

Zielsetzung und Probleme struktureller Benthosuntersuchungen in der marinen Ökosystemforschung*)

Wolf Arntz

Structural investigations on marine benthos aim at comprising all interactions between organisms or collective organisms (e.g. populations or communities) and their surroundings, and at arranging them in an ecological framework. Depending on the subject of research, this framework can have a more biocoenotic, population dynamic or trophic character. Each of these three approaches looks back at some tradition in marine benthology. They will all have to be continued, integrating new methods and proceeding at the same time with the ecophysiological branch of benthic research.

The paper describes the history of benthology in the Baltic and throws some light on its present state, using as an example mainly investigations carried out jointly by a Special Research Area (SFB 95) of Kiel University in the western Baltic. Furthermore, it points out where emphasis will have to be laid in future to overcome the difficulties benthic structural research has met with so far.

1. Einleitung

Im Eu- und Sublitoral flacher Meeresgebiete spielt das Benthos in mehrfacher Hinsicht eine Schlüsselrolle. Kleinalgen, Großalgen und Seegrasswiesen produzieren organische Substanz zusätzlich zur Primärproduktion im Pelagial, gliedern den Meeresboden auf und schaffen damit spezielle Lebensräume für die Fauna. Bakterien, Mikro- und Meiofauna arbeiten den aus dem Pelagial herabrieselnden Regen und das am Boden erzeugte Material auf, zerlegen diese Substanzen wieder in ihre Grundbausteine oder machen sie für die nächsten Stufen des Nahrungsnetzes verwertbar. Das Makrozoobenthos strukturiert den Meeresboden durch Bioturbation, Röhren, Kothaufen und Hartgebilde, liefert viele vom Menschen genutzte Endglieder und stellt in manchen Meeresgebieten die einzig wichtige Nahrungsgrundlage für die Bodenfische.

Vielleicht ist es in erster Linie diese Vielfalt an Formen und Funktionen, die manche Meeresforscher von einer Arbeit im Benthos abhält. Man braucht nur eine Reihe Fachbücher durchzublättern, um zu sehen, daß die Arbeitsrichtung darin nicht annähernd so stark vertreten ist, wie es angesichts der Bedeutung des Forschungsobjekts am Platz wäre. Hinzu kommt, daß die Benthologen in "Funktionalisten" und "Strukturalisten" aufgespalten sind, und daß nicht wenige der ersteren die Tätigkeit der letzteren eher für ein Fossil ansehen denn als das, was es eigentlich ist: die Grundlage für ihre eigene Arbeit.

Die Vertreter der ökophysiologischen Richtung befassen sich mit Prozessen, die als Stoff- und Energiefluß ablaufen; mit Mechanismen der Zufuhr und Rückführung organischer Substanz zum und vom Boden; mit Leistungen des Einzelorganismus in bezug auf Nahrungsbeschaffung, -umwandlung und -verwertung; mit seiner Fähigkeit, mit der abiotischen Umwelt mehr oder weniger erfolgreich zurechtzukommen. Aber diese Einzeluntersuchungen werden erst sinnvoll vor dem strukturellen Hintergrund des Gesamtökosystems. Unsere Aufgabe ist es, das Gerüst des Ökosystems zu beschreiben, den Ökophysiologen Ordnungskriterien an die Hand zu geben, aufgrund derer sie ihre Messungen einordnen können. So betrachtet, ergänzen sich funktionelle und strukturelle Untersuchungen in der marinen Ökosystemforschung auf geradezu ideale Weise.

Diese Arbeit wurde von einem Zoologen geschrieben, und deshalb kommt der Botanik darin oft nicht der Platz zu, der ihr eigentlich zustünde. Leider überschreitet aber selbst eine allgemein zoologisch-ökologische Darstellung, wie sie von uns versucht wird, den gestellten Rahmen schon erheblich.

2. Zielsetzung struktureller Benthosuntersuchungen

Strukturuntersuchungen am marinen Benthos im hier definierten Sinn gehen vor allem von drei Ansätzen aus, die allerdings nur selten so scharf getrennt werden können, wie es in dieser Arbeit geschieht. Es sind

I. Der biozönotische Ansatz. Fragestellung: Welche Fauna (Flora) existiert in einem Seegebiet, wie ist sie vertikal und horizontal verteilt; welche Umweltfaktoren stehen hinter dieser Verteilung; wie ist das Untersuchungsareal im Vergleich zu anderen Meeresgebieten einzuordnen? Diese Richtung umfaßt die faunistische (floristische) Bestandsaufnahme eines Gebiets; die Erfassung von Abundanz, Dominanz, Artenzahl, Diversität und Biomasse; die Zonierung der Gesamtf fauna und -flora und von einzelnen Arten, die Verteilung der Individuen im Makro- und Mikrobereich sowie ihren Aufenthaltsort relativ

*) Beitrag Nr. 216 aus dem Sonderforschungsbereich 95 der Universität Kiel

zur Grenzfläche Wasser/Meeresboden; die Leistungen der Organismen in bezug auf Strukturierung ihres Lebensbereichs (z.B. Bioturbation durch Tiere, Aufgliederung des Raums und Schaffung neuer Ansiedlungssubstrate durch Pflanzen und tierische Hartschalen); schließlich die Zuordnung von Organismenkollektiven zu großräumigen Kategorien (Assoziationen, Communities, Biozönosen) und die Erfassung der wichtigsten abiotischen Umweltparameter: T° , $S^{\circ}/_{\infty}$, O_2/H_2S , Licht, Sediment, Wassertiefe, Wellenwirkung, Strömungen usw.

II. Der populationsdynamische Ansatz (von uns auch als "Strukturdynamik" bezeichnet, um ihn als strukturelle Arbeitsrichtung zu kennzeichnen). Fragestellung: Wie veränderlich sind Strukturen wie Artenpopulationen und Lebensgemeinschaften in der Zeit; über welche Stationen baut sich eine Gemeinschaft auf, was sind die wichtigsten Faktoren auf dem Weg zu einer Stabilisierung? Diese Arbeitsrichtung beschäftigt sich mit Reproduktionszyklen, Larvenfall, (Neu)besiedlung, Sukzession von Arten und Artengruppen; Wachstum, Rekrutierung und Mortalität der Bodenfauna und -flora; mit Mechanismen wie Konkurrenz, Verdrängung und Stabilisierung innerhalb der Gemeinschaften; mit tagesperiodischen und saisonalen Vorgängen und mit Zuwanderung in das benthische Partialsystem bzw. Abwanderung aus ihm. Sie ist außerdem die wichtigste Grundlage für die Abschätzung der Produktion der Benthosorganismen und somit eng verbunden mit der 3. Richtung.

III. Der trophische Ansatz. Fragestellung: Welche qualitativen und quantitativen Wechselbeziehungen bestehen zwischen den Gliedern des Nahrungsnetzes in einem Seegebiet; inwieweit ist das benthische Partialsystem von anderen Teilsystemen abhängig bzw. für sie Voraussetzung; wie groß ist die Effizienz des Systems auf seinen verschiedenen trophischen Ebenen, auch im Vergleich zu anderen Gebieten?

Diese Richtung befaßt sich mit der Zuordnung der Fauna zu Produzenten und Konsumenten, der Unterteilung z.B. in Carnivore, Herbivore, Detritivore, Filtrierer und Pipettierer; mit der Quantifizierung von Räuber-Beute-Beziehungen, Nahrungsketten und Nahrungsnetzen; sie bestimmt Produktion, Zehrung und Verwertung von organischer Substanz und ist bestrebt, langfristig über Produktion: Biomasse-Relationen zu vereinfachten Beurteilungskriterien für die Produktivität verschiedener Teilsysteme zu kommen.

Um die Benthosstruktur eines Seegebietes zu beschreiben, müssen die drei Ansätze parallel zueinander verwirklicht und ihre Ergebnisse miteinander verknüpft werden. Zusammen mit Resultaten aus den funktionellen und ökophysiologischen Fachrichtungen können diese Ergebnisse dann in systemökologische Modellrechnungen eingebracht werden, die im Idealfall das Teilökosystem nicht nur hinreichend beschreiben, sondern es bis zu einem gewissen Grad vorhersagbar machen. Eine solche Vorhersagbarkeit ist bisher zwar nirgends auch nur annähernd erreicht worden; aber sie bleibt angesichts des wachsenden, destruktiven menschlichen Einflusses auf marine Ökosysteme das Fernziel der Meeresökologen.

3. Historischer Rückblick

Benthosuntersuchungen in der westlichen Ostsee haben eine Tradition von mehr als 100 Jahren; das Gebiet ist damit benthologisch wohl das am längsten untersuchte Meeresgebiet der Welt. Die ersten Bodenfaunastudien (MEYER u. MÖBIUS 1865-72; BRANDT 1897) hatten biozönotischen Charakter und bemühten sich zunächst um eine faunistische Bestandsaufnahme. MÖBIUS (1871, 1877) schuf am Beispiel der Austerbänke in der Nordsee den Begriff der "Biozönose" (s. SCHWENKE 1978) und machte damit als erster den Versuch, größere Assoziationseinheiten im Benthos zu unterscheiden. Durch Einbeziehung der "kausalen bzw. physiologischen Beziehungen innerhalb einer Assoziation zwischen Organismen und Lebensraum oder zwischen den Assoziationen" (REMANE 1940) war er seiner Zeit und vielen folgenden Benthologen deutlich voraus. Weitgehend unabhängig von den Kieler Ursprüngen entwickelte sich nach der Jahrhundertwende in Dänemark eine zweite Wurzel der Benthoskunde, die gleichermaßen der biozönotischen wie der trophischen Richtung zuzuordnen ist. Nach ausgedehnten Makrobenthosstudien im Kattegat, in dänischen Fjorden und Flachwassergebieten entwickelte PETERSEN (1914) sein Konzept der "communities". Zunächst allgemein als ordnendes Prinzip für die Fauna am Meeresboden begrüßt, gerieten die communities bereits nach wenigen Jahren zwischen die Linien gleichermaßen engagierter Befürworter und Ablehner, wurden vielfach modifiziert, neu definiert und durch Alternativvorschläge abgelöst (u.a. GISLEN 1929/30, LINDROTH 1935, REMANE 1940, 1955, MOLANDER 1962). Erst PETERSENS Landsmann THORSON (1952) verhalf ihnen in den 50er Jahren mit seinem - später teilweise revidierten - Konzept der "parallelen Bodentiergemeinschaften" wieder zu Ansehen. PETERSENS communities werden heute allgemein als nicht scharf abgrenzbare Assoziationseinheiten verstanden, in denen Arten vor allem aufgrund ähnlicher Ansprüche an das Substrat gemeinsam auftreten. Durch den Einfluß des Faktors Sediment tendierte also auch PETERSEN bereits in Richtung der heutigen ökologischen Betrachtungsweise, wenn auch nicht so weit wie MÖBIUS. Daß PETERSENS communities rein auf der Basis von Makrobenthosarten (Muscheln und Echinodermen) aufgebaut sind, sollte man ihm nicht zum Vorwurf machen; so sinnvoll grundsätzlich eine Einbeziehung z.B. der Meiofauna für den Meibenthologen ist (s. REMANE 1933, FRIEDRICH 1965), so wenig sind diese Einteilungen für den Makrobenthologen brauchbar (s. ARNTZ et al. 1976).

