

Aus dem Institut für Zoologie  
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

**DIREKTE UND INDIREKTE WECHSELWIRKUNGEN ZWISCHEN  
KONSUMENTEN, BEUTE UND DEREN AUFWUCHS IN *MYTILUS*-  
GEMEINSCHAFTEN DER WESTLICHEN OSTSEE**

Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Christian-Albrechts-Universität  
zu Kiel

vorgelegt von

**Peter Enderlein**

Kiel  
2000

## Gliederung

Zusammenfassung .....	3
1. Allgemeine Einleitung .....	6
2. Untersuchungsgebiet und Beschreibung der Arten .....	12
3. Einfluß von Konsumenten auf Entstehung und Entwicklung von Aufwuchsgemeinschaften	
3.1 Einleitung .....	14
3.2 Material und Methoden .....	17
3.3 Ergebnisse .....	20
3.4 Diskussion .....	31
4. Einfluß von Muschelgröße und Muschelaufwuchs auf die Fraß- präferenzen von <i>Carcinus maenas</i> : „optimal foraging“, „associational resistance“ und „shared doom“	
4.1 Einleitung .....	37
4.2 Material und Methoden .....	40
4.3 Ergebnisse: Beziehung zwischen bevorzugter Muschelgröße, Krebsgröße und Fraßpräferenz .....	43
4.4 Ergebnisse: Relation zwischen Muschelgröße, Volumen, Schalen- stärke und Bruchstabilität der Schale bei Miesmuscheln .....	44
4.5 Ergebnisse: Fraßpräferenzen der Strandkrabbe für unterschiedlich bewachsene Miesmuscheln in Abhängigkeit von der Muschelgröße .....	47
4.6 Diskussion .....	49
5. Einfluß von Aufwuchs und Störungen auf Muschelwachstum und die Entwicklung einer Miesmuschelgemeinschaft	
5.1 Einleitung .....	55
5.2 Material und Methoden .....	59
5.3 Ergebnisse: Einfluß des Muschelaufwuchses auf das Muschelwachstum .	63
5.4 Ergebnisse: Muschelwachstum unter dem Einfluß von Störungen .....	65
5.5 Ergebnisse: Entwicklung einer natürlichen Miesmuschel-Aufwuchs- gemeinschaft in Abhängigkeit vom Prädationsdruck .....	67
5.6 Diskussion .....	77
6. Abschließende Diskussion über das Wirknetz einer Miesmuschelbank in der westlichen Ostsee .....	86
7. Literaturverzeichnis .....	91
Danksagung .....	102
Anhang .....	103

## Zusammenfassung

Eine Lebensgemeinschaft wird von vielen biotischen (Settlement, Recruitment, Prädation, Konkurrenz) und abiotischen (Störung, Eutrophierung, ...) Faktoren geprägt. Dabei treten die Mitglieder der Lebensgemeinschaft in vielfältiger Weise in Kontakt miteinander. Die so entstehenden Wechselwirkungen sind von entscheidender Bedeutung für die Strukturierung der Lebensgemeinschaft. Innerhalb der Lebensgemeinschaft kommt es sowohl zu direkten als auch zu indirekten Wechselwirkungen.

Das Hauptanliegen dieser Arbeit ist, die strukturierenden Wechselwirkungen in einer Miesmuschel-Lebensgemeinschaft der westlichen Ostsee aufzudecken. Dazu wurde die Miesmuschel-Lebensgemeinschaft in drei Ansätzen experimentell untersucht. Im ersten Ansatz wurde die Entwicklung einer Hartboden-Aufwuchsgemeinschaft unter dem Einfluß von Konsumenten untersucht. Welchen Einfluß haben die Konsumenten auf die Entwicklung und Strukturierung einer Aufwuchsgemeinschaft? Im zweiten Ansatz wurde das „optimal foraging“ Verhalten der Strandkrabben und die Bedeutung indirekter Effekte des Muschelaufwuchses auf die Futterwahl der Krebse untersucht. Wird das Fraßverhalten der Strandkrabben durch Muschelgröße und Muschelaufwuchs beeinflusst? Im dritten Ansatz ging es darum, den Einfluß von Aufwuchs und Störungen auf das Muschelwachstum und die Entwicklung einer Miesmuschelgemeinschaft zu untersuchen. Inwieweit beeinflussen Muschelaufwuchs und Störungen durch Fische und Schnecken die Wachstumsgeschwindigkeit der Muscheln und durch welche Wechselwirkungen wird eine Miesmuschelgemeinschaft strukturiert?

### 1. Entwicklung einer Aufwuchsgemeinschaft:

In einem Freilandversuch wurden sowohl die Neubesiedlung von Hartsubstrat als auch die Entwicklung einer etablierten Aufwuchsgemeinschaft untersucht. Neben dem Einfluß der drei wichtigsten Konsumenten der Gemeinschaft (*Carcinus maenas*, *Asterias rubens* und *Littorina littorea*) wurde auch der Einfluß der Zugänglichkeit der Versuchsplatten für die Konsumenten getestet. Dazu wurden 50% der Platten vor dem direkten Zugang der Konsumenten durch ein Gitter geschützt, so daß diese nur mittelbar Einfluß auf die Aufwuchsgemeinschaft nehmen konnten. Es waren, bis auf die Förderung der Ansiedlung juveniler Miesmuscheln (bis 3 mm) während der Neubesiedlung, keine Effekte seitens der Konsumenten auf den ihnen unzugänglichen Platten feststellbar. So entwickelte sich über die Versuchsdauer auf den den Konsumenten unzugänglichen Platten eine frühsukzessionale *Mytilus-Balanus* Gemeinschaft. Unter dem direkten Einfluß der Konsumenten hingegen kommt es während der Neubesiedlung zur Reduzierung der Balanidenbedeckung. In einer etablierten Aufwuchsgemeinschaft kommt es unter dem Einfluß von *Carcinus* zu einer deutlichen Verringerung der Abundanzen aller Besiedler. Der Einfluß der anderen Konsumenten ist nur gering. Insgesamt sind die Abundanzen der Aufwuchsorganismen auf den spätsukzessionalen Platten geringer als auf den frühsukzessionalen. Dies ist eine Folge des Wegfraßes durch die Konsumenten und der „postsettlement mortality“. Aber auch unter dem direkten Einfluß der Konsumenten entwickelt sich über die Versuchsdauer eine *Mytilus-Balanus* Gemeinschaft. So entstehen unter unterschiedlichen Konsumenteneinfluß ähnliche Aufwuchsgemeinschaften gleicher Artzusammensetzung. Die Unterschiede liegen vor allem in den unterschiedlichen Abundanzen der Arten. Über die Versuchsdauer entstanden auf allen Besiedlungsplatten in Abhängigkeit von

Zugänglichkeit und Konsumentendruck, *Mytilus-Balanus* Gemeinschaften auf unterschiedlichem Niveau der Entwicklung.

## 2. Fraßpräferenzen von *Carcinus maenas*:

Die Untersuchung der Fraßpräferenzen von *Carcinus maenas* erfolgte in zwei Freilandversuchen. Im ersten Versuch ging es um den Zusammenhang zwischen der bevorzugten Muschelgröße in Abhängigkeit der Krebsgröße. Im zweiten Versuch um die Fraßpräferenzen der Strandkrabben für unterschiedlich bewachsene Miesmuscheln in Abhängigkeit von der Muschelgröße. Um die gefundenen Fraßpräferenzen weiter zu festigen, wurden zusätzlich im Labor die Zusammenhänge zwischen Muschellänge, -volumen, Schalenstärke und der Bruchfestigkeit der Miesmuschelschalen untersucht. Die Ergebnisse zeigen, daß Strandkrabben selektiv Miesmuscheln fressen und dabei von zwei hierarchisch ineinander geschachtelten Faktoren beeinflusst werden: der Muschelgröße und dem Muschelaufwuchs. Die primäre Futterselektion erfolgt in Abhängigkeit von der Konsumenten- und Beutegröße („optimal foraging“ Verhalten der Strandkrabben), die sekundäre auf Grund des Aufwuchses, wobei es durch Balaniden zu Fraßdruck verstärkenden („shared doom“) und durch Hydrozoen zu Fraßdruck abschwächenden („associational resistance“) Effekten durch den Aufwuchs kommt. Dabei erfolgt die Einflußnahme seitens des Aufwuchses sowohl mechanisch (durch die Balaniden) als auch chemisch (durch die Hydrozoen).

## 3. Wechselwirkungen in einer Miesmuschelgemeinschaft:

Die beiden Freilandversuche zum Einfluß von Aufwuchs und Störungen durch Fische und Schnecken auf das Muschelwachstum ergaben, daß das Wachstum neben den bisher bekannten Faktoren wie Nahrungsangebot, Temperatur, Salzgehalt usw. auch von den Faktoren Aufwuchs und Störungen abhängt. Für den Muschelaufwuchs konnten sowohl wachstumshemmende als auch wachstumsfördernde Einflüsse nachgewiesen werden. Störungen durch Fische und Schnecken hingegen hatten einen nur sehr geringen Einfluß auf das Muschelwachstum. Der abschließende Freilandversuch zur Entwicklung einer natürlichen Miesmuschelgemeinschaft in Abhängigkeit vom Prädationsdruck ergab, daß Seesterne weitaus weniger effiziente Konsumenten sind als Strandkrabben. Seesterne spielen dennoch als Konsumenten eine wichtige Rolle, da ihre individuell geringere Fraßeffektivität durch ihre natürlichen, höheren Abundanzen ausgeglichen wird. Bei Seesternen kommt es auch bei hohen Abundanzen zu keiner intraspezifischen Konkurrenz, wohingegen bei Strandkrabben bei hohen Dichten sowohl intra- als auch interspezifischer Konkurrenz stattfindet. Auch der Fraßdruck auf die Muscheln hängt primär von der Dichte der Konsumenten ab. Je höher die Konsumentendichte ist, desto höher ist auch der Fraßdruck. Sekundär hängt der Fraßdruck von der Muschelgröße und innerhalb einer Größenklasse von dem Aufwuchs der Muscheln ab. Dabei kommt es bei den Konsumenten zum Phänomen des Fraß-Präferenzwechsels. Bei hoher Konsumentendichte zeigen die Konsumenten andere Fraßpräferenzen (Präferenzabfolge: saubere Miesmuscheln vor mit Balaniden bewachsenen Miesmuscheln vor mit Hydrozoen bewachsenen Miesmuscheln) als bei geringer Konsumentendichte (Präferenzabfolge: saubere Miesmuscheln vor mit Hydrozoen bewachsenen Miesmuscheln vor mit Balaniden bewachsenen Miesmuscheln).

In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, daß Wechselwirkungen bereits in einer recht artenarmen Lebensgemeinschaft, wie die der Miesmuschelgemeinschaft der westlichen Ostsee, in vielfältiger Weise die Lebensgemeinschaft strukturieren. Dabei

kommt es zu direkten und indirekten Wechselwirkungen auf dreierlei Weise: 1. zu Wechselwirkungen zwischen den Konsumenten, der Beute sowie des Beuteaufwuchses, 2. zu Wechselwirkungen zwischen den unterschiedlichen Konsumenten und 3. zu Wechselwirkungen zwischen den Individuen einer Art, sowohl auf Konsumenten- als auch auf Beute-Ebene. Diese direkten und indirekten Wechselwirkungen hängen in starkem Maße von den Faktoren Prädation, Konkurrenz und Störung ab.

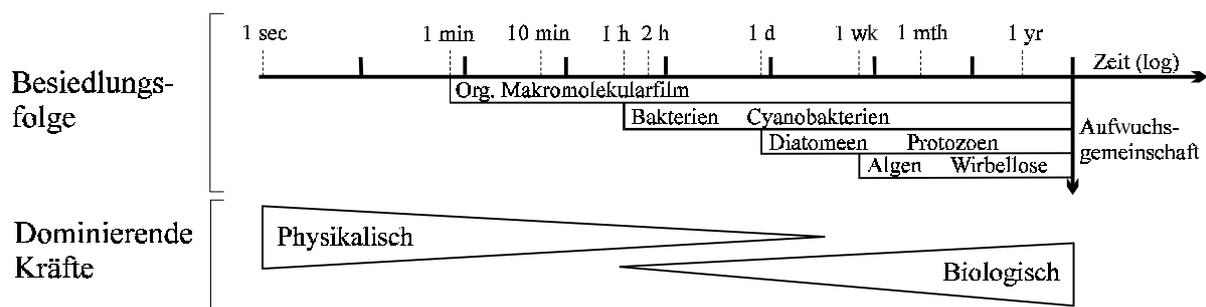
## 1. Allgemeine Einleitung

Ökologie ist keine Wissenschaft mit einer einfachen linearen Struktur, im Gegenteil: alles beeinflusst alles andere. Diese wechselseitigen Einflüsse zu erkennen und zu beschreiben ist das Ziel der Ökologie.

In dieser Arbeit soll versucht werden, die Wechselwirkungen, die eine Miesmuschel-Lebensgemeinschaft strukturieren darzustellen. Dazu werden in Kapitel 3 die Wechselwirkungen, die während bzw. nach einer Besiedlung wirken untersucht, in Kapitel 4 die Wechselwirkungen zwischen Konsumenten und Beute in Abhängigkeit von Größe und Beute-Aufwuchs und in Kapitel 5 der Einfluß von Aufwuchs und Konsumenten auf die Entwicklung einer Miesmuschel-Lebensgemeinschaft.

Im folgenden werden die wichtigsten Modellvorstellungen und Definitionen für die einzelnen Kapitel beschrieben; in der Einleitung zu den einzelnen Kapiteln wird dann der Stand des Wissens und die spezielle Fragestellung erläutert.

Eine „sterile“ Oberfläche wird im Wasser innerhalb kurzer Zeit in vier Etappen besiedelt (Wahl 1989): 1. Biochemische Konditionierung, 2. bakterielle Besiedlung, 3. Kolonisierung durch einzellige Eukaryonten (Diatomeen, Protozoen, ...), 4. Festsetzen von Larven und Algensporen. Dabei spielen zuerst physikalische und dann biologische Faktoren die maßgebliche Rolle (Abb. 1).



**Abb. 1:** Schematische Darstellung der Besiedlung einer Oberfläche im aquatischen Milieu. Die Besiedlung erfolgt in 4 Phasen aufeinander: Makromolekularfilm, Bakterien, Einzeller, Mehrzeller. Die Zeitachse ist logarithmisch. Die Nullpunkte der einzelnen Phasen sind Mittelwerte und unterliegen Schwankungen. Zu Beginn der Besiedlung herrschen physikalische Kräfte vor, später biologische (verändert nach Wahl (1989)).

Bereits während des Festsetzens der Larven und Algensporen dem sogenannten „settlement“ kommt es bei entsprechender Besiedlungsdichte zur intraspezifischen Konkurrenz zwischen den Larven um den Besiedlungsraum. Als „settlement“ wird dabei der Prozeß bezeichnet, wenn die Larven mit dem Substrat in Kontakt kommen und sich permanent daran festsetzen, sowie gegebenenfalls ihre Metamorphose (Bayne 1964). Bei Miesmuscheln geschieht dies in großen Larvenfällen während des gesamten Frühjahrs und Sommers (Seed 1969, Rodhouse et al. 1985).

Die erfolgreiche Besiedlung eines Substrates o.ä. nach einer bestimmten Zeit während derer „postsettlement mortality“ und andere postsettlement Prozesse stattgefunden haben wird Prozeß des sog. „recruitment“ genannt (Day & McEdward 1984). Unter „postsettlement mortality“ wird die Sterblichkeitsrate bezeichnet, die nach der eigentlichen Besiedlung auftritt, hervorgerufen durch die inter- und intraspezifische Konkurrenz, Prädation, Krankheiten, Parasitismus, schlechte abiotische

Standortbedingungen usw. der Larven und Algensporen (Definition inter- und intraspezifische Konkurrenz: siehe unten). Die genauen Übergänge und Phasen exakt festzulegen ist sehr schwierig, bzw. unmöglich, da dies fließende Übergänge sind. So hängen der Beginn, die Dauer und Intensität von „settlement“ und „recruitment“ ganz entscheidend von der räumlichen und zeitlichen Verteilung der Larven und Algensporen ab (Übersicht in Seed (1976) und Suchanek (1985)).

Der weitere Ablauf der Besiedlung wird Prozeß der „Sukzession“ genannt. Dies ist ein nicht saisonales, gerichtetes und kontinuierliches Muster von Besiedlung und Aussterben von Populationen in einem Gebiet (Beagon et al. 1996).

Für den Prozeß der Sukzession wurden von Connell & Slatyer (1977) drei Modelle entwickelt: 1. Das Facilitations-Modell setzt für die Besiedlung und das Wachstum anderer Arten voraus, daß das Substrat von früheren Siedlerarten vorbereitet wurde. 2. Im Toleranz-Modell können später siedelnde Arten in einer Gemeinschaft mit den vorhandenen Arten heranwachsen. 3. Im Inhibitions-Modell können später siedelnde Arten sich von vorne herein nicht ansiedeln, da dies die Erstbesiedler nicht zulassen. Spätere Arbeiten zeigten, daß innerhalb einer Sukzessionsfolge mehrere Modelle gleichzeitig oder nacheinander ablaufen können. So konnte z.B. Farrell (1991) zeigen, daß neben den direkten auch die indirekten Interaktionen zwischen den Arten die Richtung der Sukzession entscheidend beeinflussen.

Die wichtigsten Faktoren, die eine Lebensgemeinschaft strukturieren sind Konkurrenz, Störungen und Räuber-Beute Wechselwirkungen. In den folgenden Abschnitten wird daher ihre Bedeutung näher erläutert:

Während der Sukzession kommt es zur **Konkurrenz** um Raum oder um eine gemeinsam genutzte Ressource (meistens Nahrung). Die Bedeutung von Konkurrenz schwankt allerdings stark. Bei hohen Populationsdichten z.B. hat Konkurrenz eine hohe Bedeutung, bei geringen Populationsdichten eine nur geringe. Die Konkurrenz um Raum ist gerade im aquatischen Milieu von großer Bedeutung. Primäres Hartsubstrat steht nur begrenzt zur Verfügung, wodurch es zu sehr komplexen kompetitiven Beziehungen zwischen den Arten kommt (Connell 1961 a & b, Dayton 1971, Paine 1971, 1974, 1984, Menge 1976, Underwood et al. 1983, Robles 1987, Farrell 1991, Wootton 1993, 1994, Davis 1996).

Grundsätzlich wird zwischen intra- und interspezifischer Konkurrenz unterschieden. Intraspezifische Konkurrenz ist die Konkurrenz der Individuen einer Art untereinander um eine begrenzte Ressource (Nahrung, Raum, ...), die die Fitneß (Überleben, Wachstum, ...) von wenigsten einigen miteinander konkurrierenden Individuen beeinträchtigt. Unter Interspezifischer Konkurrenz versteht man die Konkurrenz einer Art mit einer anderen, wodurch diese, bedingt durch die Konkurrenz um eine Ressource, wiederum in ihrer Fitneß beeinträchtigt wird.

Auch zwischen Miesmuscheln kann intraspezifische Konkurrenz eine wichtige Rolle in der Strukturierung einer Muschel-Lebensgemeinschaft spielen. McGrorty et al. (1990) konnten zeigen, daß die Sterblichkeit juveniler Miesmuscheln im ersten Winter deutlich dichteabhängig ist. Dies scheint ein starker Regulationsmechanismus zu sein, der die jährlichen Schwankungen der juvenilen Muscheln reguliert.

Interspezifische Konkurrenz beeinflußt die meisten Populationen wahrscheinlich zumindest in einer bestimmten Phase ihre Entwicklung, ... durch Räuber, Parasiten, Konkurrenz anderer Arten sowie Umweltfaktoren. Das Fehlen aktueller interspezifischer Konkurrenz heißt nicht, daß sie keine Bedeutung als strukturierender Faktor hatte. Wenn sie aktuell fehlt, kann sie doch in der Entwicklung der Lebensgemein-

schaft gewirkt haben. Aktuell ist die Nischendifferenzierung abgeschlossen, die unterlegenen Arten verdrängt, oder sie tritt zeitlich und/oder räumlich nur selten auf (z.B. Larvenfälle).

Interspezifische Konkurrenz ist als strukturierender Faktor von Lebensgemeinschaften naheliegend, aber schwer zu beweisen, da häufig alternative Erklärungen möglich sind. Ihre Bedeutung ist daher nicht verallgemeinerbar, in manchen Lebensgemeinschaften ist sie wichtig, in anderen unwichtig. Häufig betrifft sie wohl nur einen kleinen Teil der zwischenartlichen Wechselwirkungen.

Ein sehr gutes Beispiel über den Einfluß von inter- und intraspezifischer Konkurrenz zeigt die Arbeit von Connell (1961b). Er untersuchte die Verteilung von Balaniden in der Gezeitenzone Schottlands. Dabei stellte er fest, daß die Seepocke *Balanus balanoides* konkurrenzstärker ist als *Chthalamus stellatus*. *Chthalamus* ist allerdings austrocknungsresistenter, so daß diese im Flachwasser überleben können. Innerhalb der Gezeitenzone findet man so *Chthalamus* in den obersten Bereichen. In den Bereichen zwischen mittlerem Hochwasserstand und mittlerem Wasserstand kommt es zur interspezifischen Konkurrenz mit *Balanus*. Mit zunehmender Tiefe ist dann die intraspezifische Konkurrenz von *Balanus* der verteilungsbestimmende Faktor.

Daneben wird der Sukzessionsablauf durch **Störungen** in seiner Richtung beeinflusst. Störungen können abiotisch oder biotischer Natur sein. Die Sukzessionsgemeinschaft kann einfach auf ein früheres Stadium zurückgeworfen werden, oder sich so verändern, daß sich eine neue Sukzessionsgemeinschaft ausbildet. Sousa (1979) untersuchte die Sukzession auf exponierten Felsbrocken in der Gezeitenzone Kaliforniens mit Algen. Durch Umwälzen von Steinen entstehen immer wieder neu zu besiedelnde Flächen. Kleine Steine werden durch häufige physikalische Störungen (Umwälzen des Steines) immer wieder auf das Anfangsstadium der Besiedlung zurückgeworfen und von der Pionieralge *Ulva* spp. besiedelt. Steine mittlerer Größe werden viel seltener umgewälzt, und entsprechend findet sich darauf eine etablierte Sukzessionsgemeinschaft. Die größten Steine mit einer Umwälzhäufigkeit von weniger als 0,1% je Monat waren von einer reifen Sukzessionsgemeinschaft bewachsen, die sich hauptsächlich aus mehrjährigen Algen zusammensetzte.

**Räuber und Beute** beeinflussen sich zweifellos wechselseitig in ihrer Evolution, was durch die vielen Räuber-Beute Spezialisierungen deutlich wird. Diese Spezialisierungen machen es Räubern aber unmöglich jede Form von Beute zu konsumieren. Seit den ersten Untersuchungen von MacArthur & Pianka (1966) zur Theorie über den optimalen Nahrungserwerb (optimal foraging), versuchen Ökologen vorherzusagen, welche Strategie des Nahrungserwerbes eines Räubers unter bestimmten Voraussetzungen zu erwarten ist. Dabei besagt die Hypothese des „optimal foraging“: Ein Räuber findet das optimale Nahrungsspektrum, indem er Such- und Handhabungszeit sowie die Ergiebigkeit der Nahrungstypen berücksichtigt und dabei seine Energieaufnahme maximiert (Übersicht in Hughes 1980).

Diese Ansätze wurden vor allem mit Hilfe mathematischer Modelle und Messungen der Energieaufnahme sowie des Energieflusses überprüft. Dabei wurde aber festgestellt, daß es durch die Wechselwirkungen, die ein Räuber mit seiner Umwelt eingeht, nur schwer möglich ist, die Hypothese auf diese Art und Weise zu beschreiben. So wurde in der Praxis das Phänomen des Präferenzwechsels beobachtet: Nach dem Modell des „optimal foraging“ müßte ein Räuber unabhängig von der Dichte seiner Beute immer die profitabelste Beute konsumieren und nicht bei einer Änderung

der Beutedichte auf eine andere Beute wechseln. Zusätzlich maximieren die Nahrungserwerbsstrategien nicht immer nur die Effizienz der Nahrungsaufnahme, sondern werden auch durch gegenläufige Bedürfnisse, wie etwa Feindvermeidung, entscheidend beeinflusst.

In dieser Arbeit werden sowohl Räuber (z.B. *Carcinus maenas* und *Asterias rubens* als auch der Weidegänger (z.B. *Littorina littorea*) unter dem Begriff Konsumenten zusammengefasst.

Wie oben bereits erwähnt ist Konkurrenz um Raum im marinen Milieu weit verbreitet und Siedlungssubstrat ist häufig eine limitierende Ressource. Infolgedessen ist **Epibiosis** im marinen Milieu weit verbreitet. So sind mittlerweile mehrere tausend Epibiosen beschrieben (Harlin 1973, Ingle 1983, Novak 1984, D'Antonio 1985, Lewis et al. 1985, Wahl 1987, Wahl 1999). Die ökologische Bedeutung dieser Epibiosen liegt nicht so sehr in der Beeinflussung der Interaktionen zwischen dem Basibionten und seiner abiotischen Umwelt, sondern in dem Einfluß auf die Konsumenten-Beute Wechselwirkungen (Wahl & Hay 1995, Wahl et al. 1997, Laudien & Wahl 1999).

So können in Konsumenten-Beute Beziehungen die Effekte von Epibionten auf den Fraßdruck ihrer Basibionten neutraler, positiver oder negativer Natur sein. Ein neutraler Effekt von Epibionten wurde von Prescott (1990) für die Wechselwirkungen zwischen der Kamm-Muschel *Argopecten irradians* mit ihren Epibionten Algen und Invertebraten sowie ihren Konsumenten beschrieben. Dittman & Robles (1991) konnten in ihren Versuchen zeigen, daß die Epiphyten auf *Mytilus californianus* keinen bzw. einen neutralen Effekt ausüben. In früheren Versuchen konnte ich dies für die Wechselwirkungen zwischen *Mytilus edulis*, *Ceramium strictum* und *Carcinus maenas* nachweisen (Enderlein 1996).

Die Schutzfunktion einer Art für eine andere wurde zuerst von Tahvanainen & Root (1972) und Root (1973) beschrieben als Interaktion zwischen zwei oder mehreren Landpflanzen, die sich durch ihr Zusammenleben besser gegenüber Fraßfeinden behaupteten. Dieser Gruppenschutz "associational resistance" kann sowohl auf der optischen (Litter et al. 1986, Hay 1986), chemischen (Duffy & Hay 1994, Durante & Chia 1991) oder taktilen (Bloom 1975, Forester 1979, Pitcher & Buttler 1987) Tarnung des Basibionten beruhen. Derselbe Effekt wurde auch in marinen Systemen gefunden werden, wo der Zusammenschluß zwischen zwei Arten noch direkter ist, da hier häufig eine Art als Epibiont auf der anderen Art lebt (Hay 1986, Feifarek 1987, Barkai & McQuaid 1988, Gil-Turnes et al. 1989, Wahl & Hay 1995, Enderlein 1996, Laudien 1997, Laudien & Wahl 1999). Zum Beispiel konnten Bloom (1975) und Feifarek (1987) zeigen, daß epibiontische Schwämme Muscheln vor Seesternfraß schützen. Pohle et al. (1991), Ambrose & Irlandi (1992) und Reusch (1994) beobachteten, daß juvenile Muscheln (*Argopecten irradians*, *Mytilus edulis*) auf Seegrass einem geringeren Fraßdruck durch benthische Räuber ausgesetzt sind. Auch ich konnte die reduzierte Attraktivität der Miesmuscheln für benthische Räuber (*Carcinus maenas*) durch epibiontische Hydrozoen nachweisen (Enderlein 1996).

Bezüglich des negativen Effektes der Erhöhung der Attraktivität eines Beuteorganismus durch seinen Aufwuchs gibt es bisher nur wenige Untersuchungen. Bernstein & Jung (1979) konnten erstmals zeigen, daß sich der Fraßdruck von Fischen auf den Seetang *Macrocystis pyrifera* erhöht, wenn dessen Thalli von Bryozoen bewachsen sind. Diesen Effekt bezeichneten Wahl & Hay (1995) und Wahl (1996) als Halunkeneffekt „shared doom“ und konnten zeigen, daß Seeigel Algen verstärkt beweidet, wenn diese von attraktiven Epibionten bewachsen sind. Ich konnte in früheren Ver-

suchen zeigen, daß *Balanus improvius* die Attraktivität der Miesmuscheln für *Carcinus maenas* erhöht (Enderlein 1996).

Bis in die achtziger Jahre hinein herrschte unter den Ökologen die Meinung, die stärkste Kraft bei der Strukturierung von Lebensgemeinschaften sei Konkurrenz (MacArthur 1972, Cody 1975). In den letzten Jahren ist man von dieser Ansicht etwas abgerückt und räumt Störungen (vor allem anthropogene) und variablen Umweltbedingungen eine größere Bedeutung ein (Diamond & Case 1986, Gee & Giller 1987).

Dabei lassen sich Störungen und Prädation häufig nicht unterscheiden. So ist der Effekt, den ein Taucher, der eine Koralle abbricht, und der eines Papageifisches, der Korallenstücke rausbricht, der gleiche. Wie Konkurrenz, Störungen und Prädation häufig eng miteinander verknüpft sind, zeigen z.B. die Arbeiten von Lubchenco (1978), Schmitt (1987), Posey & Hines (1991), Kuhlmann (1994), Wootton (1994), Menge (1995), Navarrete & Menge (1996) und Underwood (1999). Anhand der Arbeit von Kim (1997) an der Felsküste Kanadas soll dies abschließend beispielhaft gezeigt werden:

In der Abwesenheit von Napfschnecken folgt die Algen Sukzession dem Inhibitions-Modell, in dem die ersten Besiedler, ephemere Algen, die Ansiedlung von *Fucus gardneri* und *Pelvetiopsis limitata* in den ersten beiden Jahren verhindern. Die schnellwüchsigen ephemeren Algen sind unter Konsumentenausschluß die konkurrenzstärksten Arten. In der Anwesenheit von Napfschnecken können die fucoiden Algen durch den Wegfraß der ephemeren Algen den freiwerdenden Platz bereits im ersten Jahr erfolgreich besiedeln. Der positive Effekt der Napfschnecken auf die fucoiden Algen ist ein indirekter Effekt bedingt durch die Fraßpräferenz der Schnecken auf die ephemeren Algen. Schließt man Balaniden in die Betrachtung mit ein, so zeigt sich, daß unter Schneckenausschluß Balaniden keinen Einfluß auf die Abundanzen der Algen haben. In der Anwesenheit der Napfschnecken hingegen fördern die Balaniden die Ansiedlung von *Fucus gardneri*, welcher unter gleichen Bedingungen aber ohne Balaniden nur geringe Bedeckungsgrade erreicht. Dies zeigt, daß die Wechselwirkungen zwischen den Balaniden und *Fucus gardneri* geringer sind als die zwischen den Schnecken und den ephemeren Algen sowie zwischen den ephemeren und den fucoiden Algen. Der große Einfluß der Napfschnecken schafft Platz für weitere Wechselwirkungen. Durch den Wegfraß der ephemeren Algen fördern die Schnecken nicht nur indirekt die Ansiedlung der fucoiden Algen, sondern sie ermöglichen dadurch erst, daß die Wechselwirkungen zwischen den Balaniden und *Fucus gardneri* stattfinden können. Unter Ausschluß der Schnecken können diese schwachen Wechselwirkungen nicht stattfinden.

Dieses Beispiel zeigt, wie eng die Faktoren, die einen Lebensraum strukturieren miteinander verknüpft sind und wie wichtig es ist, einen Lebensraum als Ganzes mit all seinen vielfältigen Wechselwirkungen zu betrachten.

Miesmuscheln der Gattung *Mytilus* gehören nach ihrer Biomasse und ökologischen Bedeutung mit zu einer der dominierenden marinen Arten der Nordhalbkugel (Seed & Suchanek 1992). In der Ostsee hat die Miesmuschel *Mytilus edulis* große Bedeutung als benthischer Filtrierer (Kellermann 1981, Brey 1984). Ihre Bedeutung begründet sich: a) in der Klärung des anthropogen stark überdüngten Wassers (Kellermann 1981, Brey 1984) b) in der positiven Beeinflussung der Verbreitung von Seegraswiesen (Reusch 1994) c) in dem Lebensraum, den sie für zahlreiche assoziierte Arten

schaffen (über 300 verschiedene Pflanzen und Tierarten) (Seed & Suchanek 1992) und d) durch die Nahrung, die sie für uns Menschen und diverse Tiere (Vögel, Fische, Krabben, Seesterne) darstellt (z.B. Kowalski 1955, Walne & Dean 1972, Nauen 1978, Seed 1993, Reusch 1994).

In den Miesmuschel-Lebensgemeinschaften kommt es immer häufiger zu immer stärkeren Störungen menschlichen Einflusses durch die ständig fortschreitende Überdüngung, Überfischung, Verbauungen, Massentourismus usw.. Es ist daher wichtig die in dem Lebensraum „Miesmuschelbank“ wirkenden Faktoren zu entschlüsseln, um somit die gravierenden Veränderungen antropogenen Einflusses rechtzeitig erkennen zu können. Nicht daß es z.B. durch die Einschleppung eines neuen Konsumenten durch Ballastwasser zu dem Zusammenbruch der Miesmuschel-Bestände in der westlichen Ostsee kommt, was sicher nicht überschaubare Folgen für das gesamte Ökosystem Ostsee hätte.

**Ziel** dieser Arbeit ist es, die Wechselwirkungen zwischen den Miesmuscheln, ihren Epibionten und ihren Konsumenten zu untersuchen, um so die Vorgänge in den Miesmuschel-Lebensgemeinschaften der westlichen Ostsee besser verstehen zu können.

## 2. Untersuchungsgebiet

Alle Freiland-Experimente fanden im Zeitraum von 1998 bis 1999 in der Kieler Förde nördlich des "Tonnenhofes" (54°22,4' N, 10° 9,5' E) in einer Tiefe von ca. 6 m statt (siehe Abb. 2).

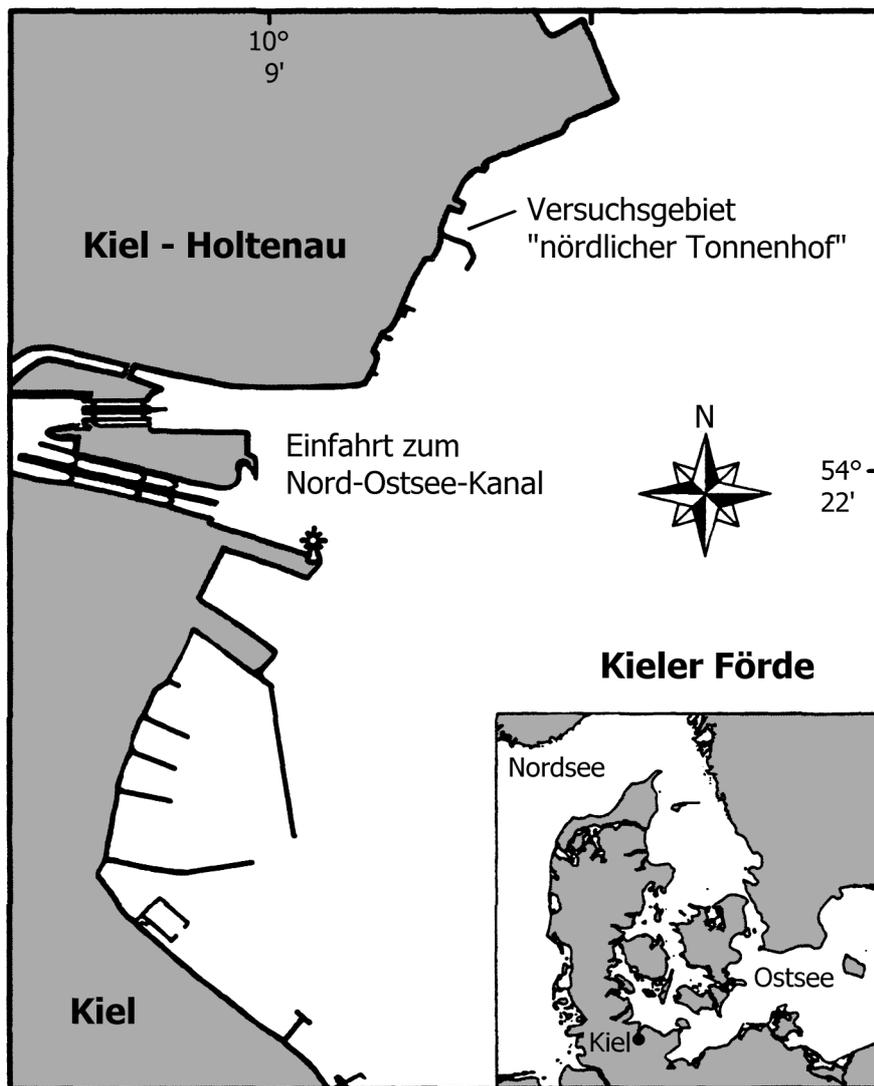
Die Kieler Förde ist ein Ausläufer der Kieler Bucht. Dieses Seegebiet der westlichen Ostsee befindet sich zwischen dem voll marinen Kattegatt (30-35 Salinität) und der salzarmen zentralen Ostsee (~7) (Hupfer 1981). Mit einer durchschnittlichen Tiefe von 18-20 m ist es ein relativ flaches Seegebiet. Die Kieler Bucht wird durch das Gabelsflach und den Stollergrund von dem im östlichen Bereich verlaufenden Rinnensystem, der Vejsnäs-Rinne, zwischen Großem und Kleinem Belt sowie dem Fehmarnbelt, in dem der Hauptwasseraustausch stattfindet, weitgehend ausgeschlossen.

Dadurch, daß die Kieler Förde keinen Anschluß an dieses Rinnensystem hat, zeichnet sie sich durch geringen Wasseraustausch aus, wodurch sie vom Austausch mit Bodenwasser nahezu abgeschnitten ist. Die Hauptwindrichtung in der Kieler Förde ist Südwest; durch die Nord-Südausdehnung der Förde werden selten Wellenhöhen über 0,5m erreicht. Die Wasserstands-Schwankungen, hervorgerufen durch die eintägige Gezeitenamplitude, liegen unter 15 cm (Lass & Maggaard 1995). Die Wassertemperatur lag in den Versuchsjahren 98/99 zwischen 1 °C und 21 °C, der Salzgehalt zwischen 11 und 19 (Werte von der Meßstation des IfM, an der Institutsbrücke).

In der Kieler Förde muß von einer eutrophierten Situation ausgegangen werden. Stienen (1986) fand in seinen Untersuchungen 1983 und 1984 in der inneren Kieler Förde (Station 4: Nord-Ostsee-Kanal) sehr viel höhere Nährstoffwerte als in der Kieler Bucht: viermal soviel Phosphat (bis 4 µM/l) und zehnmal soviel Nitrat (bis 60 µM/l). Daraus resultiert eine größere Phytoplanktonbiomasse für die innere Kieler Förde als für die Kieler Bucht. Dies liegt vor allem an dem Nährstofftransport durch den landwirtschaftlichen Abfluß über den Nord-Ostsee-Kanal und die Schwentine (H.-G. Hoppe, pers. Mitteilung).

Das Untersuchungsgebiet nördlich des Tonnenhofes liegt in einem seit Jahren für jeglichen Besucherverkehr gesperrten Gebiet. Dadurch war gewährleistet, daß die Versuche nicht durch Besucher, Schwimmer, Taucher oder Fischer gestört wurden. Das Untersuchungsgebiet von etwa 100 m<sup>2</sup> wird im Osten von der natürlichen Küstenlinie und nach Süden durch die Betonspundwand des Tonnenhofes begrenzt. Nach Norden und Westen hin ist es gegenüber der Kieler Förde offen. Alle Untersuchungen im Untersuchungsgebiet erfolgten taucherisch.

Die benthische Gemeinschaft im Untersuchungsgebiet ist seit Jahren ungestört (Ballatschew, pers. Mitteilung), so daß in den dort dominierenden Miesmuschelbänken von einer naturnahen Situation ausgegangen werden kann. Die großen Miesmuschelbestände dominieren den Hang von 2 bis 6 m Tiefe. Auf dem sandigen Boden im Flachwasser bzw. auf 6 m Tiefe kommen die Miesmuscheln nur fleckenhaft verteilt vor. Neben den Miesmuscheln in allen Größen- bzw. Altersklassen wurden folgende Aufwuchsorganismen auf den Miesmuscheln gefunden: *Laomedea flexuosa* (Hydrozoa), *Balanus improvisus* (Crustacea, Cirripedia), *Halichondria panicea* (Porifera), *Polydora* sp. (Polychaeta), Bryozoa und je nach Jahreszeit diverse Algenarten wie z.B. *Enteromorpha* sp., *Polysiphonia* sp. und *Bryopsis plumosa*.



**Abb. 2:** Lage des Untersuchungsgebietes „nördlicher Tonnenhof“ in der Kieler Förde

Basierend auf Isoenzym-Studien haben verschiedene Autoren die Miesmuschel *Mytilus edulis* in zwei Arten eingeteilt: *M. edulis* im Nordatlantik, Nordsee, Skagerrak und Belte und *M. trossulus* in der zentralen und östlichen Ostsee (Varvio et al. 1988, McDonald et al. 1991, Geller et al. 1993). Der Bereich der Kieler Bucht liegt knapp westlich des Überschneidungsgebietes beider Arten. Nach Väinölä & Hvilsom (1991) kommt in der Kieler Bucht noch die nordatlantische *M. edulis* vor. Daher wird in der vorliegenden Arbeit von der Art *Mytilus edulis* ausgegangen.

Als benthische Konsumenten dominieren die Strandkrabbe *Carcinus maenas* und der Seestern *Asterias rubens* die Gemeinschaft (pers. Tauchbeobachtung). Sowohl die Strandkrabben als auch die Seesterne sind von Mai bis November in hohen Individuendichten im Untersuchungsgebiet anzutreffen. So lag die beobachtete Individuendichte von *Carcinus* zwischen 1 und 5 Tieren/m<sup>2</sup> und die von *Asterias* zwischen 10 und 40 Tieren/m<sup>2</sup>. Sinkt die Wassertemperatur deutlich unter 8°C, gehen ihre Abundanz stark zurück. Von etwa Ende November bis etwa April ist *Carcinus maenas* nicht im Untersuchungsgebiet nachweisbar. *Asterias rubens* ist aber das ganze Jahr hindurch im Untersuchungsgebiet präsent (pers. Tauchbeobachtung).

### **3. Einfluß von Konsumenten auf Entstehung und Entwicklung von Aufwuchsgemeinschaften**

#### **3.1 Einleitung**

Die Besiedlung von Oberflächen in aquatischen Systemen erfolgt in 4 Phasen: Makromolekularfilm, Bakterien, Einzeller, Mehrzeller. Zu Beginn der Besiedlung spielen erst physikalische und dann biologische Faktoren die maßgebliche Rolle (Wahl 1989). Nach der biochemischen Konditionierung der Oberfläche kommt es zur makroskopischen Besiedlung durch Algensporen und Larven.

Bereits während, aber vor allem nach dem Festsetzen der Sporen und Larven, kommt es zur Konkurrenz um das primäre Siedlungssubstrat. Diese Konkurrenz um Raum ist in aquatischen Ökosystemen von größter Bedeutung, da Siedlungssubstrat nur begrenzt vorhanden ist. Dieser Konkurrenzdruck herrscht sowohl zwischen den Arten als auch innerhalb einer Art. Zu Beginn dominiert die Konkurrenz zwischen den Arten, im Laufe der Besiedlung und Entwicklung der Aufwuchsgemeinschaft gewinnt die Konkurrenz innerhalb einer Art an Bedeutung. Neben Konkurrenz kommt es meist auch zu einem verflochtenen Netz von Interaktionen zwischen den Organismen, wodurch es zu komplexen Beziehungen zwischen diesen kommen kann. Durch die Interaktionen ist es möglich, daß es zu Koexistenz von Arten kommt, die sich in ihrer Konkurrenzfähigkeit stark unterscheiden. Setzt sich aber die dominante Art durch, weil sie weder von biotischen noch von abiotischen Faktoren in ihrer Ausbreitung gehindert wird, kann es zur Ausbildung von „Monokulturen“ kommen. Diese werden als solche bezeichnet, wenn eine Art wenigstens 80% des Raumes für sich in Anspruch nimmt (Paine 1984).

In vielen Meeresgebieten konnten sich verschiedenste Arten als „Monokulturen“ durchsetzen (z.B. Dayton 1971; Paine 1971, 1974, 1984; Menge 1976; Peterson 1979; Paine & Levine 1981; Okamura 1986; Shin & Jurng 1987; Sandrock 1990; Ardizzone et al. 1996; Reusch & Chapman 1997). Auch wenn in der westlichen Ostsee, wie in einigen anderen aquatischen Systemen, Miesmuscheln und Balaniden vergemeinschaftet sind (z.B. Dayton 1971, Menge 1976, Peterson 1979, Sandrock 1990, Wootton 1994), dominieren beide Arten verschiedener Aufwuchsgemeinschaften (Ax 1952, Meyer 1975, Kersting 1981) und bilden Monokulturen. Diese werden in der Spritzwasserzone von Balaniden gebildet, im flachen Sublitoral kommt es dann zur Vergemeinschaftung mit den ebenfalls sehr konkurrenzstarken Miesmuscheln, die ab ca. 2 m Wassertiefe die dominierende Rolle übernehmen und große Monokulturen bilden (pers. Tauchbeobachtung).

Daß diese Monokulturen entstehen können, liegt hauptsächlich an dem großen Durchsetzungsvermögen der Balaniden und Miesmuscheln.

Balaniden-Larven siedeln bereits früh im Jahr (ab März) und sind bis in den November hinein im Wasserkörper vorhanden (Seed 1969, Rodhouse et al. 1985). Da sie nach der Methamorphose sehr schnell wachsen und sich bevorzugt in der Nähe anderer Balaniden ansiedeln, können sie so den Besiedlungsraum schnell und effektiv erschließen (Barnett & Crisp 1979; Barnett et al 1979; Brault & Bourget 1985). Dazu kommt, daß sie von der einmal besiedelten Fläche, bedingt durch ihre Besiedlungsplatte und ihre Kalkschale, nur durch Tötung zu verdrängen sind (Überwachsen und Aushungern, natürlicher Alterstod, Tod auf Grund von Nahrungsmangel, mechanische Zerstörung). Auch Miesmuschel-Larven sind bereits ab dem Frühjahr im Was-

serkörper vorhanden und siedeln bis in den Herbst hinein, meist in mehreren großen Larvenfällen (Seed 1969; Rodhouse et al. 1985). Miesmuscheln rekrutieren in enormen Anzahlen und besiedeln beim ersten Festsetzen sowohl jede Art Hartsubstrat als auch filamentöse Strukturen (z.B. Bayne 1964; Okamura 1986; Ardizzone et al 1996, Reusch & Chapman 1997). Beim endgültigen Festsetzen bevorzugen sie Hartsubstrat sowie die Zwischenräume bestehender Miesmuschelklumpen und -bänke. Auch Miesmuscheln wachsen sehr schnell und sind durch ihre Byssusfäden fest mit dem einmal besiedelten Hartsubstrat verbunden (Petraitis 1995). Hinzu kommt die Fähigkeit der Miesmuscheln dreidimensionale Muschelklumpen und -bänke zu bilden.

Die Dominanz bestimmter Arten führt zu einer starken Artenarmut innerhalb der Gemeinschaft. Diese Artenarmut und die damit verbundene geringe Diversität kann nur durch fluktuierende Umweltbedingungen (z.B. Keough et al. 1997) oder durch Störungen durchbrochen werden. So können Störungen entweder durch Umweltfaktoren (z.B. Underwood 1999), oder durch Prädation (z.B. Trush-Simon 1999) verursacht werden. Connell (1978) formulierte entsprechend seine „intermediate disturbance hypothesis“, die besagt, daß sich in einem System maximalste Artenvielfalt dann entwickeln kann, wenn das System Störungen mittlerer Stärke und Frequenz erfährt.

Daß sich die Gemeinschaft ändert, wenn Störungen die Abundanzen dominierender Besiedler reduzieren, wurde für die Aufwuchsgemeinschaft der westlichen Ostsee von Dürr (1998) untersucht. Sie untersuchte die Entwicklung von Aufwuchsgemeinschaften, wenn einer oder beide dominierenden Besiedler der Gemeinschaft, die Miesmuschel *Mytilus edulis* und die Balanide *Balanus improvisus*, entfernt wurden. Dabei stellte sie folgendes fest: Werden die Miesmuscheln oder die Balaniden künstlich entfernt, entsteht eine Monokultur der anderen Art auf der entsprechenden Fläche. Werden beide Arten entfernt, entsteht eine nur schwach besiedelte Gemeinschaft; findet keine künstliche Störung statt, kommt es zur Ko-Dominanz von Miesmuscheln und Balaniden. Dies zeigt, daß beide Arten sehr stark um den Besiedlungsraum konkurrieren. Basierend auf diesen Ergebnissen müssen die oben beschriebenen Monokulturen der Balaniden in der Spritzwasserzone und die der Miesmuscheln ab 2 m Tiefe durch die Siedlungsdominanz der jeweiligen Art in der entsprechenden Wassertiefe verursacht werden. Dies liegt an der Konkurrenzstärke der jeweiligen Art in der entsprechenden Tiefe, so daß dort die konkurrenzstärkere Art die schwächere verdrängt bis auf den Tiefenstreifen, in dem beide Arten miteinander vergesellschaftet sind.

Ein weiterer Grund ist der Einfluß der Konsumenten auf die Aufwuchsorganismen. Reusch (1994) und Reusch & Chapman (1997) fanden bei ihren Untersuchungen der Miesmuschel-Monokulturen auf dem Weichboden der Kieler Förde (2m Tiefe), daß die Räuber *Asterias rubens* und *Carcinus maenas* nicht in der Lage sind, diese zu kontrollieren. Einen der Hauptgründe dafür vermuten sie im Salzstreß, dem die Räuber ausgesetzt sind. Seesterne können in der westlichen Ostsee durch den niedrigen Salzgehalt nicht ihre volle Größe erreichen, wodurch adulte Muscheln vor Wegfraß durch Seesterne geschützt sind. Auch können Seesterne nur 77% der rekrutierenden Miesmuscheln/Jahr wegfressen, wodurch ein Muschelpatch um das 1,6-fache pro Jahr größer wird.

Die Experimente von Dürr (1998) zeigen, welche weitreichenden Folgen und Bedeutung Störungen auf Aufwuchsgemeinschaften im Flachwasser der westlichen Ostsee haben. Daher wird in diesem Versuch untersucht, inwieweit die natürlichen Konsumenten des Lebensraumes für Störungen in dieser Aufwuchsgemeinschaft verantwortlich sind. Welche Bedeutung haben sie als Störfaktor und welchen Einfluß nehmen sie auf die Entstehung und Entwicklung der Aufwuchsgemeinschaft?

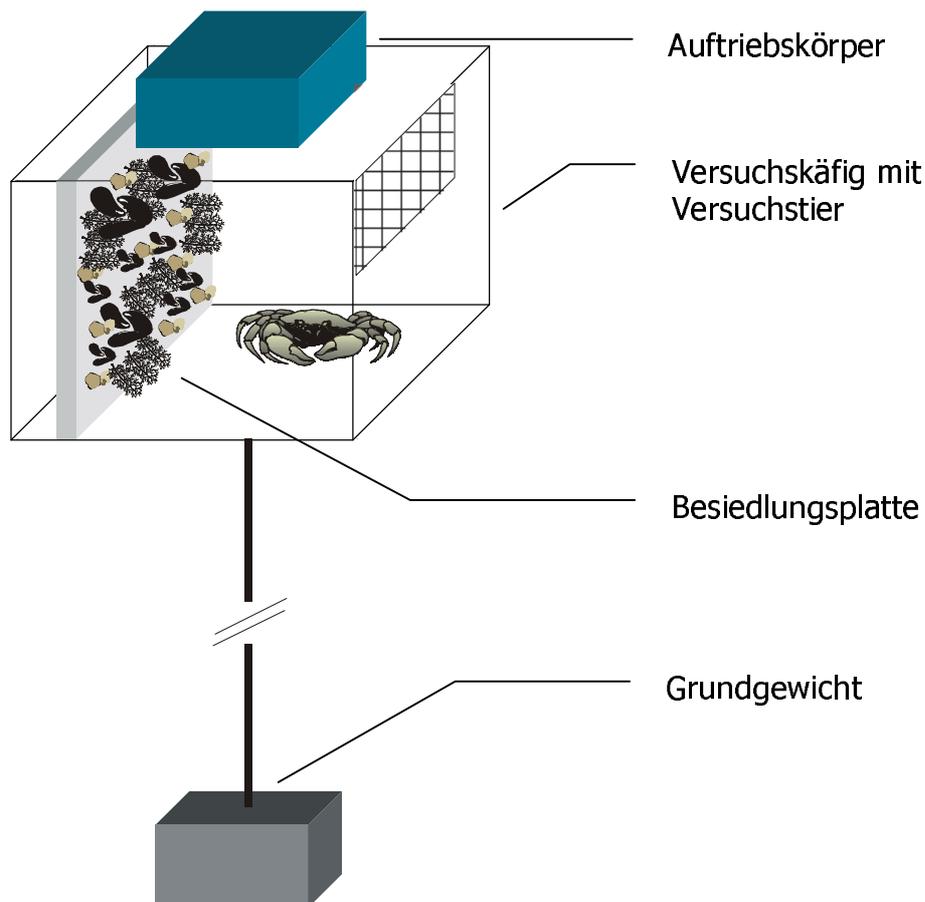
So wird in diesem Versuch die Entwicklung der Aufwuchsgemeinschaft unter dem Einfluß der drei wichtigsten Konsumenten des Lebensraumes, der Strandschnecke *Littorina littorea*, der Strandkrabbe *Carcinus maenas* und des Seesternes *Asterias rubens* untersucht. Führen die Störungen der drei Konsumenten zu unterschiedlichen Aufwuchsgemeinschaften oder zu gleichen Aufwuchsgemeinschaften, nur auf unterschiedlichem Niveau der Entwicklung? Da jeder Konsument unterschiedliche Fraßpräferenzen hat, müßte es zur Ausbildung von Aufwuchsgemeinschaften auf einem bestimmten Niveau kommen. Eine andere Möglichkeit wäre, daß sich unterschiedliche Aufwuchsgemeinschaften, je nach Prädationsdruck, etablieren.

### 3.2 Material und Methode

#### Versuchsaufbau

Dieser Versuch fand über 149 Tage vom 11.05. bis 07.10.1998 statt. In einem zweifaktoriellen Feldexperiment sollte der Einfluß der drei wichtigsten Konsumenten (*Carcinus maenas*, *Asterias rubens* und *Littorina littorea*) des Ökosystems Miesmuschelbank auf die Entstehung und Entwicklung einer Aufwuchsgemeinschaft untersucht werden.

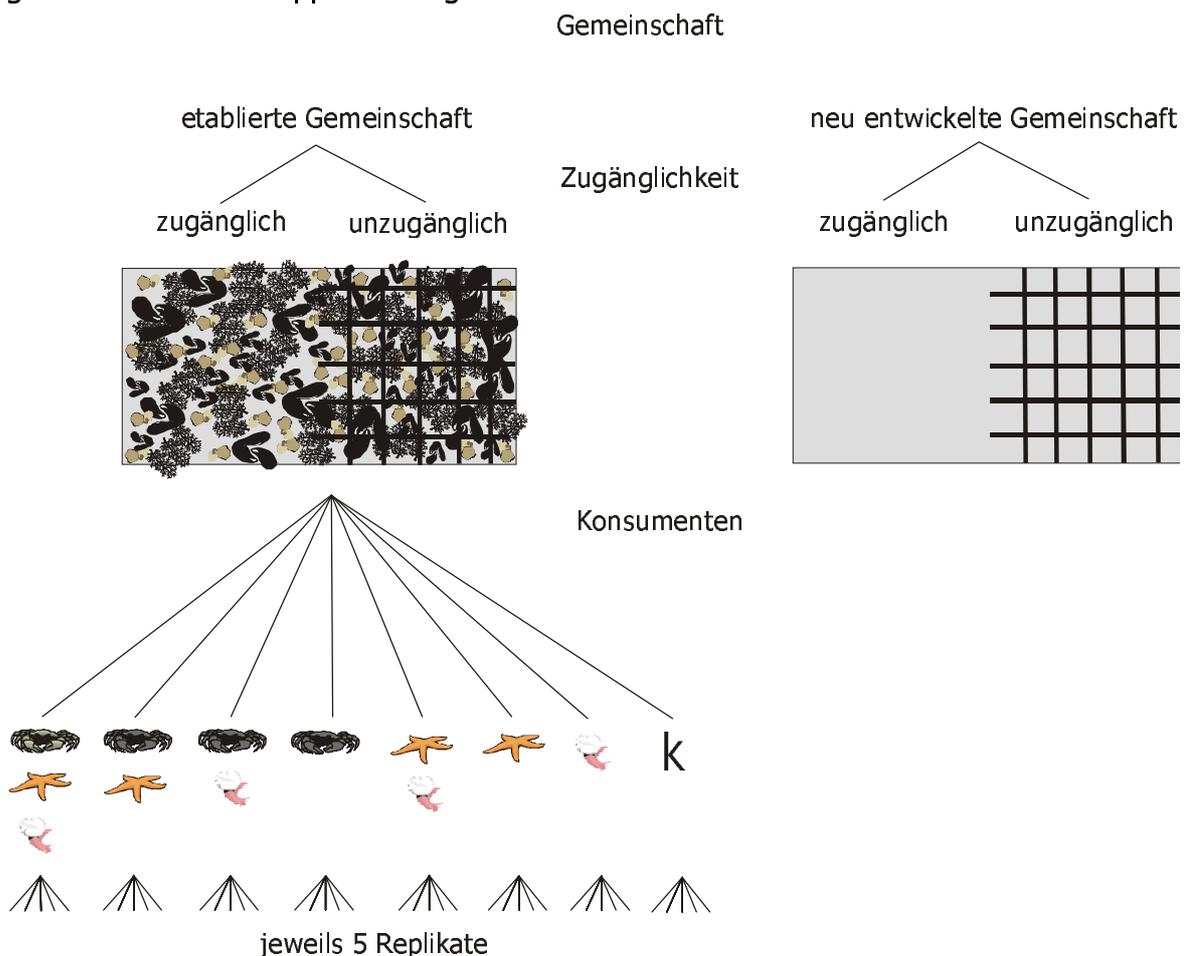
Das Experiment fand im Untersuchungsgebiet (Beschreibung siehe unter 2.) in ca. 6 m Wassertiefe statt. Für diesen Versuch wurden 80 Käfige (L: 30, B: 30, H: 15 cm) aus einer schwarzen PVC-Gittermatte der Firma Coers (Lochdurchmesser 6 mm) gebaut. Diese wurden mit einem Auftriebskörper und einem Grundgewicht versehen, damit sie in der freien Wassersäule stehen (Abb. 3). In den Käfigen wurde eine 30x15 cm<sup>2</sup> große Besiedlungsplatte (PVC, Stärke 3 mm) senkrecht, ca. 5 cm vor der Rückwand, befestigt. Die Hälfte der Besiedlungsplatten war bereits am 08.09.1997 im Versuchsgelände ausgehängt worden, damit sich darauf eine Aufwuchsgemeinschaft etablieren konnte. Diese Behandlung wird im folgenden als etablierte Gemeinschaft bezeichnet.



