

# Rekrutierungsmuster ausgewählter Wattfauna nach unterschiedlich strengen Wintern

## Recruitment patterns of selected Wadden Sea fauna after winters of differing severity

Matthias Strasser

1. Planktonlarven von Muscheln und der Strandkrabbe <i>Carcinus</i> <i>larvae of bivalves and the shore crab <i>Carcinus</i> after a severe, a moderate and a mild winter in the Wadden Sea</i>	39
2. Epibenthische Predation nach einem strengen, einem mäßigen und einem milden Winter im Eulitoral des Wattlandes <i>Epibenthic predation in the intertidal Wadden Sea after a severe, a moderate and a mild winter</i>	53
3. Rekrutierung der Muscheln <i>Cerastoderma edule</i> , <i>Macoma</i> <i>balthica</i> und <i>Mya arenaria</i> nach einem strengen, einem mäßigen und einem milden Winter <i>Recruitment of the bivalves <i>Cerastoderma edule</i>, <i>Macoma balthica</i> and <i>Mya arenaria</i> after a severe, a moderate and a mild winter</i>	79
4. Mortalität juveniler <i>Cerastoderma edule</i> im Winter <i>Mortality of juvenile <i>Cerastoderma edule</i> in winter</i>	93
5. Rekolonisation eines eulitoralen Sandwatts durch den Polychaeten <i>Lanice conchilega</i> nach dem strengen Winter 1995/96 <i>Recolonization of an intertidal sand flat by the polychaete <i>Lanice conchilega</i> after the severe winter of 1995/96</i>	103
Gesamtdiskussion	116
Literatur	127
Danksagung	

# Hinweis

# Notice

Matthias Strasser  
Wattenmeerstation Sylt  
Stiftung Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung  
Hafenstraße 43  
25992 List  
Email: mstrasser@awi-bremerhaven.de

– Expeditionen  
(inkl. Stationen und Routenkarten)

Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich unveränderte Fassung einer Dissertation, die 1999 im Fachbereich Biologie der Universität Hamburg vorgelegt wurde.

– wissenschaftliche Ergebnisse  
der Antarktischen Stationen und anderer  
Forschungsstationen des AWI

– Berichte wissenschaftlicher Tagungen

Die Rechte an dieser Arbeit sind dem Alfred-Wegener-Institut vorbehalten.

The copyright in this work is reserved by the Alfred Wegener Institute.

The „Berichte zur Polar- und Meeresforschung“  
contains the former „Berichte zur Polarforschung“

**Anschrift / Address**  
Alfred-Wegener-Institut  
Geographisches Institut  
Postfach 12 01 61  
D-27493 Bremerhaven  
Tel. +49 (0) 475 345-1  
Fax +49 (0) 475 345-2  
Telefax +49 (0) 475 345-3  
E-Mail: awi@awi.de

ISSN 0176 - 5027  
Berichte zur Polarforschung (AWI) (2003)



## Inhalt/Contents

Zusammenfassung .....	3
Abstract .....	6
Einleitung .....	9
1. Das Untersuchungsgebiet und klimatologischer Vergleich der Winter 1995/96 bis 1998/99 .....	13
Study area and climatological comparison of the winters 1995/96 to 1998/99	
2. Planktonlarven von Muscheln und der Strandkrabbe <i>Carcinus maenas</i> nach einem strengen, einem mäßigen und einem milden Winter im Wattenmeer .....	21
Larvae of bivalves and the shore crab <i>Carcinus maenas</i> after a severe, a moderate and a mild winter in the Wadden Sea	
3. Epibenthische Predation nach einem strengen, einem mäßigen und einem milden Winter im Eulitoral des Wattenmeeres .....	39
Epibenthic predation in the intertidal Wadden Sea after a severe, a moderate and a mild winter	
4. Rekrutierung der Muscheln <i>Cerastoderma edule</i> , <i>Macoma balthica</i> und <i>Mya arenaria</i> nach einem strengen, einem mäßigen und einem milden Winter .....	63
Recruitment of the bivalves <i>Cerastoderma edule</i> , <i>Macoma balthica</i> and <i>Mya arenaria</i> after a severe, a moderate and a mild winter	
5. Mortalität juveniler <i>Cerastoderma edule</i> im Winter .....	79
Mortality of juvenile <i>Cerastoderma edule</i> in winter	
6. Wiederbesiedlung eines eulitoralen Sandwatts durch den Polychaeten <i>Lanice conchilega</i> nach dem strengen Winter 1995/96 .....	93
Recolonization of an intertidal sand flat by the polychate <i>Lanice conchilega</i> after the severe winter of 1995/96	
Gesamtdiskussion .....	103
Literatur .....	116
Danksagung .....	127



## Zusammenfassung

Strenge Winter haben einschneidende Effekte auf das Ökosystem Wattenmeer. Zum einen werden eulitorale Teilpopulationen kälteempfindlicher Arten oft eliminiert. Zu diesen Arten gehören die Herzmuschel *Cerastoderma edule* und der Bäumchenröhrenwurm *Lanice conchilega*. Zum anderen kommt es oft zu ungewöhnlich hohen Abundanzen im darauf folgenden Sommer. Dieses Phänomen wurde in der Vergangenheit regelmäßig bei den Jungtieren der eulitoralen Muscheln *Cerastoderma edule*, der Plattmuschel *Macoma balthica* und der Sandklaffmuschel *Mya arenaria* beobachtet (z.B. Smidt 1951; Reise 1987a; Beukema 1982, 1992a).

Im Mittelpunkt dieser Arbeit steht die Frage nach den Ursachen dieser starken Rekrutierungen nach strengen Wintern. Andere Arten der Wattbodenfauna weisen schwache Rekrutierungen nach strengen Wintern auf. Am Beispiel des Polychaeten *Lanice conchilega* wurde untersucht, welche Faktoren hier das Rekrutierungsmuster steuern. Den strengen Winter 1995/96 als natürliches Großexperiment nutzend, erstreckten sich die Untersuchungen auf den Zeitraum 1996 bis 1998. Dabei konnten die Auswirkungen des strengen Winters 1995/96 mit den Auswirkungen eines mäßigen Winters 1996/97 und eines milden Winters 1997/98 verglichen werden. Die Arbeit greift damit die grundsätzliche Problematik stark wechselnder Rekrutierungserfolge bei benthischen marinen Organismen auf. Daraus resultiert ein Beitrag zur Erklärung der langfristigen Dynamik mariner Invertebraten in Küstenregionen und zu Möglichkeiten ihrer nachhaltigen Nutzung.

Die Prognose außergewöhnlich hoher Jungmuschelabundanzen nach dem strengen Winter konnte im Eu- und Sublitoral der Sylt-Rømø Bucht für *Cerastoderma* bestätigt werden, jedoch nicht für *Macoma* und *Mya*. Im Eulitoral erreichte *Cerastoderma* an 30 Probestellen im Herbst nach dem strengen Winter im Mittel  $900 \text{ Ind m}^{-2}$ , im Sublitoral in vier Transekten sogar  $3600 \text{ Ind m}^{-2}$ . Nach dem mäßigen und dem milden Winter lagen die Abundanzen für *Cerastoderma* im Herbst unter  $100 \text{ Ind m}^{-2}$ . Die Abundanzen von *Macoma* und *Mya* blieben in allen Untersuchungsjahren im Herbst unter  $150 \text{ Ind m}^{-2}$ .

Eine Hypothese zur Erklärung hoher Muschelrekrutierung nach strengen Wintern ist ein erhöhtes Angebot an Muschellarven. Diese Hypothese konnte durch die Ergebnisse von täglichen Planktonbeprobungen widerlegt werden. Die Summe aller erfassten Muschellarven war nach dem strengen Winter etwa 3 Mal niedriger als nach dem milden Winter. Stichprobenartige Bestimmungen der Larven bis zum Artniveau ergaben auch für *Cerastoderma* und *Mya* die höchsten Larvenabundanzen nach dem milden Winter. Bei *Macoma* lagen die Larvenabundanzen nach dem strengen Winter in der gleichen Größenordnung wie nach dem mäßigen Winter.

Einer zweiten Hypothese zu Folge werden starke Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern durch verringerte epibenthische Predation verursacht. Zur Prüfung dieser Hypothese wurden Räuber-Ausschluss-Experimente nach den drei unterschiedlichen Wintern in sandigem und schlickigem Sediment durchgeführt. Mit Hilfe von Käfigen wurden die Jungmuscheln im Verlaufe der Wachstums-saison mehrmals für 10 -12 Tage vor epibenthischen Räubern geschützt. Für alle drei untersuchten Muschelarten zeigten die Ergebnisse der Experimente, dass die epibenthische Predation nach dem strengen Winter geringer war als nach dem mäßigen und dem milden Winter. Während nach dem strengen Winter in keinem Experiment ein Räubereffekt nachgewiesen werden konnte, waren die Abundanzen nach dem mäßigen und dem milden Winter in einigen Experimenten innerhalb der Käfige signifikant höher als auf Flächen mit Räuberzugang. Die Koinzidenz der Ergebnisse der Räuber-Ausschluss-Experimente mit dem zeitlichen Auftreten junger Strandkrabben *Carcinus maenas* lässt eine hohe Bedeutung von *Carcinus* als Räuber von Jungmuscheln vermuten: Nach dem strengen Winter erschienen die Larven von *Carcinus* später und in geringerer Abundanz als nach dem mäßigen und dem milden Winter.

Obwohl bei allen drei Muschelarten die Predation nach dem strengen Winter verringert war, konnte sich nur bei *Cerastoderma* ein starker Jahrgang bis zum Jahresende etablieren. Die juvenilen *Cerastoderma* erreichten am Ende des Jahres 1996 eine durchschnittliche Größe von 8 mm. Dagegen gelang es bei *Macoma* und *Mya* nur wenigen Individuen, über 3 mm hinauszuwachsen. Die Ergebnisse stützen die Hypothese, dass juvenile Muscheln eine bestimmte kritische Größe überschreiten müssen, bevor sie sich gegenüber epibenthischen Räubern behaupten können. Allerdings erlitt die junge *Cerastoderma*-Population bereits im Folgenden mäßigen Winter - vermutlich während eines dreiwöchigen Kälteeinbruchs - wieder erhebliche Verluste. Räuber-Ausschluss-Experimente legten den Schluss nahe, dass Teilpopulationen juveniler *Cerastoderma* in milderer Wintern auch durch Vogelpredation lokal vernichtet werden können.

Im Gegensatz zur sofortigen Wiederbesiedlung des Eulitorals durch *Cerastoderma*, kam es bei *Lanice* in den ersten beiden Jahren nach dem strengen Winter nur zu einer spärlichen Rekrutierung. Erst ein starker Brutfall im dritten Jahr führte im Untersuchungsgebiet zu einer vollständigen Erholung der eulitoral Teilpopulation mit einem ähnlichen räumlichen Verteilungsmuster wie vor dem strengen Winter. Da auch die Larvenabundanzen von *Lanice* in den ersten beiden Jahren erheblich geringer als im dritten Jahr waren, ist ein enger Zusammenhang zwischen Larvenangebot und Rekrutierung wahrscheinlich.

Nach der Vernichtung der eulitoralen Teilpopulationen der Muschel *Cerastoderma* und des Polychaeten *Lanice* durch den strengen Winter 1995/96 wurde die Wiederbesiedlung demnach im Wesentlichen durch zwei unterschiedliche Prozesse gesteuert: Bei *Lanice* durch das hohe Larvenangebot im dritten Jahr als einem "pre-settlement process" und bei *Cerastoderma* durch verringerte epibenthische Predation im ersten Jahr als einem "post-settlement process". Während sich strenge Winter bei *Cerastoderma* durch einen raschen Verjüngungseffekt günstig auf die Gesamtpopulation auswirken, bedeuten sie für *Lanice* in erster Linie Populationsverluste, die nur langsam wieder ausgeglichen werden.

## Abstract

Severe winters have significant effects on the ecosystem of the Wadden Sea. On the one hand, intertidal subpopulations of cold-sensitive species such as the cockle *Cerastoderma edule* and the polychaete *Lanice conchilega* are often eliminated. On the other hand, some species reach unusually high abundances in the following summer. This phenomenon has in the past been regularly observed in juveniles of the intertidal bivalves *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* and *Mya arenaria*.

The main objective of this study was to determine which factors are primarily responsible for such high bivalve recruitment after severe winters. Other benthic species of the Wadden Sea demonstrate low recruitment after severe winters. The polychaete *Lanice conchilega* was chosen as a model organism to determine which factors govern the recruitment pattern here. Using the severe winter of 1995/96 as a natural large-scale experiment, recruitment was studied in the years 1996 to 1998. The effects of the severe winter of 1995/96 were compared with the effects of a moderate winter (1996/97) and a mild winter (1997/1998). This study contributes to a better understanding of the general problem of high recruitment variability in benthic marine organisms. The results enhance our knowledge of the long-term dynamics of coastal marine invertebrates and reveal potential opportunities in their sustainable harvest.

The expectation of unusually high bivalve recruitment after the severe winter was confirmed for the intertidal and subtidal of the Sylt-Rømø Bight for *Cerastoderma* but not for *Macoma* and *Mya*. In the fall after the severe winter, average abundances of *Cerastoderma* amounted to 900 ind m<sup>-2</sup> in the intertidal (30 stations) and even 3600 ind m<sup>-2</sup> in the subtidal (4 transects). In the fall after the moderate and the mild winter average abundances did not exceed 100 ind m<sup>-2</sup>. Abundances of *Macoma* and *Mya* remained below 150 ind m<sup>-2</sup> in the fall of all years studied.

One hypothesis to explain the high bivalve recruitment after severe winters is enhanced larval supply. This hypothesis was rejected based on the results of daily plankton sampling. The total number of all sampled bivalve larvae was three times lower after the severe winter than after the mild winter. In selected samples determination of larvae down to species level also showed the highest abundances after the mild winter for *Cerastoderma* and *Mya*. For *Macoma*, abundances after the severe winter were in the same order of magnitude as after the moderate winter.

Another hypothesis states that high bivalve recruitment after severe winters is caused by reduced epibenthic predation. To test this hypothesis predator exclusion experiments were conducted after the three different winters, both in sandy and muddy



sediment. Using cages, the juvenile bivalves were protected from epibenthic predators for 10 to 12 days several times during each growing season. In all three bivalve species epibenthic predation was lower after the severe than after the moderate and the mild winter. While there was no significant predation effect in any cage experiment after the severe winter, abundances of juvenile bivalves after the moderate and the mild winter were, in some experiments, significantly higher inside the cages than on the experimental plots which allowed access for predators. It is assumed that the shore crab *Carcinus maenas* plays an important role in the observed pattern since the results of the predator exclusion experiments coincide well with the temporal appearance of *Carcinus* in the plankton: after the severe winter the larvae of *Carcinus* appeared 6 to 8 weeks later and in lower numbers than after the moderate and the mild winter.

Although epibenthic predation after the severe winter was reduced for all three bivalve species, only *Cerastoderma* established a strong year class until the end of the season. By October of 1996 juvenile *Cerastoderma* had reached an average size of 8 mm. At the same time only few individuals of *Macoma* and *Mya* grew larger than 3 mm. These results support the hypothesis that juvenile bivalves have to reach a critical size to be protected against epibenthic predators. However, the juvenile cockle population was already considerably diminished - most likely by a cold spell of three weeks - after the following moderate winter. Predator exclusion experiments in winter indicated furthermore that birds might locally eliminate juvenile cockles.

In contrast to the immediate recolonization of the intertidal by *Cerastoderma*, the recruitment of *Lanice* was very poor in the first two years after the severe winter. High recruitment in the third year then resulted in full recovery of the intertidal subpopulation of *Lanice* with a similar density and distribution pattern as before the extinction. Since larval abundances of *Lanice* were also much lower in the first two years than in the third year, a close relationship between larval supply and recruitment can be assumed.

After the elimination of the intertidal subpopulations of the cockle *Cerastoderma* and the polychaete *Lanice* by the severe winter of 1995/96 recolonization was governed mainly by two different processes. With *Lanice* the pre-settlement process of high larval supply in the third year was the main determinant while with *Cerastoderma* the post-settlement process of reduced epibenthic predation in the first year was most important. While severe winters may be regarded as advantageous for the cockle population because they result in rapid rejuvenation of the overall population, the *Lanice* population is primarily reduced and exhibits only slow recovery.



## Einleitung

Strenge Winter sind besonders einschneidende Ereignisse im Ökosystem Wattenmeer. Einerseits führen Eisgang und tiefe Temperaturen zu massiven Verlusten bei Teilen der Makrofauna (z.B. Blegvad 1929; Smid 1944; Crisp 1964; Ziegelmeier 1964; Dörjes 1980). Andererseits kommt es zu ungewöhnlich hohen Rekrutierungen bei einigen Arten in der darauf folgenden Saison (z.B. Kristensen 1957; Ziegelmeier 1964; Beukema 1982; Armonies et al. eingereicht). So treten regelmäßig nach strengen Wintern besonders hohe Abundanzen eulitoralischer Jungmuscheln auf. Generell zeigen die vier häufigsten eulitoralen Muscheln des Wattenmeeres - *Cerastoderma edule* (L.), *Macoma balthica* (L.), *Mya arenaria* L. und *Mytilus edulis* L. - höheren Fortpflanzungserfolg nach strengen als nach milden Wintern (Beukema 1982, 1992a). Während die Anzahl an Jungmuscheln nach milden Wintern gegen Null tendieren kann, wurden nach strengen Wintern oft Größenordnungen von  $10^4$  bis  $10^5$  Jungmuscheln pro  $m^2$  gezählt. Im Wattenmeer traten solche starken "Brutfälle" bei *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* nach den Wintern 1941/42 (Smidt 1951), 1946/47 (Smidt 1951; Kühl 1955) und 1978/79 (Reichert & Dörjes 1980; Reise 1987a; Obert & Michaelis 1991) auf. Bei *Mytilus* fand im ostfriesischen Wattenmeer nach dem Winter 1946/47 ein "außerordentlich umfangreicher Brutanfall" (Bahr 1950) statt, allerdings wurden keine Abundanzen angegeben. Über hohe Muschelbrutfälle nach strengen Wintern wurde auch von der schwedischen (Möller & Rosenberg 1983; Möller 1986) und britischen (Savage 1956; Dijkema 1992; Young et al. 1996) Küste berichtet.

Muscheln spielen eine wichtige Rolle für biologische und physikalische Prozesse in küstennahen Ökosystemen (Dame 1992) und werden außerdem fischereiwirtschaftlich genutzt (Seaman & Ruth 1997). Dennoch lässt sich der Fortpflanzungserfolg der Muscheln bisher nur schlecht vorhersagen und bislang ist nicht ausreichend geklärt, welche Faktoren für die hohen Rekrutierungen nach strengen Wintern verantwortlich sind. Die am häufigsten diskutierten Hypothesen spiegeln dabei eine allgemeine Debatte der Populationsökologie wider: Die relative Bedeutung von Prozessen vor und nach dem Übergang zum Bodenleben (pre- and post-settlement processes) für die Struktur benthischer Populationen mit pelagischen Larven (Ólafsson et al. 1994; Todd 1998) (Abb. E.1). Der Begriff Ansiedlung (settlement) beschreibt den Übergang von der pelagischen zur benthischen Lebensweise bzw. die Zahl der Organismen, die diesen Übergang überleben (Keough & Downes 1982; Rodríguez et al. 1993). Rekrutierung (recruitment) ist dagegen die Zahl der Organismen, die vom Zeitpunkt der Ansiedlung bis zu einem willkürlich durch einen Beobachter gewählten Zeitpunkt der Zählung überlebt haben (Keough & Downes 1982; Roegner 1991).

Die "pre-settlement"-Hypothesen zur Erklärung hoher Muschelrekrutierung nach strengen Wintern lauten:

1. Da die eulitoralen Muscheln *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mytilus* nach strengen Wintern mehr Eier produzieren als nach milden Wintern (Honkoop & van der Meer 1997, 1998, Beukema et al. 1998), kommt es durch eine höhere Larvenzahl zu höherer Rekrutierung.
2. Filtrierende Organismen wie adulte *Cerastoderma* und *Mytilus* sind nach strengen Wintern auf den Wattflächen reduziert. Dadurch werden weniger Larven konsumiert (André & Rosenberg 1991).

Die "post-settlement"-Hypothesen lauten:

1. Da die epibenthischen Predatoren *Carcinus maenas* (L.) und *Crangon crangon* (L.) nach strengen Wintern später und in verringerter Zahl auf den Wattflächen auftauchen (Reise 1985, 1987b; Beukema 1991, 1992b), überleben mehr Jungmuscheln.
2. Da nach strengen Wintern weniger Organismen die Wattflächen bevölkern, ist die Raum- und Nahrungskonkurrenz verringert (Möller & Rosenberg 1983).

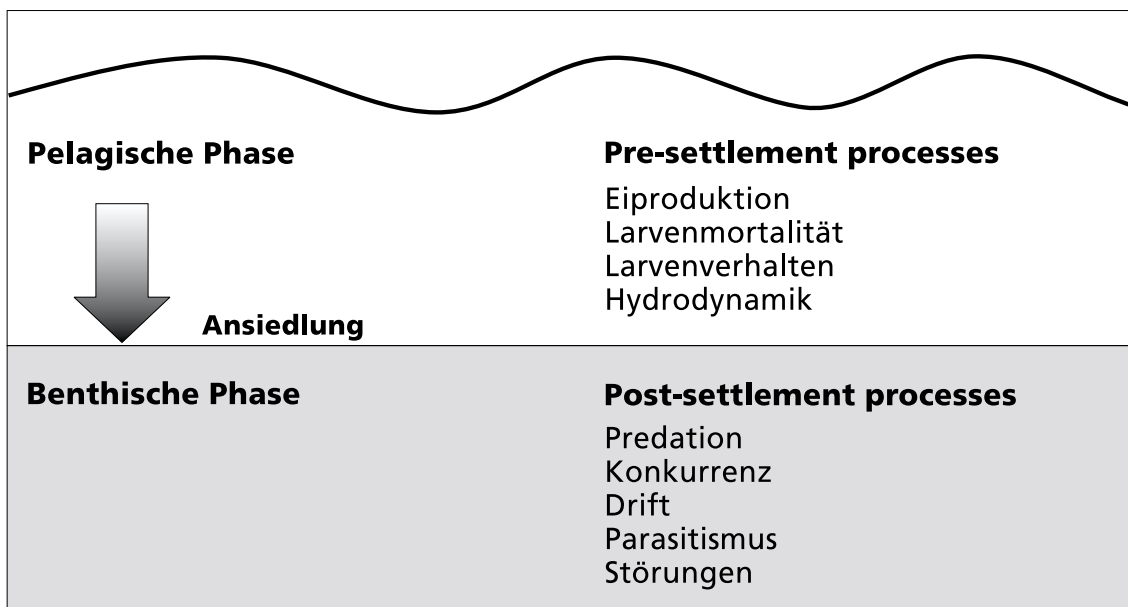


Abb. E.1. Einige „pre- and post-settlement processes“, die auf die Populationsdynamik benthischer Organismen mit pelagischen Larven wirken

Der strenge Winter 1995/96 ermöglichte es, einen Teil der Hypothesen für die Muscheln in der Sylt-Rømø Bucht zu testen. Mit dem mäßigen Winter 1996/97 und dem milden Winter 1997/98 standen zwei günstige Vergleichswinter zur Verfügung, denn dadurch konnte eine große Bandbreite möglicher Winterausprägungen untersucht werden. Zusätzlich zu den Hauptuntersuchungen in den Jahren 1996, 1997 und 1998 wurde die Mortalität juveniler *Cerastoderma* in einem weiteren milden Winter 1998/99 untersucht. Um bei dem großen thematischen Umfang der Untersuchungen eine bessere Übersichtlichkeit zu gewährleisten und um die notwendigen Detaildiskussionen führen zu können, werden die Teilfragestellungen in abgeschlossenen Kapiteln bearbeitet. Die Kapitel nehmen durch Querverweise aufeinander Bezug, können aber auch als selbständige Untereinheiten aufgefasst werden. Die Gesamtdiskussion dient der Zusammenführung aller Kapitel.

Im 1. Kapitel wird das Untersuchungsgebiet beschrieben und ein klimatologischer Vergleich der vier Winter 1995/96 bis 1998/99 gezogen.

Im 2. Kapitel wird die Hypothese getestet, dass hohe Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern auf ein erhöhtes Angebot an Larven zurückzuführen sind. In diesem Fall wären nach dem strengen Winter mehr Larven im Plankton nachzuweisen als nach dem mäßigen und dem milden Winter.

Die Hypothese, dass epibenthische Predation nach strengen Wintern verringert ist, wird im 3. Kapitel durch Räuber-Ausschluss-Experimente geprüft. Mit Hilfe von Käfigen wurden die Jungmuscheln im Verlauf der Wachstumsaison in mehreren Experimenten vor epibenthischen Predatoren geschützt. Zur Bestätigung der Hypothese müssten die Schutzeffekte der Käfige nach dem strengen Winter geringer gewesen sein als nach dem mäßigen und dem milden Winter.

Im 4. Kapitel wird der jahreszeitliche Verlauf der Muschelrekrutierung in der Sylt-Rømø Bucht in den Jahren 1996-1998 untersucht. Es wird überprüft, ob das Rekrutierungsmuster mit den in Kapitel 2 und 3 gewonnenen Erkenntnissen übereinstimmt.

Für die Etablierung eines starken Muscheljahrgangs ist nicht nur eine hohe Rekrutierung im ersten Wachstumsjahr notwendig, sondern auch eine hohe Überlebensrate im ersten Winter. Doch nach einer starken Rekrutierung von *Cerastoderma* im Jahr 1996 kam es großflächig zu hohen Mortalitäten während des mäßigen Winters 1996/97. Mögliche Gründe dieser Mortalitäten waren einerseits physikalische Faktoren wie Kälte, Eisgang oder Sturmereignisse, andererseits biologische Faktoren wie Predation oder Parasitismus. Zur genaueren Untersuchung der Ursachen von Wintermortalitäten wird in Kapitel 5 die Abundanzdynamik juveniler *Cerastoderma* im milden Winter 1998/99 verfolgt. Der Predationseinfluss von Vögeln wurde zusätzlich mit Hilfe von Ausschluss-Experimenten untersucht.

Die genannten Hypothesen zur Erklärung hoher Rekrutierung von Muscheln nach strengen Wintern betreffen die allgemeine Problematik stark wechselhafter Rekrutierungserfolge bei benthischen Organismen mit pelagischen Larven und gelten daher in gleichem Maße auch für andere Organismengruppen. In Kapitel 6 wird deshalb exemplarisch auch die Rekrutierung des Polychaeten *Lanice conchilega* (Pallas) nach dem strengen Winter untersucht. *Lanice* wurde aus zwei Gründen ausgewählt. Erstens wurde die eulitorale Teilpopulation, ebenso wie die von *Cerastoderma*, fast vollständig durch den strengen Winter vernichtet. Dadurch konnte die Wiederbesiedlung des Eulitorals durch zwei kälteempfindliche Arten miteinander verglichen werden. Zweitens existierte eine genaue Zustandsbeschreibung der *Lanice*-Teilpopulation vor dem strengen Winter durch eine Kartierung im Oddewatt des Königshafens im Jahre 1995 (Pieloth 1996). Diese Kartierung wurde in den Jahren 1996 bis 1998 wiederholt. Durch Quantifizierung der *Lanice*-Larven wurde - ebenso wie bei den Muscheln - die Hypothese getestet, dass die Rekrutierung durch den "pre-settlement process" Larvenangebot bestimmt wird. In diesem Fall müssten die Abundanz von *Lanice* im Benthal mit den Larvenzahlen des jeweiligen Jahres korrelieren.

In der Gesamtdiskussion wird ein Fazit über die Auswirkungen des strengen Winters 1995/96 auf die Muschelrekrutierung in der Sylt-Rømø Bucht gezogen und diskutiert, welche Schlussfolgerungen sich daraus für das generelle Phänomen hoher Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern ergeben. Die relative Bedeutung von "pre- and post-settlement processes" wird für die kälteempfindlichen Arten *Cerastoderma* und *Lanice* verglichen und für beide Arten die Rolle von strengen Wintern für die Populationsdynamik diskutiert. Ein besseres Verständnis der Ursachen von Populationsschwankungen mariner Küstenorganismen bildet das Fundament für eine nachhaltige Nutzung und ein effektives Küstenzonenmanagement.

# 1. Das Untersuchungsgebiet und klimatologischer Vergleich der Winter 1995/96 bis 1998/99

## Study area and climatological comparison of the winters 1995/96 to 1998/99

**Zusammenfassung** Die Sylt-Rømø Bucht im nördlichen Wattenmeer umfasst eine Fläche von 407 km<sup>2</sup>, wovon ein Drittel auf das Eulitoral und zwei Drittel auf das Sublitoral entfallen. Der mittlere Tidenhub beträgt etwa 2 m, der Salzgehalt 30-32 psu. Der Wasseraustausch mit der Nordsee erfolgt durch das 2,8 km breite Lister Tief. Die Bucht besteht zu 72% aus Sandwatt, zu 25% aus Mischwatt und zu 3% aus Schlickwatt. Die Biota der Sylt-Rømø Bucht unterscheidet sich wenig von anderen Gebieten des Wattenmeeres. Die vorherrschenden Biotope im Eulitoral sind das *Arenicola*-Sandwatt (66%) und Seegrasswiesen (12%). Die Untersuchungen zu den ökologischen Winterfolgen fanden im westlichen Teil der Bucht statt. Die Charakterisierung der vier Winter 1995/96 bis 1998/99 erfolgte anhand von Luft- und Wassertemperaturen, Eisauftreten und Windverhältnissen. Demnach fielen die Winter extrem unterschiedlich aus. Der Winter 1995/96 wird zu den zehn strengsten des 20. Jahrhunderts gezählt und unterschied sich in allen Parametern deutlich von den anderen Wintern. In dieser Arbeit werden die Winter als streng (1995/96), mäßig (1996/97) und mild (1997/98 und 1998/99) bezeichnet.

**Abstract** The Sylt-Rømø Bight in the northern Wadden Sea covers an area of 407 km<sup>2</sup> of which one third belongs to the intertidal and two thirds to the subtidal zone. Mean tidal amplitude is about 2 m, salinity is 30-32 psu. The water exchange with the North Sea takes place through a 2,8 km wide tidal channel called Lister Deep. The bight consists largely of sand flats (72%) and to a lesser extent of muddy sand (25%) and mud flats (3%). The biota is similar to other areas of the Wadden Sea. Prevailing biotopes in the intertidal are *Arenicola* sand flats (66%), and seagrass beds (12%). This study was conducted in the western part of the bight. The characterization of the four winters of 1995/96 to 1998/99 is based on air and water temperature, ice formation and wind conditions and revealed extreme differences in winter severity. The winter of 1995/96 belonged to the ten most severe of the 20th century and showed clear differences in all parameters compared to the other winters. In this study the winters are classified as severe (1995/96), moderate (1996/97) and mild (1997/98 and 1998/99).

## Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen für diese Arbeit wurden im westlichen Bereich der Sylt-Rømø Bucht ( $54^{\circ}50' - 55^{\circ}10' \text{ N}$ ;  $08^{\circ}20' - 8^{\circ}40' \text{ O}$ ) im nördlichen Wattenmeer durchgeführt (Abb. 1.1). Durch den Bau von Dämmen zu den Inseln Sylt (1927) und Rømø (1947) ist eine Bucht entstanden, die nur durch das 2,8 km breite Lister Tief mit der Nordsee in Verbindung steht. Das Strömungs- und Transportgeschehen wird durch drei sich immer weiter verästelnde Priele bestimmt, die vom Lister Tief ins Innere der Wattenmeerbucht abzweigen: das Rømø Dyb im Norden, das Højer Dyb im Nordosten und die Lister Ley im Süden und Südwesten.

Umfangreiche floristische und faunistische Untersuchungen wurden bereits seit der ersten Jahrhunderthälfte im Königshafen im Norden von Sylt durchgeführt (z.B. Nienburg 1927; Wohlenberg 1937; Reise 1985). Geologie, Hydrographie und Ökologie der gesamten Sylt-Rømø Bucht wurden von 1990 bis 1995 im Rahmen des interdisziplinären Forschungsprojektes "Sylter Wattenmeer Austauschprozesse" (SWAP) detailliert untersucht. Die folgenden Informationen entstammen, sofern nicht anders angegeben, der Abschlussdokumentation dieses Projektes (Gätje & Reise 1998).

Danach umfasst das Tidebecken  $407 \text{ km}^2$ , wovon 33% auf das Eulitoral entfallen, 57% auf das flache Sublitoral bis NN -5 m und 10% auf die tiefen Rinnen mit einer maximalen Tiefe von 39,5 m. Der Tidenrhythmus ist halbtägig und der mittlere Tidenhub beträgt etwa 2 m. Das mittlere Niedrigwasservolumen umfasst  $570 \cdot 10^6 \text{ m}^3$  und verdoppelt sich bei mittlerem Tidehochwasser auf etwa  $1120 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ . Im Lister Tief treten maximale Strömungsgeschwindigkeiten von etwa  $1,3 \text{ m s}^{-1}$  auf, in den drei Hauptrinnen von etwa  $0,6 \text{ m s}^{-1}$  und auf den Watten meist nur von etwa  $0,1 \text{ m s}^{-1}$ . Der Salzgehalt schwankt vorwiegend zwischen 30 und 32 psu. Die mittlere Wassertemperatur beträgt  $9^{\circ}\text{C}$ , bei etwa  $14^{\circ}\text{C}$  im Sommerhalb-jahresmittel und  $5^{\circ}\text{C}$  im Winterhalbjahresmittel. Die Lufttemperatur überschreitet im Mittel an 5 Tagen des Sommers  $25^{\circ}\text{C}$ . Im Winter fällt sie durchschnittlich an 45 Tagen unter den Gefrierpunkt und bleibt an 18 Tagen ganztägig darunter. Die Wattflächen sind durchschnittlich an 19 Tagen des Jahres mit Eis bedeckt (Reise 1985). Der Wind weht überwiegend aus westlichen Richtungen (50% Jahreshäufigkeit), seltener aus östlichen Richtungen (30% Jahreshäufigkeit). Die Wattenmeerbucht besteht zu 72% aus Sandwatt (<10% Anteil der Korngrößenfraktion  $<0,063 \text{ mm}$ ), zu 25% aus Mischwatt (10-50% Anteil der Fraktion  $<0,063 \text{ mm}$ ) und zu 3% aus Schlickwatt (>50% Anteil der Fraktion  $<0,063 \text{ mm}$ ). Im Westteil der Bucht besteht der Wattbereich vor Rømø überwiegend aus Mischwatt und einer größeren Schlickwattfläche im Nordwesten vor dem Damm (Abb. 1.1). Der Königshafen besteht zu 88% aus Sandwatt. Mischwatt und Schlickwatt finden sich hier nur im westlichen Abschnitt. Der Bereich vom Lister Hafen bis Munkmarsch besteht im Norden aus Sandwatt und geht im Süden in Mischwatt über.



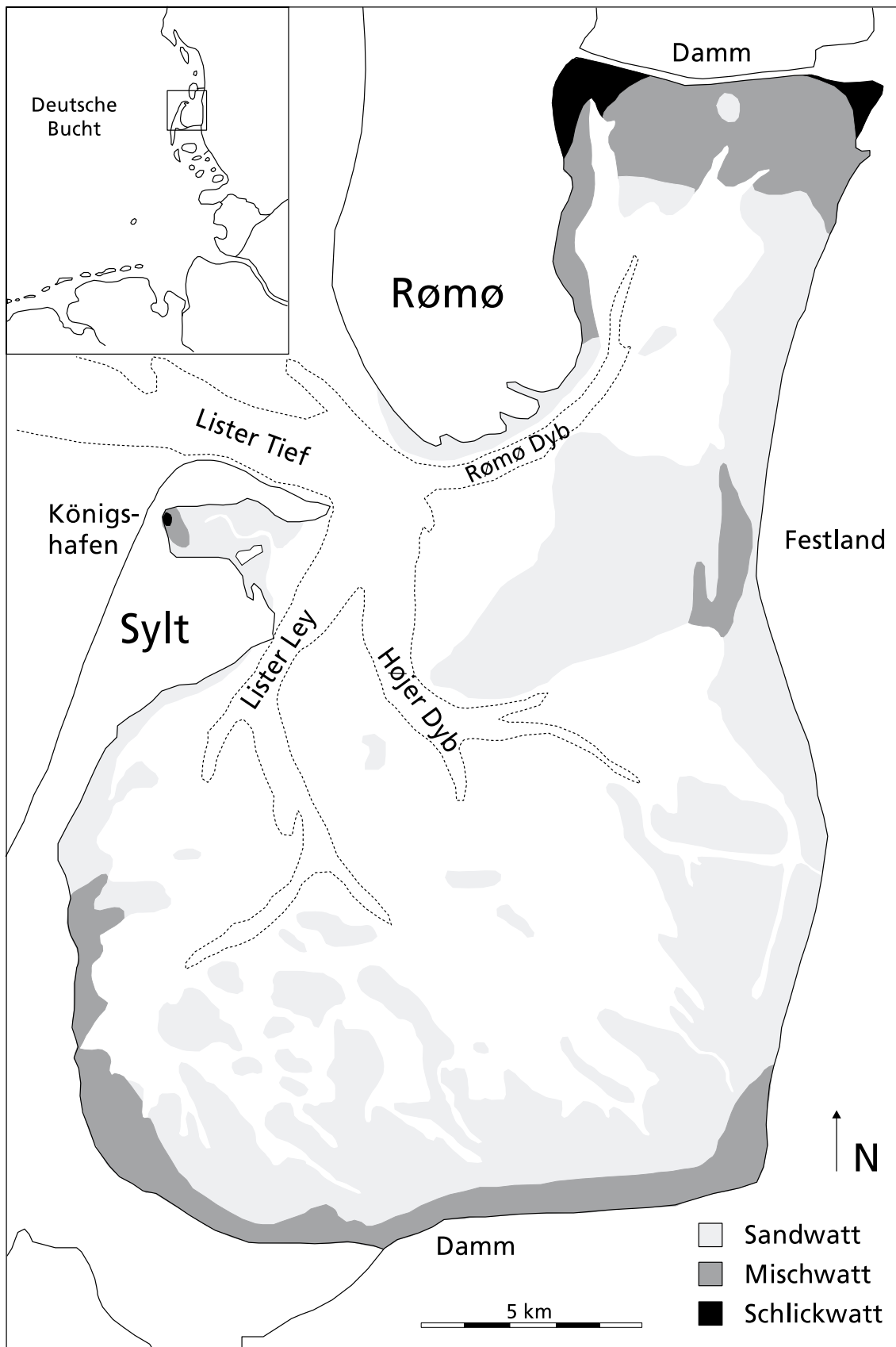


Abb. 1.1. Wattengebiet der Sylt-Rømø Bucht mit der Sedimentverteilung im Eulitoral (schattierter Bereich) und der 5 m Isolinie (unterbrochene Linie) (verändert nach Bayerl et al. 1998)

Die Biota der Sylt-Rømø Bucht weist große Ähnlichkeiten mit anderen Bereichen des Wattenmeeres auf. Allerdings ist im Vergleich zu Wattgebieten im Mündungsbereich der großen Flüsse die Biodiversität (über 2000 Arten ohne Bakterien) und die Biomasse deutlich höher. Den größten Anteil an der Biomasse der eulitoralen Makrofauna bilden die Herzmuschel *Cerastoderma edule* (39%) und der Wattwurm *Arenicola marina* (20%). Die Individuenzahlen werden von der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* (64%) und dem Polychaeten *Pygospio elegans* (16%) dominiert. Mit einem Flächenanteil von 66% ist das *Arenicola*-Sandwatt das vorherrschende Biotop. Der Anteil an Seegraswiesen ist im Eulitoral mit 12% vergleichsweise hoch. Miesmuschelbänke *Mytilus edulis* bedecken etwa 0,28% des Eulitorals. Das Sublitoral ist relativ gering besiedelt und die Biomasse ist um etwa 80% geringer als im Eulitoral. In den letzten 100 Jahren sind sublitorale Seegraswiesen, Austernbänke und *Sabellaria*-Riffe verschwunden, während Kulturfelder für Miesmuscheln neu geschaffen wurden. Den höchsten Anteil an der Biomasse der sublitoralen Makrofauna bildet mittlerweile die eingeschleppte Art *Ensis americanus* (Armonies & Reise 1999). Insgesamt beträgt der Anteil eingeschleppter Arten 7% der Makrofauna (Reise et al. 1999).

Bei den Fischen ist der Anteil an jungen Plattfischen in der Sylt-Rømø Bucht auffällig gering. Die Artzusammensetzung der Fische weist aber keine wesentlichen Unterschiede zu anderen Wattgebieten auf. Das gilt ebenso für die Vögel. Die häufigsten Arten sind Limikolen und hier vor allem der Alpenstrandläufer *Calidris alpina*. Den größten Anteil an der Biomasse stellen dagegen Eiderenten *Somateria molissima*.

### Klimatologischer Vergleich der Winter 1995/96 bis 1998/99

In Norddeutschland fielen die vier Winter 1995/96 bis 1998/99 extrem unterschiedlich aus. Basierend auf den Lufttemperaturen wird der Winter 1995/96 zu den zehn kältesten dieses Jahrhunderts gerechnet (Heinemann 1996). Während der Winter 1996/97 normal ausfiel, gehörte der Winter 1997/98 zu den fünf wärmsten dieses Jahrhunderts (Heinemann 1997, 1998). Der Winter 1998/99 fiel ebenfalls warm aus (MURSYS 1999).

Die außergewöhnliche Kälte des Winters 1995/96 zeigte sich z.B. daran, dass die Lufttemperaturen bei List in den Monaten Dezember bis März 1995/96 im Mittel um 4,5 bis 5,5 °C unter den Temperaturen des normalen Winters und der beiden milden Winter lagen (Tab. 1.1). Bezogen auf die Wasseroberflächentemperaturen war der Winter 1995/96 um 2,7 bis 3,7 °C kälter als die anderen drei Winter. Erst im April erreichten die Wassertemperaturen in allen Jahren ein ähnliches Niveau (Abb. 1.2).

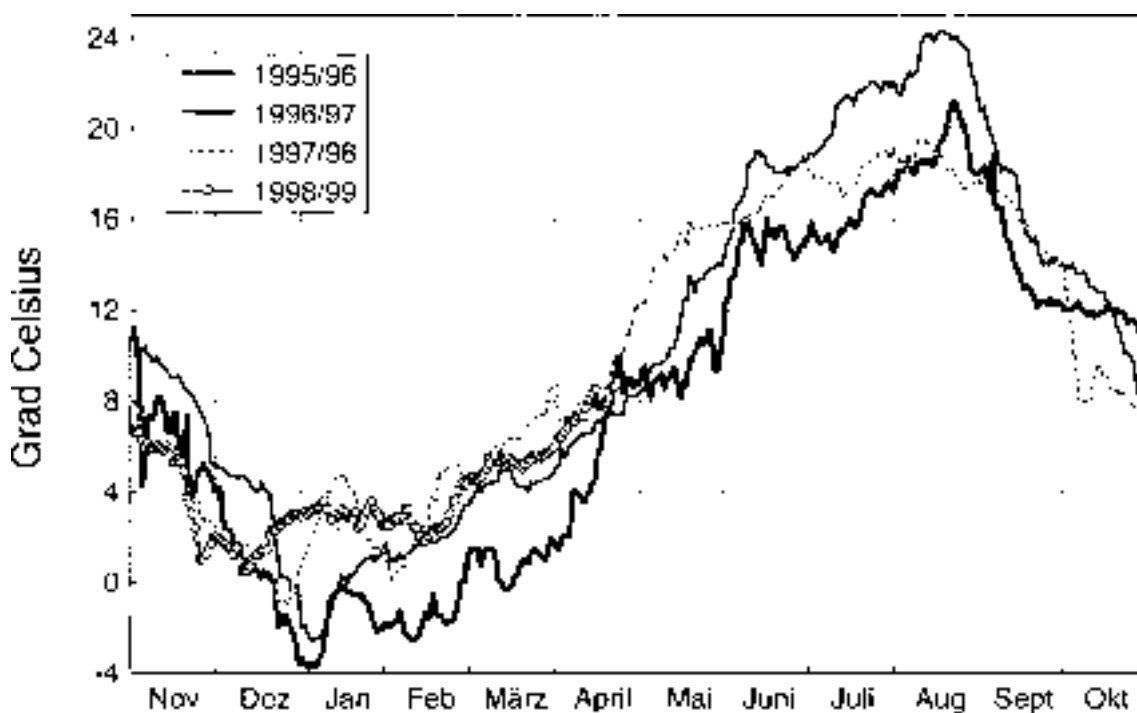


Abb.1.2. Jahresverläufe der Wassertemperatur bei List von November 1995 bis April 1999 auf Grundlage von täglichen Messungen der Wetterstation List

Neben durchschnittlichen Wasser- und Lufttemperaturen können noch weitere Parameter zur Charakterisierung der Winterstärke herangezogen werden (Tab. 1.1). So ergibt sich die Kältesumme aus der Summe aller aufgetretenen negativen Tagesmittelwerte der Lufttemperatur in den Monaten November bis März (Müller-Annen 1965). Die Wintertage bezeichnen dagegen die Zahl der Tage mit negativen Tagesmitteln. Frostige Ostwindlagen verstärken den Kälteeinfluss auf die Wattorganismen der Sylt-Rømø Bucht, weil ablandige Winde die Zeit der Wasserbedeckung des Eulitorals verkürzen. Die flächenbezogene Eisvolumensumme ist eine Maßzahl (in m) für die Bewertung des Winters im Hinblick auf den Umfang und die Stärke der Eisbedeckung sowie auf die Dauer des Eisvorkommens (Koslowski 1989). Die reduzierte Eissumme beschreibt dagegen die durchschnittliche Zahl der Tage mit Eisbedeckung.

Tab. 1.1. Parameter zur Charakterisierung der Winter 1995/96 bis 1998/99. Weitere Erläuterungen im Text. Luft- und Wassertemperatur (LT + WT), Kältesumme (KS), Kältetage (KT) und Anzahl der Tage mit Ostwind bei Frost (O-Wind) beziehen sich auf den Standort List. Flächenbezogene Eisvolumensumme (FE) und reduzierte Eissumme (RE) beziehen sich auf die deutsche Nordseeküste.

	LT ( °C)	WT (°C)	KS (°C)	KT (t)	O-Wind (t)	FE (m)	RE (t)
1995/96	-1,45	-0,48	-215	83	59	5,24	49,0
1996/97	3,23	2,21	-87	36	16	2,28	27,0
1997/98	4,05	3,18	-19	12	6	0,03	0,8
1998/99	3,08	3,20	-42	28	10	?	2,8

Der Winter 1995/96 zeichnete sich durch eine extrem lange Kälteperiode aus und beendete damit eine achtjährige Periode mit überwiegend milden Wintern (Heinemann 1996). Die Eisbildung setzte in den inneren Wattgebieten der Nordseeküste bereits Anfang Dezember ein. Erst in der letzten Februardekade begann der Eisrückgang auf den Nordseezuflüssen und an der nordfriesischen Küste. Mitte März war der Eiswinter dann insgesamt an der Nordseeküste beendet (MURSYS 1996). Bei allen Parametern zeigte der Winter deutliche Abweichungen zu den anderen drei Wintern (Tab. 1.1). Nach dem Maß der flächenbezogenen Eisvolumensumme rangiert der Winter 1995/96 mit 5,24 m auf Rang 14 des über 100-jährigen (seit 1897) Messzeitraums. Gemessen an der Dauer des Eisauftretens an der gesamten deutschen Nordseeküste nimmt der Winter mit 49 Tagen den neunten Platz ein (Strübing 1996a). Der Königshafen bei Sylt war sogar 66 Tage mit Eis bedeckt, und zwar vom 26.12.1995 bis 3.3.1996, mit einer kurzen Unterbrechung vom 18. bis 20.1.1996 (Reise pers. Mitt.). Bei List herrschten im Zeitraum Dezember bis März an insgesamt 59 Tagen frostige Ostwindlagen. An 83 Tagen lagen die Lufttemperaturen unter 0 °C bei einem Minimum von -8.0 °C. Die extreme Länge des Winters spiegelte sich auch

in den Wasseroberflächentemperaturen bei List wider: Im Mittel lagen sie im Dezember 1995 bei 0,3 °C, im Januar 1996 bei -1,7 °C, im Februar bei -1,5 °C und im März bei 0,9 °C.

Im mäßigen Winter 1996/97 erfolgte Eisbildung auf den Wattflächen der deutschen Nordseeküste in einer intensiven Kältephase mit überwiegend östlichen Winden zwischen dem 19.12.1996 und dem 11.1.1997. Danach beendeten mildere maritime westliche Winde die Kälteperiode. In der über 100-jährigen Messreihe rangiert der Winter nach der flächenbezogenen Eisvolumensumme (2,28 m) auf Platz 28 und nach den Tagen mit Eisbedeckung (27) auf Platz 29 (Strübing 1996b). Der Königshafen war an 24 Tagen mit Eis bedeckt. Insgesamt gab es in dem Winter 16 Tage mit Ostwind bei gleichzeitigem Frost. An 36 Tagen lagen die Lufttemperaturen unter 0 °C bei einem Minimum von -4,6 °C. Die Wasseroberflächentemperaturen bei List betrugen im Dezember 1996 im Mittel 3,0 °C, im Januar 1997 -0,4 °C, im Februar 1,8 °C und im März 4,4 °C. Damit lagen die Wassertemperaturen in den vier Wintermonaten im Mittel um 2,7 °C über denen des Winters 1995/96.

Im Winter 1997/98 lagen die Lufttemperaturen meist um 2-4 °C über den langjährigen Mittelwerten. Daher kam es an der deutschen Nordseeküste nur zu sehr geringer Eisbildung. Mit einer flächenbezogenen Eisvolumensumme von 0,03 m und einer Eisbedeckungszeit von 0,8 Tagen nimmt der Winter Platz 81 bzw. 87 in der 102-jährigen Messreihe ein (Strübing 1998). Im Königshafen kam es nur Anfang Dezember zu geringer lokaler Eisbildung. Im gesamten Winter gab es bei List nur 12 Tage mit Lufttemperaturen unter 0 °C (Minimum -3,8 °C). Die Wintermonate waren durch häufig wechselnde Winde geprägt, die in der Mehrzahl aus westlichen Richtungen kamen. Die Wasseroberflächentemperaturen bei List lagen im Wintermittel um etwa 1 °C über denen des Vorjahres. Im Einzelnen betrugen sie 0,8 °C im Dezember 1997, 2,8 °C im Januar 1998, 2,9 °C im Februar und 6,2 °C im März.

