

**Ökologische Untersuchungen am Neozoon *Marenzelleria viridis*
(Verrill, 1873) (Polychaeta: Spionidae) in einem Küstengewässer
der südlichen Ostsee**

Inaugural-Dissertation

zur
Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Rostock

vorgelegt von
Michael Lothar Zettler
aus Rostock

Rostock, 1996

Gutachter: Prof. Dr. E.A. Arndt, Rostock
Prof. Dr. W.E. Arntz, Bremerhaven
Prof. Dr. K. Reise, List (Sylt)

Tag der mündlichen Verteidigung: 18.12.1996

DANKSAGUNG

In erster Linie möchte ich mich bei meinem Mentor Prof. Dr. Ernst Albert Arndt bedanken, der durch seine Betreuung und Diskussionsbereitschaft auch über seine Emeritierung hinaus zum wesentlichen Gelingen dieser Arbeit beigetragen hat.

Dr. Andreas Bick gilt mein besonderer Dank für die jahrelange Hilfsbereitschaft und für die Einführung in die ökologische Tätigkeit. Durch ihn wurde mir die wissenschaftliche Arbeit vertraut gemacht.

Weiterhin möchte ich mich bei den technischen Assistentinnen Renate Deutschmann, Elke Meier und Inge Duty für die Unterstützung bei der Aufarbeitung von Probenmaterial und das Anfertigen von Zeichnungen bedanken.

Meinen Kollegen und Freunden Matthias Röhner, Ralf Bochert, Roger Burckhardt und Dr. Anke Schneider gilt mein Dank für die gemeinsamen Stunden bei der Probennahme, Vorbereitung von Vorträgen und für unzählige Diskussionen.

Herr Fred Brzezinski unterstützte mich durch seine technischen Fertigkeiten und durch die Umsetzung zahlreicher Ideen bei der Anfertigung von Hilfsmitteln.

Abschließend möchte ich mich bei meiner Freundin Doreen Richard bedanken, die mich durch ihre Mitarbeit bei zahlreichen Probennahmen und durch die Revision meiner Arbeit tatkräftige unterstützte.

INHALT

1. EINLEITUNG

2. UNTERSUCHUNGSGEBIET

3. MATERIAL UND METHODEN

- 3.1. Auswahl der Stationen
- 3.2. Probennahme und Bearbeitung
- 3.3. Monitoring und Populationsdynamik
- 3.4. Besiedlung und Sedimentpräferenzen
 - 3.4.1. Besiedlungsexperimente (Freiland)
 - 3.4.2. Besiedlungsexperimente (Labor)
- 3.5. Untersuchungen zur kleinräumigen Verteilung
 - 3.5.1. Röhrenbau und Vertikalverteilung
 - 3.5.2. Kleinflächige Horizontalverteilung
- 3.6. Wachstum und Produktion
- 3.7. Wechselwirkungen mit dem einheimischen Makrozoobenthos
 - 3.7.1. Langzeitbeobachtung
 - 3.7.2. Emergenzuntersuchungen
 - 3.7.3. Transektuntersuchung
 - 3.7.4. Konkurrenzexperimente
- 3.8. Datenauswertung
- 3.9. Bibliographie

4. ERGEBNISSE und DISKUSSIONEN

1. Teil: Zur Biologie von *Marenzelleria viridis*

- 4.1. Monitoring und Populationsdynamik
 - 4.1.1. Abundanzen und Biomassen
 - 4.1.2. Individuen- und Biomasse-Dominanzen
 - 4.1.3. Populationsdynamik
 - 4.1.4. Diskussion
- 4.2. Besiedlung und Sedimentpräferenzen
 - 4.2.1. Besiedlungsexperimente (Freiland)
 - 4.2.2. Besiedlungsexperimente (Labor)
 - 4.2.3. Diskussion

- 4.3. Untersuchungen zur kleinräumigen Verteilung
 - 4.3.1. Röhrenbau
 - 4.3.2. Vertikalverteilung
 - 4.3.3. Einfluß von *M. viridis* auf die Sedimentqualität
 - 4.3.4. Kleinräumige Horizontalverteilung (Dispersionsmuster)
 - 4.3.5. Diskussion

- 4.4. Wachstum und Produktion
 - 4.4.1. Wachstum
 - 4.4.2. Produktion
 - 4.4.3. Diskussion

2. Teil: Wechselwirkungen von *M. viridis* mit dem einheimischen Makrozoobenthos

- 4.5. Langzeitbeobachtungen
- 4.6. Ergebnisse zur Biologie autochthoner Taxa des Makrozoobenthos
 - 4.6.1. *Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776)
 - 4.6.2. Oligochaeta
 - 4.6.3. *Hydrobia ventrosa* (Montagu, 1803)
 - 4.6.4. *Corophium volutator* (Pallas, 1766)
 - 4.6.5. Chironomidae
- 4.7. Transektuntersuchung
- 4.8. Konkurrenzexperimente
- 4.9. Diskussion

5. SCHLUßFOLGERUNGEN

6. ZUSAMMENFASSUNG

7. BIBLIOGRAPHIE

8. LITERATUR

Anhang
Lebenslauf

1. EINLEITUNG

Die Einwanderung oder/und Einführung neuer Organismen in bestehende Lebensgemeinschaften spielt sowohl im terrestrischen als auch im aquatischen Bereich eine große Rolle. Im Mittelpunkt des Interesses stehen meist die direkten und indirekten Auswirkungen auf die einheimische Flora und Fauna sowie eventueller wirtschaftlicher Nutzen oder Schaden. Die Risiken, die mit einer Invasion neuer Arten verbunden sind, liegen v.a. in der Degradierung der neuen Umwelt, Zerstörung der bestehenden Lebensgemeinschaften, genetischer Beeinflussung und in der Einführung von Krankheiten und Parasiten (CARLTON & GELLER 1993, HEDGPETH 1980, REISE 1993, WELCOMME 1988). In den letzten 100 Jahren sind viele der heute bei uns etablierten Arten eingewandert. Die bekanntesten unter ihnen sind z.B. *Dreissena polymorpha* (Mollusca), *Orconectes limosus* (Crustacea), *Cordylophora caspia* (Hydrozoa) und die Bisamratte (*Ondatra zibethica*). Bei den Fischen sind es über 100 Arten, die nach Europa eingeführt wurden (WELCOMME 1991). KINZELBACH (1995) gibt in seiner Übersicht der Neozoen in euopäischen Binnengewässern 83 Taxa an und postuliert einen weltweiten Prozeß der Einwanderungen und Vermischungen von Arten. In der Nord- und Ostsee sind es über 30 "exotische" Organismen, die in der Vergangenheit eingewandert sind oder eingeschleppt wurden (JANSSON 1994, LEPPÄKOSKI 1984, 1991, REISE 1993). Aus neuerer Zeit sind u.a. der Amphipode *Gammarus tigrinus* und der Polychaet *Marenzelleria viridis* bekannt, die invasionsartig Brackwassergebiete in Nord- und Ostsee besiedeln (z.B. ZETTLER 1996, ZETTLER 1995b).

Ziel der vorliegenden Untersuchungen war es, die Auswirkungen der Immigration von *Marenzelleria viridis* (VERRILL, 1873) in ein Küstengewässer der Ostsee Mitte der 80er Jahre zu untersuchen. Die Spionide *M. viridis* (syn. *Scolecoides viridis*) ist ursprünglich an der nordamerikanischen Atlantikküste (32-60°N) verbreitet. In Canada ist sie von Newfoundland über Quebec, Prince Edward Island und Nova Scotia bis New Brunswick (CHAMBERLIN 1920, FOSTER 1971, MACIOLEK 1984) zu finden, und entlang der Küste der USA kommt sie von Maine über Massachusetts und Delaware bis South Carolina und Georgia vor (FOSTER 1971, MACIOLEK 1984, VERRILL 1873).

Die ersten Individuen in europäischen Brackgewässern wurden im schottischen Forth Ästuar von ELLIOTT & KINGSTON (1987) im Jahr 1979 als *M. wireni* beobachtet und später von MCLUSKY et al. (1993) als *M. viridis* beschrieben. Dieser Unterschied weist auf die Schwierigkeit der morphologischen Trennung der 3 bislang beschriebenen *Marenzelleria*-Arten hin. Eine taxonomische Revision

wäre unbedingt notwendig. Die Arbeiten von BASTROP et al. (1995) und RÖHNER et al. (1996) deuten an, daß wir es mit mindestens zwei in Nord- und Ostsee eingewanderten Arten zu tun haben. Fast identische Unterschiede im Enzymmuster konnten auch für die nordamerikanischen Populationen festgestellt werden. Erste Erfolge in der morphologischen Trennung (BICK mdl. Mitt.) bestätigen diese Vermutung. Die Tiere der Ostsee würden demnach am besten dem Typus *M. viridis* und die Tiere der Nordsee dem Typus *M. wireni* entsprechen. Allerdings bedürfen diese Hypothesen noch der eingehenden Beweisführung. Es ist mir im Moment nicht möglich zu sagen, wie die Einwanderung dieser Arten nach Europa erfolgte. Auch scheint die Gattung *Marenzelleria* eine weitaus größere Verbreitung zu besitzen, als bisher angenommen. Literaturrecherchen haben ergeben, daß *Marenzelleria* im gesamten nördlichen Eismeer (zirkumpolar), in der Nord- und Ostsee (boreal gemäßigt) und an der nordamerikanischen Atlantikküste von der Arktis bis hin zum subtropischen Bundesstaat Georgia verbreitet ist. Möglicherweise kam *Marenzelleria* in der Nordsee schon wesentlich länger vor. Die Beobachtungen von *M. wireni* im Sylter Königshafen 1932 (WOHLENBERG 1937) und 1970 (OTTE 1979) und im Forth Estuar 1979 (ELLIOTT & KINGSTON 1987) deuten auf eine wesentlich frühere Einwanderung dieser Art in die Nordsee hin. Nur die explosionsartige Zunahme Anfang der 80er Jahre und die zufällig (?) gleichzeitige Einwanderung von *M. viridis* in die Ostsee Mitte der 80er Jahre (BICK & BURCKHARDT 1989) ließen Zusammenhänge vermuten und die Artfrage vernachlässigen. Welchem Typus die Populationen im arktischen Eismeer entsprechen, kann momentan noch nicht festgestellt werden. SIKORSKY et al. (1988) geben eine morphologische Beschreibung, die eher dem *M. viridis*-Typus entspricht (BICK 1995). Sie stellen die Tiere allerdings zu *M. wireni*. Auch die Aufstellung der Art *M. jonesi* durch MACIOLEK (1984) ist fraglich und führte in der Literatur zu Verwirrungen. So geben MILLER et al. (1992) *M. jonesi* am *locus typicus* in Cape Henlopen (Delaware, USA) in ihrer Taxa-Liste an. In einer drei Jahre später durchgeführten Untersuchung nannten sie die Art *M. viridis* (BOCK & MILLER 1995). In der Literatur konnten keine anderen Angaben zu dieser dritten Art gefunden werden. Eine Übersicht über die Literatur zu *Marenzelleria* und über verwendete Synonyme ist in der Bibliographie am Ende der Arbeit gegeben.

Trotz eventueller Differenzen zwischen den Typen werden Gemeinsamkeiten und Unterschiede der teilweise ähnlichen ökologischen Ansprüche und der Biologie hervorgehoben und diskutiert. Da die Auftrennung der Arten bisher nicht erfolgte, wird im weiteren nach wie vor von einer in Europa eingewanderten Art [*Marenzelleria viridis*] ausgegangen.

Anfang der 80er Jahre breitete sich die Spionide schnell in der Nordsee aus und konnte z.B. von ESSINK & KLEEF (1988) im Ems Ästuar (Niederlande) 1983 und von KIRKEGAARD (1990) im Ringkøbing Fjord (Dänemark) 1990 festgestellt werden. Ebenfalls 1990 wurden die Ästuar der Weser, Elbe und Eider besiedelt (MICHAELIS et al. 1992). Die ersten Individuen in der Ostsee wurden 1985 von BICK & BURCKHARDT (1989) in der Darß-Zingster Boddenkette beobachtet. In der Ostsee expandierte die Art ebenso rasch und konnte 1988 in Polen und im Baltikum, 1990 in Schweden und 1993 in Finnland registriert werden (GRUSZKA 1991, LAGZDINS & PALLO 1994, NORKKO et al. 1993, PERSSON 1990). Die extrem schnelle Ausbreitung und das sub- bis eudominante Auftreten der Art in den meisten neu kolonisierten Brackwassergebieten in Nord- und Ostsee ließen einen Einfluß auf die einheimische Fauna vermuten.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist, die Biologie dieses Neozoons zu untersuchen und mit Populationen aus den Herkunfts- und Einwanderungsgebieten zu vergleichen. Daneben steht die Frage der positiven oder/und negativen Beeinflussung des autochthonen Makrozoobenthos im Vordergrund. Die Arbeit soll dazu beitragen, die Problematik der Faunenveränderung und Faunenvermischung (*sensu* KINZELBACH 1995) und die damit verbundenen Risiken zu klären. Gleichzeitig werden aber auch positive Effekte der Invasion neuer Arten in bestehende Lebensgemeinschaften artenarmer Brackwassergebiete (z.B. Ostsee) diskutiert.

2. UNTERSUCHUNGSGEBIET

Die feldökologischen Untersuchungen wurden in einem Küstengewässer der südlichen Ostsee, der Darß-Zingster Boddenkette, durchgeführt (Abb.1). Sie befindet sich 20-30 km nordöstlich von Rostock (54°20' N; 12°30' O) und hat eine West-Ost-Ausdehnung von ca. 40 km. Dieses Flachwasserästuar, bestehend aus vier größeren, mehr oder weniger abgetrennten Einzelbodden, erstreckt sich über eine Fläche von etwa 197 km² und hat eine durchschnittliche Tiefe von 2 m (max. 12 m) (CORRENS 1979). Das Gewässer zeichnet sich durch einen steigenden Salinitätsgradienten von West (ca. 1‰) nach Ost (ca. 10‰) aus, der durch die Öffnung zur Ostsee und das Süßwasser-Einzugsgebiet von 1600 km² starken Schwankungen unterworfen sein kann. Ebenfalls können trockene oder feuchte Sommer zu erheblichen Salinitätsunterschieden führen.

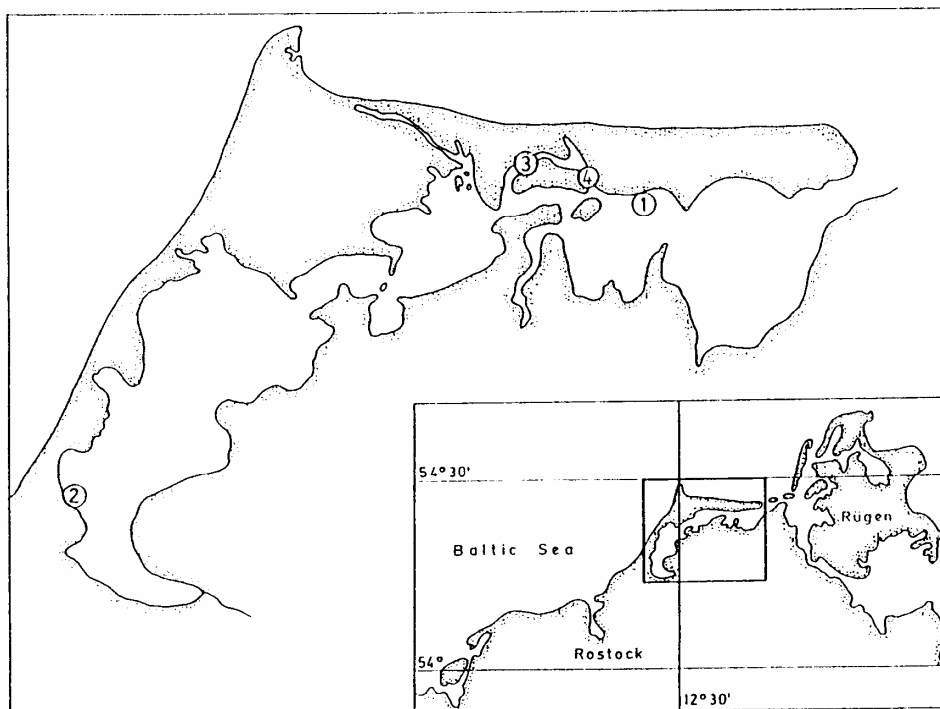


Abb. 1: Untersuchungsgebiet Darß-Zingster Boddenkette mit den Stationen 1 bis 4

Auch Wasserstandsschwankungen kennzeichnen das Untersuchungsgebiet. Hochwässer werden durch die Süßwasserzuflüsse oder durch anhaltende Sturmlogen aus Nord-West verursacht (z.B. Februar 1993, Herbst 1995). Niedrigwasser und Trockenfallen von großflächigen Bereichen konnte nach starken Süd-West-Winden und in trockenen Sommern beobachtet werden (z.B. März 1993, August 1995). Extreme Winter mit Eisgang und vollständigem Zufrieren der Boddenkette wurden im Untersuchungszeitraum nur zweimal festgestellt, so im Februar 1994 und Dezember 1995. Der

Wassertemperaturverlauf in den Jahren 1992 bis 1995 ist exemplarisch für die Station 3 in Abb. 2 dargestellt.

Ausführliche Beschreibungen zu Hydrographie, Klima und Entstehung der Boddenkette haben SCHLUNGBAUM et al. (1994) publiziert.

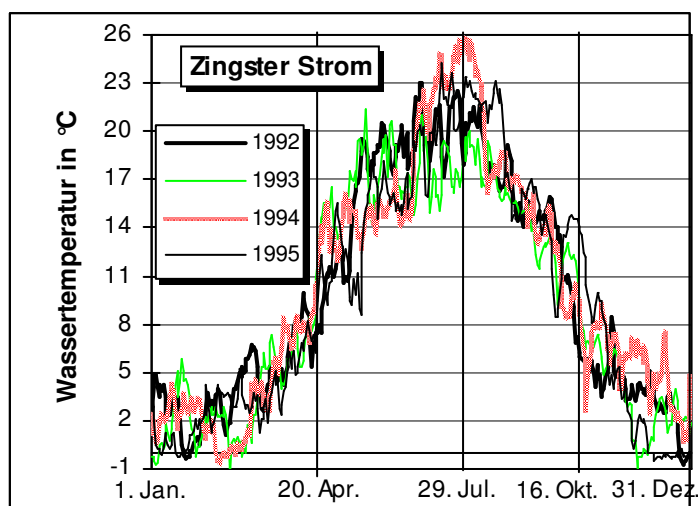


Abb. 2: Temperatur-Jahresgänge von 1992 bis 1995 im Zingster Strom (Nähe Station 3), tägliche Messung durch die Biologische Station der Universität Rostock

3. MATERIAL UND METHODEN

3.1. Auswahl der Stationen

Alle untersuchten Stationen stellen Flachwasserbereiche (0,3-0,9 m) dar und waren 10-30 m vom Ufer entfernt. Um den Einfluß möglichst verschiedener abiotischer Parameter (v.a. Salinität) auf die Einwanderung von *Marenzelleria viridis* in die Boddenkette langfristig untersuchen zu können und in Auswertung meiner Diplomarbeit (ZETTLER 1993), wurden 3 Stationen ausgewählt (Abb. 1).

Die Station 1 (Anleger) befindet sich im Barther Bodden. Sie weist sandiges Sediment und den geringsten organischen Gehalt auf (Tab. 1). Die Salinität unterschritt nie die 5‰-Grenze und variierte in der Spanne von 5 bis 13‰ (Abb. 3a). Umfangreiche *Potamogeton*-Bestände und vereinzelte *Chara*-Wiesen waren kennzeichnend.

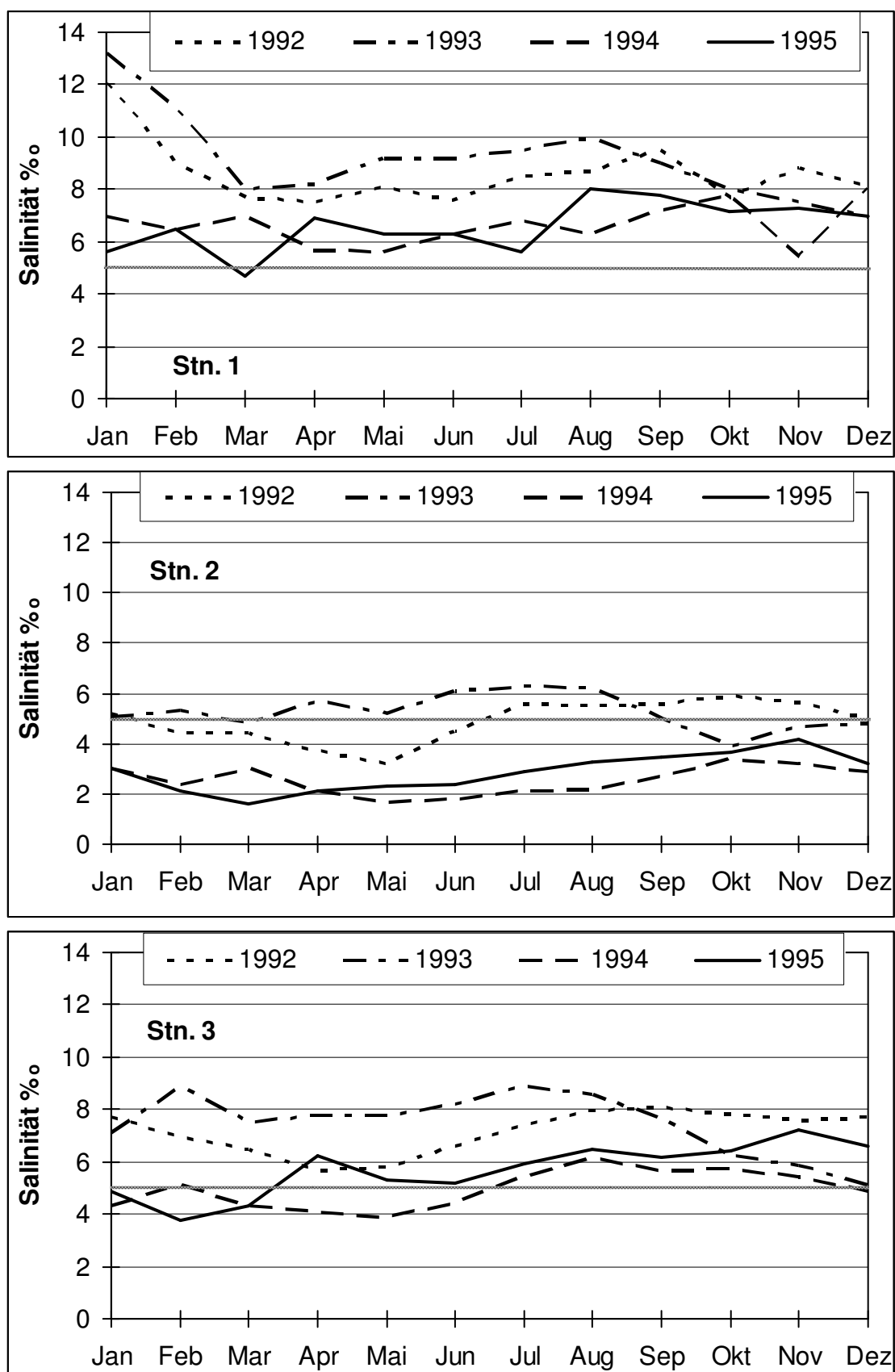


Abb. 3: Salinitäten an den Stationen 1-3 von 1992 bis 1995, 5‰-Grenze ist grau hervorgehoben

Tab. 1: Jahresmittelwerte (monatliche Messung) ausgewählter abiotischer Parameter an den Stationen 1 bis 3 von 1992 bis 1995

Station 1	1992	1993	1994	1995
Temperatur (°C)	11,8	10,4	10,7	9,8
Salinität (‰)	8,3	9,8	6,6	6,6
Sediment:				
Wassergehalt (%)	23,3	23,7	23,8	22,6
org. Gehalt (%)	0,56	0,49	0,54	0,55
mittl. Korngröße (mm)	0,255	0,273	0,265	0,279
Sortierungsgrad	1,31	1,32	1,27	1,35
Fraktion <0,063 mm (%)	1,81	1,28	1,43	1,28
Station 2	1992	1993	1994	1995
Temperatur (°C)	10,5	8,2	9,6	9,2
Salinität (‰)	5,4	5,3	2,6	2,9
Sediment:				
Wassergehalt (%)	27,7	30,3	29,8	29,7
org. Gehalt (%)	1,07	1,25	1,28	1,42
mittl. Korngröße (mm)	0,284	0,305	0,277	0,271
Sortierungsgrad	1,49	1,49	1,32	1,32
Fraktion <0,063 mm (%)	3,42	3,19	2,81	3,34
Station 3	1992	1993	1994	1995
Temperatur (°C)	9,0	8,8	10,9	10,5
Salinität (‰)	8,0	7,9	5,4	5,6
Sediment:				
Wassergehalt (%)	27,6	27,5	30,1	28,4
org. Gehalt (%)	0,75	0,95	1,13	1,19
mittl. Korngröße (mm)	0,277	0,293	0,261	0,214
Sortierungsgrad	1,33	1,48	1,39	1,13
Fraktion <0,063 mm (%)	2,75	2,14	1,97	3,74

Die Station 2 (Dierhagen) liegt im inneren Bereich der Boddenkette (Saaler Bodden). Die Salinitäten schwankten hier im Untersuchungszeitraum zwischen 1,5 und 6,3‰ (Abb. 3b). Das Sediment hatte einen höheren organischen Anteil und eine größere Silt-Fraktion. Es konnte kaum Makrophytobenthos beobachtet werden.

Die Station 3 (Kirrbucht) liegt zentral im Zingster Strom. Der Salzgehalt schwankte zwischen 3,9 und 9‰ (Abb. 3c). In den letzten zwei Jahren konnte eine Zunahme des Phytals (*Potamogeton* und *Myriophyllum*) beobachtet werden, welches in den

Sommermonaten einen dichten Teppich in der Bucht bildete. Das Sediment ist als sandig bis schlickig zu bezeichnen und weist einen relativ hohen organischen Gehalt und Silt-Anteil auf (Tab. 1).

Zur Untersuchung der kleinflächigen Horizontalverteilung des Makrozoobenthos wurde zusätzlich die Station 4 (Zingster Strom, Müggenburg) ausgewählt. Sie stellt eine Art Sandbank als Ausläufer einer kleinen Insel dar, die durch Rinnen des Zingster Stromes begrenzt wird. Der Schlickanteil ist relativ hoch (siehe Tab. 2). Die Tiefe beträgt 0,3 m. An Makrophyten konnte nur *Ruppia* beobachtet werden.

Tab. 2: Mittelwerte ausgewählter abiotischer Parameter an der Station 4 am 21.08.94 zur Untersuchung der kleinflächigen Horizontalverteilung

Station 4	21.04.94
Temperatur (°C)	17,0
Salinität (‰)	6,7
Wassergehalt (%)	30,6
org. Gehalt (%)	1,35
mittl. Korngröße (mm)	0,208
Sortierungsgrad	0,89
Fraktion <0,063 mm (%)	6,3

3.2. Probennahme und Bearbeitung

Da Voruntersuchungen 1991 und Untersuchungen zur Vertikalverteilung (ZETTLER et al. 1994) zeigten, daß die Spionide *M. viridis* bis zu 35 cm tiefe Röhren baut, war es notwendig, ein Probennahmegerät mit entsprechender Eindringtiefe zu entwickeln. Das verwendete Stechrohr hatte einen Durchmesser von 10 cm (Ausstichfläche von 78,5 cm²) und eine Eindringtiefe von 40 cm. Um es besser handhaben zu können, wurde ein spatenähnlicher Stiel befestigt. Über eine bowdenzugartige Verbindung war der Verschuß des Rohres zu betätigen. Damit keine vagilen Tiere entweichen konnten, war die Öffnung mit 0,5 mm Gaze besetzt (s.a. WROGEMANN 1994, ZETTLER 1993).

3.3. Monitoring und Populationsdynamik

Das oben beschriebene Stechrohr wurde im gesamten Untersuchungszeitraum (1992 bis 1995) für das Monitoring benutzt. Die Probennahme erfolgte monatlich an den Stationen 1 bis 3. Pro Station wurden 3 Hols entnommen, mit Sieben von 0,3 mm (obere 10 cm des Sediments) und 0,5 mm Maschenweite gesiebt und anschließend mit 4%-igem boraxgepufferten Formalin fixiert. Die Probennahme fiel aus, wenn widrige Witterungsbedingungen eine Benutzung des Bootes zum Erreichen der Station 3 verhinderten (z.B. Dezember 1995). An der Station 1

wurde von September 1993 bis Februar 1994 ebenfalls keine Probennahme durchgeführt.

Die Auswertung des Tiermaterials fand im Labor mit einem Stereomikroskop bei 10-16 facher Vergrößerung statt. Die Abundanzen wurden aus den 3 Hols als Mittelwerte \pm Standardabweichung auf 1m² hochgerechnet. Die Bestimmung des Salzgehaltes und der Temperatur erfolgte über die Messung der Leitfähigkeit mit einem Konduktometer LF 96-A (WTW, Weilheim, BRD). Für die Darstellung des Temperaturjahresganges an der Station 3 (Abb. 2) wurden die Tageswerte, die durch die Biologische Station in Zingst gewonnen wurden, genutzt. Bei jeder Probennahme wurde zusätzlich aus der oberen Sedimentschicht (5 cm) Substrat für die Sedimentanalyse entnommen. Es wurden jeweils der organische Gehalt, der Wassergehalt, der Sortierungsgrad, die Korngrößenverteilung und die Silt-Fraktion (<0,063 mm) bestimmt. Für die Ermittlung des organischen Anteils und des Wassergehaltes wurden 100 g Sediment 6 h bei 100°C getrocknet und anschließend weitere 6 h bei 550°C gegläht. Mittels eines Siebsatzes (1 mm; 0,5 mm; 0,2 mm; 0,1 mm; 0,063 mm Maschenweite) erfolgte durch Naßsiegung die Fraktionierung der Korngrößen. Die Fraktion <0,063 mm (Silt) wurde als Differenz zwischen der Summe der Trockengewichts-Fractionen auf den Sieben und der korrigierten Einwaage bestimmt.

Die Biomasse aller Tiere aus den Proben wurde nach Arten getrennt als Feuchtmasse ($\pm 0,1$ mg) bestimmt und auf jeweils 1m² hochgerechnet.

Um die jeweiligen Generationen definieren und eine Kohortanalyse durchführen zu können, wurden alle gefundenen Individuen von *M. viridis* und *H. diversicolor* vermessen. Problematisch dabei war, daß *M. viridis* besonders stark dazu neigt, sich bei Berührung oder Fixation zu autotomieren, so daß ein späteres Auffinden von ganzen Tieren in den Proben relativ selten war. Deshalb wurde als individuelles Maß die maximale Breite zwischen dem 5. und 10. Segment gewählt. Das Vermessen von ganzen Tieren ermöglichte die Berechnung einer Korrelation zwischen der Breite und den Parametern Segmentzahl, Länge und individuelle Feuchtmasse (IFM).

3.4. Besiedlung und Sedimentpräferenzen

Zusätzlich zum laufenden Monitoring-Programm wurde in den Monaten Oktober bis Dezember die Neubesiedlung der Spionide untersucht. Dazu wurden ein Stechrohr mit 11,95 cm² Ausstichfläche und Siebe mit 0,3 mm Maschenweite benutzt. Zur Untersuchung des Besiedlungsverhaltens von *M. viridis*-Larven wurden im Herbst/Winter 1994 Feld- und Laborexperimente durchgeführt, wobei die Laborexperimente auch Daten zur Sedimentpräferenz von juvenilen und adulten *M. viridis* erbringen sollten.

3.4.1. Besiedlungsexperimente (Freiland)

Die Freilanduntersuchungen erfolgten in der Kirrbucht (Stn. 3). Ende Oktober 1994 wurden dort 36 Boxen (á 283,5 cm²) aufgestellt. Die zylinderförmigen Boxen hatten eine Höhe von 30 cm und einen Durchmesser von 19 cm.

Es wurde der Einfluß von drei verschiedenen Sedimenten auf die Besiedlung der *M. viridis*-Larven untersucht. Dazu wurden 18 Boxen in 1,2 m Tiefe (im folgenden als Station KB1 bezeichnet) und 18 Boxen in 0,6 m Tiefe (im folgenden als KB3 bezeichnet) positioniert (Abb. 4).

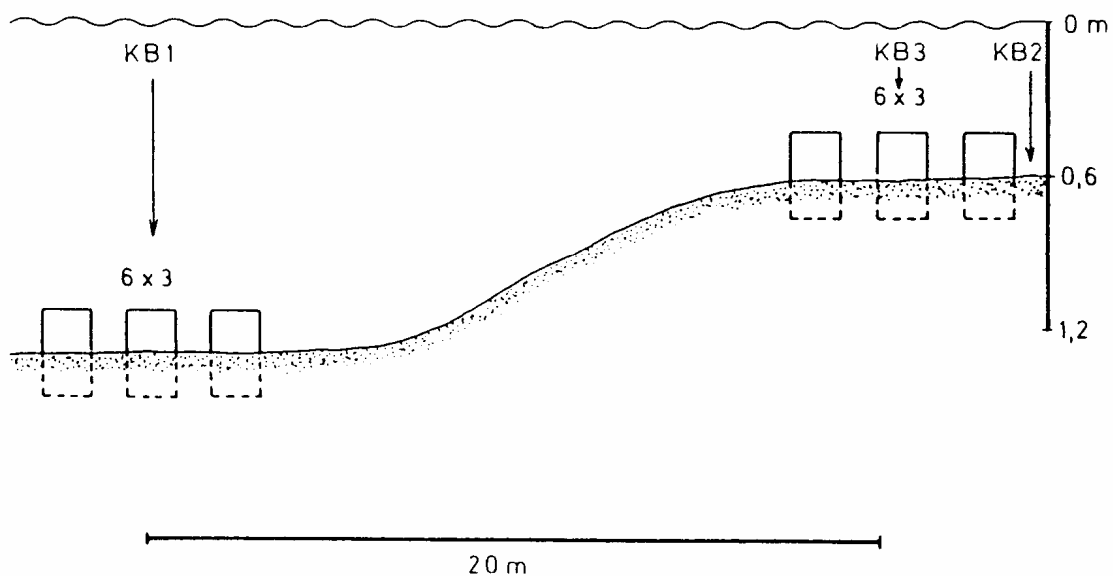


Abb. 4: Lage der Boxen für die Besiedlungsexperimente (Freiland) an der Station 3

Die Stationen KB1 und KB3 waren etwa 20 m voneinander entfernt. Die Boxen wurden soweit in das Sediment hineingedrückt, daß der obere Rand 15 cm über die Sedimentoberfläche ragte. Dabei wurde in den Boxen an der Station KB1 das natürliche Sediment belassen, an der Station KB3 dagegen mit Sand aufgefüllt. Als Referenzstation diente das umgebende Substrat neben den Boxen an der Station KB3 (im folgenden als KB2 bezeichnet). Alle drei Stationen (KB1, KB2, KB3) unterschieden sich hinsichtlich der Sedimenteigenschaften (Tab. 3).

Vom 03.11. bis 08.12.1994 erfolgte alle 6-8 Tage die Beprobung der Stationen. Zur Probennahme diente ein Stechrohr mit einer Ausstichfläche von 21,73 cm². Pro Station erfolgte eine 3malige Probennahme mit jeweils 1 Stecher pro Box. Einmal beprobte Boxen wurden nicht wieder genutzt. Aus früheren Untersuchungen war bekannt, daß die neu gesiedelten juvenilen *M. viridis* nicht tiefer als 3-5 cm in das Sediment eindringen (ZETTLER et al. 1994). Da nur die

juvenilen Tiere quantitativ erfaßt werden sollten, wurde eine Eindringtiefe von 6 cm gewählt, und der Kern wurde als Vollprobe in 4%-igem boraxgepufferten Formalin fixiert. Die Siebung erfolgte mit einem 0,3 mm Sieb im Labor. Das Tiermaterial wurde bei 10-16 facher Vergrößerung ausgelesen.

Tab. 3: Sedimenteigenschaften der drei Stationen bei den Freilanduntersuchungen und für das Besiedlungsexperiment 1

	KB1 Schlick	KB2 "Medium"	KB3 Sand
Wassergehalt (%)	38,62	29,9	17,02
org. Gehalt (%)	2,01	1,11	0,03
mittl. KG (mm)	0,149	0,257	0,345
Fraktion <0.063 mm (%)	4,74	2,14	0,32

3.4.2. Besiedlungsexperimente (Labor)

Alle Aquarienversuche wurde bei einer Salinität von 7‰ und einer Temperatur von 10°C durchgeführt.

Um das Besiedlungsverhalten unter kontrollierten Bedingungen zu untersuchen, wurden in Aquarien (50 x 50 x 30 cm) 5 cm hohe Raster aus Plastik eingebaut. Jedes Raster enthielt 10 x 10 Flächen von jeweils 16 cm² (4 x 4 cm). Um den Randeffekt auszuschließen, blieb der Randbereich (je 3,5 cm breit) bei den Untersuchungen unberücksichtigt. Die Belüftung erfolgte jeweils in den Ecken der Aquarien und war so eingestellt, daß keine nennenswerte Strömung verursacht wurde. Vier Versuchsanordnungen wurden getestet (Tab. 4). Das Tiermaterial stammte jeweils aus der Darß-Zingster Boddenkette.

Tab. 4: Übersicht über die Versuchsanordnungen 1 bis 4, Spalte a = eingestzte Larvendichte von *M. viridis*, Spalte b = Dichte der gesiedelten juvenilen *M. viridis*, Spalte c = Ausgangsdichte der Versuchstiere (VT = juvenile *M. viridis* in Vers. 2, adulte *M. viridis* in Vers. 3 und 4), Spalte d = Enddichte der Versuchstiere

	Larven/m³ (a)	Juv./m² (b)	VT/m² Beginn (c)	VT/m² Ende (d)
Versuch 1 (Larven)	901.402	42.419	--	--
Versuch 2 (Juvenile)	--	--	8.000	5.200
Versuch 3 (Adulte)	--	--	8.000	4.160
Versuch 4 (Larven vs. Adulte)	253.728	10.025	1.000	640

1. Einfluß des Sedimentcharakters auf die Erstbesiedlung

Bei diesem Experiment wurden die Ergebnisse der Freilandversuche (Pkt. 3.4.1.) berücksichtigt und dieselben Sedimente verwendet (Tab. 3; Sand, Schlick). In die Rasterflächen wurden abwechselnd Schlick und Sand eingebracht, so daß schließlich eine schachbrettartige Anordnung entstand (Abb. 5a). Mitte November 1994 wurden *M. viridis*-Larven aus der Darß-Zingster Boddenkette mit einem Planktonnetz (0,1 mm) entnommen und in das vorbereitete Aquarium eingesetzt. Die Larven hatten eine durchschnittliche Größe von 10 Segmenten. Nachdem keine schwimmenden Larven im Aquarium mehr zu beobachten waren [nach ca. 3 Wochen, was der natürlichen Entwicklungszeit bis zum benthischen Stadium mit 17-20 Segmenten entspricht (BOCHERT 1993)], wurden die einzelnen Raster als Vollprobe entnommen und in Formalin fixiert. Die Proben wurden mit 0,3 mm Maschenweite gesiebt und bei 10-16 facher Vergrößerung aussortiert.

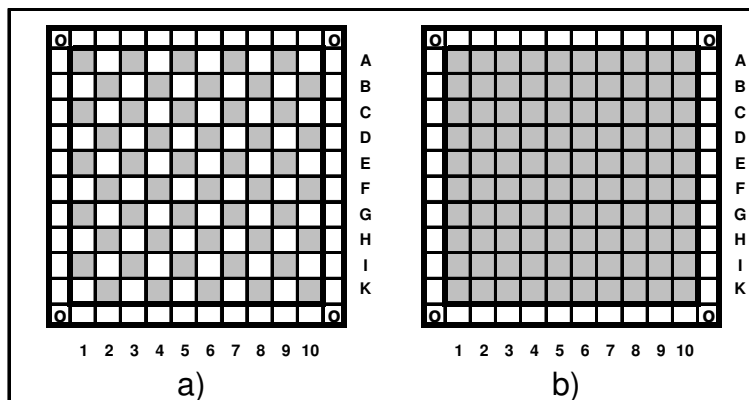


Abb. 5: Versuchsanordnung für die Besiedlungsexperimente (Labor), Primärbesiedlung durch larvale *M. viridis* und Sekundärbesiedlung durch Juvenile und Adulte (a), Einfluß von adulten *M. viridis*, *C. volutator* und *H. diversicolor* auf die Erstbesiedlung der Larven von *M. viridis* (b)

2. & 3. Einfluß des Sedimentcharakters auf die Sekundär-Besiedlung

Diese Experimente dienten zur Untersuchung des Einflusses des Sedimentcharakters auf die Besiedlung von juvenilen und adulten *M. viridis*. Versuchsaufbau und Sedimente entsprechen dem 1. Experiment. Das Tiermaterial wurde nach der Entnahme aus dem Freiland 1-2 Wochen im Kühlraum adaptiert und dann in der oben (Tab. 4) angegebenen Dichte in die Aquarien eingesetzt. Nach 3 Wochen wurden die Experimente abgebrochen, die jeweiligen Raster beprobt und die Tiere ausgezählt.

Die Berechnung der Signifikanz erfolgte jeweils mit dem Rangsummentest (Wilcoxon-Test) für den paarweisen Vergleich.

Um die Unterschiede in den Sedimentpräferenzen besser darstellen zu können, wurde für die Experimente 1 bis 3 ein Relativ-Punkte-System (RPS) eingeführt. Diese Bewertung geht davon aus, daß die Organismen bei dem dargebotenen, kleinflächigen, schachbrettartigen Sedimentmuster durch Versuch-Irrtum "nur" kleine Strecken zurücklegen, bis das bevorzugte Substrat erreicht wird. Deshalb werden nur die jeweils benachbarten Rasterflächen (Schlick/Sand) verglichen. Ist die Abundanz auf dem einen Feld höher als auf dem Nachbarfeld gibt es 1 Punkt. Bei gleicher Abundanz bekommt jedes Feld 0,5 Punkte. Mittelfelder konnten maximal 4, Randfelder 3 und Eckfelder 2 Punkte erreichen. Die maximale Punktzahl aller 100 Rasterflächen lag bei 180. Abb. 6 soll die Bewertung verdeutlichen.

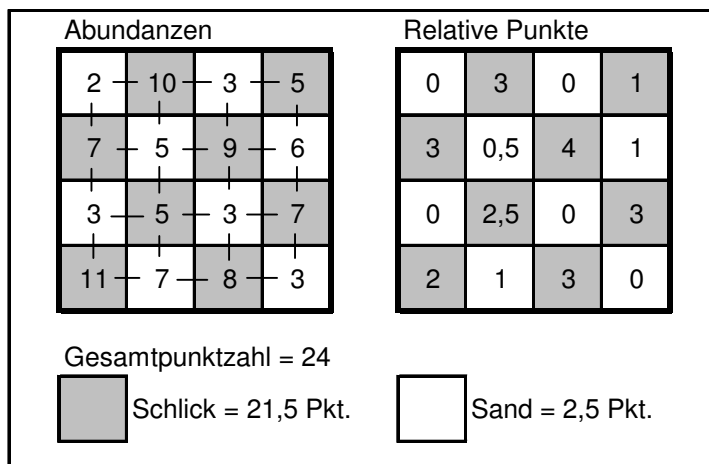


Abb. 6: Bewertungsmodus für das Relativ-Punkte-System (RPS) in den Untersuchungen zur Sedimentpräferenz bei der Erst- und Sekundär-Besiedlung. Vergleichene Felder sind durch Balken gekennzeichnet.

4. Einfluß von adulten *M. viridis* (>200 Segmente) auf die Erstbesiedlung

Das verwendete Aquarium und Raster hatten die gleichen Ausmaße. Alle Rasterflächen wurden mit dem von den Larven zur Besiedlung bevorzugten Schlick (s.o.) ausgefüllt (Abb. 5b). Nur für den Randbereich diente Sand als Substrat.

Insgesamt wurden 250 adulte *M. viridis* eingesetzt. Das entsprach einer durchschnittlichen Dichte von 1.000 Ind./m². Damit sich zunächst die Adulti etablieren konnten, erfolgte erst 3 Tage später der Besatz mit *M. viridis*-Larven. Die Beprobung und Bearbeitung der Proben erfolgte wie im Experiment 1.

3.5. Untersuchungen zur kleinräumigen Verteilung

3.5.1. Röhrenbau und Vertikalverteilung

Zur Beobachtung der Röhrenform wurden mehrere Sedimentkerne mit einer Länge von 40 cm von der Station 3 mit dem oben beschriebenen Stechrohr (78,5 cm²) entnommen. Die Stechrohre mit den relativ ungestörten Kernen fungierten gleichzeitig als Versuchsgefäß und wurden im Labor für 1-2 Tage belüftet. Nach Zusatz von verschiedenen Färbemitteln (Indigokarmin, Sudanschwarz, Methylorange, Löffler-Methylenblau, Titangelb, Neutralrot mit ca. 1 : 75000) konnte nach 24stündiger Inkubation die Röhrenform durch Zerlegen der Kerne in der Photoschale untersucht werden. Durch den von den Tieren mit Hilfe des epidermalen Flimmerepithels verursachten Respirationsstrom gelangte die Farblösung in die Röhren und färbte die Innenwandung (Schleim-/Algen-/Bakteriensicht) an. Die Farblösungen Löffler-Methylenblau, Titangelb und Neutralrot erwiesen sich für den Nachweis am geeignetsten.

Die Untersuchungen zur Vertikalverteilung wurden mit dem Stechrohr (78,5 cm²) durchgeführt. Nach Entnahme des Kernes wurde dieser in 5 cm Abschnitte zerlegt, die separat ausgesiebt wurden (Maschenweite 0,5 mm). Bei Untersuchungen zur Neubesiedlung mit Jungtieren wurden die oberen 10 cm des Sedimentes mit einer Maschenweite von 0,315 mm gesiebt. Da die adulten Tiere meistens länger als 5 cm sind und oftmals nur Bruchstücke in den einzelnen 5 cm Fraktionen ausgesammelt werden konnten, wurde eine überlappende Darstellung (0-10, 5-15, 10-20 cm usw.) gewählt. Dabei wurde die Tiefe, in der sich das Kopfteil befand, berücksichtigt.

3.5.2. Kleinflächige Horizontalverteilung

Zur Untersuchung der Dispersion von *M. viridis* und anderen Makrozoobenthosarten wurde an der Station 2 (19.03.93) eine Fläche von 30,25 m² in 121 Untereinheiten (11 x 11) von 0,25 m² und an der Station 4 (21.08.94) eine Fläche von 36m² in 144 Untereinheiten (12 x 12) mit den gleichen Abmessungen unterteilt (Abb. 7).

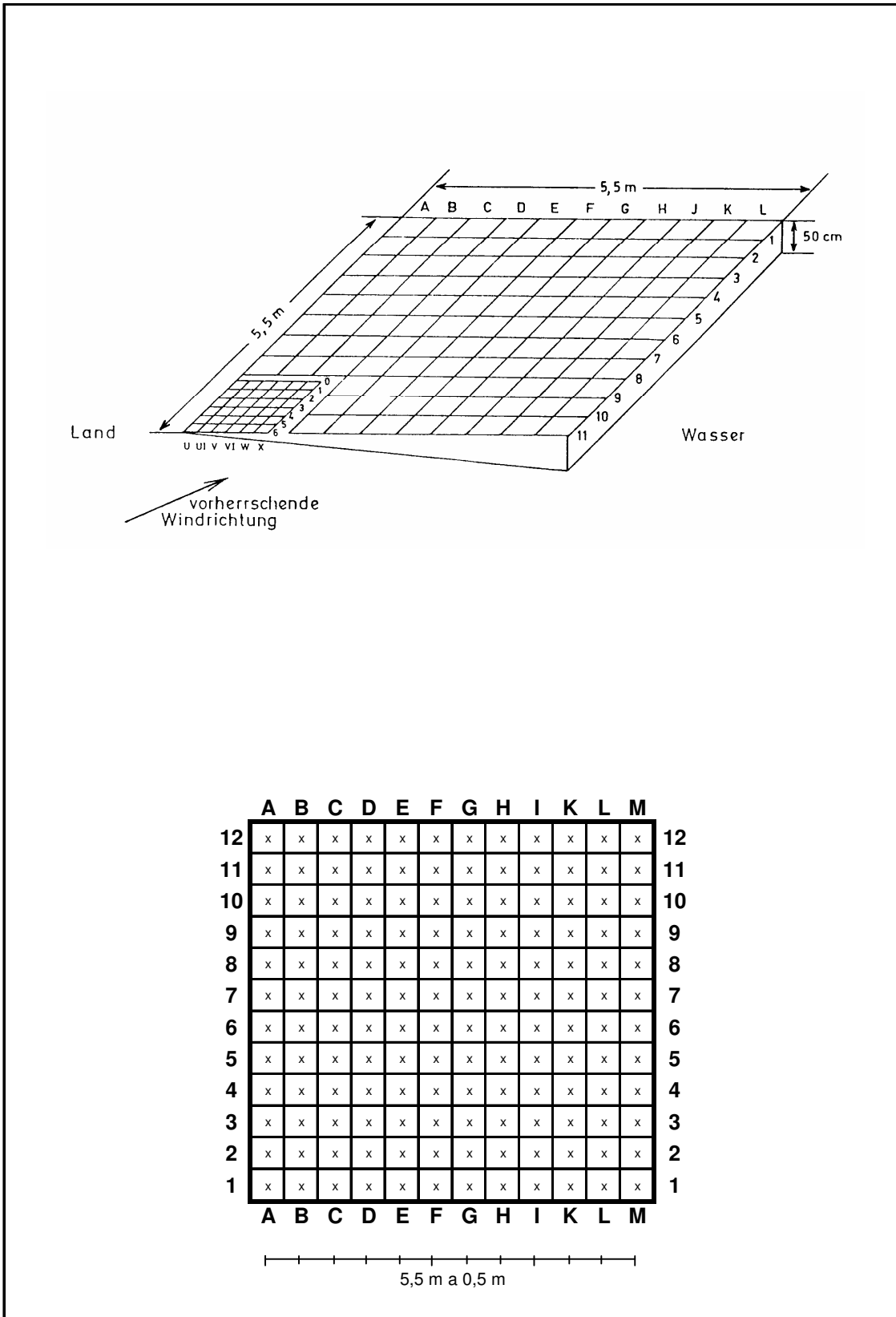


Abb. 7: Übersicht zur Untersuchung der kleinflächigen Horizontalverteilung an der Stn. 2 (19.03.93) [oben] und der Stn. 4 (21.08.94) [unten].

Die Methode wird im folgenden als Rasteruntersuchung bezeichnet. Im Zentrum jeder Untereinheit erfolgte mit einem Stechrohr (78,5 cm² x 40 cm tief) die Probennahme. Um kleinere Flächen zu untersuchen, unterteilten wir an der Station 2 einen Bereich von 1,44 m² in 36 Untereinheiten von 0,04 m². Hier wurde die Probennahme mit einem kleineren Stechrohr (21,65 cm² x 30 cm) durchgeführt. Die so gewonnenen Proben wurden gesiebt (Maschenweite 0,5 mm bzw. 0,3 mm) und mit boraxgepuffertem Formalin fixiert.

Die Analyse des zweidimensionalen Verteilungsmusters erfolgte nach der Methode von MORISITA (1959). Es wurde mit den Abundanzwerten der Proben gerechnet.

Der Index wurde für die ursprünglichen Flächen und für die fortschreitende Vereinigung zu Quadraten (n^2 für $n=1-6$) berechnet. Die dargestellte Kumulation der Einzelflächen begann mit A1 (Abb. 7).

Andere Methoden zum Nachweis von Aggregationen sind die Methoden nach LLOYD (1967) und IWAO (1972). Der "index of patchiness" (LLOYD 1967) ist praktisch identisch mit dem Morisita-Index und trägt zu keiner neuen Information bei (BURLA et al. 1974, PATIL & STITELER 1974, PIELOU 1969, 1977). Die Ergebnisse wurden zum Vergleich in Tab. 12 gegenübergestellt.

MORISITA (1959)

$$I(\delta) = n \sum X_i(X_i - 1) / N(N - 1)$$

n = Anzahl der Quadrate

$I(\delta) < 1$ regelmäßige Verteilung

N = Gesamtanzahl der Individuen

$I(\delta) = 1$ zufällige Verteilung

X_i = Individuenzahl pro Quadrat

$I(\delta) > 1$ geklumpete Verteilung

$$F_{(n-1)} = (I(\delta)(N-1) + n - N) / (n-1)$$

Ist der linke Term kleiner als der rechte für das jeweilige $F_{(tab.)}$, dann ist

$p < 0,01$ bzw. $0,05$!

Für die Methode nach MORISITA (1959) wurden die berechneten Dispersionsindices gegen die korrespondierende Flächengröße aufgetragen. Die resultierende Kurve ließ eine Interpretation der auftretenden "patch-Größen" zu.

Eine weitere von uns verwendete Methode der Auswertung war die Berechnung der räumlichen Autokorrelation nach CLIFF & ORD (1973, 1981). Diese Methode wurde durch JUMARS et al. (1977) in die Analyse der räumlichen Autokorrelation von Abundanzen im marinen Benthos eingeführt. Die "spatial autocorrelation" ist die Abhängigkeit der Größe einer Variablen (hier die Abundanz eines Feldes) von der Größe der gleichen Variablen von geographisch benachbarten Orten (Feldern) (SOKAL 1979). Für jeden Abstand k (Anzahl der Felder) wurde für alle möglichen Kombinationen zweier Felder (joins) ein Index berechnet, der eine Aussage über

die Korrelation der Abundanzwerte aller Felder im Abstand k traf (BREY 1989, JUMARS et al. 1977). Verwendung fanden hierbei die Indices nach Moran und Geary (CLIFF & ORD 1973, 1981, JUMARS et al. 1977). Während Moran's "I" durch die jeweiligen Abweichungen vom Mittelwert und durch die Lage von Extremwerten beeinflusst wird, ist Geary's "c" ein Maß der Gleichheit benachbarter Abundanzen in Abhängigkeit des Abstandes "k" zwischen den Feldern (SOKAL 1979). Dargestellt in Korrelogrammen, in denen die Indices gegen die zunehmenden Feldabstände aufgetragen werden, ist eine Interpretation der Verteilungsmuster und der "patch-Größen" möglich.

Für den Index I erhält man Werte zwischen -1 (perfekte negative Autokorrelation) und +1 (perfekte positive Autokorrelation). Der Index nach Geary wurde mit $c = (-1 \times c) + 1$ transformiert, um beide Parameter nebeneinander darstellen zu können. Ähnliche Umwandlungen wurden auch von BREY (1989) und SOKAL (1979) durchgeführt. Es gilt dann $c < 0$ (negative Autokorrelation), $c = 0$ (keine Autokorrelation) und $c > 0$ (positive Autokorrelation). Da beide Parameter, sowohl Moran's I als auch Geary's c, asymptotisch normalverteilt sind, kann mit der Standard-Normalverteilung gearbeitet und auf Signifikanz geprüft werden (CLIFF & ORD 1973, BREY pers. Mitt.).

Neben der Berechnung der räumlichen Autokorrelation führten wir auch die Analyse der Korrelation der Rangzahlen von Subpopulationen und verschiedenen Arten durch. Hierfür benutzten wir die Spearmansche Rangkorrelation (SOKAL & ROHLF 1981).

Um die räumlichen Interaktionen zwischen den Subpopulationen (adulte und juvenile *M. viridis*) und zwischen *M. viridis* und den anderen Vertretern des Makrozoobenthos darzustellen sowie einen Vergleich mit der Spearmanschen Rangkorrelation durchführen zu können, wählten wir die "Rotations-Methode" nach REISE (1979) zur Berechnung der Abundanzkorrelation. Hierbei wird zunächst der "index of patchiness" (LLOYD 1967) der realen Verteilung (C) zweier zu vergleichender Subpopulationen bestimmt (Abundanzen der jeweiligen Felder addieren). Dann wird ein Muster um jeweils 90° , 180° und 270° gedreht und die Indices ($C(r)$) neu berechnet. Von den Indices der rotierten Verteilungen werden Mittelwert und Standardabweichung berechnet. Es liegt keine Korrelation vor, wenn kein signifikanter Unterschied zwischen dem Index der realen und dem der rotierten Verteilung besteht. Ist $C > C(r)$, dann ist die Korrelation positiv. Bei $C < C(r)$ finden wir eine negative Korrelation vor.

3.6. Wachstum und Produktion

Das Wachstum von *M. viridis* wurde zum einen mit Hilfe der Breitenmessung und Umrechnung in die Segmentzahl bestimmt (s.o.) und zum anderen durch direkte

Zählung der Segmente von juvenilen Tieren (autotomieren seltener) innerhalb ihrer ersten Lebenswochen (bis 150 Tage nach der Besiedlung).

Zur Produktionsabschätzung von *M. viridis* wurde die Methode nach CRISP (1971) verwendet. Da *M. viridis* eine Lebenserwartung von bis zu 3 Jahren hat sowie 3 verschiedene Generationen gleichzeitig beobachtet werden konnten und diese jeweils unterschiedliche Wachstumsraten, Biomassezuwächse und Mortalitäten aufwiesen, mußte bei der Produktionsabschätzung der Generationszyklus berücksichtigt werden. Mit Hilfe der vermessenen individuellen Breite der Tiere wurde die mittlere Breite der jeweiligen Generation berechnet. Aus der Regressionsformel (Breite - IFM) (Abb. 46) und den Mittelwerten der Abundanzen aufeinanderfolgender Monate (s. CRISP 1971) konnte eine mittlere Produktion und Biomasse pro Generation und Monat berechnet werden. Die Summe der Produktionsmonatswerte stellte dann die Jahresproduktion dar.

Zur Umrechnung der Feuchtmasse (FM) in die Trockenmasse (TM) und die aschefreie Trockenmasse (AFTM) wurden Meßreihen durchgeführt (n=25) und die Regressionen berechnet.

Eine Produktionsabschätzung wurde für die Station 2 in den Jahren 1992/93, 1993/94 und 1994/95 vorgenommen. Den Beginn und das Ende der Untersuchungszeiten bildete jeweils die Zeit der Rekrutierung (Oktober/November).

3.7. Wechselwirkungen mit dem einheimischen Makrozoobenthos

3.7.1. Langzeitbeobachtung

In der Darß-Zingster Boddenkette werden seit über 30 Jahren kontinuierliche Untersuchungen zur Hydrographie und Ökologie durchgeführt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in diversen Publikationen, Diplomarbeiten, Dissertationen und Zwischenberichten aufgezeichnet (z.B. ARNDT 1988, 1989, 1994, ARNDT unpubl., MÖLLER 1984, THIEL 1990). Dieses Datenmaterial wurde ausgewertet und mit den Ergebnissen eigener Untersuchungen verglichen. Dadurch war eine umfassende Rekonstruktionen der Entwicklung und Dynamik des Makrozoobenthos möglich.

Bis 1991 wurden zur Probennahme Greifer [Ekman-Birge (225 cm²), Hydrobios (250 cm²) und van Veen (600 cm²)] mit einer Eindringtiefe von 10 cm eingesetzt und mit Maschenweiten von 0,5 mm gesiebt. Es handelte sich hierbei meistens um eine zweimalige (Frühjahr/Herbst) Aufnahme im Jahr. Für meine eigenen Untersuchungen (ab 1992) verwendete ich ein Stechrohr mit einer Ausstichfläche von 78,5 cm² und einer Eindringtiefe von 40 cm. Die Probennahme und Auswertung erfolgte wie unter Punkt 3.3. (Monitoring) beschrieben.

3.7.2. Emergenzuntersuchungen

Das Schwärmverhalten von benthischen Organismen wurde mit speziell dafür gebauten Emergenzfallen untersucht. (Abb. 8). Ursprünglich sollte damit das sogenannte "swarming" von *M. viridis* nachgewiesen werden. Die Fallen stellten sich jedoch als anscheinend ungeeignet für diese Untersuchung heraus. Nur wenige Einzelindividuen (insgesamt 20) konnten in den Fallen gefangen werden. Die Emergenzuntersuchungen werden hier dennoch näher beschrieben, da sie sich bei anderen Taxa sehr bewährten und neue Ergebnisse erbrachten.

Die drei reusenartigen Fallen waren mit 0,14 mm Gaze bespannt. Die abgedeckte Fläche betrug 0,52 m². Sie wurden in den Monaten Juni, Juli, August und Oktober an der Station 3 für jeweils 4 bis 10 Tage exponiert. Die Beprobung erfolgte alle 12 bzw. 24 h. Dazu wurde der Inhalt in einen Eimer gespült und die gefangenen Tiere fixiert. Die Siebung erfolgte mit einem 0,2 mm Sieb. Beim Einsetzen der Fallen wurden die Tiere, die sich bereits im Pelagial befanden, mit erfaßt.

