

Vorkommen, Populationsentwicklung, Ursache fleckenhafter Besiedlung
und Fortpflanzungsbiologie von Foraminiferen in Salzwiesen und
Flachwasser der Nord- und Ostseeküste Schleswig - Holsteins

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Mathematisch - Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Christian - Albrechts - Universität

zu Kiel

vorgelegt von

Gunnar Lehmann

Kiel

2000

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	1
2 Untersuchungsgebiete	7
2.1 Hauptuntersuchungsgebiet 1, „Bottsand“, Ostküste Schleswig-Holsteins	7
2.2 Hauptuntersuchungsgebiet 2, „Halebüll“, Westküste Schleswig-Holsteins	8
2.3 „Süderhafen“, Westküste Schleswig-Holsteins	9
2.4 „Heden“, Schweden, Gullmarfjordgebiet	10
2.5 „Store Sjørup“, Dänemark, Ostküste Jütlands	10
3 Material und Methodik	17
3.1 Entnahme der Sedimentproben	17
3.2 Aufbereitung der Proben	19
3.3 Auswertung des fixierten Materials	21
3.4 Hälterung und Aufzucht	21
4 Ergebnisse	23
4.1 Wassergehalte und Temperaturen im Sediment der Salzwiese „Halebüll“	23
4.1.1 Bodenwassergehalt	23
4.1.2 Temperaturen	24
4.2 Artenzusammensetzungen in den Untersuchungsgebieten - Übersicht	25
4.3 Artengemeinschaften und Siedlungsdichten in der Salzwiese „Halebüll“	26
4.3.1 Artengemeinschaften	26
4.3.2 Siedlungsdichten	29
4.4 Artengemeinschaften und Siedlungsdichten im „Bottsand“	33
4.4.1 Lagune	34
4.4.2 Vegetationszone	35
4.4.3 Vertikalverteilung	41

4.5 Gehäusegrößenvariationen im zeitlichen Verlauf	44
4.5.1 <i>Elphidium williamsoni</i> : Vergleich zwischen „Bottsand“-Lagune und „Halebüll“ ..	44
4.5.2 Gehäusegrößenvariation in „Halebüll“ im Jahresverlauf	46
4.5.3 Gehäusegrößenvariation in 25 cm ² -Probenquadraten	50
4.6 Variation der Gehäusegröße und Fleckenhaftigkeit auf kleinster Fläche	53
4.6.1 Einführende Anmerkungen und Übersicht über die 25 cm ² -Probenflächen	53
4.6.2 Variation der Gehäusegröße auf kleinster Fläche	57
4.7 Ortsabhängige Unterschiede in der Gehäusegröße im „Bottsand“	73
4.8 <i>Elphidium williamsoni</i>: Lebendbeobachtungen und Kulturversuche	75
4.8.1 Beobachtungen an Vielteilungen.....	75
4.8.2 Messungen an den F ₁ -Generationen.....	80
4.8.3 Wachstum der F ₁ -Generationen	82
4.8.4 Mortalität.....	82
4.8.5 Kammerbauraten ganzer Klone.....	86
4.8.6 Größenzunahme und Kammerbauraten einzelner Individuen.....	88
4.9 Proloculusdurchmesser häufiger Salzwiesenarten verschiedener Herkunft	91
4.10 Beobachtungen und weitere Untersuchungen an einzelnen Arten	100
<i>Ammotium salsum</i>	100
<i>Arenoparrella mexicana</i>	102
<i>Balticammia pseudomacrescens</i>	105
<i>Cornuspira involvens</i>	106
<i>Elphidium williamsoni</i>	106
<i>Haplophragmoides manilaensis</i>	107
<i>Haplophragmoides wilberti</i>	108
<i>Jadammina macrescens</i>	109
<i>Labrospira jeffreysii</i>	112
<i>Micatuba flexilis</i>	113
<i>Miliammia fusca</i>	115
<i>Ovammia opaca</i>	117
<i>Ovammia</i> sp.....	118
<i>Polysaccammia ipohalina</i>	118
<i>Psammosphaera</i> sp.	119
<i>Siphotrochammia lobata</i>	121
<i>Tiphotrocha comprimata</i>	121
<i>Triloculina oblonga</i>	121
<i>Trochammia inflata</i>	123
<i>Trochamminita irregularis</i>	125
4.11 Systematik, Morphologie und Vorkommen der Arten	126

Zeichnungen und Farbtafeln	144
5 Diskussion	156
5.1 Artenspektren und -verteilung in amerikanischen Untersuchungsgebieten im Vergleich zu eigenen Ergebnissen	156
5.1.1 „Halebüll“	157
5.1.2 „Bottsand“	159
5.2 Ursachen räumlicher Besiedlungsunterschiede in Abhängigkeit von der Distanz	160
5.2.1 Unterschiede in der Artenzusammensetzung auf geographischem Niveau	160
5.2.2 Ursachen von Siedlungsunterschieden auf engerem und engstem Raum	162
5.3 Möglichkeiten der Besiedlung von Salzwiesenbiotopen	166
5.3.1 Weiträumige Besiedlung über größere Distanzen.....	166
5.3.2 Besiedlung von Salzwiese zu Salzwiese - Transport über kleinere Strecken	168
5.4 Salzwiesenarten als Indikatoren zur Bestimmung früherer Meeresspiegelhöhen	170
5.5 Vertikalverteilung in zwei unterschiedlichen Habitaten des „Bottsand“	173
5.6 Ursachen hoher Anteile leerer Gehäuse an der Gesamtf fauna im „Bottsand“	174
5.7 Zeitliche Variabilität in Artenzusammensetzung und Gehäusegröße	176
5.7.1 Zeitliche Änderungen in der Artenzusammensetzung in „Halebüll“	176
5.7.2 Zeitliche Variationen in der Gehäusegröße von „Halebüll“-Populationen	178
5.8 Ortsabhängige Größenunterschiede einzelner Arten im „Bottsand“	180
5.9 Analysen der Proloculusdurchmesser	182
5.10 Fleckenhaftigkeit im Zentimeterbereich	189
5.11 <i>Elphidium williamsoni</i>	192
6 Zusammenfassung	194
7 Literatur	203

Danksagung

Lebenslauf

1 Einleitung

Mit dem Beginn der Zellforschung in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts erschienen auch die ersten Arbeiten über Foraminiferen von bedeutenden Pionieren der Foraminiferenforschung wie D'ORBIGNY, BRADY und CUSHMAN. Neben einer Fülle von sorgfältigen Erstbeschreibungen lieferten sie auch Aussagen über das Vorkommen in den gewählten Untersuchungsgebieten (LE CALVEZ 1974, ADAMS 1978, TODD 1976). Jene Arbeiten haben jedoch eher den Charakter von reinen Bestandsaufnahmen. Aussagen über das Beziehungsgefüge zwischen einer Artengemeinschaft und ihrer biotischen oder abiotischen Umwelt folgten später. Erst in den letzten Jahren des 19. Jahrhunderts wurde in einer Periode entwicklungsgeschichtlicher Forschung begonnen, auch biologischen Fragestellungen nachzugehen. So wurde der Generationswechsel der Foraminiferen etwa gleichzeitig von dem deutschen Zoologen SCHAUDINN (1895) und dem Engländer LISTER (1896) an *Elphidium crispum* entdeckt. Auch die Erforschung der Gehäusebaupläne der Foraminiferen stand im Mittelpunkt vieler Untersuchungen. In zahlreichen Veröffentlichungen beschäftigte sich zunächst SCHLUMBERGER (1893), und viele Jahre später auch RHUMBLER (1936) mit den unterschiedlichen und oft komplizierten Möglichkeiten der Kammeranordnung der Porzellanschaler. Weitere Forschungen über biologische Fragen und ökologische Zusammenhänge unternahm man erst viele Jahrzehnte später.

Zunächst entdeckte man, daß von den etwa 10000 rezenten Foraminiferenarten nur ein kleiner Anteil, ungefähr 0,4 Prozent, planktonisch im Pelagial der Weltmeere aller Klimate leben (BRADY 1894, MURRAY & PENARD 1891). Ein etwa gleicher Anteil von Arten mit gemeinsamen morphologischen, physiologischen und ökologischen Merkmalen umfaßt die Großforaminiferen. Sie eint der Besitz kompliziert gebauter, bis zu mehrere Zentimeter großer Kalkgehäuse, endosymbiontischer Algen verschiedener Klassen und das ausschließliche Vorkommen in tropischen Flachmeeren aufgrund des ganzjährig hohen Licht- und Temperaturbedarfs (MYERS 1943a; ROSS 1979; HALLOCK 1985; RÖTTGER 1976, 1978, 1995; HOHENEGGER 1999). Unter der großen Zahl der verbleibenden Arten haben es weltweit ebenfalls kaum 40 geschafft, ausschließlich küstennächste Lebensräume zu besiedeln, besonders solche Gebiete, die aufgrund besonderer Umweltfaktoren extreme Biotope darstellen. Diese Lebensräume, wie Wattenmeere, flache Lagunen und vor allem Salzwiesen, zeichnen sich durch stark schwankenden Salzgehalt bis zur fast völligen Aussüßung durch längere Regenfälle, große Temperaturschwankungen im Tages- und Jahresverlauf, und einen

sich ständig ändernden Wassergehalt des Bodens bis hin zu fast vollständiger Austrocknung aus.

Nach Entdeckung einiger bedeutender, oft weltweit verbreiteter Charakterarten in den dreißiger und vierziger Jahren (BARTEINSTEIN & BRANDT 1938, CUSHMAN & BRÖNNIMANN 1948, u.a.), begann man nach dem Zweiten Weltkrieg, vor allem in nord- und mittelamerikanischen Küstensalzwiesen mit zahlreichen Studien ökologischer Zielsetzungen. Erste Ansätze in dieser Richtung lieferte eine Arbeit von PHLEGER & WALTON 1950. Die Autoren untersuchten an der amerikanischen Ostküste einen kleinen Küstenabschnitt und fanden in den zwei aneinandergrenzenden Küstenbiotopen, Litoral und Salzwiese, unterschiedliche, aber charakteristische Lebensgemeinschaften von Foraminiferen. Sie korrelierten Umweltparameter wie Wassertiefe, Sedimentbeschaffenheit, Salzgehalt und Wassertemperatur mit den Lebensgemeinschaften und der Siedlungsdichte einiger Arten. Untersuchungen ganz ähnlicher Zielsetzung und im gleichen geographischen Raum führten PARKER & ATHEARN 1959 durch. Sie entnahmen ihre Proben innerhalb einer Salzwiese jedoch nicht nur einmalig, sondern in zweimonatigen Abständen im Verlauf eines Jahres. Sie stellten Beziehungen zwischen der Jahreszeit und der Populationsdichte lebender Arten her und nahmen für jede Probenentnahmestation die dortige Artenverteilung auf.

Ein anderes Ziel verfolgten SCOTT und MEDIOLI 1980, die eine Salzwiese in Neu-Schottland untersuchten, in der sie entlang mehrerer senkrecht zur Küstenlinie verlaufenden Transekte, Sedimentproben entnahmen. Ausdehnung und Grenzen bestimmter Foraminiferengemeinschaften sollten genau lokalisiert werden und auf mögliche Übereinstimmung in bezug auf die vorhandene Zonierung der Pflanzengesellschaften überprüft werden. Ihre Studien ergaben, daß es entsprechend der vertikalen Zonierung bzw. Höhenlageänderung in der Salzwiese ausgeprägte Artengemeinschaften gibt, deren Arten aufgrund der Erhaltungsfähigkeit ihrer Gehäuse als Indikatoren geeignet erschienen, um Aussagen über nacheiszeitliche Meeresspiegelschwankungen machen zu können. Dieses Ergebnis gab Anlaß zu intensiveren Forschungen zu diesem Thema, die besonders erst in jüngster Zeit dort wieder aufgenommen wurden (GOLDSTEIN 1988, GOLDSTEIN & Harben.1993, DE RIJK & TROELSTRA 1997). Bezüglich des Artenspektrums verglichen SCOTT und MEDIOLI ihre Ergebnisse mit den Resultaten anderer amerikanischer Autoren, darunter mit einer Arbeit von PHLEGER, der neben den Engländern HAYNES & DOBSON, sowie dem Deutschen LUTZE als einer der ersten Salzwiesen auch in Europa untersuchte.

HAYNES & DOBSON (1969) ermittelten in dem ausgedehnten, mit Halophyten bedeckten Mündungsgebiet des Dovey an der westenglischen Küste im wesentlichen eine ähnliche

Artenzusammensetzung wie sie in den meisten nord- und mittelamerikanischen Küsten nachgewiesen wurde. Weitere Arbeiten in englischen Küstenbiotopen wurden vorwiegend von MURRAY et al. initiiert (z.B. MURRAY 1968a, 1980, ALVE & MURRAY 1994). Hierbei standen aber kleinere Meeresarme, Buchten und offene Wattflächen in Ästuaren im Vordergrund. MURRAY fand 1968 im „Christchurch Harbour“ (gegenüber der Isle of Wight) heraus, daß jahreszeitliche Besiedlungsdichten in erster Linie an den Wechsel von Temperatur und Salzgehalt gekoppelt sind. ALVE beprobte 1992 eine Ästuar-Wattfläche in der Nähe von Southampton, fand drei dominante Arten und stellte fest, daß die Biomasse dieser Arten ein Frühjahrsmaximum aufweist, welches parallel zu Biomassemaximum einiger Diatomeen und Cyanobakterien verläuft.

PHLEGER (1970) beprobte in mehreren südholändischen Salzwiesen zwei Pflanzenassoziationen und konnte diesen ebenfalls eine charakteristische Foraminiferenfauna zuordnen. Besonders umfangreiches Probenmaterial aus mehreren nordholändischen Salzwiesen der Ooster- und Westerschelde bearbeitete HOFKER (1977). Die von ihm gefundenen Lebensgemeinschaften werden aber zu einem überwiegenden Teil von toten Foraminiferen repräsentiert, da viele Arten nicht oder nur in geringen Anteilen lebend gefunden wurden. Zahlenangaben über Lebend-Tot-Anteile fehlen leider. Eine der ersten Arbeiten über die Foraminiferen-Fauna der deutschen Bucht verfaßten BARTENSTEIN & BRANDT 1938, die das Jadegebiet untersuchten. Sie beschrieben erstmals eine neue, für Brackwasserlebensräume typische Foraminiferenart (*Jadammina polystoma*) und stellten der „meerischen“ Foraminiferenfauna eine „brackische“ gegenüber. Hierfür wurden jedoch lediglich leere Gehäuse, also tote Foraminiferen, herangezogen.

Einige der wenigen Arbeiten im deutschen Sprachraum, die die Kenntnisse über die Biologie der Foraminiferen erweiterten, wurden von RICHTER Anfang bis Mitte der sechziger Jahre durchgeführt. Er beschränkte sich bei seinen Beobachtungen auf wenige, aber charakteristische Arten des Wattenmeeres der Jade. In Laborexperimenten untersuchte er, wie schnell und auf welche Weise diese Arten auf Sedimentüberschüttungen reagieren. Dabei stellte er fest, daß bestimmte Arten ausschließlich an der Sedimentoberfläche leben, andere aber unterschiedliche Tiefen des Bodens besiedeln können (RICHTER 1964, 1965).

Auch andere Bereiche der deutschen Bucht wurden im Zusammenhang populationsökologischer Studien bearbeitet. So wurde ausführlich die Zusammensetzung der Foraminiferenfauna des Dollarts von VAN VOORTHUYSEN (1960) studiert. HAAKE (1962) ermittelte im Rückseitenwatt von Langeoog, daß die Besiedlung durch lebende Foraminiferen von der Beschaffenheit des Sediments abhängig ist.

Den Publikationen über Foraminiferen der Nordsee steht eine geringere Anzahl ökologisch orientierter Arbeiten aus dem deutschen Ostseeraum gegenüber. Hier begannen LUTZE (1965), aber auch BRODNIOWICZ (1965) mit wohl einer der umfangreichsten Studien über die Foraminiferenfauna der westlichen und mittleren Ostsee. LUTZE fand heraus, daß Temperatur und Salzgehalt die wichtigsten Faktoren für die Verbreitung bestimmter Arten sind. Außerdem konnte er zeigen, daß mit abnehmendem Salzgehalt Individuendichte und Artenzahl sinken. Die nach 1965 folgenden, wenigen Studien aus dem Ostseeraum sind besonders von biologischem Interesse, da diese zum Teil längerfristig angelegt waren (bis zu zwei Jahre) und erheblichen Aufschluß über das jahreszeitliche Verhalten heimischer Foraminiferen geben.

HAAKE beschrieb 1967 den Jahresgang von Populationen von *Elphidium excavatum* in der Kieler Bucht und im Fehmarn-Belt. Anhand von Messungen der Gehäusegröße entdeckte er auffällige Verschiebungen, für die er Reproduktionen verantwortlich machte, welche offenbar ganzjährig verteilt auftraten. Für zwei andere häufigere Arten der Ostsee, *Ammotium cassis* und *Ophthalmina kilianensis*, wurde gezeigt, daß Fortpflanzungsereignisse wahrscheinlich zu bestimmten Jahreszeiten, vorwiegend im Januar und April, stattfanden (WEFER, 1976). Außerordentlich exakte Zeitpunkte für eventuell stattfindende Reproduktionen ermittelte LUTZE (1968a) mittels monatlicher Gehäusegrößenmessungen für *Elphidium williamsoni* in der Bottsand-Lagune bei Kiel. Besonders im Mai wurden hier größere Scharen junger Individuen gefunden.

Auf der Grundlage dieser bedeutenden Arbeit konnte die Bottsand-Lagune mit einem anderen Lebensraum, einer Salzwiese der Westküste Schleswig-Holsteins verglichen werden (LEHMANN, 1994). Diese Untersuchung enthält zum ersten Mal Aussagen über Vorkommen, Verteilung und jahreszeitliche Entwicklung von Foraminiferen in einer Salzwiese der deutschen Nordseeküste. Es konnte gezeigt werden, daß hier Reproduktionen nicht zum erwarteten Frühjahrszeitpunkt, sondern fast über das ganze Jahr hinweg stattfanden. Außerdem reproduzierten nicht ganze Populationen zeitgleich, sondern vielmehr immer nur kleine Teile dieser Populationen, und zudem auch zu verschiedenen Zeitpunkten. So kann in Lebensräumen mit scheinbar homogenen Umweltbedingungen von „räumlich und zeitlich fleckenhaftem Reproduktionsgeschehen“ gesprochen werden.

In diesem Zusammenhang spielt ein fundamentales Charakteristikum der Populationsdynamik, die oft inhomogene, nämlich fleckenhafte Besiedlung des Sediments durch Foraminiferen, eine bedeutende Rolle. Siedlungsflecken wurden seit etwa dreißig Jahren von mehreren Autoren in unterschiedlicher Weise untersucht (BUZAS 1968; LUTZE

1968b; BOLTOVSKOY & LENA 1969; OLSSON & ERIKSSON 1974; HOHENEGGER, PILLER & BAAL 1988, 1993, u.a.). Für das Zustandekommen von Siedlungsflecken diskutierte man dabei mehrere Ursachen. Neben kleinräumig wechselndem Chemismus und fleckenhaft verteiltem Nahrungsangebot (letzteres für einige Arten nachgewiesen durch HOHENEGGER, PILLER & BAAL 1988), könnte auch die Reproduktionstätigkeit der Foraminiferen verantwortlich sein. Bereits BUZAS hielt dies für sehr wahrscheinlich und LUTZE folgerte weiter, daß nur die Existenz von Kleinstflecken (z. B. im Zentimeterbereich) ein Indiz für vorangegangene Reproduktionen sei. Kleinstflecken sind bisher aber noch nicht nachgewiesen worden. Ein sicherer Beweis für die „Reproduktionshypothese“ kann jedoch nur dann erbracht werden, wenn zusätzlich das Reproduktionsverhalten bei Arten, die in auffälligen Siedlungsflecken vorkommen, direkt am lebenden Objekt studiert wird. Beobachtungen an Laborkulturen sind dabei unerlässlich.

Nur bei etwa etwa 80 von 10000 Foraminiferenarten wurden Reproduktionsvorgänge beobachtet. Aber nur bei ungefähr der Hälfte dieser Arten wurde ein Generationswechsel teilweise oder vollständig nachgewiesen und für lediglich 14 Arten sind Beweise für einen trimorphen Generationswechsel vorhanden. In dieser Hinsicht am besten untersucht sind die Großforaminiferen (z.B. WINTER 1907, MYERS 1943, HOFKER 1976, RÖTTGER et al. 1990, KRÜGER 1994, DETTMERING, RÖTTGER, HOHENEGGER & SCHMALJOHANN 1998), da eine Kultivierung einiger Arten über längere Zeiträume im Labor ohne größere Schwierigkeiten möglich war. Aber auch die Aufzucht von Kleinforminiferen über mehrere Generationen, und damit die Aufklärung von wenigstens Teilen ihres Lebenszyklus, ist einigen Autoren gelungen (z.B. HOFKER 1930a, b, LE CALVEZ 1938, ARNOLD 1964, GRELL 1988, GOLDSTEIN 1988).

Über die Biologie der Foraminiferen in Salzwiesen, Lagunen und Watten ist fast nichts bekannt, obwohl einige Arten der Salzwiese weltweit oft in hohen Siedlungsdichten vorkommen. Ein Grund hierfür ist, daß die Erforschung rezenter Foraminiferen für die meisten Biologen noch immer von zu geringem Interesse zu sein scheint. So werden sämtliche Studien fast ausschließlich von Paläontologen betrieben, die biologische und besonders ökologische Erkenntnisse zur Klärung paläobiologischer und paläoökologischer Vorgänge in Sedimentgesteinen benötigen. Untersuchungen zur Biologie der Foraminiferen können jedoch viel leichter von Biologen geführt werden, die ihre Kenntnisse und Ergebnisse aus ihrem Fachgebiet heraus an den Paläontologen weiterreichen.

Die vorliegende Arbeit soll anhand von mehreren Erstnachweisen das Arteninventar europäischer Salzwiesen erweitern. Insbesondere möchte ich durch die Auswertung von

Reproduktionen mehrerer Arten einen Betrag leisten zur Erweiterung der wenigen Kenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie und Individualentwicklung heimischer Foraminiferen und Zusammenhänge zwischen dem Fortpflanzungsverhalten und der Bildung von Kleinst-Siedlungsflecken aufzeigen.

2 Untersuchungsgebiete

2.1 Hauptuntersuchungsgebiet 1, „Halebüll“, Westküste Schleswig - Holsteins

Sämtliche Sedimentproben zur Untersuchung der jahreszeitlichen Entwicklung von Foraminiferen, sowie ein Teil der Proben zur Beurteilung der Fleckenhaftigkeit im Zentimeterbereich, stammen aus einer Küstensalzwiese der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. Die untersuchte Salzwiese ($54^{\circ} 30' 50''$ Nord und $8^{\circ} 59' 50''$ Ost) liegt im südlicheren Küstenabschnitt von Nordfriesland, am Nordrand der Husumer Bucht, und grenzt nach Osten an das Dorf Halebüll (Abb. 1, Seite 11). Sie unterscheidet sich wesentlich von allen anderen Salzwiesen deutscher Festlandsküsten dadurch, daß sie nicht im Deichvorland liegt. Auf einer Länge von 2,9 Kilometern stoßen fluvioglaziale Ablagerungen der hohen Geest unmittelbar bis an die Küste vor, so daß hier auf einen Küstenschutzdeich verzichtet werden konnte. An den seewärts auslaufenden Geestrücken schließt nun nahtlos die Salzwiese über die gesamte deichfreie Strecke an. Ihre West-Ost-Ausdehnung beträgt nicht mehr als 270 Meter.

Die gewählte Salzwiese vor „Halebüll“ gehört zu den ältesten naturnahen Salzwiesen des nordfriesischen Festlands (Alter ca. 30 Jahre). Ihre geringe west-östliche Breite hat zur Folge, daß sich entlang eines senkrecht zur Küstenlinie gelegten Profils die Lebensbedingungen rasch ändern, was in der charakteristischen Sukzession der Pflanzengesellschaften zum Ausdruck kommt. Die Orte der Probenentnahme sind damit leichter zu charakterisieren als in Salzwiesen, in denen über weite Strecken kaum Änderungen in der Vegetation zu erkennen sind.

Allen Salzwiesen im Nordseeraum ist gemein, daß die durch den periodischen Gezeitenablauf herangetragenen marinen Sedimente (Marschgyttia) die ständig vertikal wachsende Unterlage für solche Vegetationszonen bilden. Die verschiedenen Vegetationszonen in der Salzwiese „Halebüll“ entsprechen der Zonierungsabfolge, wie sie auch für andere Salzwiesen der östlichen Nordseeküste typisch ist (RAABE, 1981) und lassen sich vereinfacht in drei Stufen einteilen: Etwa 70 cm unterhalb des mittleren Tidehochwassers (MTHW, am Pegelort Husum etwa 1,60 über NN) beginnt eine Zone, in der ausschließlich Queller (*Salicornia stricta*) und Schlickgras (*Spartina anglica*) siedeln (Abb. 2, Seite 12). Sie reicht bis zur Linie des MTHW. Bis ungefähr 30 cm oberhalb dieser erstreckt sich die Andelzone mit dem Andelgras (*Puccinellia maritima*) und mit vor allem in der Halebüller Salzwiese häufigen Begleitern wie Salzaster (*Aster tripolium*) und Strandsode (*Suaeda*

maritima). An die Andelwiese schließt sich die Rotschwingelzone (Abb. 6, Seite 16) an, deren Ausdehnung bis etwa ein Meter über die MTHW-Linie reicht. Neben dem Rotschwingel (*Festuca rubra*) sind hier vor allem Salzbinse (*Juncus gerardii*) und Strandwegerich (*Plantago maritima*) die Charakterarten.

2.2 Hauptuntersuchungsgebiet 2, „Bottsand“, Ostküste Schleswig-Holsteins

Der überwiegende Teil der Sedimentproben zur Untersuchung der Fleckenhaftigkeit und der Artenspektren und die für die Laborbeobachtungen gesammelten Individuen von *Elphidium williamsoni*, sowie eine größere Anzahl von Individuen verschiedener Arten zur Proloculusmessung, stammen aus dem Naturschutzgebiet „Bottsand“ (Abb.3, Seite 13). Dieses 91 ha große Areal, etwa 20 km nordöstlich von Kiel entfernt, liegt unmittelbar östlich der Einfahrt in die Kieler Außenförde in der Gemeinde Wendtorf im Kreis Plön. Der „Bottsand“ setzt sich aus zwei unterschiedlichen Küstenbiotopen zusammen. Der südliche Bereich ist eine sehr flache, sandige Lagune (54° 25' 29" Nord, 10° 17' 30" Ost), die im Süden durch den Sportboothafen, die „Marina Wendtorf“, und östlich von einem 1882 fertiggestellten Küstenschutzdeich begrenzt wird. Im Norden schließt sich ein von Nordost nach Südwest verlaufender, etwa 1,4 km langer Nehrungshaken an, dessen Vegetationszone die Lagune von Norden her abgrenzt. Die Grundlage für die Entstehung dieser Vegetationszone, wie auch aller anderen Salzwiesenflächen der schleswig-holsteinischen Ostküste, ist eine andere als die der Küstensalzwiesen der Nordsee. An der praktisch gezeitenlosen Ostseeküste (der Tidenhub in der Kieler Bucht beträgt ungefähr 1 dm) sind Strandseen und Strandwälle wichtig für deren Entstehung. Durch episodische, windbedingte Tiden mit zum Teil hohen Wasserstandsschwankungen (in der westlichen Ostsee im 2 m-Bereich, alle 150 Jahre auch bis zu 3 Meter über NN, HÄRDTLE 1984, WOLFRAM 1996), schreitet im Gebiet der Kolberger Heide die Küstenerosion während seltener starker Ostwinde voran, das Sediment wird küstenparallel in südwestliche Richtung transportiert und baut noch heute die Strandwälle des Bottsand auf (WOLFRAM 1996). Die Bildung des Nehrungshakens führte zur fast völligen Abriegelung einer kleinen Meeresbucht, der heutigen „Bottsand“-Lagune, an deren Nordrand durch allmähliche Verlandung brackige Anmoor- und Niedermoorböden entstanden, auf denen sich langsam geschlossene Salzwiesenflächen entwickeln konnten.

Eine Dreiteilung dieser Vegetationszone, wie für den Salzwiesengürtel an der Deutschen Bucht und ganz selten auch für andere im Ostseeraum gelegene Flächen charakteristisch, ist

im ältesten Teil des „Bottsand“, in dem die für die Untersuchung ausgewählten Flächenabschnitte liegen, nicht gegeben. In diesen Bereichen (Umgebung des sogenannten „Endgrabens“, oder auch „Großen Grabens“, Abb. 7b, Seite 16) erfolgt über eine 30 bis 40 cm hohe Uferabbruchkante ein abrupter Wechsel von Lagune zur hohen Salzwiese (Rotschwingelzone, eigentliche „Ostseesalzwiese“), eine klare Abgrenzung also zweier Biotope.

Analog zur unteren Zone der „Halebüller“ Salzwiese (*Salicornietum*) sind hier die Randbereiche der Lagune zu sehen, die gelegentlich trockenfallen und auf denen die Wassertiefe nur wenige Zentimeter beträgt. Dies gilt besonders an den wenigen Stellen mit geschlossenen Beständen der Meerbinse (*Bolboschoenetum*), die, entsprechend dem Queller, an der Erstbesiedlung offener Flächen beteiligt ist. Die vermutlich etwa 100 bis 130 Jahre alten Vegetationsflächen die den „Endgraben“ am östlichen Lagunenrand unmittelbar umgeben, repräsentieren die typische „Ostseesalzwiese“ (auch Salzrasen genannt). Verglichen mit Nordseesalzwiesen, besteht sie nur aus der landnahen „hohen Salzwiese“, die hier als Salzbinsen-Rasen bezeichnet wird (*Juncetum gerardii*) und im natürlichen Zustand vom Rotschwingel geprägt ist. Sie nimmt im „Bottsand“ einen Höhenbereich von etwa 10 - 50 cm über NN ein.

Nur am sogenannten „Werftstrand“ (südöstlicher Lagunenrand) ist mit einer kleinen *Plantago maritima*-Fläche andeutungsweise ein Abschnitt sichtbar, der mit dem oberen Puccinellietum der Nordseesalzwiesen verglichen werden kann und damit die „dritte oder mittlere Zone“ darstellt.

2.3 „Süderhafen“, Westküste Schleswig - Holsteins

Lediglich eine Sedimentprobe wurde an diesem Ort (Abb. 1, Seite 11) aus einer Salzmeldenfläche (*Halimione portulacoides*) entnommen, aus der *Trochammina inflata* zur Bestimmung des Proloculusdurchmessers isoliert wurde. Diese Salzwiese liegt nur etwa sechs Kilometer westlich vom Untersuchungsgebiet „Halebüll“ an der Ostseite der Insel Nordstrand in der Nähe des Ortes Süderhafen (24° 28' 35" Nord, 8° 55' 4" Ost) und ist wie die Salzwiese „Halebüll“ seit längerer Zeit unbeweidet und daher weitgehend natürlich entwickelt. Eine klare meer-landwärts gerichtete Zonierung der Vegetation ist hier jedoch nicht vorhanden. Aufgrund des unregelmäßigen Bodenprofils und eines verzweigten Systems von Gezeitentümpeln, welche bis in die landnächsten Bereiche hineinziehen, sind Flächen ganz unterschiedlicher Vegetationstypen dort mosaikartig ineinander verzahnt. Außerdem

fehlt in diesem Areal eine Quellerzone (Saliconietum), da es über eine steile Kante direkt an einen größeren Priel angrenzt und so kein flaches Watt vorgelagert ist.

2.4 „Heden“, Schweden, Gullmarfjordgebiet

Hier wurden aus einer Salzwiese (Abb. 5, Seite 15) mehrere Hundert Individuen verschiedener Arten für vergleichende Proloculusmessungen isoliert. Das von West nach Ost verlaufende, meer- landwärts durchschnittlich nur etwa 15 m breite Salzwiesengelände liegt am Nordrand einer Bachmündung in den Strömmarna (58° 14' 00'' Nord, 11° 28' 20'' Ost). Der Strömmarna ist ein schmaler Meeresarm, der den Gullmarfjord mit dem benachbarten Koljöfjord verbindet. Nach Norden hin wird die Salzwiese von anstehenden Gneisfelsen des Grundgebirges begrenzt. Hier ist neben der landnahen Rotschwingelzone (Festucetum rubrae) noch eine besonders ausgeprägte etwa 4 m breite Andelzone (Puccinellietum maritimae) vorhanden, die weiter meerwärts durch eine etwa 20 bis 25 cm hohe Abbruchkante vom angrenzenden Mischwatt abrupt abgelöst wird.

Die Entstehung von Salzwiesenflächen in dieser Region wird maßgeblich von der postglazialen Landhebung begünstigt, die noch heute andauert und im Gullmarfjordgebiet etwa 30 Zentimeter pro Jahrhundert beträgt.

2.5 „Store Sjørup“, Dänemark, Ostküste Jütlands

Von diesem Entnahmeort (Abb. 5, Seite 15) stammen lediglich 200 Individuen von *Haplophragmoides manilaensis* zur vergleichenden Messung des Proloculusdurchmessers. Er liegt an der Kattegatküste, etwa zwei Kilometer nordwestlich vom Dorf Store Sjørup entfernt (56° 33' 20'' Nord, 10° 23' 50'' Ost). Die Gehäuse wurden im Juli 1998 an einer fast 50 Zentimeter hohen Abbruchkante eines etwa zwei Quadratmeter großen Gezeitentümpels entnommen, der inmitten eines etwa 50 Meter breiten Salzwiesengürtels liegt. Die Vegetation bestand im Bereich der Abbruchkante ausschließlich aus *Plantago maritima* und *Puccinellia maritima*.

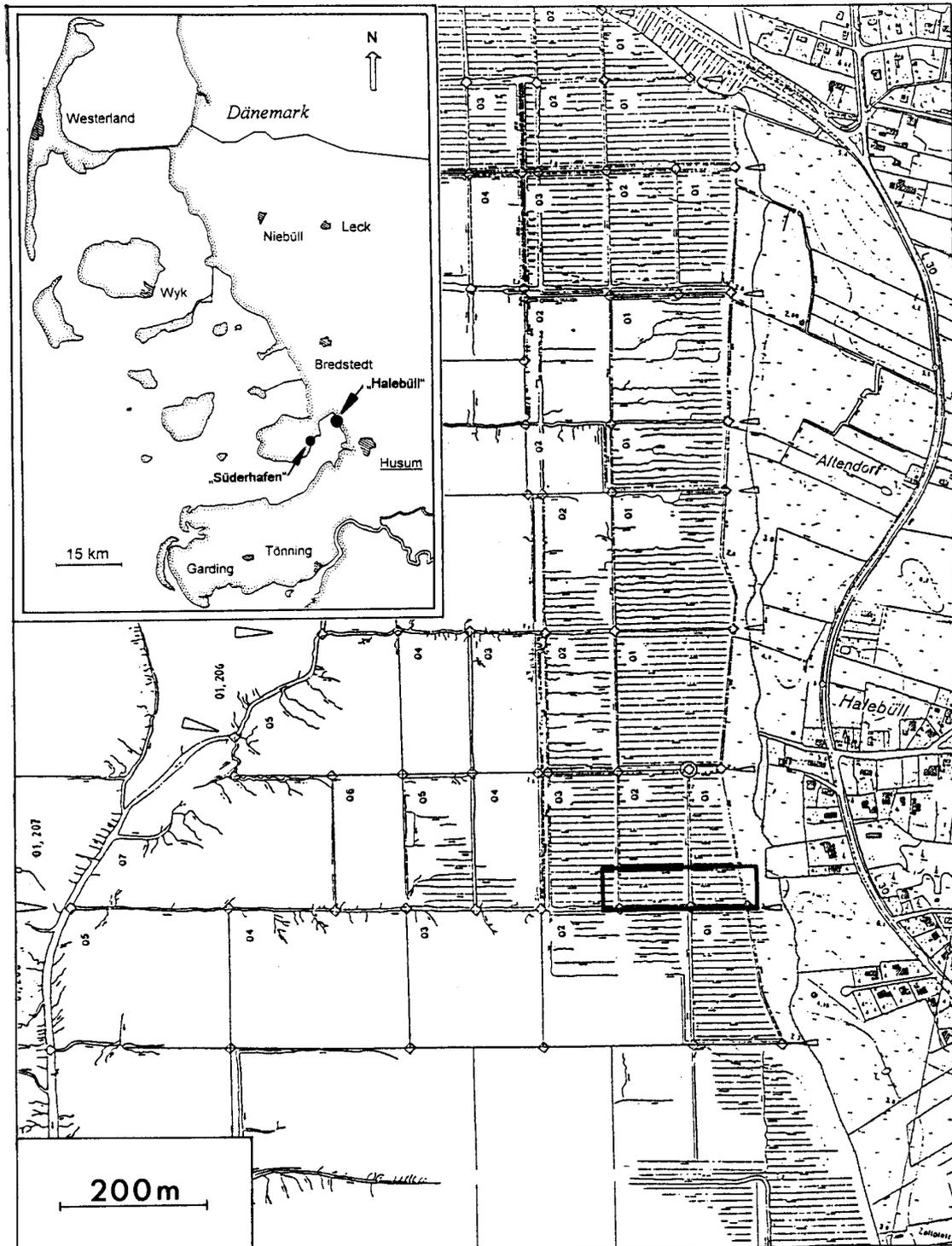


Abb. 1. Lage des Hauptuntersuchungsgebiets 1, „Halebüll“, und des in ihm gelegenen Untersuchungsareals (schwarzes Rechteck) sowie die Lage des Untersuchungsgebiets „Süderhafen“.

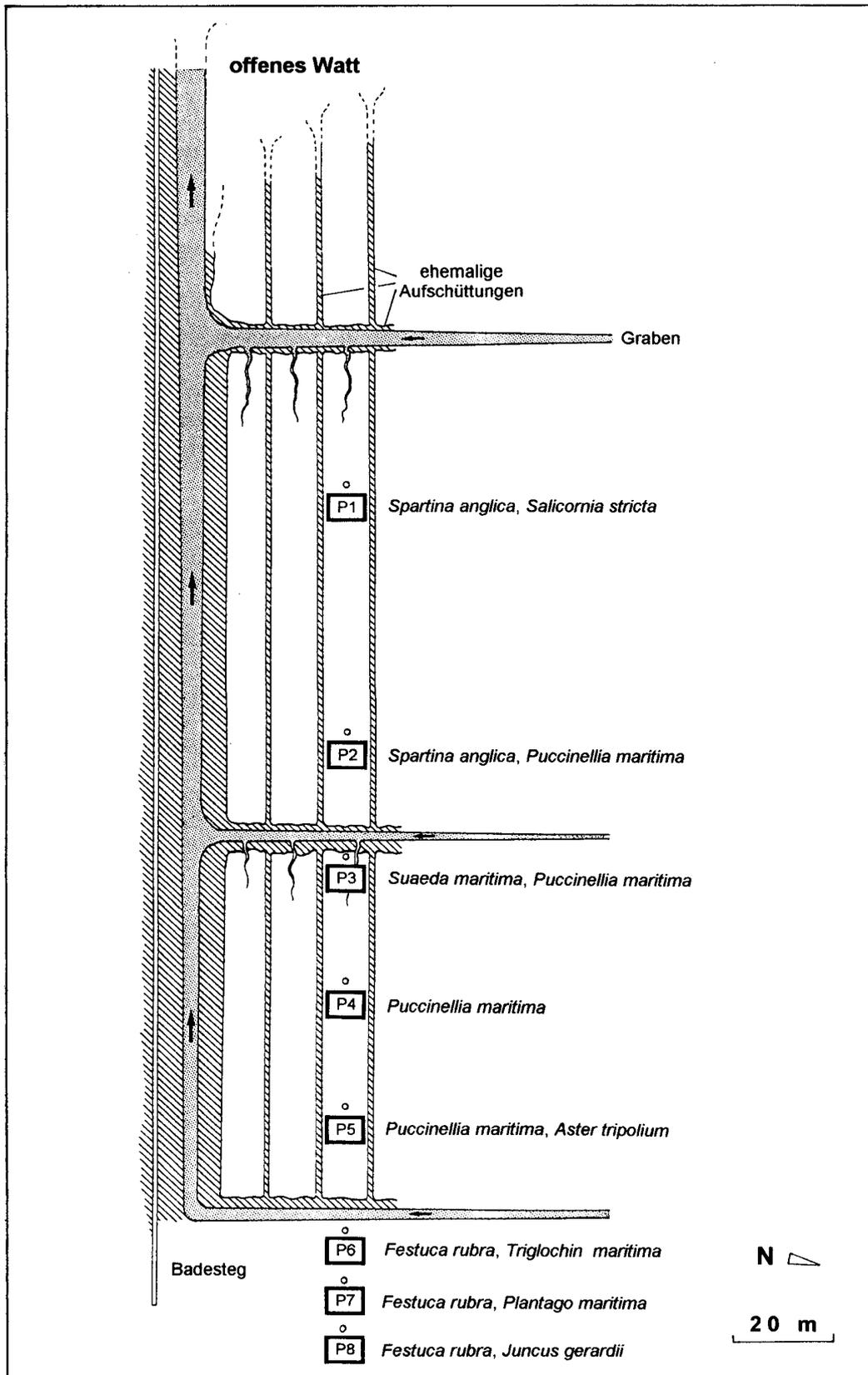


Abb. 2. Lage der Probenentnahmestationen innerhalb der Salzwiese „Halebüll“ und die charakteristischen Pflanzengesellschaften.

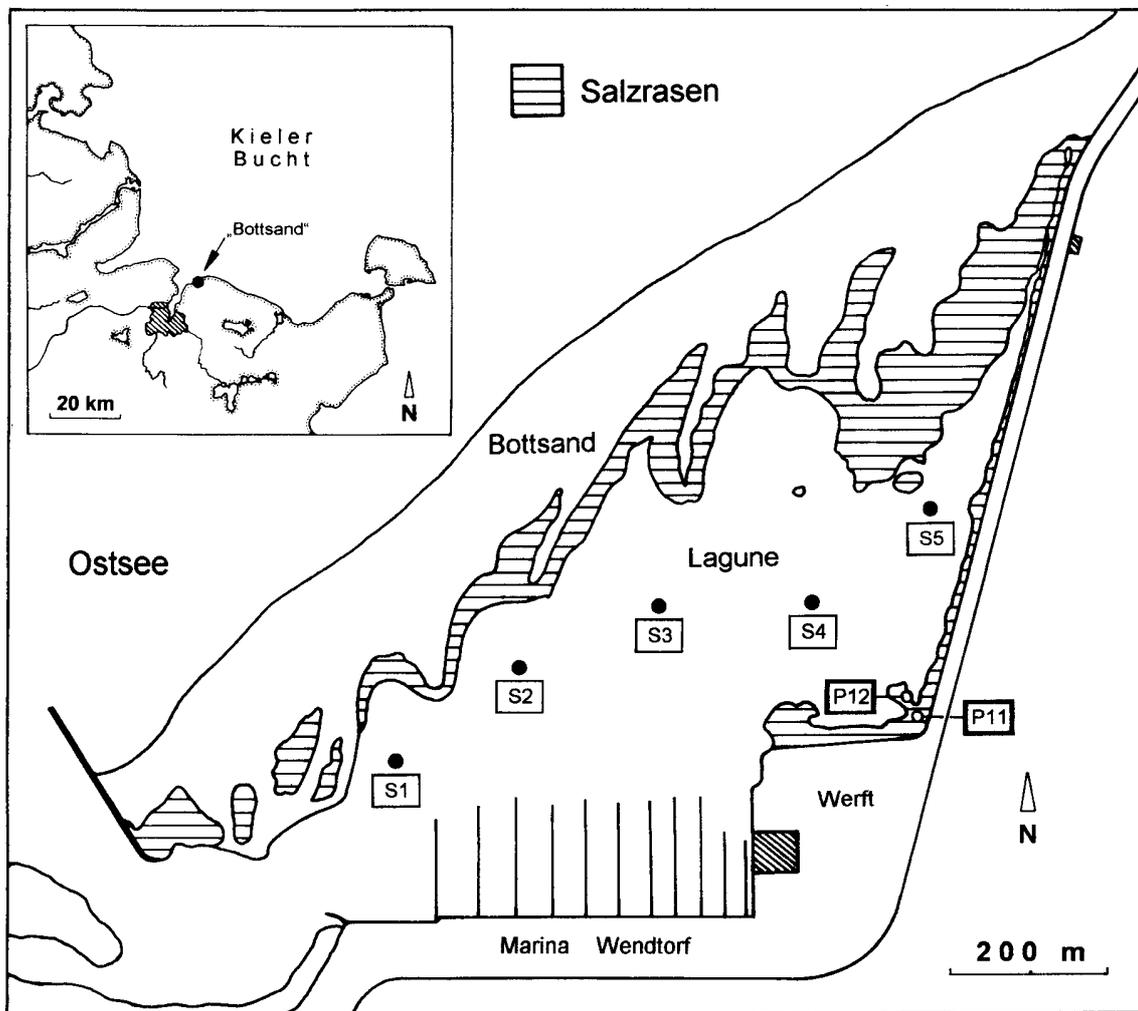


Abb. 3. Lage des Hauptuntersuchungsgebiets 2, „Bottsand“, mit den Stationen des Lagunen-
Transekts vom 2. Mai 1996 (S1 bis S4) und zwei Stationen in der Vegetationszone
am Werftstrand (P11 und P12 vom 17. November 1997).

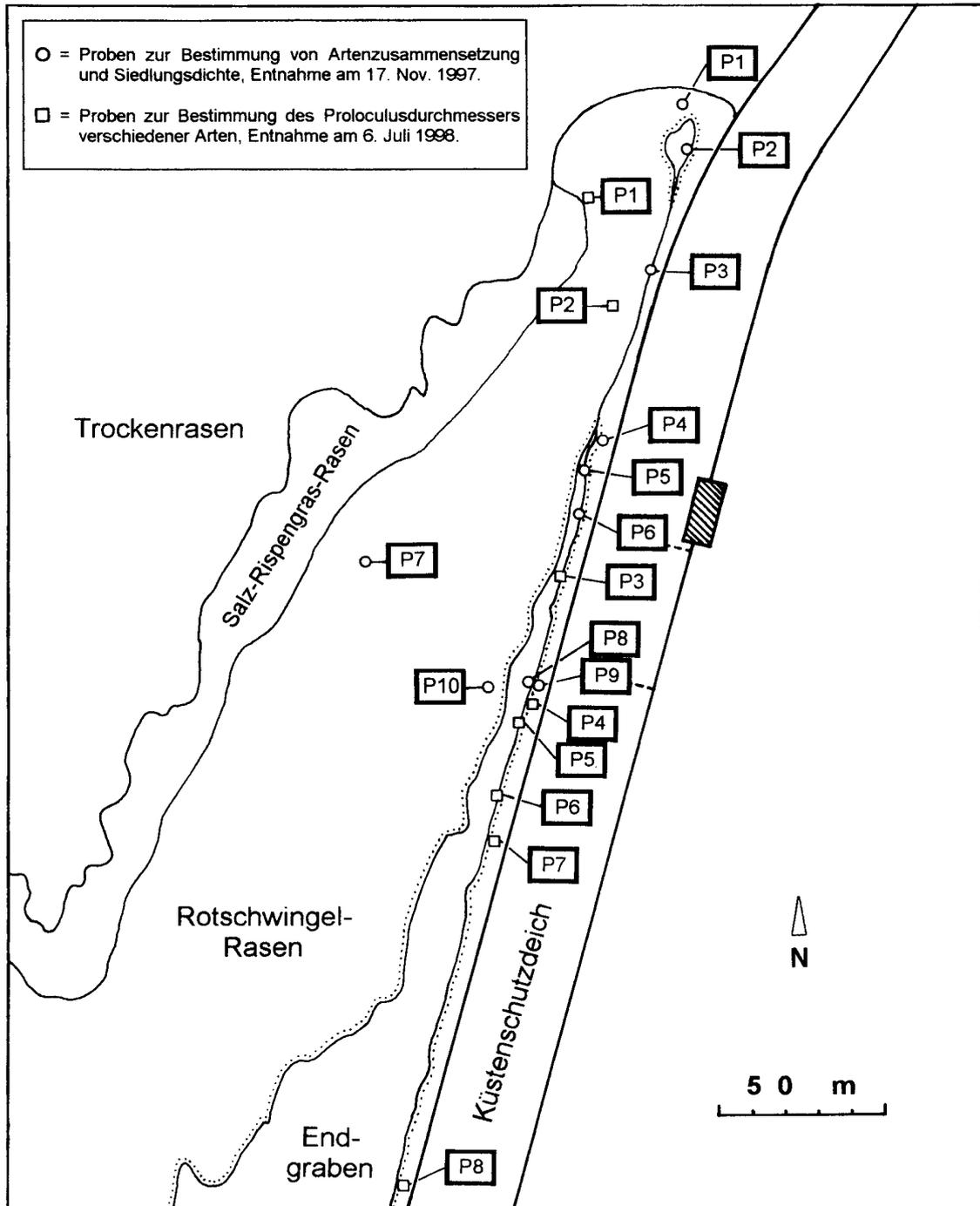


Abb. 4. Untersuchungsgebiet „Bottsand“. Lage der Probenentnahmestationen in der Vegetationszone und am Endgrabenufer.

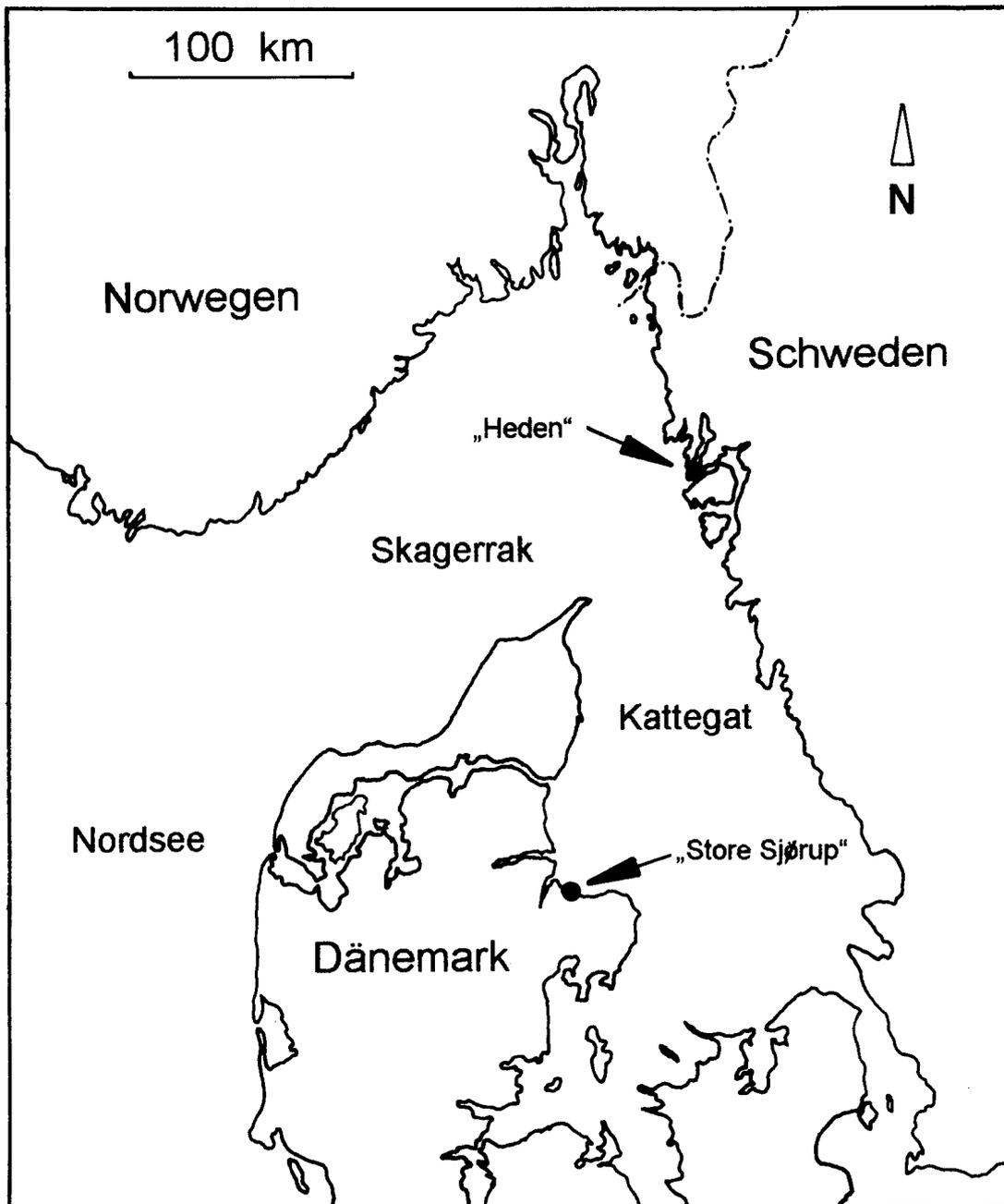


Abb. 5. Lage der Untersuchungsgebiete „Heden“ und „Store Sjørup“.



Abb. 6. Untersuchungsgebiet „Halebüll“. Blick in nördöstlicher Richtung über den landnahen Abschnitt der Salzwiese im Bereich der Probenentnahmestationen P6, P7 und P8 (21. August 1993).

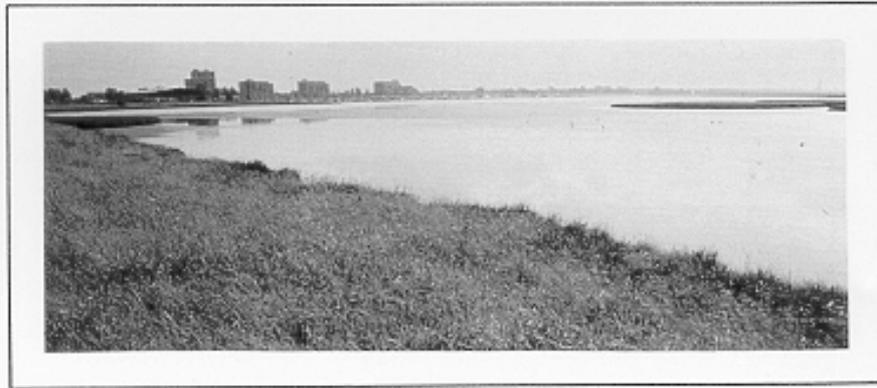


Abb. 7a. Untersuchungsgebiet „Bottsand“. Der östliche Lagunenbereich mit der angrenzenden Vegetationszone (8. Juni 1998).



Abb. 7b. „Bottsand“. Blick in südlicher Richtung auf den Endgraben und die umgebenden Rotschwengel-Flächen (27. Juli 1999).



Abb. 8. „Bottsand“. Brandungshohlkehle an der Abbruchkante des östlichen Lagunenufers bei Niedrigwasser (27. Juli 1999). Der senkrechte Bildausschnitt entspricht etwa 25 cm in der Natur.

3 Material und Methodik

3.1 Entnahme der Sedimentproben

Im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ wurden entlang eines von West nach Ost verlaufenden Transekts von knapp 200 Meter Länge an acht definierten Punkten in vierzehntägigem Rhythmus Sedimentproben entnommen. Die Lage einer so erhaltenen Probenserie (P1 bis P8) mit den Abständen der einzelnen Stationen zueinander ist auf Abb. 2 Seite 12 dargestellt.

Siebzehn solcher Serien, entnommen im Zeitraum vom 10. September 1993 bis zum 22. April 1994 mit zusammen 142 Proben, wurden im Rahmen der Diplomarbeit bereits ausgewertet und dokumentiert (LEHMANN 1994, 1996). Um aber einen vollständigen Jahresgang zu erhalten, wurden für die vorliegende Arbeit noch weitere acht Serien, zusammen 64 Proben in den Monaten Mai 1994 bis August 1994 gewonnen.

Zur Entnahme der Proben, wurden Stechzylinder aus transparentem Kunststoff verwendet, die auf der äußeren Zylinderwandung mit einer Zentimeterskala versehen waren, um die Einstechtiefe abzulesen. Ein Schrägschliff der Außenwand an einer der beiden offenen Zylinderenden erleichterte das Einstechen in das Sediment. Um für die spätere Auszählung die günstigste Probengröße zu ermitteln, wurden zunächst Zylinder mit unterschiedlichem Durchmesser benutzt.

Als am besten geeignet erwies sich schließlich ein etwa zehn Zentimeter langer Zylinder, mit dem sich Bodenkerne einer Oberfläche von 16,6 cm² ausgestechen ließen. Wenn nötig, wurde vor dem Herausstechen des Kerns an der Entnahmestelle die Pflanzendecke möglichst dicht über der Sedimentoberfläche abgeschnitten

Da die Mehrzahl der benthischen Foraminiferen in den obersten Zentimetern des Bodens lebt (RICHTER 1964) und die belüftete Zone in Salzwiesenböden oft nur wenige Millimeter tief reicht (abhängig von Temperatur, Wassergehalt, Bodenbeschaffenheit, Bioturbation und Vegetationsdichte), wurde nur der erste Zentimeter eines Sedimentkernes verwendet. Außerdem erlaubt diese Untersuchungstiefe Vergleiche mit ähnlichen Studien (z.B. SCOTT & MEDIOLI 1980a, DE RIJK & TROELSTRA 1997).

Parallel zu den Foraminiferenproben wurden weitere Sedimentkerne in der oben erwähnten Weise entnommen, die der Ermittlung des Bodenwassergehalts dienen. Dabei kamen abgesägte, am vorderen Rand geschärfte 10 ml-Kunststoff-Einwegspritzen zum Einsatz, mit denen stets ein Sedimentvolumen von 5 cm³ herausgestochen wurde. In einem Trockenschrank wurden diese Proben bei 110 °C über 24 Stunden bis zur Gewichtskonstanz

getrocknet (HÄRDTLE 1984). Neben der Ermittlung der Bodenwassergehalte wurde an jeder der Probenentnahmestationen auch die Bodentemperatur im obersten Sedimentzentimeter gemessen.

Zur Analyse der Fleckenhaftigkeit wurden in „Halebüll“ zwei Stationen des Transekts ausgewählt (P2 und P5) und dort zunächst zwischen Mitte August und Ende Oktober 1995 und später zwischen Anfang Mai und Ende Juli 1996 ebenfalls in vierzehntägigen Abständen Sedimentproben entnommen. Dazu wurden mit einem dünnen Messer insgesamt 13 quadratische Sedimentflächen mit je einer Kantenlänge von fünf Zentimetern ausgestochen. Mit Hilfe einer Rasierklinge erfolgte im Labor anschließend eine Zerlegung dieser 5 x 5 cm-Flächen in 25 lückenlos aneinandergrenzende 1 cm²-Teilflächen. Da die Schnittiefe einen Zentimeter betrug, beinhaltete jeder der so erhaltenen Teilproben-Würfel ein Volumen von einem Kubikzentimeter.

Sämtliche Proben aus der Salzwiese „Halebüll“ wurden ungefähr drei Stunden vor Hochflut entnommen, da das weniger wasserhaltige Sediment kompakter ist und sich wesentlich exakter schneiden läßt.

Quadratische 5 x 5 cm-Proben wurden auch in der „Bottsand“-Lagune entnommen. Die Entnahme gestaltete sich dort jedoch schwieriger, da Proben dieser Größe aufgrund des lockeren, ständig wasserbedeckten Sandbodens nicht mit Stechzylindern oder Messern herauszustechen waren, ohne beim Herausheben zu zerfallen. Daher wurden sehr schmale quadratische Stechröhre aus transparentem Kunststoff verwendet (abgesägte Schutzhüllen für Laborthermometer), die exakt 1 cm² abdeckten und sich mit Hilfe von mit Vakuummilch bestrichenen Kappen wasserdicht verschließen ließen. 25 solcher Röhren wurden lückenlos zu einem „Multi-Corer“ zusammengefaßt und als Ganzes in das Sandsediment getrieben. Auf diese Weise wurden zwischen dem 3. Mai 1996 und dem 27. Juni 1996 zusammen vier 5 x 5 cm-Probenquadrate herausgestochen.

An zwei Stellen, an denen die Tiefenverteilung im Sediment näher studiert werden sollte, sowie an den meisten Stationen in der Vegetationszone (Lage dieser Stationen in Abb. 4, Seite 14) wurde stets ein Stechzylinder mit einer Ausstichfläche von nur 8 cm² benutzt, da hohe Siedlungsdichten größere Ausstichflächen unnötig machten. In Bereichen mit geringer Siedlungsdichte wurden jedoch mit einem Messer wieder ganze 5 x 5 cm-Quadrate herausgestochen. In dieser Weise wurde auch bei den Probenentnahmen im dänischen „Store Sjørup“ und im Untersuchungsgebiet „Heden“ verfahren.

3.2 Aufbereitung der Proben

Entgegen der Vorgehensweise vieler Autoren, frische Proben noch am Entnahmeort sofort zu fixieren, wurde mit der Aufbereitung zunächst anders verfahren. Die Gründe hierfür werden später diskutiert. Zum Transport wurden die meisten Proben je nach Größe in 250 ml-Kunststoff-Weithalsflaschen oder 10 ml-Schnappdeckelgläser gegeben, mit Standortwasser überschichtet und im Labor noch etwa eine Stunde offen stehengelassen, wodurch eine Aufschwemmung und somit Lockerung des Sediments erreicht wurde. Nur die 13 5 x 5 cm-Proben für das Studium der Fleckenhaftigkeit aus der Salzwiese „Halebüll“ wurden unter ständigem Feuchthalten ins Labor gebracht, erst dort in 1 cm³-Würfeln geteilt und ebenfalls im Standortwasser stehengelassen. Durch anschließendes kräftiges Schütteln der Proben in ihren Behältern lassen sich die durch dichtes Wurzelwerk stark verfestigten Kerne noch weiter auflockern. Das nun aufgeschwemmte Sediment wurde daraufhin unter der Wasserleitung durch Edelstahlsiebe gespült. Als größte Maschenweite wurde stets 1 mm benutzt, als kleinste Maschenweite für die acht Probenserien aus „Halebüll“ 0,1 mm (entsprechend der Methoden in der Diplomarbeit, LEHMANN 1994). Für alle anderen Proben aus Watt- und Vegetationsflächen kam als kleinste Maschenweite eine 64 µm-Planktongaze zum Einsatz, um möglichst viele juvenilen Stadien anzureichern. Um alle Foraminiferen aus dem Wurzelwerk zu spülen, mußte dieses unter ständiger Zugabe von Wasser über dem 1 mm-Sieb von Hand zusätzlich gründlich zerrupft werden. Für alle Spülvorgänge wurde stets Leitungswasser benutzt. Die Verwendung von Standortwasser ist unnötig, da alle untersuchten Arten extrem euryhalin sind und während dieser kurzen Phase in keiner Weise physiologisch geschädigt werden. Auf ein Schlämmen und Sieben der Sandsedimente aus der „Bottsand“-Lagune wurde verzichtet, da sich besonders jüngere Gehäuse in ihrer Größe von den meisten Quarzpartikeln nicht unterscheiden und folglich nicht abtrennen ließen.

Die Proben, welche zur Ermittlung des Wassergehaltes dienten, wurden auf einer Analysenwaage im geschlossenen Schnappdeckelglas gewogen (Frischgewicht) und anschließend im Trockenschrank bei 110 °C über 24 Stunden bis zur Gewichtskonstanz getrocknet (HÄRDTLE 1984). Aus der Differenz von Frisch- und Trockengewicht ergibt sich der Wassergehalt des Bodens, angegeben in Gewichtsprozent der Frischmasse.

Nach Rückführung in ihre Behälter wurden die Probenrückstände mit 5 bzw. 10 ml der kombinierten Fixier- und Färbelösung Bengalrot versetzt (WALTON 1952, LUTZE 1964). Eine Menge von 2 g pulverisiertem Bengalrot gelöst in einem Liter 96 %igem, vergällten Ethanol zeigte hier sehr gute Ergebnisse (LUTZE & ALTENBACH 1991). Nach etwa einer Woche

konnten die zum Zeitpunkt der Probenentnahme lebenden Foraminiferen durch die leuchtend rote Färbung ihres Protoplasmas sehr deutlich von den ungefärbten leeren Gehäusen unterschieden werden. Bereits nach nur vier Tagen waren die meisten Kammern des jüngsten Umgangs gut sichtbar gefärbt.

Es besteht die Möglichkeit, daß auch Individuen gefärbt werden, die zum Zeitpunkt ihrer Entnahme aus dem Freiland schon mehrere Tage oder sogar Wochen tot waren (MURRAY & BOWSER 2000). Dabei handelte es sich in vorliegender Arbeit um Individuen, deren Protoplasma nicht innerhalb kürzester Zeit durch z. B. Bakterien oder Ciliaten zersetzt, sondern bedingt durch niedrige Temperaturen (vor allem im Winter) noch über längere Zeiträume „konserviert“ wurde. Solche Individuen waren jedoch stets weniger stark und nur blaßrosa gefärbt. Ihre Protoplasmakörper unterschieden sich außerdem von denen lebender Individuen dadurch, daß sie statt geschmeidig und überwiegend transparent, mehr in krümelige Brocken zerfielen und undurchsichtig weiß waren.

Üblicherweise werden Sedimentproben nach Auswaschen der Färbelösung getrocknet und die Foraminiferen zur Anreicherung auf die Oberfläche flüssigen Tetrachlorethylens (CCl_4) gegeben, um sie vom übrigen Sediment abzutrennen (z.B. HAAKE 1962, LUTZE 1968, ALVE & MURRAY 1999). Auf die „Tetra-Methode“ wurde jedoch verzichtet, da die Effektivität bei Salzwiesenproben viel zu gering ist (LEHMANN 1994) und die sehr empfindlichen Juvenilstadien von Sandschalern beim Trocknen unter Größenabnahme deformiert und daher später meist übersehen werden. Besonders negativ aber wirkt sich eine solche Behandlung bei membranösen einkammerigen Arten aus, deren Gehäuse, gleich welchen Alters, grundsätzlich von der Schrumpfung betroffen sind. In vielen Fällen können also bestimmte Arten methodisch bedingt nicht nachgewiesen werden, obwohl diese in zum Teil höheren Siedlungsdichten vorkommen (LEHMANN & RÖTTGER 1997). Aus diesem Grund wurden sämtliche Proben einer Naßauswertung unterzogen.

Zunächst mußte die Farbstofflösung durch wiederholtes Auffüllen mit Leitungswasser und nachfolgendes Dekantieren aus der Probe ausgewaschen werden. Größere Mengen von Pflanzenfasern, die so in Schwebelage gebracht wurden, konnten dabei mit abgesehen werden, ohne daß Foraminiferen verloren gingen. Eine vorherige Überprüfung der zu dekantierenden Probenanteile ist aber unbedingt notwendig, da Unterschiede in der Zusammensetzung organischer Bestandteile unterschiedlich lange Absetzzeiten des schwebenden Materials erforderlich machen.

3.3 Auswertung des fixierten Materials

Alle in den Proben enthaltenen Foraminiferen wurden bis zur Art bestimmt und die zum Zeitpunkt der Probennahme lebenden gezählt. Bearbeitung toter Individuen führte ich nur vereinzelt an wenigen Proben durch. Lebende und tote Foraminiferen wurden nach Arten getrennt und in den meisten Fällen einzeln vermessen (mit einer Genauigkeit von 6 μm). Diese Arbeiten wurden unter dem Stereomikroskop bei stärkerer Vergrößerung und mithilfe einer Zählchale vorgenommen, dessen schwarzer Boden mit einer cm^2 -Gitterung versehen ist. Zur Erstellung von Größenverteilungskurven wurden die gemessenen Individuen in Größenklassen von 20 μm eingeteilt (LEHMANN 1994). An vielen Gehäusen mehrerer sandschaliger Arten ist zusätzlich der Proloculusdurchmesser ermittelt worden. Ein Aufschleifen der Gehäuse war nicht erforderlich, ein starkes punktuell Durchleuchten der in Wasser befindlichen Individuen im Durchlichtmikroskop erwies sich als sehr geeignet.

Die Beurteilung, ob eine gegebene Fläche von Foraminiferen fleckenhaft besiedelt wird oder nicht, basiert in den meisten entsprechenden Arbeiten auf mathematisch-statistischen Methoden. Aufgrund der Tatsache, daß zwischen den Teilflächen mehrerer 25 cm^2 -Probenquadrate auffallend große Siedlungsunterschiede vorhanden waren, die auch ohne die Anwendung statistischer Verfahren nachweisbar sind, wurde auf eine mathematische Auswertung verzichtet. Darüberhinaus existieren noch weitere Gründe für einen Verzicht, sie werden im Kap. 5.10 auf den Seiten 188 bis 191 ausführlicher diskutiert.

In einigen wenigen Fällen standen für die Erstellung von Gehäusegrößenverteilungskurven nur wenige Individuen zur Verfügung. Für eine rein statistische Betrachtung wären die geringen Individuenzahlen nicht ausreichend. Die betreffenden Einzelproben wurden aber dennoch ausgewertet, da die graphische Darstellung der aus ihnen gewonnenen Ergebnisse das Verständnis für den Gesamtzusammenhang aufgrund besserer Übersichtlichkeit fördert.

3.4 Hälterung und Aufzucht

Elphidium williamsoni: Im Frühjahr und Herbst 1997 und im darauffolgenden Frühjahr 1998 wurden in der „Bottsand“-Lagune an einer festen Station (S4, Abb. 3, Seite 13) insgesamt 128 Individuen verschiedener Größe gesammelt. Sie stammen aus den obersten Millimetern des Lagunenbodens. Jeweils fünf Individuen einer bestimmten Größenklasse wurden in ein kleinen 10 ml-Boverischälchen mit ungefiltertem Standortwasser überschichtet. Jedem der Individuen wurde eine ausreichende Menge Oberflächensediment beigegeben und darin, von

den anderen räumlich ausreichend getrennt, gehalten. Ein Vorrat von Lagunenwasser und -sediment lagerte etwa einen Monat lang bei 2°C im Dunkeln, bevor er dann erneuert wurde. Mikroskopische Kontrollen der gehälterten Individuen wurden im April und Mai täglich, danach alle zwei Tage vorgenommen. Ein Wechsel mit vortemperiertem Wasser wurde zweimal und von Sediment einmal wöchentlich durchgeführt. Die Kulturschalen standen bei Zimmertemperatur auf der Fensterbank und waren der natürlichen Tagesperiodik von Temperatur und Licht ausgesetzt.

Mit Beginn steigender Raumtemperaturen Anfang des Sommers 1998 wurden die Kulturen in einen Thermokonstanzraum verlegt und bei 19 °C gehalten. Die anderen physikalischen Bedingungen in diesem Raum entsprechen bis auf den täglichen Licht-Dunkel-Wechsel, der auf 16/8 Stunden eingestellt wurde, den Kulturbedingungen, die für *Heterostegina depressa* beschrieben werden (RÖTTGER 1972b): Ein Ventilator verhinderte einen Wärmestau auf den Kulturregalen, als Lichtquelle dienten Leuchtstoffröhren (Osram, L Natura 65W/35). Die Beleuchtungsstärke betrug 450 Lux ($0,2 \cdot 10^{16}$ quanta/cm²/s) und wurde mit einer metallenen Fliegengaze eingestellt, die das Licht gleichzeitig streute.

Von allen Reproduktionen wurden folgende Daten protokolliert: die Größe des mütterlichen Gehäuses zum Zeitpunkt der Reproduktion, die Anzahl der Tochterzellen sowie deren Proloculusdurchmesser an jeweils 30 Individuen der Tochterzellenschar. Von vier Reproduktionen wurde ein Teil der heranwachsenden jungen Tochterzellen (mindestens 40 Individuen) zunächst nach drei Tagen, dann einmal wöchentlich vermessen.

Die Ermittlung der Kammerzahl während der Beobachtung des Wachstums einzelner Individuen wurde bei jungen Individuen durch Zählung, später indirekt über den abrupten Anstieg der Gehäusegröße mit dem Bau jeder neuen Kammer ermittelt.

4 Ergebnisse

4.1 Wassergehalte und Temperaturen im Sediment der Salzwiese „Halebüll“

4.1.1 Bodenwassergehalt

Die Bestimmung des Wassergehalts (Durchschnittswerte aus den acht Einzelwerten der Stationen P1 bis P8, Abb. 9, breitere Kurve) ergab, daß die durchschnittliche Bodenfeuchte in den ersten vier Monaten des Untersuchungszeitraums zunächst recht konstant war (54 %, Werte von Anfang September bis Ende Dezember 1993). Anschließend stieg diese, durch häufiger stattfindende Sturmfluten und Niederschläge bedingt, in den folgenden vier Monaten Januar bis April 1994 schnell an und erreichte im Mittel 60 % (Spitzenwerte 67 % und 62 %). Daraufhin sanken die Werte wieder ab. Die niedrigsten Werte wurden in den darauffolgenden Früh- und Hochsommermonaten (Mai bis August 1994) gemessen und führten mit durchschnittlichen 52 % zu ähnlichen Wassergehalten wie in der ersten Monaten der Aufzeichnung. Bemerkenswert ist dabei, daß die niedrigsten Werte zu einer Zeit gemessen wurden (Juli und August), in der die höchsten Niederschlagsmengen des Jahres fallen.

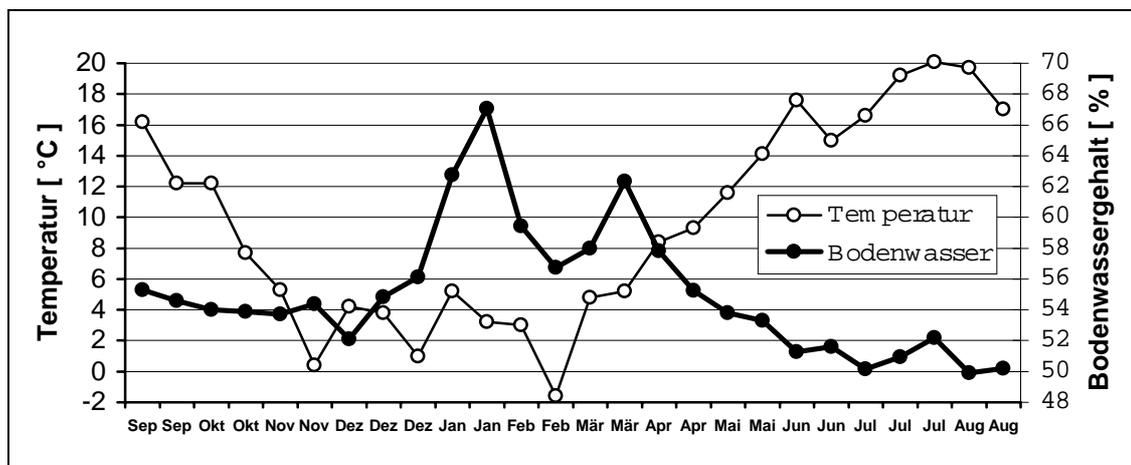


Abb. 9. Temperaturen und Bodenwassergehalte im obersten Sedimentzentimeter der Salzwiese „Halebüll“ von Anfang September 1993 bis Mitte August 1994. Jeder Punkt stellt die zum jeweiligen Sammeldatum gemessenen Mittelwerte aus allen acht Entnahmestationen dar.

Betrachtet man den Wassergehalt an den einzelnen Stationen des Profils über das Jahr hinweg (Abb. 10, Seite 24), so fällt hier der Punkt P3 besonders im Winter (Mitte Dezember bis Ende April) durch seinen niedrigen Gehalt an Porenwasser auf. Noch geringere Werte fanden sich in den landnächsten Salzwiesenabschnitten. Besonders hohe Wassergehaltswerte enthielten im Mittel die Sedimente an den Stationen P4 und P5, die aufgrund ihrer tieferen Lage zur Umgebung häufiger und stärker wassergesättigt waren (durch nicht abgelaufenes

Regen- und Tidehochwasser hervorgerufene Staunässe). Der relative Wassergehalt ist mit Ausnahme von P1 für jede Station des Profils charakteristisch. Lediglich die absoluten Werte unterschieden sich in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Die Wassergehaltswerte im Winterhalbjahr lagen etwa zwischen 5 und 10 % über denen des Sommerhalbjahres.

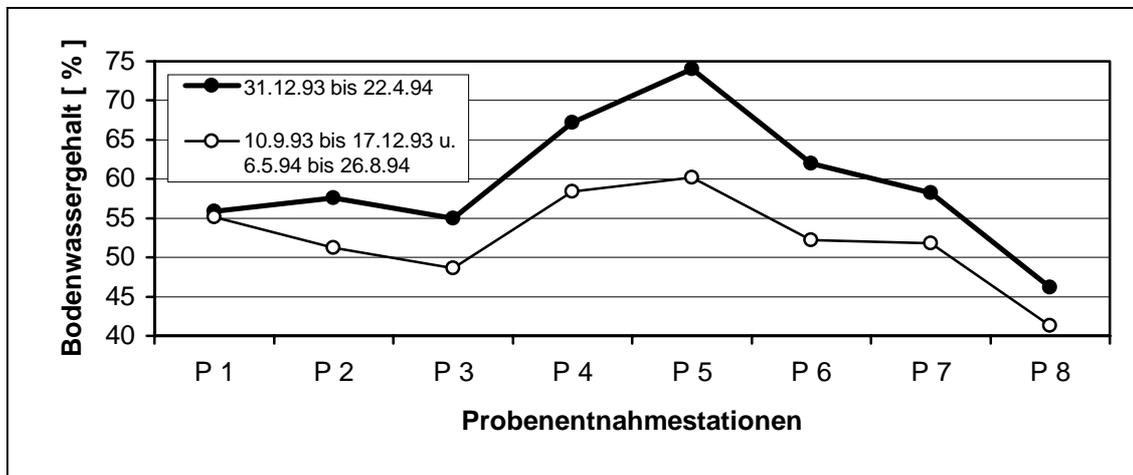


Abb. 10. Durchschnittliche Bodenwassergehalte an den acht Entnahmestationen (P1 bis P8) der Salzwiese „Halebüll“. Dargestellt sind jeweils die Mittelwerte aus den Zeiträumen mit dem höchsten (breitere Kurve, aus je 10 Einzelwerten) und niedrigsten Wassergehalt (schmalere Kurve, aus je 15 Einzelwerten) des Jahres.

4.1.2 Temperaturen

Die Temperaturmessungen im obersten Sedimentzentimeter (Abb. 9, Seite 23, schmalere Kurve) ergaben die zu erwartenden niedrigen, teilweise bis unter den Gefrierpunkt reichenden Werte im Winter und wieder ansteigende im Frühjahr. Die höchsten Werte mit 20 °C im Juli waren durch eine ungewöhnlich lang anhaltende warme Witterungsperiode bedingt.

Bei Betrachtung der Jahresmitteltemperaturen an den einzelnen Stationen entlang des Profils (Abb. 11, Seite 25) stellt man bezüglich der Jahreszeit einen unterschiedlichen Verlauf fest. Im Winterhalbjahr war das Probensediment der meerwärts gelegenen Entnahmestellen im Vergleich zu allen anderen Stationen am kältesten, während die landnahen Punkte P6 bis P8 die höchsten Temperaturen aufwiesen. Auch hier bildete der meernähere Punkt P3 wieder eine Ausnahme. Da dieser länger trockenlag und von einer aufgelockerten und niedrigen Vegetation umgeben war, erwärmte sich sein Sediment leichter als an benachbarten Stellen. Im Sommerhalbjahr waren es die landnahen Entnahmestellen mit den niedrigen Werten (Ausnahme P8), während sich die meernahen Stationen des Profils stärker erwärmten. Gründe dafür sind vor allem in der Vegetation zu suchen, die im Sommer mit zunehmender Landnähe stärker entwickelt ist und daher durch ihre Beschattung die Bodentemperaturen beeinflusst. Die in Meernähe nicht vollkommen geschlossene, sondern nur mosaikartig ausgeprägte

Pflanzendecke erklärt auch die sommerlichen Temperaturunterschiede zwischen P1 und P2. Die relativ hohen Temperaturen an der landnächsten Station P8 sind auf den stets geringen Bodenwassergehalt im Sommer zurückzuführen.

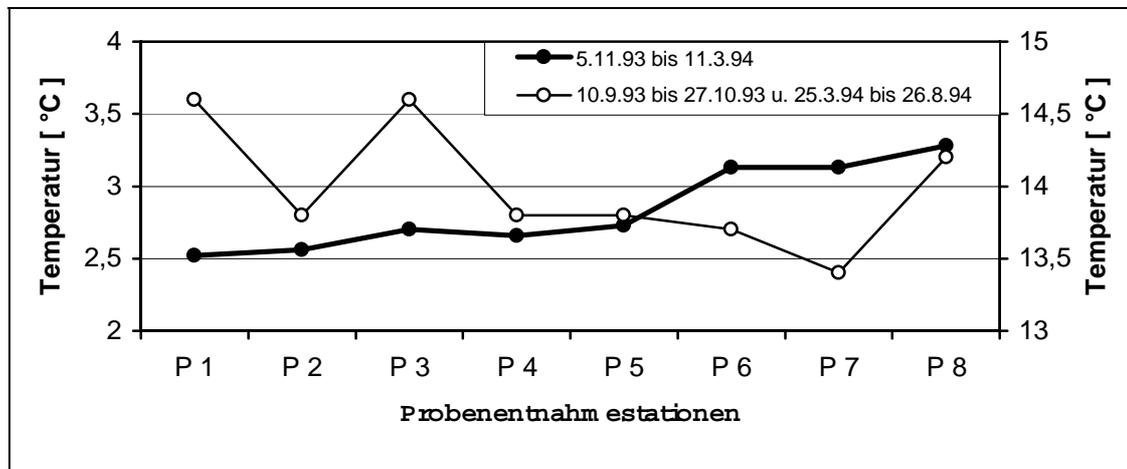


Abb. 11. Durchschnittliche Temperaturen an den acht Entnahmestationen (P1 bis P8) der Salzwiese „Halebüll“. Dargestellt sind jeweils die Mittelwerte aus den Zeiträumen mit den höchsten (breitere Kurve, aus je 9 Einzelwerten) und niedrigsten Temperaturen (schmalere Kurve, aus je 16 Einzelwerten) des Jahres.

4.2 Artenzusammensetzung in den Untersuchungsgebieten - Übersicht

Aus den beiden Hauptuntersuchungsgebieten „Halebüll“ und „Bottsand“, dem schwedischen Entnahmeort „Heden“ sowie den beiden dänischen Probenentnahmegebieten, wurden zusammen über 70000 Foraminiferen ausgezählt und bearbeitet, die sich auf 26 Arten verteilen. Darunter befinden sich solche, die in europäischen Küstensalzwiesen noch nicht nachgewiesen wurden. Erstmals konnten hierbei auch Arten in landnahen Abschnitten von Salzwiesen nachgewiesen werden, die bisher nur aus anderen marinen Biotopen bekannt waren. Darüberhinaus wurden zwei neue Arten beschrieben (*Psammosphaera* sp. und *Ovammmina* sp.), die beide punktuell hohe Anteile an der Lebendfauna hatten. Eine Übersicht über das Vorkommen aller gefundenen Arten der drei wichtigsten Untersuchungsgebiete „Bottsand“, „Halebüll“ und „Heden“ gibt Tab. 1 auf Seite 26. Der Probenentnahmeort „Store Sjørup“ an der Kattegattküste blieb unberücksichtigt, da dort nur eine Stelle einmalig beprobt wurde und verlässliche Angaben daher unmöglich waren.

In den beiden Hauptuntersuchungsgebieten „Halebüll“ und „Bottsand“ siedelten jeweils 17 und 19 Foraminiferenarten. Die Zahl im Probenentnahmegebiet „Heden“ war mit 13 Arten geringer. Eine größere Zahl der Arten, die in allen drei Untersuchungsgebieten vorkamen, sind auch aus anderen Teilen der Erde bekannt, zum Teil sogar weltweit verbreitet und häufig in höheren Siedlungsdichten zu finden. Aber auch Arten, die bisher nur gelegentlich in einem

der drei Untersuchungsgebiete gefunden wurden, sind für hohe Siedlungsdichten in anderen Gebieten innerhalb und außerhalb Europas bekannt. Bei den häufigen Arten handelt es sich vor allem um die Kalkschaler *Ammonia beccarii*, *Haynesina germanica*, *Elphidium williamsoni* und *Triloculina oblonga*, sowie die Sandschaler *Ammotium salsum*, *Balticammina pseudomacrescens*, *Haplophragmoides manilaensis*, *Jadammina macrescens*, *Miliammina fusca* und *Trochammina inflata* (z.B. PHLEGER 1970, SCOTT & MEDIOLI 1980a, DE RIJK & TROELSTRA 1997, DEBENAY 1990, HAYNES & DOBSON 1969, ALVE & MURRAY 1999).

Tab. 1. Liste aller lebend gefundenen Arten in den beiden Hauptuntersuchungsgebieten „Halebüll“ und „Bottsand“ sowie in „Heden“. Mit *: häufige, für die Auswertung in Kap. 4.3 ausgewählte Arten.

	Arten	Halebüll	Bottsand	Heden
1	<i>Ammonia beccarii</i>	*		●
2	<i>Ammotium salsum</i>		●	●
3	<i>Arenoparrella mexicana</i>		●	
4	<i>Balticammina pseudomacrescens</i>	●	●	●
5	<i>Cornuspira involvens</i>	●	●	
6	<i>Elphidium gunteri</i>	●		
7	<i>Elphidium williamsoni</i>	*	●	●
8	<i>Fissurina laevigata</i>	●		
9	<i>Haplophragmoides manilaensis</i>		●	●
10	<i>Haplophragmoides wilberti</i>		●	
11	<i>Haynesina germanica</i>	*		
12	<i>Hippocrepina flexibilis</i>	*		
13	<i>Jadammina macrescens</i>	*	●	●
14	<i>Labrospira jeffreysi</i>		●	
15	<i>Micatuba flexilis</i>	●	●	●
16	<i>Miliammina fusca</i>	*	●	●
17	<i>Ovamina opaca</i>	●	●	●
18	<i>Ovamina</i> sp.	*	●	
19	<i>Polysaccamina ipohalina</i>		●	
20	<i>Psammosphaera</i> sp.		●	●
21	<i>Quinqueloculina seminulum</i>	●		
22	<i>Siphotrochammina lobata</i>			●
23	<i>Tiphotrocha comprimata</i>		●	●
24	<i>Triloculina oblonga</i>	*	●	
25	<i>Trochammina inflata</i>	*	●	●
26	<i>Trochamminita irregularis</i>	●	●	

4.3 Artengemeinschaften und Siedlungsdichten in der Salzwiese „Halebüll“

4.3.1 Artengemeinschaften

Die Artenzusammensetzung und Häufigkeit der Foraminiferen in dieser Salzwiese standen bereits in einer früheren Arbeit im Blickpunkt eigener Forschungen (LEHMANN 1994). Der

damalige Untersuchungszeitraum umfaßte acht Monate (Anfang September 1993 bis Ende April 1994), in denen alle 14 Tage entlang eines meer-landwärts gerichteten Profils an acht Entnahmestellen (P1 bis P8) Sedimentproben entnommen wurden (zusammen 17 Serien zu je acht Proben).

Zur Vervollständigung des Jahresgangs wurden im Rahmen vorliegender Arbeit in den fehlenden Monaten Mai bis August wiederum Proben in 14-tägigem Abstand an denselben Stationen entnommen. Die Funde der Diplomarbeit und vorliegender Arbeit sind in Tabelle 1 für „Halebüll“ zusammengefaßt (zusätzliche neun Serien). Von den 17 lebend in der Salzwiese „Halebüll“ vorkommenden Arten waren fünf ausschließlich auf ihre Vegetationszone begrenzt, weitere fünf hatten dort ihre höchsten Siedlungsdichten, lebten aber auch im Wattenmeer. Im folgenden werden nur jene neun betrachtet, die in den Proben regelmäßig und in höherer Zahl gefunden wurden (siehe Tab. 1, Seite 26, mit * markiert).

Diese Foraminiferen waren keineswegs gleichmäßig in der Salzwiese verteilt und auch ihre Individuendichte war an den einzelnen Probenentnahmestationen verschieden. An jedem Punkt fand man über den gesamten Untersuchungszeitraum hinweg eine bestimmte Artengemeinschaft. Artenspektrum und Anteile der Arten variierten zwar im jahreszeitlichen Verlauf (Abb. 12 a bis c, Seite 28), das für diesen Lebensraum charakteristische Gesamtbild blieb aber stets sichtbar. Eine einmalige Überprüfung in der näheren Umgebung des Transekts (je 100m nördlich und südlich davon) ergab, daß die Artenzusammensetzung auch dort der der acht Dauerentnahmestationen entsprach.

Zur Darstellung der Artengemeinschaften wurden für jeden Entnahmepunkt die durchschnittlichen prozentualen Häufigkeiten aller Arten von zunächst 17 Serien (September 1993 bis April 1994) ermittelt und prozentual gegen den Transekt (P1 bis P8) aufgetragen (Abb. 12 a, Seite 28). In gleicher Weise dargestellt, beinhaltet die Abb. 12 b die fehlenden Monate Mai 1994 bis August 1994 (neun Serien), und in der Abb. 12 c sind die Artengemeinschaften des nun vollständigen Jahresganges aufgetragen (Durchschnitt aller 26 Serien).