**Abb. 3:** Schematische Darstellung eines Versuchskäfigs, der in den Versuchen 3, 4 und 5 zum Einsatz kam. Dargestellt ist ein Käfig mit Besiedlungsplatte wie er in Versuch 3 verwendet wurde. In den Versuchen 4 und 5 wurden die Käfige ohne Besiedlungsplatte verwendet.

Die andere Hälfte der Besiedlungsplatten wurde erst zu Versuchsbeginn mit den Käfigen ausgebracht. Diese Behandlung simuliert eine sich neu entwickelnde Gemeinschaft und wird im folgenden auch so genannt. Auf der Vorderseite wurde die Platte zur Hälfte mit Gittermatte abgeschirmt, wodurch eine Hälfte der Platte den Konsumenten nicht zugänglich war. Auf diesem Teil der Platte wurde der indirekte Effekt der Konsumenten auf die Ansiedlung untersucht.

Der erste Faktor des zweifaktoriellen Designs sind die drei verschiedenen Konsumenten und die Kombination derselbigen (8-stufig, siehe Abb. 4); der zweite Faktor ist eine Untereinheit (split units) des ersten Faktors, da die Besiedlungsplatte in einen zugänglichen und einen unzugänglichen Teil aufgeteilt wurde (2-stufig, siehe Abb. 4). Diese Aufteilung des zweiten Faktors in eine Untereinheit des ersten Faktors mittels eines sog. split-units designs bot die Möglichkeit, in nur einem Versuchsansatz sowohl den direkten als auch den indirekten Einfluß jedes Konsumenten bzw. deren Kombination auf die Entstehung/Entwicklung einer Aufwuchsgemeinschaft zu untersuchen. Als Kontrolle wurden Käfige ohne Konsumenten verwendet. Jeder der 8 Hauptfaktoren mit den zwei Untereinheiten wurde für jede Gemeinschaft 5x repliziert, was eine Gesamtanzahl von 80 Käfigen ergab (Abb. 4). Die Anordnung der Käfige im Versuchsgebiet erfolgte zufallsverteilt, der Abstand zwischen den Käfigen betrug mindestens die doppelte Käfigbreite.



**Abb. 4:** Verlaufsschema des experimentellen Designs für Versuch 3 für die beiden untersuchten Gemeinschaften: links etablierte Gemeinschaft, rechts eine sich neu entwickelte Gemeinschaft. Die Konsumenten sind durch entsprechende Abbildungen dargestellt, „K“ steht für die Kontroll-Käfige ohne Konsumenten.

Während der 149-tägigen Versuchszeit wurden alle Käfige mindestens einmal in der Woche durch Taucher kontrolliert. Wenn nötig, wurden die Käfige mit einer Bürste gereinigt, um das Zusetzen der Gittermaschen zu verhindern.

Am Versuchsende wurden die Besiedlungsplatten taucherisch geborgen, einzeln in Plastiktüten überführt und anschließend bei  $-18^{\circ}\text{C}$  eingefroren. Die Auswertung im Labor erfolgte mittels Binokular (Wild M5) unter 10-facher optischer Vergrößerung. Dazu wurden auf jeder Versuchsplatte die inneren  $25\text{ cm}^2$  um den Mittelpunkt jeweils auf der zugänglichen und der unzugänglichen Hälfte ausgezählt. Die so bestimmbaren Arten wurden aufgenommen und ihre Abundanzen gezählt. Die Abschätzung der Balaniden-Bedeckung erfolgte prozentual nach einem zusätzlich aufgelegten Raster in 10% Schritten. Insgesamt wurden 10 makroskopische Arten gefunden. Von diesen wurden nur die drei dominanten Arten (Miesmuscheln der Größe 0-3 mm, Miesmuscheln der Größe 3-6 mm, Balaniden und *Polydora* sp) in die statistische Auswertung mit einbezogen. Die weiteren gefundenen Arten sind in Tab. 3 aufgeführt.

### **Statistische Auswertung**

Die Auswertung erfolgte mittels einer 2-faktoriellen split-plot ANOVA (Faktoren: Konsumenten (8-stufig), geteilte experimentelle Einheit: Zugänglichkeit (2-stufig) mit 4 abhängigen Variablen: Miesmuscheln 0-3 mm, Miesmuscheln 3-6 mm, Balaniden und *Polydora*). Die Überprüfung der Daten auf Varianzhomogenität mittels Cochran's Test ergab, daß die Voraussetzungen für eine ANOVA nach einer Transformation erfüllt waren. Dazu wurden die Variablen folgendermaßen transformiert: Miesmuscheln und *Polydora* logarithmisch, Balanidenbedeckung (%) arcsin (Sokal & Rohlf 1995).

### 3.3 **Ergebnisse:** Der Einfluß von Konsumenten auf die Entstehung und Entwicklung von natürlichen Besiedlungsmustern

#### *allgemeine Definitionen:*

In den folgenden Abschnitten werden folgende Buchstaben für die drei Konsumenten verwendet: C= *Carcinus maenas*, A= *Asterias rubens*, L= *Littorina littorea*. Wenn die Buchstaben in Kombination (z.B. CA= *Carcinus maenas* und *Asterias rubens*) auftreten, bedeutet dies, daß die entsprechenden Konsumenten zusammen Einfluß auf die Aufwuchsgemeinschaft genommen haben. Die Kontrollen waren vor den Konsumenten geschützt.

„zugänglich“ bedeutet, daß die Konsumenten direkten Zugang zu den Besiedlungsplatten hatten und damit zur Aufwuchsgemeinschaft; „unzugänglich“ bedeutet, daß die Besiedlungsplatten vor dem direktem Zugang der Konsumenten durch ein Gitter geschützt waren. Auf diese Platten konnten die Konsumenten keinen direkten Einfluß auf die Besiedlung z.B. durch Wegfraß nehmen. Ihr Einfluß auf die Aufwuchsgemeinschaft erfolgte alleine durch ihre bloße Anwesenheit und wird im folgenden „mittelbarer Einfluß“ genannt.

#### **neu entwickelte Gemeinschaft**

##### *Einfluß der Konsumenten:*

Die verschiedenen Konsumenten bzw. Konsumentenkombinationen nehmen signifikant unterschiedlichen Einfluß auf eine sich neu entwickelnde Gemeinschaft ( $p=0,0011$ ; Tab. 1). Dabei haben sie allerdings nur auf Miesmuscheln einen signifikanten Einfluß; ein Einfluß auf Balaniden und *Polydora* ist nicht nachweisbar (Abb. 5 c) und d)).

Es kommen Miesmuscheln der Größe bis 3 mm auf den unzugänglichen Platten unter dem mittelbaren Einfluß der Strandkrabben (CAL, CA, CL und C) in geringeren Dichten (unter 100 Tiere je Versuchsfläche) vor, als unter dem mittelbaren Einfluß von *Asterias* und *Littorina* (AL, A, L). Unter ihrem mittelbaren Einfluß liegen die Abundanzen immer über 100 Tiere pro Versuchsfläche (Abb. 5 a).

Die Abundanzen der Miesmuscheln der Größe 3-6 mm sind auf den unzugänglichen Flächen recht konstant. Unter dem mittelbaren Einfluß der Seesterne und Littorinen (AL, A, L) sinken die Abundanzen etwas. Auf den zugänglichen Flächen liegen die Abundanzen der Muscheln unter dem Einfluß der Strandkrabben (CAL, CA, AL, C) bei nur maximal 5 Tieren pro Fläche. Unter dem direkten Einfluß der Seesterne und Littorinen (AL, A, L) liegen die Abundanzen höher, zwischen 7 und 22 Tieren je Fläche (Abb. 5 b).

##### *Einfluß der Zugänglichkeit:*

Die Zugänglichkeit der Konsumenten auf die Besiedlungsplatten hat einen signifikanten Einfluß auf die Ansiedlung der Organismen ( $p=0,0000$ ; Tab. 1).

Die Abundanzen der Miesmuscheln bis 3 mm Größe liegen auf den zugänglichen Platten immer unter denen der unzugänglichen, mit Ausnahme der Platten unter dem direkten Einfluß von *Carcinus* und *Asterias* (CA) sowie von *Asterias* und *Littorina* (AL). Auffällig ist der große Unterschied in den Abundanzen unter dem direkten Einfluß von *Carcinus*, *Asterias* und *Littorina* (CAL), *Carcinus* und *Littorina* (CL) und *Carcinus* (C).

Dabei liegen die Abundanzen der Muscheln auf den zugänglichen Platten immer sehr deutlich unter denen der unzugänglichen (Abb. 5 a)).

Die Abundanzen der Miesmuscheln von 3-6 mm Länge sind auf den zugänglichen Platten, bis auf unter dem direkten Einfluß der Seesterne (A), immer deutlich geringer als auf den Unzugänglichen. Auch hier fällt am deutlichsten der direkte Einfluß der Strandkrabben auf, da unter dem Einfluß von *Carciuns* (C) sowie der *Carcinus*-Konsumenten Kombinationen (CAL, CA, CL) die Abundanzen unter 5 Miesmuscheln je Fläche liegen (Abb. 5 b). Die Abundanzen der Muscheln auf den Platten ohne Konsumentendruck liegen zwischen 15 und 25 Tieren je 25 cm<sup>2</sup>.

Der Bedeckungsgrad mit Balaniden ist auf allen zugänglichen Platten geringer als auf denen, die den Konsumenten unzugänglich sind. Erreicht der Bedeckungsgrad unter Konsumentendruck eine maximale Bedeckung von 60% (A), so beträgt er auf der Kontrollfläche (kontr) sowie den unzugänglichen Platten nie weniger als 80% Bedeckung. Auffällig ist hierbei der starke Einfluß von *Carcinus* und *Littorina* (CL) mit den jeweils minimalsten Werten (Abb. 5 c).

Auf die Abundanzen des Polychaeten *Polydora* sp hat die Zugänglichkeit keinen nachweisbaren Einfluß. Die Abundanzen auf den zugänglichen und unzugänglichen Flächen kreuzen sich mehrmals (Abb. 5 d).

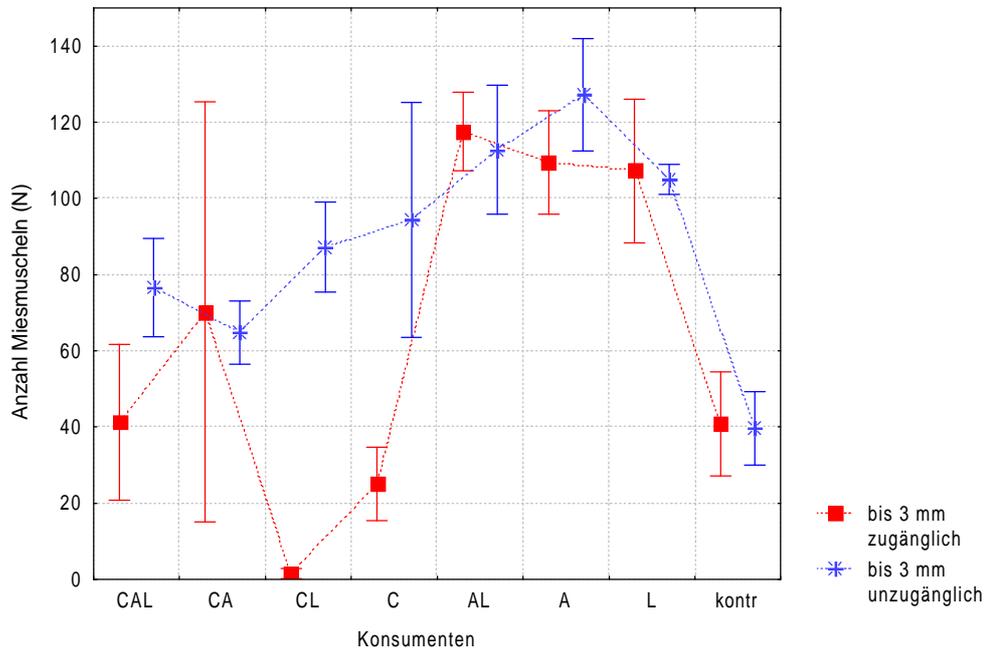
**Tab. 1:** Split plot ANOVA für die neu entwickelte Gemeinschaft. Die obere Tabelle enthält die Werte für den Hauptfaktor Konsument, die untere die Werte für den darin enthaltenen Faktor Zugänglichkeit. Dabei gilt: **Wilks' Lambda** steht für den multivariaten F-Wert, welcher auf einem Vergleich der Fehler-Varianz/Kovarianz-Matrix und der Effekt-Varianz/Kovarianz-Matrix basiert, **Raos R** ist eine Transformation von Wilks' Lambda zur Bestimmung der Signifikanz eines Effektes, **FG 1** und **FG 2** sind die Freiheitsgrade der F-Test Statistik (Raos R), **SQ Effekt** ist die Differenz zwischen den Mittelwerten der Gruppen, **SQ Fehler** ist die Streuung innerhalb der Gruppen, **FG** die dazugehörigen Freiheitsgrade, **MQ Effekt** ist der Vergleich der Varianz zwischen den Gruppen, **MQ Fehler** der Vergleich der Varianz innerhalb der Gruppen, **F** der Quotient aus MQ Effekt und MQ Fehler, **p-Wert** für die Signifikanzniveau, und die Sterne in der letzten Spalte markieren signifikante Ergebnisse, wobei ns für nicht signifikante Ergebnisse steht.

Vergleich: **neu entwickelte Gemeinschaft**

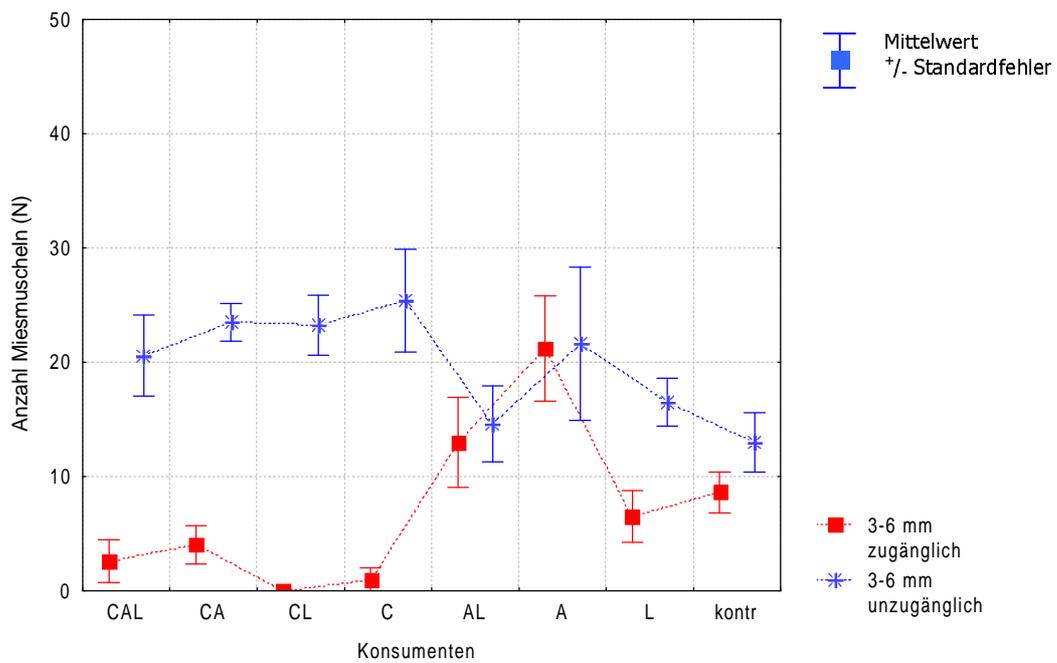
Faktor	Wilks' Lambda	Raos R	FG 1	FG 2	p-Wert	
Konsument	0,140985	2,360243	28	112	0,0011	**
<b>Aufwuchs</b>	<b>SQ</b>	<b>FG</b>	<b>MQ</b>	<b>F</b>	<b>p-Wert</b>	
<b>Miesmuscheln bis 3 cm</b>						
Effekt	58,01517	7	8,287881	3,280537	0,0112	*
Fehler	70,73862	28	2,526379			
<b>Miesmuscheln 3-6 cm</b>						
Effekt	19,91568	7	2,845098	2,764045	0,0257	*
Fehler	28,82106	28	1,029324			
<b>Balaniden</b>						
Effekt	2,333969	7	0,333424	1,504026	0,2065	ns
Fehler	6,207259	28	0,221688			
<b>Polydora</b>						
Effekt	26,10725	7	3,729607	2,342794	0,0513	ns
Fehler	44,57455	28	1,591948			
<b>Faktor</b>	<b>Wilks' Lambda</b>	<b>Raos R</b>	<b>FG 1</b>	<b>FG 2</b>	<b>p-Wert</b>	
Zugänglichkeit (im Faktor Konsumenten)	0,26666	19,93818	4	29	0,0000	***
<b>Aufwuchs</b>	<b>SQ</b>	<b>FG</b>	<b>MQ</b>	<b>F</b>	<b>p-Wert</b>	
<b>Miesmuscheln bis 3 cm</b>						
Effekt	14,09871	1	14,09871	24,09760	0,0000	***
Fehler	18,72215	32	0,58507			
<b>Miesmuscheln 3-6 cm</b>						
Effekt	33,24859	1	33,24859	66,06105	0,0000	***
Fehler	16,10563	32	0,50330			
<b>Balaniden</b>						
Effekt	11,24947	1	11,24947	71,60502	0,0000	***
Fehler	5,02735	32	0,15710			
<b>Polydora</b>						
Effekt	0,28684	1	0,286845	0,352347	0,5569	ns
Fehler	26,05112	32	0,814098			

Abb. 5: Neu entwickelte Gemeinschaft

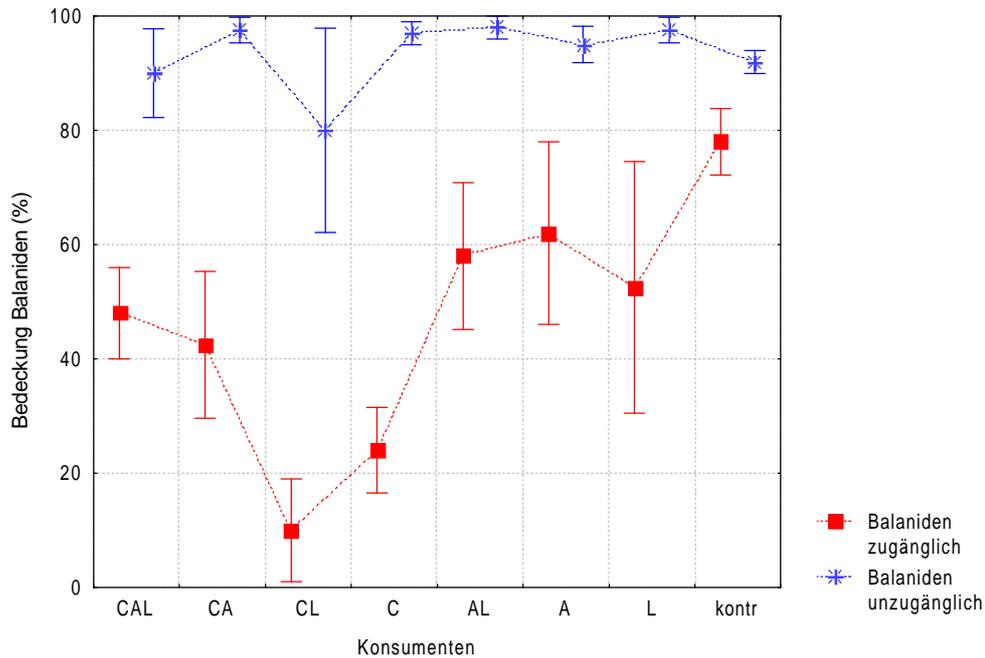
a) Miesmuscheln bis 3 mm



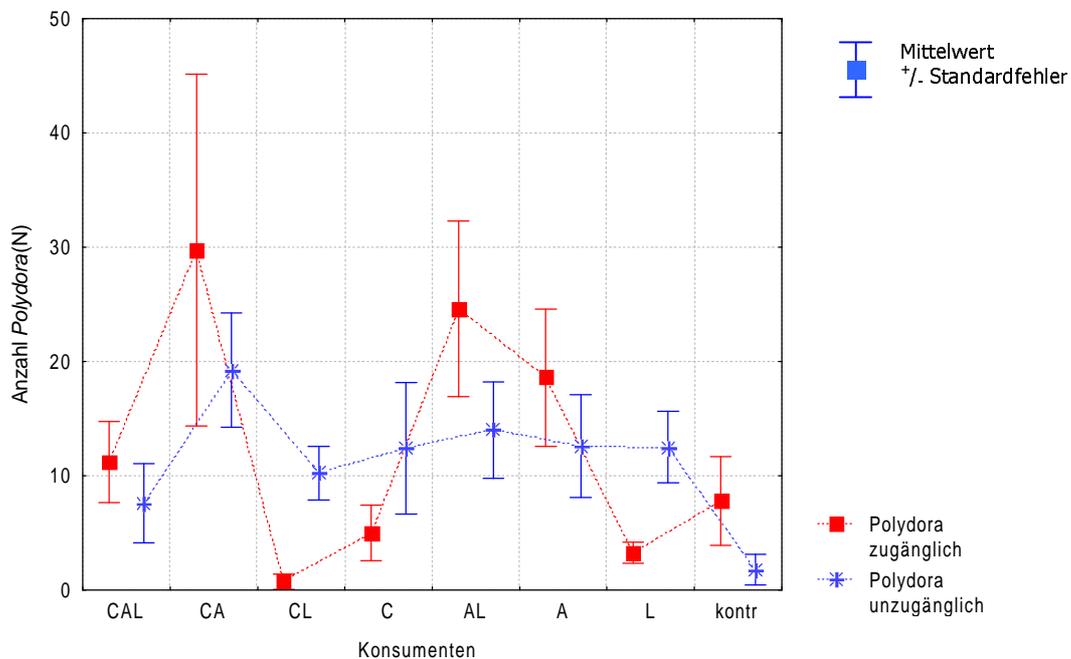
b) Miesmuscheln 3-6 mm



### c) Balaniden



### d) *Polydora*



**Abb. 5:** Grafische Darstellung der Abundanzen der ausgezählten Arten auf den Besiedlungsplatten der neu entwickelten Gemeinschaft. a) Abundanzen der bis 3 mm großen Miesmuscheln, b) Abundanzen der 3-6 mm Großen Miesmuscheln, c) Bedeckungsgrad der Platten mit Balaniden, d) Abundanzen von *Polydora*. Dargestellt sind jeweils die Abundanzen unter dem jeweiligen Konsumentendruck sowie auf den zugänglichen (rot) und unzugänglichen (blau) Flächen. Folgende Buchstabenkürzel wurden für

die Konsumenten bzw. Konsumentenkombinationen verwendet: C= *Carcinus maenas*, A= *Asterias rubens*, L= *Littorina littorea*.

### **etablierte Gemeinschaft**

#### *Einfluß der Konsumenten:*

Auf eine etablierte Gemeinschaft nehmen die unterschiedlichen Konsumenten und Konsumentenkombinationen keinen nachweisbaren signifikanten Einfluß ( $p=0,6062$ ; Tab. 2). Die Abundanzen der ausgezählten Arten variieren sehr stark unter dem Einfluß der unterschiedlichen Konsumenten (Abb. 6 a-d).

#### *Einfluß der Zugänglichkeit:*

Die Zugänglichkeit der Konsumenten hingegen hat einen signifikanten Einfluß auf die Abundanzen der Aufwuchsorganismen ( $p=0,0002$ ; Tab. 2).

Auf den unzugänglichen Platten gibt es nur geringe Unterschiede in den Abundanzen der 3-6 mm großen Miesmuscheln. Die Abundanzen liegen zwischen 7 und 11 Muscheln je Probenfläche. Auf den zugänglichen Platten reduzieren sich die Abundanzen unter dem Einfluß von *Carcinus* sowie der *Carcinus*-Konsumenten Kombinationen auf unter 5 Muscheln je Fläche (CAL, CA, CL und C; Abb. 6 b). Unter dem direkten Einfluß der Seesterne und Littorinen kommt es zur Umkehr in den Abundanzen. Diese liegen hier leicht über denen der unzugänglichen Platten.

Der Bedeckungsgrad der Platten mit Balaniden zeigt ein ähnliches Bild. Unter dem direkten Einfluß von *Carcinus* (C) bzw. den Konsumenten-Kombinationen mit *Carcinus* (CAL, CA und CL) sind die Platten nur bis zu max. 50% mit Balaniden bedeckt, wohingegen die Bedeckung auf den unzugänglichen Platten mindestens 70% beträgt. Unter dem direkten Einfluß von *Littorina* werden auf den zugänglichen Platten jeweils die höchsten Abundanzen erreicht. So ist die Balanidenbedeckung unter allen Konsumenten-Kombinationen mit *Littorina* höher als ohne (CAL, CL, AL und L im Vergleich zu CA, C, A; Abb. 6 c).

Auf die Abundanzen der Miesmuscheln der Größe bis 3 mm und von *Polydora* hat die Zugänglichkeit der Konsumenten keinen signifikanten Einfluß. Die Abundanzen der kleinen Miesmuscheln schwanken zwischen 20 und 50 Muscheln sowohl auf den zugänglichen wie auch auf den unzugänglichen Flächen, außer unter dem direkten Einfluß von *Asterias* und *Littorina* (AL), wo auf den zugänglichen Platten mit ca. 70 Muscheln doppelt so viele Muscheln gefunden wurden wie auf den unzugänglichen (Abb. 6 a). Die Abundanzen von *Polydora* variieren sehr stark sowohl je nach Konsument wie auch nach Zugänglichkeit, ohne daß irgendein Zusammenhang erkennbar (Abb. 6 d) oder nachweisbar (Tab. 2) ist.

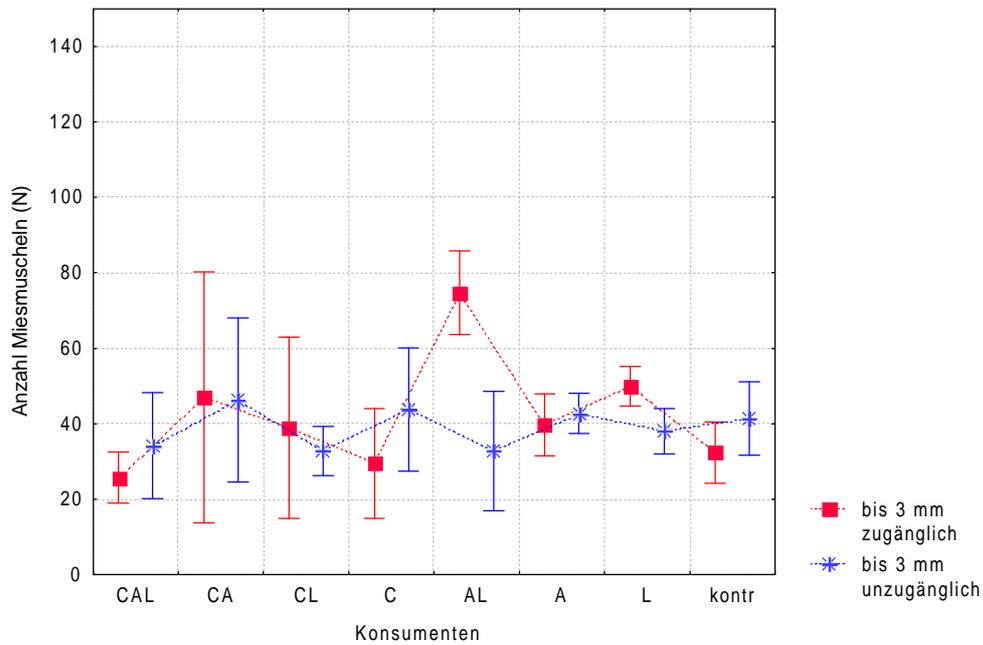
**Tab. 2:** Split plot ANOVA für die etablierte Gemeinschaft. Die obere Tabelle enthält die Werte für den Hauptfaktor Konsument, die untere die Werte für den darin enthaltenen Faktor Zugänglichkeit. Dabei gilt: **Wilks' Lambda** steht für den multivariaten F-Wert, welcher auf einem Vergleich der Fehler-Varianz/Kovarianz-Matrix und der Effekt-Varianz/Kovarianz-Matrix basiert, **Raos R** ist eine Transformation von Wilks' Lambda zur Bestimmung der Signifikanz eines Effektes, **FG 1** und **FG 2** sind die Freiheitsgrade der F-Test Statistik (Raos R), **SQ Effekt** ist die Differenz zwischen den Mittelwerten der Gruppen, **SQ Fehler** ist die Streuung innerhalb der Gruppen, **FG** die dazugehörigen Freiheitsgrade, **MQ Effekt** ist der Vergleich der Varianz zwischen den Gruppen, **MQ Fehler** der Vergleich der Varianz innerhalb der Gruppen, **F** der Quotient aus MQ Effekt und MQ Fehler, **p-Wert** für die Signifikanzniveau, und die Sterne in der letzten Spalte markieren signifikante Ergebnisse, wobei ns für nicht signifikante Ergebnisse steht.

Vergleich: **etablierte Gemeinschaft**

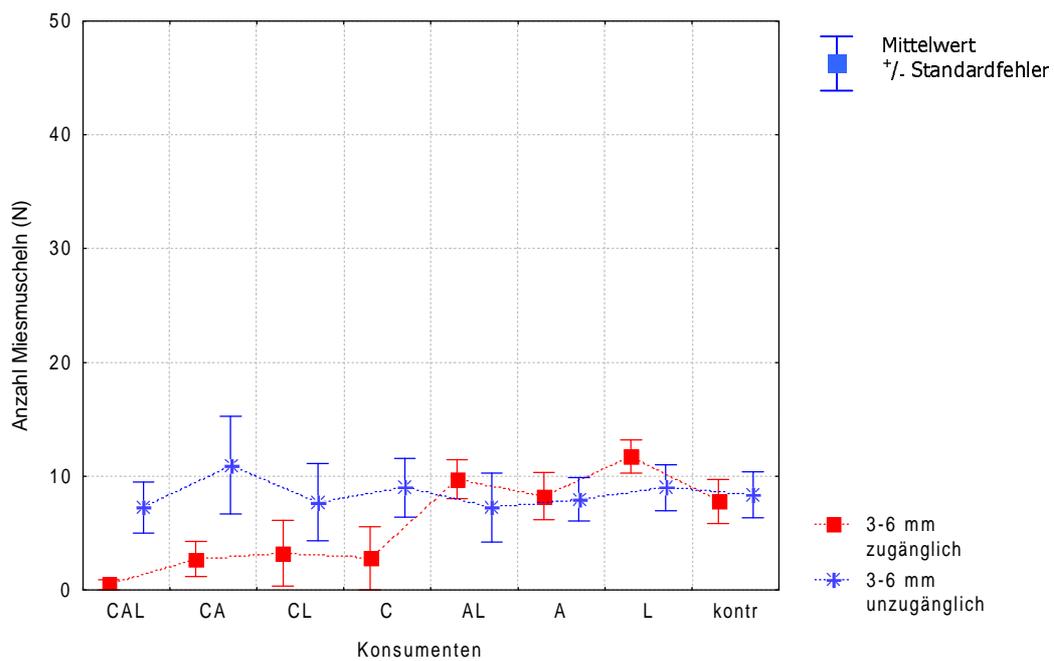
Faktor	Wilks' Lambda	Raos R	FG 1	FG 2	p-Wert	
Konsument	0,414553	0,904582	28	112	0,6062	ns
Aufwuchs	SQ	FG	MQ	F	p-Wert	
<b>Miesmuscheln bis 3 cm</b>						
Effekt	0,496329	7	0,070904	0,470675	0,8474	ns
Fehler	4,218021	28	0,150644			
<b>Miesmuscheln 3-6 cm</b>						
Effekt	14,31806	7	2,045437	1,231539	0,3191	ns
Fehler	46,50436	28	1,660880			
<b>Balaniden</b>						
Effekt	2,00014	7	0,285734	0,580121	0,7660	ns
Fehler	13,79115	28	0,492541			
<b>Polydora</b>						
Effekt	8,46611	7	1,209445	0,403896	0,8917	ns
Fehler	83,84451	28	2,994447			
Faktor	Wilks' Lambda	Raos R	FG 1	FG 2	p-Wert	
Zugänglichkeit (im Faktor Konsumenten)	0,487264	7,628993	4	29	0,0002	***
Aufwuchs	SQ	FG	MQ	F	p-Wert	
<b>Miesmuscheln bis 3 cm</b>						
Effekt	0,715964	1	0,715964	3,836272	0,0589	ns
Fehler	5,972167	32	0,186630			
<b>Miesmuscheln 3-6 cm</b>						
Effekt	4,38058	1	4,380581	6,2258153	0,0176	*
Fehler	22,39936	32	0,699980			
<b>Balaniden</b>						
Effekt	1,793816	1	1,793816	16,18804	0,0003	***
Fehler	3,545958	32	0,110811			
<b>Polydora</b>						
Effekt	0,12168	1	0,121682	0,164134	0,6880	ns
Fehler	23,72347	32	0,741359			

Abb. 6: Etablierte Gemeinschaft:

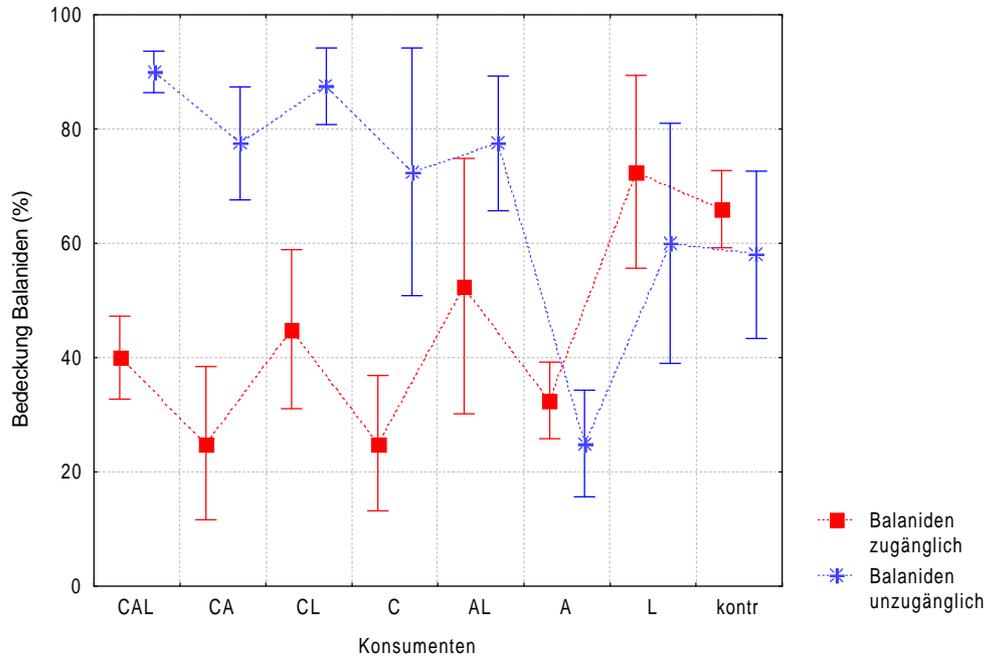
a) Miesmuscheln bis 3 mm



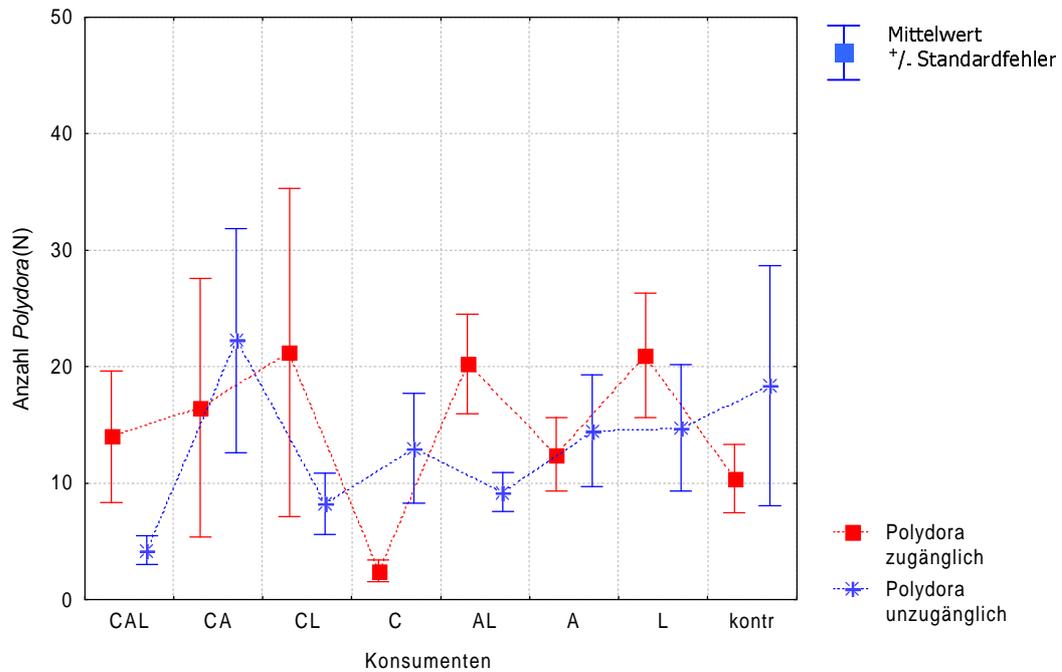
b) Miesmuscheln 3-6 mm



c) Balaniden



d) *Polydora*



**Abb. 6:** Grafische Darstellung der Abundanzen der ausgezählten Arten auf den Besiedlungsplatten der etablierten Gemeinschaft. a) Abundanzen der bis 3 mm großen Miesmuscheln, b) Abundanzen der 3-6

mm Großen Miesmuscheln, c) Bedeckungsgrad der Platten mit Balaniden, d) Abundanzen von *Polydora*. Dargestellt sind jeweils die Abundanzen unter dem jeweiligen Konsumentendruck, sowie auf den zugänglichen (rot) und unzugänglichen (blau) Flächen. Folgende Buchstabenkürzel wurden für die Konsumenten bzw. Konsumentenkombinationen verwendet: C= *Carcinus maenas*, A= *Asterias rubens*, L= *Littorina littorea*.

### **Vergleich neu entwickelte Gemeinschaft vs etablierte Gemeinschaft**

Vergleicht man beide Gemeinschaften miteinander, so ergibt sich folgendes Bild: Die Abundanzen der kleinen Miesmuscheln (bis 3 mm) variieren auf den Platten der neu entwickelten Gemeinschaft sehr stark, je nach Zugänglichkeit und Behandlung mit Abundanzen zwischen 0 und 125 Individuen. Auf den Platten der etablierten Gemeinschaft zeigen sie keine großen Unterschiede, sondern unabhängig von Zugänglichkeit und Behandlung sehr konstante Abundanzen von ca. 40 Individuen pro Platte (Abb. 5a und 6a). Damit liegen die Abundanzen in der etablierten Gemeinschaft, mit durchschnittlich ca. 40 Individuen pro Platte, deutlich unter denen der neu entwickelten Gemeinschaft mit durchschnittlich 65 Individuen pro Platte.

Die Abundanzen der größeren Miesmuscheln (3-6 mm) sind viel niedriger und überschreiten nie 30 Individuen pro Platte (Abb. 5b und 6b). Auf den unzugänglichen Platten der neu entwickelten Gemeinschaft sind keine großen Unterschiede in den Abundanzen der größeren Miesmuscheln (3-6 mm) in Abhängigkeit der Behandlung erkennbar. Ihre Abundanzen sind hier mit bis zu 25 Individuen pro Behandlung am höchsten. Auch auf den Platten der unzugänglichen etablierten Gemeinschaft sind keine großen Unterschiede in Abhängigkeit der Behandlung zu finden. Die Abundanzen liegen mit durchschnittlich ca. 9 Individuen pro Behandlung unter denen der neu entwickelten Gemeinschaft. Auf den zugänglichen Platten der neu entwickelten Gemeinschaft sind die Muschelabundanzen unter dem direkten Einfluß von *Carcinus* (CAL, CA, CL und C) mit jeweils weniger als 5 Individuen pro Behandlung deutlich niedriger als auf den unzugänglichen. Auch auf den zugänglichen Platten der etablierten Gemeinschaft sind die Muschelabundanzen unter dem direkten Einfluß von *Carcinus* (CAL, CA, CL und C) niedriger als auf den unzugänglichen. Die Abundanzen liegen auch hier unter dem direkten Einfluß von *Carcinus*, wie bei der neu entwickelten Gemeinschaft, bei jeweils weniger als 5 Individuen pro Behandlung.

Die unzugänglichen Platten der neu entwickelten Gemeinschaft sind in allen Behandlungen zu 80 bis 100 % mit Balaniden bedeckt (Abb. 5c und 6c). Auf den Platten der unzugänglichen etablierten Gemeinschaft hingegen variiert der Bedeckungsgrad deutlich (zwischen 25 und 90 %) je nach Behandlung und liegt im Durchschnitt mit ca. 70 % Balanidenbedeckung unter dem der neu entwickelten Gemeinschaft. Die Bedeckungsgrade der zugänglichen Platten mit Balaniden der neu entwickelten und etablierten Gemeinschaften sind recht ähnlich und liegen mit durchschnittlich 50 % unter denen der unzugänglichen Gemeinschaften. Eine Ausnahme ist der Bedeckungsgrad der Platte unter dem direkten Einfluß von *Carcinus* und *Littorina* (CL) auf der neu entwickelten Gemeinschaft mit nur 10 % Balanidenbedeckung, die damit deutlich unter allen anderen liegt.

Bezüglich der *Polydora*-Abundanzen (Abb. 5d und 6d) sind sowohl zwischen der etablierten und der neu entwickelten Gemeinschaft als auch zwischen den zugänglichen und unzugänglichen Platten keine Unterschiede erkennbar. Die Abundanzen variieren unregelmäßig zwischen 3 und 30 Individuen je Besiedlungsplatte.

Abschließend eine Auflistung der Arten und Gattungen, die zusätzlich zu den oben besprochenen Arten makroskopisch gefunden wurden:

**Tab. 3:** Auflistung der neben *M. edulis*, *B. improvisus* und *Polydora* sp. noch auf den Besiedlungsplatten vorkommenden Arten und Gattungen. Folgende Buchstabenkürzel wurden für die Konsumenten bzw. Konsumentenkombinationen verwendet: C= *Carcinus maenas*, A= *Asterias rubens*, L= *Littorina littorea*, ges.= Gesamtanzahl der gefundenen Individuen über die Behandlungen.

	zugänglich								
	CAL	CA	CL	C	AL	A	L	Kontr	ges.
Chlorophyta spp									0
Rhodophyta spp			1			3	4		8
<i>Cardium edule</i> , juv.						1			1
<i>Corophium volutator</i>		21	9		5	11	6		52
<b>Laomedea flexuosa</b>									0
Bryozoa spp				2					2
<i>Ciona intestinalis</i>					1	1		2	4
	unzugänglich								
Chlorophyta spp						1			1
Rhodophyta spp		5						9	14
<i>Cardium edule</i> , juv.							1		1
<b>Corophium volutator</b>		15			11	1	4	6	37
<i>Laomedea flexuosa</i>		1				2		5	8
Bryozoa spp									0
<i>Ciona intestinalis</i>		1					1	1	3

### 3.4 Diskussion

Zu Beginn der Besiedlung von Substraten spielen deren chemische und physikalische Eigenschaften eine wesentliche Rolle (siehe auch Abb. 1 in der allgemeinen Einleitung). Dies ändert sich nach der Erstbesiedlung entscheidend. Während des Prozesses des „recruitments“ haben dann die Faktoren Fraßdruck, Störung und Konkurrenz den größten Einfluß auf die „Sukzession“ der Lebensgemeinschaft.

Die Bedeutung der Sterblichkeit nach dem Festsetzen der Larven und die daraus resultierenden Folgen für die Struktur, Dynamik und Regulation von Populationen wird von vielen Autoren betont (z.B. Keough & Downes 1982, Connell 1985, Davis 1987, Hurlburt 1991, Ojeda & Dearborn 1991, Watanabe & Harrold 1991, Woodin 1991, Gosselin & Qian 1997)

Zu feststellbaren abiotischen Störungen auf den Besiedlungsplatten ist es während der Versuchszeit nicht gekommen. Die anderen Faktoren: Fraßdruck, Störungen durch die Konsumenten und Konkurrenz, müssen daher für die Unterschiede zwischen den gefundenen Aufwuchsgemeinschaften auf den zugänglichen und unzugänglichen Platten verantwortlich sein. Fraßdruck, Störungen und Konkurrenz wiederum werden durch die Abundanzen der benthischen Konsumenten und ihren Fraßpräferenzen beeinflusst.

Auch hier wird der Einfluß der Konsumenten auf die ihnen unzugänglichen Platten, der alleine durch ihre bloße Anwesenheit erfolgte, „mittelbarer Einfluß“ genannt. Zur besseren Gliederung erfolgt die Diskussion zum Einfluß der Konsumenten auf die Entstehung und Entwicklung der Aufwuchsgemeinschaften in vier Abschnitten:

#### 1. Mittelbarer Einfluß der Konsumenten auf eine sich neu entwickelnde Aufwuchsgemeinschaft:

Da die unzugänglichen Platten für die Konsumenten nicht direkt erreichbar sind, können sie keinen direkten Einfluß, z.B. durch Fraß, auf die Besiedlung nehmen. Man erwartet unter allen Konsumenteneinflüssen die gleichen Aufwuchsgemeinschaften wie auf den Kontrollplatten. Alle Abweichungen davon müssen auf den mittelbaren Effekten seitens der Konsumenten beruhen.

So nehmen die Konsumenten auf die Besiedlung der Platten mit juvenilen Miesmuscheln (bis 3 mm) mittelbaren Einfluß. Unter dem mittelbaren Einfluß von *Carcinus* & *Littorina*, *Carcinus*, *Asterias* & *Littorina*, *Asterias* sowie *Littorina* ist die Anzahl der juvenilen Miesmuscheln doppelt so hoch wie auf den Kontrollplatten. Hier kommt es zu positiven mittelbaren Effekten, die die Ansiedlung der Muscheln fördern.

Auf die auf die Ansiedlung und das Überleben der 3-6 mm großen Miesmuscheln, der Balaniden und von *Polydora* nehmen die Konsumenten keinen nachweisbaren mittelbaren Einfluß.

Zu Beginn der Besiedlung sind die Balaniden auf den unzugänglichen Besiedlungsplatten die konkurrenzstärkste Art und besiedeln fast den gesamten Raum. Für die anderen Arten besteht nur noch Platz in den Zwischenräumen. Hier ist ein deutlicher Effekt interspezifischer Konkurrenz erkennbar. Auffällig ist, daß unter dem mittelbaren Einfluß der Konsumenten die Ansiedlung der juvenilen Miesmuscheln (bis 3 mm) gefördert wird, ohne daß es zu einer Veränderung der hohen Balanidenabundanzen von über 90% Bedeckung kommt. Die gefundene Dominanz der Balaniden widerspricht den Ergebnissen anderer Autoren. Dürr (1998) stellte auf ihren Besied-

lungsplatten fest, daß Miesmuscheln in der Konkurrenz um Raum den anderen Arten eindeutig überlegen sind und die Gemeinschaft dominieren. Ähnliches fand auch Green (1983) im stark verschmutzten Oslo-Fjord. Hier nahm *Mytilus edulis* und *Polydora ciliata* 80% des vorhandenen Siedlungsraumes in Anspruch. Und Harms & Anger (1983) stellten in Häfen der Nordsee fest, daß Miesmuscheln ebenfalls die dominierenden Konkurrenten sind und die anderen Arten in ihren Individuenzahlen dezimieren. Diese Ergebnisse wurden allerdings alle auf Siedlungssubstraten gewonnen, die keinen mittelbaren Einflüssen von Konsumenten ausgesetzt waren. Die hier gefundene Dominanz der Balaniden und die gleichzeitige Förderung der Ansiedlung juveniler Miesmuscheln (bis 3 mm) muß daher ein mittelbarer Effekt der Konsumenten sein. Auf Grund der gewonnenen Daten läßt sich dieser Effekt zwar beschreiben, der Wirkmechanismus ist aber noch unbekannt!

## 2. Direkter Einfluß der Konsumenten auf eine sich neu entwickelnde Aufwuchsgemeinschaft:

Auf die den Konsumenten zugänglichen Besiedlungsplatten wirken zwei Faktoren: I. die Konsumenten direkt und II. führen die durch die Konsumenten verursachten Störungen zu „neuen“ Wechselwirkungen bzw. Konkurrenzen zwischen und innerhalb der Besiedler.

Auch auf den zugänglichen Platten nehmen die Konsumenten auf die Ansiedlung juveniler Miesmuscheln (bis 3 mm) hier jetzt direkten Einfluß. Anders als von Reusch (1994) beschrieben hat hier *Asterias* alleine sowie in Kombination mit *Littorina* keinen negativen Effekt auf die Ansiedlung der juvenilen Muscheln. Im Gegenteil, durch *Asterias* und *Littorina* wird die Ansiedlung juveniler Miesmuscheln verstärkt und ist bis zu dreimal so hoch wie auf den Kontrollplatten. Unter dem Einfluß aller drei Konsumenten (*Carcinus*, *Asterias* & *Littorina*) erreichen die Abundanzen der juvenilen Miesmuscheln die gleichen Werte wie auf den Kontrollplatten. Dies bedeutet, daß sie in Wechselwirkung miteinander keinen Einfluß auf die Ansiedlung nehmen. Unter dem Einfluß von *Carcinus* sowie in der Kombination von *Carcinus* & *Littorina* sind die Abundanzen der Miesmuscheln nur sehr gering. Da *Littorina* die Muscheln nicht wegessen kann, könnte es daran liegen, daß *Carcinus* durch Wegfraß Raum schafft, auf dem *Littorina* durch permanente Beweidung eine erneute Besiedlung verhindert und dadurch den Effekt von *Carcinus* verstärkt.

Ein ähnliches Bild ergibt sich für die 3-6 mm großen Miesmuscheln. Auch hier wird die Miesmuschel-Ansiedlung durch *Asterias* alleine und in Kombination mit *Littorina* gefördert, da unter ihrem direkten Einfluß die Muschelabundanzen höher sind als auf den Kontrollplatten. *Littorina* alleine hat einen ganz leicht negativen Einfluß. Auffällig ist wieder der große direkte Einfluß von *Carcinus*. Sowohl alleine als auch in Kombination mit den anderen Konsumenten sind unter dem direkten Einfluß von *Carcinus* die Abundanzen der Muscheln durch deren Wegfraß gering.

Auf die Ansiedlung der Balaniden nehmen alle Konsumenten direkten negativen Einfluß; so sind die Balanidenabundanzen auf den Kontrollplatten am höchsten. Dabei ist der negative Effekt von *Asterias* und *Littorina* relativ gering, da auf den Platten unter ihrem direkten Einfluß die Balanidenbedeckung nur ca. 10-20 % geringer ist als auf den Kontrollplatten (*Asterias* & *Littorina*, *Asterias*, *Littorina*). Die Konsumentenkombination *Carcinus* & *Littorina* hat wieder, wie auf die Miesmuscheln, den größten direkten Einfluß und reduziert die Balanidenbedeckung drastisch. In Kombination mit *Asterias* wird der direkte Effekt von *Carcinus* abgeschwächt; d.h. *Carcinus* tritt mit

*Asterias* in Konkurrenz und bei beiden sinkt dadurch ihre Fraß-Effektivität. Dieser Effekt wurde auch in Versuch 5.5 gefunden, wo in den Käfigen, in denen der Einfluß beider Konsumenten zusammen untersucht wurde, ebenfalls die Fraß-Effektivität beider Räuber abnahm.

Auch auf die Ansiedlung von *Polydora* nehmen die Konsumenten direkten Einfluß. Die Konsumenten-Kombination *Carcinus* & *Littorina* oder die beiden Konsumenten alleine haben einen leicht negativen Effekt, wohingegen *Asterias* die Ansiedlung von *Polydora* fördert (*Carcinus* & *Asterias*, *Asterias* & *Littorina* sowie *Asterias*). Die Kombination aller drei Konsumenten zeigt im Vergleich zur Kontrolle keinen Effekt.

Unter dem direkten Fraßdruck der Konsumenten entstehen keine identischen Gemeinschaften wie auf den unzugänglichen Platten, sondern hier entwickelten sich die Gemeinschaften in Abhängigkeit der Konsumenten bzw. -Kombinationen. Auf den Kontroll-Platten hat sich wie auf den unzugänglichen Platten eine von Balaniden dominierte Aufwuchsgemeinschaft eingestellt. Unter dem Einfluß von *Asterias* sinkt die Balaniden-Bedeckung um ca. 20 % und die Ansiedlung von Miesmuscheln und *Polydora* wird gefördert. So fand auch Dürr (1998) auf Platten ohne Seepocken höhere Abundanzen von *Polydora*. Auffällig ist der große Einfluß von *Carcinus*. Alleine oder in Kombination mit den Strandschnecken übt er einen sehr hohen Fraßdruck auf alle Besiedler aus. Die Fraßeffectivität ist so hoch, daß *Carcinus* hier die Entstehung einer Aufwuchsgemeinschaft kontrolliert. Dieser Effekt wird in Kombination mit den Strandschnecken durch deren Weidetätigkeit noch verstärkt. Auf der anderen Seite schwächt *Asterias* den Einfluß der Strandkrabben deutlich ab. Hier kommt es vermutlich zu interspezifischer Konkurrenz zwischen den beiden Konsumenten, wodurch die Fraßeffectivität der Strandkrabben sinkt. Trotz der deutlichen Unterschiede in den Abundanzen der Besiedler entstehen unter dem direkten Einfluß der Konsumenten auch hier Aufwuchsgemeinschaften, die von Miesmuscheln und Balaniden dominiert werden. Je nach Stärke der Störung durch die Konsumenten wird die Aufwuchsgemeinschaft auf unterschiedlich frühe Stadien der Sukzession zurückgesetzt.

### 3. Mittelbarer Einfluß der Konsumenten auf eine etablierte Aufwuchsgemeinschaft:

Auf den Besiedlungsplatten der etablierten Gemeinschaft wird eine andere Zusammensetzung der Arten bzw. ein anderes Niveau der Entwicklung erwartet als auf den Platten der sich neu entwickelnden Gemeinschaft, da hier bereits länger Wechselwirkungen zwischen und innerhalb der Arten stattfinden konnten.

So sind auf den etablierten unzugänglichen Platten keine großen mittelbaren Effekte seitens der Konsumenten erkennbar. Nur auf die Ansiedlung der Balaniden nehmen die Konsumenten mittelbar Einfluß. Der Bedeckungsgrad der Platten mit Balaniden ist unter ihrem mittelbaren Einfluß ca. 10 bis 20 % höher als auf den Kontrollplatten. Nur unter dem mittelbaren Einfluß von *Asterias* ist die Balanidenbedeckung sehr niedrig mit ungefähr 25 %. Ob dies wirklich an dem mittelbaren Einfluß der Seesterne liegt, ist zu bezweifeln. Vermutlich ist es ein „Artefakt“, da in zwei Parallelen beobachtet werden konnte, daß Seesterne sich Zugang zu den eigentlich vor ihnen geschützten Teil der Besiedlungsplatte geschaffen hatten, und es so zum Wegfraß und damit zur Reduzierung der Balanidenabundanzen kam. Insgesamt ist die Balanidenbedeckung auf den Platten der etablierten Gemeinschaft etwas geringer als auf Platten der sich neu entwickelnden Gemeinschaft.

Die Miesmuscheln werden zu diesem Zeitpunkt der Sukzession der Gemeinschaft nicht mehr mittelbar von den Konsumenten beeinflusst, wie das noch zu Beginn der Besiedlung der Fall war (siehe unter 1.).

Da jetzt keine Einflußnahme seitens der Konsumenten mehr erkennbar ist, wird die Gemeinschaft jetzt durch inter- und intraspezifische Konkurrenz und Störungen geprägt. Die Abundanzen der Arten gehen auf Grund von „postsettlement mortality“ zurück (Hughes & Griffiths 1988, Petraitis 1995).

Auf den unzugänglichen Platten der etablierten Gemeinschaft stellte sich über die Versuchsdauer an Anlehnung an die von Dürr 1998 verwendete Gemeinschaftsklassifizierung eine frühsukzessionale *Mytilus-Balanus* Gemeinschaft ein. Inwieweit diese ohne den direkten Einfluß der Konsumenten in eine Miesmuschel-Monokultur übergeht, darf bezweifelt werden. Auch wenn Miesmuschel-Monokulturen für die Ostsee auf Weichboden (z.B. Reusch 1994, Reusch & Chapman 1997) wie auch auf Hartsubstrat (z.B. Sandrock 1990) beschrieben wurden, so sind Miesmuschel-Balaniden Gemeinschaften in der Ostsee doch recht häufig (z.B. Meyer 1975, Kersting 1981).

#### 4. Direkter Einfluß der Konsumenten auf eine etablierte Aufwuchsgemeinschaft:

Auch unter dem direkten Einfluß der Konsumenten wird auf den Besiedlungsplatten der etablierten Gemeinschaft eine andere Zusammensetzung der Arten bzw. ein anderes Niveau der Entwicklung erwartet als auf den Platten der sich neu entwickelnden Gemeinschaft.

Auf die juvenilen Miesmuscheln (bis 3 mm) nehmen die Konsumenten keinen direkten Einfluß. Die Abundanzen entsprechen exakt denen unter dem mittelbaren Einfluß der Konsumenten und denen der Kontrolle. Der Ausreißer mit den extrem hohen Abundanzen unter dem Einfluß von *Asterias* & *Littorina* kann nicht erklärt werden.

Auf die 3-6 mm großen Miesmuscheln nimmt *Carcinus* direkten Einfluß. Unter seinem Einfluß bzw. in Kombination mit den anderen Konsumenten sind die Abundanzen der 3-6 mm großen Miesmuscheln geringer als auf der Kontrolle und den Platten, die nicht unter dem Einfluß von *Carcinus* stehen. Die Krabben halten durch Wegfraß die Muschelabundanzen gering. Die anderen Konsumenten nehmen keinen direkten Einfluß. In ihrer Anwesenheit erreichen die Muschelabundanzen die selben Werte wie unter ihrem mittelbaren Einfluß bzw. wie auf der Kontrolle.

