	0,10
439	90			2,85	0,16			49,54	0,17
439	92	53,26	0,21	2,97	0,54	1,00	0,09	59,14	0,11
450	90			4,62	0,41			28,80	0,14
450	92	91,17	0,22	7,04	0,42	0,73	0,11	27,73	0,15
455	90			2,63	0,17			24,25	0,07
455	92	53,15	0,07	2,99	0,28	1,03	0,04	34,89	0,13
460	90			2,72	0,25			40,19	0,12
460	92	32,67	0,05	2,15	0,47	1,36	0,04	48,06	0,05
470	90			1,77	0,37			43,98	0,06
470	92	100,22	0,14	6,48	0,29	0,68	0,10	33,75	0,12
475	90			9,79	0,13			30,53	0,21
475	92	68,51	0,32	7,59	0,56	0,92	0,16	27,99	0,11
516	90	58,73	0,17	11,00	*	0,90	0,07		
516	92	56,40	0,23	10,73	0,03	0,86	0,09	46,60	*
520	90	35,45	0,07	3,10	*	1,19	0,10		
520	92	39,77	0,24	3,17	0,02	1,04	0,03	40,95	*
521	90	70,53	0,10	15,00	*	0,81	0,05		
521	92	50,64	0,41	10,88	0,27	0,86	0,10	36,91	*
525	90	38,09	0,08	2,10	*	1,18	0,03		
525	92	41,01	0,25	3,29	0,09	1,12	0,08	38,22	*
540	90	61,53	0,05			1,00	0,01		
540	92	37,64	0,30	4,13	0,10	1,09	0,04	34,01	*
550	90	81,56	0,04			0,91	0,10		
550	92	45,04	0,30	6,40	0,18	1,01	0,04	31,34	*
551	92	37,95	0,17	3,80	0,23	1,16	0,09	38,27	*
555	92	68,68	0,38	11,29	0,03	0,77	0,09	35,96	*
556	92	46,14	0,51	14,40	0,09	0,85	0,11	50,56	*
560	92	32,80	0,31	3,62	0,14	1,19	0,07	35,29	*
569	92	98,33	0,08	12,88	0,01	0,68	0,07	65,80	*
570	92	116,11	1,00	23,07	0,07	0,32	0,19	72,81	*
575	92	99,03	0,17	15,68	0,06	0,66	0,12	32,35	*
585	92	78,41	0,28	10,64	0,11	0,76	0,14	28,15	*
601	92	59,47	0,10	8,21	0,06	0,68	0,19	43,98	*

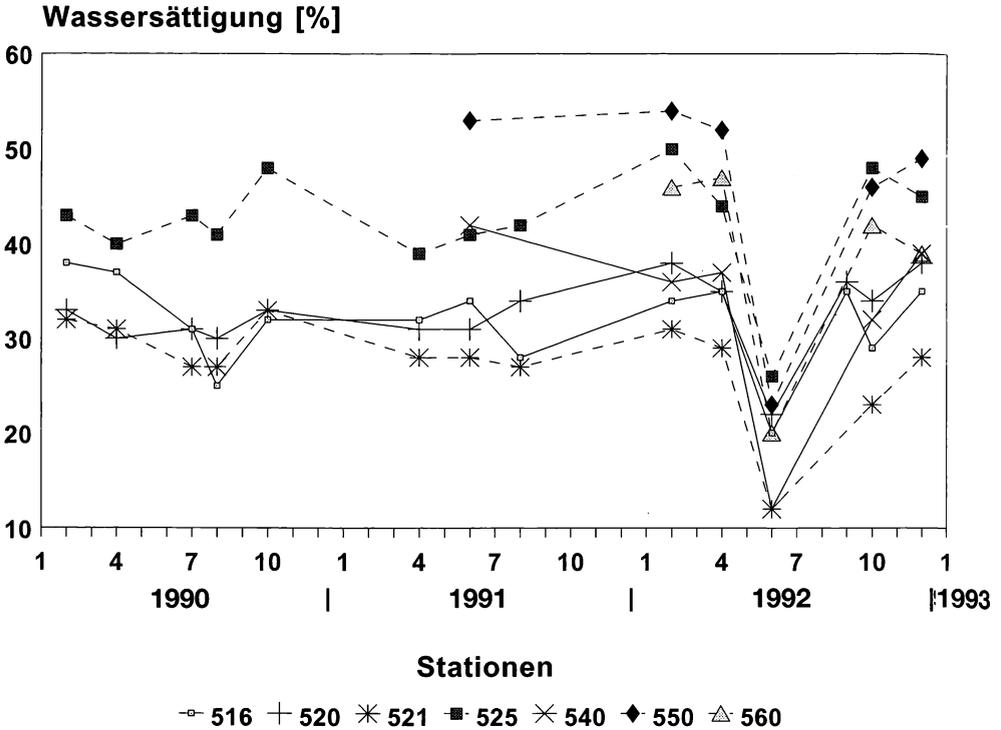


Abb. 5: Wassersättigungskurven für ausgewählte Stationen im Supralitoral. X-Achse mit Monatseinteilung für die Jahre 1991 – Jan. 1993.

gepackt und erreichen Werte unter $0,7 \text{ g cm}^3$. Die Beweidung führt durchschnittlich zu etwas geringerer Lagerungsdichte in der oberen 4 cm-Schicht.

Aus dem Vergleich der catenar gelegenen Stationen 330 bis 601 wird deutlich, daß die Sedimente sich landwärts immer stärker auflockern. Die LD-Werte gehen von ca. $1,4 \text{ g/cm}^2$ im Watt, über ca. $1,1 \text{ g/cm}^2$ (Andelrasen) und ca. $0,85 \text{ g/cm}^2$ (Rotschwingelrasen) auf $0,7 \text{ g/cm}^2$ im Speicherkoog zurück.

3.3.4. Glühverlust

Der Gesamtanteil organischer Kohlenstoffverbindungen ist in den Supralitoralstationen höher als an den Eulitoralstationen (Tab. 8). Von den Supralitoralstationen besitzen wiederum die Flußuferstationen 555, 556, 569, 570 und 575 die höchsten Werte. Die Beweidung wirkt sich als Faktor wenig aus, lediglich St. 550 weist deutlich mehr organische Substanz auf als die Vergleichsstation 540. Charakteristisch ist die Zunahme im Höhengradienten: An der marinen St. 330 liegt der Glühverlust bei 1,3 %, im oberen Eulitoralbereich zwischen 1,23 % und 2,25 %, im angrenzenden Andelrasen zwischen 3,17 und 3,29 % und im Rotschwingelbereich bei über 10 %. Damit ist der Gehalt an organischer Substanz in der oberen Salzwiese deutlich geringer als an den Supralitoralstationen der Elbe und Eider.

3.4. Bodenchemische Parameter

3.4.1. Erdalkalitionen und pH

Der durchschnittliche Gehalt extrahierbarer Erdalkalitionen für die obere 1 cm Bodenschicht (Tab. 9) liegt im Eulitoral bei $0,74 \text{ mg cm}^{-2} \text{ Mg}^{2+}$ und $1,06 \text{ mg/cm}^2 \text{ Ca}^{2+}$, entsprechend einem Ca/Mg-Verhältnis von 1,43, während die entsprechenden Werte im Supralitoral $0,49 \text{ mg}$ und $0,78 \text{ mg}$ mit einem Verhältnis von 1,59 betragen. Im Verlaufe der Transekte Meldorfer Bucht und Neufelder Elbwatt (Abb. 6) liegen maximale Konzentrationen der freien Ionen am Übergang Meer-Land vor (St. 428/430 resp. 555). Entsprechend verläuft der pH-Wert. Dies deutet auf eine erhöhte Mobilisierung der partikulären Mineralanteile in der Übergangszone durch eine Absenkung des pH-Wertes hin. Geringe Erdalkaligehalte liegen an der langjährig eingedeichten St. 601 vor ($\text{Mg } 0,13 \text{ mg/cm}^2$, $\text{Ca } 0,69 \text{ mg/cm}^2$, Ca/Mg-Verhältnis 5,3).

Entsprechend dem seebürtigen Hauptanteil nimmt die Gesamtmenge im Verlauf des Salinitätsgradienten in den Ästuaren ebenfalls ab (Abb. 7).

Die Gesamtmenge für beide Erdalkalitionen und das Ca/Mg-Verhältnis ist in der Eider größer als in der Elbe. Im Mündungsbereich beider Ästuare liegen noch fast gleiche Ca/Mg-Verhältnisse vor (1,38 und 1,33).

Der pH-Wert fällt nur an der St. 570 unter pH 7. Diese Station ist durch einen teilweise organogenen Boden gekennzeichnet. Die pH-Werte im Eulitoral sind etwas höher ($\bar{\theta} 7,54$) als im Supralitoral ($\bar{\theta} 7,28$).

Tabelle 9: Mittlere Konzentration an freien Magnesium- und Calcium-Ionen (1992) im obersten Bodenbereich. Für St. 410 liegen keine Ergebnisse vor (SEA = Summe Erdalkalitionen: $\text{Mg}^{2+} + \text{Ca}^{2+}$).

Station	pH	Mg ²⁺ mg/cm ² *cm	Ca ²⁺ mg/cm ² *cm	SEA mg/cm ² *cm	Station	pH	Mg ²⁺ mg/cm ² *cm	Ca ²⁺ mg/cm ² *cm	SEA mg/cm ² *cm
330	7,68	0,85	0,92	1,77	516	7,73	0,36	0,45	0,81
411	7,36	0,28	0,41	0,69	520	7,41	0,62	0,69	1,31
415	7,61	0,35	0,70	1,05	521	7,71	0,28	0,35	0,63
420	7,69	0,60	0,83	1,43	525	7,16	0,80	0,96	1,76
428	7,41	1,20	1,32	2,52	540	7,38	0,58	0,66	1,24
429	7,84	0,45	0,76	1,21	550	7,08	0,67	1,10	1,77
430	7,54	0,75	1,56	2,31	551	7,38	0,29	1,38	1,67
439	7,50	0,76	1,01	1,77	555	7,52	0,46	0,85	1,31
450	7,63	0,93	1,44	2,37	556	7,10	0,20	0,58	0,78
455	7,45	0,20	1,13	1,33	560	7,15	0,54	0,80	1,34
460	7,46	0,95	1,12	2,07	569	7,14	0,88	0,61	1,49
470	7,41	1,12	1,18	2,30	570	6,55	0,38	0,41	0,79
475	7,50	1,27	1,42	2,69	575	7,29	0,20	0,91	1,11
					585	7,50	1,08	1,30	2,38
					601	7,24	0,13	0,69	0,82

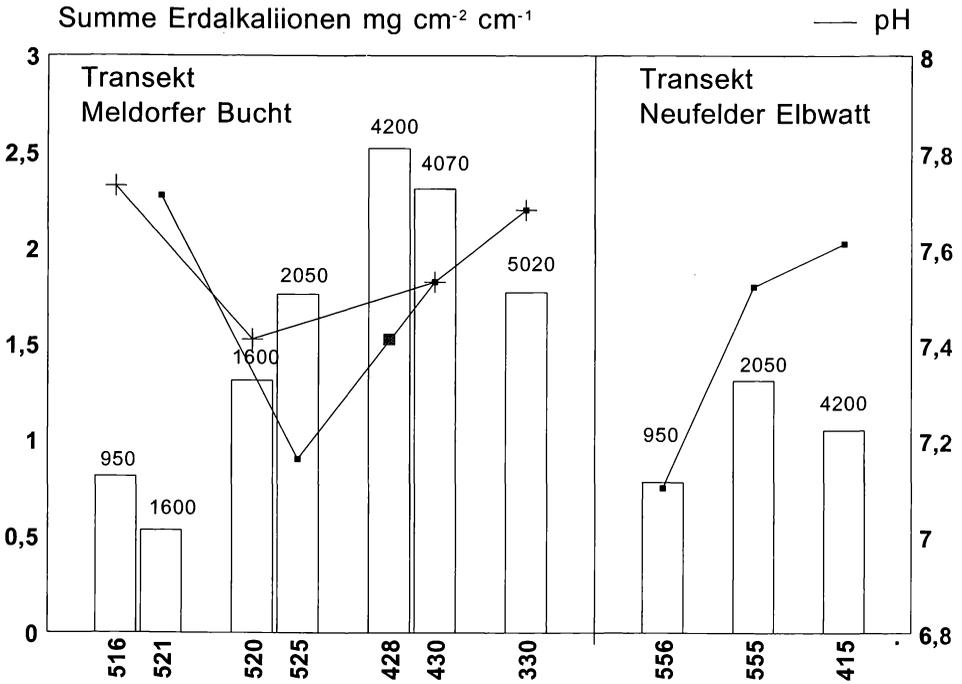


Abb. 6: Verteilung von pH-Wert und SEA entlang zweier Transekte. Zahlen über den Balken geben Überflutungszahlen an.

3.4.2. Redoxhorizont

Der Verlauf der Redoxpotentiale zeigt eine jahreszeitliche Schwankung. Im Frühjahr und Sommer herrschen sehr viel stärker reduzierende Bedingungen vor als im Herbst und Winter (Abb. 8).

Die Höchstwerte im Eulitoral traten im Oktober 1992 auf und entsprachen den niedrigsten Werten im angrenzenden Supralitoral. In der Eider wurde eine von dem üblich Jahresverlauf abweichende jahreszeitliche Dynamik beobachtet. Der Redoxhorizont stieg 1992 kontinuierlich bis Oktober und fiel dann leicht ab (Abb. 9), was sich auf die manipulierte Wasserführung in der Eider zurückführen ließ, da in den Sommermonaten die Sedimente austrockneten und Trockenrisse bildeten. Niedrige RH-Werte liegen i.d.R. an den Eulitoralstationen mit 500 bis 900 $\text{mV} \cdot \text{cm}$ vor, in der Eider über 1000 $\text{mV} \cdot \text{cm}$ (Tab. 10). Die Schwankungen sind jeweils beträchtlich. Im Supralitoral sind die Werte durchschnittlich um 2000 $\text{mV} \cdot \text{cm}$ höher als im Eulitoral. Die Ausnahme bildet die stark vernähte St. 570 mit 1231 $\text{mV} \cdot \text{cm}$ (Wassergehalt 116 %). Die Schwankungen sind weniger stark ausgeprägt als im Eulitoral. Im Supralitoral wird der RH-Wert definitionsgemäß für eine Tiefe von 10 cm berechnet, da die -200-mV im Gegensatz zum Eulitoral nicht erreicht wird. Den höchsten Durchschnittswert für den Redoxhorizont mit 4434 $\text{mV} \cdot \text{cm}$ weist die unbeweidete und eingedeichte Station 601 auf.

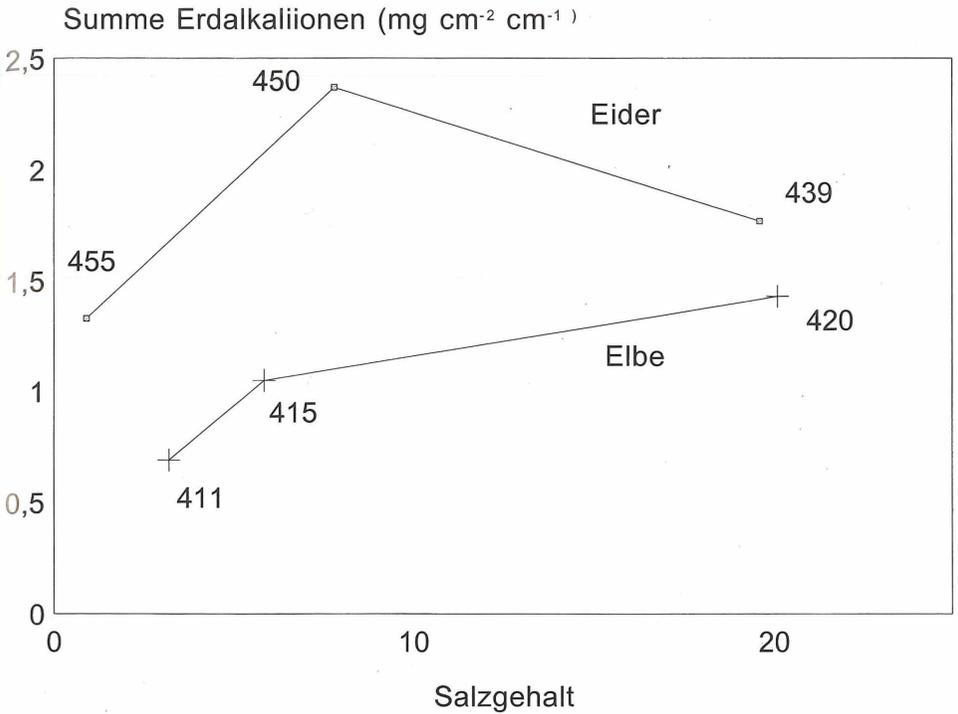


Abb. 7: Verlauf der Erdalkalikonzentrationen entlang ästuariner Gradienten. Nummern entsprechen Stationen.

Tabelle 10: Mittelwerte für die Größe des Redoxhorizontes, gemessen als Fläche über der -200mV -eH-Linie. (Zeitraum Februar – Dezember 1992, * Oktober 1991 bis Dezember 1992, ** April und Oktober 1992).

Station	Mittelwert RH [mv*cm]	Stdabw., RH [mv*cm]	Variations- koeffizient	Station	Mittelwert RH [mv*cm]	Stdabw. RH [mv*cm]	Variations- koeffizient
330	1119,50	976,58	0,87	516	4062,67	280,08	0,07
410	897,25	262,74	0,29	520	3463,00	1112,88	0,32
411	158,00	199,44	1,26	521	3923,25	690,97	0,18
415	463,14	461,21	1,00	525	3439,67	1028,35	0,30
420	825,00	508,87	0,62	540	3968,75	271,04	0,07
428*	943,29	1176,68	1,25	550	3286,25	777,27	0,24
429**	124,00			551	3445,33	726,33	0,21
430*	515,00	434,04	0,84	555	3371,60	1177,83	0,35
439	1164,20	845,97	0,73	556	4147,80	440,94	0,11
450	1583,80	1306,55	0,82	560	3871,15	0,25	
455	606,00	325,12	0,54	569	2482,50	926,62	0,37
460	856,60	449,07	0,52	570	1231,00	1666,40	1,35
470	543,33	186,03	0,34	575	2647,25	2647,25	1,00
475	755,00	463,27	0,61	585	2389,33	294,03	0,12
				601	4434,67	426,08	0,10

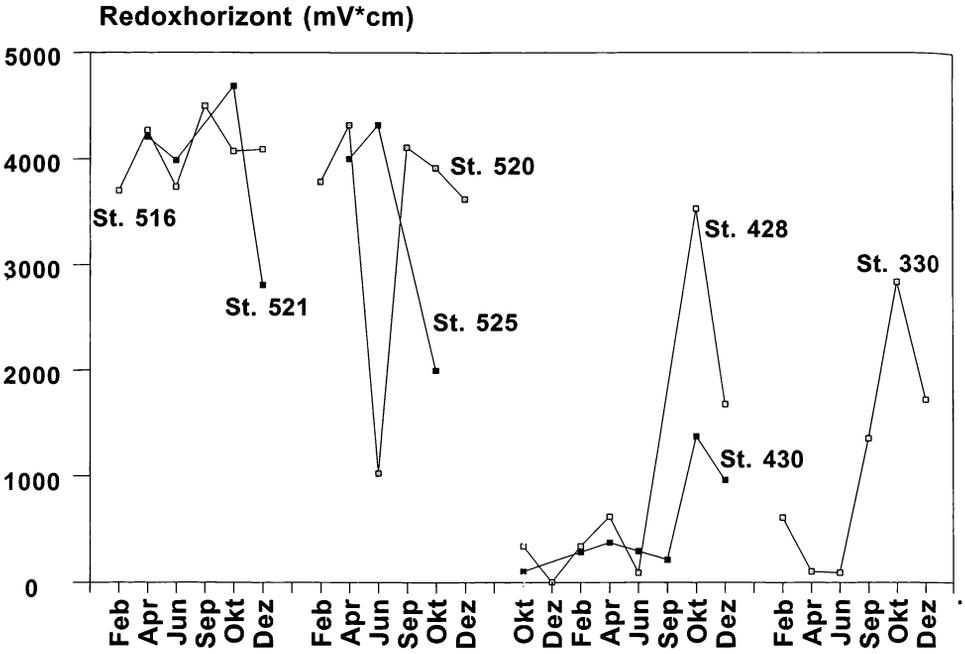


Abb. 8: Jahreszeitliche Änderungen des Redoxhorizontes im Transekt Melderder Bucht (1992).

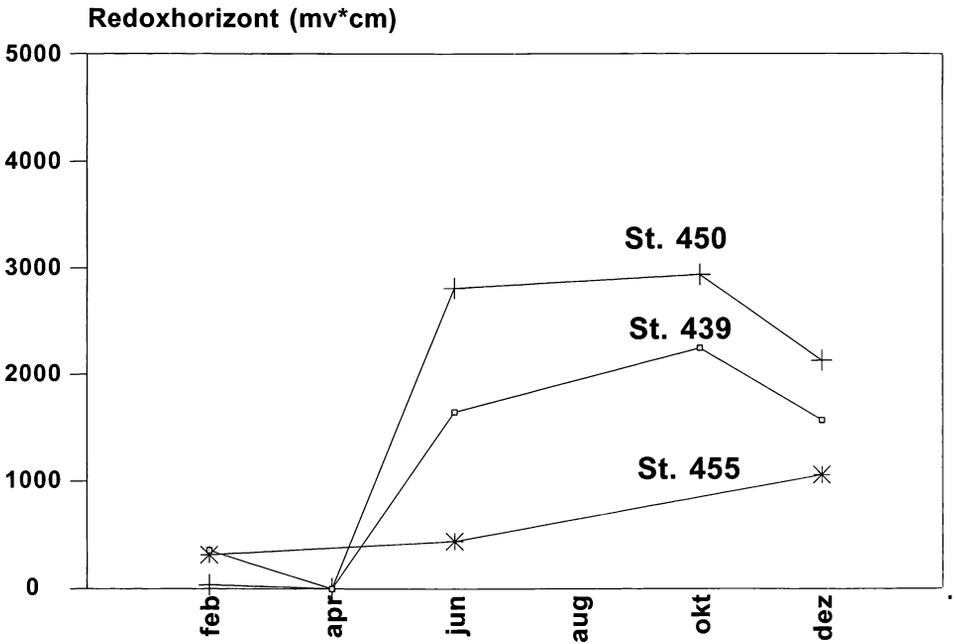


Abb. 9: Jahreszeitliche Änderungen des Redoxhorizontes für die Stationen des Eidereulitorals (Untersuchungsjahr 1992).

3.5. Nutritiver Kohlenstoff

Hierzu gehören die Bestandteile der Mikroflora (C_MIK) und die frei oder kolloidal gelösten organischen Moleküle (C_F). Von der Mikroflora werden die Mikrophytobenthosbestandteile über den Chlorophyll a-Gehalt, die abgestorbene Phytomasse über den Pheopigmentgehalt geschätzt.

Die Pigmentgehalte werden über eine Regressionsanalyse an ausgewählten Stationen mit der Diatomeendichte kalibriert (Tab. 11).

Die Station 439 weist einen hohen Anteil fädiger Makrophyten auf (*Chaetomorpha* sp., *Enteromorpha* sp., sowie *Microcoleus* sp. (Cyanobacteria)) und wird bei der Regressionsberechnung nicht mitberücksichtigt. Der Unterschied zwischen den nach LORENZEN (1967) ermittelten Chl a-Werten und den Werten nach der Hexanmethode beträgt nur für die St. 415 und 439 um ca. 30 % und spiegelt damit die normale Verlustrate mit der Hexanmethode wider. Die Werte der anderen Stationen sind um den Faktor 0,5 kleiner als die Werte nach der LORENZEN-Methode.

Die Regression Diatomeen (mg C/m^2) = $38,1 \text{ Chl-a}$; $r^2 = 0,56$ ergibt einen Schätzfaktor von 38,1 für die Berechnung der Diatomeenmenge aus der Pigmentkonzentration (in mg C/m^2). Die Pheopigmentgehalte sind sehr gut mit dem Volumen des Detritus korreliert, zu dem sowohl Flocken als auch Kotpillen gerechnet werden.

Maximale Pigmentkonzentrationen liegen im Übergangsbereich zwischen Eu- und Supralitoral vor (Abb. 10). An der eingedeichten Station 601 lag nur wenig Chl a vor. Es wurden aber an der St. 601 die höchsten Werte für frei extrahierbaren und für mikrobiellen Kohlenstoff als auch für die mikrobielle Turnover-Rate gemessen. Beweidung fördert die Bildung von Bodenalgeln (MEYER et al. 1995). Die beweideten Flächen besitzen durchschnittlich 100 % mehr Chl a als die unbeweideten Vergleichsflächen. Dies gilt auch für den Pheopigmentgehalt. Die höchsten Werte für Pheopigmentgehalt im Eu- und Supralitoral treten an den Eiderstationen sowie an St. 555 auf.

Zwischen Eu- und Supralitoral wurden nur geringe Unterschiede im Gehalt an mikrobiellem Kohlenstoff gefunden (Tab. 12). Im Gegensatz zu Chl a und Pheopigmenten ließen sich zwischen beweideten und unbeweideten Flächen keine Unterschiede hinsichtlich der Verteilung von C_F, C_MIK und PROD feststellen.

Der Jahresgang für den nutritiven Kohlenstoff war in der Regel, mit Ausnahme der Eulitoralstationen 430 und 475, durch ein oder zwei Einschnitte in der Jahresmitte gekennzeichnet (Abb. 11).

