

Möglichkeiten der Wiederbesiedlung von Wattflächen nach »Umweltkatastrophen«

Von Wilfried Heiber*

1. Einleitung

Die tierische Lebensgemeinschaft des Wattenmeerbodens, das Zoobenthos, ist im Vergleich zu den Gemeinschaften anderer Meeresgebiete besonders produktiv. Die hohe Sekundärproduktion des Zoobenthos wird ermöglicht durch ein reiches Nahrungsangebot infolge hoher pflanzlicher Produktion in den vorgelagerten küstennahen Flachwässern und im Wattenmeer selbst.

Obwohl somit den Bodentieren des Eulitoral, nämlich des bei Ebbe trockenfallenden Bereiches zwischen der Niedrig- und der Hochwasserlinie, eine gute Nahrungsgrundlage gegeben ist, sind die einzelnen Tiergemeinschaften des Watts relativ artenarm. Die geringere Artendichte ist bedingt durch verschiedene wechselhafte (»extreme«) Umwelteinflüsse, denen die Organismen des Wattenmeeres in stärkerem Maße unterworfen sind als jene tieferer Meeresgebiete. Extreme natürliche Umweltfaktoren dieser Art, die über die wechselhaften Verhältnisse im Tidenzyklus hinausgehen, sind Abtrag und Auflagerung von Sedimenten bei Stürmen, Verlagerung von Prielen und Rinnen, Aussüßung oder Aussalzung, Temperaturschwankungen, Gefrieren oder Abtrocknen des Bodens. Da diese Ereignisse im allgemeinen witterungsbedingte Ursachen haben, treten sie meist großräumig auf. Bei entsprechender Schwere können sie auch zu katastrophalen Einbrüchen in die Populationen führen. Umweltkatastrophen dieser Art sind durchaus eine natürliche Erscheinung im Wattenmeer.

Eine auf Dauer erfolgreiche Besiedlung des Wattenmeeres wird daher nur jenen Arten möglich sein, die in der Lage sind, schwere Verluste der Bestände rasch auszugleichen. Voraussetzung einer erfolgreichen Wiederbesiedlung sind überlebende Restpopulationen und geeignete Ausbreitungs- und Ansiedlungsstrategien. Welche Möglichkeiten hier den einzelnen Arten zur Verfügung stehen und wie sie von ihnen genutzt werden, ist bisher erst zum Teil geklärt.

Am Beispiel extrem kalter Winter sollen daher zunächst die Auswirkungen einer derartigen »Umweltkatastrophe« auf die Bodenfauna des Wattenmeeres beschrieben werden (Abschn. 2.1). Bei diesem Kapitel handelt es sich um eine Zusammenfassung von Literaturdaten.

Anschließend wird das Ausbreitungspotential der im allgemeinen von Kälte

schwer betroffenen Arten untersucht (Abschn. 2.2). Hier sollen insbesondere die relative Bedeutung der verschiedenen Altersstadien einer Art für den Besiedlungsprozeß, ihre Herkunft und ihre jahreszeitliche Einbindung dargestellt werden. Grundlage dieses zweiten Ergebnisteils sind eigene Untersuchungen an der Driftfauna einer Wattstromrinne.

Neben der natürlichen Umwelt wirkt zunehmend auch der Mensch in die marinen Lebensgemeinschaften hinein. Gerade die küstennahen Flachwässer sind durch potentielle, vom Menschen verursachte Katastrophen gefährdet. Wie erfolgreich kann hier die Wattenfauna mit ihrem Inventar an Ausbreitungsstrategien sein? Am Beispiel von Ölverschmutzungen werden Schädigungen und Wiederbesiedlungsmöglichkeiten diskutiert.

2. Ergebnisse

2.1 Bisherige Erkenntnisse über die Auswirkungen extrem kalter Winter auf das Makrozoobenthos des Wattenmeeres

Unter den Berichten über katastrophale Umwelteinflüsse im Wattenmeer finden sich besonders häufig solche Literaturstellen, die die Auswirkungen extrem kalter Winter dokumentieren (u. a. BLEGVAD 1929, SMIDT 1944, CRISP et al. 1964, BEUKEMA 1979, REICHERT u. DÖRJES 1980, BUHR 1981). In allen Arbeiten werden schwere Schädigungen der Bodenfauna des Flachwassers beschrieben.

So konstatiert BLEGVAD (1929) in der Folge des Winters 1928/29 in Dänemark mehrfach 100% Mortalität bei der Miesmuschel *Mytilus edulis*, bis zu 95% Mortalität beim Pierwurm *Arenicola marina* und bis zu 80% Mortalität bei der Herzmuschel *Cerastoderma edule* und der Sandklaffmuschel *Mya arenaria*, außerdem teilweise hohe Verluste bei der Strandschnecke *Littorina littorea* und beim Wattringelwurm *Nereis diversicolor*. SMIDT (1944) beschreibt das Verschwinden von *Mya arenaria*, der Pfeffermuschel *Scrobicularia plana* und des Ringelwurms *Heteromastus filiformis* aus dem dänischen Watt im kalten Winter 1941/42. Nach KÜHL (1955) wurden die *Mytilus-Bänke* im Eulitoral durch den Eiswinter 1946/47 zu fast 100% zerstört, ebenso die *Cerastoderma-Bestände* auf allen höheren Wattflächen. Nach CRISP et al. (1964) verschwand *Scrobicularia plana* mit dem harten Winter 1962/63 weitgehend aus ihren Siedlungsgebieten im Eulitoral der Britischen Inseln, hohe Verluste erlitten auch *Cerastoderma edule* und der Bäumchenröhrenwurm *La-*

nice conchilega. Nach BUHR (1981) wurde infolge des quantitativen Absterbens einer dichtbesiedelten, 5 km² großen *Lanice-Siedlung* im wattennahen Sublitoral nach dem Winter 1978/79 auch die arten- und individuenreiche Begleitfauna schwer geschädigt. In der Tat lassen sich für alle häufigen Arten Hinweise auf erhebliche Verluste nach harten Wintern finden.

Gleichzeitig wird erkennbar, daß die einzelnen Arten unterschiedlich schwer durch kalte Winter betroffen sind. Um hier ein einheitlicheres Bild der winterbedingten Mortalität zu erhalten, als es sich aus der Vielzahl der Berichte über die Auswirkungen kalter Winter ergibt, wurde versucht, deren Ergebnisse zusammenzufassen. Hierzu mußten die Einzeldaten zum Teil unterschiedlich gewichtet werden. Insbesondere wurde berücksichtigt, ob den Autoren geeignete Zeitserien zum Vergleich zur Verfügung standen (z. B. BEUKEMA 1979), ob eine mögliche Ab- und Rückwanderung erfaßt werden konnte (z. B. HAUSER 1973) oder ob von Funden frisch abgestorbener Individuen berichtet wird.

Das Ergebnis der Literaturanalyse ist für die aufgrund ihrer Dichte und/oder Biomasse bedeutsamen Makrobenthosarten in Tab. 1 zusammengestellt. Die Gruppierung der Arten ist schematisch und soll vor allem der leichteren Orientierung dienen; naturgemäß finden sich daher Arten, die eine Zwischenstellung einnehmen (s. Bemerkungen, z. B. »Gruppe I?« = »mit Tendenz zu Gruppe I«).

Deutlich lassen sich jedoch zwei Gruppen von Species unterscheiden. Die erste Gruppe (A) umfaßt Arten, die höchstens in extrem kalten Wintern – wie sie durchschnittlich alle 10 bis 15 Jahre auftreten – schwere Verluste zeigen (»schwere Verluste«: mindestens 50%, häufig 70–100% Mortalität). Als »extrem kalt« werden die Winter 1928/29, 1939/40, 1941/42, 1946/47, 1962/63 und 1978/79 bezeichnet; das sind jene Winter seit 1891, die z. B. in Bremen Kältesummen von mindestens –300°C erreichten (REICHERT u. DÖRJES 1980). Innerhalb der Gruppe A lassen sich nochmals deutlich die Arten der Untergruppen I und II »mit Tendenz zu I« von jenen der Untergruppe III trennen. Schwere Verluste erleiden die Arten der ersten Untergruppen auch in extrem kalten Wintern nur in Sonder-situationen, z. B. infolge des Abtrocknens und Durchfrierens küstennaher Streifen nach anhaltenden Ostwindwetterlagen (DÖRJES 1980, REICHERT u. DÖRJES 1980). Eine andere derartige Sondersituation beschreibt MUUS (1967) für eine Station im oberen Litoral der Insel Seeland, als

* Schriftliche Fassung eines Vortrages; gehalten anläßlich des 75jährigen Jubiläums der Vogelwarte Helgoland, Ostern 1985

mehrere Dezimeter dickes Eis dem Boden über etwa drei Monate direkt auflag und die Wasserzirkulation unter dem Eis weitgehend unterbunden war. Als sehr winterresistent müssen aufgrund der Literaturangaben vor allem die Populationen der Wattschnecke *Hydrobia ulvae*, der Strandschnecke *Littorina littorea* und

der Plattmuschel *Macoma balthica* angesehen werden (s. Tab. 1). Die höhere winterbedingte Sterblichkeit von *Mytilus edulis* und *Scrobicularia plana* im Eulitoral ist kaum eine Folge direkter Kälteeffekte (BEUKEMA 1979), sondern steht vor allem im Zusammenhang mit bestimmten Eisgangverhältnissen.

Tabelle 1

Winterbedingte Sterblichkeit einiger Arten des Makrobenthos im Eulitoral des Wattenmeeres¹⁾. Erläuterungen im Text.

Winter mortality of some macrobenthic intertidal species in the Wadden Sea¹⁾. Further comments in the text.

Gruppe A.I.

– Arten, die in extrem kalten Wintern²⁾ höchstens in Ausnahmefällen schwere Verluste zeigen

– Species, which only seldomly suffer heavy losses even in severe winters²⁾

Hydrobia ulvae PENNANT

gegen Einfrieren im Sediment sehr unempfindlich; Winterwanderungen?

Littorina littorea L.

Winterwanderungen, gräbt sich auch ein

Macoma balthica L.

Gruppe II? Winterwanderungen?

Gruppe A.II.

– Arten, die in extrem kalten Wintern²⁾ überwiegend keine schweren Verluste zeigen

– Species, which predominantly do not suffer heavy losses even in severe winters²⁾

Eteone longa FABRICIUS

Gruppe I? – aber nur wenige Literaturstellen; Winterwanderungen?

