

Zur Ökologie von Tellina fabula Gmelin (Bivalvia)
in der Deutschen Bucht.

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Mathematik-Naturwissenschaften
der Christian-Albrechts-Universität
zu Kiel

Vorgelegt von
Horst Salzwedel
Bremerhaven / Kiel

1979

Referent: Prof. Dr. W. Noodt

Korreferent:

Tag der mündlichen Prüfung:

Zum Druck genehmigt: Kiel, den

.....

Dekan

Zur Ökologie von Tellina fabula Gmelin (Bivalvia)
in der Deutschen Bucht

	Seite
Danksagungen	
Vorwort	1
Teil I: Verbreitung.	
1. Einleitung	4
2. Material und Methoden	5
3. Untersuchungsgebiet	7
4. Ergebnisse	10
4.1. Horizontale Verbreitung	11
4.1.1. Nördliches Siedlungsgebiet	11
4.1.2. Südliches Siedlungsgebiet	11
4.2. Vertikale Verbreitung und Sedimentpräferenz	12
5. Diskussion	14
Teil II: Fortpflanzung, Wachstum, Mortalität und Jahresgang der Abundanz und Biomasse von zwei Populationen.	
6. Einleitung	19
7. Material und Methoden - Laboruntersuchungen	22
7.1. Versuchstiere	22
7.2. Seewasser	23
7.3. Sediment	23
7.4. Futter	23
7.5. Verhaltensuntersuchungen, Pseudofaeces-Menge	24
7.6. Wachstumsversuch	25
8. Material und Methoden - Felduntersuchungen	29
8.1. Station Tellinagrund	29
8.2. Feinsand-Station Zentrum	31
8.3. Probennahme	33
8.4. Probenbearbeitung	33
8.4.1. Aussortieren und Bestimmen	34
8.4.2. Schalenlänge und Wachstumsringe	34
8.4.3. Gewichtsbestimmung	35
8.4.4. Asche- und Energiegehalt	35

	Seite
8.4.5. Gonadenzustand und Eigröße	36
8.4.6. Korngrößenbestimmung	36
8.5. Berechnungen	36
8.5.1. Wachstumsrate	36
8.5.2. Längen-Wachstum	37
8.5.3. Abundanz und Biomasse	37
9. Ergebnisse - Laboruntersuchungen	40
9.1. Eingrab- und Freßverhalten	40
9.1.1. Eingrabvorgang und Lage im Boden	40
9.1.2. Aktivitäten des Ausstromsiphos	40
9.1.3. Aktivitäten des Einstromsiphos	42
Gangbau	42
Nahrungsaufnahme	43
a) Suspensionsfiltrieren	43
b) Bodensatzfressen	45
Pseudofaeces-Abgabe	47
9.2. Wachstumsversuch	47
9.2.1. Einfluß verschiedener Faktoren auf das Wachstum und die Mortalität bei saisonal angepaßter Versuchstemperatur (Versuch 1 - 8)	48
Algenmenge und -qualität	48
Korngröße der Sediment	48
Ausgangsgröße der Tiere und Futtermenge	49
9.2.2. Wachstum bei konstanter Temperatur von 12° C (Versuch 9)	49
9.2.3. Temperatureinfluß auf die Wachstumsraten	49
9.2.4. Wachstumsringe	52
9.2.5. Größenverteilungen	54
10. Ergebnisse - Felduntersuchungen	55
10.1. Erfassung der Gesamt-Population, Siedlungstiefe der Tiere	55
10.2. Beziehung Schalenlänge - Gewicht	57
10.3. Asche- und Energiegehalt des Weichkörpers	58
10.4. Fortpflanzung	60
10.5. Wachstum und Alter	64
10.6. Abundanz und Biomasse	73
10.7. Überlebensraten	75

	Seite
11. Diskussion	79
11.1. Ernährungsweise	79
11.2. Fortpflanzung	81
11.3. Wachstum	83
Winter-Ring	85
Laich-Ring	86
Sommer-Ring	86
Störungs-Ring	87
11.4. Vergleich der <u>Tellina-fabula</u> -Populationen	91
11.5. Abundanz und Biomasse	96
Teil III: Energiebilanz für zwei Populationen.	
12. Einleitung	101
13. Material und Methoden	102
13.1. Messung des Sauerstoffverbrauchs	102
13.2. Berechnung der Jahres-Produktion, -Respiration und -Elimination nach zwei Methoden	103
13.2.1. Methode I (nach Größenklassen)	105
13.2.2. Methode II (nach Jahrgangsklassen)	107
14. Ergebnisse	109
14.1. Sauerstoffverbrauch in Abhängigkeit von der Körpergröße bei 6° C im Winter und 12° C im Sommer	109
14.2. Produktivität von zwei <u>Tellina-fabula</u> -Popula- tionen in der Deutschen Bucht, berechnet nach zwei Methoden	112
14.2.1. Methodenvergleich und Biomasse-Abnahme	112
14.2.2. Vergleich der Populationen	114
14.2.3. Saisonale Änderungen	116
15. Diskussion	120
15.1. Sauerstoffverbrauch	120
15.1.1. Methode	120
15.1.2. Rhythmik des Sauerstoffverbrauchs	121
15.1.3. Einfluß von Temperatur und Saison	122
15.2. Produktivität	122
15.2.1. Methoden	122
15.2.2. Vergleich der Populationen; Turnover-Raten, Netto-Wachstums-Nutzeffekt	124

	Seite
15.2.3. Jahreszeitliche Änderung der Produktion; Gameten-Produktion	126
15.3. Konsumtion einer <u>Tellina-fabula</u> -Population	130
15.4. Spekulativer Energiefluß durch eine <u>Tellina-</u> <u>fabula</u> -Population	133
16. Zusammenfassung	138
17. Literaturverzeichnis	143
Anhang	159

Danksagungen

Meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. W. Noodt in Kiel, danke ich für die Erlaubnis zur externen Durchführung der Arbeit und für das stets entgegengebrachte Interesse. Dem Direktor des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven, Herrn Prof. Dr. S. A. Gerlach, danke ich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes und für die kritischen Diskussionen.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. E. Rachor sowohl für die Anregung zum Thema und die Betreuung meiner Arbeit, als auch für die Anregungen in den zahlreichen Diskussionen. Für die ständige Diskussionsbereitschaft danke ich auch Herrn Dr. J. Winter.

Herrn Prof. Dr. J. Zijlstra und besonders Herrn Dr. P. de Wilde und seinem Assistenten Herrn E. Berghuis vom Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ, Texel) danke ich sehr für die Ermöglichung umfangreicher Sauerstoffverbrauchsmessungen und die dabei erwiesene Hilfe, insbesondere aber für die herzliche Gastfreundschaft.

Eine wesentliche Voraussetzung für das Zustandekommen der Arbeit war die Hilfe von Herrn K.-H. Mantau, Frau L. Lerch, Frä. S. Strauch und anderen Mitarbeitern im Labor und an Bord des Forschungsschiffes "Victor Hensen", dessen Besatzung ebenfalls zum Gelingen der Arbeit beitrug. Dafür danke ich ihnen herzlich.

Herrn Dipl.-Math. K. Wosniok danke ich für die Durchführung der Varianzanalysen am Rechenzentrum der Universität Bremen, Herrn H. Westphal für die Anfertigung der Zeichnungen und Frau K. Vogel für das Schreiben der Arbeit.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die finanzielle Förderung im Rahmen des Projektes "Muschelproduktion".

Vorwort

Während des Helgoländer Symposiums "Ecosystem Research" von 1976 hielt J. W. Hedgpeth den provozierenden Vortrag "Models and Muddles". In diesem Vortrag wendet er sich gegen die Konstruktion umfassender Modelle auf der Basis unzureichenden Datenmaterials. Er ist aber nicht grundsätzlich gegen Modelle und ihre Anwendung, und daher ist es sicherlich verfehlt, ihn - wie Schwenke (1978) es tut - als "Mörder" des Biocoenose-Begriffs und des Ökosystem-Konzeptes, ja der Ökologie schlechthin zu bezeichnen. Hedgpeth (1977) will - berechtigterweise - lediglich mit den Worten von Sir Napier Shaw daran erinnern, daß "every theory in the course of nature is necessarily based on some process of simplification and is to some extent therefore a fairy tale". Ein Modell nicht mit den tatsächlichen Gegebenheiten in der Natur zu verwechseln, sondern es immer wieder an ihnen zu überprüfen und dann zu verbessern, mit seiner Hilfe aufzuzeigen, wo wesentliche Daten fehlen, um diese dann zu sammeln und in das Modell einzubringen, darin liegt zur Zeit - wenigstens in der Meeresökologie - noch der wesentliche Zweck des Modellbaus. Das angestrebte Ziel, weitgehende Voraussagen für marine Ökosysteme zu machen, ist bisher noch nicht erreicht worden (Arntz, 1978), und so bleibt auch für die nächsten Jahre ein umfassendes Monitoring-Konzept der einzig praktikable Weg zur Beurteilung anthropogener Einflüsse auf die Umwelt.

Marine Ökosystem-Modelle für Weichböden der Ostsee wurden in Kiel (Arntz & Brunswig, 1976) und Askö (Ankar, 1977) entwickelt. Für die gesamte Nordsee haben Steele (1974) und Andersen & Ursin (1977) Modelle erstellt, wobei Andersen und Ursin den fischerei-biologischen Aspekt hervorheben. Bei den Ostsee-Modellen wurden und werden die Arbeiten zu ihrer Verbesserung durch das Bestehen interdisziplinärer Projektgruppen ermöglicht oder mindestens erleichtert. Für die Arbeit an den Nordsee-Modellen galt das bis 1976 nicht, und die von Steele und Andersen & Ursin

publizierten Modelle beruhen dementsprechend auf weitgehend unabhängig voneinander erarbeiteten Ergebnissen der verschiedenen marinen Forschungsrichtungen. Die Erforschung künstlicher Ökosysteme in dem 1976 auf Helgoland eröffneten Ökolabor (Kinne, 1977) bietet die Möglichkeit, in Zukunft die für die strukturelle Ökosystem-Forschung in der Nordsee notwendigen Daten konzentrierter zu erarbeiten.

Ungeachtet dieser neuen Möglichkeit sind weiterhin Anstrengungen aller marinen Forschungsrichtungen notwendig, die fehlenden Informationen zu erarbeiten. Soweit es die Arbeit mariner Benthologen betrifft, ist noch viel zu tun, denn gerade in diesem Teil der Ökosystem-Forschung fehlen noch genaue Daten (Steele, 1974; Arntz, 1978). So ist das Ziel der vorliegenden Arbeit, mit der detaillierten ökologischen Untersuchung einer Schlüsselart des Makrozoobenthos einen Grundstein zu legen, an dem die Aussagen bestehender Nordsee-Modelle einmal mehr überprüft werden können. Um zu vermeiden, daß vor "lauter physiologischen Bäumen der ökologische Wald nicht mehr zu sehen ist" (Schwenke, 1978), wurde dabei insbesondere darauf geachtet, die Laborexperimente mit den Felduntersuchungen nach ökologischen Maßstäben sinnvoll zu verknüpfen, was zu einander ergänzenden Ergebnissen führte.

Im ersten Teil der dreiteiligen Arbeit wird die Verbreitung und Abundanz der Muschel Tellina fabula insbesondere in der Deutschen Bucht untersucht. Die Ergebnisse unterstreichen die Bedeutung dieser Art für die sandigen Gebiete der Nordsee.

Da es, wie auch Mills (1975) betont, keinen einfachen und schnellen Weg zur Aufklärung der Struktur mariner Ökosysteme gibt, wurden im zweiten Teil die in ökologischer Hinsicht wesentlichen art- und populationsdynamischen Parameter der Schlüsselart T. fabula im Labor und Freiland untersucht. Interessant und in mancher Hinsicht aufschlußreich erwies sich dabei der Vergleich einer küstenfernen Population mit einer küstennahen.

Basierend auf diesen Ergebnissen wurden im dritten Teil der Arbeit die Energiebilanzen für zwei Tellina-fabula-Populationen erstellt. Im Zusammenhang mit den Nordsee-Modellen von Steele (1974) und Andersen & Ursin (1977) wird die Bedeutung von T. fabula für den Stoffumsatz am Meeresboden diskutiert.

Zur Ökologie von Tellina fabula Gmelin (Bivaliviva)
in der Deutschen Bucht

Teil I: Verbreitung

1. Einleitung

Die Muschelgattung Tellina Linné, 1758 ist weltweit in den flacheren Schelfgebieten auf sandigen Böden vertreten. Sie gehört zu den Charakter-Gattungen der verschiedenen Venus-Gemeinschaften, und Thorson (1957) zählt vier nach ihr benannte Gemeinschaften auf.

Tellina fabula kommt an den europäischen Küsten des Atlantik, der Nordsee, der Norwegischen See und des Kattegat vor (Petersen, 1914; Thorson, 1965). Ihre Verbreitung in der Deutschen Bucht ist durch frühere Untersuchungen nur ungefähr und nur für kleine Teilgebiete genauer bekannt. Da das auch für die anderen Arten des Makrozoobenthos gilt, wurde 1975 von der Zoologischen Abteilung im Institut für Meeresforschung Bremerhaven eine Erhebung des sublitoralen Makrozoobenthos in der Deutschen Bucht und im Ostteil der Doggerbank durchgeführt. Der vorliegende Ausschnitt über die Verbreitung von T. fabula stellt ein weiteres Ergebnis dieser Erhebung dar (Gerdés, 1976; Salzwedel, im Druck).

2. Material und Methoden

Die Verbreitung von *Tellina fabula* in der Deutschen Bucht und im Ostteil der Doggerbank wurde im Rahmen einer Erhebung des sublitoralen Makrozoobenthos untersucht. Auf drei Ausfahrten mit dem Forschungsschiff "Victor Hensen" in der Zeit vom 11.7. bis 30.10.1975 wurden an 100 Stationen (= 97 verschiedenen Stationsorten) jeweils 2 - 12, meistens 2 Bodenproben genommen (Abb. 1 und Tab. 1 - 3 des Anhangs).

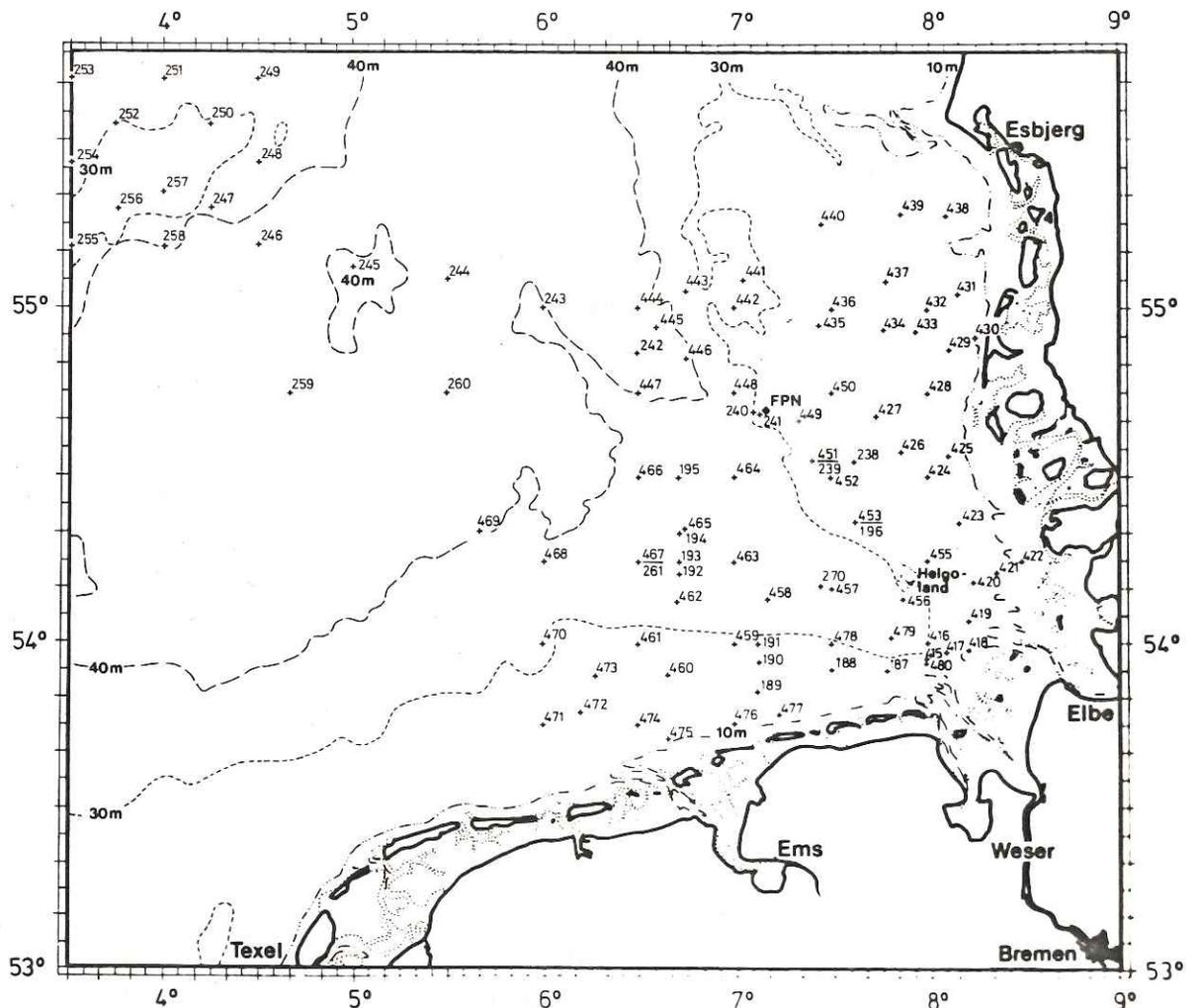


Abb. 1: Stationen der Erhebung des sublitoralen Makrozoobenthos in der Deutschen Bucht und im Ostteil der Doggerbank von 1975.

Stationsnummern des FS "Victor Hensen", 187 - 196: Reise 15. - 16. Juli; 238 - 270: Reise 11. - 15. August; 415 - 480: Reise 27. - 30. Oktober.

FPN = Forschungsplattform Nordsee.

Die Probennahme erfolgte mit Backengreifern nach van Veen (1/10 und 1/20 m²) und Kastengreifern nach Reineck (1/60 m²). Das Probenmaterial wurde an Bord einzeln über Siebe mit 0,5 mm Maschenweite gesiebt und der Siebrückstand in fünfprozentiges, mit Hexamethylentetramin gepuffertes Formalin überführt. An Stationen mit grobem Sand wurden Siebe mit 1 mm Maschenweite benutzt, nachdem zuvor mehrmals über 0,5-mm-Siebe dekantiert worden war.

Sedimentproben von den Stationen 415 - 480 dienten der quantitativen und qualitativen Korngrößenbestimmung. Die quantitative Untersuchung erfolgte mit Siebsätzen (DIN 4188) nach der von Lüneburg (1969) beschriebenen Methode. Die qualitative Bestimmung erfolgte mit Hilfe von Herrn Dr. H. Lüneburg, dem ich dafür herzlich danke. Für die Benennung der Sedimente wurde die Korngrößenkala nach WENTWORTH benutzt.

An den Stationen 187 - 196 und 238 - 270 wurde das Sediment nur grob angesprochen, wobei der Hauptanteil und eventuelle Nebenteile erkannt werden konnten.

Die Schalenlänge von T. fabula, der größte Abstand zwischen vorderem und hinterem Schalenrand, wurde unter einem Stereomikroskop mit Okularmikrometer auf 1/10 mm genau vermessen.

Wie im Teil II dieser Arbeit gezeigt wird, werden die großen (über 10 mm langen) Tiere mit Backengreifern nicht quantitativ gefangen. Da hauptsächlich Backengreifer eingesetzt wurden, sind die Abundanzen mit Sicherheit zu niedrig. Aus diesem Grunde nur Kastengreifer einzusetzen, erschien aber trotzdem nicht gerechtfertigt, weil der dadurch bedingte höhere Arbeitsaufwand eine erhebliche Einschränkung des Stationsnetzes bedeutet hätte und der ohnehin schon schwierige Vergleich mit den Befunden von Hagmeier (1925) und Stripp (1969) gänzlich unmöglich geworden wäre.

3. Untersuchungsgebiet

Der untersuchte Lebensraum umfaßt die Deutsche Bucht mit Ausnahme der küstennahen flachen Zonen (etwa bis zur 10-m-Tiefenlinie) sowie den Ostteil der Doggerbank.

Die beste Zusammenfassung der hydrographischen Verhältnisse des Gebietes ist bei Goedecke (1968) zu finden. Die Bodenverhältnisse sind in Abb. 2 dargestellt. Die Karte wurde anhand der durchgeführten Sedimentanalysen und der Arbeiten von Reineck (1963), Stripp (1969) und Hertweck & Reineck (1969), sowie einer geologischen Übersichtskarte (1973) erstellt.

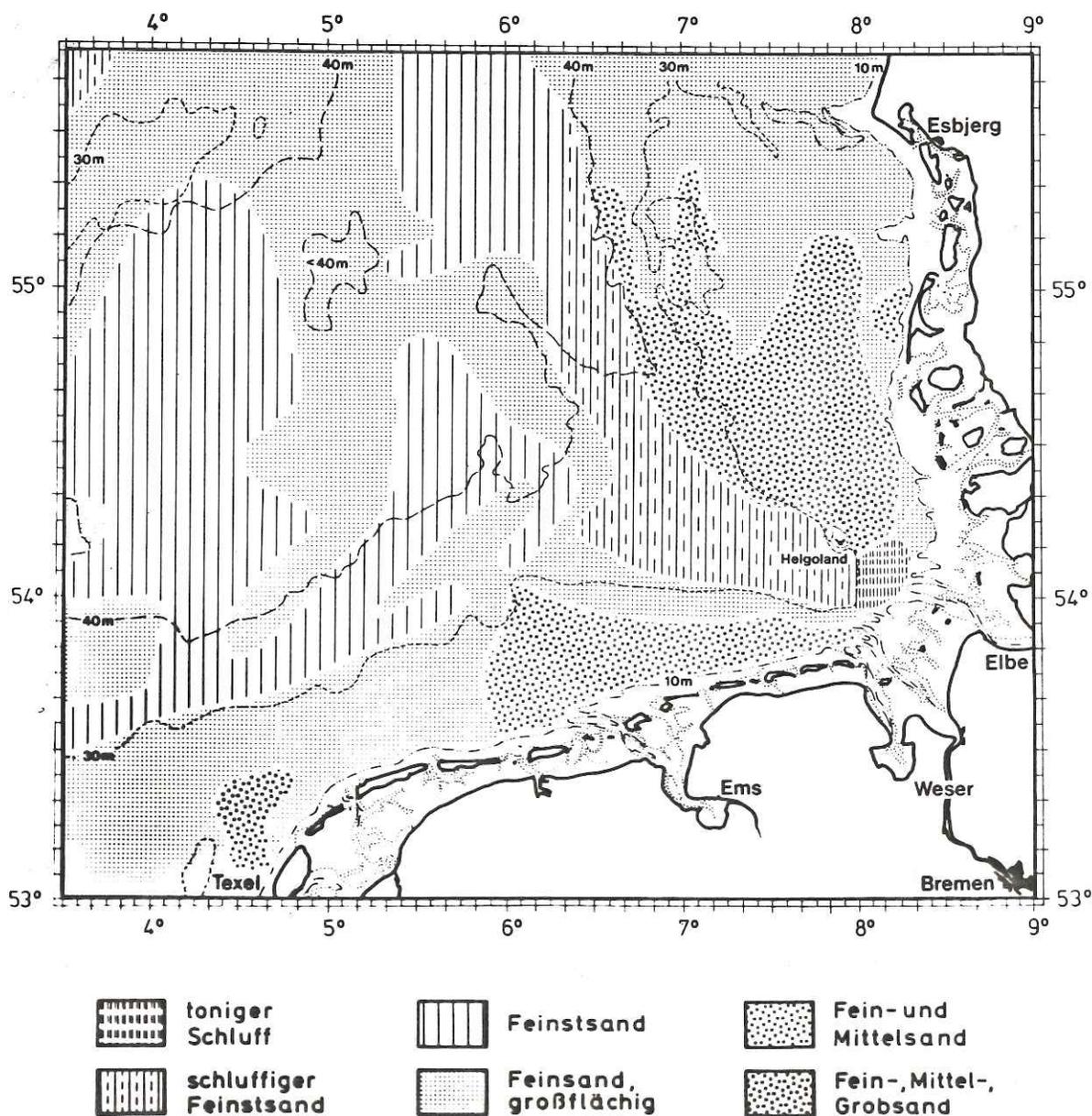


Abb. 2: Bodenverhältnisse in der südöstlichen Nordsee (nach Befunden der Erhebung von 1975 und anderen Autoren).

Vom Mündungsgebiet der Flüsse Elbe und Weser aus erstreckt sich ein feinsandiges Schluffgebiet bzw. schluffiges Feinstsandgebiet trichterförmig nach Nordwesten. Der Schluffanteil ist im Bereich der inneren Deutschen Bucht am größten ("Schlickgebiet") und nimmt nach Nordwesten stetig ab. Nördlich und südlich davon liegen Sandgebiete mit Mittel- und Grobsandanteilen, die im Küstenbereich in Feinsandgebiete mit Mittelsandanteilen übergehen. Vereinzelt kleinere schluffige Feinsandgebiete befinden sich westlich und nordwestlich von von Sylt (nicht in Abb. 2 eingetragen).

Die von Hagmeier (1925) in Anlehnung an Petersen (1914) unterschiedenen Tiergemeinschaften des Untersuchungsgebietes sind unter Berücksichtigung der Ergebnisse von Stripp (1969) in der Abb. 3 dargestellt. Daraus geht hervor, daß die verschiedenen Tiergemeinschaften im allgemeinen an die unterschiedlichen Sedimente gebunden sind.

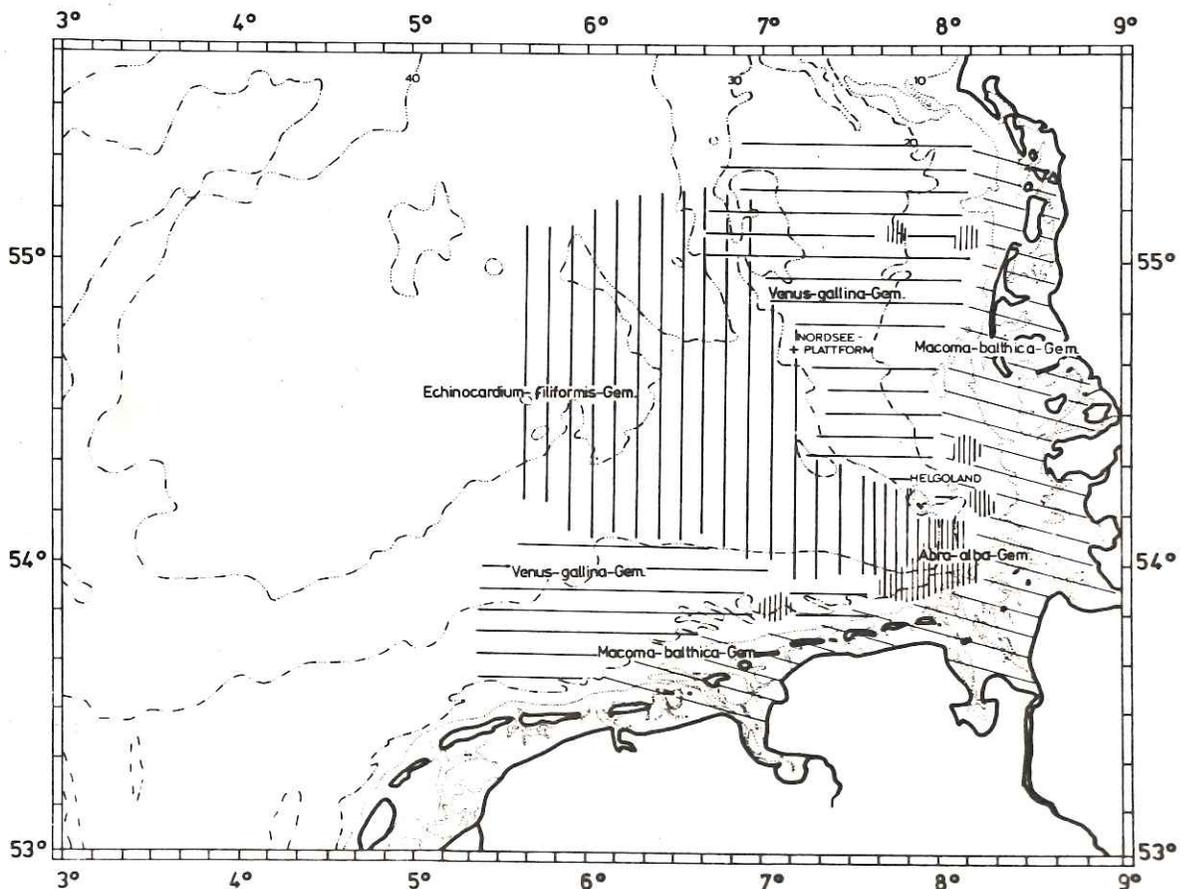


Abb. 3 Tiergemeinschaften in der Deutschen Bucht (nach Hagmeier, 1925 u.a., aus Gerdes, 1976).

An die Macoma-balthica-Gemeinschaft der küstennahen Fein- und Mittelsandgebiete schließt seewärts die nördliche und südliche Venus-striatula (früher: gallina)-Gemeinschaft an, die Sandböden mit Mittel- und Grobsandanteilen bewohnt. Südöstlich von Helgoland wird das feinsandige Schluffgebiet ("Schlickgebiet") von der Abra-alba-Gemeinschaft besiedelt, an die sich nach Nordwesten die Amphiura-filiformis-Echinocardium-cordatum-Gemeinschaft anschließt, die im schluffigen Feinsandgebiet zwischen nördlicher und südlicher Venus-Gemeinschaft dominiert. Vereinzelte Abra-alba-Siedlungen finden sich in den Grenzgebieten zwischen Macoma-balthica- und Venus-striatula-Gemeinschaft sowohl im südlichen als auch im nördlichen Bereich des Untersuchungsgebietes. Sie lassen sich zum Teil den kleinen schluffigen Feinsandgebieten dieser Zonen zuordnen.

4. Ergebnisse

Die genauen Abundanzen an den einzelnen Stationen sind in den Tab. 1 - 3 des Anhangs wiedergegeben, in Abb. 4 sind die Abundanzen klassifiziert worden.

Da die großen Individuen meistens nicht quantitativ erfaßt wurden (siehe Abschnitt Material und Methoden), sind die Angaben als Minimalwerte zu betrachten.

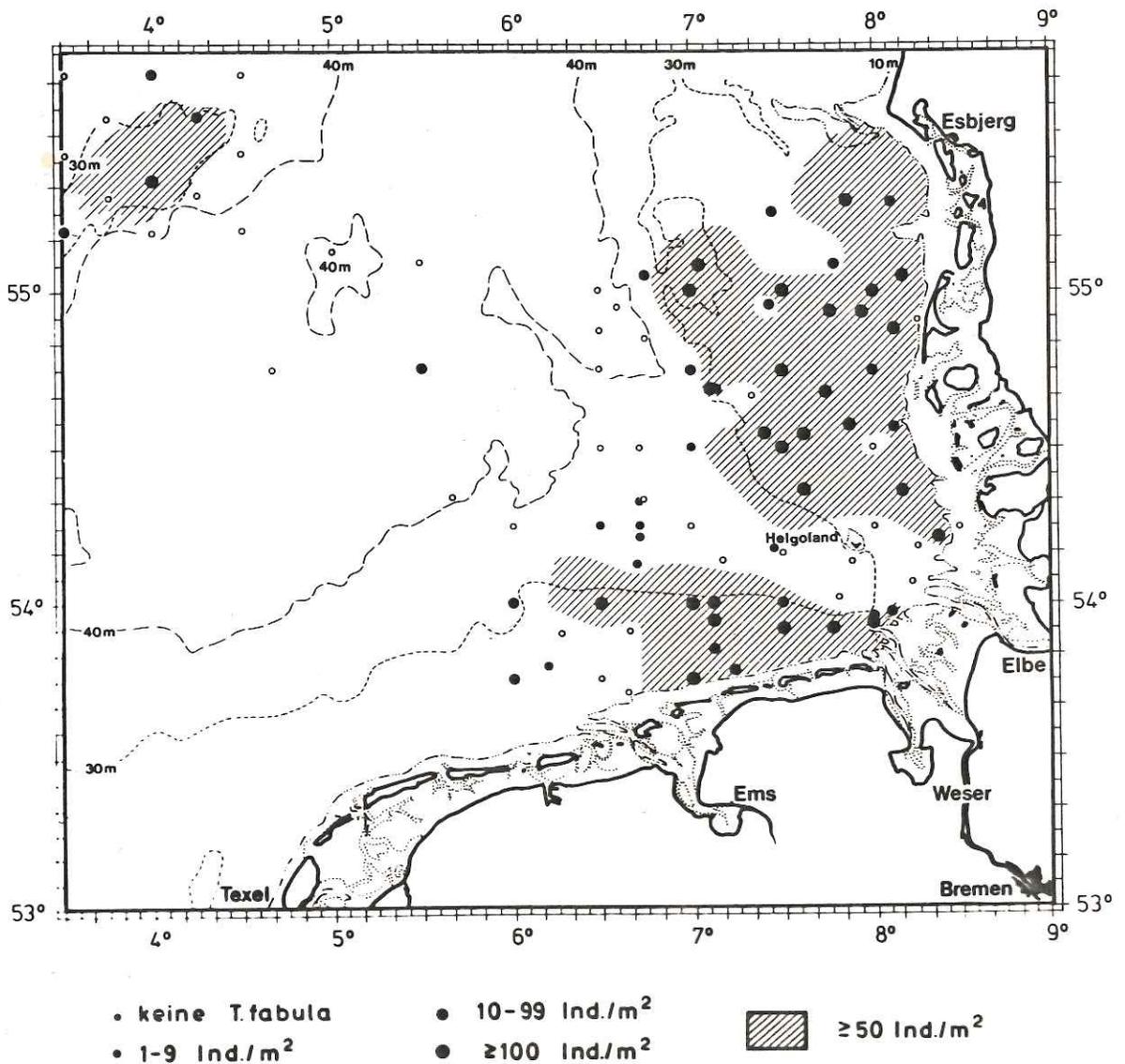


Abb. 4 Verbreitung von *Tellina fabula* in der Deutschen Bucht und im Ostteil der Doggerbank im Juli - Oktober 1975.

4.1. Horizontale Verbreitung

Bezogen auf das gesamte Untersuchungsgebiet wurde Tellina fabula mit einer Präsenz von 58 % und einer mittleren Abundanz von 106 Individuen pro m² gefunden. Die höchste Besiedlungsdichte wurde im August an der Station 238 mit 1550 Individuen pro m² nachgewiesen, von denen allerdings 77 % kleiner als 4 mm waren.

In der Deutschen Bucht gibt es zwei Hauptverbreitungsgebiete mit einer Abundanz von mehr als 50 T. fabula pro m², deren Grenzen weitgehend mit denen der Feinsandgebiete und damit mit denen der Venus-striatula-Gemeinschaft übereinstimmen. Im Süden reichen die Siedlungsgrenzen in das Gebiet der Macoma-balthica-Gemeinschaft.

4.1.1. Nördliches Siedlungsgebiet

Das nördliche Siedlungsgebiet von T. fabula wird im Süden und Westen von dem schluffigen Feinstsandgebiet begrenzt, das sich vom Mündungsgebiet der Flüsse Elbe und Weser aus trichterförmig nach Nordwesten erstreckt. Die Ausdehnung des nördlichen Siedlungsareals nach Norden und Osten wurde nicht erfaßt. Für die Berechnung der Siedlungsfläche wird die Begrenzung im Norden etwa bei 54°15'N gesetzt. Im Osten dürfte die Grenze etwa durch die 10-m-Tiefenlinie gegeben sein (vergleiche Abschnitt Vertikale Verbreitung).

Die Größe des nördlichen Siedlungsgebietes beträgt ca. 8700 km². T. fabula kommt hier an 26 von 27 Stationen vor, also mit einer Präsenz von 96 %. An 25 Stationen beträgt die Abundanz mehr als 55 Individuen pro m², im Mittel für die Monate Juli, August und Oktober 283 Individuen pro m².

4.1.2. Südliches Siedlungsgebiet

Das südliche Siedlungsgebiet ist mit etwa 3200 km² Ausdehnung deutlich kleiner als das nördliche. Im Norden und Osten wird es von dem schluffigen Feinstsandgebiet begrenzt. Im Süden fehlen Untersuchungen landwärts der 10-m-Tiefenlinie ganz, aber auch

hier kann diese als Begrenzung angenommen werden (siehe Abschnitt Vertikale Verbreitung). Im Westen bilden die mittel- bis grobsandigen Gebiete des Borkumriffgrundes die Grenze.

T. fabula kommt an allen 12 Stationen des Gebietes vor. An Station 189 beträgt die Abundanz 40 Individuen pro m^2 , an allen anderen Stationen mehr als 70 Individuen pro m^2 . Betrachtet man nur diese 11 Stationen, so beträgt die mittlere Abundanz für die Monate Juli und Oktober zusammen 276 Individuen pro m^2 .

An den 61 Stationen außerhalb der beiden Hauptsiedlungsgebiete kommt T. fabula mit einer Präsenz von 33 % und einer mittleren Abundanz von 10 Individuen pro m^2 vor. Abundanzen von über 50 Individuen pro m^2 wurden nur noch an drei Stationen (250, 255, 257) ermittelt.

4.2. Vertikale Verbreitung und Sedimentpräferenz

Tellina fabula wurde im nördlichen Siedlungsgebiet zwischen 13 und 33 m, im südlichen Gebiet zwischen 13 und 30 m Wassertiefe mit Abundanzen von über 50 Individuen pro m^2 gefunden. Das Sediment ist vorwiegend Feinsand, wenig Mittelsand. Selten wird Grobsand, Feinstsand oder Schluff besiedelt.

Aus der Darstellung der Tiefenverteilung für Fein- und Mittelsandböden geht deutlich hervor, daß die höchsten mittleren Abundanzen zwischen 15 und 25 m Wassertiefe erreicht werden (Abb.5). In Feinsand ist die höchste mittlere Abundanz bei einer mittleren Wassertiefe von 17 m mit 334 Individuen pro m^2 etwa doppelt so hoch wie die in Mittelsand mit 165 Tieren pro m^2 . Aus der Grafik läßt sich eine kleinste und größte Wassertiefe für eine Siedlungsdichte von mindestens 50 Individuen pro m^2 bestimmen. Die untere Grenze liegt danach in Feinsand bei 9 m, in Mittelsand bei 13 m, die obere für beide Sände bei 32 m Wassertiefe.

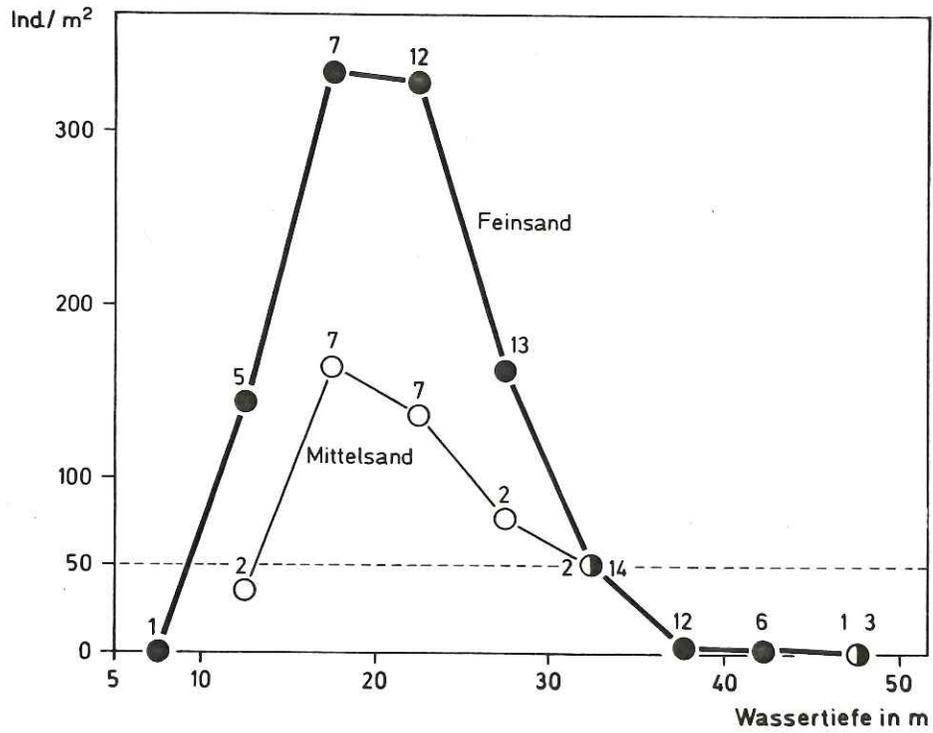


Abb. 5: Abundanz von Tellina fabula in Abhängigkeit von der Wassertiefe für Fein- und Mittelsandgebiete der Deutschen Bucht und des Ostteiles der Doggerbank im Juli - Oktober 1975.

Die Zahlen entsprechen den Anzahlen der jeweils untersuchten Stationen mit dem Hauptanteil Fein- oder Mittelsand.

5. Diskussion

Tellina fabula ist nach Thorson (1965) von Gibraltar im Süden bis zum Nordkap im Norden, im Westen bis an die atlantische Küste Irlands verbreitet. Nach Osten dringt sie bis in den Øresund vor (Muus, 1973). Als Charakterart der Venus-striatula-Gemeinschaft (Petersen, 1914) wird sie in folgenden Vorkommen dieser Biocoenose erwähnt:

Deutsche Bucht - Hagmeier (1925, 1930), Hagmeier & Künne (1951), Stripp (1969), Stripp & Gerlach (1969), Ziegelmeier (1970), Dörjes (1976), Salzwedel (im Druck)

südliche Nordsee - Blegvad (1922), Davis (1923)

Doggerbank - Davis (1925), Ursin (1952), Birkett (1953)

Britische Gewässer - Ford (1923), Stephen (1931, 1933, 1934), Buchanan (1963)

Dänische Gewässer - Petersen (1914, 1915, 1918), Blegvad (1917, 1930).

Thorson (1957) leitet aus eigenen (unpublizierten) Beobachtungen sowie aus den Arbeiten von Stephen (1930, 1931, 1933, 1934), Hagmeier (1930) und Caspers (1952) das Bestehen einer Tellinafabula-Tellina-tenuis-Gemeinschaft ab, die exponierte Küsten mit hartem Sand in Tiefen von 5 - 10 m, selten tiefer, bewohnen soll. Die Fragen, ob die küstennahen Vorkommen von T. fabula solch einer Gemeinschaft zuzuordnen sind bzw. ob eine solche Gemeinschaft an den Deutschen Küsten überhaupt existiert, bleiben der Diskussion der gesamten Ergebnisse der Erhebung von 1975 vorbehalten, deren Auswertung zur Zeit erfolgt.

Außer von den oben erwähnten Autoren liegen Fundmeldungen von T. fabula aus der Deutschen Bucht von Metzger (1871) und Schrader (1911) vor.

Die 1923 von Hagmeier (1925) durchgeführte Erhebung des Makrozoobenthos der Deutschen Bucht ist nicht direkt vergleichbar, weil keine Fundangaben zu den einzelnen Stationen gemacht wurden. Abgesehen von den Abundanzen, die hier wie bei allen älteren Arbeiten aufgrund der unzureichenden Probengeräte (insbesondere wegen der größeren Maschenweiten der Siebe) zu gering sind, stimmt das Gesamtbild mit den Befunden der vorliegenden Arbeit überein. Die Stationen, an denen Hagmeier keine T. fabula fand (seine Tab. 8), liegen alle in dem "Schlickgebiet" südöstlich von Helgoland, wo T. fabula auch 1975 nicht vorkam.

Vereinzelte Fundmeldungen aus diesem "Schlickgebiet" liegen von Reineck et al. (1968) und Rachor (1977) vor, der in den Zeitserien an seiner Schlickstation allerdings nur Jungtiere fand (persönl. Mitteilung), was auf gescheiterte Besiedlungsversuche von T. fabula schließen läßt. Ebenfalls geringe Vorkommen sind im Nordfrisischen Wattenmeer (Hagmeier & Kändler, 1927), in der Jade, sowie auf den Nordergründen (Dörjes et al. 1959, 1970) bekannt. In der Jade und auf den Nordergründen rechnen Dörjes et al. T. fabula zu den Magelone-papillicornis-Siedlung, einer Tiefenvariante der Macoma-balthica-Coenose.

Ziegelmeier (1953, 1963, 1964, 1970, 1978; zum Teil Fortschreibung alter Ergebnisse) führte von 1950 bis 1974 jeweils im Frühjahr und Herbst Aufsammlungen im Ostteil der Deutschen Bucht durch. Seine neun Hauptstationen liegen alle im 1975 ermittelten nördlichen Hauptsiedlungsgebiet von Tellina fabula (Ziegelmeier, 1978). Die Abundanzen an jeder dieser Stationen betragen im Mittel für die Zeit von 1950 - 1974 über 50 Individuen pro m², was auf ein langzeitiges Bestehen dieses Hauptsiedlungsgebietes hinweist.

Im Mittel für alle neun Stationen betrug die Abundanz von 1950 - 1974 allerdings nur 142 Individuen pro m², während 1975 etwa 280 Individuen pro m² festgestellt wurden. Diese Differenz dürfte insbesondere auf die 1975 benutzten engmaschigeren Siebe und tiefer eindringenden Bodengreifer zurückzuführen sein.

Eine Probenserie von 1967 - 1975 liegt von der Feinsand-Station Zentrum vor (Stations-Nr. 453 der Erhebung), einer Dauerstation des Instituts für Meeresforschung Bremerhaven (Rachor & Salzwedel, 1976; Rachor & Gerlach, 1978). T. fabula wurde während der ganzen Zeit gefunden. Diese Station ist eine der beiden Stationen, an denen die Populationsdynamik und die Produktivität von T. fabula untersucht wurde (vergl. Teil II und III der vorliegenden Arbeit).

Der von Dörjes (1976) durchgeführte Schnitt vor Norderney bestätigt die N-S-Ausdehnung des südlichen Siedlungsgebietes von T. fabula und ihr Vorkommen in einer Wassertiefe von etwa 10 - 38 m.

Direkt vergleichbare Erhebungen liegen aus der Helgoländer Bucht (Stripp, 1969) und dem Gebiet nordwestlich von Helgoland (Stripp & Gerlach, 1969) vor. Danach ist die Verbreitung von T. fabula in diesen Teilen der Deutschen Bucht seit 1965 - 1968 gleich geblieben. Lediglich zwei nach Südwesten bzw. Süden gerichtete Ausläufer des nördlichen Siedlungsgebietes konnten 1975 nicht nachgewiesen werden, was aber an dem 'weitmaschigeren' Stationsnetz liegen kann.

Die von Stripp für das südliche Gebiet ermittelte Abundanz von 130 Individuen pro m² (Mittelwert für seine Stationen in den südlichen Teilen der Macoma-balthica- und der Abra-alba-Gemeinschaft) ist nur etwa halb so groß wie die 1975 bestimmte Abundanz von 230 Individuen pro m² (Mittel für die Stationen 187, 415, 417, 480).

Ebenso betrug 1965/66 die mittlere Abundanz von T. fabula in der östlichen Abra-alba-Gemeinschaft und der Venus-striatula-Gemeinschaft des Mittelsandgebietes nordöstlich von Helgoland mit 61 Individuen pro m² nur etwa die Hälfte der Abundanz, die 1975 an der einzigen vergleichbaren Station 421 mit 135 Individuen pro m² ermittelt wurde. Auch hier dürften die Differenzen hauptsächlich auf den 1975 besseren Methoden der Probennahme beruhen (vergl. oben).

Eine Auswertung des während der Dana-Expeditionen von 1932 - 1939 und 1947 - 1955 gesammelten Probenmaterials aus der nördlichen Nordsee und der Doggerbank wurde für die Bivalvia von Petersen (1977) vorgenommen. Das Stationsnetz schließt

sich bei nur wenigen Überlappungen im Westen und Nordwesten an unseres von 1975 an. Auch bei dieser Erhebung sind die Abundanzen für T. fabula grundsätzlich geringer als bei vorliegender Erhebung, was zum Teil wiederum auf die benutzen Bodengreifer (van Veen, Petersen) und die Siebgröße (1.8 mm) zurückzuführen ist. Trotz dieser Unterschiede wurden beide Erhebungen zusammen in Abb. 6 eingetragen, um ein Bild von der Verbreitung von T. fabula im südlichen Teil der Zentralen Nordsee zu erhalten. Dabei wurden Petersens Planquadrate beibehalten, die Breite der Abundanzklassen aber verändert. Für Planquadrate, aus denen sowohl von damals als auch von 1975 Ergebnisse vorliegen, wurden die neueren Befunde benutzt.

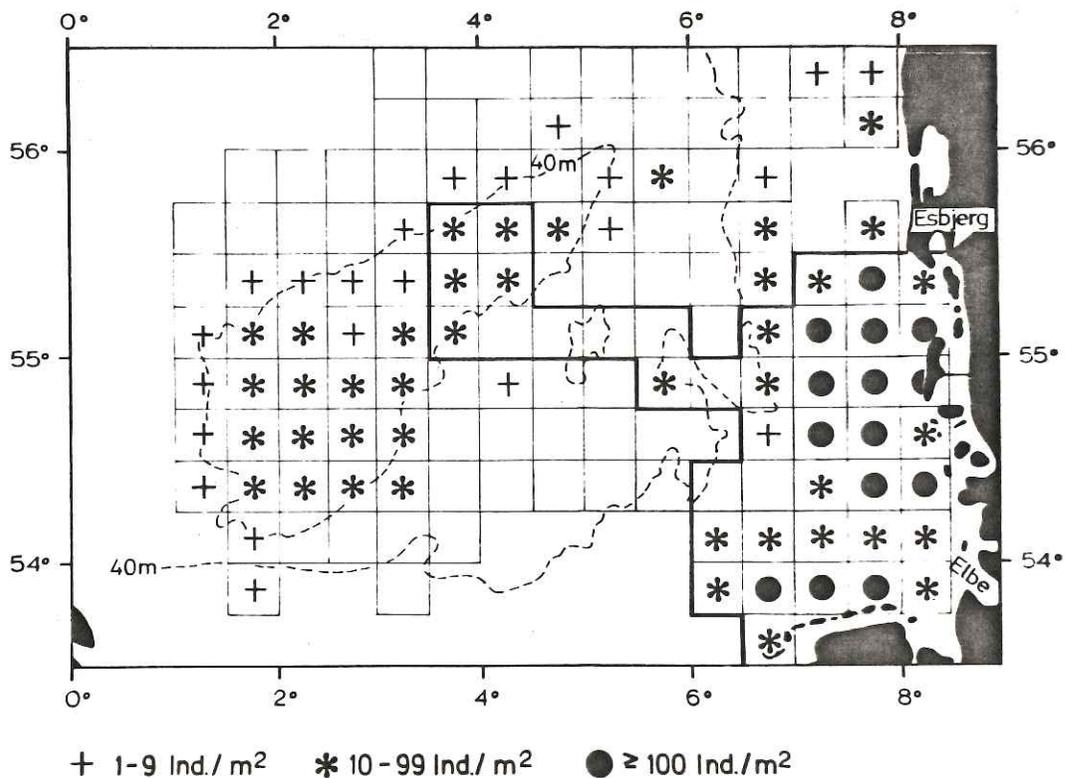


Abb. 6 Verbreitung von Tellina fabula im südlichen Teil der Zentralen Nordsee.

Eigene Befunde aus der Deutschen Bucht und dem Ostteil der Doggerbank von 1975 (östlich der Begrenzungslinie) und Ergebnisse der Dana-Expeditionen von 1932 - 1939 und 1947 - 1955 (Petersen, 1977). In allen Quadraten wurden Untersuchungen durchgeführt.

Aus Abb. 6 geht hervor, daß die Verbreitungsgrenze von T. fabula etwa durch die 40-m-Tiefenlinie gebildet wird, und zwar sowohl auf der Doggerbank (für deren Nordwestseite bereits Petersen, 1977, diese Feststellung traf), als auch im Gebiet der Deutschen Bucht. An den deutschen Küsten ist die 10-m-Tiefenlinie die ungefähre Grenze des Hauptsiedlungsgebietes (vergl. Abb. 4), während Stephen (1929) sie an den schottischen Küsten noch im Bereich der Niedrigwasserlinie antraf.

Die höchsten Abundanzen wurden 1975 allerdings in 15 - 25 m Wassertiefe auf fein- und mittelsandigen Böden festgestellt. In guter Übereinstimmung damit fand auch Petersen (1977) die höchsten Abundanzen in der Nordsee zwischen 20 und 30 m Tiefe, und Muus (1973) ermittelte im Øresund in 17 m Wassertiefe die höchsten Bestandszahlen für T. fabula.

Ob ähnlich große, zusammenhängende Siedlungsareale, wie sie in der Deutschen Bucht nachgewiesen wurden, auch in anderen Verbreitungsgebieten von Tellina fabula existieren, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Zur Ökologie von Tellina fabula Gmelin (Bivalvia)
in der Deutschen Bucht

Teil II: Fortpflanzung, Wachstum, Mortalität und Jahresgang der Abundanz und Biomasse von zwei Populationen.

6. Einleitung

Im Teil I der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, daß Tellina fabula in den sandigen Gebieten der Deutschen Bucht seewärts der 10-m-Tiefenlinie auf einer Fläche von fast 12 000 km² mit einer mittleren Abundanz von etwa 280 Individuen pro m² vorkommt. Darüber hinaus besiedelt sie die gesamte Doggerbank, die ein wichtiges Laich- und Nahrungsgebiet für Fische darstellt. T. fabula wird von vielen Fischen gefressen (vergl. u.a. Ziegelmeier, 1963).

Eine erste Auswertung der 1975 durchgeführten Erhebung des Makrozoobenthos zeigte, daß T. fabula zusammen mit den Muschelarten Nucula nitidosa, Cultellus pellucidus, Venus striatula, Mysella bidentata und Montacuta ferruginosa ca. 85 % aller Muschel-Individuen in der Deutschen Bucht stellt (Salzwedel, im Druck).