PETERSENS Untersuchungen waren, wie erwähnt, auch die Basis für den Beginn einer tropischen Betrachtungsweise im Benthos. In vielen grundlegenden Arbeiten in den Rep. Danish biol. Sta. (u.a. BOYSEN JENSEN 1919, PETERSEN 1924, BLEGVAD 1928, 1951) wurden "Bonitierungen" des Makrobenthos als Messung der Nahrungsgrundlagen für Bodenfische durchgeführt. Diese Studien, z.T. von THORSON (1972) noch einmal zusammengefaßt, erwiesen die große Bedeutung der Benthosproduktion für den Ertrag an Bodenfischen in den Küstengewässern und Fjorden. Sie zeigten auch, daß die ursprüngliche Annahme der Dänen, die meiste Energie für die höheren Stufen des Ökosystems stamme aus der Produktion an Seegras, falsch war (THORSON 1972). - Leider wurde der vielversprechende, aber mühselige produktionsbiologische Ansatz der Dänen in Deutschland und in den westlichen Ländern erst gegen Ende der 60er Jahre in größerem Maßstab aufgegriffen, wenn man von einer vergleichenden Bodenfauna / Fischnahrungsstudie in der Ostsee durch HERTLING (1928) und HAGMEIER (1930) absieht. Dagegen gibt es eine große Zahl ähnlicher russischer Arbeiten aus diesem Zeitraum (Zusammenfassung bei IVLEV 1961).

Die benthologische Forschung lag in der Zwischenzeit aber keineswegs brach. GRIMPE und WAGLER (1928 - ca. 1960, fortgeführt von REMANE) trugen Daten über die Tierwelt der Ostsee zusammen. Das Werk enthält eine ausführliche Beschreibung des status quo der Benthoskunde durch REMANE (1940). REMANE (1933) war es auch, der durch seine Entdeckung der Interstitialfauna der Benthologie neue Impulse, aber auch eine neue Richtung gab (s. u.a. GERLACH 1953, 1954, AX 1960). Arbeiten am Makrobenthos beschränkten sich in diesen Jahren auf wenige ökologische Studien an bestimmten systematischen Gruppen, wie z.B. JAECKELs Monographie über Mollusken (1952).

Die Wurzeln der populationsdynamischen Arbeitsrichtung sind schwieriger aufzuspüren als die der beiden anderen Disziplinen. Lange Zeit galt Populationsdynamik im marinen Bereich als Domäne der Fischereibiologie, ohne daß jedoch die Fischereibiologen einen Ansatz machten, ihre Methoden auf Bodentiere zu übertragen. So wird man wohl den Begriff "Populationsdynamik" etwas weiter fassen und autökologische Studien einbeziehen müssen, soweit sie saisonale Gesichtspunkte und Lebenszyklen berücksichtigen, wie z.B. KRÜGERS Studie an *Diastylis rathkei* (1940); ebenso THORSONs Arbeiten (1946, 1952) über die Ökologie von Bodentierlarven und KÜHLMORGEN-HILLES (1963, 1965) Erfassung des Jahresgangs im Makrobenthos der Kieler Bucht.

Dieser Rückblick hat nur sehr kurz einige Linien der Zoobenthosforschung aufzeigen können, und dies auch nur, soweit sie die westliche Ostsee betrafen. In der mittleren Ostsee z.B. konzentrierte sich das Interesse schon früh auf die Vorgänge in den zusehends verarmenden Tiefengebieten (s. ANDERSIN et al. 1977). Im europäischen Ausland wurden z.T. sehr brauchbare Alternativen in biozönotischer Hinsicht (u.a. JONES 1950, PÉRÈS 1961), vereinzelt und spät auch in trophischer Hinsicht (MCINTYRE u. ELEFTHERIOU 1968) entwickelt. In Schottland und den USA gab es bereits zu Beginn der 60er Jahre Großprojekte, von denen die baltischen Biologen (die damals als Vereinigung noch nicht existierten) nicht einmal zu träumen wagten. Zwischen "traditioneller" und "moderner" Benthoskunde klappte eine gewisse Lücke, wie sich aus der Diskussion nach zwei von REMANE (1964) und WIESER (1964) vorgetragenen Strukturarbeiten entnehmen läßt (Helgol. wiss. Meeresunters. 10: 374 ff.). Die Zeit war reif, von biologischen Einzeluntersuchungen, die schlecht und recht verstreute Daten aus hydrographischen, chemischen und geologischen Arbeiten mitverwerteten, zu einer interdisziplinären Bearbeitung des marinen Ökosystems überzugehen. Die Idee dazu, wie erwähntes es oben, war in ihren wesentlichen Teilen bereits 100 Jahre zuvor geboren worden; sie ist in MÖBIUS' Biozönose-Begriff enthalten.

4. Status quo der strukturellen Benthologie in Kiel:

Ergebnisse und Probleme

Ein interdisziplinäres Großprojekt wurde 1970 als Schwerpunktprogramm SFB 95 der Deutschen Forschungsgemeinschaft an der Universität Kiel geschaffen (HEMPEL 1971, ZEITZSCHEL 1978). Es vereinigt neben den im Institut für Meereskunde vertretenen Fachrichtungen auch Mitglieder des geologischen, zoologischen und einiger physikalischer Institute. Das Arbeitsthema "Wechselwirkung Meer - Meeresboden" macht Untersuchungen zur Struktur und Dynamik des Benthos zu einer zentralen Frage. Gute Vergleichsmöglichkeiten bestehen durch die fast gleichzeitige Gründung des Askö-Projekts der Universität Stockholm "Energy Flow through the Baltic Ecosystem", das ähnliche Fragestellungen bearbeitet (JANSSON 1972). Nach beinahe 7 Jahren Laufzeit der beiden Großprojekte muß aus der Sicht des Benthologen die erstaunliche Feststellung gemacht werden, daß es nicht zu der erwarteten totalen Umkämpfung der Ansätze gekommen ist (Tab. 1).

Die Zusammenstellung der Konferenzvorträge mit benthologischem Inhalt und der entsprechenden Arbeiten aus den Publikationsreihen der beiden Projekte macht deutlich, daß nach wie vor die Mehrheit der Publikationen der "traditionellen" biozönotischen Richtung zuzuordnen ist, ein geringerer Teil der tropischen und mit Abstand der kleinste Prozentsatz der "modernen" populationsdynamischen Richtung. Allerdings geht aus der Tabelle nicht hervor, daß diese Arbeiten im Gegensatz zu früheren Ansätzen vielfach mit einem fundierten geologisch-physikalischen Hintergrund ausgestattet sind und zum Teil mit hochmodernen Methoden durchgeführt wurden, nämlich mit UW-Fernsehen, Tauchereinsatz und experimentellen Einrichtungen am Meeresgrund.

Tab. 1: Zuordnung von Publikationen über die Struktur des Benthos zu verschiedenen Fachrichtungen

Schwergewicht auf:	Zoobenthos			Phyto-benthos	Phyto-u. Zoo-benthos	Insgesamt	
	Meio-benthos	Makro-benthos	Meio- u. Makro-benthos			n	%
Biozönotischem Ansatz	15	41	4	19	6	85	57
Populationsdynamischem Ansatz	3	15	-	-	-	18	12
Trophischem Ansatz	1	30	2	2	1	36	24
Methoden	2	5	-	4	-	11	7
Summe	21	91	6	25	7	150	(100)
%	14	61	4	17	5	(~100)	

Quelle: Papers der BMB-Symposien in Stockholm (1971) und Helsinki (1973), Abstracts der BMB-Symposien in Danzig (1975) und Kiel (1977), Beiträge aus dem Askö Laboratory (Universität Stockholm) und dem SFB 95 (Universität Kiel), soweit nicht in den Symposium-Publikationen enthalten.

Im folgenden werden Ergebnisse und Probleme einiger ökologischer Zoobenthos-Untersuchungen in Kiel unter Aufgliederung in die drei strukturellen Forschungsansätze dargestellt. Gelegentlich werden zum Vergleich Ergebnisse der Askö-Gruppe herangezogen.

4.1 Biozönotischer Ansatz

Zum besseren Verständnis seien einige längst bekannte Hintergrundinformationen vorangestellt. Die westliche Ostsee ist

- ein geologisch junges Gebiet mit einer wechselvollen Geschichte;
- ein Übergangsgebiet, daher wechselnden hydrographischen Einflüssen besonders stark ausgesetzt;
- ein Gebiet mit geringer Wassertiefe, also weitgehend ohne Bereiche mit stabilen Verhältnissen;
- ein Meer auf hoher geographischer Breite, daher mit ausgeprägten saisonalen Schwankungen; und
- ein Brackwassermeer; häufig geschichtet, mit allen hydrographischen und physiologischen Implikationen für die Fauna.

Die Wassertiefe beträgt meist nur 10-25 m, der Boden besteht i.a. aus schllickig-sandigen Mischsedimenten. Im Norden und Westen wird die Bucht von einem Kanalsystem bis 35 m Tiefe mit Schlickböden durchzogen, und an einigen Stellen reichen sandige Schwellen bis fast an die Wasseroberfläche. Der Austausch des Bodenwassers und damit der Transport von Evertebraten- und Fischlarven sowie Jungfischen erfolgt im wesentlichen durch den Großen Belt und das Kanalsystem. Besonders im Sommer verhindert eine starke thermohaline Sprungschicht den Austausch zwischen Boden- und Oberflächenwasser. Dies führt im Spätsommer und Herbst meist zu O₂-Mangel und Auftreten von H₂S im Bodenwasser und Sediment, vor allem in den westlichen und südlichen Teilen der Bucht. (Weitere Einzelheiten zum Untersuchungsgebiet in ARNTZ u. BRUNSWIG 1975b sowie ARNTZ et al. 1976).

4.11 Grundparameter des Benthos der Kieler Bucht im Vergleich zur eigentlichen Ostsee

Die Artenzahl des Benthos und der Bodenfische ist in der Kieler Bucht als Folge des abnehmenden Salzgehalts (i.a. 10-20 ‰ an der Oberfläche und 15-30 ‰ im Tiefenwasser) bereits reduziert, wie schon REMANE (1940) feststellte. Für die Meiofauna (SCHEIBEL 1976) sind schwer konkrete Angaben zu machen, weil die meisten Nematoden, die unterhalb 15 m fast die gesamte Meiofauna stellen, noch nicht bestimmt sind; oberhalb 15 m wurden neben den Nematoden ca. 35-40 Harpacticidenarten und einige wenige Halacariden, Tardigraden und Ostracoden verzeichnet. Das Makrobenthos stellt immerhin noch > 150 Arten, meist Polychäten, Crustaceen und Mollusken, von denen aber ein Teil auf gelegentliche Gäste entfällt. An Bodenfischen wurden etwa 40 Arten registriert, aber nur 6 Arten (Dorsch, Kliesche, Wittling, Scholle, Flunder, Sandgrundel) sind quantitativ von Bedeutung.

Da in einem derartig verarmten System weniger Konkurrenz zwischen den einzelnen Arten besteht, entwickeln sich die noch vorkommenden Formen durchaus nicht schlechter als in anderen Gebieten. Biomasse und Abundanzen sind daher im Bereich Meio- und Makrobenthos i.allg. hoch. Das Meiobenthos weist Biomasse-Werte bis ca. 0.25 g C/m² auf, das Makrobenthos um 13 g C, wovon 11 g auf die große Muschel *Cyprina islandica* entfallen. Örtlich können die Werte sogar deutlich höher sein. Die Bodenfische haben trotz starker Befischung eine Biomasse von ca. 0.6 g C/m², das ist mehr als doppelt soviel wie der von STEELE (1974) angegebene Wert für die Nordsee. Die Abundanzen von Meio- und Makrofauna

liegen generell in der Größenordnung von besseren Nordseeeproben mit Meiofauna-Werten zwischen 380 000 und 580 000 /m² (SCHEIBEL 1973) und Makrofaunadichten von > 1000, vielerorts > 2000 Individuen/m² im Jahresmittel; bei einzelnen Arten (z.B. *Abra alba*, *Diastylis rathkei*) sind sie im Vergleich zu Nordseewerten sogar ungewöhnlich hoch. In der eigentlichen Ostsee gehen die Biomasse-Werte des Makrobenthos stark zurück, erreichen in den tieferen Becken an vielen Stellen 0 und steigen nach N und E höchstens noch einmal auf 1/10 der Kieler Bucht-Werte an; dagegen sind die Abundanzen zwar in den Becken sehr gering, klettern jedoch im Finnischen Meerbusen stellenweise wieder auf > 2000 /m² (ANDERSIN et al. 1975). Die Meiofauna zeigt nicht den üblichen W-E-Gradienten, sondern nimmt im Gegenteil mit der Abnahme an Makrobenthos zu (ELMGREN, im Druck).

