

Berichte
aus dem
Institut für Meereskunde

an der
Christian-Albrechts-Universität Kiel

Nr. 131
1984

Benthische und pelagische Primärproduktion und Nährsalzbilanz
Eine Freilanduntersuchung im Watt der Nordsee

Ragnhild Asmus

DOI 10.3289/IFM_BER_131

Biologische Anstalt Helgoland
Litoralstation
D-2282 List / Sylt
BRD

ISSN 0341-8561

Abstract

Primary productivity, nutrient flow and species composition of the plant biomass are recorded during measurements of the community metabolism (bell jar technique). The area of investigation ("Königshafen") is a part of the northern Wadden Sea of the North Sea. The measurements are conducted in three different communities, the Arenicola-flat, seagrass-bed and the Nereis-Corophium-belt. The primary productivity of phytoplankton, microphytobenthos and Zostera noltii is measured in 1980.

- (1) The species composition of planktic diatoms is more dynamic than that of benthic diatoms in the course of the year. Most of the benthic diatoms are epipsammic species, epipellic diatoms are less abundant. Achnanthes hauckiana is very numerous in the three investigated communities. Cocconeis scutellum is the dominating epiphyte on Zostera noltii.
- (2) The biomass of planktic, benthic and epiphytic diatoms is calculated from their size on the basis of plasma volume. The benthic diatoms are mainly small, epipsammic cells (10-30 μ length of valva) building up a larger biomass by their high numbers of cells than the larger but less numerous, mainly epipellic cells (up to 200 μ length of valva).
- (3) The biomass of planktic diatoms is very small compared with the biomass of benthic diatoms. In summer the epiphytic diatoms of Zostera noltii build up the largest biomass of diatoms compared to planktic and benthic diatoms.
- (4) The primary productivity of the tidal flat is comparatively high. (Gross primary productivity of the Arenicola-flat: 148 gC, seagrass-bed: 473 gC, Nereis-Corophium-belt: 152 gC per year).
- (5) The ratios of gross primary productivity and total respiration (P/R ratios) of the communities are distinctly higher than one (Arenicola-flat: 1.79, seagrass-bed: 1.91, Nereis-Corophium-belt: 2.55). This is typical for tidal flats which are "pulse-stabilized" in a young stage of succession by the tidal forces.
- (6) The high primary productivity in summer is favoured by the intense nutrient flow out of the sediment into the overlying water. The dynamic nature of the processes of release and uptake of nutrients is especially distinct for the nitrogen compounds. In summer, the nutrient concentrations are low in the open water, so that the regeneration of nutrients on the tidal flats is important for the primary productivity. This is particularly in evidence in the seagrass-bed.

- (7) In summer, when the sediment is stabilized and the primary productivity is high, the biomass of benthic diatoms is reduced by grazing animals. Simultaneously the species composition of the diatoms is changed by selective grazing, so that small, epipsammic diatom species become more important.
- (8) The grazing pressure by macrofauna is high in the Arenicola-flat and the seagrass-bed. In the Nereis-Corophium-belt where the grazing is less intense a high biomass of diatoms can develop in summer. Even species which form chains or ribbons can dominate here; they are lost when the grazing is very intensive.

The height of the primary productivity and the nutrient flow makes it possible to characterize the three communities of the tidal flat as systems with an autochthonous energy flow.

Zusammenfassung

Im Königshafen, einem Gebiet im nordfriesischen Wattenmeer, werden in Messungen des Gemeinschaftsstoffwechsels (O_2 -Messungen, "bell jar" Technik) gleichzeitig die Höhe der Primärproduktion, der Nährsalzfluß und die Artenzusammensetzung der pflanzlichen Biomasse erfaßt. Diese Messungen werden in drei Lebensgemeinschaften, Arenicola- Seegras- und Nereis-Corophium-Watt, durchgeführt. Es wird die Primärproduktion von Phytoplankton, Mikrophytobenthos und Zwergseegras im Jahresgang (1980) erfaßt.

(1) Die Artenzusammensetzung der planktischen Diatomeen ist im Jahresgang sehr viel dynamischer als die der benthischen Diatomeen. Die benthischen Diatomeen sind überwiegend epipsammisch, epipelische Arten sind weniger häufig. Die Besiedlung der drei Watten durch Diatomeen unterscheidet sich deutlich. Eine Gemeinsamkeit besteht darin, daß Achnanthes hauckiana stets sehr zahlreich ist. Als Epiphyt auf Zostera noltii dominiert Cocconeis scutellum.

(2) Die Biomasse der planktischen, benthischen und epiphytischen Diatomeen wurde aus ihrer Größe über das Plasmavolumen berechnet. Es zeigt sich, daß im Benthos die kleinen, epipsammischen Zellen (10-30 μ Länge der Valva) durch ihre hohe Zellzahl eine größere Biomasse ausbilden als die weniger häufigen, aber sehr viel größeren, überwiegend epipelischen Zellen (bis 200 μ Länge der Valva).

(3) Die Biomasse der planktischen Diatomeen ist sehr gering gegenüber der Biomasse der benthischen Diatomeen. Im Sommer bilden die auf Seegras wachsenden (epiphytischen) Diatomeen die größte Diatomeen-

biomasse gegenüber den planktischen und benthischen Diatomeen der drei Watten.

(4) Die Primärproduktion der Watten ist vergleichsweise hoch.

(Brutto-Primärproduktion im Arenicola-Watt : 148 gC, im Seegras-Watt: 473 gC, im Nereis-Corophium-Watt : 152 gC pro Jahr).

(5) Die Verhältniszahlen von Brutto-Primärproduktion zu Gesamtrespiration (P/R Verhältnis) der Gemeinschaften liegen deutlich übereins (Arenicola-Watt : 1,79; Seegras-Watt: 1,91 ; Nereis-Corophium-Watt : 2,55). Dies ist kennzeichnend für Watten, denn die Gezeitenbedingungen halten sie in einem jungen Stadium der Sukzession (Pulsstabilisierung).

(6) Grundlage für die reiche Primärproduktion im Sommer ist die hohe Aktivität des Nährsalzaustausches zwischen Wattsediment und freiem Wasser. Die Dynamik der Freisetzungs- und Aufnahmeprozesse wird besonders bei den Stickstoffverbindungen deutlich. Die Bilanz der Freisetzungs- und Zehrungsprozesse ergibt im Sommer geringe Nährsalzkonzentrationen im freien Wasser, daher ist in dieser Jahreszeit die Nährsalzregeneration der Watten entscheidend für die Primärproduktion. Diese Erscheinung tritt besonders im Seegras-Watt hervor.

(7) Die Biomasse der benthischen Diatomeen wird im Sommer, wenn die Primärproduktion hoch und das Sediment stabil ist, durch Beweidung verringert. Gleichzeitig wird die Artenzusammensetzung durch selektiven Wegfraß hin zu kleinen, einzelnen, epipsammischen Diatomeenarten verändert.

(8) Der Wegfraß durch Makrofauna ist im Arenicola- und Seegras-Watt besonders intensiv. Im Nereis-Corophium-Watt, in dem die Beweidung schwächer ist, kann sich vom Hochsommer an eine erhöhte Diatomeenbiomasse aufbauen und im Gegensatz zu den anderen Flächen dominieren auch bänderbildende Arten, die bei starker Beweidung verschwinden. Durch die Höhe der Primärproduktion und der Nährsalzfreisetzung des Wattensystems lassen sich die drei Gemeinschaften als hochproduktive Gebiete mit autochthonem Energiefluß beschreiben.

INHALT

Einleitung	1
Gebietsbeschreibung	3
Material und Methoden	6
1. Messung des Gemeinschaftsstoffwechsel	6
2. Messung der Primärproduktion des Phytoplankton und Mikrophytobenthos	10
3. Bestimmung der Primärproduktion von <i>Zostera noltii</i>	11
4. Bestimmung der Biomasse und Zellzahl der Primärproduzenten	11
4.1. Phytoplankton und Mikrophytobenthos	11
4.2. Seegras und Epiphyten	12
5. Schätzung der Primärproduktion der epiphytischen Diatomeen	13
6. Messung der Nährsalzkonzentration	13
7. Salzgehalt und meteorologische Daten	14
8. Auswertung und statistische Tests	14
Ergebnisse	
1. Physikalische Umweltparameter	16
1.1. Temperatur des Wassers	16
1.2. Sauerstoffgehalt	16
1.3. Licht und mittlere Sonnenscheindauer	18
1.4. Niederschläge	20
1.5. Windstärke	20
1.6. Salzgehalt	22
1.7. Überflutungsphasen der untersuchten Gemeinschaften	22
2. Nährsalze	23
2.1. Ammonium	23
2.1.1. Jahresgang	23
2.1.2. Ammonium-Fluß	25
2.2. Nitrat	32
2.2.1. Jahresgang	32

2.2.2. Nitrat-Fluß	32
2.3. Nitrit	37
2.3.1. Jahresgang	37
2.3.2. Nitrit-Fluß	39
2.4 Silikat	42
2.4.1. Jahresgang	42
2.4.2. Silikat-Fluß	43
2.5. Phosphat	48
3. Gesamtbio­masse der Primärproduzenten	48
4. Struktur des Phytoplanktöns	54
4.1. Biomasse und Zellzahl	54
4.2. Artenzusammensetzung	54
4.3. Artendiversität, Dominanz und Evenness	60
5. Struktur des Mikrophytobenthos	62
5.1. Zellzahl und Biomasse benthischer Diatomeen	62
5.2. Größenspektrum benthischer Diatomeen	64
5.3. Artenzusammensetzung benthischer Diatomeen	66
5.3.1. Ähnlichkeit	66
5.3.2. Biomasse und Artenzusammensetzung	68
5.3.3. Zellzahl und Artenzusammensetzung	71
5.3.4. Epipelische und epipsammische Diatomeen	81
5.4. Artendiversität, Dominanz und Evenness	84
6. Primärproduktion	89
6.1. Primärproduktion der Gemeinschaft im Arenicola-Watt	89
6.2. Primärproduktion des Phytoplankton und Mikrophytobenthos	90
6.3. Abhängigkeit der Primärproduktion der Gemeinschaft von Temperatur und Licht	92

6.4.	Primärproduktion der Gemeinschaft im Seegras-Watt	94
6.5.	Primärproduktion des Phytoplankton und Mikrophytobenthos	95
6.6.	Primärproduktion von <i>Zostera noltii</i>	96
6.7.	Abhängigkeit der Primärproduktion von Seegrasbiomasse, Temperatur und Licht	96
6.8.	Primärproduktion im Nereis-Corophium-Watt	98
6.9.	Jahresbilanz der Primärproduktion	103

Diskussion

1.	Ausschöpfung des Nährsalzangebotes	106
2.	Auswirkung der Beweidung auf die Struktur und Produktion des Mikrophytobenthos	111
3.	Höhe der Primärproduktion im Vergleich zur Zehrung	116

Literatur	122
-----------	-----

Anhang	130
--------	-----

Danksagung

Ich möchte allen danken, die mich bei der Durchführung dieser Arbeit unterstützt haben. Vor allem sei Prof. Dr. B. Zeitzschel, Dr. K. Reise und allen Angehörigen der Litoralstation List der Biologischen Anstalt Helgoland gedankt.

Einleitung

Die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons der Wattenmeerküste der Nordsee ist eingehend untersucht (CADÉE & HEGEMAN, 1974 a, 1979; DREBES, 1974; DREBES & ELBRÄCHTER, 1976). Die Struktur und Biomasse des Mikrophytobenthos ist weniger gut bekannt. Nach frühen, intensiven, taxonomischen Studien (HUSTEDT, 1930-1966; BROCKMANN, 1950; VAN DER WERFF & HULS, 1957-1974) gibt es einige neuere, taxonomische, aber auch ökologische Arbeiten (NIENHIUS, 1975; COLIJN & DIJKEMA, 1981; ADMIRAAL, 1980). Es sind aber noch viele Fragen in dem Problemkreis der Beziehung zwischen der Artenzusammensetzung und der Primärproduktion ungeklärt.

Langfristige Messungen der Primärproduktion des Phytoplankton und Mikrophytobenthos im Wattenmeer sind bisher überwiegend vor der holländischen Küste durchgeführt worden (CADÉE & HEGEMAN, 1974 a, b, 1977, 1979; CADÉE 1980; POSTMA & ROMMETS, 1970; GIESKES & KRAAY, 1975). Aufgrund dieser Befunde wurde postuliert, daß die autochthone Primärproduktion als relativ gering anzusehen ist und den Reichtum und die hohe Produktivität der Fauna nur unzureichend erklärt (VAN DEN HOEK et al., 1979; KUIPERS et al., 1981). Nach Ansicht dieser Autoren stellt der Eintrag an Phytoplankton und Detritus aus der Nordsee, der durch die zunehmende Eutrophierung des Rheins in den letzten Jahrzehnten zugenommen hat, die Nahrungsgrundlage des Ökosystems Watt dar.

Auch die Beziehung zwischen der Primärproduktion und der Nährsalzkonzentration soll im holländischen Watt durch die Eutrophierung des Rheins stark beeinflusst worden sein. Es soll keine Nährsalzlimitierung, außer für Si-Verbindungen, bestehen, da die hohen Konzentrationen wegen der recht stark gewordenen Trübung des Wassers nicht in der Photosynthese verwendet werden könnten (VAN BENNEKOM et al., 1974; VAN DEN HOEK et al., 1979).

Es stellt sich die Frage, ob ähnliche Schlußfolgerungen auch für das nordfriesische Watt zu ziehen sind.

Zum Verständnis des Ökosystems Watt ist es notwendig, über den Rahmen von isolierten Messungen der einzelnen Komponenten hinaus, kombinierte Messungen der gleichzeitig stattfindenden Prozesse von Primär- und Sekundärproduktion in Wechselwirkung mit verschiedenen Umweltparametern durchzuführen. Dies ist möglich in Messungen des Gemeinschaftsstoffwechsels mit der "bell jar" Technik (ZEITZSCHEL & DAVIES, 1978; ZEITZSCHEL, 1981). Untersuchungen dieser Art wurden im Flachwasser vor allem in Gemeinschaften des schwedischen Schärenmeeres durchgeführt (JANSSON & WULFF, 1977; JANSSON et al., 1982). Von der amerikanischen Atlantikküste liegen Untersuchungen zum Gemeinschaftsstoffwechsel von Gezeitengebieten vor (POMEROY & WIEGERT, 1981), die allerdings einen anderen Charakter als das Wattenmeer der Nordsee besitzen. An der Pazifikküste der USA wurden schon sehr früh Messungen des Gemeinschaftsstoffwechsels durchgeführt (PAMATMAT, 1968). Auch an der Pazifikküste der UdSSR wurden Messungen dieser Art durchgeführt (PROPP, 1977; PROPP et al., 1980). Für unterschiedliche marine Ökosysteme haben ODUM (1961), ODUM & SMALLEY (1959), ODUM & HEALD (1972, 1975) Energetik und Stoffausstausch beschrieben. Für das Wattenmeer fehlen bisher vergleichbare Arbeiten in diesem Bereich.

Die vorliegende Arbeit beschränkt sich auf die erste Stufe des Nahrungsnetzes, die Primärproduktion. In drei typischen Wattenmeerbiotopen im nordfriesischen Wattenmeer wird die Primärproduktion von Phytoplankton, Mikrophytobenthos und Zwergseegras (Zostera noltii) untersucht. Der Nährsalzhaushalt der Wattfläche wird betrachtet und die Besiedlungsstruktur benthischer und planktischer Kleinalgen wird dargestellt. Es ist das Ziel, zu zeigen, wie hoch die Primärproduktion in diesem Bereich des Wattenmeeres ist und welche Zusammenhänge zwischen dem Nährsalzkreislauf, der Höhe der Primärproduktion, der Artenzusammensetzung benthischer Mikroalgen und der Beweidung durch die Bodenfauna bestehen. Dabei gründen sich die Befunde

auf Freilanduntersuchungen zur Primärproduktion der Gemeinschaften und einzelner Komponenten mit Hilfe der Sauerstoffmeßmethode. Um die Rolle der Primärproduzenten im Nahrungsnetz, ihre Bedeutung für die Konsumenten und Rückwirkungen durch Beweidung zu erfassen, stand die Untersuchung über die Produktivität der Bodenfauna von H.ASMUS (1982) zur Verfügung.

Gebietsbeschreibung

Das Untersuchungsgebiet, der Königshafen, ist eine Bucht an der Nordostseite der Insel Sylt ($55^{\circ} 2,8''N$, $8^{\circ} 25,36' O$) im nordfriesischen Teil des Wattenmeeres der Nordsee. Im Königshafen sind auf engem Raum Lebensgemeinschaften des Wattes anzutreffen, die typisch sind für das gesamte Wattenmeer von der holländischen bis zur dänischen Küste.

Die erste Beschreibung des Königshafens und seiner Gemeinschaften wurde von WOHLBERG (1937) vorgenommen. Daher soll die Bezeichnung der Gemeinschaften hier an die WOHLBERGS anknüpfen.

Die Gesamtfläche des Königshafen beträgt $3,8 \text{ km}^2$. Die größte Flächenausdehnung im Königshafen hat ein Sandwatt, das von Arenicola marina dicht besiedelt wird ($121,61 \text{ ha} = 49,46 \%$ der Gesamtfläche). Diese Fläche wird im folgenden als "Arenicola-Watt" bezeichnet und entspricht dem Teil des Gebietes ohne Seegrasbewuchs, das WOHLBERG "Arenicola marina (alt) - Scoloplossiedlung" nannte. Das Gebiet mit Bewuchs von Zostera noltii (Hornem.) soll "Seegras-Watt" genannt werden. Es schließt sich mit einer kleineren Fläche ($20,02 \text{ ha} = 8,14 \%$ der Gesamtfläche) dem Arenicola-Watt in Richtung Hochwasserlinie an (Abb.1). An der Hochwasserlinie erstreckt sich rund um den Königshafen ein Sandwatt, das nach seiner tierischen Besiedlung als "Nereis-Corophium-Watt" bezeichnet wird ($21,8 \text{ ha} = 8,85 \%$ der Gesamtfläche). Weitere Gebiete sind Muddwatt, Mischwatt und Stromsände ($8,65 \%$; $5,47 \%$; $10,46 \%$ der Gesamtfläche). Entlang des Priels, der das Gebiet be- und entwässert erstrecken sich Muschelbänke von Mytilus edulis ($21,80 \text{ ha} =$

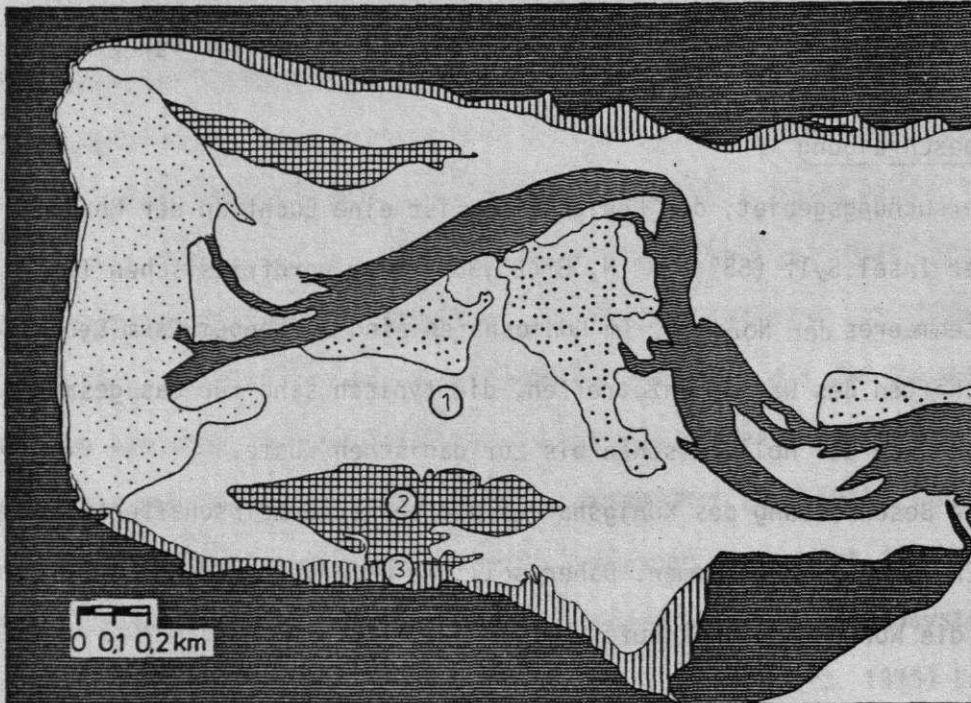
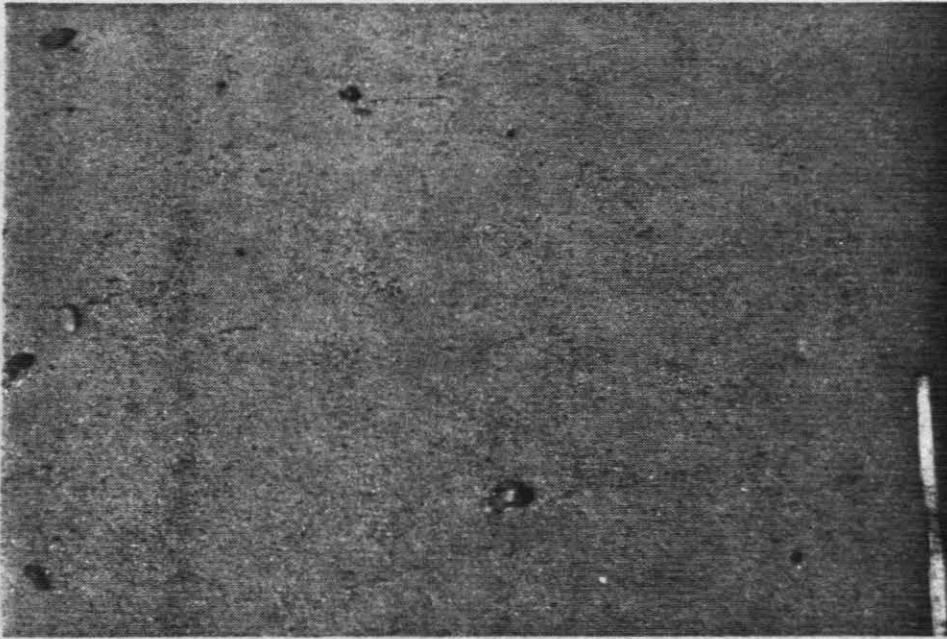


Abb. 1 a Der Königshafen von Sylt mit dem umgebenden Dünengebiet (dunkle Schraffur), dem Priel (wellenförmige Schraffur) und den Gemeinschaften: Arenicola-Watt (weiß, Versuchsfläche 1), Seegras-Watt (kariert, Versuchsfläche 2), Nereis-Corophium-Watt (senkrecht gestreift, Versuchsfläche 3), Mudd-Watt (fein punktiert) und Muschelbank (grob punktiert). Sedimentoberflächen der drei Lebensgemeinschaften, b. Nereis-Corophium-Watt in der Nähe der Hochwasserlinie, c. Seegras-Watt mit dichtem Bewuchs von Zostera noltii, d. Arenicola-Watt mit Kothaufen und Fraßtrichtern des Wattwurmes Arenicola marina.



b



c



d

8,86 % der Gesamtfläche).

Zur Untersuchung wurden Flächen auf den Watten gewählt, die den größten Teil des Königshafen einnehmen und starke Unterschiede in tierischer und pflanzlicher Besiedlung zeigen. Im Arenicola-Seegras- und Nereis-Corophium-Watt wurde je eine Versuchsfläche von 25 m² abgesteckt, auf der die Messungen zum Gemeinschaftsstoffwechsel durchgeführt wurden. Die Besiedlung der Wattfläche durch Makrofauna wurde von H.ASMUS (1982), die durch Mikrofauna von K.REISE (1981) dargestellt.

Der mittlere Tidenhub im Königshafen beträgt 1,70 m (Gezeitentafel des DHI). Die Wassertiefe ist auf der Versuchsfläche im Arenicola-Watt mit 90 cm im Jahresmittel von 1980 höher als im Seegras-Watt (50 cm) und Nereis-Corophium-Watt (20 cm). Die Charakteristika der Sedimente des Königshafen wurden von WOHLBERG (1937) und REISE (1976) dargestellt. Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Sedimente der drei untersuchten Gemeinschaften grobsandig sind (Medianwert um 300 µ). Die oberste, aerobe Schicht beträgt zwischen 1 und 3 cm. Sie ist abhängig von physikalischen, chemischen und biologischen Einflüssen.

MATERIAL UND METHODEN

1. Messung des Gemeinschaftsstoffwechsel

Auf jeder der drei Versuchsflächen wurde 1980 einmal im Monat der Gemeinschaftsstoffwechsel mit "bell jar"-Technik gemessen (ZEITZSCHEL & DAVIES, 1978). Die Messungen im Nereis-Corophium- und Seegras-Watt wurden überwiegend am gleichen Tag durchgeführt. Die Messungen im Arenicola-Watt folgten zwei Wochen später. Die Messungen erfolgten , wenn das Hochwasser gegen Mittag eintrat. Diese Meßzeit hatte sich in Vorversuchen, die 1979 durchgeführt wurden, als die beste Möglichkeit erwiesen, alle zu inkubierenden Proben am selben Tag zu nehmen, anschließend die Messungen durchzuführen,

nach Abschluß der in situ Einsätze die notwendigen Proben aus dem Sediment zu gewinnen und sämtliche empfindlichen Proben am gleichen Tag zu verarbeiten (z.B. O₂- Nährsalz- und Chlorophyll-Proben).

Es wurde je eine Hell- und Dunkelglocke zur Messung der Primärproduktion und Respiration der Gemeinschaft verwendet. Die Hellglocken bestanden aus Plexiglas, die Dunkelglocken wurden aus undurchsichtigem PVC hergestellt, daß an der Innenseite mit einer schwarzen Epoxidbeschichtung gegen eventuell austretende Substanzen isoliert wurde. Die Höhe der Glocken mußte dem Wasserstand angemessen sein, damit eine zur Erfassung von Konzentrationsunterschieden ausreichend lange Meßphasen möglich wurde (Tab. 1).

Tab. 1 Maße der Meßsysteme für die Bestimmung der O₂ - Verbrauchs im Freiland

	Länge (cm)	Breite (cm)	Höhe (cm)	Höhe über Fläche Sedimentob. (cm ²)	Volumen (cm ³)
<u>Arenicola-Watt</u>					
Hellglocke	-	ø 28,80	55,0	27,00	651,44 17588,80
Dunkelglocke	-	ø 29,80	55,0	26,70	697,46 18622,18
<u>Seegras-Watt</u>					
Hellglocke	24,40	24,40	40,0	11,90	595,36 7084,78
Dunkelglocke	24,80	23,70	40,0	11,80	587,76 6935,57
<u>Nereis-Corophium-Watt</u>					
Hellglocke	24,40	24,40	20,0	6,80	595,36 4048,45
Dunkelglocke	24,40	24,40	20,0	6,80	595,36 4048,45

Kurz bevor die Flut die Versuchsfläche erreichte, wurden die am unteren Rand scharfkantig geschliffenen Meßglocken ungefähr 30 cm tief ins Sediment gedrückt. Während das Wasser auflief wurden die Glocken durch einen Hahn in der Nähe des Bodens gefüllt. Diese Art des Füllens gewährleistete, daß das Sediment in den Glocken kaum aufgewirbelt wurde. Die obere Öffnung der Glocken war mit transparenter Plastikfolie abgeschlossen, um die Wellenbewegung und somit eine gewisse Turbulenz auf den Glockeninhalt zu übertragen. In den Hellglocken sorgte diese Plastikfolie dafür, daß die Lichtbedingungen im Innern denen im freien Wasser möglichst ähnlich waren (97 % Transparenz, 430-750 nm Wellenlänge Tageslicht, JANSSEN & WULFF, 1977). Außerdem konnten Luftblasen, die beim Füllen entstehen können, gut erkannt und durch eine kleine, abschließbare Öffnung am oberen Rand entfernt werden. Die Dunkelglocken wurden zusätzlich mit schwarzer Folie abgedeckt.

In den Glocken war ein verschließbarer Schlauch fest eingebaut, aus dem nach Ansaugen die Probenflaschen in einem Einmer gefüllt wurden. Während der Oberflutungsphase, die im Arenicola-Watt 6 Std., im Seegrass-Watt 5 Std. und im Nereis-Corophium-Watt 2 Std. dauerte, wurden einmal pro Stunde Sauerstoffproben für die Bestimmung nach Winkler entnommen (Foto der in situ Meßglocken siehe Abb. 2). Gleichzeitig wurden Sauerstoffproben aus dem freien Wasser entnommen und die Wassertemperatur gemessen. Zu Beginn und Ende der Messung wurden aus den Glocken und dem freien Wasser Proben zur Bestimmung der gelösten, anorganischen Nährsalze genommen. Während der Messungen zum Gemeinschaftsstoffwechsel wurde die Primärproduktion von Phytoplankton und Mikrophytobenthos in separaten Meßkammern auf der Versuchsfläche gemessen, um die Anteile dieser Gruppen an dem gesamten O₂-Stoffwechsel zu ermitteln. Die Respiration und Sekundärproduktion der Makrofauna wurde gleichzeitig von H.ASMUS (1982) ermittelt.

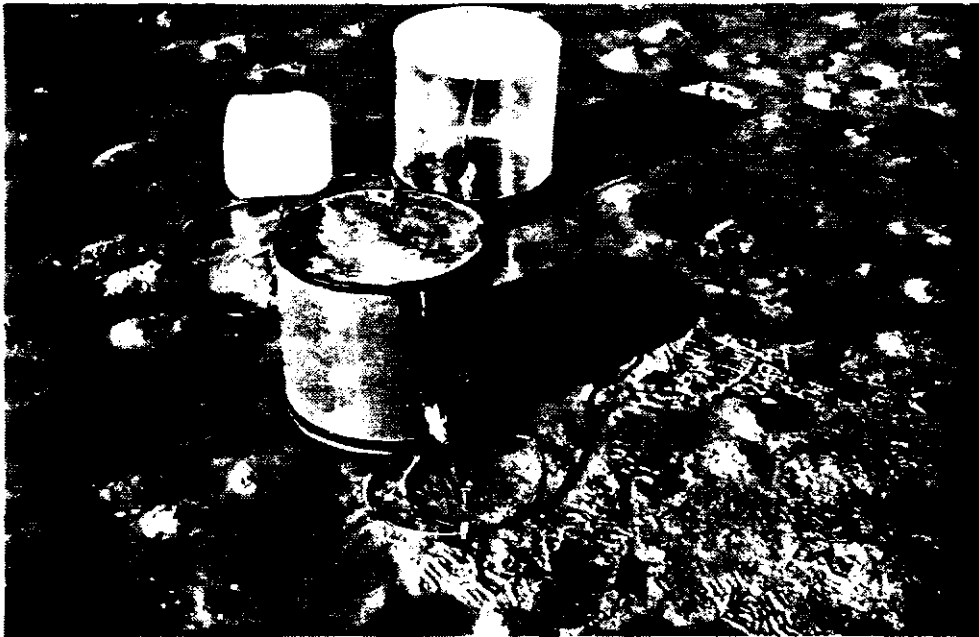


Abb. 2 Hell- und Dunkelglocken 30 cm tief ins Sediment gedrückt, kurz bevor das auflaufende Wasser das Arenicola-Watt erreicht. Die Hähne zum Füllen der Glocke sind geöffnet. Die Glocken sind am oberen Rand mit einer Plastikfolie versehen, eine verschließbare Öffnung darin dient zum Entfernen von Luftblasen. Die Dunkelglocke wird nach dem Füllen zusätzlich mit schwarzer Folie abgedunkelt. Ein verschließbarer Schlauch dient zur Probenahme, eine Boje markiert den Standort bei Flut.

2. Messung der Primärproduktion des Phytoplankton und Mikrophytobenthos

Während sich die Glocken bei auflaufendem Wasser füllten, wurden Planktonproben genommen, durch ein 300 μ Sieb zur Entfernung von Zooplankton gegeben und in zwei Hell- und einer Dunkelflasche (je 300 ml) mit der Sauerstoffmeßmethode in situ inkubiert.

Am Morgen des Tages der Messung des Gemeinschaftsstoffwechsel wurden in den drei Versuchsflächen Sedimentproben genommen, um die Primärproduktion des Mikrophytobenthos alle zwei Wochen zu messen. Die Sedimentschicht, in die Licht in hohem Maße eindringt und in der die Photosynthese hauptsächlich stattfindet, ist 3 mm tief (FENCHEL & STRAARUP, 1971). Diese Angabe wurde in Vorversuchen für die drei Gebiete im Königshafen bestätigt. Mit einer Probentiefe von 3 mm während des Tages auf trockengefallener Wattfläche werden auch Diatomeen erfaßt, die tägliche Wanderungen in Abhängigkeit von Licht- und Gezeitenrhythmus durchführen. Am Tage, bei Ebbe befinden sich diese Diatomeen in direkter Oberflächennähe und sie wandern bei Flut maximal 2,5 mm in die Tiefe (PALMER, 1976).

In jede Meßkammer wurden mehrere Sedimentproben von der Versuchsfläche durch ein 500 μ Sieb gegeben, zur Entfernung der Makrofauna. Die Anzahl der Stechrohrproben (9-16) wurde so gewählt, daß auf dem Boden der Meßkammern wieder eine 3 mm dicke Sedimentschicht entstand. Je Versuchsfläche wurden zwei Hell- und eine Dunkelkammer (16,62 bis 28,26 cm², 100 bis 300 ml Volumen) mit filtriertem, äquilibriertem Seewasser gefüllt und mit der Sauerstoffmeßmethode in situ während der Flut inkubiert. Zur Bestimmung der Endkonzentration an Sauerstoff wurden Unterproben aus den Kammern genommen und nach Winkler titriert.

Der Wert der Respiration in den Dunkelkammern gibt die Summe der Mikrobenthos-Atmung an (Mikroflora, Mikro- und Meiofauna, bakterielle Respiration,

chemische Oxidation). Nach Abschluß der Produktionsmessung wurde das Sediment getrocknet, um sein Volumen zu bestimmen (KÜSTER und LESER,1967), daß vom Kammervolumen subtrahiert wurde, um die Änderung des Sauerstoffgehaltes berechnen zu können.

3. Bestimmung der Primärproduktion von *Zostera noltii*

Aus den Werten der Sauerstoffproduktion in den Hellglocken im Seegras-Watt kann durch Abzug der Primärproduktion von Phytoplankton und Mikrophytobenthos die O_2 -Produktion des Seegrases isoliert werden. Die Respiration des Zwergseegrases wird in entsprechender Weise aus den Raten in den Dunkelglocken durch Abzug der Atmung in Wasser und Sediment einschließlich der Fauna berechnet.

4. Bestimmung der Biomasse und Zellzahl der Primärproduzenten

4.1 Phytoplankton und Mikrophytobenthos

Der Chlorophyllgehalt des Phytoplanktons wurde alle zwei Wochen im auflaufenden und ablaufenden Wasser nach der UNESCO-Methode (1966) bestimmt. Mit Lugolscher Lösung fixierte Planktonproben wurden dunkel und kühl aufbewahrt, bis sie nach Abschluß der Meßphase Ende 1980 ausgezählt wurden. Die Zählungen erfolgten mit einem Invertoskop mit festem Zählstreifen (ZEISS). Die Faktoren zur Umrechnung der Zellzahl auf Zellen $\cdot l^{-1}$ lagen zwischen 20 und 1754 (bis 400 fache Vergrößerung).

Zur Bestimmung der Struktur des Mikrophytobenthos wurden aus den Meßglocken nach Abschluß der Messungen des Gemeinschaftsstoffwechsels je 4 Stechrohrproben ($0,64 \text{ cm}^2 \times 3 \text{ mm}$) entnommen. Drei dieser Proben wurden in einer Mischung aus Salpeter- und Schwefelsäure (Verhältnis 2:1) zur Reinigung der Diatomeenschalen gekocht und 7 bis 10 mal mit Aqua dest. gespült. Quantitative Unterproben wurden zu Schalenpräparaten verarbeitet (Einbettungsmittel : Hyrax). Die vierte Probe wurde mit Formol fixiert, um auch die Formen zu erfassen, die durch die Säurebe-

behandlung zerstört wurden (z.B. Blaualgen, schwach verkieselte Diatomeen wie z.B. Cylindrotheca gracilis). Außerdem diente diese Probe dazu, nach Ausschüttelein epipsammische und epipelische Diatomeen zu unterscheiden (RAO & LEVIN, 1976; AMSPOKER, 1977). Alle Proben wurden im Mikroskop mit festem Zählstreifen ausgezählt. Die Faktoren für die Umrechnung der Zellzahl auf Zellen .cm^{-2} lagen zwischen 77 und 2647 (bis 400fache Vergrößerung). Die Artbestimmung wurde meist bei höherer Vergrößerung (1000fach) durchgeführt. Die Bestimmung vieler Diatomeen wurde durch den Einsatz eines Rasterelektronenmikroskops (Typ: Leitz AMR 1200 B) erleichtert. Qualitative Diatomeenproben wurden mit Gold bedampft. Die Bestimmung der Diatomeen wurde hauptsächlich mit Hilfe folgender Literatur vorgenommen: HUSTEDT, 1927-30, 1931-66; CLEVE-EULER, 1951-5 ; VAN DER WERFF & HULS, 1976; HENDEY, 1964. Daneben mußten einige Einzelveröffentlichungen herangezogen werden. Die Biomasse des Phytoplanktons und des Mikrophytobenthos in Kohlenstoffeinheiten wurde nach EDLER (1979) aus dem Plasmavolumen der Zellen berechnet (Faktoren vgl. Anhang).

4.2 Seegras und Epiphyten

Nach Beendigung der Messungen des Gemeinschaftsstoffwechsel wurden die Seegrasblätter aus den Glocken an der Sedimentoberfläche abgeschnitten und anschließend ihr Naß- und Trockengewicht bestimmt (100° C, 2-3 Tage Trocknung). Frische Seegrasblätter wurden auf andere Epiphyten als Diatomeen im Mikroskop untersucht. Zur Auszählung der epiphytischen Diatomeen wurden abgewogene Mengen Seegrasblätter in gleicher Weise wie die Sedimentproben in Säure gekocht. Quantitative Unterproben wurden in Hyrax eingebettet und ausgezählt. Die Zellzahl und Biomasse der epiphytischen Diatomeen wurde über das Gewicht der verarbeiteten Seegrasblätter auf die mittlere Seegrasbiomasse .m^{-2} umgerechnet. .

5. Schätzung der Primärproduktion der epiphytischen Diatomeen

Auf der Basis der ermittelten Biomasse der epiphytischen Diatomeen wurde ihre Primärproduktion geschätzt, indem angenommen wird, daß sie bei gleicher Biomasse die gleiche Produktion zeigen wie benthische Diatomeen an dem selben Meßtag auf der Sedimentoberfläche des Seegrass-Wattes. Diatomeen auf den Seegrassblättern könnten dem Licht etwas stärker ausgesetzt sein als Diatomeen des Sedimentes. Viele benthische Diatomeen zeigen aber schon bei relativ geringen Lichtintensitäten Lichtsättigung und Lichthemmung ist bei diesen Diatomeen selten (TAYLOR,1964). Es wird angenommen, daß die Produktionsrate sessiler Diatomeen auf Seegrassblättern und darunter liegendem Sediment so ähnlich ist, daß eine Schätzung des prozentualen Anteils der epiphytischen Diatomeen an der Gemeinschafts-Primärproduktion möglich wird.

6. Messung der Nährsalzkonzentration

Die Konzentration der gelösten, anorganischen Nährsalze (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- , $\text{Si}(\text{OH})_4$, PO_4^{3-}) wurde nach GRASSHOFF (1976) bestimmt. NH_4^+ - und PO_4^{3-} - Proben blieben unfiltriert, NO_3^- - NO_2^- -und $\text{Si}(\text{OH})_4$ -Proben wurden wegen Trübung filtriert (Blauband). Als Photometer stand ein Gerät von Perkin-Elmer zur Verfügung (double-beam, grating spectrophotometer, model 124, 190-800 nm). Da dies Photometer nicht die für die Phosphatbestimmung notwendige Wellenlänge von 880 nm erreichte, werden die gemessenen Phosphatwerte nur als Richtwerte der tatsächlichen Konzentration betrachtet. Jahresgang und Nährsalz-Fluß des gelösten, anorganischen Phosphates werden daher nicht aufgestellt. Da das Photometer an einzelnen Meßtagen (25.6., 10.7., 4.9.1980), ausfiel, mußten die Proben tiefgefroren werden und später analysiert werden.

Nach GRASSHOFF (1976) beträgt die Genauigkeit der Nährsalzbestimmung für NH_4^+ : $\pm 5,5$ %, für NO_3^- : ± 3 %, für $\text{Si}(\text{OH})_4$: $\pm 2,5$ % bis 4 % bei geringen $\text{Si}(\text{OH})_4$ - Konzentrationen und NO_2^- : $\pm 0,02 \mu\text{mol-l}^{-1}$. Die

Änderungen der Nährsalzkonzentrationen während der Messungen des Gemeinschaftsstoffwechsels, auf denen die Berechnung des Nährsalzflusses beruht, betragen überwiegend mehr als 20 % Änderung.

7. Salzgehalt und meteorologische Daten

Der Salzgehalt wurde mit einem Salinometer gemessen (Autolab, Australien, Genauigkeit 0,01 ‰ S). Das photosynthetisch verwertbare Licht (400 bis 700 nm Wellenlänge) wurde an den Meßtagen mit einem Quantometer in Luft gemessen (LI 185, Lambda). Die Messung erfolgte in Mikroeinstein pro m² und sec. Angaben über Niederschlagsmenge, Sonnenscheindauer, Windstärke- und richtung wurden von der meteorologischen Station in List/Sylt zur Verfügung gestellt, die 2,5 km Luftlinie vom Untersuchungsgebiet entfernt ist.