Auf die Balanidenbedeckung nehmen die Konsumenten wie auch auf den Platten der sich neu entwickelnden Gemeinschaft starken direkten Einfluß. Auch hier ist die Balanidenbedeckung auf den Kontrollplatten am höchsten. Nur unter dem singulären Einfluß von *Littorina* werden maximale Bedeckungswerte erreicht, was den verstärkenden Einfluß der Schnecken auf die Ansiedlung der Balaniden zeigt. Insgesamt sind unter dem direkten Einfluß der Strandschnecken in Kombination mit den anderen Konsumenten die Balanidenbedeckungen immer höher als auf den Platten unter dem Einfluß von *Carcinus* und/oder *Asterias*.

Daß insgesamt die Abundanzen auf den spätsukzessionalen Platten geringer sind als auf den frühsukzessionalen zeigt, daß neben den Konsumenten „postsettlement mortality“ im Laufe der Sukzession großen Einfluß nimmt. Welcher Faktor letztendlich stärker wirkt ist allerdings nur schwer feststellbar.

Trotz der unterschiedlichen Behandlungen mit verschiedenen Konsumentenkombinationen, direktem und mittelbarem Einfluß der Konsumenten und den ungestörten Kontrollen entstanden auf allen Besiedlungsplatten ähnliche Aufwuchsgemeinschaften gleicher Artzusammensetzung. Die Unterschiede liegen vor allem in den unter-

schiedlichen Abundanzen der Arten. Es entstehen somit Aufwuchsgemeinschaften auf unterschiedlichem Niveau der Entwicklung.

So werden alle gefundenen Aufwuchsgemeinschaften von der Kodominanz der Miesmuscheln und Balaniden geprägt. Diese variiert zwar etwas je nach der Einflußnahme der Konsumenten, aber es konnte sich während der Versuchszeit keine Monokultur entwickeln. Dies deckt sich mit den Versuchen von Dürr (1998), die ebenfalls keine Monokultur fand, und steht im Widerspruch für die von Reusch (1994) und Reusch & Chapman (1997) für die Kieler Förde beschriebenen Monokulturen von Miesmuscheln. Deren Versuche fanden allerdings auf Weichboden statt, wo die Konkurrenzfähigkeit der Balaniden gegenüber den Miesmuscheln deutlich geringer ist. Andere Autoren konnten auf Hartsubstrat ebenfalls eine Miesmuschel-Balaniden Gemeinschaft in der Kieler Bucht nachweisen. Durch den hohen Fraßdruck auf die Miesmuscheln entstehen freie Flächen, auf denen Seepocken siedeln können, wodurch sich in der Kieler Förde eine stabile Miesmuschel-Balaniden Gemeinschaft entwickeln kann. (Ax 1952, Meyer 1975, Kersting 1981).

Das sich sowohl auf den zugänglichen wie auch den unzugänglichen Platten der etablierten Aufwuchsgemeinschaft eine *Mytilus-Balanus* Gemeinschaft unabhängig vom Fraßdruck einstellt, zeigt, wie stark der Besiedlungsdruck der beiden dominanten Arten ist. Die Konsumenten sind nicht in der Lage die Aufwuchsgemeinschaft vollständig zu kontrollieren. Sie können die Aufwuchsgemeinschaft nur stören und sie dadurch auf unterschiedlich frühe Stadien der Sukzession zurücksetzen.

Als Schlußfolgerung dieses Versuches lassen sich folgende vier Punkte festhalten:

1. Auf den unzugänglichen Platten ist der mittelbare Einfluß der Konsumenten nur gering. Zu Beginn der Besiedlung sind Balaniden die konkurrenzstärkste Art. Gleichzeitig kommt es unter dem mittelbaren Einfluß der Konsumenten zu einer verstärkten Ansiedlung juveniler Miesmuscheln (bis 3 mm). Auf Grund der gewonnenen Daten läßt sich dieser Effekt zwar beschreiben, der Wirkmechanismus ist aber noch unbekannt. Auf den etablierten unzugänglichen Platten sind keine großen mittelbaren Effekte seitens der Konsumenten feststellbar.
2. Dahingegen ist der direkte Einfluß der Konsumenten auf den zugänglichen Platten größer. Auch hier wird zu Beginn der Besiedlung unter dem direkten Einfluß von *Asterias* und *Littorina* die Ansiedlung juveniler Miesmuscheln verstärkt und ist bis zu dreimal so hoch wie auf den Kontrollplatten. Auf die Abundanzen aller anderen Besiedler haben die Konsumenten einen negativen Einfluß. Dabei ist der negative Effekt der Konsumenten zu Beginn der Besiedlung auf den Platten der sich neu entwickelnden Gemeinschaft stärker als im weiteren Verlauf der Sukzession auf den Platten der etablierten Gemeinschaft.
3. Von den Konsumenten hat *Carcinus* den größten direkten Einfluß. Er hat großen negativen Einfluß auf alle potentiellen Besiedler. Der Einfluß der anderen Konsumenten ist nur gering. Unter ihrem Fraßdruck sind die Abundanzen ähnlich wie auf den unzugänglichen Besiedlungsplatten. Die Fraßeffektivität von *Carcinus* ist so hoch, daß er die Entstehung der Aufwuchsgemeinschaft kontrolliert. Dieser Effekt wird in Kombination mit *Littorina* verstärkt. *Asterias* hingegen schwächt den Einfluß der Strandkrabben deutlich ab. Hier kommt es vermutlich zu interspezifi-

scher Konkurrenz zwischen den beiden Konsumenten, wodurch die Fraßeffektivität der Konsumenten sinkt.

4. Insgesamt sind die Abundanzen der Besiedler auf den spätsukzessionalen Platten geringer als auf den fröhsukzessionalen. Dies zeigt, daß die Konsumenten und „post settlement mortality“ im Laufe der Sukzession Einfluß nehmen. Dabei werden juvenile Miesmuscheln von den Konsumenten nicht beeinflußt. Größere Miesmuscheln (3-6 mm) unterliegen dem Fraßdruck durch *Carcinus* und Balaniden dem Fraßdruck von *Asterias* und *Carcinus*. Welcher Faktor, Konkurrenz oder Fraß, letztendlich stärker wirkt, ist nur schwer feststellbar. Durch die unterschiedlichen Konsumenten-Kombinationen entstehen recht ähnliche Aufwuchsgemeinschaften gleicher Artzusammensetzung. Die Unterschiede liegen vor allem in den unterschiedlichen Abundanzen der Arten. So entstanden über die Versuchsdauer auf allen Besiedlungsplatten, in Abhängigkeit von Zugänglichkeit und Konsumenten-druck, *Mytilus-Balanus* Aufwuchsgemeinschaften auf unterschiedlichem Niveau der Entwicklung.

#### **4. Einfluß von Muschelgröße und Muschelaufwuchs auf die Fraßpräferenzen von *Carcinus maenas*: optimal foraging, associational resistance und shared doom**

##### **4.1 Einleitung**

Viele verschiedene Faktoren steuern die Futterwahl seitens der Konsumenten. Daher ist diese abhängig von der Futterqualität, -erreichbarkeit, -menge und ihrer Handhabbarkeit. Durch diese Faktoren beeinflusst zeigen viele Konsumenten eine Nahrungspräferenz für die eine oder andere Futtersorte. Die Nahrungspräferenz kann sich unterschiedlich äußern: in einer Rangpräferenz für die hochwertigste verfügbare Nahrung (z.B. Crawley 1983) oder in einer Ausgleichspräferenz für eine gemischte, ausgeglichene Nahrung (z.B. Staaland et al. 1980).

Insbesondere Carnivore zeigen häufig eine Rangpräferenz bei ihrer Futterwahl. Sie suchen sich ihre Beute unter dem Aspekt der Maximierung des Energiegewinnes pro Zeiteinheit, der sogenannten Handhabungszeit, aus. Diese Futterwahl nach der „optimal foraging“ - Theorie (genaue Definition und theoretischen Ansatz siehe unter: Allgemeine Einleitung (1.)) untersucht und erklärt primär den Zusammenhang zwischen Futtermenge und Handhabungszeit. Für den benthischen Bereich konnten Elner & Hughes (1978) und Hughes (1980) zeigen, daß, wenn der Strandkrabbe *Carcinus maenas* Miesmuscheln (*Mytilus edulis*) aus sechs Größenklassen in gleicher Qualität (alle Muscheln sauber) angeboten wurden, sie jene bevorzugten, die den größten Energiegewinn (Energieaufnahme pro Einheit Handhabungszeit) boten.

In vielen Studien wurden seit den 60ziger Jahren die direkte Räuber-Beute Wechselwirkung Strandkrabbe - Miesmuschel untersucht (Ropes 1968, Walne & Dean 1972, Elner 1978, Dare et al. 1983, Cunningham & Hughes 1984, Ameyaw-Akumfi & Hughes 1987, Juanes 1992, Kaiser et al. 1993, Moody & Steneck 1993). Diese Untersuchungen ergaben: 1) *Carcinus* ist in der Lage, die Miesmuschel-Population stark zu stören und zu dezimieren (z.B. Elbing et al. 1964; Virstein 1977; Hill 1979; Blundon & Kennedy 1982; Boulding 1984; Boulding & Hay 1984; Du Preez 1984), 2) die Strandkrabben verfügen über verschiedene Mechanismen zum Aufbrechen der Beute (Elner 1978, Hughes & Elner 1979, Elner & Raffaelli 1980, Cunningham & Hughes 1984, Moody & Steneck 1993), 3) *Carcinus* ist auf Grund seiner Lernfähigkeit in der Lage seine Öffnungstechnik zu verbessern, um den Futtererwerb je Muschelattacke zu maximieren (Elner 1978; Cunningham & Hughes 1987) und 4) die Verklumpungen der Miesmuscheln reduziert den Fraßdruck (Cunningham 1983, Bertness & Grosholz 1985, Lin 1991). Allerdings unterliegen die Muscheln der Randpositionen einem erhöhten Fraßdruck (Okamura 1986). Diese befinden sich in einer Art „Opferstellung“ für das gesamte Muschelaggregat.

Neben den direkten Konsumenten-Beute Wechselwirkungen beim Nahrungserwerb kann, gerade im marinen Milieu, auch der Aufwuchs einen starken Einfluß auf die Futterwahl der Konsumenten haben. Verschiedene Untersuchungen zeigten, daß es zu Interaktionen zwischen dem Aufwuchs und den Konsumenten kommt, wodurch indirekt die Attraktivität der Beute beeinflusst wird (z.B. Forester 1979, Feifark 1987, Barkai & McQuaid 1988, Wahl & Hay 1995, Laudien & Wahl 1999).

So beschreibt Menge (1995) in seinem Übersichtsartikel allein 9 Grundtypen und 565 spezielle indirekte Effekte. Der Fraßdruck von Schlüsselarten hat dabei mit 35% den größten Einfluß. Wenn bestimmte Schlüsselarten, wie z.B. Seesterne oder

Strandkrabben, die in der Miesmuschel-Lebensgemeinschaft als Räuber dominieren, durch indirekte Effekte (z.B. durch den Aufwuchs ihrer bevorzugten Beute) ihre Fraßpräferenzen verändern, so hat dies weitreichende Folgen für die gesamte Lebensgemeinschaft. Durch Verlagerung von Fraßpräferenzen auf Grund von Aufwuchsorganismen könnte es zur Ausbildung von Monokulturen und/oder dem Zusammenbruch bestimmter Pflanzen- oder Tierarten kommen.

Die bisherigen Untersuchungen zum Einfluß des Miesmuschelaufwuchses wurden bisher nur unter zwei Aspekten durchgeführt: 1) Einfluß auf Wachstum und Reproduktion: Paine & Suchanek (1983) vermuteten, daß in den Epiphyten der Muscheln Nahrung aus dem Wasser hängenbleibt und dadurch das Nahrungsangebot für die Muscheln reduziert wird. Diese Vermutung wurde von Dittman & Robles (1991) bestätigt, die nachweisen konnten, daß Algen als Aufwuchs das Wachstum und die Reproduktion der Muscheln signifikant reduzieren. Laihonen & Furman (1986) hingegen fanden, daß Balaniden als Aufwuchs keinen Einfluß auf das Wachstum der Miesmuscheln haben. Balaniden auf lebenden Miesmuscheln wachsen allerdings schneller als auf toten Schalen. Hier liegt eine Form des Kommensalismus vor. 2) Einfluß der Formveränderung der Muscheln durch ihren Aufwuchs: Hier stand die Zunahme des Strömungswiderstandes und die Gefahr für die Muschel von Substrat losgerissen zu werden, im Vordergrund (Dayton 1973, Witman & Suchanek 1984, Hardwick-Witman 1985, Black & Peterson 1987, Witman 1987).

Durch ihren Aufwuchs kann die potentielle Beute attraktiver werden oder Schutz erfahren. So konnten Wahl & Hay (1995) zeigen, daß ungenießbarer Aufwuchs Algen Schutz vor Wegfraß bietet, wohingegen ein attraktiver Epibiont den Fraßdruck durch Seeigel auf sonst unattraktive Algen erhöht. Diese Effekte des Gruppenschutzes („associational resistance“) bzw. Halunkeneffektes („shared doom“) wurden von unserer Arbeitsgruppe bereits für die Konsumenten-Beute Beziehungen zwischen Miesmuscheln und ihren beiden stärksten Konsumenten der Strandkrabbe *Carcinus maenas* (Enderlein 1996, Wahl et al. 1997) und dem Seestern *Asterias rubens* (Laudien 1997, Laudien & Wahl 1999) im Labor nachgewiesen.

Hierbei kam es zu folgenden Fraßpräferenzen, induziert durch den Muschelaufwuchs (in abnehmender Reihenfolge):

*Carcinus maenas*: Miesmuscheln mit *Balanus improvisus* bewachsen - saubere Miesmuscheln - Miesmuscheln mit *Ceramium strictum* bewachsen - Miesmuscheln mit *Laomedea flexuosa* bewachsen;

*Asterias rubens*: saubere Miesmuscheln - Miesmuscheln mit *Balanus improvisus* bewachsen - Miesmuscheln mit *Halichondria panicia* bewachsen - Miesmuscheln mit *Laomedea flexuosa* sowie mit *Ceramium strictum* bewachsen.

*Carcinus* reagierte sowohl neutral, positiv wie auch negativ auf Muschelaufwuchs. Den stärksten Effekt hatte dabei die Balanide *Balanus improvisus*, die die Attraktivität der Miesmuscheln für die Strandkrabben erhöhte, wohingegen die Hydrozoe *Laomedea flexuosa* den Fraßdruck auf die Muscheln effektiv reduzierten. Auf *Asterias* hatte der Aufwuchs nur neutralen wie auch negativen Einfluß. Dies verdeutlicht die große Wirkspannweite der Aufwuchsorganismen und läßt die Bedeutung und Komplexität dieses indirekten Effektes erahnen.

In den folgenden Versuchen sollen die beiden Modelle zur Futterwahl anhand der Konsumenten-Beute Beziehung zwischen *Carcinus maenas* und *Mytilus edulis* untersucht werden. Die Konsumenten-Beute Beziehung zwischen dem Seestern *Asterias*

*rubens* und *Mytilus edulis* wurden in diesen Versuchen nicht untersucht, da sie den Rahmen sprengen würden.

In Versuch 4.3 wird das "optimal foraging" Verhalten von *Carcinus maenas* untersucht. Inwieweit ist *Carcinus maenas* ein "optimal forager". Dies soll über das ganze Größenspektrum der Strandkrabben geschehen. Inwieweit bevorzugen unterschiedlich große Krabben unterschiedlich große Miesmuscheln oder gibt es nur eine optimale Muschelgröße für alle Strandkrabben? Durch die Untersuchung der Relationen zwischen Muschellänge, Schalenstärke, Muschelvolumen und Muschel-Bruchlast in Versuch 4.4 sollen weitere Antworten auf die Ergebnisse des Versuches 4.3 gefunden werden, um den Zusammenhang zwischen „handling time“ und Nahrungserwerb von Strandkrabben besser erklären zu können.

Die „shared doom“ und „associational resistance“ Effekte des Miesmuschel-Aufwuchses auf *Carcinus maenas* unabhängig von der Muschelgröße konnten bereits gezeigt werden (siehe oben). Daher soll im abschließenden Versuch 4.5 die Kombination aus dem „optimal foraging“ Verhalten der Krabben und dem Einfluß des Aufwuchses auf die Futterwahl untersucht werden. Dazu werden in 2-Wege Fraßversuchen den Strandkrabben Muscheln unterschiedlicher Größe und unterschiedlichen Aufwuchses angeboten.

Inwieweit beeinflußt nicht nur die Muschelgröße die Futterwahl der Strandkrabben, sondern auch deren Aufwuchs und wie interagieren die beiden Faktoren miteinander? Nehmen sie mit unterschiedlichem „Gewicht“ Einfluß auf die Futterwahl der Krabben; d.h. welcher Faktor ist primär für die Futterwahl verantwortlich, welcher sekundär, oder kommt es gegebenenfalls sogar zu einem Nahrungspräferenzwechsel mit zunehmender Muschelgröße oder je nach Muschelaufwuchs?

## 4.2 Material und Methode

### 4.3 *Beziehung zwischen bevorzugter Muschelgröße, Krebsgröße und Fraßpräferenz*

In diesem Versuch wurde getestet, inwieweit Krebse unterschiedlicher Größe unterschiedlich große Muscheln bevorzugen. Dazu wurde jeweils in den drei Sommermonaten Juli, August und September '98 und '99 ein Freilandversuch im Versuchsgelände „nördlicher Tonnenhof“ in ca. 2 m Wassertiefe durchgeführt.

Die Strandkrabben wurden in drei Größenklassen von 30 - 49 mm, 50 - 64 mm und 65 - 80 mm Carapaxbreite eingeteilt und individuell vermessen. Als Versuchskäfige dienten die unter 3.2 beschriebenen PVC - Käfige ohne Besiedlungsplatte. In sechs Käfigen wurden je einem Krebs jeweils fünf Muscheln aus folgenden vier Muschelgrößenklassen angeboten: 5 -14 mm, 15 -24 mm, 25 -34 mm und 35- 44 mm Schalenlänge. Nach 24 Stunden wurden die Versuche kontrolliert und die Anzahl und die Größe der gefressenen Muscheln notiert. Der Versuch wurde für jede Krebsgröße insgesamt 10 mal wiederholt (N Krebse gesamt = 30).

Die statistische Auswertung erfolgte mittels Chi-Quadrat-Test für den Vergleich der Fraßpräferenzen der drei Krebsgrößen.

### 4.4 *Relation zwischen Muschelgröße, Volumen, Schalenstärke und Bruchstabilität der Schale bei Miesmuscheln*

Um die Relationen zwischen den vier Größen (Muschellänge, Schalenstärke, Bruchstabilität der Schale und Muschelvolumen) einer Miesmuschel zu untersuchen, wurden im September 99 im Labor ein Bruchlast-Test sowie eine Volumenmessung durchgeführt. Dazu wurden jeweils fünf lebende Miesmuscheln aus neun Größenklassen (Klassenbreite 10 mm, von 0 mm bis > 80 mm Schalenlänge) genommen und folgende zwei Versuche durchgeführt:

#### 1) Messung der Bruchstabilität der Schale:

Hierbei wurden folgende Daten erhoben: Muschellänge, Schalenstärke am Schloß sowie die dazu gehörige Bruchstabilität der Schale. Die Messung der Muschellänge erfolgte mittels einer handelsüblichen Schieblehre auf 0,1 mm genau. Die Schalenstärke wurde am Schloß mit einer Mikrometerschraube ebenfalls auf 0,1 mm genau gemessen. Das Bruchgewicht wurde mit einem selbst konstruierten Gerät folgendermaßen ermittelt: Auf einer PVC-Grundplatte (Stärke 7 mm) wurden fünf Rundstäbe befestigt (Durchmesser 20 mm). Diese dienten als Führungsschienen für die 5 mm starke PVC-Deckplatte, die daran hoch und runter gleiten konnte. Für die Messung wurde die vorher vermessene Miesmuschel auf die Mitte der Grundplatte gelegt. Die Miesmuschel wurde mit der Deckplatte bedeckt, worauf dann ein vorher ausgewogener 5 l Eimer gestellt und langsam mit Sand bis zum Brechen der Muschelschale befüllt wurde. Bei großen Muscheln ab 6 cm Schalenlänge mußte der Eimer zusätzlich mit vorher ausgewogenen Bleigewichten beschwert werden, um das erforderliche Bruchgewicht der Schale zu erreichen.

#### 2) Messung des Muschelvolumens:

Hierbei wurde die Schalenlänge sowie das dazugehörige Muschelvolumen bestimmt. Die Messung der Schalenlänge erfolgte wieder mittels einer Schieblehre auf

0,1 mm genau. Die Messung des Muschelvolumen geschah mit einem selbstgebauten Meßkolben folgendermaßen: Der Meßkolben wurde zu Beginn jeder Messung bis zum Überlaufen mit Wasser (16°C) gefüllt. Danach mußte eine Minute gewartet werden, bis alles überstehende Wasser abgeflossen war. Anschließend wurde die jeweils zu vermessende Miesmuschel in den Meßkolben gelegt. Die verdrängte Wassermenge wurde in einer Glasschale aufgefangen, wobei wiederum eine Minute gewartet werden mußte, um alles überlaufende Wasser aufzufangen. Die verdrängte Wassermenge wurde mittels einer Feinwaage (Haereus) auf das zehntel Gramm bestimmt. Um den Fehler der Meßmethode zu bestimmen, wurden drei zusätzliche Messungen durchgeführt, bei denen nach 1 Minute zusätzlich weitere 10 Minuten die Menge des jetzt noch überlaufenden Wassers aufgefangen wurde. Diese so gewonnenen Korrekturmengen wurden gemittelt und zu den eigentlichen Messwerten hinzugezählt.

Die statistische Auswertung erfolgte durch die Berechnung der linearen Korrelationen zwischen Muschellänge, Schalenstärke und Bruchgewicht, sowie der exponentiellen Korrelation zwischen Muschellänge und Muschelvolumen.

#### *4.5 Fraßpräferenzen der Strandkrabbe für unterschiedlich bewachsene Miesmuscheln in Abhängigkeit der Muschelgröße*

Im ersten Versuchsansatz 4.3 wurde untersucht, in wie weit Krebse unterschiedlicher Größe, unterschiedlich große Muscheln, unabhängig vom ihrem Aufwuchs, bevorzugen. In diesem Versuch ging es darum, den Einfluß der Muschelgröße und des -aufwuchses auf die Futterwahl der Strandkrabben zu untersuchen. Inwieweit beeinflussen diese beiden Parameter die Futterwahl der Krebse, und welcher Parameter ist dabei von größerer Bedeutung. Für diesen Versuch wurden Muscheln der Größe 30 - 35 mm mit Muscheln der Größe 40 - 50 mm verglichen. Diese zwei Muschelgrößen liegen im oberen Bereich des Fraßspektrums der Strandkrabben und zeigten im vorangegangenen Versuch 4.3 die deutlichsten Unterschiede in der Futterwahl der Krebse. Jede dabei getestete Krebsgröße zeigte eine Fraßpräferenz für die kleineren Miesmuscheln, wobei für diesen Versuch Krebse mittlerer Größe (Carapaxbreite 50 - 60 mm) gewählt wurden. Als Aufwuchs wurden Balaniden und Hydrozoen ausgewählt, da diese in früheren Versuchen (siehe Einleitung 4.1) die Futterwahl der Krebse am stärksten beeinflussten. Zur Erinnerung sei erwähnt, daß die Balaniden die Attraktivität der Miesmuscheln deutlich erhöhten, während die Hydrozoen die Miesmuscheln effektiv vor Wegfraß schützten.

Zur Überprüfung der einzelnen Effekte von Muschelgröße und Muschelaufwuchs wurden insgesamt 11 Versuche nach folgendem Schema durchgeführt: Alle Versuche erfolgten im Versuchsgebiet „nördlicher Tonnenhof“ in ca. 2 m Wassertiefe in den unter 3.2 beschriebenen PVC - Käfigen ohne Besiedlungsplatte.

Getestet wurde die Fraßpräferenz einer Strandkrabbe, der immer zwei unterschiedlich große und/oder unterschiedlich bewachsene Miesmuscheln angeboten wurden. Gezählt wurde jeweils die Wahl der Strandkrabbe nach 24 Stunden für eine der beiden angebotenen Miesmuscheln oder für beide.

Folgende Kombinationen von unterschiedlicher Muschelgröße und unterschiedlichem -aufwuchs wurden gegeneinander getestet:

	klein/groß +/- Aufwuchs		klein/groß +/- Aufwuchs
①	groß - sauber	vs	groß - Ba - bewachsen
②	klein - sauber	vs	klein - Ba - bewachsen
③	klein - Ba - bewachsen	vs	klein - kü-Ba - bewachsen
④	klein - kü-Ba - bewachsen	vs	klein - sauber
⑤	klein - sauber	vs	groß - sauber
⑥	klein - Ba - bewachsen	vs	groß - sauber
⑦	klein - sauber	vs	groß - Ba - bewachsen
⑧	klein - Ba - bewachsen	vs	groß - Ba - bewachsen
⑨	klein - Hy - bewachsen	vs	klein - sauber
⑩	klein - Hy - bewachsen	vs	klein - kü-Hy - bewachsen
⑪	klein - kü-Hy - bewachsen	vs	klein - sauber

Dabei steht Ba für Balanidenaufwuchs, kü-Ba für künstlich nachgebildeten Balanidenaufwuchs, Hy für Hydrozoenaufwuchs, kü-Hy für künstlich nachgebildeten Hydrozoenaufwuchs. Die künstliche Balaniden wurden aus spezial UW-Kleber Z-Spar A-788 Splash Zone Component der Firma Koppers nachgebildet und auf die Muschel aufgeklebt. Die künstlichen Hydrozoen wurden aus ca. 0,5 mm starken Plastik-Fäden nachgebildet und mit dem UW-Kleber Z-Spar auf den Miesmuscheln festgeklebt.

Die einzelnen Ansätze wurden so lange repliziert, bis eine eindeutige Fraßpräferenz für eine der beiden Muscheln erkennbar war oder die Krebse keine Fraßpräferenzen erkennen ließen.

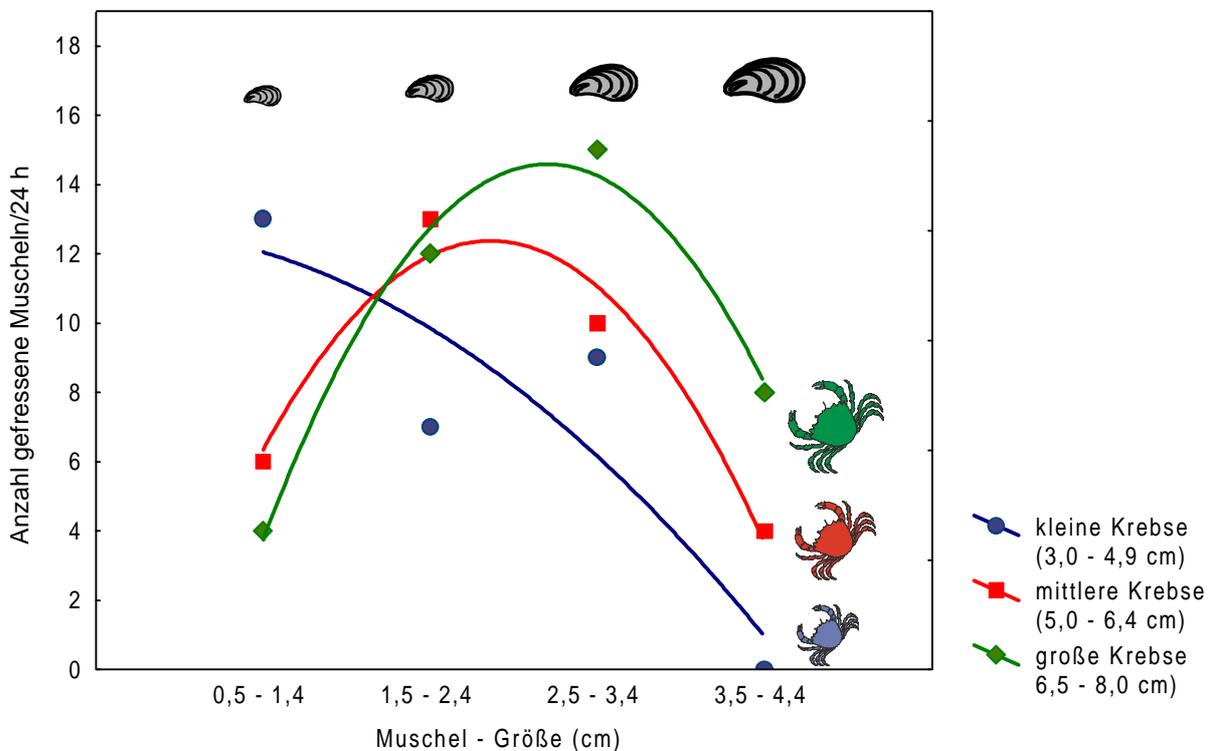
Die statistische Auswertung des Versuches erfolgte mit einem Chi-Quadrat-Test, bei dem jeweils der Erwartungswert von einer Wahl 1:1 gegen die tatsächliche Wahl für die Miesmuscheln getestet wurde.

### 4.3 Ergebnisse: Beziehung zwischen bevorzugter Muschelgröße, Krebsgröße und Fraßpräferenz

Um den wechselseitigen Einfluß der Größe von Räuber und Beute zu untersuchen, wurden in diesem Versuch die Fraßpräferenzen von Strandkrabben unterschiedlicher Größe gegenüber unterschiedlich großen Miesmuscheln bestimmt.

Der Versuch zeigt, daß die Krabbe der drei untersuchten Größenklassen Miesmuscheln zwar nahezu über ihr gesamtes Größenspektrum fressen, sich dennoch signifikant in ihren Fraßpräferenzen für eine bestimmte Größenklasse unterscheiden ( $X^2=16,67$ ;  $FG=6$ ,  $p<0,02$ ) Abb. 7): kleine Krabbe (Carapaxbreite: 30 - 49 mm) bevorzugen die kleinsten angebotenen Miesmuscheln von 5 - 14 mm Schalenlänge, fressen noch Muscheln bis zu einer Größe von 34 mm und sind nicht in der Lage, Muscheln größer als 35 mm zu knacken. Krabbe mittlerer Größe mit einer Carapaxbreite von 50 - 65 mm sind in der Lage Muscheln des gesamten angebotenen Größenspektrums zu knacken. Sie bevorzugen Miesmuscheln der Größenklasse 15 - 24 mm, gefolgt von der nächst größeren mit einer Schalenlänge von 25 - 34 mm. Die kleinsten und größten Muscheln werden am wenigsten gewählt. Die größten getesteten Krabbe (Carapaxbreite 65 - 80 mm) fressen ebenfalls über das gesamte Größenspektrum der Muscheln, zeigen aber eine deutliche Präferenz für Miesmuscheln der Größenklasse 25 - 34 mm. Sie fressen von allen Krabben am wenigsten kleine Muscheln, dafür die meisten großen Miesmuscheln.

Insgesamt findet mit der Größenzunahme der Strandkrabben eine Verlagerung der Fraßpräferenzen von kleinen zu großen Miesmuscheln statt.



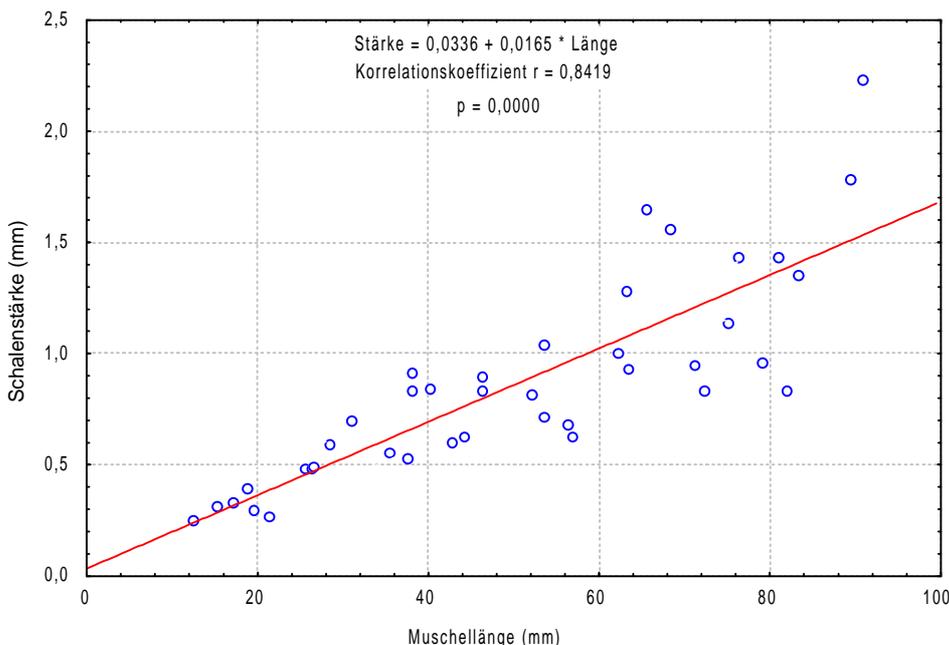
**Abb. 7:** Fraßpräferenzen unterschiedlich großer Krabbe (*C. maenas*) für unterschiedlich große Miesmuscheln (*M. edulis*). Die Muscheln wurden in 4 Größenklassen eingeteilt, daher ist die Berechnung von Korrelationskoeffizienten ( $r$ ) nicht zulässig. Die Funktionen für die 2-fach polynomiale Anpassung lauten: kleine Krabbe:  $12,7+0,05*x-0,7*x^2+\epsilon$ ; mittlere Krabbe:  $5,7+15,3*x-3,2*x^2+\epsilon$ ; große Krabbe:  $12,7+20,2*x-3,7*x^2+\epsilon$ .  $\epsilon$  (Epsilon)= zufälliger Fehler der Messung.

#### 4.4 Ergebnisse: Relation zwischen Muschellänge, Volumen, Schalenstärke und Bruchstabilität der Schale bei Miesmuscheln

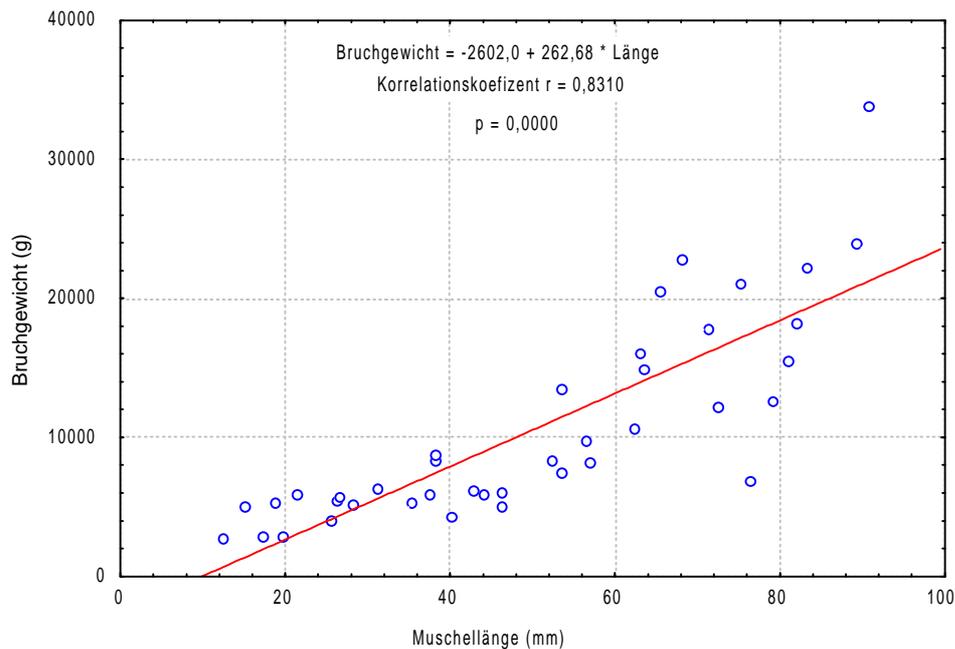
Der Bruchlast-Test zur Untersuchung des Zusammenhanges zwischen Muschellänge, Schalenstärke und Bruchstabilität der Schale zeigt, daß es einen linearen Zusammenhang zwischen den drei Parametern gibt (Tab. 4). Alle drei Korrelationskoeffizienten sind sehr hoch ( $r > 0,8$ ) und zeigen, daß ein signifikanter Zusammenhang zwischen Schalenstärke und Muschellänge, Bruchgewicht und Muschellänge sowie Schalenstärke und Bruchgewicht besteht. Die Schalenstärke (Abb. 8) und das Bruchgewicht (Abb. 9) nehmen linear mit der Muschellänge zu. Entsprechend nimmt auch das Bruchgewicht bei zunehmender Schalenstärke linear zu (Abb. 10); d.h. während des Muschelwachstums kommt es zu einem linearen Anstieg der Schalenstärke und damit zu einem linearen Anstieg des Bruchgewichtes.

**Tab. 4:** Korrelationen zwischen Muschellänge, Schalenstärke und Bruchgewicht. Schalenstärke (L) steht für lineare Korrelation von Schalenstärke mit Muschellänge, Bruchgewicht (L) für die lineare Korrelation von Bruchgewicht mit Muschellänge und Bruchgewicht (S) für die lineare Korrelation von Bruchgewicht mit Schalenstärke. In der zweiten Spalte sind die Mittelwerte der einzelnen Parameter angegeben, in der nächsten die dazugehörigen Standardabweichungen.  $r$  ist der Korrelationskoeffizient,  $t$  die T-Statistik und  $p$  das Signifikantsniveau für die Hypothese, es gibt keinen Zusammenhang zwischen den beiden Parametern.

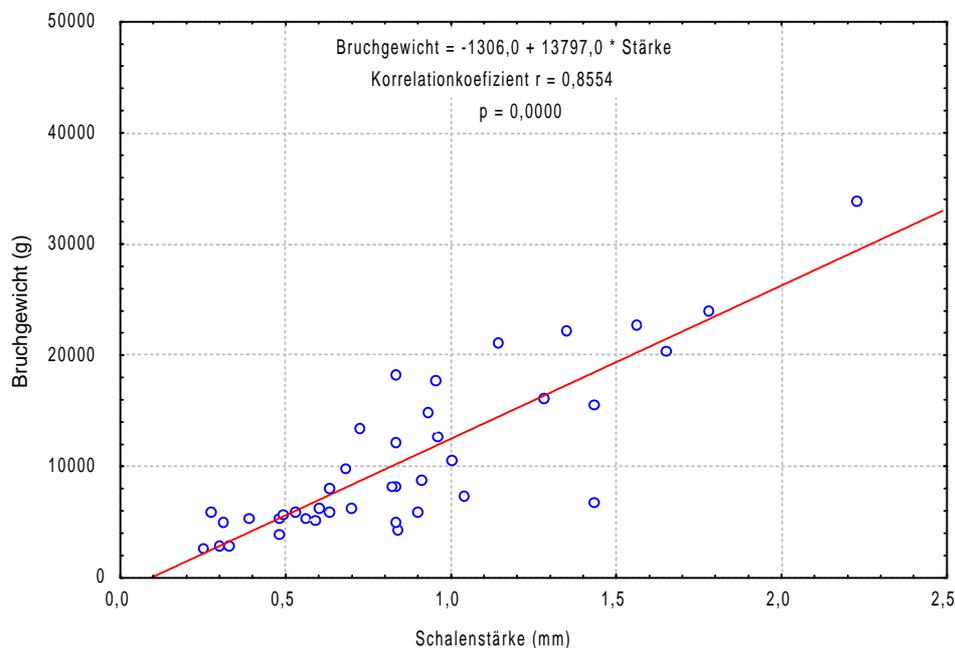
	Mittelw.	Stdabw.	$r$	$t$	$p$
Muschellänge	50,18	20,9863			
Schalenstärke (L)	0,8615	0,4487	0,8419	9,6159	0,0000
Bruchgewicht (L)	10579,83	7237,634	0,8310	9,2093	0,0000
Bruchgewicht (S)	10579,83	7237,634	0,8554	10,1806	0,0000



**Abb. 8:** Lineare Korrelation zwischen Muschellänge (mm) und Schalenstärke (mm) über das Größenspektrum der Miesmuscheln. Es besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen Muschellänge und Schalenstärke ( $p = 0,0000$ ), der Korrelationskoeffizient  $r = 0,8419$ , die Funktion für die Schalenstärke lautet:  $\text{Stärke} = 0,0336 + 0,0165 * \text{Länge}$ .

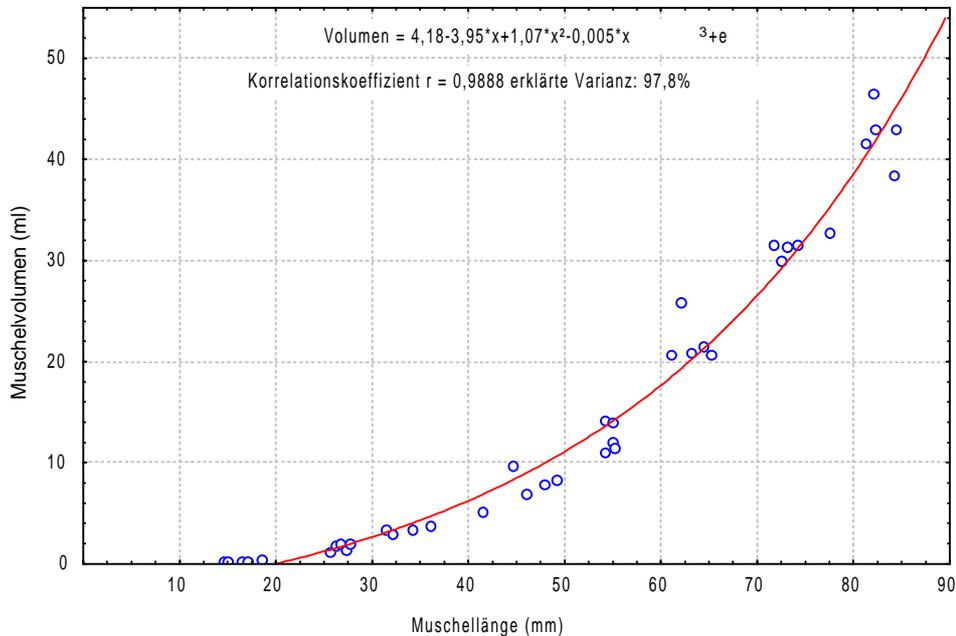


**Abb. 9:** Lineare Korrelation zwischen Muschellänge (mm) und Bruchgewicht (g) über das Größenspektrum von Miesmuscheln. Es besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen Muschellänge und Bruchgewicht ( $p=0,0000$ ), der Korrelationskoeffizient  $r=0,8310$ , die Funktion für das Bruchgewicht lautet:  $\text{Bruchgewicht} = -2602,0 + 262,68 * \text{Länge}$ .



**Abb. 10:** Lineare Korrelation zwischen Schalenstärke (mm) und Bruchgewicht (g) von Miesmuscheln. Es besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen Schalenstärke und Bruchgewicht ( $p=0,0000$ ), der Korrelationskoeffizient  $r=0,8554$ , die Funktion für Bruchgewicht lautet:  $\text{Bruchgewicht} = -1306,0 + 13797,0 * \text{Stärke}$ .

Die Untersuchung des Zusammenhanges zwischen Muschel-Volumen und Muschellänge erfolgte in einem separaten Versuch. Zwischen beiden Variablen besteht kein linearer Zusammenhang, sondern ein kubischer. Die Korrelation  $r=0,988$  erklärt 97,8 % der Varianz (Abb. 11); d.h. während des Längenwachstums der Miesmuscheln kommt es zu einer kubischen Volumenzunahme.



**Abb. 11:** Exponentielle Korrelation zwischen Muschellänge (mm) und Muschelvolumen (ml). Es besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen Muschellänge und Muschelvolumen (erklärte Varianz = 97,8%), der Korrelationskoeffizient  $r=0,9888$ , die Funktion für das Volumen lautet:  $\text{Volumen}=4,18-3,95*x+1,07*x^2-0,005*x^3+\epsilon$ .  $\epsilon$  (Epsilon)= zufälliger Fehler der Messung.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß es während des Längenwachstums der Miesmuscheln zu einem linearen Anstieg ihrer Schalenstärke kommt und damit auch ihr Bruchgewicht linear ansteigt (Abb. 8, 9, 10). Ihr Volumen hingegen nimmt während des gesamten Längenwachstums kubisch zu (Abb. 11).

#### 4.5 Ergebnisse: Fraßpräferenzen der Strandkrabbe für unterschiedlich bewachsene Miesmuscheln in Abhängigkeit von der Muschelgröße

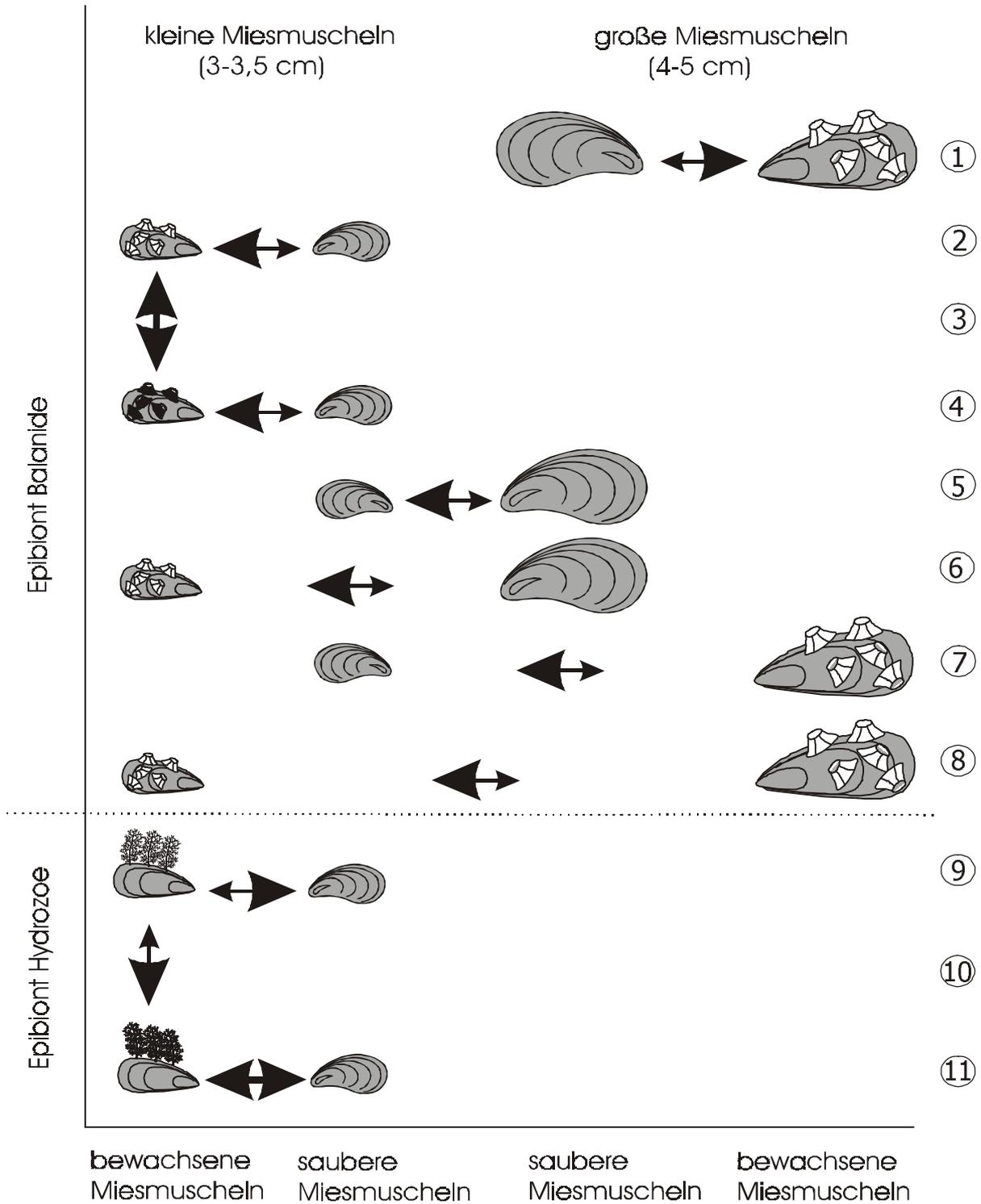
Die Strandkrabben zeigen eindeutige Fraßpräferenzen für unterschiedlich bewachsene Miesmuscheln in Abhängigkeit von der Muschelgröße. Bei gleicher Muschelgröße werden Muscheln, die mit Balaniden bewachsen sind, sauberen gegenüber signifikant bevorzugt. Saubere Muscheln werden wiederum gegenüber Hydrozoen bewachsenen Miesmuscheln bevorzugt (Abb. 12 und Tab. 5:①,②,⑨). Auch Miesmuscheln, die mit künstlichen Balaniden „bewachsen“ sind, werden bei gleicher Größe sauberen Muscheln gegenüber bevorzugt (④). Beim Vergleich Balaniden bewachsener gegenüber mit künstlichen Balaniden „bewachsenen“ Miesmuscheln sind keine Fraßpräferenzen seitens der Krabben feststellbar (③). Für Miesmuscheln, die mit künstlichen Hydrozoen „bewachsen“ sind, zeigen die Strandkrabben ebenfalls keine Präferenz gegenüber sauberen Muscheln (⑩). Erst beim Vergleich mit Miesmuscheln, die mit natürlichen Hydrozoen bewachsen sind, werden die Muscheln mit künstlichem Hydrozoenaufwuchs den Muscheln mit natürlichem Hydrozoenaufwuchs bevorzugt (⑪).

Sind die Miesmuscheln von unterschiedlicher Größe, so bevorzugen die Krabben immer die kleinen Miesmuscheln gegenüber den großen, unabhängig vom Balanidenaufwuchs (⑤,⑥,⑦,⑧). Eine Vergleich von Miesmuscheln unterschiedlicher Größe, die mit Hydrozoen bewachsenen sind, wurde im Rahmen dieser Arbeit nicht durchgeführt.

Der Versuch zeigt, daß Strandkrabben eine Futterauswahl vornehmen, und zwar in Abhängigkeit von der Muschelgröße und dem Muschelaufwuchs. Da kleine Miesmuscheln, unabhängig vom Aufwuchs, immer größeren bevorzugt wurden, ist der primäre Auswahlfaktor die Größe der Muscheln. Bei gleicher Muschelgröße beeinflusst der sekundäre Auswahlfaktor, der Muschelaufwuchs, die Futterwahl der Krabben. Balaniden erhöhen dabei die Attraktivität der Miesmuscheln, wohingegen Hydrozoen die Miesmuscheln vor Wegfraß schützen.

**Tab. 5:** Übersicht über die Fraßpräferenzen der Strandkrabben in Abhängigkeit vom Muschelaufwuchs und der Muschelgröße. Alle statistischen Vergleiche erfolgten mittels  $\chi^2$ -Tests (FG=1). „klein“ steht für Miesmuschel der Größe 3-4 cm, „groß“ für Miesmuscheln der Größe 4-5 cm, „Ba“ für Balanidenaufwuchs, „kü-Ba“ für künstlich nachgebildeten Balanidenaufwuchs, „Hy“ für Hydrozoenaufwuchs, „kü-Hy“ für künstlich nachgebildeten Hydrozoenaufwuchs. „N“ steht für die Anzahl der Miesmuscheln, die während des Versuches gefressen wurden, „ $\chi^2$ “ für den  $\chi^2$ -Wert des dazugehörigen Testes und „p“ für das Signifikanz -Niveau.

	klein/groß +/- Aufwuchs	N	vs	N	klein/groß +/- Aufwuchs	$\chi^2$	p	
①	groß - sauber	(5)	vs	(15)	groß - Ba - bewachsen	5,00	0,0254	*
②	klein - sauber	(8)	vs	(19)	klein - Ba - bewachsen	4,48	0,0343	*
③	klein - Ba - bewachsen	(16)	vs	(22)	klein - kü-Ba - bewachsen	0,94	0,3304	ns
④	klein - kü - Ba bewachsen	(12)	vs	(1)	klein - sauber	9,31	0,0022	**
⑤	klein - sauber	(13)	vs	(1)	groß - sauber	10,29	0,0013	**
⑥	klein - Ba - bewachsen	(12)	vs	(3)	groß - sauber	5,40	0,0201	*
⑦	klein - sauber	(14)	vs	(1)	groß - Ba - bewachsen	11,27	0,0008	***
⑧	klein - Ba - bewachsen	(18)	vs	(7)	groß - Ba - bewachsen	4,84	0,0278	*
⑨	klein - Hy - bewachsen	(4)	vs	(20)	klein - sauber	10,67	0,0109	*
⑩	klein - Hy - bewachsen	(6)	vs	(25)	klein - kü-Hy - bewachsen	11,64	0,0006	***
⑪	klein - kü-Hy - bewachsen	(12)	vs	(15)	klein - sauber	0,33	0,5637	ns



**Abb. 12:** Grafische Übersicht der durchgeführten Versuche zur Fraßpräferenz der Strandkrabbe. Die Pfeile verweisen auf die Muscheln unterschiedlicher Größe bzw. Aufwuchses, deren Attraktivität jeweils miteinander verglichen wurde. Die Stärke der Pfeile gibt die Richtung der Fraßpräferenz an. Einseitig verstärkte Pfeile stehen für eine signifikante Präferenz für die entsprechende Miesmuschel. Pfeile gleicher Stärke verweisen auf keine signifikanten Fraßpräferenzen für die eine oder andere Muschel. Außen sind immer bewachsene Muscheln aufgetragen, links kleine und rechts große. Im oberen Teil wurde der Einfluß der Balaniden als Aufwuchs untersucht, im unteren der der Hydrozoen. Die Nummern am rechten Rand verweisen auf die entsprechenden statistischen Tests in Tab. 5.

## 4.6 Diskussion

Die beobachteten Fraßpräferenzen der Strandkrabben für eine bestimmte Muschelgröße in Versuch 4.3 zur Fraßpräferenz in Abhängigkeit von Räuber- und Beutegröße zeigen, daß *Carcinus* selektiv frißt. Jeder Krebs bevorzugt entsprechend seiner Größe eine bestimmte Miesmuschelgröße. Dies bestätigen frühere Arbeiten, die zeigten, daß Strandkrabben eine Größenselektion vornehmen (Elner & Hughes 1978, Ameyaw-Akumfi & Hughes 1987, Seed 1990, Juanes 1992, Seed & Hughes 1995). Diese Studien erfolgten allerdings alle mit jeweils nur einer Krebsgröße. Nach den Ergebnissen meines Versuches bevorzugen alle Strandkrabben, egal welcher Größe, immer eine bestimmte Muschelgröße. Somit unterliegen Miesmuscheln aller Größenklassen einem entsprechend hohen Fraßdruck durch Strandkrabben der jeweiligen Größenklasse. Nach jeder Häutung ändert sich die bevorzugte Muschelgrößenklasse der Krebse, entsprechend ihres Wachstums, bis zum Erreichen ihrer Maximalgröße von ca. 8 cm Carapaxbreite. Strandkrabben dieser Größe sind in der westlichen Ostsee in der Lage Muscheln bis zu einer Größe von ca. 5 cm zu knacken (Reusch 1994, Gienapp 1997). Sind die Muscheln einmal über diese kritische Größe hinausgewachsen, unterliegen sie hier nicht mehr dem Fraßdruck durch *Carcinus*.

Um das Verhältnis zwischen Kraftaufwand zum Aufbrechen der Muscheln und dem daraus resultierenden Energiegewinn zu ermitteln, wurde in Versuch 4.4 die Schalenlänge, -stärke, die Bruchlast und das Volumen von *Mytilus* bestimmt. Die Messungen ergaben für *Mytilus* einen linearen Zusammenhang zwischen Länge, Schalenstärke und Bruchlast. Das Muschelvolumen hingegen steigt kubisch mit der Muschellänge an. Dies bedeutet, daß größere Muscheln für Krebse interessanter sein müßten, da bei linearem Anstieg der Schalenstärke und dem Bruchgewicht das Volumen und damit die Nahrungsmenge kubisch ansteigen. Dem wirkt allerdings die maximale Kraft des einzelnen Krebses, die Handhabbarkeit der Muschel und die maximal aufnehmbare Futtermenge seitens des Krebses entgegen.

So können kleine Strandkrabben große Muscheln nicht knacken, und das „Stück-für-Stück-Aufbrechen“ der Schalen ist für sie zu zeit- und energieaufwendig, da beim Aufbrechen das Verhältnis zwischen aufgewendeter Energie und zusätzlicher Energieaufnahme nicht mehr stimmt. Daher bevorzugen sie kleine Miesmuscheln. Große Krebse hingegen fressen keine kleinen Muscheln, da hier die Schale relativ zur Futtermenge stärker ist und die Futtermenge größerer Muscheln bei linearem Anstieg der aufzuwendenden Kraft kubisch mehr Futter bietet. Dennoch bevorzugen sie nicht die von ihnen maximal knackbaren Muscheln, sondern das Futter, welches energetisch am günstigsten ist, d.h. welches am schnellsten geknackt werden kann und gleichzeitig auch die größtmögliche Energiemenge liefert (Kaiser et al. 1993). Dabei sind der Nahgeruch und die Form für die Beutewahrnehmung sehr wichtig. Durch die chemische und tigmotaktische Wahrnehmung (vor allem über die Trichterkanalzellen) vermeiden sie, unnütz Energie an nicht profitabler Beute zu vergeuden (Jubb et al. 1983, Kaiser et al. 1993). Zusätzlich hat die Form der Beute einen entscheidenden Einfluß auf die „Untersuchungszeit“, d.h. den Zeitraum, in dem sie ihre Beute auf Futterausbeute prüfen und damit auf die Wahl der Nahrung (Kaiser et al. 1993). Beeinflußt durch diese Faktoren kommt es zu der Wahl einer optimalen Muschelgröße durch die Strandkrabbe, entsprechend der „optimal foraging“ Hypothese.

Neueste Untersuchungen zeigen, daß Miesmuscheln scheinbar in der Lage sind, auf Fraßdruck aktiv zu reagieren. Leonard et al. (1999) konnten zeigen, daß Miesmuscheln unter Fraßdruck eine dickere Schale und relativ mehr Schalenmasse haben.

Zusätzlich sind sie durch ihre Byssusfäden fester mit dem Substrat festgesponnen. Folgeuntersuchungen im Labor ergaben, daß dickere Schalen auch stabiler sind als dünnere. Dies würde bedeuten, daß bei hohem Fraßdruck Miesmuscheln mehr Energie in die Verstärkung ihrer Schale investieren als unter geringerem Fraßdruck. Untersuchungen an Eiderenten bestätigen, daß die Schalenstärke die Futterwahl mit beeinflußt, da auch Eiderenten Miesmuscheln selektiv fressen. Sie bevorzugen leicht knackbare Miesmuscheln, entweder kleine oder welche mit dünner Schale, die aus dem Subtidal kommen (Bustnes 1998). Im Subtidal ist a) der Fraßdruck durch Krebse und Seesterne nicht so hoch und b) die mechanische Belastung durch Wellen usw. nicht so groß, welche vermutlich auch für eine dünnere Schale mitverantwortlich sind. Wenn Miesmuscheln wirklich auf hohem Fraßdruck mit dickerem Schalenwachstum reagieren können, hätte dies weitreichende Konsequenzen für die Konsumenten. Sie müßten dadurch mehr Energie aufwenden, um die Muscheln zu öffnen oder sie müßten auf kleinere Muscheln mit einer geringeren Futtermenge zurückgreifen. So oder so würde sich dadurch die gewonnene Energiemenge pro Muschel für die Konsumenten verringern.