Die *Diversität* des Makrobenthos (H' nach SHANNON u. WIENER, s. PIELOU 1966) erreicht in der Kieler Bucht immerhin noch Werte zwischen 2.0 und 2.5 (örtlich, vor allem in Seegraswiesen - GRÜNDEL 1976 - und der Rotalgenzone - LÜTHJE 1977 - auch darüber) gegenüber allenfalls 1.5 - 2.0 in der mittleren und < 1 in der nördlichen Ostsee (ANDERSIN et al. 1975, ANKAR u. ELMGREN 1976).

4.12 Veränderungen von der Einstromzone zum SW der Bucht

Vom biozönotischen Gesichtspunkt ist das Kanalsystem in der Kieler Bucht von besonderem Interesse, weil sich auf seinen Hängen die Sedimente innerhalb kurzer Distanz mit der Wassertiefe ändern. Der Wasseraustausch durch diese Kanäle scheint recht effektiv zu sein; auf jeden Fall zeigt sich kein Gradient in der Salinität des Bodenwassers von NE (Einstromzone) zum SW der Bucht, und auch die Dichteschicht - falls vorhanden - liegt in der gleichen Wassertiefe (ARNTZ et al. 1976). Eigentlich müßte also die Verteilung des Makrobenthos entlang der Achse des Kanalsystems konstant sein.

Tatsächlich ist kein Gradient in Artenzahl, Biomasse und Abundanzen festzustellen, wenn man diese Parameter generell in einer mittleren, reichen Zone verfolgt. Sie entspricht in etwa der durchschnittlichen Lage der Sprungschichtbasis, welche ja möglicherweise als "Sedimentfalle" für organisches Material aus der Wassersäule wirkt (LENZ 1974). Auch die Aufeinanderfolge der dominanten Arten vom Flachwasser bis zur Sohle der Kanäle ist im wesentlichen die gleiche; bei den Mollusken mit klarer *Astarte*-Dominanz (3 Arten) im oberen und *Cyprina*-, *Abra*-, *Macoma calcaea*-Dominanz im tieferen Teil, bei den Polychäten mit *Nephtys* (mindestens 3 Arten) und bei den Crustaceen mit *Diastylis* als über den größten Teil der Hänge vorherrschenden Formen (ARNTZ u. BRUNSWIG, 1975c). Während aber die Kanäle im N bis auf ihre Sohle hinab gut besiedelt sind, bricht die Besiedlung im SW unvermittelt in Tiefen unterhalb 21 m ab. Gleichzeitig zeigt das Optimum der meisten Arten deutliche *Emergenz* im Rinneverlauf von NE nach SW, und die biomassereiche Zone rückt enger zusammen (Abb. 1). Im Gegensatz zu den von REMANE (1955) beschriebenen

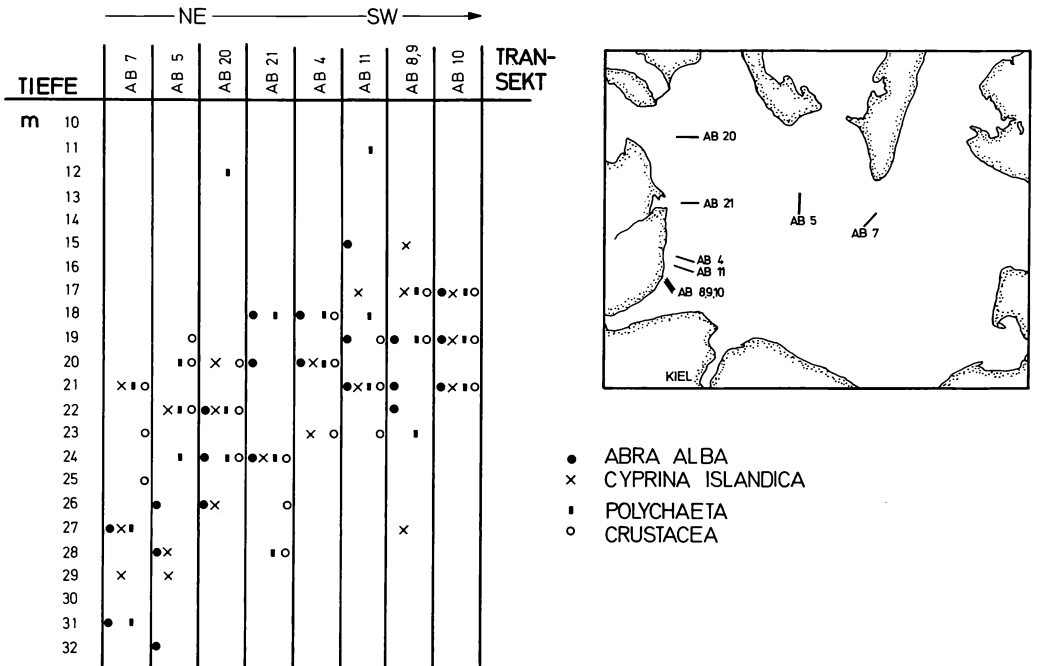


Abb. 1: Emergenz des Biomasse-Optimums von Makrobenthosarten und -gruppen im Verlauf des Rinnensystems (nur N- und W-Hänge).
(Es wurden jeweils die 3 Stationen mit der höchsten Biomasse eingezeichnet)

Submergenzerscheinungen einiger Nordsee-Arten in der Ostsee, die auf dem hier geringeren Salzgehalt beruhen, sind für diese Emergenz die Sauerstoffverhältnisse im SW der Bucht verantwortlich. Das Zusammenrücken der Biomasse-Optima kommt dadurch zustande, daß die in ihrer Mehrzahl kaltstenothermen und stenohalinen Arten des Tiefenwassers der Kieler Bucht nach oben nur bis an die Sprungschichtbasis ausweichen können.

4.13 Tiefenzonierung

Die Zonierung des Zoobenthos der Kieler Bucht ist heute im großen und ganzen bekannt. Die Zusammenfassung in Abb. 2 ist allerdings aus phytobenthischer Sicht stark idealisiert, da sich die pflanzenbewachsenen Zonen in der Kieler Bucht i. allg. nicht als Gürtel in bestimmten Tiefenzonen finden, sondern mosaikartige Strukturen bilden (SCHWENKE 1964, 1969).

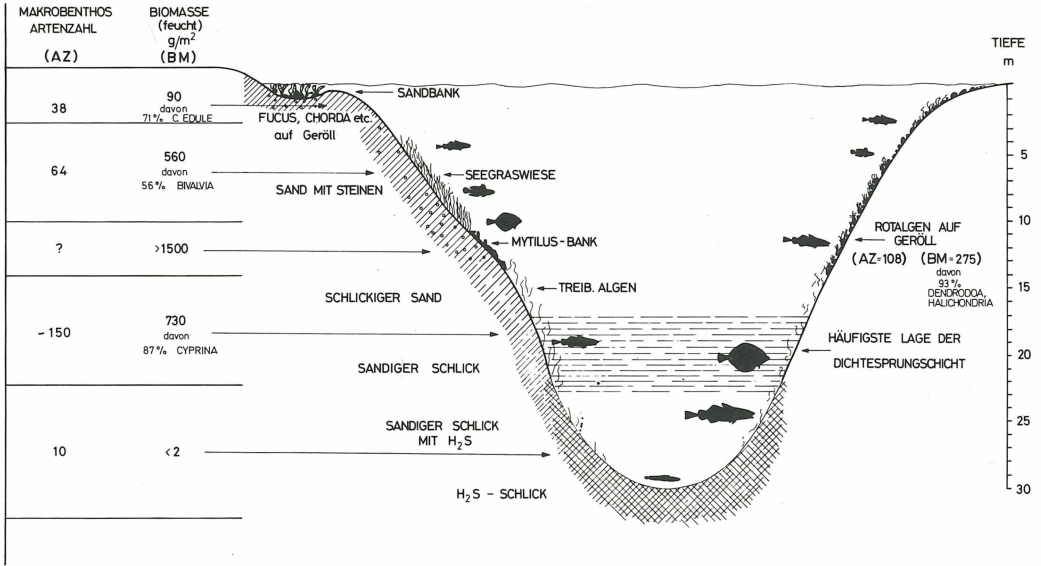


Abb. 2: Zonierungsschema, Artenzahl und Biomasse von Makrozoobenthos im südwestlichen Rinnensystem (Daten versch. Autoren kombiniert).

Betrachtet man Böden ohne dauerhaften Bewuchs, d.h. höchstens mit "erranter" Algenkomponente (SCHWENKE et al. 1975), so nehmen Artenzahl, Abundanz, Biomasse und Diversität der Makrofauna zunächst bis in mittlere Wassertiefen zu und von einer bestimmten Tiefe an schlagartig ab. Die Meiofauna zeigt ebenfalls die höchsten Werte in mittleren Tiefen, die Abnahme nach unten ist aber bei weitem nicht so ausgeprägt. Ähnlich wie in der mittleren Ostsee nimmt also die relative Bedeutung der Meiofauna mit der Tiefe zu; in den Tiefengebieten der Ostsee dominiert sie unterhalb 60-70 m sogar nach der Biomasse (ELMGREN, im Druck).

Wie bereits REMANE (1940) feststellte, sind die Phytalgebiete nicht ohne weiteres in dieses Zonierungsschema einzuordnen. In diesem viel stärker strukturierten Lebensraum sind Abundanz und Diversität grundsätzlich höher als in den umliegenden Gebieten ohne Bewuchs (GRÜNDEL 1976, WORTHMANN 1975, LÜTHJE 1977).

Abb. 3 macht einen Versuch, Zonierung und Zonierungsfaktoren im tieferen Sublitoral der Kieler Bucht (ohne Phytalgebiete) schematisch darzustellen. Das Optimum der Besiedlung spielt sich in einer mittleren Zone ein, die um den Bereich größter Sprungschichthäufigkeit und etwas darunter liegt und daher durch relativ hohen Salzgehalt, stabile Temperaturen, noch gute O₂-Bedingungen und durch nährstoffreiches Sediment mittlerer Festigkeit charakterisiert wird. Nach oben hin wirken vor allem geringer Salzgehalt und starke Temperaturunterschiede, zur Rinnensohle O₂-Mangel und Auftreten von H₂S negativ auf die Fauna ein. Im Rückblick auf PETERSENS flache *Macoma baltica*- und tiefe *Abra alba*-Gemeinschaft könnte man also von einer euryhalinen / eurythermen Gemeinschaft über und einer

stenohalinen / stenothermen Gemeinschaft unter der Sprungschicht sprechen, wobei die Grenze je nach Entfernung vom Großen Belt zwischen 15 und 20 m Tiefe zu ziehen wäre. Die verarmten Tiefengebiete wären evtl. als eigenes Gebiet abzutrennen (SCHULZ 1969, ARNTZ 1971a).