8. Auswertung und statistische Tests

Die Sauerstoffzunahme- und-abnahme in den Meßglocken wurde nach der Formel berechnet :

$$\Delta S = \frac{M_1 - M_2}{t_1 - t_2} \times V_G \times F$$

Dabei sind ΔS : Veränderung des Sauerstoffgehaltes; M_1, M_2 : Gehalt an Sauerstoff zur Zeit : t_1, t_2 (in std); V_G : Wasservolumen der Meßglocke und F : Umrechnungsfaktor für die Glockenfläche auf m² .

Die Sauerstoffproduktion wurde in Kohlenstoffeinheiten durch den Faktor 0,46 (= 1,43x0,32) (SCHIEMANN,1974; HARGRAVE, 1973) umgerechnet. Der Faktor 0,32 dient zur Umrechnung von mg O₂ in mg C auf der Basis eines Photosynthesequotienten (PQ) von 1,2 und einem Respirationsquotienten (RQ) von 0,85. (PQ: Verhältnis von produziertem O₂ zu aufgenommenem CO₂, RQ: Verhältnis von +CO₂ zu -O₂, PARSONS et al,1977).

Die Änderung der Nährsalzkonzentration wurde ähnlich wie die der O₂-Rate nach einer Formel von HARGRAVE & CONOLLY (1978) berechnet:

$$\Delta N = \frac{V(C_0 - C_t)}{A} \times \frac{10^4}{T}$$

Dabei sind ΔN : Nährsalz- Fluß ; V : Volumen; C_0, C_t : Konzentration; T : Meßzeit; A : eingeschlossene Sedimentoberfläche.

Die Artenzusammensetzung der planktischen und benthischen Diatomeen wurde durch den Diversitätsindex , den Dominanzindex und den "evenness-index" (Index für Gleichmäßigkeit) charakterisiert. Die Diversität wird unter Verwendung des Shannon Weaver Index (1963) berechnet.

$$H = -\sum \frac{n_i}{N} \ln \left(\frac{n_i}{N} \right) \quad \text{oder} \quad H = -\sum P_i \ln P_i$$

Dabei ist n_i der Bedeutungswert für jede Art, N die Gesamtheit an Bedeutungswerten und $\frac{n_i}{N} = P_i$ ist die wahrscheinliche Bedeutung jeder Art. Der Grad, in dem einzelne Arten die Zusammensetzung der Population bestimmen, kann durch den Index für Dominanz (c) ausgedrückt werden (SIMPSON, 1949).

$$c = \sum (n_i / N)^2$$

Der Index der Evenness (e) (PIELOU, 1966) zeigt, wie gleichmäßig die Arten auf die Zellzahl (zB.) verteilt sind. Daher verhält er sich entgegengesetzt zum Dominanz Index.

$$e = \frac{H}{\ln S}$$

H ist der oben angegebene Shannon Weaver Index und S die Anzahl der Arten. Diese drei Indices sind sowohl auf der Basis der Zellzahl als auch ihrer Biomasse berechnet, da für die produktionsbiologische Untersuchung neben der Zellzahl die Biomasse der Primärproduzenten von besonderem Interesse ist. Zur Untersuchung, ob die drei Stationen von verschiedenen Artengruppen besiedelt waren, wurde der Sørensen Index (1948) berechnet:

$S = \frac{2C}{A+B}$; A ist die Anzahl in Probe A, B die in Probe B, und C ist die Anzahl Arten die beiden Proben gemeinsam ist.

Statistische Tests wurden nach SACHS (1969) durchgeführt. Zur Prüfung der Unterschiede der Nährsalz-Raten in Hell- und Dunkelglocken wurden der Rangvorzeichentest von WILCOXON (in SACHS, 1969) genutzt. Für die Abhängigkeit des Nährsalz-Flusses und der Primärproduktion von verschiedenen Parametern wurden die lineare, exponentielle und logarithmische Regressionsanalyse durchgeführt. Die Primärproduktion der Gemeinschaft wurde mit linearer und multipler Regression auf ihre Beziehung zu Temperatur und Licht geprüft.

ERGEBNISSE

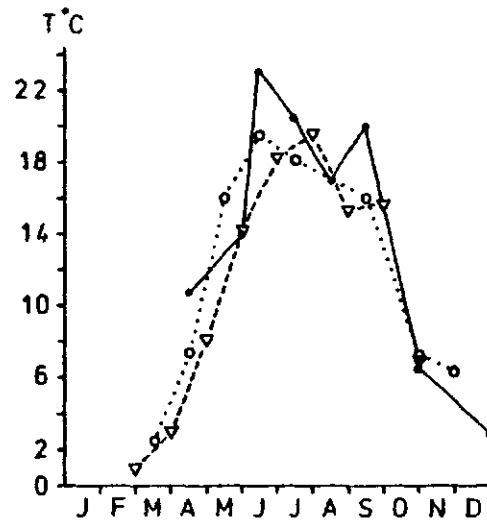
1. Physikalische Umweltparameter

1.1. Temperatur des Wassers

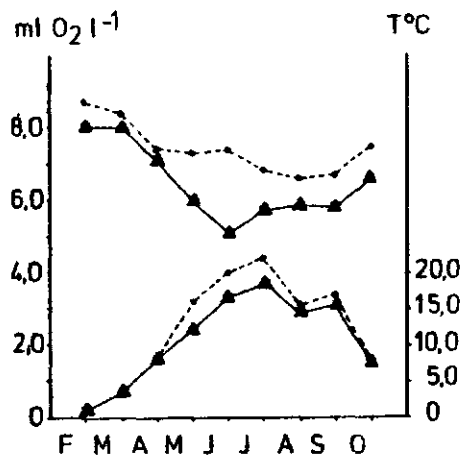
Die Mittelwerte der Wassertemperatur während der Messungen des Gemeinschaftsstoffwechsels liegen zwischen 1 und 23 ° C (Abb.3). Die höchsten Wassertemperaturen werden im Arenicola-Watt Ende Juli und im Seegras- und Nereis-Corophium-Watt schon Mitte Juni erreicht. Die Maxima von Arenicola- und Seegras-Watt sind ungefähr gleich (um 19,5 °C), im Nereis-Corophium-Watt werden höhere Temperaturen gemessen (23° C). Die Werte sind im Seegras-Watt in der ersten Jahreshälfte deutlich höher als im Arenicola-Watt.

1.2 Sauerstoffgehalt

Der Sauerstoffgehalt des Wassers wird durch die abiotischen Faktoren Temperatur, Salzgehalt, Wasserturbulenz, chemische Oxidation und die biotischen Faktoren Sauerstoffproduktion und -respiration bestimmt. Im Untersuchungsgebiet beeinflusst von den abiotischen Faktoren die Temperatur die Löslichkeit von Sauerstoff am stärksten. Im folgenden sollen Temperatur und Sauerstoffgehalt im auf- und ablaufenden Wasser



a



b

Abb. 3 a Mittelwerte der Wassertemperatur während der Messungen des Gemeinschaftsstoffwechsels im Arenicola-Watt (v--), Seegras-Watt (o....) und Nereis-Corophium-Watt (•—).
b Sauerstoffgehalt (obere Bildhälfte) und Temperatur (untere Bildhälfte) im auf das Arenicola-Watt auflaufende Wasser (▲—) und im ablaufenden Wasser (•...).

einander im Jahresgang gegenübergestellt werden (Abb.3). Bei ablaufender Tide fließt das Wasser aus dem Seegras- und Nereis-Corophium-Watt über das Arenicola-Watt zurück. Daher spiegeln die Sauerstoffgehalte im Arenicola-Watt bei ablaufender Tide die Summe aller Sauerstoff erzeugenden und verbrauchenden Vorgänge der gesamten oberen Wattfläche wieder.

Eine Erwärmung des Wassers ist von Mai bis September deutlich. Das die Wattfläche bedeckende Wasser verläßt das Arenicola-Watt stets angereichert mit Sauerstoff. Das Wasser ist übersättigt mit Sauerstoff. Die Übersättigung nimmt von Beginn bis zum Ende der Flut zu. Wäre die Temperatur während der Flut der wichtigste Faktor, der den Sauerstoffgehalt beeinflusst, müßte sich der Sauerstoffgehalt verringern. Dies ist jedoch nicht festgestellt worden. Vielmehr beeinflusst die Produktion der Pflanzen die Sauerstoffbilanz des Wattes in positiver Richtung.

1.3 Licht und mittlere Sonnenscheindauer

Das Sonnenlicht von 400-700 nm Wellenlänge, das von Pflanzen zur Photosynthese verwertet werden kann, zeigt trotz starker Schwankungen einen ausgeprägten Jahresgang (Abb. 4). Das Maximum der Lichtintensität während der Produktionsmessungen, die im Abstand von zwei Wochen durchgeführt werden, wird schon Mitte Juni erreicht. Die Angaben zur mittleren Sonnenscheindauer pro Tag werden für je einen halben Monat gemittelt (Abb. 4). Das Jahr 1980 beginnt mit einem an Sonnentagen reichen Januar und einem wechselhaften, aber an Sonnenscheindauer nicht armem Frühjahr. Das Maximum wird schon in der ersten Mai-Hälfte erreicht. Im Sommer ist die Zeit mit Sonnenschein pro Tag sehr viel kürzer und nimmt zum Herbst weiter stark ab.

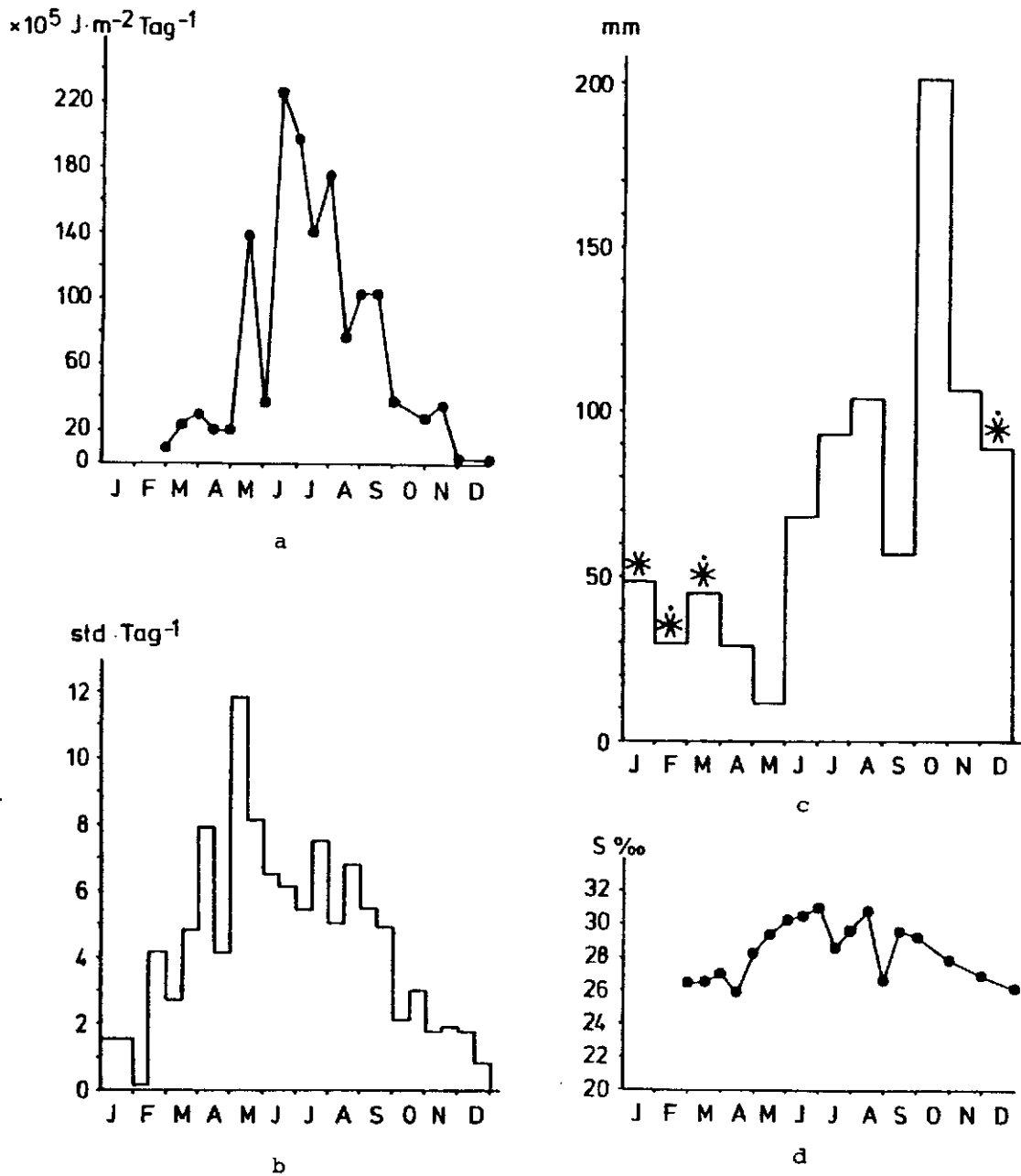


Abb. 4 a. Lichtintensität (400-700 nm Wellenlänge) in Luft gemessen an den Tagen der Messungen des Gemeinschaftsstoffwechsels, b. Mittelwerte der Sonnenscheindauer pro Tag für je 1/2 Monat gemittelt, c. Summe der Niederschläge pro Monat mit Angaben über Schnee (*) und Schnee/Regen (*), d. Salzgehalt im auflaufenden Wasser

1.4 Niederschläge

Niederschläge wirken sich vor allem im oberen Gezeitenbereich auf die Salinität des interstitiellen Wassers aus. Außerdem können hohe Niederschläge in dem Nereis-Corophium-Watt den Austritt von Grundwasser verursachen und so Einfluß auf chemische Vorgänge im Sediment nehmen. Die monatliche Summe der Niederschläge (Abb.4) wird nach Angaben der Wetterstation List berechnet. Von Januar bis März fallen Schnee und Schneeregen. Der Mai ist der Monat mit den geringsten Niederschlägen. In den Sommermonaten Juni bis August regnet es stärker als im Frühling. Die größten Niederschläge sind im Oktober zu verzeichnen. Geringer Schneefall beginnt im Dezember. Im Vergleich mit den langjährigen Mittelwerten (1881 bis 1930) (Klimakunde des Deutschen Reiches, zitiert in KOEHN, 1963) sind die Temperaturen im Winter 1979/80 etwas niedriger, während der Sommer 1980 dem Durchschnitt entspricht.

1.5. Windstärke

Da für die Mikrophyten im Pelagial und Benthos starke Turbulenzen und Strömungen von großer Bedeutung sind, werden in Tab.2 die Windstärken aufgeführt, die im Tagesmittel über 5 Bft liegen. Im Königshafen sind die Wasserstände bei Sturm aus westlicher Richtung durch Windstau erhöht, während sie bei starkem Wind aus östlicher Richtung erniedrigt sind gegenüber dem mittleren Hochwasser.

Windstärke : Tagesdurchschnitt über 5 Bft

ne										6		
e	6	6										
se		6										
s												
sw								7 6	6666	667	6666 7 66	
w							6		6		6	
nw			8		6		7777	6	8			
n												
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D

Mitte April herrscht starker NW-Wind. Die Zeit von Anfang Mai bis Ende August ist windstill, aber schon Ende August treten recht heftige Stürme auf. Der Herbst zeigt anhaltende, starke, südwestliche Winde und damit verbundene erhöhte Wasserstände. Da die Messungen des Gemeinschaftsstoffwechsels nur bis einschließlich 5 Bft problemlos durchgeführt werden können, müssen im Herbst die windärmeren Tage zu Freilandeingriffen genutzt werden.

1.6. Salzgehalt

Der Salzgehalt im Untersuchungsgebiet liegt im Frühling, Herbst und Winter zwischen ungefähr 26 und 28 ‰, im Sommer ist er höher und kann 31 ‰ erreichen (Abb.4). Das Untersuchungsgebiet gehört zum polyhalinen Bereich. Flüsse münden nicht in der Nähe des Königshafen, so daß die Niederschlagsmenge und die Höhe der Verdunstung den Salzgehalt stark beeinflussen.

Im Arenicola- und Seegrass-Watt zeigt der Salzgehalt während der in situ-Messungen nur geringfügige Änderungen. Im Nereis-Corophium-Watt kann dagegen der Salzgehalt durch aus angrenzenden Sanddünen ausströmendes Süßwasser deutlich erniedrigt werden. Stichproben ergeben am Ende des niederschlagsreichen Monats Oktober eine Verringerung des Salzgehaltes von auflaufendem zu ablaufendem Wasser um 2,63 ‰ .

1.7. Oberflutungsphasen der untersuchten Gemeinschaften

Die Zeit der Oberflutung pro Lichtphase wurde für jeden Tag berechnet und über einen Monat gemittelt. Grundlagen für diese Berechnung sind die während der in situ-Messungen beobachteten Oberflutungsphasen pro Flut (Arenicola-Watt : 6 std, Seegrass-Watt : 5 std, Nereis-Corophium-Watt : 2 std), Sonnenauf- und-untergangszeiten und Hoch- und Niedrigwasserzeiten (Gezeitentafel des DHI).

Es zeigt sich, daß im Arenicola- und Seegrass-Watt die Zeit der Ober-

flutung pro Lichtphase im Monatsmittel zum Sommer deutlich zunimmt. Im Nereis-Corophium-Watt sind die absoluten Unterschiede geringer (Abb.5).

2. Nährsalze

Von den zahlreichen chemischen Umweltparametern in einem Ökosystem sind wegen der Bedeutung für die pflanzliche Produktion in dieser Untersuchung die Gehalte an gelösten anorganischen Nährsalzen (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- , $\text{Si}(\text{OH})_4$, PO_4^{3-}) angegeben und ihre saisonalen und Kurzzeitfluktuationen während einer Flut dargestellt.

Die Jahressgänge der Nährsalze zeigen, in welchem Maß sie im Wasserkörper verfügbar sind, unabhängig von ihrem Ursprung. Nährsalze werden im Meer entweder aus Mineralien gelöst (z.B. Silikat) oder werden im Pelagial und Benthos aus organischen Substanzen regeneriert. Diese Regenerierung umfaßt tierische und pflanzliche Exkretion und Exudation, nach dem Tod der Organismen beginnende Lösungsvorgänge, bakterielle und chemische Umwandlungen. In der euphotischen Zone des Meeres werden Nährsalze von Pflanzen und Bakterien aufgenommen. Die aus diesen Prozessen resultierenden Konzentrationen werden im auflaufenden Wasser auf der Wattfläche gemessen. Während der Flut tritt zusätzlich eine Wechselwirkung zwischen Wassersäule und eulitoralem Sediment ein. Die Summe von Aufnahme- und Abgabe-Vorgängen in Wasser und Sediment, die sich dem Wasser auf der Wattfläche mitteilt, kann in den Meßglocken gleichzeitig mit der O_2 -Rate gemessen werden. Diese Messungen zeigen, welcher Nährsalz-Fluß auf der Wattfläche herrscht.

2.1. Ammonium

2.1.1. Jahresgang

Der Jahresgang im Ammoniumgehalt des auflaufenden Wasser ist durch

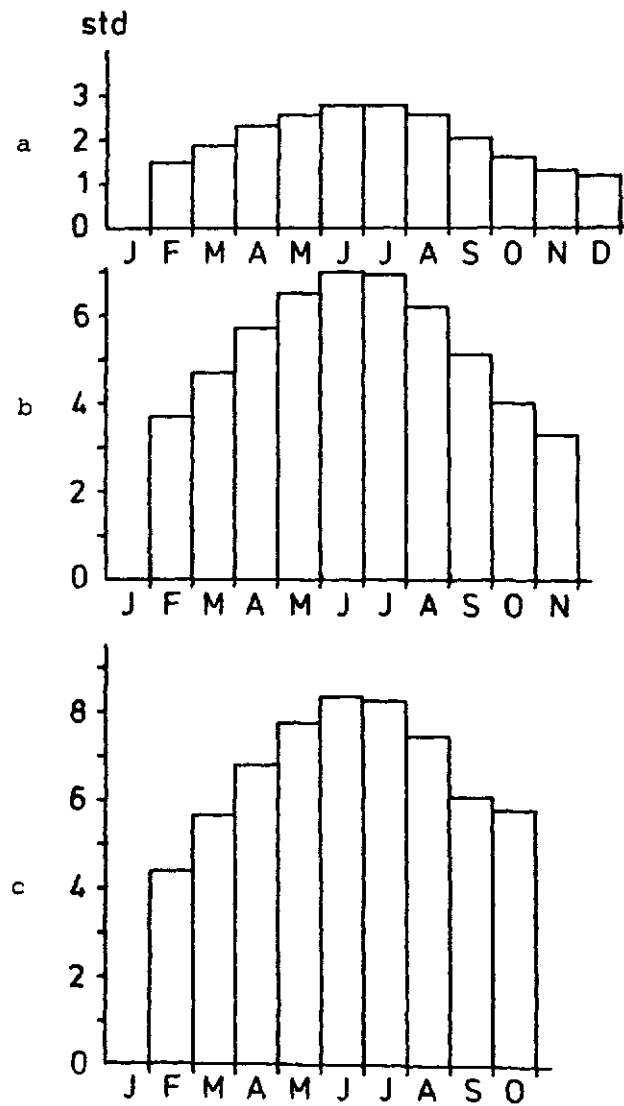


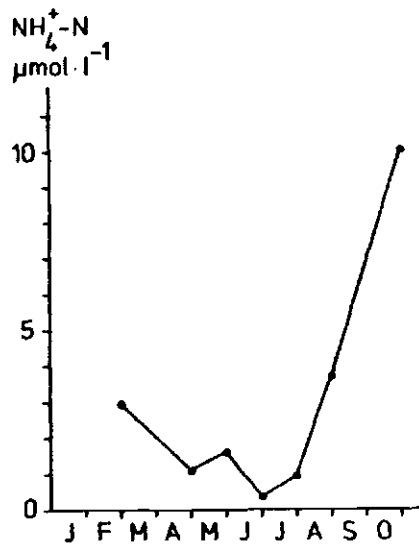
Abb. 5 Monatliche Mittelwerte der Dauer der Überflutung pro Lichtphase pro Tag in den drei Untersuchungsgebieten, a. Nereis-Corophium-Watt, b. Seegras-Watt, c. Arenicola-Watt.

ein Sommerminimum und einen starken Anstieg zum Herbst und Winter im Arenicola-Watt gekennzeichnet (Abb. 6). Im Seegras-Watt nimmt die Ammoniumkonzentration von März bis Mai zunächst ab, um dann jedoch im scharfen Gegensatz zu den Verhältnissen im Arenicola-Watt zum Sommer hin stark zuzunehmen ($10,2 \mu\text{mol NH}_4^+ - \text{N} \cdot \text{l}^{-1}$, im August) (Abb.6). Nach GRABHOFF (1976) beträgt die maximale Ammoniumkonzentration in sauerstoffgesättigtem, unverschmutzten Seewasser $5 \mu\text{mol NH}_4^+ - \text{N} \cdot \text{l}^{-1}$. Im September geht die Konzentration auf Null zurück, steigt dann aber wieder an. Dieser Trend wiederholt sich im Nereis-Corophium-Watt (Abb.6).

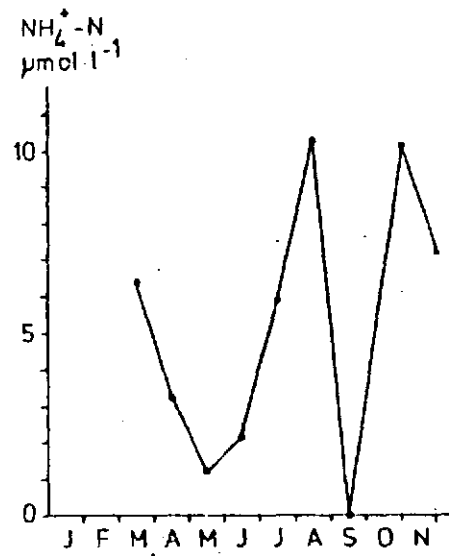
Das Arenicola-Watt wird mit Wasser aus dem offenen Wattenmeer direkt durch den Priel überflutet. Seegras- und Nereis-Corophium-Watt werden erst überflutet, nachdem das Wasser von dem Priel aus über das etwas tiefer gelegene Mudd-Watt geflossen ist. In diesem Mudd-Watt endet die Ausleitung der ungeklärten Abwässer einer im Sommer stark besuchten Jugendherberge am Königshafen. Das auflaufende Wasser fließt also über ein durch Abwässer belastetes Mudd-Watt, bevor es zusammen mit Wasser, das über das Sandwatt strömt und im Sommer arm an Ammonium ist, das Seegras- und Nereis-Corophium-Watt erreicht. Daher ist anzunehmen, daß die hohen Ammonium-Werte im Sommer in diesen beiden Gebieten aus dem Mudd-Watt eingetragen werden.

2.1.2. Ammonium-Fluß

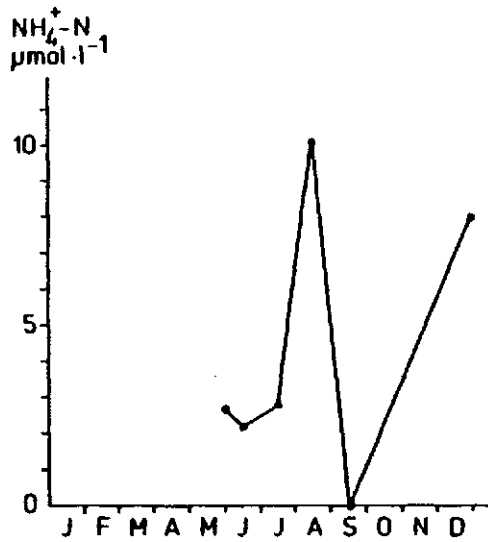
Im Arenicola-Watt wird Ammonium von April bis Juli und in der Oktober-Messung freigesetzt. Die höchste Rate beträgt $+371 \mu\text{mol NH}_4^+ - \text{N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$. Eine Verminderung der Ammoniumkonzentration ist im Februar, Juni, August und besonders stark im September vorhanden ($-290 \mu\text{mol NH}_4^+ - \text{N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$) (Abb.7). Die NH_4^+ -Raten in den Helliglocken sind verschieden von denen der Dunkelglocken. Neben alternierenden



a



b



c

Abb. 6 Jahresgang der Ammoniumkonzentration im freien, auflaufenden Wasser, a. Arenicola-Watt, b. Seegras-Watt, c. Nereis-Corophium-Watt.

Werten zeigen Mai-Juli- und Oktoberraten in den Dunkelglocken höhere NH_4^+ -Freisetzung als in den Helliglocken.

Im Seegras-Watt wird nur selten und wenig Ammonium freigesetzt (April, September, November)(Abb.7). Die NH_4^+ -Aufnahmeprozesse überwiegen sehr stark gegenüber dem Arenicola-Watt. Von Juni bis August nehmen die NH_4^+ -Zehrungsprozesse zu (Maximum $-325 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{-N .m}^{-2}.\text{std}^{-1}$). Im März und Mai liegen die Änderungen des Ammoniumgehaltes in den Meßglocken unter der Fehlergrenze.

Im Seegras-Watt ist die Verringerung des Ammoniumgehaltes in den Helliglocken etwas größer als in den Dunkelglocken.

Im Nereis-Corophium-Watt wird die größte Zunahme der Ammoniumkonzentration im Mai bestimmt ($+55 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{-N .m}^{-2}.\text{std}^{-1}$). Im Juli, September und Dezember ist die Abgabe von Ammonium nur sehr gering (Abb.7). Dagegen wird im Juni und August die Ammoniumkonzentration während der Flut deutlich verringert (Maximum- $159 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{-N .m}^{-2}.\text{std}^{-1}$, im August). Auch im Nereis-Corophium-Watt ist im Mai die Abgabe von Ammonium in der Dunkelglocke größer als in der Helliglocke und umgekehrt die Zehrung in den Helliglocken größer als in den Dunkelglocken (Juni, August, Dezember).

Unterschiede zwischen Raten in Hell- und Dunkelglocken

Um zu prüfen, ob die Differenzen zwischen den Raten in Hell- und Dunkelglocken den gleichen Trend zeigen, wird für die Werte der drei Stationen gemeinsam der Rangvorzeichentest von WILCOXON (in SACHS, 1969) durchgeführt. Der Test ergibt, daß die Hell- und Dunkelglockenwerte verschiedenen Grundgesamtheiten entstammen. Dieser Unterschied ist auf dem 5 %-Niveau vorhanden. Wenn Ammonium aufgenommen wird, ist dieser Vorgang in den Helliglocken stärker als in den Dunkelglocken. Wenn Ammonium

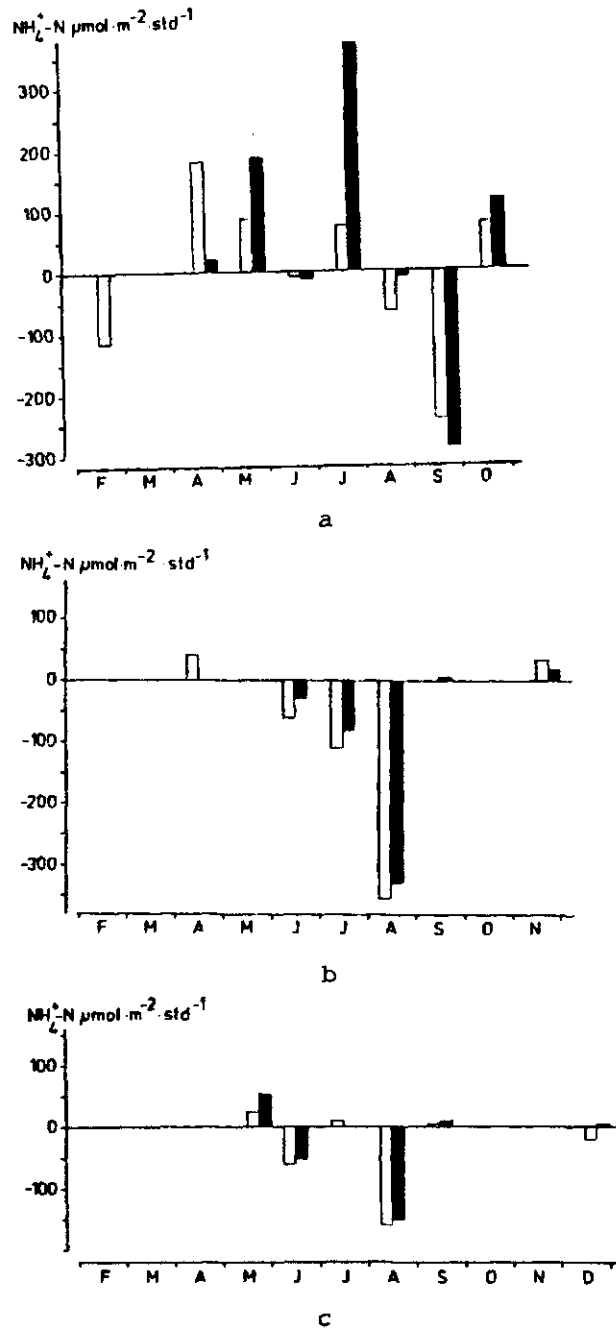


Abb. 7 Ammonium-Fluß der Wattgemeinschaften in Bodennähe, gemessen in Hellglocken (weiße Säulen) und Dunkelglocken (schwarze Säulen). Positive Werte bedeuten NH_4^+ - Freisetzung, negative Werte NH_4^+ - Zehrung, a. Arenicola-Watt, b. Seegras-Watt, c. Nereis-Corophium-Watt.

freigesetzt wird, ist dies in den Helliglocken weniger ausgeprägt als in den Dunkelglocken. Daraus ist zu schließen, daß die Pflanzen des Untersuchungsgebietes Ammonium im Hellen stärker aufnehmen als im Dunkeln.

Faktoren, die den Ammonium-Fluß bestimmen

Der Ammonium-Fluß in einem System wird durch folgende Prozesse bestimmt: tierische Exkretion, pflanzliche Aufnahme, bakterielle Prozesse: Ammonifikation, Nitratammonifikation, Nitrifikation (nach RHEINHEIMER, 1975). Einige dieser Vorgänge können gleichzeitig wirksam sein, so daß die gemessene Änderung der Ammonium-Konzentration die Resultierende aus Aufnahme- und Abgabeprozessen ist. Können in unserem Untersuchungsgebiet einige Faktoren, die den Ammonium-Fluß bestimmen, isoliert werden? Hierzu werden die positiven und negativen Raten des Ammoniumflusses mit einigen Parametern korreliert.

Abhängigkeit der Ammonium-Aufnahme von der Ammonium-Ausgangskonzentration

Wenn im auflaufenden Wasser Ammonium vorhanden ist, wird es in der Zeit des Jahres, in der Zostera noltii Blätter besitzt und ihre Produktion hoch ist, in sehr starkem Umfang aufgenommen. Dies zeigt sich in der Korrelation von NH_4^+ -Aufnahmeraten und NH_4^+ -Ausgangskonzentrationen im auflaufenden Wasser im Seegrass-Watt von Mai bis September (Abb.8).

lineare Regression : $y = 38.72 - 33.40 x$ $r=0.95$ $n=7$

exponentielle " : $\ln y = 0.41 x + \ln 6,72$ $r=0.94$ $n=7$

Auch wenn die Werte der Ammonium-Aufnahme der drei Stationen gemeinsam mit der Konzentration im auflaufenden Wasser korreliert werden, ergibt sich eine exponentielle Kurvenanpassung (Abb.8). Der Korrelationskoeffizient nimmt dabei ab.

Arenicola-Watt:	$\ln y = 0.53 x + \ln 6.66$	$r=0.90$	$n=7$
" + Seegras-Watt	$\ln y = 0.38 x + \ln 10.95$	$r=0.89$	$n=14$
" + " +	$\ln y = 0.26 x + \ln 17.74$	$r=0.74$	$n=19$
Nereis-Corophium-Watt			

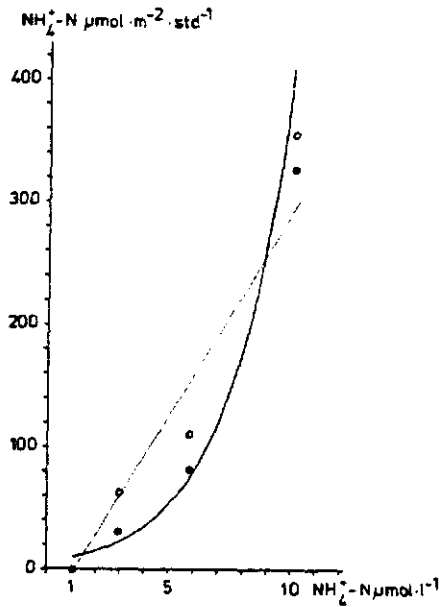
In den drei Zonen zeigt sich, daß Ammonium von den Pflanzen in starkem Maße aufgenommen wird. Es ist nicht verwunderlich, daß dieser Effekt im Seegras-Watt mit der größten pflanzlichen Biomasse und Primärproduktion so groß ist, daß sogar hohe sommerliche Ammoniumkonzentrationen von $10 \mu\text{mol NH}_4^+ \cdot \text{N.l}^{-1}$ bis auf Werte unter $1 \mu\text{mol NH}_4^+ \cdot \text{N.l}^{-1}$ im ablaufenden Wasser reduziert werden.

Temperaturabhängigkeit der Ammonium-Exkretion

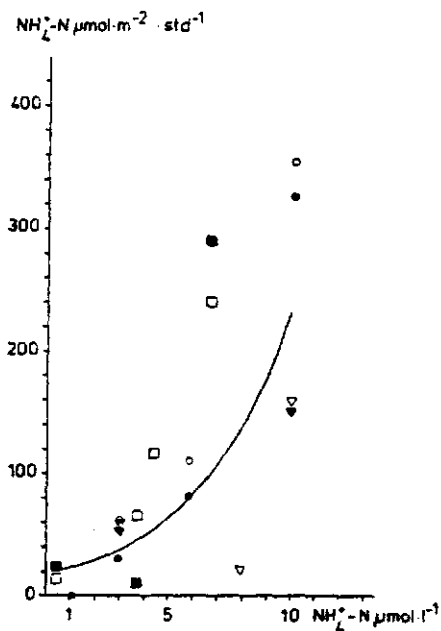
Um die Temperaturabhängigkeit der NH_4^+ -Exkretion erkennen zu können, muß der Einfluß der pflanzlichen NH_4^+ -Bilanz in den Meßglocken beachtet werden. Dieser pflanzliche Einfluß auf den NH_4^+ -Fluß ist im Seegras-Watt am größten. Daher werden nur die NH_4^+ -Exkretionswerte der Dunkelglocken im Arenicola- und Nereis-Corophium-Watt mit der Temperatur korreliert. An die Daten lassen sich sowohl eine Gerade als auch eine exponentielle Funktion anpassen (Abb. 8).

$$y = -78.60 + 18.63 x \quad r = 0.82 \quad n = 6$$
$$\ln y = 0.23x + \ln 4.42 \quad r = 0.83 \quad n = 6$$

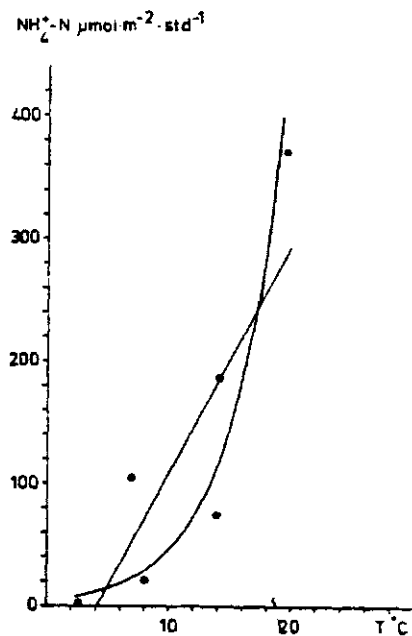
Im Vergleich mit Literaturangaben ist es wahrscheinlich, daß die Ammoniumexkretion exponentiell mit der Temperatur zunimmt (NIXON et al., 1976). Weitere Beziehungen zwischen NH_4^+ -Freisetzung und Parametern, die sie beeinflussen, wie z.B. Respirationsvorgänge, lassen sich nur schwer isolieren, da die pflanzliche Aktivität so hoch ist, daß freiwerdendes Ammonium schnell aufgenommen wird.



a



b



c

Abb. 8 a. Lineare und nicht lineare Korrelation von NH_4^+ - Aufnahmeraten (Ordinate) und NH_4^+ - Ausgangskonzentration (Abszisse) im Seegras-Watt von Mai bis September, wenn *Zostera noltii* Blätter entwickelt, Hellglockenwerte (o), Dunkelglockenwerte (●).
 b. Korrelation von NH_4^+ - Aufnahmeraten und NH_4^+ - Ausgangskonzentration in Hell- und Dunkelglocken im Arenicola-Watt (□ ●), Seegras-Watt (○ ●) und Nereis-Corophium-Watt (▽ ●).
 c. NH_4^+ - Freisetzung in den Dunkelglocken von Arenicola- und Nereis-Corophium-Watt in Abhängigkeit von der Temperatur.

2.2. Nitrat

2.2.1 Jahresgang

An allen drei Stationen erreicht die Nitratkonzentration übereinstimmend hohe Werte im Frühjahr und Herbst und ein ausgeprägtes Minimum im Sommer (Abb.9). Im Arenicola- und Seegras-Watt, in denen die Gemeinschaftsstoffwechsel-Messungen im Februar und März beginnen, steigt die Nitratkonzentration von März bis April. Das Minimum im Sommer liegt im Arenicola-Watt zwischen Ende Mai und Ende Juni, es ist kein Nitrat mehr nachweisbar. Bis Ende Juli sind die Werte wieder angestiegen. Im Seegras-Watt sind zwar auch im Sommer geringe Mengen Nitrat zu messen ($0.2-0.6 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{N.l}^{-1}$), aber die Zeit der Nitratarmut reicht von Anfang Juni bis Anfang August. Im Nereis-Corophium-Watt reicht diese Zeit sogar von Ende Mai bis Anfang September.