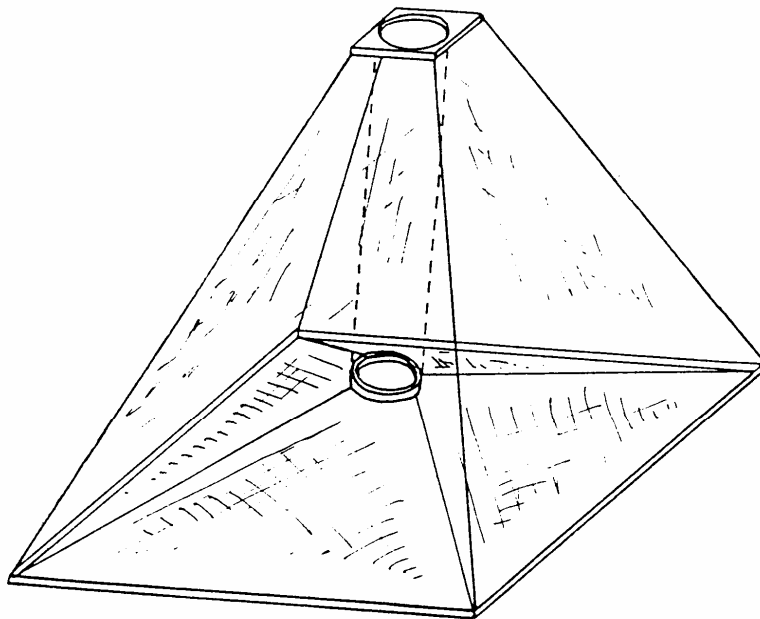


Abb. 8: Aufbau der Emergenzfallen zur Untersuchung des Migrationsverhaltens makrobenthischer Organismen, abgedeckte Fläche 0,52 m²

3.7.3. Transektuntersuchung

Mit Hilfe einer Transektstudie sollte untersucht werden, inwieweit die Verteilung des Makrozoobenthos von abiotischen Parametern und interspezifischen Wechselwirkungen abhängt. Am 26.06.1994 wurde an der Station 3 auf einer Distanz von 200 m ein Transekt abgesteckt (**Abb. 9**). Bei 0 m beginnend erfolgte

alle 20 m die Probennahme. Zusätzlich wurde bei 90 m eine Station gelegt, um die tiefste Stelle (1,5 m) der Bucht ebenfalls zu beproben. An allen Stationen wurden jeweils 3 Proben genommen (insgesamt 12 Stationen á 3 Hols), außerdem je 1 Hol zur Analyse des Sedimentes. Zur Probennahme diente das oben beschriebene Stechrohr. Die Proben wurden mit 0,3 mm Maschenweite gesiebt und mit Formalin fixiert. Die Analyse des Tier- und Sedimentmaterials erfolgte im Labor wie unter Punkt 3.3. (Monitoring) beschrieben. Zur Darstellung der Abhängigkeiten von abiotischen Sedimentparametern wurden arithmetische Trendlinien berechnet. Außerdem wurden Spearmansche Rangkorrelationen zwischen abiotischen Parametern und den Arten des Makrozoobenthos sowie zur Analyse der Beziehungen der Organismen untereinander ermittelt.

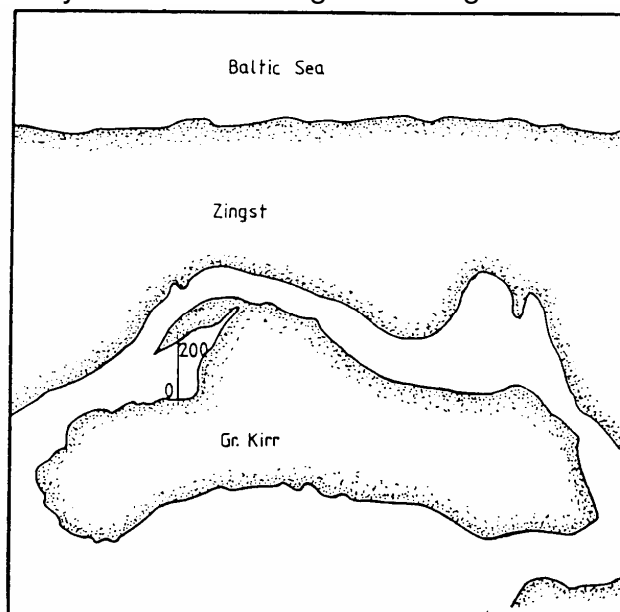


Abb. 9: Untersuchungsgebiet für die Transektuntersuchung in der Kirrbucht (Station 3)

3.7.4. Konkurrenzexperimente

Freilanduntersuchungen

Exp. 1: Einfluß von adulten *H. diversicolor* auf *M. viridis*

Vom 14.06.-24.06.1994 wurden 7 x 3 Boxen (á 283 cm²) an der Station 3 aufgestellt, um den Einfluß von *Hediste diversicolor* (>70 Segmente) auf *M. viridis* und die anderen Vertreter des Makrozoobenthos zu untersuchen. Zusätzlich wurden 2 Boxen verwendet, um Vorversuche mit *Neanthes succinea* durchzuführen. Auf Grund der starken Entwicklung des Sestons (Flachheit des Gewässers und Eutrophierung) war eine Konstruktion für die Boxen notwendig, die einen Wasseraustausch innerhalb dieser ermöglichte. Dazu wurden die Seitenwände der Plastik-Röhren in einer Höhe von 15 cm durch Gaze (0,5 mm Maschenweite) ersetzt und die obere Öffnung durch Siebe mit der gleichen Maschenweite abgedeckt (Abb. 10).

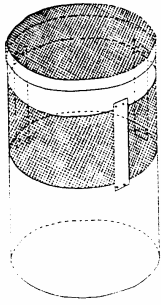


Abb. 10: Konstruktion der Boxen für die Konkurrenzexperimente im Freiland, Fläche=283 cm², Gaze = 0,5 mm Maschenweite

Trotz dieser Maßnahmen schlugen die ersten Versuche fehl. Alle in die Boxen eingesetzten Tiere starben innerhalb weniger Tage ab. Erst die tägliche Reinigung der Gaze von Algen- und Bakterienaufwuchs ermöglichte die notwendige Wasserzirkulation und die folgenden Untersuchungen.

Um nach 10 Tagen den Einfluß der erhöhten Dichten der beiden Räuber auf die anderen Vertreter des Makrozoobenthos festzustellen, wurden unterschiedlich viele Versuchstiere in die Boxen (je 3x) eingesetzt (Tab. 5). Mit dem Stechrohr (78,5 cm²) wurde jede Box einmal beprobt und das Material mit 0,3 mm Maschenweite gesiebt. Die Kontrolle außen (KA) diente als Referenzstation. Dazu wurden in der Umgebung der Boxen 3 Proben genommen und die Abundanzen des Makrozoobenthos bestimmt. Um einen möglichen "Boxeffekt" zu erkennen, wurden 3 Boxen ohne Zusatz von Tieren über den gleichen Zeitraum exponiert und genau wie die anderen Boxen beprobt.

Tab. 5: Versuchsanordnung Exp. 1: KA=Kontrolle außerhalb der Box; H0=Box ohne Tierzusatz; Zahl gibt Zusatz von *H. diversicolor* (>70 Segm.) an z.B. H6=6 *H.d.* zugesetzt; N12=12 *N. succinea* zugesetzt; EH (Ind./m²)=Erhöhung der Dichte um

	Anzahl	EH (Ind./m ²)
KA	3	0
H0	3	0
H6	3	212
H12	3	424
H24	3	847
H48	3	1694
H60	3	2117
H96	3	3388
N12	1	424
N24	1	847

Exp. 2: Einfluß von *M. viridis* auf das einheimische Makrozoobenthos

Vom 10.08.-26.08.1994 wurden ebenfalls an der Station 3 4 x 3 Boxen aufgestellt, um den Einfluß von *M. viridis* auf das einheimische Makrozoobenthos und auf die Sedimentbeschaffenheit zu untersuchen. Die Vorgehensweise war dieselbe wie im Experiment 1. Mit 3-facher Wiederholung wurden unterschiedliche Dichten von *M. viridis* getestet. Die Umgebung (KA) diente als Referenzstation. Es wurde mit dem Stechrohr (78,5 cm²) und einem Sieb der Maschenweite 0,3 mm gearbeitet. M0 (ohne Zusatz von Tieren) wurde exponiert, um den Einfluß der Box auf die o.g. Parameter zu testen und somit einen möglichen "Boxeffekt" zu erkennen.

Tab. 6: Versuchsanordnung Exp. 2: KA=Kontrolle außerhalb der Box; M0=Box ohne Tierzusatz; Zahl gibt Zusatz von *M. viridis* an z.B. M100=100 *M. viridis* zugesetzt; EH (Ind./m²)=Erhöhung der Dichte um

	Anzahl	EH (Ind./m ²)
KA	3	0
M0	3	0
M100	3	3529
M200	3	7058
M300	3	10586

Laborexperimente

Experimente-Komplex 1: Wechselwirkungen von juvenilen und adulten *M. viridis* mit *H. diversicolor* und *C. volutator*

Um die Wechselwirkungen von juvenilen und adulten *M. viridis* mit eu- und subdominanten Vertretern des Makrozoobenthos (*H. diversicolor* und *C. volutator*) zu untersuchen, wurden Aquarienversuche bei 10°C durchgeführt. Die verwendeten Aquarien hatten eine Grundfläche von 625 und 714 cm². Die Versuche (Tab. 7) dauerten jeweils 30 Tage. Der "Proband" wurde 3 Tage nach den zu "beeinflussenden" Tieren in unterschiedlichen Dichten eingesetzt. Kontrollansätze wurden durchgeführt, um die Sterblichkeit ohne Zusatz von anderen Organismen abschätzen zu können.

Tab. 7: Versuchsanordnung der Laborexperimente zur Untersuchung der Wechselwirkungen zwischen *M. viridis* (M.v.), *Hediste diversicolor* (H.d.) und *Corophium volutator* (C.v.), K ist der jeweilige Kontrollansatz

ad. M.v. vs. C.v.	K	A1				Summe
ad. <i>M. viridis</i>	0	2100				
<i>C. volutator</i>	2100	2100				
Anzahl n	2	3				5
C.v. vs. ad. M.v.	K	B1				
ad. <i>M. viridis</i>	2100	2100				
<i>C. volutator</i>	0	2100				
Anzahl n	3	3				6
juv. M.v. vs. C.v.	K	C1				
juv. <i>M. viridis</i>	0	3500				
<i>C. volutator</i>	2100	2100				
Anzahl n	3	3				6
C.v. vs. juv. M.v.	K	D1				
juv. <i>M. viridis</i>	8000	8000				
<i>C. volutator</i>	0	2100				
Anzahl n	3	5				8
ad. M.v. vs. ad. H.d.	K	E1				
ad. <i>M. viridis</i>	0	2000				
ad. <i>H. diversicolor</i>	400	400				
Anzahl n	7	13				20
ad. H.d. vs. ad. M.v.	K	F1	F2	F3	F4	
ad. <i>M. viridis</i>	2000	2000	2000	2000	2000	
ad. <i>H. diversicolor</i>	0	192	392	800	1600	
Anzahl n	10	6	7	4	4	31
juv. M.v. vs. ad. H.d.	K	G1				
juv. <i>M. viridis</i>	0	8000				
ad. <i>H. diversicolor</i>	192	192				
Anzahl n	2	2				4
ad. H.d. vs. juv. M.v.	K	H1				
juv. <i>M. viridis</i>	8000	192				
ad. <i>H. diversicolor</i>	0	8000				
Anzahl n	2	2				4

Experimente-Komplex 2: Wechselwirkungen von *M. viridis*-Larven mit *H. diversicolor* und *C. volutator*

1. Einfluß von adulten *H. diversicolor* (>70 Segmente) auf die Erstbesiedlung

Die Versuchsanordnung glich den Untersuchungen zum Einfluß von adulten *M. viridis* auf die Erstbesiedlung der Larven (nähere Angabe zum Aufbau unter Pkt. 3.4.2.). Es wurden 100 adulte *H. diversicolor* eingesetzt, was einer Dichte von 400 Ind./m² entsprach. Diese Dichte wurde deshalb gewählt, weil bei dieser Versuchsanordnung nur der Einfluß der adulten *H. diversicolor* (>70 Segmente) auf die Besiedlung von *M. viridis*-Larven getestet werden sollte und die beobachtete Dichte dieser großen Tiere im Freiland zwischen 100 und 600 Ind./m² lag. Den Tieren wurde 3 Tage zur Eingewöhnung Zeit gelassen, bevor der Besatz mit den Larven erfolgte.

2. Einfluß von adulten *C. volutator* auf die Erstbesiedlung

Hier wurde die gleiche Versuchsanordnung gewählt. Es wurden 1.000 *C. volutator* eingesetzt. Das entsprach einer Dichte von 4.000 Ind./m². Die durchschnittliche Abundanz im Freiland betrug 2.000 bis 6.000 Ind./m². Nach 3 Tagen erfolgte der Besatz mit *M. viridis*-Larven.

Die Versuchsanordnungen sind in Tab. 8 dargestellt.

Die Berechnung der Signifikanz erfolgte jeweils mit dem Rangsummentest (Wilcoxon-Test) für den paarweisen Vergleich.

Tab. 8: Übersicht über die Versuchsanordnungen 1 und 2, Spalte a = eingesetzte Larvendichte von *M. viridis*, Spalte b = Dichte der gesiedelten juvenilen *M. viridis*, Spalte c = Ausgangsdichte der Versuchstiere (VT = adulte *H. diversicolor* in Versuch 1, adulte *C. volutator* in Versuch 2), Spalte d = Enddichte der Versuchstiere

	Larven/m³ (a)	Juv./m² (b)	VT/m² Beginn (c)	VT/m² Ende (d)
Versuch 1	285.444	10.700	400	400
Versuch 2	253.248	9.825	4.000	4.000

3.8. Datenauswertung

Die Tabellenkalkulation und graphische Auswertung erfolgte mit dem Computerprogramm Excel 5.0. Die statistische Analyse wurde mit dem Programm SPSS 5.0 für Windows durchgeführt. Zur Textverarbeitung diente Word für Windows 2.0.

3.9. Bibliographie

Da eine Artcharakterisierung und die Verbreitung innerhalb der Gattung *Marenzelleria* sowohl im europäischen als auch im amerikanischen Raum noch nicht völlig geklärt ist (siehe Einleitung), werden in der Bibliographie alle Arbeiten angegeben, die *Marenzelleria* betreffen. Sie umfaßt die bisher bekannten Arten *M. viridis*, *M. wireni* und *M. jonesi*.

In der Bibliographie werden die Arbeiten aufgeführt, die sich direkt oder indirekt mit diesen Spioniden beschäftigen. Sie beinhaltet auch die Literatur, die *Marenzelleria* nur randläufig erwähnt oder zur Kenntnis der Verbreitung beiträgt. Tabellarisch werden Schwerpunkte der Arbeiten, Vorkommensgebiete und die verwendeten Synonyme aufgeführt.

4. ERGEBNISSE und DISKUSSIONEN

1. Teil: Zur Biologie von *Marenzelleria viridis*

4.1. Monitoring und Populationsdynamik

4.1.1. Abundanzen und Biomassen

An der Station 1 (Barther Bodden; Ø 6-8 ‰) wurden von 1992 bis 1995 Dichten von *M. viridis* zwischen 2.000 und 42.000 Ind./m² und Biomassen zwischen 180 und 700 g/m² beobachtet (Abb. 11, 12). Entgegen dieser hohen Schwankungsbreite der Abundanz stieg der Jahresmittelwert von 1992 mit 5.000 Ind./m² bis 1994/95 mit jeweils 8.000 Ind./m² nur wenig an bzw. blieb relativ konstant (Abb. 17). Die Reproduktionsereignisse im Herbst eines jeden Jahres führten jeweils zu einem kurzfristigen Anstieg der Abundanz (extrem 1995), der sich aber nicht in der gleichen Weise in der Biomasse widerspiegelte. Im Jahr 1994 konnten im ganzen Sommer (Mai bis August) sehr hohe mittlere Dichten von über 10.000 Ind./m² beobachtet werden, die dann bis zum Winter leicht abfielen. Die Neubesiedlung mit juvenilen Individuen führte im Dezember 1994 zu keiner nennenswerten Abundanzsteigerung, so daß im darauffolgenden Jahr eine anhaltende Mortalität bzw. Abwanderung zu einer Verringerung in der Dichte auf 4.000 Ind./m² führte. Im Herbst 1995 konnten mit Neubesiedlungsraten von über 40.000 Ind./m² die höchsten Abundanzen im Untersuchungszeitraum an dieser Station beobachtet werden.

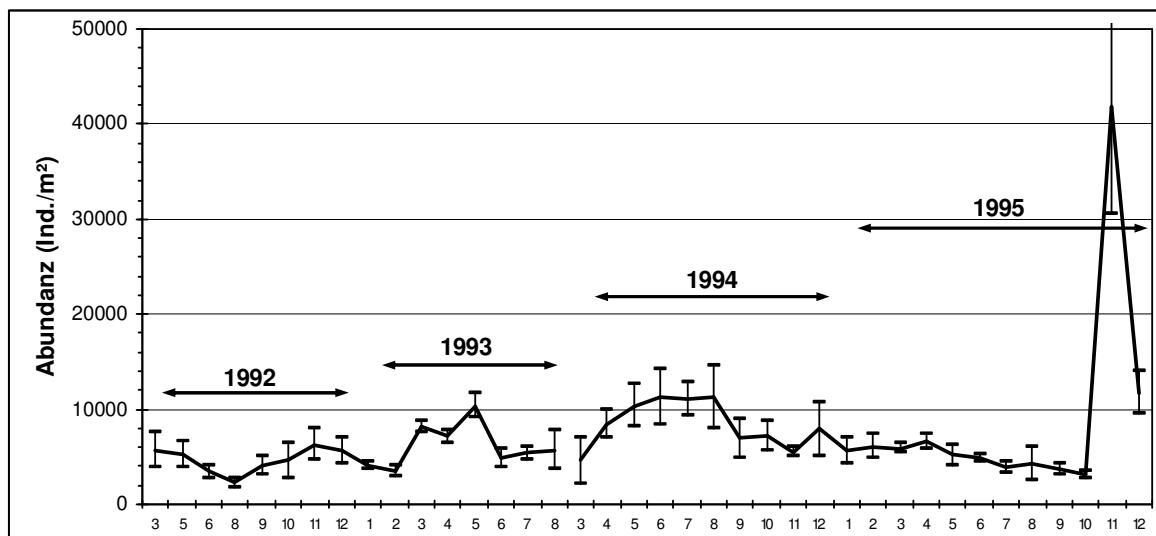


Abb. 11: Abundanzentwicklung (Ind./m²) von *M. viridis* an der Stn. 1 von 1992 bis 1995

Auch die Biomasse belegte diese Tendenz. Auffallend war jedoch, daß die Maxima in den jeweiligen Jahren zu unterschiedlichen Zeiten erreicht wurden und

diese nicht unbedingt im Einklang mit Abundanzenerhöhungen standen. Die höchsten Jahresmittelwerte der Feuchtmassen konnten mit über 400 g/m² in den Jahren 1993/94 beobachtet werden. Auch das Maximum von 700 g/m² fällt in diesen Zeitraum (Abb. 12). Zum Ende des Untersuchungszeitraumes, im Winter 1995, wurden die geringsten Biomassen (180 g/m²) festgestellt. Tendenziell wurde eine Abundanzzunahme und eine Biomasseabnahme beobachtet.

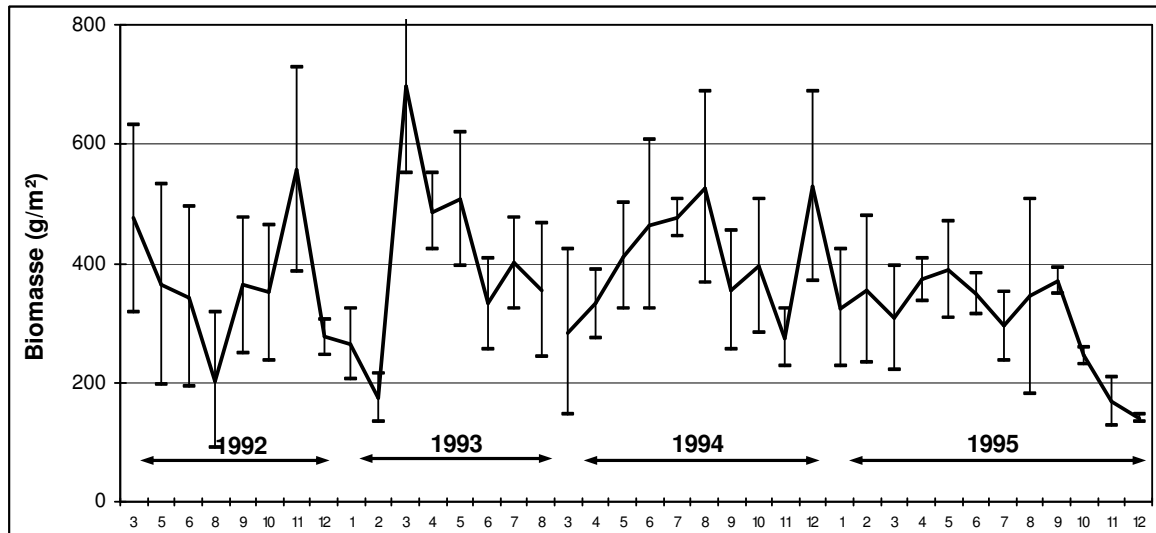


Abb. 12: Biomasseentwicklung (Feuchtmasse in g/m²) von *M. viridis* an der Stn. 1 von 1992 bis 1995

Die Station 2 (Saaler Bodden; Ø 2-4 ‰) war im Anfangsjahr der Untersuchungen mit wenigen Tieren (100 Ind./m² bis 1.000 Ind./m²) nur relativ spärlich besiedelt (Abb. 13). Doch bereits 1 Jahr später konnten durch eine erfolgreiche Rekrutierung 1992/93 und vermutlich durch eine Immigration aus anderen Gebieten der Boddenkette mittlere Abundanzen von 6.000 Ind./m² erreicht werden. Im Winter 1993/94 wurden an dieser Station mit über 50.000 Ind./m² die höchsten Abundanzen von *M. viridis* in der gesamten Boddenkette (mit Ausnahme der direkt nach der Neubesiedlung festgestellten Dichten in der Kirrbucht) gemessen. Obwohl anschließend eine stetige Abnahme der Abundanzen beobachtet wurde, stellt das Jahr 1994 für die Spionide an dieser Station das erfolgreichste dar. Mittlere Abundanzen von 28.000 Ind./m² und Biomassen von 390 g/m² unterstreichen das (Abb. 17). Durch ausfallende Reproduktion und fortlaufende Mortalität bzw. Abwanderung sank die Dichte bis 1995 auf Werte von durchschnittlich 2.000-4.000 Ind./m². Damit lag die Abundanz nur wenig über dem Anfangswert von 1992.

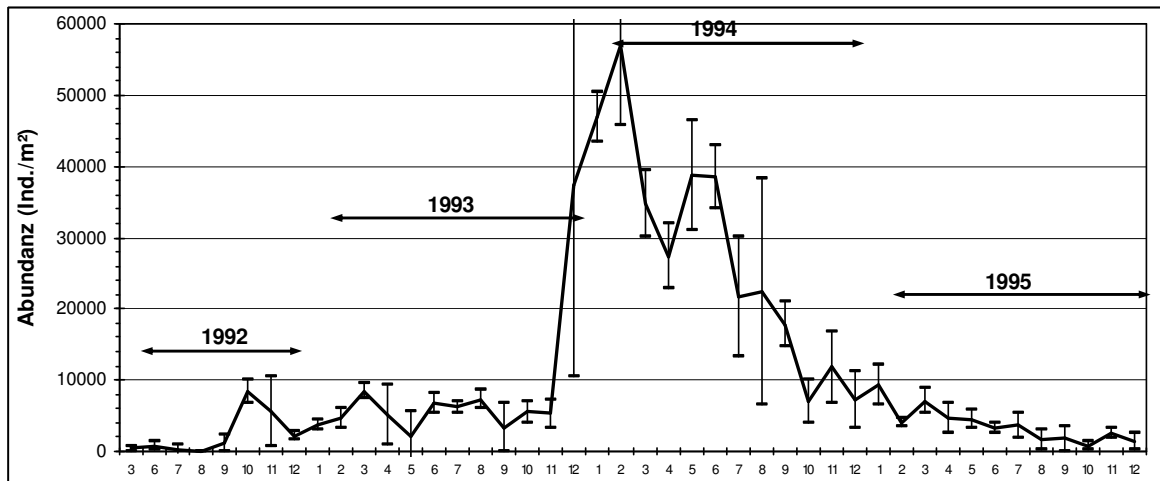


Abb. 13: Abundanzentwicklung (Ind./m²) von *M. viridis* an der Stn. 2 von 1992 bis 1995

Die Biomasse variierte im Untersuchungszeitraum von wenigen g/m² bis über 600 g/m² (Abb. 14). Auch hier wurden die höchsten Werte in den Jahren 1993/94 festgestellt. Lag die Feuchtmasse 1992 bei durchschnittlich 100 g/m², so stieg sie in den darauffolgenden Jahren um mehr als das 3fache an, um 1995 wieder abzufallen (250 g/m²).

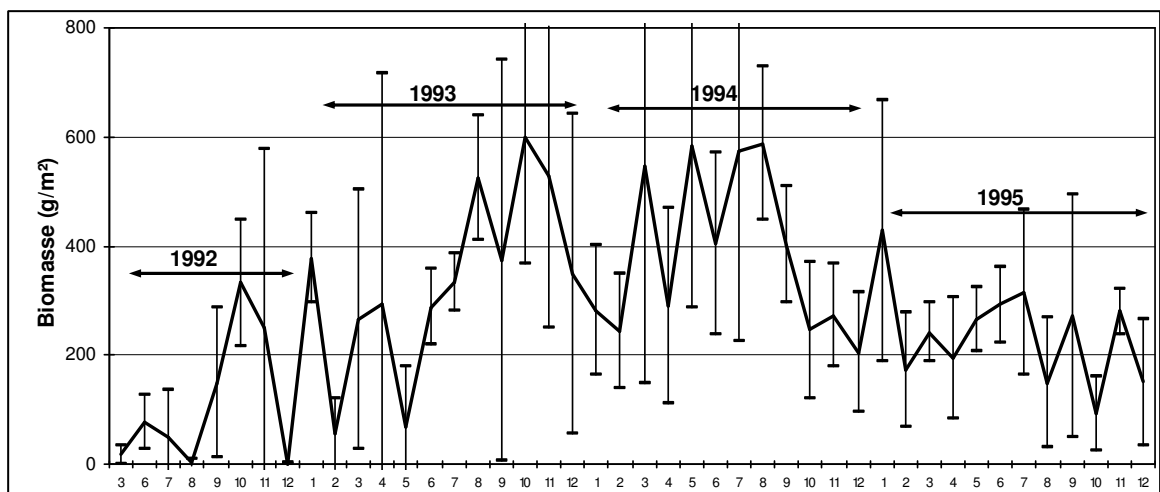


Abb. 14: Biomasseentwicklung (Feuchtmasse in g/m²) von *M. viridis* an der Stn. 2 von 1992 bis 1995

Die Station 3 (Kirrbucht; Ø 4-6 ‰) kann bezüglich der Abundanz und Biomasse von *M. viridis* im Vergleich zu 1 und 2 als "Schlußlicht" bezeichnet werden. Die Dichten lagen hier mit durchschnittlich 2.000 Ind./m² um eine 10er-Potenz niedriger

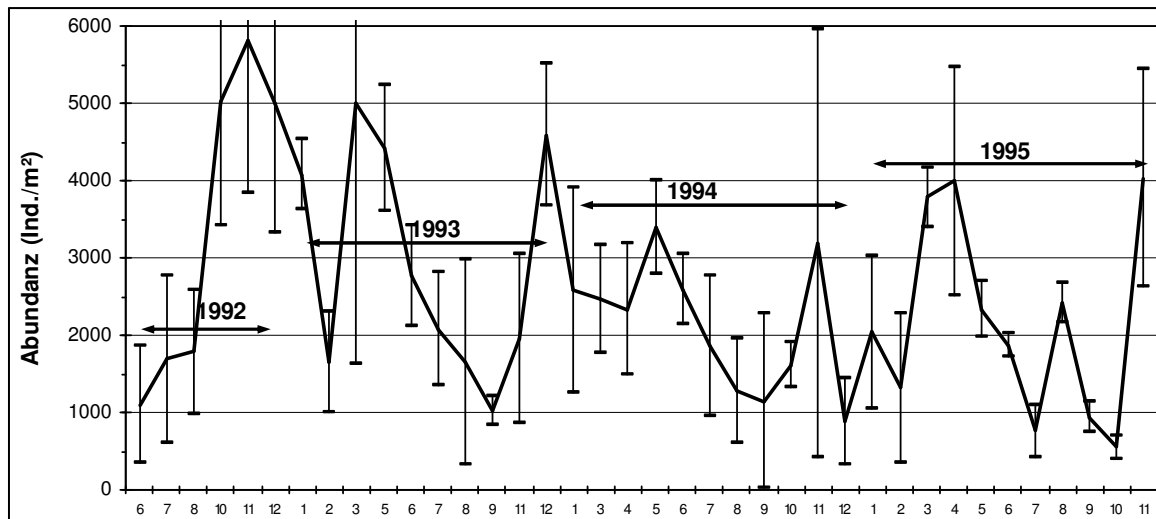


Abb. 15: Abundanzentwicklung (Ind./m²) von *M. viridis* an der Stn. 3 von 1992 bis 1995

(Abb. 15). Mit Abundanz zwischen 600 Ind./m² und 6.000 Ind./m² war hier die Variabilität am geringsten. Die höchsten Werte konnten 1992 beobachtet werden. Die Biomasse variierte zwischen 30 g/m² und 450 g/m² (Abb. 16). Seit 1992 wurde ein Absinken der Jahresmittelwerte der Feuchtmasse von 280 g/m² auf 120 g/m² registriert. Das entspricht einer Halbierung der Ausgangswerte. Insgesamt zeichnete sich diese Station aber durch eine relative Konstanz über den gesamten Untersuchungszeitraum aus. Natürlich spiegelte sich auch an dieser Station die Neubesiedlung im Winter bzw. Frühjahr eines jeden Jahres in einer Abundanzenerhöhung wider, jedoch wurden nie solche Extremwerte wie an den anderen Stationen erreicht.

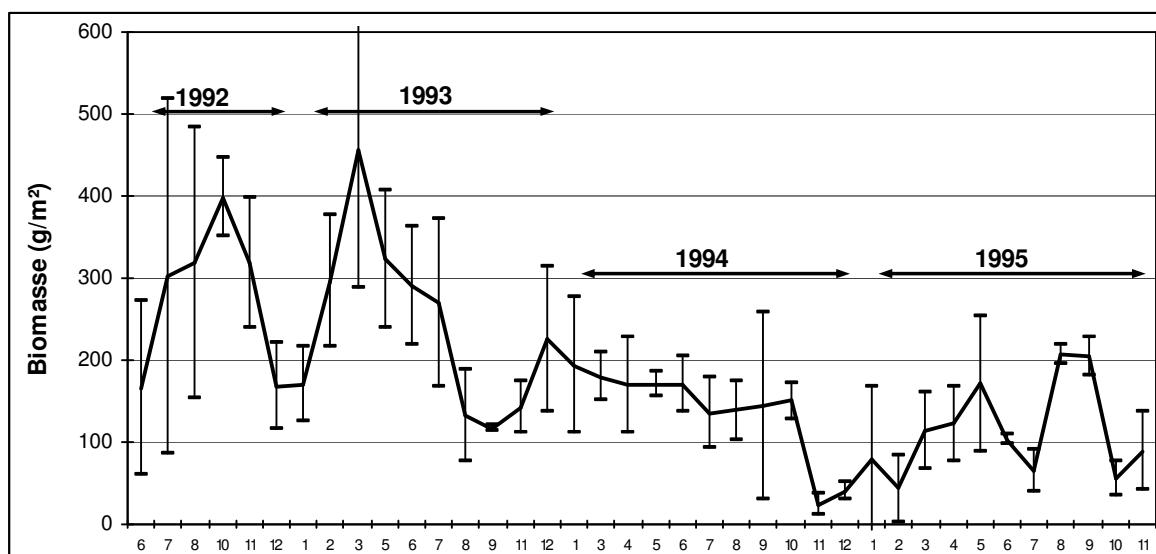


Abb. 16: Biomasseentwicklung (Feuchtmasse in g/m²) von *M. viridis* an der Stn. 3 von 1992 bis 1995

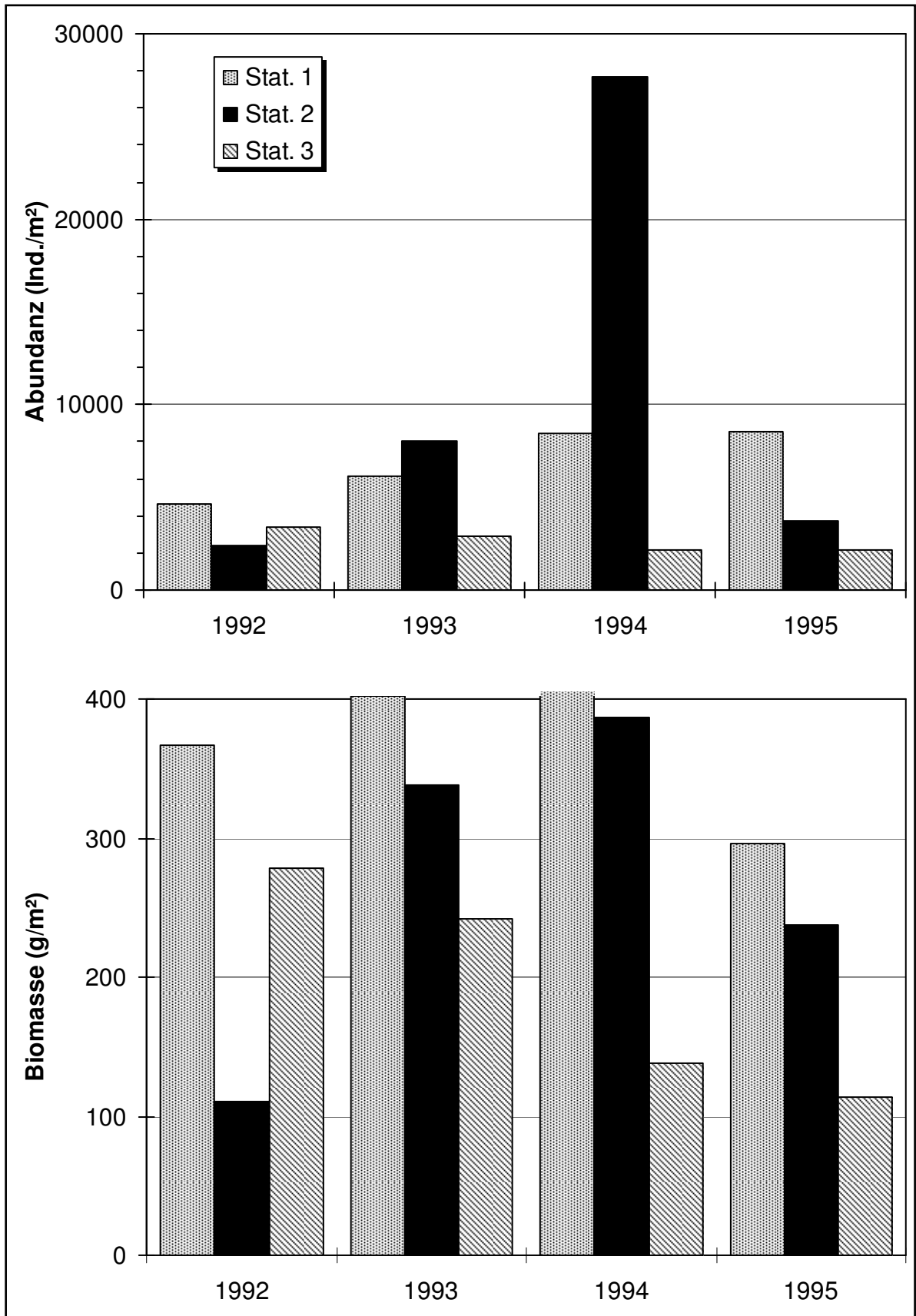


Abb. 17: Entwicklung der Jahresabundanz (Ind./m²) und Jahresbiomasse (gFM/m²) von *M. viridis* an den Stationen 1 bis 3 von 1992 bis 1995, Mittelwerte aus den Monatswerten.

4.1.2. Individuen- und Biomasse-Dominanzen

Die Tab. 9 gibt Auskunft über die gefundenen Taxa an den Stationen 1-3. Insgesamt konnten 25 Taxa an den untersuchten Stationen in der Boddenkette nachgewiesen werden. Bei den Chironomidae handelte es sich um die *Chironomus plumosus*- und *Ch. halophilus*-Komplexe (BURCKHARDT mdl. Mitt.). *Hydrobia* spp. umfaßt die beiden Arten *H. ventrosa* (98 %) und *H. ulvae* (2 %). Es wurde jedoch bei diesen beiden Gruppen keine durchgängige Artdifferenzierung durchgeführt und deshalb auf eine zusammenfassende Form zurückgegriffen.

Die Station 1 erwies sich mit 21 Taxa als die artenreichste. *M. viridis* konnte eine Individuendominanz von 30-50 % und eine Biomassedominanz von über 70 % erreichen (Abb. 18). Als subdominante Arten traten *Tubifex costatus*, *Hydrobia ventrosa* und *Hediste diversicolor* mit 10-20 % relativer Abundanz auf. In der Biomasse konnte nur noch die Nereide *H. diversicolor* mit 20-30 % ein ähnliches Niveau erreichen. Im Untersuchungszeitraum stellten sich die Dominanzen relativ konstant dar.

Mit 12 Taxa war die Station 2 am artenärmsten. Nur *M. viridis* und die Chironomidae erreichten hier eudominante Werte. Die Individuendominanz der Spionide variierte von 50 % 1992 über 70-90% 1993/94 und fiel 1995 auf 40% ab (Abb. 19). Dem entsprechend schwankte die Dominanz bei den Chironomidae zwischen 10% und 60%. In der Biomasse jedoch beherrschte *M. viridis* mit 90-95 % eindeutig das Bild.

Die Station 3 kann bezüglich der Artenzahl (18 Taxa) als intermediär bezeichnet werden. Als dominante Arten treten *M. viridis* (20-40%), *H. diversicolor* (10-40%), *H. ventrosa* (5-20%) und *Corophium volutator* (0-60%) in Erscheinung (Abb. 20). Bemerkenswert ist das eudominante Auftreten des Amphipoden 1993 und das schrittweise Verschwinden dieser Art bis 1995. Die Biomassedominanz von *M. viridis* sank von 70 % im Jahr 1992 bis 40 % 1995. Gleichzeitig nahm die relative Biomasse von *H. diversicolor* von 30 % auf 60 % zu.

Taxa	Station 1 (23 Taxa)				Station 2 (12 Taxa)				Station 3 (18 Taxa)			
	1992	1993	1994	1995	1992	1993	1994	1995	1992	1993	1994	1995
<i>Arenomya arenaria</i>	111	101	132	0	--	--	--	--	0	6	4	0
<i>Bithynia tentaculata</i>	--	--	--	--	0	0	0	14	--	--	--	--
<i>Cerastoderma lamarcki</i>	56	133	38	110	--	--	--	--	--	--	--	--
Chironomidae	32	11	81	272	2436	2711	2088	5715	0	0	151	112
<i>Corophium volutator</i>	1775	1178	47	0	0	0	4	0	2091	8771	722	27
<i>Cyathura carinata</i>	0	5	4	0	--	--	--	--	--	--	--	--
<i>Embletonia pallida</i>	0	0	8	4	--	--	--	--	0	0	8	0
<i>Gammarus spec.</i>	56	27	13	18	11	25	67	57	0	0	0	12
<i>Gammarus tigrinus</i>	0	0	0	57	0	0	0	421	--	--	--	--
<i>Hediste diversicolor</i>	1656	1852	1533	2010	5	0	0	7	2459	2202	1764	2880
<i>Hydrobia spp.</i>	4137	4522	3312	2781	11	50	21	7	296	441	1760	510
<i>Idotea balthica</i>	220	218	110	318	--	--	--	--	0	21	4	0
<i>Jaera albifrons</i>	11	101	132	149	--	--	--	--	--	--	--	--
<i>Manayunkia aestuarina</i>	37	16	200	520	--	--	--	--	0	0	0	4
<i>Marenzelleria viridis</i>	4642	6146	8467	8570	2383	8008	27640	3730	3406	2921	2123	2185
<i>Nais elinguis</i>	0	0	0	226	--	--	--	--	0	0	15	23
<i>Neanthes succinea</i>	5	80	38	7	--	--	--	--	0	55	31	8
<i>Paranais litoralis</i>	0	0	0	173	--	--	--	--	323	294	154	583
<i>Piscicola geometra</i>	0	0	8	0	--	--	--	--	--	--	--	--
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	3	11	13	7	0	0	25	4	0	0	19	0
<i>Prostoma obscura</i>	53	96	204	237	--	--	--	--	34	123	93	162
<i>Sphaeroma hookeri</i>	149	37	55	60	0	0	4	0	0	0	19	0
<i>Stylaria lacustris</i>	--	--	--	--	0	0	4	25	0	0	58	46
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	11	32	119	414	--	--	--	--	--	--	--	--
<i>Tubifex costatus</i>	1510	993	1741	1635	69	67	35	226	0	0	12	4
total	14464	15557	16255	17569	4915	10860	29887	10205	8609	14834	6937	6555
	25											

Tab. 9: Übersicht über die gefundenen Taxa an den Stationen 1 bis 3, Abundanzen in Ind./m², (Jahresmittelwerte).

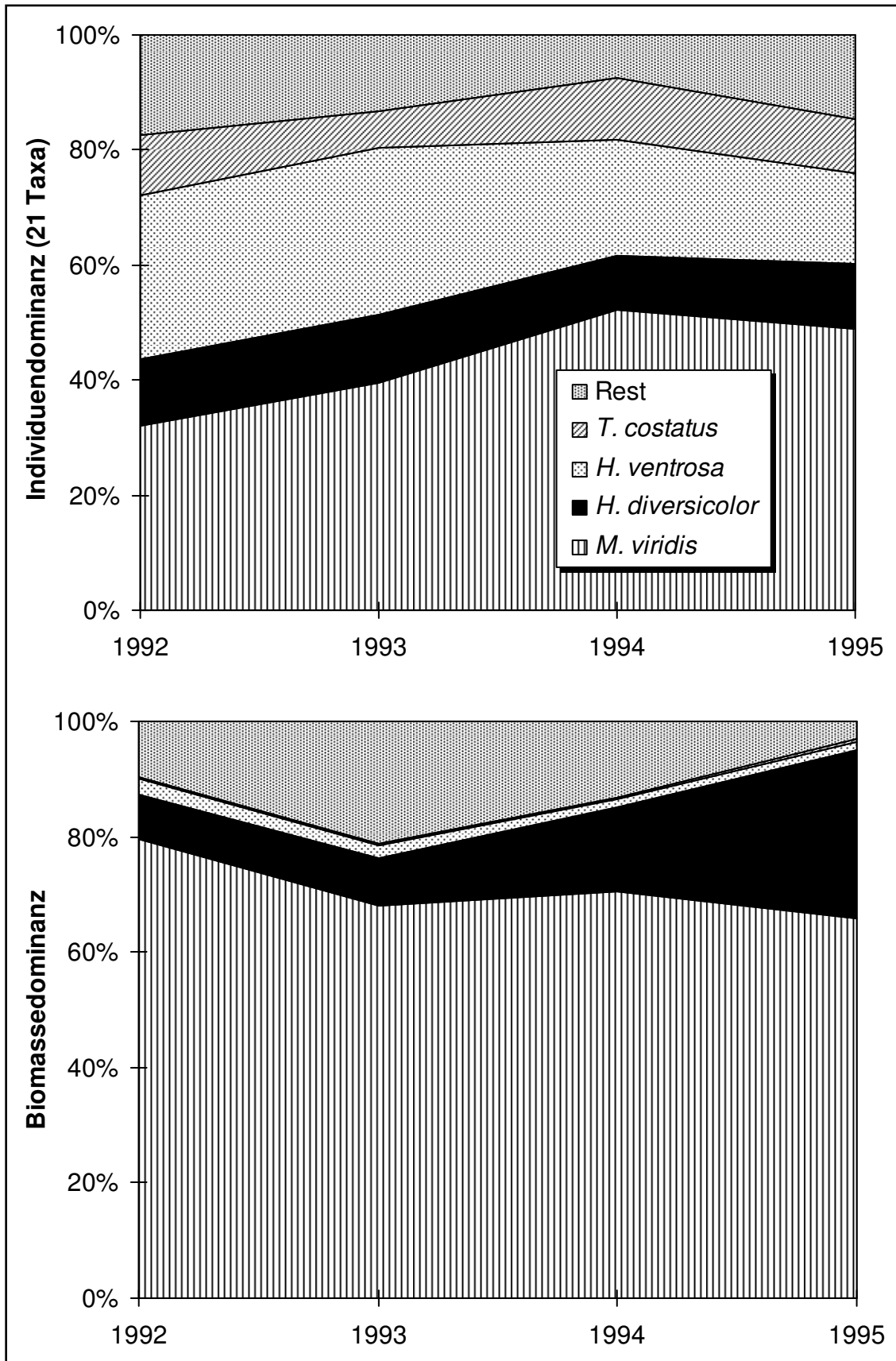


Abb. 18: Dominanzen einiger Vertreter des Makrozoobenthos an der Stn. 1 von 1992 bis 1995.

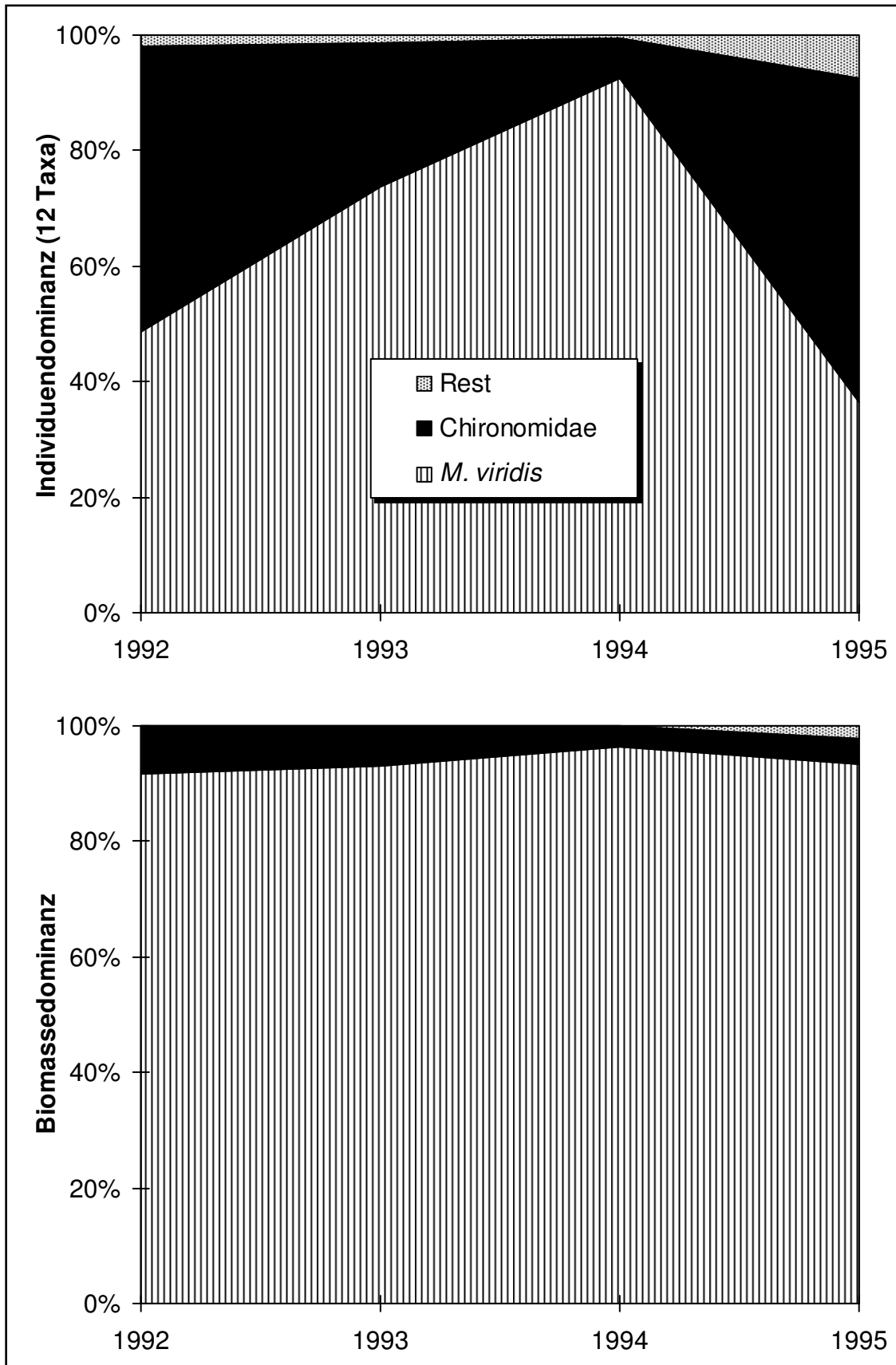


Abb. 19: Dominanzen einiger Vertreter des Makrozoobenthos an der Stn. 2 von 1992 bis 1995

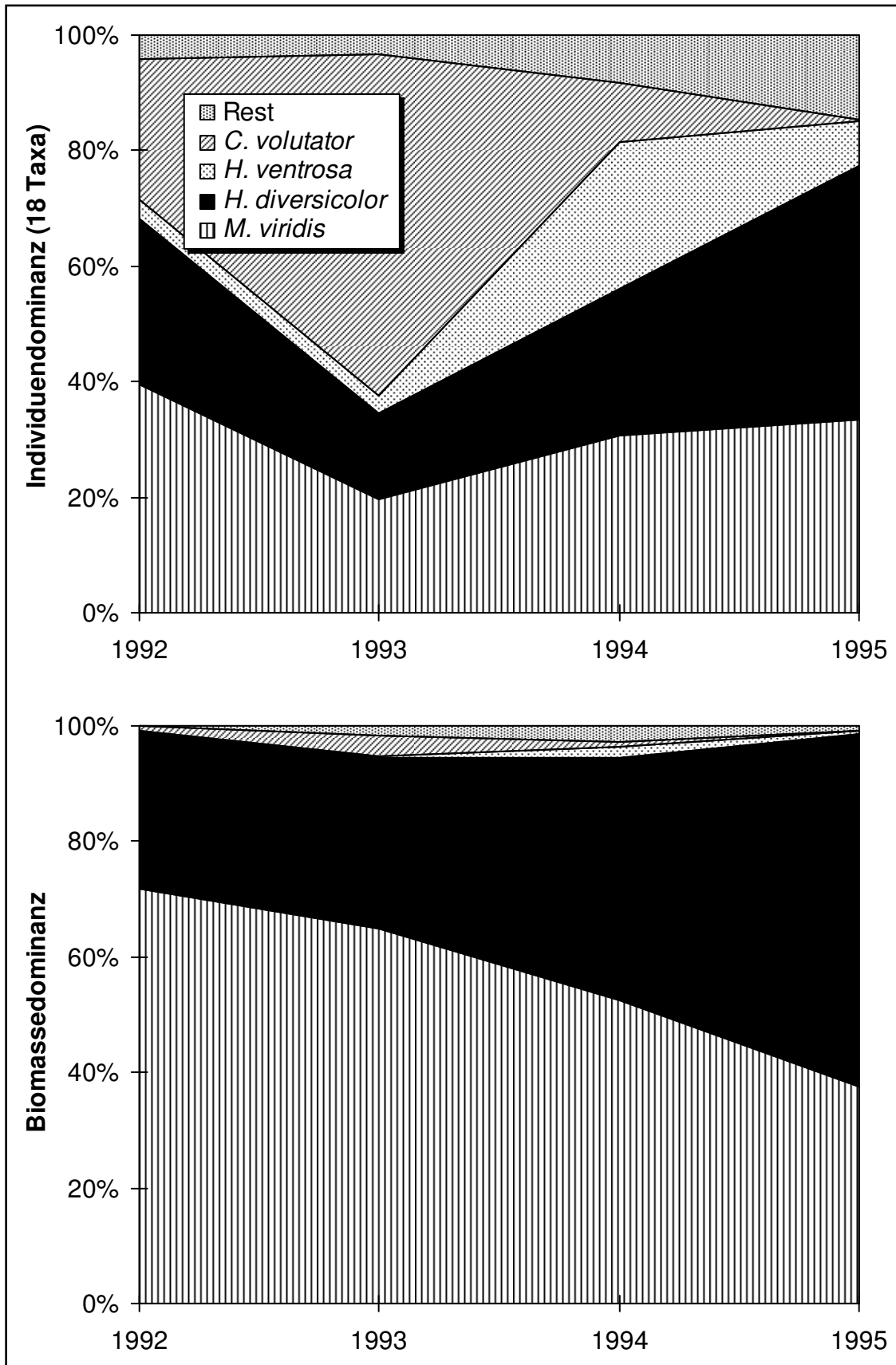


Abb. 20: Dominanzen einiger Vertreter des Makrozoobenthos an der Stn. 3 von 1992 bis 1995

4.1.3. Populationsdynamik

Auf der Basis der vorliegenden Untersuchungen hat die Spionide *M. viridis* in der Darß-Zingster Boddenkette eine durchschnittliche Lebenserwartung von 3 Jahren. Anhand der Stationen 2 und 3 wurde die Populationsdynamik untersucht (Abb. 21-24). Es konnten 2-3 Generationen gleichzeitig beobachtet werden. An der Station 3 wurden im IV. Quartal 1994 sogar 4 Generationen registriert (Abb. 23). Als Generation (F1, F2, F3, F4 und F5) wurde jeweils die "Rekrutierungsgemeinschaft" eines jeden Jahres bezeichnet, d.h. alle Tiere die innerhalb einer Reproduktionsphase (innerhalb von 3 Monaten) als planktische Larven die Neubesiedlung des Benthos vollbracht haben. Innerhalb der Population unterschieden sich die Altersklassen in ihren Längen, Segmentzahlen und Breiten. Je älter die Generationen wurden (nach etwa 1½-2 Jahren), desto geringer wurden die Differenzen, so daß hinsichtlich der Trennung der Generationen als sicheres Merkmal noch die Anzahl der Kiemensegmente herangezogen wurde. Bei Individuen >2 Jahre sind die Kiemenanhänge an über 60 Segmenten zu finden. Dagegen hatten 1-jährige Tiere nur 40-50 Kiemensegmente. Da anfänglich noch keine Differenzierung durchgeführt wurde, handelt es sich bei der F1-Generation um Individuen, die 1990 und 1991 "geboren" wurden. Die jeweils im Herbst stattfindende Neubesiedlung durch juvenile Individuen führte an der Station 2 anfänglich zu einer steten Abundanzzunahme (Abb. 21). Während die mittlere Dichte der F1-Generation bei wenigen 100 Ind./m² bis 2.000 Ind./m² lag, wurden bei der F2 im Herbst 1992 schon 4.000 Ind./m² beobachtet.

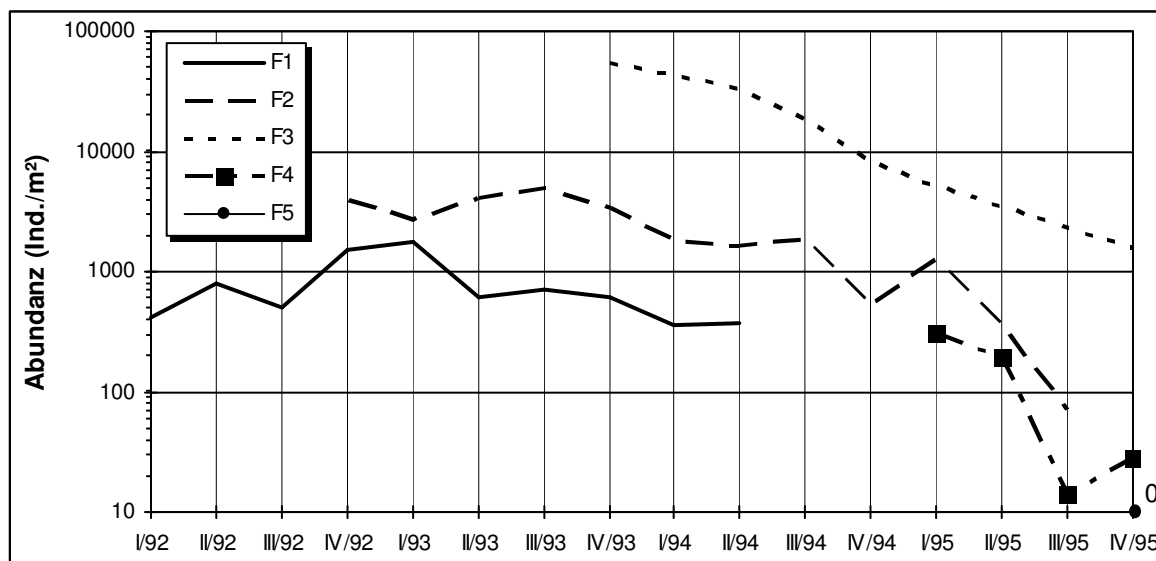


Abb. 21: Abundanzentwicklung (Ind./m²) von *M. viridis* an der Stn. 2 von 1992 bis 1995, nach Generationen (F1 bis F5) getrennt aufgetragen, Quartale I bis IV bedeuten jeweils Mittelwerte aus 3 Monaten (z.B. I/94=Mittelwert aus Januar, Februar, März 1994)

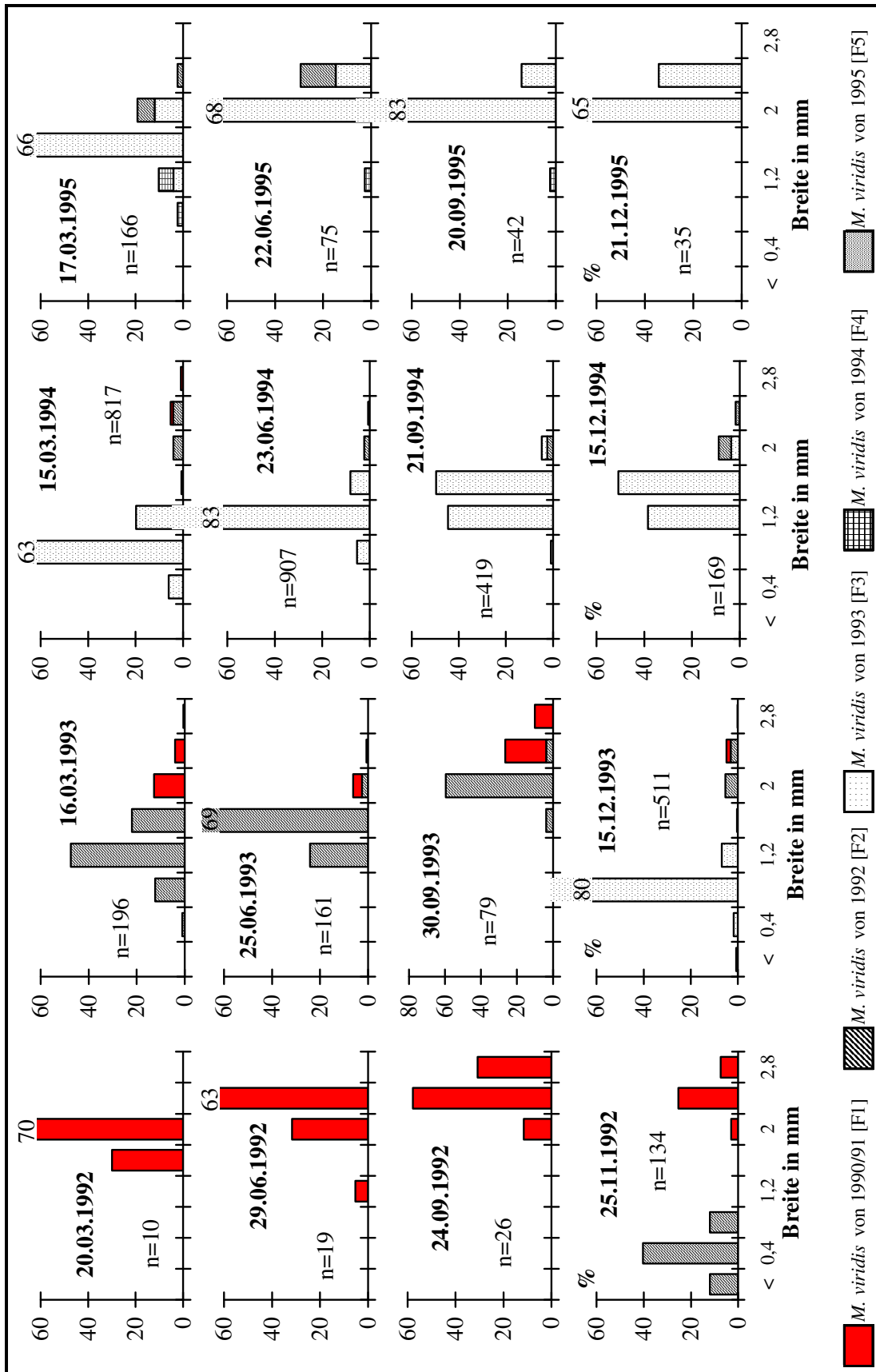


Abb. 22: Populationsdynamik von *M. viridis* an der Stn. 2 von 1992 bis 1995, nach den Generationen F1 bis F5 getrennt, gemessen anhand der Breite zwischen 5. und 10. Segment.

Von dieser Generation wurden im August 1995 (d.h. nach 2¾ Jahren) die letzten Individuen gefunden. Durch das extrem hoch ausgefallene Reproduktionsereignis im Herbst 1993 erreichte die F3-Generation Abundanz von über 50.000 Ind./m², welche bis Jahresende auf ca. 10.000 Ind./m² absanken. In den Jahren 1994 und 1995 fiel die Reproduktion an der Station 2 aus (Abb. 21 & 22). 1995 wurden jedoch einzelne Individuen der F4-Generation festgestellt, die durch aktive oder/und passive Immigration diese Station erreicht haben müssen. Die Dichte der F4-Generation lag bei wenigen 10 Ind./m² bis 100 Ind./m². Eine F5-Generation konnte an dieser Station nicht beobachtet werden. Neben den unterschiedlichen Reproduktionserfolgen im Untersuchungszeitraum, der Alterserwartung und dem Kooperieren verschiedener Generationen kann man auch die dichteabhängigen Wachstumsunterschiede in der Abb. 22 erkennen. Die Generationen F2 und F3 differieren im März 1993 und 1994 um eine ganze Breitenklasse von 0,4 mm in der Breite, was einem Segmentzahlunterschied von 30 entspricht. Insgesamt bleiben die Tiere mit 2,4-3,0 mm Breite (180-250 Segmente) etwas kleiner als an der Station 3 (s.a. Pkt. 4.4.1. Wachstum).

Deutlich wird außerdem, daß auch im Jahr 1991 die Reproduktion und Neubesiedlung weitestgehend ausgefallen sein muß (siehe März 1992), so daß es sich bei der F1 doch um eine mehr oder weniger geschlossene Altersklasse (1990) handelt. Zu berücksichtigen bleibt hierbei, daß *M. viridis* diese Station erst 1990 besiedelte und somit keine früheren Jahrgänge in Frage kommen. Ähnliche Verhältnisse wie im Reproduktionsjahr 1991/92 wiederholten sich 1994/95 und 1995/96. Ein vollständiges Ausfallen der Neubesiedlung und damit ein Fehlen der F5 bzw. ein sehr spärliches Auftreten der F4 zeugen davon.