Im Winter 1998/99 kam es ebenfalls nur zu geringer Eisbildung. Mit einer Eisbedeckungszeit von 2,8 Tagen belegt der Winter Rang 76 in der mittlerweile 103-jährigen Reihe (Strübing pers. Mitt.). Daten zur flächenbezogenen Eisvolumensumme lagen noch nicht vor. In der Sylt-Rømø Bucht kam es nur Ende November und Anfang Dezember zu lokaler Eisbildung. An 28 Tagen fielen die Lufttemperaturen unter 0 °C (Minimum -5,5 °C) wobei der Wind an 10 dieser Tage aus Osten wehte. Insgesamt dominierten westliche Windrichtungen. Die mittlere Wasseroberflächentemperatur bei List war fast identisch mit der des vorigen milden Winters (Tab. 1.1). Sie betrug im Dezember 1998 1,8 °C, im Januar 1999 3,0 °C im Februar 2,8 °C und im März 5,2 °C.

Zusammenfassend lässt sich an allen Parametern zur Charakterisierung der Winterstärke die Sonderstellung des Winters 1995/96 ablesen. Deutliche Unterschiede bei der Eisbildung traten auch zwischen dem Winter 1996/97 und den beiden Wintern 1997/98 und 1998/99 auf. In dieser Arbeit werden die Winter daher als streng (1995/96), mäßig (1996/97) und mild (1997/98 und 1998/99) bezeichnet.

## 2. Planktonlarven von Muscheln und der Strandkrabbe *Carcinus maenas* nach einem strengen, einem mäßigen und einem milden Winter im Wattenmeer

### Larvae of bivalves and the shore crab *Carcinus maenas* after a severe, a moderate and a mild winter in the Wadden Sea

**Zusammenfassung** Das Angebot an Muschellarven in der Sylt-Rømø Bucht wurde nach einem strengen, einem mäßigen und einem milden Winter untersucht. Die häufigste Muschelart war *Ensis americanus* (75%) gefolgt von *Mytilus edulis* (10%), *Macoma balthica* (6%), *Cerastoderma edule* (3%) und *Mya arenaria* (2%). Die Abundanzen von *Ensis*, *Mytilus*, *Cerastoderma* und *Mya* waren nach dem strengen Winter etwa 3 bis 5 Mal niedriger als nach dem milden Winter. Bei *Macoma* waren die Abundanzen nach dem strengen Winter nur wenig höher als nach dem mäßigen Winter. Es konnten daher keine Anhaltspunkte für die Hypothese gefunden werden, dass hohe Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern durch ein erhöhtes Larvenangebot verursacht werden. Die Larven der Strandkrabbe *Carcinus maenas* erschienen nach dem strengen Winter in geringerer Zahl und 6 bis 8 Wochen später als nach dem mäßigen und dem milden Winter. Das Auftreten der Muschellarven verzögerte sich dagegen nicht oder in geringerem Maße. Daher kam es nach dem strengen Winter zu einer zeitlichen Entkopplung von *Carcinus* und Muscheln. Dieses Ergebnis unterstützt die Hypothese, dass hohe Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern durch verringerte epibenthische Predation verursacht werden.

**Abstract** Bivalve larval supply was studied in the Sylt-Rømø Bight after a severe, a moderate and a mild winter. *Ensis americanus* was most abundant (75%), followed by *Mytilus edulis* (10%), *Macoma balthica* (6%), *Cerastoderma edule* (3%) and *Mya arenaria* (2%). Abundances of *Ensis*, *Mytilus*, *Cerastoderma* and *Mya* were about 3 to 5 times lower after the severe than after the mild winter. Abundances of *Macoma* were only slightly higher after the severe than after the moderate winter. Therefore, there was no evidence for the hypothesis that high bivalve recruitment after severe winters is caused by enhanced larval supply. The larvae of the shore crab *Carcinus maenas* appeared in lower numbers and 6 to 8 weeks later after the severe than after the moderate and the mild winter. In contrast, the larvae of the bivalves appeared without or less delay. Consequently, there was a temporal decoupling of *Carcinus* and the bivalves. These results support the hypothesis of high bivalve recruitment being caused by reduced epibenthic predation.

## Einleitung

In strengen Wintern verlieren eulitorale Muscheln des Wattenmeeres weniger Gewicht als in milden Wintern, da sie bei tieferen Temperaturen weniger Energie verbrauchen (Zwarts 1991). Wenn das höhere Körpergewicht der Muscheln nach strengen Wintern zu einer erhöhten Produktion von Eiern führt, könnte dies die hohen Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern erklären (Beukema 1992a). Neuere Untersuchungen stützen diese Vermutung, da in Labor- und Freilanduntersuchungen sowohl *Cerastoderma edule* als auch *Macoma balthica* nach tieferen Temperaturen vermehrt Eier produzierten (Honkoop & van der Meer 1997, 1998; Beukema et al. 1998). Wenn die erhöhte Eiproduktion tatsächlich für die hohen Muschelrekrutierungen verantwortlich ist, müssen auch die Abundanzen der Muschellarven nach strengen Wintern erhöht sein. In diesem Kapitel teste ich daher die Hypothese, dass nach dem strengen Winter 1995/96 mehr Muschellarven in der Sylt-Rømø Bucht vorhanden waren als nach dem mäßigen Winter 1996/97 und nach dem milden Winter 1997/98.

Eine zweite Erklärungsmöglichkeit für hohe Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern ist verringerte epibenthische Predation durch die Strandkrabbe *Carcinus maenas* (Reise 1985). Diese Erklärung basiert auf der Beobachtung, dass juvenile *Carcinus* nach strengen Wintern später und in geringerer Zahl auf den Watten auftauchen als nach mildereren Wintern (Reise 1985; Beukema 1991). Wenn sich die Ansiedlung von Muscheln nach strengen Wintern in geringerem Maße als die Ansiedlung von *Carcinus* verzögert, kommt es zu einer Entkopplung des zeitlichen Auftretens von Muscheln und Räubern und die Muscheln können dem Beutespektrum der Krebse entwachsen (Reise 1985, 1987b). Wie groß der zeitliche Unterschied im Auftreten von Muscheln und *Carcinus* nach strengen Wintern ist, wurde bislang noch nicht detailliert untersucht. Ich behandle daher in diesem Kapitel auch, (i) ob die Larven von *Carcinus* nach dem strengen Winter später und in geringerer Zahl im Plankton zu finden waren als nach den mildereren Wintern, (ii) ob es somit zu einer zeitlichen Entkopplung von Räuber (*Carcinus*) und Beute (Muscheln) kam und (iii) wie groß das zeitliche Ausmaß dieser Entkopplung war.

## Material & Methoden

### Planktonprobenahme

Zur Quantifizierung des Larvenaufkommens der Bivalvia und der Strandkrabbe *Carcinus* wurde das Plankton der Sylt-Rømø Wattenmeerbucht im Zeitraum Mai 1996 bis Dezember 1998 vom seeseitigen Ende des Lister Fähranlegers aus beprobt (Abb. 2.1). Diese Entnahmestelle wurde ausgewählt, da sie (i) jederzeit ohne Schiffseinsatz



zugänglich war, (ii) der Landeinfluss gering ist, da der Anleger etwa 20 Meter in den Wattstrom Lister Ley ragt und (iii) etwa 25% der in die Sylt-Rømø Bucht transportierten Wassermassen die Lister Ley passieren (Fanger et al. 1998) und die Probestelle daher eine hohe Aussagekraft für das Larvenangebot in der Wattenmeerbucht hat. In den Monaten März bis Oktober erfolgte die Probenahme zumeist täglich, von November bis Februar etwa wöchentlich. Es wurden jeweils 10 Liter Oberflächenwasser mit einem Eimer geschöpft. Da die starke Tidenströmung eine Stratifizierung des Wasserkörpers der Sylt-Rømø Bucht verhindert (Hickel 1975), wird eine Oberflächenprobe als repräsentativ für die gesamte Wassersäule angesehen (Martens 1985).

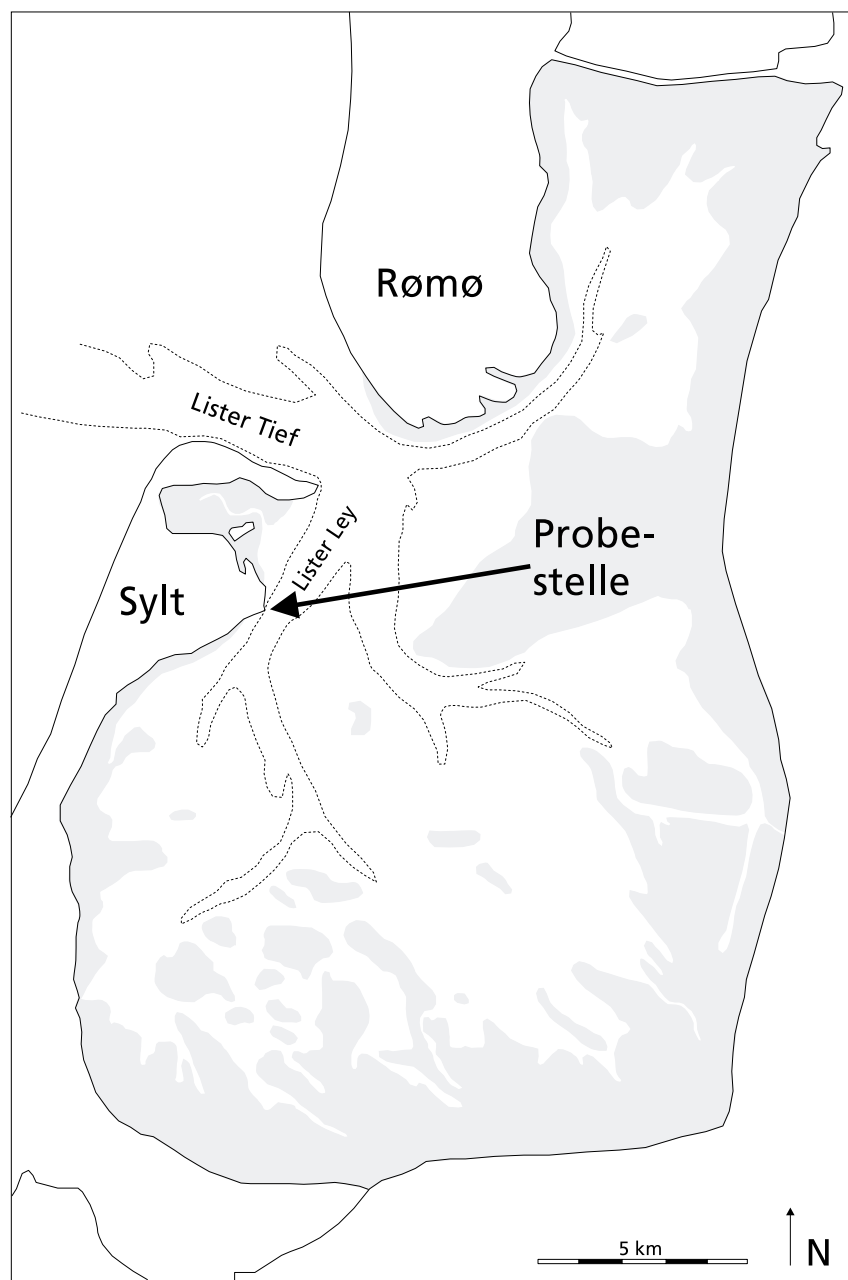


Abb. 2.1. Lage der Planktonprobenahmestelle in der Sylt-Rømø Bucht. Gekennzeichnet sind die 5 m Isolinie (unterbrochene Linie) und das Eulitoral (schattierter Bereich)

Der Eidurchmesser von *Mytilus*, *Macoma*, *Cerastoderma*, *Mya* und *Ensis* beträgt zwischen 60-110  $\mu\text{m}$  (Loosanoff & Davies 1963; Brousseau 1978; Honkoop & van der Meer 1998). Die minimalen Längen des ersten Larvenstadiums werden von Loosanoff und Davies (1963) mit 86 \* 71  $\mu\text{m}$  (*Mya*) bzw. 93 \* 64  $\mu\text{m}$  (*Mytilus*) angegeben. Um auch die kleinsten Muschellarven zu erfassen, wurde daher ein Sieb der Maschenweite 40  $\mu\text{m}$  verwendet. Der Siebrest wurde in einem 5%igen Formalin-Meerwassergemisch konserviert, welches zu 10% mit Hexamethylentetramin gepuffert war. Im Labor wurden die Larven bei 20facher Vergrößerung quantifiziert.

Die Probenahme erfolgte jeweils innerhalb der Stunde vor Hochwasser, um den Einfluss der Gezeitenströmung zu standardisieren. Mehrtägige Messkampagnen mit zweistündlicher Probenahme ergaben außerdem, dass kurz vor Hochwasser maximale Abundanzen an Muschellarven auftraten (Abb. 2.2).

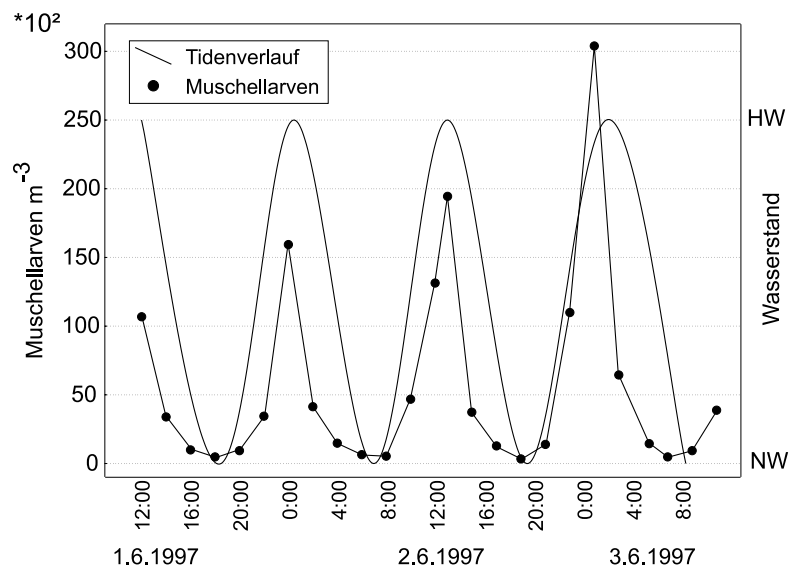


Abb. 2.2. Abundanzen der Muschellarven und Tidenverlauf am Lister Fähranleger. Die höchsten Larvenzahlen treten kurz vor dem Hochwasserstand auf

Für den Zeitraum Januar bis April 1996 wurden von Dr. P. Martens Planktonproben einer Langzeitserie zur Verfügung gestellt. Bei dieser Probenserie werden 35 Liter Oberflächenwasser ein- bis zweimal wöchentlich in der Lister Ley mit einem Eimer geschöpft und anschließend über 76  $\mu\text{m}$  Gaze gesiebt (Martens 1995). Die Auswertung dieser Proben ergab, dass die Laichphase der Muscheln nach dem strengen Winter erst im Mai begann (Abb. 2.3).

Die Bestimmung von Muschellarven bis zum Artniveau wurde von Dr. C.-P. Günther durchgeführt. Aufgrund des hohen Zeitaufwandes für die Larvenbestimmung konnte nur ein Teil der Proben bearbeitet werden (Abb. 2.3). Da die ausgewählten Termine den gesamten Jahresverlauf der Abundanzen abdecken und alle Abundanzmaxima einschließen, werden die Ergebnisse als repräsentativ für das ganze Jahr angesehen.

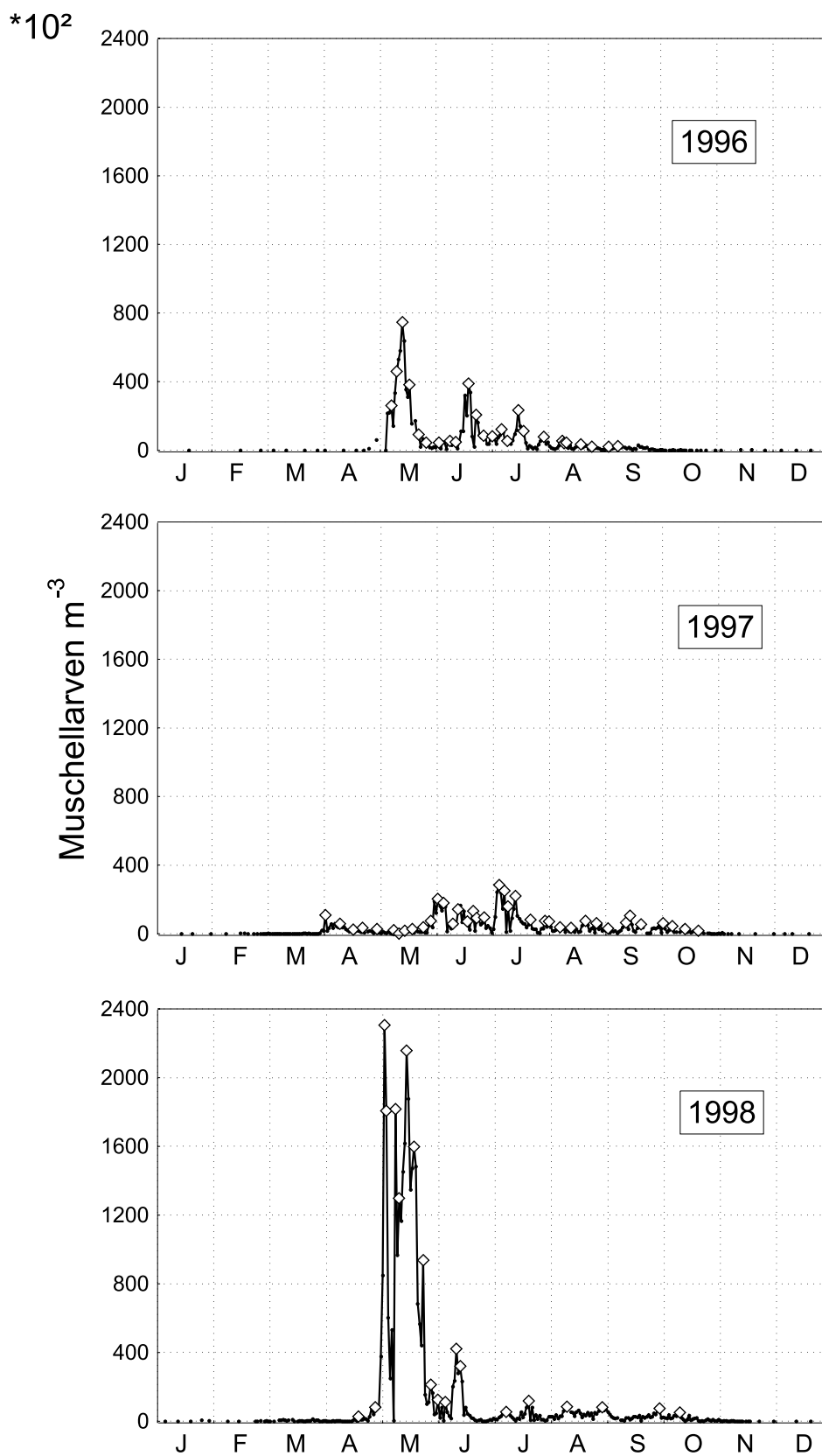


Abb. 2.3. Gesamtabundanzen aller Muscellarven in Planktonproben (10 Liter, 40  $\mu$ m Sieb) in den Jahren 1996-1998 sowie ausgewählte Probenahmetage (Symbol: Rhombus) bei denen Bestimmung bis zur Art durch Dr. C.-P. Günther erfolgte

## Ergebnisse

### Angebot von Muschellarven

Das Angebot von Muschellarven variierte in der Sylt-Rømø Bucht stark zwischen den drei Untersuchungsjahren. Dies galt sowohl für die Gesamtabundanzen aller Muschellarven als auch für die einzelnen Arten. Deutliche Unterschiede traten sowohl beim zeitlichen Verlauf der Abundanzen auf als auch bei der kumulierten Jahressumme.

### Gesamtabundanzen aller Larven

Nach dem strengen Winter (1996) zeigte der Verlauf der Gesamtabundanzen aller Larven drei abgrenzbare Peaks im Mai, Juni und Juli (Abb. 2.3). Nach dem mäßigen Winter (1997) verteilte sich der größte Teil der Muschellarven eher diffus auf die Monate Juni und Juli. Das Jahr nach dem milden Winter (1998) war durch außergewöhnlich hohes Larvenaufkommen im Mai gekennzeichnet. Der Maximalwert im Mai 1998 war mit fast 240 000 Larven m<sup>-3</sup> etwa 3 bzw. 6 Mal höher als die Maximalwerte der Jahre 1996 und 1997.

Die hohen Werte im Mai 1998 beeinflussten auch die kumulierten Jahressummen (Tab. 2.1). Die höchste Gesamtzahl an Larven wurde somit nicht nach dem strengen Winter registriert (12047 Larven), sondern nach dem milden Winter (35169 Larven).

Etwa 50% aller Muschellarven wiesen eine Größe <150-175 µm auf und entzogen sich somit einer Artbestimmung. Der Abundanzverlauf dieser unbestimmten Larven glich im Wesentlichen dem Verlauf der Gesamtabundanzen (Abb. 2.4A).

Tab. 2.1. Kumulierte Jahressummen aller Muschellarven (Gesamt) und der häufigsten Arten.  
n = Anzahl der analysierten Proben.

Jahr	Gesamt	n	<i>Ensis</i>	<i>Mytilus</i>	<i>Cerastoderma</i>	<i>Mya</i>	<i>Macoma</i>	Andere	n
1996	12047	186	1025	199	37	43	171	43	25
1997	9346	264	1156	94	88	21	118	91	38
1998	35169	269	4773	595	133	179	23	91	19

### **Abundanzen der einzelnen Arten**

Die dominierende Muschelart im Plankton der Sylt-Rømø Bucht war *Ensis americana*, die einen mittleren prozentualen Anteil von 75% aller bis zur Art bestimmbaren Larven ausmachte. Die zweithäufigste Art war *Mytilus edulis* mit im Mittel 10% der bis Artniveau bestimmten Larven, gefolgt von *Macoma balthica* (6%), *Cerastoderma edule* (3%) und *Mya arenaria* (2%). Bei den Arten *Ensis*, *Mytilus*, *Cerastoderma* und *Mya* ließ sich ein ähnliches Schema erkennen wie bei den Gesamtabundanzen aller Larven. Alle vier Arten erreichten Maximalabundanzen im Mai nach dem milden Winter (Abb. 2.4B-E). Im übrigen Teil des Jahres 1998 war das Larvenaufkommen relativ gering. Im Jahr 1997 war kein deutlicher Peak am Anfang des Jahres zu erkennen. Hier verteilte sich das Angebot der Larven unregelmäßig auf die Monate Mai bis Oktober. Nach dem strengen Winter erschienen die höchsten Peaks bei *Mytilus*, *Cerastoderma* und *Mya* wie 1998 am Anfang der Saison. Dagegen ließen sich bei *Ensis* drei etwa gleich hohe Peaks im Mai, Juni und Juli erkennen.

Die höchsten kumulierten Jahressummen traten bei den vier Arten nicht nach dem strengen, sondern nach dem milden Winter auf (Tab. 2.1), obwohl die Zahl der Proben, bei denen die Larven bis Artniveau bestimmt wurden, 1998 am geringsten war.

Ein anderes Muster zeigte sich beim Abundanzverlauf der Larven von *Macoma* (Abb. 2.4F). In allen Jahren erschien ein Hauptlarvenpeak im April oder Mai. Danach wurden nur noch vereinzelt Larven gefunden. Im Gegensatz zu den anderen Arten waren bei *Macoma* die Spitzenwerte nach dem strengen Winter (5600 Ind m<sup>-3</sup>) und dem mäßigen Winter (5400 Ind m<sup>-3</sup>) etwa 5 Mal höher als nach dem milden Winter. Auch bei der kumulierten Jahressumme wurden höhere Werte nach dem strengen und mäßigen Winter erreicht als nach dem milden Winter (Tab. 2.1).

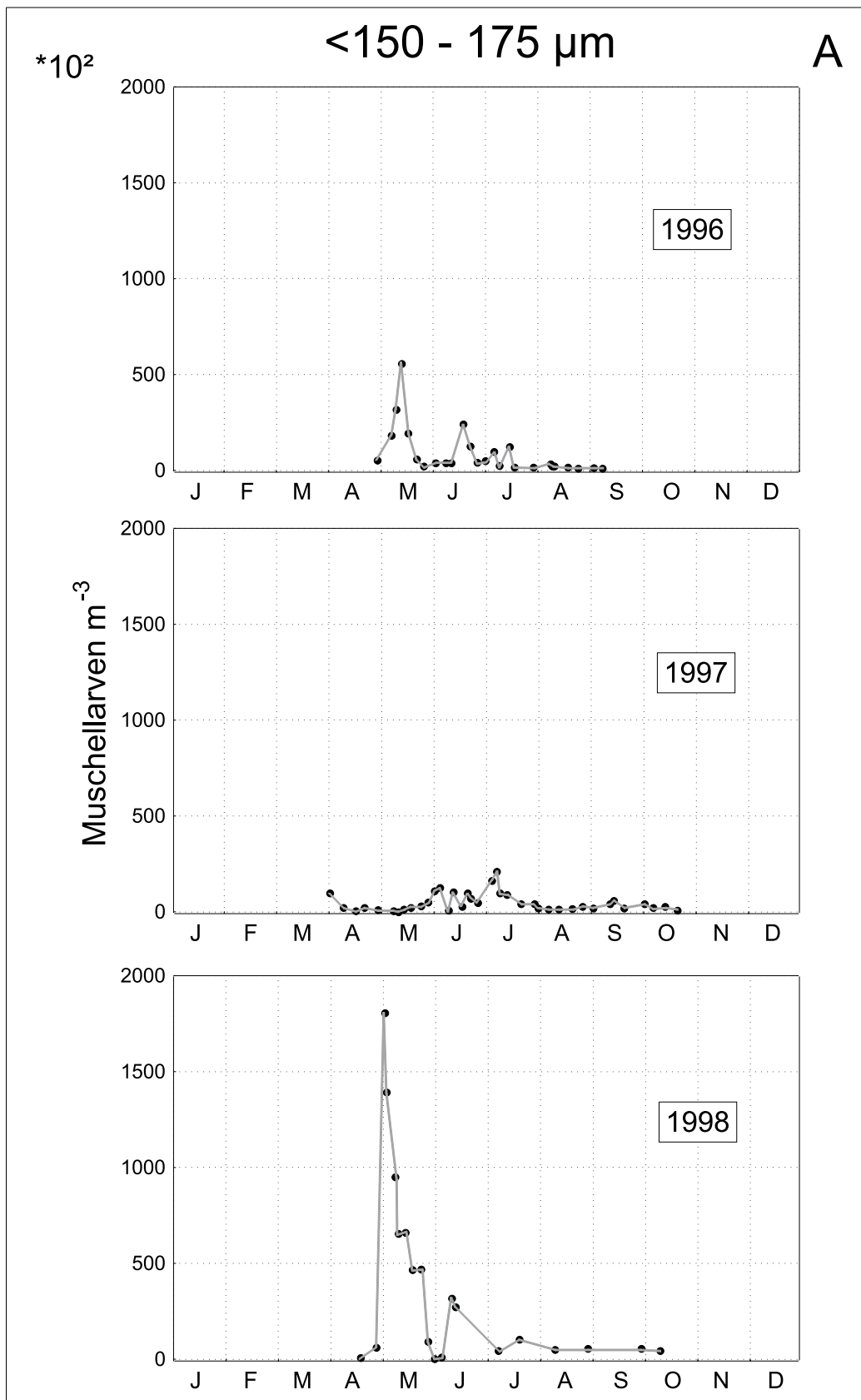


Abb. 2.4A. Verlauf der Abundanzen von Muschellarven der Fraktion <math><150-175 \mu\text{m}</math> in ausgewählten Proben der Jahre 1996-1998

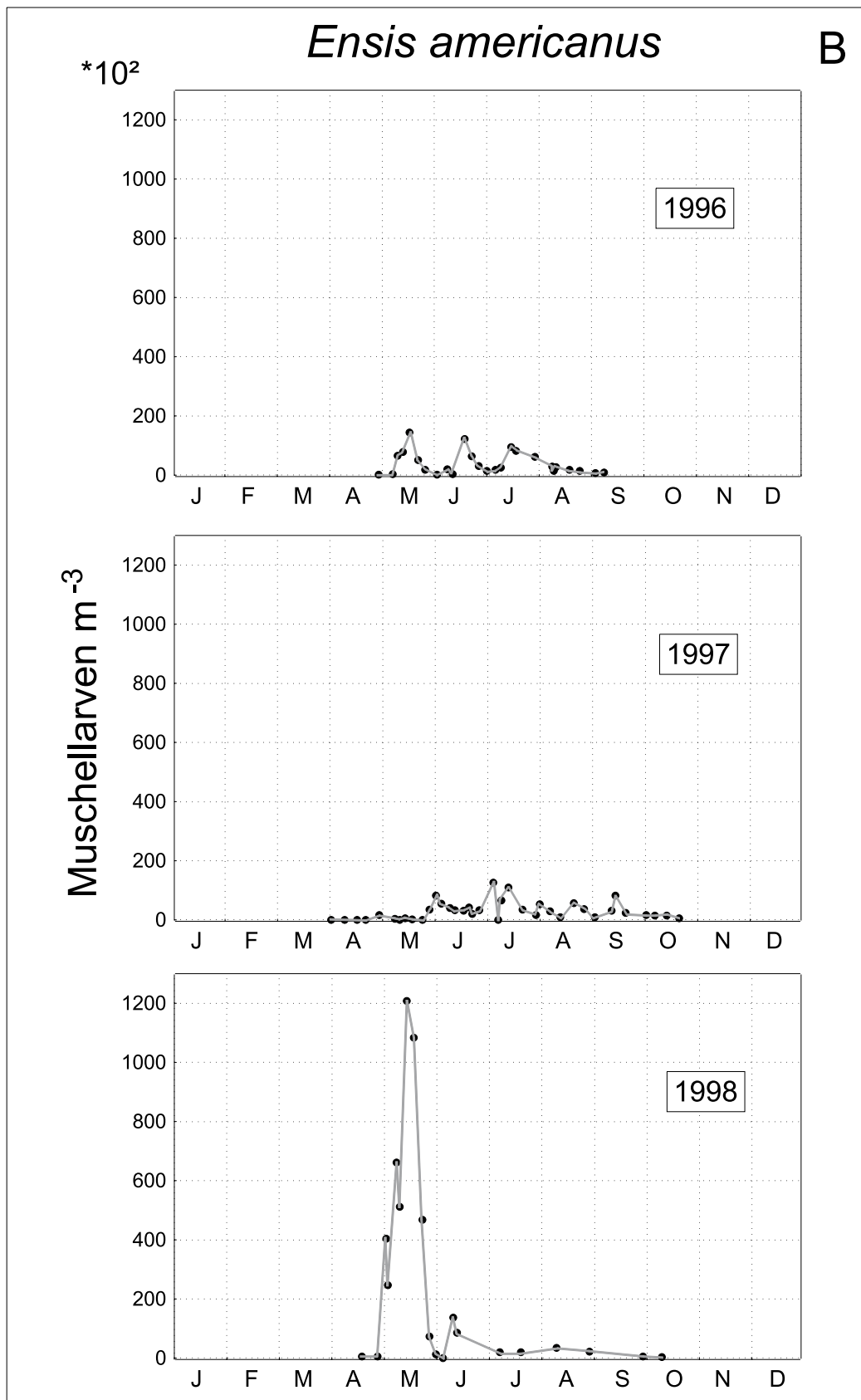


Abb. 2.4B. Verlauf der Abundanzen der Larven von *Ensis americanus* in ausgewählten Proben der Jahre 1996-1998





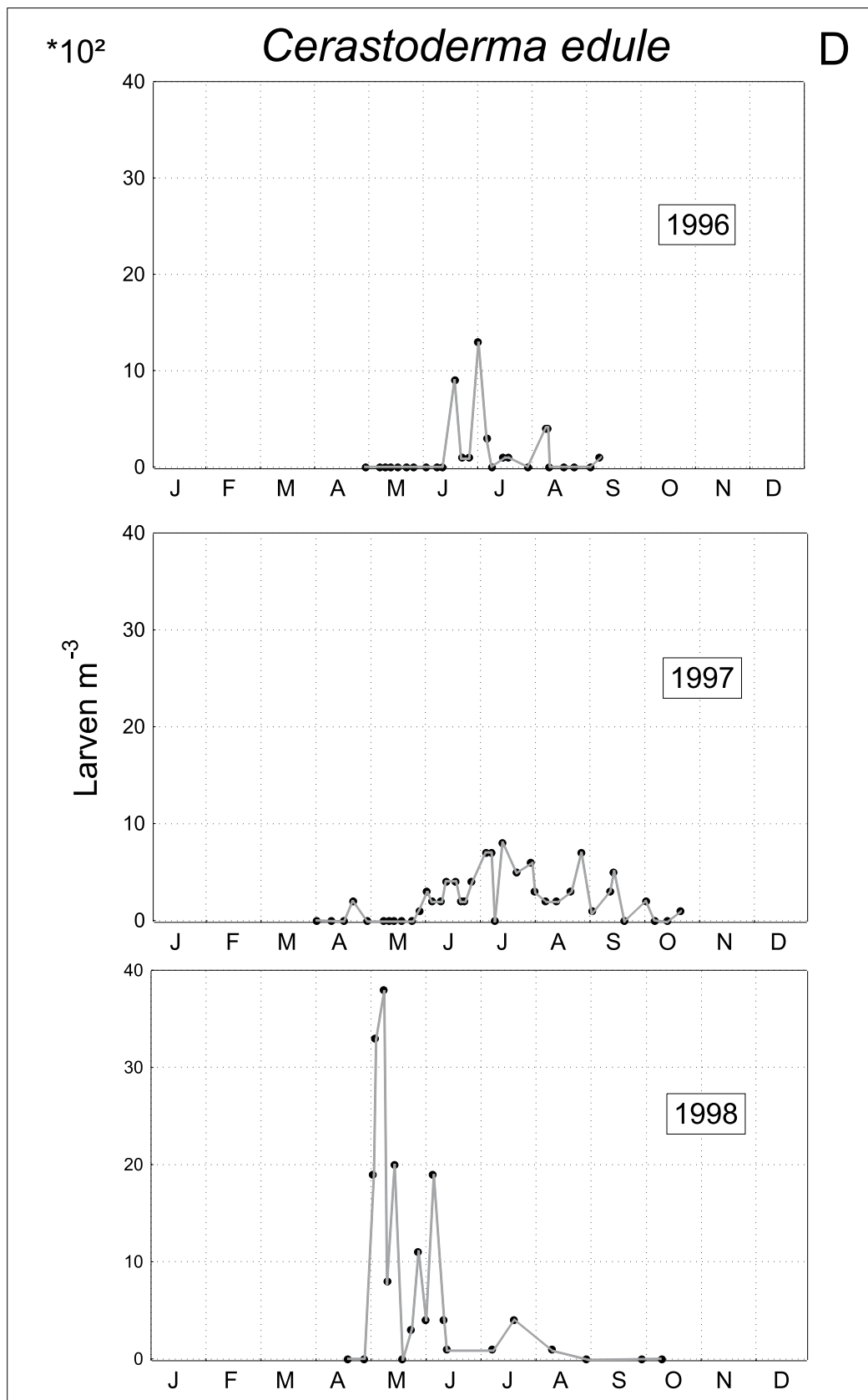


Abb. 2.4D. Verlauf der Abundanzen der Larven von *Cerastoderma edule* in ausgewählten Proben der Jahre 1996-1998

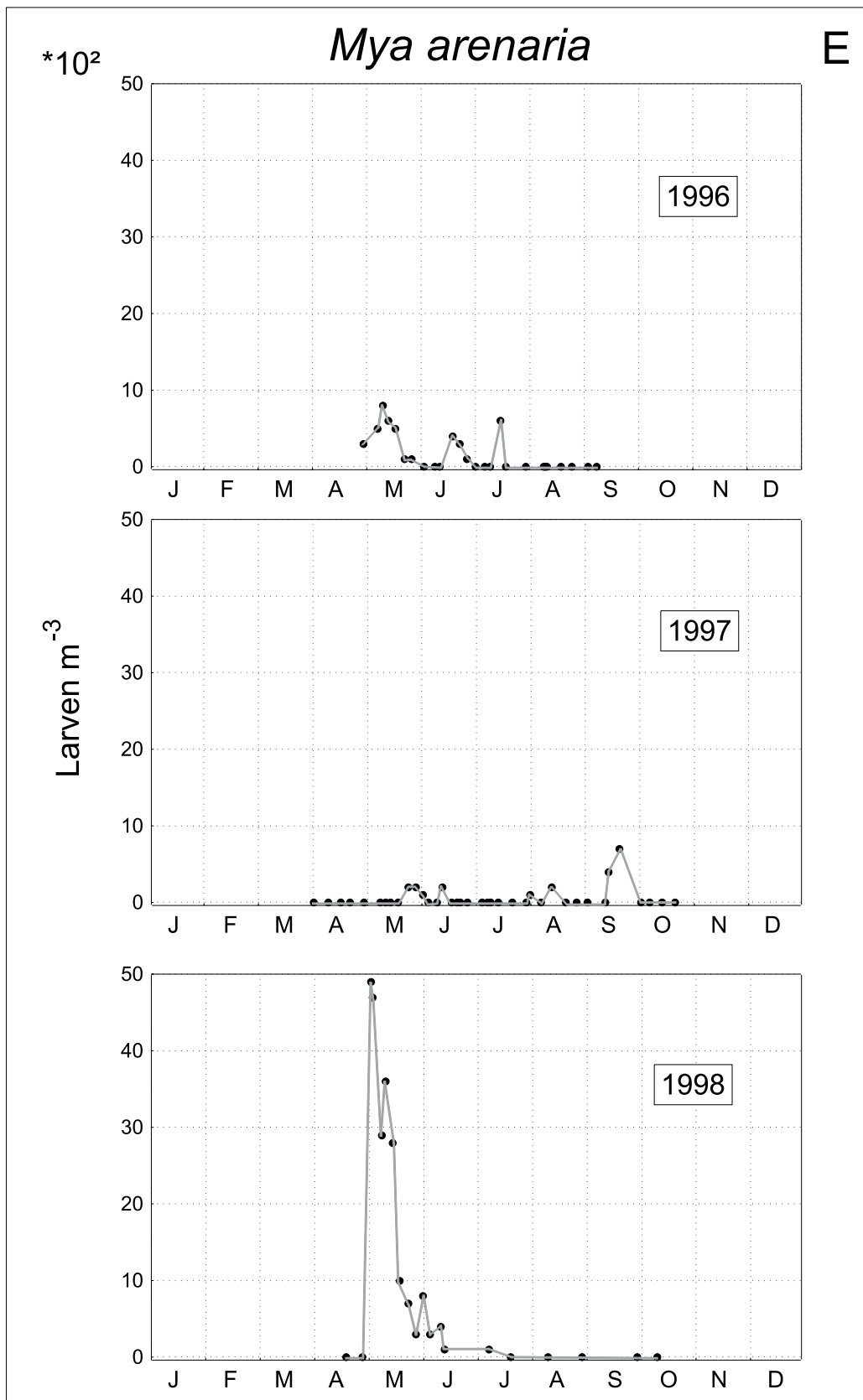


Abb. 2.4E. Verlauf der Abundanzen der Larven von *Mya arenaria* in ausgewählten Proben der Jahre 1996-1998

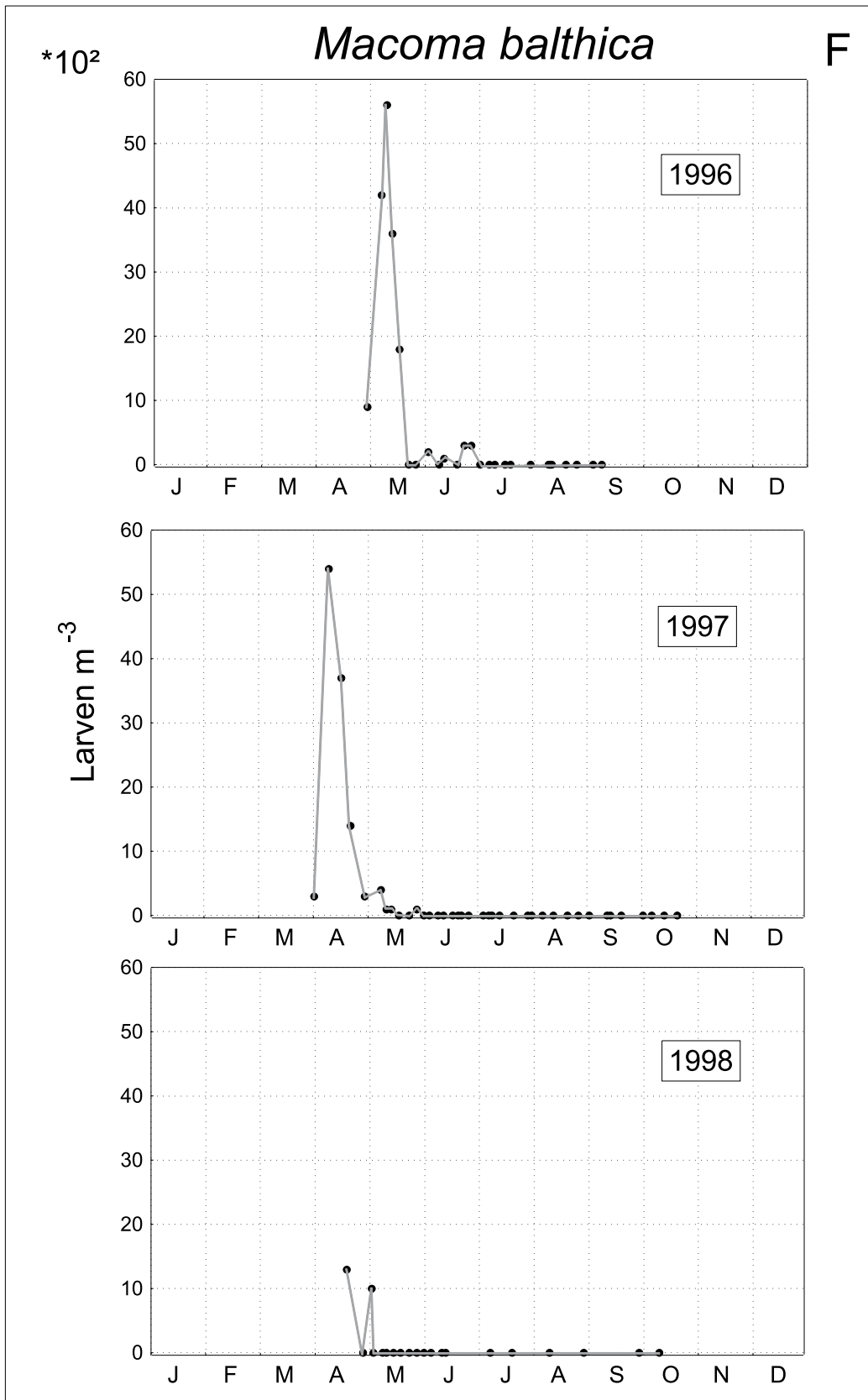


Abb. 2.4F. Verlauf der Abundanzen der Larven von *Macoma balthica* in ausgewählten Proben der Jahre 1996-1998

### Angebot von *Carcinus*-Larven

Nach dem strengen Winter 1995/96 traten die ersten Larven von *Carcinus* Mitte Juli auf (Abb. 2.5). Bereits ab Anfang August wurden keine Larven mehr registriert, so dass es nur zu einem einzigen Larvenpeak kam. Im gesamten Jahr wurden nur 23 Larven (Zoea + Megalopa) gefunden. Nach dem mäßigen Winter erschienen die Larven bereits Ende Mai und damit etwa 6 Wochen früher als nach dem strengen Winter. Die Hauptphase des Larvenaufkommens erstreckte sich von Ende Mai bis Mitte August. Mit 72 Larven wurden 1997 etwa 3 Mal mehr Individuen angetroffen als 1996. Nach dem milden Winter wurden die ersten Larven bereits Mitte Mai registriert und somit etwa 8 Wochen früher als nach dem strengen Winter. Mit 150 Individuen verdoppelte sich die Larvenzahl noch einmal gegenüber dem Vorjahr und lag um mehr als das 6fache höher als 1996.

Nach dem mäßigen und dem milden Winter traten sowohl das erste Maximum der Larven von *Ensis*, *Mytilus*, *Cerastoderma* und *Mya* als auch die ersten Larven von *Carcinus* innerhalb von zwei Wochen auf (Tab. 2.2). Dagegen kam es nach dem strengen Winter zu einer zeitlichen Entkopplung von etwa 4-9 Wochen. Bei *Macoma* erhöhte sich die zeitliche Differenz von etwa 4 Wochen nach dem milden Winter auf 9 Wochen nach dem strengen Winter.

Tabelle 2.2. Zeitliche Differenz (in Tagen) zwischen Auftreten des ersten Larvenmaximums verschiedener Muschelarten und erstem Auftreten von *Carcinus*-Larven im Plankton vor Sylt

Jahr	<i>Ensis</i>	<i>Mytilus</i>	<i>Cerastoderma</i>	<i>Mya</i>	<i>Macoma</i>
1996	+58	+62	+26	+65	+65
1997	-3	+11	-3	+5	+50
1998	0	+6	+6	+12	+26

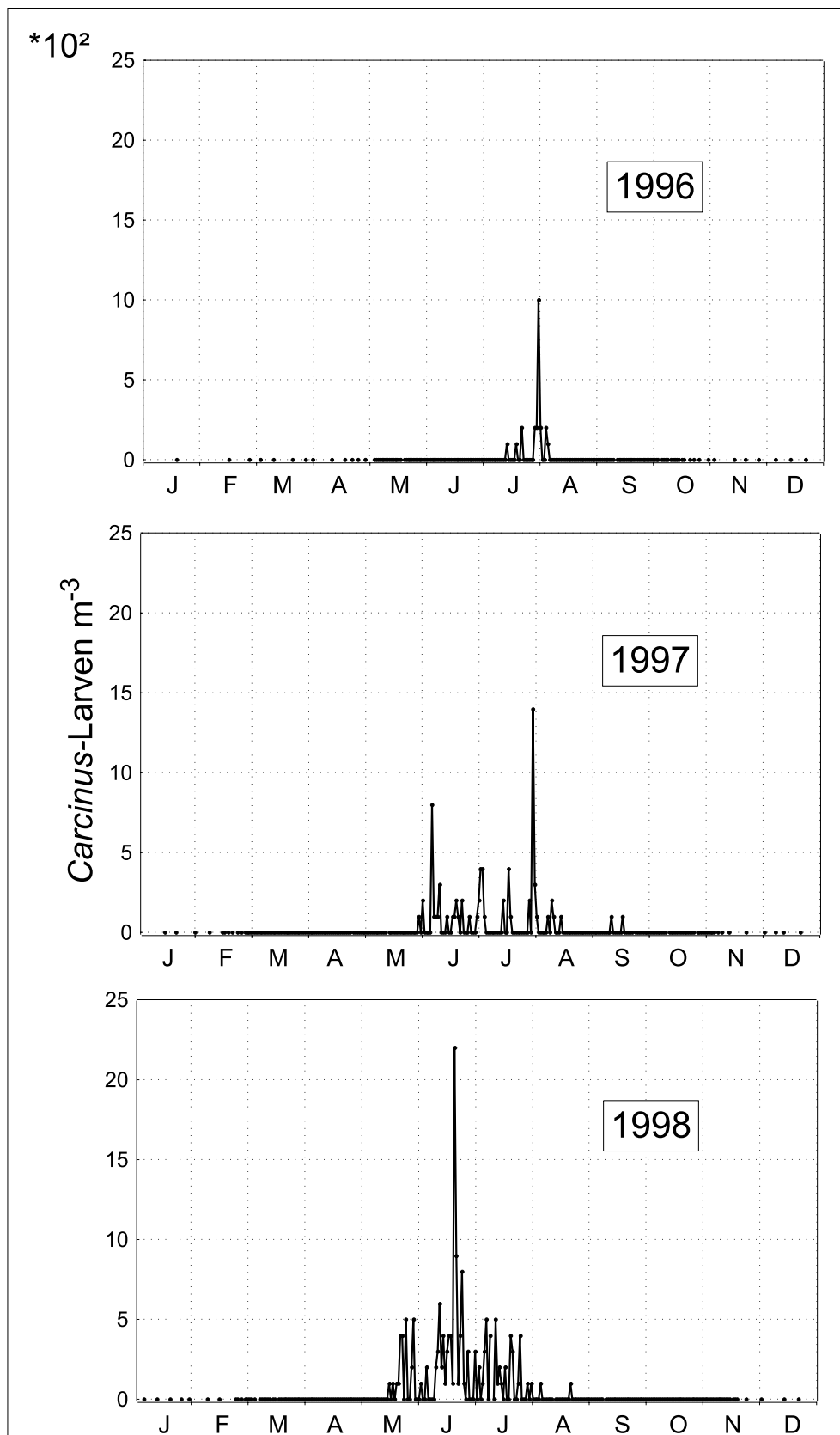


Abb. 2.5. Abundanzen von *Carcinus* (Zoea + Megalopa) in Planktonproben (10 Liter, 40  $\mu$ m Sieb) in den Jahren 1996-1998 am Lister Fähranleger

## Diskussion

### Muschellarven

Die Rekrutierung eulitoralischer Muscheln fällt nach strengen Wintern oft um mehr als eine Zehnerpotenz höher aus als nach milderem Wintern (z.B. Smidt 1951; Reise 1987a; Beukema 1992a). Wenn diese hohen Rekrutierungen auf erhöhte Eiproduktion zurückzuführen wären, müsste auch das Larvenangebot nach strengen Wintern deutlich höher ausfallen als nach milderem Wintern. Diese Hypothese konnte für die Winter 1995/96 bis 1997/98 nicht bestätigt werden. Sowohl für die gesamten Muschellarven als auch für die Arten *Ensis*, *Mytilus*, *Cerastoderma* und *Mya* wurden die höchsten Abundanzen nicht nach dem strengen, sondern nach dem milden Winter registriert. Dies bezieht sich sowohl auf die kumulierten Jahressummen (Tab. 2.1) als auch auf die höchsten Einzelpeaks (Abb. 2.4B-E). Alle vier Arten erreichten den höchsten Einzelpeak innerhalb der ersten zwei Wochen im Mai 1998. Diese zeitliche Koinkidenz könnte darauf hindeuten, dass die Höhe des Larvenangebotes weniger von der Larvenproduktion abhängt, als von synchronisierend wirkenden Faktoren wie hydrographischen Bedingungen oder dem Nahrungsangebot an Algen. Lediglich *Macoma* erzielte Maximalabundanzen nach dem strengen Winter, doch lagen diese in der gleichen Größenordnung wie nach dem mäßigen Winter (Tab. 2.1, Abb. 2.4F). Dieses Ergebnis stimmt mit einer Untersuchung über *Macoma* im niederländischen Wattenmeer überein. Auch dort ließ sich die generell erhöhte Rekrutierung nach strengen Wintern nicht mit höherer Eiproduktion erklären (Honkoop et al. 1998).