2.2.2 Nitrat-Fluß

Im Gegensatz zum Ammoniumgehalt nimmt die Nitratkonzentration auf der Wattfläche während fast aller Messungen ab (Abb.10). Die Ausnahme besteht im Arenicola-Watt in der Messung vom Februar, während der Nitrat freigesetzt wird. Im Arenicola-Watt liegen die Aufnahmeraten zwischen 16 und $354 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$. Im Frühling und Herbst sind die Aufnahmeraten sehr hoch, während sie im Mai und Juni, wenn die Anfangskonzentration unter $1 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{N.l}^{-1}$ liegt, sehr gering sind. Im Seegras-Watt ist der Trend in den Aufnahmeraten sehr ähnlich wie im Arenicola-Watt. Nach der höchsten Aufnahmerate im April ($319 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{N.m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$), wird die Rate zum Sommer sehr gering. Am 8.8. wird zum einzigen Mal in den Seegras-Watt-Glockenmessungen Nitrat in geringem Umfang freigesetzt (ung. $20 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{N.m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$). Von September bis Ende November werden

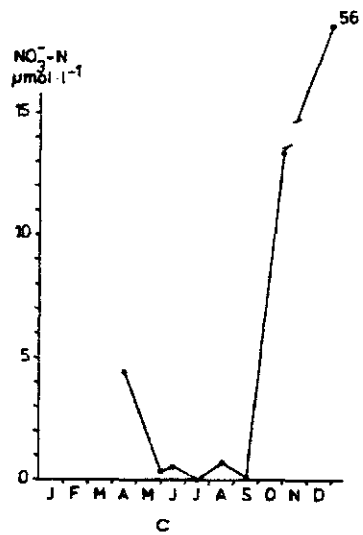
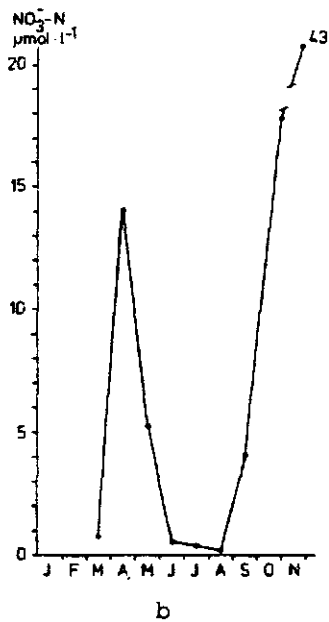
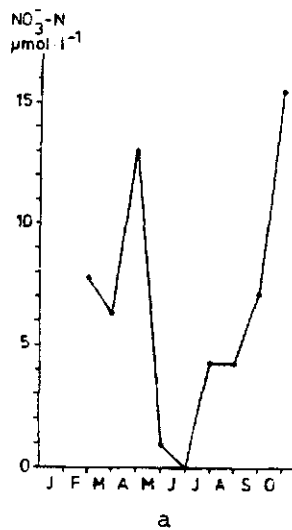
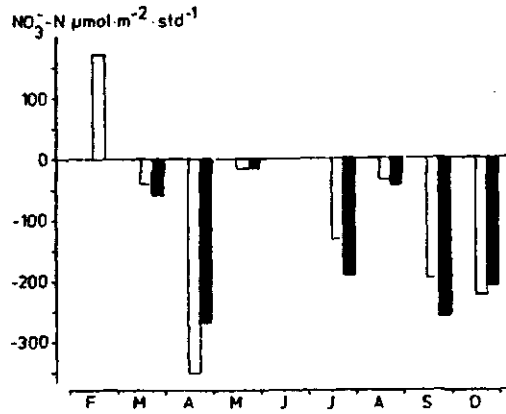
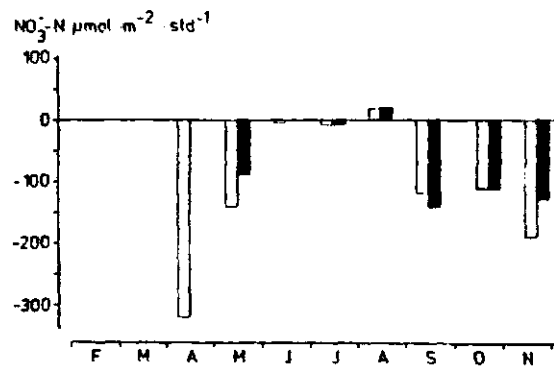


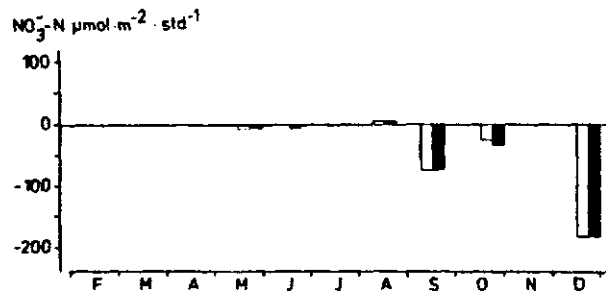
Abb. 9 Jahresgang der Nitratkonzentration im freien, auflaufenden Wasser, a. Arenicola-Watt, b. Seegras-Watt, c. Nereis-Corophium-Watt.



a



b



c

Abb. 10 Nitrat-Fluß der Wattgemeinschaften in Bodennähe, gemessen in Hellglocken (weiße Säulen) und Dunkelglocken (schwarze Säulen). Positive Werte bedeuten NO₃⁻ - Freisetzung, negative Werte NO₃⁻ Zehrung, a. Arenicola-Watt, b. Seegras-Watt, c. Nereis-Corophium-Watt.

wieder hohe Zehrungsraten gemessen ($110-190 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$). Im Nereis-Corophium-Watt sind die Aufnahmeraten in der nitratarmen Jahreszeit ebenfalls gering. Auch hier wird wie im Seegrass-Watt am 8.8. eine geringe Zunahme an Nitrat verzeichnet. Danach werden deutliche Aufnahmeraten gemessen, die im Dezember besonders hoch sind.

Die Aufnahmeraten in den Hell- und Dunkelglocken entstammen der gleichen Grundgesamtheit (Rangvorzeichentest von WILCOXON). Die Aufnahme von Nitrat zeigt sich in den in situ-Messungen nicht lichtabhängig. Nitrat wird einerseits von Pflanzen als Nährstoff genutzt und kann andererseits von Bakterien im anaeroben Milieu veratmet werden (Denitrifikation) (RHEINHEIMER, 1975).

Abhängigkeit der Nitrat-Aufnahme von der Nitrat-Ausgangskonzentration

Je höher die Nitratkonzentration im auflaufenden Wasser ist, desto größer ist die Aufnahmerate während der Flut. Dies läßt sich für die drei Gebiete in einer linearen Regression im Bereich von $0-15 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{N} \cdot \text{l}^{-1}$ Ausgangskonzentration zeigen (Abb. 11).

$$0 \leq x \leq 15 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{N} \cdot \text{l}^{-1} \quad y = 9.51 - 24.23 x \quad r = -0.92 \quad n = 26$$

Wenn die Anfangskonzentration höher ist, geht die Aufnahmerate zurück. Die höchsten Nitratwerte im auflaufenden Wasser sind $56 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{N} \cdot \text{l}^{-1}$ (Cor-W. Dez.). Dies entspricht ungefähr den maximalen Werten im Seewasser (nach GRABHOFF 1976, : $50 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{N} \cdot \text{l}^{-1}$). Die lineare Regression in der NO_3^- -Aufnahme mit der NO_3^- -Ausgangskonzentration im Bereich über $15 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ Nitrat im auflaufenden Wasser lautet:

$$y = -229.68 + 1.10 x \quad r = 0.56 \quad n = 6$$

Der Rückgang der Aufnahmerate kann durch eine Kombination von "Sättigung" verbunden mit geringerem Metabolismus bei niedrigen

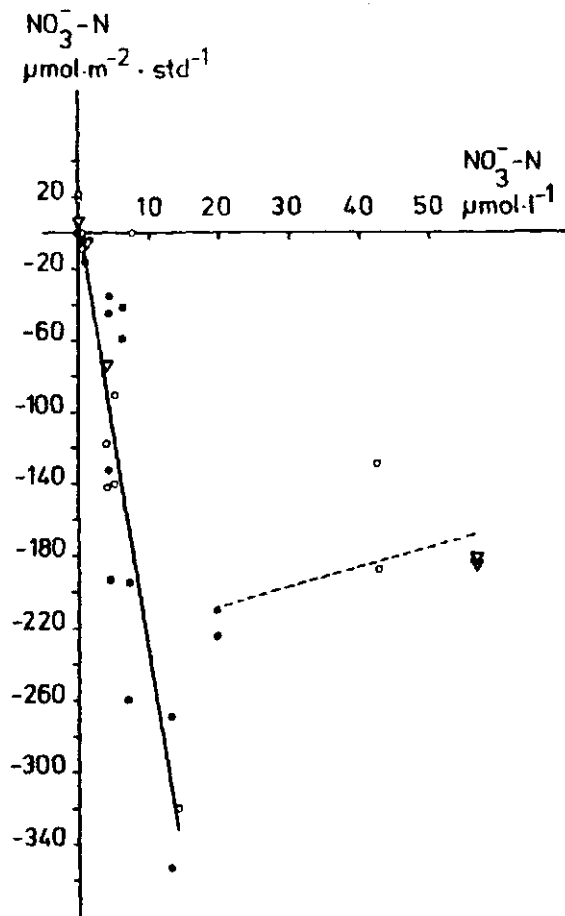


Abb. 11 Lineare Korrelation zwischen dem Nitratfluß und der NO_3^- -Ausgangskonzentration im Bereich von $0 \leq x \leq 15 \mu\text{mol} \text{NO}_3^- \text{-N} \cdot \text{l}^{-1}$ (—) und über $15 \mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ (---).

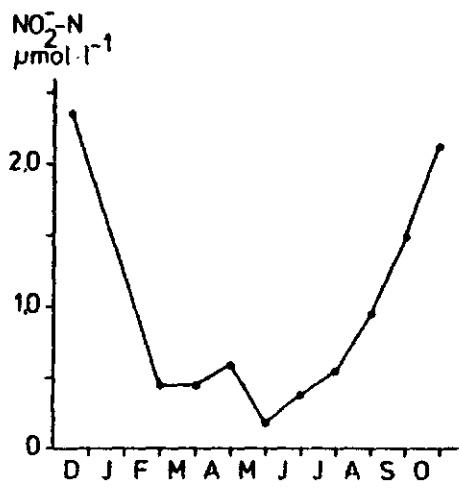
Temperaturen an den Meßtagen mit hoher Nitratkonzentration verursacht sein. Der Jahresgang der Nitratkonzentration zeigt, daß hohe Werte nur in der kalten Jahreszeit gemessen werden. Während der wärmeren Jahreszeit sind die Nitratkonzentrationen im auflaufenden Wasser sehr gering. Da kaum Nitrat freigesetzt wird, sind die Möglichkeiten zu Interaktionen mit Prozessen, die bei höheren Temperaturen sehr aktiv sind, stark begrenzt. Die statistischen Korrelationen von Nitrat-aufnahme mit Sedimentatmung, Gemeinschafts-Primärproduktion- und Respiration sind nicht so eng, daß sie hier dargestellt werden sollen. Die Beziehung zwischen Nitrat-Anfangskonzentration im auflaufenden Wasser und Aufnahme von Nitrat dominiert sehr deutlich.

2.3. Nitrit

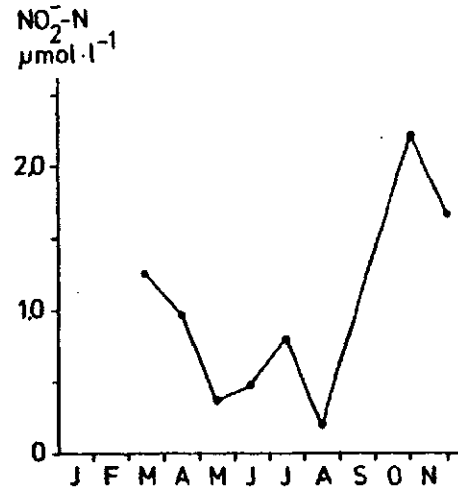
2.3.1 Jahresgang

Im Arenicola-Watt zeigt sich in den Werten vom 3.12.79 bis 21.10.80, daß die Nitritkonzentration im Herbst und Winter sehr hoch ist (über $2 \mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{N.l}^{-1}$). Aber schon im Februar und anschließend bis zum Sommer liegen die Werte allgemein unter $0.5 \mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{N.l}^{-1}$. Eine Ausnahme hiervon ist der erhöhte Wert Ende April. Im Juli beginnt der Anstieg zum Herbst.

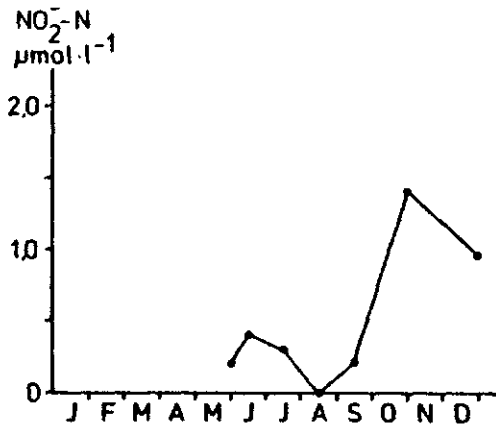
Im Seegrass-Watt sind die Werte im März und April noch deutlich höher als im Arenicola-Watt (Abb.12). Neben den geringeren Konzentrationen im Mai, Juni und August (unter $0.5 \mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{N.l}^{-1}$) tritt im Juli ein erhöhter Wert auf ($0.80 \mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{N.l}^{-1}$). Zum Oktober steigt die Konzentration rapide, dies ist auch im Arenicola-Watt deutlich zu sehen. Im Nereis-Corophium-Watt ist die Nitritkonzentration geringer als in den beiden anderen Zonen (Abb.12). Der Trend ist ähnlich wie im Seegrass-Watt. Auch im Nereis-Corophium-Watt ist der Nitritgehalt des Wasser im



a



b



c

Abb. 12 Jahresgang der Nitritkonzentration im freien, auflaufenden Wasser, a. Arenicola-Watt, b. Seegras-Watt, c. Nereis-Corophium-Watt.

Juli erhöht gegenüber den sonst niedrigeren Sommerwerten.

2.3.2 Nitrit-Fluß

Die Änderungen des Nitritgehaltes während der Flut sind zwar sehr viel geringer als die des Ammonium- und Nitratgehaltes, aber sie liegen meistens über den Erfassungsgrenzen. In allen drei Zonen nimmt die Nitritkonzentration während der Flut überwiegend ab (Abb.13). Die Nitritraten in Hell- und Dunkelglocken entstammen einer gemeinsamen Grundgesamtheit (Rangvorzeichentest von WILCOXON).

Im Arenicola-Watt liegen diese Zehrungsraten zwischen 5 und 30 $\mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$. Ende September wird das Maximum erreicht, während die Zehrungsraten sonst zwischen 5 und 20 $\mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$ liegen. Nur an zwei Meßtagen wird Nitrit freigesetzt (26.5 und 26.7.1980).

Diese positiven Raten liegen zwischen 5 und 48 $\mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$.

Im Seegrass-Watt wird der Nitritgehalt des auflaufenden Wassers während der Flut meistens erniedrigt. Die Werte liegen um 10 $\mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$.

Im Oktober beträgt die maximale Rate 21 $\mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$.

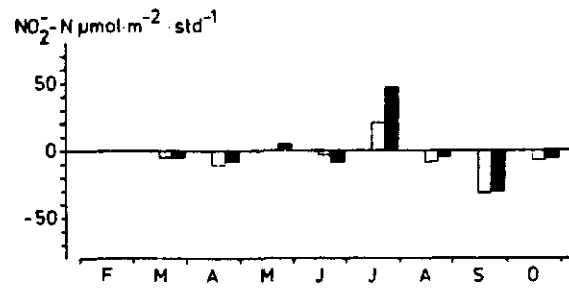
Im Nereis-Corophium-Watt betragen die Zehrungsraten um 10 $\mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$, ohne ein ausgeprägtes Maximum zu zeigen. Nitrit wird hier am 10.7.1980 in der Hellglocke freigesetzt.

Beziehung zwischen Nitritzunahme und Nitrat- abnahme

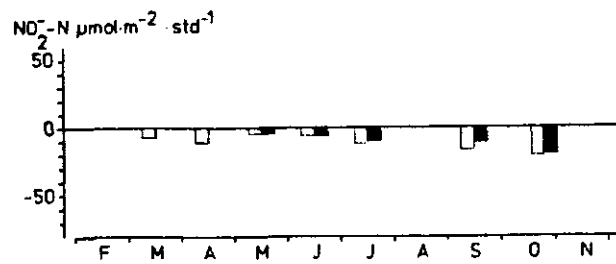
Die Werte der Nitritzunahme im Arenicola-Watt und Nereis-Corophium-Watt sind eng mit der Nitrat- abnahme korreliert (Abb.14). Es läßt sich sowohl eine lineare Regression, als auch eine logarithmische Kurvenanpassung durchführen.

$$y = - 2.73 - 4.32 x \quad r = - 0.97 \quad n = 4$$

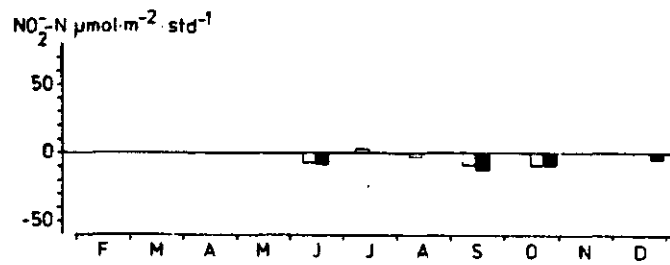
$$y = 65.64 - 64.72 (\ln x) \quad r = - 0.98 \quad n = 4$$



a



b



c

Abb. 13 Nitrit-Fluß der Wattgemeinschaften gemessen in Helliglocken (weiße Säule) und Dunkelglocken (schwarze Säule). Positive Werte bedeuten NO_2^- - Freisetzung, negative Werte NO_2^- - Zehrung, a. Arenicola-Watt, b. Seegras-Watt, c. Nereis-Corophium-Watt.

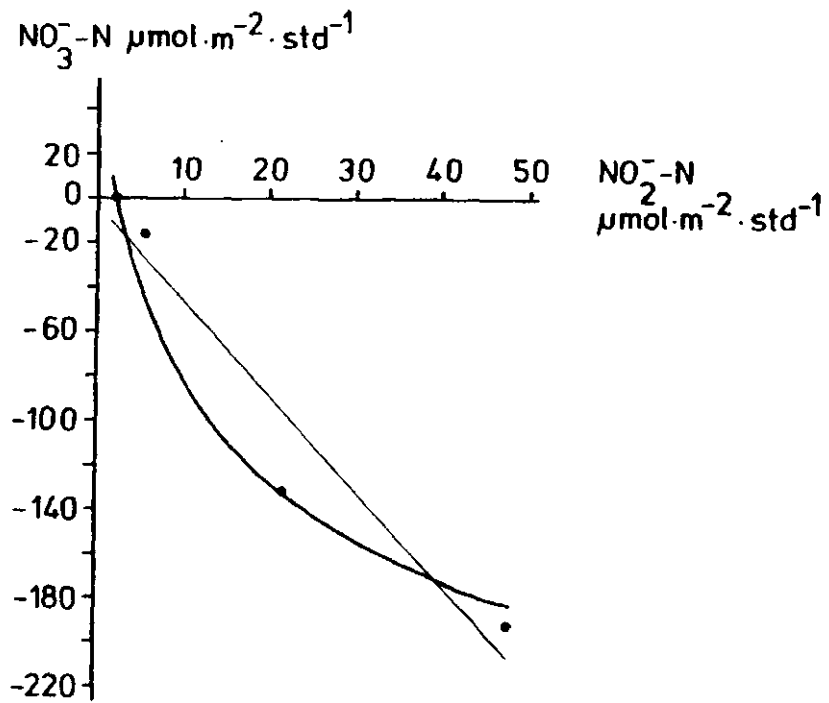


Abb. 14 Lineare und nicht lineare Korrelation zwischen NO_3^- - Zehrung (Ordinate) und NO_2^- - Freisetzung (Abszisse) im Arenicola- und Nereis-Corophium-Watt.

Der Korrelationskoeffizient der logarithmischen Kurvenanpassung ist zwar etwas höher als derjenige der linearen Regression, aber zur endgültigen Klärung des Kurvenverlaufes müßten mehr Meßpunkte vorhanden sein. Im Untersuchungsjahr ist eine Nitritzunahme aber nur in insgesamt vier Meßglocken an drei Tagen gemessen worden, an denen die mittlere Wassertemperatur 14.2 ; 19.6 ; 20.5 °C betrug.

Nach RHEINHEIMER (1975) kann eine Nitritzunahme, die mit einem Nitratrückgang verbunden ist, auf Denitrifikation hindeuten. Da diese nur im anaeroben Milieu vorkommt, ist anzunehmen, daß die Vorgänge, die zu den beschriebenen Konzentrationsveränderungen geführt haben, im Sediment stattgefunden haben. Das Wasser auf der Wattfläche ist stets mit Sauerstoff übersättigt. Aus den in allen drei Zonen gemessenen starken Aufnahmeraten von Nitrat und den an einzelnen Tagen damit verbundenen Abgaberaten kann geschlossen werden, daß auf der untersuchten Wattfläche sowohl Pflanzen als auch Bakterien an der Zehrung des Nitrates beteiligt sind.

Die Nitrit-Zehrungsraten sind im Gegensatz zu denen von Ammonium und Nitrat nicht mit der Ausgangskonzentration im auflaufenden Wasser korreliert. Weiterhin sind die Zehrungsraten von Nitrit weder mit der Temperatur, der Sedimentatmung, der Gemeinschaftsatmung noch mit der Primärproduktion der Gemeinschaft korreliert.

2.4. Silikat

2.4.1 Jahresgang

Der höchste Silikatwert wird im Arenicola-Watt Ende März erreicht ($87 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.l}^{-1}$), in den anderen Monaten von Anfang Dezember 1979 bis Oktober 1980 schwankt der Silikatgehalt zwischen 7 und $27 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.l}^{-1}$. Im Sommer ist im Arenicola-Watt eine leichte Erhöhung

zu messen (Abb.15).

Im Seegras-Watt wird das Maximum auch im März gemessen, es beträgt aber nur $48 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.l}^{-1}$. Danach liegt der Silikatgehalt zwischen 10 und $30 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.l}^{-1}$ ohne deutlichen saisonalen Trend (Abb.15).

Im Nereis-Corophium-Watt werden Ende Mai und Anfang Juni noch höhere Werte um $50 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.l}^{-1}$ gemessen. Von Juli bis Oktober liegen die Werte um $15 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.l}^{-2}$. Im Dezember ist der Wert wieder ähnlich hoch wie im Frühling (Abb.15).

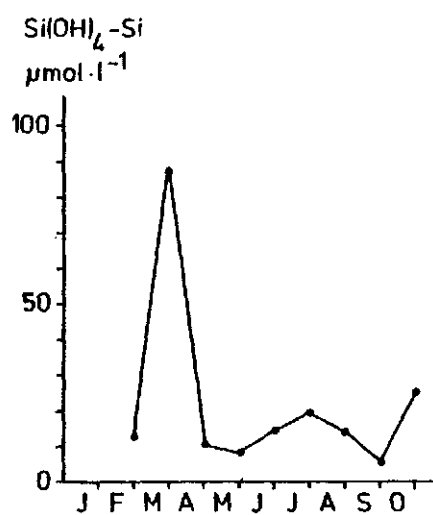
2.4.2 Silikat-Fluß

Im Arenicola-Watt beginnt die Messung des Si-Flusses im Februar mit einem geringen Wert ($70.20 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.m}^{-2}\text{.std}^{-1}$) (Abb.16).

Im März wird die Si-Konzentration während der Flut sehr stark reduziert (-2300 bis $-2600 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.m}^{-2}\text{.std}^{-1}$). Von nunan bis Ende September wird im Arenicola-Watt stets Si freigesetzt. Die Raten reichen von 90 bis $1500 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.m}^{-2}\text{.std}^{-1}$. Erst im Oktober wird wieder eine Zehrung gemessen.

Im Seegras-Watt wird im März zunächst übereinstimmend mit den Arenicola-Watt-Werten ein Si-Zehrung gemessen (Abb.16). Im Gegensatz zum Arenicola-Watt bleibt im Seegras-Watt die Tendenz der Si-Zehrung während des ganzen Sommers erhalten. Die Raten der Si-Änderung sind im Seegras-Watt gering (maximal $-800 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.m}^{-2}\text{.std}^{-1}$ im März, Sommermaximum um $-220 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.m}^{-2}\text{.std}^{-1}$ im Juni) im Vergleich zu den Werten im Arenicola-Watt. Kleine positive Raten treten im Seegras-Watt im Mai, Juli und Oktober auf.

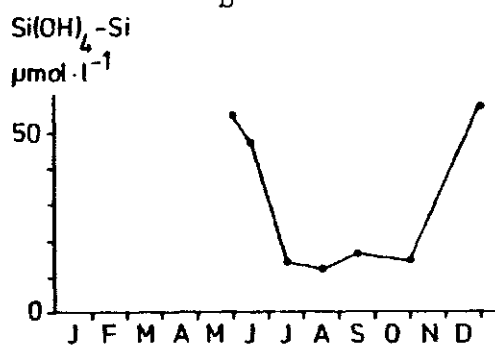
Im Nereis-Corophium-Watt wird überwiegend Si freigesetzt. Hohe Raten treten im Mai und Juni auf (Abb.16). Von Juli bis Oktober sind die Raten sehr viel geringer. Dagegen werden im Arenicola-Watt im Juli und August die höchsten Zunahmeraten gemessen. Im Dezember ist die Freisetzung von Si etwas erhöht (250 bzw. $400 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.m}^{-2}\text{.std}^{-1}$).



a



b



c

Abb. 15 Jahresgang der Silikatkonzentration im freien, auflaufenden Wasser, a. Arenicola-Watt, b. Seegras-Watt, c. Nereis-Corophium-Watt.

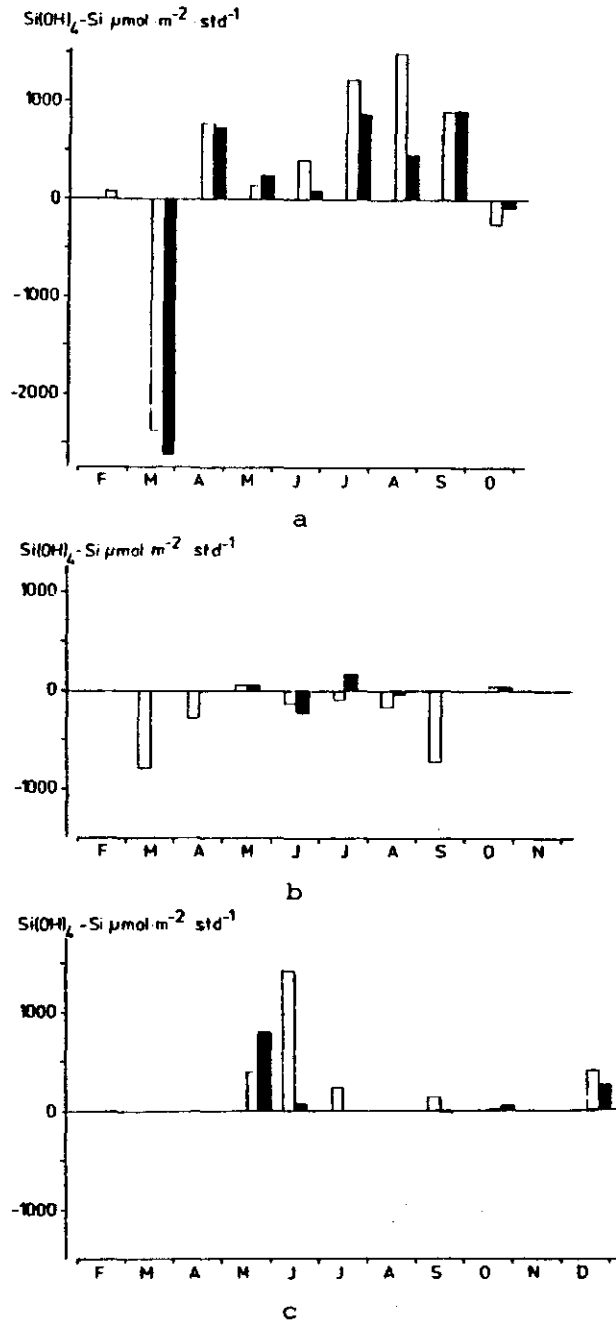


Abb. 16 Silikat-Fluß der Wattgemeinschaften gemessen in Hellglocken (weiße Säulen) und Dunkelglocken (schwarze Säulen). Positive Werte bedeuten Silikat-Freisetzung, negative Werte Silikat-Zehrung, a. Arenicola-Watt, b. Seegras-Watt, c. Nereis-Corophium-Watt.

Abhängigkeit des Silikatflusses von der Silikat-Ausgangskonzentration

Für den Silikat-Fluß wurde getestet, ob folgende Beziehungen als statistisch signifikant betrachtet werden können: Silikat-Fluß in Beziehung zu Temperatur, Ausgangskonzentration, Sedimentatmung, Gemeinschaftsatmung- und -produktion und Beziehung zu Diatomeenbiomasse. Die engste Beziehung besteht zwischen Si-Fluß und Ausgangskonzentration (Abb.17). Die Beziehung besteht für die Werte aus allen drei Zonen, aber den höchsten Korrelationskoeffizienten zeigt die Regressionsgerade des Arenicola-Wattes:

$$y = 1081.85 - 40.53 x \quad r = -0.91 \quad n = 17$$

Wenn die Werte der anderen beiden Zonen dazu genommen werden, nimmt der Korrelationskoeffizient ab.

Arenicola-Watt und Seegras-Watt

$$y = 835.39 - 37.29x$$

$$r = -0.86 \quad n = 28$$

" " "

und Nereis-Corophium-Watt $y = 790.69 - 32.20x$

$$r = -0.75 \quad n = 34$$

Wenn die Beziehung zwischen der Änderungsrate eines Nährstoffes und seiner Ausgangskonzentration im auflaufenden Wasser sehr eng ist, werden die Beziehungen zu anderen Faktoren untergeordnet. Dies zeigt sich schon im Ammonium- und Nitrat-Fluß.

Beziehung zwischen Silikat-Fluß und gesamten Sauerstoffverbrauch im

Arenicola-Watt

Je größer der gesamte Sauerstoffverbrauch im Arenicola-Watt ist, desto stärker ist die Abgabe von Silikat (Abb.17) :

$$y = -2896.95 + 983.93 (\ln x)^2 \quad r = 0.76 \quad n = 17$$

Für die beiden anderen Zonen besteht keine solche Beziehung. Der gesamte Sauerstoffverbrauch umfaßt sowohl die Respiration im Wasser und Sediment als auch chemische Oxidationsvorgänge. Im Arenicola-Watt wird die Respiration der Gemeinschaft von der Makrofauna geprägt (H.ASMUS, 1982)

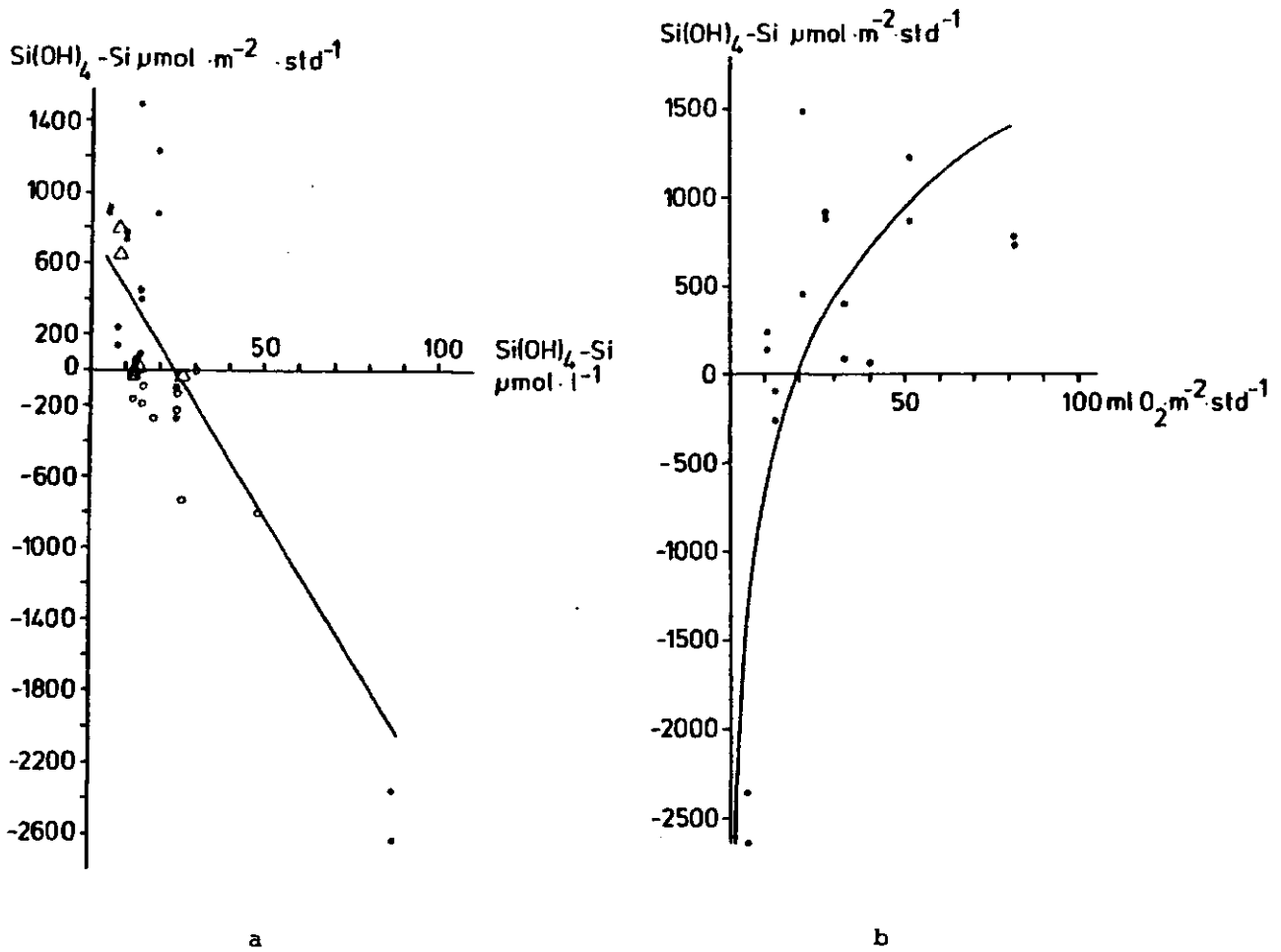


Abb. 17 a. Abhängigkeit des Silikatflusses (Ordinate) der drei Wattgebiete von der Si-Ausgangskonzentration (Abszisse), Arenicola-Watt (•), Seegras-Watt (o), Nereis-Corophium-Watt (Δ).

b. Beziehung zwischen Si-Fluß und gesamten O_2 -Verbrauch im Arenicola-Watt (Abszisse).

2.5. Phosphat

Die Konzentration an gelöstem, anorganischen Phosphat im auf-
laufenden Wasser liegt im Arenicola-Watt stets über $1,5 \mu\text{mol.l}^{-1}$,
im Seegras- und Nereis-Corophium-Watt stets über $1,0 \mu\text{mol.l}^{-1}$.

Eine Limitierung der Primärproduktion durch einen Mangel an Phosphat
ist erst bei geringeren Konzentrationen zu erwarten (THOMAS und DODSON, 1968).
Auf eine Darstellung von Jahresgang und Phosphat-Fluß der Wattfläche
wird verzichtet, da die Analysenergebnisse mit einem methodischen
Fehler behaftet sind.

3. Gesamtbiomasse der Primärproduzenten

Arenicola-Watt

Die pflanzliche Biomasse setzt sich im Arenicola-Watt aus Phyto-
plankton und Mikrophytobenthos zusammen. Unter Berücksichtigung
der Wassermenge, die pro Flut über die Wattfläche strömt, kann die
Biomasse des Phytoplanktons mit der des Mikrophytobenthos pro
Flächeninhalt verglichen werden (Abb.18). Die durchschnittliche Höhe
der Wassersäule bei Hochwasser beträgt im Arenicola-Watt: 90 cm,
im Seegras-Watt : 50 cm, im Nereis-Corophium-Watt : 20 cm. Wegen
dieser geringen Wassersäule wird das Phytoplankton vom Mikrophyto-
benthos an Biomasse weit überragt. Dieses besteht im Arenicola-Watt
aus Diatomeen und der Blaualge Merismopedia glauca. Im Sommer treten
einige treibende Büschel der Grünalge Chaetomorpha spec. hinzu,
die jedoch in dieser Untersuchung nicht betrachtet werden.

Benthische Diatomeen bilden während des ganzen Jahres die Basis der
Primärproduktion. Das Maximum der Biomasse wird schon Ende Februar
erreicht ($57,3 \mu\text{g C.cm}^{-2}$). Von Mai an bildet Merismopedia glauca
einen kleinen Teil der gesamten benthischen, pflanzlichen Biomasse
(Jahresmittel $\bar{x} = 14.53 \%$). Das Phytoplankton ist nur während der
Frühjahs- und Spätsommerblüte von Bedeutung.

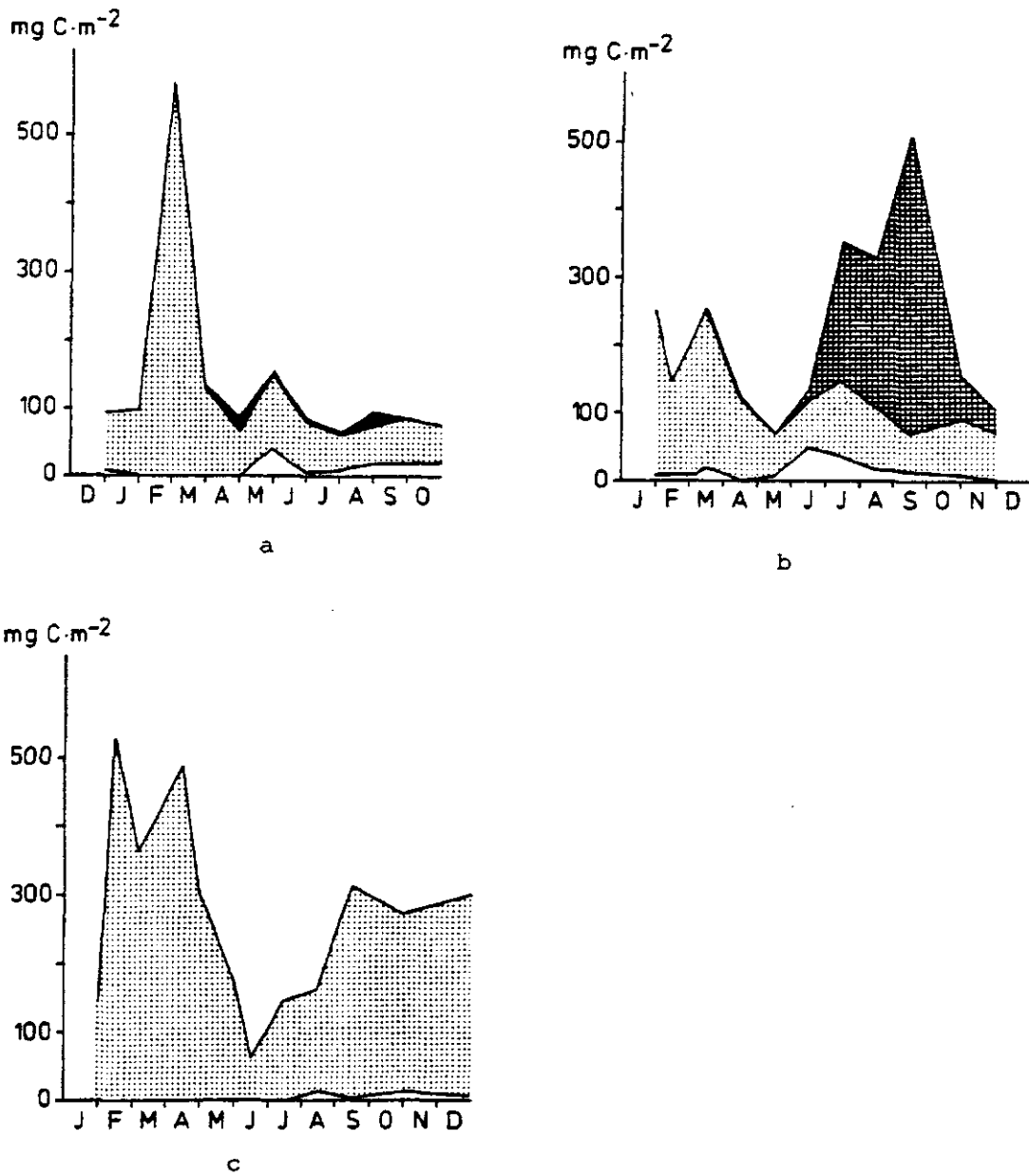


Abb. 18 Gesamte Biomasse der planktischen und benthischen Mikroflora, a. im Arenicola-Watt, b. im Seegras-Watt, c. im Nereis - Corophium-Watt.

Phytoplankton,
 benthische Diatomeen,
 Merismopedia glauca,
 epiphytische Diatomeen.

Seegras-Watt

Dies Gebiet ist das einzige der drei untersuchten mit Bewuchs durch Makrophyten. Die Summe der Primärproduzenten besteht daher aus Zostera noltii mit Epiphyten, Mikrophytobenthos und Phytoplankton. Im Seegras-Watt des Königshafen entwickeln sich die Blätter des Zwergseegrases ab Mai sehr stark und erreichen Mitte September ihre größte Dichte ($128,19 \text{ g TG}\cdot\text{m}^{-2} = 38,91 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}$). Nach NIENHIUS und DE BREE (1980) beträgt bei der ähnlichen Art Zostera marina der Gehalt an organischem Kohlenstoff ungefähr 30 % vom Trockengewicht. Vom Mai bis zum Ende der Meßphase im Seegras-Watt im November besitzt Zostera noltii aufgrund seiner Blattentwicklung bedeutenden Anteil an dem O_2 - Haushalt des Gebietes.

