

**WECHSELBEZIEHUNGEN ZWISCHEN DER BENTHISCHEN  
PRIMÄRPRODUKTION UND DEN  
NEMATODENGEMEINSCHAFTEN EULITORALER  
SANDESEDIMENTE  
DER SÜDLICHEN DEUTSCHEN OSTSEEKÜSTE**

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades des Fachbereiches Biologie

doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

an der Universität Rostock

Rostock 2011

Vorgelegt von

Kerstin Rieder, geb. am 08.12.1970 in Schermbeck (Wesel)

aus Steinhude (Wunstorf)

**Gutachter der Arbeit:**

Prof. Dr. Gerhard Graf, Universität Rostock

Prof. Dr. Günter Arlt, Universität Rostock

Prof. Dr. Karsten Reise, Alfred-Wegener-Institut für Polar- und  
Meeresforschung Bremerhaven

**Datum der Einreichung:** 02.11.2011

**Datum der Verteidigung:** 30.04.2012

*Gewidmet meinen Eltern für ihre Liebe und ihre selbstlose Unterstützung.*



# INHALT

	Seite
<b>1. Einleitung</b> .....	1
<b>2. Untersuchungsgebiet</b> .....	3
<b>3. Material und Methoden</b>	
<b>3.1. Feldarbeiten</b>	
3.1.1. Probenahme .....	6
3.1.2. Sauerstoffmikroprofile in situ.....	8
<b>3.2. Laborarbeiten</b>	
3.2.1. Sedimentparameter und Sauerstoffgehalt .....	9
3.2.2. Organischer Kohlenstoff und Stickstoff .....	9
3.2.3. Pigmente, Algenbiomasse, Zellzahlen und Artenanalyse .....	9
3.2.4. Benthische Primärproduktion	
<b>3.3. Meiofauna</b>	
3.3.1. Extraktion .....	13
3.3.2. Artbestimmung der Nematoden und Diversität.....	16
<b>3.4. Statistik und weiterführende Analysen</b> .....	20
<b>3.5. Experimentelle Fraßuntersuchung</b>	
3.5.1. Algenkultur.....	21
3.5.2. Nematoden.....	21
3.5.3. Versuchsaufbau und Berechnung der Fraßraten.....	22
<b>4. Ergebnisse</b>	
<b>4.1. Der Oberflächenhorizont 0-0,5 cm</b>	
4.1.1. Sediment.....	24
4.1.2. Organisches Material/Algenbiomasse .....	26
4.1.3. Das Mikrophytobenthos	
<b>4.2. Tiefenprofile der Umweltparameter</b>	
4.2.1. Korngröße und Sortierung.....	33
4.2.2. Organischer Gehalt .....	34
4.2.3. Algenbiomasse.....	36
4.2.4. Sauerstoff in situ .....	38
<b>4.3. Organisches Material und Algenbiomasse in der Wassersäule</b> .....	40

	<b>Seite</b>
<b>4.4. Temporale Variabilität der Nematodenpopulation</b>	
4.4.1. Abundanz .....	43
4.4.2. Sex ratio und Anteil Juvenile .....	44
4.4.3. Dominante Arten und Diversität.....	45
4.4.4. Temporale Dynamik der dominanten Arten.....	49
<b>4.5. Meiofauna</b> .....	54
<b>4.6. Fraßexperiment</b>	
4.6.1. Zellzahl von <i>Nitzschia pusilla</i> .....	55
4.6.2. Algenwachstums- und Fraßraten .....	56
<b>5. Diskussion</b>	
<b>5.1. Der Einfluss der saisonalen und räumlichen Variabilität der mikrophyto- benthischen Primärproduktion auf die Populationsdynamik der Nematoden</b>	
5.1.1. Saisonaler Verlauf der mikrophytobenthischen Primärproduktion .....	59
5.1.2. Der Einfluss des Mikrophytobenthos und des Phytoplanktons auf die Populationsdynamik der Nematoden.....	60
5.1.3. Validierung der mikrophytobenthischen Primärproduktionsdaten im Literaturvergleich .....	69
<b>5.2. Der Einfluss der Exposition auf die mikrophytobenthische Primärproduktion und die Nematodenpopulation</b> .....	71
5.2.1. Einfluss der Exposition auf das Mikrophytobenthos .....	72
5.2.2. Einfluss der Exposition auf die Nematodenpopulation .....	73
<b>5.3. Die Beziehung der funktionellen Reaktionen in den Nematodenpopulationen zur mikrophytobenthischen Primärproduktion</b> .....	76
5.3.1. Dominanz trophischer Gruppen als Reaktion auf die vorhandenen Nahrungsquellen .....	76
5.3.2. Temporale Variabilität der taxonomischen Struktur als Reaktion auf die mikrophytobenthische Primärproduktion.....	78
<b>5.4. Die Rolle der Nematoden im benthischen Kohlenstoffkreislauf der untersuchten Standorte</b> .....	81
<b>6. Zusammenfassung</b> .....	85
<b>7. Literatur</b> .....	88

## ABBILDUNGEN

	Seite
<b>Abbildung 1.</b> Lage des Untersuchungsgebietes.....	3
<b>Abbildung 2.</b> Blick vom Ufer (Gollwitz, Poel) auf das Untersuchungsgebiet.....	5
<b>Abbildung 3.</b> Das Strandprofil zu verschiedenen Jahreszeiten mit Stationen.....	5
<b>Abbildung 4.</b> Schematische Darstellung der Probenahme.....	7
<b>Abbildung 5.</b> Aufbau der mobilen Messapparatur zur Aufnahme von Sauerstoffprofilen <i>in situ</i> .....	8
<b>Abbildung 6.</b> Graphische Darstellung der zu berechnenden Sauerstoffflüsse bei 400 $\mu$ E (Mikroprofil von Aug 04).....	11
<b>Abbildung 7.</b> Graphische Darstellung des zu berechnenden Sauerstoffflusses im Dunkeln (Mikroprofil von Aug 04).....	12
<b>Abbildung 8.</b> Schematische Darstellung einer P/E-Kurve mit Hauptparametern.....	13
<b>Abbildung 9.</b> Beispiel eines Nematoden-Dauerpräparates.....	15
<b>Abbildung 10.</b> Darstellung der an den Nematoden vorgenommenen Messungen.....	16
<b>Abbildung 11.</b> Gut entwickelte „bulb“ ( <i>Metachromadora</i> , ♀).....	17
<b>Abbildung 12.</b> Spicula mit Gubernakulum.....	17
<b>Abbildung 13.</b> Prekloakale Supplemente.....	18
<b>Abbildung 14.</b> Spiralförmiges Amphid.....	18
<b>Abbildung 15.</b> Ovarien (didelphic) von <i>Metachromadora</i> , ♀.....	19
<b>Abbildung 16.</b> Schematische Darstellung des Fraßexperimentes.....	22
<b>Abbildung 17.</b> Temporäre Variabilität von Korngröße, Siltanteil, Sortierung und Wassergehalt (im Oberflächenhorizont 0-0,5).....	25
<b>Abbildung 18.</b> Organische Parameter (im Oberflächenhorizont 0-0,5 cm).....	27
<b>Abbildung 19.</b> C/N-Verhältnis und Verhältnis von Chlorophyll <i>a</i> zu Phaeopigment (im Oberflächenhorizont 0-0,5 cm).....	28
<b>Abbildung 20.</b> Monatliche mittlere Lichtintensität und Modell der benthischen Bruttoprimärproduktion.....	29
<b>Abbildung 21.</b> Benthische Bruttoprimärproduktion und PB-Raten des Mikrophytobenthos.....	30
<b>Abbildung 22.</b> Relative Abundanz der Arten des Mikrophytobenthos.....	31
<b>Abbildung 23.</b> Biovolumen der Algenzellen des Mikrophytobenthos.....	32
<b>Abbildung 24.</b> Tiefenprofile von Korngröße, Siltanteil, Sortierung und Wassergehalt.....	34
<b>Abbildung 25.</b> Tiefenprofile der organischen Parameter in den Sedimenten.....	35

<b>Abbildung 26:</b> Tiefenprofile der Parameter zur Algenbiomasse in den Sedimenten.....	37
<b>Abbildung 27.</b> Vertikale Sauerstoffkonzentrationsprofile an den beiden Stationen, gemessen mit einer Nadelmikroelektrode <i>in situ</i> zu verschiedenen Jahreszeiten.....	39
<b>Abbildung 28.</b> Saisonaler Verlauf von Chlorophyll <i>a</i> , Phaeopigment und Verhältnis von Chlorophyll <i>a</i> zu Phaeopigment in der Wassersäule.....	41
<b>Abbildung 29.</b> Saisonaler Verlauf vom C/N-Verhältnis in der Wassersäule.....	42
<b>Abbildung 30.</b> Abundanz der Nematoden im Oberflächenhorizont.....	43
<b>Abbildung 31.</b> Anteil an Juvenilen an der Gemeinschaft [%] und Sex ratio der Nematoden aus der Oberflächenschicht.....	44
<b>Abbildung 32.</b> Relative Abundanz der Arten [%].....	45
<b>Abbildung 33.</b> <i>Daptonema normandicum</i> , ♂.....	46
<b>Abbildung 34.</b> <i>Daptonema setosum</i> , ♂.....	46
<b>Abbildung 35.</b> <i>Chromadorita</i> sp., ♂.....	46
<b>Abbildung 36.</b> <i>Viscosia viscosa</i> , ♂.....	46
<b>Abbildung 37.</b> <i>Enoplolaimus</i> sp., ♂.....	47
<b>Abbildung 38.</b> <i>Atrochromadora microlaima</i> , ♂.....	47
<b>Abbildung 39.</b> <i>Theristus acer</i> , ♂.....	47
<b>Abbildung 40.</b> <i>Paracanthonchus caecus</i> , ♂.....	47
<b>Abbildung 41.</b> Shannon-Diversität ( $H'$ ) und Pielou's evenness der Nematoden.....	48
<b>Abbildung 42.</b> Abundanz, Juvenile und Sex ratio von <i>Daptonema</i> , exponierte Station.....	49
<b>Abbildung 43.</b> Abundanz, Juvenile und Sex ratio von <i>V. viscosa</i> und <i>Enoplolaimus</i> sp., exponierte Station.....	50
<b>Abbildung 44.</b> Abundanz, Juvenile und Sex ratio von <i>Chromadorita</i> sp. und <i>A. microlaima</i> , exponierte Station.....	51
<b>Abbildung 45.</b> Abundanz, Juvenile und Sex ratio von <i>Daptonema</i> und <i>V. viscosa</i> , geschützte Station.....	52
<b>Abbildung 46.</b> Abundanz, Juvenile und Sex ratio von <i>Chromadorita</i> sp. und <i>P. caecus</i> , geschützte Station.....	53
<b>Abbildung 47.</b> Abundanz, Juvenile und Sex ratio von <i>T. acer</i> , geschützte Station.....	54
<b>Abbildung 48.</b> Meiofauna [Ind. 10 cm <sup>-2</sup> ] im Oberflächenhorizont.....	55
<b>Abbildung 49.</b> Menge an Chlorophyll <i>a</i> und Phaeopigment <i>a</i> [ $\mu\text{g l}^{-1}$ ] mit und ohne Fraßdruck durch Nematoden.....	57

<b>Abbildung 50.</b> Gesamtraten über den kompletten Versuchszeitraum (t=1-10) von Chlorophyll <i>a</i> und Phaeopigment <i>a</i> [ $\mu\text{g l}^{-1}$ ] mit und ohne Fraßdruck durch Nematoden.....	57
<b>Abbildung 51.</b> Positive Korrelation zwischen mikrophytobenthischer Bruttoprimärproduktion und Nematodenabundanz an der geschützten Station.....	61
<b>Abbildung 52.</b> Positive Korrelation zwischen mikrophytobenthischer Bruttoprimärproduktion und Sex ratio an der geschützten Station.....	64
<b>Abbildung 53.</b> Negative Korrelation zwischen Phytoplanktonbiomasse und Nematodenabundanz an der exponierten Station.....	66
<b>Abbildung 54.</b> Algenbiomasse und Sex ratio an der exponierten Station.....	68
<b>Abbildung 55.</b> Gegenüberstellung der herbivoren Nematodengrazingraten und der benthischen Bruttoprimärproduktion an der geschützten Station.....	82
<b>Abbildung 56.</b> Gegenüberstellung der herbivoren Nematodengrazingraten und der benthischen Bruttoprimärproduktion an der exponierten Station.....	83

## TABELLEN

	<b>Seite</b>
<b>Tabelle 1.</b> Umweltparameter zum Zeitpunkt der Probenahme.....	6
<b>Tabelle 2.</b> Sauerstoffeindringtiefe.....	38
<b>Tabelle 3.</b> Grazing der Population (300 Ind.) innerhalb des Versuchszeitraums.....	58
<b>Tabelle 4.</b> Mikrophytobenthische Primärproduktion aus sandigen Küstensedimenten verschiedener Untersuchungen.....	70
<b>Tabelle 5.</b> Anteil [%] der trophischen Gruppen innerhalb der Nematodenpopulation im Jahresdurchschnitt.....	77
<b>Tabelle 6.</b> Grazingraten verschiedener Nematodenarten bzw. Gemeinschaften.....	81
<b>Tabelle 7.</b> Literaturdaten zu Grazingraten von Nematodenpopulationen sowie Nematodenabundanzen.....	84

## 1. EINLEITUNG

In litoralen Weichböden sind die Nematoden unter den meiobenthischen Metazoen eine dominante Tiergruppe. Sie erreichen sowohl in sandigen als auch in stark von Detritus durchsetzten Sedimenten teilweise außerordentlich hohe Abundanzen und eine beachtliche Artenvielfalt. Individuendichten von mehr als 100 Tieren pro 10 cm<sup>2</sup> sind keine Seltenheit, und in manchen sandigen Küstenbiotopen können bis zu 100 Arten auftreten. Da die verschiedenen Arten hinsichtlich ihrer Nahrungsaufnahme ein sehr breites Spektrum abdecken, besetzen sie auch sehr unterschiedliche Positionen im jeweiligen Lebensraum. Wegen ihrer hohen Abundanz, relativ kurzen Generationszeit und dem breit gefächerten Nahrungsspektrum (Protozoen, Bakterien, Mikroalgen, Detritus und auch anderen Nematoden bzw. Meiofaunaorganismen) stellen sie eine wichtige Komponente im Stoffaustausch litoraler Weichbodenareale dar (GERLACH 1971, FENCHEL 1978, COULL & BELL 1979, HEIP et al. 1985, VRANKEN et al. 1986).

Obwohl das Fraßverhalten von Nematoden in mehreren Studien dokumentiert wurde, besonders die Ingestion von Diatomeen (z. B. ADMIRAAL et al. 1983, BLANCHARD 1991, BOUWMAN et al. 1984, MIDDELBURG et al. 2000, MONTAGNA et al. 1995, RIERA et al. 1996), ist ihre Bedeutung im benthischen Nahrungsnetz eulitoralischer Sandsedimente immer noch unklar. Einige Untersuchungen belegen, dass Nematoden durch eine hohe Fraßrate die Biomasse und Primärproduktion des Mikrophytobenthos beeinflussen können (BLANCHARD 1991, MONTAGNA 1984, 1995, MONTAGNA & YOON 1991). Andere zeigen, dass der aufgenommene Kohlenstoff nur einen geringen Prozentsatz der benthischen Primärproduktion ausmacht (MOENS et al. 2002). ÓLAFSSON et al. (1999) stellten in einem Laborexperiment lediglich fest, dass die Aufnahmeraten unterschiedlicher Meiofaunataxa sehr verschieden sein können, wobei Nematoden nur ca. 40 % des angebotenen Materials umsetzen. Untersuchungen, die sich mit dem durch Nematoden bewirkten Kohlenstoffumsatz eulitoralischer Sandsedimente in Brackwassersystemen befassen, gibt es bisher nicht.

Hinzu kommt, dass die einzelnen Nematodenarten unterschiedliche Nahrungsquellen bevorzugen (WIESER 1952) und daher sehr divers das Interstitial besiedeln können. Grundsätzlich ist wenig bekannt, ob und in welchem Ausmaß die Abundanz oder die Artenzusammensetzung der Nematoden durch die mikrophytobenthische Primärproduktion beeinflusst wird oder ob im Gegenzug das Mikrophytobenthos durch Fraßdruck von den

Nematoden kontrolliert werden kann (MILLER et al. 1996). Von verschiedenen Autoren wurde bereits belegt, dass die Abundanz und Reproduktion der Nematoden auch stark von pelagischen Sedimentationsereignissen beeinflusst wird (z. B. RUDNICK et al. 1985, WEBB 1996, OLAFSSON & ELMGREN 1997, VANHOVE et al. 2000, RIEDER 2001 und VANAVERBEKE et al. 2003). Über die direkten trophischen Beziehungen zwischen Mikrophytobenthos und Nematoden geben nur wenige Arbeiten Auskunft (PLATT & WARWICK 1983, RZEZNIK-ORIGNAC et al. 2003, YSEBAERT et al. 2005, SAHAN et al. 2007, CIBIC et al. 2009).

Die vorliegende Arbeit beinhaltet eine Analyse der zwischen Nematoden und Mikrophytobenthos eulitoral Sandsedimente bestehenden Wechselbeziehungen und liefert damit einen Beitrag zum Verständnis des zwischen benthischer Primärproduktion und höheren trophischen Ebenen existierenden Stoffflusses.

Da die Ausbildung eines stabilen Mikrophytobenthos und das Vorkommen anderer potentieller Nahrungsquellen (z.B. absedimentiertes Phytoplankton) von der Exposition eines Untersuchungsgebietes gegenüber Wellen abhängt (BROWN & MCLACHLAN 1980, HICKS & COULL 1983, HERMAN & HEIP 1988), wurden zwei unterschiedlich stark exponierte Standorte miteinander verglichen. Im Untersuchungsgebiet Poel, einer Halbinsel an der südwestlichen Ostseeküste, gibt es weite sandige Areale die sich bis in den eulitoral Bereich ausdehnen. Nur wenige 100 m vom Sandstrand entfernt ist die Insel Langenwerder nördlich vorgelagert, wodurch sich zwei zu Fuß erreichbare, unterschiedlich stark exponierte Gebiete ausgebildet haben: Ein geschütztes Areal zwischen der Insel Langenwerder und Poel, sowie ein exponierter Bereich seeseitig der Insel Langenwerder.

In diesen beiden Arealen wurde ein Jahr lang (November 2003 bis Januar 2005) in regelmäßigen zeitlichen Abständen ein Monitoring durchgeführt. Dabei wurden neben den abiotischen Parametern (Sauerstoffeindringtiefe, Sedimentqualität, Temperatur) das Artenspektrum sowie die Populationsdynamik der Nematoden und die Saisonalität der mikrophytobenthischen Primärproduktion mittels Chlorophyll *a* - Messung und unter Verwendung von Glaselektroden bestimmt. Die Populationsparameter der Nematoden wie Artenanzahl, Abundanz, Geburtenraten einzelner Arten, Verhältnis Männchen zu Weibchen sowie Fraßtypen wurden mit den gewonnenen Ergebnisse in Beziehung gesetzt, um den Einfluss der Nematoden auf die benthische Mikroalgenproduktion und umgekehrt zu verstehen. Die Grazingraten der Nematoden wurden experimentell im Labor unter Verwendung von benthischen Diatomeen bestimmt.

## 2. UNTERSUCHUNGSGEBIET

Das Untersuchungsgebiet lag im eulitoralen Bereich eines Küstenabschnittes der Halbinsel Poel (Gollwitz) in der Wismar Bucht der südlichen Ostseeküste. Dem Strand war die Vogelschutzinsel Langenwerder sowie eine längst der Küste entlang laufende Sandbank vorgelagert, die starke Wellenaktivität der offenen See abschirmte (Abb. 1). Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden beide Bereiche vor und hinter der Sandbank zu verschiedenen Jahreszeiten beprobt, dabei war das Sediment stets von ca. 20 cm Wasser bedeckt. Während der Dauer der Messkampagne unterlag sowohl die Salinität als auch die Wassertemperatur starken Schwankungen (11-14 PSU bzw. 0,5-22°C).

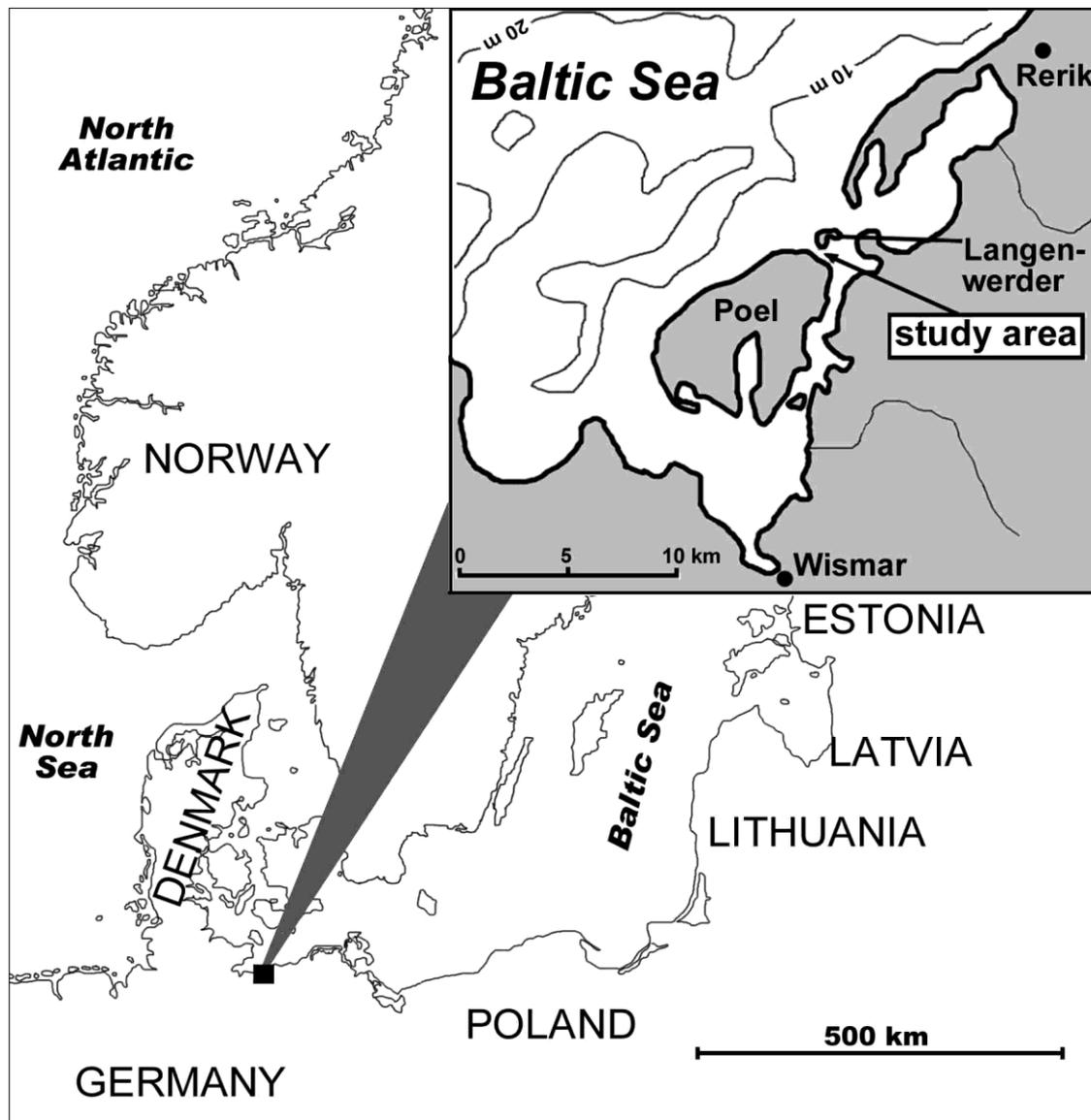


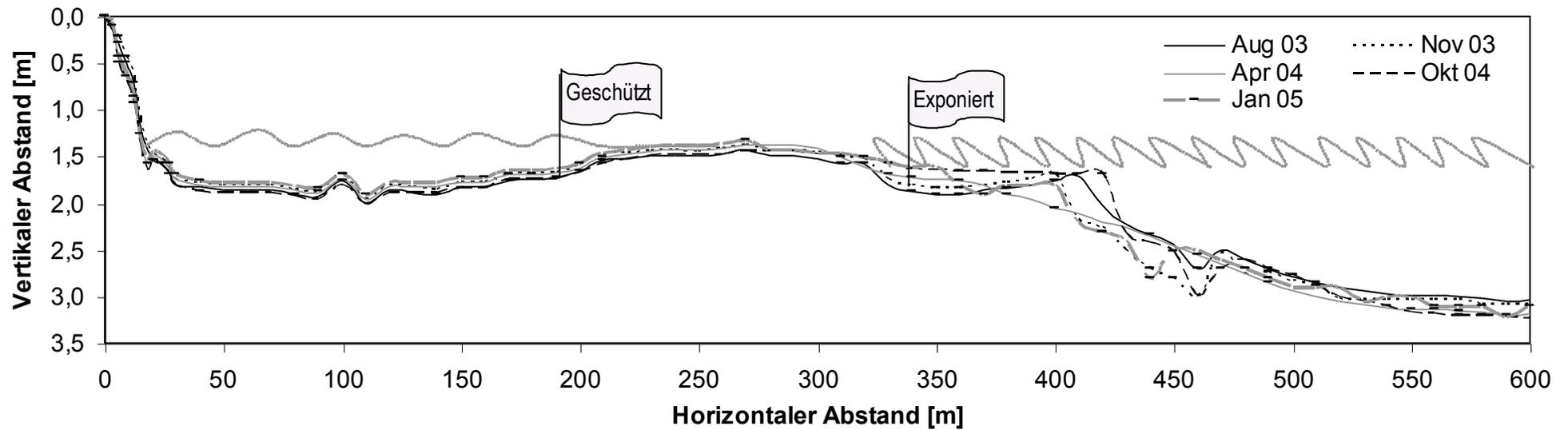
Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes.

Der morphodynamische Status des Untersuchungsgebietes erstreckte sich vom **geschützten Bereich** (Spülsaum des Sandstrandes Poel bis Sandbank vor der Vogelschutzinsel Langenwerder) bis zum **exponierten Bereich** hinter der Sandbank (Abb. 2). In dem geschützten Bereich herrschte keine bis nur mäßige Wellenaktivität aufgrund des eingeschränkten Durchflusses zwischen dem Ufer und der Insel Langenwerder. Abbildung 2 zeigt das Strandprofil, ausgehend von der Küste Poels bis über die große Sandbank von Langenwerder hinweg, und die Lage der Stationen. Die Höhe der Sedimentoberfläche wurde mit einem Nivellierer (& Stativ), einem Maßband und einer Messlatte zu unterschiedlichen Jahreszeiten ermittelt. Die aufgenommenen Messwerte wurden mit Hilfe von EXCEL zu diesem Strandprofil visualisiert. Das Profil des geschützten Bereichs war sehr flach mit einer maximalen Wassertiefe von 50 cm die zur Sandbank hin abnahm. Im Gegensatz dazu war der nördliche Teil durch Wellen und Strömungen ungehindert exponiert, was sich in dem deutlich abfallenden Profil mit typischer Terrassen und Rinnenbildung widerspiegelte. Außerdem war das Profil im exponierten Bereich durch deutliche saisonale Umweltschwankungen gekennzeichnet, die im geschützten Bereich nicht auftraten.

Das Sediment an der **exponierten Station** vor der Sandbank hatte im Jahresverlauf variable Korngrößen zwischen 190 und 210  $\mu\text{m}$ . Der Siltanteil war mit durchschnittlichen 1,5% relativ niedrig. Der Kohlenstoffgehalt war ebenfalls nicht sehr variabel (zwischen 0,5 und 1,0 mg/g). Dagegen war an der **geschützten Station** verstärkte Schlicksedimentation zu beobachten. Das Sediment bestand hier überwiegend aus Feinsand von 180  $\mu\text{m}$  Korngröße und war mit organischem Material angereichert (Kohlenstoffgehalt: 0,5 bis 3,0 mg/g). Die Sedimentoberfläche war zu einer festen Schicht verbacken und Biofilme hatten sich ausgebildet. Eine sichtbare Bioturbation des Sedimentes verursachte *Arenicola marina*, dessen Kothäufchen und Einsturztrichter in großer Anzahl zu finden waren. Sehr abundant waren auch Wattschnecken (Hydrobiidae) auf der Sedimentoberfläche, sowie Röhren- und Gänge bauende Makrofauna wie *Corophium volutator* und *Hediste diversicolor*.



**Abb. 2:** Blick vom Ufer (Gollwitz, Poel) auf das Untersuchungsgebiet. Im Hintergrund rechts die vorgelagerte Vogelschutzinsel Langenwerder. Die weißen Punkte zeigen die Lage der geschützten Station hinter bzw. der exponierten Station vor der Sandbank.



**Abb. 3:** Das Strandprofil zu verschiedenen Jahreszeiten mit exponierter und geschützter Station (Wasserstand MW, n=5). Die schwarzen Markierungen zeigen die einzelnen Messpunkte.

### 3. MATERIAL UND METHODEN

#### 3.1. Feldarbeiten

##### Probenahme

Tabelle 1 zeigt Datum sowie die vorherrschende Wetter- bzw. Umweltsituation zum jeweiligen Zeitpunkt der Probenahme. Temperatur (Luft/Wasser) und Salinität wurden mit einer WTW-Sonde gemessen; die übrigen Wetterdaten stammen vom Deutschen Wetterdienst.

**Tabelle 1:** Umweltparameter zum Zeitpunkt der Probenahme  
(Exp.: Exponierte Station, Gesch.: Geschützte Station)

Datum	Wetter	Wind [m/s]	Wassertemp. [°C]		Salinität [PSU]		Besonderes
			Exp.	Gesch.	Exp.	Gesch.	
25. Nov. 03	bewölkt	6	8,2	8,2	12,8	12,8	
08. Mrz. 04	bewölkt	6	0,7	1,4	13,2	13,3	Schneedecke
22. Apr. 04	bewölkt	3	12,1	14,8	13,0	12,8	
04. Jun. 04	regnet leicht	3	14	14	12,4	11,6	
06. Jul. 04	stark bewölkt	6	15,7	16,4	11,9	11,9	
02. Aug. 04	sonnig	3	20,5	22,1	11,0	11,2	sehr viele Badegäste
26. Okt. 04	bewölkt	5	9,5	10,9	13,8	14,2	
28. Jan. 05	stark bewölkt	2	0,5	0,5	16,3	16,4	Gesch.: trockengefallen

Die Sedimentproben wurden mit einem Stechrohr (Durchmesser: 2,5 cm) genommen und anschließend in folgende Tiefenzonen aufgeteilt: 0-0,5, 0,5-5, 5-10 und 10-15 cm. In Abbildung 4 ist die schematische Darstellung der Probenahme mit der Übersicht über die untersuchten Parameter zu sehen. Die einzelnen Proben wurden durchmischt und Unterproben für die Bearbeitung der Meiofauna, der Algen (Pigmente & Identifizierung), der C/N-Werte und für Sedimentanalysen verwendet. Die Meiofauna wurde in 4%igem Formalin fixiert. Die übrigen Proben wurden in Alufolie mit einer Kühltasche transportiert. Zur Messung der benthischen Primärproduktion *in vivo* wurden zwei Sedimentkerne (Durchmesser: 10 cm, Länge 30-40 cm) je Station gestochen, mit Gummistopfen versehen und unter Luftausschluss sofort im Labor bei *in situ*-Verhältnissen (Temperatur, Licht) inkubiert. Weiterhin wurden für Pigmentanalysen und zur Messung der C/N-Werte an jeder Station Wasserproben mit Kanistern (je 10 l) genommen.

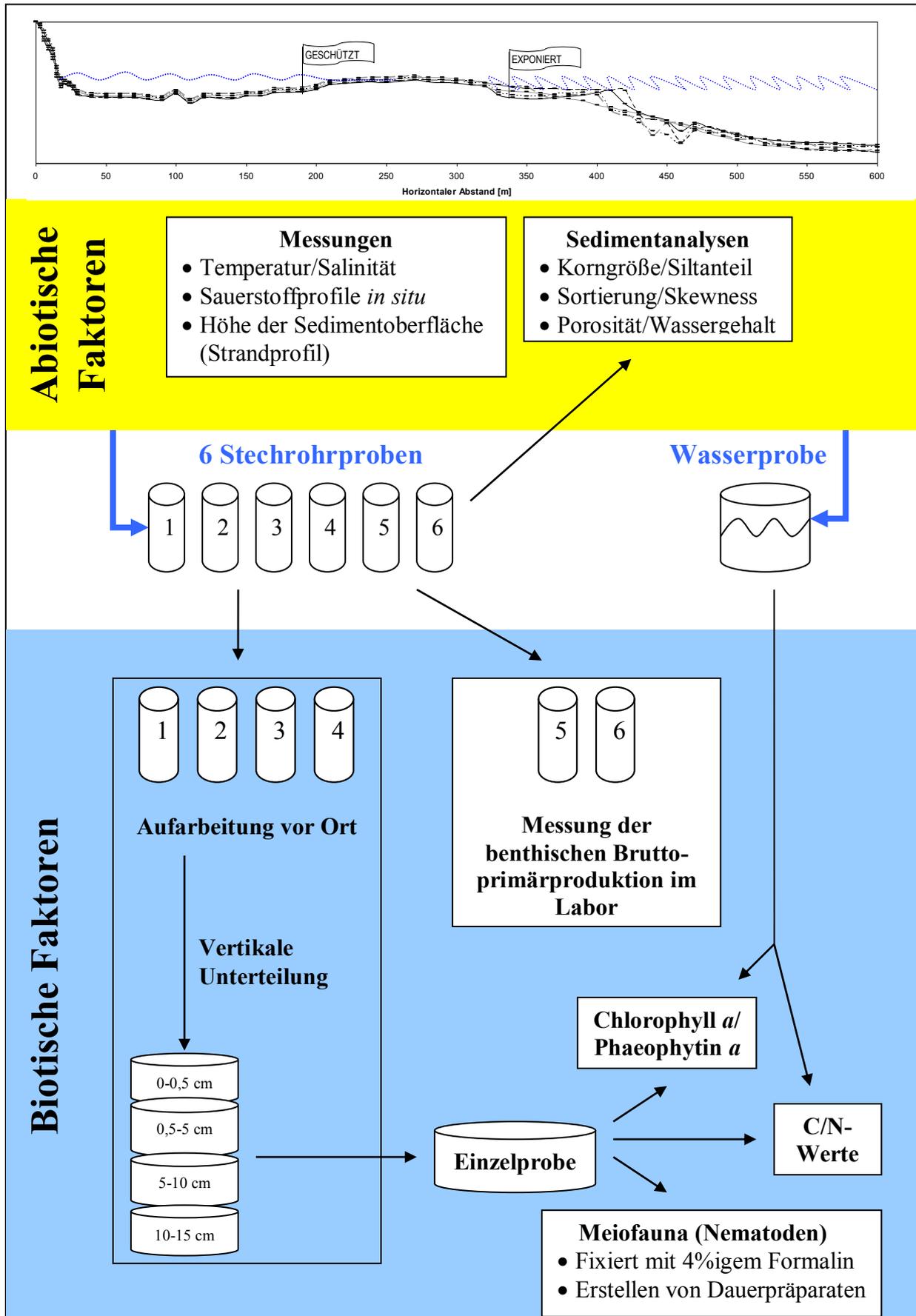
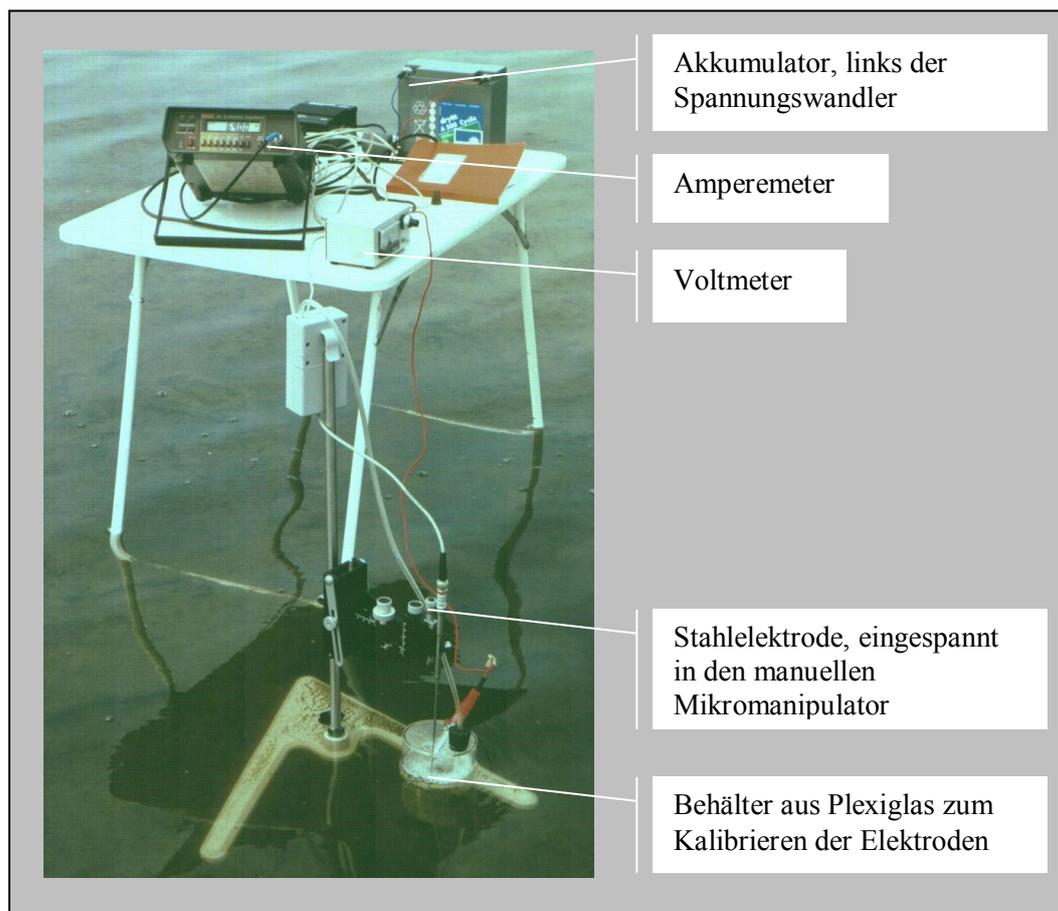


Abb. 4: Schematische Darstellung der Probenahme.

### Sauerstoffmikroprofile *in situ*

Abbildung 5 zeigt den Aufbau der mobilen Messapparatur im Untersuchungsgebiet Poel zur Aufnahme von Sauerstoffprofilen *in situ*. Zu der Messung wurde eine Sauerstoff-Nadelelektrode verwendet. Bei der Nadelelektrode OX-N (Firma Unisense, Niederlande) ist die Messelektrode von einem dünnen Stahlmantel umhüllt, was einen größeren Schutz verspricht. Die Ansprechzeit beträgt bis zu 3 Sekunden und die Spitze ist ca. 700  $\mu\text{m}$  dick. Die Elektrode wurde an ein Nano-Amperemeter zur Messung des Stromflusses angeschlossen. Der Strom stammte von einem Voltmeter, verbunden mit einem Spannungswandler und einem Akkumulator. Mit einem manuellen Mikromanipulator, in den die Elektrode eingespannt war, konnte die Messung im Sediment in Millimeterschritten erfolgen. Es wurden jeweils drei Profile je Station gemessen. Die Aufnahme der Sauerstoffprofile *in situ* erfolgte im November 2003, Mai, August, Oktober 2004 und Januar 2005 an beiden Stationen.