Tabelle 11: Kalibrierung der Pigmentgehalte durch Phytobenthos. (Meßserie an 5 Stationen im Juli 1993, CHLA = Chl a, PHEO = Pheopigment, MIKRO/MAKROPHYT = Mikro- resp. Makrophytobenthos, DIAT = Diatomeen, CYANO = Cyanobakterien.)

Station	CHLA	CHLA	PHEO	MIKROPHYT mg C / (m ² • 0,5 cm)			MAKRO-	Detritus
	LORENZEN-	Hexan-	Hexan-	TOTAL	DIAT	CYANOPH	mg C/m ²	cm ³ / (m ² • 0,5 cm)
	Methode mg/m ²	Methode mg/m ²	Methode mg/m ²					
330	321,85	173,71	148,68	8173,4	7245,7	927,7	0,00	113,2
415	224,41	162,79	121,41	139,2	123,2	16,0	0,00	89,2
420	223,01	102,73	185,24	5914,5	83,7	5830,8	0,27	60,0
428	335,92	170,98	174,49	69087,3	13944,0	55144,0	20,84	57,4
439	329,23	230,02	264,47	707,2	36,6	670,6	927,27	383,2

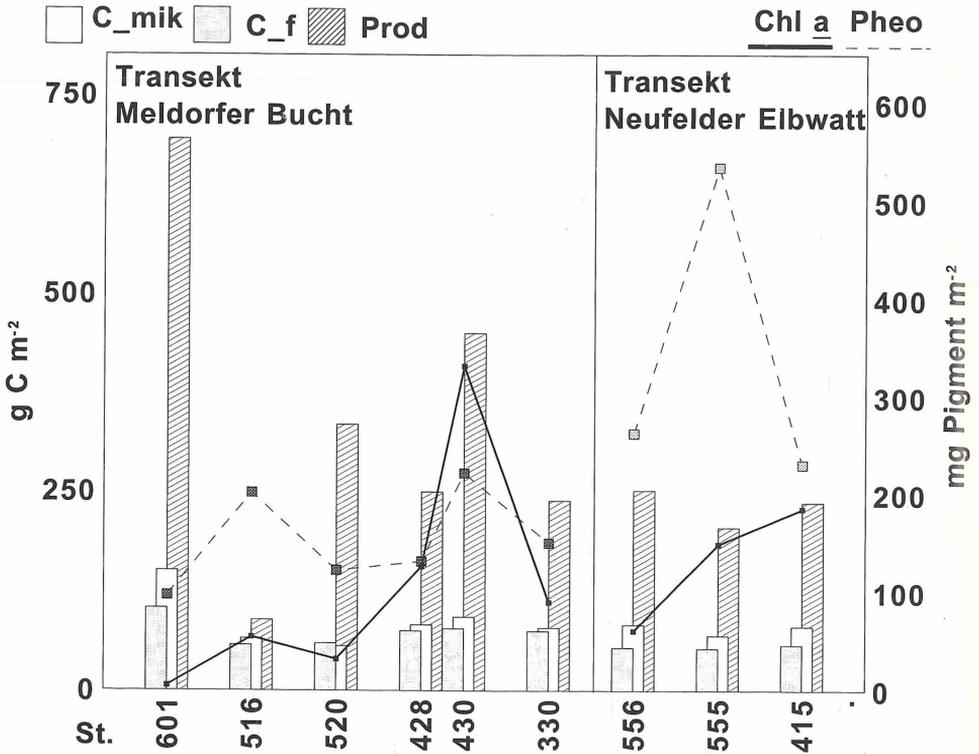


Abb. 10: Verteilung des nutritiven Kohlenstoffs entlang der Transekte Meldorf Bucht und Neufelder Elbward für 1992.

Die Jahresdynamik für Chl a und Pheopigmente war an den Stationen 330, 420, 516 und 520 mit dem Wert für der mikrobiellen Produktion PROD gekoppelt. Höchstwerte traten für Chl. a im Juni, September und Oktober, für Pheopigment im Juni, September und Oktober auf. Der frei extrahierbare Kohlenstoff erreichte die entsprechenden Maximalwerte im Juni und Oktober/Dezember, für den mikrobiellen Kohlenstoff traten die Spitzenwerte in den Sommermonaten Juni bis September auf.

Der Nahrungswert und damit die Verwertbarkeit des organischen Materials für die Fauna ist das Verhältnis von nutritivem Kohlenstoff (C_F plus C_MIK) zu Gesamtgehalt an organischer Substanz, gemessen als Glühverlust. Ca. 50 % der gesamten organischen Substanz liegen als Kohlenstoff vor. Die Nahrungswerte an den Eulitoralstationen sind, obwohl ärmer an Gesamtkohlenstoff, mit einem CFM/GV-Verhältnis von 0,48 fast doppelt so hoch wie im Supralitoral (Tab. 13). Daraus folgt, daß die im Boden des Supralitorals vorkommende organische Substanz nicht in gleichem Maße als Ressource wie im Eulitoral genutzt werden kann.

Die höchsten Einzelwerte traten im Eulitoral an den Stationen 330 und 428 auf. Beide Stationen zeichneten sich durch relativ hohe Werte für den Redoxhorizont von 1119 bzw. 943 mV • cm und mittlere Korngrößen von 60,26 bzw. 52,58 µm aus.

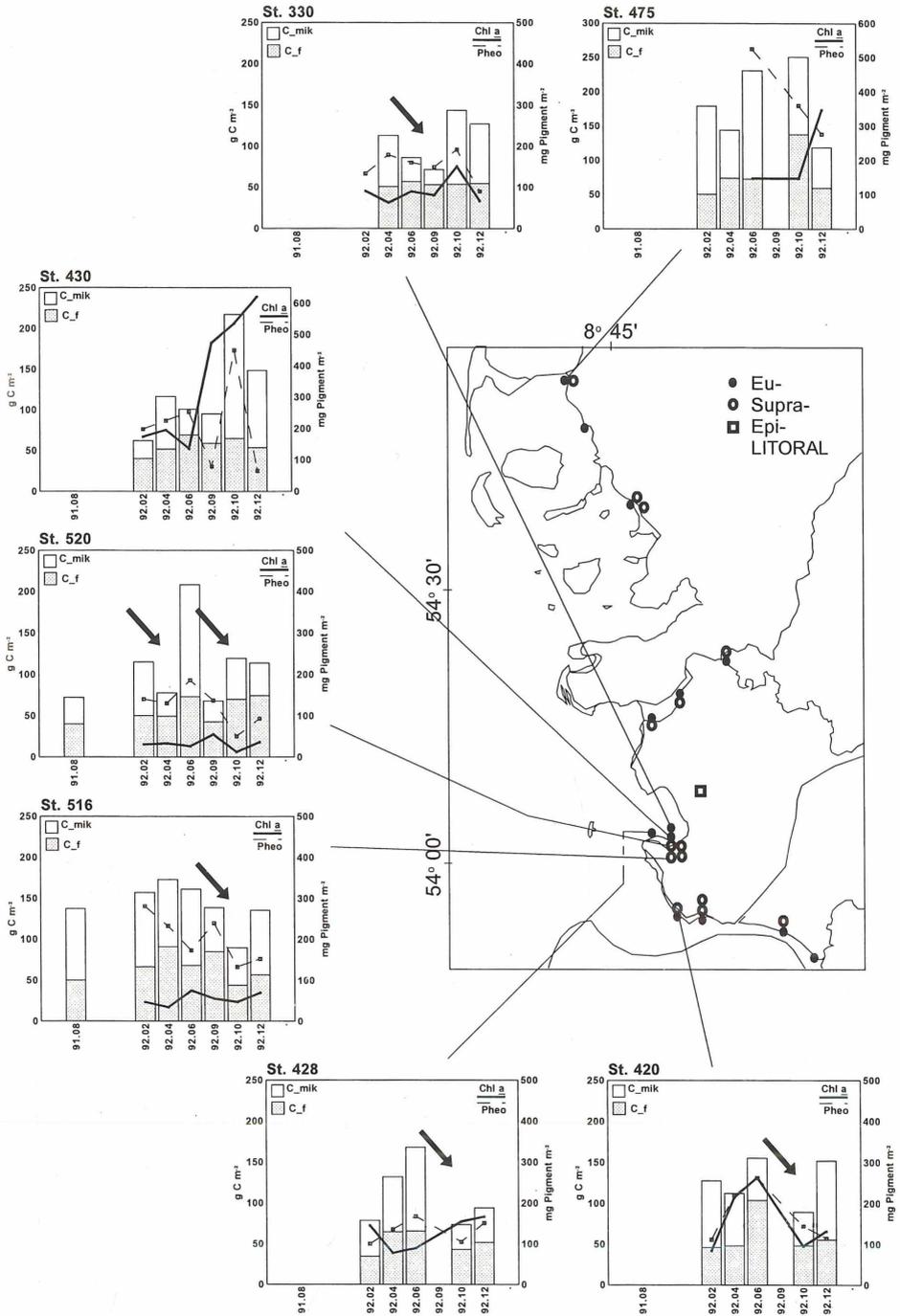


Abb. 11: Jahreszeitlicher Verlauf der Konzentration nutritiver Kohlenstoffverbindungen für 1992.

Tabelle 12: Verteilung des organischen Kohlenstoffs auf die unterschiedlichen Fraktionen (alle Werte sind Mittelwerte für den obersten Boden (1 cm) einer Serie von Feb. 1992 bis Dez. 1992. * = nur April und Oktober gemessen).

STATION	Chl a mg/m ²	Pheopigmente mg/m ²	frei extrahier- barer org. Kohlenstoff (C_F) g C/m ² cm	mikrobieller Kohlenstoff (C_MIK) g C/m ² cm	kalkulierte Produktion an C-MIK (PROD) g C/m ² cm a
330	90,16	150,60	74,68	78,75	238,41
410	79,49	133,55	47,41	63,57	346,68
411	169,58	278,54	49,19	46,42	119,07
415	185,23	230,63	57,05	80,37	235,89
420	157,67	170,28	72,46	80,35	158,55
428	126,47	131,72	74,78	82,52	249,46
429*	126,47	131,72	55,39	62,43	103,53
430	332,12	222,04	77,77	92,38	450,60
439	167,48	226,05	76,87	68,07	238,65
450	492,26	631,86	73,38	69,20	120,24
455	74,09	230,60	67,82	91,82	380,76
460	197,55	205,14	79,38	89,12	471,92
470	242,88	234,27	71,70	49,69	29,27
475	147,18	442,68	72,50	97,50	349,62
516	54,47	201,68	56,74	65,10	88,44
520	31,96	122,46	59,19	55,75	334,27
521	100,15	286,77	77,78	93,59	437,59
525	106,12	219,35	131,94	94,11	181,88
540	162,51	165,10	53,52	71,19	128,09
550	207,36	276,43	59,72	66,97	108,39
551	235,70	244,16	57,01	64,80	218,86
555	149,06	535,39	52,72	68,86	204,71
556	60,75	262,79	53,79	82,41	251,27
560	82,71	122,07	75,88	66,11	359,68
569	388,42	401,15	80,41	84,76	394,05
570	101,29	395,02	105,80	42,79	270,19
575	104,95	266,38	51,86	86,06	271,22
585	234,49	325,56	62,35	83,33	254,12
601	4,97	96,99	103,14	150,33	694,34

3.6. Gesamtvariabilität der Umweltparameter

Die Variabilität der Umweltparameter Korngröße, Wassergehalt, Redoxhorizont, Salzgehalt, Lagerungsdichte und Überflutungszahl ist im Supralitoral besonders hoch (Tab. 14). Der Mittelwert für das Eulitoral beträgt 0,5, für das Supralitoral 1,03 (ohne St. 601). Das Wechselspiel zwischen Salzwasserüberflutung, Austrocknung und Aussüßung ist für die hohe Variabilität im Supralitoral verantwortlich. Dabei weisen die Andelbereiche 520, 525, 550, 560 und 585 Werte von unter 1 auf, da hier der Salzgehalt von Aussüßung betroffen wird. Entlang der Flußmündungen verursachten die höheren relativen Salzgehaltsschwankungen unbeständige Umweltbedingungen.

Tabelle 13: Nahrungswert des organischen Materials der obersten Bodenschicht als Verhältnis zwischen nutritiven Kohlenstoff (C_F + C_MIK) und Glühverlust. Durch methodische Fehler kann mehr nutritiver Kohlenstoff als gesamtorganischer Kohlenstoff (Verhältnisse > 0,5) auftreten. MW = Mittelwert.

STATION	CFM/GV	MW	STATION	CFM/GV	MW
330	0,82	0,48	516	0,13	0,25
410	0,25		520	0,35	
411	0,29		521	0,18	
415	0,49		525	0,61	
420	0,74		540	0,28	
428	0,89		550	0,20	
429	0,34		551	0,28	
430	0,55		555	0,14	
439	0,49		556	0,11	
450	0,28		560	0,33	
455	0,49		569	0,19	
460	0,58		570	0,20	
470	0,28		575	0,13	
475	0,24		585	0,18	
			601	0,45	

Im Eulitoral setzt sich dieser Trend spiegelbildlich fort: Die Stationen 410, 411 und 450 besitzen dort die höchsten Schwankungsbreiten.

Die geringste Gesamtvariabilität besitzt St. 601 mit einem Variationskoeffizienten von 0,09 aufgrund fehlender Überflutung und fehlendem Salzeinfluß.

4. Charakterisierung der Zönosen

4.1. Klassifizierung der Zönosen

Die Klassifizierung mit Hilfe der Korrespondenz-Analyse wurde auf Basis der Annelida, der Mollusca und der Crustacea durchgeführt. Zusätzlich wurde eine nicht determinierte Art der Nemertini und Ceratopogonidae einbezogen. Weitere Insecta wurden nicht berücksichtigt, da sie nicht auf Artniveau bearbeitet wurden. Für die Arten wurden Abundanzmittelwerte über den Gesamtzeitraum der Untersuchung gebildet. Aufgrund der starken Änderung zwischen den Untersuchungsjahren wurden die Stationen St. 460 (Positionswechsel) und St. 430 (Verarmung) nach Jahren differenziert. Das Ergebnis der Multidimensionalen Skalierung (MDS) mit 3 Achsen liefert maximal acht diskrete Gruppen, entsprechend 8 zönotischen Typen (Abb. 12 B). Der Streßfaktor der dreidimensionalen MDS beträgt 0,052.

Die Aufgliederung entlang der Dimensionen DIM2/DIM1 ergibt sechs Gruppen (Abb. 12 A). Die Stationen 415, St. 555 und St. 430/92 können nicht adäquat plaziert werden und werden durch Pfeile in die entsprechenden Gruppen eingeordnet.

Die Kombinationen DIM2/DIM1 und DIM3/DIM1 ergänzen sich hinsichtlich ihrer Gruppentrennung: Während mit den ersten beiden Achsen die Gruppen a, d und e gut getrennt werden, werden durch die Achsen 3 und 1 die Gruppen b', b'', c, f' und f'' besser getrennt.

Tabelle 14: Gesamtvariabilität der Umweltparameter 1992 (VKGES = gewichteter Gesamtvariationskoeffizient. Verwendete abiotische Parameter : Korngröße, Überflutungszahl, Salzgehalt, Lagerungsdichte, Wassergehalt, Redoxhorizont).

STATION	VK _{GES}	STATION	VK _{GES}
330	0,48	516	1,22
410	0,67	520	0,95
411	0,70	521	1,08
415	0,59	525	0,88
420	0,40	540	1,00
428	0,55	550	0,91
429	0,32	551	1,16
430	0,47	555	1,01
439	0,50	556	1,36
450	0,62	560	0,84
455	0,55	569	1,03
460	0,37	570	1,27
470	0,41	575	1,02
475	0,43	585	0,76
		601	0,09

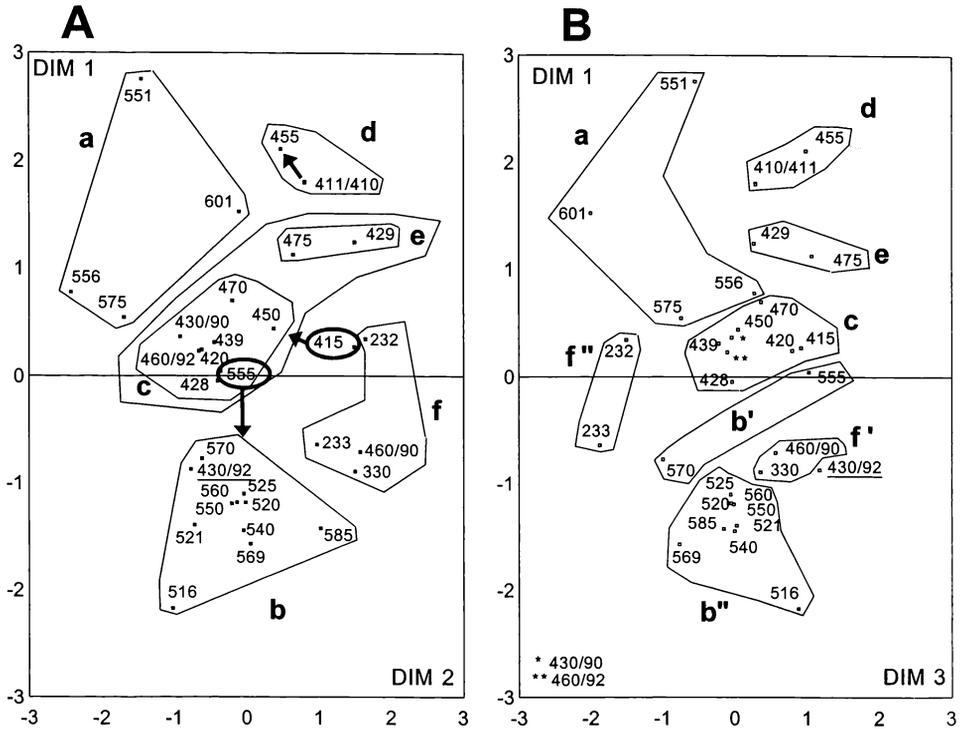


Abb. 12: Korrespondenz-Analyse mit der faunistischen Besiedlung für 3 Achsen, (A) DIM2/DIM1, (B) DIM3/DIM1. Die Stationen 415 und 555 sind durch Pfeile zugeordnet.

Abb. 12 A zeigt außerdem, daß zwischen den Gruppen c und e eine große Ähnlichkeit besteht.

Aufgrund der Gliederung nach Artengruppen können die durch die MDS ausgewiesenen Gruppen als Ausgangsbasis für die anschließende synökologische Bearbeitung verwendet werden.

Die zönotischen Typen lassen sich gemäß der Artenzusammensetzung und Lage beschreiben (Abb. 12 A,B):

- a – Supralitoral: innere Ästuarien mit hoher Aussüßung bzw. ausgesüßte ehemalige Salzwiesen,
- b' – Supralitoral: Brackwassersalzwiesen
- b'' – Supralitoral: Salzwiesen
- c – Oberes Eulitoral: ästuarine und marine Zönosen
- d – Oberes Eulitoral: limnisch-oligohalin geprägte Zönosen
- e – Oberes Eulitoral: Artenarme marine Zönosen und Lagunen
- f' – Mittleres Eulitoral: Zönosen auf Schlickwatten
- f'' – Mittleres Eulitoral: Zönosen der Sände

4.2. Zönosen des Supralitorals

Tabelle 15 gibt eine Übersicht über die Zusammensetzung jener Supralitoralzönosen, die mit Hilfe der Sandextraktionsmethode erhalten wurden. Anhand der Verteilung der Arten über die Stationen lassen sich die ökologischen Gruppen entsprechenden Umweltparametern zuordnen.

Die Zönosen von Salzwiesen, Brackwassersalzwiesen und ausgesüßten Vorlandbereichen werden gleichermaßen von *Enchytraeus albidus* geprägt (Tab. 15). Selbst die 1978 eingedeichte Station 601 (Speicherkoog Meldorfer Bucht) wies mit 333 Ind/m² noch eine geringe Abundanz von *E. albidus* auf. Das Optimum dieser Art liegt jedoch in den Salzwiesen, wo durchschnittlich 33.500 Ind/m² (St. 569) bzw. als maximale Dichte 92.000 Ind/m² (Okt. 1990, St. 521) erreicht wurden.

Die Gesamtbesiedlungsdichte der Annelida war in den unbeweideten Salzwiesen und Brackwassersalzwiesen relativ gering mit max. 20.000 Ind/m², ebenso wie Station 560 (17.400). Beweidete Vergleichsstationen wiesen ebenso wie die Flußstationen (St. 569, St. 575) und die ausgesüßten Flächen (St. 556; St. 601) höhere Dichten auf. Bei letzteren sind die Dichten der Lumbricidae in dieser Zahl nicht berücksichtigt. Eine Ausnahme bildet die Station 551 an der Elbe mit der sehr geringen durchschnittlichen Dichte von ca. 1500 Ind/m².

4.2.1. Zönosen ausgesüßter Vorlandflächen (a in Abb. 12)

Kennzeichnend für ausgesüßte Vorlandflächen ist das Auftreten der Lumbricidae (Ausnahme: St. 556, s. Tab. 16). In einer Stichprobenuntersuchung der Lumbricidae konnten 1992 insgesamt 4 Arten nachgewiesen werden (*Lumbricus rubellus*, *Eisenia foetida*, *Eiseniella tetraedra* und *Dendrobaena octaedra*). An der Station 601, einer 1978 eingedeichten Salzwiese, konnten erstmals 1987 Lumbricidae in Proben nachgewiesen werden.

Aus der Gruppe der Enchytraeidae sind *Henlea ventriculosa*, *Fridericia bulbosa* und *Fr. gracilis* sowie *Enchytraeus minutus* auf diesen Bereich beschränkt.

Fr. alata, *E. lacteus* sowie *Marionina communis* und *M. riparia* leiten zur Fauna der Brackwassersalzwiesen über, besitzen jedoch ihren Verbreitungsschwerpunkt noch im stark

Tabelle 15: Durchschnittliche Besiedlungsdichte für 1992 und Charakterisierung der Supralitoralstationen durch Arten/Artengruppen (einfach umrandet). Typenbezeichnung mit Kleinbuchstaben bezieht sich auf Gruppen in Abb. 12. Angaben in n/m², fehlende Gastropoda: * in St. 540 noch *Myosotis palustris* (250 n/m²); ** in St. 575 noch *Succinea* sp. (71 n/m²) und *Cochlicopa* sp. (214 (n/m²)). Maxima unterstrichen.

STATION TYP	516 obere Salzwiese (b'')	521	560	520	525	540*	550	569	585	570	555 Brackwasser- salzwiesen (b')	575**	556	551	601 ausge- süßt (a)	
			untere Salzwiese (b'')							aussüßend (a)						
Fridericia callosa	<u>11412</u>	<u>5172</u>	77													
Fr. alata											3923	7000	<u>27462</u>	91		
Fr. gracilis												<u>1429</u>	1385	455	167	
Fr. bulbosa												132	77		<u>333</u>	
Enchytraeus albidus	1353	21091	14308	10933	23000	8500	21714	<u>33500</u>	8125	5538	6538	1286	385		333	
E. lacteus											615	500	2615	727	<u>7167</u>	
E. Minutus															<u>10833</u>	
Marionina spicula	<u>1471</u>	<u>727</u>	231	<u>5933</u>	1917	2333	929	1417	313							
M. puccinellia	118							<u>12750</u>	563							
M. Apendiculata			308	222	750				63			462	286			
M. communis										1462		5857			<u>12000</u>	
N. riparia										77		1786				
Lumbricillus ssp.				467	250	111	214	167	<u>7250</u>	2692					167	
L. lineatus			2000	1000	1167	636	429	<u>9917</u>	3500						167	
L. enteromorphae		91	615	2667	2083	364	571	4333	<u>13625</u>	77	308					
L. cf. helgolandicus												<u>14308</u>	1786			
L. rivalis										<u>6462</u>	308	4214				
L. tuba										308		71				
L. kaloensis										231						
Henlea ventriculosa												71	<u>923</u>	364	333	
Limnodrilus hoffmeisteri														91		
Eiseniella tetraedra														91		
Lumbricus rubellus												214			167	
Amphichaeta sannio						111										
Stygocapitella subterranea	100															
Manayunkia aestuarina								83		77				91		
Diptera / Larven	100	182	154	133	500	333	714	<u>1917</u>	250	385	154	1571	231	1909		
Coleoptera / Imagines (ohne Carabiden)						167	154	83								
Col. / Larven (ohne Carabiden)	588	91	154	67	250	167	357	417	250	231		143	231			
Carabidae / Imagines			77		83											
Carabidae / Larven							357				308				1000	
Collembola			154		250		71				77	214				
Formicidae	<u>1300</u>														500	
Orchestia gammarellus	529															
Hydrobia ulvae									63							
Limapontia depressa var. pellucida							71									
Potamopyrgus jenkinsi												71				
Assiminea grayana			615	133		<u>1500</u>	429		63	1154	615	214		182		

Tabelle 16: Durchschnittliche Besiedlungsdichten (Ind./m²) der hemiedaphischen Lumbriciden an stark ausgesüßten Stationen, Stichprobenuntersuchung Mai/Juni 1992.

Arten/Stationen	551	575	601
<i>Lumbricus rubellus</i>		300	133
<i>Eisenia foetida</i>			16
<i>Eiseniella tetraedra</i>	8	208	
<i>Dendrobaena octaedra</i>		8	

ausgesüßten Bereich. Die Abundanzdynamik ist gekennzeichnet durch Maxima im Frühjahr und im Herbst/Winter.

An der ausgesüßten und rein terrestrischen Station 601 überwiegen mit *Enchytraeus lac-teus*, *E. minutus* und *Marionina communis* zahlenmäßig relativ kleine Vertreter ihrer Gattungen (jeweils 3 – 4 mm Körperlänge alkoholfixiert, im Vergleich dazu: *E. albidus* alkoholfixiert bis zu 13 mm).