Die ersten beiden Probenentnahmepunkte (P1 und P2, *Salicornia*-Zone) waren vor allem durch das Vorkommen von Kalkschalern gekennzeichnet. Während zwischen September 1993 und April 1994 (Abb. 12a, Seite 28) am ersten Punkt *Haynesina germanica* den Hauptteil ausmachte, stellte *Ammonia beccarii*, gefolgt von *Triloculina oblonga* (in LEHMANN 1994 als *Quinqueloculina oblonga*) die Hauptart an der zweiten Entnahmestelle. Dieser, am offenen Watt an der unteren Hochwasserlinie gelegene Salzwiesenabschnitt (0,90 m über NN) unterschied sich in seiner Artenzusammensetzung geringfügig von der Situation, die in den

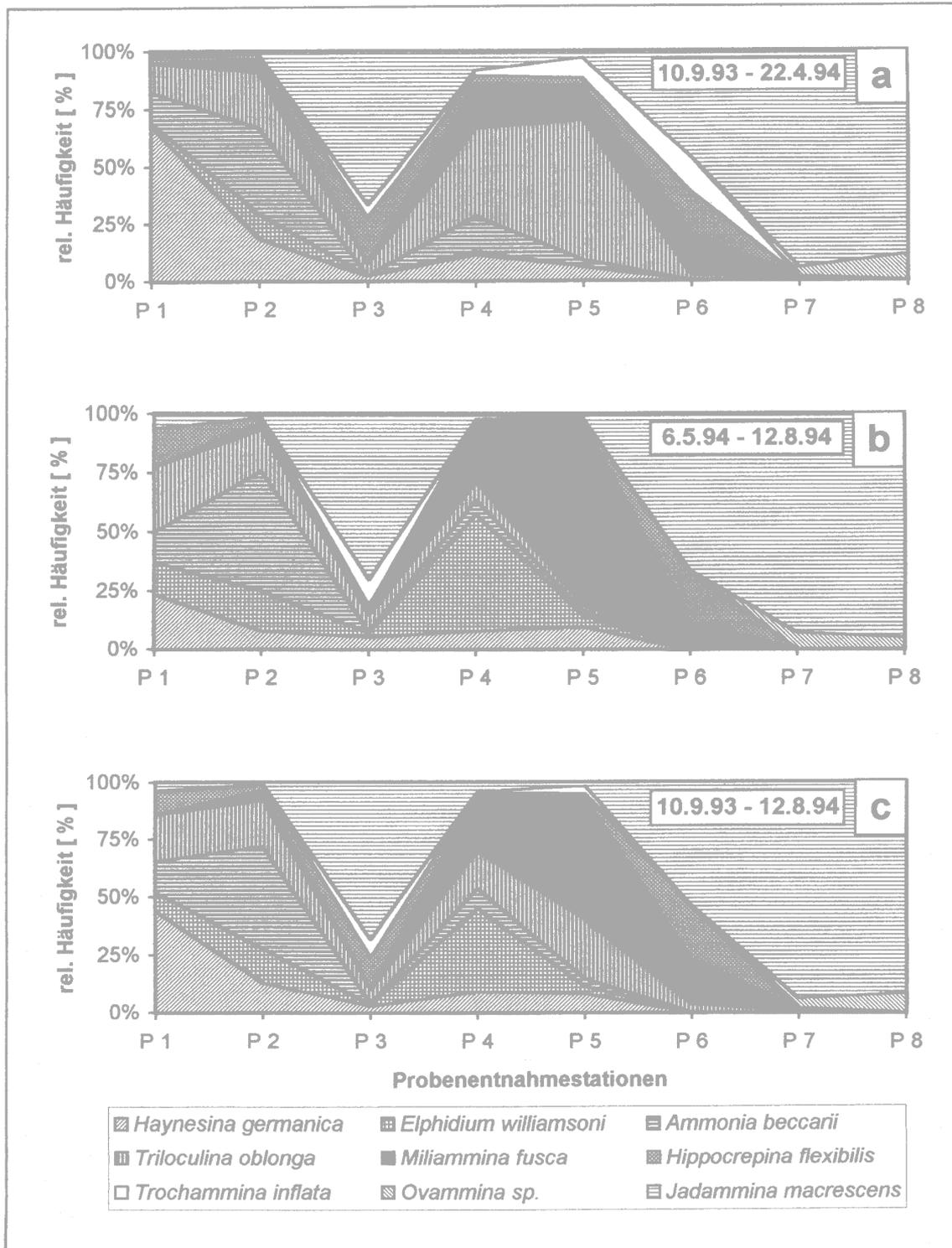


Abb. 12 a - c. Artengemeinschaften im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ an den acht Probenentnahmestationen des Transekts (P1 bis P8). Für jeden Punkt ist die durchschnittliche Artenzusammensetzung der 17 Serien vom 10. September 1993 bis 22. April 1994 (a), der neun Serien vom 6. Mai 1994 bis 12. August 1994 (b) und aller 26 Serien des vollständigen Jahresgangs vom 10. September 1993 bis 12. August 1994 (c) dargestellt.

Monaten Mai bis August 1994 vorlag (Abb. 12 b, Seite 28). Auffällig war am P1 der stärkere Anteilrückgang von *Haynesina germanica* und am P2 eine Zunahme der relativen Häufigkeit von *Ammonia beccarii*. Der dritte Entnahmepunkt, an dem mit knapp 90 % die Sandschaler überwogen und *Jadammina macrescens* (in LEHMANN 1994 als *Jadammina polystoma*) dominierte, war in beiden Zeiträumen fast identisch. Er lag mit einer Höhe von 1,75 m über NN etwa auf gleichem Niveau wie der 75 Meter weiter landwärts gelegene P6. Größere Änderungen des Artenspektrums waren erst in den an der mittleren Hochwasserlinie gelegenen Salzwiesenabschnitten auffällig (P4 und P5, 1,50 m und 1,57 m über NN, *Puccinellia*-Zone). An der Station P4 entfaltete sich im Mai 1994 plötzlich eine größere Population von *Elphidium williamsoni* auf Kosten von *Triloculina oblonga* und *Ammonia beccarii*. Veränderungen im Sommer 1994 waren auch an der fünften Station sichtbar. Hier trat *Triloculina oblonga* zugunsten von *Miliammina fusca* deutlich zurück. Die landnächsten Punkte, die an der oberen Hochwasserlinie liegen und nur gelegentlich während stärkerer Westwinde überflutet wurden (P7 und P8, 1,84 m und 2,04 m über NN, *Festuca*-Zone), zeigten über das ganze Jahr hinweg identische Anteile der Sandschaler *Jadammina macrescens* und *Ovammia* sp.

Die Veränderungen in den Artenzusammensetzungen, die im Sommer 1994 im Vergleich zum vorangegangenen Untersuchungszeitraum auftraten, wirkten sich, wenn man den vollständigen Jahresgang betrachtet (Abb. 12c, Seite 28) nicht an allen Entnahmestationen gleich stark aus. So führte der von Mai bis August 1994 plötzlich stark abnehmende Anteil von *Haynesina germanica* am P1 insgesamt nicht zu einer sehr starken Abnahme im Jahresmittel. Mit knapp über 40 % blieb diese Art dominant, da die Verringerung ihres Anteils auf dem plötzlichen Auftreten von *Hippocrepina flexibilis* und *Elphidium williamsoni* beruhte, deren Häufigkeiten vorher, von September 1993 bis April 1994, praktisch keine Rolle spielten. Viel größer war der Einfluß, den *Elphidium williamsoni* auf die Artenverteilung an der Entnahmestelle P4 ausübte, da sehr hohen Siedlungsdichten im Sommer 1994 äußerst geringe Dichten oder auch gar keine Individuen den vorangehenden acht Monaten gegenüberstanden (siehe Abb. 17, Seite 31).

4.3.2 Siedlungsdichten

Die unter 4.3.1 aufgeführten Beispiele zeigen, daß zu den relativen, prozentualen Häufigkeiten immer auch die Siedlungsdichten der betreffenden Arten betrachtet werden müssen, da über einen längeren Zeitraum konstante Artengemeinschaften nicht zwangsläufig auf gleichbleibenden Siedlungsdichten beruhen müssen. Wie stark die Individuenzahlen

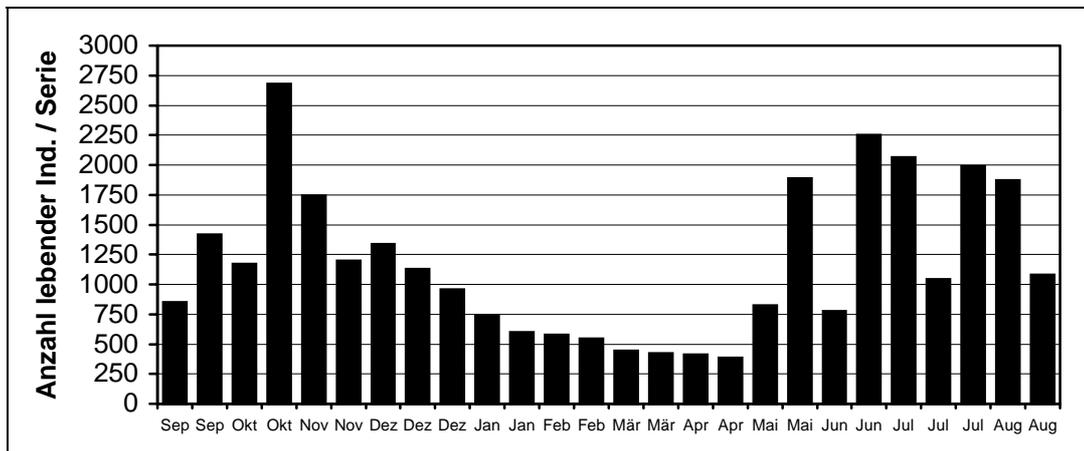


Abb. 13. Siedlungsdichten im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ entlang des Untersuchungsprofils (P1 bis P8) im Jahresverlauf (10. März 1993 bis 12. August 1994). Jeder Balken repräsentiert die Summe aller Arten von allen acht Entnahmestationen des Transekts.

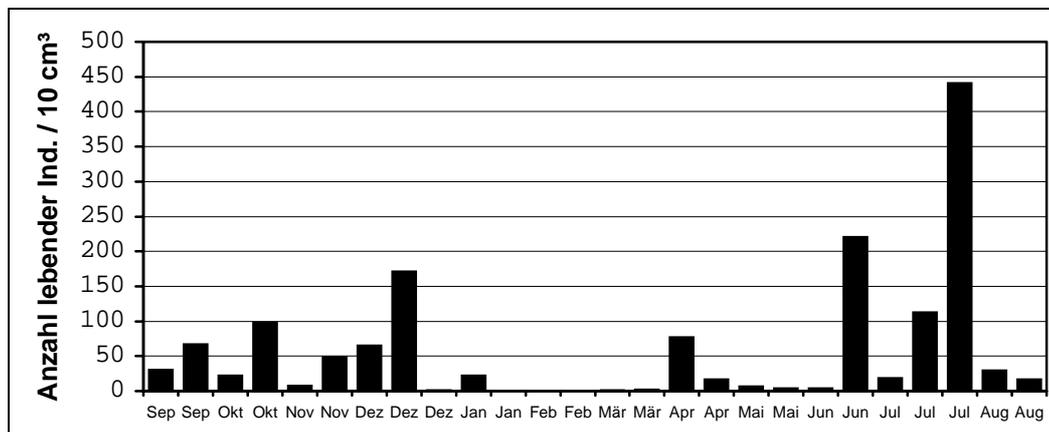


Abb. 14. *Ammonia beccarii*. Siedlungsdichte im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ an der Probenentnahmestation P2 im Jahresverlauf.

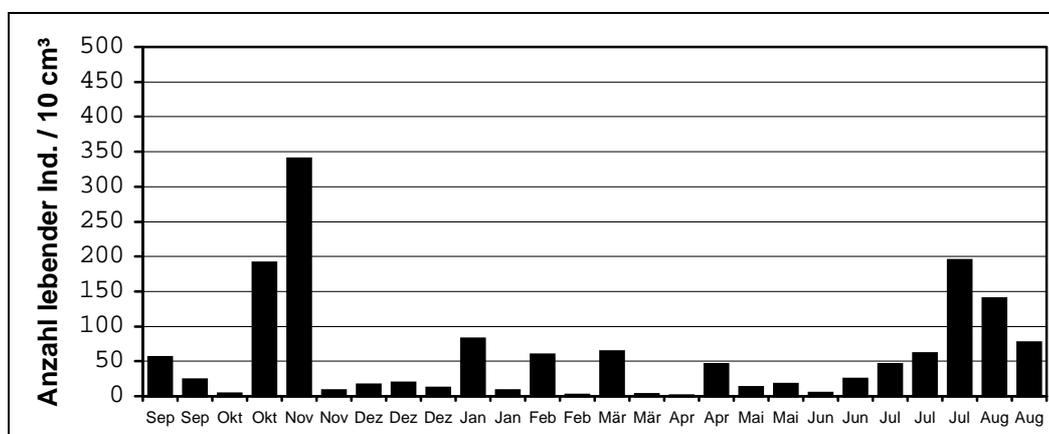


Abb. 15. *Triloculina oblonga*. Siedlungsdichte im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ an der Probenentnahmestation P4 im Jahresverlauf.

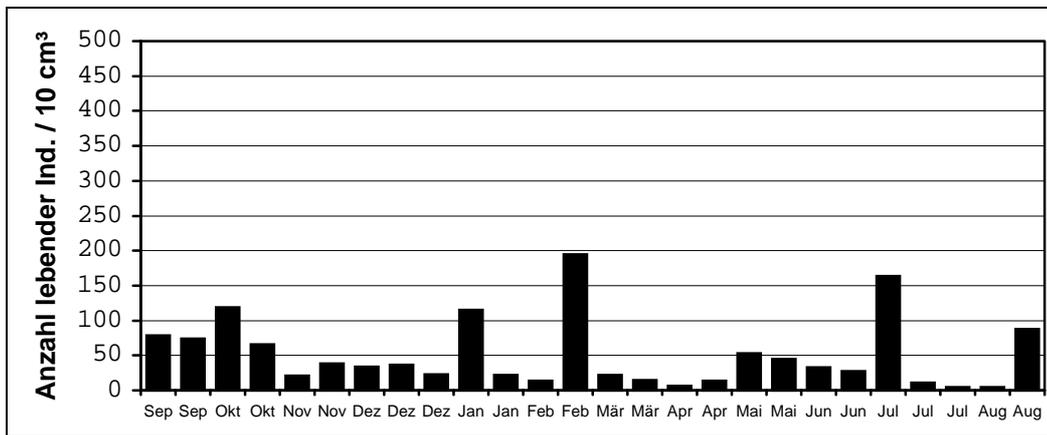


Abb. 16. *Haynesina germanica*. Siedlungsdichte im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ an der Probenentnahmestation P1 im Jahresverlauf.

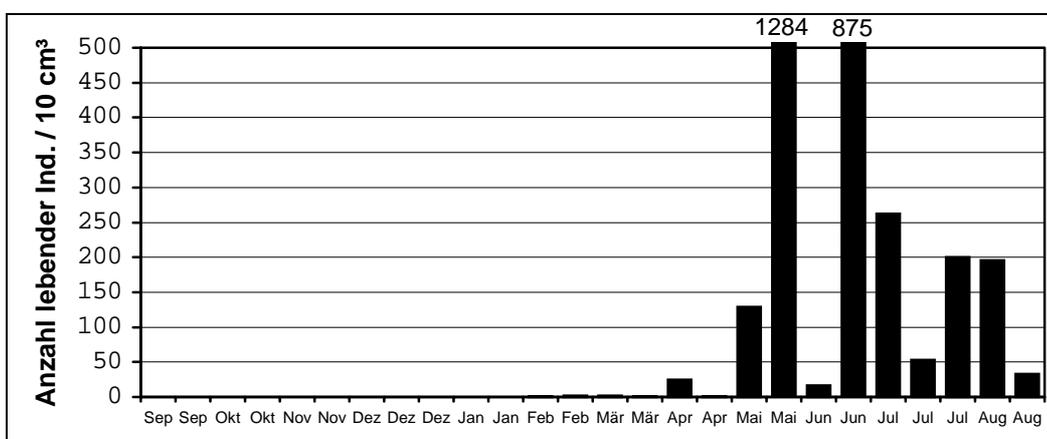


Abb. 17. *Elphidium williamsoni*. Siedlungsdichte im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ an der Probenentnahmestation P4 im Jahresverlauf.

schwanken können, zeigt Abb. 13, Seite 30. Sie gibt den jahreszeitlichen Verlauf der Besiedlungsdichte für die gesamte Salzwiese an. Für jedes Sammeldatum ist der Durchschnittswert von allen Stationen des Profils mit allen Arten angegeben, zusammen also 26 Serien. Während der ersten Monate der Aufzeichnung zeigte sich eine steile Zunahme im Herbst, die ihr Maximum Ende Oktober hatte. Daraufhin setzte eine langsame und stetige Abnahme der Individuendichte ein, die ein halbes Jahr andauerte und erst Anfang Mai wieder mit einem steilen Anstieg endete. In den folgenden Sommermonaten waren insgesamt hohe Siedlungsdichten zu beobachten; auffällig waren hier jedoch einige abrupte Wechsel von hohen zu recht niedrigen Werten (z.B. Ende Mai und Anfang Juli).

Dieser Gesamtverlauf spiegelte sich aber nicht an allen Orten und allen Arten in derselben Weise wider. Um die Verschiedenartigkeit zu verdeutlichen werden im folgenden einzelne Arten an einzelnen Stationen vorgestellt: *Ammonia beccarii* (Abb. 14, Seite 30) siedelte am P2 zwar mit ebenfalls auffälligen Individuenzahlen im Herbst 1993, ihre höchsten waren jedoch im Hochsommer 1994 zu beobachten. Bei *Triloculina oblonga*, die am P4 vorkam

(Abb. 15, Seite 30) traten die höchsten Siedlungsdichten im Herbst 1993 auf. Eine etwas andere jahreszeitliche Verteilung der Siedlungsdichte konnte bei *Haynesina germanica* an der meernächsten Station P1 beobachtet werden (Abb. 16, Seite 31). Höhere Individuenzahlen kamen bei ihr nicht nur im Sommer 1994 vor, sondern vor allem zu einer Zeit (Januar und besonders Februar 1994), in der die anderen vorgestellten Arten nur in geringen Zahlen oder aber überhaupt nicht nachgewiesen wurden. Besonders auffällig verhielt sich *Elphidium williamsoni* am P4 in der mittleren Salzwiese (Abb. 17, Seite 31). Von September 1993 bis zum Februar 1994 wurde diese Art, die bisher nur aus meernahen Stationen dieser Salzwiese bekannt war, nicht nachgewiesen. Sie begann ab Mai 1994 fast explosionsartig mit sehr hoher Dichte dort zu siedeln.

Die Ermittlung der durchschnittlichen Individuendichte an den einzelnen Entnahmestationen über den gesamten Untersuchungszeitraum hinweg (Abb. 18, jeweils rechter schwarzer Balken) ergab ähnlich hohe Werte an der ersten bis zur dritten Entnahmestelle (P1 bis P3, zwischen 100 und 150 Ind./10 cm³). Mit mehr als doppelt so vielen Individuen erfolgte ein starker Anstieg zur vierten Entnahmestelle (P4), an der im Jahresmittel die meisten Gehäuse gefunden wurden. Geringe Siedlungsdichten charakterisierten die Stationen der mittleren Salzwiese (P5 und P6) gefolgt von der zweithöchsten Dichte am landnahen Probenentnahmepunkt P7, während der fast terrestrische P8 einen ähnlichen niedrigen Wert wie der P1 im wattenahen Bereich aufwies.

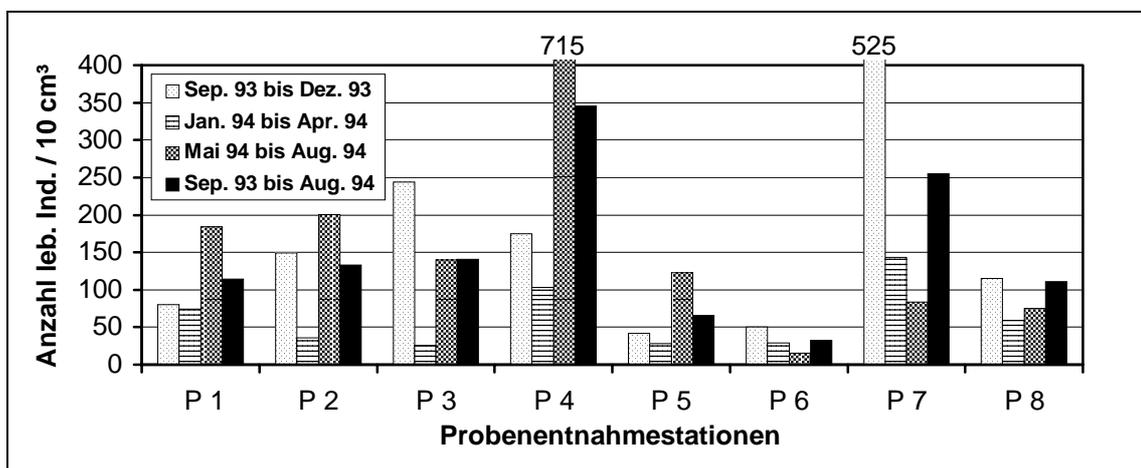


Abb. 18. Durchschnittliche Siedlungsdichten im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ an den einzelnen Stationen des Transekt über den gesamten Untersuchungszeitraum (Balken 4) und über viermonatige Teilabschnitte (Balken 1 bis 3). Jeder Balken repräsentiert den Mittelwert aus allen Arten des jeweiligen Probenentnahmepunkts.

Sehr unterschiedlich waren die Individuendichten an den einzelnen Punkten auch, wenn man dem Besiedlungsdurchschnitt des ganzen Jahres (Abb. 18, Seite 32, schwarzer Balken)

drei viermonatige Teilabschnitte gegenüberstellt (Abb. 18, Seite 32, erster bis dritter Balken jeder Gruppe). Sie entsprechen in der Abb. 13 in etwa den Phasen im Herbst hoher, im Winter niedriger und im Sommer wieder hoher Siedlungsdichte. Jeder dieser jahreszeitlichen Teilabschnitte repräsentiert ein anderes Besiedlungsgeschehen. Wie bekannt, waren die Siedlungsdichten im Herbst 1993 deutlich höher als im sich anschließenden winterlichen Zeitraum von Januar bis April 1994 (Abb. 13). Besonders ausgeprägt war dies am landnahen P7, wo der höchste ermittelte Herbstwert den Winterwert um mehr als das dreifache übersteigt. Eine noch größere Herbst-Winter-Diskrepanz um etwa das Neunfache gab es am P3. Diese Verhältnisse galten also besonders für höhergelegene mehr terrestrische Abschnitte der Salzwiese.

Andererseits existierten in der Salzwiese Orte, an denen die ebengenannten Verhältnisse nicht galten. So gab es beispielsweise an der wattenahen Entnahmestelle P1 aber auch am P4 und P5 keine so ausgeprägte Unterschiede in der Individuendichte zwischen dem September-Dezember und dem Januar-April-Zeitraum.

Auch bei den Sommerwerten (Mai bis August 1994) gab es größere örtliche Unterschiede. An Stellen mit höherem Bodenwassergehalt (P1 und P2, sowie P4 und P5) wurden in diesem Zeitraum die höchsten Siedlungsdichten des Jahres nachgewiesen; an den mehr terrestrischen Orten (P3 und besonders P6, P7 und P8) lagen die Werte niedriger, stellenweise unter denen der übrigen Abschnitte des Jahres. Die Siedlungsdichten in der Salzwiese „Halebüll“ waren also sowohl örtlich, als auch zeitlich großen Schwankungen unterworfen.

4.4 Artengemeinschaften und Siedlungsdichten im „Bottsand“

Gemäß den beiden sehr verschiedenen Lebensräumen Flachwasserlagune und Salzrasen, waren im „Bottsand“ unterschiedliche und für jedes dieser Biotope charakteristische Arten vorhanden, darunter einige weltweit verbreitete euryhaline Brackwasserformen. Schon LUTZE (1968a) wies zusammen acht Arten nach, darunter die sieben Sandschaler *Ammotium salsum*, *Miliammina fusca*, *Trochammina inflata*, *Tiphotrocha comprimata*, *Balticammina pseudomacrescens* (als *Trochammina macrescens*), *Haplophragmoides manilaensis* (als *Haplophragmoides bonplandi*), *Jadammina macrescens* (als *Jadammina polystoma*) die er, mit Ausnahme von *Miliammina fusca*, ausschließlich in der Vegetationszone fand. Nur die kalkschalige *Elphidium williamsoni* war auf die eigentliche Lagune beschränkt (LUTZE 1968a).

Auch heute noch besiedeln diese acht Arten den „Bottsand“, jedoch in anderen Siedlungsdichten und im Fall von *Ammotium salsum* sogar ein weiteres Habitat. Darüberhinaus konnten aber noch weitere 12 Arten identifiziert werden, fünf von ihnen ausschließlich aufgrund der angewandten Naßauswertung (LEHMANN 1997).

4.4.1 Lagune

Bereits eigene Voruntersuchungen ergaben überraschend, daß neben den schon dort bekannten beiden häufigen Arten *Elphidium williamsoni* und *Miliammina fusca* die sandschalige, monothalame *Ovammmina opaca* in oft großer Zahl das Lagunensediment besiedelt. Daraufhin wurden deren Verteilung und Siedlungsdichte entlang eines von Südwest nach Nordost verlaufenden Profils an fünf Stationen mit je drei Proben (Lage der Stationen siehe Abb. 3, Seite 13) näher untersucht. Es ergab sich, daß *Miliammina fusca* ihr größtes Vorkommen nahe dem Eingangsbereich der Lagune hatte (Abb. 19), während die meisten Individuen von *Ovammmina opaca* im östlichen Lagunenbereich vorkamen. *Ovammmina opaca* erreichte dort etwa die doppelten Siedlungsdichten von *Miliammina fusca* und war damit die häufigste Art der zentralen Lagune. Daneben war ein weiterer Sandschaler, *Ammotium salsum*, in der gesamten Lagune überall vorhanden; vor 35 Jahren gab es ihn in geringer Individuenzahl nur in dem am Ostrand gelegenen und sich nach Norden verjüngenden Lagunenausläufer (in LUTZE 1968a als „Endgraben“ bezeichnet, Abb. 4, Seite 14 und Abb. 7, Seite 16).

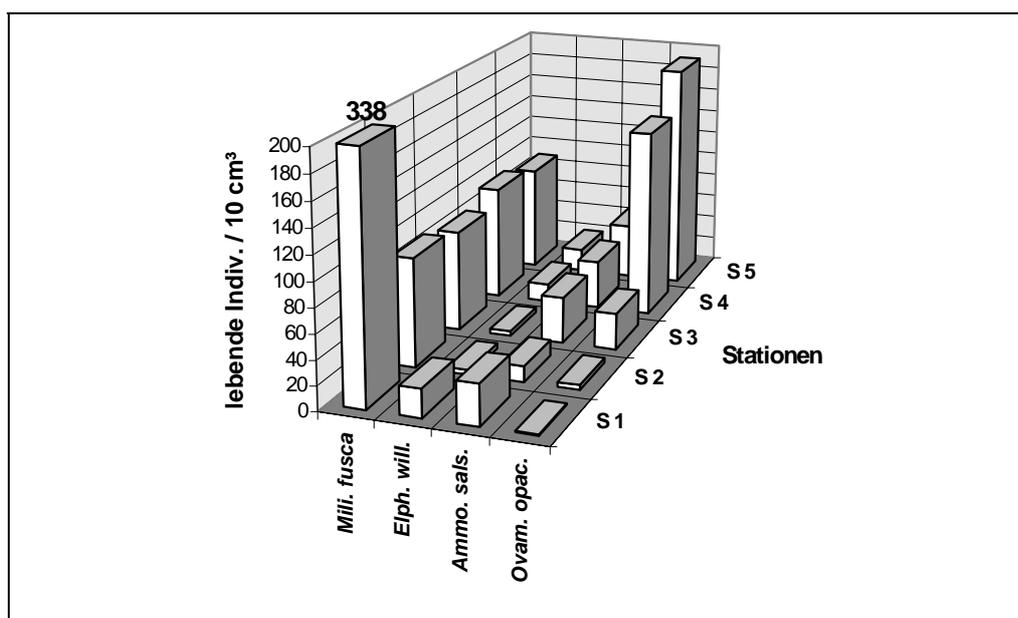


Abb. 19. Artenspektrum und Siedlungsdichten in der „Bottsand“-Lagune entlang eines von Südwest nach Nordost verlaufenden Transekts am 2. Mai 1996.

4.4.2 Vegetationszone

Viel deutlichere Abweichungen zwischen damaliger und heutiger Besiedlung ergab jedoch erst ein Vergleich der Artenspektren in den Salzwiesenflächen des „Bottsand“. Während LUTZE (1968a) ein dichtes Probenetz in die eigentliche Lagune legte, überstrich dieses nur zu einem kleinen Teil auch die Ränder der Salzrasen (neun von 114 Proben), inklusive eines kleineren Brackwassertümpels. Genaue Angaben über die Siedlungsdichte der dort von ihm nachgewiesenen Arten wurden nicht gemacht. LUTZE stellte aber fest, daß die Arten der dort vorkommenden Sandschaler in den unterschiedlichen Kleinbiotopen verschiedene Anteile erreichten und gab von den wichtigsten Arten grob deren prozentuale Anteile an der dortigen Gesamtfaua an.

Am 17. November 1997 entnommene Sedimentproben, die überwiegend aus den Vegetationsflächen in der näheren Umgebung des Endgrabens stammten (P1 bis P10 siehe Abb. 4, Seite 14 sowie P11 und P12 siehe Abb. 3, Seite 13), konnten jetzt zeigen, wie verschiedenartig das Artenspektrum selbst auf kürzere Distanzen von nur wenigen Metern war. Zur Probenentnahme wurde der Monat November ausgewählt, da zu dieser Jahreszeit in der Vegetationszone mit besonders hohen Siedlungsdichten gerechnet werden konnte (LEHMANN1994). Einige der Arten wurden hierbei erstmalig in Küstensalzwiesen nachgewiesen, andere waren bisher nur aus außereuropäischen Salzwiesenbiotopen wärmerer Klimate bekannt (Näheres dazu siehe auf Seite 100 bis 141).

Zunächst werden vier verschiedene, im folgenden kurz charakterisierte Areale miteinander verglichen. Die dort ermittelten Siedlungsdichten sind in den Abbildungen 20 bis 23 auf Seite 37 dargestellt:

1. Kleinere Salzwiesentümpel, die in größeren Abständen locker verstreut, fast alle westlich des Endgrabens in der Vegetation eingebettet liegen. Die meisten haben weniger als 2 m² Fläche, sind etwa 20 cm tief und werden meist vollständig von der Meersimse (*Bolboschoenus maritimus*) besiedelt. Ihr sandiger Grund ist von einer ein bis wenige Zentimeter starken Schicht gröberer abgestorbener Pflanzenpartikel bedeckt, in der auch feinerer Detritus vorkommt. Als Beispiel dient hier der „große Tümpel“, in nördlicher Verlängerung des Endgrabens gelegen und mit einer Ausdehnung von etwa 4 x 7 m im Bottsand der größte und noch nicht vollständig verlandete Tümpel. Auf seinem Grund hat sich eine heute über 25 cm mächtige Schlammschicht abgesetzt.

2. Schmale, rinnenartige natürliche Gräben in den Vegetationsflächen, welche Regen- und seltener auch das Windtidenhochwasser abführen. Der längste befindet sich in der

nordöstlichen Ecke des „Bottsands“ und entwässert den „großen Tümpel“ in Richtung Süden. Auch er wird überwiegend von der Meersimse besiedelt und dient neben einem kleineren, westlich in den Endgraben mündenden Abfluß hier als Beispiel.

3. Die im Salzbinsen-Rasen (*Juncetum gerardii*) gelegenen Rotschwingel-Flächen (*Festuca rubra*). Der Rotschwingel ist die dominante halotolerante Art in direkter Umgebung des Endgrabens (Abb. 7 b, Seite 16).

4. Kleine Brandungshohlkehlen (Abb. 8, Seite 16), welche das gesamte östliche Lagunenufer an der Basis ihrer Abbruchkanten säumen und selbst bis in die nördlichen Endgrabenabschnitte hineinziehen. Sie haben sich gewöhnlich direkt über der Sandsedimentsohle entwickelt, sind nur zwischen 5 und 10 Zentimeter hoch und reichen meistens etwa 20 cm, maximal sogar bis 30 cm unter die Rotschwingel-Flächen. Im leicht verfestigten Sediment des vorderen Hohkehlendachs waren während der Hochsommermonate junge *Mytilus edulis* und gelegentlich grabende *Nereis diversicolor* zu finden.

An nahezu allen Orten der Vegetationszone waren die oft großen Mengen leerer Gehäuse auffällig, ihre Anteile konnten gelegentlich das Zehnfache der Lebendfauna übersteigen. Hohe Dichten leerer Gehäuse gab es dabei sowohl an Orten mit vielen, als auch an Stellen mit nur ganz wenigen lebenden Individuen. Charakteristisch für die dortigen Totgemeinschaften war auch die Anzahl der beteiligten Arten, die stets größer war als die der Lebendgemeinschaften, es wurden also immer wieder von bestimmten Arten ausschließlich leere Gehäuse gefunden.

Die geringste Artenzahl lebender Individuen ergab die Analyse des Sediments vom „großen Tümpel“ (Abb. 20, Seite 37). Die Charakterart dieses Kleinlebensraums ist auch heute noch *Tiphotrecha comprimata*, die mit 78 lebenden Individuen/10 cm³ die beiden anderen Arten, *Haplophragmoides manilaensis* und *Miliammina fusca* (beide unter 5 Ind./10 cm³) bei weitem übertraf. Ganz ähnlich waren die Arten auch in den anderen, viel kleineren Salzwiesentümpeln verteilt.

In völlig anderer Weise war der flache grabenartige Abfluß besiedelt, der den „großen Tümpel“ mit dem Endgraben verbindet (Abb. 21, Seite 37). Von den neun dort lebend vorkommenden Arten stellten *Miliammina fusca*, *Trochammina inflata* und *Tiphotrecha comprimata* die Hauptarten dar, die mit über 200 Ind./10 cm³ vergleichsweise hohe Siedlungsdichten erreichten. Diese und auch die dort in viel geringeren Dichten vorkommenden Arten *Haplophragmoides manilaensis* und *Jadammina macrescens* sind seit

den Untersuchungen von LUTZE (1968a) im Gebiet des „Bottsand“ bekannt. Bemerkenswert ist

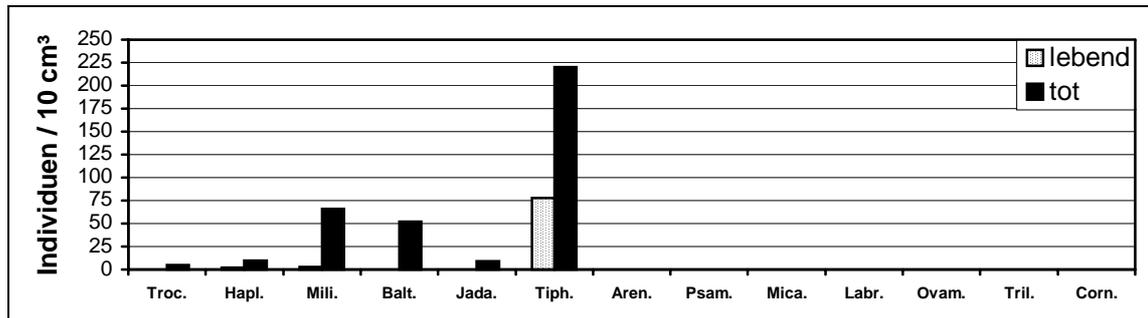


Abb. 20. Arten und Individuenzahlen im „Bottsand“, großer Tümpel, P2 17. November 1997.

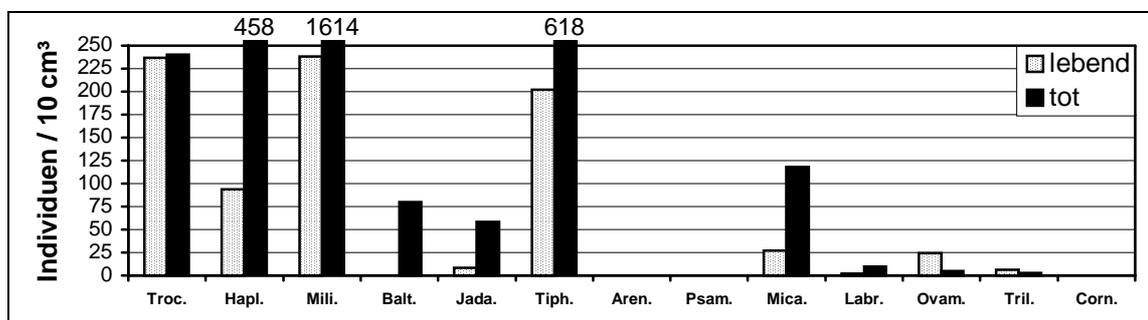


Abb. 21. Arten und Individuenzahlen im „Bottsand“, Abflußgraben, P3 17. November 1997.

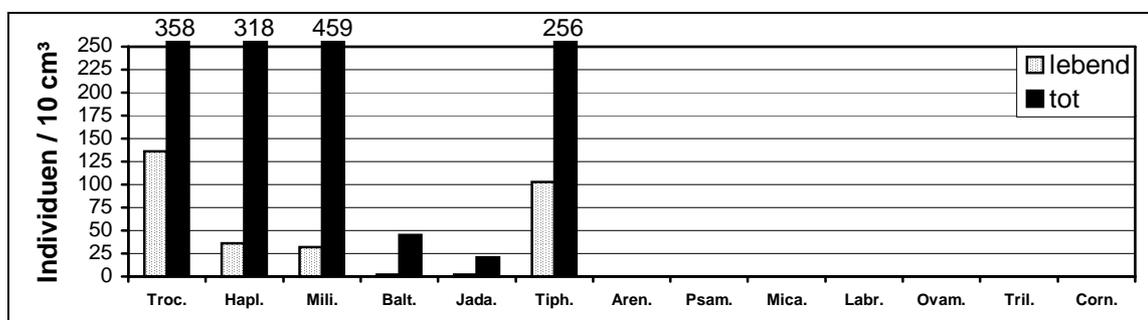


Abb. 22. Arten und Individuenzahlen im „Bottsand“, *Festuca*-Rasen, P4 17. November 1997.

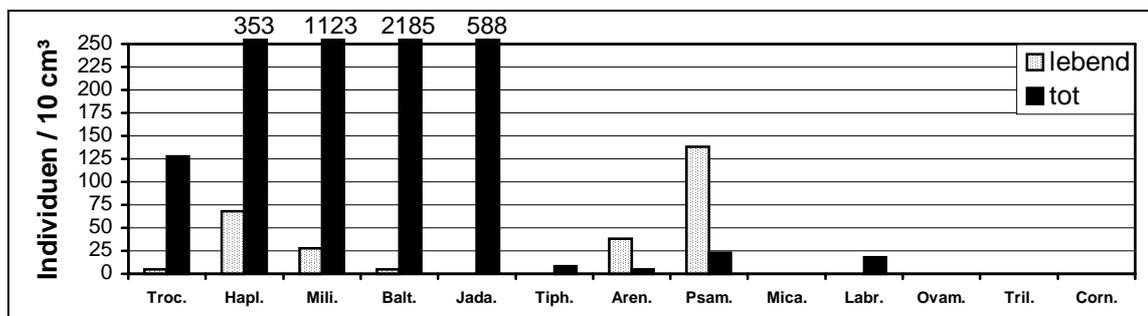


Abb. 23. Arten und Individuenzahlen im „Bottsand“, Brandungshohlkehle, P8 17. November 1997.

nun aber das Vorkommen der beiden monothalamen Sandschaler *Micatuba flexilis* und *Ovammina* sp. sowie *Labrospira jeffreysi* und *Triloculina oblonga*. Die beiden erstgenannten Arten wurden in einer Salzwiese zum ersten Mal im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ nachgewiesen; *Labrospira jeffreysi* ist aus Salzwiesen bislang unbekannt.

Das Artenspektrum im Rotschwingel-Rasen (Abb. 22, Seite 37) entsprach in den Hauptarten im wesentlichen dem des Abflußgrabens (Abb. 21, Seite 37), die Siedlungsdichten von *Haplophragmoides manilaensis* und *Miliammina fusca* waren aber hier deutlich geringer. Lediglich die im Abflußgraben vorkommenden Arten *Micatuba flexilis*, *Ovammina* sp. und *Labrospira jeffreysi* fehlten hier jedoch.

Ein anderes Bild ergab die Auswertung des Sediments in den Brandungshohlkehlen (Abb. 23, Seite 37): Die in der eigentlichen Vegetationszone häufig lebend vorkommende *Trochammina inflata* spielte hier fast nur in Form leerer Gehäuse eine Rolle, und von den anderen in der Vegetationszone häufigen Arten erreichte lediglich *Haplophragmoides manilaensis* nennenswerte Anteile an der Gesamtfauna. Mit nur fünf lebenden Individuen pro 10 cm³ war die Siedlungsdichte von *Balticammina pseudomacrescens* an dieser Stelle sogar die zweithöchste, die bei dieser Art im „Bottsand“ ermittelt werden konnte. Ihre größte Individuenzahl erreichte sie aber in einer kleinen *Plantago maritima*-Fläche am südöstlichen Lagunenrand (sog. Werftstrand, Abb. 3, Seite 13, P11 vom 17. November 1997). Mit 53 Ind./10 cm³ ist sie dort die Hauptart. Auffällig ist weiterhin, daß *Balticammina pseudomacrescens* zusammen mit *Jadammina macrescens* die höchsten Totanteile von allen Arten besaß, oftmals waren sogar ausschließlich leere Gehäuse vorhanden (z. B. Abb. 27, Seite 39). Wie schon im Abflußgraben des großen Tümpels, gab es auch hier weitere für Salzwiesenbiotope europäischer Küsten unerwartete oder bislang unbekannt Arten, die die üblichen in ihrer Häufigkeit zum Teil sogar übertrafen. Dies galt besonders für *Psammospaera* sp., die mit Werten von fast 140 Ind./10 cm³ dominant war. Dritthäufigste Art war die in Europa bisher nur in einem Gezeitentümpel der Adriaküste (HOHENEGGER, PILLER & BAAL 1989) und an der Atlantikküste Südfrankreichs (Bassin d' Arcachon, LE CAMPION 1970) in sehr geringen Dichten gefundene *Arenoparrella mexicana*, die ein kleinflächig und eng begrenztes Vorkommen im Nordteil des Endgrabens besaß und hier ihre höchsten Siedlungsdichten in der Hohlkehle erreichte, aber auch noch im Wurzelwerk des unmittelbar oberhalb befindlichen Rotschwingels vorkam.

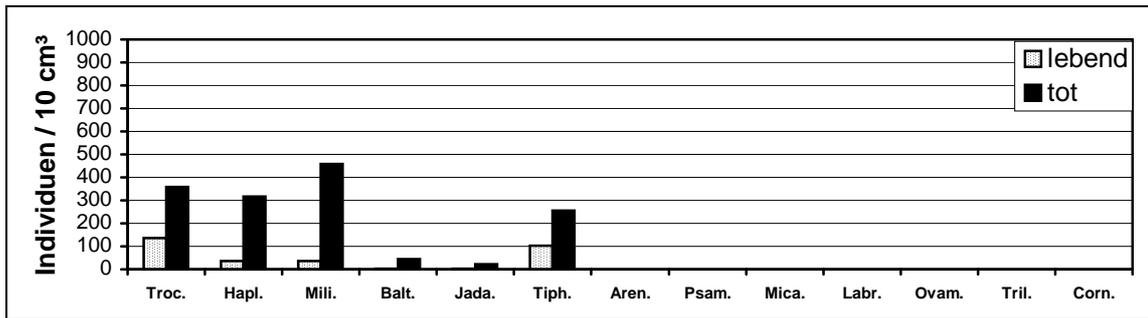
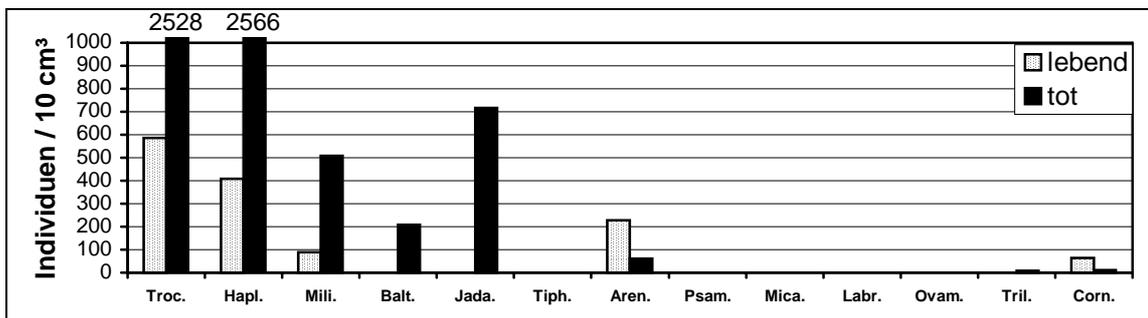
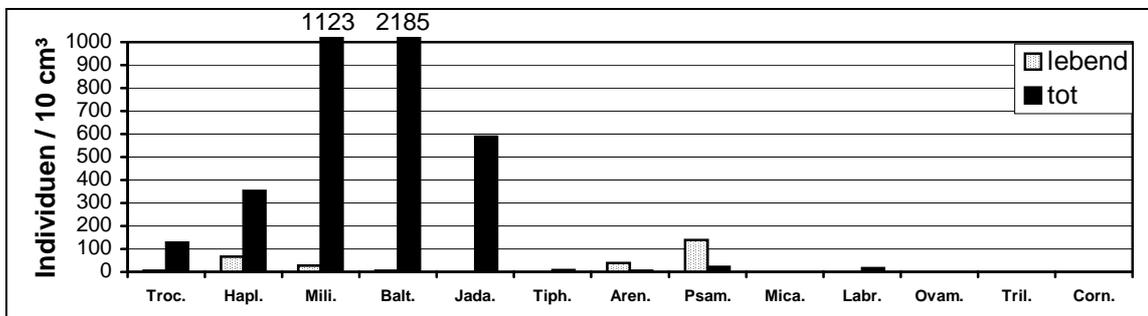
Abb. 24. Arten und Individuenzahlen im „Bottsand“, *Festuca*-Rasen, P4 17. November 1997.Abb. 25. Arten und Individuenzahlen im „Bottsand“, *Festuca*-Rasen, P9 17. November 1997.

Abb. 26. Arten und Individuenzahlen im „Bottsand“, Brandungshohlkehle, P8 17. November 1997.

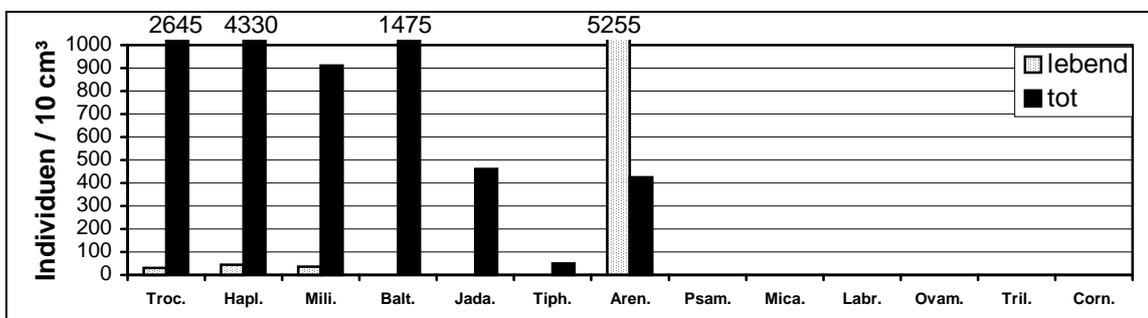


Abb. 27. Arten und Individuenzahlen im „Bottsand“, Brandungshohlkehle, P5 17. November 1997.

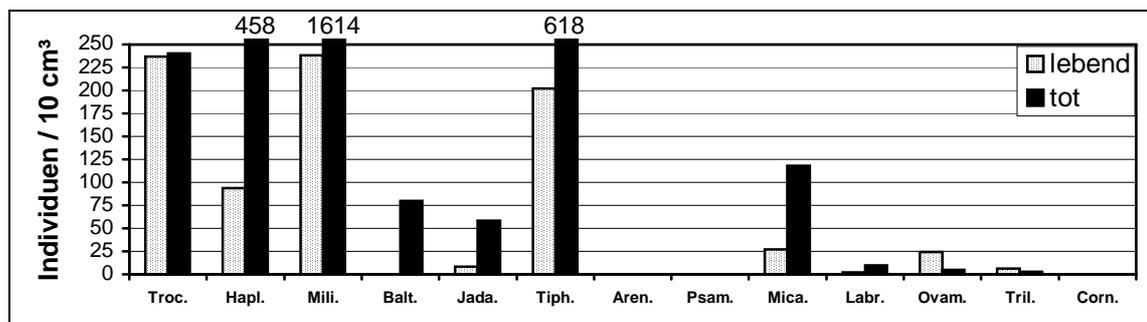


Abb. 28. Arten und Individuenzahlen im „Bottsand“, großer Abflußgraben, P3 17. November 1997.

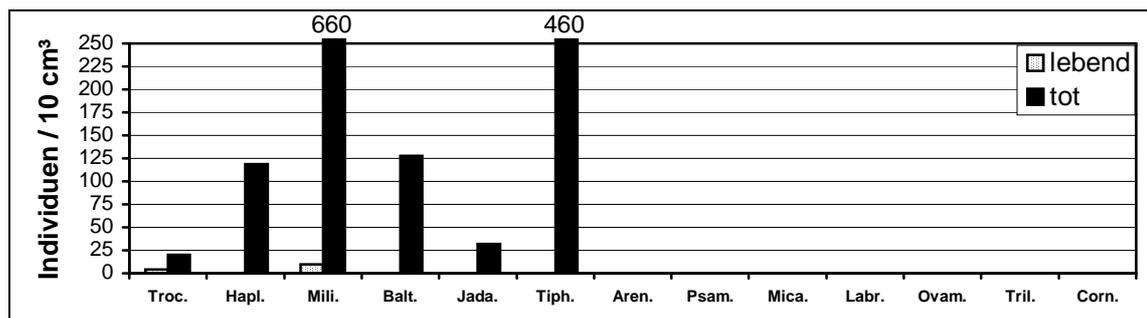


Abb. 29. Arten und Individuenzahlen im „Bottsand“, kleiner Abflußgraben, P10 17. November 1997.

Vergleicht man aber nun die nur ungefähr 40 cm voneinander entfernten Habitate der Rotschwengel und die darunterliegende Hohlkehle in Bezug auf die übrigen Arten des Spektrums (Abb. 25 und 26, Seite 39), so zeigen sich selbst auf derart kurze Distanz erhebliche Unterschiede. Zum einen waren die Lebendzahlen der häufigen „LUTZE-Arten“ (*Trochammina inflata*, *Haplophragmoides manilaensis* und *Miliammina fusca*) in den Hohlkehlen stets viel geringer als im Rotschwengelrasen, zum anderen gab es Arten, die ausschließlich in der Hohlkehle siedelten und umgekehrt. Dies galt für *Psammosphaera* sp. (nur Hohlkehle, Abb. 26, Seite 39) und *Micatuba flexilis* sowie *Cornuspira involvens* (beide nur Rotschwengel, Abb. 25, Seite 39). Das Vorkommen der letztgenannten war ungewöhnlich, da dieser Kalkschaler an der Norseeküste sein landnächstes Vorkommen in vegetationsarmen Nordseewattflächen an der unteren Hochwasserlinie hat (HOFKER 1977, LEHMANN 1994).

Selbst innerhalb identischer Kleinlebensräume konnten Unterschiede ermittelt werden. Die folgenden Diagramme (Abb. 24 bis 29, Seite 39 und 40) zeigen je zwei Rotschwengel-, zwei Hohlkehlen- und zwei Abflußgrabenstandorte. Während im Rotschwengelsediment am nördlichsten Endgrabenufer (Abb. 24, Seite 29) eine insgesamt niedrige Siedlungsdichte vorherrschte und nur *Trochammina inflata* und *Tiphotrecha comprimata* am häufigsten waren, so standen diesen Arten in einer etwa 70 Meter weiter südlich entnommenen Probe (Abb. 25, Seite 39) sehr hohe Zahlen (z.B. *Trochammina inflata*, knapp 600 Ind./10 cm³) gegenüber.

Neben *Trochammina inflata* war *Haplophragmoides manilaensis* die häufigste Art, während *Tiphrotrocha comprimata* dort völlig fehlte. Dazu kamen hier aber Lebendfunde von *Arenoparrella mexicana*, *Micatuba flexilis* und *Cornuspira involvens*, die wiederum den nördlichsten Rotschwengelstandort nicht besiedelten.

Auch der exemplarische Vergleich zweier Brandungshohlkehlen (Abb. 26 und 27, Seite 39) zeigt die Inhomogenität des äußerlich überall gleichen Kleinbiotops. Sie äußert sich im Fall einer 70 m vor dem Endgrabenende entnommenen Probe im Vorhandensein von *Psammosphaera* sp. (Abb. 26, Seite 39), die etwa 60 Meter weiter nordwärts fehlte (Abb. 27, Seite 39). Ganz außergewöhnlich war in der nördlich gelegenen Hohlkehle aber das Vorkommen einer auffallend dominanten *Arenoparrella mexicana*-Population (Abb. 27, Seite 39), die mit einer Siedlungsdichte von 5255 Ind./10 cm³ alle anderen an dieser Station gefundenen Arten um mehr als das Hundertfache übertraf und gleichzeitig die höchste Lebensiedlungsdichte bildete, die je für eine Foraminiferenart in einem Salzwiesenbiotop ermittelt wurde. Bemerkenswert ist hierbei auch, daß ein großer Teil der Individuen kleine Gehäuse besaß (siehe dazu Abb. 73, Seite 106).

Die Gegenüberstellung der beiden Abflußgraben-Habitate (Abb. 28 und 29, Seite 40) macht ebenfalls deutlich, wie groß die Besiedlungsunterschiede sein können. Sowohl die Artenzahl, als auch die Siedlungsdichte waren in dem kleineren, nur etwa 20 Zentimeter breiten Abflußgraben (Abb. 29, Seite 40) viel geringer als im Abflußgraben vom „großen Tümpel“ (Abb. 28, Seite 40). So kamen im kleineren Abflußgraben nur zwei lebende Arten vor (*Miliammina fusca* und *Trochammina inflata*), im Abflußgraben vom „großen Tümpel“ jedoch insgesamt neun Arten. Die Siedlungsdichte von *Miliammina fusca* im kleineren Graben (Abb. 29, Seite 40) betrug nur etwa $\frac{1}{24}$ der Individuenzahl im Abflußgraben vom „großen Tümpel“. Noch größer war dieser Unterschied bei *Trochammina inflata*.

4.4.3 Vertikalverteilung

Bislang existieren nur wenige Arbeiten, in denen man auch die Tiefenverteilung von Foraminiferen in Watt- und Salzwiesenbiotopen studierte (z. B. HOHENEGGER, PILLER & BAAL 1993; GOLDSTEIN & HARBEN 1993; GOLDSTEIN & WATKINS 1999; OZARKO, PATTERSON & WILLIAMS 1997). LUTZE (1968a) machte zwar bereits für den „Bottsand“ darüber Angaben. Er studierte die Vertikalverteilung jedoch nur im Eingangsbereich zum Endgraben und nicht in der zentralen Lagune. Unberücksichtigt blieb auch die gesamte Vegetationszone.

Zur Analyse der vertikalen Verteilung lebender Individuen in der Lagune wurde der Mittelwert aus drei 10 Zentimeter langen Probenkernen gebildet, die am 14. Mai 1996 an der

Entnahmestation S4 an den Spitzen eines gedachten gleichschenkligen Dreiecks mit einem Meter Kantenlänge entnommen wurden (Abb. 30, Seite 42). Mit etwa 170 Ind./10 cm³ war *Elphidium williamsoni* die häufigste Art an der Sedimentoberfläche, ihre Siedlungsdichte nahm aber bereits im nächstfolgenden Zentimeter stark ab. Sie betrug dort mit sechs Ind./10 cm³ nur noch durchschnittlich etwa $\frac{1}{30}$ der Oberfläche. Diese Situation entspricht den Ergebnissen von LUTZE (1968a). Einen ähnlichen, wenn auch nicht so steil abfallenden Verlauf in der Siedlungsdichte nahm *Ovammmina opaca*; die letzten noch lebenden Individuen befanden sich in zwei Zentimeter Tiefe. Die übrigen Arten, *Miliammina fusca* und *Ammotium salsum* dagegen besiedelten die tieferen Schichten in viel höheren Zahlen, was den Analysen von LUTZE ebenfalls entspricht. Abweichend ist aber mit nur drei Zentimeter die geringere Maximaltiefe, in der lebende Foraminiferen in der Lagune gefunden wurden. LUTZE konnte beispielsweise lebende *Miliammina fusca* noch in einer Tiefe von neun Zentimetern nachweisen.

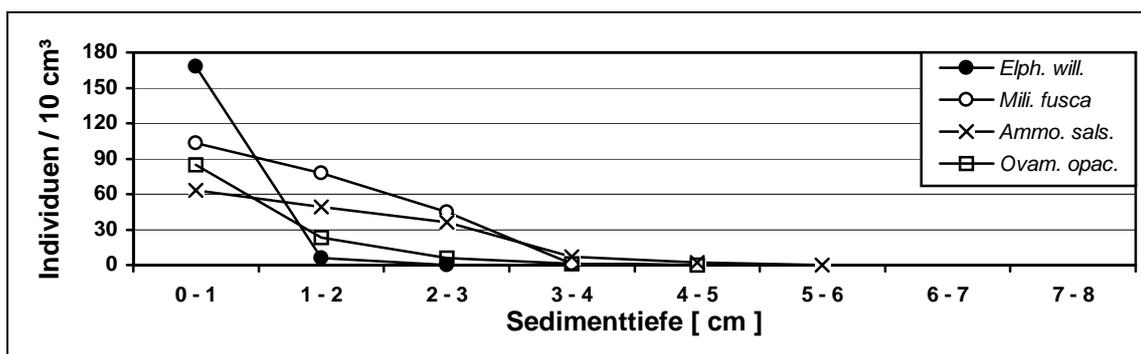


Abb. 30. Vertikalverteilung in der Lagune des „Bottsand“ am 14. Mai 1996. Dargestellt sind die durchschnittlichen Siedlungsdichten von drei Sedimentkernen.

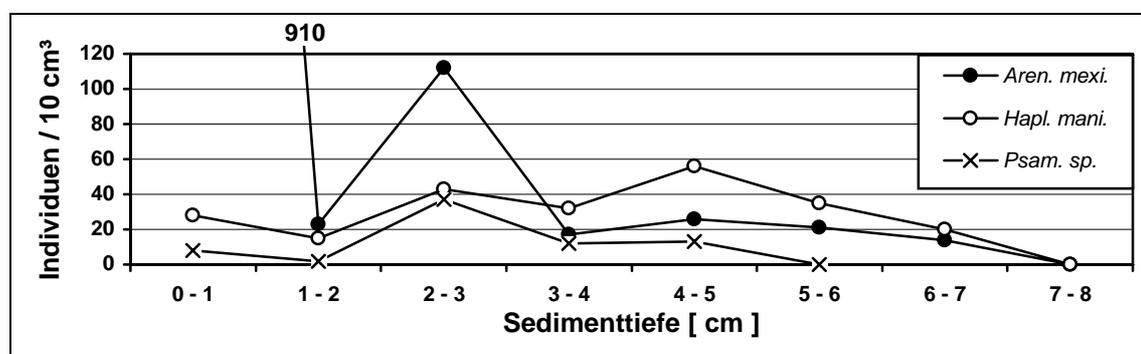


Abb. 31. Vertikalverteilung in der Endgrabenhohlkehle des „Bottsand“ am 14. Mai 1996. Dargestellt sind die durchschnittlichen Siedlungsdichten von drei Sedimentkernen.

Auch zur Angabe der Tiefenverteilung in der Endgrabenhohlkehle wurde der Mittelwert dreier ebenfalls 10 Zentimeter langer Probenkerne gebildet, die im November 1999 (unmittelbar neben P8 vom 17. November 1997) im Abstand von 0,25 Metern aus dem Hohlkehlendach entnommen wurden. Dazu wurden zunächst jeweils drei größere Ausschnitte aus der Abbruchkante des Endgrabens auf einer Breite von 10 Zentimetern und einer landwärts gerichteten Länge von 30 Zentimetern mit einem längeren Messer herausgestochen. In die so erhaltenen Sedimentquerschnitte wurde der Stechzylinder in das Dach der Hohlkehle von unten nach oben eingestochen, der oberste Sedimentzentimeter eines Probenkerns befindet sich in natürlicher Lage also unterhalb des nächstfolgenden zweiten Zentimeters etc.

Im Gegensatz zur Lagune war das Sediment der Hohlkehle etwa doppelt so tief besiedelt (Abb. 31, Seite 42). Die beiden Hauptarten *Arenoparrella mexicana* und *Haplophragmoides manilaensis* siedelten in einer Tiefe von sechs Zentimetern noch in einer Dichte von etwa 20 Ind./10 cm³, *Haplophragmoides manilaensis* hatte ihre größte Zahl dabei nicht wie *Arenoparrella mexicana* an der Oberfläche, sondern in vier Zentimetern Tiefe. Besonders prägnant war die außergewöhnliche hohe Siedlungsdichte von *Arenoparrella mexicana* im obersten Zentimeter (910 Ind./10 cm³). An ihr waren fast ausschließlich sehr kleine Individuen beteiligt (siehe Abb. 73, Seite 106). Ein Maximum in tieferen Bodenschichten fand sich auch bei *Psammospaera* sp., dies lag aber mit zwei Zentimetern Tiefe dichter unter der Oberfläche. Auch die Siedlungsdichten der beiden anderen Arten waren dort etwas erhöht.

Auf eine Untersuchung der Tiefenverteilung in der Salzwiese „Halebüll“ wurde verzichtet, da der Reduktions-Oxidationshorizont in Zeiten mit hohen sommerlichen Siedlungsdichten aufgrund höherer Temperaturen in der *Salicornia*- und *Puccinellia*-Zone meist nur wenige Millimeter unterhalb der Sedimentoberfläche lag und ein Vorkommen lebender Individuen auf diese Zone begrenzte. Selbst im Herbst lag sie höchstens in ungefähr einem bis anderthalb Zentimeter Tiefe. In der *Festuca*-Zone reichte die Oxidationszone zwar mit bis etwa drei Zentimetern in etwas größere Tiefen hinab, Vorproben ergaben aber, daß auch dort keine nennenswerten Anteile lebender Individuen unterhalb des ersten Bodenzentimeters vorhanden waren.

Im Gegensatz zur Salzwiese „Halebüll“, waren in den unterschiedlichen „Bottsand“-Habitaten also nicht nur der oberste Sedimentzentimeter, sondern auch noch darunterliegende Bodenschichten besiedelt.

4.5 Gehäusegrößenvariationen im zeitlichen Verlauf

Ein weiterer Themenschwerpunkt lag in der Analyse von Gehäusegrößen, deren Variation zunächst nur über acht Monate (September 1993 bis April 1994) verfolgt (LEHMANN 1994), und im Zuge dieser Untersuchung als Jahrgang ebenfalls um die Monate Mai bis August 1994 vervollständigt wurde. Studien ähnlicher Art, nämlich zeitliche Erfassungen der Gehäusegröße von Foraminiferen, führten im Gebiet der westlichen Ostsee außer LUTZE (1968a) in der „Bottsand“-Lagune, nur noch HAAKE (1967) in, und WEFER (1976) am Eingang zur Eckernförder Bucht („Hausgartengebiet“ des Sonderforschungsbereich 95) durch. Die Untersuchungsgebiete der beiden letztgenannten Autoren unterliegen im Gegensatz zu einer Küstensalzwiese jedoch relativ konstanten Umweltbedingungen, wie ständige Wasserbedeckung, annähernd konstanter Salzgehalt und über kürzere Zeiträume (einige Wochen) weitgehend gleichbleibendes Nahrungsangebot.

Die im folgenden dargestellten Größenverteilungskurven setzen sich aus der prozentualen Häufigkeit aller gefundenen Größenklassen zusammen. Jedes Diagramm besteht aus einer Schar chronologisch von oben nach unten angeordneter Größenverteilungskurven; auf der Abszisse ist die Gehäusegröße in μm angegeben. Am linken Rand der Abbildungen 33 und 34 sind für jede Größenverteilungskurve die Anzahlen der Foraminiferen aufgetragen, die zur Erstellung dieser zur Verfügung standen; die Ziffern rechts sind die Sammeldaten der Probenentnahmen. In allen anderen Diagrammen (Abb. 32 b, 35 und 36) sind diese Daten in einem jeweils rechts neben einer Größenverteilungskurve stehenden Kasten eingetragen (Ausnahme: Abb. 32 a nach LUTZE (1968a) verändert, hier standen keine Daten zur Verfügung).

4.5.1 *Elphidium williamsoni*: Vergleich zwischen „Bottsand“-Lagune und „Halebüll“

LUTZE (1968a) studierte als erster von November 1964 bis Juni 1967 die jährliche Veränderung der Gehäusegröße dieser Art (als *Cribrononion articulatum*) in der „Bottsand“-Lagune. Auf dieser Grundlage werden im folgenden seine Ergebnisse mit der zeitlichen Entwicklung einer Population derselben Art in der Salzwiese „Halebüll“ von 1994 verglichen. Es wurden die Monate April bis August ausgewählt, da in der „Bottsand“-Lagune in diesem Zeitraum besonders starke Veränderungen stattfanden. Günstig war der Umstand, daß die plötzlich auftretenden hohen Siedlungsdichten dieser Art im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ in den gleichen Zeitabschnitt fielen (siehe Abb. 17, Seite 31) und einen Vergleich erst ermöglichte.

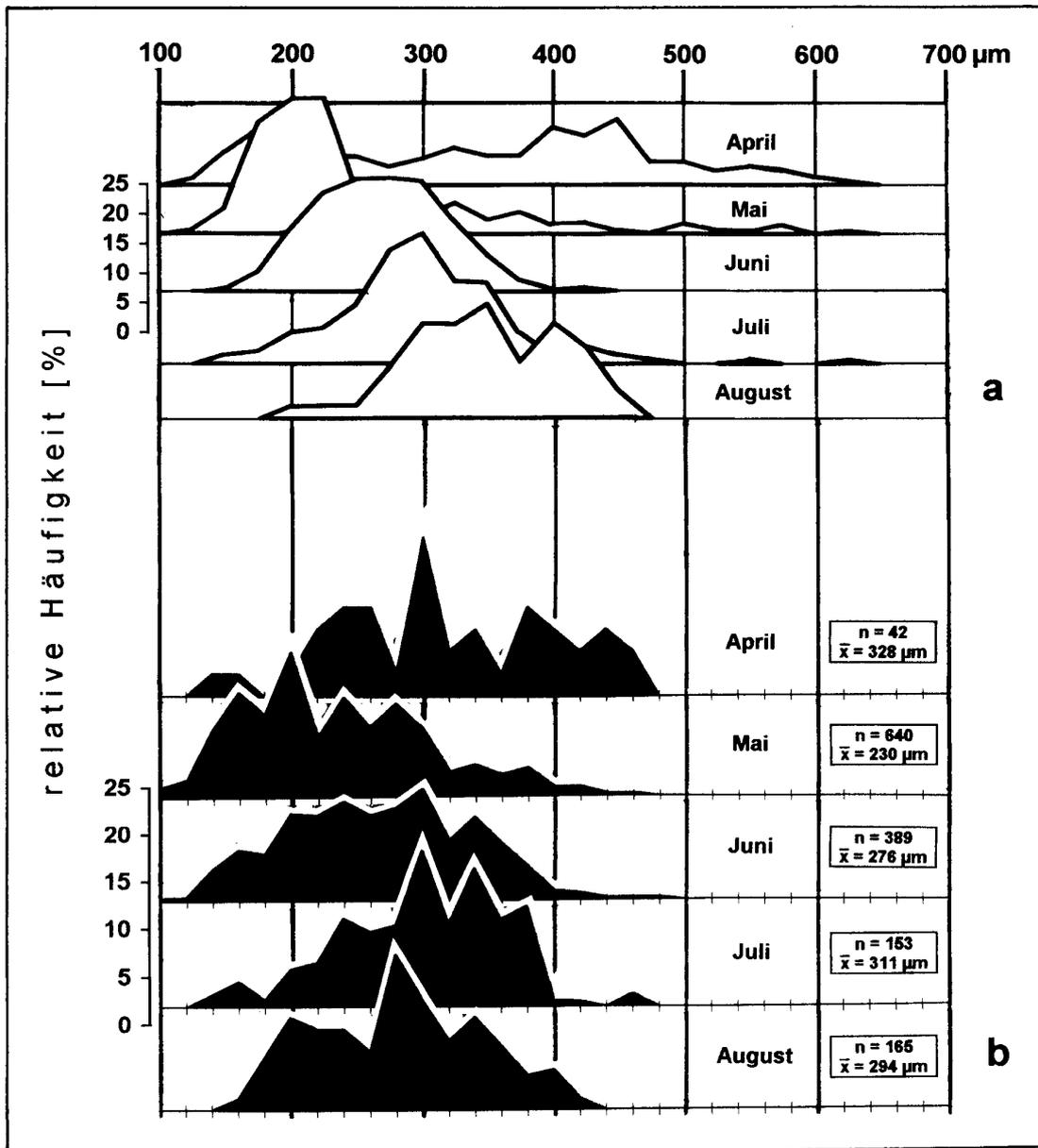


Abb.32. *Elphidium williamsoni*. Größenverteilungen in den Monaten April bis August in der „Bottsand“-Lagune im Jahr 1965 (a, weiße Kurven, LUTZE 1968a) und in der Andelzone (P4) der Salzwiese „Halebüll“ im Jahr 1994 (b, schwarze Kurven). Für die Abb. 32 b ist im Kasten rechts jeweils die Anzahl und die durchschnittliche Gehäusegröße angegeben.

LUTZE fand heraus, daß im April/Mai ein abrupter Gehäusegrößenwechsel stattfand, welcher zu einem Häufigkeitsmaximum führte, das sich überwiegend aus kleinen, also jungen Individuen zusammensetzte (Abb. 32 a, Seite 45). Er deutete den Vorgang mit der Reproduktion der Mehrzahl aller adulten Individuen, da diese ab Mai unter den lebenden fast ganz fehlten. Im Laufe der nächsten Monate wuchs die Juvenilpopulation stetig von im Mittel etwa 0,2 mm auf knapp 0,5 mm heran (diese Maximalgröße wurde im November erreicht), um als ausgewachsene Individuen im darauffolgenden Jahr zur selben Zeit erneut zu reproduzieren.

Auch in der Andelzone der Salzwiese „Halebüll“ an der Entnahmestelle P4 (Abb. 32 b, Seite 45) fand im Frühjahr ein plötzlicher Gehäusegrößenwechsel statt, der aber weniger auffällig verlief als bei in der „Bottsand“-Lagune. Während sich im April die nur wenigen Individuen auf eine größere Bandbreite von Größenklassen etwa gleich verteilten (Mittelwert = 328 μm), gab es im Mai größere Anteile bei den kleineren Gehäusen (Mittelwert = 230 μm). In den folgenden Monaten Juni und Juli, wuchs die Population dann von durchschnittlich 276 μm auf im Mittel 311 μm , ihre endgültige Größe, heran. Auffällig ist aber nun die Situation im August, der Durchschnittwert der Population lag mit 294 μm zu dieser Zeit wieder geringfügig unter dem Juliwert. Der durchschnittliche Gehäusedurchmesser adulter Populationen lag in „Halebüll“ also um etwa 200 μm unter der der „Bottsand“-Lagune, und mit 460 μm waren die größten gefundenen Gehäuse in „Halebüll“ sogar um 240 μm kleiner als im „Bottsand“. Die geringere Maximalgröße wurde daher bereits im Juli erreicht.

4.5.2 Gehäusegrößenvariationen in „Halebüll“ im Jahresverlauf

Derartige Wechsel, bei *Elphidium williamsoni* nur einmalig von Juli auf August 1994 beobachtet, traten bei zwei anderen Arten, *Haynesina germanica* und *Jadammina macrescens*, noch in viel stärkerem Maße und auch häufiger in Erscheinung. Aber auch aus anderen Gründen sind diese für eingehendere Erläuterungen ausgewählt worden: Beide Arten kamen nahezu ganzjährig in ausreichend hohen Siedlungsdichten vor und jede besiedelte einen anderen Salzwiesenabschnitt. *Haynesina germanica* siedelte an der meernächsten Station P1 und *Jadammina macrescens* am fast terrestrischen Punkt P7. Im Falle von *Jadammina macrescens* kommt noch hinzu, daß dieser Sandschaler neben seinem üblichen landnahen Vorkommen auch eine Population an der meernäheren Station P3 hatte.

Haynesina germanica (Abb. 33, Seite 47): Über die meiste Zeit des Jahres lagen die durchschnittlichen Gehäusegrößen im Bereich von 200 μm und die Bandbreite der Gehäusedurchmesser zwischen 100 μm und etwa 300 μm . Es traten aber auch Proben durch Abweichungen vom üblichen Muster der Größenverteilungskurven hervor: Am 24. September

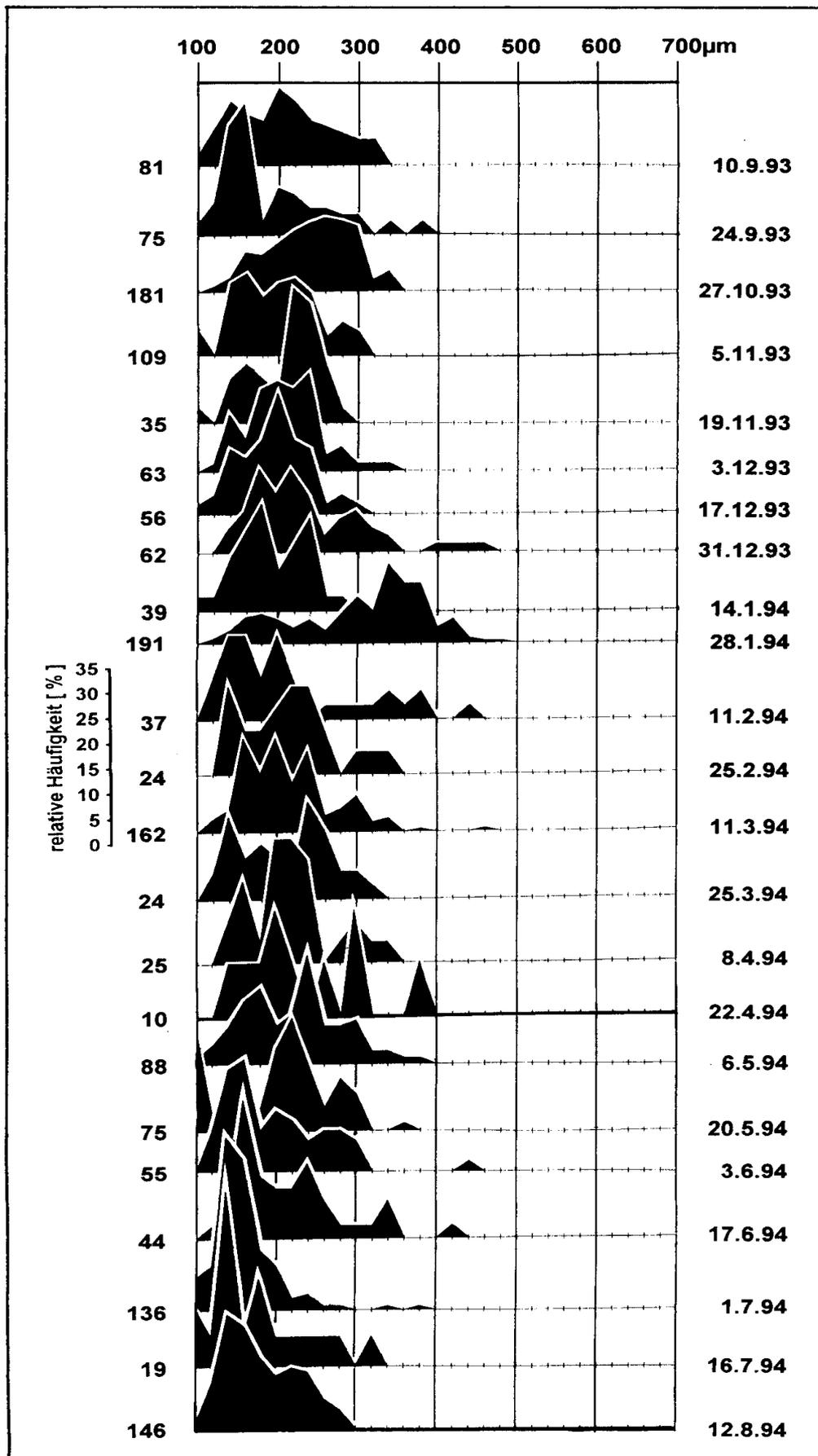


Abb.33. „Halebüll“. Größenverteilungen von *Haynesina germanica* an der meernächsten Entnahmestation P1 im jahreszeitlichen Verlauf.

1993 fand sich ein höherer Anteil nur 120 µm bis 160 µm großer Exemplare (ca. 60 %), während im Sediment vom 27. Oktober 1993 und besonders vom 28. Januar 1994 die Hauptmasse von relativ großen Individuen gestellt wurde (300 bis 380 µm). Ab dem 3. Juni 1994 kamen vermehrt auch kleinere Individuen vor, die meisten von ihnen hatten einen Durchmesser von 140 µm und lagen damit unter den üblichen Durchschnittswerten.

Jadammina macrescens (Abb. 34 a und b, Seite 49): Die Gehäusedurchmesser wurden an Exemplaren aufgenommen, welche aus Proben von zwei Entnahmestellen stammten (P3 und P7). Im Gegensatz zu allen anderen Arten, deren Gehäusegröße an verschiedenen Stellen der Salzwiese annähernd gleichgroß waren, traten bei *Jadammina macrescens* starke Unterschiede hervor. Am dritten Entnahmepunkt (P3, Abb. 34 a, Seite 49) kamen Exemplare ganz unterschiedlicher Größe vor (hohe Bandbreite von 120 µm bis 540 µm). Die Hauptmasse lag im Oktober, Anfang November und am 3. Dezember 1993 bei kleineren Individuen von etwa 160 µm Größe. Daneben erschienen zwischenzeitlich auch mehrere Exemplare mit größeren (am 17. Dezember 1993 und 25. Februar 1994) und auch sehr großen Durchmessern (am 24. September und 19. November 1993). Ein leichter Anstieg von durchschnittlich 0,2 mm auf etwa 0,3 mm war dann ab Mai 1994 zu beobachten. Im weiteren Verlauf des Jahres bis Ende August blieb der Gehäusedurchmesser im wesentlichen auf diesem Stand. Die Individuen waren also nicht weiter gewachsen.

Ein völlig anderes Bild zeigte sich am siebenten Probenentnahmepunkt (P7, Abb. 34 b, Seite 49). Hier wurden überwiegend sehr kleine Individuen von nur 140 µm und 160 µm gefunden; beide Größenklassen zusammen machten mit ca. 60 % den Hauptanteil der Population aus. Besonders markant war, daß sich an dieser Zusammensetzung im jahreszeitlichen Verlauf zunächst nichts änderte, sondern die Population in ihrer Größenverteilung auffallend stabil blieb. Erst ab Juni fanden sich allmählich neben den sehr kleinen Individuen auch größere, deren Zahl im Juli und August 1994 zunahm.

Für die Erstellung einiger weniger Größenverteilungskurven standen nur geringe Individuenzahlen zu Verfügung. In vielen Bereichen der Biologie wären diese Zahlen für allgemeingültige Aussagen statistisch zu gering. In vorliegenden Fällen zeigte sich jedoch, daß bereits wenige Individuen ausreichten, um eine Größenverteilungskurve zu erstellen, die sich von anderen mit viel höheren Individuenzahlen nicht unterschied. Dazu zwei Beispiele: Bei *Haynesina germanica* in der Abb. 33, Seite 47 sind die Kurven vom 25. Februar 1994 und 11. März 1994 nahezu identisch, obwohl nur 24 Gehäuse 162 gegenüberstanden. Ebenso verhielt es sich mit den Größenverteilungen vom 1. Juli 1994 und 16. Juli 1994. Auch

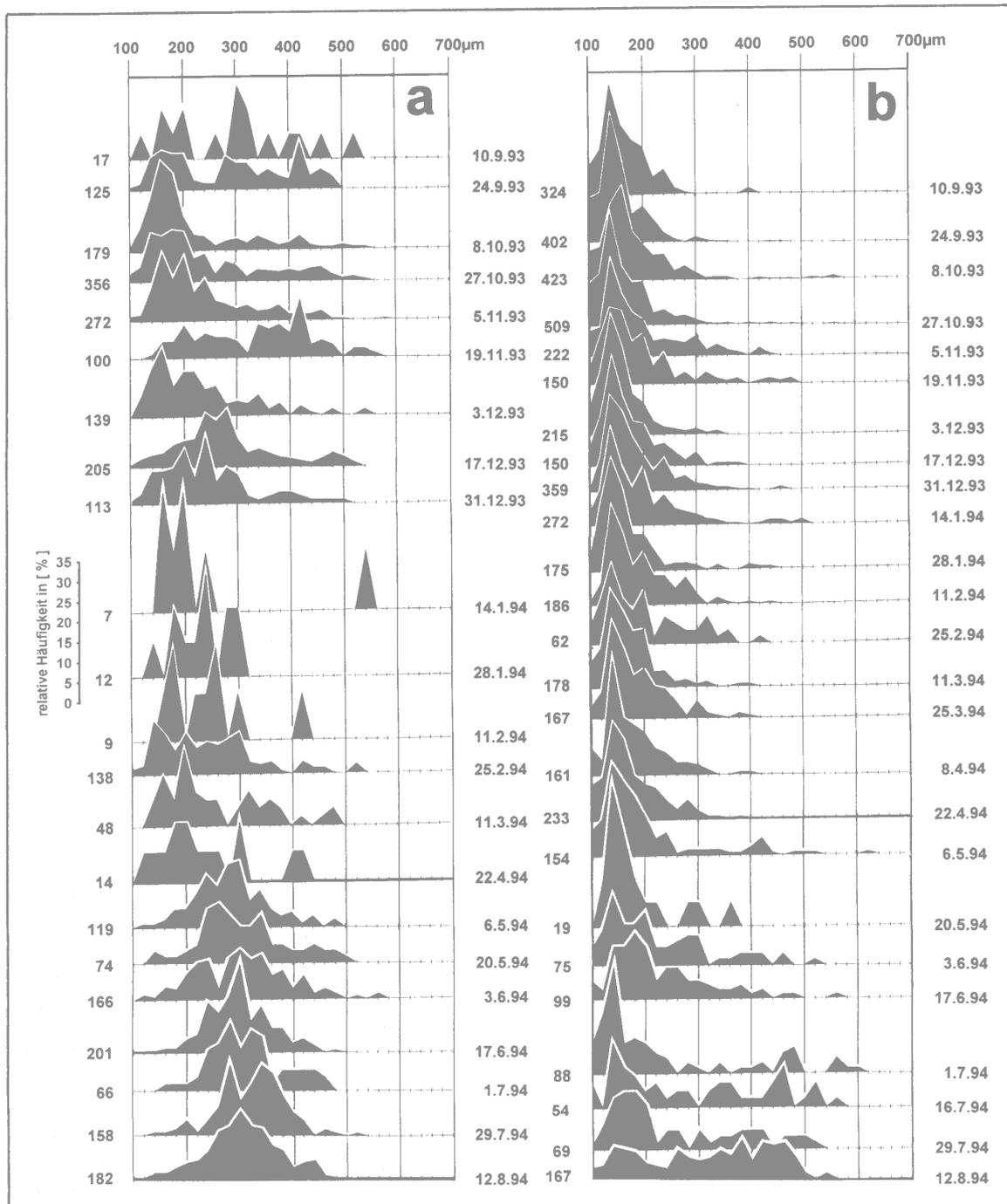


Abb.34. „Halebüll“. Größenverteilungen von *Jadammina macrescens* an der meernäheren Entnahmestation P3 (a) und an der landnahen Entnahmestation P7 (b) im jahreszeitlichen Verlauf.

hier sind die Kurven trotz stark verschiedenener Individuenzahlen praktisch identisch. Weitere Beispiele findet man in Abb. 34a und b, Seite 49.

4.5.3 Größenverteilungen in 25 cm²-Probenquadraten

Für das Studium der Fleckenhaftigkeit im Zentimeterbereich wurden in den Untersuchungsgebieten „Halebüll“ und „Bottsand“ über jeweils dreimonatige Zeitabschnitte quadratische Proben mit einer Kantenlänge von fünf Zentimetern entnommen, diese in 25 1 cm³-Teilproben zerlegt und die Gehäusegrößenvariationen der in den Teilproben vorkommenden Arten studiert. Bevor anhand ausgewählter Beispiele im Kap. 4.6.2 näher auf die Teilflächen eingegangen wird, ist es von Vorteil, zunächst die Größenverteilungskurven der gesamten 5 x 5 cm-Probenquadrate (im folgenden Summenkurven genannt) im zeitlichen Zusammenhang zu betrachten. Auf den Abb. 35 und 36 (Seite 51 und 52) sind die betreffenden Summenkurven in chronologischer Abfolge untereinander dargestellt. Abb. 35 zeigt die Größenentwicklung von *Ammonia beccarii* und *Triloculina oblonga* in der Salzwiese „Halebüll“, Abb. 36 die Gehäusegrößenvariation von *Ovammina opaca*, *Elphidium williamsoni* und *Miliammina fusca* im „Bottsand“.

Die linke Hälfte der Abb 35 (Seite 51) zeigt die Gehäusegrößenentwicklung von *Ammonia beccarii* an der Entnahmestation P2 von August bis Oktober 1995 (Abb. 35 a₁) sowie von Mai bis Juli 1996 (Abb. 35 a₂). Während sich die Gehäusegröße im erstgenannten Zeitabschnitt nicht veränderte (Schwankungen des Mittelwert von nur maximal 21 µm), wurde im darauffolgenden Jahr am 14. Juni eine Aufspaltung in zwei getrennte Maxima beobachtet. Im Gegensatz zu den vorhergehenden Wochen, waren zu diesem Zeitpunkt gleichzeitig neben einigen sehr kleinen vor allem auch viele größere Individuen vorhanden. Bereits zwei Wochen später, am 28. Juni 1996, hatte die Zahl der kleinen weiterhin stark zugenommen; der Anteil kleiner Individuen überwog gegen den Anteil größerer Individuen, eine Situation, die sich bis Ende Juli fortsetzte.