Ein weiterer Faktor, der Konsumenten in ihrer Futterwahl beeinflussen kann, ist die Temperatur. Hamilton et al. (1999) beschrieben eine temperaturabhängige Futterselektion für Eiderenten. Sie konnten zeigen, daß Eiderenten im Sommer kleine Miesmuscheln bevorzugen, im Winter allerdings größere, die einen höheren Energieertrag pro Arbeitseinheit bieten. Dies wurde bisher für Strandkrabben und Seesterne nicht beobachtet. Barbeau et al. (1994) fanden allerdings *in situ* eine Korrelation zwischen der Fraßrate der Strandkrabben und Seesterne sowie der Temperatur. Mit steigender Temperatur nahm die Fraßrate zu. Eine temperaturabhängige Futterselektion konnten sie jedoch nicht finden.

Was weiterhin der optimalen Futterwahl entgegen wirkt ist, daß das gesamte Muschelgrößenspektrum nicht das ganze Jahr über verfügbar ist. Bedingt dadurch, daß Miesmuscheln in Larvenfällen siedeln und entsprechend in Kohorten wachsen, steht vor allem kleinen Krebsen nicht immer ihre optimale Muschelgröße zur Verfügung, so daß die Krebse dann auf suboptimale Nahrung zurückgreifen müssen. Dadurch und bei der Wahl zwischen Muscheln gleicher Größe gewinnt dann ein weiterer Faktor, der die Nahrungsselektion bestimmt, der Aufwuchs, an Bedeutung.

Der unter dem Aspekt des Einflusses des Aufwuchses auf die Futterwahl gemachte Versuch 4.5 zeigt, daß Strandkrabben entscheidend durch den Aufwuchs in ihrer Wahl beeinflußt werden. Bei gleicher Größe werden Balaniden bewachsene Miesmuscheln sauberen und beide den mit Hydrozoen bewachsenen Muscheln gegenüber bevorzugt. Miesmuscheln die mit Balaniden bewachsen sind, sind demnach für die Strandkrabben attraktiver als saubere oder mit Hydrozoen bewachsene Muscheln. Die mit Hydrozoen bewachsenen Muscheln werden von den Strandkrabben immer gemieden, die Hydrozoen verringern signifikant die Attraktivität der so bewachsenen Muschel. Strandkrabben zeigen demnach eine Rangpräferenz nicht nur bezüglich der Muschelgröße, sondern auch gegenüber dem Muschelaufwuchs. Diese Präferenz ist innerhalb einer Größenklasse immer gleich und bestätigt frühere Ergebnisse (Enderlein 1996, Wahl et al. 1997). In den folgenden Abschnitten werden nun die einzelnen Effekte seitens des Aufwuchses genauer diskutiert:

Der Effekt der Erhöhung der Attraktivität eines Beuteorganismus durch seinen Aufwuchs, wie durch Balaniden in Versuch 4.5 zum Einfluß des Aufwuchses auf die Futterwahl, wurde bisher nur selten untersucht und beschrieben (Bernstein & Jung

1979, Wahl & Hay 1995, Enderlein 1996, Wahl et al. 1997). Bernstein & Jung (1979) konnten zum ersten Mal zeigen, daß Aufwuchs die Attraktivität seines Basibionten verstärkt. So erhöht sich der Fraßdruck von Fischen auf den Seetang *Macrocystis pyrifera*, wenn dessen Thalli von Bryozoen bewachsen sind. Wahl & Hay (1995) konnten für den Effekt des „shared doom“ in ihrer Untersuchung zeigen, daß Seeigel ungeschmackhafte Algen verstärkt beweidet, wenn diese von schmackhaften Epibionten bewachsen sind. Für die Räuber-Beute Wechselwirkungen in einer Miesmuschel-Lebensgemeinschaft wurde von mir der „shared doom“ Effekt durch Balaniden für die *Carcinus-Mytilus* Wechselwirkungen gefunden.

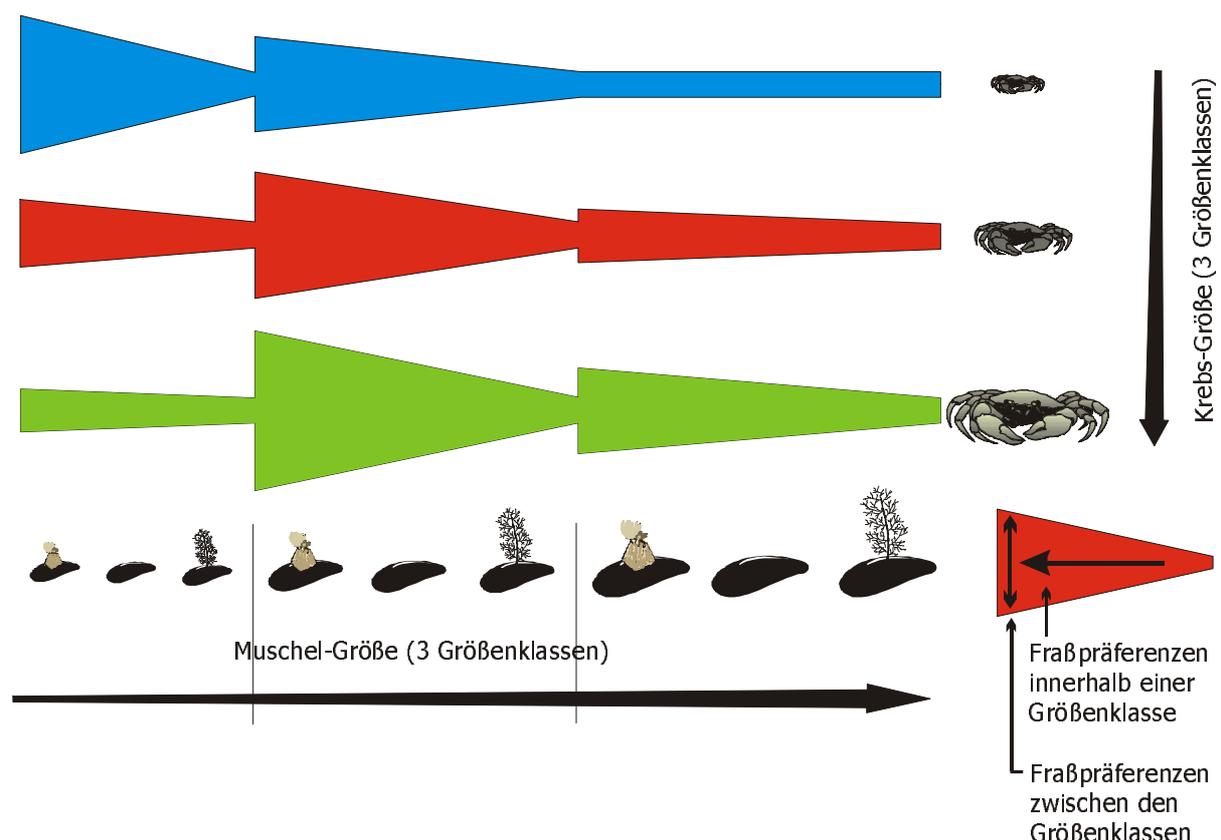
Die alte Annahme, daß der „shared doom“ Effekt der Balaniden primär durch den zusätzlichen Futteranreiz, den die Balaniden darstellen, verursacht wird, muß allerdings revidiert werden. Der Vergleich, Miesmuscheln mit Balaniden bewachsen gegen Miesmuscheln mit künstlichen Balaniden bewachsen in Versuch 4.5 zum Einfluß des Aufwuchses auf die Futterwahl, zeigt deutlich, daß wohl primär die bessere Handhabbarkeit der mit Balaniden bewachsenen Miesmuscheln für die Wahl dieser verantwortlich ist. Die Strandkrabben bevorzugten beim Vergleich saubere Muscheln gegen mit künstlichen Balaniden „bewachsene“ Muscheln signifikant die künstliche „bewachsenen“ Muscheln. Da diese keinen zusätzlichen Futteranreiz boten, sondern nur eine andere Form besitzen, bedeutet, daß alleine die Form der Miesmuscheln die Futterwahl der Krabben beeinflusst. Daß die Form der Beute einen entscheidenden Einfluß auf die „Untersuchungszeit“ und damit auf die Wahl der Beute hat, zeigen auch die Versuche von Kaiser et al. (1993) mit künstlich geformten Muschelimitationen. In ihren Versuchen wurde aber nur die Form der Muschel variiert und nicht der Effekt der Formveränderung durch den Aufwuchs untersucht. Wurden bisher immer chemische Abwehr, zusätzlicher Futteranreiz oder Verbesserung des Geschmackes als Effekte von Aufwuchs beschrieben, so sind die Ergebnisse von Versuch 4.5 zum Einfluß des Aufwuchses auf die Futterwahl Nachweis dafür, daß Aufwuchs auch alleine durch sein Vorhandensein wirken kann.

Für den Effekt von Aufwuchs auf die Fraßpräferenz von Seesternen, dem zweiten wichtigen Räuber der Miesmuscheln, fand Laudien (1997) keinen verstärkenden Effekt. Hier kam es nur zu Schutzfunktionen durch den Aufwuchs. So reduzierten sowohl Balaniden als auch Hydrozoen, Algen und Schwämme den Fraßdruck der Seesterne auf die so bewachsenen Muscheln. Diesen Effekt des Gruppenschutzes „associational resistance“ durch Aufwuchs wurde bei *Carcinus* nur für Hydrozoen gefunden. In allen bisher durchgeführten Versuchen zur Fraßpräferenz von Strandkrabben wurden Miesmuscheln, die mit Hydrozoen bewachsen waren, immer signifikant am seltensten gewählt. Die Schutzfunktion einer Art für eine andere wurde zuerst beschrieben von Tahvanainen & Root (1972) und Root (1973) als Interaktion zwischen zwei oder mehreren Pflanzen, die sich durch ihr Zusammenleben besser vor Fraßfeinden schützen. Weitere Beispiele dieses Gruppenschutzes „associational resistance“ finden sich in Atstatt & O’Dowd (1976). Derselbe Effekt wurde auch für marine Systeme gefunden, wo der Zusammenschluß zwischen zwei Arten noch direkter und intensiver ist, da hier häufig eine Art als Epibiont auf der anderen Art, dem Basibionten, lebt (Hay 1986, Wahl & Hay 1995). Beispiele für die Vorteile des Gruppenschutzes durch Epibiosis gibt es in der Literatur nur wenige (Hay 1986, Feifarek 1987, Barkai & McQuaid 1988, Gil-Turnes et al. 1989, Wahl & Hay 1995). Für ein System wie das hier untersuchte, welches von einem Schlüsselräuber kontrolliert wird, wurde von Barkai & McQuaid (1988) folgendes gefunden: Schnecken haben eine signifikant höhere Überlebensrate, wenn sie mit Bryozoen bewachsen sind. Saubere

Schnecken hingegen unterliegen einem viel höheren Fraßdruck durch den Schlüsselräuber Hummer.

Diese positiven Effekte des Aufwuchses können nach 3 Mechanismen funktionieren: a) optische Tarnung des Basibionten (Littler et al. 1986, Hay 1986), b) chemische Tarnung des Basibionten (Duffy & Hay 1994, Durante & Chia 1991) und c) taktile Tarnung des Basibionten (Bloom 1975, Forester 1979, Pitcher & Butler 1987). Der hier gefundene Effekt durch Hydrozoen beruht höchstwahrscheinlich auf einer chemo-taktilen Tarnung. Im Labor konnte beobachtet werden, wie *Carcinus* erst nach dem Berühren der mit Hydrozoen bewachsenen Miesmuscheln von diesen wieder abließ, seine Kontaktchemorezeptoren mußten erst Kontakt mit der Hydrozoe haben, bevor sie wahrgenommen werden konnten (Schmidt 1988).

Die dritte Möglichkeit, die eines neutrale Effektes von Aufwuchs, wurde von Prescott (1990) für die Wechselwirkungen zwischen Kammuscheln, deren Aufwuchs und Räubern beschrieben. Dessen Freilandversuche ergaben, daß der Aufwuchs (Algen und Invertebraten) auf den Kammuscheln keinen Einfluß auf deren Überlebensrate hat. Auch die Versuche von Dittman & Robles (1991) ergaben, daß Algen als Aufwuchs keinen Einfluß (hier: *Mytilus californianus*) ausüben. Auch ich konnte in früheren Studien keinen Einfluß von Algen bezüglich der Futterwahl durch Strandkrabben nachweisen (Enderlein 1996).



**Übersichtsgrafik 1:** Dargestellt ist die Futterwahl der drei Krebsgrößen (y-Achse) bezüglich unterschiedlich großer und unterschiedlich bewachsener Miesmuscheln (x-Achse). In blau sind die Fraßpräferenzen der kleinsten Krabbe, wobei die Ausdehnung in horizontaler Richtung für die Fraßpräferenzen innerhalb einer Größenklasse und die Ausdehnung in vertikaler Richtung für die Fraßpräferenzen zwischen den Größenklassen steht. In rot entsprechend die Fraßpräferenzen der Krabbe der mittleren Größenklasse und in grün die der größten Krabbe.

Mit diesen Versuchen konnte gezeigt werden, daß die Futterwahl der Strandkrabben durch die Interaktion der beiden Faktoren Muschelgröße und -aufwuchs beeinflusst wird (Übersichtsgrafik 1).

Betrachtet man beide Einflüsse zusammen, so läßt sich eine Hierarchie in der Einflußnahme der Futter-Selektionsfaktoren feststellen:

Die primäre Futterselektion der Strandkrabben erfolgt auf Grund der Größe der Miesmuscheln in Abhängigkeit ihrer eigenen Größe. Wenn sie die Möglichkeit haben, wählen sie immer die Miesmuscheln, die ihnen den größten Energiegewinn bieten. Dies bestätigen die früheren Versuche von Kaiser et al. (1993). Die Versuche mit Krebsen unterschiedlicher Größe beweisen, daß *Carcinus* ein „optimal forager“ mit einer Rangpräferenz ist und es nicht im Laufe seiner Entwicklung zu einem Präferenzwechsel kommt.

Sekundär nimmt der Aufwuchs Einfluß auf die Futterwahl, d.h. bei gleicher Größe der Muscheln erfolgt jetzt die Futterwahl seitens der Krebse auf Grund des Aufwuchses. Hierbei wurden die Wahl-Präferenz-Ergebnisse unserer früheren Arbeiten bestätigt: So werden mit Balaniden bewachsene Miesmuschel allen anderen bevorzugt. Balaniden als Aufwuchs machen die Muschel für die Krebse attraktiver, aber wie schon oben erwähnt, nicht auf Grund der Möglichkeit des zusätzlichen Futtererwerbes, sondern auf Grund der besseren Handhabbarkeit der mit Balaniden bewachsenen Miesmuscheln. Die Balaniden sind somit für den „shared doom“ Effekt der Aufwuchsgemeinschaft Miesmuschel - Balanide verantwortlich. Unbewachsene, d.h. makroskopisch saubere Miesmuscheln, stehen an zweiter Stelle der Fraßpräferenz. Da diese durch Aufwuchs nicht beeinflusst sind, stellen sie so die Referenz-Fraßpräferenz dar. Miesmuscheln, die mit Hydrozoen bewachsen sind, stehen an letzter Stelle der Fraßpräferenz der Strandkrabben. Durch die Hydrozoen werden die Miesmuscheln vor Wegfraß geschützt. Dieser Effekt beruht nicht auf der mechanischen Struktur der Hydrozoen wie bei den Balaniden, sondern auf dem Geruch der Hydrozoen oder ihren Cniden. Vermutlich werden die Chemorezeptoren der Krabben bei Kontakt mit den Hydrozoen von den Cniden genesselt, da im Labor beobachtet werden konnte, daß die Krabben die Hydrozoen bewachsenen Miesmuscheln auf Distanz nicht meiden, sondern erst nach Kontakt mit den Hydrozoen wieder von diesen ablassen. Dieser „associational resistance“ Effekt der Hydrozoen entspricht auch unseren früheren Ergebnissen (Enderlein 1996, Wahl et al. 1997).

Diese Versuche zeigen, wie selbst eine einfache Räuber-Beute Beziehung durch mehrere Faktoren beeinflusst wird, wobei alle Faktoren miteinander interagieren, je nach Situation mit unterschiedlicher Gewichtung.

Als Schlußfolgerung dieses Versuches lassen sich folgende vier Punkte festhalten:

1. Krabben fressen selektiv ihre Hauptnahrung, die Miesmuschel *Mytilus edulis*.
2. Diese Nahrungsselektion wird durch zwei Faktoren beeinflusst, die hierarchisch ineinander geschachtelt sind: Muschelgröße und -aufwuchs.
3. Die primäre Selektion, zur Maximierung der Energieaufnahme, findet in Abhängigkeit von Räuber- und Beutegröße statt, die sekundäre auf Grund des Aufwuchses, wobei es sowohl zu verstärkenden („shared doom“) als auch zu abschwächenden („assocional ressitance“) Effekten durch den Aufwuchs kommt.
4. Die Einflußnahme seitens des Aufwuchses geschieht sowohl chemisch als auch mechanisch, wie bei den Balaniden, wo alleine die Handhabbarkeit und nicht die zusätzliche Futtermenge die entscheidende Rolle spielt (Abb. 12: Vergleich künstlich vs natürlich bewachsene Miesmuscheln).

## 5. Einfluß von Aufwuchs und Störungen auf Muschelwachstum und die Entwicklung einer Miesmuschel-Gemeinschaft

### 5.1 Einleitung

In den Kapiteln 3 und 4 wurden bereits die Einzeleffekte Besiedlung, Entwicklung, Muschelaufwuchs und Muschelgröße, die eine Miesmuschel-Gemeinschaft strukturieren, untersucht. In diesem Kapitel 5 wird der Faktor Wachstum unter dem Einfluß von Aufwuchs (5.3) und Störung (5.4) untersucht. In Versuch 5.5 wird abschließend die Entwicklung der Miesmuschel-Lebensgemeinschaft unter dem Einfluß ihrer Konsumenten und den Wechselwirkungen zwischen ihnen untersucht.

Das Wachstum von *Mytilus edulis* wurde auf Grund der enormen wirtschaftlichen Bedeutung bereits gut dokumentiert. Einen Überblick über das Wachstum von Muscheln im allgemeinen und speziell von *Mytilus* geben Seed (1980) und Seed & Richardson (1990).

Bisher wurde festgestellt, daß das Wachstum vom Genotyp der Muschel sowie von Umweltfaktoren abhängt. Unter optimalen Bedingungen erreicht *M. edulis* innerhalb von 2 Jahren eine Schalenlänge von 60-80 mm, wohingegen im oberen Intertidal die Miesmuscheln selbst nach 15-20 Jahren nicht über eine Schalenlänge von 20-30 mm hinauskommen (Seed 1976). Das Hauptschalenwachstum der Miesmuscheln findet im Frühjahr und Sommer statt, wohingegen es während der kalten Monate zu fast keinem Schalenwachstum kommt. Almada-Villela et al. (1982) untersuchten das Wachstum von *M. edulis* unter verschiedensten Temperaturen und stellten fest, daß die Muscheln zwischen 3°C und 5°C nur geringes Wachstum zeigen, ebenso bei Temperaturen über 20°C. Dazwischen wachsen die Muscheln mit zunehmender Temperatur schneller. Physiologische Untersuchungen an *M. edulis* haben allerdings gezeigt, daß bei durchschnittlichen Wassertemperaturen zwischen 10 und 20°C der Einfluß der Temperatur auf das Wachstum sehr gering ist (Bayne et al. 1976).

Miesmuscheln können auch noch bei sehr geringem Salzgehalt überleben, bis zu einem Salzgehalt von ca. 4-5, wie er in der inneren Ostsee vorherrscht (Kautsky et al. 1990). Der geringe Salzgehalt reduziert das Wachstum und kann im Extremfall für die Muscheln letal sein (Almada-Viella 1984, Gruffydd et al. 1984). Daß der Salzgehalt das Wachstum bremst, liegt an der Reduzierung der methabolischen Effizienz. So ist das O:N Verhältnis in Miesmuscheln der Ostsee geringer als in Muscheln der Nordsee (Tedengren & Kautsky 1986).

Der wichtigste Faktor für das Muschelwachstum ist das Nahrungsangebot. Muscheln müssen, um Nahrung aufzunehmen, filtrieren. Dies tun sie sehr effektiv. So filtrieren sie Partikel bis zu Größe von 2-3 µm noch mit 80-100% Effizienz aus der Wassersäule. Hierbei wurden sowohl saisonale als auch regionale Unterschiede in der Qualität und Quantität des nutzbaren Futters gefunden, die das Wachstum der Muscheln ganz entscheidend beeinflussen (Ceccherelli & Rossi, 1984; Frechette & Bourget 1987). Neben der Nahrungsqualität und -quantität ist die Dauer der Nahrungsaufnahme von entscheidender Rolle. Dies wurde bisher nur unter dem Aspekt der Nahrungsunterbrechung in der Gezeitenzone, bedingt von Ebbe und Flut, untersucht. Baird (1966) fand, daß eine Bedeckungszeit der Miesmuscheln mit Wasser von weniger als 45% zu keinem Wachstum mehr führt, die Muscheln können zwar überleben und die dazu notwendige Nahrungsmenge aufnehmen, haben aber keine Energiereerven mehr, um weiter zu wachsen. Dies deckt sich mit den Ergebnissen von Seed

(1968), der herausfand, daß alte Muscheln, die in der Gezeitenzone nicht mehr wachsen, wieder sehr schnell wachsen, wenn sie in tiefere Bereiche verpflanzt werden, wo sie bessere Bedingungen finden und kontinuierlich filtrieren können

Ein weiterer Faktor der das Muschelwachstum beeinflusst ist Licht. Nach den Untersuchungen von Strömgen (1976 a, b) verlangsamt sich das Muschelwachstum bei einer Lichtperiode von weniger als sieben Stunden. Auch starke Wellenbewegungen an sehr exponierten Standorten können das Wachstum von *M. edulis* signifikant verringern, wohingegen *M. californianus*, die an solche Bedingungen besser angepaßt ist, in ihrem Wachstum nicht behindert wird (Harger 1970, Suchanek 1981). Kleine Erbsenkrebse, die als Kommensalisten der Miesmuscheln bekannt sind, beeinflussen ebenfalls ihr Wachstum. So wachsen infestierete Muscheln langsamer als nicht infestierete (Seed 1969, Anderson 1975, Bierbaum & Ferson 1986). Ein letzter Faktor, der das Muschelwachstum beeinflusst, sind Schwermetalle und andere Schadstoffe, die durch anthropogenen Einfluß ins Wasser gelangen und ebenfalls bereits in geringen Konzentrationen das Muschelwachstum reduzieren oder sogar hemmen können (Übersicht in Seed & Richardson 1990).

In den Versuchen 5.3 und 5.4 wurde unter gleichen Umweltbedingungen gearbeitet, und Nahrung spielte als limitierender Faktor, bedingt durch die eutrophe Situation in der Kieler Förde (siehe unter Beschreibung des Untersuchungsgebietes), keine Rolle. Da hier alle äußeren Faktoren gleich sind und Umweltstörungen (Eis, Gezeiten, Stürme) so gut wie ausgeschlossen werden konnten bzw. auf alle Muscheln gleich wirkten, konnten hier Wachstumsversuche gemacht werden, die den Einfluß von anderen Faktoren messen. So wird in Versuch 5.3 der Einfluß von Aufwuchs auf das Muschelwachstum erfaßt. Der Aufwuchs der Muscheln könnte neben seinem Einfluß auf die Konsumenten (siehe Ergebnisse unter 4.) primär auch auf die Muschel, auf der er lebt, wirken. Denkbar ist zum einen eine Art Kommensalismus, dadurch, daß sie an der Nahrung partizipieren, indem sie durch die starke Filtrierleistung der Muscheln auf diesen bessere Bedingungen finden; zum anderen eine Art Interferenz, dadurch, daß sie durch Nahrungskonkurrenz die Muschel schwächen, wodurch diese nur zu verringertem Wachstum in der Lage sind. Dies würde bedeuten, daß die Muscheln länger einem hohen Fraßdruck ausgesetzt sind (siehe Ergebnisse unter 4.). Eine weitere Möglichkeit ist, daß der Aufwuchs alleine durch seine Anwesenheit das Strömungsregime an und um die Muschel so stark verändert, daß dadurch ihre Filtrierleistung negativ beeinflusst wird. Eine positive Beeinflussung kann nicht erwartet werden, da die Muscheln ja bereits unter normalen Bedingungen eine Effektivität von 80-100 % erreichen (Möhlenberg & Riisgard 1977). Dieser mögliche Effekt soll durch künstlich nachgebildete Aufwuchsorganismen getestet werden.

In Versuch 5.4 wird dann der Einfluß verschiedener Störungen untersucht. Neben den oben angesprochenen Störungen, die die Nahrungsaufnahme und damit das Wachstum und die Fitneß der Muscheln negativ beeinflussen, gehören auch die ihrer Konsumenten und die der anderen Organismen der Lebensgemeinschaft. So könnten die Miesmuscheln alleine durch die Gegenwart ihrer Konsumenten und durch deren chemische Exudate negativ beeinflusst werden. Auch andere Tiere der Gemeinschaft könnten durch Störungen die Muscheln in ihrem Wachstum negativ beeinflussen. Gerade Grundfische wie Seebull und Aalmuttern, die sich häufig in der Muschelbank aufhalten, da diese ihnen Schutz und Nahrung bietet, könnten die Muscheln durch ihre mechanischen Störungen beim Herumschwimmen beeinflussen. Bei dieser Art der Störung darf natürlich auch das weitaus häufigste Tier der Lebensgemeinschaft,

die Strandschnecke *L. littorea*, nicht fehlen. Die Schnecken kommen in großen Dichten auf den Muschelbänken vor und weiden auf diesen. Durch diese permanente mechanische Störung durch das Abweiden kommt es zu ständigen Unterbrechungen der Filtration und somit zur Verkürzung der Filtrationszeit. Wenn die Muscheln nur ein paar Stunden am Tag filtrieren müssen, um ihren Energiebedarf zu decken, sollte sich diese Art der Störung nicht auf das Wachstum auswirken. So soll in Versuch 5.4 der Einfluß unterschiedlicher Störungen auf das Wachstum der Miesmuscheln untersucht werden.

Ziel der Versuche 5.3 und 5.4 ist es, das Wachstum der Miesmuscheln unter dem Einfluß des Muschelaufwuchses und von Störungen zu untersuchen. Diese Faktoren interagieren mit den anderen und spielen somit eine weitere wichtige Rolle in den Wechselwirkungen der Miesmuschel-Gemeinschaft.

In einer Lebensgemeinschaft nehmen die einzelnen Faktoren, die diese strukturieren, nicht singulär Einfluß. Jeder einzelne Faktor interagiert mit mindestens einem weiteren. Häufig interagieren jedoch mehrere Faktoren miteinander, so daß es schwer ist, diese Wechselwirkungen zu erkennen und ihre Bedeutung zu gewichten.

Wurden in den vorangegangenen Versuchen die unterschiedlichen Faktoren im einzelnen untersucht, so soll in Versuch 5.5 die Lebensgemeinschaft an sich manipuliert werden.

Dazu soll getestet werden, welchen Einfluß die beiden wichtigsten Konsumenten des Ökosystems (die Strandkrabbe *Carcinus maenas* und der Seestern *Asterias rubens*) auf die Entwicklung der Aufwuchsgemeinschaft, das Muschelwachstum sowie die Überlebensraten der Miesmuscheln entsprechend ihres Aufwuchses und in Abhängigkeit des Fraßdruckes haben.

In Versuch 4 wurde gezeigt welche Rolle Muschelaufwuchs und -größe bei der Futterwahl der Konsumenten spielen. Beide Faktoren interagierten miteinander. Um nicht den Überblick über die Interaktionen zu verlieren, wurde in diesem Versuch mit Muscheln aus nur einer Größenklasse gearbeitet, allerdings wieder mit unterschiedlich bewachsenen Miesmuscheln. Dafür wurde in diesem Versuch mit beiden Hauptkonsumenten gearbeitet. Deren Einfluß wurde auf dreierlei Weise untersucht: 1. Ihr Effekt alleine, 2. in Wechselwirkung mit dem zweiten Konsumenten und 3. in unterschiedlichen Konsumentendichten.

Wie konkurrieren die Konsumenten einer Miesmuschelbank miteinander um dieselbe Futterressource, und wie wirkt sich die Konkurrenz innerhalb der Konsumenten aus? Neben Effekten zwischen Konsument und Beute („optimal foraging“, „associational resistance“ und „shared doom“) kommt es vermutlich auch zu Effekten zwischen den Konsumenten (inter- und intraspezifische Konkurrenz) sowie innerhalb der Beute (intraspezifische Konkurrenz).

Für die Napfschnecke *Patella cochlear* fand Branch (1975), daß mit steigender Populationsdichte die Individuen kleiner werden. In Populationen hoher Dichte gab es viele kleine und wenige große Tiere, in Populationen geringer Dichte hingegen viele große und wenig kleine Individuen. Die Population wurde hier durch intraspezifische Konkurrenz in ihrem Wachstum reguliert. Kommt es auch in diesem Versuch zu Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit der Muscheln, anders als in den Versuchen, wo dies nur unter dem Einfluß ihres Aufwuchses oder unterschiedlicher Störungen geschah, so wäre hier intraspezifische Konkurrenz zwischen den Muscheln eine mögliche Ursache. Die Konsumenten-Beute Wechselwirkungen wurden in der allgemeinen Einleitung und der Einleitung zu Kapitel 4 schon angesprochen. Daher

soll hier nicht weiter darauf eingegangen werden. Des weitern kann es zur Konkurrenz zwischen und innerhalb der Konsumenten kommen, weil in diesem Versuch zwei verschiedene Konsumenten, die um dieselbe Nahrung konkurrieren und zusätzlich die Konsumentendichte variieren. Gegebenenfalls würde die Fraß-Effektivität der Konsumenten unter hohem Konkurrenzdruck leiden, da sie mehr Energie in die Verteidigung des Futterplatzes, das Suchen profitabler Beute usw. investieren müßten. So wäre die Änderung der Fraßraten der Konsumenten ein Hinweis auf intraspezifische Konkurrenz zwischen den Konsumenten.

Ziel des Versuches 5.5 ist es, die Wechselwirkungen zwischen den beiden Konsumenten der Miesmuscheln, der Strandkrabbe *Carcinus maenas* und dem Seestern *Asterias rubens*, sowie ihren Einfluß auf Wachstum- und Überlebensraten der Muscheln in Abhängigkeit von ihrem Aufwuchs zu untersuchen.

## 5.2 Material und Methoden

### 5.3 *Einfluß des Muschelaufwuchses auf das Muschelwachstum*

Der Versuch zum Einfluß des Muschelaufwuchses auf das Muschelwachstum fand vom 19.05. bis 06.10.99 im Versuchsgebiet „nördlicher Tonnenhof“ in ca. 6 m Wassertiefe statt. In einem einfaktoriellen Feldexperiment (fünf Aufwuchsstufen: mit Balaniden bewachsene Miesmuscheln, mit künstlich nachgebildeten Balaniden „bewachsene“ Miesmuscheln, mit Hydrozoen bewachsene Miesmuscheln, mit künstlich nachgebildeten Hydrozoen „bewachsene“ sowie als Kontrolle saubere unbewachsene Miesmuscheln) wurde der Einfluß unterschiedlichen Muschelaufwuchses auf die Wachstumsgeschwindigkeiten der Miesmuscheln getestet.

Als Käfige wurden wiederum die in 3.2 beschriebenen PVC-Käfige ohne Besiedlungsplatte verwendet. Die Verteilung der 25 Käfige im Versuchsgebiet geschah zufällig auf einer Fläche von ca. 5\*10 m<sup>2</sup>. Jede der fünf Aufwuchsstufen wurde fünf mal repliziert, und jeder Käfige enthielt zehn Miesmuscheln der Größenklasse 3-5 cm einer Stufe. Die Miesmuscheln mit natürlichen Balaniden- und Hydrozoenaufwuchs wurden im Versuchsgebiet gesammelt. Künstliche Balaniden wurden aus spezial UW-Kleber Z-Spar A-788 Splash Zone Component der Firma Koppers nachgebildet und auf die Muschel aufgeklebt. Die künstlichen Hydrozoen wurden aus ca. 0,5 mm starken Plastik-Fäden nachgebildet und mit dem UW-Kleber Z-Spar auf den Miesmuscheln festgeklebt.

Zu Versuchsbeginn wurden die Muscheln mit einer handelsüblichen Schieblehre individuell auf den mittleren Millimeter vermessen und mit einer Nummer mittels des UW-Klebers Z-Spar markiert. Zur Markierung dienten Nummern der Firma Imkereibedarf Striewski, die normalerweise zu Markierungen von Bienenköniginnen verwendet werden. Diese Nummern mit einem Durchmesser von ca. 3 mm sind aus seewasserbeständigem PVC und waren auch nach 149 Versuchstagen noch gut ablesbar.

Während der Versuchszeit wurden die Käfige regelmäßig jede Woche von Tauchern kontrolliert und wenn nötig von Aufwuchs gereinigt. Am Versuchsende wurden alle Muscheln aus den Käfigen in markierte Plastiktüten überführt und anschließend im Labor mit einer Schieblehre auf den mittleren Millimeter vermessen. Aufgrund der individuellen Markierung mit einer Nummer konnte so die Anfangs- und Endlänge jeder Muschel und damit ihr Wachstum in Abhängigkeit vom Aufwuchs bestimmt werden.

Die statistische Auswertung erfolgte mit einer einfaktoriellen Kruskal-Wallis ANOVA, da keine Normalverteilung der Daten vorlag. Als Nachfolgetest wurden multiple Vergleiche nach einer von Sokal und Rohlf (1995) weiterentwickelten U-Statistik mit Hilfe eines Excel Makros durchgeführt.

### 5.4 *Muschelwachstum unter dem Einfluß von Störungen*

In einem weiteren Ansatz wurde in einem einfaktoriellen Feld-Experiment der Einfluß von Konsumenten auf die Wachstumsgeschwindigkeit von Miesmuscheln untersucht. Der Versuch fand 1999 zeitgleich mit dem Versuch 5.3 vom 19.05. bis

06.10.99 im Versuchsgebiet statt. In vier Behandlungen wurden folgende Einflüsse überprüft: 1) die der Hauptkonsumenten *Carcinus maenas* und *Asterias rubens*, durch ein Gitter von den Muscheln getrennt (d.h. ohne direkten Beute-Kontakt), 2) die der häufigsten Fische des Habitats: *Myoxocephalus scorpius* (Seebull) und *Zoarcetes viviparus* (Aalmutter) mit direktem Kontakt zu den Muscheln, 3) der von *Littorina littorea* mit direktem Kontakt zu den Muscheln und 4) als Kontrolle Käfige ohne Konsumenten.

Für diesen Versuch wurden zwei Käfigsorten verwendet. Für den Einfluß von *Carcinus* und *Asterias* ohne direkten Beute-Kontakt, von Seebull und Aalmuttern, sowie für die Kontrollen, wurden jeweils fünf Käfige aus V2A Stahl verwendet. Die genaue Beschreibung der Käfige befindet sich weiter unten im Material und Methoden Teil zum nächsten Versuch 5.5. Da die Käfige für den Einfluß von Littorinen auf das Miesmuschel-Wachstum nicht so groß sein mußten, wurden hierfür fünf der in 3.2 beschriebenen PVC-Käfige ohne Besiedlungsplatte verwendet.

Die Verteilung der 20 Käfige im Versuchsgebiet geschah zufällig auf einer Fläche von ca. 5\*10 m<sup>2</sup>. Jede der vier Behandlungen wurde fünf mal repliziert und jeder Käfig enthielt 30 saubere Miesmuscheln der Größenklasse 3-5 cm. Die Miesmuscheln wurden im Versuchsgebiet gesammelt.

Zu Versuchsbeginn wurden die Muscheln mit einer handelsüblichen Schieblehre individuell auf den mittleren mm vermessen und mit einer Nummer mittels des UW-Klebers Z-Spar markiert.

Während der Versuchszeit wurden die Käfige regelmäßig jede Woche von Tauchern kontrolliert und, wenn nötig, von Aufwuchs gereinigt. Am Versuchsende wurden alle Muscheln aus den Käfigen in markierte Plastiktüten überführt und anschließend im Labor erneut vermessen. Durch die individuelle Markierung mit einer Nummer konnte so die Anfangs- und Endlänge jeder Muschel und damit ihr Wachstum in Abhängigkeit vom Einfluß der Konsumenten bestimmt werden.

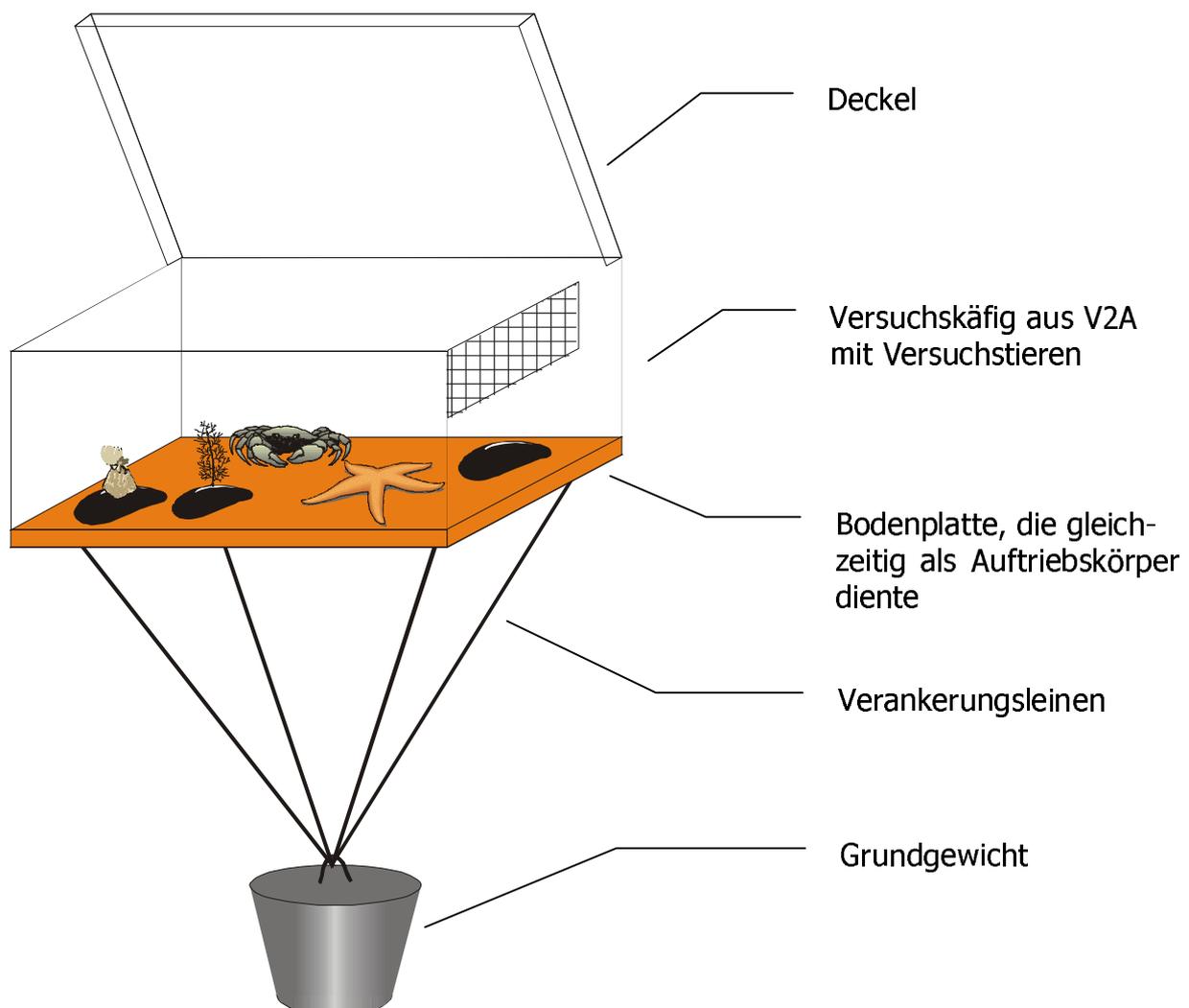
Die statistische Auswertung erfolgte mit einer einfaktoriellen Kruskal-Wallis ANOVA, da keine Normalverteilung der Daten vorlag. Als Nachfolgetest wurden multiple Vergleiche nach einer von Sokal und Rohlf (1995) weiterentwickelten U-Statistik mit Hilfe eines Excel Makros durchgeführt.

## 5.5 Entwicklung einer natürlichen Miesmuschel-Aufwuchsgemeinschaft in Abhängigkeit vom Prädationsdruck

Dieser Versuch, in dem die Entwicklung einer Miesmuschel-Gemeinschaft untersucht wurde, fand im Zeitraum vom 11.05. bis zum 07.10.1998 ebenfalls im Versuchsgebiet „nördlicher Tonnenhof“ in ca. 6 m Wassertiefe statt. In einem einfaktoriellen Feld-Experiment (8 Konsumenten-Stufen: 1 Krabbe, 3 Krabben, 3 Seesterne, 9 Seesterne, 1 Krabbe + 3 Seesterne, 3 Krabben + 9 Seesterne, Käfige ohne Konsumenten und offene Käfige ohne Konsumenten als Kontrolle auf den Käfigeffekt) sollte der Einfluß der beiden wichtigsten Konsumenten des Ökosystems (der Strandkrabbe *Carcinus maenas* und des Seesterns *Asterias rubens*) auf die Entwicklung der Aufwuchsgemeinschaft, das Muschelwachstum sowie die Überlebensraten der Miesmuscheln entsprechend ihres Aufwuchses untersucht werden.

Für die Durchführung des Versuches wurden 40 Käfige aus V2A Stahl-Gittermatte der Firma Haver & Boecker Drahtweberei & Maschinenfabrik gebaut. Die Käfige hatten eine Grundfläche von 50\*50 cm<sup>2</sup>, die Drahtstärke betrug 1 mm und die Maschenweite 10 mm. Um eine Flucht der Krebse und Seesterne zu verhindern, wurden die Käfige mit einem Deckel versehen, der auch unter Wasser zur Probenahme geöffnet werden konnte (Abb. 13).

Unter den Käfigen wurde eine handelsübliche 25 mm starke Hartschaum-Platte als Auftriebskörper befestigt. Durch die Anordnung des Auftriebskörpers unter dem Käfig war es möglich, diesen unter Wasser zu öffnen, ohne daß der Auftrieb verloren ging. Die Fixierung der Käfige in der Wassersäule erfolgte über 4 Leinen, die mittels eines Schekels an einem mit Beton ausgegossenen 10 l Eimer befestigt wurden. Durch diesen Aufbau der Käfige, freischwebend in der Wassersäule, kam es zu keiner Versandung der Käfige, was im Jahr vorher zum Abbruch des Versuches geführt hatte.



**Abb. 13:** Schematische Darstellung eines Versuchskäfigs mit Grundgewicht, Verankerungsleinen, Bodenplatte, die gleichzeitig als Auftriebskörper diente, und dem aufklappbaren Deckel.

Die Käfige wurden entsprechend der oben angegebenen Konsumenten-Stufen mit Strandkrabben und Seesterne besetzt. Jede der acht Konsumenten-Stufen wurde fünfmal repliziert, woraus sich eine Anzahl von 40 Käfigen ergibt. Jeder Käfig wurde

mit 10 Balaniden bewachsenen, 10 mit Hydrozoen bewachsenen und 30 sauberen Miesmuscheln besetzt. Jede der insgesamt 2000 Miesmuscheln wurde individuell, wie oben beschrieben, vermessen und mit einer Nummer versehen. So war es möglich, das Schicksal jeder einzelner Miesmuschel zu verfolgen.

Während der 149-tägigen Versuchszeit wurden alle Käfige durch wöchentliche Tauchgänge kontrolliert und, wenn nötig, mit einer Stahlbürste gereinigt, um das Dichtsetzen der Gittermaschen durch Aufwuchs zu verhindern. Die eigentliche Probenentnahme erfolgte 14-tägig, wobei die Käfige unter Wasser geöffnet und alle gefressene Miesmuscheln eingesammelt und in nummerierte Plastiktüten überführt wurden.

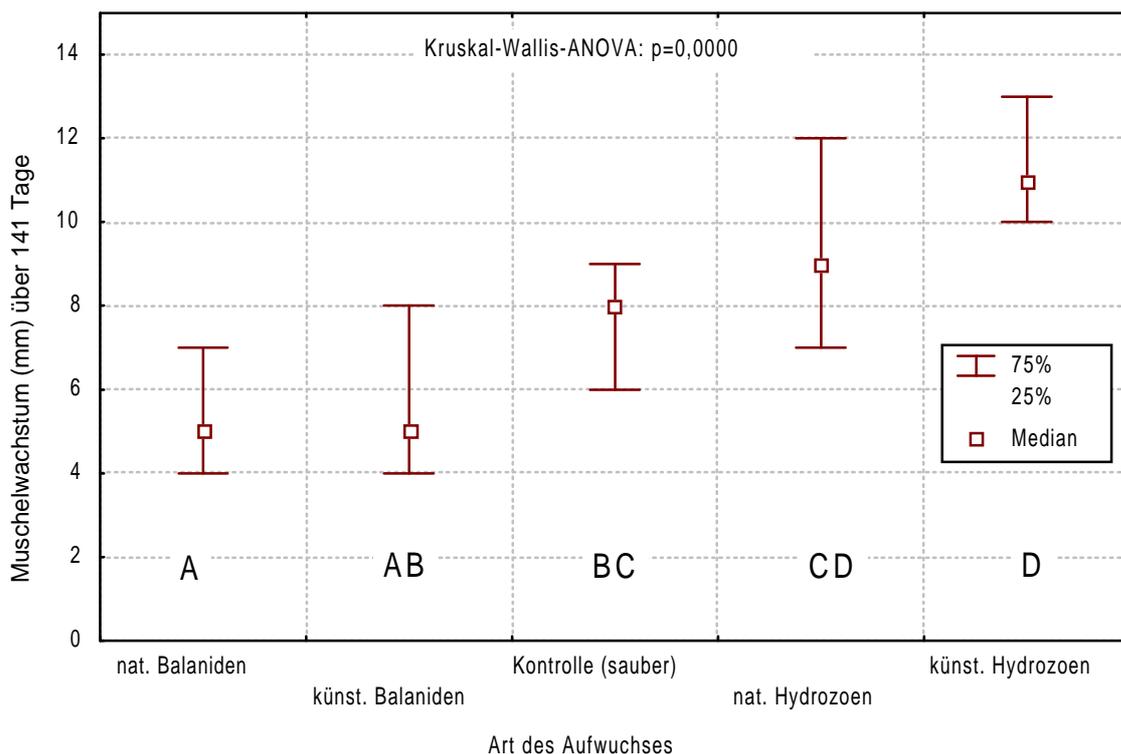
Die gesammelten gefressenen Miesmuscheln wurden anschließend im Labor nach Fraß durch *Carcinus maenas* (Muschel geknackt) und Fraß durch *Asterias rubens*: (Muschel nur geöffnet) getrennt. An Hand der individuellen Nummern jeder Muschel konnte so jede gefressene Muschel eindeutig einem Räuber zugeordnet werden.

Der Versuch wurde zu dem Zeitpunkt abgebrochen, an dem im ersten Käfig alle Muscheln von den Konsumenten gefressen waren. Am Ende des Versuches wurden taucherisch alle Muscheln aus den Käfigen gesammelt, wiederum in nummerierte Plastiktüten überführt, anschließend im Labor individuell an Hand der Nummern bestimmt und mittels einer Schieblehre auf den mittleren Millimeter genau vermessen.

Die statistische Auswertung erfolgte mittels zwei Verfahren: zum einen durch eine Survival-Analyse (nach Kaplan Meier), um die Überlebensanteile in Abhängigkeit vom Konsumenten-Fraßdruck zu erfassen, zum anderen durch eine einfaktorielle ANOVA, mit der der Muschelfraß sowie die Wachstumsgeschwindigkeit unter dem Einfluß unterschiedlichen Prädationsdruckes verglichen wurde.

### 5.3 Ergebnisse: Einfluß des Muschelaufwuchses auf das Muschelwachstum

Die Ergebnisse dieses Versuches zeigen, daß der Miesmuschelaufwuchs Einfluß auf das Muschelwachstum nimmt. So unterscheiden sich die unterschiedlich bewachsenen Miesmuscheln in ihrem Wachstum, über den Versuchszeitraum von 141 Tagen, signifikant (Kruskal-Wallis-Test:  $H$  (FG 4,  $N=225$ )=68,20690,  $p=0,000$ ). Dabei wachsen Miesmuscheln, die mit Balaniden bewachsen sind, am langsamsten und Miesmuscheln, die mit künstlichen Hydrozoen „bewachsen“ sind, am schnellsten. Im einzelnen wurden folgende Unterschiede im Wachstum gefunden (Abb. 14 und Tab. 6): Miesmuscheln, mit Balaniden bewachsen (Buchstabencode: (A)), zeigen keine Unterschiede im Wachstum, verglichen mit Miesmuscheln, die mit künstlich nachgebildeten Balaniden (AB) „bewachsen“ sind. Beide wachsen am langsamsten von allen. Die als Kontrolle verwendeten sauberen Miesmuscheln (BC) liegen in ihrer Wachstumsgeschwindigkeit in der Mitte. Sie zeigen keine signifikanten Unterschiede im Wachstum a) verglichen mit Miesmuscheln, die mit künstlichen Balaniden (AB) „bewachsen“ sind und etwas langsamer wachsen, und b) verglichen mit Miesmuscheln, die mit Hydrozoen (CD) bewachsen sind und etwas schneller wachsen. Signifikant langsamer als saubere Miesmuscheln wachsen Muscheln, die mit Balaniden (A) bewachsen sind; signifikant schneller wachsen Miesmuscheln, die mit künstlichen Hydrozoen (D) „bewachsen“ sind.



**Abb. 14:** Box-Plot Vergleiche des Miesmuschelwachstums (mm) in Abhängigkeit von ihrem Aufwuchs. „nat. Balaniden“ steht für natürlichen Balanidenaufwuchs, „künst. Balaniden“ für künstlich nachgebildeten Balanidenaufwuchs, „Kontrolle“ für saubere, aufwuchsfreie Miesmuscheln, „nat. Hydrozoen“ für natürlichen Hydrozoenaufwuchs und „künst. Hydrozoen“ für künstlich nachgebildeten Hydrozoenaufwuchs. Gleiche Buchstaben stehen für nicht signifikante Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit, ungleiche für signifikante Unterschiede (p-Werte dazu siehe Tab. 6).

Miesmuscheln, die mit Hydrozoen (CD) bewachsen sind, zeigen keine signifikanten Unterschiede im Wachstum verglichen mit Miesmuscheln, die mit künstlichen Hydrozoen (D) „bewachsen“ sind. Beide zeigen das schnellste Wachstum über den Versuchszeitraum.

**Tab. 6:** Multiple Vergleiche nach Sokal & Rohlf (1995) (29 berücksichtigte Fälle, 5 Variablen). Vergleichen wurde immer paarweise (Behandlung a mit Behandlung b). Der p-Wert wurde einer Korrektur für identische Werte (nach Ties) unterzogen. „nat Ba“ steht für natürlichen Balanidenaufwuchs, „künst Ba“ für künstlich nachgebildeten Balanidenaufwuchs, „kontr“ für saubere, aufwuchsfreie Miesmuscheln, „nat Hy“ für natürlichen Hydrozoenaufwuchs, „künst Hy“ für künstlich nachgebildeten Hydrozoenaufwuchs.

Vergleich	nat Ba - künst Ba	nat Ba - kontr	nat Ba - nat Hy	nat Ba - künst Hy
U Beobachtet	512	643,5	719,5	800
U Kritischer Wert	595,92	629,79	629,79	629,79
p	n.s.	0,01	0,01	0,01
Tj	3774	2142	1152	1128
U Kritischer Wert	594,21	628,64	629,17	629,19
Korrigiert für Ties				
p korrigiert für Ties	n.s.	* 0,01	* 0,01	* 0,01

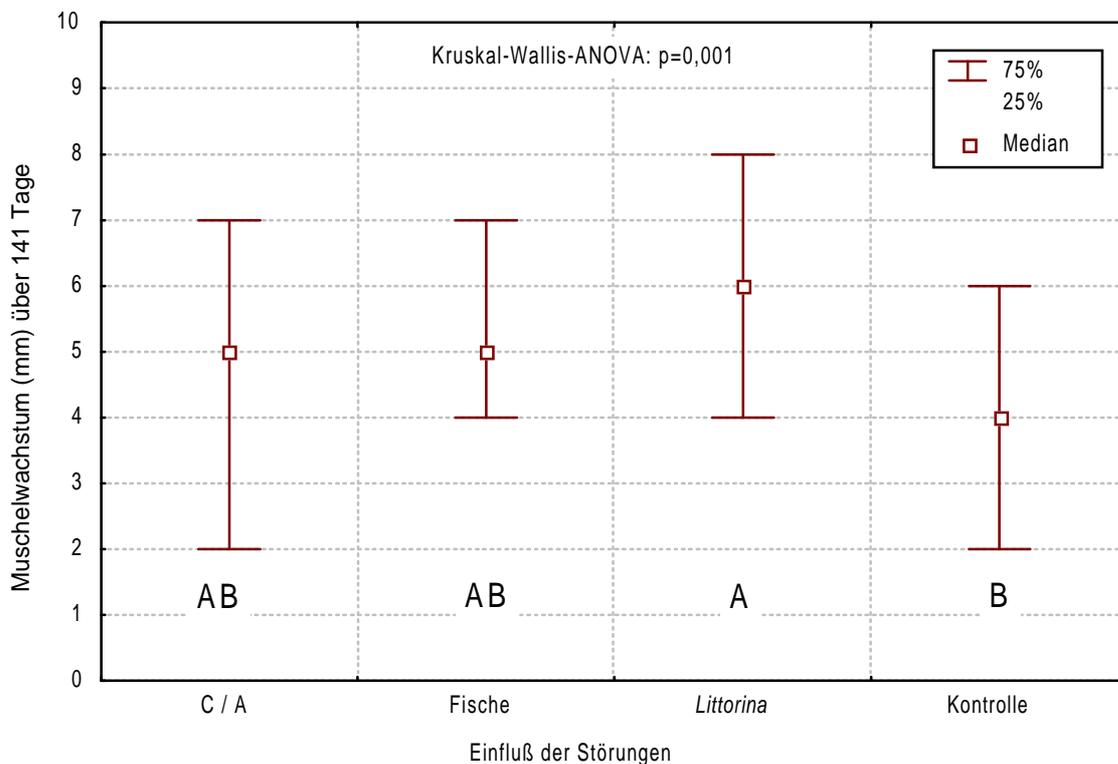
Vergleich	künst Ba - kontr	künst Ba - nat Hy	künst Ba - künst Hy
U Beobachtet	556	675,5	759,5
U Kritischer Wert	595,92	629,79	629,79
p	n.s.	0,01	0,01
Tj	2064	1572	1842
U Kritischer Wert	594,99	628,95	628,80
Korrigiert für Ties			
p korrigiert für Ties	n.s.	* 0,01	* 0,01

Vergleich	kontr - nat Hy	kontr - künst Hy	nat Hy - künst Hy
U Beobachtet	571	643	459
U Kritischer Wert	595,92	629,79	595,92
p	n.s.	0,01	n.s.
Tj	1296	1398	1614
U Kritischer Wert	595,33	629,04	595,19
Korrigiert für Ties			
p korrigiert für Ties	n.s.	* 0,01	n.s.

## 5.4 Ergebnisse: Muschelwachstum unter dem Einfluß von Störungen

Zeigt der vorherige Versuch 5.3 den Einfluß des Muschelaufwuchses auf das Muschelwachstum, so zeigen die Ergebnisse dieses Versuches, daß auch Störungen Einfluß auf das Muschelwachstum nehmen (Abb. 15). Die unterschiedlichen Störungen ausgesetzten Miesmuscheln unterscheiden sich signifikant in ihrer Wachstumsgeschwindigkeit über den Versuchszeitraum von 149 Tagen (Kruskal-Wallis-Test:  $H(FG 3, N=434) = 21,59156, p=0,0001$ ). Dabei wachsen ungestörte Miesmuscheln unter allen getesteten Einflüssen am langsamsten. Unter dem Einfluß der Störungen durch Konsumenten steigt die Wachstumsgeschwindigkeit, auch wenn sie unter dem Einfluß von *Carcinus* und *Asterias* und von Aalmüttern und Seebull nicht signifikant ansteigt. Auch unter dem Einfluß der verschiedenen Konsumenten (Einfluß von *Carcinus* und *Asterias* sowie Fische und *Littorina*) zeigen die Muscheln keine signifikanten Unterschiede in den Wachstumsgeschwindigkeiten. Nur unter dem Einfluß von *Littorina* wachsen die Miesmuscheln signifikant schneller, als wenn sie ungestört bleiben (Tab. 7,  $p < 0,01$ ).



**Abb. 15:** Box-Plot Vergleiche des Miesmuschel-Wachstums (mm) in Abhängigkeit von Störungen durch Konsumenten. „C/A“ steht für den Einfluß von *Carcinus* und *Asterias*, „Fische“ für den Einfluß von Aalmüttern und Seebull, „Littorina“ für den Einfluß von *Littorina* und „Kontrolle“ für saubere, aufwuchsfreie Miesmuscheln. Gleiche Buchstaben stehen für nicht signifikante Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit, ungleiche für signifikante Unterschiede ( $p$ -Werte dazu siehe Tab. 7).

**Tab. 7:** Multiple Vergleiche nach Sokal und Rohlf (1995)(83 berücksichtigte Fälle, 4 Variablen). Vergleichen wurde immer paarweise Behandlung a mit Behandlung b. Der p-Wert wurde einer Korrektur für identische Werte (nach Ties) unterzogen. „C/A“ steht für den Einfluß von *Carcinus* und *Asterias*, „Fische“ für den Einfluß von Aalmuttern und Seebull, „*Littorina*“ für den Einfluß von *Littorina*, „Kontrolle“ für saubere, aufwuchsfreie Miesmuscheln.