Diese Angaben unterstreichen die Bedeutung von T. fabula, aber auch ältere Befunde allein hätten bereits eine genauere Untersuchung dieser Muschelart gerechtfertigt. So wird sie bereits von Petersen (1914) zu den Charakterarten der Venus-striatula-Gemeinschaft gezählt. Stripp (1969) berechnete für sie in der Venus-striatula-Gemeinschaft des Mittelsandgebietes nordöstlich von Helgoland einen Biomasse-Anteil von 8 %, womit sie neben den Muschelarten Spisula spec. (11 %), Venus striatula (9 %) und Macoma balthica (8 %) sowie den Polychaeten Nephtys longosetosa (11 %) und Lanice conchilega (8 %) zu den gewichtsdominanten Arten dieser Lebensgemeinschaft gehört.

Trotzdem sind bisher nur relativ wenige Untersuchungen über T. fabula angestellt worden, während solche über andere Tellinacea, insbesondere aus dem Eulitoral, zahlreich sind:

Tellinidae: Tellina tenuis: Stephen, 1928, 1929, 1931;

Holme, 1950; Ansell und Trevallion, 1967; Trevallion und Ansell, 1967; McIntyre, 1970; Massé, 1971; Trevallion,

1971; Trevallion et al., 1973; Wilson, 1978. T. martinicensis:

Penzias, 1969. T. alternata: Moore und Lopez, 1970; T.

lilacina: Oliver, 1923.

Macoma balthica: Spooner und Moore, 1940; Wernstedt, 1942; Coe, 1956; Segerstråle, 1960, 1962, 1965; Brafield und Newell, 1961; Clay, 1961; Newell, 1965; Lammens, 1967; Reid und Reid, 1968; Vassallo, 1971; Gilbert, 1973; Green, 1973; Hülscher, 1973; Bergh, 1974; Bubnova, 1974; Burke und Mann, 1974; Chambers und Milne, 1975; Warwick und Price, 1975; de Wilde, 1975; Ostrowski, 1976; Beukema und de Bruin, 1977; Wolff und Wolf, 1977. M. secta: Rae III, 1978. M. nasuta: Hylleberg und Gallucci, 1975; Rae III, 1978. M. tenta: Levinton, 1971.

Scrobiculariidae: Scrobicularia plana: Green, 1957; Clay, 1962; Hughes, 1969, 1970a, b; Payne et al. 1972; Akberali, 1978.

Abra alba: Ansell, 1974; Hughes, 1975; Massé, 1978. A. nitida: Buchanan und Warwick, 1974; Hughes, 1975. A. tenuis: Hughes, 1973, 1975. A. longicallus: Panetta, 1975.

Solecurtidae: Tagelus californianus: Pohlo, 1966. T. divisus: Fraser, 1967. T. plebeius: Chanley und Castagna, 1971; Holland und Dean, 1977a, b. Pharus legumen: Yonge, 1959; Warwick et al., 1978.

Donacidae: Donax gouldi: Pohlo, 1967. D. vittatus: Ansell, 1972; Warwick et al., 1978. D. trunculus: Mouëza und Chessel, 1976.

Angaben über Abundanz, Biomasse, Wachstum und Alter von T. fabula in britischen Gewässern werden von Stephen (1932) und Warwick et al. (1978) gemacht, aus dem Øresund liegen Untersuchungen von Muus (1973) und aus der Deutschen Bucht von Stripp (1969), Stripp & Gerlach (1969), Ziegelmeier (u.a. 1978), Rachor & Salzwedel (1976) und Salzwedel (im Druck) vor.

Die in diesem Teil der vorliegenden Arbeit dargestellten Untersuchungen setzen das von Rachor und Salzwedel (1976) begonnene Studium der Tellina-fabula-Population von der küstenfernen Feinsand-Station Zentrum fort. Da die damaligen Angaben zum Wachstum und zur Fortpflanzung nicht befriedigend abgesichert werden konnten, wurden die Felduntersuchungen entsprechend intensiviert und es wurde ein einjähriges Wachstumsexperiment im Labor durchgeführt.

Verhaltensbeobachtungen insbesondere zur Ernährungsweise ergänzten die Untersuchungen.

Da die Einbringung von Abwässern aus der Titandioxidindustrie im Gebiet der Feinsand-Station Zentrum (seit 1969) bisher keinen offensichtlichen Einfluß auf die Bodenfauna-Bestände hatte (Rachor & Gerlach, 1978), war ein Vergleich dieser küstenfernen Population mit einer parallel untersuchten küstennahen nicht abwasserbelasteten Population an der Station Tellinagrund möglich.

Die so erlangten Angaben über Fortpflanzung, Wachstum und die Mortalität von T. fabula, sowie die Jahresgänge in Abundanz und Biomasse von zwei Populationen ermöglichen die im Teil III der vorliegenden Arbeit durchgeführten Berechnungen zur Produktion und Elimination.

7. Material und Methoden - Laborversuche

Die Versuche wurden im Institut für Meeresforschung, Bremerhaven, durchgeführt. Die Verhaltensbeobachtungen, die Bestimmung der Pseudofaeces-Menge und ein einjähriger Wachstumsversuch erfolgten in der gleichen Zeit wie die Felduntersuchungen und dienten der Ergänzung und Absicherung der Freilandbefunde.

7.1. Versuchstiere

Alle Versuchstiere stammten von der Station Tellinagrund (vergl. 8.1). Die Bodenproben wurden mit Backengreifern nach van Veen ($1/10 \text{ m}^2$ und $2/10 \text{ m}^2$) genommen und an Bord schonend über Siebe mit 0,5 und 1 mm Maschenweite gesiebt. Die Tiere wurden zusammen mit dem grob aussortierten Siebrückstand in belüftetem Seewasser ins Labor transportiert, binnen 48 Stunden ausgesucht, vermessen und wieder in das Sediment vom Fundort eingesetzt. Während der Prozedur wurde die Temperatur vom Fundort auf $\pm 2^\circ \text{ C}$ genau eingehalten.

Wenn die Tiere vor dem Versuch längere Zeit gehältert wurden, entsprachen die Bedingungen hinsichtlich Temperatur, Wasser, Sediment und Versuchsbecken den Versuchsbedingungen des laufenden Wachstumsversuches (vergl. 7.6). Als Futter wurde pro Tier und Tag 1 mg der einzelligen Grünalge Dunaliella marina angeboten.

Die Messung der Schalenlänge und die Wägung erfolgte wie unter 8.4. beschrieben. Die für die Wägung bestimmten Versuchstiere wurden zum Auskoten 24 Stunden ohne Sediment in belüftetem Seewasser gehältert. Nach dieser Zeit waren keine Sedimentpartikeln mehr in der Mantelhöhle und kein Kot mehr im Darm, und die Tiere wurden durch kurzes Eintauchen in kochendes Wasser getötet.

7.2. Seewasser

Das Seewasser stammte etwa 6 sm nordwestlich von Helgoland und wurde mit Leitungswasser auf einen Salzgehalt von 32 ‰ eingestellt. Schwebstoffe sedimentierten weitgehend während der Lagerung in 800-l-Absatzbecken.

7.3. Sediment

In den meisten Versuchen wurde Sediment von der Station Tellinagrund mit einem mittleren Medianwert von 174 μm verwendet, nur im Wachstumsversuch auch Sediment von der Feinsand-Station Zentrum mit einem mittleren Medianwert von 188 μm (vergl. 8.4. Tab. 2).

Für den Wachstumsversuch wurde das Sediment monatlich an den Stationen entnommen und an Bord des Forschungsschiffes über 0,5-mm-Siebe in einen Bottich gesiebt. Nachdem die feinen Bestandteile weitgehend sedimentiert waren, wurde dekantiert und das Sediment bis zum Versuchsbeginn unter belüftetem Seewasser bei 14° C gelagert.

7.4. Futter

Als Futter dienten Reinkulturen der einzelligen Grünalge Dunaliella marina und der Kieselalge Phaeodactylum tricorutum (mit degenerierter Kieselhülle, Si-Gehalt 0,3 % des Gesamtzell-Trockengewichtes, siehe Parsons et al. 1961).

Die Kulturbedingungen für die Aufzucht von D. marina und die Herstellung der Standardsuspension sind bei Winter (1969) beschrieben. P. tricorutum wurde unter denselben Bedingungen wie Dunaliella marina gezüchtet.

Die Standardsuspension von D. marina enthielt 8×10^6 Zellen pro ml, entsprechend 0,428 mg Trockengewicht (Buhr, 1976), die von P. tricorutum 32×10^6 Zellen pro ml, entsprechend 0,456 mg (Buhr, 1978). Das im Wachstumsversuch verfütterte Algengemisch bestand zu gleichen Teilen aus der Dunaliella- und der Phaeodactylum-Suspension. 2,3 ml des Algengemisches enthielten 1 mg Algentrockengewicht (0,48 mg D. marina, 0,52 mg P. tricorutum).

7.5. Verhaltensuntersuchungen, Pseudofaeces-Menge

Um das Verhalten von Tellina fabula im Labor zu studieren, wurden im Juli 1975 gefangene Tiere drei Größenklassen zugeordnet und bei 12 - 14° C im August und September 1975 beobachtet:

Größenklasse	I	II	III
mittl. Schalenlänge in mm	6,0	10,0	16,0
min-max	5,0-6,9	9,6-10,5	15,1-16,9
Zahl der Tiere	110	53	16
Zahl der Versuchsbecken	2	2	1

Die schmalen Versuchsbecken standen während der Versuchsdauer erschütterungsfrei und wurden von hinten beleuchtet, damit die Siphonen gut sichtbar waren. Sie enthielten Sediment vom Fundort der Tiere; die Sedimenthöhe betrug (je nach Tiergröße) 5 - 15 cm. Das belüftete Seewasser wurde wöchentlich gewechselt, und die Tiere wurden mit einem Algengemisch aus D. marina und P. tricornutum gefüttert. Die Futtermenge von 0,5 mg pro Tier und Tag wurde beginnend eine Woche vor den Versuchen täglich um 8.30 Uhr zugegeben. Vor und zwischen den Versuchen und Beobachtungen erfolgte die Fütterung jeden zweiten bzw. dritten Tag.

Zur Bestimmung des Aktivitätsmusters von T. fabula wurden die Tiere in den fünf Versuchsbecken im September 1977 über 24 h im Rhythmus von 35 min durchgehend von verschiedenen ausgewiesenen Personen beobachtet. Dabei wurden in den ersten und letzten fünf Minuten jeder Beobachtungsperiode jeweils eine Minute lang die Anzahl der Pseudofaeces-Abgaben gezählt und daraus der Mittelwert pro Tier und Stunde berechnet.

In den verbleibenden 25 Minuten wurde abwechselnd in jedem Becken für jeweils 30 Sekunden die Anzahl der jeweils sichtbaren Einstromsiphonen gezählt und aus den zehn Zählungen der Mittelwert gebildet. Dabei wurden die Freß-Aktivitäten als Suspensionsfiltrierer (aufrechter Siphon) und Bodensatzfresser (gebogener Siphon mit der Spitze auf der Sedimentoberfläche) unterschieden.

Um die Pseudofaeces-Menge pro Abgabe zu bestimmen, wurde eine schälchenförmige Aluminiumfolie mit einer Pinzette unter den Einstromsiphon gehalten, ohne diesen zu berühren, bis eine Pseudofaeces-Abgabe erfolgte. Die quantitativ aufgefangenen Pseudofaeces von 12, 18 und 13 Abgaben der Tiere der Größenklassen I, II und III respektive wurden getrennt getrocknet, gewogen, und danach das mittlere Gewicht der Pseudofaeces einer Abgabe für Tiere jeder Größenklasse berechnet.

7.6. Wachstumsversuch

Die Versuchsbedingungen sind in Tab. 1 zusammengefaßt.

Der Wachstumsversuch dauerte vom 26.7.1975 bis zum 15.7.1976 (355 Tage) und bestand aus 9 Teilversuchen. Versuch 9 begann erst am 16.11.1975, die vier Versuche 1, 5, 6, 9 mußten wegen zu geringer Anzahl an Tieren vorzeitig abgebrochen werden.

Die am 22.7.1975 gefangenen Versuchstiere wurden in zwei Größenklassen aufgeteilt. Die mittleren Schalenlängen von 1,8 mm (1,6 - 2,0 mm) der Tiere im Versuch 1 - 4 und 2,3 mm (2,1 - 2,5 mm) im Versuch 5 - 8 entsprachen denen der dominierenden Größenklassen am Fundort der Tiere, die von 6,1 mm im Versuch 9 der Schalenlänge der inzwischen gewachsenen Tiere in den Versuchen 6 und 8. Die mittleren Gewichte der Schalen und Weichkörper von je 50 Tieren für 1,8 und 2,3 mm lange Tiere sowie für 9 Tiere mit einer Schalenlänge von 6,1 mm wurden beim jeweiligen Versuchsbeginn ermittelt.

Tab. 1: Versuchsbedingungen beim Wachstumsversuch vom 26.7.1975 bis zum 15.7.1976.
 T - Station Tellinggrund, F - Feinsand-Station Zentrum, + ab 16.11.1975.

Versuch Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9 ⁺
Zahl der Tiere bei Versuchsbeginn	50	100	100	100	50	100	100	100	66
mittl. Schalenlänge bei Versuchsbeginn in mm	1,8	1,8	1,8	1,8	2,3	2,3	2,3	2,3	6,1
Algenmenge (mg Trockengewicht) in der Zeit vom: 26.07.-05.10.75	-	0,15	0,15	0,15	-	0,30	0,30	0,30	-
06.10.-10.11.75	-	0,30	0,30	0,30	-	0,60	0,60	0,60	-
11.11.75-15.07.76	-	0,50	0,50	0,50	-	1,00	1,00	1,00	1,00
Algenqualität	-	lebend	tot	lebend	-	lebend	tot	lebend	lebend
Sediment von	T	F	T	T	T	F	T	T	T
Temperatur	Entsprechend dem Jahresgang am Fundort der Tiere 12° C								

Als Versuchsbecken dienten Glasaquarien mit einer Grundfläche von 374 cm^2 (für 1 - 50 Tiere) und 714 cm^2 (für 51 - 100 Tiere), die eine Sedimentschicht von vier bis sieben Zentimetern Höhe (entsprechend der Tiergröße) enthielten. Das Sediment wurde etwa monatlich, nachdem alle Tiere zur Vermessung ausgesiebt wurden, durch frisches ersetzt, weil beim Sieben die feinen Anteile des Sediments weitgehend verloren gingen. Bei der Vermessung wurden die toten Tiere nicht berücksichtigt. Entsprechend der jeweiligen Verteilung in den Versuchen, und ohne diese einseitig zu verändern, wurden anhand der Schalenlänge einige Tiere ausgewählt und für die Gewichtsbestimmung entnommen. Wegen der geringen Zahl der Tiere wurden am 19.5.1976 keine Tiere aus dem Versuch 2 und am 25.6.1976 aus den Versuchen 2, 3 und 7 entnommen.

Die Wassermenge betrug 60 ml pro Tier, mindestens aber 2 l pro Versuchsbecken. Durch die tägliche Futterzugabe erhöhte sich diese Menge bis zum wöchentlichen Wasserwechsel täglich maximal um 2,3 ml pro Tier. Das Wasser wurde belüftet.

Die Temperatur in den Versuchen 1 - 8 wurde etwa alle 10 Tage der Bodentemperatur am Fundort der Tiere angepaßt (Abb. 12, vergl. Abb. 7). Diese Bodentemperatur wurde zum Teil bei den monatlichen Ausfahrten gemessen oder aus den wöchentlichen Karten vom DHI für die Oberflächentemperaturen in der Deutschen Bucht entnommen und aufgrund von Erfahrungswerten interpoliert. Die Temperatur in Versuch 9 betrug konstant 12° C .

Die Tiere der Versuche 1 und 5 wurden nicht gefüttert. Die Tiere der Versuche 6 - 9 erhielten immer doppelt soviel Futter wie die der Versuche 2 - 4. Damit wurde dem doppelt so hohen Weichkörper-trockengewicht der 2,3 mm langen Tiere gegenüber den 1,8 mm langen Tieren bei Versuchsbeginn Rechnung getragen (vergl. Tab. 6 - 14 des Anhangs). Diese Relation blieb während des größten Teils der Versuchszeit annähernd gleich. Um eine ausreichende Ernährung der gewachsenen Tiere zu gewährleisten, wurde die angebotene Futtermenge im Laufe der Versuchszeit zweimal erhöht.

Die Algen wurden lebend oder abgetötet verfüttert. Mit dem Abtöten der Algen in einem Wasserbad bei 40^o C sollte ein besseres Absinken der sonst schwimmenden Algen erreicht werden.

Die Berechnungen der Versuchsergebnisse erfolgten zum Teil am Rechenzentrum der Universität Bremen. Die Auswirkung der verschiedenen Versuchsbedingungen auf das Schalenlängenwachstum bei den gefütterten Tieren (Versuch 2 - 4, 6 - 8) wurde mit einer Varianzanalyse überprüft.

Für die gefütterten Tiere mit einer Ausgangslänge von 2,3 mm und Sediment von der Feinsand-Station Zentrum (Versuch 6) blieben die Wachstumswerte nach dem 22.3.1976 unberücksichtigt, weil die Tiere bei der Vermessung an diesem Tag zu stark geschädigt worden waren.

Bei der Berechnung der gesamten "natürlichen" Mortalität wurde davon ausgegangen, daß von den jeweils für die Gewichtsbestimmung entnommenen Tieren der gleiche Prozentsatz gestorben wäre. Die Summe der so errechneten hypothetisch gestorbenen Tiere ergibt die korrigierte Anzahl der bei Versuchsende toten Tiere. Diese so errechnete korrigierte natürliche Mortalitätsrate ist relativ zu hoch, weil die Tiere durch die monatlichen Vermessungen gestört wurden.

Die Weichkörpergewichte der nicht gefütterten Tiere der Versuche 1 und 5 nach Versuchsbeginn blieben unberücksichtigt, weil sie wegen der geringen Größe nicht genau genug ermittelt werden konnten.

8. Material und Methoden - Felduntersuchungen

Wachstum und Alter, Fortpflanzung und Populationsdynamik in Abundanz und Biomasse von Tellina fabula wurden in der Zeit vom 16.7.1975 bis zum 29.9.1976 an zwei Orten in der Deutschen Bucht untersucht, und zwar an der küstennahen Station Tellinagrund und der küstenfernen Feinsand-Station Zentrum.

8.1. Station Tellinagrund

Die Station Tellinagrund liegt ca. 2 sm west-südwestlich der Tonne Nordergründe im Vorfeld der Wesermündung. Die Position ist $53^{\circ}56,65'N$ und $7^{\circ}59,5'E$, die Wassertiefe beträgt 16 m (Abb.1, Station Nr. 480). Damit befindet sich die Station im Einflußbereich des Weserästuarwassers an der südlichen Flanke der Konvergenzzone, die zwischen Elb- und Weserwasser im Gebiet des salzreichen Nordwestwassers besteht (Lüneburg, 1963). Die Besonderheit der Stationslage ist darin zu sehen, daß einerseits entsprechend der Ästuarnähe die antransportierte Menge organischer Substanz groß und der Nährstoffgehalt relativ hoch ist (ca. $50 \mu\text{g PO}_4\text{-P}$ pro l und ca. $500 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si}$ pro l an der Oberfläche; Mangelsdorf und Weigel, 1977; Abb. 12 und 13), andererseits aber die Salz- und Temperaturverhältnisse annähernd denen der offenen Nordsee entsprechen.

Der mittlere Salzgehalt beträgt an der Oberfläche etwa 31‰ (Lüneburg, 1963, Tafel 2). Da in diesem Gebiet Salzgehaltsdifferenzen bis zu 1‰ auftreten können (Goedecke, 1952), ist ein Salzgehalt von 32‰ am Boden möglich.

Die Bodentemperaturwerte dieser und der Feinsand-Station Zentrum stimmen relativ gut mit den Monatsmittelwerten der Temperatur in 15 m Tiefe beim Feuerschiff "Elbe 1" ($54^{\circ}00'N$, $8^{\circ}07'E$) überein (Abb. 7). Daher wurden für Berechnungen die Temperaturwerte vom Feuerschiff "Elbe 1" verwendet: die Temperatur schwankt zwischen $17^{\circ}C$ im August - September und $3^{\circ}C$ im Februar - März, im Jahresmittel beträgt sie $9,7^{\circ}C$.

Das Sediment ist schluffiger Feinsand mit einem Medianwert von $174 \mu\text{m}$ im Jahresmittel (Tab. 2). Der Gehalt an organischer Substanz - bezogen auf das Trockengewicht - beträgt ca. $0,13\%$, und 1 ml Feuchtsediment entsprechen ca. $1,47 \text{ g}$ (Bodenprobe aus Kastengreifer, gewonnen im Dezember 1978, analysiert nach Allen, 1964).

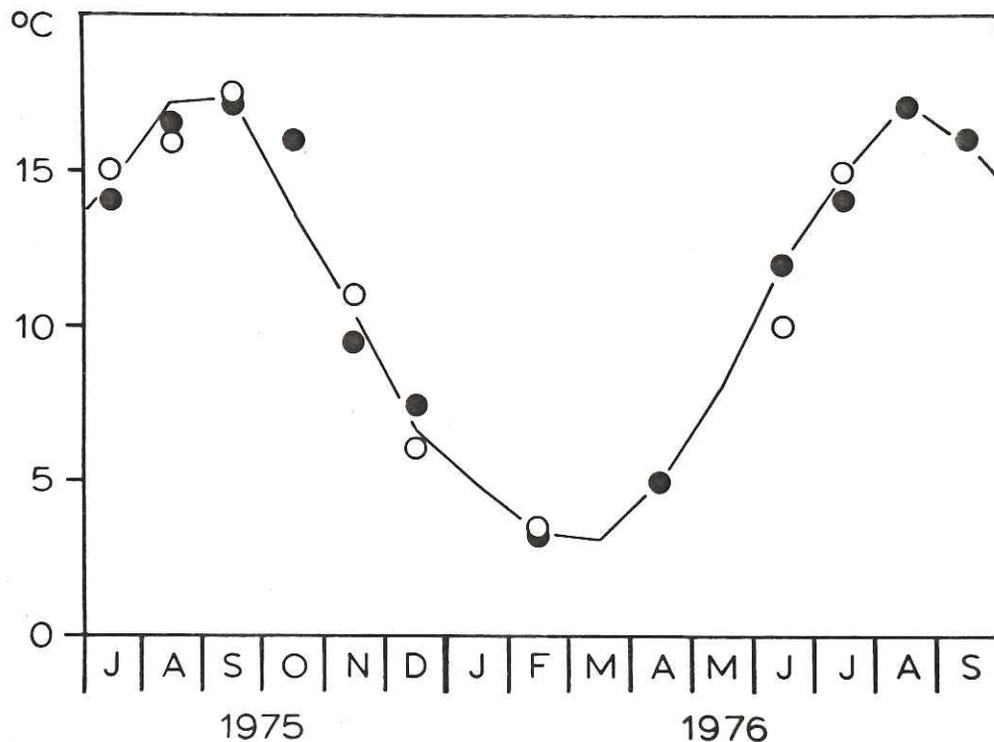


Abb. 7: Monatsmittelwerte der Wassertemperatur in 15 m Tiefe beim Feuerschiff "Elbe 1" in der Deutschen Bucht (DHI, 1976, 1977) (—) und gemessene Bodentemperatur an der Station Tellinagrund (○) und an der Feinsand-Station Zentrum (●).

Tab. 2: Sedimente der Station Tellinagrund und der Feinsand-Station Zentrum.

	Station Tellinagrund	Feinsand-Station Zentrum
Medianwert in μm (Jahresmittel)	174	188
Sedimentfraktionen in % vom Trockengewicht		
< 63 μm	1,8	0,3
63 - 125 μm	16,4	5,3
125 - 250 μm	81,4	88,3
250 - 500 μm	0,2	5,4
> 500 μm	-	0,7

Bei schweren Wetterlagen bewirkt grundberührender Seegang Umlagerungen des Bodens (Reineck, (1963).

Nach Stripp (1969, Abb. 2) liegt die Station in der südlichen Randzone der von ihm als Abra-alba-Gemeinschaft bezeichneten Biocoenose. Dort, ebenso wie in der angrenzenden Macoma-balthica-Gemeinschaft, traf er T. fabula 1965/66 mit einer Präsenz von 100 % an.

In Tab. 3 sind ökologisch wichtige Arten der Station Tellinagrund und der Feinsand-Station Zentrum aufgeführt, die neben T. fabula im Oktober 1976 mit hoher Abundanz anzutreffen waren.

8.2. Feinsand-Station Zentrum

Die Station liegt ca. 15 sm nordwestlich von Helgoland. Die Position ist $54^{\circ}22,5'N$ und $7^{\circ}37'E$, die Wassertiefe beträgt 26 m. Der Salzgehalt beträgt etwa 31 - 34 ‰ (Weichart, 1975 und Messungen des DHI auf der Anton-Dohrn-Reise vom 5. - 12.1.1977). Die Bodentemperaturwerte entsprechen denen der Station Tellinagrund (Abb. 7). Der Tidenstrom erreicht 40 cm/sec bis maximal 70 cm/sec (Neumann und Meier, 1964). Die Station liegt im Gebiet eines zyklonalen Reststromwirbels (Goedecke, 1941).

Das Sediment ist homogener Feinsand mit einem Medianwert von 188 μm im Jahresmittel (Tab. 2). Der Gehalt an organischer Substanz - bezogen auf das Trockengewicht - beträgt ca. 0,14 %, und 1 ml Feuchtsediment entsprechen ca. 1,49 g (Bodenproben aus Kastengreifern, gewonnen im November und Dezember 1978, analysiert nach Allen, 1964).

Nach Hickel (1969) kann eine 'neue aerobe Sandschicht auf dunkel gefärbtem Sand durch die Einwirkung der Winterstürme entstehen.

Die Station liegt im Zentrum eines 2,5 x 5 sm großen Ausbringungsgebietes für Abfälle aus der Titandioxid-Industrie. Seit Mai 1969 werden dort täglich 1800 t Abfall mit ca. 10 % - 12 % H_2SO_4 und ca. 14 % $FeSO_4$ eingebracht. Ein Einfluß auf die bodenlebende Makrofauna konnte bisher nicht festgestellt werden (Rachor, 1972; Rachor & Gerlach, 1978).

Nach Stripp und Gerlach (1969) liegt die Station im Gebiet der Venus-striatula (gallina)-Gemeinschaft. Die Populationsdynamik des Makrozoobenthos wurde intensiv von Rachor und Gerlach (1978) bearbeitet. In dieser und der Arbeit von Klein et al. (1975) finden sich auch die umfangreichsten Artenlisten. Die wichtigsten Arten aus unserer Erhebung von 1975 (vergl. Teil I) sind in Tab. 3 wiedergegeben. Die Populationsdynamik u.a. von T. fabula in den Jahren 1969 - 1975 ist von Rachor und Salzwedel (1976) beschrieben.

Tab. 3: Ökologisch wichtige Arten (im Mittel mit mehr als 10 Individuen per m²) an der Station Tellinagrund und der Feinsand-Station Zentrum am 29./30.10.1976. Probandaten siehe Tab. 4 und 5 des Anhangs.

an beiden Stationen	außerdem an der Station Tellinagrund (T) oder an der Feinsand-Station Zentrum (F)
<u>Polychaeta:</u>	
Anaitides subulifera Eliason	T - Nephtys caeca (Fabricius)
Capitella capitata (Fabricius)	N. cirrosa Ehlers
Chaetozone setosa Malmgren	
Eumida punctifera (Grube)	F - Anaitides groenlandica (Oerstedt)
Goniada maculata Oerstedt	A. mucosa (Oerstedt)
Harmothoe lunulata (Delle Chiaje)	Glycinde nordmanni (Malmgren)
Lanice conchilega (Pallas)	Poecilochaetus serpens Allen
Magelona minuta Eliason	
M. papilicornis F. Müller	
Nephtys hombergii Savigny	
Notomastus latericeus Sars	
Pholoe minuta (Fabricius)	
Scolelepis bonnieri (Mesnil)	
Scoloplos armiger (O. F. Müller)	
Spio filicornis (O. F. Müller)	
Spiophanes bombyx (Claparède)	
<u>Mollusca:</u>	
Cultellus pellucidus (Pennant)	T - Nucula nitidosa (Winckworth)
Montacuta ferruginosa (Montagu)	
Tellina fabula Gmelin	F - Venus striatula (Da Costa)
Lunatia intermedia Philippi	
<u>Crustacea:</u>	
Bathyporeia elegans Watkin	T - Micropotopus maculatus Norman
Synchelidium haplocheles (Grube)	Nototropis swammerdami (Milne-Edwards)
Urothoe grimaldii Reibisch	
Iphinoe trispinosa (Goodsir)	F - Ampelisca brevicornis (Costa)
	Bathyporeia gulliamsoniana (Bate)
	Periciculodes longimanus (Bate & Westwood)
	Stenothoe marina (Bate)
	Diastylis bradyi Norman
<u>Echinodermata:</u>	
Echinocardium cordatum (Pennant)	
Ophiura albida Forbes	
<u>Sonstige:</u>	
Nemertinea unident.	F - Edwardsia spec.

Für die Bestimmung der Arten (außer Mollusca) danke ich Herrn Dr. E. Rachor, IfM Bremerhaven.

Bestimmungsliteratur: Polychaeta (Hartmann-Schröder, 1971), Mollusca (Tebble, 1966; Bondesen, 1975), Crustacea (Schellenberg, 1942), Echinodermata (Mortensen und Lieberkind, 1928).

8.3. Probennahme

Die Probennahme erfolgte auf Ausfahrten mit dem Forschungsschiff "Victor Hensen". Die Positionen konnten mit Hilfe des Deca-Navigationssystems auf etwa 100 m genau angelaufen werden. Wenn die Abtrift während der Probennahme zu groß war, wurde die Position erneut angefahren.

Die Bodenprobennahme erfolgte in etwa monatlichen Abständen mit Backengreifern nach van Veen (1/20, 1/10, 1/5 und 2/5 m²) und Kastengreifern nach Reineck (1/60 und 1/18 m²). Die Eindringtiefe der Greifer wurde mit einem Zentimetermaß in der Mitte des Greifers gemessen, schlecht gefüllte Greifer oder solche mit gestörter Sedimentoberfläche wurden verworfen (Probendaten siehe Tab. 4 und 5 des Anhangs). Die Proben wurden an Bord einzeln über Siebe mit 0,5 mm Maschenweite gesiebt und der Siebrückstand in ca. fünfprozentiges, mit Hexamethylentetramin gepuffertes Formalin überführt.

Teilproben mit einem Meio-Stecher (25 cm²) nach Thiel (1966) wurden von Oktober 1975 bis September 1976 (Station Tellinagrund bis August 1976) aus jeweils 3 bis 6 Bodengreifern entnommen und ungesiebt in Formalin fixiert.

Für die Analyse der Korngrößenverteilung erfolgte regelmäßig eine Entnahme von Sedimentproben aus zusätzlichen Greifern, in denen auch unmittelbar nach der Probennahme die Bodentemperatur gemessen wurde.

8.4. Probenbearbeitung

Die Probenbearbeitung erfolgte im Labor. Das Aussortieren und Bestimmen der Jungtiere, das Messen der Schalenlänge, das Zählen und Vermessen der Wachstumsringe, das Trennen des Weichkörpers von der Schale und die Bestimmung des Gonadenzustandes wurden unter einem Stereomikroskop mit Okularmikrometer meistens bei 10facher Vergrößerung vorgenommen.

Für die Gewichtsbestimmung sowie die Berechnung der Abundanz und Biomasse wurden die Tiere entsprechend ihrer Schalenlänge 1-mm-Größenklassen zugeordnet (x,0 - x,9 mm). Lediglich für die Darstellung der Größenverteilung wurden Klassen von 0,5 mm gewählt, weil 1-mm-Klassen zu stark zusammenfassen würden.

8.4.1. Aussortieren und Bestimmen

Aus den Siebrückständen der Bodengreiferproben wurde Tellina fabula in flachen, mit Wasser gefüllten Schalen ausgelesen. Aus den ungesiebten Teilproben wurde sie mit einer 60 prozentigen Zinkchlorid-Lösung aufgeschwemmt und über ein Sieb mit 0,2 mm Maschenweite dekantiert (Sellmer, 1956). Dreimaliges Dekantieren erwies sich als hinreichend, um alle Muscheln zu erfassen, die anschließend in Wasser gespült und aussortiert wurden.

T. fabula konnte mit Sicherheit ab 0,6 mm Schalenlänge nach Tebble (1966) bestimmt werden, bei kleineren (bis zu 0,3 mm) Exemplaren blieb die Bestimmung unsicher. Da aber T. fabula an beiden untersuchten Stationen die dominierende Muschel war, konnte angenommen werden, daß es sich bei den Jungtieren mit der den bestimmbaren Kleintieren ähnlichen Form ebenfalls um T. fabula handelt. +)

8.4.2. Schalenlänge und Wachstumsringe

Mit der Schalenlänge wird der größte Abstand zwischen vorderem und hinterem Schalenrand bezeichnet, als Wachstumsring der konzentrische Streifen, der durch langsames Schalenwachstum (z.B. im Winter) entsteht.

Von allen Tieren wurden die Schalenlänge auf $\pm 0,1$ mm genau gemessen, die Anzahl der Wachstumsringe und zum Teil die Schalenlänge bei Ringanlage bestimmt. Da bei größeren Tieren die letzten Ringe oft nicht zu trennen waren, wurden solche Tiere häufig in einer Sammelgruppe mit " ≤ 4 Ringe" vereinigt.

+) Herrn Dr. K. Ockelmann, Helsingør, danke ich für die Bestimmung einiger juveniler Exemplare von T. fabula.

8.4.3. Gewichtsbestimmung

Individuen mit einer Schalenlänge von mehr als 5 mm wurden nach Größenklassen getrennt auf einer Analysenwaage mit einer Ablesegenauigkeit von 0,1 mg gewogen. Das Feuchtgewicht des Weichkörpers wurde bestimmt, nachdem das zwischen den Kiemen und Mantelrändern liegende Sediment vorsichtig entfernt, das Salzwasser mit destilliertem Wasser abgespült, und das anhaftende Wasser mit Fließpapier abgetrocknet worden war. Für die Bestimmung des Trockengewichtes wurden die Weichkörper und die ebenfalls in destilliertem Wasser gereinigten Schalen bei 13 mbar und 60^o C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet (je nach Größe der Tiere 6 bis 8 Stunden) und im Exsikkator auf Zimmertemperatur abgekühlt.

8.4.4. Asche und Energiegehalt

Der Asche- und Energiegehalt von Tieren unterschiedlicher Schalenlänge aus verschiedenen Jahreszeiten wurde an formolfixiertem Material der Station Tellinagrund folgender Probenstermine untersucht:

Datum	Station Nr.	Zahl der Doppelbestimmungen für den Energiegehalt	Zahl der Veraschungen
22.07.75	204	7	3
03.10.75	362		
und		7	4
30.10.75	480		
17.02.76	139	8	6
17.05.76	403	9	3
12.07.76	693	22	22

Die Abhängigkeit des Asche- und Energiegehaltes von der Schalenlänge konnte nur an dem umfangreichen Material der Probe 693 bestimmt werden. An den anderen Probensterminen wurden "juvenile" und "geschlechtsreife" Tiere getrennt untersucht (siehe unten, Abschnitt Gonadenzustand und Eigröße). Auf diese Weise konnten saisonale Änderungen des Energiegehaltes bestimmt werden.

Um einen Jahresgang des Aschegehaltes zu ermitteln, reichte das Material nicht aus. Da die für Juli 1976 bestimmten Aschegehalte prinzipiell mit einigen von anderen Monaten ermittelten übereinstimmen, kann jedoch die für diesen Monat ermittelte Beziehung zwischen Schalenlänge und Aschegehalt auch für alle anderen Probestermine als gültig angenommen werden.

Die Veraschung der Muschelweichkörper erfolgte in einem Muffelofen in 2 Stunden bei 550° C.

Zur Bestimmung des Energiegehaltes der getrockneten Muschelweichkörper diente ein Mikrobomben-Kalorimeter (Phillipson, 1964) von Gentry und Wigert. Die Angaben in Joule (4,185 J = 1 cal) beziehen sich auf das aschefreie Weichkörperrockengewicht.

8.4.5. Gonadenzustand und Eigröße

Alle Tiere wurden auf den Zustand der Gonaden untersucht, aber nur für die über 10 mm langen Tiere wurde eine Klassifizierung des Füllungsgrades vorgenommen, weil ab dieser Tiergröße die Gonaden immer deutlich sichtbar waren. Diese Tiere wurden als geschlechtsreif bezeichnet, Tiere unter 10 mm Schalenlänge als juvenil. Pro Tier wurden 10 Eier unter dem Mikroskop vermessen und dabei die größte und mittlere Eigröße bestimmt.

8.4.6. Korngrößenbestimmung

Von den Sediment-Proben wurden Korngrößenanalysen mit Siebsätzen (DIN 4188) nach Lüneburg (1969) durchgeführt. Für die Benennung der Sedimente wurde die Korngrößenskala nach WENTWORTH benutzt.

8.5. Berechnungen

8.5.1. Wachstumsrate

Die Wachstumsrate wurde nach der bei Crisp (1971) beschriebenen Methode ermittelt, entlogarithmiert und in Prozenten ausgedrückt. Dadurch ergibt sich die tägliche Wachstumsrate in Prozent der jeweiligen Ausgangsgröße (G):

$$(1) \quad G = 100 \left(e^{\frac{\ln \frac{\text{Größe zur Zeit } t_2}{\text{Größe zur Zeit } t_1}}{t_2 - t_1}} - 1 \right)$$

8.5.2. Längen-Wachstum

Das Längen-Wachstum wurde nach der von Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben:

$$(2) \quad l_t = l_\infty (1 - e^{-k(t - t_0)})$$

Dabei ist l_t die Schalenlänge zur Zeit t , l_∞ die maximale oder asymptotische Länge, t_0 das hypothetische Alter der Tiere, bei dem $l_t = 0$ ist, und k eine Konstante, welche die Wachstumsrate charakterisiert. l_∞ , k und t_0 wurden nach den bei Ricker (1975) beschriebenen Methoden bestimmt.

8.5.3. Abundanz und Biomasse

Die Abundanzen wurden jeweils auf einen m^2 hochgerechnet. Aus den Meiostecher-Teilproben mußten die mehr als 1 mm langen Tiere bei den entsprechenden Bodengreifer-Proben berücksichtigt werden, da diese Tiere mit den benutzten Sieben von 0,5 mm Maschenweite erfaßt worden wären (T. fabula ist mit einer Schalenlänge von 1 mm etwa 0,6 mm hoch).

Um zu prüfen, ob die benutzten Bodengreifertypen T. fabula quantitativ erfaßten, mußte zunächst das jeweils größte Tier eines jeden Greifers ermittelt werden. Für alle Probestermine und alle Greifer gleicher Eindringtiere (auf volle Zentimeter gerundet) zusammen wurde dann die mittlere größte Schalenlänge berechnet und mit der entsprechenden Eindringtiefe verglichen. Ebenfalls für alle Probestermine zusammen, aber getrennt für die verschiedenen Greifertypen wurde die mittlere Abundanz großer (≥ 10 mm) Tiere ermittelt und mit der jeweiligen mittleren Eindringtiefe in Beziehung gesetzt.

Aus den unter 10.1. dargestellten Ergebnissen geht hervor, daß große Tiere nur von den Kastengreifern quantitativ erfaßt wurden. Dementsprechend konnten zur Berechnung der Abundanz großer Tiere nur die Kastengreifer-Proben benutzt werden. Für die Berechnung

der Abundanz kleiner (< 10 mm) Tiere konnten auch die Proben der Backengreifer (außer $1/20 \text{ m}^2$) berücksichtigt werden. Die mit dem $1/20 \text{ m}^2$ Backengreifer genommenen Proben wurden nur für Tiere mit einer Länge von ≤ 5 mm ausgewertet. Wenn mehrere Greifertypen gleichzeitig an einem Probentermin zum Einsatz gekommen waren, wurde das gewogene arithmetische Mittel der Abundanz gebildet.

An der Station Tellinagrund konnten am 16.12.1975, am 14.1.1976 und am 3.6.1976, an der Feinsand-Station Zentrum am 24.11.1975, am 16.12.1975, am 14.1.1976 und am 23.4.1976 keine Kastengreifer eingesetzt werden. An diesen Terminen sind die Abundanzen daher für die großen Tiere mit Sicherheit viel zu niedrig. Für Tiere über 10 mm Schalenlänge wurde deshalb das zeitlich gewogene arithmetische Mittel der Abundanz aus den vorhergehenden und nachfolgenden Abundanzen gebildet (helle Balken der Größenverteilungen, Abb. 22). Diese korrigierten Daten wurden für alle späteren Berechnungen benutzt.

Zur Berechnung der Biomasse wurde aus der jeweiligen mittleren Länge der Tiere einer Größenklasse mit den zu den Probenterminen gültigen Längen-Gewichts-Relationen (Tab. 15 und 16 des Anhangs) das Weichkörpertrockengewicht (w) bestimmt. Die Umrechnung in asche-freies Weichkörpertrockengewicht (afw) und Energieäquivalente erfolgte mit den unter 10.3. ermittelten Relationen.

Für die Berechnung der jährlichen Mittelwerte von Abundanz und Biomasse wurden für die Station Tellinagrund die Proben vom 8.9.1975 bis zum 9.9.1976 (367 Tage) für die Feinsand-Station Zentrum die vom 3.10.1975 bis zum 28.9.1976 (361 Tage) benutzt.

Da die Zeitintervalle Δt zwischen den Probenterminen t nicht gleich groß waren, wurden die Jahresmittelwerte für Abundanz (\bar{f}) und Biomasse (\bar{B}) als gewogene arithmetische Mittel berechnet:

$$(3) \quad \bar{f} = \sum_{i=0}^n \frac{1}{365} \sum_{t=0}^{365} \Delta t \frac{1}{2} (f_t + f_{t+\Delta t})$$

$$(4) \quad \bar{B} = \sum_{i=0}^n \frac{1}{365} \sum_{t=0}^{365} \Delta t \frac{1}{2} (f_t \cdot af \bar{w}_{i,t} + f_{t+\Delta t} \cdot af \bar{w}_{i,t+\Delta t})$$

Das Symbol f für die Anzahl der Tiere einer Größenklasse i wird anstelle von N (für die Anzahl der Tiere einer Jahrgangsklasse) benutzt, weil es sich hierbei nicht um die Anzahl der überlebenden Tiere im Berechnungszeitraum handelt. $af \bar{w}_{i,t}$ bzw. $af \bar{w}_{i,t+\Delta t}$ sind die mittleren aschefreien Weichkörpertrockengewichte der Tiere einer Größenklasse i zur Zeit t bzw. $t+\Delta t$. n ist die Anzahl der Größenklassen i . In der Formel wurde die geringe Differenz zwischen 365 und 367 bzw. 361 Tagen vernachlässigt.

9. Ergebnisse - Laborversuche

9.1. Eingrab- und Freßverhalten

9.1.1. Eingrabvorgang und Lage im Boden

Tellina fabula gräbt sich innerhalb weniger Minuten ein, wenn sie auf ihrem natürlichen, feinsandigen Sediment liegt. Die Eingrabbewegung (rhythmisches Vorstrecken des Fußes) wird auch ausgeführt, wenn ein Tier ohne Sediment gehalten wird.

Unabhängig davon, mit welcher Seite die Tiere dem Sediment aufliegen, wird der zugespitzte Fuß sedimentgerichtet ausgestreckt. Nachdem der Fuß im Sediment Halt gefunden hat, wird der Körper aufgerichtet, und das Tier gräbt sich in einem Winkel von ca. 45° in den Sand hinein, indem der Fuß zugespitzt tiefer eindringt, sich dann ankerförmig verdickt und anschließend den Körper nachzieht. Dabei schließen sich die zuvor leicht geöffneten Schalen ruckartig, wodurch ein Wasserschwall das Sediment über und unter dem Fuß entweder wegschwemmt oder mindestens auflockert. Der Vorgang wiederholt sich, manchmal von Pausen unterbrochen, bis das Tier gänzlich eingegraben ist.

Der Eingrabvorgang entspricht damit dem Ablauf, wie er für mehrere Muschelarten, unter anderem auch für verschiedene Tellinidae bereits beschrieben wurde. Eine Zusammenfassung und eine generalisierte Darstellung des Vorgangs findet sich bei Trueman (1968).

Die Tiere liegen mit der linken Schale nach unten im Sediment, wie es bereits Holme (1961) und Ziegelmeier (1963) beschrieben. Häufig weichen dabei allerdings die Längsachse und die Dorso-Ventral-Achse von der Horizontalen um einen Winkel von etwa 30° ab (Abb. 8).

Die Eingrabtiefe von T. fabula variiert mit der Größe und kann bis zu 15 cm betragen (vergl. 10.1.).

9.1.2. Aktivitäten des Ausstromsiphos

Der Ausstromsiphos unterscheidet sich vom Einstromsiphos durch die fehlenden sechs Endlappen und seine geringere Extraktionsfähigkeit. Im Gegensatz zum Einstromsiphos wird er nur selten

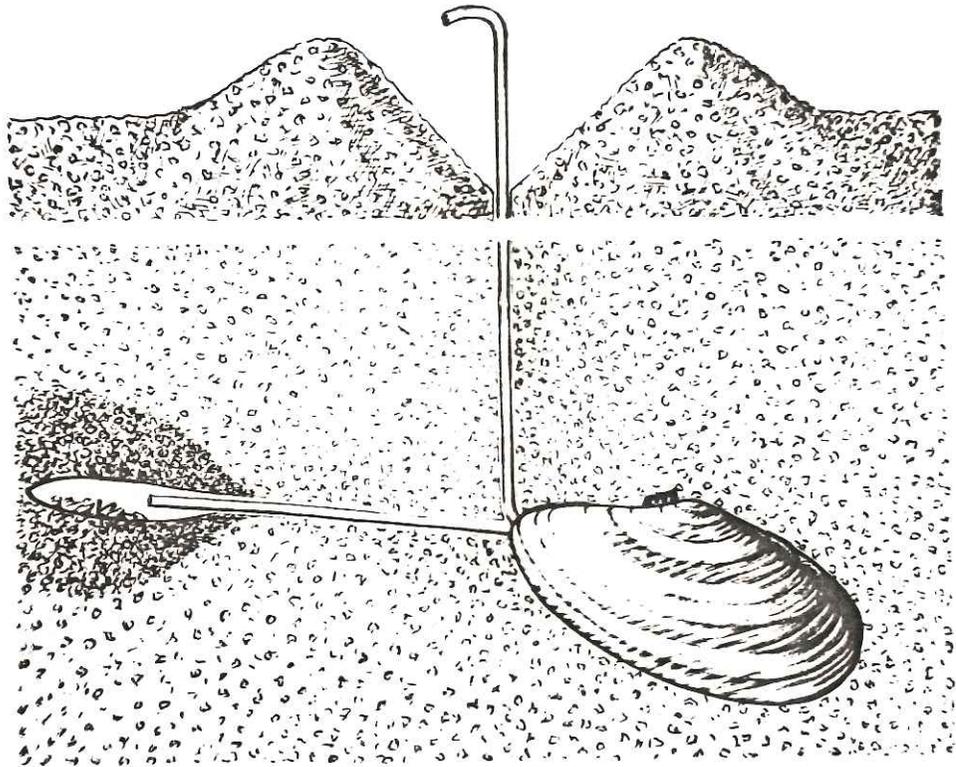


Abb. 8: Tellina fabula von etwa 15 mm Länge etwa 8 cm tief im Sandboden. Der Einstromsiphon befindet sich in dem durch das Bodensatzfressen entstandenen Trichter, der von Pseudofaeces umgeben ist. Der Ausstromsiphon endet im Boden in einem Gang, an dessen Ende Kotballen liegen. Das umliegende Sediment ist von nicht abfiltrierten und mit dem Atemwasser ausgestoßenen Algen gefärbt.

bis an die Sedimentoberfläche, meistens mehr oder weniger horizontal ausgestreckt (Abb. 8). Die Lage entspricht der, wie sie von Trevallion (1971) für T. tenuis beschrieben wurde.

Der Ausstromsiphon baut einen Gang, indem er zuerst mit verschlossener Spitze in das Sediment gestoßen wird und dann etwas zurückweicht, während er sich verdickt. Dabei wird er geöffnet, und ruckartig ausströmendes Wasser lockert das vor der Spitze liegende Sediment auf, und anschließend stößt er erneut in den aufgelockerten Sand vor. Das Verdicken des Siphons trägt zur Verfestigung des Ganges bei, der relativ häufig wieder zusammenfällt. Dann wird er entweder erneuert oder verlassen, wenn der Siphon in danebenliegende Sandschichten stößt.

Ist der Gang gebaut, bleibt der Ausstromsiphon meistens ruhig mit offener Spitze darin liegen. Die Entfernung zwischen Spitze und Gangende beträgt bei 10 mm langen Muscheln etwa 10 mm, während der Siphon etwa 5 mm lang ausgestreckt ist. In das freie Gangstück werden von Zeit zu Zeit die Faeces mit dem austretenden Wasser schwungvoll abgegeben. Neben den Faeces treten offensichtlich auch nicht abfiltrierte Algen mit dem Ausstromwasser aus, die das umliegende Sediment (im Falle von Fütterung mit Phaeodactylum tricornerum) braun färben (Abb. 8).

9.1.3. Aktivitäten des Einstromsiphons

Gangbau

Der Einstromsiphon baut ebenfalls einen schwach verfestigten Gang, der immer an der Sedimentoberfläche endet und in allen beobachteten Fällen fast senkrecht verläuft. Ein 10 mm langes Tier kann seinen Siphon dabei etwa 70 mm lang ausstrecken, und es kann angenommen werden, daß eine Streckung des Einstromsiphons auf das zehnfache der Körperlänge möglich ist. Diese Annahme wird durch Feldbefunde gestützt, nach denen 10 mm lange Tiere in etwa 6 cm Sedimenttiefe angetroffen wurden (vergl. 10.1.).

Der Gangbauprozeß unterscheidet sich etwas von dem beim Ausstromsiphos, denn beim Zurückweichen des geöffneten Siphos wird Wasser nicht ausgestoßen sondern eingestrudelt. Dabei geschieht es häufig, daß lockeres Sediment von der Gangwandung in den geöffneten Siphos fällt. Auf diese Weise wird beim Gangbau sozusagen nebenbei Nahrung in Form von Sandkörnern mit anhaftender Flora und Fauna bzw. Interstitialfauna aufgenommen.

Die Bewegungen des Gangbaus werden auch in einem bereits bestehenden Gang bei jedem Emporsteigen des Einstromsiphos wiederholt. Das heißt, der Siphos bewegt sich abwechselnd geschlossen aufwärts und geöffnet etwas abwärts, verharrt dann meist einen Augenblick geöffnet, und wiederholt dann den Vorgang. Wenn der Gang dabei genau getroffen wird, fällt kein Sediment in den Siphos. Aber ähnlich wie der Ausstromsiphos verfehlt der Einstromsiphos häufig den alten Gang und baut dann einen neuen.

In der Natur dürfte dieser Gangneubau der Normalfall sein, denn bei der bereits erwähnten Instabilität der Gangwände und den relativ hohen Strömungsgeschwindigkeiten auf sandigen Gründen, müßte der Eingang des Ganges eigentlich jedesmal nach dem Zurückziehen des Siphos verschüttet werden.

Nahrungsaufnahme

T. fabula zeigt zwei, am Einstromsiphos unterscheidbare Verhaltensmuster, bei denen Nahrung aufgenommen wird.

a) Suspensionsfiltrieren

Beim Suspensionsfiltrieren verharrt der gerade ausgestreckte Siphos meistens wenige mm über der Sedimentoberfläche und es werden suspendierte Partikeln eingestrudelt. Nach ca. 1 - 4 min zieht der Siphos sich in den Gang zurück und setzt nach ca. 1 - 8 min die Tätigkeit fort.

Tiere, die sich so verhalten, sind auch ohne die siphonale Aktivität daran kenntlich, daß die Gangöffnungen an der Sedimentoberfläche keine oder nur kleine Pseudofaeceswälle aufweisen (Abb. 9).



Abb. 9: Suspensionsfressende Tellina fabula, von denen die Spitzen der Einstromsiphonen innerhalb der kleinen Pseudofaeceswalle zu sehen sind.

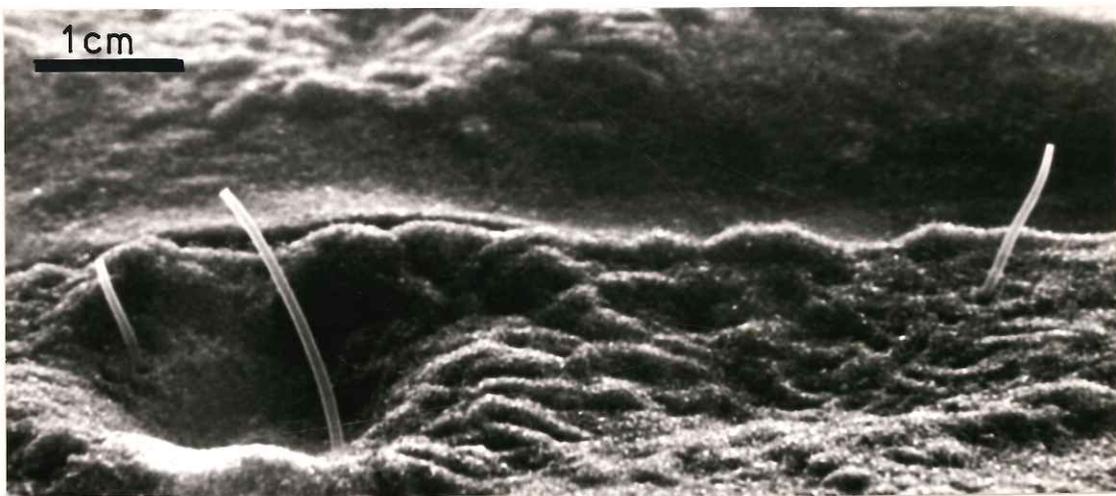


Abb. 10: Links: Spitzen von zwei Einstromsiphonen von Tellina fabula in einem durch Bodensatzfressen entstandenen Trichter von ca. 1 cm Tiefe, der von einem Pseudofaeceswall umgeben ist. Der Freßtrichter und der Pseudofaeceswall entstanden in ungefahr 6 Stunden. Rechts: Spitze eines Einstromsiphos von einer suspensionsfressenden T. fabula ohne Pseudofaeceswall.

b) Bodensatzfressen

Beim Bodensatzfressen wird der Einstromsiphon in Richtung auf das Sediment umgebogen und saugt mit dem Wasserstrom unselektiv Detritus und Sandkörner ein. Er kann dabei auch, ähnlich wie es für Abra tenuis beschrieben wurde (Hughes, 1973, seine Abb. 2c), mit der Spitze relativ schnell einen Kreis oder Halbkreis beschreiben.