Für die gleichen Zeiträume und den gleichen Ort sind auch die Variationskurven für *Triloculina oblonga* dargestellt (Abb. 35 b₁ und b₂, Seite 51), deren Gehäusedurchmesser sich im Jahr 1995 ebenfalls kaum veränderte (Abb.35 b₁) und nur Ende Oktober geringfügig von zuvor 238 µm auf 254 µm anstieg. Im nächsten Jahr blieb die durchschnittliche Individuengröße in den Monaten Mai und Juni zunächst ebenfalls konstant (Abb. 35 b₂), sie lag allerdings in diesen beiden Monaten im Vergleich zu den Vorjahreswerten fast 30 µm darüber. Eine Veränderung trat dann im Juli ein, die Population enthielt zunehmend kleinere Individuen,

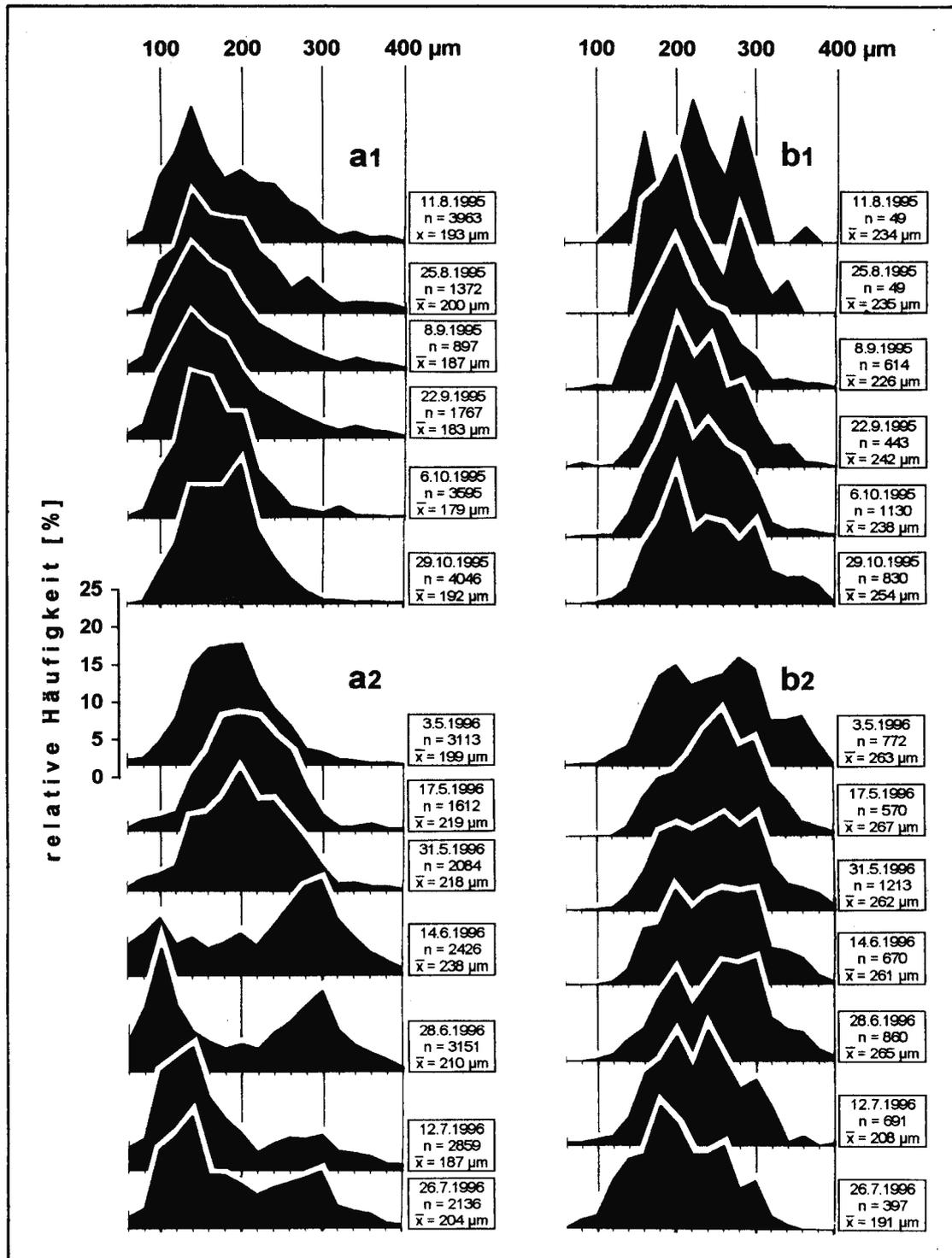


Abb.35. „Halebüll“: Größenverteilungen von *Ammonia beccarii* an der Station P2 von Mitte August bis Ende Oktober 1995 (a1) und Anfang Mai bis Ende Juli 1996 (a2) sowie von *Triloculina oblonga* an der Station P4 in den gleichen Zeiträumen (b1 und b2). Dargestellt sind jeweils die Größenverteilungskurven aller Individuen eines 5 x 5 cm-Quadrats (Summenkurve). Im Kasten rechts ist jeweils das Sammeldatum, die Zahl aller in der 25 cm²-Grundfläche enthaltenen Individuen sowie die durchschnittliche Gehäusegröße angegeben.

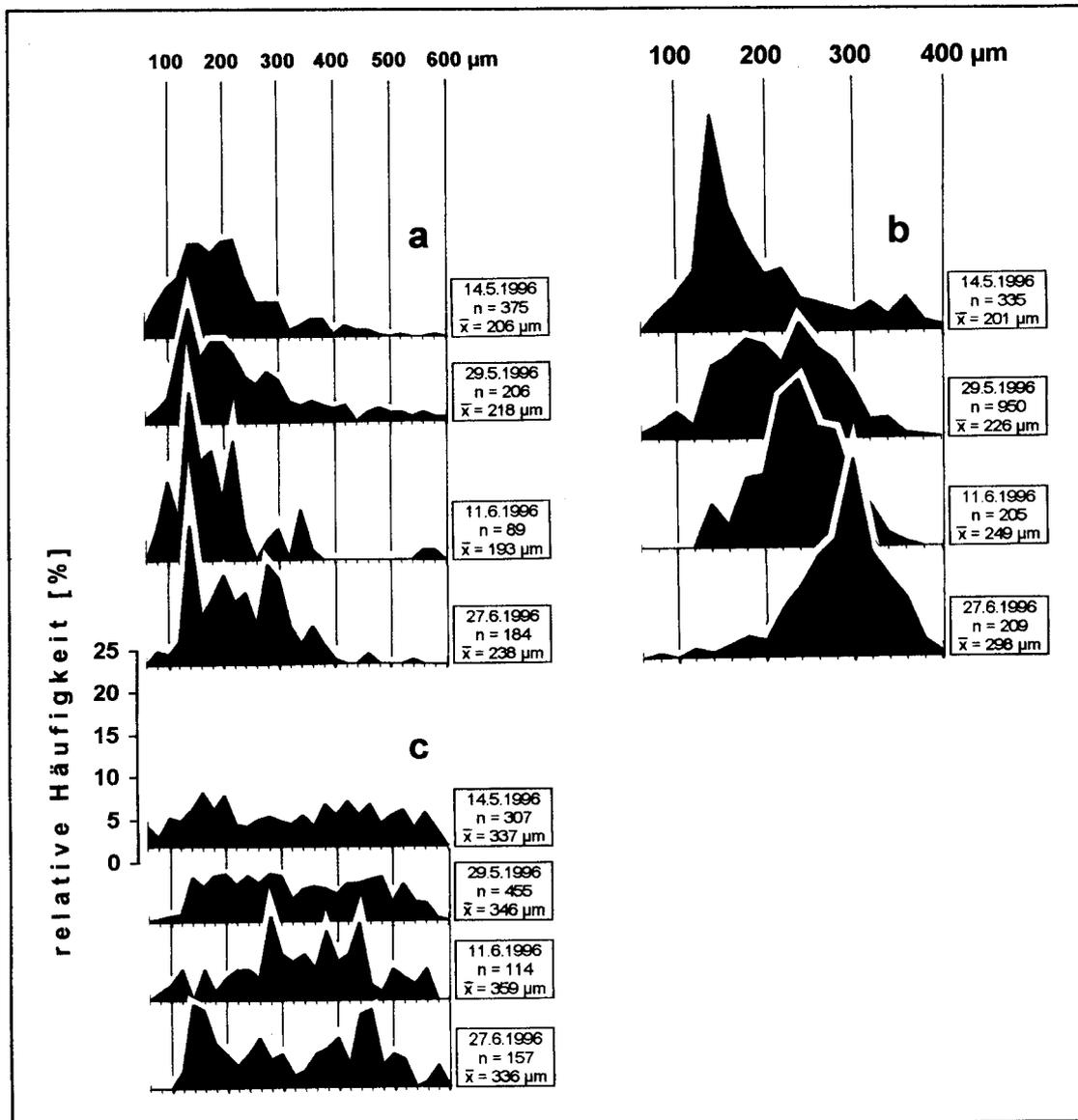


Abb.36. „Bottsand“: Größenverteilungen von *Ovammia opaca* (a), *Elphidium williamsoni* (b) und *Miliammina fusca* (c) an der Station S4 von Mitte Mai bis Ende Juni 1996. Dargestellt sind jeweils die Größenverteilungskurven aller Individuen eines 5 x 5 cm-Quadrats (Summenkurve). Im Kasten rechts ist jeweils das Sammeldatum, die Zahl aller in der 25 cm²-Grundfläche enthaltenen Individuen sowie die durchschnittliche Gehäusegröße angegeben.

die mittlere Gehäusegröße verringerte sich von 265 μm Ende Juni 1996 über 208 μm auf zuletzt 191 μm .

Für die Probenentnahme zum Studium der Fleckenhaftigkeit in der „Bottsand“-Lagune wurden nur die beiden Monate Mai und Juni gewählt, da aufgrund der Untersuchungen von LUTZE (1968a) in diesem Zeitraum Reproduktionen bei *Elphidium williamsoni* am wahrscheinlichsten waren. Daneben wurden auch *Miliammina fusca* und *Ovammina opaca* auf mögliche Fortpflanzungsereignisse untersucht.

Ovammina opaca zeigte kein ausgeprägtes Wachstum (Abb.36 a, Seite 52), ein Anstieg ihrer durchschnittlichen Gehäusegröße von 193 μm auf 238 μm war nur einmalig Ende Juni nachzuweisen. Auffällig waren im Juni aber die Häufigkeitsmaxima bei kleinen, nur 140 μm großen Individuen.

Die vier in vorliegender Untersuchung erstellten Summenkurven von *Elphidium williamsoni* bestätigen die „LUTZE-Ergebnisse“ der Jahre 1965 und 1966 (Abb. 36 b, Seite 52). Die im Frühjahr überwiegend aus juvenilen Individuen bestehende Population wuchs innerhalb von nur sechs Wochen um fast 100 μm von im Mittel 200 μm auf knapp 300 μm heran.

Eine besonders große Bandbreite aller Größenklassen konnte bei *Miliammina fusca* beobachtet werden (Abb.36 c, Seite 52). Im Mai lagen die Anteile der meisten Größenklassen etwa auf gleichem Niveau. Deutliche Maxima waren erst im Juni vorhanden. Sie lagen in der ersten Hälfte des Monats zwischen 280 μm und 440 μm , während in der zweiten Junihälfte vermehrt auch kleinere Gehäuse zwischen 140 μm und 180 μm nachgewiesen wurden.

4.6 Variation der Gehäusegröße und Fleckenhaftigkeit auf kleinster Fläche

4.6.1 Einführende Anmerkungen und Übersicht über die 25 cm²-Probenflächen

Die immer wieder beobachteten zeitlichen Schwankungen, aber auch räumlichen Verschiedenheiten der Gehäusegrößen einer Population, waren der Anlaß für weitere eigene Studien zur Klärung der Frage nach der Entstehung von Siedlungsflecken.

Auf die Tatsache, daß es bei der Besiedlung des Sediments durch Foraminiferen oft zu Unterschieden auf engem Raum, also zu einer fleckenhaften Verteilung der Individuen kommt, wurde bereits vor etwa 40 Jahren hingewiesen (PARKER & ATHEARN 1959; RICHTER 1961, 1964a und b). Als erster konnte BUZAS (1968) mit Hilfe statistischer Methoden Siedlungsflecken im Flachwasser an der Westküste Nordamerikas nachweisen, indem er Flächen von 58 cm² mit in je 36 lückenlos aneinandergrenzenden Teilflächen á 1,6 cm²

zerlegte. Er kam zu dem Schluß, daß mit steigender Individuendichte einer Art auch deren Fleckenhaftigkeit zunimmt, und weniger häufige Arten eher einer zufälligen Verteilung unterliegen. Zur gleichen Zeit zeigte LUTZE (1968b), daß es derartige Siedlungsstrukturen auch in der westlichen Ostsee gab, und auch die „Bottsand“-Lagune wurde von ihm daraufhin untersucht. Die Abstände der Probenentnahmestationen, welche jeweils eine Oberfläche von je 27 cm² abdeckten, betragen bei LUTZE jedoch mindestens 25 cm, meistens aber 70 cm und einen Meter; die gefundenen Flecken lagen daher im Meterbereich. Auszählungen von Proben mit geringeren Oberflächen (9 cm²) und Abständen (7 cm) ergaben eine ebenfalls fleckenhafte Verteilung (BOLTOVSKOY & LENA 1969), wobei die Autoren schlußfolgerten, daß kleinere Flecken zur Bildung größerer führen und diese wiederum zur Bildung noch größerer beitragen.

Mehrfach wurde schon nach Gründen für die Bildung von Siedlungsflecken gesucht. Neben verschiedenen abiotischen Faktoren wie Temperatur, Salinität, pH-Wert, und Sauerstoffgehalt, welche im Sediment ein bestimmtes Mikroklima erzeugen und auf die Besiedlung wirken (BRADSHAW 1968), sind in der Reihe biotischer Faktoren zunächst die unterschiedlichen Nahrungsressourcen zu nennen (z. B. Diatomeen, Cyanobakterien), die die Verteilung der Foraminiferen kontrollieren können (HOHENEGGER, PILLER & BAAL 1989). Auch verschiedene Gruppen des Makrozoobenthos wie etwa Mollusken, Polychaeten, Crustaceen und Sipunculiden führen durch ihre oft intensive Bioturbation (z. B. durch Schaffung von Gangsystemen) zur selektiven Anreicherung bestimmter Arten in tiefer gelegenen Bodenschichten (HOHENEGGER, PILLER & BAAL 1993). Eine für den Biologen besonders interessante Ursache äußerte BUZAS (1968), der die Flecken als Reproduktionszentren asexueller Fortpflanzung der Foraminiferen deutete. Dieser Ansicht war auch LUTZE (1968b) und folgerte, daß aus diesem Grunde Kleinstflecken existieren müßten, deren Nachweis bislang aber noch nicht erbracht wurde.

Zur Beurteilung der Hypothesen von BUZAS (1968) und LUTZE (1968b) wurden in den Untersuchungsgebieten „Halebüll“ und „Bottsand“ quadratische Sedimentflächen mit 5 x 5 Zentimeter Kantenlänge bis in eine Tiefe von einem Zentimeter herausgestochen und in je 25 Teilproben von nur 1 cm³ Größe zerlegt. In jedem dieser Würfel wurden Individuenzahl und Gehäusegröße aller vorkommenden Arten ermittelt. Insgesamt 29 solcher 5 x 5 cm-Quadrate wurden 1995 und 1996 während dreimonatiger Zeiträume in vierzehntägigen Abständen entnommen. In den insgesamt 725 einzelnen 1 cm³-Sedimentwürfeln waren 54356 lebende Individuen enthalten. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 2, 3 und 4 auf den Seiten 55 bis 57 dargestellt, die alle Arten, Entnahmestationen und Sammeldaten und die Anzahl der

gefundenen Individuen enthalten. Nur eine Auswahl von 12 mit * gekennzeichneten Arten wurden zur ausführlichen graphischen Darstellung verwendet, sie zeigen die ganze Variationsbreite von Gehäusegrößen und Siedlungsdichten (Abb. 37 bis 48, Seite 61 bis 72).

Tab. 2. Übersicht über alle in den 25 cm²-Probenflächen vorkommenden Foraminiferenarten in „Halebüll“ von Mitte August 1995 bis Ende Oktober 1995 und deren Gesamtzahl in jeweils 25 cm³ Sediment. Im rechten Teil ist die mittlere, kleinste und größte Individuenzahl für 1 cm³-Teilproben angegeben. Die Gehäusegrößenverteilungen der mit * markierten Arten werden auf den Seiten 61, 66 und 67 graphisch dargestellt.

		Art	Probenort, Station	Datum	Anzahl	Anzahl/1cm ³	Min.	Max.
*	1	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	11.08.1995	3963	159	94	250
	2	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	11.08.1995	521	21	5	42
	3	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	11.08.1995	116	5	1	9
	4	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	11.08.1995	49	2	0	7
	5	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	25.08.1995	1372	55	4	105
	6	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	25.08.1995	135	5	0	12
	7	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	25.08.1995	44	2	0	9
	8	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	25.08.1995	49	2	0	7
	9	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	08.09.1995	897	36	11	71
	10	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	08.09.1995	25	1	0	8
	11	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	08.09.1995	31	1	0	6
	12	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	08.09.1995	614	25	6	56
	13	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	22.09.1995	1767	71	14	168
	14	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	22.09.1995	24	1	0	5
	15	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	22.09.1995	26	1	0	4
	16	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	22.09.1995	443	18	0	64
	17	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	06.10.1995	3595	144	55	315
	18	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	06.10.1995	7	0	0	1
	19	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	06.10.1995	16	1	0	3
*	20	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	06.10.1995	1130	45	23	96
	21	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	29.10.1995	4046	162	77	334
	22	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	29.10.1995	92	4	0	13
	23	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	29.10.1995	89	4	0	9
	24	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	29.10.1995	830	33	14	60
	25	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P4	25.08.1995	124	5	0	37
	26	<i>Mili. fusca</i>	Halebüll, P4	25.08.1995	6	0	0	3
	27	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P4	08.09.1995	41	2	0	6
	28	<i>Mili. fusca</i>	Halebüll, P4	08.09.1995	0	0	0	0
	29	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P4	22.09.1995	41	2	0	5
	30	<i>Mili. fusca</i>	Halebüll, P4	22.09.1995	0	0	0	0
*	31	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P4	06.10.1995	138	6	0	25
	32	<i>Mili. fusca</i>	Halebüll, P4	06.10.1995	0	0	0	0
	33	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P4	29.10.1995	357	14	3	27
	34	<i>Mili. fusca</i>	Halebüll, P4	29.10.1995	0	0	0	0

Tab. 3. Übersicht über alle in den 25 cm²-Probenflächen vorkommenden Foraminiferenarten in „Halebüll“ von Anfang Mai 1996 bis Ende Juli 1996 und deren Gesamtzahl in jeweils 25 cm³ Sediment. Im rechten Teil ist die mittlere, kleinste und größte Individuenzahl für 1 cm³-Teilproben angegeben. Die Gehäusegrößenverteilungen der mit * markierten Arten werden auf den Seiten 63, 65, 62 und 64 graphisch dargestellt.

	Art	Probenort, Station	Datum	Anzahl	Anzahl/1cm ³	Min.	Max.
1	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	03.05.1996	3113	125	44	205
2	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	03.05.1996	923	37	13	65
3	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	03.05.1996	60	2	0	8
4	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	03.05.1996	20	1	0	3
5	<i>Mili. fusca</i>	Halebüll, P2	03.05.1996	6	0	0	1
6	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	17.05.1996	1612	64	19	114
7	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	17.05.1996	642	26	7	64
8	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	17.05.1996	61	2	1	7
9	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	17.05.1996	15	1	0	3
10	<i>Mili. fusca</i>	Halebüll, P2	17.05.1996	3	0	0	1
11	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	31.05.1996	2084	83	26	142
12	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	31.05.1996	791	32	9	54
13	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	31.05.1996	82	3	2	10
14	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	31.05.1996	11	0	0	2
15	<i>Mili. fusca</i>	Halebüll, P2	31.05.1996	26	1	0	4
*	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	14.06.1996	2714	97	41	168
*	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	14.06.1996	907	33	12	72
18	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	14.06.1996	65	3	1	15
19	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	14.06.1996	53	2	0	11
20	<i>Mili. fusca</i>	Halebüll, P2	14.06.1996	13	1	0	2
*	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	28.06.1996	3153	126	46	191
22	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	28.06.1996	596	24	10	56
23	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	28.06.1996	133	5	4	21
24	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	28.06.1996	50	2	0	6
25	<i>Mili. fusca</i>	Halebüll, P2	28.06.1996	31	1	0	15
26	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	12.07.1996	2859	114	46	223
27	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	12.07.1996	691	28	15	61
28	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	12.07.1996	48	2	0	6
29	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	12.07.1996	42	2	0	3
30	<i>Mili. fusca</i>	Halebüll, P2	12.07.1996	21	1	0	2
31	<i>Ammo. becc.</i>	Halebüll, P2	26.07.1996	2136	85	30	158
32	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	26.07.1996	397	16	1	64
33	<i>Elph. will.</i>	Halebüll, P2	26.07.1996	70	3	0	6
34	<i>Hayn.germ.</i>	Halebüll, P2	26.07.1996	42	2	0	5
35	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P2	26.07.1996	36	1	0	5
36	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P4	03.05.1996	772	31	2	68
37	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P4	17.05.1996	570	23	2	65
*	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P4	31.05.1996	1213	49	19	84
39	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P4	14.06.1996	670	27	12	58
40	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P4	28.06.1996	860	34	9	78
41	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P4	12.07.1996	250	10	1	43
42	<i>Tril. oblo.</i>	Halebüll, P4	26.07.1996	177	7	1	14

Tab. 4. Übersicht über alle in den 25 cm²-Probenflächen vorkommenden Foraminiferenarten im „Bottsand“ von Mitte Mai 1996 bis Ende Juli 1996 und deren Gesamtzahl in jeweils 25 cm³ Sediment. Im rechten Teil ist die mittlere, kleinste und größte Individuenzahl für 1 cm³-Teilproben angegeben. Die Gehäusegrößenverteilungen der mit * markierten Arten werden auf den Seiten 70, 72, 68, 71 und 69 graphisch dargestellt.

	Art	Probenort, Station	Datum	Anzahl	Anzahl/1cm ³	Min.	Max.
1	<i>Elph. will.</i>	Bottsand, S4	14.05.1996	335	13	2	30
2	<i>Ovam.opac.</i>	Bottsand, S4	14.05.1996	375	15	2	32
*	<i>Mili. fusca</i>	Bottsand, S4	14.05.1996	307	12	1	27
4	<i>Ammo.sals.</i>	Bottsand, S4	14.05.1996	111	4	1	9
*	<i>Elph. will.</i>	Bottsand, S4	29.05.1996	950	38	18	74
*	<i>Ovam.opac.</i>	Bottsand, S4	29.05.1996	206	8	2	23
*	<i>Mili. fusca</i>	Bottsand, S4	29.05.1996	455	18	4	42
8	<i>Ammo.sals.</i>	Bottsand, S4	29.05.1996	192	8	2	16
9	<i>Elph. will.</i>	Bottsand, S4	11.06.1996	205	8	1	17
10	<i>Ovam.opac.</i>	Bottsand, S4	11.06.1996	89	4	0	11
11	<i>Mili. fusca</i>	Bottsand, S4	11.06.1996	114	5	0	15
12	<i>Ammo.sals.</i>	Bottsand, S4	11.06.1996	184	7	2	16
13	<i>Elph. will.</i>	Bottsand, S4	27.06.1996	209	8	0	23
*	<i>Ovam.opac.</i>	Bottsand, S4	27.06.1996	184	7	2	26
15	<i>Mili. fusca</i>	Bottsand, S4	27.06.1996	157	6	1	16
16	<i>Ammo.sals.</i>	Bottsand, S4	27.06.1996	162	6	3	13

Der obere Teil jeder der Abbildungen 37 bis 48 enthält die Größenverteilungskurven für die einzelnen 1 cm²-Teilflächen und dazu die Anzahl der in der entsprechenden Fläche lebend vorkommenden Individuen (obere große Zahl) und den Mittelwert der Gehäusegrößen (untere kleine Zahl). Bei der Mehrzahl der Abbildungen sind nicht für alle Teilflächen die zugehörigen Verteilungskurven eingetragen, in solchen „leeren“ Flächen ist aber stets die Individuenzahl angegeben. In den Diagrammen für die 1 cm²-Teilflächen mußte aus Platzgründen auf jegliche Achsenbeschriftungen verzichtet werden. Die Achsen entsprechen aber in ihrer Skalierung exakt denen der großen Summenkurvendiagramme im unteren Teil einer jeden Abbildung. Im Falle einer maßstabsgerecht verlängert dargestellten Ordinate (z.B. in Abb. 44, Teilfläche 18, Seite 68) steht auch hier jeder Teilstrich für 5 %.

4.6.2 Variation der Gehäusegröße auf kleinster Fläche

Ammonia beccarii, „Halebüll“ P2 11.August 1995 (Abb. 37, Seite 61): Mit fast 4000 lebenden Individuen auf 25 cm² wurde in dieser 5 x 5 cm-Fläche die zweithöchste Siedlungsdichte in der Salzwiese „Halebüll“ ermittelt. In den Teilflächen lagen die Individuenzahlen bis auf zwei niedrige Werte (94 und 95 in den Teilflächen 4 und 5) und zwei höhere (248 und 250 in den Teilflächen 23 und 16) in der gleichen Größenordnung. Die

Mehrzahl der Individuen besaß zum Sammeldatum Gehäuse mit geringem Durchmesser (Mittelwert = 193 μm). Bis auf geringfügige Abweichungen ist der Kurvenverlauf in allen 1 cm^2 -Teilflächen nahezu identisch. In den meisten von ihnen fanden sich deutliche Maxima in der Gehäusegröße bei 140 μm , und die Mittelwerte lagen mit einem Minimalwert von 181 μm und einem Maximalwert von 205 μm alle in einem engen Bereich. Die Größenverteilung einer jeden Teilfläche entsprach also der Situation der gesamten Probenfläche.

Ammonia beccarii, „Halebüll“ P2 28. Juni 1996 (Abb. 38, Seite 62): Hier liegt in der gesamten 5 x 5 cm-Fläche der ungewöhnliche Fall vor, daß zwei in der Größenskala weit voneinander entfernte und deutliche Maxima den Alterszustand der Population charakterisieren. Es waren zugleich viele junge (80 μm bis 120 μm) aber auch ein größerer Anteil älterer Gehäuse vorhanden (280 μm bis 320 μm). Besonders bemerkenswert ist die starke Unterschiedlichkeit in den Häufigkeitsverteilungen der einzelnen Teilflächen. Drei Zustände können dabei unterschieden werden; die entsprechenden Kurvenbeispiele dafür sind im Diagramm schwarz hervorgehoben:

1. ein hoher Anteil überwiegend kleiner Gehäuse; eine derartige Verteilung finden wir in den Teilflächen 1, 15 und 25;
2. das Vorkommen weitgehend großer Gehäusedurchmesser, z.B. in den Teilflächen 10, 14 und 18;
3. gleichzeitiges Vorhandensein beider Maxima wie in der Summenkurve des ganzen 25 cm^2 -Quadrats, z. B. in der Teilfläche 16.

Verteilungsmuster gleicher Art bilden jedoch nicht unbedingt kleine Inseln, die von Verteilungsmustern eines anderen Typs einen größeren Abstand haben, sondern zwei ganz verschiedene Verteilungsmuster können auch in unmittelbarer Nachbarschaft nebeneinander vorkommen (große Gehäuse in Teilfläche 14 neben sehr kleinen in Teilfläche 15). Auch in dieser 5 x 5 cm-Fläche war die Siedlungsdichte insgesamt sehr hoch, die Individuenzahlen in den Teilflächen schwankten hier jedoch stärker als im vorhergehenden Fall (Minimum 46, Maximum 191). Dabei entfallen in der Regel die höchsten Individuenzahlen auf Teilflächen mit vorwiegend kleinen Gehäusen.

Ammonia beccarii, „Halebüll“ P2 14. Juni 1996 (Abb. 39, Seite 63): Die Summenkurve dieser Probenfläche zeigt vor allem ein Maximum bei den größeren und ein kleineres Maximum bei den kleinen Individuen. In den einzelnen Teilflächen wurden nun aber nicht nur überwiegend große Gehäuse gefunden, sondern jeweils wieder ganz verschiedene Größenverteilungen entsprechend den drei bereits zuvor erläuterten Fällen für das Probenquadrat vom 28. Juni 1996 (Abb. 38, Seite 62). So waren erstens überwiegend kleine Individuen in den Teilproben 8 und 12, zweitens große Exemplare in den Teilproben 21 und 23, und drittens beide Größenmaxima in den Teilflächen 3 und 13 vorhanden. Bei einer auch

hier hohen Siedlungsdichte (2714 Ind./25 cm²) war die Bandbreite der verschiedenen Individuenzahlen je Teilfläche ebenfalls recht hoch, benachbarte Teilflächen unterschieden sich deutlich in ihrer Siedlungsdichte voneinander (z. B. die Teilflächen 11 und 12 mit 84 und 170 Ind./cm²).

Triloculina oblonga, „Halebüll“ P4 31. Mai 1996 (Abb. 40, Seite 64): Bei dieser Art, bei der der Schwerpunkt der Verteilung im mittleren Größenbereich lag (Mittelwert = 262 µm), ähneln die einzelnen Teilflächen einander stark. Die Maxima der Gehäusegrößen liegen bei fast allen im Bereich des Mittelwerts der Summenkurve. Lediglich die Mittelwerte der Teilflächen 10 und 23 liegen mit 286 µm und 228 µm besonders weit auseinander. Die Individuenzahlen der Teilflächen waren deutlich geringer als bei *Ammonia beccarii*, größere Siedlungsunterschiede existierten nur zwischen Teilfläche 13 und 14 (23 und 84 Ind./cm²).

Triloculina oblonga, „Halebüll“ P2 14. Juni 1996 (Abb. 41, Seite 65): Diese Probe ist durch eine größere Bandbreite in den Gehäusegrößen bei annähernd gleichen Anteilen aller Größenklassen charakterisiert und ähnelt in der Summenkurve daher der Gesamtverteilung der 14 Tage zuvor entnommenen Probenfläche der Station P4 (Abb. 40, Seite 64). Die Unterschiede lagen wieder in den Teilflächen: höhere Anteile kleiner Gehäuse in den Teilproben 11, 12 und 16 und vermehrt mittelgroße Individuen in den Teilproben 9, 21 und 24. Die Siedlungsdichte war mit 907 Ind./25 cm² niedriger als an der Entnahmestation P4 zwei Wochen früher (Abb. 40, Seite 64). Auffallend ist hier, daß im Vergleich zum 31. Mai 1996 vor allem junge Individuen am Zustandekommen höherer Siedlungsdichten in einigen Teilflächen beteiligt waren.

Triloculina oblonga, „Halebüll“ P2 6. Oktober 1995 (Abb. 42, Seite 66): Sowohl die Individuenzahlen der 1 cm³-Teilproben, als auch die Summenkurve der Gehäusedurchmesser zeigen hier große Ähnlichkeit mit allen anderen auf *Triloculina oblonga* untersuchten Proben. Die Besonderheit liegt hier aber im Vorkommen schmaler und sehr hoher Spitzen in den Größenverteilungskurven der Teilflächen 6 und 22. Während sich in der Teilfläche 22 etwa die Hälfte der 29 Individuen (51,9 %) auf zwei Größenklassen verteilten und nur zwischen 180 µm und 220 µm groß waren, setzte sich in der Teilfläche 6 das Häufigkeitsmaximum sogar zu 80% aus den insgesamt 40 dort vorhandenen Individuen zusammen. Ihr Gehäusedurchmesser lag hier zwischen 243 µm und 307 µm und nimmt damit nur einen kleinen Teil der in der Summenkurve möglichen Bandbreite ein.

Triloculina oblonga, „Halebüll“ P4 6. Oktober 1995 (Abb. 43, Seite 67): Ganz ähnliche Verhältnisse konnten auch in dieser Probenfläche beobachtet werden. Hier gab es ebenfalls zwei Teilflächen (11 und 21), in denen die Gehäuse ein enges Größenspektrum umfaßten.

Gleichzeitig war in diesen Teilflächen die Siedlungsdichte deutlich höher als in allen übrigen Teilflächen. Insgesamt lag die Siedlungsdichte mit 138 Ind./25 cm² etwa um das neunfache niedriger als im darauffolgenden Frühjahr an der selben Stelle (Abb. 40, Seite 64).

Ovammina opaca, „Bottsand“ S4 29. Mai 1996 (Abb. 44, Seite 68): Die an dieser Entnahmestation häufige Art besaß zum Entnahmezeitpunkt nennenswerte, aber sehr geringe Gehäusegrößenanteile auch jenseits von 400 µm (beachte Skalierung der Abszisse). Eine derart weite Größenspanne umfaßten auch die 16 Individuen der 11. Teilfläche, während es in der ersten Teilfläche vorwiegend kleinere Individuen gab. Am Punkt der höchsten Siedlungsdichte (Teilprobe 18, 23 Ind./1 cm³) wurden jedoch ausschließlich sehr kleine Gehäuse gefunden, 83 % von ihnen lagen in dem sehr engen Größenbereich zwischen 128 µm und 147µm.

Ovammina opaca, „Bottsand“ S4 27. Juni 1996 (Abb. 45, Seite 69): Geringe Siedlungsdichten kennzeichneten ebenfalls die Population dieser 5 x 5cm-Grundfläche. Gehäuse mit Größen über 400µm waren zu diesem Zeitpunkt fast nicht vorhanden. Wie schon am 29. Mai 1996 (Abb. 44, Seite 68), war die Teilfläche mit der höchsten Siedlungsdichte gleichzeitig die Stelle, an dem schmale und ausgeprägte Häufigkeitsmaxima kleiner Individuen nachgewiesen wurden (Teilfläche 13). In allen anderen Teilflächen entsprechen die Größenverteilungskurven der der 20. Teilfläche oder haben eine noch größere Bandbreite. Wie schon in einigen der zuvor erläuterten Probenflächen, sind auch hier die Siedlungsdichten vieler Teilflächen für eine Darstellung von Größenverteilungskurven zu niedrig, oder die Größenverteilungskurven stimmen mit der Summenkurve nahezu überein und wurden deshalb fortgelassen.

Miliammina fusca, „Bottsand“ S4 14. Mai und 29. Mai 1996 (Abb. 46 und 47, Seite 70 und 71): Auffallend war bei der Analyse dieses häufigen Sandschalers, daß zu beiden Entnahmedaten annähernd gleichhohe Anteile aller Größenklassen vorlagen, die sich zudem über eine sehr große Bandbreite (60 bis 600 µm) erstreckten. Trotz dieser scheinbaren Gleichverteilung gab es immer wieder einige wenige Stellen in den beiden 5 x 5 cm-Grundflächen, an denen starke Anhäufungen bestimmter Gehäusegrößen vorkamen, die durch auffällige Spitzen hervortraten (Abb. 46, Teilfläche 8 und Abb. 47, Teilfläche 10). In allen anderen Teilflächen (z.B. Abb. 47, Teilfläche 14) entsprechen die Größenverteilungskurven weitgehend den Summenkurven.

Elphidium williamsoni, „Bottsand“ S4 29. Mai 1996 (Abb. 48, Seite 72): Die Summenkurve dieser Art unterscheidet sich nicht von der Kurve des gleichen Monats, welche schon LUTZE (1968a) vor 34 Jahren ermittelte. Die durchschnittliche Gehäusegröße liegt auch

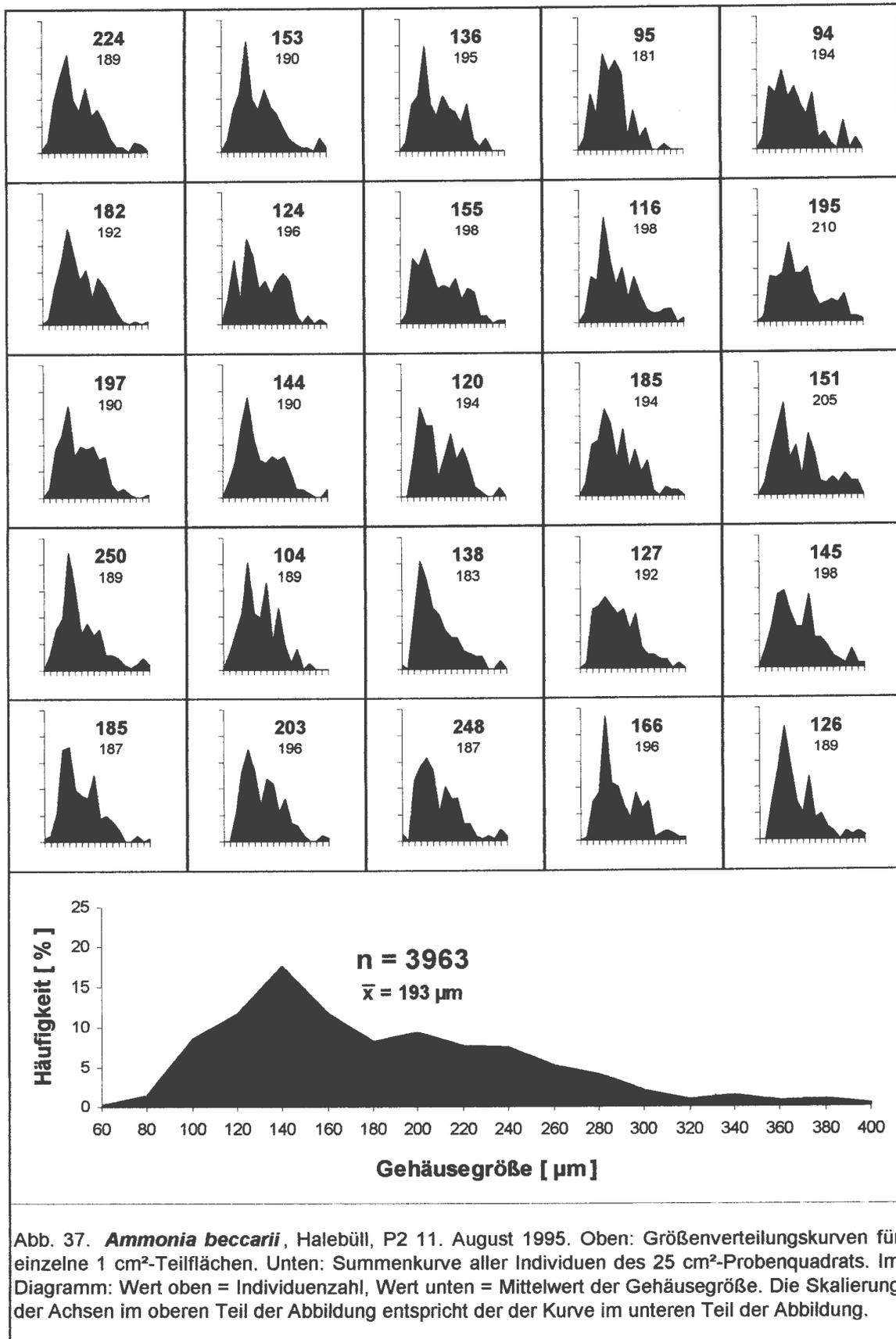
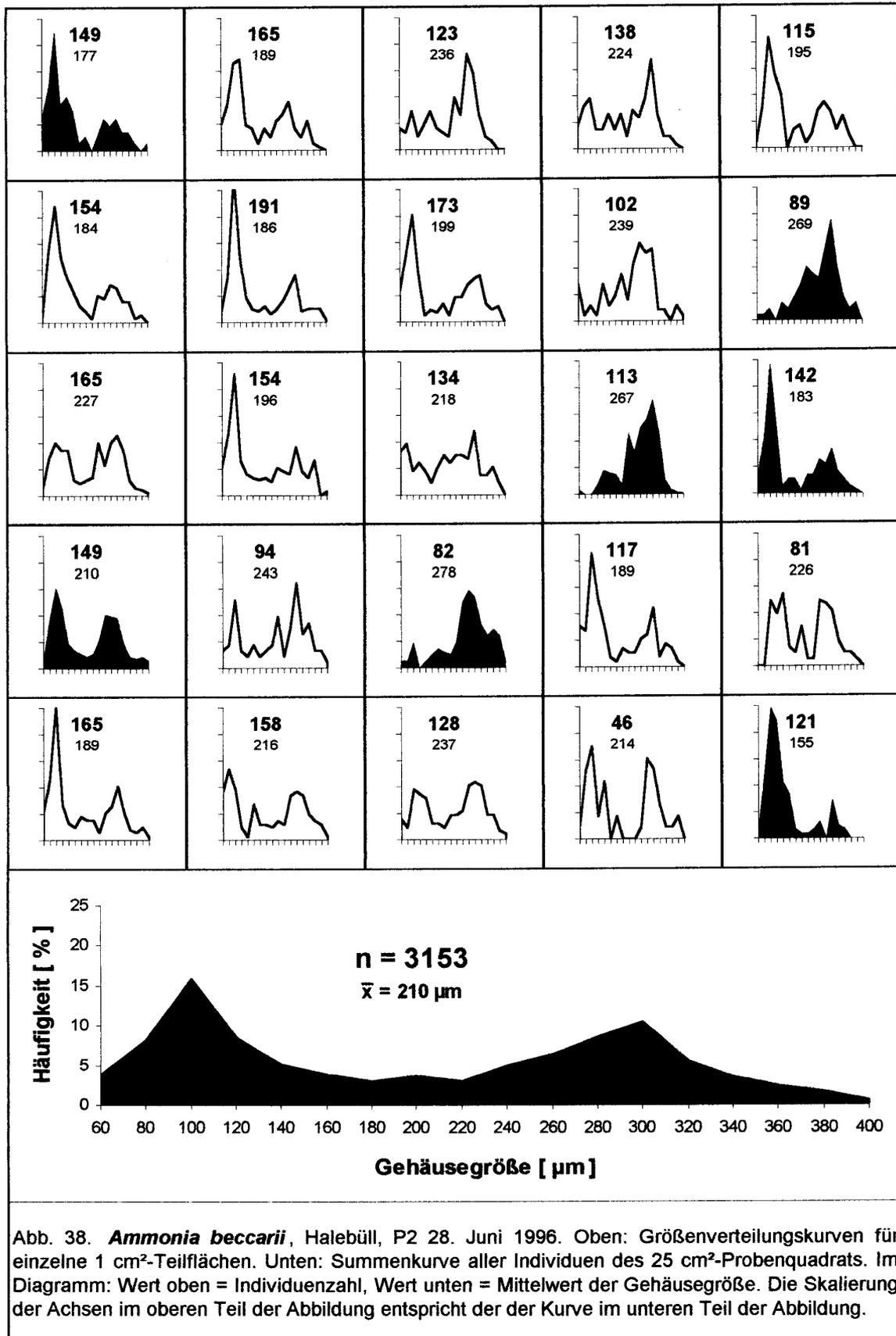
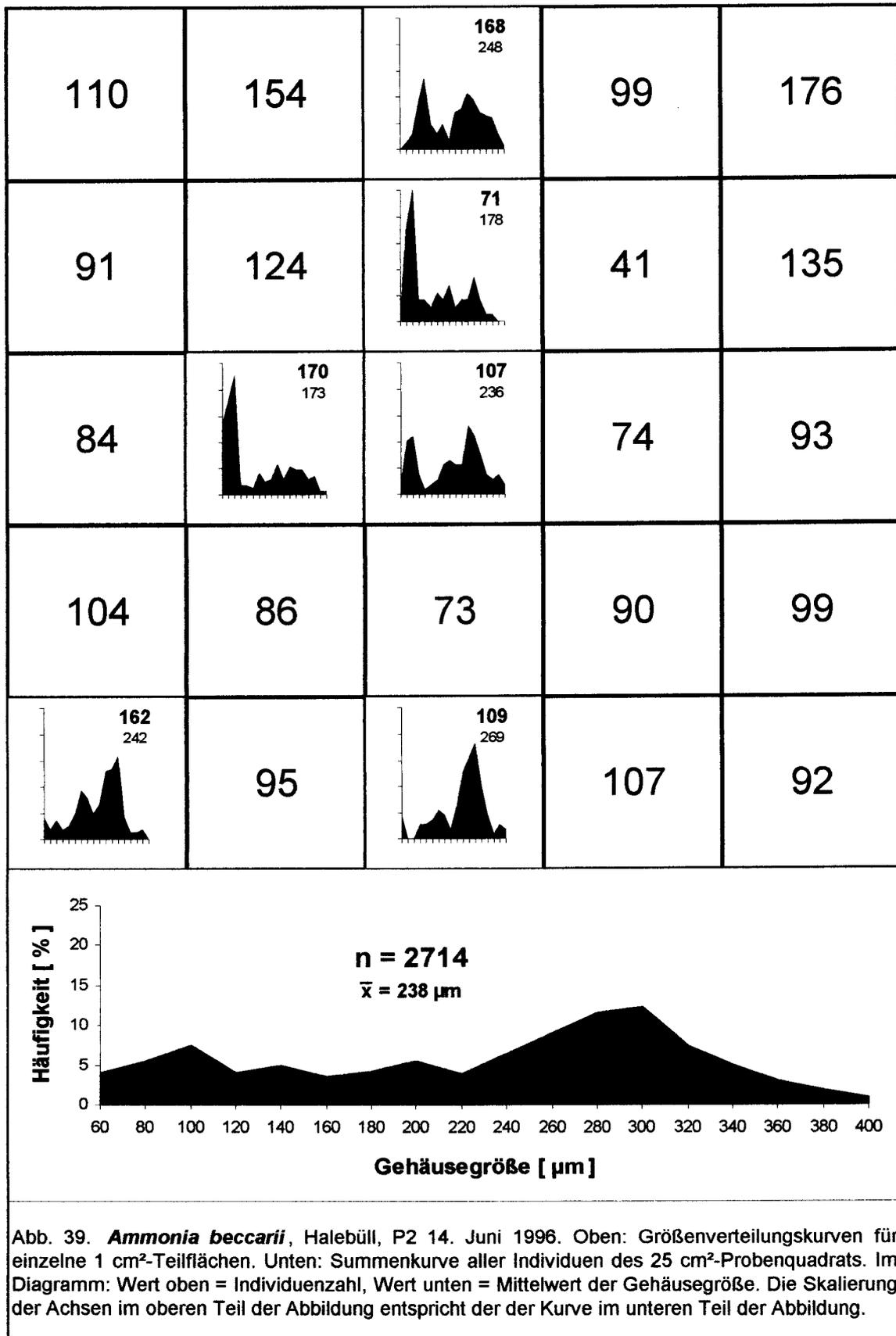
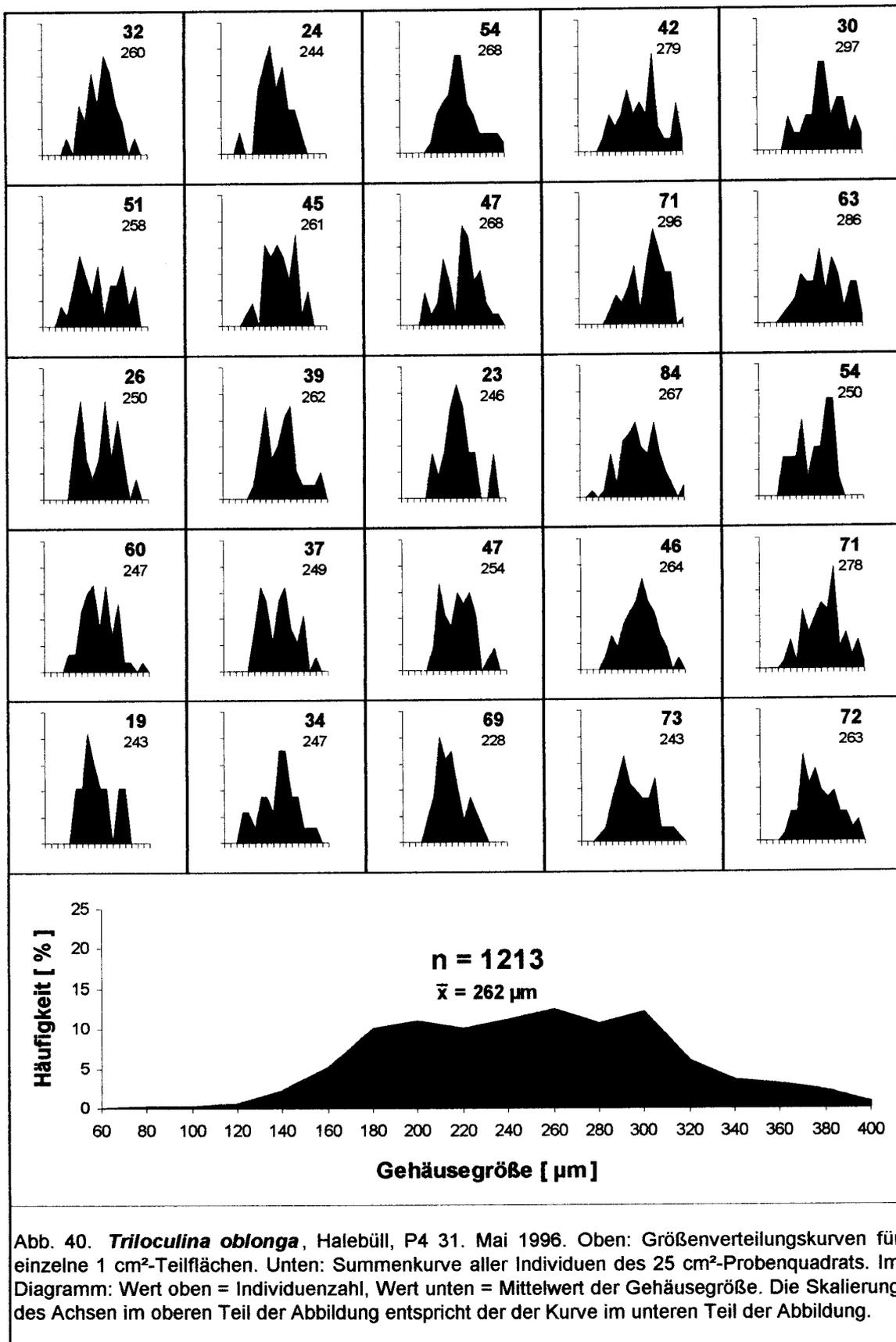
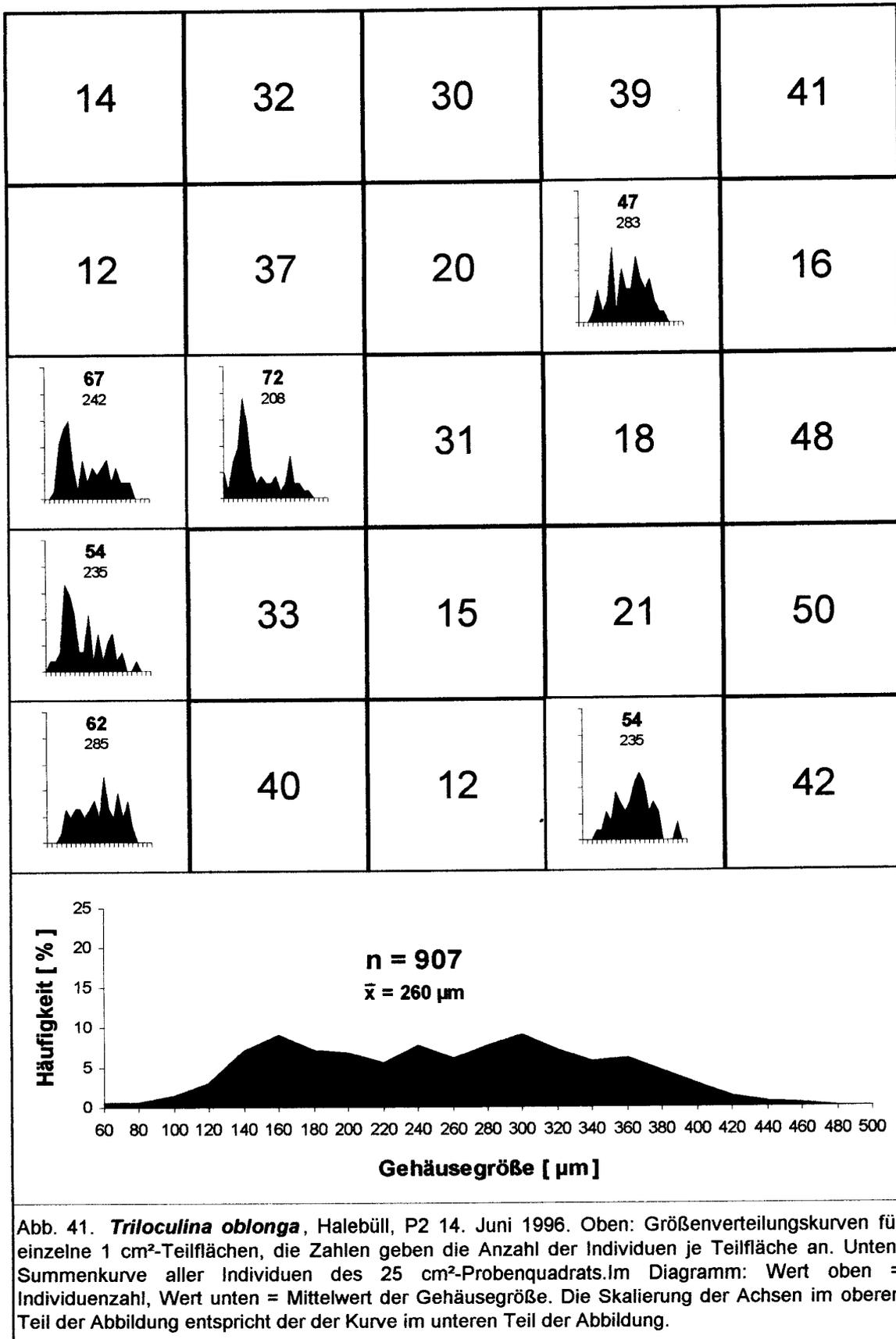


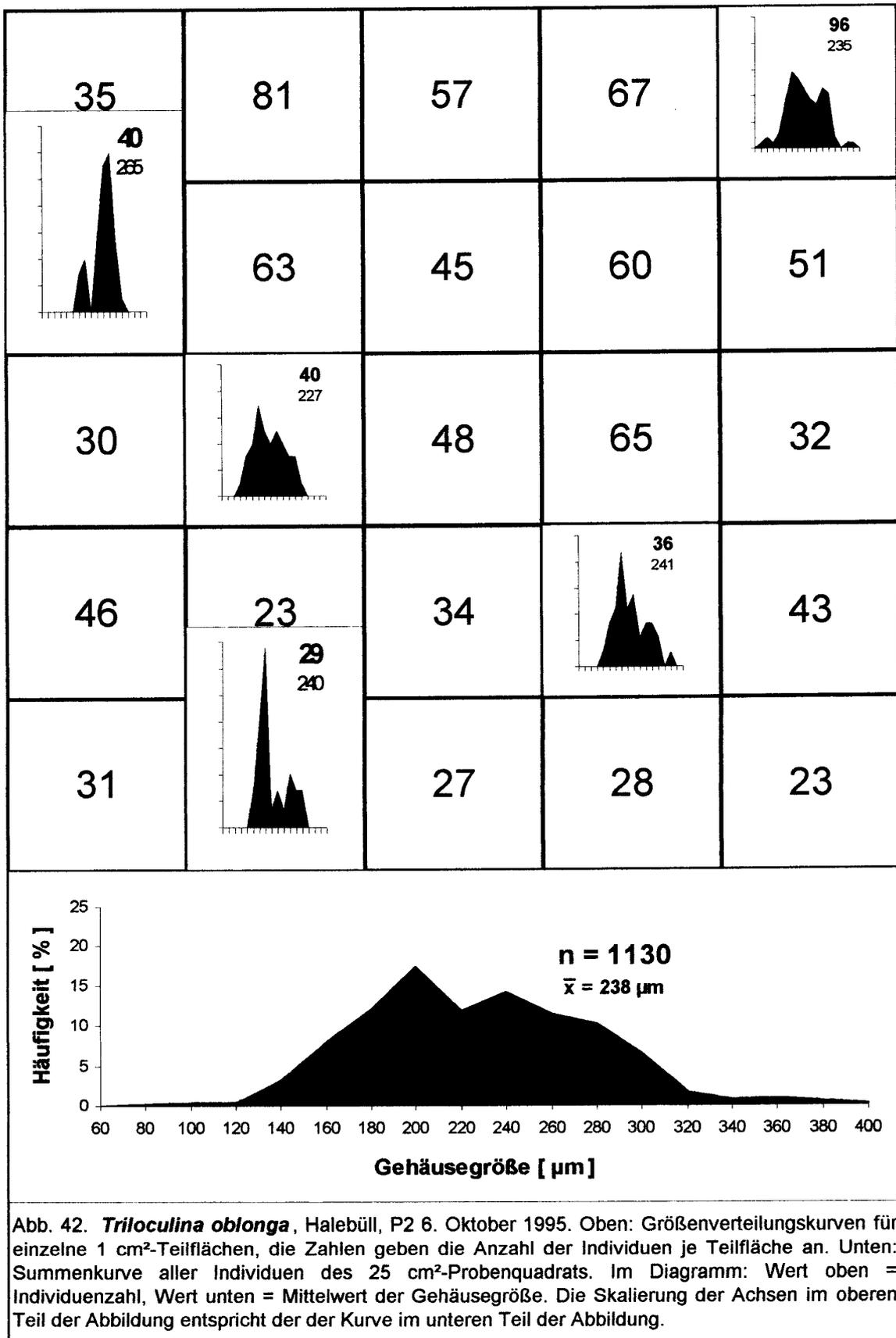
Abb. 37. *Ammonia beccarii*, Halebüll, P2 11. August 1995. Oben: Größenverteilungskurven für einzelne 1 cm²-Teilflächen. Unten: Summenkurve aller Individuen des 25 cm²-Probenquadrats. Im Diagramm: Wert oben = Individuenzahl, Wert unten = Mittelwert der Gehäusegröße. Die Skalierung der Achsen im oberen Teil der Abbildung entspricht der der Kurve im unteren Teil der Abbildung.

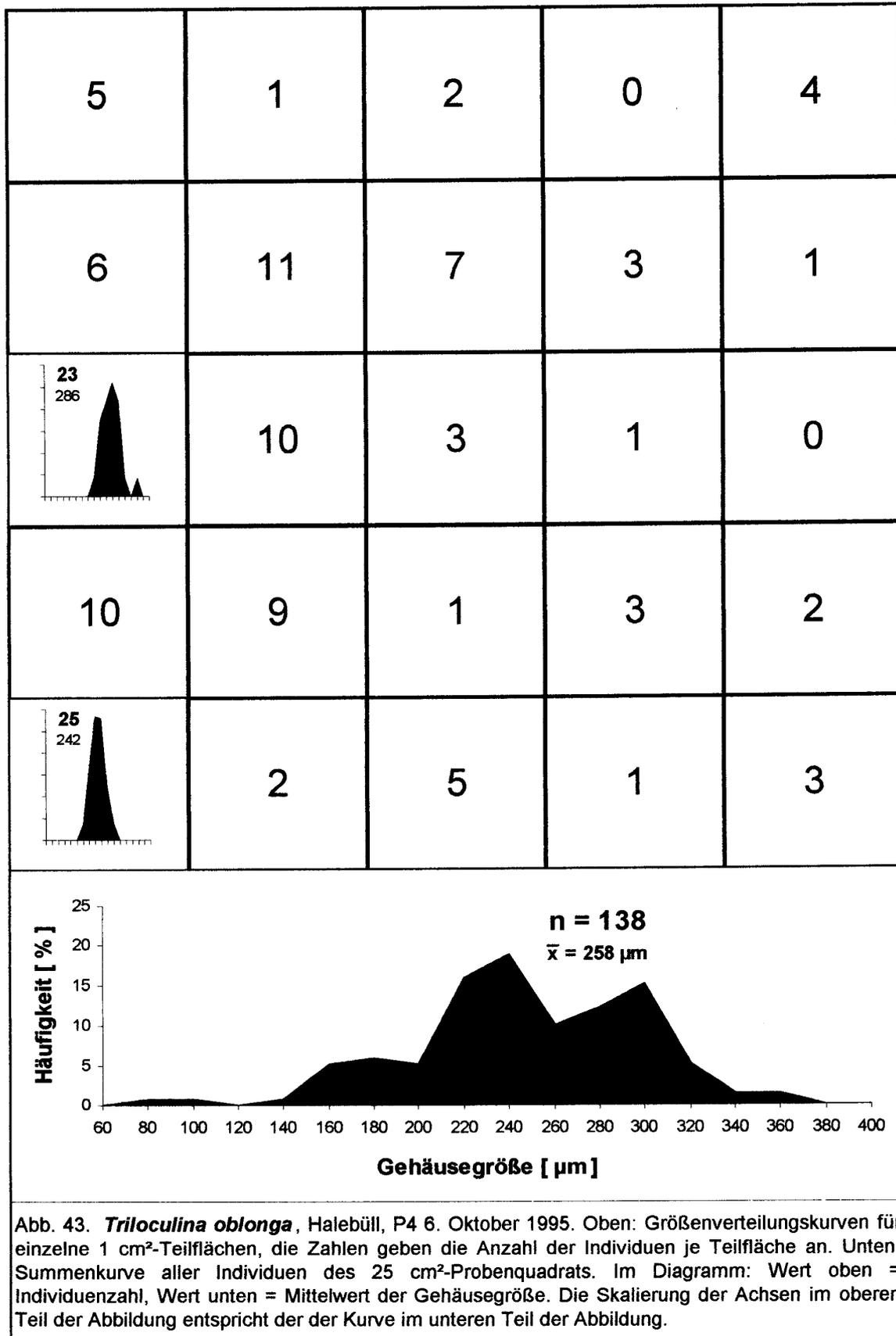


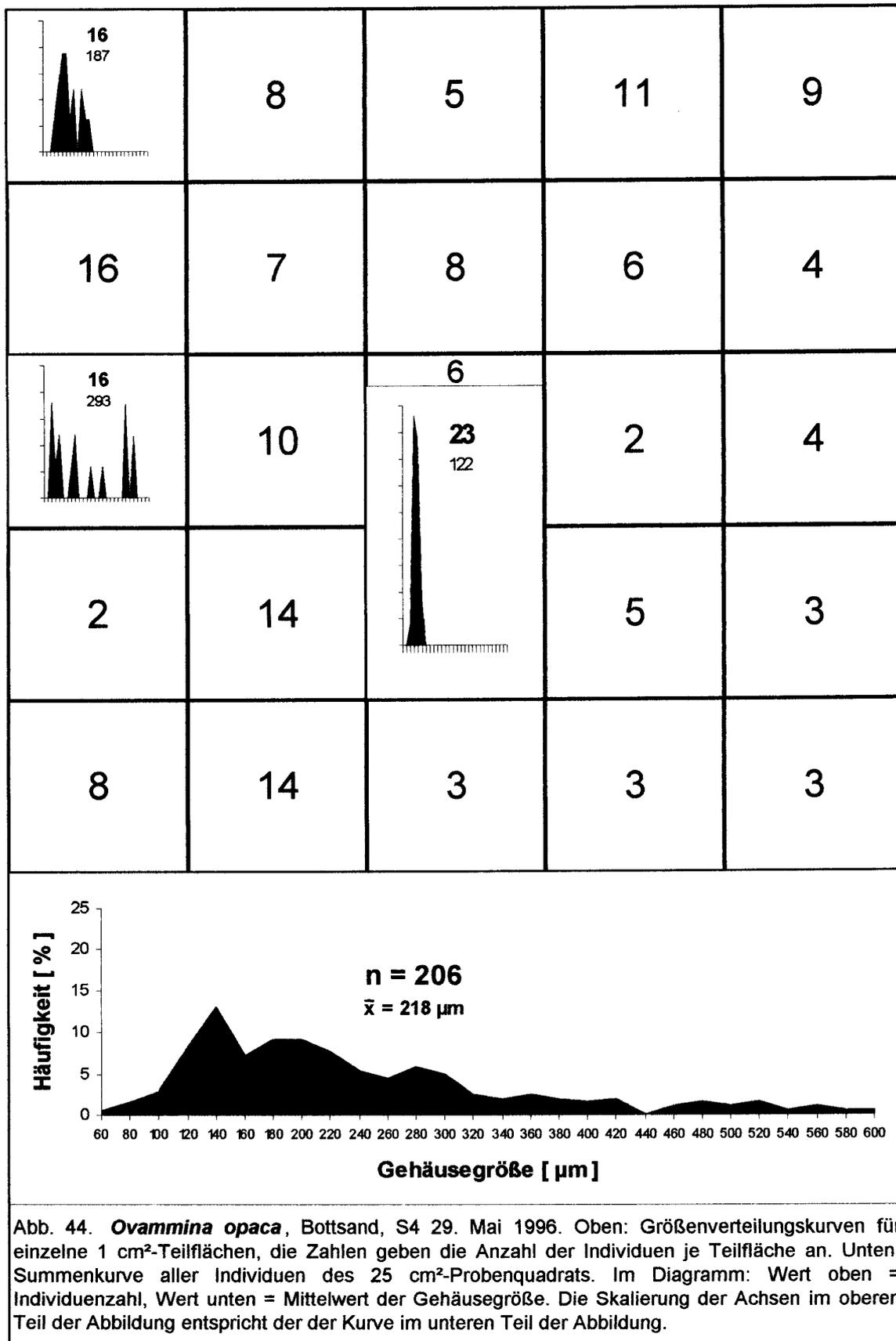


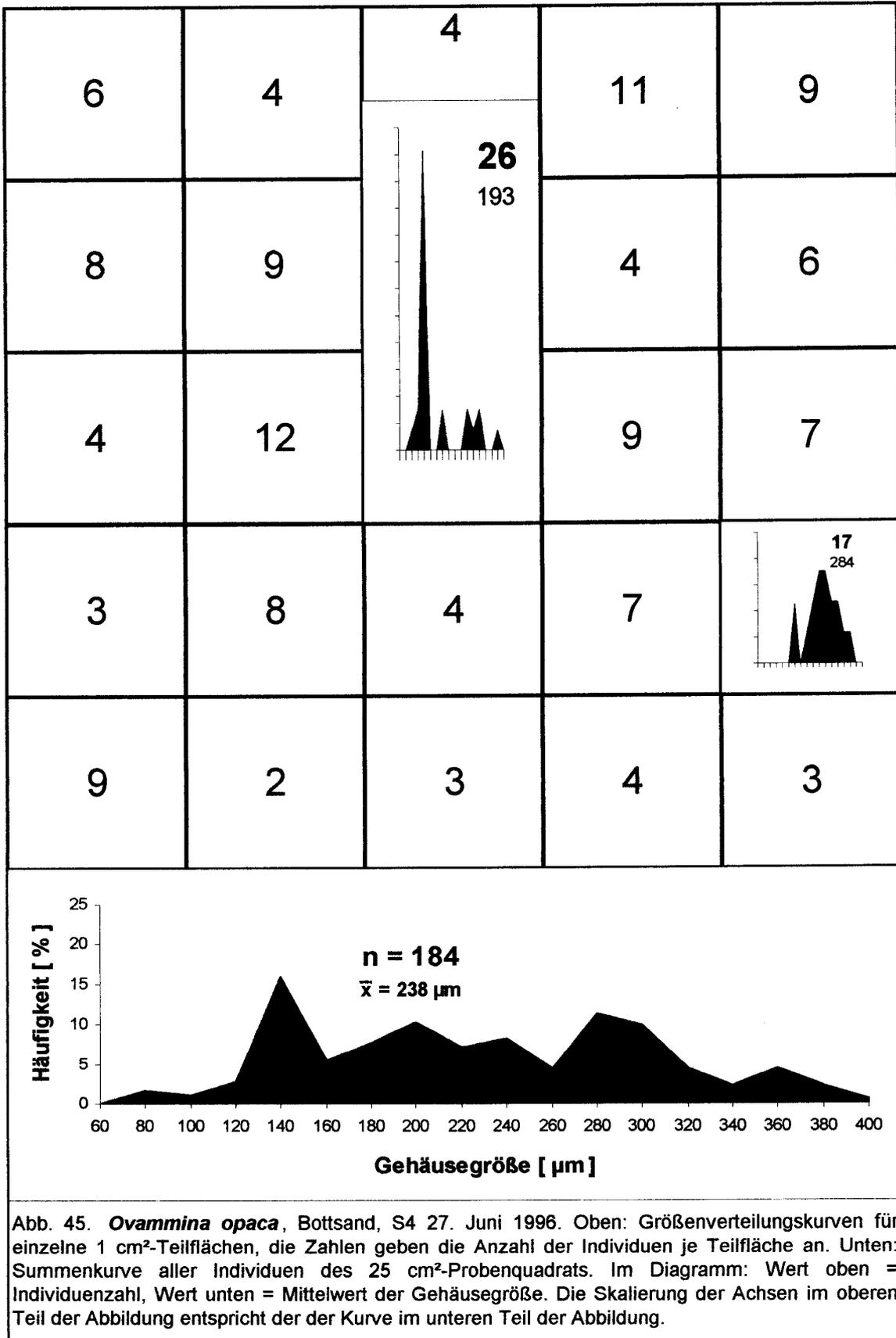


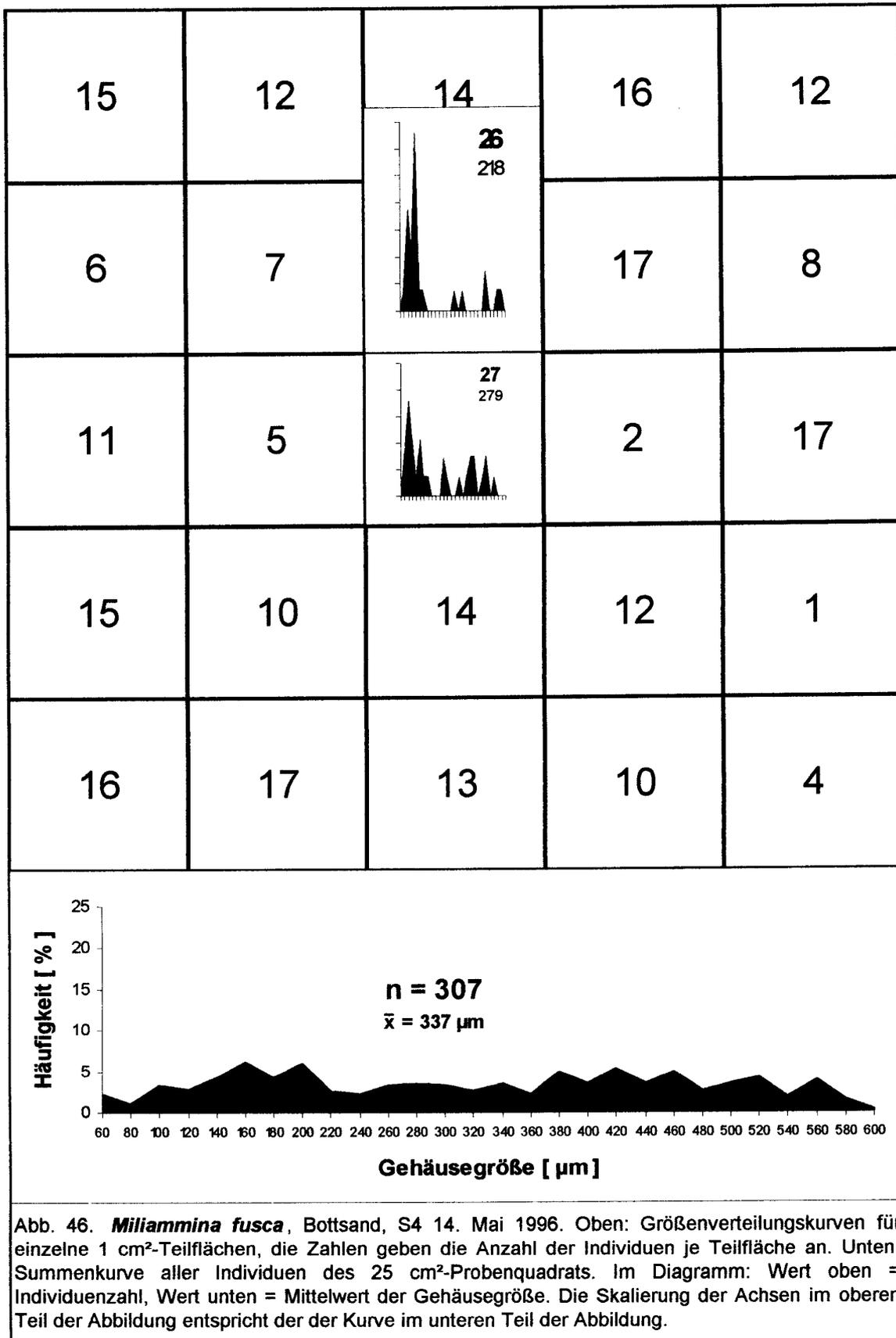


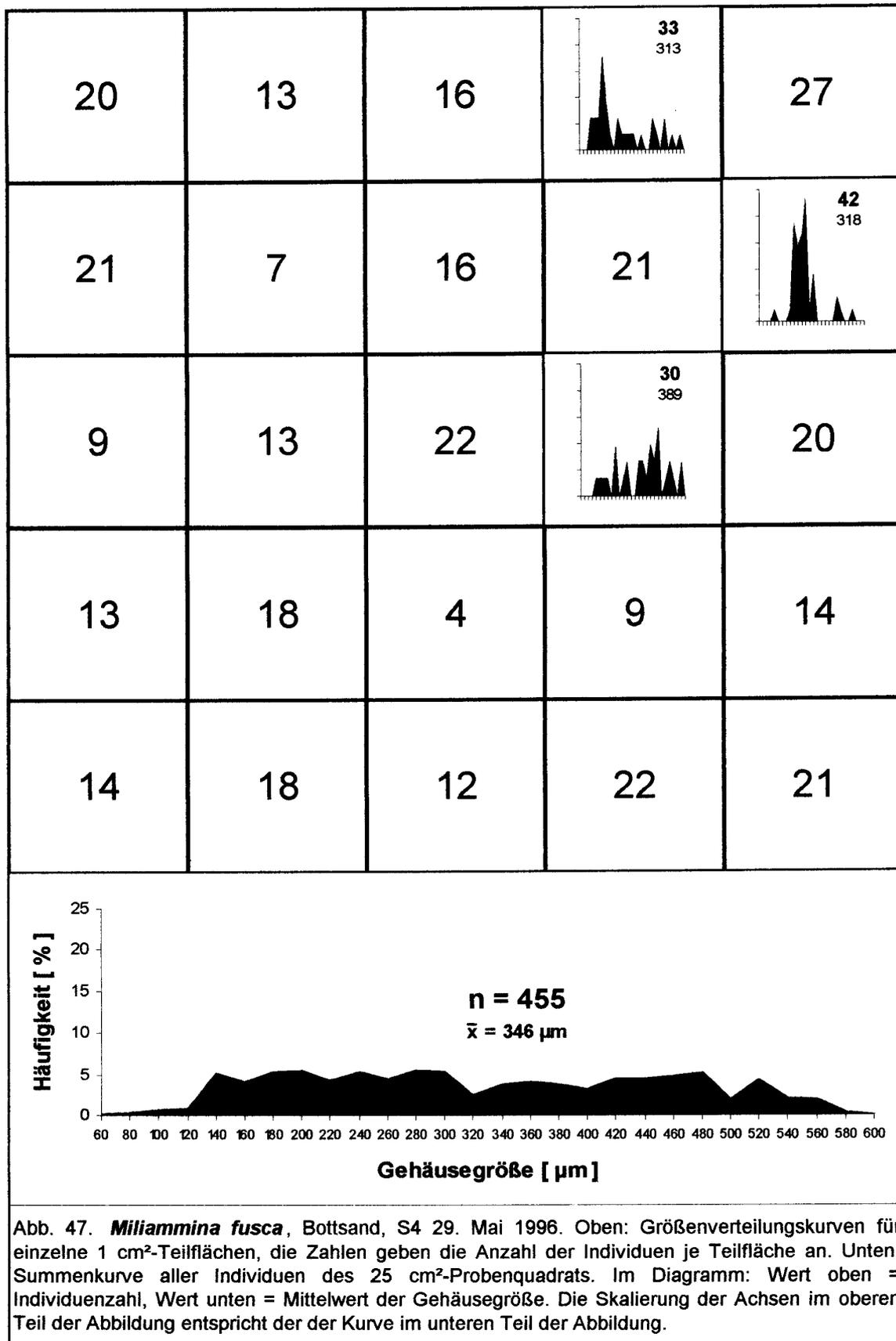


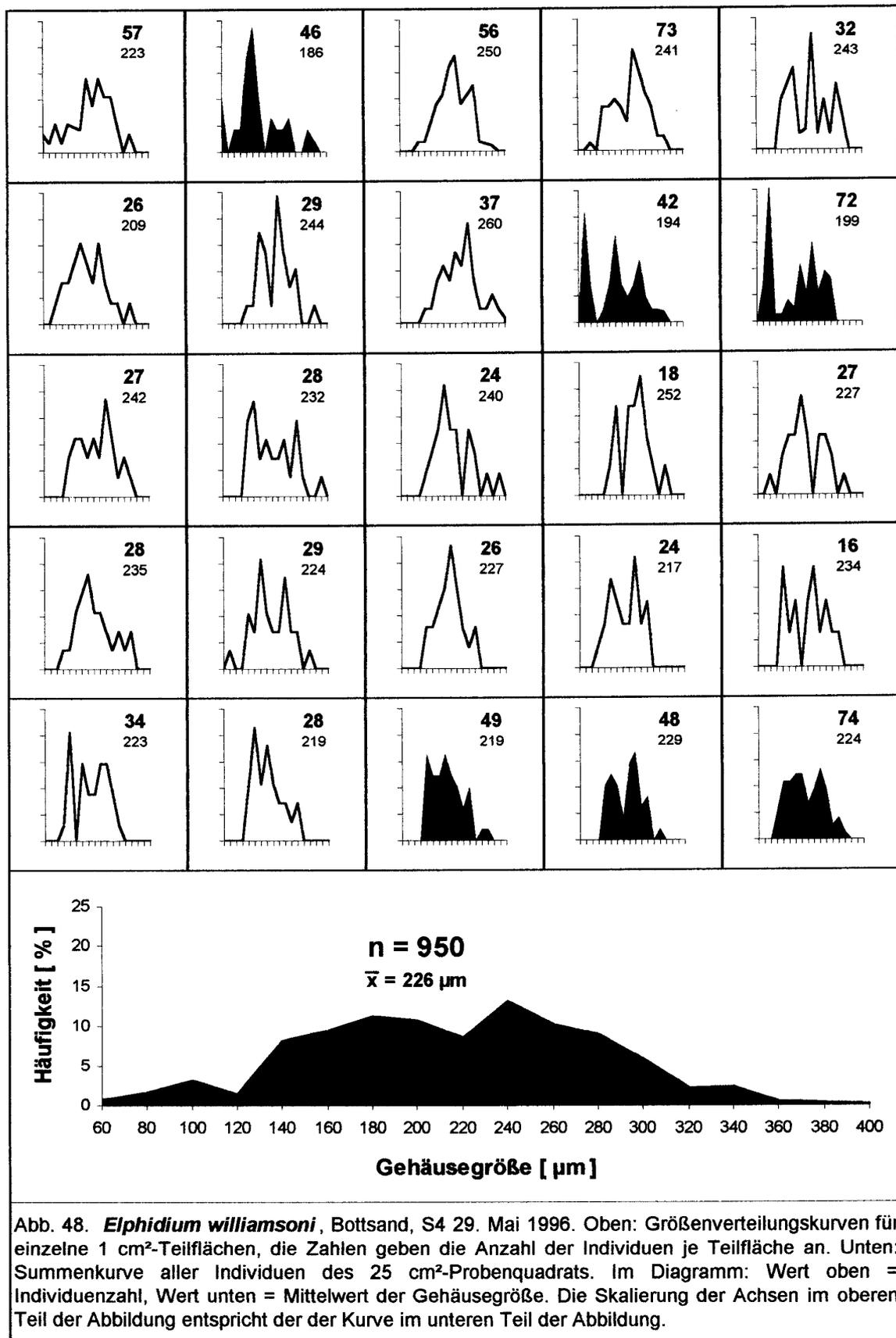












hier bei etwas über 200 μm (Abb. 32 a, Seite 45). Vergleicht man die einzelnen Teilflächen miteinander, so sind hier ebenfalls unterschiedliche Größenklassen am Aufbau der einzelnen Variationskurven beteiligt, die mit der Summenkurve oft nichts mehr gemeinsam haben. Während es in den Teilproben 23, 24 und 25 eine größere Bandbreite an mittelgroßen Individuen gibt, kommen ausgeprägte und schmale Spitzen kleiner und sehr kleiner Exemplare in den Teilflächen 2, 9 und 10 hinzu. Daß tatsächlich alle „peakbildenden“ Gehäuse nahezu gleich groß waren, bewiesen Kammerzählungen der betreffenden Individuen. Im Falle der Teilprobe 9 bestanden etwa ein viertel aller Gehäuse aus exakt drei Kammern, und in Teilprobe 10 besaßen ein Drittel der Gehäuse drei oder vier Kammern.

4.7 Ortsabhängige Unterschiede in der Gehäusegrößenverteilung im „Bottsand“

Neben der Analyse zeitlicher Schwankungen der Gehäusegröße und der Verschiedenartigkeit der Größenzusammensetzungen auf kleinstem Raum, wurde auch untersucht, ob Unterschiede zwischen weiter entfernt vorkommenden Populationen innerhalb eines Untersuchungsgebiets vorliegen. Deshalb wurden im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ drei Arten ausgewählt, von denen die Gehäusegrößen lebender Populationen aus unterschiedlichen Habitaten aber zum gleichen Zeitpunkt gemessen wurden.

Haplophragmoides manilaensis: Der Gehäusegrößenvergleich von Populationen zweier Stationen des „Bottsand“ ergab (Abb. 49), daß der mittlere Durchmesser einer Population aus dem wenig kapillarwasserhaltigen *Festuca*-Rasen (P9 17. November 1997) mit 175 μm viel kleiner war als mit 235 μm von Individuen einer Population aus dem wassergesättigten Sediment einer Brandungshohlkehle am Südostrand des „Bottsand“ (P11 17. November 1997).

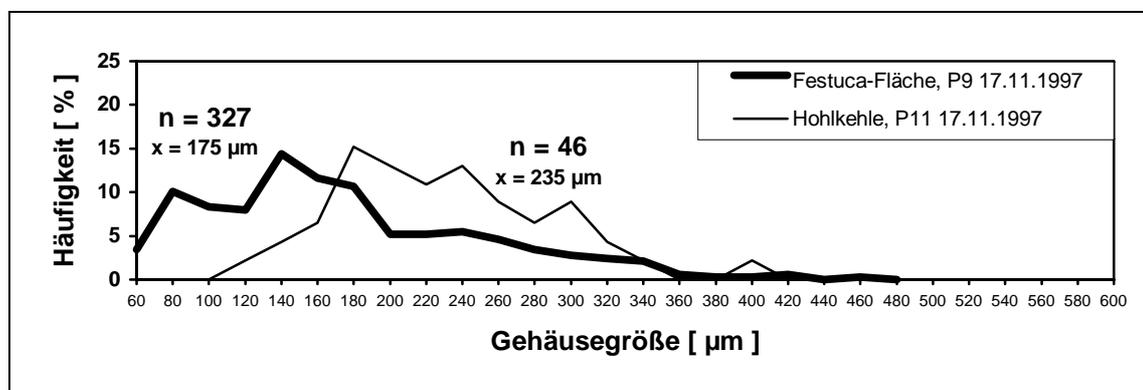


Abb. 49. *Haplophragmoides manilaensis*. Gehäusegrößenvergleich von Populationen aus zwei unterschiedlichen Habitaten im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ am 17. November 1997.

Miliammina fusca: Die Gehäusegrößen von Populationen dreier Stationen werden im folgenden verglichen (Abb. 50). Die Bandbreite einer Population der offenen Lagune (S4 17. November 1997) umfaßte besonders weite Größenbereiche; die Gehäuse waren dort im Mittel 318 μm groß. Die mittlere Gehäuselänge von Individuen aus dem nahezu verlandeten Verbindungsgraben zwischen dem „großen Tümpel“ und dem Endgraben (P3 17. November 1997) betrug mit 162 μm nur die Hälfte. Eine noch engere Bandbreite kleinerer Gehäuse (Mittelwert = 133 μm) charakterisierte die *Miliammina fusca*-Population der *Festuca*-Fläche (P9 17. November 1997), die den Endgraben ostseitig begrenzt.

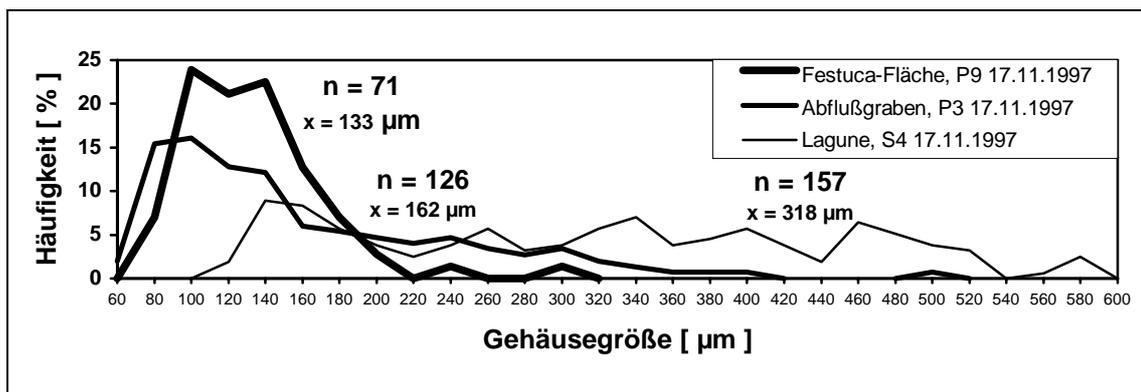


Abb. 50. *Miliammina fusca*. Gehäusegrößenvergleich von Populationen aus drei unterschiedlichen Habitaten im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ am 17. November 1997.

Tiphrotrocha comprimata: Auch im letzten Fall unterschieden sich die Größenverteilungen und damit die mittlere Gehäusegröße (Abb. 51). So waren die Individuen aus dem Ufersediment eines kleineren Tümpels auf der Westseite des Endgrabenendes (P7 17. November 1997) mit 159 μm im Mittel viel kleiner als solche, die aus dem Sediment des Abflußgrabens vom „großen Tümpel“ stammten (211 μm , P3 17. November 1997).

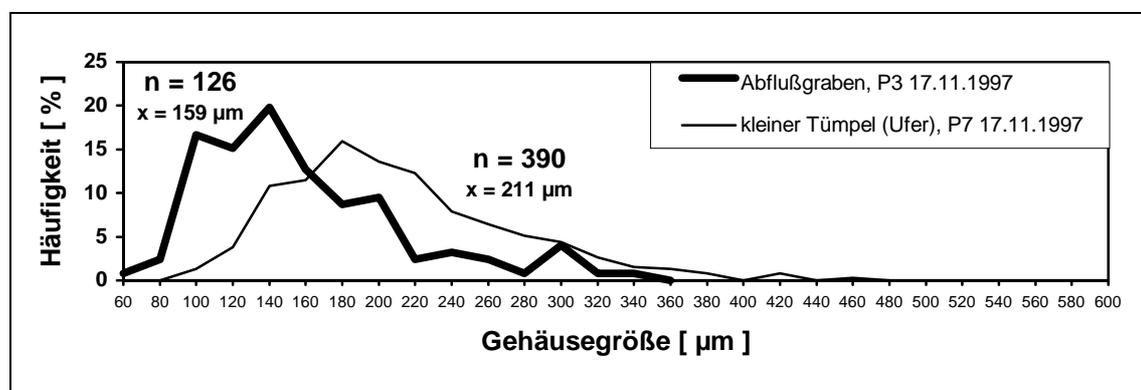


Abb. 51. *Tiphrotrocha comprimata*. Gehäusegrößenvergleich von Populationen aus zwei unterschiedlichen Habitaten im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ am 17. November 1997.

Insgesamt ist festzustellen, daß sich mit zunehmender Landnähe von Habitaten die mittlere Gehäusegröße der in ihnen vorkommenden Populationen einer Art stetig verringert.

4.8 *Elphidium williamsoni*. Lebendbeobachtungen und Kulturversuche

4.8.1 Beobachtungen an Vielteilungen

Das Vorhandensein mehrerer fast gleich großer Gehäuse von *Elphidium williamsoni* und auch anderer Arten auf engstem Raum (siehe Seite 72 und 73) läßt vermuten, daß diese zu einem Klon von Tochterindividuen gehören, der aus einer vorangegangenen Reproduktion stammt. Die damit verbundene Fleckenhaftigkeit könnte somit auf Fortpflanzungsvorgängen beruhen. Der Beweis für diese Vermutung kann nur mit der direkten Beobachtung einer Reproduktion erbracht werden. Deshalb wurden am 1. April 1997 aus der „Bottsand“-Lagune zunächst 40 *Elphidium williamsoni* verschiedener Größe für Kulturversuche aus den obersten Sedimentmillimetern isoliert und dazu eine größere Menge Sediment als Vorrat entnommen. 30 der Individuen deckten ein Größenspektrum von 400 µm bis 500 µm ab und 10 Individuen waren zwischen 500 µm und 600 µm groß. Nach Größenklassen sortiert, wurden alle 40 Individuen zu je fünf auf acht Boverischälchen verteilt. Nach neuntägiger Hälterung befand sich am 10. April 1997 um 9⁴⁵ Uhr eines der Individuen in einer kugeligen, 1180 µm großen Brutcyste, deren Wandung sich durch eine etwas gleichmäßigere Oberfläche und geringfügig festere Konsistenz von den sonst üblichen Sandhüllen unterschied mit denen sich *Elphidium williamsoni* üblicherweise zur Nahrungsaufnahme umgibt. Nach vorsichtigem Aufbrechen lag im Inneren zu beiden Seiten des farblosen, 525 µm großen Mutterindividuums eine größere Zahl von kugeligen Tochterindividuen im Proloculusstadium (Tafel II, Fig. 5, Seite 144, eine weitere geöffnete Brutcyste ist auf Tafel III, Fig. 3, Seite 146 abgebildet). Alle der insgesamt 97 Tochterzellen hatten bereits die für adulte *Elphidium williamsoni* typische, von endosymbiontischen Diatomeenchloroplasten hervorgerufene, olivgrüne Färbung des Protoplasmas. Bei den meisten Tochterindividuen war jedoch das symbiontenhaltige Protoplasma nicht gleichmäßig im Lumen des Proloculus verteilt, sondern konzentrierte sich auf einen der Pole und füllte die Proloculi meist nur zu einem Drittel bis höchstens zur Hälfte aus. Der restliche Teil des Protoplasmas enthielt keine endosymbiontischen Diatomeenchloroplasten. Hierbei handelte es sich aber um eine Ausnahme, denn bei allen später beobachteten Vielteilungen waren die Symbionten im Innenraum der Proloculi stets homogen verteilt.

24½ Stunden nach dem Auffinden der Vielteilung vom 10. April 1997, am 11. April um 10¹⁵ Uhr, besaßen bereits einige der Tochterindividuen eine zweite Kammer, bei anderen befand sich zu diesem Zeitpunkt diese Kammer gerade im Bau, und um 14³⁰ Uhr besaßen alle Individuen des Tochterklons eine zweite Kammer. Mit dem Bau der zweiten Kammer wurden auch die ersten Septalbrücken angelegt (pro Gehäuseseite je eine), die später in Vielzahl der adulten Foraminifere ihr charakteristisches Aussehen geben.