Im Herbst ernähren sich durchziehende Vogelschwärme vom Zwergseegras. Nach eigenen Beobachtungen 1980 im Königshafen verringerten Ringelgänse (*Branta bernicla*) innerhalb von wenigen Tagen die Biomasse des Zwergseegrases auf einen Bruchteil des Septemberbestandes (Abb.19). Daneben fressen auch andere Vogelarten das Zwergseegras. Zu dem Fressverhalten der Ringelgänse gehört eine Eigenheit, die von JACOBS et al. (1981) als "trampling" bezeichnet wird. Die Gänse wirbeln das Sediment, während es noch etwas mit Wasser bedeckt ist, durch Fußbewegungen so auf, daß Trichter entstehen, in denen die Wurzeln des Seegrases frei liegen. Die ganzen Pflanzen werden dann gefressen. Im Oktober/November ist das Seegras-Watt des Königshafen mit solchen Trichtern übersät. Das Aufwühlen des Sedimentes durch die Ringelgänse ist für die Beschaffenheit des Sedimentes sicher bestimmend. Im Sommer ist das Sediment durch das Seegras stabilisiert. Turbulenzen des Wassers können nicht so tief greifen wie in freien Sandwatten. Dies ist an

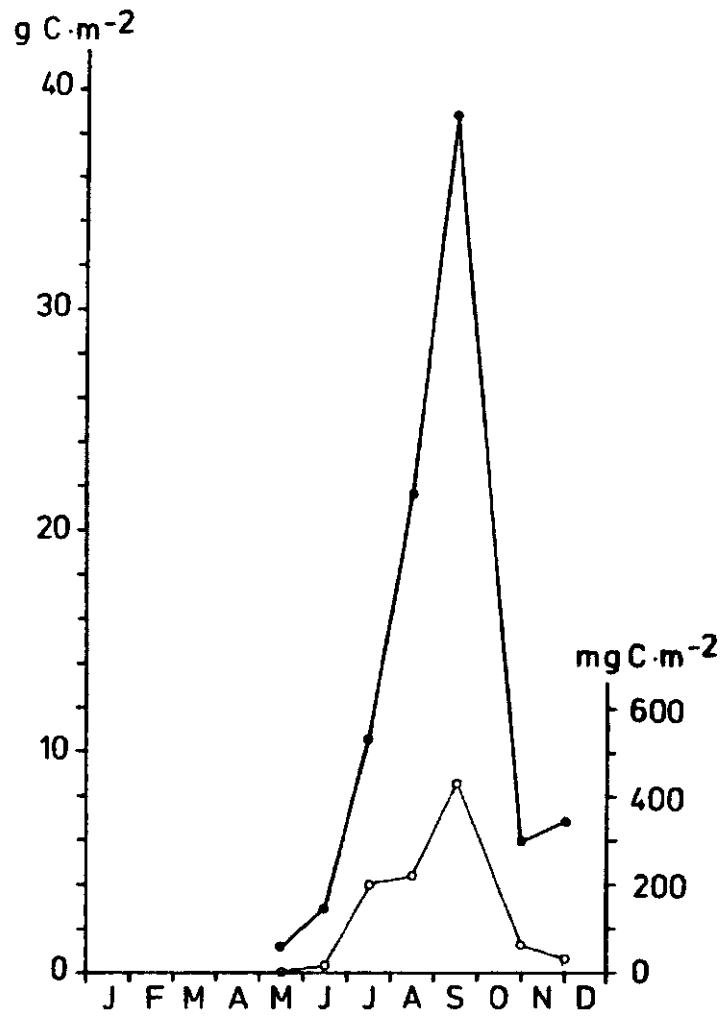


Abb. 19 Entwicklung der Blattbiomasse des Zwergseegrases (linke Skala, ●) und der Epiphyten (rechte Skala, ○).

der dünneren aeroben Schicht im Sommer (August : 3 mm) im Vergleich mit den anderen Jahreszeiten (1-3 cm) zu erkennen. Das Aufwühlen des Sedimentes treibt Schwefelwasserstoff aus dem Sediment und verbessert seinen Oxidationszustand.

Die Epiphyten des Zwergseegrases bestehen im Untersuchungsjahr ausschließlich aus Diatomeen. Die Besiedlung der Seegrasblätter mit epiphytischen Diatomeen ist im Mai und Juni noch gering. Im Juli erreicht sie, bezogen auf 1 g TG Seegras, ihr relatives Maximum, geht zum August etwas zurück und bleibt dann bis November konstant (Tab. 3). Die absolute Menge an epiphytischen Diatomeen verändert sich jedoch mit der Zu- und Abnahme des Seegrases (Abb.19). Das Maximum pro Flächeneinheit wird im September erreicht. Die Artenzusammensetzung der epiphytischen Diatomeen wird während der gesamten Wachstumsperiode von Cocconeis scutellum dominiert, nur im November können Synedra spec. und Grammatophora spec. kleine Anteile an der epiphytischen Biomasse ausbilden (1,6 % und 3,4 %).

Tab. 3

<u>Datum</u>	<u>µg C Diatomeen / gC Seegras</u>
13.5.	2911,99
9.6.	4797,66
10.7.	18835,04
9.8.	10112,40
4.9.	10124,44
21.10.	10505,16
20.11.	5732,50

Das Maximum der Biomasse der benthischen Diatomeen ist im Seegras-Watt, wie im Arenicola-Watt, im Spätwinter zu finden. Es beträgt aber weniger als die Hälfte des Wertes aus dem Arenicola-Watt ($24,8 \mu\text{g C.cm}^{-2}$ gegenüber $57,3 \mu\text{g C.cm}^{-2}$) (Abb. 23). Von April an geht die Biomasse der benthischen Diatomeen auf Werte um die Hälfte des Wintermaximums zurück. Im Juli und August ist eine leichte Erhöhung festzustellen, die aber gering ist im Vergleich zu der Biomasse der epiphytischen Diatomeen, die die Bodendiatomeen von Juli bis September um ein Vielfaches übertreffen. Merismopedia glauca und das Phytoplankton ergänzen die pflanzliche Biomasse des Seegras-Wattes nur um einen kleinen Teil.

Die Zusammensetzung der mikrophytischen Primärproduzenten im Seegras-Watt verändert sich gegenüber der des Arenicola-Wattes durch die Entwicklung epiphytischer Diatomeen und durch die geringer werdene Bedeutung des Phytoplanktons mit abnehmender Wassertiefe.

Nereis-Corophium-Watt

Die pflanzliche Biomasse des Nereis-Corophium-Wattes wird völlig von benthischen Diatomeen geprägt. Merismopedia glauca entwickelt sich nur ganz schwach von August bis Dezember, die Wassertiefe und Überflutungsdauer sind zu gering, als daß das Phytoplankton einen wesentlichen Teil der Biomasse bilden könnte. Auch im Nereis-Corophium-Watt ist die höchste Biomasse ($52,9 \mu\text{g C.cm}^{-2}$) im Spätwinter anzutreffen. Ab Ende April geht die Biomasse bis zum Minimum im Juni zurück. Im starken Gegensatz zum Arenicola- und Seegras-Watt nehmen die Bodendiatomeen von Juli bis September deutlich zu und erhalten ihr hohes Niveau bis Dezember.

4. Struktur des Phytoplanktons

4.1. Biomasse und Zellzahl

Die Werte des Chlorophyll-Gehaltes des freien Wassers sind während der größten Zeit des Jahres niedrig ($1-3 \mu\text{g Chl a.l}^{-1}$), nur Ende April und Ende August sind die Werte hoch ($14-15 \mu\text{g Chl a.l}^{-1}$) (Abb.20). Im Januar besitzt eine erhöhte Zellzahl nur geringe Biomassewerte (Abb.20). Nach sehr geringen Werten im Februar und März steigen Zellzahl und Biomasse Mitte April, um Ende April das Maximum des Jahres zu erreichen. Eine große Anzahl kleiner, an Chlorophyll und Biomasse armer Zellen bilden eine Phytoplanktonblüte. Während des Sommers schwanken die Zahlen auf einem niedrigen Niveau. Nach einigen stürmischen Tagen im August entfaltet eine geringe Zahl von Zellen, die reich an Biomasse und Chlorophyll sind, eine zweite Blüte. Die Kohlenstoff-Konzentration ist im August nicht so hoch wie im April, da die Artenzusammensetzung anders ist als im Frühjahr.

4.2. Artenzusammensetzung

Die Besonderheit des Wattenmeerplanktons besteht darin, daß zu den Formen des Nordseeplanktons solche hinzukommen, die engere Beziehungen zum Benthos aufweisen. V.STOSCH (1956) definiert folgende Typen der Abstufung zwischen pelagischer und benthischer Lebensweise von Diatomeen:

1. neritische Plankter, die mit Ruhestadien (Dauersporen) am Boden überdauern,
2. fakultative Plankter, die sich (vermutlich) zeitweilig am Boden vermehren,
3. Wattenmeerplankter, die sowohl im Benthos wie im Pelagial leben können,
4. fakultative Benthosformen, die sich aber im freien Wasser teilen können (vegetative Vermehrung),

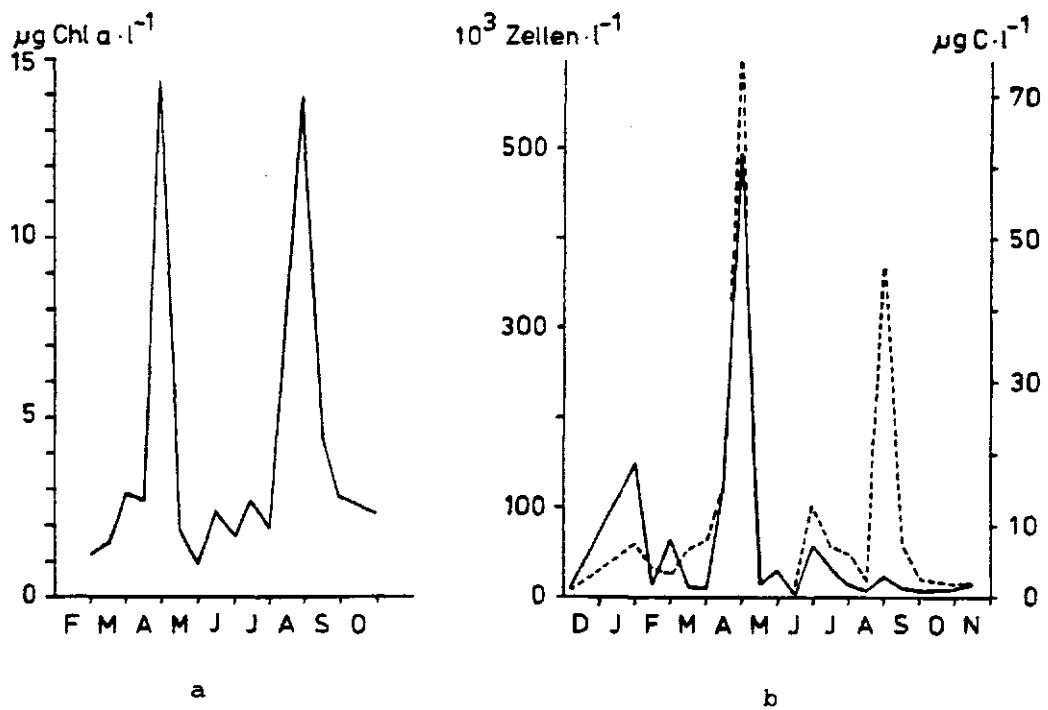


Abb. 20 a Chlorophyllgehalt des Phytoplanktons (Mittelwerte aus auf-
laufendem und ablaufendem Wasser).
b. Zellzahl des Phytoplanktons (linke Skala, durchgezogene Linie)
und berechneter C-Gehalt des Phytoplanktons (rechte Skala,
gestrichelte Linie).

5. obligate Benthosformen, die sich im Benthos vegetativ vermehren, aber nur im Pelagial zur sexuellen Vermehrung gelangen.

Diese Einteilung wird, so weit es möglich ist, auf die Ergebnisse der Planktonzählung übertragen. Es ist noch nicht von allen angetroffenen Arten bekannt, zu welcher Gruppe sie gehören.

Die Zusammensetzung des Phytoplanktons wird während des ganzen Jahres von Diatomeen dominiert (Tab. 4). Weder Phaeocystis pouchetii (Hariot) Lagerh. noch autotrophe Dinoflagellaten entwickelten sich in meßbarer Konzentration, wie dies in anderen Jahren beobachtet wurde (DREBES & ELBRACHTER, 1976).

Die Frühjahrsblüte wird geprägt von der neritischen Art Thalassiosira nordenskiöldii (17 μ - 23 μ Durchmesser der Valva), die typisch ist für das nordeuropäische Küstenplankton dieser Jahreszeit. Gleichzeitig sind weitere neritische Planktonformen bestandsbildend (Abb.21).

Die Spätsommerblüte wird dagegen hauptsächlich von der obligaten Benthosform Odontella rhombus (60 μ - 80 μ Durchmesser der Valva) geprägt, die durch Turbulenz ins Plankton gelangt. Odontella rhombus besitzt zahlreiche, dicht gelagerte, stark gefärbte Chromatophoren, die ihr Photosyntheseaktivität auch bei geringen Lichtintensität im Sublitoral ermöglichen. Dadurch wird der gegenüber dem Kohlenstoffgehalt hohe Chlorophyllgehalt Ende August erklärt. Odontella rhombus wird von Thalassiosira eccentrica (55 μ - 62 μ Durchmesser der Valva) begleitet, einer kosmopolitischen Art, die neritisch und ozeanisch lebt (DREBES, 1974), aber auch am Boden vorkommt. Th. eccentrica tritt Mitte August zuerst auf und ist in kleinen Zellzahlen bis zum Ende des Untersuchungszeitraumes zu finden.

Das Phytoplankton des Jahres wird von neritischen Formen geprägt. Als einzige ozeanische Form ist Rhizosolenia hebetata f. semispina im Mai und Juni vorhanden. Als Wattenmeerplankter tritt im Juli und September Lithodesmium undulatum auf, das keine Dauersporen bildet

Tab. 4

Phytoplankton Zellzahlen

- 57 -

Name / Monate	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N					
Actinoptychus senarius Ehrenberg	-	3	3	4	4	2	3	-	2	2	1	2	1	3	2	2	2
Amphora spec.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2
Aulacodiscus argus (Ehrenberg) Schmidt	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-
Auliscus sculptus (Wm. Smith) Ralfs	-	-	-	2	2	-	2	-	-	-	-	2	1	-	1	-	1
Bacillaria paradoxa Gmelin	-	-	-	-	-	4	4	2	4	-	2	-	-	-	-	2	-
Chaetoceros radicans Schütt	-	-	-	-	-	3	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
" spec.	-	4	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	2
Coscinodiscus spec. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-	-
" spec. 2	2	3	2	2	2	-	1	2	2	-	-	-	-	2	-	-	-
Cylindrotheca closterium (Ehrenberg)	-	-	-	-	-	-	2	2	5	2	3	-	-	-	1	-	-
Ditylum brightwellii (T. West) Grunow	-	-	-	-	-	1	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Eucampia zodiacus Ehrenberg	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	1	-	-	-	-	1	-
Gyrodinium aureolum (Ehrenberg) Griffith	-	-	-	-	2	2	-	2	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Leptocylindrus danicus Cleve	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	4	-	-	-	-	-
Lithodanum undulatum Ehrenberg	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3	-	-	2	-	-	-
Melosira moniliformis (O. F. Müller)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	3	-	-	-	-
" spec. Agardh	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2	-	-	-
Navicula spec.	-	3	2	3	2	-	3	3	-	2	-	2	-	-	-	1	2
Nitzschia longissima (Brébisson)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
" spec. 1 Grunow	-	6	4	5	-	-	-	2	2	2	5	-	-	-	-	-	-
" spec. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	5	1	-	-	-	-	-
Odontella aurita Agardh	-	-	3	3	-	3	2	-	-	-	-	2	-	2	-	-	3
" regia (Schultze) Simonsen	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
" rhombus (Ehrenberg) Kützing	2	-	-	2	2	-	2	-	-	1	2	-	2	-	3	2	1
" sinensis (Greville) Grunow	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Paralia sulcata (Ehrenberg) Cleve	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Plagiogramma brockmannii Hustedt	-	-	-	3	3	3	7	2	-	3	3	-	3	-	-	3	4
Pleurosigma strigosum Wm. Smith	1	-	2	-	2	-	1	-	2	-	-	2	2	1	2	2	1
Rhizosolenia delicatula Cleve	-	2	-	-	-	-	4	3	2	2	2	5	3	-	3	2	1
" hebetata f. semispina (Hensen) Grunow	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2	-	-	-	-	-	-	-
" shrubsolei Cleve	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	3	-	-	-	-
" setigera Brightwell	-	-	-	-	-	2	3	2	-	-	2	2	1	-	-	2	-
Skeletonema costatum (Greville) Cleve	-	-	5	-	-	5	3	-	-	2	4	-	-	-	-	2	-
Streptotheca thamesis Shrubsole	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3	1	2	-	3	-	2
Surirella spec.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-
Thalassionema nitzschioides (Grunow)	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
Thalassiosira eccentrica Cleve	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3	3	2	1	1
" nordenskiöldii Cleve	-	-	-	-	-	6	8	-	2	-	3	2	3	-	-	-	-
" spec. 1	-	-	-	2	-	-	-	-	1	-	4	-	2	3	-	3	-
" spec. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-
" spec. 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	2	3

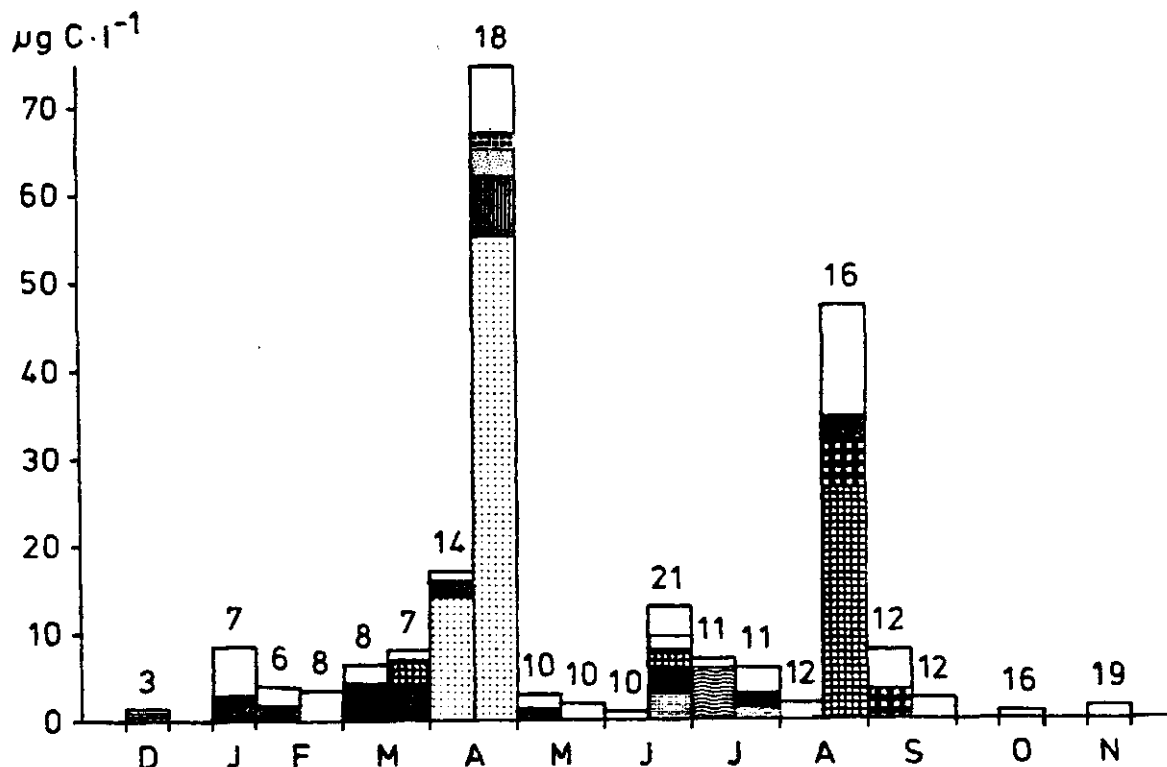


Abb. 21 Artenzusammensetzung der Biomasse der planktischen Diatomeen.

Die Zahlen über den Säulen geben die gesamte Anzahl der Arten an.

- Thalassiosira eccentrica, ■ Rhizosolenia delicatula,
- Actinoptychus senarius, ■ Ditylum brightwellii,
- Plagiogramma brockmanni, ■ Lithodesmium undulatum,
- Nitzschia spec., ■ Streptotheca thamesis, ■ Eucampia
- zodiacus, ■ Thalassiosira nordenskiöldii, ■ Odontella rhombus,
- Rhizosolenia setigera .

Tab. 4 Diatomeen Zellzahlen im Phytoplankton von Dezember 1979 bis November 1980, Häufigkeitsstufen: 1= 0-100, 2= 100-1000, 3= 1000-5000, 4= 5000-10 000, 5= 10 000-50 000, 6= 50 000-100 000, 7= 100 000-200 000, 8= über 200 000 Zellen pro l. Arten, die nur einmal vorkommen, werden ausgeschlossen. Ausgangswerte siehe Anhang.

und sowohl im Pelagial wie auch im Benthos lebensfähig ist. Die Frühlingsform Odontella aurita und Actinoptychus senarius, die während des ganzen Jahres im Plankton anzutreffen ist, sind fakultative Benthosformen. Zu den obligaten Benthosformen im Wattenmeerplankton gehören Odontella rhombus, Aulacodiscus argus (im August) und Paralia sulcata (im Januar und November). Folgende zusätzliche Formen gehören zu den Arten, die in der Literatur als benthisch bezeichnet werden und die auch in den Bodenproben des Eulitorals angetroffen werden: Amphora spec., Auliscus sculptus, Diploneis spec., Grammatophora spec., Gyrosigma fasciola, Licmophora spec., Pleurosigma strigosum, Surirella spec. und andere. Die genannten benthischen Arten sind im Plankton nur vereinzelt vorhanden.

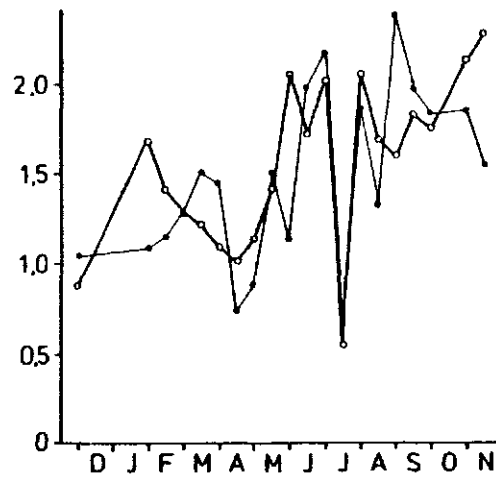
Das Phytoplankton zeigt gegenüber dem Mikrophytobenthos eine eigenständige Artenzusammensetzung. Die Vermischung mit benthischen Diatomeen ist im Jahresgang gering. Nur nach Stürmen gelangen benthische Diatomeen für kurze Zeit ins freie Wasser. Für eine dieser Arten, Odontella rhombus, ist nachgewiesen, daß sie den Transport ins Pelagial benötigt, um ihren Generationszyklus zu durchlaufen. Odontella rhombus vermehrt sich im Benthos rein vegetativ und kann sich nur als Plankton sexuell vermehren (VON STOSCH, 1956; DREBES, unveröffentl. Beobachtung). Durch die besondere Wechselwirkung zwischen Benthos und Pelagial unterscheidet sich die Blüte im August, die auch in anderen Jahren auftritt (DREBES, pers. Mitteilung), von der Frühlingsblüte, die dem Bild der weitverbreiteten Frühlingsblüte von neritischen Diatomeen entspricht.

Das Phytoplankton geht zu ganz geringem Teil in die Nahrungskette der drei Gebiete ein, da einerseits filtrierende Makrofauna selten ist (H. ASMUS, 1982) und andererseits sedimentierende planktische

Diatomeen nur eine sehr geringe Biomasse gegenüber benthischen Diatomeen bilden. In anderen Jahren, wenn z.B. Cerastoderma edule häufig ist, oder in anderen Gebieten, wie den Muschelbänken von Mytilus edulis, ist das Phytoplankton eine sehr wichtige Nahrungsquelle für benthische Organismen.

4.3. Artendiversität, Dominanz und Evenness

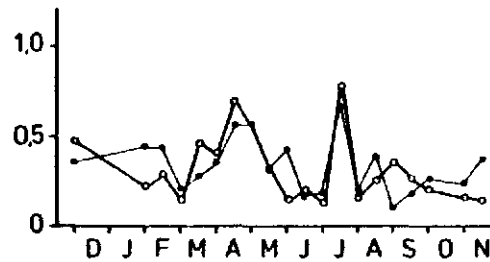
Der Artenreichtum des Phytoplanktons ist mit 67 Arten recht hoch. Die jahreszeitlichen Schwankungen der drei Indices sind sehr stark. Die Kurvenverläufe der Indices, die auf die Zellzahl bezogen sind, sind denen, die auf der Biomasse beruhen, recht ähnlich (Abb.22). Die Artendiversität ist während der Frühjahrsblüte im April geringer als während der Blüte im August. Dieser Unterschied ist etwas stärker ausgeprägt, wenn der Shannon Weaver Index auf die Zellzahl bezogen wird, als wenn die Biomasse zugrunde liegt. Im Mai und Juni ist die Artendiversität hoch, während nur wenige Zellen mit geringer Biomasse vorhanden sind. Im Juli ist die Artendiversität extrem niedrig, in der Artenzusammensetzung dominiert Rhizosolenia delicatula. Dies erklärt, warum der Dominanzindex im Juli seinen höchsten Wert erreicht. Der Dominanzindex ist während der Frühjahrsblüte deutlich höher als während der Spätsommerblüte. In der übrigen Zeit des Jahres zeigt er mittlere Werte. Der Evennessindex besitzt niedrige Werte, wenn der Dominanzindex hohe Werte besitzt (z.B. April, Juli). Der Evennessindex zeigt, daß während der anderen Monate des Jahres die Diatomeenarten recht gleichmäßig stark vertreten sind, sowohl in Bezug auf Zellzahl als auch auf Biomasse.



a



b



c

Abb. 22 Indices, die die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons auf Zellzahl-Basis (•) und auf Biomasse-Basis (o) charakterisieren, a. Shannon Weaver Index, b. Dominanzindex, c. Evennessindex.

5. Struktur des Mikrophytobenthos

5.1. Zellzahl und Biomasse benthischer Diatomeen

Arenicola-Watt

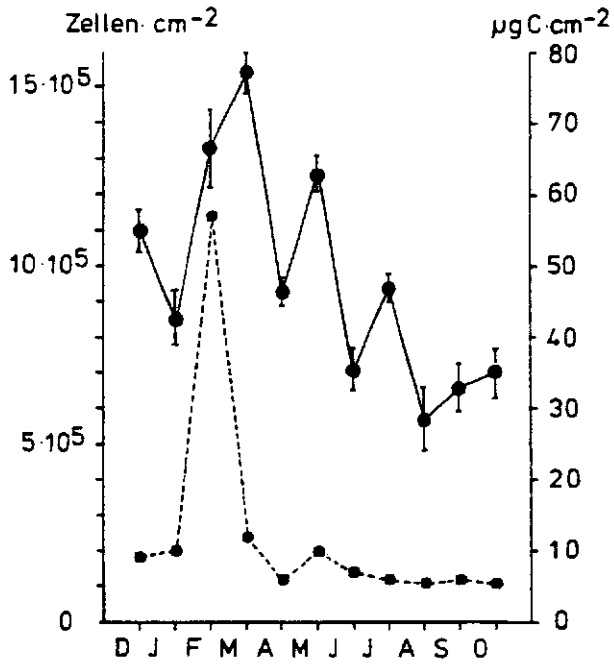
Die Zellzahl benthischer Diatomeen steigt Ende März im Arenicola-Watt auf ihr Maximum (über 1.5×10^6 Zellen.cm⁻²), während die Biomasse schon auf einen niedrigen Wert zurückgegangen ist (Abb.23). Die Ursache hierfür ist der Rückgang großer Zellen bei gleichzeitigem Anstieg sehr kleiner Zellen. Die Zellzahl nimmt unter starken Schwankungen bis zum Ende der Untersuchungsperiode ab. Die Biomasse zeigt nicht so starke Schwankungen. Die Standardabweichungen der Zellzahlen sind im Arenicola-Watt sehr gering. Dies deutet auf eine gleichmäßige räumliche Verteilung.

Seegras-Watt

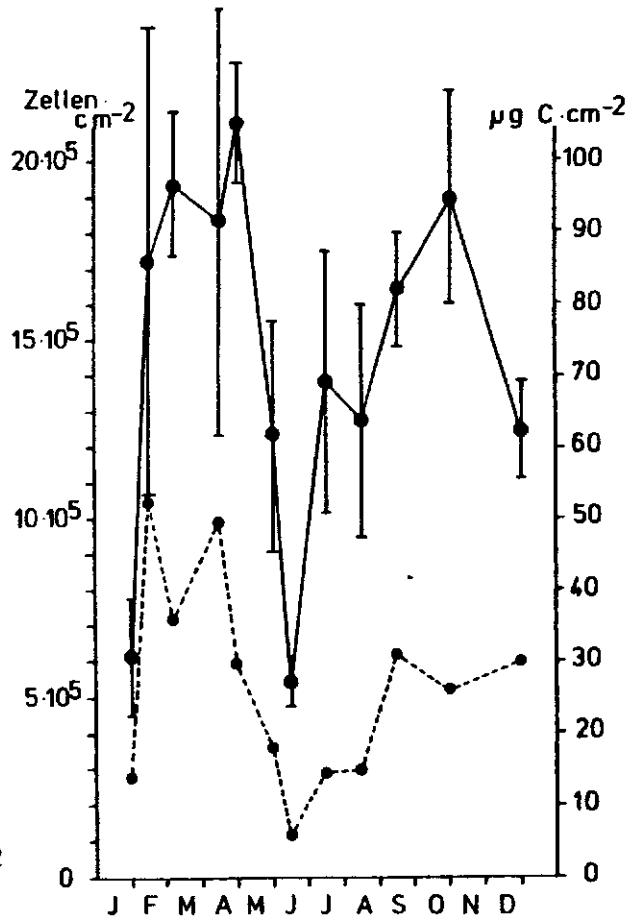
Die höchste Zellzahl wird im Seegras-Watt schon Anfang März erreicht (über 1.9×10^6 Zellen.cm⁻²). Die einzelnen Zellen sind jedoch klein, so daß die Biomasse keinen entsprechenden Anstieg zeigt. Der Rückgang der Zellzahl zum Sommer hin ist sehr deutlich. Die Werte im September und November sind besonders niedrig (Abb.23). Außer diesen beiden Werten sind die Zellzahlen und die Biomasse der benthischen Diatomeen in der zweiten Hälfte der Untersuchungsphase im Seegras-Watt denen des Arenicola-Wattes sehr ähnlich. Die Standardabweichungen der Zellzahlen sind im Seegras-Watt insgesamt höher als im Arenicola-Watt. Die "Patchiness" scheint größer zu sein.

Nereis-Corophium-Watt

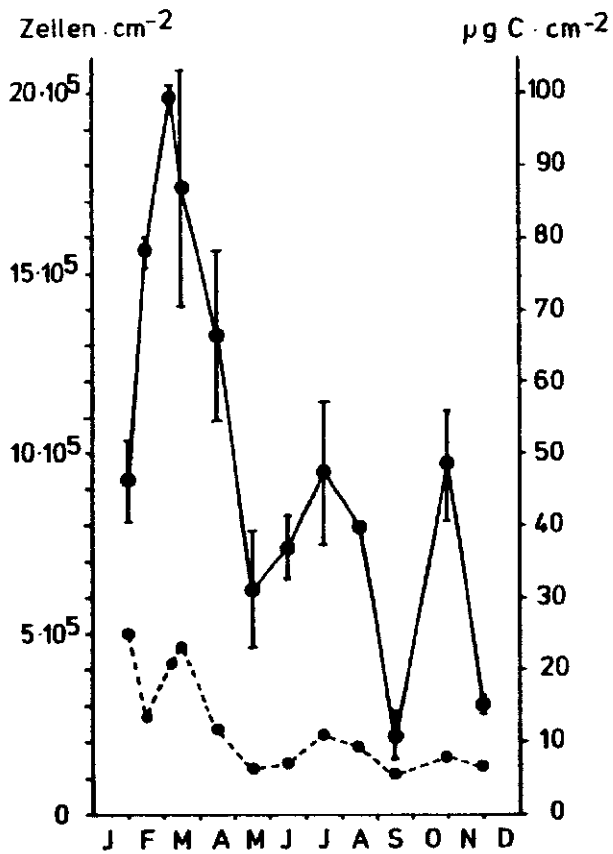
Im Nereis-Corophium-Watt ist das Niveau der Zellzahlen, wie auch schon das der Biomasse, das höchste der drei untersuchten Flächen (Abb.23).



a



c



b

Abb. 23 Zellzahl (linke Skala, durchgezogene Linie) und Biomasse in Kohlenstoffeinheiten (rechte Skala, gestrichelte Linie) benthischer Diatomeen. Vertikale Linien stellen die Standardabweichungen dar; a. Arenicola-Watt, b. Seegras-Watt, c. Nereis- Corophium-Watt.

Der Trend der Zellzahlen ist dem der Biomasse sehr ähnlich, da die Diatomeengemeinschaft während des ganzen Jahres überwiegend aus kleinen Zellen besteht. Von Mitte Februar bis Ende April liegen die Zellzahlen zwischen 1.7×10^6 und 2.1×10^6 Zellen. cm^{-2} . Nach einem starken Rückgang bis zum Juni erfolgt ein erneuter Anstieg. Die Zellzahlen erreichen jedoch nicht das hohe Niveau des Spätwinters. Trotz der sehr hohen Standardabweichungen der Zellenzahlen im Nereis-Corophium-Watt, ist ein deutlicher Jahresgang vorhanden.

5.2. Größenspektrum benthischer Diatomeen

Aus den bisher dargestellten Zählungen, Messungen und Berechnungen können für die benthischen Diatomeen Größenspektren aufgestellt werden, in denen die Anteile der einzelnen Zellgrößengruppen hinsichtlich der Biomasse an der gesamten Diatomeen-Biomasse im Jahresdurchschnitt dargestellt werden (Abb. 24).

Das Größenspektrum der Diatomeen zeigt, daß die unterste Größen-gruppe in allen drei Untersuchungsgebieten die größte Biomasse aus-bildet. Arenicola-Watt und Seegras-Watt ähneln sich sowohl in der Höhe dieses Maximums ($5-6 \mu\text{g C.cm}^{-2}$) als auch in der Form des Spektrums. Beide Gebiete besitzen große Zellen der Gruppen VIII : $4000-5000$ und IX : $> 5000 \text{ pgC.Zelle}^{-1}$. Ein Unterschied zwischen beiden Gebieten besteht darin, daß die Gruppe II : $50-200 \text{ pgC.Zelle}^{-1}$ im Seegras-Watt stärker ausgeprägt ist als im Arenicola-Watt.

Das Nereis-Corophium-Watt unterscheidet sich von den anderen Gebieten durch die ungefähr doppelt so hohen Werte der Gruppen I : $5-50 \text{ pgC.Zelle}^{-1}$ und II : $50-200 \text{ pgC.Zelle}^{-1}$. Der Rückgang zur Größengruppe III : $200-500 \text{ pgC.Zelle}^{-1}$ hin ist sehr stark. Bis zur Gruppe VI : $2000-3000 \text{ pgC.Zelle}^{-1}$ ist die Biomasse von dem Kohlenstoffgehalt der einzelnen

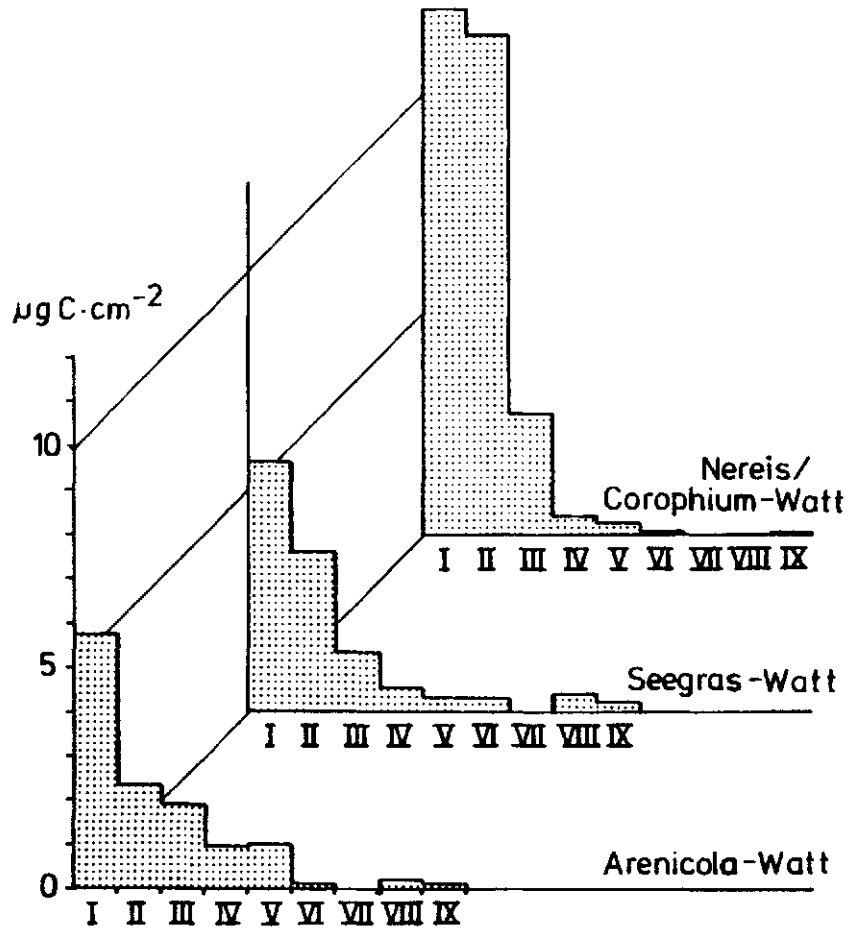


Abb. 24 Größenspektrum benthischer Diatomeen; Jahresmittelwerte der Biomasse ($\mu\text{g C}\cdot\text{cm}^{-2}$) (Ordinate) der einzelnen Größenklassen ($\text{pg C}\cdot\text{Zellen}^{-1}$) (Abszisse) : I 5-50, II 50-200, III 200-500, IV 500-1000, V 1000-2000, VI 2000-3000, VII 3000-4000, VIII 4000-5000, IX über 5000.

Zellen her ähnlich zusammengesetzt wie in den beiden zuvor beschriebenen Gebieten. Größere Zellen sind im Nereis-Corophium-Watt selten zu finden.

Die drei Größenspektren zeigen deutlich, daß die Primärproduktion der untersuchten Wattflächen auf der Aktivität zahlreicher, kleiner Zellen beruht (Gruppe I und II : $5-200 \text{ pg C.Zelle}^{-1}$). Diese beiden wichtigsten Größengruppen umfassen Zellen mit einer Länge der Apikalachse von 9μ bis ungefähr 30μ .

5.3. Artenzusammensetzung benthischer Diatomeen

5.3.1. Ähnlichkeit

Zunächst stellt sich die Frage, ob die drei Untersuchungsgebiete von verschiedenen Artengruppen besiedelt werden. Zur Beantwortung wird der Index von Sørensen (S)(1948) berechnet, der die Anzahl der Arten betrachtet, die je zwei Wattflächen gemeinsam sind. Die Werte für die Vergleiche von Arenicola- mit Seegras-Watt, Arenicola- mit Nereis-Corophium-Watt und Seegras- mit Nereis-Corophium-Watt liegen zwischen 0.32 und 0.73. Die Ähnlichkeit zwischen den drei Gebieten zeigt jahreszeitliche Unterschiede (Abb.25). Im Spätwinter ähneln sich die Flächen (Sørensen Index 0.60-0,73), während die Unterschiede im Sommer besonders groß sind. Dies gilt vor allem für den Vergleich von Arenicola- und Nereis-Corophium-Watt (0.32-0.54 Juni bis August), doch auch deutlich für den Vergleich von Seegras- und Nereis-Corophium-Watt (0.44-0.61 Juni-August). Von Ende Mai bis Ende Oktober ähneln sich von den drei Gebieten Arenicola- und Seegras-Wattbesiedlung am stärksten (0.60-0.71).

Auf das ganze Jahr gesehen unterscheidet sich das Nereis-Corophium-Watt am stärksten von den beiden anderen Flächen, die jedoch nicht als eine

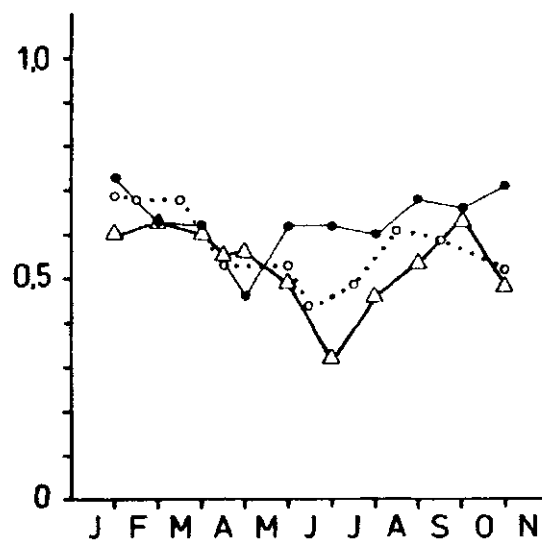


Abb. 25 Ähnlichkeit der Artengruppen der benthischen Diatomeen der drei Untersuchungsgebiete, charakterisiert durch den Sørensen Index (Ordinate); Vergleich der Artenzusammensetzung im Arenicola- und Seegras-Watt (•—), Vergleich von Arenicola- und Nereis-Corophium-Watt (Δ—), Vergleich von Seegras- und Nereis-Corophium-Watt (o····).

Einheit angesehen werden sollten, da der Sørensen Index nie höher als 0.73 ist.

5.3.2. Biomasse und Artenzusammensetzung benthischer Diatomeen

Arenicola-Watt

Die Biomasse der benthischen Diatomeen wird im Arenicola-Watt von insgesamt 64 Arten gebildet. Aber nur ganz wenige Arten besitzen während des ganzen Jahres großen Anteil an der Biomasse. Die Hauptart des Arenicola-Wattes ist Achnanthes hauckiana (9 μ bis 17 μ Länge der Apikalachse). Diese kleine Art, die zahlreich vorkommt (s.Tab.6), bildet während des Jahres mit Ausnahme des Februars die Grundlage der Primärproduktion. Daneben sind nur einige größere Arten in Bezug auf ihre Biomasse wichtig (Abb. 26).