Die Muschellarven konnten erst ab einer Größe von etwa 150-175 µm bis Artniveau bestimmt werden. Da nur etwa 50% aller Larven bis zur Art bestimmbar waren, sind die Abundanzen der einzelnen Arten als deutliche Unterschätzung der tatsächlichen Werte zu betrachten. Die Ergebnisse könnten verfälscht sein, wenn die nicht bestimmbar Larven eine andere Artzusammensetzung hatten, als die bestimmbar Larven. Aus zwei Gründen glaube ich, dass die Ergebnisse die tatsächlichen Gegebenheiten korrekt widerspiegeln: (i) Die unbestimmbar Larven zeigten ebenso wie die Gesamtheit aller Larven sowie der meisten Arten (Ausnahme *Macoma*) die höchsten Abundanzen nach dem milden Winter und (ii) der Anteil der nicht bestimmbar Larven unterschied sich nicht signifikant zwischen den drei Untersuchungsjahren (ANOVA,  $p > 0.05$ )

Die häufigste Muschelart im Plankton der Sylt-Rømø Bucht war die amerikanische Messermuschel *Ensis*, gefolgt von der Miesmuschel *Mytilus*. Dieses Ergebnis stimmt gut mit der Larvenzusammensetzung Anfang der 1990er Jahre in der Nähe von Amrum überein (Pulfrich 1997). Noch bis Mitte der 1980er Jahre war in Untersuchungen des Nordseeplanktons stets *Mytilus* die häufigste Muschelart (Kändler 1926; Werner 1940,

Rees 1954; Heiber 1988). Seitdem hat die vor etwa 20 Jahren in das Wattenmeer eingeschleppte *Ensis* sich jedoch so weit vermehrt, dass sie heute teilweise die Biomasse des sublitoralen Makrobenthos der Nordsee dominiert (Armonies & Reise 1999).

### **Larven von *Carcinus***

Die geringe Zahl und das späte Auftreten von Larven der Strandkrabbe nach dem strengen Winter bestätigen Ergebnisse von Benthosuntersuchungen anderer Autoren. Eine spätere Ansiedlung von *Carcinus* nach strengen Wintern wurde sowohl im deutschen (Reise 1985) und niederländischen Wattenmeer (Klein Breteler 1976a; Beukema 1991) als auch an der schwedischen Westküste (Pihl & Rosenberg 1982) beobachtet. Die zeitliche Verschiebung der Larvenankunft in der Sylt-Rømø Bucht betrug gegenüber den beiden milderen Wintern 6 bis 8 Wochen und stimmt gut mit der Verzögerung der Ansiedlung um etwa 6 Wochen im niederländischen Wattenmeer überein (Beukema 1991). Der gleiche Autor beobachtete geringere Abundanz der ersten benthischen Stadien von *Carcinus* nach strengen Wintern.

### **Entkopplung des Auftretens der Larven von Muscheln und *Carcinus***

Während die Larven von *Carcinus* nach dem strengen Winter 6 bis 8 Wochen später im Plankton erschienen als nach milderen Wintern, war die Verzögerung bei den Muschellarven geringer. Im Vergleich zum milden Winter verzögerte sich der erste Larvenpeak nach dem strengen Winter um etwa eine Woche (*Mya*, *Mytilus*), drei (*Macoma*) oder fünf (*Cerastoderma*) Wochen. Bei *Ensis* kam es zu keiner Verzögerung. Dadurch kam es nach dem strengen Winter zu einer zeitlichen Entkopplung des Auftretens von Muscheln und *Carcinus* im Plankton und folglich auch im Benthos (Abb. 2.6).

Die Larvalzeit von Muscheln wird in Abhängigkeit von Art und Wassertemperatur mit 10 bis 35 Tagen angegeben (Thorson 1946, Loosanoff & Davies 1963). Bei *Carcinus* verlängert sich die Larvalzeit von etwa 32 Tagen bei 18 °C Wassertemperatur auf etwa 60 Tage bei 12 °C (Dawirs 1985).

Die zeitliche Verzögerung im planktischen Auftreten von *Carcinus* nach strengen Wintern lässt sich zumindest teilweise mit Ergebnissen von Laborversuchen erklären, bei denen *Carcinus* erst bei einer Temperatur von 10°C schlüpfte und sich die Larvalentwicklung mit abnehmender Temperatur verlangsamte (Dawirs 1985). Nach dem strengen Winter 1995/96 lagen die Wassertemperaturen noch bis zum August unter den Vergleichswerten der milderen Winter (siehe Abb. 1.2). Die Ursache für die geringere Larvenzahl bleibt dagegen ungeklärt.

Die geringen zeitlichen Verschiebungen beim Erreichen des ersten Larvenpeaks bei den Muscheln deuten daraufhin, dass der Laichvorgang nicht ausschließlich mit

einer kritischen Laichtemperatur erklärt werden kann. Mögliche Faktoren, die den Laichbeginn beeinflussen können sind z.B. das Nahrungsangebot an Algen (Niesel & Günther 1999) oder die Temperatur, bei der die Gonadenreife erfolgt (Brousseau 1978).

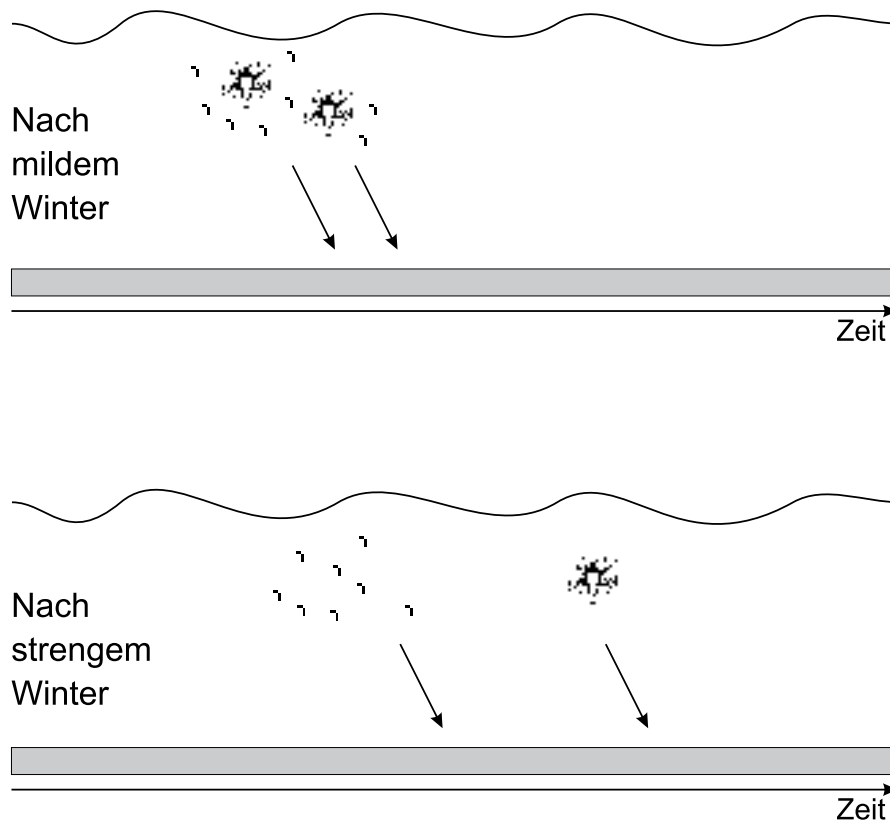


Abb. 2.6. Nach milden Wintern erscheinen planktische Larven von *Carcinus* und Muscheln gleichzeitig. Nach strengen Wintern verzögert sich das Auftreten der Larven von *Carcinus*. Dies führt zunächst im Plankton, nach der Ansiedlung auch im Benthos, zu einer zeitlichen Entkopplung von Räuber und Beute

### Schlussfolgerung

Es konnten keine Anhaltspunkte für ein höheres Larvenangebot von Muschellarven nach strengen Wintern gefunden werden. Es muss daher davon ausgegangen werden, dass die hohen Rekrutierungen eulitoralischer Muscheln nach strengen Wintern nicht mit höherer Eiproduktion erklärt werden können. Im Gegensatz dazu konnte die vermutete zeitliche Entkopplung im Auftreten der Muscheln und des epibenthischen Räubers *Carcinus* bestätigt werden. Der Beleg für einen ursächlichen Zusammenhang zwischen verringerter epibenthischer Predation und hoher Muschelrekrutierung kann jedoch nur experimentell erbracht werden. Die Ergebnisse von Räuber-Ausschluss-Experimenten werden in Kapitel 3 behandelt.



### 3. Epibenthische Predation nach einem strengen, einem mäßigen und einem milden Winter im Eulitoral des Wattenmeeres

#### Epibenthic predation in the intertidal Wadden Sea after a severe, a moderate and a mild winter

**Zusammenfassung** Eine Erklärungsmöglichkeit für das Phänomen außergewöhnlich hoher Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern ist verringerte epibenthische Predation. Mit Hilfe von Räuber-Ausschluss-Experimenten wurde der Einfluss epibenthischer Predation auf die Rekrutierung der Muscheln *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* und *Mya arenaria* nach einem strengen, einem mäßigen und einem milden Winter im Eulitoral des Königshafens von Sylt untersucht. Bei allen drei Arten konnten signifikante Predationseffekte auf juvenile Muscheln nur nach den beiden milderen Wintern, aber nicht nach dem strengen Winter nachgewiesen werden. Durch die verringerte Predation war die Rekrutierung der drei Arten im Herbst nach dem strengen Winter höher als im Herbst nach den milderen Wintern. Die Analyse der Experimente, der Rekrutierung bis zum Herbst und der Größenverteilung der Rekruten legen den Schluss nahe, dass die Populationsdynamik von *Cerastoderma* und *Mya* im Wesentlichen von epibenthischer Predation gesteuert wird. Dagegen gibt es bei *Macoma* offenbar weitere bedeutende Regulatoren. Die Ergebnisse stützen die Hypothese, dass außergewöhnlich hohe Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern maßgeblich durch verringerte epibenthische Predation ermöglicht werden.

**Abstract** One explanation for the phenomenon of exceptionally high bivalve recruitment after severe winters is reduced epibenthic predation. Using predator exclusion experiments, the effects of epibenthic predation on the recruitment of the bivalves *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* and *Mya arenaria* were studied after a severe, a moderate and a mild winter in the intertidal zone of Königshafen Bay near the island of Sylt. In all three bivalves there were significant predation effects on juvenile bivalves after the moderate and the mild winter but not after the severe winter. Due to the reduced predation, recruitment of all three species was higher in the fall after the severe winter than in the fall after the two milder winters. Analysis of the experiments, the recruitment until fall and the size distribution of the recruits suggests that the population dynamics of *Cerastoderma* and *Mya* is primarily governed by epibenthic predation. In *Macoma*, however, there seem to be other important regulatory factors. These results support the hypothesis that reduced epibenthic predation is a leading determinant for exceptionally high bivalve recruitment after severe winters.

## Einleitung

Die große Bedeutung des "post-settlement process" epibenthische Predation für die Populationsstruktur von Muscheln wurde in zahlreichen Labor- und Freilanduntersuchungen dokumentiert (z.B. Reise 1985; Möller 1986; Seed 1993; Gosselin & Qian 1997; Hunt & Scheibling 1997). Die wichtigsten Predatoren juveniler Muscheln des Wattenmeeres sind die Strandkrabbe *Carcinus maenas* (Scherer & Reise 1981; Jensen & Jensen 1985; van der Veer et al. 1998), die Nordseegarnele *Crangon crangon* (Beukema et al. 1998; van der Veer et al. 1998) sowie die Plattfische Scholle *Pleuronectes platessa* und Flunder *Platichthys flesus* (Smidt 1951; de Vlas 1979). Das Phänomen außergewöhnlich hoher Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern könnte auf verminderte epibenthische Predation zurückzuführen sein, da sowohl *Crangon* als auch *Carcinus* nach strengen Wintern später und in geringerer Zahl auf den Wattflächen auftreten als nach milden Wintern (Reise 1985; Beukema 1991, 1992b). Da die Verzögerung im Auftreten von Larven von *Carcinus* größer ist als die Verzögerung bei Muschellarven, kommt es nach strengen Wintern zu einer zeitlichen Entkopplung von Räuber und Beute (Kapitel 2). Allerdings wurde ein experimenteller Beleg für verminderte Predation nach strengen Wintern bislang nicht erbracht.

Eine weit verbreitete Methode, um den Einfluss epibenthischer Predation zu untersuchen, ist der Einsatz von Räuber-Ausschluss-Experimenten mit Hilfe von Käfigen (z.B. Virnstein 1978; Reise 1985; McArthur 1998). Im Wattenmeer führten diese Experimente nach milden Wintern zu erheblich höherer Rekrutierung eulitoralischer Muscheln innerhalb der Käfige als auf Flächen mit Räuberzugang (Reise 1985). Bei der Auswertung von Käfigexperimenten ist jedoch stets zu berücksichtigen, dass Käfige mit Artefakten behaftet sind. Käfige beeinflussen nicht nur den zu prüfenden Faktor Predation sondern gleichzeitig auch andere Faktoren wie Strömungsgeschwindigkeit oder Deposition organischen Materials. Zudem zeigen juvenile Muscheln passives und aktives Driftverhalten (Armonies 1992, 1994, 1996), welches durch geschlossene Käfige unterbunden wird. Auch mit teilweise geöffneten Käfigen gelang es nicht, alle Artefakte vollständig zu kontrollieren (Summerson & Peterson 1984). In der Konsequenz bleiben Zweifel, ob die Ergebnisse von Käfigexperimenten ausschließlich den Predationseffekt widerspiegeln oder ob sie teilweise eine Folge von Käfigartefakten sind (Ólafsson et al. 1994).

In dieser Untersuchung wurde daher besonderer Wert darauf gelegt, zwischen Predationseffekten und Käfigartefakten unterscheiden zu können. Zum einen wurden mögliche Käfigartefakte standardisiert. Dafür wurden die Käfigexperimente im gleichen Untersuchungsgebiet unter gleichen Bedingungen, aber in drei verschiedenen Jahren - nach dem strengen Winter 1995/96, nach dem mäßigen Winter 1996/97

und nach dem milden Winter 1997/98 - durchgeführt. Zum anderen wurden die Käfigartefakte minimiert, in dem die Experimentdauer so weit wie möglich an den Migrationsrhythmus der juvenilen Muscheln angepasst wurde. Als Kontrolle für Käfigartefakte dienten zum einen offene Käfige und unmanipulierte Kontrollflächen. Zum anderen wurden die Experimente sowohl in schlickigem als auch in sandigem Sediment durchgeführt. Wenn Käfigartefakte durch veränderte Strömung oder Deposition organischen Materials von wichtiger Bedeutung wären, dann sollten sich die Ergebnisse in beiden Sedimenttypen unterscheiden, da im Schlickwatt die Strömung niedriger und die Deposition höher ist als im Sandwatt. Wenn epibenthische Predation der bestimmende Faktor für hohe Rekrutierungen eulitoralischer Muscheln nach strengen Wintern ist, dann müssten die Schutzeffekte der Käfige nach dem strengen Winter sowohl im Sand als auch im Schlick geringer sein als nach den mildereren Wintern.

Unterschiedlich starke epibenthische Predation in verschiedenen Jahren könnte sich nicht nur auf die Rekrutierung, sondern auch auf die Entwicklung des Größenspektrums der juvenilen Muscheln auswirken. So wäre ohne Predation eine kontinuierliche Größenzunahme im Laufe des Jahres und ein relativ hoher Anteil großer Individuen am Ende des Jahres zu erwarten. Dagegen könnte in Jahren mit starker Predation der Anteil großer Individuen am Ende des Jahres gering sein, da nur wenige Individuen den Räubern entkommen konnten. Ein größerer Anteil großer Individuen am Ende des Jahres nach dem strengen Winter als nach den mildereren Wintern wäre daher ein zusätzlicher Hinweis auf verringerte epibenthische Predation.

## Material & Methoden

### Räuber-Ausschluss-Experimente

Die Käfigexperimente wurden in zwei Gebieten im mittleren Eulitoral (0,0 m bis -0,5 m NN) des inneren Königshafens durchgeführt (Abb. 3.1). Zur Berücksichtigung verschiedener Sedimenttypen wurde eine Versuchsfläche im Sandwatt (Mövenbergwatt) und eine im Schlickwatt (Gröningwatt) ausgewählt.

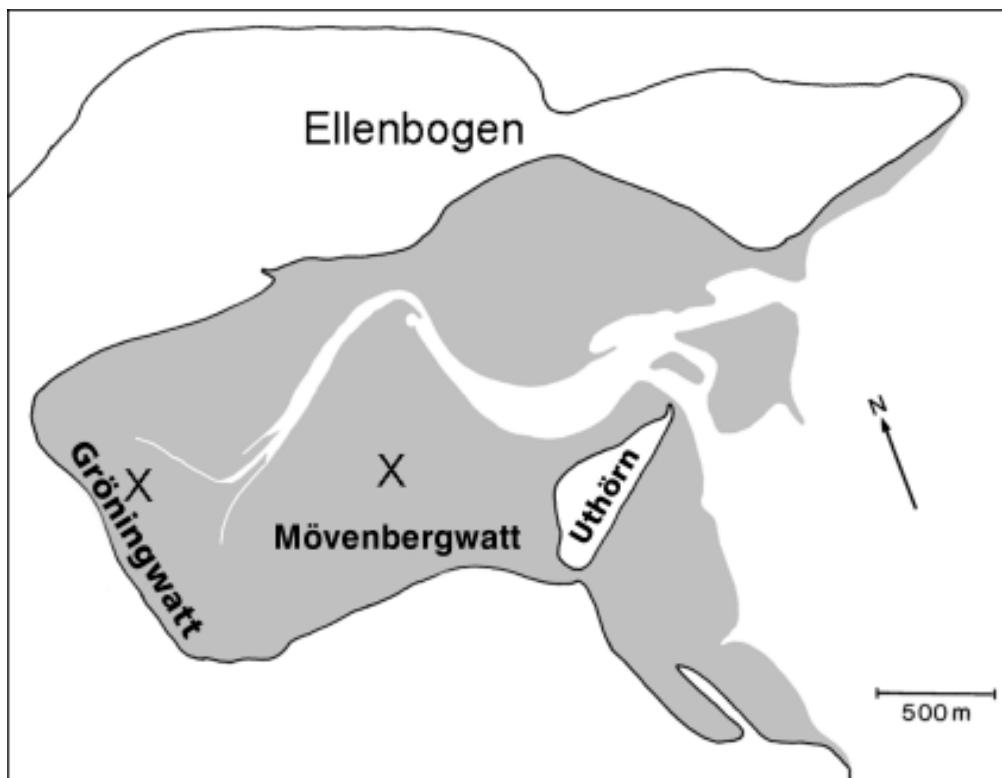


Abb. 3.1. Standorte der Experimente im Eulitoral (schattierter Bereich) des Königshafens

In jedem Experiment wurden drei Behandlungen der Untersuchungsfläche parallel durchgeführt: (i) geschlossene Käfige dienten dem Ausschluss epibenthischer Predatoren (Abb. 3.2A), (ii) einseitig geöffnete Käfige erlaubten Predatoren den Zugang zur Untersuchungsfläche (Abb. 3.2B), (iii) unmanipulierte Flächen dienten als Kontrolle für Käfigartefakte.

Das zylindrische Grundgerüst der Käfige bestand aus zwei PVC-Ringen (Breite 3 cm, Durchmesser 19 cm = Fläche 284 cm<sup>2</sup>), die mit drei etwa 30 cm langen PVC-Streben (Breite 3 cm) miteinander verbunden waren. Bei den geschlossenen Käfigen wurden die obere Öffnung und die Seiten mit einer Nylongaze von 1 mm Maschenweite bespannt. Bei den offenen Käfigen blieb ein Drittel der Seiten frei von Gaze. Ge-

geschlossene und offene Käfige wurden etwa 10 cm tief ins Sediment gedrückt und mit drei 50 cm langen Eisenhaken befestigt, die am oberen Ende abgewinkelt waren.

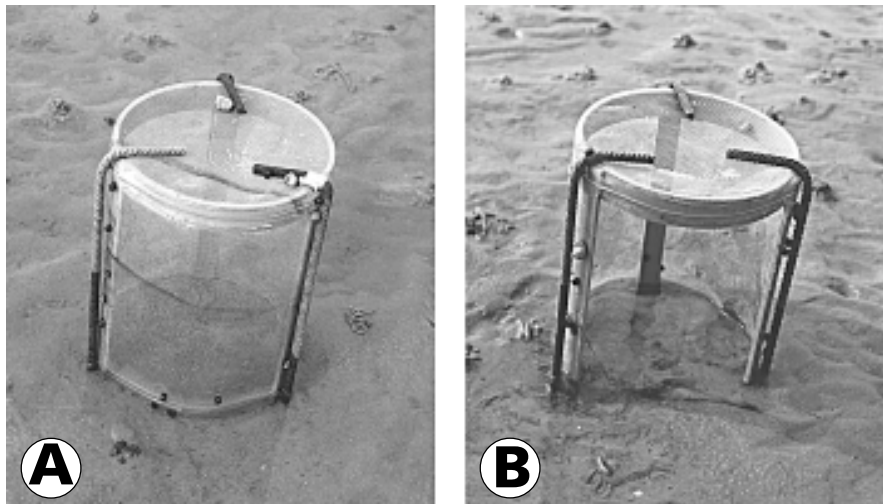


Abb. 3.2. Käfige mit einer Grundfläche von 284 cm<sup>2</sup>, bespannt mit Gaze der Maschenweite 1 mm. A Geschlossener Käfig, B Offener Käfig, bei dem ein Drittel der Seitenfläche frei von Gaze blieb

Da sich juvenile *Cerastoderma* besonders bei Springtiden verdriften lassen (Armonies 1992), führen geschlossene Käfige zu Messartefakten, da sie die Drift verhindern. Um diesen Migrationsartefakt möglichst gering zu halten und zu standardisieren, wurde jedes Experiment nur mit einer Dauer von 10-12 Tagen in der Phase zwischen Neu- und Vollmond durchgeführt. Um herauszufinden, wann die größten Predationseffekte auftreten, wurden pro Jahr drei oder vier Experimente in den Monaten Juni bis Oktober durchgeführt (Tab. 3.1). In der Regel fanden zeitgleich je ein Experiment in sandigem und schlickigem Sediment statt.

Tabelle 3.1. Zeitrahmen und Sedimenttypen der Räuber-Ausschluss-Experimente in den Jahren 1996-1998

Jahr	Monat		
1996	Juli (Sand )	Aug (Sand + Schlick)	Okt (Sand + Schlick)
1997	Juli (Sand + Schlick)	Aug (Sand + Schlick)	Sept + Okt (Sand + Schlick)
1998	Juni (Sand + Schlick)	Aug (Sand + Schlick)	Okt (Sand + Schlick)

Jedes Experiment wurde mit acht Parallelen durchgeführt. Die geschlossenen und offenen Käfige wurden auf einer Fläche von 100 m<sup>2</sup> zufällig angeordnet. Da eine bevorzugte Wanderungsrichtung der Muscheln nicht bekannt war, wurden die offenen Käfige so ausgerichtet, dass jede Öffnung in eine andere Richtung zeigte. Die Käfige wurden mindestens alle zwei Tage kontrolliert. Dabei wurden Algen, die sich an den Käfigen verfangen, abgesammelt und durch Vögel hervorgerufene Löcher in der Gaze repariert. Am Ende der Experimente wurde das Sediment in den geschlossenen und offenen Käfigen sowie auf den unmanipulierten Flächen 3 cm tief mit Stechrohren oder einer Schaufel entnommen und im Labor durch ein Sieb der Maschenweite 500 µm (Schlick) oder 1000 µm (Sand) gespült. Die beprobte Fläche betrug im Juli 1996 6 cm<sup>2</sup>, im August 1996 142 cm<sup>2</sup> und in allen anderen Experimenten 284 cm<sup>2</sup>. Der Siebrest wurde in Petrischalen überführt und die juvenilen Muscheln bei 10facher Vergrößerung bestimmt, quantifiziert und vermessen. Zusätzlich wurde die Anzahl und Größe von *Carcinus* und *Crangon* in den Proben notiert.

### **Statistische Analysen**

Der Vergleich der Muschelabundanzen auf Flächen mit und ohne Räuberzugang erfolgte mit einer einfaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA). Die Varianzhomogenität wurde mit dem Bartlett Chi-Quadrat-Test untersucht. Varianzheterogenität konnte in den meisten Fällen durch logarithmische Transformation beseitigt, in allen Fällen aber vermindert werden. Bei einigen Experimenten führte der Verlust von einer Parallele bei der Probenahme zu unbalancierten Datensätzen. In diesen Fällen erfolgten die Post-Hoc Berechnungen mit Tukey's Honest-Significant-Difference (HSD)-Test für ungleiche n (Spjotvoll/Stoline-Test) (StatSoft 1997). Alle anderen Post-Hoc Vergleiche erfolgten mit dem herkömmlichen Tukey Honest-Significant-Difference-Test. Für die statistischen Berechnungen wurde das Programm Statistica (StatSoft 1997) verwendet.

## Ergebnisse

Im Untersuchungsgebiet fand nur bei den Arten *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* und *Mya arenaria* eine ausreichend hohe Rekrutierung statt, um eine Auswertung der Räuber-Ausschluss-Experimente vornehmen zu können.

### Predationseffekte und zeitlicher Verlauf der Rekrutierung

Es wurde bei den Experimenten nur dann von einem Predationseffekt ausgegangen, wenn die Rekrutierung innerhalb der geschlossenen Käfige signifikant höher war als die Rekrutierung innerhalb der offenen Käfige sowie auf den Kontrollflächen.

Bei *Cerastoderma* kam es nach dem strengen Winter in keinem der fünf Experimente zu einem Predationseffekt (Abb. 3.3A). Auf den Kontrollflächen im Sand blieb die Rekrutierung zwischen Juli und Oktober konstant bei etwa 2500 Ind m<sup>-2</sup>. Im Schlick reduzierte sich die Rekrutierung von 3000 Ind m<sup>-2</sup> im August auf 1300 Ind m<sup>-2</sup> im Oktober.

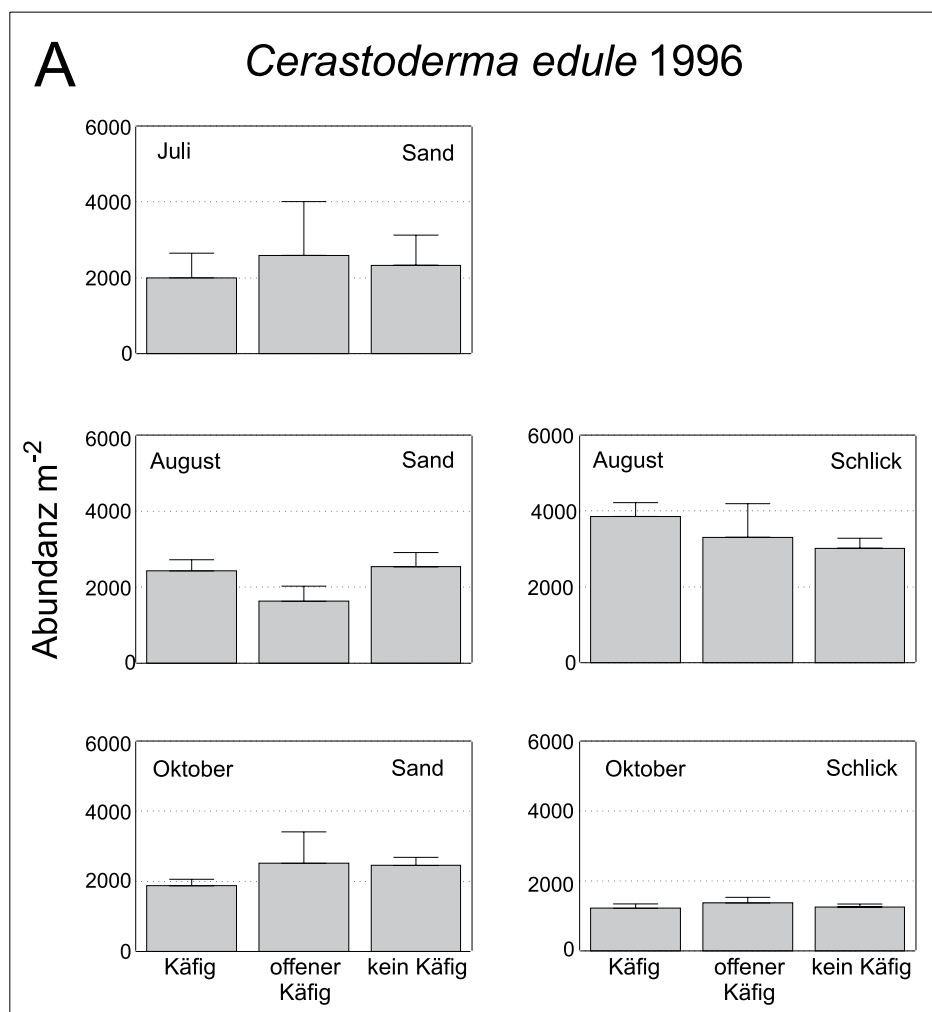


Abb. 3.3A. Mittlere Rekrutierung + Standardfehler von *Cerastoderma* in Räuber-Ausschluss-Experimenten im Jahr 1996. Es traten keine signifikanten Unterschiede zwischen den drei Behandlungen auf

Nach dem mäßigen Winter kam es zu Predationseffekten im Juli im Sand sowie in den Augustexperimenten im Sand und im Schlick (Abb. 3.3B). Dadurch wurde *Cerastoderma* so weit dezimiert, dass sich im September nur noch Einzeltiere auf den Versuchsflächen befanden. Im Oktober sorgte ein später Larvenfall für einen leichten Anstieg der Abundanzen, signifikante Unterschiede zeigten sich allerdings nur zwischen geschlossenen und offenen Käfigen ( $p < 0,01$ ) im Sand.

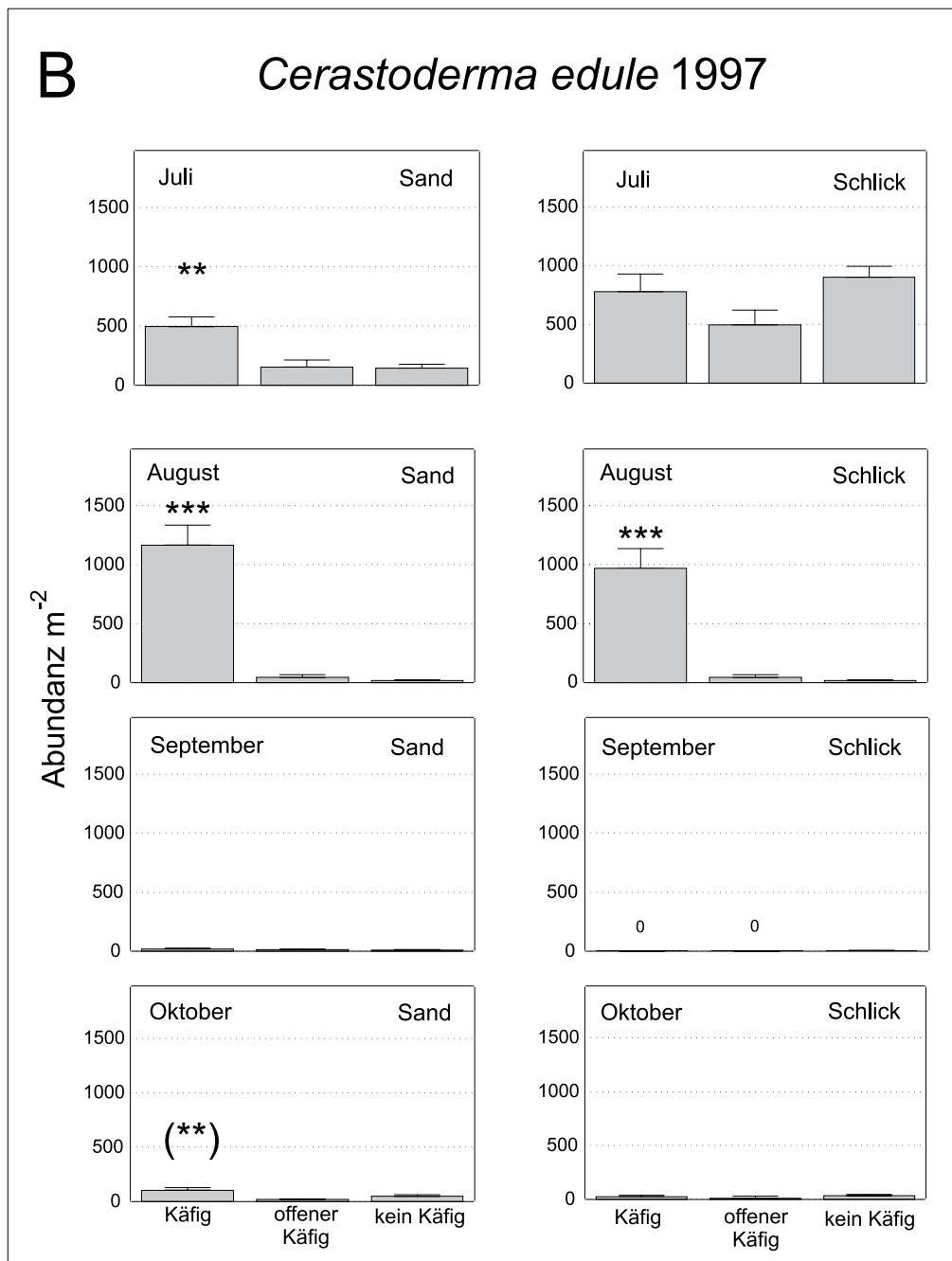


Abb. 3.3B. Mittlere Rekrutierung + Standardfehler von *Cerastoderma* in Räuber-Ausschluss-Experimenten im Jahr 1997. Symbolisiert sind Unterschiede zwischen geschlossenen Käfigen und beiden Behandlungen mit Räuberzugang (Stern über der Käfigsäule) und Unterschiede zwischen geschlossenen Käfigen und offenen Käfigen (Stern in Klammern). \* =  $p < 0,05$ ; \*\* =  $p < 0,01$ ; \*\*\* =  $p < 0,001$



Nach dem milden Winter kam es mit Ausnahme des Oktoberexperimentes im Schlick, in allen Experimenten zu Predationseffekten (Abb.3.3C). Mit etwa 7000 Ind m<sup>-2</sup> (Sand) bzw. 30000 Ind m<sup>-2</sup> (Schlick) wurden im Juni 1998 in den geschlossenen Käfigen die höchsten Rekrutierungen aller Untersuchungsjahre erreicht. Dagegen betrugen die Rekrutierungen auf den Kontrollflächen im Juni lediglich etwa 1000 Ind m<sup>-2</sup> und wurden bis zum Oktober auf <80 Ind m<sup>-2</sup> reduziert.

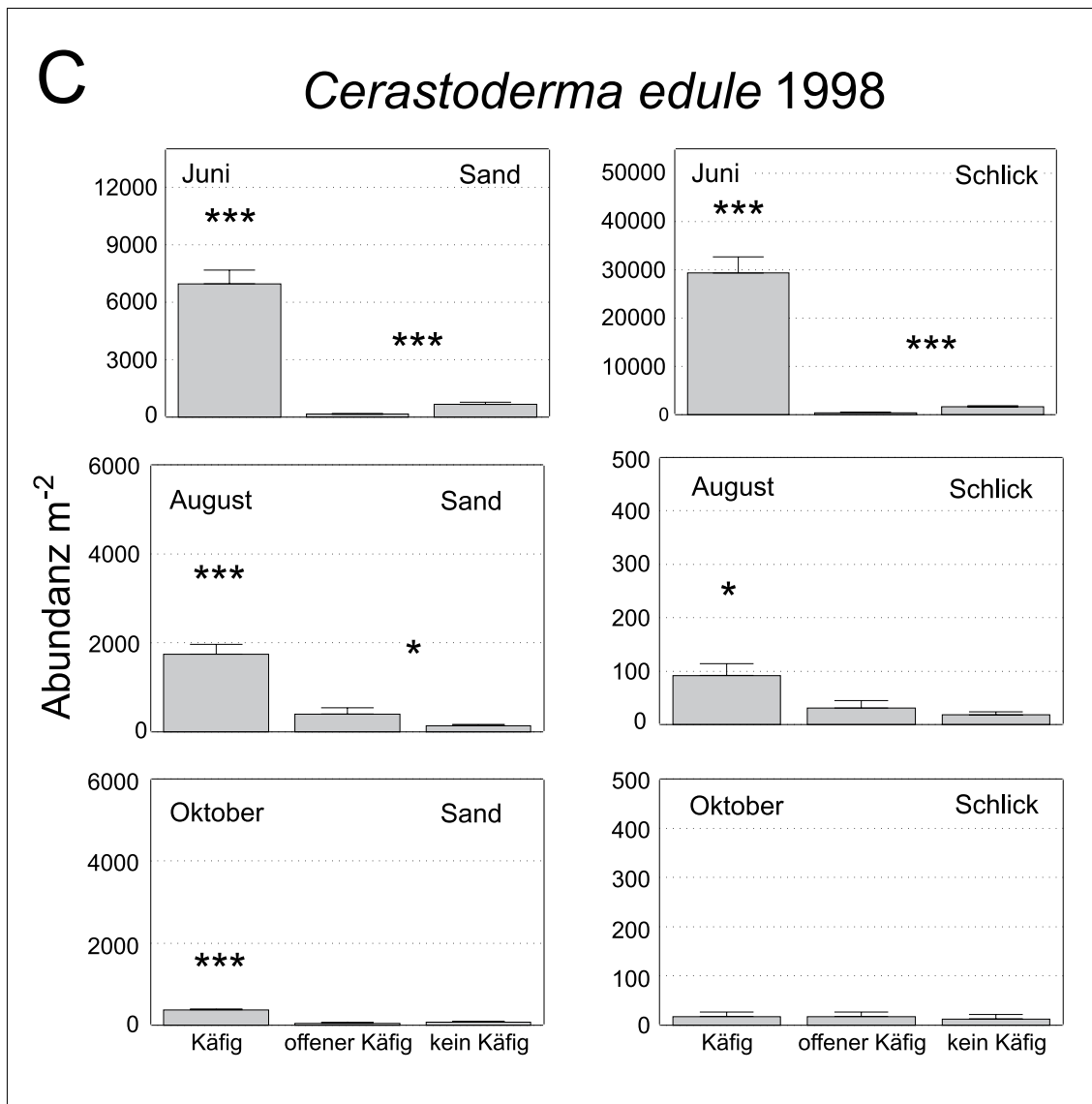


Abb. 3.3C. Mittlere Rekrutierung + Standardfehler von *Cerastoderma* in Räuber-Ausschluss-Experimenten im Jahr 1998. Symbolisiert sind Unterschiede zwischen geschlossenen Käfigen und beiden Behandlungen mit Räuberzugang (Stern über der Käfigsäule) und Unterschiede zwischen offenen Käfigen und Kontrollflächen (Stern zwischen Säulen der offenen Käfige und Kontrollflächen). \* = p<0,05; \*\* = p<0,01; \*\*\* = p<0,001. Aus Gründen der Anschaulichkeit wurden unterschiedliche Skalierungen gewählt

Wie bei *Cerastoderma*, konnten auch bei *Macoma* nach dem strengen Winter keine Predationseffekte nachgewiesen werden (Abb. 3.4A). Die Rekrutierungen auf den Kontrollflächen verringerten sich im Sand von 1500 Ind m<sup>-2</sup> im Juli auf etwa 350 im Oktober, im Schlick von etwa 3600 Ind m<sup>-2</sup> im August auf 650 Ind m<sup>-2</sup> im Oktober.

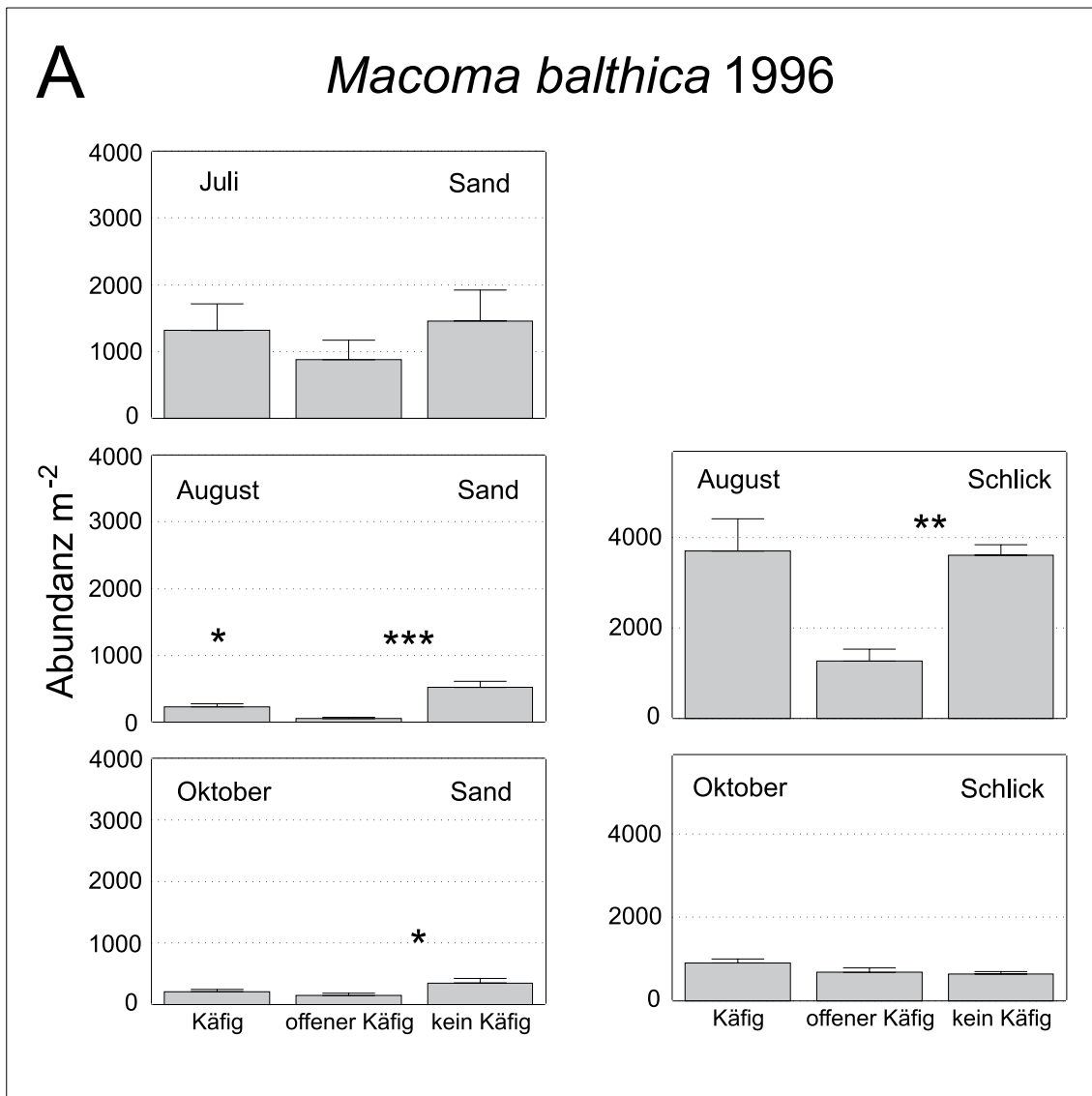


Abb. 3.4A. Mittlere Rekrutierung + Standardfehler von *Macoma* in Räuber-Ausschluss-Experimenten im Jahr 1996. Weitere Erläuterungen siehe Abb. 3.3C

Nach dem mäßigen Winter wurde im August sowohl im Sand als auch im Schlick ein Predationseffekt registriert (Abb. 3.4B). Im Sand waren die Rekrutierungen mit etwa 50 Ind m<sup>-2</sup> das ganze Jahr über gering. Im Schlick verringerten sich die Rekrutierungen dagegen von etwa 2600 Ind m<sup>-2</sup> im Juli auf 100 Ind m<sup>-2</sup> im Oktober.

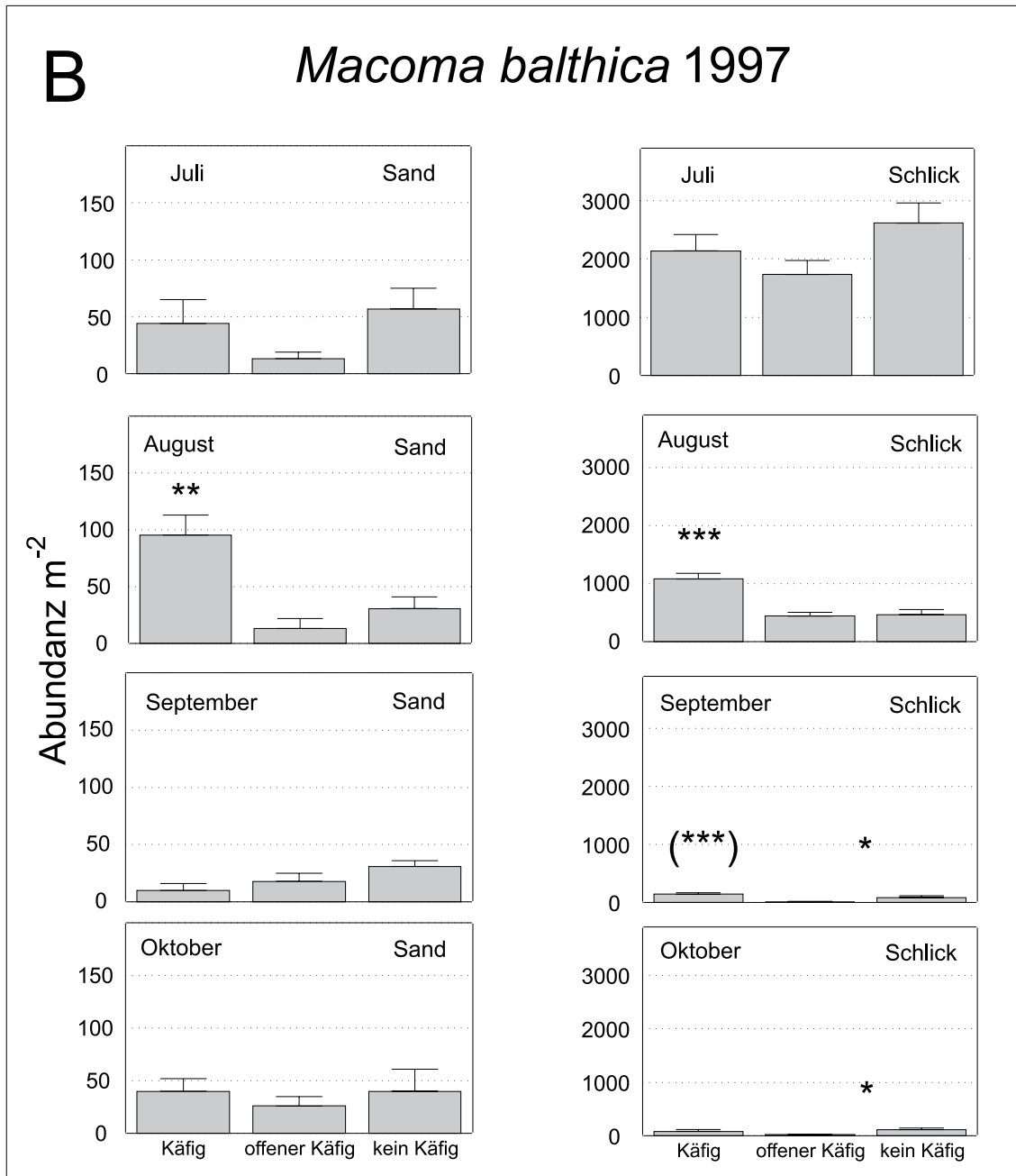


Abb. 3.4B. Mittlere Rekrutierung + Standardfehler von *Macoma* in Räuber-Ausschluss-Experimenten im Jahr 1997. Symbolisiert sind Unterschiede zwischen geschlossenen Käfigen und beiden Behandlungen mit Räuberzugang (Stern über der Käfigsäule), Unterschiede zwischen geschlossenen Käfigen und offenen Käfigen (Stern in Klammern) und Unterschiede zwischen offenen Käfigen und Kontrollflächen (Stern zwischen Säulen der offenen Käfige und Kontrollflächen). \* =  $p < 0,05$ ; \*\* =  $p < 0,01$ ; \*\*\* =  $p < 0,001$ . Aus Gründen der Anschaulichkeit wurden unterschiedliche Skalierungen gewählt

Nach dem milden Winter traten Predationseffekte im Juni im Sand und Schlick auf (Abb. 3.4C). Zwischen Juni und Oktober reduzierten sich die Rekrutierungen auf den Kontrollflächen von etwa 800 auf 100 Ind  $m^{-2}$  (Sand) bzw. von 2500 auf 400 Ind  $m^{-2}$  (Schlick). Wie bei *Cerastoderma* wurden im Juni 1998 in den geschlossenen Käfigen die höchsten Rekrutierungen aller Untersuchungsjahre registriert (3600 Ind  $m^{-2}$  im Sand bzw. 23000 Ind  $m^{-2}$  im Schlick).