Vier Tage nach dieser Vielteilung waren 76% der Tochtterschar im 3-Kammer-Stadium, während 11% noch im 2-Kammer-Stadium verharrten, 7% besaßen aber bereits eine vierte Kammer (1- bis 5-Kammer-Stadium auf Tafel III, Fig. 4 bis 8, Seite 146). Die Gehäuse der restlichen fünf Individuen (6%) waren protoplasmafrei und noch im Proloculusstadium abgestorben. Die weitere Entwicklung dieser und weiterer vier Tochtterscharen wird im folgenden näher beschrieben.

Einzelne Phasen einer Vielteilung ließen sich nicht beobachten, da diese Vorgänge im Inneren der undurchsichtigen Brutcysten abliefen. Vielteilungen, die immer nur nachts oder am frühen Morgen begannen, kündigten sich am frühen Abend des Vortags dadurch an, daß auch die jüngste Kammer des mütterlichen Gehäuses, die gewöhnlich nur transparentes Pseudopodien-Protoplasma enthielt, mit symbiontenhaltigem Protoplasma gefüllt war. Ein in solchem Zustand befindliches Mutterindividuum wurde tags darauf um 5³⁰ betrachtet, nachdem zuvor behutsam Teile seiner Brutcystenwand entfernt worden waren. Sämtliches Protoplasma war über die Apertur ausgetreten und lag als unregelmäßige Masse beiderseits eng an den flachen Gehäuseseiten der Mutter und in kleineren Portionen auch im Bereich des Mündungswinkels und im Lückenwerk der benachbarten Brutcystenwand. Anzeichen einer Aufteilung des Protoplasmas in kugelförmige Tochterzellen waren noch nicht zu beobachten. Die beschädigte Cyste wurde daraufhin mitsamt Mutterindividuum noch eine weitere Woche lang gehältert und erneut studiert. Die Bildung einer Vielzahl wohlgeformter Tochterzellen unterblieb, stattdessen wurden nur vier extrem mißgebildete Tochterindividuen mit je einem sehr großen Proloculus gefunden, die an willkürlichen Stellen verschieden große und stark deformierte Kammern besaßen (Tafel III, Fig. 9, Seite 146).

Unter den 40 gehälterten Individuen folgten der Vielteilung vom 10. April 1997 etwa eine Woche später noch zwei weitere (beide am 18. April 1997). In diesen beiden Fällen waren bei ihrer Entdeckung die Brutcysten bereits aufgebrochen, die Tochterindividuen befanden sich alle im 2-Kammer-Stadium und verteilten sich in der unmittelbaren Umgebung ihrer

Mutterindividuen. Bei allen übrigen adulten Individuen, die nicht reproduzierten, war eine langsame Verschlechterung ihrer Vitalität zu beobachten. Die Individuen starben schließlich.

Das allmähliche Absterben läßt sich folgendermaßen beschreiben: Mit dem zunächst leichten Temperaturanstieg im Labor von 19 °C Anfang April auf etwa 21 °C Ende April 1997, veränderte sich die Färbung des Protoplasmas von dunkeloliv zu einem blassen Orange, das aber zunehmend kräftiger und leuchtender wurde. Während dieser Phase nahm die Motilität der Individuen zwar stark ab, nach Anregung durch Reinigung oder Wasser- und Sedimentwechsel bildeten die Individuen aber stets wieder Pseudopodien aus, und ein Teil der Individuen wanderte oft an den Rand der Kulturschalen, ohne wie gewohnt im Sediment zu verbleiben um sich mit diesem dicht zu umhüllen. Ein anderer Teil verließ zwar das Sediment nicht, umhüllte sich mit ihm aber meist nur ganz locker und spärlich. In beiden Fällen konnte bei einigen Individuen noch Wachstum nachgewiesen werden; die neu entstandenen Kammern (nie mehr als zwei) wichen oft in Form und Größe von den älteren ab. Im Mai und besonders im Juni, wenn in den Kulturschalen Temperaturen von bis zu 24 °C gemessen wurden, blichen viele Individuen weiter aus, ihre Färbung wechselte nun von Orange zu einem blassen Gelb oder dunklen Weiß. Während dieser Zeit waren nur noch sehr wenige dieser Individuen aktiv. Ein weiteres Wachstum fand nun nicht mehr statt und der Protoplast wurde nach und nach in den älteren Bereich des jüngsten Gehäuseumgangs zurückgezogen, so daß zunächst nur die jüngste, und innerhalb der nächsten zwei Wochen dann bis zu vier der nachfolgenden, älteren Kammern protoplamafrei wurden. Parallel dazu siedelten sich mehr oder weniger große Populationen von Flagellaten und vor allem zwei Typen von Cyanobakterien auf der Gehäuseoberfläche an, die kurz vor dem Tod der Foraminiferen auch im Inneren der jüngeren Kammern vorhanden waren. Mehrmals konnte beobachtet werden, wie bis zu 200 µm lange, spiralig gewundene Cyanobakterien (wahrscheinlich die Gattung *Spirulina*) durch Rotation um ihre Längsachsen in die Gehäuse im Bereich der Apertur und Septalbrücken eindringen.

Alle diese Vorgänge liefen aber nicht bei allen Individuen der Kultur gleichzeitig ab, sondern ihr Zustand war in den einzelnen Kulturschalen zu bestimmten Zeitpunkten unterschiedlich. Die letzten der ursprünglich noch 36 vorhandenen Individuen starben am 18. August 1997.

Die mütterlichen Gehäuse von zwei der ersten drei Vielteilungen waren größer als 500 µm. Deshalb wurden am 16. April 1997 aus der „Bottsand“-Lagune weitere sieben Individuen des gleichen Größenbereichs gesammelt und gehältert. Keines dieser Individuen reproduzierte jedoch, sondern alle durchliefen nach drei Wochen normaler Vitalität das gleiche Schicksal

wie jene Individuen der ersten Hälterungsreihe. Ähnlich verlief auch die Hälterung von 26 Individuen (425 μm bis 500 μm) einer dritten Hälterungsreihe, die am 28. April 1997 in der Lagune gesammelt wurden. Nur eines aus dieser Gruppe trat schon nach vier Tagen, am 2. Mai 1997 in Vielteilung, nachdem es kurz zuvor noch eine Kammer baute. Das letzte Individuum dieser Reihe starb am 11. August 1997.

Nach diesen Beobachtungen stellte sich die Frage, ob Reproduktionen im Labor auch im Herbst und Winter stattfinden und ob Hälterungen aufgrund niedrigerer Temperaturen während dieser Jahreszeiten erfolgreicher durchzuführen seien. Es wurden deshalb am 17. November 1997 zehn Individuen des Größenbereichs von 400 μm bis 480 μm ins Labor geholt und dort täglich kontrolliert. Eine erste Vielteilung konnte am 23. November 1997 beobachtet werden, während es dreieinhalb Monate dauerte bis eine zweite (9. März 1998) und noch eine dritte stattfand (12. März 1998).

Zur Vermeidung hoher sommerlicher Temperaturen wurden ab dem 10. Mai 1998 alle übrigen Individuen vom 17. November 1997 (sieben Stück) in einem Thermokonstanzraum bei 19 °C über die nächsten fünf Monate gehältert. Unter diesen Bedingungen lebten die sieben Individuen seit ihrer Entnahme aus dem Freiland am 17. November 1997 noch achteinhalb Monate, ehe das erste am 3. August 1998 starb. Eine Übersicht über das Schicksal aller 10 Exemplare vom 17. November 1997 gibt Tabelle 5 unten.

Tab. 5. *Elphidium williamsoni*. Schicksal von 10 gehälterten Individuen, entnommen aus der „Bottsand“-Lagune am 17. November 1997.

Ind.-Nr.	Vielteilung	Tod, ohne Vielteilung	Größe zum Zeitpunkt der Vielteilung oder des Todes [μm]
1	23.11.1997		474
2	09.03.1998		550
3	12.03.1998		571
4		22.07.1998	512
5		03.08.1998	536
6		29.08.1998	535
7		16.09.1998	588
8		01.10.1998	596
9		28.10.1998	563
10		25.11.1998	602

Diese Gruppe wurde noch um weitere 45 Individuen vergrößert, die im Frühjahr 1998 gesammelt wurden (15 Individuen von 400 μm bis 600 μm gesammelt am 13. März 1998 sowie 30 Individuen von 500 μm bis 650 μm gesammelt am 23. April 1998). Alle im Labor beobachteten Reproduktionen sind in Tabelle 6 auf Seite 79 zusammengestellt.

Tab. 6. *Elphidium williamsoni*. Liste aller Vielteilungen im Labor.

Nr.	Datum der Reproduktion	Größe des Mutter-individuums [μm]	Anzahl der Tochter-individuen	mittlerer Proloculus-durchmesser der Tochtterschar [μm]	Standard-abweichung [μm]
1	10.04.1997	525	97	65,3	3,32
2	18.04.1997	471	157	56,8	2,31
3	18.04.1997	602	182	62,8	4,88
4	02.05.1997	522	82	70,6	3,14
5	23.11.1997	474	202	54,7	4,63
6	09.03.1998	550	166	60,7	2,02
7	12.03.1998	571	219	58,9	3,28
8	18.04.1998	557	87	73,9	2,95
9	18.04.1998	493	192	55,1	1,83
10	19.04.1998	404	66	68,6	2,35
11	19.04.1998	595	152	61,4	1,99
12	23.04.1998	576	88	83,4	5,1
13	23.04.1998	529	211	54,9	2,34
14	23.04.1998	590	53	78,5	3,51
15	25.04.1998	573	184	58,7	2,24
16	25.04.1998	461	151	58,8	1,33
17	29.04.1998	595	109	73,9	5,34
18	29.04.1998	538	80	78,4	2,77
19	30.04.1998	562	185	57,6	1,94
20	01.05.1998	581	239	57,5	2,39
21	01.05.1998	578	182	57,6	2,91
22	02.05.1998	552	98	72,9	2,48
23	04.05.1998	557	91	80	3,65
24	06.05.1998	623	103	84	2,66
25	07.05.1998	501	197	50,5	1,96
26	09.05.1998	533	108	63,2	1,55
27	10.05.1998	618	149	69,7	2,84
28	11.05.1998	604	146	68	2,63
29	15.08.1998	627	205	61,3	2,22
30	25.08.1998	582	187	62,9	1,97
31	27.08.1998	621	66	89,7	3,48
32	31.08.1998	598	69	92,7	6,02
33	05.09.1998	599	96	73,5	2,64
34	07.09.1998	584	177	60,8	2,39
35	13.09.1998	618	221	58,2	2,21
36	19.11.1998	653	111	75,6	3,93
37	24.11.1998	634	146	76,3	4
38	02.02.1999	704	99	89,9	3,97
39	04.02.1999	691	162	74,1	4,21
	Mittelwert	570	141	68	3,01
	Minimum	404	53	50,5	1,33
	Maximum	704	239	92,7	6,02
	Standartabw.	60,4	52,4	11	1,2

Besonders erfolgreich waren die Hälterungen der Individuen vom 13. März 1998 und vor allem vom 23. April 1998, da die vielen großen Individuen in diesen Proben (zwischen 550 μm und 650 μm) das reproduktionsfähige Alter erreicht hatten. So fanden bei neun der 15 Individuen (60%) vom 13. März 1998 Vielteilungen statt (Tab. 6, Nr.8 bis 16, Seite 79) und von den 30 Individuen aus der Probe vom 23. April 1998 reproduzierten sogar 23 Individuen (77%, Tab. 6, Nr.17 bis 39, Seite 79). Die Zeiträume vom Einbringen ins Labor bis zum Auftreten von Reproduktionen waren unterschiedlich lang. In der Gruppe vom 17. November 1997 beispielsweise reproduzierte das erste Individuum schon sechs Tage nach der Freilandentnahme, das letzte erst am 12. März 1998, also beinahe vier Monate später. Auf einen viel kürzeren Zeitraum verteilten sich die Reproduktionen der Gruppe vom 13. März 1998. Die erste Vielteilung fand zwar erst fünf Wochen nach Einbringen der Individuen ins Labor (18. April 1998), die letzte aber bereits eine Woche später, am 25. April 1998 statt. Über den längsten Zeitraum verteilten sich die Reproduktionen jedoch bei der Gruppe vom 23. April 1998. Die erste Vielteilung ereignete sich sechs Tage nach Hälterungsbeginn (29. April 1998), während die letzte Vielteilung in dieser Gruppe erst 41 Wochen (neuneinhalb Monate) nach ihrer Entnahme am 4. Februar 1999 stattfand. Die wenigen Individuen, die nicht reproduzierten, starben trotz niedrigerer Temperatur im Verlauf der Hälterung im Thermokonstanzraum und durchliefen zuvor ebenfalls die oben beschriebenen Farbstadien.

4.8.2 Messungen an den F₁-Generationen

Trägt man die Größe der Muttergehäuse zum Zeitpunkt der Vielteilung gegen die Anzahl der aus ihr hervorgegangenen Tochterindividuen auf (Abb. 52, Seite 81), so gibt es keinen erkennbaren Zusammenhang zwischen diesen beiden Parametern. Sowohl kleine als auch größere Mutterindividuen sind in der Lage, eine unterschiedlich große Zahl von Tochterzellen hervorzubringen. Aus großen Mutterindividuen gehen also nicht zwangsläufig auch viele Tochterzellen hervor. Die mittlere Größe der Mutterindividuen, bei der eine Vielteilung stattfand, lag bei 570 μm , und es wurden im Mittel 141 Tochterindividuen pro Vielteilung gebildet.

Setzt man die Anzahl der pro Vielteilung hervorgegangenen Tochterindividuen zu ihrem mittleren Proloculusdurchmesser in Beziehung (Abb. 53, Seite 81), so ergibt sich, daß die Individuen großer Tochterscharen kleinere Proloculi besaßen als die Individuen kleiner Tochterscharen. Tochterscharen mit Individuenzahlen von über 150 besaßen in der Regel Proloculi mit einem Durchmesser zwischen 55 μm und 65 μm , während die Anfangskammern bei Klonen mit weniger als 100 Individuen meist zwischen 70 μm und 94 μm groß waren. Der

mittlere Proloculusdurchmesser aller Vielteilungen betrug 68 μm . Mit einem Minimal- und Maximalwert von 51 μm bzw. 93 μm (Tab. 6, Seite 79) entspricht die Bandbreite der Proloculusgrößen im wesentlichen der der Freilandpopulation aus der Lagune (Abb. 69, Seite 99).

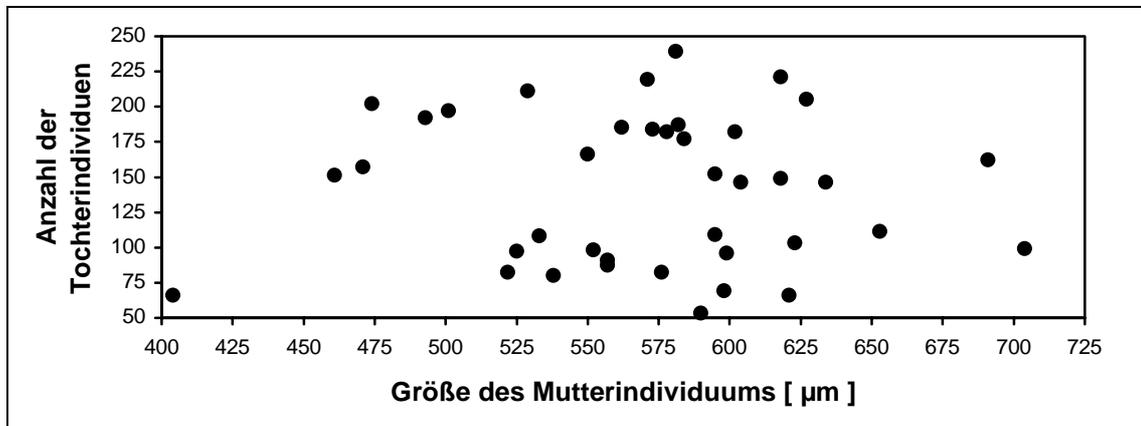


Abb. 52. *Elphidium williamsoni*. Anzahl der pro Vielteilung gebildeten Tochterindividuen in Abhängigkeit von der Größe des Mutterindividuums.

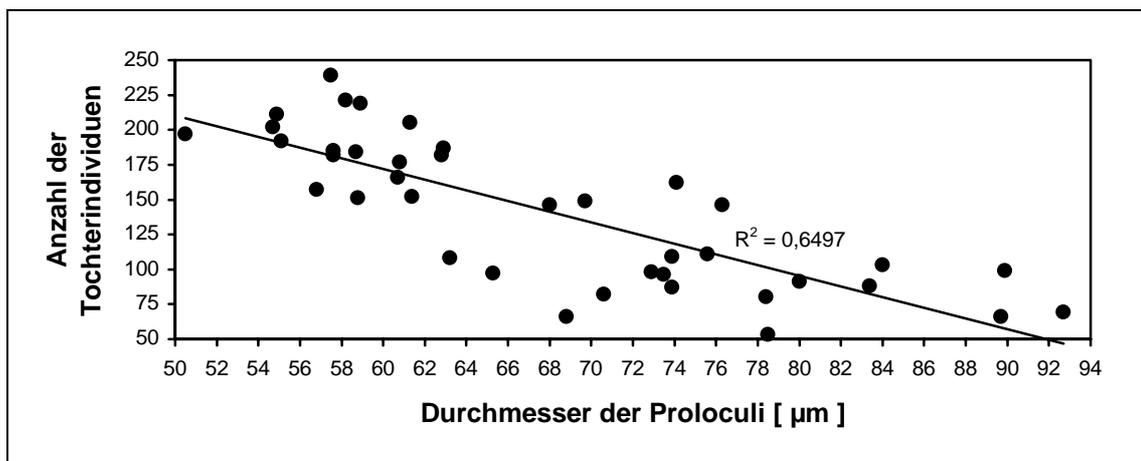


Abb. 53. *Elphidium williamsoni*. Anzahl der pro Vielteilung gebildeten Tochterindividuen in Abhängigkeit vom mittleren Proloculusdurchmesser der Nachkommenschaft.

Einen linearen Zusammenhang erhält man auch, wenn man das Protoplasmavolumen aller Individuen einer Nachkommenschaft im Proloculusstadium errechnet und gegen die Gehäusegröße der Mutter aufträgt (Abb. 54, Seite 82). Je größer ein Mutterindividuum ist, desto mehr Protoplasma steht der Bildung von Tochterzellen zur Verfügung. Da bei einer Vielteilung von *Elphidium williamsoni* das gesamte Protoplasma des Mutterindividuums auf die Tochterzellen verteilt wird, läßt sich auf diesem Wege auch das Protoplasmavolumen von adulten Individuen zum Zeitpunkt der Reproduktion angeben. Kleine Mütter mit einer Größe unter

500 μm besitzen ein Protoplasmavolumen von ungefähr $0,01 \text{ mm}^3$, große Muttergehäuse mit einer Größe über 600 μm etwa $0,025 \text{ mm}^3$ bis $0,03 \text{ mm}^3$ (Mittelwert insgesamt bei $0,02 \text{ mm}^3$).

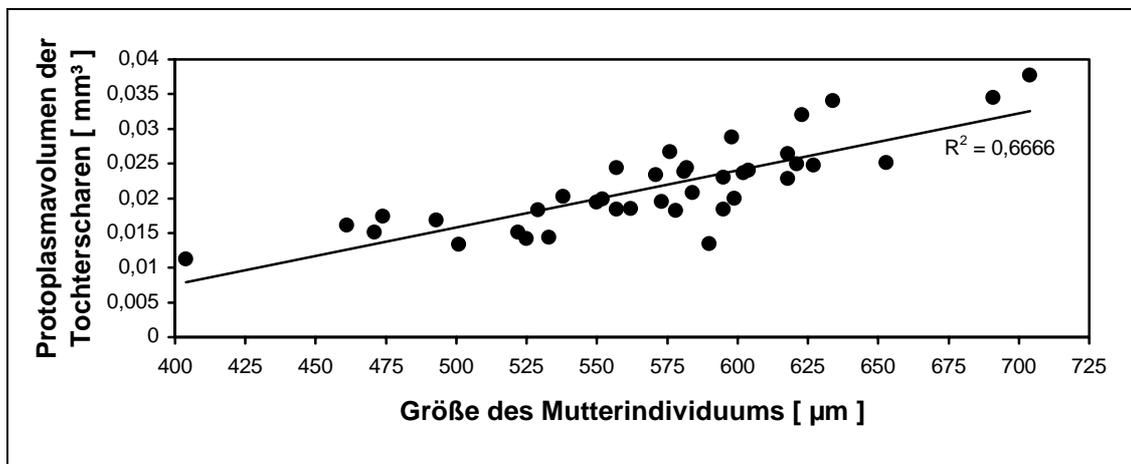


Abb. 54. *Elphidium williamsoni*. Summe des Protoplasmavolumens aller Individuen einer Tochtterschar als Proloculi in Abhängigkeit von der Gehäusegröße des Mutterindividuums.

Nach Entdecken einer Vielteilung wurden die 1-Kammer-Stadien auch morphologisch näher studiert. Messungen der Wandstärke normal geformter Proloculi im polarisierten Licht ergaben Durchschnittswerte von etwa $1,5 \mu\text{m}$. Bereits in diesem frühen Stadium ist die Wand also verkalkt und die Tochterindividuen zeigen Anlagen späterer Poren in Form von Gruben mit mehr oder weniger unregelmäßigem Umriß. Die noch in Einzahl vorhandene Apertur ist meist rund, ihr Rand ist etwas eingesenkt (Tafel III, Fig. 4, Seite 146). Zur Beobachtung auf einen Objektträger gegebene 1-Kammer-Stadien bildeten oft schon nach wenigen Sekunden feine Filopodien aus, die schnell anastomosierten und zu einem Reticulopodiennetz verschmolzen.

4.8.3 Wachstum der F_1 -Generationen

Von den insgesamt 39 beobachteten Vielteilungen (Tab. 6, Seite 79) wurden folgende vier ausgewählt, um die weitere Entwicklung der Tochterindividuen zu verfolgen:

F_1 vom 10. April	F_1 vom 18. April 1997	F_1 vom 2. Mai 1997	F_1 vom 23. Nov. 1997
---------------------	--------------------------	-----------------------	-------------------------

Zu diesen vier Klonen kamen noch drei Tochterindividuen aus der F_1 vom 4. Mai 1998 hinzu, um deren individuelle Wachstumsraten und Kammerbaufrequenzen zu ermitteln (siehe unter 4.8.6). Da die Individuenzahl der vier Klone für die häufig durchzuführenden Zählungen und Messungen zu groß waren, wurde von jeder Tochtterschar eine kleinere Anzahl von

Individuen zufällig ausgewählt und isoliert; je 50 Individuen aus der F_1 vom 10. April 1997 und der F_1 vom 23. November 1997 sowie je 40 Individuen der Vielteilungen vom 18. April 1997 und 2. Mai 1997. Der Wachstumsverlauf der vier F_1 -Generationen ist auf der Abb. 55 zu verfolgen.

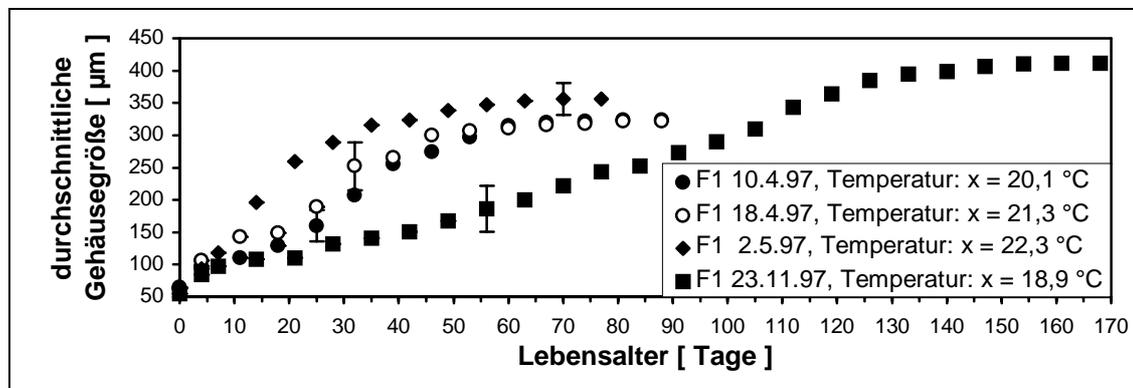


Abb. 55. *Elphidium williamsoni*. Wachstumskurven von vier Tochtterscharen im Verlauf ansteigender Hälterungstemperaturen. Die in der Legende für jede Vielteilung angegebenen Temperaturmittelwerte gelten für die ersten drei Lebenswochen. Für jede Tochtterschar ist jeweils nur der größte Wert der Standardabweichung eingetragen.

Innerhalb der ersten 10 Tage nach der Vielteilung wuchsen die vier Tochtterscharen annähernd gleich schnell, und erst nach dieser Zeit verlief deren weiteres Wachstum mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten. Die höchste Wachstumsrate erreichte dabei die F_1 vom 2. Mai 1997, am langsamsten und über einen viel längeren Zeitraum hingegen wuchsen die Individuen der F_1 vom 23. November 1997.

In diesem Zusammenhang ist es wichtig, die Temperaturen zu betrachten, die während der ersten Wochen nach Beginn jeder Hälterung herrschten (Abb. 56, Seite 84). Besonders in der Anfangsphase während hoher Kammerbaufrequenzen scheinen sie das Wachstum besonders zu beeinflussen. Am Tage der Vielteilung vom 10. April 1997 betrug die höchste gemessene Tagestemperatur 18,8 °C, während am 18. April 1997 nach der Vielteilung 19,8 °C gemessen wurden. Ein leichter Anstieg der Temperatur auf 21,4 °C konnte am 2. Mai 1997, zum Zeitpunkt der dritten Vielteilung, festgestellt werden (Pfeile markieren die Zeitpunkte der drei Reproduktionen). Je später der Reproduktionszeitpunkt im Jahr lag, desto höher waren also die Temperaturen, denen die drei Tochtterscharen in ihren ersten Lebenswochen ausgesetzt waren (siehe Durchschnittswerte für die ersten drei Wochen nach jeder Vielteilung in Abb. 55, Seite 83). Im Verlauf des Frühjahrs und Sommers stiegen die Labortemperaturen weiter. Dabei wechselten witterungsbedingt Phasen hoher mit Phasen geringerer Temperaturen.

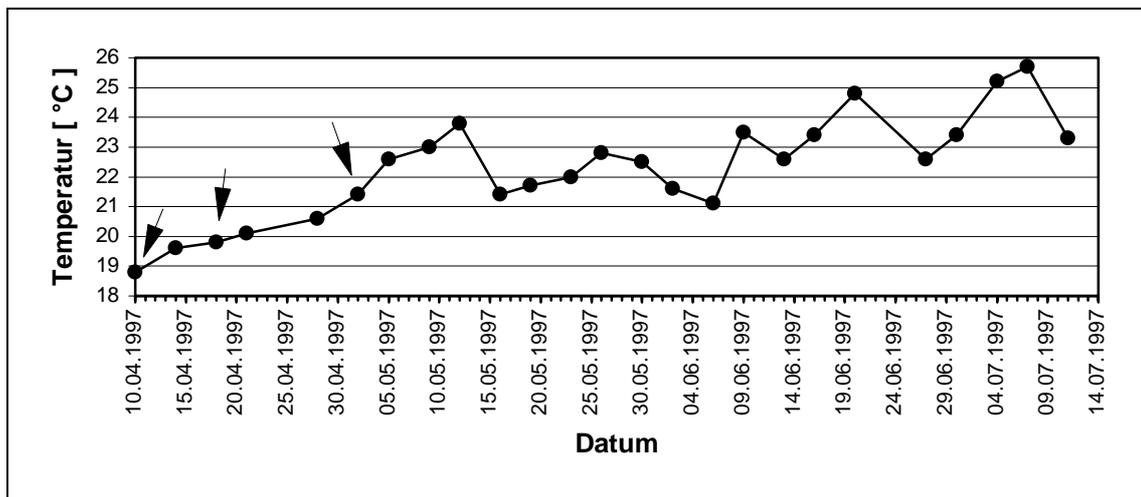


Abb. 56. Temperaturverlauf während der Hälterungen der F₁ vom 10. April, 18. April und 2. Mai 1997. Die Temperaturmessungen erfolgten stets um 11⁰⁰ Uhr vor den regelmäßig vorgenommenen Zählungen und Größenmessungen der einzelnen Individuen der Tochtterscharen. Die Pfeile markieren den Zeitpunkt der drei Reproduktionen. Die unregelmäßigen Abstände zwischen den Messungen beruhen auf den unregelmäßigen Abständen zwischen den drei Vielteilungen.

Auf die Darstellung eines Temperaturverlaufs beim Aufwachsen des Klon vom 23. November 1997 kann verzichtet werden, da die Temperaturen im Labor bis Ende März 1998 nahezu konstant waren (zwischen 18 °C und 19 °C) und dieser Klon danach im Thermokonstanzraum bei 19 °C gehältert wurde.

Mit weiterem Anstieg der Umgebungstemperatur (Abb. 56) nahm das Wachstum der drei Frühjahrsvielteilungen dann stark ab (Abb. 55, Seite 83) und wurde noch weit vor Erreichen der üblichen Adultgröße von etwa 570 µm bei einer durchschnittlichen Größe von 323 µm (F₁ vom 10. April 1997 und 18. April 1997) bzw. 356 µm (F₁ vom 2. Mai 1997) eingestellt.

Um festzustellen ob die Wachstumsgeschwindigkeiten der drei Laborvielteilungen vom 10. April 1997, 18. April 1997 und 2. Mai 1997 in der Anfangsphase weitgehend denen der natürlichen Population entsprachen, wurde am 26. Mai 1997 die Gehäusegröße aller Tochterindividuen (zusammen 116 Individuen) mit der von 200 Individuen aus der „Bottsand“-Lagune verglichen (Abb. 57, Seite 85). Die Gehäuse der Laborindividuen (schwarze Kurve) besaßen mit im Mittel 275 µm fast die gleichen Durchmesser wie die Gehäuse der Freilandpopulation (280 µm, schraffierte Kurve). Lediglich die Bandbreite der Größenverteilung der „Bottsand“-Population unterscheidet sich durch das Vorkommen einer Gruppe größerer, zwischen 320 µm und 400 µm großer Individuen von der der Laborklone. Diese geht auf Reproduktionsereignisse zurück, die noch vor der ersten Laborvielteilung (F₁ vom 10. April 1997) stattgefunden haben müssen. Da also zu dem gesetzten Zeitpunkt die Individuen beider Populationen fast gleichgroß waren, stimmten die Wachstumsgeschwindig-

keiten nahezu überein, was darauf hindeutet, daß die Hälterungsbedingungen bis dahin den natürlichen Bedingungen in der Lagune weitgehend entsprachen.

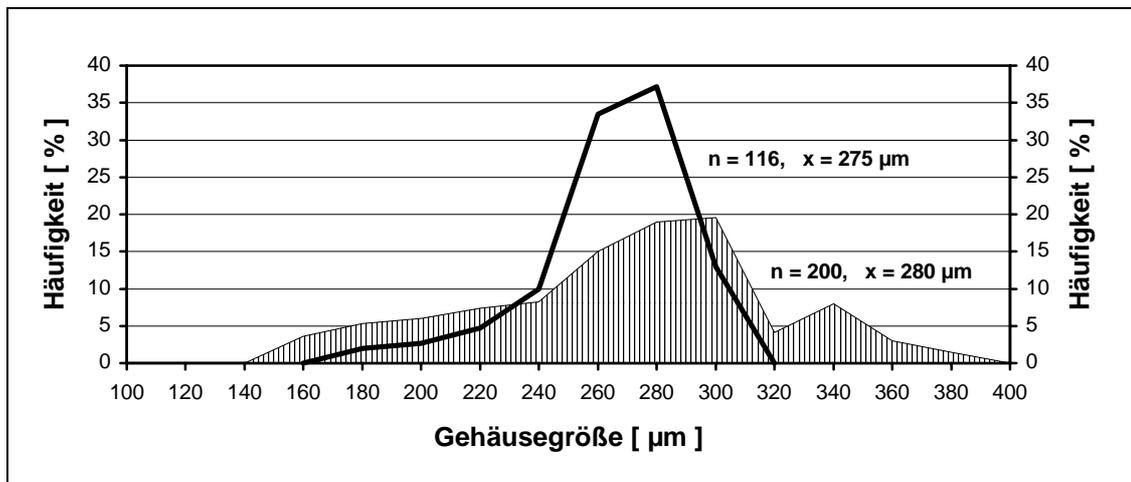


Abb. 57. *Elphidium williamsoni*. Gehäusegrößenvergleich zwischen Laborpopulation (schwarze Linie) und „Bottsand“-Population (schraffierte Kurve) am 26. Mai 1997. Die Laborpopulation setzt sich aus den gehälteren Individuen der drei Tochterklone vom 10. April, 18. April und 2. Mai 1997 zusammen.

4.8.4 Mortalität

Noch bevor die Tochterklone ihr Wachstum einstellten, starben in den Klonen bereits die ersten Individuen. Ihre Zahl war jedoch zunächst noch gering. Einige Wochen später nahm dann die Zahl der Individuen, deren jüngere Kammern protoplasmfrei und teilweise auch durch Abbrüche beschädigt waren, zu. Solche Individuen zeigten keine Aktivität mehr und lebten meist nur noch wenige Tage. Im Fall der F_1 vom 10. April 1997 starb das letzte Individuum am 22. August 1997, also 43 Tage nach Erreichen der maximalen durchschnittlichen Gehäusegröße der Tochtterschar. Ganz ähnlich verlief die Entwicklung des zweiten aufgezogenen Klons vom 18. April 1997. Etwas früher, nämlich 36 Tage nach Einstellung des Wachstums, starb das letzte Tochterindividuum der F_1 vom 2. Mai 1997, und ein besonders langer Zeitraum verstrich mit 84 Tagen bei der im Herbst stattgefundenen Vielteilung (F_1 vom 23. November 1997), bis auch hier das letzte Individuum starb.

Um einen Eindruck von der Mortalität während des Beobachtungszeitraums zu bekommen, wurden die beiden bezüglich ihrer Hälterungstemperatur sehr verschiedenen Klone vom 2. Mai 1997 und 23. November 1997 ausgewählt und die Abnahme ihrer Individuenzahl verfolgt (Abb. 58, Seite 86.). Etwa über die ersten zwei Lebensmonate blieb die ursprüngliche Individuenzahl beider Tochterklone zunächst konstant. Die daraufhin einsetzende Verkleinerung der Tochtterscharen verlief jedoch unterschiedlich schnell. Besonders rasch sank die Individuendichte der F_1 vom 2. Mai 1997 ab; innerhalb relativ kurzer Zeit starben die

meisten Individuen des Klons und dreieinhalb Monate (106 Tage) nach der Vielteilung war kein lebendes Individuum mehr vorhanden. Stark verzögert hingegen verlief dieser Vorgang bei der am 23. November 1997 gebildeten und bei 19 °C gehälteren Tochterzellenschar. Selbst nach dem Zeitpunkt, an dem kein weiteres Wachstum der Tochtergeneration mehr erfolgte (für beide Vielteilungen durch Pfeile markiert), dauerte es noch fast drei Monate bis auch das letzte Individuum starb. Insgesamt lebte also dieser Tochterklon mit knapp neun Monaten (245 Tage) mehr als doppelt so lange wie der Klon vom 2. Mai 1997.

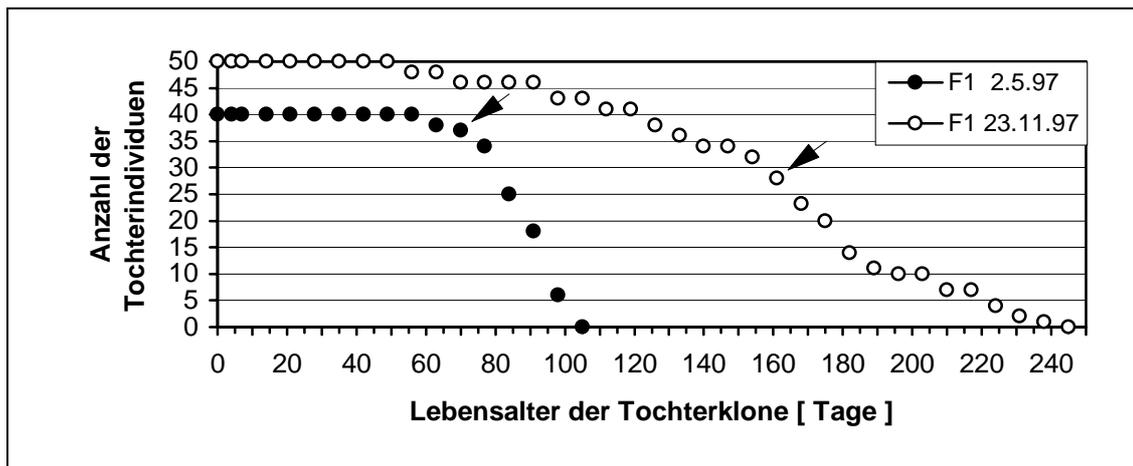


Abb. 58. *Elphidium williamsoni*. Mortalität zweier Tochterpopulationen vom 2. Mai und 23. November 1997. Die Pfeile markieren den Zeitpunkt von dem an kein Wachstum mehr erfolgte.

4.8.5 Kammerbauraten ganzer Klone

Um wie viele Kammern pro Zeiteinheit sich ein Klon durchschnittlich vergrößert, ließ sich bei *Elphidium williamsoni* nur etwa während der ersten vier Lebenswochen bestimmen, da etwa mit dem Bau der 9. bis 11. Kammer (abhängig von der Größe der Kammern, individuell etwas verschieden) erstmalig Teile des älteren Umgangs verdeckt und daher unsichtbar werden. Ein genaues Abzählen aller Kammern während der weiteren Ontogenese ist dann ohne Aufschleifen der Gehäuse nicht möglich. Die Abbildung 59 a bis d (Seite 87) zeigen für jede der unter 4.8.3 bereits erläuterten vier Vielteilungen (F_1 vom 10. April 1997 18. April 1997, 2. Mai 1997. und 23. November 1997) das Wachstum im Verlauf eines Monats in Form der Zunahme der Anzahl der Kammern (bis zur 11. Kammer). Zu bestimmten Zeitpunkten (zunächst drei oder vier Tage nach der Reproduktion, dann einmal wöchentlich) wurden die Kammerzahlen aller Individuen einer Tochtterschar ermittelt und als prozentuale Häufigkeitsverteilungen aufgetragen. Die Darstellung aller vier Diagramme von oben nach unten erfolgt in der Reihenfolge zunehmender Wachstumsraten und beginnt daher mit der F_1 vom 23. November 1997.

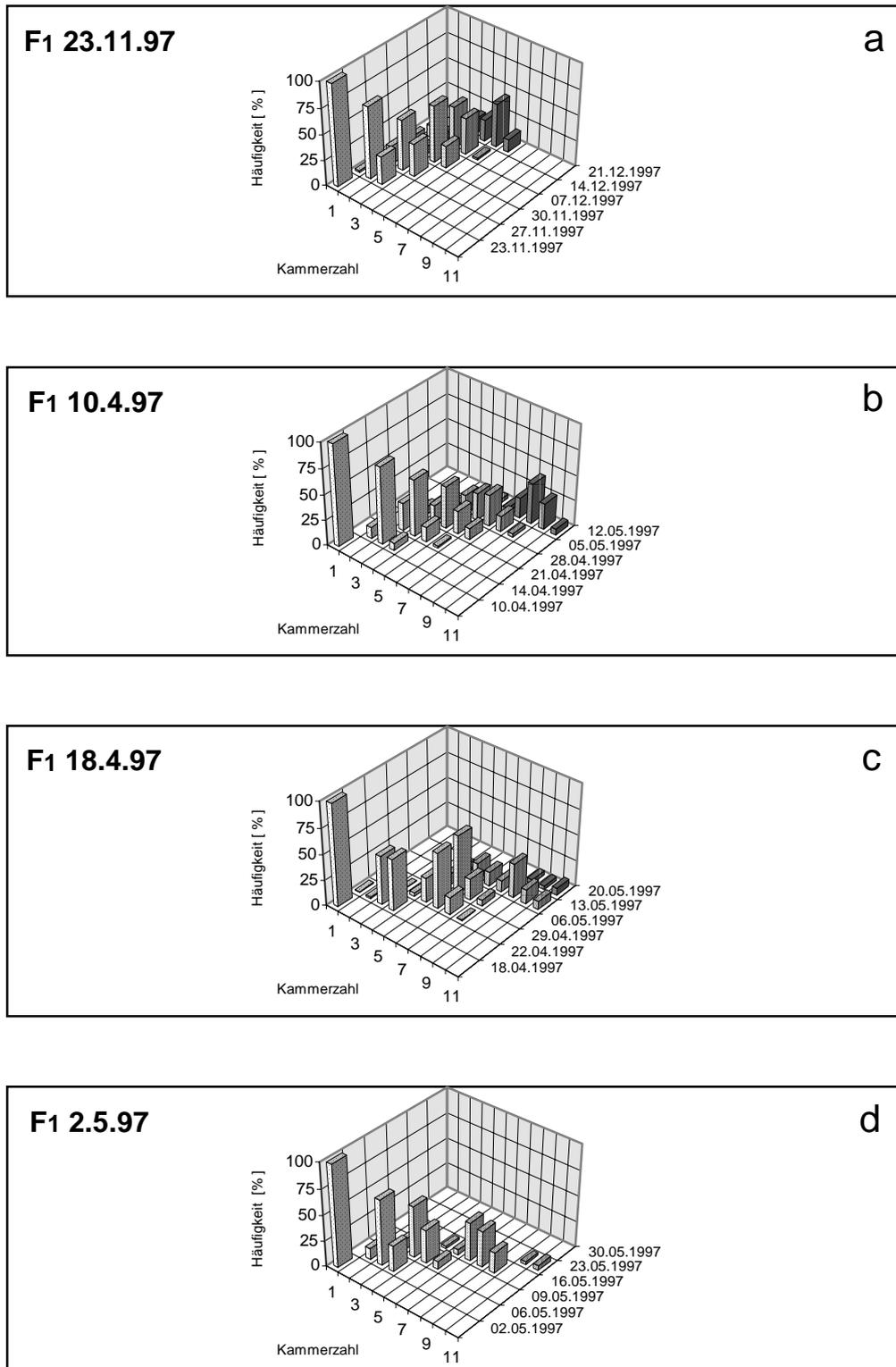


Abb. 59. *Elphidium williamsoni*. Wachstum als Zunahme der Kammerzahl von vier Klonen (F₁ vom 10. April, 18. April, 2. Mai und 23. November 1997) im ersten Lebensmonat. Für jeden Zeitpunkt ist eine prozentuale Häufigkeitsverteilung aller in der Tochtterschar vorkommenden Stadien (Kammerzahl) dargestellt.

Am Tage der Vielteilung bestanden alle Individuen ausschließlich aus dem Proloculus. Vier Tage später besaßen im Falle der F_1 vom 23. November 1997 (Abb. 59 a, Seite 87) etwa 70 % der Tochterindividuen eine zweite Kammer, während die Tochterzellen der übrigen Klone bereits eine dritte Kammer hatten und häufig sogar Individuen mit vier Kammern (besonders bei der F_1 vom 18. April 1997) beobachtet wurden. Im Verlauf des weiteren Wachstums verteilten sich die Individuen der Tochtterscharen auf zunehmend mehr Kammern (Anstieg der Bandbreite der Häufigkeitsverteilungen). So gab es in der F_1 vom 18. April 1997 (Abb. 59 c, Seite 87) bereits drei Wochen nach der Reproduktion (13. Mai 1997) sowohl Gehäuse mit fünf Kammern, als auch Gehäuse mit 11 Kammern. Eine geringere Bandbreite konnte bei der ebenfalls drei Wochen alten F_1 vom 23. November 1997 am 14. Dezember 1997 festgestellt werden, deren Wachstumsrate am niedrigsten war. Hier besaßen die kleinsten Individuen nur zwei Kammern und die größten Individuen zu diesem Zeitpunkt sechs Kammern. Die einzelnen Klone lassen also nicht nur durch ihre verschiedenen Wachstumsraten charakterisieren, sondern auch durch unterschiedlich rasches Wachstum innerhalb eines Klons. Hierbei scheint der Zusammenhang vorzuliegen, daß je höher die Wachstumsgeschwindigkeit einer Tochtterschar ist, auch deren Bandbreite der zu einem bestimmten Zeitpunkt vorhandenen Kammerzahlen zunimmt (mit Ausnahme der F_1 vom 2. Mai 1997).

4.8.6 Größenzunahme und Kammerbauzeiten einzelner Individuen

Um bei *Elphidium williamsoni* Wachstumsdaten über möglichst weite Strecken der Lebensspanne aufnehmen zu können, wurden aus einer Tochtterschar (F_1 vom 4. Mai 1998) drei Individuen einen Tag nach ihrer Geburt ausgewählt (im folgenden als Individuum A, B und C bezeichnet) und isoliert voneinander in 2,5 ml Boveri-Schälchen gehältert. In den ersten beiden Lebenswochen wurden die drei Individuen täglich gemessen, anschließend dann alle zwei Tage und nur im Fall des Individuums C in den letzten zwei Lebensmonaten in wöchentlichem Rhythmus. Obwohl alle drei Individuen von ihren ersten Lebenstagen an im Thermokonstanzraum bei 19 °C gehältert wurden, zeigten sie ganz unterschiedliche Vitalitäten und lebten verschieden lang, ohne daß es zu einer Reproduktion, also der Bildung einer F_2 -Generation kam (Abb. 60, Seite 89). So stellte Individuum A nach nur 12 Tagen und nach dem Bau der sechsten Kammer sein Wachstum ein (mit einem Durchmesser von 177µm) und starb eine Woche später. Ganz anders verhielt sich Individuum B, welches zwar ebenfalls relativ früh kein Wachstum mehr zeigte (nach dem Bau der 12. Kammer, 51 Tage nach der Reproduktion), darüberhinaus aber noch drei Monate lebte und dabei seine gesunde olivgrüne

Färbung behielt. Während dieser Zeit bildete es auch nach vorangegangenen Reizungen durch Messung und Reinigung noch rasch Reticulopodien. Mit einem Lebensalter von knapp zehn Monaten überlebte Individuum C am längsten und überschritt dabei mit einem Gehäusedurchmesser von 595 μm die durchschnittliche Reproduktionsgröße um 25 μm (Abb. 61, Seite 90). Erst acht Tage vor seinem Tod am 29. Januar 1999 stellte dieses Individuum sein Wachstum ein.

Ein Vergleich der drei Individuen zeigte (Abb. 60), daß sich diese in ihren ersten sieben Lebenstagen bezüglich ihrer Kammerbaurrate, also Wachstumsgeschwindigkeit ganz ähnlich verhielten: Sowohl das Proloculusstadium als auch das 2-Kammer-Stadium dauerte jeweils genau einen Tag, während sich das 3- und 4-Kammer-Stadium meist über zwei Tage erstreckte. Am Ende der ersten Woche besaßen alle drei Gehäuse dann je eine fünfte Kammer, und erst im Verlauf der zweiten Lebenswoche änderten sich die Wachstumsgeschwindigkeiten der einzelnen Individuen. So baute Individuum C schon am 11. Tag eine siebente Kammer, während das Individuum B seine siebente Kammer erst sechs Tage später fertigstellte (in Abb. 60 mit Pfeilen markiert). Die Unterschiede zwischen diesen beiden Individuen verstärkten sich im weiteren Verlauf noch: kurz nachdem Individuum B gerade seine 12. und letzte Kammer gebaut hatte (51. Lebenstag), eilte Individuum C bereits mit zwei Kammern Vorsprung und einer Größendifferenz von 64 μm voraus.

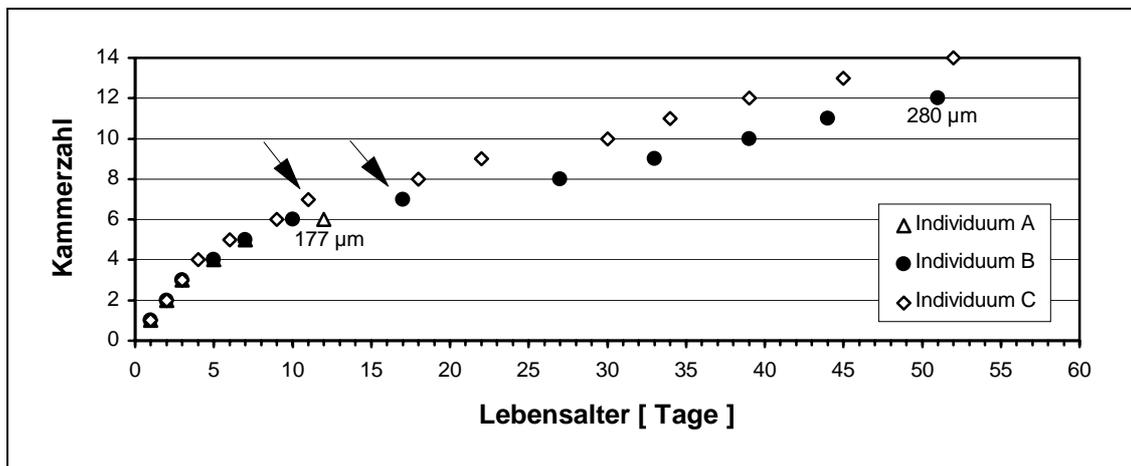


Abb. 60. *Elphidium williamsoni*. Kammerbauraten dreier Individuen der F1 vom 4. Mai 1998 während der ersten beiden Lebensmonate. Die beiden Pfeile markieren das 7-Kammer-Stadium, welches von den Tochterindividuen A und B zu ganz unterschiedlichen Zeitpunkten erreicht wurde.

Aufgrund der kurzen Lebenszeit von Individuum A und B ließ sich die weitere Entwicklung im adulten Größenbereich nur am Individuum C verfolgen (Abb. 61, Seite 90). Mit zunehmendem Alter verringerte sich dessen Kammerbaurrate stetig, und es lassen sich

grob drei Phasen in der Kammerbaufrequenz unterscheiden, die in der Abb. 61 durch zwei senkrechte Linien voneinander abgetrennt sind:

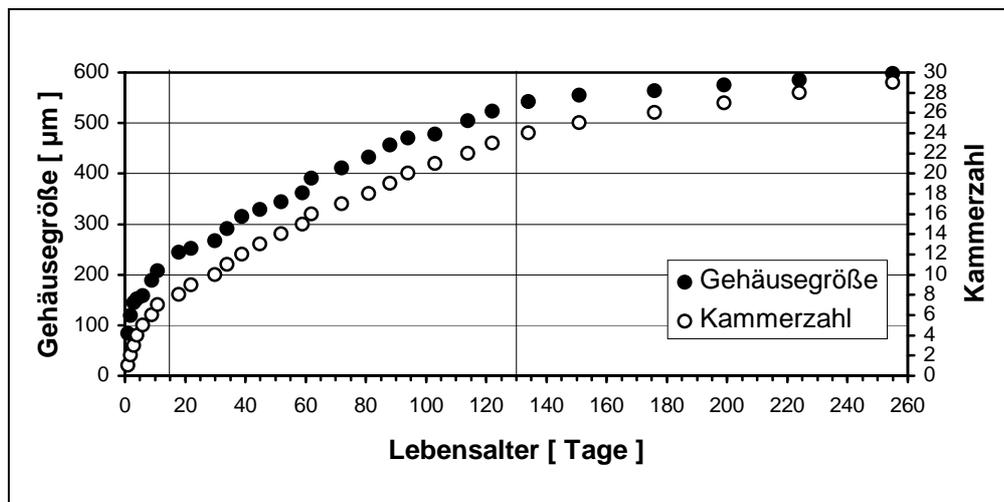


Abb. 61. *Elphidium williamsoni*. Wachstum (Gehäusegröße und Kammerzahl) eines Tochterindividuum (Individuum C) der F1 vom 4. Mai 1998.

Phase 1 dauerte nur etwa 15 Tage. In dieser Zeit wurde zwar anfänglich eine Kammer pro Tag gebaut, dann kam alle zwei bis drei Tage eine weitere Kammer hinzu.

Phase 2 umfaßte ungefähr einen Zeitraum vom 15. bis zum 130. Tag. In diesem Abschnitt wurde im Mittel etwa einmal wöchentlich das Gehäuse um eine Kammer vergrößert.

Phase 3 erstreckt sich etwa vom 130. bis zum 260. Tag. Die Kammerbaurrate war während dieser Zeitspanne viel niedriger als zuvor, das Gehäuse wurde nur noch um durchschnittlich etwa eine Kammer pro Monat erweitert (eine Kammer pro 26 Tage).

Mit Überschreiten einer Größe von 500 µm war das Individuum ausgewachsen und erreichte damit etwa seine untere Reproduktionsgröße (unter den 39 im Labor beobachteten Vielteilungen gab es nur fünf Mutterindividuen unterhalb dieser Größe, siehe Tab. 6, Seite 79). Zu diesem Zeitpunkt bestand das Individuum aus 22 Kammern und war knapp vier Monate alt (112 Tage). Die mittlere Reproduktionsgröße von 570 µm wurde erst im Alter von sieben Monaten (199 Tagen) erreicht, nachdem es die 27. Kammer fertigstellte. Nach dem Bau der 29. Kammer starb das Individuum, es hatte nun einen Durchmesser von 598 µm und war neun Monate alt. Tochterindividuen, die im Freiland aus Vielteilungen hervorgehen, welche ja überwiegend Anfang April stattfinden, sind also wahrscheinlich frühestens im November ausgewachsen und überwintern und reproduzieren selbst im darauffolgenden Frühling.

4.9 Proloculusdurchmesser häufiger Salzwiesenarten verschiedener Herkunft

Neben den Bearbeitern, die im Zuge ihrer Studien zum Entwicklungszyklus von Foraminiferen überwiegend an Individuen aus Laborkulturen Proloculusmessungen durchführten (z.B. FØYN 1936; LE CALVEZ 1938; ARNOLD 1964; GRELL 1958; SLITER 1970; SALAMI 1976; RÖTTGER 1974; RÖTTGER & KRÜGER 1990; KRÜGER 1994; DETTMERING, RÖTTGER, HOHENEGGER & SCHMALJOHANN 1998; STOUFF, LESOURD & DEBENAY 1999), gibt es nur wenige Autoren, die anhand einer größeren Anzahl von Gehäusen aus dem natürlichen Lebensraum Angaben zum Proloculusdurchmesser machten (v.a. HOFKER 1930b; RHUMBLER 1936, 1937; HÖGLUND 1947; MATSUSHITA & KITAZATO 1990).

Ausgehend von Proloculusmessungen an den Labor- und Freilandindividuen von *Elphidium williamsoni*, wurde auch die Anfangskammergröße von häufigen sandschaligen Salzwiesenarten bestimmt, mit dem Ziel, Aussagen zu deren Entwicklungszyklus machen zu können. Mit Ausnahme von *Jadammina macrescens* (HOFKER 1977, als *Jadammina polystoma*) fehlen bislang Angaben zu diesen Arten. Da sich die meisten der betreffenden Arten nur über einige Tage oder in Ausnahmefällen etwa zwei bis drei Wochen im Labor am Leben erhalten ließen, (Ergebnisse hierzu und zu weiteren Beobachtungen an einzelnen Arten siehe Kap. 4.10, Seite 100 bis 141), wurden solche Arten ausgewählt, bei denen sich die Proloculusgröße bestimmen ließ, ohne auf Reproduktionsereignisse zurückgreifen zu müssen. Bei den meist trochospiralen Gehäusen konnte auf ein zeitraubendes Aufschleifen verzichtet werden, da diese naß studiert wurden und so alle Details des Gehäuseinneren sichtbar waren. Von insgesamt sieben Arten wurden aus jeder Sedimentprobe jeweils 200 Gehäuse aus dem obersten Zentimeter zufällig ausgewählt und im Mikroskop im starken Durchlicht studiert. Die zum Zeitpunkt der Probennahme toten Gehäuse stammten sowohl aus verschiedenen Untersuchungsgebieten als auch von unterschiedlichen, zum Teil nur wenige Meter voneinander entfernten Stationen innerhalb eines Untersuchungsgebietes. Nahezu alle Probenentnahmen erfolgten innerhalb von zwei Wochen im Juli 1998; lediglich die aus der Lagune des „Bottsand“ stammenden Individuen von *Elphidium williamsoni* wurden zwei Monate zuvor gesammelt, die Proben aus „Heden“ etwa drei Monate später. Die Orte der Probennahmen für die Proloculusbestimmung sind in der Tabelle 7, aufgelistet und für das Untersuchungsgebiet „Bottsand“ als quadratische Punkte in der Abb. 4, Seite 14 eingetragen.

Tab. 7. Übersicht über die zur Bestimmung des Proloculusdurchmessers ausgewählten Arten aus Salzwiesen und deren Herkunft. Ausnahme: die mit * markierte *Elphidium williamsoni* stammt nicht aus einer Vegetationszone, sondern aus der Flachwasserlagune des Untersuchungsgebiet „Bottsand“.

Art	Untersuchungs- gebiet	Datum	Station, Beschreibung
<i>Trochammina inflata</i>	Bottsand	6.7.98	P1, <i>Festuca</i> -Fläche
<i>Trochammina inflata</i>	Bottsand	6.7.98	P3, Hohlkehle
<i>Trochammina inflata</i>	Bottsand	6.7.98	P5, Hohlkehle
<i>Trochammina inflata</i>	Bottsand	6.7.98	P7, <i>Festuca</i> -Fläche
<i>Trochammina inflata</i>	Süderhafen	21.7.98	<i>Halimione</i> -Fläche
<i>Trochammina inflata</i>	Heden	8.10.98	<i>Puccinellia</i> -Zone
<i>Jadammina macrescens</i>	Bottsand	6.7.98	P4, <i>Festuca</i> -Fläche
<i>Jadammina macrescens</i>	Bottsand	6.7.98	P5, Hohlkehle
<i>Jadammina macrescens</i>	Bottsand	6.7.98	P8, Hohlkehle
<i>Jadammina macrescens</i>	Heden	8.10.98	<i>Puccinellia</i> -Fläche
<i>Tiphotrocha comprimata</i>	Bottsand	6.7.98	P2, kleiner Tümpel
<i>Tiphotrocha comprimata</i>	Bottsand	6.7.98	P6, Hohlkehle
<i>Balticammina pseudomacrescens</i>	Bottsand	6.7.98	P7, <i>Festuca</i> -Fläche
<i>Balticammina pseudomacrescens</i>	Bottsand	6.7.98	P8, Hohlkehle
<i>Arenoparrella mexicana</i>	Bottsand	6.7.98	P3, Hohlkehle
<i>Siphotrochammina lobata</i>	Heden	8.10.98	<i>Puccinellia</i> -Fläche
<i>Haplophragmoides bonplandi</i>	Store Sjørup	16.7.98	Gezeitentümpel
<i>Elphidium williamsoni</i> *	Bottsand	14.5.98	S4, Lagune

Trochammina inflata: In der Vegetationszone des „Bottsand“ wurden am 6. Juli 1998 zusammen 800 Individuen an vier Stationen entnommen. Zwei der Stationen lagen in verschiedenen Bereichen der *Festuca*-Zone, die anderen beiden Entnahmen erfolgten, 45 Meter voneinander entfernt, im Sediment der Brandungshohlkehle am östlichen Endgrabenufer.

Der Vergleich der beiden Hohlkehlen-Standorte zeigt (Abb. 62 a und b, Seite 93), daß die Häufigkeitsverteilungen der Proloculusdurchmesser in Bandbreite und Mittelwert nur geringfügig verschieden waren. An der ersten Hohlkehlen-Station (Abb. 62 a, Seite 93) fanden sich Gehäuse mit Proloculusdurchmessern im Bereich von 23 μm bis 51 μm (Mittelwert = 34,4 μm), und an der zweiten Entnahmestelle (Abb. 62 b, Seite 93) lag der Größenbereich mit einem Minimalwert von 29 μm und einem Maximalwert von 52 μm etwas darunter (Mittelwert = 37,4 μm). Eine andere Größenverteilung ergab sich bei den Gehäusen aus der *Festuca*-Zone.

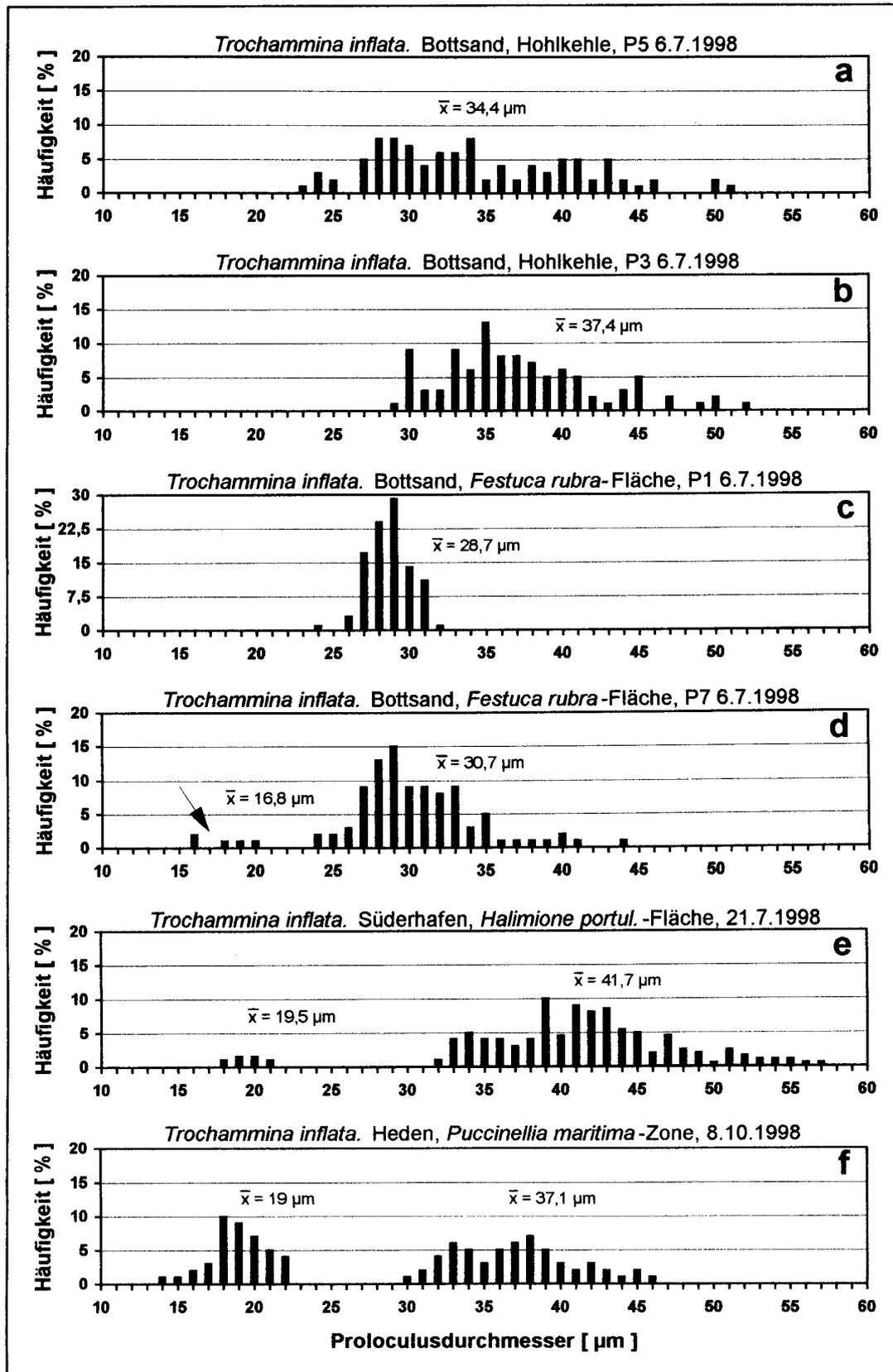


Abb. 62 a - f. *Trochammina inflata*. Proloculusdurchmesser von Populationen verschiedener Untersuchungsgebiete und Entnahmestellen. Für jede Häufigkeitsverteilung wurden die Proloculi von 200 Individuen gemessen.

So überstrichen die Proloculi einer endgrabenfernen Station (Abb. 62 c, Seite 93) nicht nur einen auffallend engen Größenbereich (über die Hälfte aller Proloculi waren 27 μm und 28 μm groß), sondern auch deren Mittelwert lag niedriger als bei Individuen aus der Hohlkehle. Ebenfalls niedrigere Mittelwerte besaßen die Anfangskammern von Gehäusen, die aus einer in der Nähe des Endgrabens gelegenen *Festuca*-Fläche stammten (Abb. 62 d, Seite 93). Bemerkenswert ist an dieser Population die Existenz einer kleinen Gruppe von Individuen mit sehr kleinen Proloculi (16 μm bis 20 μm , mit Pfeil markiert), welche 5 % der gesamten Population ausmachten.

Ein ähnliches Verteilungsmuster ergab sich bei Individuen aus einer etwa sechs Kilometer westlich vom Untersuchungsgebiet „Halebüll“ gelegenen Salzwiese bei „Süderhafen“ (Abb. 62 e, Seite 93). Auch hier betrug der Anteil an Individuen mit kleinem Proloculus 5 % (Durchschnittsgröße 20 μm). Abweichend von den Individuen des „Bottsand“ besaßen hier aber die übrigen Gehäuse größere Proloculi (Durchschnitt 42 μm), die daher von der Schar mit kleinen Anfangskammern viel deutlicher getrennt sind.

Besonders bemerkenswert war die Größenverteilung von *Trochammina inflata* bei einer Population aus der schwedischen Salzwiese bei „Heden“ am Gullmarfjord (Abb. 62 f, Seite 93). Individuen mit kleinem Proloculus (Durchschnitt 19 μm) erreichten dort mit 42 % einen außerordentlich hohen Anteil, der vom Rest der Gehäuse mit größeren Proloculi (58 %) nur wenig übertroffen wurde.

Jadammina macrescens: Bei dieser Art waren die Anfangskammern mit Durchschnittswerten zwischen etwa 22 μm und 24 μm (Abb. 63 a bis d, Seite 95) unabhängig vom Entnahmeort deutlich kleiner als jene von *Trochammina inflata*. Ähnlich wie bei *Trochammina inflata*, lagen zwar auch hier die Gehäuse mit kleineren Proloculi im Größenbereich von 12 μm bis 20 μm , aber nur in zwei Fällen (Abb. 63 c und d, Seite 95) war diese Gruppe (bestehend aus nur je zwei Individuen mit einem Proloculus von 12 μm Durchmesser) von den anderen Individuen mit größeren Proloculi deutlich getrennt. In den beiden verbleibenden Fällen (Abb. 63 a und b, Seite 95) ist keine Trennung von zwei Größengruppen vorhanden. Außer den eben erläuterten Verschiedenheiten waren sich die Häufigkeitsverteilungen sehr ähnlich.

Tiphotrocha comprimata: Die Größenverteilung von Proloculi aus dem Hohlkehlensediment des „Bottsand“, welche 100 Meter vor dem Endgrabenende entnommen wurden (Abb. 64 a, Seite 96), entsprach fast ganz der von *Jadammina macrescens* (Abb. 63 c, Seite 95). Die Bandbreite lag zwischen 13 μm und 30 μm und der mittlere

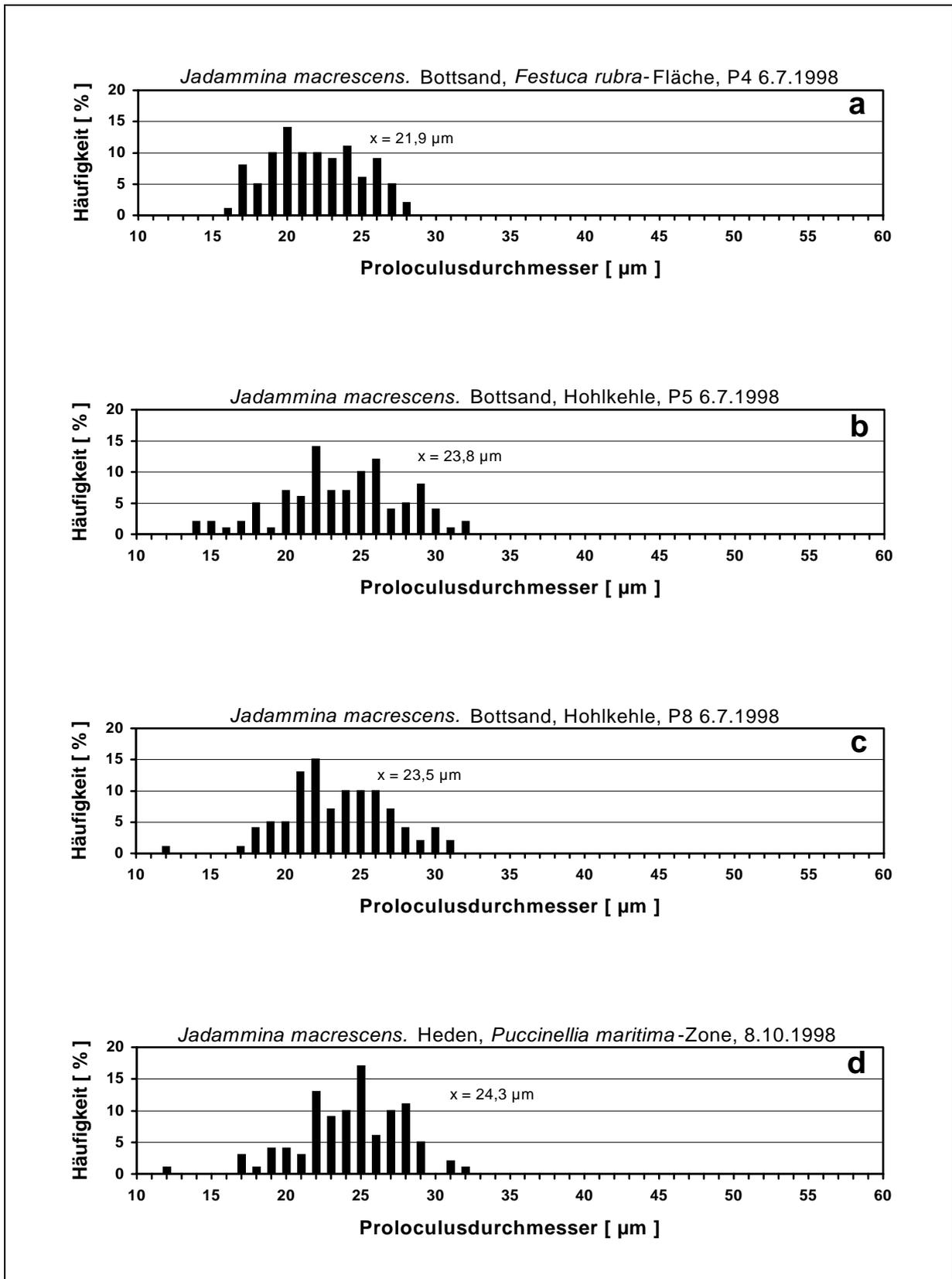


Abb. 63 a - d. *Jadammina macrescens*. Procolusdurchmesser von Populationen verschiedener Untersuchungsgebiete und Entnahmestellen. Für jede Häufigkeitsverteilung wurden die Procoluli von 200 Individuen gemessen.

Durchmesser betrug $20,9 \mu\text{m}$. Es gab in dieser Population ebenfalls nur ganz wenige Individuen mit sehr kleinem Proloculus (1 % der Anfangskammern mit einem Durchmesser von $13 \mu\text{m}$). Auch in einem kleinen in der *Festuca*-Zone gelegenen Tümpel westlich vom Endgrabenzulauf (Abb. 64 b) waren solche mikrosphärischen Gehäuse vorhanden, ihr Anteil war mit 5 % dort jedoch geringfügig höher. Alle übrigen Gehäuse besaßen im Gegensatz zu denen aus dem Hohkehlensediment jedoch durchschnittlich etwas größere Proloculi (statt $20,9 \mu\text{m}$ hier $27 \mu\text{m}$) und waren damit von der Schar mit kleinen Anfangskammern viel deutlicher abgetrennt.

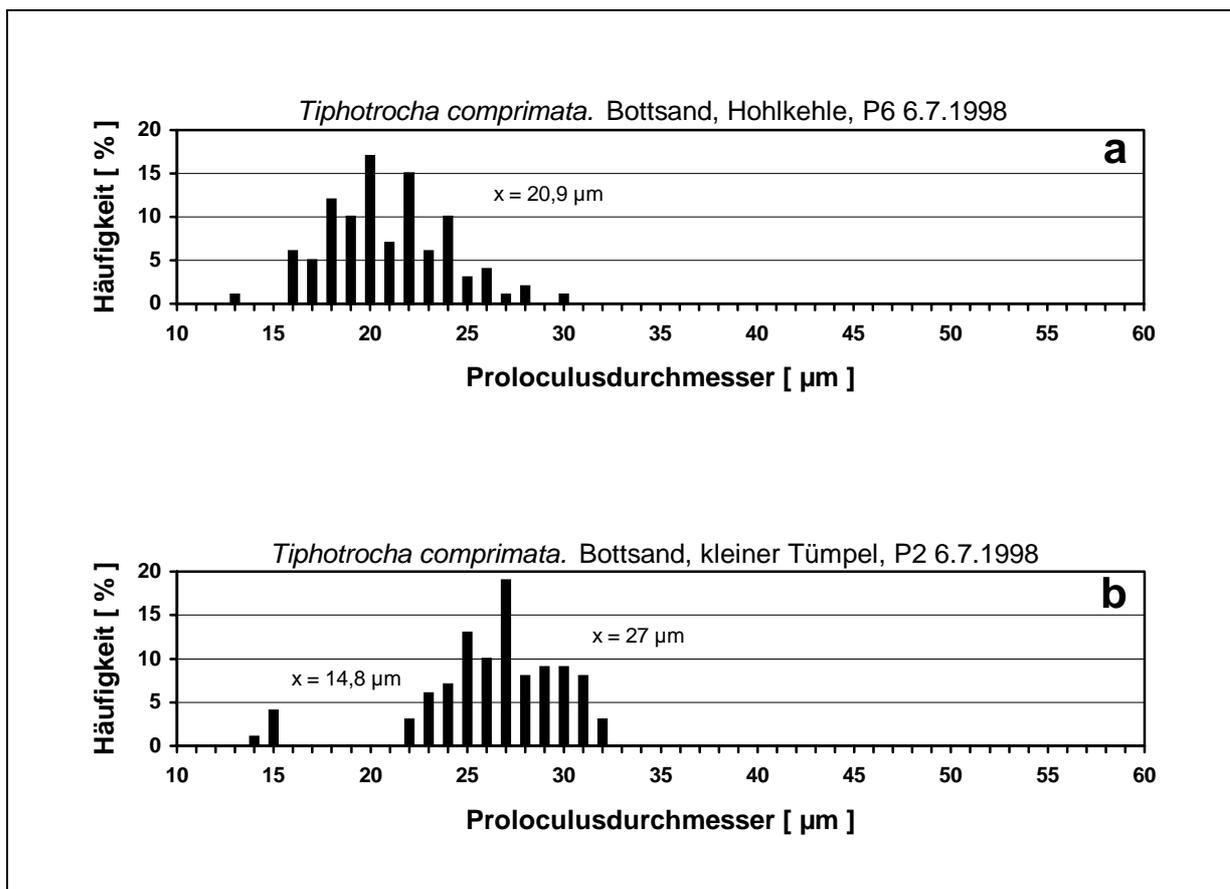


Abb. 64 a u. b. *Tiphotrecha comprimata*. Proloculusdurchmesser von Populationen zwei verschiedener Stationen aus dem Untersuchungsgebiet „Bottsand“. Für jede Häufigkeitsverteilung wurden die Proloculi von 200 Individuen gemessen.

Balticammina pseudomacrescens: Bei diesem Sandschaler waren ebenfalls zwei Gruppen unterschiedlicher Proloculusdurchmesser vorhanden, die aber im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Arten auf der Größenskala viel weiter voneinander entfernt lagen (Abb. 65 a und b, Seite 97). Diese Verteilung existierte unabhängig vom Standort, an dem die „Bottsand“-Gehäuse entnommen wurden. Der Anteil an Individuen mit kleinem Proloculus betrug in der Hohlkehle 8 % und in der *Festuca*-Fläche 6 %, ihre mittlere Proloculusgröße betragen $12,4$

μm bzw. $14,2 \mu\text{m}$. Mit im Mittel $46 \mu\text{m}$ und $41,8 \mu\text{m}$ waren die megalosphärischen Proloculi die größten von allen in vorliegender Arbeit untersuchten Arten der Vegetationszone.

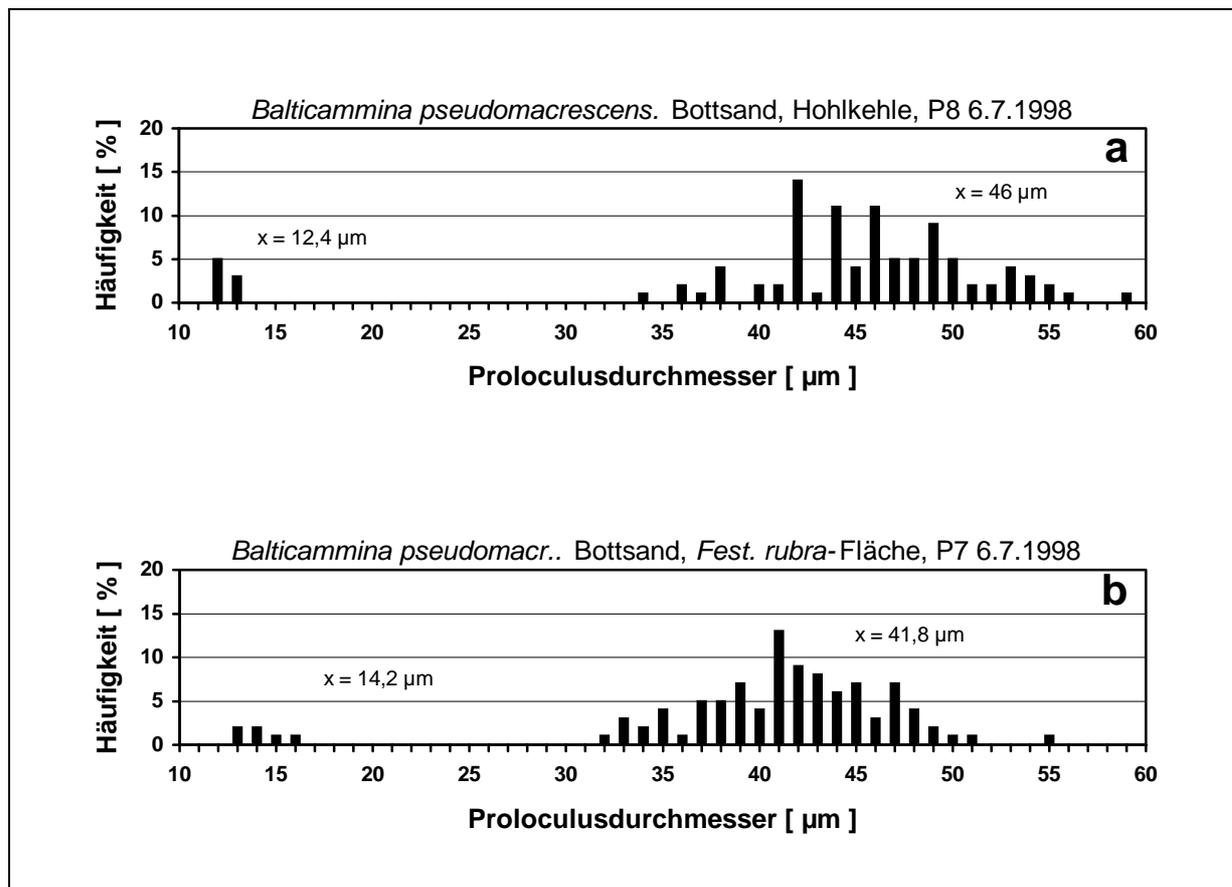


Abb. 65 a u. b. *Balticammina pseudomacrescens*. Proloculusdurchmesser von Populationen zwei verschiedener Stationen aus dem Untersuchungsgebiet „Bottsand“. Für jede Häufigkeitsverteilung wurden die Proloculi von 200 Individuen gemessen.

Von den folgenden vier Arten (darunter auch die nicht in der Vegetationszone vorkommende *Elphidium williamsoni*, in Tab. 7, Seite 92 mit * gekennzeichnet) liegen Größenverteilungskurven nur von Populationen jeweils einer einzigen Entnahmestation vor.

Arenoparrella mexicana: Bei diesem Sandschaler, dessen Vorkommen im „Bottsand“ ausschließlich auf das Endgrabenufer beschränkt ist, entsprachen Bandbreite und der Mittelwert der Proloculusdurchmesser (Abb. 66, Seite 98) weitgehend dem der aus dem gleichen Habitat stammenden *Tiphotrecha comprimata*-Population. Separate Gruppen von Gehäusen mit kleinen Proloculi waren bei dieser Art jedoch nicht vorhanden.

Siphotrochammina lobata: Bei dieser aus Küstensalzwiesen Europas bisher unbekannt und nur im Untersuchungsgebiet „Heden“ gefundenen Art (Abb. 67, Seite 98), entsprachen die Proloculi in ihrer mittleren Größe von $20,3 \mu\text{m}$ denen von *Arenoparrella mexicana* ($19,5 \mu\text{m}$). Auch bei ihr gab es keine getrennten Häufigkeitsmaxima.

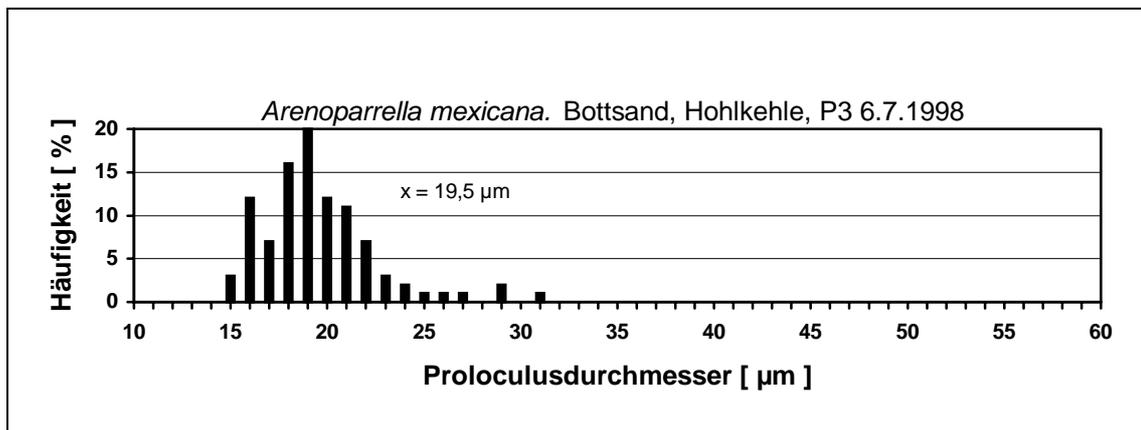


Abb. 66. *Arenoparrella mexicana*. Proloculusdurchmesser einer Population aus dem Untersuchungsgebiet „Bottsand“. Für jede Häufigkeitsverteilung wurden die Proloculi von 200 Individuen gemessen.

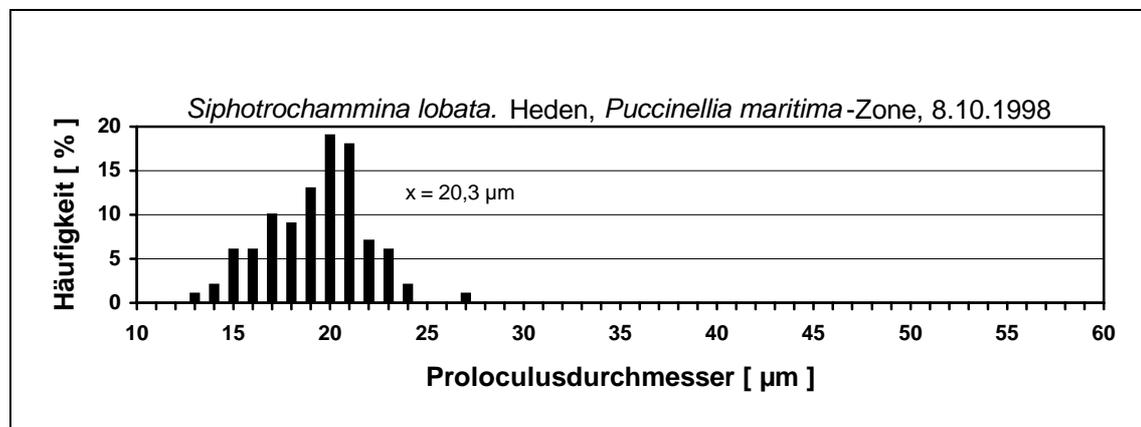


Abb. 67. *Siphotrochammina lobata*. Proloculusdurchmesser einer Population aus dem Untersuchungsgebiet „Heden“. Für jede Häufigkeitsverteilung wurden die Proloculi von 200 Individuen gemessen.

Haplophragmoides manilaensis: Die Messungen der Proloculusdurchmesser konnten lediglich an Individuen aus dem dänischen Probenentnahmegebiet „Store Sjørup“ (Abb. 68, Seite 99) durchgeführt werden, da es nur dort in ausreichendem Maße leere und gleichzeitig kleine Gehäuse gab, bei denen aufgrund der noch dünnen und transparenteren Kammerwände die ältesten Gehäuseteile gut sichtbar waren. Mit einem mittleren Durchmesser von $25,9 \mu\text{m}$ waren die meisten Proloculi etwas größer als die der beiden zuvor genannten Arten. Auffällig ist aber im Gegensatz zu allen anderen behandelten Arten die Existenz einer kleinen separaten Gruppe von Gehäusen mit viel größeren Anfangskammern (Mittelwert dieser sechs Individuen: $42,7 \mu\text{m}$).

Elphidium williamsoni: Obwohl es sich bei diesem Kalkschaler nicht um eine Art der Vegetationszone handelt und diese Art ausführlich im Kap. 4.8 (Seite 75 bis 90) abgehandelt wird, erscheint es sinnvoll, sie im Zusammenhang mit den anderen Arten zu behandeln.

Aufgrund des involuten Gehäuses sind Proloculusmessungen bei *Elphidium williamsoni* nur an jungen Individuen möglich, zu einer Zeit zu der die ältesten Kammern im Verlauf des weiteren Wachstums noch nicht von den nächstfolgenden jüngeren Umgang verdeckt werden. Bemerkenswert muß auch, daß der Proloculusdurchmesser an lebenden Individuen erfolgte. Leere Gehäuse, bereits ohnehin viel zu groß, kommen im Sediment nur in äußerst geringer Zahl vor, da sie sich nach dem Tod des Individuums rasch auflösen (JARKE 1961, RESIG 1965). Mit einer Durchschnittsgröße von 64,3 μm und einem Maximaldurchmesser von 86 μm (Abb. 69) waren die Anfangskammern von *Elphidium williamsoni* die größten von allen untersuchten Arten. Neben einem Hauptanteil 55 μm bis 70 μm großer Proloculi gab es einen kleineren Anteil von Individuen mit größeren Proloculi, der aber nicht eindeutig vom Hauptanteil abzutrennen ist.

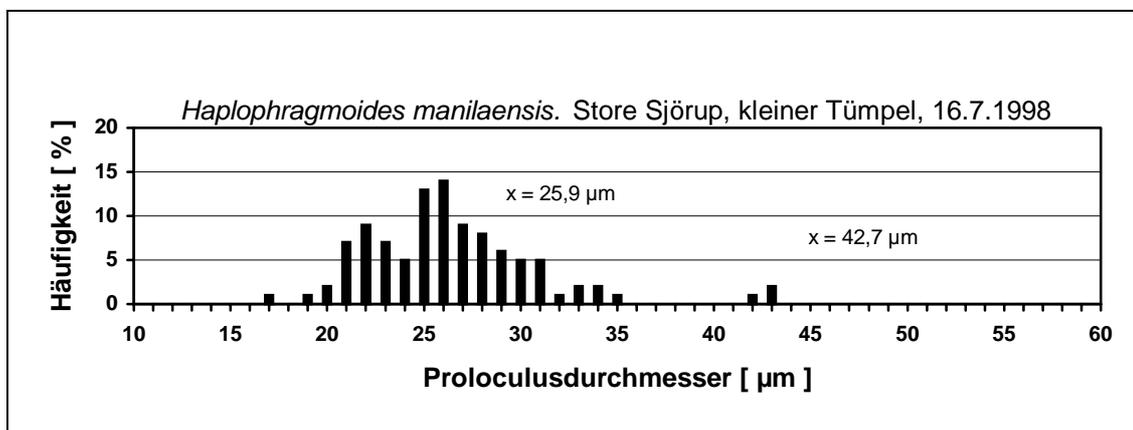


Abb. 68. *Haplophragmoides manilaensis*. Proloculusdurchmesser einer Population aus dem Untersuchungsgebiet „Store Sjørup“. Für jede Häufigkeitsverteilung wurden die Proloculi von 200 Individuen gemessen.