**Abb. 5:** Aufbau der mobilen Messapparatur zur Aufnahme von Sauerstoffprofilen *in situ*.

## **3.2. Laborarbeiten**

### **Sedimentparameter und Sauerstoffgehalt**

Wassergehalt und Porosität wurden nach BUCHANAN (1984) aus der Differenz zwischen Trocken- und Feuchtgewicht der Sedimente errechnet. Die mittleren Korngrößen und der Siltanteil wurden durch Nasssiebungen der einzelnen Proben mittels eines Siebsatzes ermittelt, deren Maschenweite durch die Wentworth Skala in 1.0 oder 0.5  $\phi$  (phi) Intervallen klassifiziert war (GIERE et al. 1988). Es wurden Siebe mit 2 mm, 1 mm, 0,5 mm, 250  $\mu\text{m}$ , 125  $\mu\text{m}$  und 63  $\mu\text{m}$  Maschenweiten verwendet. Die so separierten Fraktionen wurden über Nacht getrocknet und anschließend gewogen. Die <63  $\mu\text{m}$  Fraktion wurde indirekt durch den Gewichtsverlust errechnet. Die Berechnung des Sauerstoffgehaltes aus den ermittelten Felddaten erfolgte nach der Vorgehensweise und den Formeln von REVSBECH und JØRGENSEN (1986).

### **Organischer Kohlenstoff und Stickstoff**

Die Wasserproben wurden über Whatman GF/C – Filter filtriert und die Sedimentproben im Mörser sehr fein zerrieben. Die Bestimmung des Kohlenstoff- und Stickstoffgehaltes in der Wassersäule und in den unterschiedlich stark exponierten Sedimenten erfolgte durch Messungen in einem NC-Analyser NC2500 von CE Instruments. Das Gerät wurde mit Acetanilid kalibriert.

### **Pigmente, Algenbiomasse, Zellzahlen und Artenanalyse**

Trotz der Variabilität der Beziehung zwischen Chlorophyllkonzentrationen, Biomasse und Zellzahlen (MCINTYRE et al. 1996, SCHUMANN 1993) ist die Chlorophyllkonzentration ein wichtiger Parameter für die photoautotrophe Biomasse. Die Wasserproben wurden über Whatman GF/C – Filter filtriert. Die Analyse der Chlorophyll- und Phaeopigmentkonzentrationen im Wasser und in den Sedimenten erfolgte nach den Methoden von YENTSCH & MENZEL (1963) und LORENZEN & JEFFREY (1980) mit einem Photometer. Die Filter sowie die Sedimentproben wurden bis zur Bearbeitung bei  $-80^{\circ}\text{C}$  tiefgefroren.

Die Zellzahlen wurden bei 400facher Vergrößerung am Mikroskop in einer Utermöhl Kammer ermittelt. Zuvor wurden die Sedimentproben je dreimal gewaschen.

Die Artenanalyse erfolgte mit Hilfe einer Zählkammer und einem Mikroskop.

## **Benthische Primärproduktion**

Unter der Annahme, dass die oxygene Photosynthese im Untersuchungsgebiet den Hauptweg der Kohlenstofffixierung darstellte, wurden die benthischen Primärproduktionsraten über die Sauerstoffentwicklung bestimmt. Bei Licht produzieren benthische Algen Sauerstoff, der zum einen in das Wasser, zum anderen auch in die tieferen Sedimentschichten diffundiert. Bei Dunkelheit findet im Sediment keine Sauerstoffproduktion durch Algen statt, sondern Zehrung von Sauerstoff durch Respiration und chemische Prozesse. Die Zehrung führt zu einem Sauerstofffluss aus dem Wasser in das Sediment. Diese Gradienten von Sauerstoff werden erkennbar durch die Aufnahme von Hell- und Dunkelmikroprofilen mit Mikroelektroden (REVSBECH & JØRGENSEN 1981, REVSBECH et al. 1980). Sie bildeten hier die Grundlage der Berechnung von Sauerstoffzehrung und Nettophotosynthese.

### *Aufnahme der Sauerstoffmikroprofile*

Zur Aufnahme der Sauerstoffmikroprofile wurde in einem Laborraum, der eine völlige Verdunkelung ermöglichte, ein Mikroelektrodenarbeitsplatz eingerichtet. Die Messung des Sauerstoffes erfolgte mit einer Sauerstoff-Glaselektrode. Die Glaselektrode OX25 (Unisense, Dänemark) ist eine Clark-Sauerstoffmikrosonde, bei der die Messelektroden von einem dünnen Glasmantel umhüllt sind. Die Elektrode besitzt eine sehr dünne Spitze von 150  $\mu\text{m}$  und hat eine Ansprechzeit von weniger als 1 Sekunde. Der Aufbau des Arbeitsplatzes und das Messprinzip dieser Elektrode entsprachen dem der Nadelelektrode. Die Sauerstoffmikroprofile (jeweils drei Parallelen) wurden bei fünf verschiedenen Lichtintensitäten (10  $\mu\text{E}$ , 50  $\mu\text{E}$ , 100  $\mu\text{E}$ , 400  $\mu\text{E}$  und 1000  $\mu\text{E}$ ) sowie im Dunkeln aufgenommen. Die Werte orientierten sich an den minimalen bis maximalen Lichtwerten, die an Sandstränden zu unterschiedlichen Tageszeiten im Durchschnitt gemessen werden konnten. Beleuchtet wurden die Kerne mit einer Halogenkaltlichtlampe, deren Lichtintensität stufenlos regelbar war. Vor Beginn jeder Messung wurde direkt über der Wasseroberfläche mit einem planaren Quantensensor (LI-COR LI190SA) die Lichtintensität gemessen. Die 2 cm hohe Wassersäule über dem Sediment wurde mit einer feinen Kanüle vorsichtig belüftet, um die vorhandene Sauerstoffkonzentration im Sediment zu erhalten. Die Position der Glaselektrode wurde mit Hilfe eines Binokulars genau eingestellt, um den Eintrittspunkt der Sensorspitze in das Sediment zu finden. Mit einem automatischen Mikromanipulator wurde die Glaselektrode dann über ein Handsteuergerät in 100  $\mu\text{m}$  – Schritten in das Sediment eingeführt.

### Berechnung der Sauerstoffzehrung und der Nettophotosynthese

Aus den Sauerstoffmikroprofilen pro Lichtintensität und aus den Dunkelprofilen ließ sich jeweils im steilsten Anstieg der Sauerstoffkonzentration nach dem ersten Fick'schen Gesetz der diffusive Sauerstofffluss ( $J$ ) berechnen:

$$J \uparrow = -D_0 \frac{\delta C}{\delta z}$$

und

$$J \downarrow = -\Phi D_s \frac{\delta C}{\delta z}$$

Wobei:

$J \uparrow$ : Sauerstofffluss aus dem Sediment in die Wassersäule

$J \downarrow$ : Sauerstofffluss in tiefere Sedimentschichten

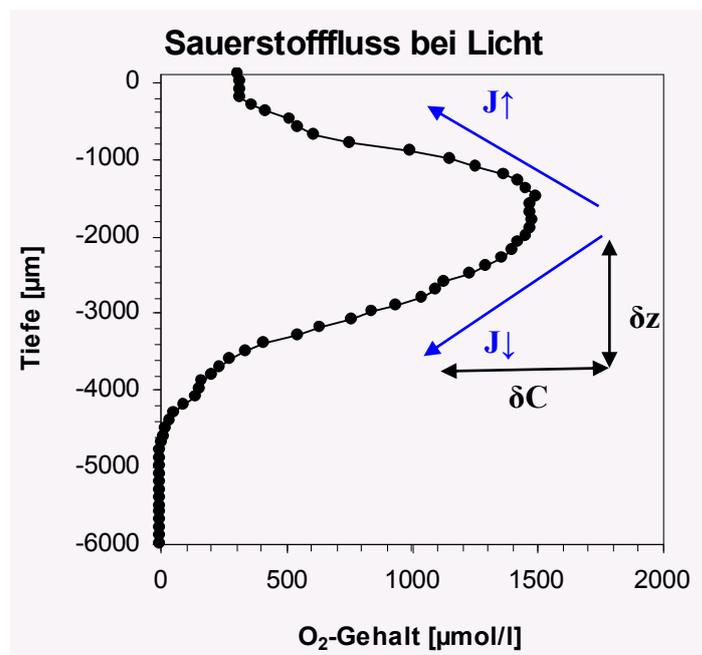
$\delta C$ : Änderung der Sauerstoffkonzentration über eine bestimmte Sedimenttiefe

$\delta z$ : Sedimenttiefe

$D_0$ : Diffusionskoeffizient für Sauerstoff in Wasser

$D_s$ : Diffusionskoeffizient für Sauerstoff im Sediment

$\Phi$ : Porosität



**Abb. 6:** Graphische Darstellung der zu berechnenden Sauerstoffflüsse bei 400 µE (Mikroprofil von Aug 04).

Der Diffusionskoeffizient für Sauerstoff im Sediment ( $D_s$ ) wurde nach RASMUSSEN & JØRGENSEN (1992) nach folgenden Gleichungen bestimmt:

$$D_s = \frac{D_0}{\Phi F}$$

wobei

$$F = \frac{1}{\Phi^m}$$

Der Exponent ( $m$ ) ist abhängig von der Porosität  $\Phi$  (ULLMANN & ALLER, 1982):

$$\Phi \text{ zwischen } 0,2 \text{ und } 0,7: \quad m = 2$$

$$\Phi > 0,7: \quad m = 3$$

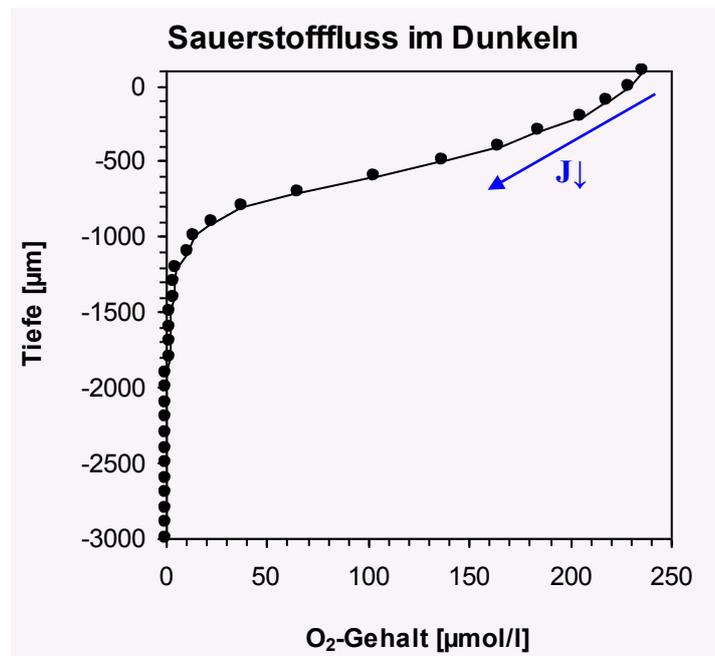
Der Diffusionskoeffizient für Sauerstoff in Wasser ( $D_0$ ) ist abhängig von der Temperatur bzw. der Salinität und wurde aus der Tabelle von LI & GREGORY (1974) entsprechend übernommen.

Die *benthische Nettoprimärproduktion* ( $P_{\text{Netto}}$ ) pro Lichtintensität errechnete sich aus den Beträgen beider Sauerstoffflüsse:

$$P_{\text{Netto}} = |J \uparrow| + |J \downarrow|$$

Die *Sauerstoffzehrung* ( $R$ ) wurde dem Sauerstofffluss aus der Wassersäule in das Sediment im Dunkeln ( $J \downarrow$ ) gleichgesetzt (Abb. 7):

$$R = J \downarrow$$



**Abb. 7:** Graphische Darstellung des zu berechnenden Sauerstoffflusses im Dunkeln (Mikroprofil von Aug 04).

Die **benthische Bruttoprimärproduktionsrate** konnte aus der Nettoprimärproduktionsrate ( $P_{\text{Netto}}$ ) und dem Betrag der Sauerstoffzehrung im Dunkeln ( $R$ ) pro Lichtintensität bestimmt werden:

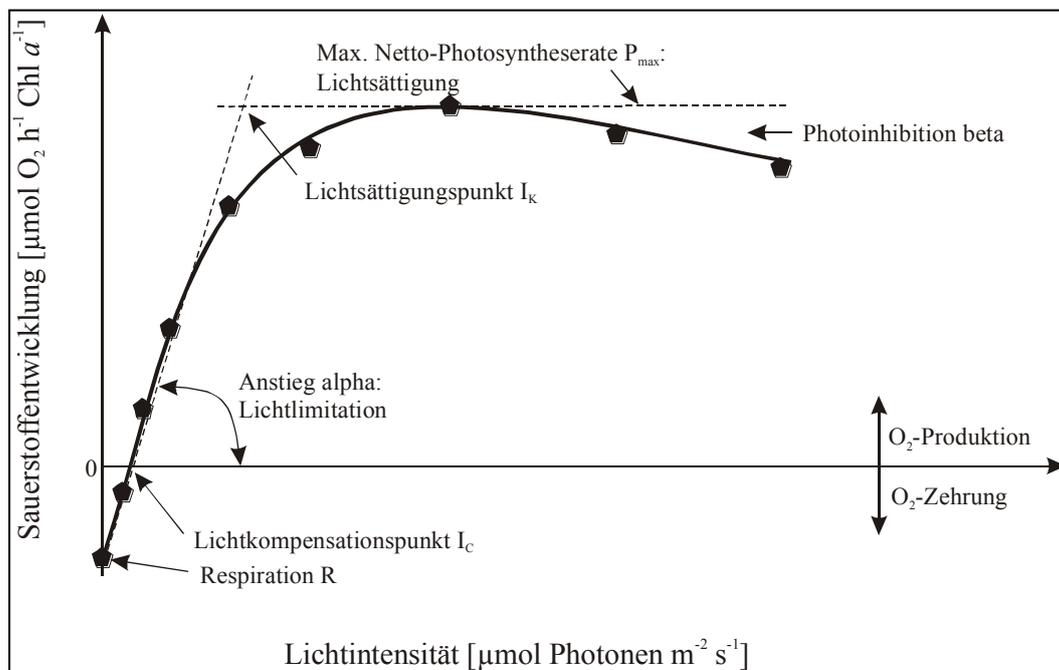
$$P_{\text{Brutto}} = |R| + P_{\text{Netto}}$$

#### *Umrechnung der Sauerstoffraten in Kohlenstoff*

Für die Umrechnung der auf Sauerstoff basierenden Raten in Kohlenstoffäquivalente wurde der in der Literatur häufig zitierte photosynthetische Quotient (PQ) von 1,25 verwendet (z.B. WASMUND 1986, URBAN-MALINGA & WIKTOR 2003).

#### *Modellierung der benthischen Bruttoprimärproduktion*

Anhand der errechneten benthischen Nettoprimärproduktions- sowie der Zehrungsraten konnte eine Modellkurve der Photosyntheserate ( $P_{\text{Netto}}$ ) gegen die jeweilige Lichtintensität ( $E$ ) nach WALSBY (1997 a/b) für jede Messkampagne erstellt werden (Abb. 8).



**Abb. 8:** Schematische Darstellung einer P/E-Kurve mit Hauptparametern.

Auf der Grundlage folgender Formel konnte mit den abgeleiteten Parametern aus der P/E-Kurve eine Interpolation der benthischen Bruttoprimärproduktionsraten in Abhängigkeit von der tatsächlich zu diesem Zeitpunkt vorhandenen Lichtintensität erfolgen:

$$P_{\text{Brutto}} = P_{\text{max Netto}} \left( 1 - \frac{-\alpha I}{P_{\text{max Netto}}} + I\beta + R \right)$$

Wobei:

BP:	Brutto-Photosyntheserate
$P_{\text{max Netto}}$ :	maximale Photosyntheserate
$\alpha$ :	Anstieg alpha im lichtlimitierten Bereich
$\beta$ :	Photoinhibitionskonstante beta bei überoptimaler Lichtintensität
I:	Lichtintensität
R	gemessene Sauerstoffzehrung (Respiration)

In diese Kalkulationen wurden die monatlichen durchschnittlichen PAR – Intensitäten (I) mit einbezogen, die von der Biologischen Station in Zingst zur Verfügung standen.

Um einen Jahresgang der benthischen Bruttoprimärproduktion zu erhalten, wurden die Zeiträume zwischen den Probenahmen interpoliert.

### 3.3. Meiofauna

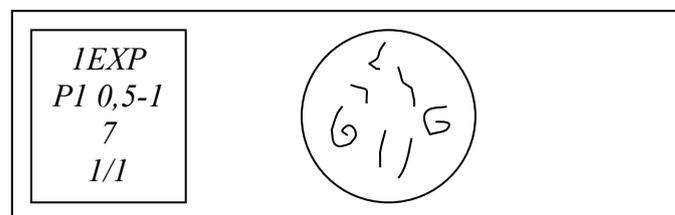
#### Extraktion

Die Wahl der Extraktionsmethode ist abhängig vom Sedimenttyp. Für sandige Substrate wie in den vorliegenden Proben ist Dekantieren die einfachste Art, Meiofaunaorganismen vom Sediment zu trennen (GIERE 1983). Dazu wurden die Proben jeweils in einen zwei Liter Erlenmeyerkolben gegeben und mit filtriertem Seewasser aufgefüllt. Der Kolben wurde dann mit einem Gummistopfen verschlossen, mehrmals umgedreht, abgestellt und einige Sekunden gewartet, bis der größte Teil des suspendierten Sedimentes auf dem Boden des Kolbens zurückgesunken war. Der Überstand mit der Meiofauna wurde zügig durch ein 45  $\mu\text{m}$  Sieb geschüttet. Dieser Ablauf wurde fünfmal je Probe wiederholt. Der Inhalt des Siebes wurde in ein kleines Probegefäß gegeben, mit einem

Tropfen Bengal-Rosa versetzt und erneut mit Formalin fixiert. Damit die Organismen das Bengal-Rosa komplett absorbieren konnten, wurde die Probe über Nacht stehen gelassen und die Meiofauna am nächsten Tag aussortiert.

Die Zählung und Sortierung der Meiofaunaorganismen erfolgte in einer BOGOROV-Zählschale unter einem OLYMPUS SZ60 Stereomikroskop bei 25facher Vergrößerung. Folgende Tiergruppen wurden bei der Auswertung berücksichtigt: Nematoden, Copepoden, Plathelminthes, Ostracoden, Polychaeten, Tardigraden und Oligochaeten. Die Copepoden wurden in 75%igem Ethanol aufbewahrt und die übrige Meiofauna in Formalin; bis auf die Nematoden, die auf permanente Objektträger fixiert wurden (RIEMANN 1992).

Dazu wurden sie mit einer sehr feinen Nadel aus der Bogorov-Zählschale in ein Blockschälchen überführt, welches eine Lösung aus 7%igem Glycerin enthielt. Das Blockschälchen wurde mit einem Glasdeckel verschlossen und in einen Trockenschrank (20 °C) gestellt. Nach zwei Tagen waren Wasser und Alkohol aus der Glycerinlösung verdunstet und die Nematoden lagen im reinen Glycerin. Ein Tropfen frisches Glycerin wurde in die Mitte eines Wachskreises auf einem Objektträger gegeben. Unter dem Mikroskop wurden dann die Nematoden aus dem Blockschälchen in den Glycerintropfen transferiert. Dabei durften die Tiere das Wachs nicht berühren und mussten in einem ausreichenden Abstand voneinander liegen, sodass sie sich nicht gegenseitig überdeckten. Nach dem Auflegen kam der Objektträger kurz auf eine Heizplatte. Das schmelzende Wachs schloss die Tiere in dem Glycerin unter dem Deckglas ein. Jedes so erstellte Dauerpräparat wurde mit dem Label der Probenahme, der Anzahl der Nematoden und der Nummer des Dauerpräparates versehen (Abb. 9).

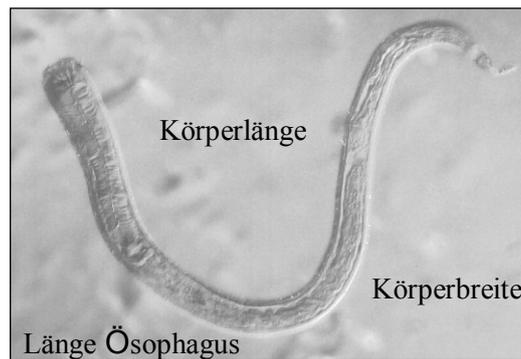


**Abb. 9:** Beispiel eines Nematoden-Dauerpräparates.

Dargestellt ist ein fertiger Objektträger mit Nematoden der ersten Probenahme an der exponierten Station, erste Parallele, Tiefe von 0,5-1 cm, mit sieben Tieren.

## Artbestimmung der Nematoden und Diversität

Die Artbestimmung erfolgte unter einem Interferenz-Kontrastmikroskop (OLYMPUS BH2) bei 1250facher Vergrößerung. Von allen zuerst bearbeiteten männlichen und weiblichen Tieren einer Art wurden Zeichnungen gemacht. Aufnahmen der Tiere wurden bei unterschiedlichen Vergrößerungen mit einer Digitalkamera von Olympus durchgeführt. Nach der Eichung wurden alle gezeichneten Tiere mit einem speziell geeichten Kartenmeßgerät ausgemessen (Abb. 10).



**Abb. 10:** Darstellung der an den Nematoden vorgenommenen Messungen (*Gammanema* sp., ♀)

Die Mundhöhle ist eines der wichtigsten Merkmale bei der Bestimmung der Nematoden. Obwohl es möglich ist, die morphologische Struktur von marinen Nematoden zu generalisieren, ist die Variabilität in Form und Ausstattung der Mundhöhlen in der Tierwelt einzigartig. Zähne (unbewegliche Strukturen) sind ebenso möglich wie eine Ausstattung mit Mandibeln (bewegliche Strukturen) oder einer kleineren Reihe von Zähnchen. Viele Nematodengruppen haben im Gegensatz zu anderen ihre Mundhöhle stark kutikularisiert, oder es ist eine große offene Mundhöhle vorhanden. Andere wiederum haben sehr kleine, kaum erkennbare Mundöffnungen.

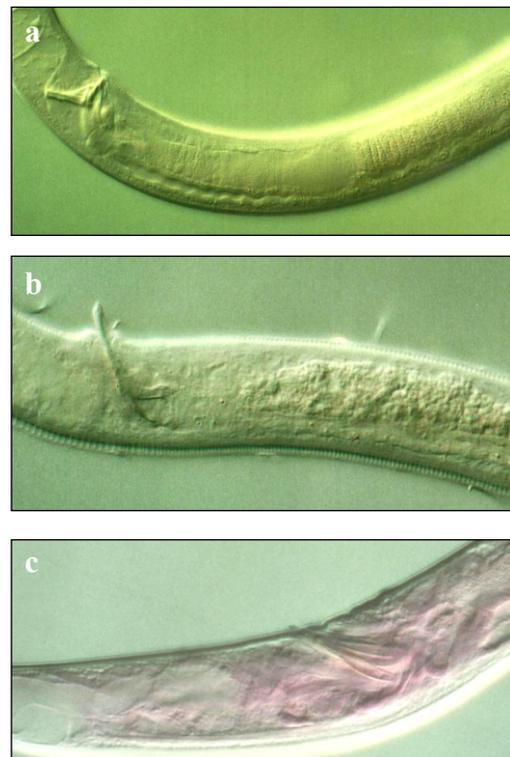
Weitere wichtige Bestimmungsmerkmale: Ausgehend von der Mundhöhle kann sich der Ösophagus zu einer mehr oder weniger ausgeprägten „posterialen bulb“ ausdehnen (Abb. 11). Sie kann mehrere Formen haben: oval, länglich, mit Unterbrechungen und ohne oder mit kutikularisierten Einschlüssen (Valven).



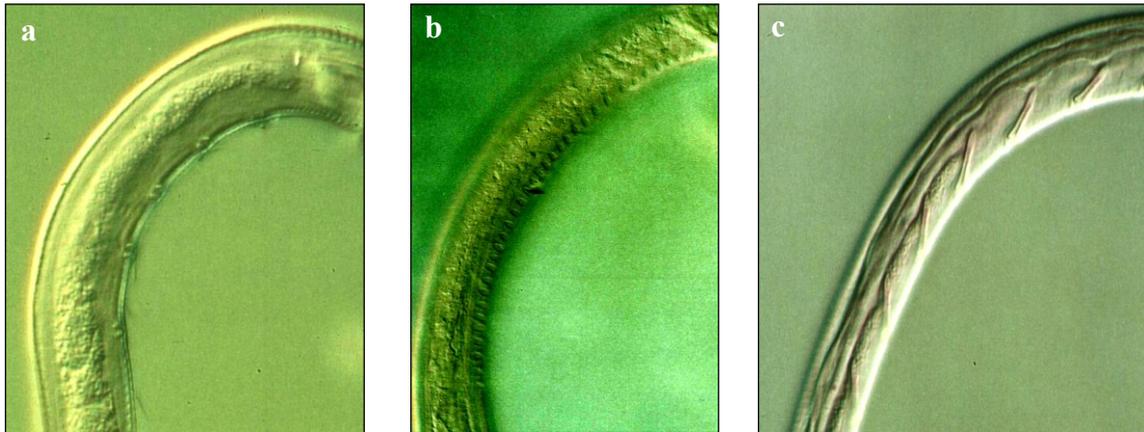
**Abb. 11:** Gut entwickelte „bulb“ (*Metachromadora*, ♀) mit kutikulären Einschlüssen.

Die Form des Schwanzes ist ebenfalls charakteristisch; er kann rund sein, zylindrisch, abgeflacht usw. Eines der wichtigsten Bestimmungsmerkmale stellt auch das männliche Kopulationsorgan dar, das immer aus einem Paar kutikularisierter Spicula sowie aus dem Gubernakulum besteht. Seine Variation in Form und Größe ist sehr vielfältig. Beide Strukturen liegen in einer Höhle, die in die Kloake mündet und sind meistens sehr gut zu erkennen (Abb. 12.)

Einige Arten besitzen zudem prekloakale Sublemente (Abb. 13), die in Form und Größe artspezifisch sind.



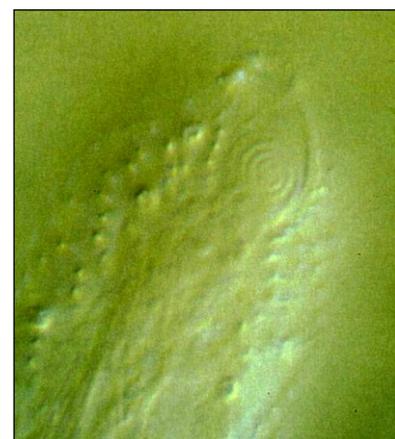
**Abb. 12:** Spicula mit Gubernakulum:  
 a: *Odontophora*  
 b: *Paracyatholaimoides*  
 c: *Rhabdodemia*



**Abb. 13:** Prekloakale Supplemente:  
 a: *Chromadorita*  
 b: Fam. *Leptosomatidae*  
 c: *Leptolaimus*

Ein charakteristisches Merkmal ist die kreisförmige Anordnung der Borsten um den Kopf herum. Diese kann sehr artspezifisch sein. Außerdem können auch zusätzliche Borsten vorkommen, die in Gruppen angeordnet sein können oder es finden sich labiale, papilliforme Borsten. Borsten können in unterschiedlichen Formen am ganzen Körper vorhanden sein, wie z.B. an der Schwanzspitze als terminale Borste oder als cervicale Borsten zwischen dem Kopf und dem mittleren Teil des Ösophagus.

Die am Vorderende lateral positionierten Amphids können ein weiteres Bestimmungsmerkmal darstellen. Sie existieren in zwei unterschiedlichen Formen: Spiral und nicht-spiral (Abb. 14.). Viele Variationen sind hier möglich. Konsequenterweise sind ihr Vorhandensein, ihre Form und ihre Position oft ausschlaggebend für die taxonomische Bestimmung.



**Abb. 14.** Spiralförmiges Amphid  
 (*Paracyatholaimoides*, ♂).

Einige Merkmale sind für eine erfolgreiche Identifikation der marinen Nematoden nicht unbedingt erforderlich, vereinfachen die Arbeit aber sehr. Diese Merkmale können sein: Aussehen der Kutikula sowie die generelle Form des Nematodenkörpers. Oft sind die ersten Tiere, die zur Bestimmung vorliegen, keine Männchen. Beim Fehlen von Männchen kann ein Blick auf die Ovarien weiblicher Tiere hilfreich sein. Anhand ihrer Anzahl (monodelphic/didelphic) und der Struktur (reflected oder nicht) können einige Taxa bereits ausgeschlossen werden (Abb. 15). Zusätzlich kann noch die Position der Vulva einen Hinweis geben.



**Abb. 15:** Ovarien (didelphic) von *Metachromadora*, ♀.

In dieser Arbeit erfolgte die Artbestimmung hauptsächlich mit den illustrierten Bestimmungsschlüsseln von PLATT & WARWICK (1983, 1988), WARWICK *et al.* (1998) und nach HEIP *et al.* (1982).

Der mit Abstand gebräuchlichste *Diversitätsindex* ist der Shannon-Index ( $H'$ ), bei dem vor allem dominante Arten berücksichtigt werden. Er wurde in dieser Arbeit, zusammen mit Pilon's evenness, mit Hilfe von PRIMER 5 für Windows (Plymouth Marine Laboratory) berechnet.

### 3.4. Statistik und weiterführende Analysen

Die Normalverteilung der Arten wurde mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test (LOZAN & KAUSCH 2007) getestet. In allen Fällen war eine Normalverteilung der Daten nicht gegeben. Daher wurden Mittelwerten aus nicht-verbundenen Proben (wie z. B. Abundanzen aus zwei Messkampagnen) paarweise auf signifikante Differenzen (Signifikanz  $\alpha = 0,05$ ) mit dem parameterfreien MANN & WHITNEY U-Test getestet. Für Daten aus verbundenen Proben (z. B. Gesamtabundanz zweier Standorte) wurde der WILCOXON rank-Test verwendet. Alle im Ergebnisteil als signifikant beschriebenen Differenzen entsprachen, wenn nicht anders angegeben, einem Signifikanzniveau von  $\leq 0,05$ .

Weiterführend wurden die Daten nach CLARKE (1993) mit dem Programm PRIMER für Windows (Plymouth Marine Laboratory) multivariat analysiert. Eine Cluster-Analyse auf der Grundlage einer Bray-Curtis Similarity-Matrix (FIELD et al., 1982) sollte Aufschluss geben über saisonale und örtliche Gruppierungen, d.h. über Nematodengemeinschaften, die sich in Abundanz und Artenzusammensetzung ähnlich sind. Durch den PRIMER-Test ANOSIM konnte die Signifikanz ermittelt werden, mit der sich die einzelnen Gruppen voneinander unterscheiden. Die für die Unterschiede zwischen den Gruppen verantwortlichen Nematodenspezies wurden durch SIMPER („Similarity percentage analyses“) ermittelt. Das Programm BIOENV („Bio-environment“) zeigte, welche Kombination an Umweltfaktoren die beobachteten Verteilungsmuster verursacht haben könnten. Der Spearman Rank Order Correlation Test (Koeffizient R) wurde durchgeführt, um positive bzw. negative Korrelationen zwischen biotischen und abiotischen Daten zu finden (CLARKE & AINSWORTH 1993).

### 3.5. Experimentelle Fraßuntersuchung

#### Algenkultur

Experimentelle Fraßuntersuchungen mit Nematoden im Labor sollten die Ergebnisse der Felduntersuchungen ergänzen und bestätigen. Als potentielle Nahrung für die Nematoden wurde die Diatomeenalge *Nitzschia pusilla* verwendet. Sie ist in der Abteilung Biochemie (Universität Rostock) kultiviert worden und stammt ursprünglich aus Sedimentproben vom Jadebusen bei Dangast in der Nordsee (ABARZUA 1999). Die Kultur von *Nitzschia pusilla* erfolgte in f/2 Medium bei 13°C und einer Lichtintensität von ca. 20  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . *Nitzschia* – Kulturen neigen dazu, Aggregate in verschiedenen Größen zu bilden, die von einer gallertartigen Schicht umschlossen sind. Um solche Aggregate zu vermeiden, wurde die Algenkultur mindestens einmal pro Tag für mehrere Minuten geschüttelt.

Vor Beginn des Experimentes erfolgte eine Zellzahlbestimmung pro ml Algensuspension mit einer BÜRKER-Kammer. Dabei wurde das Verhältnis Chlorophyll *a* zu Kohlenstoff von HUNTER & LAWS (1981) für benthische Diatomeen mit 1:40 angegeben.

#### Nematoden

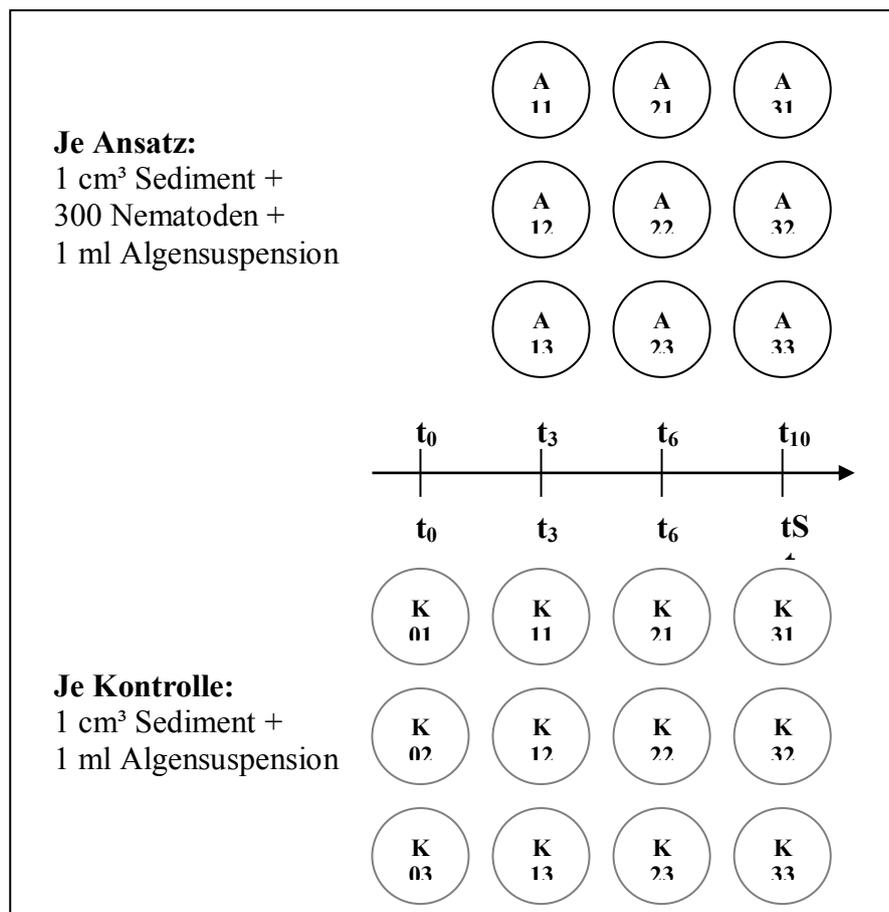
Die Nematoden wurden im geschützten Bereich am 3. August, 15:00 Uhr bei einer Wassertiefe von 40-50 cm und bei einem Salzgehalt von 11 PSU entnommen. Die Außentemperatur betrug 23°C. Das Probenvolumen umfasste 5 Proben à ca. 200 ml. Mit einer kleinen Schaufel wurden die obersten 3 cm des Sediments (ca. 200 g) in jeweils 5 Probengefäße überführt und mit ca. 200 ml Wasser überschichtet.

Im Labor wurden die Nematoden durch Dekantieren und anschließendem Aussortieren unter dem Binokular bei 25facher Vergrößerung aus dem Sediment extrahiert. Dabei wurden die großen, potentiell räuberisch lebenden Individuen aussortiert, um eine Dezimierung der übrigen Nematoden zu vermeiden. Insgesamt wurden 2700 Nematoden mit Hilfe einer  $\mu\text{l}$ -Pipette in Petrischälchen überführt, dessen Boden mit durch Wärmebehandlung sterilisiertem Sediment beschichtet war.

### Versuchsaufbau und Berechnung der Fraßraten

In Abbildung 16 ist der schematische Aufbau des Fraßexperimentes zu sehen. Der Versuchsaufbau umfasste zwei verschiedene Ansätze:

- 4 Kontrollansätze: 1 cm<sup>3</sup> Sediment + 1 ml Algensuspension von *N. pusilla*
- 3 Versuchsansätze: 1 cm<sup>3</sup> Sediment + 1 ml Algensuspension *N. pusilla* + 300 Nematoden



**Abb. 16:** Schematische Darstellung des Fraßexperimentes.  
Die Kreise entsprechen den Ansätzen in Petrischalen.  $t_x$  = Zeitpunkt (Tag) des Abbruchs.

Der Versuch wurde nach 3, 6 und 10 Tagen ausgewertet und das Chlorophyll *a* als Indikator für Algenzellwachstum im Photometer gemessen. Das Wachstum der Algen ohne Fraßdruck (Kontrolle) und mit Fraßdruck durch die Nematoden wurde graphisch dargestellt. Aus der Steigung der Kurve konnten die Fraßraten der Nematoden bzw. die Wachstumsrate von *N. pusilla* ermittelt werden.

Nach dem Auftrag der Chlorophyllkonzentrationen über die Zeit und der Annahme einer linearen Regression konnte aus der Steigung die Fraßrate der Nematoden bzw. die Wachstumsrate der Algen [ $\mu\text{g l}^{-1}\text{d}^{-1}$ ] berechnet werden. Dabei wurde vorausgesetzt, dass das Algenwachstum in den Kontrollansätzen ohne Fraßdruck ( $K_{\text{Brutto}}$ ) der Bruttowachstumsrate der Alge entsprach. Die Fraßrate (F) berechnete sich, indem die Algenwachstumsrate aus den Versuchsansätzen ( $V_{\text{Netto}}$ ) von der Bruttowachstumsrate der Alge aus den Kontrollen abgezogen wurde:

$$\mathbf{F} = \mathbf{K}_{\text{Brutto}} - \mathbf{V}_{\text{Netto}}$$

Bei diesem Experiment und den Berechnungen wurde von der Annahme ausgegangen, dass die Nematoden durch ihren Fraßdruck die Wachstumsrate der Algen in den Versuchsansätzen weder beschleunigen noch hemmen.