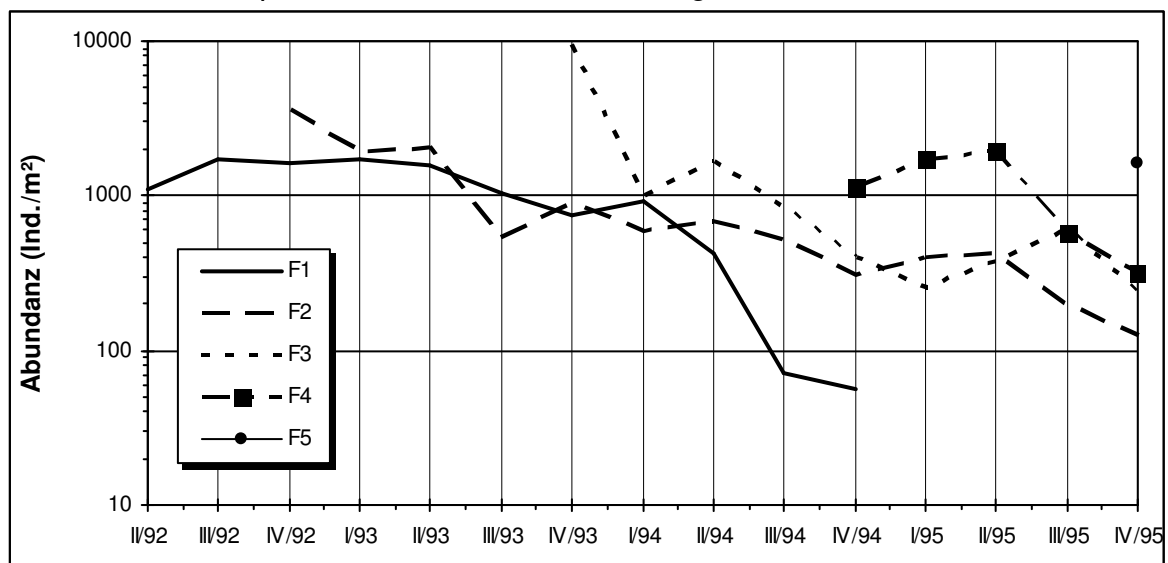


Abb. 23: Abundanzentwicklung (Ind./m²) von *M. viridis* an der Stn. 3 von 1992 bis 1995, nach Generationen (F1 bis F5) getrennt aufgetragen, Quartale I bis IV bedeuten jeweils Mittelwerte aus 3 Monaten (z.B. I/94=Mittelwert aus Januar, Februar, März 1994).

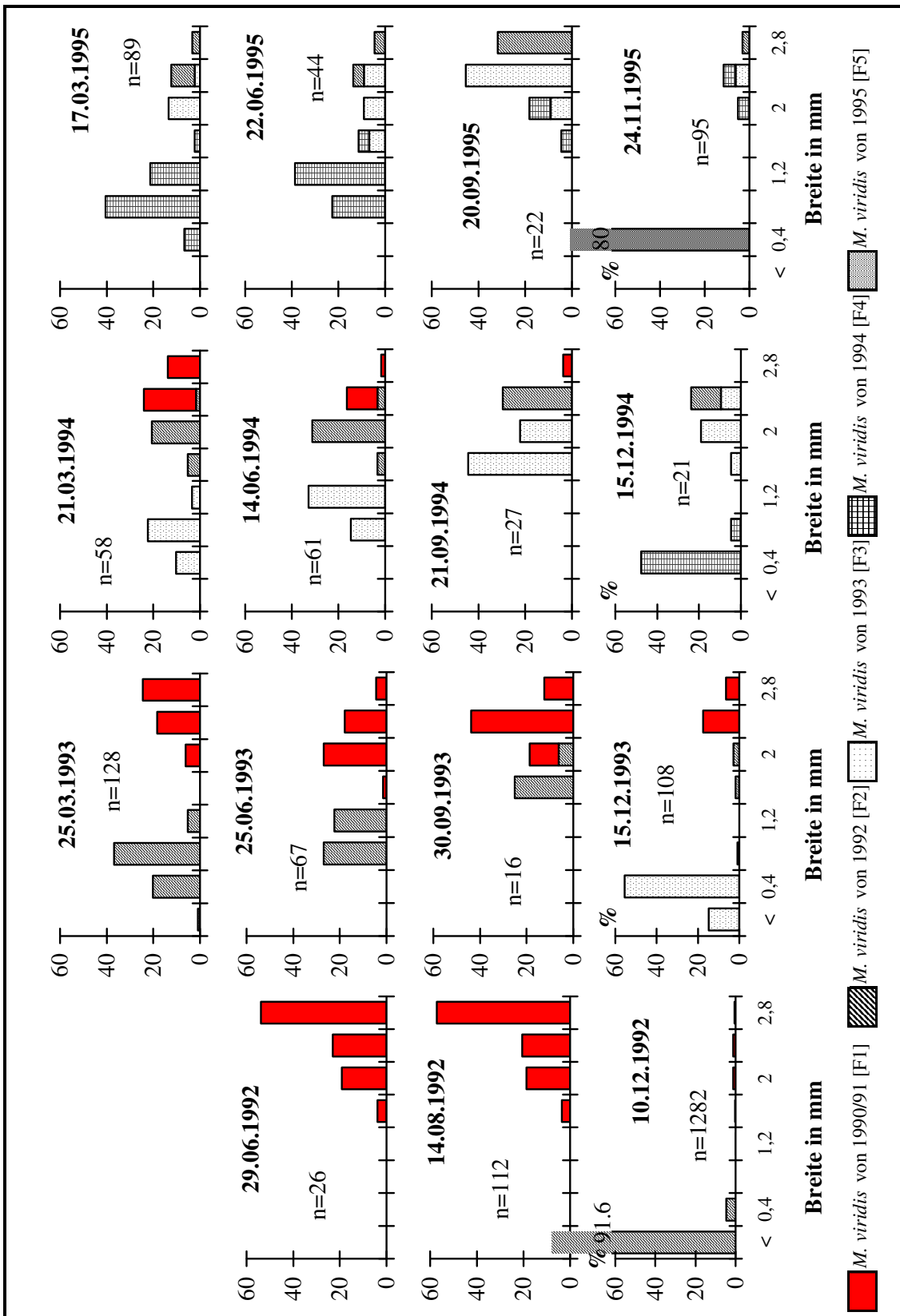


Abb. 24: Populationsdynamik von *M. viridis* an der Stn. 3 von 1992 bis 1995, nach den Generationen F1 bis F5 getrennt, gemessen anhand der Breite zwischen 5. und 10. Segment.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen an der Station 2 konnten wir an der Station 3 im gesamten Untersuchungszeitraum erfolgreiche Reproduktionsereignisse beobachten (Abb. 23 & 24). Die Dichte der Neubesiedlung lag jeweils bei wenigen 1.000 Ind./m². Eine Ausnahme bildete nur die F3-Generation, die im Herbst 1993 Abundanzen von 10.000 Ind./m² erreichte. Nach wenigen Monaten sank die Dichte auf 100-1.000 Ind./m² ab. Die Lebenserwartung scheint an dieser Station etwas höher zu liegen, da nach 3 Jahren (von Oktober 1992 bis November 1995) immer noch Individuen der F2 beobachtet werden konnten. Abb. 24 verdeutlicht die Entwicklung der einzelnen Generationen als eigene Kohorte. Jeweils am Jahresende erfolgte die Neubesiedlung mit juvenilen Tieren. Die Breite der Tiere lag zwischen 0,3 und 0,5 mm, was einer Segmentzahl von 11-22 entspricht. Das Wachstum unterscheidet sich nur geringfügig und ist in den einzelnen Jahren vergleichbar. Nach einem Jahr erreichten die Tiere bereits 2 mm Breite (ca. 150 Segmente). Wie an der Station 2 scheint auch hier die Reproduktion im Jahr vor den Untersuchungen (1991) sehr schwach ausgefallen zu sein, da die unteren Größenklassen im Jahr 1992 fehlen. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß an der Station 3 die Tiere durchschnittlich etwas größer werden als an der Station 2. Es konnten fast im gesamten Untersuchungszeitraum Individuen mit Breiten >2,8 mm bis 3,3 mm (230-280 Segmente) beobachtet werden.

4.1.4. Diskussion

Seit der Einwanderung von *M. viridis* Mitte der 80er Jahre in die Boddenkette war eine kontinuierliche Ausbreitung bis in die meio- bis oligohalinen (teilweise auch limnischen) Bereiche des Ästuars zu beobachten. Die anfänglich nur in Einzelindividuen auftretende Spionide stellt heute in den meisten Gebieten die dominante Art dar (RÖHRIG 1995, WROGEMANN 1994, ZETTLER et al. 1994). Von März 1992 bis Dezember 1995 konnte die Biologie dieser neu eingewanderten Art im Rahmen eines BMBF-Projektes umfassend untersucht werden. Schwerpunkte dieser Arbeit waren u.a. die Abundanzentwicklung, die Dominanzverhältnisse und die Populationsdynamik. Andere Schwerpunkte des Projektes betrafen Reproduktion, Ernährung, Resistenz, Stoffwechsel und Genetik (siehe dazu BOCHERT 1996b, BURCKHARDT in Vorb., FRITZSCHE 1995, RICHARD 1995, RÖHNER et al. 1996, SCHNEIDER 1996a). Im nordamerikanischen Herkunftsland besiedelt *M. viridis* v.a. Flachwasserbereiche in eu- bis hypertrophen Brackwasserästuaren (z.B. DÖRJES 1977, DÖRJES & HOWARD 1975, HINES & COMTOIS 1985, VERRILL 1873, WEBSTER 1879). Auch in der Nord- und Ostsee werden Mündungsbereiche von Flüssen sowie Bodden und Haffe bevorzugt besiedelt (ATKINS et al. 1987, ESSINK & KLEEF 1993, KUBE et al. 1996, ZMUDZINSKI et al. 1993). Hier findet die Spionide

anscheinend optimale Lebensbedingungen, um sich in diesen meist artenarmen Arealen explosionsartig auszubreiten. FRITZSCHE (1996) bezeichnet *M. viridis* als genuine Brackwasserart. Die Verbreitung von *M. viridis* ist allerdings nicht auf Flachwasserbereiche beschränkt. HOLLAND et al. (1980), GRUSZKA (1991) und KUBE (mdl. Mitt.) fanden *M. viridis* auch in Tiefen bis zu 22 m. OLENIN & CHUBAROVA (1994) konnten vor der litauischen Küste die Spionide sogar bis in 55 m Tiefe nachweisen. In der relativ reliefarmen und flachen Boddenkette besiedelte *M. viridis* v.a. die Uferbereiche bis in Tiefen von 1,5 m. WROGEMANN (1994) konnte allerdings zeigen, daß tiefere Stationen (bis 2,9 m) ebenfalls wenn auch in geringeren Abundanzen besiedelt waren. Die Dichten korrelierten v.a. mit dem organischen Gehalt (negativ) und der Korngröße (positiv) (s.a. Pkt. 4.2.3. Besiedlung). Die hohe Sedimentationsrate in der hypertrophen Boddenkette läßt die tieferen Bereiche als Sedimentfalle wirken und sehr schnell verschlickten (SCHLUNGBAUM et al. 1994b). Nur durch Strömungen "freigehaltene" sandigere Sedimente lassen dort eine nennenswerte Besiedlung von adulten *M. viridis* zu. DÖRJES & HOWARD (1975) beschreiben in ihrer Arbeit einen ausgesprochenen *Scolecoides*-Bereich (syn. *M. viridis*) in einem oberen Flußabschnitt des Ogeechee-River (Georgia) mit Salinitäten von 0,2‰ bis 12,2‰. Dort erreicht die Spionide Individuendominanzen bis 85%. Ähnliche Beobachtungen konnten auch SARDA et al. (1995b) und REINHARZ (1983) in nordamerikanischen Ästuaren machen. In Europa wurde *M. viridis* kurze Zeit nach ihrer Entdeckung ebenfalls in extrem hohen Abundanzen festgestellt. So führten ATKINS et al. (1987) für das Tay Ästuar (Schottland) und ESSINK & KLEEF (1988) für den Dollart (NL/BRD) *M. viridis* als dominante Art an. In der Darß-Zingster Boddenkette lagen die Abundanzen zwischen 100 Ind./m² und 60.000 Ind./m². Maximale Dichten mit 250.000 Ind./m² wurden zur Zeit der Rekrutierung festgestellt (ZETTLER et al. 1995). In diesem relativ artenarmen Ästuar lagen die Dominanzen zwischen 40 und 90%. Damit wurden ähnliche Verhältnisse, wie sie DÖRJES & HOWARD (1975) beschrieben haben, vorgefunden. Die Salinität beeinflusste in den oligohalinen Bereichen (Station 2) deutlich die Rekrutierung. Bis 1994 konnte an allen Stationen eine erfolgreiche Reproduktion beobachtet werden. Mit dem Unterschreiten der 5‰-Grenze (siehe Pkt. 4.2.3. Besiedlung) fiel die Reproduktion aus. Die Adulte der vorangegangenen Generationen konnten zwar weiterhin in diesen Bereichen beobachtet werden, aber es kamen keine neuen Generationen hinzu. So sank die Dichte vom Maximum im Jahr 1994 mit fast 60.000 Ind./m² auf einige 1.000 Ind./m² bis 1995 ab (Abb. 13). *M. viridis* ist anscheinend sehr gut in der Lage, als juveniles und adultes Tier oligohaline Bereiche zu besiedeln, kann dort jedoch keine Metamorphose vom Ei über die Larve zum benthischen Tier durchführen und keine vollständige Reife erreichen (BOCHERT & BICK 1995a,

BOCHERT et al. 1996, GEORGE 1966, s.a. Pkt. 4.2.3. Besiedlung). Die hohen Besiedlungspotenzen für oligohaline Gewässer spiegeln sich auch in den hohen Resistenzen gegenüber niedrigen Salinitäten wider. FRITZSCHE (1995) konnte in seinen Untersuchungen nachweisen, daß sowohl die larvalen als auch die juvenilen und adulten *M. viridis* Letalkonzentrationen $<1\%$ mehr als 48 h ertragen können, daß aber die Resistenz mit fortschreitender Entwicklung von $0,77\pm 0,2\%$ (Larven 1-3 Segmente) signifikant auf $0,03\pm 0,03\%$ (Adulti) zunahm. Somit sind die adulten *M. viridis* befähigt, bis in die limnischen Bereiche der Flußmündungen vorzudringen. In anderen Ostsee-Ästuaren stellt sich der Erfolg in der Besiedlung durch *M. viridis* ähnlich dar. Vorgelagerte salzreichere Gewässer, wo sich die Spionide reproduzieren kann, ermöglichen *M. viridis* das Expandieren ins Oligohalinikum. So fällt das Auftauchen von *M. viridis* und die Zunahme der Abundanzen im Rigaer Meerbusen mit Salinitäten um 5% zusammen (LAGZDINS & PALLO 1994). Allerdings lagen die Abundanzen in diesem Gebiet nur bei wenigen 100 Ind./m² (max. 1.040 Ind./m²). Im Kalmar-Sund (Schweden) konnten ENKVIST & PERSSON (1995) und TOBIASSON (1995) *M. viridis* in Dichten von ca. 100 Ind./m² beobachten. Hier lagen die Salinitäten zwischen 7 und 12% (PERSSON 1990). OLENIN & CHUBAROVA (1992, 1994) und OLENIN (1995) konnten an der litauischen Küste bei Salinitäten von 0,5 bis 7% *M. viridis* in Abundanzen bis 5.650 Ind./m² beobachten. Besonders im Kurischen Haff scheint die Spionide optimale Lebensbedingungen vorzufinden und erreicht Individuendominanzen von über 30%. An der polnischen Küste wurde *M. viridis* v.a. in der Danziger Bucht, im Wisla-Haff, in einigen Brackwasserseen und in der Swine- und Dzwina-Mündung angetroffen (GRUSZKA 1991, ZMUDZINSKI et al. 1993). Ähnlich wie in der Boddenkette stiegen auch hier die Abundanzen von wenigen Einzelindividuen in den letzten Jahren rasch auf über 7.000 Ind./m² an. *M. viridis* stellt heute die dominante Art in diesen Bereichen dar. Auf Grund ähnlicher Salzgehaltsverhältnisse ist der Greifswalder Bodden mit seinen Vorflutern Peenestrom und Kleines und Großes Haff mit der Boddenkette vergleichbar. Auch hier wurde in den letzten Jahren eine stete Zunahme der Abundanzen von *M. viridis* beobachtet (GÜNTHER & LAMPE 1993, GÜNTHER et al. 1995, HENSEL 1994, MASLOWSKI 1992, SAAVEDRA-PEREZ 1990). GÜNTHER et al. (1995) geben ein Abundanzgefälle von 0 bis 27.600 Ind./m² in Abhängigkeit von der Salinität (0,5 bis $7,5\%$) und der Sedimentqualität an und vermuten, daß sich *M. viridis* in den oligohalinen Bereichen (Kleines Haff) nicht vermehrt, sondern über Larventransporte ihre Vorkommengrenze bis dorthin verschoben hat. Durch die relativ hohe Lebenserwartung von ca. 3 Jahren und die Resistenz gegenüber niedrigen Salzgehalten ist die Spionide sehr gut in der Lage, in Gewässern mit aperiodischer Salinität Phasen (1-2 Jahre) $<5\%$ zu überdauern

und auf bessere Fortpflanzungsbedingungen zu warten. Bereits die einjährigen Individuen nehmen am Reproduktionszyklus teil, so daß sich die Tiere im Laufe ihres Lebens etwa 2 bis 3 mal vermehren. In der Boddenkette begann die Gameten-Entwicklung bereits Mitte Mai, die Reife wurde im späten September erreicht (BOCHERT & BICK 1995b). Das Ablachen fand jeweils Mitte Oktober bis Anfang Januar statt. Die Lebenserwartung von *M. viridis* scheint allerdings extrem von den Außenbedingungen abhängig zu sein. In der Boddenkette lagen die Differenzen zwischen den Stationen bei nur 3 Monaten. Die Angaben in der Literatur gehen dagegen weit auseinander. So geben SARDA et al. (1995b) für eine nordamerikanische Population eine Alterserwartung von 9-14 Monaten und das Erreichen der Reife bereits nach 4 Monaten an. ESSINK & KLEEF (1993) weisen auf mehrere nebeneinander bestehende Generationen und eine Lebensdauer >1 Jahr hin. ATKINS et al. (1987) machen zwar keine Altersangaben, beobachteten aber in drei Jahren nur eine erfolgreiche Reproduktion, was auf eine höhere Lebensdauer schließen läßt. GEORGE (1966) schlußfolgert aus der Synchronisation der Reife aller Tiere, daß *M. viridis* innerhalb eines Jahres geschlechtsreif wird. Im Vergleich mit anderen Spioniden wird die ungewöhnlich hohe Lebenserwartung von *M. viridis* deutlich. Liegt das erreichbare Alter bei den Taxa *Spio*, *Polydora*, *Pygospio*, *Prionospio* und *Streblospio* bei durchschnittlich 1-2 Jahren, so hat *M. viridis* mit ca. 3 Jahren eine erheblich höhere Lebenserwartung (AMBROGI 1990, GUDMUNDSSON 1985, LAMBECK & VALENTIJN 1987, SARDA et al. 1995b). Allerdings weist GUDMUNDSSON (1985) für *Malacoceros fuliginosus* auf ein ähnliches Lebensmuster wie bei *M. viridis* hin. Die Alterserwartung liegt auch hier bei >2 Jahren, die sexuelle Reife wird in weniger als 1 Jahr erreicht und auch das Laichverhalten beider Polychaeten ist ähnlich. Während für Populationen von *M. viridis* in Nordamerika (GEORGE 1966, HOLLAND et al. 1980, JORDAN & SUTTON 1984, LIPPSON & LIPPSON 1984, MEAD 1897, WHITLATCH 1977) und in der Nordsee (ATKINS et al. 1987, ESSINK & KLEEF 1988, 1993) ein Reproduktionszeitraum (Ablachen, planktische Entwicklung, Festsetzen) von Februar bis Mai/Juni angegeben wird, wurde in der Darß-Zingster Boddenkette eine Fortpflanzungszeit von September bis Dezember (teilweise Larven noch bis Anfang März im Plankton) beobachtet (BOCHERT 1993, BOCHERT & BICK 1995b, ZETTLER et al. 1995). Die Tatsache, daß *M. viridis* in der Boddenkette eine höhere Lebenserwartung hat und daß der Vorgang der Reifung, der Befruchtung und der Larvalentwicklung in der Boddenkette früher stattfindet, könnte zwei Ursachen haben. Zum einen unterscheiden sich die Nordsee- und nordamerikanischen Habitate von denen der Ostsee dadurch, daß wir es dort mit Ästuaren (i.e.S.) zu tun haben, welche großen Pegelschwankungen (Tide) und

damit syzygischen Salinitätsänderungen unterworfen sind. Eventuell ist der Energieverbrauch für die osmotische Regulation und zur Nahrungssuche (2 x 6 h am Tag Trockenfallen) so hoch, daß die Reifung der Gameten mehr Zeit in Anspruch nimmt und die Tiere nach dem Abbläuen keine Reserven zum Weiterleben haben (s.a. BOCHERT & BICK 1995b). Zum anderen ist, wie in der Einleitung schon erwähnt wurde, der taxonomische Status der Gattung *Marenzelleria* im gesamten Verbreitungsgebiet (zirkumpolar, nordamerik. Atlantikküste, Ostsee und Nordsee) unklar. Die Arbeiten von BASTROP et al. (1995) und RÖHNER et al. (1996) zeigten genetische Unterschiede innerhalb der bisher als *M. viridis* bezeichneten Art auf. Ebenfalls konnten morphologische Unterschiede festgestellt werden (BICK, mdl. Mitt.). Die Populationen der Nord- und Ostsee unterscheiden sich voneinander so sehr, daß von 2 verschiedenen Arten ausgegangen werden muß. Eine Revision der bisher beschriebenen Arten *M. viridis*, *M. wireni* und *M. jonesi* wäre dringend erforderlich. Wenn sich die Vermutungen in der Artdifferenzierung bestätigen sollten, würde das die Unterschiede in Alterserwartung und Reproduktionszeitraum erklären.

4.2. Besiedlung und Sedimentpräferenzen

Die Erstbesiedlungsabundanzen von *M. viridis* variierten sowohl zwischen den Stationen als auch zwischen den Untersuchungsjahren. Einen Vergleich zeigt die Tab. 10. Nach einer planktischen Larvalphase von etwa 3 Wochen und mit einer Segmentzahl von 15-20 Segmenten erfolgte die Besiedlung jeweils Mitte bis Ende Oktober und dauerte teilweise bis Anfang März an (Abb. 25).

Im ersten Jahr (1992/93) wurden mit 40.000 bis 80.000 Ind./m² die höchsten Abundanzen an den Stationen 1 und 3 beobachtet, die aber innerhalb weniger Wochen bis Monate auf Dichten von einigen 1.000 Ind./m² absanken. An der Station 2 konnten nur wenige 1.000 Ind./m² festgestellt werden. Hier war jedoch die Mortalität geringer, so daß eine relative Konstanz der Abundanzen und im März durchschnittliche Dichten von 3.000-6.000 Juvenilen/m² registriert wurden.

Anders verhielten sich die Besiedlungsraten im darauffolgenden Jahr (1993/94), in dem an der Station 2 extrem hohe Dichten der juvenilen Tiere beobachtet werden konnten. Von Oktober bis März sanken die Abundanzen nicht unter 40.000 Ind./m². Dagegen fiel die Besiedlung an der Station 3 relativ schwach aus. Nur etwa 3.000 Juvenile/m² konnten ermittelt werden. Gegen März sank die Dichte wieder (wie im Vorjahr) auf ca. 1.000 Ind./m². An der Station 1 kann wegen Probennahmeausfalls über den Verlauf der Besiedlung (1993/94) keine Aussage gemacht werden. Jedoch lag auch hier im März die Dichte bei nur 1.000 Ind./m². 1994/95 fiel die Reproduktion im gesamten Untersuchungsgebiet extrem schwach aus.

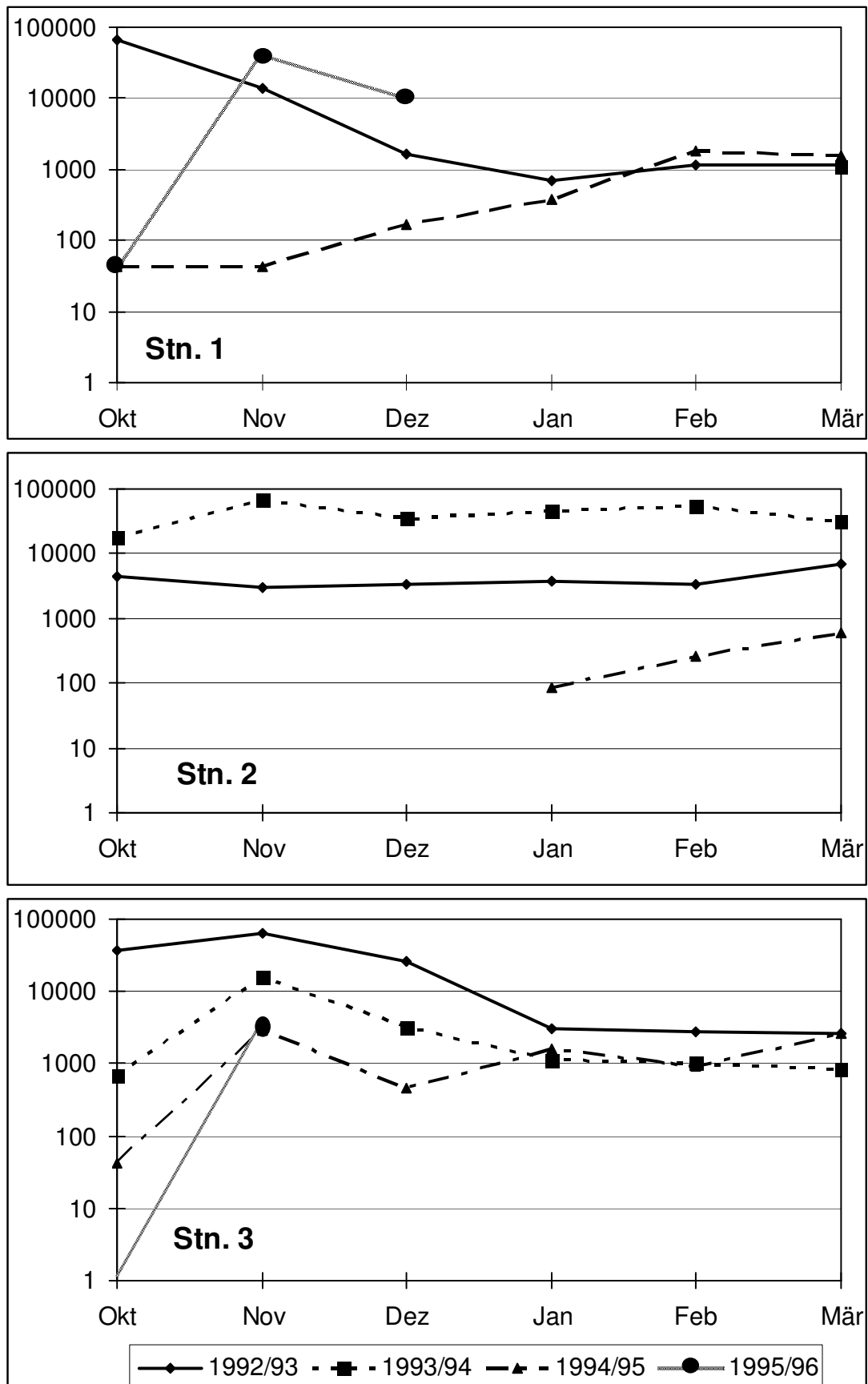


Abb. 25: Besiedlungsabundanzen von juv. *M. viridis* in Ind./m² von 1992 bis 1995 (Stn. 1 für 1993/94 nur Angaben für März, Angaben für 1995/96 unvollständig)

Konnten an den Stationen 1 und 3 noch 100-1.000 Juvenile/m² beobachtet werden, so fand an der Station 2 keine Neubesiedlung mehr statt. 3 Monate später wurden hier nur Einzeltiere registriert, die durch passive oder/und aktive Immigration aus anderen Teilen der Boddenkette verfrachtet wurden. Auffällig an den Stationen 1 und 3 war, daß hier im März (wie in den Vorjahren) wieder durchschnittliche Abundanzen von ca. 1.000 Ind./m² festgestellt werden konnten. Ende 1995 fand wiederum nur an den Stationen 1 und 3 eine Neubesiedlung statt. An der Station 1 konnten durchschnittliche Dichten von 10.000 bis 40.000 Ind./m² und an der Station 3 ca. 4.000 Ind./m² beobachtet werden. Damit lag die Besiedlungsrate "im Rahmen" der Vorjahre.

Tab. 10: Durchschnittliche Abundanzen (Ind./m²) von juvenilen *M. viridis* bei der Neubesiedlung, Vergleich zwischen den Stationen und Jahren, Vergleichsmonat November.

NOVEMBER	1992	1993	1994	1995
Station 1	14.000	keine Angaben	42	40.000
Station 2	3.000	65.000	0	0
Station 3	63.000	16.000	3.000	3.000

4.2.1. Besiedlungsexperimente (Freiland)

Ergebnisse der Diplomarbeit und früherer Untersuchungen (ZETTLER 1993, ZETTLER et al. 1994) wiesen auf spezifische, altersbedingte Sedimentpräferenzen von *M. viridis* hin. So wurden den Larven von *M. viridis* unterschiedliche Substrate angeboten. Über einen Zeitraum von 35 Tagen wurde ein differenziertes Besiedlungsverhalten der juvenilen Tiere beobachtet (Abb. 26).

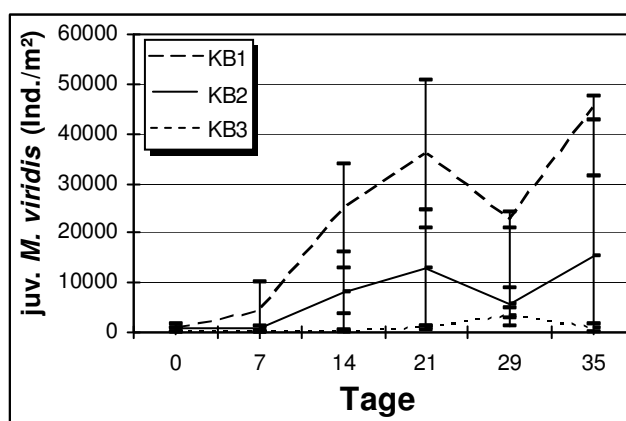


Abb. 26: Besiedlungsexperimente von *M. viridis* an der Stn. 3 (03.-08.11.94).

Mit der Station KB1 wurden die Substrate mit dem höchsten Schlick-Anteil und organischen Gehalt und der geringsten Korngröße bevorzugt. Im Gegensatz dazu

schiene die larvalen *M. viridis* die Station KB3 mit sandigen Sedimenten und dem geringsten organischen Anteil zu meiden.

Tab. 11: Vergleich zwischen den Abundanz (Ind./m²) der gerade gesiedelten *M. viridis*-Larven an den Stationen KB1, KB2 und KB3 in den Freilandexperimenten vom 03.11.-08.12.1994, Signifikanzen ($p < 0,05$) zwischen den Stationen sind durch * gekennzeichnet.

Tage	KB1/KB2	KB1/KB3	KB2/KB3
0	920 / 614	920 / 0*	614 / 0
7	3.988 / 614	3.988 / 0*	614 / 0
14	25.004 / 8.130*	25.004 / 153*	8.130 / 153*
21	35.742 / 12.885	35.742 / 7.67*	12.885 / 767*
29	22.703 / 5.829*	22.703 / 3.068*	5.829 / 3.068
35	45.099 / 15.493*	45.099 / 767*	15.493 / 767*

Bezüglich der Besiedlungsabundanz unterschied sich im gesamten Untersuchungszeitraum die Station KB1 (Schlick) stets signifikant von der Station KB3 (Sand) (Tab. 11). Es wurden maximale Abundanz von 45.000 Ind./m² an der Station KB 1 und 3.000 Ind./m² an der Station KB3 erreicht. Die Station KB2 mit indermediärer Sedimentqualität ("Medium", s. Tab. 3) wurde dementsprechend mit mittleren Abundanz (max. 15.000 Ind./m²) besiedelt.

4.2.2. Besiedlungsexperimente (Labor)

Alle drei Altersstufen von *M. viridis* (larval, juvenil und adult) wurden auf ihre Substratpräferenzen in der Besiedlung untersucht. Im folgenden soll kurz definiert werden, was bei diesen Untersuchungen unter den einzelnen Alterstufen verstanden wurde:

larval: Tiere, die etwa im 20-Segmente-Stadium zur Erstbesiedlung von Substraten vom Plankton zum Benthos übergehen

juvenil: Tiere >40 Segmente (max. 60), nach wenigen Wochen benthale Lebensweise

adult: Tiere >150 Segmente, Alter 1-3 Jahre

Im ersten Experiment wurde das Besiedlungsverhalten in Hinblick auf die Substratspezifität der Larven von *M. viridis* getestet. Dabei stellte sich heraus, daß beim "settlement" das schlickige Substrat signifikant ($p < 0,001$) dem sandigen vorgezogen wurde (Abb. 27 & 28). So lag die Dichte in den schlickigen Rasterflächen bei 52.000 Ind./m² und auf Sand bei nur 32.000 Ind./m².

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
K	62500	25625	53125	16250	38125	21250	78125	55625	60000	30000	K	2	0	3	0	3	0	3	0	2	0	K
I	21250	58125	32500	51875	26250	68750	38750	63125	73750	65625	I	0	4	0	4	0	4	0	3	4	2	I
H	52500	31250	56250	22500	59375	16875	65625	34375	40000	15000	H	3	1	4	0	4	0	4	0	3	0	H
G	47500	23750	51875	60000	48125	85000	41250	50625	18125	30625	G	2	0	1	4	0	4	0	4	0	3	G
F	44375	43750	60625	54375	53125	23125	52500	10625	40000	9375	F	1	1	4	1	3	0	4	0	4	0	F
E	50000	80625	30000	60000	43125	81875	33750	33750	20625	17500	E	1	4	0	4	0	4	1	4	1	2	E
D	61875	24375	58125	27500	66875	45000	68750	29375	25000	15625	D	2	0	4	0	4	0	4	1	3	0	D
C	70625	61250	29375	76250	36875	80000	23750	47500	19375	30000	C	3	3	0	4	0	4	0	4	0	3	C
B	20625	45000	41250	23125	37500	46875	33125	30000	28750	21250	B	0	2	3	0	3	3	3	2	3	0	B
A	57500	68750	30625	57500	15000	31250	23750	20000	20625	57500	A	1	3	0	3	0	2	1	0	1	2	A

Abb. 27: a) Dichte von *M. viridis* nach der Erstbesiedlung im Labor, dunkle Flächen stellen Schlick, helle Flächen stellen Sand dar, b) Relativ-Punkte-System (RPS), dunkle Flächen stellen Areale mit 2 und mehr Punkten dar

Das Relativ-Punkte-System macht die spezifische Sedimentpräferenz noch deutlicher. In Abb. 27a ist die reale Dichte der *M. viridis*-Larven kurz nach der Besiedlung dargestellt. Die dunklen Flächen geben die Raster mit Schlick wider. Deutlich ist zu erkennen, daß sich in der Punkteverteilung (Abb. 27b) das Schachbrettmuster (Schlick/Sand) mit den Peaks auf Schlick wiederholt. Auf den Schlickflächen wurden 153 von 180 Relativ-Punkten (RP) ermittelt.

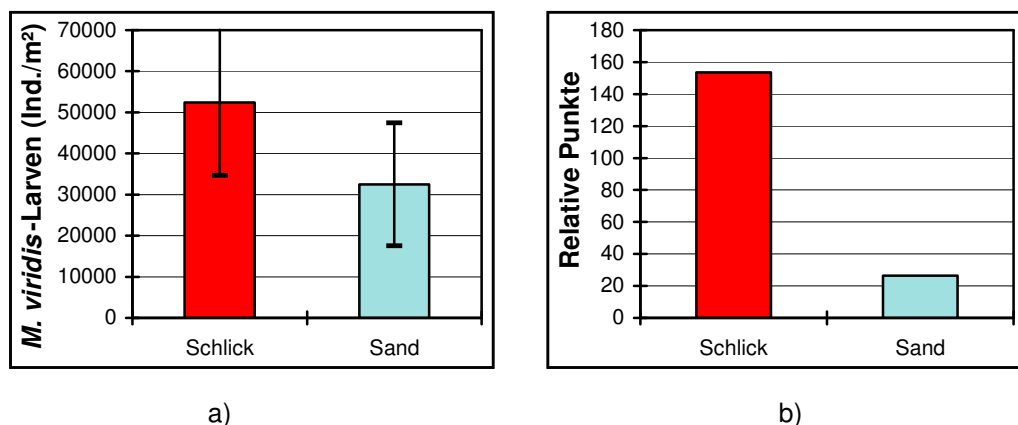


Abb. 28: a) Dichte von *M. viridis* nach der Erstbesiedlung im Labor in Ind./m², b) Relativ-Punkte-System (RPS).

Wenige Tage bis Wochen später änderte sich die Sedimentpräferenz entschieden. Die Juvenilen (Exp. 2) bevorzugten nun signifikant die sandigen Bereiche (Abb. 29 & 30). Lag die mittlere Dichte auf Schlick bei etwa 5.500 Ind./m², so konnte auf Sand das Doppelte (11.000 Ind./m²) beobachtet werden.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
K	13750	3125	9375	1875	9375	2500	10000	1250	11875	13750	K	1	0	2	0	2	0	3	0	2	2	K
I	18750	20000	15000	8750	10000	10000	3750	13125	3125	6875	I	2	4	3	1	3	4	0	4	0	2	I
H	11875	1250	3750	9375	10625	1875	12500	8125	9375	2500	H	2	0	1	2	4	0	4	0	4	0	H
G	6875	16250	16875	13750	5000	11250	0	15000	0	13125	G	0	3	4	3	0	4	0	4	0	3	G
F	12500	10625	2500	0	11250	2500	9375	0	6250	1875	F	2	2	1	0	4	0	4	0	4	0	F
E	18125	6250	11875	7500	625	8750	4375	7500	1875	11250	E	3	0	3	3	0	4	0	4	0	3	E
D	9375	13750	12500	1875	5625	5625	11250	3750	16875	6250	D	0	4	3	0	4	1	4	0	4	0	D
C	14375	11875	9375	20625	1875	9375	3750	8750	625	9375	C	3	2	0	4	0	4	0	4	0	3	C
B	13750	1875	13125	1250	12500	3750	11875	6250	14375	3750	B	2	0	4	0	4	0	4	1	4	0	B
A	1875	7500	5000	9375	6875	9375	9375	1250	4375	7500	A	0	3	0	3	0	3	2	0	1	2	A

Abb. 29: a) Dichte von juvenilen *M. viridis* nach der Sekundärbesiedlung im Labor, dunkle Flächen stellen Schlick, helle Flächen stellen Sand dar, b) Relativ-Punkte-System (RPS), dunkle Flächen stellen Areale mit 2 und mehr Punkten dar.

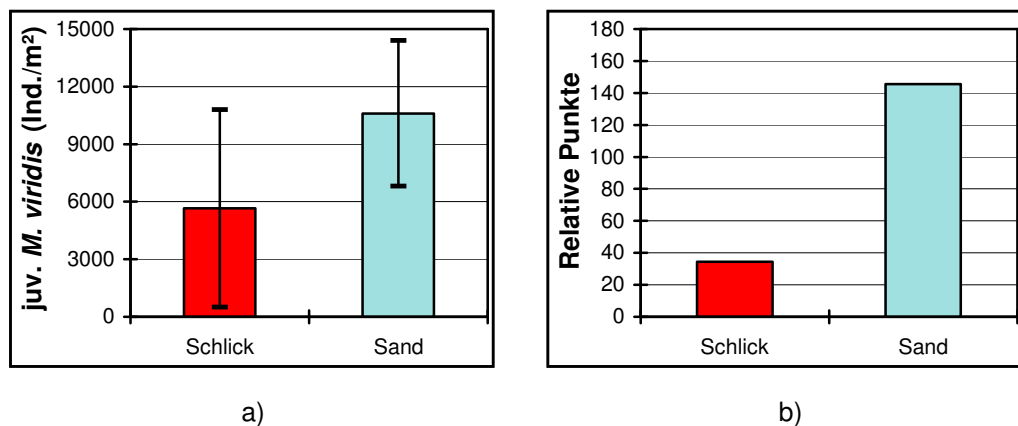


Abb. 30: a) Dichte von juvenilen *M. viridis* nach der Sekundärbesiedlung im Labor in Ind./m², b) Relativ-Punkte-System (RPS).

Dieses Verhältnis verschob sich im Versuch mit den adulten Tieren (Exp. 3) noch mehr zugunsten der sandigen Rasterflächen (Abb. 31 & 32). Es wurde eine signifikante Bevorzugung des Sandes festgestellt. Nur wenige 100-1.000 Ind./m² wurden auf Schlick angetroffen. Dagegen lag die mittlere Dichte auf Sand bei 12.000 Ind./m².

K	21875	1875	18125	1250	6875	625	5000	0	3750	625	K	2	0	3	0	3	0	3	0	3	0	K
I	2500	11250	1250	4375	625	9375	625	11250	625	3125	I	0	4	0	4	0	4	0	4	0	3	I
H	15625	1875	10000	0	11250	1250	6250	625	2500	0	H	3	0	4	0	4	0	4	0	4	0	H
G	0	22500	0	13125	1875	21250	625	6875	1250	625	G	0	4	0	4	0	4	0	4	1	2	G
F	3125	1250	9375	1875	15625	2500	13750	2500	8125	0	F	3	0	4	0	4	0	4	0	4	0	F
E	0	11250	1250	12500	625	14375	625	11875	1875	4375	E	0	4	0	4	0	4	0	4	0	3	E
D	11875	1250	8125	0	12500	1250	15000	625	13125	625	D	3	0	4	0	4	0	4	0	4	0	D
C	2500	13125	1875	8125	1250	9375	0	5000	1250	16250	C	0	4	0	4	0	4	0	4	0	3	C
B	26250	5625	23125	625	6875	1875	11250	0	12500	3125	B	3	0	4	0	4	1	4	0	4	0	B
A	4375	20000	1875	23125	625	1250	0	15000	3750	27500	A	0	3	0	3	0	2	0	3	0	2	A
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	

Abb. 31: a) Dichte von adulten *M. viridis* nach der Sekundärbesiedlung im Labor, dunkle Flächen stellen Schlick, helle Flächen stellen Sand dar, b) Relativ-Punkte-System (RPS), dunkle Flächen stellen Areale mit 2 und mehr Punkten dar

Auch bei den letzten beiden Experimenten wird die Bevorzugung bestimmter Sedimente (in diesem Fall Sand) durch das Relativ-Punkte-System deutlicher. In den Abb. 29b und 31b liegen nun die Peaks der Abundanzen auf den Sandflächen. Während die juvenilen *M. viridis* bereits 146 von 180 RP auf den Sandflächen erreichten, wurde die Selektivität bei den Adulten mit 178 RP noch deutlicher (Abb. 30b & 32b).

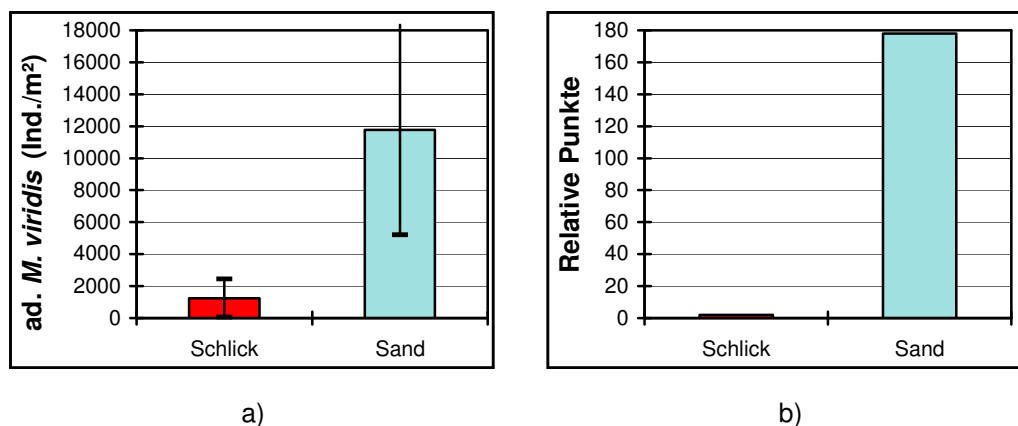


Abb. 32: a) Dichte von adulten *M. viridis* nach der Sekundärbesiedlung im Labor in Ind./m², b) Relativ-Punkte-System (RPS).

4.2.3. Diskussion

Der fördernde oder hemmende Einfluß von abiotischen oder/und biotischen Faktoren auf das Besiedlungsverhalten von larvalen Stadien benthischer Organismen war schon häufig Gegenstand von Untersuchungen. Im Mittelpunkt des Interesses lagen entweder Sedimenteigenschaften (z.B. HSIEH 1994, BUTMAN 1987, SCHELTEMA 1974), der Einfluß von Strömungen (PAWLIK & BUTMAN 1993, BUTMAN et al. 1988, GRASSLE & BUTMAN 1989) oder inter- und intraspezifische Wechselwirkungen (NOJI & NOJI 1991, MEADOWS & CAMPBELL 1972, CROWE et al. 1987). Des weiteren wurde der Einfluß von Mikroorganismen auf die Besiedlung hervorgehoben (WOODIN 1976) oder die passive Verdriftung und Anreicherung von Larven beschrieben (SNELGROVE 1994). Relativ wenig ist über den Einfluß der Primärbesiedlung auf die Verteilungsmuster der Adulti bekannt (BUTMAN 1987, 1989). Oft wird die Frage nach der aktiven oder passiven Habitatwahl gestellt. Beide Möglichkeiten schließen sich nicht aus. BUTMAN (1987) formulierte dazu: "The intention is to illustrate that active habitat selection and passive deposition need not be competing, but are likely complementary, hypotheses by providing examples or proposed scenarios where both mechanisms would be operating, but separated in space and time."

Die Unterschiede in den Besiedlungsraten zwischen den Stationen und den Jahren lassen sich primär mit den vorherrschenden Salinitäten korrelieren. Die erfolgreichsten Reproduktionsereignisse und damit höchsten Larvendichten im Freiwasser lagen in den Jahren 1992 und 1993. An allen drei Stationen lag der Salzgehalt deutlich über 5‰ (**Abb. 3**). Diese Grenzsalinität wurde erstmalig durch GEORGE (1966) hervorgehoben und durch BOCHERT et al. (1996) erneut bestätigt. Unterhalb dieser Grenze scheint die vollständige Metamorphose vom Ei über die Trochophora bis hin zur siedelnden Larve (ca. 20 Segmente) nicht möglich zu sein. BOCHERT et al. (1996) bezeichneten das 3-Segmente-Stadium als entscheidend für den Erfolg der Reproduktion. Bedingt durch eine Nahrungsumstellung in dieser Lebensphase und der damit verbundenen Anfälligkeit wurde bei Salinitäten unter 5‰ keine erfolgreiche Weiterentwicklung mehr beobachtet. Diese Situation wurde in den Jahren 1994 und 1995 an der Station 2 festgestellt. Zwar fiel die Reproduktion in der gesamten Boddenkette relativ schwach aus (verglichen mit den Vorjahren), jedoch konnte in den Bereichen über 5‰ (Stn. 1 und 3) eine Rekrutierung beobachtet werden. Ähnlich variierende Reproduktionserfolge konnten auch ATKINS et al. (1987) im Tay Ästuar (Schottland) und BOESCH et al. (1976) in der Chesapeake Bay (Virginia, USA) feststellen. Natürlich wäre auch eine unvollständige Gametenreifung in den oligohalinen Bereichen denkbar, jedoch sind die Larvenschwärme leicht aus

Arealen, in denen eine Reproduktion stattfindet, in diese Gebiete zu verdriften. Je nach Entwicklungsstand (3-Segmente-Stadium) würde dann eine erfolgreiche Weiterentwicklung ermöglicht oder ausbleiben (BOCHERT et al. 1996).

Entgegen der oben beschriebenen zeitlichen und großräumigen Variabilität hängen die kleinräumigen Besiedlungsunterschiede von der Bevorzugung oder Ablehnung einzelner Sedimente, von passiver Verdriftung, von der Mortalitätsrate nach der Besiedlung und von Interaktionen mit bereits gesiedelten und siedelnden benthischen Organismen ab (z.B. WOODIN 1986, BUTMAN 1987). Die Larven von *M. viridis* zeigten eine signifikante Präferenz für schlickige Sedimente. Nach wenigen Tagen bis Wochen der Besiedlung jedoch ändert sich die Präferenz. Die Juvenilen bevorzugen später signifikant sandige Sedimente. Verstärkt gilt das auch für die adulten *M. viridis*. Aus der Literatur ist zwar bekannt, daß meist eine aktive Habitatwahl durch Larven benthischer Organismen erfolgt, diese jedoch den Ansprüchen der Adulti gleicht (PAULIK & BUTMAN 1993, WOODIN 1976, SCHELTEMA 1974). Ausnahmen sind aber z.B. die Polychaeten *Arenicola marina* und *Scoloplos armiger*, deren Juvenile in sogenannten Kinderstuben ("nurseries") aufwachsen und erst ab einem bestimmten Stadium in die Bereiche der adulten Tiere wandern (FARKE et al. 1979, REISE 1987, 1991).

Bei diesen Untersuchungen konnte festgestellt werden, daß *M. viridis* in den ersten benthischen Lebensstagen schlickige Sedimente bevorzugt und nach wenigen Tagen bis Wochen eine Präferenz für sandige Bereiche zeigt. Das verwendete Relativ-Punkte-System (RPS) verdeutlicht eine Substratselektion auf engstem Raum (4 cm Raster). Auch ESSINK & KLEEF (1993) konnten im Ems Ästuar (Nordsee) ähnliche Beobachtungen machen. Sie stellten die höchsten Abundanzen von Juvenilen in schlickigem Sediment fest. Die Adulten dominierten auf sandigen Substraten. Eine mögliche Erklärung hierfür wäre die Umstellung von "deposit feeding" in den ersten benthischen Lebensstagen auf "suspension feeding" als juveniles und adultes Tier, wobei der organische Gehalt im Sediment für die Ernährung sekundär oder sogar störend (Sauerstoffmangel, Schwefelwasserstoff-Bildung) wird. Das würde v.a. für die eu- bis hypertrophen Gebiete der Nord- und Ostsee gelten, in denen *M. viridis* dominant ist. In Bereichen der Ostsee-Außenküste (z.B. Oderbucht) mit geringen Chl_a -Gehalten, ist die Ernährungsstrategie vielleicht eine andere (siehe KUBE et al. 1996). Auch die Möglichkeit der aktiven Ortsänderung durch die hohe Motilität der juvenilen und adulten *M. viridis* und das Auftreten von Juvenilen im Plankton im Frühjahr weist auf eine Sekundärbesiedlung sandiger Sedimente hin (DAUER et al. 1982, ZETTLER et al. 1995). Die positiven Korrelationen von adulten *M. viridis* mit der mittleren Korngröße (0,1-0,3 mm), dem geringen organischen Gehalt (0-4%) und

der geringen Silt-Fraktion (0-6%) bestätigen das oben beschriebene Bild der sandpräferierenden Spionide (z.B. ATKINS et al. 1987, GÜNTHER et al. 1995, KUBE et al. 1996, LOI & WILSON 1979).

Inter- und intraspezifische Wechselwirkungen können auf den Ebenen Adult-Adult, Adult-Juvenil, Adult-Larve, Juvenil-Juvenil, Juvenil-Larve und Larve-Larve ablaufen. Es gibt drei Möglichkeiten der Auseinandersetzung: Inhibition, Toleranz und Förderung. Bei röhrenbauenden Organismen überwiegt meistens die Förderung oder Toleranz (GALLAGHER et al. 1983, MCCANN & LEVIN 1989). Natürlich ist der Einfluß der adulten Tiere auf die Larven von der Dichte und der Art der Nahrungsaufnahme abhängig (TAGHON 1992, WOODIN 1976). HINES et al. (1989) konnten zeigen, daß filtrierende oder pipettierende Bivalvia (*Mya arenaria* und *Macoma balthica*) die Larven von *M. viridis* ingestieren und somit einen negativen Einfluß auf die Besiedlung ausüben.

Adulte *M. viridis* zeigten in der untersuchten Dichte keinen Einfluß auf das Besiedlungsverhalten der Larven von *M. viridis*. DAUER et al. (1981) beschrieben einen durch *M. viridis* verursachten Respirationsstrom, durch den andere Spionidenlarven (*Streblospio benedicti*) in die Röhre gesogen wurden und so ein negativer Einfluß auf die Rekrutierung ausgeübt wurde. TAMAKI (1985) stellte in seinen Untersuchungen fest, daß die Spionide *Pseudopolydora paucibranchiata* das Festsetzen der Larven von *Armandia* spp. negativ beeinflusste und Flächen mit geringeren Dichten der Spionide beim "settlement" der Opheliden-Larven bevorzugt wurden. LEVIN (1982) beobachtete interspezifische Aggression zwischen den Spioniden *M. viridis*, *Polydora ligni* und *Spio setosa*. Insgesamt wäre ein negativer Einfluß durch die adulten *M. viridis* auf die Besiedlung der Larven zwar denkbar, konnte aber durch diese Untersuchungen nicht bestätigt werden. Auch eine eventuelle Förderung durch diesen röhrenbauenden Organismus (*sensu* GALLAGHER et al. 1983) konnte nicht belegt werden. Möglicherweise sind jedoch bei höheren Dichten andere Effekte zu erwarten.

Die groß- und kleinflächige Verteilung von *M. viridis* ist ein Ergebnis der Wechselwirkungen zwischen Organismus und Umwelt. Verursacht die passive Verdriftung die großflächige Verteilung der Larven in der Boddenkette (BOCHERT et al. 1994, WROGEMANN 1994), so spielt die aktive Habitatwahl in der kleinflächigen Verteilung eine Rolle (BUTMAN 1989, ZETTLER & BICK 1996). Aktives Aufsuchen bestimmter Sedimente und Lebensgemeinschaften, erhöhte Mortalität in ungeeigneten Bereichen, Prädation und die Möglichkeit aktiver Sekundärbesiedlung durch die juvenilen und adulten *M. viridis* bestimmen die Verteilungsmuster. Die erfolgreiche Etablierung von *M. viridis* in der Darß-Zingster Boddenkette ist sicher auch darauf zurückzuführen, daß potentielle "Räuber" fehlen (z.B. Filtrierer wie *Macoma balthica* und *Arenomya arenaria*, s.a. HINES et

al. 1989) oder zur Zeit der Reproduktion und des Larvenfalls (Herbst/Winter) Räuber wie *Hediste diversicolor* ihre Nahrungsaufnahme weitestgehend reduzieren oder umstellen (GOERKE 1966, RIISGÅRD 1991). Auf die Wechselwirkung von *H. diversicolor* und *C. volutator* mit den Larven von *M. viridis* wird im 2. Teil der Arbeit eingegangen.

Die Habitatwahl benthischer Organismen muß als Wechselspiel zwischen Individuum und seiner abiotischen und biotischen Umwelt verstanden werden. "Animals find, return to, or stay in their usual habitat by a process of choice, in which they are continuously assessing and responding to information received from the environment. Habitat selection, therefore, is essentially the relationship between behaviour and environment, and we consider that it largely determines the local distribution of animal species." (MEADOWS & CAMPBELL 1972). Dabei besitzen die sessilen Taxa nur zur Rekrutierung (Erstbesiedlung) die Möglichkeit, diese Informationen umzusetzen und geeignete Bereiche zu besiedeln. Hemisessile und vagile Organismen (also auch *M. viridis*) können Zeit ihres Lebens den Standort wechseln. *M. viridis* ist somit in der Lage, schnell auf sich ändernde Umweltbedingungen zu reagieren. Das könnte zum einen die Flucht aus ungünstigen Bereichen bedeuten, zum anderen besteht die Möglichkeit der opportunistischen Besiedlung frei gewordener Lebensräume (s.a. SARDA et al. 1995b). Nach DAUER et al. (1980, 1982), GEORGE (1966) und eigenen Beobachtungen ist bekannt, daß sich *M. viridis* sehr gut im Freiwasser fortbewegen kann. Das geschieht spiralförmig (korkenzieherartig), wobei das Hinterende vorangeht. DAUER et al. (1980,1982) diskutierten u.a. 3 planktische Phasen von *M. viridis*, (1) zur Verbreitung der adulten Tiere in Richtung höherer Salinität, (2) zum Abgeben der Geschlechtsprodukte und (3) zur Fortbewegung der juvenilen Würmer in die Bereiche niedriger Salinität. In der Boddenkette konnte zwar eine Migration von adulten Tieren beobachtet werden, jedoch nur in Einzelfällen. Das Auftreten von einzelnen Juvenilen an der Station 2 trotz ausgefallener Reproduktion (1994/95/96) kann auf die Immigration aus salineren Bereichen in diese oligohaline Region (2-3‰) zurückgeführt werden. Auch in Planktonfängen wurden v.a. juvenile *M. viridis* nachgewiesen. Dieser planktische Aufenthalt würde der Phase 3 von DAUER et al. (1980) entsprechen. Allerdings ist die Möglichkeit der Wanderung bzw. Verdriftung in der Boddenkette stark von windbedingten Pegelschwankungen abhängig, da wir es mit einem gezeitenlosen Ästuar zu tun haben. Deshalb wurden auch im Winter 1995 an der Station 2 keine juvenilen *M. viridis* mehr beobachtet, da die Strömungslagen nicht ausreichten, die Entfernung von den mittleren Bereichen der Boddenkette zum Saaler Bodden zurückzulegen (ca. 20 km). SARDA et al. (1995b) betonten die explosionsartige Besiedlung von durch Eisgang defaunierten Substraten im Great Sippewissett Salt

Marsh (Massachusetts, USA) durch *M. viridis*-Larven und bezeichnen die Spionide als kältetoleranten Opportunisten. Sicher wird diese erfolgreiche Rekrutierung auch dadurch unterstützt, daß *M. viridis* im Winter kaum "Reproduktions-Konkurrenz" besitzt und außerdem auch die Freßaktivitäten der meisten Organismen (z.B. Fische, Vögel, makrozoobenthische Räuber) eingeschränkt ist. Der Opportunist *M. viridis* ist charakterisiert durch eine hohe Toleranz gegenüber wechselnden Umweltbedingungen, effektive Verbreitungsmechanismen (siehe 3 Phasen) und seine Fähigkeit, sich in großer Zahl über planktische Larven zu reproduzieren (GRASSLE & GRASSLE 1974, LOI & WILSON 1979, REINHARZ 1983).

4.3. Untersuchungen zur kleinräumigen Verteilung

4.3.1. Röhrenbau

M. viridis baut unverzweigte Röhren in L- oder J-Form mit einer Öffnung (Abb. 33). Daneben traten gelegentlich auch I-Formen auf, die als noch nicht abgeschlossene Röhren interpretiert werden können. Die Innenseite ist mit einer Schleimschicht ausgekleidet. Die Röhren der adulten Würmer besitzen einen Durchmesser von ungefähr 2 mm. Die durchschnittliche Eindringtiefe liegt im Untersuchungsgebiet bei 25 cm (max. 35 cm). Beim Vorhandensein von *H. diversicolor* wurden deren in den oberen 4-5 cm stark verzweigten Röhrensysteme auch von *M. viridis* genutzt. Die Tiere sitzen mit dem Kopfteil nach oben oder nach unten in den Gängen und sind in der Lage, sich darin zu wenden. In Aquarien- und Feldbeobachtungen konnte festgestellt werden, daß die Röhrenmündung das umgebende Sediment um 3-5 mm essenförmig überragt. Auf der Sedimentoberfläche lagert *M. viridis* wurstförmige Kotstränge ab.

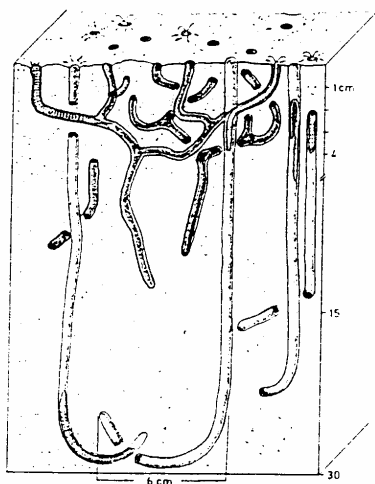


Abb. 33: Röhrenbau von *M. viridis* (L-J-Form) und *H. diversicolor* (verzweigt, dunkel) an der Stn. 3.

4.3.2. Vertikalverteilung

Ein Vergleich der Stationen 1, 2 und 3, die durch unterschiedliche Sedimentqualitäten charakterisiert sind, zeigte, daß *M. viridis* auf sandigen, relativ weich gepackten Böden (siehe Tab. 1) wie der Station 3 eine maximale Eindringtiefe von 35 cm hatte, und daß sich bis zu 45 % der Tiere in einer Tiefe von 25 cm aufhielten (Abb. 34a). Im März/April, 5 Monate nach der Rekrutierung, hatten die juvenilen *M. viridis* eine mittlere Segmentzahl von 50 erreicht. Bei Untersuchungen zur Vertikalverteilung war zu diesem Zeitpunkt prozentual ein deutlicher Anstieg der Abundanzen von *M. viridis* in den oberen 10 cm zu verzeichnen, der sich fast ausschließlich aus Juvenilen zusammensetzte. Mehr als 50 % der Würmer befanden sich im oberen Horizont (0-10 cm) (Abb. 34b). In der Vertikalverteilung unterschied sich *M. viridis* deutlich von *H. diversicolor*, der zu 95% nur 10 cm (max. 30 cm) tief eindrang. *M. viridis* hielt sich sowohl am Tage als auch in der Nacht zu über 60 % tiefer als 15 cm auf. Eine Verdopplung der Anzahl von *M. viridis* von 10 % auf 24 % in den oberen 10 cm in der Nacht wurde festgestellt (Abb. 35). Bei *H. diversicolor* war keine diurnale Rhythmik zu beobachten.