Durch diesen Freßvorgang bildet sich innerhalb kurzer Zeit ein Trichter im Sediment, der immer wieder einstürzt und erweitert wird (Abb. 10). Außerhalb dieses Trichters konnte keine Freßaktivität beobachtet werden, vom Pseudofaeceswall (siehe unten), der den Trichter umgibt, wird allerdings häufig Material aufgenommen.

Auch diese Freßaktivität dauert meistens 1 - 4 Minuten und wird von Freßpausen (1 - 8 Minuten) unterbrochen.

Beide Verhaltensmuster zeigen Übergänge. So kann z. B. die Drehbewegung der Siphospitze anstatt auf der Sedimentoberfläche auch im Wasser oder im Gang ausgeführt werden. Dieses Verhalten wurde nicht häufig beobachtet.

Die gleichzeitige Beobachtung mehrerer Tiere aus drei verschiedenen Größenklassen zeigte, daß das Verhältnis Freßaktivität zu Freßpause im Mittel 1 : 1 war (gesamte Freßaktivität ca. 30 min/h) und die Tätigkeit als Suspensionsfiltrierer unter den gewählten Versuchsbedingungen überwog (Tab. 4). Sofort nach der Futterzugabe nahm die Freßaktivität deutlich zu, insbesondere die als Suspensionsfiltrierer (Abb. 11). Einige Stunden nach der Zugabe suspendierter Algen nahm sie wieder ab. Im Mittel war die Freßaktivität für die untersuchten Größenklassen etwa gleich.

Tab. 4: Tagesmittelwerte der Freßaktivität und Pseudofaeces-Abgaben von Tellina fabula unterschiedlicher mittlerer Schalenlänge im September 1977 bei 13° C.

Schalenlänge (mm)	6	10	16	Mittel
Bodensatzfressen (min/h)	11,2	13,7	7,1	10,7
Suspensionsfiltrieren (min/h)	17,7	17,7	21,0	18,8
gesamte Freßaktivität (min/h)	28,9	31,4	28,1	29,5
Pseudofaeces-Abgaben (1/h)	4,7	6,3	6,2	5,7

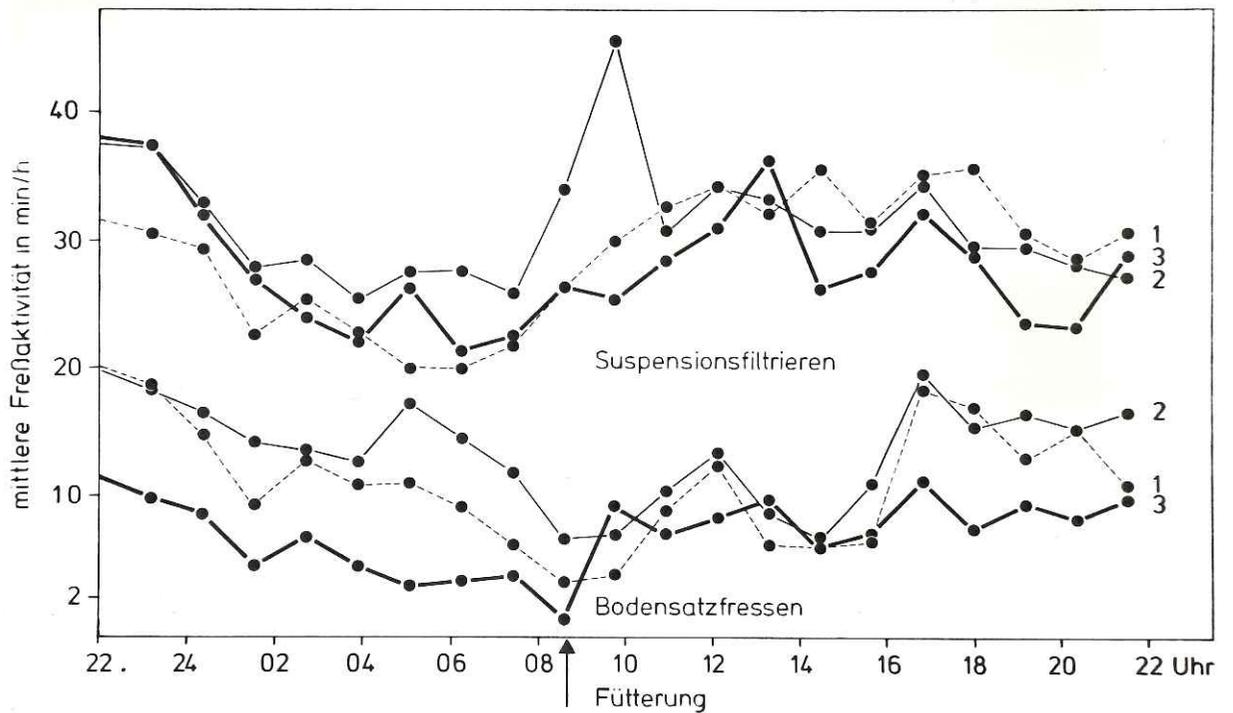


Abb. 11: Mittlere Freßaktivität von Tellina fabula als Bodensatzfresser (untere Kurven) und Suspensionsfresser (Differenz zwischen unteren und oberen Kurven; die oberen Kurven geben die gesamte Freßaktivität wieder) für Tiere mit einer mittleren Schalenlänge von 6 mm (1), 10 mm (2) und 16 mm (3).

Pseudofaeces-Abgabe

Nach dem Freßvorgang als Bodensatzfresser bewegt sich der Einstromsiphon häufig in ausgestreckter 'steifer' Haltung höher aus dem Sediment heraus. Nach kurzem Verharren werden die Pseudofaeces (auf den Pallialorganen aussortierte Sandkörner) abgegeben, die im Laufe der Zeit einen Wall um den Freßtrichter bilden (Abb. 10).

Nachdem die Pseudofaeces ausgestoßen wurden, zieht sich der Einstromsiphon meistens schnell in den Gang zurück. Selten erfolgt eine zweite Pseudofaeces-Abgabe sofort anschließend, manchmal eine Wiederaufnahme des Freßvorganges ohne dazwischenliegende Pause.

Die mittlere Anzahl der Pseudofaeces-Abgaben pro Stunde war bei allen untersuchten Tieren etwa gleich (Tab. 4), die Pseudofaeces-Menge pro Abgabe (in mg Trockengewicht) hingegen war bei Tieren über 5 mm von der Schalenlänge (in mm) abhängig:

$$(5) \text{ Pseudofaeces-Menge/Abgabe} = 7,55 \ln \text{ Schalenlänge} - 11,34$$
$$r = 0,999 \quad (\alpha \leq 1 \%) \quad ^+)$$

Bei einer mittleren Anzahl von Pseudofaeces-Abgaben von 5,7 pro Stunde ergibt sich daraus die tägliche Pseudofaeces-Menge:

$$(6) \text{ Pseudofaeces-Menge/Tag} = 1032,3 \ln \text{ Schalenlänge} - 1551,3$$

Ein 10-mm-Tier gibt also ca. 830 mg Pseudofaeces pro Tag ab.

9.2. Wachstumsversuch

Aus den in Tab. 1 zusammengefaßten Versuchsbedingungen geht hervor, daß im Experiment die Abhängigkeit des Wachstums von der Ausgangsgröße der Tiere sowie von angebotener Algenmenge und Algenqualität, Sedimentcharakter und Temperatur geklärt werden sollten.

⁺) Alle Regressionsgeraden werden mit dem Korrelationskoeffizienten r und der Irrtumswahrscheinlichkeit α angegeben, mit der die berechnete Gerade und die ermittelten Werte signifikant übereinstimmen.

Alle Ergebnisse des einjährigen Wachstumsversuches mit Tellina fabula sind in den Tabellen 6 - 14 des Anhangs dargestellt. Die wesentlichen Aussagen lassen sich anhand der Abb. 13 - 15 exemplarisch am Wachstum der Schalenlänge und des Weichkörper-trockengewichtes dokumentieren. Auf eine graphische Darstellung des Schalengewichtswachstums und des Wachstums des Weichkörper-feuchtgewichtes wurde daher verzichtet.

9.2.1. Einfluß verschiedener Faktoren auf das Wachstum und die Mortalität bei saisonal angepaßter Versuchstemperatur (Versuch 1 - 8).

Algenmenge und -qualität

Die mit Algen gefütterten Tiere (Versuch 2 - 4, 6 - 8) wuchsen wesentlich besser als die Tiere, die lediglich monatlich mit "frischem" Sediment versorgt wurden (Versuch 1 und 5). Der absolute Zuwachs in der gesamten Versuchszeit von 355 Tagen betrug für die Tiere kleiner Ausgangslänge (Versuch 2 - 4) im Mittel 6,8 mm bzw. 5,8 mg, für die größerer Ausgangslänge (Versuch 6 - 8) im Mittel 6,9 mm bzw. 6,4 mg. Die nicht mit Algen gefütterten Tiere (Versuch 1 und 5) hingegen nahmen in der Länge nur um 0,3 mm (Versuch 1) bzw. 0,6 mm (Versuch 5) zu.

Die Mortalität war bei gefütterten und nicht mit Algen gefütterten Tieren etwa gleich groß (im Mittel ca. 41 %).

Die mit lebenden Algen gefütterten Tiere (Versuch 2, 4, 6, 8) wuchsen in der ersten Zeit besser als die mit toten Algen gefütterten (Versuch 3, 7). Ab Oktober/November bis Februar war das Wachstum etwa gleich gut. Danach wuchsen die mit toten Algen gefütterten Tiere besser und erreichten dadurch bis Versuchsende noch etwa 90 % der Länge und des Gewichts der mit lebenden Algen gefütterten Tiere.

Korngröße der Sedimente

Die leicht unterschiedlichen Korngrößen der Sedimente von der Station Tellinagrund (Versuch 4, 8) und der Feinsand-Station Zentrum (Versuch 2, 6) hatten keine signifikante Auswirkung auf das Wachstum.

Die Werte für die vergleichbaren Tiere kleiner (Versuch 2, 4) und größerer Ausgangslänge (Versuch 6, 8) wurden daher zusammengefaßt.

Ausgangsgröße der Tiere und Futtermenge

Die Gewichte der Tiere kleiner (Versuch 2 - 4) und größerer Ausgangslänge (Versuch 6 - 8) - letztere bekamen während der Versuchszeit immer doppelt soviel Futter angeboten wie die kleineren Tiere - verhielten sich bei Versuchsbeginn wie 1 : 2. Dieses Verhältnis blieb etwa bis zum Mai bestehen, danach holten die kleineren Tiere (Versuch 2 - 4) die mit toten Algen gefütterten Tiere (Versuch 7) ein und erreichten bis zum Versuchsende etwa 80 % des Gewichtes größerer, mit lebenden Algen gefütterter Tiere (Versuch 6, 8).

9.2.2. Wachstum bei konstanter Temperatur von 12° C (Versuch 9)

Die bei 12° C gehaltenen und mit lebenden Algen gefütterten Tiere wuchsen besser als alle anderen Tiere. Sie erreichten in der 162-tägigen Versuchszeit ausgehend von 6,1 mm eine mittlere Schalenlänge von 14 mm und bei einem Ausgangsgewicht von 2,1 mg ein Weichkörpertrockengewicht von 25,3 mg.

Bei diesen Tieren war die Mortalität mit ca. 67 % größer als in allen anderen Versuchen.

9.2.3. Temperatureinfluß auf die Wachstumsraten

Das Wachstum der Tiere unterschiedlicher Ausgangsgröße und Futtermenge war zwar absolut verschieden, zeigte aber während der Versuchszeit für die jeweils vergleichbaren Tiere keine prinzipiellen Unterschiede. Für die Darstellung der Temperaturabhängigkeit wurden daher die mittleren täglichen Wachstumsraten (in Prozent der Ausgangsgröße) für die Tiere folgender Versuche errechnet: 1 und 5 (keine Algenzugabe); 3 und 7 (tote Algen als Futter); 2, 4, 6 und 8 (lebende Algen als Futter); 9 (konstante Temperatur von 12° C).

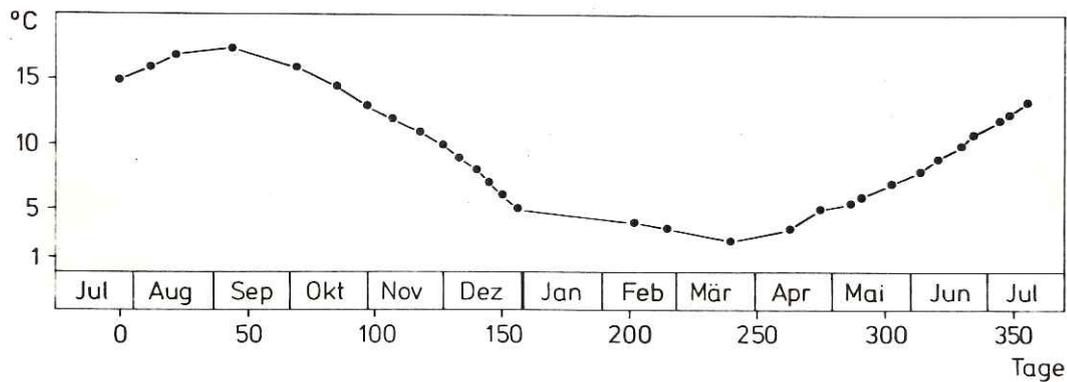


Abb. 12: An die Bodentemperatur vom Standort der Tiere angepaßte Temperatur (vergl. Abb. 7) im Wachstumsversuch 1975/76 mit Tellina fabula.

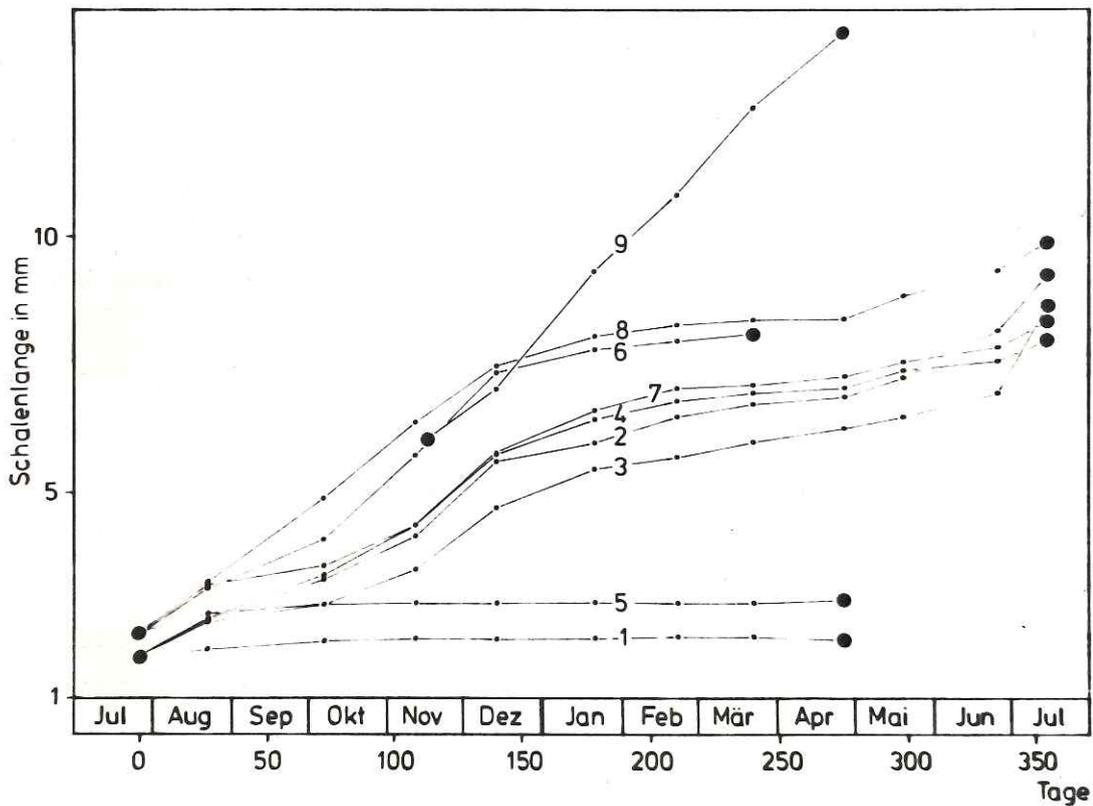


Abb. 13: Mittleres Wachstum der Schalenlänge von Tellina fabula im Wachstumsversuch 1975/76 bei saisonal angepaßter Versuchstemperatur (siehe Abb. 12) in den Versuchen 1 - 8 und bei konstant 12° C im Versuch 9. Versuch 1 und 5: keine Algenzugabe. Versuch 2 - 4 und 6 - 9 Algenzugabe. Weitere Versuchsbedingungen siehe Abschnitt 7.6. (Tab. 1) oder 9.2.

Wachstumsversuch mit *Tellina fabula* 1975/76.

Abb. 12: An die Bodentemperatur vom Standort der Tiere angepaßte Temperatur (vergl. Abb. 7).

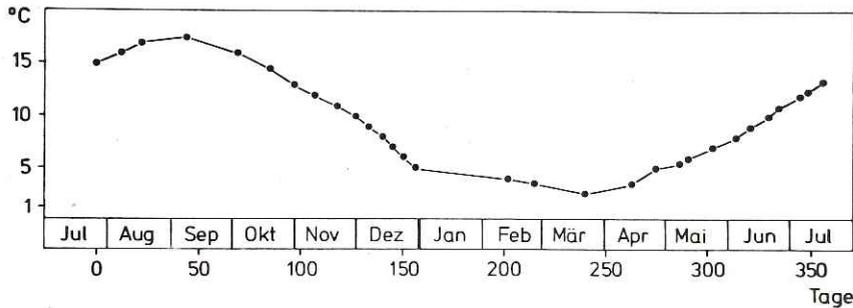


Abb. 14: Mittlere tägliche Wachstumsrate der Schalenlänge in Prozent der jeweiligen Ausgangslänge.

Versuch 1 - 8: saisonal angepaßte Temperatur.
 Versuch 9: konstant 12°C.
 Versuch 1 und 5: keine Algenzugabe.
 Versuch 2, 4, 6, 8 und 9: Zugabe lebender Algen.
 Versuch 3 und 7: Zugabe abgetöteter Algen.
 Weitere Versuchsbedingungen siehe Abschnitt 7.6. (Tab. 1) oder 9.2.

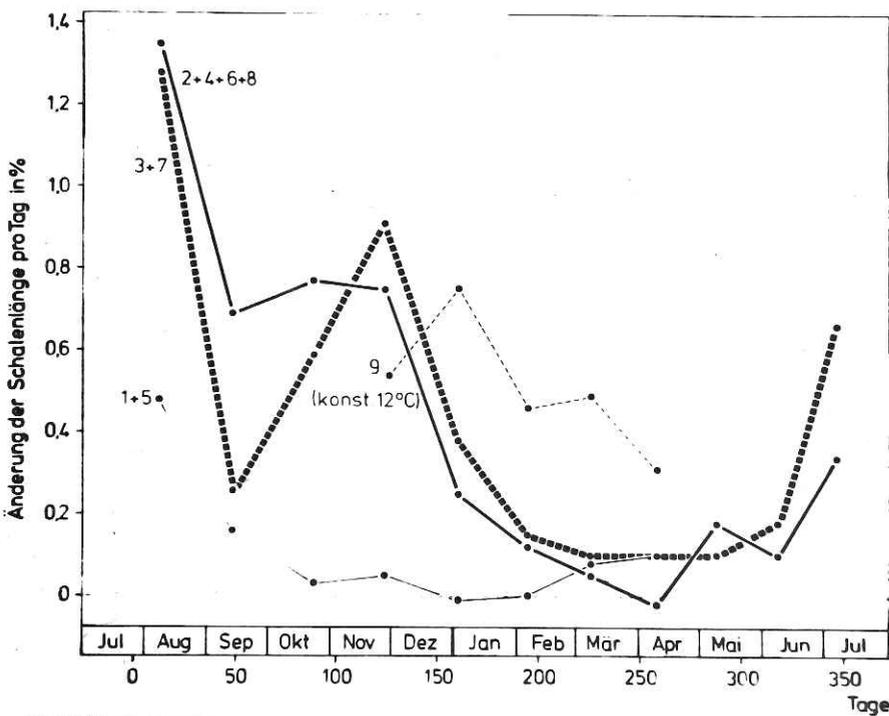
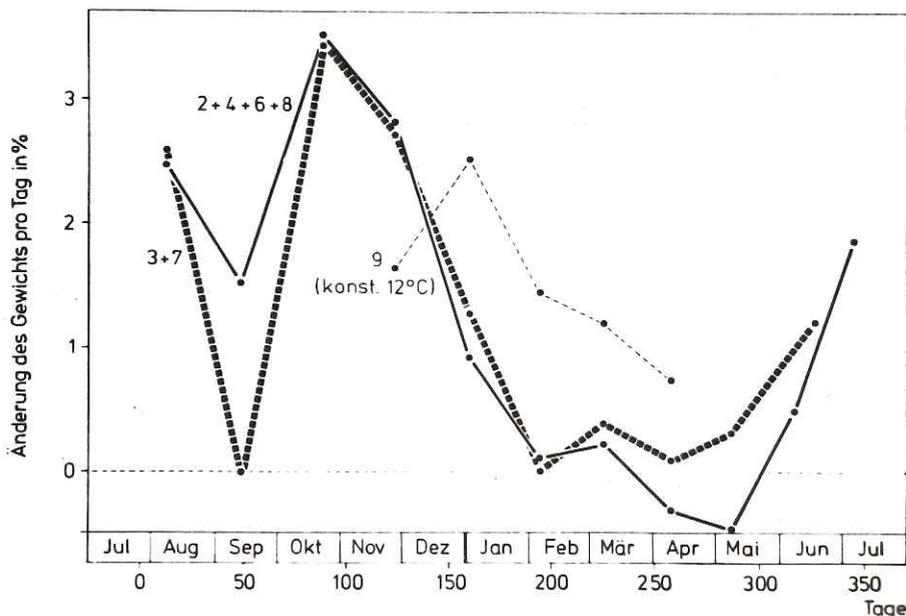


Abb. 15: Mittlere tägliche Wachstumsrate des Weichkörpertrockengewichtes in Prozent des jeweiligen Ausgangsgewichtes. Versuchsbedingungen siehe Abb. 14 und Abschnitt 7.6. (Tab. 1) oder 9.2.



Die Wachstumsraten der bei saisonal angepaßter Temperatur gehaltenen und mit Algen gefütterten Tiere (Versuch 2 - 4, 6 - 8) wurden meistens mit steigender Temperatur größer und mit fallender Temperatur kleiner. Vier wesentliche Ausnahmen von dieser Regelmäßigkeit ließen sich feststellen (vergl. Abb. 12, 14 und 15).

- 1) Bei der höchsten Temperatur von $17,3^{\circ}$ C im September waren die längen- und gewichtsspezifischen Wachstumsraten deutlich kleiner als bei ca. 16° C im August und bei $14 - 12^{\circ}$ C im November - Dezember.
- 2) Die gewichtsspezifische Wachstumsrate war im Februar bei etwa 5° C kleiner als im März bei etwa 3° C.
- 3) Trotz steigender Temperatur ($3,5 - 5,6^{\circ}$ C) wurden die gewichtsspezifischen Wachstumsraten im April - Mai abermals kleiner. Sie erreichten für die mit lebenden Algen gefütterten Tiere (Versuch 2, 4, 6, 8) das absolute Minimum. Die in diesem Falle zu verzeichnende Gewichtsabnahme dieser Tiere betrug (von März - Mai) im Mittel $0,9$ mg bzw. 21 % vom Ausgangsgewicht.
- 4) Entgegengesetzt zur gewichtsspezifischen Wachstumsrate wurde die längenspezifische Wachstumsrate der mit lebenden Algen gefütterten Tiere (Versuch 2, 4, 6, 8) im März kleiner, im Mai größer und im Juni abermals kleiner.

Bei den Tieren, die keine Algen bekamen und bei saisonal angepaßter Temperatur gehalten wurden (Versuch 1, 5), wurde die längenspezifische Wachstumsrate bis Februar stetig kleiner und im März - April noch einmal etwas größer.

Die bei konstant 12° C gehaltenen und gefütterten Tiere zeigten im Versuchsablauf bis Januar größer werdende Wachstumsraten, die dann beinahe stetig - bei steigender Tiergröße - bis zum Versuchsende im April kleiner wurden.

In Tab. 5 sind die über die gesamte Versuchszeit gemittelten Wachstumsraten der gefütterten Tiere zusammengefaßt. Hierbei wurden auch die des Schalentrockengewichtes und des Weichkörperfeuchtgewichtes berücksichtigt.

Tab. 5: Tellina fabula, Wachstum der Schale und des Weichkörpers im Wachstumsversuch 1975/76 bei saisonal angepaßter Temperatur für Tiere, die mit toten (Versuch 3 und 7) bzw. lebenden (Versuch 2, 4, 6, 8) Algen gefüttert wurden, sowie für mit lebenden Algen gefütterte Tiere bei konstant 12° C (Versuch 9). Angegeben sind die mittlere Längen- und Gewichtszunahme pro Tag in Prozent der jeweiligen Ausgangsgröße.

Versuchsbedingungen	saisonal angepaßte Temperatur			12° C
	tote Algen	lebende Algen		
Versuch Nr.	3, 7	2, 4, 6, 8	2 - 4, 6 - 8	9
Schalenlänge	0,40	0,41	0,41	0,52
Schalengewicht	1,21	1,27	1,25	1,59
Weichkörpertrockengewicht	1,17	1,21	1,20	1,53
Weichkörperfeuchtgewicht	1,23	1,29	1,27	1,53

Für die gefütterten Tiere, die bei saisonal angepaßter Temperatur gehalten wurden, betragen alle gewichtsspezifischen Wachstumsraten etwa 1,24 % des jeweiligen Ausgangsgewichtes pro Tag, die längenspezifischen Raten etwa 0,42 %. Die entsprechenden Raten für die bei 12° C gehaltenen Tiere sind mit (im Mittel) 1,55 % und 0,52 % deutlich größer.

Obwohl die längen- und gewichtsspezifischen Wachstumsraten in der Versuchszeit zum Teil unterschiedliche Zu- und Abnahmen zeigten, sind sie im Mittel doch fast genau um den Faktor 3 verschieden. Dadurch wird das isometrische Wachstum bei T. fabula dokumentiert, das in der Wachstumsgleichung $\text{Gewicht} = a \cdot \text{Länge}^3$ durch den Exponenten 3 zum Ausdruck kommt, der bei der Wachstumsrate zum Faktor 3 wird.

9.2.4. Wachstumsringe

Die bei saisonal angepaßter Temperatur gehaltenen und mit lebenden Algen gefütterten Tiere (Versuch 2, 4, 6, 8) hatten im Laufe der Versuchszeit drei Minima im Schalenwachstum: eines im Sommer

(bei über 17° C im September), ein zweites im Winter (bei ca. 3° C im März/April) und ein drittes im Frühjahr (gleich nach der Gewichtsabnahme bei ca. 9° C im Juni).

Diese drei Minima des Schalenwachstums waren als Wachstumsringe an den Schalen deutlich sichtbar (Abb. 16). Große Tiere hatten daher bei Versuchsende im Juli 4 - 5 Ringe, von denen der innerste bei etwa 1,2 mm Schalenlänge nicht immer vorhanden war. Der Wachstumsring bei etwa 2 mm Schalenlänge wurde bei Versuchsbeginn im Juli angelegt.

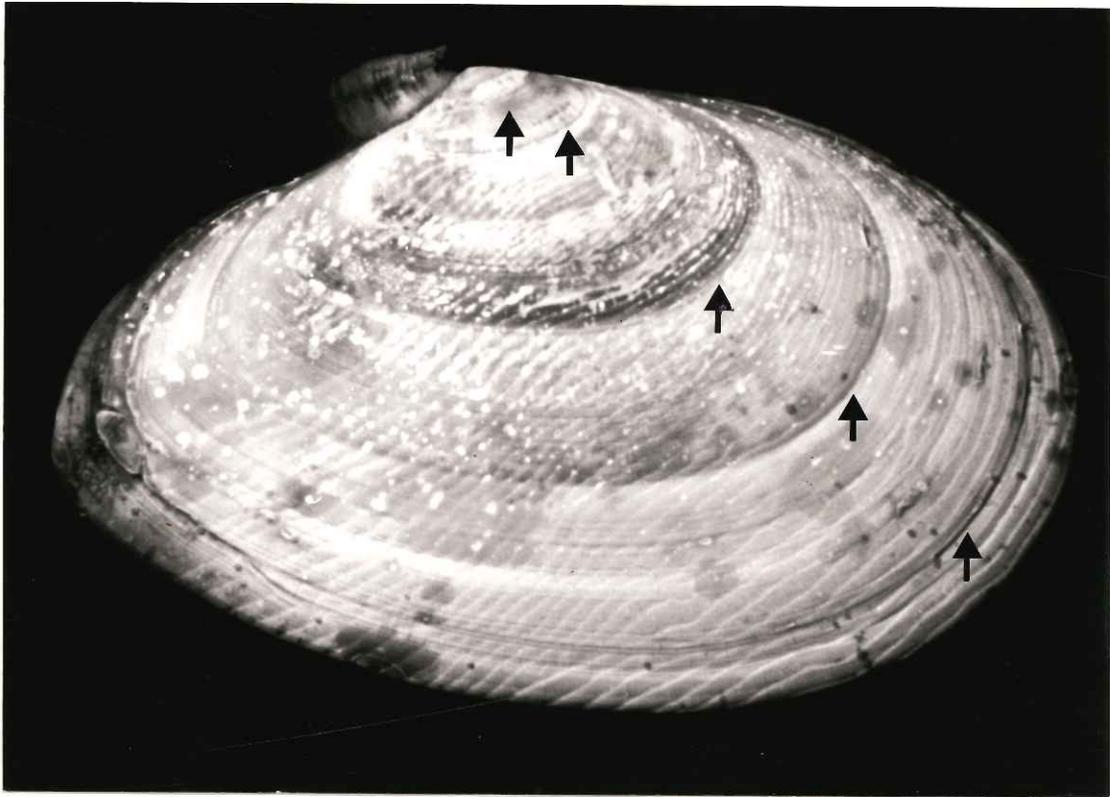


Abb. 16: Rechte Schalenhälfte einer etwa 10 mm langen Tellina fabula am Ende des einjährigen Wachstumsversuches im Juli 1976. Die fünf Wachstumsringe (Pfeile) wurden angelegt (von innen nach außen): im Winter 1975 (vor Versuchsbeginn), bei Versuchsbeginn im Juli 1975 (Störungs-Ring), im September 1975 (Sommer-Ring), im Januar - April 1976 (Winter-Ring) und im Juni 1976 (Laich-Ring).

4.2.5. Größenverteilungen

Die Änderung der Größenverteilungen für die gewachsenen Tiere war bei allen Versuchsbedingungen ähnlich: der durch Auswahl einer schmalen Klasse (1,6 - 2,0 bzw. 2,1 - 2,5 mm Schalenlänge) bei Versuchsbeginn künstlich geschaffene extreme Gipfel flacht bereits nach wenigen Monaten ab (Abb. 17).

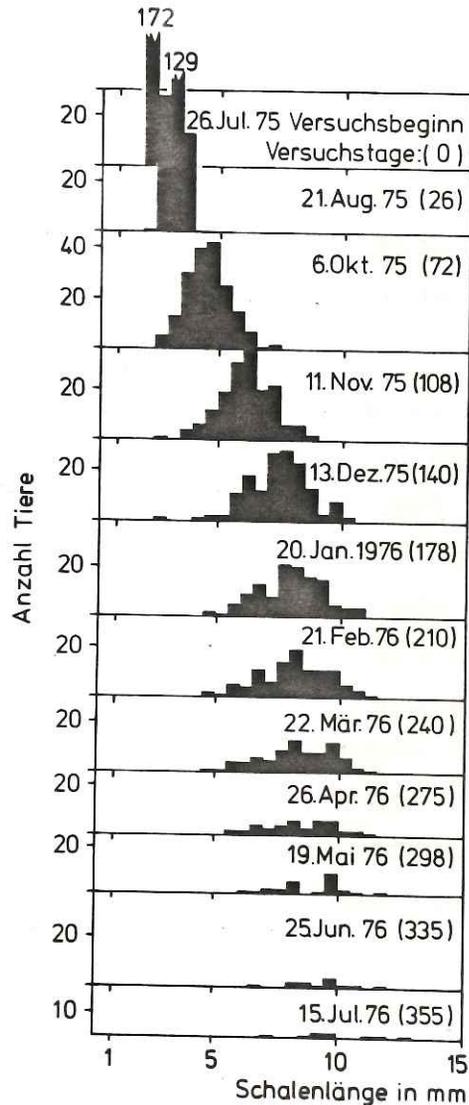


Abb. 17: Größenverteilungen gefütterter Tellina fabula, die im Wachstumsversuch 1975/76 bei saisonal angepaßter Temperatur gehalten wurden (Versuch 6 und 8).

10. Ergebnisse - Felduntersuchungen

10.1. Erfassung der Gesamt-Population, Siedlungstiefe der Tiere

Um gesicherte Aussagen über die Abundanz und Biomasse machen zu können, mußte geprüft werden, ob die benutzten Bodengreifer-typen T. fabula quantitativ erfassen. Dazu wurde zunächst das jeweils größte Tier aus jedem Greifer ermittelt. Für alle Greifer gleicher Eindringtiefe (auf volle cm gerundet) und alle Probestermine zusammen wurde dann die mittlere größte Schalenlänge errechnet und mit der entsprechenden Eindringtiefe verglichen.

Außerdem war es notwendig, getrennt für die verschiedenen Greifertypen, für alle Probestermine zusammen die jeweilige mittlere Eindringtiefe und die mittlere Abundanz großer Tiere (≥ 10 mm Schalenlänge) zu ermitteln.

Aus Abb. 18A geht hervor, daß an beiden Stationen die mittlere Schalenlänge des größten Tieres in der Probe um so größer war, je tiefer der Greifer in das Sediment eingedrungen war. Diese Beziehung gilt an der Station Tellinagrund aber nur bis zu einer Sedimenttiefe von etwa 6 cm bzw. einer Schalenlänge von etwa 15 mm und an der Feinsand-Station Zentrum bis zu ca. 10 cm Sedimenttiefe respektive ca. 19 mm Schalenlänge.

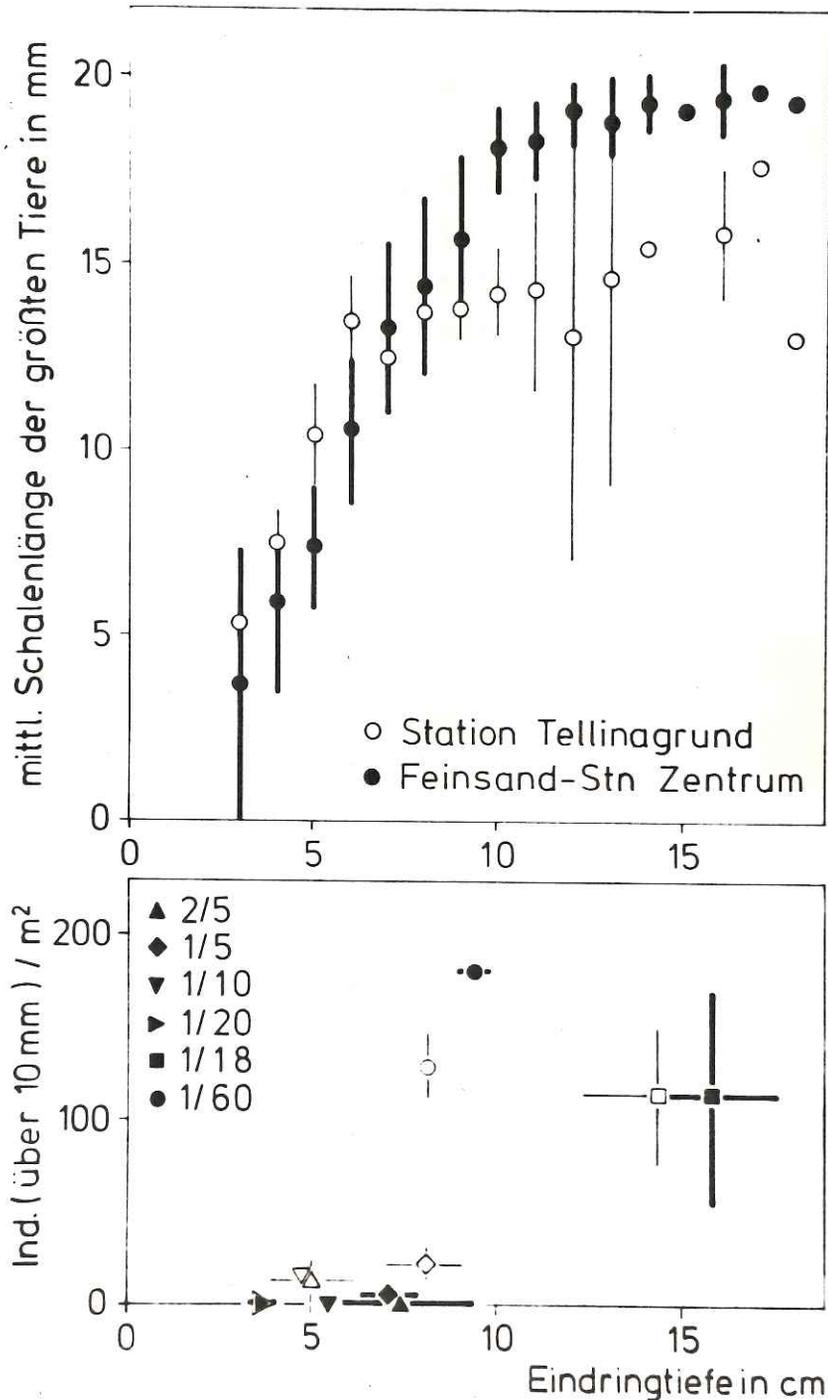
Tiefer als 6 bzw. 10 cm eindringende Bodengreifer erbrachten im Mittel kaum eine Erhöhung der größten Schalenlänge. Die Tiere an den untersuchten Stationen waren also wenig größer als etwa 15 bzw. 19 mm und lebten kaum tiefer als 6 bzw. 10 cm im Boden.

Um auch die großen Tiere quantitativ zu erfassen, mußte die Eindringtiefe an der Station Tellinagrund also etwa 6 cm, an der Feinsand-Station Zentrum etwa 10 cm betragen. Diese Forderung wurde von den eingesetzten Kastengreifern erfüllt, während sämtliche Backengreifer-Typen (bis auf den einmal benutzten $1/5 \text{ m}^2$ -Backengreifer an der Station Tellinagrund) geringere mittlere Eindringtiefen aufwiesen und dementsprechend weniger große Tiere (≥ 10 mm Schalenlänge) fingen (Abb. 18B).

Abb. 18: A: Abhängigkeit der Schalenlänge der jeweils größten Tellina fabula eines Bodengreifers von dessen Eindringtiefe (auf volle cm gerundet), im Mittel für alle Bodengreiferproben in der Untersuchungszeit.

B: Abhängigkeit der Abundanz großer T. fabula (über 10 mm Schalenlänge) von der Eindringtiefe der verschiedenen Bodengreifertypen, im Mittel für alle Probestermine.

2/5, 1/5, 1/10, 1/20: Größe der Backengreifer nach van Veen in m^2 . 1/18, 1/60: Größe der Kastengreifer nach Reineck in m^2 . Balken: Vertrauensbereiche für $p = 95\%$ (keine Balken - weniger als drei Werte).



10.2. Beziehung Schalenlänge - Gewicht

Die Beziehung zwischen der Schalenlänge (l) und dem Gewicht, gleichgültig ob Weichkörpertrockengewicht, - feuchtgewicht oder Schalentrockengewicht kann allgemein durch die Funktion

$$(7) \quad \text{Gewicht} = a l^b$$

beschrieben werden. Die Konstanten a und b änderten sich im Verlauf des Jahres. Für die einzelnen Probenstermine sind sie in den Tab. 15 und 16 des Anhangs aufgeführt.

Da im Dezember und Januar an der Feinsand-Station Zentrum nicht genügend Tiere gefangen wurden, um Längen-Gewichts-Relationen zu berechnen, wurden für diese Monate die entsprechenden Relationen der Station Tellinagrund eingesetzt und bei allen späteren Berechnungen verwendet. Der dadurch entstandene Fehler ist relativ klein, weil die Gewichtsänderungen von einem Probenstermin zum nächsten an beiden Stationen in allen Monaten der Untersuchungszeit tendenziell gleich sind, also wahrscheinlich auch in diesen beiden Monaten.

Die Beziehungen zwischen Schalenlänge und Gewicht für das gewogene arithmetische Jahresmittel lauten (3.10.75 - 8.9.76 bzw. 28.9.76 für die Feinsand-Station Zentrum):

	<u>Station Tellinagrund</u>	<u>Feinsand-Station Zentrum</u>
(8) Weichkörpertrockengewicht =	0,00370 $l^{3,134}$	0,00371 $l^{3,127}$
(9) Weichkörperfeuchtgewicht =	0,02493 $l^{3,128}$	0,02559 $l^{3,096}$
(10) Schalentrockengewicht =	0,02055 $l^{3,058}$	0,01662 $l^{3,138}$

Der prozentuale Wassergehalt der Tiere betrug im Jahresmittel für Tiere der Station Tellinagrund 85,2 % und für die Tiere der Feinsand-Station Zentrum 85,5 %. Dabei blieb die leichte, wahrscheinlich zufällige Abhängigkeit von der Schalenlänge unberücksichtigt.

10.3. Asche- und Energiegehalt des Weichkörpers

Der Aschegehalt (in Prozent vom Weichkörpertrockengewicht) nahm im Juli 1976 an der Station Tellinagrund unabhängig vom Reifezustand der Tiere mit zunehmender Schalenlänge (in mm) ab (Abb. 19):

$$(11) \text{ Aschegehalt} = 27,31 - 1,07 \cdot \text{Schalenlänge}$$
$$r = - 0,836 (\alpha \leq 1 \%)$$

Diese Beziehung bei nicht ausgekoteten (formolfixierten) Tieren wird hauptsächlich vom Aschegehalt des Magen- und Darmtraktes, und weniger von dem des Fleisches bestimmt, denn bei ausgekoteten Versuchstieren konnte keine Abhängigkeit des Aschegehaltes von der Körpergröße festgestellt werden (vergl. Teil III, 13.1.).

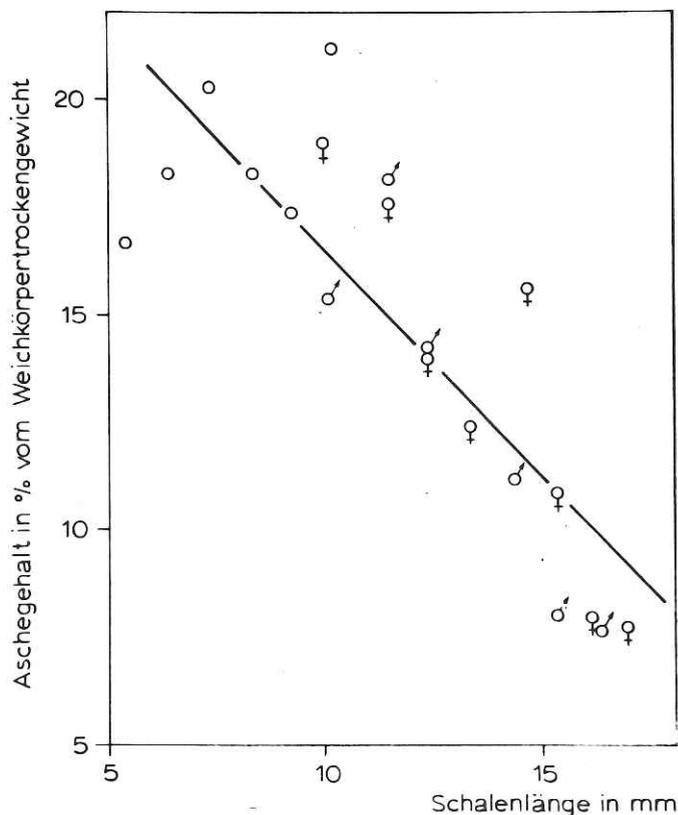


Abb. 19: Aschegehalt in Prozent vom Weichkörpertrockengewicht bei nicht ausgekoteten juvenilen (○) und geschlechtsreifen (♀, ♂) Tellina fabula in Abhängigkeit von der Schalenlänge (mm). Tiere von der Station Tellinagrund, gefangen im Juli 1976.

$$\text{Aschegehalt} = 27,3 - 1,1 \cdot \text{Schalenlänge}$$
$$(r = - 0,836; \alpha \leq 1 \%)$$

Der Energiegehalt (in Joule) pro mg aschefreien Weichkörper-trockengewicht nahm bis zu einer Schalenlänge von 10,4 mm mit größer werdender Schalenlänge zu und bei Tieren über 10,4 mm ab (Abb. 20). Er läßt sich getrennt für juvenile und geschlechtsreife Tiere mit zwei Regressionsgeraden beschreiben:

$$(12) \quad \text{juvenil: Energiegehalt} = 18,69 + 0,676 \cdot \text{Schalenlänge}$$

$$r = 0,827 \quad (\alpha \leq 5 \%)$$

$$(13) \quad \text{geschlechtsreif: Energiegehalt} = 30,34 - 0,445 \cdot \text{Schalenlänge}$$

$$r = -0,795 \quad (\alpha \leq 1 \%)$$

Ein unterschiedlicher Energiegehalt für ♀ und ♂ konnte nicht aufgezeigt werden.

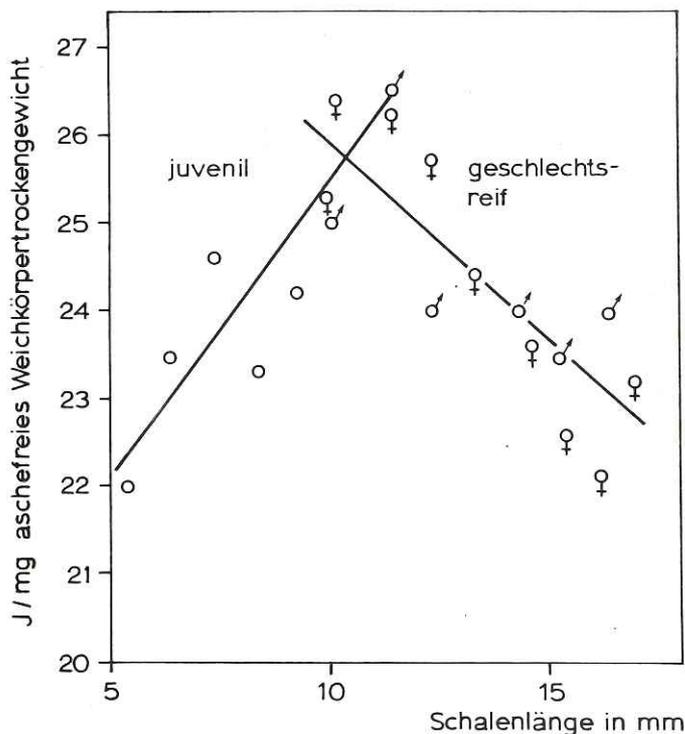


Abb. 20: Relativer Energiegehalt (J pro mg aschefreies Weichkörper-trockengewicht) bei juvenilen (O) und geschlechtsreifen (♀, ♂) *Tellina fabula* in Abhängigkeit von der Schalenlänge (mm). Tiere der Station Tellinagrund, gefangen im Juli 1976.

Juvenil:
 Energiegehalt = $18,7 + 0,7$ Schalenlänge
 $(r = 0,827; \alpha \leq 1\%)$
 geschlechtsreif:
 Energiegehalt = $30,3 - 0,4$ Schalenlänge
 $(r = 0,795; \alpha \leq 1\%)$.

Die saisonalen Unterschiede im Energiegehalt des Weichkörpers sind in Tab. 6 wiedergegeben.

Läßt man die allgemein höheren Werte vom Mai 1976 sowie den auffällig niedrigen Wert von Februar 1976 für geschlechtsreife Tiere unberücksichtigt, dann ist der Jahresmittelwert für juvenile Tiere 23,5 Joule pro mg aschefreies Weichkörper-trockengewicht und für geschlechtsreife Tiere 24,3 Joule pro mg aschefreies Weichkörper-trockengewicht.

Dieser Energiegehalt entspricht etwa dem anderer Muschelarten: *Nucula nitidosa* - 24 J pro mg (Rachor, 1976), *Scrobicularia plana* - 21 J pro mg (Hughes, 1970), *Macoma balthica* - 22 J pro mg (Beukema und de Bruin, zitiert von de Wilde, 1978).

Tab. 6: Energiegehalt in Joule pro mg aschefreies Weichkörper-trockengewicht bei juvenilen und geschlechtsreifen Tieren mit einer Schalenlänge von kleiner respektive größer gleich 10 mm.

Datum	juvenile Tiere (<10 mm)	geschlechtsreife Tiere (≥10 mm)
22.7.1975	23,2	24,1
3./30.10.1975	23,5	24,3
17.2.1976	23,9	25,2 ⁺
17.5.1976	26,5 ⁺	23,3 ⁺
12.7.1976	23,5	24,3
Mittel der Werte ohne ⁺	23,5	24,3

10.4. Fortpflanzung

Das kleinste Exemplar, bei dem das Geschlecht (unter dem Stereomikroskop) erkannt werden konnte (Station Tellinagrund, Mai 1976), war ein 7,7 mm langes ♂. Bereits ab ca. 5 mm Schalenlänge waren manchmal Gonaden sichtbar, aber nie ausdifferenziert. Gut erkennbar waren sie - wenn vorhanden - immer bei Tieren ab 10 mm Länge (geschlechtsreif).

Der Gonadenzustand und die Eigröße wurden an 695 Tieren untersucht. Das Verhältnis von ♀♀ zu ♂♂ betrug an der Station Tellinagrund 1 : 1,25, an der Feinsand-Station Zentrum 1 : 0,82. Für beide Stationen zusammen ergab sich ein Verhältnis von 1 : 1,04.

Bis Anfang Oktober 1975 wurden die Gonaden entleert, ab November begannen sie wieder zu reifen. Noch im Stadium des Gonadenaufbaus sank an beiden Stationen im Februar - März 1976 die Zahl der Tiere mit 'reifen', gefüllten Gonaden, stieg ab April aber weiter an (Abb. 21). Ein erstes Ablaichen hat also sehr wahrscheinlich im Mai stattgefunden. Übereinstimmend mit dieser Annahme wurden an beiden Stationen bereits im April - Mai Jungtiere (< 1 mm Schalenlänge) gefunden (Abb. 22).

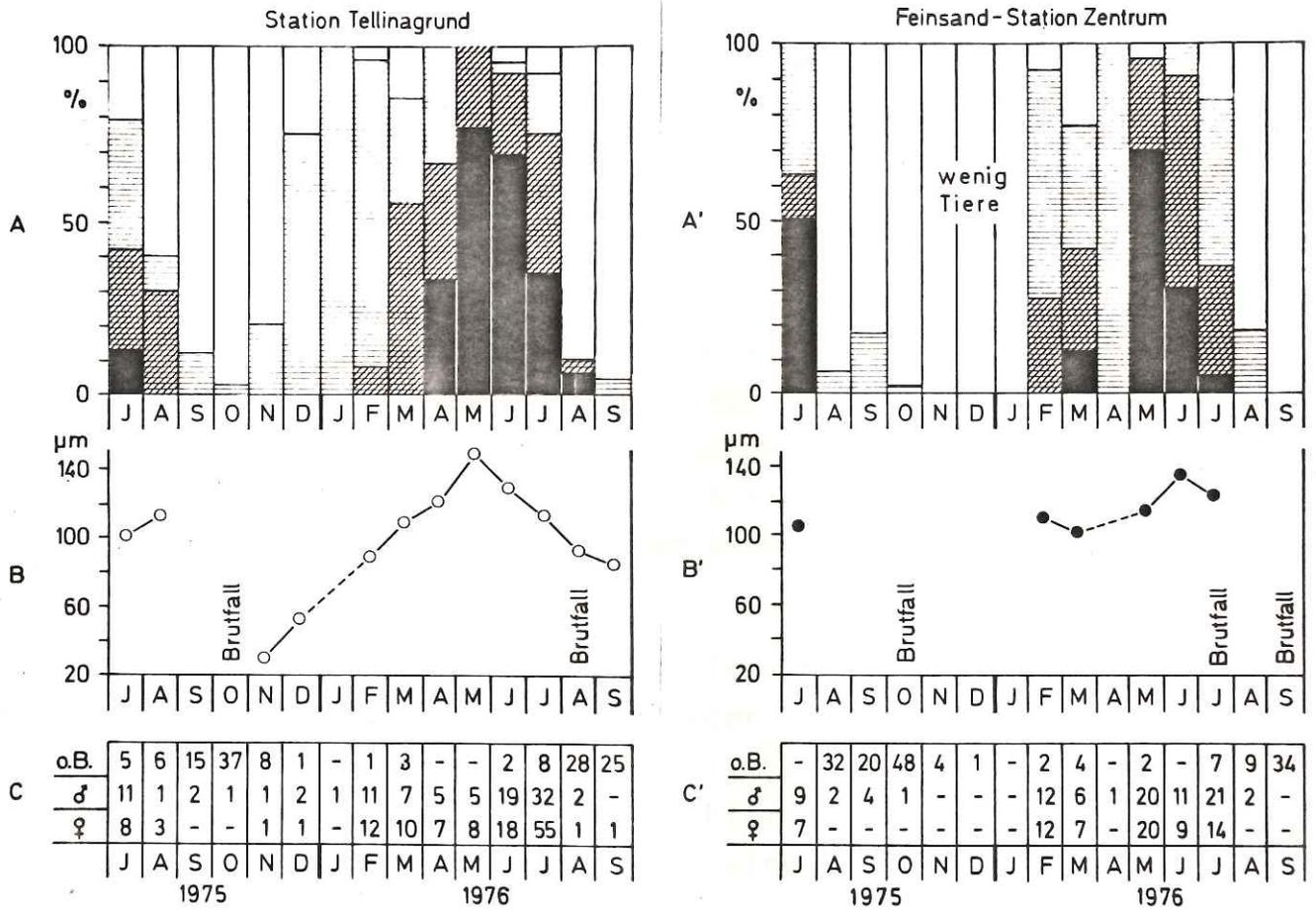


Abb. 21: A: Prozentzahlen der geschlechtsreifen *Tellina fabula* (über 10 mm Schalenlänge) mit kleinen , wenigen , vielen , und sehr vielen  Gameten in den Gonaden für Tiere der Station Tellinagrund.