4.2.2. Zönosen der Brackwassersalzwiesen (b', Abb. 12 B)

In dieser Gruppe sind die Stationen 555 (an der Elbe) und 570 (a.d. Eider) zusammengefaßt. Neben den Vertretern der ausgesüßten Salzwiesen (*Fridericia alata*, *Enchytraeus lac-teus*) stellt die typische Salzwiesenart *Enchytraeus albidus* einen wesentlichen Anteil der Fauna. Charakteristische Brackwasserarten sind in der Gattung *Lumbricillus* vorhanden: *L. cf. helgolandicus*, *L. rivalis*, *L. tuba* und *L. kaloensis*. Während *L. lineatus* fehlt, ist *L. enteromorphae* hier schon in geringen Dichten vertreten. Die Abundanzdynamik der Arten ist zweigipflig, wobei die Maxima nicht gleich ausgeprägt sind.

4.2.3. Zönosen der Salzwiesen (b'', Abb. 12 B)

Marionina spicula und zu einem geringeren Ausmaß auch *M. puccinellia* sind innerhalb des Supralitorals allein nur auf die Salzwiesen mit einem durchschnittlichen Salzgehalt größer als 10 ‰ beschränkt. *M. puccinellia* geht darüberhinaus noch in den Bereich des Oberen Eulitorals (s. Kap. 4.3).

Innerhalb der Vorlandsalzwiesen lassen sich eine obere und untere Zone unterscheiden. In der Zönose der oberen Salzwiese lassen sich die Tiergemeinschaften der Stationen 516 und 521 zusammenfassen. Neben der hohen Abundanz von *Fr. callosa* waren die hohe Dichte von *Orchestia gammarellus* (Amphipoda), Coleopterenlarven und Formicidae bezeichnend für die unbeweidete Station 516. Im Gegensatz dazu war an der beweideten Parallelstation 521 *E. albidus* dominant.

Die Tiergemeinschaften der unteren Salzwiese (Stationen 520, 525, 540, 550, 560, 569 und 585) waren durch *Lumbricillus lineatus*, *L. enteromorphae* und *Enchytraeus albidus* gekennzeichnet. *Enchytraeus albidus* erreichte hier seine größten Dichten von bis zu 33500 Ind./m² (St. 569). Hohe Dichten von *Lumbricillus*-Arten traten nur an Stationen mit hoher Überflutungszahl auf (St. 569, St. 585). *Fridericia callosa* drang nur in wenigen Exemplaren in die untere Salzwiese vor (Okt. 1992, Station 520).

Assiminea grayana (Gastropoda, Moll.) besaß in der unteren Salzwiese ihre größte Dichte mit 1500 Ind/m² an der unbeweideten St. 540. Durch Einfluß der Beweidung sank die Dichte auf 0 bis 429 Ind/m².

4.2.4. Transektuntersuchungen

Beim Vergleich beweideter und unbeweideter Transekte für den Bereich des Sönke-Nissen-Kooges (Stationen 536 – 550, Tab. 17) wurde keine Änderung der Zusammensetzung der Annelida festgestellt. Innerhalb des Transektes 550 – 546 trat eine Differenzierung ein, bedingt durch die Abnahme der Dichte von *Enchytraeus albidus* bei gleichzeitiger Zunahme von *Lumbricillus lineatus*. An diesen Transekten sind die deichnah gelegenen Parzellen tiefer als die seeseitigen.

Im Gegensatz zum Sönke-Nissen-Koog wurde im Bereich des Friedrichskooges (Stationen 516 – 525, Tab. 18) eine deutliche Zonierung festgestellt. *Fridericia callosa* konnte auf dem unbeweideten Transekt bis in den Bereich des Andelrasens vordringen. Die Abundanzen von *E. albidus*, *Lumbricillus lineatus* und *L. enteromorphae* nahmen von der unteren zur oberen Salzwiese ab.

Neben den Oligochaeta sind die Collembola und die Acari die wichtigsten Gruppen der Mesofauna. Zusätzlich zu den Oribatei (Hornmilben) und Gamasina (Raubmilben) sind die Pemphigidae (Wurzelläuse) als Wirtstiere der Formicidae oftmals in erheblicher Dichte vertreten.

Tabelle 17: Durchschnittliche Besiedlungsdichten (Ind./m²) der Oligochaeta im Vergleich unterschiedlich beweideter Transekte im Salzwiesenareal Sönke-Nissen-Koog, Nordfriesland vom Nov./Dez. 1989.

Art	beweidet			unbeweidet		
	550 deichfern	548 deichnah	546 deichnah	540 deichfern	538 deichnah	536 deichnah
<i>Enchytraeus albidus</i>	32750	18000	9500	3571	6857	5714
<i>Marionina spicula</i>	1000		29750		286	143
<i>M. appendiculata</i>		3250	2250	2143	1143	2143
<i>Lumbricillus lineatus</i>	2250	2000	5500		857	3000

Tabelle 18: Durchschnittliche Besiedlungsdichte (Ind./m²) der Oligochaeta im Vergleich unterschiedlich beweideter Transekte im Salzwiesenareal Friedrichskoog, Dithmarschen vom Nov./Dez. 1990.

Art	beweidet			unbeweidet		
	520 deichfern	518 deichnah	516 deichnah	525 deichfern	523 deichnah	521 deichnah
<i>Fridericia callosa</i>		36	5667	38	143	13893
<i>Enchytraeus albidus</i>	24889	21393	17963	35731	20250	8357
<i>Marionina spicula</i>	667	321	667	692	643	3607
<i>M. puccinellia</i>	111		74		71	143
<i>M. appendiculata</i>	259	714	74	538	500	107
<i>Lumbricillus lineatus</i>	6889	6464	333	7923	5071	
<i>L. enteromorphae</i>	111	107		231	250	

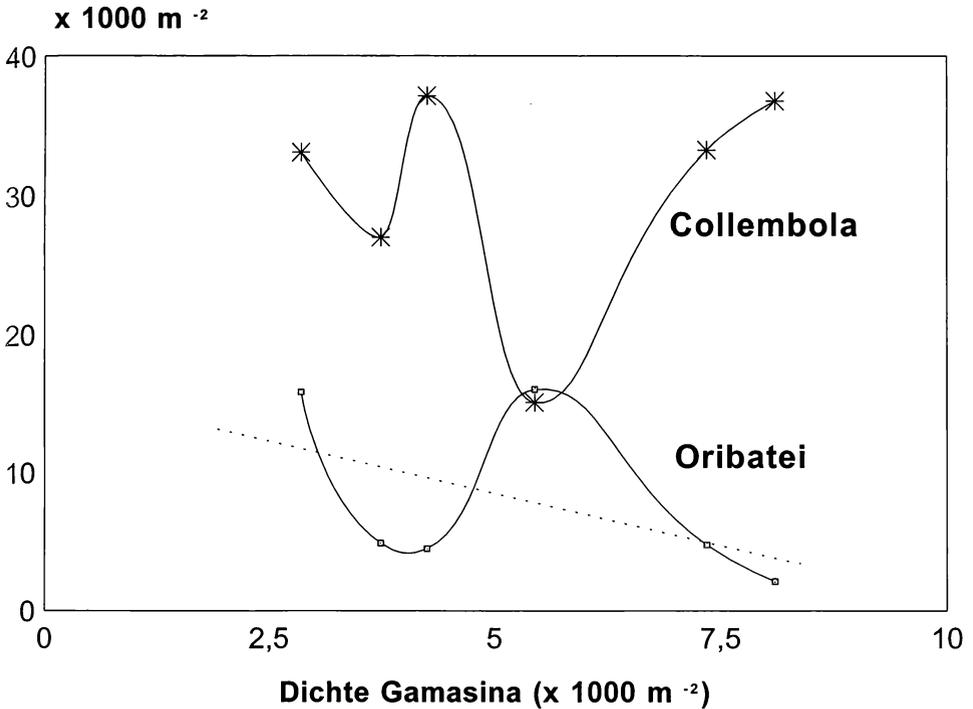


Abb. 13: Besiedlungsdichten von Collembola und Oribatei, aufgetragen gegen die Abundanz der Gamasina. Negative Korrelation zwischen Oribatei und Gamasina als gestrichelte Linie eingezeichnet.

Die Collembola erreichten, mit Ausnahme der St. 525, nicht die Besiedlungsdichte der Oligochaeta (Tab. 19). Allerdings war die Gesamtmenge der Arthropodengruppen (Collembola plus Oribatei plus Pemphigidae) größer als die Gruppe der Oligochaeta.

Die Acari zeigen eine deutliche Reaktion auf die unterschiedliche Beweidung. Während die Abundanz der Oribatei unter Beweidungsdruck abnahm, stieg die der Gamasina an (Abb. 13, Tab. 20). Auf die Dichte der Collembola wirkte sich die Beweidung nur wenig aus.

Die Verteilung der Collembola innerhalb der Salzwiese läßt eine deutliche Zonierung erkennen. Vertreter der Oberen Salzwiese sind *Isotoma viridis*, *I. maritima* sowie die Kugelspringer-Arten der Gattung *Sminthurinus*. Charakteristisch für den Andelrasen sind *Folsomia sexoculata*, *Onychiurus debilis*, *Friesea mirabilis* und *Brachystomella parvula*. Im Übergangsbereich zwischen oberer und unterer Salzwiese wurden sehr hohe dichten von *T. krausbaueri* und *F. sexoculata* sowie sehr niedrige Dichten von *I. viridis* und *O. debilis* gefunden.

Von den Collembola zeigten *Folsomia sexoculata* und *Isotoma viridis* eine deutliche Förderung durch die Beweidung. Die Dichte dieser Arten war sowohl 1990 als auch 1991 in den beweideten Flächen größer als in den unbeweideten Vergleichsparzellen. Aufgrund der Beweidung vermochte *I. viridis* 1990 sogar in den Bereich des Andelrasens vorzudringen, wo sie im unbeweideten Areal fehlte. Einen negativen Effekt durch Beweidung erfährt *Onychiurus debilis*.

Tabelle 19: Durchschnittliche Besiedlungsdichten (Ind./m²) von Collembolen (C) und Oligochäten im Beweidungsexperiment, Friedrichskoog (Nov. 1989 – Dez. 1990).

Arten	unbeweidet		beweidet	
	516	520	521	525
<u>Oligochäten gesamt*</u>	20743	54500	23614	33986
Tullbergia krausbaueri C	6000	12914	10714	13704
Onychiurus debilis C	1029	24529	443	8734
Frisea Mirabilis C	1571	5586	2643	3144
Folsomia sexoculata C	743	5488	2414	21199
Isotoma viridis C	2686		3286	1819
Sminthurinus aureus C	129			
Sminthurinus elegans C	14			

Tabelle 20: Durchschnittliche Besiedlungsdichten (Ind./m²) von Collembolen (C) und bodenlebenden Milben der Salzwiesen im Beweidungsexperiment bei Friedrichskoog.

Arten	unbeweidet			beweidet		
	520 Andel	518 Rotschwingel	516 Rotschwingel	525 Andel	523 Rotschwingel	521 Rotschwingel
Tullbergia krausbaueri C	9500	16400	10550	11280	10700	20100
Onychiurus debilis C	9975	28	100	6400	130	100
Friesea mirabilis C	2400	1740	1575	3540	3800	3300
Folsomia sexoculata C	11025	8400	1350	12450	21630	1625
Isotoma viridis C	100	450	1700	2828	530	7875
Isotoma maritima C	25		50			50
Brachystomella parvula C	100			650		
Sminthurinus elegans C			725			100
Sminthurinus aureus C			50			75
Orobatei (Hornmilben)	15850	4900	16050	4500	2130	4775
Gamasina (Raubmilben)	2885	3740	5450	4250	8100	7350
Coleoptera / Larven		28	50	500	1100	50
Pemphigidae (Wurzelhäuse)	5250	56	25	18900	160	225

4.2.5. Populationsdynamik

Die Populationsdynamik von *Enchytraeus albidus*, *Friedericia callosa*, *Lumbricillus lineatus* und *L. enteromorphae* ist durch ein sommerliches Minimum gekennzeichnet (Abb. 14). Die Populationsdynamik für *E. albidus* wies an den Stationen der Rotschwingelzone (516, 521) und der Andelzone nur für 1991/92 (520, 525) ein Hauptmaximum pro Jahr auf. Ebenso wurde für *Fr. callosa* in der Rotschwingelzone 1989/90 eine zwei- bis mehrgipflige Dynamik, 1991/92 nur ein jährliches Maximum festgestellt. Sowohl *L. lineatus* als auch *L. enteromorphae* besaßen an den St.'en 569 und 585 ein deutliches Frühjahrsmaximum, *Marionina spicula* 1989/90 ein, 1992 zwei Verteilungsmaxima (St. 525). *M. puccinellia* zeigte 1992 an St. 569 ebenfalls eine eingipflige Verteilung (Maximum im April).

Die Besiedlungsdichte der Oligochaeta an den Stationen 516 – 525 war 1989/90 höher als 1992 (vgl. Tab. 4.1 und 4.4). Die Abundanz von *E. albidus* ging auf 16 – 30 % des Wertes des Jahres 1989/90, bei *L. lineatus* auf 12 – 17 % zurück. Nur bei *Marionina spicula* stieg die Abundanz 1992 um das 3 bis 9-fache an.

4.3. Zönosen des Eulitorals (c, d, e, f' und f'' in Abb. 12)

Anders als im Supralitoral ist im Eulitoral die Übereinstimmung der Artengemeinschaft zwischen marin- und brackwassergeprägten Stationen sehr groß (Tab. 4.7).

Im Eulitoral werden die Zonen eines oberen und eines tiefergelegenen Eulitorals unterschieden. Im oberen marinen Eulitoral setzen sich die Stationen 475 und 429 (Abb. 4.1 e) deutlich von der Hauptgruppe der Eulitoralzönosen (c) ab und lassen sich als Lagunen und verarmte Schlickgebiete abgrenzen.

4.3.1. Marine und ästuarine Zönosen

In dem marinen und ästuarinen Eulitoral (Abb. 12 c, Tab. 21 c) besitzen *Manayunkia aestuarina* (Polych.) und *Tubifex costatus* (Olig.) ihren Schwerpunkt. Die Verbreitung von *T. costatus* ist noch viel stärker auf diesen Bereich beschränkt als die von *M. aestuarina*, da mit den vikariierenden Arten *Tubificoides benedii* und *Limnodrilus* spp. andere Tubificidae in den angrenzenden Ökosystemtypen dominieren.

Die ästuarinen Zönosen in Elbe und Eider unterschieden sich von den marinen durch höhere Abundanzen von *Paranais litoralis* und *Amphichaeta sannio* (Olig.) sowie durch Vorkommen von *Assiminea grayana* (Moll.). *Marionina puccinellia* kam sowohl an den ästuarienen als auch marin geprägten Stationen 430 und 470 vor.

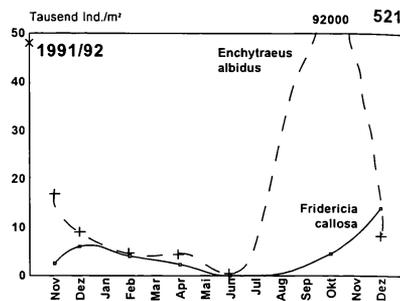
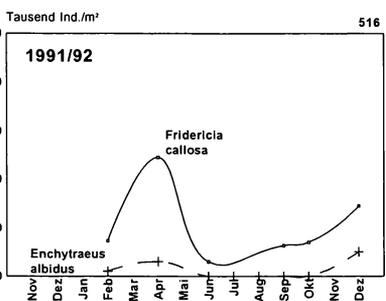
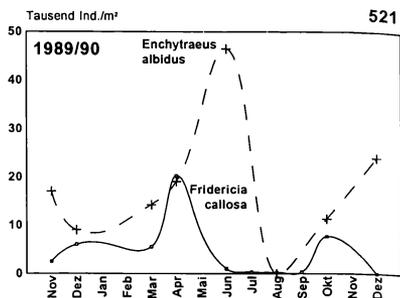
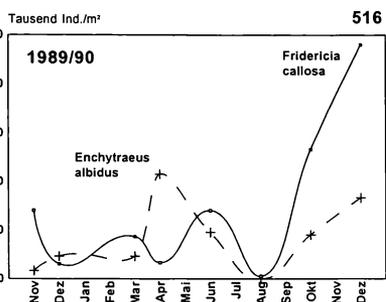
Marenzelleria viridis (Polych.) wurde nicht im Eulitoral der Eider nachgewiesen, sondern nur im Supralitoral. In der Elbe war sie hauptsächlich im oligohalin-limnischen Bereich vorhanden. Diese Art verbindet als einzige des untersuchten Makrozoobenthos die meso- und oligohaline Zone. In dem marinen Eulitoral war *Tub. benedii* (Olig.) charakteristisch, ebenso wie hohe Abundanzen der Polychaeta, von *Macoma balthica* (Moll.) und *Hydrobia ulvae* (Moll.).

Populationsdynamik

Die Gesamtbesiedlungsdichte schwankte zwischen durchschnittlich 50 Ind/m² (St. 415, 428, 460) und über 100.000 Ind/m² (St. 420, 430/90, 439, 450, 470) (Abb. 15). Die größten Fluktuationen zwischen den Jahren 89/90 und 91/92 wiesen die Stationen 460 und 430 auf. Bei ersterer ist dies auf eine Positionsänderung 1991/92 aufgrund von Baggararbeiten im Vorlandbereich.

Die stärkste saisonale Dynamik und die größte Besiedlungsdichte aller Stationen wies Station 450 auf (463.700 Ind/m², Okt. 1991). Hier lagen die höchsten Dichten für *Manayunkia aestuarina* und *Tubibex costatus*. Mit der sommerlichen Wasserstandsregulierung in der Eider sank die Dichte von *M. aestuarina*, *T. costatus*, während die von *Nereis diversicolor* und *Pygospio elegans* auf durchschnittlich 1000 Ind/m² anstieg.

A



B

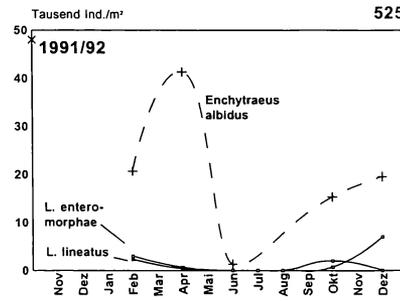
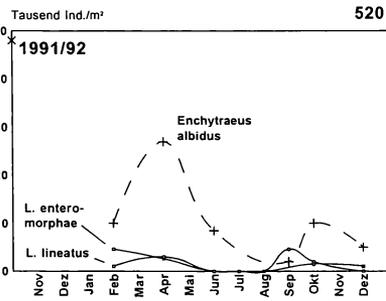
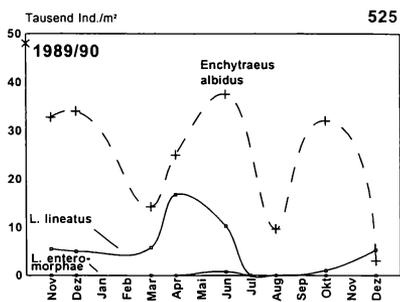
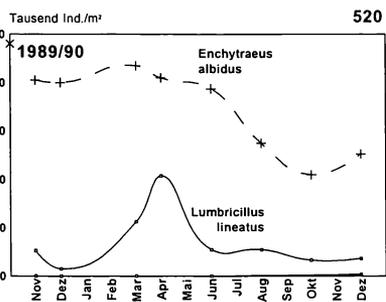


Abb. 14: Populationsdynamik von Oligochäten im Supralitoral der Salzwiesen bei Friedrichskoog, 1989/90 und 1991/92. (A) Andelzone: Station 516 und 521, (B) Rotschwingelzone: Station 520 und 525

Tabelle 21: Durchschnittliche Besiedlungsdichte an den Eulitoralstationen und Charakterisierung durch Arten/Artengruppen (einfach umrandet) für den Zeitraum 1989/90 und 1991/92.

Typenbezeichnung mit Kleinbuchstaben bezieht sich auf die MDS-Klassifizierung in Abb. 12. * Station 430 in 1991/92 wegen zu geringer Besiedlungsdichte nicht berücksichtigt. Lag. = Lagune, UNTERSTRICHEN = maximaler Durchschnittswert der wichtigsten Arten.

STATION	330	460	455	410	410	411	415	415	420	420	450	428	428	430*	439	460	470	475	475	429
TYP	mittlere Zone (f')		limnisch (d)				ästuarium (c)					marin (c)					Verarmte LG, Lagunen (e)			
DATUM	92	89/90	91/92	89/90	91/92	92	89/90	91/92	89/90	91/92	91/92	89/90	91/92	89/90	91/92	91/92	91/92	89/90	81/92	92
Manayunkia aestuarina	584	184	2165	142	334		1045	2474	66835	81679	115566	17145	21323	118649	97191	54937	55538	586	541	552
Nereis diversicolor	1115	255		14			187	210	754	934	255	59	421	1054	691	1510	433	2751	414	3524
Heteromastus filiformis	955	142					8	1	304		446	170	10	301	764	18	25			42
Pygospio elegans	9352	2548			16		59	44	6242	1967	653	3431	4753	2895	15395	4549	331	127		16
Eteone longa	1115	382					25	15	656	113	32	382	69	313	2366	200	76	25		
Capitella capitata	1115	906													18	55				
Tharyx marioni	127																			
Arenicola marina	23	14																		
Marenzelleria viridis			42	1035	159		110	11												
Polydora ligni	35							20	14						36	18				
Nephtys hombergi	12																			
Tubifex costatus		241		36			13222	9080	21900	27925	74963	4322	4890	127	11774	4476	21400	2267	1704	37153
Tubificoides benedii	46886	23721	36	14	48			10	14	350		3049	333	4609	29279	11919	14929	1478	303	
Tubifex tubifex			710		127															
Tubificoides heterochaetus				14						32										
Citellio arenarius		23											8		18		42			
Limnodrilus hoffmeisteri			9171	8605	4440	78148	34	105		14										143
L. claparedeanus			4094			828														
L. udekemianus			3239			64														
Paranais litoralis	359	127	546		16	796	11422	10607	1411	142	5987	17	539	2501	109	191	484	908		
Paranais frici			2074																	
Paranais litoralis var. imperfextus		28					221	468						336						
Paranais botniensis			382																	
Nais elinguis			273		64	382	17	129												
Amphichaeta sannio	85	28	73	14	191	510	1826	934	29	142	1873	34	167	12	200	18				32
Marionina puccinellia	244	57	18	57	175	32	161	487	22566	45446	159	2556	2489	6275	55	1347	3286	76	876	
M. appendiculata										20	14	17		475						
Lumbricillus lineatus			18		16		8	26	314	16	187	10	290			153				48
L. enteromorphae								25	353	184	48	76	294	220		109				111
Macoma balthica	359	1543				32	51	31	304	212	1895	110	49	232	2020	346	280	102	64	
Mya arenaria	12														18					
Cerastoderma edule	12	14												12						
Hydrobia ulvae	1486	6963	18				8	14	29	71	318	6267	5723	903	5587	5932	204	153	748	
Limapontia depressa														39		273		25		
Alderia modesta			18																	
Potamopyrgus jenkinsi					16												55			
Assimineae grayana						32	42	4		14	191									
Cerophium volutator	46		18	85	48	191	2785	2775	3821	5775	1019	51	29		17	36	7999	51	430	
Nemertini, Spec. indet.									167						18					
Ceratopogonidae/Larven	12		55		16	510	127	166		14										
Diptera/Larven			127							10	271	187	98	23		55	182			16
Collembola			18		32	32	34	3	69	71	143	8						25		4570
sonst.	58	184	18	57	32	1242	25	79			207			93		109				143

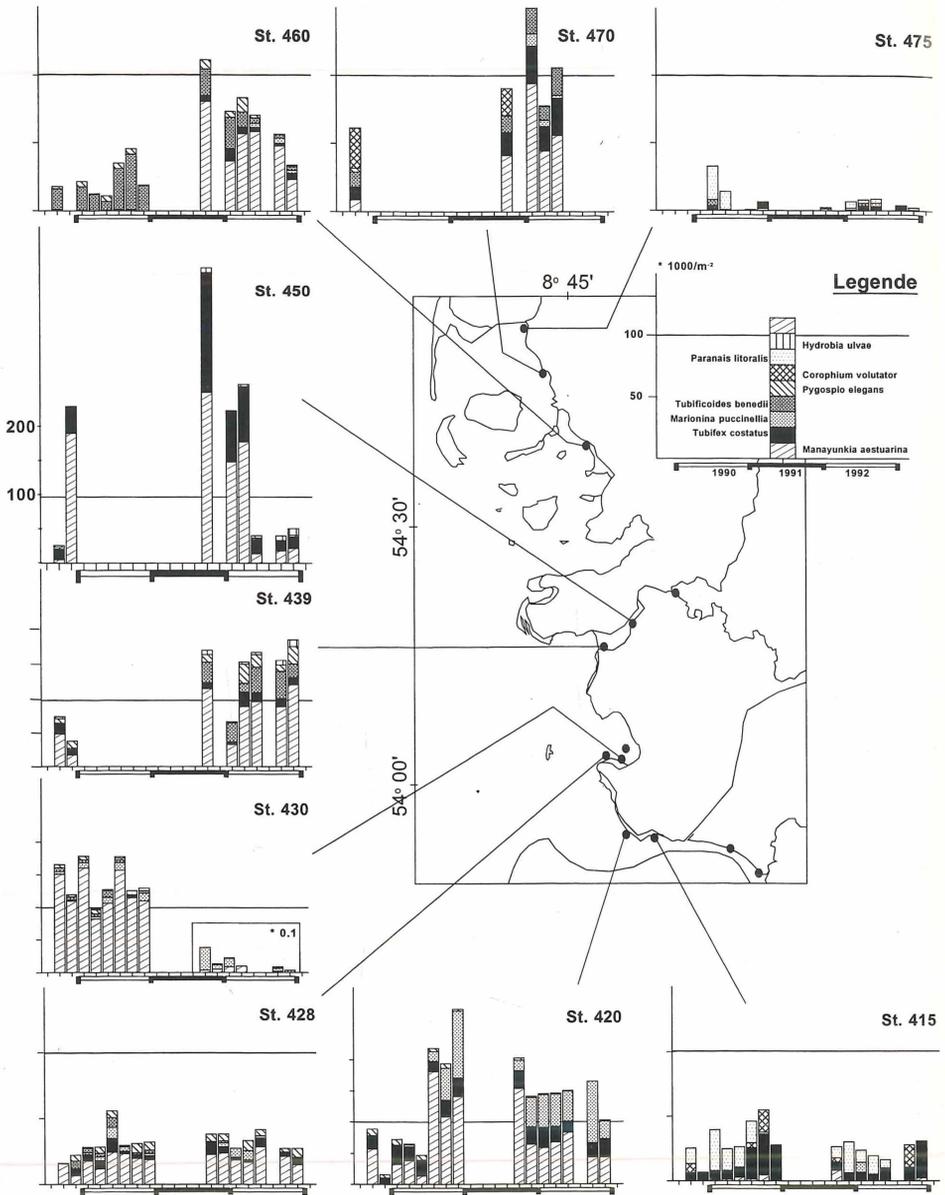


Abb. 15: Abundanzdynamik an den Eulitoralstationen. St. 430/1992 zehnfach überhöht. Horizontale Referenzlinie bei 100.000 Ind m², Balken an der x-Achse zeigen Jahre an, vgl. Legende.