Anaitides spec.

Gruppe I? – aber nur wenige Literaturstellen; Winterwanderungen?

Scoloplos armiger O.F. MÜLLER

Gruppe I? Winterwanderungen?

Arenicola marina L.

Gruppe I? Winterwanderungen

Heteromastus filiformis CLAPARÈDE

wenige Literaturstellen

Nereis diversicolor O.F. MÜLLER

Winterwanderungen?

Carcinus maenas L.

Winterwanderungen

Corophium volutator PALLAS

Mya arenaria L.

Gruppe III? Jungmuscheln deutlich empfindlicher als Alttiere

Pygospio elegans CLAPARÈDE

Gruppe III? vermutlich sehr schnelle Regeneration, deshalb Ermittlung der winterbedingten Sterblichkeit schwierig

Gruppe A.III

– Arten, die in mäßig kalten Wintern kaum, in extrem kalten Wintern²⁾ aber überwiegend schwere Verluste zeigen

– Species, predominantly suffering heavy losses in severe winters²⁾, but which hardly suffer in moderate cold winters

Mytilus edulis L.

Scrobicularia plana DA COSTA

Gruppe B.

– Arten, die in mäßig kalten Wintern häufig und in extrem kalten Wintern²⁾ immer schwere Verluste zeigen

– Species, always suffering heavy losses in severe winters²⁾; they suffer losses even in moderate cold winters

Cerastoderma edule L.

Lanice conchilega PALLAS

in kalten Wintern auch im Sublitoral schwere Einbrüche

Neptys hombergii SAVIGNY

¹⁾ Zusammengestellt nach / compiled by BLEGVAD 1929, LINKE 1939, KÖNIG 1943, zit. u. REICHERT u. DÖRJES 1980, SMIDT 1944, KÜHL 1955, WERNER 1956, KRISTENSEN 1957, CRISP et al. 1964, ZIEGELMEIER 1964, TIEDTKE 1964 zit. u. MOELLER 1966, JEPSSEN 1965, KÜHLMORGEN-HILLE 1965, HAMOND 1966, MOELLER 1966, MUUS 1967, HUGHES 1970, MICHAELIS 1970, HAUSER 1973, RASMUSSEN 1973, BEUKEMA et al. 1978, BEUKEMA 1979, BEUKEMA u. DE VLAS 1979, DÖRJES 1980, REICHERT u. DÖRJES 1980, BUHR 1981

²⁾ »extrem kalte Winter« / »severe winters«: zum Beispiel die Winter / for example the winters 1928/29, 1939/40, 1941/42, 1946/47, 1962/63, 1978/79

Friert z.B. *Mytilus*, die auf dem Watt Bänke bildet, im Eis ein (BLEGVAD 1929) oder werden unter der Schubwirkung des Eises solche Bänke erodiert oder die oberflächennah siedelnden *Scrobicularia* aus dem Boden freigesetzt (DÖRJES 1980), kommt es zu den Verlusten. Nach HUGHES (1970) könnte die Wintermortalität von *Scrobicularia plana* allerdings auch eine Folge der Kombination von langer Kälte und geringem Salzgehalt (s. a. übernächster Abschnitt – Tauperiode) sein.

Von allen bisher aufgeführten Arten setzen sich deutlich jene der Gruppe B ab. Nach BEUKEMA (1979) sind bei allen drei Arten Überlebensrate im Winter und Wintertemperaturen positiv signifikant korreliert. In Wintern, die kälter als der Durchschnitt sind, erhöht sich die Mortalitätsrate erheblich (BEUKEMA 1979). In allen extrem kalten Wintern geht die Mortalitätsrate – vor allem von *Cerastoderma* und *Lanice* – in weiten Bereichen des Eulitorals gegen 100%.

Neben den bereits angesprochenen Faktoren wird die Wintermortalität von einer Reihe weiterer Parameter bestimmt. Zusammenfassend sind zu nennen: Kälteresistenz, Siedlungstiefe und damit zusammenhängend Schutz vor Kälte und vor der mechanischen Wirkung des Eises, horizontale und vertikale Vagilität der Art, außerdem Wasserbedeckungszeit, O₂-/H₂O- und Salinitätsverhältnisse (ausführliche Diskussion dieser Faktoren siehe BLEGVAD 1929, SMIDT 1944, CRISP et al. 1964, HAUSER 1973, BEUKEMA 1979, REICHERT u. DÖRJES 1980). Eine besondere Bedeutung für das Überleben in Eiswintern kommt der Tauperiode im Frühjahr zu. Intensive Sonneneinstrahlung und rapide Erwärmung können zu besonders abrupten Änderungen der Salinitätsverhältnisse und katastrophal niedrigen Sauerstoffwerten unter dem Eis führen. Unter diesen Bedingungen erlitt z.B. *Scrobicularia* nach dem Eiswinter 1962/63 in Dänemark erhebliche Verluste (MUUS 1967). Im Einzelfall wird die Überlebensrate einer Art je nach Stärke und Kombination der Belastungsfaktoren unter den örtlichen Verhältnissen modifiziert.

Unter den genannten Möglichkeiten der Anpassung der Wattbodenfauna an strenge Winter soll nur jene der horizontalen Vagilität nochmals hervorgehoben werden. Die sich in Tabelle 1 ergebende Wintersterblichkeit der einzelnen Arten legt nahe, daß diesem Faktor eine besondere Bedeutung zukommt. Für alle Arten, die in Gruppe A unter I und unter II »mit Tendenz zur I« zusammengefaßt sind, finden sich in der Literatur Hinweise auf winterliche Wanderungen. Führen diese Wanderungen die Tiere vorübergehend aus dem oberen Eulitoral in tiefere Bereiche, wo sie den Winter besser überstehen und erfolgt später eine Rückwanderung, so soll von »Winterwanderungen« gesprochen werden (s. Tab. 1, Bemerkungen: Winterwanderungen). Ausdrücklich erwähnt werden Winterwanderungen

bisher für *Littorina littorea* (BLEGVAD 1929, CRISP et al. 1964, RASMUSSEN 1973, REICHERT u. DÖRJES 1980), *Arenicola marina* (WERNER 1956, Hinweise auch bei SMIDT 1951) und *Carcinus maenas* (KLEIN BRETELER 1976). Aber auch für *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Eteone longa*, *Anatides mucosa*, *Scoloplos armiger* und außerdem *Nereis diversicolor* finden sich in den Arbeiten von BLEGVAD (1929), HAUSER (1973) und REICHERT u. DÖRJES (1980) – s. zum Teil Originaldaten – Hinweise auf eine derartige Mobilität im Winter: Der Rückgang der Dichte in der Kältephase, keine oder nur wenige Totfunde und eine schnelle Wiederbesiedlung der Wattflächen durch ältere Individuen im Anschluß an die Kälteperiode deuten eher auf eine Ab- und Rückwanderung (Winterwanderung) als auf lediglich allgemeine Vagilität zu dieser Jahreszeit.

Im Gegensatz zu den mobileren unempfindlichen Arten sind die Vertreter der Gruppen A. III. und B weitgehend immobil. Keine Hinweise auf eine Wanderbereitschaft im Winter finden sich für *Scrobicularia* und *Lanice*. Bei vereinzelt auf dem Watt gefundenen Miesmuscheln handelt es sich nach Meinung verschiedener Autoren um Exemplare, die von Wellen und Eis losgerissen wurden. Für *Nephtys hombergii*, *Lanice conchilega* und *Cerastoderma edule* schließt BEUKEMA (1985) aus, daß Winterwanderungen bei diesen Arten einen signifikanten Beitrag zur Erhöhung der Überlebensrate leisten. Auch die Daten von HAUSER (1973) und REICHERT u. DÖRJES (1980) lassen eine Winterwanderung von *Nephtys* nicht erwarten. Bemerkenswerterweise beobachteten BLEGVAD (1929) und REICHERT u. DÖRJES (1980), daß ältere Herzmuscheln im Juli bzw. August die nach dem kalten Winter unbesiedelten Flächen vom Sublitoral her wiederbesiedelt hatten. Selbst wenn hier einige Individuen dieser Art eine Winterwanderung durchführen sollten, dürften diese Tiere angesichts der nachgewiesenermaßen hohen Wintermortalität jedoch nur einen Bruchteil der gesamten Population stellen.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Wintersterblichkeit für die meisten Arten nur selten katastrophale Ausmaße annimmt. Auf der anderen Seite sind die Arten der Gruppe A. III. und B häufiger und alle anderen Arten zumindest gelegentlich darauf angewiesen, katastrophale Populationseinbrüche auszugleichen.

2.2 Wiederbesiedlungs- und Ausbreitungspotential des Makrozoobenthos – Untersuchungen im Wurster Watt

Die Wiederbesiedlung von Wattflächen ist vor allem von folgenden drei Faktoren abhängig:

– der Existenz von Rückzugs- oder Restpopulationen, von denen aus die Wiederbesiedlung erfolgen kann,