B: Maximaler Eidurchmesser bei geschlechtsreifen Tieren der Station Tellinagrund.

C: Zahl der untersuchten geschlechtsreifen Tiere ohne feststellbare Gameten (o. B.) sowie männlichen (♂) und weiblichen (♀) Tiere an der Station Tellinagrund.

A', B', C': Jeweils entsprechend für Tiere der Feinsand-Station Zentrum.

Im Mai 1976 (bzw. Juli 1975) waren die Gonaden am stärksten gefüllt. Die mittlere Eigröße war mit 123 μm bei Tieren von der Station Tellinagrund und mit 85 μm bei denen von der Feinsand-Station Zentrum ebenfalls im Mai am größten. Der größte Eidurchmesser betrug im Mai (Station Tellinagrund) 148 μm bzw. im Juni (Feinsand-Station Zentrum) 132 μm (Abb. 21). Von Mai bis September 1976 wurden die Eidurchmesser kleiner und die Gonaden entleerten sich. Das Laichen war im Juli - August am stärksten, entsprechend wurden im Juli - September 1976 (September - Oktober 1975) die meisten Jungtiere gefunden (Abb. 22). Aus den Abundanzen der Jungtiere geht hervor, daß 1976 an der Station Tellinagrund offensichtlich ein, an der Feinsand-Station Zentrum zwei Hauptbrutschübe niedergingen.

Die im Januar - Februar 1976 an der Feinsand-Station Zentrum gefundenen Jungtiere waren entweder schlecht gewachsene Tiere des letzten Brutschubes von 1975 (die im Dezember nicht gefunden wurden) oder sehr frühe, hier zum Bodenleben übergegangene Jungtiere aus vielleicht einer anderen Eltern-Population.

Die durch das Ablaichen bedingte Abnahme des Weichkörpertrockengewichts wurde an 112 geschlechtsreifen Tieren (mit einer Schalenlänge ≥ 10 mm) von beiden Stationen ermittelt.

Dazu wurde für die Fortpflanzungsperiode von Februar bis Oktober das Gewicht von ♀ und ♂ mit reifen Gonaden mit dem Gewicht abgelaichter Tiere derselben Größenklasse verglichen, und zwar sowohl innerhalb eines Monats als auch über mehrere Monate hinweg.

Die mittlere relative Gewichtsabnahme (bezogen auf das jeweilige Ausgangsgewicht) im Februar - März 1976 wurde dem Ablaichen im Frühjahr, die Gewichtsabnahmen im Juli bis Oktober 1975 und Mai bis September 1976 dem sommerlichen Ablaichen zugeordnet. Die so ermittelten Gewichtsverluste sind in Tab. 7 wiedergegeben.

Tab. 7: Durch Abblanchen bedingte mittlere relative Gewichtsverluste des Weichkörpers bei Tellina fabula.

Das Mittel für beide Stationen und alle Fortpflanzungsperioden beträgt 23 %.

	Station <u>Tellinagrund</u>		Feinsand-Station <u>Zentrum</u>	
	Mittel	maximal	Mittel	maximal
Juli - Oktober 1975	25	40	19	42
Februar - März 1976	23	26	30	51
Mai - September 1976	18	34	24	54

Da kein Trend aufzeigbar war, konnte für die durch das Abblanchen bedingte Gewichtsabnahme ein Mittel von 23 % berechnet werden; maximal gingen 54 % des Ausgangsgewichtes verloren.

Bei einer zweiten Methode zur Abschätzung der durch das Abblanchen bedingten Gewichtsabnahme wurden die Gewichtswachstumskurven als Grundlage benutzt. Diese berechneten Kurven beschreiben das Wachstum eines mittleren, hypothetischen Standard-Tieres der jeweiligen Population, und die Gewichtsabnahmen in der Fortpflanzungszeit können als das Gewicht abgelaichter Gameten betrachtet werden.

Die auftretenden Gewichtsverluste (Abb. 26) sind in Tab. 8 zusammengefaßt. Daraus geht hervor, daß bei einem Standard-Tier erst vom dritten Lebensjahr an Gewichtsabnahmen auftreten. Im Mittel betragen sie 11 % für die Tiere der Station Tellinagrund und 17 % für die der Feinsand-Station Zentrum. Beim Vergleich abgelaichter Tiere mit denen, die reife Gonaden hatten, wurden dagegen im Mittel höhere Gewichtsverluste (ca. 23 %) auch schon bei 1 - 2 Jahre alten Tieren festgestellt. Diese Unterschiede erklären sich einmal durch die unter 10.5. beschriebene Unsicherheit von ± 1 Jahr bei der Altersbestimmung und zum zweiten dadurch, daß bei etwa monatlichen Probennahmen der Gewichtsverlust unterschätzt werden kann (vergl. hierzu Racher, 1976, dessen Berechnungen für Nucula nitidosa ein ähnliches Bild ergaben - seine Tab. 6, direkte und indirekte Methode).

Tab. 8: Durch Abblanchen bedingte relative Gewichtsverluste des Weichkörpers bei einem hypothetischen Standard-Tier von Tellina fabula (vergl. Abb. 26).

	Datum	Jahrgangsklasse			
		2	3	4	5
Station	17.2.-16.3.	5,3	14,8	17,6	-
Tellina-	3.6.-22.6.	7,7	9,5	-	-
grund	17.8.- 8.9.	9,7	14,8	-	-
Fein-	18.2.-17.3. bzw.	1,2	12,4	19,5	22,6
sand-	18.2.-23.4.				
Station	17.5.-13.6. bzw.	20,5	29,7	33,0	-
Zentrum	17.5.-13.7.				
	16.8.-3.10	-	3,2	6,4	-

Der Anteil der Tiere (≥ 10 mm Schalenlänge), bei denen von Februar bis Mai 1976 eine Gametenabgabe indirekt festgestellt wurde, betrug an der Station Fellinagrund 11 %, an der Feinsand-Station Zentrum 16 %, im Mittel also etwa 14 %. Im Sommer (Mai - September 1976) laichten alle geschlechtsreifen Tiere ab (vergleiche Abb. 21).

10.5. Wachstum und Alter

Eine Interpretation der Größenverteilungen (Abb. 22) ist schwierig und die Einteilung in Brutschübe und Jahrgangsklassen nur für die kleinen Tiere hinreichend genau. Sichere Aussagen über das Längenwachstum der Tiere mit Hilfe der Größenverteilungen allein sind daher kaum möglich. Daher wurden die Wachstumsringe der Muscheln für die Bestimmung des Längenzuwachses und des Alters benutzt. An insgesamt 349 Tieren von beiden Stationen wurden die Schalenlängen zur Zeit der Anlage der Wachstumsringe bestimmt (Tab. 9). Die zeitliche Abfolge der Ringanlagen läßt sich mit Hilfe der Laborbefunde für das Wachstum festlegen (vergl. 9.2.4.).

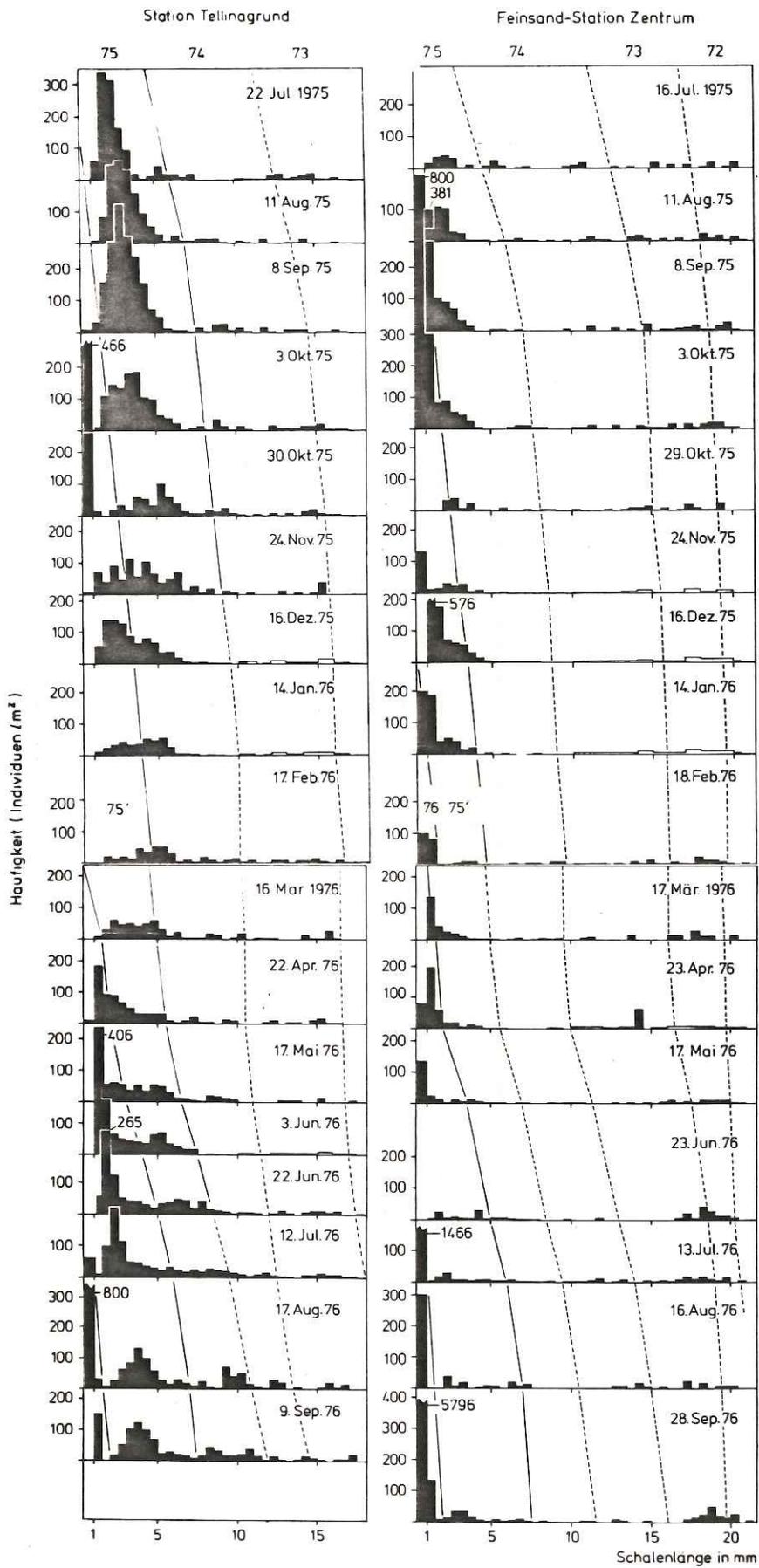


Abb. 22: Größenverteilungen von Tellina fabula an der Station Tellingrund und an der Feinsand-Station Zentrum, eingeteilt in Brutschübe und Jahrgangsklassen. Zur Problematik dieser Einteilung siehe unter 10.5.

Tab. 9: Mittlere Schalenlängen bei Anlage der Wachstumsringe bei Tellina fabula im Wachstumsversuch Nr. 8 (bei 9 Tieren am Versuchsende, vergl. 9.2.) - V, an der Station Tellinagrund - T und an der Feinsand-Station Zentrum - F.
 Ringtyp W - Winter-Ring, S - Sommer-Ring, L - Laichring.
 Der erste Ring wurde nicht bei allen Tieren vorgefunden, zusätzlich wurde bei Versuchsbeginn ein Störungs-Ring bei ca. 2 mm Schalenlänge angelegt.

Wachstumsring Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Monat der Ringanlage (im Wachstumsversuch)		Aug.	März	Juni					
Ringtyp (im Versuch)	W	S	W	L					
Schalenlänge bei	V	1,3	3,8	6,6	10,0	-	-	-	-
Ringanlage in mm	T	1,2	3,0	7,1	10,1	12,2	13,4	14,5	15,7
	F	1,2	3,2	5,4	8,9	12,6	14,2	15,9	17,6
Vertrauensgrenzen	T	0,1	0,4	0,8	0,8	0,8	0,8	0,9	-
(für p = 95 %)	F	0,1	0,4	0,5	0,6	0,7	0,6	1,0	2,1
Zahl der unter-	T	70	20	20	20	20	15	3	2
suchten Tiere	F	70	30	20	20	20	10	6	2



Abb. 23: Linke Schalenhälfte einer etwa 18 mm langen Tellina fabula von der Feinsand-Station Zentrum. Die Wachstumsringe sind durch Pfeile gekennzeichnet.

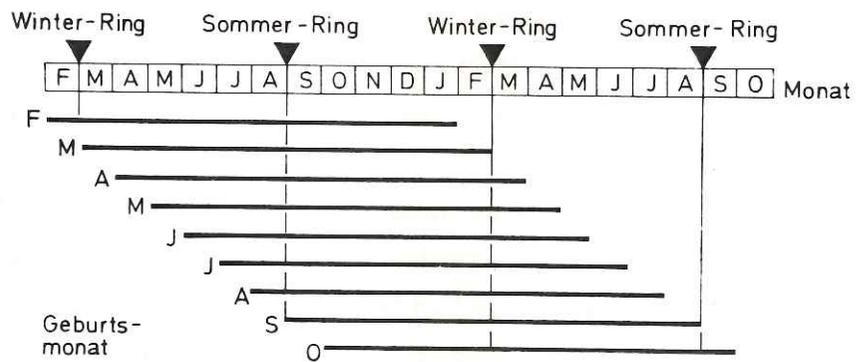


Abb. 24: Schematische Darstellung des Lebensalters von Tellina fabula bei Anlage des zweiten Wachstumsringes. Unabhängig davon, ob der erste Wachstumsring im Sommer oder Winter angelegt wird, ist T. fabula bei der Anlage des zweiten Wachstumsringes höchstens ein Jahr alt.

Tab. 10: Beziehung zwischen der Schalenlänge und dem Lebensalter bei Tellina fabula.

Wachstums- Ring Nr.	Schalenlänge bei Ringanlage in mm		Lebensalter in Jahren (\leq)
	Station Tellinagrund	Feinsand-Station Zentrum	
1	1,2	1,2	
2	3,0	3,2	1
3	7,1	5,4	
4	10,1	8,9	
5	12,2	12,6	2
6	13,4	14,2	
7	14,5	15,9	
8	15,7	17,6	3
9	-	18,8	

Legt man aufgrund der Ergebnisse aus den Gonadenuntersuchungen und den Größenverteilungen den 1. September und den 1. März als Datum für den Übergang der planktischen Stadien zum Bodenleben fest, dann müßten für jede Population zwei Wachstumskurven konstruiert werden.

Da die Brutschübe aber nur in den ersten Monaten getrennt werden können, und die Tiere des späteren Brutschubes durch schnelles Wachstum aufholen, wurde als mittlerer Termin für den Übergang zum Bodenleben der 1. Dezember festgesetzt (Abb. 25).

Die Wachstumskurven beschreiben also das Wachstum eines hypothetischen Standard-Tieres.

Der Vergleich der Wachstumskurven mit den mittleren Schalenlängen der Tiere aus den nach Jahrgangsklassen und Brutschüben aufgeteilten Größenverteilungen zeigt, daß die Kurven das Wachstum hinreichend genau beschreiben.

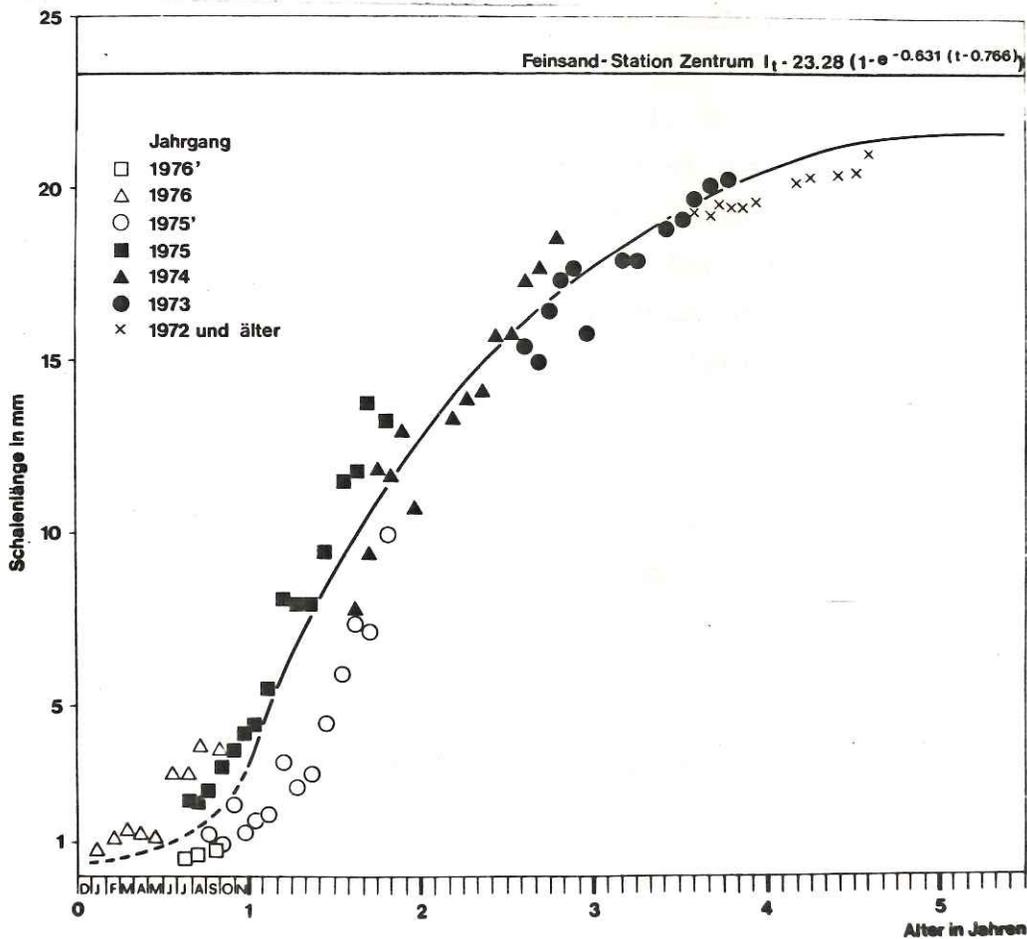
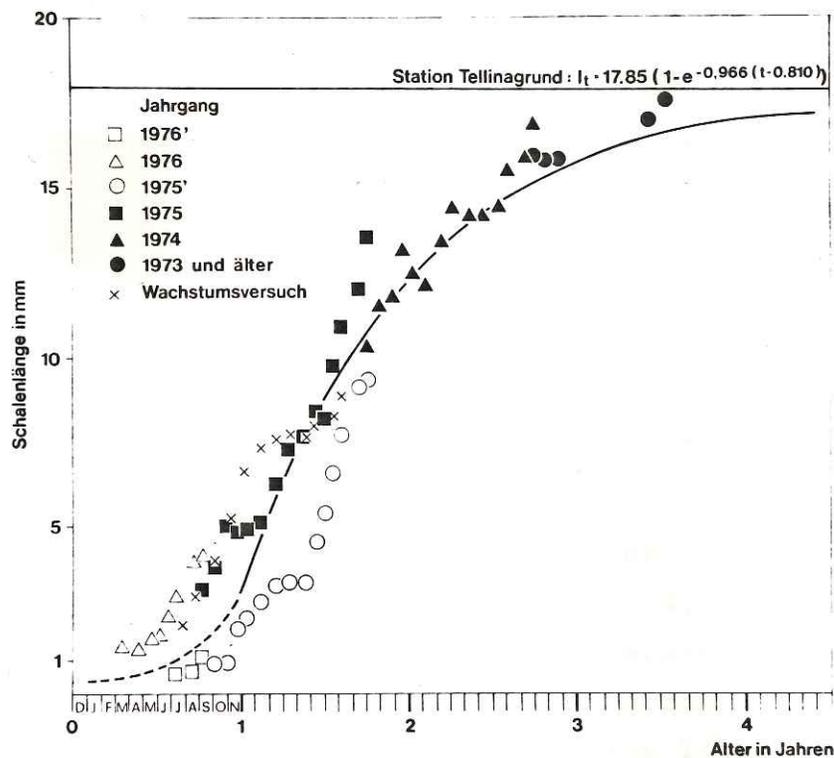


Abb. 25: Wachstum der Schalenlänge bei Tellina fabula an der Station Tellinagrund und der Feinsand-Station Zentrum sowie im Wachstumsversuch 1975/76 (x im oberen Teil). Die Berechnung der von-Bertalanffy-Wachstumskurven erfolgte unabhängig von den ebenfalls dargestellten mittleren Schalenlängen der Tiere verschiedener Jahrgangsklassen und Brutschübe, die sich aus den Unterteilungen der Größenverteilungen ergeben (vergl. Abb. 22).

Auch die im Wachstumsversuch ermittelten Längen stimmen gut mit der entsprechenden Kurve vom Tellinagrund überein (Abb. 25).

Die asymptotischen Längen und die in den Felduntersuchungen ermittelten Schalenlängen der größten Tiere zeigen eine relativ gute Übereinstimmung. Das größte lebende Exemplar von der Station Tellinagrund maß 17,6 mm, das von der Feinsand-Station Zentrum 21,6 mm.

Das entsprechende Alter der größten Tiere läßt sich aus den Wachstumsfunktionen mit 5,2 bzw. 4,9 Jahren ermitteln. Dabei muß allerdings berücksichtigt werden, daß diese Angaben auf den mittleren Wachstumskurven beruhen. Extremwerte besonders schnell (oder langsam) wachsender Tiere sind nicht berücksichtigt, so daß diese Altersangaben sicher eine Ungenauigkeit von ± 1 Jahr haben.

So erreichte ein besonders schnell wachsendes Tier im Wachstumsversuch bei saisonal angepaßter Temperatur bei einer Ausgangslänge von 2,5 mm im Juli 1975 innerhalb von einem Jahr eine Schalenlänge von 12,5 mm (vergl. Tab. 13 des Anhangs, Versuch 8). Wenn es im März 1975 zum Bodenleben übergegangen ist, dann wäre es ca. 16 Monate alt. Das hypothetische Standard-Tier hingegen erreicht diese Schalenlänge erst mit über zwei Lebensjahren.

Mit den Längen-Gewichts-Relationen (Tab. 15 und 16 des Anhangs) und der Beziehung zwischen der Schalen-Länge und dem Aschengehalt (10.3.) ließen sich aus den Längen-Wachstumsfunktionen Gewichts-Wachstumskurven konstruieren (Abb. 26). Dabei wurde nur das aschefreie Weichkörperrockengewicht berücksichtigt und auf eine Darstellung entsprechender Kurven für das Weichkörperfeuchtgewicht und das Schalengewicht verzichtet.

Auch das Gewichtswachstum verhält sich bei den Tieren von den beiden Stationen ähnlich. Tiere bis zu einem Alter von etwa zwei Jahren werden langsam und beinahe stetig schwerer. Danach nahm das Gewicht stärker zu, im Laufe des Jahres aber auch mehrmals wieder ab.

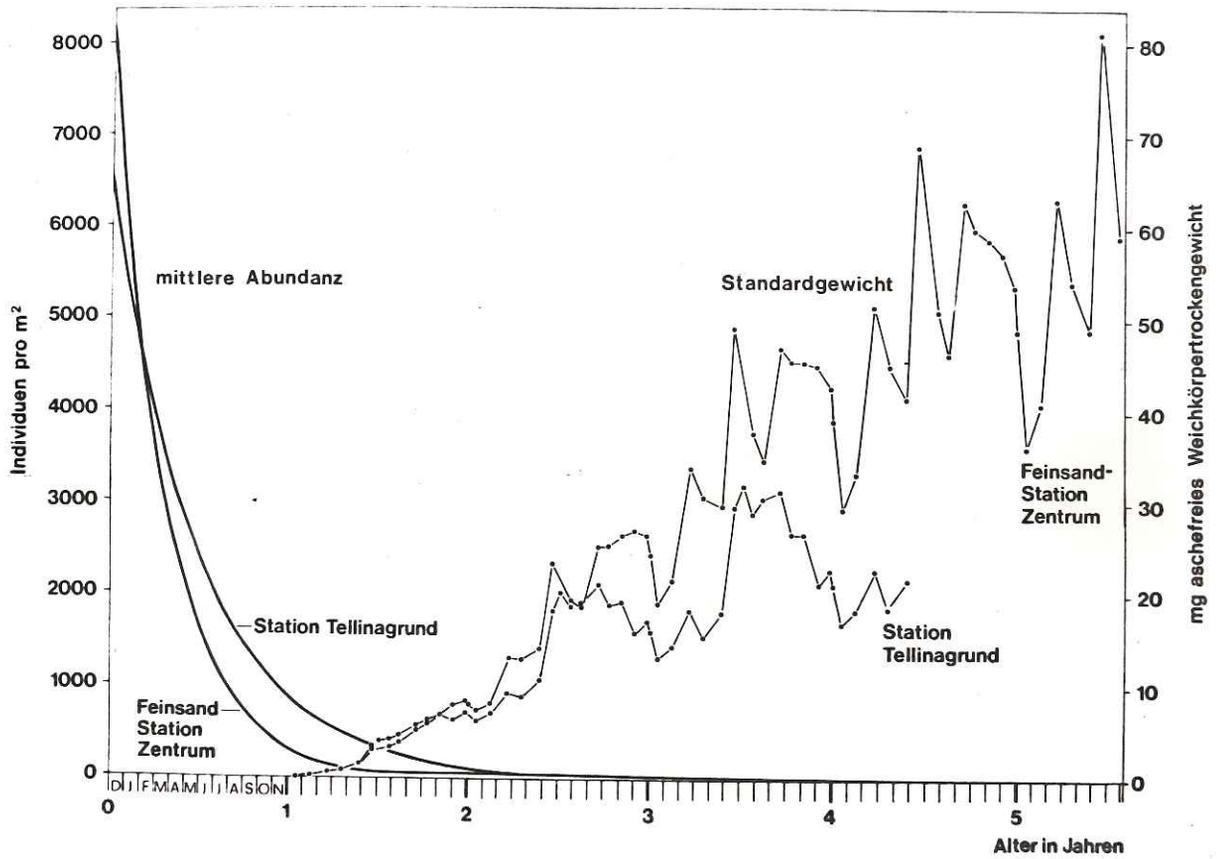


Abb. 26: Standardisiertes Gewichts-Wachstum bei einer hypothetischen Tellina fabula unter Berücksichtigung der saisonalen Änderungen an der Station Tellinagrund und an der Feinsand-Station Zentrum sowie die mittleren Abundanzen der untersuchten Populationen, wie sie sich aus Abb. 28 bzw. den dazugehörigen Gleichungen ergeben.

Die größten Gewichtszunahmen traten im Januar - Februar, Mai und Juli - August eines jeden Jahres auf. Gewichtsabnahmen sind im März - April, Juni - Juli und (verschieden je nach Alter und Station) ab August/November bis Dezember zu verzeichnen. Diese Jahreszeiten der Gewichtsabnahmen (mit Ausnahme der im Oktober - Dezember) stimmen gut mit den unter 10.4. genannten Laichzeiten überein und die Gewichtsverluste sind daher zumindest teilweise auf das Ablaichen zurückzuführen.

Das geringste Gewicht in jedem Jahr wurde jeweils im Dezember, das größte im Mai - Juni erreicht.

10.6. Abundanz und Biomasse

Die Jahresgänge der Abundanz und Biomasse für beide Populationen sind in der Abb. 27 dargestellt. Die Jahresmittelwerte betragen an der Station Tellinagrund 987 Individuen pro m^2 bzw. 1618 mg aschefreies Weichkörperrockengewicht pro m^2 und an der Feinsand-Station Zentrum 980 Individuen respektive 3430 mg pro m^2 . Bei etwa gleich großer Abundanz war die Biomasse aufgrund der höheren Zahl großer Tiere an der Feinsand-Station Zentrum mehr als doppelt so groß.

Das Gesamtbild der Jahresgänge war an beiden Stationen aber doch so ähnlich, daß es gemeinsam beschrieben werden kann:

Die Abundanz stieg durch das Auftreten der Jungtiere im September/Oktober 1975 (vielleicht auch früher, aber aus dieser Zeit liegen keine ungesiebten Teilproben vor). Ebenso stieg die Abundanz im Juli und September an der Feinsand-Station Zentrum und im August an der Station Tellinagrund. Schwächere Anstiege waren im Dezember 1975 und April 1976 an beiden Stationen zu verzeichnen. An der Station Tellinagrund stieg die Abundanz auch noch nach April 1976-bis zum Juni - an.

Die Biomasse wurde jeweils etwa zur gleichen Zeit oder kurz zuvor kleiner, oder die Zunahme war nicht so groß wie vorher. Die kurzen Zeitabstände zwischen dem Absinken der Biomasse und dem Auftreten der Jungtiere in den Proben lassen darauf schließen,

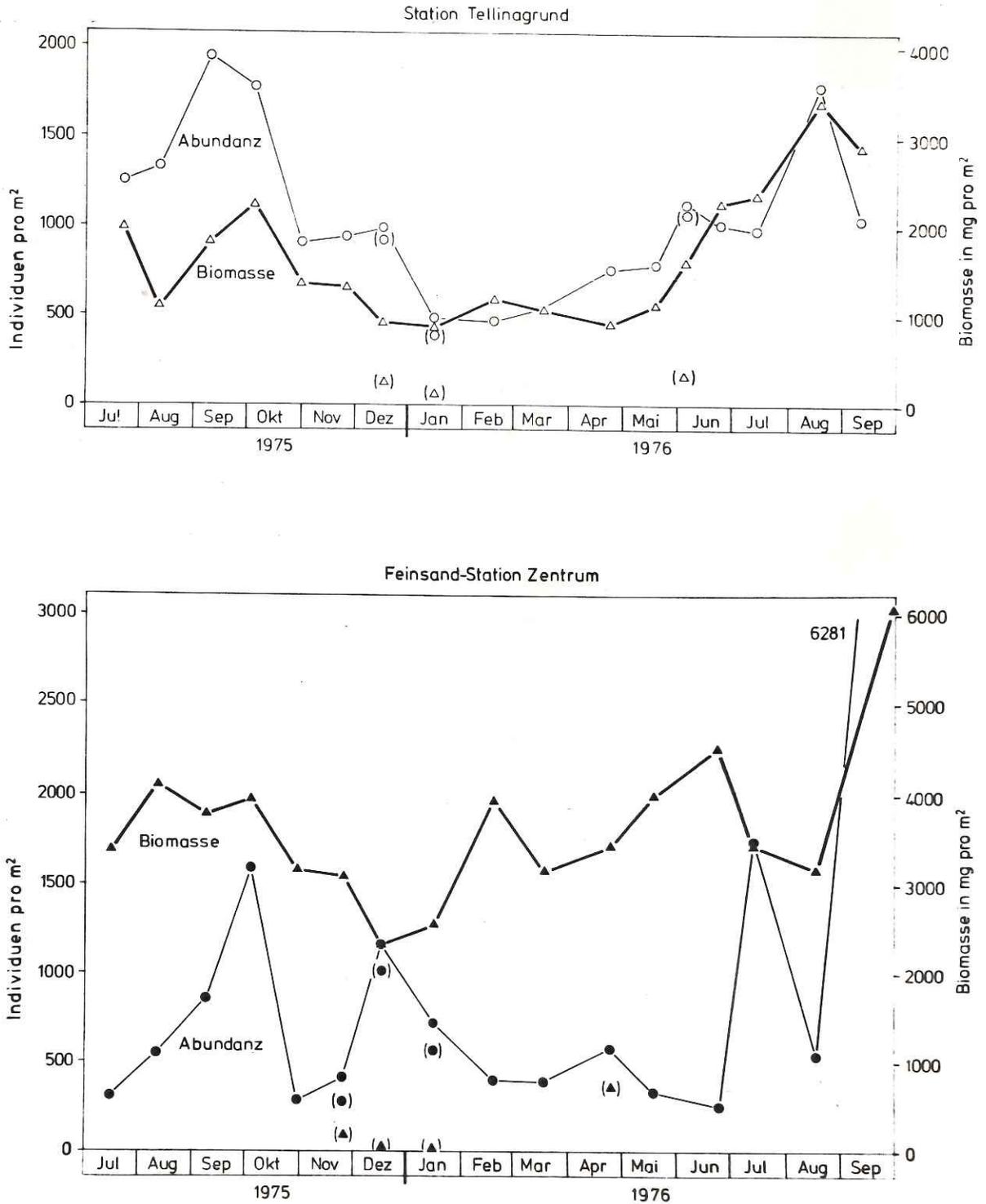


Abb. 27: Jahreszeitliche Änderung der Abundanz und Biomasse (aschefreies Weichkörpertrockengewicht) für die Tellina-fabula-Population an der Station Tellingrund und an der Feinsand-Station Zentrum. Die eingeklammerten Werte sind durch den Gebrauch von Backengreifern bei Probennahme zu niedrig und wurden daher entsprechend korrigiert (vergl. 10.1.).

daß die erfaßten Jungtiere jeweils nur wenige Wochen vor der jeweiligen Probennahme zum Bodenleben übergangen und das Absinken der Biomassen auf dem Abbläichen adulter Tiere bzw. dem Absterben dieser nach dem Abbläichen beruht.

Die starke Abnahme der Biomasse bis auf den Tiefstand im Dezember - Januar, setzte bereits im Oktober ein. Ab Januar beginnt die Biomasse bereits wieder zu steigen, wuchsen die Tiere also bereits wieder.

Die größte Biomasse wurde im August - September erreicht.

Die starken Schwankungen in den Beständen der Jungtiere, wie sie aus den Größenverteilungen ersichtlich werden, bestimmen das Bild der gesamten Abundanz. Die hohe Sterblichkeit dieser Tiere wird insbesondere im Juli - August 1976 deutlich, als die Abundanz von 1746 auf 529 Individuen pro m^2 absank. Auch im Oktober 1975 war eine Bestandsverringering zu beobachten, als die Abundanz innerhalb von 26 Tagen von 1595 auf 285 Individuen pro m^2 abnahm.

Die Schwankungen der Abundanz an der Station Tellinagrund sind ebenfalls stark, aber weniger ausgeprägt.

10.7. Überlebensraten

Aus den (für Backengreifer-Proben) unkorrigierten Abundanzen der Jahrgangsklassen, wie sie sich aus den Größenverteilungen ergeben, wurden Überlebenskurven konstruiert. Ausgenommen wurden dabei die Tiere des Jahrgangs 1976 (= O-Klasse), weil die Abundanzen dieser Klasse durch die Brutschube beeinflußt waren.

Bei einfacher logarithmischer Auftragung können die Überlebenskurven durch folgende Funktion beschrieben werden (vergl. z. B. Ricker, 1975):

$$(16) \quad N_t = N_0 e^{-Zt}$$

N_t = Anzahl der Tiere zur Zeit t (in Jahren)

N_0 = hypothetische Anzahl der Tiere zur Zeit $t = 0$

Z = Sterblichkeitsrate

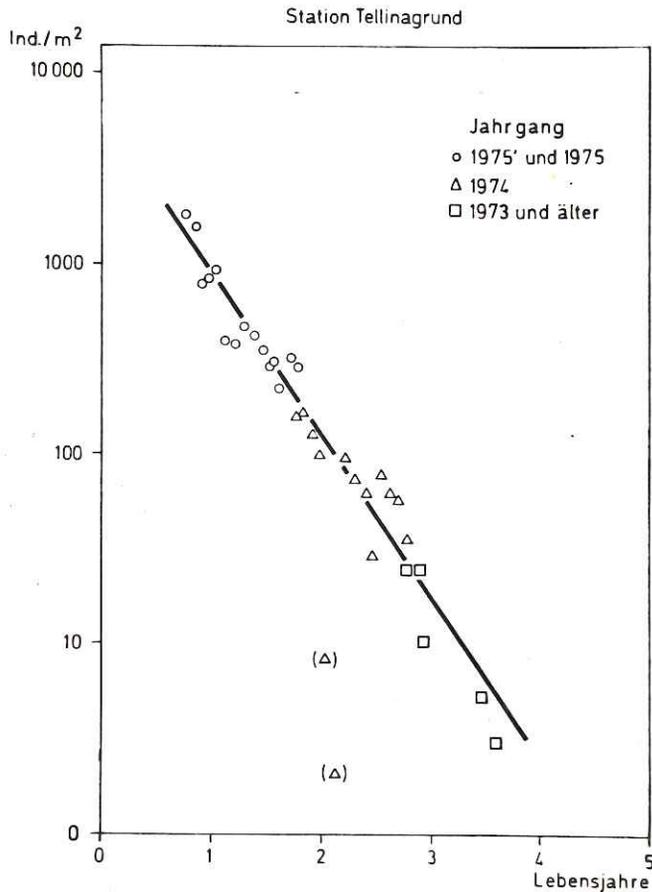


Abb. 28:

Überlebenskurven für die Tellina-fabula-Population an der Station Tellinagrund und an der Feinsand-Station Zentrum.

Die Kurven lassen sich durch folgenden Funktionstyp beschreiben:

$$N_t = N_0 e^{-Zt}$$

mit: N_t = Zahl der Tiere zur Zeit t in Jahren

N_0 = hypothetische Zahl der Tiere zur Zeit $t = 0$

Z = Sterblichkeitsrate

Station Tellinagrund:

$$(17) N_t = 6538 e^{-1,99 t}$$

$$(r = -0,976; \alpha \leq 1 \%)$$

Feinsand-Station Zentrum:

Jahrgang 1976/75':

$$(18) N_t = 8252 e^{-3,24 t}$$

$$(r = -0,807; \alpha \leq 1 \%)$$

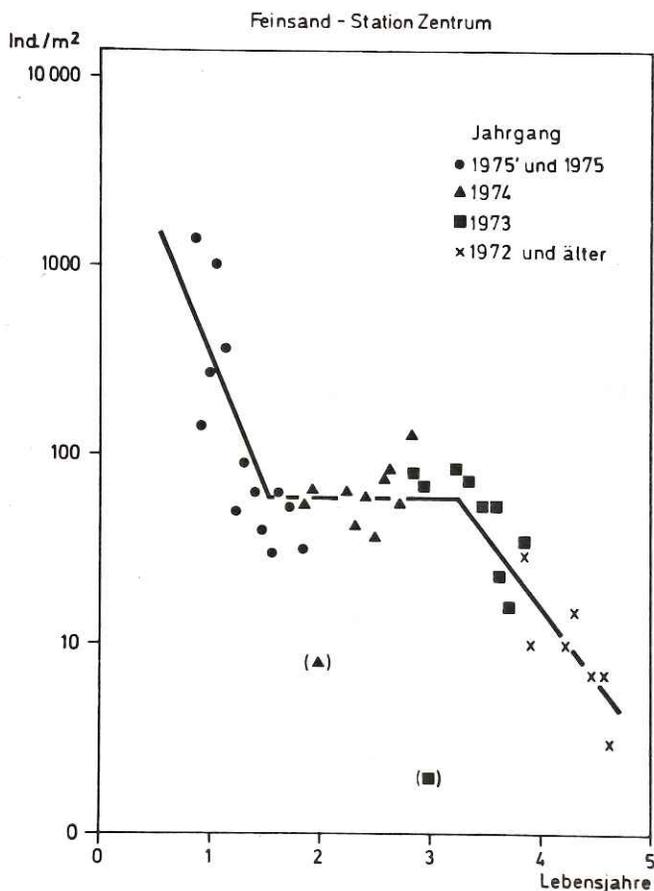
Jahrgang 1974:

Mittelwert: 66 Ind.pro m^2

Jahrgang 1973 und älter:

$$(19) N_t = 16029 e^{-1,723 t}$$

$$(r = -0,920; \alpha \leq 1 \%)$$



Die Überlebenskurven und die sie beschreibenden Funktionen sind in der Abb. 28 dargestellt. Die nach den Funktionen berechneten Kurven wurden zusätzlich in Abb. 26 linear dargestellt.

Für die Tiere der Station Tellingrund waren die Jahrgänge ähnlich genug, um eine gemeinsame Gerade berechnen zu können. Das bedeutet, daß die Jahrgangsklassen in den Jahren seit 1973 immer ungefähr gleich stark, die Brutfälle und die Sterblichkeit immer in etwa gleich groß waren.

Für die Population der Feinsand-Station Zentrum können lediglich die Jahrgänge 1973 und älter zusammen durch eine Gerade beschrieben werden. Der Jahrgang 1975/75' und insbesondere der von 1974 weichen stark davon ab. Die Tiere des Jahrgangs 1974 fielen bereits bei der Größenverteilung durch eine gleichbleibend niedrige Abundanz auf. Für sie ließ sich lediglich ein Mittelwert von nur 66 Individuen pro m^2 berechnen. Eine Sterblichkeitsrate konnte nicht bestimmt werden.

Wandelt man die berechneten momentanen Sterblichkeitsraten in prozentuale Überlebensraten um, dann ergibt sich folgendes Bild:

An der Station Tellinagrund lebten nach jeweils einem Lebensjahr noch etwa 14 % der bei Beginn des Lebensjahres vorhandenen Tiere.

An der Feinsand-Station Zentrum dagegen überlebten während der ersten 1,5 Lebensjahre etwa 4 % ein Lebensjahr. Bis zu einem Alter von etwa drei Jahren konnte keine Sterblichkeit festgestellt werden. Vom dritten Lebensjahr an überlebten etwa 18 % jedes weitere Lebensjahr.

Die hypothetische Ausgangsabundanz N_0 kann als die Anzahl der metamorphosierten Tiere angesehen werden. Sie beträgt an der Station Tellinagrund etwa 6500 Individuen pro m^2 und an der Feinsand-Station Zentrum etwa 3300 Individuen pro m^2 .

Die höchste beobachtete Abundanz der Jungtiere einer Schalenlänge von 1 mm an der Feinsand-Station Zentrum mit etwa 600 Individuen pro m^2 im September 1976 stimmt gut mit diesen theoretischen Abundanzen überein. Die entsprechende Abundanz für die Station Tellinagrund ist mit 800 Individuen pro m^2 etwa 8 mal zu niedrig. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die mit dem Brutfall verknüpfte maximale Besiedlungsdichte nur zufällig erfaßt werden kann, wenn nicht häufiger Proben genommen werden.

11. Diskussion

11.1. Ernährungsweise

Tellina fabula kann aufgrund der Aktivitäten ihres Einstromsiphos sowohl als Bodensatzfresser wie auch als Suspensionsfresser bezeichnet werden, d.h. sie ernährt sich zeitweise von organischem Bodensatz-Detritus und den darauf lebenden Mikroorganismen und zweitweise von suspendiertem (oder resuspendiertem) Material und Phytoplankton. Diese Fähigkeit zu beiden Ernährungsweisen wurde bereits bei mehreren Tellinacea festgestellt: Tellina tenuis (Trevallion, 1971), T. salmonea (Maurer, 1967, zitiert nach Pohlo, 1969), Macoma balthica (Brafeld & Newell, 1961; de Wilde, 1975), M. brota, M. secta, M. lipara, M. calcarea (Reid & Reid, 1968), Scrobicularia plana (Hughes, 1970), Abra tenuis (Hughes, 1973).

Reid (1971) fordert, sowohl die Aktivität des Einstromsiphos wie auch die Sortiertätigkeit der Pallialorgane sowie die Magen- und Darmprozesse als Kriterien für eine Zuordnung zu einem Ernährungstyp zu benutzen. Ist das nicht möglich, soll die Zuordnung nach dem vorherrschendem Nahrungstyp erfolgen (Phytoplankton oder Detritus mit assoziierten Mikroorganismen).

Es ist sehr zweifelhaft, ob die Beachtung dieser Forderungen für T. fabula (und die anderen oben angeführten Arten) eine eindeutige Klassifizierung ermöglichen würde, denn T. fabula paßt sich offensichtlich in ihrer Ernährungsweise ökologisch sinnvoll an die hauptsächlich vorhandene Nahrung an. Eine kurzfristige Umstellung, wie sie im Experiment beobachtet wurde, könnte ebenso in der Natur langfristig auftreten und z. B. von Nahrungsangebot und Temperatur geregelt werden. So konnte Trevallion (1971) bei Tellina tenuis nachweisen, daß der Darminhalt im Sommer hauptsächlich aus planktischen Diatomeen und im Winter aus Bakterien bestand. De Wilde (1975) fand heraus, daß Macoma balthica bei 0° C eine höhere Akti-

vität als Bodensatzfresser zeigt als bei 5° C. Nur unter der Annahme solcher ökologisch sinnvoller Anpassungen können die saisonalen Unterschiede im Wachstum und in der Produktion von T. fabula schlüssig erklärt werden (siehe 11.3. und Teil III, 15.2.3.).

Neben saisonalen Änderungen der bevorzugten Ernährungsweise ist auch eine Änderung mit dem Lebensalter der Tiere anzunehmen. Zwei Ergebnisse der experimentellen Untersuchungen weisen darauf hin, daß T. fabula bis zu einem Alter von 1 - 1,5 Jahren (3 - 5 mm Schalenlänge) ausschließlich oder bevorzugt suspendierte Nahrungspartikeln aufnimmt. So wuchsen Tiere, welche mit lebenden, flagellaten, lange in Suspension bleibenden Algen gefüttert wurden, besser als Tiere, die mit abgetöteten, zu Boden sinkenden Algen versorgt wurden, wenn sie kleiner als 3 mm waren. Größere Tiere wuchsen etwa gleich gut (Versuche 2, 4, 6 und 8 bzw. 3 und 7). Außerdem konnte gezeigt werden, daß die Beziehung zwischen Schalenlänge und Pseudofaeces-Menge pro Abgabe (Gleichung 5) erst gilt, wenn die Tiere über 5 mm groß, d. h. älter als ca. 1,5 Jahre sind.

Da T. fabula beim Bodensatzfressen die Partikeln nicht selektiv aufnimmt, muß der innere Durchmesser des Einstromsiphos - vernachlässigt man eine mögliche Dehnungsfähigkeit - so groß sein, daß mindestens Sandkörner der mittleren (häufigsten) Größe (ca. 0,18 mm) den Siphos gut passieren können. Nimmt man für T. fabula die gleiche Beziehung zwischen Schalenlänge und Innendurchmesser des Einstromsiphos an, wie sie von Hughes (1973) für Abra tenuis ermittelt wurde, dann können nur Tiere einer Schalenlänge von ca. 3,3 mm und größer Partikeln von 0,18 mm und größer aufnehmen. Auch diese Beziehung ist ein Argument dafür, daß kleine Individuen von T. fabula sich überwiegend von suspendiertem Material ernähren.

Die für T. fabula ermittelte Beziehung zwischen Schalenlänge und täglich abgegebener Pseudofaeces-Menge stimmt für Tiere unter 20 mm Schalenlänge (etwa die Maximallänge von T. fabula) relativ gut mit der von Hughes (1969) für Scrobicularia plana ermittelten überein.

Aus der Beziehung für T. fabula läßt sich die beim Bodensatzfressen täglich nach Nahrung "durchsuchte", sortierte Sedimentmenge (für Tiere über 5 mm Schalenlänge) der untersuchten Populationen ermitteln. So sortieren ca. 290 Tiere pro m^2 (Jahresmittel) an der Station Tellinagrund täglich etwa 190 g Sediment (Trockengewicht). An der Feinsand-Station Zentrum sortieren etwa 170 Tiere pro m^2 täglich ca. 200 g Sediment. Da 1,48 g Sediment etwa 1 cm^3 entsprechen (vergl. 8.1. und 8.2.), kann der oberste Zentimeter des Meeresbodens in ca. 2,5 Monaten sortiert werden. Eine Hochrechnung für das ganze Jahr ist nicht möglich, weil T. fabula sich nicht nur als Bodensatzfresser ernährt und ihre Ernährungsweise vermutlich saisonal ändert (siehe oben).

11.2. Fortpflanzung

Beide Populationen von Tellina fabula hatten eine ausgedehnte Fortpflanzungsperiode von März bis September; in dieser Zeit ließen sich an der Feinsand-Station Zentrum zwei Hauptbrutschübe nieder, an der Station Tellinagrund einer. An beiden Stationen laichte ein kleiner Teil der geschlechtsreifen Tiere bereits im März, und im April - Mai wurden die ersten Jungtiere gefunden. Der Füllungsgrad der Gonaden läßt vermuten, daß die im März laichenden Tiere im Sommer ein zweites Mal Gameten abgeben. Die mehr oder weniger kontinuierliche Abnahme des Füllungsgrades der Gonaden im Sommer dagegen deutet darauf hin, daß die beiden Hauptbrutschübe an der Feinsand-Station Zentrum nicht mit zwei Laichperioden korreliert sind. Vielmehr scheinen räumlich getrennte Populationen zu verschiedenen Zeiten abzulaichen, so daß an einem Ort unabhängig vom Laichzustand der Populationen durchaus mehrere Brutschübe niedergehen können.

Eine ausgedehnte Fortpflanzungsperiode mit mehreren Brut-
schüben wurde bereits von Rachor und Salzwedel (1976)
für T. fabula in der Deutschen Bucht vermutet. Stephen (1932)
nahm für Tiere der schottischen Gewässer den Brutfall im frühen
Sommer an, Muus (1973) stellte im Øresund den Hauptbrutfall
im August fest. Die Größenverteilungen für T. fabula an der
englischen Westküste (Warwick et al., 1978) lassen den Haupt-
brutfall für Mai und eventuell einen kleineren Brutfall im
Winter (März) vermuten.

Die durch den Vergleich reifer und abgelaichter Freilandtiere
ermittelte Gewichtsabnahme von ca. 23 % bei jedem voll-
ständigen Ablaichen entspricht der bei gefütterten Versuchs-
tieren festgestellten Abnahme von etwa 21 % im März - April
(Mittel für die Versuche 2, 4, 6 und 8). Diese Gewichts-
abnahme wird ebenfalls der Gametenabgabe zugerechnet, auch
wenn diese nicht direkt beobachtet werden konnte. +)

Ähnliche, durch das Ablaichen bedingte Gewichtsverluste wur-
den auch bei anderen Muscheln ermittelt: 25 % bei Macoma
balthica (de Wilde und Berghuis, 1978), ca. 22 % bei Tellina
tenuis (Trevallion, 1971, Abb. 10, Mittelwert für ein
15-mm-Tier in den Jahren 1966 - 68) und ca. 31 % bei Nucula
nitidosa (Rachor, 1976).

Der relative Energiegehalt des Weichkörpers von T. fabula
im Juli 1976 an der Station Tellinagrund war bei adulten
Tieren um so geringer, je größer diese waren. Die mögliche
Folgerung daraus, daß die größten Tiere zuerst ablaichen,
läßt sich durch die Gonadenuntersuchungen weder bestätigen
noch widerlegen, weil die Untersuchungen für diese Aussage
nicht umfangreich genug waren.

+)
In Vorversuchen wurde beobachtet, daß Spermien nur 1 - 2 Stun-
den als weiße Wolke sichtbar sind. Da die Tiere im Wachs-
tumsversuch normalerweise nur zu den Zeiten der Futterzugabe
beobachtet wurden, wäre die Beobachtung einer Gameten-Ab-
gabe ein großer Zufall gewesen.

Die im Januar - Februar 1976 an der Feinsand-Station Zentrum gefundenen Jungtiere konnten nicht eindeutig einem bestimmten Brutschub zugeordnet werden. In diesem Fall muß eine Beobachtung in Erwägung gezogen werden, die Sigurdson et al. (1976) unter anderem bei T. tenuis gemacht haben. Bei dieser sowie allen 19 anderen untersuchten Muschelarten konnte eine Verdriftung post-larvaler Tiere festgestellt werden. Dabei haben in das Wasser abgegebene Byssus-Fäden die gleiche Funktion, wie die Spinnfäden beim Flug junger Spinnen im Altweibersommer.

11.3. Wachstum

Die Tellina-fabula-Population der Feinsand-Station Zentrum wurde bereits in den Jahren 1969 - 1975 untersucht (Rachor & Salzwedel, 1976). Damals ließen die Größenverteilungen keine eindeutige Bestimmung des Wachstums zu, denn die Art der Probennahme und -bearbeitung war dafür nicht ausreichend.

Bei der vorliegenden monatlichen Probennahme in Populationen von T. fabula an der Feinsand-Station Zentrum und der Station Tellinagrund wurde daher besonderer Wert auf die Erfassung der Brut (ungesiebte Teilproben und Gebrauch von 0,5-mm-Sieben) und der tiefsitzenden großen Tiere gelegt (Einsatz von Reineck-Kastengreifern). Ein einjähriger Wachstumsversuch parallel zu den Felduntersuchungen sollte einerseits Vergleichsdaten liefern und andererseits zusätzliche Informationen über die Bedingungen des Wachstums erbringen, die in der freien Natur nur schwer oder gar nicht gewonnen werden können.

Trotz der intensiven Probennahme an den beiden Stationen lassen die Größenverteilungen allein wiederum nur unsichere Aussagen über das Wachstum von T. fabula zu, weil die einzelnen Brut-schübe und Jahrgangsklassen nur kurze Zeit voneinander unterschieden werden können.