## 4. ERGEBNISSE

### 4.1. Der Oberflächenhorizont 0-0,5 cm

#### Sediment

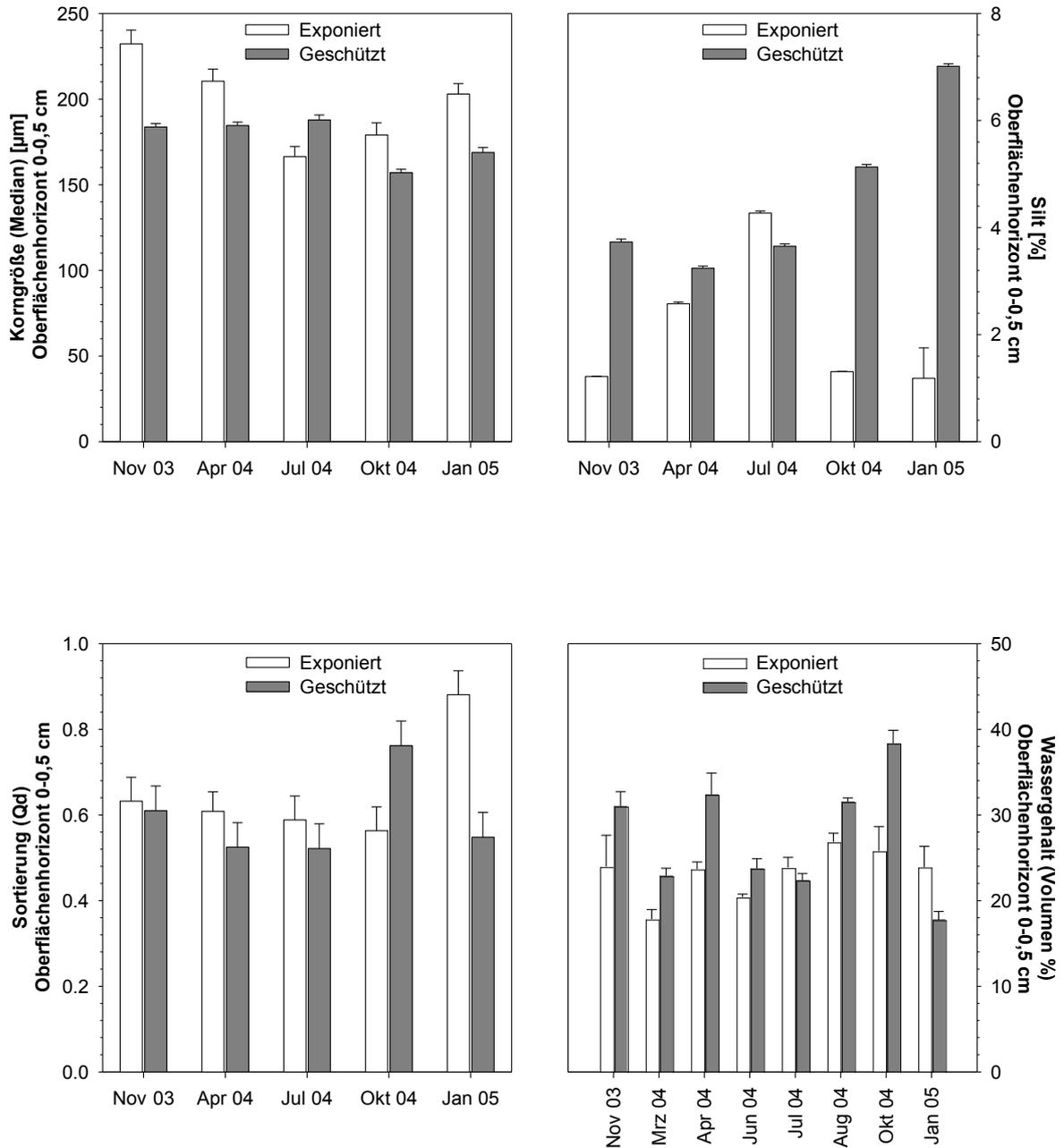
Da die Beschaffenheit der Oberflächenschicht für die Besiedlung durch Nematoden ausschlaggebend ist und hier auch die benthische Primärproduktion stattfindet, wurde diesem Horizont besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Der temporäre Verlauf von Korngröße, Siltanteil, Sortierung und Wassergehalt im Oberflächenhorizont ist in Abbildung 17 dargestellt.

An der exponierten Station war das Sediment signifikant gröber (von 170 bis 240  $\mu\text{m}$ ) als an der geschützten Station (160 bis 190  $\mu\text{m}$ ), lediglich im Juli 04 waren sich die Korngrößen an beiden Stationen sehr ähnlich. An der exponierten Station waren die Werte durch eine höhere Dynamik gekennzeichnet, mit maximalen Korngrößen im November 03 und minimalen im Juli 04. An der geschützten Station gab es keine wesentlichen Unterschiede zwischen den einzelnen Monaten.

Beim prozentualen Siltanteil zeigten sich an beiden Stationen signifikante saisonale Unterschiede zwischen den Proben. Generell war der Anteil an Silt im Oberflächenhorizont an der geschützten Station bis zu 6-mal so hoch (Januar 05) wie an der exponierten Station. An der exponierten Station lag der Siltanteil im Bereich von 1% (Herbst bzw. Wintermonaten) bis 4% (Juli 04). An der geschützten Station schwankten die Werte im Bereich von 3% bis maximal 7% im Januar 05.

Die Sortierung der Sedimente lag an beiden Stationen bei 0,6. Lediglich im Januar 05 erhöhte sich an der exponierten Station der Wert etwas und lag bei 0,9.

Der Wassergehalt im Oberflächenhorizont war an der geschützten Station an fast allen Monaten signifikant höher als an der exponierten Station. Nur im Juli 04 und im Januar 05 war er an beiden Stationen ähnlich. Dabei waren die Werte an der geschützten Station durch eine deutlich höhere saisonale Dynamik als an der exponierten Station gekennzeichnet. Der Wassergehalt an der geschützten Station schwankte im Bereich von 18% (Januar 05) bis 38% (Oktober 04). An der exponierten Station gab es kaum saisonale Unterschiede. Bis auf ein Minimum von ca. 18% im März 04 lag der Wassergehalt im Oberflächenhorizont in allen Monaten bei 25%.



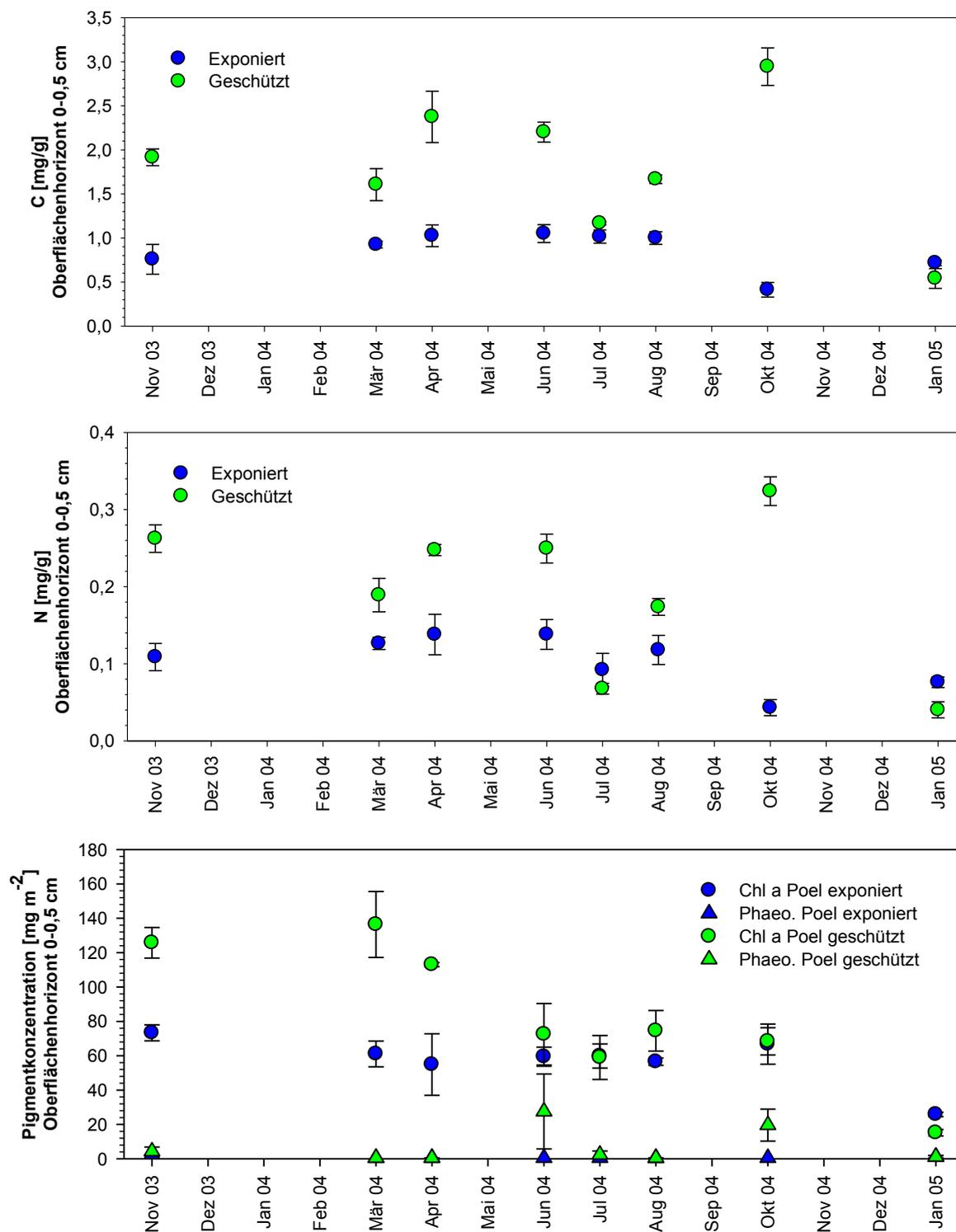
**Abb. 17:** Korngröße (µm), Siltanteil [%], Sortierung (Qd) und Wassergehalt [%] (im Oberflächenhorizont 0-0,5 cm) an der exponierten und geschützten Station (MW±STABW, n=3).

## Organisches Material/Algenbiomasse

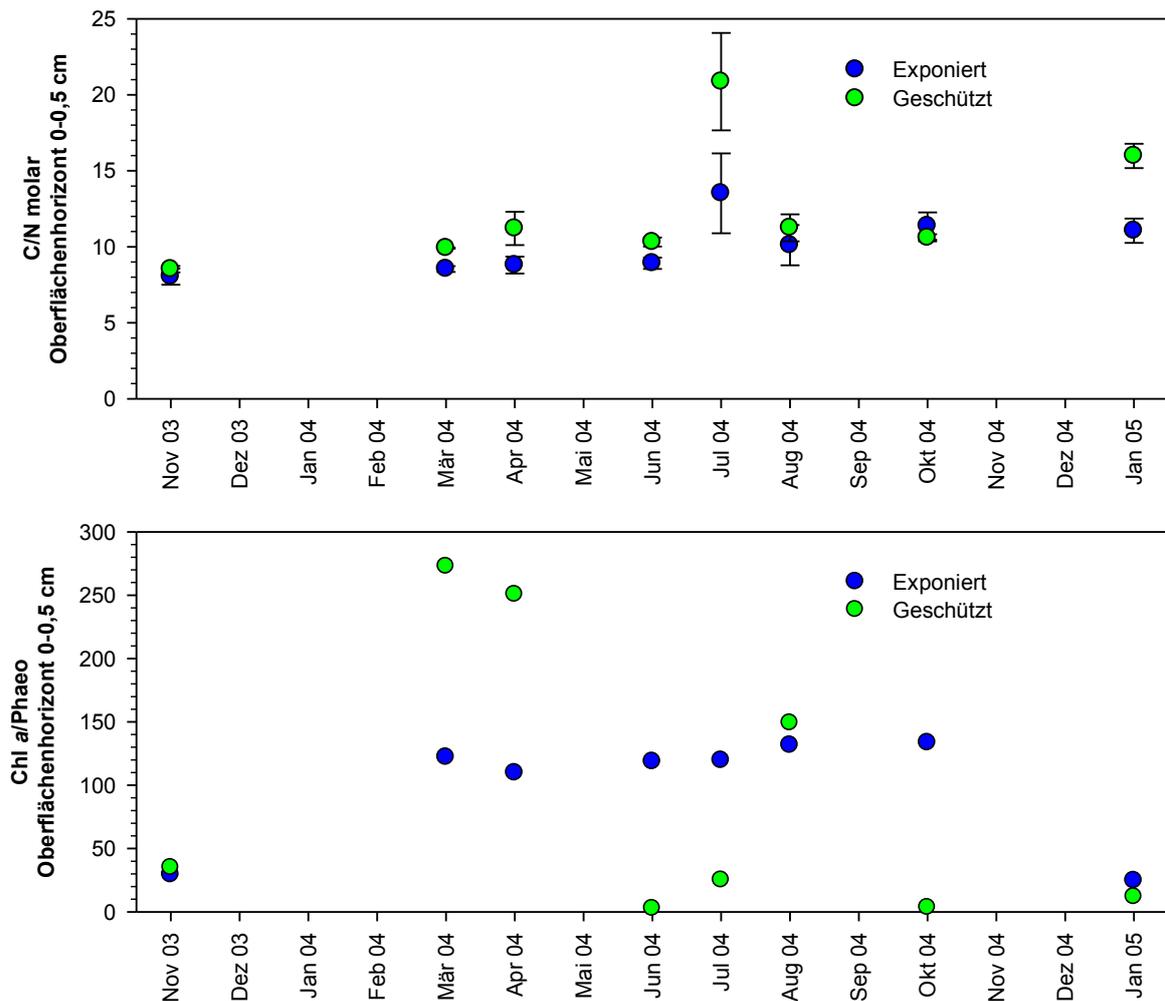
Der saisonale Verlauf von Kohlenstoff, Stickstoff, Chlorophyll *a* und Phaeopigment ist in Abbildung 18, C/N-Verhältnis und Chl *a*/Phaeo-Verhältnis in Abbildung 19 dargestellt. Der C-Gehalt zeigte im Oberflächenhorizont 0-0,5 cm der exponierten Station keine ausgeprägte Saisonalität. Bis auf einen minimalen Kohlenstoffgehalt im Oktober 04 von 0,5 mg g<sup>-1</sup> lagen in den übrigen Monaten die Werte um 1 mg C g<sup>-1</sup>. Im Oberflächenhorizont der geschützten Station gab es, abhängig vom Zeitpunkt der Probenahme, einen oft mehr als doppelt so hohen Kohlenstoffgehalt wie an der exponierten Station (Wilcoxon, p<0,05). Dabei waren die Kohlenstoffwerte durch eine deutlich höhere saisonale Dynamik gekennzeichnet. An der geschützten Station lag der C-Gehalt im Oberflächenhorizont im Bereich von 0,5 mg g<sup>-1</sup> (Januar 05) bis 3 mg g<sup>-1</sup> (Oktober 04). Der saisonale Verlauf von Stickstoff (N) im Oberflächenhorizont war sehr ähnlich. An der exponierten Station zeigte sich keine ausgeprägte Saisonalität. Wie auch der Kohlenstoffgehalt war der Gehalt an Stickstoff im Oktober am geringsten (0,04 mg g<sup>-1</sup>) und in den übrigen Monaten annähernd gleichbleibend bei Werten um 0,1 mg g<sup>-1</sup>. An der geschützten Station war dagegen der N-Gehalt meistens um den Faktor 2 höher als an der exponierten und die saisonale Dynamik war wieder deutlich ausgeprägter (Wilcoxon, p<0,05). Einen minimalen Gehalt an Stickstoff von 0,05 mg N g<sup>-1</sup> wurde im Januar 05 gemessen und der Höchstwert lag bei 0,3 mg N g<sup>-1</sup> im Oktober 04.

Der Gehalt an Chlorophyll *a* (Chl *a*) der exponierten Station änderte sich kaum von Monat zu Monat. Die Werte lagen bei 60 mg m<sup>-2</sup>. Lediglich im Januar 05 sank die Chl *a*-Konzentration um die Hälfte auf 30 mg m<sup>-2</sup>. Dagegen gab es an der geschützten Station bis zu zweimal höhere Chl *a* -Konzentrationen und eine größere saisonale Dynamik (Wilcoxon, p<0,05). Im März 04 war die höchste Konzentration von 140 mg Chl *a* m<sup>-2</sup> im geschützten Sediment zu finden. Den niedrigsten Gehalt an Chl *a* von 20 mg m<sup>-2</sup> gab es im Januar 05. Die Konzentration an Phaeopigment lag an der exponierten Station um 4 mg m<sup>-2</sup> und zeigte, wie schon beim Chl *a*, keine saisonale Dynamik. An der geschützten Station gab es im Juni 04 (30 mg m<sup>-2</sup>) und im Oktober 04 (20 mg m<sup>-2</sup>) sehr hohe Konzentration von Phaeopigmenten im Oberflächenhorizont. Ansonsten war auch in den geschützten Sedimenten der Gehalt an Phaeopigment saisonal nicht variabel. Die molaren C/N Werte waren sich an beiden Stationen sehr ähnlich, obwohl an der geschützten Station von März bis Juli 04 und im Januar 05 signifikant höhere Werte gemessen wurden (Wilcoxon, p<0,05). Die C/N -Werte lagen an der exponierten Station im Bereich von 8 bis 14 und an der geschützten Station im Bereich von 9

bis 21 mit Maxima jeweils im Juli 04. An der geschützten Station zeigte sich noch ein weiterer Peak (16) im Januar 05.



**Abb. 18:** Organische Parameter (im Oberflächenhorizont 0-0,5 cm) der exponierten und geschützten Station (MW  $\pm$  STABW, n=3).



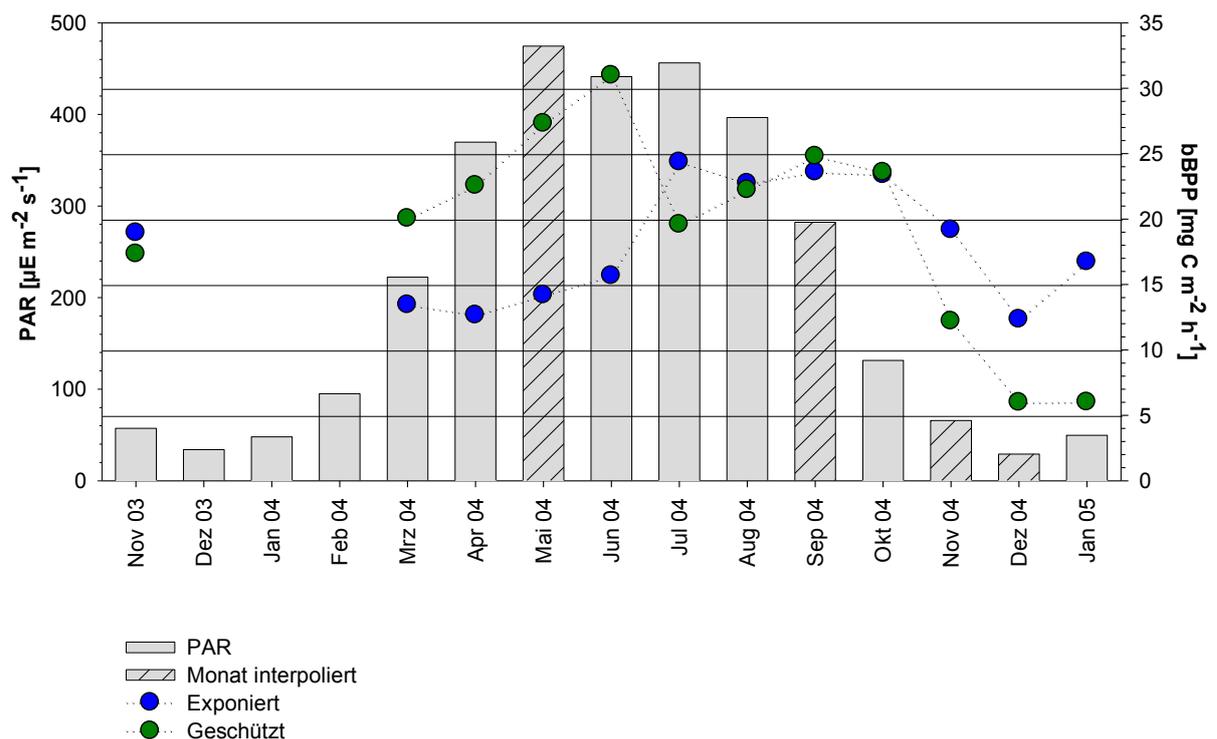
**Abb. 19:** C/N-Verhältnis und Verhältnis von Chlorophyll *a* zu Phaeopigment (im Oberflächenhorizont 0-0,5 cm) der exponierten und geschützten Station (MW  $\pm$  STABW, n=3).

Geringe saisonale Schwankungen an der exponierten Station gab es auch im Chl *a*/Phaeo-Verhältnis (Abb. 19). Es lag durchschnittlich bei 140:1. Lediglich im November 03 und im Januar 05 hatte das aktive Chl *a* nur noch einen Anteil von etwa 25:1. Im November 03, August 04 und Januar 05 war sich das Chl *a*/Phaeo-Verhältnis an beiden Stationen sehr ähnlich. In den Frühjahrsmonaten März und April 04 waren die Werte dagegen an der geschützten Station mit 250-270:1 etwa doppelt so hoch wie im Oberflächenhorizont der exponierten Station. In den übrigen Monaten lagen die Werte im Bereich von 3-30:1.

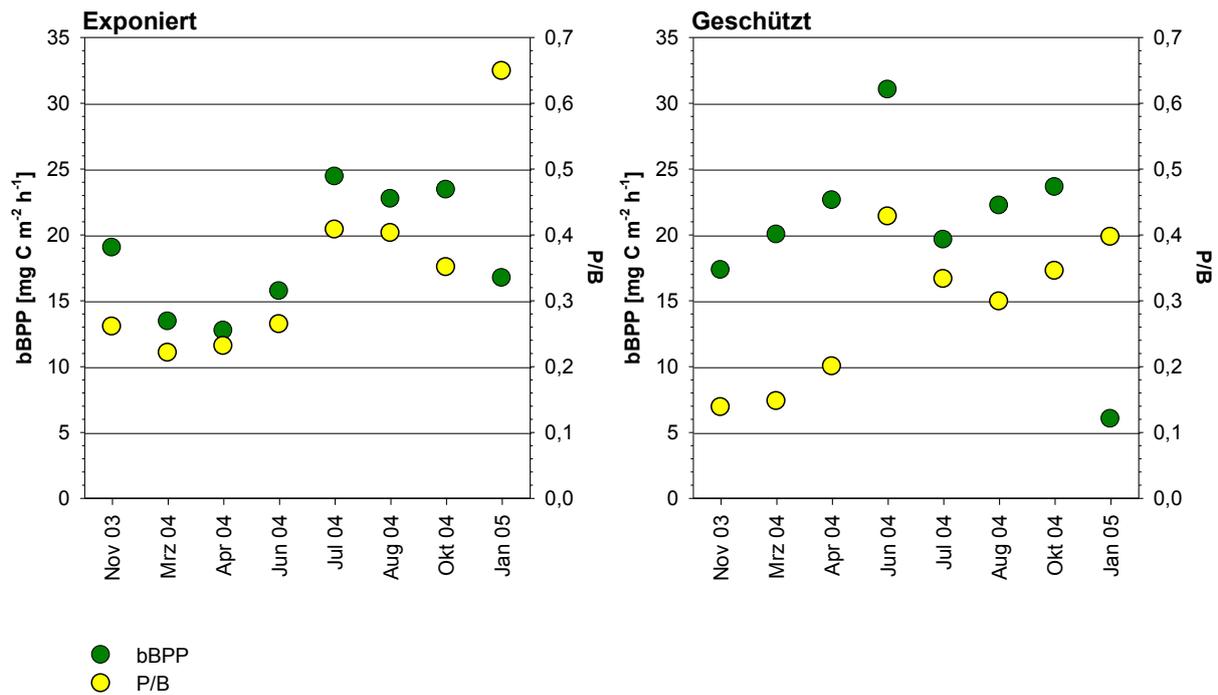
## Das Mikrophytobenthos

### Variabilität der benthischen Bruttoprimärproduktion

Die Summe der Nettoproduktion und der entsprechenden Sauerstoffzehrung ergab die flächenbezogene Bruttoproduktion (BBP). Diese zeigte an der exponierten Station einen ausgeprägt saisonalen Verlauf mit einem Maximum im Juli 04 von  $25 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  bei bereits abnehmender Lichtintensität im Jahresverlauf (Abb. 20). Im Gegensatz zu dem exponierten Bereich nahm die flächenbezogene BBP im Frühjahr (März/April) mit sich verstärkender Lichtintensität deutlich zu. Bis einschließlich Juni 04 mit maximal  $32 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  waren die Produktionsraten im Frühjahr bis um das 2-fache höher als zur gleichen Zeit an der exponierten Station. Einen zweiten Peak mit  $24\text{-}25 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  gab es im Herbst (September/Oktober 04).



**Abb. 20:** Monatliche mittlere Lichtintensität (PAR) und Modell der benthischen Bruttoprimärproduktion (bBPP [ $\text{mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ]). Die Monate mit den schraffierten Flächen zeigen interpolierte Raten der bBPP.



**Abb. 21:** Benthische Bruttoprimärproduktion (bBPP [mg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>]) und PB-Raten [mg C (mg Chl a)<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>] des Mikrophytobenthos zum Zeitpunkt der Probenahmen an der exponierten und geschützten Station.

Die P/B-Raten (Abb. 21) liefen an beiden Stationen fast parallel zu der flächenbezogenen Produktion des Mikrophytobenthos. An der exponierten Station lagen die Werte im Juli/August bei 0,4 mg C (mg Chl a)<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> mit einer maximalen Rate von 0,75 im Januar. An der geschützten Station wurde die maximale Produktion im Juni 04 mit 0,43 [mg C (mg Chl a)<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>] gemessen.

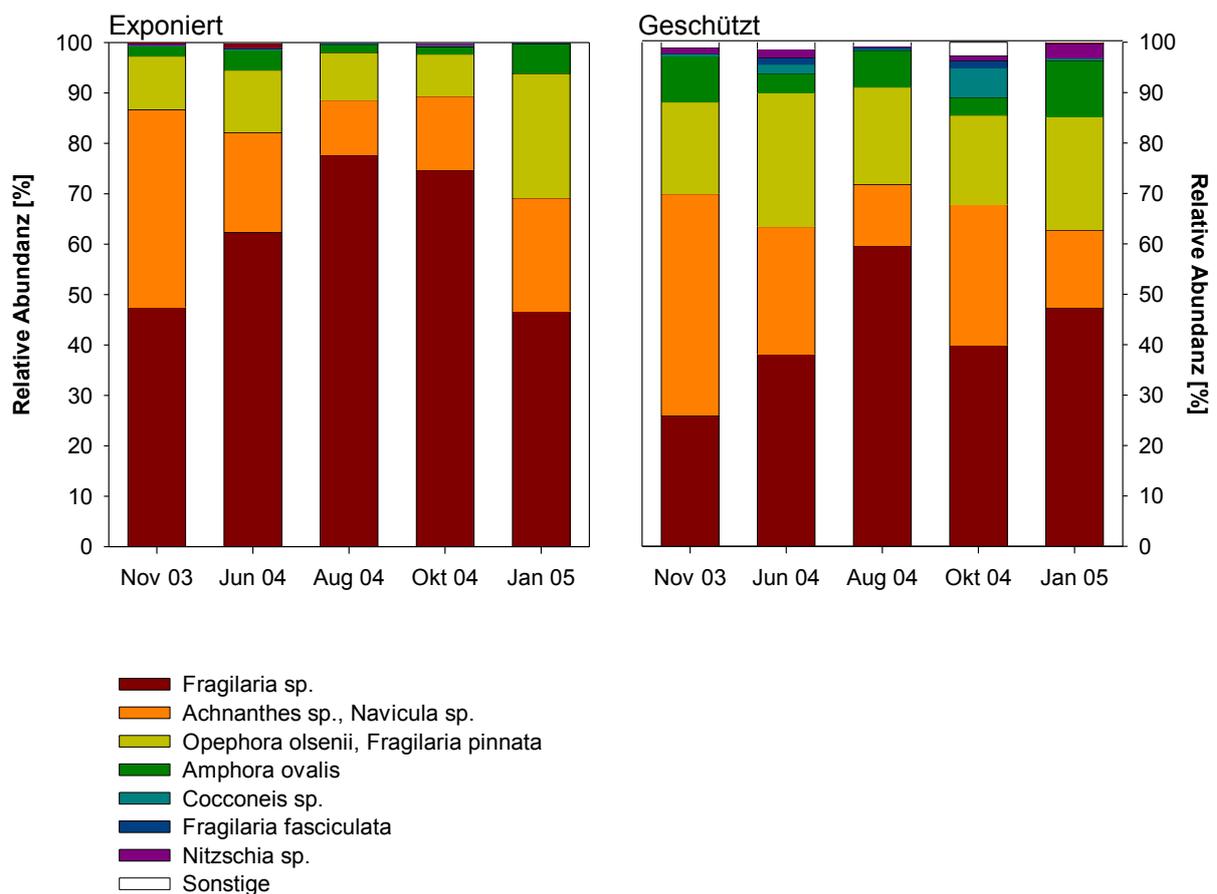
#### *Artverteilung und Größenklassen des Mikrophytobenthos*

Das Mikrophytobenthos bestand hauptsächlich aus pennaten Diatomeen. Aufgrund der Dominanz von benthischen Mikroalgen auf und im Oberflächenhorizont (0-0,5 cm) kann von einer „echten“ Mikrophytobenthosgemeinschaft gesprochen werden, dessen Mikroalgen die Nährstoffflüsse der Sedimente durch Sauerstoffmangel und -überfluss beeinflussen.

An beiden Stationen dominierten *Fragilaria*-Arten die Mikrophytobenthosgemeinschaft. An der geschützten Station stellte sich die Algengemeinschaft allerdings etwas diverser dar (Abb. 22).

Um die Verfügbarkeit der Diatomeen als Nahrungsquelle für die Nematoden abschätzen zu können, wurden jeweils 10 Algen pro Probe/Station vermessen. Es zeigte sich, dass es hinsichtlich der Größe keine signifikanten Unterschiede zwischen den Algenarten, der Jahreszeit und den Stationen gab.

Die Länge einer Algenzelle betrug  $14 \pm 2 \mu\text{m}$ , die Breite  $6 \pm 1 \mu\text{m}$  und die Höhe  $5 \pm 1 \mu\text{m}$ .

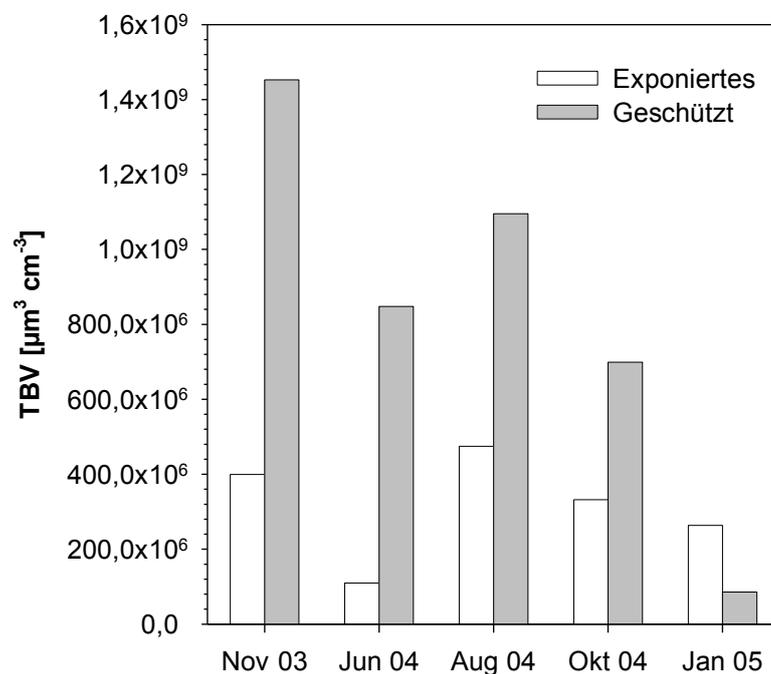


**Abb. 22:** Relative Abundanz [%] der Arten des Mikrophytobenthos an der exponierten und geschützten Station.

### Biovolumen

Das totale Biovolumen pro  $\text{cm}^3$  Sediment (TBV) errechnete sich aus der Algenzellzahl pro  $\text{cm}^3$  und des mittleren Biovolumens einer Zelle (Abb. 23). Das TBV war an beiden Stationen sehr unterschiedlich. An der geschützten Station fanden sich deutlich mehr Algenzellen pro  $\text{cm}^3$  Sediment als an der exponierten Station. Verrechnet man dies mit dem Biovolumen einer Algenzelle (geschützt:  $356 \pm 51 \mu\text{m}^3$ , exponiert:  $388 \pm 68 \mu\text{m}^3$ ) ergibt sich ein um den Faktor 2-4 höheres totales Biovolumen pro  $\text{cm}^3$  für das geschützte Mikrophytobenthos.

Am höchsten war das TBV des geschützten Mikrophytobenthos im November 03, während das TBV des exponierten Mikrophytobenthos kaum eine saisonale Dynamik zeigte. Minimale Werte gab es an der exponierten Station im Juni 04, an der geschützten im Januar 05. Zu diesem Zeitpunkt waren die Werte von der exponierten Station sogar doppelt so hoch wie die von der geschützten Station.



**Abb. 23:** Biovolumen [ $\mu\text{m}^3 \text{cm}^{-3}$ ] der Algenzellen des Mikrophytobenthos von der exponierten und geschützten Station. TBV (Totales Biovolumen) errechnet aus der Algenzellzahl  $\text{cm}^{-3}$  und dem mittleren Biovolumen einer Algenzelle.

## 4.2. Tiefenprofile der Umweltparameter

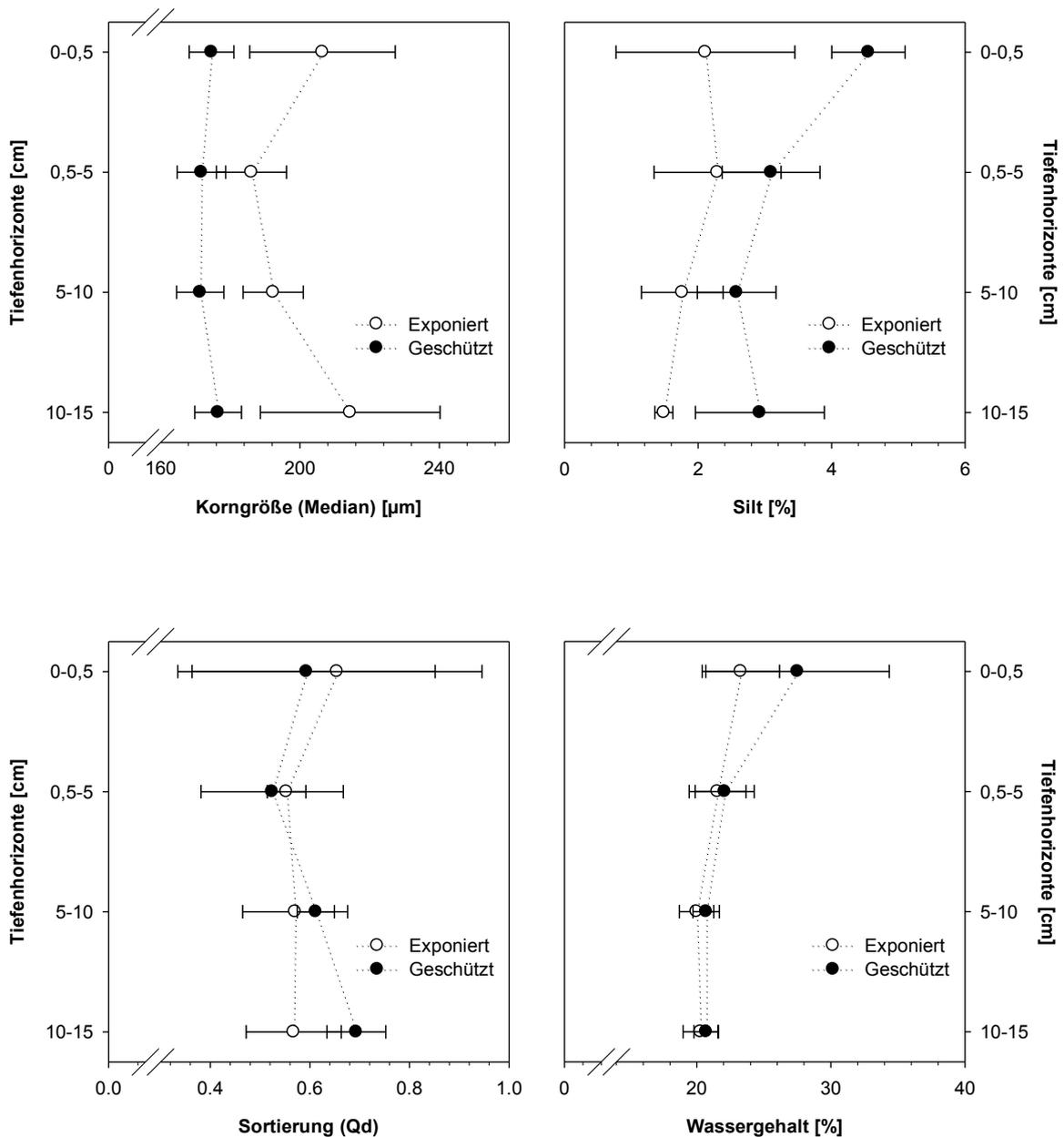
### Korngröße und Sortierung

Unabhängig vom der Exposition waren sich die Stationen hinsichtlich ihrer Sedimentparameter sehr ähnlich. Abbildung 24 zeigt die Tiefenprofile von Korngröße, Siltanteil, Sortierung und Wassergehalt.

Die Korngrößen der Sedimente an der exponierten Station lagen im Jahresdurchschnitt zwischen 170-250  $\mu\text{m}$ , an der geschützten Station zwischen 160-190  $\mu\text{m}$ . Anhand dessen konnten die Sedimente beider Stationen als „Feinsand“ charakterisiert werden (SOMMER 2005). Während der Feinsand an der exponierten Station tendenziell im oberen (0-0,5 cm) und im unteren (10-15 cm) Sedimenthorizont aus größeren Partikeln bestand und durch eine große Variabilität während des Jahresverlaufs gekennzeichnet war, gab es zwischen den Tiefenhorizonten an der geschützten Station keine Unterschiede in der Korngröße.

Hohe Standardabweichungen finden sich auch bei den Jahresdurchschnittswerten des Siltanteils an der exponierten Station, der geringer war (0-4 %) als im Sediment der geschützten Station (0-7 %). An der geschützten Station hatte die Oberflächenschicht (0-0,5 cm) den signifikant höchsten Anteil an Silt im Feinsand.

Die Sortierung beider Stationen war sich sehr ähnlich (um 0,6) und entsprach nach GRAY (1981) einer „guten Sortierung“. Der Wassergehalt lag an beiden Stationen zwischen 20 und 30%. Der obere Sedimenthorizont war an der geschützten Station tendenziell durch einen höheren Wassergehalt bis etwa 30% und einer großen Variabilität gekennzeichnet, während der Wassergehalt in den tieferen Schichten bei etwa 20% lag.