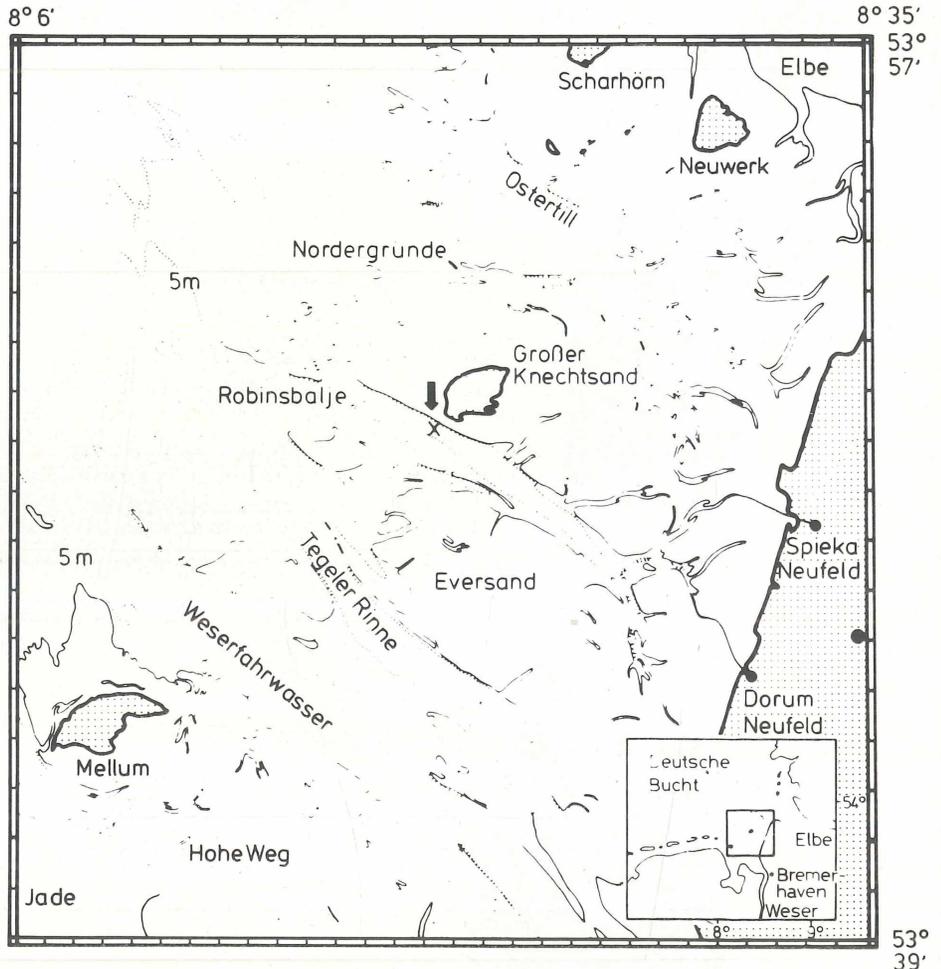


Abb. 1: Untersuchungsgebiet mit Station der Probennahme in der Stromrinne (Robinsbalje). Tiefenlinien: dick ausgezogen – Mittleres Tidenhochwasser; dünn ausgezogen – Mittleres Springtidenniedrigwasser; dünn gepunktet – 5 m unter Springniedrigwasser. Area of investigation and sampling station in the tidal channel (Robinsbalje/Wurster Watt-German Bight). Depth lines: broad solid line – high water; thin solid line – mean spring low water –; thin broken line – 5 m below mean spring low water.

- einer Ausbreitung – ausgehend von diesen Populationen – in die siedlungsfreien Flächen, im allgemeinen driftend unter Nutzung der Tidenströmung,
- günstigen Voraussetzungen für die Neuansiedlung auf der Siedlungsfläche selbst.

Zur Klärung von Fragen, die im Zusammenhang mit den ersten beiden Faktoren stehen, wurden seit 1981 Untersuchungen in einer großen Stromrinne (Robinsbalje) im Wurster Watt durchgeführt. An einer Station am Großen Knechtsand (Abb. 1) wurden zu verschiedenen Tidephasen unter anderem Larvenplankton und driftendes Makrobenthos mit mehreren Geräten und Maschenweiten zwischen 40 und 4000 μ gesammelt. 1982 wurde die Station von Anfang Februar bis Anfang November alle 2–3 Wochen angefahren (Beschreibung des Untersuchungsgebietes s. HEIBER 1985).

Unter anderem wurden folgende Fragen untersucht:

1. Welche Arten des Makrozoobenthos treten driftend auf? Handelt es sich um Larven, postlarvale oder adulte Stadien?

2. Zu welcher Jahreszeit und in welcher Dichte treten die einzelnen Formen auf?
3. Lassen sich gerichtete Driftvorgänge zwischen offener See und Wattenmeer beobachten?

Wie sich aus Abschnitt 2.1 ergibt, sind *Mytilus edulis*, *Scrobicularia plana* und besonders *Cerastoderma edule*, *Lanice conchilega* und *Nephtys hombergii* aufgrund ihrer höheren Wintermortalität relativ häufig von katastrophalen Schädigungen mit Verlusten von bis zu 100% im Eulitoral betroffen. Die Neubesiedlung kann in diesen Fällen nur vom Sublitoral, d. h. von den Wattrinnen und von der offenen See aus erfolgen (s. o.). In Tabelle 2 ist das Wiederbesiedlungs- und Ausbreitungspotential dieser Arten im Untersuchungsgebiet nach einem milden Winter für das Jahr 1982 dargestellt. Die Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- *Mytilus*, *Cerastoderma* und *Nephtys* werden im Plankton, als Postlarvale/Juvenile und als ältere Stadien in der Driftfauna nachgewiesen. *Lanice* war nur mit Larven, *Scrobicularia* war gar nicht vertreten.

Tab. 2: Ausbreitungs- und Wiederbesiedlungspotential einiger Makrobenthosarten. Driftdichten einzelner Altersgruppen und Zeit (Jahreszeit, Tidenphase), zu der sie in der Driftfauna einer großen Wattstromrinne vertreten sind. Nach Untersuchungen in der Robinsbalje/Wurster Watt, Februar bis November 1982

Potential of spread and repopulation of some macrobenthic species. Drift densities of various age-stages and time (season, tidal phase), when they are present in the driftfauna of a large tidal channel. On the basis of investigations in the Robins-balje/Wurster Watt, February to November 1982

Art/species	Ausbreitungs- und Wiederbesiedlungspotential der Altersgruppe/Potential of spread and repopulation of the age-stage		
	Larven/larvae	Postlarvale-Juvenile/ postlarvae-juveniles	Ältere Stadien/older individuals
<i>Mytilus edulis</i> L.	Mai–Oktober Maximum Ende Juni (9000 Ind./m ³) Dichten in der späten Flutphase sehr viel höher als in der späten Ebbephase	Februar–November Maximum Anfang Juli (15 Ind./m ³ , 0,5–3 mm), im Frühjahr und Herbst Einzelexemplare dieser Größe Späte Ebbe- und späte Flutphase	Februar–März Einzelexemplare, max. 6 Ind. in einem Grundnetzfang (10–60 mm), im Mai 2 Tiere im Grundnetz Überwiegend Flutphase
<i>Cerastoderma edule</i> L.	Juni–Nov. (<i>Cerastoderma spec.</i>) Maximum Ende Juli (1300 Ind./m ³) Dichten in der späten Flut- und Ebbephase ähnlich hoch	Juni–Oktober (<i>Cerastoderma spec.</i>) Maximum Anfang August (50 Ind./m ³ , 0,5–1 mm), im Herbst Einzelexemplare dieser Größe; 2 Individ. von 4 mm im Juli Späte Ebbe- und späte Flutphase	Februar 15 Ind. (10–14 mm) in einem Grund- netzfang, keine weiteren Fänge Nur Flutphase
<i>Scrobicularia plana</i> DA COSTA	Keine Fänge	Keine Fänge	Keine Fänge
<i>Nephtys hombergii</i> SAVIGNY	Juni–Juli (<i>Nephtys spec.</i>) Maximum Ende Juni (120 Ind./m ³) Dichte in der späten Flutphase höher	Juli–September Einzelexemplare Februar (10 mm), Ende Juli (6 mm), Anfang August (20–25 mm) und Sept. (30 mm) Späte Ebbe- und späte Flutphase	Februar–April Im Februar nur in 1 Fang (6 Ind./380 m ³), im März regelmäßig (durchschnittl. 2 Ind./1000 m ³) Einzeltiere im Mai, Juli und September Im Februar, Mai, Juli und September nur in Ebbe, im März/April Ebbe und Flut
<i>Lanice conchilega</i> PALLAS	Mai–Oktober Maximum Ende Juni (1200 Ind./m ³) Dichten in der späten Flutphase höher	Keine Fänge	Keine Fänge

– Die abgesehen von den Larvenstadien höchsten Dichten stellen bei *Mytilus* und *Cerastoderma* Postlarvale/Juvenile und bei *Nephtys* die älteren Stadien.

– Saisonal gesehen sind die Arten mit ihren Larven und Postlarvalen/Juvenilen vor allem im Sommer und mit ihren älteren Stadien überwiegend im Winter in der Driftfauna vertreten. Das Maximum der Postlarvalen-/Juvenilenphase von *Mytilus* und *Cerastoderma* schließt jahreszeitlich direkt an das Larvenmaximum an.

– Bemerkenswert ist das in dieser Ausprägung nur bei den älteren Tieren zu beobachtende stoßweise Auftreten: trotz Beprobung »rund um die Uhr« (12 Hols in 24 Stunden) konzentrieren sich die gefangenen Individuen teilweise auf einen einzigen Hol.

– Alle 4 nachgewiesenen Arten sind in der Flutphase im Vergleich zur Ebbe gut, des öfteren sogar deutlich besser vertreten. In allen Fällen ist das Potential zur Ausbreitung vom Sublitoral aus vorhanden.

– Feststellungen, nach denen einzelnen Formen – teilweise auch nur zu bestimmten Jahreszeiten – ausschließlich in der Ebbe oder in der Flut oder aber in einer Halbtide in eindeutig höherer

Dichte als in der anderen Halbtide auftreten, finden sich mehrfach. In diesen Fällen kann ein resultierender einseitiger Transport angenommen werden: wattenwärts, also von der offenen See zum Eulitoral hin bei *Mytilus* (Larven; ältere Stadien im März (?)) – aber nur wenige Fänglinge), *Cerastoderma* (ältere Stadien im Februar (?)) – aber nur wenige Fänglinge), *Nephtys* (Larven) und *Lanice* (Larven); vom Watt in Richtung offene See bei *Nephtys* (ältere Stadien) im Februar.

Darüber hinaus sind auch alle hier nicht ausführlicher zu behandelnden Arten, das sind die nach Abschnitt 2.1 weniger winterempfindlichen, als Larven und/oder ältere Stadien Bestandteil der Driftfauna in der Robinsbalje. Auch jahreszeitlich gesehen ergibt sich für sie ein ähnliches Bild wie für die Arten der Gruppen A. III. und B.

3. Diskussion

3.1 Wiederbesiedlung der Wattflächen nach Kältewintern

Nach strengen Wintern kann die Siedlungsdichte auf den offenen Wattflächen erheblich vermindert sein. Sowohl ehemals auf diesen Flächen siedelnde Organismen als auch Neusiedler können an der Wiederbesiedlung beteiligt sein. Bei

den »Ehemaligen« handelt es sich um Winterwanderer (Arten s. Abschn. 2.1). An Winterwanderungen sind nach bisheriger Kenntnis nur juvenile und ältere Tiere beteiligt.