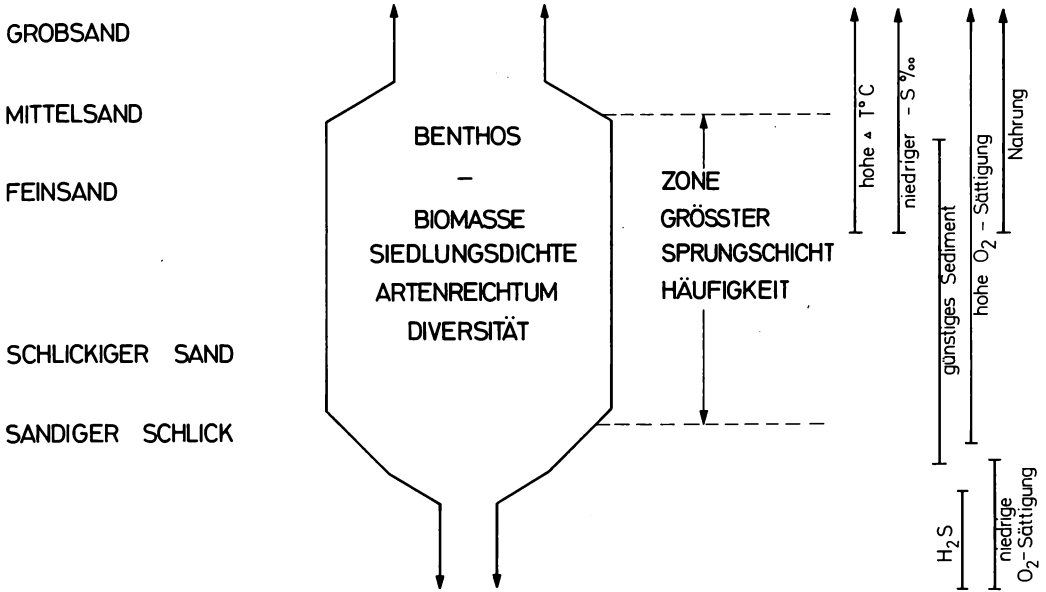


Abb. 3: Schematische Darstellung der Zonierung des Benthos und der wichtigsten Ökofaktoren in der Kieler Bucht (aus ARNTZ et al. 1976, etwas verändert).

4.14 Probleme

Die beschriebene großräumige Verteilung und Zonierung der Fauna ist das Ergebnis langjähriger Untersuchungen, die mosaikartig zusammengefügt wurden. Einzelne Bereiche bedürfen noch immer einer Bearbeitung, so z.B. die küstennahe *Fucus*-Zone, aus der nur eine qualitative ältere Arbeit vorliegt (OHM 1964). Die größten Probleme macht nach wie vor die quantitative Erfassung der Verteilung der Fauna im Makro- und Mikrobereich und unterhalb einer bestimmten Zone im Sediment. Der Bodengreifer, vorläufig als quantitatives Instrument mit größter Zeitersparnis nicht zu ersetzen (ARNTZ et al. 1976), hat vor allem auf Sand- und Kiesböden erhebliche Nachteile (neuere Zusammenfassung in ANKAR 1977a). Vor allem im Rinnenbereich mit seinen rasch wechselnden Tiefen und Sedimenten besteht die Gefahr, bereits bei mehreren aufeinanderfolgenden Greifern in eine andere Population hineinzugeraten. Alternativen wie Stechkästen und Airlifts müssen von Tauchern bedient werden; sie sind zwar gezielt einzusetzen, aber zeitlich höchst aufwendig. UW-Fernsehen ist für Infauna-Untersuchungen überhaupt nicht und für Epifauna nur oberhalb einer bestimmten Größe zu gebrauchen. Seit einiger Zeit führen wir Experimente im "Hausgarten" des SFB 95 durch, bei denen die Proben ausschließlich durch Taucher genommen werden. Es hat sich gezeigt, daß selbst in diesem sehr eng begrenzten Gebiet unter absolut gleichartigen Bedingungen der Larvenfall so lokal erfolgen kann, daß auf zwei nebeneinander stehenden Sedimentbehältern unterschiedliche Populationen heranwachsen (Abb. 4). Diese Versuche bestätigen auch, daß eine Reihe von Arten sich ganz oder teilweise unterhalb von 3 cm aufhält (Abb. 5), also vom Bodengreifer nur unvollkommen erfaßt wird. Viele unserer Abundanz- und Biomasseangaben, besonders aus dem sandigen Bereich, müssen wir also wohl als Minimalwerte ansehen.

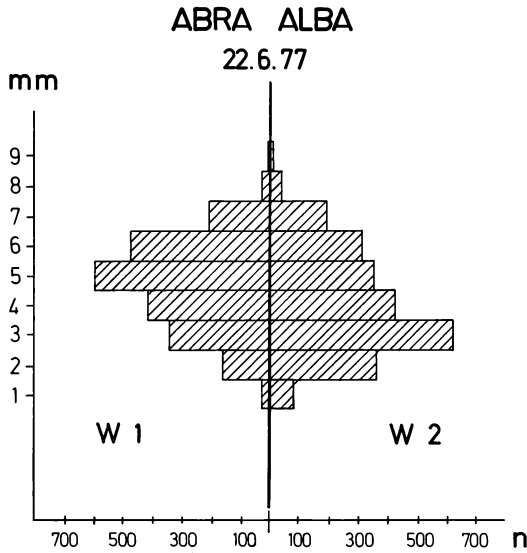


Abb. 4: Unterschiedliche Größenzusammensetzung zweier Populationen der Pfeffermuschel *Abra alba* in benachbarten Bodenwannen ("Benthosgarten", 20 m Tiefe).

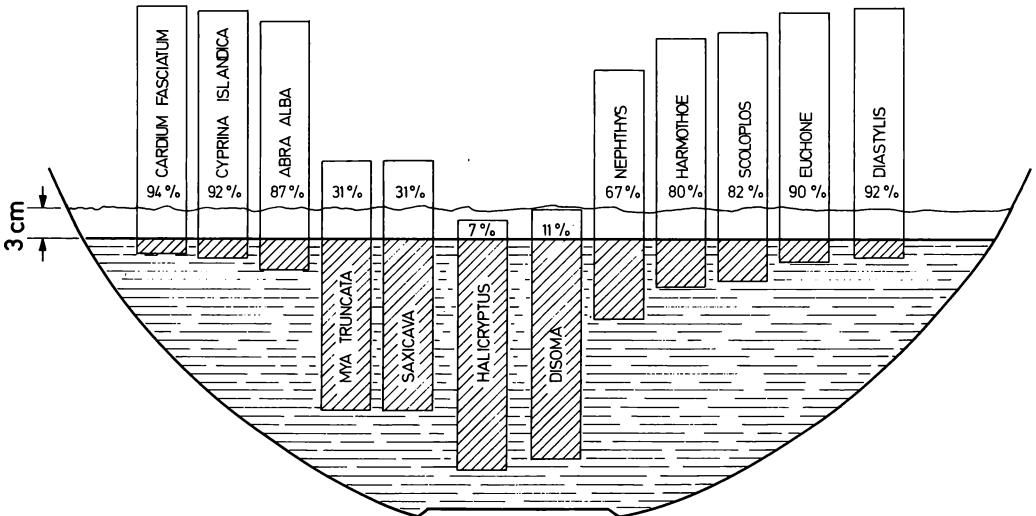


Abb. 5: Prozentsatz wichtiger Bodentierarten, die in den obersten 3 cm Sediment einer Bodenwanne und darunter gefunden wurden (%-Angaben: Tiere in der 3 cm-Schicht; "Benthosgarten", 20 m Tiefe)

4.2 Populationsdynamischer Ansatz

Der populationsdynamische Ansatz ist bisher noch höchst unvollkommen. Detaillierte Einzelstudien über wichtige Arten, wie sie zur Zeit am meisten benötigt würden, liegen erst in wenigen Fällen vor (NICHOLS 1977: *Pectinaria korenti*, INYANG 1976: *Palaemon adspersus*, NAUEN, im Druck: *Asterias rubens*, ALHEIT, in Vorb.: *Nephthys* spp.; aus der mittleren Ostsee z.B. CEDERWALL 1975: *Pontoporeia femorata*, SARVALA 1971: *Harmothoe sarsi*). Ältere Arbeiten sind nur in wenigen Fällen verwertbar, wie z.B. KRÜGERS (1940) Studie an *Diastylis rathkei*.

4.21 Jahreszeitliche und tageszeitliche Rhythmen

Bereits seit KÜHLMORGENS (1963, 1965) und ARNTZ' (1971a) Bearbeitung des Jahresrhythmus im Makrobenthos ist bekannt, daß Abundanz und Biomasse des Benthos in unserem Gebiet ausgeprägten saisonalen Veränderungen unterliegen. Dies gilt besonders für die schnellwüchsigen, kurzlebigen Arten, die als Fischnahrung wichtig sind. Die jahreszeitliche Häufigkeit dieser Formen prägt sich entsprechend deutlich in der Zusammensetzung der Bodenfishnahrung aus (ARNTZ 1971b, 1974, ARNTZ u. BRUNSWIG 1975b).

Für die quantitative Erfassung einzelner Populationen von Bedeutung sind (besonders bei Nacht) tagesperiodische Vertikalwanderungen, wie sie von Kleinkrebsen und einigen Polychäten durchgeführt werden. Ein Teil dieser Tiere hält sich offenbar nicht nur nachts über dem Boden auf. Zur Zeit besteht Unklarheit darüber, ob es sich bei diesen Formen um ein wirkliches "Hyperbenthos" (BOYSEN 1974) handelt - also eine weitgehend dauerhafte Struktur - oder lediglich um ein zeitweise auftretendes Phänomen, z.B. aus Gründen der Fortpflanzung oder Häutung (ANGER u. VALENTIN 1976).

4.22 Freilandexperimente zur Populationsdynamik

Die bereits erwähnten Freilandexperimente im "Hausgarten" verfolgen u.a. auch den Zweck, zu klareren Vorstellungen über den Zeitpunkt der Ansiedlung der Benthospopulationen zu kommen und über die Entwicklung einer Bodentiergemeinschaft auf zunächst unbesiedelten Substraten Aufschluß zu erhalten. Diese Versuche simulieren in gewisser Weise den Effekt, den der sommerliche O₂-Mangel in den westlichen und südlichen Rinnenabschnitten auf die Bodenfauna hat. Auch in diesen Gebieten kommt es ja fast jedes Jahr zu einer Auslöschung der Fauna und anschließender Neubesiedlung.