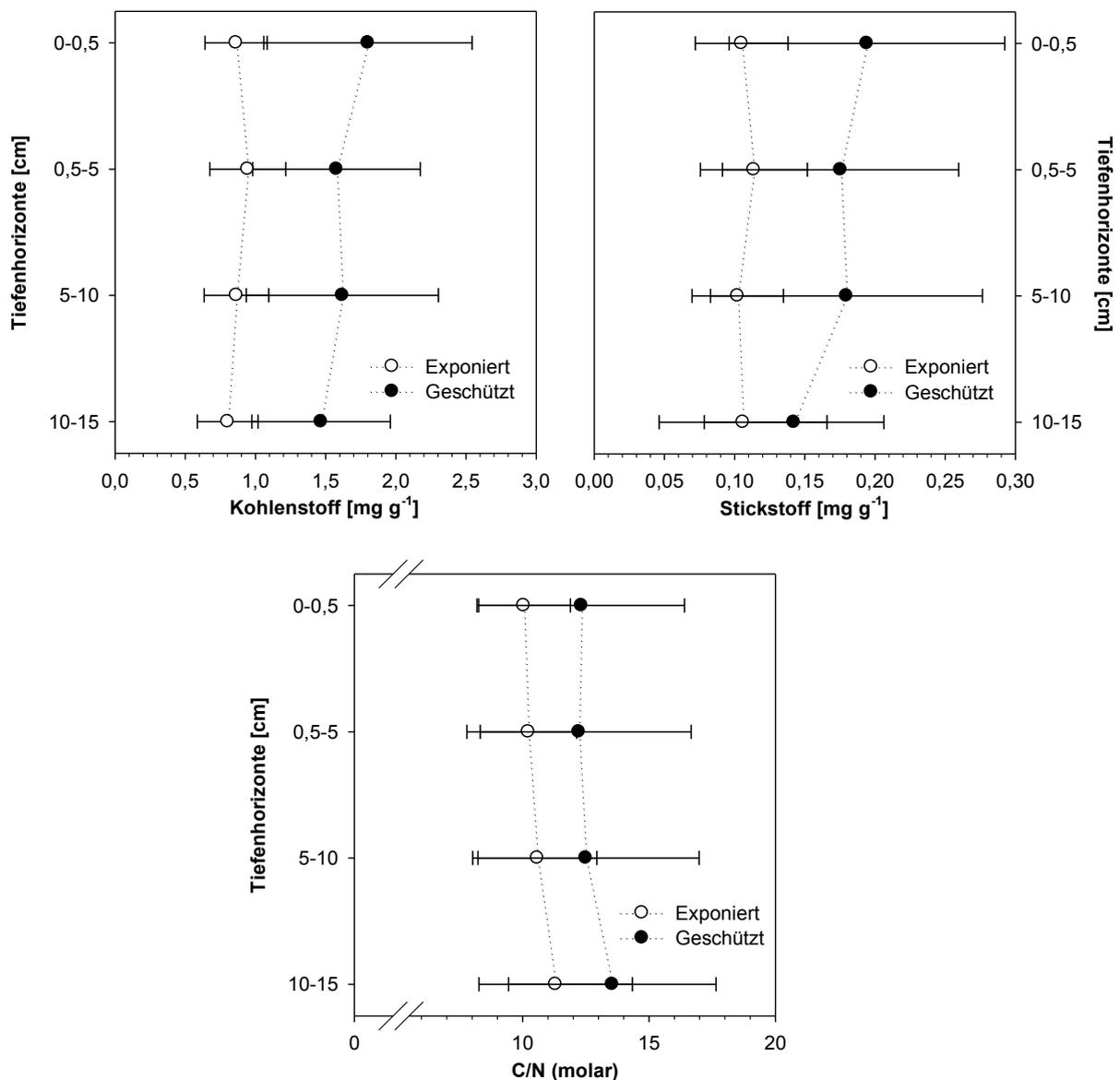


**Abb. 24:** Tiefenprofile von Korngröße [ $\mu\text{m}$ ], Siltanteil [%], Sortierung (Qd) und Wassergehalt (%) der Sedimente an der exponierten und geschützten Station (MW  $\pm$  STABW, n=24).

### Organischer Gehalt

Abbildung 25 zeigt die Tiefenprofile von Kohlenstoff, Stickstoff und dem C/N-Verhältnis. Die Kohlenstoffprofile hatten im Jahresverlauf an beiden Stationen keine vertikalen Gradienten. Im Jahresdurchschnitt lagen die Kohlenstoffgehalte in allen Sedimenthorizonten der geschützten Station um den Faktor 2 über den Werten der exponierten Station. Dabei waren die Werte im geschützten Bereich durch eine deutlich

höhere Variabilität gekennzeichnet. Der organische Kohlenstoffgehalt lag an der exponierten Station im Bereich von 0,8-0,9  $\text{mg g}^{-1}$  und an der geschützten Station im Bereich von 1,5-1,8  $\text{mg g}^{-1}$ . Die Stickstoffprofile zeigten ebenfalls keine vertikalen Gradienten an beiden Stationen. Im Jahresdurchschnitt waren die Stickstoffgehalte an der geschützten Station in allen Sedimenthorizonten etwa doppelt so hoch wie an der exponierten Station. Wie die Werte des Kohlenstoffgehaltes waren die Werte des Stickstoffs durch eine höhere Variabilität gekennzeichnet. Der Gehalt an Stickstoff lag an der exponierten Station um 0,1  $\text{mg g}^{-1}$  und an der geschützten Station im Bereich von 0,14-0,19  $\text{mg g}^{-1}$ .



**Abb. 25:** Tiefenprofile der organischen Parameter in den Sedimenten der exponierten und geschützten Station (MW  $\pm$  STABW, n=24).

Die C/N-Verhältnisse beider Stationen erreichten Werte zwischen 10,0 und 13,5 mit einer deutlich höheren Variabilität der Werte an der geschützten Station. Grundsätzlich spiegelten die höheren Standardabweichungen an der geschützten Station die größere Saisonalität wider.

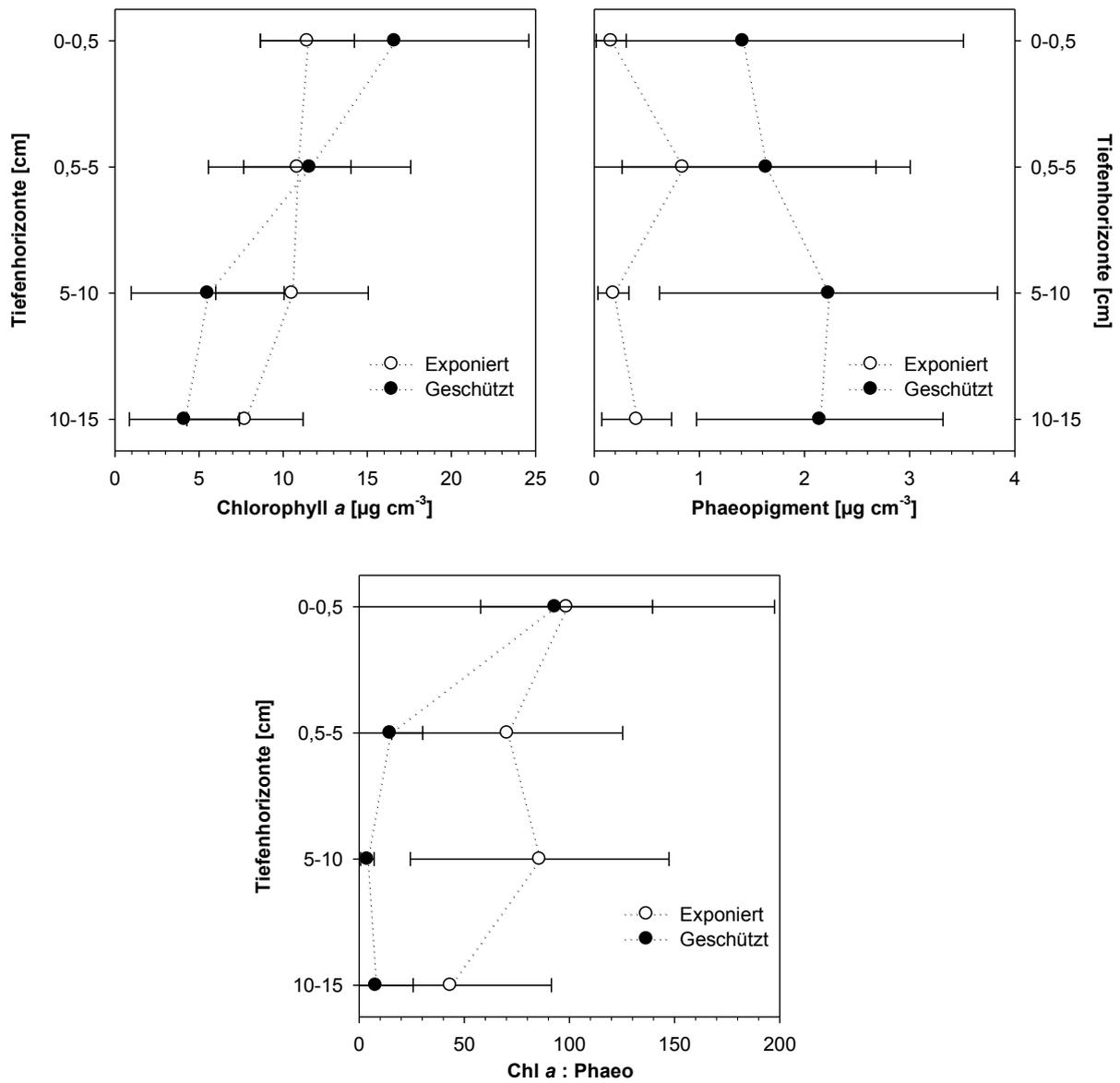
### **Algenbiomasse**

Chlorophyll *a*, Phaeopigment und das Chl *a*/Phaeo-Verhältnis werden in Abbildung 26 dargestellt.

Das Chlorophyll *a* –Tiefenprofil zeigte an der exponierten Station keinen vertikalen Gradienten und die Werte lagen im Bereich von 7,7-11,4  $\mu\text{g cm}^{-3}$ . Im Gegensatz dazu war der maximale Chlorophyll *a*-Gehalt an der geschützten Station im oberen Sedimenthorizont zu finden und nahm mit zunehmender Tiefe tendenziell ab. Die Werte lagen hier zwischen 4,1-16,6  $\mu\text{g cm}^{-3}$  mit einer höheren Variabilität als an der exponierten Station.

Die Phaeopigment –Tiefenprofile zeigten an beiden Stationen im Jahresverlauf keine signifikanten vertikalen Gradienten. Im Durchschnitt war der Gehalt an Phaeopigmenten an der geschützten Station bis um den Faktor 5 (Sedimenthorizont 5-10 cm) über den Werten der exponierten Station. Der Gehalt an Phaeopigmenten lag an der exponierten Station zwischen 0,2-0,8  $\mu\text{g cm}^{-3}$ , an der geschützten zwischen 1,5-2,2  $\mu\text{g cm}^{-3}$ .

Das Chl *a*/Phaeo –Verhältnis an der geschützten Station lag in den tieferen Sedimenthorizonten (0,5-15 cm) im Bereich zwischen 3,9-14,7, während die Oberflächenschicht (0-0,5 cm) ein Chl *a*/Phaeo -Verhältnis von 93,1 aufwies. An der exponierten Station war das Verhältnis Chl *a*/Phaeo in der Oberflächenschicht mit 98,6 sehr ähnlich, während die Werte (43,4-85,8) in den tieferen Sedimenthorizonten bis zu 10mal höher waren als in den vergleichbaren Horizonten der geschützten Station. Dagegen waren die Werte im geschützten Bereich durch eine wesentlich höhere Variabilität gekennzeichnet.



**Abb. 26:** Tiefenprofile der Parameter zur Algenbiomasse in den Sedimenten der exponierten und geschützten Station (MW  $\pm$  STABW, n=24).

**Sauerstoff *in situ***

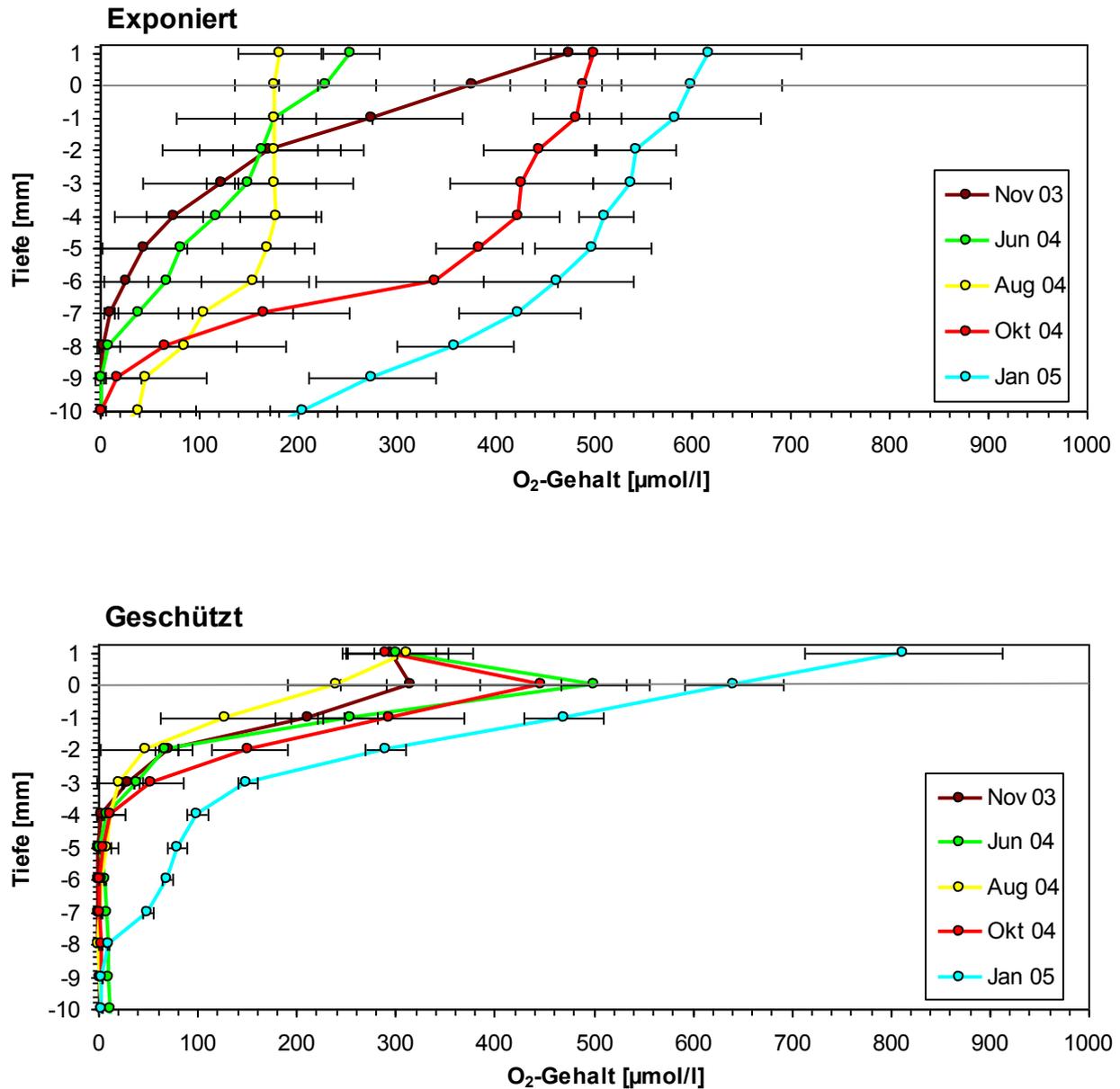
Mittels der Nadelmikroelektrode wurden in kleinskaligen Abständen Sauerstoffkonzentrationsprofile direkt im Feld erstellt, die die aerobe Zone des jeweiligen Sandstrandsedimentes visualisieren. Dabei zeigten sich zwischen den beiden Stationen generell deutliche Unterschiede im vertikalen Verlauf der Sauerstoffkonzentration und in der Tiefe der aeroben Zone.

**Tabelle 2:** Sauerstoffeindringtiefe (MW  $\pm$  STABW, n=3).

Datum	O <sub>2</sub> - Eindringtiefe <i>in situ</i> [mm]	
	Exponiert	Geschützt
25. Nov03	8 $\pm$ 2	4 $\pm$ 3
04. Jun04	8 $\pm$ 2	4 $\pm$ 7
02. Aug.04	15 $\pm$ 1	3 $\pm$ 4
26. Okt.04	10 $\pm$ 2	4 $\pm$ 1
28. Jan.05	22 $\pm$ 1	12 $\pm$ 3

An der exponierten Station war die vertikale Sauerstoffverteilung zu allen Jahreszeiten relativ homogen (Abb. 7). Es bildeten sich keine steilen Vertikalgradienten aus. An der Sedimentoberfläche variierte der Sauerstoffgehalt von  $178 \pm 41 \mu\text{mol/l}$  im August 04 bis zu maximal  $599 \pm 91 \mu\text{mol/l}$  im Januar 03. Die aerobe Zone dehnte sich etwa bis in 1 cm Tiefe aus.

Die Sauerstoffmikroprofile der geschützten Station zeigten wesentlich steilere Vertikalgradienten. Die Sauerstoffwerte an der Oberfläche variierten zwischen  $240 \pm 50 \mu\text{mol/l}$  im August und  $642 \pm 50 \mu\text{mol/l}$  im Januar. Im Juni und Oktober waren ausgeprägte Sauerstoffpeaks an der Oberfläche messbar, jedoch war der Sauerstoff wenige Millimeter unter der Oberfläche schon nicht mehr nachweisbar (Tabelle 2). Dass die Sauerstoffeindringtiefen saisonal nicht signifikant variierten, war auch an den hohen Standardabweichungen ablesbar.



**Abb. 27:** Vertikale Sauerstoffkonzentrationsprofile an den beiden Stationen, gemessen mit einer Nadelmikroelektrode *in situ* zu verschiedenen Jahreszeiten (MW  $\pm$  STABW, n=3). Die Linie bei 0 markiert die Sedimentoberfläche.

### 4.3. Organisches Material und Algenbiomasse in der Wassersäule

Besonders die ersten 5 mm der Sedimentsäule werden sehr stark durch die darüber liegende Wassersäule beeinflusst. Daher wurde die Pigmentkonzentration, das Chl *a*/Phaeo – Verhältnis (Abb. 28) und die C/N-Werte (Abb. 29) der Wassersäule ebenfalls bestimmt.

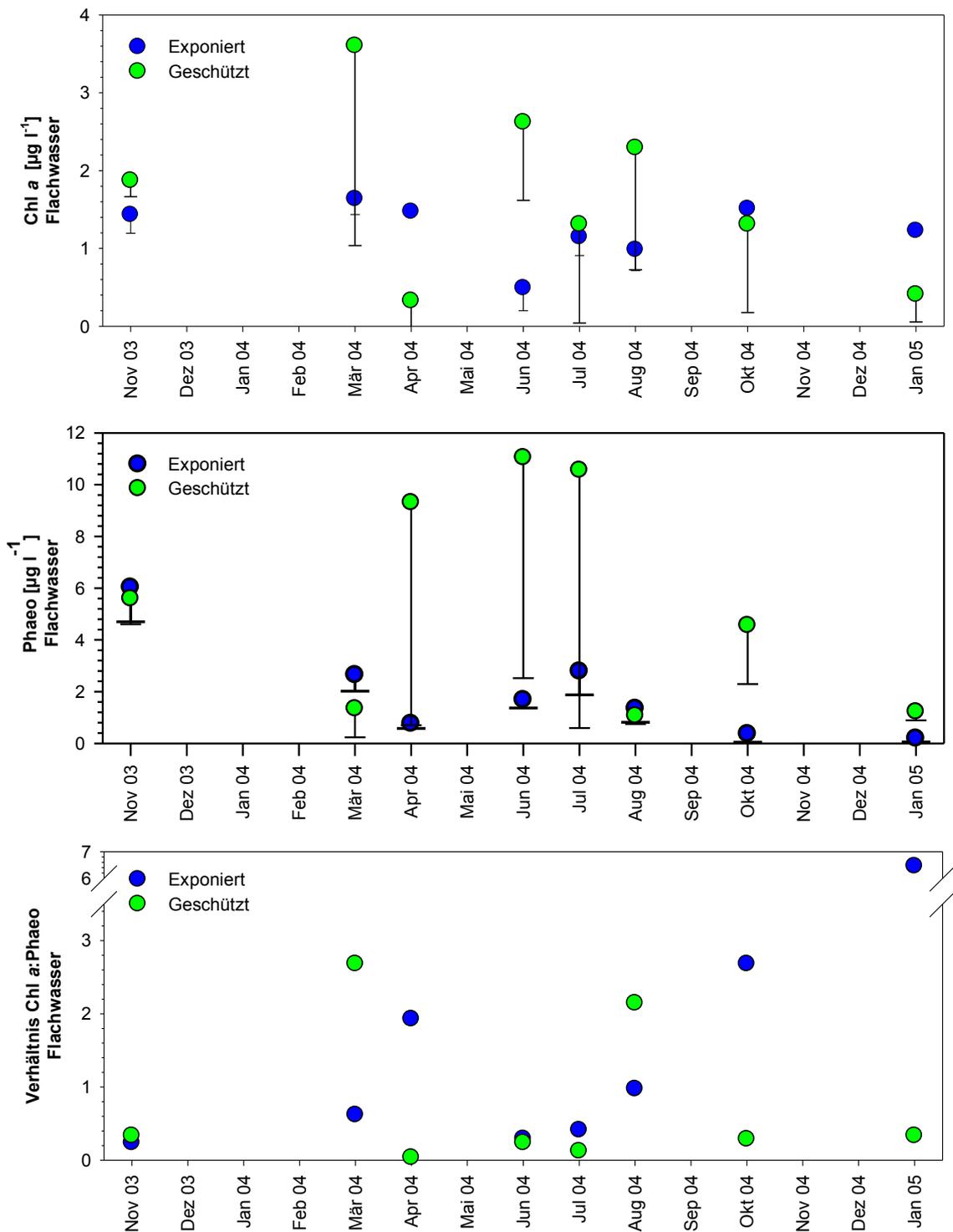
In den meisten Monaten lag die Chlorophyllkonzentration in der Wassersäule an der geschützten Station tendenziell über den Werten der exponierten Station. Dabei waren die Werte in der Wassersäule der geschützten Station durch eine sehr hohe Variabilität gekennzeichnet.

Der Chl *a*-Gehalt lag im Wasser der exponierten Station im Bereich von  $0,5 \mu\text{g l}^{-1}$  (Juni 04) bis  $1,6 \mu\text{g l}^{-1}$  mit signifikanten Peaks im März 04 und Oktober 04. In der Wassersäule der geschützten Station lag der Chl *a*-Gehalt zwischen  $0,3 \mu\text{g l}^{-1}$  (April 04) und  $3,6$  (März 04)  $\mu\text{g l}^{-1}$ . Durch die hohe Variabilität der Werte an dieser Station sind die Unterschiede zwischen den Monaten nicht signifikant.

Der Gehalt an Phaeopigment in der Wassersäule der geschützten Station ist ebenfalls höchst variabel. Auch hier sind aufgrund der hohen Standardabweichungen die saisonalen Unterschiede zwischen den Monaten nicht signifikant.

Dagegen war der Gehalt an Phaeopigment in der Wassersäule der exponierten Station saisonal sehr variabel mit zum Teil signifikanten Unterschieden zwischen den Monaten. Höchstwerte wurden im November 03 mit  $6 \mu\text{g l}^{-1}$  gemessen, die niedrigsten Konzentrationen im Oktober 04 und Januar 05 mit etwa  $0,25 \mu\text{g l}^{-1}$ .

Der Wert vom Chl *a*/Phaeo-Verhältnis in der Wassersäule der exponierten Station war im Januar 05 mit  $6,5/1$  am höchsten. Im April 04 und im Oktober 04 gab es jeweils einen Peak mit  $2/1$  und  $2,7/1$ . In den übrigen Monaten war das Verhältnis ausgeglichen (August 04) oder lag unter 1. An der geschützten Station war der maximale Wert  $2,5/1$  im März 04. Im August 04 gab es einen weiteren Peak von  $2/1$ . In allen anderen Monaten lag das Verhältnis zwischen 0 und  $0,3/1$ .

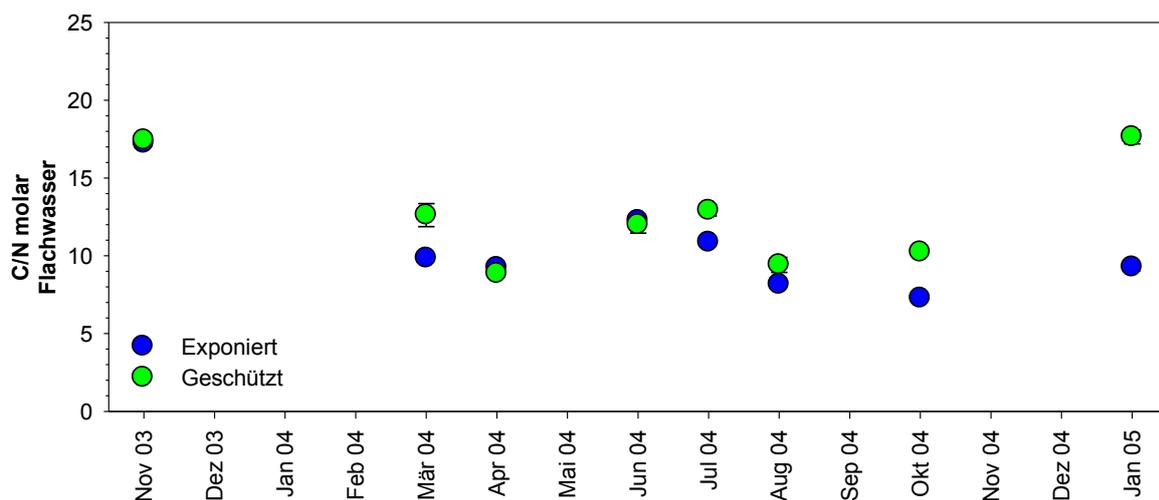


**Abb. 28:** Saisonaler Verlauf von Chlorophyll *a*, Phaeopigment und Verhältnis von Chlorophyll *a* zu Phaeopigment in der Wassersäule der exponierten und geschützten Station.

Das C/N-Verhältnis in der Wassersäule war im November 03, April 04 und Juni 04 an beiden Stationen sehr ähnlich. In den übrigen Monaten waren die C/N-Werte an der geschützten Station jeweils höher als an der exponierten. An beiden Stationen gab es eine signifikante saisonale Dynamik.

An der exponierten Station lag das C/N-Verhältnis im Bereich von 7 (Oktober 04) bis 17 (November 03). Nach einem Abfall im März 04 (C/N-Verhältnis von 10) konnte ein Anstieg im Juni 04 (C/N-Verhältnis von 12) beobachtet werden. Anschließend nahmen die C/N-Werte kontinuierlich bis zu einem Minimum im Oktober 04 ab.

Die C/N-Werte in der Wassersäule der geschützten Station lagen zwischen 9 (April 04) und 18 (November 03 und Januar 05). Wie an der exponierten Station erfolgte ein Abfall der Werte im Frühjahr mit einem anschließenden Anstieg in den Sommermonaten (Peak im Juli 04 von 13) und einem erneuten Abfall im Herbst.



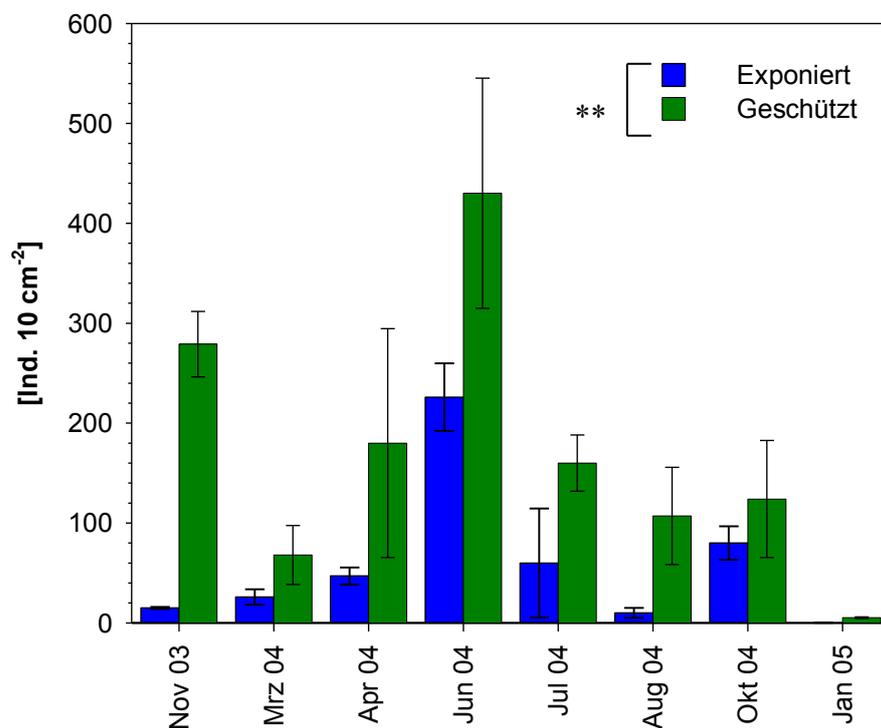
**Abb. 29:** Saisonaler Verlauf vom C/N-Verhältnis in der Wassersäule der exponierten und geschützten Station.

#### 4.4. Temporale Variabilität der Nematodenpopulation

##### Abundanz

Die Abundanz der Nematoden (Abb. 30) variierte an der exponierten Station zwischen 0 und  $226 \pm 34$  Ind.  $10 \text{ cm}^{-2}$ . An der geschützten Station lag die Abundanz im Bereich von  $5 \pm 1$  und  $439 \pm 109$  Ind.  $10 \text{ cm}^{-2}$ . Durch die statistische Analyse wurde bestätigt, dass signifikant mehr Nematoden an der geschützten Station zu finden waren als an der exponierten (Wilcoxon,  $p < 0,01$ ). Lediglich im Oktober 04 waren sich die Abundanzen beider Stationen ähnlich.

An beiden Stationen gab es saisonale Fluktuationen. Ein signifikanter Anstieg der Abundanz war an der exponierten Station von November 03 bis Juni 04 zu beobachten, an der geschützten Station von März 04 bis Juni 04. Sowohl an der exponierten als auch an der geschützten Station nahm die Abundanz von Juni 04 bis Januar 05 signifikant ab. An der geschützten Station gab es im November 03 einen weiteren Peak von etwa 270 Ind.  $10 \text{ cm}^{-2}$ .



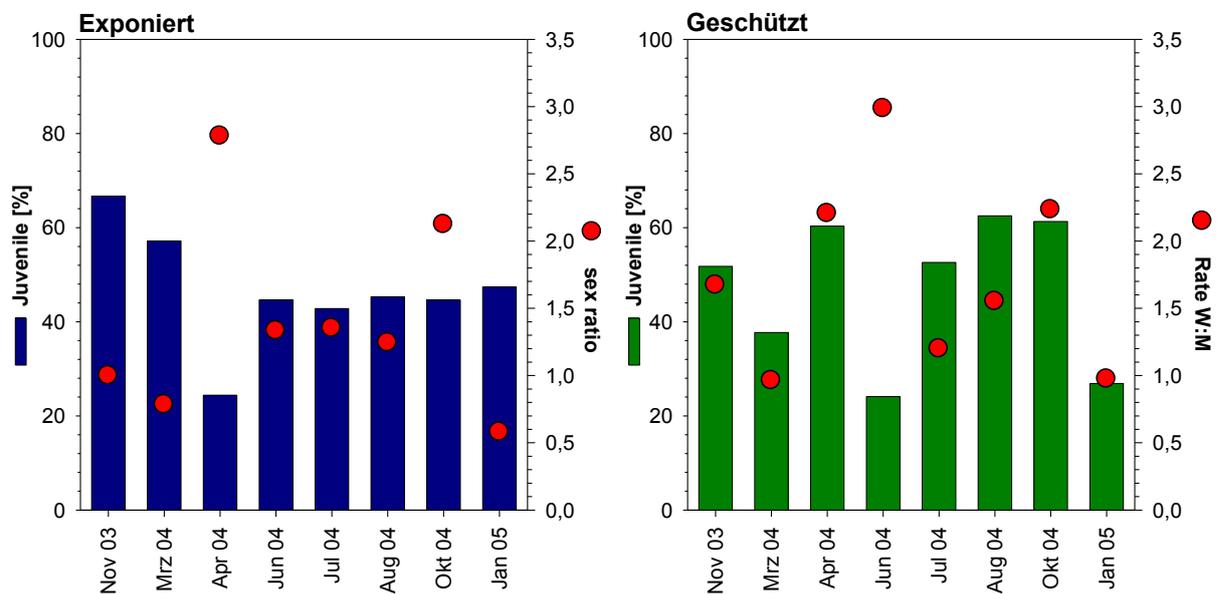
**Abb. 30:** Abundanz der Nematoden im Oberflächenhorizont an der exponierten und geschützten Station (MW $\pm$ STABW, n=3), Wilcoxon,  $p < 0,01$ \*\*

## Sex ratio und Anteil Juvenile

Abbildung 31 zeigt die Sex-ratio sowie den Anteil der juvenilen Nematoden beider Stationen.

An der exponierten Station war die Sex ratio im April 04 und im Oktober 04 mit 3,0 und 2,2 am höchsten. Mindestens die Hälfte der Tiere befand sich fast immer während des gesamten Probenahmezeitraums im juvenilen Stadium. Ausnahme war der April, in dem die Gemeinschaft nur zu 25 % aus Juvenilen bestand.

An der geschützten Station lag die Sex ratio im Juni mit 3,0 am höchsten. Einen weiteren Peak gab es im Oktober mit 2,25. Der Anteil an Juvenilen variierte zwischen 20 % im Juni und 60 % im April, August und Oktober 04.

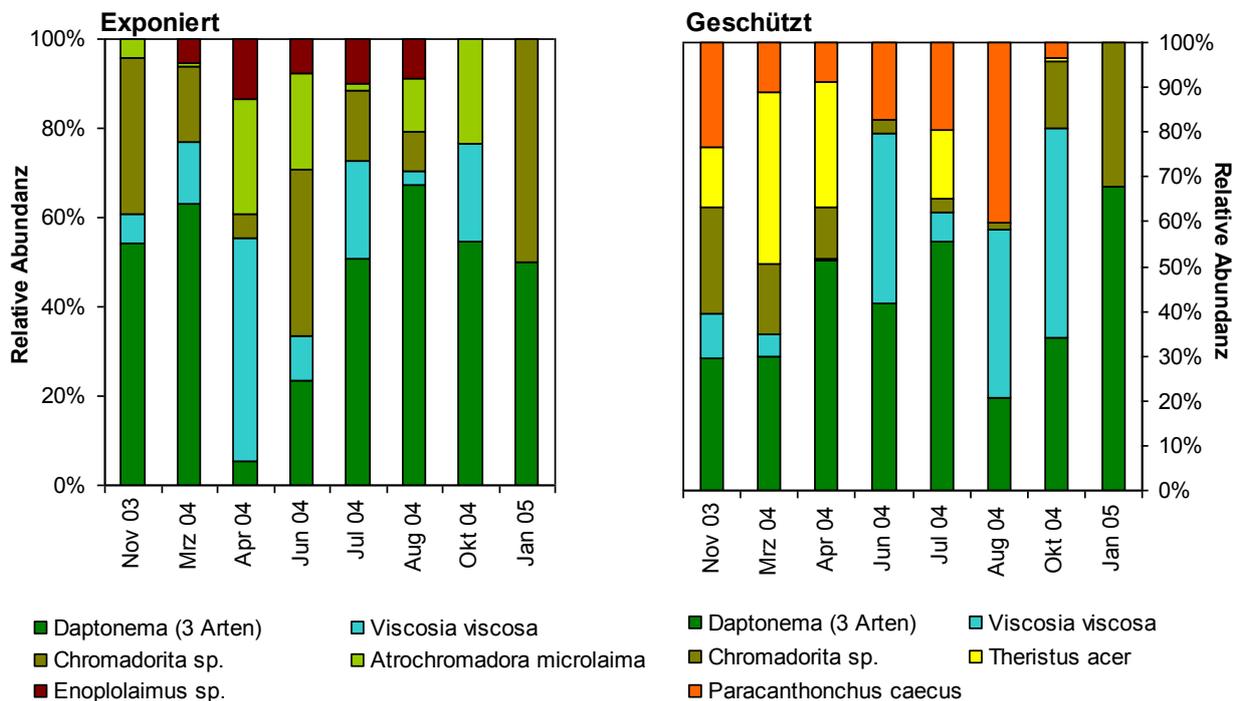


**Abb. 31:** Anteil an Juvenilen an der Gemeinschaft [%] und Sex ratio der Nematoden aus der Oberflächenschicht der exponierten und geschützten Station.

## Dominante Arten und Diversität

Die relativen Abundanzen der Arten innerhalb der Nematodengemeinschaft ist in Abbildung 33 dargestellt. Die Gesamtabundanz der Nematoden pro Monat (siehe Abb. 30) entspricht jeweils 100 %, die Abundanz einer einzelnen Art x %. Arten, die nur bis zu 5% vertreten waren, sind unter „Andere“ zusammengefasst. Im Anhang ist die Abundanz aller identifizierten Nematoden in Tabellen zu finden.

An beiden Stationen hatten Arten der Gattung *Daptonema* (Abb. 33 & 34) mit 5-50% den größten Anteil an der Nematodengemeinschaft. *Chromadorita* sp. (1-30%) und *Viscosia viscosa* (1-50%) waren ebenfalls typische Arten an beiden Stationen (Abb. 35 & 36). Ausschließlich an der exponierten Station waren *Enoplolaimus* sp. und *Atrochromadora microlaima* von Bedeutung (Abb. 37 & 38), während an der geschützten Station *Theristus acer* (10-30%) und *Paracanthochnus caecus* (5-20%) häufiger zu finden waren (Abb. 39 & 40).



**Abb. 32:** Relative Abundanz der Arten [%] an der exponierten und der geschützten Station (Prozente aus MW, n=3).



Abb. 33: *Daptonema normandicum*, ♂.



Abb. 34: *Daptonema setosum*, ♂.

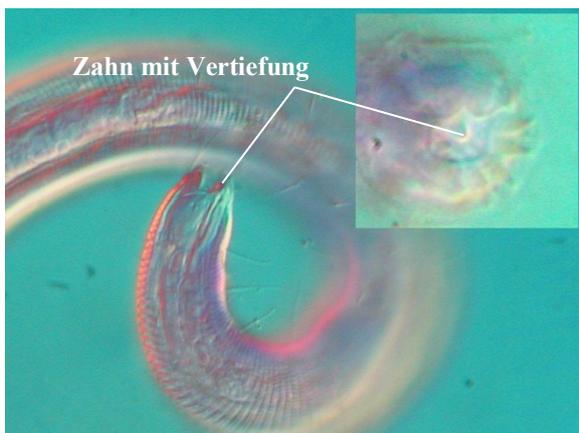


Abb. 35: *Chromadorita* sp., ♂, mit Sicht von oben in die Mundhöhle.

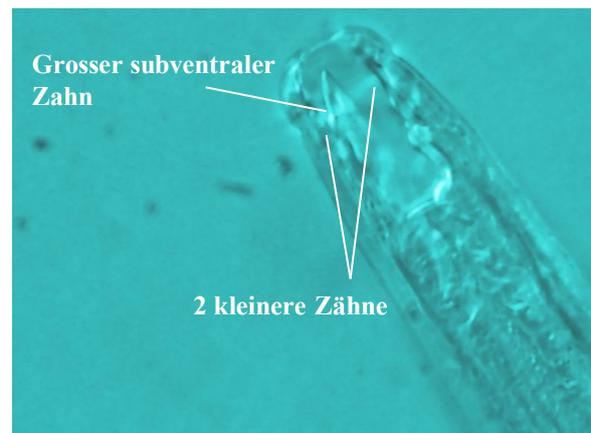


Abb. 36: *Viscosia viscosa*, ♂.