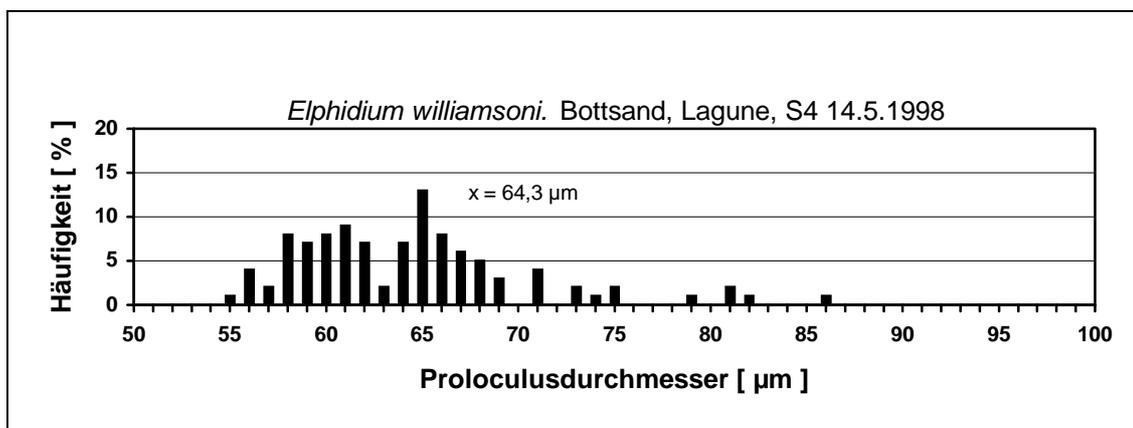


Abb. 69. *Elphidium williamsoni*. Proloculusdurchmesser einer Population aus der Lagune des Untersuchungsgebiet „Bottsand“. Für jede Häufigkeitsverteilung wurden die Proloculi von 200 Individuen gemessen.

Insgesamt ergaben die vergleichenden Messungen der Proloculusgrößen, daß *Arenoparrella mexicana* und *Siphotrochammina lobata* mit 19,5 µm und 20,3 µm im Mittel die kleinsten Anfangskammern bildeten (abgesehen von den noch kleineren mikrosphärischen Proloculi von *Trochammina inflata*, *Jadammina macrescens*, *Tiphotrocha comprimata* und *Balticammina pseudomacrescens*), während *Elphidium williamsoni*, *Haplophragmoides bonplandi* mit durchschnittlich 64,3 µm, 26 µm und *Trochammina inflata* mit 29 µm bis 42 µm (Gruppen megalosphärischer Proloculi) die größten Proloculi hatten.

Die Messungen ergaben ferner, daß die Proloculusgröße innerartlich nicht überall konstant war, sondern in Abhängigkeit vom Siedlungsort der betreffenden Individuen bei einigen Arten zum Teil erheblich schwankte. Unterschiede existierten dabei sowohl auf geographischer Ebene, als auch kleinräumig auf nur wenigen Metern im gleichen Untersuchungsgebiet. Beides galt ganz besonders für *Trochammina inflata* und, kleinräumig innerhalb eines Untersuchungsgebiets auch für *Tiphotrocha comprimata*. Dabei waren die innerartlichen Unterschiede bei *Trochammina inflata* zwischen den Untersuchungsgebieten größer als innerhalb des gleichen Gebiets.

4.10 Beobachtungen und weitere Untersuchungen an einzelnen Arten

In diesem Kapitel werden neben Bemerkungen zu morphologischen und teilweise auch taxonomischen Problemen in einigen Fällen umfangreichere Erläuterungen zu biologischen Beobachtungen gegeben. Für einzelne Arten sind dabei die Ergebnisse vor allem fortpflanzungsbiologischer Untersuchungsaspekte dargestellt.

Ammotium salsum (Cushman & Brönnimann 1948)

Sowohl im Endgraben als auch in der eigentlichen Lagune gab es gelegentlich Individuen, die meiner Ansicht nicht mit *Ammotium salsum* übereinstimmten. Bei solchen Formen unterscheidet sich der jüngere, uniseriale Gehäuseteil von dem von *Ammotium salsum* dadurch, daß die Septen statt schräg, rechtwinklig zum Gehäuserand hin verlaufen und das Gehäuse nicht seitlich komprimiert, sondern im Querschnitt rund ist. Dabei sind die jüngeren Kammern und vor allem die jüngste Kammer oft stark erweitert. Solche Gehäuse sind auch oft länger und vor allem breiter als die von CUSHMAN & BRÖNNIMANN (1948a) beschriebenen *Ammotium salsum*-Gehäuse. In den genannten Merkmalen ähnelt der Typus besonders der

Gattung *Ammobaculites*. Da jedoch Gehäuse von *Ammotium salsum* eine größere Variabilität aufweisen, bestand schon seit längerem das Problem, daß Gehäuse von verschiedenen Autoren nicht immer eindeutig zu einer der beiden Gattungen zugeordnet wurden. Sogar ökologische Formen wurden unterschieden (ELLISON & MURRAY 1987). Aufgrund dieser Schwierigkeiten sind in vorliegender Arbeit beide Gehäusetypen, wenn auch mit Vorbehalt, zu *Ammotium salsum* gestellt worden.

In der „Bottsand“-Lagune ist *Ammotium salsum* neben dem bereits seit LUTZE (1968a) bekannten, höheren Anteil im Endgraben, neuerdings auch im Lagunensediment überall vorhanden. Möglicherweise ist diese Art dort erst seit der für den Bau des Sportboothafens 1971 durchgeführten Sandaufspülung häufiger.

Ein 715 µm langes Gehäuse vom „*Ammobaculites*-Typ“, welches in einer bengalrotfixierten 1 cm³-Teilprobe eines 5 x 5 cm-Probenquadrats aus der Lagune stammte (Station 4 vom 14. Mai 1996), steckte etwa zu einem Drittel in einer Brutcyste: Die 560 µm große, kugelige und noch vollständige geschlossene Brutcyste, umhüllte die vorletzte und jüngste Kammer des Mutterindividuums. Ihre Wandung bestand überwiegend aus sehr groben Quarzpartikeln (etwa 120 µm bis 200 µm), die mit wenig Detritus locker zusammengefügt waren.

Im Inneren der Cyste lagen acht Tochterindividuen, von denen sich drei im Proloculusstadium befanden, während die übrigen fünf bereits eine zweite Kammer besaßen, die wie eine Kappe dem Proloculus aufsaß (Tafel I, Fig. a und b, Seite 142). Die Proloculi waren mehr oder weniger kugelig bis schwach eiförmig und bereits teilweise mit groben, maximal 65 µm großen Quarzpartikeln agglutiniert. Die Größen der Proloculusstadien betragen 115, 128, 128 und der 2-Kammer-Stadien 141, 141, 141, 147 und 154 µm.

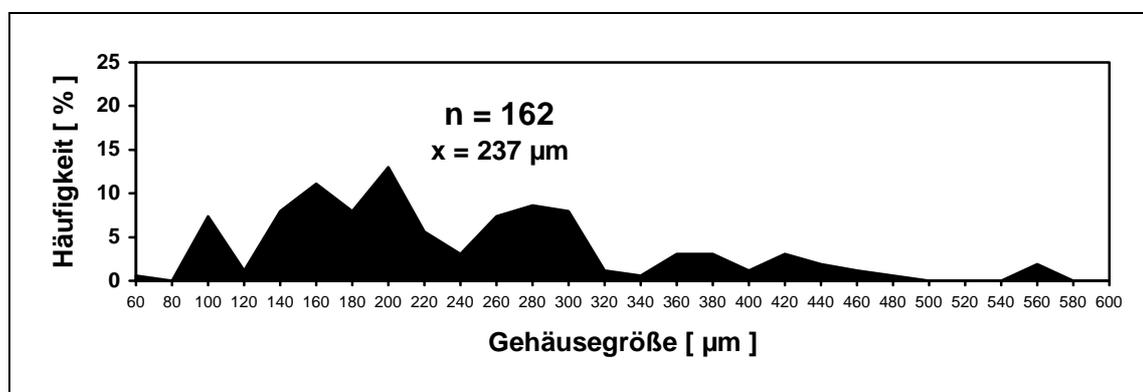


Abb. 70. *Ammotium salsum*. Gehäusegrößenverteilung von lebenden Individuen aus der Lagune des Untersuchungsgebiet „Bottsand“ an der Station S4 am 27. Juni 1996.

Messungen der Gehäusegröße, im Zuge der Analyse der Fleckenhaftigkeit an der Station S4 durchgeführt (Abb. 70, Seite 101), zeigten, daß sich die lebenden Individuen über weite Bereiche des Größenspektrums verteilten, der Hauptanteil aber bei kleineren Gehäusen lag und damit der mittlere Gehäusedurchmesser 237 μm betrug. Da sich die Größenverteilung während des zweimonatigen Untersuchungszeitraums (April bis Mai 1996) und auch nach einer späteren Überprüfung im November 1996 nicht änderte, wurden zur Darstellung stellvertretend die Größenwerte der Probe vom 27. Juni 1996 verwendet.

Arenoparrella mexicana (Kornfeld 1931)

Die Anzahl sekundärer, arealer Aperturen reichte bei 100 begutachteten Gehäusen von einem bis höchstens vier, sie hängt von der Gehäusegröße ab (Abb. 71). Gehäuse bis etwa 150 μm besitzen meistens noch keine zusätzliche Apertur, während Individuen eines Gehäusegrößenbereichs von 150 μm bis 275 μm durchschnittlich eine dieser sekundären Aperturen aufweisen. Größere Gehäuse (275 μm bis 400 μm) haben meist zwei, im oberen Bereich dieses Größenbereichs zuweilen auch schon drei Aperturen. Mehr als drei zusätzliche Aperturen kommen nur ganz selten bei Individuen mit etwa 25 Kammern und einer Größe über 400 μm vor.

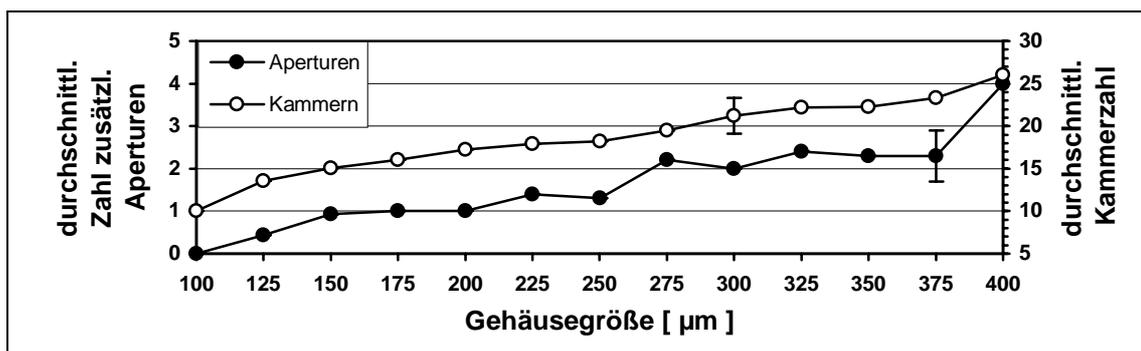


Abb. 71. *Arenoparrella mexicana*. Durchschnittliche Anzahl der zusätzlichen arealen Aperturen in Abhängigkeit von der Gehäusegröße und Kammerzahl. Die für die Zählungen und Messungen zur Verfügung stehenden 100 Individuen wurden im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ am 6. Juli 1998 an der Station P6 vom 17. November 1997 entnommen. In jeder der beiden Kurven ist jeweils nur der größte Wert der Standardabweichung eingetragen.

Ungewöhnlich ist bei den gefundenen Gehäusen die Form ihrer Proloculi. Sie sind bei den übrigen Trochamminiden normalerweise von regelmäßig kugelförmiger Gestalt, bei dieser Art aber

im optischen Querschnitt mehr oder weniger abgeflacht oval (Tafel I, Fig. 4 a, Seite 143) und oft sogar auch unregelmäßig dreieckig (Tafel I, Fig. 4 b, Seite 143). Im Gegensatz zur ähnlichen *Trochammina inflata* beispielsweise ist die Wand des Proloculus bereits mit feinsten anorganischen Sedimentpartikeln agglutiniert.

Der schon von anderen Autoren bei Foraminiferen beobachtete Zusammenhang, daß Gehäuse gleicher Größe weniger Kammern besitzen je größer deren Proloculusdurchmesser ist, wird hier exemplarisch graphisch veranschaulicht (Abb. 72). Aus einer großen Zahl von Gehäusen wurden 13 ausgewählt, die alle nahezu die gesamte Bandbreite möglicher Proloculusdurchmesser und gleichzeitig einen engen Gehäusegrößenbereich abdeckten, also fast gleich groß waren (Größenklasse 150 µm bis 175 µm): Bei *Arenoparrella mexicana* besitzen Individuen mit kleineren Proloculi (16 µm bis 20 µm) im Mittel drei Kammern mehr als Gehäuse mit größeren Anfangskammern (24 µm bis 28 µm).

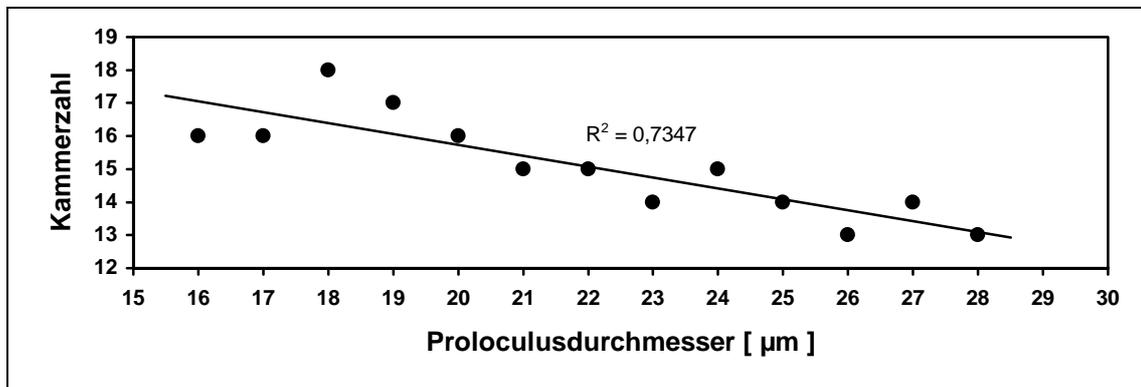


Abb. 72. *Arenoparrella mexicana*. Anzahl der Kammern in Abhängigkeit vom Durchmesser des Proloculus. Die für die Zählungen und Messungen zur Verfügung stehenden 13 Individuen wurden im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ am 6. Juli 1998 an der Station P6 vom 17. November 1997 entnommen und lagen im Größenbereich zwischen 150 µm und 175 µm.

In zwei bengalrotfixierten Proben aus dem „Bottsand“ (P5 und P6 vom 17. November 1997) wurden insgesamt drei Individuen mit jungen Tochterzellen gefunden. Alle Mutterindividuen steckten in einer Art Detrituspfropf, der ihre jüngste Kammer bis etwa zur Hälfte umgab (Tafel I, Fig. 3, Seite 143) und im Gegensatz zur Brutcyste von *Elphidium williamsoni* z. B. im Inneren nicht hohl war. Möglicherweise handelte es sich hierbei um Reste einer ursprünglich viel größeren Brutcyste. In solchen Detritushaufen wurden rot gefärbte Tochterzellen im 2- und 3-Kammer-Stadium gefunden, während die Muttergehäuse vollkommen protoplasmaleer waren (Tafel IV, Fig. 5 und 6, Seite 149). Die Tabelle 8 auf Seite 104 enthält Daten zu den drei Vielteilungen.

Tab. 8. *Arenoparrella mexicana*. Daten zu drei Vielteilungen aus den im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ entnommenen bengalrotfixierten Proben P5 und P6 vom 17. November 1997.

	Gehäusegröße	Kammerzahl	Proloculusdurchmesser der Mutterindividuen	Anzahl der Tochterindividuen	mittl. Proloculusdurchmesser der Tochterindividuen
Mutterindividuum 1	223 µm	14	32 µm	11	23 µm
Mutterindividuum 2	242 µm	18	19 µm	19	26 µm
Mutterindividuum 3	271 µm	20	20 µm	8	20 µm

Bemerkenswert ist, daß die Vielteilung der beiden Einzelindividuen in der Probe P6 vom 17. November 1997 stellvertretend ist für das Reproduktionsverhalten der gesamten Population an dieser Stelle. Die Größenmessungen aller der in der Hälfte der Probe (4 cm³) enthaltenen Gehäuse (Abb. 73) zeigt auffällige Unterschiede in der Größenverteilung lebender und toter Individuen. Die lebenden Individuen besaßen überwiegend kleine und sehr kleine Gehäuse, die viel kleinere Gruppe toter Individuen setzte sich weitgehend aus großen und sehr großen Gehäusen zusammen. Daraus läßt sich schließen, daß aus den wenigen toten Individuen vor kurzer Zeit durch Reproduktionen viele junge Tochterindividuen hervorgegangen sein müssen. Das Vorkommen der außerordentlich hohen Zahl sehr junger Gehäuse auf engstem Raum sowie die in den Proben gefundenen Verbände zwischen Muttergehäuse und Tochterzellen deutet auf überwiegend ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Schizogonie hin. Im Gegensatz zu *Elphidium williamsoni*, deren Reproduktionshäufigkeiten im Frühjahr liegen, reproduziert *Arenoparrella mexicana* also erst ein halbes Jahr später, etwa Anfang November.

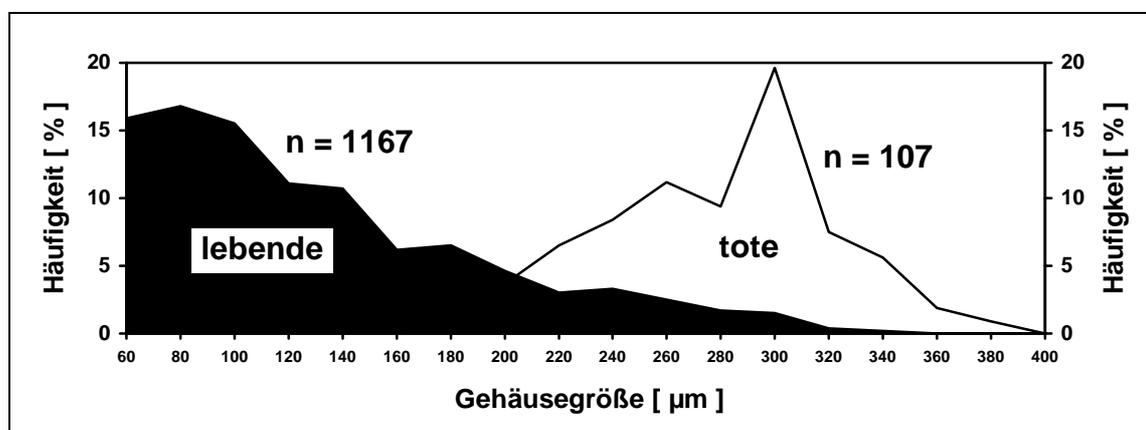


Abb. 73. *Arenoparrella mexicana*. Gehäusegrößenverteilung lebender und toter Individuen aus dem Untersuchungsgebiet „Bottsand“ an der Station P6 vom 17. November 1997.

Balticamina pseudomacrescens Brönnimann, Lutze & Whittaker 1989

Balticamina pseudomacrescens wird auch heute noch von mehreren Autoren zusammen mit *Jadammina macrescens* zur Gattung *Trochammina* gestellt. Nach diesen Autoren sollen die beiden Arten nur ökologische Formen sein, die überwiegend getrennt bei verschiedenen Biotopsalinitäten vorkommen (*Balticamina pseudomacrescens* = *Trochammina macrescens* forma *macrescens* bei niedrigen Salinitäten und *Jadammina macrescens* = *Trochammina macrescens* forma *polystoma* bei höheren Salinitäten). Die Abtrennung von *Balticamina pseudomacrescens* als eigene Gattung mit eigener Art wurde erst spät wegen ihrer besonderen, oben beschriebenen Gehäusemerkmale vorgenommen (BRÖNNIMANN, LUTZE, WITTAKER 1989) und ist noch nicht überall anerkannt. Aufgrund dieser Schwierigkeiten sind die von MURRAY (1991) zusammengefaßten Fundortangaben in vielen Fällen nicht aussagefähig. Es ist daher damit zu rechnen, daß *Balticamina pseudomacrescens* häufiger vorkommt als vermutet und auch übersehen wurde.

Nicht alle Individuen zeigen das von BRÖNNIMANN, LUTZE & WITTAKER (1989) beschriebene Charakteristikum der in den Umbilikus gerichteten Aperturen. Solche Gehäuse können aber dennoch dieser Art zugerechnet werden, da graduelle Übergänge bezüglich dieses Merkmals vorhanden sind und das gelegentliche Fehlen der zusätzlichen „Umbilikalöffnungen“ zur morphologischen Bandbreite gehört.

Die Größenverteilungen lebender Individuen (Abb. 74) waren im „Bottsand“ zum gleichen Zeitpunkt an verschiedenen Entnahmestationen identisch und entsprachen auch denen der Totgemeinschaften. Es konnten daher aufgrund der geringen Siedlungsdichte lebender Individuen zur Darstellung der Größenverteilungskurven Probenmaterial von zwei Stationen zusammengefaßt werden (P1 und P11 vom 17. November 1997).

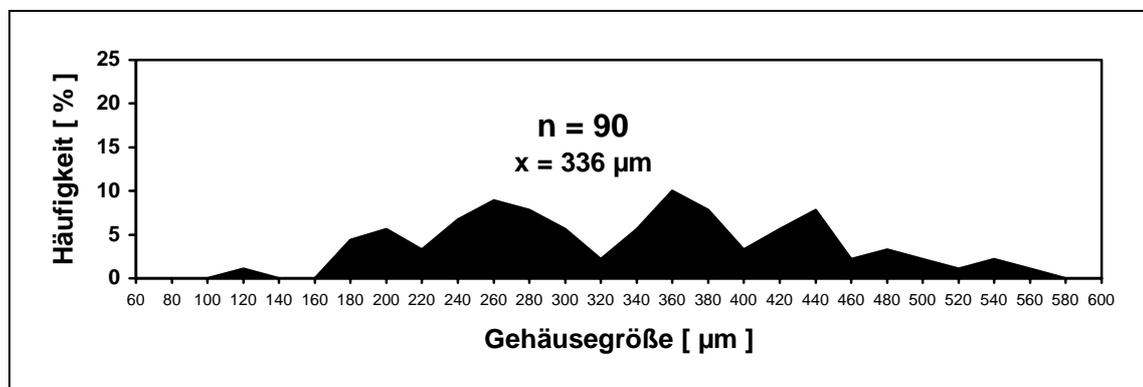


Abb. 74. *Balticamina pseudomacrescens*. Gehäusegrößenverteilung von lebenden Individuen aus dem Untersuchungsgebiet „Bottsand“ an den Stationen P1 und P11 vom 17. November 1997.

Cornuspira involvens (Reuss 1850)

Ungewöhnlich ist das landnahe Vorkommen dieses sonst nur in offenen Watten, und landwärts höchstens in unteren Salzwiesenabschnitten siedelnden Kalkschalers. In der Literatur gibt es keine Nachweise für lebende Kalkschaler in den landnächsten Bereichen von Küstensalzwiesen. Ausnahmen beruhen auf geomorphologischen Besonderheiten, wie regelmäßig vom Meerwasser überflutete Geländevertiefungen in Form von Senken, Prielen o.ä., welche aber „Fenster“ meernaher Biotope in fast terrestrischer Umgebung darstellen, und daher eine für sie typische Foraminiferenfauna aufweisen.

Eine Übersicht über die Gehäusegrößenverteilung der „Bottsand“-Population an der Station P9 vom 17. November 1997 gibt Abb. 75. Auffällig ist die geringe Bandbreite (63 μm bis 173 μm), der mittlere Gehäusedurchmesser betrug nur 106 μm . Das Größenspektrum der wenigen in der Probe vorhandenen leeren Gehäuse entsprach dem der lebenden Individuen und ist deshalb hier nicht mit dargestellt.

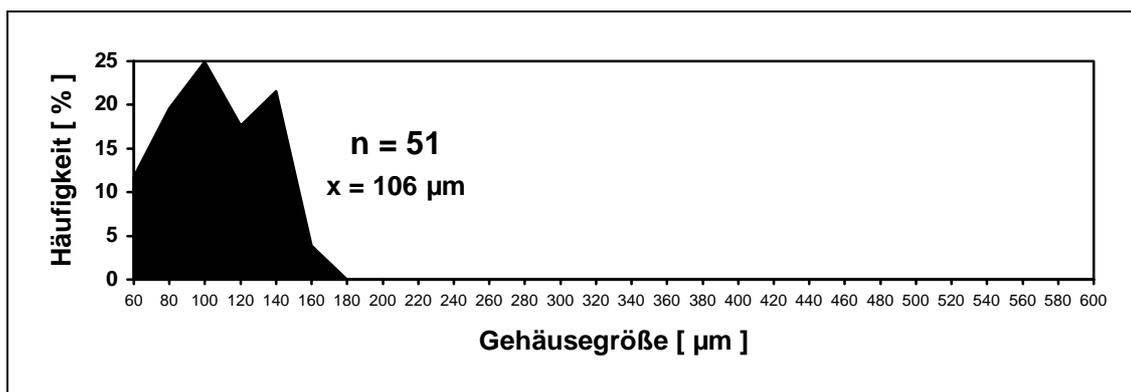


Abb. 75. *Cornuspira involvens*. Gehäusegrößenverteilung von lebenden Individuen aus dem Untersuchungsgebiet „Bottsand“ an der Station P9 vom 17. November 1997.

Elphidium williamsoni Haynes 1973

Bereits LUTZE wies auf die zum Teil erhebliche Variabilität der Gehäusedicke hin und später bemerkten BUZAS und MURRAY, daß *Elphidium williamsoni* deshalb häufig nicht klar von sehr ähnlichen Arten dieser Gattung abgetrennt wurde. Viele Autoren stellten diese Art daher irrtümlich zu *Elphidium excavatum* und auch *Elphidium cf. translucens*. In anderen Studien wurde sie gelegentlich auch als *Elphidium margaritaceum* und *Elphidium albiumbilicatum* geführt. Die oben gemachten Angaben zur geographischen Verbreitung sind daher nur unter Vorbehalt anzusehen, es ist damit zu rechnen, daß *Elphidium williamsoni* auch in anderen als den angegebenen Regionen vorkommt. Der Vergleich von Gehäusen aus

dem Gullmarfjordgebiet und den beiden Untersuchungsgebieten „Bottsand“ und „Halebüll“ zeigen, daß zwischen diesen nur ganz geringe Unterschiede in der Gehäusedicke vorlagen.

LUTZE stellte im „Bottsand“ zwischen 1965 und 1967 in den Frühjahrsmonaten April und Mai ein plötzliches Auftreten einer „Juvenilpopulation“ fest, das er mit stattfindenden Reproduktionen erklärte. In der vorliegenden Untersuchung konnten im Labor Vielteilungen erstmals direkt beobachtet werden (siehe z. B. Tab. 6, Seite 79).

Haplophragmoides manilaensis Andersen 1953

In der Literatur werden oft einige zum Teil sehr ähnliche Arten genannt (*Haplophragmoides wilberti*, *Haplophragmoides bonplandi*), die alle häufig trockenfallende und euryhaline, also ähnliche Lebensräume besiedeln. Schon LUTZE (1968a) wies darauf hin, daß diese Arten seiner Meinung nicht klar voneinander abgegrenzt seien. Dieses Problem besteht noch heute, und es werden in verschiedenen Arbeiten fast identische Gehäuse, die eindeutig *Haplophragmoides wilberti* angehören, sowohl dieser Art zugeordnet, als auch zu *Haplophragmoides manilaensis* gestellt (z.B. JONASSON & PATTERSON 1992), obwohl Abbildungen in den Erstbeschreibungen dieser Arten deutlich deren Verschiedenheit zeigen (ANDERSEN 1953). Es gibt aber andererseits auch begründete Schwierigkeiten bei der Unterscheidung von *Haplophragmoides manilaensis* und *Haplophragmoides wilberti*, da in manchen Gebieten offenbar Zwischenformen vorkommen (DE RIJK & TROELSTRA 1997, JENNINGS & NELSON 1992). Die von DE RIJK & TROELSTRA (1997) abgebildeten Individuen zeigen eine große Variabilität, aber trotz einiger Individuen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit *Haplophragmoides wilberti* besitzen (undeutlicher Nabel, Oberfläche etwas glatter), stellen die Autoren diese aufgrund der übrigen, oben beschriebenen Merkmale meiner Meinung nach zu Recht zu *Haplophragmoides manilaensis*. Zu den von DE RIJK & TROELSTRA (1997) abgebildeten Gehäusen gehören auch solche mit interioarealer multipler Apertur, bei denen es sich nach ihren eigenen Angaben auch um *Trochamminita salsa* handeln könnte. Eigene Funde solcher Gehäuse, die aber zu *Trochamminita irregularis* gehören, bestätigen die Möglichkeit einer leichten Verwechslung solcher Arten mit *Haplophragmoides manilaensis*. Die Gehäusewand von *Trochamminita irregularis* ist jedoch stets dünner als bei *Haplophragmoides manilaensis*.

SCOTT & MEDIOLI (1980a) glaubten in Neuschottland *Haplophragmoides bonplandi* nachgewiesen zu haben; die abgebildeten Gehäuse stimmen aber nur bezüglich der Apertur mit dem Holotypus von TODD & BRÖNIMANN (1957) gut überein. Nachfolgende Bearbeiter

hielten die Gehäuse aber für *Haplophragmoides manilaensis*, und auch SCOTT & MEDIOLI selbst schlossen sich später dieser Meinung an. LUTZE (1968a) stellte die „Bottsand“-Gehäuse zwar auch zu *Haplophragmoides bonplandi*, tat dies aber aus oben genannten Gründen schon mit Vorbehalt. Adulte „Bottsand“-Gehäuse sind mit Durchmessern zwischen 400 µm und 460 µm jedoch größer als die ausgewachsen nur 300 µm bis 350 µm großen Individuen von *Haplophragmoides bonplandi* (TODD & BRÖNNIMANN 1957). Zudem sind ihre Aperturen der „Bottsand“-Gehäuse deutlich höher, sie stimmen daher eindeutig mit *Haplophragmoides manilaensis* überein. Die „Bottsand“-Exemplare sind auch den von HOFKER (1977) abgebildeten Gehäusen recht ähnlich, welche aus dem nordholländischen Texel und aus dem Dollart stammen. HOFKER stellte sie allerdings zu *H. wilberti*, mit denen sie aber nach der Originalabbildung von ANDERSEN (1953) kaum Ähnlichkeit aufweisen.

Um *Haplophragmoides manilaensis* handelt es sich meines Erachtens auch bei den jüngsten europäischen Nachweisen, die jedoch *Haplophragmoides wilberti* zugeschrieben wurden (ALVE & MURRAY 1999). Näheres hierzu siehe unter *Haplophragmoides wilberti*.

***Haplophragmoides wilberti* Andersen 1953**

Viele Fundortangaben für diese Art beziehen sich oft auf Gehäuse, die nach den Erstbeschreibungen von ANDERSEN (1953) eindeutig *Haplophragmoides manilaensis* zugerechnet werden müßten. Dies gilt meines Erachtens auch für die neuerlichen Nachweise an Küstengebieten des Kattegat und Skagerrak (ALVE & MURRAY 1999). Vergleichsexemplare die unsere Arbeitsgruppe von ALVE erhielt (3. Januar 2000), und aus einem ihrer Untersuchungsgebiete stammten (Kalundborg, Dänemark), sind völlig identisch mit dem „Bottsand“- und „Heden“-Material und unterscheiden sich ebenfalls nicht von Gehäusen einiger nordostamerikanischer Küstengebiete (z. B. Massachusetts, DE RIJK & TROELSTRA 1997, S. 89, Taf. 1, Fig. 3 und 4).

Gehäuse von *Haplophragmoides wilberti* können ebenfalls leicht mit der Umbilikalseite von *Jadammina macrescens*-Gehäusen verwechselt werden, da Gehäusebreite, Nabel, Suturen, Kammerhöhe, Wanddicke und vor allem die Stirnseite der Endkammer dieser sehr ähnlich sehen. Niemals sind bei *Haplophragmoides wilberti* jedoch zusätzliche areale Aperturen vorhanden.

Haplophragmoides manilaensis besitzt ein viel dickeres und immer involutes Gehäuse mit nur sechs bis sieben deutlich kugeligen Kammern im letzten Umgang, geraden und

ausgeprägten Suturen, viel rauhere Gehäuseoberfläche und keine erhabenen Stirnflächenränder auf der jüngsten Kammer.

Jadammina macrescens (Brady 1870)

HOFKER (1977) beschrieb anhand unterschiedlicher Proloculusdurchmesser drei Generationen: Agamont (B, Proloculus größer als 15 μm), Schizont (A_1 , Proloculus größer als 25 μm) und Gamont (A_2 , Proloculus mit über 60 μm Größe). Im Zuge eigener Messungen an Populationen aus verschiedenen Untersuchungsgebieten wurden jedoch niemals Gehäuse mit Proloculi im Größenbereich von 60 μm gefunden, der maximale Durchmesser betrug lediglich 32 μm (näheres dazu siehe Seite 94 und 95).

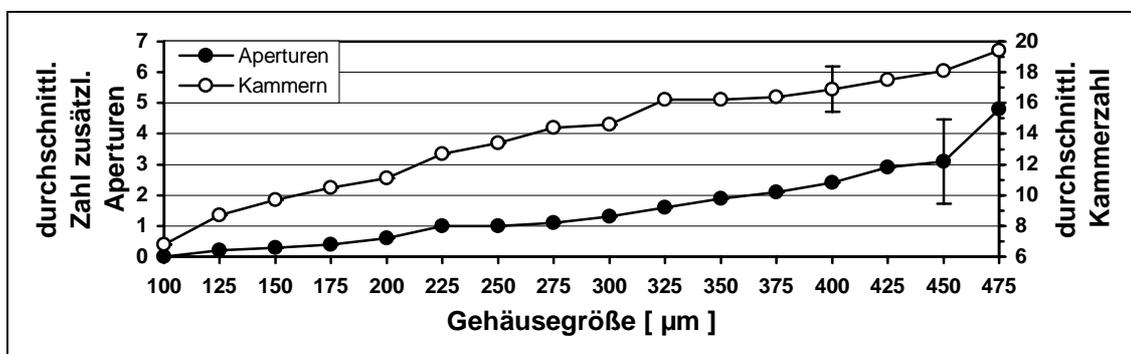


Abb. 76. *Jadammina macrescens*. Durchschnittliche Anzahl der zusätzlichen arealen Aperturen in Abhängigkeit von der Gehäusegröße und Kammerzahl. Die für die Zählungen und Messungen zur Verfügung stehenden 240 Individuen wurden im Untersuchungsgebiet „Heden“ am 8. Oktober 1998 entnommen. In jeder der beiden Kurven ist jeweils nur der größte Wert der Standardabweichung eingetragen.

HOFKER erwähnt weiterhin, daß jede dieser Generationen durch eine bestimmte Anzahl zusätzlicher arealer Aperturen charakterisiert sei. Eigene frühere Studien an Gehäusen aus dem Untersuchungsgebiet „Halebüll“ belegten aber, daß die Zahl der zusätzlichen Mündungsöffnungen von der Gehäusegröße abhängt (LEHMANN 1994). In vorliegender Studie vorgenommene Zählungen an 240 Individuen aus dem Untersuchungsgebiet „Heden“ bestätigen erneut diesen Zusammenhang (Abb 76). Auch in der südschwedischen Population besaßen kleinere Gehäuse weniger sekundäre Aperturen als große Gehäuse. So hatten beispielsweise Individuen im Gehäusegrößenbereich von 225 μm bis 275 μm (etwa 13 bis 14 Kammern) durchschnittlich eine zusätzliche areale Apertur, während Gehäuse mit etwa 16 Kammern und einem Durchmesser von 350 μm bis 400 μm im Mittel über zwei dieser Aperturen verfügten. Erst Individuen über 425 μm Durchmesser besaßen drei oder mehr areale Aperturen. Gehäuse mit über sieben sekundären Mündungsöffnungen wurden bisher nicht gefunden.

Tab. 9. *Jadammina macrescens*. Anzahl sekundärer, arealer Aperturen im Verlauf der Ontogenese bei 12 Individuen aus dem Untersuchungsgebiet „Heden“ vom 8. Oktober 1998. Zeilen = Anzahl der Foramina, Spalten = Anzahl der Kammern. Die dreistelligen Zahlen geben jeweils die der entsprechenden Kammerzugeordnete Gehäusegröße in µm an.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
3																●	429						
2			Individuum 1											●	●	●	403						
1									●	●	●	●	282										
0	●	●	●	●	●	●	●	●	122														
3																			●	●	●	499	
2			Individuum 2													●	●	●	378				
1										●	●	●	●	●	282								
0	●	●	●	●	●	●	●	●	154														
3																				●	●	422	
2			Individuum 3																				
1										●	●	●	●	●	●	●	●	●	410				
0	●	●	●	●	●	●	●	●	●	166													
4																		●	448				
3																							
2			Individuum 4														●	416					
1									●	●	●	●	●	●	●	●	371						
0	●	●	●	●	●	●	●	●	154														
4																			●	442			
3																							
2			Individuum 5																				
1										●	●	●	●	●	●	●	●	403					
0	●	●	●	●	●	●	●	●	173														
4																				●	493		
3																			●	448			
2			Individuum 6																				
1										●	●	●	●	●	●	●	●	397					
0	●	●	●	●	●	●	●	●	●	179													
4																				●	435		
3																							
2			Individuum 7														●	●	390				
1										●	●	●	●	●	●	●	●	314					
0	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	179											
5																				●	493		
4																							
3																							
2			Individuum 8																	●	461		
1										●	●	●	●	●	●	●	●	410					
0	●	●	●	●	●	●	●	●	●	179													
5																						●	576
4																							
3																				●	●	180	
2			Individuum 9																				
1										●	●	●	●	●	●	●	●	●	333				
0	●	●	●	●	●	●	●	●	●	166													
6																				●	493		
5																							
4																							
3			Individuum 10																				
2																				●	410		
1										●	●	●	●	●	●	●	●	384					
0	●	●	●	●	●	●	●	●	●	192													
6																				●	461		
5																							
4																							
3			Individuum 11																				
2															●	●	●	397					
1										●	●	●	250										
0	●	●	●	●	●	●	●	●	●	173													
7																				●	●	531	
6																							
5																							
4																							
3			Individuum 12																				
2																							
1										●	●	●	●	●	●	●	●	410					
0	●	●	●	●	●	●	●	●	●	122						●	314						

Bemerkenswert ist, daß im Verlauf der Ontogenese die Zahl der Aperturen nur selten kontinuierlich um ein weiteres erhöht wird, sondern meist sprunghaft ansteigt. Die Tabelle 9 auf Seite 110 zeigt anhand von 12 ausgewachsenen und stets über 400 µm großen Individuen, bei welcher Kammerzahl (in Spalten, von 1 bis 22) wie viele sekundäre Aperturen (in Zeilen, von 0 bis maximal sieben) im Laufe ihrer Individualentwicklung gerade vorhanden waren. Zusätzlich wird angegeben, wie groß ein Individuum war, bevor mit dem Bau einer weiteren Kammer ein oder mehrere sekundäre Aperturen angelegt wurden (Ziffer am rechten Ende einer Punktreihe).

Es wird deutlich, daß bei ausgewachsenen Gehäusen die Zahl sekundärer Aperturen erheblich schwanken kann, obwohl der Größenunterschied der ausgewählten Gehäuse zum Zeitpunkt ihres Todes recht gering war (425 µm bis 500 µm). Die ersten drei Individuen besaßen am Ende ihres Lebens nur maximal drei zusätzliche Aperturen, bei den Individuen 10 und 11 waren es doppelt so viele. Erkennbar ist weiterhin ein Anstieg in der Rate, mit der neue Aperturen angelegt werden, je älter ein Individuum wird: Juvenile Individuen bauen während der ersten acht bis maximal elf Kammern keine zusätzliche Apertur (Mittelwert: 9,9 Kammern, n = 100). Ihre maximale Größe beträgt dabei im Mittel 182 µm. Kürzere Zeit nach Anlage der ersten zusätzlichen arealen Apertur erfolgt der Bau einer zweiten, welches aber auch, genauso wie manche dritte oder vierte Apertur, übersprungen werden kann, während sich die zeitlichen Abstände mit der Anlage eines jeden weiteren dabei stetig verkleinern.

Bei allen adulten Individuen, die im Rahmen vorliegender Arbeit untersucht wurden, stimmen sämtliche Gehäusemerkmale mit dem Holotypus von BARTENSTEIN & BRAND (1938) überein. Es sind stets sekundäre Aperturen vorhanden. Hinweise auf Vorkommen einzelner Gehäuse ohne zusätzliche Aperturen (DE RIJK & TROELSTRA 1997) oder auch ganzer Populationen, denen diese arealen Mündungsöffnungen fehlen (LUTZE 1968a), enthalten keine Angaben zum Durchmesser der betreffenden Individuen. SCOTT & MEDIOLI (1980a) nahmen sogar an, daß der Besitz der multiplen Apertur ein intraspezifisches Charakteristikum ist und *Jadammina macrescens* lediglich ein Ökophänotyp von *Trochammina macrescens* sei (als *Trochammina macrescens* forma *polystoma*), dessen Vorkommen auf Salzwiesen mit hoher Salinität beschränkt ist, während *Trochammina macrescens macrescens* ohne multiple Apertur in Gebieten mit niedriger Salinität vorkommt (siehe auch unter *Balticammina pseudomacrescens*).

Das Vorhandensein beider Formen (*Trochammina macrescens* forma *macrescens* = *Balticammina pseudomacrescens*) auf engem Raum in den Untersuchungsgebieten „Halebüll“, „Bottsand“ und „Heden“ (*Festuca*-Zone) stellt diese Annahme jedoch in Frage,

zumal dort niemals graduelle Übergänge zwischen den beiden Gehäuseformen gefunden wurden, wie sie SCOTT & MEDIOLI (1980a) glaubten nachgewiesen zu haben. Außerdem müßte, wenn beide Formen zu einer Art gehören, auch ihr Proloculusdurchmesser ähnlich sein. Die Häufigkeitsverteilungen sind aber sehr verschieden.

Labrospira jeffreysi (Williamson 1858)

Labrospira ist der Gattung *Cribrostomoides* in mehreren Merkmalen sehr ähnlich, beide wurden früher als Synonyme behandelt. LOEBLICH & TAPPAN (1988) weisen aber darauf hin, daß *Labrospira* deutlicher planspiral und im Gegensatz zu *Cribrostomoides* schwach evolut ist. LUTZE betont die leichte Verwechslungsmöglichkeit mit der Gattung *Haplophragmoides*, da aufgrund der unmittelbaren Nähe der Apertur zur Basis der Endkammer eine interiomarginale Apertur vorgetäuscht wird (Tafel V, Fig. 4, Seite 151). Bei den Gehäusen aus dem „Bottsand“ ist der untere Rand der Apertur gelegentlich nur noch in Form einer wulstartigen Erhebung ausgebildet, aber selbst in solchen Extremfällen handelt es sich natürlich noch um eine interioareale Mündungsöffnung.

Die Abbildung eines Gehäuses aus einem fast abgeschlossenen neuseeländischen Meeresarm (HAYWARD & TRIGGS 1994, Pl. 1, Fig. 1 und 2), bei dem eine deutlich interioareale Apertur sichtbar ist, zeigt auch erstaunliche Ähnlichkeiten in Oberfläche, Kammerzahl und Verlauf der Suturen zu den „Bottsand“-Gehäusen. Die Autoren stellten solche Gehäuse erstaunlicherweise zu *Haplophragmoides wilberti*, welche dort zusammen mit *Miliammina fusca* und *Trochammina inflata* in Salzwiesenflächen vorkommen, die in Bezug auf Höhenlage und Süßwassereinfluß den Vegetationsflächen im „Bottsand“ entsprechen. Gehäuse von *Haplophragmoides wilberti* sind aber stets involut und besitzen als wichtigstes Merkmal eine interiomarginale Apertur.

Ein Vergleich von „Bottsand“-Gehäusen mit Original-Belegstücken aus der westlichen Ostsee (LUTZE 1965, Bornholmsgatt, 53 m Tiefe, als *Cribrostomoides jeffreysi*) zeigt, daß die Gehäuse zweifelsfrei identisch sind (Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Kiel, UKG 1318). Adulte Gehäuse aus dem „Bottsand“ (zwischen 450 µm und 600 µm) haben stets 10 bis 11 Kammern im letzten Umgang und eine glatte Gehäusewand.

Labrospira jeffreysi-Gehäuse anderer Bearbeiter unterscheiden sich allerdings in der geringeren Kammerzahl des letzten Umgangs und der Art ihrer Agglutinierung. Exemplare aus dem Gullmarfjord und Skagerrak beispielsweise (HÖGLUND 1947, Tafel 11, Fig.3), hatten bei einer Größe von etwa 415 µm acht sichtbare Kammern, und Gehäuse aus dem Golf von

Triest (HOHENEGGER, PILLER & BAAL 1993, Pl. 1, Fig. 2) sowie von der holländischen Küste (HOFKER 1977, als *Cribrostomoides jeffreysii*), besaßen nur sechs Kammern bei einem Durchmesser von 340 µm bzw. 440 µm. Außerdem waren diese Gehäuse mit wesentlich größeren Partikeln agglutiniert und besaßen daher eine raue Oberfläche (ähnlich einer *Haplophragmoides manilaensis*).

Der Nachweis von *Labrospira jeffreysii* bleibt ungewöhnlich für ein Salzwiesenbiotop, der Salinitätsbereich in für diese Art „üblichen“ Biotopen liegt mit 17 ‰ bis 42 ‰ höher als in Vegetationsflächen von Salzwiesen. Die ökologische Variationsbreite von *Labrospira jeffreysii* wäre damit viel größer als bisher angenommen.

Aus der oben geschilderten Problematik können aber auch folgende Hypothesen abgeleitet werden:

1. Ähnlichkeit und Vorkommen mit der nach ANDERSEN (1953) beschriebenen *Haplophragmoides wilberti* lassen vermuten, daß es sich hierbei tatsächlich um diese Art handeln könnte, eine Neuordnung zur Gattung *Labrospira* wäre dann aber aufgrund der vorhandenen interioarealen Apertur unumgänglich.
2. Möglicherweise kommt es bei Gehäusen von *Haplophragmoides wilberti* (bzw. *Labrospira jeffreysii*) im Verlauf der Ontogenese zu einem abrupten oder allmählichen Wechsel von einer interiomarginalen zu einer interioarealen Apertur.

Micatuba flexilis (Höglund 1947)

Im Probenmaterial fehlte in den meisten Fällen der ältere und dünne Gehäuseteil, da die empfindlichen Gehäuse durch die mechanische Beanspruchung bei der Probenaufarbeitung leicht abbrechen. Aber auch bei lebenden Individuen, die vorsichtig aus dem Sediment ausgeschlämmt wurden, waren manchmal keine Anfangsabschnitte mehr vorhanden, was auf vorangegangene Beschädigungen unter natürlichen Lebensbedingungen hinweist. Bei allen beschädigten lebenden Individuen war die Bruchstelle stets sekundär mit einer maximal etwa 2 µm dünnen, diaphragmaartigen und organischen Schicht gegen das Protoplasma abgeschlossen (Tafel I, Fig. 5 a und b, Seite 143). In diese Schicht können auch feinste Glimmerplättchen eingelagert sein (Tafel I, Fig. 5 a, Seite 143).

Die Größenverteilung lebender Individuen aus dem „Bottsand“ (Abb. 77, Seite 114) entspricht also nicht exakt dem tatsächlichen Längenspektrum, sondern liegt vermutlich durchschnittlich um etwa 100 µm zu niedrig. Die Mehrzahl der „Bottsand“-Gehäuse war etwa zwischen 450 µm und 1050 µm lang, die mittlere Gehäuselänge betrug 742 µm.

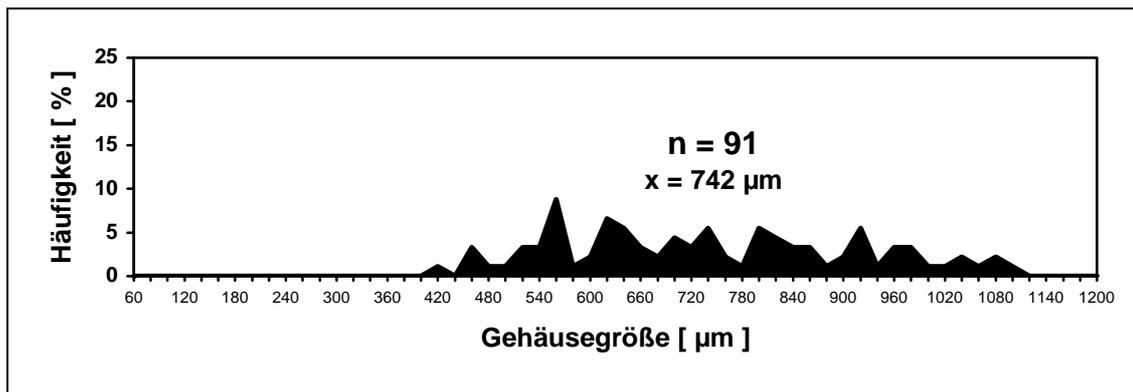


Abb. 77. *Micatuba flexilis*. Gehäusegrößenverteilung von lebenden Individuen aus dem Untersuchungsgebiet „Bottsand“ an der Station P9 vom 17. November 1997.

Entsprechend den von VALKANOVA (1964) gefundenen Gehäusen, befand sich auch bei unbeschädigten Individuen aus dem „Heden“- und „Bottsand“-Material am schmalen Gehäuseende eine sehr kleine, blasig bis keulenförmige Erweiterung (Tafel I, Fig. 6 b, Seite 143), die niemals Glimmerplättchen enthielt und daher vollkommen transparent war. Hierbei kann es sich nur um die Proloculi handeln, die mit im Mittel etwa $14 \mu\text{m} \times 19 \mu\text{m}$ die gleiche Größe und Form besitzen wie jene der von VALKANOVA (1964) untersuchten Individuen (Abb. 78). Das Gehäuse von *Micatuba flexilis* ist also strenggenommen zweikammerig.

Regelmäßiges Vorkommen und z.T. höhere Siedlungsdichten in den untersuchten Gebieten lassen vermuten, daß diese Art zumindest in Salzwiesen gemäßigter Klimazonen möglicherweise weltweit verbreitet ist.

In getrockneten Proben sind *Micatuba flexilis*-Gehäuse nur schwer nachweisbar, da sie beim Trocknen unter Verformung stark schrumpfen und sich kaum von anderen, ähnlich aussehenden Detrituspartikeln unterscheiden lassen. Eine Naßauslese ist daher unumgänglich (LEHMANN 1997).

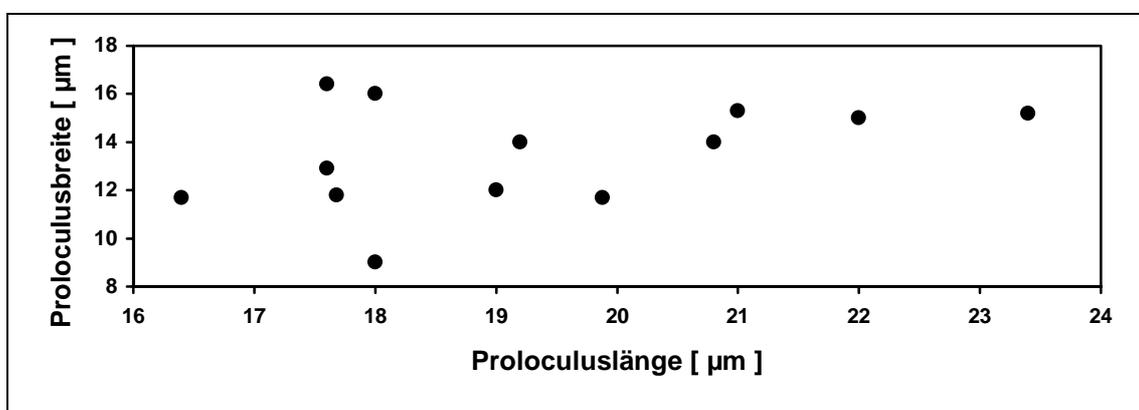


Abb. 78. *Micatuba flexilis*. Proloculusgrößen von 13 Individuen aus dem Untersuchungsgebiet „Heden“ vom 8. Oktober 1998.

Miliammina fusca (Brady 1870)

Im „Bottsand“ gibt es fließende Übergänge von Gehäusen ohne Mündungszahn über Gehäuse mit nur schwach ausgebildeten Zähnchen, bis hin zu Individuen mit gut entwickelten, großen Mündungszähnchen. Eine Bindung dieser Morphotypen an bestimmte Lagunen-Biotope konnte nicht festgestellt werden.

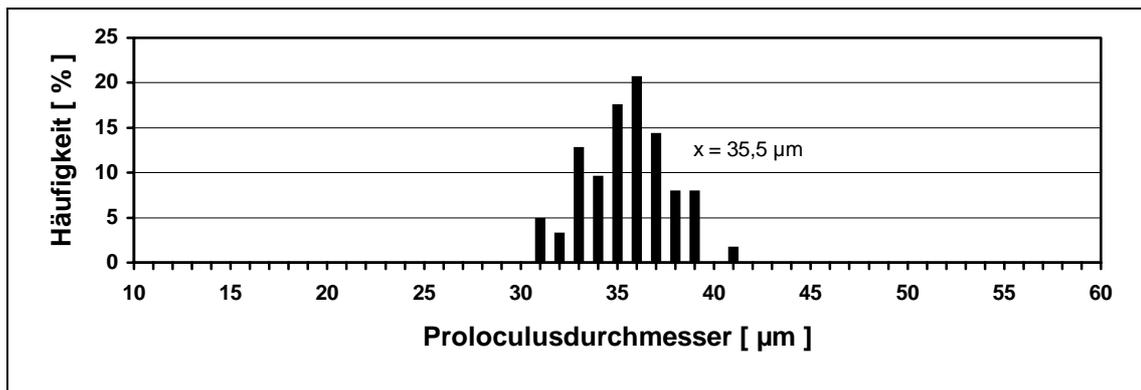


Abb. 79. *Miliammina fusca*. Procolusgrößen von 63 Tochterindividuen einer Vielteilung in einer bengalrotfixierten Probe (S4 vom 14. Mai 1996) aus dem Untersuchungsgebiet „Bottsand“.

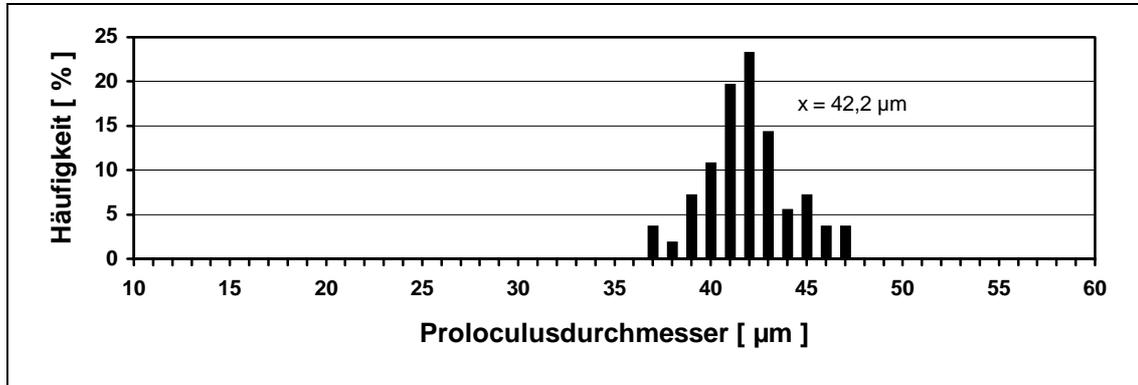


Abb. 80. *Miliammina fusca*. Procolusgrößen von 56 Tochterindividuen einer am 30. April 1997 im Labor stattgefundenen Vielteilung. Das Mutterindividuum stammte aus dem Untersuchungsgebiet „Bottsand“ und wurde an der Station S4 am 16. April 1997 entnommen.

Von *Miliammina fusca* konnten in zwei Fällen Vielteilungsvorgänge beobachtet werden: Im ersten Fall befand sich in einer bengalrotfixierten Sedimentprobe aus der „Bottsand“-Lagune (S4, 14. Mai 1996) eine 890 µm große und unversehrte Brutcyste. Im Inneren lagen ein von der Cyste vollständig umschlossenes 384 µm langes Mutterindividuum und eine Schar junger Tochterzellen (Tafel I, Fig. 7, Seite 143), die im Bereich der Apertur der Mutter gehäuft vorkamen, aber auch an der Innenwand der Cyste an einen feinen Belag von Detritus

angeheftet waren. Alle der insgesamt 63 Tochterindividuen waren im 2-Kammer-Stadium und zwischen $57\ \mu\text{m}$ und $63\ \mu\text{m}$ groß; ihr durchschnittlicher Proloculusdurchmesser betrug $35,5\ \mu\text{m}$ (Abb. 79, Seite 115).

Die zweite Vielteilung konnte an einem von zehn im Labor gehälterten lebenden Individuen (aus der „Bottsand“-Lagune am 16. April 1997 an der Dauerstation S4 entnommen) beobachtet werden. Am 30. April 1997, nach zweiwöchiger Hälterung, befand sich ein $371\ \mu\text{m}$ langes mütterliches Gehäuse zu etwa zwei Drittel in einer aus Quarzpartikeln und wenig Detritus lose zusammengefügt Brutcyste, in deren Hohlraum locker verteilt zusammen 56 Tochterindividuen lagen. Alle Tochterzellen waren ebenfalls im 2-Kammer-Stadium und zwischen $66\ \mu\text{m}$ und $79\ \mu\text{m}$ groß. Ihre Proloculi waren im Querschnitt meist oval, gelegentlich aber auch fast kugelförmig (Tafel I, Fig. 8, Seite 143). Die Proloculuswand war bereits mit meist flachen, fliesenartigen Quarzpartikeln agglutiniert, welche im Bereich der äquatorialen Gehäuseebene lückenlos aneinanderstießen, auf den außen sichtbaren Seitenwänden des Proloculus aber nur locker verteilt waren (Tafel I, Fig. 9 a und b, Seite 143). Messungen der Proloculusdurchmesser (Länge des Proloculus) aller Tochterindividuen ergaben Werte zwischen $37\ \mu\text{m}$ und $47\ \mu\text{m}$, der Mittelwert liegt bei $42,2\ \mu\text{m}$ (Abb. 80, Seite 115).

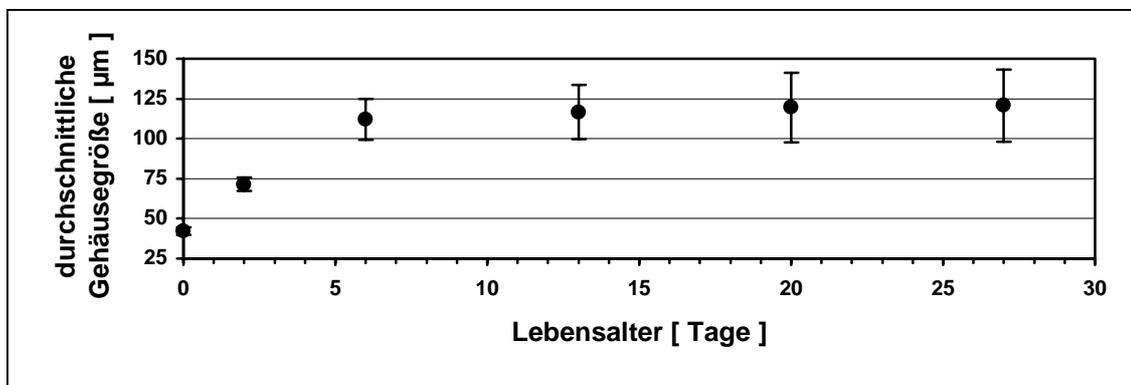


Abb. 81. *Miliammina fusca*. Wachstum von 15 Tochterindividuen der Vielteilung vom 30. April 1997 im ersten Lebensmonat.

Aus dieser Tochtterschar wurden 15 Individuen für die Beobachtung ihres Wachstums isoliert und einmal wöchentlich gemessen (Abb. 81). Der zunächst steile Anstieg der mittleren Gehäusegröße von $72\ \mu\text{m}$ auf $112\ \mu\text{m}$ innerhalb von sieben Tagen nahm schon in der nächsten Woche schnell ab. Einen Monat nach der Vielteilung (28. Mai 1997) starben die ersten Tochterindividuen, während die noch lebenden ihr Wachstum bei einer Größe von $120\ \mu\text{m}$ einstellten. Das gleiche Schicksal durchliefen die anderen adulten Individuen, die nicht reproduzierten. Obwohl unter möglichst natürlichen Bedingungen und identisch mit

Elphidium williamsoni gehältert, ließ sich diese Art (auch mit Individuen aus der Salzwiese „Halebüll“ durchgeführt) nie länger als etwa drei bis höchstens vier Wochen am Leben erhalten. Eine Vielteilung von *Miliammina fusca* aus einer Isolierkultur wurde zwar bereits von BENDER (1989) beschrieben, es fehlten aber Angaben wie Tochterzellenzahl und Proloculusdurchmesser.

Ovammina opaca Dahlgren 1962

Die Individuen aus den Wattsedimenten der Gezeitentümpel von „Süderhafen“ entsprechen dem Holotyp von DAHLGREN (1962), während die Gehäuse aus der „Bottsand“-Lagune fast immer länger und schmaler sind. Bei letzteren werden außerdem die Sekundärporen der Gamonten nur ausnahmsweise in Ringform angeordnet, sondern meistens in einer unterschiedlich breiten Zone unterhalb der halsartigen Gehäuseverlängerung verteilt.

Zählungen von Sekundärporen an Individuen aus dem „Bottsand“ ergaben (Abb. 82), daß ihre Anzahl von der Gehäusegröße über weite Größenbereiche unabhängig war und erst besonders große Gehäuse eine höhere Anzahl von Sekundärporen besaßen. Dieser Zusammenhang galt, wenn auch in unterschiedlich starkem Maße, sowohl für die Population vom 17. Mai 1996 als auch für jene vom 10. April 1997. In der Population vom Mai 1996 besaßen die Gehäuse im Mittel 4,5 Sekundärporen, im darauffolgenden Jahr im April aber beinahe doppelt so viele (im Mittel 7,3 Sekundärporen). Die Untersuchungen ergaben ferner, daß die Gehäusegröße der Gamonten zum Zeitpunkt der Reproduktion in den beiden Jahren deutlich verschieden war. In der Population vom 17. Mai 1996 betrug sie im Mittel 478 μm , während am 10. April 1997 die mittlere Reproduktionsgröße nur bei 289 μm lag.

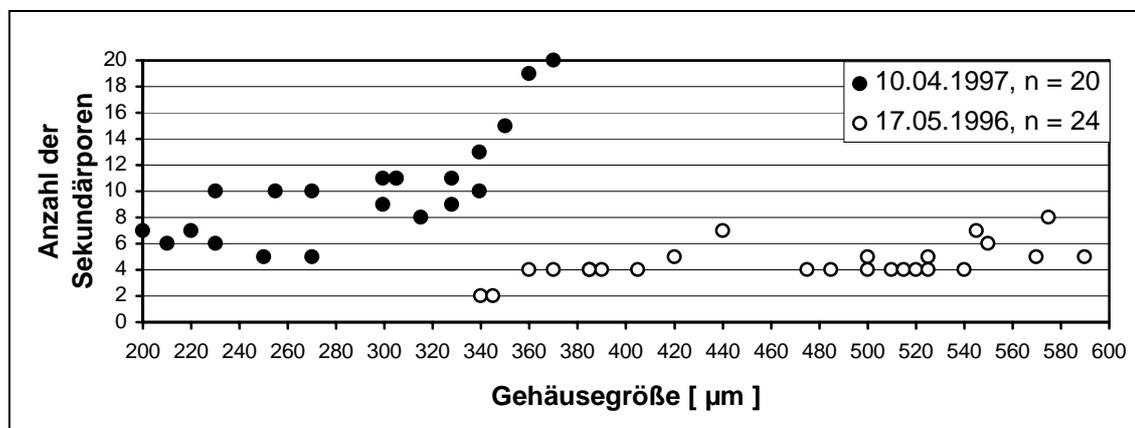


Abb. 82. *Ovammina opaca*. Anzahl von Sekundärporen in Abhängigkeit von der Gehäusegröße bei 24 Individuen vom 17. April 1996 und 20 Individuen vom 10. April 1997 von der Station S4 aus dem Untersuchungsgebiet „Bottsand“.

Im Inneren zweier Gamonten konnten im Labor am 1. April 1997 Gameten beobachtet werden. Im ersten Gamonten standen die Gameten offenbar kurz vor dem Abschluß der Gametogenese und besaßen noch keine Geißeln. Im zweiten Fall hatten einige Gameten das Muttergehäuse bereits verlassen und bewegten sich mit ihren beiden Geißeln fort. Begeißelte und unbegeißelte Gameten waren meist unregelmäßig kugelig bis schwach oval, manchmal auch birnenförmig und zwischen 1,5 µm und 2,5 µm groß. Die Geißellänge lag zwischen 5 µm und 8 µm.

***Ovammina* sp.**

Ebenso wie *Ovammina opaca* und *Micatuba flexilis* schrumpfen die Gehäuse bei Trocknung und werden dabei oft bis zur Unkenntlichkeit verformt. Auch bei dieser Art ist eine sichere Identifikation daher nur in Naßproben möglich.

Obwohl lebende Individuen, zu erkennen an dem durch die Gehäusewand weißlich bis gelblich durchscheinenden Protoplasten, über etwa zwei Wochen im Labor gehältert wurden, bildete keines von ihnen Pseudopodien. Wie bei *Ovammina opaca* war in der hinteren Gehäusehälfte bei allen studierten Individuen ein einzelner Zellkern vorhanden. Das Protoplasma enthielt häufig Detrituspartikel, in Ausnahmefällen auch ganz vereinzelt Diatomeenfrusteln. Aufgrund der oben genannten Gehäusemerkmale und der Besiedlung gänzlich anderer Biotope als jene von *Ovammina opaca*, handelt es sich meiner Meinung nach um eine eigene Art.

***Polysaccamina ipohalina* Scott 1976**

Erstnachweis für europäische Küstensalzwiesen außerhalb der Mittelmeerregion. Wahrscheinlich auch in anderen mitteleuropäischen Salzwiesen verbreitet.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit *Polysaccamina ipohalina* haben auch sehr selten vorkommende Gehäuseanomalien von *Jadammina macrescens* und *Balticamina pseudomacrescens*, bei denen bereits im Juvenilstadium der spiralige Bau aus unbekanntem Gründen aufgegeben wurde. Solche Gehäuse sind aber meist etwas kleiner. Außerdem besitzen sie viel regelmäßiger Kammern und ihre Aperturen behalten stets die artcharakteristischen Merkmale.

Psammospaera sp.

Bei Individuen, die auf festeren Substraten angeheftet sind, ist im Bereich der Anheftungsfläche das Gehäuse stets offen, es wird gewissermaßen eine „temporäre Apertur“ angelegt (Tafel V, Fig. 16, Seite 151), dessen Umriß von der Form der Anheftungsfläche abhängt und frei im Wurzelwerk vorkommenden Gehäusen fehlt. An solchen Stellen hat das Protoplasma direkten Kontakt mit der Unterlage. Diese in Größe und Form variable Apertur ist gewöhnlich nur zwischen 50 µm und 100 µm groß, erreicht aber auch etwa zwei Drittel des Gehäusedurchmessers (Tafel I, Fig. 11, Seite 143).

Die Analyse von Gehäusedurchmessern lebender Individuen an der Station P8 vom 17. November 1997 ergab (Abb. 83) eine mittlere Größe von 291 µm. Die wenigen gefunden leeren Gehäuse lagen ebenfalls in diesem Größenbereich.

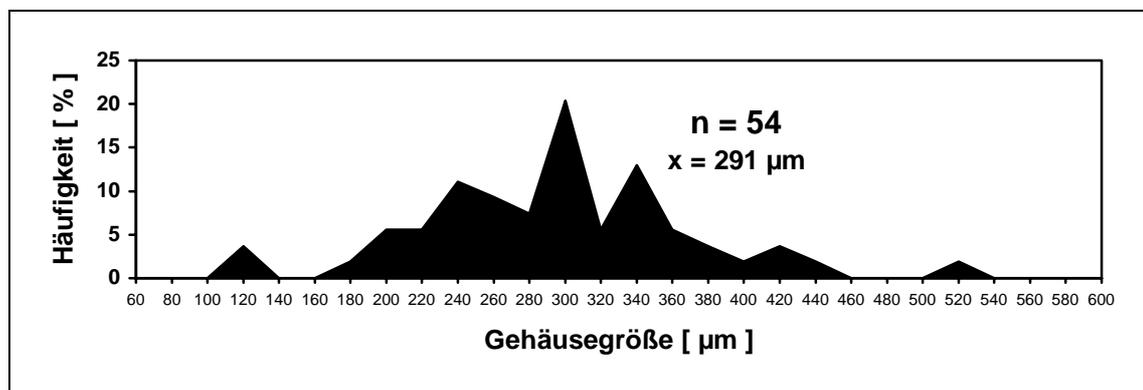


Abb. 83. *Psammospaera* sp. Gehäusegrößenverteilung von lebenden Individuen aus dem Untersuchungsgebiet „Bottsand“ an der Station P8 vom 17. November 1997.

Nach Ablösen von am Boden einer Kulturschale festgehefteten Individuen, schlossen diese, nachdem sie nun frei im Sediment lagen, innerhalb eines Tages ihr ursprüngliches „Fenster“ im Gehäuse. Auch der umgekehrte Vorgang, bei dem die Individuen ihr Gehäuse nach erneutem Anheften am Schalenboden an der Kontaktfläche wieder öffneten, konnte oft beobachtet werden.

Individuen, die in Kulturschalen gesetzt wurden, bildeten innerhalb einiger Minuten ein nur schwach verzweigtes Reticulopodiennetz, welches aus ganz wenigen aber oft auffallend langen und dünnen Pseudopodien bestand, die am Ende mitunter verzweigt waren. So entwickelte z.B. ein Individuum von nur 380 µm Durchmesser bis zu 5,7 mm lange Pseudopodien.

Das Protoplasma war meist orange bis orangebraun gefärbt. Es enthielt oft dunkelbraune Detrituspartikel und stets kleine, länglich spindelförmig aber auch oval geformte Kristalle, die im Mittel etwa 1,7 µm x 4,5 µm, in wenigen Ausnahmen aber auch nur halb so lang waren. In

jedem von 20 untersuchten Individuen befand sich ein kugelig bis ovaler Zellkern, der kleinste von ihnen maß 36 μm , der größte 57 μm .

In einer Kulturschale konnte am 26. August 1997 das plötzliche Auftreten von 14 sehr kleinen Individuen in der Umgebung eines einzeln gehälterten 510 μm großen Individuums beobachtet werden (das Einzelindividuum stammte aus einer Probe vom 31. Juli 1997). Der mittlere Durchmesser der Tochterzellen betrug 112 μm (Min. 102 μm , Max. 122 μm), die vorausgegangene Reproduktion lag offenbar schon mehrere Tage zurück. In der Gehäusewand des Mutterindividuums waren porenartige Öffnungen sichtbar, die sich vor allem in der Umgebung der „Apertur“ häuften, aber auch auf dem übrigen Gehäuse vorhanden waren. Es dürfte sich hierbei um sog. Sekundärporen handeln, die auch auf den Gehäusen mehrerer gut erhaltener toter Individuen in Proben aus dem Freiland vorhanden waren. Solche Sekundärporen wurden schon von anderen Autoren auch bei den ebenfalls monothalamen Sandschalern *Ovammina opaca* und *Cribrothalammina alba* gefunden. Sie werden bei diesen Arten erst im Zuge der Gametogenese gebildet (DAHLGREN 1962, GOLDSTEIN & BARKER 1990) und dienen dem Entlassen fertiger Gameten.

Es wirft sich nun die Frage auf, ob es sich bei den Tochterindividuen von *Psammosphaera* sp. um Schizonten oder um Agamonten handelte. Im ersten Fall wären die Tochterzellen aus einer Vielteilung hervorgegangen und die im Muttergehäuse (Schizont) vorhandenen Sekundärporen dienten hier also nicht dem Entlassen von Gameten, sondern sehr kleiner Tochterindividuen. Für diese Möglichkeit spricht, daß die beobachteten Tochterindividuen zum Zeitpunkt ihrer Entdeckung bereits zu groß waren, um aus viel kleineren Gameten während der kurzen Hälterungszeit hervorgegangen sein zu können. Im zweiten Fall wären die Tochterzellen aus Zygoten und damit aus Gameten hervorgegangen. Ein Indiz für diesen Fall ist die Existenz von Sekundärporen, sofern diese die gleiche Funktion besäßen wie jene von *Ovammina opaca* und *Cribrothalammina alba*. Die Entwicklung von Tochterindividuen aus Gameten müßte aber sehr schnell verlaufen sein, was jedoch schwer vorstellbar ist. Bildung und anschließendes Wachstum von Agamonten wurde allerdings noch nie im Labor beobachtet, vergleichende Daten zur Wachstumsrate fehlen daher. Die Tatsache, daß bei allen untersuchten Individuen stets nur ein einziger größerer Zellkern vorhanden war, unterstützt keine der beiden Hypothesen, da auch Schizonten einkernig sein können.

Wie schon bei *Arenoparrella mexicana*, ist auch bei *Psammosphaera* sp. auffällig, daß der Anteil toter Individuen an der Gesamtf fauna bemerkenswert niedrig war (nur 16,4 %, P8 17. November 1997, siehe Abb 26, Seite 39). Da im Gegensatz zu *Arenoparrella mexicana* bei *Psammosphaera* sp. die Gehäuse von lebenden und toten Individuen im gleichen

Größenbereich lagen, ist nicht das Reproduktionsverhalten für den hohen Lebendanteil verantwortlich, sondern die sehr geringe Erhaltungsfähigkeit der Gehäuse. Bei einigen im Labor gehälterten Individuen waren nur wenige Wochen nach deren Tod die Gehäuse bereits in unscheinbare Portionen zerfallen. Dies erklärt, warum die Sedimentproben nur gelegentlich gut erhaltenene Gehäuse toter Individuen enthielten.

Siphotrochammina lobata Saunders 1957

SCOTT & MEDIOLI (1980a) glaubten irrtümlich, daß es sich bei Gehäusen aus Neuschottland um mikrosphärische Individuen von *Trochammina inflata* handelte. Die zahlreich gefundenen mikrosphärischen *Trochammina inflata*-Gehäuse im Untersuchungsgebiet „Heden“ unterscheiden sich jedoch äußerlich nicht von den übrigen *Trochammina inflata*-Individuen mit viel größerem Proloculus. *Siphotrochammina lobata* ist also zurecht eine eigenständige Art und in keiner Weise mit *Trochammina inflata* verknüpft.

Tiphotrocha comprimata (Cushman & Brönnimann 1948)

Diese Art wurde nicht nur auf der Sedimentoberfläche lebend, sondern an der Station P3 17. November 1997 auch auf halbzersetzten *Bolboschoenus*-Blattscheiden siedelnd gefunden (Tafel VI, Fig. 7 und 8, Seite 153).

Triloculina oblonga (Montagu 1803)

Diese Art ist möglicherweise von mehreren Autoren nicht immer einwandfrei von der sehr ähnlichen *Quinqueloculina oblonga* und *Quinqueloculina lata* getrennt worden. Nach LOEBLICH & TAPPAN (1987) unterscheiden sich die Gattungen *Triloculina* und *Quinqueloculina* äußerlich nur durch die Gehäuseform und die Anzahl der maximal sichtbaren Kammern auf einer der beiden Gehäuseseiten (drei Kammern bei *Triloculina* und meistens fünf, seltener auch vier bei *Quinqueloculina*). Die Gehäuseform und das Längen-Breiten-Verhältnis von *Quinqueloculina oblonga* und *Triloculina oblonga* sind aber identisch.

HOFKER (1977) fand an der niederländischen Küste bei Texel viele lebende Individuen in den gleichen Salzwiesenzonen, in denen auch die „Halebüll“-Populationen vorkommen, er beschrieb seine Exemplare jedoch als *Quinqueloculina lata*. Es ist damit zu rechnen, daß auch

noch weitere in Europa vorkommende und als *Q. lata*- und *Q. oblonga* beschriebene Populationen eigentlich *Triloculina oblonga* angehören.

Von *Triloculina oblonga* konnten in zwei Fällen Tochterzellen beobachtet werden die aus vorangegangenen Vielteilungen stammten: In einer bengalrotfixierten 1 cm³-Teilprobe eines 5 x 5 cm-Probenquadrats vom 3. Mai 1996 aus der *Spartina*-Zone des Untersuchungsgebiets „Halebüll“ fand sich eine vollkommen unbeschädigte Brutcyste. Sie bestand aus dem nur leicht verfestigten, rein organischen Wattsediment und umhüllte damit zu zwei Drittel ein 435 µm langes mütterliches Gehäuse. In ihrem Inneren befanden sich insgesamt 101 Tochterindividuen im 2-Kammer-Stadium (Tafel II, Fig. 1, Seite 145), die sich im Bereich der Apertur des Mutterindividuums konzentrierten. Die Tochterzellen waren zwischen 40 µm und 49 µm groß (Mittelwert = 43,4 µm), ihre Proloculi hatten einen mittleren Durchmesser von 29,8 µm (Abb. 84).

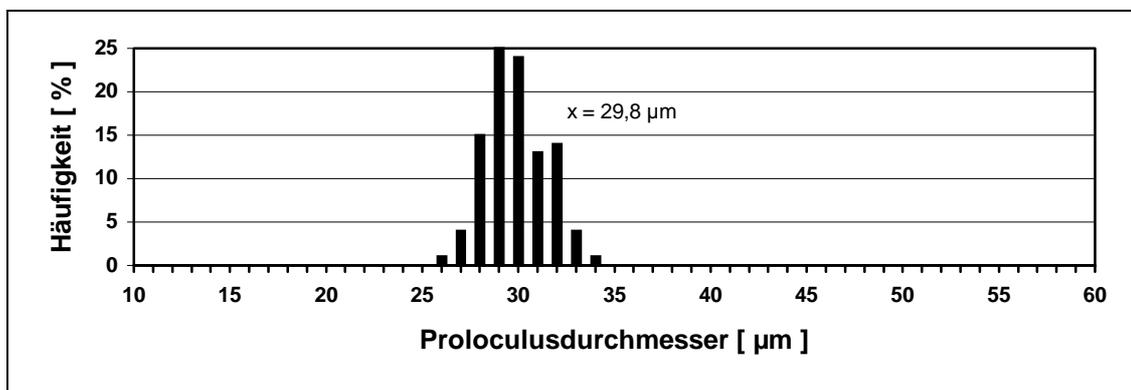


Abb. 84. *Triloculina oblonga*. Proloculusgrößen von 101 Tochterindividuen einer Vielteilung in einer bengalrotfixierten Probe (P2 vom 3. Mai 1996) aus dem Untersuchungsgebiet „Halebüll“.

Im zweiten Fall wurde am 18. August 1998 in einer im Thermokonstanzraum befindlichen Kulturschale lebende Tochterindividuen entdeckt, die sich auf dem Schalenboden aber auch lose in kleineren Detristusflocken auf einer Fläche von etwa 2 cm² lose verteilten. Die Sedimentprobe stammte aus dem Untersuchungsgebiet „Store Sjørup“ und wurde dort am 16. Juli 1998 aus einem in einer *Puccinellia*-Fläche liegenden Gezeitentümpel entnommen.

Die Mehrzahl der 52 Tochterzellen besaß zum Zeitpunkt ihrer Entdeckung bereits eine dritte und vierte Kammer, es gab aber auch noch Individuen im 2-Kammer-Stadium. Die Daten aus dieser Vielteilung sind in Tabelle 10, Seite 123 zusammengefaßt. Die Proloculi der Tochterzellen sind mit durchschnittlich 35,4 µm etwas größer als die der „Halebüll“-Vielteilung (Abb. 85, Seite 123), die Größe des Mutterindividuums betrug 232 µm und war damit nur etwa halb so groß wie jenes aus der bengalrotfixierten 1 cm³-Teilprobe. Der für

diese Art charakteristische und bei adulten Individuen gut sichtbare zweilappige Mündungszahn fehlt dem 2-Kammer-Stadium, er wird erst mit dem Bau der dritten Kammer angelegt (Tafel II, Fig. 2 a und b, Seite 145).

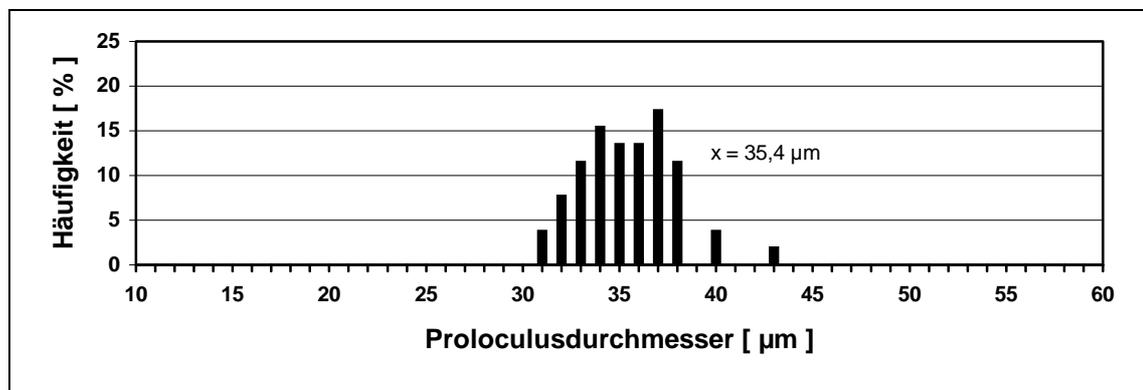


Abb. 85. *Triloculina oblonga*. Proloculusgrößen von 52 Tochterindividuen einer am 18. August 1998 im Labor entdeckten Vielteilung. Das Mutterindividuum stammte aus dem Untersuchungsgebiet „Store Sjørup“ und wurde dort am 16. Juli 1998 entnommen.

Versuche, den Klon für weitere Beobachtungen am Leben zu erhalten, scheiterten aber nach einer Woche mit dem plötzlichen Absterben der meisten Individuen.

Durch den erstmaligen Nachweis einer Vielteilung und der erst kürzlich beobachteten Bildung zweigeißliger Gameten bei *Triloculina oblonga* (GOLDSTEIN 1997) ist nun der Nachweis für einen Generationswechsel bei dieser Art erbracht. Unklar ist aber noch, ob es sich bei den gefundenen Tochterindividuen um Gamonten oder um Schizonten handelt.

Tab. 10. *Triloculina oblonga*. Daten zur im Labor stattgefundenen Vielteilung vom 18. August 1998.

	2-Kammer-Stadium	3-Kammer-Stadium	4-Kammer-Stadium
Anzahl	10	22	18
Minimalgröße	44 µm	70 µm	99 µm
Maximalgröße	57 µm	98 µm	130 µm
Mittelwert	55,7 µm	85,4 µm	114,7 µm
Standardabw.	7,4 µm	7,3 µm	8,9 µm

Trochammia inflata (Montagu 1808)

Messungen der Gehäusegrößen von „Bottsand“-Populationen zeigten Übereinstimmungen zwischen lebenden und toten Individuen; die Durchmesser der Lebendpopulation (P9 17. November 1997) verteilten sich überwiegend gleichmäßig auf die gesamte Bandbreite aller

Größenklassen (Abb. 86), mit Ausnahme einer leichten Anhäufung junger, 100 μm bis 120 μm großer Gehäuse. Der mittlere Gehäusedurchmesser betrug 302 μm .

Aus der *Puccinellia*-Zone der Salzwiese „Heden“ wurden am 22. Oktober 1997 mehrere lebende Individuen isoliert, von denen eines am 20. November 1997 bei Raumtemperatur im Labor in Gameten zerfiel, ein Vorgang der bei *Trochammina inflata* damit erstmalig beobachtet wurde. Die vollständig ausdifferenzierten und ungewöhnlich großen, etwa zitronenförmigen Gameten (minimal 3,5 μm x 5,5 μm und maximal 4,5 μm x 7 μm , Tafel II, Fig. 3, Seite 145) füllten alle Kammern des 465 μm großen mütterlichen Gehäuses (Proloculusdurchmesser 42 μm) aus. Es wurden keine Gameten außerhalb der Mutter beobachtet. Das Gametenplasma enthielt meist zwei, selten auch drei größere lichtbrechende Körperchen (0,5 μm bis 1 μm), die jeweils an einem der Zellpole angeordnet waren. Die beiden Geißeln waren durchschnittlich etwa 10 μm lang. Unter den Gameten waren auch einige junge viergeißelige Zygoten vorhanden, die sich von den zweigeißeligen Gameten sonst nicht unterschieden (Tafel II, Fig. 3, rechtes Individuum, Seite 145). Ein feinstes Netzwerk reticulopodialer Plasmastränge durchsetzte vollständig die Gametenmasse, offenbar Reste mütterlichen Protoplasmas, welches für Transport und Verteilung der Gameten verantwortlich sein könnte.

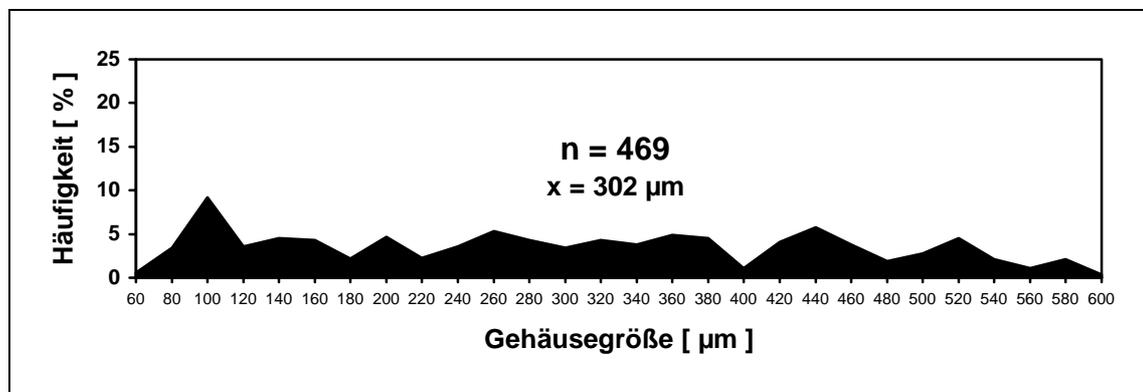


Abb. 86. *Trochammina inflata*. Gehäusegrößenverteilung von lebenden Individuen aus dem Untersuchungsgebiet „Bottsand“ an der Station P9 vom 17. November 1997.

Auch in einem weiteren Fall konnten in einem Gamontengehäuse (560 μm , Proloculusdurchmesser 31 μm) zahlreiche Gameten beobachtet werden. Der Gamont stammte aus einer endgrabennahen *Festuca*-Fläche des „Bottsand“ (nahe der Station P1 vom 6. Juni 1998), die Gametenbildung fand im Labor am 13. Juni 1997, 18 Tage nach der Probenentnahme statt. Die Bildung der Gameten befand sich hier aber offenbar in einem früheren Stadium. Die Mehrzahl der etwa 3,5 μm x 5 μm großen Gameten waren unbegeißelt, ein feines die Gametenmasse durchsetzendes Pseudopodiennetz war hier nicht vorhanden.

Abweichend war auch die rübenförmige Gestalt der Gameten (Tafel II, Fig. 4, Seite 145) und die gemeinsame Lage der beiden lichtbrechenden Einschlüsse am breiteren Zellvorderende sowie die mit 15 μm bis 20 μm etwa doppelt so langen Geißeln.

In der *Puccinellia*-Zone des Untersuchungsgebiets „Heden“ wurden erstmals neben megalosphärischen auch viele mikrosphärische Individuen gefunden, die sich außer im Proloculusdurchmesser und in der Gesamtkammerzahl äußerlich nicht von den megalosphärischen Individuen unterscheiden lassen. Mikrosphärische Individuen der Größenklasse 350 μm bis 375 μm (Abb. 87) besitzen dabei mit im Mittel 20 Kammern fünf Kammern mehr als megalosphärische Gehäuse des gleichen Größenbereichs mit durchschnittlich 15 Kammern.