Die Populationsdynamik (ohne St. 450, s.o.) von *M. aestuarina* ist gekennzeichnet durch einen Einschnitt im Frühjahr und einen Anstieg während der Sommermonate mit anschließendem leichten Abfall der Dichte im Oktober und Dezember (Abb. 16). Lediglich an der St. 430 (89/90) wurde die höchste Dichte bereits im Februar erreicht.

Die Dichte von *Nereis diversicolor* steigt regelmäßig in der zweiten Jahreshälfte von Juni/August bis Oktober an (Abb. 17 A).

Die Dichten von *Pygospio elegans* und *Eteone longa* wurden von *N. diversicolor* beeinflusst, der auf beide Arten bei hoher Dichte negativ einwirkte (Abb. 17 B3, B6, markiert durch Pfeil). Die saisonale Dynamik des Räubers *E. longa* korrespondierte mit der Dichte von *P. elegans*.

Die Dichte von *Tubifex costatus* stieg an der Station 415 zum Herbst des jeweiligen Untersuchungsjahres an, während die Dichte von *Paranais litoralis* abnahm. An der Station 450 war durch Wasserstandsregulierung ein Einbruch von *T. costatus* im Juni zu verzeichnen (s.o.). An Station 428 verlief die Populationsentwicklung von *T. costatus* parallel zu der von *M. aestuarina*.

Der Verlauf der Populationsdynamik von *Marionina puccinellia* an der St. 420 und 460 ist durch einen Anstieg im Herbst gekennzeichnet. Im Sommer 1990 wurde an der St. 420 ein Minimum mit unter 1000 Ind/m² und ein Maximum mit 108.150 Ind/m² gefunden (Dez. 1990). Dagegen trat an den Stationen 428 und 430 ein erstes Maximum zur Jahresmitte hin auf und ein zweites Maximum im Dezember.

Dichte *M. aestuarina* pro Probe

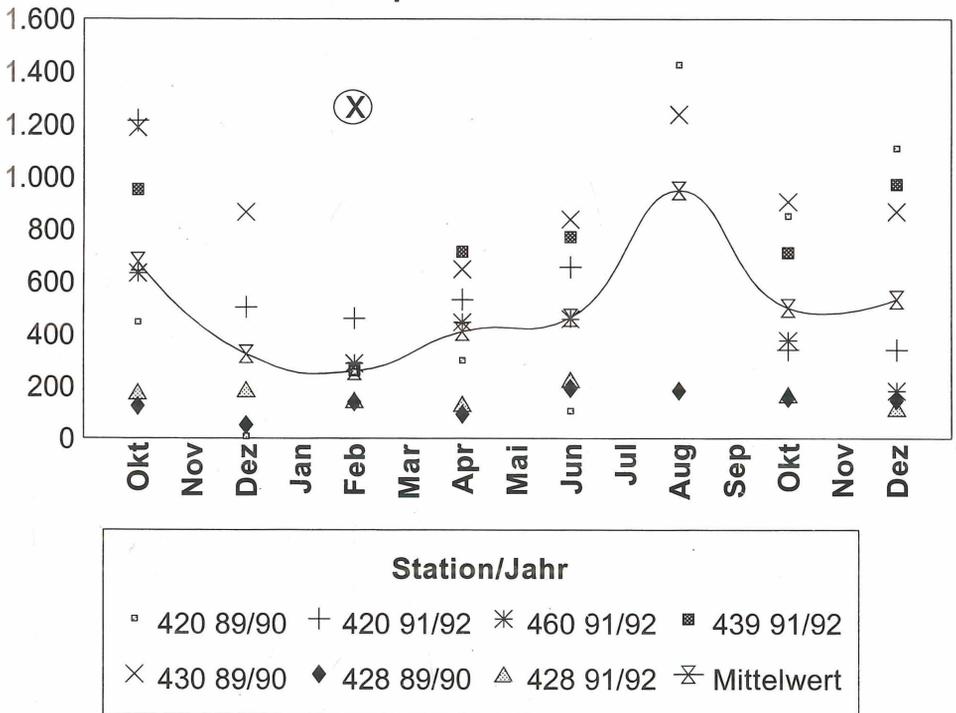


Abb. 16: Abundanzdynamik von *Manayunkia aestuarina* an ausgewählten Stationen. Einkreister Wert nicht im Mittelwert mitberechnet.

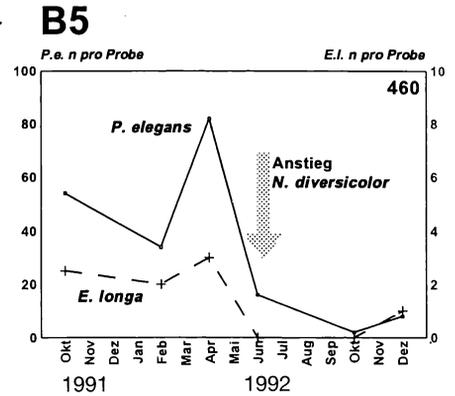
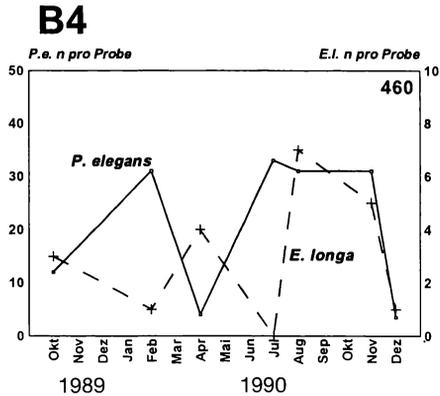
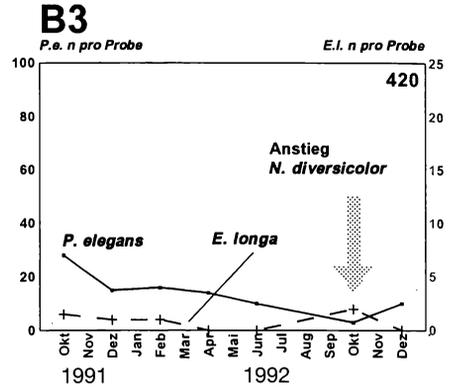
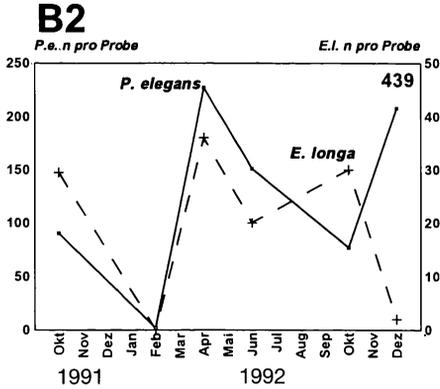
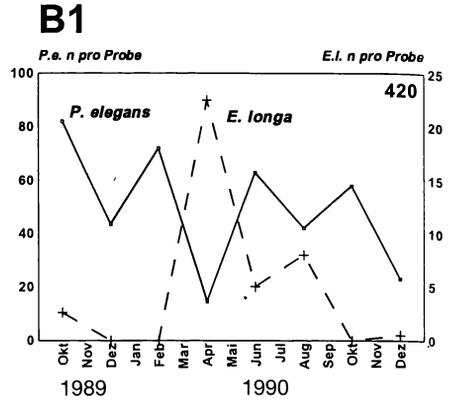
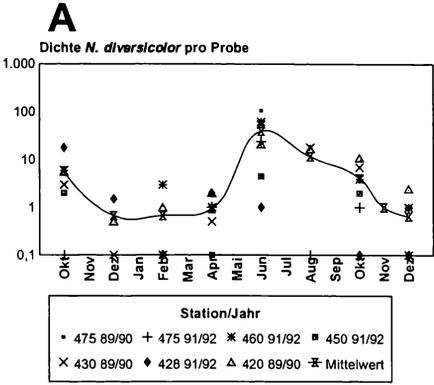


Abb. 17: (A) Abundanzdynamik von *Nereis diversicolor*, (B) von *Pygospio elegans* (P.e.) und *Eteone longa* (E.l.) an ausgewählten Stationen.

Macoma balthica wies an einigen Stationen (428, 439, 460) eine stabile Abundanzdynamik mit hohen Abundanzen während des Sommers auf (Abb. 18 A).

An den anderen Stationen (420, 428, 1991/92, 430, 460 1991/92) war nur eine geringe Populationsdichte im Sommer vorhanden. *Hydrobia ulvae* weist zwei jährliche Abundanzmaxima (Abb. 18 B) im Juli-August und im November – Dezember auf. Die höchsten Besiedlungsdichten lagen für *Macoma balthica* bei 4330 Ind/m² (St. 460, August 1990) und für bei *Hydrobia ulvae* 19550 Ind/m² (St. 428, August 1990).

Die Populationsdynamik des Amphipoden *Corophium volutator* (Abb. 20) ähnelt der von *N. diversicolor* (Abb. 17 A). Nach dem Maximum im Oktober – Dezember mit über 10000 Ind/m² fällt die durchschnittliche Dichte auf ein sehr niedriges Niveau mit unter 500 Ind/m². Die größte Besiedlungsdichte erreichte *C. volutator* an der Station 470 mit 29000 Ind/m². An der St. 415 konnten im Juni 1990 zahlreiche tote Individuen auf der Sedimentoberfläche liegend beobachtet werden.

4.3.2. Lagunen und verarmte marine Zöosen

Diese Tiergemeinschaften wurden an den Stationen 429 und 475 (Abb. 12 e, Tab. 21 e) gefunden. Kennzeichnend ist der Arten- und Abundanzrückgang der marinen Arten. So fehlten *Heteromastus filiformis* und *Eteone longa* zumindest in einzelnen Untersuchungsjahren. Die Besiedlungsdichten von *Manayunkia aestuarina*, *Pygospio elegans* und *Macoma balthica* waren gering. Dafür erreichten *Nereis diversicolor* und *Tubifex costatus* (an der St. 429) sehr hohe Dichten. Für *N. diversicolor* wurde an St. 429 die höchste durchschnittliche Dichte insgesamt mit über 3500 Ind/m² registriert. Die maximale Besiedlungsdichte erreichte *N. diversicolor* im Juli 1990 an der St. 475 mit 13.600 an der St. 475 im Oktober 1992 mit 4850 Ind/m².

Die höchste Dichte von *Tubifex costatus* (46.600 Ind/m²) trat in den Jahren 1991/92 im Juni – Oktober auf und an der Station 420 gleichzeitig mit dem Maximum von *N. diversicolor*. Im Dezember 1992 wurden einmalig *Archisotoma pulchella* (Coll.) mit hoher Dichte (36.550 Ind/m²) und Carabidae mit geringer Dichte (*Dyschirius* sp.) gefunden.

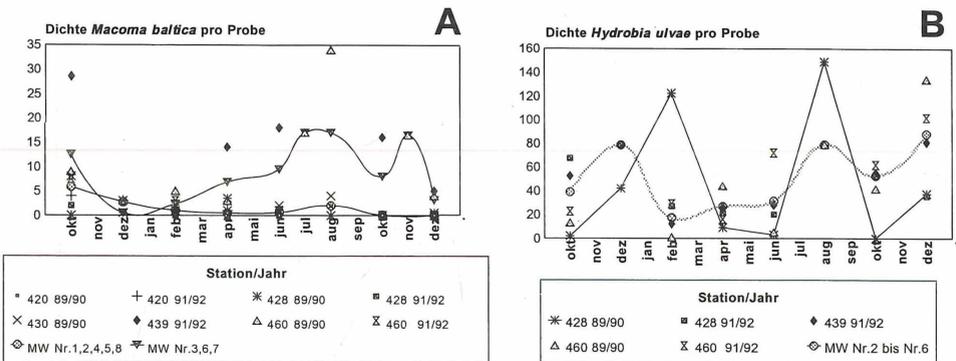


Abb. 18: Abundanzdynamik von *Macoma balthica* (A) und *Hydrobia ulvae* (B).

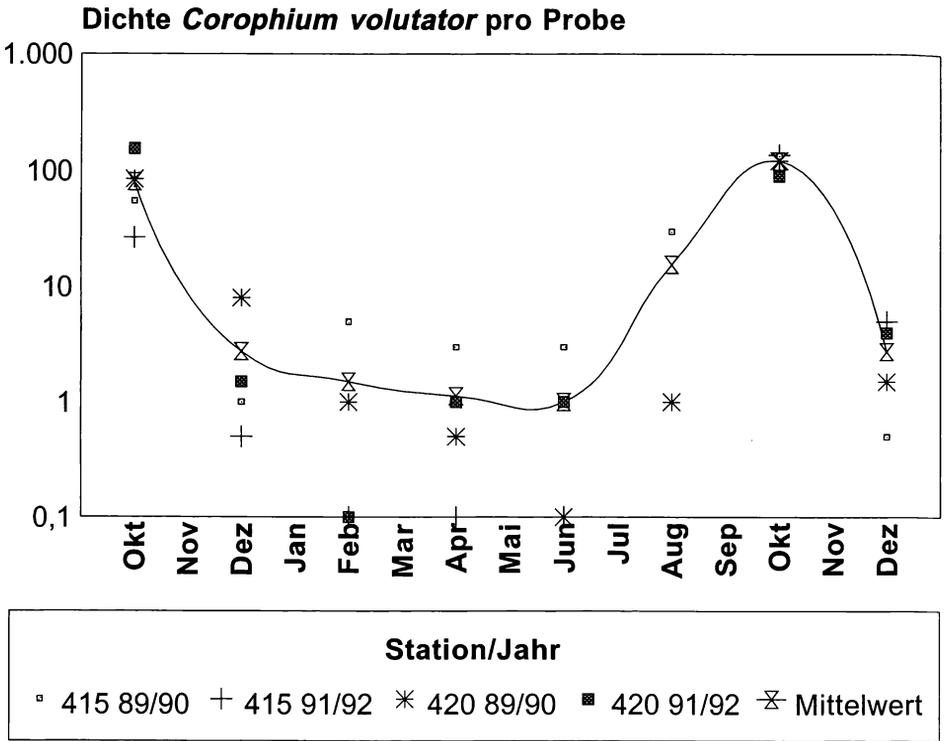


Abb. 20: Abundanzdynamik von *Corophium volutator*.

4.3.3. Limnisch und oligohalin geprägte Zönosen

In dieser Tiergemeinschaft wurden zwei Elbestationen (St. 410/411) und die Eiderstation 455 zusammengefaßt (Abb. 12 d, Tab. 21 d). Die Ähnlichkeit zwischen den Stationen 410 und 411 war sehr groß. Die Station 455 unterscheidet sich von den Elbestationen durch die Arten *Paranais frici* und *P. botniensis* (Olig.). Das Auftreten von *Marenzelleria viridis* (Polych.) und auch *Macoma balthica* (Moll.) haben die Stationen 410 und 411 mit den ästuarinen und marinen Stationen gemeinsam.

Charakteristisch für diese Gruppe ist das Vorkommen der Gattung *Limnodrilus* (Olig.) und *Paranais*. *Nais elinguis* (Olig.) hat seinen Verbreitungsschwerpunkt in dieser Gruppe, dringt aber auch in ästuarine Bereiche vor. Umgekehrt sind geringe Dichten von *Manayunkia aestuarina*, *Paranais litoralis*, *Amphichaeta sannio* und *Marionina puccinellia* kennzeichnend für Stationen der limnisch-oligohalinen Gruppe.

An den Stationen 410 und 411 dominierte *L. hoffmeisteri* (Abb. 21). An der St. 455 war sie zwar noch die vorherrschende Art, doch stellten *L. claparedeanus* und *L. udekemianus* bereits 24,8 % bzw. 19,6 % der Individuen dieser Gattung.

Tubifex tubifex erreichte einmal hohe Dichten mit 1720 Ind/m² an der Station 455 und trat zu anderen Terminen nur sporadisch auf. In der Gattung *Paranais* dominierte *P. frici* 1989 und 1991 (Abb. 22), wurde aber 1992 durch *P. botniensis* und *P. litoralis* ersetzt.

4.3.4. Fauna an den Vergleichsstationen im mittleren Eulitoral

Innerhalb der Gruppe f lassen sich zwei Untergruppen differenzieren, die der Sände St. 232 und 233 (f', Abb. 12 B, Tab. 21, 22) und die der Wattstationen (St. 330 und 460/90, f').

Im marinen Bereich sind beide Gruppen gekennzeichnet durch eine geringe Dichte von *Tubifex costatus* und *Manayunkia aestuarina*, die auf den tiefer gelegenen Sänden fehlen. Außerdem treten verschiedene Polychaeta wie *Nephtys hombergi*, *Arenicola marina*, *Anatides maculata* und *Tharyx marioni* sowie die Mollusca *Cerastoderma edule* und *Mya arenaria* auf. Unter den Oligochaeta dominiert *Tubificoides benedii*. Im ästuarinen Bereich (Tab. 22) hingegen können *M. aestuarina* und *T. costatus* noch in erheblichen Dichten in dieser Zone existieren. *Marenzelleria viridis* ist im ästuarinen mittleren Eulitoral ebenfalls vertreten.

Die Besiedlungsdichte dieser Stationen ist, verglichen mit der jeweiligen Station im oberen Eulitoral, immer deutlich geringer.

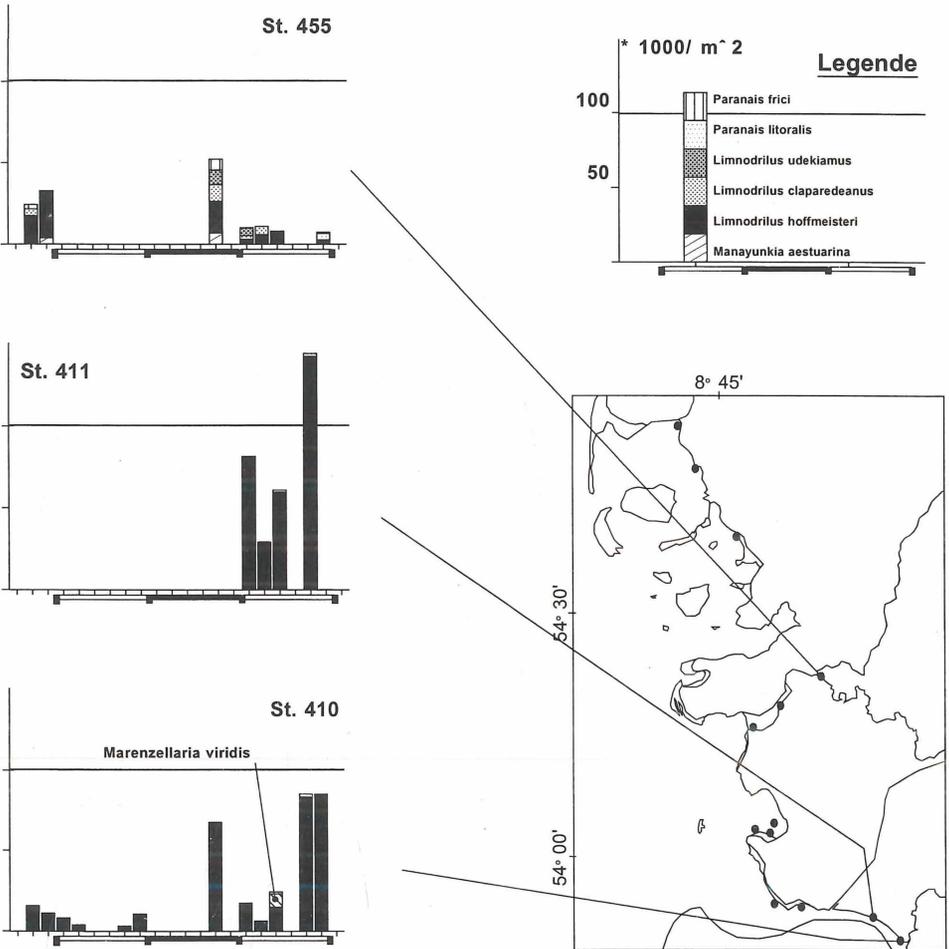


Abb. 21: Abundanzdynamik an den limnisch-oligohalinen Stationen. Horizontale Referenzlinie bei 100.000 Ind./m², Balken an der x-Achse zeigen Jahre an, vgl. Legende.

Populationsdynamik

Das Maximum der Gesamtabundanz an der St. 330 wurde 1992 bereits im April, an den entsprechenden Stationen 430 und 428 des oberen Eulitoral erst im Juni-August erreicht (Abb. 23). An der Station 460/90 trat das Maximum im Zeitraum August bis November auf.

An der Station 330 verlief 1992 die Abundanzdynamik von *Tub. benedii* parallel zur Entwicklung der Gesamtabundanz. Maximale Dichten wurden im Februar (St. 460 1991/92, 470) und November (St. 460 1989/90) erreicht.

Der Abundanzverlauf von *Macoma balthica* und *Hydrobia ulvae* war an der Station 330 parallel zu der im oberen Eulitoral (Abb. 18 A, B), wobei *Hydrobia ulvae* zwei Abundanzmaxima im Februar und August – September hatte.

Die Besiedlungsdynamik von *Pygospio elegans* und *Eteone longa* an St. 330 war ähnlich wie an der St. 439 (91/92, Abb. 17 B2). *Nereis diversicolor* wies Dichteschwankungen zwischen 700 und 2300 Ind./m² mit einem Maximum im Sommer (Juni) auf.

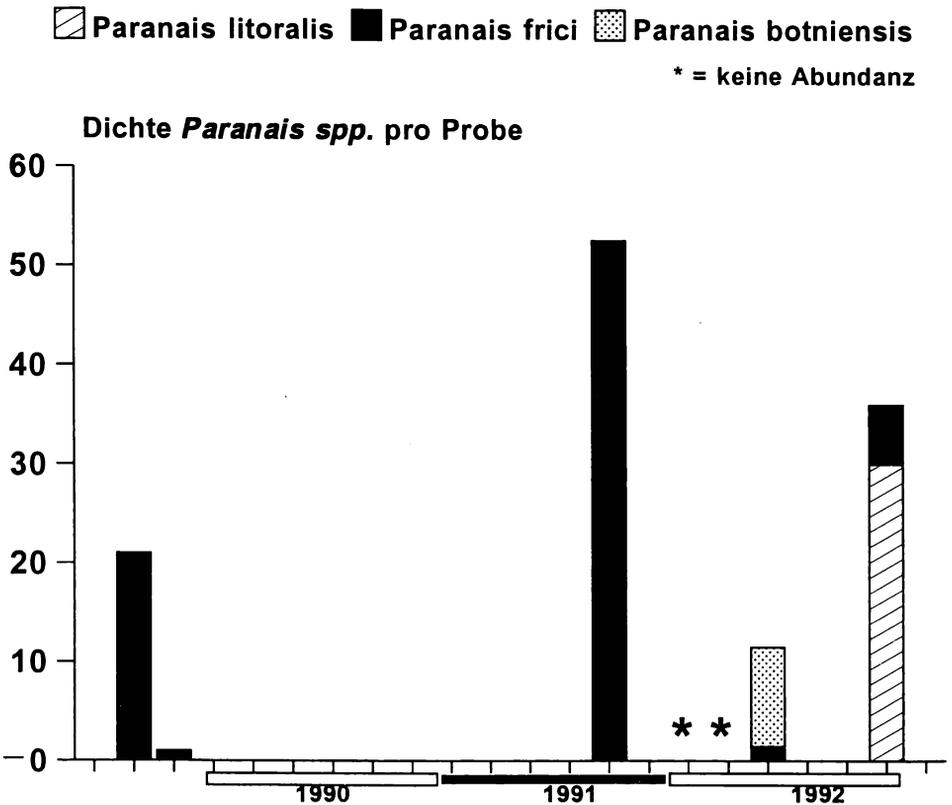


Abb. 22: Dynamik der *Paranais*-Arten an der St. 455.