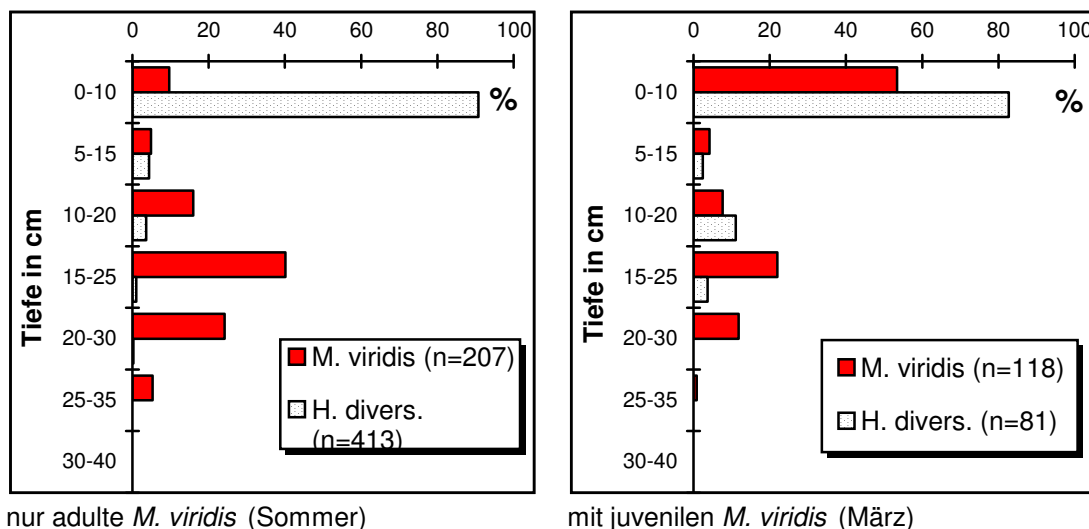
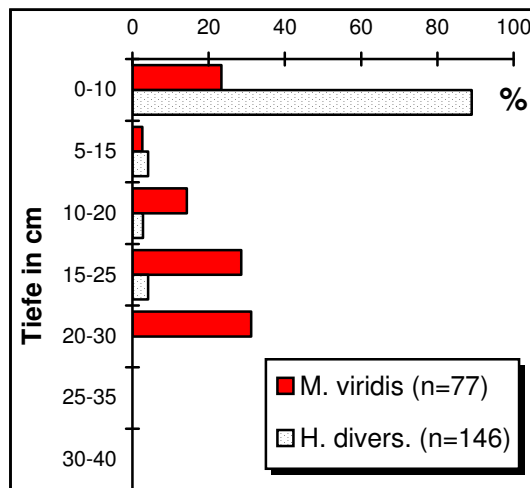


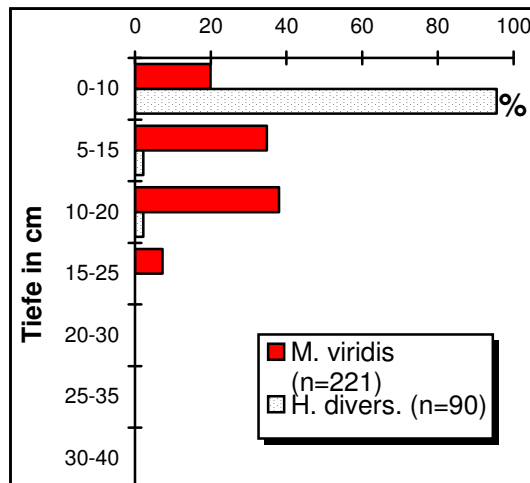
Abb. 34: Vertikalverteilung von *M. viridis* und *H. diversicolor* an der Stn. 3

An der Station 1 drang *M. viridis* auf Grund des festeren Substrates nur 20-25 cm tief ein (Abb. 36). Gleichzeitig verschob sich auch die Eindringtiefe von *H. diversicolor* nach oben. Im Gegensatz zur Station 3, wo die Nereide wenn auch nur in geringen Abundanzen in Tiefen bis zu 30 cm angetroffen wurde, lag die maximale Eindringtiefe an der Station 1 bei 20 cm.



nur adulte *M. viridis* (Sommer)

Abb. 35: Vertikalverteilung von *M. viridis* und *H. diversicolor* an der Stn. 3 bei Nacht

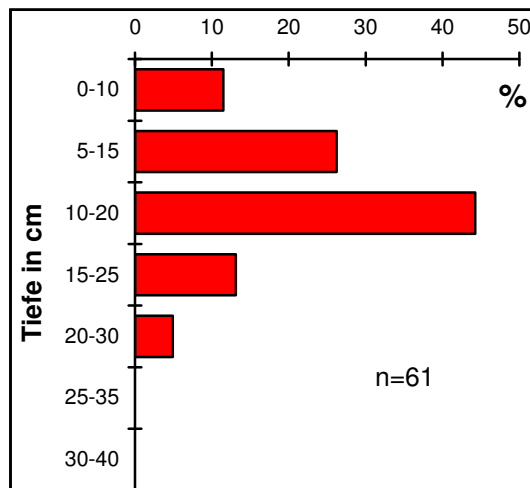


mit juvenilen *M. viridis* (November)

Abb. 36: Vertikalverteilung von *M. viridis* und *H. diversicolor* an der Stn. 1

In der Abb. 37 ist die Vertikalverteilung von *M. viridis* an der Station 2 dargestellt. Hier drangen die Tiere, ähnlich wie an der Station 3, in Tiefen bis zu 30 cm ein. Etwa 45% der Würmer hielten sich in 10-20 cm Tiefe auf.

Neben den beiden Polychaeten konnten nur noch Oligochaeten (*Tubifex costatus*) in Tiefen >10 cm an der Station 1 angetroffen werden. Jedoch waren die Dichten sehr gering. Der größte Teil der Begleitfauna inklusive der Chironomidae befand sich in den oberen 5 cm des Sedimentes. Auffallend war das häufige Auftreten von Ostracoden in den Röhren von *M. viridis*. Auch in Tiefen von 20-30 cm konnten noch Individuen beobachtet werden.



nur adulte *M. viridis* (Oktober)

Abb. 37: Vertikalverteilung von *M. viridis* an der Stn. 2

Abschließend muß noch darauf hingewiesen werden, daß die verwendete Methode nicht geeignet ist, eine umfassende Aussage zur Tages- und Nacht-Rhythmik zu machen, da die Störung bei der Entnahme des Kerns zu groß ist. Es muß davon ausgegangen werden, daß sich die Tiere bei der Probennahme in die Röhre zurückziehen. Somit können keine genauen quantitativen Ergebnisse erhalten werden. Allerdings schränkt das nicht die qualitativen Aussagen ein.

4.3.3. Einfluß von *M. viridis* auf die Sedimentqualität

Die oben gewonnenen Erkenntnisse zum Röhrenbau und zur Vertikalverteilung ließen einen Einfluß dieser Spionide auf den Sedimentcharakter vermuten. Ausgangspunkt der Überlegungen war die teilweise extrem hohe Dichte und die bioturbate Aktivität von *M. viridis* in der Boddenkette. Um den Einfluß zu untersuchen, wurden die Versuchsanordnungen der Konkurrenzexperimente im Freiland (Exp. 2) genutzt.

Abb. 38 zeigt die Ergebnisse dieses Experimentes. *M. viridis* hatte bei einer Dichte von 10.600 Ind./m² die Sedimentqualität derart verändert, daß der Wassergehalt und der organische Gehalt zunahm und die mittlere Korngröße abnahm. Signifikant verschieden ($p < 0,05$) von der Kontrolle der Umgebung (KA) und der Kontrolle M0 (Boxen ohne Zusatz von *M. viridis*) waren allerdings nur die Werte des organischen Gehaltes. Zu bemerken bleibt aber, daß das Experiment nur 16 Tage dauerte. Zu vermuten wäre eine Verstärkung des Effektes bei längerer Laufzeit.

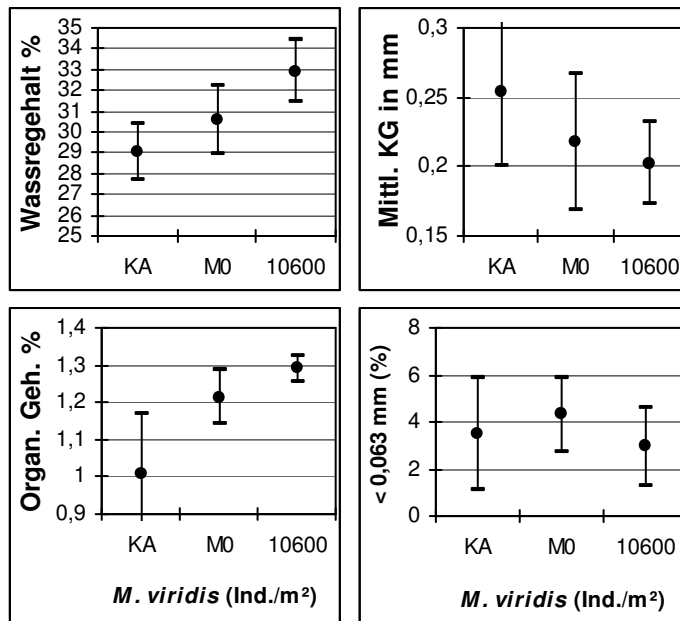


Abb. 38: Einfluß von *M. viridis* auf die Sedimentqualität bei den Boxexperimenten an der Stn. 3, KA=Kontrolle außerhalb der Boxen, M0=ohne Zusatz von *M. viridis*, 10600=Individuendichte von *M. viridis*

Deutlich wird dieser mögliche Effekt bei den folgenden angenommenen Dichten.

Rechenbeispiele:	1. Beispiel	2. Beispiel
Dichte:	10.000 Ind./m ²	40.000 Ind./m ²
Röhrenlänge:	25 cm	30 cm
Röhrendurchmesser:	2 mm	2 mm
Röhrevolumen:	785,4 mm ³	942,5 mm ³
Volumen/m ²	7,8 liter	37,7 liter

Die Beispiele sollen verdeutlichen, welchen enormen Einfluß *M. viridis* durch seine Bioturbation haben kann. Dieser Einfluß kann einmal durch den Bau der Röhren selbst verursacht werden. Auch wenn man davon ausgeht, daß nur ein Teil des Substrates beim "Bohren" an die Oberfläche gefördert wird, so tragen auch die seitliche Verdrängung (Pressen), die Auskleidung der Röhren mit einer Schleimschicht und die dreidimensionalen Strukturen der Röhren ("Fachwerk") zur Veränderung des Sedimentcharakters bei. Außerdem werden durch Ingestion organisches Material und Kleinstpartikel in die Röhre transportiert. Weiterhin führen diese biologischen Aktivitäten von *M. viridis* auch zur chemischen Veränderung des Sedimentes. Sauerstoffgehalt, Sulfid und die Nährstoffe Nitrat und Phosphat (Irrigation) hängen von der bioturbaten Aktivität und Ingestionsraten ab. Leider war es mir methodisch nicht möglich, diese Fragestellung näher zu beleuchten.

4.3.4. Kleinräumige Horizontalverteilung (Dispersionsmuster)

Zur Klärung von horizontalen Verteilungsstrategien und Dispersionsmustern ("dispersion pattern") wurden an den Stationen 2 und 4 Rasteruntersuchungen durchgeführt. Die gewonnenen Ergebnisse sind in Abb. 39 dargestellt. Obwohl sich die beiden Stationen in vielerlei Hinsicht unterschieden (Sedimentqualität, Individuendichte aller Organismen, Abundanz von *M. viridis*, Artenreichtum) (siehe Tab. 12), wird sofort deutlich, daß jeweils geklumpte Verteilungen ("patchiness") vorlagen.

Tab. 12: Einige abiotische und biotische Parameter an den Stationen 2 und 4 während der Untersuchungen zur kleinfächigen Horizontalverteilung

	S (‰)	Org. Gehalt (%)	Mittl. KG (mm)	Wasser- geh. (%)	Silt (%)	<i>M. viridis</i> (Ind./m ²)	<i>M. viridis</i> Rang	Gesamt- dichte (Ind./m ²)	Tax a
Stn. 2 19.03.93	5,0 ± 0,45	1,23 ± 0,69	0,28 ± 0,05	30,3 ± 4,89	3,19 ± 3,5	6.305 ± 2.450	1	10.180 ± 1.140	2
Stn. 4 21.08.94	6,7 ± 0,5	1,35 ± 0,08	0,208 ± 0,02	30,63 ± 0,61	6,3 ± 1,2	169 ± 211	8	25.986 ± 14.932	18

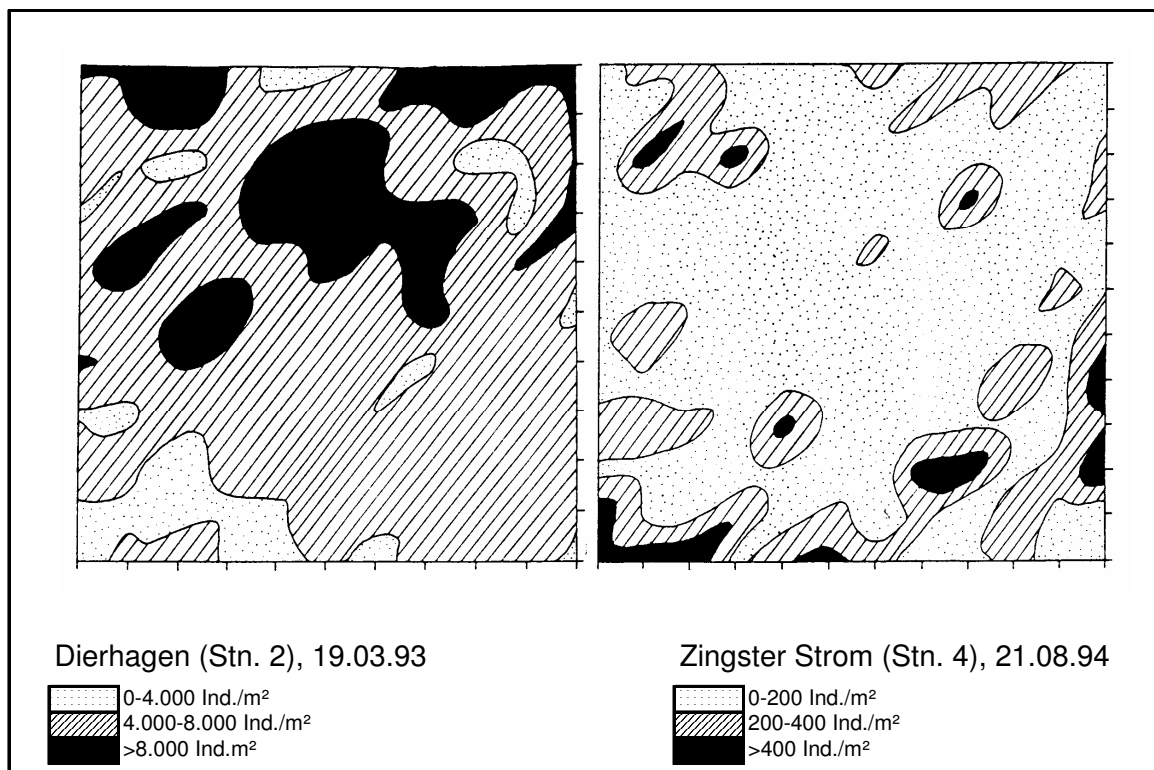
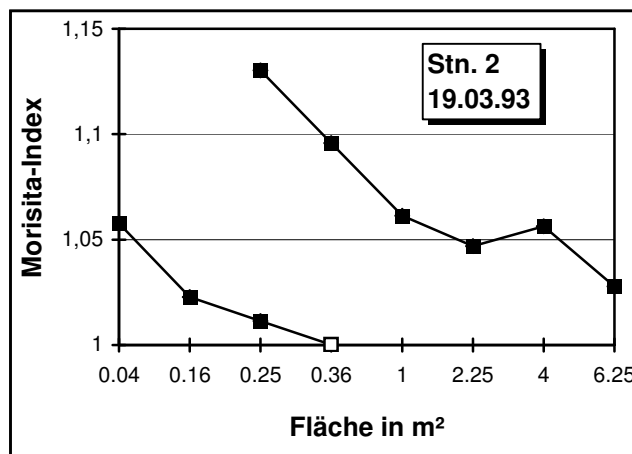


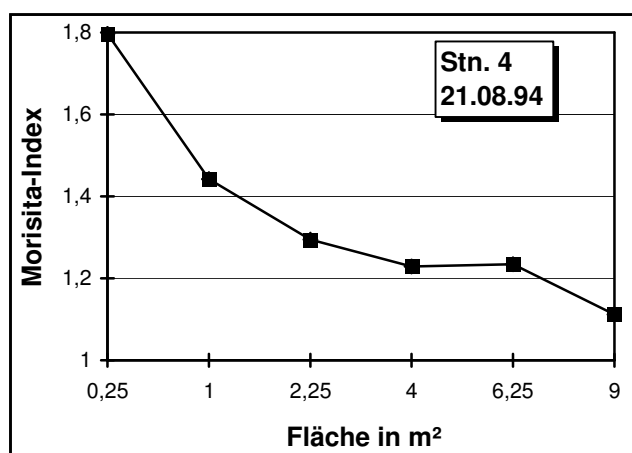
Abb. 39: Horizontale Verteilungsmuster von *M. viridis*.

Für eine statistische Absicherung der Ergebnisse wurden Berechnungen von Dispersions-Indices durchgeführt. In den Abb. 40 & 41 ist der Index nach MORISITA (1959) für die "ursprünglich" untersuchten Flächen (0,04 m²=kleines Raster und 0,25 m²=großes Raster) und die kumulierten Areale bis 6,25 m² bzw. 9 m² dargestellt. Es ist deutlich zu erkennen, daß der Index in den meisten Arealen signifikant über 1 liegt und somit ein geklumpstes Verteilungsmuster vorliegt. Mit zunehmender Arealgröße ist eine Angleichung an 1 zu beobachten, was einer regelmäßigen bzw. zufälligen Verteilung nahekommt.



■ =signifikant □ =nicht signifikant

Abb. 40: Berechnete Dispersionsindices nach MORISITA (1959) für das kleine und große Raster an der Stn. 2 (19.03.93) sowie für die kumulierten Flächen bis zur Arealgröße 6,25 m².



■ =signifikant □ =nicht signifikant

Abb. 41: Berechnete Dispersionsindices nach MORISITA (1959) für das Raster an der Stn. 4 (21.08.94) sowie für die kumulierten Flächen bis zur Arealgröße 9,0 m².

Exemplarisch wurden für die Station 2 noch zwei weitere Dispersions-Indices (LLOYD 1967, IWAO 1972) berechnet. Die Übersicht der berechneten Indices in Tab. 13 soll die Ähnlichkeit der mathematischen Modelle verdeutlichen. Da im europäischen und amerikanischen Raum unterschiedliche Methoden angewendet werden, soll diese Darstellung auch den Vergleich mit anderen Untersuchungsergebnissen ermöglichen.

Tab. 13: Dispersionsanalysen von *M. viridis* an der Station 2 (19.03.93) nach MORISITA (1959), LLOYD (1969) und IWAO (1972), Signifikanzen sind mit * für $p < 0,05$, ** für $p < 0,01$ und *** für $p < 0,001$ angezeigt

Fläche in m ²	Kleines Raster			Großes Raster				
	0,04	0,16	0,36	0,25	1,0	2,25	4	6,25
Morisita (1959)	1,058**	1,023*	1	1,130**	1,061**	1,047**	1,056**	1,028**
Lloyd (1969)	1,059**	1,025*	1	1,131***	1,064***	1,053***	1,075***	1,022***
Iwao (1972)	1,059	1,014	0,98	1,131	1,04	1,044	1,104	0,944

Obwohl in diesem Kapitel ausschließlich die Biologie von *M. viridis* beleuchtet werden soll, möchte ich dennoch die Ergebnisse der Dispersionsanalyse an den Stationen 2 und 4 tabellarisch für alle gefundenen Organismen darstellen (**Tab. 14**). Im weiteren wird im Kapitel "Wechselwirkungen" (Teil 2) kurz auf Verteilungsmuster der anderen Vertreter des Makrozoobenthos eingegangen.

Die Berechnung der räumlichen Autokorrelation nach CLIFF & ORD (1973) war eine weitere Möglichkeit zur Interpretation der Verteilungsmuster von *M. viridis*. Sie erlaubt Aussagen zur "patch"-Größe und Heterogenität in der Besiedlung des Substrates durch die Spionide. In **Abb. 42** sind für die Station 2 die berechneten Indices graphisch dargestellt. Innerhalb des kleinen Rasters konnten keine signifikanten Autokorrelationen zwischen den Feldern beobachtet werden. Im großen Raster hingegen existierten signifikant positive Autokorrelationen bis zu einer Distanz von 3 Feldern ($k=3$). Negative Beziehungen bestanden zwischen den Paaren ("joins") ab der Distanz von $k=6$ bis 10.

Station 2 (19.03.93)		Absolut	relative Abund. %	Rang	Ind./m ²	Stabw.	Arealeinheiten				
							0,25 m ²	1,0 m ²	2,25 m ²	4,0 m ²	6,25 m ²
Art		5989	88,11	1	6305,21	2450,82	1,13	1,06	1,05	1,06	1,03
	<i>Marenzelleria viridis</i>	808	11,89	2	850,66	602,96	1,35	1,09	1,07	1,02	1,05
	Chironomidae	6797	100,00		25986,38	14932,34	1,45	1,37	1,33	1,33	1,33
	Summe										
Station 4 (21.08.94)		Absolut	relative Abund. %	Rang	Ind./m ²	Stabw.	Arealeinheiten				
							0,25 m ²	1,0 m ²	2,25 m ²	4,0 m ²	9,0 m ²
Art		20789	70,13	1	18390,84	13184,59	1,50	1,22	1,16	1,14	1,11
	<i>Tubifex costatus</i>	5045	17,55	2	4463,02	2378,57	1,25	1,11	1,11	1,06	1,10
	<i>Hediste diversicolor</i> ges.	4156	14,46		3676,57	2369,02	1,38	1,16	1,15	1,07	1,13
	<i>Hediste diversicolor</i> <70 SZ	1145	4,01	3	1012,92	782,57	1,47	1,12	1,04	1,08	1,06
	<i>Hydrobia ventrosa</i>	889	3,08		786,45	271,31	0,96	1,00	1,01	1,01	1,01
	<i>Hediste diversicolor</i> >70 SZ	588	1,96	4	520,17	893,50	3,69	2,23	1,42	1,52	1,27
	<i>Nais elinguis</i>	555	1,94	5	490,98	824,47	3,55	2,05	1,54	1,49	1,48
	Chironomidae	546	1,82	6	483,01	610,82	2,33	1,40	1,19	1,12	1,16
	<i>Corophium volutator</i>	276	0,98	7	244,16	221,16	1,30	1,14	1,10	1,07	1,01
	<i>Manayunkia aestuarina</i>	191	0,73	8	168,97	211,36	1,80	1,44	1,29	1,23	1,11
	<i>Marenzelleria viridis</i>	140	0,53	9	123,85	454,95	13,47	5,74	2,87	3,24	3,05
	<i>Stylaria lacustre</i>	69	0,26	10	61,04	90,35	1,10	0,92	0,99	1,09	1,00
	<i>Prostoma obscura</i>	11	0,04	11	9,73	37,15					
	<i>Hydrobia ulvae</i>	9	0,03	12	7,96	34,42					
	<i>Sphaeroma hookeri</i>	7	0,03	13	6,19	31,35					
	<i>Paranais litoralis</i>	2	0,01	14	1,77	14,96					
	<i>Neanthes succinea</i>	1	0,00	15	0,88	10,62					
	<i>Gammarus spec.</i>	1	0,00	16	0,88	10,62					
	<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	29375	100,00		25986,38	14932,34	1,32	1,15	1,11	1,10	1,14
	Summe										

Tab. 14: Dispersion-Indices nach MORISITA (1959) an den Stationen 2 und 4 für alle Organismen, Schraffur gibt regelmäßige oder zufällige Verteilung an.

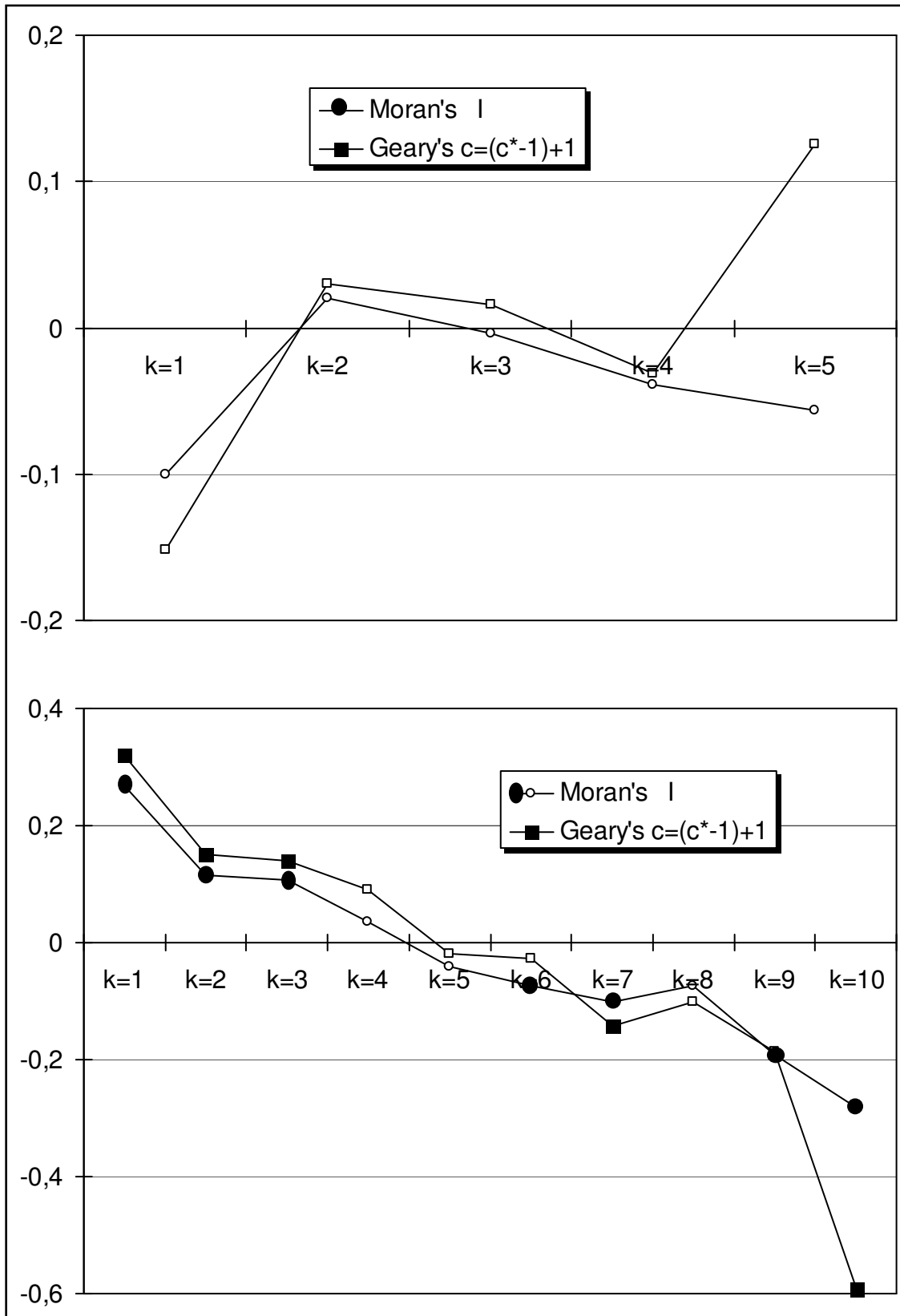


Abb. 42: Autokorrelation nach CLIFF & ORD (1972), ausgefüllte Zeichen = Signifikanz ($p < 0,05$).

4.3.5. Diskussion

Die im anglo-amerikanischen Raum als "Red-gilled mud worm" bezeichnete *M. viridis* baut schleim- und schlickverkleidete, senkrechte Röhren (LIPPSON & LIPPSON 1984, WHITE 1989). DAUER et al. (1981) fanden in der Chesapeake Bay (Virginia) stark verzweigte Röhren. Die Verzweigungen und die Zahl der Öffnungen wird als Maß für die Aktivität der Nahrungsaufnahme ausgewiesen. Senkrechte und unverzweigte Röhren sollen ein gutes Nahrungsangebot anzeigen. DÖRJES & HOWARD (1975) und HOWARD & FREY (1975) geben für ihr Untersuchungsgebiet im Ogeechee River (Georgia) mehr oder weniger unverzweigte Röhren an, die eine Tiefe von 15 cm und eine Breite von 1 mm haben. Auch DAUER et al. (1981) diskutieren diese Angaben und erklären sie mit einer hohen Nahrungsverfügbarkeit. REINHARZ (1983) konnte *M. viridis* im Potabsco River (Maryland) in Tiefen bis zu 20 cm nachweisen. ESSINK & KLEEF (1988) beschreiben für den Dollart (Nordsee/NL/BRD) senkrechte, unverzweigte und max. 30 cm tiefe Röhren mit einem Durchmesser von ~2 mm. Auch ATKINS et al. (1987) fanden im Tay Ästuar (Nordsee/Schottland) ähnliche Strukturen. Sie beobachteten 75 % der adulten *M. viridis* tiefer als 10 cm und 35 % tiefer als 20 cm. Die juvenilen Würmer und auch *H. diversicolor* befanden sich zu über 90 % in den oberen 10 cm.

Unsere Untersuchungen an der *M. viridis*-Population in der Boddenkette bestätigten im wesentlichen einen Röhrenbau ähnlich dem der Nordseepopulationen. *M. viridis* baut in der Boddenkette keine verzweigten Röhren, nutzt aber die in den oberen 5 cm vorhandenen stark verästelten *H. diversicolor*-Röhren. Die Erklärung dafür könnte entweder das relativ gute Nahrungsangebot sein oder aber, daß eine eigene Vernetzung auf Grund der vorhandenen Röhren von *H. diversicolor* nicht nötig ist. Wir konnten für *M. viridis* in der Boddenkette feststellen, daß sich in sandigen Substraten das Abundanzmaximum in einer Tiefe von 15-25 cm befindet. Maximal wurden Eindringtiefen von 35 cm beobachtet (Abb. 34). Berücksichtigen muß man hierbei allerdings die unterschiedlichen Sedimentqualitäten (ZETTLER et al. 1994). Je fester gepackt oder schlickiger das Substrat wurde, desto geringer lag die Eindringtiefe. Das hat sicherlich mechanische Ursachen. Bei zu festem Sediment ist der Wurm wahrscheinlich nicht mehr in der Lage, dieses seitlich zu verdrängen. Bei schlickigem Substrat wäre ein "Einstürzen" der Röhre denkbar. Auch Sauerstoffdefizite bei zu hoher organischer Belastung könnten eine Rolle spielen. SCHNEIDER (1995, 1996a) konnte im Sediment der Boddenkette bis zu 5 mmol/l Schwefelwasserstoff messen. Sie stellte aber auch fest, daß der Stoffwechsel von *M. viridis* bei gleichzeitiger Anwesenheit von Sulfid und Sauerstoff nicht reduziert, sondern sogar erhöht wird. Dies kann als Hinweis auf eine bessere

Energieausbeute und Möglichkeiten der Detoxifikation von Schwefelwasserstoff gedeutet werden. Daß H_2S als Stoffwechselfgift einen entscheidenden Einfluß auf die Verteilung (horizontal und vertikal) von makrozoobenthischen Taxa haben kann, aber gerade Polychaeten (z.B. *Tubificoides benedii*, *T. pseudogaster*, *Heteromastus filiformis*, *Capitella capitata* und *Hediste diversicolor*) eine hohe Toleranz gegenüber Schwefelwasserstoff aufweisen, zeigt auch die Arbeit von THIERMANN et al. (1996).

HINES & COMTOIS (1985) differenzierten im Rhode River (Maryland) ähnlich wie in den eigenen Untersuchungen die Eindringtiefe von *M. viridis* nach Größe (Alter). Den Hauptteil der adulten Tiere fanden sie in Tiefen von 5-15 cm (max. 25). Die Juvenilen drangen dagegen nur 5 cm tief ein.

Eine Verdopplung der Abundanz der adulten Tiere in den oberen 10 cm bei Nacht ist ebenfalls verständlich. Eine negative Phototaxis für die Adulten ist aus eigenen Beobachtungen und von GEORGE (1966) bekannt. Allerdings kann mit der verwendeten Methode keine quantitative Aussage über die Dynamik der Vertikalverteilung von *M. viridis* gemacht werden. Die Störung bei der Entnahme des Kernes ist so groß, daß ein sofortiges Zurückziehen der Würmer stattfindet (s.a. MUUS 1967). HINES & COMTOIS (1985) beobachteten einen signifikanten Wechsel in der Vertikalverteilung von *M. viridis* in sandigen Sedimenten zu verschiedenen Untersuchungszeiten. Ursachen hierfür könnten unterschiedliche Verteilungen zur Rekrutierung, Nahrungsaufnahme, Tide und auch methodische Beeinflussungen (siehe oben) sein.

ESSELINK & ZWARTS (1989) beobachteten im sandigen Substrat, daß *H. diversicolor* mit einer Länge bis zu 40 mm in einer durchschnittlichen Tiefe von 6 cm vorkommt. Die Eindringtiefe soll vor allem vom Prädationsrisiko, der Temperatur, vom Sedimenttyp, von der Kondition und vom hauptsächlichsten Typ der Nahrungsaufnahme abhängen. Maximal drang *H. diversicolor* bis 29 cm ein. MUUS (1967) hat ausführliche Untersuchungen zur Vertikalverteilung von *H. diversicolor* durchgeführt und festgestellt, daß sich 50-70 % der Würmer in den oberen 5 cm aufhielten und nur die größeren (40-70 mm) tiefer in das Substrat eindrang. Während *H. diversicolor* im Winter maximale Eindringtiefen von 40-60 cm erreichte, hielt er sich in der wärmeren Jahreszeit in Tiefen von max. 25 cm auf. Diese Erkenntnisse der Vertikalverteilung von *H. diversicolor* wurden durch eigene Untersuchungen bestätigt. Daß *H. diversicolor* in der Boddenkette nicht so tief eindrang (max. 30 cm) wie in den dänischen Watten, mag zum einen daran liegen, daß eventuelle Frostperioden nicht in dem Maße Einfluß auf ständig wasserbedeckte Ästuare ausüben wie auf Wattflächen und die Würmer nicht gezwungen sind, tiefer zu graben. Zum anderen wurden keine Untersuchungen zur Vertikalverteilung im Winter durchgeführt. MÖLLER (1984) fand in seinen

Laboruntersuchungen (mit *H. diversicolor* aus der Boddenkette) maximale Eindringtiefen von 45 cm. Jedoch ist es möglich, der Autor schließt es selbst nicht aus, daß dieses Ergebnis ein Artefakt des locker gepackten Sedimentes in den Aquarien war. In der Boddenkette (Station 1) beobachtete er eine flachere Vertikalverteilung. Sicher muß man berücksichtigen, daß ein ganzer Faktorenkomplex die jeweilige Vertikalverteilung beeinflussen kann.

Oft angetroffene leere Röhren von *M. viridis* weisen neben einer eventuellen Migration der Spionide (s.a. Pkt. 4.2.3. Besiedlung) auch auf die lange Haltbarkeit der Röhren hin. Die Spionide kleidet diese mit Schleim aus und baut sogar einen kleinen Wall um die Öffnung. Das könnte zur Festigkeit des Bodens und auch zum "Sedimentfang" beitragen, so daß zum einen diese Bereiche von der Erosion nicht so stark beeinflußt werden und zum anderen eine Anhäufung von Sediment stattfindet. Von anderen röhrenbauenden Polychaeten ist bekannt, daß ihre Röhren zur Sedimentfestigkeit beitragen (FAGER 1964, SANDERS et al. 1962, RHOADS et al. 1978, YINGST & RHOADS 1978). BREY (1989) verweist jedoch auf ECKMAN et al. (1981), die rein physikalisch gesehen, zuallererst einen sedimentdestabilisierenden Einfluß von Röhrenbauern postulieren. Bei größerem Durchmesser (>1 mm) und ausreichender Dichte der Röhren kann allerdings durch Abschwächung der turbulenten Strömung durch herausragende Röhren eine bedingte Verringerung der Erosion beobachtet werden. ECKMAN et al. (1981), BREY (1989) und andere messen allerdings Bakterien, Diatomeen und filamentösen Algen, die Sedimentpartikel verklebenden Schleim produzieren, größere Bedeutung bei. Die von der röhrenbauenden Makrofauna verursachte Bereitstellung von Nährstoffen aus dem Sediment (Irrigation) fördert eventuell das Wachstum von Mikrofauna und -flora. BREY (1989) vermutet für die Röhren selbst eher eine Gerüstfunktion "Fachwerk" im schleimstabilisierten Sediment. Die Bioturbation von *M. viridis* könnte somit einen entscheidenden Einfluß auf die Sedimentbeschaffenheit und den Wasserchemismus haben. Das angeführte Rechenbeispiel zur Bioturbation von *M. viridis* soll die Möglichkeiten dieser Beeinflussung verdeutlichen. Die in Abb. 38 dargestellten Ergebnisse der Freilandexperimente sind zwar zum größten Teil nicht signifikant, lassen aber durchaus Trends erkennen. Ob und welchen Einfluß diese Veränderungen haben können, soll im folgenden Abschnitt näher erläutert werden.

Die Analyse von räumlichen Verteilungsmustern und deren Stabilität und Dynamik ist ein wichtiger Aspekt im Verständnis der Ökologie von Pflanzen und Tieren, einschließlich der Wechselwirkungen mit endo- und exogenen Faktoren (CLARK & EVANS 1954, HORNE & SCHNEIDER 1994, PATIL & STITELER 1974, PIELOU 1977, TRUEBLOOD 1991). Das vorhandene Verteilungsmuster ist ein

Ergebnis der Auseinandersetzung des Organismus mit seiner Umwelt (LLOYD 1967, DANKERS & BEUKEMA 1981), z.B. der Konkurrenz (JUMARS 1975, LEVIN 1981, 1984), der Fortpflanzung und Besiedlung (BUTMAN 1987, JUMARS & ECKMAN 1983) und der Prädation (REISE 1991). Durch diese Wechselwirkungen treffen wir in der Natur in den seltensten Fällen (auch abhängig von der Maßeinteilung der Untersuchung) regelmäßige Verteilungsmuster an. Im Gegenteil, fast alle Organismen sind geklumpt verteilt, was in der Vergangenheit meist zu destruktiven Ansätzen in der Beschreibung dieser Variabilität geführt hat. Die statistische Auswertung der räumlichen Varianzen wurde oft als "lästiger Beifang" abgetan (HORNE & SCHNEIDER 1995). Jedoch sind in der Literatur relativ umfangreich Möglichkeiten für die statistische Analyse solcher Verteilungsmuster beschrieben. Leider schreckt man zunächst vor dem ungeheuren Aufwand der Auswertung zurück. In den letzten Jahren entwickelte Computerprogramme und Standardisierungen (s.a. HORNE & SCHNEIDER 1995, KAREIVA 1994) standen dem Autor leider nicht zur Verfügung. Dennoch wurde versucht, die gewonnenen Ergebnisse nach o.g. Methoden auszuwerten und zu interpretieren.

Ausgangspunkt dieser Arbeit war die Untersuchung der Besiedlung der inneren Küstengewässer der Ostsee durch *M. viridis* (ZETTLER et al. 1995). Die Kenntnis der kleinflächigen Horizontalverteilung dieser Spionide war Grundlage für weitere Untersuchungen zur Migration und zur Interaktion mit der autochthonen Makrofauna. VERRILL (1873) wies in seiner Erstbeschreibung von *M. (=Scolecolepides) viridis* auf eine von ihm festgestellte gehäufte Verteilung der Spionide hin ("It is so gregarious that in certain spots hundreds may be found within a square foot, but yet a few yards away, on the same kind of ground, none whatever may be found."). Diese Beobachtung einer starken Varianz der Abundanzen von *M. viridis* ließ auf eine geklumpfte Verteilung schließen. Mit den gewählten Methoden gelang der Nachweis, daß *M. viridis* ein "patchiness" aufweist. BREY (1989) und ECKMAN (1979) stellten für andere Spioniden (*Pygospio elegans*, *Pseudopolydora kempfi*) ebenfalls eine geklumpfte Verteilung fest. LEVIN (1981) konnte für die Spioniden *Pseudopolydora paucibranchiata* und *Streblospio benedicti* regelmäßige bzw. zufällige Verteilungsmuster beobachten. Sie begründete diese mit dem territorialen Verhalten der Spioniden (inter- und intraspezifische Konkurrenz).

Die Interpretation der räumlichen Autokorrelation (nur für die Untersuchungen an der Station 2 am 19.03.93 durchgeführt) macht deutlich, daß die Verteilung nicht durch Extremwerte beeinflusst wird (BREY 1989, CLIFF & ORD 1973, 1981, SOKAL 1979). Es wurden heterogene Flecken festgestellt. ECKMAN (1979), der die Dispersion intertidaler Lebensgemeinschaften auf Weichböden untersuchte,

interpretierte die Autokorrelation nach CHATFIELD (1975) z.B. für *Manayunkia aestuarina* und *Pygospio elegans* dahingehend, daß kleinere Flecken durch exogene Faktoren (Sedimentrippen) verursacht werden. Bei *M. viridis* war die kleinste Ausdehnung der "patches" $<0,25-0,36 \text{ m}^2$. Nach MORISITA (1959) konnten wir keine obere Patchgröße beobachten, jedoch muß sie etwa bei 9 m^2 liegen (Abb. 40 & 41). Die Spionide zeigte bis zu einem Feldabstand $k=3$ eine signifikant positive räumliche Autokorrelation. Somit lag die Patch-Größe zwischen 4 und 9 m^2 . Das stimmt mit den Ergebnissen aus der Berechnung der Dispersionsindices überein, wo keine maximale Fleckengröße nachgewiesen werden konnte. Allerdings ist eine Überlagerung kleinerer Flecken, die insgesamt größere Aggregate bilden, denkbar.

Die Variabilität in der räumlichen Verteilung von *M. viridis* ist wahrscheinlich auf die Sedimentstruktur (Relief) zurückzuführen. Es konnte beobachtet werden, daß *M. viridis* besonders an leicht erhöhten Stellen (5-10 cm) des Sedimentes zu finden war und in den jeweiligen "Tälern" nicht oder kaum auftrat. Hierfür gibt es drei mögliche Erklärungen.

1. Die "Hügel" sind Ergebnisse der Bioturbation und des Röhrenbaus von *M. viridis* selbst. Die Spionide kleidet ihre Röhren mit Schleim aus und baut sogar einen kleinen Wall um die Öffnung (ZETTLER et al. 1994). Hier möchte ich noch einmal auf die angeführten Rechenbeispiele hinweisen, aus denen ein theoretischer Maximalaushub von $37,7 \text{ l/m}^2$ hervorgeht.
2. Die Röhren könnten zur Festigkeit des Bodens und auch zum "Sedimentfang" beitragen, so daß zum einen diese Bereiche von der Erosion nicht so stark beeinflusst werden und zum anderen sogar eine Sedimentanhäufung stattfindet. Von anderen röhrenbauenden Polychaeten ist bekannt, daß ihre Röhren zur Sedimentfestigkeit beitragen (FAGER 1964, SANDERS et al. 1962, RHOADS et al. 1978, YINGST & RHOADS 1978). Entstandene "Hügel" könnten Attraktionszentren für suspensions- und substratfressende Benthosorganismen sein, die sich von durch die Irrigation geförderten Mikroorganismen und benthischen Algen ernähren.
3. Durch abiotische Einflüsse (z.B. Wellenschlag) wird eine Reliefbildung des Untergrundes bewirkt, deren Erhöhungen Attraktionszentren für *M. viridis* darstellen. Die Verschüttung durch Sedimentwanderung und Umlagerung würde ebenfalls das Besiedlungsmuster beeinflussen (MAURER & APRILL 1979). Stark exponierte Bereiche wie Strömungsrinnen und Brandungszonen scheint *M. viridis* allerdings zu meiden. LELING (1986) und KRIEG (1996) konnten die Spionide nur in den Flachwasserzonen und Hanglagen der Elbe beobachten. In der Stromrinne trat sie nur selten auf. BOCK & MILLER (1995) und MILLER et al. (1992) stellten bei ihren Untersuchungen in Cape Henlopen (Delaware, USA) fest, daß *M. viridis*

durch Sturmlagen negativ beeinflusst wird. Das geschieht v.a. durch Nahrungsum- bzw. -einstellung. Die Spionide kann nur bei Stillwasser die Nahrungspartikel aus der Wassersäule und v.a. von der Sedimentoberfläche aufnehmen. Sedimentwanderungen führen zum Zurückziehen in die Röhren und zur Nahrungseinstellung.

Viele Untersuchungen haben gezeigt, daß benthische Arten bestimmte Sedimente bevorzugen (z.B. KINNER et al. 1974, MEADOWS & CAMPBELL 1972). Neben der Salinität und der Konkurrenz üben Sedimentpräferenzen von *M. viridis* einen Einfluß auf die Verteilung aus (s.a. Pkt. 4.2.3. Besiedlung). Affinitäten der adulten Tiere zu sandigen Substraten, wie sie von VERRILL (1873), ESSINK & KLEEF (1993) und ATKINS et al. (1987) festgestellt wurden, spiegeln sich auch in den höchsten Abundanzen in sandigen Sedimenten wider (WROGEMANN 1994, ZETTLER 1993, ZETTLER et al. 1994a).

Mit großer Wahrscheinlichkeit besteht eine wechselseitige Bedeutung aller Faktoren in der Beeinflussung des Verteilungsmusters von *M. viridis*. Je kleinräumiger die Untersuchungen durchgeführt und je mehr abiotische und biotische Parameter erfaßt werden, desto sicherer ist die Analyse der Kausalzusammenhänge.

DANKERS & BEUKEMA (1981) geben als wichtigste, die Verteilung von Benthosorganismen in ästuarinen Systemen beeinflussende Faktoren an: Wasserbewegung, Temperatur, Tide, Sedimenttyp, Salinität und biotische Faktoren. Die Entstehung einer Heterogenität im Verteilungsmuster von Organismen kann passiver Natur sein, verursacht durch Habitatheterogenität, lokale historische Ereignisse (z.B. Störungen) und durch Fluktuationen der Umweltparameter (EKSCHMITT 1993). Andererseits können sich die Tiere im Rahmen ihrer Wahrnehmungsfähigkeiten und ihres Verhaltensrepertoires aktiv aggregieren, bedingt durch lokale Aufenthaltspräferenzen, differenzierte Fortbewegungsmuster, den Modus der Reproduktion und durch Sozialverhalten. Gründe für die "patchiness"-Bildung bei *M. viridis* könnten sein:

1. abiotisch oder biotisch gebildete Attraktionszentren ("Hügel")
2. Bildung von Reproduktionsgemeinschaften
3. Prädation durch Fische (REISE 1991, WOODIN 1982)
4. Absterben seniler *M. viridis* gleicher Generation
5. Emigrieren von adulten *M. viridis* auf Grund schlechter Lebensbedingungen (Nahrung, Sauerstoff, Verschlickung, Konkurrenz) oder zu Reproduktionszwecken.

4.4. Wachstum und Produktion

4.4.1. Wachstum

Auf die unterschiedlichen Wachstumsstrategien im Lebenszyklus der Spionide *M. viridis* wurde schon im Punkt 4.1.4. (Populationsdynamik) eingegangen. Dabei unterschied sich das Wachstum sowohl zwischen den Stationen (räumlich) als auch zwischen den Jahren (zeitlich). Am besten kann man das innerhalb der intensivsten Längen- und Segmentzahlzunahme (also im ersten Lebensjahr) verfolgen. Dazu wurden an den Stationen 2 und 3 sowohl die Breite in die Segmentzahl umgerechnet (Abb. 43 & 44) als auch die Segmente selbst ausgezählt (Abb. 45). Geringe Unterschiede liegen in der Umrechnung begründet. Es wird der Zeitpunkt der Neubesiedlung im Oktober als Tag 0 angenommen, an dem die Tiere durchschnittliche Segmentzahlen von 15-20 aufwiesen. An der Station 2 wurde im Untersuchungsjahr 1992/93 die steilste Wachstumskurve beobachtet (Abb. 43).

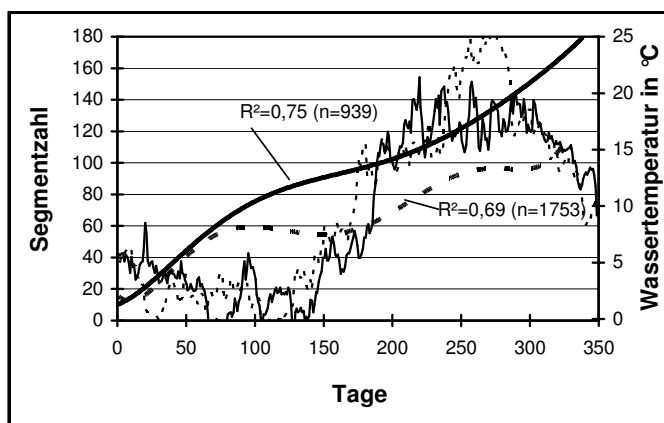


Abb. 43: Wachstumskurven von *M. viridis* im ersten Lebensjahr in Dierhagen (Stn. 2).

— 1992/93 - - - 1993/94

(Temperaturkurven entsprechen den Untersuchungsjahren)

Nach einer rapiden Zunahme auf 80 Segmente innerhalb von 100 Tagen folgte eine leichte Depression (130-220 Tage) von März-Juni. Im Sommer und Herbst nahm dann die Segmentzahl nochmals zu, so daß *M. viridis* nach einem Jahr auf etwa 180 Segmente angewachsen war. Im darauffolgenden Jahr wurde ein verhaltenes Wachstum beobachtet. Es konnten zwei Wachstumspausen festgestellt werden. In den ersten 100 Tagen ähnelten sich die Kurven. Die Depression setzte jedoch bereits im Februar ein und dauerte bis Mai. Danach gab es bis Juli einen leichten Anstieg auf 100 Segmente. Dieses Plateau wurde bis September beibehalten und erst im Spätherbst erreichten die Tiere 110 Segmente. *M. viridis* blieb damit ca. 70 Segmente unter den Werten des Vorjahres.

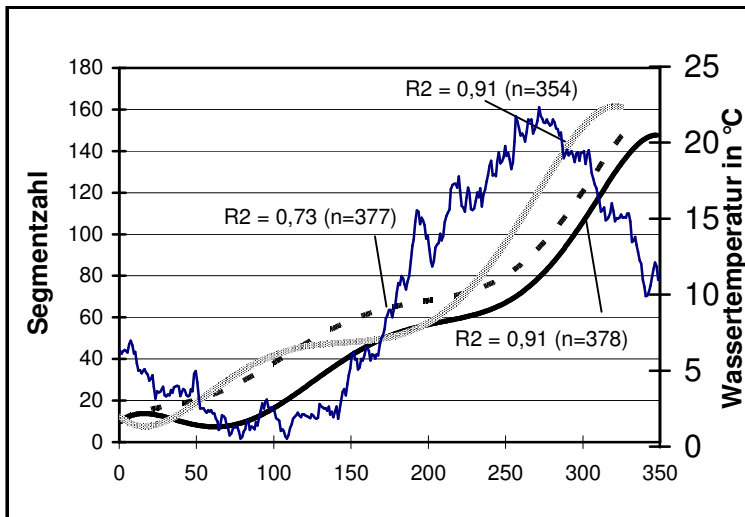


Abb. 44: Wachstumskurven von *M. viridis* im ersten Lebensjahr in der Kirrbucht (Stn. 3).

— 1992/93 1993/94 - - - 1994/95

(Temperaturkurve stellt Mittelwert aus den Jahren 1992 bis 1995 dar)

In der Kirrbucht (Station 3) konnten aufgrund der erfolgreichen Reproduktion drei Jahrgänge untersucht werden (Abb. 44). Auch hier wurden Wachstumsunterschiede festgestellt, die aber nicht so extrem wie an der Station 2 auftraten. Dennoch gab es Differenzen von bis zu 40 Segmenten im August (nach 300 Tagen). Nach 100-150 Tagen (Februar-März) wurde mit durchschnittlich 60 Segmenten ein Plateau erreicht. Erst im Juli (nach 250 Tagen) erfolgte ein weiteres Wachstum auf durchschnittlich 150 Segmente. Das entspricht einer Wachstumspause von 150 Tagen von Februar bis Juli. Interessant ist der extreme Wachstumsunterschied zur Station 2, wo die Tiere bereits nach 100 Tagen 60-80 Segmente erreichten, während an der Station 3 Segmentzahlen zwischen 20 und 40 gemessen wurden. Insgesamt stellen die Wachstumskurven von *M. viridis* an der Station 2 die beiden Extreme dar, die Zuwächse der Spionide an der Station 3 ordnen sich dazwischen ein.

Ein Blick auf den Temperaturgang im Untersuchungszeitraum macht deutlich, daß *M. viridis* auch in der kalten Jahreszeit wächst (Abb. 43 & 44). Die Temperaturerhöhung im Frühjahr (nach 150-200 Tagen) von 0°C auf 10°C stimmt mit den Depressionen im Wachstum teilweise überein. Das war besonders gut an der Station 3 wahrzunehmen.

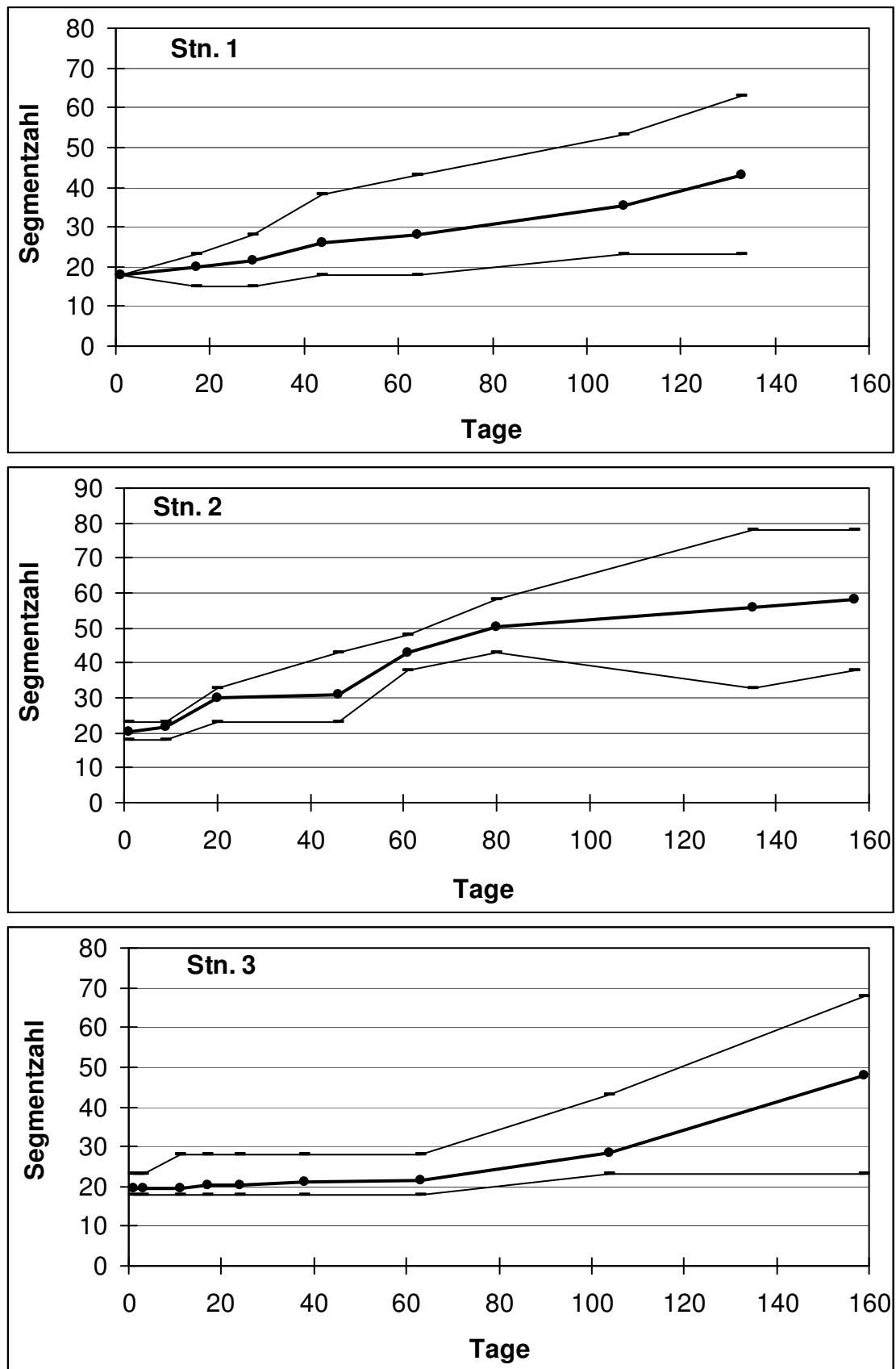


Abb. 45: Wachstum von *M. viridis* innerhalb der ersten 160 Tage 1992/93.
(Mittelwerte mit Maxima und Minima)

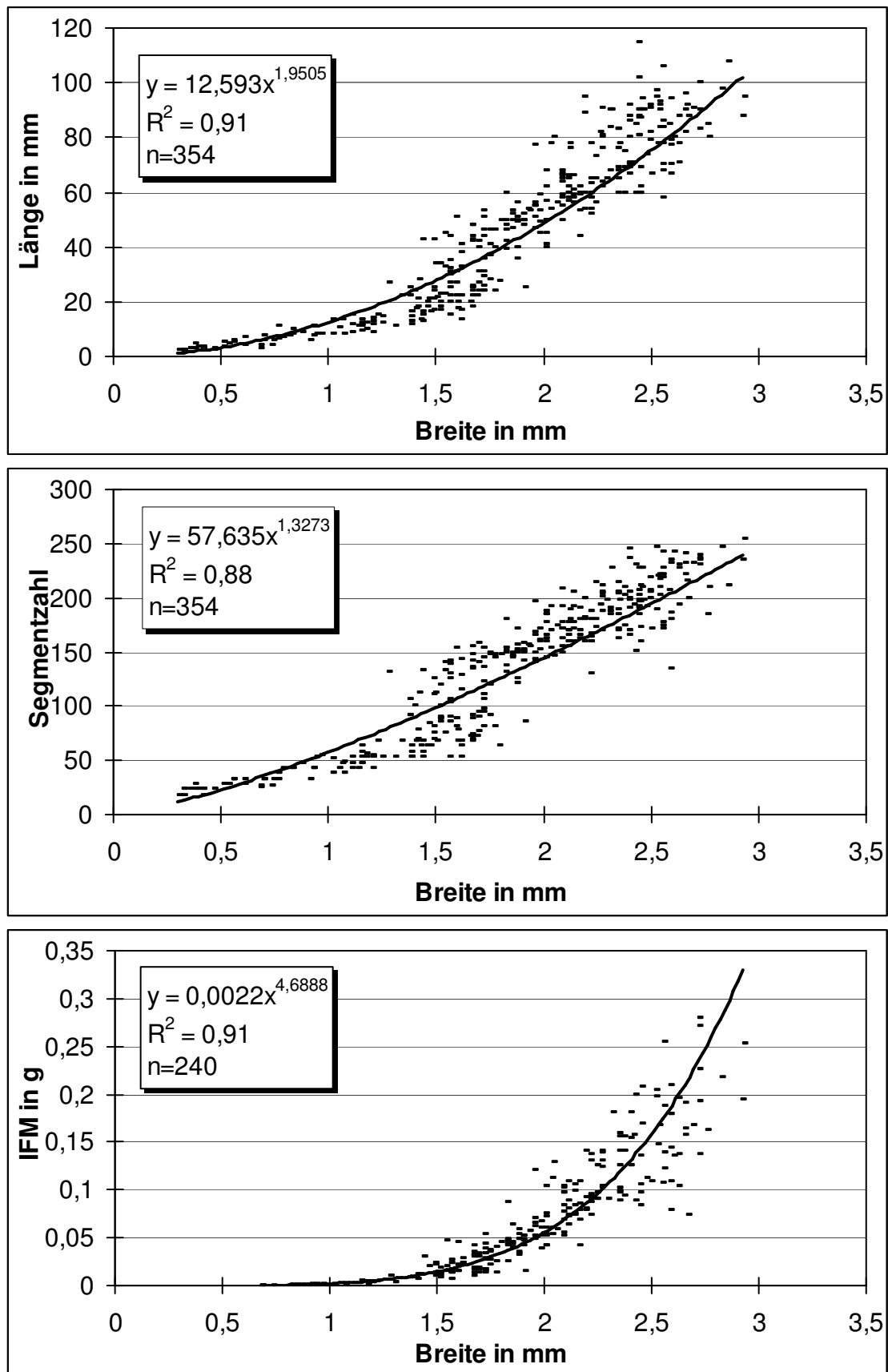


Abb. 46: Regressionen zwischen der Breite und der Länge, Segmentzahl und der individuellen Feuchtmasse (IFM) von *M. viridis* am Beispiel der Stn. 2.

Da besonders die älteren Tiere dazu neigen, sich zu autotomieren, konnte das Wachstum anhand der direkten Segmentzahlmessung nur bis 160 Tage nach der Neubesiedlung gemessen werden (Abb. 45). Dafür wurde das Reproduktionsjahr 1992/93 ausgewählt. In den Diagrammen wurde jeweils der Mittelwert und die geringste und höchste Segmentzahl aufgetragen. Die Station 2 zeichnete sich durch die höchste Wachstumsrate mit einer Zunahme von 40 Segmenten (von 20 auf 60, max. 78) von Oktober bis März (155 Tage) aus. An der Station 3 erreichten die Spioniden im gleichen Zeitraum ca. 10 Segmente weniger. Das Wachstum an der Station 1 wurde nur bis 130 Tage nach der Besiedlung verfolgt, jedoch kann man es als intermediär bezeichnen. Die Tab. 15 zeigt einen Vergleich der Wachstumsraten an den Stationen 1 bis 3.