Als die wesentlichen Gründe hierfür werden das unterschiedlich schnelle Wachstum und die hohe Sterblichkeit kleiner Tiere (vergl. 10.7.) sowie das Einholen (in der Größe) früher Brut-schübe durch spätere angesehen ("catching-up", Lammens, 1967). Eine Vorstellung von dem Abflachen des - bei Versuchsbeginn künstlich geschaffenen, extrem hohen - Modalwertes als Folge individuell variierender Wachstumsleistung unter gleichen Versuchsbedingungen vermittelt die Größenverteilung gefütterter Versuchstiere (Abb. 17). Das Catching-up-Phänomen wurde ebenfalls im Wachstumsversuch deutlich, bei dem 1,8 mm lange und 0,06 mg schwere Tiere (Versuch 2 - 4) bis zum Versuchsende nach einem Jahr etwa 95 % der Länge und des Gewichtes der bei Versuchsbeginn 2,1 mm langen und 0,12 mg schweren Tiere erreichten (Versuch 6 - 8).

Erst zusammen mit den Laborergebnissen sind die Feldbefunde eindeutig interpretierbar. Dabei erwiesen sich die Wachstumsringe von besonderer Bedeutung, da diese im Labor und im Freiland bei etwa gleicher Schalenlänge, und somit wahrscheinlich ungefähr zur gleichen Jahreszeit und aus gleichen Ursachen angelegt wurden. Abgesehen von dem bei Versuchsbeginn angelegten Störungs-Ring können die im Versuch gebildeten Wachstumsringe daher auch kaum Artefakte sein.

Im Wachstumsversuch konnten bei gleichbleibend gutem Nahrungsangebot für das Weichkörper- und Schalenwachstum zum Teil gleiche, zum Teil aber auch unterschiedliche Korrelationen mit der Temperatur aufgezeigt werden. Ein vermindertes Schalenwachstum, das zur Bildung eines Wachstumsringes führt, kann vier Ursachen haben, wobei sich diese aber nicht unbedingt in getrennten und unterscheidbaren Ringen dokumentieren:

- 1) Winter-Ring
- 2) Laich-Ring
- 3) Sommer-Ring
- 4) Störungs-Ring

Winter-Ring

Ein Winter-Ring wurde im Versuch bei 3 - 4° C im Februar - März angelegt, der kältesten Temperatur im Jahr. Das Weichkörperwachstum war zur gleichen Zeit aber besser als in den vorhergegangenen und nachfolgenden etwa 2° C wärmeren Monaten. Im Freiland entspricht dem wahrscheinlich die Gewichtszunahme im Januar - Februar, die zu einer bedeutenden Produktion im Winter führt (vergl. Teil III, 15.2.3.).

Das unterschiedliche Weichkörper- und Schalenwachstum läßt vermuten, daß neben äußeren Ursachen (z. B. Nahrungsangebot) auch innere Ursachen eine Rolle spielen. Bei geschlechtsreifen Tieren nimmt dabei die Gameten-Bildung eine zentrale Position ein. So könnte der hohe Energiegehalt geschlechtsreifer Tiere im Februar dadurch bedingt sein, daß die energetisch hochwertigen Gameten bereits weit entwickelt sind, aber noch nicht die endgültige Größe haben. Diese wird erst im Mai erreicht, wodurch erst dann der Eindruck gut gefüllter Gonaden entsteht. Wenn die Hauptproduktionsphase der Gameten im Februar abgeschlossen ist, kann danach zusätzlich energiearme Körper- und Schalensubstanz gebildet werden, und die Tiere wachsen.

Da aber bei kleineren, noch nicht geschlechtsreifen Tieren ähnliche Unterschiede im Weichkörper- und Schalenwachstum vorgefunden wurden, können diese nicht allein durch die Gameten-Produktion erklärt werden.

De Wilde (1975) ermittelte für Macoma balthica im Labor bei 0° C ein besseres Schalenwachstum und eine höhere Aktivität als Bodensatzfresser als bei 5° C. Ob der Weichkörper ebenfalls besser, gleich gut oder schlechter wuchs, ist nicht bekannt. Eine Erhöhung des Bodensatzfressens bei niedrigen Temperaturen ist natürlich auch für T. fabula denkbar, wobei diese Ernährungsweise bei dem gleichbleibend guten Nahrungsangebot im Versuch zu einem besseren Wachstum führen kann. Der Einfluß des Nahrungsangebotes auf das Wachstum der Freilandtiere wird im Teil III dieser Arbeit im Zusammenhang mit der hohen Produktion im Winter diskutiert.

Laich-Ring

Während der Gewichtsabnahme der Versuchstiere im März - April, die durch die Gameten-Abgabe erklärt wird, nimmt die längen-spezifische Wachstumsrate der Schale zu. In der darauf folgenden Zeit (Mai - Juni) wächst der Weichkörper, und das Gewicht nimmt stark zu. Die Schale hingegen wächst in der ersten Zeit dieser Gewichtszunahme des Weichkörpers schlecht, die längen-spezifische Wachstumsrate nimmt ab, und es wird ein Laich-Ring angelegt. Im Freiland ist die Anlage mehrerer Laich-Ringe in der Zeit von April - Oktober denkbar, so daß manche Laich-Ringe eventuell mit dem Winter-Ring oder dem Sommer-Ring (siehe unten) zusammenfallen.

Wie es zu diesem alternierenden Wachstum von Weichkörper und Schale kommt, ist unklar. Möglicherweise sind hierfür Änderungen im Ionenhaushalt der Muschel verantwortlich, der einerseits bei der Zellwasserbindung (siehe Florey, 1970) und andererseits beim Schalenaufbau von Bedeutung ist. Unter Umständen ist auch die Bildung von Gezeiten-Ringen bei Muscheln (z. B. Evans, 1972) unter diesem Aspekt zu betrachten. Detaillierte Analysen der chemischen Körperbestandteile wären erforderlich, um die genauen Zusammenhänge bei der Anlage von Laich-, aber auch von Winter-Ringen zu erforschen.

Sommer-Ring

Bei gleichbleibend gutem Nahrungsangebot wuchsen Schale und Weichkörper der Versuchstiere von Mai bis August und von Oktober bis Dezember bei 6 - 16° C gut. Im September dagegen bei 17° C war das Wachstum gering, und es wurde ein Sommer-Ring angelegt. Da die Versuchstiere noch nicht geschlechtsreif waren, sind innere Ursachen für die Anlage des Sommer-Rings wenig wahrscheinlich. Vielmehr scheint die Temperatur die Ursache zu sein, was bei nur 1° C Differenz gegenüber der im August herrschenden Temperatur von 16° C bemerkenswert scheint, bei der die Tiere noch gut wuchsen.

Bei den Freilandtieren kann nur das Weichkörperwachstum zum direkten Vergleich herangezogen werden, weil das Schalenwachstum mit Hilfe der Laborergebnisse interpretiert wurde und daher nicht unabhängig von diesen ist.

Das Weichkörperwachstum der Freilandtiere war im September bei 17° C und gleichzeitig gutem Nahrungsangebot ebenfalls schlecht (vergl. Abb. 26 und Teil III, Abb. 34). Da das Wachstum in den darauffolgenden Monaten aufgrund des geringen Nahrungsangebotes, und bei geschlechtsreifen Tieren wohl auch wegen der beginnenden Gameten-Bildung, auch nicht gut war - im Gegensatz zu dem Wachstum der Versuchstiere -, ist ein Zusammenfallen des Sommer-Ringes mit dem Winter-Ring nicht gänzlich auszuschließen. Diese Möglichkeit wird aber für unwahrscheinlich gehalten, weil bei geschlechtsreifen Freilandtieren auch drei Wachstumsringe pro Lebensjahr ermittelt wurden.

Wie bei den Versuchstieren war auch bei den Freilandtieren im Mai - Juni und im August bei optimalen Wachstumstemperaturen und gutem Nahrungsangebot das Wachstum gut. Die Gewichtsabnahme im Juli wird auf das Ablaichen der Tiere zurückgeführt. Bei einem etwas späteren Ablaichen ist auch hier das Zusammenfallen des Laich-Ringes mit dem Sommer-Ring möglich.

Das enorme Wachstumspotential von T. fabula zeigte sich im Labor bei den gefütterten Tieren unter konstanten Temperaturbedingungen von 12° C. Sie wuchsen in 162 Tagen von 6,1 mm Schalenlänge und 2,1 mg Weichkörperrockengewicht (ca. 15 Monate alt) auf die von Freilandtieren an der Station Tellinagrund normalerweise nach 2,5 Lebensjahren erreichte mittlere Endgröße von ca. 14 mm und 25 mg heran.

Störungs-Ring

Der bei Versuchsbeginn angelegte Störungs-Ring zeigt deutlich, daß ein längerer Aufenthalt außerhalb des Sediments (von 3 Tagen), wie er in der Natur z. B. durch sturmbedingte Bodenerosion vorkommen kann, zu einem nachhaltigen Streß führt, der sich in einer Unterbrechung des Schalenwachstums dokumentiert.

Die von T. fabula angelegten Wachstumsringe sind lange bekannt (z. B. Tebble, 1966), wurden bisher allerdings als jährlich angelegte Winter-Ringe betrachtet (z. B. Warwick et al., 1978). Obwohl die bei T. fabula gefundenen vier Ring-Typen auch bei anderen Muschelarten vorkommen (u. a. Rhoads & Pannella, 1970; Lammens, 1967; Jones et al., 1978), konnte in der Literatur kein Hinweis gefunden werden, daß in einem Lebensjahr von geschlechtsreifen Tieren mehr als zwei Ringe angelegt werden (abgesehen von Störungs- und Gezeiten-Ringen). Die Beobachtung deutlicher Winter-, Sommer- und Laich-Ringe bei T. fabula, die ohne weitere Untersuchung (z. B. durch Anschleifen der Schale) nicht unterschieden werden können, scheint also neu zu sein, und weiterführende Ermittlungen wären angebracht.

Die Freiland- und Laboruntersuchungen haben gezeigt, daß T. fabula relativ schnell wächst und meistens nicht älter als vier Jahre wird. Damit werden frühere Befunde und Vermutungen über Alter und Wachstum prinzipiell bestätigt, die von Stephen (1932, schottische Gewässer), Ziegelmeier (1970, Deutsche Bucht) und Rachor & Salzwedel (1976, Deutsche Bucht) gemacht wurden. Im Gegensatz zu diesen Befunden stehen die Ergebnisse der von Muus (1973) im Øresund und von Warwick et al. (1978) an der englischen Westküste durchgeführten Untersuchungen.

Warwick et al. bestimmten das Wachstum mit Hilfe der Wachstumsringe, die alle als Winter-Ringe bezeichnet wurden und bei 1,8 / 6,2 / 9,8 / 12,7 / 15,2 und 17,2 mm Schalenlänge nachgewiesen werden konnten. Aus der von Warwick et al. angegebenen Gleichung (Seite 225) läßt sich folgende Wachstumsgleichung berechnen (l_t ist die Schalenlänge in mm zur Zeit t):

$$(20) \quad (l_t = 26,5 (1 - e^{-0,195(t-0,641)})$$

Danach würde T. fabula in der englischen Population wesentlich langsamer wachsen und älter werden als in der Deutschen Bucht.

Die wesentlich höheren Wintertemperaturen ($7,5^{\circ}$ C im kältesten Monat Februar) machen ein langsames Wachstum allerdings unwahrscheinlich. Wenn die Wachstumsringe nicht nur Winter-Ringe wären - die dann ohnehin bei höheren Temperaturen angelegt werden müßten als in der Deutschen Bucht - und man die Anlage nur eines weiteren Ringes pro Lebensjahr annimmt, dann würden die Tiere an der englischen Westküste sogar schneller wachsen als in der Deutschen Bucht.

In diesem Zusammenhang sollen zwei andere Arten erwähnt werden, für die in britischen Gewässern ebenfalls ein langsames Wachstum ermittelt wurde als in der Deutschen Bucht. So fand Allen (1953) für die Muschel Nucula nitidosa ein langsames Wachstum als Rachor (1976), und Buchanan (1966) für den Seeigel Echinocardium cordatum ein langsames Wachstum als Gerdes (1976). Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob es wirklich die regionalen Unterschiede sind, die das verschieden gute Wachstum bedingen, oder ob es eventuell methodische Ursachen sein können (wie z. B. zu große Zeitabstände zwischen den Probennahmen), welche zu fehlerhaften Deutungen führen.

Nach Muus (1973) erreicht T. fabula in Øresund nach einem Jahr eine Länge von 1,5 mm und ist mit 21 Monaten 3,7 mm lang, also kaum länger als einjährige Tiere aus der Deutschen Bucht. Die Annahme eines ähnlich langsamen Wachstums für Tiere aus der Deutschen Bucht wurde bereits von Rachor und Salzwedel (1976) verworfen.

Da Muus ähnlich kleine Wachstumsraten auch für alle anderen Muscheln im Øresund vorfand, und diese Befunde im Gegensatz zu den meisten früheren Ergebnissen anderer Autoren stehen, soll im folgenden darauf eingegangen werden.

Als wahrscheinlicher Hauptgrund für die Diskrepanz der Ergebnisse wird von Muus das Nichterfassen der Brut mit den von älteren Autoren benutzten Siebmaschengrößen angenommen. Dieses Argument verliert für die in der vorliegenden Arbeit aufgezeigten Ergebnisse seine Gültigkeit, weil durch den Gebrauch von 0,5-mm-Sieben und die Untersuchung ungesiebter Teilproben mehrere Brutschübe erfaßt wurden.

Da T. fabula in der von Muus untersuchten Population etwa die Grenze ihres Verbreitungsgebietes erreicht - Henriksson (1968) fand sie etwas weiter südlich im Øresund nicht mehr -, ist ein langsames Wachstum z. B. aufgrund des in manchen Monaten sehr niedrigen Salzgehaltes (bis zu 20 ‰ S) durchaus möglich. Aber auch durch die Probennahme mit der nur etwa zwei Zentimeter tief in den Boden eindringenden "mouse trap" könnte das Wachstum von T. fabula (und auch anderer Muschelarten) unterschätzt worden sein. Wenn die Tiere schneller wachsen, als von Muus angenommen, dann könnten die größten in der Zeit zwischen den Probennahmen unter die Eindringtiefe der "mouse trap" gewandert sein, denn sie leben um so tiefer im Sediment, je größer sie sind. Entsprechend würden dann jeweils nur die langsamwüchsigen Tiere oder jüngeren Brutschübe gefangen werden und so eine kleinere Wachstumsrate vortäuschen als die tatsächliche.

11.4. Vergleich der Tellina-fabula-Populationen

Stellt man die wesentlichen Gemeinsamkeiten und Unterschiede der untersuchten Populationen in ihrer Struktur und Dynamik, sowie die bekannten abiotischen Faktoren der beiden Standorte tabellarisch gegenüber, dann ergibt sich folgendes Bild:

	Station Tellinagrund	Feinsand-Station Zentrum
Lage	küstennah, im Einflußbereich nährstoffreichen Weserästuarwassers	küstenfern, im Zentrum eines Ausbringungsgebietes für H ₂ SO ₄ - und FeSO ₄ -Abfälle
Wassertiefe	16 m	26 m
Sediment (Jahresmittel der Medianwerte)	schwach schluffiger Feinsand (174 µm)	homogener Feinsand (188 µm)
mittl. Temperatur (von - bis)	9,7° C (3 - 17° C)	9,7° (3 - 17° C)
Salzgehalt	30 - 34 ‰ S	31 - 34 ‰ S
Fortpflanzung	März - September ein Hauptbrutfall	März - September zwei Hauptbrutfälle
Wachstum	Jahresgang für beide Populationen ähnlich bis ca. 1,5 Lebensjahre besser	ab ca. 1,5 Lebensjahre besser
Alter (Schalenlänge)	max. ca. 5 Jahre, meistens ca. 2,7 Jahre (max. 18 mm, meistens 15 mm)	max. ca. 5 Jahre, meistens ca. 3,5 Jahre (max. 22 mm, meistens 19 mm)
Abundanz	Jahresgang für beide Populationen ähnlich Jahresmittel für beide Populationen ca. 1000 Ind./m ²	
Biomasse (aschefreies Weichkörper-trockengewicht)	Jahresgang für beide Populationen ähnlich 1,6 g pro m ² im Jahresmittel	3,4 g pro m ² im Jahresmittel (1,4 g pro m ² ohne Tiere über 18 mm)
Mortalität	für beide Populationen ca. 82 - 96 % pro Lebensjahr mit Ausnahme etwa 2 - 3 Jahre alter Tiere an der Feinsand-Station Zentrum.	

Die wesentlichen Unterschiede bei abiotischen Faktoren sind demnach die verschiedenen Wassertiefen und Entfernungen zur Küste und zum Ästuar sowie die Abfalleinbringung an der Feinsand-Station Zentrum. Die Küstennähe und der damit verbundene Nährstoffreichtum an der Station Tellinagrund läßt allgemein auf eine höhere Primärproduktion an diesem Standort schließen. Die Wassertiefe von 16 m macht einerseits eine gute vertikale Wasserdurchmischung und verbunden damit einen schnellen Transport des Planktons von den oberen Schichten in bodennahes Wasser möglich. Andererseits ist anzunehmen, daß die Bodenerosion bei stürmischen Wetterlagen stärker einwirkt als an der 10 m tieferen Feinsand-Station Zentrum. Dort könnte das Einbringen der H_2SO_4 - und $FeSO_4$ -Abfälle einen Effekt auf die Bodenfauna haben. Negative Auswirkungen auf dem Niveau des Artenspektrums und der Abundanzen wurden bisher nicht nachgewiesen und ein positiver Einfluß für bodensatzfressende Tiere in bestimmten Jahreszeiten konnte nicht ausgeschlossen werden (Rachor & Gerlach, 1978). Dieser könnte darin bestehen, daß die durch das Eisensulfat im Seewasser entstehenden Eisenoxidhydrate eine Anlagerung organischer Substanz, Aggregation der Detritus-Teilchen und Oberflächenvergrößerung bewirken, und dadurch für Mikroorganismen bessere Ernährungsbedingungen schaffen. In ruhigen Sommermonaten können solche Partikeln mit angereicherter Nahrung absinken und Bodensatzfresser begünstigen.

Die Altersstrukturen der Populationen unterscheiden sich wesentlich durch das Fehlen großer Tiere an der Station Tellinagrund und die schwache Besetzung der Jahrgangsklassen ca. 2 - 3 Jahre alter Tiere an der Feinsand-Station Zentrum. Die Dynamik dagegen ist an beiden Stationen sehr ähnlich, mit dem Unterschied, daß Tiere bis zu einem Lebensalter von etwa 1 - 1,5 Jahren an der küstennahen Station Tellinagrund, ältere Tiere hingegen an der küstenfernen Feinsand-Station Zentrum besser wachsen.

Das Alter von 1 - 1,5 Jahren, bei dem dieser Wechsel auftritt, stimmt gut überein mit dem Alter, für das ein Wechsel in der Ernährungsweise angenommen wurde (siehe 11.1.). Eine bevorzugte oder alleinige Ernährung der kleinen Tiere als Suspensionsfresser zusammen mit dem vermutlich besseren Nahrungsangebot für Suspensionsfresser (bedingt durch ein höheres Nährstoffangebot und eine gute Wasserdurchmischung) an der küstennahen Station Tellinagrund würde das bessere Wachstum junger Tiere erklären. Ältere Tiere hingegen, die sich wahlweise als Suspensions- oder Bodensatzfresser ernähren, sind an der Feinsand-Station Zentrum begünstigt, weil dort die Ernährungsbedingungen für Bodensatzfresser eventuell auch durch die Eisenoxidhydratpartikeln günstiger sind.

T. fabula wurde an der küstenfernen Feinsand-Station Zentrum etwa ein Jahr älter, 2 - 4 mm länger und ungefähr doppelt so schwer wie an der küstennahen Station Tellinagrund. Da die fehlenden älteren Tiere aus Brutschüben von 1972 - 73 stammen müßten und in diesen Jahren schwere Herbst- und Winterstürme in der Deutschen Bucht herrschten (Rachor & Gerlach, 1978), ist eine Vernichtung der Brut bzw. Jungtiere durch Bodenerosion nicht auszuschließen. Mehrere Tatsachen sprechen allerdings dagegen, daß die älteren Tiere an der Station Tellinagrund nur in der Untersuchungszeit fehlten. So konnte 1976 trotz außerordentlich schwerer Winterstürme keine auffällige Reduktion der Brut von 1975 festgestellt werden, und vorläufige Auswertungen von Proben aus dem Jahre 1978 erbrachten ebenfalls keine großen Tiere (über 18 mm Schalenlänge) an der Station Tellinagrund. Interessant erscheint, daß Warwick et al. (1978) an der englischen Westküste in einer ebenfalls küstennahen Population von T. fabula auch keine Individuen mit einer Schalenlänge von mehr als 18 mm fanden.

Das schnelle Wachstum kleiner Tiere könnte der Grund für das Fehlen großer Tiere sein. Der durch schnelles Wachstum bedingte höhere Stoffwechsel könnte zu einem schnelleren Altern und zu einer Schwächung der Widerstandskraft führen, so daß die Tiere

früher und bei geringerer Schalenlänge sterben. Im Gegensatz dazu würden die zunächst langsamer wachsenden Tiere der küstenfernen Population an der Feinsand-Station Zentrum den verschiedenen Belastungen (Ablaichen, Bodenerosion etc.) besser widerstehen können, größer werden, und später sterben. Das schnell wachsende Tiere früher sterben, konnte Gilbert (1973) bei einem Vergleich mehrerer Macoma-balthica-Populationen zeigen. Im Gegensatz zu T. fabula wurden die schnellwüchsigen M. balthica auch größer als die langsamwüchsigen. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, worauf die bei T. fabula festgestellten Alters- und Größenunterschiede in den untersuchten Populationen zurückzuführen sind.

Eine verhältnismäßig kleine Zahl 5 - 15 mm großer Tiere, die insbesondere der Jahrgangsklasse 2 - 3 jähriger Tiere angehören, wurde an der Feinsand-Station Zentrum festgestellt. Größenverteilungen aus früheren Untersuchungen zeigen, daß es sich dabei anscheinend um ein wiederkehrendes Phänomen an dieser Station handelt (Rachor & Salzwedel, 1976; vergleichbar sind nur die Proben vom Mai 1970, Juni 1971, Oktober 1974 und März 1975, weil nur an diesen Daten die Bodengreifer tief genug eingedrungen waren).

Als Ursache kann nicht gänzlich ausgeschlossen werden, daß das Wachstum mittelgroßer Tiere unterschätzt wurde, indem bei der Einteilung der Größenverteilungen in Jahrgangsklassen eine relativ gleichförmige Abnahme der Wachstumsleistung mit zunehmendem Alter angenommen wurde. So wuchs im Versuch ein extrem schnellwüchsiges Tier in einem Jahr von 2,5 auf 12,5 mm heran. Ein ähnlich schnelles Wachstum bei den Freilandtieren würde bedeuten, daß die Größe von 5 bis 15 mm gewissermaßen schnell "durchlaufen" wird.

Ebenso sind aber auch zwei unterschiedliche Mortalitätsursachen für Tiere unter 5 und über 15 mm denkbar. So könnten z. B. die kleinen Tiere besonders stark Feinden und der Bodenerosion ausgesetzt sein, die großen hauptsächlich aus Altergründen sterben. Die mittleren, 5 - 15 mm großen Tiere würden dann den dominierenden Mortalitätsfaktoren kleiner Tiere nicht mehr, und der Altersschwäche noch nicht in dem Maße unterliegen.

Bei diesen 5 - 15 mm großen Tieren konnte wegen der gleichbleibend niedrigen Abundanz keine Mortalität bestimmt werden. Bis auf diese Ausnahme war die Mortalität in beiden Populationen mit einer Abnahme der Abundanz von 82 - 96 % pro Lebensjahr vergleichbar groß. Angaben für andere Muschelarten des Sublitorals sind vergleichsweise niedriger: 25 - 40 % bei Venus striatula (Ansell, 1961) und ca. 60 % bei Nucula nitidosa (Rachor, 1976). Auch für die verwandte Art Tellina tenuis wurde eine relativ niedrige Mortalitätsrate von 20 - 47 % ermittelt (Trevallion, 1971). Diese geringen Raten dürften insbesondere auf einer ungenügenden Erfassung kleiner Tiere beruhen. Bei Mytilus edulis konnte Dare (1976), der auch die Mortalität in den ersten Lebensjahren berücksichtigte, eine ähnlich hohe Rate von 87 - 100 % ermitteln.

Neben der Bodenerosion mit ihren Störeffekten und direkten Schädigungen, insbesondere bei jungen Tieren, dürfte der Wegfraß oder die Schädigung (Abfraß der Siphonen) durch Fische und andere Räuber zu den wesentlichen Ursachen der Mortalität gehören. So wird T. fabula von Gadus morrhua, Melanogrammus aeglefinus und Pleuronectes platessa gefressen (Franz, 1910; Todd, 1914; Ziegelmeier, 1963). Nach Blegvad (1915) soll sie auch von verschiedenen Echinodermen gefressen werden. Verschiedentlich beobachtete Bohrlöcher an Schalen weisen sie als Nahrung für die Schnecke Lunatia intermedia aus.

Die Bedeutung von Parasiten für die Mortalität von T. fabula ist nicht bekannt. Bei den Gonadenuntersuchungen wurden gelegentlich encystierte Organismen (Trematoden ?) gefunden.

Im Gegensatz zu der bei Freilandtieren ermittelten Mortalitätsrate von 82 - 96 % wurde bei Versuchstieren eine Rate von ca. 41 % bestimmt. Die Differenz von etwa 50 % gibt einen Hinweis darauf, wie groß der durch Bodenerosion und Wegfraß bedingte Anteil an der gesamten Mortalität möglicherweise ist.

Bei der Anwendung der Mortalitätsraten ist zu beachten, daß diese die saisonalen Mortalitätsunterschiede nicht berücksichtigen. Dadurch wird insbesondere bei den 0 - 1 jährigen Tieren die Mortalität erheblich unterschätzt, was an einem Beispiel für die Population der Feinsand-Station Zentrum deutlich wird. Der tatsächlich beobachtete Rückgang der Anzahl von Tieren unter 1 mm Schalenlänge betrug in 35 Tagen (12.7. - 16.8.1976) 1166 Individuen pro m², entsprechend einer Abnahme um 80%. Die aus der Mortalitätskurve errechnete Abnahme für dieselbe Zeitspanne bei derselben Ausgangszahl von 1466 Individuen pro m² hingegen beträgt nur ca. 27 % oder 392 Individuen pro m².

11.5. Abundanz und Biomasse

Um die in der vorliegenden Arbeit ermittelten Abundanz- und Biomassewerte der Tellina-fabula-Populationen mit den Angaben aus früheren Arbeiten vergleichen zu können, müssen die unterschiedlichen Methoden der Probennahme berücksichtigt werden.

Die Abundanz wird insbesondere durch den Gebrauch von Sieben mit zu großer Mäschenweite unterschätzt, weil die zeitweise sehr zahlreichen kleinen Tiere hindurchgespült werden. Da diese aber wenig wiegen, wird die Biomasse durch diesen Fehler nur geringfügig unterschätzt. Ein Fehler entsteht auch durch den Gebrauch von Backengreifern, welche in sandigen Böden nur relativ flach eindringen. Bedingt wird dieser Fehler dadurch, daß die Eingrabetiefe von T. fabula im Sediment um so größer ist, je größer die Individuen sind, eine Abhängigkeit, die auch für andere Muschelarten bekannt ist, und die bei eulitoralen Arten wie z. B. Macoma balthica sogar mit der Jahreszeit variieren kann (Reading & McGrorty, 1978). Große T. fabula werden deshalb nur in Kastengreifern nach Reineck (1/60 m² und größer) quantitativ erfaßt, und Angaben zu Abundanz und Biomasse in der vorliegenden Arbeit, die allein auf Backengreifer-Proben beruhen, sind daher entsprechend korrigiert worden. Wegen der

ohnehin geringen Zahl großer Tiere ist die Unterschätzung der Abundanz beim Gebrauch von Backengreifern relativ gering. So wurden meistens mehr als 90 %, mindestens 75 % der vorkommenden Individuen in Backengreifern gefunden. Da die Biomasse jedoch weitgehend von großen Individuen bestimmt wird, betrug diese in Backengreifer-Proben im Mittel nur 15 %, manchmal sogar nur 1 % derjenigen in vergleichbaren Kastengreifer-Proben.

Die von Rächor und Salzwedel (1976) an der Feinsand-Station Zentrum in den Jahren 1969 - 1975 ermittelten Abundanzen wurden überwiegend aus Proben errechnet, die mit Backengreifern genommen und über 1-mm-Siebe gesiebt worden waren. Für einen Vergleich mit den Daten der vorliegenden Untersuchung wurden deshalb Tiere über 10 mm und unter 1,7 mm von 1975 - 76 in den Kastengreiferproben nicht mitgezählt, weil die großen von Backengreifern nicht erfaßt, und die kleinen durch 1-mm-Siebe hindurchgespült werden.

Die so etwa vergleichbar gemachten Abundanzwerte zeigen für 1975 - 76 die Stabilisierung eines 1974 - 75 erfolgten Anstieges der Abundanz bei etwa 100 - 200 Individuen pro m² (Abb. 29). Ob dieser Anstieg, der auch für die Gesamtabundanz aller Muschelarten ermittelt wurde (Rächor & Salzwedel, 1976), allein auf methodischen Ursachen beruht (1974 - 75 wurden erstmalig tief greifende Reineck-Kastengreifer eingesetzt) oder auch durch veränderte Umweltfaktoren bedingt wird (normale Erholung nach der Sturmperiode 1973 - 74, besseres Nahrungsangebot durch erhöhte Phytoplanktonkonzentration 1974, siehe Rächor und Gerlach, 1978), kann nicht entschieden werden.

Angaben über die Biomasse von T. fabula aus dem Areal der Station Tellinagrund werden u.a. von Stripp (1969) gemacht, der bei seinen Erhebungen in den Monaten Mai, Juli, Oktober und November 1966 nur Backengreifer des van-Veen-Typs einsetzte. Aus den von ihm angegebenen Werten für die südliche Randzone der von ihm als Abra-alba-Gemeinschaft bezeichneten Biocoenose läßt sich für T. fabula eine mittlere Biomasse von 3,3 g

(Weichkörperfeuchtgewicht) pro m^2 errechnen. Das entspricht einer Biomasse von 0,37 g aschefreiem Weichkörperrockengewicht pro m^2 (bei 85 % Wasseranteil am Feuchtgewicht und 25 % Ascheanteil am Trockengewicht des Weichkörpers; vergl. hierzu die Abschnitte 10.2. und 10.3.). Das Jahresmittel der Biomasse für die Tellina-fabula-Population an der Station Tellinagrund für 1975 - 76 war dagegen mit ca. 1,62 g aschefreien Weichkörperrockengewicht pro m^2 etwa 4,5-mal höher. Ohne die Individuen über 10 mm Schalenlänge, die von Backengreifern meistens nicht erfaßt werden, beträgt die Biomasse an der Station Tellinagrund allerdings nur etwa 0,36 g pro m^2 , also fast genau so viel, wie Stripp 1966 in dem Gebiet ermittelte. Die Differenz von etwa 1,3 g pro m^2 zwischen der 1966 und 1975 - 76 ermittelten Biomasse beruht also sehr wahrscheinlich nur auf dem methodischen Fehler durch Stripp's Gebrauch von Backengreifern.

Die etwa 4,5-fache Unterschätzung der Biomasse von T. fabula geht in alle Biomasse-Angaben von Stripp (1969) für Lebensgemeinschaften mit T. fabula ein, und ist vermutlich für alle sandigen Böden ähnlich groß. In der von Stripp untersuchten Venus-striatula-Gemeinschaft des Mittelsandgebietes nordöstlich von Helgoland z. B. betrug die mittlere Biomasse aller untersuchten Makrofaunaarten zusammen (außer Echinocardium cordatum) 1966 etwa 16 g Weichkörperfeuchtgewicht pro m^2 , und T. fabula hatte einen Anteil von 1,25 g oder ca. 8 % (Stripp, 1969, Tab. 20). Dieser Anteil erhöht sich durch Multiplikation mit 4,5 auf ca. 5,6 g pro m^2 , und die gesamte Makrofauna-Biomasse der untersuchten Venus-striatula-Gemeinschaft auf mindestens 20,4 g pro m^2 . Dadurch verschiebt sich das von Stripp errechnete Verhältnis der Biomassen von 1 : 2 : 3 für die Venus-striatula- zu Echinocardium-cordatum-Amphiura-filiformis- zu Abra-alba-Gemeinschaft durch die für T. fabula korrigierte Biomasse zugunsten der Venus-striatula-Gemeinschaft auf etwa 1 : 1,5 : 2.

Das gilt natürlich nur unter der Annahme, daß die Biomasse der Lebensgemeinschaften schluffiger und schlickiger Böden nicht ebenfalls unterschätzt wurde. Eine solche Unterschätzung ist allerdings unwahrscheinlich, weil der Backengreifer in weiche Böden tiefer eindringt. Ob allerdings auf sandigen Böden die Biomasse anderer Makrofaunaarten durch den Gebrauch von zu flach eindringenden Bodengreifern ähnlich wie bei T. fabula unterschätzt wurde, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Zur Ökologie von Tellina fabula Gmelin (Bivalvia)
in der Deutschen Bucht

Teil III: Energiebilanz für zwei Populationen.

12. Einleitung

Das Ziel dieses dritten Teils der vorliegenden Arbeit ist es, die Energiebilanz für eine Tellina-fabula-Population in der Deutschen Bucht zu erstellen, um die Bedeutung dieser häufigen und gewichtsdominanten Muschel der Venus-striatula-Gemeinschaft für den Stoffumsatz am Meeresboden abschätzen zu können. Die Produktivität der Tellinacea wurde bisher insbesondere an Arten des Eulitorals untersucht (Literaturübersicht siehe Teil II, 6.) Erst in jüngster Zeit wurden auch Untersuchungen über Tellina fabula vor der Westküste Großbritanniens durchgeführt (Warwick et al., 1978) deren Ergebnisse wegen der relativ hohen Wintertemperaturen in diesem Gebiet allerdings nur schwer auf die Deutsche Bucht übertragbar sind.

Genaue Angaben zur Produktivität des sublitoralen Makrozoobenthos der Deutschen Bucht liegen bisher nur für drei Arten vor, nämlich für die Muscheln Nucula nitidosa (Rachor, 1976) und Cultellus pellucidus (Rachor & Salzwedel, 1976) und den Amphipoden Ampelisca brevicornis (Klein et al., 1975).

Die im Teil II der vorliegenden Arbeit dargestellten Ergebnisse ermöglichten die Berechnung der Produktion und Elimination für eine küstenferne und eine küstennahe Tellina-fabula-Population der Deutschen Bucht, Sauerstoffverbrauchsmessungen im Labor erlaubten die Abschätzung der veratmeten Energie.

Um zu prüfen, wie stark die Ergebnisse durch die Methodik der Berechnung beeinflusst werden, wurden die Resultate einer arbeitsaufwendigen Berechnungsmethode mit denen einer weniger aufwendigen verglichen.

Mit Hilfe von Literaturangaben zum Assimilations-Koeffizienten wurde eine Abschätzung der Konsumtion vorgenommen, so daß schließlich die Energiebilanz einer Tellina-fabula-Population erstellt werden konnte. Diese wird im Zusammenhang mit den Nordseemodellen von Steele (1974) und Andersen & Ursin (1977) diskutiert.

13. Material und Methoden

13.1. Messung des Sauerstoffverbrauchs

Die Versuchstiere stammten von der Station Tellinagrund aus der inneren Deutschen Bucht (siehe Teil II, 8.1.). Das Sammeln, Aus-sortieren und Vermessen von Tellina fabula erfolgte nach den dort unter 8. beschriebenen Methoden. Bis zur Messung wurden die Tiere im Sediment vom Fundort bei der jeweiligen Versuchstemperatur ge-hältet. Das ständig belüftete Seewasser (32 ‰ S) wurde wöchent-lich erneuert. Als Futter wurden täglich Suspensionen der ein-zelligen Algen Dunaliella marina und Phaeodactylum tricornutum zugegeben.

Die Messungen des Sauerstoffverbrauchs wurden im niederländischen Institut für Meeresforschung (NIOZ, Texel) durchgeführt.

Während der achtstündigen Transportzeit befanden sich die Tiere in Aquarien in ihrem natürlichen Sediment unter belüftetem See-wasser. Die jeweilige Versuchstemperatur wurde auch während der Transporte eingehalten.

Der Sauerstoffverbrauch von Tellina fabula wurde in dem Durch-flußsystem von de Wilde nach der von ihm beschriebenen Methode (de Wilde, 1973) mit Elektroden des Clark-Typs (Radiometer) ge-messen. Ein Vorteil der Apparatur besteht darin, daß Langzeit-messungen ohne Störung der Tiere durch Rühren, Schütteln o. ä. durchgeführt werden können. Die kontinuierliche Messung an ein-zelnen Tieren ermöglicht außerdem, Änderungen des Sauerstoffver-brauchs zu erkennen, die wiederum Rückschlüsse auf Aktivitäten der Muschel zulassen.

Die Tiere wurden mindestens 12 Stunden vor Beginn der Messung in die mit Sediment gefüllten Versuchsgefäße eingesetzt. Damit sie während der meistens zweitägigen Meßdauer Nahrung zur Ver-fügung hatten, lag dem Sediment eine Schicht aus Watt-Diatomeen auf. Das Seewasser entstammte dem Seewasseraufbereitungssystem des Institutes. Es hatte einen Salzgehalt von 32 ‰ S und war frei von Schwebstoffen und Plankton.

Der Sauerstoffverbrauch wurde in Abhängigkeit vom Weichkörper-trockengewicht bei 6 und 12° C bestimmt (Tab. 11). Diese Temperaturen entsprechen ungefähr den mittleren Temperaturen vom Fundort der Tiere für die sechs kältesten Monate (Dezember - Mai, 5,2° C) und die sechs wärmsten Monate (Juni - November, 14,3° C).

Der Blanko-Verbrauch wurde an Versuchsgefäßen gemessen, die keine Tiere enthielten, ansonsten aber in gleicher Weise beschickt und behandelt wurden wie die Gefäße mit Tieren.

Um Störeffekte auszuschließen, wurden die ersten 2 - 3 Stunden nach Meßbeginn und die ersten 1 - 2 Stunden nach der täglichen Eichung nicht ausgewertet.

Nach der Messung wurden die Tiere zum Auskoten etwa 24 Stunden in klares, belüftetes Seewasser gesetzt, danach in kochendem Wasser getötet und der Weichkörper zur Trockengewichtsbestimmung entnommen (vergl. 8.4.3.). Zur Bestimmung des Ascheghaltes wurde der Weichkörper von 33 Tieren verschiedener Schalenlänge (5,3 - 16,2 mm) aus beiden Versuchsperioden 2 Stunden bei 550° C im Muffelofen verglüht.

Bei den Versuchstieren mit entleertem Darm ergab sich unabhängig von der Körpergröße und der Jahreszeit ein Ascheghalt von 5,4 %. Mit diesem Faktor wurde das Weichkörper-trockengewicht in asche-freies Weichkörper-trockengewicht umgerechnet.

13.2. Berechnung der Jahres-Produktion, -Respiration und -Elimination nach zwei Methoden

Die im Teil II der vorliegenden Arbeit dargestellten Ergebnisse der Labor- und Felduntersuchungen an zwei Tellina-fabula-Populationen aus der Deutschen Bucht ermöglichten die Berechnung der Produktion und der Elimination in Gewichts- und Energieäquivalenten.

Der relativ geringe Gehalt an organischer Substanz der Schalen blieb dabei unberücksichtigt.

Eine Abschätzung der Respiration der beiden untersuchten Populationen wurde mit Hilfe der unter 14.1. in diesem Teil der Arbeit aufgezeigten Sauerstoffverbrauchswerte für T. fabula vorgenommen.

Die Produktion setzt sich zusammen aus

- Wachstum - Aufbau von Körpersubstanz, im folgenden bezogen auf die Population als Soma-Produktion bezeichnet, um es vom individuellen Wachstum abzugrenzen und
- Fortpflanzung - Aufbau von Nachkommensubstanz, im folgenden Gameten-Produktion genannt.

Produktion und Respiration ergeben die Assimilation, zu der also nicht die Exkretion gerechnet wird (Crisp, 1971, im Gegensatz zu Schwerdtfeger, 1975).

Unter Elimination wird der Verlust an Biomasse bzw. Energie verstanden, der durch Tod, Feinde und Auswanderung entsteht.

Die Berechnungen wurden nach zwei Methoden in Anlehnung an Crisp (1971) durchgeführt. Die wesentlichen Unterschiede der beiden Methoden sind:

- a) Die Einteilung der Tiere nach Größenklassen bei Methode I und nach Jahrgangsklassen bei Methode II.
- b) Der Gebrauch der tatsächlich ermittelten Abundanzen ^{+) bei Methode I und der aus den Überlebenskurven berechneten (geglätteten) Abundanzen bei Methode II.}

Methode II ist weniger rechenaufwendig und bietet die Möglichkeit, die Elimination zu berechnen. Das geht mit Methode I nur unter bestimmten Voraussetzungen (Klein et al., 1975), weil die Änderungen der Größenklassenfrequenzen nicht den Abnahmen der Abundanzen entsprechen. Dafür bietet Methode I aufgrund des Gebrauchs ungeglätteter Abundanzen den Vorteil größerer "Datentreue".

^{+) Ausnahmen hiervon sind die Monate, in denen keine Kastengreiferproben vorlagen. In diesen Fällen mußten die Abundanzen entsprechend korrigiert werden (vergl. Teil II, 8.5.3.).}

13.2.1. Methode I (nach Größenklassen)

Die Tiere wurden nach ihrer Schalenlänge in Größenklassen mit einer Klassenbreite von 1 mm aufgeteilt ($x,0 - x,9$ mm).

Die Berechnung der Soma-Produktion und Respiration erfolgte zunächst für die etwa monatlichen Zeitintervalle, in denen die Proben genommen worden waren. Daraus wurden die Jahressummen ermittelt, und zwar für die Zeit vom 8.9.1975 - 9.9.1976 (367 Tage) für die Population der Station Tellinagrund und für die Zeit vom 3.10.1975 - 28.9.1976 (361 Tage) für die Population der Feinsand-Station Zentrum.

Aus den Untersuchungen zur Fortpflanzung (Gewichtsvergleich von Einzeltieren, Teil II, 10.4.) ergab sich eine durch das Abbläichen bedingte mittlere Gewichtsabnahme von 23 % des Ausgangsgewichtes, und zwar unabhängig davon, ob die Tiere im Sommer oder Frühjahr abbläichten.

Die Gonadenuntersuchungen zeigten, daß im Sommer alle geschlechtsreifen Tiere (über 10 mm Schalenlänge) und im Frühjahr ca. 14 % dieser Tiere abbläichten. Als Grundlage für die Berechnung der Gameten-Produktion wurden die mittleren Biomassen im Februar und Mai 1976 benutzt, weil in diesen Monaten die Gonaden jeweils den höchsten Füllungsgrad hatten.

Die für das Frühjahr errechnete Gameten-Produktion wurde im März, die für den Sommer errechnete im Juni 1976 zu der Soma-Produktion addiert, um die gesamte Produktion zu erhalten. In den übrigen Monaten wurde keine Gameten-Produktion angenommen.

Jahres-Soma-Produktion (P_g):

$$(21) P_g = \sum_{i=0}^n \sum_{t=0}^{365} \bar{f}_{\Delta t} \cdot \Delta af\bar{w}^*$$

Jahres-Gameten-Produktion (P_r):

$$(22) P_r = \sum_{i=10}^n 0,23 \left(\frac{1}{14} \bar{B}_{\text{Februar}} + \bar{B}_{\text{Mai}} \right)$$

Jahres-Respiration (R):

$$(23) R = \sum_{i=0}^n \sum_{t=0}^{365} \Delta t \cdot \bar{f}_{\Delta t} \frac{1}{2} \left(a \cdot af\bar{w}_t^{-b} + a \cdot af\bar{w}_{t+\Delta t}^{-b} \right)$$

n - Zahl der Größenklassen i

Δt - Zeitintervall zwischen den Probestermen t und $t + \Delta t$

$\bar{f}_{\Delta t}$ - mittlere Zahl der Tiere einer Größenklasse im Zeitintervall Δt

$\Delta af\bar{w}^*$ - hypothetische Änderung des mittleren aschefreien Weichkörper Trockengewichtes der Tiere aus der Größenklasse i im Zeitintervall Δt .

$\Delta af\bar{w}^*$ wurde ermittelt, indem zunächst aus den jeweiligen Längen-Wachstumskurven (Teil II, Abb. 25 der mittlere tägliche Längenzuwachs $\Delta \bar{l}$ eines Tieres der Größenklasse i bestimmt wurde (Tab. 17 des Anhangs). Multipliziert mit Δt und zur mittleren Länge \bar{l}_t der Tiere aus der Größenklasse i zur Zeit t addiert, ergibt sich daraus die hypothetische mittlere Länge $\bar{l}_{t+\Delta t}^*$ der Tiere zur Zeit $t + \Delta t$. Mit Hilfe der Längen-Gewichts-Relationen (Tab. 15 und 16 des Anhangs) konnte daraus $af\bar{w}_{t+\Delta t}^*$ und $af\bar{w}_t$ aus \bar{l}_t berechnet werden.

Es gilt dann:

$$\Delta af\bar{w}^* = af\bar{w}_{t+\Delta t}^* - af\bar{w}_t$$

\bar{B} - mittlere Biomasse

a, b - Konstanten, die den Sauerstoffverbrauch bestimmen (vergl. 14.1.)

$af\bar{w}$ - mittleres aschefreies Weichkörper Trockengewicht der Tiere einer Größenklasse bzw. einer Jahrgangsklasse.

Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurde auf Indices für Größen- bzw. Jahrgangsklassen verzichtet und in den Formeln die geringe Differenz zwischen 365 Tagen und 361 bzw. 367 Tagen vernachlässigt.

13.2.2. Methode II (nach Jahrgangsklassen)

Für die nach Jahrgangsklassen eingeteilten Tiere wurden die Abundanzen aus den jeweiligen Überlebenskurven (Teil II, Abb. 28) ermittelt und die Berechnung abgebrochen, wenn die Anzahl der Individuen kleiner 1 wurde.

Analog zu den Wachstumskurven wurde als mittlerer Metarmorphose-Termin der 1. Dezember festgelegt. Das Anfangsgewicht der ca. 0,4 mm langen Tiere von ca. 1 µg aschefreiem Weichkörpertrockengewicht wurde gleich Null gesetzt.

Die Berechnung von Jahres-Soma-Produktion, -Gameten-Produktion (für Tiere ab Jahrgangsklasse 2), -Respiration und -Elimination erfolgte analog zu Methode I.

Jahres-Soma-Produktion (P_g):

$$(24) P_g = \sum_{jk=0}^m \sum_{t=0}^{365} \bar{N}_{\Delta t} \Delta af\bar{w}$$

Jahres-Gameten-Produktion (P_r):

$$(25) P_r = \sum_{jk=2}^m 0,23 \left(\frac{1}{14} \bar{B}_{\text{Februar}} + \bar{B}_{\text{Mai}} \right)$$

Jahres-Respiration (R):

$$(26) R = \sum_{jk=0}^m \sum_{t=0}^{365} \Delta t \bar{N}_{\Delta t} \frac{1}{2} (a \cdot af\bar{w}_t^{-b} + a \cdot af\bar{w}_{t+\Delta t}^{-b})$$

Jahres-Elimination (E):

$$(27) E = \sum_{jk=0}^m \sum_{t=0}^{365} \Delta N af\bar{w}_{\Delta t}$$

- m - Zahl der Jahrgangsklassen jk
- Δt - Zeitintervall zwischen den Probestermi-
nen t und $t + \Delta t$
- $\bar{N}_{\Delta t}$ - mittlere Zahl der Tiere einer Jahrgangsklasse im Zeitinter-
vall Δt
- $\Delta af\bar{w}$ - Änderung des mittleren aschefreien Weichkörper-trockengewichts
der Tiere einer Jahrgangsklasse jk im Zeitintervall Δt
- \bar{B} - mittlere Biomasse
- a, b - Konstanten, die den Sauerstoffverbrauch bestimmen (vergl.
14.1.)
- $af\bar{w}$ - mittleres aschefreies Weichkörper-trockengewicht der Tiere
einer Größenklasse bzw. einer Jahrgangsklasse
- $\Delta \bar{N}$ - Abnahme der mittleren Abundanz einer Jahrgangsklasse jk im
Zeitintervall Δt
- $af\bar{w}_{\Delta t}$ - mittleres aschefreies Weichkörper-trockengewicht der Tiere
einer Jahrgangsklasse jk im Zeitintervall Δt

14. Ergebnisse

14.1. Sauerstoffverbrauch in Abhängigkeit von der Körpergröße bei 6° C im Winter und 12° C im Sommer

Die Versuchsdaten und Ergebnisse sind in Tab. 11 zusammengefaßt. Der Sauerstoffverbrauch in Abhängigkeit vom aschefreien Weichkörperrockengewicht ist in Abb. 30 wiedergegeben.

Der Sauerstoffverbrauch eines Tieres nahm mit steigendem aschefreien Weichkörperrockengewicht zu und läßt sich bei doppelt logarithmischer Auftragung durch Regressionsgeraden beschreiben (Abb. 30, Tab. 11).

Da der Sauerstoffverbrauch bei 6° C im Januar - Februar 1977 nicht signifikant von dem bei 12° C im August-September 1976 abwich, konnte eine gemeinsame Gerade errechnet werden:

$$(24) \quad V_{O_2} = 0,416 \text{ afw}^{0,815} \quad r = 0,951 \quad (\alpha \leq 1 \%)$$

mit: $V_{O_2} = \mu\text{l } O_2 \text{ pro Tier und Stunde}$

afw = aschefreies Weichkörperrockengewicht in mg

Bei den Sauerstoffverbrauchsmessungen an einzelnen Tieren konnten drei verschiedene 'Muster' (pattern) der Atmung unterschieden werden (Abb. 31). Vorherrschend war (1) die rhythmische Respiration mit etwa 15-minütigen Zyklen, die durch den Ausstoß sauerstoffarmen Wassers bestimmt wurden. Häufig war auch (2) ein gleichmäßig geringer Verbrauch ('Ruhe') zu messen. Relativ selten konnte (3) ein unregelmäßiger Verbrauch festgestellt werden. (Grabbewegungen?)

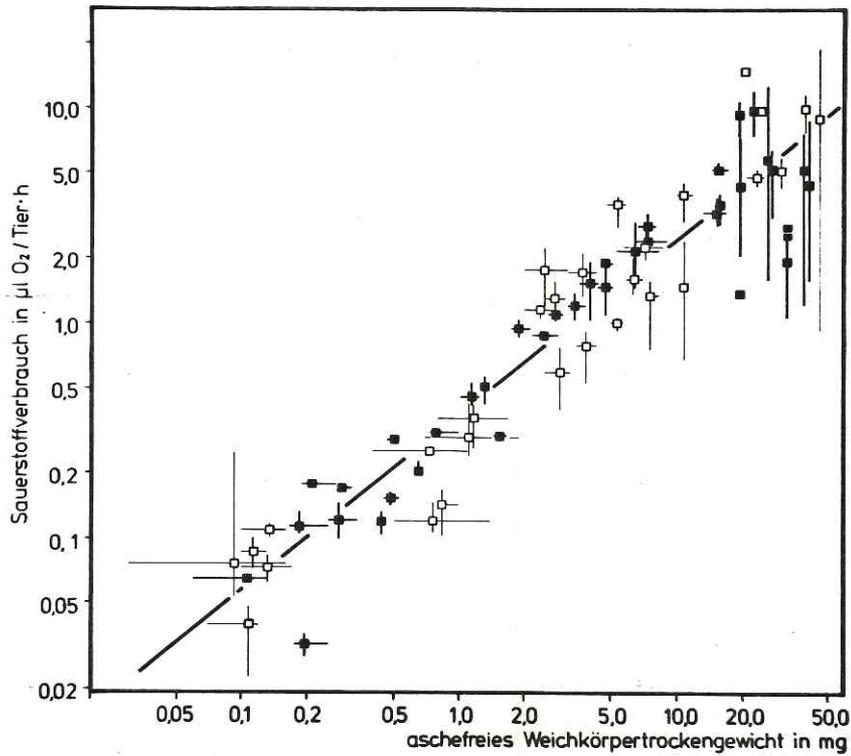


Abb. 30: Sauerstoffverbrauch (V_{O_2} in $\mu\text{l O}_2/\text{Tier} \cdot \text{h}$) von Tellina fabula in Abhängigkeit vom aschefreien Weichkörpertrockengewicht (afw in mg) bei 6°C im Januar - Februar 1977 (■) und 12°C im August - September 1976 (□). Die Striche geben die jeweiligen Schwankungsbreiten des mittleren Sauerstoffverbrauchs bzw. des mittleren Weichkörpertrockengewichtes an.

Die gemeinsame Regressionsgerade lautet:

$$V_{O_2} = 0,416 \text{ afw}^{0,815} \quad (r = 0,951; \alpha \leq 1 \%)$$

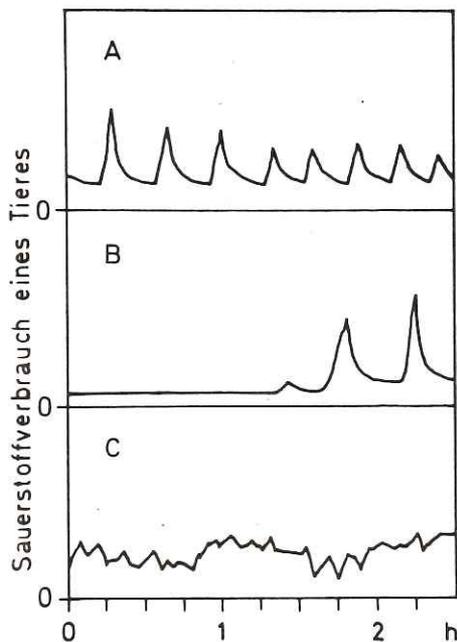


Abb. 31: Atmungsmuster bei Tellina fabula.
 A: rhythmische Atmung.
 B: Ruhe mit anschließender rhythmischer Atmung.
 C: unregelmäßige Atmung.