Tabelle 22: Besiedlungsdichten (Ind./m²) im Eulitoral mittlerer Höhenlage auf dem Bielshövensand in der Meldorfer Bucht (+ = vorhanden, aber nicht ausgezählt).

STATION	232	233	315	320	328	360
TYP	Sände, ca. 190 cm u. MThw		ästuarin, ca. 80 cm u. MThw		marin, ca. 80 cm u. u. MThw	
DATUM	5.90	5.90	6.92	6.92	6.92	6.92
<i>Manayunkia aestuarina</i>			4713	19107		1019
<i>Nereis diversicolor</i>	85	127	255	2567	1465	318
<i>Heteromastus filiformis</i>				2420	191	
<i>Pygospio elegans</i>	467	2081		2802	1656	255
<i>Eteone longa</i>			892	1019	382	
<i>Capitella capitata</i>		42				
<i>Tharyx marioni</i>		42				
<i>Arenicola marina</i>	+	+			+	64
<i>Marenzelleria viridis</i>			1401	1019		
<i>Polydora ligni</i>	42					
<i>Nephtys hombergi</i>	212	297				
<i>Magelona papillicornis</i>	85	85				
<i>Scoloplos armiger</i>		127				
<i>Anaitides maculata</i>	42					
<i>Malacoceros</i> sp.		42				
<i>Tubifex costatus</i>			20253	255		127
<i>Tubificoides benedii</i>	42			255	637	4331
<i>Paranais litoralis</i>			2548			382
<i>Macoma balthica</i>	552	85	510	1274	510	2038
<i>Cerastoderma edule</i>	42	127				64
<i>Hydrobia ulvae</i>		42				5859
<i>Retusa obtusa</i>		42				
<i>Bathyporeia</i> sp.		764				764
<i>Corophium volutator</i>			637	18725		1656
Nemertini, spec. indet. Typ A				127		
sonst.			382	764		

4.4. Biomasse und Produktion

An den Eu- und Supralitoralstationen, an denen keine Lumbricidae vorkommen, ist die durchschnittliche Biomasse im Supralitoral um den Faktor 5 bis 10 geringer als im Eulitoral. An den Stationen mit Lumbricidae ergeben sich ähnliche Biomassen wie im Eulitoral. Sowohl im Eu- als auch im Supralitoral treten erhebliche Unterschiede zwischen den Stationen auf.

4.4.1. Supralitoral

In der Regel dominierten die Lumbricidae die Biomasse weit über 50 %. Unter Abzug der Lumbriciden läßt sich die Biomasse im Hemiedaphon gut darstellen als die Summe von acht taxonomischen Gruppen (Abb. 24). An der St. 516 erreichte *Orchestia gammarellus* 1992 eine hohe Biomasse und bewirkte einen Anstieg der Gesamtbiomasse.

* 1000 m⁻²

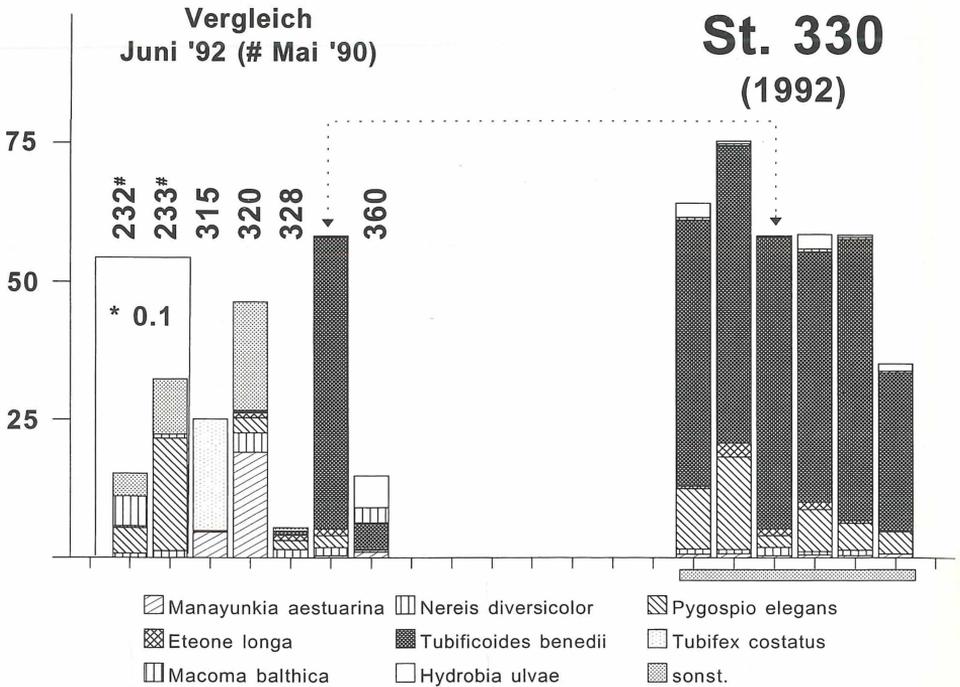


Abb. 23: Besiedlungsdichte und Abundanzdynamik an den Stationen im mittleren Eulitoral. St'en 232 und 233 zehnfach überhöht. Balken an St. 330 repräsentiert ein Jahr.

In der Eider waren die Biomassen in der Regel höher als an den vergleichbaren Stationen der Elbe. Der Anteil der Enchytraeidae an der Biomasse nahm von der unteren zur oberen Salzwiese und weiter zur Station 601 kontinuierlich ab. Im selben Gradienten stiegen die Biomassen der Insecta an. An den meisten Stationen dominierte *Enchytraeus albidus* hinsichtlich der Biomassen. Mit sinkender Gesamtbiomasse der Enchytraeidae stieg der Anteil der Gattung *Fridericia*. Die Schnecke *Assiminea grayana* stellte in den Brackwassersalzwiesen und an den Stationen 540 und 550 einen bedeutenden Anteil der Biomasse, die in den unbeweideten bzw. extensiv genutzten Stationen 540 und 570 am höchsten war.

Die Biomasse der emergenten Entomofauna, bestimmt aus Photoelektorfängen, war viel geringer als die der Collembola und Oligochaeta (Abb. 25 B).

Das P/B-Verhältnis (= turnover, Tab. 23) der Collembola und Oligochaeta innerhalb des Hemiedaphons lag zwischen 1,1 und 3,6 g ATG/m² • a. Hierzu trugen die Annelida *E. albidus* und *L. lineatus* wesentlich bei. Der durchschnittliche P/B-Quotient im Supralitoral betrug 2,57. Der P/B-Quotient war für die Oligochaeta im Schnitt höher (3,47) als der für die Collembola (2,13).

4.4.2. Eulitoral

Herausragende Biomassen traten 1991/92 an den Stationen 330 (27,5 g ATG/m²) und 439 (26 g ATG/m²) auf (Abb. 26; Tab. 24). Die Gesamtbiomasse läßt sich wiederum gut darstellen als die Summe der Biomasse von bis zu 8 Arten (St. 439).

Wie im Supralitoral besaßen auch im Eulitoral die Eiderstationen 439 und 450 höhere Biomassen als die entsprechenden Elbestationen. Dagegen übertraf St. 410 die entsprechende Eiderstation um das Zweifache.

Die von der Abundanz dominierenden Arten *Manayunkia aestuarina*, *Tubifex costatus* und *Tubificoides benedii* erreichen nur an der St. 415 und St. 470 einen Biomassenanteil > 50 %. *Tub. benedii* stellte im Jahr 1989/90 einen erheblichen Anteil der Biomasse an den Stationen 460 und 330 und an den Stationen 439 und 470 in 1991/92.

Neben *Hydrobia ulvae* und *Macoma balthica* (Mollusca) dominierten *Nereis diversicolor* und *Heteromastus filiformis* (Polychaeta) hinsichtlich der Biomasse an den mixo-polyhalin geprägten Stationen.

Hohe Turnover-Raten von 45,6 g ATG/m²•a wiesen die Station 330, die St. 430 mit 41,8 g und die St. 428 (beide 1989/90) mit 33,1 g ATG/m²•a auf. Mit der Abnahme der Biomassendichte von 1989/90 auf 1991/92 war auch eine sinkende Turnover-Rate verbunden (Tab. 24). An den St. 415 und 428 wurde 1991/92 weniger als die Hälfte des Wertes von 1989/90 erreicht.

Der durchschnittliche P/B-Wert für alle in Tab. 24 aufgeführten Arten und Stationen im Eulitoral beträgt 2,6 und ist damit dem entsprechenden Wert im Supralitoral vergleichbar.

Tabelle 23: Biomassentransfer und P/B-Verhältnisse der biomassedominanten Arten im Supralitoral (November 1989 - Oktober 1990).

M = Verlust an Biomasse (Mortalität) in mg ATG/m², dB = Nettoänderung der Biomasse zwischen Anfangs- und Endzeitpunkt der Untersuchungsreihe in mg ATG/m², P/B = jährliches Produktions-/Biomasse-Verhältnis. BT p.a. = jährlicher Biomassenturnover der Station

Station		<i>Fridericia callosa</i>	<i>Enchytraeus albidus</i>	<i>Marionina spicula</i>	<i>Marionina puccinellia</i>	<i>Lumbricillus lineatus</i>	<i>Tullbergia krausbaueri</i>	<i>Onychiurus debilis</i>	<i>Frisea mirabilis</i>	<i>Folsomia sexoculata</i>	<i>Isotoma viridis</i>	BT p.a.
516	M	318	470	9			50		31	25	208	1111
	dB	240	260	-2			35		-1	-1	-145	
	P/B	2,97	3,99	2,92			3,95		3,53	5,00	1,26	
520	M		1430	13	9	1563	218	247	113	81		3674
	dB		-128	0	0	26	-196	-210	-81	2		
	P/B		1,48	5,06	4,22	5,46	0,41	0,32	0,91	2,86		
521	M	490	1460				930	9	14	66	312	2891
	dB	70	-310				12	-5	5	10	-147	
	P/B	3,50	1,96				2,75	2,28	1,30	4,75	2,66	
525	M		740			150	139	138	37	122		1326
	dB		-70			-38	-102	-92	-1	185		
	P/B		0,97			2,15	0,66	1,12	1,81	1,92		
Mittel	P/B	3,23	2,1	3,99	4,22	3,8	1,95	1,24	1,89	3,62	1,96	

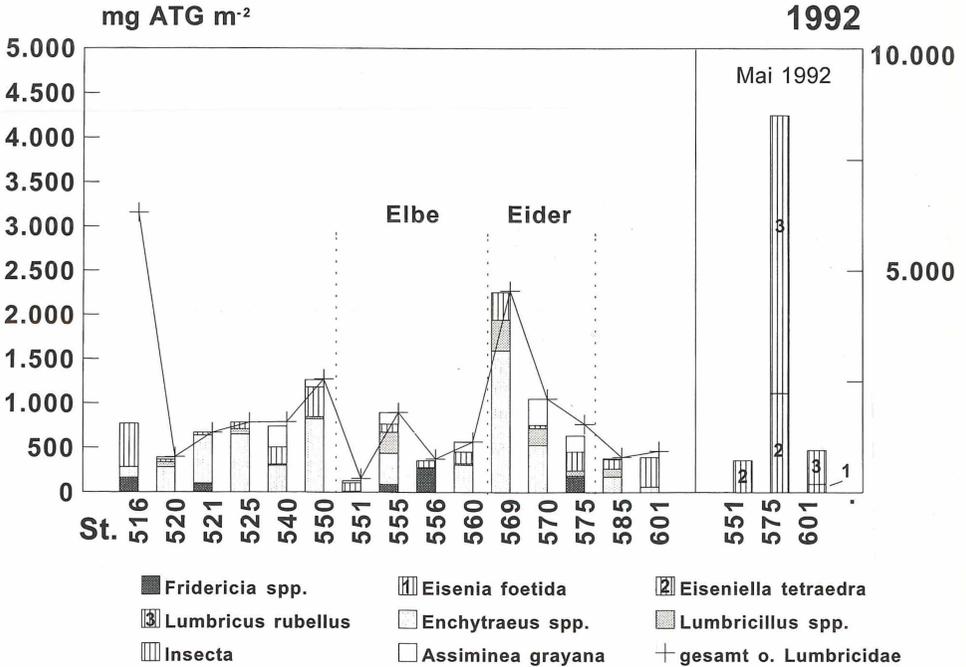


Abb. 24: Durchschnittliche Biomassendichte an den Supralitoralstationen 1992.

4.5. Verteilung seltener Arten und Randvorkommen

Einige Arten, die hauptsächlich im Eulitoral vorkommen, werden selten auch im Supralitoral gefunden (Tab. 15):

Manayunkia aestuarina trat an den Supralitoralstationen der Elbe (551) und der Eider (569, 570), *Amphichaeta sannio* an der St. 540, *Limapontia depressa* var. *pellucida* an der St. 550 und *Limnodrilus hoffmeisteri* an der Station 551 auf.

Einige Arten kommen sowohl im Eu- als auch im Supralitoral häufig vor: *Marionina puccinellia*, *Lumbricillus lineatus* und *L. enteromorphae* sowie *Assiminea grayana*.

Hinsichtlich des Salzgehaltes traten *L. hoffmeisteri* (an der St. 475) und *Tubificoides benedii* (an der Station 410) an jeweils extremen Stationen auf (Tab. 21).

Von den Polychaeta ist das Vorkommen von *Stygocapitella subterranea* in der unbeweideten Salzwiese (St. 518, 1990, und 516, 1990 und 1992, Tab. 15) hervorzuheben. Das Hauptvorkommen dieser Art liegt auf exponierten marinen Sandstränden im oberen Eulitoral bis kurz über der MTHw-Linie (SCHMIDT 1969). Die Salzwiesen im Friedrichskoog weisen einen herblichen Feinsandanteil und ausreichenden Salzgehalt auf, was zu den bekannten Lebensraumsansprüchen dieser Art paßt.

Einige seltene Arten sind aufgrund ihrer geringen Dichte nicht in den Stationstabellen (Tab. 15 und Tab. 21) berücksichtigt. Dazu gehört *Streblospio benedicti* (BUCHANAN, 1890) (Polychaeta, Spionidae) 7 Exemplaren an der St. 415 in August 1990. Die Art ist ein typischer Bewohner der Ästure und in Weser und Ems in höheren Dichten verbreitet (MICHAELIS et al. 1992).

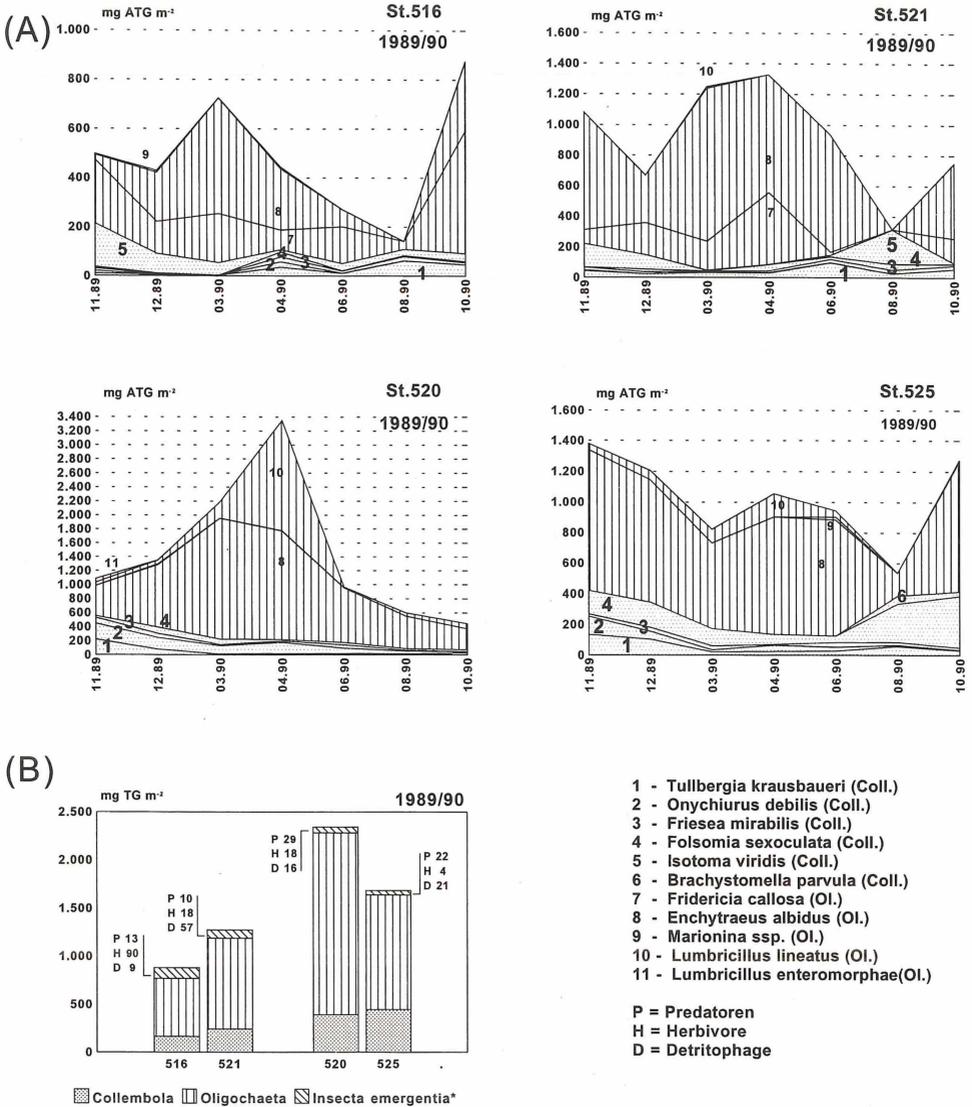


Abb. 25: (A) Biomassendynamik (ATG) an den Salzwiesenstationen 516-525 und (B) Durchschnittswerte (TG) einschließlich emergenter Insektenfauna. * = nach Meyer et al. (1994)

Von den Oligochaeta wurde die Art *Vejdovskyella intermedia* (BRETSCHER 1896) (Oligochaeta, Naididae) nur mit 1 Exemplar (3 mm) an der Station 415, September 1992, gefunden.

Marionina sjaelandica NIELSEN & CHRISTENSEN 1961 (Oligochaeta, Enchytraeidae) wurde mit 1 Exemplar (4 mm) an der Station 540, Dezember 1989, gefunden.

Von der Varietät von *Marionina spicula* sensu KOSSMAGK-STEPHAN 1985 (Oligochaeta, Enchytraeidae) wurde 1 Exemplar (3 mm) an der Station 430, Dezember 1990, gefunden. Dieses Exemplar hatte 2 Paar Pharygealdrüsen (IV./V., V./VI.) ohne ventrale Lappen; Borsten: 3 pro Bündel, z.T. am Ende gebogen, oft auch nur 1 Borste pro Bündel gebogen.

Tabelle 24: Biomassentransfer und P/B-Verhältnisse der biomassedominanten Arten und *Manayunkia aestuarina* an ausgewählten Eulitoral-Stationen.

M = Verlust an Biomasse in mg ATG/m² für die jeweilige Serie, dB = Nettoänderung der Biomasse zwischen Anfangs- und Endzeitpunkt der jeweiligen Serie in mg ATG/m², P/B = jährliches Produktion/Biomasse-Verhältnis (auf 12 Monate korrigiert), BT = Biomassentransfer gesamt (in Klammern : auf 12 Monate korrigiert); * = ohne den Extremwert aus St. 420 (89/90)

STATION	Parameter	Manayunkia aestuarina	Nereis diversicolor	Heterom. filiformis	Pygospio elegans	Eteone longa	Tubifex costatus	Tubificoides benedii	Macoma baltica	Hydrobia ulvae	Corophium volutator	BT gesamt (jährl. Rate)
330 (1992)	M	2,5	3202,3	8116,7	1546,4	159,2		10055,4	17847,2	4674,8		45602
	dB	2,5	6222,5	-2517,0	-215,3	-15,3		417,8	5477,3	-1387,2		(45602)
	P/B	2,61	1,32	1,24	1,71	1,99		2,00	6,36	3,39		
415 (1989/90)	M	30,6	2457,2		196,2	85,3	1234,3		268,8	0,0	1717,1	5989
	dB	6,4	-1398,6		-101,9	0,0	3194,7		-76,4	1,3	-658,6	(5133)
	P/B	4,14	1,44		2,51	5,46	1,97		2,70	6,86	3,26	
(1991/92)	M	8,9	382,1		15,3	19,1	173,2	14,0			1138,8	1751
	dB	-2,5	10,2		-15,3	-19,1	2568,0	-8,9			-127,4	(1501)
	P/B	1,99	2,66		0,00	0,00	2,37	2,18			5,14	
420 (1989/90)	M	699,3	12064,2	2518,3	2618,9	356,7	3399,8		2708,1	703,1	1016,5	26084
	dB	197,4	2134,9	-300,6	-244,6	-123,6	2433,0		-2486,5	25,5	-494,2	(22357)
	P/B	3,13	3,84	5,39	3,27	2,49	1,55		0,48	98	3,02	
(1991/92)	M	703,1	11817,0		202,5	224,2	4296,5		1048,3	0,0	1810,1	20102
	dB	-527,4	-7055,6		-15,3	-150,3	124,8		-454,7	51,0	-936,2	(17230)
	P/B	0,84	1,36		1,08	1,44	1,91		2,89	3	2,82	
428 (1989/90)	M	10,57	1992,2	536,3	1994,8	368,1	1036,9	2557,8	3398,5	26716,7		28707
	dB	-5,1	0,0	377,0	999,9	0,0	536,3	2420,2	0,0	5007,3		(33177)
	P/B	0,88	4,98	3,69	4,26	5,25	2,19	3,10	4,11	6,22		
(1991/92)	M	112,1	6946,0		799,9	186,0	803,8	403,8	267,5	5199,7		14715
	dB	-33,1	-6747,0		824,1	-93,0	194,9	0,0	-187,2	8394,3		(12612)
	P/B	0,85	0,16		2,40	3	1,46	5,8	1,06	2,28		
430 (1989/90)	M	616,5	21300,5	3075,0	2366,7	1163,0	366,9	5085,0	11311,3	3504,2		48791
	dB	200,0	-1235,6	-1745,1	-1481,4	-462,4	51,0	-571,9	-10266,8	-751,5		(41820)
	P/B	1,16	4,67	1,25	1,02	3,15	5,58	1,91	0,33	4,38		
439 (1991/92)	M	1205,0	7823,7	7607,1	2351,4	862,4	1472,5	4827,7	7757,4	4090,2		37994
	dB	287,9	-240,7	-5225,1	1049,6	-307,0	575,8	1308,2	6250,5	10162,4		(32566)
	P/B	1,86	1,74	0,49	2,21	1,85	1,97	1,18	3,31	1,99		
460 (1991/92)	M	533,7	6269,6		2295,4	45,9	722,2	1969,2	4408,6	8351,0		24594
	dB	-126,0	-2053,4		-305,7	135,0	715,1	-1526,0	-3640,5	11218,4		(21080)
	P/B	1,45	1,26		2,52	3,24	2,10	0,34	0,86	2,24		
	Ø P/B	1.89	2.34	2.41	2.10	2.79	2.34	2.35	2.45	3.80*	3.56	

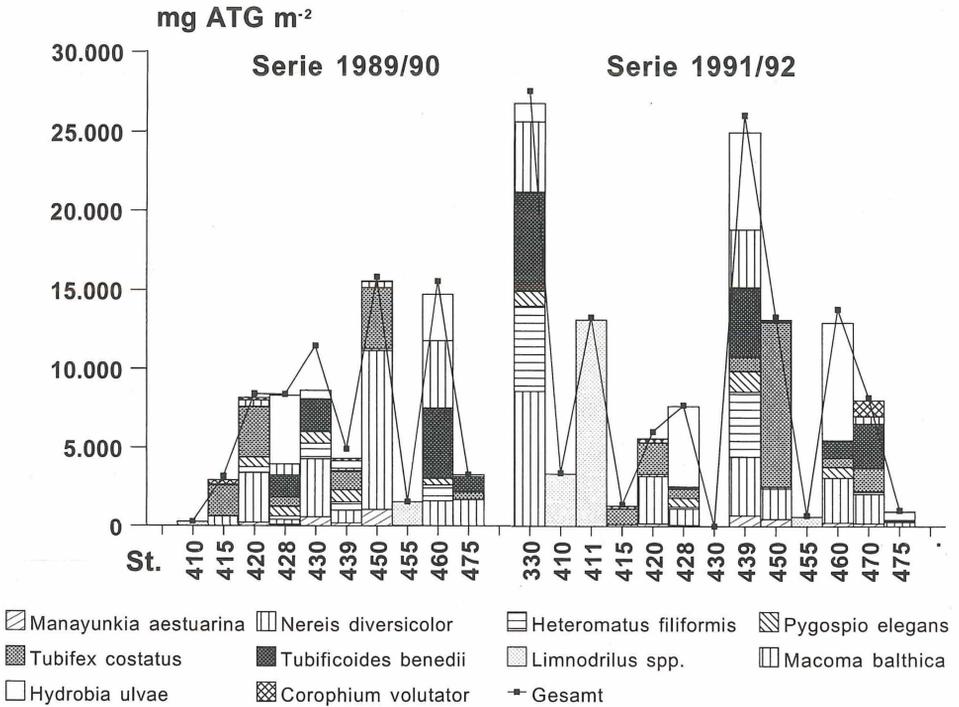


Abb. 26: Biomassendichte im Eulitoral. Stationen 439, 450 und 455 in 1989/90 nur Oktober-Dezember.