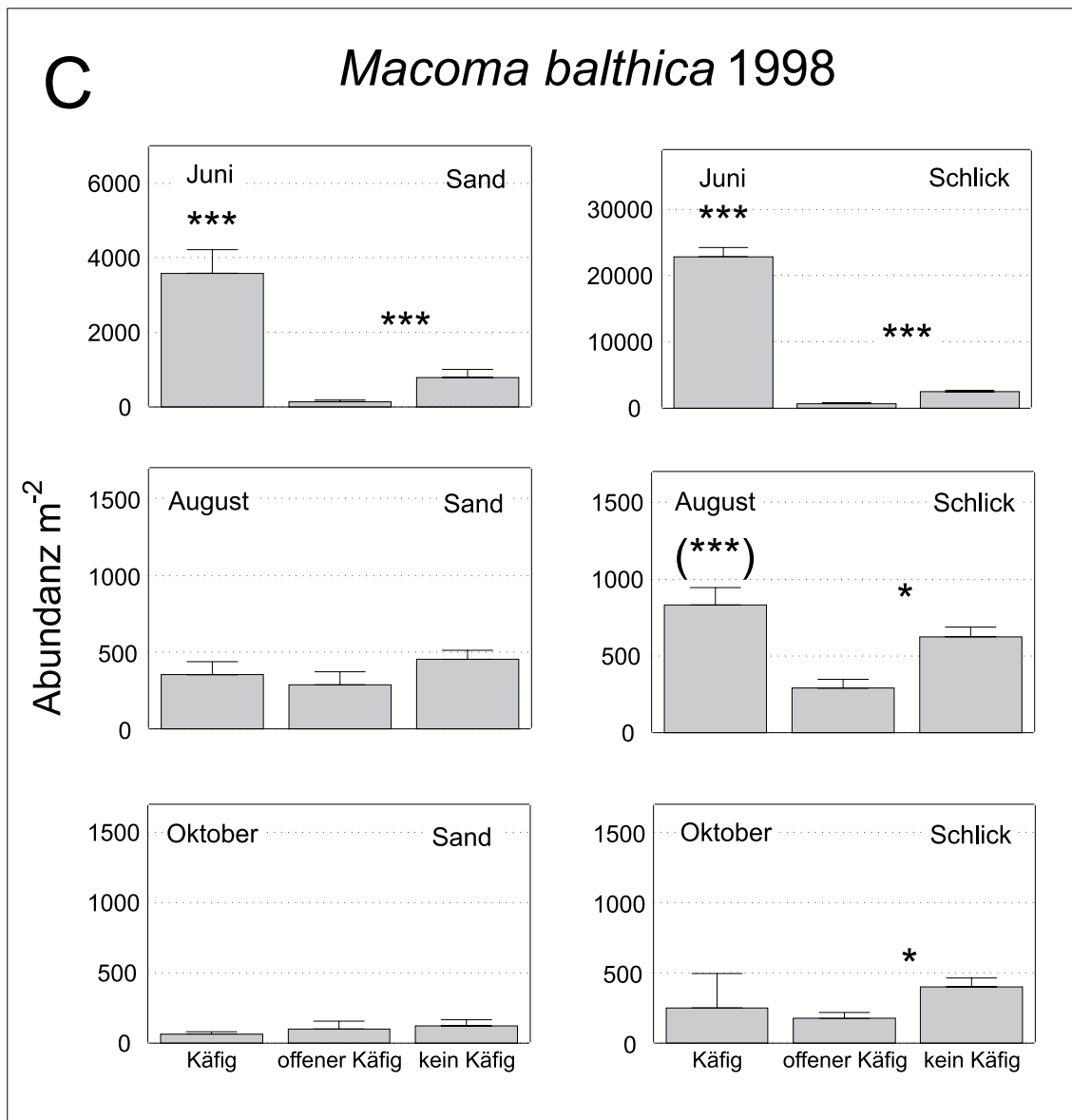


Abb. 3.4C. Mittlere Rekrutierung + Standardfehler von *Macoma* in Räuber-Ausschluss-Experimenten im Jahr 1998. Weitere Erläuterungen siehe Abb. 3.4B

*Mya* rekrutierte nur im Schlick zahlreich genug, um eine Auswertung vornehmen zu können. Nach dem strengen Winter war die Rekrutierung im Oktober in den geschlossenen Käfigen mehr als doppelt so hoch wie in den offenen Käfigen und auf den Kontrollflächen (Abb. 3.5A). Allerdings bestand nur zwischen geschlossenen und offenen Käfigen ein signifikanter Unterschied (Tukey's HSD-Test,  $p < 0,05$ ). Auf den Kontrollflächen reduzierte sich die Rekrutierung zwischen August und Oktober von  $677 \text{ Ind m}^{-2}$  auf  $49 \text{ Ind m}^{-2}$ .

Nach dem mäßigen Winter wurde im August ein Predationseffekt festgestellt (Abb. 3.5B). Im September und Oktober waren dann keine *Mya* mehr vorhanden. Nach dem milden Winter war nur im Juni ein Predationseffekt feststellbar (Abb. 3.5C). Im August und Oktober befanden sich weniger als  $20 \text{ Ind m}^{-2}$  auf den Kontrollflächen.

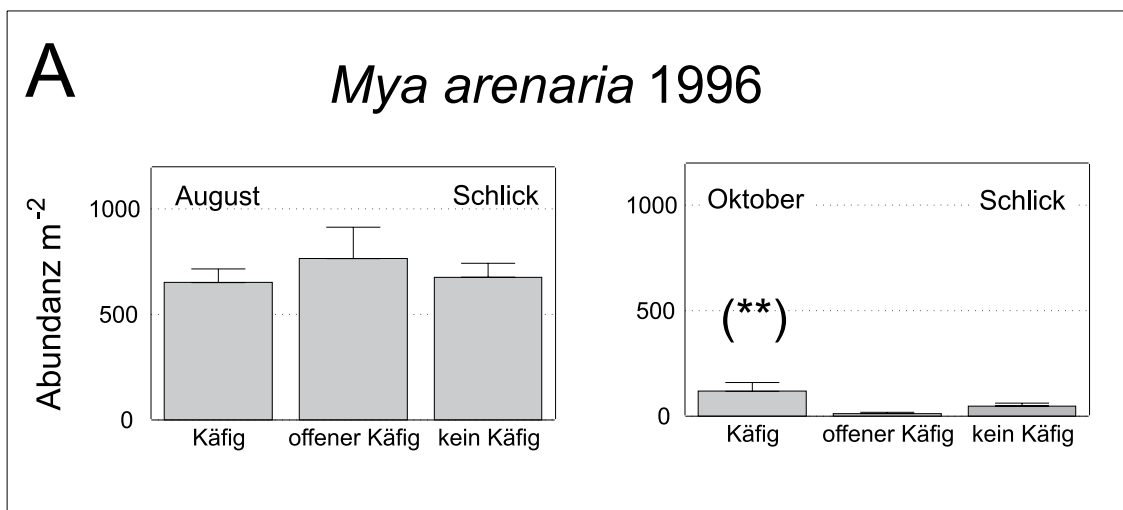


Abb. 3.5A. Mittlere Rekrutierung + Standardfehler von *Mya* in Räuber-Ausschluss-Experimenten im Jahr 1996. Weitere Erläuterungen siehe Abb. 3.4B

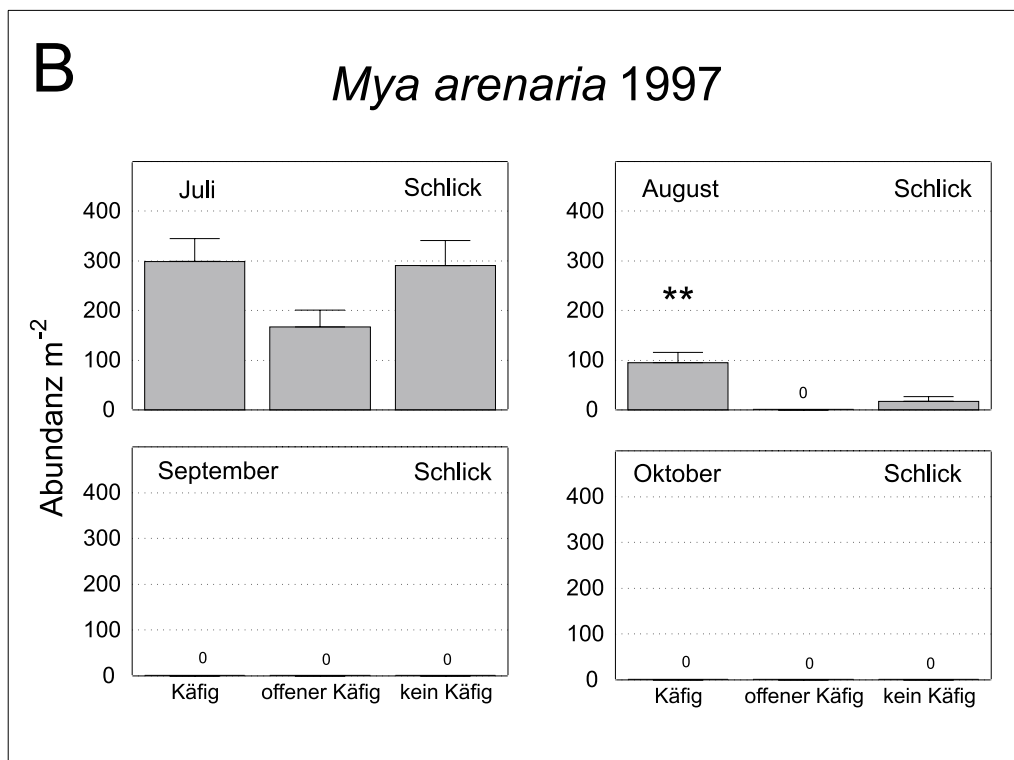


Abb. 3.5B. Mittlere Rekrutierung + Standardfehler von *Mya* in Räuber-Ausschluss-Experimenten im Jahr 1997. Weitere Erläuterungen siehe Abb. 3.4B

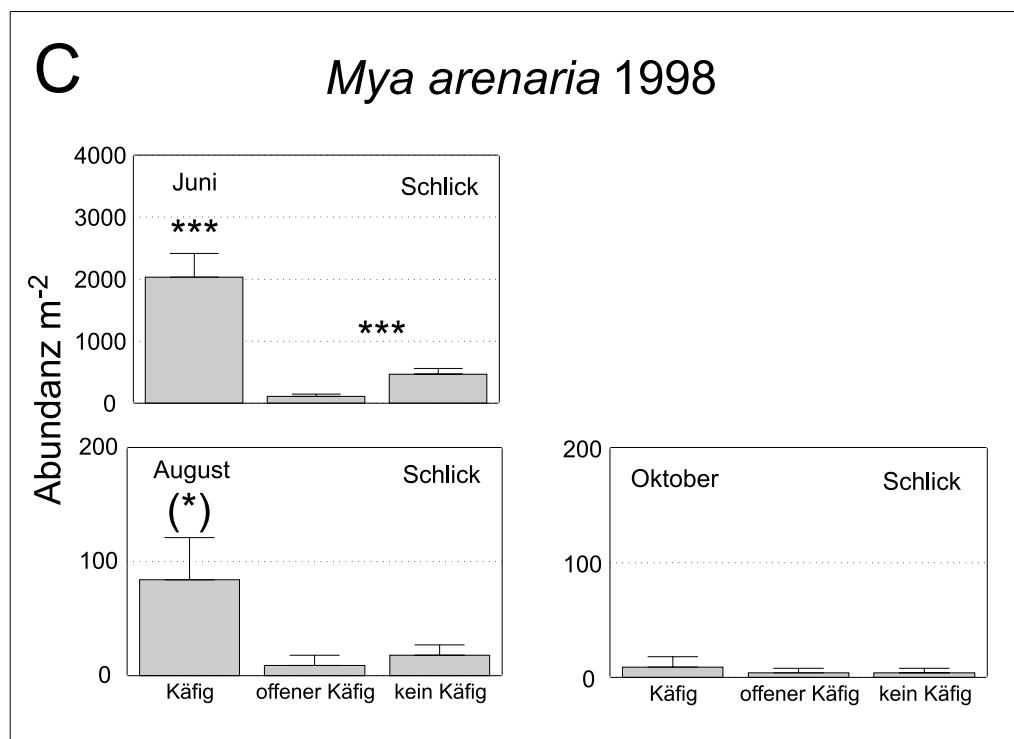


Abb. 3.5C. Mittlere Rekrutierung + Standardfehler von *Mya* in Räuber-Ausschluss-Experimenten im Jahr 1998. Weitere Erläuterungen siehe Abb. 3.4B

Zusammenfassend traten bei allen Arten Predationseffekte nach dem mäßigen und dem milden Winter, jedoch nicht nach dem strengen Winter auf (Tab. 3.2). Außerdem war bei allen Arten die Rekrutierung bis zum Oktober nach dem strengen Winter höher als bis zum Oktober nach den milderen Wintern (Abb. 3.6).

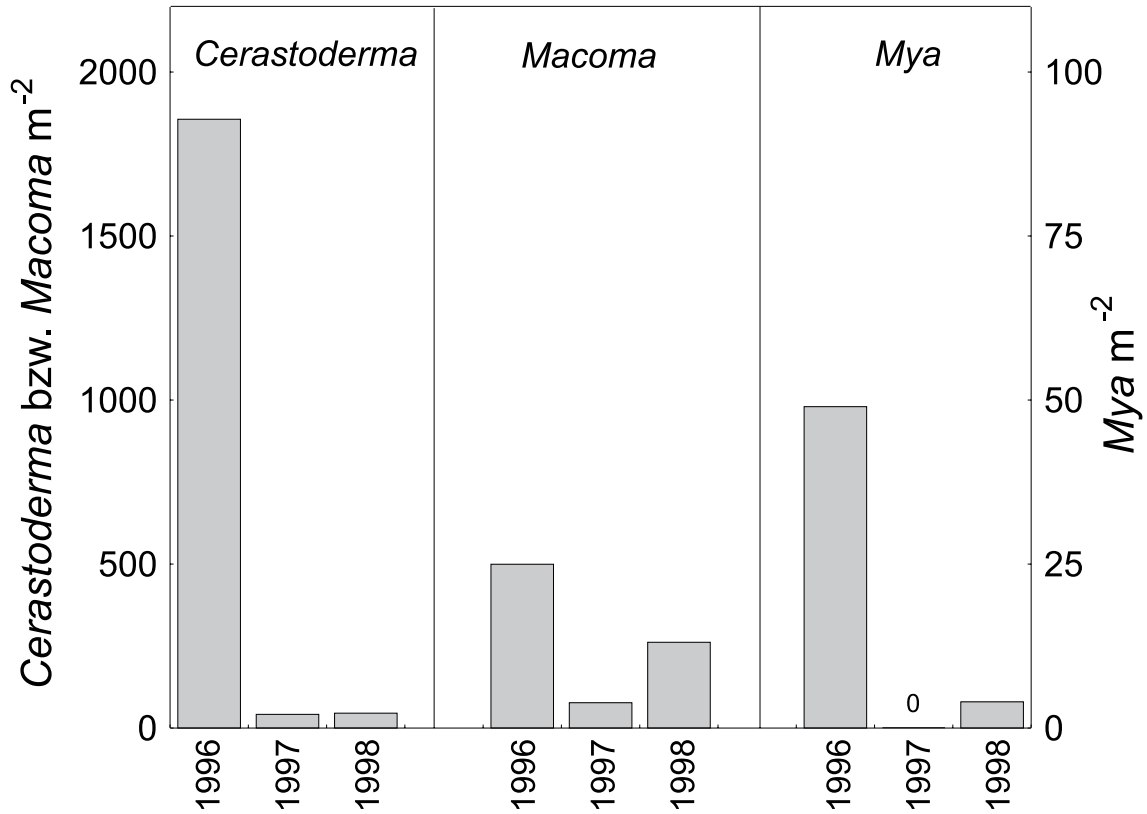


Abb. 3.6. Mittlere Rekrutierung von *Cerastoderma*, *Macoma* (Mövenbergwatt + Gröningwatt) und *Mya* (nur Gröningwatt) im Königshafen im Oktober der Jahre 1996 bis 1998. Skalierung linke y-Achse für *Cerastoderma* bzw. *Macoma*, rechte y-Achse für *Mya*

Tabelle 3.2. Statistische Angaben (F- und P-Werte) zu den Räuber-Ausschluss-Experimenten der Jahre 1996-1998. Zusätzlich ist angegeben, in welchen Experimenten Predationseffekte auftraten (Rekrutierung innerhalb der Käfige war signifikant höher als in beiden Behandlungen mit Räuberzugang)

Datum	<i>Cerastoderma</i>			<i>Macoma</i>			<i>Mya</i>		
	F	P	Pred.-Effekt	F	P	Pred.-Effekt	F	P	Pred.-Effekt
7/96 Sand	0,41	0,668	nein	0,95	0,401	nein			
8/96 Sand	1,90	0,175	nein	24,48	0,000	nein			
8/96 Schlick	1,13	0,341	nein	10,66	0,000	nein	0,01	0,988	nein
10/96 Sand	0,73	0,492	nein	3,78	0,040	nein			
10/96 Schlick	0,40	0,678	nein	3,08	0,067	nein	6,76	0,005	nein
7/97 Sand	10,59	0,000	ja	1,99	0,162	nein			
7/97 Schlick	2,77	0,09	nein	2,28	0,127	nein	2,77	0,086	nein
8/97 Sand	77,79	0,000	ja	11,03	0,000	ja			
8/97 Schlick	119,93	0,000	ja	17,17	0,000	ja	15,74	0,000	ja
9/97 Sand	0,76	0,48	nein	3,13	0,065	nein			
9/97 Schlick	1,00	0,385	nein	11,71	0,000	nein	-	-	nein
10/97 Sand	9,02	0,001	nein	0,22	0,801	nein			
10/97 Schlick	1,63	0,219	nein	4,59	0,022	nein	-	-	nein
6/98 Sand	82,89	0,000	ja	40,85	0,000	ja			
6/98 Schlick	172,09	0,000	ja	115,44	0,000	ja	40,86	0,000	ja
8/98 Sand	36,04	0,000	ja	1,54	0,229	nein			
8/98 Schlick	6,00	0,000	ja	11,05	0,000	nein	4,44	0,025	nein
10/98 Sand	92,64	0,000	ja	0,51	0,605	nein			
10/98 Schlick	0,07	0,929	nein	4,76	0,019	nein	0,17	0,847	nein



### Käfigartefakte

Mit Hilfe von offenen Käfigen wird versucht, zwischen dem Effekt des Räuber-Ausschlusses und den Käfigartefakten zu unterscheiden. Keine oder nur geringe Unterschiede zwischen offenen Käfigen und Kontrollflächen deuten auf geringe Käfigartefakte hin. Bei *Macoma* gab es jedoch in allen Jahren einige Experimente, bei denen die Rekrutierung in den offenen Käfigen signifikant geringer als auf den Kontrollflächen war (Abb. 3.4A, B, C). Das gleiche Phänomen trat bei *Cerastoderma* und *Mya* im Jahr 1998 auf (Abb. 3.3C, 3.5C). Die geringere Rekrutierung in den offenen Käfigen könnte auf höhere Predation zurückzuführen sein. Generell befanden sich innerhalb der offenen Käfige mehr Individuen von *Carcinus* der Größe 5-30 mm Carapaxbreite und *Crangon* der Länge 10-25 mm als auf den Kontrollflächen und in den geschlossenen Käfigen (Tabelle 3.3). Vermutlich nutzten die Krebse die offenen Käfige als Schutz vor Feinden. Während einiger Experimente kam es zu starkem Larvenfall von *Carcinus*, sodass sich bis zu 65 Individuen einer Größe von 2-5 mm Carapaxbreite in einem geschlossenen Käfig befanden. Diese kleinen *Carcinus* ernähren sich jedoch anscheinend noch nicht von juvenilen Muscheln, denn es bestand keine signifikante Korrelation (Spearman R,  $p > 0,05$ ) zwischen der Anzahl der Muscheln und *Carcinus* <5 mm in den geschlossenen Käfigen.

Bei *Macoma* trat ein weiterer Käfigartefakt auf: Im August 1996 im Sand (Abb. 3.4A) war die Rekrutierung auf den Kontrollflächen signifikant höher als in den geschlossenen Käfigen. Vermutlich ist *Macoma* während des Experimentes in das Untersuchungsgebiet eingewandert, konnte jedoch nicht in die geschlossenen Käfige gelangen. Alternativ könnte der Unterschied auf erhöhte Mortalität in den Käfigen zurückzuführen sein. Dies ist allerdings unwahrscheinlich, da in den Käfigen keine Mortalitäts Spuren in Form von leeren Schalen gefunden wurden.

Tabelle 3.3. Summe aller *Carcinus* (>5 mm Carapaxbreite) und *Crangon* (10-25 mm Länge) innerhalb geschlossener und offener Käfige sowie auf Kontrollflächen in den Käfigexperimenten in den Jahren 1996 bis 1998

Jahr	<i>Carcinus</i>			<i>Crangon</i>		
	Käfig	offener Käfig	Kontrolle	Käfig	offener Käfig	Kontrolle
1996	7	27	4	12	39	0
1997	13	92	7	18	313	45
1998	14	87	10	16	118	11

### Entwicklung der Größenverteilung juveniler Muscheln

Bei *Cerastoderma* und *Mya* korrespondierte das Wachstum mit dem Auftreten der Predationseffekte. Nach dem strengen Winter konnten keine Predationseffekte nachgewiesen werden und bei beiden Arten kam es zu einer kontinuierlichen Längenzunahme der Schalen im Laufe des Sommers. Im Oktober 1996 dominierten innerhalb der geschlossenen Käfige die Längenklassen 6-8 mm bei *Cerastoderma* (Abb. 3.7A) und 4-6 mm bei *Mya* (Abb. 3.7B). Nach den beiden milderen Wintern (1997 und 1998) wurden dagegen Predationseffekte nachgewiesen und gleichzeitig erreichten nur wenige Individuen eine Länge von mehr als 3 mm. Im Gegensatz dazu unterschieden sich die Längen-Häufigkeitsverteilungen von *Macoma* in den drei Untersuchungsjahren kaum (Abb. 3.7C). Im Oktober aller Jahre war die Längenverteilung annähernd normalverteilt und es dominierten die Längenklassen 2-5 mm.

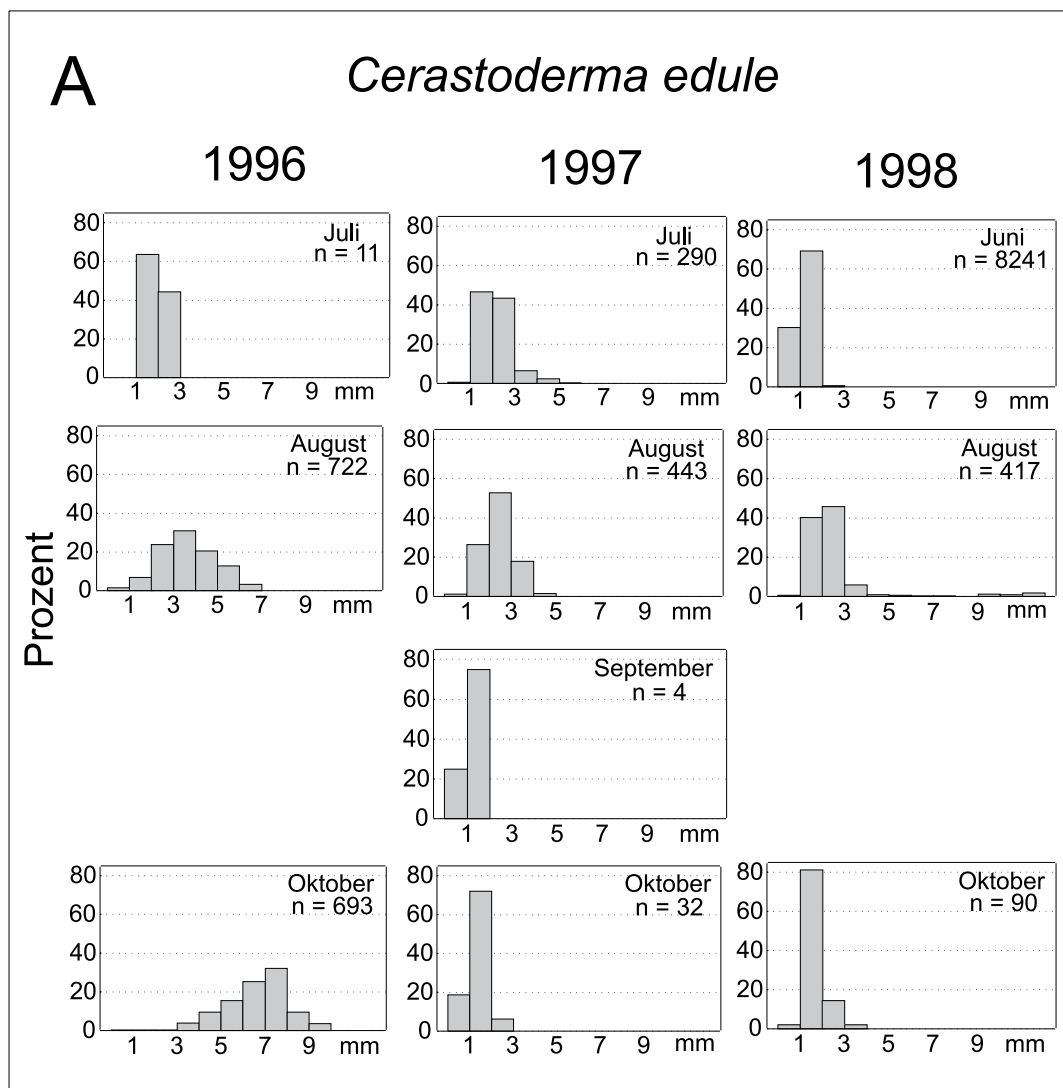
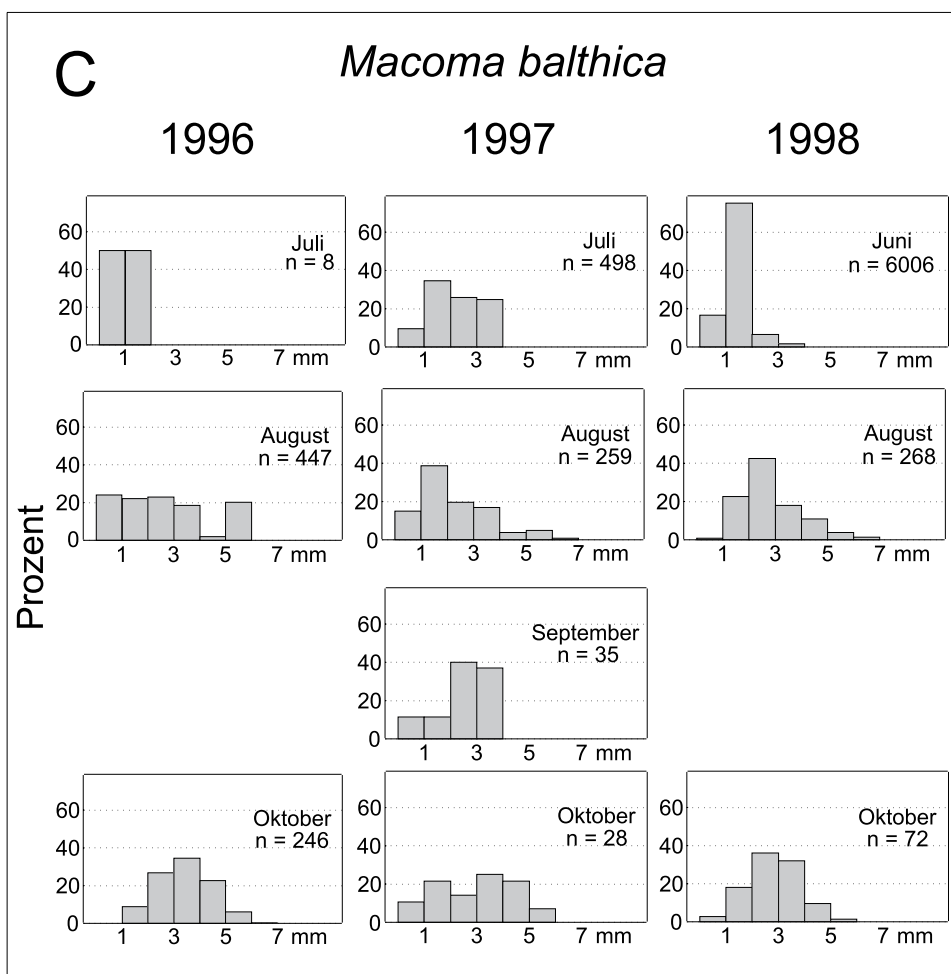
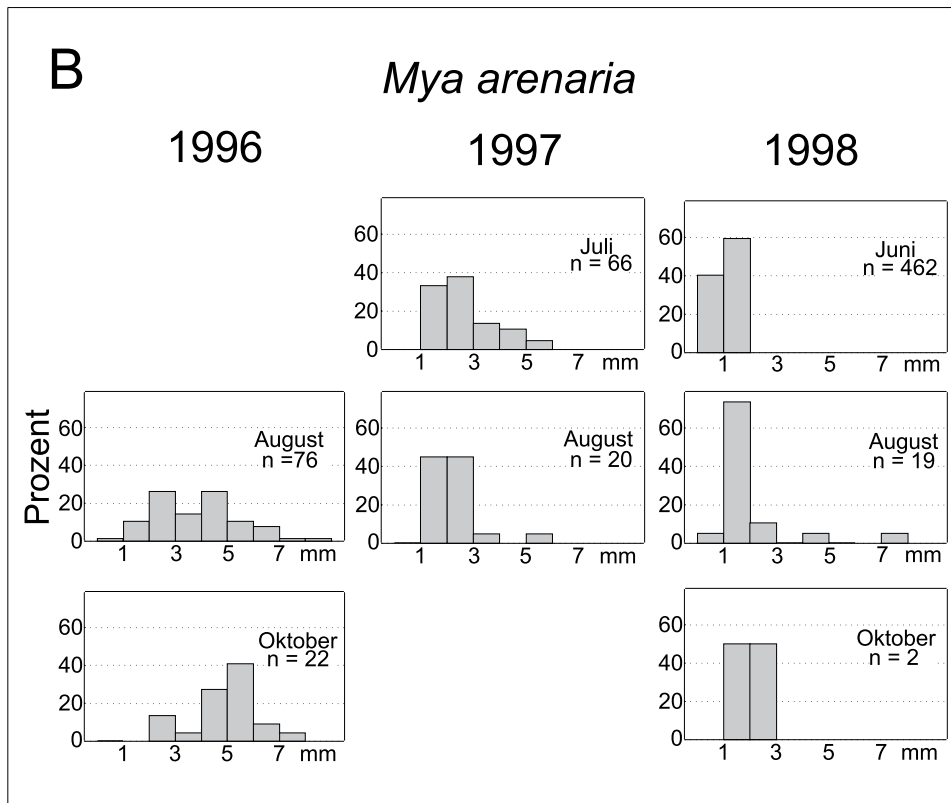


Abb. 3.7. Längen-Häufigkeitsverteilung von *Cerastoderma* (A), *Mya* (B, S. 47o.) und *Macoma* (C, S. 47u.) innerhalb der geschlossenen Käfige im Königshafen (Mövenbergwatt + Grönigwatt) in den Jahren 1996-1998



## Diskussion

### Predationseffekte oder Käfigartefakte?

Bei allen drei Muschelarten konnte nach dem strengen Winter 1995/96 kein signifikanter Schutzeffekt der geschlossenen Käfige nachgewiesen werden, während es nach den beiden milderen Wintern zumindest in einigen Experimenten zu höherer Rekrutierung in den geschlossenen Käfigen als auf den Flächen mit Räuberzugang kam. Sind diese Ergebnisse ausschließlich auf verringerte epibenthische Predation nach dem strengen Winter zurückzuführen oder können sie auch mit Käfigartefakten erklärt werden? Die Hauptartefakttypen werden getrennt diskutiert.

#### 1. Artefakte durch veränderte Hydrodynamik und Larvenattraktion

Käfige manipulieren nicht nur die Räuber-Dichte, sondern sie könnten auch das Strömungsregime und die Ansiedlung von Larven verändern (Reise 1985; Ólafsson et al. 1994). So könnte verringerte Strömung in den Käfigen z.B. das Sediment stabilisieren oder die Nahrungsbedingungen verbessern und somit die Mortalität verringern. Zusätzlich könnte die Ansiedlung von Muschellarven durch verringerte Strömung oder Attraktivität der Gaze erhöht werden. Aus zwei Gründen kann dieser Artefakttyp die unterschiedlichen Käfigeffekte nach strengen und milden Wintern nicht erklären: Zum einen müssten diese Artefakte sowohl bei geschlossenen als auch bei offenen Käfigen auftreten. Ich bin aber nur bei solchen Experimenten von Predationseffekten ausgegangen, bei denen die Rekrutierung in den geschlossenen Käfigen signifikant höher war als auf Flächen mit offenen Käfigen und gleichzeitig auf Flächen ohne Käfige. Zum anderen müssten Strömungsartefakte im Schlickwatt weniger ausgeprägt sein, weil die Strömung dort geringer und die Deposition höher ist als im Sandwatt. Wenn die signifikant höheren Rekrutierungen innerhalb der geschlossenen Käfige im Vergleich zu den Flächen mit Räuberzugang nur im Schlickwatt aufgetreten wären, gäbe es daher bei der Interpretation der Ergebnisse Anlass zur Vorsicht. Tatsächlich trat die erhöhte Rekrutierung aber in allen Fällen entweder in beiden Sedimenttypen auf oder nur im Sand (Tab. 3.2).

#### 2. Multiple kompensatorische Artefakte

Da die Dichte der epibenthischen Räuber *Carcinus* und *Crangon* in den offenen Käfigen höher als auf den Kontrollflächen war, könnte es zu multiplen kompensatorischen Artefakten gekommen sein (Summerson & Peterson 1984; Ólafsson et al. 1994). Damit ist gemeint, dass es zunächst innerhalb der geschlossenen und offenen Käfige zu einer erhöhten Muschelansiedlung kam, da die Larven von der Gaze angezogen wurden. Im Anschluss käme es durch die Attraktivität der offenen Käfige für Räuber dort zu erhöhter Predation und am Ende des Experimentes läge nur scheinbar ein Schutzeffekt der geschlossenen Käfige vor. Dieser Artefakttyp spielte aber wahrschein-

lich nur eine unbedeutende Rolle. Muschellarven hätten auch nach dem strengen Winter von der Käfiggaze angezogen werden müssen. Jedoch war die Rekrutierung nach dem strengen Winter innerhalb der Käfige in keinem Experiment höher als auf den Kontrollflächen. Dieses Ergebnis lässt sich daher am ehesten mit geringerer Predation erklären.

### 3. Migrationsartefakte

Der Transport juveniler *Mya* erfolgt in erster Linie passiv durch Erosion des Sedimentes (Emerson & Grant 1991; Armonies 1996). Da es sich beim inneren Königshafen um eine geschützte Bucht handelt und während der Experimente keine Stürme auftraten, war der Einfluss von Migrationsartefakten bei *Mya* unwahrscheinlich. Im Gegensatz dazu zeigen *Cerastoderma* und *Macoma* auch bedeutende aktive und damit weniger windabhängige Wanderungsbewegungen (Günther 1991; Armonies 1992, 1996, 1998). Bei *Cerastoderma* ist die aktive Drift nach Neu- und Vollmond besonders ausgeprägt, bei *Macoma* gibt es dagegen eine Driftperiodizität von 10 Tagen, die nicht an die Mondphasen gekoppelt ist (Armonies 1992). Um den Einfluss der Driftaktivität von *Cerastoderma* zu minimieren und zu standardisieren, wurden die Experimente jeweils nur zwischen Neu- und Vollmond durchgeführt. Tatsächlich gab es bei den Ergebnissen keine Hinweise auf bedeutende Migrationsartefakte von *Cerastoderma* und *Mya*. Dagegen konnte der 10tägige Driftrhythmus von *Macoma* bei der Durchführung der Experimente nicht berücksichtigt werden. Somit ist wahrscheinlich zumindest ein Teil der relativ häufig aufgetretenen Käfigartefakte bei *Macoma* durch Migrationseffekte zu erklären. Es kam daher bei *Macoma* vermutlich zu einer Überlagerung der Faktoren Predation und Migration. Beide Prozesse konnten nicht eindeutig voneinander getrennt werden.

### 4. Artefakte höherer Ordnung

Peterson & Black (1994) wiesen auf eine mögliche Inkonstanz von Artefakten hin und prägten dafür den Begriff Artefakte höherer Ordnung. Übertragen auf meine Experimente könnten z.B. Migrationsartefakte nach dem strengen Winter geringer gewesen sein als nach den mildereren Wintern. Über die Bedeutung von Artefakten höherer Ordnung liegen jedoch keine Untersuchungen vor und es scheint fraglich, ob sie das Potenzial besitzen, die deutlichen Unterschiede der Käfigexperimente nach strengen und milden Wintern zu erklären.

Zusammenfassend gibt es bei *Cerastoderma* und *Mya* keine Hinweise auf bedeutende Käfigartefakte. Somit konnte die Hypothese verringerter epibenthischer Predation nach strengen Wintern bestätigt werden. Bei *Macoma* war die Predation nach strengen Wintern wahrscheinlich auch verringert, allerdings ist bei dieser Interpretation zu berücksichtigen, dass es vermutlich zu einer Überlagerung von Migrations- und Predationseffekten kam.

### **Bedeutung der Predation**

Die hohe Bedeutung der epibenthischen Predation für die Populationsdynamik von *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* lässt sich an der Abundanzdynamik und zum Teil auch an der Größenentwicklung ablesen. Nach dem strengen Winter kam es im Königshafen zu verringerter Predation und gleichzeitig waren bei allen drei Muschelarten die Abundanzen am Ende des Jahres höher als nach den milderen Wintern (Abb. 3.6). Am deutlichsten wirkte sich die unterschiedliche Predation nach dem strengen und den milderen Wintern bei *Cerastoderma* aus. Sowohl im Sand als auch im Schlick traten nach beiden milderen Wintern solange Predationseffekte auf, bis kaum noch *Cerastoderma* im Gebiet vorhanden waren (Abb. 3.3B, C). Nur bei verringerter Predation nach dem strengen Winter konnte *Cerastoderma* eine Länge von 3 mm überschreiten (Abb. 3.7A). Im August 1996 hatte *Cerastoderma* bereits eine mittlere Länge von etwa 4 mm erreicht und die Mortalität zwischen August und Oktober war gering. Dieses Ergebnis spricht für die Existenz einer kritischen Größe, die erreicht werden muss bevor die Muscheln vor Predation geschützt sind (Jensen & Jensen 1985; Reise 1985; Möller 1986).

Bei *Macoma* und *Mya* waren die Predationseffekte zwar weniger häufig, waren im Falle ihres Auftretens jedoch groß genug, um damit die Abundanzrückgänge des ganzen Jahres erklären zu können (Abb. 3.4B, C; 3.5B, C). Bei *Mya* konnte zudem eine ähnlich unterschiedliche Größenentwicklung wie bei *Cerastoderma* beobachtet werden (Abb. 3.7B). Allerdings war bei *Mya* die Mortalität zwischen August und Oktober nach dem strengen Winter höher als bei *Cerastoderma*. Da die Rekrutierung bei *Mya* im Oktober innerhalb der geschlossenen Käfige mehr als doppelt so hoch war wie auf den Flächen mit Räuberzugang, kann ein später Predationseffekt nicht ausgeschlossen werden. Dies würde bedeuten, dass *Mya* im Gegensatz zu *Cerastoderma* nach dem strengen Winter die kritische Größe nicht erreichte. Dies würde auch die geringere Rekrutierung von *Mya* im Vergleich zu *Cerastoderma* auf den Kontrollflächen erklären (Abb. 3.6).

Bei *Macoma* konnten keine Einflüsse unterschiedlicher Predation auf die Längenverteilung beobachtet werden (Abb. 3.7C) und die Rekrutierungsunterschiede zwischen dem strengen und den milderen Wintern waren weniger stark ausgeprägt als bei *Cerastoderma* und *Mya* (Abb. 3.6). Dies könnte darauf hindeuten, dass die Populationsdynamik von *Macoma* zusätzlich zur Predation auch von anderen Faktoren maßgeblich reguliert wird. Eine relativ geringe interannuelle numerische Variabilität von *Macoma* wurde auch im niederländischen Wattenmeer beobachtet (Beukema 1982; Beukema et al. 1983) und wurde mit dem besonderen Wanderungsverhalten von *Macoma* erklärt (Armonies & Hellwig-Armonies 1992).

### **Welche Räuber sind für das Predationsmuster verantwortlich?**

Die wichtigsten Predatoren juveniler Muscheln des Wattenmeeres sind die dekapoden Krebse *Carcinus* und *Crangon* (z.B. Reise 1985, van der Veer et al. 1998) sowie die Plattfische *Pleuronectes* und *Platichthys* (de Vlas 1979). Plattfische kommen in der Sylt-Rømø Bucht jedoch nur in geringen Mengen vor (Herrman et al. 1998) und ich habe sie zu keiner Zeit an den Probestellen angetroffen. Deshalb gehe ich davon aus, dass sie nicht für das beobachtete Predationsmuster verantwortlich sind. Im Gegensatz zu Plattfischen befanden sich gelegentlich Grundeln *Pomatoschistus spp.* in den offenen Käfigen. Während sich Grundeln an der schwedischen Westküste hauptsächlich von kleineren Krebsen ernährten (Pihl 1985), konsumierten sie in der Ostsee auch juvenile *Macoma* (Aarnio & Bonsdorff 1993). Die häufigsten epibenthischen Predatoren an den Probestellen waren jedoch *Crangon* und *Carcinus*. Daher werden sie für einen bedeutenden Teil der Muschelpredation im Königshafen verantwortlich sein. Aufgrund von Darmanalysen oder direkten Beobachtungen ist bekannt, dass beide Krebsarten sich sowohl von *Cerastoderma* als auch von *Macoma* und *Mya* ernähren können (Scherer & Reise 1981; Pihl & Rosenberg 1984; Reise 1985; Jensen & Jensen 1985; Matilla et al. 1990; van der Veer et al. 1998). Während die Predation von *Crangon* allerdings auf Muscheln kleiner 3 mm beschränkt ist (Pihl & Rosenberg 1984), kann *Carcinus* prinzipiell alle Muscheln konsumieren, die kleiner sind als 84% der jeweiligen Carapaxbreite (Jensen & Jensen 1985). Beide Arten erscheinen nach kalten Wintern später auf den Wattflächen als nach mildereren Wintern (Beukema 1991, 1992b). Während die planktischen Larven der Muscheln und von *Carcinus* nach dem mäßigen und dem milden Winter etwa gleichzeitig in der Sylt-Rømø Bucht auftraten, kam es nach dem strengen Winter 1995/96 zu einer zeitlichen Entkopplung von Räuber und Beute (Kapitel 2). Es ist daher wahrscheinlich, dass *Carcinus* zumindest teilweise für das beobachtete Predationsmuster verantwortlich ist. Aufgrund der hohen Bedeutung von *Crangon* für die Populationsdynamik juveniler Muscheln im niederländischen Wattenmeer (Beukema 1991; Beukema et al. 1998; van der Veer et al. 1998), ist zu vermuten, dass auch der Predationsdruck von *Crangon* im Königshafen nach dem strengen Winter geringer als nach den mildereren Wintern war.

### **Schlussfolgerung**

Bei der Durchführung von Räuber-Ausschluss-Experimenten mit Hilfe von Käfigen kann die Gefahr von Käfigartefakten nie vollständig ausgeschlossen werden. Jedoch konnte in dieser Untersuchung die Wahrscheinlichkeit des Zusammenwirkens von Predationseffekten und Käfigartefakten verringert werden, indem (i) die Experimente unter gleichen äußeren Bedingungen, aber in unterschiedlichen Jahren stattfanden.

den und indem (ii) der Migrationsrhythmus von *Cerastoderma* berücksichtigt wurde. In weiteren Käfigexperimenten müsste allerdings auch versucht werden, den Migrationsrhythmus von *Macoma* zu berücksichtigen, da es bei dieser Art zu Überlagerungen von Predations- und Migrationseffekten kam.

Bei den Arten *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* traten signifikante Predationseffekte nach den beiden milderen Wintern, aber nicht nach dem strengen Winter auf. Außerdem war bei allen Arten die Rekrutierung bis zum Oktober nach dem strengen Winter höher als nach den milderen Wintern. Die Ergebnisse der Experimente stützen somit die Hypothese, dass hohe Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern von verringerter epibenthischer Predation verursacht werden.

Die Analyse der Käfigexperimente, der Rekrutierungen bis zum Oktober und der Längen-Häufigkeitsverteilungen legen den Schluss nahe, dass die Populationsdynamik von *Cerastoderma* und *Mya* sogar hauptsächlich durch epibenthische Predation reguliert wird. Dagegen gibt es bei *Macoma* auch noch andere bedeutende Regulatoren wie z.B. Migration. Die zeitliche Entkopplung im Auftreten von *Carcinus* und Muscheln nach dem strengen Winter 1995/96 spricht für die hohe Bedeutung der Strandkrabbe als Räuber juveniler Muscheln. Offenbar hatte *Cerastoderma* beim Auftreten von *Carcinus* nach dem strengen Winter bereits eine Größe erreicht, die vor Predation vor diesem Räuber schützte (Abb. 3.8). Weitere Untersuchungen sind jedoch notwendig, um die relative Bedeutung von *Carcinus*, *Crangon* und evtl. Fischen für die hohen Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern differenzieren zu können.

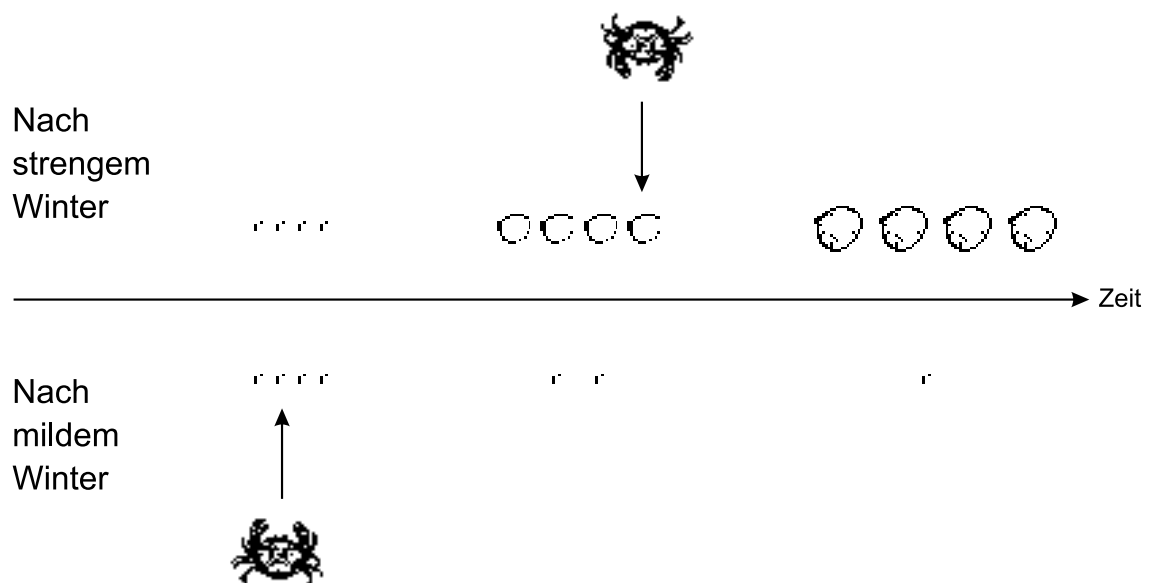


Abb. 3.8. Nach strengen Wintern kommt es zu einem verzögerten Auftreten von *Carcinus*, während *Cerastoderma* kontinuierliches Wachstum im Laufe des Jahres zeigt. Nach milden Wintern treten *Carcinus* und *Cerastoderma* annähernd zeitgleich auf. Epibenthische Predation verhindert, dass die Muscheln eine Größe von 3 mm überschreiten können



#### **4. Rekrutierung der Muscheln *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* und *Mya arenaria* nach einem strengen, einem mäßigen und einem milden Winter**

##### **Recruitment of the bivalves *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* and *Mya arenaria* after a severe, a moderate and a mild winter**

**Zusammenfassung** Die Rekrutierung der Muscheln *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* und *Mya arenaria* wurde nach dem strengen Winter 1995/96, dem mäßigen Winter 1996/97 und dem milden Winter 1997/98 großräumig entlang eines etwa 20 km langen Küstenstreifens in der Sylt-Rømø Bucht untersucht. Von früheren Untersuchungen ist bekannt, dass es nach strengen Wintern bei diesen Arten häufig zu außergewöhnlich hohen Rekrutierungen kommt. Nach dem strengen Winter 1995/96 kam es im Sommer jedoch nur bei *Cerastoderma* zu der erwarteten hohen Rekrutierung. Der zeitliche Verlauf der Rekrutierung war bei allen drei Arten durch ein Rekrutierungsmaximum am Anfang der Saison und eine starke Abnahme der Rekrutierung zum Ende des Jahres hin geprägt. Das Rekrutierungsmaximum zu Beginn der Saison war bei allen Arten nach dem milden Winter am höchsten. Die hohe Rekrutierung bis Ende des Sommers bei *Cerastoderma* wurde durch verringerte Mortalität im Laufe der Saison verursacht. Dieses Ergebnis unterstreicht die Bedeutung von "post-settlement processes" wie epibenthischer Predation für die Populationsdynamik benthischer Organismen. Mögliche Gründe für die von früheren Untersuchungen abweichend geringe Rekrutierung von *Macoma* und *Mya* nach dem strengen Winter werden diskutiert.

**Abstract** Recruitment of the bivalves *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* and *Mya arenaria* was studied after the severe winter of 1995/96, the moderate winter of 1996/97 and the mild winter of 1997/98 on a large scale (about 20 km of coastline) in the Sylt-Rømø Bight. Exceptionally high recruitment of these bivalves has previously been frequently reported in the year after a severe winter. However, after the severe winter of 1995/96 the expected high recruitment in summer was only observed in *Cerastoderma*. The temporal course of the recruitment was characterized in all three bivalves by a peak at the beginning of the season and a subsequent strong decline until the end of the season. In all three bivalves the recruitment peak at the beginning of the season was highest after the mild winter. The high recruitment of *Cerastoderma* until the end of summer was brought about by reduced mortality in the course of the season. These results highlight the importance of post-settlement processes such as epibenthic predation as major regulators for the population dynamics of benthic marine organisms. Possible causes for the unexpected low recruitment of *Macoma* and *Mya* after the severe winter are discussed.

## Einleitung

Die Populationsdynamik der Muscheln *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria* und *Mytilus edulis* zeigt im Wattenmeer auffällige interannuelle Rekrutierungsschwankungen (Beukema 1982, 1992a). Zumindest teilweise scheinen diese Schwankungen mit der Strenge des vorangegangenen Winters im Zusammenhang zu stehen. Während der Fortpflanzungserfolg nach milden Wintern gegen Null tendieren kann, wurden nach strengen Wintern oft Rekrutierungen in der Größenordnung von  $10^4$  -  $10^5$  Ind  $m^{-2}$  beobachtet (z.B. Smidt 1951; Reichert & Dörjes 1980; Reise 1987a). Das Phänomen hoher Muschelrekrutierung nach strengen Wintern ist dabei nicht auf das Wattenmeer beschränkt. An europäischen Küsten wurde bei folgenden Arten von hoher Rekrutierung nach strengen Wintern berichtet: Bei *Cerastoderma edule* im Wattenmeer (Thamdrup 1935; Kreger 1940; Smidt 1951; Kristensen 1957; Reichert & Dörjes 1980; Jensen & Jensen 1985; Reise 1987a; Obert & Michaelis 1991; Beukema 1982, 1992a), an der schwedischen Westküste (Möller & Rosenberg 1983) und der britischen Küste (Hancock 1973; Yankson 1986); bei *Macoma balthica* im Wattenmeer (Smidt 1951; Kühl 1955; Reichert & Dörjes 1980; Jensen & Jensen 1985; Reise 1987a; Obert & Michaelis 1991; Beukema 1982, 1992a); bei *Mya arenaria* im Wattenmeer (Smidt 1951; Kühl 1955; Madsen 1982; Jensen & Jensen 1985; Reise 1987a; Obert & Michaelis 1991; Beukema 1982; 1992a) und an der schwedischen Westküste (Möller 1986); bei *Mytilus edulis* im Wattenmeer (Bahr 1950; Obert & Michaelis 1991) und an der britischen Küste (Savage 1956; Dijkema 1992; Young et al. 1996).