Tab. 15: Vergleich der Wachstumsraten an den Stationen 1 bis 3 von 1992-95

zeitlich	Untersuchungsjahre
Station 2	1992/93 > 1993/94
Station 3	1993/94 > 1994/95 > 1992/93
räumlich	Stationen
1992/93	Stn. 2 > Stn. 1 > Stn. 3
1993/94	Stn. 3 > Stn. 2

4.4.2. Produktion

Zur Produktionsabschätzung von *M. viridis* war es notwendig, die einzelnen Generationen ansprechen und genau definieren zu können. Das bereitete Schwierigkeiten, da das oftmalige Autotomieren von *M. viridis* bei der Fixation bzw. Siebung dazu führt, daß nur noch Bruchstücke der Individuen in der Probe ausgezählt werden konnten. Nur die Kopfteile wurden als Individuen gewertet. Durch die Messung der Breite zwischen dem 5. und 10. Segment (je nach Alter des Tieres) wurde ein individuelles Maß determiniert. Zur Umrechnung der Breite in die Segmentzahl, in die Länge und in die individuelle Feuchtmasse (IFM) wurden Tiere vermessen, die die Fixation als ganzes Individuum überstanden hatten. Mit den ermittelten Wertepaaren konnten Regressionen aufgestellt werden (Abb. 46). In allen Regressionen war die Potenzfunktion diejenige mit dem höchsten Bestimmtheitsmaß. Das weist auf ein bestimmtes Wachstumsverhalten hin. Im Gegensatz zu *H. diversicolor* (siehe später) hat *M. viridis* gegenüber der Breitenzunahme eine verzögerte Längen- und Segmentezunahme. Mit zunehmender Breite (Alter) wird die Kurve steiler. Das bedeutet, daß bei der Spionide im Juvenilstadium v.a. ein Breiten-Wachstum stattfindet und mit zunehmendem Alter das Längen- und Segment-Wachstum überwiegt.

Da die Werte auf der Basis der Feuchtmasse ermittelt wurden und es üblich ist, die Produktion als Aschefreie Trockenmasse (AFTM) darzustellen, wurde auch hier eine Regression ermittelt (Abb. 47). Zusätzlich sollen an dieser Stelle für einige wichtige Vertreter des Makrozoobenthos tabellarisch die ermittelten Umrechnungsfaktoren von Feuchtmasse in aschefreie Trockenmasse und Trockenmasse angegeben werden (Tab. 16). Dadurch wird ein Vergleich mit anderen Untersuchungen ermöglicht.

Tab. 16: Umrechnungsfaktoren von Feuchtmasse (FM) in Trockenmasse (TM) und Aschefreie Trockenmasse (AFTM), n=25

Art	FM→TM	FM→AFTM
<i>Marenzelleria viridis</i>	0,151	0,117
<i>Hediste diversicolor</i>	0,109	0,082
<i>Manayunkia aestuarina</i>	0,173	0,148
<i>Tubifex costatus</i>	0,203	0,110
<i>Corophium volutator</i>	0,143	0,121
<i>Gammarus</i> spp.	0,196	0,148
<i>Sphaeroma hookeri</i>	0,237	0,145
<i>Idotea balthica</i>	0,203	0,160
<i>Prostoma obscura</i>	0,258	0,194
<i>Hydrobia</i> spp.	0,447	0,111
<i>Cerastoderma lamarcki</i>	0,568	0,061
<i>Arenomya arenaria</i>	0,688	0,087

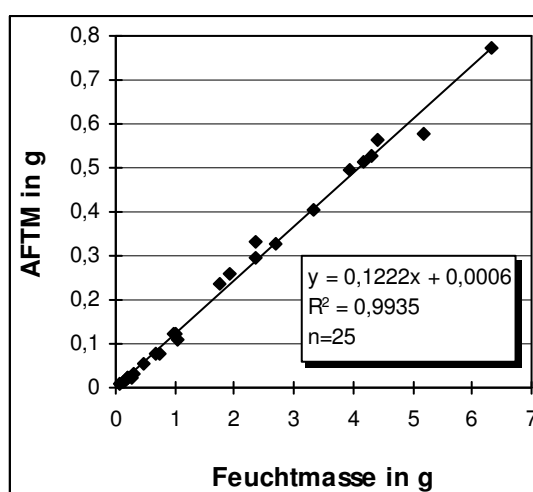


Abb. 47: Regression zwischen Feuchtmasse und aschefreie Trockenmasse (AFTM) in g bei *M. viridis*.

Die mit der Methode von CRISP (1971) berechneten Produktionen der einzelnen Generationen von *M. viridis* sind in der Abb. 48 zusammengefaßt. Diese exemplarisch an der Station 2 durchgeführte Produktionsabschätzung machte jährliche Unterschiede und Differenzen zwischen den Altersklassen (Generationen F1 bis F4) deutlich. Im ersten Jahr (1992/93) wurde eine Gesamtproduktion von 55 gAFTM/m² beobachtet. Die F1-Generation hatte insgesamt über das Jahr eine sehr geringe Abundanz und Biomassezunahme, so daß eine Negativproduktion ermittelt wurde. Allerdings wurde diese durch die hohe Produktion der erst im Oktober 1992 rekrutierten F2-Generation wettgemacht. Im darauffolgenden Jahr wurde wiederum eine "negative Produktion" der letzten Tiere der F1-Generation registriert. Die F2-Generation hatte an der Gesamtproduktion von 85 gAFTM/m² nur einen sehr geringen Anteil. Das Gros wurde von der neugesiedelten F3-Generation erbracht. 1994/95 wurde bei allen Generationen (F2, F3 und F4) ein positiver Wert errechnet. Im Unterschied zu den Vorjahren wurde der Hauptteil der Produktion jedoch nicht von der neu siedelnden F4-Generation (Reproduktionsausfall), sondern von der vorjährigen F3-Generation gestellt. Die Gesamtproduktion lag wie zwei Jahre zuvor bei 55 gAFTM/m².

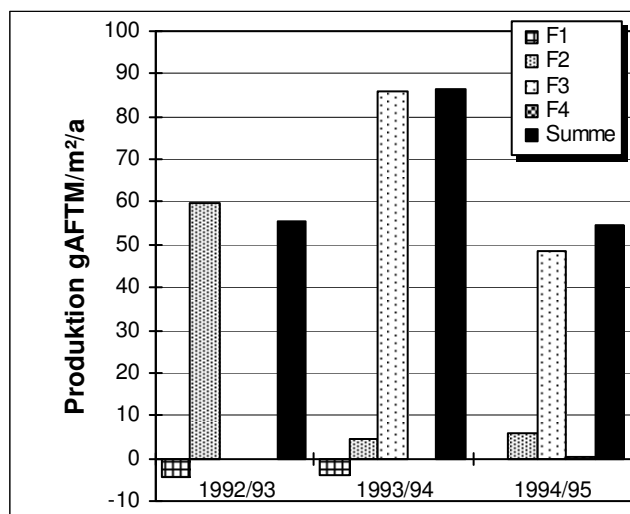


Abb. 48: Sekundärproduktion von *M. viridis* von 1992 bis 1995 an der Stn. 2 getrennt nach Generationen F1 bis F4 aufgetragen, Methode nach CRISP (1971).

Um das Ergebnis mit anderen Untersuchungen vergleichen zu können, sind in der Tab. 17 die Angaben in Feuchtmasse (FM), Trockenmasse (TM) und aschefreier Trockenmasse (AFTM) zusammengefaßt. Außerdem wurden die Produktion/Biomasse-Quotienten (P/B) berechnet. Bei diesem Verhältnis wird ebenfalls die unterschiedliche Produktivität der Generationen deutlich. Die Werte lagen zwischen 0 und 4,76. Im Mittel der Gesamtproduktion wurden P/B-Quotienten zwischen 1,17 und 1,56 ermittelt.

Tab. 17: Zusammenfassung der Berechnungen zur Sekundärproduktion von *M. viridis* an der Station 2 von 1992 bis 1995

	gFM/m ² /a			gTM/m ² /a			gAFTM/m ² /a		
	1992/93	1993/94	1994/95	1992/93	1993/94	1994/95	1992/93	1993/94	1994/95
F1	-35,51	-31,10	-----	-5,36	-4,70	-----	-4,34	-3,80	-----
F2	489,50	35,00	48,77	73,93	5,29	7,37	59,82	4,28	5,96
F3	-----	702,24	396,00	-----	106,06	59,81	-----	85,81	48,39
F4	-----	-----	2,56	-----	-----	0,39	-----	-----	0,31
Summe	453,99	706,14	447,33	68,57	106,65	67,56	55,48	86,29	54,67

	1992/93			1993/94			1994/95		
	P	BM	P/B	P	BM	P/B	P	BM	P/B
F1	-35,51	246,97	-0,14	-31,10	131,83	-0,24	-----	-----	-----
F2	489,50	142,41	3,44	35,00	260,36	0,13	48,77	95,15	0,51
F3	-----	-----	-----	702,24	147,61	4,76	396,00	198,97	1,99
F4	-----	-----	-----	-----	-----	-----	2,56	1,29	1,98
Summe	453,99	389,38	1,17	706,14	499,06	1,41	447,33	287,24	1,56

4.4.3. Diskussion

M. viridis zeigt bereits innerhalb des ersten Lebensjahres ein enormes Wachstum. Unter Berücksichtigung einer maximalen Segmentzahl von ca. 250 erreicht die Spionide bereits nach 350 Tagen etwa 50-70% (110-180 Segmente) dieses Wertes. Das entspricht einer Länge von etwa 70 mm und einer IFM von max. 0,15 g. Dennoch konnten in der Zeit des intensivsten Wachstums Pausen festgestellt werden. Diese traten jedoch nicht im Winter auf. Die Depressionen (Plateaus) fallen zum Teil mit der Zunahme der Wassertemperatur zusammen. In diese Zeit (April/Mai/Juni) fällt auch die beginnende Gametenentwicklung (BOCHERT & BICK 1995b). Möglicherweise wird zu Beginn dieser Reifeentwicklung die Energie vollständig verbraucht, so daß kein Wachstum erfolgen kann. Erst nach Erreichen von ca. 10°C war ein erneuter Wachstumsanstieg zu beobachten. Da sich die Temperaturverläufe der einzelnen Jahre stark ähneln (jedenfalls im Winter/Frühjahr), sind die zeitlichen Unterschiede in den Wachstumskurven von Jahr zu Jahr sicherlich nicht auf die Temperatur zurückzuführen, sondern stehen eher mit unterschiedlichen Dichten und Nahrungsverfügbarkeit in Zusammenhang (s.a. SARDA et al. 1995b).

Tab. 18: Übersicht über einige Produktionsabschätzungen für Polychaeten in Trockenmasse (TM in g/m²/a) und Aschefreie Trockenmasse (AFTM in g/m²/a), P/B=Quotient aus Produktion und Biomasse

Art	P (TM)	P (AFTM)	P/B	Autor
<i>Marenzelleria viridis</i>	67-107	55-86	1,2-1,6	diese Studie
<i>Marenzelleria viridis</i>	60		6,1	SARDA et al. (1995b)
<i>Polydora quadrilobata</i>		0,2-2,6	1,8-8,2	LAMBECK & VALENTIJJN (1987)
<i>Polydora ligni</i>	0,86		3,06	SARDA et al. (1995b)
<i>Prionospio caspersi</i>		8,06	4,09	AMBROGI (1990)
<i>Streblospio shrubsolii</i>	15,7		4,4	SARDA & MARTIN (1993)
<i>Streblospio benedicti</i>	0,9-1,7		2,5-2,8	SARDA et al. (1995a)
<i>Hediste diversicolor</i>	12,8		3,0	CHAMBERS & MILNE (1975)
<i>Hediste diversicolor</i>		27,2	2,6	KRISTENSEN (1984)
<i>Hediste diversicolor</i>	61		2,5	HEIP & HERMAN (1979)
<i>Nereis virens</i>		23,7	2,5	KRISTENSEN (1984)
<i>Arenicola marina</i>	9,1		0,7	WOLFF & de WOLF (1977)
<i>Capitella capitata</i>	0,38-1,6		3,3-11,6	OYNEKAM (1983)
<i>Nephtys hombergi</i>		0,04-0,2	0,9-2,3	ELLIOTT & TAYLOR (1989)

Die Wachstumskapazität spiegelt sich auch in der größten Produktion und Produktivität (P/B) der jeweils jüngsten Generationen wider. Das schnelle Wachstum von *M. viridis* geht einher mit dem Erreichen der Geschlechtsreife und der Teilnahme an der Reproduktion nach einem Jahr (BOCHERT & BICK 1995b). Auch SARDA et al. (1995b) und GEORGE (1966) konnten an Populationen in Nordamerika ähnlich rapide Reifeentwicklungen feststellen. Allerdings lag dort die Alterserwartung für *M. viridis* nach SARDA et al. (1995b) bei nur 14 Monaten. Die Autoren konnten auf einer von *M. viridis* explosionsartig besiedelten, durch Eisgang defaunierten Fläche den höchsten für Polychaeten bekannten P/B-Quotienten (Produktivität) beobachten (Tab. 18). Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, daß sie zuerst nur einen Jahrgang bezüglich Wachstum und Produktion verfolgt haben (P=60 gTM/m²/a; P/B=6,1) und bereits im zweiten Jahr (nach geringerer Rekrutierung) nur noch ein Drittel der Produktion des Vorjahres feststellten (P=26,3 gTM/m²/a; P/B=4,5). Sie führten das zum einen auf eine gesteigerte Konkurrenz um Nahrungsressourcen und zum anderen auf den Prädationsdruck zurück.

In der Boddenkette konnten für *M. viridis* die höchsten für Polychaeten bekannten Produktionen beobachtet werden (**Tab. 18**). Jedoch lag die Produktivität (P/B) mit 1,2 bis 1,6 unter denen anderer Untersuchungen. Die Ursachen hierfür sind die relativ hohen Jahres-Biomassen von *M. viridis*, die zwischen 55,5 und 86,3 gAFTM/m² lagen. Es bleibt aber festzustellen, daß bei Berücksichtigung der einzelnen Generationen jeweils die jüngste die größten Wachstumsschübe und damit den größten Anteil an der Jahres-Produktion trägt (**Tab. 17**). So lag das P/B-Verhältnis 1993/94 für die F3 mit 4,8 durchaus im Rahmen der o.g. Untersuchungen. Dieser Fakt verdeutlicht noch einmal die Wichtigkeit der Auftrennung der einzelnen Generationen bei Produktionsabschätzungen und die Problematik von Fehleinschätzungen für Arten mit Lebenserwartungen >1 Jahr (s.a. ELLIOTT & TAYLOR). LAMBECK & VALENTIJN (1987) heben ebenfalls die Wichtigkeit der Lebensdauer der Polychaeten für Produktionsabschätzungen hervor. Bei Arten mit Alterserwartungen von 1-2 Jahren und geringen Biomassen (z.B. *Capitella capitata*) sind relativ hohe P/B-Verhältnisse zu erwarten (P/B=3,3-11,6). Bei *Hediste diversicolor* mit maximaler Lebenserwartung von bis zu 3 Jahren wurden P/B-Verhältnisse zwischen 2,5 und 3 beobachtet. Bei größeren Polychaeten mit hohen Biomassen und Lebensspannen von 3 und mehr Jahren wie *Arenicola marina* und *Nephtys hombergi* beträgt das P/B-Verhältnis etwa 1 (für Referenzen siehe LAMBECK & VALENTIJN 1987 und Tab. 17).

Insgesamt kann festgestellt werden, daß mit der Einwanderung von *M. viridis* in die Darß-Zingster Boddenkette die Produktion um mehr als das 10fache angestiegen ist. So gibt ARNDT (1994) für das Makrozoobenthos Produktionen vor 1980 von 9,4 gTM/m²/a (ca. 7,4 gAFTM/m²/a) an. 1992 wurde allein für *M. viridis* eine Sekundärproduktion von 1,47 bis 21,65 g org.C/m²/a (ca. 2,5-36 gAFTM/m²/a) beobachtet (ARNDT 1994). Allerdings muß angemerkt werden, daß die Abschätzungen nur auf der Basis der gemessenen Biomassen und der Generationszyklen der Taxa durchgeführt wurden. Dennoch wurde *M. viridis* bereits wenige Jahre nach ihrer Immigration zu einem der produktionsbiologisch bedeutensten Vertreter des Makrozoobenthos. Die Ergebnisse unterstützen die Zuordnung der Spionide zu einem opportunistischen Polychaeten, der in der Lage ist, innerhalb kurzer Zeit neue Lebensräume explosionsartig zu besiedeln und für die Besiedlung anderer Organismen vorzubereiten (REINHARZ 1983, SARDA et al. 1995b). Andererseits ist *M. viridis* durch ihre relativ hohe Lebenserwartung auch sehr gut befähigt, Phasen suboptimaler Bedingungen zu überdauern. Auf die Bedeutung als Opportunist und die Besiedlung anderer Organismen fördernder, röhrenbauender Polychaet soll im Teil 2 der Arbeit näher eingegangen werden.

2. Teil: Wechselwirkungen von *M. viridis* mit dem einheimischen Makrozoobenthos

4.5. Langzeitbeobachtungen

Die Darß-Zingster Boddenkette ist durch ihre Hydrographie zeitweise extremen Salinitätsschwankungen unterworfen. Wechselnde Windrichtungen bewirken in der Boddenkette sich ständig ändernde Strömungsverhältnisse, die dazu führen, daß entweder salzreiches Ostseewasser in das Ästuar hineingedrückt wird oder der limnische Einfluß aus den Zuflüssen überwiegt. Im Laufe der letzten 27 Jahre variierte die Salinität an der Station 3 zwischen 1,8 ‰ und 10,5 ‰ (Abb. 49).

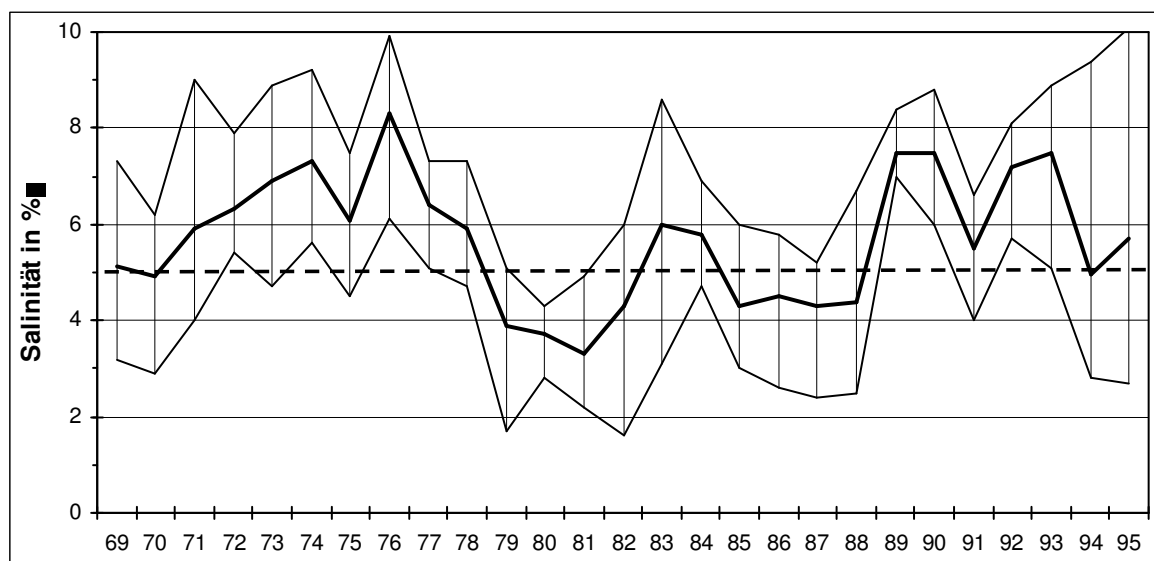


Abb. 49: Salinitätsschwankungen (Jahresmittelwert \pm Maximum/Minimum) im Zingster Strom (Nähe Stn. 3) von 1969 bis 1995), Werte von der Biologischen Station Zingst der Universität Rostock

Mit diesen Veränderungen des "Meisterfaktors" Salzgehalt waren auch Änderungen in der Zusammensetzung und Individuendichte des Makrozoobenthos verbunden. Aus Abb. 49 ist aber auch zu erkennen, daß sich sowohl salinere als auch limnischere Aspekte abwechseln, die dazu führen müßten, daß sich die faunistische Verteilung ebenfalls verändert. Die Abb. 50 & 51 machen jedoch deutlich, daß sich die starken Schwankungen in der Salinität nicht in gleichem Maße in einer Variabilität des Makrozoobenthos widerspiegeln. An der Station 1 nehmen erst mit dem Auftreten von *M. viridis* Ende der 80er Jahre auch die Abundanzen der anderen makrozoobenthischen Vertreter deutlich zu (Abb. 50). Wurde *H. diversicolor* anfänglich (1969-1987) nur in Dichten zwischen 0 und 600 Ind./m² und Biomassen um 10 g/m² beobachtet, so nahm die Abundanz von 1988-1995 auf durchschnittlich 2.000 Ind./m² und die Feuchtmasse

auf über 100 g/m² zu. Auch bei *Hydrobia* spp. (98% *H. ventrosa*) und den Oligochaeten (von 1991 bis 1995 waren 95% *Tubifex costatus*) konnte eine Verdopplung bis Verdreifachung in den Abundanzen festgestellt werden. *C. volutator* wurde sogar erst mit dem Auftreten und Etablieren von *M. viridis* an dieser Station im Jahr 1991 registriert. Der Amphipode erreichte ein Jahr später Dichten von ca. 2.000 Ind./m², um dann bis 1995 wieder zu verschwinden.

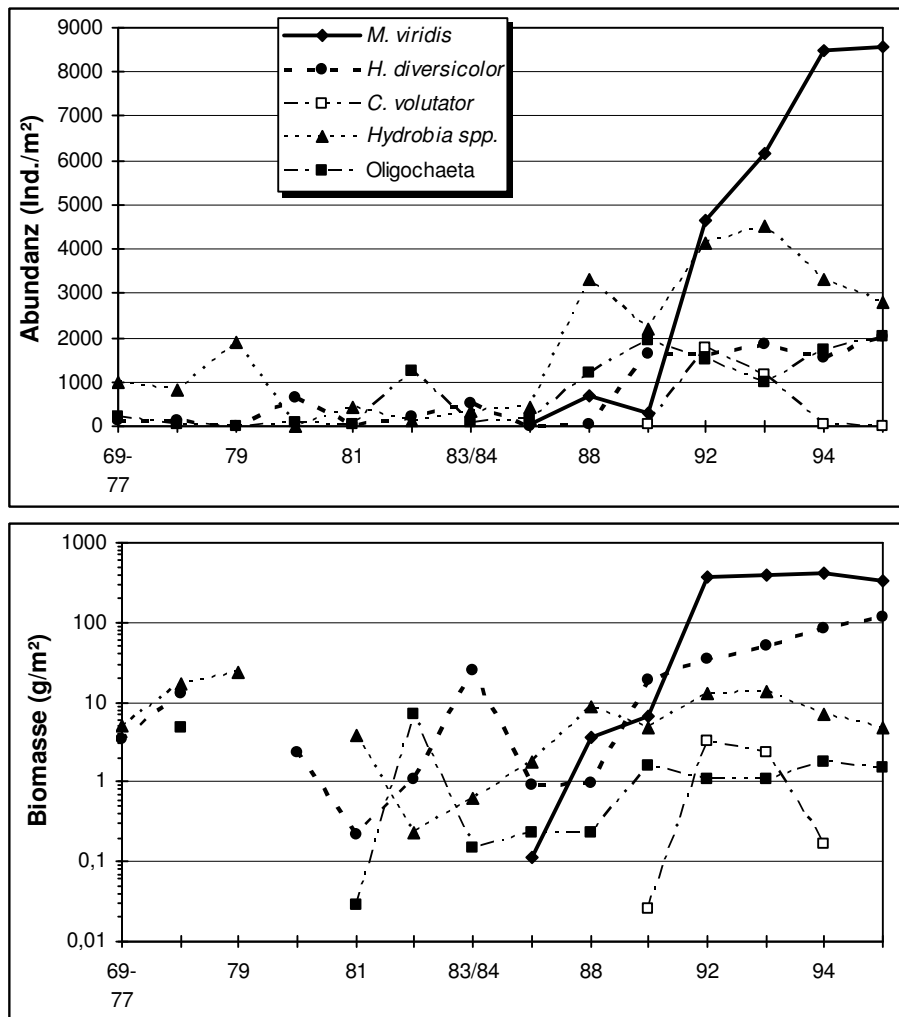


Abb. 50: Abundanz- und Biomasseentwicklung des Makrozoobenthos an der Stn. 1 von 1969 bis 1995.

An der Station 2 tauchte die Spionide erst 2 Jahre später auf (Abb. 51). An diesem vorher äußerst spärlich besiedelten Bereich wurden nur die Chironomidae in nennenswerten Abundanzen angetroffen. Mit dem Auftreten von *M. viridis* (1990) konnte man, von der Extrembesiedlung 1988 abgesehen, keine Abundanzabnahme der Zuckmückenlarven beobachten. Mit einer leichten Dichtezunahme der Chironomidae war das Gegenteil der Fall. Allerdings war auch mit der drastischen Abnahme von *M. viridis* im letzten Untersuchungsjahr (1995) eine deutliche Abundanzsteigerung der Chironomidae zu verzeichnen.

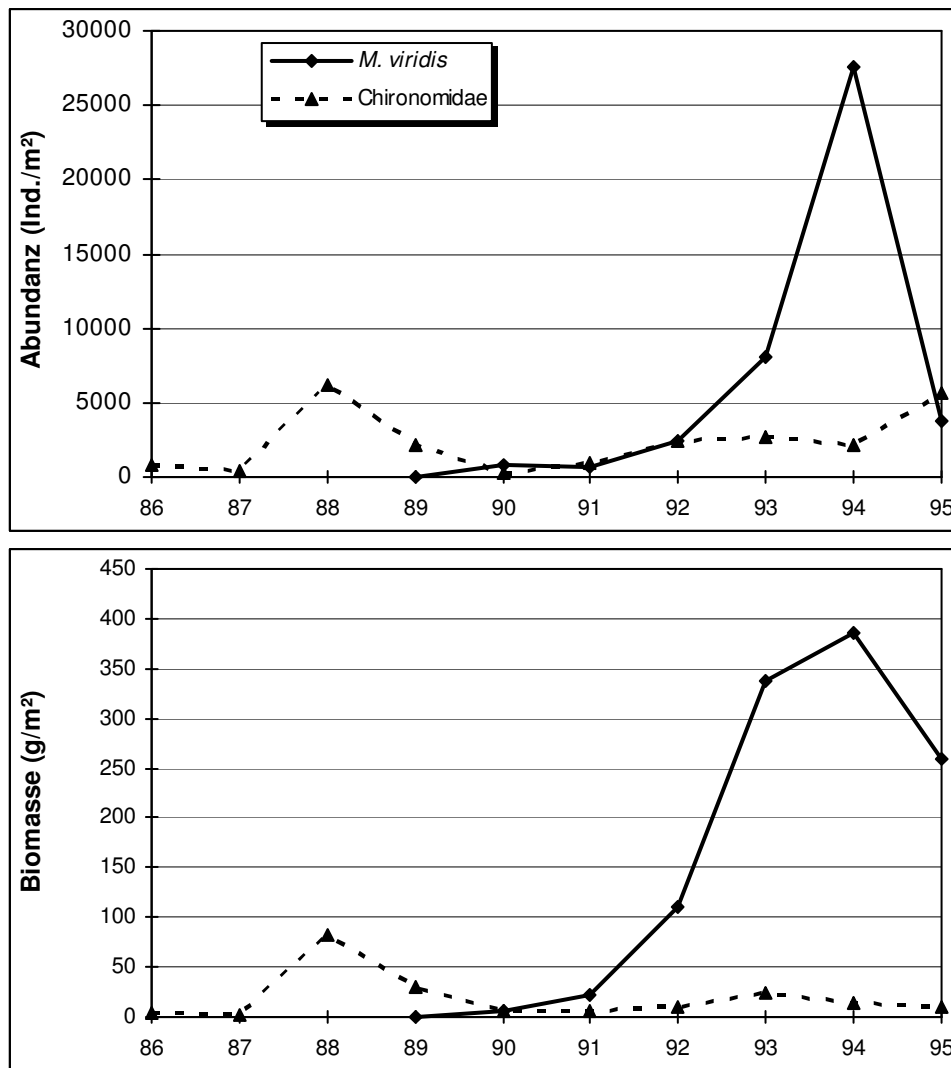


Abb. 51: Abundanz- und Biomasseentwicklung des Makrozoobenthos an der Stn. 2 von 1986 bis 1995.

Wertet man die Abundanzwertepaare vergleichbarer Monate und Stationen aus, so erhält man eine Übersicht über die Rangkorrelationen zwischen einigen makrobenthischen Organismen (Abb. 52). Signifikant positiv stehen die juvenilen *M. viridis* (70-100 Segmente, d.h. 150-200 Tage alt) mit den Chironomidae und der adulten Subpopulation der Spionide in Beziehung. Signifikant negative Korrelationen konnten zwischen adulten *M. viridis* und den Naididae (*Nais elinguis* und *Paranais littoralis*) sowie *C. volutator* ermittelt werden. Die Verhältnisse zwischen *M. viridis* und dem autochthonen Polychaeten *Hediste diversicolor* waren etwas differenzierter. Standen die adulten *M. viridis* in positiver Beziehung zur Nereide, so wurde bei den Juvenilen eine negative Korrelation beobachtet. Allerdings waren beide Beziehungen nicht signifikant.

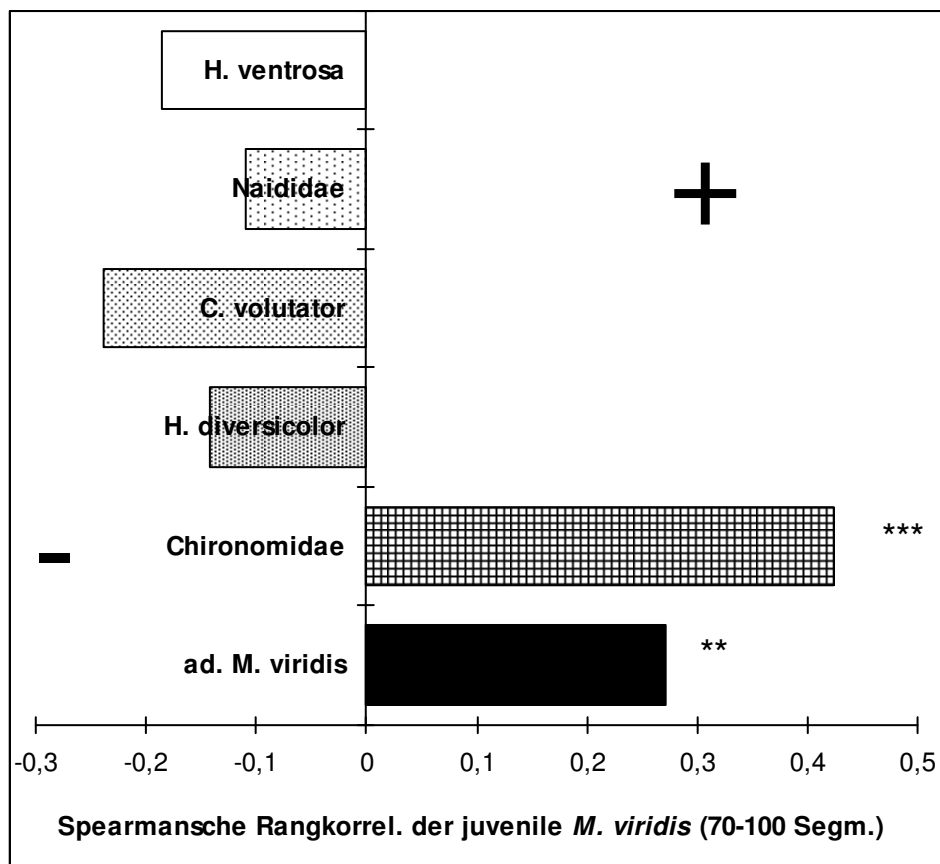
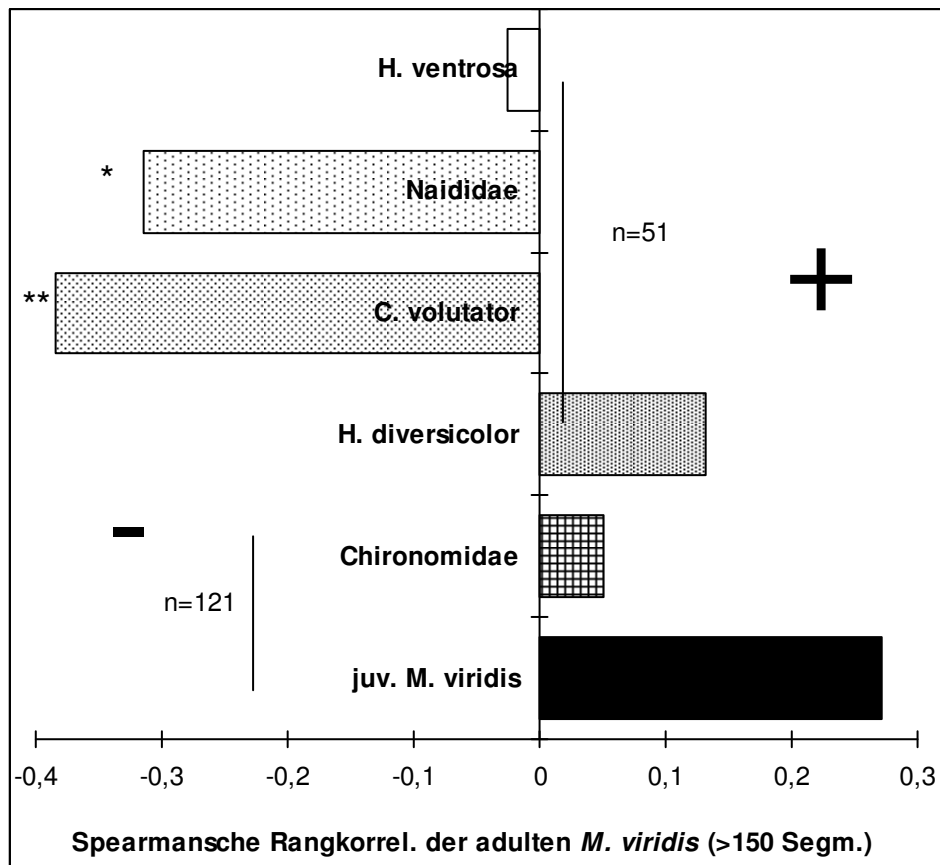


Abb. 52: Spearmansche Rankkorrelation zwischen juvenilen und adulten *M. viridis* und einigen Vertretern des Makrozoobenthos.

4.6. Ergebnisse zur Biologie autochthoner Taxa des Makrozoobenthos

In diesem Kapitel möchte ich kurz auf Ergebnisse zur Biologie einiger wichtiger (eu- oder subdominanter) autochthoner, makrozoobenthischer Taxa eingehen, um die Ergebnisse der Transektuntersuchung und der Konkurrenzexperimente umfassend diskutieren zu können.

4.6.1. *Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776)

Erste Untersuchungen aus anderen europäischen Immigrationsgebieten von *M. viridis* (v.a. Nordsee) zeigten, daß die Spionide einen negativen Einfluß auf *H. diversicolor* ausüben soll. Deshalb wurde anfänglich die Arbeitshypothese der Verdrängung der Nereide durch *M. viridis* aufgestellt. Diese Theorie mußte jedoch schnell verworfen werden. Allerdings bot sich der autochthone Polychaet *H. diversicolor* weiterhin für vergleichende Untersuchungen an. Die Fragestellung wurde auf Grund der fakultativ-räuberischen Lebensweise von *H. diversicolor* insofern umgeändert, als daß nun festgestellt werden sollte, inwieweit *M. viridis* durch *H. diversicolor* beeinflußt oder erbeutet wird und welche Wechselwirkungen überhaupt zwischen diesen beiden Polychaeten existieren.

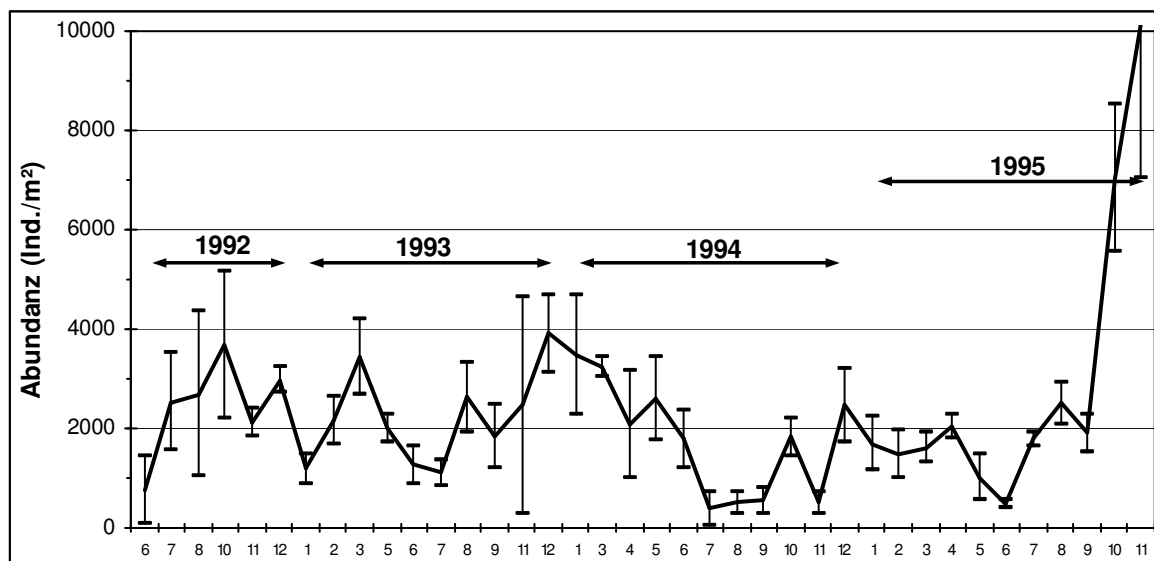


Abb. 53: Abundanzentwicklung von *H. diversicolor* an der Stn. 3 von 1992 bis 1995.

H. diversicolor wurde im Untersuchungszeitraum an allen Stationen (in allen Bodden) der Boddenkette nachgewiesen. Die höchsten Abundanzen konnten in den mittleren Bereichen an den Stationen 3 und 4 festgestellt werden (Tab. 9 & 14). Die Dichten an der Station 3 schwankten zwischen wenigen 100 Ind./m² bis 10.000 Ind./m² (Abb. 53). Die Jahresbiomassen variierten zwischen 100 und 185 g/m² (8-15 gAFTM/m²). Setzt man ein mittleres P/B-Verhältnis von 2,7 voraus (s. Tab. 18), so kann man die Produktion auf etwa 22-41 gAFTM/m²/a schätzen.

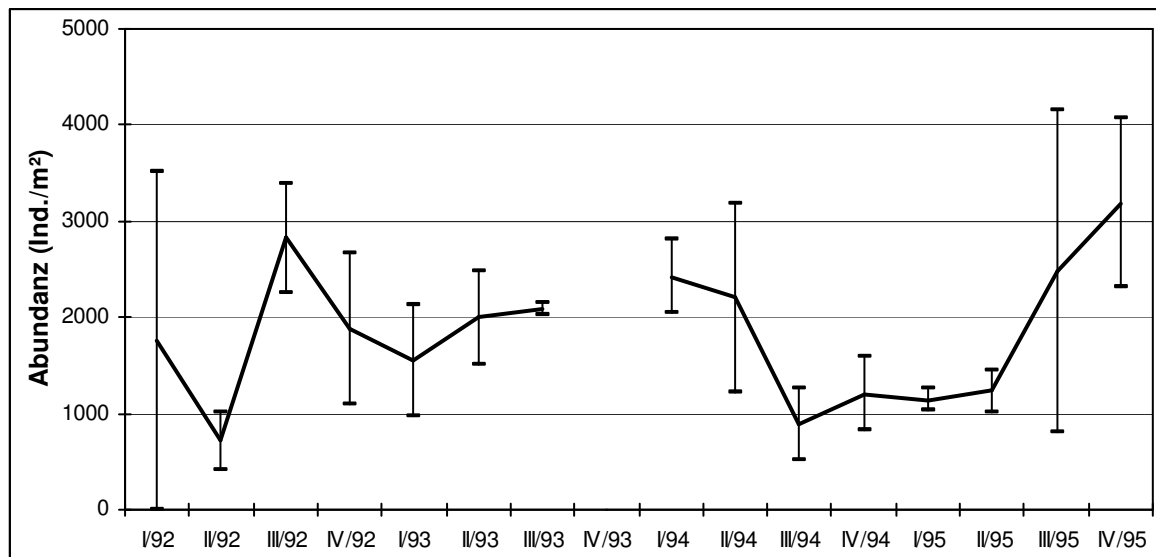


Abb. 54: Abundanzentwicklung von *H. diversicolor* an der Stn. 1 von 1992 bis 1995, Darstellung in Quartalen (Mittelwerte aus jeweils 3 Monaten).

Zur Rekrutierung bildeten Tiere mit 4 bis 10 Segmenten den Hauptteil der Populationen, was sich im drastischen Anstieg der Abundanzen bemerkbar machte. An der Station 1 variierten die Abundanzen der Nereide zwischen durchschnittlich 1.000 Ind./m² und 3.000 Ind./m² (Abb. 54). Das Gros machten dabei Individuen mit Segmentzahlen von 4 bis 60 aus. Tiere >70 Segmente hatten durchschnittliche Dichten von 300-600 Ind./m². Diese Tiere konnten dann auch in Tiefen bis zu 30 cm angetroffen werden (siehe Pkt. 4.3.2.). Die kleineren Individuen hielten sich in stark verzweigten Röhren in den oberen 10 cm des Sedimentes auf.

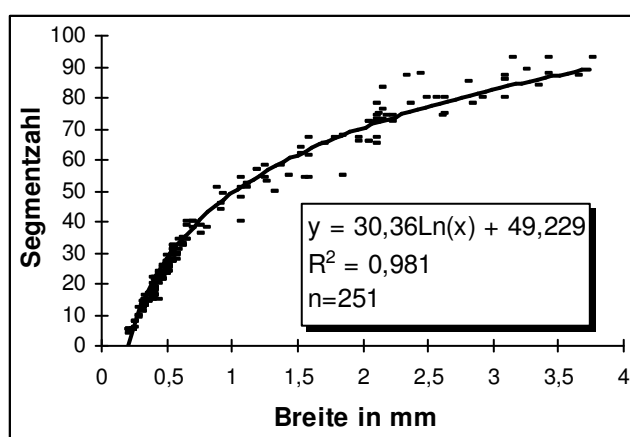


Abb. 55: Regression zwischen Breite (ca. 10 Segment) und Segmentzahl bei *H. diversicolor*.

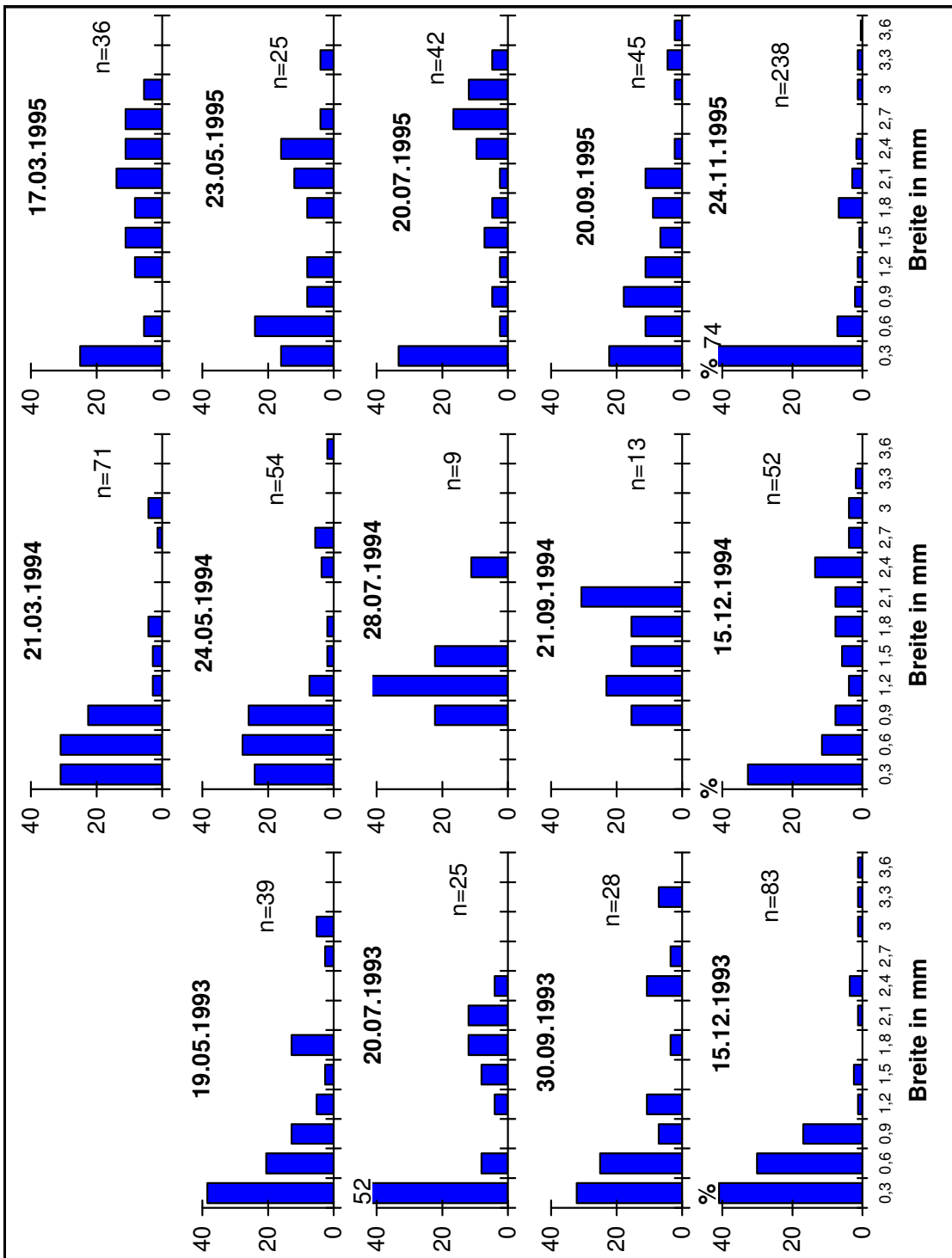


Abb. 56: Populationsdynamik von *H. diversicolor* an der Stn. 3 von 1993 bis 1995, dargestellt anhand der Breitenentwicklung am 10. Segment.

Im Gegensatz zu *M. viridis*, wo das Wachstum einer Potenzfunktion (Breite : Segmentzahl) entsprach, verhielt sich die Kurve bei *H. diversicolor* logarithmisch (Abb. 55). Das bedeutet, daß die juvenilen Tiere anfänglich sehr schnell an Segmenten zunehmen, sich dann aber die Kurve im Alter zugunsten des Breitenwachstums verschiebt. Maximal konnten 95 Segmente ausgezählt werden.

In der Populationsdynamik verhielt sich die Nereide ebenfalls völlig anders als *M. viridis*. Es konnten fast das ganze Jahr über Reproduktionsereignisse und Juvenile beobachtet werden (Abb. 56). Das steht im krassen Gegensatz zu Populationen aus anderen europäischen Gebieten (Nord- und Ostsee), wo die Rekrutierung im Frühjahr stattfindet. Die höchsten juvenilen Abundanzen wurden im Untersuchungszeitraum in verschiedenen Monaten festgestellt. Während 1992 ein Peak an Juvenilen im Sommer beobachtet werden konnte, lagen die höchsten Abundanzen in den darauffolgenden Jahren im November/Dezember. Der Sommer-Peak 1992 spiegelte sich auch im Schwärmverhalten von *H. diversicolor* wider (Abb. 57, Tab. 19). Im Juli und August wurden mit 60-140 Tieren pro Falle und Tag die höchsten Dichten im Freiwasser gemessen. Auf 1 m² hochgerechnet stiegen etwa 250-500 Individuen innerhalb von 24 h ins Pelagial auf. Das entsprach einem Anteil von 25 % der Population. Dieser Prozeß ist aber einer starken Tag/Nacht-Rhythmik unterworfen (Abb. 58, Tab. 19). Grundsätzlich schwärmt *H. diversicolor* in der Nacht stärker als am Tag. Bei den ins Freiwasser gehenden Individuen handelte es sich fast ausschließlich um juvenile Tiere mit 4 bis 35 Segmenten (Abb. 59). Es wurden aber auch Einzeltiere anderer anderen Größenklassen gefangen.

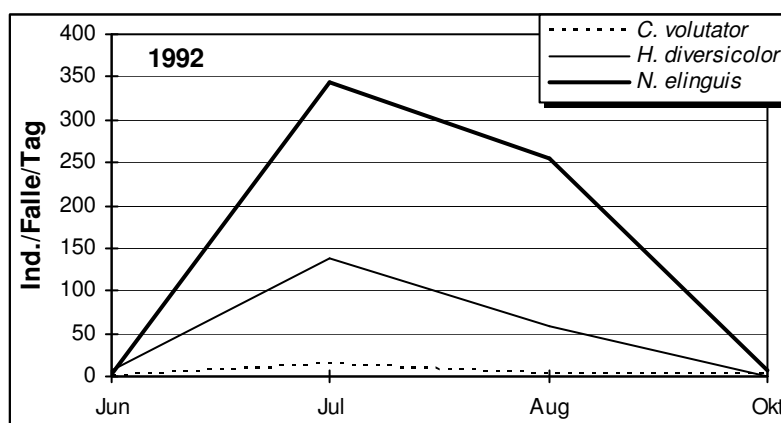


Abb. 57: Emergenzfallenergebnisse an der Stn. 3, Ind./Falle (0,52 m²) und Tag.

Tab. 19: Ergebnisse der Emergenzfallenuntersuchung, Angaben in Individuen pro Falle (0,52 m²) und Tag

Individuen pro Tag und Falle (0,52 m ²)					Jul		Aug	
Art	Jun	Jul	Aug	Okt	Tag	Nacht	Tag	Nacht
Chironomidae	0,083	0,778	0,389	0,532	0,222	0,556	0	0,389
Corophium volutator	0,417	14,39	1,833	2,26	1,722	12,67	0,833	1
<i>Embletonia pallida</i>	0	0,278	0,111	0,03	0,167	0,111	0	0,111
<i>Gammarus</i> spp.	0,167	0	0,5	0,157	0	0	0,056	0,444
Hediste diversicolor	6,333	137,2	58,28	0,939	36,72	100,4	9,722	48,56
<i>Hydrobia ventrosa</i>	0,333	0,389	0,944	0,36	0,167	0,222	0,222	0,722
<i>Idotea balthica</i>	0	0	0,667	1,249	0	0	0,111	0,556
<i>Marenzelleria viridis</i>	0,417	0,222	0	0,045	0	0,222	0	0
Nais elinguis	1,667	344,7	255,4	7,211	138,2	206,4	78,39	177,1
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	0,167	0	0	0	0	0	0	0
<i>Prostoma obscura</i>	0,75	0,333	0,056	0	0,111	0,222	0	0,056
<i>Sphaeroma hookeri</i>	0,417	0,111	0,167	0,266	0	0,111	0,056	0,111
Summe	10,75	498,3	318,4	13,05	177,3	321	89,39	229

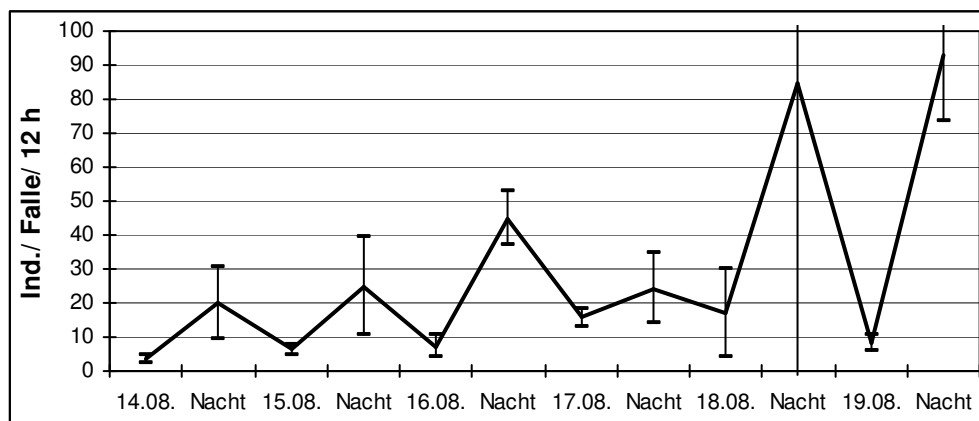


Abb. 58: Schwärmverhalten von *H. diversicolor* vom 14.-20.08.92 an der Stn. 3, Tag/Nacht-Rhythmik

Auch in der kleinräumigen Horizontalverteilung scheint die Nereide eine andere Strategie zu verfolgen. Die in Tab. 14 zusammengefaßten Ergebnisse der Dispersionsuntersuchung an der Station 4 zeigen, daß *H. diversicolor* >70 Segmente in den ersten 3 Arealeinheiten (0,25 m² bis 2,25 m²) regelmäßig verteilt war. Die Tiere <70 Segmente zeigten über alle Areale ein geklumpertes Verteilungsmuster. In Abb. 61 sind die Verteilungsmuster der einzelnen Größenklassen von *H. diversicolor* dargestellt. Auch hier wird bei den "Riesen" die relativ gleichmäßige Verteilung im Gegensatz zum "patchiness" bei den Tieren <70 Segmente deutlich.

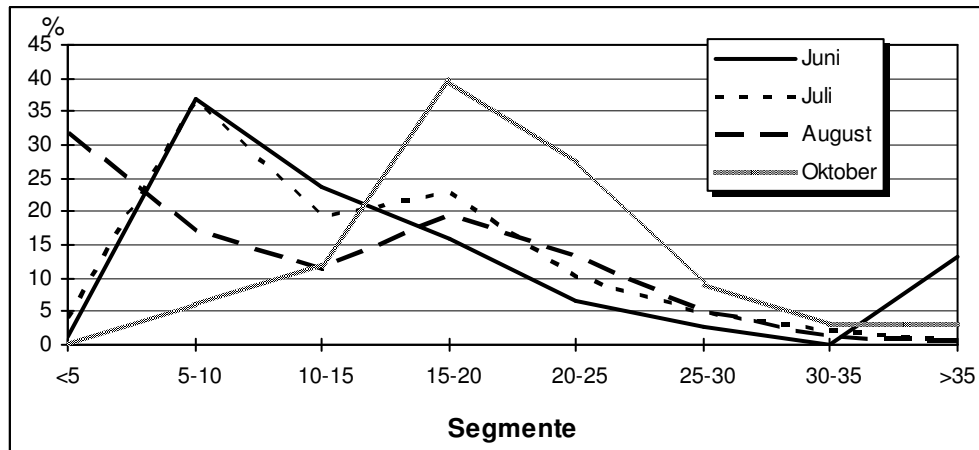


Abb. 59: Schwärmverhalten von *H. diversicolor* vom 14.-20.08.92 an der Stn. 3, differenziert nach Segmentzahlklassen.

4.6.2. Oligochaeta

Bei den an den Stationen 1 bis 4 gefundenen Oligochaeten handelte es sich um 5 Arten. Davon gehören vier den Naididae und eine den Tubificidae an.

Naididae

Amphichaeta sannio (KALLSTENIUS, 1892) [wurde in den Untersuchungen nicht berücksichtigt, da die Methode eine quantitative Erfassung nicht zuließ und nur Einzelindividuen beobachtet wurden]

Nais elinguis (O.F. MÜLLER, 1774)

Paranais litoralis (O.F. MÜLLER, 1788)

Stylaria lacustris (LINNAEUS, 1758)

Tubificidae

Tubifex costatus (CLAPAREDE, 1863)

Bis auf *T. costatus* erreichten die Oligochaeten keine nennenswerten Abundanzen (Tab. 9 & 14). Das mag z.T. auch in der Methode begründet liegen, da Siebe mit 0,3 mm Maschenweite verwendet wurden und *Nais* bzw. *Paranais* wahrscheinlich nicht vollständig erfaßt wurden. Die Untersuchungen zum Schwärmverhalten des Makrozoobenthos bestätigen diese Vermutung, denn dort konnten enorm hohe Abundanzen von *N. elinguis* beobachtet werden (Abb. 57, Tab. 19). Bei diesen Untersuchungen wurden sehr feine Siebe (0,14 mm und 0,2 mm) verwendet.

Wie bei *H. diversicolor* wurde auch bei *N. elinguis* in den Sommermonaten (Juli, August) das Maximum im "swarming" festgestellt. So lagen die Abundanzen in diesen Monaten immer über 250 Tieren pro Falle und Tag. Das würde eine Migration von 1.000 Ind./m² bis 1.400 Ind./m² bedeuten, was 60-100 % der Population entspräche.

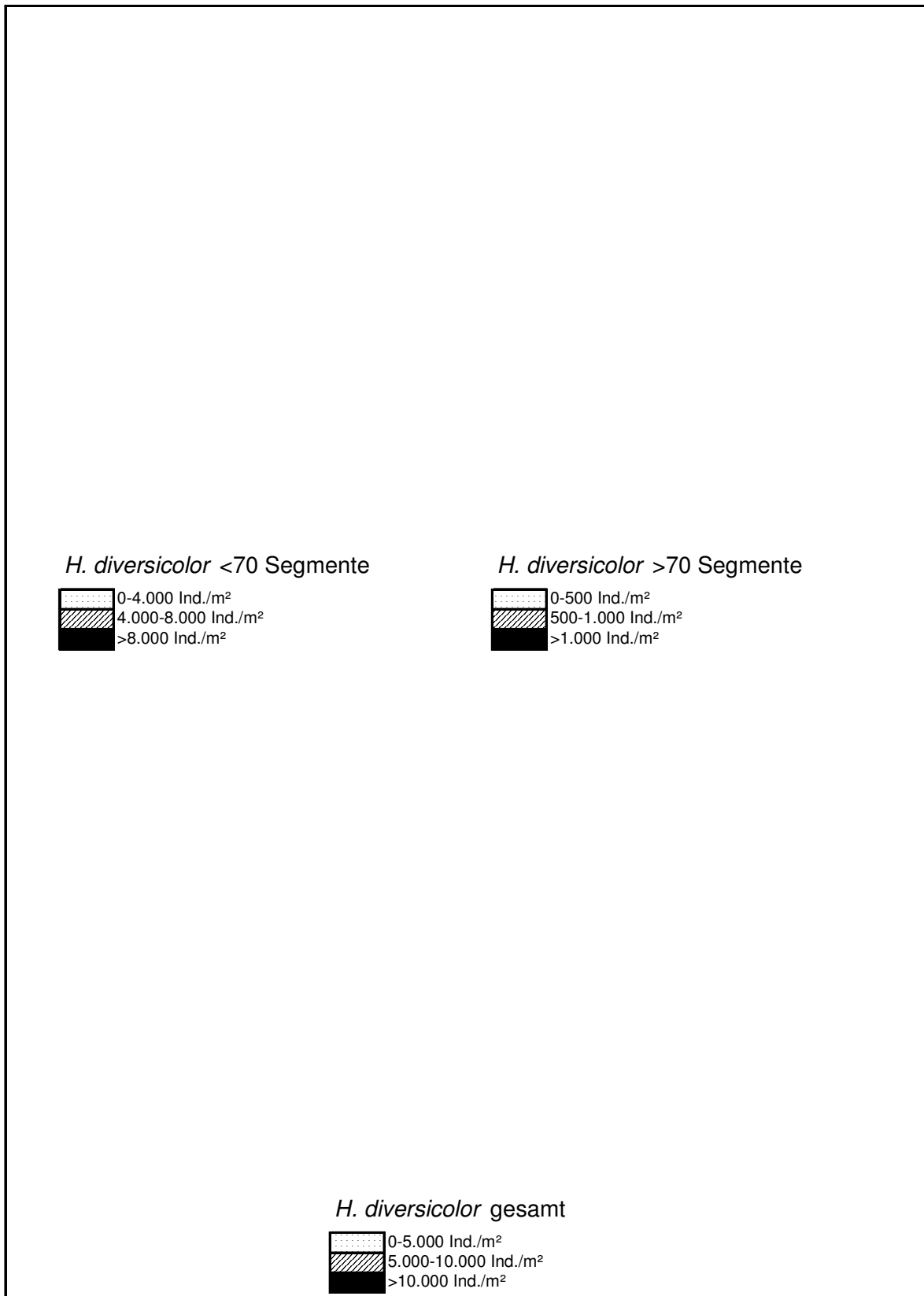


Abb. 60: Horizontale Verteilungsmuster von *H. diversicolor* am Zingster Strom (Stn. 4) am 21.08.1994.

Zwar konnten in diesen Monaten auch Zunahmen in den Abundanzen beim Monitoring festgestellt werden, jedoch standen diese nur im August in einem entsprechenden Verhältnis zu den beobachteten Freiwasserdaten. Auch bei *N. elinguis* konnte eine ausgeprägte Tag/Nacht-Rhythmik im Schwärmverhalten nachgewiesen werden (Abb. 61, Tab. 19).

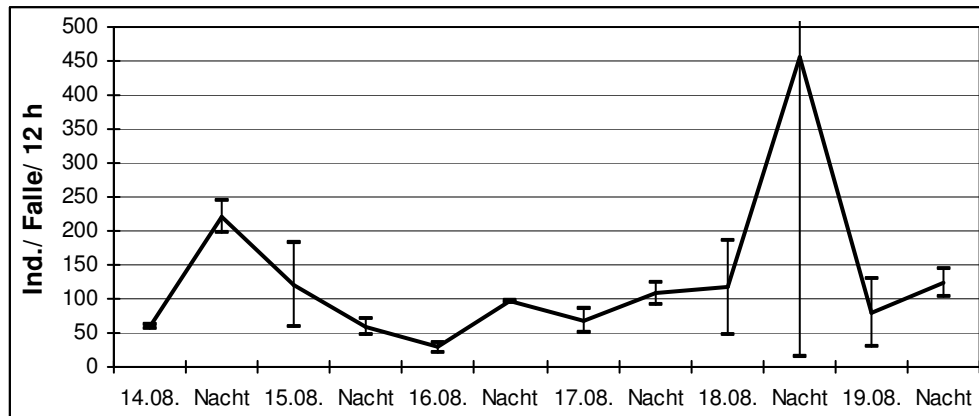


Abb. 61: Schwärmverhalten von *N. elinguis* vom 14.-20.08.92 an der Stn. 3, Tag/Nacht-Rhythmik.