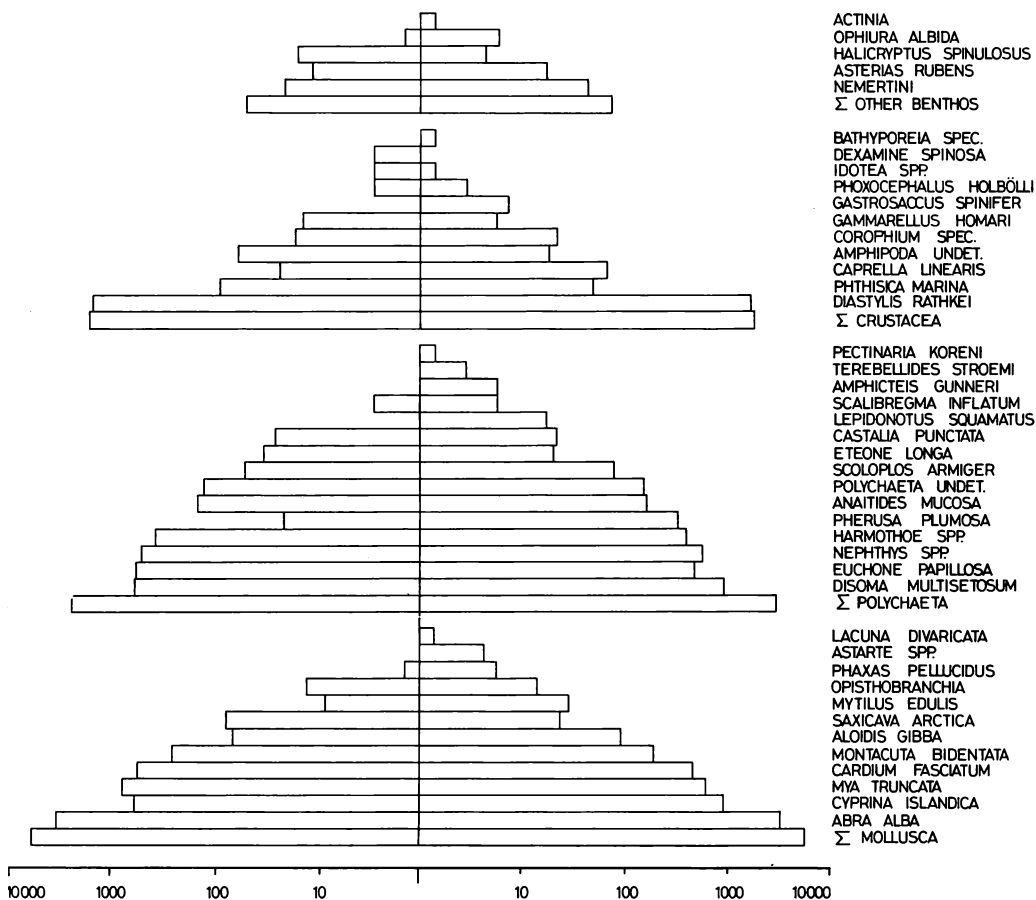


Abb. 6: Weitgehend ähnliche Zusammensetzung der Fauna (Abundanz) in zwei Bodenwannen von je 1.5 m² Oberfläche ("Benthosgarten", 20 m Tiefe).

Von großer Bedeutung ist offenbar der Zeitpunkt, zu dem derartige Experimente begonnen werden. Larven von Bodentieren sind in mehr oder minder großer Zahl und Artenvielfalt fast das ganze Jahr hindurch vorhanden; nach dem Motto "wer zuerst kommt..." können sich aber ganz verschiedene Arten - zumindest zunächst - durchsetzen (RICHTER 1974, BRUNSWIG et al. 1976, RICHTER u. SARNTHEIN 1977). Während eine "normale" Meiofauna-besiedlung bereits nach kurzer Zeit erreicht ist (SCHEIBEL 1974), ist Art und Schnelligkeit der Ansiedlung von Makrobenthosarten sowie deren Entwicklung stark abhängig von der Art des angebotenen Substrats und der Exposition der Sedimentbehälter. Nicht gelöst ist bisher, ob es unter den Bedingungen der westlichen Ostsee überhaupt zu einer "Stabilisierung" der Gemeinschaft kommt, wie sie theoretisch gefordert wird. Beim ersten (BRUNSWIG et al. 1976) und zweiten Experiment (ARNTZ u. RUMOHR, in Vorb.) dauerte es unterschiedlich lange, bis dem Umfeld vergleichbare Abundanz- und Biomassewerte erreicht wurden: Im ersten Fall war nach drei Jahren erst die halbe Biomasse des Umfelds erreicht, im zweiten übertraf die Biomasse "innen" die "außen" bereits nach 1 1/2 Jahren.

Mit Sicherheit werden die Freilandexperimente brauchbare Daten zu Wachstum, Mortalität und möglicherweise auch zur Produktion der Bodentiere liefern. Allerdings kompliziert sich die Produktionsberechnung dadurch, daß die Größenzusammensetzung einzelner Artenpopulationen in den verschiedenen Containern trotz sonst verblüffend gleichartiger Zusammensetzung der Fauna (Abb. 6) nicht exakt vergleichbar ist (s.o.). Wir haben es hier wieder mit dem bereits angeführten Problem der patchiness selbst auf engstem Raum zu tun.

4.23 Probleme

Auch für den populationsdynamischen Ansatz sind die Probleme im wesentlichen technischer Natur. Der grundsätzlich zu fordernden vermehrten Einzeluntersuchung wichtiger Arten mögen sich nur wenige Wissenschaftler unterziehen, weil diese Studien mit zeitlich engem Probenabstand mindestens über 1-2 Jahre durchgeführt werden müssen. Selbst bei so gut mit Schiffen ausgerüsteten Instituten wie denen der Universität Kiel ist die hierfür erforderliche Schiffszeit im Einzelfall kaum zu beschaffen. Da populationsdynamisch entscheidende Vorgänge, wie z.B. Larvenfall und Anfangsmortalität, sich oft in verblüffend kurzen Zeiträumen abspielen, die aber meist nicht exakt vorhersagbar sind, bringen gelegentliche Proben keine brauchbaren Ergebnisse. Hinzu kommen die erwähnten Schwierigkeiten bei der "blinden" Probennahme vom Schiff aus.

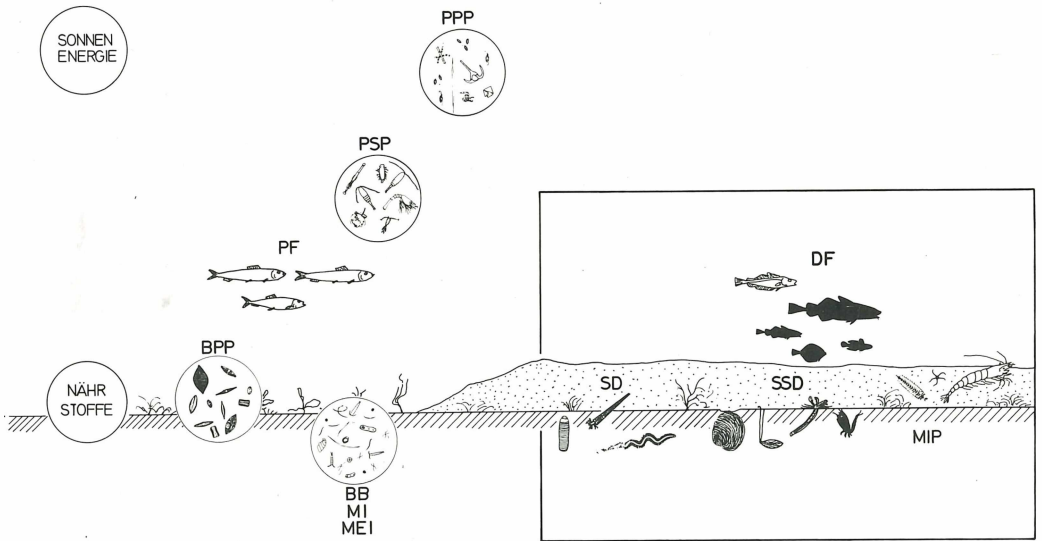


Abb. 7: Hauptkomponenten des trophischen Systems der Kieler Bucht.

Im pelagischen Partialsystem bedeuten PPP: pelagische Primärproduzenten, PSP: pelagische Sekundärproduzenten, PF: pelagische Fische;
 im benthischen Partialsystem sind BPP: benthische Primärproduzenten, BB: benthische Bakterien, MI: Mikrofauna, MEI: Meiofauna, SD: makrobenthische Sedimentfresser im Boden, SSD: makrobenthische Suspensions- und Detritusfresser an der Grenzfläche, MIP: makrobenthische Carnivore, DF: Bodenfische. (Aus ARNTZ, im Druck)

Experimente unter natürlichen Bedingungen wie die von uns begonnenen sind aus wissenschaftlicher Sicht zwar ideal, erfordern aber (abgesehen von einem hohen Maß an Technik, die in unserem Fall glücklicherweise vorhanden ist) einen enormen Aufwand und unter Umständen ebenfalls lange Laufzeiten. Die Sukzession der Benthosarten nach einer Neubesiedlung und die Herausbildung einer auch nur einigermaßen stabilen Assoziationsstruktur sind, als Ganzes betrachtet, nun einmal langfristige Prozesse, im Gegensatz zu den meisten hydrographischen und planktologischen Ereignissen im freien Wasser.

4.3 Trophischer Ansatz

4.3.1 Das Nahrungsnetz

Das trophische System der Kieler Bucht besteht wie in jedem anderen marinen Ökosystem aus einer relativ geringen Zahl zunächst gut überschaubarer Partialsysteme (Abb. 7). Im Bereich des Benthos wurde eine Aufteilung in Bakterien, Mikro-, Meio- und Makrofauna durchgeführt, und das Makrobenthos wurde weiter in die trophischen Gruppen der Sedimentfresser im Boden (SD), der Suspensions- und Detritusfresser an der Grenzfläche Wasser /

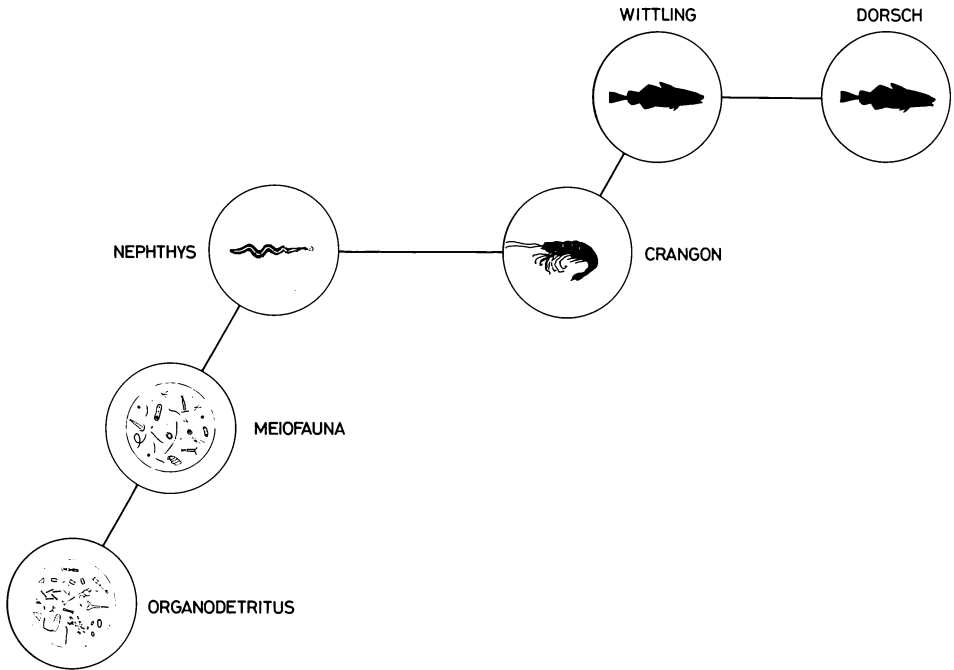


Abb. 8: Sechsgliedrige Nahrungskette mit dem Endglied Dorsch (*Gadus morhua*); Versuch einer Einteilung in trophische Ebenen.

Meeresboden (SSD) und der Carnivoren (MIP) unterteilt. Die von den Primärproduzenten im Pelagial (PPP) und am Boden (BPP) erzeugte organische Substanz durchläuft auf verschiedenen Wegen (Nahrungsketten) das System, wobei diese Nahrungsketten (Abb. 8) natürlich nicht mit jedem Glied einen Sprung auf eine höhere Ebene machen, sondern sich auf einzelnen (besonders den höheren) Ebenen häufig verzweigen. Selbstverständlich wird auch nicht unentwegt organische Substanz höherer Komplexität aufgebaut, sondern den einzelnen Stufen geht Energie in Form von Hitze, Exkreten und Atmung verloren, und organische Substanz wird abgebaut und z.T. remineralisiert.