Nach schweren Populationseinbrüchen ist nur eine Wiederbesiedlung durch Neusiedler, von Restpopulationen ausgehend, möglich. Sie kann über Larven, postlarvale, juvenile und ältere Stadien erfolgen. Arten der Gruppen A. III. und B (s. Abschn. 2.1) sind relativ häufig auf diese Form der Wiederbesiedlung angewiesen. Die Wiederbesiedlung durch Neusiedler erfolgt vermutlich im Rahmen der normalen Ausbreitungs- und Reproduktionsmechanismen einer Art.

Ausbreitungs- und Winterwanderung können auch parallel verlaufen. Dies scheint z. B. bei *Macoma balthica* der Fall zu sein. Einerseits wandern nach BEUKEMA et al. (1978) im späten Winter und zeitigen Frühjahr viele Individuen von *Macoma* aus dem oberen Eulitoral in tiefere Bereiche ab, nach kalten Wintern sogar stärker als nach milden (Umsiedlungs- und Ausbreitungswanderung). Andererseits ermittelten REICHERT u. DÖRJES (1980, s. Tab. 1) im Jadewatt nach dem strengen Winter 1978/79 im Frühjahr die absolut und relativ höchste Zuwanderungsdichte gerade auf den obersten der von ihnen untersuchten Stationen, was

auf die Rückwanderung eines Teils der Population auf die oberen Watten deutet (Winterwanderung). Die mögliche Verzahnung verschiedener Siedlungsvorgänge, gegebenenfalls auch noch die Beteiligung unterschiedlicher Teile einer Population (z. B. des oberen Eulitoral, des tieferen Eulitoral, der Rinnen, der offenen See) und methodische Probleme erschweren die qualitative und quantitative Beschreibung des Wander- und Driftverhaltens. Im allgemeinen muß es sich indirekt erschließen, bisher meist über Veränderungen der Siedlungsdichte des Benthos. Dies gilt auch für alle bisherigen Hinweise auf Winterwanderungen bei den weniger winterempfindlichen Arten. Ihnen soll in einer eigenen Untersuchung nachgegangen werden.

Relativ winterempfindlich sind nach Literaturangaben *Mytilus edulis*, *Scrobicularia plana* und besonders *Cerastoderma edule*, *Lanice conchilega* und *Nephtys hombergii*. Diese Arten werden entsprechend oft darauf angewiesen sein, daß Neusiedler aus dem unteren Eulitoral und dem Sublitoral in das obere Litoral gelangen. Nach den Untersuchungen der Driftfauna in einer Wattstromrinne (s. Abschn. 2.2) ist davon auszugehen, daß *Mytilus*, *Cerastoderma*, *Nephtys* und *Lanice* im küstennahen tieferen Litoral des Untersuchungsgebietes ein Ausbreitungspotential besitzen, das mindestens genauso groß wie das des Eulitoral ist. Da verschiedene Untersuchungen belegen, daß die Überlebensrate in strengen Wintern mit zunehmender Wasserbedeckungszeit im Eulitoral ansteigt (u. a. REICHERT u. DÖRJES 1980, BEUKEMA 1985), ist anzunehmen, daß auch nach kälteren Wintern als jenem von 1981/82 (Untersuchungen in der Robinsbalje) dieses Potential zumindest teilweise noch vorhanden ist. Immerhin aber können die Verluste für eine so kalteempfindliche Art wie *Lanice* nach strengen Wintern auch im flachen Sublitoral noch erheblich sein (BUHR 1981, s. a. Abschn. 2.1) und in der Folge zu erheblich verminderten Larvendichten führen (ENDERS 1981).

Als potentielle Ausbreitungsstadien wurden bei den Arbeiten in der Robinsbalje 1982 von *Lanice conchilega* nur Larven angetroffen, auch eine Winterwanderung älterer Stadien wurde nicht beobachtet. Eine Wiederbesiedlung des Eulitoral ist demnach ausschließlich vom Antransport und Ansiedlungserfolg der Larven abhängig. Im ehemaligen *Lanice-Gebiet* des Weser-Ästuars (Sublitoral) hatte nach dem Kaltwinter 1978/79, vermutlich auch aufgrund eines anhaltend schlechten Milieus, eine erfolgreiche Wiederbesiedlung bis zum Juli 1980 nicht stattgefunden (BUHR 1981). Ein ehemaliges *Lanice-Habitat* im Jadewatt wies im Sommer 1979 noch keine Neusiedler auf (REICHERT u. DÖRJES 1980). Hingegen wurde eine nach dem kalten Winter 1969/70 *Lanice-freie* Station im ostfriesischen Watt nicht nur von Larven, sondern auch – bemerkenswerterweise sogar überwiegend – von älteren Tieren (ca. 100 Ind./m², Au-

gust bis Oktober 1970) wiederbesiedelt (HAUSER 1973). Bereits im November war die Siedlungsdichte dieser Tiere wieder erheblich zurückgegangen, was HAUSER als Abwanderung (Verlassen der Wohnröhren) deutet. Im Eulitoral des Wurster Wattes siedelt sich die Art offenbar nur selten an. MÜLLER (1963) fand sie in einer von 14 küstennahen Stationen (80 juvenile Individuen/m²), an manchen küsternen Biotopen der Knechtsandwatten trat sie 1967 und 1972 mit einer gewissen Stetigkeit, aber mit geringer Abundanz auf (MICHAELIS 1969, HAUSER u. MICHAELIS 1975). Im küstennahen Watt des Untersuchungsgebietes wurde sie weder 1981 (FARKE, mündl.) noch 1982/83 gefunden. Dies steht auch in Einklang zu den bisherigen Untersuchungsergebnissen aus der Robinsbalje, die auf einen nur geringen Eintrag von Larven in das Wattenmeer deuten.

Im Sublitoral der Rinnen und der küstennahen offenen See trat *Lanice* nach eigenen Untersuchungen 1983 häufiger auf (Frequenz 33%), ältere Tiere (1+/- Gruppe und älter) waren allerdings auch im Sublitoral selten. In den Robinsbaljedaten spiegeln sich die unterschiedlichen Siedlungsdichten im Eu- und Sublitoral in geringeren Larvendichten in der späten Ebbphase und höheren Dichten in der späten Flutphase wider. Immerhin lagen die Dichten auch im Wattwasserkörper 1982 noch bei bis zu 400 Larven/m³, eine erfolgreiche Ansiedlung im Eulitoral fand dennoch auch an den tieferen Stationen des Wurster Wattes nicht statt.

Scrobicularia wurde in der Driftfauna der Robinsbalje 1982 weder als Larve noch als älteres Stadium gefunden. Dies ist nicht erstaunlich, da sie sowohl im Wurster Watt (MÜLLER 1963, HAUSER u. MICHAELIS 1975, FARKE, mündl. Mitt., eigene Untersuchungen 1982 und 1983) als auch auf dem nächstgelegenen »Hohe-Weg-Watt« (MEYER u. MICHAELIS 1980) in nur geringer Frequenz (unter 5%) in Einzelexemplaren gefunden wird. Im vorgelagerten Sublitoral der Rinnen und der offenen See scheint sie überhaupt nicht aufzutreten (DÖRJES et al. 1969, 1970, HEIBER, unveröff., RACHOR, mündl. Mitt.); hier unterscheiden sich die Populationen der Deutschen Bucht von denen der Ostsee (RASMUSSEN 1973 berichtet, daß *Scrobicularia* bis in die größten Tiefen des Isefjords in größerer Dichte siedelt). Diese fehlende Reserve im Sublitoral erschwert der Art die Wiederbesiedlung des Eulitorals nach katastrophalen Einbrüchen offenbar trotz planktischer Larvenstadien sehr. Die Untersuchung von MÜLLER (1963) legt nahe, daß *Scrobicularia* noch 1962 – also vor dem extrem kalten Winter 1962/63 – im Wurster Watt häufiger war als in späteren Jahren. Im nordfriesischen Watt vor Sylt hat *Scrobicularia* seit Anfang der sechziger Jahre nie wieder ihre früheren hohen Abundanzen erreicht (REISE 1982).

Den Arten *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* und *Nephtys hombergii* stehen verschiedene Wege der Ausbreitung und

Wiederbesiedlung offen – über Larven, postlarvale/juvenile und ältere Stadien. Dies gilt auch für die meisten anderen Makrobenthosarten des Wattenmeeres (s. Abschn. 2.2). Allerdings stellt sich angesichts der sehr unterschiedlichen Driftichten der verschiedenen Altersklassen die Frage, ob juvenilen und älteren Tieren überhaupt größere Bedeutung bei den Ausbreitungs- und Ansiedlungsprozessen zukommt (*Mytilus*larven ca. 10⁶mal häufiger als ältere Tiere). Hier ist jedoch zu berücksichtigen, daß hohe Larvendichten noch keine erfolgreiche Besiedlung garantieren. Die Mortalitätsraten der Larven sind im allgemeinen sehr viel höher als die älterer Stadien, ein neusiedelndes älteres Individuum kann zur Populationserhaltung einen viel größeren Beitrag liefern als eine frisch siedelnde Larve. So sind es nach LINKE (1939) abgerissene Teile von *Mytilus*-Girlanden oder einzelne verdriftete Miesmuscheln, die im Jadebusenwatt zur Bildung neuer *Mytilus*-Siedlungen führen. Eine Neubildung von *Mytilus*-Siedlungen alleine durch Larvenfall auf Weichböden, an denen gleichzeitig keine älteren Miesmuscheln vorhanden waren, hat LINKE nicht beobachten können.