Tab. 11: T. fabula. Sauerstoffverbrauch. Versuchsdaten und Ergebnisse.

Datum 16.1. - 20.2.1977 5.8. - 7.9.1976

Versuchstemperatur 6° C 12° C

Versuchstiere

	16.12.1976	21.7.1976
gesammelt am	487	618
Anzahl insgesamt	1 - 64	1 - 200
Anzahl pro Messung	2,5 - 16,5	2,6 - 17,1
Schalenlänge (l, in mm)	0,06 - 39,2	0,03 - 45,8
Weichkörperrockengewicht (w, in mg)	3,272	3,209
Längen-Gewichts-Relation	w = 0,00351 l	w = 0,00395 l
	r = 0,995 ($\alpha \leq 1$ %)	r = 0,996 ($\alpha \leq 1$ %)
Aschegehalt (in % von w)	5,4 ($\pm 0,6$)	5,4 ($\pm 0,6$)

Anzahl der Messungen an verschiedenen großen Versuchstieren

39 29

Zahl der pro Messung ausgewerteten

Meßperioden	2 - 10	2 - 12
Meßstunden (Mittel)	16 - 63 (42)	19 - 129 (59)
Gesamtzahl der ausgewerteten Meßstunden	1627	1722

Sauerstoffverbrauch (V_{O2} in µl O₂ pro Stunde)

Blanko (Mittel von 62 h bei 6° C und von 123 h bei 12° C)

0,61187 0,75776

eines Tieres in Abhängigkeit vom aschefreien Weichkörperrockengewicht (afw, in mg)

V_{O2} = 0,416 afw^{0,781}

V_{O2} = 0,419 afw^{0,864}

r = 0,949 ($\alpha \leq 1$ %)

r = 0,957 ($\alpha \leq 1$ %)

14.2. Produktivität von zwei Tellina-fabula-Populationen in der Deutschen Bucht, berechnet nach zwei Methoden

14.2.1. Methodenvergleich und Biomasse-Abnahme

Durch den Gebrauch der Überlebenskurven für die Berechnung der Abundanz bei Methode II wird die saisonale Änderung der Mortalität nicht berücksichtigt. Dieser Fehler wirkt sich insbesondere bei kleinen Tieren aus und führt zu den gegenüber Methode I etwa dreifach höheren Jahresmittelwerten der Abundanzen (vergl. Teil II, 11.8.). Da die nach Methode II berechneten mittleren Biomassen nur wenig kleiner sind als nach Methode I (2 - 3 %), und daher kaum ausgleichend wirken, bedingen die überhöhten Abundanzen eine um etwa 26 % höhere Jahres-Produktion (P) nach Methode II gegenüber Methode I.

Die Unterschiede in der Jahres-Respiration (R), die sich durch die verschiedenen Methoden ergeben, sind gering (ca. $\pm 5\%$), ähnlich bei der Assimilation ($A=P+R$), bei der im Mittel für beide Populationen die Differenz für die verschiedenen Methoden ca. 10 % betrug. Auch diese Unterschiede werden insbesondere durch die unterschiedlichen Biomassen und Anzahlen kleiner Tiere bedingt.

Im Vergleich der Populationen untereinander sowie bei den saison- und altersabhängigen Darstellungen ergaben die beiden Methoden keine prinzipiell verschiedenen Ergebnisse. Deshalb wurden bei der folgenden Darstellung der Ergebnisse im Text auch nur die nach Methode I berechneten Daten berücksichtigt. In den Abbildungen und Tabellen werden auch die nach Methode II berechneten Ergebnisse dargestellt.

Die Jahres-Elimination (E) konnte nur nach Methode II berechnet werden (vergl. 13.2.). Aufgrund des Gebrauchs berechneter, und deshalb streng kontinuierlich abnehmender Abundanzen muß sie der jährlichen Soma-Produktion (P_g) entsprechen, und die geringen Abweichungen erklären sich durch die Berechnung der Produktion mit ganzen Zahlen für die Abundanz (Tab. 12).

Tab. 12: Daten zur Produktivität von zwei Tellina-fabula-Populationen in der Deutschen Bucht 1975/76, berechnet nach Größenklassen (Methode I) und nach Jahrgangsklassen (Methode II).

Alle Angaben beziehen sich auf ein Jahr und einen m^2 .
Die Werte in Klammern gelten nur für Tiere unter 18 mm Schalenlänge bzw. der Jahrgangsklasse 0,1 und 2.

afw - aschefreies Weichkörperrockengewicht

w - Weichkörperrockengewicht

wf - Weichkörperfeuchtgewicht

		Methode I		Methode II	
		Station Tellina- grund	Feinsand- Station Zentrum	Station Tellina- grund	Feinsand- Station Zentrum
\bar{N}	Abundanz (Individuen)	987	980 (922)	3278	2682 (2632)
\bar{B}	Biomasse (kJ)	39,2	83,4 (35,2)	38,5	78,5 (35,8)
	(mg afw)	1618	3430	1578	3230
	(mg w)	1877	3847		
	(mg wf)	12685	26529		
P_g	Soma-Produktion (kJ)	63,2	51,1 (45,2)	78,2	68,6 (43,7)
	(mg afw)	2565	2109	3214	2844
	(mg w)	3084	2282		
	(mg wf)	20839	15738		
P_r	Gameten-Produktion (kJ)	4,8	25,9 (7,7)	6,9	26,9 (9,7)
	(mg afw)	191	1029	275	1067
	(mg w)	216	1117		
	(mg wf)	1460	7706		
P	Produktion (kJ)	68,0	77,0 (52,9)	85,1	95,5 (53,4)
	($=P_g + P_r$) (mg afw)	2756	3138	3489	3912
	(mg w)	3300	3399		
	(mg wf)	22299	23444		
E	Elimination (kJ)			78,1	68,6
	(mg afw)			3224	2825
R	Respiration (kJ)	80,8	139,5 (63,9)	84,2	132,8 (66,9)
	(ml O_2)	4020	6944	4191	6611
A	Assimilation (kJ)	148,8	216,5 (116,8)	169,3	228,3 (120,3)
	($= P + R$)				
T_{Pg}	Turnover-Rate ($P_g:\bar{B}$)	1,6	0,6 (1,3)	2,0	0,9 (1,2)
T_P	Turnover-Rate ($P:\bar{B}$)	1,7	0,9 (1,5)	2,2	1,2 (1,5)
K_2	Netto-Wachstums- Nutzeffekt ($\frac{P}{A} \times 100$)	46	36 (45)	50	42 (44)

Aus demselben Grund ergab sich auch kein ausgeprägter Jahresgang, und altersbedingte Änderungen sind bereits durch die Überlebenskurven (Teil II, Abb. 28) hinreichend dokumentiert.

14.2.2. Vergleich der Populationen (Tab. 12, Abb. 32 und 34)

Die Population an der Station Tellinagrund produzierte jährlich mit ca. 2,8 g aschefreiem Weichkörpertrockengewicht pro m^2 etwa 10 % weniger als die der Feinsand-Station Zentrum mit ca. 3,1 g pro m^2 . Die Turnover-Rate ($T_p = P:\bar{B}$) hingegen war mit $T_p = 1,7$ gegenüber $T_p = 0,9$ an der Station Tellinagrund etwa doppelt so groß. Dabei machte die Gameten-Produktion (P_g) für die Population der Feinsand-Station Zentrum etwa ein Drittel der gesamten Produktion (P) aus, während sie für die Population der Station Tellinagrund weniger als 10 % der Produktion betrug.

Die Jahres-Respiration (R) der Population von der Feinsand-Station Zentrum war mit ca. 6,8 Litern Sauerstoff etwa ein Drittel größer als die der Population der Station Tellinagrund, die ca. 4,1 Liter Sauerstoff im Jahr verbrauchte. Die sich aus Respiration und Produktion ergebende jährlich assimilierte Energie war dementsprechend mit etwa 150 kJ pro m^2 für die Population der Station Tellinagrund ungefähr ein Drittel kleiner als an der Feinsand-Station Zentrum mit ca. 220 kJ pro m^2 .

Das Verhältnis von produzierter zu assimilierter Energie ($P \times 100 : A = K_2$) der Netto-Wachstums-Nutzeffekt (net growth efficiency; siehe z.B. Gulati, 1974) hingegen war mit ca. 46 % für die Population der Station Tellinagrund gegenüber ca. 36 % für die Population der Feinsand-Station Zentrum deutlich höher.

Aus der Abb. 32 geht hervor, daß die Tiere der Station Tellinagrund in den ersten zwei Lebensjahren ca. 79 % der gesamten Produktion erbrachten. Nach dem dritten Lebensjahr waren beinahe 100 % der Produktion erreicht. Im Gegensatz dazu hatten Tiere an der Feinsand-Station Zentrum nach zwei Lebensjahren erst 16 % und nach drei Jahren 69 % der Produktion erreicht. Die Soma-Produktion (P_g) nahm

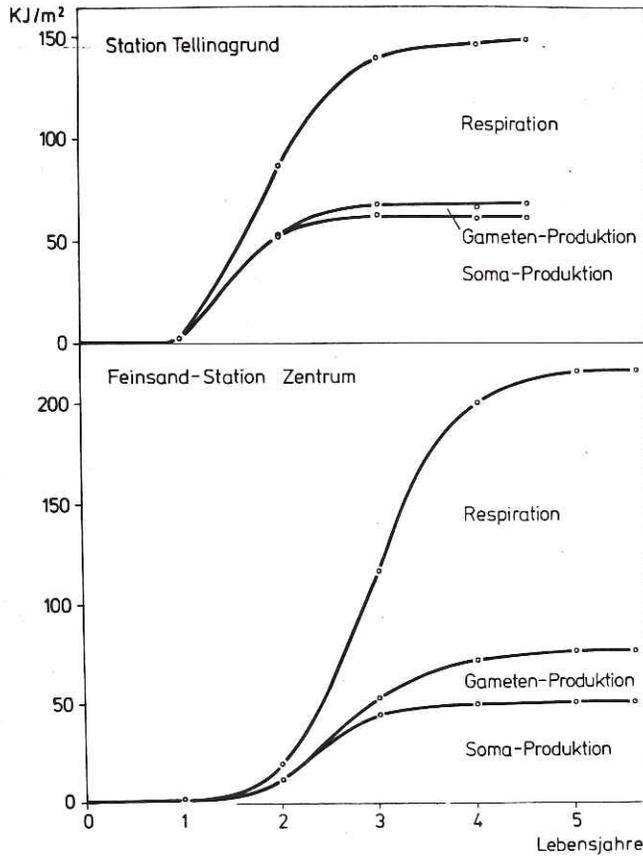
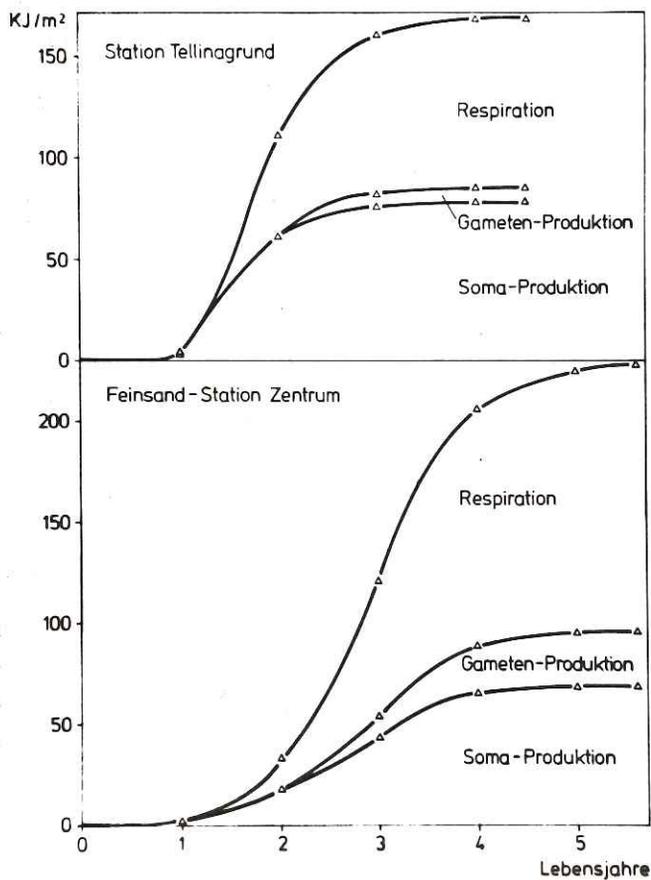


Abb. 32:

Abhängigkeit der jährlichen Produktion (= Soma- und Gameten-Produktion) und Respiration vom Lebensalter bei der Tellina-fabula-Population an der Station Tellinagrund und an der Feinsand-Station Zentrum.

I: Berechnet nach Größenklassen (Methode I).



II: Berechnet nach Jahrgangsklassen (Methode II).

danach nur noch wenig zu und die verbleibenden ca. 30 % wurden fast alleine durch die Gameten-Produktion (P_r) der alten Tiere bestritten.

Entsprechende Prozentzahlen ergibt ein Vergleich der assimilierten Energie.

Läßt man die Tiere über 18 mm Schalenlänge (der Jahrgangs-Klasse 3 und älter) von der Feinsand-Station Zentrum unberücksichtigt, weil Tiere dieser Größe in der küstennahen Population nicht vorkamen, dann erhält man die in Tab. 12 in Klammern dargestellten Werte. Daraus geht deutlich hervor, daß bei nur geringfügig veränderter Abundanz die mittleren Biomassen der Populationen nunmehr etwa gleich groß sind. Die Jahres-Produktion, Assimilation und die entsprechenden Turnover-Raten der Population von der Feinsand-Station Zentrum hingegen sind nun deutlich kleiner als die der Population von der Station Tellinagrund. Der Netto-Wachstums-Nutzeffekt ist dann bei beiden Populationen etwa gleich groß.

Die Turnover-Raten sind in Abb. 33 in Abhängigkeit vom Lebensalter dargestellt. Deutlich läßt sich ihre Abnahme mit zunehmenden Lebensalter erkennen.

14.2.3. Saisonale Änderungen (Abb. 34)

Die saisonalen Änderungen produzierter und assimilierter Energie waren für beide Populationen ähnlich. Dabei waren auch die produzierte und assimilierte Energie im Jahresgang prinzipiell ähnlich. Die höchste Produktionsleistung wurde im April - Mai erreicht. Pro Tag wurden in dieser Zeit von der Population der Feinsand-Station Zentrum ca. $1,94 \text{ kJ pro m}^2$ (= $83 \text{ mg aschefreies Weichkörperrockengewicht pro m}^2$) produziert und dabei ca. $2,36 \text{ kJ pro m}^2$ assimiliert. Die Population an der Station Tellinagrund assimilierte $0,78 \text{ kJ pro m}^2$ und produzierte $0,64 \text{ kJ pro m}^2$ ($26 \text{ mg aschefreies Weichkörperrockengewicht pro m}^2$). Weitere Maxima der Produktion und Assimilation lagen im Juli - August und Januar - Februar.

Negative Produktionswerte traten bei beiden Populationen im Oktober bis Dezember und an der küstenfernen Population auch im März und Juni - Juli auf. In diesen Zeiten reichte die assimili-

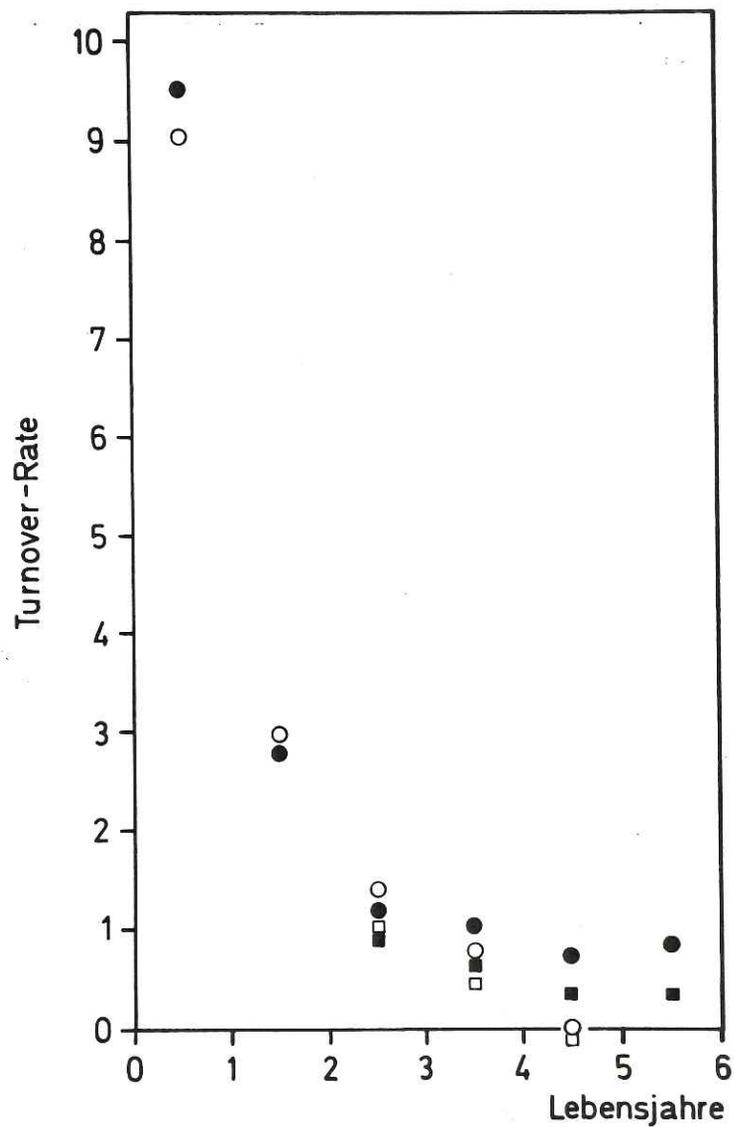


Abb. 33: Abhängigkeit der Turnover-Rate vom Lebensalter bei Tellina fabula an der Station Tellinagrund (offene Symbole) und an der Feinsand-Station Zentrum (geschlossene Symbole).

Kreise: Turnover-Rate = $\frac{\text{gesamte Produktion}}{\text{mittlere Biomasse}}$ $T_p = (P_g + P_r)$

Quadrate: Turnover-Rate = $\frac{\text{Soma-Produktion}}{\text{mittlere Biomasse}}$ $T_{P_g} = P_g : B$

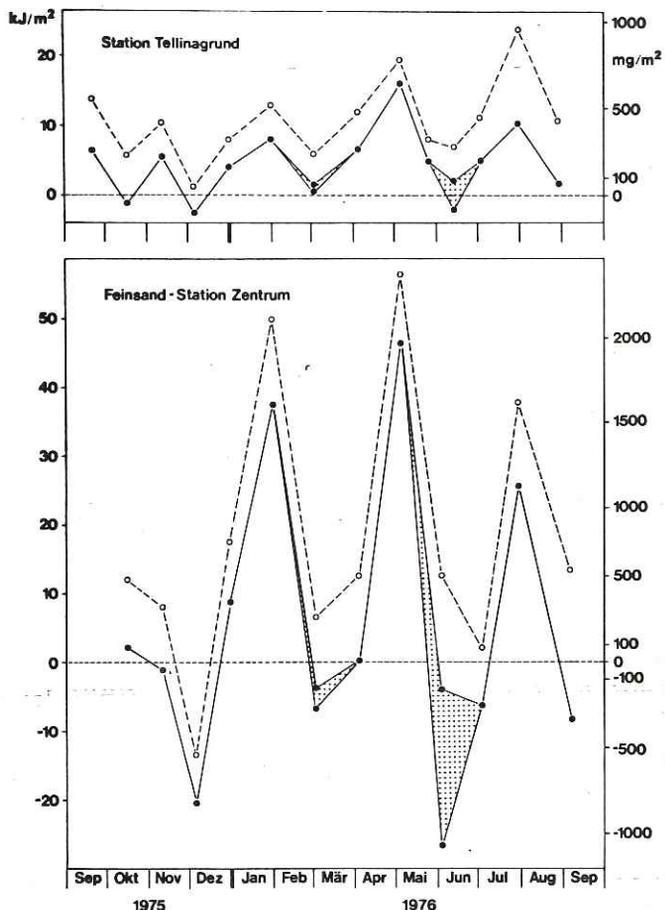
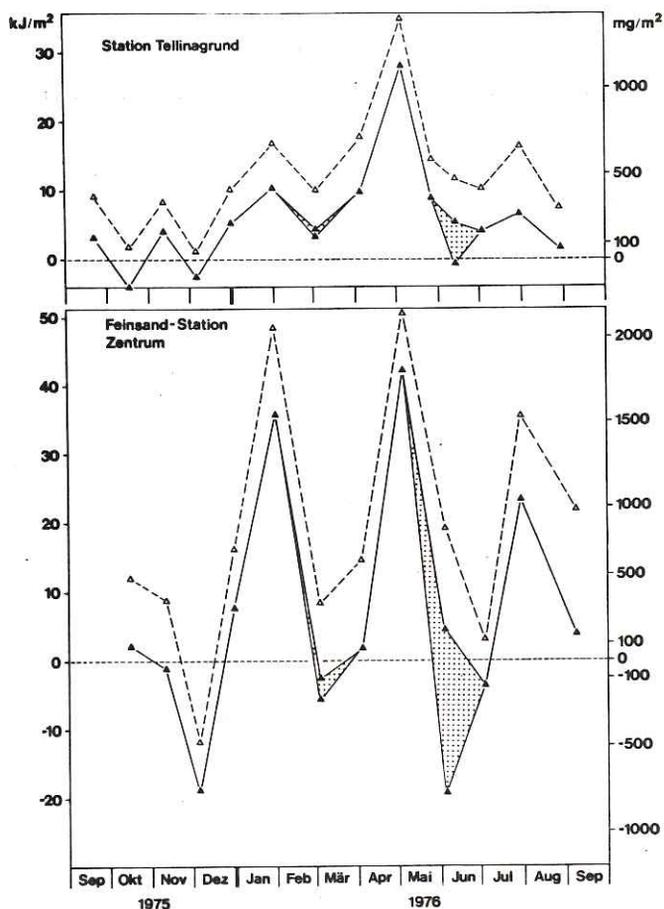


Abb. 34:
 Jahreszeitliche Änderung der
 Produktion (durchgezogene
 Linien; Raster: anteilige Ga-
 meten-Produktion) und der
 Assimilation (gestrichelte
 Linien) für die Tellina-
fabula-Population an der
 Station Tellinagrund und an
 der Feinsand-Station Zentrum.
 I: Berechnet nach Größen-
 klassen (Methode I).



II: Berechnet nach Jahrgangs-
 klassen (Methode II).

lierte Energie nicht aus, um zusätzlich zur Atmung Körpersubstanz und / oder Gameten zu produzieren bzw. den durch Gametenabgabe bedingten Substanzverlust wieder auszugleichen. Bei der Population der Feinsand-Station Zentrum wurde im November - Dezember sogar mehr Energie veratmet als assimiliert werden konnte, so daß die Energiebilanz eine Dissimilation von 13,4 kJ pro m² (24.11. - 16.12.1975) bzw. von 0,61 kJ pro m² und Tag ergab.

Insgesamt werden die saisonalen Änderungen der Produktion von den saisonalen Änderungen des Gewichts-Wachstums dominiert (vergl. Teil II, Abb. 26).

In Tab. 13 sind die prozentualen Anteile der Produktion vierteljährlich, also etwa den Jahreszeiten entsprechend, zusammengefaßt. Daraus geht hervor, daß im Winter und Frühjahr 64 - 102 % der Jahres-Netto-Produktion erstellt wurden. Die in den übrigen sechs Monaten produzierte Biomasse betrug an der Station Tellinagrund nur etwa ein Drittel der Jahresproduktion. An der Feinsand-Station Zentrum wurde die im Sommer produzierte Biomasse im Herbst wieder veratmet.

Tab. 13: Tellina fabula, prozentuale Anteile der Produktion in den Jahreszeiten an der Jahres-Netto-Produktion (nach den mit Methode I ermittelten Werten berechnet), sowie die jeweiligen mittleren und extremen Temperaturen.

	Herbst Okt.-Dez. 75	Winter Jan.-Mär.76	Frühjahr Apr.-Jun.76	Sommer Jul.-Sep.76
mittl. Temperatur (°C)	10	4	8	16
min-max (°C)	6-16	3-5	4-14	13-18
% Produktion an der Station Tellinagrund	6	21	43	30
% Produktion an der Feinsand-Station Zentrum	-19	50	52	17

15. Diskussion

15.1. Sauerstoffverbrauch

15.1.1. Methode

Der von einem Tier für den Katabolismus verbrauchte Teil der assimilierten Energie kann entweder direkt als Wärmeverlust gemessen werden (Kalorimetrie) oder indirekt über den Sauerstoffverbrauch. Wenn der Sauerstoffverbrauch gemessen wird, muß dieser mit Hilfe des sogenannten oxykalorischen Koeffizienten (besser wäre: oxyenergetischer Koeffizient) in Energieäquivalente umgerechnet werden. Dieser Faktor kann zeitlich beträchtlichen Schwankungen unterliegen, weil die Sauerstoffaufnahme und Wärmeabgabe mehr oder weniger unabhängig voneinander ablaufen (Pamatmat, 1978). Darüber hinaus ist er natürlich je nach Energiequelle (Zucker, Eiweiß, Fett) verschieden. Trotz dieser Vorbehalte ist der von Ivlev (1934) ermittelte Koeffizient mit 23,1 Joule (=4,8 Kalorien bei 0° C und 1013 mbar) pro ml Sauerstoff als hinreichend genau für Berechnungen von Energiebilanzen anzusehen (Crisp, 1971; Pamatmat, 1978), wenn der Sauerstoffverbrauch über längere Zeit gemessen wird, was auch aus anderen Gründen notwendig ist (siehe unten).

Der Sauerstoffverbrauch eines Tieres im Laborexperiment kann nur dann als ein hinlänglich verlässliches Maß für den tatsächlichen Katabolismus in freier Natur angesehen werden, wenn die Versuchsbedingungen die natürlichen physiologischen und ökologischen Einflußgrößen so gut wie möglich berücksichtigen. Unter anderem mußten daher bei der Messung Erschütterungen der Meßkammern vermieden werden, weil Tellina fabula darauf mit einer Änderung des Sauerstoffverbrauches reagiert. Da z. B. auch Tellina tenuis, Macoma balthica und Scrobicularia plana auf Erschütterungsreize reagieren, können die von Trevallion (1971), Kennedy & Mihursky (1972) und Hughes (1970) ermittelten Verbrauchswerte nicht ohne Bedenken für eine Energiebilanz bei diesen Tieren verwendet werden (vergl. de Wilde, 1973).

Langzeitmessungen erbringen einen kleineren Sauerstoffverbrauch als Kurzzeitmessungen (von Oertzen, 1975), was insbesondere durch die Störung der Tiere bei Versuchsbeginn bedingt sein dürfte, die sich bei Kurzzeitmessungen natürlich stärker auswirkt.

Die von de Wilde (1973) beschriebene Methode vermeidet jegliche Störung der Tiere durch Erschütterungen und ermöglicht darüber hinaus Langzeitmessungen. Die mit dieser Methode ermittelten Sauerstoffverbrauchswerte werden deshalb als eine gute Näherung für den in der freien Natur zu erwartenden Verbrauch angesehen. Dabei wird davon ausgegangen, daß extreme Verbrauchswerte, die durch "natürliche" Störungen am Standort der Tiere verursacht werden können (Flucht vor Feinden, Erosion etc.), sich letztlich kompensieren.

15.1.2. Rhythmik des Sauerstoffverbrauchs

Das Auftreten der beobachteten Verhaltensmuster bestätigt die Annahme, daß T. fabula während der Messung relativ ungestört war. Auffallend ist die Übereinstimmung der Zyklus-Zeiten von ca. 15 Minuten für die rhythmische Respiration mit den im Teil II unter 9.1.3. beschriebenen Aktivitäten der Nahrungsaufnahme (Zyklus von 10 - 20 Minuten) und der Pseudofaeces-Abgabe (etwa alle 10 Minuten).

Auch wenn bei den relativ wenigen Sauerstoffverbrauchsmessungen an einzelnen Tieren keine Synchronität dieser Ereignisse beobachtet werden konnte, wird angenommen, daß ein Zusammenhang zwischen den Zyklus-Zeiten besteht. Der Schwall des sauerstoffarmen Wasser (aus der Mantelhöhle) würde demnach mit der Pseudofaeces-Abgabe aus dem Einstromsiphon austreten. Dem Atemwasser, das über die Kiemen geleitet und aus dem (im Sediment endenden) Ausstromsiphon austritt, wird nur wenig Sauerstoff entnommen. Dieser Verbrauch entspricht dem Atmungsmuster Ruhe.

Die unregelmäßige Atmung, die von de Wilde (1973) bei Macoma balthica mit dem Freßvorgang korreliert werden konnte, ist bei T. fabula vermutlich Grabaktivitäten zuzuordnen.

15.1.3. Einfluß von Temperatur und Saison

Bei den akklimatisierten Tieren zeigte sich eine ideale Temperaturkompensation des Sauerstoffverbrauchs bei 6° C und 12° C (Precht-Typ 2, Precht, 1964). Ähnliche Befunde wurden bei marinen Invertebraten bereits häufiger gemacht (Zusammenfassung bei Newell und Bayne, 1973). Eine vergleichbare Unabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von der Temperatur ist für die bei ca. 2 - 8° C im Sublitoral lebende Muschel Chlamys islandica bekannt (Vahl, 1978). Ebenso wie z.B. bei Mytilus edulis (Widdows & Bayne, 1971) zeigte der Sauerstoffverbrauch von C. islandica allerdings einen - wenn auch weitgehend temperaturunabhängigen - Jahresgang, der von den genannten Autoren weitgehend den Fortpflanzungs- und Nahrungsbedingungen zugeschrieben wird. Beide Erklärungsmöglichkeiten reichen indessen für die bei Tellina fabula aufgezeigten Ergebnisse nicht hin. Als Nahrung wurden sowohl im Winter als auch im Sommer Watt-Diatomeen in gleicher Weise angeboten, und die Übereinstimmung der Sauerstoffverbrauchswerte konnte auch bei sehr kleinen, juvenilen Tieren (ca. 3 mm Schalenlänge) nachgewiesen werden. Möglicherweise würde hier ein Vergleich der chemischen Zusammensetzung der Körperbestandteile von T. fabula in Relation zum Sauerstoffverbrauch weitere Aufschlüsse liefern (vergl. z.B. Krüger, 1960).

Die Messungen des Sauerstoffverbrauchs von T. fabula hatten den Zweck, eine Abschätzung der Jahres-Respiration der untersuchten Populationen zu ermöglichen. Es war nicht beabsichtigt, physiologische Ursachen der Abhängigkeiten des Sauerstoffverbrauchs zu ermitteln. Deshalb sollen diese hier auch nicht diskutiert werden (siehe hierzu z.B. Wieser, 1973).

15.2. Produktivität

15.2.1. Methoden

Für die Berechnung der Produktion nach Größenklassen (Methode I) und Jahrgangsklassen (Methode II) bildeten, neben der Abundanz, die Wachstumskurven die Grundlage. Bei deren Berechnung wurden

die saisonalen Unterschiede des Schalenlängenwachstums nicht berücksichtigt. Der daraus resultierende Fehler für die Produktion ist relativ klein, weil die wesentlichen Gewichtsänderungen durch die unterschiedlichen Längen-Gewichts-Relationen zu den Proben-(=Berechnungs-)terminen bedingt wurden, und nicht durch die Längenunterschiede (vergl. Teil II, Abb. 26).

Die nach Methode I mit den tatsächlichen (nur für ungenügend tief eindringende Backengreifer korrigierten) Abundanzen berechneten Produktionswerte sind sicher Minimalwerte, weil unter anderem

- vom Greifer nicht erfaßte und beim Aussortieren eventuell übersehene Individuen von der Berechnung ausgeschlossen waren,
- durch die etwa monatlichen Zeitintervalle zwischen den Probenahmen kurzfristige Änderungen des Gewichtes und der Zahl der Tiere (insbesondere in den Sommermonaten) nicht erfaßt wurden,
- die Schalenbildung und Exkrete nicht berücksichtigt wurden,
- für Tiere unter 10 mm Schalenlänge (bzw. zwei Lebensjahren bei Methode II) eine Gameten-Produktion nicht berücksichtigt und ein eventuelles dreimaliges Abbläichen im Jahr geschlechtsreifer Tiere vernachlässigt wurde.

Die nach Methode II berechneten Produktionswerte sind etwa 26 % höher als die nach Methode I bestimmten. Diese Differenz beruht insbesondere auf dem Gebrauch geglätteter Abundanzen, was vor allem bei den Jungtieren zu einer Unterschätzung der Mortalitätsrate führte. Ansonsten bedingen die für Methode I aufgezeigten Gründe auch bei Methode II eine Unterschätzung der tatsächlichen Produktion. Es ist daher vielleicht möglich, daß die Fehler sich aufheben, und die nach Methode II berechnete Produktion nicht als zu hoch gegenüber der tatsächlichen anzusehen ist.

Klein et al. (1975) hielten sogar methodisch bedingte Unterschiede von mehr als 50 % in den von ihnen berechneten Produktionsangaben für vergleichsweise gering, und sahen den höchsten errechneten Wert immer noch als Minimalwert an.

Weil der Sauerstoffverbrauch der Tiere nur bei 6° C und 12° C ermittelt wurde und eventuelle Änderungen im Jahresgang und "natürliche" Störeffekte unberücksichtigt blieben, ist die berechnete

Respiration und damit die Assimilation als Näherungswert zu betrachten. Aus diesem Grund geben auch die Jahresgänge der Assimilation allein Änderungen der Produktivität und Biomasse wieder. Der Netto-Wachstums-Nutzeffekt (net growth efficiency $K_2 = P \times 100 / A$) kann bei hohen Temperaturen im Sommer und Herbst durch den dann eventuell höheren Sauerstoffverbrauch der Tiere überschätzt und im Winter und Frühjahr entsprechend unterschätzt worden sein.

15.2.2. Vergleich der Populationen; Turnover-Raten, Netto-Wachstums-Nutzeffekt

Alle Unterschiede in Produktion, Assimilation, Turnover-Rate und Netto-Wachstums-Nutzeffekt zwischen der küstennahen Population der Station Tellinagrund und der küstenfernen Population der Feinsand-Station Zentrum lassen sich auf zwei Ursachen zurückführen:

- das Fehlen alter Tiere mit einer Schalenlänge von mehr als 18 mm
- die höhere Produktivität junger Tiere

in der küstennahen Population der Station Tellinagrund.

Die höhere Produktion an der Station Tellinagrund läßt sich durch das bessere Wachstum der jungen Tiere an diesem Standort erklären. Die möglichen Gründe für dieses bessere Wachstum sowie für das Fehlen großer Tiere in dieser Population wurden bereits im Teil II dieser Arbeit diskutiert.

Die von Warwick et al. (1978) im Kanal von Bristol an einer ebenfalls küstennahen Population von Tellina fabula ermittelte jährliche Soma-Produktion von 0,3 g aschefreiem Weichkörpertrockengewicht pro m^2 ist etwa neunmal kleiner als die der vergleichbaren Population von der Station Tellinagrund. Auch die Turnover-Rate (ohne Gameten-Produktion) ist mit 0,9 nur etwa halb so hoch. Ein wesentlicher Grund hierfür ist sicherlich die niedrige Turnover-Rate der 0 - 1 jährigen Tiere, die sich aus den von Warwick et al. gemachten Angaben (Tab. 8) errechnen läßt (Abb. 35).

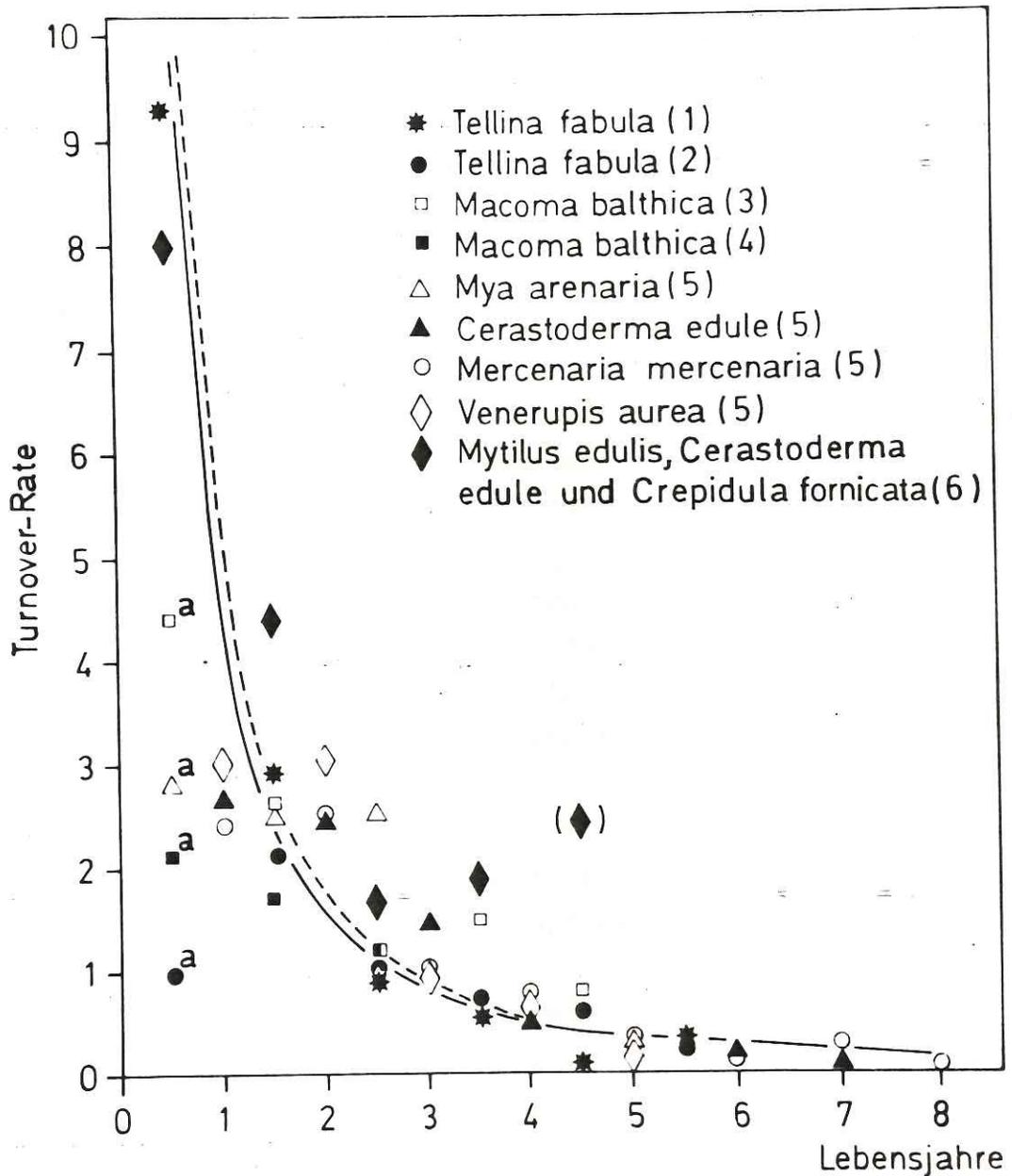


Abb. 35: Abhängigkeit der Turnover-Rate ($= T_{Pg} = \text{Jahres-Soma-Produktion } P_g : \text{mittlere Biomasse } \bar{B})^g$ vom Lebensalter (L) bei marinen Mollusken, insbesondere Muscheln. (1) Vorliegende Arbeit, Mittelwert für die Population an der Station Tellinagrund und an der Feinsand-Station Zentrum, (2) Warwick et al., 1978, nach Tab. 8, (3) Chambers & Milne, 1975, nach Tab. 6 und 8, (4) Burke & Mann (1974), (5) Hibbert, 1976, (6) Wolff et al., 1977.

--- : $T_{Pg} = 5,377 L^{-1,653}$ ($r = -0,849; \alpha \leq 1 \%$)
 (ausgenommen sind die Werte unter einem Lebensjahr)

— : $T_{Pg} = 4,642 L^{-1,576}$ ($r = -0,896; \alpha \leq 1 \%$)
 (ausgenommen sind die mit a und () bezeichneten Werte;

Erläuterung siehe Abschnitt 15.2.2.).

Der Vergleich der Turnover-Raten mehrerer Muschelarten zeigt, daß sich für Tiere der 1-Klasse und älter ein recht einheitliches Bild für die Abhängigkeit vom Lebensalter ergibt. Für Tiere der 0-Klasse hingegen streuen die Werte beträchtlich. Nur die in dieser Arbeit für T. fabula und die von Wolff et al. (1977) für Suspensionsfresser (zwei Muscheln, eine Schnecke) ermittelten Raten sind vergleichbar hoch. Berechnet man für doppelt logarithmisch aufgetragene Daten die Regressionsgerade, ohne die Werte für Tiere unter einem Lebensjahr zu berücksichtigen, ergibt sich bei linearer Darstellung die in Abb. 35 gestrichelt eingetragene Kurve. Sie weist deutlich darauf hin, daß die für Macoma balthica, Mya arenaria und Tellina fabula (Warwick et al.) bestimmten Turnover-Raten für Tiere der 0-Klasse zu klein sein können. Läßt man diese Angaben sowie den Wert in Klammern (weil er von den Autoren selbst angezweifelt wird) bei der Berechnung einer gemeinsamen Regressionsgeraden aus, ergibt sich die durchgezogene Kurve in Abb. 35.

Vergleichbare Turnover-Raten aus der Deutschen Bucht liegen für folgende drei Arten vor: 1,4 (bzw. 0,6 ohne Gameten-Produktion) bei der Muschel Nucula nitidosa (Rachor, 1976), ca. 1,5 für die Muschel Cultellus pellucidus (Schätzwert, Yield/Biomasse, Rachor und Salzwedel, 1976), und etwa 4 für den 1 - 2 Jahre alt werdenden Amphipoden Ampelisca brevicornis (Klein et al., 1975).

Im Vergleich mit anderen Muschelarten ist der für T. fabula bestimmte Netto-Wachstums-Nutzeffekt von etwa 44 % relativ hoch. So wurden für Tellina tenuis 14 - 29 % bestimmt (Trevallion, 1971), für Scrobicularia plana 21 - 24 % (Hughes, 1970) und für Nucula sulcata 9 % (Trevallion, 1965) ermittelt. Für die nur suspensionsfressende Mytilus edulis gibt Jørgensen (1952) 29 - 84 % für 0 - 1 Jahr alte Tiere und 11 - 29 % für 1 - 2 Jahre alte Tiere an.

15.2.3. Jahreszeitliche Änderung der Produktion ; Gameten-Produktion

Die saisonale Änderung der Produktion ist bei beiden Populationen prinzipiell gleich und kann daher gemeinsam diskutiert werden.

Die Produktion ist im Wesentlichen mit der Temperatur und dem Nahrungsangebot korreliert. Als Filtrierer ist T. fabula dabei einerseits von der Phytoplankton-Konzentration abhängig. Andererseits spielt für sie als Bodensatzfresser die Bakterienkeimzahl im Sediment eine wesentliche Rolle (Abb. 36).

In der Literatur konnte leider kein Jahresgang für die Konzentration kultivierbarer Bakterien oder gar der Gesamtzahl der Bakterien im Sediment für die Deutsche Bucht gefunden werden. Da es aber Hinweise gibt, daß auch in der Nordsee die Keimzahlen für Bakterien im Sediment im Winter ein Maximum erreichen (Boeyé et al., 1975) und Jahresgänge im Wasser ähnlich verlaufen (Gunkel, 1964), wurde angenommen, daß die für das äußere Weser-Ästuar (Tonne 10) dargestellten Werte nicht grundsätzlich verschieden sind.

Für die Bereitstellung des Datenmaterials danke ich den Herren Dr. Weyland und Dr. Rüger, Institut für Meeresforschung Bremerhaven.

Etwa die Hälfte der jährlich produzierten Biomasse wird im Frühjahr gebildet. Die Bakterienkonzentration im Sediment erreicht zu dieser Zeit ihren absoluten Höhepunkt im Jahr und gleichzeitig hat die Phytoplankton-Produktion ihr erstes Maximum (Abb. 36). Der Zusammenhang zwischen gutem Nahrungsangebot bei gleichzeitig optimalen Wachstums-Temperaturen (vergl. Teil II, 9.2.3.) und hoher Produktion ist offensichtlich.

Die sommerliche Produktion ist bemerkenswert niedrig, insbesondere unter dem Aspekt des höchsten Nahrungsangebotes in der Wassersäule sowie der höchsten Abundanzen von T. fabula im Jahr. Ein wesentlicher Grund hierfür ist sicherlich die zeitweise sehr hohe Temperatur, die wachstumshemmend wirkt und zur Bildung eines Wachstumsringes führen kann (vergl. Teil II, 9.2.4.).

Eine geringe Unterschätzung der Gameten-Produktion ist nicht auszuschließen, wengleich sich diese für den Sommer nur noch teilweise auswirken würde, weil bis Ende Juni viele Tiere bereits

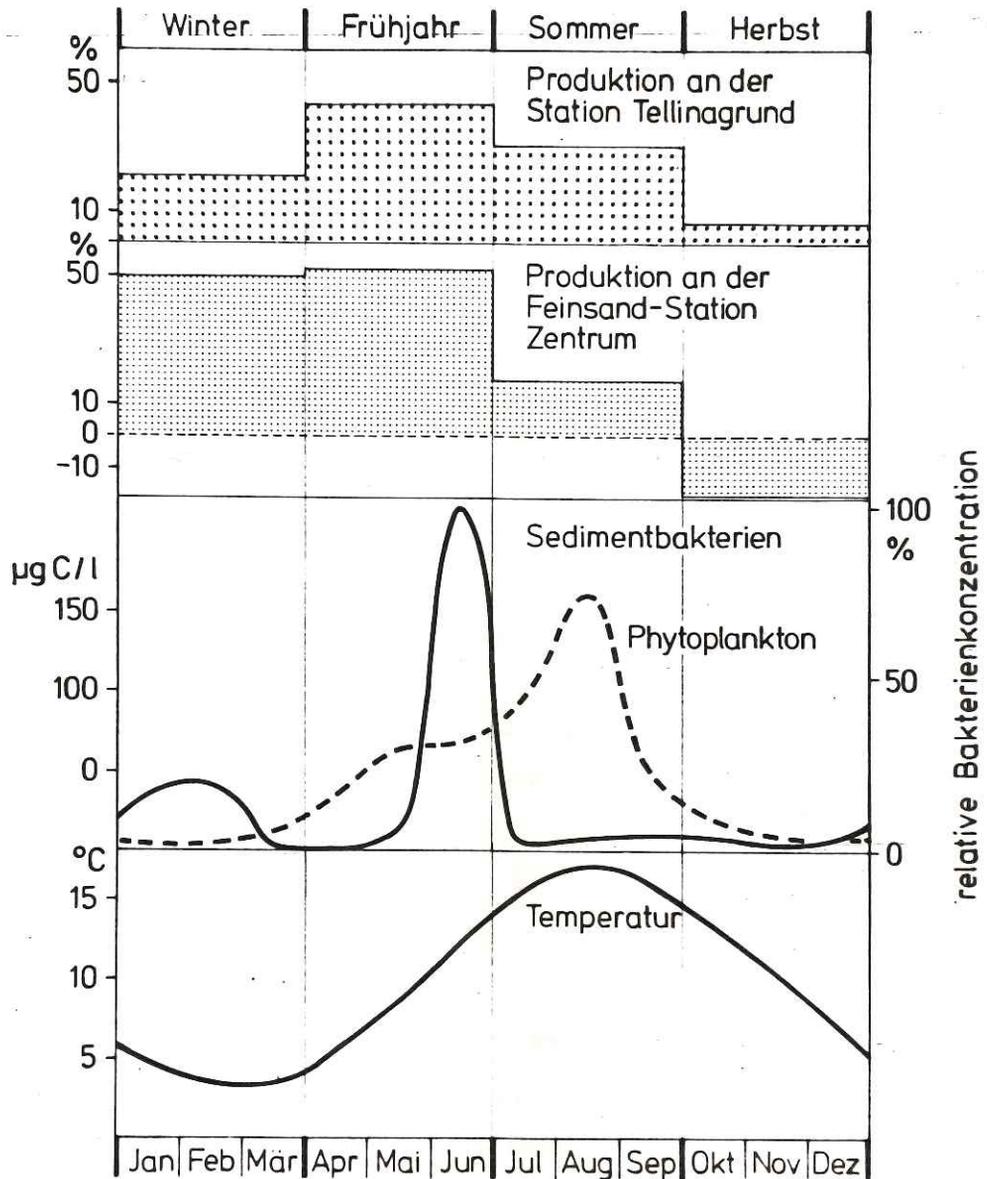


Abb. 36: Jahreszeitliche Änderung der

- Produktion (Soma- und Gameten-Produktion) der Tellinafabula-Population an der Station Tellinagrund und an der Feinsand-Station Zentrum für 1975/76.
- relativen Bakterienkonzentration im Sediment an der Tonne 10 im Weser-Ästuar für 1976 (Weyland und Rüger, pers. Mitteilung).
- Phytoplanktonkonzentration in der Deutschen Bucht bei Helgoland, monatliche Mittelwerte für 1962 - 74 (Hagmeier, 1978).
- Wassertemperatur in 15 m Tiefe beim Feuerschiff "Elbe 1" in der Deutschen Bucht für 1975/76; entspricht etwa den Bodentemperaturen an den untersuchten Populations-Standorten, vergl. Teil II, Abb. 7 (DHI, 1976, 1977).

abgelaicht haben. Der Anteil der Gameten-Produktion an der gesamten jährlichen Produktion beträgt - je nach Population und Methode - etwa 7 - 34 % und ist im Vergleich mit den für andere Muschelarten ermittelten Anteilen relativ gering: Nucula nitidosa, etwa 66 % (Rachor, 1976), Scrobicularia plana, 24 - 52 % (Hughes, 1970), Tellina tenuis 9 - 62 % (Trevallion, 1971).

Eine indirekte Abschätzung der Gameten-Produktion, wie sie von den genannten Autoren vorgenommen wurde, in dem die gesamte Gewichtsabnahme in der Fortpflanzungszeit der Gameten-Abgabe zugerechnet wird, ergibt für Tellina fabula etwa folgende Werte:

Station	Methode I		Methode II	
	mg aschefreies Weichkörper-trockengewicht	Kilojoule	mg aschefreies Weichkörper-trockengewicht	Kilojoule
Tellinagrund	397	10	223	5
Feinsand-Station Zentrum	2271	55	1485	36

Dadurch steigt der Anteil der Gameten-Produktion an der gesamten jährlichen Produktion für die Population der Station Tellinagrund von etwa 7 % auf 10 % (im Mittel für Methode I und II). An der Feinsand-Station Zentrum erhöht sich der Anteil von 31 % auf 43 %.

Trotz optimaler Temperaturen für das Wachstum bleibt die Produktion wegen des kleineren Nahrungsangebotes im Herbst an der Station Tellinagrund gering, für Tiere der Feinsand-Station Zentrum ist die Energiebilanz dieser Jahreszeit sogar negativ. Neben dem schlechten Nahrungsangebot dürften bei den geschlechtsreifen Tieren die Stoffwechselfvorgänge des in dieser Zeit beginnenden Gonadenaufbaus eine wesentliche Rolle spielen.

Im Sommer und im Herbst könnte ein weiterer Einfluß die relativ niedrige Produktion bedingen: Ähnlich wie bei dem Polychaeten Arenicola marina festgestellt wurde (Farke & Berghuis, in Vorbereitung) ist es auch für T. fabula denkbar, daß sie in dieser Jahreszeit die Nahrungsaufnahme zeitweise einstellt, um nicht die eigene Brut zu fressen, die in diesen Monaten zum Bodenleben übergeht. Einerentsprechenden Annahme Thorsons (1957, 1958) für die Schlangensterne der Gattung Amphiura wurde allerdings von Ockelmann und Muus (1978) aufgrund ihrer Befunde nicht zugestimmt.

Sehr auffällig ist die hohe Produktion im Winter, zur Zeit der geringsten Phytoplanktonkonzentration und bei der niedrigsten mittleren Temperatur des Jahres. Die hohe Produktion wird durch ein relativ gutes Weichkörperwachstum bewirkt (das auch im Laborversuch ermittelt wurde, vergl. Teil II, 9.2.3.), und die möglichen inneren Ursachen hierfür wurden bereits im Teil II diskutiert. Die im Winter hohe Bakterienkonzentration im Sediment, zusammen mit einer eventuell gleichzeitig erhöhten Freßaktivität als Bodensatzfresser könnten zu dieser hohen Produktionsleistung führen. Bei der nahe verwandten Muschelart Macoma balthica konnte de Wilde (1975) im Labor bei 0° C eine deutlich höhere Aktivität als Bodensatzfresser feststellen als bei 5° C, während die Aktivität als Suspensionsfresser gleich groß oder kleiner war. Auch das Schalenwachstum der Tiere war bei 0° C deutlich besser als bei 5° C, während über das Weichkörperwachstum keine Angaben vorliegen. Nimmt man ein "Umschalten in der Ernährungsweise bei sehr niedrigen Temperaturen auch für T. fabula an, dann ist die hohe Produktivität im Winter erklärbar.

15.3. Konsumtion einer Tellina-fabula-Population

Um eine Vorstellung von der Größenordnung der Konsumtion zu erhalten, müssen die bekannten Werte für die assimilierte Energie (Produktion und Respiration) durch Schätzungen der nicht assimilierten Energiemenge (Exkrete und Faeces) ergänzt werden.