Vergessen wir aber einmal diese (funktionellen) Prozesse und sehen uns an, wieviel in der *Abra alba*-Gemeinschaft in den einzelnen Teilsystemen des Nahrungsnetzes als meßbare Struktur, in diesem Falle Biomasse, vorliegt (Abb. 9). Leider sind unsere Kenntnisse sowohl hinsichtlich der Rolle der Primärproduzenten am Boden sowie der Bakterien und der Mikrofauna als auch in bezug auf die Wege, die die Nahrungsketten durch diese Gruppen nehmen, sehr beschränkt (Daten aus verschiedenen Bereichen des SFB 95, Literaturangaben bei ARNTZ, im Druck). Immerhin läßt sich ersehen, daß von den fast $100 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ die nach Aussagen der Planktologen nach dem Durchlaufen des pelagischen Teilsystems

sedimentieren, und einer unbekanntenen Produktion im Phytobenthos sich ca. 1-3 g C im Bereich der Bakterien und des Mikro- und Meiobenthos, ca. 13 g C im Bereich des Makrobenthos und < 1 g C bei den Bodenfischen als Biomasse pro Quadratmeter wiederfinden. Was die Produktion auf den niederen Stufen des Nahrungsnetzes angeht, tappen wir vorläufig völlig im Dunkeln. Geht man allerdings von einer Produktion an Makrobenthos in der Größenordnung von $10 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ aus - sie erscheint durchaus möglich, da ein großer Teil der Makrobenthosnahrung direkt aus Primärproduktion oder dem sedimentierenden Material aus dem Pelagial besteht, offenbar nur zum geringen Teil dagegen aus dem Meio- benthos (GERLACH 1971, MCINTYRE 1971) - so bleibt ähnlich wie bei STEELE (1974) die Frage, wovon eigentlich dann noch die Bakterien existieren sollen. Die Lösung könnte in einer relativ hohen benthischen Primärproduktion (Diatomeen, Seegras, Großalgen) und evtl. starkem Transport vom Flachwasser, möglicherweise auch vom Land, ins Tiefe liegen. Interessant ist, daß ANKAR (1977b) mit seiner Energiebilanz in diesem Bereich besser hinkommt.

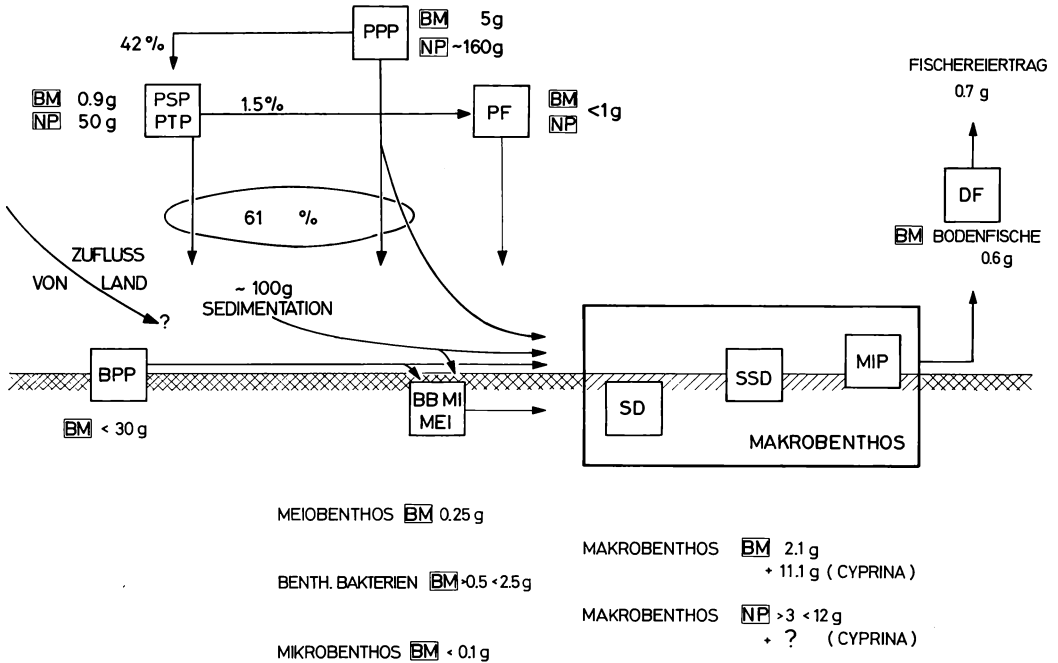


Abb. 9: Struktur des Nahrungsnetzes in der Kieler Bucht

Abkürzungen wie in Abb. 7; zusätzlich PTP: pelagische Tertiärproduzenten, BM: Biomasse (in $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} (\text{y}^{-1})$), NP: Nettoproduktion. (Aus ARNTZ, im Druck).

Auf sichererem Boden befinden wir uns im oberen Teil des benthischen Nahrungsnetzes. Mehr als vier Fünftel der Nahrung der bodenlebenden Fische besteht aus Makrobenthos, der Rest im wesentlichen aus Fischen. Über die Hälfte der makrobenthischen Fischernahrung kommt aus der Gruppe der Suspensions- und Detritusfresser an der Grenzfläche, die gleichzeitig auch die stärkste Fraktion im Benthos stellt (ARNTZ u. BRUNSWIG 1975b). Beim Dorsch kommt allerdings immerhin ein Viertel, bei der Kliesche ein Sechstel aus der Gruppe der (im Nahrungsnetz u.U. bereits recht hoch stehenden) Carnivoren (Abb. 10).

Es soll an dieser Stelle nicht weiter auf die zahlreichen Aspekte der Nahrungsbeziehungen zwischen Makrobenthos und Bodenfischen eingegangen werden, die im Rahmen des SFB 95 schwerpunktmäßig bearbeitet und an anderer Stelle publiziert wurden (Zusammenfassung der Literatur bei ARNTZ, im Druck; dort auch Angaben über Nährtierselektion und Nahrungskonkurrenz). Wir haben uns hier auf die Darstellung der strukturellen Komponente beschränkt, sollten dabei aber nicht vergessen, daß unser Ziel der Einbau auch der funktionellen Ergebnisse in dieses Gerüst ist. Wie kompliziert die Verhältnisse dann werden, zeigt eindrucksvoll ANKARS (1977b) Odum-Modell des Energieflusses in der nördlichen Ostsee.

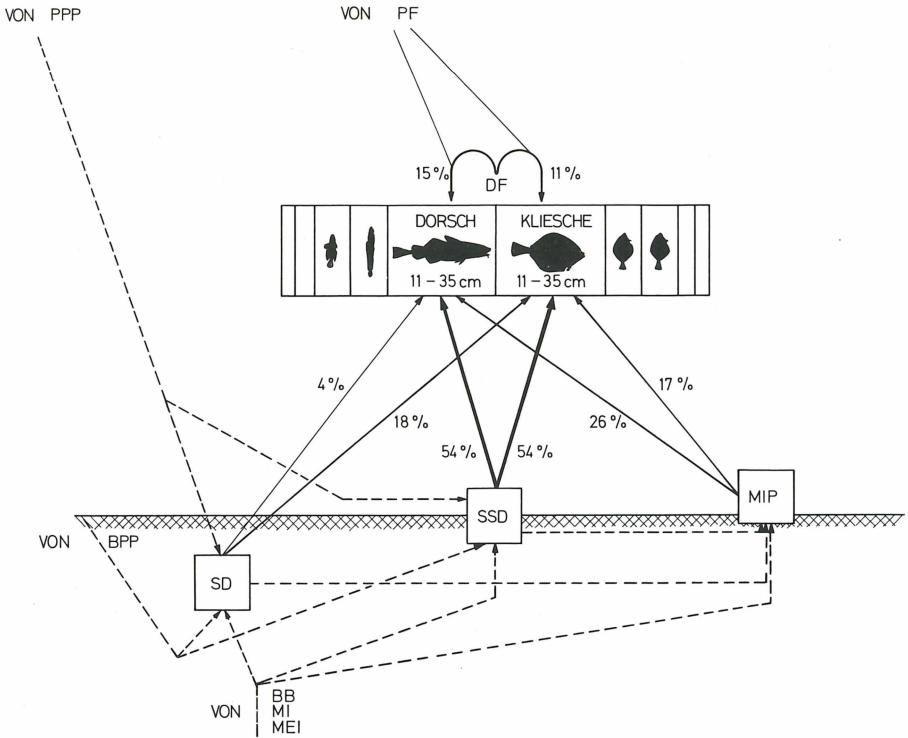
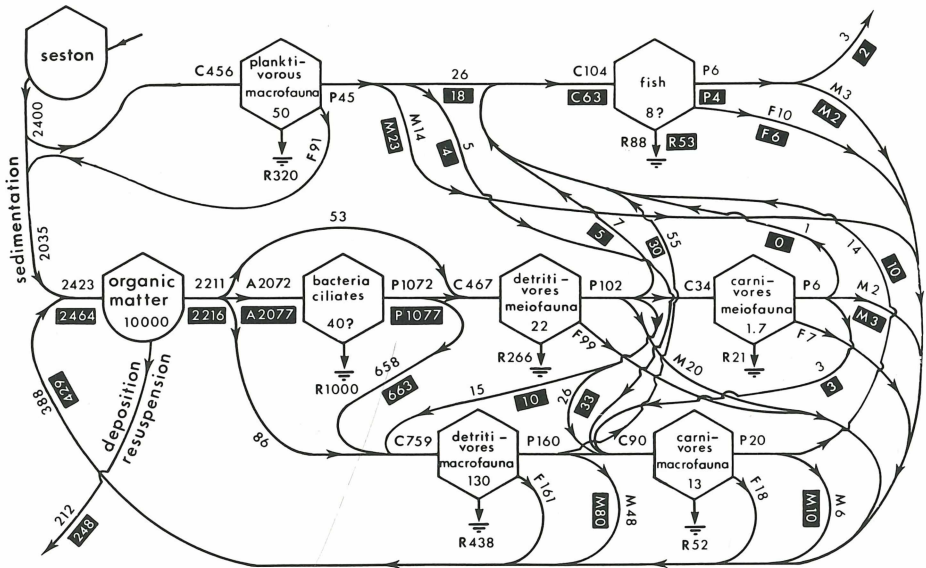


Abb. 10: Herkunft der Bodenfischnahrung in der Kieler Bucht aus den drei Makrobenthosgruppen (vgl. Abb. 7). (Aus ARNTZ, im Druck).



Rough energy flow model (Odum energy circuit language) of the soft bottom ecosystem of the Askö-Landsort area (northern Baltic proper). Flows in $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ and storages in $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$. C = consumption, A = assimilation, P = production, R = respiration, F = egesta and M = "natural mortality". Further explanations are given in the text.

Abb. 11: ODUM-Modell des Energieflusses im Weichbodensystem der nördlichen Ostsee. (Aus ANKAR 1977b).

4.32 Freilandexperimente zur Produktion an Makrobenthos

Eine unserer Ausgangsfragen bei der Betrachtung der trophischen Beziehungen zwischen Makrobenthos und Bodenfischen war: Kann die Produktion an Benthos in der Kieler Bucht die Produktion an Fisch limitieren? Oder umgekehrt: Ist Wegfraß durch Bodenfische ein spürbarer ökologischer Faktor für das Makrobenthos?

Der Däne BLEGVAD hatte bereits 1928 ein Bodenareal mit Käfigschutz versehen und festgestellt, daß das Makrobenthos nach einer Saison die 60fache Biomasse aufwies wie außerhalb. Ein ähnliches Experiment im "Hausgarten" (ARNTZ 1977) führte zu dem interessanten Ergebnis, daß bei Ausschaltung der Großräuber durch 3 cm Maschen die Rolle dieser Formen so effektiv durch kleine Räuber übernommen wird (die wiederum durch den Käfig gegen ihre Feinde geschützt werden), daß die Biomasse bei Versuchsende in den Käfigen sogar geringer als außerhalb war.