4.6. Beschreibung von *Paranais litoralis* var. *imperfectus* n. var (Oligochaeta, Naididae)

Zahlreiche Exemplare an verschiedenen Stationen. Körperform und -größe wie bei *P. litoralis*. Borsten entsprechen in Größe und Form denen von *P. litoralis* (KOSSMACK-STEPHAN 1985; SPERBER 1950). Die Zahl der Borsten ist jedoch geringer (Tab. 25). Vorkommen, z.T. in hoher Dichte, an den Stationen 415, 430 und 460, parallel zum Vorkommen von *P. litoralis*. Es handelt sich hierbei weniger um eine durch verminderten Salzgehalt verursachte Reduktion der Borstenzahl, wie sie HAGEN (1954) beschreibt, als vielmehr um eine neben der Hauptform beständige Varietät.

5. Diskussion

5.1. Zonierung des Litorals durch physikochemische Parameter

Die durch den Höhen- und Salinitätsgradienten vorgegebene Zonierung spiegelt sich in der Verteilung anderer Parameter wider. Auswaschungs-, Verlagerungs- und Anreicherungsprozesse sind die kennzeichnenden Mechanismen. Zwei Prozesse steuern die Entwässerung in den von Prielen und Gröppen durchgezogenen Salzwiesenbeeten (BRADLEY

Tabelle 25: Borstenanordnungen bei *Paranais litoralis* und der Varietät *P. litoralis* var. *imperfectus*. Angaben beziehen sich auf das II. – III. – IV. – V. Segment ventral und das V. Segment dorsal (in Klammern)

<i>Paranais litoralis</i>	<i>Paranais litoralis</i> var. <i>imperfectus</i>
5 - 3 - 3 - 4 (3)	1 - 1 - 2 - 0 (2)
5 - 3 - 3 - 3 (1)	0 - 1 - 2 - 3 (1)
4 - 3 - 3 - 3 (3)	1 - 2 - 1 - 1 (1)
5 - 3 - 3 - 2 (2)	1 - 1 - 1 - 3 (2)
5 - 2 - 3 - 3 (1)	2 - 0 - 1 - 1 (3)
5 - 2 - 3 - 1 (3)	1 - 0 - 2 - 2 (2)
5 - 2 - 3 - 3 (2)	0 - 1 - 2 - 1 (2)
5 - 3 - 3 - 3 (2)	

& MORRIS 1990). In der Beetmitte wirkt sich besonders Evapotranspiration mit entsprechender Salinitätserrhöhung aus, der Randbereich hingegen wird durch Ablauf des salzhaltigen Wassers ohne wesentliche Erhöhung der Salinität entwässert. DE LEEUW et al. (1991) zeigen, daß der Salzgehalt im Boden oberhalb des MThw mit dem Regendefizit korreliert ist, während er unterhalb des MThw vom Überflutungswasser bestimmt wird. Die Verstärkung der Evapotranspiration der Supralitoralböden führt zum Lufteintritt und der Erhöhung des Redoxpotentials (HEMOND & CHEN 1990). Diese Prozesse erklären die Extremwerte für die Salinität und die höheren Werte für den Redoxhorizont im Supralitoral.

Entlang ästuariner Gradienten kommt es zur Anreicherung kalkarmer flußbürtiger Sedimente in den inneren Abschnitten der Ästuarie (MÜLLER 1994a, b). Dies zeigt sich besonders im Elbe-Ästuar. Ferner können so die Unterschiede in den Gradienten zwischen Elbe und Eider durch unterschiedliche flußbürtige Einträge erklärt werden, die in der Eider wesentlich geringer sind. Die Sedimentdynamik wird in der Eider wesentlich durch marine Einträge bestimmt.

5.2. Verteilung des nutritiven Kohlenstoffs

Die in dieser Arbeit vorgestellten Werte für Chl \bar{a} , Pheo, C_F und C_{MIK} sind eher als zu gering zu bewerten. Die hier der Berechnung für C_F und C_{MIK} zugrundegelegte k_{EC} -Wert von 0,35 nach SPARLING & WEST (1988) wird von TATE et al. (1988) mit 0,20 mit einem Schwankungsbereich von 0,13 bis 0,34 angegeben. Bei Verwendung des kleineren k_{EC} -Wert werden die Ergebnisse nahezu verdoppelt. JOERGENSEN & MÜLLER (1995) geben einen k_{EC} -Wert für Eulitoralsedimente von 0,45 an. Die Pigmentgehalte sind in dieser Arbeit für eine Bodenschicht von ca. 0 – 1,2 cm gemessen worden. BAILLIE (1987) und DE JONGE & COLIJN (1994) zeigen, daß in sandigen Sedimenten wesentliche Pigmentanteile in Bodentiefen von 2 cm und tiefer vorkommen können. Das in dieser Arbeit vorgestellte C/Chl \bar{a} -Verhältnis von 38,1 für benthische Diatomeen stimmt mit dem von DE JONGE & COLIJN (1994) gefundenen Wert von 40 bis 61 für das gesamte Mikrophytobenthos gut überein, so daß der mögliche Fehler hinsichtlich der Pigmentverluste gering einzuschätzen ist. Die Werte der über absolute Änderungsraten der 2-Monatswerte berechneten mikrobiellen Produktion ergeben gleiche Größenordnungen wie mit anderen Methoden. Im Eulitoral wurden durchschnittlich 249 g C m⁻² a⁻¹ erhalten. Bakterielle Produktion im Eulitoral wird mit max. 230 mg C d⁻¹ m⁻² bis 800 mg C d⁻¹ m⁻², entsprechend 57,5 bis 200 g C a⁻¹ m⁻² bei 250 Tagen mit Nettowachstum im Jahr (KENNISH 1990), mit 19 bis 104 g C a⁻¹ m⁻² (VAN DUYL & KOP 1990)

und mit $56 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (CAMMEN 1991) angegeben. Für Mikrophytobenthos betragen die Werte im oberen Eulitoral $200 \text{ bis } 245 \text{ g C a}^{-1} \text{ m}^{-2}$ (COLIJN & DE JONGE 1984). Bei Addition der Werte für Bakterienproduktion und Mikrophytobenthosproduktion erreicht die mikrobielle Produktion (ohne Pilze) eine Größenordnung von $210 \text{ bis } 450 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$.

Die Chlorophyllverteilung als Indikator der Biomasse des Mikrophytobenthos weist an den Stationen 430 und 450 hohe Werte auf. Beide Stationen sind 1992 durch eine zeitweilig geringe Zoobenthosdichte gekennzeichnet (s. Kap. 4). Der Durchschnitt der übrigen Eulitoralstationen beträgt $168 \text{ mg Chl a m}^{-2}$ und entspricht dem von COLIJN & DE JONGE (1984) vorgestellten Wert von $184 \text{ mg Chl a m}^{-2}$ für höhere Wattflächen (dortige St. VI). An tiefer gelegenen Stationen fanden COLIJN & DE JONGE (1984) einen Gehalt von $33 \text{ bis } 79 \text{ mg Chl a m}^{-2}$, der dem Wert an der St. 330 von $90 \text{ mg Chl a m}^{-2}$ entspricht. ASMUS & BAUERFEIND (1994) bestimmten im Sandwatt des Königshafens eine ähnliche Zonierung mit maximalen Werten in der hochgelegenen *Nereis-Corophium*-Zone (entsprechend 20 cm unter MTHw). Die in dieser Arbeit vorgestellte Gesamtbiomasse C_{MIK} beträgt im Eulitoral durchschnittlich $75,2 \text{ g C m}^{-2}$ und ist etwas größer als bisher bekannte Angaben von $10 \text{ bis } 20 \text{ g C m}^{-2}$ (KENNISH 1990). JOERGENSEN & MÜLLER (1995) finden auf Sandwatt mit einem Silt-Schluffanteil $< 7 \%$ lediglich ca. $8 - 9 \text{ g C m}^{-2}$. Für Mikrophytobenthos geben DE JONGE & COLIJN (1994) auf Schlicksediment Werte zwischen $3,1 \text{ und } 16,7 \text{ g C m}^{-2}$ an. Die Dichten von Bakterien und Mikrophytobenthos sind positiv miteinander korreliert, da die Bakterien die Algenexsudate als Substrat nutzen können (CAMMEN & WALKER 1986). Umgekehrt können hohe Dichten an Mikrophytobenthos ($> 50 \text{ mg Chl a m}^{-2}$) nur dauerhaft bestehen, wenn zu der Diffusion von Hydrogenkarbonat eine weitere CO_2 -Quelle aus der Atmung heterotropher Organismen kommt (ADMIRAAL et al. 1982). Mit der photosynthetischen O_2 -Produktion steht eine sedimentbürtige Sauerstoffquelle zur Verfügung, die den Heterotrophen mehr Sauerstoff zur Verfügung stellt als durch Diffusion aus der Atmosphäre nachwandern kann (BAILLIE 1986). Aufgrund dieser positiven Rückkopplung sind die in dem untersuchten Wattbereich gefundenen hohen Werte erklärbar.

Eine ähnliche saisonale Dynamik des gesamten nutritiven Kohlenstoffs im Eulitoral (Summe $C_{\text{F}} + C_{\text{MIK}}$) mit niedrigen Werten im Frühjahr und Sommer wurde auch von CAMMEN (1991) und von VAN DUYL & KOP (1990) gefunden. Die Produktion schwankt zwischen $88 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ und $694 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$. Der Mittelwert im Supralitoral ist mit $250 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ genauso groß wie der Wert für das Eulitoral, obwohl die belüftete Bodenschicht und der Gehalt an org. Kohlenstoff größer ist. HEMMINGA et al. (1991) zeigen, daß die Mikroflora in Salzwiesen durch extrem hohe Salzgehalte geschädigt wird. Daher überschreitet die Produktion des Supralitorals die des Eulitorals nicht. An der St. 601 spielt indes die Salinitätserhöhung aufgrund der Aussüßung keine Rolle und ein wesentlich höheres Produktionsniveau kann erreicht werden.

5.3. Verbreitung der Arten und Zonierung der Zönosen

Zahlreiche Arten im Eu- und Supralitoral sind als weitgehend eurytop einzuschätzen. Dies gilt besonders für *Manayunkia aestuarina*, *Lumbricillus lineatus* und *L. enteromorphae* sowie *Marionina puccinellia*, *M. appendiculata* und *Limnodrilus hoffmeisteri* mit gemeinsamen Vorkommen im Eu- und Supralitoral.

Die Besiedlung supralitoralischer Biotope durch *Manayunkia aestuarina* ist bereits durch SCHÜTZ (1965) für Europa und durch BISHOP (1984) für Nordamerika bekannt. Die von BISHOP (1984) angegebene Dichte von ca. 400 Ind. m^{-2} in *Festuca*-Salzwiesen stimmt gut mit der in dieser Arbeit gefundenen geringen Dichte von max. 200 Ind. m^{-2} im Supralitoral überein.

GERLACH (1954) beschreibt das Vorkommen von *Paranais litoralis* und *Tubificoides benedii* im supralitoralen Sandstrand, die in dieser Untersuchung nur im Eulitoral gefunden wurden. Beide Arten treten zusammen mit den Collembola *Isotoma viridis* und *Folsomia sexoculata* auf (GERLACH 1954). ERSÉUS (1976 b) und KOSSMAGK-STEPHAN (1985) finden *Tub. benedii* im marinen Sublitoral auf Schlicksedimenten bei Wassertiefen bis zu 23,5 m, PFANNKUCHE (1974) zusätzlich *T. costatus* und *P. litoralis* im Sublitoral der Schlei. *L. lineatus* kommt im Aufwuchs der Pfähle des Nord-Ostsee-Kanals (SCHÜTZ 1966) und neben *Enchytraeus albidus* im detritusreichen Feuchtsand des Supralitorals dicht oberhalb der Hochwasserlinie (GERLACH 1954, GIERE 1970). Nach GIERE (1971) gilt *Marionina spicula* als psammobiont. Diese Art wurde in dieser Arbeit typischerweise in den Salzwiesen gefunden.

Die von GIERE (1976) aufgestellte Hypothese, *L. lineatus* sei im Vergleich zu *E. albidus* die Hauptform der Oligochaeta im „Gesamtbiotop Küste“, kann in dieser Arbeit nicht bestätigt werden. Hinsichtlich Biomasse und Dichte dominiert *E. albidus* im salzbeeinflussten Supralitoral, die Tubificiden im Eulitoral. Im Inland sind Vorkommen von *E. albidus* an erhebliche organische Verschmutzung geknüpft. So beschreibt NAKAMURA (1984) die Massenbesiedlung des Bodens um eine Kiesbettfilteranlage für Haushaltsabwässer durch *E. albidus* und den Lumbriciden *Eisenia foetida*. Die in den Bereichen der oberen Salzwiese und des Brackwassersupralitorals gefundenen Arten der Gattung *Fridericia* sowie *E. minutus* und *Henlea ventriculosa* finden ihre eigentliche Verbreitung in terrestrischen Biotopen (RYL 1977, KAIRESALO 1978, CHALUPSKY 1986) und im limnischen Litoral (KASPRZAK 1976). BÜLOW (1955) findet *H. ventriculosa* im Supralitoral der Schlei. DIDDEN (1993) weist daraufhin, daß die Gattungen *Fridericia* und *Hemifridericia* sowie die Lumbriciden intolerant gegenüber neutralen bis sauren Bodenverhältnissen sind und die pH-Verhältnisse ein verbreitungsbestimmender Faktor sind. Die pH-Werte aller Stationen dieser Arbeit sind sämtlich, Ausnahme St. 570, über dem Neutralpunkt angesiedelt.

Ebenfalls aus dem terrestrischen Bereich wandert der Lumbricide *Eiseniella tetraedra* bis in das Brackwasserlitoral ein (v. BÜLOW 1955, DZWILLO 1966).

E. tetraedra tritt an den Flußuferstationen 551 (Elbe) und 575 (Eider) auf. LINDEGAARD & DALL (1988) finden *E. tetraedra*, neben *Limnodrilus*-Arten, im flachen Sublitoral des dänischen Esrom-Sees bei 2 m Wassertiefe auf sandigem Sediment. Die für das obere Eulitoral dieser Arbeit charakteristischen Polychaeta, neben *M. aestuarina* auch *P. elegans* und *Nereis diversicolor*, sind entlang der Nordseeküste (MCLUSKY et al. 1980) bis hinab zur Atlantikküste der Iberischen Halbinsel (JUNOY & VIÉITEZ 1990a) auf Schlicksediment sowie im flachen Sublitoral der Boddengewässer der Ostsee (ARNDT 1989) weit verbreitet. Hierbei scheint sich das Verbreitungsgebiet von *M. aestuarina* südwärts auszuweiten (BISHOP 1984, JUNOY & VIÉITEZ 1990b). Auf sandigen Eulitoralsedimenten geht die Abundanz von *N. diversicolor* zurück. *P. elegans* und *M. aestuarina* besiedeln sandiges Substrate im oberen Eulitoral (ATKINS et al. 1989, JONES & ATKINS 1989), darüberhinaus tritt *M. aestuarina* aber auch in extremen Schlickgebieten mit einer mittleren Korngröße von 7 µm bei ca. 33 ‰ Salzgehalt auf, zusammen mit *Capitella capitata* und *Tub. benedii* (KENDALL 1979). Die gleiche Faunenzusammensetzung charakterisiert organisch stark belastete Wattflächen an der Mündung des Tees/England (GRAY 1976). *N. diversicolor* ist neben *T. costatus* die dominante Art in der faunistisch verarmten Brackwasserlagune der St. 429. BARNES (1988a) weist nach, daß die Zusammensetzung der Fauna von Brackwasserlagunen stark durch Zufälle bestimmt wird, der Isolationsgrad und der Salzgehalt bestimmen nur noch 20 % der Variabilität der von ihm untersuchten Zönosen.

Vom Supralitoral sind Höhenzonierungen von u.a. für Coleoptera (HEYDEMANN 1963), Araneae (HEYDEMANN 1960) und für Collembola und Oribatei (WEIGMANN 1973) beschrieben worden. Im Eulitoral sind vertikale Zonierungen durch REMANE (1940), BOYDEN & LITTLE (1973), NEWELL (1979: 198), SHACKLEY (1981) und REISE (1985: 12) untersucht worden,

vielfach unter dem Aspekt der Ansiedlung juveniler Organismen (GÜNTHER 1991, ARMONIES & HELLOWIG-ARMONIES 1992). Die Eigenständigkeit der Fauna des oberen Eulitorals ist von CAMMEN (1979), BELL (1979, 1982) und FOCK (1991) hervorgehoben worden. Kennzeichnend für diese Zönosen ist die Dominanz kleiner Polychaeta und der Oligochaetata (FOCK 1991). Das Vorkommen der für das obere Eulitoral typischen Arten *M. aestuarina* und *T. costatus* an den tiefergelegenen ästuarinen Station 315 und 320 kann mit dem Phänomen der Brackwassersubmergenz (REMANE 1955) erklärt werden.

5.4. Besiedlungsdichten, Biomasse und Produktion der Fauna

Die in dieser Arbeit gefundenen Besiedlungsdichten stimmen in der Größenordnung gut mit den Ergebnissen anderer Untersuchungen überein, sind aber wesentlich geringer als Werte, die bei extremer organischer Belastung auftreten können. BELL (1979, 1982) findet *M. aestuarina* in Dichten von durchschnittlich 40.000 Ind. m⁻², während BAGHERI & McLUSKY (1982) Durchschnittswerte zwischen 111.000 und 844.999 Ind. m⁻² angeben. Werte über 100.000 Ind. m⁻² traten nur im Eulitoral der Eider (St. 450) und im geschützten Innern der Meldorfer Bucht (St. 430, 1989/90) auf. Ebenso wird der von HUNTER & ARTHUR (1978) angegebene Spitzenwert für Tubificiden im Eulitoral der Themse von 140.000 Ind. m⁻² nur einmal näherungsweise in der Eider (St. 450) erreicht.

Für Enchytraeidae im Supralitoral schwanken die durchschnittlichen Populationsdichten zwischen 5000 und 45.000 Ind. m⁻² (DIDDEN 1993) und stimmen mit den für das Supralitoral gefundenen Werten überein.

Die Biomasse im oberen Eulitoral liegt im Jahresdurchschnitt zwischen > 1 und ca. 15 g ATG m⁻², wobei die Stationen 330 und 439 in der Meldorfer Bucht mit über 25 g ATG m⁻² maximale Werte aufweisen. Damit sind die Werte wesentlich niedriger als der Durchschnitt für Sand- und Mischwatten im tiefer gelegenen Eulitoral und im Rückseitenwatt der Inseln. REISE et al. (1994) geben 65 ATG m⁻² für den Königshafen (Insel Sylt) an, für schlickige Rückseitenwatten hinter Spiekeroog sind Dichten von 36 bis 46 g ATG m⁻² bekannt (MICHAELIS & BÖHME 1994). Die Werte in dieser Arbeit entsprechen den von MICHAELIS (1983) gemachten Angaben für oligohaline (ca. 1 g ATG m⁻²) und mesohaline Ästuarwatten (ca. 14 g ATG m⁻²). Die Biomassen für die Annelida im Supralitoral entsprechen mit 0,5 bis 3,5 g ATG m⁻² ohne und ca. max. 10 g ATG m⁻² mit Lumbriciden den Werten für Oligochaeten für verschiedene terrestrische Ökosysteme (WEIGMANN 1993), die 0,6 g m⁻² Trockengewicht für Enchytraeidae und 10,7 g m⁻² für Lumbriciden im Buchenwald und 0,7 g m⁻² für Enchytraeidae und 0,83 g m⁻² für Lumbriciden im Kiefernwald erreichen.

Der P/B-Quotient war mit 2,6 im Eu- und Supralitoral identisch. CHAMBERS & MILNE (1975) geben einen P/B-Wert von 3,0 und HEIP & HERMANN (1979) von 2,5 für *N. diversicolor* an, der mit dem in dieser Arbeit bestimmten Wert von 2,3 übereinstimmt. McLUSKY et al. (1980) gehen bei der Berechnung der Sekundärproduktion für kleine Annelida von P/B-Werten zwischen 3 und 5,5 aus. KOSSMAGK-STEPHAN (1985) gibt für *Paranais litoralis*, *Amphichaeta sannio*, *Tub. benedii* und *L. lineatus* einen P/B-Wert von je 3, für *L. enteromorphae* einen Wert von 9, BREY (1990) für eine Artengruppe mit u.a. *T. costatus* und *L. hoffmeisteri*, einen P/B von 3,5 an. MÖLLER & ROSENBERG (1982) bestimmten für *Corophium volutator* einen P/B-Wert von 6, der mit dem Wert in dieser Arbeit von 3,56 gut übereinstimmt.

P/B-Durchschnittswerte mariner Evertibraten liegen zwischen 1,82 (BREY 1990) und 2,09 (ROBERTSON 1979). Die Turnover-Rate ist also im oberen Eulitoral mit einem P/B-Wert von 2,6 höher als auf den tiefer gelegenen Wattflächen.

Vergleichswerte im terrestrischen Bereich sind ebenfalls niedriger als der P/B-Wert von 2,6 im Supralitoral. BEGON et al. (1991) geben einen mittleren P/B-Wert von 0,29 für terrestrische Systeme an. STANDEN (1973) veröffentlichte für den terrestrischen Enchytraeiden

Cognettia sphagnum P/B-Werte von 0,77 bis 1,18, DIDDEN (1993) für Grasland einen P/B-Durchschnittswert von 1,86 (n=5).

Obgleich die Biomasse im oberen Eulitoral um mehr als die Hälfte geringer ist als im unteren Eulitoral, ist die Sekundärproduktion aufgrund der höheren P/B-Werte im oberen Eulitoral nur wenig niedriger. Im oberen Eulitoral wurden durchschnittlich 25.834 mg ATG $m^{-2} a^{-1}$ an den meso-bis polyhalinen Stationen produziert und 45.602 mg ATG $m^{-2} a^{-1}$ für St. 330. Für 7 unterschiedliche Watt- und Ästuargebiete wurden von STEIMLE (1985) durchschnittlich 50.157 mg $m^{-2} a^{-1}$ gefunden. ASMUS (1984) bestimmt eine Sekundärproduktion von 17.000 mg ATG $m^{-2} a^{-1}$ in der oberen Eulitoralzone des Sylter Königshafens, 50.000 mg ATG $m^{-2} a^{-1}$ im tiefer gelegenen Arenicola-Watt.

ASMUS (1994) zeigt für den Königshafen, daß zwei getrennte Größengruppen den Energiefluß im Wattenulitoral steuern. Die größeren Arten mit einem Individualgewicht von ca. 100 bis 1000 mg ATG werden hier vornehmlich durch die Miesmuschel repräsentiert, die andere Gruppe schließt Arten mit einem Individualgewicht von ca. 0,01 bis 0,1 mg ein. Die Fauna im oberen Eulitoral (vgl. Tab. 4) gehört in letztere Kategorie. Die Gruppe kleinerer Arten setzt nach ASMUS (1994) vor allem autochthon produziertes organisches Material um, während die Gruppe größerer Arten allochthon produzierte Substanz aufzehrt. Die Beziehung zum autochthonen Material ist im oberen Eulitoral folgerichtig, da bei der langen Trockenliegezeit bei jeder Tide eine Abhängigkeit von der mit der Flut eingetragenen allochthonen Nahrung ungünstig wäre: Sedimentfresser-Gemeinschaften sind stabiler als Gemeinschaften von Suspensionsfressern (BEUKEMA et al. 1983).

6. Zusammenfassung

An 38 Stationen im Eu- und Supralitoral der schleswig-holsteinischen Wattenmeerküste sowie der Flüsse Elbe und Eider und 1 Station im Epilitoral wurden von 1989 bis 1992 die Zusammensetzung, Struktur und Dynamik benthischer und edaphischer Zoozönosen (Mollusca, Annelida, Crustacea) untersucht. Außerdem wurden die Collembola an sechs Stationen im Supralitoral 1990 und 1991 einbezogen.

Die Standorteigenschaften wurden hauptsächlich durch das Überflutungsregime, ausgedrückt als Überflutungszahl, und Salinität geprägt. Die Überflutungszahl schwankte zwischen 0 im Epilitoral und 3500 im mittleren Eulitoral. Der Salinitätsgradient im Eulitoral erstreckt sich auf alle Klassen von der mixo-oligohalinen in den inneren Ästuarbereichen bis zur mixo-euhalinen Zone im nordfriesischen Wattenmeer. Die mittleren Salzgehalte im Supralitoral waren geringer als an den direkt vorgelagerten Eulitoralstationen. Der durchschnittliche Gehalt an Chlorophyll a erreichte bis zu 492 mg m^{-2} im Eulitoral. Der Gehalt an frei extrahierbarem organischen Kohlenstoff betrug durchschnittlich 67,1 g C m^{-2} im Eulitoral und 61,7 g C m^{-2} im Supralitoral. Die errechnete mikrobielle Produktion wurde mit 249,4 g C $m^{-2} a^{-1}$ im Eu- und 250,2 g C $m^{-2} a^{-1}$ im Supralitoral berechnet.

Die hemiedaphischen Zoozönosen im Supralitoral wurden anhand der Synusie der Annelida analysiert. Für das marine Supralitoral war *Enchytraeus albidus*, für den Bereich der unteren Salzwiese waren *Lumbricillus enteromorphae* und *L. lineatus* und für die obere Salzwiese *Fr. callosa* charakteristisch. Typische Collembolen sind *Tullbergia krausbaueri* und *Folsomia sexoculata*. In Brackwassersalzwiesen dominierten *L. cf. helgolandicus* und *L. rivalis*, wobei weitgehend ausgesüßte Stationen durch *Fridericia alata*, *Fr. gracilis* und *Fr. bulbosa* charakterisiert waren. *Eiseniella tetraedra* und *Lumbricus rubellus* (Lumbricidae) drangen in Uferbereiche mit einem durchschnittlichen Salzgehalt unter 2,5 ‰ vor. Im vollständig ausgesüßten Epilitoral traten *Marionina communis*, *M. minutus* und *Enchytraeus lacteus* als charakteristische Arten neben den Lumbriciden auf.