Im Februar bildet Achnanthes hauckiana dagegen nur 9 % der gesamten Biomasse. Navicula cancellata (23 μ bis 46 μ Länge der Apikalachse) dominiert mit 40 %, begleitet von einigen anderen Arten. Die Wattfläche ist im Winter 1979/80 mit Schnee und Eis im wechselndem Maße bedeckt. Die Januar-Zählproben wurden unter dem Eis genommen (Abb.27). Die Februar-Proben wurden direkt nach dem Abtauen des Eises gewonnen. Der Sand hatte zu dieser Zeit einen bräunlichen Überzug, der von lebenden Diatomeen gebildet wurde. Das Maximum der Biomasse im Arenicola-Watt Ende Februar ist auch gegenüber den beiden anderen Untersuchungsgebieten der höchste, bestimmte Wert. Die Diatomeen waren in der Lage eine große Biomasse aufzubauen, während die Fläche mit Eis und Schnee bedeckt war und die Temperaturen am Gefrierpunkt lagen.

Seegras-Watt

Die gesamte Anzahl an Arten ist im Seegras-Watt mit 70 etwas höher als im Arenicola-Watt. Doch auch im Seegras-Watt ist Achnanthes hauckiana

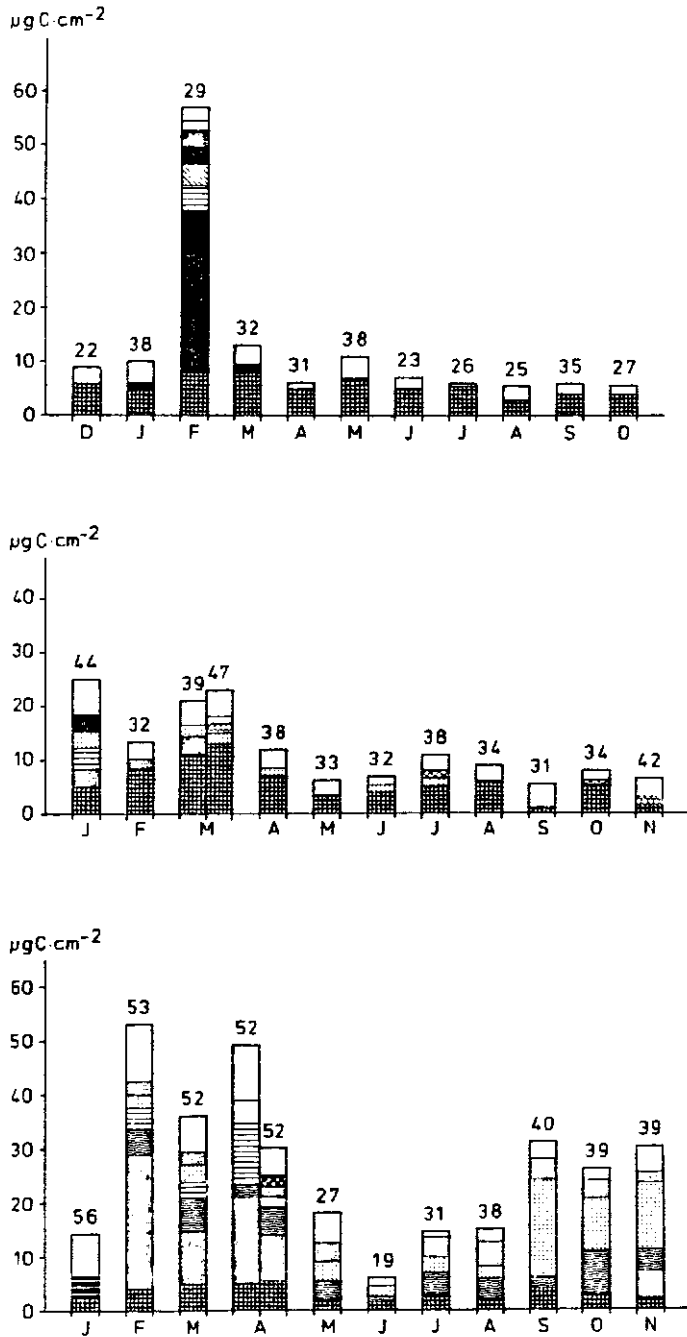


Abb. 26 Artenzusammensetzung der Biomasse benthischer Diatomeen, die Zahlen über den Säulen geben die Anzahl an Arten an, a. Arenicola-Watt, b. Seegras-Watt, c. Nereis-Corophium-Watt; Achnanthes hauckiana, Navicula cancellata, Actinoptychus senarius, Navicula subinflatoidea, Achnanthes pseudobliqua, Navicula spec., Nitzschia spec., Odontella rhombus, Cocconeis scutellum, Opephora spec., Amphora c.f. staurophora, Cocconeis spec., Amphiprora spec., Navicula spec., Amphora exigua, Navicula spec.

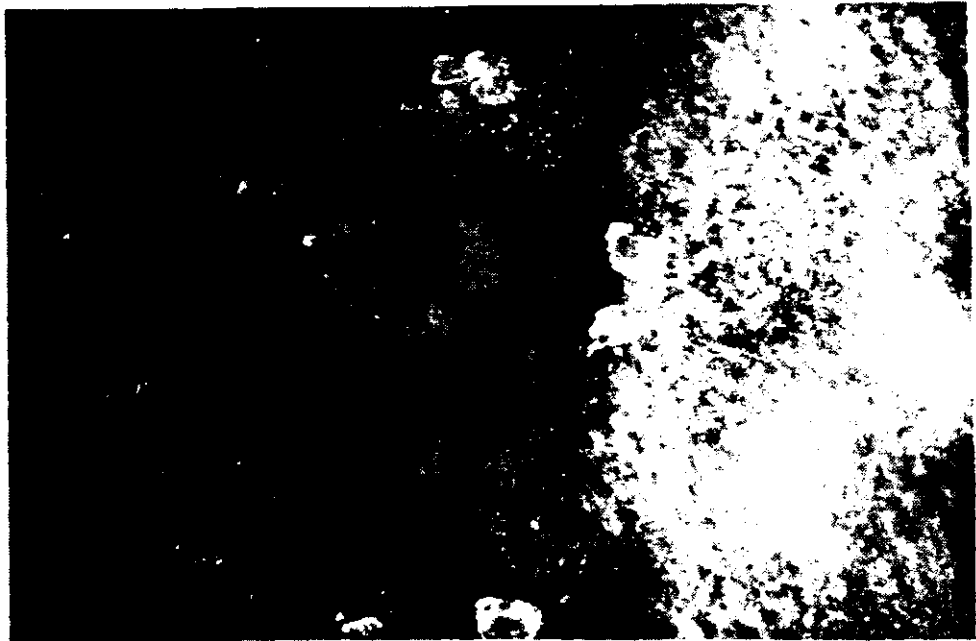


Abb. 27 Diatomeenbewuchs des Sedimentes unter dem Eis, erkenntlich an der dunkleren Sedimentfärbung. Die Eisfläche wurde für diese Aufnahme... entfernt, auf der rechten Bildseite ist die ungestörte Eisfläche sichtbar.

die an Zellzahl und Biomasse vorherrschende Art. Daneben sind im Spätwinter (Januar bis März), wenn die Biomasse hoch ist, Navicula cancellata, Navicula subinflatoides (28 μ bis 46 μ Länge der Apikalachse) und andere Arten der Gattung Navicula wichtig (Abb.26). Dies stimmt noch weitgehend mit der Besiedlung des Arenicola-Wattes überein. Im Unterschied dazu hat Amphora exigua im Seegras-Watt einen bedeutenden Anteil an der Biomasse (5,5 % bis 19,5 %).

Im Juli, August und Oktober tritt Cocconeis scutellum (9 μ bis 32 μ Länge der Apikalachse) verstärkt im Sediment auf. Dies steht sicher im Zusammenhang mit der dichten Besiedlung der Seegrasblätter mit dieser Diatomeenart.

Nereis-Corophium-Watt

Die Artenzahl erhöht sich vom Seegras-Watt zum Nereis-Corophium-Watt auf 81. In diesem Gebiet erreicht Achnanthes hauckiana niemals so großen Anteil an der Biomasse wie in den beiden zuvor dargestellten Gebieten.

Im Januar ist Opephora spec. (20 μ Länge der Apikalachse) dominant (Abb.26). In der Zeit von Februar bis Ende April sind Navicula spec. (23 μ bis 30 μ Länge der Apikalachse) und Navicula subinflatoides die wichtigsten Arten, doch daneben treten schon Amphora c.f. staurophora (14 μ Länge der Apikalachse) Amphora exigua und Cocconeis spec. (6 μ bis 30 μ Länge der Apikalachse) auf, die die Größe der Biomasse von Mai bis November prägen, wenn die gesamte Biomasse deutlich geringer ist als in den ersten Monaten des Jahres. Das Nereis-Corophium-Watt ist das einzige Gebiet, in dem sich bänderbildende Diatomeen-Arten entwickeln.

5.3.3. Zellzahl und Artenzusammensetzung benthischer Diatomeen

Die Arten, die den Hauptanteil an der gesamten benthischen Biomasse

der Diatomeen ausmachen, kommen überwiegend während des ganzen Jahres vor (Tab. 5). Die saisonalen Schwankungen der Zellzahlen dieser Arten (Tab.6, 7, 8) zeigen sich direkt in den dargestellten Änderungen der Biomasse.

Tab. 5 Permanent vorhandene Arten

	Arenicola-Watt	Seegras-Watt	Nereis-Corophium-Watt
<i>Actinoptychus senarius</i>	+	+	+
<i>Achnanthes hauckiana</i>	+	+	+
" spec.1			+
<i>Amphora exigua</i>	+	+	+
" proteus		+	+
<i>Auliscus sculptus</i>		+	
<i>Cocconeis peltoides</i>	+	+	+
" placentula		+	
" scutellum		+	
" spec.1			+
<i>Navicula abrupta</i>		+	
" cancellata	+		
" subinflatooides	+		
" spec.			+
<i>Odontella rhombus</i>		+	
<i>Paralia sulcata</i>		+	+
<i>Plagiogramma staurophorum</i>		+	
<i>Rhaphoneis surirella</i>	+	+	

+ : permanent vorhanden

Tab. 6 Mikrophytobenthos Zelizahl .cm⁻² Arenicola-Watt

Name / Monate	Dez.	Jan.	Feb.	März	Apr.	Mai	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Okt.
Diatomeen											
Actinocyclus octonarius Ehrenberg	-	1	1	-	-	1	1	-	1	1	-
Actinoptychus senarius	2	2	3	2	1	1	2	1	2	2	1
Achnanthes hauckiana Grunow	8	7	8	9	8	9	6	8	6	6	6
" pseudobliqua Simonsen	-	2	4	3	2	1	2	-	1	1	-
" spec.	-	3	3	2	2	3	3	3	3	2	2
Amphiprora spec.	-	2	3	2	1	1	-	1	-	1	-
Amphora proteus Gregory	-	2	1	-	1	2	-	1	2	2	2
" exigua Gregory	3	3	3	3	2	2	3	2	2	2	2
Aulacodiscus argus	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-
Auliscus sculptus	-	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Caloneis brevis (Gregory) Cleve	2	1	1	2	1	1	-	-	-	1	1
Cocconeis peltoides Hustedt	3	3	4	3	3	3	3	4	3	3	3
" scutellum Ehrenberg	3	2	-	-	-	-	3	-	2	2	2
Cylindrotheca gracilis (Brébisson) Grunow	-	-	3	1	-	2	-	-	-	1	-
Dimeregramma minor (Gregory) Ralfs	2	2	-	-	1	1	2	1	-	1	1
Diploneis bombus Ehrenberg	2	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-
" coffaeiformis (A.S.) Cleve	3	2	-	-	-	-	-	-	-	1	-
" fusca (Gregory) Cleve	2	1	-	-	-	2	-	-	-	1	-
" interrupta (Kützing) Cleve	-	1	-	-	-	2	-	-	-	1	-
" spec.	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-
Gyrosigma fasciola	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	1
Navicula abrupta (Gregory) Donkin	-	2	-	1	1	2	2	1	1	1	1
" cancellata Donkin	3	3	4	3	2	2	3	1	2	2	2
" lyra Ehrenberg	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
" subinflatooides Hustedt	2	2	4	3	1	2	2	1	1	1	1
" ulvacea (Dickie) Cleve	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	2
" spec. 1	-	3	4	3	3	3	2	-	2	-	2
" spec. 2	-	3	-	-	-	2	-	-	-	-	-
" spec. 3	-	2	-	-	-	2	2	1	-	1	1
Nitzschia navicularis Grunow	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-
" spathulata Brébisson	-	2	-	2	2	2	-	-	-	-	-
" spec.	-	-	4	4	4	3	2	-	2	-	2
Odontella aurita	2	2	2	1	1	1	-	-	1	-	-
" rhombus	-	2	2	1	1	1	1	1	1	2	1
Paralia sulcata	-	2	-	1	1	1	-	1	1	1	-
Plagiogramma staurophorum (Gregory) Heiberg	3	3	-	2	2	3	3	1	2	2	2
Pleurosigma aestuarii (Brébisson) Wm. Smith	-	2	1	1	-	2	1	-	-	-	-
" strigosum	-	-	2	-	1	1	2	1	2	1	1

Name / Monate	Dez.	Jan.	Feb.	März	Apr.	Mai	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Okt.
<i>Podosira stelliger</i> (J.W.Bailey)Mann	2	-	2	-	1	1	-	1	-	1	-
<i>Rhaphoneis amphiceros</i> (Ehr.)Ehrenberg	2	2	-	1	1	2	-	-	-	1	1
" <i>surirella</i> (Ehrenberg)Grunow	2	2	4	2	2	2	2	1	2	2	2
<i>Surirella spec.</i>	-	1	-	1	-	-	-	-	-	1	-
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
" <i>nordenskiöldii</i>	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-
" <i>spec.</i>	-	2	3	-	1	2	-	-	-	1	2
<i>Trigonium alternans</i> (Bailey)Mann	-	1	-	1	-	1	-	-	-	1	-
Blaualgae											
<i>Merismopedia glauca</i> (Ehrenberg)Näg.	5	-	4	4	4	8	5	5	5	5	5

Name	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N
<i>Nitzschia spathulata</i>	2	-	1	1	1	2	1	-	-	-	1
" spec. 1	1	2	3	4	4	3	3	3	2	-	1
" spec. 2	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-
" spec. 4	-	-	-	1	-	-	-	-	2	1	2
<i>Odontella aurita</i>	2	-	1	2	1	1	1	-	-	-	1
" rhombus	2	1	2	2	1	1	1	2	2	2	2
<i>Opephora pacifica</i> (Grunow) Petit	-	-	1	1	-	-	-	1	1	-	-
<i>Paralia sulcata</i>	3	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	3	2	3	2	2	2	3	2	2	2	3
<i>Pleurosigma aestuarii</i>	1	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-
" strigosum	1	1	1	1	-	-	2	2	2	1	1
<i>Podosira stelliger</i>	2	-	-	1	-	1	-	1	1	1	1
<i>Rhaphoneis amphiceros</i>	3	1	2	2	1	1	1	-	1	-	1
" surirella	3	2	3	3	2	2	2	2	2	3	2
<i>Surirella spec.</i>	2	-	1	1	-	1	-	1	-	-	1
<i>Synedra spec.</i>	2	1	-	2	1	1	-	-	-	-	1
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1	1
" spec.	2	1	-	-	1	1	-	1	-	-	1
<i>Trigonium alternans</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Tropidoneis spec.</i>	-	-	1	-	1	1	1	1	1	-	-
Blualgen											
<i>Merismopedia glauca</i>	5	5	5	5	4	5	8	7	5	-	5

Tab. 8

Nereis- Corophium - Watt

Name / Monate	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	D
Diatomeen											
Actinocyclus octonarius	2	1	1	1 1	-	1	1	1	1	-	1
" senarius	3	3	2	2 2	2	1	2	2	2	1	2
Achnanthes brevipes	2	1	1	2 -	-	-	1	1	-	-	1
" hauckiana	5	6	7	7 8	5	5	6	5	6	5	5
" pseudobliqua	1	1	2	2 2	-	-	-	-	-	-	-
" spec. 1	1	2	2	1 3	3	3	3	3	3	3	3
" spec. 2	-	-	-	- -	1	-	2	-	-	-	-
Amphora coffeaeformis	2	3	3	4 3	2	-	2	-	2	1	2
" exigua	3	4	4	3 3	4	4	4	4	5	4	5
" proteus	2	2	2	2 3	2	2	2	2	2	2	3
" c.f.staurophora	-	6	6	5 6	5	5	5	5	5	7	5
" spec.	-	-	-	1 -	-	-	-	-	1	1	-
Amphiprora spec.	2	3	1	1 1	-	-	-	-	-	1	1
Aulacodiscus argus	1	-	1	1 1	-	-	-	-	-	-	-
Auliscus sculptus	2	2	2	1 1	1	-	1	1	1	1	1
Caloneis brevis	2	2	2	2 1	1	-	-	1	1	1	2
" amphisbaena(Bory)Cleve	-	-	-	2 -	-	-	1	-	1	-	-
" spec.	-	-	-	1 -	-	-	1	-	-	-	-
Cocconeis peltoides	3	3	3	4 4	4	3	4	4	4	4	4
" placentula	-	1	2	1 1	1	1	4	3	5	4	4
" scutellum	3	2	1	2 2	1	-	2	3	3	3	2
" spec. 1	3	5	5	4 5	5	5	5	5	5	5	5
Cyclindrotheca colsterium	-	-	-	3 3	-	-	-	-	-	-	-
Cylindrotheca gracilis	2	2	3	- -	-	-	-	-	-	-	-
Cymatosira belgica	1	1	-	- 1	-	-	-	-	-	-	-
Dimeregramma minor	1	-	2	- 1	-	-	-	-	1	-	1
Diploneis bombus	1	1	1	- 2	2	-	2	2	1	2	1
" interrupta	2	1	1	2 1	-	1	1	1	1	-	-
" spec.	-	-	1	- 1	-	-	-	-	-	-	-
Donkinia recta (Donkin)Grunow	-	-	-	1 -	-	-	-	1	-	1	-
Gyrosigma fasciola	1	2	1	2 2	-	-	-	-	-	-	-
Grammatophora spec.	1	-	1	- -	-	-	-	-	-	1	-
Melosira moniliformis(O.F.Müller) Agardh)	-	-	-	- -	-	-	-	2	2	-	1
Navicula abrupta	1	-	1	1 -	1	-	1	1	1	1	-
"lyra var.atlantica	-	-	1	- -	-	-	-	-	-	1	-
" cancellata	2	2	2	2 2	1	-	-	1	-	1	2
" digito-radiata	2	1	1	1 1	-	-	-	1	-	1	-
" latissima	1	1	1	2 1	1	1	1	1	1	-	-
" plicata Ehrenberg	-	2	2	2 2	2	-	1	-	2	1	2
" subinflatoides	3	4	4	4 3	2	-	2	1	2	2	3

Name / Monate	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	D
Navicula spec. 2	3	4	4	4 4	3	-	3	3	3	3	4
" spec. 3	3	-	-	- 1	-	-	-	-	-	-	-
" spec. 4	-	3	3	3 3	-	-	1	1	1	2	2
" spec. 5	3	4	4	5 4	3	3	3	3	3	3	3
Nitzschia spec. 1	1	4	3	5 5	-	-	-	1	-	1	-
" spec. 2	-	1	2	- -	-	-	-	-	-	-	-
" c.f.bilobata-spec.3	1	3	2	3 2	-	-	-	-	-	-	-
" spec. 4	1	1	-	- -	-	-	-	1	-	-	1
" spec. 5	-	-	-	2 -	-	-	-	-	1	-	-
c.f.navicularis-spec.6	1	1	1	- -	-	-	-	-	-	-	-
" spec. 7	-	-	1	1 1	-	-	-	-	-	1	-
Odontella aurita	2	2	-	1 1	-	-	-	-	-	-	1
" rhombus	2	2	1	2 1	1	-	1	1	1	1	1
Opephora spec.	5	4	4	4 4	3	-	3	3	3	4	4
Paralia sulcata	2	2	2	2 1	1	1	1	2	2	1	2
Plagiogramma staurophorum	2	2	1	2 2	-	1	-	2	2	-	1
Pleurosigma aestuarii	1	1	-	2 1	-	-	1	1	1	-	-
" strigosum	1	1	1	1 -	-	-	1	2	2	-	1
Podosira stelliger	1	2	2	1 1	-	1	-	-	-	-	-
Rhaphoneis amphiceros	2	1	1	2 1	-	1	-	-	1	1	1
" surirella	3	2	2	2 2	1	-	-	-	1	2	2
Surirella gemma Ehrenb.	-	-	1	- -	-	-	-	1	1	-	-
" spec.	1	2	2	2 -	-	-	-	-	-	-	-
Synedra spec.	1	-	1	- -	-	-	-	-	-	1	1
Thalassiosira eccentrica	2	-	1	- -	-	-	-	-	1	-	-
" spec.	1	2	-	1 2	1	-	-	-	-	1	1
Trigonium alternans	1	1	-	- -	-	-	-	-	-	-	-
Tropodoneis spec.	-	-	-	- 1	-	-	-	1	-	1	1
Blualgen											
Merismopedia glauca	3	3	4	- 4	4	-	4	5	5	5	5

Anmerkung zu 6, 7, 8

Zellzahlen des Mikrophytobenthos pro cm² im Arenicola-Watt (Tab. 6), Seegrass-Watt (Tab. 7) und Nereis-Corophium-Watt (Tab. 8). Arten, die nur einmal vorkommen, werden nicht in diese Tabellen aufgenommen, sondern sind zusammen mit den Ausgangsdaten der Häufigkeitsstufen sämtlicher gefundener Arten angegeben. Anhangl.

- | | |
|--|--|
| 1: 0 - 100 Zellen .cm ⁻² | 2: 100- 1000 Zellen .cm ⁻² |
| 3: 1000- 10 000 Zellen .cm ⁻² | 4: 10 000 - 100 000 Zellen .cm ⁻² |
| 5: 100 000 - 500 000 " | 6: 500 000- 700 000 " |
| 7: 700 000 - 900 000 " | 8: 900 000- 1100 000 " |
| 9: > 1 100 000 | |

Von den weniger häufigen Arten zeigen einige so starke jahreszeitliche Schwankungen, daß sie nur während einiger Monate anzutreffen sind (Tab. 9).

Tab. 9 Saisonal vorhandene Arten

<u>Arenicola-Watt</u>	<u>Spätwinter/Frühling</u>	<u>Sommer</u>	<u>Herbst</u>
	Caloneis brevis		Caloneis brevis
	Cylindrotheca gracilis		Navicula ulvacea
	Nitzschia spathulata		
	Pleurosigma aestuarii		
<u>Seegras-Watt</u>	<u>Spätwinter/Frühling</u>	<u>Sommer</u>	<u>Herbst</u>
	Amphiprora spec.		Amphiprora spec.
	Caloneis brevis	Amphora holsatica	Amphora holsatica
	Cylindrotheca gracilis	Tropidoneis spec.'	
	Nitzschia spathulata		
	Pleurosigma aestuarii		
<u>Nereis-Corophium-Watt</u>	<u>Spätwinter/Frühling</u>	<u>Sommer</u>	<u>Herbst</u>
	Achnanthes pseudobliqua		
	Amphora spec.		Amphora spec.
	Aulacodiscus argus		
	Caloneis brevis		Caloneis brevis
	Cyclindrotheca gracilis		Odontella aurita
	Gyrosigma fasciola		
	Nitzschia spec. 1		
	" spec.3.c.f. bilobata		
	Odontella aurita		
	Podosira stelliger		

Einige Arten sind über längere Zeiträume anzutreffen, zeigen aber deutliche Maxima. Achnanthes pseudobliqua Simonsen, die bisher nicht im Watt der Nordsee bestimmt wurde (SIMONSEN, pers.Mitteilung) sondern nur in der Ostsee (Kieler Bucht und Schlei) ist im Nereis-Corophium-Watt wie auch im Arenicola- und Seegras-Watt im Spätwinter und Frühling am häufigsten. Achnanthes pseudobliqua ist aber im Arenicola- und Seegras-Watt auch zu anderen Jahreszeiten in einzelnen Zellen vorhanden. Gleiches

gilt für folgende Arten: Amphiprora spec., Odontella aurita, Nitzschia spec.1 und etwas weniger ausgeprägt für Gyrosigma fasciola. Im Sommer besitzt Pleurosigma strigosum in allen drei Gebieten die höchsten Zellzahlen des Jahres. Nur wenige Arten zeigen im Sommer ihre größte Häufigkeit. Dazu gehört Amphora holsatica, die ausschließlich im Seegrass-Watt gefunden wurde. Im Herbst und Winter treten wieder Arten auf, die aus den Frühjahrsproben bekannt sind.

5.3.4 Epipelische und epipsammische Diatomeen

Diatomeen, die festgeheftet an Sandkörnern leben, werden als epipsammisch bezeichnet, im Gegensatz zu epipelischen Arten, die aktiv wandern können (ROUND, 1965). Epipsammische Arten können z.B. mit ihrer raphetragenden Valva oder ihrer Gürtelbandseite (Araphideae) festgeheftet sein. Eine schnelle, aktive Bewegung scheint an den Besitz einer Raphe gebunden zu sein (HENDEY, 1964; ROUND, 1971), so daß ursprünglich nur Raphideae als epipelisch bezeichnet wurden. Die zwei Kategorien des Epipsammons und Epipelons umfassen aber nicht sämtliche benthische Diatomeen und sind nicht so scharf voneinander getrennt, wie es zunächst scheint. Zumindest eine langsame Bewegung ist auch epipsammischen raphetragenden Arten möglich (HARPER, 1969).

Außerdem ist jede Bewegung von Diatomeen mit der Absonderung von "Schleim" verbunden, mit dem sich die Zelle kürzer oder länger "anheftet" (VAN DEN HOEK et al., 1979).

In der Praxis werden entweder die "lens-tissue" Methode (VAN DEN HOEK et al., 1979; COLIJN & DIJKEMA, 1981) oder die Methode des Ausschüttelns von suspendierbaren (epipelischen) und an den Sandkörnern haftenden (epipsammischen) Diatomeen verwendet (RAO & LEWIN, 1976; AMSPÖCKER, 1977), um die beiden Kategorien voneinander zu unterscheiden. Für epipsammische Arten besteht kein Unterschied zwischen der theoretischen und der praktischen Kategorie. Zu den epipelischen Arten zählen aber sehr viel mehr Arten, wenn der Begriff auf die Arten ausgedehnt wird, die dem Substrat lose aufliegen.

Auch in dieser Arbeit beruht die Unterscheidung auf dem Ausschütteln von Diatomeenproben. Die Begriffe epipsammisch und epipelisch sollen in dem weiteren Sinn aber benutzt werden, da sie eingebürgert sind und in dieser ökologischen Arbeit nur unterschieden werden soll

zwischen leicht und schwer suspendierbaren Diatomeen, ohne weitere, sonst notwendige Kategorien aufzustellen.

Die Diatomeen der drei Stationen gehören überwiegend dem Epipsammon an. Zu dieser Gruppe gehören Centrales und Pennales : Araphidineae, die keine Raphe besitzen, Achnanthaceae mit einer Raphe auf nur einer Valva und Naviculaceae mit zwei raphetragenden Valven (System nach SIMONSEN, 1979) (Tab. 10).

Tab. 10		Epipsammon	<u>Arenicola-Watt Seegras-Watt Nereis-Coroph.-Watt</u>		
Centrales	<i>Auliscus sculptus</i>	+	+	+	
	<i>Paralia sulcata</i>	+	+	+	
Pennales					
Araphidineae					
Diatomaceae	<i>Dimeregramma minor</i>	+	+	+	
	<i>Opephora pacifica</i>	-	-	+	
	" spec.	+	+	+	
	<i>Plagiogramma staurophorum</i>	+	+	+	
	<i>Rhaphoneis ampiceros</i>	+	+	+	
	" <i>surirella</i>	+	+	+	
Raphidineae					
Achnanthaceae	<i>Achnanthes brevipes</i>	-	+	+	
	" <i>hauckiana</i>	+	+	+	
	<i>Cocconeis peltoides</i>	+	+	+	
	" <i>scutellum</i>	+	+	+	
	" spec.	-	+	+	
Naviculaceae	<i>Amphora exigua</i>	+	+	+	
	" c.f. <i>staurophora</i>	-	-	+	

Zu den epipelischen Arten gehören noch zusätzlich einige aus den Gattungen *Nitzschia* und *Cylindrotheca*. Die meisten, gefundenen Arten der Naviculaceae sind epipelisch. Auch die Arten, die als Benthos und Plankton leben können, gehören nach der Erweiterung des Begriffes zum Epipelon. Nicht für alle Arten ist ihre Zugehörigkeit zu

Epipsammon oder Epipelon geklärt, da sich eigene Beobachtungen teilweise mit Literaturangaben oder Literaturangaben untereinander widersprechen. Daher sollen die Arten als epipelisch aufgeführt werden, die nach der Methode des Ausschüttelns als epipelisch eingestuft werden können und auf die nach den Angaben in der Literatur diese Bezeichnung zutrifft (Tabb. 11).

Tab. 11	<u>Epipelon</u>	Nereis-Coroph.		
		Arenicola-Watt	Seegrass-Watt	Watt
Centrales	Actinoptychus splendens	-	-	+
	" senarius	+	+	+
	Gattung Thalassiosira	+	+	+
	Actinocyclus octonarius	+	+	+
Pennales				
Raphidineae				
Achnanthaceae	Achnanthes pseudobliqua	+	+	+
Naviculaceae	Amphora holsatica	-	+	-
	" coffaeiformis	-	+	+
	" proteus	+	+	+
	Amphiprora spec.	+	+	+
	Caloneis brevis	+	+	+
	Diploneis interrupta	+	+	+
	Gyrosigma fasciola	+	+	+
	Navicula abrupta	+	+	+
	" atlantica	+	+	+
	" cancellata	+	+	+
	" digito radiata	-	+	+
	" latissima	-	+	+
	" lyra	+	-	-
	" lyroides	+	-	-
	" subinflatoides	+	+	+
	" ulvacea	+	+	-
	Pleurosigma strigosum	+	+	+
	" aestuarii	+	+	+
	" angulatum	-	-	+
	Tropidoneis spec.	+	+	+
	Cyclindrotheca gracilis	+	+	+
Nitzschiaceae	Nitzschia spathulata	+	+	-

Die epipelischen Arten können durch Turbulenz recht leicht ins Plankton gelangen. Daher sind in Tab. 11 viele Arten zu finden, die bereits in der Beschreibung des Planktons über der Wattfläche erwähnt wurden. Diese Beziehung zwischen Benthos und Plankton kann so weit gehen, daß es schwer ist, zu entscheiden, zu welchem Lebens typ eine Art gehört, so lange nicht bekannt ist, wo Zellteilungen möglich sind. Erst dann ist eine Einteilung nach VON STOSCH (1956) möglich.

Wenn epipelische Arten verschüttet werden, können sie durch eigene Bewegung wieder an die Oberfläche gelangen, wenn sie nicht zu tief ins Sediment gelangen.

Aus Tab. 10 und 11 ist zu ersehen, daß die Anzahl der Arten des Epipelon zwar größer ist als die des Episammons, aber die Diatomeen-Biomasse der gesamten Wattfläche wird im Jahresgang von den episam-mischen geprägt. Diese Zellen gelangen nur durch sehr starke Turbulenz ins Plankton und werden dann schnell mit den Sandkörnern wieder absinken, ausgenommen die Zellen, die losgerissen werden. Die epipsammische Lebensweise birgt dagegen die Gefahr der Verschüttung durch Turbulenz oder Bioturbation. Dagegen gerichtet ist die mögliche langsame Bewegung dieser Zellen. Darüber hinaus sind im Untersuchungs-gebiet diese Arten sehr zahlreich, so daß die Verschüttung eines Teiles der Zellen nicht die Population zerstört.

5.4. Artendiversität, Dominanz und Evenness

Der Shannon Weaver Index und die Indices für Dominanz und Evenness wurden für benthische Diatomeen in gleicher Weise wie für die planktische Diatomeen berechnet (Abb. 28).

Artendiversität in Arenicola - Watt

Der Shannon Weaver Index ist im Arenicola-Watt auf die Zellzahl

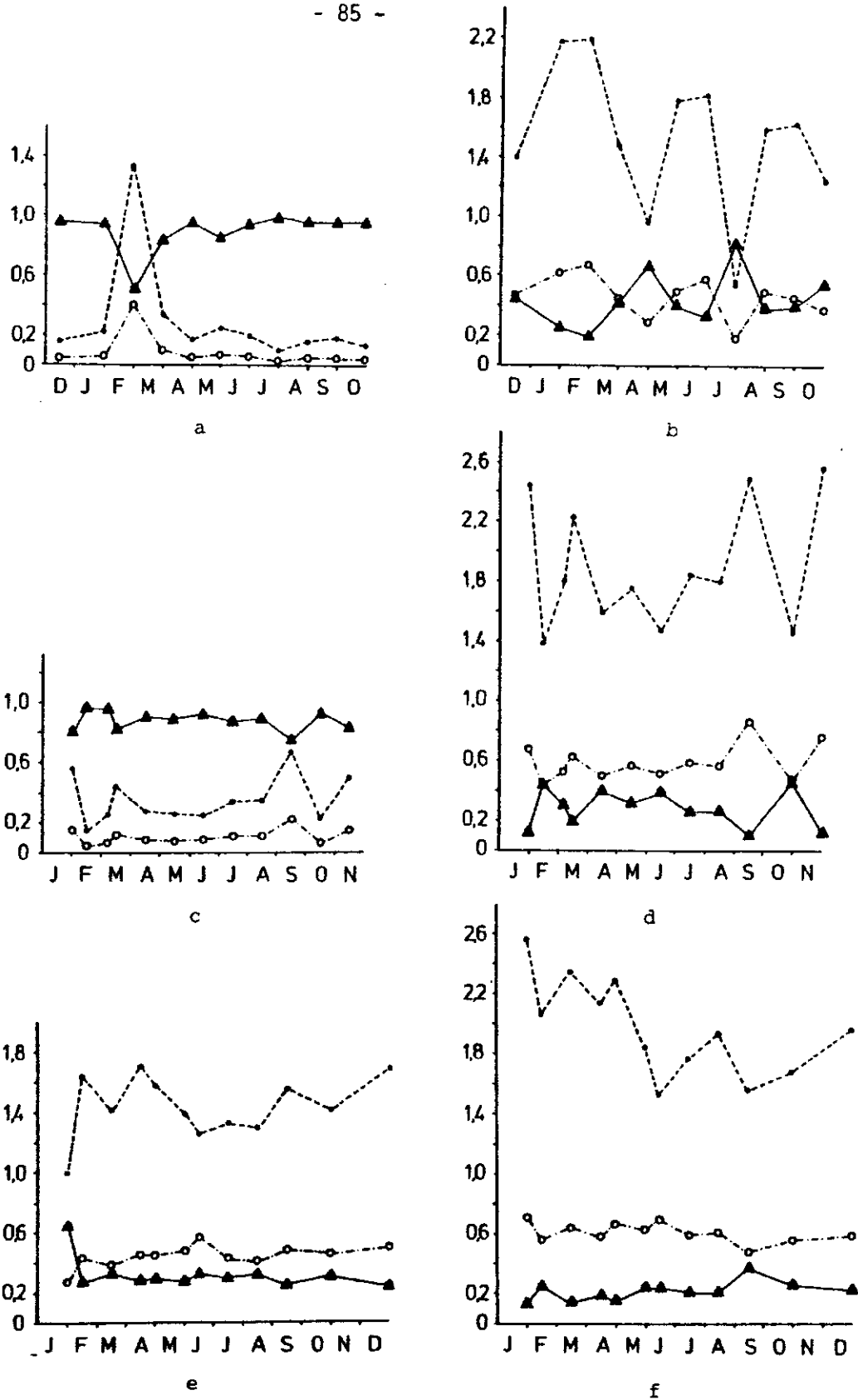


Abb. 28 Shannon Weaver Index (*- - - -), Dominanzindex (▲—) und Evennessindex (○— - -) benthischer Diatomeen bezogen auf Zellzahl (a., c., e) und Biomasse (b., d., f.) in Arenicola-Watt (a., b.), Seegras-Watt (c., d.) und Nereis-Corophium-Watt (e., f.).

bezogen sehr niedrig ($\bar{x} = 0.29 \pm 0.35$) (Abb.23). Nur während der Blüte sind die Werte höher. Die Diversität ist im Februar höher (1.3) als im März (0.3), wenn Achnanthes hauckiana stark dominiert. Wenn der Shannon Weaver Index auf die Biomasse bezogen wird, zeigt er im Arenicola-Watt sehr viel stärkere Schwankungen. Die geringsten Werte treten im April, Juni und Oktober auf, wenn die gesamte Biomasse sehr stark von Achnanthes hauckiana geprägt wird. Der Mittelwert ist höher als auf Zellzahl-Basis ($\bar{x} = 1.53 \pm 0.49$).

Seegras-Watt

Im Seegras-Watt ist der Shannon Weaver Index auf die Zellzahl bezogen etwas höher als im Arenicola-Watt ($\bar{x} = 0.36 \pm 0.16$) (Abb.28). Von Januar bis März, zur Zeit des Spätwintermaximums, zeigt der Shannon Weaver Index stärkere Schwankungen als von April bis August. Im September ist die Diversität am höchsten, Achnanthes hauckiana zeigt das Minimum, im Oktober nimmt die Diversität mit zunehmender Zellzahl von Achnanthes hauckiana ab. Im November sinkt die Zellzahl von A. hauckiana, während die Diversität steigt.

Der Shannon Weaver Index, bezogen auf die Biomasse, ist ebenfalls im Seegras-Watt höher als im Arenicola-Watt ($\bar{x} = 1.8980 \pm 0.4217$) (Abb. 28 b,d). Dieser Index ist auf Biomasse-Basis höher, verbunden mit stärkeren Schwankungen, als auf Zellzahl-Basis im Seegras-Watt. Die Bereiche der stärksten Schwankungen sind die gleichen wie die des Shannon Weaver Index auf Zellzahl-Basis.

Nereis-Corophium-Watt

Im Nereis-Corophium-Watt ist der Shannon Weaver Index auf Zellzahl-Basis gegenüber den beiden anderen Gebieten hoch ($\bar{x} = 1.4339 \pm 0.2028$) (Abb. 28). Der niedrigste Wert beträgt 1.0 im Januar, wenn Achnanthes hauckiana und Opephora spec. dominieren. Von Februar bis Ende April, zur Zeit der hohen Zellzahlen, ist die Diversität mit Werten zwischen

1.4 und 1.7 hoch. Danach sind sie von Mai bis Oktober mit 1.2 bis 1.55 etwas niedriger, um zum Dezember wieder anzusteigen, wenn einige Arten, die im Winter zuvor anzutreffen waren, wieder erscheinen. Die höchsten Werte für die Diversität in den drei Gebieten berechnen sich auf Biomasse-Basis im Nereis-Corophium-Watt ($\bar{x} = 1.9661 \pm 0.3237$) (Abb.28). Die Tendenz ist vom Januar bis zum Juni fallend, wenn auch die gesamte Biomasse das Minimum im Nereis-Corophium-Watt besitzt. Nach einem erhöhten Wert im Sommer zeigt sich noch einmal ein niedriger Wert im September, wenn Amphora exigua besonders häufig auftritt. Zum Dezember hin ist ein schwacher Anstieg zu beobachten.

Dominanzindex

Arenicola-Watt

Auf Zellzahl-Basis ist der Dominanzindex im Arenicola-Watt hoch mit Werten zwischen 0.8 und 1.0 ($\bar{x} = 0.89 \pm 0.14$) (Abb. 28). Eine Ausnahme bildet der Februar-Wert zur Zeit der hohen Zellzahl und Diversität.

Auf Biomasse-Basis ist die Dominanz sehr viel geringer und schwankt im Jahresgang erheblich ($\bar{x} = 0.44 \pm 0.18$). Im April und Juli ist die Dominanz besonders hoch, da jetzt kaum andere Arten als Achnanthes hauckiana eine wesentliche Biomasse aufbauen können.

Seegras-Watt

Im Seegras-Watt ist der Dominanzindex auf der Basis der Zellzahl ungefähr so hoch wie im Arenicola-Watt ($\bar{x} = 0.82 \pm 0.24$) (Abb.28). Auf der Basis der Biomasse ist er aber niedriger als auf Zellzahl-Basis und überwiegend geringer als im Arenicola-Watt ($\bar{x} = 0.28 \pm 0.13$).

Nereis-Corophium-Watt

Der Unterschied in der Besiedlungsstruktur von Arenicola-Watt und Seegras-Watt gemeinsam gegenüber dem Nereis-Corophium-Watt zeigt sich nach dem Shannon Weaver Index auch im Dominanzindex sehr deutlich.

Er nimmt auf Zellzahl-Basis niedrige Werte an (\bar{x} 0.3219 \pm 0.1083). Eine Ausnahme bildet nur der Januar-Wert (0.65), wenn auch die Diversität sehr gering ist. Auf Biomasse Basis werden die geringsten Dominanz-Werte der drei Zonen erreicht (\bar{x} = 0.2 178 \pm 0.0642). Im September beträgt der Wert 0.37, hervorgerufen durch die große Biomasse von Amphora exigua, durch die auch die Diversität gesenkt wurde.

Evenness

Arenicola-Watt

Aus den geringen Werten der Diversität und den hohen der Dominanz folgen niedrige Werte der Evenness im Arenicola-Watt auf Zellzahl-Basis (\bar{x} = 0.0877 \pm 0.1049) (Abb. 28 a). Nur der Februar-Wert bildet eine Ausnahme durch die bereits dargestellten Bedingungen.

Auf der Basis der Biomasse ist die Evenness etwas höher (\bar{x} = 0.4644 \pm 0.1419), sie zeigt aber auch größere Fluktuationen (0.18- 0.62). Die Fluktuationen folgen denen des Shannon Weaver Index.

Seegras-Watt

Im Seegras-Watt ist die Evenness bezogen auf die Zellzahl ebenfalls gering. Die Werte betragen im Mittel \bar{x} = 0.1108 \pm 0.0498. Auf Biomasse-Basis ist die Evenness, wie schon im Arenicola-Watt etwas höher mit \bar{x} = 0.5940 \pm 0.1218. Die Schwankungen sind jedoch nicht so stark ausgeprägt wie im Arenicola-Watt (Abb. 28).