Die Rekrutierung von *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* wurde nach dem strengen (1995/96), dem mäßigen (1996/97) und dem milden (1997/98) Winter in der Sylt-Rømø Bucht untersucht. Zusätzlich standen Rekrutierungsdaten aus einem weiteren Jahr nach einem milden Winter zur Verfügung (Strasser 1996). Zunächst wird in diesem Kapitel der Frage nachgegangen, ob das Phänomen hoher Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern allgemein gültigen Charakter hat. In diesem Fall müsste die Rekrutierung im Sommer 1996 bei allen Arten höher ausgefallen sein als in den drei Jahren nach mildereren Wintern.

Desweiteren soll die Frage untersucht werden, welche Ursachen die hohe Rekrutierung nach strengen Wintern hat. Die Abundanzen juveniler Muscheln erreichen normalerweise einen Spitzenwert kurz nach der Hauptansiedlungszeit am Anfang der Saison und fallen dann in den Folgemonaten ab (siehe van der Veer et al. 1998). In einer früheren Untersuchung im Königshafen zeigte sich, dass die Hauptansiedlung der Larven innerhalb einer einzigen Periode von etwa zwei Wochen Dauer erfolgte und spätere Ansiedlungen quantitativ bedeutungslos blieben (Armonies 1996). Au-

Bergewöhnlich hohe Muschelrekrutierung bis zum Ende eines Jahres kann ihre Ursache einerseits in außergewöhnlich hoher Rekrutierung am Anfang der Saison haben. Dies wäre ein Hinweis auf die hohe Bedeutung von "pre-settlement processes" wie erhöhter Eiproduktion (Beukema 1992a). Andererseits kann hohe Rekrutierung bis zum Ende des Jahres aber auch von relativ niedriger Mortalität im Laufe der Saison verursacht werden. Dies würde die hohe Bedeutung von "post-settlement processes" wie epibenthischer Predation (Reise 1985) unterstreichen.

In Kapitel 2 wurde gezeigt, dass die Larvenabundanzen von *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* am Lister Fähranleger nach dem strengen Winter nicht erhöht waren. In Kapitel 3 wurde dargestellt, dass epibenthische Predation im Königshafen, einem Teilgebiet der Sylt-Rømø Bucht, nach dem strengen Winter vermindert war. Wenn diese Ergebnisse repräsentativ für die gesamte Wattenmeerbucht sind, müsste hohe Rekrutierung nach dem strengen Winter durch verringerte Mortalität im Laufe der Saison verursacht worden sein. Zur Ermittlung der Muschelrekrutierung im Sommer wurde eine großräumige Kartierung entlang eines etwa 20 km langen Küstenstreifens im westlichen Teil der Sylt-Rømø Bucht durchgeführt. Zusätzlich wurde die saisonale Dynamik der Rekrutierung auf gleichem Maßstab, aber mit einer geringeren Zahl von Probestellen durch mehrmalige Beprobungen untersucht.

## **Material & Methoden**

### **Benthosprobenahme im Eulitoral**

#### ***Sommerrekrutierung***

Für die Bestimmung der Rekrutierung von *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* wurde eine Kartierung aus dem Jahre 1995 (Strasser 1996) in den Jahren 1996 bis 1998 wiederholt. Entlang eines etwa 20 km langen Küstenstreifens östlich der Inseln Sylt und Rømø wurden jedes Jahr einmalig 146 Probestellen mit Hilfe eines "global positioning system" (Garmin GPS 50) aufgesucht (Abb. 4.1). Die Probestellen wurden 1995 in einem stratifizierten Zufallsverfahren ausgewählt (siehe Strasser 1996). Dabei lagen 22 Stellen über Normalnull (0,0 m), 46 Stellen zwischen 0,0 m und -0,5 m, 36 Stellen zwischen -0,5 m und -0,7 m und 42 Stellen unter -0,7 m. Die ungleiche Zahl der Probestellen je Gezeitenniveau entspricht etwa den Flächenproportionen der Sylt-Rømø Bucht. Etwa die Hälfte der Probestellen befand sich im Sandwatt (Korngrößenanteil der Fraktion <0,063 mm betrug 0-10%), die andere Hälfte im Mischwatt (Korngrößenanteil der Fraktion <0,063 mm betrug 10-50%).

In Abhängigkeit von den Wetterbedingungen nahm die Kartierung drei bis vier Wochen in Anspruch. An jeder Stelle wurden fünf oder sechs Stechrohrproben von 20 cm<sup>2</sup> (1995) bzw. 10 cm<sup>2</sup> (1996-1998) und 3 cm Tiefe zufällig im Umkreis von etwa 9 m<sup>2</sup> entnommen. Die Proben wurden in einem mit Hexamethylentetramin gepufferten 5%igen Formalin-Meerwassergemisch konserviert. Die juvenilen Muscheln wurden mit einem Rotations-Dekantierverfahren (Armonies & Hellwig 1986) vom Sediment getrennt und in einem Sieb von 500 µm Maschenweite aufgefangen. Unter einem Binokular mit 10facher Vergrößerung wurden die Muscheln bestimmt, quantifiziert und mit Hilfe eines Messokulars vermessen. Um eine größtmögliche Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu erzielen, erfolgte der Beginn der Kartierung erst, wenn der größte Teil der Muscheln eine Länge von mindestens 0,8 mm erreicht hatte. Dementsprechend fiel die Kartierungszeit in die Monate Juli/August 1995, September/Okttober 1996, Juli/August 1997 und August 1998.

### **Saisonale Dynamik**

Für eine Analyse des zeitlichen Verlaufes der Rekrutierung in den Jahren 1996 bis 1998 wurden zehn Transekte im gleichen Untersuchungsgebiet eingerichtet (Linien in Abb. 4.1). Jedes Transekt bestand aus je einer Probestelle in Ufernähe, im mittleren Gezeitenbereich und in Nähe der Niedrigwasserlinie. Je Probestelle wurden vier Unterproben entnommen. Die Transektbeprobung erfolgte vier oder fünf Mal pro Jahr in etwa fünfwöchigem Abstand. Im Mai 1996 wurden nur 24 der 30 Stellen beprobt.

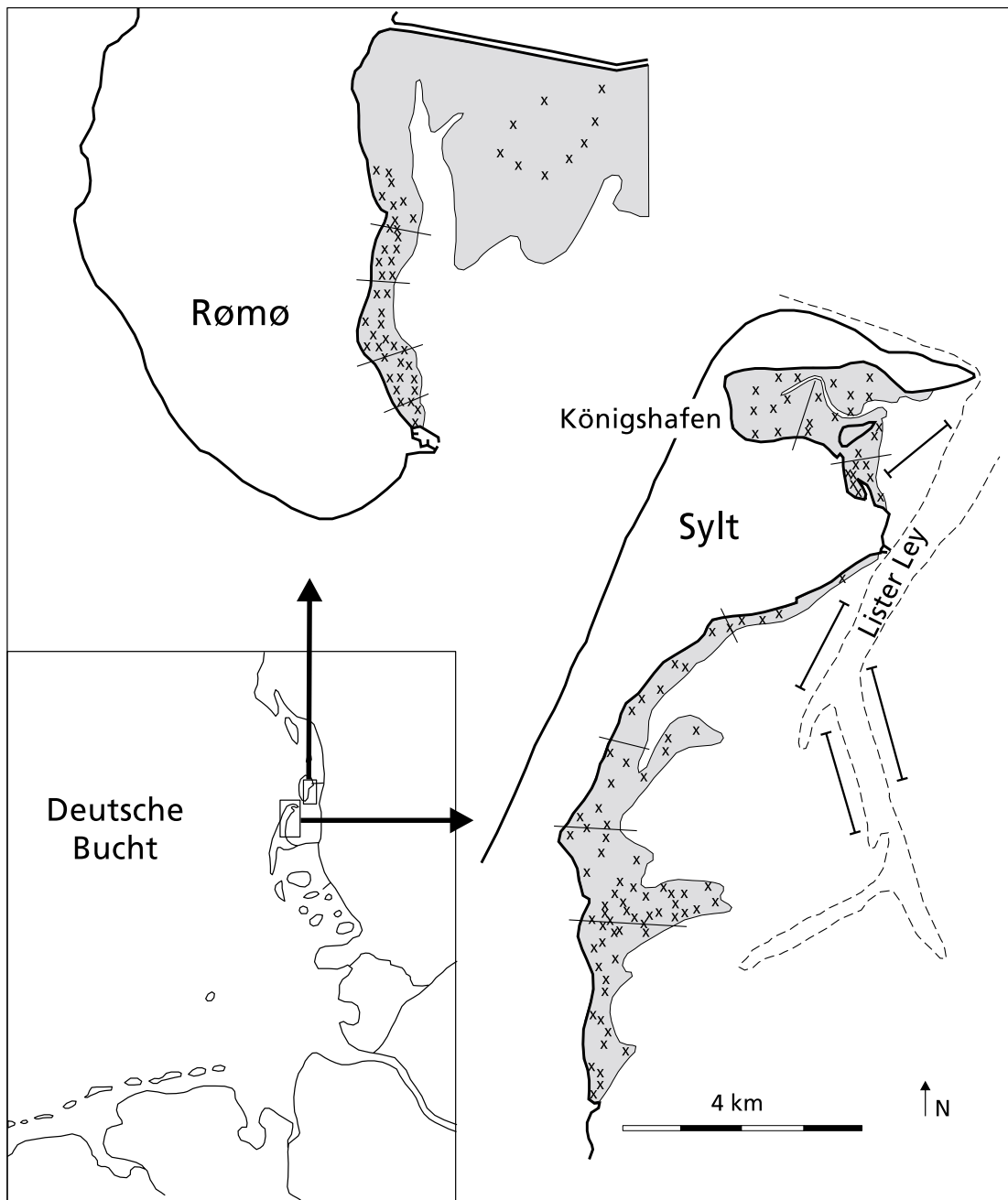


Abb. 4.1. Lage der Kartierungsprobestellen (x, n = 146), der eulitoralischen Transekte (dünne gerade Linien, n = 10) und der sublitoralischen Transekte (dicke gerade Linien, n = 4) vor den Ostküsten von Rømø und Sylt. Das Eulitoral ist durch Schattierung, die 5 m Isolinie durch unterbrochene Linien gekennzeichnet

Im Laufe eines Jahres nimmt die Dichte der Muscheln ab und die Eingrabetiefe erhöht sich. Dementsprechend wurde die Fläche und die Tiefe der Unterproben vergrößert. Im Mai und Juni 1996 betrug die beprobte Fläche  $5 \text{ cm}^2 * 1 \text{ cm}$  Tiefe, im August  $10 \text{ cm}^2 * 3 \text{ cm}$  Tiefe. In den Jahren 1997 und 1998 betrug die beprobte Fläche  $10 \text{ cm}^2 * 1 \text{ cm}$  Tiefe im April (1997), Mai (1997 und 1998) und Juni (1997) sowie  $20 \text{ cm}^2 * 3 \text{ cm}$  Tiefe im Juli (1998) und August (1997 und 1998). Die Behandlung der Proben erfolgte wie oben beschrieben, aber die verwendete Siebweite betrug  $125 \mu\text{m}$ . Im September (1997) und Oktober (1996 und 1998) wurde eine Fläche von  $284 \text{ cm}^2 * 10 \text{ cm}$  Tiefe beprobt. Da die Muscheln zu diesem Zeitpunkt eine Größe von mindestens  $1 \text{ mm}$  erreicht hatten, wurde ein Sieb mit  $1000 \mu\text{m}$  Maschenweite verwendet. Zur Bestimmung der Wintermortalität wurde im April 1997 zusätzlich eine Fläche von  $434 \text{ cm}^2 * 10 \text{ cm}$  Tiefe beprobt und ebenfalls über  $1000 \mu\text{m}$  gesiebt. Durch die Zunahme der Probefläche im Laufe eines Jahres könnte ein systematischer Messfehler entstanden sein, wenn die Streuung um den Mittelwert mit der Probefläche korreliert. Der Variationskoeffizient ( $\text{CV} = \text{Standardabweichung}/\text{Mittelwert}$ ) diene als Streuungsmaß des Probenmittelwertes. Bei allen drei Muschelarten bestand keine signifikante Korrelation (Spearman R,  $p > 0,05$ ) zwischen dem durchschnittlichen CV des jeweiligen Probenmonats und der entsprechenden Probefläche. Ich gehe deshalb davon aus, dass die Veränderung der Probefläche die Messgenauigkeit nicht signifikant beeinflusste.

### **Benthosprobenahme im Sublitoral**

Juvenile *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* wurden entlang von vier Transekten parallel zum Hauptpriel Lister Ley im August/September der Jahre 1996 bis 1998 beprobt (Abb. 4.1). In diesen Gebieten traten in einer früheren Untersuchung zum Teil hohe Muschelabundanzen auf (Riesen & Reise 1982). Zwei Transekte bestanden aus fünf Probestellen und zwei aus zehn Probestellen. Die Wassertiefe betrug zwischen 2 und 6 m. Die Sedimente variierten von schlickig bis grobsandig. An jeder Stelle wurde mit einem Kastengreifer eine Fläche von  $200 \text{ cm}^2$  entnommen. Die Probetiefe betrug je nach Sedimenttyp 6-25 cm. Da die Muscheln eine Mindestgröße von  $1 \text{ mm}$  aufwiesen, wurde das Sediment durch ein Sieb mit  $1000 \mu\text{m}$  Maschenweite gespült. Der Siebrest wurde in 5 %igem, mit Hexamethylentetramin gepuffertem Formalin konserviert und die Muscheln im Labor von Hand aussortiert und gezählt.

### **Statistische Analysen**

Statistische Vergleiche der Rekrutierung in verschiedenen Jahren wurden mit Hilfe der Varianzanalyse (ANOVA) durchgeführt (Underwood 1997). Inhomogenität der Varianzen (getestet mit Bartlett's Chi-Quadrat-Test) konnte in einigen Fällen nicht beseitigt werden, wurde aber durch logarithmische Transformation abgemildert. Für

Post-Hoc Vergleiche wurde der Newman-Keuls-Test verwendet. Die statistischen Berechnungen erfolgten mit dem Programm Statistica (StatSoft 1997).

## Ergebnisse

### Rekrutierung im Sommer

Im Eulitoral unterschied sich die Rekrutierung in der Sylt-Rømø Bucht sowohl bei *Cerastoderma* als auch bei *Macoma* und *Mya* signifikant zwischen den Jahren 1995 bis 1998 (ANOVA;  $F_{Cer} = 8,7$ ;  $F_{Mac} = 25,5$ ;  $F_{Mya} = 33,3$ ;  $df = 3, 580$ ;  $p < 0,001$ ). Allerdings war die Rekrutierung nur bei *Cerastoderma* nach dem strengen Winter höher als nach den mildereren Wintern (Abb. 4.2). Mit  $838 \text{ Ind m}^{-2}$  war die Abundanz 1996 etwa doppelt so hoch wie 1998 ( $417 \text{ Ind m}^{-2}$ ) und etwa 5 Mal höher als 1995 ( $164 \text{ Ind m}^{-2}$ ) und 1997 ( $145 \text{ Ind m}^{-2}$ ). Dieser Unterschied war zwischen den Jahren 1996 und 1997 signifikant (Newman-Keuls-Test,  $p < 0,001$ ).

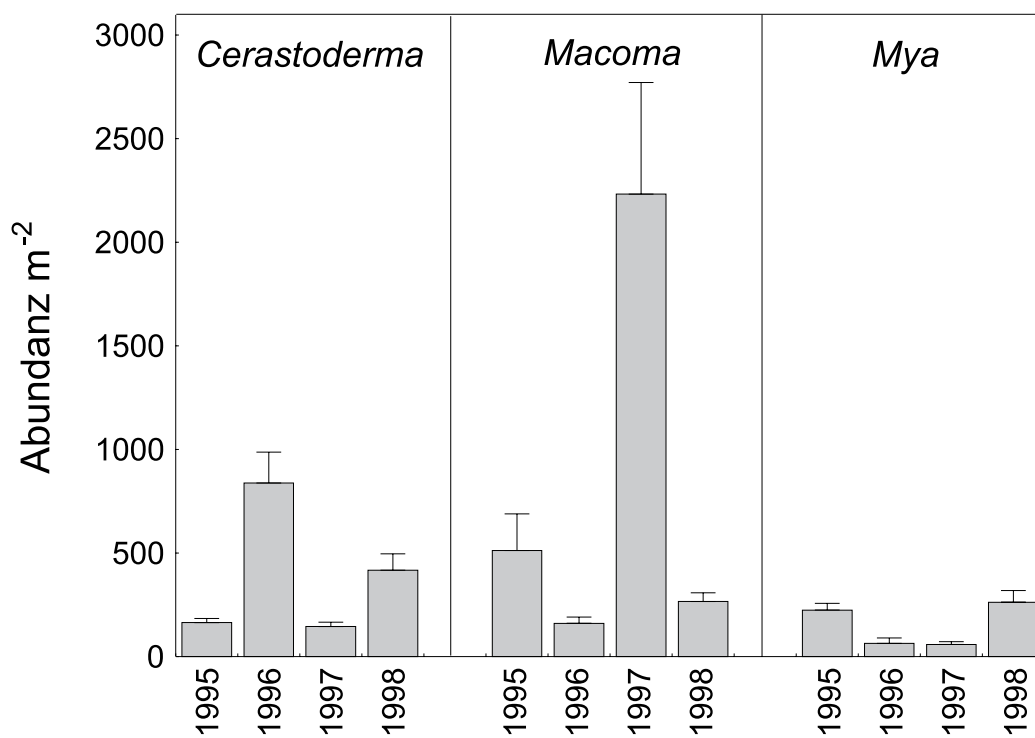


Abb. 4.2. Mittlere Abundanz + Standardfehler juveniler *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* >0,8 mm im Sommer der Jahre 1995 bis 1998

Die Längen-Häufigkeitsverteilung zeigt für *Cerastoderma* 1996 einen Peak in der Größenklasse 7-8 mm (Abb. 4.3). Die mittlere Größe betrug 8,2 mm, die maximale Größe 12-13 mm. In den Jahren 1997 und 1998 war die häufigste Größenklasse 1-2 mm. Die mittleren Größen betragen 1,8 mm bzw. 4,4 mm. Während 1997 kein Individuum größer als 6 mm wurde, erreichten 1998 23% der *Cerastoderma* 6-11 mm. Diese relativ großen Individuen stammten überwiegend von drei Probestellen mit  $>3000$  Ind  $m^{-2}$ .

Bei *Macoma* wurde nach dem strengen Winter die niedrigste Rekrutierung ermittelt (161 Ind  $m^{-2}$ ), während die höchste Rekrutierung (2125 Ind  $m^{-2}$ ) nach dem mäßigen Winter 1996/97 auftrat (Abb. 4.2). Signifikante Unterschiede traten zwischen allen Jahren auf (Newman-Keuls-Test,  $p < 0,001$ ), außer zwischen 1996 und 1998. Die häufigste Größenklasse der Jahre 1996-1998 war jeweils die Kategorie 1-2 mm (Abb. 4.3). Die mittlere Größe betrug 2,9 mm (1996, 1998) bzw. 2,5 mm (1997).

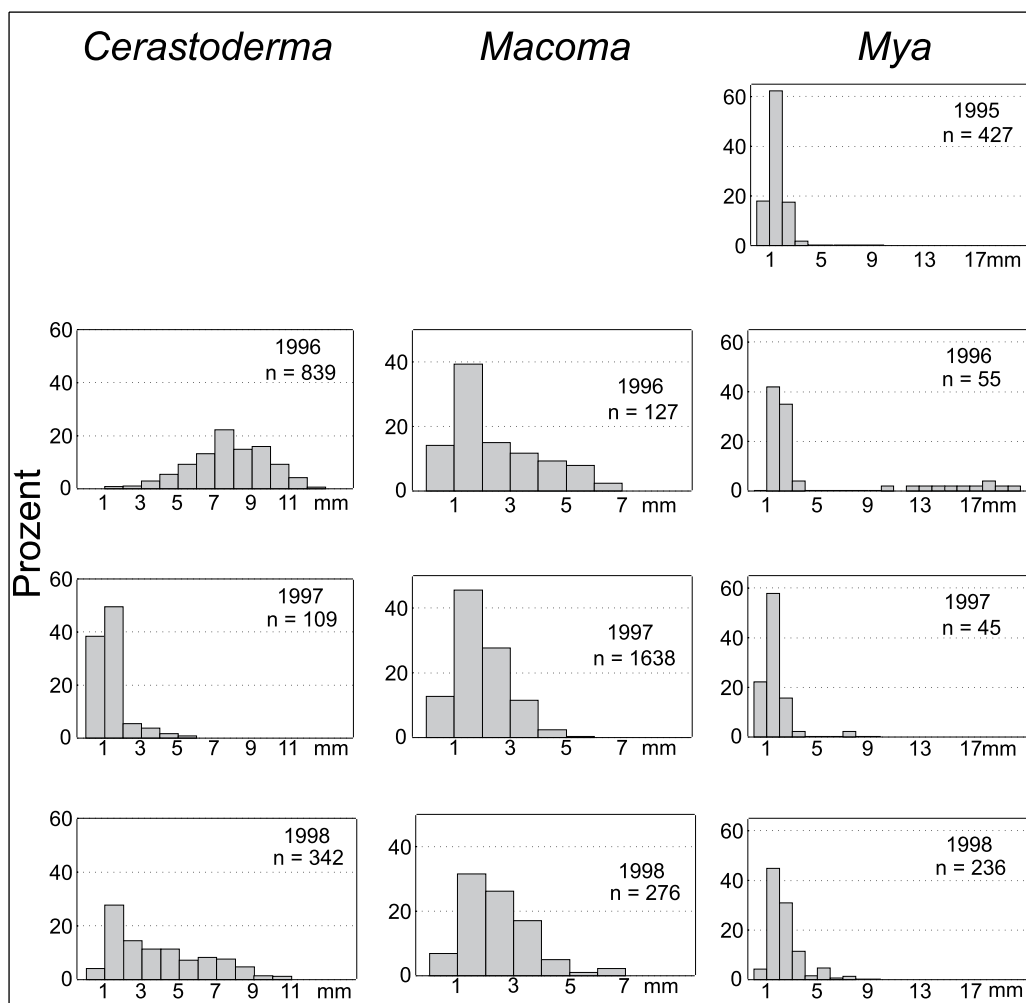


Abb. 4.3. Längen-Häufigkeitsverteilung juveniler Muscheln im Sommer der Jahre 1996 bis 1998 (*Cerastoderma* und *Macoma*) bzw. 1995 bis 1998 (*Mya*)



Bei *Mya* waren die Rekrutierungen nach dem strengen und mäßigen Winter (64 bzw. 58 Ind m<sup>-2</sup>) niedriger als nach den beiden milden Wintern (1995: 247 Ind m<sup>-2</sup>, 1998: 260 Ind m<sup>-2</sup>). Diese Unterschiede waren zwischen allen Jahren signifikant (Newman-Keuls-Test,  $p < 0,01$ ), außer zwischen 1996 und 1997. Wie bei *Macoma* war auch bei *Mya* die häufigste Größenklasse der Jahre 1996-1998 die Kategorie 1-2 mm (Abb. 4.3). Die mittlere Größe betrug 2,0 mm (1995), 5,4 mm (1996), 2,1 mm (1997) und 2,9 mm (1998). Während 1996 etwa 20% der Individuen eine Größe von 10-20 mm erreichten, betrug die maximale Größe der anderen Jahre 8 mm.

Im Sublitoral kam es bei *Cerastoderma* nach dem strengen Winter mit 3600 Ind m<sup>-2</sup> zu einer starken Rekrutierung (Abb. 4.4), während bei *Macoma* und *Mya* lediglich 7 Ind m<sup>-2</sup> bzw. 95 Ind m<sup>-2</sup> ermittelt wurden. Nach dem mäßigen und dem milden Winter blieb die Rekrutierung bei allen Arten  $< 10$  Ind m<sup>-2</sup>. Sowohl bei *Cerastoderma* als auch bei *Mya* war die Rekrutierung nach dem strengen Winter signifikant höher (Newman-Keuls-Test,  $p < 0,001$ ) als nach den milderen Wintern.

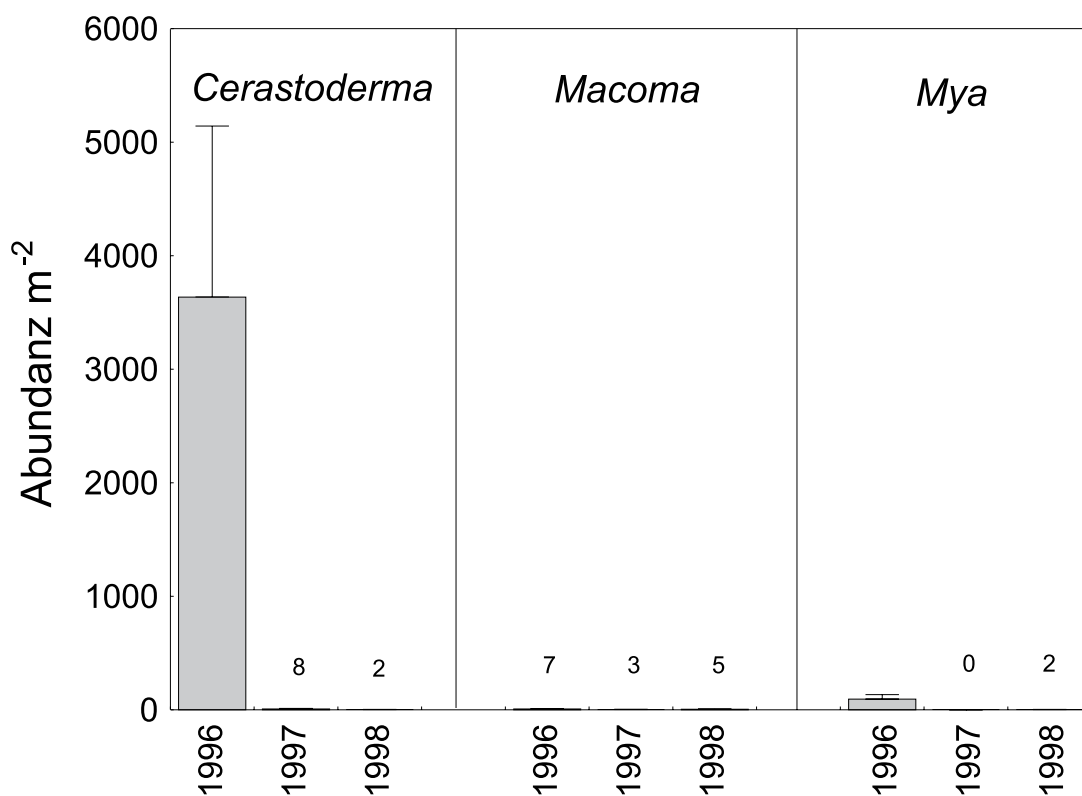


Abb. 4.4. Mittlere Abundanz + Standardfehler juveniler *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* von jeweils 30 im Aug/Sept der Jahre 1996 bis 1998 beprobten sublitoralen Probestellen

### Saisonale Abundanzdynamik

Der zeitliche Verlauf der Rekrutierung war charakterisiert durch ein Rekrutierungsmaximum zu Beginn der Saison und eine starke Abnahme der Rekrutierung zum Ende des Jahres hin (Abb. 4.5). Je milder der Winter war, desto früher wurde das Rekrutierungsmaximum eines Jahres erreicht. So trat z.B. bei *Macoma* das Maximum nach dem mäßigen und dem milden Winter schon im Mai auf, während es nach dem strengen Winter erst im Juni erreicht wurde. Bei *Cerastoderma* und *Mya* fiel das Maximum nach dem milden Winter in den Mai, nach dem mäßigen Winter in den Juni und nach dem strengen Winter in den August. Sowohl die Höhe der Rekrutierungsmaxima als auch die Abnahmerate im Laufe des Jahres variierte zwischen den Jahren und den Arten. Das Rekrutierungsmaximum am Anfang der Saison war bei keiner Art nach dem strengen Winter am höchsten, sondern nach dem milden Winter 1997/98 (Abb. 4.5). Es bestand kein Zusammenhang zwischen der Rekrutierung zu Beginn der Saison und der Rekrutierung bis zum Ende eines Jahres. Bei *Cerastoderma* z.B. wurde das höchste Rekrutierungsmaximum zwar nach dem milden Winter erreicht ( $6800 \text{ Ind m}^{-2}$ ), die höchste Rekrutierung am Ende des Jahres jedoch nach dem strengen Winter ( $900 \text{ Ind m}^{-2}$ ). Den mäßigen Winter 1996/97 überlebten allerdings lediglich 6% der Juvenilen ( $56 \text{ Ind m}^{-2}$ ). Nach dem mäßigen Winter waren sowohl das Rekrutierungsmaximum zu Beginn der Saison als auch die Rekrutierung bis zum Ende des Jahres am niedrigsten von allen Untersuchungsjahren.

Bei *Macoma* waren die Rekrutierungsmaxima zu Beginn der Saison nach dem mäßigen und dem milden Winter etwa gleich hoch ( $11000$  bzw.  $12000 \text{ Ind m}^{-2}$ ) und damit etwa 4 Mal höher als nach dem strengen Winter ( $3000 \text{ Ind m}^{-2}$ ). In allen Jahren reduzierte sich die Rekrutierung zum Ende des Jahres allerdings auf  $<100 \text{ Ind m}^{-2}$ . Die Rekrutierungsmaxima von *Mya* waren nach dem strengen Winter ( $1100 \text{ Ind m}^{-2}$ ) und nach dem milden Winter ( $1200 \text{ Ind m}^{-2}$ ) höher als nach dem mäßigen Winter ( $400 \text{ Ind m}^{-2}$ ). Wie bei *Macoma* war die Rekrutierung am Jahresende relativ gering. Nach dem strengen und dem mäßigen Winter betrug sie  $<50 \text{ Ind m}^{-2}$ , nach dem milden Winter  $133 \text{ Ind m}^{-2}$ .

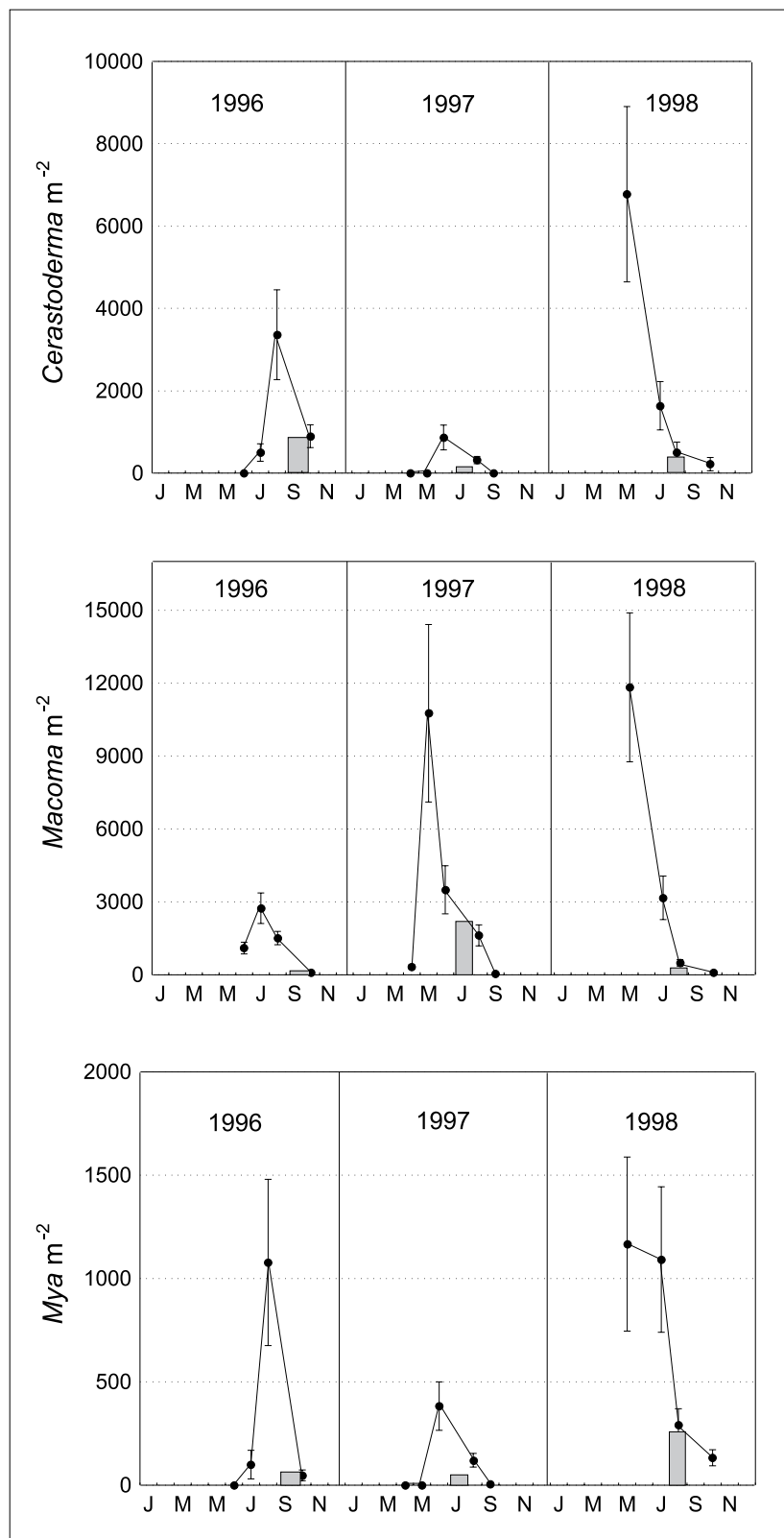


Abb. 4.5. Saisonale Abundanzdynamik (Mittelwert  $\pm$  Standardfehler) juveniler *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* von 30 Probestellen der Sylt-Rømø Bucht in den Jahren 1996-1998. Zum Vergleich kennzeichnen die schattierten Balken den Zeitraum der Sommerkartierung mit 146 Probestellen und die Höhe der dabei ermittelten Rekrutierung

## Diskussion

### Unterschiedliche Rekrutierung im Sommer nach dem strengen Winter

Der Rekrutierungserfolg der Muscheln im Sommer nach dem strengen Winter 1995/96 unterschied sich für die einzelnen Arten. Bei *Cerastoderma* kam es zu der erwarteten hohen Rekrutierung, bei *Macoma* und *Mya* dagegen nicht. Dieses Muster war im Sublitoral noch ausgeprägter als im Eulitoral. Aus zwei Gründen ist wahrscheinlich, dass die Ergebnisse das Rekrutierungsmuster der drei Muschelarten in der Sylt-Rømø Bucht korrekt beschreiben. (i) Die Probestellen waren großräumig über einen etwa 20 km langen Küstenstreifen verteilt und es wurden sowohl die vorherrschenden Sedimenttypen als auch verschiedene Gezeitenniveaus berücksichtigt. Dadurch wurden Fehler vermieden, die entstehen, wenn lokale Ergebnisse auf größere Maßstäbe übertragen werden. (ii) Die verwendete Kartierungsstrategie, in der zufällig ausgewählte Stellen in den Folgejahren erneut aufgesucht werden, ist besonders gut geeignet, um jährliche Abundanzschwankungen von benthischen Meeresorganismen zu ermitteln (van der Meer 1997). Ein Nachteil der großräumigen Kartierung ist allerdings der lange Zeitraum (3-4 Wochen) der benötigt wurde, um alle Probestellen aufzusuchen. Da die Muschelabundanzen im Laufe eines Jahres normalerweise stark abnehmen (van der Veer et al. 1998), kann die Vergleichbarkeit von zeitlich weit auseinanderliegenden Proben in Frage gestellt werden. Ein Vergleich zwischen den Ergebnissen der Kartierung und dem saisonalen Verlauf der Rekrutierung bestätigte jedoch die Richtigkeit der Kartierungsergebnisse. Für die Untersuchung des saisonalen Verlaufes der Rekrutierung wurden 30 Probestellen im gleichen Untersuchungsgebiet innerhalb von 5 Tagen aufgesucht. Bei allen Arten und in jedem Jahr stimmten die Kartierungsergebnisse des Sommers mit dem Rekrutierungsverlauf des ganzen Jahres überein (Abb. 4.5).

### Hypothesen zur Erklärung hoher Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern

Sowohl *Cerastoderma* als auch *Macoma* produzieren nach strengen Wintern mehr Eier als nach milderem Wintern (Honkoop & van der Meer 1997, 1998; Beukema et al. 1998). Wenn dieser "pre-settlement" Faktor entscheidend für hohe Rekrutierungen von Muscheln nach strengen Wintern wäre, müsste die erhöhte Eizahl zu erhöhter Larvenanlieferung, zu erhöhter Ansiedlung und zu erhöhter Rekrutierung am Anfang der Saison führen. Meine Ergebnisse geben jedoch keinen Hinweis auf erhöhte Rekrutierung am Anfang der Saison nach dem strengen Winter, denn bei allen drei Arten wurde das höchste Rekrutierungsmaximum im Frühjahr nach dem milden Winter erreicht (Abb. 4.5). Bei *Cerastoderma* - der einzigen Art mit hoher Sommerrekrutierung nach dem strengen Winter - war das Rekrutierungsmaximum am Anfang

der Saison nach dem strengen Winter sogar um 50% niedriger als nach dem milden Winter. Da die Mortalitätsrate juveniler Muscheln kurz nach der Ansiedlung besonders hoch ist (siehe van der Veer et al. 1998 und dort zitierte Literatur), können Rekrutierungsmaxima verschiedener Jahre nur dann miteinander verglichen werden, wenn der Zeitraum zwischen der Hauptansiedlung und der erfolgten Probenahme ungefähr gleich lang ist. In einer früheren Untersuchung im Königshafen erfolgte die Hauptansiedlung von *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* innerhalb eines Zeitraumes von zwei Wochen, während spätere Ansiedlungen quantitativ bedeutungslos blieben (Armonies 1996). Es kann davon ausgegangen werden, dass es auch in den Jahren 1996 und 1998 zu solch einer Hauptansiedlungsphase kam, da in beiden Jahren die höchsten Larvenpeaks am Anfang der Saison beobachtet wurden (siehe Abb. 2.4D-F in Kapitel 2). Im Jahre 1996 betrug die zeitliche Differenz zwischen dem Hauptlarvenpeak im Plankton (1.7.1996, siehe Kapitel 2) und der Benthosprobenahme (3.-8.8.1996) etwa 5 Wochen. Im Jahr 1998 betrug die Differenz dagegen etwa 3,5 Wochen (Larvenpeak am 5.5.1996, Benthosprobenahme 27.-30.5.1996). Da die Mortalitätsrate zwischen August und Oktober 1996 nur etwa 10% pro Woche betrug, ist der Vergleich der Rekrutierungsmaxima der Jahre 1996 und 1998 gerechtfertigt. Im Gegensatz dazu kam es 1997 zu mehreren Larvenpeaks im Laufe des Sommers, sodass es in diesem Jahr vermutlich auch zu mehreren Ansiedlungsphasen kam und das Rekrutierungsmaximum am Anfang der Saison nicht mit den anderen beiden Jahren verglichen werden sollte.

Zusammenfassend zeigt das relativ geringe Rekrutierungsmaximum am Anfang der Saison 1996, dass die hohe Rekrutierung bis zum Ende der Saison nicht durch "pre-settlement processes" wie erhöhte Eiproduktion oder verringerte Larvenmortalität nach strengen Wintern erklärt werden kann. Dieses Ergebnis bestätigt die auf den Larvenabundanzen basierende Schlussfolgerung aus Kapitel 2. Zu dem gleichen Ergebnis kamen Honkoop et al. (1998) für *Macoma* im niederländischen Wattenmeer.

Die hohe Rekrutierung von *Cerastoderma* im Sommer und Herbst nach dem strengen Winter wurde durch verringerte Mortalität im Laufe des Jahres verursacht (Abb. 4.5) und unterstreicht damit die große Bedeutung von "post-settlement processes" für die Populationsstruktur mariner Organismen mit pelagischen Larven (Ólafsson et al. 1994). Die verringerte Mortalität kann in erster Linie mit geringerer epibenthischer Predation nach dem strengen Winter erklärt werden (siehe Kapitel 3), andere Faktoren können aber nicht vollständig ausgeschlossen werden. Alternativ könnte verringerte Nahrungs- und Raumkonkurrenz zu geringerer Mortalität geführt haben, da kälteempfindliche Organismen in strengen Wintern häufig starke Verluste erleiden (Möller & Rosenberg 1983). Tatsächlich führte der strenge Winter 1995/96 zu erheblich geringeren Dichten von adulten *Cerastoderma*, *Mytilus* (Strasser et al. 2000)

und *Lanice conchilega* (Kapitel 6). Allerdings traf diese Situation an den meisten Stellen auch auf das Jahr 1997 zu. Zwar kam es bei *Cerastoderma* zu einer starken Rekrutierung nach dem strengen Winter, doch der mäßige Winter 1996/97 dezimierte diesen Jahrgang wieder erheblich (siehe auch Kapitel 5). Bei *Lanice* erfolgte eine starke Rekrutierung dagegen erst im Jahr 1998 (Kapitel 6). Obwohl die Dichten potenzieller Konkurrenten demnach auch im Jahr 1997 relativ gering waren, schlug die Rekrutierung fast vollständig fehl (Abb. 4.5). Es ist daher unwahrscheinlich, dass verringerte Konkurrenz einen bedeutenden Beitrag zur hohen Rekrutierung von *Cerastoderma* nach dem strengen Winter 1995/96 geleistet hat.

Warum kam es nach dem strengen Winter zu hoher Rekrutierung bei *Cerastoderma*, aber nicht bei *Macoma* und *Mya*? Der unterschiedliche Rekrutierungserfolg der drei Muscheln nach dem strengen Winter 1995/96 war überraschend, denn er steht im Widerspruch zu früheren Untersuchungen im Wattenmeer, in denen die Rekrutierung verschiedener Muschelarten nach strengen Wintern beschrieben wurde. Nach dem Winter 1941/42 kam es sowohl bei *Cerastoderma* als auch bei *Macoma* und *Mya* zu außergewöhnlich hoher Rekrutierung im dänischen Wattenmeer (Smidt 1951). Ähnliche Ergebnisse wurden nach dem Winter 1978/79 für das deutsche und niederländische Wattenmeer berichtet (Reichert & Dörjes 1980; Beukema 1982; Reise 1987a; Obert & Michaelis 1991). Ebenso zeigten die Arten *Cerastoderma*, *Macoma*, *Mya* und *Mytilus* in einer Langzeitstudie im niederländischen Wattenmeer übereinstimmend hohe Rekrutierungen nach strengen Wintern (Beukema 1992a).

Obwohl das Rekrutierungsmaximum der drei Arten am Anfang der Saison nach dem strengen Winter die gleiche Größenordnung aufwies (*Cerastoderma* 3500 Ind m<sup>-2</sup>, *Macoma* 3000 Ind m<sup>-2</sup>, *Mya* 1000 Ind m<sup>-2</sup>), zeigte nur *Cerastoderma* eine verringerte Mortalität im Sommer und infolgedessen eine hohe Rekrutierung bis zum Oktober (Abb. 4.5). Im ersten Jahr können *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* Größen von 15 mm, 10 mm bzw. 20 mm erreichen (Beukema et al. 1993). Die Längensklassen von *Cerastoderma* waren nach dem strengen Winter 1995/96 annähernd normalverteilt mit einem Maximum in der Längensklasse 7-8 mm (Abb. 4.3). Im Gegensatz dazu zeichneten sich alle anderen Längen-Häufigkeitsdiagramme von *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* durch eine linksschiefe Verteilung aus, wobei die meisten Individuen eine Länge von 3 mm nicht überschritten. Diese Ergebnisse stützen die Hypothese, dass Muscheln eine kritische Größe überschreiten müssen, bevor sie vor epibenthischen Predatoren geschützt sind (Reise 1985; Möller 1986). Anscheinend gelang es in allen Untersuchungsjahren nur *Cerastoderma*, und zwar im Jahr 1996, über diese kritische Größe im gesamten Untersuchungsgebiet hinauszuwachsen. Allerdings kann es auch in Jahren mit relativ niedriger mittlerer Rekrutierung lokal zu hohen Abundanzen kommen. Dies war z.B. 1998 bei *Cerastoderma* der Fall. Während die mitt-

lere Rekrutierung an 146 Probestellen 417 Ind m<sup>-2</sup> betrug, wurden an drei Probestellen zwischen 3000 und 8000 Ind m<sup>-2</sup> gezählt. Die Längen-Häufigkeitsverteilung an diesen drei Stellen war wie 1996 annähernd normal verteilt (Abb. 4.6) bei einer mittleren Größe von 5,9 mm. Im Gegensatz dazu war die Längen-Häufigkeitsverteilung aller 146 Probestellen linksschief (Abb. 4.3) und die Muscheln wiesen lediglich eine mittlere Größe von 2,9 mm auf. Da sich die

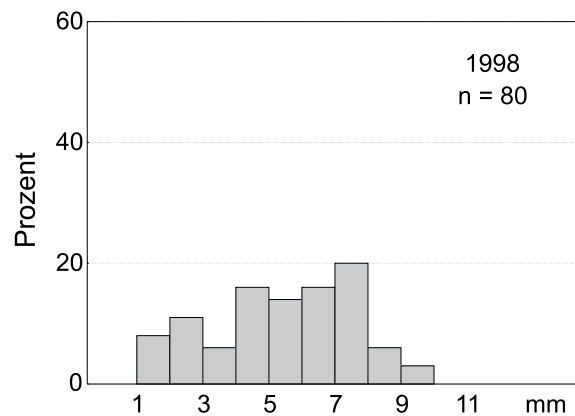
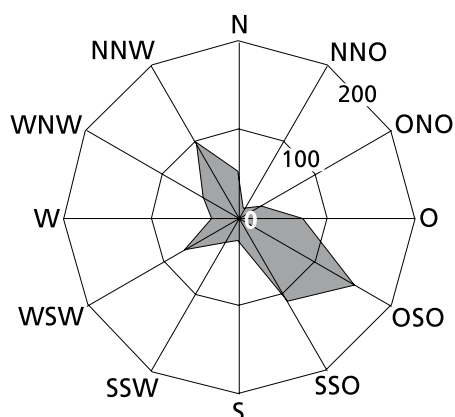


Abb. 4.6. Längen-Häufigkeitsverteilung juveniler *Cerastoderma* an drei Stellen mit >3000 Ind m<sup>-2</sup> im August 1998

drei Probestellen im mittleren Eulitoral befanden, ist es unwahrscheinlich, dass bessere Wachstumsbedingungen für den Größenunterschied verantwortlich waren. Vielmehr kam es an diesen Stellen vermutlich entweder zu ungewöhnlich geringer Predation oder besonders hoher Muschelanlieferung (Larven oder Juvenile), wodurch es vielen Individuen gelang, die kritische Größe zu überschreiten. Eine Hypothese für die unterschiedliche Rekrutierung nach dem strengen Winter lautet daher, dass *Cerastoderma* diese kritische Größe durch eine relativ robuste Schale schneller erreichte als die dünnwandigen *Macoma* und *Mya*. Ein erhöhter Schutz durch eine relativ robuste Schale könnte auch für *Mytilus* gelten, die ebenfalls eine hohe Rekrutierung nach dem strengen Winter zeigte (Hertlein pers. Mitt.). In Laborexperimenten mit juvenilen Strandkrabben *Carcinus maenas* als Räuber und 2-6 mm großen *Cerastoderma* und *Macoma* als Beute war allerdings *Cerastoderma* die bevorzugte Wahl (Jensen & Jensen 1985). Weitere Experimente mit verschiedenen Größenklassen und weiteren Predatoren wie Garnelen *Crangon crangon* sind notwendig, um die Hypothese zu testen.

Eine alternative Hypothese für den unterschiedlichen Rekrutierungserfolg nach dem strengen Winter ist artspezifische Anfälligkeit für passive Resuspension der juvenilen Muscheln in die Wassersäule. Im August 1996 wehte der Wind für diese Jahreszeit



ungewöhnlich häufig aus östlichen Richtungen (Abb. 4.7), wovon an 12 Tagen Windstärken  $\geq 4$  Beaufort erreicht wurden. Bei Ostwind sind die Ostküsten der Inseln Sylt und Rømø - wo sich alle Probestellen befanden - höherer Wellenenergie ausgesetzt. Diese Wellen wühlen das Sediment auf und

Abb. 4.7. Häufigkeit (in Stunden) verschiedener Windrichtungen auf Sylt im August 1996 nach Angaben der Wetterstation List, Deutscher Wetterdienst

könnten die im August noch kleinen Jungmuscheln erodiert und abtransportiert haben. Da *Macoma* und *Mya* deutlich anfälliger für passive Resuspension sind als *Cerastoderma* und *Mytilus* (Armonies 1996, Tabelle 3), könnte auch dieser Faktor die unterschiedliche Rekrutierung im Sommer und Herbst des Jahres 1996 erklären. Während *Cerastoderma* und *Mytilus* im Untersuchungsgebiet verblieben und aufgrund verminderter Predation hohe Dichten erreichten, wurden *Macoma* und *Mya* verstärkt in die Wassersäule verfrachtet und erlitten entweder hohe Mortalität oder wurden aus dem Untersuchungsgebiet heraustransportiert.

### **Schlussfolgerung**

Nach dem strengen Winter 1995/96 kam es zu der erwarteten hohen Rekrutierung bei *Cerastoderma*, jedoch nicht bei *Macoma* und *Mya*. Das Rekrutierungsmaximum am Anfang der Saison war bei keiner Art nach dem strengen Winter am höchsten, sondern nach dem milden Winter 1997/98. Daher konnte die Hypothese, dass erhöhte Eiproduktion nach strengen Wintern das Phänomen erhöhter Rekrutierung nach strengen Wintern erklärt, nicht bestätigt werden. Die hohe Rekrutierung von *Cerastoderma* resultierte aus relativ geringer Mortalität im Laufe des Sommers und unterstreicht die hohe Bedeutung von "post-settlement processes" für die Populationsdynamik von *Cerastoderma*. Während die Analyse von Längen-Häufigkeitsverteilungen verschiedener Jahre die Hypothese von verringerter epibenthischer Predation nach strengen Wintern unterstützt, wird der Faktor verringerter Raum- und Nahrungskonkurrenz als weniger bedeutend angesehen. Die Schlussfolgerungen über die Ursachen der hohen Rekrutierung bei *Cerastoderma* stimmen mit den Ergebnissen aus Kapitel 2 (Larvenangebot) und Kapitel 3 (Räuber-Ausschluss-Experimente) überein.