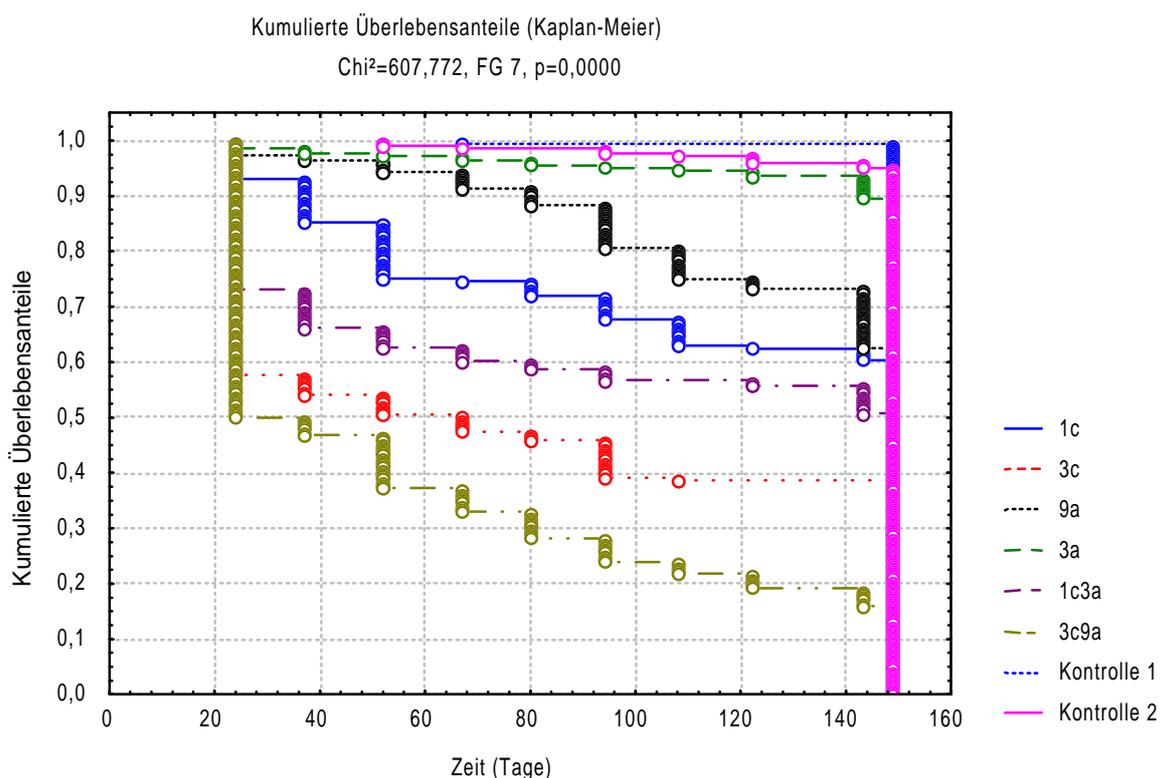
Vergleich	C/A - Fische	C/A - <i>Littorina</i>	C/A - Kontrolle
U Beobachtet	3727	4054	3835,5
U Kritischer Wert	4239,91	4239,91	4239,91
p	n.s.	n.s.	n.s.
Tj	53100	45324	52410
U Kritischer Wert	4235,28	4235,96	4235,34
Korrigiert für Ties			
p korrigiert für Ties	n.s.	n.s.	n.s.

Vergleich	Fische - <i>Littorina</i>	Fische - Kontrolle	<i>Littorina</i> - Kontrolle
U Beobachtet	3853	4195	4522,5
U Kritischer Wert	4239,91	4239,91	4408,50
p	n.s.	n.s.	0,01
Tj	59790	52638	43530
U Kritischer Wert	4234,70	4235,32	4403,90
Korrigiert für Ties			
p korrigiert für Ties	n.s.	n.s.	* 0,01

## 5.5 Ergebnisse: Entwicklung einer natürlichen Miesmuschel-Aufwuchsgemeinschaft in Abhängigkeit vom Prädationsdruck

Aufbauend auf die vorangegangenen Versuche wurde in diesem Versuch die Miesmuschel-Aufwuchsgemeinschaft unter dem Aspekt der Überlebensraten und des Muschelwachstums in Abhängigkeit vom Prädationsdruck untersucht. Betrachtet man zuerst die Überlebensraten der Miesmuscheln in den einzelnen Behandlungen, so ergeben sich signifikante Unterschiede (Survival Analyse:  $\chi^2=607,7$ ; FG 7,  $p=0,0000$ ; Abb. 16). Die Überlebensraten der Miesmuscheln in den Kontrollkäfigen 1 und 2 (ohne Konsumenten) liegen bei über 95%. Der etwas geringere Anteil an überlebenden Miesmuscheln in den Kontrollkäfigen 2 liegt daran, daß in diese Käfige, da sie nach oben offen waren, Seesterne über die Verankerungsleinen einwandern konnten und es so zum Wegfraß der ein oder anderen Miesmuschel kam. In den Käfigen mit drei Seesternen kam es zu dem geringsten Wegfraß an Muscheln während der 149 Versuchstage. Die Überlebensrate der Miesmuscheln liegt bei 90%. Eine Strandkrabbe und neun Seesterne entsprechen sich in etwa in ihrem Einfluß auf die Überlebensrate der Miesmuscheln. Unter ihrem Prädationsdruck liegt die Überlebensrate bei 60% bzw. 63%. Eine Überlebensrate von 51% der Miesmuscheln wurde unter dem Prädationsdruck von einer Strandkrabbe und drei Seesternen gefunden.

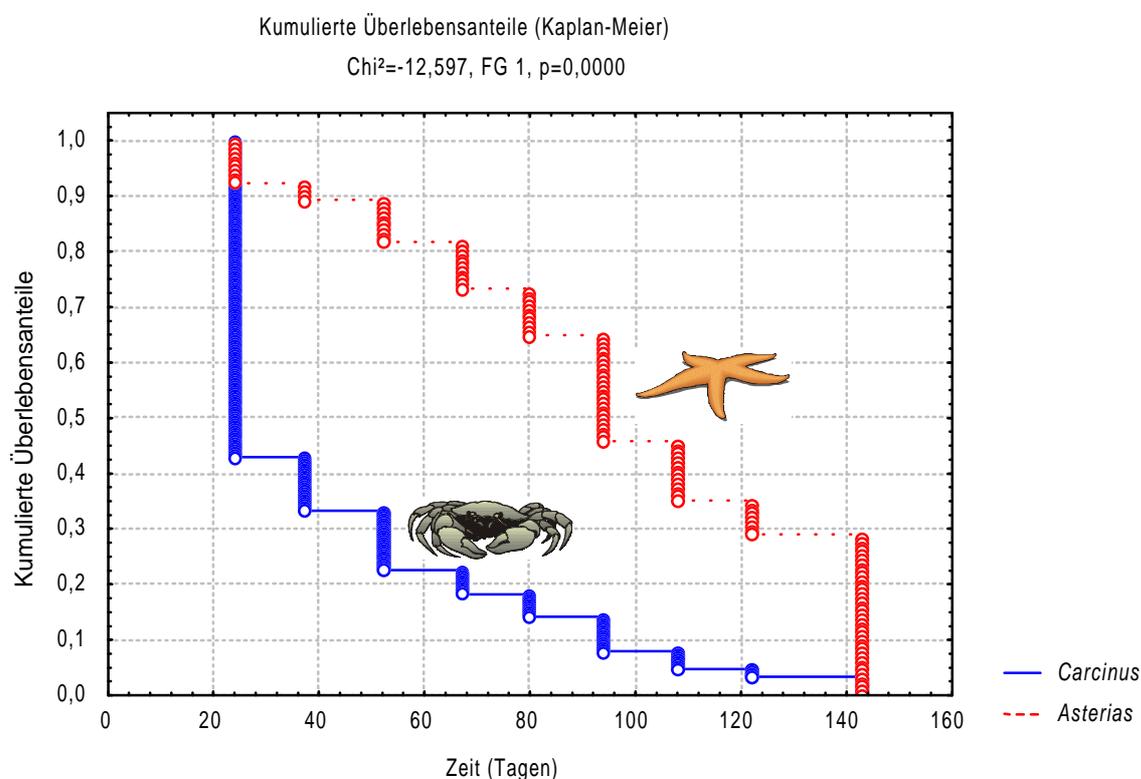


**Abb. 16:** Kumulierte Überlebensanteile der Miesmuscheln aufgegliedert nach dem Prädationsdruck. Dabei steht „1c“ für einen Prädationsdruck von einer Strandkrabbe pro Käfig, „3c“ für drei Strandkrabben pro Käfig, „9a“ für neun Seesterne pro Käfig, „3a“ für drei Seesterne pro Käfig, „1c3a“ für eine Strandkrabbe und drei Seesterne pro Käfig, „3c9a“ für drei Strandkrabben und neun Seesterne pro Käfig, „Kontrolle 1“ für einen Käfig ohne Konsumenten und „Kontrolle 2“ für einen oben offenen Käfig ohne Konsumenten als Kontrolle auf Käfig-Artefakte.

Eine weitere Erhöhung des Prädationsdruckes führt zu einer weiteren Abnahme der Überlebensraten. So sinkt die Überlebensrate der Miesmuscheln bei einer Kon-

summentendichte von drei Strandkrabben auf 39% ab. Bei einer Konsumentendichte von drei Strandkrabben und neun Seesternen sinkt die Muschel-Überlebensrate schließlich auf nur noch 16%.

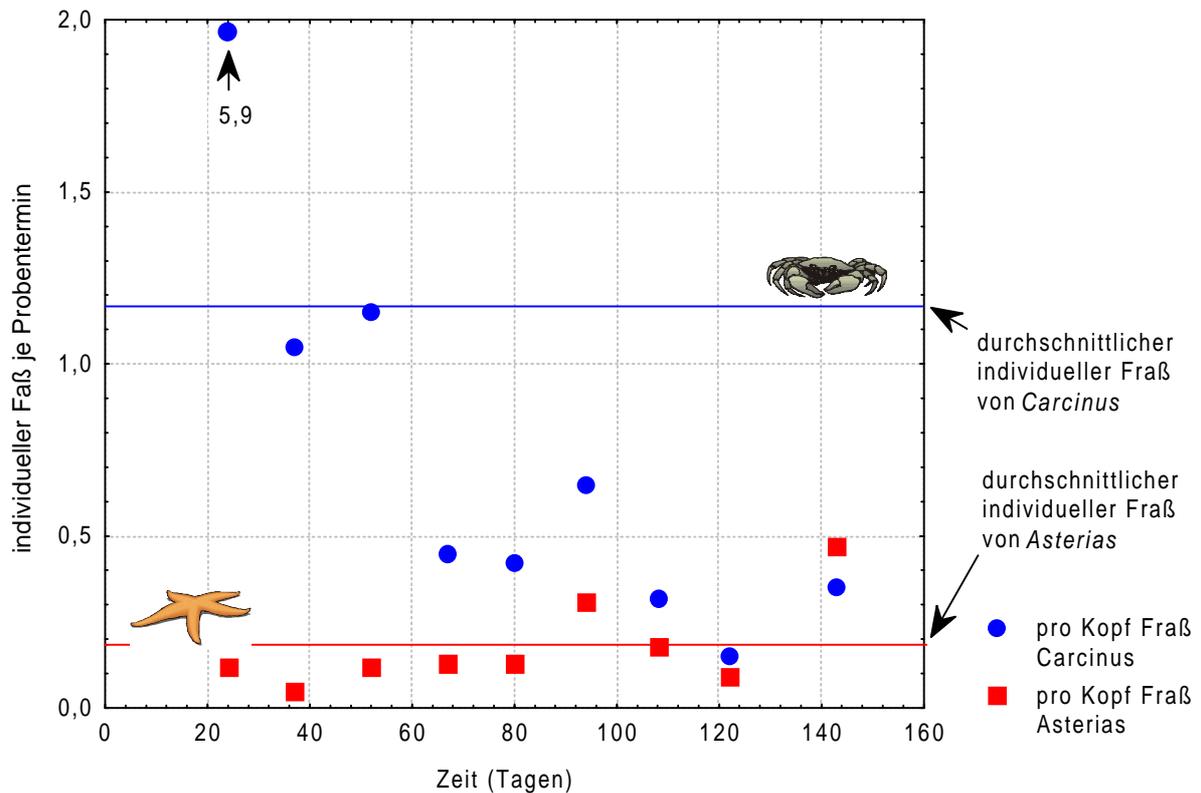
Aufgegliedert nach den beiden Konsumenten findet man signifikant geringere Überlebensanteile der Muscheln unter dem Prädationsdruck von *Carcinus* ( $p=0,0000$ ; Abb. 17). Der Anteil überlebender Muscheln liegt bei *Asterias* bei knapp 30%, wohingegen der Anteil bei *Carcinus* zu Versuchsende auf unter 5% sinkt. Die deutlichen Unterschiede werden vor allem durch die enormen Fraßraten der Strandkrabben zu Beginn des Versuches verursacht. So wurden alleine in den ersten 21 Tagen bis zur ersten Probenentnahme über 50% aller Miesmuscheln, die während der gesamten Versuchszeit von *Carcinus* geknackt wurden, gefressen. Die Seesterne hingegen zeigen dieses Verhalten nicht.



**Abb. 17:** Kumulierte Überlebensanteile der Miesmuscheln aufgegliedert nach den beiden Konsumenten *Carcinus maenas* und *Asterias rubens*.

Der individuelle Fraß der Konsumenten zwischen den durchschnittlichen 14-tägigen Probenentnahmen an Miesmuscheln liegt bei einem durchschnittlichen Fraß von 0,2 Miesmuscheln pro Seestern und Probenentnahme und 1,2 Miesmuscheln pro Strandkrabbe und Probenentnahme (Abb. 18). Auffällig ist, daß die Seesterne während des Versuchszeitraumes recht gleichmäßig fressen, die Schwankungen sind sehr gering (immer unter 0,5 Miesmuscheln). Dabei ist, bis auf den letzten Probenentnahme, der individuelle Fraß der Seesterne immer geringer als der der Strandkrabben. Diese zeigen große Schwankungen in ihrem Fraßverhalten. Zu Beginn des Versuches bis zum ersten Probenentnahme nach 24 Tagen kam es zu der maximalen Wegfraßrate von 5,9 Miesmuscheln pro Strandkrabbe. Auch danach ist der Wegfraß mit über 1 Miesmu-

schel pro Strandkrabbe noch deutlich erhöht gegenüber dem der Seesterne. Erst nach über 60 Versuchstagen fällt die Fraßrate auf unter 1 Muschel pro Krabbe und liegt dann im Schnitt bei ca. 0,4 Muscheln pro Krabbe und Probenstermin. Die Fraßrate der Strandkrabben, die zu Beginn des Versuches noch sechsmal höher war als die der Seesterne, pendelt sich nach ca. der Hälfte des Versuchszeitraumes auf einen nurzweimal höheren Wert ein.

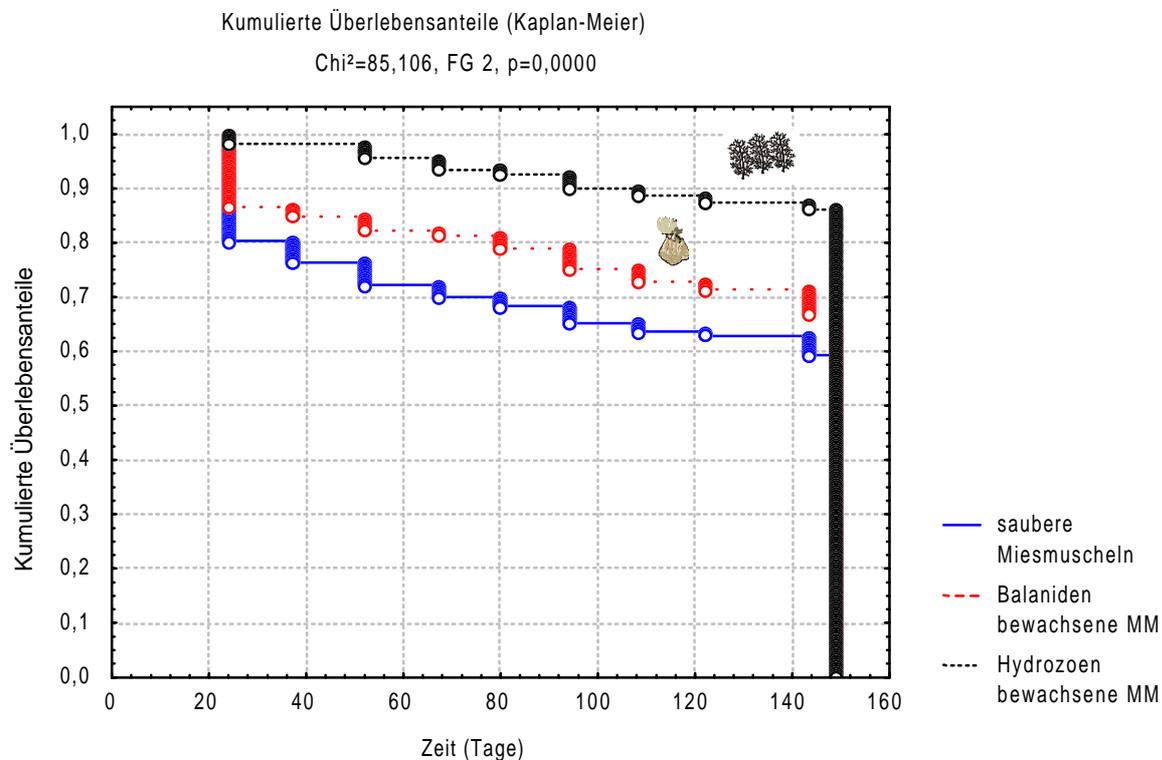


**Abb. 18:** Individueller Fraß der beiden Konsumenten je Probenstermin an Miesmuscheln. Die durchgezogene blaue Linie steht für den durchschnittlichen Fraß von 1,2 Miesmuscheln pro Strandkrabbe und Probenstermin, die rote Linie für den durchschnittlichen Fraß von 0,2 Miesmuscheln pro Seesterne und Probenstermin.

Betrachtet man die Überlebensraten der Miesmuscheln nach ihrem Anfangsaufwuchs, so zeigen sich auch hier signifikante Unterschiede (Survival Analyse:  $\chi^2=85,1$ ; FG 2;  $p=0,0000$ ; Abb. 19): Hydrozoen als Aufwuchs bieten den Miesmuscheln den besten Schutz von Wegfraß. Die Überlebensrate der mit Hydrozoen bewachsenen Miesmuscheln liegt bei 87%. Saubere Miesmuscheln hingegen werden von den Konsumenten am häufigsten gefressen, ihre Überlebensrate ist während der ganzen Versuchszeit am geringsten und beträgt am Ende noch 59%. Die Überlebensraten der mit Balaniden bewachsenen Miesmuscheln liegen dazwischen, ihre Überlebensrate beträgt 67%.

Aufgegliedert nach dem Wegfraß der Miesmuscheln sowie ihrem Aufwuchs, ergibt sich folgendes Bild (Abb. 20): saubere Miesmuscheln werden von beiden Konsumenten wie auch in allen Konsumenten-Kombinationen anderen Miesmuscheln gegenüber bevorzugt gefressen. Von Hydrozoen bewachsene Miesmuscheln werden bei nur geringer Konsumentendichte (1 Strandkrabbe (1c), 3 Seesterne (3a)) häufiger gefressen als mit Balaniden bewachsene Miesmuscheln. Bei der Erhöhung der Kon-

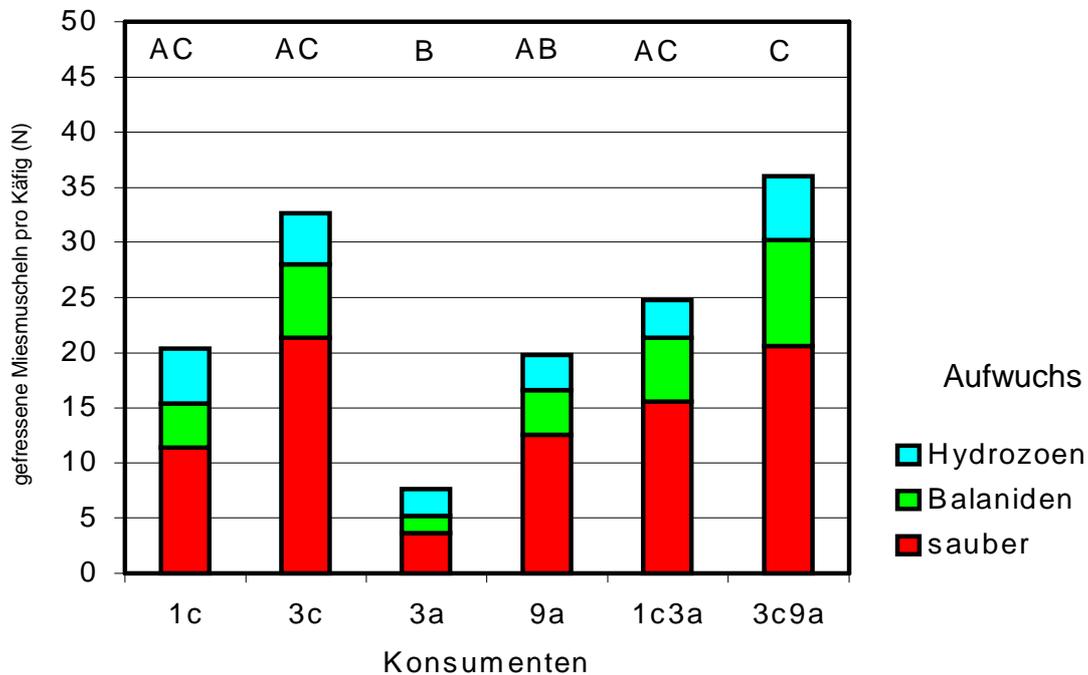
sumentendichte kommt es zur Umkehr in der Präferenz. Jetzt werden Miesmuscheln, die mit Balaniden bewachsen sind, häufiger gefressen als Muscheln, die mit Hydrozoen bewachsenen sind.



**Abb. 19:** Kumulierte Überlebensanteile der Miesmuschel aufgliedert nach Aufwuchsbehandlungen: saubere Miesmuscheln, Balaniden bewachsene Miesmuscheln und Hydrozoen bewachsene Miesmuscheln. Dabei steht „MM“ für Miesmuscheln.

Betrachtet man den Versuch nach dem Muschelfraß an sich ohne Berücksichtigung des Aufwuchses, so zeigen die Konsumenten signifikante Unterschiede in ihrem Fraßverhalten ( $p=0,0000$ ) in Abhängigkeit von ihrer Konsumentendichte bzw. Konsumentenkombinationen. Im einzelnen wurde folgendes Fraßverhalten, bezogen auf die Käfigfläche von  $\frac{1}{4} \text{ m}^2$ , gefunden (Tab. 8): Eine Strandkrabbe (1c) frißt signifikant mehr Muscheln als drei Seesterne (3a) und signifikant weniger Muscheln als drei Krabben und neun Seesterne (3c9a). Drei Strandkrabben (3c) fressen signifikant nur mehr als drei Seesternen (3a) gegenüber allen anderen Konsumenten bzw. -kombinationen zeigen sie keine Unterschiede in ihrem Fraßverhalten. Drei Seesterne (3a) zeigen den geringsten Muschelfraß, der sich von allen anderen Konsumenten bzw. -kombinationen signifikant unterscheidet, nur nicht von dem der neun Seesterne (9a). Zusätzliche unterscheidet er sich nicht signifikant von der „natürlichen Sterberate“ in den Kontroll-Käfigen (Kontrolle 1 und Kontrolle 2). Neun Seesterne (9a) fressen signifikant mehr als drei Seesterne (3a) und signifikant weniger als drei Krabben und neun Seesterne (3c9a). Eine Krabbe und drei Seesterne (1c3a) fressen nur signifikant mehr als drei Seesterne (3a). Gegenüber allen andern Konsumentendichten und -kombinationen unterscheiden sie sich nicht in ihrem Fraßverhalten. Den höchsten Muschelfraß zeigen drei Krabben und neun Seesternen (3c9a). Diese fressen signifikant mehr als eine Krabbe (1c), drei Seesternen (3a) und neun Seesternen (9a). Da es keinen signifikanten Unterschied zwischen Kontrolle 1 und Kontrolle 2 gibt, kann ein Käfig-Effekt bezüglich der Mortalität von Muscheln ausgeschlossen werden. Auch

haben somit pelagische Konsumenten sowie Wasservögel keinen Einfluß als Fraßfeinde der Miesmuscheln.



**Abb. 20:** Anzahl gefressener Miesmuscheln (sauberer, Balaniden bewachsen, Hydrozoen bewachsen) pro Käfig, aufgliedert nach den unterschiedlichen Konsumenten bzw. Konsumentenkombinationen. Dabei steht „1c“ für eine Strandkrabbe „3c“ für drei Strandkrabben, „3a“ für drei Seesterne, „9a“ für neun Seesterne, „1c3a“ für eine Strandkrabbe und drei Seesterne und „3c9a“ für drei Strandkrabben und neun Seesterne je  $\frac{1}{4}$  m<sup>2</sup>. Gleiche Buchstaben stehen für nicht signifikante Unterschiede, ungleiche für signifikante Unterschiede (p-Werte dazu siehe Tab. 8).

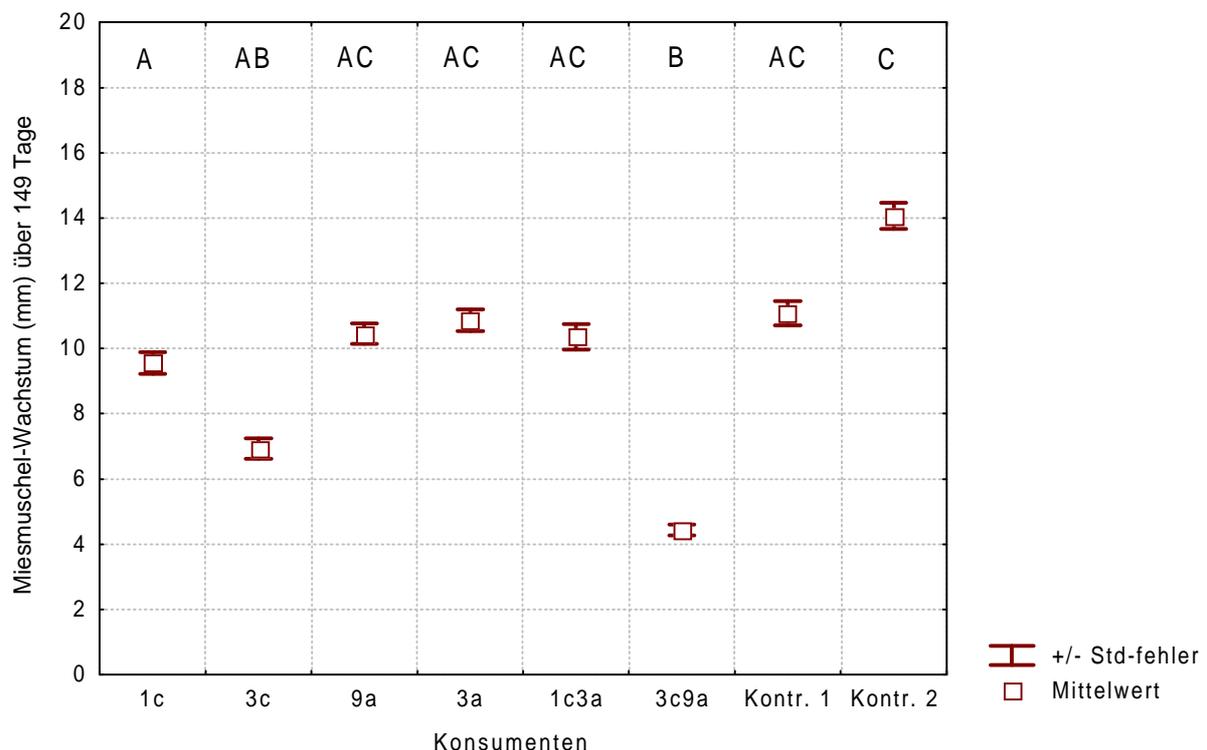
**Tab. 8:** Einfaktorielle ANOVA für den Haupteffekt Muschelfraß. Dabei ist: „FG Effekt“ die Freiheitsgrade der Gruppen, „MQ Effekt“ die Varianz zwischen den Gruppen, „FG Fehler“ die Freiheitsgrade der Grundgesamtheit, „MQ Fehler“ die Varianz innerhalb der Gruppen, „F“ der Varianzquotient aus MS Effekt/MS Fehler und „P-Wert“ die Irrtumswahrscheinlichkeit. Die Tabelle darunter gibt die p-Werte des Tukey HSD - Nachfolge Test für alle Konsumentenkombinationen an.

	FG Effekt	MQ Effekt	FG Fehler	MQ Fehler	F	p-Wert
Muschelfraß	7	3,9228	112	0,1933	20,2990	0,0000

p - Werte des Tukeys HSD - Nachfolge -Test für den Haupteffekt Muschelfraß:

	3c	3a	9a	1c3a	3c9a	leer	kontr
1c	0,7199	0,0039	0,9682	0,9985	0,0653	0,0001	0,0007
3c		0,0001	0,1389	0,9704	0,8807	0,0001	0,0001
3a			0,0878	0,0005	0,0001	0,4324	0,9997
9a				0,7116	0,0026	0,0002	0,0220
1c3a					0,2701	0,0001	0,0002
3c9a						0,0001	0,0001
leer							0,7596

Bei der Betrachtung des Muschelwachstums findet man ebenfalls signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Behandlungen ( $p=0,0000$ ; Abb. 21). Dieses Ergebnis beruht insbesondere auf dem verlangsamten Wachstum der Muscheln in den Käfigen mit der höchsten Konsumentendichte (3c9a). Das Wachstum dieser Muscheln unterscheidet sich nur nicht signifikant von dem Wachstum der Muscheln in den Käfigen mit 3 Strandkrabben (3c) ( $p=0,3383$ ). Die Muscheln in allen anderen Behandlungen wachsen signifikant schneller (Werte siehe Tab. 9). Weitere Unterschiede im Wachstum finden sich sonst nur noch zwischen den Muscheln der Kontrollkäfige und den Käfigen nur mit Strandkrabben als Konsumenten (1c:  $p=0,0224$ ; 3c:  $p=0,0002$ ). In allen anderen Käfigen zeigen die Miesmuscheln keine Unterschiede in ihrer Wachstumsgeschwindigkeit in Abhängigkeit vom Prädationsdruck.



**Abb. 21:** Miesmuschel-Wachstum (mm) über den gesamten Versuchszeitraum von 149 Tagen, aufgegliedert nach den unterschiedlichen Konsumenten bzw. Konsumentenkombinationen. Dabei steht „1c“ für einen Prädationsdruck von einer Strandkrabbe pro Käfig, „3c“ für drei Strandkrabben pro Käfig, „9a“ für neun Seesterne pro Käfig, „3a“ für drei Seesterne pro Käfig, „1c3a“ für eine Strandkrabbe und drei Seesterne pro Käfig, „3c9a“ für drei Strandkrabben und neun Seesterne pro Käfig, „Kontr. 1“ für einen Käfig ohne Konsumenten und „Kontr. 2“ für einen oben offenen Käfig ohne Konsumenten als Kontrolle auf Käfig-Artefakte. Gleiche Buchstaben stehen für nicht signifikante Unterschiede, ungleiche für signifikante Unterschiede (p-Werte dazu siehe Tab. 9).

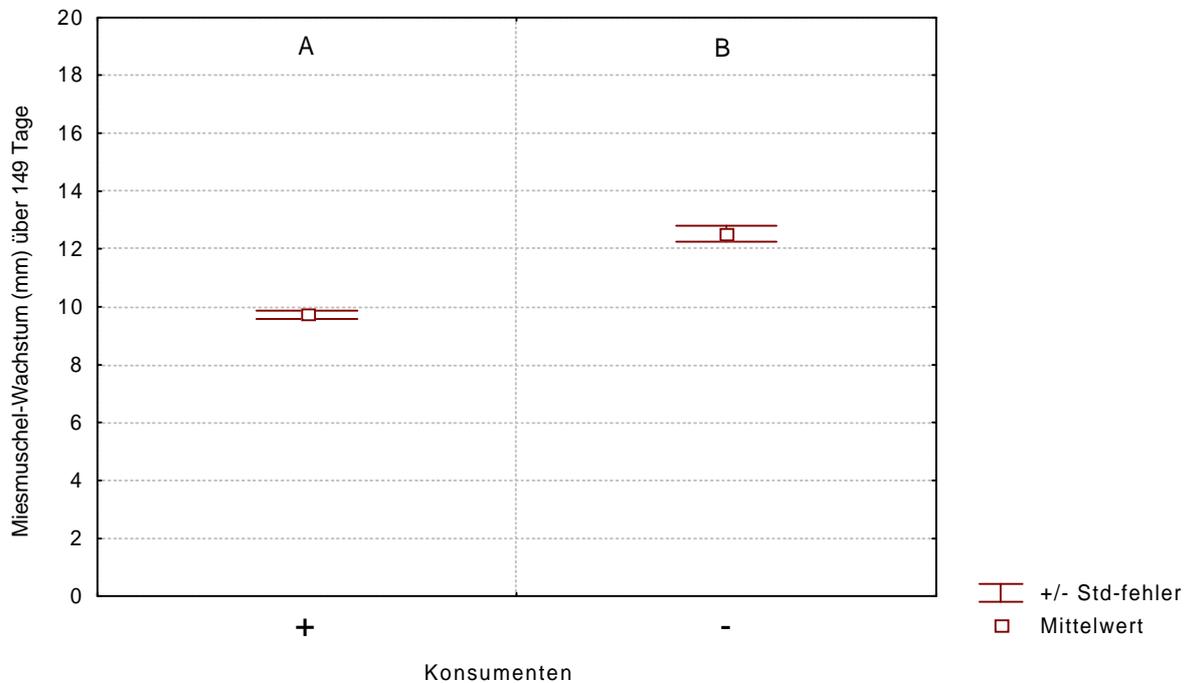
**Tab. 9:** Einfaktorielle ANOVA für den Haupteffekt Wachstum. Dabei ist: „FG Effekt“ die Freiheitsgrade der Gruppen, „MQ Effekt“ die Varianz zwischen den Gruppen, „FG Fehler“ die Freiheitsgrade der Grundgesamtheit, „MQ Fehler“ die Varianz innerhalb der Gruppen, „F“ der Varianzquotient aus MS Effekt/MS Fehler und „P-Wert“ die Irrtumswahrscheinlichkeit. Die Tabelle darunter gibt die p-Werte des Tukey HSD - Nachfolge Test für alle Konsumentenkombinationen an.

	FG Effekt	MQ Effekt	FG Fehler	MQ Fehler	F	p-Wert
Konsumenten	7	0,7152	104	0,0926	7,7213	0,0000

p - Werte des Tukeys HSD - Nachfolge -Test für den Haupteffekt Wachstum

	3c	9a	3a	1c3a	3c9a	Kontr. 1	Kontr. 2
1c	0,8355	0,9614	0,9839	0,9714	0,0186	0,9668	0,0224
3c		0,1650	0,2305	0,1874	0,3383	0,1763	0,0002
9a			1,0000	1,0000	0,0006	1,0000	0,2569
3a				1,0000	0,0009	1,0000	0,1861
1c3a					0,0007	1,0000	0,2290
3c9a						0,0006	0,0001
Kontr. 1							0,2424

Vergleicht man das Muschelwachstum unter Prädationsdruck mit dem des ohne, so zeigt sich, daß unter Prädationsdruck die Miesmuscheln signifikant langsamer wachsen, als wenn sie für Konsumenten unzugänglich sind (Abb. 22).

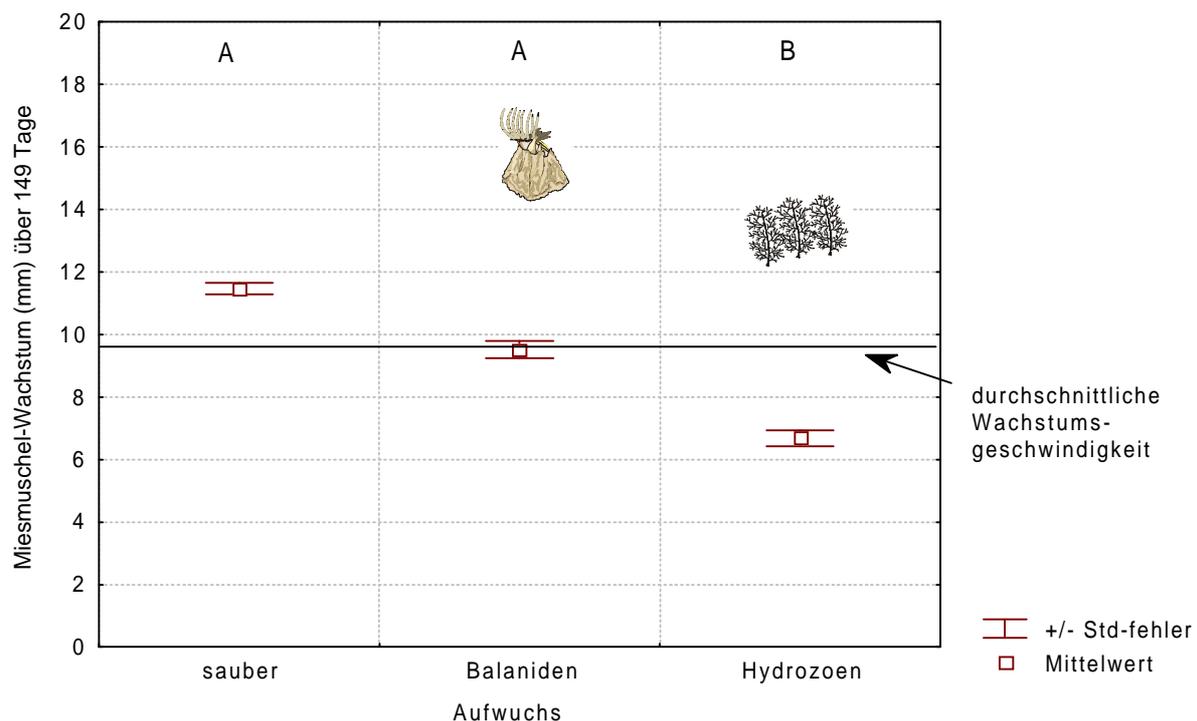


**Abb. 22:** Miesmuschel-Wachstum (mm) über den gesamten Versuchszeitraum von 149 Tage in Abhängigkeit von der Zugänglichkeit der Konsumenten. Gleiche Buchstaben stehen für nicht signifikante Unterschiede, ungleiche für signifikante Unterschiede (p-Werte dazu siehe Tab. 10).

**Tab. 10:** Einfaktorielle ANOVA für den Hauptfaktor Wachstum unter dem Einfluß +/- Konsumenten. Dabei ist: „FG Effekt“ die Freiheitsgrade der Gruppen, „MQ Effekt“ die Varianz zwischen den Gruppen, „FG Fehler“ die Freiheitsgrade der Grundgesamtheit, „MQ Fehler“ die Varianz innerhalb der Gruppen, „F“ der Varianzquotient aus MS Effekt/MS Fehler und „P-Wert“ die Irrtumswahrscheinlichkeit.

	FG Effekt	MQ Effekt	FG Fehler	MQ Fehler	F	p-Wert
+/- Konsumenten	1	1,6198	110	0,1184	13,6847	0,0003

Für das Muschelwachstum, aufgegliedert nach dem Muschelaufwuchs, ergibt sich folgendes Bild: Unter dem Einfluß der Konsumenten wachsen unterschiedlich bewachsene Miesmuscheln unterschiedlich schnell ( $p=0,0000$ ; Abb. 23). Dabei wachsen saubere Muscheln am schnellsten, Hydrozoen bewachsene am langsamsten. Zwischen den Wachstumsgeschwindigkeiten von sauberen und mit Balaniden bewachsenen Miesmuscheln gibt es keine signifikanten Unterschiede ( $p=0,1383$ ). Saubere Miesmuscheln wachsen jedoch signifikant schneller als mit Hydrozoen bewachsene Muscheln ( $p=0,0001$ ). Ebenso wachsen mit Balaniden bewachsene Muscheln signifikant schneller als mit Hydrozoen bewachsene ( $p=0,0071$ ).



**Abb. 23:** Miesmuschel-Wachstum (mm) über den gesamten Versuchszeitraum von 149 Tagen, aufgeteilt nach dem Muschelaufwuchs, unter dem Einfluß der Konsumenten. Die waagerechte Linie gibt die durchschnittliche Wachstumsgeschwindigkeit aller Muscheln an. Gleiche Buchstaben stehen für nicht signifikante Unterschiede, ungleiche für signifikante Unterschiede ( $p$ -Werte dazu siehe Tab. 11).

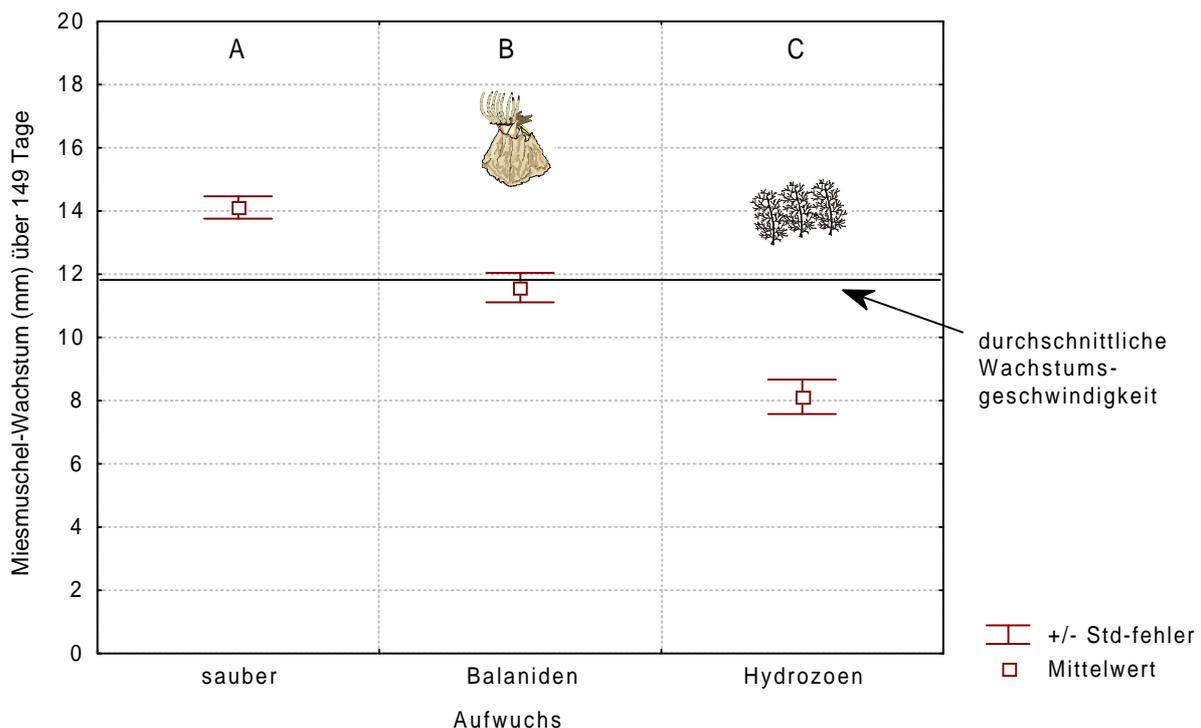
**Tab. 11:** Einfaktorielle ANOVA für den Haupteffekt Wachstum aufgetrennt nach Aufwuchs und unter dem Einfluß der Konsumenten. Dabei ist: „FG Effekt“ die Freiheitsgrade der Gruppen, „MQ Effekt“ die Varianz zwischen den Gruppen, „FG Fehler“ die Freiheitsgrade der Grundgesamtheit, „MQ Fehler“ die Varianz innerhalb der Gruppen, „F“ der Varianzquotient aus MS Effekt/MS Fehler und „P-Wert“ die Irrtumswahrscheinlichkeit. Die Tabelle darunter gibt die  $p$ -Werte des Tukey HSD - Nachfolge Test getrennt nach Aufwuchs an.

	FG Effekt	MQ Effekt	FG Fehler	MQ Fehler	F	p-Wert
Aufwuchs (+)	2	1,2850	79	0,0955	13,4529	0,0000

Tukeys HSD-Test für den Haupteffekt Wachstum getrennt nach Aufwuchs und unter dem Einfluß der Konsumenten

	Balaniden	Hydrozen
sauber	0,1383	0,0001
Balaniden		0,0071

Die den Konsumenten unzugänglichen Muscheln zeigen, aufgetrennt nach ihrem Aufwuchs, ein ähnliches Muster. Wiederum wachsen unterschiedlich bewachsene Miesmuscheln unterschiedlich schnell ( $p=0,0000$ ). Ohne Prädationsdruck kommt es zu einer erhöhten Wachstumsgeschwindigkeit, wobei saubere Miesmuscheln wieder am schnellsten wachsen und mit Hydrozoen bewachsene Muscheln am langsamsten (Abb. 24). Die Wachstumsgeschwindigkeit sauberer Muscheln unterscheidet sich diesmal signifikant von der mit Balaniden bewachsenen Muscheln ( $p=0,0172$ ) und der mit Hydrozoen bewachsenen ( $p=0,00001$ ). Mit Balaniden bewachsene Muscheln wiederum wachsen signifikant schneller, als mit Hydrozoen bewachsene Miesmuscheln ( $p=0,0004$ ).



**Abb. 24:** Miesmuschel-Wachstum (mm) über den gesamten Versuchszeitraum von 149 Tagen, aufgeteilt nach dem Muschelaufwuchs, ohne den Einfluß der Konsumenten. Die waagerechte Linie gibt die durchschnittliche Wachstumsgeschwindigkeit aller Muscheln an. Gleiche Buchstaben stehen für nicht signifikante Unterschiede, ungleiche für signifikante Unterschiede ( $p$ -Werte dazu siehe Tab. 12).

**Tab. 12:** Einfaktorielle ANOVA für den Haupteffekt Wachstum aufgetrennt nach Aufwuchs ohne den Einfluß der Konsumenten. Dabei ist: „FG Effekt“ die Freiheitsgrade der Gruppen, „MQ Effekt“ die Varianz zwischen den Gruppen, „FG Fehler“ die Freiheitsgrade der Grundgesamtheit, „MQ Fehler“ die Varianz innerhalb der Gruppen, „F“ der Varianzquotient aus MS Effekt/MS Fehler und „P-Wert“ die Irrtumswahrscheinlichkeit. Die Tabelle darunter gibt die p-Werte des Tukey HSD - Tests getrennt nach Aufwuchs an.

Einfaktorielle ANOVA für den Haupteffekt Wachstum aufgetrennt nach Aufwuchs ohne den Einfluß der Konsumenten

	FG Effekt	MQ Effekt	FG Fehler	MQ Fehler	F	p-Wert
Aufwuchs (-)	2	0,8926	27	0,04144	21,5379	0,0000

Tukeys HSD-Test für den Haupteffekt Wachstum aufgetrennt nach Aufwuchs ohne den Einfluß der Konsumenten

	Balaniden	Hydrozoen
sauber	0,0172	0,0001
Balaniden		0,0036

## 5.6 Diskussion

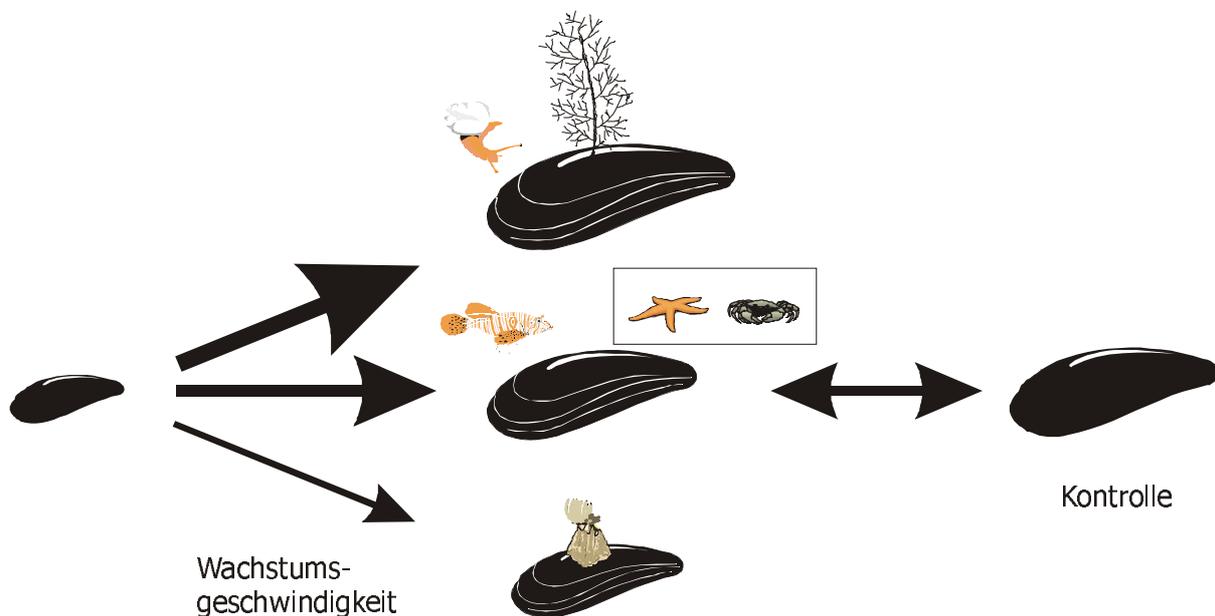
Der Einfluß von Aufwuchs durch die Formveränderung oder Nahrungskonkurrenz auf das Muschelwachstum ist bisher noch kaum beschrieben. Kaiser et al. (1993) fanden bei ihrem Versuch zum Vergleich der Wachstumsgeschwindigkeit von mit Balaniden bewachsenen und aufwuchsfreien Muscheln keine signifikanten Unterschiede. Auch Leihonen & Furmann (1986) konnten keinen Einfluß epibiontischer Balaniden auf das Wachstum von Miesmuscheln feststellen. Balaniden wuchsen allerdings auf lebenden Miesmuscheln schneller als auf toten Schalen. Hier liegt eine Art Kommensalismus vor. Die Miesmuscheln als kräftige Filtrierer werden demnach durch die Balaniden nicht in ihrer Filtrierleistung und damit ihrem Nahrungserwerb gestört, wohingegen die Balaniden von der starken Filtrierleistung und dem damit verbundenen Wasserstrom ihrer Basibionten profitieren (Leihonen & Furmann 1986). Im Gegensatz zu den bisherigen Arbeiten ergab Versuch 5.3 zur Untersuchung des Effektes des Miesmuschelaufwuchses auf das Muschelwachstum, daß Aufwuchs sehr wohl Einfluß auf das Muschelwachstum nimmt (Übersichtsgrafik 2). So wachsen mit lebenden Balaniden bewachsene Miesmuscheln signifikant langsamer als saubere oder mit Hydrozoen bewachsene Muscheln. Zwischen mit lebenden Balaniden und Balaniden-Imitaten bewachsenen Miesmuscheln waren keine signifikanten Unterschiede im Wachstum feststellbar. Dies bedeutet, daß der Effekt der Balaniden bzw. Imitate allein durch ihr „Vorhandensein“ begründet wird. So bleibt als Erklärung für diesen nachweisbaren Effekt nur die Entstehung von Mikroturbulenzen durch die Formveränderung der Miesmuschel oder eine Nahrungskonkurrenz o.ä. durch andere Tiere, die sich auf Grund der Formveränderung angezogen fühlen.

Daß mit Hydrozoen bewachsene Miesmuscheln am schnellsten wachsen, steht im Widerspruch zu Versuch 5.5, in dem saubere Muscheln am schnellsten wuchsen (siehe weiter unten). Warum Miesmuscheln, die mit Hydrozoen-Imitaten beklebt waren am schnellsten wuchsen, kann nur vermutet werden. Eine Möglichkeit wäre wieder, daß der Effekt alleine durch das Vorhandensein der Struktur bedingt wird. So ändert sich vielleicht durch diesen filamentösen Aufwuchs das Strömungsregime positiv, wohingegen es sich bei dem Balaniden-Aufwuchs negativ änderte. Eine andere Möglichkeit wäre, daß die filamentösen Strukturen der Hydrozoen anderen Kleinst-Organismen Schutz und Lebensraum bieten und diese als zusätzliches Futterangebot von den Muscheln eingefiltert werden können.

In Versuch 5.4 wurde der Einfluß von Störung auf das Muschelwachstum untersucht. Hier kam es in Abhängigkeit von Störung im Gesamteffekt zu signifikanten Unterschieden im Miesmuschelwachstum. Die Nachfolgetests zeigen aber nur signifikante Unterschiede zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit der Muscheln, die durch *Littorina* gestört wurden, und den ungestörten Kontrollmuscheln. Dabei wuchsen die Muscheln, die von *Littorina* gestört wurden, signifikant schneller als die ungestörten Muscheln der Kontrolle. Dies ist ein etwas überraschendes Ergebnis, da sich jede Muschel, sobald sie in Kontakt mit den *Littorinen* kommt, erst einmal schließt (pers. Tauchbeobachtung). Erwarten würde man, daß die Muscheln bedingt durch die permanenten Unterbrechungen der Filtration, durch die Störungen der Schnecken, langsamer wachsen, als wenn sie ungestört filtrieren können. Bei jeder Störung kommt es zum Schließen der Schalen, währenddessen keine Filtration und damit keine Nahrungsaufnahme möglich ist. Die Störungen durch die Schnecken fördern durch eine uns noch unbekanntes Wechselwirkung das Wachstum der Muscheln. Eine Erklärungsmöglichkeit wäre z.B. durch die Abgabe von Faeces, die von den Muscheln

durch die Siphonalöffnung eingefiltert werden, wodurch den Muscheln zusätzliche Nährstoffe zur Verfügung stehen könnten. Warum die Muscheln unter *Littorina*-Beweidung signifikant schneller wachsen, als wenn sie nicht gestört werden, kann allerdings nur auf Vermutungen begründet werden, die Ursachen sind weiterhin unbekannt.

Sowohl der rein chemische (von *Carcinus* und *Asterias*) als auch der mechanisch/chemische Einfluß (von Aalmuttern und Seebull) hatten keinen Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit (Übersichtsgrafik 2). Im Gegensatz dazu fanden Reimer et al. (1995) in ihren Laborversuchen, daß Miesmuscheln, die in Wasser gesetzt wurden, in dem vorher *Asterias* gehältert worden war, signifikant langsamer wuchsen als Kontrollmuscheln. Die Muscheln reagierten nicht nur durch ein verlangsamtes Wachstum, sondern sie wuchsen auch kompakter und runder. Dies zeigt, daß Muscheln auf die chemische Anwesenheit ihres Konsumenten, in diesem Fall *Asterias rubens*, mit verändertem Wachstum reagieren können. Auch Leonard et al. (1999) fanden in einem Freilandexperiment unter Fraßdruck ein verändertes Miesmuschelwachstum. Diese bildeten unter dem Fraßdruck von Krabben dickere Schalen mit relativ mehr Schalenmasse aus und waren fester mit dem Substrat festgesponnen. Das in dem Freilandversuch 5.4 keine Unterschiede im Muschelwachstum gefunden wurden, könnte daran liegen, daß der Versuch von Reimer et al. (1999) im Labor mit vermutlich relativ hohen Konzentrationen an Exudaten der Konsumenten erfolgte. Im Freiland könnten durch den ständigen Wasseraustausch die Konzentration an Exudaten zu gering sein, um durch die Muscheln wahrgenommen werden zu können. Eine weitere Möglichkeit wäre, daß die Versuchszeit im Freiland einfach zu kurz war, um unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten, je nach Störung, nachweisen zu können.



**Übersichtsgrafik 2:** Abhängigkeit der Muschel-Wachstumsgeschwindigkeit von Aufwuchs und Störung. Die Stärke der Pfeile gibt die Wachstumsgeschwindigkeit wieder, je stärker der Pfeil und je größer die Muschel, um so höher die Wachstumsgeschwindigkeit. Muscheln mit Hydrozoen bewachsen wachsen schneller als saubere und diese wiederum schneller als Muscheln mit Balaniden bewachsen. Ebenso wachsen Muscheln unter der Störung durch Strandschnecken schneller als Muscheln, die durch Fische oder die nur chemische Anwesenheit ihrer Konsumenten *Carcinus* und *Asterias* gestört werden. Ungestörte Muscheln wachsen am langsamsten.

Der Versuch 5.5 zu der Entwicklung einer Miesmuschel-Lebensgemeinschaft unter unterschiedlichen Fraßdruck und je nach Aufwuchs soll im folgenden erst nach den Einzeleffekten und dann abschließend zusammenfassend diskutiert werden:

Die Überlebensanteile der Muscheln unterscheiden sich signifikant je nach dem, welchem Fraßdruck sie ausgesetzt waren: In den Kontrollkäfigen I, die geschlossen waren, überlebten alle Muscheln zu 100%. Es starben weder Muscheln eines natürlichen Todes, noch wurden sie durch Parasiten so stark geschwächt, daß Muscheln dadurch zu Tode kamen. Werden auch Miesmuscheln von diversen Parasiten befallen, so sind hohe Sterblichkeitsraten durch Parasiten oder Krankheiten im Gegensatz wie z.B. bei Austern unbekannt (Bower 1992). Der etwas geringere Anteil von 95% Überlebensrate in den Kontrollkäfigen II, die nach oben hin offen waren, liegt darin begründet, daß es während der Versuchsphase vereinzelt Seesternen gelang an den Verankerungsseilen in die Käfige einzudringen und die ein oder andere Muschel zu fressen. Pelagische Feinde sowie Vögel spielen auf Grund dieses Ergebnisses und den Beobachtungen während der Versuchszeit an dieser Stelle der Ostsee keine Rolle. Auf Muschelbänken der Ost-Schelde in Holland hingegen fressen Austernfischer (*Haematopus* spp.) bis zu 40% der jährlichen Muschel-Produktion (Meire & Erynck 1986). Daneben fressen vor allem im Flachwasser und Wattenmeer Eiderenten (*Somateria* spp.) große Mengen an Miesmuscheln (z.B. Swennen et al. 1983, Raffaelli et al. 1990, Guillemette et al. 1996, Hilgerloh 1997).

Da sich die Überlebensanteile und Wachstumsgeschwindigkeiten der Muscheln zwischen den Kontrollkäfigen I und den Kontrollkäfigen II nicht signifikant unterscheiden, zeigt dies, daß die Käfige zu keinen Käfigartefakten führten. So hat der Käfig keinen Einfluß auf das Wachstum und die Überlebensraten der Miesmuscheln. Durch die Wahl großer Käfige ( $\frac{1}{4} \text{ m}^2$ ), großer Maschenweite ( $1 \text{ cm}^2$ ) und dünner Drahtstärke ( $1 \text{ mm}^2$ ), kam es zu keinen nachweisbaren Änderungen in Strömung, Beschattung usw. in den Käfigen, die die Muscheln beeinflussten. So fanden auch Egerrup et al. (1992) bei einem ähnlichen Käfigexperiment mit Miesmuscheln und Räufern in Dänemark keine nachweisbaren Käfigartefakte. Und auch der Versuch von Fernandes et al. (1999) zeigt, daß die Umweltbedingungen während eines Versuches (Untergrund, Strömung usw.) viel größeren Einfluß auf ein Experiment nehmen als z.B. unterschiedlich große Käfige. Da die Umweltbedingungen für alle Käfige während des Versuches gleich waren, kann somit eine weitere Beeinflussung des Experiments ausgeschlossen werden.