Folgende benthischen Zoozönosen wurden im Eulitoral differenziert: Das mittlere polyhaline Eulitoral mit *Tubificoides benedii*, *Arenicola marina*, *Nephtys hombergi*, *Anaitides maculata* sowie *Cerastoderma edule*, das obere polyhaline Eulitoral mit *Tubifex costatus* und *Manayunkia aestuarina*, *Nereis diversicolor* und *Pygospio elegans*, das mesohaline obere Eulitoral der Elbe mit *T. costatus*, *M. aestuarina* und *Marenzelleria viridis*. Das obere limnisch-oligohaline Eulitoral wurde durch *Limnodrilus* spp. dominiert.

Die Biomasse der Bodenfauna im Supralitoral (ohne Lumbricidae) betrug zwischen 0,5 und 2,5 g ATGm⁻², im Eulitoral durchschnittlich 15 g ATGm⁻². Der P/B-Wert lagen für das Eulitoral und das Supralitoral bei 2,6.

7. Summary

In the intertidal and supratidal zone of the Wadden Sea of Schleswig-Holstein 38 stations including estuarine habitats of the rivers Elbe and Eider, and 1 station in the epital zone have been investigated in 1989/90 and 1991/92. Parameters investigated were composition, structure and dynamics of benthic and edaphic communities (Annelida, Mollusca, Crustacea). Additionally, collembola have been investigated at six supratidal stations from 1990 to 1991.

The physical environment is characterized by gradients of inundation, and salinity. The inundation-index varies between 0 in epital and 3500 in mid-level intertidal habitats. Salinity ranges from limnetic to marine conditions. Mean salinities in the supratidal zone are lower than in the adjacent intertidal zone. Maximum values for chlorophyll were recorded in the intertidal zone (492 mg chl a m⁻²). Average values for extractable organic carbon were 67.1 g C m⁻² in the intertidal and 61.7 g C m⁻² in the supratidal zone. Calculated average microbial production ranged from 249.4 gC m⁻² yr⁻¹ in the intertidal zone to 250.2 gC m⁻² yr⁻¹ in supratidal zone.

Marine hemiedaphic supratidal communities are characterized by *Lumbricillus enteromorphae* and *L. lineatus* in lower saltmarsh habitats, *Fridericia callosa* in higher habitats and *Enchytraeus albidus* in both zones. Characteristic collembolan species are *Tullbergia krausbaueri* and *Folsomia sexoculata*. Brackish supratidal habitats with higher salinities are characterized by *Lumbricillus cf. helgolandicus* and *L. rivalis*, with lower salinities by *Fridericia alata*, *Fr. gracilis* and *Fr. bulbosa*. *Eiseniella tetraedra* and *Lumbricus rubellus* inhabit stations with average salinities below 2.5 ppt. In the epital station zone *Marionina communis*, *M. minutus* and *Enchytraeus lacteus*, and earthworms occur.

Marine mid-level intertidal benthic communities are characterized by *Tubificoides benedii*, *Arenicola marina*, *Nephtys hombergi*, *Anaitides maculata* and *Cerastoderma edule*. High-level intertidal communities are inhabited by *Tubifex costatus*, *Manayunkia aestuarina*, *Pygospio elegans* and *Nereis diversicolor*. *Marenzelleria viridis* is typical for brackish intertidal habitats. Limnetic communities are dominated by *Limnodrilus* spp..

Biomasses range from 0.5 to 2.5 g AFDw/m² for supratidal soil fauna to av. 15 g AFDW/m² for high-level benthic communities. P/B-ratios are 2.6 for the intertidal and 2.57 for the supratidal fauna.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Heino Ove Fock
Biologische Anstalt Helgoland
Arbeitsgruppe Systemökologie
Nothestraße 31
D-22607 Hamburg

Literatur

- ABRAHAMSE, J., JOENJE, W. & LEEUWEN-SEELT, N. VAN (Hrsg.) (1976): Wattenmeer. Wachholtz, Neumünster, 372 S.
- ADMIRAAL, W., PELLETIER, H. & ZOMER, H. (1982): Observations and experiments on the population dynamics of epipelagic diatoms from an estuarine mudflat. *Est. Coast. Shelf Sci.* 14, 471-487.
- ALW HEIDE (1989): Meteorologische Charakterisierung des Abflußjahres 1989 in Büsum. *Büsumer Gewässerkundliche Berichte* 57, 24 S.
- ARMONIES, W. (1994): Drifting meio- and macrobenthic invertebrates on tidal flats in Königshafen: a review. *Helgoländer Meeresunters.* 48, 299-320.
- 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, 371-376.
- ARMONIES, W. & HARTKE, D. (1995): Floating of mud snails *Hydrobia ulvae* in tidal waters of the Wadden Sea, and its implications in distribution patterns. *Helgoländer Meeresunters.* 49, 529-538.
- ARNDT, E. (1989): Ecological, physiological and historical aspects of brackish water fauna distribution. In: RYLAND, J. & TYLER, P. (eds.) *Reproduction, genetics and distributions of marine organisms*. Olsen & Olsen, Fredensborg, 327-338.
- ASMUS, H. (1984): Freilanduntersuchungen zur Sekundärproduktion und Respiration benthischer Gemeinschaften im Wattenmeer der Nordsee. *Ber. Inst. Meereskunde Kiel* 122, 163 S.
- ASMUS, H. (1994): Benthic grazers and suspension feeders: which one assumes the energetic dominance in Königshafen? *Helgol. Meeresunters.* 48, 217-231.
- ASMUS, R. & E. BAUERNEFEIND (1994): The microphytobenthos of Königshafen – spatial and seasonal distribution on a sandy tidal flat. *Helgol. Meeresunters.* 48, 257-276.
- ASMUS, R., GÄTJE, C. & JONGE, V. N. DE (1994): Mikrophytobenthos – empfindliche Oberflächenhaut des Wattbodens. In: LOZAN, J. L., RACHOR, E., REISE, K., WESTERHAGEN, H. VON & LENZ, W. (Hrsg.): *Warnsignale aus dem Wattenmeer*. Blackwell, Berlin, 75-81.
- ATKINS, S., SIMPSON, J. & JONES, A. (1989): The importance of the seasonal component in sandy shore monitoring: Examples from low diversity habitats in Orkney. In: MCMANUS, J. & ELLIOTT, M. (eds.) *Developments in estuarine and coastal study techniques*. Olsen & Olsen, Fredensborg, 21-27.
- ATKINS, S. M., JONES, A. M. & GARWOOD, P. R. (1987): The ecology and reproduction cycle of a population of *Marenzelleria viridis* (Annelida: Polychaeta: Spionidae) in the Tay Estuary. *Proc. Royal Soc. Edinburgh* 92B, 311-322.
- BACHELET, G. (1986): Recruitment and year-to-year variability in a population of *Macoma balthica* (L.). *Hydrobiologia* 152, 233-248.
- BAGHERI, E. & McLUSKY, D. (1982): Population dynamics of oligochaetes and small polychaetes in the polluted Forth Estuary ecosystem. *Neth. J. Sea Res.* 16, 55-66.
- BAILLIE, P. (1986): Oxygenation of intertidal estuarine sediments by benthic microalgal photosynthesis. *Est. Coast. Shelf Sci.* 22, 43-159.
- BAILLIE, P. (1987): Diatom size distributions and community stratifications in estuarine intertidal sediments. *Est. Coast. Shelf Sci.* 25, 193-209.
- BALOGH, J. (1972): The Oribatid genera of the world. *Akademai Kiado. Budapest*, pp. 188.
- BALOGH, J. & MAHUNKA, D. (1983): *Primitive oribatids of the palaeartic region*. Amsterdam, Oxford, New York, 372 S.
- BARNES, R. (1988): The fauna of land-locked lagoons: Chance differences and the problems of dispersal. *Est. Coast. Shelf Sci.* 26, 309-318.
- BEGON, M., HARPER, J. & TOWNSEND, C. (1991): *Ökologie, Individuen – Populationen – Lebensgemeinschaften*. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin, 1024 S.
- BELL, S. (1979): Short- and long-term variation in a high marsh meiofauna community. *Est. Coast. Shelf Sci.* 9, 331-350.
- BELL, S. (1982): On the population biology and meiofaunal characteristics of *Manayunkia aestuarina* (Polychaetes : Sabellidae : Fabricinae) from a South Carolina salt marsh. *Est. Coast. Shelf Sci.* 14, 215-221.
- BEUKEMA, J. J. (1976): Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth. Journ. of Sea Res.* 10, 236-261.

- BEUKEMA, J. J. (1983): The baltic tellin *Macoma balthica*. In: WOLFF, W. J. (eds) Ecology of the Wadden Sea, vol. 1, 4/116-4/118, A. A. Balkema, Rotterdam.
- BEUKEMA, J. J. (1992): Long-term and recent changes in the benthic macrofauna living on tidal flats in the western part of the Wadden Sea. Publ. Ser. Neth. Inst. Sea. Res. 20, 135-141.
- BEUKEMA, J. J. & ESSINK, K. (1986): Common patterns in the fluctuations of macrozoobenthic species living at different places on tidal flats in the Wadden Sea. Hydrobiologia 142, 199-207.
- BEUKEMA, J. J. & VLAS, J. DE (1979): Population parameters of the lugworm, *Arenicola marina*, living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. of Sea Res. 13, 331-353.
- BEUKEMA, J., CADEE, G. & HUMMEL, H. (1983): Differential variability in time and space of numbers in suspension and deposit feeding benthic species in a tidal flat area. Oceanologica Acta, Vol. Spec. Proceedings 17th Marine Biology Symposium, 21-26.
- BICK, A. & BURCKHARDT, R. (1989). Erstnachweis von *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) für den Ostseeraum, mit einem Bestimmungsschlüssel der Spioniden der Ostsee. Mitt. Zool. Mus. Berl. 65, 237-247.
- BISHOP, T. (1984): A range extension for *Manayunkia aestuarina* new record (Polychaeta, Sabellidae) to the Gulf Coast of the USA with a review of previous habitat information. Gulf Research Reports 7, 389-392.
- BLOMQUIST, S. (1991): Quantitative sampling of soft-bottom sediments: problems and solutions. Mar. Ecol. Prog. Ser. 72, 295-304.
- BÖCK, P. (1989): Romeis Mikroskopische Technik, 17. Auflage, Urban u. Schwarzenberg, München, Wien, 692 S.
- BOYDEN, C. & LITTLE, C. (1973): Faunal distributions in soft sediments of the Severn Estuary. Est. Coast. Shelf Sci. 1, 203-223.
- BRADLEY, P. & MORRIS, J. (1990): Physical characteristics of salt marsh sediments: ecological implications. Mar. Ecol. Prog. Ser. 61, 245-252.
- BREY, T. (1990): Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. Meeresforsch. 32, 329-343.
- BRINKHURST, R. (1982): British and other marine and estuarine oligochaetes. Cambridge University Press, Cambridge, London, 127 S.
- BRINKHURST, R. (1986): Guide to the freshwater aquatic microdrile oligochaetes of North America. Can. Special Publ. Fish. Aquat. Sci. 84, pp. 259.
- BROOKINS, D. (1988): Eh-pH Diagrams for Geochemistry. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 176 S.
- BUCHANAN, J. (1984): Sediment analysis. In: HOLME, N. & MCINTYRE, A. (eds.) Methods for the study of marine benthos. Blackwell Scientific Publ., Oxford, London, 41-65.
- BÜLOW, v., Th. (1955): Oligochaeten aus den Endgebieten der Schlei. Kieler Meeresforschungen 11, 253-264.
- BÜLOW, v., Th. (1957): Systematisch-autökologische Studien an eulitoralen Oligochaeten der Kimbrischen Halbinsel. Kieler Meeresforschungen 13, 69-116.
- BULLER, A. & MCMANUS, J. (1979): Sediment sampling and analysis. In: DYER, K. (eds.) Estuarine hydrography and sedimentation. Cambridge University Press, Cambridge, 87-130.
- CAIRNS, J. jr. (1982): Biological monitoring in water pollution. Pergamon, Oxford, New York.
- CAMMEN, L. (1979): The Macro-Infaua of a North Carolina salt marsh. The American Midland Naturalist 102, 244-253.
- CAMMEN, L. (1991): Annual bacterial production in relation to benthic microalgal production and sediment oxygen uptake in an intertidal sandflat and an intertidal mudflat. Mar. Ecol. Prog. Ser. 71, 13-15.
- CAMMEN, L. & WALKER, J. (1986): The relationship between bacteria and micro-algae in the sediment of a bay of Fundy Mudflat. Est. Coast. Shelf Sci. 22, 91-99.
- CASPERS, H. (1949): Ökologische Untersuchungen über die Wattentierwelt im Elbe Ästuar. Zool. Anz. Suppl. 13, 350-359.
- CASPERS, H. (1968): Der Einfluß der Elbe auf die Verunreinigung der Nordsee. Helgol. wiss. Meeresunters. 17, 422-434.
- CHALUPSKY, J. (1986): Czechoslovak enchytraeids (Oligochaeta, Enchytraeidae) I. Enchytraeids from an apple orchard by Bavorov in south Bohemia. Vestník Ceskolovenske Spolecnosti zoologicki 50, 13-21.

- CHAMBERS, M. & MILNE, H. (1975): Life cycle and production of *Nereis diversicolor* O. F. Müller in the Ythan Estuary, Scotland. Est. Coast. Marine Sci. 3, 133-144.
- COLIJN, F. & JONGE DE, V. (1984): Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard-Estuary. Mar. Ecol. Prog. Ser. 14, 185-196.
- CRISP, D. (1984): Energy flow measurements. In: HOLME, N. & MCINTYRE, A. (eds.) Methods for the study of marine benthos. Blackwell Scientific Publ. London, 284-372.
- DALSGAARD, K., JENSEN, J. & SORENSEN, M. (1991): Methodology of sieving small samples. In: SYVITSKI, J. (eds.) Principles, methods, and application of particle size analysis. Cambridge University Press, Cambridge, 64-75.
- DANKERS, N. & BEUKEMA, J. J. (1983): Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. In: DANKERS, N., KÜHL, H. & WOLFF, W. (eds.) Invertebrates of the Wadden Sea. Ecology of the Wadden Sea Report No. 4, Balkema Rotterdam, 69-103.
- DIDDEN, W. (1993): Ecology of terrestrial Enchytraeidae. Pedobiologia 37, 2-29.
- DIERSSEN, K., EISCHEID, I., HÄRDLE, W., HAGGE, H., HAMANN, U.; KIEHL, K.; KÖRBER, P.; LÜTKE-TWENHÖVEN, F., NEUHAUS, R. & WALTER, J. (1991): Geobotanische Untersuchungen an den Küsten Schleswig-Holsteins. Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. 3, 129-155.
- DÖRJES, J., MICHAELIS, H. & RHODE, B. (1986): Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian coast, Germany). Hydrobiologia 142, 217-232.
- DUYL VAN, F. & KOP, A. (1990): Seasonal patterns of bacterial production and biomass in intertidal sediments of the western Dutch Wadden Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 59, 249-261.
- DZWILLO, M. (1966): Oligochaeten im marinen Raum. Veröff. Inst. Meeresforschung Bremerhaven Sonderband 2, 155-160.
- ELEFThERIOU, A. & HOLME, N. (1984): Macrofauna techniques. In: HOLME, N. & MCINTYRE, A. (eds.) Methods for the study of marine benthos. Blackwell Scientific Publ., Oxford, London, 140-216.
- EMDE, M. (1989): Freiland- und Laboruntersuchungen zur ökologischen und regionalen Verteilung wichtiger Indikatorgruppen der Nordseeküste in der unteren Salzwiese. Diplomarbeit Univ. Kiel, 154 S.
- ERSEUS, C. (1976a): Littoral Oligochaeta (Annelida) from Eyjafjörður, North Coast of Iceland. Zool. Scripta 5, 5-11.
- ERSEUS, C. (1976b): Marine subtidal Tubificidae and Enchytraeidae (Oligochaeta) of the Bergen area, western Norway. Sarsia 62, 25-48.
- ESSINK, K. (1986): Note on the distribution of the american jackknife clam *Ensis directus* (CONRAD 1843) in N. W. Europe (Bivalvia, Cultellidae). Basteria. 50, 33-34.
- ESSINK, K. (1994): Foreign species in the Wadden Sea – Do they cause problems? Wadden Sea Newslett. 1994 (1), 9-11.
- ESSINK, K. & BOS A. H. (1985): Growth of three bivalve molluscs transplanted along the axis of the Ems Estuary. Neth. Journ. of Sea. Res. 19, 45-51.
- ESSINK, K. & KLEEF, H. L. (1988): *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Spionidae): a new record from the Ems Estuary (The Netherlands/Federal Republic of Germany). Zoologische Bijdragen (Leiden) 38, 1-13.
- ESSINK, K. & KLEEF, H. L. (1993): Distribution and life cycle of the North American spionid polychaete *Marenzelleria viridis* (VERRILL, 1873) in the Ems Estuary. Neth. J. Aquat. Ecol. 27, 237-246.
- FENCHEL, T. & RIEDEL, R. J. (1970): The sulphide system: a new biotic community underneath the oxidised layer of marine sand bottoms. Marine Biology 7, 255-680.
- FJELLBERG, A. (1980): Identifikation keys to Norwegian Collembola. Norsk Entomologisk Forening, pp. 152.
- FOCK, H. (1991): Auswirkungen von Klimaschwankungen auf die Zönosen im Oberen Eulitoral. Verh. Ges. Ökol. Beihefte 2, 167-170.
- FOCK, H. (1995): Lebensgemeinschaften im Eu-, Supra- und Epilitoral des schleswig-holsteinischen Wattenmeeres, der Eider und Elbe und die analytische Modellierung der Struktur und Dynamik der Lebensgemeinschaften und der Regulation durch biotische Parameter und Umweltparameter. Diss. Univ. Kiel, 308 S.
- FOCK, H. & REINKE, H.-D. (1994): Structure, diversity and stability of a salt marsh hemiedaphic invertebrate community. Ophelia Suppl. 6, 297-314.

- FOSTER, W. A. & MORETON, R. B. (1981): Synchronization of activity rhythms with the tide in a saltmarsh collembolan *Anurida maritima*. *Oecologia* 50, 265-270.
- FRIEDRICH, H. (1938): Polychaeta. In: GRIMPE, G. & WAGLER, E. (Hrsg.) Die Tierwelt der Nord- und Ostsee VIb. Akadem. Verlagsanstalt, Leipzig, 201 S.
- GERLACH, S. (1954): Das Supralitoral der sandigen Meeresküsten als Lebensraum einer Mikrofauna. *Kieler Meeresforschungen* 10, 121-129.
- GEORGE, J. D. (1966): Reproduction and early development of the spionid polychaete, *Scolecoplepides viridis* (VERRILL). *Biolog. Bull.* 130, 76-93.
- GIERE, O. (1970): Untersuchungen zur Mikrozonierung und Ökologie mariner Oligochaeten im Sylter Watt. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven 12, 491-529.
- GIERE, O. (1971): *Marionina spicula* – ein ökologisch und morphologisch spezialisierter mariner Enchytraeide (Oligochaeta): *Helgol. wiss. Meeresunters.* 22, 350-361.
- GIERE, O. (1976): Zur Kenntnis der litoralen Oligochaetenfauna Südfinnlands. *Ann. Zool. Fennici* 13, 156-160.
- GISIN, H. (1943): Ökologie und Lebensgemeinschaften im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Rev. Suisse Zool.* 50, 131-224.
- GISIN, H. (1960): Collembolenfauna Europas. *Museum D'Historie Naturelle, Genève*, 312 S.
- GRAHAM, A. (1988): Molluscs: Prosobranch and pyramidellid gastropods. E. J. Brill Publ. Company, Leiden, London, 662 S.
- GRAY, J. S. (1976): The fauna of the polluted River Tees Estuary. *Est. Coast. Marine Sci.* 4, 653-676.
- GRAY, J. S. (1980): The measurement of effects of pollutants on benthic communities. *Rapp. P. -v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 179, 188-193.
- GRAY, J. S. (1981): The ecology of marine sediments. *Cambridge Univ. Press, Cambridge*, 193 S.
- GÜNTHER, C.-P. (1991): Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76, 73-79.
- HAARLOV, N. (1960): Microarthropods from Danish soils. *Ecology, phenology. Oikos Suppl.* 3, 1-176.
- HAASE, A. (1993): Untersuchungen des Makrozoobenthos in Salzwiesengruppen und -schlenken an der schleswig-holsteinischen Wattenmeerküste. *Faun.-Ökol. Mitt.* 6, 347-367.
- HAGEN, G. (1954): Strukturelle Abweichungen mariner und euryhaliner Oligochaeten in Grenzbereichen ihres Vorkommens. *Kieler Meeresforsch.* 10, 77-80.
- HALE, W. G. (1965): Post-embryonic development in some species of Collembola. *Pedobiologia* 5, 228-243.
- HALE, W. G. (1966): A population study of moorland Collembola. *Pedobiologia* 6, 65-99.
- HARTGE, K. & HORN, R. (1992): Die physikalische Untersuchung von Böden. F. Enke Verlag, Stuttgart, 177 S.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. (1971): Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. In: DAHL, F. (Hrsg.) Die Tierwelt Deutschlands 58. Teil, Fischer, Jena.
- HEDGPETH, J. W. (1980): The problem of introduced species in management and mitigation. *Helgoländer Meeresunters.* 33, 662-673.
- HEIBER, W. (1985): Möglichkeiten der Wiederbesiedlung von Wattflächen nach Umweltkatastrophen. *Seevogel* 6, 89-97.
- HEIBER, W. & RACHOR, E. (1989): Entwicklung im Gefährdungsstatus mariner Benthos-Invertebraten und ihre Ursachen. *Schr.-r. f. Landschaftspfl. u. Natursch.* 29, 52-64.
- HEIP, C. & HERMAN, R. (1979): Production of *Nereis diversicolor* O. F. Müller (Polychaeta) in a shallow brackish-water pond. *Est. Coast. Shelf Sci.* 8, 297-305.
- HEMMINGA, M., LEEUW DE, J., MUNCK DE, W. & KOUTSTAAL, B. (1991): Decomposition in estuarine salt marshes: the effect of soil salinity and soil water content. *Vegetatio* 94, 25-33.
- HEMOND, H. & CHEN, D. (1990): Air entry in salt marsh sediments. *Soil Science* 150, 459-468.
- HESSE, K., THILMANN, U., BROCKMANN, U., DICK, S. & HENTSCHE, U. (1994): Syndwat Pilot – Abschlußbericht. BMFT Projekt 03F00100A – B, 210 S.
- HEYDEMANN, B. (1960): Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. I. Teil: Spinnen (Araneae): Steiner, Wiesbaden, 1-176.
- HEYDEMANN, B. (1963): Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. II. Teil: Käfer (Coleoptera). Steiner, Wiesbaden, 177-370.
- HEYDEMANN, B. (1967): Die biologische Grenze Land-Meer im Bereich der Salzwiesen. Steiner, Wiesbaden, 200 S.