Der artspezifische Rekrutierungserfolg im Jahr 1996 zeigte, dass es nach strengen Wintern nicht zwangsläufig bei allen Muschelarten zu außergewöhnlich hoher Rekrutierung kommen muss. Nach dem strengen Winter kam es aus ungeklärten Gründen bei *Macoma* und *Mya* zu höherer Mortalität als bei *Cerastoderma*. Dies könnte seine Ursache in artspezifischer Anfälligkeit für passive Verdriftung haben. Außerdem schlage ich vor die Hypothese zu prüfen, dass *Macoma* und *Mya* aufgrund einer dünneren Schale generell eine bevorzugte Beute für epibenthische Predatoren darstellen.



## 5. Mortalität juveniler *Cerastoderma edule* im Winter

### Mortality of juvenile *Cerastoderma edule* in winter

**Zusammenfassung** Bei der kälteempfindlichen Herzmuschel *Cerastoderma edule* kommt es in strengen Wintern regelmäßig zu Massensterben eulitoralener Teilpopulationen. Bei juvenilen *Cerastoderma* kann es jedoch auch in weniger strengen Wintern lokal zu erheblichen Mortalitäten kommen. So war im milden Winter 1998/99 die Mortalitätsrate an den meisten Probestellen zwar gering, an einer Probestelle führte wahrscheinlich Predation durch Vögel jedoch zur Vernichtung der Jungmuscheln. Im mäßigen Winter 1996/97 führte vermutlich eine dreiwöchige Frostperiode zu einer durchschnittlichen Mortalität von 94%. Es wird deshalb postuliert, dass die Etablierung eines Jahrganges von zwei kritischen Phasen bestimmt wird: Der Rekrutierung im ersten Sommer und dem Überleben des ersten Winters. Beide Phasen tragen maßgeblich zum fleckenhaften Verbreitungsmuster von *Cerastoderma* bei.

**Abstract** After severe winters the cold sensitive cockle *Cerastoderma edule* regularly suffers mass extinctions in the intertidal zone. In addition, juvenile cockles may locally suffer high mortalities also during less severe winters. For example during the mild winter of 1998/99 the mortality rate was low at most sampling stations but at one station the juveniles were eliminated, most likely by bird predation. An average observed mortality rate of 94% after the moderate winter of 1996/97 has probably been caused by a frost period of three weeks. It is therefore suggested that the establishment of strong cockle year classes depends on two critical phases: the recruitment in the first summer and the survival of the first winter. Both phases contribute considerably to the patchy distribution pattern of *Cerastoderma*.

## Einleitung

Die Herzmuschel *Cerastoderma edule* ist im Wattenmeer ein weit verbreiteter Bewohner des Eulitorals und des flachen Sublitorals. Als Filtrierer von Phytoplankton und als Beute von Krebsen, Fischen und Vögeln ist *Cerastoderma* ein wichtiges Verbindungsglied in der Nahrungskette des Ökosystems Wattenmeer (Verwey 1981). Die Populationsdynamik von *Cerastoderma* zeigt auffällige interannuelle Schwankungen von Abundanz und Biomasse (Thamdrup 1935; Smidt 1951; Beukema 1979; Beukema et al. 1983; Reise 1985). Zum einen werden diese Schwankungen mit stark wechselhafter Rekrutierung im Sommerhalbjahr erklärt (Beukema 1982, 1992a), zum anderen mit hoher Mortalität in strengen Wintern. Zu Massensterben von eulitoralen *Cerastoderma* kam es z.B. im Winter 1928/29 (Blegvad 1929; Smidt 1944), im Winter 1941/42 (Smidt 1944), im Winter 1946/47 (Smidt 1951; Kristensen 1957), im Winter 1978/79 (Beukema 1979; Dörjes 1980; Figge et al. 1980; Reise 1985) und im Winter 1995/96 (Strasser et al. eingereicht). Überlebt eine Generation die kritische Phase des ersten Sommers und kommt es nicht zu strengen Wintern, dominiert dieser Jahrgang häufig die Gesamtpopulation in den Folgejahren (Reise 1985).

Nach dem strengen Winter 1995/96 kam es in der Sylt-Rømø Bucht zu hoher Rekrutierung von *Cerastoderma* mit einer mittleren Abundanz von 900 Ind m<sup>-2</sup> im Oktober (siehe Kapitel 4). Da der Winter 1996/97 nur mäßig kalt ausfiel (siehe Kapitel 1), rechnete ich mit geringer Wintermortalität. Im April 1997 betrug die mittlere Abundanz jedoch nur noch 56 Ind m<sup>-2</sup>. Eine ähnlich hohe Mortalität wurde nach einem milden Winter auch im niederländischen Wattenmeer beobachtet: Dort hatten nur 2% der juvenilen *Cerastoderma* den Winter 1990/91 überlebt, wofür es keine einleuchtende Erklärung gab (Beukema 1993).

Welche Ursachen können zum Sterben juveniler *Cerastoderma* im Winter führen?

- 1) Als kälteempfindliche Art ist *Cerastoderma* durch Frostperioden gefährdet (siehe oben).
- 2) Auch Winterstürme können zur Mortalität beitragen (Hancock & Urquhart 1964). Vor allem im Winter ist Auswaschung und passiver Transport möglich, da sich *Cerastoderma* bei niedrigen Temperaturen schlechter eingraben kann (Kristensen 1957).
- 3) Unter den biotischen Faktoren ist Predation in Betracht zu ziehen. Während in der Sylt-Rømø Bucht dekapode Krebse und Fische im Winter nur relativ geringe Abundanzen aufweisen (Hermann et al. 1998), sind karnivore Vögel zahlreich vertreten (Nehls et al. 1997; Nehls & Scheiffarth 1998).
- 4) Hohe Parasitierungsgrade mit Trematoden können das Eingraben der Tiere verhindern und so zu hohen Mortalitäten führen (Lauckner 1984).

Für die Untersuchung der Ursachen des stark wechselhaften Rekrutierungserfolges eulitoraler Muscheln wurden in dieser Arbeit bislang "pre- and post-settlement processes" im Sommerhalbjahr betrachtet (Kapitel 2-4). In diesem Kapitel untersuche ich die relative Bedeutung verschiedener "post-settlement processes" für die Populationsdynamik juveniler *Cerastoderma* im Winterhalbjahr. Dazu wurde die Abundanzdynamik juveniler *Cerastoderma* an Stellen hoher Dichte ( $>1000$  Ind  $m^{-2}$ ) im milden Winter 1998/99 verfolgt. Wenn Frostperioden zu Mortalität führen, sollte es zu einer abrupten Abnahme der Abundanzen lebender *Cerastoderma* kommen, wobei die toten Muscheln als intakte Doppelschalen zunächst im Gebiet verbleiben. Stürme würden ebenfalls eine abrupte Abnahme lebender *Cerastoderma* bewirken, wobei die fehlenden Individuen allerdings in andere Gebiete transportiert würden. Predation und Parasitismus könnten sowohl zu einem abrupten als auch allmählichen Rückgang der Abundanzen führen. Während bei Mortalität durch Parasitismus intakte Schalen im Gebiet verbleiben würden, könnte Predation zu Fraßspuren in Form von Schalenresten führen. Zusätzlich zu diesen Beobachtungen wurde die Hypothese, dass Abundanzrückgänge von *Cerastoderma* im Laufe eines Winters auf Predation durch Vögel zurückzuführen sind, mit Hilfe von Ausschluss-Experimenten getestet.

Mit Hilfe der gewonnenen Erkenntnisse über die Mortalitätsfaktoren im milden Winter 1998/99 werden dann Rückschlüsse auf die Ursachen der Mortalität im mäßigen Winter 1996/97 gezogen.

## **Material und Methoden**

### **Beprobung juveniler *Cerastoderma***

Zur Untersuchung der Mortalitätsrate juveniler *Cerastoderma* im mäßigen Winter 1996/97 wurden im Oktober 1996 und im April 1997 insgesamt 30 Stellen entlang von zehn Transekten in der Sylt-Rømø Bucht mit Hilfe eines "global positioning system" (Garmin GPS 50) aufgesucht und beprobt (gerade Linien in Abb. 5.1). Jedes Transekt bestand aus je einer Probestelle in Ufernähe, im mittleren Gezeitenbereich und in Nähe der Niedrigwasserlinie. Von im Spülsaum befindlichen Anhäufungen leerer Doppelschalen juveniler *Cerastoderma* wurden Stichproben zur Größenbestimmung entnommen.

Für eine detailliertere Untersuchung der Mortalitätsfaktoren juveniler *Cerastoderma* im milden Winter 1998/99 wurden im Oktober/November 1998 vier Stellen mit Dichten  $>1000$  Ind  $m^{-2}$  ausgewählt. Drei Stellen lagen vor Rømø, eine im Königshafen von Sylt (Abb. 5.1). Alle Stellen befanden sich zwischen 0,0 m und -0,5 m NN. Die Abundanzdynamik der Herzmuscheln wurde an diesen vier Stellen etwa 14tägig bis Ende April 1999 verfolgt.

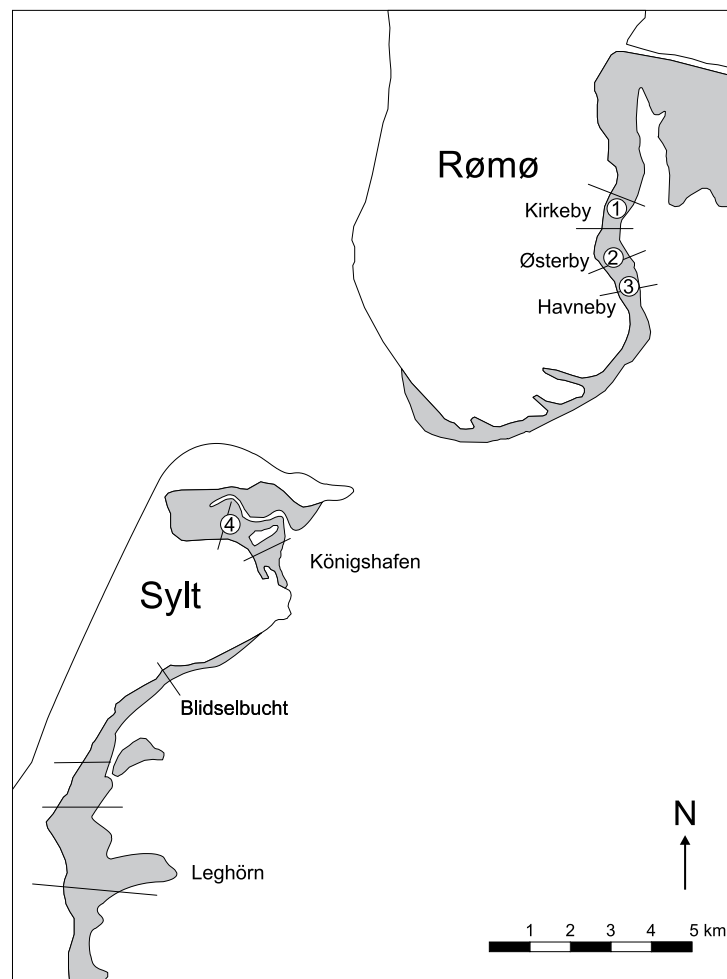


Abb. 5.1. Lage der 30 Probestellen entlang von zehn Transekten (gerade Linien) im Winter 1996/97 und der vier Probestellen (1-4) im Winter 1998/99 in der Sylt-Rømø Bucht. Die schattierten Bereiche kennzeichnen das Eulitoral

In beiden Wintern wurden je Probestelle vier zufällig ausgewählte Unterproben in einem Umkreis von 100 m<sup>2</sup> entnommen. Die beprobte Fläche betrug in der Regel 284 cm<sup>2</sup>, im April 1997 dagegen 434 cm<sup>2</sup>. Das Sediment wurde mindestens 3 cm tief mit einer Handschaufel entnommen und im Freiland durch ein Sieb der Maschenweite 1 mm gespült. Im Labor wurde der Siebrest in Schalen überführt und die Herzmuscheln von Hand aussortiert, gezählt und mit Hilfe von Millimeterpapier auf 1 mm genau vermessen. Im Winter 1998/99 wurden auch leere Doppelschalen quantifiziert sowie Schalen, bei denen nur eine Schalenhälfte zerbrochen war.

### Vogel-Ausschluss-Experimente

Zur Untersuchung des Einflusses von Vögeln auf die Mortalität juveniler Herzmuscheln wurden zwischen November 1998 und April 1999 Vogel-Ausschluss-Experimente durchgeführt. Jedes Experiment bestand aus drei unterschiedlichen Behandlungen der Untersuchungsfläche. In einer Behandlung wurde Vögeln der Zugang zur

Untersuchungsfläche verwehrt. Drahtgitter einer Fläche von 1225 cm<sup>2</sup> (35 \* 35 cm) und einer Maschenweite von 5 mm wurden an den äußeren Ecken mit Eisenhaken etwa 3 cm horizontal über dem Wattboden installiert (Abb. 5.2A). In einer weiteren Behandlung wurden die Eisenhaken ohne Gitter im Boden verankert, sodass Vögel freien Zugang zur Untersuchungsfläche hatten (Abb. 5.2B). Auf den Kontrollflächen wurden weder Gitter noch Haken installiert. Es wurden sechs Experimente mit einer Laufzeit von jeweils zwei bis vier Wochen durchgeführt. Bei Ende der Experimente wurden auf einer Fläche von 284 cm<sup>2</sup> die Herzmuscheln wie oben beschrieben quantifiziert. Im November und Dezember 1998 wurde je ein Experiment im Königshafen durchgeführt, im Dezember 1998, März und April 1999 bei Havneby sowie im März 1999 bei Østerby. Die Experimente wurden in der Regel mit sechs Parallelen durchgeführt, im November 1998 nur mit vier Parallelen. Alle statistischen Berechnungen wurden mit Hilfe der Varianzanalyse (ANOVA) durchgeführt, nachdem der Bartlett Chi-Quadrat-Test in allen Fällen eine Homogenität der Varianzen ergab (Underwood 1997). Für Post-Hoc Vergleiche wurde der Newman-Keuls-Test verwendet. Die statistischen Berechnungen erfolgten mit dem Programm Statistica (StatSoft 1997).

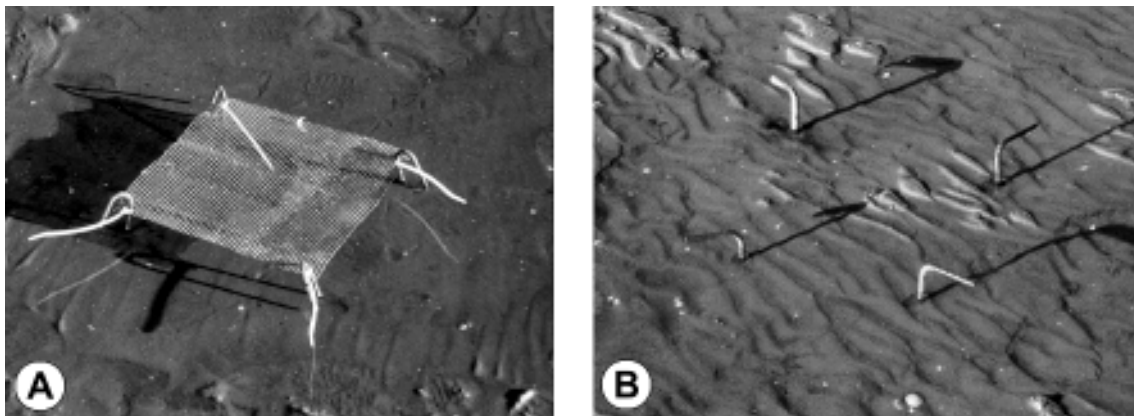


Abb. 5.2. Vogel-Ausschluss-Experimente. A: Drahtgitter (35 \* 35 cm, 5 mm Maschenweite), mit Eisenhaken 3 cm über dem Boden installiert. B: Flächen mit Eisenhaken, aber ohne Gitter

## Ergebnisse

### Mortalität von *Cerastoderma* im mäßigen Winter 1996/97

Nach dem strengen Winter 1995/96 kam es zu einer starken Rekrutierung von *Cerastoderma* im Eulitoral der Sylt-Rømø Bucht (siehe Kapitel 4). Im Oktober 1996 betrug die mittlere Abundanz der 30 Probestellen 898 Ind m<sup>-2</sup> mit einem Maximalwert von 6550 Ind m<sup>-2</sup>. Die mittlere Größe der Muscheln betrug 8,7 mm  $\pm$  SD 1,86 mm (n = 3346). Bis Ende April 1997 reduzierte sich die mittlere Herzmuschelabundanz auf 56 Ind m<sup>-2</sup>, was einer Mortalitätsrate von 94% entspricht. An fast allen Stellen

wurden  $<100$  Ind  $m^{-2}$  gefunden. Lediglich im unteren Eulitoral auf dem Leghörn befanden sich noch  $1160$  Ind  $m^{-2}$ . Jedoch war auch hier die Mortalität relativ hoch (82%). Im April 1997 befanden sich in den Spülsäumen vor Sylt und Rømø größere Mengen leerer intakter Doppelschalen juveniler *Cerastoderma*. Diese Schalen hatten die gleiche Größe ( $8,7$  mm  $\pm$  SD  $1,73$  mm,  $n = 1087$ ) wie die lebenden Muscheln im Oktober 1996, sodass es sich hierbei wahrscheinlich um Individuen des Jahrgangs 1996 handelte, die vermutlich durch Frost oder Stürme getötet wurden. Im mäßigen Winter 1996/97 erfolgte Eisbildung auf den Wattflächen der Sylt-Rømø Bucht in einer intensiven Kältephase mit überwiegend östlichen Winden zwischen dem 21.12.1996 und dem 13.1.1997. Die Wassertemperatur sank in dieser Zeit bis auf fast  $-3$  °C ab (Abb. 5.3). Während des übrigen Winters blieben die Wattflächen eisfrei. Zwischen Oktober und April gab es zwei Stürme der Windstärke 9 Beaufort (6.11.1996, 11.4.1997) und einen Sturm der Windstärke 10 Beaufort (29.10.1996). Die Wassertemperatur betrug an diesen Tagen  $7^{\circ}\text{C}$  oder mehr.

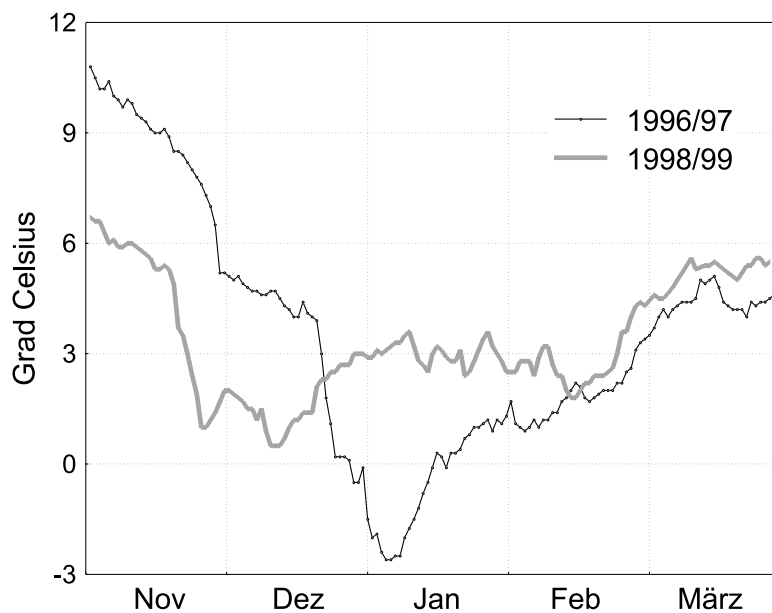


Abb. 5.3. Wassertemperatur bei List im Winter 1996/97 und im Winter 1998/99

### **Abundanzverlauf juveniler *Cerastoderma* im milden Winter 1998/99**

Im Herbst 1998 betrug die Abundanz von juvenilen *Cerastoderma*  $4000$ - $5000$  Ind  $m^{-2}$  an den drei Beprobungsstellen vor Rømø und etwa  $1000$  Ind  $m^{-2}$  an der Stelle im Königshafen (Abb. 5.4). Vor Rømø hatte *Cerastoderma* eine mittlere Größe von  $10,6$  mm  $\pm$  SD  $1,59$  ( $n = 1604$ ), im Königshafen von  $12,3$  mm  $\pm$  SD  $2,05$  mm ( $n = 115$ ). Während es im Königshafen, bei Havneby und bei Østerby zu einer signifikanten Abnahme der Herzmuschelabundanz zwischen November 1998 und April 1999 kam (t-test,  $p < 0,001$ ), unterschieden sich die Abundanz bei Kirkeby nicht signifikant voneinander (t-test,  $p = 0,39$ ). Im Königshafen kam es im Verlauf des Winters zu

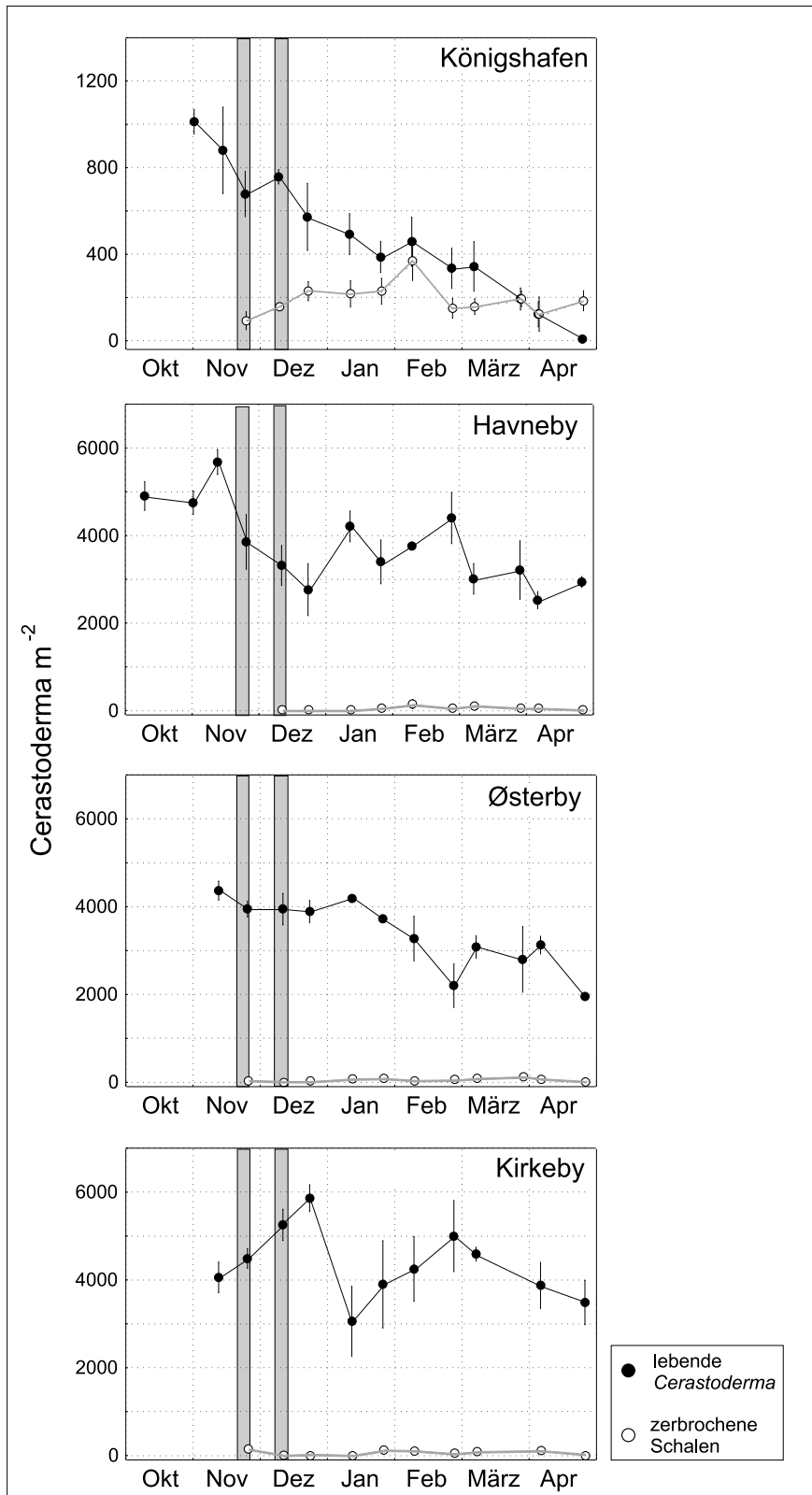


Abb. 5.4. Mittlere Abundanz  $\pm$  Standardfehler lebender juveniler *Cerastoderma* und Schalen mit einer zerbrochenen Hälfte an vier Probestellen im Königshafen und vor Rømø zwischen Oktober 1998 und April 1999. Schattierte Bereiche kennzeichnen Frostperioden. Zu beachten ist die unterschiedliche Skalierung

einer kontinuierlichen Abnahme der Abundanzen, die zur vollständigen Auslöschung der Teilpopulation im April 1999 führte. Bei Havneby und Østerby nahmen die Abundanzen im Verlauf des Winters zwar um 40% und 55% ab, im April waren aber immer noch etwa 3000 bzw. 2000 Ind m<sup>-2</sup> vorhanden. Bei Kirkeby waren im April 1999 fast ebenso viele *Cerastoderma* vorhanden (3500 Ind m<sup>-2</sup> = 86%) wie im November 1998 (4050 Ind m<sup>-2</sup>).

Die Abundanzen von Schalen mit einer zerbrochenen Schalenhälfte stiegen im Königshafen zwischen November 1998 und Februar 1999 auf fast 400 Schalen m<sup>-2</sup> an und blieben bis April 1999 konstant bei etwa 180 Schalen m<sup>-2</sup>. Die drei Stellen vor Rømø wiesen in der Regel weniger als 100 zerbrochene Schalen m<sup>-2</sup> auf. Die Abundanzen intakter, leerer Doppelschalen blieb bei allen vier Stellen meist unter 100 Schalen m<sup>-2</sup>. In den Spülsäumen von Sylt und Rømø wurden keine auffälligen Mengen leerer Doppelschalen gefunden.

Im milden Winter 1998/99 fielen die Wassertemperaturen nicht unter 0 °C (Abb. 5.3). Dennoch kam es auf den Wattflächen zu lokaler Eisbildung während zweier Frostperioden vom 19.-25. November und 6.-12. Dezember (schattierte Bereiche Abb. 5.4). Unterhalb des Eises blieb aber stets eine ungefrorene Wasserschicht. Während der ersten Frostperiode war die Stelle bei Kirkeby eisbedeckt, während der zweiten Eisperiode die Stelle im Königshafen. Am 5. Februar 1999 kam es zu einem Sturm der Windstärke 9 Beaufort. Die Wassertemperatur betrug zu diesem Zeitpunkt 2,4 °C. Weder der Sturm noch die Frostperioden beeinflussten den Abundanzverlauf der juvenilen *Cerastoderma* (Abb. 5.4).

### **Predationseffekte im milden Winter 1998/99**

Im November traten signifikante Unterschiede im Vogel-Ausschluss-Experiment im Königshafen auf (ANOVA;  $F = 20,36$ ;  $df = 2, 9$ ;  $p < 0,001$ ). Dieser Unterschied beruhte auf niedrigeren Herzmuschelabundanzen auf den Flächen mit Vogelzugang als auf den Flächen wo Vögel ausgeschlossen waren (Newman-Keuls-Test,  $p < 0,01$ ) (Abb. 5.5). Mit 757 Ind m<sup>-2</sup> waren auf den Kontrollflächen 28% weniger *Cerastoderma* vorhanden als unter den Schutzgittern (1048 Ind m<sup>-2</sup>). In fünf weiteren Vogel-Ausschluss-Experimenten im Königshafen, bei Havneby und bei Østerby gab es keine signifikanten Unterschiede ( $p > 0,05$ ) zwischen den Behandlungen.



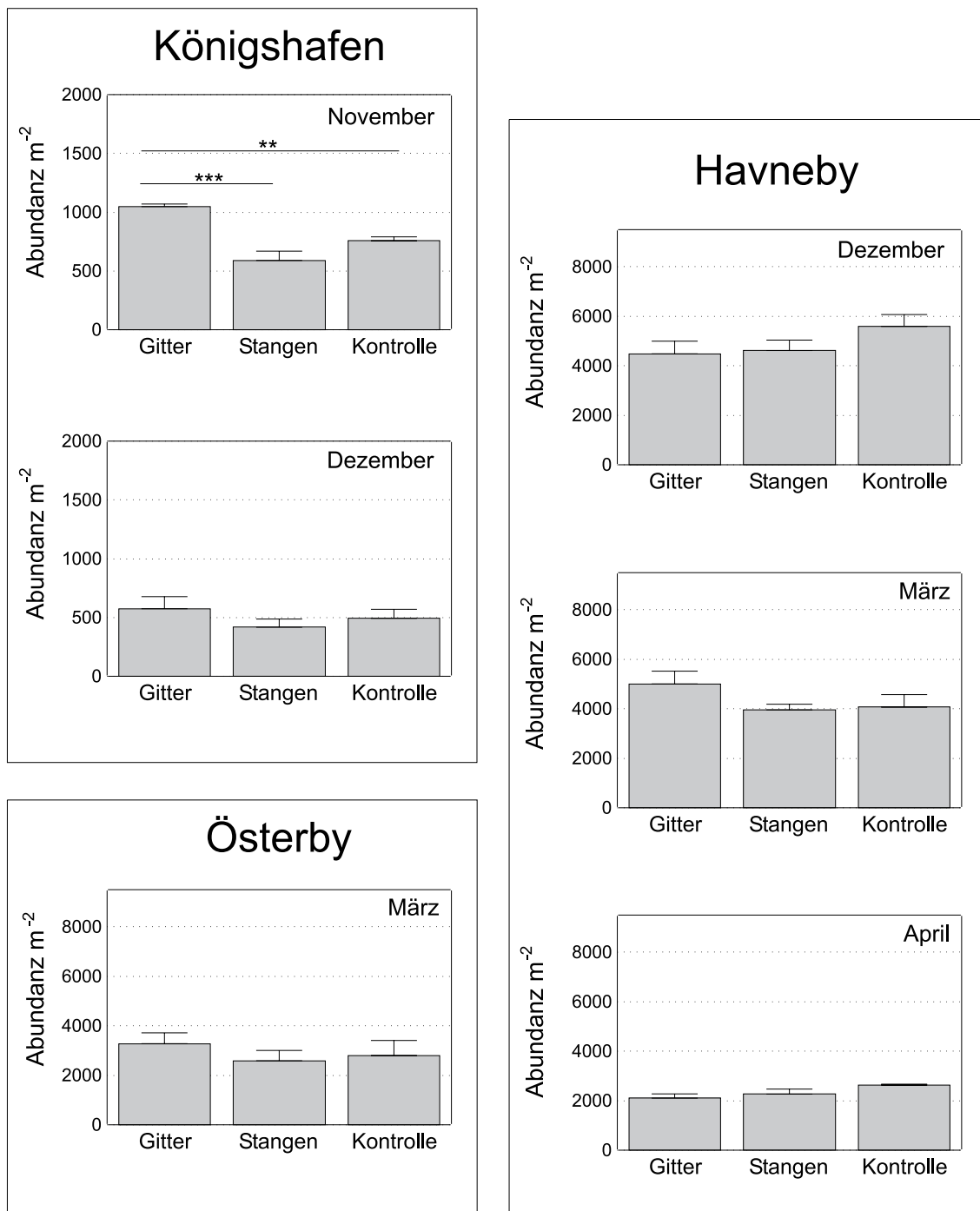


Abb. 5.5. Mittlere Abundanz + Standardfehler von *Cerastoderma* in Vogel-Ausschluss-Experimenten im Königshafen, Havneby und Østerby. Die Experimentdauer betrug zwei bis drei Wochen bei vier oder sechs Replikaten pro Behandlung. Gitter: Vögel hatten keinen Zugang zur Probefläche; Stangen und Kontrolle: Vögel hatten Zugang zur Probefläche. \*\* =  $p < 0,01$ ; \*\*\* =  $p < 0,001$

## Diskussion

### Mortalität im milden Winter 1998/99

Generell steigt die Überlebensrate von *Cerastoderma* im Winter mit zunehmender Temperatur (Beukema 1985). Daher war im milden Winter 1998/99 mit einer relativ niedrigen Mortalität zu rechnen. Die Überlebensraten von 45% bis 86% in Rømø entsprechen im Wesentlichen den Überlebensraten von ca. 25% bis 70% in vergleichbar milden Wintern im niederländischen Wattenmeer (Beukema 1985, Abb. 2a). Die Auslöschung der Teilpopulation im Königshafen zeigt allerdings, dass relativ hohe Wintertemperaturen keine Gewähr für das Überleben sind.

Eine Beeinträchtigung von *Cerastoderma* durch Parasiten (Lauckner 1971) kann ausgeschlossen werden, da der Parasitierungsgrad gering war (Polte pers. Mitt.). Während Eisbildung und Sturm auch keinen Einfluss auf die Abundanzdynamik von *Cerastoderma* hatten, weisen das Räuber-Ausschluss-Experiment im November und der relativ hohe Anteil an zerbrochenen Schalen daraufhin, dass die Herzmuscheln im Königshafen wahrscheinlich von Vögeln gefressen wurden. Da die adulten Strandkrabben *Carcinus maenas* im Winter ins Sublitoral abwandern (Klein Breteler 1976b), können sie nicht für die zerbrochenen Schalen verantwortlich sein.

Die Form der Schalenreste mit intaktem Umbo und nur einer zerbrochenen Hälfte ist typisch für Fraßspuren des Austernfischers (Hancock & Urquhart 1965, Tafel 8). Zwar fressen Austernfischer bevorzugt ein- und mehrjährige *Cerastoderma* (Drinnan 1957; Hancock & Urquhart 1965; Brown & O'Connor 1974), bei Nahrungsknappheit können sie ihr Spektrum aber auf Juvenile ausweiten (O'Connor & Brown 1977). Da Miesmuscheln im Königshafen nur entlang der Niedrigwasserlinie vorkommen und mehrjährige *Cerastoderma* selten waren, standen sie im mittleren und oberen Eulitoral als Nahrungsalternativen nicht zur Verfügung. Unter den karnivoren Vögeln, die im Königshafen vorkommen, bricht nur der Austernfischer die Schale mit seinem Schnabel auf, sodass eine intakte und eine zerbrochene Schalenhälfte zurück bleibt. Enten und Möwen verschlucken die Muscheln dagegen im Ganzen und zerbrechen sie im Muskelmagen (Meire 1993). Ausgeschiedene Muschelfragmente wurden im gesamten Winter zahlreich an der Probestelle im Königshafen angetroffen. Da ich bei Niedrigwasser in der Nähe der Probestelle im Königshafen im gesamten Winter kleinere Ansammlungen an Austernfischern, Brandenten und Silbermöwen beobachtete, sind sie vermutlich die Ursache der Wintermortalität der juvenilen *Cerastoderma*. Eiderenten, die im Winter zahlreich im äußeren Königshafen anzutreffen sind (Nehls et al. 1997), könnten zusätzlich bei Hochwasser im Königshafen gefressen

haben. Da Knutts erst Ende März vor Sylt Rast machten, kommen sie als Räuber in den ersten Wintermonaten nicht in Frage.

Die vollständige Vertilgung der Herzmuscheln ist überraschend, da Vögel Muschelpopulationen normalerweise nur teilweise konsumieren (siehe Review von Meire 1993). Dies kann mit dem sinkenden Nutzen/Kosten Verhältnis bei geringer Nahrungsdichte erklärt werden. Für Ringelgänse konnte z.B. gezeigt werden, dass die Nahrungsaufnahme unprofitabel wird, sobald das Nahrungsangebot (Seegras) eine gewisse Dichteschwelle unterschreitet (Evans & Dugan 1984). Die Tiere nutzen dann entweder ein anderes Größenspektrum, andere Futterarten oder suchen andere Nahrungsgebiete auf. Horwood & Goss-Custard (1977) geben für Austernfischer eine profitable Dichteschwelle von 50-100 einjähriger *Cerastoderma* pro m<sup>2</sup> an. Allerdings zeigen die ausgeschiedenen Muschelfragmente, dass Austernfischer nur für einen Teil der Predation im Königshafen verantwortlich waren. Möglicherweise haben Austernfischer nur bis zu einer bestimmten Dichteschwelle zu der Herzmuschelmortalität beigetragen. Der Anteil der Schalen mit einer zerbrochenen Hälfte stieg bis Mitte Februar kontinuierlich an (Abb. 5.4). Zu diesem Zeitpunkt betrug die Abundanz der lebenden *Cerastoderma* noch 400 Ind m<sup>-2</sup>. Danach kamen keine weiteren Schalen mit einer zerbrochenen Hälfte hinzu, obwohl die Abundanz der lebenden Muscheln weiter abnahm. Die Vertilgung der restlichen Herzmuscheln könnte dann durch Fraß von Brandenten und Möwen hervorgerufen worden sein. Im Gegensatz zum Austernfischer sind diese Arten nicht auf Muscheln spezialisiert (Goethe 1983a,b; Hulscher 1983). Durch ihr relativ breites Nahrungsspektrum wird ein unprofitabler Nahrungsschwellenwert daher nicht durch eine einzige Futterart festgelegt. Stoßen die Vögel bei der Nahrungssuche auf juvenile Herzmuscheln, nehmen sie diese aber vermutlich auch mit auf.

Es stellt sich die Frage, warum die Teilpopulation im Königshafen vollständig vernichtet wurde, während die dichteren Teilpopulationen vor Rømø keine Fraßspuren aufwiesen. Eine höhere Konsumtion durch Vögel im Königshafen als in der übrigen Sylt-Rømø Bucht wurde auch von Scheiffarth & Nehls (1997) beobachtet. Sie erklärten dieses Ergebnis (i) mit der geringen Größe des Königshafens, (ii) dem großen Anteil an höher liegenden Wattflächen, die länger trocken fallen und (iii) nahe gelegenen Rastplätzen. Während im Königshafen großräumige Rastplätze bei der Insel Uthörn, der Salzwiese im Gröning (Nehls & Tiedemann 1993) und dem Lister Koog (Dernedde 1992) vorhanden sind, fehlen vergleichbare Strukturen in Nähe der Probestellen vor Rømø. Für Knutts ist zwar bekannt, dass sie mehrere 10 km<sup>2</sup> absuchen können und ihnen dadurch ein gutes Nahrungsgebiet kaum entgeht (Zwarts et al. 1992),

allerdings lehnen sie *Cerastoderma* als Nahrung ab, solange *Macoma balthica* in ausreichenden Mengen vorhanden ist (Zwarts & Blomert 1992). Tatsächlich war *Macoma* in der Sylt-Rømø Bucht zumindest im Herbst 1998 in ähnlich hohen Dichten vorhanden wie *Cerastoderma* (siehe Kapitel 4).

### **Mortalität im mäßigen Winter 1996/97**

Während im milden Winter 1998/99 die meisten Probestellen nur geringe Mortalität aufwiesen (<55%), betrug die durchschnittliche Mortalitätsrate im mäßigen Winter 1996/97 94%. Lediglich eine Stelle wies noch eine hohe Abundanz von über 1000 Ind m<sup>-2</sup> auf. Jedoch war die Mortalität mit 82% auch an dieser Stelle relativ hoch. Zwar wurde der Einfluss von Vögeln in diesem Winter nicht speziell untersucht, dennoch ist unwahrscheinlich, dass sie einen großen Anteil an der hohen Mortalität hatten. Zum einen können die großen Mengen leerer, intakter Doppelschalen in den Spülsäumen von Sylt und Rømø nicht durch Vogelpredation verursacht worden sein. Zum anderen erlitt *Cerastoderma* entlang der gesamten Ostküste der Sylt-Rømø Bucht hohe Verluste. Die Untersuchungen aus dem milden Winter lassen jedoch vermuten, dass Predation durch Vögel nur lokal und unter besonderen Gegebenheiten zu einer hohen Mortalität führt. Zwar wurde eine erhebliche großräumige Dezimierung von *Cerastoderma* durch Winterpredation von Vögeln 1991 im niederländischen Wattenmeer beobachtet (Beukema 1993). Jedoch war in diesem Jahr das Nahrungsangebot dort infolge schlechter Rekrutierung und hoher Befischung außergewöhnlich gering. Im Gegensatz dazu stand *Cerastoderma* im Herbst 1996 durch die hohe Rekrutierung in großen Mengen zur Verfügung, sodass Nahrungsmangel für die Vögel ausgeschlossen werden kann.

Obwohl der Winter 1996/97 insgesamt nur mäßig kalt war, gab es doch eine intensive Kältephase mit Eisbildung auf den Wattflächen von Ende Dezember bis Mitte Januar, in der die Wassertemperatur fast bis auf -3 °C absank (Abb. 5.3). Gleichzeitig vorherrschende Ostwindlagen verstärkten den Kälteeinfluss auf die Muscheln, weil ablandige Winde die Zeit der Wasserbedeckung in der Sylt-Rømø Bucht verkürzen. Da trockenliegende *Cerastoderma* in Experimenten bereits Temperaturen von -1,8 °C nicht mehr tolerierten (Kristensen 1957), kann diese Kälteperiode durchaus zum Tod der meisten Herzmuscheln geführt haben, die dann im Laufe des Winters an die Küste gespült wurden. Die Stelle auf dem Leghörn, an der auch nach dem Winter noch mehr als 1000 Ind m<sup>-2</sup> vorhanden waren, zeichnete sich durch ihre besondere Lage im unteren Eulitoral in einer Senke zwischen einer Miesmuschelbank

und einer sandigen Erhöhung aus. Durch die Senke konnte möglicherweise eine ungefrorene Wasserschicht zwischen Eis und Boden bestehen bleiben, die ein vollständiges Einfrieren der Muscheln verhinderte. Eine kurze Frostperiode im Februar 1954 führte auch im niederländischen Wattenmeer zu großflächiger Mortalität von *Cerastoderma* (Kristensen 1957). Auch dort überlebte *Cerastoderma* an einigen wenigen Stellen.

Eine alternative Erklärungsmöglichkeit für die hohen Wintermortalitäten und die angespülten Schalen ist Ausspülung der Muscheln bei starken Stürmen (Kreger 1940; Hancock & Urquhart 1964). Thamdrup (1935) beobachtete "Massenwanderungen" von *Cerastoderma*, die im starken Gezeitenstrom über den Wattboden rollten. Bei Wassertemperaturen von unter 2 °C können sich freigelegte *Cerastoderma* nicht mehr eingraben (Kristensen 1957) und sind daher anfällig für passiven Transport. Allerdings betrug die Wassertemperatur zur Zeit der Stürme (Windstärke 9-10 Beaufort) mehr als 7 °C und bei diesen Temperaturen graben sich die Muscheln bereits innerhalb von 7-30 Minuten wieder ein (Kristensen 1957). Außerdem führte im milden Winter 1998/99 ein Sturm der Stärke 9 Beaufort selbst bei einer Wassertemperatur von 2 °C nicht zur Verfrachtung der Muscheln. Es ist daher wenig wahrscheinlich, dass die hohe Mortalität von *Cerastoderma* in Winter 1996/97 durch Stürme verursacht wurde. Da die Muscheln im Herbst 1996 nur gering parasitiert waren (Polte pers. Mitt.) scheidet dieser Mortalitätsfaktor aus.

### Schlussfolgerung

Nach dem strengen Winter 1995/96 kam es in der Sylt-Rømø Bucht großflächig zu einer starken Rekrutierung von *Cerastoderma*. Diese Generation wurde jedoch im Winter 1996/97 vermutlich während einer dreiwöchigen Kälteperiode an den meisten Stellen stark dezimiert. Nur an wenigen geschützten Stellen konnte *Cerastoderma* in größeren Dichten überleben. Nach dem milden Winter 1997/98 kam es dagegen nur an wenigen Stellen zu einer hohen Rekrutierung. Während die Überlebensrate dieser Rekruten im Winter 1998/99 an den meisten Stellen hoch war, führte wahrscheinlich starke Vogelpredation in einem der Untersuchungsgebiete zur Vernichtung des Jahrganges.

Trotz des unterschiedlichen Verlaufes des ersten Lebensjahres wiesen die beiden Jahrgänge nach dem ersten Winter eine ähnliche mosaikartige Besiedlungsstruktur auf: Eine vorwiegend geringe Grunddichte mit vereinzelt eingestreuten Flecken mit hoher Dichte. Die Etablierung eines Jahrganges von *Cerastoderma* wird daher maßgeblich von zwei kritischen Phasen bestimmt: Dem Überleben des ersten Sommers und dem Überleben des ersten Winters (Abb. 5.6).

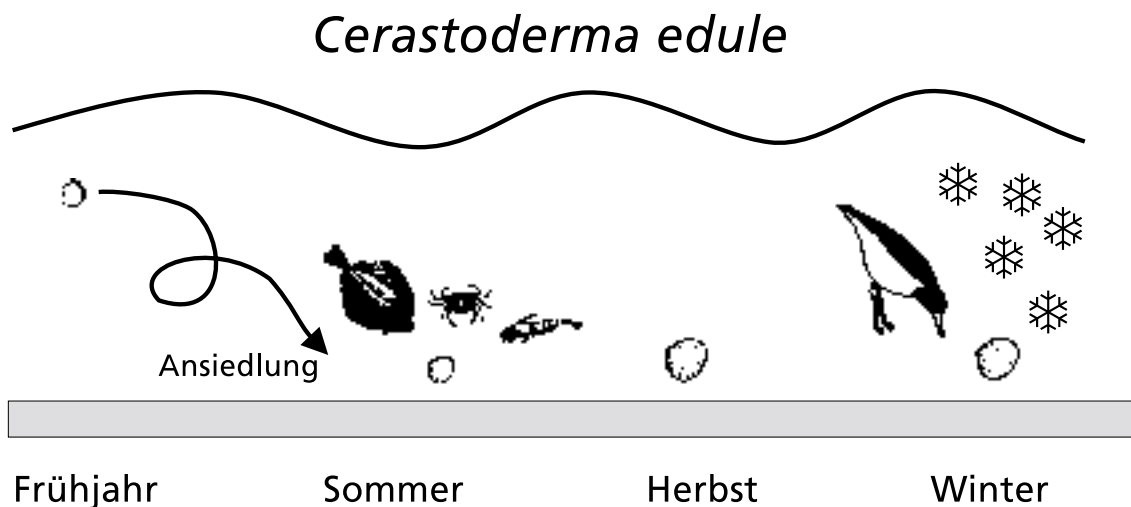


Abb. 5.6. Eine starke Herzmuschelgeneration kann sich entwickeln, wenn es ihr gelingt zwei kritische Phasen nach der Ansiedlung der Larven zu überstehen: 1) Im Sommer sind die juvenilen Muscheln Beute von Krebsen und Fischen. 2) Im Winter sind sie anfällig gegen Frost und können Vögeln zum Opfer fallen

## **6. Wiederbesiedlung eines eulitoraligen Sandwatts durch den Polychaeten *Lanice conchilega* nach dem strengen Winter 1995/96**

### **Recolonization of an intertidal sand flat by the polychaete *Lanice conchilega* after the severe winter of 1995/96**

**Zusammenfassung** Die Wiederbesiedlung eines eulitoraligen Sandwatts durch den Polychaeten *Lanice conchilega* wurde im Oddewatt des Sylter Königshafens untersucht, nachdem die eulitorale Teilpopulation durch den strengen Winter 1995/96 vernichtet wurde. Nach geringer Rekrutierung in den ersten beiden Jahren führte eine starke Rekrutierung im dritten Jahr zu einer vollständigen Erholung der Teilpopulation mit ähnlicher Besiedlungsdichte und Verteilung wie vor dem strengen Winter. Frühere Untersuchungen zeigten, dass sich die Larven von *Lanice* bevorzugt an den Röhren von Adulten ansiedeln. Allerdings erfolgte auch in Gebieten ohne Adulte eine hohe Rekrutierung, sodass die fördernde Wirkung durch Adulte für den Wiederbesiedlungsprozess von geringer Bedeutung war. Dagegen weist die Korrelation von Larvenabundanzen und Rekrutierung auf die hohe Bedeutung des Larvenangebotes für die Populationsdynamik von *Lanice* hin. Vermutlich war die Metapopulation von *Lanice* im Sylter Tidenbecken und im küstennahen Sublitoral in den ersten Jahren nach dem strengen Winter zu klein, um genügend Larven für die Wiederbesiedlung des Eulitorals zu produzieren. Diese hohe Bedeutung eines "pre-settlement process" für die Populationsdynamik ist auf Weichböden bislang eine Ausnahme.

**Abstract** The recolonization process of an intertidal sand flat by the polychaete *Lanice conchilega* has been studied on a sand flat called Oddewatt in Königshafen Bay after the intertidal population had been wiped out by the severe winter of 1995/96. Recruitment was low in the first two years after the severe winter. Due to high recruitment, the subpopulation fully recovered in the third year and reached a similar density and distribution pattern to that which was observed before the severe winter. Previous studies had shown that *Lanice* larvae settle preferentially at the tubes of adult conspecifics. However, the high recruitment in 1998 was also observed in areas devoid of adults, indicating that settlement facilitation by adult *Lanice* was of minor importance for the recolonization process. It can be assumed instead that larval supply was of high importance for the population dynamics since the recruitment pattern corresponded well with the larval abundance. Presumably, in the first two years, the metapopulation in the Sylt-Rømø tidal basin and in the coastal subtidal was too small to release sufficient numbers of larvae to bring about a successful recolonization of the intertidal zone. The high importance of a pre-settlement process is up till now an exception in the population dynamics of soft sediment organisms.

## Einleitung

Der Bäumchenröhrenwurm *Lanice conchilega* ist im Wattenmeer ein typischer Bewohner des Eulitorals und des flachen Sublitorals, wo er häufig in Flecken dichter Besiedlung vorkommt (Ziegelmeier 1969). *Lanice* baut eine charakteristische Röhre, die am oberen Ende eine Fransenkronenkrone trägt und wenige Zentimeter aus dem Sediment herausragt. Bevor *Lanice* zum Bodenleben übergeht, wird eine etwa zweimonatige Larvalperiode im Plankton durchlebt (Keßler 1963; Heimler 1981). Nach vier bis sechs Tagen baut sich die Larve eine Schleimröhre, mit deren Hilfe sie in der Wassersäule schwebt (Heimler 1981). Nach Keßler (1963) wird dieses Larvalstadium Aulóphora genannt.