Literaturangaben über den Assimilations-Koeffizienten (das Verhältnis von aufgenommener zu assimilierter Energie, die Nahrungsausnutzung) bei marinen Mollusken liegen hauptsächlich für suspen-

sionsfressende Muscheln vor. Aus einer Übersicht bei Winter (1978) läßt sich für diesen Ernährungstyp ein Mittel von etwa 75 % errechnen. Reine Bodensatzfresser sind die Schnecken Littorina irrorata und Hydrobia ventrosa. Für sie wurden von Odum und Smalley (1959) 36 % bzw. von Kofoed (1975) 8 - 75 % als Assimilations-Koeffizient angegeben. Die im Schlick-Watt lebende Muschel Scrobicularia plana kann sich ebenso wie T. fabula als Bodensatzfresser oder Filtrierer ernähren. Für sie wurde von Hughes (1970) ein Assimilations-Koeffizient von 66 % bestimmt. Weil dieser Wert als der beste momentan verfügbare angesehen wird, soll er für die Berechnung der aufgenommenen Energie bei T. fabula benutzt werden.

Im Mittel für beide untersuchten Populationen und beide Methoden der Berechnung betrug die jährliche Assimilation etwa 190 kJ pro m². Bei einer Nahrungsausnutzung von 66 % ergibt das eine jährlich aufgenommene Energiemenge von ca. 290 kJ pro m².

Tab. 14: Tellina fabula, prozentualer Anteil der jährlich assimilierten Energie im Mittel für die Population der Station Tellinagrund und der Feinsand-Station Zentrum, berechnet nach Methode I.

	Herbst Okt.-Dez.75	Winter Jan.-Mai 76	Frühjahr Apr.-Juni 76	Sommer Juli-Sep.76
Assimilation in % der Jahres- Assimilation	11	25	34	30

Da von der jährlich assimilierten Energiemenge ca. 89 % in 9 Monaten assimiliert werden (Tab. 14), dürfte das Verhältnis bei der aufgenommenen Energie ähnlich sein.

In diesen neun Monaten werden also täglich ca. 1 kJ pro m² benötigt. In den Zeiten hoher Produktivität kann diese Energiemenge auf etwa 2,4 Kilojoule pro Tag und m² ansteigen. Im Herbst werden dagegen nur ca. 0,3 Kilojoule pro Tag und m² benötigt.

Diese Energie kann von T. fabula von der Sedimentoberfläche oder aus der Wassersäule aufgenommen werden. Welcher Anteil der aufgenommenen Energie durch Bodensatzfressen oder Filtrieren gewonnen wird, kann aufgrund der durchgeführten Untersuchungen nicht bestimmt werden, aber die Bestimmung der täglich sortierten Sedimentmenge (Teil II, 9.1.3.) ermöglicht eine Abschätzung der Relationen. Danach werden von der Population unter einem m^2 (alleine von den Tieren über 5 mm Schalenlänge) täglich etwa 195 g Trockengewicht Sediment sortiert. Diese enthalten ca. 250 mg organische Substanz (im Mittel 0,13 %, vergl. Teil II, 8.1. und 8.2.), was bei einem willkürlich angenommenen Energiegehalt von 20 Joule pro mg organischer Substanz etwa 5 kJ entspricht. (Da die eventuell von kleinen Tieren sortierte Sedimentmenge nicht berücksichtigt wurde, handelt es sich dabei um eine Unterschätzung). Wenn T. fabula während des ganzen Jahres in der Lage wäre, nur etwa 16 % dieser vorhandenen Energie aufzunehmen, dann wäre damit der jährliche Energiebedarf von 290 kJ pro m^2 gesichert. Das ist aber offensichtlich nicht der Fall, denn dann würde, bei einem relativ konstantem Anteil der gesamten organischen Substanz im Sediment, das Wachstum und die Produktion der Freilandtiere nicht so deutlich mit dem Angebot lebender Nahrung im Wasser und Sediment korreliert sein, wie es der Fall war, und die Tiere im Wachstumsversuch hätten ohne Nahrungszugaben besser wachsen müssen (Teil II, 9.2.1.).

Das "Detritus-Problem" ist seit langem bekannt und wird viel diskutiert (z.B. Newell, 1965; Odum, 1970; Fenchel, 1970 usw., Übersicht siehe Kirby-Smith, 1976). Dabei steht allerdings die Frage im Vordergrund, ob die Detritus-Partikeln selbst oder vielmehr die assoziierten Mikroorganismen assimiliert, also verdaut werden. Darüber hinaus erhebt sich hier die Frage, wieviel der im Sediment vorhandenen Energiemenge aufgenommen wird, d.h. überhaupt in den Darmtrakt gelangt.

Betrachtet man in diesem Zusammenhang die Verhältnisse im Herbst, dann sind in dieser Jahreszeit weder Phytoplankton-Konzentrationen im Wasser noch Bakterienkonzentrationen im Sediment groß. Wenn in dieser Zeit im Mittel etwa 0,3 kJ pro Tag und m^2 assimiliert werden, so muß diese Energiemenge vorwiegend aus dem Sediment stammen.

Legt man wieder die theoretisch verfügbaren 5 kJ pro Tag und m^2 zugrunde, dann entspricht die im Herbst aufgenommene Menge ca. 6 % der gesamten organischen Substanz im Sediment. Etwa diese Größenordnung muß das Verhältnis von vorhandener zu aufnehmbarer Energie haben, wenn das Angebot lebender Nahrung - wie im Herbst - ungünstig ist.

Dieser Wert ist mit dem von Hughes (1970) für die im Schlickwatt lebende Muschel Scrobicularia plana ermittelten Wert von 1 % vergleichbar. Gerlach (1978) errechnete etwa 3 % als Anteil der lebenden Bakterien, Mikro- und Meiofauna an der gesamten organischen Substanz in einem Schlicksand-Sediment, und erwähnt, daß dieser Prozentsatz bei sandigen Sedimenten höher ist.

Diese ungefähre Übereinstimmung der Werte läßt die Vermutung zu, daß es alleine der Anteil lebender Organismen an der gesamten organischen Substanz ist, der von T. fabula dem Sediment entnommen wird. Dieser Anteil steigt z.B. im Mai alleine bei den Bakterien im Sediemt (gemessen an der Anzahl kultivierbarer Keime, Abb. 36) auf etwa das achtfache der im Herbst vorhandenen Konzentration an. Das ist etwa der gleiche Faktor, um den die assimilierte Energiemenge im Mai gegenüber der im Herbst höher ist (2,4 zu 0,3 kJ pro Tag und m^2).

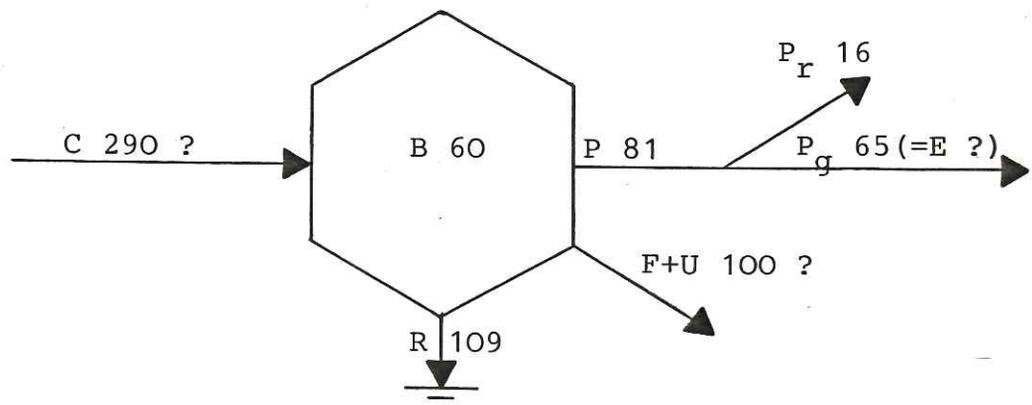
Bei einem gleichbleibendem Assimilations-Koeffizienten von 66 % würde also theoretisch der Nahrungsbedarf alleine aus dem Sediment zu decken sein, wenn die Aufnahme rate (das Verhältnis von vorhandener zu aufgenommener Energiemenge) ca. 48 % beträgt. Wahrscheinlich sind es aber nicht die Bakterien, Meio- und Mikrofauna allein, die den Bedarf decken, sondern zusätzlich das bodennahe Plankton und Seston, das von T. fabula als Filtrierer aufgenommen wird.

15.4. . . . Spekulativer Energiefluß durch eine Tellina-fabula-Population

Die mit Hilfe des Assimilations-Koeffizienten von 66 % geschätzte Konsumtion ermöglicht nun, den Energiefluß durch eine Population von Tellina fabula in Odum-Sprache darzustellen (Abb. 37).

Abb.37: Energiefluß durch eine Population von Tellina fabula.

\bar{B} - mittlere Biomasse, C - Konsumtion, R - Respiration, P - Produktion, P_g - Soma-Produktion, P_r - Gameten-Produktion, E - Elimination, F - Faeces, U - Exkrete, Biomasse in kJ pro m^2 , alle anderen in $\text{kJ pro Jahr und m}^2$.



Von ca. 290 kJ, die pro Jahr und m^2 konsumiert werden, gehen demzufolge etwa 100 kJ wieder in Faeces und Exkreten verloren. Der überwiegende Teil dieser Energie dürfte mit den Faeces von von der Muschel in das Sediment abgegeben werden. Tellina fabula ermöglicht so einen beträchtlichen Energietransport von der Sedimentoberfläche und dem bodennahen Seston und Plankton in das Interstitialsystem, wo es von den dort lebenden Mikroorganismen genutzt werden kann. Gelangen diese durch die Wühl- und Sortier-tätigkeit (z.B. von T. fabula) an die Sedimentoberfläche, dann können sie dort (z. B. T. fabula) als Nahrung dienen. Ein weiteres Drittel der konsumierten Energie wird im Betriebsstoffwechsel benötigt und ca. 28 % werden in Körpersubstanz (Soma-Produktion, ca. 22 %) und Nachkommensubstanz (Gameten-Produktion, ca. 6 %) angelegt.

Gemessen an den Schätzwerten für die Konsumtion und die Produktion des gesamten Makrozoobenthos unter einem m^2 Nordseeboden (Tab. 15; zum Vergleich wurden weitere Angaben augenommen) sind die für T. fabula ermittelten Werte relativ hoch. So würde diese Muschelart alleine etwa die Hälfte der insgesamt konsumierten Energie benötigen und etwa ein Drittel der produzierten Energie stellen.

Tab. 15: Schätzungen der pelagischen Primärproduktion, Sedimentation, benthischen Konsumtion (Assimilation bei Mikroorganismen) und benthischen Sekundärproduktion (ohne Fortpflanzung) in Nordsee und Ostsee, ausgedrückt in kJ pro Jahr und m².

+¹) Von den bei Andersen & Ursin (1977) berücksichtigten potentiell am Boden fressenden Fischen wurde die Hälfte der Konsumtion und Produktion berechnet.

Benutzte Umrechnungsfaktoren: 12 g Weichkörperfeuchtgewicht = 1,7 g organische Substanz = 1 g C_{org} = 8,5 kcal = 35,7 kJ.

	Nordsee		Ostsee	
	(Steele, 1974)	(Andersen & Ursin, 1977)	Kieler Bucht (Arntz & Brunswig, 1976)	Askö-Landsort (Ankar, 1977)
Pelagische Primärproduktion	3780	3750	8200	6000
Sedimentation	1260	-	4400	2420
Konsumtion				
Mikroorganismen	-	-	-	2070
Meiofauna	-	170	-	500
Makrofauna	-	680	-	1310
Bodenfische	-	14	86 - 214	100
Produktion				
Mikroorganismen	-	-	-	1070
Meiofauna	80	50	-	110
Makrofauna	210	250	96 - 432	230
Bodenfische	11	7 + ¹)	25	6

Konsumtions- und Produktions-Angaben für andere bodenlebende Makrofauna-Arten, die eine Überprüfung dieser Relationen ermöglichen würden, liegen nicht vor. Um die Relationen trotzdem annähernd auf ihre Richtigkeit überprüfen zu können, bleibt nur ein Vergleich der Biomasse-Verhältnisse unter der (stark simplifizierenden) Annahme, daß die Turnover-Raten und Wachstums-Netto-Nutzeffekte bei allen bodenlebenden Makrofauna-Arten im Mittel etwa gleich groß sind.

Der Anteil der (auf einen m^2 bezogenen) Biomasse von T. fabula an der Biomasse des gesamten Makrozoobenthos (ohne Echinocardium cordatum) wurde von Stripp (1979) in einer Venus-striatula-Gemeinschaft der Deutschen Bucht mit 8 % bestimmt. Im Teil II der vorliegenden Arbeit wurde allerdings nachgewiesen, daß die diesem Werte zugrunde liegende absolute Biomasse von T. fabula etwa 4,5 mal zu gering war. Unter der Voraussetzung, daß nicht auch die Biomassen anderer Arten der Venus-striatula-Gemeinschaft ähnlich unterschätzt wurden, erhöht sich der Biomasse-Anteil von Tellina fabula durch die Korrektur auf 28 %. Vergleicht man die Biomassen an der Feinsand-Station Zentrum am 29.10.1975, dann stellt T. fabula etwa 12 % (Tab. 16).

Tab. 16: Biomasse von Tellina fabula, den anderen Bivalven, sowie den Polychaeten, Echinodermen und Crustaceen an der Feinsand-Station Zentrum am 29.10.1975, ausgedrückt in kJ pro m^2 . Benutzte Umrechnungsfaktoren für die feucht gewogenen Tiere (außer T. fabula): 1 g Weichkörperfeuchtgewicht (ohne Schalen, Röhren, Kalk etc.) = 0,15 g Weichkörperrockgewicht = kJ .

	Biomasse	
	kJ/m^2	%
Tellina fabula	70	12
andere Bivalven	210	37
Polychaeten	270	48
Echinodermen	9	2
Crustaceen	6	1
Total	565	100

Geht man aufgrund dieser Angaben davon aus, daß T. fabula einen Biomasse-Anteil von etwa 15 % an der gesamten Biomasse des bodenlebenden Makrozoobenthos auf sandigen Böden hat und setzt man weiter voraus, daß diese Art keine stark vom Mittel abweichende Turnover-Rate und / oder einen ebensolchen Wachstums-Nutzeffekt hat, dann ist der oben ermittelte Anteil von 30 - 50 Prozent an der Konsumtion / Produktion des gesamten Makrozoobenthos sicher zu hoch.

Nimmt man einen der Biomasse entsprechenden Anteil von 15 % auch für die Konsumtion und die Produktion an, dann ergibt sich daraus für die gesamte bodenlebende Makrofauna in der Nordsee eine jährliche Konsumtion von ca. 1900 kJ pro m² und eine jährliche Produktion von etwa 540 kJ pro m². Das sind zwei- bis dreimal höhere Werte, als sie von Steele (1974) bzw. Andersen und Ursin (1977) in den Nordseemodellen angegeben werden.

Diese veränderten Schätzwerte für die Konsumtion und die Produktion des Makrozoobenthos gelten natürlich nur für die sandigen Gebiete, in denen T. fabula mit einer den untersuchten Populationen entsprechenden Abundanz und Biomasse vorkommt. Um ähnliche Abschätzungen des Stoffumsatzes am Meeresboden auch für andere Areale der Nordsee vornehmen zu können, bedarf es noch vieler vergleichbarer Untersuchungen, wie sie in der vorliegenden Arbeit für Tellina fabula in der Deutschen Bucht vorgenommen wurde.

16. Zusammenfassung

Teil I: Verbreitung.

Die Verbreitung von Tellina fabula in der Deutschen Bucht und im Ostteil der Doggerbank wurde im Rahmen einer Erhebung des sublitoralen Makrozoobenthos in der Zeit vom 11.7. - 30.10.1975 an 100 Stationen seewärts der 10-m-Tiefenlinie untersucht.

1. Vergleiche mit früheren Erhebungen zeigten, daß sich die Verbreitungsgrenzen seit 1923 nicht wesentlich geändert haben.
2. In der Deutschen Bucht gab es in einer Wassertiefe von ca. 10 bis 30 m zwei Hauptsiedlungsgebiete, deren Grenzen weitgehend mit denen der Sandgebiete und damit mit denen der Venus-striatula-Gemeinschaft übereinstimmten. Die mittlere Abundanz in dem insgesamt fast 12 000 km² großen Areal betrug etwa 280 Individuen pro m².
3. Zusammen mit den Erhebungen auf den Dana-Expeditionen von 1932-1939 und 1947 - 1955 (Petersen, 1977) ergibt sich ein Gesamtbild der Verbreitung im südlichen Teil der Zentralen Nordsee von 1° W bis 8° 30' E und 53° 45' N bis 56° 30' N. Danach bildet etwa die 40-m-Tiefenlinie die untere Verbreitungsgrenze, und neben den relativ küstennahen Siedlungen in der Deutschen Bucht wird die gesamte Doggerbank mit Abundanzen von 10 - 100 Individuen pro m² besiedelt.

Teil II: Fortpflanzung, Wachstum, Mortalität und Jahresgang der Abundanz und Biomasse von zwei Populationen.

Die Fortpflanzung, das Wachstum und die Mortalität von T. fabula sowie die Dynamik in Abundanz und Biomasse von zwei Populationen in der Deutschen Bucht wurden in der Zeit von Juli 1975 bis September 1976 untersucht. Parallel zu den etwa monatlichen Probenahmen fanden Verhaltensbeobachtungen und ein einjähriger Wachstumsversuch im Labor statt.

1. T. fabula ernährt sich als Bodensatz- und Suspensionsfresser. Es wird angenommen, daß sie ihre Ernährungsweise im Jahresgang entsprechend der hauptsächlich vorhandenen Nahrung anpaßt. Labor- und Feldebefunde lassen darauf schließen, daß sie sich bis zu

einem Alter von 1 - 1,5 Jahren (3 - 5 mm Schalenlänge) nur oder überwiegend als Suspensionsfresser ernährt.

2. T. fabula wird im zweiten Lebensjahr geschlechtsreif und verliert bei jedem vollständigen Ablachen etwa 23 % ihres Weichkörpergewichtes. Beide Populationen hatten im Untersuchungszeitraum eine ausgedehnte Fortpflanzungsperiode von März bis September, in der mehrere Brutschübe niedergingen. Im Mai waren die Gonaden am stärksten gefüllt, die meisten Tiere laichten von Juni bis August, und von Juli bis Oktober wurden die höchsten Abundanzen für Jungtiere (kleiner als 1 mm) gefunden.

3. Die im Freiland und Labor ermittelten Wachstums-Ergebnisse stimmen gut miteinander überein. Das Schalen- und Weichkörperwachstum kann durch Wachstumskurven beschrieben werden. Es ist stark mit der Temperatur und dem Nahrungsangebot korreliert, wird aber ebenso von inneren Ursachen, wie z. B. dem Gameten-Aufbau, beeinflusst.

Von Mai bis Juni wuchsen die Tiere am besten. Minima im Schalenwachstum, die zur Bildung von Wachstumsringen führen, treten im Winter bei 3 - 4° C und im Sommer bei ca. 17° C auf. Adulte Tiere können zusätzlich nach dem Ablachen einen Laich-Ring anlegen. Das Weichkörperwachstum ist im Herbst, und nicht im Winter am schlechtesten. Als Ursache dafür wird eine höhere Freßaktivität als Bodensatzfresser bei niedrigen Temperaturen angenommen.

4. Im Vergleich zur küstenfernen Population der Feinsand-Station Zentrum wuchsen die Tiere der küstennahen Population an der Station Tellinagrund bis zu einem Alter von etwa 1 - 1,5 Jahren (3 - 5 mm Schalenlänge) besser, was auf günstigere Ernährungsbedingungen für Suspensionsfresser zurückgeführt wird. Ältere Tiere hingegen wuchsen an der Feinsand-Station Zentrum besser, was an den dort günstigeren Bedingungen für Bodensatzfresser liegen kann.

In beiden Populationen beträgt das maximale Lebensalter etwa 5 Jahre. Tiere der küstennahen Population der Station Tellinagrund werden meistens nur 2,7 Jahre alt (15 mm lang), die der küstenfernen Population an der Feinsand-Station Zentrum dagegen 3,5 Jahre (19 mm). Als möglicher Grund für diesen Unterschied wird insbesondere das bessere Wachstum kleiner Tiere an der Station Tellinagrund angesehen, das schließlich auch zu einem früheren

Tod führen könnte.

Trotz ähnlicher Jahresgänge für Abundanz und Biomasse und etwa gleich großer mittlerer Abundanz von 980 Individuen pro m² ist deshalb das Jahresmittel der Biomasse an der Feinsand-Station Zentrum mit 3,4 g aschefreiem Weichkörperrockengewicht pro m² etwa doppelt so groß wie das an der Station Tellinagrund mit 1,6 g pro m².

Die jährlichen Mortalitätsraten waren mit 82 - 96 % für beide Populationen etwa gleich groß. Eine Ausnahme bilden die 5 bis 15 mm langen Tiere (etwa die Jahrgangsklasse 2) an der Feinsand-Station Zentrum. Für diese Tiere konnte aufgrund der geringen Abundanzen keine Mortalität bestimmt werden.

5. Da die Eingrabbtiefe von T. fabula mit der Körpergröße steigt, werden große Tiere nur mit Kastengreifern und nicht mit Backengreifern quantitativ erfaßt. Dadurch sind die Biomasse-Angaben von 1966 (Stripp, 1969) aus der Deutschen Bucht etwa 4,5-mal zu gering. Korrigierte Daten zeigen, daß T. fabula in der Venus-striatula-Gemeinschaft bis zu 28 % (anstatt 8 %) der Biomasse stellen kann.. Das Verhältnis der Biomassen von Venus-striatula-Gemeinschaft zu Echinocardium-cordatum-Amphiura-filiformis-Gemeinschaft zu Abra-alba-Gemeinschaft verschiebt sich dadurch zugunsten der Venus-striatula-Gemeinschaft von 1:2:3 auf 1:1,5:2.

6. Die 1975/76 ermittelten Abundanzen und Biomassen sind wesentlich höher als die seit 1967 ermittelten in vergleichbaren Gebieten der Deutschen Bucht (Stripp, 1969; Rachor und Salzwedel, 1976). Die Unterschiede decken sich in der Größenordnung mit denen, die aufgrund der verschiedenen Methoden der Probennahme zu erwarten waren. Es wird daher angenommen, daß die Tellina-fabula-Populationen des Untersuchungsgebietes in den 10 Jahren vor 1975/76 etwa stabil waren.

Teil III: Energiebilanz für zwei Populationen.

Mithilfe der im Teil II dargestellten Ergebnisse wurden für die küstennahe Population der Station Tellinagrund und die küstenferne Population der Feinsand-Station Zentrum die Produktion und Elimination nach zwei Methoden berechnet. Zur Abschätzung der Respiration der beiden untersuchten Populationen wurden Sauer-

stoffverbrauchsmessungen bei 6° C und 12° C in Abhängigkeit von der Körpergröße durchgeführt. Die Konsumtion wurde aus der so bestimmten Assimilation (= Produktion + Respiration) mithilfe von Literaturangaben zum Assimilations-Koeffizienten hochgerechnet. Die Bedeutung von T. fabula für den Stoffumsatz am Meeresboden wird im Zusammenhang mit den Nordsee-Modellen von Steele (1974) und Andersen und Ursin (1977) diskutiert.

1. Die akklimatisierten Tiere zeigten im Sauerstoffverbrauch eine ideale Temperatur-Kompensation bei 6° C und 12° C (Precht-Typ 2).
2. Die nach Jahrgangsklassen berechnete Produktion (Methode II) ist etwa um 26 % höher als die nach Größenklassen berechnete (Methode I). Die wesentliche Ursache hierfür ist eine Unterschätzung der Mortalität junger Tiere durch die Nichtberücksichtigung saisonaler Mortalitätsunterschiede bei Methode II. Die nach Methode I ermittelten Angaben sind mit Sicherheit zu niedrig, für die nach Methode II bestimmten Werte wird angenommen, daß sie ebenfalls unter den wahren Werten liegen. Im Folgenden aufgeführte Angaben sind nach Methode I berechnet, eine Ausnahme hiervon stellt die Elimination dar, die alleine nach Methode II bestimmt wurde.
3. Alle Unterschiede der jährlichen Produktion, Assimilation, Turnover-Rate und Netto-Wachstums-Nutzeffekt zwischen der küstennahen Population der Station Tellinagrund und der küstenfernen Population der Feinsand-Station Zentrum lassen sich auf das Fehlen alter Tiere (über 18 mm Schalenlänge) und die höhere Produktivität junger Tiere an der Station Tellinagrund zurückführen.
4. Die vom Lebensalter abhängige jährliche Turnover-Rate betrug an der Station Tellinagrund 1,7 und an der Feinsand-Station Zentrum 0,9. Die jährliche Wachstums-Netto-Nutzeffekt war mit 46 % an der Station Tellinagrund um 10 % größer als an der Feinsand-Station Zentrum.
5. Die saisonalen Änderungen der Produktion waren in beiden Populationen prinzipiell gleich. Etwa die Hälfte der jährlich produzierten Biomasse wurde im Frühjahr zur Zeit optimaler Wachstumstemperaturen bei einem guten Nahrungsangebot gebildet. Der

zweitgrößte Anteil wurde im Winter produziert. Als Ursache wird eine erhöhte Aktivität als Bodensatzfresser bei gleichzeitig relativ hoher Bakterienkonzentration im Sediment angesehen. Die relativ geringe Produktion im Sommer und Herbst wird im Zusammenhang mit der Temperatur, dem Nahrungsangebot und der Fortpflanzung diskutiert.

6. Im Zusammenhang mit der (im Teil II ermittelten) täglich beim Bodensatzfressen sortierten Sedimentmenge und dem Nahrungsbedarf von T. fabula wird geschätzt, daß etwa 6 % der im Sediment vorhandenen gesamten organischen Substanz aufgenommen wird.

7. Die Konsumtion einer Tellina-fabula-Population mit einer mittleren Biomasse von 60 kJ pro m² wird auf etwa 290 kJ pro Jahr und m² geschätzt. Davon werden 109 kJ pro Jahr und m² veratmet, und etwa 100 kJ pro Jahr und m² werden in Faeces und Exkreten abgegeben. Etwa 81 kJ pro Jahr und m² (28 %) werden produziert, und zwar 65 kJ durch Wachstum und 16 kJ durch die Fortpflanzung. Die Elimination entspricht etwa der durch das Wachstum produzierten Energiemenge.

8. Die jährliche Konsumtion und Produktion einer Tellina-fabula-Population pro m² wird mit den entsprechenden Schätzungen für das gesamte Makrozoobenthos der Nordsee verglichen (Steele, 1974; Andersen und Ursin, 1977). Dabei zeigte sich, daß die von Steele bzw. Andersen und Ursin geschätzte Konsumtion und Produktion für sandige Gebiete, in denen T. fabula mit einer den untersuchten Populationen entsprechenden Abundanz und Biomasse vorkommt, wahrscheinlich zwei- bis dreimal zu gering sind.

17. Literaturverzeichnis

- Akberali, H. B. (1978): Behaviour of Scrobicularia plana (Da Costa) in water of various salinities. J. exp. mar. Biol. Ecol. 33: 237-249.
- Allen, G. H. (1964): An oceanographic study between the points of Trinidad head and the Eel river. Publs Calif. St. Wat. Qual. Control Bd 25: 1-136.
- Allen, J. A. (1953): Observations on Nucula turgida Marshall and N. moorei Winckworth. J. mar. biol. Ass. U. K. 31: 515-528.
- Andersen, K. P. and E. Ursin (1977): A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. Meddr Danm. Fisk.-og Havunders. N. S. 7: 319-435.
- Ankar, S. (1977): The soft bottom ecosystem of the northern Baltic proper with special reference to the macrofauna. Contr. Askö Lab., Univ. Stockholm No. 19: 62 pp.
- Ansell, A. D. (1961): Reproduction, growth and mortality of Venus striatula (Da Costa) in Kames Bay, Millport. J. mar. biol. Ass. U. K. 41: 191-215.
- (1972): Distribution, growth and seasonal changes in biochemical composition for the bivalve Donax vittatus (Da Costa) from Kames Bay, Millport. J. exp. mar. Biol. Ecol. 10: 137-150.
- (1974): Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve Abra alba from the Clyde Sea area. Mar. Biol. 25: 13-20.
- and A. Trevallion (1967): Studies on Tellina tenuis Da Costa. I. Seasonal growth and biochemical cycle. J. exp. mar. Biol. Ecol. 1: 220-235.
- Arntz, W. (1978): Zielsetzung und Probleme struktureller Benthosuntersuchungen in der marinen Ökosystemforschung. Verh. Ges. Ökol., Kiel 1977: 35-51.
- and D. Brunswig (1976): Studies on structure and dynamics of macrobenthos in the western Baltic carried out by the joint research programme "Interaction sea - sea bottom" (SFB 95 - Kiel). In: G. Persoone and E. Jaspers (Eds), Proc. 10th Eur. Symp. Mar. Biol., Ostend, Belgium, Sept. 17-23,

1975. Univ. Press, Wetteren 2: 17-42.
- Bergh, G. (1974): Production of Macoma balthica (L.) (Lamelli-branchiata) and notes on other ecologically important animals in Tvären Bay in the Baltic. Zoon 2: 143-152.
- Beukema, J. J. and W. de Bruin (1977): Seasonal changes in dry weight and chemical composition of the soft parts of the tellinid bivalve Macoma balthica in the Dutch wadden sea. Neth. J. Sea Res. 11: 42-55.
- Birkett, L. (1953): Change in the composition of the bottom fauna of the Doggerbank area. Nature, Lond. 171: 265.
- Blegvad, H. (1915): Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. Rep. Dan. biol. Stn 22: 79-88.
- (1917): On the food of fish in the Danish waters within the Skaw. Rep. Dan. biol. Stn 24: 17-72.
- (1922): Animal communities in the southern North Sea. Proc. zool. Soc. Lond. 1922: 27-32.
- (1930): Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Kattegat with special reference to the plaice food. Rep. Dan. biol. Stn 36: 3-56.
- Boeyé, A., M. Wayenbergh and M. Aerts (1975): Density and composition of heterotrophic bacterial populations in North Sea sediments. Mar. Biol. 32: 263-270.
- Bondesen, P. (1975): Danske havsnegle. Natur Mus., Århus 16: 1-30.
- Brafield, A. E. and G. E. Newell (1961): The behaviour of Macoma baltica (L.). J. mar. biol. Ass. U. K. 41: 81-87.
- Bubnova, N. P. (1974): Consumption and assimilation of carbohydrates from marine sediments by the detritus-feeding mollusks Macoma baltica (L.) and Portlandica arctica (Gray). Oceanology 14: 743-747.
- Buchanan, J. P. (1963): The bottom fauna communities and their sediment relationship off the coast of Northumberland. Oikos 14: 154-175.
- (1966): The biology of Echinocardium cordatum (Echinodermata: Spatangoidea) from different habitats. J. mar. biol. Ass. U. K. 46: 97-114.

- and R. M. Warwick (1974): An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 54: 197-222.
- Buhr, K.-J. (1976): Suspension-feeding and assimilation efficiency in Lanice conchilega (Polychaeta). *Mar. Biol.* 38: 373-383.
- (1978): Zur Ökologie von Lanice conchilega (Pallas) (Polychaeta, Terebellidae). Diss. Univ. Kiel, Bundesrep. Deutschland, 147 pp.
- Burke, M. V. and K. H. Mann (1974): Productivity and production: Biomass ratios of bivalve and gastropod populations in an eastern Canadian estuary. *J. Fish. Res. Bd Can.* 31: 167-177.
- Caspers, H. (1952): Bodengreiferuntersuchungen über die Tierwelt in der Fahrrinne der Unterelbe und im Vormündungsgebiet der Nordsee. *Verh. dt. zool. Ges.* 16: 404-418.
- Chambers, M. R. and H. Milne (1975): The production of Macoma balthica (L.) in the Ythan estuary. *Estuarine coastal mar. Sci.* 3: 443-456.
- Chanley, P. and M. Castagna (1971): Larval development of the stout razor clam, Tagelus plebeius Solander (Solecurtidae: Bivalvia). *Chesapeake Sci.* 12: 167-172.
- Clay, E. (1961): Literature survey of the common fauna of estuaries. 10. Macoma balthica (L.), Tellina tenuis Da Costa. ICI Paints Div., Mar. Res. Stn Brixham: 1-17.
- (1962): Literature survey of the common fauna of estuaries. 11. Scrobicularia plana Da Costa. ICI Paints Div., Mar. Res. Stn Brixham: 1-9.
- Coe, W. R. (1956): Fluctuations in populations of littoral marine invertebrates. *J. mar. Res.* 15: 212-232.
- Crisp, D. J. (1971): Energy flow measurements. In: N. A. Holme and A. D. McIntyre (Eds), *Methods for the study of marine benthos*, IBP Handbook No. 16, Blackwell Scientific Publ., Oxford and Edinburgh: 196-279.
- Dare, P. J. (1976): Settlement, growth and production of the mussel, Mytilus edulis L., in Morecambe Bay, England. *Fishery Invest., Lond. (Ser. 2)* 28: 1-25.

- Davis, F. M. (1923): Quantitative studies on the fauna of the sea bottom. 1. Preliminary investigation of the Dogger Bank. Fishery Invest., Lond. (Ser. 2) 6: 1-54.
- (1925): Quantitative studies on the fauna of the sea bottom. 2. Results of the investigations in the southern North Sea, 1921-24. Fishery Invest., Lond. (Ser. 2) 8: 1-50.
- DHI (1976): Beobachtungen auf den deutschen Feuerschiffen der Nord- und Ostsee im Jahre 1975 sowie Monatsmittelwerte von Temperatur und Salzgehalt des Jahres 1975. Meeresk. Beob. Ergebn. dt. hydrogr. Inst. 42.
- (1977): Beobachtungen auf den deutschen Feuerschiffen der Nord- und Ostsee im Jahre 1976 sowie Monatsmittelwerte von Temperatur und Salzgehalt des Jahres 1976. Meeresk. Beob. Ergebn. dt. hydrogr. Inst. 44.
- Dörjes, J. (1976): Primärgefüge, Bioturbation und Makrofauna als Indikatoren des Sandversatzes im Seegebiet vor Norderney (Nordsee). II. Zonierung und Verteilung der Makrofauna. Senckenberg. marit. 8: 171-188.
- , S. Gadow, H. E. Reineck und I. B. Singh (1959): Die Rinnen der Jade (Südliche Nordsee). Sedimente und Makrobenthos. Senckenberg. marit. 1: 5-62.
- - - - (1970): Sedimentologie und Makrobenthos der Nordergründe und der Außenjade (Nordsee). Senckenberg. marit. 2: 31-59.
- Evans, J. W. (1972): Tidal growth increments in the cockle Clinocardium nuttalli. Science, N. Y. 176: 416-417.
- Farke, H. and E. M. Berghuis (in prep.): Spawning, larval development and migration behaviour of Arenicola marina in the laboratory. Neth. J. Sea Res.
- Fenchel, T. (1970): Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass Thalassia testudinum. Limnol. Oceanogr. 15: 14-20.
- Florey, E. (1970): Lehrbuch der Tierphysiologie. Stuttgart, Thieme: 574 pp.
- Ford, E. (1923): Animal communities of the level sea-bottom in the waters adjacent to Plymouth. J. mar. biol. Ass. U. K. 13: 164-224.
- Franz, V. (1910): Über die Ernährungsweise einiger Nordseefische, besonders der Scholle. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland 14: 197-215.

- Fraser, T. H. (1967): Contributions to the biology of Tagelus divisus (Tellinacea: Pelecypoda) in Biscaine Bay, Florida. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 17: 111-132.
- Geologische Übersichtskarte (1973): 1:200 000, herausgegeben von der Bundesanstalt für Bodenforsch. in Zusammenarbeit mit den geologischen Landesämtern der BRD. BRD CC 2310, Helgoland - Hannover.
- Gerdes, D. (1976): Zur Verbreitung der Echinodermen in der Deutschen Bucht. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, Bundesrep. Deutschland, 46 pp.
- Gerlach, S. A. (1978): Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. Oecologia (Berl.) 33: 55-69.
- Gilbert, M.A. (1973): Growth rate, longevity and maximum size of Macoma balthica (L.). Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 145: 119-126.
- Goedecke, E. (1941): Beiträge zur Hydrographie der Konvergenz der Deutschen Bucht. Annln Hydrogr. Berl. 69: 345-362.
- (1952): Über Intensität und Jahresgang der thermohalinen Schichtung in der Deutschen Bucht. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 1: 236-246.
- (1968): Über die hydrographische Struktur der Deutschen Bucht im Hinblick auf die Verschmutzung in der Konvergenzzone. Helgoländer wiss. Meeresunters. 17: 108-125.
- Green, J. (1957): The growth of Scrobicularia plana in the Gwendraeth estuary. J. mar. biol. Ass. U. K. 36: 41-47.
- Green, R. H. (1973): Growth and mortality in an arctic intertidal population of Macoma balthica (Pelecypoda, Tellinidae). J. Fish. Res. Bd Can. 30: 1345-1348.
- Gulati, R. D. (1974): Laboratory methods in secondary production (with special reference to herbivore zooplankton). Hydrobiol. Bull. 8: 255-268.
- Gunkel, W. (1964): Einwirkungen des kalten Winters 1962/63 auf die Bakterienpopulationen vor Helgoland. Helgoländer wiss. Meeresunters. 10: 246-256.
- Hagmeier, A. (1925): Vorläufiger Bericht über die vorbereitenden Untersuchungen der Bodenfauna der Deutschen Bucht mit dem Petersen-Bodengreifer. Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch. N. F. 1: 247-272.

- (1930): Eine Fluktuation von Mactra (Spisula) subtruncata Da Costa an der ostfriesischen Küste. Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch. N. F. 5: 126-155.
 - und R. Kändler (1927): Neue Untersuchungen im Nordfriesischen Wattenmeer und auf den fiskalischen Austernbänken. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland N. F. 16: 1-90.
 - und C. Künne (1951): Die Nahrung der Meerestiere. In: H. Lübbert, E. Ehrenbaum und A. Willer (Edn), Handbuch der Seefischerei Nordeuropas 1: 86-242.
- Hagmeier, E. (1978): Variations in phytoplankton near Helgoland. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer 172: 361-363.
- Hartmann-Schröder, G. (1971): Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. In: F. Dahl (Ed), Tierwelt Deutschlands, Jena, VEB G. Fischer, 58: 594 pp.
- Hedgpeth, J. W. (1977): Models and muddles. Some philosophical observations. Helgoländer wiss. Meeresunters. 30: 92-104.
- Hertweck, G. und H. E. Reineck (1969): Sedimentologie der Meeresbodensenke NW von Helgoland (Nordsee). Senckenberg. marit. 1: 153-164.
- Hibbert, C. J. (1976): Biomass and production of a bivalve community on an intertidal mudflat. J. exp. mar. Biol. Ecol. 25: 249-261.
- Hickel, W. (1969): Sedimentbeschaffenheit und Bakteriengehalt im Sediment eines zukünftigen Verklappungsgebietes von Industrieabwässern nordwestlich Helgolands. Helgoländer wiss. Meeresunters. 19: 1-20.
- Holland, A. F. and J. M. Dean (1977 a): The biology of the stout razor clam Tagelus plebeius: I. Animal-sediment relations, feeding mechanism and community biology. Chesapeake Sci. 18: 58-66.
- - (1977 b): The biology of the stout razor clam Tagelus plebeius: II. Some aspects of the population dynamics. Chesapeake Sci. 18: 188- 196.
- Holme, N. A. (1950): Population-dispersion in Tellina tenuis Da Costa. J. mar. biol. Ass. U. K. 29: 267-280.
- (1961): Notes on the mode of life of the Tellinidae (Lamellibranchia). J. mar. biol. Ass. U. K. 41: 699-703.

- Hughes, R. N. (1969): A study of feeding in Scrobicularia plana. J. mar. biol. Ass. U. K. 49: 805-823.
- (1970 a): Population dynamics of the bivalve Scrobicularia plana on an intertidal mud-flat in North-Wales. J. Anim. Ecol. 39: 333-356.
 - (1970 b): An energy budget for a tidal flat population of the bivalve Scrobicularia plana (Da Costa). J. Anim. Ecol. 39: 357-381.
 - (1973): Deposit feeding in Abra tenuis (Bivalvia: Tellinacea). J. Zool. 171: 499-512.
 - (1975): The sorting of food particles by Abra sp. (Bivalvia: Tellinacea). J. exp. mar. Biol. Ecol. 20: 137-156.
- Hülscher, R. N. (1973): Burying-depth and trematode infection in Macoma balthica. Neth. J. Sea Res. 6: 141-156.
- Hylleberg, J. and V. F. Gallucci (1975): Selectivity in feeding by the deposit-feeding bivalve Macoma nasuta. Mar. Biol. 32: 167-178.
- Ivlev, V. S. (1934): Eine Mikromethode zur Bestimmung des Kaloriengehalts von Nährstoffen. Biochem. Z. 275: 49-55.
- Jones, D. S., J. Thompson and W. Ambrose (1978): Age and growth rate determinations for the Atlantic surf clam Spisula solidissima (Bivalvia: Mactracea), based on internal growth lines in shell cross-sections. Mar. Biol. 47: 63-70.
- Jørgensen, C. B. (1952): Efficiency of growth in Mytilus edulis and two gastropod veligers. Nature, Lond. 170: 714.
- Kennedy, V. S. and J. A. Mihursky (1972): Effects of temperature on the respiratory metabolism of three Chesapeake Bay bivalves. Chesapeake Sci. 13: 1-22.
- Kinne, O. (1977): International Helgoland symposium "Ecosystem research": Opening adress. Helgoländer wiss. Meeresunters. 30: 1-7.
- Kirby-Smith, W. W. (1976): The detritus problem and the feeding and digestion of an estuarine organism. In: M. Wiley (Ed), Estuarine processes I, Acad. Press N. Y.: 469-479.
- Klein, G., E. Rachor and S. A. Gerlach (1975): Dynamics and productivity of two populations of the benthic tube-dwelling amphipod Ampelisca brevicornis (Costa) in Helgoland Bight. Ophelia 14: 139-159.

- Kofoed, L. H. (1975): The feeding biology of Hydrobia ventrosa (Montagu). I. The assimilation of different components of food. J. exp. mar. Biol. Ecol. 19: 233-241.
- Krüger, F. (1960): Zur Frage der Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von Mytilus edulis L. Helgoländer wiss. Meeresunters. 7: 125-148.
- Lammens, J. J. (1967): Growth and reproduction in a tidal flat population of Macoma balthica (L.). Neth. J. Sea Res. 3: 315-382.
- Levinton, J. S. (1971): Control of Tellinacean (Mollusca: Bivalvia) feeding behaviour by predation. Limnol. Oceanogr. 16: 660-662.
- Lüneburg, H. (1963): Wassermischvorgänge vor der Weser- und Elbmündung. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 8: 111-141.
- (1969): Sedimenthabitus und Sedimentdynamik in den Pieprinnen vor Büsum und im Hörnum-Tief vor Sylt (Deutsche Bucht). Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 11: 137-164.
- McIntyre, A. D. (1970): The range of biomass in intertidal sand with special reference to the bivalve Tellina tenuis. J. mar. biol. Ass. U. K. 50: 561-575.
- Mangelsdorf und H. P. Weigel (1977): Verteilung von gelöstem Phosphat und von Silikat im Oberflächenwasser der Deutschen Bucht vom 15. bis 20. 11. 1976. Jber. Biol. Anst. Helgoland 1976: Abb. 12 und 13.
- Massé, H. (1971): Étude quantitative d'un peuplement de sables fins infralittoraux de l'étang de Berre. Évaluation de la production de quelques espèces. Vie Milieu Suppl. 22: 329-346.
- et J. P. Guérin (1978): Étude expérimentale sur le recrutement des espèces de la macrofaune benthique des substrats meubles. 2.- Données sur les cycles biologiques des polychètes et des bivalves. Thétys 8: 283-294.
- Metzger, A. (1871): Die wirbellosen Meerestiere der ostfriesischen Küste. Jber. naturh. Ges. Hannover 20: 22-36.
- Mills, E. L. (1975): Benthic organisms and the structure of marine ecosystems. J. Fish. Res. Bd Can. 32: 1657-1663.
- Moore, H. B. and N. N. Lopez (1970): A contribution to the ecology of the Lamellibranch Tellina alternata. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 20: 971-979.
- Mortensen, T. H. und I. Lieberkind (1928): Echinodermata. In: G. Grimpe und E. Wagler (Edn), Tierwelt der Nord- und Ostsee, Leipzig, Akad. Verlagsges. 8: 1-128.

- Mouëza, M. et D. Chessel (1976): Contribution à l'étude de la biologie de Donax trunculus L. (Mollusque: Lamellibranche) dans l'algerois: Analyse statistique de la dispersion le long d'une plage en baie de Bou Ismaïl. J. exp. mar. Biol. Ecol. 21: 211-221.
- Muus, K. (1973): Settling, growth and mortality of young bivalves in the Øresund. *Ophelia* 12: 79-116.
- Neumann, H. und C. Meier (1964): Die Oberflächenströme in der Deutschen Bucht. Dt. hydrogr. Z. 17: 1-40.
- Newell, R. (1965): The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch Hydrobia ulvae and the bivalve Macoma balthica. Proc. zool. Soc. Lond. 144: 25-45.
- and B. L. Bayne (1973): A review on temperature and metabolic acclimation in intertidal marine invertebrates. Neth. J. Sea Res. 7: 421-433.
- Ockelmann, K. W. and K. Muus (1978): The biology, ecology and behaviour of the bivalve Mysella bidentata (Montagu). *Ophelia* 17: 1-93.
- Odum, W. E. (1970): Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet Mugil cephalus. In: J. H. Steele (Ed), Marine food chains. Univ. Calif. Press, Berkeley: 222-240.
- Odum, E. P. and A. E. Smalley (1959): Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit-feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem. Proc. natn. Acad. Sci. U. S. A. 45: 617-622.
- Oertzen, J.-A. von (1975): Long term continuous respiration measurements as a precondition for the assessment of secondary production. Merentutkimuslait. Julk. 239: 213-221.
- Oliver, W. R. B. (1923): Marine littoral plant and animal communities in New Zealand. Trans. Proc. N. Z. Inst. 54: 496-545.
- Ostrowski, J. (1976): Biomass and production of the crustacean Pontoporeia femorata (Krøyer) and the bivalve Macoma baltica (Linne) in the Gulf of Gdańsk. Pr. morsk. Inst. ryb. Gdyni 18 (A): 81-94.
- Pamatmat, M. M. (1978): Oxygen uptake and heat production in a metabolic conformer (Littorina irrorata) and a metabolic regulator (Uca pugnax). Mar. Biol. 48: 317-325.
- Panetta, P. (1975): Abra longicallus (Scacchi, 1836), specie caratteristica delle melbe epibatiali. Oebalia 1: 65-92.

- Parsons, T. R., K. Stephens and J. D. H. Strickland (1961): On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters. *J. Fish. Res. Bd Can.* 18: 1001-1016.
- Payne, D. W., N. A. Thorpe and E. M. Donaldson (1972): Cellulolytic activity and a study of the bacterial population in the digestive tract of Scrobicularia plana (Da Costa). *Proc. malac. Soc. Lond.* 40: 147-160.
- Penzias, L. P. (1969): Tellina martinicensis (Mollusca: Bivalvia): Biology and productivity. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* 19: 568-579.
- Petersen, C. G. J. (1914): Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep. Dan. biol. Stn* 21: 1-44, 6 pls, 3 charts.
- (1915): On the animal communities of the sea bottom in the Skagerak, the Christiana Fjord and the Danish waters. *Rep. Dan. biol. Stn* 23: 3-28.
- (1918): The sea bottom and its production of fish-food. *Rep. Dan. biol. Stn* 25: 1-62, 10 pls, 1 chart.
- Petersen, G. H. (1977): The density, biomass and origin of the bivalves of the central North Sea. *Meddr Danm. Fisk.-og Havunders. N. S.* 7: 221-273.
- Phillipson, J. (1964): A miniature bomb calorimeter for small biological samples. *Oikos* 15: 130-139.
- Pohlo, R. H. (1966): A note on the feeding behaviour in Tagelus californianus (Bivalvia: Tellinacea). *Veliger* 8: 225.
- (1967): Aspects of the biology of Donax gouldi and a note on evolution in Tellinacea (Bivalvia). *Veliger* 9: 330-337.
- (1969): Confusion concerning deposit feeding in the Tellinacea. *Proc. malac. Soc. Lond.* 38: 361-364.
- Precht, H. (1964): Anpassungen wechselwarmer Tiere im normalen Temperaturbereich und ihre Ursachen. *Naturw. Rdsch., Stuttg.* 11: 438-442.
- Rachor, E. (1972): On the influence of industrial waste containing H_2SO_4 and $FeSO_4$ on the bottom fauna off Helgoland (German Bight). In: M. Ruivo (Ed), *Marine Pollution and sea life*. Lond., Fish. News, Books: 390-392.
- (1976): Structure, dynamics and productivity of a population of Nucula nitidosa (Bivalvia, Prosobranchiata) in the German Bight. *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* 24: 296-331.

- (1977): Faunenverarmung in einem Schlickgebiet in der Nähe Helgolands. Helgoländer wiss. Meeresunters. 30: 633-651.
 - and S. A. Gerlach (1978): Changes of macrobenthos in a sublittoral sand area of the German Bight, 1967-1975. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer 172: 418-431.
 - and H. Salzwedel (1976): Studies on population dynamics and productivity of some bivalves in the German Bight. In: G. Persoone and E. Jaspers (Eds), Proc. 10th Eur. Symp. Mar. Biol., Ostend, Belgium, Sept. 17-23, 1975. Univ. Press, Wetteren 2: 575-588.
- Rae III, J. G. (1978): Reproduction in two sympatric species of Macoma (Bivalvia). Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 155: 207-219.
- Reading, C. J. and S. McGrorty (1978): Seasonal variations in the burying depth of Macoma balthica (L.) and its accessibility to wading birds. Estuarine coastal mar. Sci. 6: 135-144.
- Reid, R. G. B. (1971): Criteria for categorizing feeding types in bivalves. Veliger 13: 358-359.
- and A. Reid (1968): Feeding processes of members of the genus Macoma (Mollusca: Bivalvia). Can. J. Zool. 47: 649-657.
- Reineck, H. E. (1963): Sedimentgefüge im Bereich der südlichen Nordsee. Abh. senckenb. naturforsch. Ges. 505: 1-138.
- , J. Dörjes, S. Gadow und G. Hertweck (1968): Sedimentologie, Faunenzonierung und Faziesabfolge vor der Ostküste der inneren Deutschen Bucht. Senckenberg. leth. 49: 261-309.
- Rhoads, D. C. and G. Pannella (1970): The use of molluscan shell growth patterns in ecology and paleoecology. Lethaia 3: 143-161.
- Ricker, W. E. (1975): Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 191: 1-382.
- Salzwedel, H. (im Druck): Ökologisch wichtige Muschelarten aus den tieferen Gebieten der Deutschen Bucht. 2. Muschelsymp. Oldenburg. Arb. dt. Fisch. Verb.
- Schellenberg, A. (1942): Amphipoda. In: F. Dahl (Ed), Die Tierwelt Deutschlands. Jena, G. Fischer: 252 pp.
- Schrader, E. (1911): Lamellibranchiaten der Nordsee. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Kiel 12: 1-71.

- Schwenke, H. (1978): Hundert Jahre marine Ökosystemforschung. Verh. Ges. Ökol., Kiel 1977: 13-17.
- Schwerdtfeger, F. (1975): Ökologie der Tiere. Synökologie. Hamburg, Paray: 451 pp.
- Seegerstråle, S. G. (1960): Investigations on Baltic populations of the bivalve Macoma baltica (L.). Part I. Studies on recruitment and its relation to depth in Finnish coastal waters 1922-1959. Age and growth. Commentat. biol. 23: 1-72.
- (1962): Investigations on Baltic populations of the bivalve Macoma baltica (L.). Part II. What are the reasons for the periodic failure of recruitment and the scarcity of Macoma in the deeper waters of the inner Baltic ? Commentat. biol. 24: 1-26.
- (1965): Biotic factors affecting the vertical distribution and abundance of the bivalve Macoma baltica (L.) in the Baltic Sea. Bot. Gothoburg. 3: 195-204.
- Sellmer, G. P. (1956): A method for the separation of small bivalve molluscs from sediment. Ecology 37: 206.
- Sigurdson, J. B., C. W. Titman and P. A. Davies (1976): The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads. Nature, Lond. 262: 386-387.
- Spooner, G. M. and H. B. Moore (1940): The ecology of the Tamar estuary. IV. An account of the macrofauna of the intertidal muds. J. mar. biol. Ass. U. K. 24: 283-330.
- Steele, J. H. (1974): The structure of marine ecosystems. Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press: 128 pp.
- Stephen, A. C. (1928): Notes on the biology of Tellina tenuis Da Costa. J. mar. biol. Ass. U. K. 15: 683-702.
- (1929): Studies in the Scottish marine fauna. The fauna of the sandy and muddy areas of the tidal zone. Trans. R. Soc. Edinb. 56: 291-306.
- (1930): Studies in the Scottish marine fauna. Additional observations on the fauna of the sandy and muddy areas of the tidal zone. Trans. R. Soc. Edinb. 56: 521-535.
- (1931): Notes on the biology of certain Lamellibranchs on the Scottish coast. J. mar. biol. Ass. U. K. 17: 277-300.
- (1933): Studies on the Scottish marine fauna. The natural faunistic divisions of the North Sea as shown by the quantitative distribution of the molluscs. Trans. R. Soc. Edinb. 57: 601-616.