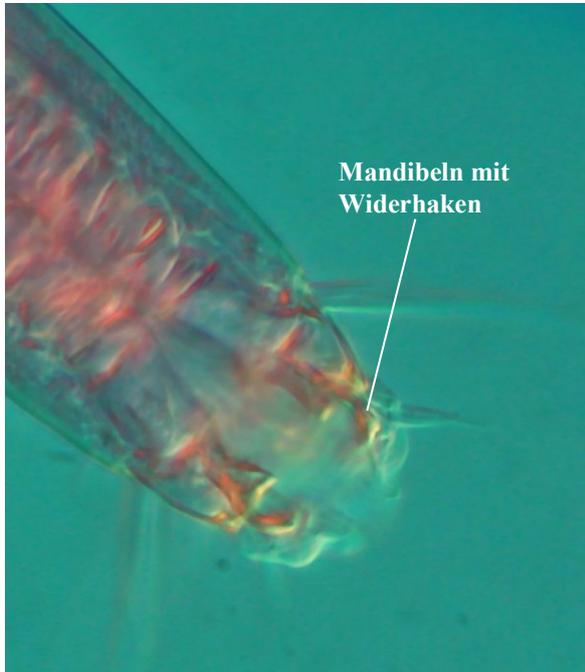


Abb. 37: *Enoplolaimus* sp., ♂.



Abb. 38: *Atrochromadora microlaima*, ♂.



Abb. 39: *Theristus acer*, ♂.

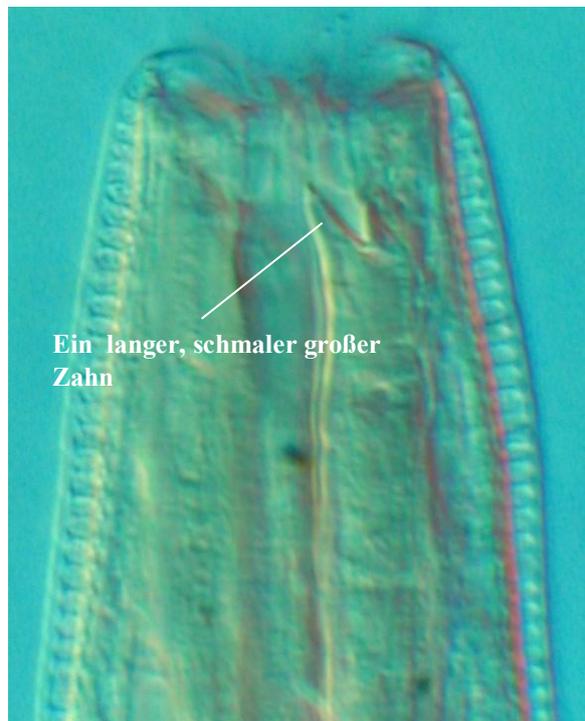
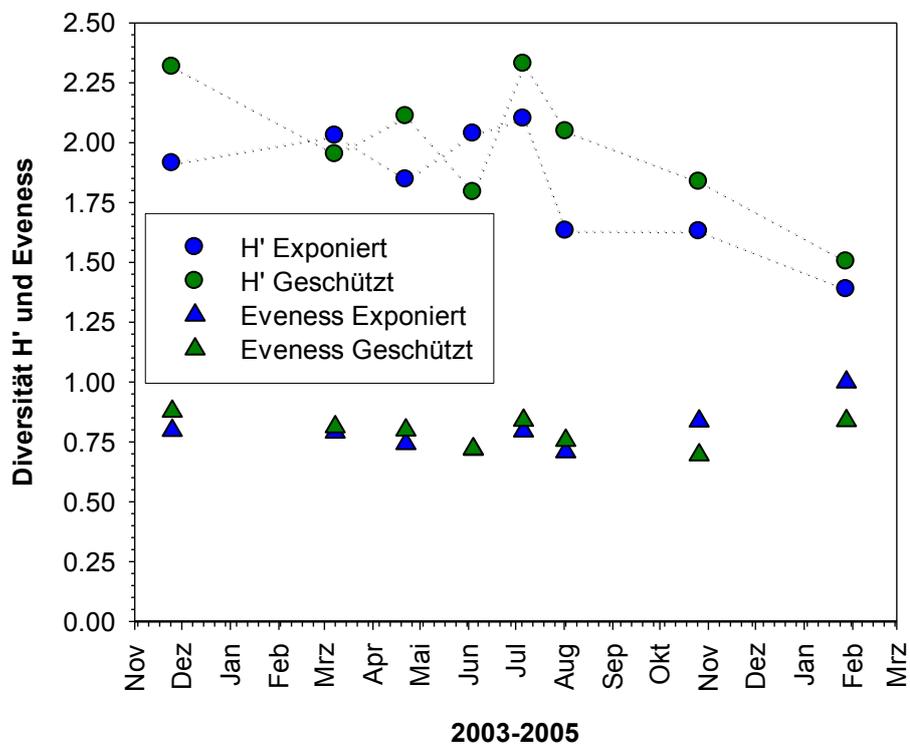


Abb. 40: *Paracanthonchus caecus*, ♂.

Die Diversität der Nematoden an beiden Stationen im Oberflächenhorizont 0-0,5 cm ähnelte sich (Abb. 41). Ab August 04 nahm die Diversität deutlich ab, bis sie im Januar 05 mit einem Wert um 1,5 am geringsten war. Bis August lag die Diversität an der exponierten Station zwischen 1,8 und 2,1, an der geschützten zwischen 1,8 und 2,3.

Die Gleichverteilung der einzelnen Individuen auf die verschiedenen Arten änderte sich während des Probenahmezeitraums nicht wesentlich (Pilu's eveness um 0,8).



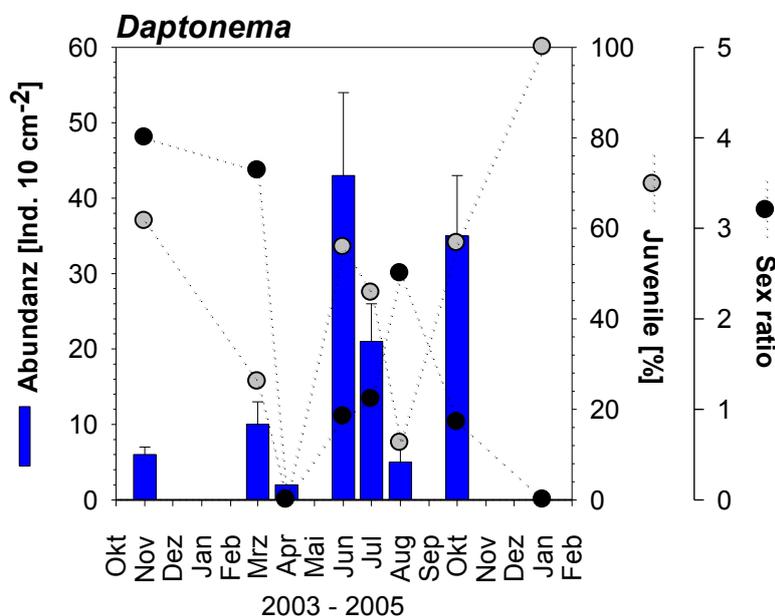
**Abb. 41:** Shannon-Diversität ( $H'$ ) und Pielou's eveness der Nematoden im Oberflächenhorizont der exponierten und geschützten Station.

### Temporale Dynamik der dominanten Arten

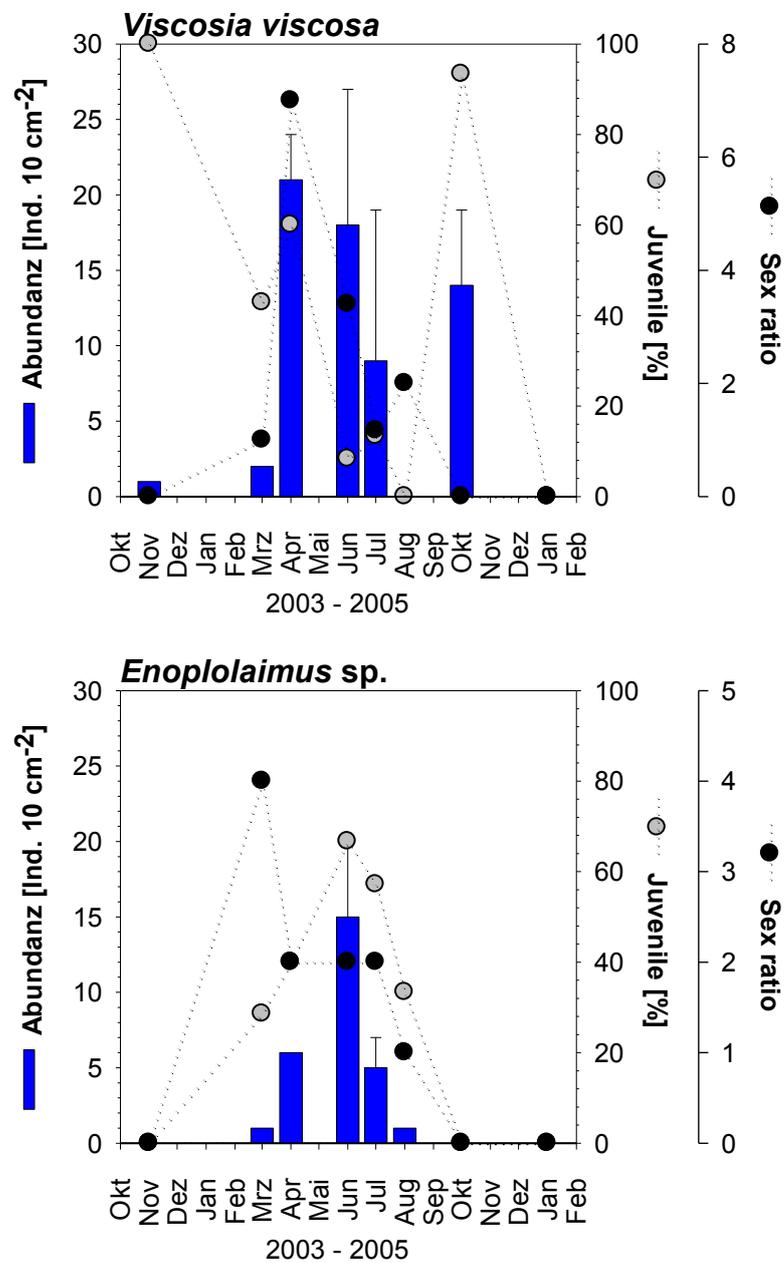
Generell war bei den Nematoden eine Reproduktion in Schüben mehrmals im Jahr erkennbar (Abb. 42-47).

Beide Stationen zeigten minimale Abundanzen im Januar 05 und maximale im Juni 04. Ausnahmen waren an der geschützten Station *Chromadorita* und *T. acer* mit maximalen Werten im November 03 bzw. April 04, während die beobachteten Unterschiede zwischen den Stationen bei *P. caecus* und *V. viscosa* nicht signifikant waren. Auffallend war das Zusammenbrechen der Populationen an der exponierten Station im August, wobei einige Arten (*A. microlaima*, *Daptonema* sp., *V. viscosa*) im Oktober einen erneuter Anstieg der Individuenzahlen zeigten.

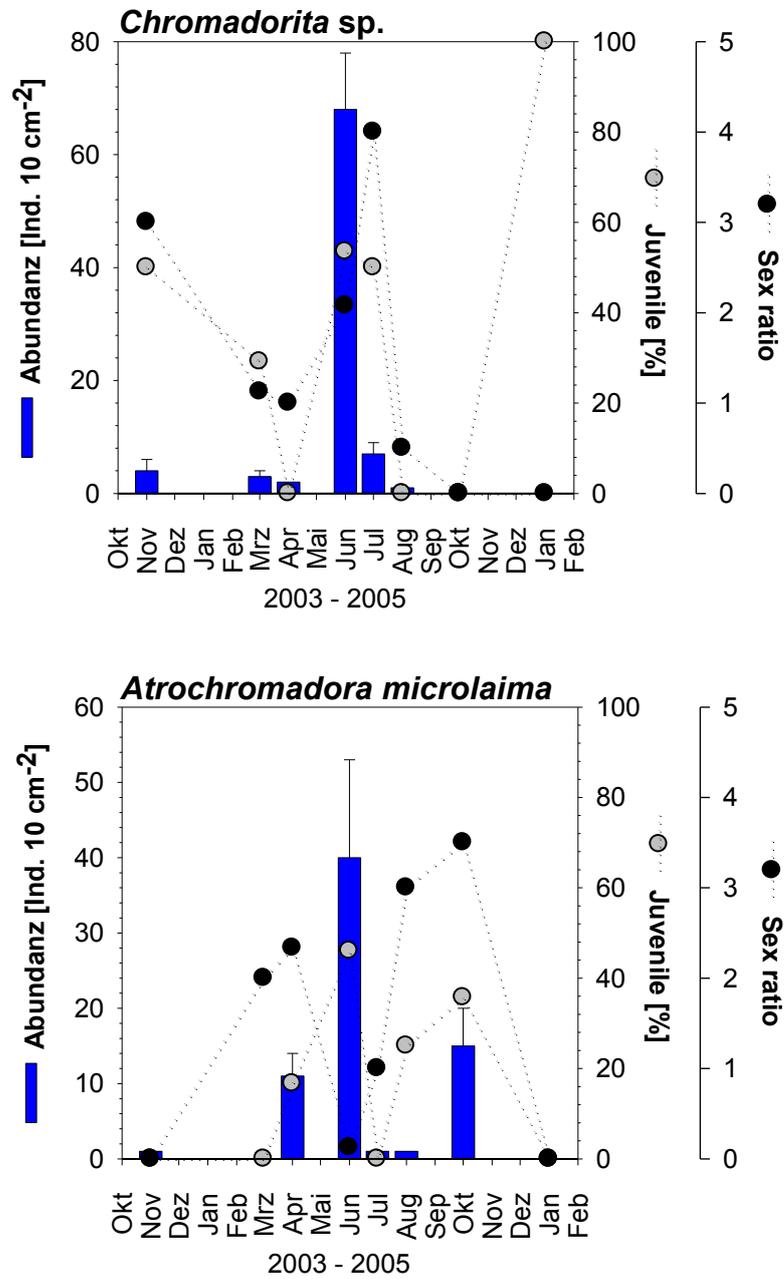
An der geschützten Station gab es im Gegensatz zu der exponierten Station einen größeren „Standing stock“ von etwa 10 bis 20 Individuen  $10\text{ cm}^{-2}$  während des gesamten Jahres, vor allem bei *Chromadorita* sp., *Daptonema* und *P. caecus*. Die Sex ratio war bei fast allen Arten einen Monat vor einem Reproduktionspeak stark erhöht, es fanden sich zum Teil mindestens doppelt so viele Weibchen im Sediment wie Männchen; 4-6 Wochen später folgte dann der Peak der Juvenilen.



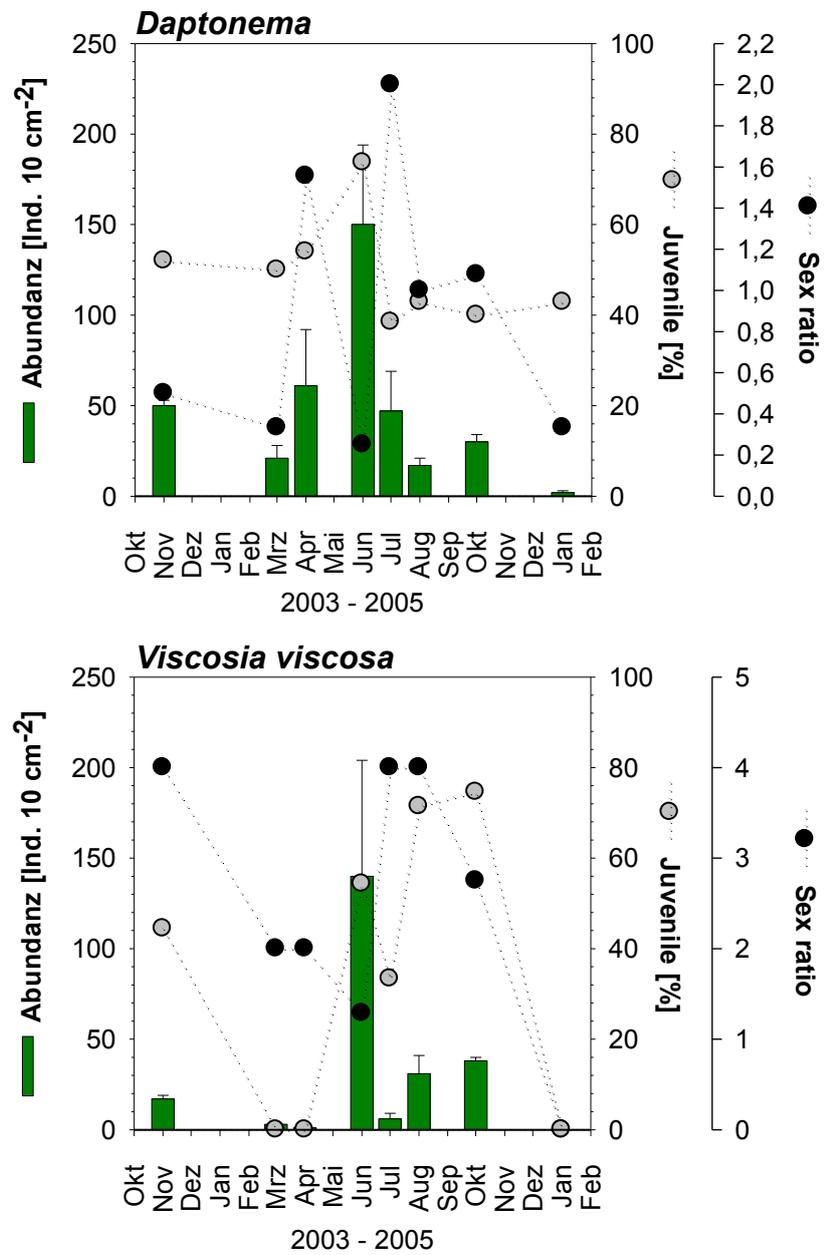
**Abb. 42:** Abundanz, Juvenile und Sex ratio von *Daptonema*, exponierte Station (MW  $\pm$  STABW, n=3).



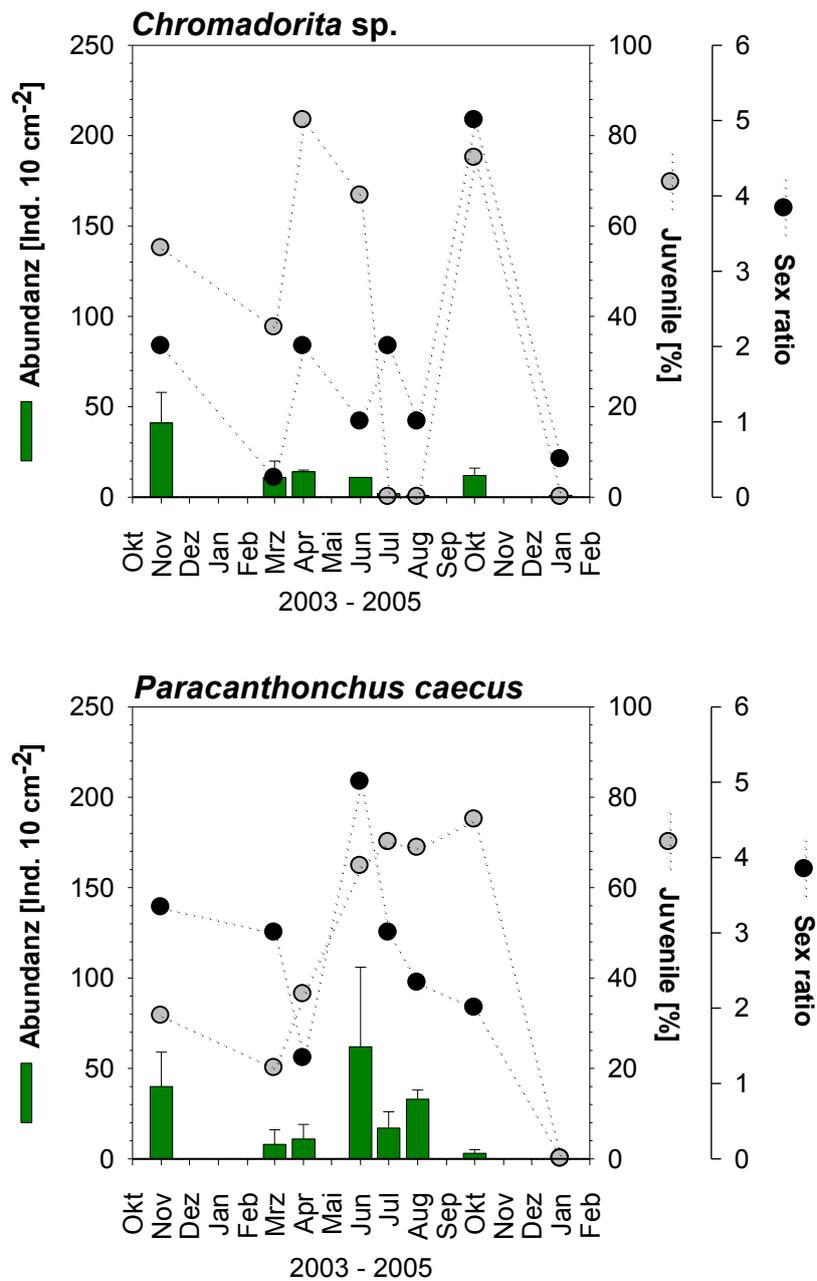
**Abb. 43:** Abundanz, Juvenile und Sex ratio von *V. viscosa* und *Enoplolaimus* sp., exponierte Station (MW  $\pm$  STABW, n=3).



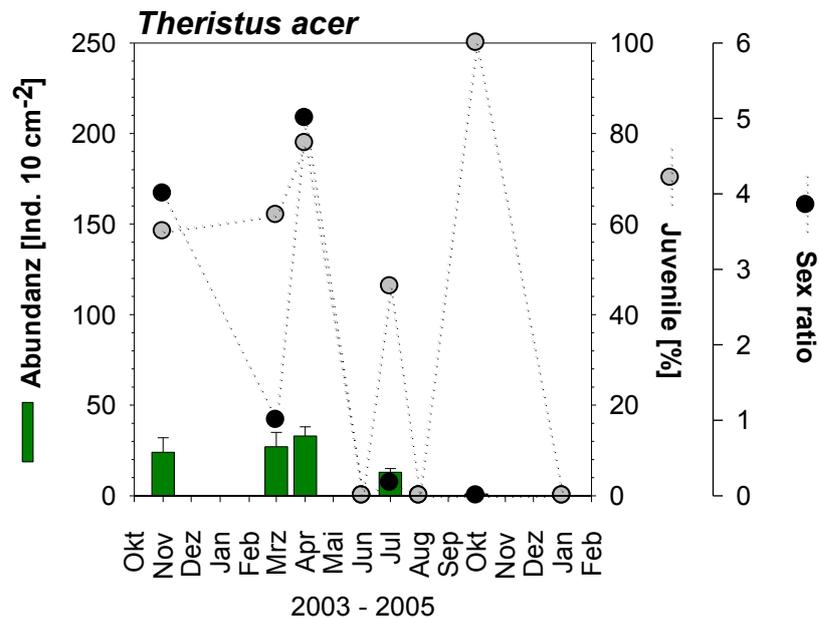
**Abb. 44:** Abundanz, Juvenile und Sex ratio von *Chromadorita* sp. und *A. microlaima*, exponierte Station (MW ± STABW, n=3).



**Abb. 45:** Abundanz, Juvenile und Sex ratio von *Daptonema* und *V. viscosa*, geschützte Station (MW ± STABW, n=3).



**Abb. 46:** Abundanz, Juvenile und Sex ratio von *Chromadorita* sp. und *P. caecus*, geschützte Station (MW  $\pm$  STABW, n=3).



**Abb. 47:** Abundanz, Juvenile und Sex ratio von *T. acer*, geschützte Station (MW  $\pm$  STABW, n=3).

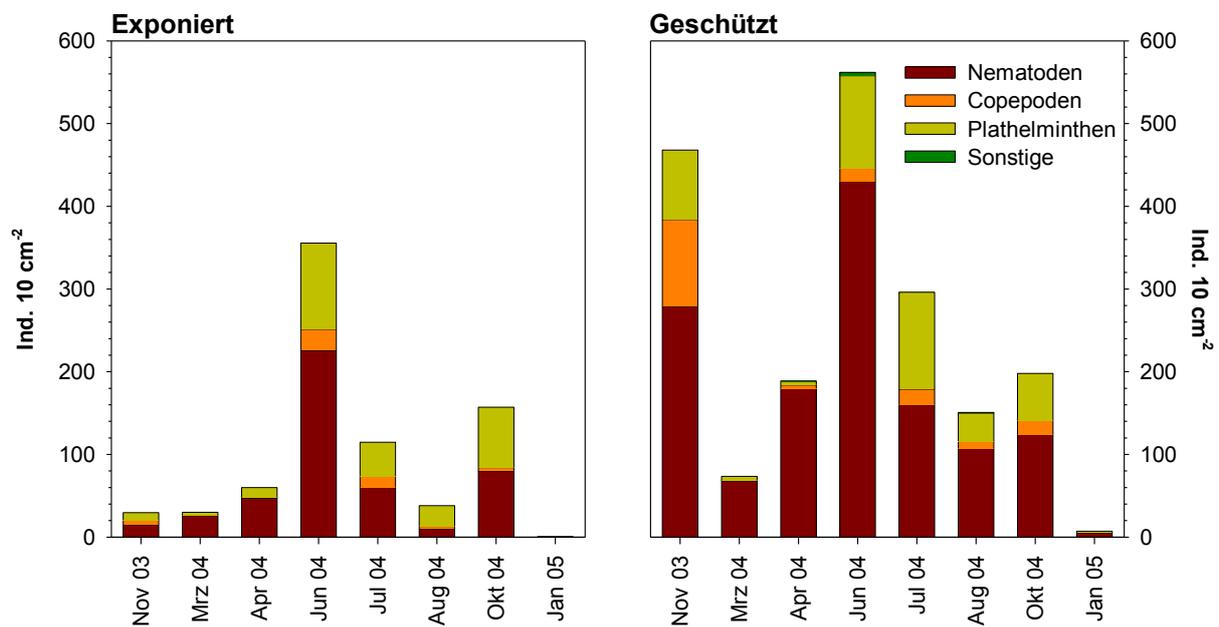
#### 4.5. Meiofauna

Neben den Nematoden gab es noch weitere abundante Meiofaunaorganismen im Sediment (Abb. 48). In den untersuchten Sedimenten fanden sich: Nematoden, Copepoden, Plathelminthen, Polychaeten, Oligochaeten, Tardigraden und Ostracoden. Abbildung 48 zeigt die Abundanz der Meiofaunataxa im oberen Sedimenthorizont 0-0,5 cm. Die Nematoden waren am häufigsten vertreten, gefolgt von den Plathelminthen. Die Copepoden standen, besonders an der geschützten Station, an dritter Stelle.

An der geschützten Station fanden sich signifikant mehr Meiofaunaorganismen als an der exponierten Station (Wilcoxon,  $p < 0,01$ ); die Individuendichte war an der geschützten Station etwa doppelt so hoch. Im November 04 war die Abundanz an der geschützten Station sogar um den Faktor 10 höher als an der exponierten.

Der saisonale Verlauf zeigte an beiden Stationen minimale Werte im Januar 05 und maximale im Juni 04.

Die Mehrzahl der Meiofaunaorganismen war an beiden Stationen stark auf die oberste Sedimentschicht 0-0,5 cm konzentriert. In den tieferen Schichten kam die Meiofauna nur noch sporadisch vor.



**Abb. 48:** Meiofauna [Ind. 10 cm<sup>-2</sup>] im Oberflächenhorizont (0-0,5 cm) der exponierten und geschützten Station (MW, n=3).

#### 4.6. Fraßexperiment

Um feststellen zu können, ob die Fraßrate von Nematoden auf benthische Diatomeen einen messbaren Effekt ausüben kann, wurde ein Fraßexperiment im Labor durchgeführt. Eine festgelegte Anzahl an Nematoden wurde mit einer definierten Menge Algen gefüttert.

Dieses Experiment lief über einige Tage um zu erfahren, ob und wie sich die Fraßrate der Nematoden mit zunehmender Mikroalgenbiomasse ändert.

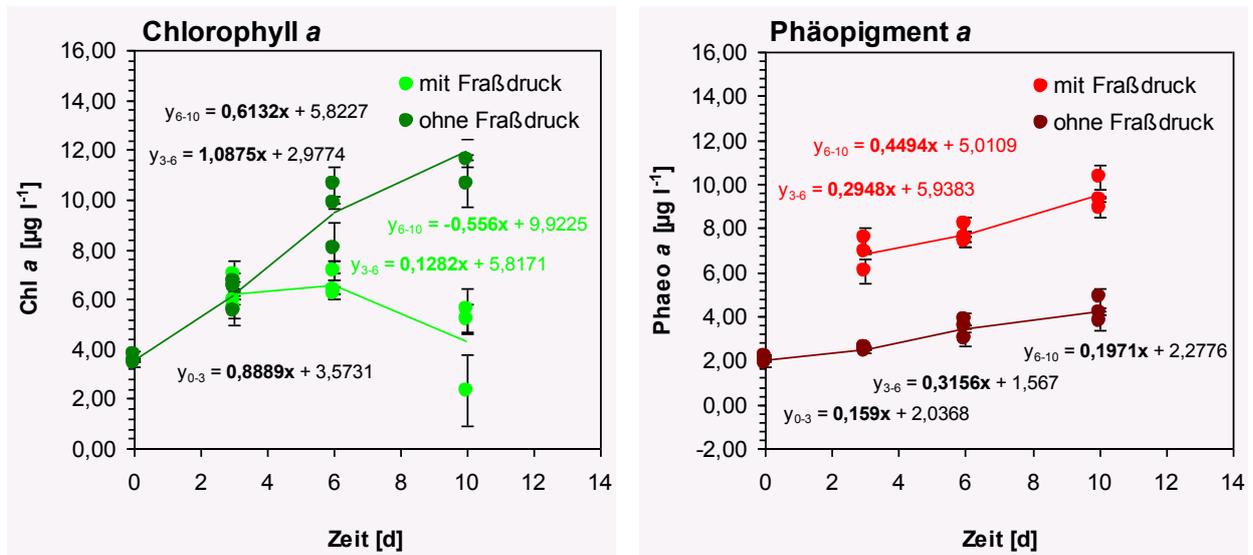
### **Zellzahl von *Nitzschia pusilla***

Die Tabelle zur Zellentwicklung der Kultur von *Nitzschia pusilla* in einem Zeitraum von 13 Tagen findet sich im Anhang. Die mittlere Abundanz für den Ansatz des Versuchs und der Kontrolle war 674 Zellen. Die Angaben in der Tabelle beziehen sich jeweils auf die Zählkammer mit einem Volumen von 0,9 mm<sup>3</sup>. Daraus ließ sich eine Zellzahl von  $7,49 \cdot 10^8$  Zellen pro Liter (Versuch und Kontrolle) errechnen. Der persönliche Zählfehler lag bei 33 Zellen pro Zählung, was einem Wert von 4,9% entspricht.

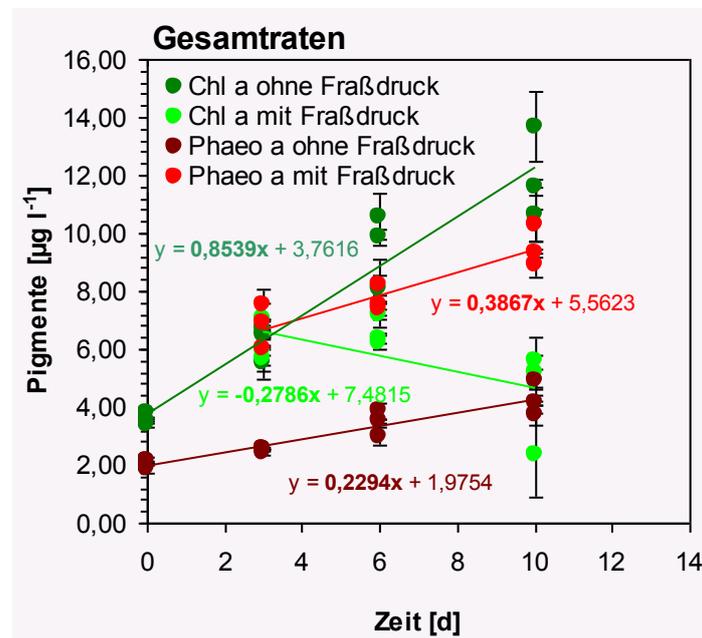
### **Algenwachstums- und Fraßraten**

Wie hoch die maximale Fressaktivität der Nematoden war und zu welchem Zeitpunkt des Versuches sie stattgefunden hat, zeigte ein Vergleich der einzelnen Zeiträume hinsichtlich ihrer Zellwachstumsraten von *N. pusilla*. Dazu ist in Abb. 49 die Entwicklung von Chlorophyll *a* und Phaeopigment *a* dargestellt. Aus den 1. Ableitungen der linearen Regression ergaben sich für jeden Versuchszeitraum drei verschiedene Zellwachstumsraten (Kontrolle) und zwei Minderungsraten (Ansatz mit Nematoden), die mit den Gesamtraten (Abb. 50) während des Versuchszeitraums verglichen werden konnten.

In den Ansätzen ohne Nematoden nahm die Menge an Chl *a* und Phaeo *a* grundsätzlich zu (Abb. 49), wobei die Zuwachsraten zwischen Tag 3 und 6 jeweils am größten waren. Kam Fraßdruck durch die Nematoden hinzu, war die Zuwachsrate an Chl *a* zwischen Tag 3 und 6 wesentlich geringer. Ab Tag 6 war statt Chl *a* -Zuwachs eine deutliche Minderung von  $0,668 \mu\text{g l}^{-1}$  zu beobachten. Außerdem war in den Ansätzen mit Fraßdruck die Menge an Phaeo *a* mehr als 3-mal so hoch wie ohne Fraßdruck durch Nematoden. Demnach veränderte sich auch das Verhältnis Chl *a*/Phaeo *a*; ohne Fraßdruck lag es bei 1:0,4. Mit Nematoden stieg es im Laufe der Zeit deutlich an:  $t_3 = 1:1,1$ ,  $t_6 = 1:1,2$ ,  $t_{10} = 1:2,6$ .



**Abb. 49:** Menge an Chlorophyll *a* und Phäopigment *a* [ $\mu\text{g l}^{-1}$ ] mit und ohne Fraßdruck durch Nematoden (MW  $\pm$  STABW,  $n=3$ ). Die Zuwachs- bzw. Minderungsrate ist für jeden Versuchszeitraum berechnet ( $t=0-3$ ,  $3-6$ ,  $6-10$ ) und in der Regressionsgleichung fett gekennzeichnet worden.



**Abb. 50:** Gesamtraten über den kompletten Versuchszeitraum ( $t=1-10$ ) von Chlorophyll *a* und Phäopigment *a* [ $\mu\text{g l}^{-1}$ ] mit und ohne Fraßdruck durch Nematoden (MW  $\pm$  STABW,  $n=3$ ). Fett gekennzeichnet in der Regressionsgleichung ist die Zuwachs- bzw. Minderungsrate.

Die Gesamtraten (Abb. 50) ergaben ein ähnliches Bild. Ohne Fraßdruck betrug die Chl *a*-Zuwachrate  $0,85 \mu\text{g l}^{-1}$ , mit Fraßdruck reduzierte sich die Menge an Chl *a* mit einer Rate von  $0,28 \mu\text{g l}^{-1}$ .

Aus der Differenz von Zuwachs- und Minderungsraten ergaben sich die Fraßraten der Nematoden sowohl für den gesamten Zeitraum als auch für einzelne Zeitabschnitte. Tabelle 3 zeigt dazu sowohl die Fraßraten, als auch die gefressene Anzahl an Algenzellen pro Nematode in einer Stunde. Aus den Berechnungen geht hervor, dass ein Nematode bis zu 7 Zellen pro Stunde fressen kann.

**Tabelle 3:** Grazing der Population (300 Ind.) innerhalb des Versuchszeitraums.

	Tag 3 - 6	Tag 6 - 10	Gesamt Tag 1 - 10
Zellen pro Nematode $\text{h}^{-1}$	5	7	6
<b>Kohlenstoff pro Nematode <math>[\mu\text{g d}^{-1}]</math></b>	$15 * 10^{-2}$	$17 * 10^{-2}$	$16 * 10^{-2}$
<b>Kohlenstoff Population<sub>ges</sub> <math>[\mu\text{g d}^{-1}]</math></b>	38,37	46,77	45,30

## 5. DISKUSSION

### 5.1. Der Einfluss der saisonalen und räumlichen Variabilität der mikrophytobenthischen Primärproduktion auf die Populationsdynamik der Nematoden

#### 5.1.1. Saisonaler Verlauf der mikrophytobenthischen Primärproduktion

Die mikrophytobenthische Primärproduktion war an beiden Standorten durch eine starke saisonale Dynamik gekennzeichnet. Die saisonale Variabilität der benthischen Photosyntheseraten von intertidalen Küstenzonen wird häufig durch spezifische Adaptationen der Mikroalgen an Licht und Temperatur erklärt. Nach BARRANGUET et al. (1998) wird die Photosynthese von Mikroalgen von einer Vielzahl weiterer Umweltparameter beeinflusst, wie Nährstoffe, Licht, Temperatur, Korngröße und Sedimentstabilität. Da abiotische Parameter zudem oft miteinander korrelieren (wie Licht & Temperatur oder Korngröße & Sauerstoffeindringtiefe) ist es problematisch, die Variabilität der Primärproduktion im Detail aus wenigen Parametern abzuleiten, wobei dies auch nicht der zentralen Fragestellung der vorliegenden Arbeit entsprechen würde. Es ließen sich jedoch aus den vorliegenden Daten einige grundlegende Erklärungsmuster ableiten.

Im geschützten Bereich zeigte sich eine deutliche Zunahme der mikrophytobenthischen Primärproduktion im Frühjahr, die ihr Maximum im Juni 04 erreichte (Abb. 20). Im Verlauf des Sommers blieben die Raten relativ konstant, um dann im Winter wieder stark abzunehmen. Es zeigte sich dabei zu Jahresbeginn eine sehr enge Abhängigkeit von der mittleren Lichtintensität (Spearman,  $R=0,90$   $p<0,05$ ), wie sie in der Literatur häufig für verschiedenen Küstengebiete beschrieben wird (z. B. CADEE & HEGEMAN 1974, GRANT 1986, WASMUND 1986, BLANCHARD et al. 1996, BARRANGUET et al. 1998, GERBERSDORF 1999) Dies bedeutet, dass das Mikrophytobenthos im geschützten Bereich im Wesentlichen nur durch die verfügbare Lichtmenge limitiert war. Eine Abhängigkeit von verfügbaren gelösten Nährstoffen, wie sie generell für das Phytoplanktons beschrieben wird, ist für das Mikrophytobenthos unwahrscheinlich, da die benthischen Remineralisationsprozesse ständig neue Stickstoff und Phosphorquellen generieren (RIELING 2000).