Trotz dieses Mißerfolgs des Experiments, das ja eigentlich bessere Daten über die Produktion an Makrobenthos und damit indirekt über das Ausmaß der Zehrung durch Bodenfische hätte liefern sollen, sollen die Versuche wiederholt werden, u.U. mit engeren Maschen und häufigerem Wechsel des (sonst zuwachsenden) Deckels. Nur so wird sich feststellen lassen, inwieweit der gemessene Biomassezuwachs in unseren Containern (s. Kap. 4.2) der tatsächlichen Produktion entspricht.

4.33 Probleme

Schon die kurze Darstellung der trophischen Strukturverhältnisse am Boden der Kieler Bucht macht deutlich, daß hier die Probleme keineswegs nur im Methodischen oder im technischen Detail liegen. Über die quantitative Rolle der niederen Komponenten des benthischen Partialsystems, besonders über die der benthischen Primärproduzenten und der Bakterien, aber auch der Mikro- und Meiofauna, ist noch zu wenig bekannt, um ein in allen Teilen befriedigendes Bild zeichnen zu können. Bezüglich des Makrobenthos sind wir zwar schon beträchtlich weitergekommen, aber hier müssen nun mühselig Daten über die Produktion herausragender Arten gesammelt und mit unseren groben Schätzungen aus saisonalen Biomasseunterschieden (ARNTZ u. BRUNSWIG 1975a) und ersten Produktionsdaten aus den Freilandexperimenten (ARNTZ u. BRUNSWIG 1975b, BRUNSWIG et al. 1976) verglichen werden. Mit diesen Schwierigkeiten stehen wir indessen nicht allein (ANKAR u. ELMGREN 1976, ANKAR 1977, CEDERWALL 1977). Große Probleme schafft auch die Zuordnung der einzelnen Arten zu trophischen Ebenen. Wie mehrfach gezeigt wurde (ARNTZ u. BRUNSWIG 1975b, ANKAR u. ELMGREN 1976), nimmt die größere Zahl von Benthosarten ihre Nahrung aus zwei und mehr trophischen Ebenen. Dies führt zu Nahrungsketten ganz unterschiedlicher Länge und zu großen Fehleinschätzungen von Nahrungsketten- und ökologischer Effizienz, besonders wenn man versucht, solche Arten in ein Schema trophischer Ebenen hineinzuzwängen. Für eine Reihe von Makrobenthosarten ist darüber hinaus die Art der Nahrung völlig unbekannt, z.T., besonders bei vergänglichen Mikro- und Makrofaunaformen als Nährtieren, nur experimentell nachweisbar (ELMGREN, im Druck), oder sie wurde lange Zeit falsch angegeben (FRIEDRICH 1965: *Nereis*-Arten nicht carnivor, ANKAR 1977: *Halieryptus* ist carnivor). Hier ist noch sehr viel Forschung notwendig.

5. Zusammenfassende Diskussion

Die ökologische Erforschung der Struktur des marinen Zoobenthos hat seit MÖBIUS einen weiten Weg zurückgelegt. Wiewohl niemals als ganz reine Assoziationsforschung ohne ökologischen Hintergrund betrieben, hat doch vor allem der biozönotische Ansatz in der Ostsee, besonders in den letzten zehn Jahren, eine beträchtliche Erweiterung erfahren. Benthische Strukturforschung versucht heute, ein Gerüst zu bauen, das neben einer Quantifizierung der biotischen Faktoren in ihrer ganzen Komplexität auch den abiotischen Hintergrund einbezieht. Der trophische Forschungsansatz ist zu neuen Ehren gekommen, seit man erkannt hat, daß sich die Produktivität der Endglieder eines Ökosystems häufig bereits aus der Struktur des jeweiligen Nahrungsnetzes abschätzen läßt (PARSONS u. TAKAHASHI 1973, TENORE u. GONZALES 1975, WALSH 1976). Der populationsdynamische Ansatz kam hinzu, als man merkte, daß es keinen kurzen Weg zur Erfassung eines Ökosystems gibt, und daß es schon sehr detaillierter Informationen, wenigstens über herausragende Arten, bedürfte, ehe man eine Modellierung überhaupt ins Auge fassen konnte. Noch heute haben unsere meisten Modelle eher die Funktion, unsere Gedanken zu ordnen und Lücken im Wissen und in der Planung aufzudecken, als tatsächlich Vorhersagen zu machen (WALSH 1976).

Obwohl die Kieler Bucht sicher eines der bestuntersuchten Meeresgebiete der Erde ist, haben unsere Ausführungen wohl verdeutlicht, daß wir auch hier noch weit von einer endgültigen Klärung der Strukturfragen im Benthos entfernt sind oder uns auch nur in der Lage sahen, heute einen der drei geschilderten Forschungsansätze zu den Akten zu legen. Sicherlich wird man Schwerpunkte setzen müssen, und diese Schwerpunkte werden eher auf populationsdynamischem und trophischem Gebiet als auf biozönotischem liegen, aber wie Tab. 1 gezeigt hat, ist immer noch ein Heer von Ökologen in der Ostsee damit beschäftigt, die Ordnungsgrundlagen zu schaffen.

Für die Zukunft halte ich - in mancher Hinsicht in Übereinstimmung mit MILLS (1975) - folgende Probleme im Bereich des Benthos für besonders klärungsbedürftig:

I. Welches ist - quantitativ - die Rolle der einzelnen Glieder im Nahrungsnetz, besonders in seinem unteren Teil (Phytobenthos, Bakterien, Mikro- und Meiofauna)? Welcher Teil der Primärproduktion bzw. des aus dem Pelagial sedimentierenden Materials geht den Weg über diese Strukturen, bevor er das Makrobenthos erreicht? Woraus setzt sich die

Nahrung des Makrobenthos zusammen; besonders die Nahrung der ca. 20 Arten, die als Bodenfischnährtiere von Bedeutung sind? Welcher Teil der im Makrobenthos produzierten Substanz geht auf das Konto "Wegfraß durch Bodenfische", welcher auf "Wegfraß durch carnivore Wirbellose", besonders durch *Asterias rubens*? Für die Lösung dieser tropischen Fragen empfehlen sich u.a. Fütterungs- und Selektionsexperimente im Labor und eine Neuauflage der Käfigexperimente zu Produktion und Zehrung von Makrobenthos im Freiland.

II. Welches sind die populationsdynamischen Parameter von Schlüsselarten im Makrobenthos? Gibt es beim Aufbau einer Bodentiergemeinschaft überhaupt reproduzierbare Vorgänge, oder ist jede Gemeinschaft das Ergebnis gerade zusammentreffender Zufallsvariablen? Werden anfängliche Unterschiede im Aufbau einer Gemeinschaft im Verlauf der Sukzession dadurch ausgeglichen, daß sich längerfristig doch die charakteristischen örtlichen Bedingungen durchsetzen? Entsteht in der tieferen Kieler Bucht langfristig also immer wieder eine *Abra alba*-Gemeinschaft, auch wenn die Charakterarten dieser Assoziation zunächst gar nicht an der Besiedlung beteiligt sind? Als bester Weg zur Lösung der populationsdynamischen Probleme erscheint die Fortsetzung und Intensivierung der zur Zeit laufenden Versuche mit Sedimentbehältern am Meeresboden.

III. Wie vollständig ist unser biozönotisches Konzept (Einschluß z.B. der Litoralzone); wie beständig sind die vorgefundenen Strukturen? Lassen sich langfristig Veränderungen feststellen, wie z.B. bei der Umwandlung der früher molluskenbeherrschten Bodentiergemeinschaft der mittleren Ostsee in eine solche mit Polychätendominanz? Zur Klärung dieser Frage bedarf es einer Reihe von Dauerstationen. Unglücklicherweise ist dieser Forschungszweig der am wenigsten interessante, weil er zu keinen unmittelbaren Ergebnissen führt, aber gerade in der Ostsee ist er vielleicht gegenwärtig der wichtigste.

Es sind eine ganze Reihe von Fragen, die noch bearbeitet werden müssen, und viele von ihnen erscheinen in naher Zukunft kaum lösbar. Wie auch MILLS (1975) betont, gibt es offensichtlich keinen schnellen und bequemen Weg, wenn man die Struktur mariner Ökosysteme aufdecken will. Wir sollten die methodische Chance nutzen, die uns ein so relativ einfach strukturiertes Gebiet wie die Ostsee mit ihrer vergleichsweise kümmerlichen Fauna bietet, auch wenn uns als begeisterte Zoologen gelegentlich die Sehnsucht nach hellen, warmen, hochdiversen Systemen befällt.

Literatur

- ANDERSIN A.B., LASSIG J., SANDLER H., 1977: Community structure of soft-bottom macrofauna in different parts of the Baltic. In (ed. Keegan, O' Céidigh & Boaden): Biology of Benthic Organisms. Oxford: 630 pp.
- ANGER K., VALENTIN C., 1976: In situ studies on the diurnal activity pattern of *Diastylis rathkei* (Cumacea, Crustacea) and its importance for the "hyperbenthos". Helgol. wiss. Meeresunters. 28: 138-144.
- ANKAR S., 1977a: Digging profile and penetration of the Van Veen grab in different sediment types. Contrib. Askö Lab. Univ. Stockholm 16.
- 1977b: The soft bottom ecosystem of the northern Baltic proper with special reference to the macrofauna. Contrib. Askö Lab. Univ. Stockholm 19: 62 pp.
- , ELMGREN R., 1976: The benthic macro- and meiofauna of the Askö-Landsort area (northern Baltic proper). Contrib. Askö Lab. Univ. Stockholm 11: 115 pp.
- ARNTZ W.E., 1971a: Biomasse und Produktion des Makrobenthos in den tieferen Teilen der Kieler Bucht im Jahr 1968. Kieler Meeresforsch. 27: 36-72.
- 1971b: Die Nahrung der Kliesche (*Limanda limanda* L.) in der Kieler Bucht. Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch. 22: 129-183.
- , 1974: Die Nahrung juveniler Dorsche (*Gadus morhua* L.) in der Kieler Bucht. Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch. 23: 97-120.
- 1977: An "unsuccessful" benthos cage predation experiment (western Baltic). In (ed. Keegan, O' Céidigh & Boaden): Biology of Benthic Organisms. Oxford: 630 pp.
- im Druck: The "upper part" of the benthic food web: the role of macrobenthos in the western Baltic. Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 172.
- , BRUNSWIG D., 1975a: An approach to estimating the production of macrobenthos and demersal fish in a western Baltic *Abra alba* community. Merentutkimuslait. Julk.-HavsforskInst. Skr. 239: 195-205.
- , - , 1975b: Studies on structure and dynamics of macrobenthos in the western Baltic carried out by the joint research programme "Interaction sea-sea bottom" (SFB 95 - Kiel), Proc. of the 10th European Symposium on Marine Biology 2: 688 pp. Bredene (Belgien).
- , - , 1975c: Zonation of macrobenthos in the Kiel Bay channel system and its implications for demersal fish. 4th Symp. Baltic marine Biologists, Danzig, Oct.13-18, 1975.
- , - , SARNTHEIN M., 1976: Zonierung von Mollusken und Schill im Rinnensystem der Kieler Bucht (westliche Ostsee). Senckenbergiana marit. 8: 189-269.
- AX P., 1960: Die Entdeckung neuer Organisationstypen im Tierreich. Neue Brehm-Bücherei 258: 116 S.
- BLEGVAD H., 1928: Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Limfjord 1910-1927 with special reference to the plaice food. Rep. Dan. biol. Sta. 34: 33-52.
- 1951: Fluctuations in the amounts of food animals of the bottom of the Limfjord in 1928-1950. Rep. Dan. biol. Sta. 53: 3-16.