*Lanice* gehört ebenso wie die Herzmuschel *Cerastoderma edule* zu den kälteempfindlichen Arten des Wattenmeeres (Beukema 1990). Während *Lanice* im Wattenmeer in einigen Jahren Abundanzen bis zu 1500 Ind m<sup>-2</sup> im Eulitoral (Wohlenberg 1937) und bis zu 10 000 Ind m<sup>-2</sup> im Sublitoral (Ziegelmeier 1952) erreicht, kommt es in strengen Wintern regelmäßig zur fast vollständigen Vernichtung von Beständen im Eulitoral und teilweise sogar im Sublitoral: Im Winter 1962/63 im Eulitoral der südeinglischen Küste (Crisp 1964) und im Sublitoral der Deutschen Bucht (Ziegelmeier 1964); im Winter 1978/79 im Eulitoral des niederländischen Wattenmeeres (Beukema 1979) und im Sublitoral des Weser Ästuars (Buhr 1981); im Winter 1995/96 im Eulitoral des niedersächsischen Wattenmeeres (Günther & Niesel 1999). Im niederländischen Wattenmeer führten alle überdurchschnittlich kalten Winter zum kompletten Verschwinden eulitoraler *Lanice* (Beukema 1979). Dadurch zeigte *Lanice* die höchste interannuelle Abundanzvariabilität unter den zehn häufigsten Arten des Makrozoobenthos (Beukema et al. 1983).

Trotz der hohen Bedeutung der Wintermortalität für die Populationsdynamik von *Lanice* wurde der Prozess der Wiederbesiedlung nach strengen Wintern bislang noch nicht detailliert untersucht. Nach dem strengen Winter 1995/96 ergab sich die Möglichkeit, das Wiederbesiedlungsmuster im Oddewatt des Königshafens zu verfolgen, da für dieses Gebiet eine Zustandsbeschreibung der Teilpopulation durch eine Kartierung aus dem Jahre 1995 vorlag (Pieloth 1996).

Die Populationsstruktur benthischer Organismen scheint auf Weichböden überwiegend von "post-settlement processes" wie epibenthischer Predation bestimmt zu werden, während "pre-settlement processes" wie Larvenverhalten oder Larvenangebot nur ein geringer Stellenwert beigemessen wird (Ólafsson et al. 1994). Dagegen ist an Felsküsten die hohe Bedeutung des Larvenangebotes vielfach belegt (z.B. Gaines & Roughgarden 1985; Bertness et al. 1992) und spielt besonders bei niedriger Rekrutierung eine wichtige Rolle (Todd 1998). Da es nach strengen Wintern auch bei *Lanice* oft zunächst nur zu geringer Rekrutierung kommt (Buhr 1981; Günther &



Niesel 1999), untersuche ich in diesem Kapitel die Bedeutung von zwei "pre-settlement processes", die das Wiederbesiedlungsmuster von *Lanice* bestimmen könnten. (1) Es wurde beobachtet, dass sich die Larven von *Lanice* bevorzugt an den Röhren der adulten Würmer ansiedeln (Carey 1987; Pieloth 1996; Heuers et al. 1998). Wenn die Wiederbesiedlung in erster Linie von diesem "facilitation-process" gesteuert wird, müsste die Rekrutierung im ersten Jahr besonders gering ausfallen, da nach dem strengen Winter sämtliche Adult-Röhren im Eulitoral vernichtet waren und die aus dem Sublitoral angelieferten Larven keine attraktiven Reize zur Ansiedlung fänden. In den Folgejahren käme es zu einem allmählichen Anstieg der Abundanzen. (2) Wie bereits in Kapitel 2 für die Muscheln untersucht, könnte die Rekrutierung eine Funktion des Larvenangebotes sein. Zur Untersuchung der Bedeutung des Larvenangebotes für die Wiederbesiedlung wurden zusätzlich zur Benthoskartierung auch die Larven von *Lanice* in den drei Jahren nach dem strengen Winter 1995/96 quantifiziert.

## **Material & Methoden**

### **Benthoskartierung**

Für die Untersuchung des räumlichen Ansiedlungsmusters von *Lanice* in den Jahren 1996 bis 1998 im Oddewatt des Königshafens wurde eine Kartierung aus dem Jahre 1995 (Pieloth 1996) wiederholt. Die Kartierungen erfolgten im Juli/August 1995, September 1996, Oktober/November 1997 und November 1998. Für die Kartierungen wurde das Oddewatt in ein Proberaster mit 206 Probestellen im Abstand von etwa 50 m eingeteilt (Abb. 6.1). Die Hälfte der Probestellen befand sich im oberen Bereich des Eulitorals (oberhalb -0,5 m Normalnull), 28 % im mittleren Bereich (-0,5 m bis -0,8 m), 12% im unteren Bereich (-0,8 m bis -1,0 m) und 10 % im flachen Sublitoral (unterhalb -1,0 m). Die Probestellen des Sublitorals waren nur bei Ostwindlagen zugänglich. An jeder Probestelle wurden die sichtbaren Fransenkronen der Röhren von *Lanice* in zehn zufällig verteilten Unterproben mit Hilfe eines Zählrahmens von 0,0625 m<sup>2</sup> gezählt. Die Zahl der Fransenkronen je Unterprobe wurde mit einem Korrekturfaktor multipliziert (Pieloth 1996). Die Korrekturfaktoren betragen 0,5 für <444 Kronen m<sup>-2</sup>, 0,7 für 444 - 1333 Kronen m<sup>-2</sup> und 0,8 für >1333 Kronen m<sup>-2</sup>. Der Mittelwert der zehn korrigierten Werte ergab dann die durchschnittliche Dichte von *Lanice* je Probestelle. Um plötzliche Populationsschwankungen zu erkennen, wurde - zusätzlich zur Kartierung - das Untersuchungsgebiet jedes Jahr mindestens einmal monatlich zwischen März und November aufgesucht.

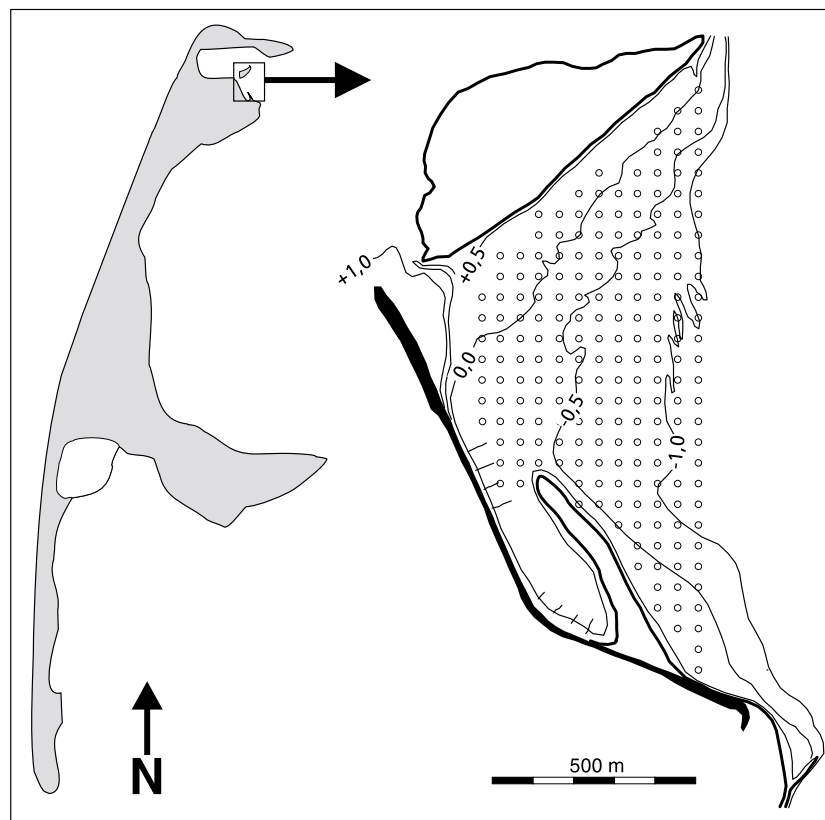


Abb. 6.1. Proberaster mit 206 Probestellen im Oddewatt des Königshafens. Isolinien kennzeichnen die Gezeitenhöhe (0,0 = Normalnull, -1,0 = Springtidenniedrigwasser)

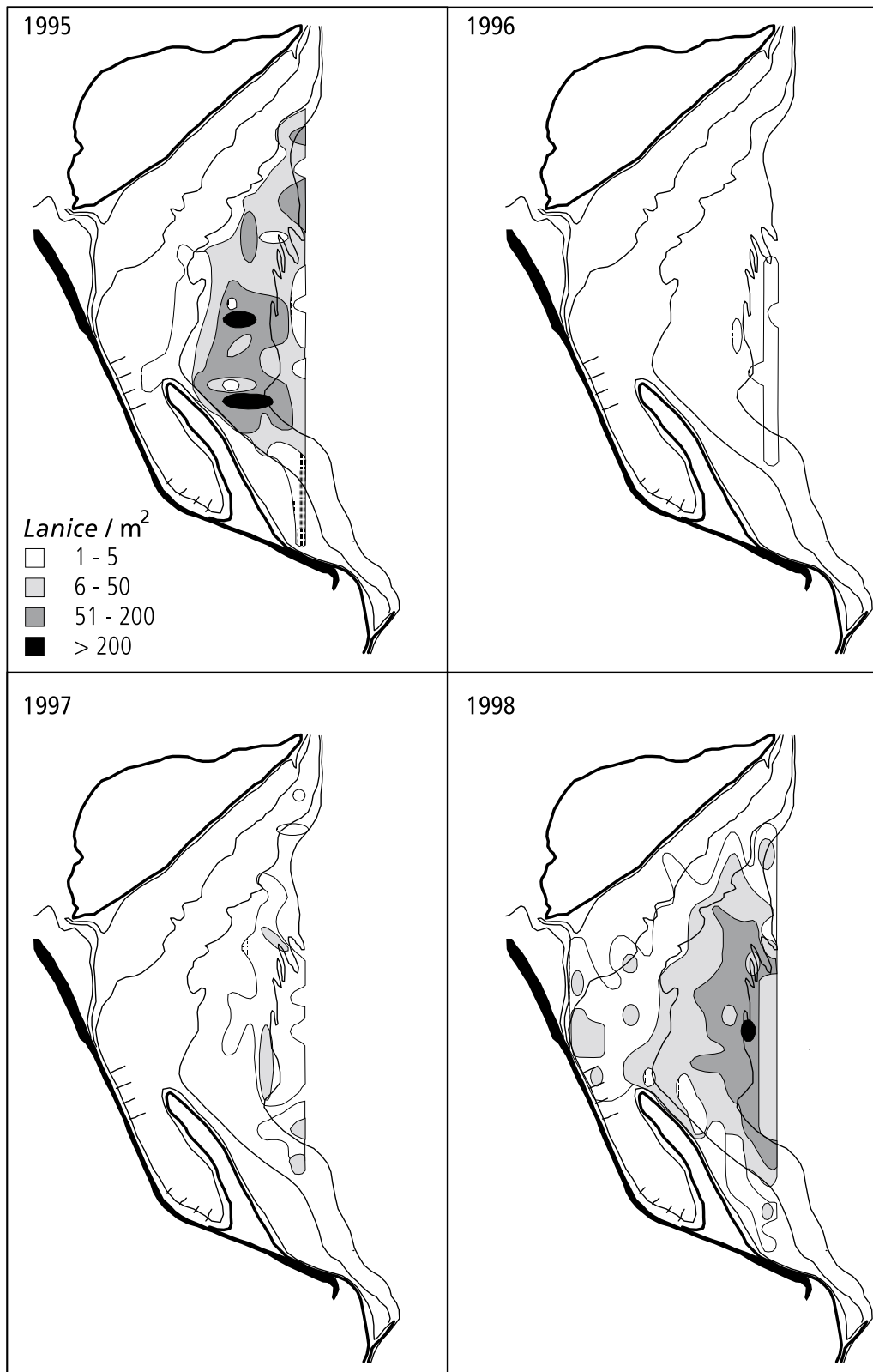
### Planktonprobenahme

Zur Quantifizierung der Aulóphora-Larven wurden Planktonschöpfproben (10 Liter, 40  $\mu\text{m}$  Sieb) im Zeitraum Mai 1996 bis Dezember 1998 überwiegend täglich vom Lister Fähranleger aus genommen. Für genauere Angaben zur Probenahme siehe Kapitel 2. Da der Durchmesser der jüngsten Röhre der Aulóphora etwa 150  $\mu\text{m}$  beträgt (Keßler 1963, Tafel 2), wurden auch die kleinsten Aulóphora-Larven erfasst.

### Ergebnisse

#### Besiedlungsmuster von *Lanice* vor und nach dem strengen Winter

Im Sommer vor dem strengen Winter 1995/96 war *Lanice* im gesamten Bereich des unteren und mittleren Eulitorals vertreten (Abb. 6.2). In dem fleckenhaften Verteilungsmuster dominierten die Dichtekategorien 6-50 Ind  $\text{m}^{-2}$  und 51-200 Ind  $\text{m}^{-2}$ . Die durchschnittliche Dichte im gesamten Gebiet betrug 23,5 Ind  $\text{m}^{-2}$ . In zwei Bereichen überstieg die Dichte 200 Ind  $\text{m}^{-2}$  bei einem Maximum von 350 Ind  $\text{m}^{-2}$ . Mehr als 98% aller kartierten Röhren befanden sich unterhalb -0,5 m NN.

Abb. 6.2. Verteilung von *Lanice* im Oddewatt vor und nach dem strengen Winter 1995/96

Der eulitorale Bestand wurde durch den Winter 1995/96 vermutlich vollständig zerstört. Die nach Abschmelzen des Eises im März 1996 noch aus dem Sediment ragenden Röhren wiesen keine Fransenkronen mehr auf. Bis Juni 1996 waren fast alle Röhren vollständig zerfallen. Im Sommer 1996 fand nur eine geringe Rekrutierung statt. Am Ende des Jahres 1996 wurden lediglich im Bereich der Niedrigwasserlinie vereinzelt Tiere gefunden (Abb. 6.2). Die mittlere Dichte betrug nur  $0,1 \text{ Ind m}^{-2}$  (Maximum  $4,8 \text{ Ind m}^{-2}$ ). Im Jahr 1997 konnte ein leichter Anstieg der *Lanice*-Rekrutierung und eine Ausbreitung des Siedlungsbereiches zum mittleren Bereich der Gezeitenzone hin verzeichnet werden. Die mittlere Dichte betrug mit  $0,9 \text{ Ind m}^{-2}$  (Maximum  $8,8 \text{ Ind m}^{-2}$ ) aber nur 4% der Dichte vor dem strengen Winter, sodass auch in diesem Jahr nur von einer geringen Rekrutierung gesprochen werden kann.

Im Juni 1998 beobachtete ich dagegen eine hohe Rekrutierung im Untersuchungsgebiet. Juvenile *Lanice* siedelten sowohl im unteren Eulitoral als auch im mittleren und oberen Eulitoral, wo bislang keine Röhren der Adulten vorhanden waren. Bei starken Ostwindlagen fielen auch Bereiche des Sublitorals trocken, die seewärts des Kartierungsgebietes lagen. Auch hier hatte eine starke Rekrutierung in Abwesenheit von adulten *Lanice* stattgefunden. Das Muster der Kartierung am Ende des Jahres 1998 wies dann weit gehende Übereinstimmung mit dem Muster vor dem strengen Winter auf (Abb. 6.2). Wiederum dominierten die Dichtekategorien  $6-50 \text{ Ind m}^{-2}$  und  $51-200 \text{ Ind m}^{-2}$  und der größte Teil der Röhren (91%) befand sich unterhalb  $-0,5 \text{ m NN}$ . Die mittlere Dichte von  $22,3 \text{ Ind m}^{-2}$  entspricht 95% der Dichte von 1995. Der Maximalwert betrug  $208 \text{ Ind m}^{-2}$ .

### **Angebot von Larven**

Die zunehmende Rekrutierung von *Lanice* im Oddewatt in den Jahren 1996 bis 1998 korrelierte mit den Larvenabundanzen am Lister Fähranleger. Nach dem strengen Winter wurde im gesamten Jahr nur eine Larve gefunden (Abb. 6.3). Im Jahr 1997 betrug die kumulierte Larvensumme bereits 185. Es wurden zwei Larvenpeaks im Juni registriert. Der Maximalwert betrug  $1800 \text{ Larven m}^{-3}$ . Im darauf folgenden Jahr 1998 erhöhte sich die kumulierte Larvensumme um etwa das 5fache auf 895. Der größte Teil der Larven erschien im Mai und Juni bei einem Maximalwert von  $7600 \text{ Larven m}^{-3}$ . Vereinzelt wurden Larven noch bis November gefunden.

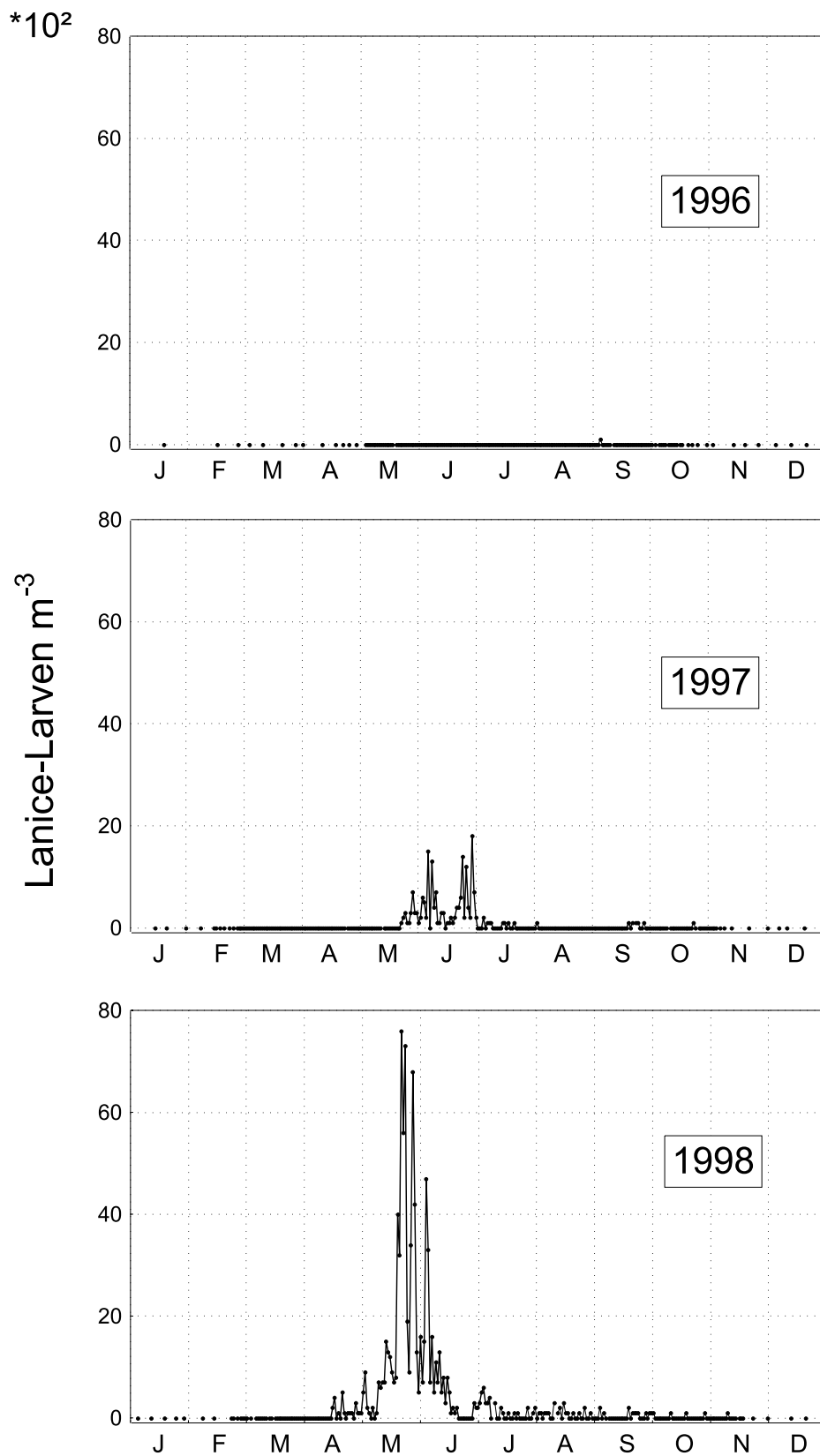


Abb. 6.3. Larvenabundanzen von *Lanice* in den Jahren 1996-1998 am Lister Fähranleger. Probenahme (10 Liter, 40  $\mu$ m Sieb) erfolgte jeweils innerhalb der Stunde vor Hochwasser

## Diskussion

### Verzögerte Wiederbesiedlung nach dem strengen Winter 1995/96

Die Vernichtung eulitoralischer Populationen von *Lanice* nach strengen Wintern ist ein bekanntes Phänomen (z.B. Crisp 1964; Beukema 1979; Günther & Niesel 1999). Allerdings wurde der Prozess der Wiederbesiedlung bislang noch nicht detailliert untersucht. Nach der Vernichtung von *Lanice* im Eulitoral des niedersächsischen Wattenmeeres durch den strengen Winter 1995/96 ist lediglich bekannt, dass sich die Bestände bis Herbst 1996 noch nicht vollständig erholt hatten (Günther & Niesel 1999). Nach der Zerstörung einer Massensiedlung von *Lanice* im Weser Ästuar durch den Winter 1978/79 hatte bis Ende der Untersuchung im Juli 1980 noch keine Wiederbesiedlung eingesetzt (Buhr 1981). Im Oddewatt dauerte es drei Jahre, bis sich die *Lanice* Population von der Auslöschung durch den Winter 1995/96 erholt hatte.

Die Hypothese, dass der Wiederbesiedlungsprozess in erster Linie durch die Förderung der Ansiedlung durch adulte *Lanice* gesteuert wird, kann nicht bestätigt werden. Die bevorzugte Ansiedlung der Larven an den Röhren der Adulten wurde zwar mehrfach beobachtet (Carey 1987; Pieloth 1996; Heuers et al. 1998), die Larven scheinen aber nicht zwingend auf die Unterstützung durch adulte *Lanice* angewiesen zu sein. Nach zwei Jahren mit geringer Rekrutierung kam es im dritten Jahr auch in denjenigen Gebieten zu einer hohen Rekrutierung, in denen bislang keine Adulten vorhanden waren. Experimentelle Untersuchungen zeigten, dass die bevorzugte Larvenansiedlung an Röhren nicht auf chemischen Anziehungstoffen der Adulten beruht, da sich die Larven auch an röhrenähnliche Strukturen wie Holz- und Metallstäbe (Heuers et al. 1998) oder Borsten von Kunststoffbesen (Pieloth 1996) ansiedeln. Im Oddewatt war allerdings selbst in Abwesenheit von röhrenähnlichen Strukturen oder anderen auffälligen epibenthischen Substraten eine hohe Rekrutierung möglich. Die Anwesenheit von adulten *Lanice* scheint auch im niederländischen Wattenmeer keine Voraussetzung für die Wiederbesiedlung des Eulitorals zu sein. Dort führten nicht nur alle überdurchschnittlich kalten Winter zur Vernichtung der *Lanice*-Bestände (Beukema 1979), sondern auch kurzzeitige Kälteperioden in überdurchschnittlich warmen Wintern (Beukema 1985). Trotz fehlender Adulttiere erreicht *Lanice* dort gewöhnlich bereits nach ein bis zwei Jahren wieder ähnliche Abundanzen wie vor der Auslöschung (Beukema 1990). Im Jahr nach dem strengsten Winter in diesem Jahrhundert (1946/47) wurden sogar ungewöhnlich viele Jungtiere von *Lanice* im niederländischen Wattenmeer beobachtet (Kristensen 1957).

Während das Wiederbesiedlungsmuster nicht mit der fördernden Wirkung von adulten *Lanice* erklärt werden kann, deutet die Korrelation von Larvenabundanzen und Rekrutierung auf eine hohe Bedeutung des Larvenangebotes für die Populationsdynamik von *Lanice* hin. Wenn es zur Auslöschung von eulitoralischen Populationen

sedentärer Polychaeten wie *Lanice* kommt, ist der Wiederbesiedlungsprozess auf die Produktion von Larven durch die überlebenden sublitoralen Populationen angewiesen. Der strenge Winter 1995/96 führte aber nicht nur zur Auslöschung von *Lanice* im Eulitoral, sondern auch zu einer starken Abnahme der Abundanzen im küstennahen Sublitoral (Armonies et al. 2000). Vermutlich war die gesamte Metapopulation von *Lanice* im Sylter Tidebecken und den küstennahen Bereichen zu klein, um in den ersten Jahren nach dem strengen Winter genügend Larven für eine Wiederbesiedlung des Eulitorals zu produzieren. Das fehlende Larvenangebot im ersten Jahr nach dem strengen Winter (Abb. 6.3) führte dann zum fast vollständigen Ausbleiben der eulitoralen Rekrutierung (Abb. 6.2). Erst die allmähliche Rückkehr von *Lanice* ins küstennahe Sublitoral im dritten Jahr nach dem strengen Winter (Armonies pers. Mitt.) bewirkte vermutlich die relativ hohe Larvenanlieferung in die Sylt-Rømø Bucht (Abb. 6.3), welche dann zur vollständigen Wiederbesiedlung des Eulitorals mit ähnlichen Abundanzen wie vor dem strengen Winter führte. Reduzierte Larvenabundanzen nach strengen Wintern wurden auch in anderen Gebieten beobachtet (Buhr 1981; Günther & Niesel 1999). Die relativ schnelle Wiederbesiedlung des Eulitorals im niederländischen Wattenmeer ist ein weiterer Hinweis für die hohe Bedeutung des Larvenangebotes für die Populationsdynamik von *Lanice*. Da die Wassertemperaturen im Winter im Wattenmeer von Südwesten nach Nordosten abnehmen, sind die negativen Auswirkungen strenger Winter auf kälteempfindliche Arten im westlichen Wattenmeer geringer als im nördlichen (Beukema et al. 1988). Wenn die sublitoralen *Lanice* wenig geschädigt werden, kann deren Larvenproduktion bereits in den ersten beiden Jahren nach strengen Wintern zu einer vollständigen Wiederbesiedlung des Eulitorals führen. Außerdem wird der westliche Teil des Wattenmeeres mit Larven von der südlichen Nordseeküste versorgt, wo die Wassertemperaturen selbst in strengen Wintern kaum unter 0 °C fallen (Beukema et al. 1988).

Mit maximalen Abundanzen von 350 Ind m<sup>-2</sup> (1995) bzw. 208 Ind m<sup>-2</sup> (1998) lag *Lanice* sowohl vor als auch nach dem strengen Winter deutlich unter der Tragfähigkeit des Untersuchungsgebietes. In den Jahren 1977-78 sowie 1990-1993 wurden Abundanzen von etwa 1000 Ind m<sup>-2</sup> erreicht (Reise pers. Mitt.) und auch im Jahr 1999 wurde eine dichtere Besiedlung des Eulitorals beobachtet.

### **Schlussfolgerung**

Die Population von *Lanice* konzentriert sich im Wattenmeer hauptsächlich auf das untere Eulitoral und das flache Sublitoral. Nach strengen Wintern kommt es häufig zur Vernichtung von eulitoralen Teilpopulationen und die Wiederbesiedlung hängt dann von der Anlieferung von Larven aus dem Sublitoral ab (Abb. 6.4). Die Populationsdynamik von *Lanice* im Oddewatt wird in erster Linie über die Menge der angelie-

ferten Larven als einem "pre-settlement process" gesteuert und nicht - wie bei den eulitoralischen Muscheln - über "post-settlement processes" wie epibenthische Predation oder Migration. Während die hohe Bedeutung des Larvenangebotes an Felsküsten für mehrere marine Arten belegt ist, stellt *Lanice* für Weichböden bislang einen Sonderfall dar. Warum "post-settlement" Faktoren wie epibenthische Predation in der Populationsdynamik von *Lanice* im Oddewatt nur eine relativ geringe Rolle spielen, wurde bislang nicht untersucht. Möglicherweise bietet aber die Wohnröhre und die tiefe Siedlungsweise besonders guten Schutz gegenüber Feinden wie Seesterne, Strandkrabben, Plattfischen (Ziegelmeier 1952; Buhr 1979) sowie Vögeln wie Brachvogel, Rotschenkel und Möwen (Boere & Smit 1983a, b; Petersen & Exo 1999).

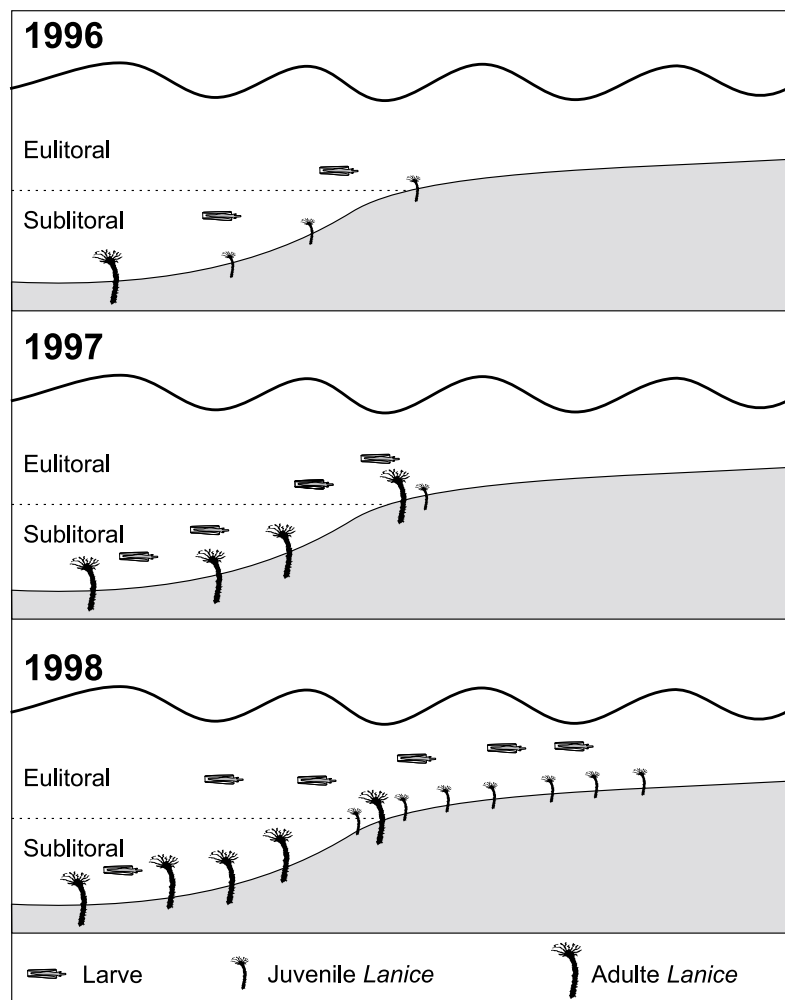


Abb. 6.4. Modell über den Verlauf der Wiederbesiedlung des Eulitorals im Oddewatt durch *Lanice* nach Auslöschung des Bestandes im strengen Winter 1995/96. In den Jahren 1996 und 1997 erfolgte auf Grund geringer Larvenanlieferung nur eine schwache Rekrutierung. Erst 1998 war die Metapopulation im küstennahen Sublitoral groß genug, um genügend Larven für eine hohe Rekrutierung im Eulitoral zu produzieren



## Gesamtdiskussion

### Der Untersuchungsansatz

Der Anlass zu dieser Untersuchung war der Winter 1995/96, der gemessen an der Dauer der Eisbedeckung zu den 10 strengsten dieses Jahrhunderts an der deutschen Nordseeküste gehört (Kapitel 1). In der Vergangenheit kam es nach ähnlich strengen Wintern oft zu außergewöhnlich hohen Rekrutierungen der Muscheln *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, *Mya arenaria* und *Mytilus edulis* (z.B. Bahr 1950; Smidt 1951; Beukema 1982; Reise 1987a; Möller & Rosenberg 1983), jedoch sind die Ursachen dieses Phänomens bislang nicht geklärt. Durch den strengen Winter 1995/96 ergab sich daher die Gelegenheit zu untersuchen, welche Faktoren für die hohen Muschelrekrutierungen verantwortlich sind. Mit dem mäßigen Winter 1996/97 und dem milden Winter 1997/98 folgten zwei geeignete Vergleichswinter, denn dadurch konnte eine große Bandbreite möglicher Winterausprägungen untersucht werden.

Generell wird die Populationsstruktur benthischer Organismen mit pelagischen Larven durch Faktoren vor und nach dem Übergang zum Bodenleben (pre- and post-settlement processes) bestimmt (Tab. G.1). Basierend auf bisherigen Forschungsergebnissen könnten sowohl "pre-" als auch "post-settlement processes" zu hohen Muschelrekrutierungen führen. Daraus resultierte die Notwendigkeit, benthische und pelagische Untersuchungen miteinander zu verknüpfen.

Tabelle G.1. Einige pelagische und benthische Faktoren mit potenziell hohem Einfluss auf die Populationsstruktur von benthischen Organismen mit pelagischen Larven in Küstenregionen

Pre-settlement processes	Post-settlement processes
Ei- oder Larvenproduktion	Epibenthische Predation
Hydrographische Einflüsse	Intra- und interspezifische Konkurrenz
Planktische Predation	Biologische und physikalische Störungen
Planktisches Nahrungsangebot	Parasitismus und Krankheiten
Larvenqualität	Migration und Drift
Larvenverhalten	
Adult-Larven-Interaktionen	

Als "pre-settlement process" könnte z.B. die erhöhte Eiproduktion von *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mytilus* nach strengen Wintern (Honkoop & van der Meer, 1997, 1998; Beukema et al. 1998) zu hoher Rekrutierung führen. Außerdem könnte die durch filtrierende adulte Muscheln hervorgerufene Larvenmortalität nach strengen Winter reduziert sein (André & Rosenberg 1991), da adulte Muscheln in strengen Wintern hohe Mortalitäten erleiden können (Blegvad 1929; Smid 1944; Crisp 1964; Ziegelmeier 1964; Dörjes 1980; Strasser et al. eingereicht). Andere "pre-settlement processes" wurden zwar bislang nicht explizit mit hohen Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern in Verbindung gebracht, wären aber ebenfalls denkbar. So könnte z.B. die Larvenmortalität nach strengen Wintern auch durch verringerte planktische Predation oder ein besseres Nahrungsangebot verringert sein. Im Rahmen dieser Arbeit war es nicht möglich, alle potenziell wichtigen Prozesse zu untersuchen. Statt gezielt einen der möglichen Prozesse herauszugreifen und andere zu vernachlässigen, entschied ich mich, einen Faktor zu untersuchen, der sowohl die Prozesse Eiproduktion als auch zum Teil planktische Mortalität integriert: das Larvenangebot. Wenn "pre-settlement processes" einen wesentlichen Anteil an hohen Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern haben, sind auffällige Signale in Form von erhöhtem Larvenangebot nach dem strengen Winter 1995/96 im Vergleich zu den beiden milderen Wintern 1996/97 und 1997/98 wahrscheinlich. Diese Vorgehensweise hatte zudem den Vorteil, dass mit nur einer Beprobungsmethode sowohl alle Muschelarten als auch die Larven des epibenthischen Räubers *Carcinus maenas* erfasst werden konnten. Eine hochfrequente (tägliche) Probenahme im Sommerhalbjahr sollte gewährleisten, dass auch kurzfristige Abundanzänderungen erfasst würden. Es sei allerdings darauf hingewiesen, dass Larvenmortalitäten als Folge des Fraßdruckes durch adulte Muscheln nur in Kombination mit benthischen Untersuchungen bewertet werden können (siehe unten).

Als "post-settlement process" könnte verringerte epibenthische Predation zu hohen Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern beitragen (Reise 1985), da die beiden bedeutenden Muschelpredatoren *Carcinus* und *Crangon crangon* nach strengen Wintern später und in geringerer Zahl auf den Wattflächen erscheinen als nach milderen Wintern (Beukema 1991, 1992b). Diese Hypothese wurde mit Hilfe von Räuber-Ausschluss-Experimenten in zwei Sedimenttypen im Königshafen getestet. Dabei wurden Predationseffekte nach dem strengen Winter mit Predationseffekten nach den beiden milderen Wintern verglichen. Diese nur lokal durchführbaren Experimente wurden mit großräumigen Muschelkartierungen entlang eines etwa 20 km langen Küstenstreifens kombiniert. Dadurch wurden Fehler vermieden, die entstehen können, wenn nicht repräsentative lokale Phänomene auf größere Maßstäbe übertragen werden. Zudem ist bekannt, dass Migration einen bedeutenden Einfluss auf das Verteilungsmuster juveniler Muscheln haben kann (Armonies 1996). Aus diesem Grunde wurden bei den Muschelkartierungen sowohl unterschiedliche Gezeitenni-

veaus des Eulitorals berücksichtigt als auch die Möglichkeit der Abwanderung ins Sublitoral untersucht. Wenn verringerte epibenthische Mortalität einen bedeutenden Beitrag zu hohen Rekrutierungen nach strengen Wintern leistet, muss die benthische Mortalität im Laufe eines Jahres geringer sein als nach mildereren Wintern. Deshalb wurde - ebenfalls großräumig unter Berücksichtigung verschiedener Gezeitenstufen - auch die saisonale Abundanzdynamik juveniler Muscheln verfolgt. In der Kopplung von Untersuchungen des Larvenangebotes mit Untersuchungen der Muschelrekrutierung kurz nach der Ansiedlung lassen sich dann auch Rückschlüsse auf die Bedeutung der oben erwähnten Larvenmortalität durch filtrierende adulte Muscheln ziehen. Ist beispielsweise das Larvenangebot nach dem strengen Winter relativ gering, die Rekrutierung kurz nach der Ansiedlung dagegen relativ hoch, könnte dies ein Hinweis auf geringeren Fraßdruck durch die adulten Muscheln sein.

Durch die Entscheidung, umfangreiche mikroskalige Benthosexperimente mit makroskaligen Kartierungen bei gleichzeitiger Berücksichtigung der saisonalen Dynamik zu verbinden, mussten an anderer Stelle Kompromisse eingegangen werden. So war es z.B. nur möglich, drei der vier häufigen Muschelarten angemessen zu untersuchen. Die Rekrutierung von *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* konnte mit der gleichen Methodik untersucht werden, da sie gemeinsam auf den Wattflächen vorkommen. Dagegen siedeln sich juvenile *Mytilus* bevorzugt auf *Mytilus*-Bänken an. Die Untersuchung der Rekrutierung von *Mytilus* hätte somit eine eigenständige Methodik erfordert, was im Rahmen dieser Arbeit jedoch zeitlich nicht leistbar war.

Abstriche mussten auch bei der Prüfung einer weiteren "post-settlement"-Hypothese zur Erklärung hoher Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern gemacht werden. Da infolge von hoher Wintermortalität die Wattflächen nach strengen Wintern in der Regel relativ gering besiedelt sind, könnte auch verringerte Raum- bzw. Nahrungskonkurrenz zu hohen Muschelrekrutierungen führen (Möller & Rosenberg 1983). Aus zwei Gründen habe ich zugunsten von Experimenten zur verringerten epibenthischen Predation auf die detaillierte Untersuchung des Faktors Konkurrenz verzichtet. Zum einen wurden Konkurrenzphänomene bei Muscheln bisher vor allem an der schwedischen Westküste beobachtet (Möller & Rosenberg 1983; Möller 1986), wo die Muschelabundanzen oft um ein bis zwei Zehnerpotenzen höher liegen als im Wattenmeer. Konkurrenz tritt jedoch selten auf, solange die Tragfähigkeit des Lebensraums nicht erreicht wird (Reise 1985). Zum anderen sind durch die fleckenhafte Besiedlung von *Cerastoderma* (Reise & Lackschewitz 1998) und *Mya* (Strasser et al. 1999) in der Sylt-Rømø Bucht Konkurrenzphänomene vor allem an diesen Stellen dichter Besiedlung zu erwarten. Die hohen Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern treten jedoch weiträumig auf und es erscheint daher fraglich, ob der Faktor Konkurrenz im Wattenmeer das Potenzial besitzt, die hohen Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern zu erklären.

Der Anspruch dieser Arbeit liegt zum einen darin, einen Beitrag zur Klärung der Ursachen starker Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern zu leisten. Diese spezielle Fragestellung spiegelt jedoch gleichzeitig eine allgemeine Diskussion in der Populationsökologie wider, die in gleichem Maße auch andere Organismengruppen betrifft: Die relative Bedeutung von "pre- and post-settlement processes" für die Populationsstruktur benthischer Organismen mit pelagischen Larven (Ólafsson et al. 1994). Exemplarisch wurde daher auch die Rekrutierung des Polychaeten *Lanice conchilega* nach dem strengen Winter und den beiden mildereren Wintern untersucht. Der Untersuchungsansatz wies dabei Parallelen zur Erforschung der Ursachen der wechselhaften Muschelrekrutierungen auf. Auch bei *Lanice* wurden benthische und pelagische Untersuchungen gekoppelt, indem über drei Jahre eine hochfrequente Planktonbeprobung und eine Benthoskartierung durchgeführt wurden. Allerdings war es für *Lanice* im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich, die Bedeutung einzelner "post-settlement processes" wie epibenthischer Predation zu prüfen. So integrierte die Quantifizierung des Larvenangebots die vorausgegangenen "pre-settlement processes" und die Benthoskartierung die zwischen Ansiedlung und Rekrutierung wirkenden "post-settlement processes".

Im Folgenden soll zunächst auf die Ursachen von hohen Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern eingegangen werden. Daran anschließend wird unter Berücksichtigung der beiden Arten *Cerastoderma* und *Lanice* die relative Bedeutung von Faktoren vor und nach der Ansiedlung auf Weichböden diskutiert.

### **Ursachen hoher Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern**

Gemessen an der Dauer der Eisbedeckung war der Winter 1995/96 ähnlich streng wie der Winter 1978/79 (Strübing 1996a). Da es im Sommer 1979 im Wattenmeer zu hohen Rekrutierungen der Muschelarten *Cerastoderma*, *Macoma*, *Mya* und *Mytilus* kam (Reichert & Dörjes 1980; Madsen 1982; Reise 1987a; Beukema 1992a), rechnete ich auch 1996 mit hohen Muschelrekrutierungen der vier Arten. Der Rekrutierungserfolg in der Sylt-Rømø Bucht zeigte 1996 jedoch artspezifische Unterschiede. Während im Sommer 1996 sowohl im Eulitoral als auch im Sublitoral eine hohe Rekrutierung von *Cerastoderma* festgestellt wurde, fiel die Rekrutierung von *Macoma* und *Mya* unerwartet niedrig aus (Kapitel 4). Bei *Mytilus* kam es ebenfalls zu erhöhter Rekrutierung (Hertlein pers Mitt.). Im Folgenden wird daher zunächst für *Cerastoderma* und *Mytilus* diskutiert, welche Faktoren zu der erhöhten Rekrutierung im Jahr 1996 geführt haben und welche Schlussfolgerungen sich daraus für das generelle Phänomen hoher Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern ableiten lassen. Anschließend werden die abweichenden Ergebnisse bei *Macoma* und *Mya* erörtert.

### ***Cerastoderma* und *Mytilus***

Im Sommer 1996 erfolgte bei *Cerastoderma* sowohl im Eulitoral als auch im Sublitoral die erwartete hohe Rekrutierung. Wenn Faktoren vor der Ansiedlung wie erhöhte Eiproduktion oder verminderte planktische Predation für die hohe Sommerrekrutierung von *Cerastoderma* verantwortlich gewesen wären, hätten auch das Larvenangebot und die Rekrutierung am Anfang der Saison erhöht sein müssen. Jedoch war sowohl das Larvenangebot von *Cerastoderma* (Kapitel 2) als auch die Rekrutierung am Anfang der Saison (Kapitel 4) nach dem strengen Winter 1995/96 geringer als nach dem milden Winter 1997/98. Tatsächlich war die hohe Rekrutierung nach dem strengen Winter aber eine Folge verringerter benthischer Mortalität im Laufe des Sommers, also eines "post-settlement process" (Kapitel 4). Damit scheidet auch der "pre-settlement process" verringerten Fraßdruckes durch filtrierende adulte Muscheln (André & Rosenberg 1991) als Erklärung für die hohe Rekrutierung von *Cerastoderma* aus.

Die verringerte Mortalität war aus drei Gründen wahrscheinlich durch verminderte epibenthische Predation verursacht:

1. Nach dem strengen Winter führte das späte Erscheinen der Larven von *Carcinus* zu einer zeitlichen Entkopplung im Auftreten der Larven von *Carcinus* und *Cerastoderma* (Kapitel 2). Dadurch hatte *Cerastoderma* im Benthos einen Wachstumsvorsprung vor *Carcinus*.
2. Räuber-Ausschluss-Experimente im Königshafen zeigten, dass die epibenthische Predation nach dem strengen Winter geringer war als nach zwei milderen Wintern (Kapitel 3). Dies führte im Königshafen zu erhöhter Rekrutierung.
3. *Cerastoderma* erreichte nach dem strengen Winter eine Größe von 7-8 mm, während nach den milderen Wintern nur wenige Individuen über eine Größe von 3 mm anwachsen (Kapitel 3 und 4). Vermutlich konnte *Cerastoderma* nach dem strengen Winter seinen Fressfeinden entwachsen.

Alternativ könnte die geringere benthische Mortalität auf verringerte Raum- oder Nahrungskonkurrenz zurückzuführen sein, da nach strengen Wintern oft weniger Organismen die Wattflächen bevölkern (Möller & Rosenberg 1983). Jedoch waren die Wattflächen auch nach dem mäßigen Winter 1996/97 nur gering von möglichen Raum- und Nahrungskonkurrenten wie adulten *Cerastoderma* oder *Lanice conchilega* besiedelt (Kapitel 5 und 6). Dennoch kam es 1997 nur zu geringer Rekrutierung (Kapitel 4). Deshalb messe ich dem Faktor Konkurrenz eine untergeordnete Rolle bei.

Bei *Cerastoderma* sprechen demnach alle Teilaspekte dafür, dass die hohe Rekrutierung nach dem strengen Winter 1995/96 in erster Linie durch verminderte epibenthische Predation als einem Faktor nach der Ansiedlung verursacht wurde. Die verrin-

gerte epibenthische Predation ist wahrscheinlich eine Folge der zeitlichen Entkopplung von Räuber und Beute gewesen. Da das verspätete zeitliche Auftreten von *Carcinus* bzw. *Crangon* auch nach anderen strengen Wintern beobachtet wurde (Klein Breteler 1976a; Pihl & Rosenberg 1982; Beukema 1991, 1992b), kommt dem Faktor verminderter epibenthischer Predation wahrscheinlich auch für das generelle Phänomen hoher Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern eine Schlüsselrolle zu.

Allerdings fällt auf, dass das Ausmaß der hohen Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern sehr unterschiedlich ausfallen kann. So betrug die mittlere Rekrutierung von *Cerastoderma* 1996 in der Sylt-Rømø Bucht etwa 3000 Ind m<sup>-2</sup> am Anfang der Saison und etwa 900 Ind m<sup>-2</sup> bis zum Ende der Saison. Dagegen wurden nach anderen strengen Wintern auch Rekrutierungen von *Cerastoderma* in der Größenordnung 10<sup>4</sup> bis 10<sup>5</sup> Ind m<sup>-2</sup> beobachtet (Smidt 1951; Reise 1987a; Obert & Michaelis 1991). Es erscheint denkbar, dass die Höhe des Rekrutierungserfolges nach strengen Wintern über das Larvenangebot modifiziert wird. So legten z.B. Modellrechnungen über die Ansiedlung von *Cerastoderma* im Wash-Estuar in England den Schluss nahe, dass das Larvenangebot stark von windinduzierten Strömungen beeinträchtigt wird (Young et al. 1996, 1998). Je nach Windrichtung zur Zeit des Hauptlarvenaufkommens könnten sich in einem Jahr mehr Larven in der Sylt-Rømø Bucht befinden als in anderen. Das Larvenangebot in der Sylt-Rømø Bucht könnte aber auch generell relativ niedrig sein, wenn die Populationsstärke von *Cerastoderma* im Einzugsgebiet der Bucht niedriger ist als in anderen Wattgebieten. Regional vergleichende Untersuchungen zur Populationsstärke von *Cerastoderma* sind mir jedoch nicht bekannt.

Im Rahmen dieser Arbeit konnte bei *Mytilus* nach dem strengen, dem mäßigen und dem milden Winter nur das Larvenangebot quantifiziert werden. Wie bei *Cerastoderma* gab es keine Hinweise darauf, dass die hohe Rekrutierung nach dem strengen Winter durch "pre-settlement processes" wie erhöhter Eiproduktion verursacht wurde, da auch hier das Larvenangebot nach dem strengen Winter 1995/96 geringer war als nach dem milden Winter 1997/98 (Kapitel 2). Die zeitliche Entkopplung von Muschellarven und *Carcinus*-Larven traf auch auf *Mytilus* zu und dies führte wahrscheinlich auch zu verringerter epibenthischer Predation. Dieses Ergebnis unterstützt die Vermutung, dass auch die hohen Muschelrekrutierungen von *Mytilus* nach strengen Wintern wesentlich auf den "post-settlement process" verringerter epibenthischer Predation zurückzuführen sind.

### **Macoma und Mya**

Die geringe Rekrutierung von *Macoma* und *Mya* im Jahr 1996 zeigte, dass es nach strengen Wintern nicht zwingend zu hohen Muschelrekrutierungen kommen muss. Dieses Ergebnis war unerwartet, da nach vergleichbar strengen Wintern in der Vergangenheit auch bei diesen Arten hohe Rekrutierungen beobachtet wurden (z.B.