Wenn Seesterne in nur geringen Dichten vorkommen, wie dies in den Käfigen 3a mit nur drei Seesternen je  $\frac{1}{4} \text{ m}^2$  der Fall war, haben diese einen nur geringen Einfluß auf die Miesmuschel-Population. Die Überlebensrate der Miesmuscheln liegt bei 90%. Dies bedeutet, daß die Muschel Population über die Zeit wächst und sich ausbreiten kann. So konnten auch Reusch und Chapmann (1997) zeigen, daß Seesterne in der Kieler Bucht nur 77% des Muschel-Recruitment kontrollieren können und die restliche Recruitmentrate von 21 Muscheln/Jahr ausreicht, um Muschelklumpen um das 1,6 fache/Jahr zu vergrößern. Bei einer Seesterndichte von neun Seesternen je  $\frac{1}{4} \text{ m}^2$  ist der Fraßdruck mit 63% Überlebensrate nach 141 Versuchstagen schon deutlich größer und entspricht in etwa dem Einfluß von einer Strandkrabbe pro Käfig mit einer Überlebensrate von 60%.

Die Abundanz von einer Strandkrabbe und drei Seesternen pro  $\frac{1}{4} \text{ m}^2$  entspricht etwa der natürliche Konsumentendichte im Versuchsgebiet (siehe Kapitel 2) mit einer Überlebensrate von 51%. Eine Konsumentendichte von 3 Strandkrabben pro  $\frac{1}{4} \text{ m}^2$

drückte die Überlebensrate auf 39%. Dies bedeutet, daß die Population langfristig zusammenbrechen könnte. Eine Möglichkeit dies zu kompensieren, wäre durch die enorm hohen Rekrutierungsraten der Miesmuscheln (z.B. Seed 1969, Rodhouse et al. 1985) oder durch ihr schnelles Wachstum (Reusch 1994). So können kleine Miesmuscheln ihre Länge in einem Jahr verdoppeln und sind damit in der Lage 60% der Mortalität/Jahr zu kompensieren und die Bedeckung zu 100% aufrechtzuerhalten (Petraitis 1995).

In den Käfigen mit der höchsten Konsumentendichte von drei Strandkrabben und neun Seesternen pro  $\frac{1}{4}$  m<sup>2</sup> lag die mittlere Überlebensrate gerade mal bei 16%. Hier ist der Fraßdruck so hoch, daß Populationen, die solch einem hohen Fraßdruck ausgesetzt sind, zusammenbrechen müßten. Konsumentendichten dieser Größenordnung wurden im Versuchsgebiet nicht gefunden. Es gibt aber Beobachtungen, daß *Asterias* in Konsumentendichten von bis zu 35 Individuen pro  $\frac{1}{4}$  m<sup>2</sup> vorkommen (Reusch 1994, Laudien 1997). Unter diesen hohen Konsumentendichten kam es aber nicht zum Zusammenbruch der Population. Die Autoren vermuten, daß dies an dem Salzstreß liegt, dem die Seesterne hier in der Ostsee ausgesetzt sind. Durch den Salzstreß können die Seesterne nicht ihre volle Größe erreichen, wodurch sie nur in der Lage sind, Miesmuscheln bis zu einer Größe von 50 mm zu fressen (Sommer et al. 1999). Dadurch sind sie nicht in der Lage, die Muschelpopulationen langfristig zu schädigen.

Dies entspricht auch der beobachteten Effektivität der einzelnen adulten Konsumenten. Drei Seesterne fressen weniger als neun Seesterne und diese etwa genauso viel wie eine Strandkrabbe. So frißt *Asterias* wesentlich weniger effizient als *Carcinus*. Vergleicht man dazu den individuellen Fraß der beiden Konsumenten je Probentermin, so liegt der von *Asterias* mit durchschnittlich 0,2 Muscheln sehr deutlich unter dem von 1,2 Muscheln je *Carcinus* und Probentermin. Diese geringe Fraßrate kompensiert *Asterias* durch seine natürlich höheren Abundanzen. So gehen nach den Untersuchungen von Reusch (1994) in der Kieler Förde 80% der Muschelmortalität auf *Asterias* zurück, wobei die Abundanzen von *Asterias* in seinen Untersuchungsgebiet bei bis zu 35 Tieren je  $\frac{1}{4}$  m<sup>2</sup> lagen, die von *Carcinus* bei unter ein Individuum je  $\frac{1}{4}$  m<sup>2</sup>.

Das Fraßverhalten der Konsumenten aufgeschlüsselt nach dem Einfluß der Abundanzen und den damit verbundenen gegenseitigen Störungen ergibt folgendes Bild:

Eine Verdreifachung der Abundanzen von *Asterias* führt zu einer Verdreifachung der Muschelmortalität. Bei diesen Abundanzen kommt es zu keiner nachweisbaren Konkurrenz zwischen den Seesternen oder zu Störungen. Eine Verdreifachung der Abundanzen von *Carcinus* hingegen führt nur zu einer Erhöhung der Mortalität um 50%. Hier kommt es scheinbar zur Konkurrenz zwischen den Krabben. Der Effekt der Konsumentendichte von einer Krabbe und drei Seesternen (1c3a) entspricht in etwa der Konsumentendichte von einer Krabbe plus drei Seesternen (1c+3a). Dies bedeutet, daß der gemeinsame Effekt von *Asterias* und *Carcinus* bei geringen Dichten der Summe der Einzeleffekte entspricht. Hier kommt es zu keinen Störungen zwischen den Arten. Allerdings ist der Effekt der Konsumentendichte von drei Krabben und neun Seesternen (3c9a) geringer als die Summe der Einzeleffekte von drei Krabben plus neun Seesternen (3c+9a). Bei hohen Dichten kommt es demnach zu Störungen zwischen den Arten, da der gemeinsame Effekt geringer ist als die Summe der Einzeleffekte.

Es zeigt sich, daß, je höher die Konsumentenabundanz und damit die Konsumentendichten sind, um so ineffizienter "arbeiten" die Konsumenten. Der individuelle Effekt wird mit zunehmender Konsumentendichte immer kleiner, bedingt durch inter- und intraspezifische Konkurrenz und die damit verbundenen Störungen. Dieser Effekt ist bei Krabben auffälliger als bei Seesternen. Dies überrascht nicht, können Seesterne doch in großen Dichten vorkommen (Reusch 1994, Laudin 1997), wohingegen *Carcinus* zum einen in nur geringen Dichten vorkommt (Reusch 1994, Enderlein 1996) und zum anderen im Freiland häufig beobachtet werden konnte, wie Krabben immer wieder Revier- und Beute-Kämpfe austrugen (pers. Tauchbeobachtung). Auch in den Versuchen von Mansour & Lipcius (1991) zeigten Krabben (*Callinectes sapidus*) mit zunehmender Dichte intraspezifische Konkurrenz, was zu Verletzungen und teilweise zum Tod von Krabben führte.

#### *Überlebensanteile nach Aufwuchs:*

Auch in diesem Versuch zeigt sich die Bedeutung des Aufwuchses auf Fraßdruck und Fraßpräferenz der Konsumenten. So hat der Aufwuchs einen signifikanten Einfluß auf die Überlebensanteile der Miesmuscheln. Die Ergebnisse bestätigen die gefundene Schutzfunktion der Hydrozoen aus Versuch 4.5. Diese bieten Miesmuscheln den besten Schutz vor Wegfraß. Saubere Miesmuscheln unterliegen hier dem höchsten Fraßdruck. Im Gegensatz dazu waren in der Untersuchung der Fraßpräferenzen von *Carcinus* in Versuch 4.5 mit Balaniden bewachsene Miesmuscheln dem höchsten Fraßdruck ausgesetzt. Daß dies hier nicht so ist, liegt daran, daß in diesem Versuch nicht nur die Fraßpräferenzen von *Carcinus* eine Rolle spielen, sondern auch die von *Asterias*, dem zweiten Konsumenten. In seinen Versuchen zur Wahlpräferenz von Seesternen gegenüber unterschiedlich bewachsenen Miesmuscheln fand Laudin (1996), daß diese saubere unbewachsene Miesmuscheln allen andern bevorzugen. Muschelaufwuchs bietet seinen Basibionten immer Schutz vor Wegfraß durch Seesterne. Bei der Gewichtung der einzelnen Aufwuchsorganismen fand Laudin (1996), daß Hydrozoen zusammen mit Algen bewachsenen Miesmuscheln ganz am Ende der Fraßpräferenz der Seesterne stehen.

So kommt es unter dem Einfluß beider Konsumenten zu einer Verschiebung der Überlebensanteile der Miesmuscheln, da beide Konsumenten unterschiedlich bewachsene Miesmuscheln bevorzugen. *Carcinus* bevorzugt mit Balaniden bewachsene Miesmuscheln, *Asterias* hingegen saubere aufwuchsfreie Muscheln. Die gefundenen Überlebensanteile der Muscheln sind somit eine Mischung aus den Fraßpräferenzen der beiden Konsumenten. Dazu kommt, daß es zwischen den Krebsen zu intraspezifischer Konkurrenz kommt, da die Verdreifachung der Abundanz von *Carcinus* nur zu einer Erhöhung der Muschelmortalität um 50% führt (siehe auch weiter oben). Ein letzter Faktor der zu einer Verschiebung der Überlebensanteile der Miesmuscheln führt ist die interspezifische Konkurrenz zwischen den Krebsen und den Seesternen bei hohen Konsumentendichten. Bei hohen Konsumentendichten kommt es zu Störungen zwischen den Konsumenten, da der gemeinsame Effekt geringer ist, als die Summe der Einzeleffekte. Da die Krebse sowohl durch inter- als auch intraspezifische Konkurrenz gestört werden, die Seesterne allerdings nur durch interspezifische Konkurrenz, haben die Fraßpräferenzen der Seesterne die größere Bedeutung, was sich in den geringsten Überlebensanteilen der sauberen Muscheln ausdrückt.

Die Umkehr der Überlebensanteile der Miesmuscheln unter geringem Fraßdruck von nur 1 Krabbe sowie 3 Seesternen je  $\frac{1}{4}$  m<sup>2</sup> ist aus den bisherigen Ergebnissen heraus nicht erklärbar. Hier unterliegen die mit Balaniden bewachsene Miesmuscheln

dem geringsten Fraßdruck aller Muscheln, was im absoluten Gegensatz zu den bisherigen Ergebnissen steht (Versuch 4). Da dies sowohl in den Käfigen mit den Strandkrabben und in denen mit den Seesternen gefunden wurde, ist eine gegenseitige Beeinflussung der beiden Konsumenten, wie in den Käfigen mit den Konsumentenkombinationen, in denen auch veränderte Fraßpräferenzen gefunden wurden, ausgeschlossen.

#### *Wachstum unter Fraßdruck:*

Wie in den Versuchen 5.3 und 5.4, wo das Muschelwachstum einzeln unter dem Einfluß von Aufwuchs und Störung untersucht wurde, so wurde auch in diesem Versuch 5.5 das Wachstum der Muscheln während der Versuchszeit registriert. Unter dem Einfluß der Konsumenten wuchsen die Muscheln signifikant langsamer, als unter dem Ausschluß der Konsumenten. Betrachtet man das Wachstum unter dem Einfluß des Fraßdruckes so gilt, daß, je größer der Fraßdruck ist, um so langsamer wachsen die Muscheln. Die Muscheln in der Kontrolle zeigten die höchsten Wachstumsraten, die in den Käfigen mit der höchsten Konsumentendichten die geringsten. Signifikante Unterschiede im Wachstum gab es allerdings nur zwischen den Wachstumsraten der Muscheln in den Käfigen mit den beiden höchsten Konsumentendichten und den anderen fünf Behandlungen. Innerhalb dieser sowie zwischen den beiden höchsten Konsumentendichten sind keine signifikante Unterschiede im Wachstum nachweisbar. Verallgemeinert läßt sich sagen, daß Muscheln unter hohem Fraßdruck langsamer wachsen, als unter geringem oder keinem Fraßdruck.

Daß Miesmuscheln im Freiland auf Fraßdruck mit verändertem Wachstum reagieren können, zeigen auch neueste Untersuchungen von Leonard et al. (1999). Sie fanden in einem Freilandexperiment unter Fraßdruck auch ein verändertes Miesmuschelwachstum. In ihrem Experiment bildeten Miesmuscheln unter dem Fraßdruck von Krabben dickere Schalen mit relativ mehr Schalenmasse aus und waren fester mit dem Substrat festgesponnen. Für den Einfluß von Seesternen auf das Muschelwachstum konnten Reimer et al. (1995) in Laborversuchen zeigen, daß Miesmuscheln, die in Wasser gesetzt wurden, in dem vorher *Asterias* gehältert wurde, signifikant langsamer wuchsen als Kontrollmuscheln. Die Muscheln reagierten nicht nur durch ein verlangsamtes Wachstum, sondern sie wuchsen auch kompakter und runder. Diese Ergebnisse zeigen, daß Miesmuscheln in der Lage sind, auf die Anwesenheit ihrer Konsumenten mit verändertem Wachstum reagieren zu können. Ein weiterer Faktor für das verlangsamte Wachstum der Muscheln unter Konsumenteneinfluß könnten Störungen durch die Konsumenten sein. Durch die Konsumenten werden die Muscheln am Filtrieren gehindert. Damit wird die Nahrungsaufnahme gestört, was wiederum das Wachstum bremsen könnte. Dazu sind bisher keine Untersuchungen bekannt. Alle Untersuchungen über das verringerte Wachstum durch Störungen, beziehen sich auf Störungen durch Wellenschlag (Harger 1970), Trockenfallen (Baird 1966) und Gezeiten (Yamada 1989).

#### *Wachstum unter dem Einfluß des Aufwuchses:*

Betrachtet man das Wachstum unter dem Einfluß des Aufwuchses, so ergibt sich kein Unterschied, ob die Muscheln Fraßdruck ausgesetzt sind oder nicht. Sowohl Balaniden, als auch Hydrozoen verlangsamten als Aufwuchs in diesen Versuchen das Muschelwachstum. Dabei zeigen mit Hydrozoen bewachsene Miesmuscheln, die die höchsten Überlebensanteile haben, das geringste Wachstum. Diese Ergebnisse stehen im Widerspruch zu den Ergebnissen aus Versuch 5.3. Hier wuchsen unter Kon-

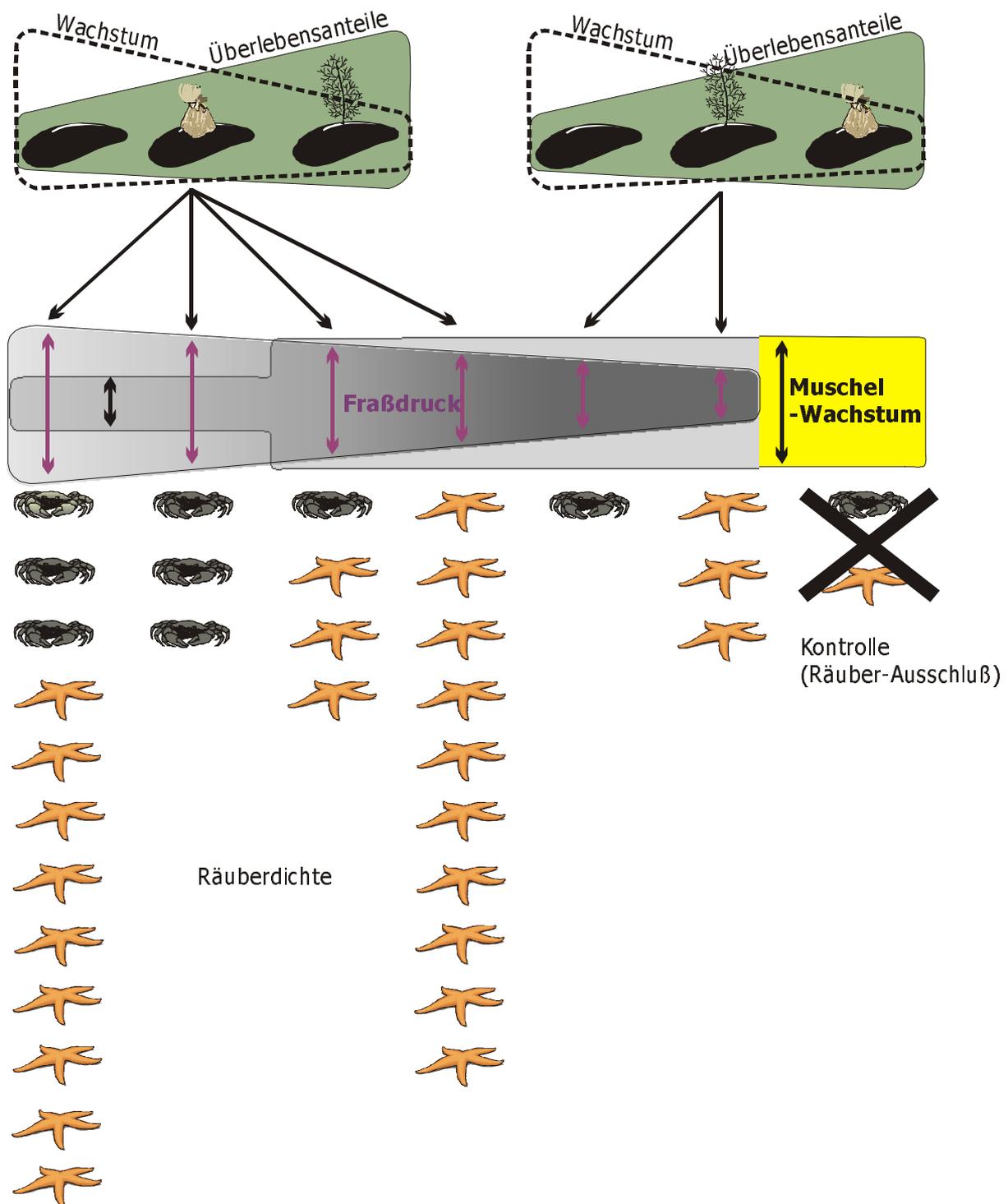
sumentenausschluß Miesmuscheln, die mit Hydrozoen bewachsen waren, am schnellsten, wohingegen mit Balaniden bewachsene Muscheln am langsamsten wuchsen.

Miesmuscheln reagieren auf Fraßdruck immer mit einem insgesamt verringerten Wachstum. Unter unterschiedlichem Aufwuchs zeigen sie aber deutliche Unterschiede im Wachstum, welches auch noch variieren kann (Vergleich Versuch 5.3 mit 5.5). Dies zeigt, daß das Muschelwachstum durch Fraßdruck insgesamt beeinflusst wird, durch den Aufwuchs hingegen sehr speziell und variabel. So wurden auch in Versuchen 5.4 zum Einfluß von Störungen auf das Muschelwachstum nur geringe Unterschiede gefunden, die unterschiedlich bewachsenen Miesmuscheln in den Versuchen 5.3 und 5.5 zeigten aber je nach Aufwuchs deutliche Unterschiede. Da die gefundenen Wachstumsgeschwindigkeiten der Versuche 5.3 und 5.5 je nach Aufwuchs so unterschiedlich sind und es sich kein einheitlich Bild zum Einfluß des Aufwuchses ergibt, zeigt dies den variablen Einfluß des Aufwuchses auf das Muschelwachstum. Der genaue Wirkmechanismus, warum das Muschelwachstum unter Aufwuchs variiert, ist aber noch unbekannt.

#### *Wachstum unter dem Einfluß von Fraßdruck und Aufwuchs:*

Wie oben bereits erwähnt, zeigen Miesmuscheln unter Fraßdruck reduziertes Wachstum. Dies wird auch durch die Versuche von Reimer et al. (1995) und Leonard et al. (1999) bestätigt, die ebenfalls verringertes Muschelwachstum unter Fraßdruck beobachteten. Betrachtet man das Muschelwachstum jedoch kleinskalig innerhalb einer Behandlung (d.h. konstante Konsumentenabundanz), so zeigt sich, daß die Muscheln, die dem höchsten Fraßdruck unterliegen, immer am schnellsten wachsen. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist dabei unabhängig von den Konsumentenabundanz, sondern sie hängt nur vom Fraßdruck ab. So ändern sich die Wachstumsgeschwindigkeiten der Muscheln entsprechend dem Präferenzwechsel der Konsumenten in Abhängigkeit ihrer Dichte. Egal wie hoch die Konsumentenabundanz sind, immer wachsen die Muscheln, die dem höchsten Fraßdruck ausgesetzt sind, am schnellsten (Übersichtsgrafik 3). Dies ist sehr überraschend, da Muscheln unter hohem Fraßdruck eigentlich keine Möglichkeit haben sollten, maximal zu wachsen, weil sie durch die Konsumenten regelmäßig gestört werden. Bei jeder Störung kommt es zum Schließen der Schalen und somit zur Unterbrechung der Filtration und Nahrungsaufnahme. Daß die Muscheln unter hohem Fraßdruck und damit hohem Störungsgrad maximal wachsen, ist aus den bisherigen Ergebnissen heraus nicht erklärbar. Zum einen wachsen Miesmuscheln unter Fraßdruck insgesamt langsamer, zum anderen hatten Störungen nur geringen Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit. Miesmuscheln reagieren sowohl auf die Anwesenheit chemischer Exundate ihrer Konsumenten (Reimer et al. 1995, Leonard et al. 1999) als auch auf starke mechanische Störungen (z.B. Gezeiten (Yamada 1989)) mit verringertem Wachstum. Daher ist es z.Z. nicht möglich zu sagen, durch welche komplexen Wechselwirkungen dieses Phänomen, der Zunahme des Muschelwachstums in Abhängigkeit des Fraßdruckes, erklärt werden könnte.

Wie dieser Versuch zeigt, spielen viele Faktoren bei der Strukturierung einer Miesmuschel-Lebensgemeinschaft eine Rolle. Festzuhalten bleibt, daß die vielfältigen Wechselwirkungen je nach Fraßdruck und Aufwuchs unterschiedlich stark auf die Konsumenten, die Muscheln sowie den Muschelaufwuchs wirken.



**Übersichtsgrafik 3:** Zusammenhang zwischen dem Fraßdruck und der Überlebensrate sowie des Muschelwachstums in Abhängigkeit vom Aufwuchs.

Als Schlußfolgerung dieses Versuches lassen sich folgende vier Punkte festhalten:

1. Das Muschelwachstum hängt neben den bisher beschriebenen Faktoren Nahrungsangebot, Genotyp, Temperatur, Salzgehalt, Licht und Schwermetalle von 3 weiteren Faktoren ab, die miteinander interagieren können: 1. Ihrem Aufwuchs, 2. Störungen sowie 3. Fraßdruck. Hierbei kommt es je nach Fraßdruck und Art der Störung zu Änderungen bezüglich des Muschelwachstums.
2. Seesterne sind weniger effektive Konsumenten als Strandkrabben. Ihre Bedeutung als Hauptkonsument der Lebensgemeinschaft erhalten sie durch ihre hohen Abundanzen. Bei geringen Dichten kommt es zu keinen Störungen zwischen und innerhalb der Konsumenten. Bei Seesternen kommt es auch unter hohen Dichten zu keiner Konkurrenz. Bei Strandkrabben allerdings kommt es mit zunehmender Dichte zu intraspezifischer Konkurrenz. Kommen beide Arten zusammen in hohen Dichten vor, kommt es zu inter- und intraspezifischer Konkurrenz.
3. Der Fraßdruck auf Miesmuscheln ist primär von der Konsumentendichte abhängig. Je höher die Konsumentendichte, desto höher ist auch der Fraßdruck. Sekundär ist er von ihrer Größe und innerhalb einer Größenklasse von ihrem Aufwuchs abhängig. Dabei ändert sich die Bedeutung des Aufwuchses in Abhängigkeit vom Fraßdruck, da, je nach Fraßdruck, unterschiedlich bewachsene Miesmuscheln seitens der Konsumenten bevorzugt werden.
4. Die Komplexität der Wechselwirkungen bereits in einer doch recht artenarmen Lebensgemeinschaft zeigt sich daran, daß es zu Wechselwirkungen auf dreierlei Weise kommt: 1. zu Wechselwirkungen zwischen den Konsumenten der Beute sowie des Beuteaufwuchses, 2. zu Wechselwirkungen zwischen den unterschiedlichen Konsumenten und 3. zu Wechselwirkungen zwischen den Individuen einer Art, sowohl auf Konsumenten- als auch auf Beute-Ebene.

## 6. Abschließende Diskussion über das Wirknetz einer Miesmuschelbank in der westlichen Ostsee

Die Versuche dieser Arbeit zeigen die vielfältigen Wechselwirkungen, die in einer Miesmuscheln-Lebensgemeinschaft wirken und diese strukturieren. In vielen vorangegangenen Arbeiten wurden bereits sehr viele Details der Miesmuschel-Lebensgemeinschaft untersucht und beschrieben (Übersicht in: Gosling 1992). In der abschließenden Diskussion geht es nicht so sehr um Detailfragen, sondern es sollen die grundlegenden Wechselwirkungen beschrieben werden. Hier besteht immer noch eine große Wissenslücke, da die Wechselwirkungen häufig komplex und damit schwer zu entschlüsseln sind. Dazu kommt, daß diese sich auch noch je nach Alter der Muscheln oder durch Störungen ändern können. So werden z.B. in der Arbeit von E. Gosling, „The mussel *Mytilus*“ (1992) ökologischen Aspekten nur wenig Raum gewidmet (82 von 590 Seiten).

Die Wechselwirkungen, die jeweils wirken, sind in starkem Maße von der Größe der Miesmuscheln abhängig. So werden abschließend die Wechselwirkungen einer Miesmuschelbank der westlichen Ostsee anhand der Größe und damit des Alters der Miesmuscheln beschrieben:

Die Larven der Miesmuschel *Mytilus edulis* sind während des gesamten Frühjahres und Sommers im Wasserkörper vorhanden (Seed 1969, Rodhouse et al. 1985). Nach ca. 2-4 Wochen setzen sich die ca. 250-400 µm großen Larven auf Algen (Paine 1974, Suchanek 1978, King et al. 1990), den Byssusfäden adulter Miesmuscheln (Petraitis 1978, Suchanek 1981, Eyster & Pechenik 1987) sowie auf Hydrozoen (Dürr 1998, Gohse 1999) fest. Nach dem ersten Festsetzen können sie sich wieder lösen, bis es dann mit einer Größe von über 500 µm zum endgültigen Festsetzen kommt. Die Miesmuscheln dieser Größe unterliegen keinem bisher nachgewiesenen Fraßdruck, aber hoher intraspezifischer Konkurrenz. Durch „postsettlement mortality“ kommt es zur dichteabhängigen Selbstaussdünnung. Des weiteren gewinnt interspezifische Konkurrenz zunehmend an Bedeutung, da die Muscheln sich nun dauerhaft festsetzen. Vor allem die interspezifische Konkurrenz um Raum mit Balaniden ist sehr hoch (Dürr 1998). Diese sind sehr konkurrenzstark und den Miesmuscheln auf Hartsubstrat im flachen Eulitoral auf Grund ihrer besseren Austrocknungsresistenz überlegen.

Diese Gemeinschaft wird jetzt neben der Raumkonkurrenz von *Balanus* und *Mytilus* von den Konsumenten-Beute Wechselwirkungen geprägt. Zu Beginn der Besiedlung kommt es unter dem Einfluß der Konsumenten zur Reduzierung der Balanidenabundanzen. Der Einfluß von *Asterias* und *Littorina* auf die anderen Besiedler ist nur gering, wohingegen *Carcinus* großen negativen Einfluß auf alle potentiellen Besiedler hat und die Entstehung der Aufwuchsgemeinschaft kontrollieren kann. Durch *Asterias* wird der negative Einfluß der Strandkrabben deutlich abgeschwächt. Es kommt zu interspezifischer Konkurrenz zwischen *Carcinus* und *Asterias*, worunter die Fraßeffektivität von *Carcinus* leidet. Bemerkenswert ist hier der in dieser Arbeit festgestellte Effekt, daß die Konsumenten zu Beginn der Besiedlung die Ansiedlung juveniler Miesmuscheln (bis 3 mm) sehr stark fördern. Auf den Platten der etablierten Gemeinschaften ist dieser Effekt nicht mehr nachweisbar. Im weiteren Verlauf der Entwicklung sinken die Abundanzen der Besiedler durch weitere „postsettlement mortality“ und durch inter- und intraspezifische Konkurrenz. Größere Miesmuscheln (3-6 mm)

unterliegen dem Fraßdruck durch *Carcinus* und die Balaniden dem Fraßdruck von *Asterias* und *Carcinus*. Welcher Faktor, Konkurrenz oder Fraß, letztendlich stärker wirkt, ist nur schwer feststellbar. Es entstehen in Abhängigkeit von Zugänglichkeit und Konsumentendruck *Mytilus-Balanus* Aufwuchsgemeinschaften, nur auf unterschiedlichem Niveau der Entwicklung.

Während der folgenden Sukzession haben weiterhin Konkurrenz und Fraß entscheidenden Einfluß. Vor allem die Konkurrenz um Raum ist von großer Bedeutung, da die Muscheln jetzt einen festen Platz in der Miesmuschelnbank haben. So ist die intraspezifische Konkurrenz um Raum zwischen den Muscheln (0-3 cm) immer noch sehr groß, so daß die Muscheldichte von Anfangswerten von ca. 500 auf ca. 170 Muscheln pro 25 cm<sup>2</sup> sinken (Dürr 1998). Auch die interspezifische Konkurrenz mit den anderen potentiellen Aufwuchsorganismen ist noch sehr hoch, da zu diesem Zeitpunkt der Sukzession durch Fraß immer wieder Freiräume auf dem Siedlungssubstrat entstehen. Diese können wiederum von allen potentiellen Aufwuchsorganismen besiedelt werden. Die kleinen Miesmuscheln selbst werden noch nicht bewachsen, da sie noch zur Selbstreinigung durch ihren Fuß in der Lage sind (Theisen 1972).

Neben der Konkurrenz um Raum unterliegen die Balaniden, die Hauptsiedlungskonkurrenten der Miesmuscheln, auch Fraßdruck, vor allem durch die Strandkrabben. Dieser Druck ist allerdings nicht sehr hoch, da Balaniden nicht die bevorzugte Beute der Konsumenten sind. Die Miesmuscheln hingegen unterliegen einem hohen Fraßdruck, da sowohl Seesterne als auch Strandkrabben Miesmuscheln entsprechend ihrer eigenen Größe bevorzugt fressen. Entsprechend ihres „optimal foraging“ Verhaltens üben vor allem kleine Seesterne und kleine Krabben einen großen Fraßdruck auf die kleinen Muscheln aus. Die Konsumenten ihrerseits beeinflussen sich gegenseitig durch interspezifische Konkurrenz negativ und reduzieren dadurch ihre Fraßeffektivität (siehe auch weiter unten). Daneben reduziert der Fraßdruck auch das Muschelwachstum. So konnte gezeigt werden, daß Miesmuscheln sowohl unter dem Fraßdruck von *Carcinus* (Leonard et al. 1999) als auch unter dem Fraßdruck von *Asterias* (Reimer et al. 1995) langsamer wachsen und dickere Schalen ausbilden. Zusätzlich unterliegt die Wachstumsgeschwindigkeit der Muscheln vielfältigen Einflüssen wie Nahrungsangebot, Genotyp, Temperatur, Salzgehalt, Licht und die Belastung durch Schwermetalle.

Miesmuscheln, die eine Länge von ca. 3 cm überschritten haben, sind nicht mehr in der Lage, sich mit Hilfe ihres Fußes selbst zu reinigen. (Theisen 1972). Ihr Periostracum bietet zwar noch einen gewissen Schutz vor Epibionten, kann deren Ansiedlung jedoch nicht ganz verhindern (Lenz 1998). So werden die Miesmuscheln ab dieser Größe von Hydrozoen, Balaniden, Schwämmen, Algen und Bryozoen bewachsen (Enderlein 1996). Die intraspezifische Konkurrenz um Raum zwischen den Muscheln nimmt ab, da auf Grund von dichteabhängiger Selbstausdünnung (Dürr 1998) und vor allem Fraß (eigene Beobachtung) die Muscheldichten von Anfangswerten von ca. 500 auf mittlerweile auf unter 50 Muscheln pro 25 cm<sup>2</sup> gesunken sind. Auch die interspezifische Konkurrenz mit den anderen potentiellen Besiedlern nimmt ab, da die Muscheln sehr konkurrenzstark sind (Dürr 1998). Störungen anthropogenen Einflusses sind sehr selten. So hat z.B. Eisgang auf die hier in 3-6 m Tiefe untersuchten Miesmuschelgemeinschaften keinen Einfluß mehr. Die einzige Störung, die auf die Muscheln wirkt, ist Versandung durch den hohen Sedimenttransport im Flachwasser und durch Stürme (Schwarzer 1989). Die Miesmuscheln sind aber bis zu einer Größe

von ca. 5 cm sehr gut daran angepaßt und können sich auch nach plötzlicher vollständiger Sedimentbedeckung wieder komplett ausgraben. So erfolgt das Ausgraben im Verbund mit anderen Muscheln sogar signifikant schneller und effektiver, als wenn die Muscheln sich alleine ausgraben müssen (eigene unveröffentlichte Daten).

Die weitaus größte Bedeutung erhalten jetzt Störungen durch die Konsumenten und damit die Konsumenten-Beute Wechselwirkungen. Diese sind sehr komplex, da hier viele Faktoren miteinander interagieren: Sowohl Krebse (z.B. Hughes 1980, Hughes & Seed 1981, 1995) als auch Seesterne (z.B. Hancock 1974, McClintock & Robnett 1986, Norberg & Tedengren 1995, Sommer et al. 1999) fressen nach dem Prinzip des optimalen Nahrungserwerbes (optimal foraging). Seesterne sind zwar die ineffektiveren Konsumenten, sind aber für ca. 80% der Muschelmortalität verantwortlich (Reusch 1994), da sie in hohen Dichten vorkommen und durch intraspezifische Konkurrenz nicht beeinflußt werden. Allerdings werden durch interspezifische Konkurrenz sowohl die Seesterne als auch die Strandkrabben in ihrer Fraßeffektivität negativ beeinflußt. Dazu kommt es bei *Carcinus* auch zu intraspezifischer Konkurrenz, die ebenfalls zu einer Abnahme der Fraßeffektivität der Krabben führt. Zusätzlich wird die Futterwahl der Seesterne und Strandkrabben durch den Muschelaufwuchs indirekt beeinflußt. Laudien (1997) konnte zeigen, daß jede Art von Aufwuchs die Attraktivität der Muscheln für die Seesterne senkt ("associational resistance" Effekt) und saubere unbewachsene Muscheln allen anderen Muscheln bevorzugt werden. Für Strandkrabben konnte gezeigt werden, daß neben der Größe als wichtigstes Auswahlkriterium, der Aufwuchs die entscheidende Rolle bei der Futterwahl spielt. Die Attraktivität von Miesmuscheln erhöht sich, wenn diese mit Balaniden bewachsen sind ("shared doom" Effekt). Dieser Effekt wird alleine durch die veränderte Struktur der Miesmuscheln mit ihrem Epibionten bedingt und nicht durch das zusätzliche Nahrungsangebot. So sind Balaniden bewachsene Miesmuscheln für die Krebse besser zu handhaben. Im Gegensatz dazu reduzieren Hydrozoen als Aufwuchs die Attraktivität der Muscheln für die Krebse. Durch Hydrozoen erfährt die Miesmuschel einen sogenannten Gruppenschutz "associational resistance", wodurch Miesmuscheln, die mit Hydrozoen bewachsen sind, an letzter Stelle der Fraßpräferenz der Krebse stehen.

In einer natürlichen Muschelbank kommen beide Konsumenten (Seesterne und Strandkrabben) nebeneinander vor (z.B. Reusch & Chapman 1997 und eigene Tauchbeobachtung). Dies wurde in Versuch 5.5 berücksichtigt. So unterliegen unter geringem Konsumentendruck saubere Muscheln dem höchsten Fraßdruck, gefolgt von Hydrozoen bewachsenen und Balaniden bewachsenen Miesmuscheln. Unter hohem Konsumentendruck kommt es zum Phänomen des Präferenzwechsel. Weiterhin unterliegen saubere Miesmuscheln dem höchsten Fraßdruck, jetzt aber gefolgt von Balaniden bewachsenen Miesmuscheln. Hydrozoen bewachsene Muscheln unterliegen bei hoher Konsumentendichte dem geringsten Fraßdruck. Das Phänomen des Präferenzwechsels ist bisher noch nicht unter dem Aspekt des Präferenzwechsels auf Grund von indirekten Effekten bedingt durch den Aufwuchs auf der potentiellen Beute beschrieben worden. Die interspezifische Konkurrenz zwischen den Konsumenten verhindert, daß die Effektivität bei einer großen Anzahl von Nahrungskonkurrenten die gleiche ist wie bei einer geringen Anzahl. Entsprechend nimmt der Fraßdruck nicht proportional zur Räuberichte zu.

Ab einer Länge von ca. 5 cm können Miesmuscheln in der westlichen Ostsee nicht mehr von *Carcinus* und *Asterias* gefressen werden, sie sind aus dem Beutespektrum herausgewachsen (Reusch 1994, Gienapp 1997, Sommer 1999). Es finden jetzt keine Konsumenten-Beute Wechselwirkungen mehr statt. Im Kattegatt, wo *Asterias* und *Carcinus* keinem Salztreib ausgesetzt sind, können sie Miesmuscheln noch bis zu einer Größe von ca. 9 cm fressen (Laudien, pers. Mitteilung). Durch weitere Schädigung des Periostracums durch mechanischen Abrieb usw. werden die Muscheln zunehmend von Aufwuchsorganismen als Siedlungssubstrat genutzt (pers. Tauchbeobachtung). Da keine Konsumenten-Beute Wechselwirkungen mehr stattfinden, können sie hierauf auch keinen Einfluß mehr nehmen. Sie sind aber weiterhin von Bedeutung, da sich juvenile Miesmuscheln des ersten Schwärmerstadiums bevorzugt auf Hydrozoen und anderen filamentösen Strukturen festsetzen (Suchanek 1978, King et al. 1990, Dürr 1998, Gohse 1999). Desweiteren bevorzugen juvenile Miesmuscheln die Zwischenräume und Byssusfäden der großen Miesmuscheln als Siedlungssubstrat (Petraitis 1978, Hosomi 1984, Eyster & Pechenik 1987). Während der weiteren Sukzession kommt es zur Konkurrenz um Raum zwischen den kleinen und den großen Miesmuscheln. Diese sind keinem Fraßdruck mehr ausgesetzt und fest mit dem Substrat und den anderen Miesmuscheln durch ihre Byssusfäden verankert. Die kleinen Muscheln hingegen gehören zur bevorzugten Beutegröße der Konsumenten und unterliegen daher einem großen Fraßdruck. Dazu kommt, daß die kleinen Muscheln häufig nicht so gut mit dem Substrat und den anderen Muscheln verankert sind und bei starken Störungen z.B durch Stürme leichter losgerissen werden können.

Miesmuscheln größer als 5 cm können Störungen wie Versandung nur noch sehr schwer entgehen, da sie fast nicht mehr in der Lage sind, sich bei schneller starker Versandung wieder auszugraben (eigene unveröffentlichte Daten). Versandung ist ein nicht zu unterschätzender Störfaktor, da die Sedimentdynamik in einigen Flachwasserbereichen der Ostsee teilweise sehr hoch ist und bis zu 60 cm pro Monat betragen kann (Schwarzer 1989). Des weiteren können Stürme zu plötzlichen Sedimentaufschüttungen von bis zu 100 cm führen (Schwarzer 1989).

Die großen Miesmuscheln (>5 cm) unterliegen keiner interspezifischen Konkurrenz mehr. Auch die intraspezifische Konkurrenz mit Muscheln gleicher Größe ist gering, da der Raum fest aufgeteilt ist. *Mytilus edulis* kann auf ihrem Platz in der Muschelbank 20-25 Jahre alt werden (Theisen 1973), *M. californianus* kann sogar ein Alter von 50-100 Jahre erreichen (Suchanek 1981). Da die inter- und intraspezifische Konkurrenz der Muscheln, die größer als 5 cm sind, nur noch gering ist und sie keinem Fraßdruck mehr unterliegen, gewinnt nun die Schwächung durch Krankheiten und Parasiten an Bedeutung.

So werden Miesmuscheln von Viren, Bakterien, Protozoen, Schwämmen, Trematoden, usw. befallen. Krankheitsepidemien, wie sie bei Zucht-Austern vorkommen, wurden bisher allerdings nicht festgestellt, so daß Krankheiten und Parasiten wohl keinen entscheidenden Einfluß auf die Strukturierung der Miesmuschel-Lebensgemeinschaft nehmen (Bower & Figueras 1989, Bower 1992). Wenn die Muscheln einmal gestorben sind, dienen ihre Muschelschalen den anderen Muscheln als Verankerungssubstrat. So entstehen vielschichtige Muschelbänke von 10-120 cm Stärke (Nixon et al. 1971, Simpson 1977) und einer Individuendichte von 36.000-158.000 Individuen pro m<sup>2</sup> (Kautsky 1982).

Auf Grund der hier in Kapitel 6 beschriebenen unterschiedlichen Einflüsse auf die verschiedenen Muschelgrößen und die dadurch bedingten Wechselwirkungen können Miesmuscheln aller Größen in einer Miesmuschelbank koexistieren.

In dieser Arbeit wurde versucht, die Miesmuschel-Lebensgemeinschaft umfassend ökologisch zu untersuchen. Dennoch können immer nur bestimmte Faktoren, Organismen usw. in die Betrachtung mit einbezogen werden. Es ist im Grunde unmöglich, die Bedeutung aller Faktoren, Organismen usw., die eine Lebensgemeinschaft strukturieren, zu erfassen und abzugrenzen. So konnte in dieser Arbeit z.B. der Einfluß des Seesternes *Asterias rubens* nicht umfassend untersucht werden, oder der der verschiedenen Vögel (Eiderente, Austernfischer, Möwen), die wohl im Flachwasser eine große Rolle als Konsumenten spielen (pers. Beobachtung). Durch die Vögel dehnen sich die Wechselwirkungen der Miesmuschel-Lebensgemeinschaft auf das Land aus, wo diese wiederum mit anderen Vögeln in Wechselwirkungen treten usw. Die Verknüpfungen der einzelnen Organismen miteinander läßt sich beliebig fortsetzen und führt zu einem Netz von Wechselwirkungen, von dem wir noch weit entfernt sind es zu verstehen.

Das Ziel der Arbeit, die Wechselwirkungen zwischen den Organismen und Populationen einer Miesmuschel-Lebensgemeinschaft zu untersuchen und zu beschreiben, wurde erreicht. Dennoch darf nicht vergessen werden, daß dies immer nur unser momentaner Stand des Wissens ist und wir noch immer nicht alle Faktoren und besonders ihre jeweilige Bedeutung unter dem entsprechenden Einfluß bzw. Zeitpunkt kennen. Vielleicht kann diese Arbeit aber dazu beitragen, etwas Licht in das Netz der Verknüpfungen der einzelnen Mitglieder der Miesmuschel-Lebensgemeinschaft miteinander und untereinander zu bringen. Dies zeigt letztendlich, was die Ökologie ausmacht: Das Erkennen und Beschreiben der wechselseitigen Einflußnahmen von Organismen und Populationen der verschiedenen Lebensgemeinschaften.

## Literaturverzeichnis

- Almanda Villela, P. C., Davenport, J., Gruffydd, L. L. D. (1982) The effects of temperature on the shell growth of young *Mytilus edulis* L.. J. exp. Mar. Biol. Ecol. 59: 275-288
- Almanda Villela, P. C. (1984) The effects of reduced salinity on the shell growth of small *Mytilus edulis*. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 64: 171-182
- Ambrose, W. G., & Irlandi, E. A. (1992) Height of attachment on seagrass leads to trade off between growth and survival in the bay scallop *Argopecten irradians*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 90: 45-51
- Ameyaw-Akumfi, C. & Hughes, R. N. (1987) Behaviour of *Carcinus maenas* (L.) feeding on large *Mytilus edulis* L.. How do they assess the optimal diet? Mar. Biol. Prog. Ser. 38: 213-216
- Anderson, G. L. (1975) The effects of intertidal height and the parasitic crustacean *Fabia subquadrata* (Dana) on the nutrition and reproductive capacity of the California sea mussel *Mytilus californianus* (Conrad). Veliger 17: 299-306
- Ardizzone, G. D., Belluscio, A., Gravina, M. F., Somaschini, A. (1996) Colonization and disappearance of *Mytilus galloprovincialis* Lam. on an artificial habitat in the Mediterranean Sea. Estuarine Coastal and Shelf Science 43(6): 665-676
- Atsatt, P. R. & O'Dowd, D. J. (1976) Plant defense guilds. Science 193: 24-29
- Ax, P. (1952) Eine Brackwasserlebensgemeinschaft an Holzpfählen des Nord-Ostsee-Kanals. Kieler Meeresforsch. 8: 229-243
- Baird, R. H. (1966) Factors affecting the growth and condition of mussels (*Mytilus edulis*). Fish. Invest. Minist. Agric. Fish. Food, Lond., Ser. II, 25: 1-33
- Barbeau, M. A., Scheibling, R. E., Hatcher, B. G. (1994) Effect of prey size and water temperature on predation of juvenile sea scallops, *Placopecten magellanicus*, by sea stars and crabs in laboratory and field experiments. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. Rapp. Tech. Can. Sci. Halieut. Vol. 1, No. 1994
- Barkai, A. & McQuaid, C. (1988) Predator-prey role reversal in a marine benthic ecosystem. Science 242: 62-64
- Barnett, B. E. & Crisp, D. J. (1979) Laboratory studies of gregarious settlement in *Balanus balanoides* and *Eminius modestus* in relation to competition between these species. J. mar. biol. Assoc. U. K. 59: 581-590
- Barnett, B. E. Edwards, S. C. Crisp, D. J. (1979) A field study of settlement behaviour in *Balanus balanoides* and *Elminius modestus* (Cirripedia: Crustacea) in relation to competition between them. J. mar. biol. Assoc. U. K. 59: 575-580
- Bayne, B. L. (1964) Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). J. Anim. Ecol. 33: 513-523
- Bayne, B. L., Widdows, J., Thompson, R.J. (1976) Physiological integrations. In: B.L: Bayne (Editor), Marine Mussels: their ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 261-299
- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R. (1996) Ecology. Blackwell Science Ltd
- Bernstein, B. B. & Jung, N. (1979) Selective pressure and coevolution in a kelp canopy community in Southern California. Ecol. Monogr. 49: 335-355
- Bertness, M.D. & Grossholz, E. (1985) Population dynamics of the ribbed mussel, *Geukensia demissa*: The costs and benefits of an aggregated distribution. Oecologia 67: 192-204
- Bierbaum, R. M. & Ferson, S. (1986) Do symbiotic pea crabs decrease growth rate in mussels? Biol. Bull. 170: 51-61

- Black, R. & Peterson, C. H. (1987) Biological vs. physical explanations for the non-random pattern of host occupation by a macroalga attaching to infaunal bivalve molluscs. *Oecologia* 73: 213-221
- Blundon, J. A. & Kennedy, V. S. (1982) Mechanical and behavioural aspects of blue crab *Callinectes sapidus* (Rathbun) predation on Chesapeake Bay bivalves. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 65: 47-65
- Bloom, S. A. (1975) The motile escape response of a sessile prey: a sponge-scallop mutualism. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 17: 311-321
- Boulding, G. E. (1984) Crab-resistant features of shells of burrowing bivalves: decreasing vulnerability by increasing handling time. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 76: 201-223
- Boulding, G. E. & Hay, T. K. (1984) Crab response to prey density can result in density-dependent mortality of clams. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 41: 521-523
- Bower, S. M. (1992) Diseases and Parasites in Mussels. In: Gosling, E. (ed.). *Marine mussels: ecology, physiology, genetics and culture*. Elsevier, Amsterdam, London, New York, Tokio, 87-170
- Bower, S. M. & Figueras, A. J. (1989) Infectious diseases of mussels, especially pertaining to mussel transplantation. *World Aquacul.* 20: 89-93
- Branch, G. M. (1975) Intraspecific competition in *Patella cochlear* Born. *J. of Anim. Ecol.* 44: 263-281
- Brault, S. & Bourget, E. (1985) Structural changes in an estuarine subtidal epibenthic community: biotic and physical causes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 21: 63-73
- Brey, T. (1984) Gemeinschaftsstrukturen, Abundanz, Biomasse und Produktion des Makrozoobenthos sandiger Böden der Kieler Bucht in 5-15 m Wassertiefe. *Ber. Inst. Meeresk. Kiel* 123: 1-124
- Bustness, H. O. (1998) Selection of blue mussels, *Mytilus edulis*, by common eiders, *Somateria mollissima*, by size in relation to shell content. *Canadian Journal of Zoology*. 76 (9): 1787-1790
- Ceccherelli, V. U. & Rossi, R. (1984) Settlement, growth and production of the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 16: 173-184
- Cody M. L. (1975) Towards a theory of continental species diversity. In: Cody, M. L., Diamond, J. M. (Editors) *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge (Belknap) 214-257
- Connell, J. H. (1961a) Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecol. Monogr.* 31: 61-104
- Connell, J. H. (1961b) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*. 42: 710-723
- Connell, J. H. & Slatyer, R. O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *Am. Nat.* 111: 1119-1144
- Connell, J. H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1303-1310
- Connell, J. H. (1985) The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 93: 11-45
- Crawley, M. J. (1983) *Herbivory: The dynamics of Animal Plant Interactions*. Oxford (Blackwell Science Publications)

- Cunningham, P. N. (1983) Predatory activities of shore crab populations. Ph. D. thesis, University College of North Wales
- Cunningham, P. N. & Hughes, R. N. (1984) Learning of predatory skills by shorecrabs *Carcinus maenas* feeding on mussels and dogwhelks. Mar. Ecol. Prog. Ser. 16: 21-26
- D'Antonio, C. (1985) Epiphytes on the rocky intertidal red algae *Rhodomela larix* (Turner) C. Agardh: negative effects on the host and food for herbivores? J. exp. mar. Biol. Ecol. 86: 197-218
- Dare, P. J., Davis, G., Edwards, D. B. (1983) Predation on juvenile Pacific oysters (*Crassostrea gigas* (Thunberg)) and mussels (*Mytilus edulis* (L.)) by shore crabs (*Carcinus maenas* (L.)). Fish.-Res.-Tech.-Rep.-Dir.-Fish.- Res.-G.B., 73: 15 pp.
- Davis, A. R. (1987) Variation in recruitment of the subtidal colonial ascidian *Podoclavella cylindrica* (Quoy & Gaimard): the role of substratum choice and early survival. J. exp. mar. Biol. Ecol. 106: 57-71
- Davis, A. R. (1996) Association among ascidians: facilitation of recruitment in *Pyura spinifera*. Mar. Biol. 126: 35-41
- Dayton, P. K. (1971) Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecological Monographs 54: 351-389
- Day, R., McEdward, L. (1984) Aspects of the physiology and ecology of pelagic larvae of marine benthic invertebrates. Marine Plankton Life Cycle Strategies. Steidinger, K. A., Walker, L. M. eds. pp. 93-120
- Dayton, P. K. (1973) Dispersion, dispersal, and persistence of the annual intertidal algae, *Postelsia palmaeformis* Ruprecht. Ecology 54: 433-438
- Diamond, J. & Case, T. J. (1986) (Editors) Community Ecology. New York (Harper & Row)
- Dittman, D. & Robles, C. (1991) Effect of algal epiphytes on the mussel *Mytilus californianus*. Ecology 72(1): 286-296
- Duffy, J. E. & Hay, M. E. (1994) Herbivore resistance to seaweed chemical defense: the roles of mobility and predation risk. Ecology 75: 1304-1319
- Du Preez, H. H. (1984) Molluscan predation by *Ovalipes punctatus* (De Haan) (Crustacea: Brachyura: Portunidae). J. exp. mar. Biol. Ecol. 84 (1) 55-71
- Durante, K. M. & Chia, F. (1991) Epiphytism on *Agarum fimbriatum*: can herbivore preferences explain distributions of epiphytic bryozoans? Mar. Ecol. Prog. Ser. 77: 279-287
- Dürr, S. (1998) Zum Einfluß der Konkurrenz auf die Besiedlungsdynamik und die Zusammensetzung von Hartbodengemeinschaften. Diplomarbeit, Universität Kiel
- Ebling, F. J., Kitching, J. A., Muntz, L., Taylor, C. M. (1964) The ecology of Lough Ine XIII. Experimental observations of the destruction of *Mytilus edulis* and *Nucella lapillus* by crabs. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 106: 165-191
- Egerrup, M. & Laursen, M. L. H. (1992) Aspects of predation on intertidal blue mussels (*Mytilus edulis* L.) in the Danish Wadden Sea. ICES Council meeting papers. Copenhagen, Denmark
- Elnor, R. W. (1978) The mechanics of predation by the shore crab *Carcinus maenas* (L.), on the edible mussel *Mytilus edulis* L.. Oecologia 36: 333-344
- Elnor, R. W. & Hughes, R. N. (1978) Energy maximization in the diet of the shore crab *Carcinus maenas*. J. Anim. Ecol. 47: 103-116
- Elnor, R. W. & Raffaelli, D. G. (1980) Interactions between two marine snails, *Littorina rudis* Maton and *Littorina nigrolineata* Gray, a predator, *Carcinus maenas* (L.),

- and a parasite, *Microphallus similis* Jägerskiöld. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 43: 151-160
- Enderlein, P. (1996) Der Einfluß des Aufwuchses auf *Mytilus edulis* auf die Prädation durch *Carcinus maenas*. Diplomarbeit, Universität Kiel
- Eyster, L. S. & Pechenik, J. A. (1987) Attachment of *Mytilus edulis* L. larvae on algal and byssal filaments is enhanced by water agitation. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 114: 99-110
- Farrell, T. M. (1991) Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community. Ecol. Monogr. 61: 95-113
- Feifarek, B. P. (1987) Spines and epibionts as antipredator defense in the thorny oyster *Spondylus americanus* Herman. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 105: 39-56
- Fernandes, T. F., Huxham, M., Piper, S. R. (1999) Predator caging experiments: a test of the importance of scale. J. exp. mar. Biol. Ecol. 241 (1): 137-154
- Forester, A. J. (1979) The association between the sponge *Halichondria panicea* (Pallas) and scallop *Chlamys varia* (L.): a commensal-protective mutualism. J. exp. mar. Biol. Ecol. 36: 1-10
- Frechette, M. & Bourget, E. (1987) Significance of small scale spatio-temporal heterogeneity on phytoplankton abundance for energy flow in *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 94: 231-240
- Gee, H. J. R. & Giller, P. S. (1987) (Editors) Organisation of Communities: Past and Present. Oxford (Blackwell Scientific Publications)
- Geller, B., Carlton, J. T., Power, D. A. (1993) Interspecific and intrapopulation variation in mitochondrial ribosomal DNA sequences of *Mytilus* spp. (Bivalvia: Mollusca). Molecular Marine Biology and Biotechnology 2(1): 44-50
- Gienapp, P. (1997) Räuber-Beute-Beziehung von Seesternen und Miesmuscheln. Semesterarbeit, Universität Kiel
- Gil-Turnes, M. S., Hay, M. E., Fenical, W. (1989) Symbiotic marine bacteria chemically defend crustacean embryos from a pathogenic fungus. Science 246: 116-118
- Gohse, S. (1999) Interaktionen zwischen filamentösen Strukturen und Amphipoden (Crustacea), Diplomarbeit, Universität Kiel
- Gosling, E. (1992) Marine mussels: ecology, physiology, genetics and culture. Elsevier, Amsterdam, London, New York, Tokio,
- Gosselin, L. A., Qian, P. Y. (1997) Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 144 (1-3): 265-282
- Green, N. W. (1983) Key colonization strategies in a pollution-perturbed environment. In: Cabioch, L., Glemarec, M., Samain, J.F. (eds.) Proc. 17<sup>th</sup> European Sympo. Mar. Biol., Brest, France, p. 93-97
- Gruffydd, L. L. D., Huxley, R., Crisp, D. J. (1984) The reproduction in growth of *Mytilus edulis* in fluctuating salinity regimes measured using laser diffraction patterns and the exaggeration of this effect by using tap water as the diluting medium. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 64: 401-409
- Guillemette, M., Reed, A., Himmelman, J. H. (1996) Availability and consumption of food by common eiders wintering in the Gulf of St. Lawrence: Evidence of prey depletion. Canadian Journal of Zoology 74 (1): 32-38
- Hamilton, D., Nudds, T. D., Neate, J. (1999) Size-selective predation of blue mussels (*Mytilus edulis*) by Common Eiders (*Somateria mollissima*) under controlled field conditions. Auk 116 (2): 403-416

- Hancock, D. (1974) Some aspects of the biology of the sunstar *Crossaster papposus* (L.). *Ophelia* 13 (1): 1-30
- Hardwick-Witman, M. N. (1985) Biological consequences of ice rafting in a New England salt marsh community. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 87: 283-298
- Harger, J. R. E. (1970) The effect of wave impact on some aspects of the biology of sea mussels. *Veliger* 12: 401-414
- Harlin, M. M. (1973) Transfer of products between epiphytic marine algae and host plants. *J. Phycol.* 9: 243 - 248
- Harms, J., Anger, K. (1983) Seasonal, annual, and spatial variation in the development of hard bottom communities. *Helgol. Meeresunters.* 36 (2) 137-150
- Hay, M. E. (1986) Associational plant defenses and the maintenance of species diversity: turning competitors into accomplices. *Am. Nat.* 128(5): 617-641
- Hilgerloh, G. (1997) Predation by birds on blue mussel *Mytilus edulis* beds of the tidal flats of Spiekeroog (south North Sea). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 146 (1-3): 61-72
- Hill, B. J. (1979) Aspects of the feeding ecology of the predatory crab *Scylla serrata*. *Mar. Biol.* 55: 209-214
- Hosomi, A. (1984) Ecological studies on the mussel *Mytilus galloprovincialis* L.: rise and fall of recruited cohorts in adult mussel bed. *Venus*, 43: 157-171
- Hughes, R. N. & Elner, R. W. (1979) Tactics of a predator, *Carcinus maenas*, and morphological response of the prey, *Nucella lapillus*. *J. Anim. Ecol.* 48: 65-78
- Hughes, R. N. (1980) Optimal Foraging Theory in the Marine Context. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 18: 423-481
- Hughes, R. N. & Griffiths, C. L. (1988) Self-thinning in barnacles and mussels: the geometry of packing. *Am. Nat.* 132: 484-491
- Hughes, R. N. & Seed, R. (1981) Size selection of mussels by the blue crab *Callinectes sapidus*: energy maximizer or time minimizer? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6: 83-89
- Hughes, R. N. & Seed, R. (1995) Behavioural mechanisms of prey selection in crabs. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 193: 225-238
- Hupfer, P. (1981) Die Ostsee - kleines Meer mit großen Problemen. B. G. Teubner Verlagsgesellschaft, Leipzig, 152 pp.
- Hurlbut, C. J. (1991) Community recruitment: settlement and juvenile survival of seven co-occurring species of sessile marine invertebrates. *Mar. Biol.* 109: 507-515
- Ingle, R. W. (1983) Shallow water crabs. Synopses of the British fauna, No. 25. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Juanes, F. (1992) Why do decapod crustaceans prefer small-sized molluscan prey? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 87: 239-249
- Jubb, C. A., Hughes, R. N., Rheinallt, J. (1983) Behavioural mechanisms of size selection by crabs, *Carcinus maenas* (L.) feeding on mussels *Mytilus edulis* L. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 66: 81-87
- Kaiser, M. J., Hughes, R. N., Gibson, R. N. (1993) Factors affecting diet selection in the shore crab, *Carcinus maenas* (L.). *Anim. Behav.* 45: 83-92
- Kautsky, N. (1982) Growth and size structure in a Baltic *Mytilus edulis* population. *Mar. Biol.* 68: 117-133
- Kautsky, N., Johannesson, J., Tedengren, M. (1990) Genotypic and phenotypic differences between Baltic and North Sea populations of *Mytilus edulis* evaluated through reciprocal transplantations. 1. Growth and morphology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59: 203-210