- BOYSEN JENSEN P., 1919: Valuation of the Limfjord. I. Studies on the fish food in the Limfjord, 1909-1917, its quantity, variation and annual production. Rep. Dan. biol. Sta. 26: 44 pp.
- BOYSEN H.O., 1974: Quantitative Untersuchungen am Hyperbenthos der Kieler Bucht. Rep. SFB 95 Univ. Kiel, 2: 204 S.
- BRANDT K., 1897: Die Fauna der Ostsee, insbesondere die der Kieler Bucht. Verh. dt. Zool. Ges. 7: 10-34.
- BRUNSWIG D., ARNTZ W.E., RUMOHR H., 1976: A tentative field experiment on population dynamics of macrobenthos in the western Baltic. Kieler Meeresforsch. Sd.heft 3: 49-59.
- CEDERWALL H., 1975: Production of *Pontoporeia* in the northern Baltic. 4th Baltic Marine Biologists Symp. Danzig, Oct. 13-18, 1975.
- 1977: Annual macrofauna production of a soft bottom in the northern Baltic proper. In (ed. Keegan, O' Cédigh & Boaden): Biology of Benthic Organisms. Oxford: 630 pp.
- ELMGREN R., im Druck: Structure and dynamics of Baltic benthos communities, with particular reference to the relationship between macro- and meiofauna. 5th Symp. Baltic Marine Biologists, Kiel, Aug. 29 - Sept. 4, 1977.
- FRIEDRICH H., 1965: Meeresbiologie. Berlin: 436 S.
- GERLACH S.A., 1953: Die biozönotische Gliederung der Nematodenfauna an den deutschen Küsten. Z. Morph. Ökol. Tiere 41: 411-512.
- 1954: Das Supralitoral der sandigen Meeresküsten als Lebensraum einer Mikrofauna. Kieler Meeresforsch. 10: 121-129.
- GERLACH S.A., 1971: On the importance of marine meiofauna for benthos communities. Oecologia 6: 176-190.
- GISLÉN T., 1929/30: Epibioses of the Gullmar Fjord, I u. II. Uppsala: 123 + 380 pp.
- GRIMPE G., WAGLER E., 1928 - ca. 1960: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Leipzig.
- GRÜNDEL E., 1976: Qualitative und quantitative Untersuchungen an einem Ökosystem "*Zostera*-Wiese" vor Surendorf (Kieler Bucht, westliche Ostsee). Dipl. Univ. Kiel: 161 S.
- HAGMEIER A., 1930: Die Bodenfauna der Ostsee im April 1929. Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch. 5: 156-173.
- HEMPEL G., 1975: An interdisciplinary marine project at the university of Kiel "Sonderforschungsbereich 95". Merentutkimuslait. Julk. HavsforskInst. Skr. 239: 162-166.
- HERTLING H., 1928: Quantitative Nahrungsuntersuchungen an Pleuronektiden und einigen anderen Fischen der Ostsee. Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch 4: 25-121.
- INYANG N.M., 1977: Occurrence and biology of the Baltic Palaemonid Shrimp, *Palaemon adspersus* var. *fabricii* Rathke. Diss. Univ. Kiel: 115 pp.
- IVLEV V.S., 1961: Experimental ecology of the feeding of fish. New Haven: 302 pp.
- JAECKEL S.H., 1952: Zur Ökologie der Molluskenfauna in der westlichen Ostsee. Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst. 26: 18-50.
- JANSSON B.O., 1972: Ecosystem approach to the Baltic problem. Bull. Ecol. Res. Comm. 16: 1-82.
- JONES N.S., 1950: Marine bottom communities. Biol. Rev. 25: 283-313.
- KRÜGER K., 1940: Zur Lebensgeschichte der Cumacee *Diastylis rathkei* (Kröyer) in der westlichen Ostsee. Kieler Meeresforsch. 3: 374-402.
- KÜHLMORGEN-HILLE G., 1963: Quantitative Untersuchungen der Bodenfauna in der Kieler Bucht und ihre jahreszeitlichen Veränderungen. Kieler Meeresforsch. 19: 42-66.
- 1965: Qualitative und quantitative Veränderungen der Bodenfauna der Kieler Bucht in den Jahren 1953-1965. Kieler Meeresforsch. 21: 167-191.
- LENZ J., 1974: Untersuchungen zum Nahrungsgefüge im Pelagial der Kieler Bucht. Der Gehalt an Phytoplankton, Zooplankton und organischem Detritus in Abhängigkeit von Wasserschichtung, Tiefe und Jahreszeit. Habil. Univ. Kiel: 144 S.
- LINDROTH A., 1935: Die Assoziationen der marinen Weichböden. Zool. Bidr. Uppsala 15: 331-368.
- LÜTHJE H., 1977: Qualitative und quantitative Untersuchungen am Makrozoobenthos der Rotalgenzone in der Kieler Bucht (westliche Ostsee). Dipl. Univ. Kiel: 115 S.
- MCINTYRE A.D., 1971: Control factors on meiofauna populations. Thalassia jugosl. 7(1): 209-215.
- , ELEFTHERIOU A., 1968: The bottom fauna of a flatfish nursery ground. J. mar. biol. Ass. U.K. 48: 113-142.
- MEYER H.A., MÖBIUS K., 1865/72: Fauna der Kieler Bucht I und II. Leipzig: 227 S.
- MILLS E.L., 1975: Benthic organisms and the structure of marine ecosystems. J. Fish. Res. Canada 32: 1657-1663.
- MÖBIUS K., 1871: Das Thierleben am Boden der deutschen Nord- und Ostsee. Sammlung gemeinverst. wiss. Vorträge (Hamburg) 6: 3-32.
- 1877: Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin.
- MOLANDER A.R., 1962: Studies of the fauna in the fjords of Bohuslän with reference to the distribution of different associations. Arkiv f. Zool. Ser. 2, 15: 1-64.
- NAUEN C., im Druck: The growth of the sea star *Asterias rubens* and its role as benthic predator in Kiel Bay. 5th Symp. Baltic Marine Biologists Kiel (Aug. 29 - Sept. 4, 1977).

- NICHOLS F.H., 1977: Dynamics and production of *Pectinaria koreni* in Kiel Bay, West Germany. In (ed. Keegan, O' C eidigh & Boaden): Biology of Benthic Organisms. Oxford: 630 pp.
- OHM G., 1964: Die Besiedlung der *Fucus*-Zone der Kieler Bucht und der westlichen Ostsee unter besonderer Ber cksichtigung der Mikrofauna. 6. Die Makrofauna. Kieler Meeresforsch. 20: 60-63.
- PARSONS T.R., TAKAHASHI M., 1975: Biological oceanographic Processes. Oxford: 186 pp.
- PER S J.M., 1961: Oc anographie biologique et biologie marine. I. Paris: 541 S.
- PETERSEN C.G.J., 1914: Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. - Rep. Danish biol. Sta. 21: 1-68.
- 1924: A brief survey of the animal communities in Danish waters, based upon quantitative samples taken with the bottom sampler. Am. J. Sci. 5: 343-354.
- PIELOU E.C., 1966: The measurement of diversity in different types of biological collections. J. Theoret. Biol. 13: 131-144.
- REMANE A., 1933: Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters., Kiel, 21: 161-221.
- 1940: Einf hrung in die zoologische  kologie der Nord- und Ostsee. In (Ed.: G. Grimpe & E. WAGLER): Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Ia, Leipzig: 238 S.
- 1955: Die Brackwasser-Submergenz und die Umkomposition der Coenosen in Belt- und Ostsee. Kieler Meeresforsch. 11: 59-73.
- 1964: Die Bedeutung der Struktur f r die Besiedlung von Meeresbiotopen. Helgol. wiss. Meeresunters. 10: 343-358.
- RICHTER W., 1974: Besiedlungsexperimente zur benthischen Karbonatproduktion in der westlichen Ostsee. Dipl. Univ. Kiel: 93 S.
- , SARNTHEIN M., 1977: Molluscan colonization of different sediments on submerged platforms in the western Baltic sea. In (ed. Keegan, O' C eidigh & Boaden): Biology of Benthic Organisms. Oxford: 630 pp.
- SARVALA J., 1971: Ecology of *Harmothoe sarsi* (Malmgren) (*Polychaeta*, *Polynoidae*) in the northern Baltic area. Ann. Zool. Fenn 8: 231-309.
- SCHIEBEL W., 1973: Quantitativ- kologische Untersuchungen am uferfernen Mesopsammon in der Kieler Bucht. Kieler Meeresforsch. 29: 58-68.
- 1974: Submarine experiments on benthic colonization of sediments in the western Baltic sea. II. Meiofauna. Mar. Biol. 28: 165-168.
- 1976: Quantitative Untersuchungen am Meiobenthos eines Profils unterschiedlicher Sedimente in der westlichen Ostsee. Helgol. wiss. Meeresunters. 28: 31-42.
- SCHULZ S., 1969: Benthos und Sediment in der Mecklenburger Bucht. Beitr. Meereskde 24: 15-55.
- SCHWENKE H., 1964: Vegetation und Vegetationsbedingungen in der westlichen Ostsee (Kieler Bucht). Kieler Meeresforsch. 20: 157-168.
- 1969: Meeresbotanische Untersuchungen in der westlichen Ostsee als Beitrag zu einer marinen Vegetationskunde. Int. Revue ges. Hydrobiol. 54: 35-94.
- 1978: Hundert Jahre marine  kosystemforschung. Verh. Ges. f.  kol. (Kiel 1977).
- , SCHRAMM W., BLACK H., 1975: Investigations on the phytobenthos in the "Hausgarten - Project SFB 95" in the Kiel Bight, western Baltic. Merentutkimuslait. Julk. 239: 167-172.
- STEELE J.H., 1974: The structure of marine ecosystems. Cambridge Mass.: 128 pp.
- TENORE K.R., GONZALEZ N., 1975: Food chain patterns in the R a de Arosa, Spain: an area of intense mussel culture. In: Proc. of the 10th European Symposium on Marine Biology, Bredene (Belgien), Vol. 2: 688 S.
- THORSON G., 1946: Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. Medd. Komm. Havundersg. K benhavn (Plankt.), 4: 523 pp.
- 1952: Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier kologie. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1951: 276-327.
- 1972: Erforschung des Meeres. M nchen: 253 S.
- WALSH J.J., 1976: Models of the sea. In (ed. D.H. Cushing & J.J. Walsh): The Ecology of the Seas. Oxford: 467 pp.
- WIESER W., 1964: Biotopstruktur und Besiedlungsstruktur. Helgol. wiss. Meeresunters. 10: 359-376.
- WORTHMANN H., 1975: Die Makrobenthos- und Fischbesiedlung in verschiedenen Flachwassergebieten der Kieler Bucht (westl. Ostsee). Dipl. Univ. Kiel: 1-141.
- ZEITZSCHEL B., 1978: Meeres kologie - ein interdisziplin rer Schwerpunkt im Sonderforschungsbereich 95 'Wechselwirkung Meer - Meeresboden'. Verh. Ges. f.  kol. (Kiel 1977).

Adresse:

Dr. Wolf Arntz
 Inst. f. Meereskunde an der Universit t
 Abt. Fischereibiologie
 D sternbrooker Weg 20
 D-2300 Kiel 1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [7_1978](#)

Autor(en)/Author(s): Arntz Wolf E.

Artikel/Article: [Zielsetzung und Probleme struktureller Benthosuntersuchungen in der marinen Ökosystemforschung 35-51](#)