Das zeitlich konzentrierte Auftreten der älteren Stadien in der Driftfauna im Winter und Frühjahr kann bei der epibenthisch siedelnden *Mytilus* und der oberflächennahe lebenden *Cerastoderma* Folge stärkerer Wasser- und Sedimentbewegung zu dieser Jahreszeit sein, aber auch Ausdruck eines aktiven Beitrags der Tiere selbst zur Verdriftung. In diesem Fall wäre der Adultendrift auch eine größere Bedeutung in der Biologie der Art zuzuschreiben. Weitere Untersuchungen gerade zu dieser Frage sind erforderlich. Erst recht muß – auch aufgrund bisher noch zu geringer Fangdichten – unklar bleiben, ob es sich bei der Adultendrift um ein Winterwanderverhalten oder um einen allgemeinen Ausbreitungsvorgang handelt. Immerhin aber zeichnet sich ab, daß dem Wanderverhalten von *Nephtys* im Winter größere Bedeutung zuzumessen sein wird als nach BEUKEMA (1985) zu erwarten ist. Für *Cerastoderma* (s. Abschnitt 2.1) weisen BLEGVAD (1929) und REICHERT u. DÖRJES (1980) auf die Beteiligung älterer Stadien am Wiederbesiedlungsprozeß nach strengen Wintern hin (zum Vergleich s. Tabelle 2). Welche Rolle dabei den hydrodynamischen Kräften der Wellen und Strömungen für die Verteilung der Art auf dem Watt zukommt, beschreibt OHDE (1981). Er folgert abschließend etwas überspitzt, daß Fähigkeiten, die es einer Art erlauben, bei Besiedlungsprozessen gewisse hydrographische Schranken zu überwinden (z. B. durch Ausschaltung der Bodenreibung beim Schwimmen), für das Wattenbenthos wichtiger sind als die Eigenschaften, mit deren Hilfe sie extreme Umweltbedingungen überstehen können.

Daneben aber ist die Bedeutung des Brutfalls nach kalten Wintern für den Wiederbesiedlungsprozeß unverkennbar.

Cerastoderma und *Mytilus*, deren Bestände im Eulitoral nach dem Winter 1978/79 an Terminstationen zu 100% vernichtet waren, wiesen an diesen Stationen im August 1979 bereits wieder Dichten von über 8000 bzw. 3000 Individuen/m² auf (REICHERT u. DÖRJES 1980). Offensichtlich kommt hier das bereits diskutierte Ausbreitungspotential des tieferen Litoral zum Tragen. Im niederländischen Watt war der Brutfall im Sommer 1979 bei *Mytilus* und *Cerastoderma*, aber auch bei *Mya* und *Macoma*, verglichen mit dem Brutfall der zehn Vorjahre sogar ausgesprochen gut (BEUKEMA 1982), aber auch einige Polychaetenarten wiesen nach dem Kältewinter höheren Brutfall auf (BEUKEMA 1985). Es zeichnet sich ab, daß dieser reiche Brutfall nicht nur Folge eines verminderten Feinddrucks auf dem Watt selbst ist, sondern auch auf eine erhebliche Steigerung der Reproduktionsleistung zurückgehen kann. So lassen erste Daten aus dem Frühjahr 1985, also nach dem kalten Winter 1984/85, gegenüber den Vorjahren deutlich erhöhte Dichten planktischer Bivalvialarven erkennen (eigene Untersuchungen). Zum Ansiedlungserfolg trägt vermutlich auch die verlängerte planktische Phase von *Cerastoderma* und *Mytilus* bei (s. Abschnitt 2.2, Postlarvalendrift im Anschluß an die meroplanktische Phase). Möglicherweise handelt es sich um eine zusätzliche Absicherung des Siedlungserfolges. Bei den weniger winterempfindlichen Arten *Mya arenaria* und *Macoma balthica* wurde eine derart ausgeprägte postlarvale Driftphase nicht beobachtet (HEIBER, unveröff.).

Wie BEUKEMA (1985) ausführt, trägt der reiche Brutfall nach Kältewintern nicht nur zur raschen Wiederbesiedlung bei, sondern bildet auch die Grundlage besonders starker adulter Jahrgangsklassen mit in den Folgejahren ungewöhnlich hohen Biomassewerten. So sieht Beukema den bedeutendsten Effekt strenger Winter weniger im kurzfristigen Rückgang des eulitoral Makrobenthos als vielmehr in der schnellen und anhaltenden Erholung der Bestände. Allerdings gilt diese Feststellung nicht allgemein, wie die Beispiele *Lanice* und *Scrobicularia* zeigen.

3.2 Anmerkungen zur Abundanzdynamik des Makrozoobenthos im Wattenmeer nach Ölverschmutzungen

Nach größeren Ölunfällen im Küstenbereich werden den Lebensgemeinschaften – auch der marinen Bodentiere – meist schwere Verluste zugefügt. Lebensräume des Wattenmeeres, insbesondere die geschützten Wattflächen, gehören zu den gegenüber Ölverschmutzung empfindlichsten Küstenformen überhaupt. Für das Schlickwatt und die Salzwiesen muß nach starker Kontamination mit Regenerationszeiten von mehr als fünf bis zehn Jahren gerechnet werden (GUNDLACH et al. 1981; die Schädigung einer Salzwiese im Jadegebiet nach experi-

menteller Verölung wird von GOLOMBEK u. NEUGEBOHRN 1984 beschrieben). Im Gegensatz zu katastrophalen Populations-einbrüchen nach Naturereignissen, die vor allem von den dominanten Bodentierarten des Wattenmeeres im allgemeinen sehr schnell ausgeglichen werden, sind nach Ölunfällen die Wiederbesiedlungsmechanismen vieler Arten nicht wirksam. Die Gründe liegen vor allem in der Empfindlichkeit der Organismen, der anhaltenden Belastung aufgrund der Persistenz des Öls in den Böden und einer nach großen Unfällen weiträumigen Beeinträchtigung, von der auch das Sublitoral als möglicher Ausgangspunkt einer Neubesiedlung nicht verschont bleibt.

Ein besonderes Problem im Hinblick auf die Wiederbesiedlung stellt die nach Ölverschmutzungen fortbestehende Kontamination der Substrate dar. Durch die von hydrodynamischen Kräften verursachte direkte Vermischung von Öl und Sediment, durch bioturbative, adsorptive und löslichkeitsbedingte Prozesse (VAN BERNEM 1984) gelangt das Öl auch in tiefere Bereiche des Bodens. Hier kann es sehr lange verbleiben, vor allem in den anaeroben Bereichen (Schlickwatt). So gelang es nach dem Unfall der »Amoco Cadiz« vor der bretonischen Küste (250 000 Tonnen leichtes Rohöl) unter großem Aufwand, die Wattoberfläche weitgehend vom Öl zu befreien, doch in tieferen Schichten blieb die Ölbelastung nach schweren Verschmutzungen ein Langzeitproblem (GUNDLACH et al. 1981). Nach TEAL u. HOWARTH (1984) lassen sich 12 Jahre nach dem Unfall der »Florida« bei West Falmouth, Massachusetts (Austritt von 630 Tonnen Gasöl) auf den ehemals verölten Böden Ölrückstände sogar noch dem Geruch und Augenschein nach ausmachen. DOW (1978) berichtet, daß nach einer Ölverschmutzung in Searsport/Maine im Jahr 1971 die juvenilen Muscheln mehrerer Jahrgänge sukzessive bis 1976 abstarben. Die Tiere hatten auf einer inzwischen aufgelagerten unbelasteten Sedimentschicht gesiedelt, gelangten aber im Rahmen ihres normalen Wachstums in die persistent belasteten tieferen Schichten, die 15–25 cm unter der Bodenoberfläche lagen.

Die Abundanzdynamik der meisten Bodentierarten des Wattenmeeres wird nicht nur unmittelbar nach einem Unfall, sondern auch längerfristig von ihrer Empfindlichkeit gegenüber Ölkontamination bestimmt. Um einen Orientierungsrahmen zu geben, wurde die relative Empfindlichkeit des Benthos nach Literaturdaten zusammengestellt; Maßstab waren die kurze Zeit nach der Kontamination beobachteten Änderungen der Siedlungsdichte (Tab. 3).

Bereits bei fortbestehender mäßiger Belastung des Wattbodens (100 mg Gesamtkohlenwasserstoffe pro kg Trockensubstanz, Kontrollwert 50 mg Gesamtkohlenwasserstoffe pro kg Trockensubstanz) nach einer kleinflächigen experimentellen Kontamination war die Wiederbesiedlung bei folgenden Organismen

Tabelle 3

Relative Empfindlichkeit einiger Makrobenthosarten des Wattenmeeres gegenüber Ölverschmutzungen. Kriterium ist die Abundanzdynamik während der Kontamination oder kurze Zeit danach.¹⁾

Relative sensitivity of some macrobenthos species of the Wadden Sea to oil pollution. Criterion is the dynamic of abundance during contamination or immediately afterwards.¹⁾

<i>Amphipoda</i> , <i>Decapoda</i>	– sehr empfindlich
<i>Cerastoderma edule</i> L.	– sehr empfindlich
<i>Macoma balthica</i> L.	– sehr empfindlich
<i>Mya arenaria</i> L.	– empfindlich
<i>Nereis diversicolor</i> O. F. MÜLLER	– empfindlich
<i>Eteone longa</i> FABRICIUS	– empfindlich
<i>Heteromastus filiformis</i> CLAPARÉDE	– empfindlich
<i>Pygospio elegans</i> CLAPARÉDE	– empfindlich
<i>Oligochaeten</i>	– empfindlich
(i. a. <i>Peloscolex benedeni</i> UDEKEM)	
<i>Capitella capitata</i> FABRICIUS	– empfindlich bis mäßig empfindlich
<i>Mytilus edulis</i> L.	– mäßig empfindlich
<i>Arenicola marina</i> L.	– mäßig empfindlich
<i>Littorina littorea</i> L.	– mäßig empfindlich

¹⁾ Zusammengestellt nach / compiled by SALZWEDEL u. MURKEN (1978), SANDERS et al. (1981), GUNDLACH et al. (1981), GILFILLAN et al. (1983), FARKE u. GÜNTHER (1984), KUIPER et al. (1984), RACHOR (1984), TEAL u. HOWARTH (1984), VAN BERNEM (1984), FARKE et al. (1985), FARKE (mündlich);

gestört: *Macoma balthica*, *Amphipoda* (Flohkrebs); außerdem teilweise bei den Ringelwürmern *Peloscolex benedeni*, *Heteromastus filiformis* sowie möglicherweise auch bei *Eteone longa* und *Pygospio elegans*. Ganz besonders empfindlich verhielt sich der Amphipode *Bathyporeia elegans*, der eine nur noch minimal belastete Fläche im Sandwatt nur sehr zögernd wieder annahm (RACHOR 1984, VAN BERNEM 1984). Daß die verzögerte Wiederbesiedlung bei kleinräumiger Kontamination keine Frage des Ausbreitungsvermögens ist, zeigt ein Vergleich mit den Versuchen von FARKE et al. (1985). Bis auf *Heteromastus filiformis* bestanden für alle Arten bereits 40 Tage nach Beendigung der experimentellen Verölung kaum noch Unterschiede zu den Kontrollflächen.