- Kellermann, A. (1981) Struktur, Dynamik und Produktivität einer Lebensgemeinschaft *Mytilus*bank in der Eckernförder Bucht (Westl. Ostsee). Diplomarbeit, Universität Kiel
- Keough, M. J. & Downes, B. J. (1982) Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia* 54: 348-352
- Keough, M. J., Quinn, G. P., Bathgate, R. (1997) Geographic variation in interactions between size classes of the limpet *Cellana tramoserica*. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 215 (1): 19-34
- Kersting, U. (1981) Strukturanalyse von Bewuchsgemeinschaften zur Besiedlung des sekundären Hartbodens im Verschmutzungsgradienten der Kieler Förde. Ph. D. thesis, Univ. Kiel
- Kim, J. H. (1997) The role of herbivory, and direct and indirect interactions, in algal succession. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 217 (1) 119-135
- King, P. A., McGrath, D., Britton, W. (1990) The use of artificial substrates in monitoring mussel (*Mytilus edulis* L.) settlement on an exposed rocky shore in the west of Ireland. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 70: 371-380
- Kowalski, R. (1955) Untersuchungen zur Biologie des Seesterns *Asterias rubens* L. in Brackwasser. *Kieler Meeresforsch.* 11: 201 - 213
- Kuhlmann, M. L. (1994) Indirect effects of a predatory gastropod in a seagrass community. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 183 (2) 163-178
- Lass, H. U., & Magaard, L. (1995) Wasserstandsschwankungen und Seegang. In: Rheinheimer, G. (ed.), *Meereskunde der Ostsee*. 2. Auf., Springer Verlag p. 68-74
- Laihonen, P. & Furman, E. R. (1986) The site of settlement indicates commensalism between bluemussel and its epibiont. *Oecologia* 71: 38-40
- Laudin, J. (1997) Untersuchungen zum Einfluß verschiedener Epibiosen auf Räuber-Beute Beziehungen. Diplomarbeit, Univ. Kiel
- Laudin, J. & Wahl, M. (1999) Indirect Effects of epibiosis on host mortality: seastar predation on different fouled mussels. *P.S.Z.N. Marine Ecology*, 20 (1): 35-47
- Lenz, M. (1998) Verteidigungsmechanismen der Miesmuschel *Mytilus edulis* gegen Aufwuchs. Diplomarbeit. Univ. Kiel
- Leonard, G. H., Bertness, M. D., Yund, P. O. (1999) Crab predation, waterborne cues, and inducible defenses in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Ecology* 80 (1): 1-14
- Lewis, T. E., Garland, C. D., McMeekin, T. A. (1985) The bacterial biota on crustose (nonarticulated) coralline algae from Tasmanian waters. *Microb. Ecol.* 11: 221-230
- Lin, J. (1991) Predator-prey interactions between blue crabs and ribbed mussels living in clumps. *Est. Coastal Shelf. Sci.* 32: 61-69
- Littler, M. M., Tayler, P. R., Littler, D. S. (1986) Plant defense associations in the marine environment. *Coral Reefs* 5: 63-71
- Lubchenco, J. (1978) Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am. Nat.* 112: 23-39
- MacArthur, R. H. (1972) *Geographical Ecology*. New York (Harper & Row)
- MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. (1966) On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 101: 377-385
- Mansour, R. A. & Lipcius, R. N. (1991) Density-dependent foraging and mutual interference in blue crabs preying upon infaunal clams. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 72 (3): 239-246

- McDonald, J. H., Seed, R., Koehn, R. K. (1991) Allozymes and morphometric characters of three species of *Mytilus* in the Northern and Southern Hemisphere. *Marine Biology* 111: 323-333
- McClintock, J. B. & Robnett, Jr. T. J. (1986) Size selective predation by the asteroid *Pisaster ochraceus* on the bivalve *Mytilus californianus*: a cost benefit analysis. *Publ. Stn. Zool. Napoli. Mar. Ecol.* 7: 321-332
- McGrorty, S., Clarke, R. T., Reading, C. J., Goss-Custard, J. D. (1990) Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis*: density changes and regulation of the population in the Exe estuary, Devon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67: 157-169
- Menge, B. A. (1976) Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecol. Monogr.* 46: 355-393
- Menge, B. A. (1976) Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. In: Menge, B. A. & Farwell, T. M. (1989) Community structure and interaction webs in shallow marine hard-bottom communities: tests of an environmental stress model. *Advances in Ecological Research* 19: 189-262
- Menge, B. A. (1995) Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecol. Monogr.* 65(1): 21-74
- Meire, P. M. & Eryvynck, A. (1986) Are oystercatches (*Haematopus ostralegus*) selecting the most profitable mussels (*Mytilus edulis*)? *Anim. Behav.* 34: 1427-1435
- Meyer, H. U. (1975) Zur Ökologie und Produktivität von Bewuchsgemeinschaften auf neubesiedelten Harsubstraten der Kieler Bucht. Ph. D. thesis, Univ. Kiel
- Moehlenberg, F. & Riisgard, H. U. (1977) Efficiency of particle retention in thirteen species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17: 239-246
- Moody, K. E. & Steneck, R. S. (1993) Mechanisms of predation among large decapod crustaceans of the Gulf of Maine coast: functional vs. phylogenetic patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 168: 111-124
- Nauen, C. E. (1978) The growth of the seastar, *Asterias rubens* L., and its role as benthic predator in Kiel Bay. *Kieler Meeresforsch. Sonderheft* 4
- Navarrete, S. A. & Menge, B. A. (1996) Keystone predation and interaction strength: Interactive effects of predators on their main prey. *Ecol. Monogr.* 66 (4): 409-429
- Nixon, S. W., Oviatt, C. A., Rogers, C., Tayler, K. (1971) Mass and metabolism of a mussel bed. *Oecologia (Berl.)* 8: 21-30
- Norberg, J. & Tendengren, M. (1995) Attack behavior and predatory success of *Asterias rubens* L. related to differences in size and morphology of the prey mussel *Mytilus edulis* L. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 186 (2) 207 - 220
- Ojeda, F. P. & Dearborn, J. H. (1991) Feeding ecology of benthic mobile predators: experimental analyses of their influence in rocky subtidal communities of the Gulf of Maine. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 149: 13-44
- Okamura, B. (1986) Formation and disruption of aggregations of *Mytilus edulis* in the fouling community of San Francisco Bay, California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 30: 275-282
- Paine, R. T. (1971) A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology* 52: 1096-1106
- Paine, R. T. (1974) Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15: 93-120

- Paine, R. T. & Levine, S. A. (1981) Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecol. Monogr.* 51: 145-178
- Paine, R. T. & Suchanek, T. H. (1983) Convergence of ecological processes between independently evolved competitive dominants: a tunicate-mussel comparison. *Evolution* 37: 821-831
- Paine, R. T. (1984) Ecological determinism in the competition for space. *Ecology* 65: 1339-1348
- Peterson, C. H. (1979) The importance of predation and competition in organizing the intertidal epifaunal communities of Barnegat Inlet, New Jersey. *Oecologia* 39: 1-24
- Petraitis, P. S. (1978) Distributional patterns in juvenile *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *Veliger* 21: 288-292
- Petraitis, P. S. (1995) The role of growth in maintaining spatial dominance by mussels (*Mytilus edulis*). *Ecology* 76: 1337-1346
- Pitcher, C. R. & Butler, A. J. (1987) Predation by asteroids, escape response, and morphometrics of scallops with epizoic sponges. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 112: 233-249
- Pohle, D. G., Bricelj, V. M., Garcia-Esquivel, Z. (1991) The eelgrass canopy: an above-bottom refuge from benthic predators for juvenile bay scallops *Argopecten irradians*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 74: 47-59
- Posey, M. H. & Hines, A. H. (1991) Complex predator-prey interactions within an estuarine benthic community. *Ecology* 72 (6): 2155-2169
- Prescott, C. (1990) Sources of predatory mortality in the bay scallop *Argopecten irradians* (Lamarck): interactions with seagrass and epibiotic coverage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 144: 63-83
- Raffaelli, D., Falcy, V., Galbraith, C. (1990) Eider predation and the dynamics of mussel bed communities. In: M. Barnes & R. N. Ribson (Editors) *Tropic Relationships in the Marine Environment*. Aberdeen University Press, Aberdeen, pp. 157-169
- Reimer, O., Olsson, B., Tedengren, M. (1995) Growth, physiological rates and behaviour of *Mytilus edulis* exposed to the predator *Asterias rubens*. *Mar. Behav. Physiol.* 25 (4): 233-244
- Reusch, T. (1994) Factors structuring the *Zostera*- and *Mytilus*-community in the western Baltic: an experimental approach. Ph. D. thesis, Univ. Kiel
- Reusch, T. B. H. & Chapman, A. R. O. (1997) Persistence and space occupancy by subtidal blue mussel patches. *Ecol. Monogr.* 67: 65-87
- Robles, C. (1987) Predator foraging characteristics and prey population structure on a sheltered shore. *Ecology* 68: 1502-1514
- Rodhouse, P. G., Rooden, C. M., Hensey, M. P., Ryan, T. H. (1985) Production of mussels, *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture. *Mar. Biol.* 84: 27-34
- Ropes, J. W. (1968) The feeding habits of the green crab, *Carcinus maenas* (L.). *US Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull.* 67: 183-203
- Root, R. B. (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol. Monogr.* 43: 95-120
- Sandrock, S. (1990) Struktur und Dynamik von Mikro- und Makrobewuchs auf künstlichen Substraten an Küsten- und Hafenstandorten in der südlichen Ostsee. Ph. D. thesis, Univ. Rostock

- Schmidt, M. (1988) Elektrophysiologische, elektronenmikroskopische und verhaltensphysiologische Untersuchungen an Sensillen auf den Laufbeindactyli von *Carcinus maenas* (Crustacea, Decapoda). Ph. D. thesis, Univ. Frankfurt
- Schmitt, R. J. (1987) Indirect interactions between prey: Apparent competition, predator aggregation, and habitat segregation. *Ecology* 68 (6): 1887-1897
- Schwarzer, K. (1989) Sedimentdynamik in Sandriffsystemen einer tidefreien Küste unter Berücksichtigung von Rippströmung. *Berichte Geol. Paläontologisches Institut, Universität Kiel*, No. 33
- Seed, R. (1968) Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 48: 561-584
- Seed, R. (1969) The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores 1. Breeding and settlement. *Oecologia (Berl.)* 3: 277-316
- Seed, R. (1976) Ecology. In: B. L. Bayne (Editor), *Marine Mussels: their ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 13-65
- Seed, R. (1980) Shell growth and form in the Bivalvia. In: D. C. Rhoads & R. A. Lutz (Editors), *Skeletal Growth of Aquatic Organisms*. Plenum Press, New York, pp. 23-67
- Seed, R. (1990) Taxonomic and evolutionary relationships within the genus *Mytilus*. In: B. Morton (Editor), *Proceedings of a Symposium in Honour of Sir Charles Maurice Yonge*, Edinburgh, 1986. Hong Kong University Press, Hong Kong, pp. 93-107
- Seed, R. & Richardson, C. A. (1990) *Mytilus* growth and its environmental responsiveness. In: G. B. Stefano (Editor), *The Neurobiology of Mytilus edulis*. Manchester University Press, Manchester, pp 1-37
- Seed, R. & Suchanek, T. H. (1992) Population and community ecology of *Mytilus*. In: Gosling, E. (ed.). *Marine mussels: ecology, physiology, genetics and culture*. Elsevier, Amsterdam, London, New York, Tokio, 87-170
- Seed, R. (1993) Invertebrate predators and their role in structuring coastal and estuarine populations of filter feeding bivalves. In: Dame, R.F. (ed.). *Bivalve filter feeders*. Springer Verlag, 149-195
- Seed, R. & Hughes, R. N. (1995) Criteria for prey size-selection in molluscivorous crabs with contrasting claw morphologies. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 193: 177-195
- Shin, J. H. & Jung, M. S. (1987) Development and succession of marine fouling organisms on artificial substrata. *J. Oceanol. Soc. Korea* 22: 257-270
- Simpson, R. A. (1977) The biology of two offshore oil platforms. *Institute of Marine Resources, University of California*, I. M. R. Ref. 13-76
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1995) *Biometry*, 3d. edition. W. H. Freeman, San Francisco, California, USA
- Sommer, U., Meusel, B., Stielau, C. (1999) An experimental analysis of the importance of body-size in the seastar-mussel predator-prey relationship. *Acta-Oecologica* 20 (2): 81-86
- Sousa, M. E. (1979) Experimental investigation of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* 49: 227-254
- Staland, H., White, R. G., Luick, J. R., Holleman, D. F. (1980) Dietary influences on sodium and potassium metabolism of reindeer. *Canad. J. of Zoo.* 58: 1728-1734
- Stienen, C. H. (1986) Die Phytoplanktonentwicklung in Abhängigkeit von der Nährsalzkonzentration. Ein Vergleich zwischen Kieler Förde und Kieler Bucht. Ph. D. thesis, Univ. Kiel

- Strömberg, T. (1976 a) Growth patterns of *Mytilus edulis* in relation to individual variation, light conditions, feeding and starvation. *Sarsia* 60: 25-40
- Strömberg, T. (1976 b) Length growth of *Mytilus edulis* (Bivalvia) in relation to photoperiod, irradiance and spectral distribution of light. *Sarsia* 61: 31-40
- Suchanek, T. H. (1978) The ecology of *Mytilus edulis* L. in exposed rocky intertidal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 31: 105-120
- Suchanek, T. H. (1981) The role of disturbance in the evolution of life history strategies in the intertidal mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *Oecologia (Berl.)* 50: 143-152
- Suchanek, T. H. (1985) Mussels and their role in structuring rocky shore communities. In: Moore, P. G. & Seed, R. (eds.). *The ecology of rocky coasts*. Hodder & Stroughton, London, 70-96
- Swennen, C., Bruijn, L. L. M. de, Duiven, P., Leopold, M. F., Marteiijn, E. C. L. (1983) Differences in bill form of the oystercatcher *Haematopus ostralegus*: a dynamic adaptation to specific foraging techniques. *Neth. J. Sea Res.* 17: 57-83
- Tahvanainen, J. O. & Root, R. B. (1972) The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta crucifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10: 321-346
- Tedengren, M. & Kautsky, N. (1986) Comparative studies of the physiology and its probable effect on size in blue mussels (*Mytilus edulis*) from the North Sea and Northern Baltic proper. *Ophelia* 25: 147-155
- Theisen, B. F. (1972) Shell cleaning and deposit feeding in *Mytilus edulis* L. (Bivalvia). *Ophelia* 10: 49-55
- Theisen, B. F. (1973) The growth of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from Disko and Thule district, Greenland. *Ophelia*, 12: 59-77
- Trush-Simon, F. (1999) Complex role of predators in structuring soft-sediment macrobenthic communities: Implications of changes in spatial scale for experimental studies. *Australian Journal of Ecology* 24 (4): 344-354
- Underwood, A. H., Denley, E. J., Moran, M. J. (1983) Experimental analyses of the structure and dynamics of midshore rocky intertidal communities in New South Wales. *Oecologia* 56: 202-219
- Underwood, A. J. (1999) Physical disturbances and their direct effect on an indirect effect: Response of an intertidal assemblage to a severe storm. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 232 (1): 124-140
- Vainölä, R. & Hvilson, M. M. (1991) Genetic divergence and a hybrid zone between Baltic and North Sea *Mytilus* populations (Mytilidae: Mollusca). *Biol. J. Linn. Soc.* 43 (2): 127-148
- Varvio, S. L., Koehn, R. K., Vainölä, R. (1986) Evolutionary genetics of *Mytilus edulis* complex in the North Atlantic region. *Mar. Biol.* 98: 51-60
- Virstein, R. W. (1977) The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* 58: 1199-1217
- Wahl, M. (1987) Marine Epibiosis und Antifouling. Ph. D. thesis, Univ. Kiel
- Wahl, M. (1989) Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Mar. ecol. prog. ser.* 58: 175-189
- Wahl, M. & Hay, M. E. (1995) Associational resistance and shared doom: effects of epibiosis on herbivory. *Oecologia* 102: 329-340
- Wahl, M. (1996) Fould snails in flow: the potential of epibionts on *Littorina littorea* to increase drag and reduce growth rates of the snails. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 138: 157-168

- Wahl, M., Hay, M., Enderlein, P. (1997) Effects of epibiosis in predator-prey interactions. *Hydrobiologia* 355: 49-59
- Wahl, M. & Mark, O. (1999) The predominantly facultative nature of epibiosis: experimental and observational evidence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 187: 59-66
- Walne, P. R. & Dean, G. J. (1972) Experiments on predation by the shore crab, *Carcinus maenas* L., on *Mytilus* and *Mercenaria*. *J. Cons. Int. Explor. Mar.* 34: 190-199
- Watanabe, J. M. & Harrold, C. (1991) Destructive grazing by sea urchins *Strongylocentrotus* sp. in a central California kelp forest: potential roles of recruitment, depth, and predation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 71: 125-141
- Witman, J. D. (1987) Subtidal coexistence: storms, grazing, mutualism, and the zonation of kelps and mussels. *Ecol. Monogr.* 57: 167-187
- Witman, J. D. & Suchanek, T. H. (1984) Mussels in flow: drag and dislodgment by epibionts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 16: 259-262
- Woodin, S. A. (1991) Recruitment of infauna: positive or negative cues? *Am Zool.* 31: 779-807
- Wootton, J. T. (1993) Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications. *Am. Nat.* 141: 71-89
- Wootton, J. T. (1994) Predicting direct and indirect effects: an integrated approach using experiments and path analysis. *Ecology* 75: 151-165
- Yamada, S. B. (1989) *Mytilus californianus*, a new aquaculture species. *Aquaculture* 81: 275-284

## **Danksagung:**

Zum Schluß bleibt mir nur noch all jenen zu Danken ohne deren Hilfe ich diese Arbeit nie hätte verwirklichen können:

- Dir, Martin, gebührt auch diesmal der größte Dank, da Du mich maßgeblich zu dieser Arbeit geführt hast und mich auch nach großen Rückschlägen immer wieder für meine Muscheln begeistern konntest. Deine Freundschaft und Dein wissenschaftlicher Rat waren und sind, trotz mittlerweile großer räumlicher Trennung, für mich immer eine unschätzbare Quelle.
- Lieber Karsten, vielen Dank, daß Du Dich spontan bereiterklärt hast, für Martin in die Bresche zu springen. Deine Hilfsbereitschaft machte es mir möglich, meine Arbeit und die Disputation unter fachkundiger und freundschaftlicher Betreuung abzuschließen.
- Allen ehemaligen und noch aktiven Mitgliedern unserer Abteilung sowie den Hiwis und Semesterarbeitskandidaten, die mir bei so vielen alltäglichen Dingen halfen, all die Diskussionen, die gegenseitige Hilfe und die tolle Stimmung innerhalb der Abteilung. Vielen Dank an: Anke, Hartmut, Jürgen, Maren, Mark, Markus, Sandra, Simone & Dustin.
- Herrn Lorenzen, der sich nach dem Weggang von Martin sofort bereit erklärte, die Projektleitung des DFG-Projektes zu übernehmen und mich darin in allen Fragen und Problemen unterstützte.

Des weiteren gilt mein Dank:

- Mark, Markus, Sandra, G. Ziermann und meiner Schwester Eva für das Korrekturlesen der Arbeit.
- der gesamten Belegschaft der Werkstatt des Bio-Turmes sowie M. Bachmann, für die so vielfältige Unterstützung bei all meinen Problemen mit meinen Freilandversuchen.
- der gesamten Belegschaft des Tonnenhofes in Holtenau, deren nie endende Hilfsbereitschaft es uns Tauchern so manches mal viel viel leichter machte.
- allen Forschungstauchern und Theo, ohne deren Unterstützung bei so vielen Taucheinsätzen ich diese Arbeit nie hätte durchführen können.
- Abschließend möchte ich noch zwei Menschen danken, die mir besonders am Herzen liegen: meinem alten Freund Berthold und natürlich Katrin, ohne die mein Leben nur halb so schön wäre.

Diese Arbeit wurde gefördert von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) in den Projekten WA 403/4-1 bis 4-3.

# Anhang

**Tab. 13:** Auflistung der Rohdaten von Versuch 3. Dabei steht „E“ für die etablierte, sich bereits entwickelte Gemeinschaft, „N“ für eine sich neu entwickelnde Gemeinschaft, „-“ für die den Konsumenten unzugänglichen Platten, „+“ für die den Konsumenten zugänglichen Platten, „C“ für *Carcinus maenas*, „A“ für *Asterias rubens* und „L“ für *Littorina littorea*

Käfig Nr.	Etablierte Gemeinschaft vs Neubesiedlung	Konsumenten-kombinationen	Zugänglichkeit der Konsumenten	Miesmuschel (< 3 mm)	Miesmuschel (3-6 mm)	Miesmuschel (6-9 mm)	Miesmuschel (9-15 mm)	Miesmuschel (15-20 mm)	Miesmuschel (20-25 mm)	Miesmuschel (25-30 mm)	Miesmuschel (> 30 mm)	<i>Cardium edule</i>	Balantidenbedeckung (%)	<i>Polydora</i> sp	<i>Ciona intestinalis</i>	<i>Laomardea flexuosa</i>	Chlorophyta spp	Rodophyta spp	<i>Corophium volutator</i>	Bryozoa spp	<i>Hydratia</i> sp	
1	E	CAL	-	25	4	0	7	3	1	1	3	0	90	6	0	0	0	0	0	0	0	0
	F	CAL	+	37	2	0	0	0	0	0	0	0	40	28	0	0	0	0	0	0	0	0
2	F	CAL	-	6	2	1	6	7	3	1	4	0	100	3	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	CAL	+	9	0	0	0	0	0	0	0	0	20	21	0	0	0	0	0	0	0	0
3	F	CAL	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	F	CAL	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	E	CAL	-	79	11	4	0	0	0	0	0	0	90	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	CAL	+	17	0	0	0	0	0	0	0	0	40	1	0	0	0	0	0	0	0	0
5	F	CAL	-	27	12	4	0	0	0	0	0	0	80	7	0	0	0	0	0	0	0	0
	F	CAL	+	40	0	0	0	0	0	0	0	0	60	6	0	0	0	0	0	0	0	0
6	E	CA	-	112	23	4	5	3	0	0	0	0	70	52	0	0	0	5	15	0	0	0
	E	CA	+	158	7	0	0	0	0	0	0	0	70	53	0	0	0	0	21	0	0	0
7	F	CA	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	CA	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	E	CA	-	54	14	4	6	2	2	0	0	0	50	24	0	1	0	0	0	0	0	0
	F	CA	+	14	4	3	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	E	CA	-	12	6	0	2	3	4	2	3	0	90	6	1	0	0	0	0	0	0	0
	E	CA	+	2	0	0	0	0	0	0	0	0	10	2	0	0	0	0	0	0	0	0
10	E	CA	-	7	1	3	5	6	3	1	0	0	100	7	0	0	0	0	0	0	0	0
	F	CA	+	14	0	0	0	0	0	0	0	0	10	11	0	0	0	0	0	0	0	0
11	E	CL	-	17	5	5	16	8	8	9	0	0	100	10	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	CL	+	119	13	1	1	0	0	0	0	0	80	67	0	0	0	1	9	0	0	0
12	E	CL	-	37	8	0	6	6	3	2	2	0	100	9	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	CL	+	20	0	0	0	0	0	0	0	0	60	17	0	0	0	0	0	0	0	0
13	E	CL	-	26	18	5	0	2	0	3	2	0	80	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	CL	+	3	0	0	0	0	0	0	0	0	30	1	0	0	0	0	0	0	0	0
14	F	CL	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	CL	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	F	CL	-	51	0	0	0	0	0	0	0	0	70	14	0	0	0	0	0	0	0	0
	F	CL	+	14	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	E	C	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	C	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	F	C	-	69	9	3	2	3	2	1	0	0	100	2	0	0	0	0	0	0	0	0
	F	C	+	74	14	0	0	0	0	0	0	0	60	5	0	0	0	0	0	0	0	0
18	E	C	-	79	6	0	0	0	0	0	0	0	90	27	0	0	0	0	0	0	0	0
	F	C	+	32	0	0	0	0	0	0	0	0	30	3	0	0	0	0	0	0	0	0
19	F	C	-	1	4	0	0	0	0	4	7	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	C	+	12	0	0	0	0	0	0	0	0	10	2	0	0	0	0	0	0	2	0
20	E	C	-	26	17	3	5	7	6	4	4	0	100	14	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	C	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	F	AL	-	81	16	3	2	3	2	0	0	0	100	10	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	AL	+	109	15	2	0	0	0	0	0	0	90	10	0	0	0	0	0	0	0	0
22	F	AL	-	11	1	3	6	7	3	3	0	0	90	10	0	0	0	0	0	0	0	0
	F	AL	+	50	10	0	0	0	0	0	0	0	100	18	0	0	0	0	0	0	0	0
23	E	AL	-	37	9	4	13	6	2	3	1	0	40	13	0	0	0	0	11	0	0	0
	E	AL	+	68	8	3	9	0	0	0	0	0	20	20	1	0	0	0	5	0	0	0
24	F	AL	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	F	AL	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	E	AL	-	2	3	2	7	3	2	2	2	0	80	4	0	0	0	0	0	0	0	0
	F	AL	+	72	6	0	0	0	0	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0
26	F	A	-	32	8	1	5	6	1	0	4	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	A	+	14	2	1	0	0	0	2	1	0	40	9	0	0	0	0	0	0	0	0
27	E	A	-	34	11	1	9	5	1	0	0	0	50	9	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	A	+	40	13	5	0	0	0	0	0	0	50	8	0	0	0	0	0	0	0	0
28	E	A	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	A	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	F	A	-	57	2	1	8	1	1	2	1	0	20	30	0	2	0	0	0	0	0	0
	E	A	+	55	8	4	2	0	0	0	1	1	20	23	1	0	0	3	1	0	0	0
30	E	A	-	48	11	1	4	2	5	1	1	0	30	13	0	0	1	0	1	0	0	0
	E	A	+	50	10	2	0	0	0	0	0	0	20	10	0	0	0	0	10	0	0	0
31	F	L	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	F	L	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32	E	L	-	44	15	6	2	2	4	3	4	0	30	17	0	0	0	0	0	0	0	0
	F	L	+	33	8	2	3	0	0	4	0	0	70	26	0	0	0	4	0	0	0	0

33	E	L	-	50	9	8	16	4	2	0	0	0	100	6	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	L	+	52	14	9	7	5	3	0	0	0	100	6	0	0	0	0	0	0	0	0
34	E	L	-	19	8	3	3	4	6	0	2	0	100	5	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	L	+	55	15	2	10	5	3	3	1	0	100	18	0	0	0	0	0	0	0	0
35	E	L	-	39	4	4	12	6	3	4	5	1	10	31	1	0	0	0	0	4	0	0
	E	L	+	60	10	7	9	5	3	1	3	0	20	34	0	0	0	0	0	6	0	0
36	N	CAL	-	51	22	17	12	0	0	2	0	0	100	2	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	CAL	+	119	2	0	0	0	0	0	0	0	70	23	0	0	0	0	0	0	0	0
37	N	CAL	-	111	28	12	7	2	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	CAL	+	7	1	0	0	0	0	0	0	0	30	1	0	0	0	0	0	0	0	0
38	N	CAL	-	44	7	2	5	3	1	3	0	1	60	16	0	0	0	0	0	2	0	0
	N	CAL	+	40	10	3	3	5	1	2	2	1	60	10	0	0	0	0	0	1	0	0
39	N	CAL	-	81	23	8	1	0	0	0	0	0	90	16	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	CAL	+	30	0	0	0	0	0	0	0	0	50	13	0	0	0	0	0	0	0	0
40	N	CAL	-	96	23	10	0	1	3	0	0	0	100	4	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	CAL	+	10	0	0	0	0	0	0	0	0	30	9	0	0	0	0	0	0	0	0
41	N	CA	-	48	23	14	1	0	0	0	0	1	100	14	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	CA	+	5	4	1	0	0	0	0	0	0	10	24	0	0	0	0	0	0	1	0
42	N	CA	-	50	28	12	8	6	0	0	0	0	90	8	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	CA	+	12	3	0	0	0	0	0	0	0	40	9	0	0	0	0	0	0	0	0
43	N	CA	-	77	24	15	6	2	0	0	0	0	100	34	0	0	0	0	0	6	0	0
	N	CA	+	255	9	0	0	0	0	0	0	0	80	80	0	0	0	0	1	10	0	0
44	N	CA	-	84	19	6	0	0	0	0	0	0	100	21	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	CA	+	9	0	0	0	0	0	0	0	0	40	6	0	0	0	0	0	0	0	0
45	N	CA	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	CA	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
46	N	CL	-	98	17	9	5	1	1	0	0	0	100	13	1	0	0	0	0	1	0	0
	N	CL	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
47	N	CL	-	116	20	2	0	0	0	0	0	0	100	3	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	CL	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
48	N	CL	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	CL	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49	N	CL	-	81	30	9	10	3	1	0	0	0	100	10	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	CL	+	6	0	0	0	0	0	0	0	0	40	3	0	0	0	0	0	0	0	0
50	N	CL	-	54	26	19	4	0	0	0	0	0	20	15	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	CL	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
51	N	C	-	55	28	14	4	3	1	0	0	0	100	0	0	0	0	1	0	0	0	0
	N	C	+	5	0	0	0	0	0	0	0	0	10	1	0	0	0	0	0	0	0	0
52	N	C	-	51	24	15	2	0	0	0	0	0	90	12	0	0	0	0	0	0	0	1
	N	C	+	7	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53	N	C	-	49	11	4	3	1	0	0	0	0	100	6	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	C	+	17	0	0	0	0	0	0	0	0	50	13	0	0	0	0	0	0	0	0
54	N	C	-	107	25	7	2	3	2	0	0	0	100	10	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	C	+	46	5	1	0	0	0	0	0	0	20	3	0	0	0	0	0	0	0	0
55	N	C	-	210	39	6	0	0	0	0	0	0	95	34	0	0	0	0	0	1	0	0
	N	C	+	50	0	0	0	0	0	0	0	0	30	8	0	0	0	0	0	0	0	0
56	N	AL	-	175	17	2	7	0	0	0	0	0	100	11	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	AL	+	113	22	0	0	0	0	0	0	1	80	30	0	0	0	0	0	0	0	0
57	N	AL	-	93	3	0	0	0	0	0	0	0	100	6	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	AL	+	81	5	1	0	0	0	0	0	0	10	8	0	0	0	0	0	0	0	0
58	N	AL	-	106	12	5	0	0	0	0	0	0	100	9	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	AL	+	123	3	3	0	0	0	0	0	0	60	5	0	0	0	0	0	0	0	0
59	N	AL	-	115	19	2	4	0	0	0	0	0	90	30	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	AL	+	129	14	1	0	0	0	0	0	0	60	37	0	0	0	0	0	19	0	0
60	N	AL	-	75	22	11	3	0	0	0	0	0	100	14	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	AL	+	142	21	2	0	0	0	0	0	0	85	43	0	0	0	0	0	5	0	0
61	N	A	-	117	17	4	2	0	0	0	0	0	100	4	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	A	+	141	22	5	0	0	0	0	0	1	90	20	0	0	0	0	0	0	0	0
62	N	A	-	116	10	0	0	0	0	0	0	0	90	14	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	A	+	90	10	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
63	N	A	-	180	46	3	2	0	0	0	0	1	100	27	0	0	0	0	1	0	0	0
	N	A	+	94	18	1	0	0	0	0	0	0	40	29	1	0	0	0	0	1	0	0
64	N	A	-	91	25	9	7	0	0	0	0	0	85	16	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	A	+	143	38	5	1	0	0	0	0	0	90	33	0	0	0	0	0	3	0	0
65	N	A	-	132	10	4	1	4	1	0	0	0	100	2	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	A	+	79	18	2	0	0	0	0	0	1	80	11	0	0	0	0	0	0	0	0
66	N	L	-	101	18	12	3	0	0	0	0	0	100	9	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	L	+	45	8	1	1	0	0	0	0	1	90	6	0	0	0	0	0	0	0	0
67	N	L	-	106	10	2	1	3	0	0	0	0	1	90	9	0	0	0	0	0	0	0
	N	L	+	128	13	0	0	0	0	0	0	0	100	1	0	0	0	0	0	0	0	0
68	N	L	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	L	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
69	N	L	-	96	21	2	0	0	0	0	0	0	100	9	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	L	+	119	2	0	0	0	0	0	0	0	10	3	0	0	0	0	0	0	0	0
70	N	L	-	117	17	4	0	0	0	0	0	0	1	100	23	0	0	0	0	0	0	0
	N	L	+	137	3	0	0	0	0	0	0	0	10	3	0	0	0	0	0	0	0	0
71	E	kontr	-	23	8	8	18	17	3	1	2	0	80	9	1	0	0	0	1	0	0	0
	E	kontr	+	11	5	3	3	1	1	0	0	0	80	14	0	0	0	0	0	0	0	0
72	E	kontr	-	34	3	2	12	4	5	2	0	0	40	13	0	0	0	0	2	0	0	0
	E	kontr	+	15	4	3	5	6	5	2	3	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0
73	E	kontr	-	22	6	2	15	5	4	3	3	0	10	9	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	kontr	+	40	8	4	1	2	3	1	3	0	70	12	0	0	0	0	0	0	0	0
74	E	kontr	-	71	15	8	3	1	1	0	0	0	90	59	0	5	0	0	6	6	0	0
	E	kontr	+	45	7	5	4	0	0	0	0	0	80	9	0	0	0	0	0	0	0	0
75	E	kontr	-	57	10	4	4	2	0	0	0	0	70	2	0	0	0	0	0	0	0	0
	E	kontr	+	51	15	8	2	0	0	0	0	0	50	17	2	0	0	0	0			

79	N	kontr	-	74	16	0	5	0	0	0	0	90	0	0	0	0	0	0	0	0
	N	kontr	+	30	13	20	18	0	0	0	0	70	21	0	0	0	0	0	0	0
80	N	kontr	-	24	20	0	3	0	0	0	0	90	7	2	0	0	0	0	0	0
	N	kontr	+	31	12	2	0	0	0	0	0	90	0	0	0	0	0	0	0	0

**Tab. 14:** Auflistung der Rohdaten von Versuch 4.3. Bevorzugung unterschiedlich großer Muscheln durch Krebse unterschiedlicher Größe.

Muschelgröße	kleine Krebse (30 - 49 mm)	mittlere Krebse (50 - 64 mm)	große Krebse (65 - 80 mm)
5 - 14 mm	13	6	4
15 - 24 mm	7	13	12
25 - 34 mm	9	10	15
35 - 44 mm	0	4	8

**Tab. 15:** Auflistung der Rohdaten der Versuche 4.4. Links: Daten zur Messung der Bruchstabilität der Schale; rechts: Daten zur Messung des Muschelvolumens.

	Muschel- länge (mm)	Schalen- stärke (mm)	Bruchge- wicht (mm)		Schalen- länge (mm)	Muschel- volumen (ml)
1	12,5	0,25	2667		1,45	0,195
2	19,6	0,3	2863		1,5	0,183
3	17,2	0,33	2884		1,65	0,216
4	25,6	0,48	3974		1,7	0,262
5	40,2	0,84	4337		1,86	0,418
6	15,2	0,31	4990		2,56	1,248
7	46,3	0,83	4999		2,62	1,708
8	28,3	0,59	5120		2,66	1,945
9	35,4	0,56	5296		2,72	1,388
10	18,8	0,39	5300		2,78	1,935
11	26,3	0,48	5464		3,15	3,305
12	26,6	0,49	5721		3,21	2,965
13	21,3	0,27	5861		3,21	2,948
14	37,5	0,53	5868		3,41	3,405
15	44,1	0,63	5906		3,61	3,698
16	46,3	0,9	5980		4,15	5,078
17	42,8	0,6	6238		4,45	9,715
18	31,1	0,7	6351		4,6	6,911
19	76,3	1,43	6885		4,79	7,808
20	53,5	1,04	7387		4,91	8,318
21	56,9	0,63	8114		5,41	14,251
22	52,2	0,82	8280		5,41	11,081
23	38,1	0,83	8309		5,49	13,968
24	38,1	0,91	8807		5,51	11,985
25	56,4	0,68	9778		5,52	11,531
26	62,2	1	10552		6,11	20,765
27	72,4	0,83	12168		6,21	25,745
28	79,2	0,96	12688		6,31	20,875
29	53,6	0,72	13530		6,43	21,421
30	63,4	0,93	14917		6,53	20,648
31	81,1	1,43	15519		7,17	31,468
32	63,1	1,28	16126		7,25	30,008
33	71,2	0,95	17759		7,32	31,318
34	82	0,83	18207		7,41	31,478
35	65,5	1,65	20479		7,76	32,781
36	75,2	1,14	21085		8,12	41,695
37	83,3	1,35	22153		8,21	46,621
38	68,2	1,56	22795		8,22	43,025
39	89,4	1,78	23949		8,41	38,348
40	90,8	2,23	33887		8,44	43,001
40	90,8	2,23	33887		8,44	43,001

**Tab. 16:** Auflistung der Rohdaten von Versuch 5.3 zum Einfluß des Muschelaufwuchses auf das Miesmuschelwachstum. „nat. Ba“ steht für natürlichen Balaniden-Aufwuchs, „künst. Ba“ für künstlich nachgebildeten Balaniden-Aufwuchs, Kontrolle für saubere, aufwuchsfreie Miesmuscheln, „nat. Hy“ für natürlichen Hydrozoen-Aufwuchs und „künst. Hy“ für künstlich nachgebildeten Hydrozoen-Aufwuchs

Behandlung	Käfig Nr.	Farbcode	Muschelnummer	Anfangslänge (mm)	Endlänge (mm)	Muschelwachstum (mm)
nat Ba	1ab1	w	24	50	54	4
nat Ba	1ab1	w	30	53	56	3
nat Ba	1ab1	w	40	59	64	5
nat Ba	1ab1	w	52	60		
nat Ba	1ab1	w	62	45	47	2
nat Ba	1ab1	w	74	57	62	5
nat Ba	1ab1	w	80	56	62	6
nat Ba	1ab1	w	92	57	66	9
nat Ba	1ab1	w	94	59	65	6
nat Ba	1ab2	w	4	61	66	5
nat Ba	1ab2	w	6	64	70	6
nat Ba	1ab2	w	18	59	61	2
nat Ba	1ab2	w	20	50	51	1
nat Ba	1ab2	w	20	59	64	5
nat Ba	1ab2	w	26	61	63	2
nat Ba	1ab2	w	32	62	69	7
nat Ba	1ab2	w	38	64	67	3
nat Ba	1ab2	w	48	53	60	7
nat Ba	1ab2	w	88	58	62	4
nat Ba	1ab3	w	10	62	68	6
nat Ba	1ab3	w	12	63	67	4
nat Ba	1ab3	w	40	55	60	5
nat Ba	1ab3	w	42	64	68	4
nat Ba	1ab3	w	52	62	71	9
nat Ba	1ab3	w	54	53	56	3
nat Ba	1ab3	w	60	47	55	8
nat Ba	1ab3	w	66	52	57	5
nat Ba	1ab3	w	68	62	65	3
nat Ba	1ab3	w	76	59	67	8
nat Ba	1ab4	w	16	61	65	4
nat Ba	1ab4	w	24	55	59	4
nat Ba	1ab4	w	26	62	64	2
nat Ba	1ab4	w	34	53	62	9
nat Ba	1ab4	w	58	55	59	4
nat Ba	1ab4	w	62	52	60	8
nat Ba	1ab4	w	64	62	66	4
nat Ba	1ab4	w	90	59	63	4
nat Ba	1ab4	w	96	50	57	7
nat Ba	1ab4	w	98	52	57	5
nat Ba	1ab5	w	6	56	60	4
nat Ba	1ab5	w	22	44	54	10
nat Ba	1ab5	w	28	56	62	6
nat Ba	1ab5	w	30	52	61	9
nat Ba	1ab5	w	44	53	61	8
nat Ba	1ab5	w	48	64		
nat Ba	1ab5	w	54	58	66	8
nat Ba	1ab5	w	56	64	67	3
nat Ba	1ab5	w	70	44	53	9
nat Ba	1ab5	w	86	53	60	7
künst Ba	1ak1	w	1	45	53	8
künst Ba	1ak1	w	5	48	55	7
künst Ba	1ak1	w	11	59	63	4
künst Ba	1ak1	w	13	60	63	3
künst Ba	1ak1	w	21	57	60	3
künst Ba	1ak1	w	39	64	69	5
künst Ba	1ak1	w	53	60		
künst Ba	1ak1	w	59	55	59	4
künst Ba	1ak1	w	61	56	57	1
künst Ba	1ak1	w	85	57	64	7
künst Ba	1ak2	w	1	51	57	6
künst Ba	1ak2	w	13	53	58	5
künst Ba	1ak2	w	31	54	64	10
künst Ba	1ak2	w	47	63	67	4
künst Ba	1ak2	w	51	55	60	5
künst Ba	1ak2	w	61	55	65	10
künst Ba	1ak2	w	63	50	60	10
künst Ba	1ak2	w	67	53	62	9
künst Ba	1ak2	w	71	55	65	10
künst Ba	1ak2	w	99	51	55	4
künst Ba	1ak3	w	3	62	67	5
künst Ba	1ak3	w	19	51	61	10
künst Ba	1ak3	w	41	51	58	7
künst Ba	1ak3	w	53	52	57	5
künst Ba	1ak3	w	55	52	57	5
künst Ba	1ak3	w	55	62	67	5
künst Ba	1ak3	w	55	59	64	4
künst Ba	1ak3	w	91	55	63	8
künst Ba	1ak3	w	93	55	61	6
künst Ba	1ak3	w	97	60	63	3
künst Ba	1ak4	w	11	49		
künst Ba	1ak4	w	27	57		
künst Ba	1ak4	w	29	58		
künst Ba	1ak4	w	41	61		
künst Ba	1ak4	w	43	57		
künst Ba	1ak4	w	55	54		
künst Ba	1ak4	w	57	59		
künst Ba	1ak4	w	77	55		
künst Ba	1ak4	w	97	61		
künst Ba	1ak4	w	99	60		
künst Ba	1ak5	w	1	57		
künst Ba	1ak5	w	17	47		
künst Ba	1ak5	w	23	50		
künst Ba	1ak5	w	63	45		
künst Ba	1ak5	w	67	57		
künst Ba	1ak5	w	69	52		
künst Ba	1ak5	w	75	52		
künst Ba	1ak5	w	81	62		
künst Ba	1ak5	w	83	50		
künst Ba	1ak5	w	85	50		
Kontrolle	1as1	g	14	56	65	9
Kontrolle	1as1	g	16	50	56	6
Kontrolle	1as1	g	40	52	65	13
Kontrolle	1as1	g	43	54	62	8
Kontrolle	1as1	g	55	48	55	7
Kontrolle	1as1	g	56	57	64	7
Kontrolle	1as1	g	65	55	64	9
Kontrolle	1as1	g	66	58	60	2
Kontrolle	1as1	g	96	60	63	3
Kontrolle	1as1	g	98	46	55	9
Kontrolle	1as2	g	2	48	56	8
Kontrolle	1as2	g	4	45	53	8
Kontrolle	1as2	g	5	57	64	7
Kontrolle	1as2	g	22	58	68	10
Kontrolle	1as2	g	27	47	61	14
Kontrolle	1as2	g	41	49	62	13
Kontrolle	1as2	g	77	50	59	9
Kontrolle	1as2	g	82	45	50	5
Kontrolle	1as2	g	84	47	57	10
Kontrolle	1as2	g	94	52	58	6
Kontrolle	1as3	g	18	55	58	3
Kontrolle	1as3	g	20	47	59	12
Kontrolle	1as3	g	24	61	67	6
Kontrolle	1as3	g	30	63	67	4
Kontrolle	1as3	g	31	52	61	9
Kontrolle	1as3	g	35	55	60	5
Kontrolle	1as3	g	38	47	56	9
Kontrolle	1as3	g	39	62	64	2
Kontrolle	1as3	g	51	45	59	14
Kontrolle	1as3	g	70	57	58	1
Kontrolle	1as4	g	1	48	54	6
Kontrolle	1as4	g	8	52	61	9
Kontrolle	1as4	g	11	45	52	7
Kontrolle	1as4	g	17	50	58	8
Kontrolle	1as4	g	18	46	51	5
Kontrolle	1as4	g	19	43	55	12
Kontrolle	1as4	g	21	43	59	16
Kontrolle	1as4	g	23	45	51	6
Kontrolle	1as4	g	27	53	58	5
Kontrolle	1as4	g	29	50	56	6
Kontrolle	1as5	g	13	48	60	12
Kontrolle	1as5	g	14	47	59	12
Kontrolle	1as5	g	16	52	61	9
Kontrolle	1as5	g	25	44	51	7
Kontrolle	1as5	g	26	56	64	8
Kontrolle	1as5	g	28	49	53	4
Kontrolle	1as5	g	34	51	58	7
Kontrolle	1as5	g	37	47	55	8
Kontrolle	1as5	g	49	47	60	13
Kontrolle	1as5	g	93	57	65	8
nat Hy	1ch1	w	15	46	63	17
nat Hy	1ch1	w	29	43	53	10
nat Hy	1ch1	w	37	60	67	7
nat Hy	1ch1	w	45	44	59	15
nat Hy	1ch1	w	47	51	58	7
nat Hy	1ch1	w	53	47	59	12
nat Hy	1ch1	w	71	46	58	12
nat Hy	1ch1	w	85	48	61	13

nat Hy	1ch1	w	89	56	68	12
nat Hy	1ch1	w	93	45	59	14
nat Hy	1ch2	w	33	55	56	1
nat Hy	1ch2	w	55	49	64	15
nat Hy	1ch2	w	57	49	64	15
nat Hy	1ch2	w	57	64	66	2
nat Hy	1ch2	w	59	49	58	9
nat Hy	1ch2	w	73	50	58	8
nat Hy	1ch2	w	75	51	62	11
nat Hy	1ch2	w	79	56	61	5
nat Hy	1ch2	w	83	47	57	10
nat Hy	1ch2	w	87	53	60	7
nat Hy	1ch3	w	21	44	57	13
nat Hy	1ch3	w	25	60	62	2
nat Hy	1ch3	w	65	43	53	10
nat Hy	1ch3	w	67	57	68	11
nat Hy	1ch3	w	69	36	56	20
nat Hy	1ch3	w	69	43	58	15
nat Hy	1ch3	w	85	44	52	8
nat Hy	1ch3	w	91	50	62	12
nat Hy	1ch3	w	95	51	58	7
nat Hy	1ch3	w	99	45	46	1
nat Hy	1ch4	w	1	56	67	11
nat Hy	1ch4	w	9	46	54	8
nat Hy	1ch4	w	27	44	56	12
nat Hy	1ch4	w	29	52	53	1
nat Hy	1ch4	w	37	58	68	10
nat Hy	1ch4	w	39	59	60	1
nat Hy	1ch4	w	45	51	61	10
nat Hy	1ch4	w	51	58	64	6
nat Hy	1ch4	w	63	54	63	9
nat Hy	1ch4	w	87	55	66	11
nat Hy	1ch5	w	1	44	47	3
nat Hy	1ch5	w	5	60	65	5
nat Hy	1ch5	w	13	57	64	7
nat Hy	1ch5	w	31	47	55	8
nat Hy	1ch5	w	35	58	65	7
nat Hy	1ch5	w	71	48	57	9
nat Hy	1ch5	w	77	54	56	2
nat Hy	1ch5	w	81	47	55	8
nat Hy	1ch5	w	95	60	64	4
nat Hy	1ch5	w	97	56	63	7
künst Hy	1ck1	w	5	47		
künst Hy	1ck1	w	17	46	57	11
künst Hy	1ck1	w	21	43	54	11
künst Hy	1ck1	w	27	51	56	5
künst Hy	1ck1	w	43	34	50	16
künst Hy	1ck1	w	49	41	54	13
künst Hy	1ck1	w	53	44	50	6
künst Hy	1ck1	w	65	39	49	10
künst Hy	1ck1	w	83	48	56	8
künst Hy	1ck1	w	93	52	59	7
künst Hy	1ck2	w	25	39	50	11
künst Hy	1ck2	w	33	41	54	13
künst Hy	1ck2	w	37	43	56	13
künst Hy	1ck2	w	39	44	53	9
künst Hy	1ck2	w	41	43	54	11
künst Hy	1ck2	w	47	36	54	18
künst Hy	1ck2	w	61	45	55	10
künst Hy	1ck2	w	65	43	57	14
künst Hy	1ck2	w	91	42	52	10
künst Hy	1ck2	w	95	45	53	8
künst Hy	1ck3	w	7	38	53	15
künst Hy	1ck3	w	9	41	51	10
künst Hy	1ck3	w	19	45	51	6
künst Hy	1ck3	w	35	42	54	12
künst Hy	1ck3	w	51	45	57	12
künst Hy	1ck3	w	51	39	51	12
künst Hy	1ck3	w	63	39	56	17
künst Hy	1ck3	w	69	44		
künst Hy	1ck3	w	87	44	54	10

künst Hy	1ck3	w	97	36	50	14
künst Hy	1ck4	w	1	38	51	13
künst Hy	1ck4	w	17	38	51	13
künst Hy	1ck4	w	23	38	49	11
künst Hy	1ck4	w	23	39	50	11
künst Hy	1ck4	w	41	45	51	6
künst Hy	1ck4	w	55	42	54	12
künst Hy	1ck4	w	59	43	59	16
künst Hy	1ck4	w	69	46	61	15
künst Hy	1ck4	w	73	37	48	11
künst Hy	1ck4	w	99	41	54	13
künst Hy	1ck5	w	3	53	54	1
künst Hy	1ck5	w	17	45	55	10
künst Hy	1ck5	w	27	52	61	9
künst Hy	1ck5	w	39	39	55	16
künst Hy	1ck5	w	43	44	56	12
künst Hy	1ck5	w	47	39	50	11
künst Hy	1ck5	w	59	41	53	12
künst Hy	1ck5	w	67	35	51	16
künst Hy	1ck5	w	67	59	67	8
künst Hy	1ck5	w	75	33	47	14
Kontrolle	1cs1	g	15	55	62	7
Kontrolle	1cs1	g	32	50	50	0
Kontrolle	1cs1	g	73	54	59	5
Kontrolle	1cs1	g	75	51	54	3
Kontrolle	1cs1	g	81	48	54	6
Kontrolle	1cs1	g	83	63	69	6
Kontrolle	1cs1	g	89	48	57	9
Kontrolle	1cs1	g	91	41	49	8
Kontrolle	1cs1	g	94	57	59	2
Kontrolle	1cs1	g	99	51	61	10
Kontrolle	1cs2	g	40	56	63	7
Kontrolle	1cs2	g	45	46	55	9
Kontrolle	1cs2	g	46	36	56	20
Kontrolle	1cs2	g	48	56	65	9
Kontrolle	1cs2	g	51	50	57	7
Kontrolle	1cs2	g	60	51	63	12
Kontrolle	1cs2	g	62	44	52	8
Kontrolle	1cs2	g	62	57	63	6
Kontrolle	1cs2	g	82	50	58	8
Kontrolle	1cs2	g	97	53	59	6
Kontrolle	1cs3	g	3	50	64	14
Kontrolle	1cs3	g	36	37	50	13
Kontrolle	1cs3	g	47	56	66	10
Kontrolle	1cs3	g	50	60	71	11
Kontrolle	1cs3	g	53	45	57	12
Kontrolle	1cs3	g	61	62	70	8
Kontrolle	1cs3	g	65	58	65	7
Kontrolle	1cs3	g	77	58	67	9
Kontrolle	1cs3	g	84	50	61	11
Kontrolle	1cs3	g	88	51	57	6
Kontrolle	1cs4	g	9	32	43	11
Kontrolle	1cs4	g	29	30	48	18
Kontrolle	1cs4	g	33	36	52	16
Kontrolle	1cs4	g	54	54	62	8
Kontrolle	1cs4	g	57	38	57	19
Kontrolle	1cs4	g	59	59	63	4
Kontrolle	1cs4	g	79	48	57	9
Kontrolle	1cs4	g	92	39	53	14
Kontrolle	1cs4	g	95	47	57	10
Kontrolle	1cs4	g	98	57	62	5
Kontrolle	1cs5	g	1	33	51	18
Kontrolle	1cs5	g	4	31	50	19
Kontrolle	1cs5	g	15	31	45	14
Kontrolle	1cs5	g	41	51	65	14
Kontrolle	1cs5	g	43	45	57	12
Kontrolle	1cs5	g	49	47	56	9
Kontrolle	1cs5	g	63	54	62	8
Kontrolle	1cs5	g	67	56	65	9
Kontrolle	1cs5	g	80	40	56	16
Kontrolle	1cs5	g	87	41	53	12



Fische	3Ba1	g	46	42	44	2	sauber
Fische	3ba1	g	57	48	55	7	sauber
Fische	3ba1	g	60	43			
Fische	3ba1	g	80	65	67	2	sauber
Fische	3ba1	g	96	43	48	5	sauber
Fische	3ba1	w	34	64	65	1	Balaniden
Fische	3ba1	w	50	64	71	7	Balaniden
Fische	3ba1	w	52	61	63	2	Balaniden
Fische	3ba1	w	54	59	62	3	Balaniden
Fische	3ba1	w	60	47	53	6	Balaniden
Fische	3ba1	w	64	66			
Fische	3ba1	w	70	56			
Fische	3ba1	w	80	46	50	4	Balaniden
Fische	3ba1	w	92	60	62	2	Balaniden
Fische	3ba1	w	94	64			
Fische	3ba1	w	9	42			
Fische	3ba1	w	45	54	59	5	Hydrozoen
Fische	3ba1	w	47	49			
Fische	3ba1	w	59	52	56	4	Hydrozoen
Fische	3ba1	w	65	46			
Fische	3ba1	w	71	43			
Fische	3ba1	w	73	56	61	5	Hydrozoen
Fische	3ba1	w	77	55	59	4	Hydrozoen
Fische	3ba1	w	97	51	55	4	Hydrozoen
Fische	3ba1	w	99	57			
Fische	3ba2	g	3	51	55	4	sauber
Fische	3ba2	g	4	40	48	8	sauber
Fische	3ba2	g	17	42	48	6	sauber
Fische	3ba2	g	19	61	63	2	sauber
Fische	3ba2	g	22	48	52	4	sauber
Fische	3ba2	g	42	57	57	0	sauber
Fische	3ba2	g	43	42			
Fische	3ba2	g	59	38			
Fische	3ba2	g	70	41			
Fische	3ba2	g	79	44			
Fische	3ba2	w	6	61	64	3	Balaniden
Fische	3ba2	w	8	55	59	4	Balaniden
Fische	3ba2	w	10	56	60	4	Balaniden
Fische	3ba2	w	12	55			
Fische	3ba2	w	20	45			
Fische	3ba2	w	22	53			
Fische	3ba2	w	34	47			
Fische	3ba2	w	54	67	69	2	Balaniden
Fische	3ba2	w	60	61	65	4	Balaniden
Fische	3ba2	w	86	59			
Fische	3ba2	w	15	41	48	7	Hydrozoen
Fische	3ba2	w	27	64	70	6	Hydrozoen
Fische	3ba2	w	41	46			
Fische	3ba2	w	43	53	61	8	Hydrozoen
Fische	3ba2	w	55	40	46	6	Hydrozoen
Fische	3ba2	w	69	42	46	4	Hydrozoen
Fische	3ba2	w	75	45	54	9	Hydrozoen
Fische	3ba2	w	79	59	63	4	Hydrozoen
Fische	3ba2	w	81	46	54	8	Hydrozoen
Fische	3ba2	w	91	47	48	1	Hydrozoen
Fische	3ba3	g	2	51	57	6	sauber
Fische	3ba3	g	21	46	53	7	sauber
Fische	3ba3	g	24	46	57	11	sauber
Fische	3ba3	g	32	43	52	9	sauber
Fische	3ba3	g	40	34			
Fische	3ba3	g	41	34	41	7	sauber
Fische	3ba3	g	66	37	49	12	sauber
Fische	3ba3	g	67	41	53	12	sauber
Fische	3ba3	g	82	38	44	6	sauber
Fische	3ba3	g	94	49	51	2	sauber
Fische	3ba3	w	16	52	57	5	Balaniden
Fische	3ba3	w	32	68	70	2	Balaniden
Fische	3ba3	w	46	47			
Fische	3ba3	w	58	45	51	6	Balaniden
Fische	3ba3	w	62	44			
Fische	3ba3	w	66	63	65	2	Balaniden
Fische	3ba3	w	72	55	59	4	Balaniden
Fische	3ba3	w	86	65			
Fische	3ba3	w	88	54	58	4	Balaniden
Fische	3ba3	w	98	44			
Fische	3ba3	w	3	43	53	10	Hydrozoen
Fische	3ba3	w	7	50			
Fische	3ba3	w	31	50	57	7	Hydrozoen
Fische	3ba3	w	53	54	60	6	Hydrozoen
Fische	3ba3	w	57	47			
Fische	3ba3	w	63	45			
Fische	3ba3	w	83	45			
Fische	3ba3	w	87	60	64	4	Hydrozoen
Fische	3ba3	w	89	45			
Fische	3ba3	w	95	48			
Fische	3ba4	g	1	38	46	8	sauber
Fische	3ba4	g	10	50	54	4	sauber
Fische	3ba4	g	15	51	60	9	sauber
Fische	3ba4	g	29	33			
Fische	3ba4	g	30	46	59	13	sauber
Fische	3ba4	g	50	42			
Fische	3ba4	g	53	48	52	4	sauber
Fische	3ba4	g	55	42			
Fische	3ba4	g	58	38			
Fische	3ba4	g	93	37	48	11	sauber
Fische	3ba4	w	2	60			