Am exponierten Standort zeigte sich ein anderer saisonaler Verlauf der benthischen Primärproduktionsraten als am geschützten Standort. Die mikrophytobenthischen Primärproduktionsraten waren am exponierten Standort im Frühjahr um ca. 30% geringer und das Maximum wurde zudem erst einen Monat später, im Juli 04, erreicht. Im Gegensatz zum geschützten Standort korrelierten an der exponierten Station die Produktionsraten im

Jahresverlauf negativ mit der Korngröße (Spearman,  $R=-0,80$   $p<0,05$ ). Dies deutet auf die oben beschriebene Beeinträchtigung des Mikrophytobenthos durch hydrodynamische Störungen hin. Die mikrophytobenthische Lebensgemeinschaft war vor allem zu Beginn des Jahres den Frühjahrsstürmen ausgesetzt und es konnte sich vermutlich trotz optimaler Lichtbedingungen bis in den Frühsommer kein starkes Mikrophytobenthos etablieren (Abb. 22 & 23). Erst im Juli hat sich eine stabile Diatomeengesellschaft entwickelt, deren Produktionsraten jedoch im Verlauf des Spätsommers mit abnehmenden Lichtintensitäten schnell wieder sanken.

Saisonale Änderungen der benthischen Produktionsraten können auch anhand von Änderungen in der Zusammensetzung der mikrophytobenthischen Gemeinschaft erklärt werden. Verschiedene mikrophytobenthische Gruppen könnten unterschiedliche photosynthetische Ausstattungen besitzen, die zu Änderungen der Produktionsraten führen. Das Mikrophytobenthos im geschützten Flachwasser wurde dominiert von epipsammischen Diatomeen (Abb. 22), allerdings sind nach WASMUND (1986) sowie PLINSKI & KWIATKOWSKI (1996) im späten Frühjahr, Sommer und im frühen Herbst im Flachwasser auch Dinoflagellaten, Blau- und Grünalgen in höheren Dichten vertreten. Da diese Biomasse im Gegensatz zur Biomasse angespülter Makroalgen nur einen geringen Anteil von schwer abbaubaren Strukturpolysacchariden besitzt, ist sie sehr nährstoffreich und ist aufgrund ihrer geringen Partikelgröße (Diatomeen, Cyanobakterien) eine günstige Nahrungsquelle für die Nematoden. Wenn man den Ansatz von MILLER et al. (1996) hinzuzieht, die von einem „geheimen Garten“ sprechen, schien auch im Sublitoral der geschützten Station die mikrophytobenthische Primärproduktion signifikant zum Kohlenstoffbudget beizutragen und somit die Nematodenabundanz und die Artenzusammensetzung zu regulieren.

### 5.1.2. Der Einfluss des Mikrophytobenthos und des Phytoplanktons auf die Populationsdynamik der Nematoden

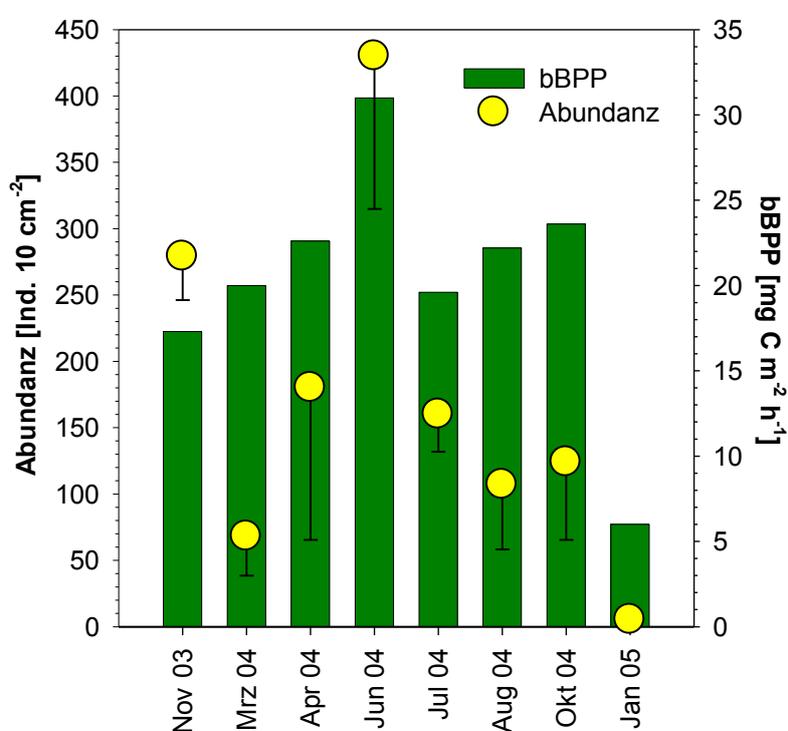
Im untersuchten Zeitraum waren die Abundanz und die Populationsstruktur der Nematoden einem saisonalen Verlauf unterworfen. Wie schon oben beschrieben zeigten sich dabei deutliche Unterschiede in der Steuerung der Populationsdynamik an den beiden Standorten.

Während die benthischen Lebensgemeinschaften am exponierten Standort im saisonalen Verlauf stark an *pelagische* Prozesse gekoppelt waren, wurde die saisonale

Entwicklung der Nematodenabundanz und –struktur am geschützten Standort durch die Aktivität eines aktiven *Mikrophytobenthos* gesteuert.

### *Nematodenabundanz / Mikrophytobenthos*

Die starke Kopplung der Nematoden an die Entwicklung der benthischen Primärproduktion im geschützten Bereich spiegelte sich in einer signifikanten positiven Korrelation (Spearman  $R=0,828571$ ,  $p<0,05$ ) zwischen der benthischen Primärproduktion und der Nematodenabundanz wider (Abb. 51). Die sedimentologischen Parameter (Korngröße, Wassergehalt, Porosität) waren nicht mit der Nematodenabundanz korreliert. Auch die Chlorophyllkonzentrationen im Pelagial und im oberen Sedimenthorizont waren nicht mit der Nematodenabundanz verknüpft. Die fehlende Korrelation zwischen der Nematodenabundanz und dem Chlorophyll *a*-Gehalt im oberen Sedimenthorizont überrascht dabei zunächst, da man bei einer Abhängigkeit zwischen mikrophytobenthischer Produktion und Nematodenabundanz auch eine Korrelation zwischen der mikrophytobenthischen Biomasse und der Häufigkeit der Nematoden erwartet. Dies muss jedoch nicht zwangsläufig der Fall sein, da die aktuelle Biomasse der Algen ja lediglich das Resultat des Nematodengrazings darstellt.



**Abb. 51:** Positive Korrelation zwischen mikrophytobenthischer Bruttoprimärproduktion und Nematodenabundanz an der geschützten Station,  $R=0,828571$ ,  $p<0,05$  (Spearman).

Bei einer vollständigen „top down“-Kontrolle der mikrophytobenthischen Biomasse würde man sogar, trotz stark schwankender Nematodenabundanzen im Jahresverlauf, immer nur eine geringe mikrophytobenthische Biomasse messen können, da die produzierte Biomasse sofort wieder gefressen wird. Die Messung von Chlorophyll *a*-Daten zur Erklärung der Nematodendynamik reicht demzufolge nicht aus, um die postulierten Abhängigkeiten hinreichend zu beschreiben.

Die positive Korrelation zwischen benthischer Primärproduktion und Nematodenabundanz belegt deutlich, dass das Mikrophytobenthos die Dynamik der Nematoden bestimmte. Dieser direkte Zusammenhang zwischen der saisonalen Variabilität des Mikrophytobenthos und der Nematodenabundanz konnte bislang in der Literatur aufgrund von fehlenden saisonalen Daten zur mikrophytobenthischen Produktion noch nicht dokumentiert werden. Unsere Fraß-Untersuchungen bestätigen aber die Kopplung der Nematoden an das Mikrophytobenthos geschützter Küstenbereiche als präferierte Nahrung. Da bei Nematoden alle Ernährungstypen vorhanden sind, könnten sie neben der reinen Algenbiomasse auch auf andere Nahrungskomponenten zurückgreifen, die durch die Entwicklung des Mikrophytobenthos gefördert werden (Bakterien, Protozoen). Markierungen der Algen mit  $^{13}\text{C}$ -Tracern zeigten aber eine bevorzugte Assimilation der mikrophytobenthischen Primärproduktion: In dem geschützten Untersuchungsgebiet von RIERA et al. (1996) im Watt der französischen Küste nutzten die Nematoden nicht alle vorhandenen Nahrungskomponenten zu gleichen Teilen, sondern das Mikrophytobenthos stellte die dominante Nahrungsquelle dar. Auch MONTAGNA (1984) beschrieb die bevorzugte Ingestion von Mikrophytobenthos, vor allem von Diatomeenzellen, durch epibenthische Nematoden geschützter Areale. CIBIC et al. (2009) fanden im Sublittoral (Golf von Triest) positive Korrelationen zwischen der saisonalen Entwicklung der Biomasse benthischer Diatomeen und der Nematodenabundanzen. Die saisonalen Zusammenhänge zwischen der mikrophytobenthischen Primärproduktion und der Nematodenabundanz deuten demzufolge darauf hin, dass die Reproduktionsleistung der Nematoden am geschützten Standort vermutlich direkt mit der mikrophytobenthischen Primärproduktion gekoppelt war.

Nach der deutlichen Zunahme der Nematoden bis in den Frühsommer kam es im weiteren Jahresverlauf zu einem drastischen Rückgang der Nematoden. Die positive Korrelation der Abundanz zur Primärproduktion deutet hierbei auf eine Wachstumslimitation durch Nahrungsmangel hin. Vor allem die adulten Tiere schienen von dem Nahrungsmangel

betroffen gewesen zu sein, denn der Anteil der Juvenilen an der Population erhöhte sich im Juli sogar bis 50% (Abb. 31). Diese Beobachtung stimmt mit den Ergebnissen von DOS SANTOS et al. (2008) überein, die in Laborexperimenten keine erhöhte Mortalität der Juvenilen im Gegensatz zu älteren Tieren bei abnehmender Nahrungskonzentration feststellen konnten. Sie machten dafür eine gewisse Widerstandsfähigkeit von Juvenilen der untersuchten Arten gegenüber Hungerzuständen verantwortlich. Neben dem „Verhungern“ der Nematoden sind jedoch sicher auch andere Faktoren für eine Erhöhung der Mortalität der Tiere verantwortlich.

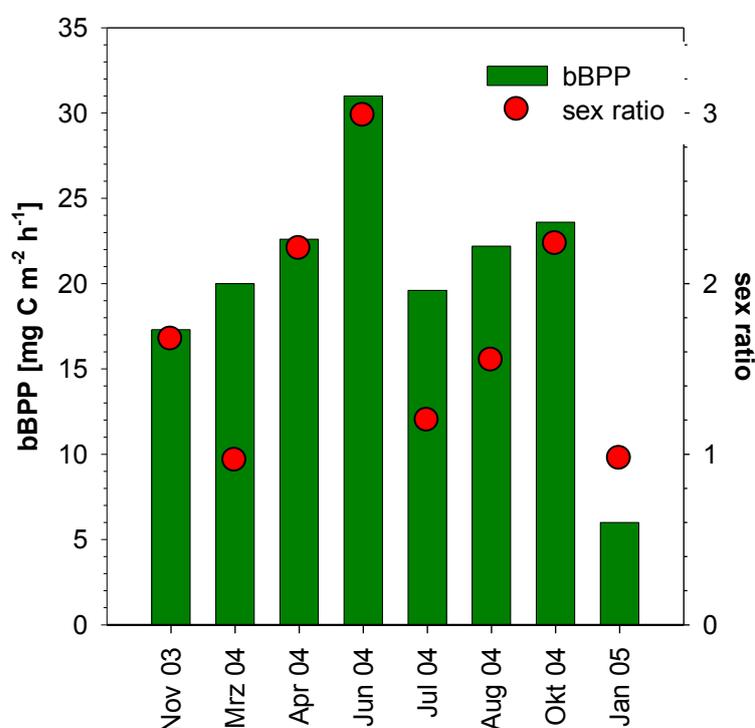
Beispielsweise können Sauerstoffmangel bei hohen Temperaturen sowie Sulfitstress die Nematodenabundanz negativ beeinflussen (RUDNICK et al. 1985). Auch muss die Zunahme an Plathelminthen im Sommer berücksichtigt werden (Abb. 48), deren Abundanz stark mit der Wassertemperatur korrelierte (Spearman  $R=0,71$ ,  $p<0,05$ ). Da die Entwicklung der Plathelminthen grundsätzlich von ansteigenden Temperaturen abhängig ist (OTT 1972, REISE 1988) und sie sich hauptsächlich von Nematoden ernähren (GIERE 1993), könnten sie im Juli den Rückgang der Nematoden durch Fraß mit verursacht haben. Zusätzliche Faktoren könnten der Fraßdruck durch Makrofaunaorganismen (SOGARD 1984) als auch durch räuberische Nematoden gewesen sein.

#### *Populationsstruktur / Mikrophytobenthos*

Die Limitation der Reproduktion der Nematoden durch das Mikrophytobenthos an der geschützten Station spiegelte sich nicht nur im Abundanzverlauf, sondern auch in der Populationsstruktur wider. Im Juni, mit maximalen mikrophytobenthischen Produktionsraten, waren die Weibchen innerhalb der Population dominant. Ihr Anteil stieg von 27% im April auf 57% im Juni 04 (Abb. 31). Dafür verringerte sich deutlich der Anteil an Juvenilen zu diesem Zeitpunkt (von 60% auf 24%). Es scheint, dass sich die Weibchen unter optimalen Nahrungsbedingungen wesentlich schneller bis zur Geschlechtsreife entwickeln können als die Männchen. Statistisch wird dieser Zusammenhang bei unseren Untersuchungen anhand einer signifikanten positiven Korrelation (Spearman  $R=0,942587$ ,  $p<0,01$ ) zwischen der mikrophytobenthischen Primärproduktion (bBPP) und der Sex ratio der Nematodenpopulation (Abb. 52) an der geschützten Station belegt. Die Sex ratio verlief dabei fast parallel mit der mikrophytobenthischen Primärproduktion. Die Quantität an frischer Algenbiomasse schien demnach die Entwicklung von Weibchen in der Population positiv zu beeinflussen.

Bei VRANKEN et al. (1988) und DOS SANTOS et al. (2008) dominierten die Weibchen ebenfalls die Population ihrer untersuchten Arten (Monhysteridae) und sie kamen zu dem gleichen Schluss; die Nahrung fördere die Entwicklung von Weibchen. HEIP et al. (1985) folgerten in ihrem Review nach Auswertung von saisonalen Variabilitäten in der Nematodenabundanz: „Food is of obvious importance...for the reproductive potential.“. VRANKEN & HEIP (1986) stellten nach Experimenten mit ausgewählten Arten auf Agar fest, dass die Generationszeiten im Labor zwar deutlich temperaturabhängig waren, der limitierende Faktor für die Erhöhung der Reproduktion im Feld aber nicht die Temperatur, sondern die Nahrung sein muss. Sie schlossen dies aus der temperaturunabhängigen kontinuierlichen Reproduktion während des gesamten Jahres. Dennoch könnten optimale Temperaturen die Entwicklungszeit der Juvenilen zu adulten Nematoden an der geschützten Station verkürzt haben, da dies sehr typisch für die meisten Nematodenarten ist (HOPPER et al. 1973, VERNBERG & COULL 1981, MOENS & VINCX 2000).

An der geschützten Station hatten die juvenilen Nematoden zu jedem Zeitpunkt mindestens einen Anteil von 25% an der Population. Demnach scheinen sich die Nematoden auch hier kontinuierlich reproduziert zu haben (Abb. 31 sowie Abb. 45-47). Die Erhöhung der Temperatur im Jahresverlauf begünstigte sicherlich die Entwicklungszeiten, ein direkter Zusammenhang konnte aber nicht nachgewiesen werden. Es ist daher anzunehmen, dass sich



**Abb. 52:** Positive Korrelation zwischen mikrophytobenthischer Bruttoprimärproduktion und Sex ratio an der geschützten Station,  $R=0,942587$ ,  $p<0,01$  (Spearman).

die Reproduktionsleistung der Nematoden hauptsächlich durch die zunehmende Produktion von frischem Algenmaterial erhöht hat. Untersuchungen zum Einfluss der Nahrung auf die Reproduktionsleistung unter Einbeziehung von Sex ratios, Anzahl von Eiern oder Generationszeiten mariner Nematoden existieren leider keine.

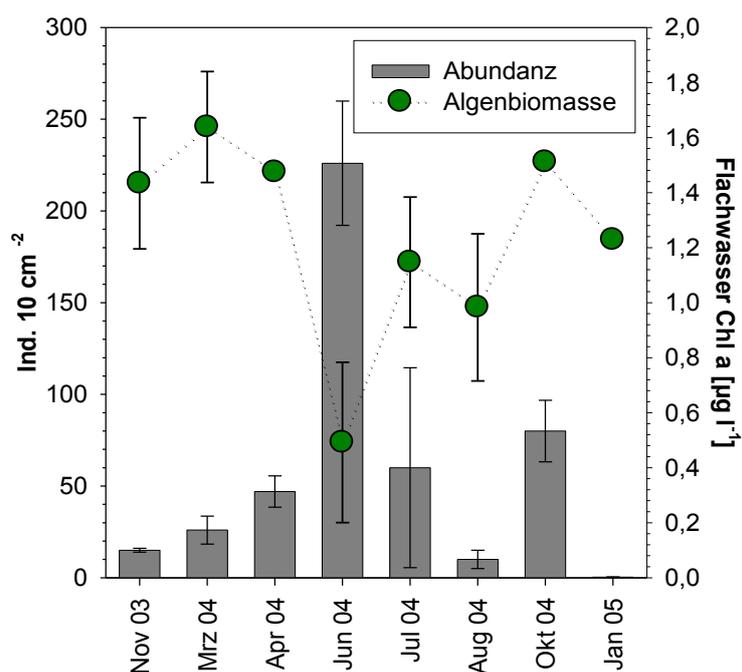
Allerdings analysierte SCHIEMER (1982, 1983) die Eiproduktion des Süßwassernematoden *Plectus palustris* und der terrestrischen Nematodenart *Caenorhabditis briggsae* bei drei verschiedenen Nahrungskonzentrationen unter konstanten Temperaturen und es stellte sich heraus, dass beide Arten signifikant mehr Eier produzierten, wenn das Nahrungsangebot erhöht wurde. So fanden sich mindestens 20% mehr Eier pro Weibchen von *C. briggsae* bei einer Erhöhung der Nahrungskonzentration von  $5 \times 10^8$  auf  $10^{10}$  Algenzellen/ml. Verringerte sich das Nahrungsangebot, verringerte sich auch die Anzahl der Eier.

Generell lässt sich zusammenfassen, dass sowohl die Abundanz der Nematoden als auch andere Populationsparameter (Altersstruktur, Sex ratio) an die Aktivität der mikrophytobenthischen Lebensgemeinschaft an der geschützten Station gekoppelt waren.

#### *Nematodenabundanz / Phytoplankton*

An der geschützten Station erhöhte sich die Abundanz der Nematoden langsam, aber stetig mit ansteigender mikrophytobenthischer Produktion. Am exponierten Standort zeigten sich die beschriebenen Abhängigkeiten zwischen der Nematodenpopulation und dem Mikrophytobenthos nicht. So wurden z. B. im Juni 04 trotz der geringen Primärproduktionsraten relativ hohe Nematodenabundanzen gefunden (Abb. 20 und 30). Mit zunehmenden Primärproduktionsraten und dem Jahresmaximum im Spätsommer nahmen die Nematodenabundanzen hingegen wieder ab. Es ergab sich daher auch keine statistisch signifikante Korrelation zwischen den Primärproduktionsraten und den Nematodenzahlen.

Interessant war dagegen der Zusammenhang zwischen der Phytoplanktonbiomasse und der Nematodenabundanz im oberen Sedimenthorizont. Die Phytoplanktonbiomasse zeigte einen typischen saisonalen Verlauf mit Frühjahres- und Herbstblüte (Abb. 28 & 29). Etwa einen Monat danach verfünffachte sich die Nematodenabundanz, so dass davon auszugehen ist, dass die Nematoden im Sediment des exponierten Standortes von einer Sedimentation der vorangegangenen Blüte profitierten (Abb. 53). Die statistische Analyse zeigte daher eine *negative* Korrelation zwischen dem Verlauf des Phytoplanktons und der Nematodenabundanz



**Abb. 53:** Negative Korrelation zwischen Phytoplanktonbiomasse und Nematodenabundanz an der exponierten Station,  $R=-0,74$ ,  $p<0,05$  (Spearman).

(Spearman,  $R=-0,74$ ,  $p<0,05$ ). Da sich das Sedimentationsereignis nicht in einer Erhöhung des Chlorophyllgehaltes oder des Kohlenstoffgehaltes im Sediment widerspiegelte (Abb. 18 und 19), scheint das planktische Material schnell von den Nematoden gefressen worden zu sein, was wiederum die starke Zunahme der Nematodenabundanz erklären würde.

Die Beziehung zwischen der Planktonbiomasse und den Meiofaunaorganismen ist dabei analog zu den Beziehungen, wie sie zwischen dem Phyto- und Zooplankton auftreten (SOMMER 2000) und deuten auf eine enge Kopplung zwischen pelagischen und benthischen Prozessen am exponierten Standort hin: Die seeseitig produzierte Phytoplanktonbiomasse sedimentiert am exponierten Strandbereich ab und wird durch Wellenaktivität in die Sedimentsäule eingetragen und steht dann im Sinne der „bentho-pelagischen Kopplung“ (GRAF et al. 1982, BILLEN et al. 1990, GRAF 1992, RICHARDSON et al. 2000) den Nematoden im Interstitial als Ressource zur Reproduktion zur Verfügung.

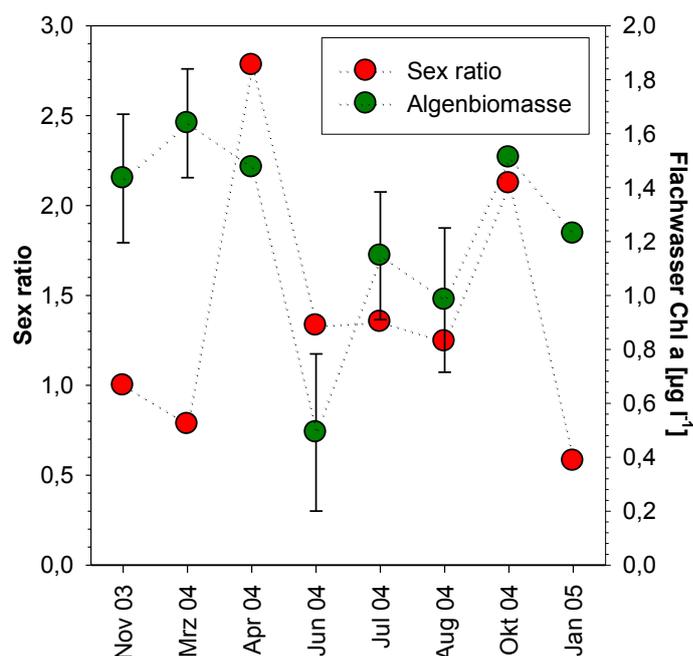
Im Gegensatz zu der mikrophytobenthischen Primärproduktion als Nahrungskomponente gibt es eine Reihe von Untersuchungen zum Einfluss von

sedimentiertem Phytoplankton auf die saisonale Dynamik von Nematodenpopulationen. So fanden z. B. RUDNICK et al. (1985), WEBB (1996), OLAFSSON & ELMGREN (1997), VANHOVE et al. (2000), RIEDER (2001) und VANAUVERBEKE et al. (2003) eine starke Erhöhung der Nematodenabundanz als Reaktion auf sedimentiertes Phytoplankton. Neuere Untersuchungen von SCHRATZBERGER et al. (2008) und FRANCO et al. (2008a) bestätigten, dass in sandigen, permeablen Sedimenten die Algen entweder als ganze Zellen von algenfressenden Nematoden aufgenommen, oder über das mikrobielle Nahrungsnetz den Meiofaunaorganismen zugänglich gemacht werden. Dies deutet auf eine wichtige Filter- und Reinigungsfunktion von permeablen Sedimenten und die darin lebende Meiofauna, bzw. Nematodengesellschaften hin, deren Kapazität in weiterführenden Untersuchungen für die Ostseestrände untersucht werden sollten.

#### *Populationsstruktur / Phytoplankton*

Auch an der exponierten Station war eine deutliche Abhängigkeit der Sex ratio von der Quantität der bevorzugten Nahrungskomponente erkennbar (Abb. 54). Mit Anstieg der Algenbiomasse im Flachwasser erhöhte sich der Anteil an Weibchen im Frühjahr und im Herbst. Obwohl die Korrelation statistisch nicht signifikant war, hat es den Anschein, dass die Quantität von frischer Nahrung in Form von Phytoplankton die Entwicklung der Weibchen innerhalb der Nematodenpopulation förderte. Der Anteil Juveniler fällt von April bis Juni 04 deutlich ab (Abb. 31 sowie Abb. 42-44), was, wie schon an der geschützten Station beobachtet, auf eine schnelle Entwicklung der juvenilen zu adulten Tieren hindeutet. Außerdem könnte es auch hier durch den Nahrungsinput zu einer vermehrten Eiproduktion und kürzeren Generationszeiten gekommen sein.

URBAN-MALINGA & MOENS (2006) sowie FRANCO et al. (2008b) stellten außerdem fest, dass die Fraßraten von Nematoden in exponierten Lebensräumen fast doppelt so hoch sein können wie in geschützten. Die Nematoden können demnach die sedimentierte Algenbiomasse sehr schnell abbauen und in eigene Reproduktionsleistung umsetzen, was sich dann in den gefundenen hohen Individuendichten im Anschluss an die Phytoplanktonblüte widerspiegelt.



**Abb. 54:** Algenbiomasse und Sex ratio an der exponierten Station (MW  $\pm$  STABW, Algenbiomasse n=3, Sex ratio n=1).

### *Eiproduktion / Nahrungsqualität*

Neben der Quantität der angebotenen Ressourcen könnte wahrscheinlich auch die Qualität des organischen Materials in Form eines hohen Stickstoff-Anteils in der Nahrung von Bedeutung für die Reproduktion der Nematoden gewesen sein.

Sowohl an der exponierten als auch an der geschützten Station gab es eine negative Korrelation zwischen der Sex ratio und der C/N-Rate im Flachwasser (exponiert, Spearman, R: -0,738095,  $p < 0,05$ ) bzw. im Sediment (geschützt, Spearman R: -0,70462,  $p < 0,05$ ). Vermutlich waren besonders die Nematodenweibchen während der Eiproduktion auf sehr frische Nahrung mit einem hohen Proteinanteil angewiesen. Leider gibt es dazu bisher keine Untersuchungen an Nematoden, aber bei planktischen Copepoden konnte die Limitation der Eiproduktion durch den Stickstoffanteil der Nahrung bereits nachgewiesen werden (z.B. CHECKLEY 1980).

### 5.1.3. Validierung der mikrophytobenthischen Primärproduktionsdaten im Literaturvergleich

Sowohl am exponierten als auch am geschützten Standort konnte sich im saisonalen Verlauf eine mikrophytobenthische Lebensgemeinschaft aus benthischen Diatomeen entwickeln. Die Höhe der gefundenen Primärproduktionsdaten lag dabei in der Größenordnung vergleichbarer Untersuchungen. Für eulitorale Sandsedimente gibt es dabei generell nur wenige Arbeiten (Tab. 4). Die meisten beziehen sich auf die Produktionsleistung von Biofilmen und mikrobielle Matten in weniger stark exponierten Systemen (Boddengewässer, Wattenmeer, Hartsubstrate) oder extreme Lebensbereiche mit dem entsprechend angepassten Lebenszyklus von „surf zone diatoms“ (JANNSON et al. 1982, WASMUND 1986, GULATI 1998, MEYERCORDT & MEYER-REIL 1999, McLACHLAN & BROWN 2006). Diatomeenrasen an exponierten Sandsystemen wurden hingegen für die Ostsee bislang produktionsbiologisch kaum charakterisiert (URBAN-MALINGA & WIKTOR 2003). Im quantitativen Vergleich mit anderen Untersuchungsgebieten wird deutlich, dass die Primärproduktionsleistungen im Kohlenstoffhaushalt des Sedimentes nicht zu vernachlässigen ist.

Im exponierten Bereich wurden trotz der hohen Wellenaktivität Werte ( $25 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) erreicht, die auch von Mikrophytobenthosgemeinschaften aus weniger exponierten Gebieten erreicht werden können. MCINTYRE & CULLEN (1996) weisen beispielsweise Raten im Bereich von  $1 - 11 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  für sublitorale Bereiche im San Antonio Ästuar, USA, nach. Untersuchungen von GERBERSDORF (2000) zeigen, dass an schwach exponierten Bodenstandorten der südlichen Ostsee benthische Primärproduktionsraten im Bereich von  $0,01$  bis  $36,00 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  gemessen werden können. Im Golf von Triest wurden durch HERNDL et al. (1989) Werte von  $10-13 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  bestimmt.

Der geschützte Bereich zeigt hohe Produktionsraten ( $32 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ), die in etwa den Leistungen von Diatomeenrasen oder mikrobiellen Matten entsprechen (CADEE & HEGEMAN 1974; COLIJN & DE JONGE 1984; MEYER-REIL et al. 1998).

**Tab. 4:** Mikrophytobenthische Primärproduktion aus sandigen Küstensedimenten verschiedener Untersuchungen.

<b>Gross primary production [mg C m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>]</b>	<b>Region</b>	<b>Author</b>
1.0-29.0	Wadden sea, Netherlands	Cadee and Hegeman (1974)
10.0-115.0	Ems-Dollard Estuary, Netherlands	Colijn and De Jonge (1984)
1.0-11.0	sublittoral sites, San Antonio Estuary, USA	MacIntyre and Cullen (1996)
21.5-30.0	Shallow coastal waters, (Barther Bodden), southern Baltic	Wasmund (1989)
50.0-150.0	Microbial mats and diatom carpets, Netherlands	Meyer-Reil et al. (1998)
17.6	Coastal lagoon, southern Baltic	Meyercordt and Meyer- Reil (1999)
0.01-36.0	Boddens, Southern Baltic	Gerbersdorf (2000)
0.2-41.8	Sandy beach, Southern Baltic	Urban-Malinga and Wiktor (2003)
Exposed: 12.0 – 25.0 Sheltered: 6.0 – 32.0	Shallow sandy coastal waters (Poel), southern Baltic	This study

## **5.2. Der Einfluss der Exposition auf die mikrophytobenthische Primärproduktion und die Nematodenpopulation.**

Die sandigen Küstenzonen der südlichen Ostsee sind dynamische Lebensräume in denen Wasser und die Atmosphäre ständigen Schwankungen und Bewegungen ausgesetzt sind. Dies bedeutet, dass sich aufgrund der wechselnden Exposition auf kleinskaliger Ebene deutliche Variationen abiotischer Parameter (Korngröße, Permeabilität, Sauerstoffeindringtiefe) ergeben. Um die Verteilung von Organismen im Sediment zu erklären, muss dieser Heterogenität Rechnung getragen werden. Während der durchgeführten Arbeiten wurden daher eine Reihe von abiotischen Faktoren im Sediment ermittelt, um diese Faktoren gegebenenfalls zur Erklärung der Organismenverteilung heranziehen zu können.

Die beiden untersuchten Stationen zeichneten sich im Verlauf der Untersuchungen durch einen unterschiedlichen Expositionsgrad aus. Aufgrund der stärkeren Wellenexposition änderte sich das Strandprofil an der Station vor der Sandbank mehrere Male im Jahr in Abhängigkeit von der vorhandenen Windrichtung. Im Durchschnitt war das Profil durch Terrassen und Rinnen gekennzeichnet, wobei es im Winter bzw. Frühjahr flacher ausfiel als im Sommer und Herbst (Abb. 3). Im Gegensatz dazu zeigte das durch die Sandbank geschützte Gebiet während des Jahres durchgängig ein vergleichsweise flaches Strandprofil mit geringer Steigung. Der Einfluss der unterschiedlichen Wellenexposition wurde auch bei der Betrachtung der Korngrößenverteilung im Sediment deutlich. An der exponierten Station vor der Sandbank war das Sediment signifikant gröber als an der geschützten Station. Die Variabilität im saisonalen Verlauf war zudem deutlicher ausgeprägt als an der geschützten Station (Abb. 17 und 24). Aus der gröberen Sortierung ergab sich eine höhere Sandpermeabilität und eine geringe Speicherkapazität für leicht auswaschbare Algen, andere organische Partikel oder Siltpartikel (Abb. 18 und 25). An der geschützten Station hinter der Sandbank war das Sediment im Gegensatz zur exponierten Station feiner sortiert und die Korngrößenverteilung blieb im Jahresverlauf zudem konstant.

Auch das Sauerstoffmilieu wurde durch den Grad der Exposition an beiden Stationen beeinflusst. Nach JANSSON (1966), RIEDL & MCMAHAN (1974), MCLACHLAN & BROWN (2006) bestimmen interstitielle Wasserströme aus dem Pelagial an exponierten Stationen das interstitielle chemische Milieu im Sediment maßgeblich. Dies zeigte sich auch bei den eigenen Untersuchungen. An der exponierten Station reichte die oxische Zone im

Jahresverlauf bis in eine Sedimenttiefe von 1-2 cm (Tab. 2 und Abb. 27). An der geschützten Station konnte jedoch nur eine Sauerstoffeindringtiefe von 1-2 mm gemessen werden. Starke vertikale Gradienten deuteten zudem auf eine hohe Sauerstoffproduktion durch ein aktives Mikrophytobenthos hin.

Typisch für geschützte Bereiche ist auch die vollständige Zehrung des Sauerstoffs im Sediment, was sich in der Ausbildung eines schwarzen Eisensulfidhorizontes widerspiegelt. Je geringer die Wellenenergie, desto dichter befindet sich der schwarze Eisensulfidhorizont an der Sedimentoberfläche (MCLACHLAN & BROWN 2006). Auch dies konnte bei den entnommenen Sedimentproben beobachtet werden. Während der Eisensulfidhorizont insbesondere im Sommer im geschützten Bereich bis fast an die Oberfläche heranreichte, konnte eine Schwärzung des Sedimentes im exponierten Bereich erst in einigen Zentimetern Tiefe erkannt werden.

Neben den sedimentologischen Parametern zeigten sich auch relative große Unterschiede in der Wassertemperatur und Salinität im Pelagial der beprobten Standorte. Die Temperatur und die Salinität waren an dem geschützten Bereich immer höher als in dem exponierten (Tab. 1). Nach JANSSON (1968) bestimmen Wasserstand, Wassergehalt des Sedimentes und die Wellenaktivität diese beiden Parameter. Ein geringer Wasserstand mit geringer Wellenaktivität und feinem Sediment führt durch die Sonneneinstrahlung im Sommer zu einer Erwärmung, und ein geringer Wasseraustausch einhergehend mit Verlust durch Verdunstung zu einer erhöhten Salinität. Im exponierten Bereich vor Poel war das Sediment permanent von Wasser durchspült, der Sand war gröber und die Verweildauer im Interstitial geringer als in den feineren Sanden der geschützten Station.

Die auftretenden Schwankungen in den sedimentologischen und chemischen Parametern können somit die Verteilung von Mikroalgen und den von ihnen abhängigen Organismen im Sediment an den untersuchten Standorten prinzipiell beeinflussen.

#### 5.2.1. Einfluss der Exposition auf das Mikrophytobenthos

Diese Unterschiede in der Exposition können, wie von mehreren Autoren beschrieben (WIEGEL 1964, ELEFThERIOU & NICHOLSON 1975, SHORT & WRIGHT 1983, DE JONGE 1985, MCLACHLAN 1988, CARTER 1991, LEWIS & MCCONCHIE 1994, RIEDER 2001, MCLACHLAN & BROWN 2006), die Sedimentparameter und die damit verbundene Etablierung eines

Mikrophytobenthos direkt beeinflussen. Stärkere Wellenaktivität kann an exponierten Küstenbereichen oder regelmäßig zu bestimmten Jahreszeiten (Frühjahres- und Herbststürme) die Algenbiomasse und damit die potentielle Produktion des Mikrophytobenthos stark reduzieren.

Während leichte Strömungen die Entwicklung des Mikrophytobenthos zu fördern scheinen (HORNER & WELCH 1981), werden Mikroalgen, die auf den Sandkörner befestigt sind, bei starken Strömungen von ihrem Substrat gewaschen, agile Algen fortgespült oder in tiefere Sedimentschichten verfrachtet (BAILLIE & WELSH 1980, HUETTEL et al. 1996, RUSH et al. 2000). Die Arbeit von URBAN-MALINGA & WIKTOR (2003) zeigte ebenfalls deutliche Unterschiede in den Primärproduktionsraten an drei unterschiedlich stark exponierten Stationen der Ostsee. An dem untersuchten Sandstrand in Sopot (Polen) fanden sie die geringsten Raten an der exponierten Wasserkante und in der Spülzone und die höchsten Raten im vergleichsweise geschützten Litoral.

### 5.2.2. Einfluss der Exposition auf die Nematodenpopulation

Aus der Literatur ist bekannt, dass auch Abundanz und Zusammensetzung der Meiofauna im Litoral durch die Wellenaktivität und Strömungen direkt hydrodynamisch kontrolliert werden kann.

Während des saisonalen Verlaufs war die Nematodenabundanz an der geschützten Station meist um den Faktor 2 gegenüber der exponierten Station erhöht (Abb. 30). Eine Abhängigkeit der Nematoden im Sinne einer strömungsbedingten Auswaschung der Organismen ist hier allerdings eher unwahrscheinlich, da sich dies insbesondere auf die oberen Sedimenthorizonte auswirken müsste und hier aber die meisten Nematoden zu finden waren. Es scheint eher das fehlende Mikrophytobenthos der limitierende Faktor zu sein, das sich ebenfalls aufgrund der starken Strömungen nicht etablieren konnte. Die Nematoden konnten wahrscheinlich von dem Einstrudeln der Nahrungspartikeln aus dem Pelagial profitieren.

Andere Untersuchungen zeigen, dass die Anzahl der Meiofaunaindividuen mit zunehmender Wellenaktivität in den exponierten Bereichen generell abnimmt (ELEFThERIOU & NICHOLSON 1975, GIERE 1993, MCLACHLAN & BROWN 2006). Speziellere Untersuchungen zur Abundanz der Nematoden im Sediment bestätigen diese Abhängigkeit vom Expositionsgrad. MCINTYRE (1971) untersuchte beispielsweise sieben Sandstrände

unterschiedlicher Exposition und Korngröße und fand die geringste Nematodenabundanz an den Stränden mit der stärksten Wellenaktivität und dem größten Sediment. GRAY & RIEGER (1971) fanden am Sandstrand in Yorkshire (U.K.) an der exponierten Station 38-71 Ind./10 cm<sup>2</sup>, an der geschützten 827 Ind./10 cm<sup>2</sup>. SHARMA & WEBSTER (1983) hatten in den Proben ihrer geschützten Station (Sandstrand West Kanada) sechsmal mehr Nematoden als in den exponierten. MCLACHLAN et al. (1984) konnten nachweisen, dass entlang eines Transekts an einem Sandstrand in Südafrika die Abundanz der Nematoden mit zunehmender Korngröße und Wellenexposition deutlich abnahm und in der Surfzone die geringsten Dichten zu finden waren.

In dieser Untersuchung konnte auch auf taxonomischer Ebene andeutungsweise strömungsbedingte Ausprägungen der Nematodengesellschaft gefunden werden. *P. caecus* konnte sich nicht an der exponierten Station etablieren (Abb. 32), dagegen war *A. microlaima* an der exponierten Station eine der dominanten Arten. Da beide Arten die gleichen Nahrungsressourcen nutzen (vor allem Diatomeen) und trotzdem nicht gemeinsam an einer Station zu finden waren, ist die Limitation durch Nahrung hier nicht sehr wahrscheinlich.