Besonders behindert ist bei fortbestehender Belastung des Sediments offenbar der Brutfall. Nach MILEIKOVSKY (1970) reagieren die pelagischen Larven der meisten Bodentierarten bei Ansiedlung auf schwerverschmutzten Substraten sehr empfindlich. So war beispielsweise

der Siedlungserfolg des Jungguts von *Hydrobia ulvae* und *Heteromastus filiformis* auf anhaltend kontaminierten Versuchsfächern im Vergleich zu den Kontrollflächen außerordentlich gering (KUIPER et al. 1984).

Allerdings ist nicht bei allen empfindlichen Arten die Wiederbesiedlung gestört. So erhöht sich nach kleinflächiger Verschmutzung die Abundanz von *Nereis diversicolor*, vermutlich durch Zuwanderung von den Nachbarflächen (RACHOR 1984, s. a. KUIPER et al. 1984). *Capitella capitata*, ein als Opportunist bekannter Polychaet, gleicht einen zunächst festzustellenden Abundanzrückgang (RACHOR 1984, FARKE et al. 1985) durch hohe Reproduktionsraten und kurzfristige Selektion eines geeigneten Genotyps aus, so daß vorher nicht gekannte Dichten erreicht werden können (GRASSLE u. GRASSLE 1974, SANDERS et al. 1980).

Umgekehrt können auch Arten wie *Littorina littorea*, die nach Ölverschmutzung zunächst weniger empfindlich reagieren, nachhaltig durch Hemmung der Reproduktion der kontaminierten Tiere geschädigt werden (KUIPER et al. 1984).

Wie die akuten und langfristigen Schädigungen nach einem Unfall im watten nahen Bereich im einzelnen aussehen würden, ist schwer vorhersagbar, da sehr viele Variablen einwirken: Ölsorte, Größe des Unfalls, Entfernung zur Küste, Jahreszeit, Tide, Windverhältnisse und damit zusammenhängend auch Art und Erfolg von Bekämpfungsmaßnahmen sowie sich aus diesen Faktoren ergebend Größe und Typ der kontaminierten Gebiete, Ölkonzentration im Wasser bzw. Schichtdicke auf dem Wasser, Art der Emulsion (Öl in Wasser, Wasser in Öl), Penetration und Persistenz des Öls im Sediment, Dauer der Einwirkung. Immerhin aber lassen sich aufgrund der Erfahrung mit mehreren großen Ölunfällen die Effekte so zusammenfassen (TEAL u. HOWARTH 1984): Wenn frisches Öl den Boden erreicht, muß mit massivem Absterben unter den empfindlichen Arten gerechnet werden. Es bestehen erhebliche Unterschiede zwischen den Arten hinsichtlich ihrer Empfindlichkeit. Nach schweren Verschmutzungen dominieren Opportunisten die Benthosgemeinschaft. Auf geschützten Weichbodensedimenten muß mit Regenerationszeiten von 6 bis 12 Jahren gerechnet werden. MANN u. CLARK (1978) vergleichen die Regenerationsdauer eines ölverschmutzten marinen Systems mit den Regenerationsphasen anderer, von Menschen schwer geschädigter Ökosysteme (Eutrophierung, Themse-Ästuar – 5 Jahre; Ölverschmutzung, marine Systeme, gemäßigtes Klima – ca. 10 Jahre; Entwaldung Schottisches Hochland – ca. 300 Jahre; Eutrophierung, Große Seen – ca. 800 bis 1000 Jahre; Wüstenbildung durch Überweidung, Mittlerer Osten – weit über 1000 Jahre). Angesichts dieses Hintergrundes ist ein ölverschmutztes marines System mit einer Regenerationszeit von 10 Jahren weit von der schlimmsten Form einer

anthropogenen Umweltkatastrophe entfernt. Andererseits ist die Regenerationsdauer nur ein Maß für den Grad der Schädigung. So dürfen synergistische Effekte, bedingt durch zahlreiche Schmutzstoffe im marinen Milieu, und die Anreicherung von möglicherweise toxischen Substanzen im Nahrungsnetz nicht unberücksichtigt bleiben (MANN u. CLARK 1978).

3.3 Weshalb sind die Regenerationsphasen nach strengen Wintern im Vergleich zu anderen »Umweltkatastrophen« relativ kurz?

Derart anhaltende und tiefgreifende Strukturveränderungen, wie sie in der Folge von Ölunfällen bei eulitoralen Tiergemeinschaften auftreten können, wurden nach natürlichen »Umweltkatastrophen« auf Wattflächen bisher nicht festgestellt. Dies ist wesentlich begründet in der bereits diskutierten Ölunfall-spezifischen Störung der Wiederbesiedlung durch persistent kontaminierte Substrate, möglicherweise auch in einer größeren Zahl geschädigter Faunenelemente. Zum anderen ist die Wattenfauna vermutlich auch räumlich-zeitlich günstiger in die natürlichen Störungsmuster eingebunden.

Untersuchungen von ZAJAC u. WHITLATCH (1982a, 1982b) an einer ästuaren Infaunagemeinschaft nach kleinflächiger experimenteller Störung zeigen, daß es kein generelles Muster einer Wiederbesiedlung gibt, da Zeitpunkt, Habitat, Reproduktionsphase der Infauna, Abundanzdynamik der benachbarten Population (als Regenerationspool), abiotische und biotische Faktoren eine Rollen spielen. Nach DAUER u. SIMON (1976) kam es im Sommer 1971 in der Tampa Bay/Florida infolge einer Algenblüte (»Red Tide«) zu massiver Schädigung einer eulitoralen Bodentiergemeinschaft: 22% der häufigsten Arten und 97% der Individuen verschwanden. Zwar hatte sich nach elf Monaten ein neues Artgleichgewicht eingestellt, doch war auch nach zwei Jahren die Gemeinschaft noch weit von ihrer ursprünglichen Struktur entfernt. SANTOS u. SIMON (1980) beschreiben die alljährliche Wiederbesiedlung eines Gebietes im Sublitoral der Tampa Bay von 1975 bis 1978. Die Bodenfauna starb hier jeweils im Sommer, wahrscheinlich aufgrund von Sauerstoffmangel, auf einer Fläche von über 3 km² ab. Die Wiederbesiedlung verlief von Jahr zu Jahr recht unterschiedlich. Im Sublitoral der Deutschen Bucht war nach dem kalten Winter 1962/63 die Dominanzstruktur der Bodentiergemeinschaft bis 1965 deutlich verändert und näherte sich erst nach zwei Jahren wieder den Verhältnissen von 1962 (ZIEGELMEIER 1970).

Ein Vergleich dieser Daten mit der Situation auf den Wattflächen nach kalten Wintern ergibt Übereinstimmungen, aber auch Differenzen. So verläuft auch nach strengen Wintern die Wiederbesiedlung auf den Wattflächen nicht immer gleich.

Gleichfalls bestehen Wintereffekte (starke Jahrgangsklassen oder Verschwinden einzelner Arten) über Jahre fort (s. Abschnitt 2.1). Grundlegende, anhaltende Veränderungen der Dominanzstruktur im Eulitoral des Wattenmeeres treten jedoch auch nach kalten Wintern im allgemeinen nicht auf (s. BEUKEMA 1979, 1985), die Unterschiede vor allem zu den Daten von DAUER u. SIMON (1976) und SANTOS u. SIMON (1980) sind deutlich. Es gibt sicherlich verschiedene Gründe für die vergleichsweise schnelle Regeneration der Wattflächen, eine Rolle wird der gegenüber anderen Fällen geringere Defaunationsgrad spielen. Andererseits ist das nach kalten Wintern insgesamt betroffene Gebiet relativ groß. Immerhin zeichnet sich nach den bisher vorliegenden Daten zur Wintermortalität und zur späteren Wiederbesiedlung ab, daß die weitgehend unveränderte Gemeinschaftsstruktur auch die Folge einer auf die Einwirkungen kalter Winter abgestimmte Biologie der dominanten Wattarten ist (Schutz vor Schädigung durch Resistenz gegenüber extremen Faktoren, tieferes Eingraben, Winterwanderungen; schnelle Wiederbesiedlung im Frühjahr und Frühsommer durch Ausbreitungsdrift, Verbesserung des Driftverhaltens, gesteigerten Brutfall). Hingegen spielen nach REISE (1981) im Wattenmeer übergeordnete systemregulierende Prozesse vermutlich kaum eine Rolle.

Unter den natürlichen »Umweltkatastrophen« können strenge Winter wohl die schwersten Verluste für die Wattfauna bringen. Die Wiederbesiedlungsmechanismen werden deshalb primär auf diese Ereignisse ausgerichtet sein. »Umweltkatastrophen«, denen die Fauna weniger gut angepaßt ist, weil sie zu selten oder zu kleinflächig auftreten, als daß sie als Selektionsfaktor wirken können, werden deshalb bei gleicher Schädigung der Bodenfauna im allgemeinen zu nachhaltigeren Störungen führen.

4. Zusammenfassung

Extreme Umwelteinwirkungen können im Wattenmeer zu erheblich verminderten Siedlungsdichten der Bodenfauna führen. Geeignete Wiederbesiedlungsmöglichkeiten sind dann eine wesentliche Voraussetzung zum Überleben in diesem Ökosystem. Am Beispiel von strengen Wintern und Ölverschmutzungen werden die Abundanzdynamik und die Wiederbesiedlungsmöglichkeiten der dominanten Wattarten beschrieben.

Die Literaturobwertung zur winterbedingten Mortalität der Bodenfauna zeigt, daß nahezu alle Arten von schweren Verlusten betroffen sein können. Dennoch sind die Unterschiede erheblich. Die Populationen der meisten Arten überstehen selbst strenge Winter, wie sie durchschnittlich alle 10–15 Jahre einmal auftreten, überwiegend gut. Nur *Mytilus edulis* und *Scrobiculatia plana* weisen in strengen Wintern häufiger schwere Verluste auf. *Cerastoderma edule*, *Nephtys*

homborgii und *Lanice conchilega* reagieren bereits in mäßig kalten Wintern empfindlich.