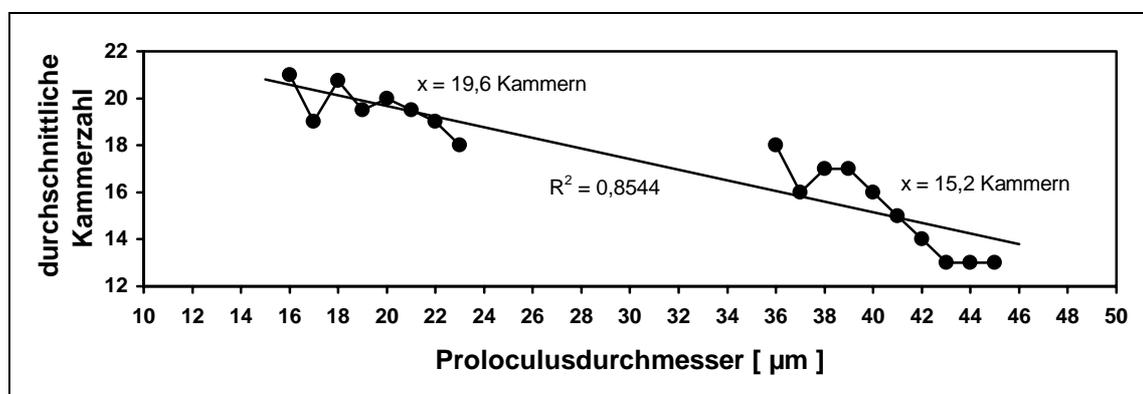


Abb. 87. *Trochammina inflata*. Anzahl der Kammern in Abhängigkeit vom Durchmesser des Proloculus. Die für die Zählungen und Messungen zur Verfügung stehenden 25 Individuen wurden im Untersuchungsgebiet „Heden“ am 8. Oktober 1998 entnommen und lagen im Größenbereich zwischen 350 μm und 375 μm .

Trochamminita irregularis Cushman & Brönnimann 1948

Mit diesem Erstnachweis an europäischen Küsten ist ein weiteres, in gemäßigter Klimazone gelegenes Vorkommen bekannt. Vermutlich ist auch diese Art in Salzwiesen Mitteleuropas häufiger als bislang angenommen. Ihre Identifikation ist besonders bei jungen Individuen schwierig, da die typisch irreguläre Anordnung der Kammern noch fehlt (Tafel VI, Fig. 12, Seite 153). Solche Gehäuse können leicht mit *Haplophragmoides manilaensis* verwechselt werden, ihnen fehlt aber stets die nierenförmige interiomarginale Apertur und die Kammerwände sind etwas dünner und wirken daher zarter. Im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ wurden auch größere Gehäuse gefunden, deren Kammern nicht irregulär angeordnet waren. Solche Gehäuse wurden bislang der Art *Trochamminita salsa* zugeschrieben; es mehren sich aber die Hinweise, daß die Variabilität von *Trochamminita*

irregularis auch solche Formen mit einschließt und daher beide Arten synonym sind (HAYWARD & HOLLIS 1994).

4.11 Systematik, Morphologie und Vorkommen der Arten

Die folgenden Angaben zum geographischen Vorkommen wurden MURRAY (1991) entnommen und in Kürze wiedergegeben. Autoren werden nur genannt, wenn entsprechende Arbeiten zur Foraminiferenverbereitung nach 1990 erschienen, bei MURRAY (1991) fehlten oder es sich um wichtige Verbreitungsangaben für europäische Küsten handelt. Die systematische Großeinteilung der alphabetisch geordneten Arten wurde unter Verwendung der Arbeiten von LOEBLICH & TAPPAN (1988, 1992) den morphologischen Beschreibungen jeweils vorangestellt.

Ammotium salsum (Cushman & Brönnimann 1948)

Ordnung: Lituolida Lankester, 1885
 Überfamilie: Lituolacea Haeckel, 1894
 Familie: Lituolidae de Blainville, 1827
 Unterfamilie: Ammomarginulininae Podobina, 1978
 Gattung: *Ammotium* Loeblich & Tappan, 1953

Morphologie: Gehäuse frei (nicht an Substrate geheftet) und seitlich komprimiert. Älterer Gehäuseteil in wenigen Umgängen planspiral und evolut, jüngerer uniserial und an Breite oft zunehmend. Die Kammergrenzen sind in der Regel nicht oder nur andeutungsweise sichtbar. Sie verlaufen schräg über den uniserialen Gehäuseabschnitt, die Kammern sind daher rückwärts zum spiraligen Gehäuseteil hin gerichtet. Gehäusewand dick und dicht mit oft sehr groben Mineralpartikeln agglutiniert (durch Glimmer dunkel punktiert, Tafel IV, Fig. 1 und 2, Seite 149). Apertur einfach und rundlich, auf dem schmaler werdenden Ende der jüngsten Kammer gelegen. Größtes lebend gefundenes Individuum 730 µm.

Vorkommen: Weit verbreitete Flachwasserart in Brackwasserlebensräumen, wie schmalen Buchten, Ästuaren, Watten, Lagunen und, seltener, auch meernahen Salzwiesenabschnitten. Hauptsächlich an der Ostküste Nordamerikas von New Brunswick bis in den Golf von Texas nachgewiesen, z. B. Neuschottland, Chezzetcook Inlet; Massachusetts, Great Marshes (DE RIJK 1995, DE RIJK & TROELSTRA 1997); Georgia, St. Catherines Island (GOLDSTEIN, WATKINS, KUHN 1995; GOLDSTEIN & WATKINS, 1998); Texas, San Antonio Area. Nördlichster Nachweis an der Westküste Nordamerikas im Frasier River-Delta (JONASSON & PATTERSON 1992) und bei Nanaimo (OZARKO, PATTERSON & WILLIAMS 1997), beides British

Columbia.; Mexico, Laguna de Tamiahua; Puerto Rico, Mayagüez Bay. Südlichster Nachweis an der südamerikanischen Atlantikküste bei Guaratuba (SCOTT, SCHNACK, FERRERO, ESPINOSA & BARBOSA 1990) und in der Lagoa de Tramandai, beides Brasilien; Australien, Gippsland; An der Atlantikküste Afrikas im Senegal (Casamance Estuary) und von Mauretanien (Cape Timiris) bis an die Elfenbeinküste zur Ebrie Lagoon (DEBENAY 1990); Südafrika, St Lucia; Europa: Italien, Golfo di Panzano (HOHENEGGER, PILLER & BAAL 1989); Deutschland, Schleimündung (ROTTGART 1952) und „Bottsand“-Lagune (LUTZE 1968a). Erst kürzlich auch in verschiedenen Lokalitäten an der norwegischen, schwedischen und dänischen Küste gefunden (ALVE & MURRAY 1999).

Arenoparrella mexicana (Kornfeld 1931)

Ordnung: Trochamminida Saidova, 1981
 Überfamilie: Trochamminacea Delage & Herouard, 1877
 Familie: Trochamminidae Schwager, 1877
 Unterfamilie: Arenoparrellinae Saidova, 1981
 Gattung: *Arenoparrella* Andersen, 1951

Morphologie: Gehäuse mehrkammerig, frei und flach trochospiral. Die jüngste Kammer ist auf der Spiralseite oft weißlich gefärbt, während das übrige Gehäuse gewöhnlich kräftig rost- bis rötlichbraun oder kastanienbraun ist (Tafel IV, Fig. 3 und 4, Seite 149). Der Nabel ist meist geschlossen und selten offen, dann aber nur sehr eng und unscheinbar. Die Suturen verlaufen auf der Spiralseite meist gerade, auf der Umbilikalseite sind sie jedoch schwach zur nächstjüngeren Kammer hin gebogen. Apertur in Form eines meist leicht kommaförmig gebogenen, breiteren interiomarginalen Schlitzes an der Basis der jüngsten Kammer. Dieser verläuft zunächst entlang der Äquatorialebene des Gehäuses und biegt dann, dabei gelegentlich schmaler werdend, zur Umbilikalseite hin um (Tafel I, Fig. 2 a, e und f, Seite 143). Es kommen aber auch anders gebogene Mündungsöffnungen vor (Tafel I, Fig. 2 b, c und g, Seite 143). Zusätzlich zur interiomarginalen Apertur kommen meist zwei, gelegentlich bis vier sekundäre, rundlich bis nierenförmige areale Mündungsöffnungen hinzu. Diese zusätzlichen Aperturen sind meist in einer gebogenen Reihe, selten in einer geraden Linie angeordnet (Tafel I, Fig. 2 d bis g, Seite 143). Größtes lebend gefundenes Individuum 474 µm.

Vorkommen: Euryhaline Art, beschränkt auf Küstensalzwiesen und vor allem Mangroven und nur selten in offenen Wattflächen. Vor allem an der nordamerikanischen Küste und im Golf von Mexico häufiger: z.B. New Brunswick, Prince Edward Island; Massachusetts, Great Marshes (DE RIJK & TROELSTRA 1997); New York, Long Island (STEINECK & BERGSTEIN

1979); South Carolina, Winyah Bay; Georgia, St. Catherines Island (GOLDSTEIN & WATKINS 1998); Alabama, Mississippi Sound; Texas, Galveston Bay; Kalifornien, Mission Bay. An der Ost- und Nordwestküste Südamerikas: Kolumbien, Cartagena (BOLTOVSKOY & HINCAPIE DE MARTINEZ 1983); Ecuador, Guayaquil; Brasilien, Guaratuba und Acupe (SCOTT, SCHNACK, FERRERO, ESPINOSA & BARBOSA 1990). Norwestafrika: vom Senegal bis zur Elfenbeinküste (DEBENAY 1990); Südafrika: St. Lucia. Einziges Vorkommen im Westpazifik am Labuk estuary, Borneo. In Europa bisher lediglich zwei Nachweise, zum einen an der südfranzösischen Atlantikküste im Bassin d'Arcachon (LE CAMPION 1970) und in einem Gezeitentümpel am Golf von Trieste (HOHENEGGER, PILLER & BAAL 1989). In diesen beiden Untersuchungsgebieten siedelte die Art nur in einer sehr geringen Dichte von maximal sechs Ind. / 10 cm³, bzw unter einem Ind. / 10 cm³.

Im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ ist *Arenoparrella mexicana* auf nur wenigen Metern in der Hohlkehle des nördlichen Endgrabenabschnitt häufig (punktuell dort in sehr hoher Individuendichte nachgewiesen, > 5200 Ind./10 cm³, Abb. 27, Seite 39). Seltener siedelte sie in den direkt angrenzenden *Festuca rubra*-Flächen. Der Nachweis im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ ist der erste für mittel- und nordeuropäische Küsten.

Balticamina pseudomacrescens Brönnimann, Lutze & Whittaker 1989

Ordnung: Trochamminida Saidova, 1981
 Überfamilie: Trochamminacea Schwager, 1877
 Familie: Trochamminidae Schwager, 1877
 Unterfamilie: Trochammininae Schwager, 1877
 Gattung: *Balticamina* Brönnimann, Lutze & Whittaker, 1989

Morphologie: Gehäuse frei, mehrkammerig und sehr flach trochospiral (Tafel IV, Fig. 7 und 8, Seite 149). Ein Nabel ist stets vorhanden, er ist auffallend breit und tief. Kammerseiten auf der Spiralseite flach, umbilikalseitig aber gewölbt. Kammern nur wenig höher als breit. Die am Gehäuserand deutlich eingesenkten Suturen verlaufen gerade. Die sehr schmale und lange, schlitzförmige Apertur zieht von der Spiralseite bis weit auf die Umbilikalseite. Sekundäre Aperturen in Poren form sind auf der Umbilikalseite oft vorhanden, sie münden in den Nabelraum, und liegen zwischen charakteristischen, dachartig hervorspringenden Flügeln (Tafel IV, Fig. 9, Seite 149). Diese Flügel sind zur Windungsachse des Gehäuse gerichtete Verlängerungen einer flachen wulstartigen Lippe, die die schmale interiomarginale Apertur umgibt. Größtes lebend gefundenes Individuum 729 µm.

Vorkommen: Zusammen mit *Jadammina macrescens* und *Trochammina inflata* häufig vorkommender Sandschaler landnaher Salzwiesenabschnitte, überwiegend in gemäßigten

Klimazonen der Erde. Nachweise vor allem von der Atlantik- und selten von der Pazifikküste Nordamerikas (DE RIJK & TROELSTRA 1997, WILLIAMS 1999), aber auch an der Ostküste Südamerikas von Südbrasilien bis Feuerland (SCOTT, SCHNACK, FERRERO, ESPINOSA & BARBOSA 1990, als *Trochammina macrescens* forma *macrescens*). An europäischen Küsten neben dem Vorkommen in der „Bottsand“-Lagune kürzlich auch südlich des Oslofjords nachgewiesen (ALVE & MURRAY 1999).

Balticammina pseudomacrescens wurde im Verlauf vorliegender Arbeit auch in den Untersuchungsgebieten „Heden“ (Oktober 1997) und „Halebüll“ (im letzteren im landnächsten Bereich der *Festuca*-Zone) und damit erstmalig an der schwedischen Küste und im Gebiet der Deutschen Bucht nachgewiesen. Im „Bottsand“ wurden nur wenige lebende Individuen am Endgrabenufer gefunden, höhere Siedlungsdichten konnten lediglich in einer kleinen *Plantago maritima*-Fläche am Südostrand der Lagune (53 Ind./10 cm³, P11 17. November 1997) ermittelt werden.

Cornuspira involvens (Reuss 1850)

Ordnung: Miliolida Lankester, 1885
 Überfamilie: Cornuspiracea Schulze, 1854
 Familie: Cornuspiridae Schulze, 1854
 Unterfamilie: Cornuspirinae Schulze, 1854
 Gattung: *Cornuspira* Schulze, 1854

Morphologie: Gehäuse frei, planspiral und evolut, insgesamt flach scheibenförmig. Das Gehäuse dieser relativ kleinen Art besteht aus nur zwei Kammern. Dem kugeligen Proloculus folgt eine röhrenförmige, planspiral gewundene und ungeteilte zweite Kammer, die gelegentlich mit mehr oder weniger deutlichen Wachstumslinien versehen ist. Größtes lebend gefundenes Individuum 173 µm.

Vorkommen: Auf allen Sedimenttypen fast weltweit verbreitete Flachwasserart, meist in geringeren Siedlungsdichten und vorwiegend auf Wattflächen und Lagunen siedelnd. Neben zahlreichen Funden an mehreren europäischen Küsten auch an der Atlantik- und Pazifikküste Nordamerikas, sowie vereinzelt bei Neuseeland und Nordwestafrika (Senegal bis Elfenbeinküste) nachgewiesen. Europa: Frankreich, Arcachon; Belgien, gesamte Küste, dort aber nur in geringer Siedlungsdichte; in mehreren englischen Küstengebieten, z.B. Dovey estuary, Hamble estuary (ALVE & MURRAY 1994) und in der Llandanwg-Lagune in Nord-Wales, dort sogar bis zu 30 % der Gesamtfaua ausmachend; in Wattgebieten der holländischen Küste, aber nur leere Gehäuse; in der westlichen Ostsee wurde zwischen dem

Gabelsflach und Langeland bisher nur ein totes Individuum auf einer Rotalge gefunden (RHUMBLER 1936).

In der *Salicornia/Spartina*-Zone im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ wurden nur wenige lebende und kleine Exemplare gefunden. Im „Bottsand“ wurde diese Art bislang nur in einer Probe (P9 17. November 1997) nachgewiesen, die aus einer unmittelbar an das Endgrabenufer angrenzende *Festuca*-Fläche stammte. Die Siedlungsdichte war dort jedoch relativ hoch (etwa 70 Ind./ 10 cm³, siehe auch Abb. 25, Seite 39). Mit dem Fund dieser Art im „Bottsand“ gelang auch der erste Nachweis einer Lebendpopulation im Ostseeraum.

Elphidium williamsoni Haynes 1973

Ordnung: Rotaliida Lankester, 1885
 Überfamilie: Rotaliaceae Ehrenberg, 1839
 Familie: Elphidiidae Galloway, 1933
 Unterfamilie: Elphidiinae Galloway, 1933
 Gattung: *Elphidium* de Montfort, 1808

Morphologie: Gehäuse frei, mehrkammerig planspiral und involut (Tafel III, Abb. 1 und 2, Seite 147). Die kalkschalige Wand ist mit feinen Poren durchsetzt. Auf den Lateralseiten sind zahlreiche und deutliche Septalbrücken vorhanden, in den Suturen verläuft ein Kanalsystem. Multiple areale Apertur in Form einer Reihe kleiner kreisrunder Öffnungen, die in der Nähe der Basis der Endkammer liegen. Durch den Besitz endosymbiontischer Diatomeenchloroplasten (LOPEZ 1979, KNIGHT & MANTOURA 1985) sind lebende Individuen meist dunkeloliv, gelegentlich auch bräunlich gefärbt. Größtes im Freiland gefundenes Individuum 595 µm, im Labor ein 704 µm großes Individuum.

Vorkommen: Verbreitete Brackwasserart überwiegend gemäßigter Breiten, aufgrund ihres Lichtbedarfs beschränkt auf flache Bereiche von Küstenbiotopen wie Wattflächen, Lagunen, Ästuaren und oft auch in meernahen Salzwiesenabschnitten. Fehlt an den Küsten des indischen und pazifischen Ozeans (Ausnahme: Südspitze Australiens, Gippsland). Im Gebiet des Atlantischen Ozeans an der nördlichen Ostküste Nordamerikas, z. B. Neuschottland, Chezzetcook inlet; New York, Long Island (STEINECK & BERGSTEIN 1979). Auch an allen Küsten Neuseelands (HAYWARD & HOLLIS 1994). Neben einem weiträumigen Vorkommen mit geringer Siedlungsdichte an der nordwestafrikanischen Küste vom Senegal bis zur Elfenbeinküste (DEBENAY 1990) und einigen Fundorten an der argentinischen Küste (z. B. Puerto Deseado), sind zahlreiche Nachweise vor allem aus europäischen Küstengebieten bekannt: England, z. B. Dovey Estuary (HAYNES & DOBSON 1969), Hamble Estuary (ALVE & MURRAY 1994). Niederlande: z. B. Westerschede und Texel. Frankreich: z.B. Bassin

d'Arcachon und Gironde. In der jüngsten Studie von ALVE & MURRAY (1999) wurde gezeigt, daß *Elphidium williamsoni* auch im Uferbereich der Skagerrak-, Kattegat-, und Limfjordküsten überall häufig ist. Im Gebiet der Deutschen Bucht: Dollart-Ems-Ästuar (REINÖHL-KOMPA 1985), Langeoog (HAAKE 1962), Jadebusen (RICHTER 1964a) und Elbe-Ästuar (WANG 1983).

Im „Bottsand“ mit hohen Siedlungsdichten nur in der eigentlichen Lagune und dort besonders im flachen Wasser oberhalb 20 cm Wassertiefe. In sehr geringer Dichte kam *Elphidium williamsoni* auch im Eingangsbereich und im mittleren Abschnitt des Endgrabens vor. In der Salzwiese „Halebüll“ gab es in der *Salicornia/Spartina*-Zone eine kleinere Population, in hohen Individuenzahlen konnte *Elphidium williamsoni* kurzfristig auch in der *Puccinellia*-Zone nachgewiesen werden (siehe Seite 31 und 32).

***Haplophragmoides manilaensis* Andersen 1953**

Ordnung: Lituolida Lankester, 1885
 Überfamilie: Lituolacea de Blainville, 1827
 Familie: Haplophragmoididae Maync, 1952
 Gattung: *Haplophragmoides* Cushman, 1910

Morphologie: Gehäuse mehrkammerig planspiral und involut, der Nabel ist klein und unscheinbar. Im jüngsten Umgang des „Bottsand“-Materials sind meist fünf bis sechs Kammern sichtbar, die Suturen verlaufen gerade und sind am Gehäuserand tief eingesenkt (Tafel IV, Fig. 10 und 11, Seite 149). Die interiomarginale Apertur liegt in der Äquatorialebene und hat die Form eines kurzen aber meist breiten, nierenförmigen Schlitzes. Größtes lebend gefundenes Exemplar 467 µm.

Vorkommen: In oberen, landnahen Salzwiesenabschnitten vor allem an der Atlantikküste Nordamerikas (z.B. DE RIJK & TROELSTRA 1997), seltener an der Pazifikküste Nordamerikas (z.B. JONASSON & PATTERSON 1992). Weitere Fundortangaben siehe unter *Haplophragmoides wilberti*.

Im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ wurde dieser Sandschaler nicht nachgewiesen. Im „Bottsand“ ist er häufig, in höheren Zahlen aber nur in den *Festuca*-Flächen die unmittelbar an das Endgrabenufer angrenzen sowie im Sediment der Brandungshohlkehle. In „Store Sjørup“ gab es ihn in *Plantago maritima*-Flächen und im Untersuchungsgebiet „Heden“ in der *Puccinellia*- und *Festuca*-Zone.

Haplophragmoides wilberti Andersen 1953

Ordnung: Lituolida Lankester, 1885
 Überfamilie: Lituolacea de Blainville, 1827
 Familie: Haplophragmoididae Maync, 1952
 Gattung: *Haplophragmoides* Cushman, 1910

Morphologie: Relativ flaches, planspirales und meist involutes mehrkammeriges Gehäuse. Bei größeren Individuen kann der letzte Umgang aber auch schwach evolut sein. Die Gehäusewand ist dünner als bei *Haplophragmoides manilaensis*, überwiegend dunkelbraun und aufgrund feinerer Mineralpartikel von glatterer, aber nur schwach glänzender Oberfläche. Ein Nabel ist vorhanden, er ist aber oft klein und undeutlich. Suturen gelegentlich gebogen, im älteren Gehäuseabschnitt eher schwach, sonst stärker, zuweilen auch S-förmig geschwungen. Der Gehäuserand ist im Bereich der Septen nicht oder sehr schwach eingebuchtet, nur in Ausnahmefällen bei größeren Gehäusen deutlich eingesenkt (Tafel IV, Fig. 12 und 13, Seite 149). Im jüngsten Umgang sind 8 bis 10 Kammern vorhanden. Die interiomarginale Apertur in Form eines breiteren, manchmal fast nierenförmigen Schlitzes, liegt in der Äquatorialebene, ihr Oberrand ist mit einer deutlichen Lippe begrenzt. Die oft dunkle Stirnfläche der jüngsten Kammer ist meist auffallend flach und nur selten leicht konvex vorgewölbt, ihre meist helleren Seitenränder sind wulstartig erhoben. Größtes lebend gefundenes Individuum 544 µm.

Vorkommen: Gelegentlich zusammen mit *Haplophragmoides manilaensis* in landnahen Salzwiesenabschnitten vor allem an der Atlantikküste Nordamerikas, seltener an der Pazifikküste Nordamerikas (z.B. WILLIAMS 1999) aber auch an der Atlantikküste Südamerikas vorkommend (Südbrasilien, SCOTT, SCHNACK, FERRERO ESPINOSA & BARBOSA 1990). Neben ihrem Erstnachweis in Mangrove-Sümpfen Trinidads (TODD & BRÖNNIMANN 1957) und einem Vorkommen an der nordwestafrikanische Küste vom Senegal bis zur Elfenbeinküste (DEBENAY 1990) auch an mehreren Stellen der Küste Neuseelands nachgewiesen (HAYWARD & HOLLIS 1994). Europa: Atlantikküste Südfrankreichs (PUJOS 1984), Niederlande (HOFKER 1977) und an norwegischen, schwedischen und dänischen Küsten des Skagerrak und Kattegat (ALVE & MURRAY 1999).

Aufgrund von Schwierigkeiten bei der Abtrennung gegenüber der ebenfalls häufigen *Haplophragmoides manilaensis* bleibt es gelegentlich unsicher, um welche der beiden Arten sich in den Literaturbeispielen tatsächlich handelt.

Haplophragmoides wilberti wurde nur im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ nachgewiesen (beschränkt auf das Endgrabenufer). Nur selten wurden lebende Individuen gefunden und auch die Zahlen leerer Gehäuse waren gering (< 5 Ind./10 cm³).

Jadammina macrescens (Brady 1870)

Ordnung: Trochamminida Saidova, 1981
 Überfamilie: Trochamminacea Schwager, 1877
 Familie: Trochamminidae Schwager, 1877
 Unterfamilie: Jadammininae Saidova, 1981
 Gattung: *Jadammina* Bartenstein & Brand, 1938

Morphologie: Gehäuse frei, mehrkammerig, sehr flach und niedrig trochospiral. Der Nabel auf der Umbilikalseite ist klein und unscheinbar (Tafel V, Fig. 1 und 2, Seite 151). Die jüngeren Kammern sind auf der Umbilikalseite meist deutlich breiter als hoch. Suturen sind im Gegensatz zu *Balticammina pseudomacrescens* nur schwach eingesenkt, sie verlaufen meist gerade, manchmal aber auch leicht gebogen. Die Gehäusewand ist mit feinen Quarzpartikeln agglutiniert. Neben der primären Apertur, die als ein kurzer, nierenförmiger interiomarginaler Schlitz in der Äquatorebene liegt, existieren auch zusätzliche areale Aperturen. Sie kommen in Ein- oder Mehrzahl vor und durchbrechen in Form rundlicher Öffnungen die ebene Endkammerstirnfläche. Jede dieser porenartigen Sekundäröffnungen ist mit einer hervorspringenden Lippe umgeben. Größtes lebend gefundenes Individuum 594 µm.

Vorkommen: Extrem euryhaline und häufige Art, oft zusammen mit *Trochammina inflata*, *Miliammina fusca* und *Balticammina pseudomacrescens* in landnahen Abschnitten von Salzwiesen, aber auch auf Wattflächen. Meist in gemäßigten Klimazonen der Erde, vor allem an der Atlantik- und Pazifikküste Nordamerikas und Europas. An den Küsten des nordamerikanischen Kontinents südlich nur bis zum Mississippi. Aus tropischen und subtropischen Regionen sind wenige Nachweise meist kleinerer Populationen bekannt. Südamerika: Ostküste von Südbrasilien bis Südargentinien (SCOTT, SCHNACK, FERRERO, ESPINOSA & BARBOSA 1990); Neuseeland (HAYWARD & HOLLIS 1994); Nordwestafrika, vom Senegal bis zur Elfenbeinküste (DEBENAY 1990); Taiwan. In vielen Salzwiesen mitteleuropäischer Küsten, aber auch des Mittelmeeres, dort aber nicht überall häufig.

Im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ kam *Jadammina macrescens* in der *Suaeda/Puccinellia*-Zone, vor allem aber in der *Festuca*-Zone vor. Im „Bottsand“ wurden fast nur leere Gehäuse gefunden, die sich auf die Brandungshohlkehle des Endgrabenufers und die direkt angrenzende *Festuca*-Fläche beschränkten. Auch im Untersuchungsgebiet „Heden“ war *Jadammina macrescens* in den landnahen Salzwiesenabschnitten überall häufig.

Labrospira jeffreysii (Williamson 1858)

Ordnung: Lituolida Lankester, 1885
 Überfamilie: Lituolacea de Blainville, 1827
 Familie: Haplophragmoididae Maync, 1952
 Gattung: *Labrospira* Cushmann, 1910

Morphologie: Gehäuse frei, mehrkammerig, planspiral und in den jüngeren Umgängen unvollständig involut. Gehäusewand dick, schwach glänzend und meistens sandfarben (Tafel V, Fig. 3, Seite 151). Suturen besonders zwischen den jüngeren Kammern vom Nabel zur Peripherie oft S-förmig gebogen. Größere Gehäuse besitzen im letzten Umgang 10 bis 11 Kammern. Die interioareale Apertur liegt als sehr schmaler und schwach gebogener Schlitz wenig oberhalb der Basis der Stirnfläche, ihr oberer Rand ist mit einer dünnen Lippe versehen, die am Unterrand oft nur sehr undeutlich ist. Größtes lebend gefundenes Individuum 627 µm.

Vorkommen: Weltweit verbreitet in Schelfgebieten in Tiefen zwischen einem und 100 Metern, aber nur selten häufig. In mehreren Gebieten der Antarktisregion nachgewiesen. In Europa im Mittelmeer (Golf von Triest, 14,5 m, HOHENEGGER, PILLER & BAAL 1993), in der Irischen See, im Englischen Kanal (48 m bis 95m Tiefe), im Atlantik vor Portugal, im Skagerrak und Gullmarfjord und in der westlichen Ostsee im Arkonabecken, sowie nordwestlich vor Bornholm und in der südlichen Ostsee (BRODNIWICZ 1965).

Im „Bottsand“ wurden nur wenige lebende Individuen gefunden (< 3 Ind. / 10 cm³), deren Vorkommen sich ausschließlich auf die meist duchnäbsten *Bolboschoenus*-Flächen des nördlichen Endgrabenzuflusses beschränkte (P3 17. November 1997). *Labrospira jeffreysii* wurde hiermit erstmalig in Küstensalzwiesen nachgewiesen.

Micatuba flexilis (Höglund 1947)

Ordnung: Allogromiida Hartog in Harmer & Shipley, 1906
 Familie: Allogromiidae Rhumbler, 1904
 Unterfamilie: Argillotubinae Avnimelech, 1952
 Gattung: *Micatuba* Avnimelech, 1952

Morphologie: Gehäuse einkammerig und frei, in Form einer dünnen und langgestreckten, meist schwach gebogenen Röhre, die zum jüngeren Teil hin an Breite nur schwach zunimmt (Tafel V, Fig. 5, Seite 151). Am breiteren Gehäusende liegt eine einzelne runde Apertur. Die Gehäuseoberfläche ist mit sehr flachen Glimmerplättchen dicht agglutiniert, welche schuppen- oder schindelartig übereinander liegen und mit ihrem proximalen Ende in die weiche organische Gehäusewand eintauchen und so mehrere übereinandergeschichtete Lagen bilden

(Tafel V, Fig. 6, Seite 151). Im Wasser befindliche Gehäuse glänzen im Auflicht silbermetallisch, getrocknete Exemplare hingegen sind ohne diesen Glanz und meist weiß gefärbt. Größtes lebend gefundenes Individuum 1767 µm, größtes totes Individuum 1651 µm. Vorkommen: Bisher nur zwei Vorkommen bekannt: Im Weichboden des südschwedischen Gullmarfjords aus 7 bis 109 Metern Tiefe (HÖGLUND 1947, als *Bathysiphon flexilis*) und aus dem Küstengrundwasser mehrerer Uferabschnitte der bulgarischen Schwarzmeerküste, zwischen 1 und 12 Metern (VALKANOVA 1964, als *Rhabdogromia flexilis*).

Im Rahmen vorliegender Arbeit wurde *Micatuba flexilis* in allen Untersuchungsgebieten gefunden, sein Vorkommen blieb fast ausschließlich auf die landnächsten *Festuca*-Abschnitten beschränkt. Nur im „Bottsand“ besiedelte *Micatuba flexilis* das Sediment des mit *Bolboschoenus maritimus* bewachsenen Abflußgrabens der den „großen Tümpel“ entwässert, hier wurden zugleich die größten Gehäuse gefunden. Die höchste Siedlungsdichte wurde in einer *Festuca*-Fläche am Endgrabenende ermittelt (P9 17. November 1997).

Miliammina fusca (Brady 1870)

Ordnung: Lituolida Lankester, 1885
 Überfamilie: Rzehakinacea Cushmann, 1933
 Familie: Rzehakinidae Cushmann, 1933
 Gattung: *Miliammina* Heron-Allen & Earland, 1930

Morphologie: Gehäuse frei, mehrkammerig länglich oval (weizenkornähnlich) mit miliolid quinqueloculinem Bau (Tafel V, Fig. 7 und 8, Seite 151). Gehäusewand relativ dick, rauh und mit Quarzpartikeln unterschiedlicher Größe agglutiniert. Die Apertur ist rund bis halbmondförmig, in sie hinein ragt ein Mündungszähnnchen, was aber auch fehlen kann. Größtes lebend gefundenes Gehäuse 768 µm.

Vorkommen: Nahezu weltweit vorkommende, extrem euryhaline Art besonders in flachen Küstengewässern wie Brackwasserlagunen, Salzwiesen, Wattgebieten und Ästuaren, aber auch in Tiefen um etwa 100 m. Nicht auf bestimmte Klimazonen der Erde beschränkt. Besonders häufig an allen Kontinental- und Inselküsten des Atlantischen Ozeans. Im Pazifischen Ozean an einzelnen Stellen der Küste von China und Japan und Russland gefunden, sowie an der Südostküste Australiens. Auch an allen Küsten Neuseelands (HAYWARD & HOLLIS 1994). Im Indischen Ozean bisher nur an den Küsten Indiens nachgewiesen. Europa: an allen Küsten einschließlich der Ostsee, z.B. England, Hamble Estuary (ALVE & MURRAY 1994); Südnorwegen, Dänemark und Südschweden (ALVE & MURRAY 1999). Im Mittelmeer aber nur an wenigen Stellen und in geringer Zahl gefunden,

z.B. Südfrankreich, Rhône-Delta (VANGEROW 1972) und Westküste Griechenlands; Norddeutschland, Dollart (REINÖHL-KOMPA 1985). In der westlichen Ostsee bis zum Gotlandtief (BRODNIOWICZ 1965, LUTZE 1965, KREISEL & LEIPE 1989).

Im „Bottsand“ war *Miliammina fusca* neben *Ovammmina opaca* die häufigste im Lagunensediment vorkommende Art, in höheren Dichten besiedelte sie auch die Abbruchkante des Endgrabenufers. Dort wurden jedoch überwiegend leere Gehäuse gefunden. In der Salzwiese „Halebüll“ kam sie in höheren Siedlungsdichten nur in der *Puccinellia*-Zone vor (LEHMANN 1994).

***Ovammmina opaca* Dahlgren 1962**

Ordnung: Astrorhizida Lankester, 1885
 Überfamilie: Astrorhizacea Brady, 1881
 Familie: Saccamminidae Brady, 1884
 Gattung: *Ovammmina* Dahlgren, 1962

Morphologie: Gehäuse frei, einkammerig, ei- bis amphorenförmig und im Querschnitt rund (Tafel V, Fig. 9, Seite 151). Die innere organische Schicht der Gehäusewand ist hyalin und durchsichtig, die äußere Schicht opak und dicht mit feinsten Glimmerplättchen besetzt. Die Apertur liegt terminal am breiteren Gehäuseende und ist rund und meist mit einem dünnen, kragenartigen Rand umgeben. Von der Apertur aus zieht ein röhrenförmiger Fortsatz der Gehäusewand nach innen. Gelegentlich können zusätzliche Gehäuseöffnungen, sog. Sekundärporen vorhanden sein, diese werden jedoch nur von Gamonten während der Gametogenese gebildet und sind gewöhnlich ringförmig um das Gehäusevorderende herum angeordnet. Größtes lebend gefundenes Individuum 602 µm.

Vorkommen: Auf offenen Wattflächen bis in die Vegetationszonen der unteren Salzwiese vorkommender Sandschaler, bisher nur an ganz wenigen Orten nachgewiesen. Nordamerika: Georgia, St. Catherines Island (GOLDSTEIN, WATKINS, KUHN 1995); Südamerika: Südargentinien, Puerto Deseado (LENA 1974, als *Dahlgrenia patagoniensis*); Europa: Im Uferbereich des Gullmarfjord und der schwedischen Westküste, dort bis in eine Tiefe von über einem Meter vorkommend (DAHLGREN 1962).

Ovammmina opaca war im Sediment der gesamten „Bottsand“-Lagune überall vorhanden und stellenweise sogar die häufigste Art. Im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ gab es eine Population in der *Puccinellia*-Zone, die jedoch nur kurzfristig bestand (März 1995, 114 Ind./10 cm³). In einer Salzwiese bei „Süderhafen“ (siehe Abb. 1, Seite 11) wurden in den

Sommermonaten 1998 viele lebende Individuen in mit Wattsedimenten bedeckten Gezeitentümpeln der *Festuca*-Zone gefunden.

***Ovammina* sp.**

Ordnung: Astrorhizida Lankester, 1885
 Überfamilie: Astrorhizacea Brady, 1881
 Familie: Saccamminidae Brady, 1884
 Gattung: *Ovammina* Dahlgren, 1962

Morphologie: Gehäuse frei, einkammerig und eiförmig bis länglich-oval und im Querschnitt rund. Am schmalen Ende verjüngt sich das Gehäuse zu einem längeren halsartigen Fortsatz, auf dessen distalem Ende die kleine rundliche Apertur liegt (Tafel V, Fig. 10 und 11, Seite 151). Die Gehäusewand von in Flüssigkeit befindlichen Individuen glänzt aufgrund feinsten Mineralplättchen silbermetallisch, ist flexibel, dünn und im Gegensatz zu *Ovammina opaca*, viel stärker durchscheinend (Tafel V, Fig. 10, Seite 151). Getrocknete Gehäuse sind ohne diesen Glanz und weißlich gefärbt. Länge des größten lebend gefundenen Individuums 474 µm.

Vorkommen: Dieser schon früher in der „Halebüller Salzwiese“ nachgewiesene Sandschaler (LEHMANN 1994, als *Ovammina opaca*), besiedelte dort zusammen mit *Micatuba flexilis* und *Trochamminita irregularis* ausschließlich die landnächsten Abschnitte der *Festuca*-Zone. Die durchschnittliche Jahres-Siedlungsdichte (von Anfang September 1993 bis Ende August 1994) betrug in „Halebüll“ 11 Ind./10 cm³ (Min. 0 Ind./10 cm³, Max. 83 Ind./10 cm³), die höchsten Individuenzahlen wurden in den Herbstmonaten 1993 ermittelt. Auch im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ wurde *Ovammina* sp. gefunden, dort aber nur an zwei, ebenfalls landnäheren Stationen und in viel geringen Individuenzahlen. (*Festuca*-Fläche, in der Nähe der Station P1 vom 6. Juli 1998 und *Bolboschoenus*-Fläche nördlich des „großen Tümpels“, P1 17. November 1997, hier 5 Ind./10 cm³).

***Polysaccammina ipohalina* Scott 1976**

Unterordnung: Astrorhizida Lankester, 1885
 Überfamilie: Astrorhizacea Brady, 1881
 Familie: Polysaccamminidae Loeblich & Tappan, 1984
 Gattung: *Polysaccammina* Scott, 1976

Morphologie: Gehäuse mehrkammerig, oft frei im Sediment, zum Teil aber auch lose an Detritus angeheftet. Sowohl einzelne Kammern als auch ganze Gehäuse sind sehr

unregelmäßig geformt (Tafel V, Fig. 12 bis 14, Seite 151). Die Gehäuse sind uniserial, die Kammerbauart wird im Verlauf der Ontogenese oft gewechselt, daher können die Gehäuse ein- oder mehrmals in verschiedene Richtungen abgeknickt sein. Die Gehäusewand ist elastisch und relativ dünn, die meisten Individuen schrumpfen bei Trocknung erheblich. Es ist eine einfache rundliche Apertur vorhanden. Größtes lebend gefundenes Individuum 717 µm.

Vorkommen: Euryhaline Brackwasserart in Salzwiesen, vor allem an der Atlantik- und Pazifikküste Nordamerikas: z.B. Massachusetts, South Carolina, Oregon (JENNINGS & NELSON 1992) und Kanada (GUILBAULT, CLAGUE & LAPOINTE 1996). Auch an der Atlantikküste Südamerikas (Brasilien, SCOTT, SCHNACK, FERRERO, ESPINOSA & BARBOSA 1990) und Afrikas (DEBENAY 1990) nachgewiesen. An europäischen Küsten bislang ein Vorkommen aus dem Mittelmeer bekannt (als *Polysaccamina hyperhalina*).

Im „Bottsand“ konnten nur drei Individuen aus einer Probe (P9, 17. November 1997) der *Festuca*-Fläche am Endgraben isoliert werden (davon ein Individuum lebend). Auch im Untersuchungsgebiet „Heden“ wurde *Polysaccamina ipohalina* nachgewiesen (LORENZ 2000).

***Psammosphaera* sp.**

Ordnung: Astrorhizida Lankester, 1885
 Überfamilie: Astrorhizacea Brady, 1881
 Familie: Psammosphaeridae Haeckel, 1894
 Unterfamilie: Psammosphaerinae Haeckel, 1894
 Gattung: *Psammosphaera* Schulze, 1875

Morphologie: Gehäuse einkammerig, meist frei im Sediment, aber auch auf toten organischen Materialien angeheftet, wie abgestorbenen Pflanzenteilen (Tafel VI, Fig. 1, Seite 153), Resten von Coleopteren-Elythren, anderen Foraminiferen-Gehäusen. Das rein weiße, gewöhnlich kugelige (Tafel V, Fig. 15, Seite 151), im Falle einer Substratanheftung jedoch helm- bis kuppelförmige Gehäuse ist ausschließlich aus Quarzpartikeln agglutiniert, die in zwei Schichten übereinanderliegen. Die äußere besteht lediglich aus einer Lage locker zusammengefügt größerer Partikel einer Größe, die sich bei lebenden Individuen leicht mit einem Pinsel von der inneren Schicht entfernen lassen. Die innere Schicht setzt sich aus feinen, dichter gepackten und ebenfalls gleichgroßen Quarzkörnchen zusammen und stellt somit das eigentliche Gehäuse dar. Bei lebenden Individuen ist es etwas flexibel, schrumpft bei Trocknung aber nicht. Gelegentlich sind in die Gehäusewand agglutinierte Pflanzenreste zu finden, die von ihr auch ganz umschlossen sein können (Tafel I, Fig. 10, Seite 143). Eine

eigentliche Apertur wurde bei lose im Detritus vorkommenden Individuen nie beobachtet, die Pseudopodien treten offenbar bei solchen Gehäusen an verschiedenen Stellen gleichzeitig durch Lücken zwischen den Quarzpartikeln der Gehäusewand hindurch. Größtes lebend gefundenes Individuum 525 µm.

Vorkommen: Erstmals im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ gefunden (16. April 1997), dort ausschließlich auf Brandungshohkehlen beschränkt und meist auf, aber auch einige Zentimeter im Sediment lebend. Die höchste Siedlungsdichte wurde mit 34 Ind./10 cm³ am Südostrand des „Bottsand“ am sog. „Werftstrand“ ermittelt (P12 17. November 1997), diese Art ist aber auch am nordöstlichen Endgrabenufer verbreitet. Im Untersuchungsgebiet „Heden“ konnte sie am 19. Oktober 1997 in der *Puccinellia*-Zone nachgewiesen werden, ihre Siedlungsdichte betrug 23 Ind./10 cm³.

Siphotrochammina lobata Saunders 1957

Ordnung: Trochamminida Saidova, 1981
 Familie: Trochamminidae Schwager, 1877
 Unterfamilie: Rotaliammininae Saidova, 1981
 Gattung: *Siphotrochammina* Saunders 1957

Morphologie: Gehäuse frei, mehrkammerig und trochospiral. Gesamter Habitus ähnlich einer *Trochammina inflata*; die Gehäuse von *Siphotrochammina lobata* sind aber etwas höher trochospiral und deutlich kleiner (Tafel VI, Fig. 2 und 3, Seite 153). Auf der konkaven Umbilikalseite sind meist nur fünf kugelige Kammern sichtbar. Die deutlichen Suturen sind tief eingesenkt und verlaufen auf beiden Gehäuseseiten gerade. Die Apertur liegt nahe dem Zentrum der Umbilikalseite und ist zur vorhergehenden älteren Kammer gerichtet. Sie existiert in Form eines halbkreisförmigen Torbogens und ist manchmal mit einer Wulst umrandet (Tafel VI, Fig. 4, Seite 153). Größtes lebend gefundenes Individuum 304 µm.

Vorkommen: Ursprünglich vor allem aus Mangrovesümpfen tropischer Regionen bekannt z. B. an der Atlantikküste Südamerikas (Ecuador und Brasilien) und Trinidad (Tobago Island). Neuere Funde in subtropischen Gebieten der Atlantikküste von Nordamerika, z.B. Georgia (GOLDSTEIN, WATKINS, KUHN 1994) und South Carolina. Bislang nur einmal auch in einer Salzwiese der gemäßigten Breiten Nordamerikas nachgewiesen (Neuschottland, SCOTT & MEDIOLI 1980a, als mikrosphärische Generation von *Trochammina inflata*).

Siphotrochammina lobata wurde im Zuge vorliegender Arbeit nur im Untersuchungsgebiet „Heden“ und damit erstmalig (21. Oktober 1997) in europäischen Küstensalzwiesen nachgewiesen. Sie besiedelte vor allem die *Puccinellia/Plantago*-Zone (zur Verbreitung und Häufigkeit in „Heden“ siehe LORENZ 2000).

Tiphotrocha comprimata (Cushman & Brönnimann 1948)

Ordnung: Trochamminida Saidova, 1981
Überfamilie: Trochamminacea Schwager, 1877
Familie: Trochamminidae Schwager, 1877
Unterfamilie: Rotaliammininae Saidova, 1981
Gattung: *Tiphotrocha* Saunders, 1957

Morphologie: Gehäuse frei, mehrkammerig und flach trochospiral. Die Umbilikalseite ist zum Zentrum hin schwach konkav eingesenkt, ein Nabel ist nicht vorhanden. Ältester Gehäuseteil oft dunkelbraun, jüngere Kammern sandfarben und zunehmend heller werdend. Die deutlichen Suturen sind meist bogenförmig gekrümmt und verlaufen schräg über die Spiralseite (Tafel VI, Fig. 5 und 6, Seite 153). Apertur auf der Umbilikalseite gelegen, zur Mitte oder zur vorhergehenden Kammer gerichtet und gelegentlich teilweise durch eine simsartige Lippe verdeckt. Größtes lebend gefundenes Individuum 461 µm.

Vorkommen: Ausschließlich in landnahen Salzwiesenabschnitten, oft zusammen mit *Jadammina macrescens* und *Balticamina pseudomacrescens* vorkommend. Besonders häufig an der Atlantikküste im Nordosten Nordamerikas, einzelne Vorkommen auch an der Pazifikküste von Nordamerika (z.B. Kalifornien). Südlichste Nachweise im Norden des südamerikanischen Kontinents, an der Westküste von Trinidad und Ecuador (Guayaquil). An der Küste Nordwestafrikas vom Senegal bis zur Elfenbeinküste (DEBENAY 1990). In Europa erst jüngst auch außerhalb des Untersuchungsgebiet „Bottsand“ an der südnorwegischen Küste gefunden (ALVE & MURRAY 1999).

Im „Bottsand“ gab es *Tiphotrocha comprimata* vor allem in der *Bolboschoenus*-Fläche in der Umgebung des großen Salzwiesentümpels (P1 17. November 1997) sowie an seinem Ufer (P2 17. November 1997) und entlang seines Abflusses in den Endgraben (P3 17. November 1997). Mit geringeren Individuenzahlen besiedelte sie auch die Abbruchkante des Endgrabenufers (P4 17. November 1997). Die Population bestand dort aber überwiegend aus leeren Gehäusen. Am 21. Oktober 1997 wurde *Tiphotrocha comprimata* in geringer Zahl auch im Untersuchungsgebiet „Heden“ und damit erstmalig an der schwedischen Küste nachgewiesen (nähere Angaben zur dortigen Verbreitung und Siedlungsdichte siehe LORENZ 2000).

Triloculina oblonga (Montagu 1803)

Ordnung: Miliolida Lankester, 1885
 Überfamilie: Miliolacea Ehrenberg, 1839
 Familie: Hauerinidae Schwager, 1876
 Unterfamilie: Hauerininae Schwager, 1876
 Gattung: *Triloculina* d'Orbigny, 1826

Morphologie: Gehäuse frei, mehrkammerig und mit triloculinem Bau. Auf einer der beiden Gehäuse-Längsseiten stets drei Kammern, auf der gegenüberliegenden Seite nur zwei Kammern sichtbar (Tafel VI, Fig. 9, Seite 153). Die meist ovale Apertur trägt ein kleines, zweilappiges Mündungszähnnchen. Größtes lebend gefundenes Individuum 512 µm.

Vorkommen: In Lagunen, Wattflächen und meernahen Abschnitten von Salzwiesen, bisher nur an den Küsten des Atlantischen Ozeans nachgewiesen. Nordamerika: Georgia, St. Catherines Island (GOLDSTEIN, WATKINS, KUHN 1995 und GOLDSTEIN & WATKINS 1998); Texas, Laguna Madre; Südamerika: Kleine Antillen, Barbuda; Venezuela, Tobago; Südostbrasilien, Lagoa de Araruama; Nordwestafrika: Von Mauretania bis zur Elfenbeinküste (DEBENAY 1990). In Europa waren bisher nur zwei Vorkommen bekannt: Im Gebiet der Deutschen Bucht im Rückseitenwatt der Insel Langeoog (HAAKE 1962, nur ein lebendes Exemplar) und eine in höheren Siedlungsdichten vorkommende Population in der *Spartina*- und *Puccinellia*-Zone der Salzwiese „Halebüll“ (LEHMANN 1994, als *Quinqueloculina oblonga*).

Im „Bottsand“ wurde *Triloculina oblonga* nur in einer Probe des Abflußgraben vom „großen Tümpel“ in geringer Individuenzahl nachgewiesen (6 Ind./10 cm³). In der Salzwiese „Halebüll“ war die Art charakteristisch für die *Puccinellia*-Zone und erreichte dort hohe Siedlungsdichten, sie kam aber auch noch häufig in der *Salicornia/Spartina*-Zone vor. Im Zuge vorliegender Arbeit konnte *Triloculina oblonga* erstmals auch im schwedischen Gullmarfjordgebiet nachgewiesen werden. Mit hoher Individuendichte (320 Ind./10 cm³) siedelte sie in der *Puccinellia*-Zone einer nur 2,7 km nordwestlich vom Untersuchungsgebiet „Heden“ entfernten Schärensalzwiese („Blåbergsholmen“, 58° 15' 6" Nord und 11° 26' 40" Ost).

Trochammina inflata (Montagu 1808)

Ordnung: Trochamminida Saidova, 1981
 Überfamilie: Trochamminacea Schwager, 1877
 Familie: Trochamminidae Schwager, 1877
 Unterfamilie: Trochammininae Schwager, 1877
 Gattung: *Trochammina* Parker & Jones, 1859

Morphologie: Gehäuse frei, mehrkammerig und niedrig trochospiral. Kammerumfang während des Wachstums an Größe schnell zunehmend. Gehäusewand mit Quarzpartikeln agglutiniert, Oberfläche glatt und lackartig glänzend. Farbe lebender Individuen kräftig gelbbraun (Tafel VI, Fig. 10 und 11, Seite 153). Umbilikalseite mit deutlichem und tiefem Nabel. Die breit bogenförmige, interiomarginale Apertur, liegt auf der Umbilikalseite. Größtes lebend gefundenes Individuum in der „Halebüller“ Salzwiese 950 µm, im „Bottsand“ 678 µm.

Vorkommen: Nahezu weltweit verbreitete, euryhaline Flachwasserart brackischer Küstengewässer und neben *Miliammina fusca* oft die häufigste Art in Salzwiesen. Größte Häufigkeit an der Nord- und Ostküste Nordamerikas über Mexiko bis nach Kolumbien. Auch an der südamerikanischen Ostküste nachgewiesen (SCOTT, SCHNACK, FERRERO, ESPINOSA & BARBOSA 1990). Ebenfalls in Europa weit verbreitet. Dortige und weitere Vorkommen siehe unter *Miliammina fusca*. Eine neuerliche Untersuchung von DE STIGTER, JORISSEN & VAN DER ZWAAN (1998) ergab, daß *Trochammina inflata* sogar im rein marinen Bereich der südlichen Adria in Tiefen zwischen 500 m und 1200 m häufig vorkommt.

Trotz ihrer allgemeinen Häufigkeit wurde *Trochammina inflata* im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ nur in geringen Individuenzahlen in der *Plantago maritima/Festuca rubra*-Gesellschaft gefunden. In der Salzwiese bei „Süderhafen“ ist sie hingegen in *Obione portulacoides*-Flächen häufig. Im „Bottsand“ war sie zwar eine der häufigsten Arten der Vegetationszone, sie kam dort jedoch überwiegend in Form leerer Gehäuse vor. Lebende Individuen erreichten höhere Siedlungsdichten nur in einer *Festuca*-Fläche in unmittelbarer Nähe der Abbruchkante des Endgrabenufers (P9 17. November 1997) und im Abflußgraben des „großen Tümpels“ (P3 17. November 1997).

***Trochamminita irregularis* Cushman & Brönnimann 1948**

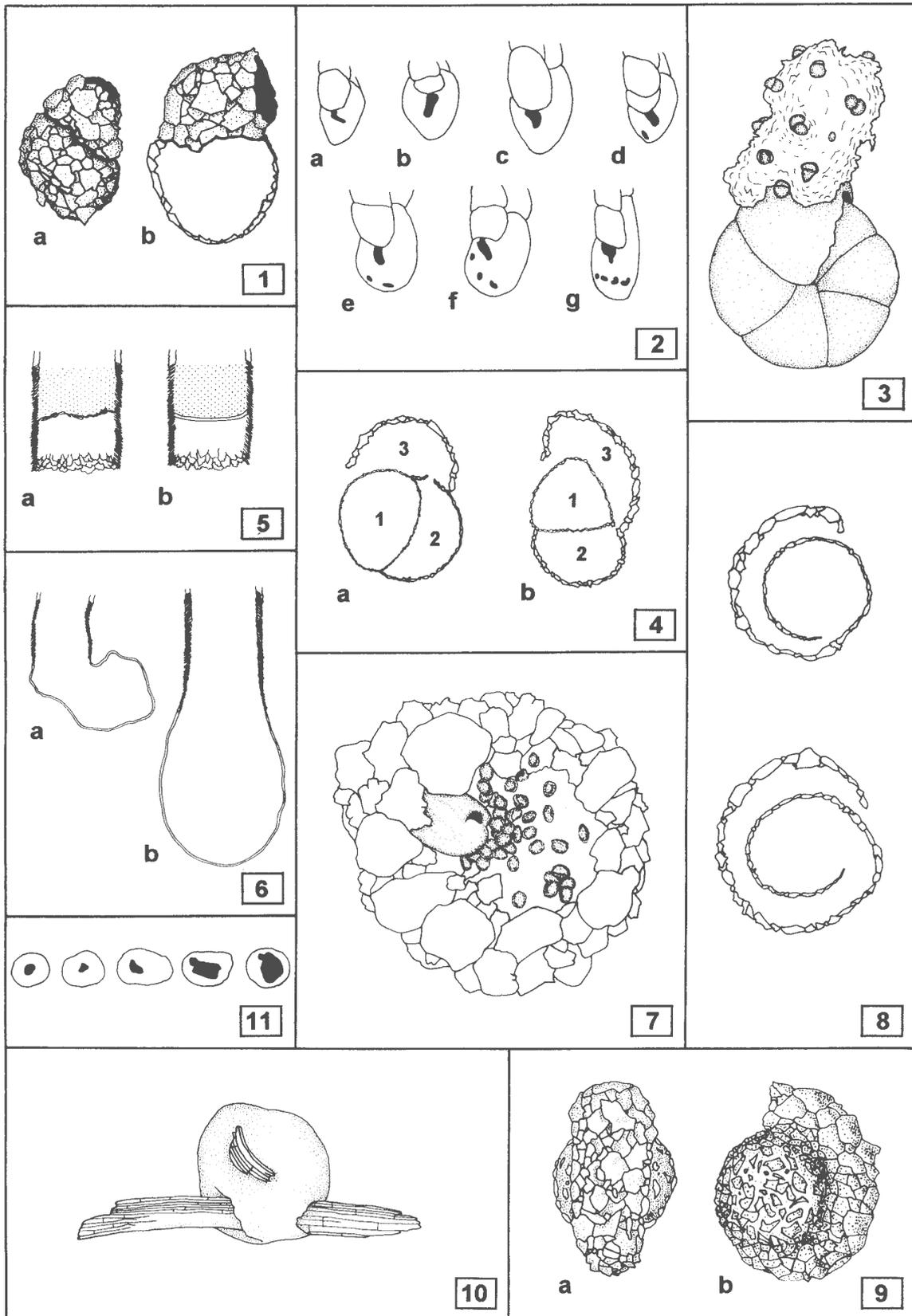
Ordnung: Lituolida Lankester, 1885
 Überfamilie: Lituolacea de Blainville, 1827
 Familie: Haplophragmoididae Maync, 1952
 Gattung: *Trochamminita* Cushman & Brönnimann, 1948

Morphologie: Gehäuse frei, mehrkammerig, im früheren Stadium der Ontogenese zunächst planspiral und involut, später hinzukommende Kammern unregelmäßig in Bau und Anordnung (Tafel VI, Fig. 12 bis 14, Seite 153). Gehäusewand relativ dünn und meist locker mit feinen Quarzpartikeln agglutiniert. Multiple interioareale Apertur in Form mehrerer runder, bei kleinen Gehäusen oft in einer Reihe, sonst aber unregelmäßig angeordneter Öffnungen (Tafel VI, Fig. 15, Seite 153). Jede dieser ist von einer deutlichen Lippe umrandet,

welche an Stärke die von *Jadammina macrescens* übertrifft. Größtes lebend gefundenes Individuum 230 µm.

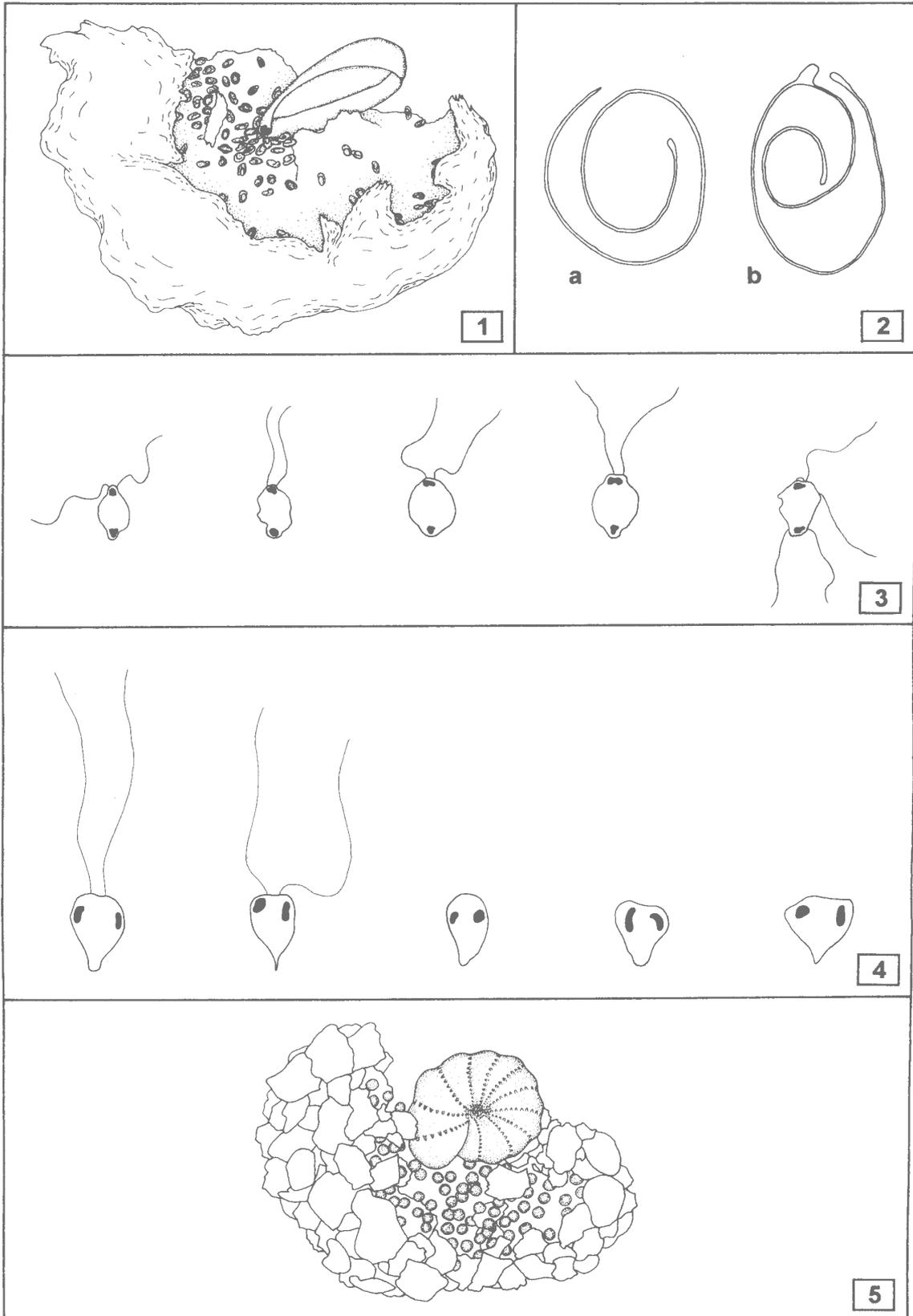
Vorkommen: Euryhaline Brackwasserart, ursprünglich nur aus einigen tropischen und subtropischen Mangrovesümpfen bekannt, dort stets auf deren landnahe Abschnitte beschränkt: z.B. nördlicher Golf von Mexico, Louisiana; Trinidad; Südküste Australiens; Nordwestküste Neuseelands (HAYWARD & TRIGGS 1994); Südafrika; Westküste Afrikas, Senegal bis zur Elfenbeinküste (DEBENAY 1990). Erst kürzlich auch in gemäßigten Klimazonen gefunden (British Columbia, GUILBAULT, CLAGUE, LAPOINTE 1996 und OZARKO, PATTERSON & WILLIAMS 1997; Neuseeland, HAYWARD & HOLLIS 1994, als *T. salsa*).

In den Untersuchungsgebieten „Bottsand“ und „Halebüll“ wurde *Trochamminita irregularis* stets in den landnächsten Abschnitten des *Festuca*-Rasens gefunden, ihre Individuenzahlen waren nur gering und es kamen überwiegend leere und kleine Gehäuse vor. So betrug die Siedlungsdichte im „Bottsand“ nur 3 bis 8 tote Ind./10 cm³, während im Mittel nur ein lebendes Individuum auf 10 cm³ Sediment enthalten war. Ebenfalls nur sehr wenige tote und größere Exemplare wurden in „Halebüll“ gefunden (1 bis 2 tote Ind./10 cm³).



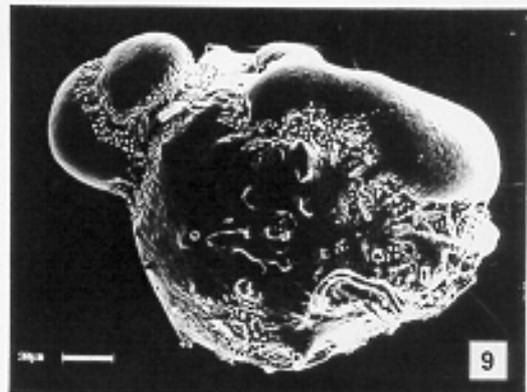
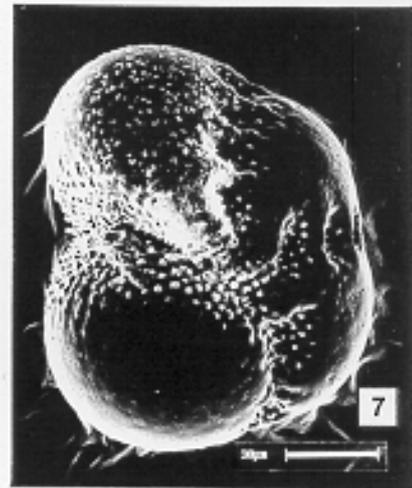
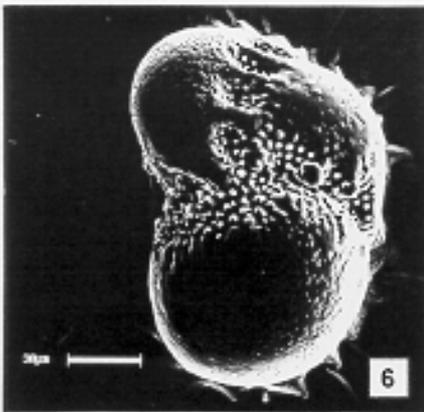
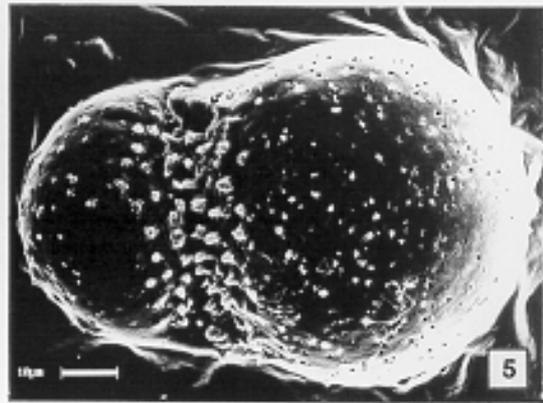
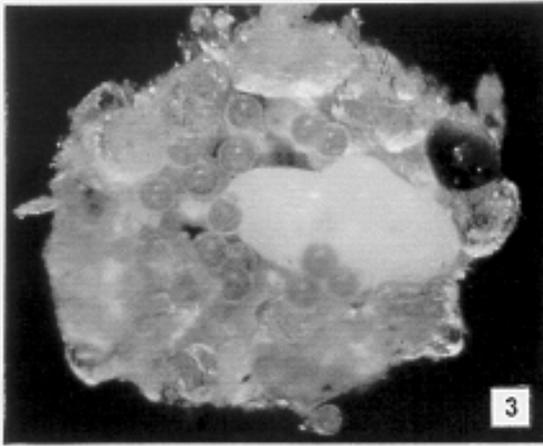
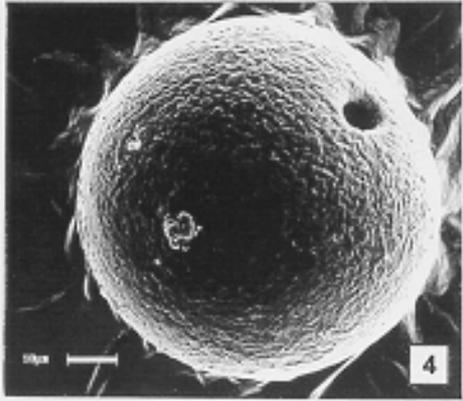
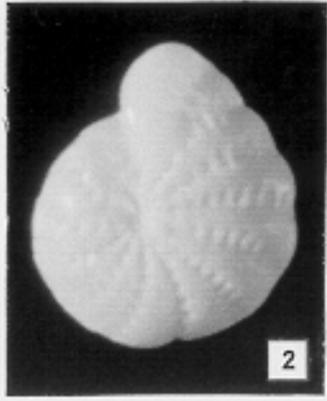
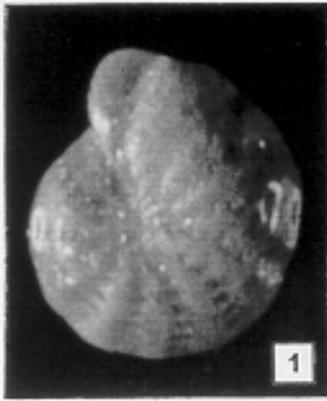
Erklärungen zur Tafel I

- Fig. 1 a, b. *Ammotium salsum*. Junge Tochterindividuen im 2-Kammer-Stadium. Fig. 1 b zeigt die Proloculuswand im optischen Schnitt durch die Äquatorialebene. Größe des linken Individuums 90 µm, rechtes Individuum 108 µm.
- Fig. 2 a - g. *Arenoparrella mexicana*. Verschiedene Mündungsformen. Größere Gehäuse besitzen stets sekundäre areale Aperturen (2 d - g).
- Fig. 3. *Arenoparrella mexicana*. Mutterindividuum (Umbilikalseite) mit in einen Detritushaufen eingebetteten jungen Tochterindividuen im 2-Kammer-Stadium. Größe des Mutterindividuums 242 µm.
- Fig. 4 a, b. *Arenoparrella mexicana*. Optischer Schnitt durch die Äquatorialebene von Tochterindividuen im 3-Kammer-Stadium. Größe des linken Individuums 44 µm, rechtes Individuum 50 µm.
- Fig. 5 a, b. *Micatuba flexilis*. Optischer Längsschnitt durch die röhrenförmigen Gehäuse lebender Individuen im Bereich der Abbruchstelle (unten). Die offenen Enden werden gegen das Protoplasma (punktiert) sekundär mit einer dünnen organischen Wand wieder verschlossen, in die auch Mineralpartikel (a) eingelagert sein können. Durchmesser des linken Individuums 20 µm, rechtes Individuum 18 µm.
- Fig. 6 a, b. *Micatuba flexilis*. Optischer Längsschnitt durch ein leeres Gehäuse (a) und ein lebendes Individuum (b) im Bereich des keulenförmigen, nicht mit Mineralplättchen agglutinierten Proloculus. Proloculusdurchmesser des rechten Individuums 18 µm.
- Fig. 7. *Miliammina fusca*. Blick in eine geöffnete Brutcyste auf das mütterliche Gehäuse und die in seiner Umgebung liegenden, im 2-Kammer-Stadium befindlichen Tochterindividuen. Größter Durchmesser der Brutcyste 890 µm.
- Fig. 8. *Miliammina fusca*. Optischer Schnitt durch zwei Tochterindividuen im 2-Kammer-Stadium. Größe des oberen Individuums 66 µm, unteres Individuum 78 µm.
- Fig. 9 a, b. *Miliammina fusca*. Aufsicht auf zwei Tochterindividuen im 2-Kammer-Stadium. Blick auf die röhrenförmige zweite Kammer (a) und Lateralansicht (b). Größe des linken Individuums 71 µm, rechtes Individuum 74 µm.
- Fig. 10. *Psammosphaera* sp. Gehäuse mit eingelagerten und teilweise umschlossenen, abgestorbenen Pflanzenteilen. Durchmesser des Gehäuses 420 µm.
- Fig. 11. *Psammosphaera* sp. Verschiedene Formen „temporärer Foramina“ im Bereich der Anheftungsfläche an ein Substrat.



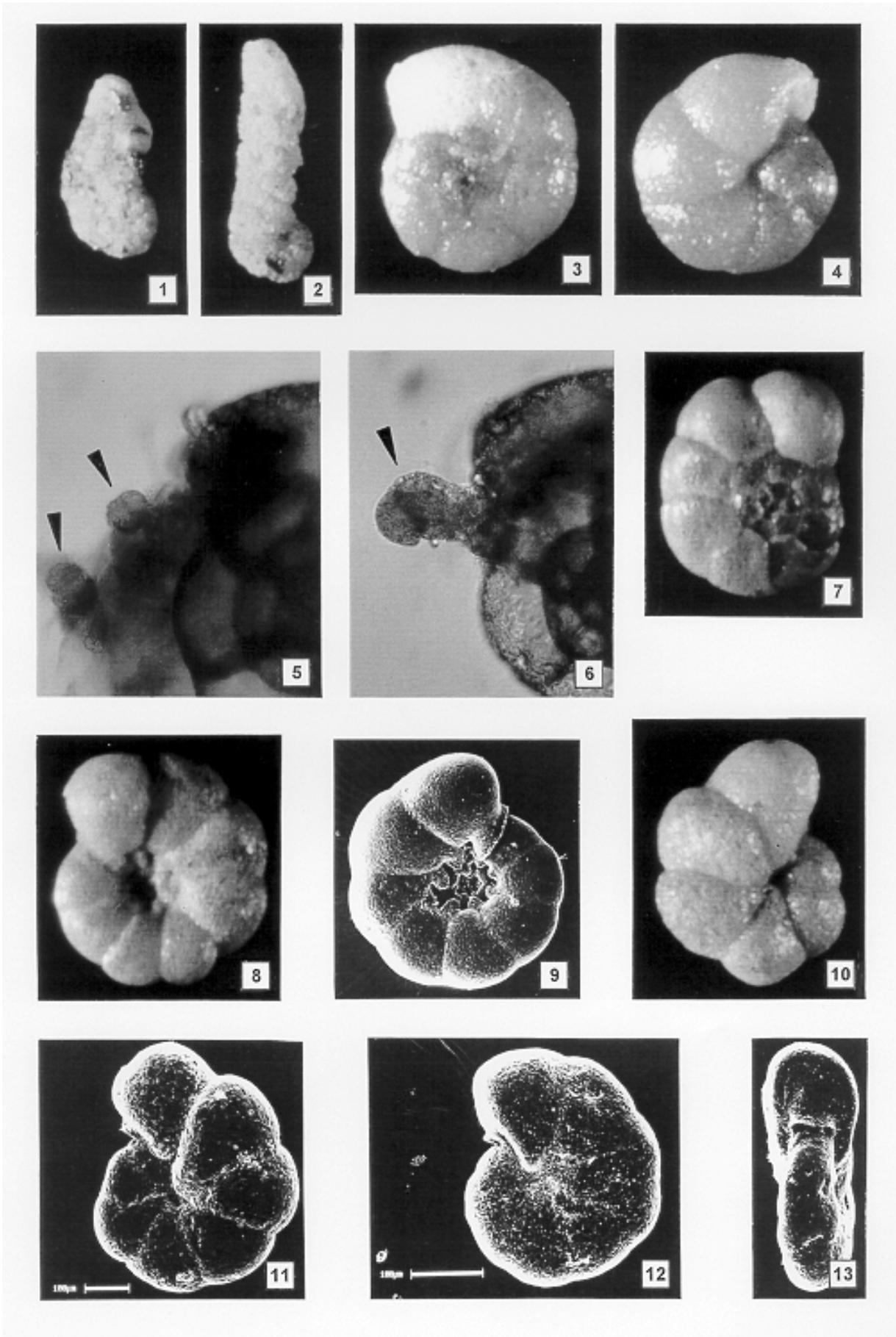
Erklärungen zur Tafel II

- Fig. 1. *Triloculina oblonga*. Blick in eine geöffnete Brutcyste auf das mütterlichen Gehäuse und die in seiner Umgebung liegenden, im 2-Kammer-Stadium befindlichen Tochterindividuen. Gehäuselänge des Mutterindividuums 435 μm .
- Fig. 2 a, b. Optischer Schnitt durch zwei Tochterindividuen im 2-Kammer-Stadium (a) und im 3-Kammer-Stadium (b). Im Bereich der Apertur des rechten Individuums ist der erst in diesem Stadium gebildete Mündungszahn sichtbar. Größe des linken Individuums 34 μm , rechtes Individuum 77 μm .
- Fig. 3 u. 4. *Trochammina inflata*. Gameten aus einem Gamonten des Untersuchungsgebiets „Heden“ vom 22. Oktober 1997 (Fig. 3) und aus einem Gamonten des Untersuchungsgebiets „Bottsand“ (Fig. 4) vom 26. Mai 1997. Das rechte Individuum in Fig. 3 ist eine Zygote.
- Fig. 5. *Elphidium williamsoni*. Blick in eine geöffnete Brutcyste auf das mütterliche Gehäuse und die in seiner Umgebung liegenden, im 1-Kammer-Stadium befindlichen Tochterindividuen. Größe des Mutterindividuums 525 μm .



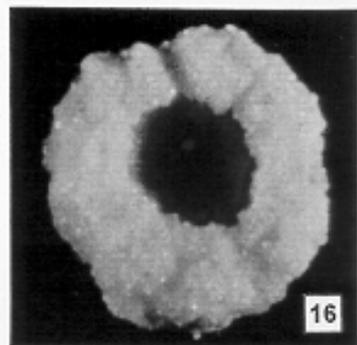
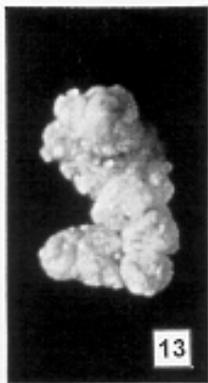
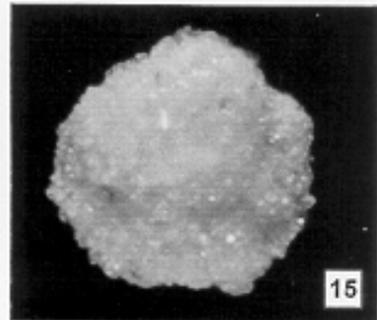
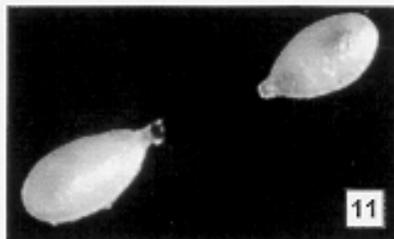
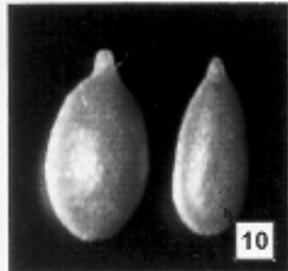
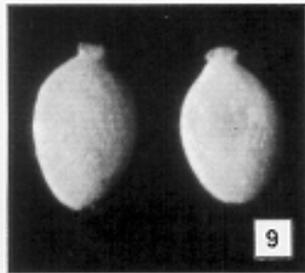
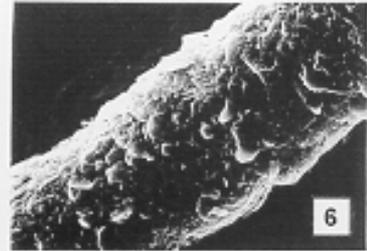
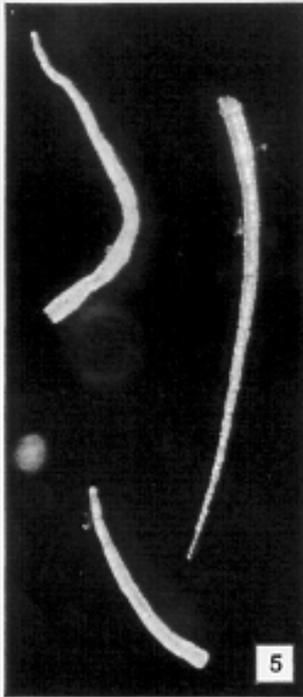
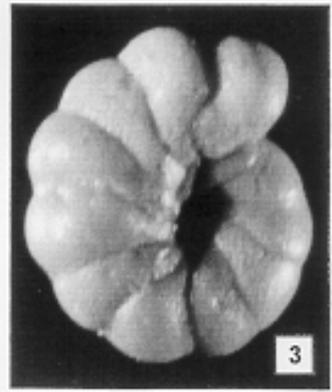
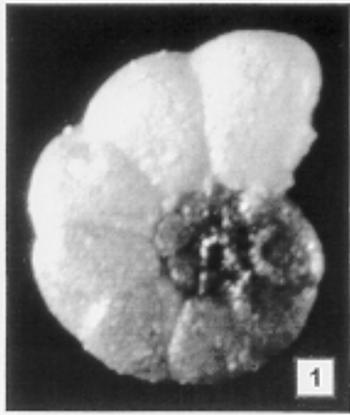
Erklärungen zur Tafel III

- Fig. 1 u. 2. *Elphidium williamsoni*. Die olivgrüne Farbe des lebenden Individuums (Fig. 1) beruht auf endosymbiontischen Diatomeenchloroplasten. Rechts ein protoplasmafreies leeres Gehäuse. Größe des linken Individuums 499 µm, rechtes Individuum 493 µm.
- Fig. 3. *Elphidium williamsoni*. Blick in eine geöffnete Brutcyste auf das mütterliche Gehäuse und die in seiner Umgebung liegenden, im 1-Kammer-Stadium befindlichen Tochterindividuen. Größter Durchmesser der Brutcyste 1100 µm.
- Fig. 5 - 8. *Elphidium williamsoni*. Junge Tochterindividuen im 1- bis 5-Kammer-Stadium. Auf der Oberfläche des Proloculus (Fig. 4) ist oben rechts die runde Apertur sichtbar.
- Fig. 9. *Elphidium williamsoni*. Mißgebildetes junges, aus vier Kammern bestehendes Tochterindividuum. Es entstand nach gewaltsamen Öffnen einer Brutcyste noch bevor das bereits aus dem Mutterindividuum ausgeflossene Protoplasma in gleichgroße Portionen zerfiel.



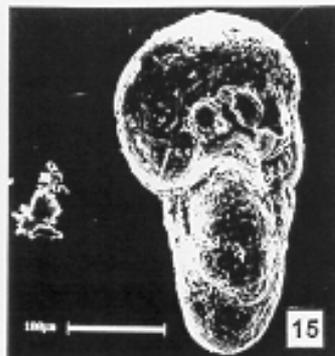
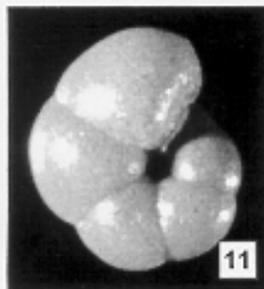
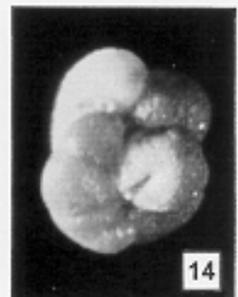
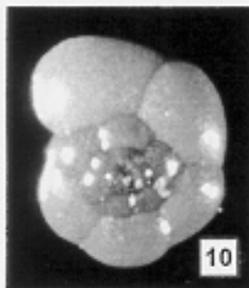
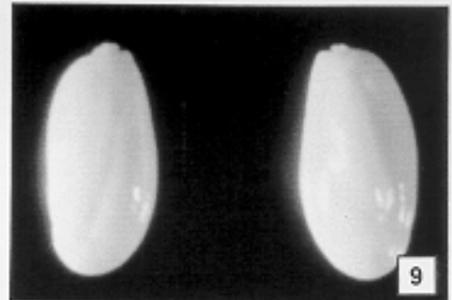
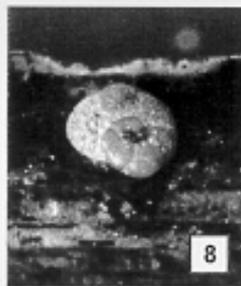
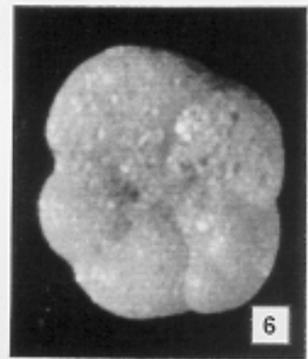
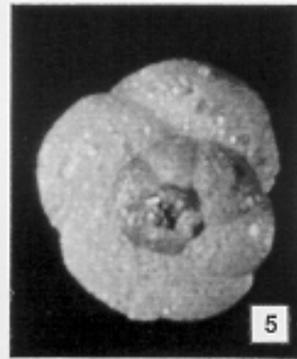
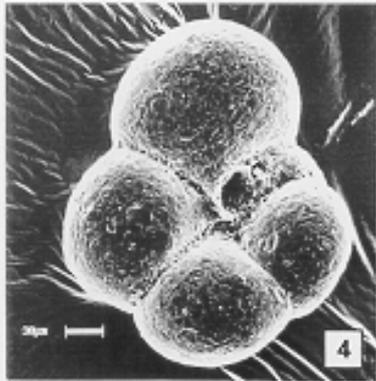
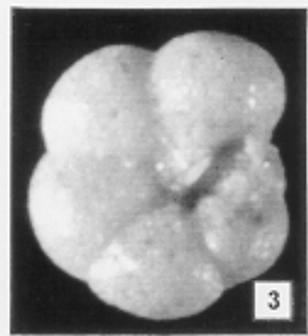
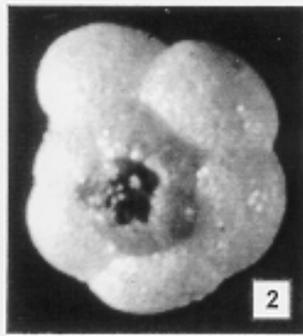
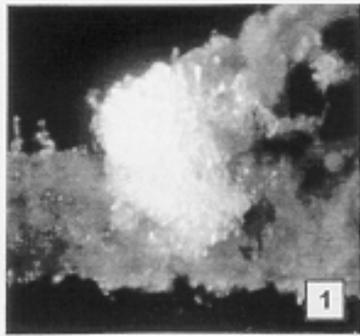
Erklärungen zur Tafel IV

- Fig. 1 u. 2. *Ammotium salsum*. Die Gehäuse sind oft durch eingelagerte Glimmer- und Feldspatpartikel dunkel punktiert. Größe des linken Gehäuses 463 μm , rechtes Gehäuse 602 μm .
- Fig. 3 u. 4. *Arenoparrella mexicana*. Spiralseite (links) und Umbilikalseite (rechts). Beide Individuen je 333 μm .
- Fig. 5 u. 6. *Arenoparrella mexicana*. Junge Tochterindividuen (Pfeile), entstanden aus einer vorangegangenen Vielteilung. Die im 2-Kammer-Stadium (Fig. 5) und 3-Kammer-Stadium (Fig. 6) befindlichen Tochterzellen sind mehr oder weniger lose in Detritus eingebettet, der die Apertur des protoplasmafreen Mutterindividuums umhüllt. Die Individuen stammen aus bengalrotfixierten Proben aus der Endgrabenhohlkehle des „Bottsand“ (P6 vom 17. November 1997). Größe der beiden in Fig. 5 abgebildeten Tochterindividuen 37 μm und des in Fig. 6 abgebildeten Tochterindividuums 55 μm .
- Fig. 7 - 9. *Balticammina pseudomacrescens*. Spiralseite (Fig. 7, 527 μm) und Umbilikalseite (Fig. 8 und 9, beide je 560 μm). Die artcharakteristische flügelartigen Kammerfortsätze, die in den Nabelraum gerichtet sind zeigt Fig. 9.
- Fig. 10 u. 11. *Haplophragmoides manilaensis*. Lateralansicht. Größe des in Fig. 10 abgebildeten Gehäuses 634 μm .
- Fig. 12 u. 13. *Haplophragmoides wilberti*. Lateralansicht (links) und Aperturalansicht (rechts), beide im gleichen Maßstab.



Erklärungen zur Tafel V

- Fig. 1 u. 2. *Jadammina macrescens*. Spiralseite (links) und Umbilikalseite (rechts). Größe des linken Individuums 461 μm , rechtes Individuum 417 μm .
- Fig. 3 u. 4. *Labrospira jeffreysi*. Lateralansicht (Fig. 3) und Aperturalansicht (Fig. 4). Größe des in Fig. 3 abgebildeten Gehäuses 640 μm .
- Fig. 5 u. 6. *Micatuba flexilis*. Auswahl verschiedener Gehäuse (Fig. 5). Größe des längsten der drei in Fig. 5 abgebildeten Gehäuse 1084 μm . Fig. 6 zeigt die schräg in die Gehäusewand eintauchenden agglutinierten Glimmerplättchen. Durchmesser des in Fig. 6 abgebildeten Gehäuseabschnitts 20 μm .
- Fig. 7 u. 8. *Miliammina fusca*. 4-Kammer-Seite (links) und 3-Kammer-Seite (rechts). Linkes Gehäuse 590 μm , rechtes Gehäuse 653 μm .
- Fig. 9. *Ovammmina opaca*. Zwei bengalrotfixierte Individuen. Linkes Individuum 350 μm , rechtes Individuum 327 μm .
- Fig. 10 u. 11. *Ovammmina* sp. Zwei bengalrotfixierte Individuen (Fig. 10) und zwei lebende Individuen (Fig. 11). Im Vergleich zu *Ovammmina opaca* ist das leuchtend gefärbte Protoplasma durch die Gehäusewand hindurch viel deutlicher sichtbar. In Fig. 10: Linkes Individuum 410 μm , rechtes Individuum 380 μm . In Fig. 11: Linkes Individuum 326 μm , rechtes Individuum 275 μm .
- Fig. 12 - 14. *Polysaccammmina ipohalina*. Verschiedene Gehäuseformen. Linkes und mittleres Individuum 506 μm , rechtes Individuum 718 μm .
- Fig. 15 u. 16. *Psammosphaera* sp. Gehäuse eines frei im Sediment lebenden Individuums (Fig. 15) und eines an ein Substrat angeheftetes Individuum (Fig. 16) mit Blick auf die „temporäre Apertur“. Größe des oberen Gehäuses 358 μm , unteres Gehäuse 410 μm .



Erklärungen zur Tafel VI

- Fig. 1. *Psammosphaera* sp. Lebendes Individuum auf Resten einer abgestorbenen Pflanzenwurzel. Der horizontale Bildausschnitt beträgt etwa 1200 µm.
- Fig. 2 - 4. *Siphotrochammina lobata*. Spiralseite (Fig. 2) und Umbilikalseite (Fig. 3 und 4). Größe der in Fig. 3 und 4 abgebildeten Gehäuse je 290 µm.
- Fig. 5 u. 6. *Tiphotrocha comprimata*. Spiralseite (links) und Umbilikalseite (rechts). Durchmesser des linken Gehäuses 448 µm, rechtes Gehäuse 474 µm.
- Fig. 7 u. 8. *Tiphotrocha comprimata*. Zwei lebende, mit ihren Umbilikalseiten auf halbzersetzten *Bolboschoenus maritimus*-Blattscheiden festgeheftete Individuen. Der horizontale Ausschnitt beider Bilder beträgt etwa 1100 µm.
- Fig. 9. *Triloculina oblonga*. 2-Kammer-Seite (links) und 3-Kammer-Seite (rechts). Linkes Individuum 384 µm, rechtes Individuum 390 µm.
- Fig. 10 u. 11. *Trochammina inflata*. Spiralseite (oben) und Umbilikalseite (unten). Oberes Gehäuse 486 µm, unteres Gehäuse 512 µm.
- Fig. 12 - 14. *Trochamminita irregularis*. Verschiedene Gehäuseformen. Mit wachsender Größe werden die Gehäuse zunehmend unregelmäßiger gebaut. Linkes, noch planspiraliges Gehäuse 380 µm, mittleres und rechtes Individuum je 467 µm.
- Fig. 15. *Trochamminita irregularis*. Blick auf zwei Mündungsöffnungen der interioarealen Apertur nach Entfernung der jüngsten Kammer. Ein zusätzlicher interiomarginaler Mündungsschlitz fehlt dieser Art.