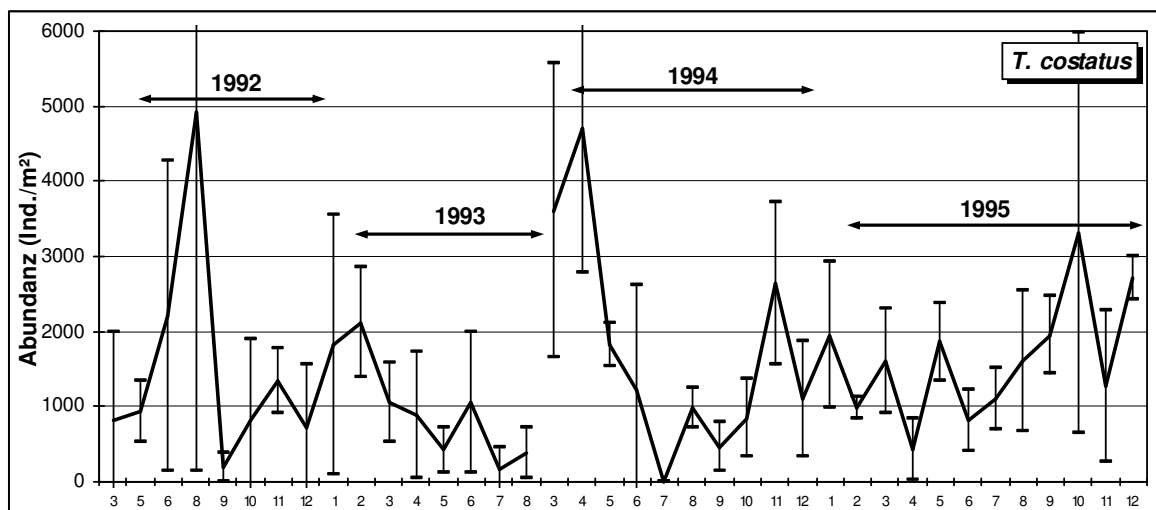


Abb. 62: Abundanzentwicklung von *T. costatus* an der Stn. 1 von 1992 bis 1995.

T. costatus wurde zwar an allen Stationen gefunden, erreichte aber die höchsten Abundanzen im Zingster Strom (Station 4) und Barther Bodden (Station 1). Abb. 62 stellt die Dynamik und Variabilität der Dichte dieses Oligochaeten an der Station 1 dar. Die durchschnittliche Abundanz lag bei 1.000 Ind./m² bis 2.000 Ind./m². Es wurden aber durchaus auch irreguläre Schwankungen mit Maxima von 5.000 Ind./m² beobachtet. Bei der einmaligen Rasteruntersuchung an der

Station 4 trat die Tubificidae als dominante Art auf und erreichte Abundanzen von über 18.000 Ind./m² (max. 59.000 Ind./m²) (Abb. 63, Tab. 14). Der Morisita-Index war über alle Arealeinheiten signifikant >1, was auf ein geklumpertes Verteilungsmuster ("patchiness") hindeutet.

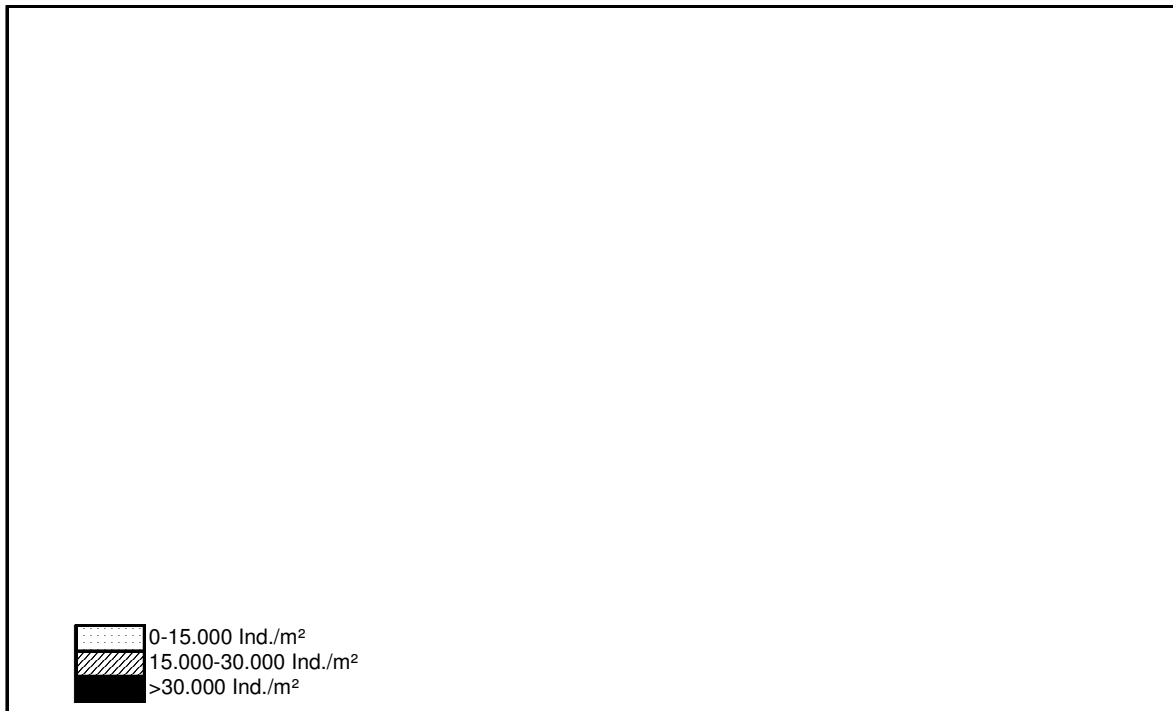


Abb. 63: Horizontales Verteilungsmuster von *T. costatus* am Zingster Strom (Stn. 4) am 21.08.1994.

4.6.3. *Hydrobia ventrosa* (Montagu, 1803)

Diese prosobranchiate Schnecke konnte ebenfalls in allen Bereichen der Boddenkette beobachtet werden (Tab. 9 & 14). Die optimalen Lebensbedingungen (verglichen zwischen den untersuchten Stationen) schienen jedoch an der Station 1 vorzuliegen. Hier schwankten die Abundanzen zwischen 1.000 Ind./m² und 7.500 Ind./m² (Abb. 64). Von den Hydrobiidae konnten auch *H. ulvae* und *Potamopyrgus antipodarum* in sehr geringen Dichten nachgewiesen werden.

Bei den Untersuchungen zur kleinräumigen Horizontalverteilung an der Station 4 wurde für *H. ventrosa* mit ca. 1.000 Ind./m² die Rangzahl 3 ermittelt (Tab. 14). Bis zur Arealeinheit 6,25 m² lag der Morisita-Index signifikant über 1 ("patchiness"). Erst in der 5. Kumulation (9 m²) wurde eine regelmäßige Verteilung für *H. ventrosa* beobachtet. Welches Verteilungsmuster die Schnecke bei diesen Rasteruntersuchungen aufwies und in welchem Abstand die Aggregate zueinander standen, verdeutlicht auch Abb. 65.

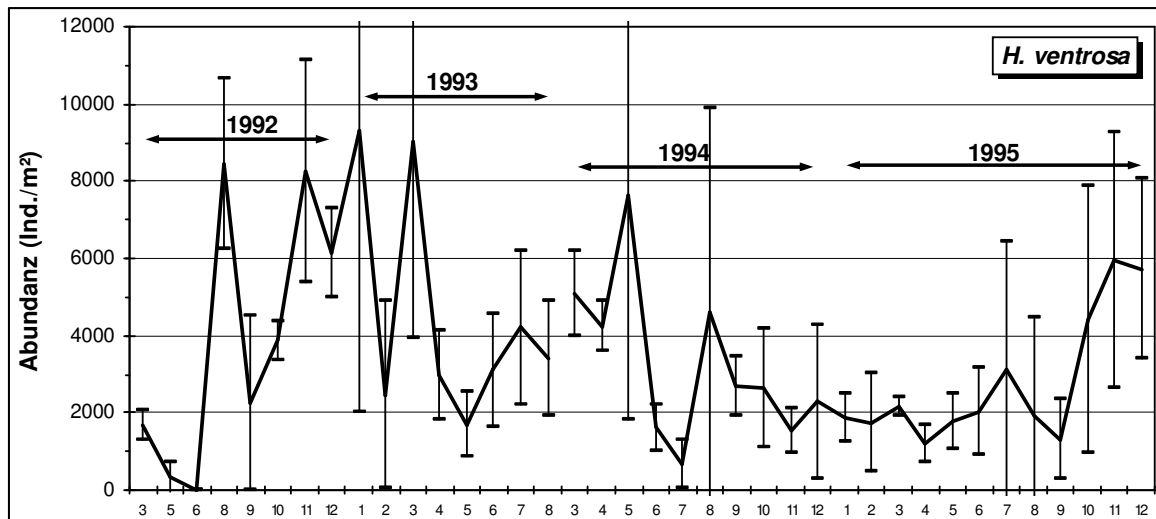


Abb. 64: Abundanzentwicklung von *H. ventrosa* an der Stn. 1 von 1992 bis 1995

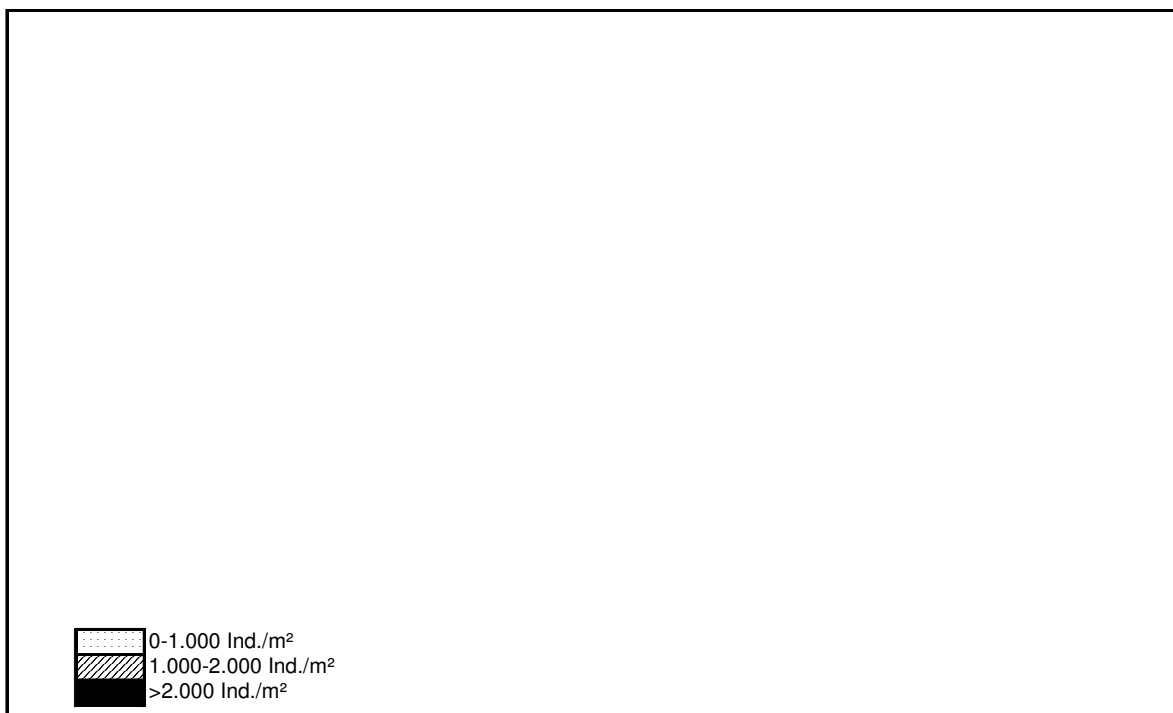


Abb. 65: Horizontales Verteilungsmuster von *H. ventrosa* am Zingster Strom (Stn. 4) am 21.08.1994.

4.6.4. *Corophium volutator* (Pallas, 1766)

Während dieser Amphipode vor 1991 an den untersuchten Flachwasserstationen nicht festgestellt werden konnte (z.B. Abb. 50), wurde er im Untersuchungszeitraum an den Stationen 1 bis 3 in sehr unterschiedlichen Abundanzen gefunden (Tab. 9). Die Tiere an der Station 2 können wohl ähnlich wie die marin-euryöken Arten (*H. diversicolor*, *H. ventrosa*) als "Irrgäste" bzw. Einzelgänger bezeichnet werden. An der Station 3 wurden die höchsten Dichten von *C. volutator* registriert (Abb. 66). Lagen die Abundanzen anfänglich (Ende

1991/Anfang 1992) nur bei wenigen 100 Ind./m², so erfolgte 1992/93 eine explosionsartige Zunahme auf über 15.000 Ind./m². Bis 1994 verschwand diese Art vollständig. Erst Ende 1995 wurden wieder wenige 100 Ind./m² beobachtet.

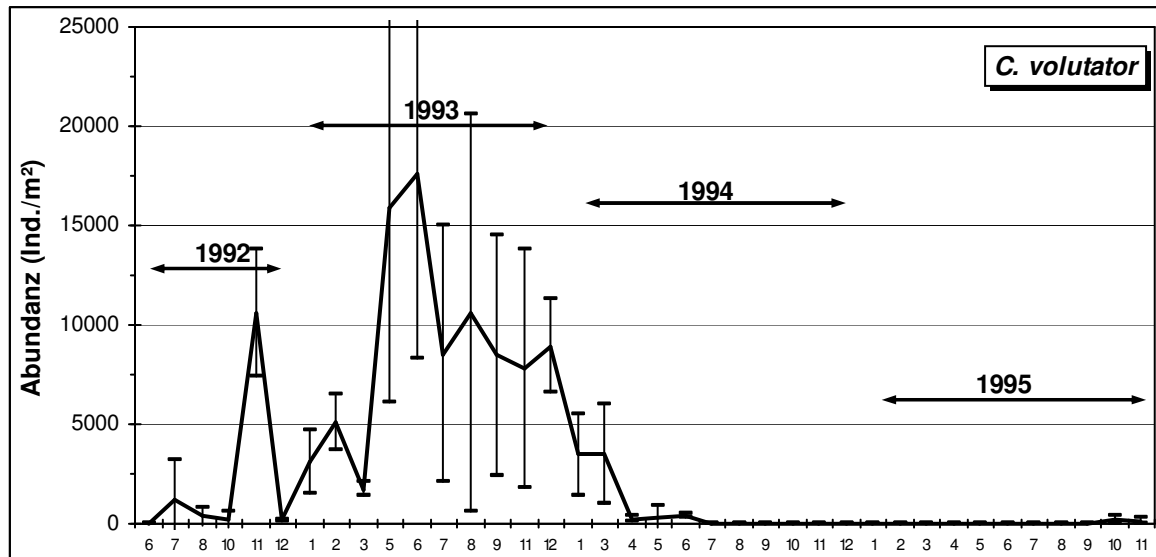


Abb. 66: Abundanzentwicklung von *C. volutator* an der Stn. 3 von 1992 bis 1995

Ähnlich, nur mit geringeren Abundanz, stellte sich die Dynamik an der Station 1 dar (Abb. 67). Auch hier konnten nach dem erstmaligen Auftreten der Art 1991 in den Jahren 1992/93 die höchsten Abundanz (max. 3.000 Ind./m²) beobachtet werden. In den darauffolgenden Jahren verschwand *C. volutator* an dieser Station wieder.

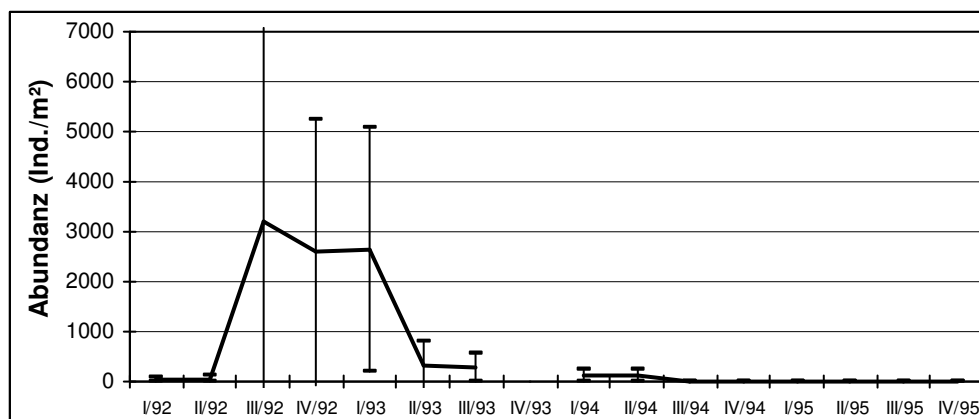


Abb. 67: Abundanzentwicklung von *C. volutator* an der Stn. 1 von 1992 bis 1995

Als dritte Art mit nennenswerten Abundanzen wurde *C. volutator* bei den Untersuchungen zum Schwärmverhalten registriert (Abb. 57, Tab. 18). V.a. im Juli emergierte der Amphipode mit durchschnittlich 14 Individuen pro Falle und Tag ins Freiwasser. Das wären rund 60 Ind./m², die in das Pelagial aufsteigen, was ca. 5% der Population entspricht.

Die Abb. 68 zeigt das Verteilungsmuster von *C. volutator* zu den Rasteruntersuchungen an der Station 4. Mehrere Aggregationszentren (schwarze Flecken) veranschaulichen die geklumpfte Verteilung. Die "patches" haben relativ geringe Ausdehnungen von 0,5 m bis 2 m und sind inselartig von Flächen niedriger Dichten umgeben.

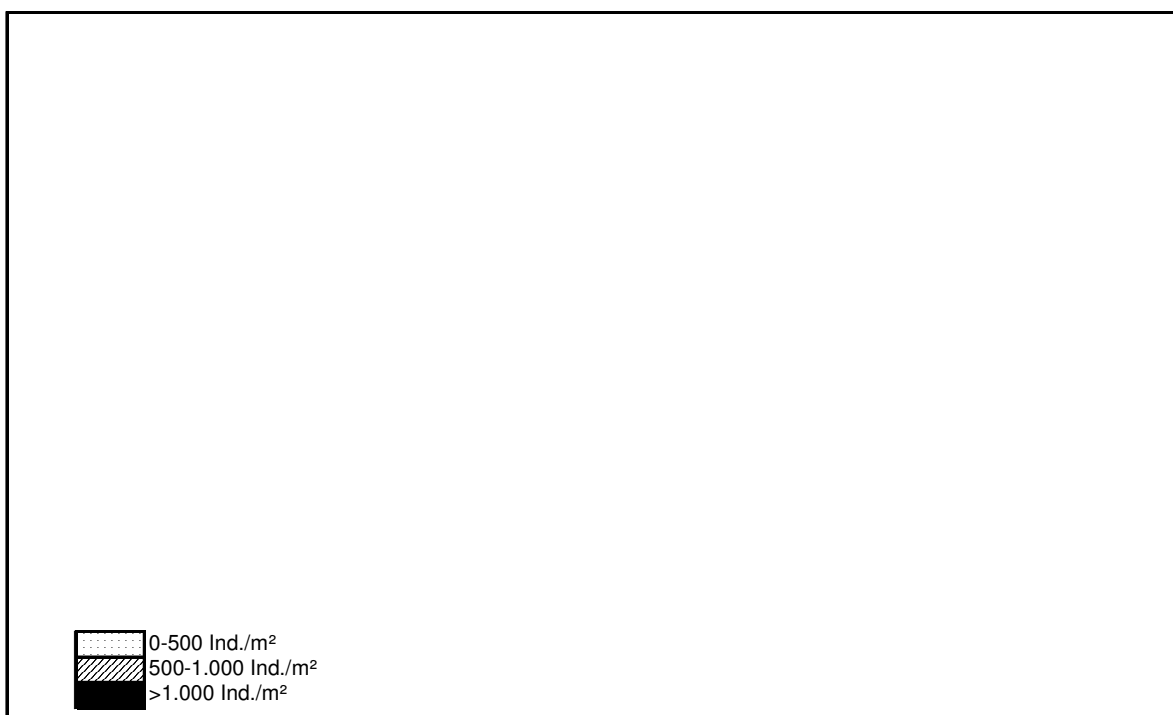


Abb. 68: Horizontales Verteilungsmuster von *C. volutator* am Zingster Strom (Stn. 4) am 21.08.1994.

4.6.5. Chironomidae

Die in der Boddenkette gefundenen Chironomidae gehören den *Chironomus-plumosus*- und *Ch. halophilus*-Komplexen an. Obwohl an allen Stationen die Zuckmückenlarven beobachtet werden konnten, wurden doch an der oligohalinen Station 2 (1-5 ‰) die höchsten Abundanzen registriert. Von 1992 bis 1995 konnte eine Zunahme der Dichte von durchschnittlich 2.500 Ind./m² auf 5.000 Ind./m² (max. 23.000 Ind./m² im Juli 1995) festgestellt werden (Abb. 69). In der Dynamik ist deutlich zu erkennen, daß v.a. in den Monaten August und September die Abundanz-Peaks zu beobachten waren, was sich mit den Schlupfzeiten der juvenilen Chironomidae deckt. Die Laichschnüre wurden hauptsächlich in der Zeit

des größten Phytal-Aufkommens im Frühsommer abgelegt. Das Emergenieren der Imagines konnte von März bis August/September beobachtet werden.

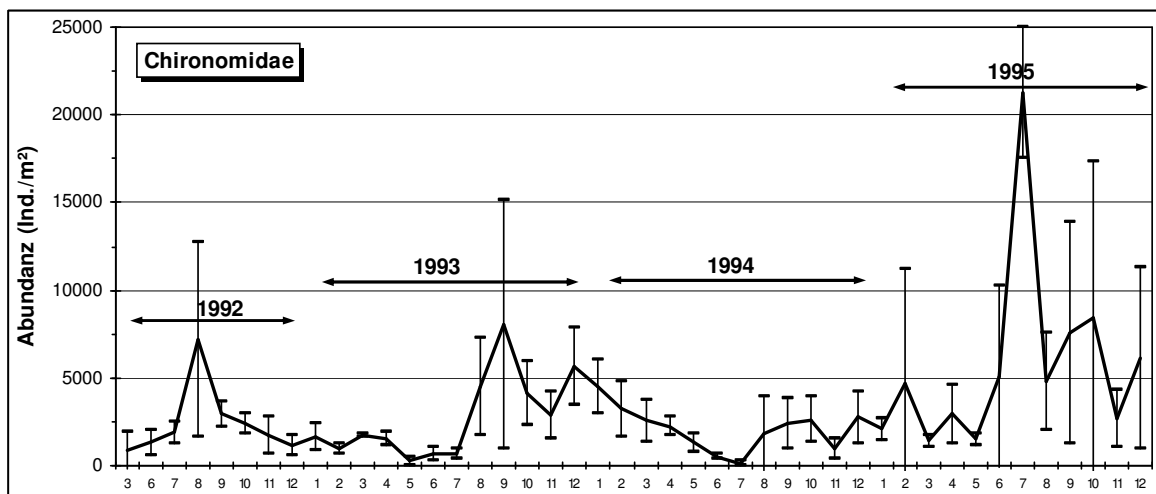


Abb. 69: Abundanzentwicklung der Chironomidae an der Stn. 2 von 1992 bis 1995

In Abb. 70 ist die kleinräumige Horizontalverteilung der Chironomidae zu den Rasteruntersuchungen am 19.03.93 an der Station 2 dargestellt. Die Zuckmückenlarven zeigten über alle Arealeinheiten ein geklumpstes Verteilungsmuster (Tab. 14). Aus der Fläche der geringsten Abundanz (1.000 Ind./m²) ragen die Aggregate (>2.000 Ind./m²) inselartig hervor.

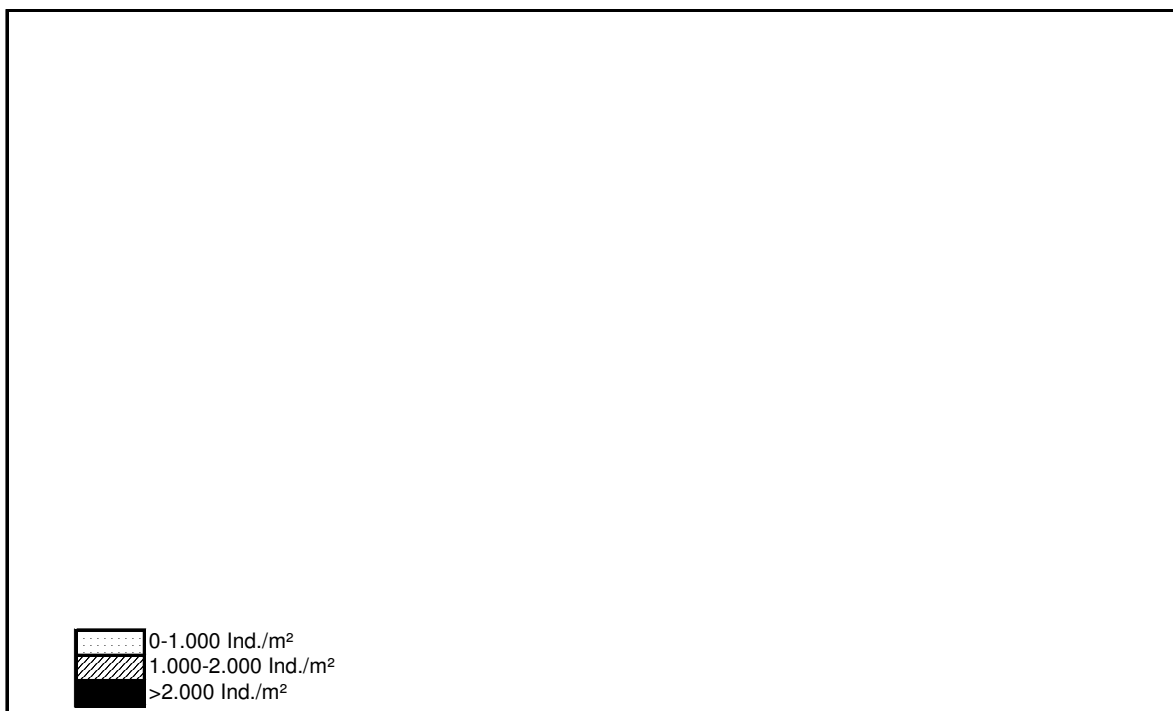


Abb. 70: Horizontales Verteilungsmuster der Chironomidae in Dierhagen (Stn. 2) am 19.03.1993.

4.7. Transektuntersuchung

In der Tab. 20 sind die Ergebnisse der sedimentologischen und biologischen Untersuchungen zusammengefaßt. Meiobenthische Organismen (Ostracoda, Copepoda, Turbellaria) wurden dabei nicht berücksichtigt. Die dominanten makrobenthischen Arten waren die Polychaeten *Hediste diversicolor* (\bar{X} 21,2 %) und *Marenzelleria viridis* (\bar{X} 18,3 %), die Abundanzen bis zu 4.000 Ind./m² bzw. 2.500 Ind./m² erreichten (Abb. 71). *Neanthes succinea* trat nur sporadisch in den Proben auf und erlangte in der Kirrbucht kaum Bedeutung.

Die Oligochaeten setzten sich zu 95 % aus *Tubifex costatus* und zu 5 % aus Naididae (*Nais elinguis* und *Paranais litoralis*) zusammen. Mit 44,5 % Individuendominanz (7.800 Ind./m²) war diese Gruppe im Ufersaum (0 m Distanz) dominant (Abb. 71). An den anderen Stationen traten sie nicht oder nur vereinzelt auf.

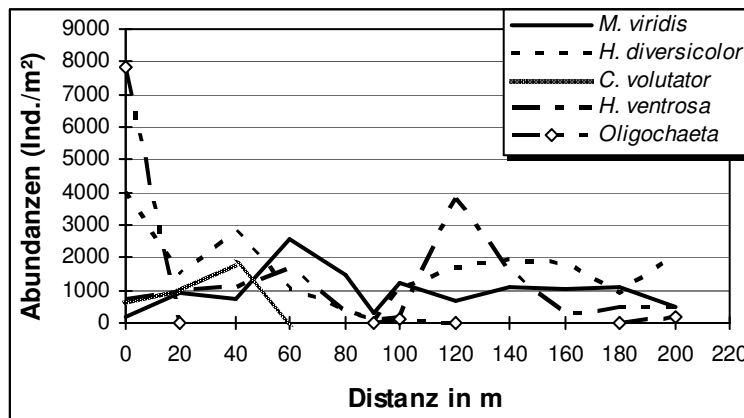


Abb. 71: Ergebnisse der Transektuntersuchung an der Stn. 3.

An Crustaceen war der Amphipode *Corophium volutator* vertreten, der jedoch nur im unmittelbaren Flachwasser (0-40 m Distanz) beobachtet wurde. Er erreichte Abundanzen von 500-1.800 Ind./m².

Von den Mollusken konnte nur eine Art, *Hydrobia ventrosa* (Gastropoda, Prosobranchia), beobachtet werden. Sie erreichte eine relative Abundanz von \bar{X} 13,7 % (max. 44,5 %). Die Dichte schwankte zwischen 100 und 3.800 Ind./m².

In Bezug auf die Biomasse (=Feuchtmasse) waren die Polychaeten *H. diversicolor* und *M. viridis* mit durchschnittlich je 40 % die dominierenden Arten. Die Nereide erreichte Werte zwischen 0 und 260 g/m². Die Biomasse von *M. viridis* schwankte zwischen 2 und 240 g/m² (Abb. 72).

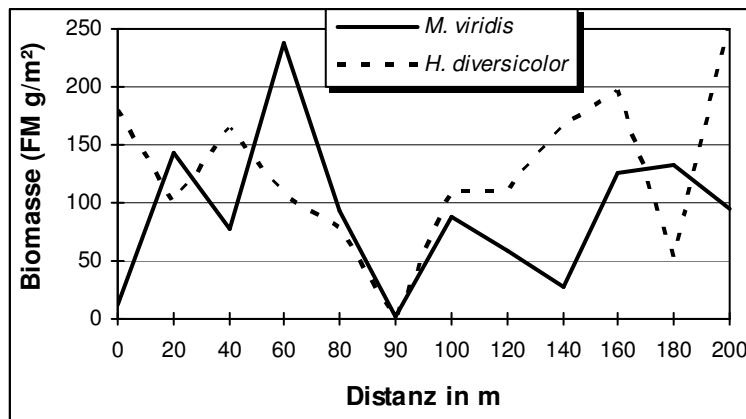


Abb. 72: Biomasseverteilung (FM in g/m²) von *M. viridis* und *H. diversicolor* zur Transektuntersuchung an der Stn. 3

In der Abb. 73 ist die Verteilung der fünf häufigsten makrozoobenthischen Taxa in der Kirrbucht in Abhängigkeit von der Wassertiefe dargestellt. Alle Taxa zeigten zur Distanz 90 m (1,5m tief) eine Depression. Durch den hohen organischen Gehalt und die geringere Durchmischung kommt es in diesem Bereich zu stärkerem Auftreten von Schwefelwasserstoff. Insgesamt war *H. diversicolor* häufiger anzutreffen als *M. viridis*. Letztere war nur bei 0,5 m und ab 1,2 m Wassertiefe individuenreicher vertreten. Die Oligochaeten erreichten nur im Flachwasserbereich (0,3 m) nennenswerte Abundanzen. In dieser Tiefe wurde auch *H. diversicolor* mit maximalen Abundanzen von 4.000 Ind./m² (v.a. juvenile Individuen) beobachtet. *C. volutator* konnte nur in diesen Flachwasserzonen von 0,3 bis 0,4 m registriert werden. *H. ventrosa* besiedelte dagegen alle Tiefen in der Kirrbucht. Bei 1 m Tiefe stellte sie die dominante Art dar.

Untersucht wurden im weiteren die Abhängigkeiten der Verteilung des Makrozoobenthos von abiotischen Parametern des Sedimentes (Abb. 74 & 75). Mit zunehmendem Wassergehalt (%) nahm die Dichte aller beobachteten Organismen, mit Ausnahme von *H. ventrosa*, ab (Abb. 74a). Die untersuchte Spanne in den Sedimentqualitäten betrug 27,67 % bis 42,73 % Wassergehalt.

Die Abhängigkeit der Verteilungsmuster vom organischen Gehalt (0,95 % bis 3,03 %) des Substrates waren etwas differenzierter. Während *M. viridis*, *H. ventrosa* und *C. volutator* eine negative Beziehung aufwiesen, konnte bei *H. diversicolor* und den Oligochaeta ein positiver Trend mit Zunahme des organischen Gehaltes beobachtet werden (Abb. 74b).

Distanz (m)	0	20	40	60	80	90	100	120	140	160	180	200
Wassergehalt	27,67	30,2	29,02	28,87	28,42	39,94	34,98	38,92	39,86	37,92	38,6	42,73
org. Geh. (%)	3,03	1,47	1,51	0,95	1,1	2,43	2,06	2,6	2,71	2,83	2,86	2,97
Mittl. KG (mm)	0,163	0,232	0,3	0,271	0,272	0,164	0,185	0,188	0,167	0,167	0,173	0,154
Fraktion <0,063 mm (%)	8,74	1,82	3,55	1,63	1,76	3,05	3,09	3,85	8,11	7,03	1,61	2,374
Tiefe (m)	0,3	0,3	0,4	0,5	1,2	1,5	1,2	1	0,8	0,8	0,6	0,4
Abundanzen (Ind./m²)												
<i>M. viridis</i> adult	169,85	849,26	552,02	1358,81	849,26	0,00	509,55	382,17	254,78	594,48	552,02	0,00
<i>M. viridis</i> juv.	42,46	84,93	169,85	1188,96	594,48	297,24	721,87	297,24	849,26	424,63	552,02	467,09
<i>M. viridis</i> ges.	212,31	934,18	721,87	2547,77	1443,74	297,24	1231,42	679,41	1104,03	1019,11	1104,03	467,09
<i>H. diversicolor</i> > 70	297,24	467,09	339,70	297,24	212,31	0,00	297,24	382,17	339,70	339,70	84,93	509,55
<i>H. diversicolor</i> < 70	3694,27	976,65	2505,31	721,87	212,31	42,46	764,33	1316,35	1613,59	1486,20	849,26	1571,13
<i>H. diversicolor</i> ges.	3991,51	1443,74	2845,01	1019,11	424,63	42,46	1061,57	1698,51	1953,29	1825,90	934,18	2080,68
<i>C. volutator</i>	594,48	976,65	1783,44	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>H. ventrosa</i>	721,87	976,65	1104,03	1656,05	382,17	127,39	169,85	3821,66	1613,59	254,78	467,09	467,09
Oligochaeta	7813,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	127,39	0,00	0,00	0,00	0,00	169,85
<i>N. succinea</i>	0,00	0,00	0,00	42,46	0,00	0,00	0,00	0,00	84,93	0,00	0,00	0,00
Summe	13333,33	4331,21	6454,35	5265,39	2250,53	467,09	2590,23	6199,58	4755,84	3099,79	2505,31	3184,71
Biomassen (FM in g/m²)												
<i>M. viridis</i> adult	12,56	142,61	76,40	217,66	85,58	0,00	78,54	55,27	16,74	121,52	126,99	0,00
<i>M. viridis</i> juv.	0,17	0,19	0,81	19,54	8,00	1,75	10,00	3,18	10,10	4,84	6,48	5,28
<i>M. viridis</i> ges.	12,74	142,80	77,21	237,21	93,58	1,75	88,54	58,46	26,84	126,37	133,47	5,28
<i>H. diversicolor</i> ges.	179,03	100,60	164,59	107,59	77,38	0,78	110,22	109,76	166,48	197,07	52,81	258,92
<i>C. volutator</i>	2,50	3,75	9,37	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>H. ventrosa</i>	2,00	1,41	2,95	3,69	0,88	0,26	0,31	10,86	5,44	0,59	1,30	1,24
Oligochaeta	4,95	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18
<i>N. succinea</i>	0,00	0,00	11,73	6,82	0,00	0,00	0,00	0,00	15,56	0,00	1,28	0,00
Summe	201,21	248,57	265,85	355,31	171,84	2,79	199,08	179,08	214,32	324,03	188,86	265,61

Tab. 20: Zusammenfassung der sedimentologischen und biologischen Ergebnisse der Transektuntersuchung an der Stn. 3 am 26.06.94

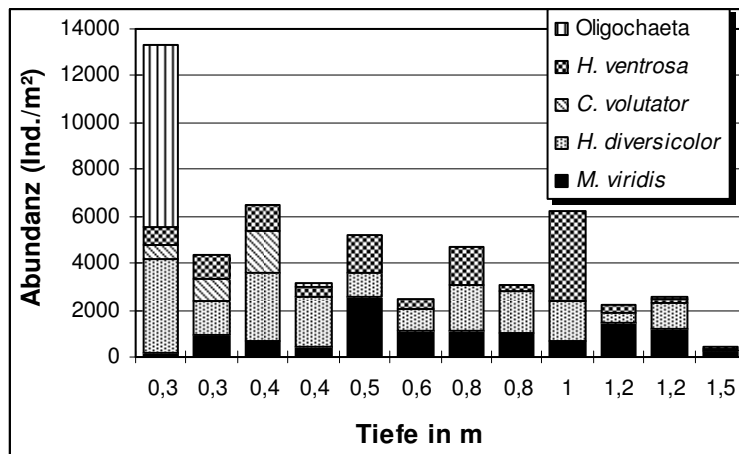


Abb. 73: Verteilung einiger makrozoobenthischer Taxa bei der Transektuntersuchung in Abhängigkeit von der Wassertiefe

Bezüglich der mittleren Korngröße wurden für *H. diversicolor* und die Oligochaeta negative Beziehungen festgestellt. Die Abundanzen der anderen Arten waren positiv korreliert (Abb. 74c). Der untersuchte Bereich der Korngrößen lag zwischen 0,15 mm und 0,27 mm.

Mit dem Anteil der Silt-Fraktion (1,61 % bis 8,74 %) waren bis auf *M. viridis* alle Organismen positiv korreliert (Abb. 75). Besonders *H. diversicolor* und die Oligochaeten zeigten mit zunehmendem Silt-Gehalt einen Anstieg der Abundanzen.

Die oben dargestellten Ergebnisse wurden durch die Berechnung der Spearmanschen Rangkorrelation zwischen den abiotischen Parametern und den Abundanzen der Organismen unterstützt (Tab. 21). Obwohl die Korrelationen zwischen den Abundanzen und den Sedimentparametern teilweise relativ hoch waren, bestand nur in der Beziehung *H. diversicolor* und der Zunahme an der Fraktion <0,063 mm (Silt) eine Signifikanz.

Tab. 21: Ergebnisse der Berechnung der Spearmanschen Rangkorrelation zwischen den abiotischen Parametern des Sedimentes (Wassergehalt, organischer Gehalt, mittlere Korngröße, Fraktion <0,063 mm) und Vertretern des Makrozoobenthos (n=12 Paare), *p=0,05

	<i>M. viridis</i>	<i>H. divers.</i>	<i>H. ventrosa</i>	<i>C. volutator</i>	Oligochaeta
Wassergeh. (%)	-0,294	-0,077	-0,147	-0,478	-0,071
org. Geh. (%)	-0,588	0,496	-0,153	-0,099	0,512
mittl. KG (mm)	0,574	-0,256	0,358	0,275	-0,549
<0,063 mm (%)	-0,483	0,692*	0,112	0,204	0,283

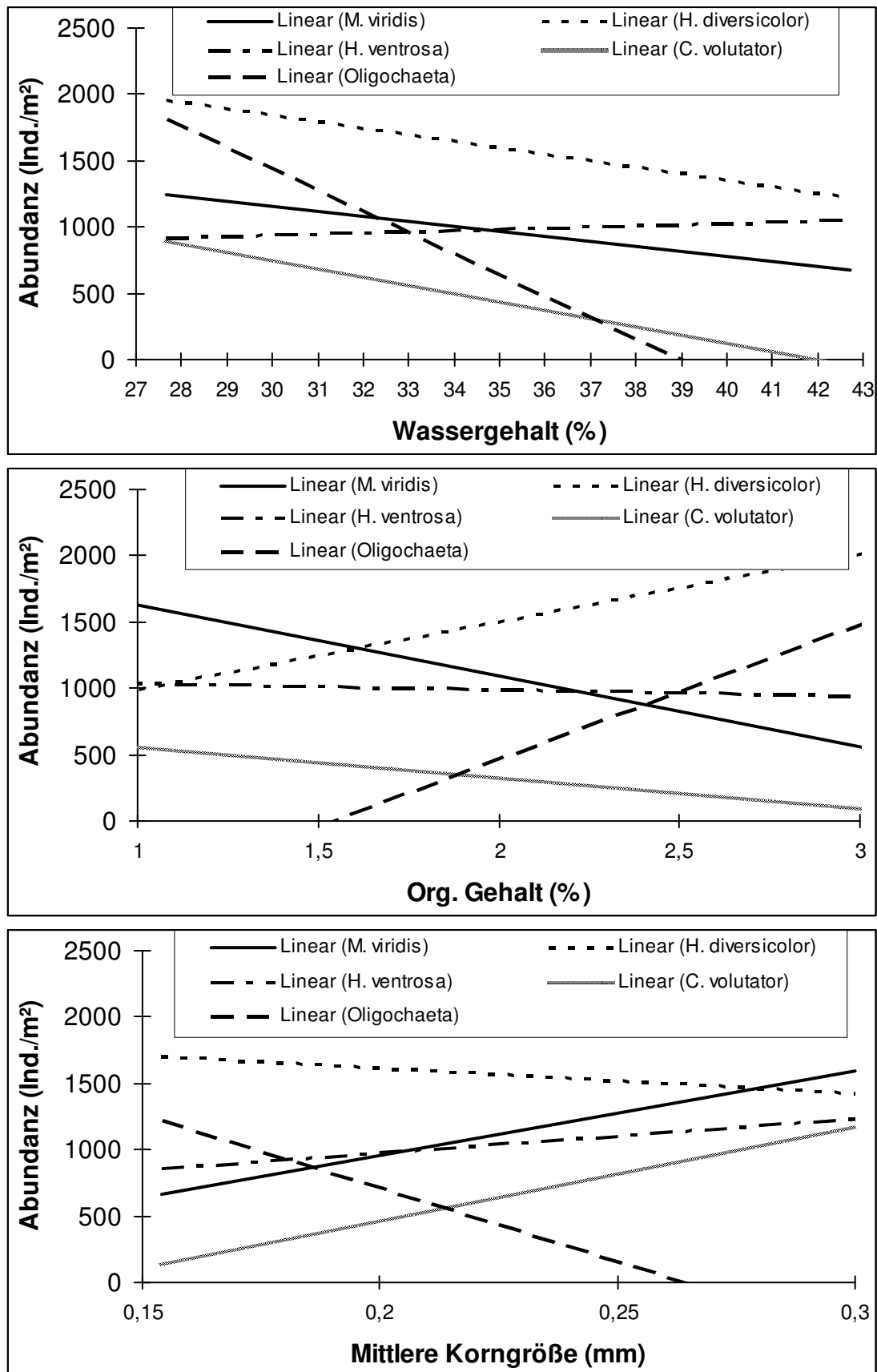


Abb. 74: Trendberechnungen für einige makrozoobenthische Taxa bei der Transektuntersuchung in Abhängigkeit von abiotischen Parametern des Sedimentes.

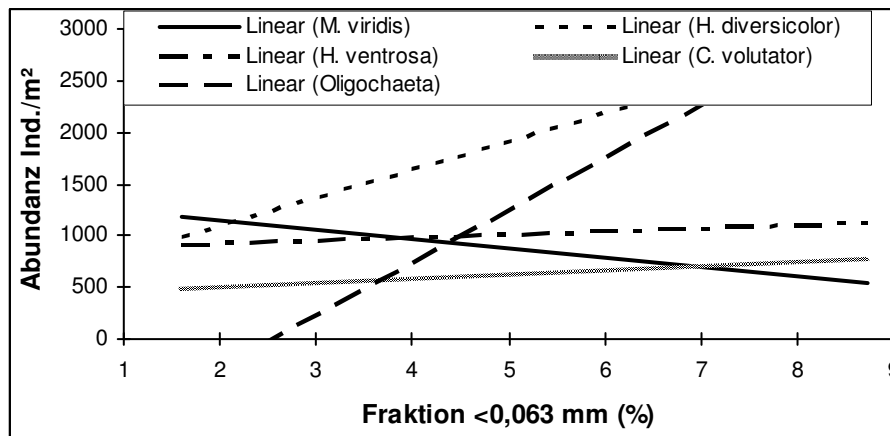


Abb. 75: Trendberechnungen für einige makrozoobenthische Taxa bei der Transektuntersuchung in Abhängigkeit von der Silt-Fraktion

Für die Analyse der Beziehungen der Arten untereinander wurde ebenfalls die Spearmansche Rangkorrelation ($n=36$) berechnet (Tab. 22). *M. viridis* zeigt in Abhängigkeit von der Generation (Alter) ein unterschiedliches Muster. Zwischen den juvenilen *M. viridis* (<1 Jahr) und den adulten Tieren (>1 Jahr) bestand eine signifikant positive Beziehung. Ebenfalls positiv korreliert waren juvenile *M. viridis* mit *H. ventrosa*. Eine signifikant negative Korrelation wurde zwischen adulten *M. viridis* und *C. volutator* ermittelt.

Die Korrelationen mit *H. diversicolor* wurden ebenfalls unter der Berücksichtigung von Größenklassen ausgewertet. So ergaben sich signifikant positive Korrelationen zwischen den *H. diversicolor* (<70 Segmente) und *C. volutator*. Die größeren Tiere (>70 Segmente) waren signifikant positiv mit *H. ventrosa* korreliert. Die Beziehungen zwischen *H. diversicolor* und *M. viridis* waren nicht signifikant (Tab. 22), sollen hier aber dennoch Erwähnung finden. Während zwischen den adulten *M. viridis* und *H. diversicolor* beider Größenklassen ein negativer Zusammenhang ermittelt wurde, zeigte sich bei den juvenilen *M. viridis* nur gegenüber der Größenklasse >70 Segmente eine negative Korrelation.

Tab. 22: Ergebnisse der Berechnung der Spearmanschen Rangkorrelation zwischen den Vertretern des Makrozoobenthos (n=36), *p=0,05, **p=0,01

	<i>M.v.</i> juv.	<i>M.v.</i> ad.	<i>M.v.</i> ges.	<i>H.d.</i> <70	<i>H.d.</i> >70	<i>H.d.</i> ges.	<i>C.v.</i>	<i>H.v.</i>
<i>M. viridis</i> juvenil	--	0,4*	--	-0,228	0,071	-0,174	0,044	0,355*
<i>M. viridis</i> adult		--	--	-0,315	-0,048	-0,303	-0,583**	0,077
<i>M. viridis</i> gesamt			--	-0,29	0,054	-0,24	0,222	0,257
<i>H. divers.</i> <70 Seg.				--	0,417	--	0,457*	0,273
<i>H. divers.</i> >70 Seg.					--	--	0,266	0,439*
<i>H. divers.</i> gesamt						--	0,507**	0,356*
<i>C. volutator</i>							--	0,278
<i>H. ventrosa</i>								--

4.8. Konkurrenzexperimente

Freilanduntersuchungen

Exp. 1: Einfluß von adulten *H. diversicolor* auf *M. viridis*

Neben den Freilandbeobachtungen im laufenden Monitoringprogramm und den Untersuchungen zur Verteilung (horizontal und vertikal) sollten diese Experimente dazu dienen, die Wechselwirkungen zwischen beiden Polychaeten zu klären.

Die Vorversuche mit *Neanthes succinea* haben in der untersuchten Dichte (424 Ind./m² und 847 Ind./m²) zu keinem signifikanten Ergebnis geführt (nur jeweils 1 Versuchsansatz) und konnten auch nicht wiederholt werden, da dieser Polychaet im Untersuchungszeitraum aus der Boddenkette verschwand bzw. nur noch Einzelindividuen beobachtet werden konnten (siehe Tab. 8). Dennoch möchte ich die Ergebnisse in der Abb. 76 darstellen. Es wurde eine Abnahme der adulten *M. viridis* bei Zunahme der Abundanz von *N. succinea* festgestellt.

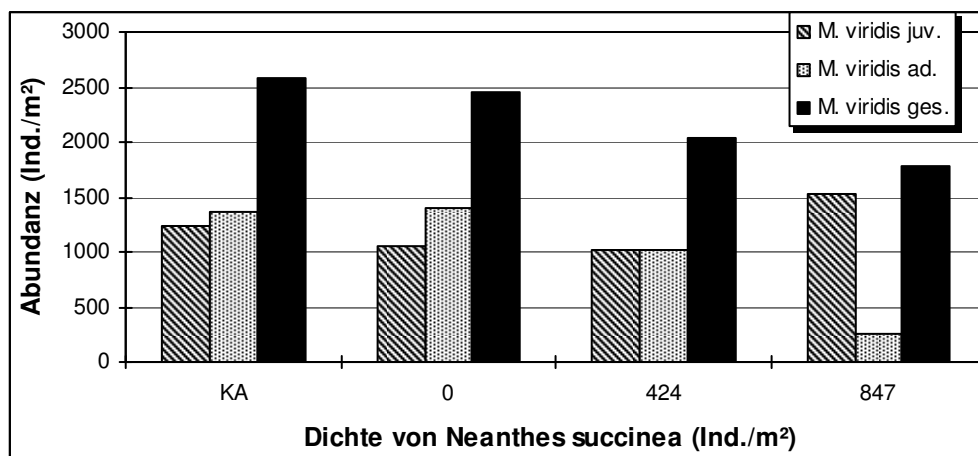


Abb. 76: Einfluß von *N. succinea* auf *M. viridis* bei den Konkurrenzexperimenten (Freiland).

Bevor ich näher auf den Einfluß von *H. diversicolor* auf das Makrozoobenthos eingehe, muß erwähnt werden, daß trotz des Zusatzes von Tieren bis zu einer Dichte von 3.388 Ind./m² nach Abbruch des Versuches nur noch eine maximale Dichte von 1.800 Ind./m² adulter *H. diversicolor* vorhanden war. (siehe Abb. 77 & 78). Als Ursachen können wahrscheinlich intraspezifische Konkurrenz und Territorialverhalten (siehe Horizontalverteilung) angesehen werden. Deshalb wurde im folgenden in der Einteilung der Abzisse auf eine Abundanzangabe verzichtet und nur der Zusatz von *H. diversicolor* angezeigt (z.B. H48=48 Tiere dazugegeben). Dem Methodenteil ist zu entnehmen, welcher Dichte das ursprünglich entsprach. Die jeweilige Enddichte ist in den Abb. 77 & 78 dargestellt.

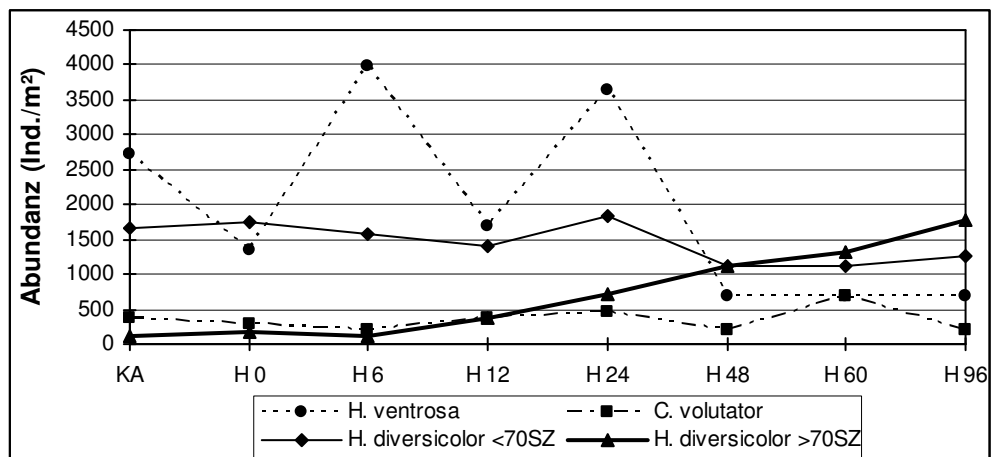


Abb. 77: Einfluß von *H. diversicolor* (>70 Segmente) auf *H. ventrosa*, *C. volutator* und *H. diversicolor* (<70 Segmente) bei den Konkurrenzexperimenten (Freiland).

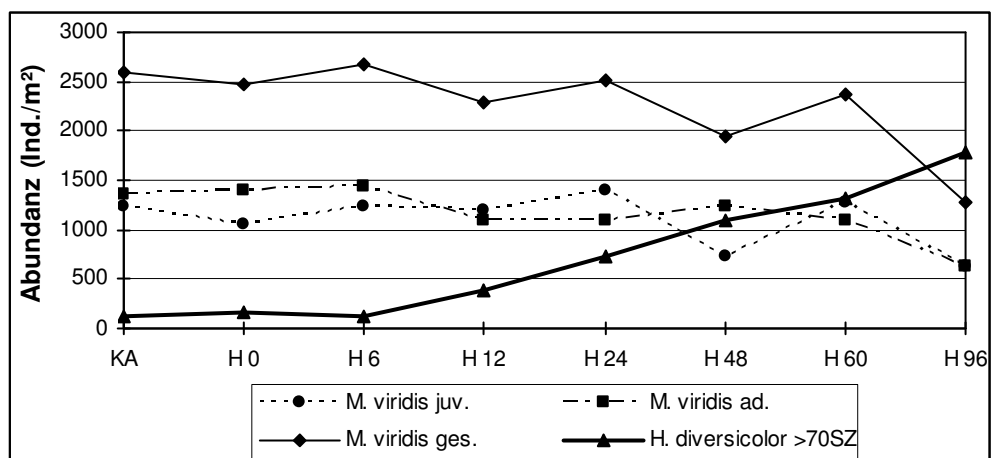


Abb. 78: Einfluß von *H. diversicolor* (>70 Segmente) auf *M. viridis* bei den Konkurrenzexperimenten (Freiland).

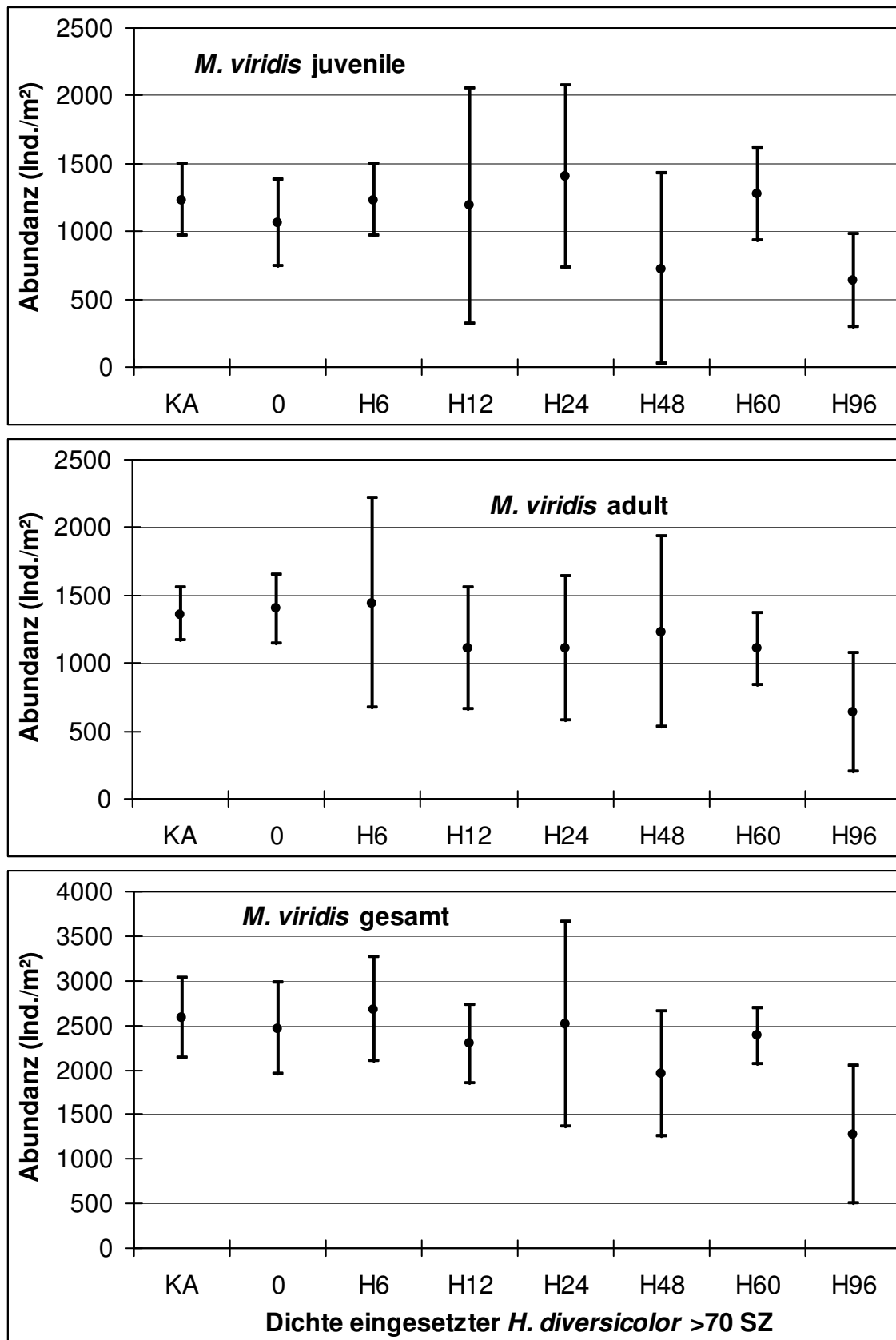


Abb. 79: Einfluß von *H. diversicolor* (>70 Segmente) auf juvenile und adulte *M. viridis* bei den Freilanduntersuchungen an der Stn. 3.

Der Einfluß von *H. diversicolor* auf die anderen Vertreter des Makrozoobenthos (außer *M. viridis*) soll nicht näher erläutert werden. In Abb. 77 ist der intra- und interspezifische Einfluß der adulten *H. diversicolor* auf die juvenilen *H. diversicolor*, *C. volutator* und *H. ventrosa* graphisch dargestellt. In keiner Beziehung konnte Signifikanz ermittelt werden.

Der Einfluß der adulten *H. diversicolor* auf die Spionide *M. viridis* wurde nach zwei Altersklassen differenziert betrachtet. Die Dichte sowohl juveniler (bis zu 9 Monate alt) als auch adulter (mindestens 1,5 Jahre alt) *M. viridis* nahm mit steigender Abundanz von *H. diversicolor* ab (Abb. 78 & 79). Da zwar ein signifikanter Unterschied zur Kontrolle außen (KA) festgestellt werden konnte, sich dieser jedoch nicht im Vergleich mit der Kontrollbox (H0) fortsetzte, sind diese Ergebnisse nicht signifikant.

Exp. 2: Einfluß von *M. viridis* auf das einheimische Makrozoobenthos

In den Dichten, in denen *M. viridis* in die Boxen eingesetzt wurde (0 bis 10.500 Ind./m²), konnte keine signifikante Beeinflussung der anderen Arten des Makrozoobenthos beobachtet werden. Abb. 80 zeigt die Abundanzen von *H. diversicolor* und *H. ventrosa* in Abhängigkeit der Dichte von *M. viridis*. Zu berücksichtigen bleibt hierbei, daß es sich bei den eingesetzten *M. viridis* um etwa einjährige Tiere handelt, wir es somit mit Individuen zu tun haben, die noch an keiner Reproduktion teilgenommen haben. Der Amphipode *C. volutator* trat zum Zeitpunkt der Untersuchungen nicht mehr an der Station auf, so daß seine Beeinflussung nicht untersucht werden konnte.

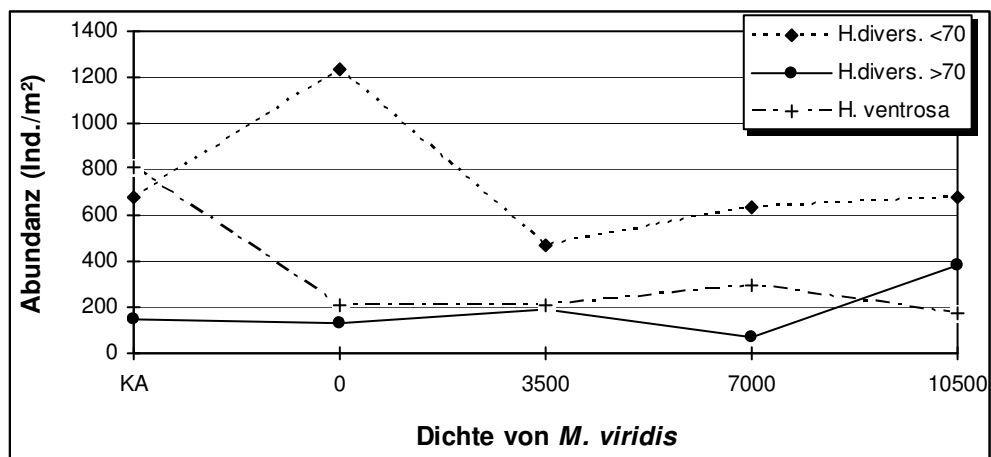


Abb. 80: Einfluß von *M. viridis* auf *H. ventrosa* und *H. diversicolor* bei den Konkurrenzexperimenten (Freiland).

Laborexperimente

Experimente-Komplex 1: Wechselwirkungen von juvenilen und adulten *M. viridis* mit *H. diversicolor* und *C. volutator*

Die in den Feldexperimenten gewonnenen Ergebnisse und Hinweise sollten unter definierten Laborbedingungen näher untersucht werden. Dabei wurde der Wechselwirkung zwischen den Polychaeten *M. viridis* und *H. diversicolor* eine besondere Bedeutung beigemessen. Die als juvenil bezeichneten *M. viridis* hatten bereits eine Segmentzahl von 70 (5 Monate alt), die Adulten von mehr als 150.

Im ersten Versuchskomplex wurden die Beziehungen zwischen den Adulti beider Polychaeten getestet, wobei kein signifikanter Effekt der Spionide auf *H. diversicolor* festgestellt werden konnte (Abb. 81a). Im umgekehrten Fall jedoch wurde ein signifikant negativer Einfluß der Nereide auf die Dichte von *M. viridis* beobachtet (Abb. 81b). Die Dichteabnahme betrug bis zu 25 % der Kontrolle.