Fische	3ba4	w	18	54	59	5	Balaniden
Fische	3ba4	w	38	44			
Fische	3ba4	w	40	56	58	2	Balaniden
Fische	3ba4	w	44	71			
Fische	3ba4	w	48	57			
Fische	3ba4	w	66	60			
Fische	3ba4	w	78	61	64	3	Balaniden
Fische	3ba4	w	90	58			
Fische	3ba4	w	96	55			
Fische	3ba4	w	5	50	58	8	Hydrozoen
Fische	3ba4	w	9	48	54	6	Hydrozoen
Fische	3ba4	w	11	51	59	8	Hydrozoen
Fische	3ba4	w	13	40	54	14	Hydrozoen
Fische	3ba4	w	17	40			
Fische	3ba4	w	37	47	52	5	Hydrozoen
Fische	3ba4	w	37	41	51	10	Hydrozoen
Fische	3ba4	w	39	44	51	7	Hydrozoen
Fische	3ba4	w	73	47	55	8	Hydrozoen
Fische	3ba4	w	85	35			
Fische	3ba5	g	5	33			
Fische	3ba5	g	16	54			
Fische	3ba5	g	18	50			
Fische	3ba5	g	28	61	64	3	sauber
Fische	3ba5	g	31	42	49	7	sauber
Fische	3ba5	g	45	41	46	5	sauber
Fische	3ba5	g	69	55			
Fische	3ba5	g	83	38			
Fische	3ba5	g	92	40	46	6	sauber
Fische	3ba5	g	95	45			
Fische	3ba5	w	14	62			
Fische	3ba5	w	28	51			
Fische	3ba5	w	30	62	66	4	Balaniden
Fische	3ba5	w	36	63	66	3	Balaniden
Fische	3ba5	w	42	52			
Fische	3ba5	w	56	54	59	5	Balaniden
Fische	3ba5	w	68	66			
Fische	3ba5	w	74	60	63	3	Balaniden
Fische	3ba5	w	76	57	58	1	Balaniden
Fische	3ba5	w	82	73	74	1	Balaniden
Fische	3ba5	w	19	40	45	5	Hydrozoen
Fische	3ba5	w	23	41	48	7	Hydrozoen
Fische	3ba5	w	33	40	44	4	Hydrozoen
Fische	3ba5	w	35	46	51	5	Hydrozoen
Fische	3ba5	w	49	47	50	3	Hydrozoen
Fische	3ba5	w	61	54	59	5	Hydrozoen
Fische	3ba5	w	63	54	59	5	Hydrozoen
Fische	3ba5	w	65	50			
Fische	3ba5	w	77	43	50	7	Hydrozoen
Fische	3ba5	w	87	50			
Littorina	3b1	g	8	54	59	5	sauber
Littorina	3b1	g	9	58	62	4	sauber
Littorina	3b1	g	10	57	61	4	sauber
Littorina	3b1	g	25	62	65	3	sauber
Littorina	3b1	g	31	61	65	4	sauber
Littorina	3b1	g	41	51	55	4	sauber
Littorina	3b1	g	42	61	66	5	sauber
Littorina	3b1	g	71	57			
Littorina	3b1	g	89	51	60	9	sauber
Littorina	3b1	g	91	46			
Littorina	3b1	w	28	55	61	6	Balaniden
Littorina	3b1	w	32	57	62	5	Balaniden
Littorina	3b1	w	34	64	68	4	Balaniden
Littorina	3b1	w	42	50	57	7	Balaniden
Littorina	3b1	w	58	60	65	5	Balaniden
Littorina	3b1	w	64	57	63	6	Balaniden
Littorina	3b1	w	70	63	65	2	Balaniden
Littorina	3b1	w	78	50	57	7	Balaniden
Littorina	3b1	w	82	60	64	4	Balaniden
Littorina	3b1	w	84	41	53	12	Balaniden
Littorina	3b1	w	1	49	55	6	Hydrozoen
Littorina	3b1	w	3	48	57	9	Hydrozoen
Littorina	3b1	w	5	59	67	8	Hydrozoen
Littorina	3b1	w	19	52	61	9	Hydrozoen
Littorina	3b1	w	33	48	56	8	Hydrozoen
Littorina	3b1	w	59	57			
Littorina	3b1	w	65	56	64	8	Hydrozoen
Littorina	3b1	w	75	60			
Littorina	3b1	w	83	57	58	1	Hydrozoen
Littorina	3b1	w	87	49	55	6	Hydrozoen
Littorina	3b2	g	20	50	58	8	sauber
Littorina	3b2	g	34	57	62	5	sauber
Littorina	3b2	g	39	44	54	10	sauber
Littorina	3b2	g	45	42	56	14	sauber
Littorina	3b2	g	59	45	54	9	sauber
Littorina	3b2	g	72	40	47	7	sauber
Littorina	3b2	g	80	53	60	7	sauber
Littorina	3b2	g	88	49	57	8	sauber
Littorina	3b2	g	90	58	62	4	sauber
Littorina	3b2	g	99	44	53	9	sauber
Littorina	3b2	w	12	53	59	6	Balaniden
Littorina	3b2	w	22	58	66	8	Balaniden
Littorina	3b2	w	24	48	57	9	Balaniden
Littorina	3b2	w	42	63			
Littorina	3b2	w	44	63	67	4	Balaniden

Littorina	3b2	w	52	55	60	5	Balaniden
Littorina	3b2	w	64	62	68	6	Balaniden
Littorina	3b2	w	78	60	63	3	Balaniden
Littorina	3b2	w	80	53	58	5	Balaniden
Littorina	3b2	w	90	59	60	1	Balaniden
Littorina	3b2	w	11	61	65	4	Hydrozoen
Littorina	3b2	w	13	57	62	5	Hydrozoen
Littorina	3b2	w	15	45	50	5	Hydrozoen
Littorina	3b2	w	35	60	64	4	Hydrozoen
Littorina	3b2	w	37	52	59	7	Hydrozoen
Littorina	3b2	w	43	41	49	8	Hydrozoen
Littorina	3b2	w	57	40	51	11	Hydrozoen
Littorina	3b2	w	61	56	62	6	Hydrozoen
Littorina	3b2	w	71	60	66	6	Hydrozoen
Littorina	3b2	w	93	45	55	10	Hydrozoen
Littorina	3b3	g	13	40	52	12	sauber
Littorina	3b3	g	24	43	54	11	sauber
Littorina	3b3	g	28	43			
Littorina	3b3	g	61	58	61	3	sauber
Littorina	3b3	g	64	58	60	2	sauber
Littorina	3b3	g	69	52	55	3	sauber
Littorina	3b3	g	76	50	56	6	sauber
Littorina	3b3	g	86	47	58	11	sauber
Littorina	3b3	g	87	51	58	7	sauber
Littorina	3b3	g	92	41	54	13	sauber
Littorina	3b3	w	2	63	65	2	Balaniden
Littorina	3b3	w	10	52	55	3	Balaniden
Littorina	3b3	w	12	59	65	6	Balaniden
Littorina	3b3	w	26	64	65	1	Balaniden
Littorina	3b3	w	28	53	57	4	Balaniden
Littorina	3b3	w	38	50	56	6	Balaniden
Littorina	3b3	w	44	52	54	2	Balaniden
Littorina	3b3	w	46	55			
Littorina	3b3	w	58	60			
Littorina	3b3	w	98	60	62	2	Balaniden
Littorina	3b3	w	3	57	61	4	Hydrozoen
Littorina	3b3	w	15	54	60	6	Hydrozoen
Littorina	3b3	w	17	60	63	3	Hydrozoen
Littorina	3b3	w	21	52	64	12	Hydrozoen
Littorina	3b3	w	25	42	58	16	Hydrozoen
Littorina	3b3	w	29	48	55	7	Hydrozoen
Littorina	3b3	w	37	48	52	4	Hydrozoen
Littorina	3b3	w	47	58	60	2	Hydrozoen
Littorina	3b3	w	85	51			
Littorina	3b3	w	89	56	61	5	Hydrozoen
Littorina	3b4	g	3	58	63	5	sauber
Littorina	3b4	g	26	49	59	10	sauber
Littorina	3b4	g	33	50	57	7	sauber
Littorina	3b4	g	48	38	51	13	sauber
Littorina	3b4	g	50	49	52	3	sauber
Littorina	3b4	g	58	36	53	17	sauber
Littorina	3b4	g	60	53	62	9	sauber
Littorina	3b4	g	68	46	55	9	sauber
Littorina	3b4	g	74	60	64	4	sauber
Littorina	3b4	g	75	44			
Littorina	3b4	w	8	48	54	6	Balaniden
Littorina	3b4	w	14	58	63	5	Balaniden
Littorina	3b4	w	32	57	63	6	Balaniden
Littorina	3b4	w	34	41	52	11	Balaniden
Littorina	3b4	w	36	61	67	6	Balaniden
Littorina	3b4	w	48	61	66	5	Balaniden
Littorina	3b4	w	50	51	55	4	Balaniden
Littorina	3b4	w	56	48	56	8	Balaniden
Littorina	3b4	w	74	59	62	3	Balaniden
Littorina	3b4	w	86	56	57	1	Balaniden
Littorina	3b4	w	5	42	53	11	Hydrozoen
Littorina	3b4	w	13	59	63	4	Hydrozoen
Littorina	3b4	w	21	56	64	8	Hydrozoen
Littorina	3b4	w	23	60	63	3	Hydrozoen
Littorina	3b4	w	31	52	53	1	Hydrozoen
Littorina	3b4	w	39	63	66	3	Hydrozoen
Littorina	3b4	w	41	51	54	3	Hydrozoen
Littorina	3b4	w	43	60	66	6	Hydrozoen
Littorina	3b4	w	49	56	62	6	Hydrozoen
Littorina	3b4	w	51	49	57	8	Hydrozoen
Littorina	3b5	g	23	49	56	7	sauber
Littorina	3b5	g	35	48	55	7	sauber
Littorina	3b5	g	36	47	53	6	sauber
Littorina	3b5	g	37	51	57	6	sauber
Littorina	3b5	g	44	47	53	6	sauber
Littorina	3b5	g	52	54	59	5	sauber
Littorina	3b5	g	57	48	54	6	sauber
Littorina	3b5	g	67	47	53	6	sauber
Littorina	3b5	g	73	52	62	10	sauber
Littorina	3b5	g	78	38	44	6	sauber
Littorina	3b5	w	2	60	65	5	Balaniden
Littorina	3b5	w	10	58	64	6	Balaniden
Littorina	3b5	w	18	61	65	4	Balaniden
Littorina	3b5	w	30	62	66	4	Balaniden
Littorina	3b5	w	40	62	68	6	Balaniden
Littorina	3b5	w	60	59	63	4	Balaniden
Littorina	3b5	w	62	64	64	0	Balaniden

Littorina	3b5	w	76	48	54	6	Balaniden
Littorina	3b5	w	84	60	66	6	Balaniden
Littorina	3b5	w	96	49	54	5	Balaniden
Littorina	3b5	w	19	42			
Littorina	3b5	w	23	45	49	4	Hydrozoen
Littorina	3b5	w	25	56	61	5	Hydrozoen
Littorina	3b5	w	45	49	56	7	Hydrozoen
Littorina	3b5	w	45	55	60	5	Hydrozoen
Littorina	3b5	w	53	56	61	5	Hydrozoen
Littorina	3b5	w	63	43	49	6	Hydrozoen
Littorina	3b5	w	73	59	65	6	Hydrozoen
Littorina	3b5	w	81	52	61	9	Hydrozoen
Littorina	3b5	w	99	58	65	7	Hydrozoen
Kontrolle	3ak1	g	1	47			
Kontrolle	3ak1	g	4	57	61	4	sauber
Kontrolle	3ak1	g	9	43			
Kontrolle	3ak1	g	10	51	60	9	sauber
Kontrolle	3ak1	g	13	36	47	11	sauber
Kontrolle	3ak1	g	17	50			
Kontrolle	3ak1	g	18	55			
Kontrolle	3ak1	g	23	56	63	7	sauber
Kontrolle	3ak1	g	33	56	61	5	sauber
Kontrolle	3ak1	g	93	40			
Kontrolle	3ak1	w	19	50			
Kontrolle	3ak1	w	28	58	62	4	Balaniden
Kontrolle	3ak1	w	63	57	62	5	Balaniden
Kontrolle	3ak1	w	82	65	69	4	Balaniden
Kontrolle	3ak1	w	85	58	61	3	Balaniden
Kontrolle	3ak1	w	93	53	56	3	Balaniden
Kontrolle	3ak1	w	95	61	66	5	Balaniden
Kontrolle	3ak1	w	96	57			
Kontrolle	3ak1	w	98	61	64	3	Balaniden
Kontrolle	3ak1	w	99	56			
Kontrolle	3ak1	w	14	69	72	3	Hydrozoen
Kontrolle	3ak1	w	29	49	57	8	Hydrozoen
Kontrolle	3ak1	w	43	49	56	7	Hydrozoen
Kontrolle	3ak1	w	58	57	60	3	Hydrozoen
Kontrolle	3ak1	w	68	45	54	9	Hydrozoen
Kontrolle	3ak1	w	72	44	50	6	Hydrozoen
Kontrolle	3ak1	w	79	42	50	8	Hydrozoen
Kontrolle	3ak1	w	81	43	53	10	Hydrozoen
Kontrolle	3ak1	w	89	40	47	7	Hydrozoen
Kontrolle	3ak1	w	97	54			
Kontrolle	3ak2	g	22	46			
Kontrolle	3ak2	g	27	55	61	6	sauber
Kontrolle	3ak2	g	28	47	50	3	sauber
Kontrolle	3ak2	g	39	57	58	1	sauber
Kontrolle	3ak2	g	40	46	47	1	sauber
Kontrolle	3ak2	g	47	42	49	7	sauber
Kontrolle	3ak2	g	50	42	44	2	sauber
Kontrolle	3ak2	g	52	62	64	2	sauber
Kontrolle	3ak2	g	53	44	49	5	sauber
Kontrolle	3ak2	g	99	52	53	1	sauber
Kontrolle	3ak2	w	13	60	61	1	Balaniden
Kontrolle	3ak2	w	37	47	51	4	Balaniden
Kontrolle	3ak2	w	52	64	66	2	Balaniden
Kontrolle	3ak2	w	59	56			
Kontrolle	3ak2	g	59	51	53	2	Balaniden
Kontrolle	3ak2	w	65	57			
Kontrolle	3ak2	g	70	58	59	1	Balaniden
Kontrolle	3ak2	g	86	64	65	1	Balaniden
Kontrolle	3ak2	g	89	53			
Kontrolle	3ak2	w	94	69			
Kontrolle	3ak2	w	12	48	52	4	Hydrozoen
Kontrolle	3ak2	w	27	40			
Kontrolle	3ak2	w	47	48	51	3	Hydrozoen
Kontrolle	3ak2	w	74	51	55	4	Hydrozoen
Kontrolle	3ak2	w	75	68	70	2	Hydrozoen
Kontrolle	3ak2	w	83	54	55	1	Hydrozoen
Kontrolle	3ak2	w	84	58	60	2	Hydrozoen
Kontrolle	3ak2	w	88	53	53	0	Hydrozoen
Kontrolle	3ak2	w	91	58	61	3	Hydrozoen
Kontrolle	3ak2	w	92	68	70	2	Hydrozoen
Kontrolle	3ak3	g	2	60	64	4	sauber
Kontrolle	3ak3	g	3	51	54	3	sauber
Kontrolle	3ak3	g	5	47	54	7	sauber
Kontrolle	3ak3	g	12	55	56	1	sauber
Kontrolle	3ak3	g	19	46	52	6	sauber
Kontrolle	3ak3	g	21	55	58	3	sauber
Kontrolle	3ak3	g	32	47	51	4	sauber
Kontrolle	3ak3	g	35	42	50	8	sauber
Kontrolle	3ak3	g	36	41	46	5	sauber
Kontrolle	3ak3	g	51	49	50	1	sauber
Kontrolle	3ak3	g	38	60	62	2	Balaniden
Kontrolle	3ak3	g	55	47	50	3	Balaniden
Kontrolle	3ak3	g	61	66	67	1	Balaniden
Kontrolle	3ak3	g	62	61	63	2	Balaniden
Kontrolle	3ak3	g	83	48	50	2	Balaniden
Kontrolle	3ak3	g	84	43	48	5	Balaniden
Kontrolle	3ak3	g	87	41	49	8	Balaniden
Kontrolle	3ak3	g	91	62	64	2	Balaniden
Kontrolle	3ak3	g	94	54	57	3	Balaniden







3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	19	5,4	6,6	1,2	Hydrozoen
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	37	6	6,2	0,2	Hydrozoen
3c	05.11.98			m	r	47	4,9			Hydrozoen
3c	05.11.98	06.04.98	24	ok	r	77	5			Hydrozoen
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	93	4,8	5,2	0,4	Hydrozoen
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	95	5,7	5,8	0,1	Hydrozoen
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	97	5,8	6,1	0,3	Hydrozoen
3c	05.11.98			m	g	6	3,8			sauber
3c	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	22	4,5			sauber
3c	05.11.98			m	g	24	3,6			sauber
3c	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	26	3,5			sauber
3c	05.11.98			m	g	27	3,1			sauber
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	30	5,6	5,8	0,2	sauber
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	31	5,5	5,6	0,1	sauber
3c	05.11.98	6/17/98	37	ok	g	32	4,6			sauber
3c	05.11.98	8/13/98	94	ok	g	33	5,2			sauber
3c	05.11.98			m	g	34	5,2			sauber
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	35	5	5,1	0,1	sauber
3c	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	36	5,4			sauber
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	37	5,8	6	0,2	sauber
3c	05.11.98	6/17/98	37	ok	g	42	4,6			sauber
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	43	3,5	5,4	1,9	sauber
3c	05.11.98			m	g	44	4,2			sauber
3c	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	45	5			sauber
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	46	4	5,2	1,2	sauber
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	47	5	5,3	0,3	sauber
3c	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	48	5,5			sauber
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	49	3,9	4,6	0,7	sauber
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	50	4	4,6	0,6	sauber
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	51	5,5	6	0,5	sauber
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	53	5,2	5,6	0,4	sauber
3c	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	54	4,8			sauber
3c	05.11.98			m	g	55	3,3			sauber
3c	05.11.98	8/13/98	94	ok	g	59	4,4			sauber
3c	05.11.98	8/13/98	94	ok	g	61	4,9			sauber
3c	05.11.98	7/17/98	67	ok	g	63	4,3			sauber
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	64	5	5,3	0,3	sauber
3c	05.11.98	8/13/98	94	ok	r	2	5,3			Balaniden
3c	05.11.98			m	r	6	4			Balaniden
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	8	5,6	5,7	0,1	Balaniden
3c	05.11.98	8/13/98	94	ok	r	10	4,3			Balaniden
3c	05.11.98	7/30/98	80	ok	r	30	5,2			Balaniden
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	36	4,6	4,9	0,3	Balaniden
3c	05.11.98			m	r	40	5,1			Balaniden
3c	05.11.98			m	r	46	4			Balaniden
3c	05.11.98			m	r	76	4,5			Balaniden
3c	05.11.98			m	r	78	5,6			Balaniden
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	7	6,1	6,3	0,2	Hydrozoen
3c	05.11.98			m	r	21	4,9			Hydrozoen
3c	05.11.98			m	r	27	6,3			Hydrozoen
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	29	4	4,6	0,6	Hydrozoen
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	43	5,7	5,8	0,1	Hydrozoen
3c	05.11.98			m	r	47	2,7			Hydrozoen
3c	05.11.98			m	r	55	6			Hydrozoen
3c	05.11.98			m	r	77	4			Hydrozoen
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	81	5,1	5,5	0,4	Hydrozoen
3c	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	97	5,9	6,5	0,6	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	2	5,7	6,4	0,7	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	9	5,1	5,9	0,8	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	16	4,6	5,3	0,7	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	18	4,7	5,1	0,4	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	20	4	5,2	1,2	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	21	3,3	4,4	1,1	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	30	4,8	5,6	0,8	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	32	5,9	6,5	0,6	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	33	3,9	5,5	1,6	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	34	4,7	5,2	0,5	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	50	5,7	6,2	0,5	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	53	3,8	5,2	1,4	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	55	4,4	5,6	1,2	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	57	4	5,3	1,3	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	60	5,2	5,7	0,5	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	61	5,2	6	0,8	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	62	4,5	5,7	1,2	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	63	5,1	6,2	1,1	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	64	4,8	5,3	0,5	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	65	5	5,3	0,3	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	67	4,4	5,7	1,3	sauber
3a	05.11.98			m	g	71	3,5			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	74	4,4	5,9	1,5	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	75	4,4	5,6	1,2	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	77	4,6	6,2	1,6	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	86	4,2	5,1	0,9	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	87	4	5,2	1,2	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	88	5,2	5,5	0,3	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	92	3,8	4,9	1,1	sauber
3a	05.11.98			m	g	99	4,2			sauber
3a	05.11.98	7/17/98	67	ok	r	16	4,3			Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	18	4,2	5,7	1,5	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	26	5,7	6,3	0,6	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	32	3,2	5,2	2	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	50	5	5,6	0,6	Balaniden

3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	56	3,7	5,1	1,4	Balaniden
3a	05.11.98			m	r	60	5,6			Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	70	5,8	6	0,2	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	90	4,2	5,2	1	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	98	3,7	4,9	1,2	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	9	4	4,2	0,2	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	15	4,8	5,6	0,8	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	17	3,9	5,4	1,5	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	23	5,6	5,9	0,3	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	41	4,2	5,3	1,1	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	57	5	6,1	1,1	Hydrozoen
3a	05.11.98			m	r	63	5,7			Hydrozoen
3a	05.11.98			m	r	67	5			Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	85	4,6	5,9	1,3	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	89	5,7	6,6	0,9	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	2	3,8	4,9	1,1	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	10	4,9	5,7	0,8	sauber
3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	w	11	4,9			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	13	4,4	5,5	1,1	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	14	3,9	5,4	1,5	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	16	4,2	5,9	1,7	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	17	4,5	5,8	1,3	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	25	3,7	5,2	1,5	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	29	4,7	6,2	1,5	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	31	3,6	5,4	1,8	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	33	4,2	5,8	1,6	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	35	3,6	4,7	1,1	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	36	5,2	6,7	1,5	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	48	2,6	4,3	1,7	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	49	5	6,1	1,1	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	52	5,8	6,4	0,6	sauber
3a	05.11.98	07.02.98	52	ok	w	57	3,9			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	59	3,5	4,6	1,1	sauber
3a	05.11.98			m	w	70	2,8			sauber
3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	72	2,8			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	73	6	7,1	1,1	sauber
3a	05.11.98			m	w	74	3,6			sauber
3a	05.11.98	7/30/98	80	ok	w	82	3,7			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	87	4,5	6,1	1,6	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	90	4,6	5,8	1,2	sauber
3a	05.11.98			m	w	91	2,6			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	93	2,9	4,6	1,7	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	94	3,9	5,1	1,2	sauber
3a	05.11.98	8/13/98	94	ok	w	95	4,3			sauber
3a	05.11.98	7/17/98	67	ok	w	98	3,4			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	22	4,6	5,2	0,6	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	28	4,9	5,6	0,7	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	36	5,2	5,7	0,5	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	44	5,4	5,4	0	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	50	5,4	7	1,6	Balaniden
3a	05.									

3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	96	6	7	1	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	98	3	5,1	2,1	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	99	2,9	4,1	1,2	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	6	5,5	6,2	0,7	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	30	4,8	5,8		Balaniden
3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	r	32	5,6			Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	40	5,4	6,2	0,8	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	52	5,3	6,6	1,3	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	56	6	6,5	0,5	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	60	5	6,3	1,3	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	62	4,8	5,8	1	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	66	4,8	5,6	0,8	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	84	5,8	6,2	0,4	Balaniden
3a	05.11.98			m	r	3	5,9			Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	7	5	6,1	1,1	Hydrozoen
3a	05.11.98			m	r	25	5,6			Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	31	5,1	5,9	0,8	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	49	5,6	6,2	0,6	Hydrozoen
3a	05.11.98			m	r	75	5,9			Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	79	4,6	5	0,4	Hydrozoen
3a	05.11.98			m	r	81	5,6			Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	87	5,8	6,7	0,9	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	95	5,5	6,3	0,8	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	17	4,3	5,2	0,9	sauber
3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	23	4,6			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	24	3,7	5,1	1,4	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	26	3,9	5	1,1	sauber
3a	05.11.98			m	g	32	3,2			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	42	3,5	5	1,5	sauber
3a	05.11.98			m	g	44	3,5			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	47	2,8	4,1	1,3	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	48	3,1	4,4	1,3	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	55	3,9	5,7	1,8	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	56	4,9	5,9	1	sauber
3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	57	3,6			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	62	3	4,4	1,4	sauber
3a	05.11.98	6/17/98	37	ok	g	65	3,6			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	66	3,6	5,3	1,7	sauber
3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	69	4			sauber
3a	05.11.98			m	g	70	3,8			sauber
3a	05.11.98			m	g	71	3,1			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	73	3,1	4,4	1,3	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	74	4,8	6,1	1,3	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	77	3,5	4,2	0,7	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	83	3,2	5,1	1,9	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	84	4,6	5,4	0,8	sauber
3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	85	3,6			sauber
3a	05.11.98	6/17/98	37	ok	g	86	4			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	87	3,5	5	1,5	sauber
3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	89	3,7			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	91	2,8	4,8	2	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	96	5,4	5,8	0,4	sauber
3a	05.11.98			m	g	98	4,1			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	34	4,6	5,5	0,9	Balaniden
3a	05.11.98			m	r	38	4,5			Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	44	5,8	7,1	1,3	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	52	5,6	6,6	1	Balaniden
3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	r	60	4,6			Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	80	4,8	5,5	0,7	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	82	4,2	5,7	1,5	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	84	5,3	6	0,7	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	96	4,6	5,8	1,2	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	98	4,2	5,2	1	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	3	5,8	6,1	0,3	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	7	5,2	5,3	0,1	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	9	2,8	4,7	1,9	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	11	3,2	4,4	1,2	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	15	5,5	6,2	0,7	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	23	2,9	4,8	1,9	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	25	6,1	6,5	0,4	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	65	5	5,6	0,6	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	71	3,8	4,7	0,9	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	99	3,4	4,6	1,2	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	1	4,2	6,2	2	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	3	3,4	5	1,6	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	4	4,3	4,8	0,5	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	8	3,3	4,8	1,5	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	14	4,1	5,9	1,8	sauber
3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	15	2,9			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	18	3,9	5,2	1,3	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	19	4,6	5	0,4	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	26	3,2	4,8	1,6	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	29	3,7	5,3	1,6	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	30	4,9	5,6	0,7	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	35	4,4	5,8	1,4	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	41	4	5	1	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	43	2,7	4,7	2	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	46	4,1	4,7	0,6	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	67	3,1	5,3	2,2	sauber
3a	05.11.98			m	g	72	3,3			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	79	5,3	5,5	0,2	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	84	3,3	4,5	1,2	sauber

3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	85	4,9	6	1,1	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	87	3,2	5,7	2,5	sauber
3a	05.11.98			m	g	88	4,2			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	89	3	4,9	1,9	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	91	2,9	4,6	1,7	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	92	4,6	5,7	1,1	sauber
3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	93	5			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	94	5,3	6,4	1,1	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	95	4,9	6,1	1,2	sauber
3a	05.11.98			m	g	97	5,2			sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	99	5	5	0	sauber
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	2	4,9	6,4	1,5	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	8	4,2	5,5	1,3	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	26	4,5	5,5	1	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	30	5,9	6,2	0,3	Balaniden
3a	05.11.98			m	r	34	4,5			Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	46	3,8	6,1	2,3	Balaniden
3a	05.11.98	8/27/98	108	ok	r	50	5,5			Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	62	4,2	5,6	1,4	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	86	4,5	5,6	1,1	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	90	5,1	5,8	0,7	Balaniden
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	11	6,2	6,6	0,4	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	29	5,8	6,3	0,5	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	33	5,4	5,6	0,2	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	51	6,2	6,7	0,5	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	55	5,8	5,8	0	Hydrozoen
3a	05.11.98			m	r	57	5,2			Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	59	6	6,4	0,4	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	61	5,4	5,8	0,4	Hydrozoen
3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	67	5,7	6,2	0,5	Hydrozoen
3a	05.11.98			m	r	69	5,8			Hydrozoen
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	35	5,2	5,8	0,6	sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	38	3,5	5,3	1,8	sauber
9a	05.11.98	8/13/98	94	ok	g	45	4,1			sauber
9a	05.11.98			m	g	61	3,9			sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	62	5,1	6,2	1,1	sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	64	4,5	4,8	0,3	sauber
9a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	66	4			sauber
9a	05.11.98	8/13/98	94	ok	g	67	3,5			sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	68	4,7	5,5	0,8	sauber
9a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	69	5,2			sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	69	5,1	6	0,9	sauber
9a	05.11.98	8/13/98	94	ok	g	70	4,9			sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	71	4,7	6,3	1,6	sauber
9a	05.11.98	8/13/98	94	ok	g	74	3,2			sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	75	3,4	4,8	1,4	sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	77	5,3	6,4	1,1	sauber
9a	05.11.98	7/30/98	80	ok	g	78	4,1			sauber
9a	05.11.98	ü-lebt								

9a	05.11.98	10.01.98	143	ok	w	21	3,9												sauber
9a	05.11.98	10.01.98	143	ok	w	22	4,8												sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	23	5,1	5,7	0,6										sauber
9a	05.11.98	7/17/98	67	ok	w	27	4,2												sauber
9a	05.11.98	8/27/98	108	ok	w	41	4,4												sauber
9a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	43	4												sauber
9a	05.11.98			m	w	53	4,1												sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	54	3,1	4,8	1,7										sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	55	5,6	6,3	0,7										sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	56	3,7	4,9	1,2										sauber
9a	05.11.98	8/27/98	108	ok	w	68	5												sauber
9a	05.11.98			m	w	76	3,4												sauber
9a	05.11.98	6/17/98	37	ok	w	78	4,6												sauber
9a	05.11.98	09.10.98	122	ok	w	81	4,9												sauber
9a	05.11.98	7/17/98	67	ok	w	83	3,6												sauber
9a	05.11.98	8/13/98	94	ok	w	88	4,4												sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	96	4,9	5,5	0,6										sauber
9a	05.11.98	8/27/98	108	ok	w	97	4,4												sauber
9a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	99	2,9												sauber
9a	05.11.98	8/27/98	108	ok	r	8	5												Balaniden
9a	05.11.98	7/30/98	80	ok	r	14	4,5												Balaniden
9a	05.11.98	07.02.98	52	ok	r	26	5,1												Balaniden
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	34	5	6,3	1,3										Balaniden
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	38	4,7	6	1,3										Balaniden
9a	05.11.98	06.04.98	24	ok	r	46	4,7												Balaniden
9a	05.11.98	8/27/98	108	ok	r	64	4,9												Balaniden
9a	05.11.98	10.01.98	143	ok	r	78	5,4												Balaniden
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	88	4,9	6,1	1,2										Balaniden
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	98	5,7	6,4	0,7										Balaniden
9a	05.11.98	09.10.98	122	ok	r	1	5,5												Hydrozoen
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	43	6,1	7	0,9										Hydrozoen
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	49	5,7	6,4	0,7										Hydrozoen
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	67	4,5	5,9	1,4										Hydrozoen
9a	05.11.98	8/27/98	108	ok	r	71	5,2												Hydrozoen
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	81	5,9	6,2	0,3										Hydrozoen
9a	05.11.98			m	r	83	5,5												Hydrozoen
9a	05.11.98	7/30/98	80	ok	r	87	4												Hydrozoen
9a	05.11.98			m	r	89	6,1												Hydrozoen
9a	05.11.98	07.02.98	52	ok	r	93	5,6												Hydrozoen
9a	4/30/02			m	g	2	3,9												sauber
9a	05.01.02			m	g	4	4,6												sauber
9a	05.02.02	10.01.98	143	ok	g	5	3,8												sauber
9a	05.03.02	8/13/98	94	ok	g	6	3,5												sauber
9a	05.04.02	ü-lebt	149	ok	g	7	4,6	5,8	1,2										sauber
9a	05.05.02	ü-lebt	149	ok	g	8	3,6	5,1	1,5										sauber
9a	05.06.02	ü-lebt	149	ok	g	9	5,5	6,1	0,6										sauber
9a	05.07.02	ü-lebt	149	ok	g	10	5,7	6,5	0,8										sauber
9a	05.08.02	7/17/98	67	ok	g	11	4,2												sauber
9a	05.09.02	ü-lebt	149	ok	g	12	5	5,2	0,2										sauber
9a	05.10.02	ü-lebt	149	ok	g	13	4,5	5,5	1										sauber
9a	05.11.02			m	g	14	5,5												sauber
9a	05.12.02	ü-lebt	149	ok	g	23	5,1	5,4	0,3										sauber
9a	5/13/02	ü-lebt	149	ok	g	39	5,1	6,6	1,5										sauber
9a	5/14/02	ü-lebt	149	ok	g	71	3,5	5,7	2,2										sauber
9a	5/15/02	09.10.98	122	ok	g	74	4,5												sauber
9a	5/16/02	8/13/98	94	ok	g	75	4,1												sauber
9a	5/17/02	06.04.98	24	ok	g	78	3,6												sauber
9a	5/18/02	10.01.98	143	ok	g	79	4												sauber
9a	5/19/02	ü-lebt	149	ok	g	80	5,8	6,8	1										sauber
9a	5/20/02	ü-lebt	149	ok	g	81	4	5,7	1,7										sauber
9a	5/21/02	ü-lebt	149	ok	g	82	3,9	5,2	1,3										sauber
9a	5/22/02	10.01.98	143	ok	g	92	4,5												sauber
9a	5/23/02	ü-lebt	149	ok	g	93	5,2	5,4	0,2										sauber
9a	5/24/02	ü-lebt	149	ok	g	94	4,5	5,2	0,7										sauber
9a	5/25/02	ü-lebt	149	ok	g	95	4,5	5,4	0,9										sauber
9a	5/26/02			m	g	96	3,2												sauber
9a	5/27/02	8/13/98	94	ok	g	97	3,6												sauber
9a	5/28/02			m	g	98	2,9												sauber
9a	5/29/02			m	g	99	3,4												sauber
9a	5/30/02	ü-lebt	149	ok	r	0	5,3	6,6	1,3										Balaniden
9a	5/31/02	10.01.98	143	ok	r	32	5,6												Balaniden
9a	06.01.02	ü-lebt	149	ok	r	36	3,5	4,7	1,2										Balaniden
9a	06.02.02	ü-lebt	149	ok	r	56	5,2	6,5	1,3										Balaniden
9a	06.03.02	ü-lebt	149	ok	r	58	6	6,2	0,2										Balaniden
9a	06.04.02	ü-lebt	149	ok	r	70	4,9	6,1	1,2										Balaniden
9a	06.05.02	ü-lebt	149	ok	r	72	5,2	6,8	1,6										Balaniden
9a	06.06.02	8/13/98	94	ok	r	86	5,1												Balaniden
9a	06.07.02	ü-lebt	149	ok	r	90	6	6,8	0,8										Balaniden
9a	06.08.02	ü-lebt	149	ok	r	92	6,5	6,6	0,1										Balaniden
9a	06.09.02	ü-lebt	149	ok	r	5	6	7	1										Hydrozoen
9a	06.10.02	ü-lebt	149	ok	r	17	5	5,6	0,6										Hydrozoen
9a	06.11.02	ü-lebt	149	ok	r	55	5,2	5,3	0,1										Hydrozoen
9a	06.12.02	ü-lebt	149	ok	r	67	4,7	5,8	1,1										Hydrozoen
9a	6/13/02	ü-lebt	149	ok	r	69	6	6,5	0,5										Hydrozoen
9a	6/14/02	ü-lebt	149	ok	r	79	4,4	5,5	1,1										Hydrozoen
9a	6/15/02	ü-lebt	149	ok	r	83	5,3	6,4	1,1										Hydrozoen
9a	6/16/02	ü-lebt	149	ok	r	85	5,2	6,4	1,2										Hydrozoen
9a	6/17/02	ü-lebt	149	ok	r	91	3,4	4,8	1,4										Hydrozoen
9a	6/18/02	ü-lebt	149	ok	r	99	6	6,4	0,4										Hydrozoen
9a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	6	3												sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	7	3,4	4,8	1,4										sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	11	4,3	5,9	1,6										sauber

9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	12	4,8	5,3	0,5										sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	13	3,4	5,9	2,5										sauber
9a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	16	3,1												sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	19	3,3	4,9	1,6										sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	21	4,5	5,2	0,7										sauber
9a	05.11.98			m	g	23	3,9												sauber
9a	05.11.98			m	g	23	3,2												sauber
9a	05.11.98	07.02.98	52	ok	g	25	2,6												sauber
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	28</													

9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	45	5,5	5,8	0,3	Hydrozoen
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	51	5,8	6,5	0,7	Hydrozoen
9a	05.11.98			m	r	61	6			Hydrozoen
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	63	6,2	7,1	0,9	Hydrozoen
9a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	89	5,9	6	0,1	Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	1	4,6	6,2	1,6	sauber
1c3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	2	3,9			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	3	5,2			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	4	3	4,9	1,9	sauber
1c3a	05.11.98	8/13/98	94	ok	g	6	2,8			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	7	3,4	4,1	0,7	sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	9	3,5			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	10	3,5	5,1	1,6	sauber
1c3a	05.11.98			m	g	11	4,9			sauber
1c3a	05.11.98			m	g	11	4,5			sauber
1c3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	12	4,3			sauber
1c3a	05.11.98			m	g	13	3,2			sauber
1c3a	05.11.98			m	g	18	3,4			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	20	2	4,6	2,6	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	23	3,2	4,8	1,6	sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	24	3,8			sauber
1c3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	25	5,1			sauber
1c3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	g	26	3,1			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	27	2,7	4,4	1,7	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	33	3,4	5,5	2,1	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	34	5,5	6,2	0,7	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	35	2,5	5,5	3	sauber
1c3a	05.11.98	7/30/98	80	ok	g	37	3,3			sauber
1c3a	05.11.98			m	g	38	3			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	38	4	5,6	1,6	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	39	3,5	5,3	1,8	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	41	3,7	4,5	0,8	sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	75	5,1			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	80	4,5	5,5	1	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	95	3,5	5,2	1,7	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	2	4,1	5,1	1	Balaniden
1c3a	05.11.98			m	g	4	4,6			Balaniden
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	10	5,6	6,1	0,5	Balaniden
1c3a	05.11.98			m	g	28	4,4			Balaniden
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	30	5			Balaniden
1c3a	05.11.98	7/17/98	67	ok	g	50	4,7			Balaniden
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	54	5,5	6,5	1	Balaniden
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	58	6,2	6,9	0,7	Balaniden
1c3a	05.11.98			m	g	64	3,5			Balaniden
1c3a	05.11.98			m	g	66	5,1			Balaniden
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	3	4,8	5,3	0,5	Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	11	5,6	5,7	0,1	Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	15	6	6,9	0,9	Hydrozoen
1c3a	05.11.98			m	r	19	5,5			Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	21	5,5	5,8	0,3	Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	47	4,3	5,5	1,2	Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	57	4,8	5,5	0,7	Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	63	5,5	5,6	0,1	Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	77	6,1	7	0,9	Hydrozoen
1c3a	05.11.98			m	r	85	5,2			Hydrozoen
1c3a	05.11.98	7/30/98	80	ok	g	1	5			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	2	4			sauber
1c3a	05.11.98	8/13/98	94	ok	g	3	5,2			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	4	5,5	5,6	0,1	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	5	4,3	5,3	1	sauber
1c3a	05.11.98	6/17/98	37	ok	g	7	5,5			sauber
1c3a	05.11.98	7/17/98	67	ok	g	8	5,5			sauber
1c3a	05.11.98	6/17/98	37	ok	g	9	2,8			sauber
1c3a	05.11.98	07.02.98	52	ok	g	10	4			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	11	3,2	4,2	1	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	12	4,4	5,1	0,7	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	13	5	5,1	0,1	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	14	4,8	5,6	0,8	sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	15	6			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	15	5,4	5,6	0,2	sauber
1c3a	05.11.98	09.10.98	122	ok	g	16	3,7			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	17	5,6	6,1	0,5	sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	18	5,5			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	19	5,1	6,1	1	sauber
1c3a	05.11.98	8/13/98	94	ok	g	20	4,5			sauber
1c3a	05.11.98	8/13/98	94	ok	g	21	4,3			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	26	4,5	5,1	0,6	sauber
1c3a	05.11.98	6/17/98	37	ok	g	27	5,3			sauber
1c3a	05.11.98			m	g	36	3,7			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	37	4,8	5,1	0,3	sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	38	3,4	4	0,6	sauber
1c3a	05.11.98			m	g	40	5,5			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	g	43	5,7			sauber
1c3a	05.11.98			m	g	56	4,8			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	96	4,5	5	0,5	sauber
1c3a	05.11.98	7/17/98	67	ok	r	2	4,5			Balaniden
1c3a	05.11.98	7/30/98	80	ok	r	14	3,6			Balaniden
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	28	4,7	5,8	1,1	Balaniden
1c3a	05.11.98	07.02.98	52	ok	r	34	4,1			Balaniden
1c3a	05.11.98			m	r	38	4,3			Balaniden
1c3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	r	42	4,1			Balaniden
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	62	3,8	4,9	1,1	Balaniden

1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	72	4,9	5,2	0,3	Balaniden
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	92	4,5	5,9	1,4	Balaniden
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	94	5,4	6,4	1	Balaniden
1c3a	05.11.98			m	r	7	4,8			Hydrozoen
1c3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	r	13	6			Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	33	5,6	6	0,4	Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	35	5,8	6,5	0,7	Hydrozoen
1c3a	05.11.98			m	r	49	6,3			Hydrozoen
1c3a	05.11.98			m	r	51	6,4			Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	53	4,9	5,1	0,2	Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	61	4,6	5,3	0,7	Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	71	5,1	6,2	1,1	Hydrozoen
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	79	3,6	4,7	1,1	Hydrozoen
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	1	4			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	2	4,4	6,1	1,7	sauber
1c3a	05.11.98	6/17/98	37	ok	w	3	3,7			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	3	3,9			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	4	4,7			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	4	3,3			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	5	5,6			sauber
1c3a	05.11.98	6/17/98	37	ok	w	5	4,3			sauber
1c3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	w	8	4,2			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	9	3,9			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	11	4,4			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	13	4,7			sauber
1c3a	05.11.98			m	w	13	4			sauber
1c3a	05.11.98	07.02.98	52	ok	w	16	4,2			sauber
1c3a	05.11.98	10.01.98	143	ok	w	17	4,7			sauber
1c3a	05.11.98			m	w	22	5,1			sauber
1c3a	05.11.98			m	w	28	5,2			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	29	4,2	5,9	1,7	sauber
1c3a	05.11.98	07.02.98	52	ok	w	33	3,8			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	38	4	5,2	1,2	sauber
1c3a	05.11.98	6/17/98	37	ok	w	41	4,8			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	42	4			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	43	4,2			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	56	5,2			sauber
1c3a	05.11.98			m	w	86	3,4			sauber
1c3a	05.11.98	6/17/98	37	ok	w	88	3,8			sauber
1c3a	05.11.98			m	w	89	2,8			sauber
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	w	94	4,3			sauber
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	97	4,4	5,9	1,5	sauber
1c3a	05.11.98	07.02.98	52	ok	w	99	3,6			sauber
1c3a	05.11.98	6/17/98	37	ok	r	8	5,1			Balaniden
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	10	5,2	5,8	0,6	Balaniden
1c3a	05.11.98	6/17/98	37	ok	r	20	4,1			Balaniden
1c3a	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	28	4,6	5,6	1	Balaniden
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok	r	32	3,8			Balaniden
1c3a	05.11.98	06.04.98	24	ok						





leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	87	4,6	5	0,4	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	95	5,8	6,4	0,6	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	97	4,7	5,2	0,5	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	9	3,3	5,3	2	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	12	3	4,6	1,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	20	5,1	5,7	0,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	21	3,3	4,5	1,2	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	21	3,2	5,8	2,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	22	4,6	5,6	1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	27	4,6	5,6	1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	28	5,6	6,3	0,7	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	32	5	6	1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	35	3,6	4,7	1,1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	40	3,2	5	1,8	sauber
leer	05.11.98		m	w	45	3,6				sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	49	4,4	6,1	1,7	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	50	5	5,6	0,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	56	3,1	4,9	1,8	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	58	5,1	5,8	0,7	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	61	5,2	6,2	1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	63	3,1	4,6	1,5	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	69	5,5	5,7	0,2	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	74	3,8	4,8	1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	77	4,4	6	1,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	79	3,5	5,6	2,1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	81	4,2	5,4	1,2	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	83	5	5,6	0,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	87	3,3	4,9	1,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	89	3	4,7	1,7	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	90	4,1	5,4	1,3	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	93	4,4	5,2	0,8	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	96	3,2	4,6	1,4	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	99	4,4	6	1,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	22	3,3	5,5	2,2	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	54	4,8	5,6	0,8	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	68	5,3	5,5	0,2	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	72	6	6,8	0,8	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	74	4,2	5,7	1,5	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	78	4,8	6,1	1,3	Balaniden
leer	05.11.98		m	r	82	4,6				Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	90	5,4	6	0,6	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	92	4,2	5,6	1,4	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	94	4,8	5,4	0,6	Balaniden
leer	05.11.98		m	r	7	3,3				Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	17	4,3	5,6	1,3	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	29	5,8	6,4	0,6	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	41	3	4,3	1,3	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	45	5,5	5,6	0,1	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	53	5,9	6	0,1	Hydrozoen
leer	05.11.98		m	r	57	6,3				Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	71	6,2	7,1	0,9	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	75	3,8	5,4	1,6	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	83	5,2	5,9	0,7	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	1	3,6	5	1,4	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	2	5	5,5	0,5	sauber
leer	05.11.98		m	g	3	2,9				sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	6	3,9	4,9	1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	9	4,1	5,6	1,5	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	10	3,5	4,4	0,9	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	14	5,5	6,1	0,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	14	4,6	5,6	1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	18	4,9	6	1,1	sauber
leer	05.11.98		m	g	23	3				sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	26	2,6	4,5	1,9	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	27	4,7	5,1	0,4	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	30	5,1	6,2	1,1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	34	3,2	5,1	1,9	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	39	5	5,7	0,7	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	40	4,2	5,1	0,9	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	49	3,6	5,4	1,8	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	50	5,1	5,7	0,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	51	4,2	5,2	1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	54	3,5	5,2	1,7	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	56	3,9	5,4	1,5	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	57	3,6	5,2	1,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	58	4,9	6,3	1,4	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	59	4,1	4,6	0,5	sauber
leer	05.11.98		m	g	64	3,1				sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	65	4	5,2	1,2	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	79	3,8	5,4	1,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	89	3,5	5,4	1,9	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	90	3,6	5,5	1,9	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	99	3,7	5,7	2	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	36	5,2	5,8	0,6	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	40	5	6,2	1,2	Balaniden
leer	05.11.98		m	r	44	5,4				Balaniden
leer	05.11.98		m	r	48	4				Balaniden
leer	05.11.98		m	r	54	4,9				Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	62	3,5	5,5	2	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	84	5,5	5,8	0,3	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	90	5,2	6,2	1	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	96	5,1	6,3	1,2	Balaniden

leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	98	5,4	6,7	1,3	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	1	3,4	5,4	2	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	27	6	6,3	0,3	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	31	5	6	1	Hydrozoen
leer	05.11.98		m	r	35	5,6				Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	39	4,8	5,9	1,1	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	41	6	6,3	0,3	Hydrozoen
leer	05.11.98		m	r	47	5,8				Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	57	5,8	5,8	0	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	75	5,1	5,4	0,3	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	91	5	6,4	1,4	Hydrozoen
leer	05.11.98		m	g	1	3,9				sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	3	4,8	6	1,2	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	4	4,5	4,9	0,4	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	5	3,7	4,8	1,1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	6	5	5,5	0,5	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	7	5	6,2	1,2	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	14	4,3	4,4	0,1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	17	5,6	5,8	0,2	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	19	3,6	5,3	1,7	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	22	4	4,2	0,2	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	28	4,3	5,1	0,8	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	29	4,8	5,6	0,8	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	31	5,8	6,3	0,5	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	35	3,8	4,5	0,7	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	38	4,4	5,4	1	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	41	3,8	5,5	1,7	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	42	3,5	4,9	1,4	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	44	3,8	5,1	1,3	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	45	4,4	4,9	0,5	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	46	5,5	5,7	0,2	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	47	5	5,9	0,9	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	48	3,7	5,2	1,5	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	49	3,7	5	1,3	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	51	5,5	6,1	0,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	52	3,9	5,6	1,7	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	54	4	5,5	1,5	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	56	5,5	5,5	0	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	58	4,5	5,1	0,6	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	59	4,8	5,8	1	sauber
leer	05.11.98	7/17/98			67	ok	q	66	5	sauber
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	12	4	5,5	1,5	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	20	3,8	5,2	1,4	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	48	4,3	5,1	0,8	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	58	5,2	5,9	0,7	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	68	3,7	5,2	1,5	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	74	4,6	5,9	1,3	Balaniden
leer	05.11.98		m	r	82					

leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	20	3,9	5,1	1,2	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	24	3,7	5,5	1,8	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	30	4,6	5,4	0,8	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	32	4,9	6,3	1,4	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	44	4,9	6,3	1,4	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	56	5,3	6,4	1,1	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	70	6,2	7,1	0,9	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	74	4,8	5,8	1	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	78	4,9	5,4	0,5	Balaniden
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	5	4,8	5,9	1,1	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	7	6,1	6,4	0,3	Hydrozoen
leer	05.11.98			m	r	9	4,8			Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	33	5,6	6,9	1,3	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	35	5,4	5,8	0,4	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	41	5,2	6	0,8	Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	43	5,2	5,5	0,3	Hydrozoen
leer	05.11.98			m	r	47	5,6			Hydrozoen
leer	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	63	5,3	5,5	0,2	Hydrozoen
leer	05.11.98			m	r	89	5,3			Hydrozoen
kontr	05.11.98			m	g	3	4			sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	5	3,2	5,4	2,2	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	8	4,7	6,3	1,6	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	14	2,8	5,6	2,8	sauber
kontr	05.11.98	07.02.98	52	ok	q	15	3,1			sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	15	4,9	5,6	0,7	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	16	4,6	6,5	1,9	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	17	3,1	5	1,9	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	18	5,8	7	1,2	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	20	4,6	6,3	1,7	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	21	4,3	6,3	2	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	22	2,7	5,5	2,8	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	23	4,8	6,4	1,6	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	27	4,3	6,2	1,9	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	28	5,2	6,5	1,3	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	30	3,2	5,3	2,1	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	32	3,6	5,6	2	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	34	3,7	5,8	2,1	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	35	4,7	6,1	1,4	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	36	3,5	5,9	2,4	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	37	3,4	5	1,6	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	45	5,4	6,1	0,7	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	49	3,2	5,7	2,5	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	50	3,2	4,3	1,1	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	58	5,1	6,3	1,2	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	76	5,2	6,1	0,9	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	81	5,6	6,6	1	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	82	3,8	6,4	2,6	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	89	2,6	4,9	2,3	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	90	5,2	5,9	0,7	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	6	4,7	6	1,3	Balaniden
kontr	05.11.98			m	r	12	4,8			Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	14	5,7	6,5	0,8	Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	16	3,9	5	1,1	Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	22	5,7	6,8	1,1	Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	34	5,8	6,4	0,6	Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	36	4,7	6,2	1,5	Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	46	5,4	6,1	0,7	Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	48	4,6	6,3	1,7	Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	50	5,2	6,9	1,7	Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	1	5,5	5,6	0,1	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	7	6,1	6,8	0,7	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	9	5,3	6,7	1,4	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	13	5,2	6,1	0,9	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	25	4,8	5,9	1,1	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	33	5,5	6,8	1,3	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	47	5	6,7	1,7	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	65	6,3	6,3	0	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	75	4,2	6,4	2,2	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	89	6	6,6	0,6	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	4	3,5	6,2	2,7	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	6	3,6	6	2,4	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	11	4,5	5,6	1,1	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	12	4,4	6,2	1,8	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	13	5,6	6,4	0,8	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	16	3,7	5,1	1,4	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	19	3,8	6	2,2	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	23	3,2	5,1	1,9	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	25	2,7	2,7	0	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	26	3	4,9	1,9	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	28	3,5	5,7	2,2	sauber
kontr	05.11.98	10.01.98	143	ok	w	30	3,9			sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	33	3,8	6	2,2	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	34	3,8	5,6	1,8	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	44	5,1	7,1	2	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	46	4,6	6	1,4	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	48	3,2	5,4	2,2	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	51	4,2	6	1,8	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	52	3,7	5,4	1,7	sauber
kontr	05.11.98	07.02.98	52	ok	w	65	5,8			sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	67	3,9	6	2,1	sauber
kontr	05.11.98			m	w	70	3,8			sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	74	4,5	5,6	1,1	sauber

kontr	05.11.98	09.10.98	122	ok	w	81	5,4			sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	82	4,6	5,8	1,2	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	87	3,9	5,3	1,4	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	91	5,2	6	0,8	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	93	5	5,4	0,4	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	97	3,6	4,8	1,2	sauber
kontr	05.11.98			m	w	98	2,9			sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	2	4,9	5,7	0,8	Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	4	4,5	6,4	1,9	Balaniden
kontr	05.11.98	8/13/98	94	ok	r	16	5,7			Balaniden
kontr	05.11.98	09.10.98	122	ok	r	20	4,4			Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	22	4,9	5,8	0,9	Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	26	4,8	6,2	1,4	Balaniden
kontr	05.11.98			m	r	30	4,9			Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	36	5,9	6,7	0,8	Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	46	5,1	6,6	1,5	Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	58	3,5			Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	51	3,2	5,7	2,5	Hydrozoen
kontr	05.11.98			m	r	59	5			Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	67	3,9	4,1	0,2	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	71	4,6	5,8	1,2	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	73	5,6	6,3	0,7	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	85	5,7	6	0,3	Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	93	6,1	6,4	0,3	Hydrozoen
kontr	05.11.98			m	r	97	4,2			Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	99	4,2	6,3	2,1	Hydrozoen
kontr	05.11.98			m						Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	10	3,8	5,7	1,9	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	23	5,5	6,2	0,7	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	25	4,1	5,3	1,2	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	26	5,2	5,6	0,4	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	29	4,2	6,2	2	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	30	3,5	5,1	1,6	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	38	5,1	5,7	0,6	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	39	5,8	6,1	0,3	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	41	3,5	6,4	2,9	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	42	5,1	6,1	1	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	43	4,1	5,4	1,3	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	49	4	5,3	1,3	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	55	4,5	5,8	1,3	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	57	4,7	6,6	1,9	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	60	4	6,3	2,3	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	67	2,7	5,1	2,4	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	70	4,8	6,2	1,4	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	71	2,9	4,5	1,6	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	73	5,1	6,8	1,7	sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	78	3,2	4,8	1,6	sauber
kontr										

kontr	05.11.98			m	q	70	4,3												sauber
kontr	05.11.98			m	g	72	4,5												sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	73	3,1	4,7	1,6										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	76	4,9	6,4	1,5										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	77	3,8	5,7	1,9										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	83	5,2	7,1	1,9										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	84	4,4	6,1	1,7										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	85	4,5	6,3	1,8										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	86	4,8	6,1	1,3										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	87	4,2	5,6	1,4										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	88	3,2	4,7	1,5										sauber
kontr	05.11.98			m	g	89	5,1												sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	90	4,4	6,3	1,9										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	91	5	5,5	0,5										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	99	5,2	6,3	1,1										sauber
kontr	05.11.98			m	r	4	5,9												Balaniden
kontr	05.11.98			m	r	8	4,5												Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	12	4,2	5,7	1,5										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	14	3,2	5,3	2,1										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	16	3,7	5,2	1,5										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	18	5,7	5,9	0,2										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	20	4,8	6,3	1,5										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	22	4,8	6,2	1,4										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	24	5,2	6,6	1,4										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	26	6,1	7,3	1,2										Balaniden
kontr	05.11.98			m	r	25	5												Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	27	4,3	5,3	1										Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	31	6	7,4	1,4										Hydrozoen
kontr	05.11.98			m	r	35	5,4												Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	37	3,8	4,3	0,5										Hydrozoen
kontr	05.11.98			m	r	39	4,3												Hydrozoen
kontr	05.11.98			m	r	41	5,1												Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	43	5,5	6,7	1,2										Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	49	6,4	6,6	0,2										Hydrozoen
kontr	05.11.98			m	r	51	5,7												Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	1	5,4	5,8	0,4										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	5	4,2	5,3	1,1										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	7	2,6	4,6	2										sauber
kontr	05.11.98			m	w	8	2,9												sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	9	2,9	4,9	2										sauber
kontr	05.11.98			m	w	10	3												sauber
kontr	05.11.98			m	w	14	5,5												sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	15	3,6	5,1	1,5										sauber

kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	16	3,2	5,7	2,5										sauber
kontr	05.11.98	7/17/98	67	ok	w	20	3,1												sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	25	4,4	5,5	1,1										sauber
kontr	05.11.98			m	w	30	2,9												sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	39	4,1	5,5	1,4										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	39	5	6,4	1,4										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	42	2,9	5,5	2,6										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	44	3,5	5,9	2,4										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	50	5,4	5,7	0,3										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	51	3,2	4,9	1,7										sauber
kontr	05.11.98			m	w	52	3,7												sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	60	5,2	6,9	1,7										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	63	3,9	5,7	1,8										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	64	4,4	6	1,6										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	65	5,2	7	1,8										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	66	2,7	5,1	2,4										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	71	5	5,7	0,7										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	79	4	5,5	1,5										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	89	3	4,8	1,8										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	95	3,6	6,2	2,6										sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	w	97	3,9	5,7	1,8										sauber
kontr	05.11.98			m	w	98	3,1												sauber
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	4	4,9	6	1,1										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	22	5,2	6,3	1,1										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	q	24	5,6	6,8	1,2										Balaniden
kontr	05.11.98	8/27/98	108	ok	q	28	6												Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	32	5,6	6,6	1										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	34	4,9	6,2	1,3										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	40	4,7	6,1	1,4										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	44	4,9	6,7	1,8										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	56	5,3	6,3	1										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	g	68	5	5,8	0,8										Balaniden
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	27	5,2	5,9	0,7										Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	37	6	7,2	1,2										Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	45	6	7	1										Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	63	6,1	7	0,9										Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	65	6	7	1										Hydrozoen
kontr	05.11.98			m	r	69	5,3												Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	77	4,7	5,7	1										Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	79	5,5	6,9	1,4										Hydrozoen
kontr	05.11.98			m	r	81	5,2												Hydrozoen
kontr	05.11.98	ü-lebt	149	ok	r	89	5,9	6,5	0,6										Hydrozoen