5 Diskussion

5.1 Artenspektren und -verteilung in amerikanischen Untersuchungsgebieten im Vergleich zu eigenen Ergebnissen

Seit PHLEGER & WALTON (1950) ist belegt, daß es auffällige Unterschiede in der Artenzusammensetzung zwischen vorgelagerten Flachwasser- oder Wattbiotopen und den daran landwärtig angrenzenden Vegetationsflächen gibt. Auch innerhalb von Salzwiesen wurden ab Mitte der sechziger Jahre von mehreren Autoren vor allem an der Atlantikküste Nordamerikas (z.B. PHLEGER 1965, STEINECK & BERGSTEIN 1979, GOLDSTEIN & FREY 1986, SCOTT & LECKIE 1990, DE RIJK 1997), aber auch in Europa (z.B. HAYNES & DOBSON 1969; LE CAMPION 1970; HOFKER 1977; HORTON, EDWARDS, LLOYD 1999) charakteristische und klar voneinander abgegrenzte Artengemeinschaften nachgewiesen.

Je nach Biotoptopographie existieren dabei zwei grundsätzlich verschiedene Muster für die Verteilung der Arten.

Nach SCOTT & MEDIOLI (1980a) entspricht ihre vertikale Zonierung der Sukzession der Pflanzengesellschaften und damit einer bestimmten Höhenlage in der Salzwiese. Aus diesen und Ergebnissen anderer Untersuchungen an nordamerikanischen Küsten wurde ein grobes Schema abgeleitet, welches eine Salzwiese entsprechend ihren Vegetationszonen in drei Abschnitte einteilt und die in ihnen vorkommenden häufigsten Arten angibt (MURRAY 1991):

Tab. 11. Vereinfachtes „Drei-Zonen-Schema“ für nordamerikanische Salzwiesen mit ihren Charakterarten (verändert nach Murray 1991). Die rechte Spalte wurde um *Haplophragmoides manilaensis* erweitert, da sie erst kürzlich an mehreren Stellen der nordamerikanischen Küste in höheren Zahlen nachgewiesen wurde (SCOTT & LECKIE 1990, JONASSON & PATTERSON 1992, DE RIJK & TROELSTRA 1997).

untere Salzwiese (low)	mittlere Salzwiese (mid)	obere Salzwiese (high)
<i>Ammonia beccarii</i>	<i>Trochammina inflata</i>	<i>Jadammina macrescens</i>
<i>Haynesina germanica</i>		<i>Tiphotrocha comprimata</i>
<i>Elphidium williamsoni</i>		<i>Haplophragmoides</i>
<i>Miliammina fusca</i>		<i>manilaensis</i>

Obwohl die genannten Arten in Salzwiesen gemäßigter Klimazonen nahezu weltweit vorkommen und einige von ihnen auch in tropischen und subtropischen Mangrovesümpfen weit verbreitet sind, kann diese Artenzusammenstellung nur bedingt auf die Salzwiesenabschnitte anderer Regionen der Erde übertragen werden, sie gilt überwiegend für

Salzwiesen an der Atlantikküste Nordamerikas und zum Teil auch für europäische Küsten. Charakteristisch für Salzwiesen mit solchem Verteilungsmuster ist ihre topographische Homogenität und ein kontinuierlicher landwärts gerichteter Höhenanstieg.

Einen vom obigen Schema stark abweichenden Fall analysierten DE RIJK (1995) und DE RIJK & TROELSTRA (1997) mit den „Great Marshes“ in Massachusetts. Entlang mehrerer relativ flach verlaufender und in landwärtiger Richtung in einigen Bereichen sogar leicht abfallender Transekte, gab es keine Beziehung zwischen der Artenzusammensetzung und der Höhenlage. Die Artenverteilungen spiegelten sich dort in Variationen der Porenwasser-Salinität wider und resultierten daher aus örtlichen und zeitlichen Verschiedenheiten in der Balance zwischen Durchsickerung von Niederschlagswasser, Einströmen von Grundwasser, Überflutungsdauer und Verdunstung. Dabei spielte die Bodenoberfläche eine wesentliche Rolle. Die „Great Marshes“ zeichnen sich durch eine mosaikartige Verteilung von Gezeitentümpeln, natürlichen Dämmen und Prielen unterschiedlichster Größe aus.

In Salzwiesenbiotopen, in denen sich Salinitätsänderungen nicht parallel und kontinuierlich mit der Höhenzunahme ändern, entsprechen deren Foraminiferen-Gemeinschaften auch nicht der wohldefinierten, höhenlageinduzierten Verteilung gemäß dem oben erläuterten Schema.

Obwohl in den meisten Salzwiesen eine höhenlageabhängige Zonierung der Artenspektren nachgewiesen wurde und die von DE RIJK (1995) beschriebenen Verteilungsmuster wahrscheinlich eher seltener vorkommen, muß man berücksichtigen, daß jede Salzwiese individuelle hydrographische Charakteristika besitzt, die im Einzelfall studiert werden müssen. Größere Ähnlichkeiten in Artenzusammensetzung und -verteilung sind dabei am ehesten gegeben, wenn Salzwiesen in geographischen Regionen liegen, in denen weitgehend die gleichen klimatischen und hydrographischen Verhältnisse vorliegen.

5.1.1 „Halebüll“

Die Verteilung der Arten im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ entspricht aufgrund der klaren Zonierung durch die Höhenlageänderung (LEHMANN 1994) in ihrer Gesamtheit dem auf SCOTT & MEDIOLI (1980a) basierenden Schema. Das Artenspektrum ist bezüglich der meisten Hauptarten weitgehend mit dem anderer europäischer und nordamerikanischer Salzwiesenbiotope vergleichbar, aber auch Ausnahmen kennzeichnen dieses Untersuchungsareal. Ähnlichkeiten mit anderen Regionen gemäßigter Klimazonen zeigt besonders der untere Salzwiesenbereich (35 cm bis 50 cm unterhalb MTHW, P1 und P2) mit den Kalkschalern *Haynesina germanica*, *Ammonia beccarii* und *Elphidium williamsoni*. Diese drei Arten sind mit wechselnden Anteilen auch an der englischen und holländischen Küste,

sowie am Skagerrak und Kattegat nachgewiesen worden und kennzeichnen dort auch offene Wattflächen und Flachwasserzonen (PHLEGER 1970, ALVE & MURRAY 1999).

Tab. 12. Zonierung der Salzwiese „Halebüll“ entsprechend der Einteilung aus Murray (1991) mit den in den jeweiligen Zonen vorkommenden Hauptarten.

untere Salzwiese (low)	mittlere Salzwiese (mid)	obere Salzwiese (high)
<i>Ammonia beccarii</i>	<i>Miliammina fusca</i>	<i>Jadammina macrescens</i>
<i>Haynesina germanica</i>	<i>Triloculina oblonga</i>	<i>Balticammina</i>
<i>Elphidium williamsoni</i>		<i>pseudomacresc.</i>
		<i>Ovammina</i> sp.

Triloculina oblonga, die den mittleren Abschnitt der Salzwiese „Halebüll“ charakterisiert, ist hingegen weitgehend aus tropischen und subtropischen Bereichen bekannt (z.B. MURRAY 1991, DEBENAY 1990) und kommt in nennenswerten Abundanzen in der gemäßigten Klimazone nur an der Küste von Georgia vor (GOLDSTEIN, WATKINS, KUHN 1995; GOLDSTEIN & WATKINS 1998). Obwohl im Rahmen vorliegender Arbeit neben dem „Halebüll“-Vorkommen auch in einer Salzwiese im Gullmarfjordgebiet („Blåbergsholmen“) hohe Individuenzahlen von *Triloculina oblonga* nachgewiesen wurden, reichen diese beiden Vorkommen nicht aus, um davon sprechen zu können, daß *Triloculina oblonga* ein häufiges Element mitteleuropäischer Salzwiesen ist.

Miliammina fusca, eine der charakteristischen Arten des mittleren Salzwiesenabschnitts (*Puccinellia*-Zone, 3cm unterhalb MTHW, P5), kommt weltweit in unterschiedlichen Brackwasserlebensräumen vor und ist in Salzwiesen gewöhnlich an keine bestimmte Zone gebunden. Ihre höchsten Siedlungsdichten in Salzwiesen erreicht sie aber gewöhnlich unterhalb der MTHW, also somit auch in flachen und ständig wasserbedeckten Küstenbiotopen wie Ästuaren und Lagunen (z.B. SCOTT & MEDIOLI 1980a, SCOTT & LECKIE 1990, DEBENAY 1990, ALVE & MURRAY 1999). Die festgestellten höheren Individuenzahlen in der *Puccinellia*-Zone entsprechen den Ergebnissen von HOFKER (1977), der *Miliammina fusca* in hohen Siedlungsdichten ebenfalls in dieser Zone, aber auch in etwas weiter meerwärts gelegenen *Salicornia*-Flächen niederländischer Salzwiesen fand.

Mit dem Vorkommen weniger agglutinierter Arten bei gleichzeitig hohen Siedlungsdichten entspricht der landnächste Abschnitt (*Festuca*-Zone, 24-61 cm oberhalb MTHW, P7 und P8) ganz den Verhältnissen eines Extremstandorts. *Jadammina macrescens* ist auch in den wenigen anderen bislang untersuchten europäischen Salzwiesen eine der häufigsten Arten der landnahen Abschnitte (HAYNES & DOBSON 1969; PHLEGER 1970; PUJOS 1976; ALVE & MURRAY 1999; HORTON, EDWARDS, LLOYD 1999) und darüberhinaus nahezu weltweit in

dieser Salzwiesenzone verbreitet. Die in vielen nordamerikanischen Salzwiesen verbreitete *Tiphotrecha comprimata* ist in Europa nur aus dem „Bottsand“, dem Oslofjord (ALVE & MURRAY 1999) und mit vorliegender Arbeit nun auch aus „Heden“ bekannt; Hinweise für ein Vorkommen in Salzwiesen der europäischen Atlantikküste fehlen. Ähnliches gilt auch für *Haplophragmoides manilaensis*. Ungewöhnlich ist in „Halebüll“ das Vorhandensein einer *Balticammina pseudomacrescens*-Population; diese Art wurde in Europa außerhalb des „Bottsand“ nur in der Nähe des Oslofjords (ALVE & MURRAY 1999) und in „Heden“ nachgewiesen, war bislang also auf die westliche Ostsee beschränkt.

5.1.2 „Bottsand“

Dieses Untersuchungsgebiet unterscheidet sich nicht nur bezüglich des Artenspektrums von Salzwiesen der Deutschen Bucht (es wurden acht Arten nachgewiesen, die an der Westküste Schleswig-Holsteins fehlen), sondern auch das Verteilungsmuster ist verschieden. Obwohl an den meisten Stellen der westlichen Ostsee die Vegetationszonen aufgrund des geringen Tidenhubs (in der Kieler Bucht ungefähr 10 cm) in ihren Ausdehnungen auf meist nur wenige Meter saumartig begrenzt sind, existiert auch im „Bottsand“ eine höhenabhängige Änderung in der Artenzusammensetzung. Sie ist aber nicht überall deutlich ausgeprägt und beschränkt sich nur auf wenige Arten. Bemerkenswert ist aber, daß das Artenspektrum innerhalb einer Geländestufe oder Vegetationszone nicht an allen Stationen gleich ist, sondern daß neben vertikalen hier vor allem auch horizontale Unterschiede existieren.

Während die in der *Salicornia*-Zone von „Halebüll“ vorkommenden Arten überwiegend auch in anderen Salzwiesen Europas und Nordamerikas nachgewiesen wurden, unterscheidet sich, abgesehen von der überall häufigen *Miliammina fusca* und *Elphidium williamsoni*, die Fauna in der vergleichbaren Zone des „Bottsand“ (Randbereiche der Lagune) davon auffällig. Vor allem der östliche Lagunenrand wird neben *Miliammina fusca* von den Sandschalern *Ammotium salsum* und *Ovammina opaca* dominiert (Abb.19, Seite 34). Während *Ammotium salsum* häufig auch am Kattegat und Skagerrak vorkommt (ALVE & MURRAY 1999, LORENZ 2000), war *Ovammina opaca* nur in einer Probe des Untersuchungsgebiet „Halebüll“ enthalten.

Die im „Bottsand“ nur an einer Stelle vorhandene *Plantago maritima*-Fläche (P11 vom 17. November 1997), die in ihrer Höhenlage etwa dem oberen Bereich einer Nordsee-Andelwiese entspricht (RAABE 1981, HÄRDTLE 1984), ist durch die Besiedlung von *Trochammina inflata*, *Miliammina fusca* und *Balticammina pseudomacrescens* gekennzeichnet und entspricht damit

weitgehend dem Übergangsbereich von mittlerer zur hoher Salzwiese nordamerikanischer Regionen (z.B. SCOTT & MEDIOLI 1980a, SCOTT & LECKIE 1990).

Tab. 13. Zonierung des Untersuchungsgebiets „Bottsand“ entsprechend der Einteilung aus Murray (1991) mit den in den jeweiligen Zonen vorkommenden Hauptarten.

untere Salzwiese (low)	mittlere Salzwiese (mid)	obere Salzwiese (high)
<i>Miliammina fusca</i>	<i>Trochammina inflata</i>	<i>Tiphotrocha comprimata</i>
<i>Elphidium williamsoni</i>	<i>Miliammina fusca</i>	<i>Haplophragmoides</i>
<i>Ovammina opaca</i>	<i>Balticamina</i>	<i>manilaensis</i>
<i>Ammotium salsum</i>	<i>pseudomacresc.</i>	<i>Trochammina inflata</i>

Auch der landnächste Abschnitt des „Bottsand“ gleicht mit seinen Arten im wesentlichen dem „nordamerikanischen Salzwiesentyp“. Vor allem *Tiphotrocha comprimata* und *Haplophragmoides manilaensis* aber auch *Trochammina inflata* sind mit wechselnden Anteilen auf die *Festuca*-Flächen beschränkt. Auffällig ist aber das fast vollständige Fehlen lebender Individuen von *Jadammina macrescens*, das oftmals häufigste Faunenelement landnaher Foraminiferengemeinschaften.

Habitats wie Brandungshohlkehlen und die in den *Festuca*-Flächen gelegenen Tümpel und Abflußgräben, in denen Umweltparameter wie Temperatur, Bodenwassergehalt und Salinität in geringerem Umfang schwanken als in der Vegetationszone, bilden Ausnahmen und sind nicht immer eindeutig zu einer bestimmten Salzwiesenzone zuzuordnen.

5.2 Ursachen räumlicher Besiedlungsunterschiede in Abhängigkeit der Distanz

5.2.1 Unterschiede in der Artenzusammensetzung auf geographischem Niveau

Die Verschiedenartigkeit zwischen den Untersuchungsgebieten, wirft Fragen nach den Ursachen für das Vorhandensein oder Fehlen bestimmter Arten auf. BOLTOVSKOY & WRIGHT (1976) schrieben dem Faktor Temperatur eine verbreitungskontrollierende Funktion zu und unterteilten die Erde bezüglich häufiger Foraminiferenarten in zoogeographische Regionen (Kaltwasserarten, Warmwasserarten). Die Zuordnung von Arten oder Artengemeinschaften aus vorliegender Arbeit zu bestimmten biogeographischen Regionen ist aber nur bedingt möglich, da sich BOLTOVSKOY & WRIGHT auf Artengemeinschaften kontinentaler Ränder tieferer Bereiche (unterhalb 10 Meter) beziehen. Die viel höheren Temperaturamplituden in Salzwiesenbiotopen schränken daher die Brauchbarkeit eines solchen Schemas für die Beurteilung von Lagunen und semiterrestrischen Brackwasserlebensräumen ein.

Darüberhinaus sind Arten wie z. B. *Arenoparrella mexicana*, *Trochamminita irregularis*, *Siphotrochammina lobata* und auch *Polysaccammina ipohalina*, von denen man annahm, daß ihr Vorkommen weitgehend auf rein tropische und subtropische Regionen beschränkt sei, sowohl in neuerlichen Untersuchungen als auch in vorliegender Arbeit erstmalig in der temperierten oder Kaltwasserzone nachgewiesen worden. Damit scheinen temperaturbezogene Grenzen beispielsweise zwischen einer typischen „Golfküsten-Salzwiesenfauna“ und einer typischen „nordostamerikanischen Salzwiesenfauna“ zunehmend unschärfer zu werden und sich zumindest in Bezug auf die Neufunde in vorliegender Arbeit ganz aufzulösen. Jedes der untersuchten Gebiete nimmt also bezüglich seines Inventars seltenerer Arten eine Zwischenstellung ein und tendiert mal mehr und mal weniger deutlich zu einer dieser Faunenzonen. Lediglich besonders häufige Arten wie *Jadammina macrescens* und *Miliammina fusca* sind in fast allen geographischen Bereichen zu finden. Um aber Nordeuropa bezüglich der weniger häufigen „Restarten“ allgemeingültig mit den anderen, besonders detailliert untersuchten, geographischen Regionen vergleichen zu können, liegen noch zu wenige Untersuchungen vor.

Ein weiterer Parameter, der Salzgehalt, spielt als Faktor in landnahen Salzwiesenabschnitten keine Rolle, da er in diesen Habitaten unabhängig von deren geographischer Lage, stets starken Schwankungen unterworfen ist und alle dort lebenden Foraminiferen diesem Extrem angepaßt sein müssen. Betrachtet man aber die untere, meernah gelegene Salzwiesenzone, so wirkt sich möglicherweise der mittlere Salzgehalt auf die geographische Verbreitung einzelner Arten aus. Der mittlere Salzgehalt wird stärker vom überflutenden Meerwasser beinflußt als von aussüßenden Niederschlägen, da es den oberen Grenzwert bestimmt, während die Niederschläge überall einen gleichwertig erniedrigenden Einfluß besitzen. So läßt sich das Fehlen von *Haynesina germanica* im „Bottsand“ mit dem gegenüber der Nordsee herabgesetzten Salzgehalt erklären. Die südlichsten Nachweise dieses Kalkschalers im Ostseeraum liegen in der Beltsee auf der Linie zwischen dem dänischen Vejle Fjord und Seeland (10 ‰ bis 24 ‰, ALVE & MURRAY 1999), in der übrigen Ostsee wurde er nicht nachgewiesen. Obwohl der Salzgehalt des „Bottsand“-Lagunenwassers mit 12 ‰ bis 18 ‰ (LUTZE 1968a) innerhalb des Bereichs liegt der für *Haynesina germanica*-Populationen der nordostamerikanischen Küste angegeben ist (2 ‰ bis 34 ‰, MURRAY 1991) und auch die Salzgehaltsschwankungen in der *Salicornia*-Zone von Salzwiesen an der Deutschen Bucht in diesen Bereich fallen, sind die Mittelwerte der genannten Bereiche deutlich verschieden (*Salicornia*-Zone Nordsee: 26 ‰, HEYDEMANN 1997; „Bottsand“: 15 ‰, LUTZE 1968a). Ob aber eine bestimmte Salinität einen direkten Einfluß auf die Verbreitung von *Haynesina*

germanica hat oder nur indirekt wirksam ist (z. B. durch Begrenzung des Vorkommens geeigneter Nahrung), ist unklar.

Ein anderer Grund für das Fehlen von *Haynesina germanica* in der südlichen Beltsee und übrigen Ostsee könnte sein, daß im Zuge einer gerade stattfindenden Besiedlung des Ostseeraums zum jetzigen Zeitpunkt die mittlere Beltsee erreicht ist und südlich gelegene Gebiete erst in einigen Jahren besiedelt sein werden. Die Richtigkeit dieser Annahme würde allerdings die Salinitätshypothese entkräften. Ein solcher Vorgang ist für die sandschalige rein marine *Ammotium cassis* belegt, die Mitte der dreißiger Jahre des in der Kieler Bucht noch fehlte (RHUMBLER 1935 und 1936), dann aber dort etwa 20 Jahre später in geringen Individuenzahlen von ROTTGARDT (1952) erstmals nachgewiesen wurde und daraufhin in höheren Abundanzen nicht nur in der Kieler Bucht (LUTZE 1965, WEFER 1976), sondern auch in anderen Gebieten der Ostsee vorhanden war (LUTZE 1965, BRODNIEWICZ 1965).

Eine etwas andere Art der Einflußnahme des Salzgehalts auf das Vorhandensein oder Fehlen von Arten könnte die Verbreitung der im „Bottsand“ häufigeren *Ammotium salsum* erklären. Ungewöhnlich ist ihr geographisch eng begrenztes Vorkommen in Europa, welches sich auf Beltsee, Kattegat und das nordöstliche Skagerrak beschränkt (ALVE & MURRAY 1999). Obwohl *Ammotium salsum* an der amerikanischen Atlantikküste von Mexico bis New Brunswick in verschiedenen Brackwasserbiotopen bei Salinitäten zwischen 2 ‰ und 29 ‰ häufiger vorkommt und vergleichbare Bedingungen auch an den übrigen Küsten Europas vorhanden sind, fehlt dort diese Art jedoch. ELLISON & MURRAY (1987) glaubten, daß in Europa eine Isolation der Brackwasserbiotope durch marine Wassermassen mit höherer Salinität (>33 ‰) bedingt ist. Es existieren demnach also deshalb keine größeren zusammenhängenden *Ammotium salsum*-Populationen an europäischen Atlantikküsten, weil diese ausgedehnten Barrieren hoher Salinität von den nur unter Brackwasserbedingungen lebensfähigen Individuen nicht überwunden werden können.

Die Abgrenzung einer typischen Kattegatfauna von einer typischen Beltseefauna, wie sie ALVE & MURRAY (1999) vor allem für Arten des offenen Flachwassers zeigten, gilt allenfalls für Salzwiesenarten der meernahen Abschnitte, nicht jedoch für die Mehrzahl der übrigen, ausschließlich in landnahen Bereichen vorkommenden Arten.

5.2.2 Ursachen von Siedlungsunterschieden auf engerem und engstem Raum

Unterschiede in der Artenverteilung innerhalb eines Untersuchungsareals können verschiedene Ursachen haben, die von den Entfernungen abhängen, auf der sich eine Änderung vollzieht (Meter- oder Zentimeterbereich). Vor allem topographische

Verschiedenheiten auf kleinem Raum bedingen solche Unterschiede, welche am Endgrabenufer des „Bottsand“ besonders ausgeprägt sind. So unterscheidet sich beispielsweise das Artenspektrum der Hohlkehle deutlich von dem dort nur etwa 15 Zentimeter darüberliegenden *Festuca*-Rasens (siehe Abb. 25 und 26, Seite 39). Dies läßt sich mit der unterschiedlichen Höhenlage erklären; sie bestimmt die mittlere Wasserbedeckungszeit und damit Salinität, Bodentemperatur und -wassergehalt, pH-Wert, sowie Nährstoffzufuhr und -angebot.

Vor allem der Einfluß abiotischer Faktoren auf die Siedlungsdichte einzelner Arten wurde als Hauptursache angesehen und von DE RIJK & TROELSTRA (1997) in den Great Marshes untersucht. Durch Korrelationsanalysen ermittelten sie, daß *Haplophragmoides manilaensis* ihre höchsten Siedlungsdichten in Bereichen geringerer Salinität hat (2,5 ‰ bis 20 ‰), während die meisten Individuen von *Jadammina macrescens* (als *Trochammina macrescens* Typ B) in Flächen mit höherer Salinität gefunden wurden (> 20 ‰). Der mittlere Salzgehalt ist offenbar auch für die höhere Individuendichte von *Haplophragmoides manilaensis* im Wurzelwerk der *Festuca*-Flächen verantwortlich, da er dort geringer ist als im ständig wasserbedeckten Hohlkehlensediment des Endgrabens.

DE RIJK & TROELSTRA versuchten auch Beziehungen zwischen dem Vorkommen einzelner Arten und dem pH-Wert des Bodens zu ermitteln die in verschiedenen Salzwiesenzonen gemessenen Werte unterschieden sich jedoch nur geringfügig (Minimalwert = 6,0; Maximalwert = 6,84; Δ pH max. innerhalb eines Transekts = 0,46). Eine Korrelation war nicht nachzuweisen. Es ist aber unbestritten, daß ab einer gewissen Höhenlage in der Vegetationszone der pH-Wert dauerhaft niedrig und für ein Fehlen kalkschaliger Foraminiferen verantwortlich ist, da deren Gehäuse dort geschädigt und zerstört werden (z. B. MURRAY 1967, LUTZE 1968a).

In diesem Zusammenhang bleibt das im November 1997 entdeckte und auf einen kleineren Siedlungsflecken beschränkte Vorkommen von *Cornuspira involvens* (siehe Abb. 25, Seite 39) in der *Festuca*-Fläche am Endgrabenufer rätselhaft. Noch nie zuvor wurden Populationen lebender Kalkschaler in einer oberen Salzwiesenzone nachgewiesen. Offenbar konnte sich während der Sommermonate die Population durch ein Zusammentreffen außergewöhnlich günstiger Umstände entwickeln. Voraussetzung ist dafür eine kontinuierliche Zufuhr gelöster Verbindungen des Kohlendioxid-Karbonat-Systems (CO_3^{2-} , HCO_3^- und H_2CO_3) und vor allem Ca^{2+} -Ionen. Da im Sommer 1997 längere Schönwetterperioden herrschten und kleinere Überflutungen erst wieder im Oktober stattfanden, können die erforderlichen Ionen nur aus der ständig mit Lagunenwasser gefüllten Endgrabenhohlkehle stammen. Daß dort selbst bei

sommerlichem Niedrigwasser, wenn der Wasseraustausch zur Lagune tagelang unterbrochen ist, noch genügend Ca^{2+} -Ionen zum Aufbau von Gehäusen vorhanden sind, zeigt das Vorkommen von *Mya arenaria* und jungen *Mytilus edulis*. Das Wasser könnte, begünstigt durch den an dieser Stelle ungewöhnlich geringen Abstand zur Oberfläche des *Festuca*-Rasens, durch Kapillarkräfte des Wurzelwerks bis dorthin gelangen und eine Zeitlang für einen gerade noch ausreichend hohen Kapillarwassergehalt sorgen. Erst als die über längere Zeit ausgebliebenen Niederschläge wieder häufiger einsetzten, wurden die Ca^{2+} -Ionen ausgewaschen, der pH-Wert weiter erniedrigt und somit die *Cornuspira involvens*-Population langsam vernichtet. Dies scheint der Grund dafür zu sein, daß im darauffolgenden Jahr und auch später an dieser Stelle keine Individuen von *Cornuspira involvens* mehr gefunden wurden.

Schwieriger ist die Beurteilung von Unterschieden in der Artenzusammensetzung benachbarter Stationen, wenn diese dem gleichen Habitat angehören, also scheinbar identischen Umweltbedingungen unterliegen. Im Sediment der Endgrabenhohlkehle am P6 (17. November 1997) war neben geringen Anteilen von *Haplophragmoides manilaensis* und *Miliammina fusca* *Arenoparrella mexicana* mit 2918 Ind./10 cm³ die Hauptart. *Arenoparrella mexicana* fehlte im gleichen Habitat etwa 50 Meter weiter südlich (P8 17. November 1997) und wurde dort von *Psammosphaera* sp. fast vollständig abgelöst. Da entlang der Brandungshohlkehle in diesem Bereich das Sediment zu jeder Jahreszeit ständig wasserbedeckt ist, an beiden Stellen also gleiche und auch konstantere Bedingungen als in den *Festuca*-Flächen herrschten, sind auf so kurze Distanz keine Änderungen abiotischer Parameter zu erwarten. Für die beobachteten Unterschiede müssen daher andere Ursachen verantwortlich sein.

Den Einfluß biotischer Parameter auf eine Artenzusammensetzung wurde besonders detailliert von HOHENEGGER, PILLER & BAAL (1989) in einem Gezeitentümpel am Ufer des Golf von Triest an der Adria studiert. Ihr Untersuchungsareal war zwar ebenfalls ständig wasserbedeckt, es gliederte sich jedoch in eine größere Anzahl verschiedener Mikrohabitate, die sich von denen der in vorliegender Arbeit untersuchten Gebiete unterscheiden. Die Ergebnisse sind daher nur bedingt übertragbar und beschränken sich auf lediglich zwei, auch bei uns vorkommende Arten:

Korrelationsanalysen ergaben für *Ammotium salsum* eine enge Beziehung zum Seegras *Zostera noltii* und zu Cyanobakterien wie *Anabaena* und *Oscillatoria*, während *Haynesina germanica* (als *Nonion germanicum*) diese mied und besonders dort vorkam, wo die Diatomee

Nitzschia in hohen Dichten siedelte. Die Autoren schlußfolgerten, daß jede der beiden Foraminiferenarten eine spezifische Nahrungsselektion betreibt, während daß Seegrass nur einen indirekten Einfluß ausübe, da es ein spezielles Mikrohabitat schaffe.

Das Vorkommen von *Haynesina germanica* im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ unterstützt diese Annahme. Diese Art bevorzugt auch dort vegetationsfreie Flächen, in denen ebenfalls Diatomeen häufig sind. Die in solchen Bereichen ausreichend hohe Lichtmenge auf der Sedimentoberfläche hat eine besondere Bedeutung, da *Haynesina germanica* die vorhandenen Diatomeen nicht ausschließlich als Nahrung direkt verwertet, sondern zusätzlich in einer mehr oder weniger festen symbiontischen Beziehung zu deren Chloroplasten steht (KNIGHT & MANTOURA 1985) und ihre Photosyntheseprodukte zu nutzen vermag.

Eine positive Korrelation zwischen *Ammotium salsum* und Cyanobakterien hingegen muß nicht zwangsläufig bedeuten, daß diese auch als Nahrungsorganismen genutzt werden. Es muß sogar der umgekehrte Fall in Betracht gezogen werden, nämlich daß sich die phototrophen Cyanobakterien Spurenstoffe des absterbenden Foraminiferenprotoplasma aufnehmen. So konnte beispielsweise während der Laborhälterungen von *Elphidium williamsoni* beobachtet werden, daß wenn die Temperaturen in den Kulturschalen über 25 °C anstiegen, sich gleichzeitig rasant die Cyanobakterien entwickelten. Diese konzentrierten sich dann kurz vor dem Tod der *Elphidium williamsoni*-Individuen zunächst in deren Nähe und drangen später auch in großer Zahl in das Gehäuseinnere ein. Auch im Freiland erwärmt sich im Hochsommer das Sediment in Ufernähe derartig, daß größere Teile einer Population absterben können. So wurden in der Salzwiese bei „Süderhafen“ zahlreiche Individuen von *Elphidium williamsoni* gefunden, die aufgrund hoher Wassertemperaturen gestorben waren, was an der kräftigen Orangefärbung ihrer Protoplasten erkennbar war. Da in dem von HOHENEGGER, PILLER & BAAL untersuchten Gezeitentümpel ebenfalls sehr hohe sommerliche Temperaturen gemessen wurden (max. 27,3 °C), ist es denkbar, daß auch Teile der *Ammotium salsum*-Population abstarben, weil sich die Cyanobakterien als Raumparasiten ansiedelten und mit großer Wahrscheinlichkeit auch toxische Exsudate abgaben.

Die zu Beginn dieses Abschnitts aufgezeigten Unterschiede in der Artenzusammensetzung im Sediment der Endgrabenhohlkehle lassen sich jedoch mit den eben diskutierten Faktoren nicht erklären. Diatomeen und Cyanobakterien konnten dort nicht nachgewiesen werden, sie scheiden wie alle anderen rein autotrophen Organismen aufgrund zu geringen oder fehlenden Lichteinfalls unter dem Hohlkehlendach ohnehin aus. Lichtmikroskopische Beobachtungen der im Protoplasma von *Arenoparrella mexicana* und *Psammosphaera* sp. enthaltenen Partikel ergaben, daß diese Arten wie auch die meisten anderen Sandschaler der

Vegetationszone, aus dem fast rein organischen Sediment vor allem Detrituspartikel und Pilze, aber auch Bakterien und andere Substanzen aufnehmen. Dies gilt für die beiden genannten Arten in besonderem Maße, da sie in höheren Zahlen außer an der Sedimentoberfläche auch einige Zentimeter tief im Sediment gefunden wurden, dort also wo keine anderen als die genannten Nahrungsobjekte in Frage kommen.

Einen weiteren möglichen Einfluß auf die Artenzusammensetzung im „Bottsand“ diskutierte bereits LUTZE (1968a). Er hielt die Bindung einiger Arten der Vegetationszone an bestimmte Salzwiesenpflanzen für möglich, eine Abhängigkeit ließ sich aber aufgrund zu geringen Probenumfangs nicht ableiten. Trotz der nunmehr umfangreicheren Kenntnisse über die Artenverteilung von Salzwiesenforaminiferen, gibt es auch heute keine Beweise für eine direkte Korrelation zwischen Pflanzengesellschaften und Foraminiferen (HAYWARD & HOLLIS 1994).

Da also keine der genannten abiotischen und biotischen Parameter die Artenunterschiede in der nördlichen Endgrabenhohlkehle erklären können, liegen die Ursachen möglicherweise im örtlichen Reproduktions- und Ausbreitungsverhalten der betreffenden Arten. *Arenoparrella mexicana* wäre demnach zum jetzigen Zeitpunkt nur deshalb auf das nördliche Endgrabenufer beschränkt, weil südlichere Bereiche im Zuge einer sehr langsamen Ausbreitung bislang noch nicht erreicht wurden. Ein Hinweis für eine geringe Ausbreitungsgeschwindigkeit ist die Bildung junger Tochterindividuen aus Vielteilungen. Im Gegensatz zu beweglichen Gameten besitzen die Tochterzellen nicht die Fähigkeit, sich rasch auszubreiten. Ein passiver Transport der Tochterzellen durch Wasserströmungen ist selbst während sturmbedingter Überflutungen im sehr geschützten Endgraben unwahrscheinlich. Aus Gründen der Nahrungsbeschaffung ist dies auch nicht notwendig, da in unmittelbarer Umgebung des Mutterindividuums stets ausreichend Nahrung vorhanden ist.

5.3 Möglichkeiten der Besiedlung von Salzwiesenbiotopen

Bei der Diskussion über mögliche Ursachen geographischer Siedlungsunterschiede wirft sich auch die grundsätzliche Frage nach der Art und Weise auf, mit denen es Salzwiesenforaminiferen gelingt, ihre Biotope erfolgreich besiedeln zu können. Wie schaffen es also rein benthonische Organismen ohne nennenswerte Eigenbeweglichkeit, in neue für sie geeignete Lebensräume zu gelangen, die oft viele Kilometer von einem gegebenen Siedlungsort entfernt liegen? Dabei ist auch interessant, wie und woher die in vorliegender Arbeit erstmals für Nordeuropa nachgewiesenen Arten in die Untersuchungsgebiete gelangten.

5.3.1 Weiträumige Besiedlung über größere Distanzen

Eine der Möglichkeiten könnte in einer Art „sukzessiver Weitergabe“ bestehen, die aus vorhandenen Lebensräumen heraus in neuentstandene erfolgte, mit denen sie vormals in direktem Kontakt standen. Dies könnte das heutige und auffallend punktuelle Vorkommen von *Arenoparrella mexicana* im „Bottsand“ und *Siphotrochammina lobata* in „Heden“ erklären. *Arenoparrella mexicana* kommt vor allem in den Tropen und Subtropen der nord- und südamerikanischen Atlantikküste vor, sie wurde aber auch in der gemäßigten Zone nachgewiesen. Sie besiedelt neben Mangrovesümpfen auch meernah gelegene Salzwiesenflächen. In Europa waren bislang nur zwei Fundorte bekannt, beide liegen in der Warmwasserzone (Südwestfrankreich, LE CAMPION 1970; Adria, HOHENEGGER, PILLER & BAAL 1989), die Siedlungsdichten waren dort nur sehr gering. Noch stärker auf die Tropen und Subtropen beschränkt ist *Siphotrochammina lobata*, die nur ausnahmsweise außerhalb dieser Bereiche vorkommt. In Europa war diese Art bislang unbekannt.

Um zu analysieren, wie diese sukzessive Ausbreitung vonstatten gegangen sein könnte, ist die Berücksichtigung der Entstehungsgeschichte von Salzwiesenflächen ein wichtiger Faktor. Salzwiesen sind erdgeschichtlich gesehen sehr jung, sie existieren in ihrer jetzigen Floren- und Foraminiferenzusammensetzung etwa seit dem Beginn des Quartärs. Die stetige Bildung von Salzwiesenflächen an der heutigen Deutschen Bucht, an den Küsten Südkanindiens und der übrigen Ostsee konnte jedoch erst mit Beendigung der alluvialen Transgression vor etwa 7000 Jahren beginnen, die durch das Abschmelzen von Eismassen des vorangegangenen Weichselglazials eingeleitet wurde.

Vorstellbar ist eine Foraminiferenbesiedlung über eine „Kontaktzone“ von einem Pool, der bereits lange vor den nordeuropäischen Vereisungen existierte und weiter südwestlich an der Atlantikküste lag. Diese Zone bestand bezüglich des Arteninventars aus vollentwickelten Salzwiesenbiotopen, von denen aus die neuentstehenden, nach Nordosten vorrückenden Flächen besiedelt wurden. Über den Skagerrak konnten so nach und nach vielleicht auch die neuentstandenen Salzwiesen der Ostseeküsten besiedelt werden.

Die Möglichkeit eines Pools, von dem aus zunächst eng benachbarte, gleichartige Biotope besiedelt werden konnten und der erst später aufgrund geologischer Prozesse seinen Kontakt zu den ehemals neu entstandenen Flächen verlor, läßt sich gut mit Fossilfunden erklären. So besteht möglicherweise ein Zusammenhang zwischen den heutigen europäischen *Arenoparrella mexicana*-Populationen und einem ober-oligozänen *Arenoparrella hagni*-Vorkommen im Nordwestdeutschen Tertiärbecken (Reinhardswald, Nordhessen, einziger fossiler Nachweis dieser Gattung in Europa, KAEVER & MEIBURG 1975). *Arenoparrella hagni*

ist der heutigen *Arenoparrella mexicana* außerordentlich ähnlich, sie unterscheidet sich von letzterer nur durch ihren größeren Gehäusedurchmesser und Einzelheiten ihrer Apertur. *Arenoparrella hagni* war ebenfalls ein typischer Vertreter des brackischen Milieus. KAEVER & MEIBURG sind der Ansicht, daß *Arenoparrella hagni* den letzten, möglicherweise nur noch episodischen Kontakt mit dem damaligen Chatt-Aquitaneer Norddeutschlands dokumentiert, durch den im niederhessischen Sedimentationsbecken noch brackische Bedingungen gegeben waren. Neben *Arenoparrella hagni* wurden im übrigen auch Gehäuse gefunden die *Haplophragmoides manilaensis* sehr ähnlich sind und damit eine deutliche Beziehung zu Salzwiesenbiotopen erkennen lassen.

Es ist auch damit zu rechnen, daß es sich selbst bei dem nordhessischen *Arenoparrella*-Vorkommen nur um einen Übergangsbereich handelt und ein erstmaliges Erscheinen dieser Gattung in Europa an anderer Stelle lag. Für rezente Foraminiferen der atlantischen Kontinentalränder Nordamerikas z. B. konnten nämlich bislang kein Zentrum oder Zentren ermittelt werden, von denen eine zusammenhängende Besiedlung anderer Regionen ausging. Das erste Auftreten einer bestimmten Art innerhalb der gleichen stratigraphischen Horizonts wurde oft an mehreren Orten gleichzeitig festgestellt (CULVER & BUZAS, in SEN GUPTA 1999), was auf eine schnelle und großräumige Verbreitung der Arten hindeutet.

5.3.2 Besiedlung von Salzwiese zu Salzwiese - Transport über kleinere Strecken

Unabhängig von der Zeitspanne, in der es zur Bildung geeigneter neuer Biotope kommt, besteht das Problem des Transports von Individuen in diese Lebensräume. Dabei müssen unterschiedlich weite Strecken überwunden werden. Im Einzelfall entscheidet dabei die ortsabhängige Entstehung der Salzwiese in jüngster Vergangenheit über die Art und Weise, mit der die Foraminiferen in sie gelangt sind.

Der „Bottsand“ ist ein relativ junges Areal, das sich durch sukzessive Anlagerung neuer Nehrungshaken vergrößerte, in deren Schutz sich die Vegetationsflächen entwickeln konnten. Die ältesten, etwa nach 1870 entstandenen Vegetationsflächen liegen in der Umgebung des Endgrabens, die jüngsten liegen weiter westlich und sind nur etwa 20 Jahre alt (WOLFRAM 1996). Da im „Bottsand“ die jüngeren Vegetationsflächen in direktem Kontakt mit den älteren stehen und sich von den älteren aus entwickeln konnten, befindet sich der ausgehende Foraminiferen-Pool für jüngste Flächen in den jeweils älteren Flächen.

Völlig anders verhält es sich mit dem Untersuchungsgelände „Heden“ und anderen im Gullmarfjordgebiet befindlichen Salzwiesen. Dort entstehen neue, später landfeste Flächen nicht durch rezente sedimentationsbedingte Verlandungsprozesse, sondern durch die

postglaziale Landhebung. Sie dauert auch heute noch an und beträgt im Bereich des Gullmarfjords etwa 30 cm pro Jahrhundert (an der Ostküste Schleswig-Holstein nur noch 1 cm pro Jahrhundert). Auf diese Weise können besonders aus geschützten und nur wenige Zentimeter und Dezimeter tiefen Meeresbuchten innerhalb weniger Jahrzehnte neue Salzwiesenbiotope aus dem Meer auftauchen. Die Salzwiesen des Gullmarfjordgebiets sind, verglichen mit denen der Nord- und Ostküste Schleswig-Holsteins, viel kleiner und werden von den Felsen des anstehenden Grundgebirges derartig umschlossen, daß eine völlige Isolierung der meist einige Hundert Meter bis wenige Kilometer voneinander entfernten Areale die Folge ist.

Eine Überwindung der rein marinen Barriere könnte während katastrophentypischer Witterungsbedingungen vonstattengehen. Im Verlauf starker Überflutungen gelangen möglicherweise Juvenilstadien wie Gameten oder Zygoten in ausreichender Menge ins freie Meerwasser und werden mit küstenparallelen Strömungen auf diese Weise in neu entstandene Vegetationsflächen verfrachtet (ein episodischer Prozeß, der mehrmals im Jahr stattfindet). Ob anschließend ein neu entstandenes Biotop erfolgreich besiedelt werden kann, hängt von seiner Entwicklungsstufe und von der an der Neubesiedlung beteiligten Foraminiferenart ab. So sind meernahe Salzwiesenarten nicht in der Lage zu überleben, wenn sie nur noch den Entwicklungs-Endzustand einer Salzwiese vorfinden, also in eine *Festuca*-Zone verfrachtet wurden, in der fast terrestrische Bedingungen herrschen. Umgekehrt ist es landnahen Arten wie z. B. *Balticammina pseudomacrescens*, *Jadammina macrescens* und *Micatuba flexilis* nicht möglich in Salzwiesen zonen zu siedeln, die noch in kurzen und regelmäßigen Zeitabständen überflutet werden.

Eine ganz andere Möglichkeit könnte auf der Verbreitung durch Seevögel beruhen. So erklärt HAAKE (1982) ein binnenländisches Vorkommen von *Jadammina macrescens* in Salzrasen bei Jerxheim und Barnstorf in Niedersachsen, nachdem ausgeschlossen wurde, daß es sich bei den dortigen Salzwiesen um marine Relikte und damit um eine endemische *Jadammina*-Population handelt. Auch für mehrere andere binnenländische Fundorte, die diese Kriterien erfüllen, wurde diese Art der Herkunft erörtert (z.B. Thüringen, *Haplophragmoides wilberti*, BARTENSTEIN 1939; Hawaii, u.a. *Trochammina inflata*, RESIG 1974; Australien, u.a. *Ammonia beccarii*, CANN & DE DEKKER 1981; Kanada, u.a. *Jadammina macrescens*, *Polysaccammina ipohalina*, PATTERSON, SCOTT & MC KILLOP 1990).

Es wird angenommen, daß während der Rast von Seevögeln Sedimentreste an deren Gefieder und Extremitäten haften bleiben und mit ihnen lebende Foraminiferen in entferntere

Biotope forttransportiert werden. Wahrscheinlich erscheint mir die Aufnahme von Gehäusen mit der Nahrung. Experimente zeigten, daß *Ammonia beccarii* eine Passage im Darmkanal der Vögel unbeschadet überstehen kann (DIETZ-ELBRÄCHTER 1969, in HAAKE 1982).

Diese Verbreitungsart erlaubt einen Transport über weite Strecken. Häufiger stattfindende Verbreitung über vorwiegend kürzere Distanzen (einige Hundert Meter bis wenige Kilometer) könnten von Vögeln ausgehen, die von ihren Brutplätzen aus im Zuge täglicher Nahrungsbeschaffung weniger entfernte Nachbarbereiche anfliegen. Verfrachtung in weiter entfernte und entlegene Gebiete geschehen dagegen nur während des Vogelzugs; in diesem Fall können Individuen innerhalb eines Tages in mehrere Hundert Kilometer entfernte Salzwiesenflächen transportiert werden. Nicht alle Arten dürften dabei aber die gleichen Chancen für eine Verfrachtung haben. Da die Nahrungsorganismen der Vögel wie Polychaeten, Mollusken und Crustaceen vorwiegend in den wattenahen Salzwiesenbereichen vorkommen, sind dort lebende Foraminiferen gegenüber den landnähesten Arten bevorzugt.

Es ist anzunehmen, daß die Besiedlung von Salzwiesenbiotopen insgesamt nicht nur auf eine Weise vonstattengeht, sondern aus der Kombination der geschilderten Möglichkeiten besteht und dabei von den örtlichen Gegebenheiten abhängt. Die Folge dieser hohen Dynamik in der Entwicklung und Besiedlung dieser Brackwasserlebensräume ist, daß sich momentan existierende Artengemeinschaften nicht in ihrem endgültigen Zustand befinden, sondern ständigen Umwandlungs- und Veränderungsprozessen unterworfen sind.

5.4 Salzwiesenarten als Indikatoren zur Bestimmung früherer Meeresspiegelhöhen

Das überwiegend höhenlageabhängige und damit oft klar zonierte Vorkommen von Salzwiesenforaminiferen nahe der Sedimentoberfläche ist anhand toter Gehäuse auch in tieferen Sedimentschichten, die ehemals an der Oberfläche lagen und von Sedimenten überdeckt wurden, zu beobachten. Dies erlaubt ihre Verwendung als Indikatoren bei der Bestimmung früherer holozäner Meeresspiegelhöhen und Tidenhube (z. B. SCOTT & MEDIOLI 1980a). Besonders in den letzten Jahren standen solche Fragestellungen im Mittelpunkt aktuopaläontologischer Forschungen in Nordamerika (z. B. GOLDSTEIN 1988, SCOTT & LECKIE 1990, JENNINGS & NELSON 1992) und wurden erst kürzlich auch in Europa bearbeitet (HORTON, EDWARDS, LLOYD 1999). Auch zur Erforschung seismisch bedingter Bodenabsenkungen und früherer Tsunamis wurde überprüft, ob Foraminiferen der

Vegetationszone dafür geeignet sind (JONASSON & PATTERSON 1992; GUILBAULT, CLAGUE & LAPOINTE 1996; WILLIAMS 1999).

Aufgrund geographischer und hydrologischer Unterschiede in der Entwicklung und Gestaltung der Salzwiesen ist eine global gültige Interpretation der bislang gefundenen Foraminiferengemeinschaften bei der Ermittlung holozäner Schwankungen des Meeresspiegels jedoch nicht möglich. Problematisch sind besonders Areale, in denen es keine Beziehung zwischen der Höhenlage und den vorhandenen Arten gibt (DE RIJK 1995, DE RIJK & TROELSTRA 1997). Für eine genauere Analyse innerhalb eines enger begrenzten Gebietes müßten daher mehrere Areale mehrmals im Jahr untersucht werden, um die für die betreffende Salzwiese vorhandenen individuellen hydrographischen Charakteristika und bestehende räumliche und zeitliche Schwankungen in den Artenzusammensetzungen mit einzubeziehen.

Zur Bestimmung früherer Tidenhöbe werden aus einem Sedimentkern stets die Arten herangezogen, die wegen ihrer hohen Abundanzen als Charakterart einer bestimmten Höhenstufe eine Bedeutung haben. Im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ zeigte sich jedoch, daß in der *Festuca*-Zone seltenere Arten einen viel höheren Indikatorwert besitzen können, weil diese dort enger begrenzte Höhenstufen besiedeln als die häufigeren Arten. So besiedelt die häufige *Jadammina macrescens* dort die gesamte Rotschwengelzone und deckt damit eine viel größere Höhendifferenz ab (ca. 30 cm) als *Balticammina pseudomacrescens*. Letztere ist auf eine nur wenige Meter breite Zone unterhalb der Grenze noch lebend vorkommender Foraminiferen, also auf landnächste Bereiche beschränkt. Ähnliche Verhältnisse beobachteten SCOTT & LECKIE (1990) in Massachusetts, auch dort besiedelte *Balticammina pseudomacrescens* (als *Trochammina macrescens* forma *macrescens*) vorwiegend landnähere Bereiche der hohen Salzwiese, wenngleich auch nicht derartig eng zониert wie in „Halebüll“. Dies gilt auch für das Untersuchungsgebiet „Heden“, wo *Balticammina pseudomacrescens* zusammen mit *Haplophragmoides manilaensis* mehr landwärts vorkam, während *Jadammina macrescens* dort alle Vegetationszonen besiedelte (LORENZ 2000). Allerdings gibt es auch geographische Unterschiede. In vielen Fällen kommen *Balticammina pseudomacrescens* und *Jadammina macrescens* gemeinsam in einer Zone vor. Ein solcher Fall liegt im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ vor. Weitere Arten mit ebenfalls landnächster Verbreitung waren *Micatuba flexilis*, *Ovamina* sp. und die ebenfalls in geringen Siedlungsdichten vorkommende *Trochamminita irregularis*. *Micatuba flexilis* wurde zwar in allen Untersuchungsgebieten gefunden, sie beschränkt sich aber nur in „Halebüll“ auf landnächste Flächen. Gleiches gilt für die nur in „Heden“ fehlende *Ovamina* sp.. Diese beiden Arten sind aber aufgrund der geringen Erhaltungsfähigkeit ihrer Gehäuse als Indikatororganismen

ungeeignet, sie fehlen in der Thanatozönose tieferer Sedimentschichten. Anders ist dies jedoch bei *Trochamminita irregularis*, die außerhalb ihres tropischen und subtropischen Hauptverbreitungsgebiets bislang nur an der Pazifikküste Kanadas nachgewiesen wurde (GUILBAULT, CLAGUE & LAPOINTE 1996). Im „Bottsand“ und ganz vereinzelt auch in „Halebüll“ waren in den landnächsten Sedimenten tote Gehäuse stets auch wenige Zentimeter unterhalb des obersten Bodenzentimeters vorhanden.

Die eben erläuterten Fälle unterstreichen die Wichtigkeit der Kenntnisse über selektive Erhaltungsfähigkeit von Arten und deren bevorzugter Siedlungstiefe. Untersuchungen zu diesen Themen liegen aber nur vereinzelt vor (GOLDSTEIN & HARBEN 1993, GOLDSTEIN & WATKINS 1999). Die dünnerwandigen, zarteren und meist kleinen Gehäuse von *Trochamminita irregularis* sind weniger gut erhaltungsfähig als die dickerwandigen und großen *Balticammina pseudomacrescens*-Gehäuse. Letztere konnten im „Bottsand“ noch in Sedimenttiefen unterhalb von fünf Zentimetern nachgewiesen werden, während leere Gehäuse von *Trochamminita irregularis* nur in einer maximale Tiefe von etwa drei Zentimetern und ganz vereinzelt gefunden wurden. Lebende Individuen dieser beiden Arten kamen in den Untersuchungsgebieten nur im obersten Sedimentzentimeter vor.

Seltenere Arten können zwar zur exakteren Bestimmung früherer Hoch- und Höchstwasserlinien beitragen, es sind aber nicht alle Salzwiesen gleichermaßen für solche Analysen geeignet. Auch hier entscheidet im Einzelfall deren Entstehungsgeschichte und geographische Lage. So sind sämtliche Salzwiesenbiotope im Skagerrak-Kattegatt-Gebiet und der übrigen Ostsee ungeeignet, da sie in ihrer Ausdehnung aufgrund der geringen astronomischen Tiden (10 bis maximal 30 cm) meist auf schmale, wenige Meter breite Säume begrenzt sind. Ihre Vegetationszonen erheben sich deshalb nur etwa 0,1 bis 0,4 m über die mittlere Meeresspiegelhöhe und beschränken sich in der Regel auf die Rotschwingelzone. Darüberhinaus grenzen die Rotschwingelrasen oft noch über eine Kliffkante abrupt an unbewachsene Flachwasserbereiche und zeigen keinen allmählichen Übergang in andere Zonen. Auch an der Westküste Schleswig-Holsteins lassen sich keine Meeresspiegelanalysen durchführen, allerdings aus einem anderen Grund. Nahezu alle Salzwiesenflächen waren bis in die letzten Jahrzehnte hinein außerordentlich starken anthropogenen Einflüssen unterworfen (Maßnahmen zum Küstenschutz, Landgewinnung, intensive Beweidung). Eine natürliche Entwicklung wird erst seit einigen Jahren gefördert.

5.5 Vertikalverteilung in zwei unterschiedlichen Habitaten des „Bottsand“

Der Vergleich zwischen Lagune und Hohlkehle ergab, daß deren Sedimente unterschiedlich tief besiedelt wurden. In der Lagune kamen lebende Individuen nur bis zu einer Tiefe von drei bis vier Zentimetern vor, im Sediment der Hohlkehle hingegen lag die maximale Siedlungstiefe etwa zwischen sechs und sieben Zentimetern (siehe Seite 41 bis 43).

Das Vorkommen von *Elphidium williamsoni* in Sedimenttiefen von ein bis zwei Zentimetern scheint zunächst ungewöhnlich, da der Besitz endosymbiontischer Diatomeenchloroplasten (LOPEZ 1979, KNIGHT & MANTOURA 1985) ihr eigentliches Vorkommen auf die obersten Sedimentmillimeter beschränkt. Hervorgerufen durch die Bioturbation verschiedener Metazoen jedoch (z.B. *Nereis diversicolor*, *Corophium volutator*) und besonders auch durch intensive Wühl- und Grabtätigkeiten der oft in großen Scharen rastenden Seevögel bei der Nahrungssuche, können immer wieder Individuen in tiefergelegene Horizonte verfrachtet werden.

Ein Vergleich der Siedlungstiefen in vorliegender Arbeit mit denen von LUTZE (1968a) zeigt, daß diese zum Zeitpunkt meiner Untersuchung geringer waren als noch vor 35 Jahren. Das mag daran liegen, daß LUTZES Proben aus dem Eingangsbereich zum Endgraben und nicht aus der eigentlichen Lagune stammten und er zudem Durchschnittswerte aus Kernen angab, die zwischen Dezember und Juni entnommen wurden. Mit einem winterlichen temperaturbedingten Absinken der Oxidationszone können daher im Mittel auch größere Siedlungstiefen zustandekommen.

Ein anderer wichtiger Grund liegt möglicherweise in den Auswirkungen anthropogener Einflüsse. Im Zuge der 1972 abgeschlossenen Arbeiten zum Bau des Bootshafens „Marina Wendtorf“ wurde die gesamte südliche Lagune vertieft und die anfallenden Sandmengen in die nördliche Lagune gespült. Dies führte zu einer starken und nachhaltigen Verflachung der Lagune mit der Folge stärkerer Erwärmung ihrer Bodenoberfläche bei Sonneneinstrahlung und so zu einer meist nur wenige Zentimeter starken Oxidationszone (in den Hochsommermonaten nur etwa einen Zentimeter tief reichend).

Auch die höheren Siedlungstiefen im Sediment der Endgrabenhohlkehle lassen sich mit den geringeren Temperaturen erklären, die im Zeitraum der Probenentnahme herrschten (November 1996), sie förderten die Ausweitung der Oxidationszone in größere Bodentiefen. Neben der Temperatur bestimmen jedoch auch andere Faktoren wie Sedimentbeschaffenheit (Porosität), Nährstoffverteilung und Pflanzenbewuchs durch Schaffung eines bestimmten Mikroklimas die Foraminiferenverteilung innerhalb des Sediments.

Die Siedlungsdichtemaxima von *Haplophragmoides manilaensis* und *Psammosphaera* sp. unterhalb des obersten Sedimentzentimeters zeigen an, daß es sich bei ihnen im Gegensatz zur epifaunalen *Elphidium williamsoni* um infaunale Arten handelt, die an ein Leben im Sediment besonders angepaßt sind. Auch aus anderen Untersuchungen ist bekannt, daß *Haplophragmoides manilaensis* vorwiegend in größeren Sedimenttiefen siedelt. In einer Salzwiese auf St. Catherines Island bei Georgia beispielsweise hatte sie ihre höchsten Individuenzahlen in 20 Zentimeter Tiefe (GOLDSTEIN, WATKINS, KUHN 1993). Das gleiche gilt dort auch für *Arenoparrella mexicana* (GOLDSTEIN & WATKINS 1998); im „Bottsand“ hingegen scheint sie aber zumindest zeitweise auch oberflächennächste Horizonte zu bevorzugen. Ihre außergewöhnlich hohe Siedlungsdichte an der Bodenoberfläche beruhte auf der vorangegangenen, fast zeitgleichen Reproduktion nahezu aller adulten Individuen der gesamten Population (siehe Abb. 73, Seite 104). Zu anderen Jahreszeiten muß daher bei *Arenoparrella mexicana* mit anderen Vertikalverteilungen gerechnet werden.

Die für den „Bottsand“ ermittelten Tiefenverteilungen sind zeitlich betrachtet wahrscheinlich instabil und stellen nur Momentaufnahmen innerhalb periodischer und aperiodischer Schwankungen dar.

5.6 Ursachen hoher Anteile der Totfauna an der Gesamtf fauna im „Bottsand“

Die Anzahl leerer Gehäuse in einer Sedimentprobe hängt von verschiedenen Faktoren ab. Zum einen spielen hydrodynamische Faktoren wie strömungsbedingte Sedimentumlagerungen eine Rolle, die zu einer Korngrößensortierung und damit auch zu einer lokalen Anreicherung von Gehäusen führen können (RICHTER 1964, 1965). Aber auch das Gehäusematerial ist von entscheidender Bedeutung. So werden kalkschalige Gehäuse nach dem Tod der Individuen in Gebieten mit einer CaCO_3 -Untersättigung des Wasserkörpers nach kurzer Zeit aufgelöst. Lösungserscheinungen kalkschaliger Gehäuse wurden im Gebiet der westlichen Ostsee beschrieben (JARKE 1961, RESIG 1965) und an *Elphidium williamsoni* auch im „Bottsand“ beobachtet LUTZE (1968a).

Andere Einflüsse wirken auf die Ansammlung leerer Gehäuse besonders in den landnächsten Abschnitten einer Salzwiese. Hier ist die artspezifische, selektive Erhaltungsfähigkeit für das weitere Schicksal eines Gehäuses ein wichtiger Faktor (GOLDSTEIN & WATKINS 1999), aber auch ob eine Art vorwiegend an der Sedimentoberfläche oder in der Tiefe siedelt (GOLDSTEIN & HARBEN 1993; GOLDSTEIN, WATKINS, KUHN 1995).

Im „Bottsand“ wurde festgestellt, daß der Anteil toter Individuen an der Gesamtfau­na in der Lagune geringer war als in den Vegetationsflächen. Folgende Gründe kommen dafür in Frage: Zum einen siedeln in der *Festuca*-Wiese vorwiegend Arten, deren Gehäuse schwerer erodieren (*Trochammina inflata*, *Balticammina pseudomacrescens*, *Haplophragmoides manilaensis* und *Arenoparrella mexicana*), andererseits werden die Gehäuse durch Vertorfung des biogenen, wurzelfaserdurchsetzten Sediments bereits in wenigen Zentimetern Tiefe besser konserviert als in der offenen Lagune. Außerdem findet in der Vegetationszone nahezu keine mechanische Beschädigung der Gehäuse durch Wasserbewegungen und Bioturbation statt. Dennoch sind damit die zum Teil außerordentlich hohen Anteile leerer Gehäuse an einigen Stellen der Vegetationzone (siehe vor allem Abb. 23, Seite 37 und Abb. 26, Seite 39) allein nicht zu erklären.

Das Vorhandensein vieler toter Individuen zeigt an, daß zu einem früheren Zeitpunkt zumindest zeitweilig wesentlich günstigere Bedingungen geherrscht haben müssen, was zum Aufbau einer größeren Population führte, deren Individuen die jetzige Totgesellschaft bilden. Die Tatsache, daß sich die vielen leeren Gehäuse im Sediment der Brandungshohlkehle etwa 15 bis 30 Zentimeter unter dem heutigen Oberflächenniveau der *Festuca*-Wiese befinden, bedeutet aber nicht, daß es sich bei ihnen um die Reste einer Lebendpopulation handelt, die ausschließlich zum Zeitpunkt der Entstehung der „Bottsand“-Vegetation existierte. Dagegen spricht sowohl die hohe Zahl als auch der sehr gute Erhaltungsgrad der Gehäuse. Man findet nämlich heute in vergleichbarer Tiefe in einer geschlossenen, mehrere Meter vom Endgraben entfernten *Festuca*-Fläche keine solche Totgemeinschaft. Die Abbruchkanten mit ihren Brandungshohlkehlen des Endgrabens sind also topographisch gesehen über längere Zeit stabile Gebilde, die sich mindestens seit den Untersuchungen von LUTZE (1968a) kaum verändert haben. Eine weitere Verlandung des Endgrabens hat seit dieser Zeit also praktisch nicht stattgefunden.

Es besteht daher vielmehr die Möglichkeit, daß es im Verlauf der letzten Jahrzehnte zu einem mehrfachen Wechsel zwischen schnellem Aufbau und anschließendem Untergang einer Population kam. Die Ursache dafür könnte in plötzlichen Veränderungen der Umweltbedingungen liegen, die aber nur selten auftraten. So wies LUTZE (1968a) auf sommerliche Stagnationen des Wasserkörpers im Endgraben hin, die in Extremfällen zum Absterben der auch heute noch massenhaft vorkommenden Fischbrut führte. Eigene Messungen der Sedimenttemperatur im Endgraben ergaben um bis zu 3 °C höhere Werte gegenüber der Lagune. Es ist denkbar, daß auch die Foraminiferen-Populationen der Hohlkehle von der zeitweiligen Sauerstoffarmut betroffen wurden, wobei kleinräumig

günstigere Bedingungen vorherrschten, die kleinen Teilen der Populationen ein Überleben gerade noch ermöglichte. Daß anschließend eine rasche Wiederbesiedlung möglich ist, läßt sich beispielsweise mit der Kenntnis des Fortpflanzungsverhaltens von *Arenoparrella mexicana* deuten, deren Population im November 1997 zu großen Teilen weitgehend simultan reproduzierte (siehe Abb. 73, Seite 104). Relativ wenige adulte *Arenoparrella mexicana* erzeugten durch zeitgleiche Vielteilung einen abrupten Anstieg einer neuen Lebendpopulation. In ähnlicher Weise reagierten dort in der Vergangenheit vielleicht auch *Jadammina macrescens* und *Balticammina pseudomacrescens*.

5.7 Zeitliche Variabilität in der Artenzusammensetzung und Gehäusegröße

5.7.1 Zeitliche Änderungen in der Artenzusammensetzung in „Halebüll“

Daß es im Verlauf mehrerer Jahrzehnte in einer Salzwiese zu Änderungen des Artenspektrums kommt, liegt an der hohen Dynamik, mit der sich ein solcher amphibischer Brackwasserlebensraum stetig verändert. Im Falle von Salzwiesen an der Deutschen Bucht erfolgt durch fortschreitende Sedimentation eine allmählich meerwärts gerichtete Ausdehnung und gleichzeitige Höhenlagezunahme des gesamten Vorlands. Damit findet an einem gegebenen Punkt eine kontinuierliche Veränderung in Richtung terrestrisches Milieu statt. So kann beispielsweise aus einem Andelrasen innerhalb weniger Jahrzehnte ein Rotschwingelrasens hervorgehen und parallel dazu eine allmähliche Veränderung der Artenzusammensetzung eintreten.

Im Rahmen der Vervollständigung des einjährigen Beobachtungszeitraums konnten im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ aber auch kurzfristige Veränderungen beobachtet werden, die sogar innerhalb weniger Wochen vonstatten gingen. Sie betreffen das plötzliche Auftreten von *Elphidium williamsoni* im April 1994 in der Andelzone am Entnahmepunkt P4. Nach einer explosionsartigen Zunahme ihrer Siedlungsdichte innerhalb von etwa sechs Wochen (Abb. 17, Seite 31), verschwand dann im Spätsommer langsam die Population; die letzten Individuen wurden Ende September beobachtet.

Als Ursachen kommen in erster Linie landwärts gerichtete Sedimentumlagerungen in Frage, die aber in verschiedener Weise vonstatten gehen können. Der Regelfall besteht aus jährlichen Sturmfluten im Winterhalbjahr, mit denen Sedimentpartikel und mit ihnen lebende Individuen von Arten des offenen Watts und wattnaher Salzwieseabschnitte hierher verfrachtet werden. Eine andere Möglichkeit der Verfrachtung geschieht während strenger Winter, wenn eine auf dem offenen Watt aufliegende Eisdecke bei Sturmfluten den

Bodenkontakt verliert, aufreißt und in Schollen in die Vegetationszone gedrückt wird. Am Ort ihres Abtauens bleiben größere, zuvor eingeschlossene Sedimentmengen zurück, in denen sogar größere Metazoen enthalten sein können (in solchen Sedimenten wurden im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ im März 1996 viele Schalen von *Cerastoderma edule* gefunden).

Die während der späten Wintermonate in die Andelzone gelangten Individuen von *Elphidium williamsoni* fanden zunächst günstige, also weitgehend Bedingungen des offenen Watts vor, da topographisch bedingt eingelaufenes Meerwasser noch längere Zeit zurückblieb und zu einem hohen Bodenwassergehalt führte. Zusätzlich sorgte die im Frühjahr nur locker mosaikartige verbreitete und noch nicht geschlossene Vegetation für eine günstige Lichtsituation, die den endosymbiontischen Diatomeenchloroplasten zugutekam. Ein großer Teil der Population konnte dort unter diesen Voraussetzungen erfolgreich reproduzieren und noch eine Weile überleben. Hinweise für stattgefundene Reproduktionen sind nicht nur im außergewöhnlich steilen Anstieg der Siedlungsdichte zu sehen (Abb. 17, Seite 31), sondern besonders auch an der beobachteten stetigen Zunahme des Gehäusedurchmessers, der im Juli-August 1994 sein Maximum erreichte (Abb. 32 b, Seite 45). Im Gegensatz zur „Bottsand“-Population, bei der während der Sommermonate zwischenzeitlich niemals wieder größere Mengen kleiner Individuen auftraten, reproduzierte in „Halebüll“ eine größere Zahl adulter Individuen offenbar auch später noch (kenntlich an der Abnahme des durchschnittlichen Gehäusedurchmessers von Juli nach August 1994). Erst als sich die Situation in den Hochsommermonaten August und September für *Elphidium williamsoni* allmählich verschlechterte (Verminderung des Lichteinfalls aufgrund sich verdichtender Vegetationsdecke, stärkere Aussüßung durch zurückgehaltenes Niederschlagswasser bei meist ausbleibenden Überflutungen), kam es zum Zusammenbruch der Population. In den folgenden Jahren konnte in „Halebüll“ kein erneutes Auftreten einer *Elphidium williamsoni*-Population in der Andelzone beobachtet werden; es handelte sich also um ein nur unter Ausnahmebedingungen stattfindendes episodisches Ereignis.

Änderungen in der Artenzusammensetzung von „Halebüll“ fielen jedoch meistens nicht derartig prägnant aus, wie am Beispiel von *Elphidium williamsoni* beschrieben, sondern beschränkten sich in der Regel auf geringfügige Verschiebungen, die einer Jahresperiodik unterworfen sind und ebenfalls während der Wintermonate stattfinden. Sie basieren aber auch auf der sturmflutbedingten Überschichtung der Salzwiese mit Wattsedimenten. Sedimentablagerungen in den landnäheren Zonen führen dabei nicht nur zum geringfügigen Eintrag wattnaher Arten, sondern haben auch zu der Folge, daß die üblicherweise dort

lebenden Arten in den oberen Zentimetern des „neuen Bodens“ über längere Zeit fast völlig fehlen (LEHMANN 1994). Die landnahen Arten sind nicht in der Lage, das frische Sediment zu besiedeln, da es aufgrund seiner Herkunft einer Umgebung entspricht, die sich bezüglich verschiedener Parameter von ihrem normalen, eher terrestrischen Milieu unterscheidet. Eine für landnähere Flächen typische Fauna etabliert sich erst dann wieder in der obersten Bodenschicht, wenn im Laufe des Frühsommers die Qualität des Sediment zunehmend zu ihren Gunsten verändert.

5.7.2 Zeitliche Variationen in der Gehäusegröße von „Halebüll“-Populationen

Studien zur zeitlichen Erfassung von Gehäusegrößen führten nur sehr wenige Autoren durch und konzentrierten sich dabei auf Flachwassergebiete wie z. B. offene Bereiche der westlichen Ostsee (HAAKE 1967), Buchten (PHLEGER & LANKFORT 1957, WEFER 1976) und mit zwei Ausnahmen auch landnahe Küstenbiotope, wie ein Gezeitentümpel bei Plymouth (MYERS 1942) und die „Bottsand-Lagune“ (LUTZE 1968a). Größenverteilungskurven von Foraminiferen aus Salzwiesenbiotopen erstellten dabei bislang nur LEHMANN (1994) und LORENZ (2000), letztere jedoch nur für eine Serie von Proben, die zu einem Zeitpunkt entnommen wurden (Oktober 1999).

Im Zuge dieser Fragestellung wurde zu Beginn vorliegender Arbeit ein zuvor in der Salzwiese „Halebüll“ begonnener Jahresgang (LEHMANN 1994) vervollständigt. Bei den meisten Arten setzten sich auch während des Vervollständigungszeitraums (Anfang Mai bis Ende August 1994) die schon zuvor beobachteten, oft willkürlichen aber nur selten größeren Änderungen des Gehäusedurchmessers fort. Als Beispiele dienten *Haynesina germanica* und *Jadammina macrescens* (Abb. 33, Seite 47 und Abb. 34, Seite 49). Eine auffällige Ausnahme bildete die landnächste Population von *Jadammina macrescens*, welche über weite Strecken des Jahres aus konstant kleinen Individuen bestand, deren Durchmesser sich erst im Laufe des Hochsommers signifikant vergrößerten.

Ein Vergleich mit der saisonalen Entwicklung von *Ammonia beccarii* und *Ammotium salsum* in einem weitverzweigten System flacher Buchten mit hohen Temperatur- und Salinitätsschwankungen in Texas (PHLEGER & LANKFORT 1957) zeigt, daß auch dort die Populationen aus Individuen verschiedenen Alters bestanden (eine größere Bandbreite aufwiesen) und sich ebenfalls die Größenzusammensetzung im zeitlichen Verlauf willkürlich änderte.

Ganz anders verhielten sich *Ammotium cassis* und *Ophthalmina kilianensis*, zwei Arten aus der westlichen Ostsee (Eckernförder Bucht, aus 23,5m und 13m Tiefe). Bei ihnen

beobachtete WEFER (1976) eine deutliche und abrupte Abnahme des mittleren Gehäusedurchmessers, was nur durch Reproduktionsgeschehen erklärt werden kann. In dieser Weise verhielt sich auch die von LUTZE (1968a) in der „Bottsand“-Lagune beobachtete *Elphidium williamsoni*. Auch dort reproduzierten größere Teile einer adulten Population innerhalb weniger Wochen (April bis Mai), und die daraus hervorgegangenen Juvenilen wuchsen im Verlauf einiger Monate ebenfalls stetig bis zur Adultgröße heran. In gleicher Weise verhält sich die *Elphidium williamsoni*-Population noch heute, was durch die Laborhälterungen bestätigt werden konnte.

Von der zuletzt erwähnten Ausnahme abgesehen, ist ein Zusammenhang zwischen dem Lebensraum und dem Reproduktionsverhalten erkennbar, der besonders deutlich wird, wenn man die Größenverteilungskurven von *Elphidium williamsoni* aus der „Bottsand“-Lagune mit denen typischer Arten aus den Vegetationsflächen der Salzwiese „Halebüll“ gegenüberstellt. Er läßt sich folgendermaßen formulieren:

In Küstenbiotopen mit heterogenen und kurzfristig stark schwankenden Umweltbedingungen reproduzieren Foraminiferen nicht nur zu den erwarteten Frühjahrszeitpunkten, sondern vielmehr über fast das ganze Jahr hinweg. Die abrupten, zeitlich willkürlich auftretenden Wechsel in der Gehäusegröße sind Indizien dafür, daß Fortpflanzungsereignisse nicht zeitgleich an der gesamten Population stattfinden, sondern immer nur an kleinen Teilen und zu verschiedenen Zeitpunkten. Mikrotopographische Unterschiede in Vegetationszonen bedingen außerdem, daß Reproduktionen immer dann geschehen, wenn sich kleinräumig die Bedingungen dafür einstellen. So kann man daher in einer Salzwiese insgesamt von räumlich und zeitlich fleckenhaftem Reproduktionsgeschehen sprechen. Räumlich fleckenhaftes Reproduktionensgeschehen konnte in vorliegender Arbeit vor allem im Zuge der Ermittlung von Siedlungsflecken an mehreren Arten nachgewiesen werden (siehe z. B. Abb. 38, Seite 62 und Abb. 45, Seite 69) und wurde in unserer Arbeitsgruppe inzwischen für *Trochammina inflata* zusätzlich bestätigt (LORENZ 2000).

In unmittelbarer Landnähe der Salzwiese „Halebüll“ verharrten die dort siedelnden Individuen von *Jadammina macrescens* lange Zeit des Jahres in einem zystenähnlichen, physiologischen Ruhestadium, in dem das Wachstum über viele Monate unterblieb. Sie wuchsen und reproduzierten erst dann mit der eben beschriebenen Fleckenhaftigkeit, als für sie die Bedingungen günstiger wurden. Dies geschah im landnächsten Bereich erst viel später als in meernäher gelegenen Flächen, nämlich nach seltenen, nur episodisch auftretenden Sommerhochfluten an wenigen Tagen des Jahres.

5.8 Ortsabhängige Größenunterschiede einzelner Arten im „Bottsand“

Messungen an Populationen dreier häufiger „Bottsand“-Arten aus unterschiedlichen Habitaten zum gleichen Zeitpunkt ergaben (*Haplophragmoides manilaensis*, Abb. 49, Seite 73; *Miliammina fusca*, Abb. 50, Seite 74 und *Tiphrotrocha comprimata*, Abb. 51, Seite 74), daß je nach Entnahmestelle zum Teil erhebliche Unterschiede in der Gehäusegröße vorkamen. Besonders am Beispiel von *Miliammina fusca* wird das Phänomen deutlich, daß mit der Zunahme terrestrischer Einflüsse auch die mittlere Gehäusegröße deutlich abnimmt.

Die Möglichkeit, daß die ortsabhängige Verschiedenheit der Gehäusegröße auf unterschiedlichen Reproduktionszeitpunkten der einzelnen Populationen beruhen könnte, kann in diesem Fall ausgeschlossen werden, da jede der drei Größenverteilungen auch zu anderen Zeiten des Jahres diesem Bild entsprach und sogar mit den Größenverteilungen toter Individuen weitgehend übereinstimmte.

Zwei Hypothesen für das auch früher schon im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ beschriebene (LEHMANN 1994) und sonst nur noch von GUILBAULT, CLAGUE & LAPOINTE (1996) an der Westküste Kanadas beobachtete Phänomen ortsabhängiger Größenunterschiede kommen in Frage:

1. Es kommt im Verlauf von Hochfluten zu Einschwemmungen von juvenilen Individuen (Gameten, Zygoten oder Tochterzellen) von vorwiegend meerwärts siedelnden Arten und auf diese Weise zu einer „unfreiwilligen“ Besiedlung der landnahen Abschnitte. Nach einer gewissen Zeit mit dem Erreichen einer bestimmten Größe sterben diese Individuen dort ab ohne reproduziert zu haben, weil die neuen Bedingungen ein weiteres Überleben unmöglich machen. Die Individuen wären also allochthonen Ursprungs.

Für Arten, deren eigentliches Hauptvorkommen in meernäheren Salzwiesen zonen liegt, reduziert sich also die Überlebenszeit umso mehr, je weiter sie von ihrem ursprünglichen Siedlungsort entfernt wurden. Im ungünstigsten Fall (Verfrachtung in landnächste Salzwiesenbereiche) geht dies so weit, daß die betroffenen Arten unmittelbar nach ihrer Verfrachtung absterben, weil die neuen Umweltbedingungen derart lebensfeindlich sind und ein Überleben von vornherein unmöglich machen.

2. Die in die landnächsten Bereiche verfrachteten Individuen sind in der Lage, dort zu überleben, zu reproduzieren und den neuen Lebensraum zu besiedeln. Ihre durchschnittliche Adultgröße ist jedoch viel geringer, die Individuen bleiben die meiste Zeit des Jahres oder auch zeitlebens klein (wie beispielsweise die landnahe *Jadammina macrescens*-Population im

Untersuchungsgebiet „Halebüll“, oder *Miliammia fusca* im *Festuca*-Rasen des Untersuchungsgebiet „Bottsand“). Diese Individuen können autochthone Populationen bilden.

Der Nachweis, daß sehr kleine Individuen in solchen Populationen aus vor Ort stattgefundenen Reproduktionen stammen und autochthon sind, ist allerdings schwierig, da die Bedingungen für eine Reproduktion in Landnähe generell ungünstiger sind. Die notwendige Menge an kapillarem Bodenwasser ist dort nur während episodisch auftretender Sturmfluten, also an wenigen Tagen des Jahres vorhanden (LEHMANN 1994). Außerdem gibt es oft kleinräumige topographische Unterschiede entlang des Geländeprofiles, die ebenfalls einen großen Einfluß auf den Wassergehalt haben können. Da also ein zeitlich und räumlich fleckenhaftes Reproduktionsgeschehen vorliegt und nicht die gesamte Population während einer kurzen Zeitspanne reproduziert (wie *Elphidium williamsoni* in der „Bottsand“-Lagune), können plötzlich auftretende Gruppen kleinster Individuen überhaupt nur nachgewiesen werden, wenn zu verschiedenen Zeiten des Jahres ein enges Probenetz gelegt wird.

Hierbei spielt eine Rolle, wie groß in einer Population der Anteil von Tochterzellenbildnern (Schizonten und Agamonten) und Gametenbildnern (Gamonten) ist. Begeißelte Gameten können aufgrund ihrer hohen Eigenbeweglichkeit und ihres geringen Gewichts bei Überflutungen über weitere Strecken als „Plankton“ passiv verdriftet werden. Bei jungen Tochterzellen ist dies ungleich schwieriger, da sie sich in größerer Zahl noch einige Zeit nach ihrer Entstehung in der mütterlichen Brutcyste konzentrieren, ein höheres Gewicht besitzen und sich vor allem mit ihren Pseudopodien an ein Substrat anzuheften vermögen (u. a. beobachtet bei *Elphidium williamsoni*). Eine „Wolke“ junger, aus Vielteilungen hervorgegangenen Tochterzellen ist daher leichter nachweisbar als die wenigen weit verstreuten jungen Individuen, die es schaffen, aus Zygoten heranzuwachsen.

Einer der möglichen wachstumsbegrenzenden Faktoren ist die Mikrostruktur des Habitats. Stereomikroskopische Beobachtungen zeigten, daß das von der Vegetation gebildete Wurzelwerk im landnahen Bereich auch im Größenbereich von unter einem Millimeter außerordentlich dicht und verfilzt ist. Das geringe Volumen der interstitiellen Lücken zwischen den Wurzelfasern und den Sandkörnern läßt den Bau größerer Gehäuse offenbar nicht zu. Gelegentliche Vorkommen von schwach deformierten Gehäusen (manchmal auch Abdrücke feinsten Wurzelfasern in der Gehäusewand) scheinen dies zu bestätigen. Dabei muß aber berücksichtigt werden, daß eine solche Art von Wachstumseinschränkung im Inneren des Sediments stärker wirksam ist als auf der Oberfläche. Dies wird belegt durch das Vorkommen vereinzelt großer Gehäuse, die ausschließlich an der Sedimentoberfläche gefunden wurden.

Der im „Bottsand“ existierende Zusammenhang zwischen Siedlungsort und Gehäusegröße ist auch anhand von Arten zu beobachten, die ausschließlich die landnächsten Rotschwingelflächen besiedeln und niemals in meernäheren Abschnitten vorkommen. Diese Arten (z. B. *Trochamminita irregularis*, *Micatuba flexilis*, *Ovamina* sp.) sind auch im adulten Zustand kleiner oder viel schlanker als Arten anderer Salzwiesenzonen. So wurde beispielsweise von VALKANOVA (1964) das fadenförmige und lange Gehäuse von *Micatuba flexilis* (als *Rhabdogromia flexilis*) als Anpassung an Lückensystem-Habitate angesehen.

Aufgrund der großen Vielfalt von Salzwiesenbiotopen (Topographie, Pflanzenbewuchs, Bodenwassergehalt, Korngröße) sind mit hoher Wahrscheinlichkeit gleichzeitig sowohl allochthone Individuen als auch autochthone Populationen vorhanden. Je nach den vorhandenen mikrotopographischen Bedingungen bilden beide wahrscheinlich fleckenartige Muster mit mehr oder weniger scharfen Grenzen. Je ungünstiger („terrestrischer“) die Bedingungen für Arten aus meernahen Bereichen der Salzwiese werden, umso seltener kommt es zu erfolgreichen Reproduktionen und desto größer ist der Anteil allochthoner Individuen, denen es nicht gelingt dort zu überleben.

5.9 Analysen der Proloculusdurchmesser

Vergleichende Messungen der Proloculusgröße von Arten landnaher Salzwiesenbereiche ergaben, daß in Abhängigkeit ihres geographischen, aber auch kleinräumigen Vorkommens intraspezifische Unterschiede auftraten.

Die Größe des Proloculus spielt eine wesentliche Rolle bei der Beurteilung, welcher Generation ein Gehäuse angehört. Gemäß dem einfachen dimorphen Generationswechsel (SCHAUDINN 1885, LISTER 1896) besitzen Agamonten eine kleine Anfangskammer (mikrosphärisch, B-Generation) und Gamonten einen größeren Proloculus (megalosphärisch, A₂-Generation). Ebenfalls große Anfangskammern haben auch Schizonten (megalosphärisch, A₁-Generation), die als dritte Generation an einem trimorphen Generationszyklus beteiligt sein können (RHUMBLER 1909), was zur Formulierung der Trimorphismus-Hypothese führte (HOFKER 1925, 1930b). Erst kürzlich wurden in einer Laborkultur der Großforaminifere *Amphistegina gibbosa* alle drei Generationen identifiziert und auch der noch fehlende Schritt der Bildung von Gamonten aus Schizonten beobachtet (DETTMERING, RÖTTGER, HOHENEGGER & SCHMALJOHANN 1998). Zwar existieren mit *Patellina corrugata* (MYERS 1935) und *Rubratella intermedia* (GRELL 1958) auch Fälle, bei dem umgekehrte

Größenverhältnisse vorliegen (Agamont mit großer und Gamont mit kleiner Anfangskammer), sie sind aber ausgesprochen selten und es ist wenig wahrscheinlich, daß sie bei den untersuchten Arten vorkommen.

Neben der Proloculusgröße kann gleichzeitig auch die Gehäusegröße ein wichtiger Parameter für die Erkennung der Generationen sein. Bei einigen Foraminiferen ist das Agamontengehäuse größer als das eines Gamonten oder Schizonten. Gehäusegrößenunterschiede konnten aber bei Arten, bei denen mikrosphärische und megalosphärische Gehäuse gefunden wurden nicht festgestellt werden.

Bei Arten mit zwei getrennten Häufigkeitsmaxima der Proloculi (z. B. bei der „Heden“-Population von *Trochammina inflata*, Abb. 62 f, Seite 93), kann davon ausgegangen werden, daß es sich bei den Gehäusen mit kleinem Proloculus um mikrosphärische Individuen, also um Agamonten (B) handelt. Bei den übrigen Gehäusen mit deutlich größerem Proloculus ist hingegen nicht sicher, ob sie Gamonten (A_2) oder Schizonten (A_1) oder auch beiden zugleich zugeschrieben werden können. Bei Vorliegen von Trimorphismus haben nach Ansicht von HOFKER (1930a und b) Schizonten innerhalb eines megalosphärischen Proloculusgrößenspektrums etwas kleinere Proloculi als Gamonten. Seine Hypothese wurde von RÖTTGER, FLADUNG, SCHMALJOHANN, SPINDLER & ZACHARIAS (1986) für *Heterostegina depressa* und von DETTMERING, RÖTTGER, HOHENEGGER & SCHMALJOHANN (1998) für *Amphistegina gibbosa* bestätigt.

Aufgrund dieses Zusammenhangs könnte man anhand der zweigipfligen Größenverteilung der megalosphärischen *Trochammina inflata*-Individuen aus „Heden“ (Abb. 62 f, Seite 93) auf die Existenz von Schizonten (linke Flanke) und Gamonten (rechte Flanke) schließen. Dem widerspricht jedoch die Beobachtung an einem der „Heden“-Individuen, welches Gameten bildete und einen relativ kleinen Proloculus hatte. Mit einer Größe von 31 μm gehörte es eindeutig der linken Flanke megalosphärischer Individuen an. Ein anderer Gamont, bei dem ebenfalls Gameten beobachtet werden konnten, stammte aus einer *Festuca*-Fläche des „Bottsand“. Seine Anfangskammer lag mit 42 μm im rechten Größenspektrum der megalosphärischen Individuen innerhalb der für diese Entnahmestelle ermittelten Größenverteilung (Abb. 62 d, Seite 93).

Da dies Hinweise dafür sind, daß es sich bei der Gruppe megalosphärischer Individuen wohl überwiegend um Gamonten handelt, ist bei *Trochammina inflata* also damit zu rechnen, daß zumindest an bestimmten Orten ein dimorpher Generationswechsel zwischen Agamont und Gamont vorliegt. Dennoch ist die Existenz von Schizonten nicht auszuschließen, ihr Anteil dürfte aber an den meisten Stellen im „Bottsand“ und auch im Untersuchungsgebiet

„Heden“ geringer als der der Gamonten sein. Bei *Trochammina inflata* wurde nur von ANGELL (1990) asexuelle Reproduktion, also Vielteilung beschrieben. In dieser Studie wurden leider weder morphometrische Gehäusedaten, noch die Anzahl der Mutterindividuen angegeben, es ist also offen, ob es sich bei den mütterlichen Gehäusen um Schizonten oder Agamonten handelte.

Es scheint andererseits aber auch Stellen zu geben, an denen eine *Trochammina inflata*-Population ausschließlich aus Schizonten besteht. Einen Hinweis darauf liefern megalosphärische „Bottsand“-Gehäuse aus einer weiter vom Endgraben entfernt gelegenen *Festuca*-Fläche (Abb. 62 c, Seite 93). Zum einen liegen die Proloculusdurchmesser dieser Individuen in der Größenverteilung auffallend eng beieinander, außerdem fehlen in der dortigen Population mikrosphärische Individuen, also Agamonten, was zur Folge hätte, daß es dort auch keine Gamonten gibt. Außerdem lagen die Gehäusegrößen der meisten gemessenen Individuen in einem bemerkenswert engen Größenbereich (zwischen 600 µm und 650 µm). Die engen Größenbereiche von Proloculus- und Gehäusedurchmesser deuten darauf hin, daß die Individuen an dieser Stelle etwa gleichzeitig durch Vielteilungen entstanden.

Aus der Literatur sind solch eingipflige und schmale Verteilungen bei Freilandpopulationen nur von *Textularia tenuissima* und *Bulimina fusiformis* aus dem Gullmarfjordgebiet (HÖGLUND 1947), sowie von *Trochammina* cf. *Trochammina quadriloba* (Florida, SALAMI 1976) und *Trochammina hadai* aus einem japanischen Brackwassersee bekannt (MATSUSHITA & KITAZATO 1990). Die von HÖGLUND (1947) gemessenen Werte für die beiden zuerst genannten Arten lagen jedoch deutlich niedriger (zwischen 8 µm und 17 µm bzw. 10 µm und 25 µm) als jene für *Trochammina inflata*. Er nahm an, daß es sich dabei um einen eher seltenen Fall des dimorphen Generationswechsels handeln könnte, bei dem sich sexuelle und asexuelle Generationen bezüglich der Proloculus- und Gehäusegröße nicht unterscheiden lassen. Hierbei wäre dann sogar auch Trimorphismus vorstellbar. Agamonten, Gamonten und Schizonten hätten dann also alle nahezu gleichgroße Anfangskammern.

Einen Hinweis darauf, daß selbst Populationen, deren Gehäuse relativ kleine Proloculi besitzen, ausschließlich aus Schizonten bestehen könnten, gibt das Reproduktionsverhalten von *Arenoparrella mexicana* in der Endgrabenhohlkehle des „Bottsand“. Beobachtungen an einzelnen Mutterindividuen bestätigten, daß die im November 1997 gebildete Juvenilpopulation gleichgroße Proloculi wie die Mutterindividuen hatten. Es ist aber theoretisch nicht auszuschließen, daß auch hier Gamont und Agamont gleiche Proloculusgrößen besitzen. In diesem Fall wären jedoch die Mutterindividuen der im

November 1997 gebildeten Juvenilpopulation Agamonten gewesen. Agamonten sind jedoch meistens in natürlichen Populationen selten.