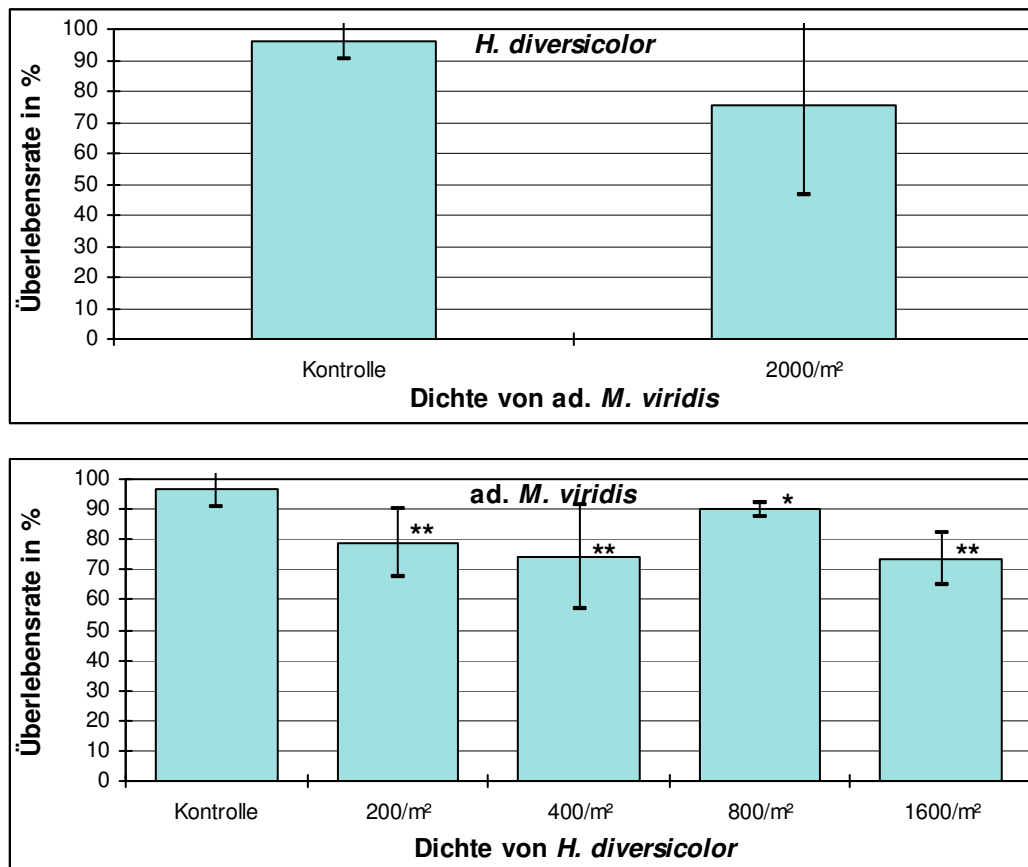


Abb. 81: Wechselwirkungen zwischen adulten *M. viridis* und ad. *H. diversicolor* (Signifikanzen werden durch * für $p < 0,05$ und ** für $p < 0,01$ angezeigt).

Die Wechselwirkungen zwischen adulten *H. diversicolor* und juvenilen *M. viridis* wurden in einem zweiten Versuchsansatz untersucht. Hierbei konnten in keinem Verhältnis signifikant negative Effekte beobachtet werden (Abb. 82a,b). Allerdings war der Trend einer negativen Beeinflussung durch *H. diversicolor* auch hier zu erkennen. Leider konnten bei den Versuchen zum Einfluß der adulten Nereiden auf die juvenilen *M. viridis* nur die Ergebnisse mit der geringsten Dichte ausgewertet werden. Die Experimente mit höheren Abundanzen von *H. diversicolor* (400 Ind./m² und 600 Ind./m²) schlugen fehl, da eine erhöhte Sterblichkeit (Fraßdruck?) der Nereiden eintrat.

In einem dritten Versuchsansatz wurde ein signifikant negativer Einfluß der adulten *M. viridis* auf *C. volutator* beobachtet (Abb. 83a). Die Abnahme der Dichte betrug gegenüber der Kontrolle bis zu 60 %. *C. volutator* übte dagegen keinen Einfluß auf die adulten Spioniden aus (Abb. 83b).

Wie die adulten *M. viridis* übten auch die Juvenilen einen signifikant negativen Effekt auf die Amphipoden aus (Abb. 83a). Die Dichteabnahme zur Kontrolle betrug durchschnittlich 50 %. Bei der Versuchsanordnung *C. volutator* vs. juvenile *M. viridis* wurde kein Einfluß beobachtet (Abb. 84b).

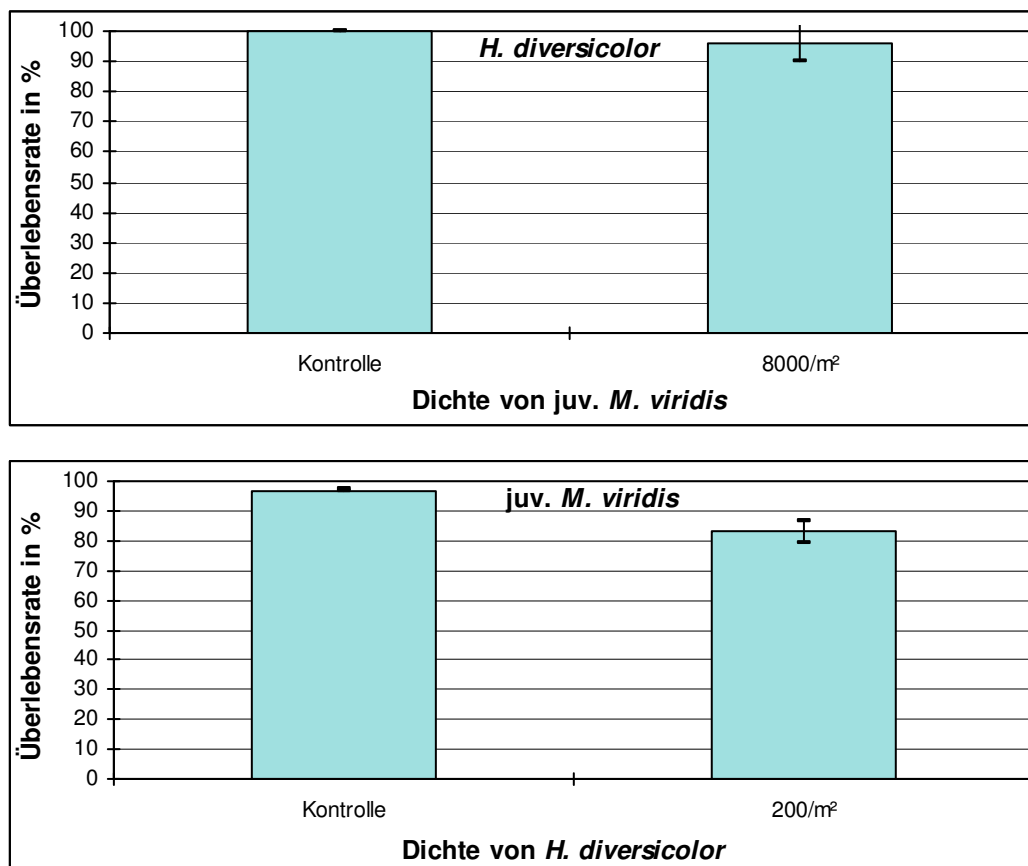


Abb. 82: Wechselwirkungen zwischen juvenilen *M. viridis* und ad. *H. diversicolor*

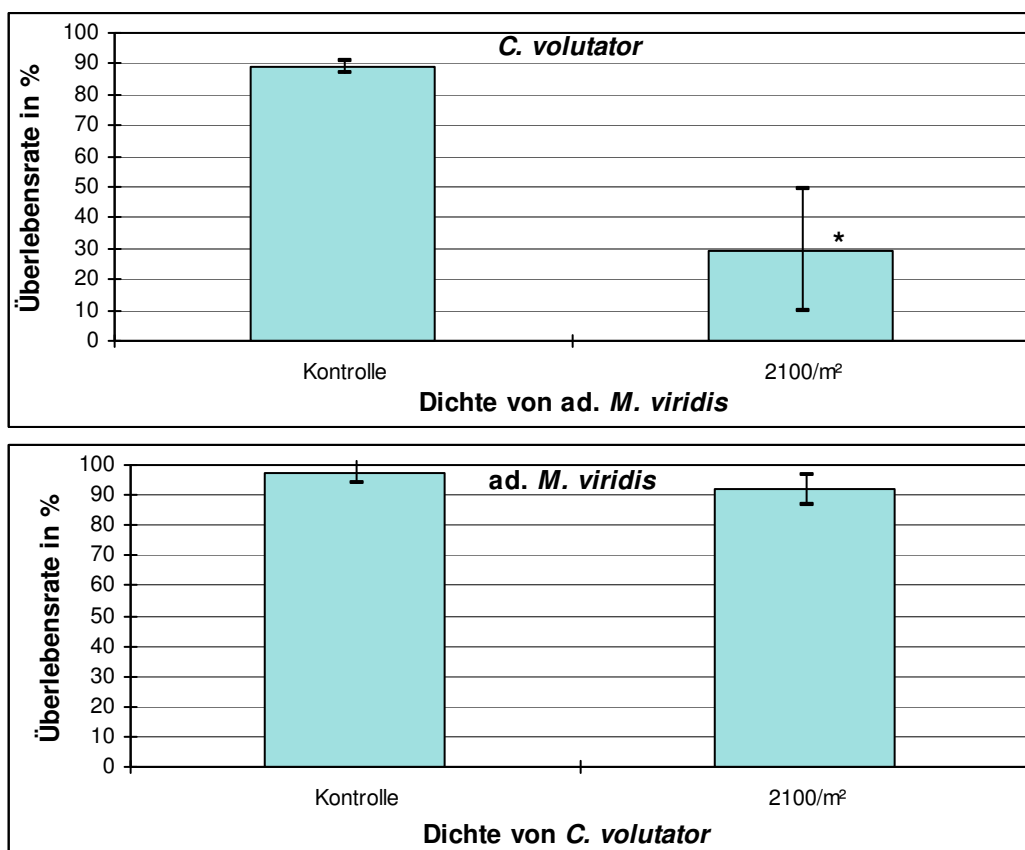


Abb. 83: Wechselwirkungen zwischen adulten *M. viridis* und *C. volutator* (Signifikanzen werden durch * für $p < 0,05$ angezeigt).

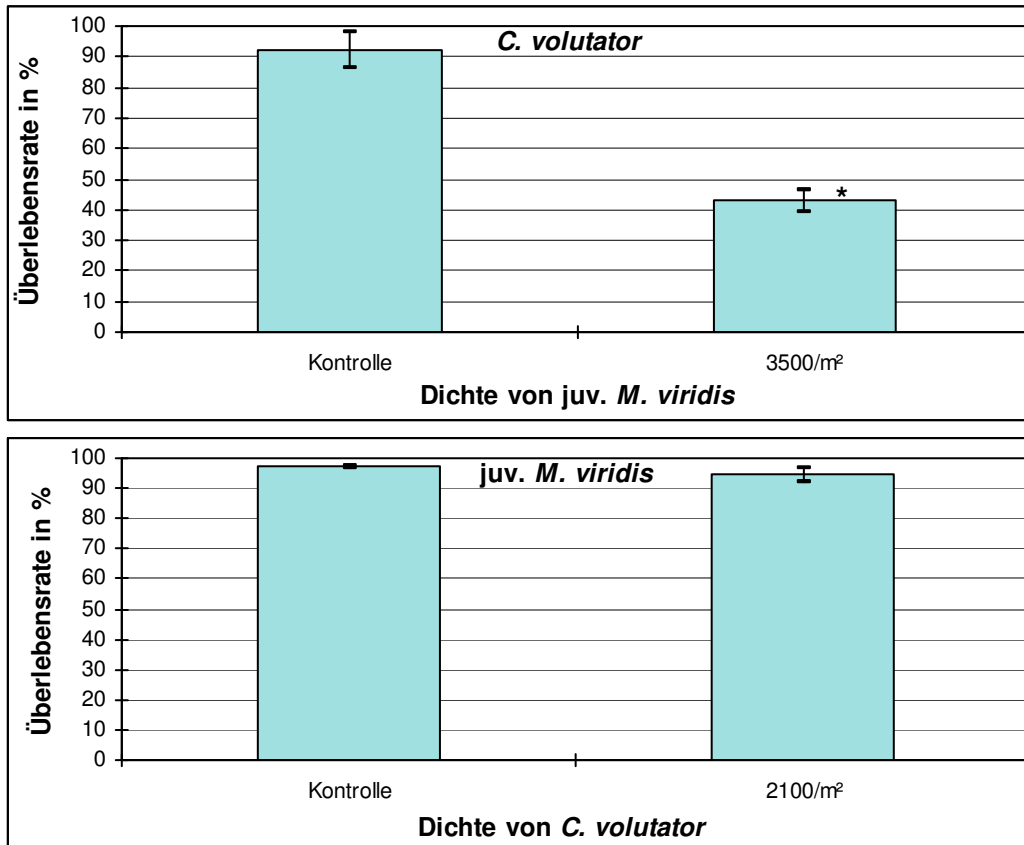


Abb. 84: Wechselwirkungen zwischen juvenilen *M. viridis* und *C. volutator* (Signifikanzen werden durch * für $p < 0,05$ angezeigt).

Experimente-Komplex 2: Wechselwirkungen von *M. viridis*-Larven mit *H. diversicolor* und *C. volutator*

1. Einfluß von adulten *H. diversicolor* (>70 Segmente) auf die Erstbesiedlung

Auf die Erstbesiedlung des Substrates durch *M. viridis*-Larven schien die Anwesenheit von großen *H. diversicolor* (>70 Segmente) keinen Einfluß zu haben (Abb. 85). Es war nur ein leicht negativer Trend zu beobachten. Die Ergebnisse der Rasteruntersuchungen lassen vermuten, daß eventuell bei höheren Dichten eine Beeinflussung vorliegt. Allerdings ist hierbei zu berücksichtigen, daß im Untersuchungsgebiet die mittlere Dichte dieser "Riesen" bei 400 Ind./m² (max. 800 Ind./m²) lag und somit die durch Besatz künstlich erzeugte Dichte schon erhöht war. Außerdem möchte ich an dieser Stelle nochmals anmerken, daß die Versuche bei 10°C durchgeführt wurden, was auch mit den Temperaturen im Freiland Mitte Oktober übereinstimmte (Abb. 2).

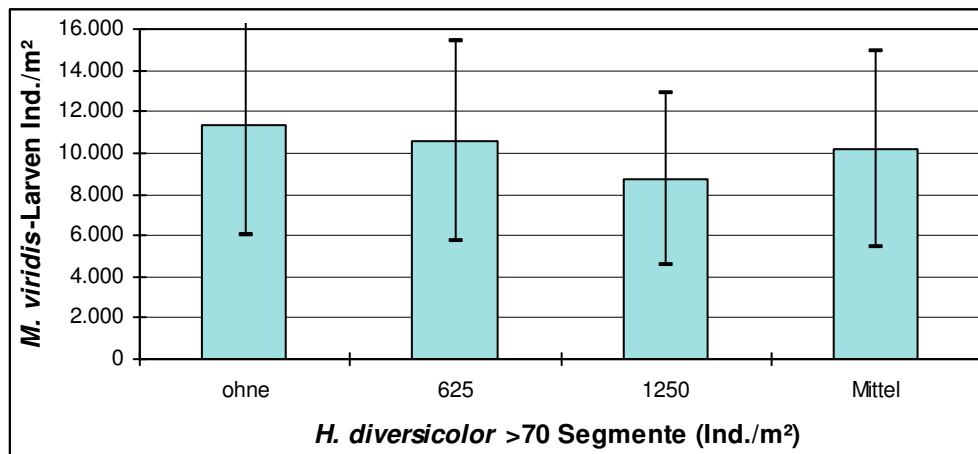


Abb. 85: Einfluß von *H. diversicolor* (>70 Segmente) auf die Erstbesiedlung von *M. viridis*-Larven.

2. Einfluß von adulten *C. volutator* auf die Erstbesiedlung

Im Gegensatz zu *H. diversicolor* übte *C. volutator* einen signifikant positiven Einfluß auf die Erstbesiedlung von *M. viridis*-Larven aus (Abb. 86 & 87). Die Berechnung der Spearmanschen Rangkorrelation ergab $r_s=0,617$ mit $p<0,001$. Die regelmäßige Verteilung in den Besiedlungsversuchen zur Substratpräferenz stehen im krassen Widerspruch zum geklumpten Verteilungsmuster dieses Experimentes (Abb. 87). Die Larven von *M. viridis* bevorzugten vornehmlich Bereiche, die bereits durch den Amphipoden *C. volutator* besiedelt waren. Das spiegelt sich in einer deutlichen Ähnlichkeit der Verteilungsmuster dieser beiden Arten im Aquarium wider (Abb. 87).

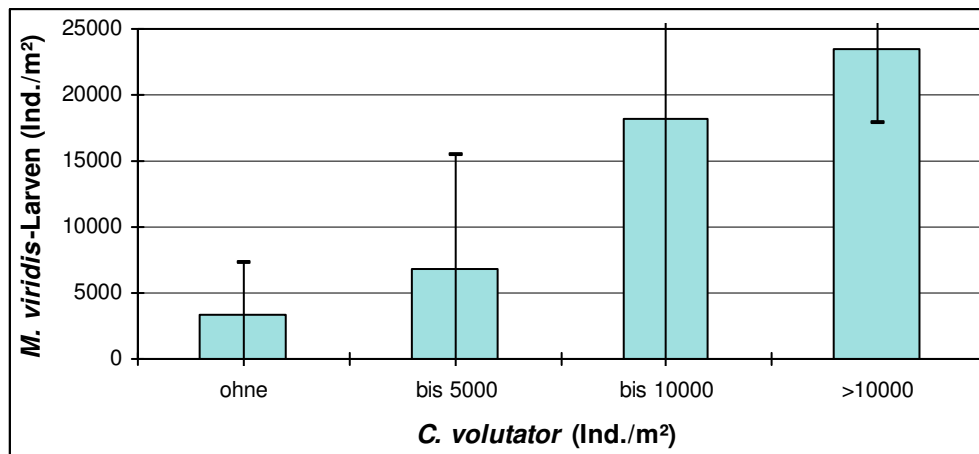


Abb. 86: Einfluß von *C. volutator* auf die Erstbesiedlung von *M. viridis*-Larven

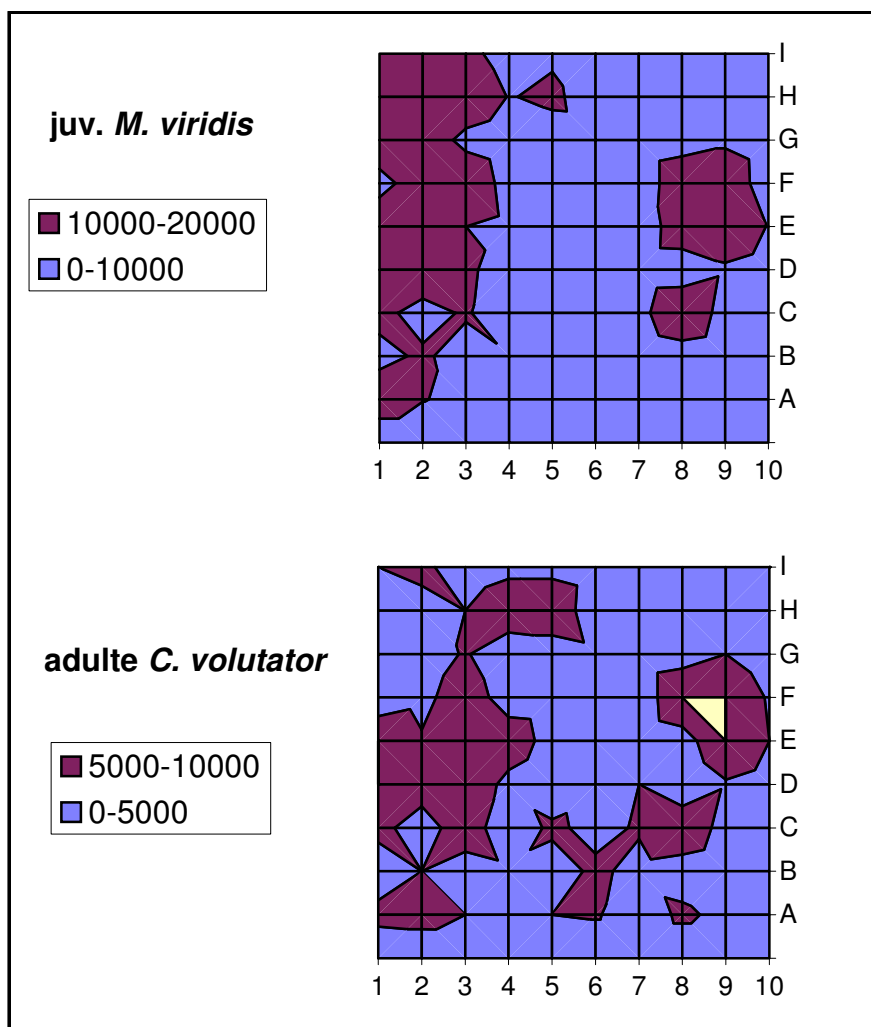


Abb. 87: Verteilungsmuster der *M. viridis*-Larven nach der Besiedlung durch *C. volutator* im Laborversuch, maximale Dichten = dunkle Flächen.

4.9. Diskussion

Langzeitbeobachtungen

M. viridis hat sich seit dem Auftreten in der Boddenkette rapide ausgebreitet und zählt heute zu den dominierenden Faunenelementen. Die Spionide besiedelt sowohl fast limnische (0,5‰) als auch sämtliche Brackwasser-Bereiche (bis 10 ‰). Die drastische Zunahme in Abundanz und Biomasse ließen einen Einfluß auf die einheimische Fauna des Makrozoobenthos vermuten. Ein Vergleich der Ergebnisse mit den Literaturangaben zeigte jedoch bisher keine negativen Einwirkungen. Im Gegenteil, die Spionide scheint die Besiedlung der Substrate durch andere Organismen eher zu fördern. Röhrenbauende Organismen haben einen großen Einfluß auf den Sediment- und Wasserchemismus (ALLER 1980, KITLAR 1991, RHOADS & BOYER 1982). *M. viridis* dringt bis zu 35 cm tief in das Substrat ein (ZETTLER et al. 1994). Auswirkungen auf den Chemismus durch Irrigation von Nährstoffen sind anzunehmen. Eine Förderung anderer Organismen (insbesondere Algen) in dichtbesiedelten Bereichen ist somit wahrscheinlich. Diese Tatsache würde auch die signifikant positive Korrelation mit den Chironomidae erklären, die sich vorrangig von benthischen Algen und Fäzes ernähren (ALLER 1980, JOHNSON 1987, KAJAK 1987).

GALLAGHER et al. (1983) und WOODIN (1974) hoben die Bedeutung von röhrenbauenden Organismen, insbesondere Polychaeten, für die Förderung der Besiedlung von Weichböden hervor. Eine Hemmung wurde dagegen sehr selten beobachtet. SARDA et al. (1995b), die eine nordamerikanische Population von *M. viridis* untersuchten, konnten ähnliche Beobachtungen machen und bezeichneten *M. viridis* als kältetoleranten Opportunisten. Im Gegensatz zu ATKINS et al. (1987), die signifikant negative Beziehungen zwischen *M. viridis* und *H. diversicolor* festgestellt hatten, war in der Boddenkette keine Abnahme der Abundanzen bzw. Biomassen der Nereide zu beobachten. Auch ESSINK & KLEEF (1993) und SAAVEDRA PEREZ (1990) registrierten mit dem Auftreten der Spionide eine Verringerung der Dichten von *H. diversicolor*. Jedoch waren diese Beziehungen nicht signifikant. KOLBE (1993) konnte in der Wesermündung keine negativen Beziehungen zwischen beiden Arten beobachten.

Während die Salinitätsmessung von 1969 bis Mitte der 80er Jahre regelmäßig Perioden höherer Salinität zeigte (6-8‰), wurde eine Abundanzzunahme der meisten benthischen Organismen erst mit dem Auftreten der eingewanderten *M. viridis* beobachtet. Sicher unterstützte die Zunahme der Salinität seit 1982 die Ausbreitung von *H. diversicolor* und die Neubesiedlung von *C. volutator*. Sie kann aber nicht als primärer Faktor dafür angesehen werden.

Direkte negative Interaktionen sind v.a. die Konkurrenz (z.B. um Nahrung und Raum) und die Prädation. WOODIN (1979) betonte, daß röhrenbauende Organismen oft sowohl an der Sedimentoberfläche als auch in tieferen Schichten um Raum konkurrieren. Das erklärt vielleicht auch die negative Korrelation zwischen *M. viridis* und *C. volutator*. Der letztere ist bekannt für seine Empfindlichkeit gegenüber Störungen durch Bioturbation (z.B. OLAFSSON & PERSSON 1986).

In jüngerer Zeit wurde *M. viridis* vor allem in Ästuaren kleinerer und größerer Flüsse gefunden und tritt hier besonders dominant in Erscheinung (DEKKER 1991, GOSSELCK et al. 1993, NORKKO 1993, OLENIN & CHUBAROVA 1992, SOLOVJOVA md. Mitt., ZMUDZINSKY et al. 1993). An diesen, meist durch Artenarmut und wechselnde Extremsituationen (Salinität, Temperatur) gekennzeichneten Lebensraum (LEPPÄKOSKI 1984, NORKKO 1993, REISE 1993), scheint die eingewanderte *M. viridis* sehr gut adaptiert zu sein und ist wahrscheinlich in der Lage, die Sedimentbedingungen zum Vorteil für die gesamte Lebensgemeinschaft zu modifizieren. Es ist vorstellbar, daß durch die Irrigation und Bioturbation die toxischen Sulfidkonzentrationen reduziert werden, ein Nährstofflux zur Sedimentoberfläche erfolgt (Förderung von Mikroalgen) und Fäkalpellets die Sedimenteigenschaften (Relief, Fläche, Struktur) verändern.

Ergebnisse zur Biologie autochthoner Taxa des Makrozoobenthos

Die zu dieser Thematik dargestellten Ergebnisse sollen im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht umfassend diskutiert werden. Sie finden dennoch Erwähnung, weil die gewonnen Resultate für spätere Untersuchungen zur Verfügung stehen sollen und als Informationen und Hinweise in die laufenden Diskussionen mit eingearbeitet wurden. Insbesondere die sub- und eudominanten Arten *H. diversicolor*, *C. volutator* und *H. ventrosa* wurden hierbei berücksichtigt.

Die Untersuchungen des Schwärmverhaltens erbrachten für die Boddenkette erstaunliche Ergebnisse (Tab. 19). Zum Schwärmverhalten von benthischen Tieren zu Reproduktions- und Verbreitungszwecken ist bereits viel publiziert worden. So hat DEAN (1978 a, b) Untersuchungen an *Glycera* spp. und *Nereis virens* durchgeführt. Eine Temperatur- und Lunarperiodizität des Schwärmverhaltens von *Nereis (Neanthes) succinea* haben HARDEGE et al. (1990) und KINNE (1954) beschrieben. HAUENSCHILD (1960) wies für *Platynereis dumerilii* dieselben Eigenschaften nach.

Im Untersuchungszeitraum wurde *Nais elinguis* am häufigsten im Freiwasser nachgewiesen. Dieser Oligochaet lebt im Grundschlamm detritusreicher feiner Sande und zwischen Pflanzen. Er ist in der Lage, sich seitlich schlängelnd fortzubewegen (UDE 1929, MUUS 1967, v. BÜLOW 1957). Auf Grund der hohen

ungeschlechtlichen Vermehrungsrate (Paratomie) können die Tiere innerhalb kurzer Zeit sehr hohe Individuenzahlen erreichen. Davon zeugen die für die Station 3 extrem hohen Abundanzen in den Emergenzfallen im Juli und August (ca. 1.000 Ind./m²). KNÖLLNER (1935) beobachtete von April bis Juli geschlechtsreife Tiere. Die in den Fallen gefangenen Tiere waren durchschnittlich 1-2 mm groß, was als Anzeichen für ein Reproduktionsereignis (geschlechtlich oder ungeschlechtlich) gedeutet werden könnte. Ähnlich wie bei *H. diversicolor* konnten auch bei *N. elinguis* hauptsächlich Nachtfänge beobachtet werden (Tab. 19, Abb. 62). Mit Sicherheit liegt diese negative Phototaxis im geringeren Prädationsdruck bei Nacht begründet.

Die am zweithäufigsten gefangene Art war *H. diversicolor*. Dieser Polychaet ist die einzige an deutschen Küsten vorkommende Nereide, die keine Metamorphose und keine planktische Entwicklung durchmacht, sondern als atoke Form die Reproduktion in den Röhren oder auf dem Sediment durchführt (GOERKE 1984, HARTMANN-SCHRÖDER 1981, METTAM 1981). Das Ablaichen erfolgt temperaturbedingt. So geben BARTELS-HARDEGE & ZEECK (1990) eine Temperaturspanne von 5°C bis 11°C an. DALES (1951), THORSON (1946) und MUUS (1967) beobachteten die Reproduktion vom zeitigen Frühjahr bis zum August. BOGUCKI (1953) wies darauf hin, daß in der Ostsee die Reproduktion auf Grund der Temperaturbedingungen später einsetzt als in der Nordsee. RASMUSSEN (1973) gibt eine wechselnde Reproduktionszeit mit dem Schwerpunkt im Frühjahr an, schließt jedoch die Möglichkeit der ganzjährigen Vermehrung nicht aus. METTAM (1981) und METTAM et al. (1982) beobachteten in der Nordsee eine Reproduktionsphase beginnend im Februar und OLIVE & GARWOOD (1981, 1983) registrierten eine relativ kurze Phase des Ablaichens von März bis April.

Ähnlich wie bei RASMUSSEN (1973) konnte in der Darß-Zingster Boddenkette kein eindeutiges Reproduktionsereignis beobachtet werden. Zum einen wechselte das Auftreten von Juvenilen im Jahresverlauf (1992/93), zum anderen wurden das ganze Jahr über juvenile Kohorten beobachtet (Abb. 56). 1992 erstreckte sich der Hauptteil der Reproduktion von Anfang Juni bis Anfang September. Das spiegelt sich auch im Schwärmverhalten wider. Besonders im Juli und August konnte ein verstärktes Schwärmen der Juvenilen festgestellt werden (Abb. 57 & 59). Auch MÖLLER (1984) und KUBE (1992) beobachteten einen ähnlichen Zeitraum in Küstengewässern der südwestlichen Ostsee. Die benthischen Larven sind ab dem 3-4 Segmentestadium sehr beweglich (DALES 1950, BARTELS-HARDEGE & ZEECK 1990) und schwimmen durch aktive Bewegung der ersten 3 Parapodienpaare (HARTMANN-SCHRÖDER 1981, ARNDT 1988) oder lassen sich durch sedimentnahe Tideströmungen verdriften (DAVEY & GEORGE 1986).

Diese Erkenntnisse stimmen sehr gut mit den Ergebnissen der Migrationsuntersuchungen überein. Der Peak im Juli und August entstand durch die herangewachsenen *H. diversicolor* (3-10 Segmente). Die deutliche Tag/Nacht-Schwankung in den Fängen ist möglicherweise auf eine negative Phototaxis als Anpassung an den geringeren nächtlichen Fraßdruck zurückzuführen.

Als dritte Art konnte *C. volutator* in den Emergenzfallen nachgewiesen werden. Das Schwärmverhalten war jedoch im Vergleich mit den o.g. Anneliden sehr gering. Nur etwa 5% der Population beteiligten sich daran. Das Emergenzieren von *C. volutator* kann sowohl endogen als auch exogen bedingt sein (HARRIS & MORGAN 1986). Erstens wäre das aktive Schwärmen männlicher Tiere zum Aufsuchen der Weibchen zu Reproduktionszwecken möglich. Die Fortpflanzung dieses Amphipoden findet von April bis Oktober statt (KÖHN & GOSELCK 1989). Allerdings scheint der Anteil für ein Schwärmen zur Reproduktion zu gering. Zweitens wäre auch eine Störung durch das Aufstellen der Emergenzfallen denkbar. *C. volutator* ist für seine Empfindlichkeit gegenüber äußeren Beeinflussungen bekannt (s.a. OLAFSSON & PERSSON 1986). Als dritte Ursache könnte das Emergenzieren zur Nahrungssuche eine Rolle spielen. Wie bei *H. diversicolor* und *N. elinguis* überwog der Anteil der nächtlich gefangenen Tiere. Die Analyse der kleinflächigen Horizontalverteilung ergab für die meisten Organismen ein geklumpftes Verteilungsmuster. Das Aggregationsmaß nimmt Einfluß auf die Funktion lebenswichtiger Mechanismen wie Paarung, Ausnutzung der Ressourcen, Prädations- und Parasitierungsschutz, Beeinflussung der intra- und interspezifischen Konkurrenz und Veränderung spezifischer abiotischer Faktoren (z.B. Substrat, Sauerstoff). Die Aggregationen ermöglichen weiterhin das Bestehen bestimmter Lebensgemeinschaften und die Aufrechterhaltung der Biodiversität (EKSCHMITT 1993). Nur bei Arten mit Territorialverhalten (hier *H. diversicolor* >70 Segmente) sind gleichmäßige Verteilungsmuster zu beobachten. Die intraspezifische Aggressivität der Nereiden (s. REISH & ALLOSI 1968) und die Konkurrenz um Raum und Nahrung verursachen das Abstecken von Revieren. Die kleineren Tiere (<70 Segmente) hingegen "füllen" die Räume zwischen diesen Revieren aus. Wenn man von der ermittelten Dichte für *H. diversicolor* (>70 Segmente) von 786 Ind./m² ausgeht (Tab. 14), beansprucht jedes Tier eine durchschnittliche Fläche von 12,7 cm². Das entspricht einem Radius von 2 cm. Vorstellbar ist die Beeinflussung der Verteilung aller ins Beutespektrum von *H. diversicolor* passenden Organismen durch diese Reviere und der gegebene Schutz der Aggregate vor Prädation vergleichbar mit dem Bild "Löwe und Herde".

Transektuntersuchung

Mit Hilfe der Berechnungen von Trends und Korrelationen zwischen Vertretern des Makrozoobenthos und abiotischen Faktoren sollte versucht werden, Habitat- und Substratansprüche sowie mögliche Wechselwirkungen aufzuklären. Die Artendiversität und die Abundanzen werden durch Habitatpräferenzen der Organismen, welche durch die Umweltinhomogenität verursacht werden, kontrolliert (GAGE & COGHILL 1977). In Ästuaren spielen die Umweltfaktoren Tide, Sedimenttyp, Salinität, Temperatur, Exposition und biotische Einflußgrößen (z.B. Prädation) die entscheidende Rolle (DANKERS & BEUKEMA 1981, RHOADS & BOYER 1982). Dabei sollte beachtet werden, daß keiner der Faktoren allein bestimmend auf Verteilungsmuster und Diversität ist (KREBS 1994, WELLS 1978).

Marenzelleria viridis zeigte mit zunehmendem Wassergehalt und organischem Gehalt eine Abnahme der Abundanzen und Biomassen. Positiv war die Abundanz der Spionide mit der mittleren Korngröße korreliert (in dem untersuchten Bereich von 0,15 bis 0,3 mm), was sich mit den Untersuchungen zur Sekundärbesiedlung (Pkt. 4.2.3.) und mit Angaben aus der Literatur deckt (VERRILL 1873, ESSINK & KLEEF 1993, ATKINS et al. 1987, TOURTELLOTTE & DAUER 1983). Die Ergebnisse experimenteller Untersuchungen zum Besiedlungsverhalten von Larven weisen auf deren Präferenzen zu schlickigen Sedimenten mit hohem organischen Anteil hin. Auch die signifikanten Unterschiede in der Besiedlung sandiger und schlickiger Sedimente durch adulte *M. viridis* unterstreichen die Resultate (ESSINK & KLEEF 1993, ZETTLER et al. 1995). Da im schlickigen Substrat kaum adulte Tiere gefunden wurden, liegt die Vermutung nahe, daß die juvenilen Tiere nach Erreichen eines bestimmten Alters sandigere Zonen aufsuchen. Juvenile Individuen wurden zeitweise zahlreich im Pelagial gefunden, was diese These unterstützt (ZETTLER 1993).

Im Gegensatz zu *M. viridis* waren die Abundanzen von *H. diversicolor* sowohl zum Wassergehalt als auch zur mittleren Korngröße negativ korreliert. Auch bei der signifikanten Affinität zum Silt-Gehalt des Sedimentes zeigte die Nereide ein anderes Verhalten. Ähnliche Beobachtungen konnten auch DANKERS & BEUKEMA (1981) im holländischen Wattenmeer machen. Während in ihren Proben mit mittlerer Korngröße <0,12 mm immer *H. diversicolor* enthalten waren (meist in hohen Abundanzen), wurden in Sedimenten mit >0,14 mm mittlerer Korngröße oft keine *H. diversicolor* festgestellt. Zwar wurden diese geringen Korngrößen in der Boddenkette nicht gefunden, jedoch ist ein eindeutiger Trend (hohe Abundanzen bei geringeren mittl. KG) zu verzeichnen. DAVEY & GEORGE (1986) stellten fest, daß hohe organische Gehalte mit hohen Abundanzen von *H.*

diversicolor in Zusammenhang stehen. Das bestätigt die von mir gewonnenen Ergebnisse.

Obwohl die Nereide auch als Überlebenskünstler in Extrembereichen beschrieben wird, ist sie anfällig gegenüber Sauerstoffmangel und Schwefelwasserstoff (MUUS 1967, THEEDE 1973). Diese Tatsache erklärt die Depression an der tiefsten Stelle des Transektes, die sich durch "schwarzen Schlick" auszeichnete.

Die Beziehungen zwischen den beiden dominanten Polychaeten (*M. viridis* und *H. diversicolor*) ist innerhalb der Altersklassen unterschiedlich. In der Transektstudie konnten negative Korrelationen beobachtet werden, jedoch waren diese Ergebnisse nicht signifikant.

Corophium volutator zeigte ähnliche Beziehungen zu den Sedimentparametern wie *M. viridis*. Zur mittleren Korngröße wurde eine positive Korrelation beobachtet. FLACH (1992, 1993) registrierte dagegen für *C. volutator* eine Bevorzugung von schlammigen Bereichen (0,03-0,16 mm KG). Eine aktive Habitatwahl für *C. volutator* ist anzunehmen (FLACH 1993). Im Untersuchungsgebiet (0,15 bis 0,3 mm Korngröße) trat der Amphipode im grobkörnigeren Sediment am häufigsten auf. Da *C. volutator* nur im unmittelbaren Uferbereich (0-40 m Zone) und nur am Südufer registriert wurde, wo auch *H. diversicolor* die höchsten Abundanzen erreichte, muß ein anderer Faktor für die Verteilung verantwortlich sein. Im Gegensatz zu RÖNN et al. (1988), JENSEN (1988), BICK & ARLT (1993) und OLAFSSON & PERSSON (1986), die von einem negativen Effekt der Nereide auf *C. volutator* berichteten, zeigten meine Untersuchungen eine signifikant positive Korrelation zwischen den Arten. Eine mögliche Störung durch *H. diversicolor* (Prädation und Bioturbation) scheint die Attraktivität dieses Uferbereiches für *C. volutator* nicht zu schmälern. JENSEN & ANDRÉ (1993) fanden bei ihren Untersuchungen ebenfalls keinen negativen Effekt. So soll durch *H. diversicolor* sogar eine für *C. volutator* förderliche Substratänderung erfolgen (s.a. FLACH 1993). In Bereichen in denen *M. viridis* dominant war, trat *C. volutator* zurück oder war nicht mehr anzutreffen. Diese signifikant negative Korrelation der adulten *M. viridis* mit dem Amphipoden ist schwer zu erklären. Vielleicht erfolgt durch Tentakelbewegungen und Röhrenbau der Spionide eine so große Störung, daß *C. volutator* emigriert. Ein negativer Effekt wurde auch in den Laborversuchen deutlich (Pkt. 4.8.). In der Nordsee beobachteten ESSINK & KLEEF (1993) hingegen signifikant positive Korrelationen zwischen *M. viridis* und *C. volutator*.

Die Abundanzen von *Hydrobia ventrosa* waren zur mittleren Korngröße positiv korreliert (nicht signifikant). Mit zunehmendem organischen Gehalt nahmen ihre Abundanzen ab. Die Korngröße hat bekanntermaßen einen großen Einfluß auf die Verteilung von Hydrobiidae, die als "Partikel-Abweider" eine Korngrößen-

fraktionierung vornehmen (DANKERS & BEUKEMA 1981, FORBES & LOPEZ 1990, WELLS 1978). BICK & ZETTLER (1994) beobachteten in der südlichen Ostsee die höchsten Abundanzen von Hydrobiidae bei einer mittleren Korngröße von 0,25 mm und einem organischen Gehalt von ca. 1%. Die Ergebnisse dieser Untersuchung bestätigen diese Beobachtung. MUUS (1967) weist neben der Häufigkeit von *H. ventrosa* auf fast allen Sedimenten (außer "schwarzem Schlick") auf die Interaktionen mit *C. volutator* durch Infestation von Cercarien hin (s.a. BICK 1994, LAUCKNER 1986). In der Kirrbucht konnte eine positive Beziehung zwischen *H. ventrosa* und *C. volutator* festgestellt werden. Jedoch war dieser Wert nicht signifikant.

Interessant ist die Tatsache, daß *H. diversicolor* signifikant positiv mit *H. ventrosa* korreliert ist. Untersuchungen anderer Autoren haben keine derartige Beziehung ergeben. V.a. die größeren *H. diversicolor* (>70 Segmente) stehen positiv mit *H. ventrosa* in Beziehung. Ähnliche Beobachtungen konnten auch BICK & ARLT (1993) machen. Sie stellten keine Abnahme der Abundanzen von *H. ventrosa* mit gleichzeitiger Zunahme von *H. diversicolor* fest. Das ist erstaunlich, da die Nereide einen potentiellen Räuber für juvenile *H. ventrosa* darstellt (GOERKE 1971).

Die Oligochaeta (95% *Tubifex costatus*) traten im Ufersaum (0 m) in den höchsten Abundanzen (7.800 Ind./m²) auf. Sie stellten in diesem Bereich zusammen mit *H. diversicolor* (<70 Segmente) die dominante Gruppe dar. Hier wurde auch der höchste organische Gehalt (3,03 %) gemessen. Mit diesem stehen die Oligochaeta in positiver Beziehung. Mit zunehmendem Wassergehalt bzw. mittlerer Korngröße waren drastische Abundanzabnahmen zu verzeichnen. Ähnliche Beobachtungen konnten auch v. BÜLOW (1957), KNÖLLNER (1935) und MUUS (1967) für Tubificiden machen. Speziell *T. costatus* ist ein typischer Vertreter des oberen Litorals und erreicht hohe Dichten auf faulenden Pflanzenteilen und Torf (KNÖLLNER 1935, MCCALL & TEVESZ 1981). Das Südufer der Kirrbucht zeichnete sich durch hohe Anteile angespülter Wasserpflanzen (v.a. *Potamogeton pectinatus*) und abgebrochenen Torfmaterials aus. In den tieferen Bereichen der Kirrbucht war *T. costatus* kaum noch zu finden. Die Naididen *Nais elinguis* und *Paranais litoralis* vertraten hier die Gruppe der Oligochaeta, erreichten aber nie hohe Abundanzen.

Ende Juli konnten auch die Naididen in hohen bis sehr hohen Abundanzen (8.000 Ind./m²) festgestellt werden, was mit dem Aufkommen des Phytals und dem Reproduktionszyklus in Zusammenhang stehen könnte (KNÖLLNER 1935, v. BÜLOW 1957).

Konkurrenzexperimente

Die Konkurrenzexperimente im Labor und Freiland sollten dazu beitragen, die Kenntnisse über die Wechselwirkungen des neu eingewanderten Polychaeten *M. viridis* mit der einheimischen Fauna zu erweitern. Bei den Versuchsansätzen wurden die Ergebnisse der Langzeituntersuchungen berücksichtigt (Pkt. 4.5.). Deshalb standen besonders die Wechselwirkungen von *M. viridis* (Larven und Adulte) mit den eu- und subdominanten Taxa *C. volutator* und *H. diversicolor* im Vordergrund. Der in der Literatur (ATKINS et al. 1987, ESSINK & KLEEF 1993, SAAVEDRA PEREZ 1990) des öfteren postulierte negative Effekt der Einwanderung von *M. viridis* auf die Abundanz von *H. diversicolor* konnte im Untersuchungsgebiet nicht beobachtet werden. Auch durch die experimentellen Ansätze konnte keine negative Beeinflussung von *H. diversicolor* durch *M. viridis* registriert werden. Es erschien dagegen eher möglich, daß der potentielle Räuber *H. diversicolor* Prädationsdruck und damit einen negativen Effekt auf die Spionide *M. viridis* ausübt (z.B. RÖNN et al. 1988, JENSEN 1988 und OLAFSSON & PERSSON 1986). Diese Hypothese konnte im Labor bestätigt werden (Abb. 81). RÖHRIG (1995) beobachtete ebenfalls, daß eher ein negativer Effekt von *H. diversicolor* auf *M. viridis* festzustellen war als umgekehrt. Allerdings scheint dieser Effekt nicht sehr ausgeprägt und auch nicht essentiell zu sein, denn es konnten bei Freiland- und Besiedlungsexperimenten keine negativen Auswirkungen beobachtet werden. Vielleicht sind bei höheren Dichten andere Effekte zu erwarten. Sicher spielt die omnivore Nahrungsaufnahme [wahlweise carnivor, herbivor, Aas und Schleimnetzfiltrierer (GOERKE 1971)] der Nereide eine bedeutende Rolle bei der zu beobachtenden wechselhaften Beeinflussung von *M. viridis*. Auch höhere Temperaturen würden sicher die Nahrungsaufnahme von *H. diversicolor* beeinflussen, sind jedoch zur Zeit der Reproduktion von *M. viridis* (Herbst/Winter, T=0-10°C) und des damit verbundenen Überangebotes an "leichter Beute" nicht relevant. Von ESSELINK & ZWARTS (1989) und GOERKE (1971) ist bekannt, daß die Nereide in der kalten Jahreszeit die Nahrungsaufnahme umstellt und sich auch tiefer ins Sediment eingräbt. Die negative Wirkung von *H. diversicolor* auf *M. viridis* im Labor könnte auch darin begründet liegen, daß es der Spionide nicht möglich war, durch Horizontal- oder/und Vertikalwanderung dem Prädationsdruck von *H. diversicolor* auszuweichen. RÖHRIG (1995) beschrieb in ihren Untersuchungen v.a. den Effekt der Migrationserhöhung der Spionide durch die Anwesenheit von *H. diversicolor*. Auch WILSON (1981) berichtet über ein ähnliches Verhalten der Spioniden *Pygospio elegans* und *Pseudopolydora kempfi*. Bei Anwesenheit von *Abarenicola pacifica* verstärkte sich das Migrationsverhalten der beiden Spioniden signifikant.

Eine fördernde Wirkung des Makrozoobenthos auf die Besiedlung durch *M. viridis*-Larven konnte bei *C. volutator* festgestellt werden. Diese Beziehung war signifikant positiv. Dagegen wurden bei Transekt- und Konkurrenzuntersuchungen signifikant negative Beziehungen zwischen adulten *M. viridis* und diesem Amphipoden beobachtet. Auch RÖHRIG (1995) konnte ähnliche Beobachtungen im Feld und Labor machen. Worin liegt der fördernde Einfluß von *C. volutator* auf die Larvenbesiedlung? Hypothetisch wäre eine Oberflächenvergrößerung und -verrauhung durch die Röhren von *C. volutator* sowie eine Sauerstoffanreicherung durch Ingestionsströmungen denkbar. In der Darß-Zingster Boddenkette konnte ein positiver Zusammenhang zwischen dem Auftreten von *C. volutator* und gerade gesiedelten juvenilen *M. viridis* beobachtet werden. Möglicherweise stellt die hohe bioturbate Aktivität von *C. volutator* in den oberen cm des Substrates eine ideale Besiedlungsoberfläche her.

Der negative Einfluß der adulten *M. viridis* auf *C. volutator* könnte durch die Freß- und Grabaktivitäten der Spionide hervorgerufen werden. RÖHRIG (1995) konnte in der Boddenkette ebenfalls diesen negativen Effekt beobachten und bezeichnete die bioturbate Aktivität als wichtigsten migrationsauslösenden Faktor. Damit wird klar, daß *M. viridis* keinen Räuberdruck auf *C. volutator* ausübt, wie es für *H. diversicolor* durch Arbeiten von BICK & ARLT (1993), FLACH (1992), JENSEN & ANDRÉ (1993) und OLAFSSON & PERSSON (1986) bekannt ist, sondern die Störung ausschließlich durch die Bioturbation und Tentakelbewegung hervorgerufen wird.

In Abb. 88 sind die Möglichkeiten der Hemmung bzw. Förderung anderer Organismen durch die Spionide *M. viridis* zusammenfassend dargestellt. Dabei wurde davon ausgegangen, daß ein direkter Prädationseinfluß durch *M. viridis* unwahrscheinlich ist, da sich die Spionide als Suspensions- und Substratfresser ernährt (DAUER et al. 1981). In dieser Abbildung wird im Sinne von GALLAGHER et al. (1983) auch deutlich, daß röhrenbauende Organismen eher einen fördernden Einfluß auf andere benthische Organismen ausüben als diese zu hemmen. Insgesamt kann resümiert werden, daß *M. viridis* in der Boddenkette einen positiven Einfluß auf die Besiedelbarkeit der Sedimente v.a. in den oligohalinen Bereichen ausübt und nach LAWTON (1994) als "ecosystem engineer" bezeichnet werden kann.

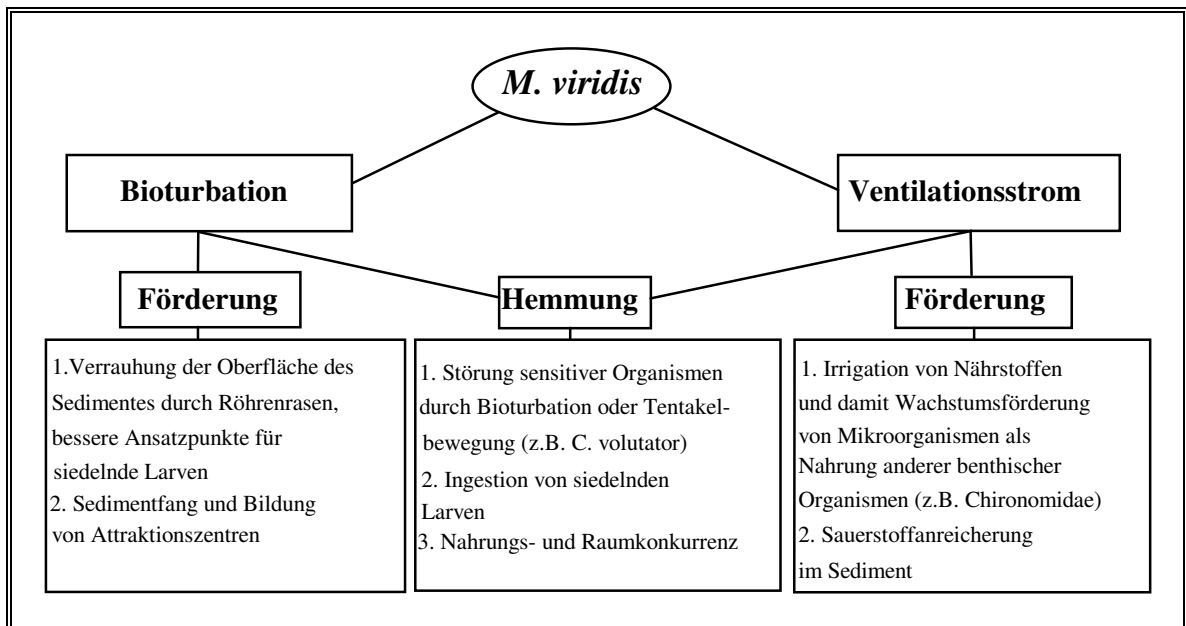


Abb. 88: Möglichkeiten der Förderung bzw. Hemmung anderer Organismen durch die Spionide *M. viridis*

5. SCHLUßFOLGERUNGEN

Die vorliegenden Ergebnisse verdeutlichen eine erfolgreiche Kolonisierung europäischer Brackwasser-Ästuarie durch *Marenzelleria viridis*. In der Ostsee erreicht die Spionide zur Zeit eine Verbreitung zwischen 53° und 63° Nord (Abb. 89). Bevorzugte Besiedlungsgebiete sind die Mündungsbereiche von Flüssen und die Bodden, Haffe und Nehrungen. So finden wir die Art heute an der deutschen Ostseeküste (Gebiet I) von der Schlei-Mündung über die Wismar-Bucht, Warnow-Mündung, Darß-Zingster Boddenkette, Bodden um Rügen, Greifswalder Bodden bis hin zur Pommernbucht. In Polen (Gebiet II) sind es v.a. Brackwasserseen, die Swine- und Dzwina-Mündung sowie die Danziger Bucht mit dem Wisla-Haff. In Schweden (Gebiet III) finden wir die Art im Kalmarsund von Paskallavik bis Karlshamn. Im Baltikum (Gebiet IV) ist die Art ebenfalls v.a. in Mündungsbereichen von Flüssen etabliert. Schwerpunkte der Besiedlung bilden das Kurische Haff und die Rigaer Bucht. In Finnland (Gebiet V) ist *M. viridis* um die Aland-Inseln zu finden, außerdem im Schärengbiet um Tvärminne von Kotka bis Pori. Hält man sich die kurze Zeit des Auftretens von *M. viridis* in der Ostsee vor Augen (seit etwa 10 Jahren), so stehen folgende Fragen im Vordergrund:

1. W o r i n ist die Ursache für die erfolgreiche Besiedlung, Ausbreitung und Etablierung zu suchen?
2. W e l c h e Auswirkungen hat das Auftreten dieser neuen Art auf die einheimischen Lebensgemeinschaften?
3. W a r u m werden die eutrophen Brackwasser-Ästuarie in der Besiedlung bevorzugt?

Die vorliegenden Ergebnisse weisen darauf hin, daß wir es bei *M. viridis* mit einer genuinen Brackwasserart zu tun haben, die bis in limnische Bereiche eindringen kann, zur erfolgreichen Reproduktion aber Salinitäten von mindestens 5 ‰ benötigt. Außerdem scheint sie aus ernährungsphysiologischen Gründen eu- bis hypertrophe Bereiche (Häfen, Flußmündungen, Bodden, Haffe etc.) mit hohen Chl_a -Werten zu bevorzugen. Tabellarisch soll versucht werden, die Koloniesierungsvorteile und Areal-Limitation von *M. viridis* darzustellen.

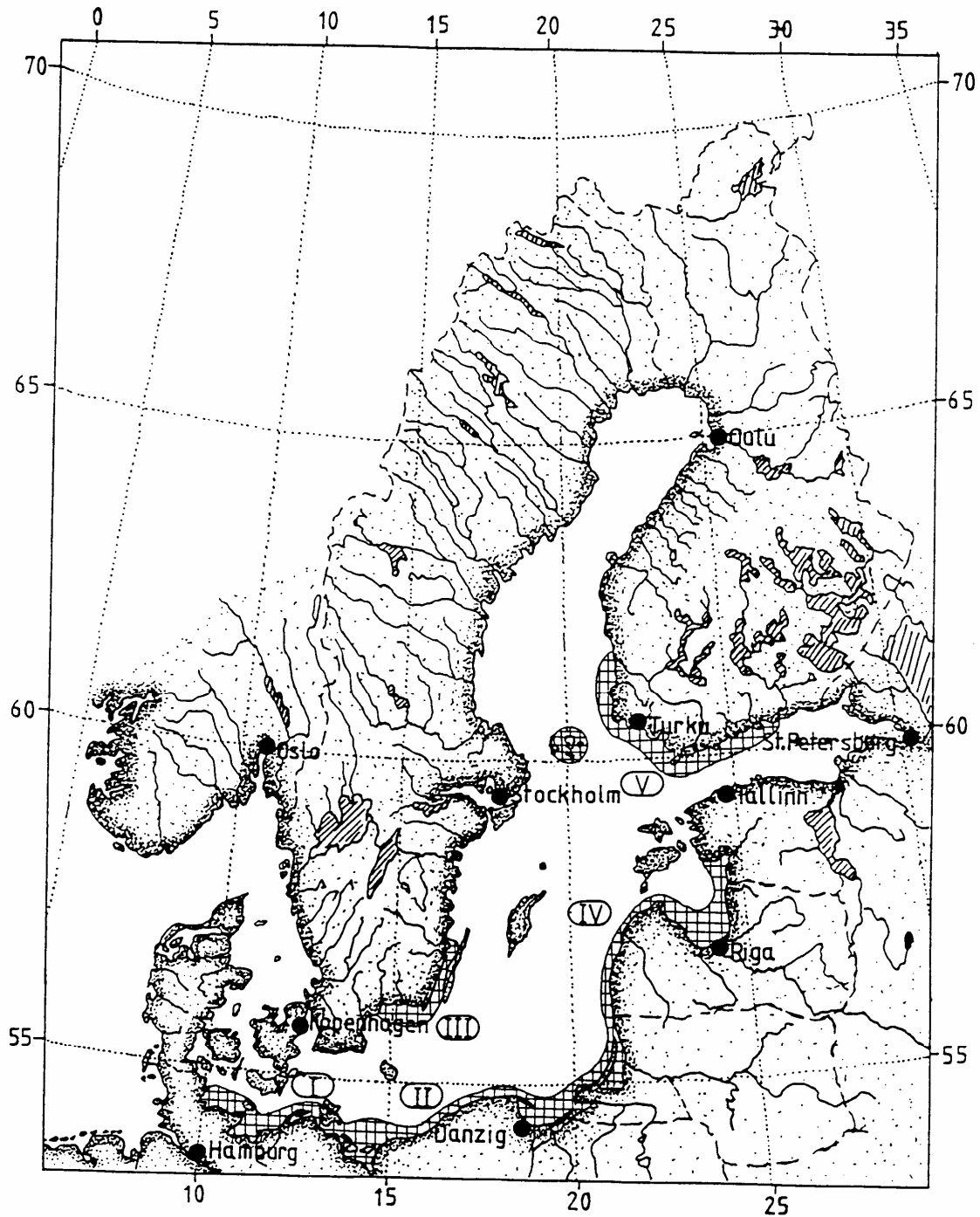


Abb. 89:

 Verbreitung von *M. viridis* in der Ostsee bis 1995

(Literatur über *M. viridis* in der Ostsee ist der Bibliographie zu entnehmen)

Die Schraffur täuscht eine flächendeckende Verbreitung vor, jedoch besiedelt *M. viridis* v.a. Küstengewässer wie Mündungsbereiche von Flüssen, Brackwasserseen, Bodden und Haffe.

I = Deutschland: (Schlei-Mdg., Wismarbucht, Warnow-Mdg., Darß-Zingster Boddenkette Greifswalder Bodden, Peenestrom, Kleines Haff, Pommernbucht)

II = Polen: (Pommernbucht, Stettiner Haff, Swine- u. Dzwina-Mdg., Brackwasserseen, Danziger Bucht, Wisla Haff)

III = Schweden: (Kalmar-Sund von Karlshamn bis Paskallavik)

IV = Baltikum: (Kurisches Haff, Lipaja, Venta-Mdg., Rigaer Bucht)

V = Finland: (von Kotka bis Pori und Aland-Inseln)

Potenzen von <i>M. viridis</i>	Autor
hohe Resistenz gegenüber niedrigen Salinitäten (<0,5 ‰)	Fritzsche & von Oertzen (1995)
hohe Resistenz gegenüber Schwefelwasserstoff (bis zu 5mmol/l im Sediment)	Schneider (1995)
wahrscheinlich Ausnutzung von Sulfid für den Stoffwechsel	Schneider (1996a, b)
hohe Resistenz gegenüber niedrigen Temperaturen bei niedrigen Salinitäten	Richard (1995)
Hyper-Osmoregulation bei allen Salinitäten (0,5-30 ‰), bedingt wahrscheinlich auch die hohe Gefrierresistenz	Fritzsche (1995) Richard (1995)
Larval-Entwicklung benötigt >5 ‰ (v.a. 3-Segmente-Stadium anfällig)	Bochert & Bick (1995)
hohe Bioturbation und Irrigation, chemische und physikalische Sedimentveränderung, Nährstoffangebot	diese Studie
lange Lebensdauer von ca. 3 Jahren, Überdauern ungünstiger Lebens- und Fortpflanzungsbedingungen	diese Studie
hohe Motilität der Adulten, Migrationsmöglichkeiten auf kleineren Distanzen	diese Studie
planktische Larval-Phase von >3 Wochen, Migrationsmöglichkeiten auf großen Distanzen (Möglichkeit des Transportes im Ballastwasser)	Bochert & Bick (1995)
Reproduktion in der kalten Jahreszeit, geringe Fraßaktivität potentieller Räuber	Bochert & Bick (1995) diese Studie
unterschiedliche Sedimentpräferenzen der Adulten und der Larven	diese Studie Kube et al. 1996
Korrelation der erfolgreichen Larval-Besiedlung mit Phytoplankton-Konz. >5 g Chl _a /m ² im Winter	Kube et al. (1996)
geringe negative Wechselwirkungen mit anderen makrozoobenthischen Taxa	Röhrig (1995) diese Studie
hohe Biomasse und Produktion, Nahrungsangebot für exo- und endogene Prädatoren	Winkler & Debus (1993) diese Studie

Insgesamt kann man sagen, daß *M. viridis* potenter ist als viele andere einheimische Organismen in den oligohalinen Brackgewässern der Ostsee und somit Bereiche besiedeln kann, die kaum von anderen Taxa bewohnt werden. So kommt die Spionide in der Darß-Zingster Boddenkette und im Kurischen Haff in meio- bis oligohalinen Bereichen vor, die vor deren Einwanderung nur von

Chironomidae und Tubificidae besiedelt waren. Der in Nordamerika von DÖRJES & HOWARD (1975) als typische *M. viridis*-Lebensgemeinschaft bezeichnete Bereich des Ogeechee River mit Salinitäten von 0,2 bis 12‰ scheint sich in den neu eroberten Ostsee-Gebieten zu wiederholen. Auch hier erreicht die Spionide Dominanzen von über 90%. Ob die von ELLIOTT & KINGSTON (1987) im Forth Ästuar beschriebene *M. wireni* - *H. diversicolor*-Assoziation der Art *M. viridis* entspricht, müssen spätere Untersuchungen zeigen (siehe Einleitung). Wie dem auch sei, diese Untersuchung bestätigt ähnliche Besiedlungsstrategien der Gattung *Marenzelleria* in der Nordsee.