Nereis-Corophium-Watt

Da im Nereis-Corophium-Watt die Diversität höher und die Dominanz geringer ist als in den beiden anderen Gebieten, wird die Evenness größer als im Arenicola- und Seegras-Watt. Auf Zellzahl bezogen liegen die Werte im Mittel bei 0.4466 \pm 0.0710.

Auf der Basis der Biomasse werden die höchsten Werte der drei Standorte erreicht ($\bar{x} = 6,08 \pm 0,06$).

Ein Vergleich der Indices der benthischen mit den Indices der planktischen Diatomeen zeigt, daß die Fluktuationen im Benthos geringer sind. Das Phytoplankton besteht zu einem Zeitpunkt aus sehr viel weniger Arten als das Benthos. Der Wechsel der Arten ist im Phytoplankton sehr intensiv und dynamisch, während er im Mikrophytobenthos langsamer ist und nicht die gesamte Artengruppe erfaßt. In der Jahresbilanz ist die Anzahl der Diatomeen-Arten im Plankton und Benthos ähnlich.

6. Primärproduktion

6.1. Primärproduktion der Gemeinschaft im Arenicola-Watt

Die Messungen beginnen Ende Februar direkt nach dem Abtauen der Eisbedeckung des Wattes mit einem Wert, der ausschließlich durch die Aktivität der benthischen Diatomeen, die zu diesem Zeitpunkt ihr Biomassemaximum besitzen, gebildet wird. Im März hat die Primärproduktion das Jahresminimum ($103 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Flut}^{-1}$). Dies liegt an der geringen Mikrophytobenthos-Produktivität. Die Biomasse der benthischen Diatomeen hat sehr stark abgenommen und die die Produktion beeinflussenden Faktoren Licht und Temperatur sind noch nicht stark angestiegen. Die Produktion des Phytoplanktons ist nun deutlich meßbar. Im April zeigt das Phytoplankton sein Frühjahrsmaximum, obwohl die Lichtbedingungen am Meßtag nicht sehr gut sind. Die Nährsalzkonzentrationen sind jedoch noch hoch und das Phytoplankton bildet das Biomassemaximum des Jahres. Die Produktion des Mikrophytobenthos steigt über den Mai zum Juni sehr stark an auf das Maximum von $439 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2}$ pro Flut, obwohl die Biomasse gering ist. Die Produktion des Phytoplanktons ist im Mai niedrig, nimmt im Juni wie

die des Mikrophytobenthos stark zu. Das Phytoplankton zeigt nun einen kleinen Biomasseanstieg. Im Juni erreicht die Produktion der Gemeinschaft ihr Maximum. Die Lichtbedingungen sind gut, aber die Nährsalzkonzentrationen gehen sehr stark zurück. Im Juli nimmt die Produktion der Gemeinschaft und des Mikrophytobenthos ab.

Im August erreicht das Phytoplankton noch einmal einen sehr hohen Wert, wenn die Produktion auf die Stunde bezogen wird, liegt hier das Maximum vor. Die Lichtintensität ist nur etwas größer als die Hälfte gegenüber den Juni und Juli-Messungen. Die Erhöhung der Nährsalze und die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons zeigen, daß durch Turbulenz ein Transport vom Benthos ins Pelagial stattgefunden hat. Nach kurzer Wetterberuhigung hat das Phytoplankton noch einmal eine größere Biomasse aufgebaut. Von September an nehmen die Stürme so stark zu, daß Stoffwechsel-Gemeinschaft-Messungen im Arenicola-Watt im November und Dezember nicht mehr möglich sind.

6.2. Primärproduktion des Phytoplankton und Mikrophytobenthos

Die Brutto- und Nettoproduktion von Phytoplankton und Mikrophytobenthos, alle zwei Wochen, gemessen ist in Abb. 29 b und Abb. 29 c dargestellt.

Die Produktion ist von der Flutperiode auf den Tag umgerechnet. Die Produktion des Mikrophytobenthos pro Tag wurde unter der Voraussetzung berechnet, daß die Produktion während der Ebbe gleich groß ist wie während der Flut (LEACH, 1970). Dadurch erhöht sich die Produktion des Mikrophytobenthos pro Tag gegenüber der Produktion pro Flut.

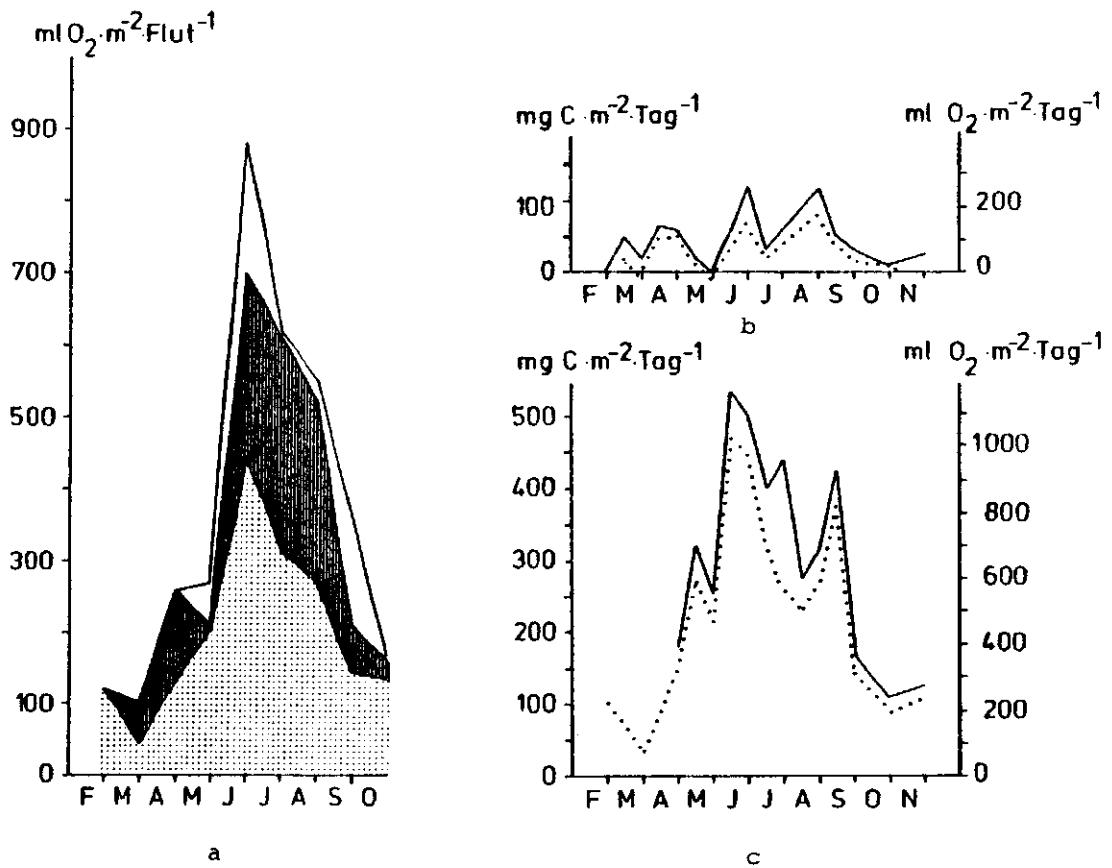


Abb. 29 a Primärproduktion pro Flut im Arenicola-Watt nach den Glockenmessungen mit den Anteilen von Mikrophytobenthos (gepunktet) und Phytoplankton (gestreift) gemäß den Einzelmessungen mit der Differenz zwischen dem Glockenwert und der Summe der Einzelmessungen (weiß).
Primärproduktion von Phytoplankton (b.) und Mikrophytobenthos pro Tag (c.), Bruttoprimärproduktion (—), Nettoprimärproduktion (.....).

Nach Umrechnung der Produktion von Sauerstoff in Kohlenstoffeinheiten beträgt die Brutto-Produktion des Mikrophytobenthos maximal $535 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$, die des Phytoplanktons maximal $120 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$. Mitte Mai und Mitte September treten zusätzlich zu den Meßtagen des Gemeinschaftsstoffwechsel zwei hohe Werte in der Produktion des Mikrophytobenthos auf. Der Jahrestrend ist aber dem der Messungen in monatlichem Abstand sehr ähnlich.

6.3. Abhängigkeit der Primärproduktion der Gemeinschaft von Temperatur und Licht

Die pflanzliche Primärproduktion steigt sowohl mit zunehmender Temperatur als auch zunehmender Lichtintensität bis eine "Sättigung" eintritt und kann bei zu hoher Temperatur oder Strahlung schließlich gehemmt werden (PARSONS et al., 1977). In den Glockenmessungen zeigt die Temperatur und Lichtintensität eine deutliche Korrelation mit der Primärproduktion. Die Brutto-Primärproduktion der Gemeinschaft des Arenicola-Watts steigt mit zunehmender Wassertemperatur:

$$y = 1,35 + 5,74x \quad r = 0,91 \quad n = 9 \quad (\text{Abb. 30 a})$$

In den in situ Messungen stellt sich diese Beziehung als linear dar. Die Beziehung zwischen Brutto-Primärproduktion und Lichtintensität kann sowohl linear als auch logarithmisch dargestellt werden, da die Korrelationskoeffizienten der beiden Kurvenanpassungen gleich sind.

$$y = 28,03 + 0,54 \cdot 10^{-5} x \quad r = 0,91 \quad n = 9$$

$$y = -513,66 + 37,88 (\ln x) \quad r = 0,91 \quad n = 9 \quad (30 \text{ b}).$$

Da die Brutto-Primärproduktion der Gemeinschaft als Zielgröße (y) von den beiden Einflußgrößen Temperatur (x_1) und Lichtintensität (x_2) gemeinsam beeinflußt werden kann, wird eine multiple Regression durchgeführt (SACHS, 1969). Der Wert des multiplen Korrelations-

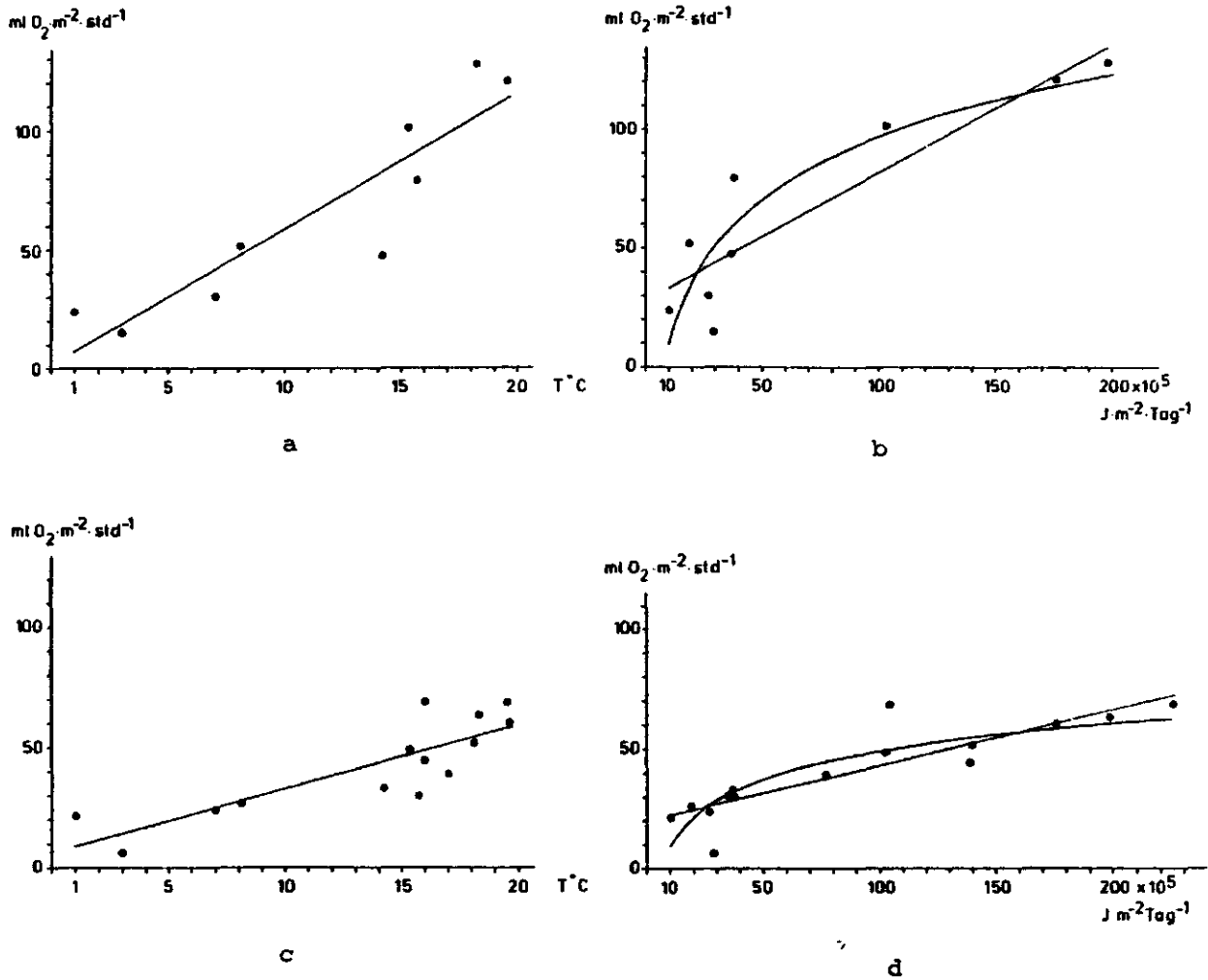


Abb. 30 Beziehung der Brutto-Primärproduktion zu Temperatur und Lichtintensität im Arenicola-Watt. a. Korrelation von Gemeinschafts-Primärproduktion und Temperatur. b. Korrelation von Gemeinschafts-Primärproduktion und Lichtintensität. c. Korrelation von Mikrophytobenthos-Primärproduktion und Temperatur. d. Korrelation von Mikrophytobenthos-Primärproduktion und Lichtintensität.

koeffizienten beträgt $R_{1,23} = 0,96$. Die Gleichung für den Zusammenhang der drei Variablen lautet :

$$\hat{y} = 29,60 + 3,05 \cdot 10^{-6} x_1 + 3,25 x_2$$

Die Prüfung der Regression (F-Test) ergibt : $S=99,20$ %.

Die Brutto-Primärproduktion des Mikrophytobenthos im Arenicola-Watt zeigt deutliche Abhängigkeit von Temperatur und Lichtintensität (Abb. 30). Die Gleichung der Beziehung zwischen Brutto-Primärproduktion und Temperatur lautet :

$$y = 6,19 + 2,66 x \quad r = 0,84 \quad n = 14$$

Brutto-Primärproduktion des Mikrophytobenthos und die Lichtintensität stehen in folgendem Zusammenhang :

$$y = -226,83 + 17,13 (\ln x) \quad r = 0,87 \quad n = 15$$

6.4. Primärproduktion der Gemeinschaft im Seegras-Watt

Die Primärproduktion ist im Seegras-Watt die höchste der drei untersuchten Gebiete, da zu der Aktivität von Phytoplankton und Mikrophytobenthos die des Seegrases Zostera noltii mit Epiphyten hinzukommt (Abb. 31 a). Bis Mai sind die Werte der Gemeinschafts-Brutto-Primärproduktion pro Flut ähnlich wie im Arenicola-Watt. Das Mikrophytobenthos bildet den höchsten Anteil an der Gemeinschafts-Primärproduktion ($\bar{x} = 77$ %). Anfang Juni beginnt sich die Produktion von Zostera noltii auszuwirken, sie ist aber noch gering ($107 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2}$ pro Flut = 28 % der Gemeinschafts-Primärproduktion). Während im Arenicola-Watt die Produktion Ende Juni ihr Maximum erreicht, ist sie Anfang Juni im Seegras-Watt nur etwas weniger als halb so hoch. Von Juli bis September ist die Primärproduktion sehr viel höher als im Arenicola-Watt ($1050-3441 \text{ ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2}$ pro Flut). Das Maximum wird im Seegras-Watt erst im September erreicht, wenn die Produktion im Arenicola-Watt schon sehr stark abgenommen hat. In den drei Monaten Juli, August und September dominiert

die Produktion von Zostera noltii mit Epiphyten die Gemeinschafts-Primärproduktion ($x = 82\%$ der Gemeinschaftsproduktion).

Auf eine Flutphase bezogen können Mikrophytobenthos und Phytoplankton nicht so hohe Werte erreichen wie im Arenicola-Watt, da die Zeit der Überflutung kürzer ist. Zum Herbst gehen die Werte der Gemeinschafts-Primärproduktion auf ähnliche Werte wie im Arenicola-Watt zurück. Die starke Abnahme der Primärproduktion von Mitte September bis Ende Oktober beruht vor allen anderen möglichen Ursachen auf dem Rückgang der Biomasse des Seegrases durch Wegfraß durch Ringelgänse. Von Ende Oktober an produziert Zostera noltii nicht mehr sehr aktiv. Die Sauerstoffproduktion beträgt nur noch ungefähr die Hälfte der Gemeinschaftsproduktion. Ein Vergleich mit dem Beginn der Wachstumsperiode zeigt, daß bei doppelt so großer Biomasse im Spätherbst gegenüber dem Juni-Wert, die Sauerstoffproduktion im Oktober gleich groß ist wie im Juni und im November nur noch halb so hoch ist.

6.5. Primärproduktion des Phytoplankton und Mikrophytobenthos

Die Primärproduktion des Phytoplanktons ist im Seegras-Watt geringer als im Arenicola-Watt, da die Wassertiefe nur noch die Hälfte von der im Arenicola-Watt beträgt und die Überflutung um eine Stunde im Mittel verkürzt ist (Abb. 31 b).

Die Werte der Primärproduktion des Mikrophytobenthos im Seegras-Watt wurden unter der Annahme berechnet, daß die Produktion während der Ebbe ebenso groß ist wie während der Flut. Das Seegras-Watt ist auch während Niedrigwasser mit einem Wasserfilm bedeckt, wenn nicht starker Ostwind herrscht. Auf der Berechnungsgrundlage der Primärproduktion pro Tag zeigt sich, daß die Produktion des

Mikrophytobenthos im Seegras-Watt etwas geringer ist als im Arenicola-Watt (Seegras-Watt : $\bar{x} = 244,78 \pm 157,73 \text{ mg C.m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$, Arenicola-Watt : $\bar{x} = 280,00 \pm 157,07 \text{ mg C.m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$). Unterschiede bestehen darin, daß das Maximum im Seegras-Watt im Mai einen Monat früher als im Arenicola-Watt eintritt und die Werte Ende Juni und Mitte September im Seegras-Watt niedriger sind als im Arenicola-Watt (Abb. 31 c).

6.6. Primärproduktion von *Zostera noltii*

Aus den Sauerstoffproduktions- und-respirationswerten der Hell- und Dunkelglocken kann durch Abzug der Produktions- und Respirationswerte der verschiedenen Komponenten (Mikrophytobenthos, Phytoplankton, Makrofauna, Mikrofauna, Bakterien, chemische Oxidation) die Produktion des Seegrases isoliert werden (Abb. 31 d). Die Netto-Primärproduktion des Seegrases ist über 24 Stunden von Mai bis November positiv. Die Respiration beträgt im Mittel $40,64 \% \pm 16,28$.

Die Schätzung der epiphytischen Primärproduktion ergibt, daß sie im Jahresmittel $39,87 \% \pm 16,37$ der Brutto-Primärproduktion von *Zostera noltii* beträgt.

6.7. Abhängigkeit der Primärproduktion von Seegrasbiomasse, Temperatur und Licht

Die Brutto-Primärproduktion ($\text{ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{std}^{-1}$) der Gemeinschaft steht in linearer Beziehung zur Biomasse des Seegrases (g TG).

Es gilt folgende Regressionsgerade:

$$y = 4,74 + 4,20 x \quad r = 0,96 \quad n = 7 \quad (\text{Abb. 32 a}).$$

Die enge wechselseitige Beziehung von Gemeinschaftsproduktion und Seegrasbiomasse dominiert im Juli, August und September die Höhe der Primärproduktion. Die Seegrasbiomasse und der Ge-

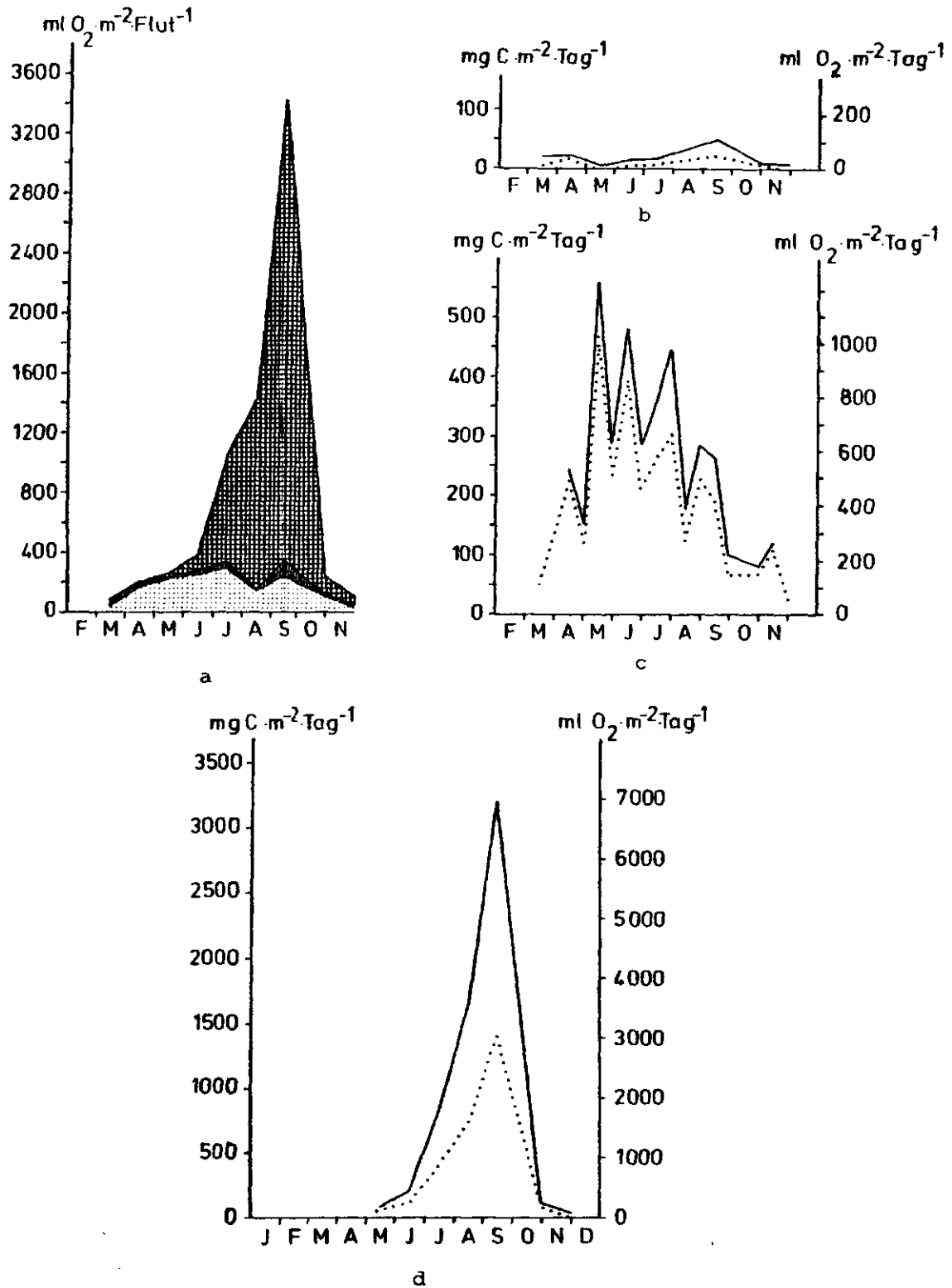


Abb. 31 a Primärproduktion pro Flut im Seegrass-Watt nach den Glockenmessungen mit den Anteilen von Mikrophytobenthos (gepunktet), Phytoplankton (gestreift) und Zwergseeegras einschließlich Epiphyten (kariert). Primärproduktion von Phytoplankton (b.) und von Mikrophytobenthos pro Tag (c.) d. Primärproduktion des Zwergseeegrases einschließlich Epiphyten, Bruttoprimärproduktion (—), Nettoprimärproduktion (·····).

meinschaftsstoffwechsel zeigen in dieser Zeit den stärksten Zuwachs. Daher wird die Seegrasproduktion auf 1 g TG Seegras bezogen, um den Einfluß von Temperatur und Lichtintensität auf die Gemeinschaftsproduktion zu prüfen.

Die Summe von Primärproduktion des Phytoplankton, Mikrophytobenthos und Seegrases steht in linearer Beziehung zur Temperatur in den Freilandmessungen :

$$Y = 6,06 + 3,12 x \quad r = 0,77 \quad n = 9 \quad (\text{Abb. 32 b})$$

Die Beziehung zur Lichtintensität kann sowohl als eine lineare als auch logarithmische Korrelation dargestellt werden.

$$y = 19,31 + 0,29 x \quad r = 0,85 \quad n = 9$$
$$y = - 207,58 + 16,34 (\ln x) \quad r = 0,84 \quad n = 9 \quad (\text{Abb. 32 c})$$

Die Korrelationskoeffizienten sind so ähnlich, daß nach den vorliegenden Daten nicht entschieden werden kann, welcher Kurvenverlauf genauer zutrifft.

Die Produktion des Mikrophytobenthos nimmt mit ansteigender Temperatur linear zu.

$$y = 2,42 + 2,55 x \quad r = 0,70 \quad n = 15 \quad (\text{Abb. 32 d})$$

Mit der Lichtintensität ist die Produktion des Mikrophytobenthos sowohl linear als auch logarithmisch verbunden.

$$y = - 173,25 + 13,50 (\ln x) \quad r = 0,77 \quad n = 16 \quad (\text{Abb. 32 e})$$
$$y = 18,35 + 0,21 \cdot 10^{-5} x \quad r = 0,76 \quad n = 16$$

6.8. Primärproduktion im Nereis-Corophium-Watt

Die Primärproduktion dieses Gebietes wird durch die Aktivität der benthischen Diatomeen geprägt. Blaualgen sind im Untersuchungs-jahr kaum vorhanden und das Phytoplankton ist von untergeordneter Bedeutung, da die Wassertiefe und die Oberflutungszeit gering sind.

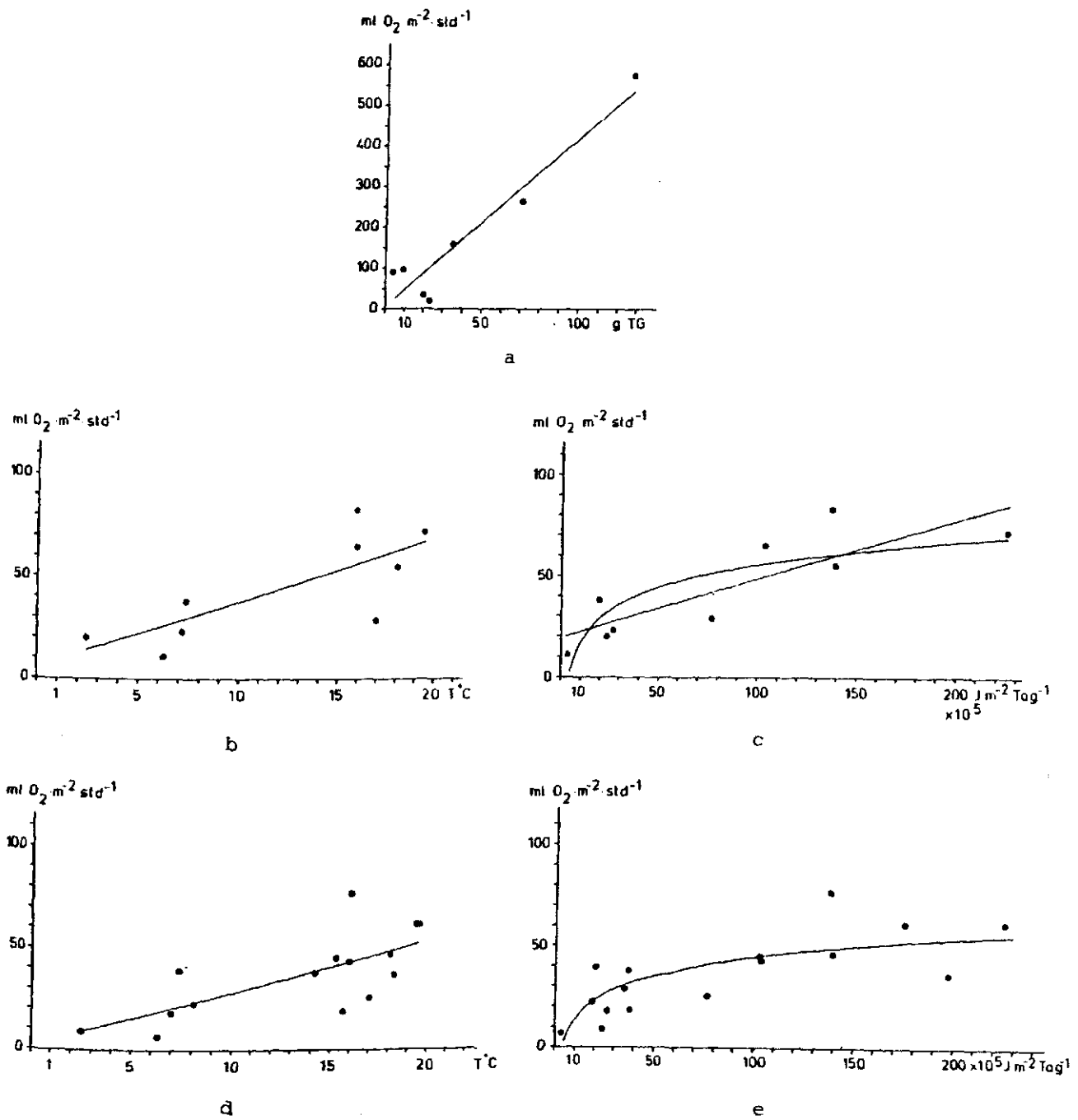


Abb. 32 a Korrelation der Bruttoprimärproduktion der Gemeinschaft im Seegras-Watt mit der Blattbiomasse des Zwergseegrases; Korrelation der Summe der Primärproduktion des Phytoplankton, Mikrophytobenthos und Zwergseegrases (pro 1 g TG) mit Temperatur (b.) und Lichtintensität (c.); Korrelation von Mikrophytobenthos- Bruttoprimärproduktion und Temperatur (d.) und Lichtintensität (e.).

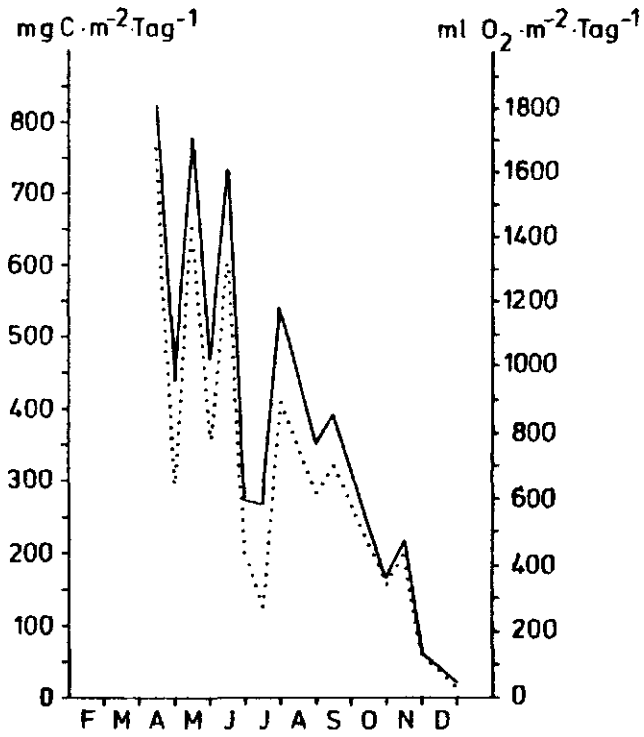
Die Primärproduktion des Mikrophytobenthos ist die höchste der drei Gebiete, sie zeigt aber auch die größten Schwankungen ($\bar{x} = 389,99 \pm 245,86 \text{ mg C.m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$) (Abb. 33 a). Die Messung im April zeigt den höchsten Wert des Jahres für das Nereis-Corophium-Watt. Zu dieser Zeit ist die Primärproduktion im Arenicola- und Seegras-Watt noch geringer. Bis Ende Juni sind die Schwankungen der Produktionswerte im zwei Wochen Rhythmus extrem hoch im Vergleich zu dem Kurvenverlauf in den beiden anderen Gebiete. Von August an nimmt die Primärproduktion bis Dezember deutlich ab.

Die Brutto-Primärproduktion steht in enger Beziehung zu Temperatur und Licht, wie es auch schon in den anderen Zonen gezeigt wurde.

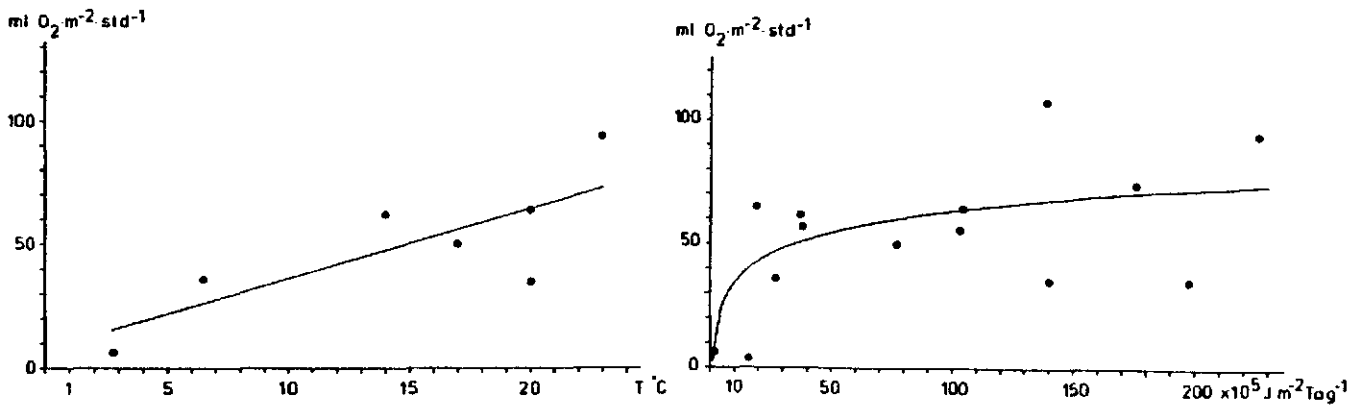
Brutto-Primärproduktion-Temperatur: $y = 7,38 + 2,85 x \quad r = 0,78 \quad n = 7$ (Abb. 33 b)
" " Licht : $y = -137,82 + 12,46 (\ln x) \quad r = 0,67 \quad n = 14$ (Abb. 33c)

Eine Besonderheit des Nereis-Corophium-Wattes ist, daß die Biomasse des Mikrophytobenthos nach einem Minimum im Juni deutlich ansteigt. Dieser Anstieg steht in enger Beziehung zu der zunehmenden Primärproduktion (Abb. 34 c). Für die Beziehung von Mikrophytobenthosbiomasse und -produktion im Seegras- und Arenicola-Watt gilt dies nicht (Abb. 34 a, b). Die Biomasse nimmt trotz ansteigender Produktion nicht zu und umgekehrt. Hier wird eine hohe Primärproduktion im Sommer gemessen, wenn die Biomasse des Mikrophytobenthos gering ist.

Die Beziehung der Primärproduktion des Mikrophytobenthos wie auch der Gemeinschaften der drei Gebiete ist zur Temperatur linear, während die Beziehung zur Lichtintensität logarithmisch verläuft. Dies zeigt, daß die natürliche Lichtintensität ausreicht, um eine "Lichtsättigung" zu erreichen. Dagegen sind die Temperaturen um 20° C nicht so hoch, daß der Kurvenverlauf abflacht. Bei höheren



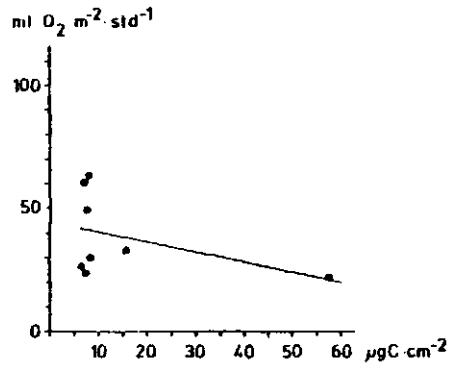
a



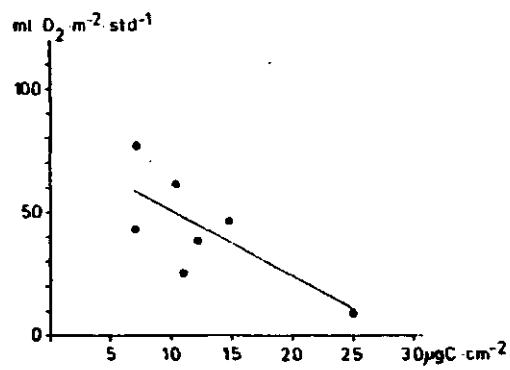
b

c

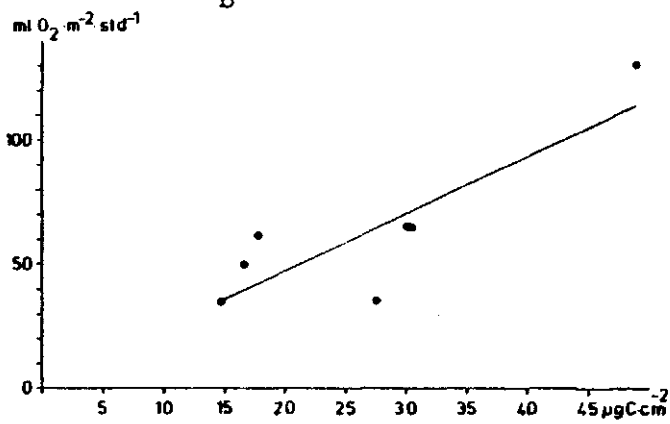
Abb. 33 a Bruttoprimärproduktion (—) und Nettoprimärproduktion des Mikrophytobenthos im Nereis-Corophium-Watt.
Beziehung der Bruttoprimärproduktion des Mikrophytobenthos zu Temperatur (b.) und Lichtintensität (c.) im Nereis-Corophium-Watt.



a



b



c

Abb. 34 Beziehung von Bruttoprimärproduktion und Biomasse des Mikrophytobenthos im Arenicola-Watt (a.), im Seegrass-Watt (b.) und im Nereis-Corophium-Watt (c.).

Temperaturen ist eine Abflachung des Kurvenverlaufs der Beziehung zwischen Primärproduktion und Temperatur hin zu einer logarithmischen Funktion zu erwarten (PARSONS et al., 1977).

6.9. Jahresbilanz der Primärproduktion

Eine Aufteilung der Gemeinschafts-Primärproduktion ergibt die in Tab. 12 aufgeführten Produktionswerte der pflanzlichen Kompartimente. Die Primärproduktion des Mikrophytobenthos ist am höchsten in dem flachen Nereis-Corophium-Watt, etwas niedriger im Arenicola-Watt und im Seegras-Watt am geringsten, in dem aber die epiphytischen Diatomeen eine ungefähr doppelt so hohe Produktion entwickeln wie die benthischen Algen. Damit wird die Summe der Primärproduktion der sessilen Mikroflora im Seegras-Watt sehr viel höher als in den beiden anderen Zonen. Die Nettoproduktion bedeutet hier die Produktion nach Abzug der Respiration des Mikrobenthos.

Während die Produktion des Phytoplanktons im Arenicola-Watt von Bedeutung ist, sinkt die planktische Primärproduktion im Seegras-Watt auf ungefähr 1/3 des Wertes im Arenicola-Watt durch die Kombination von abnehmender Wassertiefe und Flutperiode.

Tab. 12 Jahresbilanzen der pflanzlichen Kompartimente

	Arenicola-Watt	Seegras-Watt	Nereis-Corophium-Watt
<u>Mikrophytobenthos</u>			
Brutto-Primärproduktion	251 $10_2 \cdot m^{-2}$	186 $10_2 \cdot m^{-2}$	332 $10_2 \cdot m^{-2}$
	= 115 gC	= 85 gC	= 152 gC
Netto -Primärproduktion	215 $10_2 \cdot m^{-2}$	146 $10_2 \cdot m^{-2}$	263 $10_2 \cdot m^{-2}$
	= 99 gC	= 67 gC	= 120 gC

	Arenicola-Watt	Seegras-Watt	Nereis-Corophium-Watt
epiphytische Diatomeen			
Brutto-Primärproduktion	-	367 $10_2 \cdot m^{-2}$ 168 gC	-
Netto -Primärproduktion	-	286 $10_2 \cdot m^{-2}$ = 131 gC	-
Phytoplankton			
Brutto-Primärproduktion	70 $10_2 \cdot m^{-2}$ = 32 gC	21 $10_2 \cdot m^{-2}$ = 9 gC	-
Netto -Primärproduktion	61 $10_2 \cdot m^{-2}$ = 28 gC	17 $10_2 \cdot m^{-2}$ = 8 gC	-
Zostera noltii mit Epiphyten			
Brutto-Primärproduktion	-	827 $10_2 \cdot m^{-2}$ = 378 gC	-
Netto -Primärproduktion	-	366 $10_2 \cdot m^{-2}$ = 167 gC	-

Die Jahresbilanz der Brutto-Primärproduktion und Gesamtrespiration der drei Gemeinschaften wird in Tab. 13 aufgeführt.