Smidt 1951; Kühl 1955; Reise 1987a). Obwohl die erwarteten hohen Rekrutierungen ausblieben, enthalten die Ergebnisse aus benthischen und pelagischen Untersuchungen nach verschiedenen strengen Wintern Erklärungsansätze für das Phänomen winterabhängiger Rekrutierungserfolge. So gab es auch bei *Macoma* und *Mya* keine Hinweise darauf, dass es generell nach strengen Wintern durch höhere Eiproduktion (Honkoop & van der Meer 1997, 1998) oder geringere planktische Mortalität zu erhöhtem Larvenangebot und zu erhöhter Rekrutierung am Anfang der Saison kommt. Nach dem strengen Winter 1995/96 war das Larvenangebot bei *Mya* geringer als nach dem milden Winter 1997/98, bei *Macoma* war es nur wenig höher als nach dem mäßigen Winter 1996/97 (Kapitel 2). Bei beiden Arten war die frühe Rekrutierung nach dem strengen Winter geringer als nach dem milden Winter (Kapitel 4). Im Gegensatz dazu konnte die Hypothese verringerter epibenthischer Predation nach strengen Wintern auch für *Macoma* und *Mya* bestätigt werden. Bei beiden Arten konnten im Königshafen Predationseffekte nach dem mäßigen und dem milden Winter nachgewiesen werden, jedoch nicht nach dem strengen Winter (Kapitel 3). Die verringerte epibenthische Predation war wahrscheinlich zumindest teilweise auf die zeitliche Entkopplung im Auftreten der Larven von *Macoma* und *Mya* im Vergleich zu *Carcinus* (Kapitel 2) zurückzuführen. Zwar kam es bei *Macoma* und *Mya* nach dem strengen Winter im Königshafen zu einer höheren Rekrutierung als nach den beiden milderen Wintern (Kapitel 3), jedoch nicht in der großräumigen Kartierung in der Sylt-Rømø Bucht (Kapitel 4). Warum es in der Sylt-Rømø Bucht bei *Cerastoderma* und *Mytilus* zu erhöhter Rekrutierung kam, jedoch nicht bei *Macoma* und *Mya*, konnte nicht genau ermittelt werden. Das Larvenangebot und die frühe Rekrutierung befanden sich bei *Cerastoderma*, *Macoma* und *Mya* in der gleichen Größenordnung (Kapitel 2 und 4). Jedoch war die benthische Mortalität bei *Macoma* und *Mya* höher. Da *Macoma* und *Mya* anfälliger für passive Verdriftung sind als *Cerastoderma* und *Mytilus* (Armonies 1996), war die erhöhte benthische Mortalität möglicherweise durch ungewöhnliche Ostwindlagen im August 1996 verursacht (Kapitel 4). Außerdem schlage ich vor zu prüfen, ob *Macoma* und *Mya* aufgrund einer dünneren Schale die bevorzugte Beute von epibenthischen Räubern sind.

Die Frage, warum es nach früheren strengen Wintern auch bei *Macoma* und *Mya* zu hohen Rekrutierungen kam, kann nicht abschließend beantwortet werden. Es kann jedoch davon ausgegangen werden, dass verringerte epibenthische Predation dabei einen wesentlichen Faktor darstellte. Epibenthische Predation wird als Hauptregulationsfaktor der Rekrutierungsschwankungen von *Macoma* und *Mya* im Wattenmeer angesehen (Beukema et al. 1998; van der Veer et al. 1998; Strasser et al. 1999). Dagegen konnte unterschiedliche Eiproduktion lediglich 7% der Rekrutierungsvariation von *Macoma* erklären (Honkoop et al. 1998). Möglicherweise ist bei *Macoma*

und *Mya* aber ein höheres Larvenangebot als in 1996 notwendig, damit es nach strengen Wintern zu einer hohen Rekrutierung kommt.

Zusammenfassend sind die hohen Muschelrekrutierungen von *Cerastoderma* und *Mytilus* nach strengen Wintern in erster Linie durch den "post-settlement process" verringerter epibenthischer Predation erklärbar (Abb. G.1). Dieser Prozess ist wahrscheinlich auch bei *Macoma* und *Mya* von wesentlicher Bedeutung, jedoch reichte er alleine nicht aus, um nach dem strengen Winter 1995/96 eine hohe Rekrutierung zu ermöglichen. Ob z.B. ein höheres Larvenangebot erforderlich gewesen wäre, kann nur durch weitere benthopelagische Untersuchungen nach zukünftigen strengen Wintern überprüft werden.

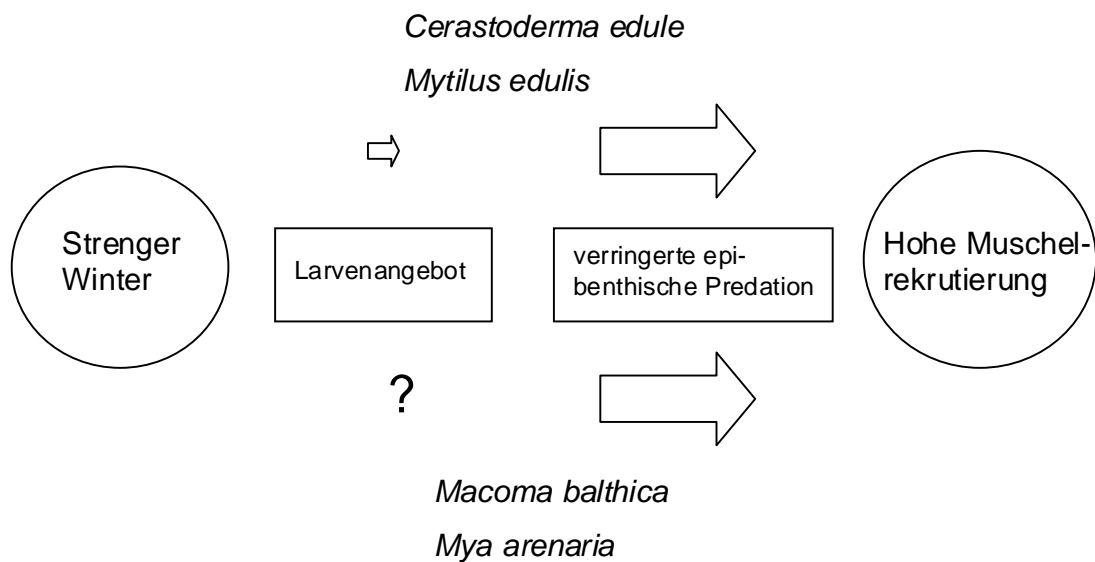


Abb. G.1. Vermuteter Stellenwert der Faktoren Larvenangebot und epibenthische Predation für das Phänomen hoher Muschelrekrutierungen nach strengen Wintern bei den Arten *Cerastoderma*, *Mytilus*, *Macoma* und *Mya*



## **Relative Bedeutung von Faktoren vor und nach der Ansiedlung auf Weichböden**

Bereits vor vielen Jahren hielten Meeresbiologen die Larvenzufuhr für einen bedeutenden Faktor für die Struktur und Dynamik benthischer Populationen und Lebensgemeinschaften (Thorson 1950; Young 1990). Dennoch berücksichtigten Modelle zur Populationsdynamik bis Mitte der 1980er Jahre überwiegend "post-settlement processes" wie Konkurrenz, Predation und physikalische Störungen (Lewin 1986; Underwood & Fairweather 1989). Besonders durch die Arbeiten von Roughgarden et al. (1985) und Gaines & Roughgarden (1985) erlebte der Faktor Larvenangebot wieder eine stärkere Beachtung und der Begriff "supply side ecology" wurde geprägt (Lewin 1986). Seitdem beschäftigte sich eine Vielzahl von Untersuchungen mit der relativen Bedeutung von "pre- and post-settlement processes" für die Struktur und Dynamik benthischer Populationen und Lebensgemeinschaften: Während an Felsküsten (Connell 1985; Gaines & Roughgarden 1985), in Korallenriffen (Doherty & Fowler 1994) und in Aufwuchsgemeinschaften (Todd 1998) sowohl Faktoren vor als auch nach dem Übergang zum Bodenleben eine hohe Bedeutung haben können, kamen Ólafsson et al. (1994) in einem Review-Artikel zu dem Schluss, dass der Faktor Larvenangebot auf Weichböden nur eine untergeordnete Rolle spielt. Im Folgenden wird die relative Bedeutung von "pre- and post-settlement processes" auf Weichböden anhand der kälteempfindlichen Arten Herzmuschel *Cerastoderma edule* und Bäumchenröhrenwurm *Lanice conchilega* diskutiert. Beide Arten wurden durch den strengen Winter 1995/96 im Eulitoral der Sylt-Rømø Bucht fast vollständig eliminiert. Das Wiederbesiedlungsmuster wurde jedoch durch unterschiedliche Prozesse gesteuert.

Bei *Cerastoderma* kam es schon im ersten Jahr nach dem strengen Winter zu einer starken Wiederbesiedlung (Kapitel 4). Dieser Prozess wurde nicht durch erhöhtes Larvenangebot verursacht (Kapitel 2), sondern durch verringerte benthische Mortalität (Kapitel 4), wahrscheinlich infolge verringerter epibenthischer Predation durch dekapode Krebse (Kapitel 3). Die Populationsstruktur von *Cerastoderma* wird zusätzlich durch weitere Faktoren nach der Ansiedlung beeinflusst. Das Besiedlungsmuster wird im ersten Sommer durch aktive und passive Verdriftung der juvenilen Muscheln verändert (Armonies 1992, 1996). Im Winter können regional Frostperioden und lokal Predation durch Vögel zu erheblichen Mortalitäten führen (Kapitel 5).

Bei *Lanice* kam es dagegen erst im dritten Jahr nach dem strengen Winter zu einer starken Wiederbesiedlung (Kapitel 6). Da auch die Larvenabundanzen von *Lanice* in den ersten beiden Jahren erheblich geringer als im dritten Jahr waren, ist ein enger Zusammenhang zwischen Larvenangebot und Rekrutierung wahrscheinlich. Offenbar sind "post-settlement processes" wie epibenthische Predation in den ersten Lebensmonaten von untergeordneter Bedeutung, denn das Besiedlungsmuster von *Lanice* spiegelte noch im Herbst das Larvenangebot des jeweiligen Jahres wider (Kapitel 6). Zusammenfassend wird das Wiederbesiedlungsmuster nach strengen Wintern bei *Cerastoderma* in erster Linie von Faktoren nach der Ansiedlung und bei *Lanice* von Faktoren vor der Ansiedlung bestimmt (Abb. G.2). Die hohe Bedeutung des Larvenangebotes für das Wiederbesiedlungsmuster von *Lanice* steht im Widerspruch zu der Ansicht, dass die Struktur und Dynamik benthischer Organismen mit pelagischen Larven auf Weichböden hauptsächlich durch "post-settlement processes" bestimmt wird (Ólafsson et al. 1994).

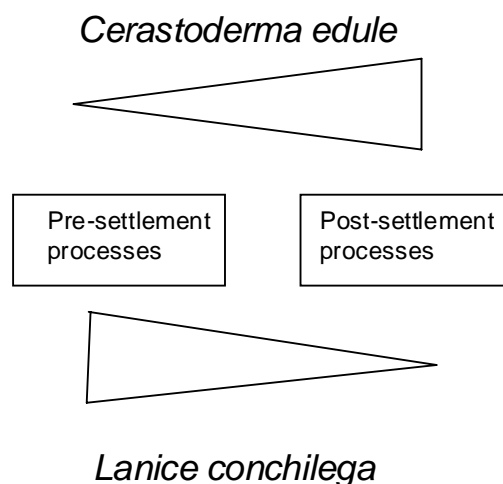


Abb. G.2. Relative Bedeutung von "pre- and post-settlement processes" für die Rekrutierung von *Cerastoderma edule* und *Lanice conchilega*

Es soll daher die Frage erörtert werden, ob *Lanice* eine Ausnahme darstellt oder ob die Bedeutung des Larvenangebots auch auf Weichböden eine größere Rolle spielt als bisher angenommen.

Aus mehreren Gründen ist eine hohe Bedeutung von "pre-settlement processes" für Organismen mit pelagischen Larven relativ schwer nachzuweisen:

- 1) Ein Nachweis ist nur möglich, wenn planktische und benthische Untersuchungen miteinander kombiniert und über einen längeren Zeitraum (mehrere Generationen des zu untersuchenden Organismus) oder mit hoher räumlicher Auflösung

durchgeführt werden. "Post-settlement processes" wie Predation oder physikalische Störungen können dagegen auch lokal, in kurzer Zeit und allein mit benthischen Untersuchungen entdeckt werden.

- 2) Die große Bedeutung von "post-settlement processes" ist für die meisten Organismengruppen unstrittig (z.B. Ólafsson et al. 1994; Gosselin & Qian 1997; Hunt & Scheibling 1997). Selbst starke Signale im Larvenangebot können bei ungenügender zeitlicher Auflösung der Probenahme maskiert werden (Todd 1998).
- 3) Auf Weichböden kommt eine besondere Schwierigkeit hinzu: Aus logistischen Gründen ist eine hohe Bedeutung des Larvenangebotes leichter bei festsitzenden Organismen nachzuweisen, denn bei mobilen Arten ist eine höhere räumliche Auflösung der Probenahme notwendig. Durch die geringe Lagestabilität der meisten Organismen auf Weichböden ist der Nachweis in diesem Lebensraum erschwert.

Aufgrund der genannten Schwierigkeiten ist es durchaus möglich, dass in der Literatur eine gewisse Schiefelage zugunsten von Faktoren nach der Ansiedlung entstanden ist. In den letzten Jahren häufen sich allerdings Berichte, in denen auch für Weichböden Faktoren vor der Ansiedlung eine hohe Bedeutung für die Populationsstruktur benthischer Organismen beigemessen werden. So kamen z.B. Thiébaud et al. (1998) in einer Untersuchung in der Seine-Bucht zu dem Schluss, dass das zeitliche und räumliche Verbreitungsmuster des Polychaeten *Pectinaria koreni* nur durch eine Kombination von "pre- and post-settlement processes" erklärt werden kann. Young et al. (1996) folgerten aus einer statistischen Untersuchung, dass die Rekrutierung von *Cerastoderma* im Wash-Estuar in hohem Maße vom Larvenangebot beeinflusst wird. Auch für das Verbreitungsmuster von *Mya* in der Sylt-Rømø Bucht wird ein gemeinsamer Einfluss von "pre- and post-settlement processes" vermutet (Strasser et al. 1999).

Obwohl die hohe Rekrutierung von *Cerastoderma* nach dem strengen Winter 1995/96 in der Sylt-Rømø Bucht hauptsächlich durch einen Faktor nach der Ansiedlung verursacht wurde, gibt es auch Anhaltspunkte dafür, dass in Jahren nach milderen Wintern das Larvenangebot eine wichtige Rolle spielen kann. So schlug die Rekrutierung von *Cerastoderma* nach dem mäßigen Winter 1996/97 - bei geringem Larvenangebot (Kapitel 2) - fast vollständig fehl, während es nach dem milden Winter 1997/98 - bei hohem Larvenangebot - zumindest lokal zu hohen Rekrutierungen kam (Kapitel 5). Bislang sind Ökologen noch nicht in der Lage, eine zufrieden stellende Beurteilung der relativen Bedeutung von "pre- and post-settlement processes" auf Weichböden vornehmen zu können. Die pauschale Ansicht einer generellen Dominanz von "post-settlement processes" erscheint jedoch schon heute als nicht mehr gerechtfertigt.

Möglicherweise lässt sich die relative Bedeutung von Faktoren vor und nach dem Übergang zum Bodenleben treffender mit einem Kontinuum bzw. Gradienten beschreiben (Abb. G.3). Die theoretischen Extreme auf diesem Gradienten sind, dass die Struktur und Dynamik einer Population entweder ausschließlich von "pre-settlement" oder ausschließlich von "post-settlement processes" bestimmt werden. In der Realität befinden sich alle Arten und Lebensgemeinschaften aber irgendwo zwischen diesen Extremen. Die Lage von *Lanice* ist auf dem Gradienten stark in Richtung "pre-settlement processes" verschoben. Folgende Merkmale von *Lanice* können dazu beigetragen haben: Eine relativ lange pelagische Larvalphase von zwei Monaten, hohe Ortstreue nach der Ansiedlung und ein relativ guter Schutz vor benthischen Predatoren durch eine Röhre und eine tiefe Siedlungsweise (vgl. Kapitel 6). Eigenschaften, die die Lage auf dem Gradienten in Richtung "post-settlement processes" verschieben können sind demgegenüber: Keine oder eine kurze pelagische Larvalphase, fortgesetzte Migration nach der Ansiedlung und hohe Anfälligkeit gegenüber benthischer Predation.

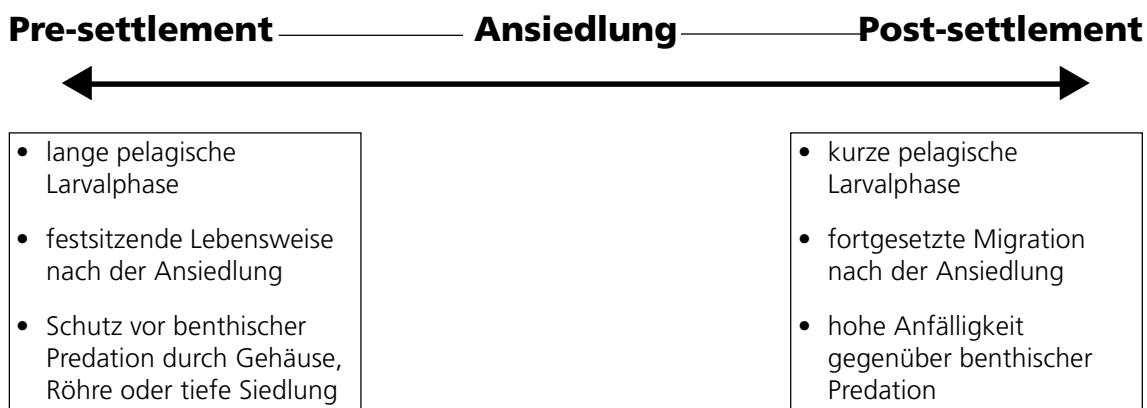


Abb. G.3. Modell eines Kontinuums der relativen Bedeutung von Faktoren vor und nach der Ansiedlung bei benthischen Organismen mit pelagischen Larven sowie Merkmale des Lebenszyklus, die das Kontinuum beeinflussen können

Wo auf dem Gradienten befinden sich die dominanten Arten des Ökosystems Wattenmeer? Mehr als 85% der Biomasse des Wattenmeeres stellen die vier Muschelarten *Cerastoderma*, *Macoma*, *Mya* und *Mytilus* sowie der Wattwurm *Arenicola marina*, die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* und der Seeringelwurm *Nereis diversicolor* (Beukema 1989; Reise et al. 1994; Reise & Lackschewitz 1998). Bei den drei Arten *Arenicola*, *Hydrobia* und *Nereis* ist die Lage auf dem Gradienten vermutlich in Richtung "post-settlement processes" verschoben, da ihr Lebenszyklus keine ausgepräg-

te pelagische Larvalphase beinhaltet (Thorson 1946; Hartmann-Schröder 1996). Die Populationsdynamik der vier Muschelarten wird in den meisten Jahren zumindest zum großen Teil von epibenthischer Predation bestimmt (Reise 1985, Beukema et al. 1998; van der Veer et al. 1998), also ebenfalls von einem Faktor nach der Ansiedlung. Für die dominanten Arten des Wattenmeeres spielen Faktoren vor der Ansiedlung daher eher eine untergeordnete Rolle. Zum Gesamtverständnis der ökologischen Prozesse innerhalb des Wattenmeeres sind jedoch weiter gehende Untersuchungen zur relativen Bedeutung von Faktoren vor und nach dem Übergang zum Bodenleben zu befürworten. Dadurch kann geklärt werden, ob der Faktor Larvenangebot nur für die Rekrutierung von *Lanice* eine hohe Bedeutung hat oder ob er auch hohe Relevanz für andere Arten im Gesamtsystem Wattenmeer besitzt.

### **Bedeutung von strengen Wintern für die Populationsentwicklung von Muscheln und *Lanice* im Wattenmeer**

Die vorliegende Arbeit liefert einen Beitrag zu einem größeren Verständnis des allgemeinen Phänomens starker Populationsschwankungen von marinen Invertebraten in Küstenregionen (z.B. Beukema 1982; Beukema et al. 1983). Das Verständnis der Ursachen der langfristigen Dynamik mariner Organismen ist die Grundlage für eine nachhaltige Nutzung und ein effektives Küstenzonenmanagement. Bei den Muscheln *Cerastoderma*, *Mytilus*, *Macoma* und *Mya* kommt es in vielen Fällen nach strengen Wintern zu einer außergewöhnlich hohen Rekrutierung. Dadurch werden die bei *Cerastoderma* und *Mytilus* häufig während der strengen Winter erlittenen Mortalitäten (z.B. Smidt 1951; Beukema 1979; Reise 1985) sofort wieder ausgeglichen. Insgesamt haben dadurch strenge Winter bei allen vier Muschelarten positive Auswirkungen auf die Populationsstrukturen, da sie zu einer Verjüngung der Bestände führen und so den Erhalt der Gesamtpopulationen sichern. Demgegenüber haben strenge Winter für die Bestände von *Lanice* ausschließlich negative Auswirkungen. Die während der Winter im Eulitoral und teilweise auch im küstennahen Sublitoral auftretenden Mortalitäten werden nur langsam innerhalb von mehreren Jahren wieder ausgeglichen. Eine Abnahme der Häufigkeit von strengen Wintern könnte demzufolge zu einer Stärkung des Bestandes von *Lanice* führen. Bei Muscheln könnte es dagegen zu einer kontinuierlichen Schwächung der Bestände kommen, sofern die heutigen Räuber-Beute-Beziehungen weiterhin die populationsbestimmenden Faktoren bleiben.

## Literatur

- Aarnio K, Bonsdorff E (1993) Seasonal variation in abundance and diet of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas) in a northern Baltic Archipelago. *Ophelia* 37:19-30
- André C, Rosenberg R (1991) Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. *Mar Ecol Prog Ser* 71:227-234
- Armonies W (1992) Migratory rhythms of drifting juvenile molluscs in tidal waters of the Wadden Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 83:197-206
- Armonies W (1994) Drifting meio- and macrobenthic invertebrates on tidal flats in Königshafen: a review. *Helgoländer Meeresunters* 48:299-320
- Armonies W (1996) Changes in distribution patterns of 0-group bivalves in the Wadden Sea: byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography. *J Sea Res* 35:323-334
- Armonies W (1998) Driftendes Benthos im Wattenmeer: Spielball der Gezeitenströme? In: Gätje C, Reise K (eds) *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport- und Stoffumwandlungsprozesse*. Springer, Berlin pp 473-498
- Armonies W, Hellwig M (1986) Quantitative extraction of living meiofauna from marine and brackish muddy sediments. *Mar Ecol Prog Ser* 29:37-43
- Armonies W, Hellwig-Armonies M (1992) Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles. *Neth J Sea Res* 29:371-378
- Armonies W, Reise K (1999) On the population development of the introduced razor clam *Ensis americanus* near the island of Sylt (North Sea). *Helgoländer Meeresunters* 52:291-300
- Armonies W, Herre E, Sturm M (2000) Effects of the severe winter of 1995/96 on the benthos of the Wadden Sea and the coastal North Sea near the island of Sylt. *Helgol Mar Res* (im Druck)
- Bahr K (1950) Die Ergebnisse der Miesmuscheluntersuchungen an der Ostfriesischen Küste in den Jahren 1947-1950. *Veröff Inst Küst Binnenfisch* 68:1-29
- Bayerl K-A, Köster R, Murphy D (1998) Verteilung und Zusammensetzung der Sedimente im Lister Tidebecken. In: Gätje C, Reise K (eds) *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport- und Stoffumwandlungsprozesse*. Springer, Berlin pp 31-38
- Bertness MD, Gaines SD, Stephens EG, Yund PO (1992) Components of recruitment in populations of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *J Exp Mar Biol Ecol* 156:199-215
- Beukema JJ (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 JJ (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* 13:37-45
- Beukema JJ (1985). Zoobenthos survival during severe winters on high and low tidal flats in the Dutch Wadden Sea. In: Gray JS, Christiansen ME (eds) *Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms*. John Wiley, Chichester pp 351-361
- Beukema JJ (1989) Long-term changes in macrobenthic abundance on tidal flats of the western part of the Dutch Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters* 43:405-415
- Beukema JJ (1990) Expected effects of changes in winter temperatures on benthic animals living in soft sediments in coastal North Sea areas. In: Beukema JJ, Wolff WJ, Brouns JJWM (eds) *Expected effects of climatic change on marine coastal ecosystems*. *Developments in Hydrobiol* 57 Kluwer, Dordrecht pp 83-92
- Beukema JJ (1991) The abundance of shore crabs *Carcinus maenas* (L.) on a tidal flat in the Wadden Sea after cold and mild winters. *J Exp Mar Biol Ecol* 153:97-113
- Beukema JJ (1992a) Expected changes in the Wadden Sea benthos in a warmer world: lessons from periods with mild winters. *Neth J Sea Res* 30:73-79
- Beukema JJ (1992b) Dynamics of juvenile shrimp *Crangon crangon* in a tidal-flat nursery of the Wadden Sea after mild and cold winters. *Mar Ecol Prog Ser* 83:157-165
- Beukema JJ (1993) Increased mortality in alternative bivalve prey during a period when the tidal flats of the Dutch Wadden Sea were devoid of mussels. *Neth J Sea Res* 31:395-406
- Beukema JJ, Cadée GC, Hummel H (1983) Differential variability in time and space of numbers in suspension and deposit feeding benthic species in a tidal flat area. *Oceanologica Acta, Proceedings 17th EMBS* pp 21-26
- Beukema JJ, Dörjes J, Essink K (1988) Latitudinal differences in survival during a severe winter in macrobenthic species sensitive to low temperatures. *Senckenbergiana Marit* 20:19-30
- Beukema JJ, Honkoop PJC, Dekker R (1998) Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation. *Hydrobiologia* 375/376:23-34
- Beukema JJ, Essink K, Michaelis H, Zwarts L (1993) Year to year variability in the biomass of macrobenthic animals on tidal flats of the Wadden Sea: how predictable is this food source for birds? *Neth J Sea Res* 31:319-330
- Blegvad H (1929) Mortality among animals of the littoral region in ice winters. *Rep Dan Biol Stn* 35:49-62
- Boere GC, Smit CJ (1983a) Curlew (*Numenius arquata* L.). In: Wolff WJ (ed) *Ecology of the Wadden Sea*. Balkema, Rotterdam Vol 2, Part 6 pp 179-188

- Boere GC, Smit CJ (1983b) Redshank (*Tringa totanus* L.). In: Wolff WJ (ed) Ecology of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam Vol 2, Part 6 pp 195-206
- Brousseau (1978) Spawning cycle, fecundity, and recruitment in a population of soft-shell clam, *Mya arenaria*, from Cape Ann, Massachusetts. Fish Bull Fish Wildl Serv US 76:155-166
- Brown RA, O'Connor RJ (1974) Some observations on the relationships between oyster catchers *Haematopus ostralegus* L. and cockles *Cardium edule* L. in Strangford Lough. Ir Nat J 18:73-80
- Buhr KJ (1979) Eine Massenansiedlung von *Lanice conchilega* (Polychaeta: Terebellidae) im Weser Ästuar. Veröff Inst Meeresf Bremerh 17:101-149
- Buhr KJ (1981) Auswirkungen des kalten Winters 78/79 auf das Makrobenthos der *Lanice*-Siedlung im Weser Ästuar. Veröff Inst Meeresf Bremerh 19:115-131
- Carey DA (1987) Sedimentological effects and palaeoecological implications of the tube-building polychaete *Lanice conchilega* Pallas. Sedimentology 34:49-66
- Connell JH (1985) The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. J Exp Mar Biol Ecol 93:11-45
- Crisp DJ (1964) The effects of the winter of 1962/63 on the British marine fauna. Helgoländer Wiss Meeresunters 10:313-327
- Dame RF (1992) Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. Springer, Berlin
- Dawirs R (1985) Temperature and larval development of *Carcinus maenas* (Decapoda) in the laboratory; predictions of larval dynamics in the sea. Mar Ecol Prog Ser 24:297-302
- Dernedde T (1992) Untersuchungen zur Ernährung der Möwen im Königshafen auf Sylt. Diplomarbeit Universität Kiel
- Dijkema R (1992) Spatfall and recruitment of mussels (*Mytilus edulis*) and cockles (*Cerastoderma edule*) on different locations along the European coast. ICES CM 1992/K 45 (Shellfish Committee)
- Doherty PJ, Fowler T (1994) An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. Science 263:935-939
- Dörjes J (1980) Auswirkungen des kalten Winters 1978/79 auf das marine Makrobenthos. Natur & Mus 110:109-115
- Drinnan RE (1957) The winterfeeding of the oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) on the edible cockle (*Cardium edule*). J Anim Ecol 26:441-469



- Ducrotoy J-P, Rybarczyk H, Souprayen J, Bachelet G, Beukema JJ, Desprez M, Dörjes J, Essink K, Guillou J, Michaelis H, Sylvand B, Wilson JG, Elkaïm B, Ibanez F (1991) A comparison of the population dynamics of the cockle (*Cerastoderma edule*, L.) in North-West Europe. In: Elliott M, Ducrotoy J-P (eds) Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons. Olsen & Olsen, Fredensborg, Int Symp Ser, ECSA-19 Symp pp173-184
- Emerson CW, Grant J (1991) The control of soft-shell clam (*Mya arenaria*) recruitment on intertidal sandflats by bedload sediment transport. *Limnol Oeanogr* 36:1288-1300
- Evans PR, Dugan PJ (1984) Coastal birds: numbers in relation to food resources. In: Evans PR, Goss-Custard JD, Hale WG (eds) Coastal waders and wildfowl in winter. Cambridge University Press, Cambridge pp 8-28
- Fanger H-U, Backhaus J, Hartke D, Hübner U, Kappenberg J, Müller A (1998) Hydrodynamik im Lister Tidebecken: Messungen und Modellierung. In: Gätje C, Reise K (eds) Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport- und Stoffumwandlungsprozesse. Springer, Berlin pp 161-184
- Figge K, Köster R, Thiel H, Wieland P (1980) Schlickuntersuchungen im Wattenmeer der Deutschen Bucht – Zwischenbericht über ein Forschungsprojekt des KFKI. *Die Küste* 35:187-204
- Gätje C, Reise K (1998) Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport- und Stoffumwandlungsprozesse. Springer, Berlin
- Gaines S, Roughgarden J (1985) Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proc Nat Acad Sci* 82:3707-3711
- Goethe F (1983a) Shelduck (*Tadorna tadorna* (L.)). In: Wolff WJ (ed) Ecology of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam Vol 2, Part 6 pp 37-48
- Goethe F (1983b) Herring gull (*Larus argentatus* Pontoppidan). In: Wolff WJ (ed) Ecology of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam Vol 2, Part 6 pp 238-250
- Gosselin LA, Qian P-Y (1997) Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Mar Ecol Prog Ser* 146:265-282
- Günther C-P (1991) Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 76:73-79
- Günther C-P, Niesel V (1999) Effects of the ice winter 1995/96. In: Dittmann S (ed) The Wadden Sea ecosystem, stability properties and mechanisms. Springer, Berlin pp 194-205
- Hancock DA (1973) The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. *Rapp PV Reun Cons Int Explor Mer* 164:113-131
- Hancock DA, Urquhart AE (1964) Mortalities of edible cockles (*Cardium edule* L.) during the severe winter of 1962-63. In: Crisp DJ (ed) The effects of the severe winter of 1962-63 on marine life in Britain. *J Anim Ecol* 33:176-178

- Hancock DA, Urquhart AE (1965) The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (*Cardium edule* L.). Fish Invest London Ser Vol 24 No 2:1-33
- Hartmann-Schröder G (1996) Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. Gustav Fischer, Jena
- Heiber W (1988) Die Faunengemeinschaft einer großen Stromrinne des Wurster Wattengebietes (Deutsche Bucht). Dissertation Universität Bonn
- Heimler W (1981) Untersuchungen zur Larvalentwicklung von *Lanice conchilega* (Pallas) 1766 (Polychaeta, Terebellomorpha). Teil 1: Entwicklungsablauf. Zool Jb Anat 106:12-45
- Heinemann HJ (1996) Die Kälte des Winters 1995/96. Der Wetterlotse, Deutscher Wetterdienst, Geschäftswelt Seeschiffahrt 48:84-94
- Heinemann HJ (1997) Die Kälte des Winters 1996/97. Der Wetterlotse, Deutscher Wetterdienst, Geschäftswelt Seeschiffahrt 49:87-94
- Heinemann HJ (1998) Die Kälte des Winters 1997/98. Der Wetterlotse, Deutscher Wetterdienst, Geschäftswelt Seeschiffahrt 50:92-100
- Herrmann J-P, Jansen S, Temming A (1998) Konsumtion durch Fische und dekapode Krebse sowie deren Bedeutung für die trophischen Beziehungen in der Sylt-Rømø Bucht. In: Gätje C, Reise K (eds) Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport- und Stoffumwandlungsprozesse. Springer, Berlin pp 437-462
- Heuers J, Jaklin S, Zühlke R, Dittman S, Günther C-P, Hildenbrandt H, Grimm V (1998) A model on the distribution and abundance of the tube building polychaete *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) in the intertidal of the Wadden Sea. Verh Ges Ökol 28:207-215
- Hickel W (1975) The mesozooplankton in the Wadden Sea of Sylt (North Sea). Helgoländer Meeresunters 27:254-262
- Honkoop PJC, van der Meer J (1997) Reproductive output of *Macoma balthica* populations in relation to winter-temperature and intertidal-height mediated changes of body mass. Mar Ecol Prog Ser 149:155-162
- Honkoop PJC, van der Meer J (1998) Experimentally induced effects of water temperature and immersion time on reproductive output of bivalves in the Wadden Sea. J Exp Mar Biol Ecol 220: 227-246
- Honkoop PJC, van der Meer J, Beukema JJ, Kwast D (1998) Does temperature-influenced egg production predict the recruitment in the bivalve *Macoma balthica*? Mar Ecol Prog Ser 164:229-235
- Horwood JW, Goss-Custard JD (1977) Predation by the oystercatcher, *Haematopus ostralegus* (L.) in relation to the cockle, *Cerastoderma edule* (L.), fishery in the Burry Inlet, South Wales. J Appl Ecol 14:139-158
- Hulscher JB (1983) Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.) In: Wolff WJ (ed) Ecology of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam Vol 2, Part 6 pp 92-104

- Hunt HJ, Scheibling RE (1997) Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Mar Ecol Prog Ser* 155:269-301
- Jensen KT, Jensen JN (1985) The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. *J Exp Mar Biol Ecol* 89:157-174
- Kändler R (1926) Muschellarven aus dem Helgoländer Plankton. *Wiss Meeresunters (Helgoland)* 16:1-8
- Keough MJ, Downes BJ (1980) Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia* 54:348-352
- Keßler M (1963) Die Entwicklung von *Lanice conchilega* (Pallas) mit besonderer Berücksichtigung der Lebensweise. *Helgoländer Wiss Meeresunters* 1:425-476
- Klein Breteler WCM (1976a) Settlement, growth and reproduction of the shore crab, *Carcinus maenas*, in the Dutch Wadden Sea. *Neth J Sea Res* 10:354-376
- Klein Breteler WCM (1976b) Migration of the shore crab, *Carcinus maenas*, in the Dutch Wadden Sea. *Neth J Sea Res* 10:338-353
- Koslowski G (1989) Die flächenbezogene Eisvolumensumme, eine neue Maßzahl für die Bewertung des Eiswinters an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins und ihr Zusammenhang mit dem Charakter des meteorologischen Winters. *Dt Hydrogr Z* 42:61-80
- Kreger D (1940) On the ecology of *Cardium edule* L. *Arch Néerl Zool* 4:157-200
- Kristensen I (1957) Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. *Arch Néerl Zool* 12:351-453
- Kühl H (1955) Studien über die Klaffmuschel *Mya arenaria*. 3. Das Junggut. *Arch Fisch Wiss* 6:33-44
- Lauckner G (1971) Zur Trematodenfauna der Herzmuscheln *Cardium edule* und *Cardium lamarcki*. *Helgoländer Wiss Meeresunters* 22:377-400
- Lauckner G (1984) Impact of trematode parasitism on the fauna of a North Sea tidal flat. *Helgoländer Meeresunters.* 37:185-199
- Lewin R (1986) Supply-side ecology. *Science* 234:25-27
- Loosanoff VL, Davies HC (1963) Rearing of bivalve mollusks. In: Russel FS (ed) *Advances in marine biology*. Academic Press, London pp 1-136
- Madsen PB (1982) The dynamics of the macrobenthos in the Danish Wadden Sea. Interim Report Danish Coast - 47 - Project. *Rep Mar Pollut Lab* 2:1-10
- Martens P (1995) Mesozooplankton in the northern Wadden Sea of Sylt: seasonal distribution and environmental parameters. *Helgoländer Meeresunters* 49:553-562

- Matilla J, Ólafsson EB, Johannsson A (1990) Predation effects of *Crangon crangon* on benthic infauna on shallow sandy bottoms - an experimental study from southern Sweden. In: Barnes M, Gibson RN (eds) Trophic relationships in the marine environment. Proc 24th Europ Mar Biol Symp, Aberdeen University Press, Aberdeen pp 503-516
- McArthur VE (1998) Predation and the survival of juvenile *Cerastoderma glaucum* Bruguière (Mollusca: Bivalvia) in a coastal lagoon. J Exp Mar Biol Ecol 225:79-97
- Meire P (1993) The impact of bird predation on marine and estuarine bivalve populations: a selective review of patterns and underlying causes. In: Dame RF (ed) Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. Springer, Berlin pp 197-243
- Möller P (1986) Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal areas. Mar Ecol Prog Ser 30:33-47
- Möller P, Rosenberg R (1983) Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, western Sweden. Ophelia 22:33-55
- Möller P, Pihl L, Rosenberg R (1985) Benthic energy flow and biological interaction in some shallow marine soft bottom habitats. Mar Ecol Prog Ser 27:109-121
- Müller-Annen H (1965) Die Kälte der Winter im norddeutschen Raum. Teil 2: Herstellung langjähriger Reihen der Zahl der Wintertage. Ableitung einer Winter- und Kältezah. Dt. Wetterdienst, Seewetteramt, Einzelveröffentlichungen Nr 48
- MURSYS (1996) Meeresumwelt-Reportssystem, Jahresbericht 1996, Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie
- MURSYS (1999) Meeresumwelt-Reportssystem 1/99, Berichtszeitraum 1.1.1999 - 15.5.1999, Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie
- Nehls G, Tiedemann R. (1993) What determines the densities of feeding birds on tidal flats? A case study on Dunlin, *Calidris alpina*, in the Wadden Sea. Neth J Sea Res 31:375-384
- Nehls G, Scheiffarth G (1998) Rastvogelbestände im Sylt-Rømø Wattenmeer. In: Gätje C, Reise K (eds) Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport- und Stoffumwandlungsprozesse. Springer, Berlin pp 89-94
- Nehls G, Hertzler I, Scheiffarth G (1997) Stable mussel *Mytilus edulis* beds in the Wadden Sea - They're just for the birds. Helgoländer Meeresunters 51:361-372
- Nienburg W (1927) Zur Ökologie der Flora des Wattenmeeres. I. Teil: Der Königshafen bei List auf Sylt. Kiel Wiss Meeresunters 20:146-196
- Niesel V, Günther C-P (1999) Distribution of nutrients, algae and zooplankton in the Spiekeroog backbarrier system. In: Dittmann S (ed) The Wadden Sea ecosystem, stability properties and mechanisms. Springer, Berlin pp 77-94

- Obert B, Michaelis H (1991) History and ecology of the mussel beds (*Mytilus edulis* L.) in the catchment area of a Wadden Sea tidal inlet. In: Elliott M, Ducrottoy J-P (eds) Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons. Olsen & Olsen, Fredensborg pp 185-194
- O'Connor RJ, Brown RA (1977) Prey depletion and foraging strategy in the oyster-catcher *Haematopus ostralegus*. *Oecologia* 27:75-92
- Ólafsson EB, Peterson CH, Ambrose WG Jr (1994) Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediments: the relative significance of pre- and post-settlement processes. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 32:65-109
- Petersen B, Exo K-M (1999) Predation of waders and gulls on *Lanice conchilega* tidal flats in the Wadden Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 178:229-240
- Peterson CH, Black R (1994) An experimentalist's challenge: when artifacts of intervention interact with treatments. *Mar Ecol Prog Ser* 111:289-297
- Pieloth U (1996) Lage, Struktur und Artenzusammensetzung einer *Lanice conchilega* (Pallas) - Population im Königshafen von Sylt. Diplomarbeit Universität Marburg
- Pihl L (1985) Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Mar Ecol Prog Ser* 22:169-179
- Pihl L, Rosenberg R (1982) Production, abundance, and biomass of mobile epibenthic marine fauna in shallow waters, western Sweden. *J Exp Mar Biol Ecol* 57:273-301
- Pihl L, Rosenberg R (1984) Food selection and consumption of the shrimp *Crangon crangon* in some shallow marine areas in western Sweden. *Mar Ecol Prog Ser* 15:159-168
- Pulfrich A (1997) Seasonal variation in the occurrence of planktic bivalve larvae in the Schleswig-Holstein Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters* 51:23-39
- Rees CB (1954) Continuous plankton records: the distribution of lamellibranch larvae in the North Sea. *Bull Mar Ecol* 4:21-27
- Reichert A, Dörjes J (1980) Die Bodenfauna des Crildumersieler Wattes (Jade, Nordsee) und ihre Veränderung nach dem Eiswinter 1978/79. *Senckenbergiana Marit* 12:213-245
- Reise K (1985) Tidal flat ecology. Springer, Berlin
- Reise K (1987a) Distribution and abundance of small and juvenile macrofauna on the tidal flats in the Frisian Wadden Sea. In: Tougaard S, Asbirk S (eds) Proceedings of the 5th international Wadden Sea Symposium. National Forest Nature Agency and Museum and Fishery and Shipping, Esbjerg pp 7-25
- Reise K (1987b) Experimental analysis of processes between species on marine tidal flats. In: Schulze E-D, Zwölfer H (eds) Ecological studies Vol 61. Springer, Berlin pp 391-400

- Reise K, Lackschewitz D (1998) Benthos des Wattenmeeres zwischen Sylt und Rømø. In: Gätje C, Reise K (eds) Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport- und Stoffumwandlungsprozesse. Springer, Berlin pp 55-64
- Reise K, Gollasch S, Wolff WJ (1999) Introduced marine species of the North Sea coasts. *Helgoländer Meeresunters* 52:219-234
- Reise K, Herre E, Sturm M (1994) Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters* 48:201-215
- Riesen W, Reise K (1982) Macrobenthos of the subtidal Wadden Sea: revisited after 55 years. *Helgoländer Meeresunters* 35:409-423
- Rodríguez SR, Ojeda FP, Inestrosa NC (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. *Mar Ecol Prog Ser* 97:193-207
- Roegner GC (1991) Temporal analysis of the relationship between settlers and early recruits of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *J Exp Mar Biol Ecol* 151:57-69
- Roughgarden JD, Iwasa Y, Baxter C (1985) Demographic theory for an open marine population with space-limited recruitment. *Ecology* 66:54-67
- Savage RE (1956) The great spatfall of mussels (*Mytilus edulis* L.) in the river Conway estuary in spring 1940. *Fish Invest London* 20:1-22
- Scheiffarth G, Nehls G (1997) Consumption of benthic fauna by carnivorous birds in the Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters* 51:373-387
- Scherer B, Reise K (1981) Significant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* L. in the Wadden Sea. *Kieler Meeresforsch Sonderh* 5:490-500
- Seaman MNL, Ruth M (1997) The molluscan fisheries of Germany. US Dep Commer NOAA Tech Rep NMFS 129:57-84
- Seed R (1993) Invertebrate predators and their role in structuring coastal and estuarine populations of filter feeding bivalves. In: Dame RF (ed) Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. Springer, Berlin pp 149-179
- Smidt ELB (1944) The effects of icewinters on marine littoral faunas. *Folia Geogr Dan* 2:1-36
- Smidt ELB (1951) Animal production in the Danish Wadden Sea. *Medd Dan Fisk Havunders (Ser Fiskeri)* 11:1-151
- StatSoft (ed) (1997) CSS: Statistica - StatSoft Inc, Tulsa
- Strasser M (1996) Patchiness of *Mya arenaria* (Bivalvia) in the Sylt-Rømø bight, North Sea. Diplomarbeit Universität Hamburg
- Strasser M, Walensky M, Reise K (1999) Juvenile-adult distribution of the bivalve *Mya arenaria* on intertidal flats in the Wadden Sea: why are there so few year classes? *Helgol Mar Res* 53:44-55

- Strasser M, Reinwald T, Reise K (2000) Differential effects of the severe winter of 1995/96 on the intertidal bivalves *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria* in the Northern Wadden Sea. Helgol Mar Res (im Druck)
- Strübing K (1996a) The ice winter of 1995/96 on the German coasts between Ems and Oder, with a survey of the entire Baltic area. Dt Hydrogr Z 48:73-87
- Strübing K (1996b) The ice winter of 1996/97 on the German coasts between Ems and Oder, with a survey of the entire Baltic area. Dt Hydrogr Z 48:185-195
- Strübing K (1998) The ice winter of 1997/98 on the German coasts between Ems and Oder, with a survey of the entire Baltic Sea. Dt Hydrogr Z 50:1-9
- Summerson HC, Peterson CH (1984) Role of predation in organizing benthic communities of a temperate-zone seagrass bed. Mar Ecol Prog Ser 15:63-77
- Thamdrup HM (1935) Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. Medd Dan Fisk Havunders (Ser Fiskeri) 10:1-125
- Thiébaud E, Lagadeuc Y, Olivier F, Dauvin JC, Retière C (1998) Do hydrodynamic factors affect the recruitment of marine invertebrates in a macrotidal area? Hydrobiologia 375/376:165-176
- Thorson G (1946) Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). Medd Komm Dan Fisk Havunders Ser Plankton 4:1-523
- Thorson G (1950) Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biol Rev 25:1-45
- Todd CD (1998) Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larvae always disperse as much as we believe? Hydrobiologia 375/376:1-21
- Underwood AJ (1997) Experiments in ecology. Cambridge University Press, Cambridge
- Underwood AJ, Fairweather PG (1989) Supply-side ecology and benthic marine assemblages. TREE 4:16-20
- Van der Meer J (1997) Sampling design of monitoring programmes for marine benthos: a comparison between the use of fixed versus randomly selected stations. J Sea Res 37:167-179
- Van der Veer HW, Feller RJ, Weber A, Witte JIJ (1998) Importance of predation by crustaceans upon bivalve spat in the intertidal zone of the Dutch Wadden Sea as revealed by immunological assays of gut contents. J Exp Mar Biol Ecol 231:139-157
- Verwey J (1981) The cockle *Cerastoderma edule*. In: Dankers N, Kühl H, Wolff WJ (eds) Invertebrates of the Wadden Sea, Rep 4 of the Wadden Sea Working Group. Balkema, Rotterdam pp 115-116
- Virnstein RW (1978) Predator caging experiments: caution advised. In: Wiley ML (ed) Estuarine interactions. Academic Press, London pp 261-273

- Vlas J de (1979) Annual food intake by plaice and flounder in a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea, with special reference to consumption of regenerating parts of macrobenthic prey. *Neth J Sea Res* 13:117-153
- Werner B (1940) Über die Entwicklung und Artunterscheidung von Muschellarven des Nordseeplanktons, unter gesonderter Berücksichtigung der Schalenentwicklung. *Zool Jb* 66:1-54
- Wohlenberg E (1937) Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. *Helgoländer Wiss Meeresunters* 1:1-92
- Yankson K (1986) Reproductive cycles of *Cerastoderma glaucum* (Bruguière) and *C. edule* (L.) with special reference to the effects of the 1981-82 severe winter. *J Moll Stud* 52:6-14
- Young CM (1990) Larval ecology of marine invertebrates: a sesquicentennial history. *Ophelia* 32:1-48
- Young EF, Bigg GR, Grant A (1996) A statistical study of environmental influences on bivalve recruitment in the Wash, England. *Mar Ecol Prog Ser* 143:121-129
- Young EF, Bigg GR, Grant A, Walker P, Brown J (1998) A modelling study of environmental influences on bivalve settlement in the Wash, England. *Mar Ecol Prog Ser* 172:197-214
- Ziegelmeier E (1952) Beobachtungen über den Röhrenbau von *Lanice conchilega* (Pallas) im Experiment und am natürlichen Standort. *Helgoländer Wiss Meeresunters* 4:107-129
- 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 (1969) Neuere Untersuchungen über die Wohnröhren-Bauweise von *Lanice conchilega* (Polychaeta, Sedentaria). *Helgoländer Wiss Meeresunters* 19:216-229
- Zwarts L (1991) Seasonal variation in body weight of the bivalves *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* and *Cerastoderma edule* in the Dutch Wadden Sea. *Neth J Sea Res* 28:231-245
- Zwarts L, Blomert A-M (1992) Why knot *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are available. *Mar Ecol Prog Ser* 83:113-128
- Zwarts L, Blomert A-M, Wanink JH (1992) Annual and seasonal variation in the food supply harvestable by knot *Calidris canutus* staging in the Wadden Sea in late summer. *Mar Ecol Prog Ser* 83:129-139



## Danksagung

Großer Dank gebührt meinem Betreuer Prof. Dr. Karsten Reise. Nachdem eine glückliche Fügung zum richtigen Zeitpunkt für einen besonders strengen Winter sorgte, bestärkte er mich diese Arbeit zu beginnen, nahm kurzentschlossen die Mühen der Projektbeantragung auf sich und war bis zum Schluss immer da, wenn ich ihn brauchte. Viele wichtige Anregungen und Ratschläge zur Durchführung dieser Arbeit verdanke ich auch Dr. Werner Armonies. Für ihre Bereitschaft zu Diskussionen und Korrekturen der Arbeit danke ich Prof. Dr. Olav Giere, Dr. Carmen-Pia Günther, Dr. Georg Nehls, Dr. Thorsten Reusch, Monika Walensky, Kristin Kosche und Martin Pool. Mein besonderer Dank gilt Dr. Andrea Schmidt, die tapfer alle Versionen korrigierte und mir in der Endphase den Rücken frei hielt. Für die Gestaltung danke ich ganz herzlich Frank Walensky-Schwepe.

Diese Promotion entstand im Rahmen des BMBF-Projektes "Ökologische Winterfolgen und pelago-benthische Wechselwirkungen im Sylter Wattenmeer" (BEO 03F0179A). Ohne die Projektförderung und die vielen engagierten Helfer wäre der thematische Umfang dieser Arbeit nicht zu bewältigen gewesen. Ich bedanke mich bei Stefanie Hedtkamp, Andrea Hertlein, Claudia Junghans, Inken Kruse, Christine Machka, Christiane Meyer, Tanja Peter, Ursula Pieloth, Patrick Polte, Alexandra Rasel, Torsten Reinwald und Daniela Riechmann.

Wesentlichen Anteil an den Kapiteln über Muschellarven und den Bäumchenröhrenwurm haben Dr. Carmen-Pia Günther bzw. Ursula Pieloth. Dr. Peter Martens und der Deutsche Wetterdienst stellten mir Planktonproben und meteorologische Daten zur Verfügung. Bei Peter Elwert und Niels Kruse bedanke ich mich für viele gemeinsame Schiffsausfahrten und die Beprobung des Sublitorals. Elisabeth Herre besorgte stets alle notwendigen Arbeitsmaterialien, Gurdy Bardt ermöglichte eine hervorragende Wohnsituation. Viele weitere Mitarbeiter und Mitarbeiterinnen der Wattenmeerstation Sylt unterstützten mich auf vielfältige Weise.

Der Unterstützung durch die Hans-Böckler-Stiftung verdanke ich viele Blicke über den Inselrand.