- HEYDEMANN, B. (1980a): Die ökologische Spezialisierung des Wattenmeeres. *Natur u. Landsch.* 55, 232-239.
- HEYDEMANN, B. (1980b): Die ökologische Gefährdung des Wattenmeeres und Grundlagen zu seinem Schutz. *Natur u. Landsch.* 55, 240-249.
- HEYDEMANN, B. (1981): Ökologie und Schutz des Wattenmeeres. *Schriftenr. Bundesmin. f. Ern. Landw. u. Forsten, Angew. Wissenschaft* 255, 232 S.
- HÖPNER, T. (1995): Ökologischer Zustand der Flußmündungen an Nord- und Ostsee – ein Überblick. In: LÜTZENKIRCHEN, M. (Hrsg.) *Flußmündungen unter Druck. Tagungsbericht der Umweltstiftung WWF-Deutschland* 10, 33-49.
- HUMMEL, H. (1985): Food intake of *Macoma balthica* (Mollusca) in relation to seasonal changes of its potential food on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Neth. Journ. of Sea Res.* 19, 52-76.
- HÜTTEL, M. (1988): Zur Bedeutung der Makrofauna für die Nährsalzprofile im Wattediment. *Berich. aus dem Inst. f. Meeresk.* 182, 203 S.
- HUNTER, J. & ARTHUR, D. (1978): Some aspects of the ecology of *Peloscolex benedeni* Udekem (Oligochaeta: Tubificidae) in the Thames Estuary. *Est. Coast. Marine Sci.* 6, 197-208.
- JANDER, G. & BLASIUS, E. (1977): Einführung in das anorganisch-chemische Praktikum. S. Hirzel Verlag, Stuttgart, 483 S.
- JEPSEN, U. (1965): Die Struktur der Wattbiozönosen im Vormündungsgebiet der Elbe. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 29, 252-370.
- JOERGENSEN, R. G. & MÜLLER, T. (1995): Estimation of the microbial biomass in tidal flat sediment by fumigation-extraction. *Helgol. Meeresunters.* 49, 213-221.
- JONES, A. & ATKINS, S. (1989): A review of the potential use of microcomputer spreadsheets in benthic ecology. In: MCMANUS, J. & ELLIOTT, M. (eds.): *Developments in estuarine and coastal study Techniques.* Olsen & Olsen, Fredensborg, 57-61.
- JONG, F. DE, BAKKER, J. F., DANKERS, N., DAHL, K., JÄPPELT, W., MADSEN, P. B. & KOSSMAGK-STEPHAN, K. (1993): Quality status report of the North Sea, Subregion 10, The Wadden Sea. CWSS, Wilhelms-haven, 174 S.
- JONGE DE, V. & COLIJN, F. (1994): Dynamics of microphytobenthos biomass in the Ems Estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 104, 185-196.
- JOOSSE, E. N. G. (1983): New developments in the ecology of Apterygota. *Pedobiologia* 25, 217-234.
- JUNOY, J. & VIEITEZ, J. (1990a): Macrozoobenthic community structure in the Ria de Foz, an intertidal estuary (Galicia, Northwest Spain): *Mar. Biol.* 107, 329-339.
- JUNOY, J. & VIEITEZ, (1990b): *Manayunkia aestuarina* Bourne 1883 new-record Polychaeta Sabellidae from the Ria de Foz (Galicia, Spain): *Bol. de la real Soc. Espanola de Historia Nat. Sec. Biol.* 86, 83-94.
- KAIRESAALO, P. (1978): Ecology of Enchytraeids in meadow forest soil in southern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 15, 210-220.
- KARG, W. (1961): Ökologische Untersuchungen von edaphischen Gamasiden (Acarina, Parasitiformes) 1. u. 2. Teil. *Pedobiologia* 1, 53-74, 77-98.
- KARG, W. (1971): Acari (Acarina), Milben, Unterordnung Anactinochaeta (Parasitiformes). Die freilebenden Gamasina (Gamasides), Raubmilben. In: DAHL, F. (Hrsg.): *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile.* 59. Teil. Fischer, Jena, 475 S.
- KARG, W. (1982): Untersuchungen über Habitatansprüche, geographische Verbreitung und Entstehung von Raubmilbegattungen der Cohors Gamasina für ihre Nutzung als Bioindikatoren. *Pedobiologia* 24, 241-247.
- KARG, W. (1983): Verbreitung und Bedeutung von Raubmilben der Cohors Gamasina als Antagonisten von Nematoden. *Pedobiologia* 25, 419-432.
- KASPRZAK, K. (1976): *Badania nad skapozszczetami (Oligochaeta) dolnego biegu rzeki Welny. Fragmenta Faunistica (Warszawa)* 20, 425-467.
- KELLERMANN, A., LAURSEN, K., RIETHMÜLLER, R., SANDBECK, P., UYTERLINDE, R. & VAN DE WETERING, B. (1994): Concepts for a trilateral integrated monitoring program in the Wadden Sea. *Ophelia Suppl.* 6, 57-68.
- KEMPSON, D., LLOYD, M., GHELARDI, R. (1963): A new extractor for woodland litter. *Pedobiologia* 3, 1-21.
- KENDALL, M. (1979): The stability of the deposit feeding community of a mud flat in the River Tees. *Est. Coast. Shelf Sci.* 8, 15-22.
- KENNISH, M. (1990): Ecology of estuaries. Vol. II Biological Aspects. CRC Press, Boca Raton, pp. 391.
- KINNE, O. (1964): Physiologische und ökologische Aspekte des Lebens in Ästuarrien. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 11, 131-156.

- KINNE, O. (1966): Physiological aspects of animal life in estuaries with special reference to salinity. *Neth. Journ. of Sea Res.* 3, 222-244.
- KLIMA, J. (1956): Strukturklassen und Lebensformen der Oribatiden (Acari). *Oikos* 7, 227-242.
- KOBEL-LAMPARSKI, A. & LAMPARSKI, F. (1988): Methoden zur Erfassung der Regenwurmfauna. Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz N. F. 14, 631-638.
- KÖNIG, D. (1943): Vergleichende Bestandsaufnahmen an bodenbewohnenden Watt-Tieren im Gebiet des Sicherungsdammes vor Friedrichskoog (Süderdithmarschen) in den Jahren 1935-1939. *Westküste* 2, 120-172.
- KOSSMAGK-STEPHAN, K. (1985): Systematik, Faunistik und Lebenszyklus mariner Oligochaeta der Nord- und Ostseeküste. Diss. Univ. Göttingen, 306 S.
- KRAMER, K., WARWICK, R. & BROCKMANN, U. (1992): Manual of sampling and analytical procedures for tidal estuaries. MAST – PL 890046, TNO Institute of Environmental Sciences – Laboratory of Applied Marine Research, 238 S.
- KRETSCHMAR, R. (1972): Kulturtechnisch-bodenkundliches Praktikum – Ausgewählte Laboratoriumsmethoden. Inst. für Wasserwirtschaft Kiel, 410 S.
- KÜHL, H. (1983): The sandgaper *Mya arenaria*. In: WOLFF, W. J. (ed) Ecology of the Wadden Sea. Vol 1, 4/118-4/119.
- LEEUEW DE, J., DOO VAN DEN, A., MUNCK DE, W., NIEWENHUIZE, J. & BEEFTINK, W. (1991): Factors influencing the soil salinity regime along an intertidal gradient. *Est. Coast. Shelf Sci.* 32, 87-97.
- LELING, A. (1986): Untersuchungen zur Häufigkeit und Verteilung des Makrobenthos in der Unterelbe. Dipl.-A. Univ. Hamburg, 117 S.
- LEUSCHNER, C. & SCHERER, B. (1989): Fundamentals of an applied ecosystem research project in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. *Helgoländer Meeresunters.* 43, 565-574.
- LIEBZEIT, G. (1994): Forschung im Wattenmeer. In: LOZAN, J. L., RACHOR, E.; REISE, K., WESTERNHAGEN, H. VON & LENZ, W. (eds): Warnsignale aus dem Wattenmeer, Blackwell, Berlin, 321-325.
- LINDEGAARD, C. & DALL, P. (1988): Abundance and distribution of Oligochaeta in the exposed littoral zone of Lake Esrom, Denmark. *Arch. Hydrobiol. / Suppl.* 81, 533-562.
- LORENZEN, C. (1967): Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 12, 343-346.
- LINKE, O. (1939): Die Biota des Jadebusens. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 1, 201-348.
- LOZAN, J. L., RACHOR, E., REISE, K., WESTERNHAGEN, H. VON & LENZ, W. (1994): Warnsignale aus dem Wattenmeer. Blackwell, Berlin, 387 S.
- LOZAN, J. L. & KAUSCH, H. (1996): Warnsignale aus Flüssen und Ästuaren. Blackwell, Berlin, Wien, 389 S.
- MACIOLEK, N. J. (1984): New records and species of *Marenzelleria* Mesnil and *Scolecopides* Ehlers (Polychaeta; Spionidae) from northeastern North America. In: HUTCHINGS, P. A. (ed) Proc. First Internat Polychaete Conf., Sydney. The Linnean Society of New South Wales, 48-62.
- MATHER, J. & CHRISTENSEN, O. (1988): Surface movements of earthworms in agricultural land. *Pedobiologia* 32, 399-405.
- MCINTYRE, A. D. & PEARCE, J. B. (1980): Biological effects of marine pollution and the problems of monitoring. *Rapp. P. -v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 179, 343 S.
- McLUSKY, D. (1981): The estuarine ecosystem. Blackie & Son Ltd., Glasgow, pp. 150.
- McLUSKY, D., TEARE, M. & PHIZACKLEA, P. (1980): Effects of domestic and industrial pollution on distribution and abundance of aquatic oligochaetes in the Forth Estuary. *Helgol. Meeresunters.* 33, 384-392.
- MELTOFTE, H., BLEW, J., FRIKKE, J., RÖSNER, H.-U. & SMIT, C. J. (1994): Numbers and distribution of waterbirds in the Wadden Sea. IWRB Publ. 34; Wader Study Group Bull. 74, special issue; CWSS, Wilhelmshaven, pp. 192.
- MEYER, H., FOCK, H., HAASE, A., REINKE, H.-D. & TULOWITZKI, I. (1995): Structure of the invertebrate fauna of salt marshes of the Wadden Sea Coast of Schleswig-Holstein influenced by sheep grazing. *Helgol. Meeresunters.* 49, 563-589.
- MICHAELIS, H. (1978): Zur Morphologie und Ökologie von *Polydora ciliata* und *Polydora ligni* (Polychaeta, Spionidae). *Helgol. wiss. Meeresunters.* 31, 102-116.
- MICHAELIS, H. (1983): The invertebrates of the estuaries of the rivers. In: DANKERS, N., KÜHL, H. & WOLFF, W. (eds) Invertebrates of the Wadden Sea. Ecology of the Wadden Sea Report No. 4, 158-188.

- MICHAELIS, H. (1987): Bestandsaufnahme des eulitoralen Makrobenthos im Jadebusen in Verbindung mit einer Luftbild-Analyse. Jahresber. Forschst. Küste Norderney 38, 1-97.
- MICHAELIS, H. & BÖHME, B. (1994): Benthosforschung im Ostfriesischen Wattenmeer. Forschungsbericht 108 02 085/02, UBA-FB 93-101/13, 73 S.
- MICHAELIS, H., FOCK, H., GROTHAHN, M. & POST, D. (1992): The status of the intertidal zoobenthic brackish water species in estuaries of the German Bight. Neth. J. Sea Res. 30, 207-210.
- MICHAELIS, H. & REISE, K. (1994): Langfristige Veränderungen des Zoobenthos im Wattenmeer. In: LOZAN, J. L., RACHOR, E., REISE, K., WESTERNHAGEN, H. VON & LENZ, W. (eds.) Warnsignale aus dem Wattenmeer, Blackwell, Berlin, 106-117.
- MICHAELSEN, E. (1927): Oligochaeta. In: GRIMPE, G. & WAGLER, E. (Hrsg.) Die Tierwelt der Nord- und Ostsee Tl. VIc. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 1-44.
- MILLS, E., PITTMANN, K. & MUNROE, B. (1982): Effect of preservation on the weight of marine benthic invertebrates. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39, 221-224.
- MINISTER FÜR ERN. LANDW. UND FORSTEN SCHLESWIG-HOLSTEIN (1985): Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer. Heft 23, 44 S.
- MÖLLER, P. & ROSENBERG, R. (1982): Production and abundance of the amphipod *Corophium volutator* on the west coast of Sweden. Neth. J. Sea. Res. 16, 127-140.
- MÜLLER, W. S. (1994a): Zur Genese der Marschböden. I. Der Einfluß von Sediment- und Bodengefüge. Z. Pflanzenernährung Bodenk. 157, 1-9.
- MÜLLER, W. (1994b): Zur Genese der Marschböden. II. Kalksedimentation, Entkalkung. Z. Pflanzenernährung Bodenk. 157, 333-343.
- NAKAMURA, Y. (1984): Aspects of colonization by *Enchytraeus albidus* (Enchytraeidae) and *Sinella curviseta* (Collembola) in Niimi waste water treatment trench. Pedobiologia 26, 381-386.
- NEWELL, R. C. (1979): Biology of intertidal animals. Marine Ecological Surveys Ltd., Faversham, pp. 555.
- NIELSEN, C. & CHRISTENSEN, B. (1959): The Enchytraeidae – Critical revision and taxonomy of European species. Natura Jutlandica 8-9, pp. 160.
- NIELSEN, C. & CHRISTENSEN, B. (1961): The Enchytraeidae – Critical revision and taxonomy of European species. Natura Jutlandica Suppl. 1, pp. 23.
- NIELSEN, C. & CHRISTENSEN, B. (1963): The Enchytraeidae – Critical revision and taxonomy of European species. Natura Jutlandica Suppl. 2, pp. 19.
- OBERT, B. (1982): Bodenfauna der Watten und Strände um Borkum – Emsmündung. Jahresber. der Forschungsst. f. Insel- und Küstenschutz der Nieders. Wasserwirt. 33, 139-165.
- ODUM, E. P. (1980): Grundlagen der Ökologie. Thieme, Stuttgart, Bd. 1 u. 2, 836 S.
- PEARCE, J. B. (1980): The effects of pollution and the need for long-term monitoring. Helgol. wiss. Meeresunters. 34, 207-220.
- PEARSON, T. H. (1980): Marine pollution effects of pulp and paper industry wastes. Helgoländer Meeresunters. 33, 340-365.
- PERKINS, E. J. (1974): The biology of estuaries and coastal waters. London, New York, pp. 678.
- PFANNKUCHE, O. (1974): Zur Systematik und Ökologie naidomorpher Brackwasseroligochaeten. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 71, 115-134.
- PFANNKUCHE, O. (1980): Distribution and abundance of Tubificidae and Naididae (Oligochaeta) in a brackish – water fjord with special reference to the mesohaline zone. Neth. Journ. of Sea Res. 14, 78-93.
- PFANNKUCHE, O., JELINEK, H. & HARTWIG, E. (1975): Zur Fauna eines Süßwasserwattes im Elbe-Ästuar. Arch. Hydrobiol. 76, 475-498.
- RAABE, E.-W. (1981): Über das Vorland der östlichen Nordsee-Küste. Mitt. A. G. Geobotanik Schl.-H. u. Hbg. 31, 1-118.
- RAT DER SACHVERSTÄNDIGEN FÜR UMWELTFRAGEN (1980): Umweltprobleme der Nordsee. Sondergutachten, Stuttgart und Mainz, 503 S.
- REINKE, H.-D. (1989): Monitoring – Umweltüberwachung im Wattenmeer. Wattenmeer International 4/89, 8-9.
- 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 pp. 191.

- REISE, K. (1994): Changing life under the tides of the Wadden Sea during the 20 th Century. *Ophelia* Suppl. 6, 117-125.
- REISE, K. (1995): Predictive ecosystem research in the Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters.* 49, 495-505.
- 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.
- REISH, D. J. (1980): Effects of domestic wastes on the benthic marine communities of southern California. *Helgoländer Meeresunters.* 33, 377-383.
- REMANE, A. (1940): Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In: GRIMPE, G. & WAGLER, E. (Hrsg.) *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee* Tl. 1.a . Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 1-238.
- REMANE, A. (1955): Die Brackwasser-Submergenz und die Umkomposition der Coenosen in Belt- und Ostsee. *Kieler Meeresforschungen* 11, 59-73.
- RHODE, B. (1986): Langfristige Bestandsänderungen der makrobenthischen Fauna im Watt bei Norderney: Non-dominante Arten. *Jahresber. der Forschungsst. f. Insel- und Küstenschutz des Nieders. Landesamtes f. Wasserwirt.* 37, 147-174.
- RIECKEN, U., RIES, U., SSYMANK, A., MERCK, T. & NORDHEIM, H. VON (1995): Rote Liste der Biotoptypen des deutschen Wattenmeer- und Nordseebereichs. *Schr.-R. f. Landschaftspfl. u. Natursch.* 44, 15-38.
- RIEDEL-LORJE, J.-C., KOHLA, U. & VAESSEN, B. (1995): Das Vordringen ausgewählter Bodentiere im Elbe-Ästuar als Indikation für eine Verlagerung der oberen Brackwassergrenze. *Dt. Gewässerkundl. Mitteil.* 39, 137-145.
- RIESEN, W. & REISE, K. (1982): Macrobenthos of the subtidal Wadden Sea: revisited after 55 years. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 35, 409-423.
- ROBERTSON, A. (1979): The relationship between annual production: Biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia* 38, 193-202.
- ROSS, D. J. (1988): Modifications to the fumigation procedure to measure microbial biomass C in wet soils under pasture: influence on estimates of seasonal fluctuations in the soil biomass. *Soil Biol. Biochem.* 20, 377-383.
- ROSS, D. J. (1989): Estimation of soil microbial C by a fumigation-extraction procedure: Influence of soil moisture content. *Soil Biol. Biochem.* 21, 767-772.
- RUHMOHR, H., BREY, T. & ANKAR, S. (1987): A compilation of biometric conversion factors for benthic invertebrates of the Baltic Sea. *The Baltic Marine Biologists Publ.* 9, 56 S.
- RUSEK, J. (1982): European *Mesaphorura* species of the *sylvatica* group (Collembola, Onychiuridae, Tullbergiinae). *Acta ent. bohemoslov.* 79, 14-30.
- RYL, B. (1977): Enchytraeids (Oligochaeta, Enchytraeidae) on rye and potato fields in Turew. *Ekol. pol.* 25, 519-529.
- SCHACHTSCHNABEL, P., BLUME, H., BRÜMMER, G., HARTGE, K. & SCHWRTMANN, U. (1992): *Lehrbuch der Bodenkunde*, 13. Auflage. F. Enke Verlag, Stuttgart, 491 S.
- SCHELLENBERG, A. (1942): Crustacea – Amphipoda. In: DAHL, F. (Hrsg.) *Die Tierwelt Deutschlands* 40. Teil. Fischer, Jena.
- SCHINNER, F., ÖHLINGER, R. & KANDELER, E. (1991): *Bodenbiologische Arbeitsmethoden*. Springer, Berlin, Heidelberg, 213 S.
- SCHMIDT, P. (1969): Die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeiten-Sandstrand der Nordsee-Insel Sylt-II. Quantitative Verteilung und Populationsdynamik einzelner Arten. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 54, 95-174.
- SCHÜTZ, L. (1965): Über Verbreitung, Ökologie und Biologie des Brackwasserpolychaeten *Manayunkia aestuarina* (BOURNE), insbesondere an den Küsten Schleswig-Holsteins. *Faun. Mitteil. aus Norddt.* 2, 226-234.
- SCHÜTZ, L. (1966): Ökologische Untersuchungen über die Benthosfauna im Nordostseekanal – II. Autökologie der vagilen und hemisessilen Arten im Bewuchs der Pfähle: Mikro- und Mesofauna. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 51, 633-685.
- SCHULTE, G. (1973): Vertikalwanderungen küstenbewohnender Milben (Acari, Oribatei). *Netherl. J. Sea Res.* 7, 68-80.
- SCHWINGHAMER, P., HARGRAVE, B., PEER, D. & HAWKINS, C. (1986): Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in intertidal benthic community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 31, 131-142.

- SELLNICK, M. (1929): Formenkreis Hornmilben. In: BROHMER, P., EHRMANN, P. & ULMER, G. (Hrsg.) Tierwelt Mitteleuropas 4(4). Leipzig, 42 S.
- SELLNICK, M. (1969): Formenkreis Hornmilben, Nachtrag. In: BROHMER, P., EHRMANN, P., ULMER, G. (Hrsg.): Tierwelt Mitteleuropas 3 (4). Quelle & Meyer, Leipzig, 45-134.
- SELLNICK, M. & FORSSLUND, K.-H. (1952): Die Gattung *Carabodes* C. L. Koch 1836 in der schwedischen Bodenfauna (Acar. Oribat.). Arkiv för Zoologi 4, 367-390.
- SELLNICK, M. & FORSSLUND, K.-H. (1954): Die Camisiidae Schwedens (Acar. Oribat.). Arkiv för Zoologi 8, 473-530.
- SHACKLEY, S. (1981): The intertidal soft sediments and their macrofauna in the Greater Swansea Bay area (Worm's Head to Nash Point), South Wales. Est. Coast. Shelf Sci. 12, 535-548.
- SHAFFER, P. L. (1983): Population ecology of *Heteromastus filiformis* (Polychaeta; Capitellidae). Neth. Journ. of Sea Res. 17, 106-125.
- SIMS, R. & GERARD, B. (1985): Earthworms. E. J. Brill Publ. Company, Leiden, London, pp. 171.
- SMIT, H., DUDOK HEEL VAN, H. & WIERSMA, S. (1993): Biovolume as a tool in biomass determination of Oligochaeta and Chironomidae. Freshwater Biology 29, 37-46.
- SOUTHWOOD, T. (1978): Ecological methods. 2nd edition. Chapman and Hill, London, New York, pp. 524.
- SPARLING, G. & WEST, A. (1988): A direct extraction method to estimate soil microbial C: calibration in situ using microbial respiration and ¹⁴C labelled cells. Soil Biol. Biochem. 20, 337-343.
- SPERBER, Chr. (1950a): A taxonomical study of the Naididae. Zool. Bidrag Uppsala 28, 1-296.
- SPERBER, Chr. (1950b): A guide for the determination of European Naididae. Zool. Bidrag Uppsala 29, 45-78.
- SSYMANK, A. & DANKERS, N. (1996): Red List of biotopes and biotope complexes of the Wadden Sea Area. Helgoländer Meeresunters. 50, Suppl., 9-37.
- STANDEN, V. (1973): The production and respiration of an enchytraeid population in blanket bog. J. Anim. Ecol. 42, 219-245.
- STEMLE, F. (1985): Biomass and estimated productivity of the benthic macrofauna in the New York Bight: A stressed coastal area. Est. Coast. Shelf Sci. 21, 539-554.
- STOCK, M. et al. (1996): Ökosystemforschung Wattenmeer – Synthesebericht: Grundlagen für einen Nationalparkplan. Schr.-R. des Nationalparks Schl.-Holst. Wattenmeer 8, 784 S.
- STRENZKE, K. (1952): Untersuchungen über die Tiergemeinschaft des Bodens. Die Oribatiden und ihre Synusien in den Böden Norddeutschlands. Zoologica 104, 1-173.
- STRENZKE, K. (1955): Thalassobionte und thalassophile Collembola. In: GRIMPE & WAGLER (Hrsg.) Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lf. 36, Teil XI f2. Akadem. Verlagsanstalt, Leipzig, 1-52.
- STRICKLAND, J. & PARSONS, T. (1968): A practical handbook of seawater analysis. Fisheries Research Board of Canada Bulletin 167, 311 S.
- TATE, K., ROSS, D. & C. Feltham (1988): A direct extraction method to estimate soil microbial C: effects of experimental variables and some different calibration procedures. Soil. Biol. Biochem. 20, 329-335.
- THAMDRUP, H. M. (1935): Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna. Medd. Dan. Fisk. Havmders 10, 1-225.
- THEEDE, H. (1978): Das Laboratoriumsexperiment in der ökophysiologischen Analyse mariner Ökosysteme. Verh. Ges. Ökol. 6, 59-65.
- THOMPSON, T. & BROWN, G. (1976): British opisthobranch molluscs. Academic Press, London, New York, 203 S.
- UDE, H. (1929): Würmer oder Vermes. In: DAHL, F. (Hrsg.) Die Tierwelt Deutschlands Tl. 15, G. Fischer Verlag, Jena, 1-128.
- VERWEY, J. (1982): The cockle *Cerastoderma edule*. In: WOLFF, W. J. (ed) Ecology of the Wadden Sea. Vol 1, 4, A. A. Balhema, Rotterdam, pp. 115-4/116.
- WEIGMANN, G. (1969): Zur Taxonomie der europäischen Schelorbitatidae mit der Beschreibung von *Topobates holsaticus* n. sp. Senckenbergiana biol. 50, 421-432.
- WEIGMANN, G. (1973a): Zur Ökologie der Collembolen und Oribatiden im Grenzbereich Land – Meer (Collembola, Insecta – Oribatei, Acari). Z. wiss. Zool. 186, 295-391.
- WEIGMANN, G. (1973b): Zur Phänologie von Collembolen im Einflußbereich des Meeres. Faun.-Ökol. Mitt. 4, 185-196.
- WEIGMANN, G. (1975): Labor- und Freilanduntersuchungen zur Generationsdauer von Oribatiden (Acari: Oribatei). Pedobiologia 15, 133-148.

- WEIGMANN, G. & KRATZ, W. (1981): Die deutschen Hornmilbenarten und ihre ökologische Charakteristik. Zool. Beitr. (N.F.) 27, 459-489.
- WEIGMANN, G. (1984): Structure of oribatid mite communities in the soils of urban areas. Acarology 6, 917-923.
- WEIGMANN, G. (1993): Zur Bedeutung von Bodenarthropoden für die Funktion und die Kennzeichnung von Ökosystemen. Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent. 8, 479-487.
- WHITNEY, D. & DARLEY, W. (1979): A method for the determination of chlorophyll a in samples containing degradation products. Limnol. Oceanogr. 24, 183-186.
- WIEDERHOLM, T. & ERIKSSON, L. (1977): Effects of alcohol-preservation on the weight of some benthic invertebrates. Zoon 5, 29-31.
- WILHELMSSEN, U. (1995): Ökosystemforschung Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer – Zwischenbilanz einer angewandten Naturschutzforschung. Seevögel 16, 53-56.
- WILLMANN, C. (1931): Moosmilben oder Oribatiden (Cryptostigmata). In: DAHL, F. (Hrsg.) Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. Fischer, Jena, 200 S.
- WILLMANN, R. (1989): Muscheln und Schnecken der Nord- und Ostsee. Neumann-Neudamm, Melsungen, 310 S.
- WITTE, F. & WILDE DE P. A. W. J. (1979): On the ecological relation between *Nereis diversicolor* and juvenile *Arenicola marina*. Neth. Journ. of Sea Res. 13, 394-405.
- WOAS, S. (1986): Beitrag zur Revision der Oppioidea sensu Balogh, 1972 (Acari, Oribatei). Andrias 5, 21-224.
- WOHLBERG, E. (1937): Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. Helgol. wiss. Meeresunters. 1, 1-92.
- WOLFF, W. J. (Hrsg.) (1983): Ecology of the Wadden Sea. Bd. 1 - 3, A. A. Balkema, Rotterdam.
- WOLF, D. L. (1980): Biological monitoring for environmental effects. Lexington, Toronto.
- ZIEGELMEIER, E. (1957): Die Muscheln (Bivalvia) der deutschen Meeresgebiete. Helgol. wiss. Meeresunters. 6, 1-51.
- ZIEGELMEIER, E. (1966): Die Schnecken (Gastropoda, Prosobranchia) der deutschen Meeresgebiete und brackigen Küstengewässer. Helgol. wiss. Meeresunters. 13, 1-61.
- ZIEGELMEIER, E. (1970): Über Massenvorkommen verschiedener makrobenthaler Wirbelloser während der Wiederbesiedlungsphase nach Schädigungen durch katastrophale Umwelteinflüsse. Helgol. wiss. Meeresunters. 21, 9-20.