Die Exposition und die Korngröße schienen auch die Verteilung von *V. viscosa* zu beeinflussen. An der geschützten Station war *V. viscosa* deutlich zahlreicher vertreten als an der exponierten, an der er anscheinend nicht die für ihn optimalen Umweltbedingungen zum Bau seiner Röhren vorfand (BUSSAU 1993). BLOME (1983) unterteilte auf Sylt einen Sandstrand in mehrere Abschnitte unterschiedlicher Exposition und stellte eine sehr hohe örtliche Variabilität in der Abundanz und der Artenzusammensetzung fest. Er vermutete, dass starke Wellenaktivität und Turbulenzen die Verteilung einiger Arten, so z. B. *P. caecus* und *V. viscosa*, einschränken kann.

Die stärkere Wellenaktivität und das etwas gröbere Sediment vor der Sandbank vor der Poel könnten demnach zwei der Faktoren für eine geringere Besiedelung der Nematoden allgemein und für einige Arten speziell darstellen.

Neben der reinen Hydrodynamik wird die Struktur von Nematodengesellschaften durch das an die Hydrologie gekoppelte chemische Regime im Porenwasser der Sedimente bestimmt. Für die Verteilung der Organismen ist insbesondere die Verteilung des Sauerstoffs entscheidend. Die Konzentration von Nematoden auf die oberen Sedimentmillimeter beider

Stationen ist dabei ein typisches Verteilungsmuster für Gebiete mit steilen Sauerstoffgradienten (z.B. ARLT 1973, REISE & AX 1979, WOODS & TIETJEN 1985).

LONG & ROSS (2008), die feines und grobes Substrat einer intertidalen Zone in Malaysia verglichen, fanden die meisten Nematoden in einer Tiefe von 30 cm eines groben Sedimentes, das stark mit Sauerstoff angereichert war. Sie folgerten daraus, dass die Korngröße, die Wellenaktivität und folglich die Sauerstoffeindringtiefe die Besiedlungstiefe maßgeblich beeinflussen kann. Auch nach SOMMER (2005) sind für die Besiedlungstiefe der Nematoden und anderer Meiofauna vor allem der Sauerstoff- und der Redoxgradient entscheidend. Daher ist anzunehmen, dass die Verteilung des Sauerstoffs ein wichtiger Faktor war, der die Besiedlungstiefe der Nematoden sowohl an der exponierten als auch an der geschützten Station vor Poel limitiert hat, und das Wachstum der Nematodenpopulation auf den oberen Sedimenthorizont begrenzte.

Im saisonalen Verlauf spielte die Sauerstoffkonzentration als strukturierender Faktor der Nematodengemeinschaft im Oberflächenhorizont allerdings eine eher untergeordnete Rolle, da die obere Sedimentschicht während der durchgeführten Untersuchungen ständig ausreichend mit Sauerstoff versorgt war. Dies ließ sich zum einen auf die Produktionsleistung des stark ausgeprägten Mikrophytobenthos an der geschützten Station, und zum anderen auf die Permeabilität des Sedimentes an der exponierten Station zurückführen.

### 5.3. Nematodenpopulationen: Die Beziehung der funktionellen Reaktionen zur mikrophytobenthischen Primärproduktion.

WIESER (1953) brachte als Erster die Form und Ausstattung der Mundhöhle mit der Art der vorhandenen Nahrung in Beziehung, die wiederum die Sedimentbeschaffenheit eines Standortes reflektiert (PLATT & WARWICK 1980). Abhängig von der Größe und Bezahnung der Mundhöhle ordnete WIESER alle Nematodenarten vier morphologisch-trophisch-physiologischen Typen zu:

1A – Selektive Depositfresser

1B – Nichtselektive Depositfresser

2A – Epistratfresser

2B – Omnivore/Predatoren/Aasfresser

Diese starre Einteilung hat den Nachteil, dass jede einzelne Art nur einem einzigen trophischen Status zugeordnet wird und eine mögliche Flexibilität der Tiere bezgl. der Nahrung nicht mit erfasst werden kann. Das Fehlen von experimentellen Fraßuntersuchungen von den meisten freilebenden marinen Nematodenarten unterbinden allerdings eine bessere funktionale Klassifikation (MOENS et al. 2004). WIESERS Schema wird in der Literatur daher generell akzeptiert und als analytisches Werkzeug bei vielen Untersuchungen verwendet (z.B. THISTLE & SHERMAN 1985, AUSTEN & WARWICK 1989, TIETJEN 1989, BOUWMAN *et al.* 1993, THISTLE et al. 1995, ÓLAFSSON & ELMGREN 1997, PALLO et al. 1998, URBAN-MALINGA et al. 2006, PEREZ-GARCIA et al. 2009).

#### 5.3.1. Dominanz trophischer Gruppen als Reaktion auf die vorhandenen Nahrungsquellen

Die Nematoden haben sich hinsichtlich der Zusammensetzung ihrer trophischen Gruppen im Jahresdurchschnitt an beiden Stationen nicht unterschieden (Tab. 5). Die nichtselektiven Depositfresser (z. B. *Daptonema*, *Theristus acer*) waren die dominante trophische Gruppe an beiden Standorten, was typisch für sandige Flachwasserstandorte der südlichen Ostseeküste ist (DRGAS et al. 1998, ROKICKA-PRAXMAJER & RADZIEJEWSKA 2002). Selektive Depositfresser waren dagegen kaum vorhanden. Die Arten, die zu den nichtselektiven und selektiven Depositfresser zählen, besitzen keine Zähne und nutzen die gleichen

Nahrungsquellen. Jedoch sind die nichtselektiven Depositfresser durch ihre größere Mundhöhle in der Lage, ganze organische Partikel (inkl. Diatomeen und Bakterien) zu schlucken, während die selektiven Depositfresser mit wesentlich kleineren Mundhöhlen nur kleine Partikel schlucken können (Detritus und Bakterien; HEIP et al. 1985). Der relativ niedrige Gehalt an organischem Material und an Chl *a* im Sediment beider Stationen lässt den Schluss zu, dass beide Lebensräume nahrungslimitiert waren. Frisches organisches Material, das entweder durch die mikrophytobenthische Produktion (geschützt) oder aber durch seeseitigen Input (exponiert) in das System gelangte, wurde sofort durch die nichtselektiven Depositfresser verwertet. Die sehr niedrige Abundanz der selektiven Depositfresser (max 0,5% der Nematodenpopulation) induziert, dass kleine Partikel aus zersetztem Material oder ausschließlich Bakterien als Nahrungsquelle an beiden Stationen eher unwichtig waren.

In den Untersuchungen von VANHOVE et al. (1999) war das Auftreten von selektiven Depositfressern positiv mit altem, zersetzten organischen Material geringer Partikelgröße korreliert, während die nichtselektiven Depositfresser stark mit frischem organischen Material assoziiert waren.

**Tab. 5:** Anteil [%] der trophischen Gruppen innerhalb der Nematodenpopulation im Jahresdurchschnitt (MW  $\pm$  STABW, n=8).

	<b>Selektive Depositfresser</b>	<b>Nichtselektive Depositfresser</b>	<b>Epistratfresser</b>	<b>Omnivore/Räuber</b>
<b>Exponiert</b>	0,5 $\pm$ 0,9	<b>49,4 <math>\pm</math> 22,5</b>	26,3 $\pm$ 11,5	23,8 $\pm$ 19,7
<b>Geschützt</b>	0,0 $\pm$ 0,0	<b>46,7 <math>\pm</math> 15,2</b>	32,1 $\pm$ 12,0	21,3 $\pm$ 15,0

Dagegen betrug der Anteil der Epistratfresser (z. B. *Chromadorita*, *Paracanthonus caecus*) an beiden Stationen etwa 30%. Dies verdeutlicht erneut die große Bedeutung von Diatomeen und anderen Mikroalgen als Nahrungsquelle für Nematoden. Diese Arten haben eine Mundhöhlenbezahnung, mit der sie entweder Algen von Substraten (Sandkörnern) abschaben, oder mit der sie Diatomeen öffnen und aussaugen können (NEHRING 1992, MOENS & VINCX 1997). An beiden Stationen standen sowohl durch die mikrophytobenthische Produktion als auch durch die Sedimentation der Phytoplanktonblüte den Epistratfresser Diatomeen als Nahrungskomponente zur Verfügung, die daher nach den nichtselektiven

Depositfressern die zweitstärkste trophische Gruppe innerhalb der Nematodengemeinschaften darstellte.

Die Omnivoren/Räuber waren an beiden Stationen mit etwa 20% vertreten; unterschieden sich aber hinsichtlich ihrer Art der Nahrungsaufnahme. *V. viscosa*, die die Omnivoren an der geschützten Station dominierte, gilt als typischer Aasfresser und fakultativer Räuber. An der exponierten Station war dagegen der Räuber *Enoplolaimus* sp. dominant, der sich hauptsächlich von lebender Beute ernährt.

URBAN-MALINGA et al. (2006) fanden dieses trophische Verteilungsmuster ebenfalls an ihrer Station (1 m Wassertiefe) an der südlichen Ostseeküste.

### 5.3.2. Temporale Variabilität der taxonomischen Struktur als Reaktion auf die mikrophytobenthische Primärproduktion

Bei unseren Untersuchungen zeigten sich deutliche Veränderungen der taxonomischen Struktur im saisonalen Verlauf. Diese Unterschiede konnten auf die Dominanz verschiedener Fraßtypen der Nematoden als Antwort auf die variierende Nahrungsverfügbarkeit und auf Räuber-Beute Beziehungen zurückgeführt werden, wie sie auch .

Generell ergab sich bei der Betrachtung der dominanten Nematodenarten, dass die Struktur der Gemeinschaft an der geschützten Station stark von der mikrophytobenthischen Primärproduktion gesteuert wird: Mit zunehmenden benthischen Primärproduktionsraten im Frühjahr stieg die Sex ratio herbivorer Nematoden und der Anteil juveniler Tiere. Im Spätsommer reichte die benthische Primärproduktion nicht mehr zur Deckung des Ressourcenbedarfs aus und es setzten sich Räuber durch, die die Abundanzen der herbivoren Nematoden im Herbst stark reduzieren.

Die dominante Gattung *Daptonema* (Abb. 32) ist den nicht-selektiven Depositfressern zuzuordnen, „saugt“ Algen verschiedener Größen aus oder ingestiert längere Algenketten (JENSEN 1987, NEHRING 1992, RZEZNIK-ORIGNAK et al. 2003). An der geschützten Station erreichte *Daptonema* (Abb. 45) immer dann die höchsten Abundanzen, wenn die höchsten benthischen Primärproduktionsraten gemessen werden konnten, was im Wesentlichen auf die Nahrungspräferenz von *Daptonema* auf benthische Diatomeen zurückzuführen ist. Die Abhängigkeit von der Ressourcenverfügbarkeit zeigte sich in der positiven Beziehung

zwischen dem Anteil der juvenilen *Daptonema* zur den benthischen Primärproduktionsraten (80% Juvenile bei höchsten Primärproduktionsraten). Bei niedrigen Raten im Spätsommer und Herbst sank der Anteil der Juvenilen auf 40 % ab. Die große Bedeutung von benthischen Diatomeen als Nahrungsgrundlage für *Daptonema* wurde von MOENS & VINCX (1997) bestätigt, die 40 und mehr Diatomeenhüllen im Darmtrakt von einzelnen Individuen gefunden haben.

Der Bakterienfresser *Theristus acer* (Abb. 47) hatte im Frühjahr (März, April) einen hohen Anteil an der Gesamtabundanz; zu diesem Zeitpunkt war die benthische Primärproduktion vermutlich noch nicht ausreichend hoch für *Daptonema*. Mit zunehmender Verfügbarkeit frischer Algenbiomasse trat *T. acer* in den Hintergrund. Bei Untersuchungen zum Abbau von *Spartina anglica* finden ALKEMADE et al. (1993) eine positive Korrelation zwischen dem Abbaugrad des Seegrases und dem Anteil von *T. acer* an der Nematodenpopulation und führen dies auf die bakterivore Ernährungsweise von *T. acer* zurück. ALONGI & TIETJEN (1980) zeigten in Laborexperimenten, dass *T. acer* sich am erfolgreichsten auf Bakterien vermehrt.

Mit dem Einbruch der benthischen Primärproduktion und dem Rückgang von *Daptonema* im Spätsommer konnte sich der Epistratfresser *Paracanthochus caecus* (Abb. 46) durchsetzen, da er sich mit seinen Mundwerkzeug auch schwerer zugängliche Algen als Nahrungsquellen erschließen kann. Die Art besitzt einen dorsalen Zahn, mit dem sie selbst sehr feststehende Diatomeenschalen öffnet und aussaugt (JENSEN 1984).

Die deutliche Zunahme an herbivoren Nematoden im Sommer, deren Entwicklung durch die mikrophytobenthische Primärproduktion begünstigt wurde, bewirkte einen starken Reproduktionsschub bei dem Räuber *Viscosia viscosa* (Abb. 45), der aufgrund seiner sehr kurzen Generationszeiten von lediglich mehreren Tagen schnell auf Beutevorkommen reagieren kann (40% Anteil von *V. viscosa* an der Gemeinschaft). Aufgrund des Rückgangs der benthischen Primärproduktionsraten im Herbst/Winter und der deutlichen Abnahme der Beuteorganismen nahm auch die Abundanz von *V. viscosa* wieder ab. In der Literatur werden diese Zusammenhänge für *V. viscosa* bestätigt (JENSEN 1987, LORENZEN et al. 1987, PREIN 1988, MOENS ET AL. 1999, 2004).

Am exponierten Standort ließ sich ein ähnlicher Wechsel in der Dominanz einzelner Arten beobachten, der jedoch, im Gegensatz zur geschützten Station, wahrscheinlich nicht

durch das Mikrophytobenthos verursacht worden war. Allerdings war diese Kopplung Nahrung – Reproduktion auch im exponierten Bereich der Fall (Abb. 42).

Mit dem Auftreten einer Phytoplanktonblüte im März zeichnete sich *Daptonema* (Abb. 42) durch eine sehr hohe Sex ratio von 4 aus, was auf ein hohes Reproduktionspotential im Frühjahr hindeutet. Im Herbst zeigte sich ein ähnliches Phänomen; auch dann kam es zu einer deutlichen Zunahme der *Daptonema*-Abundanzen, die mit dem Auftreten einer Planktonblüte verbunden waren.

Im Anschluss an die Phytoplanktonblüten (etwa 4 Wochen später) dominierten die Räuber *V. viscosa* sowie *Enoplolaimus* sp. (Abb. 43); beide Arten zeigten hohe Sex ratios von 7 (*V. viscosa*) bzw. 4 (*Enoplolaimus* sp.) und eine starke Zunahme an Juvenilen. Diese Veränderungen spiegeln die Verschiebung von nicht-selektiven Depositfressern zu einer stärker predatorisch geprägten Nematodengesellschaft wider.

Offensichtlich weist demnach der exponierte Bereich aufgrund seiner hydrodynamischen Randbedingungen eine stärkere benthopelagische Kopplung als der geschützte Bereich auf. Die mikrophytobenthische Primärproduktion schien dennoch, selbst in diesem exponiertem Lebensraum, einen deutlichen Einfluss auf die Nematodenreproduktion zu haben. Im Sommer, bei im temporalen Vergleich hohen benthischen Primärproduktionsraten, zeigten sich relativ hohe Abundanzen von herbivoren Nematoden wie *Daptonema*, *Chromadorita* sp. und *Atrochromadora microlaima*. Räuberische Nematoden (*V. viscosa* und *Enoplolaimus* sp.) profitierten auch jetzt von der starken Zunahme an Beute, sie fanden ausreichend Nahrung und konnten sich somit erfolgreich reproduzieren.

#### 5.4. Die Rolle der Nematoden im benthischen Kohlenstoffkreislauf der untersuchten Standorte

Die im Labor experimentell ermittelten Grazingraten der herbivoren Nematoden lassen sich gut mit der Literatur vergleichen (Tab. 6); lediglich die Raten von *Chromadora macrolaimoides* (TIETJEN & LEE, 1973) und *Chromadorina germanica* (TIETJEN 1980) sind deutlich höher.

Dies lässt sich evtl. mit der großen Mundhöhle der Gattungen *Chromadorina* bzw. *Chromadora* erklären, durch die mehr Algenzellen in einem kürzeren Zeitraum verschlungen werden könnten. Die Mundhöhlen der dominanten Arten (*Daptonema*, *P. caecus*) unserer untersuchten Nematodengemeinschaft sind dagegen deutlich kleiner. Außerdem wurden die Arten aus der Literatur separiert und dann mit Algen gefüttert; in unserem Experiment blieb die natürliche Zusammensetzung der Nematodengemeinschaft (bis auf die Räuber) beibehalten. MONTAGNA (1984) untersuchte ebenfalls die Grazingraten von „*in situ*“ Nematodengemeinschaften und kam zu einem ähnlichen Ergebnis wie wir in unserem Experiment.

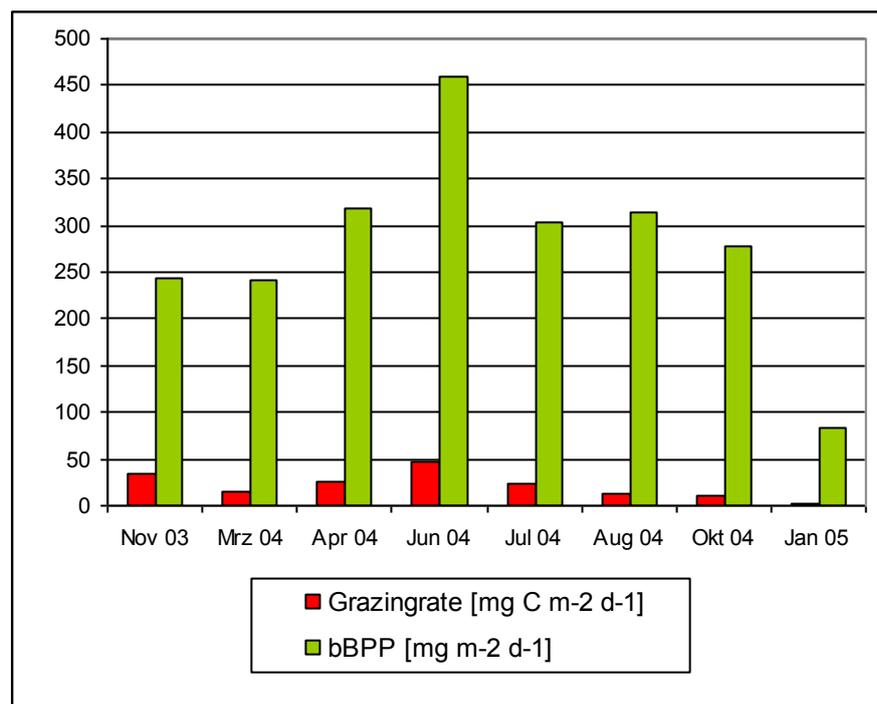
**Tab. 6:** Grazingraten verschiedener Nematodenarten bzw. Gemeinschaften

Art	Grazingrate Kohlenstoff [µg C Ind. <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ]	Autor
<i>Chromadora macrolaimoides</i>	106 * 10 <sup>-2</sup>	TIETJEN & LEE (1973)
<i>Monhystera disjuncta</i>	14 * 10 <sup>-2</sup>	TIETJEN (1980)
<i>Chromadorina germanica</i>	4 * 10 <sup>-2</sup> - 400 * 10 <sup>-2</sup>	TIETJEN (1980)
<i>Rhabditis marina</i>	60 * 10 <sup>-2</sup>	TIETJEN (1980)
<i>Eudiplogaster pararmatus</i>	17 * 10 <sup>-2</sup>	ADMIRAAL et al. (1983)
Nematodengemeinschaft	23 * 10 <sup>-2</sup>	MONTAGNA (1984)
Herbivore Individuen	17 * 10 <sup>-2</sup>	Eigenes Fraßexperiment (2011)

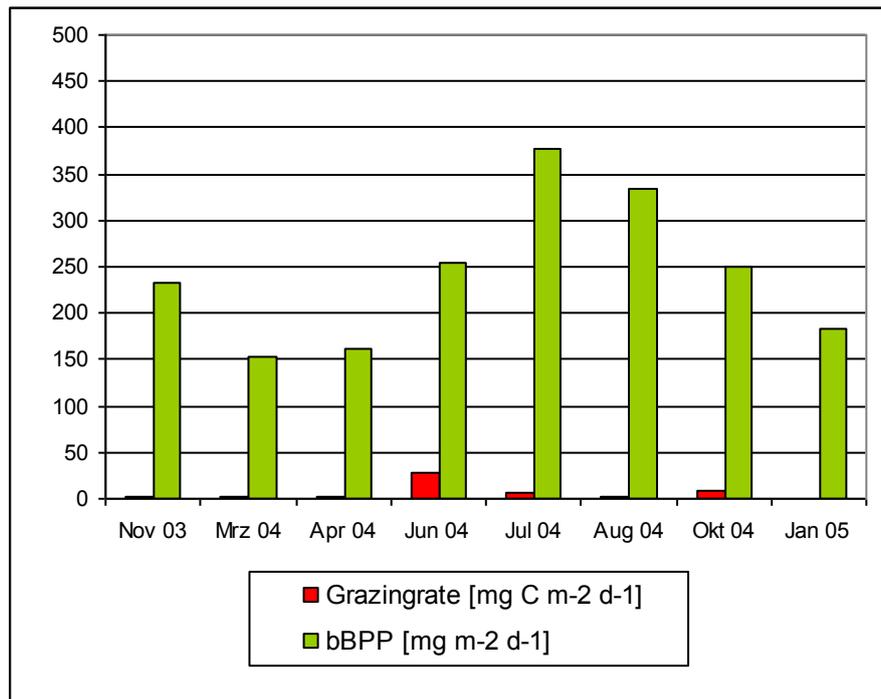
Die Grazingrate wurde zur Hochrechnung auf die Fraßaktivität der Nematoden im Jahresverlauf herangezogen. Dabei wurde die Anzahl der herbivoren Nematoden mit der ermittelten individuellen Grazingrate multipliziert und auf einen Tag von 24 Stunden

hochgerechnet. Bei dieser Auswertung ist natürlich zu berücksichtigen, dass die Hochrechnung auf den Jahresverlauf immer auf der gleichen taxonomischen Nematodenstruktur beruht, so dass die jährliche Sukzession in der herbivoren Nematodengesellschaft hierbei nicht berücksichtigt wird. Auf der anderen Seite war die herbivore Nematodengesellschaft im Jahresverlauf meist durch funktionell ähnliche Fraßtypen gekennzeichnet, so dass dieser Fehler im Rahmen einer Abschätzung des Kohlenstoffbudgets in Kauf genommen wurde.

Aus den o. g. Abschätzungen ergaben sich Grazingraten von  $1 - 46 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  für den geschützten (Abb. 55), und Grazingraten von  $0,2 - 29 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  für den exponierten Bereich (Abb. 56).



**Abb. 55:** Gegenüberstellung der herbivoren Nematodengrazingraten und der benthischen Bruttoprimärproduktion (bBPP) an der geschützten Station.



**Abb. 56:** Gegenüberstellung der herbivoren Nematodengrazingraten und der benthischen Bruttopräprimärproduktion (bBPP) an der exponierten Station.

An der geschützten Station wurden von April bis Juli jeweils ca. 10 % der benthischen Primärproduktion durch die herbivore Nematodengemeinschaft konsumiert. Am exponierten Standort (Abb. 56) wurde lediglich im Juni ein signifikanter Anteil des primär fixierten Kohlenstoffs von den Nematoden genutzt. Hier spielten möglicherweise als Konsumenten der Primärproduktion andere Komponenten des benthischen Nahrungsnetzes eine größere Rolle. So wurde z. B. bei begleitenden Untersuchungen der Makrofaunakomponenten festgestellt, dass Amphipoden (*Bathyporeia* sp.) den exponierten Standort im Gegensatz zum geschützten Standort stark dominierten.

Vergleicht man diese Daten mit Erhebungen von RZEZNIK-ORIGNAC et al. (2003) und MONTAGNA (1984) (Tab. 7) zeigt sich, dass die Grazingraten in den untersuchten Sandsedimenten unterhalb der Literaturdaten liegen. Da Schlicksedimente generell durch einen höheren organischen Gehalt gekennzeichnet sind, waren die Vergleichssedimente möglicherweise durch eine aktivere Nematodenfauna mit höheren individuellen Grazingraten geprägt. Dies lässt sich jedoch nicht mit Bestimmtheit sagen, da es zu wenig Literatur gibt, die Grazingraten, speziell von Nematoden, beinhaltet.

**Tab. 7:** Literaturdaten zu Grazingraten von Nematodenpopulationen.

Konsumierter Kohlenstoff [mg C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ]	Ort	Autor
170	Flachwasser, Schlick, USA	MONTAGNA (1984)
385 - 744	Flachwasser, Schlick, Atlantik , Frankreich	RZEZNIK-ORIGNAC et al. (2003)
46 (Juni)	Flachwasser, Feinsand, geschützt	Eigene Daten (2011)
26 (Juni)	Flachwasser, Feinsand, exponiert	

Generell lässt sich aus den Daten jedoch eine wichtige Funktion der Nematoden im benthischen Kohlenstoffkreislauf von Sandsedimenten der südlichen Ostsee ableiten. Durch ihre Grazingaktivität wird ein signifikanter Anteil der mikrophytobenthischen Primärproduktion remineralisiert und erneut zur Verfügung gestellt. Die Nematoden repräsentieren somit ein wichtiges Bindeglied im Energie- und Stofftransfer des benthischen Kohlenstoffkreislaufs. Durch ihre Grazingaktivität wird ein signifikanter Anteil des fixierten Kohlenstoffs höheren trophischen Ebenen zugeführt.

Außerdem, obwohl der genaue Mechanismus noch nicht bekannt ist, scheinen die Nematoden durch ihren Fraßdruck einen stimulierenden Effekt auf Bakterien und das Mikrophytobenthos auszuüben (FENCHEL & JØRGENSEN 1977, GERLACH 1978).

Bei zukünftigen Modellierungen des benthischen Kohlenstoffkreislaufes küstennaher Sedimente muss daher den Aktivitäten der Nematodengesellschaften Rechnung getragen werden, denn nur bei der Betrachtung aller Einzelkomponenten des benthischen Nahrungsnetzes ist ein vollständiges Verständnis des benthischen Ökosystems erreichbar.

## 6. ZUSAMMENFASSUNG

Von November 2003 bis Januar 2005 wurde in etwa sechswöchigen Abständen Sedimentproben in 15 cm Tiefe an einer geschützten und einer exponierten Station des Eulitoral der Halbinsel Poel genommen.

Die Abundanz der Meiofaunaorganismen, die Algenbiomasse im Sediment und Wasser sowie Sedimentparameter (Korngröße, Porosität und Sortierung) wurden ermittelt, sowie Temperatur, Salinität und Sauerstoffprofile gemessen. Die mikrophytobenthische Primärproduktion wurde im Labor an mitgebrachten Sedimentkernen anhand von Sauerstoffmikroprofilen, die mit einer Glaselektrode aufgenommen wurden, berechnet.

An beiden Stationen waren die Nematoden die dominante Gruppe innerhalb der Meiofauna. Nematodenarten, die zu den „Nichtselektiven Depositfressern“ zählen wie *Daptonema* und *Chromatorita* sp., waren im Jahresverlauf am häufigsten vertreten und hatten einen durchschnittlichen prozentualen Anteil von  $49,4 \pm 22,5$  an der exponierten bzw.  $46,7 \pm 15,2$  an der geschützten Station. Das Eulitoral war an beiden Stationen durch ein produktives Mikrophytobenthos gekennzeichnet, das von *Fragilaria*-Arten dominiert wurde, und maximale Bruttowerte mit bis zu  $31 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  im Sommer erreichte.

Die Interaktionen zwischen der Nematodengemeinschaft und der mikrophytobenthischen Primärproduktion war an beiden Stationen jedoch unterschiedlich stark ausgeprägt.

An der geschützten Station lag die Abundanz der Nematoden im Bereich von  $5 \pm 1$  und  $439 \pm 109 \text{ Ind. } 10 \text{ cm}^{-2}$  und korrelierte hochsignifikant positiv im temporalen Verlauf mit der mikrophytobenthischen Bruttoprimärproduktion. Eine positive Korrelation zeigte sich auch zwischen der Sex ratio (Verhältnis Weibchen/Männchen) der Nematoden und der Höhe der benthischen Primärproduktion. Die Entwicklung der Nematoden und die mikrophytobenthische Primärproduktion verliefen an der geschützten Station fast parallel. Die Artenzusammensetzung zeigte, dass die Struktur der Nematodengemeinschaft stark an die Höhe der mikrophytobenthischen Primärproduktion gekoppelt ist. *Daptonema* erreichte dann die höchste Abundanz, wenn die höchsten Primärproduktionsraten gemessen werden konnten, was im Wesentlichen auf die Nahrungspräferenz von *Daptonema* auf benthische Diatomeen zurückzuführen ist. Die Abundanz von *Daptonema* korrelierte stark positiv mit den benthischen Primärproduktionsraten. Mit abnehmender Bruttoprimärproduktion konnten sich spezialisierte Arten und Räuber durchsetzen (*Viscosia viscosa*), die die Abundanz der

herbivoren Nematoden im Herbst stark reduzieren. Es wird daher angenommen, dass an der geschützten Station die Entwicklung der Nematoden und die Struktur der Nematodengemeinschaft stark von der mikrophytobenthischen Primärproduktion gesteuert wurden.

Am exponierten Standort zeigten sich die beschriebenen Abhängigkeiten zwischen der Nematodenpopulation und dem Mikrophytobenthos nicht. Es gab keine statistisch signifikante Korrelation zwischen den Primärproduktionsraten des Mikrophytobenthos und den Populationsparametern der Nematoden. Die Abundanz der Nematoden war mit Werten zwischen 0 und  $226 \pm 34$  Ind.  $10 \text{ cm}^{-2}$  signifikant geringer als an der geschützten Station. Die Biomasse des Phytoplanktons zeigte dagegen an der exponierten Station einen typischen saisonalen Verlauf mit Frühjahres- und Herbstblüte, was im Flachwasser der geschützten Station nicht beobachtet werden konnte. Etwa einen Monat nach der Frühjahresblüte verfünffachte sich die Nematodenabundanz. Es ist daher wahrscheinlich, dass die Nematoden im Sediment des exponierten Standortes von einer Sedimentation der vorangegangenen Blüte profitierten. Mit Anstieg der Algenbiomasse im Flachwasser erhöhte sich die Sex ratio der Nematoden. Bei den dominanten Arten war *Daptonema* besonders im März sehr abundant, auch war die Sex ratio mit 4 am höchsten. Dies korrelierte positiv mit dem Auftreten einer Phytoplanktonblüte. Es wird angenommen, dass *Daptonema* auf den Input von Phytoplanktonbiomasse mit einer Erhöhung der Produktionsraten reagierte. Nach dem pelagischen Nahrungsimpuls nahmen, wie an der geschützten Station, nicht-selektive Depositfresser ab und wurden von räuberischen Arten wie *Viscosia viscosa* und *Enoplolaimus* sp. ersetzt. Die Beziehung zwischen der Planktonbiomasse und den Nematoden an der exponierten Station scheint demnach analog zu den Beziehungen, wie sie zwischen dem Phyto- und Zooplankton auftreten, zu sein und deuten auf eine enge Kopplung zwischen pelagischen und benthischen Prozessen hin, wobei Phytoplanktonbiomasse den Nematoden als Nahrungsressource zur Verfügung steht.

Bei dem Grazingexperiment wurden Nematoden über einen bestimmten Zeitraum mit einer definierten Anzahl an Algenzellen im Labor gefüttert. Die abgeschätzten Grazingraten wurden dann zu den monatlichen benthischen Primärproduktionsraten an beiden Stationen in Beziehung gesetzt. An der geschützten Station konsumierten die Nematoden von April bis Juli ca. jeweils 10 % der benthischen Primärproduktion; an der exponierten Station wurde im Juni ebenfalls 10% von den Nematoden genutzt. Dies macht deutlich, dass durch die

Grazingaktivität der Nematoden ein signifikanter Anteil der benthischen Primärproduktion remineralisiert und der benthischen Primärproduktion erneut zur Verfügung gestellt bzw. auch höheren trophischen Ebenen zugeführt wird. Die Nematoden repräsentieren somit ein wichtiges Bindeglied im Energie- und Stofftransfer des benthischen Kohlenstoffkreislaufs in eulitoralischen Sandsedimenten.

Diese Arbeit wurde durch das Stipendienprogramm der Deutschen Bundesstiftung Umwelt gefördert und war Teil des Stipendenschwerpunktes „Die südliche Ostsee und ihre Küsten im Wandel“.



## 7. LITERATUR

- Abarzua S. (1999). Biotechnological Investigation for the Prevention of marine Biofouling II. Blue-Green Algae as Potential Producers of Biogenic Agents for the Growth Inhibition of Microfouling Organisms. *Bot. mar.* 42: 459-465
- Admiraal W., Bouwman L.A., Hoekstra L. & K. Romeyn (1983). Qualitative and Quantitative Interactions between Microphytobenthos and Herbivorous Meiofauna on a Brackish Intertidal Mudflat. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 68:175–191
- Alkemade R., Wielemaker A. & M.A. Hemminga (1993). Correlation between nematode abundance and decomposition rate of *Spartina anglica* leaves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 99: 293-300
- Alongi D. M. & J.H. Tietjen (1980). Population growth and trophic interactions among free-living marine nematodes. In: Tenore, K.R., Coull, B.C. (ed.) *Marine benthic dynamics*. University of South Carolina Press, Columbia: 151-166
- Austen M.C. & R.M. Warwick (1989). Comparison of univariate and multivariate aspects of estuarine meiobenthic community structure. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 29: 23-42
- Arlt G. (1973). Vertical and horizontal microdistribution of the meiofauna in the Greifswalder Bodden. *OIKOS Supplement.* 15: 105-111.
- Baillie PW, Welsh BL (1980). The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipelagic algae in an estuary. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 10:165–180
- Barranguet C., Kromkamp J. & J. Peene (1998). Factors controlling primary production and photosynthesis characteristics of intertidal microphytobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 173, 117-126.
- Billen G. P, Servais P. & S. Becquevort (1990). Dynamics of bacterioplankton in oligotrophic and eutrophic aquatic environments: Bottom-up or top-down control? *Hydrobiol.* 207: 37-42.
- Blanchard G.F. (1991). Measurement of meiofauna grazing rates on microphytobenthos: Is primary production a limiting factor? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 147 (1):37-46
- Blanchard G.F., Guarini J.M, Richard P. Gros Ph. & F. Mornet (1996). Quantifying the short - term temperature effect on light saturated photosynthesis of intertidal microphytobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134: 309-313
- Blome (1983). Ökologie der Nematoda eines Sandstrades der Nordseeinsel Sylt. *Mikrofauna Meeresboden* 88: 1-76.
- Bouwman L.A., Romeyn K. & W. Admiraal (1984). On the ecology of meiofauna in an organically polluted estuarine mudflat. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 19:1-17

- Bouwman L.A., Bloem J., van den Boogert P.H.J.F., Brenar F., Hoen-Derboom G.H.J. & P.G. de ruiter (1993). Short-term and long-term effects of bacteriovorous nematodes and nematophagous fungi on carbon and nitrogen mineralization in microcosms. *Biol. Fert. Soil* 17: 249-256
- Buchanan J.B. (1984). *Methods for the study of marine benthos*. Ed.: Holme N.A. & A.D. McIntyre. Blackwell Scientific Publications: 41-65
- Bussau C. (1993). *Taxonomische und ökologische Untersuchungen an Nematoden des Peru Beckens*. Ph.D. Dissertation, Kiel, 621 S.
- Cadee G.C. & J. Hegeman (1974). Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 8, 260-291.
- Carter R.W.G. (1991) *Beach Ecosystems*. In: *Coastal Environments*. Academic Press, London: 617 S.
- Cibic T., Blasutto O. & N. Bettoso (2009). Microalgal–meiofaunal interactions in a sublittoral site of the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea, Italy): A three-year study. *Journ. Exp. Marine Biol. Ecol.* 370 (1-2): 144-154
- Checkley, D. (1980). The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply: Laboratory studies. *Limnol. Oceanogr.*, 25(3), 430-446
- Clarke K.R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral. J. Ecol.* 18: 117-143
- Clarke K.R. & M. Ainsworth (1993). A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92: 205-219
- Colijn F. & de Jonge (1984). Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard estuary. *mar. Ecol. Prog. Ser.* 14: 185-196
- Coull B.C. & S.S. Bell (1979). Perspectives of marine meiofaunal ecology. In: R. J. Livingston (ed.). *Ecological processes in coastal marine systems*. Plenum Press, New York, NY.
- de Jonge V.N. & J. van Beusekom (1995). Wind- and tide-induced resuspension of sediment and microphytobenthos from tidal flats in the Ems Estuary. *Limnol. Oceanogr.* 40 (4), 766-778.
- dos Santos G.A.P., Derycke S., Fonsêca-Genevois V.G., Coelho L.C.B.B., Correia M.T.S. & T. Moens (2008). Differential effects of food availability on population growth and fitness of three species of estuarine, bacterial-feeding nematodes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 355: 27-40
- Drgas A., Radziejewska T. & J. Warzocha (1998) Biomass size spectra of near-shore shallow-water benthic communities in the Gulf of Gdansk (Southern Baltic Sea). *PSZN I: Mar Ecol* 19(3):209–228

- Eleftheriou A. & Nicholson M.D. (1975) The effects of exposure on beach fauna. *Cah. Biol. Mar.* 16: 695-710
- Fenchel T.M. (1978). The ecology of micro- and meiobenthos. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 9: 99-121
- Fenchel T., Jørgensen M. & B.B. (1979). Detritus food chains of aquatic ecosystems: the role of bacteria. In: Alexander M. (ed.) *Advances in microbial ecology*. Plenum Press, New York, S. 1-58
- Field J.G., Clarke K.R. & R.M. Warwick (1982). A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 37-52
- Franco M.A., Soetaert K., Van Oevelen D., Van Gansbeke D., Costa M.J., Vincx M. & J. Vanaverbeke (2008a). Density, vertical distribution and trophic responses of metazoan meiobenthos to phytoplankton deposition in contrasting sediment types. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 358: 51-62
- Franco M.A., Soetaert K., Costa M.J., Vincx M. & J. Vanaverbeke (2008b). Uptake of phytodetritus by meiobenthos using <sup>13</sup>C labelled diatoms and *Phaeocystis* in two contrasting sediments from the North Sea. *J. Exp. Bio. Ecol.* 362: 1-8
- Gerbersdorf S. (2000). Die pelagische und mikrophytobenthische Primärproduktion in den Boddengewässern unter besonderer Berücksichtigung der Sedimentauflage, ihrer Fraktion und Aggregate. *Diss. Univ. Greifswald*, 127 S.
- Gerlach S.A. (1971). On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecol. (Berl.)* 6: 176-190
- Gerlach S.A. (1978). Food-chain relationship in subtidal silty mud sediments and the role of meiofauna. In stimulating bacterial productivity. *Oecol. (Berl.)* 33: 55-69
- Giere O. (1993). *Meiobenthology*. Springer-Verlag, Berlin: 382 S.
- Giere O., Eleftheriou A. & D.J. Murison (1988). Abiotic factors. In: *Introduction to the study of meiofauna*. Ed.: Higgins R.P. & Thiel H. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.: 61-78
- Graf G., Bengtsson W., Diesner U., Schulz R. & H. Theede (1982). Benthic response to sedimentation of a spring phytoplankton bloom: Process and budget. *Mar. Biol.* 67 (2): 201-208
- Graf G. (1992). Benthic-pelagic coupling: a benthic review. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 30: 149-190
- Grant J. (1986). Sensitivity of benthic community respiration and primary production to changes in temperature and light. *Mar. Biol.* 90: 299-306
- Gray J.S. (1981). *The ecology of marine sediments*. Cambridge University Press, Cambridge: 185 S.