Tab. 13 Jahresbilanz

	Arenicola-Watt	Seegras-Watt	Nereis-Corophium-Watt
Brutto-Primärproduktion der Gemeinschaft	321 $10_2 \cdot m^{-2} J^{-1}$ = 148 gC	1034 $10_2 \cdot m^{-2} J^{-1}$ = 473 gC	332 $10_2 \cdot m^{-2} J^{-1}$ = 152 gC
Gesamtrespiration	179 10_2	540 10_2	130 10_2
Netto-Primärproduktion der gesamten Gemeinschaft	142 10_2 = 65 gC	494 10_2 = 226 gC	202 10_2 = 92 gC
P / R	1,79	1,91	2,55

Die höchste Primärproduktion wird im Seegras-Watt erreicht. Im Arenicola- und Nereis-Corophium-Watt ist die Brutto-Primärproduktion der Gemeinschaft ungefähr gleich groß, obwohl im Arenicola-Watt Phytoplankton und Mikrophytobenthos daran beteiligt sind, während im Nereis-Corophium-Watt nur das Mikrophytobenthos aktiv ist. Der Quotient aus Brutto-Primärproduktion und Gesamtrespiration, das P/R Verhältnis, steigt vom Arenicola-Watt zum Seegras-Watt und Nereis-Corophium-Watt.

Die Differenz zwischen Brutto-Primärproduktion und Respiration kann auf die gesamten Flächen der drei Gemeinschaften umgerechnet werden (Tab. 14). Es zeigt sich, daß die Produktion im Arenicola-Watt durch seine weite Ausdehnung die größte Bedeutung hat.

Tab. 14. Primärproduktion der Gesamtflächen und Gesamtgemeinschaften

	Fläche ha	Brutto-Primär- produktion toC	Nett-Primär- produktion toC
Arenicola-Watt	121,61	179	79
Seegras-Watt	20,02	95	45
Nereis-Corophium-Watt	21,80	33	20

Diskussion

1. Ausschöpfung des Nährsalzangebotes

Die Remineralisierung im Sediment ist im Flachwasser des Gezeitenmeeres entscheidend für die Höhe der Primärproduktion. Der Wasserkörper ist turbulent und ungeschichtet und wird vom Tidenstrom über biologisch hoch aktive Sand- und Schlickböden hin und herbewegt. Zum einen werden aus dem Sediment Nährsalze freigesetzt, zum anderen werden sie dem Wasser durch Phytobenthos und Phytoplankton entzogen. Da das Phytobenthos den größten Anteil an der gesamten Primärproduktion des Wattgebietes besitzt, kann in der vorliegenden Arbeit gezeigt werden, daß der Nährsalzentzug aus dem Wasser zum Benthos im Sommer zu einer vollständigen Ausschöpfung des Angebotes führen kann.

Der Schwerpunkt bei bisherigen Untersuchungen im Flachwasser lag im Gegensatz dazu darin, zu klären, wie hoch die Freisetzung von Nährsalzen durch Bakterien und Makrofauna im Sediment ist (JOHANNES, 1968; NIXON et al., 1976; NIXON et al., 1980; ROWE et al., 1975) und ob diese Remineralisierung für die Primärproduktion des Phytoplanktons genügend groß ist. Die Methoden und Ergebnisse dieser Arbeitsrichtung wurden von ZEITZSCHEL (1980) zusammengefaßt und diskutiert.

Der Jahresgang der Ammoniumkonzentration im auflaufenden Wasser im Arenicola-Watt mit einem sommerlichen Minimum ist typisch für Gebiete, in denen das Ammonium durch pflanzliche Aktivität reduziert wird (LINDAHL, 1977). Im Gegensatz dazu gleichen die sommerlichen Konzentrationen in dem vom Mudd-Watt beeinflussten Seegras- und Nereis-Corophium-Watt mehr den Konzentrationen aus eutrophierten holländischen Wattgebieten (VAN DEN HOEK, et al., 1979).

Die Änderung der Nitratkonzentration übers Jahr ist vergleichbar mit den anderen Flachwassergebieten, in denen die Nitratwerte im Sommer durch pflanzliche Aktivität nahe Null liegen (RAYMONT, 1963). Auch im holländischen Wattenmeer können im Sommer so niedrige Werte erreicht werden. Die maximalen Nitratkonzentrationen im holländischen Wattenmeer liegen aber weit über den im Königshafen gemessenen (RUTGERS VAN DER LOEFF, 1980).

Der Jahresgang der NO_2^- -Konzentration zeigt während des ganzen Jahres für Seewasser recht hohe Werte. Nach GRASSHOFF (1976) beträgt der NO_2^- -gehalt meist nur $0,1 \mu\text{mol.l}^{-1}$. Dieser Wert wird auch im Sommer im Königshafen meist überschritten. Im Winter sind die NO_2^- -Werte mit $2 \mu\text{mol.l}^{-1}$ sehr hoch. Hohe NO_2^- -Werte können entweder hohe Aktivität von Primärproduzenten (GRASSHOFF, 1976) oder auch hohe Aktivität von Bakterien anzeigen.

Die Silikatkonzentration im auflaufenden Wasser zeigt im Sommer deutlich niedrigere Werte als zu Beginn und Ende des Jahres. Eine Limitierung des Diatomeenwachstums durch Silikatmangel, wie sie für das holländische Wattenmeer angenommen wird, ist aber wohl kaum vorhanden, da die niedrigsten Werte stets über $7 \mu\text{mol Si (OH)}_4\text{-Si.l}^{-1}$ im Arenicola-Watt und $10 \mu\text{mol}$ im Seegras- und Nereis-Corophium-Watt betragen. Im holländischen Wattenmeer können die Werte erheblich niedriger sein (VAN BENNEKOM et al. 1974; GIESKES und KRAAY, 1975).

Die hohe Aufnahme von Nährsalzen durch die Pflanzen wirkt sich besonders stark auf die Stickstoffverbindungen NH_4^+ und NO_3^- aus. Die hohen NH_4^+ -Konzentrationen im Sommer werden im Seegras-Watt dem Wasser vollständig entzogen. Doch auch in den beiden anderen Gebieten, die frei von Bewuchs durch Zostera noltii sind, und in denen

Mikrophytobenthos und Phytoplankton die einzigen Primärproduzenten sind, tritt in Abhängigkeit von der Ausgangskonzentration NH_4^+ -Zehrung auf. Eine NH_4^+ -Zehrung wurde in Untersuchungen in anderen Gebieten nur selten gefunden (NIXON et al., 1976). Die Freisetzung von Ammonium überwohgt meist die Zehrung (ZEITZSCHEL, 1980). Ursachen hierfür sind die größere Wassertiefe oder stärkere Trübung des Wassers, so daß das Licht nicht bis zum Grund vordringt (VAN DEN HOEK et al., 1979; PROPP, 1977). Ein anderer Grund kann die Sedimentzusammensetzung sein; Muddsediment mit hohem Gehalt an organischer Substanz besitzen eine höhere NH_4^+ -Exkretion als reines Sandwatt (PROPP, 1977), wie es im Königshafen dominiert. Ein Mangel an tierischer Besiedlung kann nicht der Grund für ein zeitweises Überwiegen der NH_4^+ -Zehrung gegenüber der NH_4^+ -Freisetzung sein, denn die Makrofaunabiomasse ist eher höher als in anderen Flachwassergebieten (H. ASMUS, 1982).

Durch die gleichzeitige Messung des NH_4^+ -Flusses in Hell- und Dunkelglocken konnte gezeigt werden, daß die Zehrungsraten in den Hellglocken größer sind als in den Dunkelglocken und umgekehrt, daß bei NH_4^+ -Freisetzung diese in den Dunkelglocken größer ist als in den Hellglocken.

Hinweise auf unterschiedliche NH_4^+ -Raten bei Tag und Nacht geben GILBERT (1982) fürs Phytoplankton und HENDRIKSEN et al. (1980) fürs Mikrophytobenthos. Die Pflanzen der Gemeinschaft der Wattfläche nehmen im Hellen mehr Ammonium auf als im Dunkeln.

Der Nitrat-Fluß im Königshafen zeigt überwiegend eine Verringerung des Nitratgehaltes im Wasser über dem Sediment. Die gleiche Tendenz wird berichtet aus anderen Gezeitengebieten (AURAND und DAIBER, 1973; AXELRAD et al., 1976; ENGLER und PATRICK, 1974). Es wird angenommen,

daß das NO_3^- im Wasser aus pelagischen Prozessen stammt (NIXON et al., 1976). Dieser Autor stellte aber auch fest, daß das Benthos keinen Anteil am Nitrat-Fluß besitzt. Dies gilt nicht für die hier untersuchte Wattfläche. Es wird aber auch von Nitratfreisetzung aus Sedimenten berichtet (CHALMERS, 1977; HOPKINSON und WETZEL, 1982; ROWE et al., 1975).

Inwieweit durch Nitrifikation im Sediment des Königshafen NO_3^- gebildet wird, läßt sich aus den Glockenmessungen nicht entscheiden, da sich dem Wasser über dem Sediment nur die Bilanz aus Aufnahme- und Abgaberraten mitteilt. Für den Königshafen konnte gezeigt werden, daß die Aufnahme von NO_3^- besonders stark durch Pflanzen verursacht wird und das Bakterien ebenfalls beteiligt sind, da NO_2^- -Zunahme und NO_3^- -Abnahme miteinander in Beziehung stehen. Diese auf Denitrifikation im anaeroben Milieu deutenden Vorgänge wurden an Tagen gemessen, an denen auch die Sedimentatmung sehr hoch war. Dies läßt vermuten, daß außer der Aktivität denitrifizierender Bakterien auch die Aktivität anderer Bakterien bei relativ hoher Temperatur sehr ausgeprägt war. Der Nitrit-Fluß zeigt überwiegend geringe Zehrungsraten. In anderen Untersuchungen lag der NO_2^- - Fluß meistens unter der Erfassungsgrenze (NIXON et al., 1976; PROPP et al., 1980).

Die NH_4^+ -Exkretionsraten im Königshafen liegen in der gleichen Größenordnung wie in anderen Gebieten (ROWE und SMITH, 1977).

Die Zunahme der NH_4^+ - Exkretion mit zunehmender Temperatur steht in Übereinstimmung mit früheren Untersuchungen (KREMER und NIXON, 1978). Es bestehen wenige Vergleichsmöglichkeiten mit Jahregängen im NH_4^+ - Fluß (NIXON et al., 1976; PROPP, 1977; PILSON et al., 1979). Überwiegend ist die NH_4^+ -Exkretion im Sommer am höchsten. Zusätzlich

kann für das Watt festgestellt werden, daß der NH_4^+ -Bedarf der Pflanzen, nicht nur des Planktons sondern auch des Benthos, den Ammonium-Fluß der Gemeinschaft im Sommer stark beeinflusst.

Im Gegensatz zu dem Fluß der Stickstoffverbindungen, in dem die Aufnahmeprozesse überwiegen, sind im Silikat-Fluß Freisetzungsvorgänge von größerer Bedeutung.

Seewasser ist sowohl oberhalb des Sedimentes (GRASSHOFF, 1976), als auch im Interstitium produktiver Gebiete fast immer untersättigt an amorphem Silikat (SCHINK et al., 1974). Wenn zusätzlich berücksichtigt wird, daß amorphes Silikat stärker löslich ist als Tonminerale und Quarz (MAC KENZIE & GEES, 1971; MAC KENZIE et al., 1967; HURD, 1972), wird verständlich, daß eine starke Tendenz besteht, die Silikatkonzentration durch Auflösen von Diatomeenschalen zu erhöhen. Lebende Diatomeenschalen sind durch eine Hülle aus organischer Substanz vor dem Auflösen geschützt. Durch Entfernung dieser Hülle steigt die Löslichkeit (im Laborversuch z.B. durch Säurebehandlung, KAMATANI, 1982). In der Natur wird die Hülle der Diatomeen aus organischer Substanz bei Abbauprozessen durch Bakterien und herbivore Tiere zerstört. Weder Bakterien noch Tiere benötigen Silikat für den eigenen Stoffwechsel in größerem Umfang, so daß nach Ausnutzung der organischen Substanz die Silikatskelette in "fecal pellets", Wasser und Sediment Lösungsvorgängen ausgesetzt sind. In diesem Zusammenhang ist die Korrelation von Silikat-Fluß und gesamten Sauerstoffverbrauch, der ein Maß für die Gesamtheit der aeroben Abbauvorgänge darstellt, zu sehen.

Doch auch der Silikat-Fluß wird durch die Primärproduktion stark beeinflusst. Der gemessene Si-Fluß entspricht der Differenz aus Si-Abgabe und Aufnahme durch Diatomeen. Während im Arenicola-Watt und

Nereis-Corophium-Watt die Silikatfreisetzung überwiegt, ist im Seegras-Watt die Silikat-Aufnahme wichtig. Der Unterschied zeigt sich besonders deutlich im Sommer, wenn das Seegras-Watt die höchste Diatomeenbiomasse und Primärproduktion durch Diatomeen besitzt, durch die Entwicklung epiphytischer Diatomeen, während in den beiden anderen Zonen die Biomasse der Diatomeen nach dem Frühling stark zurückgegangen ist.

Obwohl im holländischen Teil des Wattenmeeres keine vergleichbaren Glockenmessungen zum Nährsalz-Fluß der Watten durchgeführt wurden, wird dort aus den Konzentrationen der Nährsalze im freien Wasser geschlossen, daß die durch Eutrophierung hohen Werte wegen der Trübung des Wassers von den Pflanzen nicht ausgenutzt werden können und daß eine Limitierung der Primärproduktion durch niedrige Si-Konzentrationen verursacht wird, da Si-Verbindungen durch Eutrophierung bisher kaum beeinflußt werden (VAN BENNEKOM et al., 1974; VAN DEN HOEK et al., 1979).

Im nordfriesischen Teil des Wattenmeeres kann gezeigt werden, daß die Stickstoffverbindungen von den Pflanzen vollständig ausgeschöpft werden können. Phosphat ist im Untersuchungsjahr stets vorhanden. Ein Si-Mangel tritt im Gegensatz zum holländischen Watt nicht auf. Hierzu trägt die Freisetzung von Si-Verbindungen auf den Watten bei. Im Sommer, wenn die Nährsalz-Konzentrationen im auflaufenden Wasser relativ niedrig sind, zeigt sich, daß die Primärproduktion entscheidend von dem Nährsalz-Fluß der Wattfläche selbst beeinflußt wird.

2. Auswirkung der Beweidung auf die Struktur und Produktion des Mikrophytobenthos

Benthische Diatomeen sind neben Bakterien und Detritus eine wichtige

Nahrungsquelle für benthische Tiere (CASTENHOLZ, 1961; SANDERS et al., 1962; ODUM, 1970; DAYTON, 1975; MENGE, 1978; FENCHEL & KOFOED, 1976; HYLLEBERG & CHRISTENSEN , 1978; NICOTRI, 1977; WHITLATCH & OBREBSKI, 1980). Blaualgen gehen dagegen nicht in so starkem Maße in die "grazing" - Nahrungskette ein, da sie wenig gefressen werden, und auch wenn sie aufgenommen werden, keinen wichtigen Bestandteil der Nahrung durch ihre schwere Verdaulichkeit bilden (CALLOW, 1973; HARGRAVE, 1970). Sie können auch giftig sein (INGRAM & PRESCOTT, 1954). Daher ist die Bedeutung der benthischen Diatomeen im Nahrungsnetz des Untersuchungsgebietes sicherlich größer als die der Blaualgen. Auch Phytoplankton und Seegras werden von der benthischen Fauna der Wattfläche kaum als Nahrung genutzt .

Die Maxima der Zellzahlen und der Biomasse der benthischen Diatomeen im Spätwinter entwickeln sich schon unter der Eis- und Schneedecke, während die Primärproduktion noch niedrig ist, wie es auch in anderen Gebieten beobachtet wird (VAN HEURCK, 1909; PROPP, 1977). Für unser Untersuchungsgebiet ist anzunehmen, daß sich die Zellen ansammeln können, während das Sediment durch das Eis stabilisiert ist, der Wind meistens schwach ist und bei erhöhten Windstärken aus Osten kommt, wodurch der Wasserstand nicht erhöht und somit die Eisschicht nicht zerstört wird. Die Makrofauna besitzt in dieser Zeit durch die niedrige Temperatur nur eine geringe Aktivität (H. ASMUS, 1982). Der Wegfraß an Diatomeen besonders durch Hydrobia ulvae ist also gering. Am höchsten kann er an wärmeren Tagen im Seegras-Watt sein, da hier die Biomasse von Hydrobia ulvae sehr viel größer ist als in den beiden anderen Gebieten. Hierdurch oder durch ungleichmäßige Verteilung könnte der gegenüber den

anderen Zonen etwas niedrigere Diatomeen-Biomassewert in dem Seegras-Watt erklärbar sein.

Das Zusammenwirken der Faktoren sonniger Winter, stabilisiertes Sediment, geringer Wegfraß ermöglicht trotz geringer Primärproduktionsrate eine Anreicherung und damit Erhöhung der Diatomeen-Biomasse.

Während des Frühlings nehmen die Diatomeenzahl und Biomasse in den drei Gebieten ab. Das Eis ist geschmolzen, die Wasserbewegung ist stärker geworden und die Aktivität der Weidegänger hat zugenommen. Diese die Biomasse der Diatomeen verringernden Prozesse überwiegen die zunehmende Primärproduktion.

Im Sommer kann sich die Biomasse der Diatomeen in den drei Gebieten nicht erhöhen, obwohl die Primärproduktion hoch ist und die Wasserturbulenz in dieser windärmeren Zeit gering ist. Dies kann erklärt werden durch die hohe Freßaktivität der herbivoren Makrofauna, insbesondere Hydrobia ulvae.

Auch zum Herbst hin bildet sich im Arenicola- und Seegras-Watt noch keine neue Diatomeenblüte. Dies kann durch die abnehmende Primärproduktion bei weiter bestehendem Wegfraß, aber auch durch starke Wasserbewegung bei anhaltenden Stürmen verursacht sein. Nur im Nereis-Corophium-Watt bildet sich trotz abnehmender Primärproduktion von September an wieder eine höhere Diatomeenbiomasse. In diesem Gebiet ist die Wasserbewegung nicht so stark wie in den beiden tieferen Zonen, so daß Zellen hierhin eingeschwemmt werden und sedimentieren können.

Ein anderer Faktor, der eine höhere Diatomeenbiomasse im Nereis-Corophium-Watt entstehen lassen kann, ist die im Vergleich zum Arenicola- und Seegras-Watt sehr viel geringere Anzahl von Hydrobia ulvae, die auf Grund der kurzen Oberflutungsdauer dieser Gemeinschaft

nur wenig Zeit zur Nahrungsaufnahme haben (H.ASMUS, 1982). Durch den geringeren Wegfraß, dem möglichen Einschweben von Zellen aus dem Seegrass-Watt und der hohen Primärproduktion des Mikrophyto-benthos kann die höhere Biomasse der Diatomeen im Nereis-Corophium-Watt entstehen. Doch nicht nur die Makrofauna dezimiert die benthischen Diatomeen, auch unter der Mikrofauna gibt es Arten, die sich von benthischen Diatomeen ernähren (Ciliata, Turbellaria, Nematoda). Die Mikrofauna ist im Königshafen mit vielen Arten individuenreich vertreten (REISE, 1981).

Durch "grazing" wird außer der Biomasse und Produktion der benthischen Diatomeen ihre Artenzusammensetzung gegenüber wenig beweideten Gebieten durch selektives Fressen verändert. Ketten- und bänderbildende Formen und wenig gut am Substrat haftende Arten können von den Tieren leicht gefressen werden (NICOTRI, 1977). Wenn einzelne Zellen aufgenommen werden, ist eine Selektion nach Zellengröße möglich. Nach FENCHEL & KOFOED (1976) sind größere Diatomeen (über ungefähr 20 µm) die wichtigste Nahrung von Hydrobia ulvae. Es gibt auch eine obere Grenze, bis zu der Partikel aufgenommen werden können. Für kleine Schnecken der Art Hydrobia ulvae, die im Gebiet besonders häufig sind, liegt diese obere Grenze bei ungefähr 125-150 µm (FENCHEL & KOFOED, 1976). Diatomeen über dieser Größe sind aber im Gebiet ohnehin selten. Eine Selektion unter den Diatomeenarten könnte dadurch entstehen, daß Hydrobia ulvae größere Diatomeen, die nicht sehr fest haften, bevorzugt frißt. Tatsächlich werden diese Diatomeen im Frühjahr dezimiert, so daß im Sommer kleine, festsitzende Arten, vor allen anderen Achnanthes hauckiana, die Diatomeenbiomasse prägen.

Diese kleinen Zellen können von Weidegängern gefressen werden, wenn sie zusammen mit den Sandkörnern, auf denen sie wachsen, in den Verdauungstrakt gelangen. Da die Sandkörnung im Königshafen recht grob ist, wird diese Art der Nahrungsaufnahme wohl nicht von so großer Bedeutung sein wie die Aufnahme einzelner Partikel. Die Dominanz von Achnanthes hauckiana und anderer kleiner Diatomeen, die sich besonders im Größensprekturn zeigt, kann durch "grazing" verstärkt werden.

Durch einen ähnlichen Effekt kann die Dominanz von Cocconeis scutellum als Epiphyt von Zostera noltii erklärt werden. C. scutellum ist ein häufiger Epiphyt von Zostera (BROCKMANN, 1950), wie auch von anderen Pflanzen, die relativ großflächige, kräftige Blätter oder Thalli besitzen, die C. scutellum benötigt, um mit der raphetragenden Valva festzuwachsen (RAMM, 1977). Die Zahl und Biomasse der Epiphyten des Seegrases kann im Königshafen sehr viel größer sein als 1980 (eigene Beobachtungen, 1982). JACOBS (1980) schließt aus seinen Untersuchungen, daß die Entwicklung der Epiphyten positiv von der Seegrasproduktion (von Zostera marina) beeinflußt wird. Die Monotonie der Besiedlung von Zostera noltii durch C. scutellum kann zunächst dadurch erklärt werden, daß C. scutellum eine Pionierart ist (SIEBURTH & THOMAS, 1973). Da das Seegras erst im Mai Blätter entwickelt, ist die Zeit für eine Besiedlung recht kurz. Im Spätherbst wird C. scutellum von einigen anderen Arten begleitet. Ein zweiter Faktor ist, daß Hydrobia ulvae im Seegras-Watt sehr zahlreich ist und auf den Blättern von Zostera noltii weidet. Hierdurch kann die Ansiedlung

von neuen Arten, die keinen besonderen Schutz vor Abweidung haben, verhindert werden. C. scutellum kann zwar auch gefressen werden, aber seine feste und flache Aufwuchsform schützt die Art etwas vor Weidegängern (MEDLIN, 1980).

Die Beweidung gehört zu den Faktoren, die die Biomasse und Artenzusammensetzung benthischer Diatomeen regulieren. Hierdurch wird auch die Höhe der Primärproduktion auf beweideten Flächen gegenüber weniger beweideten Flächen beeinflusst, wie ein Vergleich von Arenicola- und Seegrass-Watt gegenüber dem Nereis-Corophium-Watt zeigt. CADÉE (1980) nimmt an, daß die Schwankungen der Primärproduktion von Jahr zu Jahr durch "grazing" mitbestimmt werden.

3. Höhe der Primärproduktion im Vergleich zur Zehrung

Messungen des Gemeinschaftsstoffwechsels mit der "bell jar" Technik geben ein Maß für die Größe des aeroben Stoffwechsels des eingeschlossenen Systems oder Subsystems. Eine Zusammenfassung der Methoden und Ergebnisse von Messungen in verschiedenen Teilen der Welt geben ZEITZSCHEL & DAVIES (1978), ZEITZSCHEL (1981) und PAMATMAT (1977). In dieser Untersuchung konnten die Sauerstoffraten in Hell- und Dunkelglocken erfaßt werden, durch getrennte Messungen der Primärproduktion von Phytoplankton und Mikrophytobenthos und darüber hinaus durch die Labormessungen der Respiration der Makrofauna ergänzt werden (H. ASMUS, 1982). Durch diese Kompartimentierung konnte die Seegrassproduktion berechnet werden. Unter Berücksichtigung der Dauer der Lichtphase und der mittleren Bedeckungszeit bei Flut wurden die stündlichen Raten auf Tageswerte umgerechnet.

Die Größenordnung der Primärproduktion der benthischen Diatomeen und Blaualgen stimmt überein mit der in eulitoralen Gebieten gemessenen Raten (PAMATMAT, 1968; MARSHALL et al., 1971; VAN RAALTE et al., 1976). Besonders große Bedeutung hat der Vergleich mit den Messungen von CADEE (1980) über 12 Jahre, die einen Wert von 130 ± 40 (SD) $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{J}^{-1}$ zeigen und im holländischen Teil des Wattenmeeres auf Wattflächen ohne Bewuchs durch Zostera ermittelt wurden. Niedrigere Werte in Gezeitengebieten fanden LEACH (1970) und STEELE & BAIRD (1968), einen höheren Wert ermittelte POMEROY (1959) in einem amerikanischen "salt marsh" Gebiet.

Die Primärproduktion des Phytoplanktons ist im Arenicola-Watt ungefähr so groß wie im holländischen Wattenmeer in gleicher Wassertiefe (CADEE, 1980).

Der Energiefluß durch alle Trophiestufen der Gemeinschaft wird durch das P/R Verhältnis charakterisiert. Dem Energiefluß auf einer Trophiestufe entspricht die Gesamtassimilation auf dieser Stufe und diese entspricht der Produktion an Biomasse plus Atmung (ODUM, 1980). Das P/R-Verhältnis gibt an, in welchem Maß sich ein Ökosystem selbst erhalten kann.

Da die Werte aller drei Gemeinschaften weit über 1 liegen, wird deutlich, daß die Primärproduktion die Respiration überwiegt. Die starken Unterschiede im P/R Verhältnis zwischen den einzelnen Gemeinschaften können sowohl durch Unterschiede in der Struktur der pflanzlichen Gemeinschaft oder durch die Nutzung der pflanzlichen Komponente durch "grazing" herbivorer Konsumenten erklärt werden. Das Arenicola-Watt zeigt den niedrigsten P/R-Wert von 1,79, da die Primärproduktion hier von der Makrofauna am stärksten genutzt werden kann. Der P/R Wert würde hier noch niedriger sein, wenn

nicht die Phytoplanktonproduktion mit berücksichtigt würde, die von der hier vorkommenden Tiergemeinschaft kaum genutzt wird.

Im Seegrass-Watt ist der P/R Wert mit 1,91 etwas höher, da Zostera noltii eine starke Produktion zeigt, die nicht von den im Gebiet lebenden Tieren genutzt wird. Der Überschuß an Primärproduktion wird überwiegend von Ringelgänsen verwertet.

Das Nereis-Corophium-Watt besitzt den höchsten P/R Wert von 2,55, da hier der Wegfraß der aufgebauten, pflanzlichen Biomasse am geringsten ist. Diese Vergleiche sind möglich durch die gleichzeitig durchgeführte Untersuchung der Makrofauna der drei Gemeinschaften von H.ASMUS.

Ein Vergleich mit P/R Verhältniszahlen aus anderen Gebieten zeigt, daß die im Königshafen gefundenen Werte hoch sind.

In amerikanischen "salt marsh " Gebieten an der Küste von Georgia, wo die pflanzliche Besiedlung von Spartina alterniflora geprägt wird, ist eine Nettobilanz von Primärproduktion und Respiration nach langjährigen Untersuchungen möglich (POMEROY et al., 1981). Das P/R Verhältnis beträgt hier 1,87. Es beruht aber im Gegensatz zu den sonst üblichen P/R Berechnungen nicht auf Bruttowerten. Wenn der Verlust der "salt marshes " durch Transport mit Gezeitenströmungen mitberücksichtigt wird, sinkt das P/R Verhältnis auf 1,14.

PAMATMAT (1968) fand für eine Sandfläche im Gezeitenbereich vor Vancouver einen Überschuß an Sauerstoffproduktion. Seine Werte für Gemeinschafts-Bruttoprimärproduktion und - Respiration für drei Stationen liegen ungefähr in dem Größenbereich der Messungen aus Arenicola- und Nereis-Corophium-Watt. PAMATMAT rechnet zwar

mit R/P Werten, aber eine Umrechnung seiner Daten ergibt ein P/R Verhältnis von 1,47 auf Jahresbasis.

Einen etwas niedrigeren P/R Wert von 1,1 fanden JANSSON & WULFF (1977) für das System in Gewässern vor Askö (Ostsee). Dieses System bestand aus Subsystemen, in denen die Konsumtion die Produktion übertraf (Ruppia- und Weichbodengemeinschaften), Phytagemeinschaften mit P/R Werten um 1 und dem pelagischen Subsystem, in dem die Produktion überwog. In der Untersuchung im Königshafen überwiegen in keiner der drei Flächen die abbauenden Prozesse.

Ein weiterer wichtiger Unterschied besteht darin, daß nach JANSSON & WULFF (1977) vor Askö ein großer Teil der Produktion in Algenbiomasse von Fucus vesiculosus L. gespeichert wird und dadurch nicht im großen Ausmaß von Herbivoren gefressen werden kann. Im Königshafen dagegen kann sowohl die Biomasse der Mikroflora als auch die des Seegrases in starkem Maße von Herbivoren einschließlich Ringelgänsen verwertet werden.

In dem Sund vor Askö dominieren Filtrierer in der tierischen Biomasse, während die untersuchten Wattflächen im Königshafen durch Substratfresser und Weidegänger besiedelt werden (H. ASMUS, 1982).

Nach ODUM (1980) übertrifft die Rate der Primärproduktion die Rate der Gemeinschaftsatmung in frühen Stadien der ökologischen Sukzession, so daß der P/R Wert größer als 1 ist. Dies ist nach ODUM (1980) typisch für ein System in "junger Natur". Wenn eine Sukzession erfolgt, wird sich das P/R Verhältnis theoretisch dem Wert 1 nähern. Bei starker organischer Verschmutzung ist das typische P/R Verhältnis kleiner als 1. Als ein Beispiel hierfür könnte eine Untersuchung von VAN ES (1982) im Ems Dollard Ästuar gelten. Nur im äußersten Bereich des Ästuar ist der P/R Wert (1,64) dem im

Königshafen ähnlich, im Innern liegt der P/R Wert unter 1, bis er in dem Gebiet der größten Verschmutzung sogar wieder über 1 steigt, da hier keine Makrofauna mehr leben kann, die den Algenrasen beweiden könnte. Ein solcher Einfluß von Vergiftung und Eutrophierung ist im Königshafen nicht vorhanden.

ODUM (1980) bezeichnet Watten durch die Wirkung der Gezeiten als "pulsstabilisiertes" Ästuar, das in einem frühen Stadium mit recht hoher Produktion festgehalten wird. Ist die Primärproduktion der Wattfläche als hoch oder niedrig einzuschätzen? Im offenen Ozean (90 % der Meeresoberfläche) ist die Primärproduktion niedrig mit $50 \text{ gC m}^{-2} \text{ J}^{-1}$, auf dem Kontinentalschelf (10 % der Meeresoberfläche) ist sie höher mit $100\text{-}150 \text{ gC m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ und sehr hoch ist sie in Ästuaren und Auftriebsgebieten mit $300\text{-}500 \text{ gC m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ (RYTHER, 1969). An diesem Maßstab gemessen liegt die Produktion im Arenicola- und Nereis-Corophium-Watt mit ungefähr $150 \text{ gC m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ im oberen Bereich der Produktion über dem Kontinentalschelf. Die Produktion des Seegras-Wattes liegt in dem Bereich der sehr hoch produktiven Gebiete. Die Primärproduktion der Wattflächen ist aber nicht als relativ niedrig zu betrachten, wie es von VAN DEN HOEK et al., (1979) trotz ähnlicher Produktionswerte ($100 \text{ gC m}^{-2} \text{ J}^{-1}$) getan wird. Als Maßstab zur Einschätzung von hoher oder niedriger Produktion dienen VAN DEN HOEK et al. (1979) Korallenriffe, benthische Algenvegetationen und hochproduktive Phytoplanktonpopulationen. Die Charakterisierung einer Produktion als hoch oder niedrig ist abhängig vom Maßstab. Die Vegetationen, die von VAN DEN HOEK et al. (1979) zum Vergleich herangezogen werden, sind sicher sehr hoch produktiv, gehören aber zu den Gebieten, die zusammen weniger als

1 % der Meeresoberfläche einnehmen. Die Bedeutung von Gebieten mit verschieden hoher Produktion ist aber eng verbunden mit ihrer geographischen Ausdehnung im Weltmeer. Es ist daher vielleicht günstiger, einen Vergleich der Primärproduktion des Wattenmeeres mit den Hauptgebieten des Weltmeeres zu ziehen. In diesem Rahmen ist die Primärproduktion der Wattfläche als hoch, aber nicht extrem hoch, zu bezeichnen.

Literaturverzeichnis

- ADMIRAAL, W., 1980. Experiments on the ecology of benthic diatoms in the Ems-Dollard Estuary. - Biologisch onderzoek Ems-Dollard Estuarium, Publicaties en Verslagen, 3, Diss.: 1- 125.
- AMSPOKER, M.C., 1977. The distribution of intertidal epipsammic diatoms on Scripps Beach La Jolla, California, USA. - Bot.Mar. 20 (4) : 227- 232.
- ASMUS, H. 1982. Freilanduntersuchungen zur Sekundärproduktion und Respiration benthischer Gemeinschaften im Wattenmeer der Nordsee.-Dissertation Univ. Kiel : 1- 174.
- AURAND, D. & F.C. DAIBER, 1973. Nitrate und nitrite in the surface waters of two Delaware Salt marshes. - Chesapeake Sci. 14: 105-111.
- AXELRAD, D.M., K.A. MOORE & M.E. BENDER, 1976. Nitrogen, phosphorus and carbon flux in Chesapeake Bay marshes.-Virginia Polytech. Inst. - Virginia Water Resources Res. Center Bull. 70.
- BENNEKOM, A.J. VAN, E. KRIJGSMAN - VAN HARTINGSVELD, G.C.M. VANDERVEER & H.F.J. VAN VOORST, 1974. The seasonal cycles of reactive silicate and suspended diatoms in the Dutch Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 8 (2-3) : 174- 207.
- BROCKMANN, Chr., 1950. Die Watt-Diatomeen der schleswig-holsteinischen Westküste. - Abh. senckenb.naturf. Ges. 478: 5- 26.
- CADÉE, G.C., 1980. Reappraisal of the production and import of organic carbon in the western Wadden Sea. - Neth.J. Sea Res. 14 (3/4) : 305- 322.
- a. CADÉE, G.C. & J. HEGEMAN, 1974. Primary production of phytoplankton in the Dutch Wadden Sea. - Neth.J. Sea Res. 8 (2): 240- 259.
- b. CADÉE, 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 (2-3) : 260- 291.
- CADÉE, G.C. & J. HEGEMAN, 1977. Distribution of primary production of the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand Dutch Wadden Sea.- Neth. J. Sea Res. 11 (1): 24- 41.
- CADÉE, G.C. & J. HEGEMAN, 1979. Phytoplankton primary production, chlorophyll and composition in an inlet of the western Wadden Sea (Marsdiep)- Neth. J. Sea Res. 13 (2) : 224- 241.
- CALLOW, P. 1973. The food of *Ancylus fluviatilis* (Mull.), a littoral stone-dwelling herbivore. - Oecologia 13 : 113- 133.

- CASTENHOLZ, R.W., 1961. The effect of grazing on marine littoral diatom populations . - Ecology 42 : 783 -794.
- CHALMERS, A.G., 1977. Pools of nitrogen in a Georgia salt marsh . - Diss. Univ. Georgia, Athens.
- CLEVE-EULER, A., 1951-1955. Die Diatomeen von Schweden und Finnland . Kongl.Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Stockholm, Teil I - V.
- COLIJN, F. & K.S. DIJKEMA, 1981. Species composition of benthic diatoms and distribution of chlorophyll a on an intertidal flat in the Dutch Wadden Sea. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 4 : 9 - 21.
- DAYTON, P.K., 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. - Ecol. Monogr. 45: 137-159.
- DREBES, G., 1974. Marines Phytoplankton.-Georg Thieme Verlag, Stuttgart: 1 - 186.
- DREBES, G. & M.ELBRACHTER, 1976. Checklist of planktonic diatoms and dinoflagellates from Helgoland and List (Sylt), German Bight. - Botanica Marina 19 : 75 - 83.
- EDLER, L. 1979. Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton chlorophyll .- Baltic Marine Biologists Publ. 5 : 1- 38.
- ENGLER, R.M. & W.H. PATRICK, Jr., 1974. Nitrate removal from floodwater overlying flooded soils and sediments . - J.Environ.Qual. 3 : 409 - 413.
- ES, F.B., VAN, 1982. Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollard Estuary . - Mar.Biol. 66 : 95 - 108.
- FENCHEL, T. & KOFOED, 1976. Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails (Hydrobiidae). - Oikos 27: 367- 376.
- FENCHEL, T. & B.J. STRAARUP, 1971. Vertical distribution of photosynthetic pigments and the penetration of light in marine sediments . - Oikos 22 : 172 - 182.
- GIESKES, W.W.C. & G.W. KRAAY, 1975. The phytoplankton spring bloom in Dutch coastal waters of the North Sea. - Neth. J.Sea Res. 9 (2) : 166 - 196 .
- GILBERT, P.M., 1982. Regional studies of daily, seasonal and size fraction variability in ammonium remineralization . - Mar. Biol. 70 : 209 - 222.
- GRASSHOFF, K., 1976. Methods of seawater analysis.-Verlag Chemie, Weinheim, New York : 1 - 317.

- HARGRAVE, B.T., 1970. The utilization of benthic microflora by *Hyalella azteca* (Amphipoda) . - *J. Anim. Ecol.* 39 : 427 - 437.
- HARGRAVE, B.T., 1973. Coupling carbon flows through some pelagic and benthic communities . - *J. Fish. Res. Bd. Ca.* 30: 1317-1326.
- HARGRAVE, B.T. & G.F. CONOLLY, 1978. A device to collect supernatant water for measurement of the flux of dissolved compounds across sediment surfaces . - *Limnol- Oceanogr.* 23 : 1005 - 1010.
- HARPER, M.A., 1969. Movement and migration of diatoms on sandgrains . - *Br. Phycol. J.* 4 : 97 - 103.
- HENDEY, N.J., 1964. An introductory account of the smaller algae of the British coastal waters, part V : Bacillariophyceae (diatoms). *Fishery Investigation Series, London* 5 : 1 - 317.
- HENDRIKSEN, K., J.J. HANSEN & T.H. BLACKBURN, 1980. The influence of benthic infauna on exchange rates of inorganic nitrogen between sediment and water . - *Ophelia, Suppl.* 1 : 249 - 256.
- HOEK, C. VAN DEN, W. ADMIRAAL, F. COLIJN & V.N. DE JONGE, 1979. The role of algae and seagrasses in the ecosystem of the Wadden Sea : a review - in WOLFF, W.J. (ed.), *Flora and vegetation of the Wadden Sea, final report of the section "Marine Botany "* of the Wadden Sea Working Group. Report 3, Leiden : 1- 206.
- HOPKINSON, C.S. & R.L. WETZEL, 1982. In situ measurements of nutrients and oxygen . - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10 : 29 - 35.
- HURD, D.C., 1972. Factors affecting solution rate of biogenic opal in seawater. - *Earth planet. Sci. Lett. (Neth.)* 15 : 411 - 417.
- HUSTEDT, F., (1927-1930, 1931-1959, 1961-1966). *Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz unter Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete . Teil 1-3.* - L. Rabenhorsts Kryptogamen - Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, Bd. 7, Leipzig, Teil 1 : 1- 920, Teil 2 : 1- 845, Teil 3 : 1 - 816.
- HYLLEBERG, J. & J.T. CHRISTENSEN, 1978. Factors affecting the intra-specific competition and size distribution of the periwinkle *Littorina littorea* (L.). - *Natura jutl.* 20 : 193 - 202.
- INGRAM, W.M. & G.W. PRESCOTT, 1954. Toxic freshwater algae. - *Am. Midl. Nat.* 52 : 75 - 87.
- JACOBS, R.P.W.M., C. DENHARTOG, B.F. BRASTER & F.C. CARRIERE, 1981. Grazing of the seagrass *Zostera noltii* by birds at Terschelling (Dutch Wadden Sea) . - *Aquatic Botany*, 10 : 241 - 259.

- JACOBS, R.P.W.M., & T.M.P.A. NOTEN, 1980. The annual pattern of the diatoms in the epiphyton of eelgrass (Zostera marina L.) at Roscoff, France. - *Aquat. Bot.* 8 : 355 - 370.
- JANSSON, A.-M., N. KAUTSKY, J.-A. VON OERTZEN, W.SCHRAMM, B.SJÖSTEDT, T.VON WACHENFELDT, J. WALLENTINUS, 1982. Structural and functional relationships in a southern Baltic Fucus ecosystem. - *Contrib. Askö Lab. Univ. Stockholm* 28 : 1- 95.
- JANSSON, B.-O. & R.WULFF, 1977. Ecosystem analysis of a shallow sound in the northern Baltic - a joint study by the Askö Group. - *Contr. Askö Lab.* 18 : 1 - 160.
- JOHANNES, R.E., 1968. Nutrient regeneration in lakes and oceans. - *Advances in Microbiology of the Sea*, 1 : 203 - 213.
- KAMATANI, A., 1982. Dissolution rates of silica from diatoms decomposing at various temperatures. - *Mar. Biol.* 68 : 91 - 96.
- KOEHN, H., 1963. *Sylt.-Gruyter*, Hamburg: 1- 143.
- KÖSTER, E. & H.LESER, 1967. *Das geographische Seminar, praktische Arbeitsweisen. Geomorphologie I*.-Georg Westermann Verlag, Braunschweig : 1- 131.
- KREMER, J.N. & S.W. NIXON, 1978. A coastal marine ecosystem, simulation and analysis.-*Ecological studies* 24, Springer.
- KUIPERS, B.R., P.A.W.J. DE WILDE & F. CREUTZBERG, 1981. Energy flow in a tidal flat ecosystem. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5 : 215- 221.
- LEACH, J.H., 1970. Epibenthic algal production in an intertidal mudflat. - *Limnol.Oceanogr.* 15(4) : 1020- 1032.
- LINDAHL, O., 1977. Studies on the production of phytoplankton and zooplankton in the Baltic in 1976, and a summary of results from 1973- 1976. *Meddn. HavfiskeLab.* 220: 305.
- MAC KENZIE, F.T., R.M. GARRELS, O.P. BRICKER & F. BICKLEY, 1967. Silica in sea water : control by silica minerals . - *Science, N.Y.* 155: 1404 - 1405.
- MAC KENZIE, F.T. & R. GEES, 1971. Quartz :synthesis at earth - surface conditions . - *Science, N.Y.* 173: 533- 535.
- MARSHALL, M., C.A. OVIATT & D.M. SKAUVEN, 1971. Productivity of the benthic microflora of shoal estuarine environments in Southern New England.- *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 56: 947-956.
- MEDLIN, L.K., 1980. Effects of grazers on epiphytic diatom communities. - *6 th Diatom- Symposium 1980*: 399 - 411.
- MENGE, J.L., 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community : importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. - *Am. Nat.* 112:23-39.