Aufgrund von eigenen Untersuchungen an der Driftfauna einer großen Stromrinne im Wurster Watt, Deutsche Bucht, im Jahr 1982, wird das Wiederbesiedlungspotential der empfindlichen Arten beschrieben. Danach wurden *Mytilus*, *Cerastoderma* und *Nephtys* mit pelagischen Larven, postlarvalen, juvenilen und älteren Stadien in der Driftfauna nachgewiesen; *Lanice* war nur mit Larven vertreten. Eine Wiederbesiedlung des Eulitoral vom Sublitoral erscheint bei diesen Arten aufgrund relativ hoher Dichten im Flutwasserkörper möglich. Larven, Postlarvale und Juvenile wurden überwiegend im Sommer, ältere Stadien vor allem im Winter festgestellt. *Scrobicularia* wurde nicht gefunden. Die Driftdichten der einzelnen Altersstadien und ihre relative Bedeutung für die Wiederbesiedlung werden diskutiert.

Im Vergleich zur schnellen Wiederbesiedlung der Wattflächen nach kalten Wintern ist die Regeneration nach schweren Ölverschmutzungen erheblich verzögert. Dies wird zum einen auf die Persistenz des Öls im Boden und die Empfindlichkeit der meisten Arten gegenüber dieser Belastung zurückgeführt. Die relative Empfindlichkeit wurde nach Literaturdaten zusammengestellt.

Darüber hinaus wird die vergleichsweise kurzfristige Regeneration der Wattfauna nach strengen Wintern mit hierauf gut abgestimmten Resistenz- und Wiederbesiedlungsmechanismen erklärt.

5. Summary

In the Wadden Sea extreme environmental events can cause a considerable reduced abundance of the benthic fauna. In this case the survival in this ecosystem requires suitable repopulation strategies. The abundance dynamics suitable repopulation strategies. The abundance dynamics and repopulation strategies of dominant intertidal species are exemplarily described following severe winters and oil pollution.

Papers dealing with the impact of severe winters on mortality of macrofauna are summarized. It is shown that nearly all species can suffer heavy losses. Nevertheless there are great differences. The populations of most species even survive well in cold winters which occur on average once in 10 to 15 years. Only *Mytilus edulis* and *Scrobicularia plana* more frequently suffer heavy losses in severe winters. *Cerastoderma edule*, *Nephtys hombergii* and *Lanice conchilega* are even sensitive to moderate cold winters.

The repopulation potential of the sensitive species is described on the basis of investigations into the drift fauna of a large tidal channel in the »Wurster Watt«/ German Bight during 1982. *Mytilus*, *Cerastoderma* and *Nephtys* are represented in the drift fauna by pelagic larvae, post-

larval, juvenile and older individuals, *Lanice* was represented by larvae only. The densities of individuals at different tidal phases indicate that a repopulation of intertidal mud flats from the sublittoral region is possible. Larvae, postlarvae and juveniles predominantly appeared in summer, older individuals in winter. *Scrobicularia* was not found. The densities of various age-stages and their relative significance for the repopulation of mud flats are discussed.

Compared to the quick regeneration of the intertidal Wadden Sea area following severe winters the repopulation after heavy oil pollution is considerably delayed. This can be traced back to the persistence of oil in the sediment and the sensitiveness of most species to the continuous pollution. On the basis of recent papers the relative sensitivity of some benthic intertidal species is reported.

In addition the relative rapid regeneration of the mud flats after severe winters seems to be a consequence of well adapted mechanisms of resistance and repopulation.

Danksagung

Herrn Dr. H. Farke und Herrn Dr. E. Rachor, Bremerhaven, danke ich für die Durchsicht einer früheren Fassung des Manuskripts und für kritische Anmerkungen zum Inhalt, Herrn Dr. K. W. Ockelmann, Helsingør, für die freundliche Unterstützung bei der Bestimmung planktischer Larven.

6. Literatur

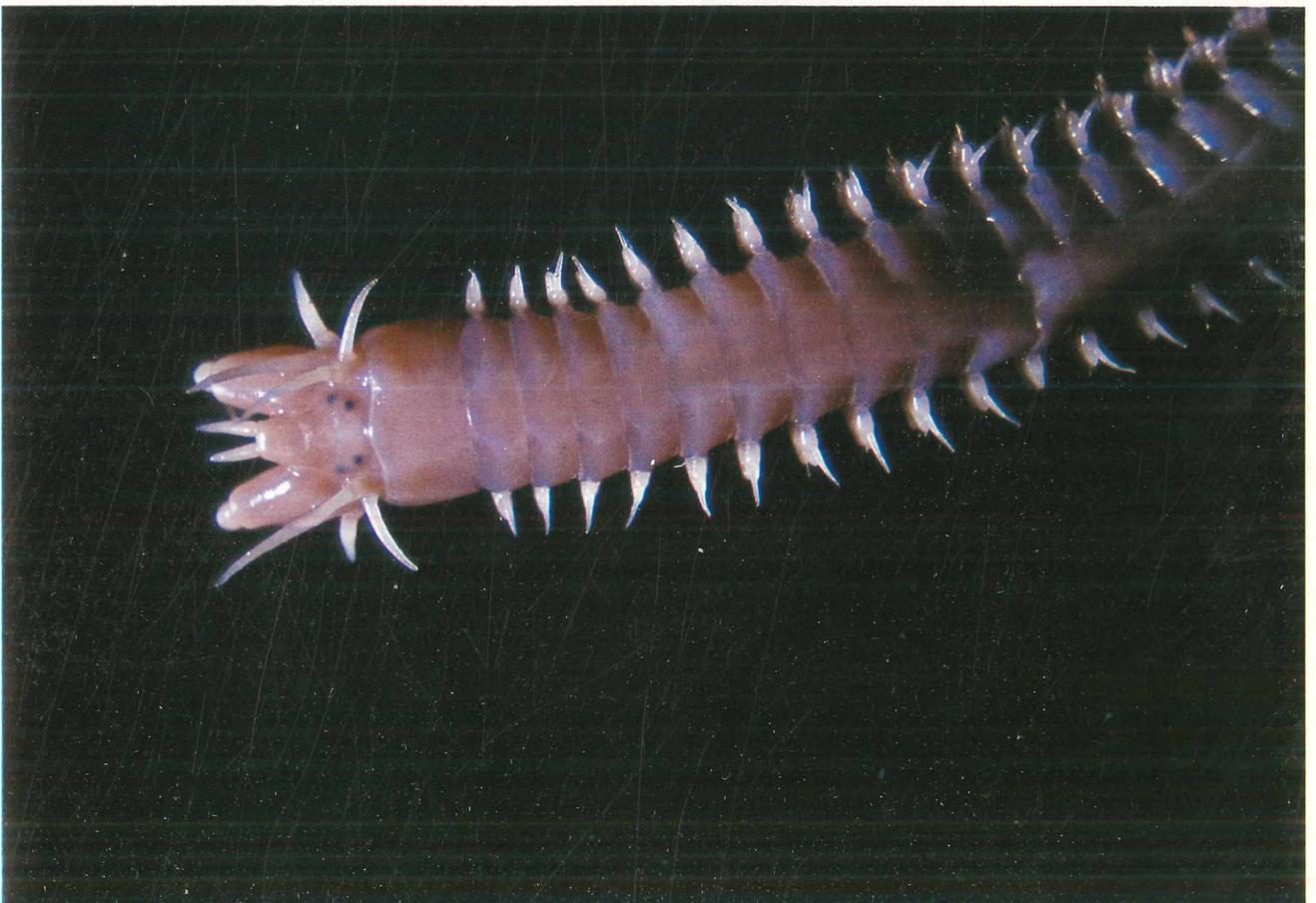
- BEUKEMA, J. J. (1979): Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: Effects of a severe winter. – Neth. J. Sea Res. 13: 203–223
- BEUKEMA, J. J. (1982): Annual variation in reproductive success and biomass of the major macrozoobenthic species living in a tidal flat area of the Wadden Sea. – Neth. J. Sea Res. 16: 37–45
- BEUKEMA, J. J. (1985): Zoobenthos survival during severe winters on high and low tidal flats in the Dutch Wadden Sea. – In: GRAY, J. S. u. M. E. CHRISTIANSEN (Eds.): Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms. Proc. 18th Eur. Mar. Biol. Symp., p. 351–361. John Wiley & Sons, Chichester
- BEUKEMA, J. J., W. DE BRUIN u. J. J. M. JANSEN (1978): Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea: long-term changes during a period with mild winters. – Neth. J. Sea Res. 12: 58–77
- BEUKEMA, J. J. u. J. DE VLAS (1979): Population parameters of lugworm, *Arenicola marina*, living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. – Neth. J. Sea Res. 13: 331–353
- BERNEM, K.-H. VAN (1984): Experimentelle Untersuchungen zur Wirkung von Rohöl und Rohöl/Tensid-Gemischen im Ökosystem Wattenmeer. II. Eindringverhalten und Persistenz von Rohkohlenwasserstoffen in Sedimenten nach experimenteller Kontamination. – Senckenbergiana marit. 16: 13–30