- Gray J.S. & Rieger R.M. (1971) A quantitative study of the meiofauna of an exposed sandy beach at Robin Hood's Bay, Yorkshire. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 51: 1-19
- Gulati A. (1998). Benthic primary production in two different sediment types of the Kiel Fjord (Western Baltic Sea). *Geomar-Report, Univ. Kiel*:68: 139 S.
- Heip C., Vincx M., Smol N. & Vranken G. (1982) The systematics and ecology of free-living marine nematodes. *Helminthol. Abstr. Ser. B* 51: 1-31.
- Heip C., Vincx M. & G. Vranken (1985). The ecology of marine nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 23: 399-489.
- Herman, P.M.J. & C. Heip (1988). On the use of meiofauna in ecological monitoring: Who needs taxonomy? *Mar. Poll. Bull* 19: 665-668
- Herndl G.J., Peduzzi P. & N. Fanuko (1989). Benthic community metabolism and microbial dynamics in the Gulf of Trieste. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 53, 169-178.
- Hicks, G.R.F. & B.C. Coull (1983). The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanogr. Mar. Bio. Ann. Rev.* 21: 67-175
- Hopper B.E., Fell J.W. & R.E. Cefalu (1973). Effect of temperature on life cycles of nematodes associated with the mangrove (*Rhizophora mangle*) detrital system. *Mar. Biol. (Berl.)* 23: 293-296.
- Horner, R. R. and E. B. Welch (1981). Stream Periphyton Development in Relation to Current Velocity and Nutrients. *Can. J. Fish. Aqua. Sc.* 38: 449-457.
- Huettel M., Ziebis W. & S. Forster (1996). Flow-induced uptake of particulate matter in permeable sediments. *Limnol. Oceanogr.* 41, 309-322.
- Hunter B.A. & E.A. Laws (1981). ATP and chlorophyll a as estimators of phytoplankton carbon biomass. *Limnol. Oceanogr.* 26: 944-956
- Jansson b.-O. (1966). On the ecology of *Derocheilocaris remanei* Delamara and Chappuis (Crustacea, Mystacocarida). *Vie Milieu* 17: 143-186
- Jansson A.-M., Kautski N., von Oertzen J.-A., Schramm W., Sjöstedt B., von Wachenfeldt T. & I. Wallentinus (1982). Structural and functional relationships in a southern Baltic fucus-ecosystem. *BMP Publ. No.8*:1-95
- Jensen P. (1984). Ecology of benthic and epiphytic nematodes in brackish waters. *Hydrobiol.* 108, 201-217
- Jensen P. (1987). Feeding ecology of free-living aquatic nematodes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35, 187-196.
- Lewis D.W. & McConchie D. (1994) Environments of Sedimentation. In: *Practical Sedimentology*. Chapman & Hall, New York: 213 S.

- Li Y.-H. & S. Gregory (1974). Diffusion of ions in sea water and in deep-sea sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 38: 703-714
- Long S. & O.H. Ross (2008). Horizontal distribution of intertidal nematode from Sabah, Malaysia. *J. Trop. Biol. Conserv.* 4 (1): 39 – 53
- Lorenzen C. & Jeffrey J. (1980). Determination of chlorophyll in sea water. *Technical Papers in Marine Science*, 35, UNESCO
- Lorenzen S., Prein M. & C. Valentin (1987). Mass aggregation of the free-living marine nematode *Pontonema vulgare* (Oncholaimidae) in organic polluted fjords. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37, 27-34.
- Lozan J. & H. Kausch (2007). *Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Wissenschaftliche Auswertungen*, Auflage: 3, 300 S.
- McIntyre A.D. (1971). Control factors on meiofauna populations. *Thal. Jug.* 7 (1): 209-215.
- McIntyre A.D. & J.J. Cullen (1996). Primary production by suspended and benthic microalgae in a turbid estuary: Time-scales of variability in San Antonio Bay, Texas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 145: 245-268
- McIntyre H.L., Geider R.J. & D.C. Miller (1996). Microphytobenthos: The ecological role of the „Secret Garden“ of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries* 19: 186-201
- McLachlan A. (1988) Behavioral adaptations of sandy beach organisms: an ecological perspective. In: *Behavioral adaptation to intertidal life*. Ed.: Chelazzi G. & Vannini M., Plenum Publ Corp: 449-475
- McLachlan A. & A.C. Brown (2006). *The Ecology of Sandy shores (Second Edition)*. Elsevier Amsterdam Oxford New York Tokio: 373 S.
- McLachlan A., Cockcroft A.C. & D.E. Malan (1984). Benthic faunal response to a high energy gradient. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 16: 51-63.
- Meyercordt, J. & L-A. Meyer-Reil (1999). Primary production of benthic microalgae in two shallow coastal lagoons of different trophic status in the southern Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 178: 179-191
- Meyer-Reil L.-A., Neudörfer F. & M. Köster (1998). Struktur und Funktion photoheterotropher Biofilme in den Nordrügensch Boddengewässern. Abschlussbericht im Forschungsschwerpunktprogramm: Struktur- und Funktionsanalyse natürlicher mikrobieller Lebensgemeinschaften, DFG, 31 S.
- Middelburg J.J., Barranguet C., Boschker T. S., Herman P.M.J., Moens T. & C.H.R. Heip (2000). The fate of intertidal microphytobenthos carbon: An in situ <sup>13</sup>C-labeling study. *Limnol. Oceanogr.* 45: 1224–1234.

- Miller D.C., Geider R.J. & H.L. MacIntyre (1996). Microphytobenthos: The Ecological Role of the "Secret Garden" of Unvegetated, Shallow-Water Marine Habitats. II. Role in Sediment Stability and Shallow-Water Food Webs, *Estuaries* 19 (2A): 202-212.
- Moens T. & M. Vincx (1997). Observations on the feeding ecology of estuarine nematodes. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom* 77: 211-227.
- Moens T. & M. Vincx (2000). Temperature, salinity and food thresholds of two brackish-water bacterivorous species: assessing niches from food absorption and respiration experiments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 243: 137-154
- Moens T., Verbeek L. & M. Vincx (1999). Feeding biology of a predatory and a facultative predatory nematode (*Enoploides longispiculosus* and *Adoncholaimus fuscus*). *Mar. Biol.* 134, 585-593.
- Moens T., Yeates G.W. & P. De Ley (2004). Use of carbon and energy sources by nematodes. *Nematol. Monogr. Persp.* 2, 529-545.
- Moens T., Luyten C., Middelburg J. J., Herman P.M.J. & M. Vincx (2002). Tracing organic matter sources of estuarine tidal flat nematodes with stable carbon isotopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 234: 127-137
- Montagna P.A. (1984). In situ measurement of meiobenthic grazing rates on sediment bacteria and edaphic diatoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 18: 119-130
- Montagna P.A. and W.B. Yoon (1991). The effect of freshwater inflow on meiofaunal consumption of sediment bacteria and microphytobenthos in San Antonio Bay, Texas, USA. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 33: 529-547
- Montagna P.A., Blanchard G.F. & A. Dinet (1995). Effect of production and biomass of intertidal microphytobenthos on meiofaunal grazing rates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 185: 149-165.
- Nehring S. (1992). Die Vegetarier unter den freilebenden Nematoden – 2. Die Depositfresser. *Mikrokosmos* 81 (5): 260-266
- Ólafsson E. & R. Elmgren (1997) Seasonal dynamics of sublittoral meiobenthos in relation to seasonality in a coastal marine ecosystem. *Oecol.* 67: 157-168
- Ólafsson E., Modig H. & W.J. van de Bund (1999). Species specific uptake of radio-labelled phytodetritus by benthic meiofauna from the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 177: 63-72
- Ott J.A. (1972). Determination of fauna boundaries of nematodes in an intertidal sand flat. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 57: 645-663
- Pallo P., Widbom B. & E. Ólafsson (1998). A quantitative survey of the benthic meiofauna in the Gulf of Riga (Eastern Baltic Sea) with special reference to the structure of nematode assemblages. *Ophelia*, 49: 117-139

- Perez-Garcia J.A. Armenterosv M., Dfaz-Asencio L., Diaz-Asencio M., Ruiz-Abierno A., Fernandez-Garces R., Bolafios-Alvarez Y. & C. Alonso-Hernandez (2009). Spatial distribution of nematode assemblages in Cienfuegos Bay (Caribbean Sea), and their relationships with sedimentary environment. *Meio. Mar.*, 17: 71-81
- Platt, H.M. & R.M. Warwick (1980). The significance of free living nematodes to the littoral ecosystem. In: Price, J.H., Irvine, D.E.G., Farnham, W.F. (Eds.), *The Shore Environment*, 2, Ecosystems. Academic Press, London and New York, 729-759.
- Platt, H.M. & R.M. Warwick (1983). Freelifing marine nematodes, part I, British Enoplids. Synopses of the British Fauna (New Series). Ed.: Kermack D.M. & Barnes R.S.K The Linnean Society of London and The Estuarine Coastal Science Association, Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney: 307 S.
- Platt, H.M. & R.M. Warwick (1988). Freelifing marine nematodes, part II, British Chromadorits. Synopses of the British Fauna (New Series). Ed.: Kermack D.M. & Barnes R.S.K The Linnean Society of London and The Estuarine Coastal Science Association, E.J. Brill/Dr. W. Backhuys, Leiden, New York, København, Köln: 502 S.
- Pliński M., & J. Kwiatkowski (1996). Microphytobenthos of the shallow littoral of the Southern Baltic, *Oceanol. Stud.*, 25(4): 65–79
- Prein M. (1988). Evidence for a scavenging lifecycle in the free-living nematode *Pontonema vulgare* (Enoplida, Oncholaimidae). *Kieler Meeresforschungen. Sonderheft* 6, 389-394.
- Rasmussen & Jørgensen (1992). Microelectrode studies of seasonal oxygen uptake in a coastal sediment: role of molecular diffusion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 81: 289-303
- Reise K. (1988). Plathelminth diversity in littoral sediments around the island of Sylt in the North Sea. *Fortschr. Zool.* 36: 469-480
- Reise K. & Ax P. (1979). A meiofaunal “thiobios” limited to the anaerobic sulfide system of marine sand does not exist. *Mar. Biol.* 54, 225-237.
- Revsbech N.P. & B.B. Jørgensen (1981). Primary production of microalgae in sediments measured by oxygen microprofile,  $H^{14}CO_3$ - fixation and oxygen exchange methods. *Limnol. Oceanogr.* 26, 717-730.
- Revsbech N.P. & B.B. Jørgensen (1986). Microelectrodes: Their use in Microbial Ecology. In: *Advances in Microbial Ecology*. Ed.: Marshall K.C. Plenum Publishing Corporation, 9: 293-352
- Revsbech N.P., Jørgensen B.B. & T.H. Blackburn (1980). Oxygen in the sea bottom measured with a microelectrode. *Science* 207, 1355-1356.
- Richardson K., Visser A.W. & F.B. Pedersen (2000). Subsurface phytoplankton blooms fuel pelagic production in the North Sea. *J. Plank. Res.* 22: 1663-1671
- Rieder K. (2001). Spatial and temporal variabilities of nematodes in the eulittoral zone of a sandy beach on the northern Crete, Greece. *Diplomarbeit, Universität Rostock*, 65 S.

- Riedl R.J. & E.A. McMahan (1974). High Energy beaches. In: Coastal ecological systems of the United States. 180-251, Washington, The Conservation Foundation
- Rieling, T. (2000): Remineralisation organischen Materials in Boddengewässern Mecklenburg-Vorpommerns unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung von Partikeln und Aggregaten. Dissertation, Universität Greifswald, 116 S.
- Riemann F. (1992). Nematoda. In: Introduction to the study of meiofauna. Ed.: Higgins R.P. & H. Thiel. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 293-299.
- Riera P., Richard P., Grémare A. & G. Blanchard (1996). Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes-Oléron (France), as determined by dual stable isotope analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 142: 303-309
- Rokicka-Praxmajer, J. & T. Radziejewska (2002). Free-living nematodes of the Pomeranian Bay (Southern Baltic): 1. An preliminary analysis of nematode variability in an area affected by direct river runoff. *Acta. Sci. Pol.*, 1(2): 85-104
- Rudnick D.T., Elmgren R. & J.B. Frithsen (1985). Meiofaunal prominence and benthic seasonality in a coastal marine ecosystem. *Oecol.* 67: 157-168
- Rush, A., Huettel, A., Forster, S., 2000. Particulate organic matter in permeable marine sands—dynamics in time and depth. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 51: 399–414.
- Rzeznik-Orignac J., Fichet D. & G. Boucher (2003). Spatio-temporal structure of the nematode assemblages of the Brouage mudflat (Marennes Oléron, France). *Est. Coast. Shelf. Sci.* 58 (1): 77-88
- Sahan E., Sabbe K., Créach V., Hernandez-Raquet G., Vyverman W., Stal, L.J. & G. Muyzer, (2007). Community structure and seasonal dynamics of diatom biofilms and associated grazers in intertidal mudflats. *Aqu. Microb. Ecol.* 47: 253-266
- Schiemer F. (1982). Food dependence and energetics of free-living nematodes. I. Respiration, growth and reproduction of *Caenorhabditis briggsae* (Nematoda) at different levels of food supply. *Oecol.* 54: 108-121
- Schiemer, F., Jensen P. & F. Riemann (1983). Ecology and systematics of free-living nematodes from the Bothnian Bay, northern Baltic Sea. - *Ann. Zool. Fennici* 20: 277-291.
- Schuhmann R. (1993). Zur Rolle des Pico- und Nanoplanktons im mikrobiellen Nahrungsgefüge der Darß-Zingster Boddenkette. Dissertation Universität Rostock, 142 S.
- Schratzberger M., Forster R.M., Goodsir F. & S. Jennings (2008). Nematode community dynamics over an annual production cycle in the central North Sea. *Mar. Ecol. Res.* 66: 508-519
- Sharma J. & J.M. Webster (1983). The abundance and distribution of free-living nematodes. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 16: 217-227

- Short A.D. & Wright L.D. (1983) Physical variabilities of sandy beaches. In: *Sandy Beaches as Ecosystems*. Ed.: McLachlan A. & Erasmus T., W. Junk, The Hague: 133-144
- Sogard, S.M. (1984). Utilization of meiofauna as a food source by a grassbed fish, the spotted dragonet, *Callionymus pauciradlatud*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17: 183-191
- Sommer U. (2005): *Biologische Meereskunde*, Berlin Heidelberg (Springer), 432 S.
- Tietjen J. H. (1980). Microbial-meiofaunal interrelationships: a review. *Microbiol.* 1980: 335-338
- Tietjen J. H. & J.J. Lee (1973). Life history and feeding habits of the marine nematode *Chromadora macrolairnoides*, Steiner. *Oecol.* 12: 303-314
- Uhlig G. (1964). Eine einfache Methode zur Extraktion der vagilen mesopsammalen Mikrofauna. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 11, 178-185.
- Ullmann & Aller (1982). Diffusion coefficients in nearshore marine sediments. *Limnol. Oceanogr.* 27(3): 552-556
- Urban-Malinga B. & J. Wiktor, (2003). Microphytobenthic primary production along a non-tidal sandy beach gradient: an annual study from the Baltic Sea. *Oceanol.* 45 (4): 705-720.
- Urban-Malinga B. & T. Moens (2006). Fate of organic matter in Arctic intertidal sediments: Is utilisation by meiofauna important? *J. Sea. Res.* 56 (3): 239-248
- Urban-Malinga, B., Hedtkamp S.I.C., van Beusekom, J.E.E., Wiktor, J. & J.M. Weslawski (2006). Comparison of nematode communities in Baltic and North Sea sublittoral, permeable sand – Diversity and environmental control. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 70: 224-238.
- Vanaverbeke J., Steyaert M., Vanreusel A. & M. Vincx (2003). Nematode biomass spectra as descriptors of functional changes due to human and natural impact. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 249: 157-170
- Vanhove S., Arntz W. & M. Vincx (1999). Comparative study of the nematode communities on the southeastern Weddell Sea shelf and slope (Antarctica). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 181: 237-256
- Vanhove S., Beghyn M., Van Gansbeke D., Bullough L.W. & M. Vincx (2000). A seasonally varying biotope at Signy Island, Antarctic: implication for meiofaunal structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 202: 13-25
- Vernberg W.B. & B.C. Coull (1981). Meiofauna. In: *Functional adaptations of marine organisms*. Ed. Vernberg F.J. & W.B. Vernberg, Academic Press, New York, 147-177
- Vranken G. & C. Heip (1986). The productivity of marine nematodes. *Ophelia* 26: 429-442

- Vranken G., Herman P.M.J & C. Heip (1988). Studies of the life-history and energetics of marine and brackish-water nematodes. I. Demography of *Monhystera disjuncta* at different temperature and feeding conditions. *Oecol.* 77, 296-301
- Vranken G., Herman P.M.J., Vincx M. & C. Heip (1986). A reevaluation of marine nematode productivity. *Hydrobiol.* 135: 193-196
- Walsby A.E. (1997 a). Numerical integration of phytoplankton through depth and time in a water column. *New Phytologist.* 136: 189-209
- Walsby A.E. (1997 b). Modelling the daily integral of photosynthesis by phytoplankton: its dependence on the mean depth of the population. *Hydrobiol.* 349: 65-74
- Warwick R.M., Platt H.M. & P.J. Sommerfield (1998). Freelifving marine nematodes, part III, Monhysterids. *Synopses of the British Fauna (New Series)*. Ed.: Barnes R.S.K & J.H. Crothers. The Linnean Society of London and The Estuarine Coastal Science Association, Field Studies Council, Shrewsbury: 296 S.
- Wasmund N. (1986). Ecology and bioproduction in the microphytobenthos of the chain of shallow inlets (Boddens) south of the Darss-Zingst Peninsula (Southern Baltic Sea). *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 71: 153-178
- Wasmund N. (1989). Live algae in deep sediment layers. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 74: 589-597
- Webb D.G. (1996) Response of macro- and meiobenthos from a carbon-poor sand to phytodetrital sedimentation. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 203: 259-271
- Wiegel R.L. (1964). *Oceanographical Engineering*, Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice Hall
- Wieser W. (1952). Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Ark. Zool.* 4: 439-484
- Woods D.R. & Tietjen J.H. (1985). Horizontal and vertical distribution of meiofauna in the Venezuela Basin. *Mar. Geol.* 68: 233-241
- Yentsch C.S. & Menzel D.W. (1963) A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.* 10: 221-231
- Ysebaert T.J., Fettweis M., Meire P. & M. Sas (2005). Benthic variability in intertidal soft-sediments in the mesohaline part of the Schelde estuary, In: Meire, P. et al. (Ed.) (2005). *Ecological structures and functions in the Scheldt Estuary: from past to future.* *Hydrobiol.* 540 (1-3): 197-216

## Danksagung

Zuerst möchte ich mich bei meinem Doktorvater Herrn Prof. Dr. Gerhard Graf für das in mich gesetzte Vertrauen und die Betreuung während meiner Anwesenheit in Rostock bedanken.

Ganz herzlich danken möchte ich Herrn Prof. Dr. Günter Arlt für die zahlreichen fachlichen Diskussionen, die aufmunternden persönlichen Worte und die vielen „roten Fäden“!

Dr. Stefan Forster brachte mich auf den rechten Weg bei der Auswertung meiner Mikroelektroden Daten. Danke schön!

Unentbehrlich waren für mich Frau Renate Deutschmann und Frau Elke Meier, die mir mit ihrer Hilfsbereitschaft und ihrem analytischen know-how viele Stunden am C/N-Analyser und am Photometer erspart haben.

Die ganze Arbeit wäre viel schwieriger für mich gewesen ohne meine lieben Kollegen Dr. Martin Feike und Dr. Peter Frenzel. Danke für Eure Hilfe bei Probenahmen, bei Messungen und bei der Auswertung!

Auf privater Basis möchte ich mich sehr herzlich bei meinen Eltern Beate und Ernst bedanken, die durch ihre finanzielle Unterstützung meines Biologie-Studiums und durch Durchhalteparolen das Zustandekommen dieser Arbeit erst möglich gemacht haben.

SOKRATES, der alte Greis  
sagte oft in tiefen Sorgen:  
»Ach, wieviel ist doch verborgen,  
was man immer noch nicht weiß«.

*Wilhelm Busch, 1875*

## Erklärung

Nach § 4 Abs. 1 der Promotionsordnung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Rostock vom 16. September 2010:

Hiermit versichere ich, die vorliegende Arbeit selbständig angefertigt und ohne fremde Hilfe verfasst zu haben. Ich habe keine anderen als die von mir angegebenen Hilfsmittel und Quellen dazu verwendet und den benutzten Werken inhaltlich oder wörtlich entnommene Stellen als solche kenntlich gemacht.



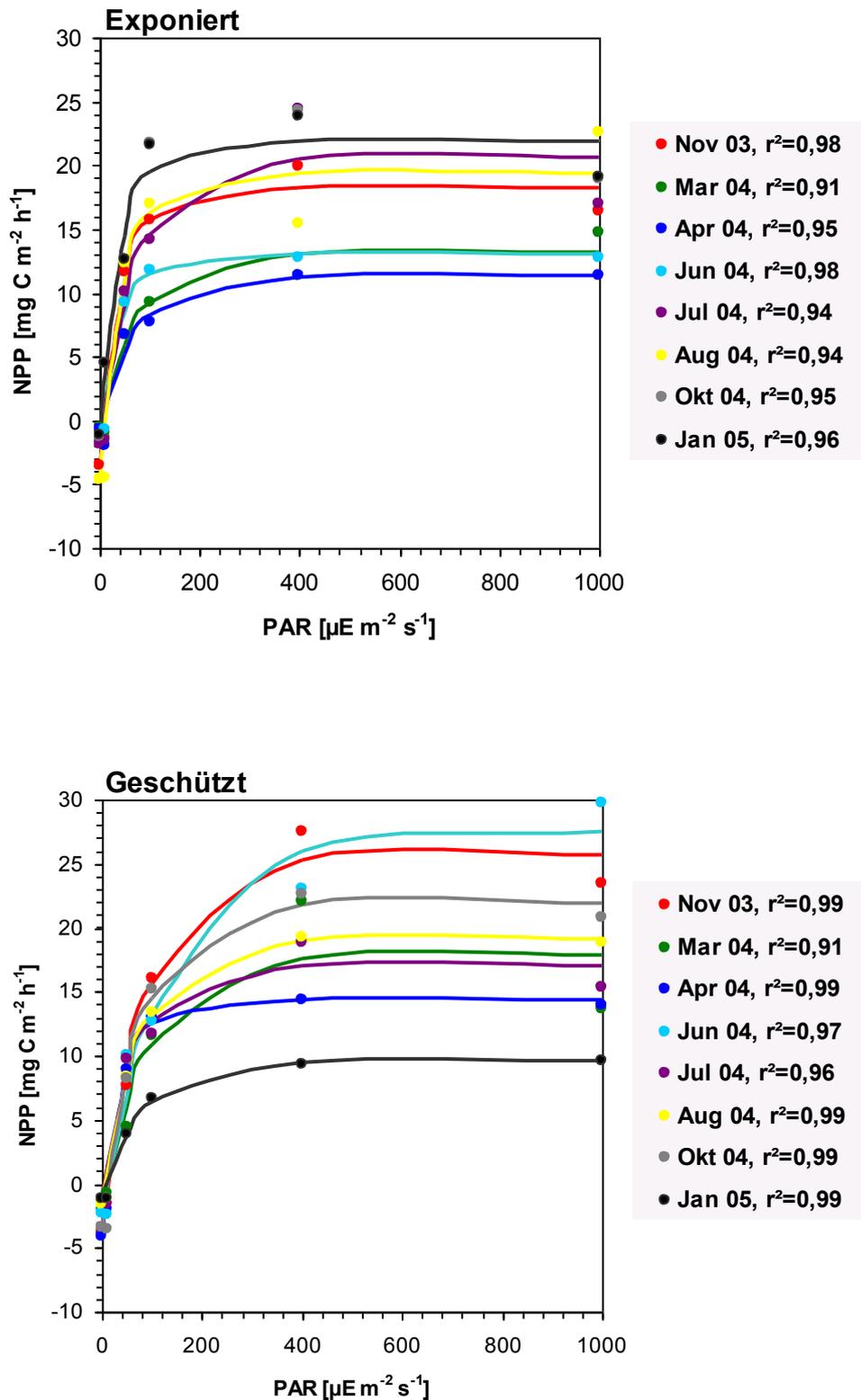
Rostock, 02. November 2011

(Kerstin Rieder)

## Artenliste des Mikrophytobenthos

**Tabelle A1:** Liste der im Probenahmezeitraum gefundenen Mikrophytobenthosarten.

Artname	Autor
<i>Achnanthes clevei</i> var. <i>bottnica</i>	Cleve
<i>Achnanthes deliculata</i>	(Kütz.) Grunow
<i>Amphora ovalis</i>	(Kütz.) Kütz.
<i>Cocconeis placentula</i>	Ehrenb.
<i>Cocconeis scutellum</i>	Ehrenb.
<i>Cyclotella radiosa</i>	Grunow
<i>Diploneis didyma</i>	F.W. Mills
<i>Diploneis interrupta</i>	(Kütz.) Cleve
<i>Diploneis oblongella</i>	(Nägeli) R. Ross
<i>Fragilaria brevistriata</i>	Grunow in Van Heurck
<i>Fragilaria construens</i>	(Ehrenb.) Grunow
<i>Fragilaria fasciculata</i>	(C. Agardh) Lange-Bertalot
<i>Staurosirella pinnata</i> ( <i>Fragilaria pinnata</i> var. <i>pinnata</i> )	(Ehrenb.) D.M. Williams & Round
<i>Fragilaria schulzii</i>	C. Brockmann
<i>Fragilaria subsalina</i>	(Grunow) Lange-Bertalot
<i>Gramatophora oceanica</i>	Ehrenb.
<i>Gyrosigma acuminatum</i>	(Kütz.) Rabenhorst (Ehrenb.) J.W. Griffith & Henfrey
<i>Gyrossigma fasciola</i>	(Cleve & J. Möller) Cleve
<i>Mastogloia pumila</i>	(Gregory) Ralfs
<i>Navicula digitoradiata</i>	(Ehrenb.) Kütz.
<i>Navicula peregrina</i>	Kütz.
<i>Navicula rhynchocephala</i>	(Hustedt) Mann
<i>Fallacia subforcipata</i> ( <i>Navicula subforcipata</i> )	(Bailey) C.S. Boyer
<i>Nitzschia compressa</i>	(Kütz.) Ralfs
<i>Nitzschia constricta</i>	Møller
<i>Opephora olsenii</i>	(Kütz.) O.F. Müller
<i>Rhopalodia musculus</i>	



**Abb. A2:** P/E –Kurven der exponierten und geschützten Sedimente (MW, n=3). Eine Kurvenanpassung an die gemessenen lichtabhängigen Nettoproduktionswerte (NPP) des Mikrophytobenthos erfolgte nach WALSBY (1997).

### Artenliste der Nematoden

Die von November 03 bis zum Januar 05 an beiden Stationen bestimmten Vertreter der Nematoda konnten 28 Arten zugeordnet werden. Diese gehören zu 15 Familien der Klasse Adenophora.

**Tabelle A3:** Systematik der bestimmten Nematoden nach WARWICK et al. (1998).

Gruppe	Familie	Art		
Enoplida	Thoracostomopsidae	<i>Enoploides</i> sp.	SSAWELJEV, 1912	
		<i>Enoplolaimus</i> sp.	DE MAN, 1893	
	Anoplostomatidae	<i>Anoplostoma viviparum</i>	(BASTIAN, 1865)	
		Oncholaimidae	<i>Adoncholaimus fuscus</i>	(BASTIAN, 1865)
	<i>Oncholaimus oxyuris</i>		DITLEVSEN, 1911	
	<i>Viscosia viscosa</i>		(BASTIAN, 1865)	
	Tripyloididae	<i>Bathylaimus</i> sp.	COBB, 1894	
		<i>Tripyloides marinus</i>	(BÜTSCHLI, 1874)	
	Chromadorida	Chromadoridae	<i>Atrochromadora microlaima</i>	(DE MAN, 1889)
			<i>Chromadorita</i> sp.	FILIPJEV, 1922
<i>Hypodontolaimus balticus</i>			(SCHNEIDER, 1906)	
<i>Ptycholaimellus ponticus</i>			(FILIPJEV, 1922)	
Comesomatidae		<i>Sabatieria punctata</i>	(KREIS, 1924)	
Cyatholaimidae		<i>Paracanthonus caecus</i>	MICOLETZKY, 1924	
		<i>Pomponema</i> sp.	COBB, 1970	
Desmodoridae		<i>Metachromadora</i> sp.	FILIPJEV, 1918	
Microlaimidae		<i>Calomicrolaimus parahonestus</i>	(GERLACH, 1950)	
Monoposthiidae		<i>Monoposthia mirabilis</i>	SCHULZ, 1032	
Aegialolaimidae		<i>Cyartonema</i> sp.	COBB, 1920	
Monhysterida		Xyalidae	<i>Daptonema normandicum</i>	(DE MAN, 1890)
			<i>Daptonema procerum</i>	(GERLACH, 1951)
	<i>Daptonema setosum</i>		(BÜTSCHLI, 1874)	
	<i>Theristus acer</i>		BASTIAN, 1865	
	Sphaerolaimidae	<i>Sphaerolaimus gracilis</i>	DE MAN, 1884	
	Linhomoeidae	<i>Metalinhomoeus</i> sp.	DE MAN, 1907	
	Axonolaimidae	<i>Ascolaimus elongatus</i>	(BÜTSCHLI, 1874)	
		<i>Axonolaimus</i> sp.	DE MAN, 1889	

**Tabelle A4:** Rangfolge und Abundanz der Nematodenarten [10 cm<sup>-2</sup>] in der Oberflächenschicht der **exponierten Station** (MW, n=3).

Rang	Art	Nov 03	Mrz 04	Apr 04	Jun 04	Jul 04	Aug 04	Okt 04	Jan 05
1	<i>Daptonema setosum</i>	4	6	1	36	17	0	28	0
2	<i>Chromadorita</i>	4	3	2	69	7	1	0	0
3	<i>Atrochromadora microlaima</i>	0	0	11	40	1	1	15	0
4	<i>Viscosia viscosa</i>	1	2	21	19	9	0	14	0
5	<i>Daptonema normandicum</i>	1	4	1	7	4	5	6	0
6	<i>Enoplolaimus</i> sp.	0	1	6	14	4	1	0	0
7	<i>Ascolaimus elongatus</i>	1	1	1	5	11	0	0	0
8	<i>Metachromadora</i> sp.	0	0	0	8	1	0	8	0
9	<i>Enoploides</i> sp.	1	0	2	4	1	0	0	0
10	<i>Tripyloides marinus</i>	8	0	0	0	0	0	0	0
11	<i>Paracanthochus caecus</i>	1	1	0	1	0	0	3	0
12	<i>Monoposthia mirabilis</i>	0	0	1	2	1	0	0	0
13	<i>Anoplostoma viviparum</i>	0	0	2	0	1	0	0	0
14	<i>Cyartonema</i> sp.	0	0	0	3	0	0	0	0
15	<i>Bathylaimus</i> sp.	0	0	0	3	1	0	0	0
16	<i>Sabatieria punctata</i>	0	0	1	1	0	1	0	0
17	<i>Hypodontolaimus balticus</i>	2	0	0	0	1	0	0	0
18	<i>Sphaerolaimus gracilis</i>	0	0	0	1	1	0	0	0
19	<i>Calomicrolaimus parationestus</i>	0	0	0	2	0	0	0	0
20	<i>Adoncholaimus fuscus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
21	<i>Daptonema procerum</i>	0	0	0	0	0	0	12	0
22	<i>Oncholaimus oxyuris</i>	1	1	0	0	0	0	0	0

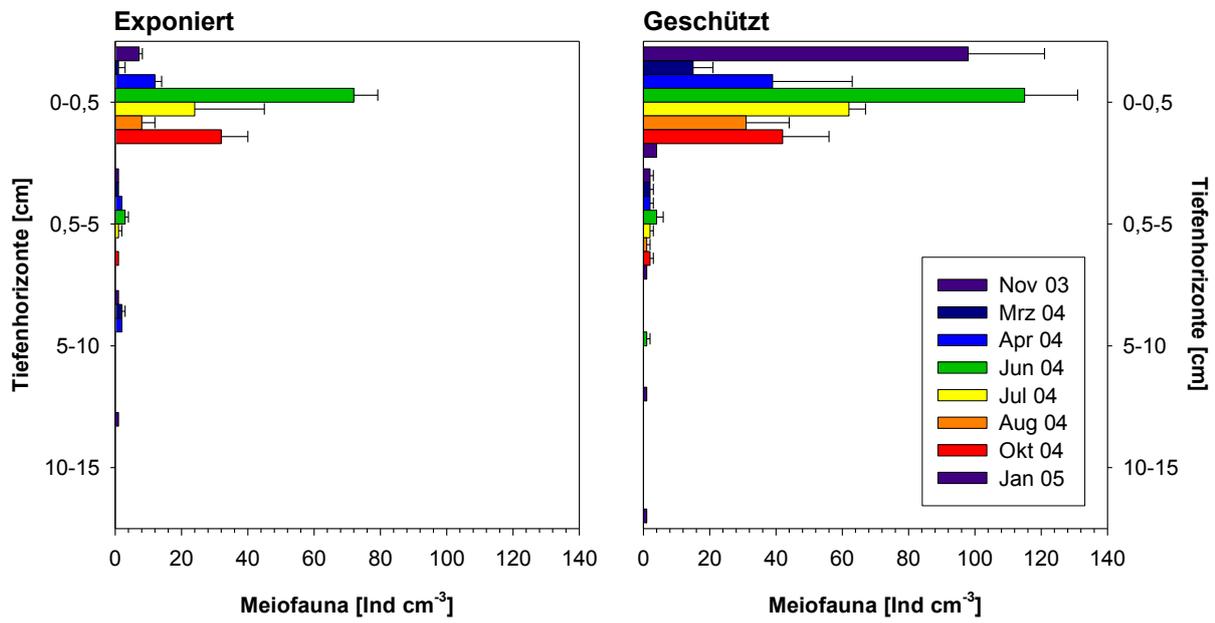


**Tabelle A6:** Abundanz [Ind. 10 cm<sup>-2</sup>] (MW±STABW) und Populationsdynamik der dominanten Arten der exponierten Station. Sexratio (Weibchen-Männchen)

	Nov03	Mrz04	Apr04	Jun04	Jul04	Aug04	Okt04	Jan05
<b><i>Daptonema</i></b>								
Abundanz	6 ± 1	10 ± 3	2 ± 0	43 ± 11	21 ± 5	5 ± 2	35 ± 8	0
W:M	4,0:1	3,6:1	0:1	0,9:1	1,1:1	2,5:1	0,9:1	0
Juvenile [%]	62	26	0	56	46	13	57	0
Geburtenrate (B)		0,04		3,42			0,50	
<b><i>V. viscosa</i></b>								
Abundanz	1 ± 0	2 ± 0	21 ± 3	18 ± 9	9 ± 10	0	14 ± 5	0
W:M	0:1	1,0:1	7,0:1	3,0:1	1,0:1	0	2,0:1	0
Juvenile [%]	50	43	60	8	13	0	93	0
Geburtenrate (B)		0,07	1,36				11,58	
<b><i>Chromadorita</i></b>								
Abundanz	4 ± 2	3 ± 1	2 ± 0	68 ± 10	7 ± 2	1 ± 0	0	0
W:M	3,0:1	1,1:1	1,0:1	2,1:1	4,0:1	0,5:1	0	0
Juvenile [%]	50	29	0	53	50	0	0	0
Geburtenrate (B)				5,50				0
<b><i>A. microlaima</i></b>								
Abundanz	1 ± 0	0	11 ± 3	40 ± 13	1 ± 0	1 ± 0	15 ± 5	0
W:M	0	0	2,3:1	0,1:1	1,0:1	3,0:1	3,5:1	0
Juvenile [%]	0	0	16	46	0	25	36	0
Geburtenrate (B)			15,57	0,44		0	1,17	
<b><i>Enoplolaimus sp.</i></b>								
Abundanz	0	1 ± 0	6 ± 0	15 ± 5	5 ± 2	1 ± 0	0	0
W:M	0	4,0:1	2,0:1	2,0:1	2,0:1	1,0:1	0	0
Juvenile [%]	0	28	40	67	57	33	0	0
Geburtenrate (B)		0,60	0,71	0,25				0

**Tabelle A7:** Abundanz [Ind. 10 cm<sup>-2</sup>] (MW ± STABW) und Populationsdynamik der dominanten Arten der geschützten Station. Sexratio (Weibchen-Männchen)

	Nov03	Mrz04	Apr04	Jun04	Jul04	Aug04	Okt04	Jan05
<b><i>Daptonema</i></b>								
Abundanz	50 ± 3	21 ± 7	61 ± 31	150 ± 44	47 ± 22	17 ± 4	30 ± 4	2 ± 1
W:M	0,5:1	0,3:1	1,6:1	0,3:1	2,0:1	1,0:1	1,1:1	0,3:1
Juvenile [%]	52	50	54	74	38	43	40	43
Geburtenrate (B)			0,27	0,24			0,06	
<b><i>V. viscosa</i></b>								
Abundanz	17 ± 2	3 ± 1	1 ± 1	140 ± 64	6 ± 3	31 ± 10	38 ± 2	0
W:M	4,0:1	2,0:1	2,0:1	1,3:1	4,0:1	4,0:1	2,8:1	0
Juvenile [%]	44	0	0	54	33	71	75	0
Geburtenrate (B)				23,17		1,04	0,02	
<b><i>Chromadorita</i></b>								
Abundanz	41 ± 17	11 ± 9	14 ± 1	11 ± 0	2 ± 0	1 ± 0	12 ± 4	1 ± 0
W:M	2,0:1	0,3:1	2,0:1	1,0:1	2,0:1	1,0:1	5,0:1	0,5:1
Juvenile [%]	55	37	83	67	0	0	75	0
Geburtenrate (B)			0,04				0,92	
<b><i>P. caecus</i></b>								
Abundanz	40 ± 19	8 ± 8	11 ± 8	62 ± 44	17 ± 9	33 ± 5	3 ± 2	0
W:M	3,3:1	3,0:1	1,3:1	5,0:1	3,0:1	2,3:1	2,0:1	0
Juvenile [%]	31	20	36	65	70	69	75	0
Geburtenrate (B)			0,05	0,77		0,23		
<b><i>T. acer</i></b>								
Abundanz	24 ± 8	27 ± 8	33 ± 5	0	13 ± 2	0	1 ± 0	0
W:M	4,0:1	1,0:1	5,0:1	0	0	0	0	0
Juvenile [%]	58	62	78	0	46	0	100	0
Geburtenrate (B)		0,01	0,03		25,80		0,75	



**Abb. A8:** Tiefenverteilung der Meiofauna [Ind. cm<sup>-3</sup>] an der exponierten und geschützten Station (MW±STABW, n=3).