- NICOTRI, M.E., 1977. Grazing effects of four marine intertidal herbivores on the microflora. - Ecology 58: 1020 - 1032.
- NIENHUIS, H., 1975. De rol van epipsammische diatomeën in het Eems-Dollard estuarium. Biologisch onderzoek veenkoloniaal afvalwater, Eems-Dollard Projekt, publicaties en verslagen Nr. 1- 1975:1-34 .
- NIENHUIS, P.H. & B.H.H. DE BREE, 1980. Production and growth dynamics of eelgrass (*Zostera marina*) in brackish Lake Grevelingen (the Netherlands). - Neth. J. Sea Res. 14 (1): 102- 118.
- NIXON, S.W., J.R. KELLY, B.N. FURNAS, C.A. OVIATT & S.S. HALE, 1980. Phosphorus regeneration and the metabolism of coastal marine bottom communities. - in K.R. TENORE & B.C. COULL (eds.), Marine benthic dynamics, Univ. of South Carolina Press, Columbia : 219- 242.
- NIXON, S.W., C.A. OVIATT & S.S. HALE, 1976. Nitrogen regeneration and the metabolism of coastal marine bottom communities . - in J.M. ANDERSON & A.MAC FAYDEN (eds.), The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes, Blackwell : 269- 283.
- ODUM, E.P., 1961. The role of tidal marshes in estuarine production .- New York State Conservationist 15 : 12 - 15.
- ODUM, E.P., 1980. Grundlagen der Ökologie.-Thieme, Stuttgart, Bd. 1, 2 : 1- 836.
- ODUM, E.P. & A.E. SMALLEY, 1959. Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit - feeding invertebrate in a salt-marsh ecosystem. - Proc. Nat'l Acad. Sci. US 45 : 617- 622.
- ODUM, W.E., 1970. Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus* . - in : Marine Food chains, J.H. STEELE (ed.), Oliver and Boyd, Edinburgh: 222-240.
- ODUM, W.E. & E.J. HEALD, 1972. Trophic analysis of an estuarine mangrove community. - Bull. Mar. Sci.: 22: 671- 738.
- ODUM, W.E. & E.J. HEALD, 1975. The detritus based food web of an estuarine mangrove community. - in CRONIN, L.E. (ed.) Estuarine Research, Academic Press, New York, 1 : 265 - 286.
- PALMER, J.D., 1976. Clock controlled vertical migration rhythms in intertidal organisms. - in DECOURSEY, P.J. (ed.). Biol. rhythms in the marine environment, Belle W. Baruch library in marine science, University of South Carolina Press, Columbia: 239- 255.
- PAMATMAT, M.M., 1968. Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sandflat. - Int. Revue ges. Hydrobiol. 53 (2): 211- 298.

- PAMATMAT, M.M., 1977. Benthic community metabolism: A review and assessment of present status and outlook. - In : B.C. COULL (ed.), Ecology of marine benthos, Univ. South Carolina Press: 39-111.
- PARSONS, T.R., M. TAKAHASHI & B. HARGRAVE, 1977. Biological oceanographic processes (2 nd ed.). Pergamon Press, Oxford: 1- 332.
- PIELOU, E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. - J. Theoret. Biol. 13 :131 - 144.
- PILSON, M.E.Q., C.A. OVIATT & S.W. NIXON, 1979. Annual nutrient cycles in a marine microcosm. - Symposium on microcosms in ecological research, Savannah River Ecological Laboratory, Nov. 8-10, 1978, Augusta.
- POMEROY, L.R., 1959. Algal productivity in salt marshes of Georgia.- Limnol. Oceanogr. 4 : 386-397.
- POMEROY, L.R. & R.G. WIEGERT (eds.), 1981. The ecology of a salt marsh.- Ecological Studies 38, Springer, New York, Heidelberg, Berlin : 1-271.
- POSTMA, H. & J.W. ROMMETS, 1970. Primary production in the Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 4 (4) : 470 - 493.
- PROPP, M.V., 1977. Exchange of energy, nitrogen and phosphorus between water, bottom and ice in a near - shore ecosystem in the Sea of Japan. - Helgoländer wiss. Meeresunters. 30: 598- 610.
- PROPP, M.V., V.G. TARASOFF, J.J. CHERBADGI & N.V. LOOTZIK, 1980. Benthic-pelagic oxygen and nutrient exchange in a coastal region of the Sea of Japan. - in TENORE, K.R. & B.C. COULL (eds.). Marine benthic dynamics, University of South Carolina Press : 265- 284.
- RAMM, G., 1977. Structure of epiphytic diatom population in the phytal of Kiel Bight (Western Baltic) .- Fourth symposium on recent and fossil diatoms, Oslo, Beihefte zur Nova Hedwigia, Heft 54 : 379 - 387.
- RAO, V.N.R. & J. LEWIN, 1976. Benthic marine diatom flora of False Bay, San Juan Island, Washington. - Syesis 9 : 173 - 213.
- RAYMONT, J.E.G., 1963. Plankton and productivity in the oceans. Pergamon, Oxford : 1- 660.
- REISE, K., 1976. Feinddruck auf die Wattfauna der Nordsee. - Diss. Univ. Göttingen : 1- 141.
- REISE, K., 1981. High abundance of small zoobenthos around biogenic structures in tidal sediments of the Wadden Sea .- Helgoländer Meeresunters. 34 : 413 - 425.
- RHEINHEIMER, G., 1975. Mikrobiologie der Gewässer.-Fischer, Stuttgart : 1- 204.
- RUTGERS VAN DER LOEFF, M.M., 1980. Time variation in interstitial nutrient concentrations at an exposed subtidal station in the Dutch Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 14 (2): 123- 143.

- ROUND, F.E., 1965. The epipsammon; a relatively unknown freshwater algal association . - Brit. Phycol. Bull., 2 : 456- 462.
- ROUND, F.E., 1971. Benthic marine diatoms. - Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 9 : 83 - 139.
- ROWE, G.T., C.H. CLIFFORD, K.L. SMITH, Jr. & P.L. HAMILTON, 1975. Benthic nutrient regeneration and its coupling to primary productivity in coastal waters. - Nature 255 : 215- 217.
- ROWE, G.T. & K.L. SMITH, Jr., 1977. Benthic - pelagic coupling in the Mid- Atlantic Bight. - Ecology of Marine Benthos : 55 - 65.
- RYTHER, J.H., 1969. Photosynthesis and fish production in the sea . - Science 166 : 72 - 76.
- SACHS, L., 1969. Angewandte Statistik, statistische Auswertungsmethoden . - Springer, Berlin : 1 - 545.
- SANDERS, H.L., E.M. GOUDSMIT, E.L. MILLS & G.E. HAMPSON, 1965. A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts. - Limnol. Oceanogr. 7 : 63 - 79.
- SCHIEMANN, S., 1974. Primärproduktion des Phytoplankton der Schlei und des Windebyer Noores im Jahre 1972. Diss. Univ. Kiel.
- SCHINK, D.R., K.A. FANNING & M.E. Q. PILSON, 1974. Dissolved silica in the upper pore waters of the Atlantic Ocean floor. - J. geophys. Res. 79 : 2243 - 2250.
- SHANNON, C.E. & W. WEAVER, 1963. The mathematical theory of communication. - University of Illinois Press, Urbana : 1 - 117.
- SIEBURTH, J. McN. & C.D. THOMAS, 1973. Fouling on eelgrass (Zostera marina L.). - J. Phycol. 9 : 46 - 50.
- SIMONSEN, R., 1979. The diatom system : ideas on phylogeny . - Bacillaria 2 : 9 - 71.
- SIMPSON, E.H., 1949. Measurement of diversity . - Nature 163 : 688.
- SØRENSEN, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant society based on similarity of species content . - K. Danske Vidensk. Selsk. 5 : 1 - 34.
- STEELE, J.H. & I.E. BAIRD, 1968. Production ecology of a sandy beach . - Limnol. Oceanogr. 13 : 14 - 25.
- STOSCH, H.-A. VON, 1956. Die zentrischen Grunddiatomeen . - Helgoländer wiss. Meeresunters. 5 : 273 - 291.
- THOMAS, W.H. & A.N. DODSON, 1968. Effects of phosphate concentration on cell division rates and yield of a tropical oceanic diatom. - Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 134: 199 - 208.
- TAYLOR, W.R., 1964. Light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms. - Helgoländer wiss. Meeresunters. 10 : 29 - 37.
- UNESCO, 1966. Determination of photosynthetic pigments in seawater.

- Report SCOR /UNESCO WG 17 . - Monogr. Oceanogr. Methodol.
1 : 1 - 69.
- VAN HEURCK, H., 1909. Diatomées. Resultats du Voyage du S.Y. Belgica
en 1897 -98 -99.- Exp. Antarct. Belge. Anvers.
- VAN RAALTE, C.D., I. VALIELA & J.M. TEAL, 1976. Production of
epibenthic salt marsh algae : light and nutrient limitation . - Limnol.
Oceanogr. 21 : 862 - 872.
- WERFF, A.VAN DER & H. HUIS, 1957- 1974. Diatomeënflora van Nederland.
Otto Koeltz Science Publishers, Koenigstein.
- WHITLACH, R.B.&SOBREBSKI, 1980. Feeding selectivity and coexistence
in two depositfeeding gastropods. - Mar. Biol. 58 : 219 - 225.
- WOHLENBERG, E., 1937. Die Wattenmeer- Lebensgemeinschaften im
Königshafen von Sylt. - Helgoländer wiss. Meeresunters. 1 : 1- 92.
- ZEITZSCHEL, B., 1980. Sediment-water interactions in nutrient dynamics. -
in K.R. TENORE & B.C. COULL (eds.), Marine benthic dynamics,
Univ. of South Carolina Press, Columbia : 195- 218.
- ZEITZSCHEL, B., 1981. Field experiments on benthic ecosystems . -
in LONGHURST, A.R. (ed.), Analysis of marine ecosystems, Academic
Press, London : 607- 625.
- ZEITZSCHEL, B., J.M. DAVIES, 1978. Benthic growth chambers.-Rapp.
P.- v. Réun.cons.int. Explor.Mer. 173 : 31 - 42.

Faktoren für die Berechnung des C- Gehaltes

1. Diatomeen im Plankton

Name	Größe μ	Körpervolumen μ^3	Plasmavolumen μ^3	C pg
<i>Actinoptychus senarius</i>	19x7	1985	964	106
" "	27-37	7069	2636	290
" "	43-49	24929	7139	785
" "	55x20	47517	11777	1295
<i>Asterionella glacialis</i>	12	108	90	10
<i>Aulacodiscus argus</i>	100	471239	77496	8525
<i>Auliscus sculptus</i>	50	54192	12391	1363
<i>Bacillaria paradoxa</i>	33x4	528	416	46
<i>Bellerochea malleus</i>	60	3000	745	82
<i>Cerataulina pelagica</i>	20x50	15708	4715	519
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	15	2000	1200	132
" <i>debilis</i>	15	2000	1200	132
" <i>decipiens</i>	15	2000	1200	132
" <i>radicans</i>	15	2000	1200	132
" <i>spec.</i>	15	2000	1200	132
<i>Coscinodiscus concinnus</i>	232	6890543	870301	95733
" Gruppe <i>Radiati</i>	56	73890	16176	1779
" "	70	153938	29735	3271
<i>Cylindrotheca closterium</i>	17x3	80	73	8
<i>Ditylum brightwelli</i>	177x29	148857	34040	3744
<i>Eucampia zodiacus</i>	20x45	9000	3427	377
<i>Gyrosima fasciola</i>	130x16	7624	3402	374
<i>Leptocyclindrus danicus</i>	30x9	1783	895	98
" <i>minimus</i>	14x3	99	89	10
<i>Licmophora spec.</i>	75	10000	5000	550
<i>Lithodesmium undulatum</i>	60x30	45000	9922	1091

Name	Größe μ	Körpervolumen μ^3	Plasmavolumen μ^3	C pg
Melosira moniliformis	45	47713	1118	1223
Navicula spec.	30	3770	1632	180
Nitzschia longissima	17x3	80	73	8
" spec. 1	32x3	151	137	15
" "	55x3	259	234	26
" " 2	110x3	2073	1259	138
" "	143x6	2695	1632	180
Odontella aurita	20-37	1089	826	91
" "	60	3488	1886	207
" granulata	50	44179	33498	3685
" regia	100x120	424115	72628	7989
" rhombus	35	13125	9750	1073
" "	60	74250	38812	4269
" "	80	180000	77625	8539
" sinensis	117	289459	51771	5695
Paralia sulcata	35	6735	2887	318
Plagiogramma brockmanni	14x7	231	189	21
Pleurosigma strigosum	140x35	37385	12413	1365
Rhizosolenia delicatula	39x14	6004	2238	246
" hebetatafsemispina	340x9	19750	9343	1028
" pungens	350x12	40715	15409	1695
" setigera	200x5	3927	2667	293
" "	500x23	207738	52499	5775
" shrubsolei	266x9	16922	7778	856
" styliiformis	266x9	16922	7778	856
Skeletonema costatum	5	100	80	9
Streptotheca thamesis	80	48000	15427	1697
Thalassionema nitzschioi-	50	1400	1100	121
des eccentrica	56	58690	15405	1695
" nordenskiöldii	20	3456	1395	153
" spec. 1	9	382	243	27
" spec. 2	40	18850	5581	614

2. Diatomeen im Benthos und Epiphyton

Name	Größe μ	Körpervolumen μ^3	Plasmavolumen μ^3	C μg
<i>Actinocyclus octonarius</i>	46-56	32572	8641	950
" "	80-93	220734	41180	4530
" "	140	615752	104219	11464
<i>Actinoptychus senarius</i>	siehe Plankton			
<i>Achnanthes brevipes</i>	60x19	25070	6949	764
" <i>hauckiana</i>	9	54	52	6
" "	17	226	212	23
" <i>pseudobliqua</i>	25x10	687	492	54
" <i>spec.</i>	15x4	141	123	13
<i>Amphiprora spec.</i>	50	19500	6194	681
<i>Amphora exigua</i>	30	2356	984	108
" "	60	14137	4188	461
" <i>holsatica</i>	65	17868	5132	564
" <i>coffaeiformis</i>	47	4430	1715	189
" <i>proteus</i>	40	5233	1940	213
<i>Amphora c.f. staurophora</i>	14	126	78	9
<i>Aulacodiscus argus</i>	siehe Plankton			
<i>Auliscus sculptus</i>	siehe Plankton			
<i>Caloneis amphisbaena</i>	46	7728	2823	311
" <i>brevis</i>	40	6283	1985	218
<i>Cocconeis peltoides</i>	12	94	89	10
" <i>scutellum</i>	15	198	139	15
" "	17	240	198	22
" "	20	942	561	62
" "	23	1535	867	95
" "	26	1838	1024	113
" "	29	2277	1247	137
" "	32	3468	1687	186
<i>Cylindrotheca closterium</i>	siehe Plankton			
" <i>gracilis</i>	200	15080	5749	632
<i>Dimeregramma minor</i>	30x8	1885	935	103
<i>Diploneis bombus</i>	28-46	2991	1336	147
" <i>coffaeiformis</i>	18-30	1131	664	73
" <i>fusca</i>	76	34620	9198	1012
" <i>interrupta</i>	40	5655	2163	238

Name	Größe μ	Körpervolumen μ^3	Plasmavolumen μ^3	C	pg
Diploneis spec.	56	12315	4376		481
Grammatophora spec.	35	3045	1673		184
Gyrosigma fasciola	siehe Plankton				
" "	46	1686	940		103
" "	70	3592	1669		184
" spec.	140	16860	5935		653
Melosira moniliformis	siehe Plankton				
" "	14-23	1559	765		84
" "	28-33	7698	2414		265
Navicula abrupta	70x30	32986	8761		964
" atlantica, lyra	70x30	32986	8761		964
" + lyroides					
" cancellata	30	3770	1632		180
" "	45	6627	2782		306
" digito-radiata	41	2898	1354		149
" "	51	5608	2283		251
" latissima	50x25	9817	3575		393
" subinflatooides	40x10	5341	2118		233
" ulvacea	32	3393	1463		161
" plicata	53x14	13986	4469		492
" spec.	15-30	616	432		48
" spec.	15-20	622	396		44
" "	23-30	3770	1632		180
" "	32-44x6	1253	744		82
" "	45-50	6627	2782		306
" "	60	11310	3930		432
Nitzschia spathulata	56	3167	1945		214
" c.f. navicularis	33-46	3540	1674		184
" spec.	17x4	121	119		13
" "	30x5	393	274		30
" "	43x9	1826	879		96
Odontella aurita	siehe Plankton				
" rhombus	siehe Plankton				
" "	46	32200	20050		2206
" "	70	113750	54350		5979
Opephora pacifica	20	314	238		26
" spec.	20	314	238		26
Paralia sulcata	siehe Plankton				
Plagiogramma staurophorum	20x9	1555	753		83
Pleurosigma aestuarii	100	14451	5723		629
" angulatum	140	37385	12413		1365
" marinum	100	14451	5723		629

Name	Größe μ	Körpervolumen μ^3	Plasmavolumen μ^3	C pg
<i>Pleurosigma strigosum</i>	140	37385	12413	1365
" "	186	44263	18979	2088
<i>Podosira stelliger</i>	45- 60	37505	9927	1092
<i>Rhaphoneis ampiceros</i>	23	3425	1149	126
" "	55	19007	7093	780
" <i>surirella</i>	23	1264	730	80
" "	30	2804	1319	145
" "	44	4112	1885	207
<i>Roperia tessellata</i>	50	18857	6365	700
<i>Surirella spec.</i>	21	1616	811	89
<i>Synedra spec.</i>	102x4	1632	1272	140
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	siehe Plankton			
" <i>nordenskiöldii</i>	siehe Plankton			
" <i>spec.</i>	16	1005	589	65
<i>Trigonium alternans</i>	20	4513	1521	167
" <i>reticulum</i>	46	52900	11082	1219
<i>Tropidoneis spec.</i>	90	35100	10706	1177
Blualgen				
<i>Merismopedia glauca</i>	4	42	42	5

Phytoplankton Zellzahlen $\cdot 10^{-1}$

Name / Monate	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N							
Actinoptychus senarius	-	4000	2400	-	5600 5200	650	7000	-	160	160	400	40	350	80	4000	450	1000	720	640
Amphora spec.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	200	-	160
Asterionella glacialisCastr.-	-	-	400	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Asteromphalus spec.	-	-	400	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Aulacodiscus argus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	100	-	-	-	-
Auliscus sculptus	-	-	-	-	250 600	-	400	-	-	-	-	-	-	-	400	50	-	40	40
Bacillaria paradoxa	-	-	-	-	-	1010 ³	6800	120	9800	-	1000	-	-	-	-	-	-	360	-
Bellerochea malleus (Brightwell)Van Heurck	-	-	-	-	-	80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cerataulina pelagica(Cleve)- Hendey	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1800	-	-	-	-	-	-	-	-
Cerataulus turgidus(Ehrenb.)- Ehrenb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-	-	-
Chaetoceros curvisetusCleve-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1520	-	-	-	-	-
" debilisCleve-	-	-	-	-	-	-	-	440	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
" radicans	-	-	-	-	-	-	2200	5280	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
" spec.	-	10800	-	-	400	-	-	-	-	-	-	-	-	-	400	-	-	-	320
Cocconeis spec.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	600	-	-	-	-	-	-	-	-
Coscinodiscus spec. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	-	-	-	150	-	-	-
" spec. 2	200	2400	800	800	200	-	50	400	200	-	-	-	-	-	-	600	-	-	-
Cylindrotheca closterium	-	-	-	-	-	-	200	320	16800	880	2600	-	-	-	-	-	100	-	-
" gracilis	-	-	-	-	-	1000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Diploneis spec.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	80
Ditylum brightwellii	-	-	-	-	-	50	800	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	160
Eucampia zodiacus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3600	80	-	-	-	-	-	40	-
Grammatophora spec.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	300	-	-	-
Gyrodinium fasciola	-	-	-	-	-	300	400	-	240	-	-	-	-	-	-	-	-	40	80

Name / Monate	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N
Thalassiosira eccentrica	-	-	-	-	-	-	-	-	20 3200	2150	300	40 60
" nordenskiöldii	-	-	-	-	92570 358230	-	480	- 1200 400 3600	- -	- -	- -	- -
" spec. 1	-	-	-	-	400	-	-	80 - 5440	- 240 2000	- 3700	- -	- -
" spec. 2	-	-	-	-	-	-	-	- - -	60 800	- -	- -	- -
" spec. 3	-	-	-	-	-	-	-	- - -	- -	2200 400	2080	2400
Triceratium favus Ehrenberg-	-	-	-	-	-	-	-	- 200 -	- -	- -	- -	- -
" pennate Diatomeen "	-	-	-	-	-	-	-	- - -	- -	- 800	- -	- -

Zellzahlen.cm⁻².10³

Arenicola- Watt

Name / Monate	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
Diatomeen											
<i>Actinocyclus octonarius</i>	-	0,10	0,0 58	-	-	0,077	0,019	-	0,049	0,018	-
<i>Actinoptychus senarius</i>	0,77	0,53	2,52	0,26	0,08	0,05	0,18	0,09	0,13	0,40	0,10
<i>Achnanthes hauckiana</i>	1083,70	829,60	930,24	1398,46	905,44	1158,97	684,56	923,97	562,09	647,87	685,69
" <i>pseudobliqua</i>	-	0,14	70,49	4,59	0,46	0,076	0,68	-	0,07	0,05	-
" <i>spec.</i>	-	1,27	10,00	0,48	0,66	3,22	3,50	2,21	1,55	0,85	1,00
<i>Amphiprora spec.</i>	-	0,30	7,94	0,16	0,01	0,09	-	0,02	-	0,04	-
<i>Amphora proteus</i>	-	0,20	0,04	-	0,03	0,24	-	0,07	0,38	0,52	0,15
" <i>exigua</i>	4,82	1,56	1,32	2,61	0,41	0,52	3,05	0,22	0,39	0,86	0,44
<i>Aulacodiscus argus</i>	-	-	-	-	-	-	+	0,004	-	-	-
<i>Auliscus sculptus</i>	-	0,10	0,77	0,04	0,02	0,09	0,04	0,02	0,11	0,07	0,10
<i>Caloneis brevis</i>	0,15	0,06	0,08	0,12	0,04	0,08	-	-	-	0,05	0,05
<i>Cerataulus smithii</i> Ralfs	-	-	0,08	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cocconeis peltoides</i>	3,31	3,81	17,21	3,39	7,50	5,66	5,31	17,61	5,64	9,56	7,90
" <i>scutellum</i>	2,65	0,35	-	-	-	-	1,86	-	0,62	0,64	0,99
" <i>spec. 1</i>	-	-	-	-	0,09	-	-	-	-	-	-
" <i>spec. 2</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,15	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	1,77	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
" <i>gracilis</i>	-	-	2,56	0,07	-	0,43	-	-	-	0,01	-
<i>Dimeregramma minor</i>	0,15	0,27	-	-	0,01	0,08	0,17	0,02	-	0,10	0,05
<i>Diploneis bombus</i>	0,31	0,07	-	-	-	-	-	-	-	0,05	-
" <i>coffaeiformis</i>	1,00	0,21	-	-	-	-	-	-	-	0,03	-
" <i>fusca</i>	0,15	0,05	-	-	-	0,14	-	-	-	0,05	-
" <i>interrupta</i>	-	0,05	-	-	-	0,15	-	-	-	0,07	-
" <i>spec.</i>	-	-	-	-	0,01	-	-	-	0,28	-	-

Name / Monate	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
<i>Gyrosigma fasciola</i>	-	-	0,06	0,01	-	0,03	-	-	-	-	0,02
" spec.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Melosira moniliformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03	-
<i>Navicula abrupta</i>	-	0,15	-	0,05	0,06	0,37	0,12	0,03	0,10	0,06	0,05
" <i>cancellata</i>	1,39	3,69	97,30	7,10	0,39	0,65	1,02	0,02	0,22	0,11	0,16
" <i>latissima</i>	-	-	-	-	0,01	-	-	-	-	-	-
" <i>lyra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	0,05
" " var. <i>atlantica</i>	-	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-	-
" <i>subinflatoides</i>	0,26	0,87	18,86	2,99	0,07	0,25	0,23	0,02	0,05	0,04	0,05
" <i>ulvacea</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,008	0,05	0,25	0,18
" spec. 1	-	2,56	62,22	5,79	3,53	2,58	1,00	-	0,71	-	0,21
" spec. 2	-	3,88	-	-	-	0,31	-	-	-	-	-
" spec. 3	-	0,30	-	-	-	0,28	0,28	0,03	-	0,07	0,05
" spec. 4	1,39	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
" spec. 5	-	1,69	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia hybrida</i> Grunow	-	-	-	-	-	0,07	-	-	-	-	-
" <i>navicularis</i>	-	-	-	0,05	-	-	-	+	-	-	-
" <i>spathulata</i>	-	0,21	-	0,50	0,24	0,15	-	-	-	-	-
" spec. 1	-	-	63,50	54,32	11,98	8,61	0,68	-	1,00	-	0,85
" spec. 2	-	-	23,83	-	-	-	-	-	-	-	-
" spec. 3	0,31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Odontella aurita</i>	0,31	0,47	0,42	0,04	0,02	0,10	-	-	0,06	-	-
" <i>rhombus</i>	-	0,44	0,75	0,05	0,06	0,10	0,05	0,02	0,10	0,16	0,10
<i>Opephora</i> spec.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Paralia sulcata</i>	-	0,15	-	0,03	0,05	0,12	-	0,02	0,06	0,04	-
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	1,18	1,44	-	0,26	0,24	1,50	1,41	0,05	0,93	0,67	0,56

Name / Monate	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
<i>Pleurosigma aestuarii</i>	-	0,24	0,08	0,02	-	0,15	+	-	-	-	-
" <i>strigosum</i>	-	-	0,15	-	0,01	0,06	0,32	0,03	0,16	0,09	0,04
<i>Podosira stelliger</i>	0,15	-	0,39	-	0,01	0,08	-	+	-	0,05	-
<i>Rhaphoneis amphiceros</i>	0,15	0,20	-	0,05	0,03	0,32	-	-	-	0,10	0,05
" <i>surirella</i>	0,46	0,74	11,91	0,23	0,17	0,89	0,42	0,05	0,19	0,28	0,18
<i>Roperia tessellata</i> (Roper)	-	-	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Surirella spec.</i> Grunow	-	0,05	-	0,01	-	-	-	-	-	0,05	-
<i>Synedra spec.</i>	0,15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,06	-	+
" <i>nordenskiöldii</i>	-	-	-	-	0,03	0,08	-	-	-	-	-
" <i>spec. 1</i>	-	0,26	1,99	-	0,04	0,14	-	-	-	0,04	0,13
" <i>spec. 2</i>	-	-	-	0,64	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trigonium alternans</i>	-	0,05	-	0,01	-	0,08	-	-	-	0,05	-
<i>Tropidoneis spec.</i>	-	-	-	-	-	-	0,51	-	-	-	-
Blualgen											
<i>Merismopedia glauca</i>	233,88	-	70,44	35,16	44,99	1017,16	139,41	196,67	424,22	470,85	453,04

Zellzahlen .cm⁻² .10³

Seegrass-Watt

Name / Monate	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	
Diatomeen												
<i>Actinocyclus octonarius</i>	0,01	0,033	0,032	0,082	0,049	0,049	-	0,025	+	0,087	-	0,070
<i>Actinoptychus senarius</i>	1,430	0,086	0,574	1,216	0,443	0,328	0,353	0,624	0,904	1,234	0,509	0,962
<i>Achnanthes brevipes</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-
" <i>hauckiana</i>	831,29	1521,91	1909,62	1573,83	1261,89	582,41	707,55	879,96	746,85	188,65	929,84	271,23
" <i>pseudobliqua</i>	0,42	0,21	3,53	7,55	2,54	0,56	+	0,56	0,53	-	+	+
" <i>spec. 1</i>	0,21	+	0,64	0,64	0,85	+	0,64	1,13	0,57	+	0,85	-
<i>Amphora coffeaeformis</i>	0,28	-	-	0,28	+	-	-	-	-	-	-	-
" <i>exigua</i>	28,59	10,37	18,06	21,02	13,69	9,95	12,27	13,47	12,13	6,88	4,11	3,23
" <i>holsatica</i>	-	-	-	-	+	-	0,49	+	+	+	+	+
" <i>proteus</i>	+	+	+	0,17	0,19	+	0,15	0,17	0,48	0,64	0,46	0,28
<i>Amphiprora spec.</i>	0,56	+	0,08	0,17	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Aulacodiscus argus</i>	+	-	-	+	-	+	-	+	+	-	-	0,05
<i>Auliscus sculptus</i>	0,29	0,10	0,16	0,18	0,13	0,05	+	0,08	0,04	0,27	+	0,27
<i>Caloneis brevis</i>	0,11	+	0,07	0,17	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Cerataulus smithii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cocconeis peltoides</i>	1,91	3,81	6,07	6,56	5,71	6,70	4,30	5,36	4,23	2,17	7,13	1,86
" <i>placentula</i>	0,42	1,27	0,76	0,20	2,81	0,27	1,13	+	2,54	3,71	2,73	0,91
" <i>scutellum</i>	2,68	2,43	5,13	3,95	3,81	4,09	4,16	37,11	31,18	14,29	12,51	8,59
" <i>spec. 1</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	2,75	1,50
<i>Coscinodiscus spec.</i>	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>Cylindrotheca gracilis</i>	0,18	0,24	1,18	0,30	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cymatosira belgica</i>	+	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+
<i>Dimeregramma minor</i>	0,21	0,07	-	-	0,09	-	-	0,16	+	+	+	-
<i>Diploneis bombus</i>	0,04	-	0,05	0,10	-	0,10	+	0,10	0,10	0,14	+	0,24

Name / Monate	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	
<i>Diploneis interrupta</i>	0,09	-	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-
" spec.	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	0,21	-
<i>Donkinia recta</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Eunotogramma spec.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Grammatophora spec.</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+	0,12	0,44
<i>Gyrosigma fasciola</i>	-	+	+	0,05	+	+	-	+	+	-	+	-
" spec.	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hantzschia virgata</i> (Roper)Grunow-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Melosira moniliformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,33	-	-
<i>Navicula abrupta</i>	0,05	0,03	0,10	0,05	0,05	0,16	0,16	0,42	+	0,28	0,03	0,21
"lyra var. atlantica	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
" cancellata	9,57	1,68	3,54	2,10	0,51	+	-	+	+	+	0,13	0,88
" digito-radiata	-	-	-	0,28	+	-	-	+	-	+	-	+
" latissima	+	-	-	+	0,05	-	+	-	-	-	+	-
" lyra	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
" subinflatooides	10,57	0,56	2,27	6,72	0,54	0,07	-	+	0,10	-	0,03	0,10
" ulvacea	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
" spec. 1	-	-	-	-	2,61	1,91	0,71	1,20	-	+	1,06	1,95
" spec. 2	19,47	9,74	19,12	20,88	-	-	-	-	-	-	-	-
" spec. 3	-	1,69	2,76	2,14	-	0,08	-	-	-	-	0,07	-
" spec. 4	5,13	-	-	-	0,13	-	+	-	-	-	-	-
" spec. 5	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
" spec. 6	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia spathulata</i>	0,71	-	+	+	+	0,53	+	-	-	-	-	+
" spec. 1	+	0,49	6,49	55,31	28,36	7,90	3,95	1,06	0,21	-	+	0,28
" spec. 2	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
" spec. 3	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-

Name / Monate	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	
Nitzschia spec. 4	-	-	-	+	-	-	-	0,42	+	0,53	+	
Odontella aurita	0,12	-	0,07	0,12	0,03	+	+	-	-	+	0,15	
" rhombus	0,30	0,03	0,13	0,49	0,10	0,02	+	0,11	0,21	0,15	0,12	0,33
Opephora pacifica	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-
Paralia sulcata	1,30	0,12	0,10	0,26	0,13	0,36	0,12	0,40	0,58	0,51	0,16	0,65
Plagiogramma staurophorum	2,47	0,69	1,91	0,63	0,94	0,58	1,06	0,35	0,84	0,79	1,10	1,47
Pleurosigma aestuarii	+	-	0,03	+	-	-	0,05	-	-	-	-	-
" strigosum	0,03	0,03	+	0,08	-	-	0,11	0,55	0,18	0,10	0,03	0,03
Podosira stelliger	0,15	-	-	0,10	-	0,07	-	0,05	0,04	0,04	0,03	0,08
Rhaphoneis amphiceros	1,27	0,09	0,19	0,15	+	+	+	-	0,05	-	0,03	0,10
" surirella	4,94	0,85	1,39	2,33	0,67	0,45	0,60	0,48	0,66	1,04	0,87	0,52
Surirella spec.	0,16	-	0,03	0,03	-	+	-	+	-	-	-	0,03
Synedra spec.	0,14	+	-	0,51	+	0,03	-	-	-	-	-	0,05
Thalassiosira eccentrica	-	-	+	-	-	-	-	-	0,07	+	+	+
Triceratium favus	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Trigonium alternans	-	-	0,05	-	-	-	-	-	+	-	-	+
"reticulum(Ehrenberg)Simonsen+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tropidoneis spec.	-	-	0,03	-	+	+	+	0,05	+	-	-	-
Blualgen												
Merismopedia glauca	119,66	274,26	154,01	405,44	52,97	172,81	1059,43	809,71	388,42	-	231,04	78,51

Zellzahlen.cm⁻².10³Nereis-Corophium-Watt

Name / Monate	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	D	
Diatomeen												
<i>Actinocyclus octonarius</i>	0,13	0,05	+	+	0,07	-	+	0,04	+	0,03	-	0,03
<i>Actinoptychus splendens</i> (Shadbolt)Ralfs	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
" <i>senarius</i>	1,53	1,07	0,51	0,53	0,16	0,12	+	0,14	0,17	0,30	0,07	0,23
<i>Achnanthes brevipes</i>	0,12	+	0,10	0,20	-	-	-	+	0,07	-	-	+
" <i>hauckiana</i>	468,98	665,37	865,15	843,70	961,09	389,12	249,18	522,87	292,30	667,06	480,83	366,83
" <i>pseudobliqua</i>	0,06	+	0,35	0,28	0,56	-	-	-	-	-	-	-
" <i>spec. 1</i>	+	0,32	0,21	+	3,81	3,37	1,80	1,73	2,53	6,49	2,96	3,53
" <i>spec. 2</i>	-	-	-	-	-	+	-	0,94	-	-	-	-
<i>Amphora coffeaeformis</i>	0,64	9,45	7,41	24,97	8,47	0,21	-	0,38	-	0,52	+	0,99
" <i>exigua</i>	4,09	24,62	28,57	4,80	6,37	55,75	13,12	27,30	20,80	166,20	88,92	114,14
" <i>laevissima</i> Gregory	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
" <i>proteus</i>	0,51	0,36	0,43	0,32	1,08	0,35	0,16	0,26	0,65	0,87	0,79	1,48
" <i>c.f.staurophora</i>	-	514,69	652,39	282,18	590,31	391,10	124,59	407,36	461,36	215,86	874,18	419,88
" <i>spec.</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Amphiprora spec.</i>	0,25	1,46	+	0,10	+	-	-	-	-	-	+	+
<i>Anorthoneis eccentrica</i> (Donkin)Grunow	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aulacodiscus argus</i>	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Auliscus sculptus</i>	0,35	0,15	0,18	+	+	0,03	-	+	0,05	+	+	0,05
<i>Caloneis amphisbaena</i>	-	-	-	0,13	-	-	-	+	-	+	-	-
" <i>brevis</i>	0,15	0,51	0,35	0,16	+	+	-	-	+	+	+	0,82
" <i>spec.</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Cocconeis peltoides</i>	1,62	9,17	3,18	17,21	43,31	17,78	5,98	10,36	12,46	22,15	24,69	12,28
" <i>placentula</i>	-	+	0,39	+	+	0,10	+	20,09	7,03	125,00	60,10	45,99
" <i>scutellum</i>	1,12	0,53	0,07	0,16	0,13	+	-	0,44	1,76	1,12	1,18	0,56
" <i>spec. 1</i>	5,68	247,19	229,69	47,97	179,46	349,33	139,46	378,42	458,14	379,24	335,51	203,73

Name / Monate	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	D	
<i>Cylindrotheca closterium</i>	-	-	-	4,52	1,98	-	-	-	-	-	-	
" <i>gracilis</i>	0,18	0,12	1,77	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Cyclotella striata</i> (Kützing)Grunow	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Cymatosira belgica</i>	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
<i>Dimeregramma minor</i>	+	-	0,14	-	+	-	-	-	+	-	+	
<i>Diploneis bombus</i>	0,10	0,05	0,07	-	0,13	0,18	-	0,19	0,22	0,07	0,39	0,08
" <i>didyma</i> (Ehrenb.)Ehrenberg	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
" <i>interrupta</i>	0,26	0,05	+	0,26	+	-	+	0,04	+	+	-	-
" <i>spec.</i>	-	-	0,03	-	+	-	-	-	-	-	-	
<i>Donkinia recta</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	
<i>Gyrosigma fasciola</i>	+	0,12	0,10	0,15	0,23	-	-	-	-	-	-	
" <i>spec.</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Grammatophora spec.</i>	0,10	-	+	-	-	-	-	-	-	0,07	-	
<i>Hantzschia virgata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Licmophora spec.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	
<i>Melosira moniliformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,19	0,25	-	0,07	
<i>Navicula abrupta</i>	+	-	+	+	-	+	-	+	0,09	+	+	-
" <i>lyra</i> var. <i>atlantica</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-
" <i>cancellata</i>	0,94	0,44	0,27	0,20	0,16	+	-	-	+	-	+	0,12
" <i>digito-radiata</i>	0,13	0,10	+	+	0,05	-	-	-	+	-	+	-
" <i>elegans</i> Wm.Smith	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
" <i>latissima</i>	+	+	0,05	0,54	0,10	+	+	+	+	0,07	-	-
" <i>plicata</i>	-	0,69	0,74	0,48	0,46	0,13	-	0,09	-	0,56	0,03	0,39
" <i>subinflatoides</i>	1,82	17,25	14,96	46,78	2,09	0,87	-	0,97	0,08	0,61	0,66	2,00
" <i>spec. 1</i>	4,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
" <i>spec. 2</i>	5,97	14,04	52,77	90,86	45,99	4,87	-	1,53	2,35	2,40	3,25	29,06
" <i>spec. 3</i>	4,23	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
" <i>spec. 4</i>	-	7,20	2,63	1,59	1,17	-	-	+	+	+	0,18	0,41

Name / Monate	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	D	
Navicula spec. 5	8,68	29,91	27,72	105,11	83,10	5,50	1,88	1,42	2,10	2,14	4,87	7,62
Nitzschia spec. 1	+	22,93	6,49	344,40	161,41	-	-	-	+	-	+	-
" spec. 2	-	0,07	0,61	-	-	-	-	-	-	-	-	-
c.f.bilobata spec. 3	+	1,38	0,25	1,36	0,35	-	-	-	-	-	-	-
" spec. 4	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
" spec. 5	-	-	-	0,64	-	-	-	-	-	+	-	-
" c.f.navicularis	+	0,07	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
" spec. 7	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-
Odontella aurita	0,28	0,15	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+
" rhombus	0,23	0,12	0,08	0,12	+	+	-	+	+	+	+	+
Opephora spec.	147,01	22,93	38,16	12,56	24,13	3,74	-	4,75	3,14	5,60	11,29	29,91
Paralia sulcata	0,95	0,43	0,16	0,13	0,10	0,03	+	0,03	0,23	0,15	0,03	0,12
Plagiogramma staurophorum	0,79	0,16	0,05	0,33	0,37	-	+	-	0,15	0,95	-	+
Pleurosigma aestuarii	0,03	0,08	-	0,20	+	-	-	+	+	0,03	-	-
"angulatum(Quekett)Wm.Smith-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	-	-	-
" marinum Donkin	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
" strigosum	+	0,07	+	+	-	-	-	+	0,22	0,13	-	+
Podosira stelliger	0,08	0,12	0,13	0,07	0,03	-	+	-	-	-	-	-
Rhaponeis amphiceros	0,15	+	0,07	0,16	+	-	+	-	-	+	+	+
" surirella	1,54	0,43	0,30	0,25	0,15	+	-	-	-	+	0,42	0,15
Surirella gemma	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-
" spec.	+	0,12	0,33	0,12	-	-	-	-	-	-	-	-
Synedra spec.	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	0,07
Thalassiosira eccentrica	0,15	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-
" spec.	+	0,16	-	0,07	0,26	+	-	-	-	-	+	0,05
Trigonium alternans	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
" reticulum	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Name / Monate	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	D	
Tropidoneis spec.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+	
Blaualgen												
Merismopedia	1,89	1,42	29,56	-	23,29	16,08	-	11,71	355,19	137,16	316,88	173,70