- (1932): Notes on the biology of some Lamellibranchs in the Clyde area. J. mar. biol. Ass. U. K. 28: 51-68.
- (1934): Studies on the Scottish marine fauna. Quantitative distribution of the echinoderms and the natural faunistic divisions of the North Sea. Trans. R. Soc. Edinb. 57: 777-787.
- Stripp, K. (1969): Die Assoziationen des Benthos in der Helgoländer Bucht. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 12: 95-141.
- und S. A. Gerlach (1969): Die Bodenfauna im Verklappungsgebiet von Industrieabwässern nordwestlich von Helgoland. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 12: 149-156.
- Tebble, N. (1966): British bivalve seashells. Sec. Ed. (1976). Edinburgh, Her Majesty's Stationary Office, 212 pp.
- Thiel, H. (1966): Quantitative Untersuchungen über die Meiofauna des Tiefseebodens. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. Sonderbd. 2: 131-148.
- Thorson, G. (1957): Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In: J. W. Hedgpeth (Ed), Treatise on marine ecology and paleoecology. Mem. geol. Soc. Am. 67: 461-534.
- (1958): Parallel level-bottom communities, their temperature adaption and their 'balance' between predators and food animals. In: A. A. Buzzati-Traverso (Ed), Perspectives in marine biology. Univ. California Press: 67-86.
- (1965): The distribution of benthic marine mollusca along the N.E. Atlantic shelf from Gibraltar to Murmansk. Proc. I. Europ. Malac. Congr. (1962): 5-25.
- Todd, R. A. (1914): The food of the plaice. Fishery Invest., Lond. (Ser. 2) 2: 1-31, 1 chart.
- Tomczak, G. und E. Goedecke (1962): Monatskarten der Temperatur der Nordsee, dargestellt für verschiedene Tiefenhorizonte. Dt. hydrogr. Z. Ergänzungheft Reihe B 7: 1-16.
- Trevallion, A. (1965): A study of certain protobranch bivalve molluscs and in investigation on detritus. Ph. D. thesis, Univ. Southampton, 211 pp.
- (1971): Studies on Tellina tenuis Da Costa. III. Aspects of general biology and energy flow. J. exp. mar. Biol. Ecol. 7: 95-122.
- and A. D. Ansell (1967): Studies on Tellina tenuis Da Costa II. Preliminary experiments in enriched sea water. J. exp. mar. Biol. Ecol. 1: 257-270.

- , R. Johnston, D. M. Finlayson and N. T. Nicoll (1973):
Studies in the bivalve, Tellina tenuis Da Costa. IV. Further
experiments in enriched sea water. J. exp. mar. Biol. Ecol.
11: 189-206.
- Truemann, E. R. (1978): The burrowing activities of bivalves.
Symp. zool. Soc. Lond. 22: 167-186.
- Ursin, E. (1952): Change in the composition of the bottom fauna
of the Dogger Bank area. Nature, Lond. 170: 324.
- Vahl, O. (1978): Seasonal changes in oxygen consumption of the
iceland scallop (Chlamys islandica (O. F. Müller)) from 70°N.
Ophelia 17: 143-154.
- Vassallo, M. J. (1971): The ecology of Macoma inconspicua (Broderip
and Sowerby, 1829) in central San Francisco Bay. Part II.
Stratification of Macoma community within the substrate.
Veliger 13: 279-284.
- Warwick, R. M., C. L. George and J. R. Davies (1978): Annual macro-
fauna production in a Venus community. Estuarine coastal mar.
Sci. 7: 215-241.
- and R. Price (1975): Macrofauna production in an estuarine
mud-flat. J. mar. biol. Ass. U. K. 55: 1-18.
- Weichart, G. (1975): Untersuchungen über die Fe-Konzentration im
Wasser der Deutschen Bucht im Zusammenhang mit dem Einbringen
von Abwässern aus der Titandioxid-Produktion. Dt. hydrogr. Z.
28: 49-61, 4 Tafeln.
- Wernstedt, C. (1942): Studies on the food of Macoma balthica and
Cardium edule. Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren 106: 241-243.
- Widdows, J. and B. L. Bayne (1971): Temperature acclimation of
Mytilus edulis with reference to its energy budget.
J. mar. biol. Ass. U. K. 51: 827-843.
- Wieser, W. (1973): Temperature relations of ectotherms: A specu-
lative review. In: W. Wieser (Ed), Effects of temperature on
ectothermic organisms. Berlin, Springer: 1-24.
- Wilde, P. A. W. J. de (1973): A continuous flow apparatus for long-
term recording of oxygen uptake in burrowing invertebrates,
with some remarks on the uptake in Macoma balthica. Neth. J.
Sea Res. 6: 157-162.

- (1975): Influence of temperature on behaviour, energy metabolism and growth of Macoma balthica (L.). In: H. Barnes (Ed), Proc. 9th Eur. Symp. Mar. Biol., Oban, Scotland, Oct. 2-8, 1974. Aberdeen Univ. Press: 239-256.
 - and E. M. Berghuis (1978): Laboratory experiments on the spawning of Macoma balthica; its implications for production research. In: D. S. McLusky and A. J. Berry (Eds), Physiology and behaviour of marine organisms, Proc. 12th Eur. Symp. Mar. Biol., Stirling, Scotland, Sept. 1977: 375-384.
- Wilson, J. G. (1978): Upper temperature tolerances of Tellina tenuis and T. fabula. Mar. Biol. 45: 123-128.
- Winter, J. E. (1969): Über den Einfluß der Nahrungskonzentration und anderer Faktoren auf Filtrierleistung und Nahrungsausnutzung der Muscheln Arctica islandica und Modiolus modiolus. Mar. Biol. 4: 87-135.
- (1978): A review on the knowledge of suspension-feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. Aquaculture 13: 1-33.
- Wolff, W. J., A. J. J. Sandee and L. de Wolf (1977): The development of a benthic ecosystem. Hydrobiologia 52: 107-115.
- and L. de Wolf (1977): Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen estuary, the Netherlands. Estuarine coastal mar. Sci. 5: 1-24.
- Yonge, C. M. (1959): On the structure, biology and systematic position of Pharus legumen (L.). J. mar. biol. Ass. U. K. 38: 277-290.
- Ziegelmeier, E. (1953): Quantitative investigations of the bottom fauna (macro-benthos) in the Helgoland Bight. Annls biol., Copenh. 9: 140-141.
- (1963): Das Makrobenthos im Ostteil der Deutschen Bucht nach qualitativen und quantitativen Bodengreiferuntersuchungen in der Zeit von 1949-1960. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. Sonderbd. 1: 101-114.
 - (1964): Einwirkungen des kalten Winters 1962/63 auf das Makrobenthos im Ostteil der Deutschen Bucht. Helgoländer wiss. Meeresunters. 10: 276-282.

- (1970): Über Massenvorkommen verschiedener makrobenthaler Wirbelloser während der Wiederbesiedlungsphase nach Störungen durch "katastrophale" Umwelteinflüsse. Helgoländer wiss. Meeresunters. 21: 9-20.
- (1978): Macrobenthos investigations in the eastern part of the German Bight from 1950 to 1974. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 172: 432-444.

Anhang

Erläuterungen zu den Tabellen 1 - 3: Tellina fabula, Verbreitung.

Stationsnummern des FS "Victor Hensen"

Tab. 1:	187 - 196	Reise 15. - 16. 7. 1975
Tab. 2:	238 - 270	Reise 11. - 15. 8. 1975
Tab. 3:	415 - 480	Reise 27. - 30.10. 1975

Stationstypen

- G - Geographische Stationen im Abstand von 30 Längen- und 15 Breitenminuten einschließlich Stationen mit geringer Abweichung (G)
- H - Hagmeier-Stationen mit den Nummern von Hagmeier (1925)
- D - Dauerstationen des Instituts für Meeresforschung Bremerhaven, 196, 453 - Feinsand-Station Zentrum, 239, 451 - Feinsand-Station NW, 415 - Nordergründe, 479 - Schlicksand-Station, 480 - Tellinagrund
- Z - Zusatz-Stationen

Tiefenangaben sind auf Seekartennull bezogen.

Sediment

Sf	- Schluff (und feiner)	sf	- schluffig (und feiner)
Fstsd	- Feinstsand	fstsd	- feinstsandig
Fsd	- Feinsand	fsd	- feinsandig
Msd	- Mittelsand	msd	- mittelsandig
Gsd	- Grobsand (und gröber)	gsd	- grobsandig (und gröber)
Fsd-Msd	- Fein- bis Mittelsand		
Fsd/Msd	- Fein- und Mittelsand in verschiedenen Greifern		

Bodengreifer

1/10, 1/5	- Backengreifer nach van Veen (1/10, 1/5 m ²)
1/60	- Kastengreifer nach Reineck (1/60 m ²)
n	- Anzahl der Bodengreifer
Ø, min-max	- mittlere, kleinste und größte Eindringtiefe

Abundanz

Σ	- Gesamtabundanz
< 4 mm	- Zahl der Tiere mit einer Schalenlänge < 4 mm

Zeichen

- * 1 - über Siebe mit 1 mm Maschenweite gesiebt
- + 2 - qualitative Probe

Tab. 1: Tellina fabula, Verbreitung. Stationsdaten und Abundanzen für die Reise vom 15. - 16.7.1975
 Erläuterungen siehe Seite

Station Nr. Typ	Breite		Länge		Position		Decca (Kette 9 B)		Tiefe m	Sediment	Bodengreifer		Abundanz Ind./m ² Σ <4 mm		
	N	E	E	E	rot	grün	purpur	Typ			n	Eindring- tiefe(cm) Ø min-max			
187 H	53°55,0'	07°46,5'	I	16,5	-	F	64,3	23	sf Fsd	1/60	6	12	11-13	460	230
188 Z	53°55,0'	07°30,0'	H	22,0	-	E	61,9	23	sch Fsd-Msd	1/60	6	8	6-10	360	68
189* H	53°51,3'	07°07,0'	G	10,3	B	40,7	C	78,0	Fsd-Msd	1/60	6	13	11-15	40	0
190 H	53°56,0'	07°07,3'	H	04,2	B	43,0	D	55,8	sch Fsd	1/60	6	11	10-13	450	72
191 Z	54°00,0'	07°07,1'	H	19,0	B	45,2	D	61,1	sch Fsd	1/60	3	8	7- 8	280	81
192 Z	54°13,0'	06°43,5'	I	22,4	D	31,4	-	36	sf Fstsd	1/60	6	14	9-18	1	0
193 Z	54°15,0'	06°43,5'	J	05,7	D	32,0	-	36	sf Fstsd	1/60	6	17	14-18	1	0
194 H	54°20,0'	06°43,5'	J	21,8	D	33,4	-	37	sf Fstsd	1/60	6	15	13-18	1	1
195 Z	54°30,0'	06°43,5'	B	04,5	D	35,8	-	36	sf Fstsd	1/60	6	14	11-17	-	-
196 D	54°22,5'	07°37,0'	C	12,5	B	39,9	F	67,2	Fsd	1/60 1/10	10 2	9 6	5-14 5- 6	288	158

Tab. 2: Tellina fabula, Verbreitung. Stationsdaten und Abundanzen für die Reise vom 11. - 15.8.1975
 Erläuterungen siehe Seite

Station Nr. Typ	Breite		Länge		Position		Decca (Kette 9 B)		Tiefe m	Sediment	Bodengreifer		Abundanz Ind./m ²			
	N	E	E	E	rot	grün	purpur	Typ			n	Eindring- tiefe(cm) Ø _{min-max}		Σ < 4 mm		
238 Z	54°33,0'	07°37,0'	E 01,0	B 44,1	F 73,0				23	Fsd	1/60	6	9	6-11	1550	1194
239 D	54°33,0'	07°24,5'	D 09,8	C 31,5	F 57,1				29	Fsd	1/60	6	9	6-11	230	39
240 Z	54°41,7'	07°06,5'	D 14,3	C 43,1	E 72,7				30	Fsd	1/10	2	7	7-7	150	120
241* Z	54°41,5'	07°07,5'	D 15,6	C 42,6	E 73,7				31	Msd/Fsd	1/10	2	6	5-7	55	40
242 Z	54°52,5'	06°30,0'	D 04,0	E 30,0	-				43	sf Fstsd	1/10	1	9	16-20	-	-
243 G	55°00,0'	06°00,0'	C 18,0	F 30,3	-				39	Fsd	1/60	6	13	12-14	-	-
244 Z	55°05,0'	05°30,0'	C 06,2	F 47,8	-				43	sf Fsd	1/60	6	16	13-18	-	-
245 Z	55°07,5'	05°00,0'	B 16,8	G 46,4	-				39	Fsd	1/60	6	13	13-15	-	-
246 Z	55°11,0'	04°30,0'	B 07,5	H 43,6	-				49	sf Fsd	1/60	2	12	11-14	-	-
247 Z	55°18,0'	04°15,0'	B 11,4	I 30,7	-				40	sf Fstsd-Fsd	1/60	2	14	12-15	-	-
248 Z	55°26,0'	04°30,0'	C 06,0	H 38,9	-				40	Fsd	1/60	2	9	7-10	-	-
249 Z	55°41,0'	04°30,0'	D 02,2	H 34,8	-				33	sch Fsd	1/60	2	11	10-11	-	-

Tab. 2, Fortsetzung

Station Nr. Typ	Breite		Länge		Position		Decca (Kette 9 B)		Tiefe m	Sediment	Typ	n	Bodengreifer Eindring- tiefe(cm) Ø min-max	Abundanz Ind./m ² Σ < 4 mm		
	N	E	rot	grün	rot	grün	purpur									
250	Z	55°33,0'	04°15,0'		C	08,5	H	43,8	-	sch	Fsd	2	11	10-11	60	60
251	Z	55°41,0'	04°00,0'		C	11,9	H	47,9	-	sch	Fsd	3	7	5-9	40	0
252	Z	55°33,0'	03°45,0'		B	19,5	I	38,7	-	sch	Fsd	2	9	9-10	-	-
253	Z	55°41,0'	03°30,0'		B	23,1	I	42,0	-	sch	Fsd/Sf	2	8	6-11	-	-
254	Z	55°26,0'	03°30,0'		B	04,0	I	47,6	-	sch	Fsd	2	8	6-10	-	-
255	Z	55°11,0'	03°30,0'		A	09,1	J	36,2	-	sch	Fsd	2	7	6-9	60	34
256	Z	55°18,0'	03°45,0'		A	23,7	J	44,5	-	sch	Fsd	2	5	5-6	-	-
257	Z	55°21,0'	04°00,0'		B	09,5	I	36,6	-	sch	Fsd	6	12	11-13	210	105
258	Z	55°11,0'	04°00,0'		A	19,2	I	40,6	-	sf	Fsd	2	18	16-18	-	-
259	Z	54°45,0'	04°40,0'		J	15,2	I	30,2	-	sf	Fsd	6	16	15-18	-	-
260	Z	54°45,0'	05°30,0'		A	13,7	G	33,2	-	sf	Fsd	6	14	12-19	20	20
261	G	54°15,0'	06°30,0'		I	20,0	D	42,6	-	sf	Fsd	6	16	15-18	1	1
270	Z	54°10,7'	07°26,8'		A	05,7	B	39,4	E	72,5	sf	6	16	13-18	1	1

Tab. 3: Tellina fabula, Verbreitung. Stationsdaten und Abundanzen für die Reise vom 27. - 30.10.1975
 Erläuterungen siehe Seite

Station Nr. Typ	Breite		Länge		Position		Decca (Kette 9 B)		Tiefe m	Sediment	Bodengreifer		Abundanz Ind./m ²		
	N	E	N	E	rot	grün	purpur	Typ			n	Eindring- tiefe(cm)		∑ < 4 mm	
415 D	53°57,6'	07°59,9'	07°59,9'	J 17,7	-	-	G 63,8	25	sf Fsd	1/60	12	17	12-19	25	25
416 G	54°00,0'	08°00,0'	08°00,0'	A 02,9	-	-	G 64,9	30	Sf-Fsd	1/60	6	20	16-25	-	-
417 H	53°58,5'	08°06,0'	08°06,0'	A 04,3	-	-	G 76,7	25	Sf-Fsd	1/10	2	10	10-11	70	70
418* H	53°59,0'	08°13,0'	08°13,0'	A 14,1	-	-	H 61,3	19	gsd Msd	1/10	2	8	7-9	-	-
419 H	54°04,0'	08°13,0'	08°13,0'	B 08,6	-	-	H 61,5	15	Sf	1/10	2	14	9-15	-	-
420 H	54°11,0'	08°15,0'	08°15,0'	C 12,9	-	-	H 65,2	16	sf Fsd	1/10	2	13	12-14	-	-
421 H	54°13,0'	08°22,0'	08°22,0'	D 03,9	-	-	H 77,2	13	Fsd	1/10	2	6	5-7	135	15
422 G	54°15,0'	08°30,0'	08°30,0'	D 19,2	-	-	I 60,1	7	Fsd	1/10	2	6	5-6	-	-
423 H	54°22,0'	08°10,0'	08°10,0'	E 01,1	-	-	H 57,0	17	Fsd-Msd	1/10	2	6	5-6	580	394
424* G	54°30,0'	08°00,0'	08°00,0'	E 19,0	-	-	G 73,2	15	gsd Msd	1/10	2	7	7-8	-	-
425 H	54°34,0'	08°07,0'	08°07,0'	F 18,3	-	-	H 53,6	13	msd Fsd	1/10	2	6	5-6	65	0
426# H	54°34,5'	07°52,0'	07°52,0'	F 01,0	-	-	G 63,3	20	Fsd/Gsd	1/10	2	7	7-7	(155)	(60)
427+ H	54°41,0'	07°44,0'	07°44,0'	F 12,1	-	-	G 55,2	20	Fsd	1/10	2	7	6-8	(220)	(161)
428 G	54°45,0'	08°00,0'	08°00,0'	G 22,9	-	-	G 75,8	14	Fsd-Msd	1/10	2	6	5-8	70	15

Tab. 3, Fortsetzung 1

Station Nr. Typ	Breite		Länge		Position		Decca (Kette 9 B)		Tiefe m	Sediment	Typ	Bodengreifer n	Eindring- tiefe(cm) Ø min-max	Abundanz Ind./m ² Σ < 4 mm		
	N	E	E	N	rot	grün	purpur	grün								
429 H	54°53,0'	08°07,0'	I 09,3	-	H 54,8				14	Fsd	1/10	2	6	4-7	230	46
430# H	54°55,0'	08°15,0'	J 03,4	-	H 63,8				10	Gsd	1/10	2	8	7-8	(-)	(-)
431 H	55°03,0'	08°10,0'	J 13,8	-	H 58,5				15	Fsd	1/10	2	5	5-6	685	192
432 G	55°00,0'	08°00,0'	I 15,8	-	G 77,8				16	Fsd-Msd	1/60 1/10	6 2	9 4	7-10 4-5	346	93
433 H	54°56,0'	07°56,0'	I 00,3	-	G 73,0				16	Msd	1/10	2	5	5-6	160	85
434 H	54°56,5'	07°46,0'	H 10,5	-	G 62,3				20	Fsd	1/10	2	4	4-5	105	75
435 H	54°57,5'	07°26,0'	G 08,4	-	F 71,7				26	Fsd	1/10	2	3	3-4	20	15
436 G	55°00,0'	07°30,0'	G 19,7	C 37,7	F 76,7				23	Fsd	1/60 1/10	6 2	8 4	7-10 3-5	386	135
437* H	55°05,0'	07°47,0'	I 06,0	C 32,7	G 65,5				18	Msd-Gsd	1/10	2	5	4-6	25	5
438 (G)	55°16,5'	08°06,0'	A 00,4	B 47,5	H 55,1				15	Fsd	1/10	2	4	4-5	90	10
439 H	55°17,5'	07°51,0'	J 05,4	C 34,6	G 71,4				23	Fsd	1/10	2	6	5-6	205	84
440*(G)H	55°15,0'	07°27,0'	H 18,9	C 42,8	-				22	Msd	1/5	2	6	5-7	18	8
441 H	55°05,0'	07°03,0'	F 19,4	D 32,8	-				32	Fstsd-Fsd	1/5	2	7	6-7	100	80

Tab. 3, Fortsetzung 2

Station Nr. Typ	Breite		Länge		Position		Decca (Kette 9 B)		Tiefe m	Sediment	Typ	Bodengreifer		Abundanz Ind./m ² Σ < 4 mm
	N	E	E	N	rot	grün	purpur	n				Eindring- tiefe(cm) Ø min-max		
442 G	55°00,0'	07°00,0'	F 05,3	D 33,2	E 78,0			33	fstd Fsd	1/60 1/5	6 2	10 7	7-12 7-7	143 114
443 H	55°03,0'	06°45,0'	E 18,5	D 41,4	-			34	fstd Fsd	1/5	2	5	5-5	43
444 G	55°00,0'	06°30,0'	D 20,8	E 30,9	-			38	fsd Sf	1/5	2	12	11-13	-
445 H	54°57,0'	06°36,0'	D 20,2	D 45,2	-			45	Sf-Fstd	1/5	2	12	12-12	-
446* H	54°51,0'	06°45,0'	D 15,65	D 39,2	-			41	Gsd	1/5	2	5	4-6	-
447 G	54°45,0'	06°30,0'	C 09,6	D 47,2	-			40	fstd Sf	1/5	2	10	9-11	-
448 G	54°45,0'	07°00,0'	D 16,6	C 47,7	-			31	Fsd/Msd	1/5	2	7	7-8	45
449# H	54°40,0'	07°20,0'	E 01,9	C 36,1	F 56,3			26	gsd Msd	1/5	2	11	10-11	(-)
450 G	54°45,0'	07°30,0'	F 05,1	C 33,2	F 70,4			22	Msd	1/5	2	8	8-9	530
451 D	54°33,0'	07°24,5'	D 09,8	C 31,5	F 57,1			29	msd Fsd	1/60	12	9	7-12	160
452 G	54°30,0'	07°30,0'	D 06,2	B 45,8	F 62,3			26	Msd	1/60 1/5	6 2	12 11	10-15 10-12	154 46
453 D	54°22,5'	07°37,0'	C 12,5	B 39,9	F 67,2			26	Fsd	1/60	12	11	9-16	325
455# G	54°15,0'	08°00,0'	C 11,4	A 46,4	G 69,9			16	Gsd	1/5	2	9	8-9	(-)

Tab. 3, Fortsetzung 3

Station Nr. Typ	Breite		Länge		Position		Decca (Kette 9 B)		Tiefe m	Sediment	Typ	Bodengreifer		Abundanz Ind./m ² Σ < 4 mm		
	N	E	E	N	rot	grün	purpur	n				Eindring- tiefe(cm) Ø min-max				
456* Z	54°08,5'	07°52,3'	B	02,0	-	G	54,0		52	Msd/Gsd	1/5	2	8	7-8	(-)	(-)
457 (G)	54°10,0'	07°30,0'	A	07,0	-	E	77,2		38	Sf/Fsd	1/5	2	12	10-13	-	-
458 H	54°08,5'	07°10,0'	J	05,1	-	D	76,3		35	sf Fstd/Fsd	1/5	2	7	6-8	-	-
459 G	54°00,0'	07°00,0'	H	13,8	-	D	51,7		28	fstd Fsd	1/60 1/5	6 2	11 7	8-14 7-8	326	75
460* H	53°55,0'	06°40,0'	G	07,4	C	47,05		23		gsd Msd	1/5	2	11	10-11	-	-
461 G	54°00,0'	06°30,0'	G	19,5	D	39,79		28		Fsd	1/60 1/5	6 2	10 10	7-12 10-10	118	17
462 H	54°08,0'	06°42,5'	I	05,2	D	30,77		34		sf Fstd/Fsd	1/5	2	10	10-10	1	0
463 G	54°15,0'	07°00,0'	J	19,2	C	38,44	D	71,1	36	sf Fstd/Fsd	1/5	2	8	8-9	-	-
464 G	54°30,0'	07°00,0'	B	20,4	C	43,49	E	56,34	37	sf Fstd/Fsd	1/60 1/5	6 2	18 8	17-18 7-9	1	1
465 H	54°21,0'	06°45,0'	A	01,9	D	32,6		37		Fstd/Fsd	1/5	2	8	8-8	-	-
466 G	54°30,0'	06°30,0'	A	17,05	D	45,02		39		Fsd	1/5	2	11	11-12	-	-
467 G	54°15,0'	06°30,0'	I	20,0	D	42,6		36		Fsd	1/5	2	8	8-8	-	-

Tab. 3, Fortsetzung 4

Station Nr. Typ	Breite		Länge		Position		Decca (Kette 9 B)		Tiefe m	Sediment	Typ	n	Bodengreifer Eindring- tiefe(cm) Ø _{min-max}	Abundanz Ind./m ² Σ<<4 mm	
	N	E	E	N	rot	grün	purpur	grün							purpur
468 G	54°15,0'	06°00,0'	06°00,0'	I 03,7	F 32,5	-	-	-	38	Fsd	1/5	2	15	14-15	-
469 H	54°20,5'	05°40,0'	05°40,0'	I 10,0	G 30,9	-	-	-	40	sf Fsd	1/5	2	12	11-13	-
470 G	54°00,0'	06°00,0'	06°00,0'	G 09,55	F 34,33	B 62,2	B	62,2	32	Fsd-Gsd	1/60 1/5	6 2	12 7	9-15 5-8	21
471 G	53°45,0'	06°00,0'	06°00,0'	E 15,84	F 37,83	-	-	-	24	Msd-Fsd	1/5	2	8	8-8	13
472 H	53°47,5'	06°12,5'	06°12,5'	E 23,33	E 39,95	-	-	-	22	Msd-Fsd	1/5	2	9	8-9	1
473* H	53°54,0'	06°17,0'	06°17,0'	F 19,9	E 34,6	-	-	-	29	Gsd	1/5	2	10	8-11	-
474* G	53°45,0'	06°30,0'	06°30,0'	E 18,0	D 36,98	-	-	-	20	Gsd	1/5	2	10	9-10	(-)
475* H	53°42,5'	06°39,5'	06°39,5'	E 11,6	C 43,4	-	-	-	14	Msd-Gsd	1/5	2	11	9-12	-
476 G	53°45,0'	07°00,0'	07°00,0'	F 05,7	B 42,5	C 58,1	C	58,1	13	msd Fsd	1/5	2	7	7-8	218
477 H	53°47,0'	07°14,0'	07°14,0'	F 23,7	B 33,5	D 52,2	D	52,2	17	Fsd-Msd	1/5	2	9	9-10	70
478 G	54°00,0'	07°30,0'	07°30,0'	I 17,0	B 32,4	E 67,4	E	67,4	30	sf Fsd	1/60 1/5	6 2	13 7	11-15 6-8	84
479 D	54°01,0'	07°49,0'	07°49,0'	J 18,0	A 43,5	F 74,0	F	74,0	35	sf Fstsd	1/60	12	18	14-20	-
480 D	53°56,65'	07°59,5'	07°59,5'	J 13,8	-	G 62,4	G	62,4	16	Fsd	1/60	12	9	6-14	595

Tab. 4: Tellina fabula, Populationsdynamik.

Probendaten der Station Tellinagrund.

Erläuterungen:

1/60, 1/18

- Kastengreifer nach Reineck
(1/60, 1/18 m²)

1/20, 1/10, 1/5, 2/5

- Backengreifer nach van Veen
(1/20, 1/10, 1/5, 2/5 m²)

n

- Anzahl der Bodengreifer

∅, min-max

- mittlere, kleinste und größte
Eindringtiefe (auf volle cm gerundet)

Station Nr.	Datum 1975/76	Typ	Bodengreifer		
			n	∅	Eindringtiefe (cm) min-max
204	22. Jul	1/60	12	9	7-12
229	11. Aug	1/60	12	8	6- 9
334	8. Sep	1/60	12	8	5-10
362	3. Okt	1/60	12	9	7-13
480	30. Okt	1/60	12	9	6-14
504	24. Nov	1/60	9	9	6-12
517	25. Nov	1/10	2	3	3- 4
548	16. Dez	1/10	5	6	4- 7
24	14. Jan	1/10	5	5	4- 5
139	17. Feb	1/10	1	6	
		1/60	11	8	6-13
217	16. Mär	1/10	3	4	4- 4
		1/60	10	8	7-10
324	22. Apr	1/60	6	11	8-16
326	22. Apr	1/10	5	5	4- 5
403	17. Mai	1/10	5	4	3- 5
		1/18	2	11	10-12
		1/60	2	9	8-10
435	3. Jun	1/10	5	5	5- 5
512	22. Jun	1/10	3	4	4- 5
		1/18	6	15	13-18
693	12. Jul	2/5	3	5	5- 6
		1/5	8	8	6-10
		1/10	16	6	5- 7
		1/20	16	3	3- 5
		1/60	21	7	6-10
766	17. Aug	1/10	3	5	5- 5
		1/60	8	8	6- 9
804	9. Sep	1/10	2	4	4- 5
		1/60	9	7	5- 9

Tab. 5: Tellina fabula, Populationsdynamik.

Probendaten der Feinsand-Station Zentrum.

Erläuterungen siehe Tab. 4 des Anhangs.

Station Nr.	Datum 1975/76	Typ	n	Bodengreifer	
				Ø	Eindringtiefe (cm) min-max
196	16. Jul	1/10	2	5	5- 5
		1/60	10	9	5-14
236	11. Aug	1/60	12	11	7-14
339	8. Sep	1/60	11	8	7-11
367	3. Okt	1/60	12	10	8-13
453	29. Okt	1/60	12	11	8-16
509	24. Nov	1/10	5	6	6- 8
552	16. Dez	1/10	5	5	5- 6
22	14. Jan	1/10	6	5	5- 6
152	18. Feb	1/60	12	9	6-11
229	17. Mär	1/5	5	6	5- 6
		1/10	3	4	4- 5
231	17. Mär	1/60	5	7	4-11
328	23. Apr	1/10	8	5	4- 5
		1/60	1	8	
410	17. Mai	1/10	3	6	6- 7
		1/18	8	17	11-18
521	23. Jun	1/5	5	6	6- 8
		1/60	9	13	11-15
696	12. Jul	2/5	4	7	7- 9
		1/5	8	9	8-10
		1/10	16	6	5- 8
		1/20	17	4	3- 5
		1/60	21	7	5-10
756	16. Aug	1/10	2	5	5- 5
		1/60	8	8	6-10
864	28. Sep	1/10	4	6	6- 6
		1/60	12	13	11-14

Tab. 6: Tellina fabula, Wachstumsversuch 1

Versuchsbedingungen: saisonal angepaßte Temperatur, keine Algenzugabe, Sediment von der Station Tellinagrund.

Die korrigierte natürliche Mortalität betrug bis zum Versuchsende 47,8 %.

Datum (1975/76)	Jul	Aug	Okt	Nov	Dez	Jan	Feb	Mär	Apr
Versuchstage	0	26	72	108	140	178	210	240	275
mittlere Temperatur (°C)	16,2	17,3	14,1	10,4	5,6	4,8	3,1	3,5	
Zahl der Tiere									
tot	-	-	5	5	2	-	1	4	3
lebend	50	50	41	31	24	21	17	10	4
davon entnommen	-	4	5	5	3	3	3	3	4
Schalenlänge (l, mm)									
\bar{l}	1,8	2,0	2,1	2,1	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2
Vertrauensbereich für p = 95 %	0,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2
l_{\min}	1,6	1,7	1,7	1,8	1,8	1,8	1,9	1,9	1,9
l_{\max}	2,0	2,4	2,6	2,6	2,6	2,6	2,5	2,6	2,3
mittl. Schalen- trockengewicht (mg)	0,2	0,2	0,4	0,3	0,4	0,4	0,3	0,3	0,2
mittl. Weichkörper- trockengewicht (mg)	0,06	0,2	0,1	0,3	0,2	0,0	0,1	0,0	0,0
mittl. Weichkörper- feuchtgewicht (mg)	0,2	0,3	0,3	0,4	0,5	0,3	0,4	0,3	0,3

Tab. 7: Tellina fabula, Wachstumsversuch 2

Versuchsbedingungen: saisonal angepaßte Temperatur, Fütterung mit lebenden Algen, Algentrockengewicht pro Tier und Tag 0,15 mg bis zum 5.10.75, 0,3 mg bis zum 10.11.75 und 0,5 mg bis zum 15.7.76, Sediment von der Feinsand-Station Zentrum.

*19 der 32 Tiere beim Sedimentwechsel verletzt und nicht wieder in den Versuch genommen. Die korrigierte natürliche Mortalität betrug bis zum Versuchsende 38,7 %.

Datum (1975/76)	Jul 26.	Aug 21.	Sept 16.	Okt 6.	Nov 11.	Dez 13.	Jan 20.	Feb 21.	Mär 22.	Apr 26.	Mai 19.	Jun 25.	Jul 15.
Versuchstage	0	26	17,3	14,1	10,4	5,6	4,8	3,1	3,5	5,7	8,5	12,1	
mittlere Temperatur (°C)	16,2	17,3	14,1	10,4	5,6	4,8	3,1	3,5	5,7	8,5	12,1		
Zahl der Tiere													
tot	-	4	4	4	3	1	32*	4	-	-	1	1	1
lebend	100	96	85	85	75	66	26	19	16	15	10	9	8
davon entnommen	-	7	7	7	8	8	3	3	1	4	-	-	8
Schalenlänge (l, mm)													
\bar{l}	1,8	2,5	3,3	3,3	4,2	5,6	6,0	6,5	6,8	6,9	7,3	8,2	9,3
Vertrauensbereich für p = 95 %	0,0	0,1	0,1	0,1	0,2	0,3	0,6	0,8	0,9	1,0	1,5	1,5	1,7
l_{\min}	1,6	1,8	1,9	1,9	2,5	2,8	2,9	4,3	4,4	4,5	4,7	5,2	6,5
l_{\max}	2,0	3,1	4,9	4,9	6,4	8,7	9,2	9,5	9,8	9,9	10,3	11,0	12,3
mittl. Schalen- trockengewicht (mg)	0,2	0,4	1,0	1,0	2,0	4,3	5,4	7,7	11,4	9,7	-	-	21,6
mittl. Weichkörper- trockengewicht (mg)	0,06	0,1	0,2	0,2	0,5	1,7	1,9	2,7	2,7	3,0	-	-	7,6
mittl. Weichkörper- feuchtgewicht (mg)	0,2	0,5	1,2	1,2	2,9	9,0	8,4	13,4	16,6	15,6	-	-	37,3

Tab. 8: Tellina fabula, Wachstumsversuch 3

Versuchsbedingungen: saisonal angepasste Temperatur, Fütterung mit abgetöteten Algen, Algentrockengewicht pro Tier und Tag 0,15 mg bis zum 5.10.75, 0,3 mg bis zum 10.11.75 und 0,5 mg bis zum 15.7.76, Sediment von der Station Tellinagrund.

Die korrigierte natürliche Mortalität betrug bis zum Versuchsende 48,4 %.

Datum (1975/76)	Jul	Aug	Okt	Nov	Dez	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul
Versuchstage	0	26	72	108	140	178	210	240	275	298	335	355
mittlere Temperatur (°C)	16,2	17,3	14,1	10,4	5,6	4,8	3,1	3,5	5,7	8,5	12,1	
Zahl der Tiere												
tot	-	3	3	12	4	1	-	2	4	2	7	5
lebend	100	97	87	68	57	49	44	37	28	21	9	4
davon entnommen	-	7	7	7	7	5	5	5	5	5	-	4
Schalenlänge (l, mm)												
\bar{l}	1,8	2,5	2,8	3,5	4,7	5,5	5,7	6,0	6,3	6,5	7,0	8,7
Vertrauensbereich für p = 95 %	0,0	0,1	0,1	0,1	0,2	0,3	0,4	0,4	0,4	0,5	1,0	2,8
l_{\min}	1,6	1,7	2,0	2,2	2,7	3,0	3,0	3,0	3,6	3,7	4,7	6,2
l_{\max}	2,0	3,0	3,5	4,4	6,1	6,9	7,1	7,5	7,5	7,7	8,5	10,0
mittl. Schalen- trockengewicht (mg)	0,2	0,4	0,7	1,2	2,8	4,5	5,0	6,0	6,8	7,3	-	17,9
mittl. Weichkörper- trockengewicht (mg)	0,06	0,2	0,2	0,4	1,2	1,7	1,7	2,1	1,9	2,1	-	5,6
mittl. Weichkörper- feuchtgewicht (mg)	0,2	0,6	0,9	1,5	5,8	6,9	8,1	10,5	11,4	11,4	-	27,5

Tab. 9: Tellina fabula, Wachstumsversuch 4

Versuchsbedingungen: saisonal angepaßte Temperatur, Fütterung mit lebenden Algen, Algentrockengewicht pro Tier und Tag 0,15 mg bis zum 5.10.75, 0,3 mg bis zum 10.11.75 und 0,5 mg bis zum 15.7.76, Sediment von der Station Tellinagrund.

Die korrigierte natürliche Mortalität betrug bis zum Versuchsende 25,9 %.

Datum (1975/76)	Jul	Aug	Okt	Nov	Dez	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul
Versuchstage	0	26	72	108	140	178	210	240	275	298	335	355
mittlere Temperatur (°C)	16,2	17,3	14,1	10,4	5,6	4,8	3,1	3,5	5,7	8,5	12,1	
Zahl der Tiere												
tot	-	12	3	-	-	-	-	1	2	3	3	-
lebend	100	88	79	72	65	58	53	45	38	29	21	17
davon entnommen	-	6	7	7	7	5	7	5	6	5	4	17
Schalenlänge (l, mm)												
I	1,8	2,6	3,4	4,4	5,8	6,5	6,8	7,0	7,1	7,4	7,6	8,0
Vertrauensbereich für p = 95 %	0,0	0,1	0,1	0,2	0,3	0,3	0,4	0,4	0,5	0,6	0,8	1,0
l _{min}	1,6	1,6	2,0	2,6	3,3	3,5	3,6	3,6	3,6	3,7	3,8	4,0
l _{max}	2,0	3,2	4,5	5,7	8,0	9,1	9,4	9,7	9,8	10,0	10,4	11,5
mittl. Schalen- trockengewicht (mg)	0,2	0,5	1,1	2,6	4,9	8,1	8,1	9,9	11,1	10,6	13,0	16,7
mittl. Weichkörper- trockengewicht (mg)	0,06	0,1	0,2	0,7	1,8	3,0	2,7	3,6	3,1	2,4	3,9	5,4
mittl. Weichkörper- feuchtgewicht (mg)	0,2	0,7	1,2	3,9	9,2	14,2	13,1	16,8	17,7	15,9	20,7	26,7

Tab. 10: Tellina fabula, Wachstumsversuch 5

Versuchsbedingungen: saisonal angepaßte Temperatur, keine Algenzugabe, Sediment von Station Tellinagrund.

Die korrigierte natürliche Mortalität betrug bis zum Versuchsende 32,2 %.

Datum (1975/76)	Jul	Aug	Okt	Nov	Dez	Jan	Feb	Mär	Apr
Versuchstage	0	26	72	108	140	178	210	240	275
mittlere Temperatur (°C)	16,2	17,3	14,1	10,4	5,6	4,8	3,1	3,5	
Zahl der Tiere									
tot	-	1	1	1	1	4	2	1	3
lebend	50	49	44	38	33	25	20	16	10
davon entnommen	-	4	5	4	4	3	3	3	10
Schalenlänge (l, mm)									
I	2,3	2,7	2,8	2,8	2,9	2,9	2,9	2,9	2,9
Vertrauensbereich für p = 95 %	0,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,3
l _{min}	2,1	2,3	2,3	2,3	2,3	2,5	2,4	2,4	2,3
l _{max}	2,5	3,0	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4
mittl. Schalen- trockengewicht (mg)	0,3	0,5	0,7	0,7	0,8	0,8	0,6	0,7	0,7
mittl. Weichkörper- trockengewicht (mg)	0,12	0,2	0,2	0,3	0,2	0,3	0,2	0,1	0,1
mittl. Weichkörper- feuchtgewicht (mg)	0,5	0,6	0,7	0,5	0,8	0,7	0,9	0,6	0,6

Tab. 11: Tellina fabula, Wachstumsversuch 6

Versuchsbedingungen: saisonal angepasste Temperatur, Fütterung mit lebenden Algen, Algentrockengewicht pro Tier und Tag 0,3 mg bis zum 5.10.75, 0,6 mg bis zum 10.11.75 und 1,0 mg bis zum 15.7.76, Sediment von der Feinsand-Station Zentrum.

Die korrigierte natürliche Mortalität betrug bis zum Versuchsende 51,8 %.

Datum (1975/76)	Jul	Aug	Okt	Nov	Dez	Jan	Feb	Mär
Versuchstage	0	26	72	108	140	178	210	240
mittlere Temperatur (°C)	16,2	17,3	14,1	10,4	5,6	4,8	3,1	
Zahl der Tiere								
tot	-	4	2	-	3	4	4	11
lebend	100	96	87	80	70	59	49	32
davon entnommen	-	7	7	7	7	6	6	5
Schalenlänge (l, mm)								
\bar{l}	2,3	3,1	4,1	5,7	7,4	7,8	8,0	8,1
Vertrauensbereich für p = 95 %	0,0	0,1	0,2	0,2	0,3	0,3	0,4	0,5
l_{\min}	2,1	2,3	2,9	3,6	4,4	4,6	4,7	4,7
l_{\max}	2,5	3,8	6,3	8,2	10,1	10,5	10,7	10,8
mittl. Schalen- trockengewicht (mg)	0,3	0,8	1,7	4,8	9,2	10,9	12,7	12,9
mittl. Weichkörper- trockengewicht (mg)	0,12	0,2	0,3	1,1	3,6	4,7	4,8	4,8
mittl. Weichkörper- feuchtgewicht	0,5	1,0	2,4	7,3	18,1	20,7	22,3	24,0

Tab. 12: Tellina fabula, Wachstumsversuch 7

Versuchsbedingungen: saisonal angepasste Temperatur, Fütterung mit abgetöteten Algen, Algentrockengewicht pro Tier und Tag 0,3 mg bis zum 5.10.75, 0,6 mg bis zum 10.11.75 und 1,0 mg bis zum 15.7.76, Sediment von der Station Tellinagrund.

Die korrigierte natürliche Mortalität betrug bis zum Versuchsende 45,8 %.

Datum (1975/76)	Jul	Aug	Okt	Nov	Dez	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul
Versuchstage	0	26	72	108	140	178	210	240	275	298	335	355
mittlere Temperatur (°C)	16,2	17,3	14,1	10,4	5,6	4,8	3,1	3,5	5,7	8,5	12,1	
Zahl der Tiere												
tot	-	1	7	12	-	3	3	-	3	8	4	-
lebend	100	99	85	66	59	49	41	36	28	15	10	10
davon entnommen	-	7	7	7	7	5	5	5	5	1	-	10
Schalenlänge (l, mm)												
\bar{l}	2,3	3,2	3,6	4,4	5,8	6,7	7,1	7,1	7,3	7,6	7,9	8,4
Vertrauensbereich für p = 95 %	0,0	0,1	0,1	0,2	0,3	0,3	0,4	0,5	0,5	0,9	1,3	1,3
l_{\min}	2,1	2,1	2,4	2,5	3,1	3,4	3,5	3,6	3,7	3,7	4,4	5,4
l_{\max}	2,5	4,1	4,7	6,2	7,9	8,9	9,1	9,3	9,3	9,5	10,6	11,7
mittl. Schalen- trockengewicht (mg)	0,3	0,9	1,2	2,4	4,6	7,8	8,8	9,3	9,5	11,4	-	17,8
mittl. Weichkörper- trockengewicht (mg)	0,12	0,2	0,2	0,8	1,6	2,9	2,9	3,1	3,5	3,9	-	5,7
mittl. Weichkörper- feuchtgewicht (mg)	0,5	0,8	0,9	4,3	8,4	13,3	15,7	17,1	17,8	18,8	-	26,9

Tab. 13: Tellina fabula, Wachstumsversuch 8

Versuchsbedingungen: saisonal angepasste Temperatur, Fütterung mit lebenden Algen, Algentrockengewicht pro Tier und Tag 0,3 mg bis zum 5.10.75, 0,6 mg bis zum 10.11.75 und 1,0 mg bis zum 15.7.76, Sediment von der Station Tellinagrund.

*Beim Sedimentwechsel verletzt und nicht wieder in den Versuch genommen. Die korrigierte natürliche Mortalität betrug bis zum Versuchsende 35,0 %.

Datum	Jul	Aug	Okt	Nov	Dez	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul
(1975/76)	26.	21.	6.	11.	13.	20.	21.	22.	26.	19.	25.	15.
Versuchstage	0	26	72	108	140	178	210	240	275	298	335	355
mittlere Temperatur (°C)	16,2	17,3	14,1	10,4	5,6	4,8	3,1	3,5	5,7	8,5	12,1	
Zahl der Tiere												
tot	-	-	-	-	5*	5	2	1	3	11	7	1
lebend	100	100	93	86	74	63	55	49	41	24	13	9
davon entnommen	-	7	7	7	6	6	5	5	6	4	3	9
Schalenlänge (l, mm)												
\bar{l}	2,3	3,3	4,9	6,4	7,5	8,1	8,3	8,2	8,4	8,9	9,4	9,9
Vertrauensbereich für p = 95 %	0,0	0,1	0,2	0,2	0,3	0,3	0,4	0,4	0,5	0,6	0,7	1,3
l_{\min}	2,1	2,5	2,8	2,9	2,9	5,8	5,7	5,7	5,7	6,0	6,9	7,0
l_{\max}	2,5	3,9	7,3	8,7	10,0	10,9	11,4	11,3	11,5	11,8	11,8	12,5
mittl. Schalentrockengewicht (mg)	0,3	0,9	3,0	7,1	10,3	13,8	14,3	15,7	15,6	18,2	22,2	26,2
mittl. Weichkörpertrockengewicht (mg)	0,12	0,3	0,6	2,2	4,1	5,4	5,7	5,8	5,4	5,2	5,3	7,3
mittl. Weichkörpertrockengewicht (mg)	0,5	1,1	4,1	13,8	20,5	24,6	26,8	26,5	26,8	28,2	28,6	40,4

Tab. 14: Tellina fabula, Wachstumsversuch 9

Versuchsbedingungen: Temperatur konstant 12°C, Fütterung mit lebenden Algen, Algentrockengewicht pro Tier und Tag 0,3 mg bis zum 5.10.75, 0,6 mg bis zum 10.11.75 und 1,0 mg bis zum 15.7.76, Sediment von der Station Tellinagrund.

Die korrigierte natürliche Mortalität betrug bis zum Versuchsende 66,8 %.

Datum (1975/76)	Nov	Dez	Jan	Feb	Mär	Apr
Versuchstage	0 ± 113	140	178	210	240	275
Zahl der Tiere						
tot	-	6	-	2	18	14
lebend	66	60	52	44	21	5
davon entnommen	-	8	6	5	2	5
Schalenlänge (l, mm)						
\bar{l}	6,1	7,0	9,4	10,8	12,6	14,0
Vertrauensbereich für p = 95 %						
l_{\min}	0,1	0,2	0,5	0,7	0,8	1,4
l_{\max}	5,3	5,4	5,5	5,6	5,6	12,8
	7,6	8,8	12,2	13,3	14,4	15,6
mittl. Schalen- trockengewicht (mg)	5,5	8,3	18,4	29,9	50,5	70,9
mittl. Weichkörper- trockengewicht (mg)	2,1	3,3	8,6	13,6	19,6	25,3
mittl. Weichkörper- feuchtgewicht (mg)	11,1	16,9	40,2	65,2	98,9	132,4

Tab. 15: Tellina fabula, Population der Station Tellinagrund.
 Beziehung zwischen Schalenlänge (l in mm) und Gewicht
 (in mg) nach der Funktion: $\text{Gewicht} = a l^b$.
 Alle Regressionsgeraden sind bei einer Irrtumswahr-
 scheinlichkeit von $\alpha \leq 1\%$ signifikant.

Datum 1975/76	Weichkörper-				Schalen-	
	Trockengewicht		Feuchtgewicht		Trockengewicht	
	a(x10 ⁻³)	b	a(x10 ⁻³)	b	a(x10 ⁻³)	b
22. Jul	5,89	3,041	-	-	14,94	3,165
11. Aug	3,53	3,249	-	-	9,25	3,323
8. Sep	5,13	3,063	-	-	15,24	3,162
3. Okt	4,30	3,121	19,68	3,246	14,90	3,183
30. Okt	3,90	3,072	23,56	3,151	25,75	2,968
24. Nov	3,10	3,172	20,24	3,189	21,22	3,046
16. Dez	4,54	2,929	32,71	2,948	31,37	2,911
14. Jan	3,24	3,075	24,88	3,038	29,73	2,875
17. Feb	2,47	3,241	19,98	3,157	25,95	2,978
16. Mär	4,45	2,963	28,64	2,987	30,86	2,907
22. Apr	3,62	3,082	17,03	3,232	24,11	3,024
17. Mai	5,75	3,086	27,44	3,166	16,12	3,173
3. Jun	6,31	3,074	35,43	3,103	20,90	2,995
22. Jun	5,56	3,079	38,92	3,038	11,99	3,222
12. Jul	3,61	3,247	27,99	3,154	10,39	3,317
17. Aug	2,47	3,383	22,56	3,222	14,29	3,186
9. Sep	3,19	3,239	33,08	3,037	18,75	3,090

Tab. 16: Tellina fabula, Population der Feinsand-Station
 Zentrum. Beziehung zwischen Schalenlänge (l in mm)
 und Gewicht (in mg) nach der Funktion: Gewicht = a l^b.
 Alle Regressionsgeraden sind bei einer Irrtumswahr-
 scheinlichkeit von $\alpha \leq 1\%$ signifikant.

Datum 1975/76	Weichkörper-		Schalen-			
	Trockengewicht a(x10 ⁻³) b	Feuchtgewicht a(x10 ⁻³) b	Trockengewicht a(x10 ⁻³) b	Feuchtgewicht a(x10 ⁻³) b		
16. Jul	4,90	3,086	27,45	3,112	13,60	3,227
11. Aug	2,63	3,241	35,05	3,001	12,91	3,236
8. Sep	3,04	3,239	27,08	3,111	10,87	3,300
3. Okt	3,63	3,171	25,19	3,151	7,89	3,421
29. Okt	3,74	3,149	25,16	3,135	14,28	3,214
24. Nov	3,75	3,123	24,61	3,106	8,82	3,384
16. Dez	-	-	-	-	-	-
14. Jan	-	-	-	-	-	-
18. Feb	2,56	3,289	17,06	3,242	21,01	3,073
17. Mär	3,04	3,180	17,75	3,207	31,88	2,914
23. Apr	5,06	2,978	53,52	2,767	88,43	2,435
17. Mai	4,60	3,171	27,43	3,147	8,28	3,410
23. Jun	5,00	3,037	32,61	3,026	11,58	3,289
13. Jul	4,90	3,008	24,91	3,101	10,52	3,314
16. Aug	2,79	3,287	21,57	3,212	7,15	3,463
28. Sep	3,08	3,201	21,95	3,158	10,85	3,305

Tab. 17: Tellina fabula. Täglicher Schalenlängenzuwachs der Tiere in den verschiedenen Größenklassen. Die Werte wurden direkt aus den Längen-Wachstumskurven ermittelt (Teil II, Abb. 25).

Längenzunahme ($\text{mm} \times 10^{-3}$ pro Tag)

Größenklasse (mm)	Station Tellinagrund	Feinsand-Station Zentrum
0,4 - 0,9	8,2	4,7
1,0 - 1,9	11,5	12,1
2,0 - 2,9	18,1	21,9
3,0 - 3,9	37,8	35,1
4,0 - 4,9	34,8	32,9
5,0 - 5,9	32,3	31,2
6,0 - 6,9	29,0	27,9
7,0 - 7,9	27,4	27,4
8,0 - 8,9	25,2	23,6
9,0 - 9,9	21,6	21,9
10,0 - 10,9	18,9	20,5
11,0 - 11,9	17,0	19,5
12,0 - 12,9	13,4	18,4
13,0 - 13,9	11,8	15,6
14,0 - 14,9	7,9	15,1
15,0 - 15,9	6,0	12,6
16,0 - 16,9	3,3	11,8
17,0 - 17,9	1,4	10,4
18,0 - 18,9		8,2
19,0 - 19,9		6,6
20,0 - 20,9		4,7
21,0 - 21,9		3,3

Ich versichere, daß ich diese Arbeit selbständig und ohne fremde Hilfe verfaßt, keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt und die den benutzten Werken wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen als solche gekennzeichnet habe.

Die Arbeit hat an keiner anderen Stelle im Rahmen eines Prüfungsverfahrens vorgelegen und ist noch nicht veröffentlicht worden.

Bremerhaven, den 26. März 1979

Horst Salzwedel

Horst Salzwedel
Radellstr. 12
D 2850 Bremerhaven

Lebenslauf

Am 24. April 1950 wurde ich als Sohn des Gastwirtes Erich Salzwedel und seiner Ehefrau Dagmar Salzwedel, geborene Kuppe in Ahrensburg bei Hamburg geboren. Ich besitze die deutsche Staatsangehörigkeit.

Von 1956 bis 1960 besuchte ich die Grundschule in Ahrensburg, anschließend bis 1963 die Wilhelm-Wisser Realschule in Eutin. Den Besuch der Oberschule zum Dom in Lübeck schloß ich 1968 mit dem Abitur ab.

Im Wintersemester 1968 begann ich mein Biologie-Studium an der Christian-Albrechts-Universität in Kiel, das ich 1973 mit der Diplomprüfung in den Fächern Zoologie, Botanik und Fischereibiologie abschloß. Danach leistete ich meinen Wehrdienst ab, und seit 1975 arbeite ich als wissenschaftlicher Mitarbeiter im Institut für Meeresforschung in Bremerhaven, wo ich auch meine Dissertation anfertigte.

Seit 1969 lebe ich mit der Lehrerin Frau Rita Riel zusammen; 1977 wurde unser Sohn Johannes Salzwedel geboren.

Meine akademischen Lehrer in Kiel waren die Herren Professoren und Dozenten Bohlken, Dietrich, Gessner, Grasshoff, Halbsguth, Hempel, Herre, Heydemann, Jankowsky, Jürgens, Juza, Lochte-Holtgreven, Mondon, Müller-Buschbaum, Noodt, Precht, Raabe, Reese, Remane, Rheinheimer, Richter, Rudolph, Schadach, Schlieper, Schuster, Storch, Straka, Theede, Tischler, Vogel, Zeitschel.

Publikationen: 1974: Arm-Regeneration bei *Amphiura filiformis* (Ophiuroidea). Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 14: 161-167 (1974).

1976: E. Rachor und H. Salzwedel: Studies on population dynamics and productivity of some bivalves in the German Bight. Proc. 10th Europ. Symp. Mar. Biol. 2: 575-588 (1976).

1978: H. Salzwedel und J. Murken: Bericht über die Ölunfallfolgen an der bretonischen Küste. Veröff. Überseemus. Bremen, Ser. E., 1: 29-89.

(im Druck): Ökologisch wichtige Muschelarten aus dem Sublitoral der Deutschen Bucht unterhalb der 10 m Tiefenlinie. 2. Muschelsymp. Oldenburg. Arb. deutsch. Fisch. Verb.