Da die Populationen von *Siphotrochammina lobata* und *Elphidium williamsoni* ebenfalls einheitliche Proloculusgrößen besaßen, besteht die Möglichkeit, daß auch diese Populationen aus Schizonten bestanden. Bei *Jadammina macrescens* läßt jedoch nur eine aus einer *Festuca*-Station des „Bottsand“ stammende Verteilung eine solche Interpretation zu (Abb. 63 a, Seite 95). Populationen anderer Bereiche bestanden offenbar zu ganz geringen Teilen auch aus Agamonten (Abb. 63 c und d, Seite 95, Proloculusgröße 12 µm). Für eine *Jadammina macrescens*-Population aus einer holländischen Salzwiese gab HOFKER (1977) deutlich verschiedene Proloculusgrößen an und glaubte einen trimorphen Generationswechsel nachgewiesen zu haben. Er fand dabei Gehäuse (seiner Meinung nach Gamonten), deren Proloculi sogar über 60 µm groß waren. Derartig große Anfangskammern konnten bei dieser Art aber weder im Rahmen eigener früherer Studien (LEHMANN 1994) noch im Verlauf vorliegender Arbeit nachgewiesen werden; die größten Proloculi hatten einen Durchmesser von nur 32 µm.

Eine ungewöhnliche Proloculus-Größenverteilung liegt bei *Haplophragmoides manilaensis* vor. Bei ihr existierte eine kleine separate Gruppe megalosphärischer Gehäuse, deren Proloculi deutlich größer waren als die der übrigen Gehäuse (Abb. 68, Seite 99). Bei diesen wenigen Individuen handelt es sich wahrscheinlich um Gamonten. Unklarer sind die Verhältnisse aber bei den verbleibenden Gehäusen, deren Häufigkeitsverteilung zwei Maxima andeutet. Entweder sind dies alles Schizonten, oder es kommen noch Agamonten hinzu, die dann im linken Bereich des Größenspektrums liegen dürften. Letzteres ist wahrscheinlicher, da bei Vorhandensein von Gamonten entsprechend dem dimorphen Zyklus immer auch Agamonten vorkommen müssen.

Elphidium williamsoni: Für diese Art liegen die meisten Hinweise für eine nur aus Schizonten bestehende Population vor. Messungen der Proloculusgröße ergaben, daß in der „Bottsand-Population“ keine Agamonten, sondern lediglich megalosphärische Individuen vorkamen, die aber ein umfangreicheres Größenspektrum abdeckten als bei allen anderen untersuchten Arten (Abb. 69, Seite 99). Die wenigen Gehäuse mit Anfangskammern über 75 µm Durchmesser lassen zwar vermuten, daß es sich bei diesen um Gamonten gehandelt haben könnte, bei keiner der insgesamt 39 im Labor erfolgten Reproduktionen wurde jedoch die Bildung von Gameten beobachtet. Die Proloculusgrößen der aus allen Schizogonien im Labor

hervorgegangenen Tochterzellen entsprachen in Mittelwert und Bandbreite fast exakt denen der Freilandpopulation.

Auch aus Laborkulturen von *Ammonia tepida* (STOUFF, LESOURD & DEBENAY 1999) sind ebenfalls größere Spannweiten megalosphärischer Proloculusdurchmesser von Individuen bekannt (50 µm bis 110 µm), die nachweislich allesamt Schizonten waren.

Natürlich besteht auch weiterhin die Möglichkeit, daß in der „Bottsand“-Population dennoch Agamonten und somit auch Gamonten vorkommen, ihr Anteil dürfte aber äußerst gering sein und erfordert zum Nachweis weitere Beobachtungen an umfangreichen Laborkulturen. Außerdem müßten die Mutterindividuen auf ihre Proloculusgröße untersucht werden. Sollten Agamonten vorhanden sein und damit auch ein Generationswechsel, findet ihre Bildung aus Gamonten wahrscheinlich nicht im Frühjahr, sondern zu einer anderen Jahreszeit statt. Größere Anteile von Agamonten wurden beispielsweise bei *Ammonia beccarii* (HOFKER 1930b) und *Discorbina vilardeboana* (FØYN 1936) im Winter beobachtet. Bislang gibt es aber auch bei *Elphidium williamsoni* aus dem „Bottsand“ keine Hinweise für die Existenz von Agamonten. Aus den wenigen Spätsommer- und Herbstreproduktionen im Labor gingen nämlich niemals Gameten hervor.

Verhältnisse wie sie in der „Bottsand“-Lagune vorherrschen, lassen sich jedoch nicht auf andere ähnliche Biotope übertragen. So glaubt HAMAN (1969) für *Elphidium williamsoni* (als *Elphidium excavatum*) in der Llandanwg-Lagune in Nord-Wales zwei Hauptphasen der Reproduktion nachgewiesen zu haben. Je nach Jahreszeit wechselte sich asexuelle Fortpflanzung (April bis Juni) mit sexueller Fortpflanzung (September bis Oktober) ab. Darüberhinaus gäbe es noch eine weitere untergeordnete Phase möglicherweise sexueller Reproduktion im Winter (Januar). Ihre Hypothese beruht aber ausschließlich auf der Ermittlung der Siedlungsdichte, welche starken jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen war. Während die hohen winterlichen Siedlungsdichten vor allem von mikrosphärischen Individuen gebildet wurden, soll die abrupte Zunahme der Individuenzahlen im Mai auf megalosphärischen Gehäusen beruhen. Weiterhin erwähnt sie, daß die von ihr gefundenen Agamonten größere Gehäuse hatten als die megalosphärischen Individuen. In ihrer Studie fehlen jedoch jegliche Angaben zum Proloculus- und Gehäusedurchmesser; Vergleiche mit der „Bottsand“-Population sind daher unmöglich.

Zusammenhänge zwischen Saisonalität und Generationswechsel wurden anhand von Freilandpopulationen nur noch bei zwei anderen, aus ähnlichen Lebensräumen stammenden Arten erörtert. HOFKER (1930b) glaubte, daß bei *Ammonia beccarii* im Zuge eines trimorphen

Generationswechsels Agamonten vorwiegend im Winter vorkämen, welche im Frühjahr reproduzieren und Schizonten hervorbrächten, die ihrerseits im Sommer Gamonten bildeten, welche durch Erzeugung von Agamonten den Zyklus letztlich wieder schlossen. Zwar ist das von im festgestellte Vorhandensein verschiedener Morphen zu bestimmten Jahreszeiten unbestritten, die Bildung von Schizonten aus Agamonten, sowie die Bildung von Gamonten aus Schizonten ist jedoch hypothetisch. HOFKER hatte derartige Abläufe an den holländischen Populationen nie beobachtet. Vielmehr ist auch bei *Ammonia beccarii* eine über mehrere Generationen ablaufende asexuelle Fortpflanzung (Bildung von Schizonten aus Schizonten) wahrscheinlich (STOUFF, LESOURD, & DEBENAY 1999).

Eine in dieser Hinsicht intensiv bearbeitete Art ist *Elphidium crispum*. Untersuchungen an Populationen aus einem Gezeitentümpel an der Südküste Englands bei Plymouth (MYERS 1942), deren monatliche Anteile von mikrosphärischen zu megalosphärischen Individuen aufgezeichnet wurden, ergaben, daß *Elphidium crispum* ähnlich wie *Elphidium williamsoni* in der „Bottsand“-Lagune, eine individuelle Lebensspanne von etwa einem Jahr besaß. Auch dort reproduzierten große Teile der Population im Frühjahr (April bis Mai), woran aber überwiegend Gamonten und in viel geringerem Umfang zeitgleich auch Agamonten beteiligt waren. Da die Individuen einer jeden Generation ein Jahr lebten, bevor sie reproduzierten, dauert der gesamte Generationszyklus also etwa zwei Jahre. Anders verhielt sich dies bei einer aus dem Sublitoral des gleichen Untersuchungsgebiets stammenden *Elphidium crispum*-Population. Hier gab es neben einer Reproduktionsphase im Frühjahr noch eine weitere Phase im Herbst. Außerdem lag der Anteil mikrosphärischer Gehäuse unter, und der Anteil der megalosphärischen Individuen deutlich über denen der Gezeitentümpel-Population. Abgesehen von den Untersuchungen in vorliegender Arbeit war damit MYERS der einzige, der innerhalb einer Art Unterschiede in der Größenzusammensetzung von Proloculi zwischen Populationen verschiedener Lebensräume ermittelte.

Neben den in vorliegender Arbeit festgestellten räumlichen Unterschieden in den Proloculusgrößen, kann eine Größenzusammensetzung von Proloculi auch zeitlichen Änderungen unterworfen sein (bislang nur an einer Freilandpopulation von *Trochammina hadai* anhand monatlicher Messungen ermittelt, MATSUSHITA & KITAZATO 1990). Zeitliche Änderungen müssen stets berücksichtigt werden, wenn räumliche bedingte Größenunterschiede untersucht werden sollen. In Sedimentproben, die zum gleichen Zeitpunkt, aber an verschiedenen Orten entnommen wurden, erhält man für jede Population eine bestimmte Größenverteilung, welche aber zu einem späteren Zeitpunkt im Jahr durch

einen möglicherweise stattgefundenen Wechsel der Generationen völlig anders aussehen kann. Erfolgen also Proloculusmessungen an lebenden Individuen zu einem bestimmten Zeitpunkt, so besteht die Gefahr nur einen kleinen Ausschnitt der in Wirklichkeit beteiligten Generationen zu erhalten. Um die Bandbreite der tatsächlichen Möglichkeiten zu ermitteln, die einen bestimmten Ort charakterisieren, wurden aus diesem Grunde alle Messungen an leeren Gehäusen vorgenommen (einzige Ausnahme ist *Elphidium williamsoni*, aufgrund rascher postmortalen Auflösung stehen leere Gehäuse nicht zur Verfügung).

Räumliche intraspezifische Verschiedenheiten in der Größenverteilung des Proloculus deuten also darauf hin, daß nicht an jedem Ort alle Schritte eines möglichen trimorphen Generationszyklus verwirklicht, sondern entsprechend den besonderen Bedingungen eines Standorts jeweils nur Teile realisiert werden. Dabei gibt es Habitate, in denen über längere Zeit fortlaufend Schizonten aus Schizonten hervorgehen, also Schizogonie bevorzugt wird. In Salzwiesenbiotopen mit stark wechselnden Umweltbedingungen und häufigen Phasen geringen Bodenwassergehalts sind junge Schizonten besser gegen Austrocknung aber auch vor möglichen Freßfeinden geschützt als die viel empfindlicheren Gameten und Zygoten. Besonders Gameten können aufgrund ihrer geringeren Größe leicht zur Beute anderer Protozoen, wie z.B räuberischer Ciliaten, werden.

Die große Bedeutung der asexuellen Reproduktion im Generationswechsel wird auch deutlich bei *Bolivina doniezi*, einem Sandschaler, der von SLITER (1970) über mehrere Generationen im Labor kultiviert wurde. Bei dieser Art wurden ausschließlich Schizogoniezyklen beobachtet.

Dennoch existieren auch in Salzwiesenbiotopen Gamonten. Günstige Bedingungen für eine Gametenbildung sind aber nur an wenigen Stellen und nicht zu jeder Zeit vorhanden. Hier entscheiden auf kleinem Raum die mikrotopographischen Gegebenheiten, die vor allem den Bodenwassergehalt bestimmen, ob eine erfolgreiche Zygotenbildung und ein weiteres Überleben der Juvenilstadien möglich ist oder nicht. Günstige Bedingungen herrschen zum Beispiel in kleinen Senken und Pfützen, die über längere Zeit Stillwasserbereiche darstellen oder in größeren Porenräumen mit zeitweise hohem Bodenwassergehalt.

Bei *Trochammina inflata* haben Beobachtungen an Gamonten gezeigt, daß nicht nur Gameten, sondern auch junge Zygoten im mütterlichen Gehäuse vorhanden waren. Zygoten im mütterlichen Gamontengehäuse belegen Autogamie (so auch bei *Rotaliella roscoffensis*, GRELL 1968). Offenbar werden sie erst nach Erreichen eines bestimmten Alters entlassen. Auch bei Gamontogamie bieten aneinanderliegende Gehäuse verschiedengeschlechtlicher

Gamonten (Amphimixis) entsprechende Schutzräume (z. B. bei *Glabratella sulcata*, *Metarotaliella parva* und *Rubratella intermedia*, GRELL 1968). In Fällen, in denen ein Gehäuse den Juvenilstadien noch eine Weile Schutz bietet, ist ein erfolgreiches Heranwachsen relativ vieler junger Agamonten auch dort noch gewährleistet, wo die Chancen für andere Arten, deren Gameten sofort ins Freie entlassen werden, schlechter stehen. Dieser Vorteil könnte den hohen Anteil an Agamonten von *Trochammina inflata* in der „Heden“-Population erklären.

Trotz vorhandener Möglichkeiten wird der Weg der sexuellen Reproduktion in Salzwiesenbiotopen von den meisten Arten anscheinend nur selten beschritten, er dient nicht dem raschen Aufbau neuer Populationen, sondern vor allem der Sicherung genetischer Stabilität.

Bei *Elphidium williamsoni* liegen die Vorteile der Schizogonie in der erleichterten Weitergabe ihrer Symbionten auf die Individuen der neuen Generation. Die im mütterlichen Protoplasten enthaltenen endosymbiontischen Diatomeenchloroplasten werden auf die sich aufteilenden Protoplasmaportionen verteilt und sind schon im Proloculusstadium der jungen Schizonten voll funktionstüchtig. Im Falle einer Gametenbildung gingen die Symbionten verloren und könnten von den Zygoten oder nachfolgenden Stadien erst dann erneut aufgenommen werden, wenn diese eine bestimmte Größe erreicht hätten.

5.10 Fleckenhaftigkeit im Zentimeterbereich

Unter einem Siedlungsflecken versteht man ganz allgemein einen Ort hoher Siedlungsdichte, also eine Stelle an der sich Organismen aus unterschiedlichen Gründen stärker konzentrieren als in ihrer Umgebung. Siedlungsflecken sind besonders leicht nachzuweisen, wenn der Abstand der Probenentnahmestationen mehrere Meter beträgt (LUTZE 1968b; HOHENEGGER, PILLER & BAAL 1989 und 1993), die untersuchte Fläche also relativ groß und bezüglich ihrer Umweltparameter nicht homogen ist. Aber auch in kleineren Flächen, die ihrerseits noch weiter unterteilt wurden (BOLTOVSKOY & LENA 1969, 18 Proben á 9 cm² im Abstand von 7 cm; OLSSON & ERIKSSON 1974, 81 benachbarte Teilflächen á 10 cm²), sind noch auffällige Siedlungsdichteunterschiede vorhanden. Bereits LUTZE (1968b) erkannte bei der Analyse von Siedlungsflecken in der „Bottsand“-Lagune (an *Miliammina fusca* und *Elphidium williamsoni*), daß sich Form und Größe der Siedlungsflecken mit

größeren Probenabständen nicht ermitteln ließen und hielt die Existenz von Kleinstflecken im Zentimeterbereich für wahrscheinlich.

Zum ersten und bislang einzigen Mal untersuchte BUZAS (1968) solche Kleinst-Siedlungsstrukturen, indem er 36 Teilflächen einer Größe von nur 1,6 cm² lückenlos beprobte. Die von ihm gefundenen Flecken basieren auf der Ermittlung durch mathematisch-statistische Methoden, die später auch andere Autoren zur Analyse von Foraminiferen-Verteilungen anwendeten. Dabei wird getestet, welchem statistischem Modell eine Besiedlungsstruktur am ehesten entspricht. Entsprachen die von BUZAS gefundenen Arten einer sog. Poisson- bzw. Binomialverteilung, so gelten die Individuen als homogen, also zufällig verteilt, im Falle einer negativen Binomialverteilung als heterogen, also fleckenhaft verteilt.

OLSSON & ERIKSSON (1974) stellten jedoch fest, daß weder die negative Binomialverteilung, noch eine andere von ihnen speziell modifizierte Poissonverteilung für den Nachweis von Siedlungsflecken geeignet ist, da eine heterogene Verteilung auch durch einen zufallsbedingten Wechsel der Individuendichte entstanden sein könnten. Dies zeigt, daß, wenn eine im Freiland gefundene Foraminiferen-Verteilung mathematisch als heterogen identifiziert wird (also nicht zufällig verteilt), nicht automatisch mit dem Begriff „heterogen“ verknüpft werden kann, daß die Individuen auch aktiv am Prozeß dieser Fleckenbildung beteiligt sein müssen. OLSSON & ERIKSSON wiesen ferner darauf hin, daß keine feste Grenze gezogen werden könne, ab der Bereiche höherer Siedlungsdichte als klar abgegrenzte Flecken von Bereichen mit niedrigerer Siedlungsdichte abgegrenzt werden könnten. Letztere Ansicht unterstützten später auch BUZAS & GIBSON (1990) und formulierten präziser, daß die Verteilung von Foraminiferen eher in Form eines Kontinuums vorläge und es allenfalls gelänge, verschiedene Grade zwischen homogener und heterogener Verteilung zu ermitteln. Entscheidend ist in diesem Zusammenhang die Berücksichtigung der Probenfläche. Findet man in einer von zwei benachbarten größeren Flächen anhand weniger Proben einen Fleck hoher Individuendichte, so ließe sich dieser nicht mehr als solcher erkennen, wenn nur ein kleinerer Ausschnitt der ursprünglich größeren Probenfläche anhand vieler kleiner Teilflächen betrachtet wird, da sich die Individuendichte von Teilfläche zu Teilfläche nur wenig und kontinuierlich ändert. Umgekehrt können größere benachbarte Flächen ohne nennenswerte Siedlungsdichteunterschiede dennoch Flecken enthalten. Die Flecken werden aber aufgrund ihrer geringen Ausdehnung allerdings erst dann sichtbar, wenn die größeren Flächen in hinreichend kleine Teilflächen zerlegt werden.

Ein weiterer Nachteil ist, daß die mathematische Auswertung zweier äußerlich gleicher Flächen (bezüglich der Siedlungsunterschiede in ihren Teilflächen als homogen angesehen) zu

verschiedenen Ergebnissen führen kann. So ermittelt man in einem Fall eine homogene Verteilung, in einem anderen Fall liegt aber unerwartet eine heterogene Verteilung vor (Beispiele bei BUZAS 1968). Wenn also bereits geringste Unterschiede in der Siedlungsdichte das Ergebnis beeinflussen, erschwert dies zusätzlich die Suche nach Gründen für das Zustandekommen fleckenhafter Verteilungen.

Aufgrund dieser Nachteile, aber auch aus folgendem Grund wurde auf eine statistische Analyse der eigenen Probenquadrate verzichtet: Die Existenz von ausgeprägten Siedlungsunterschieden in einigen Probenquadraten aus den Untersuchungsgebieten „Halebüll“ und „Bottsand“ war auch ohne statistische Methoden leicht nachzuweisen, da es Teilflächen gab, in denen die Siedlungsdichte auffallend höher lag als in allen benachbarten Teilflächen. Zudem konzentrierte sich die vorliegende Untersuchung vor allem auf den Beweis der schon von LUTZE (1968b) und BUZAS (1968) geäußerten Annahme, daß Siedlungsflecken im Zentimeterbereich auf Reproduktionsereignissen beruhen müßten, da auf so kleiner Fläche alle Umweltparameter wahrscheinlich homogen sind. Zur Klärung dieser Frage bedarf es aber lediglich der Prüfung, ob in einem eng begrenzten Bereich höherer Siedlungsdichte Juvenilstadien, also Individuen mit auffallend geringem Gehäusedurchmesser, vorkommen.

Geradezu ausgeprägt war dieser Zusammenhang bei *Triloculina oblonga* (Abb. 43, Seite 67), *Ovammina opaca* (Abb. 44, Seite 68) und *Miliammina fusca* (Abb. 46, Seite 70), Arten, die nur in geringen Dichten vorkommen. Bei Arten, die insgesamt in höheren Individuendichten siedeln, ist nur noch andeutungsweise erkennbar, daß Stellen mit höherer Individuenzahlen auf kleinen Gehäusen basieren (z. B. bei *Ammonia beccarii*, Abb. 38, Seite 62 und *Triloculina oblonga*, Abb. 41, Seite 65).

Der Grund hierfür liegt in der bereits vor einer Reproduktion vorhandenen hohen Siedlungsdichte. Siedlungsflecken durch Reproduktionsereignisse lassen sich nur nachweisen, wenn die durch Reproduktionen hinzugekommenen jungen Individuen einen entsprechend hohen Anteil gegenüber den bereits zuvor existierenden älteren Individuen ausmachen.

Die Bildung von Siedlungsflecken wird entscheidend durch die Art der Fortpflanzung bestimmt. Nach sexueller Reproduktion entstehen keine Siedlungsflecken im Zentimeterbereich, da in den meisten Fällen aus den zahlreichen Gameten nur wenige Agamonten hervorgehen. Zudem werden die Gameten und auch junge Zygoten aufgrund ihrer Eigenbeweglichkeit und geringen Größe schon durch geringste Strömungen von ihrem Entstehungsort forttransportiert und auf größere Flächen verteilt. Eine Ausnahme stellt in

diesem Zusammenhang *Trochammina inflata* dar, bei der Gameten und sogar junge Zygoten noch innerhalb des Muttergehäuses beobachtet wurden. Dies weist darauf hin, daß erst spätere Stadien, vielleicht sogar fertige Proloculi das Muttergehäuse verlassen, was zu einer stärkeren Konzentration der Agamonten in ihrer Umgebung führen kann. Eine größere Anhäufung junger Individuen um ein Mutterindividuum herum und damit die Bildung eines Fleckens höherer Siedlungsdichte, ist nur nach ungeschlechtlicher Fortpflanzung mit der Bildung von Tochterzellen durch Vielteilung möglich, was durch die Laborbeobachtungen an *Elphidium williamsoni* betätigt werden konnte.

Daß auch noch längere Zeit nach einer Vielteilung die jungen Individuen in einem relativ eng begrenzten Bereich zusammenbleiben, zeigen die immer noch recht schmalen Häufigkeitsmaxima größerer Gehäuse von Freilandpopulationen (z. B. *Triloculina oblonga*, Abb. 43, Teilfläche 21, Seite 67; *Miliammina fusca*, Abb. 47, Teilfläche 10, Seite 71; *Elphidium williamsoni*, Abb. 48, Teilfläche 2, Seite 72).

5.11 *Elphidium williamsoni*

Die Hälterungen von *Elphidium williamsoni* im Labor haben gezeigt, daß ausgewachsene und in Reproduktionsgröße befindliche Individuen aus dem Freiland in der Regel ein Jahr alt sind und im Frühjahr reproduzieren. In wenigen Fällen fand eine Reproduktion erst viel später statt oder die betreffenden Individuen starben ohne reproduziert zu haben. Die beiden ältesten solcher Individuen waren 20 und 21 Monate, also knapp zwei Jahre alt. Verglichen mit den wenigen anderen benthonischen Kleinforaminiferen, deren Generationszeiten man kennt, ist die Lebensspanne bei *Elphidium williamsoni* ungewöhnlich lang (Ausnahme: *Elphidium crispum*, hier betrug sie ebenfalls etwa ein Jahr, MYERS 1942). Für *Ammonia beccarii* beispielsweise liegt sie in der Regel zwischen einem und drei Monaten (BRADSHAW 1961), bei *Bolivina doniezi* durchschnittlich bei zweieinhalb Monaten (SLITER 1970) und bei kleineren Arten wie z. B. *Rosalina leei* (HEADLEY & WAKEFIELD 1967) oder *Rotaliella elatiana* (PAWLOWSKI & LEE 1992) nur bei drei bis fünf Wochen bzw. fünf bis acht Tagen.

Auch die durchschnittliche Zahl der bei *Elphidium williamsoni* pro Reproduktion gebildeten Tochterzellen, liegt mit 141 (Min. 53, Max. 239) oft weit über den Werten der eben genannten, aber auch anderer Kleinforaminiferen-Arten (z. B. HOFKER 1930a, FØYN 1936, ARNOLD 1964, SALAMI 1976, BENDER 1989).

Die Bildung von Brutcysten vor der asexuellen Reproduktion ist auch bei anderen benthonischen Foraminiferen beobachtet worden. Brutcysten dienen hauptsächlich dem

Schutz des aus dem Mutterindividuum austretenden Protoplasmas oder der bereits vorhandenen, aber noch zartwandigen Proloculusstadien vor Vernichtung durch Bakterien, anderen Protozoen und vielen räuberischen Metazoen.

Nach behutsamen Aufbrechen einer Brutcyste von *Elphidium williamsoni* und Entfernen eines kleineren Teils ihrer Wand wurde beobachtet (zu diesem Zeitpunkt hatte das gesamte elterliche Protoplasma das Gehäuse verlassen), daß sich die auf diese Weise gestörte Plasmamasse im Verlauf der nächsten 24 Stunden nicht mehr in gleichgroße Portionen gliederte. Aus ihr gingen unregelmäßig gestaltete und nicht lange lebensfähige, aber dennoch kalzifizierte Tochterzellen hervor.

Die erfolgreiche Bildung zu jungen Proloculusstadien ist offenbar nur unter der Voraussetzung gewährleistet, daß jegliche Störungen mechanischer Art vermieden werden. Dem geschützten Hohlraum einer Brutcyste kommt daher noch eine weitere wichtige Bedeutung zu.

In seltenen Fällen kam es während des Wachstums junger Tochtterscharen bei einigen Individuen zu Abnormalitäten der Kammer- oder Gehäuseform. Es handelte sich dabei vorwiegend um die Bildung von „Zwillingsorganismen“ oder (in nur einem Fall beobachtet) um das frühe Auftreten zweier getrennt voneinander und in entgegengesetzter Richtung verlaufender Windungen auf ein und demselben Individuum. Solche und andere Anomalien wurden bisher an Laborkulturen von *Heterostegina depressa* (RÖTTGER & SPINDLER 1976b) *Ammonia beccarii* und *Ammonia tepida* in allen Einzelheiten beschrieben und studiert (STOUFF, GESLIN, DEBENAY & LESOURD 1999). Die häufiger anzutreffenden Zwillingsindividuen beruhen auf einer Fusion zweier junger Gehäuse meist kurz nach Verlassen der Brutcyste. Dabei kommt es während der Kalzifizierung neu angelegter Kammern zur Verschmelzung der beiden Gehäusewände.

Eine Entstehung zweier entgegengesetzt verlaufender Windungen basiert auf der gleichzeitigen Bildung von meistens zwei zweiten Kammern am entgegengesetzten Pol des Proloculus. Solche Individuen besitzen dann auch zwei Aperturen.

6 Zusammenfassung

Untersuchungsgebiete und Methodik

1. In zwei Küstensalzwiesen Schleswig-Holsteins („Halebüll“, Westküste und „Bottsand“, Ostküste) wurden Artenzusammensetzung, Siedlungsdichte und Ursachen von Fleckenhaftigkeit von Foraminiferen im Zentimeterbereich anhand von Sedimentproben des obersten Bodenzentimeters studiert. Zusätzlich wurde noch die Artenzusammensetzung einer Salzwiese des Gullmarfjordgebiets („Heden“) ermittelt. Einzelne Proben zur Bestimmung des Proloculusdurchmessers stammten außer aus den genannten Gebieten noch aus einer Salzwiese der Ostküste Jütlands („Store Sjørup“), sowie aus „Süderhafen“ (Nordstrand).
2. Im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ wurde entlang eines 200 Meter langen und senkrecht zur Küstenlinie verlaufenden Transekts an acht definierten Stationen (P1 bis P8) in vierzehntägigem Rhythmus von Anfang Mai 1994 bis Ende August 1994 Sedimentproben einer Oberfläche von 16,6 cm² entnommen und damit ein früher begonnener Jahreszyklus (LEHMANN 1994) vervollständigt. Diese Proben dienen der Ermittlung der jahreszeitlichen Entwicklung von Artenzusammensetzung und Siedlungsdichte. Parallel wurde an den acht Stationen auch der Bodenwassergehalt und die Temperatur im obersten Sedimentzentimeter bestimmt. An zwei ausgewählten Stationen des Transekts (P2 und P5) wurden von Mitte August bis Ende Oktober 1995 und von Anfang Mai bis Ende Juli 1996 ebenfalls alle 14 Tage quadratische Proben einer Kantenlänge von 5 x 5 cm entnommen und im Labor in 25 Teilproben zu je 1 cm³ zerlegt. Letztere dienen der Analyse der Fleckenhaftigkeit.
3. Sechs quadratische Bodenproben der gleichen Größe wurden auch in einer Lagune des Untersuchungsgebiet „Bottsand“ in vierzehntägigen Abständen von Mitte Mai bis Ende Juni 1996 entnommen. Aus der Lagune stammten auch weitere 15 Proben mit einer Fläche von jeweils 8 cm², die zu je drei an fünf Stationen (S1 bis S5) eines von West nach Ost verlaufenden Transekts entnommen wurden und der Ermittlung von Artenzusammensetzung und Siedlungsdichte dienen. Zur Bestimmung der Vertikalverteilung von Foraminiferen wurde die Lagunenstation S4 einmalig beprobt (14. Mai 1996, drei Probenkerne á 8 cm² bis in eine Tiefe von 10 cm). An der gleichen Station wurden im Frühjahr 1997 und 1998 mehrmals unterschiedlich viele Individuen von *Elphidium williamsoni* für Hälterungen im Labor gesammelt. In gleicher Weise wie

in der Lagune wurde die Vertikalverteilung auch in der Vegetationszone des „Bottsand“ studiert, die Proben hierfür stammten aus einer Brandungshohlkehle (14. Mai 1996). Alle anderen Proben der Vegetationszone stammten aus verschiedenen Bereichen und wurden hauptsächlich am 17. November 1997 und am 6. Juli 1998 entnommen. Die Proben des letzteren Entnahmedatums dienten der Ermittlung des Proloculusdurchmessers verschiedener Arten.

Artenzusammensetzung und Siedlungsdichten

1. Von den insgesamt 26 lebend nachgewiesenen Foraminiferenarten wurden im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ 17, im „Bottsand“ 19 und in „Heden“ 13 Arten gefunden. Darunter sind zwei monothalame, meines Erachtens neue Arten, die den Gattungen *Ovamina* und *Psammosphaera* angehören. Zwei weitere Sandschaler, *Siphotrochammina lobata* und *Trochamminita irregularis*, waren in Europa bisher unbekannt. Die ebenfalls sandschalige *Arenoparrella mexicana* sowie *Polysaccamina ipohalina* wurden in vorliegender Arbeit erstmalig für mittel- und nordeuropäische Küstensalzwiesen nachgewiesen. Die monothalame *Micatuba flexilis*, eine Art aus größeren Tiefen des Gullmarfjords, konnte erstmalig auch in Salzwiesen gefunden werden.
2. Die räumliche Verteilung der Arten innerhalb eines Untersuchungsgebiets wurde in „Halebüll“ und im „Bottsand“ näher untersucht. Artenzusammensetzung und Siedlungsdichte waren an den einzelnen Entnahmestationen zum Teil sehr verschieden.
3. Im Untersuchungsgebiet „Halebüll“ fand man an jedem Punkt über den gesamten Untersuchungszeitraum hinweg jeweils eine bestimmte Artengemeinschaft. Artenspektrum und Anteile der Arten variierten zwar im jahreszeitlichen Verlauf, das für diesen Lebensraum charakteristische Gesamtbild blieb aber stets sichtbar. Entsprechend verschiedener Höhenstufen, die sich durch ihre Vegetation beschreiben lassen, kamen in den Salzwiesenabschnitten drei charakteristische und gut voneinander getrennte Artengemeinschaften vor.
 - a. *Haynesina germanica* und *Ammonia beccarii* in der *Salicornia/Spartina*-Zone (P1 und P2, untere Hochwasserlinie).
 - b. *Triloculina oblonga* und *Miliammina fusca* in der *Puccinellia*-Zone (P4 und P5, mittlere Hochwasserlinie).
 - c. *Jadammina macrescens* und *Ovamina* sp. in der *Festuca*-Zone (P7 und P8, obere Hochwasserlinie).

4. Im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ wurde in der Lagune eine ganz andere Foraminiferen-Gemeinschaft gefunden als in der Vegetationszone. Neben den schon seit LUTZE (1968a) bekannten Lagunenarten *Miliammina fusca* und *Elphidium williamsoni* sind dort heute außerdem *Ovamina opaca* und *Ammotium salsum* sehr häufig. Die Vegetationszone ließ sich in verschiedene Habitate, mit jeweils verschiedener Artenzusammensetzung gliedern. Die häufigsten Arten waren *Trochammina inflata*, *Haplophragmoides manilaensis*, *Miliammina fusca* und *Tiphotrocha comprimata*. Aber auch in scheinbar identischen Habitaten wurden auf kürzere Entfernungen Unterschiede in der Artenzusammensetzung festgestellt. Dabei erreichten sonst seltene Arten wie *Arenoparrella mexicana*, *Micatuba flexilis* und *Psammosphaera* sp. hohe und mitunter sogar die höchsten Anteile an der Lebendfauna.
5. Vergleicht man das Arteninventar der in vorliegender Arbeit untersuchten Gebiete mit denen anderer geographischer Regionen, so gibt es bezüglich der häufigsten sandschaligen Arten die größten Übereinstimmungen mit semiterrestrischen Brackwasserlebensräumen der nordamerikanischen Atlantik- und Pazifikküste. Einige der Neufunde jedoch, wie z. B. *Arenoparrella mexicana*, *Trochamminita irregularis*, *Siphotrochammina lobata* und *Polysaccammina ipohalina* sind weitgehend Charakterarten tropischer und subtropischer Gebiete. Damit mehren sich die Hinweise, daß sich die Grenzen zwischen wärmeren und gemäßigten Klimazonen aufzulösen scheinen.
6. Die Siedlungsdichte in „Halebüll“ war im jahreszeitlichen Verlauf erheblichen Schwankungen unterworfen. Insgesamt wurden die höchsten Individuenzahlen im Herbst 1993 und im Sommer 1994 ermittelt, die niedrigsten im Zeitraum von Januar bis April. Die Abnahme der Siedlungsdichte im obersten Sedimentzentimeter im Verlauf der Wintermonate beruht auf einer sukzessiven Übersichtung der Salzwiese mit Wattsedimenten während häufiger Sturmfluten.
7. Mit explosionsartiger Zunahme der Siedlungsdichte entwickelte sich im Mai 1994 in der *Puccinellia*-Zone des Untersuchungsgebiet „Halebüll“ (P4) eine Population von *Elphidium williamsoni*, die normalerweise nur in wattnahen Salzwiesenbereichen in geringerer Zahl vorkommt. Sie erreichte dabei die höchste in dieser Salzwiese festgestellte Siedlungsdichte (1284 Ind./10 cm³). Bereits im August verschwand die Population wieder, was mit der zunehmenden Verdichtung der Vegetation erklärt werden kann. Sie führte zu einer Verminderung der Lichteinstrahlung und

verschlechterte damit die Lebensbedingungen für die im Protoplasma von *Elphidium williamsoni* vorkommenden endosymbiontischen Diatomeenchloroplasten.

8. Die Ermittlung der Siedlungsdichte im „Bottsand“ zeigte, daß oft größere Unterschiede innerhalb eines Untersuchungsgebiets vorhanden waren. *Arenoparrella mexicana* erreichte mit 5255 Ind./10 cm³ die höchste je in einer Salzwiese festgestellten Individuendichte. Sie beruhte auf vorangegangenen, fast zeitgleich stattgefundenen Vielteilungen der nahezu gesamten Adultpopulation.
9. Ein Vergleich von Lebend- und Totfauna in der Vegetationszone des „Bottsand“ ergab, daß die Siedlungsdichte leerer Sandschaler-Gehäuse oft um ein Vielfaches über der lebender Individuen lag. Es gab sogar Stellen an denen ausschließlich leere Gehäuse vorkamen. Die hohen Totanteile beruhen auf der guten Erhaltungsfähigkeit der Gehäuse und der konservierenden Eigenschaften des Salzwiesenmilieus.
10. Untersuchungen der Vertikalverteilung im „Bottsand“ am 14. Mai 1996 ergaben, daß das Sediment der Lagune nur etwa halb so tief besiedelt war wie jenes einer Station in der Brandungshohlkehle des Endgrabenufers (max. -7 cm). In der Lagune war *Elphidium williamsoni* fast ausschließlich im obersten Sedimentzentimeter vorhanden, während *Ammotium salsum* und *Miliammina fusca* auch in tieferen Bodenschichten noch höhere Siedlungsdichten erreichten.

In der Hohlkehle war *Arenoparrella mexicana* die dominante Art des obersten Bodenzentimeters (hohe Individuenzahlen aufgrund ihrer Reproduktionstätigkeit), sie kam aber in nennenswerten Zahlen auch noch in einer Tiefe von sechs Zentimetern vor. Arten mit höchsten Siedlungsdichten in tieferen Bodenhorizonten waren *Haplophragmoides manilaensis* (-4 cm) und *Psammosphaera* sp. (-2 cm).

Analysen der Gehäusegrößenvariationen

1. Die Gehäusegröße der einzelnen Arten war jahreszeitlichen Änderungen unterworfen. Die Art der Änderungen war aber dabei innerhalb eines Untersuchungsgebiets je nach Foraminiferenart und Siedlungsort verschieden. So traten in „Halebüll“ bei *Haynesina germanica* (P1) und einer meernäheren Population von *Jadammina macrescens* (P3) abrupte Wechsel in der Gehäusegröße auf, während die mittlere Gehäusegröße einer landnahen *Jadammina macrescens*-Population von September 1993 bis Juni 1994 absolut konstant blieb. Erst im Juli und August 1994 wuchsen diese Individuen bis zur Adultgröße heran. Das Reproduktionsverhalten war also je nach Siedlungsort

verschieden und anders als das von LUTZE (1968a) für *Elphidium williamsoni* in der „Bottsand“-Lagune beschriebene, wo die gesamte Population im April oder Mai reproduzierte und alle Jungen im Jahresverlauf stetig bis zu ihrer Adultgröße heranwuchsen.

In Küstenbiotopen mit kurzfristig stark schwankenden Umweltbedingungen reproduzieren Foraminiferen nicht nur zu den erwarteten Frühjahrszeitpunkten, sondern vielmehr über fast das ganze Jahr hinweg. Fortpflanzungsereignisse finden dabei auch nicht bei der gesamten Population statt, sondern immer nur an kleinen Teilen und zu verschiedenen Zeitpunkten. Mikrotopographische Unterschiede in den Salzwiesen schaffen kleinräumig die Bedingungen für Reproduktionen. Man kann daher in einer Salzwiese insgesamt von räumlich und zeitlich fleckenhaftem Reproduktionsgeschehen sprechen. In unmittelbarer Landnähe der Salzwiese „Halebüll“ verharrte die dort siedelnde *Jadammina macrescens* lange Zeit des Jahres in einem zystenähnlichen, physiologischen Ruhestadium, in dem das Wachstum über viele Monate unterblieb. Sie wuchsen und reproduzierten erst dann mit der eben beschriebenen Fleckenhaftigkeit, als für sie die Bedingungen günstiger wurden. Dies geschah im landnächsten Bereich erst viel später als in meernäher gelegenen Flächen, nämlich nach seltenen, nur episodisch auftretenden Sommerhochfluten an wenigen Tagen des Jahres.

2. Im Untersuchungsgebiet „Bottsand“ wurden bei drei Arten (*Haplophragmoides manilaensis*, *Miliammina fusca* und *Tiphrotrocha comprimata*) die Gehäusegrößen lebender Populationen aus unterschiedlichen Habitaten zum gleichen Zeitpunkt (17. November 1997) gemessen: mit zunehmender Landnähe verringerte sich die mittlere Gehäusegröße stetig. So betrug die mittlere Gehäusegröße einer *Miliammina fusca*-Population aus der Lagune 318 μm , aus einem nahezu verlandeten Verbindungsgraben zwischen einem größeren Tümpel und einem Lagunenausläufer 162 μm und aus dem *Festuca*-Rasen nur noch 133 μm .
3. Die Analyse der Siedlungsdichte- und Gehäusegröße auf kleinster Fläche (im Zentimeterbereich) ergab, daß Siedlungsflecken vorhanden waren, also Orte an denen die Individuendichte signifikant höher war als in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft. Die Individuen in solchen Flecken waren oft deutlich kleiner als Individuen der Umgebung. In mehreren Fällen verteilten sich die jungen Individuen auf sehr enge Größenbereiche, woraus sich schließen läßt, daß vorangegangene Vielteilungen für das Zustandekommen solcher Flecken verantwortlich waren. Beobachtungen zahlreicher Individuen von

Elphidium williamsoni im Labor bestätigen diese Hypothese: junge Tochterindividuen hielten sich noch etwa eine Woche nach der Reproduktion in der Nähe des mütterlichen Gehäuses auf.

Elphidium williamsoni

1. An der kalkschaligen *Elphidium williamsoni* wurden zwischen April 1997 und Februar 1999 Lebendbeobachtungen und Kulturversuche im Labor durchgeführt. Dazu wurden aus der „Bottsand-Lagune“ insgesamt 128 Individuen an der Station S4 gesammelt (73 Individuen im April 1997, 10 Individuen am 17. November 1997 und weitere 45 Individuen im März und April 1998) und in Kulturschälchen zunächst bei Raumtemperatur im Labor und ab Mitte Mai 1998 in einem Thermokonstanzraum bei 19 °C gehältert.
2. Von den 128 gehälterten Individuen reproduzierten im Labor insgesamt 39 Individuen durch Vielteilung. Die durchschnittliche Größe der Mutter betrug zum Zeitpunkt der Reproduktion 570 µm, und die mittlere Anzahl der aus einer Vielteilung hervorgegangenen Tochterindividuen 141. Die 1-Kammer-Stadien waren im Mittel 68 µm groß. Die Anzahl der pro Vielteilung gebildeten Tochterindividuen ist von der Größe der Mutter unabhängig. Mit steigender Zahl der Tochterindividuen ging die Abnahme ihrer Anfangsdurchmesser einher.
3. Reproduktionen ereigneten sich meist nachts oder in den frühen Morgenstunden und fanden stets in einer vom Mutterindividuum gebauten Brutcyste statt. Sie kündigten sich am Abend des Vortags dadurch an, daß auch die jüngste Kammer des mütterlichen Gehäuses, die gewöhnlich nur transparentes Pseudopodien-Protoplasma enthielt, mit symbiontenhaltigem Protoplasma erfüllt war.
4. Von den 39 Vielteilungen wurden vier ausgewählt (F₁ vom 10. April 1997, F₁ vom 18. April 1997, F₁ vom 2. Mai 1997 und F₁ vom 17. November 1997), um deren weitere Entwicklung zu verfolgen. Die vier Tochtterscharen wuchsen innerhalb der ersten 10 Tage annähernd gleich schnell. Danach unterschieden sich ihre Wachstumsraten in den folgenden Wochen auffällig. Ursache dafür waren die unterschiedlichen Temperaturen, denen jeder der Klone während der ersten Lebenswochen ausgesetzt war. Aufgrund stark ansteigender Labortemperaturen im Verlauf der Sommermonate stellten die Individuen der ersten drei Tochtterscharen ihr Wachstum ein und starben bald darauf, ohne die durchschnittliche Adultgröße erreicht oder reproduziert zu haben. Am längsten

lebten die Individuen der Vielteilung vom 17. November 1998, die im Thermokonstanzraum bei 19 °C gehältert wurden. Mit einer durchschnittlichen Gehäusegröße von knapp 410 µm am Ende ihres Wachstums, überschritt diese Tochtterschar damit die Größe der ersten drei um etwa 80 µm.

5. Zur Bestimmung der Kammerbauzeiten wurden drei Tochterindividuen der F₁ vom 4. Mai 1998 isoliert und im Thermokonstanzraum bei 19 °C gehältert. Nur eines der Individuen erreichte eine Größe von 598 µm und überschritt damit die durchschnittliche Reproduktionsgröße um knapp 30 µm. Bei diesem Individuum lassen sich grob drei Phasen in der Kammerbaufrequenz unterscheiden:

Phase 1 dauerte nur etwa 15 Tage. In dieser Zeit wurde anfänglich eine Kammer pro Tag gebaut, dann kam alle zwei bis drei Tage eine weitere Kammer hinzu.

Phase 2 umfaßte ungefähr einen Zeitraum vom 15. bis zum 130. Tag. In diesem Abschnitt wurde im Mittel etwa einmal wöchentlich das Gehäuse um eine Kammer vergrößert.

Phase 3 erstreckt sich etwa vom 130. bis zum 260. Tag. Die Kammerbauzeit war während dieser Zeitspanne viel niedriger als zuvor, es wurde durchschnittlich nur noch eine Kammer pro 26 Tage gebaut. Das Individuum starb ohne reproduziert zu haben und erreichte dabei ein Alter von neun Monaten. Tochterindividuen, die in der „Bottsand“-Lagune aus Vielteilungen hervorgehen, welche überwiegend Anfang April stattfinden, sind also wahrscheinlich frühestens im November ausgewachsen, überwintern und reproduzieren dann im darauffolgenden Frühling.

6. Bei allen Individuen, die starben ohne reproduziert zu haben, konnte im Verlauf ihrer Hälterung eine Verschlechterung der Vitalität beobachtet werden, die je nach Temperatur zu unterschiedlichen Zeiten einsetzte und auch unterschiedlich lange dauerte. Sie begann mit einer auffälligen Farbänderung des Protoplasmas von Olivgrün über ein meist kräftiges Orange bis hin zu einem blassen Gelb oder Weiß. Während dieser Zeit zog sich das Protoplasma aus den jüngeren Kammern zurück. Im Endstadium konzentrierten sich Cyanobakterien in der Umgebung solcher Gehäuse und wurden zuletzt in größerer Zahl innerhalb der Gehäuse beobachtet.

Analyse des Proloculusdurchmessers von Gehäusen verschiedener Herkunft

1. Bei insgesamt vier Arten (*Trochammina inflata*, *Jadammina macrescens*, *Tiphotrocha comprimata* und *Balticammina pseudomacrescens*) wurde der Proloculusdurchmesser von Individuen ermittelt, die sowohl aus verschiedenen Untersuchungsgebieten, als auch

aus unterschiedlichen Habitaten innerhalb eines Untersuchungsgebiets stammten. Von weiteren vier Arten (*Arenoparrella mexicana*, *Haplophragmoides manilaensis*, *Siphotrochammina lobata* und *Elphidium williamsoni*) standen nur Gehäuse einer Entnahmestelle zu Verfügung.

2. Die Proloculusgröße schwankte innerartlich in Abhängigkeit vom Siedlungsort zum Teil erheblich. Das galt auf geographischer Ebene als auch kleinräumig im Meterbereich im gleichen Untersuchungsgebiet. Beides traf besonders für *Trochammina inflata* zu und kleinräumig auch für *Tiphotrocha comprimata*. Bei *Trochammina inflata* waren die Unterschiede zwischen den Untersuchungsgebieten größer als innerhalb des gleichen Gebiets.
3. Zwei der vier Populationen von *Trochammina inflata* aus dem „Bottsand“ bestanden nur aus megalosphärischen Individuen, während bei den beiden übrigen zu einem geringen Teil auch mikrosphärische Gehäuse vorkamen. Ein besonders hoher Anteil von Agamonten enthielt eine Sedimentprobe aus dem Untersuchungsgebiet „Heden“.

Beschreibungen, Vorkommen und Bemerkungen zu verschiedenen Arten

Es wurde die Morphologie von 20 Arten näher beschrieben sowie deren geographische Verbreitung (aus MURRAY 1991, in Kürze) angegeben. Darüberhinaus wurden in vielen Fällen Einzelbeobachtungen durchgeführt und zu einigen Arten taxonomische Anmerkungen gemacht.

1. Bei *Ammotium salsum*, *Miliammina fusca* und *Triloculina oblonga* wurden in bengalrotfixierten Proben jeweils ein Mutterindividuum gefunden, das ganz oder teilweise in einer Brutcysten steckte und von jungen Tochterindividuen im 2-Kammer-Stadium umgeben war.
2. In bengalrotfixierten Proben aus der Hohlkehle im „Bottsand“ (17. November 1997) wurden drei Mutterindividuen von *Arenoparrella mexicana* gefunden, die im Bereich ihrer Apertur mit einem Detrituspfpfropf umgeben waren, in dem sich Tochterindividuen im 2- und 3-Kammer-Stadium befanden. Diese Funde repräsentierten das Reproduktionsgeschehen an diesem Ort, nahezu die gesamte *Arenoparrella mexicana*-Population brachte zu dieser Zeit durch Vielteilung junge Tochterindividuen hervor.
3. Bei *Miliammina fusca*, *Triloculina oblonga* und *Psammosphaera* wurden Vielteilungen an lebenden Individuen beobachtet.

4. Im Inneren von zwei *Trochammina inflata*-Gamonten aus den Untersuchungsgebieten „Bottsand“ und „Heden“ wurden etwa 5 µm große zweigeißlige Gameten und einige viergeißlige Zygoten beobachtet. Gameten wurden auch bei zwei *Ovammmina opaca*-Gamonten aus dem „Bottsand“ beobachtet, in einem Fall besaßen die Gameten noch keine Geißeln.
5. Bei *Arenoparrella mexicana* und *Trochammina inflata* wurde anhand von Gehäusen eines engen Größenbereichs die Abhängigkeit von Kammerzahl zu Proloculusgröße studiert. Je kleiner die Proloculi waren, desto größer war die Kammerzahl des betreffenden ausgewachsenen Gehäuses.
6. Zählungen der sekundären arealen Aperturen bei 100 Gehäusen von *Arenoparrella mexicana* und 240 Gehäusen von *Jadammina macrescens* ergaben, daß junge, etwa 100 µm große Individuen noch über keines dieser zusätzlichen Mündungsöffnungen verfügten. Erst im Verlauf des weiteren Wachstums werden sukzessive weitere und schließlich bis zu vier (*Arenoparrella mexicana*) oder fünf (*Jadammina macrescens*) sekundäre Aperturen gebildet.
7. Bei *Jadammina macrescens* steigt im Verlauf der Ontogenese die Zahl der sekundären Mündungen nur selten kontinuierlich, sondern meist sprunghaft an.
8. Die Anzahl der bei *Ovammmina opaca*-Gamonten typischen Sekundärporen wurde bei „Bottsand“-Populationen vom Mai 1996 und April 1997 bestimmt. Die Gamonten vom Mai 1996 besaßen im Mittel 4,5, die der Population vom April 1997 mit 7,3 Sekundärporen beinahe doppelt so viele. Ihre Anzahl ist von der Gehäusegröße über weite Größenbereiche unabhängig, nur sehr große Gehäuse besaßen eine höhere Anzahl von Sekundärporen.

7 Literatur

ADAMS, C.G.:

- 1978 Great names in Micropalaeontology, 3. Henry Bowman Brady, 1835-1891, in: HEDLEY, R.H. & ADAMS, C.G. (eds.): *Foraminifera* 3, pp 275 - 280. Academic Press London, New York, San Francisco.

ALVE, E. & MURRAY, J.W.:

- 1994 Ecology and taphonomy of foraminifera in a temperate mesotidal inlet. *Journal of Foraminiferal Research* 24 (1), 18 - 27.
- 1999 Marginal marine environments of the Skagerrak and Kattegat: a baseline study of living (stained) benthic foraminiferal ecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 146, 171 - 193.

ANDERSEN, H.V.:

- 1951 Two new genera of foraminifera from recent deposits in Louisiana. *Journal of Paleontology* 25 (1), 31 - 34.
- 1951 An addenda to *Arenoparrella* and *Arenoparrella mexicana* (Kornfeld). *Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research* 2, 96 - 97.
- 1953 Two new species of *Haplophragmoides* from the Louisiana coast. *Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research* 4, 21 - 22.

ARNOLD, Z.:

- 1955 An unusual feature of miliolid reproduction. *Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research* 6 (3), 94 - 96.
- 1964 Biological observations on the foraminifer *Spiroloculina hyalina* Schultze. University of California Press, Berkeley, California, 1 - 93.

BARTENSTEIN, H.:

- 1938 Die Foraminiferen-Fauna des Jade-Gebietes. 2. Foraminiferen der meerischen und brackischen Bezirke. *Senckenbergiana* 20, 386 - 412.
- 1939 Agglutinierende Brackwasser-Foraminiferen in Quell-Tümpeln Mitteldeutschlands. *Senckenbergiana* 21, 374 - 378.

BARTENSTEIN, H. & BRAND, E.:

- 1938 Die Foraminiferen-Fauna des Jade-Gebietes. 1. *Jadammina polystoma* n. g. n. sp. aus dem Jade-Gebiet (For.). *Senckenbergiana* 20, 381 - 385.

BENDER, H.:

- 1989 Gehäuseaufbau, Gehäusegenese und Biologie agglutinierter Foraminiferen (Sarcodina, Textulariina). *Jahrbuch der Geologie B.-A.* 132 (2), 259 - 347.

BERNSTEIN, B. B. & HESSLER, R. R.:

- 1978 Spatial dispersion of benthic foraminifera in the abyssal central north Pacific.

Limnology and Oceanography 23 (3), 401 - 416.

BILIO, M.:

- 1965 Die Verteilung der aquatischen Bodenfauna und die Gliederung der Vegetation im Strandbereich der deutschen Nord - und Ostseeküste.
Botanica Gothoburgensia 3, 25 - 42. Proceedings of the fifth marine biological symposium, Göteborg 1965.
- 1967 Die aquatische Bodenfauna von Salzwiesen der Nord - und Ostsee III. Die Biotopeinflüsse auf die Faunenverteilung.
Int. Revue ges. Hydrobiol. 49, 487 - 533.

BOLTOVSKOY, E. & HINCAPE DE MARTINEZ, S.:

- 1983 Foraminiferos del manglar de Testa, Cartagena, Colombia.
Revista Española de Micropaleontología 15 (2), 205 - 220

BOLTOVSKOY, E. & LENA, H.:

- 1969 Microdistribution des foraminifères benthoniques vivants.
Revue de Micropaléontologie 12 (3), 177 - 185.

BRADSHAW, J.S.:

- 1961 Laboratory experiments on the ecology of Foraminifera.
Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research 12 (3), 87 - 106.
- 1968 Environmental parameters and marsh Foraminiferas.
Limnology and Oceanography 13, 26 - 38.

BRADY, H.B.:

- 1884 Report on the foraminifera dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873 - 1876.
Reports Voyage Challenger, Zoology 9, 814 p.

BRODNIEWICZ, I.:

- 1965 Recent and some holocene foraminifera of the southern Baltic sea.
Acta Palaeontologica Polonica 10 (2), 131 - 248.

BRÖNNIMANN, P.:

- 1986 *Paratrochammina* (*Lepidoparatrochammina*) *guaratibaensis* n.sp. from brakish waters of Brasil and a check - list of recent trochamminaceans from brackish waters (Protista: Foraminiferida).
Revue de Paleobiologie 5 (2), 221 - 229.

BRÖNNIMANN, P., LUTZE, G. F., WHITTAKER, J. E.:

- 1989 *Balticammina pseudomacrescens*, a new brackish water trochamminid from the western Baltic sea, with remarks on the wall structure.
Meyniana 41, 167 - 177.

BRÖNNIMANN, P., WHITTAKER, J.E.:

- 1984a A lectotype for *Jadammina polystoma* (Brady) and emendation of *Jadammina* Bartenstein & Brand (Protozoa: Foraminiferida).
Bulletin of the British Museum of natural History (Zoology) 46 (4), 303 - 309.

- 1984b A neotype for *Trochammina inflata* (Montagu) (Protozoa: Foraminiferida) with notes on the wall structure.
Bulletin of the British Museum of natural History (Zoology) 46 (4), 311 - 315.
- BUZAS, M. A.:**
1968 On the spatial distribution of foraminifera.
Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research 19 (1), 1 - 11.
1969 Foraminiferal species densities and environmental variables in an estuary.
Limnology and Oceanography 14, 411 - 422.
- BUZAS, M. A. & GIBSON, T. G.:**
1990 Spatial distribution of miocene Foraminifera at Calvert Cliffs, Maryland.
Smithonian Contributions to Palaeobiology 68, 1 - 35.
- CANN, J.H. & DE DEKKER, P.:**
1981 Fossil quaternary and living foraminifera from athalassic (non-marine) saline lakes,
Southern Australia.
Journal of Paleontology 55, 660 - 670.
- CEDHAGEN, T.:**
1991 Retention of chloroplasts and bathymetric distribution in the sublittoral foraminiferan *Nonionellina labradorica*.
Ophelia 33 (1), 17 - 30.
- CUSHMAN, J.A. & BRÖNNIMANN, P.:**
1948a Some new genera and species of foraminifera from brackish water of Trinidad.
Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research 24 (1), 15 - 21.
- DAHLBECK, N.:**
1945 Strandwiesen am südöstlichen Öresund.
Inaugural - Dissertation. Acta Phytogeographica Suecia 18, 169 S.
- DAHLGREN, L.:**
1962 A new monothalamous Foraminifer, *Ovammmina opaca* n. gen., n. sp., belonging to the family saccamminidae.
Zoologiska Bidrag från Uppsala 33, 197 - 201.
1965 On nuclear cytology and reproduction in the monothalamous foraminifer *Ovammmina opaca* Dahlgren.
Zoologiska Bidrag från Uppsala 36, 315 - 343.
- DE RIJK, S.:**
1995 Salinity control on the distribution of salt marsh foraminifera (Great marshes, Massachusetts).
Journal of Foraminiferal Research 25 (2), 156 - 166.
- DE RIJK, S. & TROELSTRA, S.R.:**
1997 Salt marsh foraminifera from the Great Marshes, Massachusetts: environmental controls.
Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 130, 81 - 112.

DE STIGTER, H.C., JORRISEN, F.J. & VAN DER ZWAAN, G.J.:

1998 Bathymetric distribution and microhabitat partitioning of live (rose bengal staining) benthic foraminifera along a shelf to bathyal transect in the northern Adriatic sea.

Journal of Foraminiferal Research 28 (1), 40 - 65.

DETTMERING, Ch., RÖTTGER, R., HOHENEGGER, J. & SCHMALJOHANN, R.:

1998 The trimorphic life cycle in Foraminifera: Observations from cultures allow new evaluation.

European Journal of Protistology 34, 363 - 368.

ELLISON, R.L. & MURRAY, J.W.:

1987 Geographical variation in the distribution of certain agglutinated foraminifera along the north atlantic margins.

Journal of Foraminiferal Research 17 (2), 123 - 131.

ELLISON, R.L. & NICHOLS, M. M.:

1976 Modern and holocene foraminifera in the Chesapeake Bay region.

Maritime Sediments Special Publications 1, 131 - 152.

FØYN, B.:

1936 Foraminiferstudien I. Der Lebenszyklus von *Discorbina vilardeboana* d' Orbigny. Bergens Museums Årbok 1936, Hefte 2.

FRANKEL, L.:

1975 Pseudopodia of surface and subsurface dwelling *Miliammina fusca* (Brady).

Journal of Foraminiferal Research 5 (3), 211 - 217.

FREYDANCK, H.:

1955 Die Abhängigkeit einer rezenten Foraminiferen - Vergesellschaftung von Sediment und Strömungsgeschwindigkeit des Wassers.

Neues Jahrbuch der Geologie und Paläontology 100 (3), 332 - 349.

GABEL, B.:

1971 Die Foraminiferen der Nordsee.

Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 22, 1 - 45.

GOLDSTEIN, S. T.:

1988 a On the life cycle of *Saccammina alba* Hedley, 1962.

Journal of Foraminiferal Research 18 (4), 311 - 325.

1988 b Foraminifera of relict salt marsh deposits, St. Catherines Island, Georgia:

Taphonomic implications.

Palaios 3, 327 - 334.

1997 Gametogenesis and the antiquity of reproductive pattern in the foraminifera.

Journal of Foraminiferal Research 27 (4), 319 - 328.

GOLDSTEIN, S. T., & BARKER, W. W.:

1990 Gametogenesis in the monothalamous agglutinated foraminifer *Cribrorhammina alba*.

Journal of Protozoology 37 (1), 20 - 27.

GOLDSTEIN, S. T. & CORLISS, B. H.:

- 1994 Deposit feeding in selected deep-sea and shallow-water benthic foraminifera. *Deep-Sea Research* 41 (2), 229 - 241.

GOLDSTEIN, S.T. & FREY, R.W.:

- 1986 Salt marsh Foraminifera, Sapelo Island. *Senckenbergiana maritima* 18 (1/2), 97 - 121.

GOLDSTEIN, S.T. & HARBEN, E.B.:

- 1993 Taphofacies implications of infaunal foraminiferal assemblages in a Georgia salt marsh, Sapelo Island. *Micropaleontology* 39, (1), 53 - 62.

GOLDSTEIN, S.T. & WATKINS, G.T.:

- 1998 Elevation and the distribution of salt-marsh foraminifera, St. Catherines Island, Georgia: A taphonomic approach. *Palaios* 13, 570 - 580.
- 1999 Taphonomy of salt marsh foraminifera: An example from coastal Georgia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 149, 103 - 114.

GOLDSTEIN, S.T., WATKINS, G.T., KUHN, R.M.:

- 1995 Microhabitats of salt marsh foraminifera: St. Catherines Island, Georgia, USA. *Marine Micropaleontology* 26, 17 - 29.

GRELL, K.G.:

- 1958 Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. II. *Rubratella intermedia*.
- 1968 Protozoologie. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 511 pp. *Archiv für Protistenkunde* 102, 291 - 308
- 1988 The life cycle of the monothalamous foraminifer *Heterotheca lobata*, n. gen., n. sp. *Journal of Foraminiferal Research* 18, 54 - 74.

GUILBAULT, J.-P., CLAGUE, J.J., & LAPOINTE, M.:

- 1996 Foraminiferal evidence for the amount of coseismic subsidence during a late holocene earthquake on Vancouver Island, west coast of Canada. *Quaternary Science Reviews* 15, 913 - 937.

HAAKE, F.W.:

- 1962 Untersuchungen an der Foraminiferen - Fauna im Wattgebiet zwischen Langeoog und dem Festland. *Meyniana* 12, 25 - 64.
- 1967 Zum Jahresgang von Populationen einer Foraminiferenart in der westlichen Ostsee. *Meyniana* 17, 13 - 27.
- 1982 Occurrences of living and dead salt marsh Foraminifera in the interior of Northern Germany. *Senckenbergiana maritima* 14, 217 - 225.

HÄRDTLE, W.:

- 1984 Vegetationskundliche Untersuchungen in Salzwiesen der ostholsteinischen Ostseeküste.
Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg 34, 142 S.

HALLOCK, P.:

- 1985 Why are larger foraminifera large?
Paleobiology 11, 195 - 208.

HAMAN, D.:

- 1969 Seasonal occurrence of *Elphidium excavatum* (Terquem) in Llandanwg Lagoon (North Wales, UK).
Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research 20 (4), 139 - 142.

HAYNES, J.:

- 1965 Symbiosis, wall structure and habitat in Foraminifera.
Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research 16 (1), 40 - 43.

HAYNES, J. & DOBSON, M.:

- 1969 Physiography, foraminifera and sedimentation in the Dovey estuary (Wales).
Geological Journal 6 (2), 217 - 256.

HAYWARD, B. W. & HOLLIS, C.J.:

- 1994 Brackish foraminifera in New Zealand: A taxonomic and ecologic review.
Micropaleontology 40, 185 - 222.

HAYWARD, B. W. & TRIGGS, C. M.:

- 1994 Computer analysis of benthic foraminiferal associations in a tidal New Zealand inlet.
Journal of Micropalaeontology 13, 103 - 117.

HEDLEY, R. H.:

- 1962 The significance of an „inner chitinous lining“ in saccamminid organisation, with special reference to a new species of *Saccammina* (Foraminifera) from New Zealand. New Zealand Journal of Science 5, 375 - 389.

HEDLEY, R.H. & WAKEFIELD, J. ST J.:

- 1967 Clone culture studies of a new rosalinid foraminifer from Plymouth, England and Wellington, New Zealand.
Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 47, 121 - 128.

HÖGLUND, H.:

- 1947 Foraminifera in the Gullmarfjord and the Skagerrak.
Zoologiska Bidrag från Uppsala 26, 1 - 328.

HOHENEGGER, J.:

- 1999 Larger Foraminifera-microscopical greenhouses indicating shallow-water tropical and subtropical environments in the present and past.
Kagoshima University Research Center for the Pacific Islands, Occasional Papers, 32, 19 - 45.

HOHENEGGER, J., PILLER, W. & BAAL, C.:

- 1989 Reasons for spatial microdistributions of Foraminifers in an intertidal pool (Northern adriatic sea).
Marine Ecology 10 (1), 43 - 78.
- 1993 Horizontal and vertical spatial microdistribution of foraminifers in the shallow subtidal Gulf of Trieste, northern adriatic sea.
Journal of Foraminiferal Research 33 (2), 79 - 101.

HOFKER, J.:

- 1930a The foraminifera of the Siboga Expedition, Part 2, Families Astrorhizidae, Rhizamminidae, Rheopacidae, Anomalinidae, Peneroplidae. In: Brill, E.J.:
Siboga Expeditie 4a, 79 - 170. Leiden.
- 1930b Der Generationswechsel von *Rotalia beccarii* var. *flevescens*, nov. var.
Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie 10, 756 - 768.
- 1976 Further studies on Caribbean Foraminifera.
Studies on the fauna of Curaçao and other caribbean Islands 49, 1 - 169.
- 1977 The Foraminifera of dutch tidal flats and salt marshes.
Netherlands Journal of Sea Research 11 (3/4), 223 - 296.

JARKE, J.:

- 1961 Beobachtungen über Kalkauflösung an Schalen von Mikrofossilien in Sedimenten der westlichen Ostsee.
Deutsche Hydrographische Zeitschrift 14 (1), 6 - 11.

JENNINGS, A. E. & NELSON, A. R.:

- 1992 Foraminiferal assemblage zones in Oregon tidal marshes - Relation to marsh floral zones and sea level.
Journal of Foraminiferal Research 22, 13 - 29.

JONASSON, K. E. & PATTERSON, R. T.:

- 1992 Preservation potential of salt marsh foraminifera from the Fraser river delta,
British Columbia.
Micropaleontology 38 (3), 289 - 301.

JONES, G. D. & ROSS, C. A.:

- 1979 Seasonal distribution of foraminifera in Samish bay, Washington.
Journal of Paleontology 53 (2), 245 - 257.

KAEVER, M. & MEIBURG, P.:

- 1975 *Arenoparrella hagni*, eine neue Foraminifere aus dem jüngsten Oligozän des Reinhardswaldes (Nordhessen) (Das nordwestdeutsche Tertiärbecken).
Paläontologische Zeitschrift 49 (1/2), 24 - 34.

KNIGHT, R. & MANTOURA, R.F.C.:

- 1985 Chlorophyll and carotinoid pigments in foraminifera and their symbiotic algae: analysis by high performance liquid chromatography. *Marine Ecology - Progress Series* 23, 241 - 249.

KRIPNER, J.:

- 1965 Zur Foraminiferen-Fauna im Wattenmeer bei Sylt. Diplomarbeit Universität Kiel, 29 S.

KRÜGER, R.:

- 1994 Untersuchungen zum Entwicklungsgang rezenter Nummulitiden: *Heterostegina depressa*, *Nummulites venosus* und *Cycloclypeus carpenteri*. Dissertation Universität Kiel, Uni Press, Hochschulschriften 70, 97 S.

KÜPPERS, R.:

- 1986 Zur Foraminiferenfauna bei Helgoland. Dissertation Universität Bonn, 303 S.

LANGER, M., HOTTINGER, L. & HUBER, B.:

- 1989 Functional morphology in low-diverse benthic foraminiferal assemblages from tidal flats of the North Sea. *Senckenbergiana maritima* 20 (3/4), 81 - 99.

LE CALVEZ, J.:

- 1938 Recherches sur le foraminifères. 1. Développement et reproduction. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* 80, 163 - 333.
- 1974 Great names in Micropalaeontology, 1. Alcide d'Orbigny, in: HEDLEY, R. H. & ADAMS, C. G. (eds.): *Foraminifera* 1, pp 261 - 264. Academic Press London, New York.

LE CAMPION, J.:

- 1970 Contribution a l'étude des foraminifères du Bassin d' Arcachon et du proche océan. *Bulletin de l' Institut Géologique du Bassin Aquitaine* 8, 3 - 98.

LEHMANN, G.:

- 1994 Vorkommen und jahreszeitliche Entwicklung von Foraminiferen in Salzwiesen Nordfrieslands. Diplomarbeit Universität Kiel, 87 S.

LEHMANN, G. & RÖTTGER, R.:

- 1996 Foraminiferen in Küstensalzwiesen. Meeresprotozoen in einem fast terrestrischen Lebensraum. *Mikrokosmos* 85 (3), 135 - 143.
- 1997 Techniques for the concentration of foraminifera from coastal salt meadow sediments. *Journal of Micropalaeontology* 16, 144.

LENA, H.:

- 1974 *Dahlgrenia patagoniensis* gen. nov., sp. nov. (Foraminifera, Saccamminidae).

Physis, Seccion A 33 (86), 9 - 16.

LISTER, J.J.:

- 1896 Contributions to the life-history of the foraminifera.
Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B 186, for the year 1895, 401 - 453.

LOEBLICH, A.R.Jr., & TAPPAN, H.:

- 1988 Foraminiferal genera and their classification. Vol. 1, pp 970.
Foraminiferal genera and their classification - plates. Vol. 2, pp 212.
Van Nostrand & Reinhold, New York.
- 1992 Present status of foraminiferal classification, in: Studies in Benthic foraminifera, (eds Takayanagi, H. and Saito, T.),
Proceedings of the Fourth International Symposium on Benthic Foraminifera, Sendai, 1990 (Benthos '90), Tokai University Press, Tokyo, Japan, 93 - 102.

LOPEZ, E.:

- 1979 Algal chloroplasts in the protoplasm of three species of benthic foraminifera:
Taxonomic affinity, viability and persistence.
Marine Biology 53, 201 - 211.

LORENZ, A.:

- 2000 Faunistische und ökologische Untersuchungen an Foraminiferen in Salzwiesen
des Gullmarfjordgebietes, Schweden.
Diplomarbeit Universität Kiel, 76 S.

LUTZE, G.F.:

- 1964 Zum Färben rezenter Foraminiferen.
Meyniana 14, 43 - 47.
- 1965 Zur Foraminiferen-Fauna der Ostsee.
Meyniana 15, 75 - 142.
- 1968a Jahrgang der Foraminiferen-Fauna in der Bottsand-Lagune (westliche Ostsee).
Meyniana 18, 13 - 30.
- 1968b Siedlungs-Strukturen rezenter Foraminiferen.
Meyniana 18, 31 - 34.
- 1974 Foraminiferen der Kieler Bucht (Westliche Ostsee): 1. „Hausgartengebiet“ des
Sonderforschungsbereichs 95 der Universität Kiel.
Meyniana 26, 9 - 22.

LUTZE, G.F. & ALTENBACH, A.:

- 1991 Technik und Signifikanz der Lebendfärbung benthischer Foraminiferen mit
Bengalrot.
Geologisches Jahrbuch A 128, 251 - 265.

MARSZALEK, D., WRIGHT, R. & HAY, W.:

- 1969 Function of the test in Foraminifera.
Transactions of the Gulf Coast Association of Geological Societies 19, 341 -
352.

MATSUSHITA, S. & KITAZATO, H.:

- 1990 Seasonality in the benthic foraminiferal community and the life history of *Trochammina hadai* Uchio in Hamana Lake, Japan.
In: Paleocology, Biostratigraphy, Paleoceanography and Taxonomy of Agglutinated Foraminifera, (eds. C. Hemleben, M.A. Kaminsky, W. Kuhnt and D.B. Scott), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 695 - 715.

MURRAY, J.W.:

- 1968a The living Foraminiferida of Christchurch Harbour, England.
Micropaleontology 14 (1), 83 - 96.
- 1968b Living foraminifers of lagoons and estuaries.
Micropaleontology 14 (4), 435 - 455.
- 1971 Living foraminiferids of tidal marshes: A review
Journal of Foraminiferal Research 1 (4), 153 - 161.
- 1979 British nearshore foraminiferids.
Linnean Society of London, 68 S.
- 1980 The foraminifera of the Exe estuary.
Devonshire Association Special Volume 2, 89 - 115.
- 1991 Ecology and palaeoecology of benthic Foraminifera.
Longman Scientific and Technical, New York, 397 pp.

MURRAY, J.W., ALVE, E.:

- 1999 Natural dissolution of modern shallow water benthic foraminifera: taphonomic effects on the palaeoecological record.
Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 146, 95 - 205.

MURRAY, J.W., & BOWSER, S.S.:

- 2000 Mortality, protoplasm decay rate, and reliability of staining techniques to recognize "living" foraminifera: a review.
Journal of Foraminiferal Research 30 (1), 66 - 70.

MURRAY, J. & PENARD, A.F.:

- 1891 Deep-sea deposits based on the specimens collected during the voyage of H.M.S. Challenger in the years 1872-1876.
Reports Voyage Challenger, London 525 pp.

MYERS, E.H.:

- 1935 The life history of *Patellina corrugata* Williamson.
Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography, Technical Series 3, 355 - 392
- 1942 A quantitative study of the productivity of the Foraminifera in the sea.
Proceedings of the American Philosophical Society 85 (4), 325 - 342.
- 1943 Ecologic relationships of larger foraminifera.
Report on the committee on marine ecology and paleontology 3, 26 - 36.

NYHOLM, K.-G.:

- 1973 To the biology of the monothalamous foraminifer *Allogromia marina* n. sp.
Zoon 1, 89 - 93.
- 1974 New monothalamous foraminifera.
Zoon 2, 117 - 122.

OLSSON, I. and ERIKSSON, B.:

- 1974 Horizontal distribution of meiofauna within a small area, with special reference to foraminifera.
Zoon 2, 67 - 84.

OZARKO, D.L., PATTERSON, R.T. & WILLIAMS, H.F.L.:

- 1997 Marsh foraminifera from Nanaimo, British Columbia (Canada): implications of infaunal habitat and taphonomic biasing.
Journal of Foraminiferal Research 27, (1), 51 - 68.

PARKER, F.L. & ATHEARN, W.D.:

- 1959 Ecology in marsh foraminifera in Popponesset bay, Massachusetts.
Journal of Paleontology 33 (2), 333 - 343.

PATTERSON, R.T., SCOTT, D.B. & MC KILLOP, W.B.:

- 1990 Recent marsh-type agglutinated foraminifera from inland salt spring, Manitoba, Canada.
In: *Paleoecology, Biostratigraphy, Paleooceanography and Taxonomy of Agglutinated Foraminifera*, (eds. C. Hemleben, M.A. Kaminsky, W. Kuhnt and D.B. Scott), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 765 - 781.

PAWLOWSKI, J. & LEE, J.J.:

- 1992 The life cycle of *Rotaliella elatiana* n. sp.: A tiny macroalgavorous foraminifer from the Gulf of Elat.
Journal of Protozoology 39 (1), 131 - 143.

PHLEGER, F.B. & WALTON, W.R.:

- 1950 Ecology of marsh and bay Foraminifera, Barnstable, Massachusetts.
American J.of Science 248, 274 - 294.

PHLEGER, F.B.:

- 1965 Patterns on marsh foraminifera, Galveston Bay, Texas.
Limnology and Oceanography, Supplement R 10, 522 - 534.
1970 Foraminiferal populations and marine marsh processes.
Limnology and Oceanography 15, (4), 522 - 534.
1976 Foraminiferal and ecological processes in St. Lucia lagoon, Zululand.
Maritime Sediments Spec. Pub. 1, 195 - 204.

PHLEGER, F.B. & LANKFORD, R.R.:

- 1957 Seasonal occurrences of living benthonic foraminifera in some Texas bays.
Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research 8, 93 - 105.

PRICE, M.V.:

- 1980 On the Significance of test form in benthic salt marsh foraminifera.
Journal of Foraminiferal Research 10 (2), 129 - 135.

PUJOS, M.:

- 1984 *Jadammina polystoma*, témoin d`un environnement contraignant dans l`estuaire de la Gironde (France).

April Benthos '83, Second International Symposium on Benthic Foraminifera (Pau, 1983), 511 - 517.

RAABE, E.W.:

1981 Über das Vorland der östlichen Nordsee - Küste.
Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg 31, 118 S.

RADFORD, S. S.:

1976 Recent foraminifera from Tobago Island, West Indies.
Revista Española de Micropaleontología 8 (2), 193 - 218.

REINÖHL-KOMPA, S.:

1985 Zur Populationsökologie der Foraminiferen im nordöstlichen Ems-Dollart-Ästuar, südliche Nordsee.
Senckenbergiana maritima 17 (1/3), 147 - 161.

RESIG, J.M.:

1965 Untersuchungen zur Kalkauflösung an rezenten Foraminiferen der Ostsee.
Dissertation Universität Kiel, 72 S.
1974 Recent foraminifera from a landlocked Hawaiian lake.
Journal of Foraminiferal Research 4, 69 - 76.

RHUMBLER, L.:

1904 Systematische Zusammenstellung der recenten Reticulosa, I. Teil.
Archiv für Protistenkunde 3, 181 - 294.
1935 Rhizopoden der Kieler Bucht, gesammelt durch A. Remane, I. Teil.
Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein 21, 143 - 194.
1936 Foraminiferen der Kieler Bucht, gesammelt durch A. Remane, II. Teil.
Kieler Meeresforschungen 1 (1), 179 - 242.
1937 Foraminiferen aus dem Meeresand von Helogland, gesammelt von A. Remane (Kiel).
Kieler Meeresforschungen 2 (1), 158 - 222.

RICHTER, G.:

1961 Beobachtungen zur Ökologie einiger Foraminiferen des Jade - Gebietes.
Natur und Volk 91, 163 - 170.
1964 a Zur Ökologie der Foraminiferen I. Die Foraminiferen - Gesellschaften des Jadegebietes.
Natur und Museum 94, 343 - 353.
1964 b Zur Ökologie der Foraminiferen II. Lebensraum und Lebensweise von *Nonion depressulum*, *Elphidium excavatum* und *Elphidium selseyense*.
Natur und Museum 94, 421 - 430.
1965 Zur Ökologie der Foraminiferen III. Verdriftung und Transport in der Gezeitenzone.
Natur und Museum 95, 51 - 62.

ROSS, Ch.A.:

1979 Ecology of large, shallow-water, tropical foraminifera.

Foraminiferal ecology and paleoecology, SEPM short course 6, 54 - 62.

ROTTGARDT, D.:

- 1952 Mikropaläontologisch wichtige Bestandteile recenter brackischer Sedimente an den Küsten Schleswig-Holsteins.
Meyniana 1, 169 - 228.

RÖTTGER, R.:

- 1974 Larger foraminifera: Reproduction and early stages of development in *Heterostegina depressa*.
Marine Biology 26, 5 - 12.
- 1976a Ecological observations of *Heterostegina depressa* (Foraminifera, Nummulitidae) in the laboratory and its natural habitat.
Marine Sediments Special Publication 1, 75 - 79.
- 1976b Development of *Heterostegina depressa* individuals (Foraminifera, Nummulitidae) in laboratory cultures.
First International Symposium on Benthonic Foraminifera of Continental Margins, Part A. Ecology and Biology. Maritime Sediments Special Publication 1, 81 - 87.
- 1978 Großforaminiferen als Meersand-Erzeuger.
Naturwissenschaftliche Rundschau 31 (4), 133 - 138.
- 1995 Benthische Foraminiferen (Nord - und Ostsee).
in Röttger (Hrsg): Praktikum der Protozoologie, pp 100 - 110. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
Großforaminiferen.
in Röttger (Hrsg): Praktikum der Protozoologie, pp 111 - 119. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

RÖTTGER, R., KRÜGER, R. & DE RIJK, S.:

- 1990 Trimorphism in foraminifera (Protozoa) - Verification of an old hypothesis.
European Journal of Protistology 25, 226 - 228.

RÖTTGER, R., FLADUNG, M., SCHMALJOHANN, R., SPINDLER, M. & ZACHARIAS, H.:

- 1986 A new hypothesis: the so-called megalospheric schizont of the larger foraminifer *Heterostegina depressa* d'Orbigny, 1826, is a separate species.
Journal of Foraminiferal Research 16 (2), 141 - 149.

SALAMI, M.B.:

- 1976 Biology of *Trochammina* cf. *T. quadriloba* Höglund (1947), an agglutinating foraminifer.
Journal of Foraminiferal Research 6 (2), 142 - 153.

SCHAFFER, C.T.:

- 1971 Sampling and spatial distribution of benthonic foraminifera.
Limnology and Oceanography 16 (6), 944 - 951.

SCHAUDINN, F.:

- 1895 Über den Dimorphismus der Foraminiferen.
Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin 5, 87 - 97.

SCHLUMBERGER, Ch.:

- 1893 Monographie des Miliolidées du Golfe de Marseille.

Memoires de la Société zoologique de France 6, 57 - 80.

SCOTT, D.B.:

- 1976 Brackish-water foraminifera from southern California and description of *Polysaccamina ipohalina* n. gen., n. sp.
Journal of Foraminiferal Research 6 (4), 312 - 321.
- 1976 Quantitative studies of marsh foraminiferal patterns in southern California and their applications to holocene stratigraphic problems.
Maritime Sediments Special Publication 1, 153 - 170.

SCOTT, D.B. & LECKIE, R.M.:

- 1990 Foraminiferal zonation of Great Sippewissett salt marsh (Falmouth, Massachusetts).
Journal of Foraminiferal Research 20, (3), 248 - 266.

SCOTT, D.B. & MEDIOLI, F.S.:

- 1980 Quantitative studies of marsh foraminiferal distributions in Nova Scotia: implications for sea level studies.
Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research 17, 1 - 58.

SCOTT, D.B., SCHNACK, E.J., FERRERO, L., ESPINOSA, M. & BARBOSA, C.F.:

- 1990 Recent marsh foraminifera from the east coast of South America: Comparison to the northern hemisphere.
In: C. Hemleben, M.A. Kaminsky, W. Kuhnt & D.B. Scott (eds.): Paleoecology, Biostratigraphy, Paleoceanography and Taxonomy of Agglutinated Foraminifera, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 717 - 737.

SLITER, W.V.:

- 1970 *Bolivina doniezi* Cushman & Wickenden in clone culture.
Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research 21 (3), 87 - 99.

SPINDLER, M., HEMLEBEN, Ch., BAYER, U., BÉ, A.W.H., & ANDERSON, O.R.:

- 1979 Lunar periodicity of reproduction in the planctonic foraminifer *Hastigerina pelagica*.
Marine Ecology Progress Series 1, 61 - 64.

STEINECK, P.L. & BERGSTEIN, J.:

- 1979 Foraminifera from Hommocks salt-marsh, Larchmont Harbour, New York.
Journal of Foraminiferal Research 9, 147 - 158.

STOUFF, V., LESOURD, M. & DEBENAY, J.-P.:

- 1999 Laboratory observations of asexual reproduction (schizogony) and ontogeny of *Ammonia tepida*.
Journal of Foraminiferal Research 29, (1) 75 - 84.

STOUFF, V., GESLIN, E., DEBENAY, J.-P. & LESOURD, M.:

- 1999 Origin of morphological abnormalities in *Ammonia* (Foraminifera): Studies in laboratory and natural environments.
Journal of Foraminiferal Research 29, (2) 152 - 170.

TODD, R.:

- 1976 Great names in Micropalaeontology, 2. Joseph Augustine Cushman, 1881-1949, in: HEDLEY, R. H. & ADAMS, C. G. (eds.): Foraminifera 2, 237 - 244. Academic Press London, New York, San Francisco.

TODD, R. & BRÖNNIMANN, P.:

- 1957 Recent Foraminifera and Thecamoebina from the Eastern Gulf of Paria. Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research, Special Publication 3, 1 - 43.

VALKANOVA, Ch.:

- 1964 Über eine neue Rhizopodengattung-Rhabdogromia. Zoologischer Anzeiger 172, 258 - 261.

VANGEROW, E.F.:

- 1965 Salzgehalt - und Temperaturmessungen im Lebensraum der Wattforaminiferen. Natur und Museum 95, 63 - 66.
- 1972 Ökologische Beobachtungen an Foraminiferen des Brackwasserbereiches der Rhônemündung (Südfrankreich). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 8, 145 - 165.

VAN VOORTHUYSEN, J. H.:

- 1960 Die Foraminiferen des Dollart-Ems-Estuarium. Verhandelingen van het Konink Nederlandsch Geologisch-mijnbouwkundig Genootschap (Geol. Ser.) 19, 237 - 269.

WALKER, D. A.:

- 1976 An *in situ* investigation of live cycles of benthonic mid-littoral foraminifera. Maritime Sediments Special Publication 1, 51 - 59.

WALTON, W.R.:

- 1952 Techniques for recognition of living Foraminifera. Contributions from the Cushman Foundation of Foraminiferal Research 3 (2), 56 - 60.

WANG, P.:

- 1983 Verbreitung der Benthos - Foraminiferen im Elbe-Ästuar. Meyniana 35, 67 - 83.

WEFER, G.:

- 1976 Umwelt, Produktion und Sedimentation benthischer Foraminiferen in der westlichen Ostsee. Dissertation Universität Kiel, 103 S.
- 1976 Environmental effects on growth rates of benthic foraminifera (shallow water, Baltic Sea).

First International Symposium on Benthonic Foraminifera of Continental Margins, Part A. Ecology and Biology. Maritime Sediments Special Publication 1, 39 - 50.

WEISS, D.:

- 1976 Distribution of benthonic foraminifera in the Hudson River estuary.

Maritime Sediments Special Publication 1, 119 - 130.

WILLIAMS, H.F.L.:

- 1999 Foraminiferal distributions in tidal marshes bordering the strait of Juan de Fuca: Implications for paleoseismicity studies.
Journal of Foraminiferal Research 29, (3) 196 - 208.

WINTER, F.W.:

- 1907 Zur Kenntnis der Thalamophoren. 1. Untersuchung über *Peneroplis pertusus* (Foskål).
Archiv für Protistenkunde 10, 1 - 113.

WOLFRAM, C.:

- 1996 Die Vegetation des Bottsandes.
Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg 51, 1 - 111.

Danksagung

Ich danke Herrn Professor Dr. Rudolf Röttger herzlichst für den außerordentlich intensiven und engagierten Einsatz bei der Betreuung dieser Arbeit. In den vergangenen Jahren hat sich seine Begeisterung für die Protozoologie immer wieder auch auf mich übertragen.

Für die einwöchige Pflege meiner Hälterungen sowie zahlreiche anregende Diskussionen gebührt Andrea Lorenz mein besonderer Dank.

Frau Dr. Friederike Anton - Erxleben und Frau Sabine Geisler bin ich sehr dankbar für die Einweisung und Unterstützung in der Benutzung des Raster-Elektronenmikroskops.

Auf verschiedenste Art unterstützte mich auch meine Lebensgefährtin Annette Wöhrmann in erfrischend unkomplizierter Weise und erleichterte mir damit die Anfertigung dieser Arbeit erheblich.

Ich bedanke mich auch bei meiner Mutter Sigrid Lehmann, die durch ihre finanzielle Unterstützung die Anfertigung und Vervielfältigung der Farbtafeln erst ermöglichte.

Herr Professor Dr. Peter Schönheit und Herr Professor Dr. Michael Thomm gewährten mir die Arbeitsmöglichkeiten am Institut für Allgemeine Mikrobiologie.

Lebenslauf

Gunnar Lehmann

- 3.12.1963 geboren in 25813 Husum, Staatsangehörigkeit deutsch
- Aug. 1974 - Juni 1984 Realschule und Fachgymnasium in Husum
- 16.6.1984 Erwerb der allgemeinen Hochschulreife
- Juli 1984 - Sept. 1985 Grundwehrdienst bei der Luftwaffe in Husum
- Okt. 1985 - Sept. 1988 aktiver, freier Mitarbeiter an der Volkshochschule Husum: Planung und Durchführung von botanisch-ökologischen Tagesexkursionen
- Sept. 1987 - Juni 1993 Studium der Biologie an der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel in den Fächern Zoologie, Limnologie und Physik (12 Semester)
- Juli 1993 - Juli 1994 Diplomarbeit in Zoologie am Institut für Allgemeine Mikrobiologie der Universität Kiel, Thema: „Vorkommen und jahreszeitliche Entwicklung von Foraminiferen in Salzwiesen Nordfrieslands“, Betreuung: Prof. Dr. Rudolf Röttger
Diplomzeugnis: 13.12.1994
- Juni 1991 - Okt. 1999 Tätigkeiten als wissenschaftliche Hilfskraft während des Studiums und ab Diplom auch mit Lehrauftrag: Vorbereitung und Durchführung von Kursen und Exkursionen über die Ökologie freilebender und parasitischer Protozoen
- Okt. 1998 - Feb. 1999 Kursleitung mit Lehrauftrag: Grundübungen Zoologie A (Stämme des Tierreichs) und Grundübungen Zoologie B (1. Teil Entwicklungsbiologie)
- seit Mai 1994 Arbeit an meiner Dissertation: “Vorkommen, Populationsentwicklung, Ursache fleckenhafter Besiedlung und Fortpflanzungsbiologie von Foraminiferen aus Salzwiesen und Flachwasser der Nord- und Ostseeküste Schleswig-Holsteins“, Betreuung: Prof. Dr. Rudolf Röttger
- Juli 2000 geplanter Studienabschluß durch Promotion in Zoologie