- BLEGVAD, K. E. (1929): Mortality among animals of the littoral region in ice winters. – Rep. Dan. biol. Stat. 35: 49–62
- BUHR, K.-J. (1981): Auswirkungen des kalten Winters 1978/79 auf das Makrobenthos der *Lanice*-Siedlung im Weser-Ästuar. – Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 19: 115–131
- CRISP, D. J. et al. (1964): The effects of the severe winter of 1962/63 on marine life in Britain. – J. Anim. Ecol. 33: 165–210
- DAUER, D. M. u. J. L. SIMON (1976): Repopulation of the polychaete fauna of an intertidal habitat following natural defaunation: species equilibrium. – Oecologia 22: 99–117
- DÖRJES, J. (1980): Auswirkung des kalten Winters 1978/79 auf das marine Makrobenthos. – Natur und Museum 110: 109–115
- DOW, R. L. (1978): Size-selective mortalities of clams in an oil spill site. – Mar. Poll. Bull. 9(2): 45–58
- ENDERS, R. (1980): Auswirkungen des harten Winters 1978/79 auf das jahreszeitliche Auftreten der Larven von *Lanice conchilega* an einem Ort im Weser-Ästuar unter besonderer Berücksichtigung von Transportphänomenen. – Diplomarb. FB Biologie TU Braunschweig, 54 pp. Bremerhaven
- FARKE, H. u. P. GÜNTHER (1984): Effects of oil and a dispersant on intertidal macrofauna in field experiments with Bremerhaven Caissons and in the laboratory. In: G. PERSOONE, E. JASPERS u. C. CLAUS (Eds.): Ecotoxicological testing for the marine environment. Vol. 2: 219–235, State Univ. Ghent and Inst. Mar. Res., Bredene, Belgium
- FARKE, H., D. BLOME, N. THEOBALD u. K. WÖNNEBERGER (1985): Field experiments with dispersed oil and a dispersant in an intertidal ecosystem: fate and biological effects. – Proceedings of the 1985 Oil Spill Conference, American Petroleum Institute, Washington, D.C.: 515–520
- GILFILLAN, E. S., S. A. HANSON, D. VALLAS, R. GERBER, D. S. PAGE, J. FOSTER, J. HOTHAM u. S. D. PRATT (1983): Effect of spills of dispersed and non-dispersed oil on intertidal infauna community structure. – Proceedings of the 1983 Oil Spill Conference, American Petroleum Institute, Washington D.C.: 457–463
- GOLOMBEK, P. u. L. NEUGEBOHRN (1984): Experimentelle Untersuchungen zur Wirkung von Rohöl und Rohöl/Tensid-Gemischen im Ökosystem Wattenmeer. XV. Das Puccinellietum maritimae (WARMING) CHRISTIANSEN der Salzwiese. Senckenbergiana marit. 16: 245–266
- GRASSLE, J. F. u. J. P. GRASSLE (1974): Opportunistic life-histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. – J. Mar. Res. 32: 253–284
- GUNDLACH, E. R., S. BERNE, L. D. 'OZOUVILLE u. J. A. TOPINKA (1981): Shoreline oil two years after Amoco Cadiz: new complications from Tanio. – Proceedings of the 1981 Oil Spill Conference, American Petroleum Institute, Washington D.C.: 525–540
- HAMOND, R. (1966): The polychaeta of the coast of Norfolk. – Cah. Biol. Mar. 7: 383–436
- HAUSER, B. (1973): Bestandsänderungen der Makrofauna an einer Station im ostfriesischen Watt. – Jber. 1972, Forsch.-Stelle f. Insel- u. Küstenschutz Norderney, Bd. 24: 171–203 + Anlagen
- HAUSER, B. u. H. MICHAELIS (1975): Die Makrofauna der Watten, Strände, Riffe und Wracks um den Hohen Knechtsand in der Wesermündung. – Jber. 1974, Forsch.-Stelle f. Insel- u. Küstenschutz Norderney, Bd. 26: 85–119 + Anlagen
- HEIBER, W. (1985): Plankton und Nekton einer großen Stromrinne im Wurster Watt. – Verh. Ges. Ökol. 13, im Druck

- HUGHES, R.N. (1970): Population dynamics of the bivalve *Scrobicularia plana* (DA COSTA) on an intertidal mud-flat in North-Wales. – *J. Anim. Ecol.* 39: 333–356
- JEPSEN, U. (1965): Die Struktur der Wattenbiozözen im Vormündungsgebiet der Elbe. – *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 29: 252–370
- KLEIN BRETELER, W.C.M. (1976): Migration of the shore crab, *Carcinus maenas*, in the Dutch Wadden Sea. – *Neth. J. Sea Res.* 10: 338–353
- KRISTENSEN, I. (1957): Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. – *Archs. neerl. Zool.* 12: 351–453
- KÜHL, H. (1955): Studien über die Klaffmuschel *Mya arenaria*. 3. Das Junggut. – *Arch. Fischerwiss.* 6: 33–44
- KÜHLMORGEN-HILLE, G. (1965a): Qualitative und quantitative Veränderungen der Bodenfauna der Kieler Bucht in den Jahren 1953–1965. – *Kieler Meeresforsch.* 21: 167–191
- KUIPER, J., P. DE WILDE u. W. WOLFF (1984): Effects of an oil spill in outdoor model tidal flat ecosystems. – *Mar. Pollut. Bull.* 15(3): 102–106
- LINKE, D. (1939): Die Biota des Jadebusenwattes. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 1: 201–348 + Anlagen
- MANN, K.H. u. R. B. CLARK (1978): Long-term effects of oil spills on marine intertidal communities. – *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 791–795
- MEYER, M. u. H. MICHAELIS (1980): Das Makrobenthos des westlichen »Hohen Weges«. – *Jber. 1979, Forsch.-Stelle f. Insel- u. Küstenschutz*, Bd. 31: 91–155 + Anlagen
- MICHAELIS, H. (1969): Makrofauna und Vegetation der Knechtsandwatten. – *Jber. 1967, Forsch.-Stelle f. Insel- und Küstenschutz Norderney*, Bd. 19: 147–173 + Anlagen
- MICHAELIS, H. (1970): Biologische Untersuchung der Watten und Landgewinnungsfelder bei Schillighörn – *Jber. 1968, Forsch.-Stelle f. Insel- u. Küstenschutz Norderney*, Bd. 20: 61–76 + Anlagen
- MILEIKOVSKY, S.A. (1970): The influence of pollution on pelagic larvae of bottom invertebrates in marine nearshore and estuarine waters. – *Mar. Biol.* 6: 350–356
- MOELLER, J. (1966): Zum Vorkommen zweier Littorina-Arten (*Prosobranchia*, *Littorinidae*) am Jadebusen. (Ein Beitrag zum Einfluß des Winters 1962/63 auf die marine Fauna.) Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 10: 59–60
- MÜLLER, C.D. (1963): Fauna und Sediment im Wurster Watt von Solthörn bis Dorumer Tief und ihre Beeinflussung durch die Februarsturmflut 1962. – *Jber. 1962, Forsch.-Stelle f. Insel- u. Küstenschutz Norderney*, Bd. 14: 143–170 + Anlagen
- MUUS, B.J. (1967): The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. – *Meddel. Dan. Fisk. Havunders.*, N.S. 5: 1–316
- OHDE, J. (1981): Entstehung von Besiedlungsmustern der Makro-Endofauna im Wattenmeer der Elbe-Mündung – *Diss. FB Biologie Universität Hamburg*, 445 pp. Hamburg
- RACHOR, E. (1984): Experimentelle Untersuchungen zur Wirkung von Rohöl und Rohöl/Tensid-Gemischen im Ökosystem Wattenmeer. XIII. Mikrofauna. – *Senckenbergiana marit.* 16: 225–234
- RASMUSSEN, E. (1973): Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). – *Ophelia* 11: 1–495
- REICHERT, A. u. J. DÖRJES (1980): Die Bodenfauna des Crildumersieler Wattes (Jade, Nordsee) und ihre Veränderung nach dem Eiswinter 1978/79. – *Senckenbergiana marit.* 12: 213–245
- REISE, K. (1981): Ökologische Experimente zur Dynamik und Vielfalt der Bodenfauna in den Nordseewatten. – *Verh. Deutsche Zool. Ges.* 1981: 1–15
- REISE, K. (1982): Long-term changes in the macrobenthic invertebrate fauna of the Wadden Sea: are polychaetes about to take over? *Neth J. Sea Res.* 16: 29–36
- SALZWEDEL, H. u. J. MURKEN (1978): Bericht über die Folgen des »Amoco-Cadiz«-Ölunfalls an der bretonischen Küste. – *Veröffentlichungen aus dem Übersee-Museum Bremen, Reihe E Human-Ökologie*, Bd. 1 (Meeresverschmutzung): 29–49 + Anhang
- SANDERS, H.L., J.F. GRASSLE, G.R. HAMPSON, L.S. MORSE, S. GARNER-PRICE u. C.C. JONES (1980): Anatomy of an oil spill: long term effects from the grounding of the barge Florida off West Falmouth, Massachusetts. *J. Mar. Res.* 38: 265–380
- SANTOS, S.L. u. J.L. SIMON (1980): Marine soft-bottom community establishment following annual defaunation: larval or adult recruitment? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2: 235–241
- SMIDT, E.L.B. (1944): Das Wattenmeer bei Skallingen. 3. The effects of ice winters on marine littoral faunas. – *Fol. geogr. Danica* 2(3): 1–36
- SMIDT, E.L.B. (1951): Animal production in the Danish Waddensea. – *Meddv. Kommn. Danm. Fisk. – og Havunders. Serie: Fiskeri* 11(6): 1–151
- TEAL, J.M. u. R.W. HOWARTH (1984): Oil spill studies: a review of ecological effects. – *Environmental Management* 8(1): 27–44
- WERNER, B. (1956): Über die Winterwanderung von *Arenicola marina* L. (*Polychaeta sedentaria*). – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 5: 353–378
- ZAJAC, R.N. u. R.B. WHITLATCH (1982a): Responses of estuarine infauna to disturbance. I. Spatial and temporal variation of initial recolonization. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 1–14
- ZAJAC, R.N. u. R.B. WHITLATCH (1982b): Responses of estuarine infauna to disturbance. II. Spatial and temporal variation of succession. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 15–27
- ZIEGELMEIER, E. (1964): Einwirkungen des kalten Winters 1962/63 auf das Makrobenthos im Ostteil der Deutschen Bucht. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 10: 276–282
- ZIEGELMEIER, E. (1970): Über Massenvorkommen verschiedener makrobenthaler Wirbelloser während der Wiederbesiedlungsphase nach Schädigungen durch »katastrophale« Umwelteinflüsse. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 21: 9–20

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wilfried Heiber
 Inst. f. Meeresforschung
 Am Handelshafen 12
 2850 Bremerhaven



Der Gemeine Seeringelwurm *Nereis pelagica* ist ein Vertreter der bodenlebenden Borstenwürmer (*Annelida, Polychaeta*). Diese kosmopolitische Art lebt in der Nordsee zwischen Tangen und Rotalgen, auf Muschelbänken und im Bewuchs von Pfählen und Seetonnen. Vergleiche den Beitrag von H. GREIFF und E. HARTWIG (S. 81–88) sowie den Beitrag von W. HEIBER (S. 89–97).

Foto oben: K. Jahnke, Foto unten: G. Sahling

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Seevögel - Zeitschrift des Vereins Jordsand zum Schutz der Seevögel und der Natur e.V.](#)

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: [6_SB_1985](#)

Autor(en)/Author(s): Heiber Wilfried

Artikel/Article: [Möglichkeiten der Wiederbesiedlung von Wattflächen nach »Umweltkatastrophen« 89-97](#)