Es muß davon ausgegangen werden, daß sich, wie etliche Immigrations-Beispiele der Vergangenheit zeigen, die Spionide *Marenzelleria viridis* in den Brackwassergebieten der Nord- und Ostsee etabliert hat und dort ein dominantes Faunenelement darstellt. Die Ostsee ist ein relativ junges Gewässer. Seit der drastischen Reduzierung der Artenanzahl durch die letzte Eiszeit können wir eine ständige Neubesiedlung und Sukzession der Nord- und Ostsee beobachten (JANSSON 1994, LEPPÄKOSKI 1984, REISE 1993). Die lückenhaften Lebensgemeinschaften lassen offenbar noch viel Platz für Einwanderer (REISE 1993). Abzuwarten bleibt, ob sich die neuen Arten über längere Zeit behaupten können und eine geeignete Nische ("The role of an organism within a community" KREBS (1994) p. 245) finden. Die Zukunft wird zeigen, ob *M. viridis* durch Umwelteinflüsse wie starke Winter mit Eisgängen, langes Trockenfallen, langanhaltende niedrige Salinitäten und Sauerstoffdefizite sowie durch biotische Beeinflussungen wie Parasitierung, Prädation und Konkurrenz zurückgedrängt wird. Faßt man die bisher gewonnenen Ergebnisse zusammen, so scheint die Spionide in den eutrophierten Brackwasserbereichen eine Nische gefunden zu haben und wird wahrscheinlich nicht mehr aus der Lebensgemeinschaft wegzudenken sein. Die logische Konsequenz ist, daß wir *M. viridis* wie viele andere ursprünglich eingewanderte Arten in Zukunft als einheimisches Taxon bezeichnen werden.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Von März 1992 bis Dezember 1995 wurde die Ausbreitung der aus Nordamerika in Brackgewässer der Nord- und Ostsee eingewanderten Spionide *Marenzelleria viridis* am Beispiel der Darß-Zingster Boddenkette (südliche Ostsee) anhand von 3 ausgewählten Stationen verfolgt. Schwerpunkte der Untersuchungen bildeten die Biologie von *M. viridis* (1. Teil) und die Wechselwirkungen mit dem einheimischen Makrozoobenthos (2. Teil).

[1] Im Untersuchungszeitraum wurden wechselnde Abundanzen der Spionide beobachtet. Die höchsten Dichten mit über 50.000 Ind./m² und Feuchtmassen von 600 g/m² konnten 1994 an der Station 2 beobachtet werden. Dann jedoch folgte ein drastischer Bestandseinbruch auf 2.000 Ind./m² und 250 g/m² FM, der bis 1995 andauerte. Er wurde durch die anhaltende geringe Salinität (ca. 3 ‰) und die damit ausfallende Reproduktion an dieser Station verursacht. In den salineren Bereichen (Station 1 & 3) wurde dagegen im gesamten Untersuchungszeitraum eine erfolgreiche Reproduktion beobachtet. Die Abundanzen lagen bei wenigen 1.000 bis 10.000 Ind./m². Die Biomassen schwankten um 400 g/m² FM. *M. viridis* bildete v.a. an der durch andere Taxa gering besiedelten, oligohalinen Station 2 die dominante Art und konnte hier 40 bis 90 % Individuen- und Biomasse-Dominanz erreichen.

[2] Untersuchungen zur Populationsdynamik ergaben, daß die Spionide in der Boddenkette eine Lebenserwartung von ca. 3 Jahren hat. Die im Herbst/Winter stattfindende Reproduktion führte jeweils zu einem kurzzeitigen drastischen Anstieg der Abundanzen durch die frisch gesiedelten Larven (ca. 20 Segmente). Innerhalb eines Jahres erreichten die juvenilen Tiere die Geschlechtsreife und eine Segmentzahl von ca. 150. *M. viridis* ist in der Lage, 2 bis 3 mal an der Reproduktion teilzunehmen und kann so ungünstige Fortpflanzungsbedingungen ausgleichen. Insgesamt erreichte die Spionide eine maximale Länge von 10 bis 14 cm, ca. 250 Segmente und eine individuelle Feuchtmasse (IFM) von 0,28 g.

[3] An zwei Stationen konnte gezeigt werden, daß die Spionide über ein Winterwachstum verfügt und 1 bis 2 Wachstumsdepressionen in die Zeit der Gonadenreife (April/Mai/Juni) fallen. Die größten Wachstumsschübe und damit höchsten Biomassezuwächse wurden in der jeweils neu siedelnden Generation beobachtet.

[4] Produktionen von 55 bis 85 g AFTM/m²/a konnten für die Gesamt-Population an der Station 2 beispielhaft berechnet werden. Die extrem hohe Produktion in diesem Bereich liegt weit über den von anderen Polychaeten bekannten Produktionen. Die relativ geringe Produktivität (P/B=1,2-1,6),

verursacht durch die hohen Jahresbiomassen, ist mit anderen Untersuchungen vergleichbar. Allerdings bleibt hierbei die unterschiedliche Produktivität der einzelnen Generationen mit einem Maximalwert von 4,8 (F3-Generation) zu berücksichtigen.

[5] *M. viridis* zeigte je nach Entwicklungsstadium unterschiedliche Sedimentpräferenzen. Mit Hilfe eines neu eingeführten Relativ-Punkte-Systems (RPS) konnte demonstriert werden, daß die neu siedelnden Larven die schlickigen Sedimente den sandigen vorziehen. Bei gleichzeitigem Angebot von Sand und Schlick bevorzugen die juvenilen und adulten *M. viridis* signifikant die sandigen Sedimente. Auch in Freiland-Experimenten und bei den Routine-Monitoring-Untersuchungen konnten diese Sedimentpräferenzen nachgewiesen werden.

[6] Bei Untersuchungen zur kleinflächigen Verteilung konnte ein J-L-förmiger Röhrenbau beobachtet werden. Die Röhren sind relativ senkrecht und unverzweigt und besitzen nur eine Öffnung. Sie erreichen eine maximale Tiefe von 35 cm, sind jedoch durchschnittlich 25 cm tief. Im oberen (1-4 cm) Bereich werden Verzweigungen von *H. diversicolor*-Röhren genutzt. Rechenbeispiele verdeutlichen, daß die Sedimentumlagerung durch den Bau der Röhren theoretisch bis zu 37,7 liter/m² betragen kann. Die Sedimentqualität wird v.a. durch die Erhöhung des organischen Gehaltes in den oberen 5 cm des Substrates verändert.

[7] Es konnte beobachtet werden, daß *M. viridis* besonders an leicht erhöhten Stellen des Sedimentes auftritt und in der Horizontalverteilung ein "patchiness" aufweist. Die Anwendung verschiedener Methoden der Dispersionsanalyse bestätigten diese geklumpfte Verteilung. Dabei konnten Aggregationszentren mit Ausdehnungen zwischen 0,25 und 9 m² festgestellt werden.

Den zweiten Schwerpunkt der Arbeit bildete die Untersuchung der Wechselwirkungen zwischen *M. viridis* und einigen abundanten Vertretern des Makrozoobenthos in der Boddenkette sowie die Abhängigkeit der Besiedlung von abiotischen Parametern. Hierzu wurden die Ergebnisse des Monitoring ausgewertet, eine Transektstudie sowie Besiedlungs- und Konkurrenzexperimente durchgeführt.

[8] Die Auswertung von veröffentlichtem und unveröffentlichtem Datenmaterial über die Entwicklung des Makrozoobenthos in der Darß-Zingster Boddenkette (von 1969 bis 1991) und der Vergleich mit den eigenen Daten (1992 bis 1995) unter Berücksichtigung der verwendeten Methoden machte eine fördernde Wirkung für fast alle benthischen Evertibraten durch die Immigration von *M. viridis* deutlich. Zusätzlich wurden Rangkorrelationen zwischen den Arten und der

Spionide berechnet, und es zeigten sich auch hier in fast allen Fällen signifikant positive Beziehungen.

[9] Zum besseren Verständnis der Auswahl bestimmter Taxa für die Konkurrenzexperimente und zur Erweiterung der Kenntnisse über die autochthone Fauna in der Boddenkette wurde diesen ein gesondertes Kapitel gewidmet.

[10] Die Abhängigkeit der Besiedlungsstrukturen makrozoobenthischer Organismen von abiotischen Sedimentparametern wurde mittels einer Transektstudie in der Kibrbucht untersucht. Anhand von Trendanalysen und Berechnungen von Rangkorrelationen wurden Beziehungen des Makrozoobenthos zu abiotischen Parametern des Sedimentes (Wassergehalt, organischer Gehalt, mittlere Korngröße, Silt-Fraktion) verdeutlicht. Zur Analyse der Beziehungen zwischen den Organismen wurden Spearmansche Rangkorrelationen berechnet. Es konnten u.a. signifikant negative Beziehungen zwischen den adulten *M. viridis* und *C. volutator* festgestellt werden.

[11] Die Spionide *M. viridis* und der Amphipode *C. volutator* scheinen eine sehr differenzierte Wechselbeziehung einzugehen. Während *C. volutator* die Besiedlung durch Larven von *M. viridis* signifikant fördert, bestehen zwischen adulten *M. viridis* und dem Amphipoden signifikant negative Korrelationen. Die bioturbaten Aktivitäten und Tentakelbewegungen bilden für den Amphipoden einen migrationsauslösenden Faktor, der im Experiment bis hin zur erhöhten Mortalität führte.

[12] Die Spionide übte im Freiland keinen negativen Effekt auf *H. diversicolor* aus. Andererseits war im Labor eine signifikante Abundanzabnahme von *M. viridis* bei gleichzeitiger Erhöhung der Dichte der Nereide zu beobachten.

[13] Abschließend werden Ursachen für die erfolgreiche Einwanderung und Etablierung von *M. viridis* in den europäischen Brackwassergebieten diskutiert. Es wird der derzeitige Kenntnisstand zur Biologie und Verbreitung der Art in der Ostsee gegeben. *M. viridis* kann für die Boddenkette als ein "ecosystem engineer" (*sensu* LAWTON 1994) bezeichnet werden, der durch die Veränderung des Besiedlungssubstrates Weichboden physikalische, chemische und biologische Verhältnisse schafft, die auch von anderen Arten bevorzugt besiedelt werden.

[14] Weiterhin wird auf die Schwierigkeit in der taxonomischen Festlegung innerhalb der Gattung *Marenzelleria* hingewiesen. Die Bibliographie verschafft dem Leser die Möglichkeit, alle bisher veröffentlichten Arbeiten über *Marenzelleria* mit ihren Schwerpunkten, Untersuchungsgebieten und der Nomenklatur einzusehen.

7. BIBLIOGRAPHIE (siehe Anhang)

In der Bibliographie werden sowohl Arbeiten, die direkt den Polychaeten betreffen als auch solche, die *Marenzelleria* nur randläufig in Faunenlisten erwähnen, mit erfaßt. Die in der nachstehenden Tabelle genannten Synonyme bedeuten keineswegs eine Überprüfung der Taxa. Die Tab. 23 soll nur die in der Bibliographie verwendete Nomenklatur verdeutlichen und richtet sich nach der bisherigen Taxonomie von MACIOLEK (1984), FOSTER (1971) und HARTMANN (1959). Eine Revision würde sicherlich eine Veränderung der verwendeten Synonyme mit sich bringen.

Die in der Kategorie "Topics" der Übersichtstabelle im Anhang in Klammern aufgeführten Zahlen beziehen sich auf die Tab. 23 und geben jeweils die in den Arbeiten verwendeten Synonyme an.

Die Bibliographie soll dem Leser auf einen Blick ermöglichen, die geographische Herkunft, Schwerpunkte der Arbeiten bezüglich *Marenzelleria* und die verwendete Nomenklatur zu entnehmen.

Tab. 23: Nomenklatur von *Marenzelleria*

[1] <i>Marenzelleria viridis</i>	[13] <i>Marenzelleria wireni</i>	[20] <i>Marenzelleria jonesi</i>
[2] <i>Marenzellaria viridis</i>	[14] <i>Marenzellaria wireni</i>	?
[3] <i>Laonice viridis</i>	[15] <i>Laonice annenkovae</i>	
[4] <i>Scolecoides arcticus</i>	[16] <i>Laonice annenkowae</i>	
[5] <i>Scolecoides arcticus</i>	[17] <i>Microspio wireni</i>	
[6] <i>Scolecoides virens</i>	[18] <i>Nerine vulgaris</i>	
[7] <i>Scolecoides viridis</i>	[19] <i>Paraspio wireni</i>	
[8] <i>Scolecopsis tenuis</i>		
[9] <i>Scolecopsis viridis</i>		
[10] <i>Scolecopsis tenuis</i>		
[11] <i>Scolecoides viridis</i>		
[12] <i>Scolecoides viridis</i>		

8. LITERATUR

Die mit [Zahl] gekennzeichnete Literatur gehört zur Bibliographie von *Marenzelleria* und bezieht sich somit auf die in der Tabelle (Pkt. 7 und Anhang) angegebenen Arbeiten. Der Übersicht halber werden die Arbeiten gesondert aufgeführt.

- ALLER, R.C., 1982: The effect of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water. *In* Animal-Sediment Relations. MCCALL & TEVESZ (eds.). -Plenum Press, New York: 53-102.
- AMBROGI, R., 1990: Secondary production of *Prionospio caspersi* (Annelida: Polychaeta: Spionidae). -Mar. Biol. 104: 437-442.
- ARNDT, E.A., 1988: Zusammenfassende Ergebnisse von Untersuchungen am Makrozoobenthos der Darß-Zingster Boddenkette von 1969-1987. -Wiss. Zeitschr. Univ. Rostock 37 (5): 6-12.
- BARTELS-HARDEGE, H.D. & Zeeck, E., 1990: Reproductive behaviour of *Nereis diversicolor* (Annelida: Polychaeta). -Mar. Biol. 106: 409-412.
- BICK, A., 1994: *Corophium volutator* (Corophiidae: Amphipoda) as an intermediate host of larval digenea - an ecological analysis in a coastal region of the Southern Baltic. -Ophelia 40: 27-36.
- BICK, A. & G. ARLT, 1993: The influence of *Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776) on the macro- and meiozoobenthos of a shallow water area of Mecklenburg Bay (Western Baltic Sea). -Rost. Meeresbiol. Beitr. 1: 9-24.
- BICK, A. & ZETTLER, M.L., 1994: The distribution of hydrobiids and the effect of sediment characteristics on the population dynamics of *Hydrobia ventrosa* in a coastal region of the Spouthern Baltic. -Int. Rev. ges. Hydrobiol. 79: 325-336.
- BOGUCKI, M., 1953: The reproduction and development of *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) in the Baltic. -Pol. Arch. Hydrobiol. 14: 251-270.
- BREY, T., 1989: Der Einfluß physikalischer und biologischer Faktoren auf Struktur und Dynamik der sublitoralen Macoma-Gemeinschaft der Kieler Bucht. -Ber. Inst. Meeresk., Univ. Kiel 186: 1-248.
- BÜLOW von, T., 1957: Systematisch-autökologische Studien an eulitoraligen Oligochaeten der Kimbrischen Halbinsel. -Kieler Meeresforsch. 13: 69-116.
- BURLA, H., SCHENKER, H.-J. & STAHEL, W., 1974: Das Dispersionsmuster von Teichmuscheln (*Anodonta*) im Zürichsee. -Oecologia 17: 131-140.
- BUTMAN, C.A., 1987: Larval settlement of soft-sediment invertebrates: The spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. -Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 25: 113-165.
- BUTMAN, C.A., 1989: Sediment-trap experiments on the importance of hydrodynamical processes in distributing settling invertebrate larvae in near-bottom waters. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 134: 37-88.
- BUTMAN, C.A., J.P. GRASSLE & C.M. WEBB, 1988: Substrate choice made by marine larvae settling in still water and in a flume flow. -Nature 3: 771-773.
- CHAMBERS, M.R. & MILNE, H., 1975: Life cycle and production of *Nereis diversicolor* O.F. Müller in the Ythan Estuary, Scotland. -Estuar. Coast. Mar. Sci. 3: 133-144.
- CHATFIELD, C., 1975: The analysis of time series: Theory and practice. -Chapman & Hall, London: 263pp.
- CLARK, P.J. & EVANS, F.C., 1954: Distance to nearest neighbor as a measure for spatial relationships in populations. -Ecology 35: 445-453.
- CLIFF, A.D. & ORD, J.K., 1973: Spatial autocorrelation. -Pion Ltd., London: 180pp.

- CLIFF, A.D. & ORD, J.K., 1981: Spatial processes. Models and applications. -Pion Ltd., London: 266pp.
- CORRENS, M., 1976: Charakteristische morphometrische Daten der Boddenkette südlich des Darß und des Zingst. -Vermessungstechnik 24: 459-461.
- CROWE, W.A., A.B. JOSEFSON & I. SVANE, 1987: Influence of adult density on recruitment into soft sediment: a short-term *in situ* sublittoral experiment. Mar. Ecol. Prog. Ser. 41: 61-69.
- CRISP, D.J., 1971: Energy flow measurements. In Methods for the Study of Marine Benthos. HOLME & MCINTYRE (eds.). -Blackwell Scientific Publications, Oxford: 197-279
- DANKERS, N. & J.J. BEUKEMA, 1981: Distributional patterns of macrobenthic species in relation to some environmental factors. -Rep. Wadden Sea Working Group 4: 69-103.
- DAVEY, J.T.; GEORGE, C.L., 1986: Species interactions in soft sediments: Factors in the distribution of *Nereis (Hediste) diversicolor* in the Tamar Estuary. -Ophelia 26: 161-164.
- DAVEY, J.T. & GEORGE, C.L., 1986: Factors in the distribution of intertidal, estuarine polychaetes: a field experiment with *Nereis (Hediste) diversicolor* and *Nephtys hombergi* in the Tamar at Plymouth. -Estuar. Coast. Shelf Sci. 22: 603-618.
- DEAN, D., 1978b: Migration of the sandworm *Nereis virens* during winter nights. -Mar. Biol. 45: 165-173
- DEAN, D., 1978a: The swimming of bloodworms (*Glycera* spp.) at night, with comments on other species. -Mar. Biol. 48: 99-104
- ECKMAN, J.E., 1979: Small-scale patterns and processes in a soft-substratum, intertidal community. -J. Mar. Res. 37: 437-457.
- ECKMAN, J.E., NOWELL, A.R.M. & JUMARS, P.A., 1981: Sediment destabilization by animal tubes. -J. Mar. Res. 39: 361-374.
- EKSCHMITT, K., 1993: Über die räumliche Verteilung von Bodentieren. Zur ökologischen Interpretation der Aggregation und zur Probenstatistik. -Dissertation Universität Bremen: 173pp.
- ELLIOTT, M. & TAYLOR, C.J.L., 1989: The production ecology of the subtidal benthos of the Forth Estuary, Scotland. -Scient. Mar. 53: 531-541.
- ESSELINK, P. & ZWARTS, L., 1989: Seasonal trend in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. -Mar. Ecol. Progr. Ser. 56: 243-254.
- FAGER, E.W., 1964: Marine sediments: Effects of a tube-building polychaete. -Science 143: 356-359.
- FARKE, H., P.A.W.J. DE WILDE & E.M. BERGHUIS, 1979: Distribution of juvenile and adult *Arenicola marina* on a tidal mud flat and the importance of nearshore areas for recruitment. -Neth. J. Sea Res. 13: 354-361.
- FLACH, E.C., 1992: The influence of four macrozoobenthic species on the abundance of the amphipod *Corophium volutator* on tidal flats of the Wadden Sea. -Neth. J. Sea Res. 29: 379-394.
- FLACH, E.C., 1993: The distribution of the amphipod *Corophium arenarium* in the Dutch Wadden Sea: relationships with composition and the presence of cockles and lugworms. -Neth. J. Sea Res. 31: 281-290.
- FORBES, V.E.; LOPEZ, G.R. 1990: The role of sediment type in growth and fecundity of mud snails (Hydrobiidae). -Oecologia 83: 53-61.

- GAGE, J.D. & G.G. COGHILL, 1977: Studies on the dispersion patterns of Scottish sea loch benthos from contiguous core transects. *In Ecology of marine benthos*. COULL (ed.) -University of South Carolina Press, Columbia: 319-337.
- GALLAGHER, E.D., JUMARS, P. & TRUEBLOOD, D.D., 1983: Facilitation of soft-bottom benthic succession by tube builders. *-Ecology* 64: 1200-1216.
- GOERKE, H., 1966: Nahrungsfiltration von *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Nereidae, Polychaeta). *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 10: 49-58.
- GOERKE, H., 1971: Die Ernährungsweise der *Nereis*-Arten (Polychaeta, Nereidae) der deutschen Küsten. *-Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven* 13: 1-50.
- GOERKE, H., 1984: Temperature-dependence of swarming in North Sea Nereidae. *-Fortschr. Zool.* 29: 39-43.
- GRASSLE, J.P. & C.A. BUTMAN, 1989: Active habitat selection by larvae of the polychaetes, *Capitella* spp. I and II, in a laboratory flume. *In Reproduction, genetics and distribution of marine organisms*. RYLAND & TYLER (eds.). -Olsen & Olsen, Fredensborg: 107-114.
- HARDEGE, J.D., BARTELS-HARDEGE, H.D., ZEECK, E. & GRIMM, F.T., 1990: Induction of swarming of *Nereis succinea*. *-Mar. Biol.* 104: 291-295.
- HARRIS, G.J. & MORGAN, E., 1986: Seasonal and semi-lunar modulation of the endogenous swimming rhythm in the estuarine amphipod *Corophium volutator* (Pallas). *-Mar. Behav. Physiol.* 12: 303-314.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G., 1981: The ragworm *Nereis diversicolor*. *In Invertebrates of the Wadden Sea*. DANKERS, KÜHL & WOLFF (eds.). -Stichting Veth tot aan Waddenonderzoek, Leiden: 113-114.
- HAUENSCHILD, C., 1960: Lunar periodicity. *-Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology; Cold Spring Harbor, New York* 25: 491-497.
- HEDGPETH, J.W., 1980: The problem of introduced species in management and mitigation. *-Helgol. Meeresunters.* 33: 662-673.
- HEIP, C. & HERMAN, R., 1979: Production of *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Polychaeta) in a shallow brackish-water pond. *-Estuar. Coast. Mar. Sci.* 8: 297-305.
- HORNE, J.K. & SCHNEIDER, D.C., 1994: Analysis of scale-dependent processes with dimensionless ratios. *-Oikos* 70: 201-211.
- HORNE, J.K. & SCHNEIDER, D.C., 1995: Spatial variance in ecology. *-Oikos* 74: 18-26.
- HSIEH, H.L., 1994: Larval development and substrate preference at settlement in *Pseudopolydora diopatra* (Polychaeta: Spionidae). *-Invert. Repr. Dev.* 25: 205-214.
- IWAO, S., 1972: Application of the m*-m method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. *-Res. Pop. Ecol.* 14: 97-128.
- JENSEN, K.T., 1988: Recruitment and survival of *Nereis diversicolor* O.F. Müller and *Corophium volutator* (Pallas) in an artificial saltwater lagoon in the Danish wadden sea. *-Kieler Meeresforsch. Suppl.* 6: 366-374.
- JENSEN, K.T.; ANDRÉ, C., 1993: Field and laboratory experiments on interactions among an infaunal polychaete, *Nereis diversicolor*, and two amphipods, *Corophium volutator* & *C. arenarium*: effects on survival, recruitment and migration. *-J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 168: 259-278.
- JOHNSON, R.K., 1987: Seasonal variation in diet of *Chironomus plumosus* (L.) and *C. anthracinus* Zett. (Diptera: Chironomidae) in mesotrophic Lake Erken. *-Freshw. Biol.* 17: 525-532.
- JUMARS, P.A., 1975: Methods for measurement of community structure in deep-sea macrobenthos. *-Mar. Biol.* 30: 245-252.

- JUMARS, P.A., THISTLE, D. & JONES, M.L., 1977: Detecting two dimensional spatial structure in biological data. -*Oecologia* 28: 109-123.
- JUMARS, P.A. & ECKMAN, J.E., 1983: Spatial structure within deep-sea benthic communities. -*In* The Sea. ROWE (ed.), John Wiley, New York: 399-451.
- KAJAK, Z., 1987: Determinants of maximum biomass of benthic Chironomidae (Diptera). -*Ent. Scand. Suppl.* 29: 303-308.
- KAREIVA, P., 1994: Space: the final frontier for ecology theory. -*Ecology* 75: 1.
- KINNE, O., 1954: Über das Schwärmen und die Larvalentwicklung von *Nereis succinea* Leuckart (Polychaeta). -*Zool. Anz.* 153: 114-126.
- KINZELBACH, R., 1995: Neozoans in European waters - Exemplifying the worldwide process of invasion and species mixing. -*Experientia* 51: 526-538.
- KITLAR, J., 1991: Der Einfluß der Bioturbation auf den Transport gelöster Stoffe im Porenwasser. -*Ber. Inst. Meereskd. Univ. Kiel* 210: 1-99.
- KNÖLLNER, F.H., 1935: Ökologische und systematische Untersuchungen über litorale und marine Oligochaeten der Kieler Bucht. -*Zool. Jahrb. (Systematik)* 66: 425-563.
- KOLBE, K., 1993: Die Wesermündung als Lebensraum von *Marenzelleria viridis*. - Statusseminar zum BMfT-Verbundprojekt, Warnemünde.
- KREBS, C.J., 1994. Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. -Harper Collins College Publishers, New York: 801pp.
- KRISTENSEN, E., 1984: Life cycle, growth and production in estuarine populations of the polychaetes *Nereis virens* and *N. diversicolor*. -*Holarct. Ecol.* 7: 249-256.
- KUBE, J. 1992: Das Makrozoobenthos des Windwatts am Bock - Szenario des Jahres 1991. -Diplomarbeit Universität Rostock: 151pp.
- LAMBECK, R.H.D. & VALENTIJN, P., 1987: Distribution, dynamics and productivity of a colonizing (*Polydora quadrilobata*) and an established (*P. ligni*) polydorid polychaete in Lake Grevelingen: An enclosed estuary in the SW Netherlands. - *Neth. J. Sea Res.* 21: 143-158.
- LAUCKNER, G., 1986: Analysis of parasit-host system in the Western Baltic Sea. - *Ophelia* Suppl.4: 129-137.
- LAWTON, J.H., 1994: What do species do in ecosystems? -*Oikos* 71: 367-374.
- LEPPÄKOSKI, E., 1984: Introduced species in the Baltic Sea and its coastal ecosystems. -*Ophelia* Suppl. 3: 123-135.
- LEVIN, L.A., 1981: Dispersion, feeding behaviour and competition in two spionid polychaetes. -*J. Mar. Res.* 39: 99-117.
- LEVIN, L.A., 1984: Life history and dispersal patterns in a dense infaunal polychaete assemblage: Community structure and response to disturbance. -*Ecology* 65: 1185-1200.
- LLOYD, M., 1967: Mean crowding. -*J. Anim. Ecol.* 36: 1-30.
- MAURER, D. & APRILL, G., 1979: Intertidal benthic invertebrates and sediment stability at the mouth of Delaware Bay. -*Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 64: 379-403.
- MCCALL, P.L. & TEVESZ, M.J.S., 1982: The effects of benthos on physical properties of freshwater sediments. *In* Animal-Sediment Relations. MCCALL & TEVESZ (eds.) -Plenum Press, New York: 105-172.
- MCCANN, L.D. & L.A. LEVIN, 1989: Oligochaete influence on settlement, growth and reproduction in a surface-deposit-feeding polychaete. -*J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 131: 233-253.
- MEADOWS, P.S. & J.I. CAMPBELL, 1972. Habitat selection by aquatic invertebrates. -*Adv. Mar. Biol.* 10: 271-382.
- METTAM, C., 1981: Survival strategies in estuarine nereids. -*Mar. Sci.* 15: 65-77.
- METTAM, C., SANTHANAM, V. & HAVARD, M.S.C., 1982: The oogenetic cycle of *Nereis diversicolor* under natural conditions. -*J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 62: 637-645.

- MÖLLER, R., 1984: Verbreitungsökologische Untersuchungen am Makrozoobenthos im Winterhalbjahr 1983/84 im Barther Bodden. -Diplomarbeit Universität Rostock.
- MORISITA, M., 1959: Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. -Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E (Biol.) 2: 215-235.
- MUUS, B.J., 1967: The fauna of Danish estuaries and lagoons. -Medd. Danm. Fisk. Hav. N.S. 5: 1-316.
- NOJI, C.I.-M. & T.T. NOJI, 1991: Tube lawns of spionid polychaetes and their significance for recolonization of disturbed benthic substrates. A review. -Meeresforsch. 33: 235-246.
- OLAFSSON, E.B. & L.-E. PERSSON, 1986: The interaction between *Nereis diversicolor* O.F. Müller and *Corophium volutator* Pallas as a structuring force in a shallow brackish sediment. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 103: 103-117.
- OLIVE, P.J.W. & GARWOOD, P.R., 1981: Gametogenetic cycle and population structure of *Nereis (Hediste) diversicolor* and *Nereis (Nereis) pelagica* in Northeast England. -J. Mar. Biol. Ass. U.K. 61: 193-213.
- OLIVE, P.J.W. & GARWOOD, P.R., 1983: The importance of long term endogenous rhythms in the maintenance of reproductive cycles of marine invertebrates: a reappraisal. -Int. J. Invertebr. Repr. 6: 339-347.
- OYNEKAM, J.A., 1983: Production and population dynamics of *Capitella capitata*. -Arch. Hydrobiol. 98: 115-126.
- PATIL, G.P. & STITELER, W.M., 1974: Concepts of aggregation and their quantification: A critical review with some new results and applications. -Res. Popul. Ecol. 15: 238-254.
- PAWLIK, J.R. & C.A. BUTMAN, 1993: Settlement of a marine tube worm as a function of current velocity: interaction effects of hydrodynamics and behavior. -Limnol. Oceanogr. 38: 1730-1740.
- PIELOU, E.C., 1969: An introduction to mathematical ecology. -Wiley-Interscience, New York: 286pp.
- PIELOU, E.C., 1977: Mathematical ecology. -Wiley & Sons, New York: 385pp.
- RASMUSSEN, E., 1973: Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). -Ophelia 11: 1-507.
- REISE, K., 1979: Spatial configurations generated by motile benthic polychaetes. -Helgol. wiss. Meeresunters. 32: 55-72.
- REISE, K. 1987: Distribution and abundance of small and juvenile macrofauna on the tidal flats in the Frisian Wadden Sea. -Biologische Meddelser 31: 7-25.
- REISE, K., 1987: Spatial niches and long-term performance in meiobenthic Plathelminthes of an intertidal lugworm flat. -Mar. Ecol. Progr. Ser. 38: 1-11.
- REISE, K., 1991: Mosaic cycles in the marine benthos. *In Ecological Studies*, Vol. 85, REMMERT (ed.). -Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg: 61-82.
- REISE, K., 1993: Ausländer durch Austern im Wattenmeer. -Wattenmeer Internat. 3: 16-17.
- REISH, D.J. & ALOSI, M.C., 1968: Aggressive behaviour in the polychaetous annelid family Nereidae. -Bull. South Carolina Acad. Sci. 67: 21-28.
- RHOADS, D.C.; BOYER, L.F., 1982: The effect of marine benthos on physical properties of sediments. A successional perspective. *In Animal-Sediment Relations*. MCCALL & TEVESZ (eds.). -Plenum Press, New York: 3-52.
- RHOADS, D.C., YINGST, J.Y. & ULLMAN, W.J., 1978: Seafloor stability in central Long Island Sound: Part I. Temporal changes in erodibility of fine-grained sediment. *In Estuarine Interactions*. WILEY (ed.), Academic Press, New York: 221-244.

- RIISGÅRD, H.U., 1991. Suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 70: 20-37.
- RÖNN, C., E. BONSDORFF & W.G. NELSON, 1988: Predation as a mechanism of interference within infauna in shallow brackish water soft bottoms, experiments with an infauna predator, *Nereis diversicolor*. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 116: 143-157.
- SARDA, R. & MARTIN, D., 1993: Populations of *Streblospio* (Polychaeta: Spionidae) in temperate zones: demography and production. -J. Mar. Biol. Ass. U.K. 73: 769-784.
- SCHELTEMA, R.S., 1974. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. -Thal. Jugosl. 10: 263-296.
- SCHLUNGBAUM, G., BAUDLER, H. & NAUSCH, G., 1994a: Die Darß-Zingster Boddenkette - ein typische Flachwasserästuar an der südlichen Ostseeküste. - Rost. Meeresbiol. Beitr. 2: 5-26.
- SCHLUNGBAUM, G. NAUSCH, G. & BAUDLER, H. 1994b: Sedimentstruktur und Sedimentdynamik in den Darß-Zingster Boddengewässern. -Rost. Meeresbiol. Beitr. 2: 27-40.
- SNELGROVE, P.V.R., 1994: Hydrodynamic enhancement of invertebrate larval settlement in microdepositional environments: colonization tray experiments in amuddy habitat. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 176: 149-166.
- SOKAL, R.R., 1979: Ecological parameters inferred from spatial correlograms. In: Patil, G.P., Rosenzweig, M. (eds.) Contemporary quantitative ecology and related parameters. -International Co-operative Publishing House, Fairland: 695pp.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J., 1981: Biometry. -Freeman and Co., San Francisco: 859pp
- TAGHON, G.L., 1992: Effects of animal density and supply of deposited and suspended food particles on feeding, growth and small-scale distribution of two spionid polychaetes. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 162: 77-95.
- TAMAKI, A., 1985: Inhibition of larval recruitment of *Armandia* sp. (Polychaeta: Opheliidae) by established adults of *Pseudopolydora paucibranchiata* (Okuda) (Polychaeta: Spionidae) on an intertidal sand flat. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 87: 67-82.
- THEEDE, H., 1973: Comparative studies on the influence of oxygen deficiency and hydrogen sulfide on marine bottom invertebrates. -Neth. J. Sea Res. 7:244-252.
- THIERMANN, F., NIEMEYER, A.-S. & GIÈRE, O., 1996: Variations in the sulfide regime and the distribution of macrofauna in an intertidal flat in the North Sea. Helgoländer Meeresunters. 50: 87-104.
- THORSON, G., 1946: Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the sound (Oresund). -Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersogelser Serie: Plankton 4: 1-523.
- TRUEBLOOD, D.D., 1991: Spatial and temporal effects of terebellid polychaete tubes on soft-bottom community structure in Phosphorescent Bay, Puerto Rico. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 149: 139-159.
- UDE, H., 1929: Vermes I: Oligochaeta. In Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. DAHL (ed.). -Gustav Fischer Verlag, Jena.
- WELCOMME, R.L., 1988: International introductions of inland aquatic species. -FAO Fish. Techn. Pap. 294: 318pp.
- WELCOMME, R.L., 1991: International introductions of freshwater fish into Europe. - Finn. Fish. Res. 12: 11-18.

- WELLS, F.E., 1978: The relationship between environmental variables and the density of the mudsnail *Hydrobia totteni* in a Nova Scotia salt marsh. -J. Moll. Stud. 44: 120-129.
- WILSON, W.H., 1981: Sediment-mediated interactions in a densely populated infaunal assemblage: the effects of the polychaete *Abarenicola pacifica*. -J. Mar. Res. 39: 735-748.
- WOODIN, S.A., 1974: Polychaete abundance patterns in a marine soft-sediment environment: the importance of biological interactions. -Ecol. Monogr. 44: 171-187.
- WOODIN, S.A., 1976: Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. -J. Mar. Res. 34: 25-41.
- WOODIN, S.A., 1979: Interphyletic competition among marine benthos. -Amer. Zool. 19: 1029-1043.
- WOODIN, S.A., 1982: Browsing: important in marine sedimentary environments? Spionid polychaete examples. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 60: 35-45.
- WOODIN, S.A., 1986: Settlement of infauna: Larval choice?. -Bull. Mar. Sci. 39: 401-407.
- YINGST, J.Y. & RHOADS, D.C., 1978: Seafloor stability in central Long Island Sound: Part II. Biological interactions and their potential importance for seafloor erodibility. *In* Estuarine Interactions. WILEY (ed.), Academic Press, N.Y.: 245-260.

Bibliographie

- [1] ALLER, R.C., 1980: Relationships of tube-dwelling benthos with sediment and overlying water chemistry. *In* Marine Benthic Dynamics. Tenore and Coull (eds.). - Belle W.
- [2] ANNENKOVA, N.P., 1932: Zur Fauna der Polychaeta von Franz-Joseph Land. - Trans. Arkt. Inst. USSR 2: 153-194.
- [3] ARNDT, E.A., 1989: Ecological, physiological and historical aspects of brackish water fauna distribution. *In* Reproduction, Genetics and Distribution of Marine Organisms. Ryland and Tylor (eds.). -Olsen and Olsen, Fredensborg: 327-338.
- [4] ARNDT, E.A., 1991: Long-term investigations on the macrozoobenthos in the oligohaline Saaler Bodden south of the peninsula Darss-Zingst and the invasion of *Marenzelleria viridis* in the late 80s. -12th BMB-Symp., Helsingor (DK).
- [5] ARNDT, E.A., 1994: Struktur und Dynamik des Makrozoobenthos in der Darß-Zingster Boddenkette im Laufe der letzten 25 Jahre unter besonderer Berücksichtigung der Makrozoobenthos-Entwicklung im Saaler Bodden von 1986-1990. -Rost. Meeresbiol. Beitr. 2: 93-120.
- [6] ATKINS, S.M., JONES, A.M. & GARWOOD, P.R., 1987: The ecology and reproductive cycle of a population of *Marenzelleria viridis* (Annelida: Polychaeta: Spionidae) in the Tay Estuary. -Proc. Royal Soc. Edinburgh 92B: 311-322.
- [7] AUGENER, H., 1913: Polychaeten von Franz-Joseph Land II. -Zool. Anz. 41: 253-273.
- [8] AUGENER, H., 1929: Die Polychaeten von Spitzbergen. -Fauna Arctica 5: 647-834.
- [9] BARNES, R.S.K., 1994: The brackish-water fauna of northwestern Europe. - Cambridge University Press, Cambridge.
- [10] BASTROP, R., RÖHNER, M. & JÜRß, K., 1995: Are there two species of the polychaete genus *Marenzelleria* in Europe?. -Mar. Biol. 121: 509-516.
- [11] BASTROP, R., RÖHNER, M. & JÜRß, K., 1996: Genetische Herkunft des Polychaeten *Marenzelleria* spec. in Europa - Eine populationsgenetische Analyse. -Verh. Deutsch. Zool. Ges. 89.1: p236.

- [12] BICK, A. & BURCKHARDT, R., 1989: Erstnachweis von *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) für den Ostseeraum, mit einem Bestimmungsschlüssel der Spioniden der Ostsee. -Mitt. Zool. Mus. Berlin 65: 237-247.
- [13] BICK, A., BOCHERT, R. & ZETTLER, M.L., 1993: *Marenzelleria viridis*, an invader among the benthic community in Baltic coastal inlets - distribution and reproductive strategy. -28th European Marine Biology Symposium, Crete: p55.
- [14] BICK, A., 1995: Entwicklungsbedingte Veränderungen von morphologischen Merkmalen bei *Marenzelleria viridis* (Verrill), (Spionidae) und *Manayunkia aestuarina* (Bourne), (Sabellidae). -Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 92: 41-53.
- [15] BOCHERT, R., 1993: Reproduktion und Larvalentwicklung von *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873)(Polychaeta; Spionidae) in der Darß-Zingster-Boddenkette. -Diplom. Univ. Rostock: 54pp.
- [16] BOCHERT, R., BICK, A., ZETTLER, M.L. & ARNDT, E.A., 1993: *Marenzelleria viridis* - An invader in the benthic community of Baltic coastal inlets- Investigations of the reproduction. -Proc. 13th BMB-Symposium, Riga (Lettland): in press.
- [17] BOCHERT, R., ZETTLER, M.L. & BICK, A., 1994: Untersuchung zur räumlichen Verteilung der Larven von *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae) in einem flachen Küstengewässer der Ostsee. -Rost. Meeresbiol. Beitr. 2: 227-240.
- [18] BOCHERT, R. & BICK, A., 1995a: Der Einfluß von Salzgehalt und Temperatur auf die Larvalentwicklung von *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae). -Verh. Deut. Zool. Ges. 88.1: p21.
- [19] BOCHERT, R. & BICK, A., 1995b: Reproduction and larval development of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae). -Mar. Biol. 123: 763-773.
- [20] BOCHERT, R., 1996a: An electron microscopic study of spermatogenesis in *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873) (Polychaeta; Spionidae). -Acta Zool. 77: 191-199.
- [21] BOCHERT, R., FRITZSCHE, D. & BURCKHARDT, R., 1996: Influence of salinity and temperature on growth and survival of the planktonic larvae of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae). -J. Plankton Res. 18: 1239-1251.
- [22] BOCHERT, R., 1996c: An electron microscopic study of oogenesis in *Marenzelleria viridis* (Verrill 1873) (Polychaeta; Spionidae) with special reference to large cortical alveoli. -Invert. Reprod. Develop. 29: 57-69.
- [23] BOCHERT, R., 1996d: Einfluß von Salzgehalt und Temperatur auf die Gametogenese von *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae). -Verh. Deutsch. Zool. Ges. 89.1: p101.
- [24] BOCHERT, R., ZETTLER, M.L. & BOCHERT, A., 1996: Variation in the reproductive status, larval occurrence and recruitment in an estuarine population of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae). -Ophelia 45: 127-142.
- [25] BOCHERT, R., 1996b: Untersuchungen zur Reproduktionsbiologie von *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) in einem flachen Küstengewässer der südlichen Ostsee. -Diss. Univ. Rostock: 138pp.
- [26] BOCK, M.J. & MILLER, D.C., 1995: Storm effects on particulate food resources on an intertidal sandflat. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 187: 81-101.
- [27] BOCK, M.J. & MILLER, D.C., 1996: Fluid flow and suspended particulates as determinants of polychaete feeding behavior. J. Mar. Res. 54: 565-588.
- [28] BOESCH, D.F., WASS, M.L. & VIRNSTEIN, R.W., 1976: The dynamics of estuarine benthic communities. In Estuarine processes. Wiley (ed.). -Academic Press, New York: 177-196.
- [29] BOESCH, D.F., 1977: A new look at the zonation of benthos along the estuarine gradient. In Ecology of marine benthos. Coull (ed.). -University of South Carolina Press, Columbia: 245-266.

- [30] BROMLEY, J.E.C., 1979: A preliminary checklist of marine fauna of Minas Basin and Minas Channel. -Proc. N.S. Inst. Sci. 29: 517-541.
- [31] BRUNEL, P., 1970: Catalogue d'Invertébrés benthiques du Golfe Saint-Laurént Recueillis de 1991 à 1966 par la Station de Biologie Marine de Grande-Rivière. - Travaux sur les Pecheries du Québec 32: 1-55.
- [32] BUMPUS, H.C., 1898: The breeding of animals at Woods Holl during the month of may. -Science n. S. 8: 58-61.
- [33] BURBANCK, W.D., 1962: Further observations on the biotope of the estuarine isopod, *Cyathura polita*. -Ecology 43: 719-722.
- [34] CAMMEN, L.M., 1976: Abundance and production of macroinvertebrates from natural and artificially established salt marshes in North Carolina. -Amer. Midl. Nat. 96: 487-493.
- [35] CARLTON, J.T. & GELLER, J.B., 1993: Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. -Science, N.Y. 261: 78-82.
- [36] CHAMBERLIN, R.V., 1920: Polychaeta. -Rep. Can. Arctic Exp. 1913-1918, 9B: 1-41B.
- [37] COWLES, R.P., 1930: A biological study of the offshore waters of Chesapeake Bay. -Bull. Bur. Fish. 46: 277-381.
- [38] DAUER, D.M., 1979: Functional morphology and feeding behavior of spionid polychaetes. -Amer. Zool. 19: p255.
- [39] DAUER, D.M., EWING, R.M., TOURTELLOTTE, G.H. & BAKER JR., H.R., 1980: Nocturnal swimming of *Scolecopides viridis* (Polychaeta: Spionidae). -Estuaries 3: 148-149.
- [40] DAUER, D.M., MAYBURY, C.A. & EWING, R.M., 1981: Feeding behaviour and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake Bay. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 54: 21-38.
- [41] DAUER, D.M., EWING, R.M., SOURBEER, J.W., HARLAN, W.T. & STOKES, T.L., 1982: Nocturnal Movements of the Macrobenthos of the Lafayette River, Virginia. -Int. Rev. ges. Hydrobiol. 67: 761-775.
- [42] DAUER, D.M., 1993: Abundance biomass comparison (ABC method): effects of an estuarine gradient, anoxic/hypoxic events and contaminated sediments. -Mar. Biol. 116: 507-518.
- [43] DAUER, D.M., 1996: Interaction of feeding behavior, functional morphology and hydrodynamics in two species of spionid polychaetes with contrasting feeding modes. -24. Annual Benthic Ecology Meeting, Columbia, SC (USA); S.A. Woodin et al. (eds.): p32.
- [44] DAY, J.H., 1973: New polychaeta from Beaufort, with a key to all species recorded from North Carolina. -National Oceanic and Atmospheric Administration: NOAA Technical Report, National Marine Fisheries Service (NMFS) 375: 1-141.
- [45] DEKKER, R., 1991: *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae): Uitbreiding van het areaal in Nederland Mededeling. -Zeepaard 51: 101-104.
- [46] DISCROLL, S.K., 1996: Bioaccumulation and metabolism of Benzo[A]Pyrene in three species of polychaete worms. -Environm. Toxicol. Chem. 15: 1401-1410.
- [47] DÖRJES, J. & HOWARD, J.D., 1975: Estuaries of the Georgia Coast, U.S.A.: Sedimentology and biology. IV. Fluvial-marine transition indicators in an estuarine environment, Ogeechee River-Ossabaw Sound. -Senckenberg. marit. 7: 137-179.
- [48] DÖRJES, J., 1977: Marine macrobenthic communities of the Sapelo Island, Georgia region. *In* Ecology in Marine Benthos. Coull (ed.). -University of South Carolina Press, Columbia: 399-421.
- [49] ELLIOTT, M. & KINGSTON, P.F., 1987: The sublittoral benthic fauna of the estuary and Firth of Forth, Scotland. -Proc. Roy. Soc. Edinburgh 93B: 449-465.

- [50] ENGVIST, R. & PERSSON, L.-E., 1995: Blekingekustens Vattenvarvdsförbund. - Report Kalmar University 1: 38pp.
- [51] ESSINK, K. & KLEEF, H.L., 1986: Establishment of a population of the spionid worm *Marenzelleria* in the Ems Estuary (The Netherlands, Fed. Rep. of Germany). -GWAO Dienst Getijdewateren 86.163: 5pp.
- [52] ESSINK, K., 1987a: A new worm species for the Netherlands, *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873). -Zeepaard 47: 80-83.
- [53] ESSINK, K., 1987b: Twee nieuwe Diersoorten in het Waddengebied. - Waddenbulletin: 70-71.
- [54] ESSINK, K. & KLEEF, H.L., 1988: *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Spionidae): a new record from the Ems Estuary (The Netherlands/ Federal Republic of Germany). -Zool. Bijdr. 38: 1-13.
- [55] ESSINK, K., 1990: *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae) in west Europe: the state of affairs 1989. -Zeepaard 50: 53-56.
- [56] ESSINK, K. & KLEEF, H.L., 1993: Distribution and life cycle of the North American Spionid Polychaete *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873) in the Ems Estuary. -Neth. J. Aqu. Ecol. 27: 237-246.
- [57] EWING, R.M. & DAUER, D.M., 1982: Macrobenthic Communities of the Lower Chesapeake Bay I. Old Plantation Creek, Kings Creek, Cherrystone Inlet and the Adjacent Offshore Area. -Int. Rev. ges. Hydrobiol. 67: 777-791.
- [58] FAUCHAULD, K., 1977: The polychaete worms. Definition and keys to the orders, families and genera. -Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 28: 190pp.
- [59] FERGUSON, F.F. & JONES, E.R., 1949: A survey of the shoreline fauna of the Norfolk Peninsula. -Amer. Midl. Nat. 41: 436-447.
- [60] FOSTER, N.M., 1971: Spionidae (Polychaeta) of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. -Studies on the Fauna of Curacao and other Caribbean Islands 36: 1-183.
- [61] FRANKENBERG, D. & BURBANCK, W.D., 1963: A comparison of the physiology and ecology of the estuarine isopod *Cyathura polita* in Massachusetts and Georgia. -Biol. Bull. 125: 81-95.
- [62] FRANZ, E.R. & HARRIS, W.H., 1988: Seasonal and spatial variability in macrobenthos communities in Jamaica Bay, New York - an urban estuary. - Estuaries 11: 15-28.
- [63] FRIEDRICH, H., 1938: Polychaeta. In Tierwelt der Nord- und Ostsee. Grimpe and Wagler (eds.). -Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig: 201pp.
- [64] FRITZSCHE, D., 1995a: Mikrokolorimetrische Untersuchungen zum Energiestoffwechsel zweier Brackwasser-Polychaeten unter Hypoxie und Anoxie. - 11. Ulmer Kalorimetertage, Freiberg: p31.
- [65] FRITZSCHE, D., 1995b: Metabolic depression in the brackish water polychaetes *Marenzelleria viridis* and *Nereis (Hediste) diversicolor* during hypoxia and anoxia. - Physiological Zoology 68: p120.
- [66] FRITZSCHE, D., 1995c: Leistungsanalytische und resistenzökologische Untersuchungen zur Emanzipation des Polychaeten *Marenzelleria viridis* (Verrill 1873) gegenüber den Faktoren Salinität und Sauerstoffpartialdruck. -Diss. Univ. Rostock: 106pp.
- [67] FRITZSCHE, D. & OERTZEN, J.A. VON, 1995a: Metabolic response to changing environmental conditions in the brackish water polychaetes *Marenzelleria viridis* and *Hediste diversicolor*. -Mar. Biol. 121: 693-699.
- [68] FRITZSCHE, D. & OERTZEN, J.A. VON, 1995b: Bioenergetics of a highly adaptable brackish water polychaete. -Thermochimica Acta 251: 1-9.

- [69] GEORGE, J.D., 1966a: Reproduction and early development of the spionid polychaete, *Scolecopides viridis* (Verrill). -Biol. Bull. 130: 76-93.
- [70] GEORGE, J.D., 1966b: Early development of a marine worm. -BioScience 16: 542-543.
- [71] GOLLASCH, S. & DAMMER, M., 1996: Nicht-heimische Organismen in Nord- und Ostsee. In Gebietsfremde Tierarten. Auswirkungen auf einheimische Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope. Situationsanalyse. Gebhardt, Kinzelbach and Schmidt-Fischer (eds.). -ecomed, Landsberg: 97-104.
- [72] GOSNER, K.L., 1971: Guide to identification of marine and estuarine invertebrates. Cape Hatteras to the Bay of Fundy. -Wiley Interscience, New York.
- [73] GOSELCK, F., PRENA, J., ARLT, G. & BICK, A., 1993: Distribution and zonation of macrobenthic fauna in the deep channels of the Weser estuary. -Senckenberg. marit. 23: 89-98.
- [74] GRUSZKA, P., 1991: *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Spionidae)- a new component of shallow water benthic community in the southern Baltic. -Acta Ichth. Pisc. XXI Suppl.: 57-65.
- [75] GRUSZKA, P., 1993: Remarks on the presence of early developmental stages of *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873) in the Baltic plankton. -Abstract of the Second Estuary Symposium, Gdansk: p5.
- [76] GUDMUNSSON, H., 1985: Life history patterns of polychaete species of the family Spionidae. -J. Mari. Biol. Ass. U.K. 65: 93-111.
- [77] GÜNTHER, B. & LAMPE, R., 1993: Status quo-Erfassung hydroökologischer Umweltgrößen im Kooser See nach Öffnung der Verbindung zwischen Festland und Insel Koos. -Natur und Naturschutz in Mecklenburg-Vorpommern 30: 30-47.
- [78] GÜNTHER, B., ANDRES, D. & OSSIG, S., 1995: Status-Quo-Erfassung des Makrozoobenthos im Peenestrom und im kleinen Haff. -Rost. Meeresbiol. Beitr. 3: 189-219.
- [79] GUKOV, A.Y., 1992: Bottom biocenoses of the Laptev Sea in the zone of the continental runoff effect (in Russian). -Gidrobiol. Zh. 28(5): 3-6.
- [80] HAEFNER, P.A., 1967: Hydrography of the Penobscot River (Maine) estuary. -J. Fish. Res. Board, Canada 24: 1553-1571.
- [81] HAEFNER, P.A., MAZURKIEWICZ, M. & BURBANCK, W.D., 1969: Range extension of the North American estuarine isopod crustacean, *Cyathura polita* (Stimpson, 1855). -Crustaceana 17: 314-317.
- [82] HAESLOOP, U., 1990: Beurteilung der zu erwartenden Auswirkungen einer Reduzierung der anthropogenen Weserversalzung auf die aquatische Biozönose der Unterweser. -Diss. Univ. Bremen: 205pp.
- [83] HAESLOOP, U. & SCHUCHARDT, B., 1995: Plankton und Makrozoobenthon der gezeitenbeeinflussten Unterweser. -Limnologie aktuell 6: 159-173.
- [84] HARTMAN, O., 1938: Annotated list of the types of polychaetous annelids in the Museum of Comparative Zoology. -Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard 85: 1-31.
- [85] HARTMAN, O., 1942: A review of the types of polychaetous annelids at the Peabody Museum of Natural History, Yale University. -Peabody Museum of Natural History, Binghamam Oceanographic Collection. Bulletin 8: 1-98.
- [86] HARTMAN, O., 1944: New England Annelida. Part 2 (Including the unpublished plates by Verrill with reconstructed captions). -Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 82: 327-344.
- [87] HARTMANN, O., 1959: Catalogue of the polychaetous annelids of the world. Part II. -Allan Hancock Foundation Publications 23: 628pp.
- [88] HARTMANN-SCHRÖDER, G., 1971: Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. In Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren

- Merkmale und nach ihrer Lebensweise. Dahl and Peus (eds.). -Gustav Fischer Verlag, Jena: 594pp.
- [89] HARTMANN-SCHRÖDER, G., 1996: Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. *In* Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. 2. Aufl. Dahl and Peus (eds.). -Gustav Fischer Verlag, Jena: 648pp.
- [90] HAWTHORNE, S.D. & DAUER, D.M., 1983: Macrobenthic communities of the lower Chesapeake Bay. III. Southern Branch of the Elizabeth River. -*Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 68: 193-205.
- [91] HENSEL, S., 1994: Status-quo-Erfassung des Makrozoobenthos im Kleinen Haff unter Berücksichtigung ökologischer Parameter. -Diplom. Univ. Greifswald: 90pp.
- [92] HINES, A.H. & COMTOIS, K.L., 1985: Vertical distribution of estuarine infauna in sediment of a subestuary of central Chesapeake Bay. -*Estuaries* 8: 296-304.
- [93] HINES, A.H., POSEY, M.H. & HADDON, P.J., 1989: Effects of adult suspension- and deposit feeding bivalves on recruitment of estuarine infauna. -*The Veliger* 32: 109-119.
- [94] HOLLAND, A.F., MOUNTFORD, N.K. & MIHURSKY, J.A., 1977: Temporal variation in Upper Bay mesohaline benthic communities: I. The 9-m mud habitat. -*Chesapeake Science* 18: 370-378.
- [95] HOLLAND, A.F., MOUNTFORD, N.K., HIEGEL, M.H., KAUMEYER, K.R. & MIHURSKY, J.A., 1980: Influence of predation on infaunal abundance in upper Chesapeake Bay, USA. -*Mar. Biol.* 57: 221-235.
- [96] HOLMQUIST, C., 1967: *Marenzelleria wireni* Augener - a polychaete found in freshwaters of Northern Alaska - with taxonomical considerations on some related spionid worms. -*Zeitschr. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 5: 298-313.
- [97] HOLMQUIST, C., 1973: Fresh-water polychaete worms of Alaska with notes on the anatomy of *Manayunkia speciosa* Leidy. -*Zool. Jb. Syst.* 100: 497-516.
- [98] HOWARD, J.D. & FREY, R.W., 1975: Estuaries of the Georgia coast, U.S.A.: Sedimentology and biology. I. Introduction. -*Senckenberg. marit.* 7: 1-31.
- [99] HOWARD, J.D. & FREY, R.W., 1975: Estuaries of the Georgia Coast, U.S.A.: Sedimentology and Biology. II. Regional animal-sediment characteristics of Georgia estuaries. -*Senckenberg. marit.* 7: 33-103.
- [100] HOWARD, J.D., ELDERS, C.A. & HEINBOKEL, J.F., 1976: Estuaries of the Georgia coast, U.S.A.: sedimentology and biology. V. Animal-sediment relationships in estuarine point bar deposits; Ogeechee River-Ossabaw Sound, Georgia. -*Senckenberg. marit.* 7: 181-203.
- [101] HÜBEL, H.-J., VIETINGHOFF, U., HUBERT, M.-L., RAMBOW-BARTELS, S., KORTH, B., WESTPHAL, H. & LENK, B., 1995: Ergebnisse des ökologischen Monitorings Greifswalder Bodden September 1993 bis März 1995. -*Rost. Meeresbiol. Beitr.* 3: 5-67.
- [102] JANSSON, K., 1994: Alien species in the marine environment. Introductions to the Baltic Sea and the Swedish West coast. -*Swedish Environmental Protection Agency Rep.* 4357: 1-68.
- [103] JORDAN, R.A. & SUTTON, C.E., 1984: Oligohaline benthic invertebrate communities at two Chesapeake Bay power plants. -*Estuaries* 7: 192-212.
- [104] KHATIB, S., 1989: Die Populationsdynamik des Zooplanktons im Saaler Bodden. -Diss. Univ. Rostock: 130pp.
- [105] KINNER, P., MAURER, D. & LEATHEM, W., 1974: Benthic invertebrates in Delaware Bay: animal - sediment association of the dominant species. -*Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 59: 685-701.

- [106] KINNER, P. & MAURER, D., 1978: Polychaetous annelids of the Delaware Bay region. -Fishery Bulletin 76: 209-224.
- [107] KIRKEGAARD, J.B., 1990: Ny amerikansk havborsteorm i Ringkøbing Fjord. - Flora og Fauna, Århus 96: 63-65.
- [108] KLEEF, H.L. & ESSINK, K., 1986: *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873), een nieuwe worm voor Nederland. -GWAO Dienst Getijdewateren 86.159: 14pp.
- [109] KLINKENBERG, G. & SCHUMANN, R., 1995: Abundance changes of autotrophic and heterotrophic picoplankton in the Zingster Strom, a shallow, tideless estuary of the Darß-Zingst Peninsula (Southern Baltic Sea). -Arch. Hydrobiol. 134: 359-377.
- [110] KRIEG, H.-J., 1996: Investigation on the occurrence and distribution of benthic fauna along a transect in the transition zone between fresh and brackish water on both sides of Lühesand at km 648.5 in the Lower Elbe. -Arch. Hydrobiol. Suppl. 110: 283-309.
- [111] KUBE, J., ZETTLER, M.L., GOSSELCK, F., OSSIG, S. & POWILLEIT, M., 1996: Distribution of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae) in the southwestern Baltic Sea in 1993/94 - 10 years after introduction. - Sarsia 81: 131-142.
- [112] KUBE, J., 1996: The ecology of macrozoobenthos and sea ducks in the Pommeranian Bay. -Meereswiss. Ber. Warnemünde 18: 128pp.
- [113] KÜSTER, E., 1996: Der Einfluß abiotischer Faktoren auf Proteine von Polychaeten. -Diplom. Univ. Rostock: 65pp.
- [114] LAGZDINS, G. & PALLO, P., 1994: *Marenzelleria viridis* (Verrill) (Polychaeta, Spionidae) - a new species for the Gulf of Riga. -Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. 43: 184-188.
- [115] LELING, A., 1986: Untersuchungen zur Häufigkeit und Verteilung des Makrobenthos in der Unterelbe. -Diplom. Univ. Hamburg.
- [116] LEPPÄKOSKI, E., 1991: Introduced species - Resource or threat in brackish-water seas? Examples from the Baltic and the Black Sea. -Mar. Poll. Bull. 23: 219-223.
- [117] LEVIN, L.A., 1982: Interference interactions among tube-dwelling polychaetes in a dense infaunal assemblage. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 65: 107-119.
- [118] LIPPSON, A.J. & R.L. LIPPSON, 1984: Life in the Chesapeake Bay. -The John Hopkins University Press, Baltimore (Maryland): 229pp.
- [119] LOI, T.-N. & WILSON, B.J., 1979: Macrofaunal structure and effects of thermal discharges in a mesohaline habitat of Chesapeake Bay, near a nuclear power plant. -Mar. Biol. 55: 3-16.
- [120] MACIOLEK, N.J., 1984: New records and species of *Marenzelleria* Mesnil and *Scolecopides* Ehlers (Polychaeta; Spionidae) from Northeastern North America. - Linnean Society of New South Wales: 48-62.
- [121] MARENZELLER, E. VON., 1892: Zoologische Ergebnisse der im Jahre 1889 auf Kosten der Bremer Geographischen Gesellschaft von Dr. Willy Kükenthal und Dr. Alfred Walter ausgeführten Expedition nach Ostspitzbergen. Polychaeten. - Zool. Jahrb. (Abt. Syst.) 6: 397-434.
- [122] MASLOWSKI, J., 1992: Bottom macrofauna of the Szczecin Lagoon (north-western Poland). -Acta Hydrobiol. 34: 253-274.
- [123] MAURER, D., WATLING, L., KINNER, P., LEATHEM, W. & WETHE, C., 1978: Benthic invertebrate assemblages of Delaware Bay. -Mar. Biol. 45: 65-78.
- [124] MAURER, D., WATLING, L., LEATHEM, W. & KINNER, P., 1979: Seasonal changes in feeding types of estuarine invertebrates from Delaware Bay. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 36: 125-155.

- [125] MCINTOSH, W.C. 1915: A Monograph of the British marine annelids. Vol. III Polychaeta Opheliidae to Ammocharidae. -Proc. Ray Soc. London.
- [126] MCLUSKY, D.S., HULL, S.C. & ELLIOTT, M., 1993: Variations in the intertidal and subtidal macrofauna and sediments along a salinity gradient in the upper Forth Estuary. -Neth. J. Aqu. Ecol. 27: 101-109.
- [127] MEAD, A.D., 1897: The early development of marine annelids. -J. Morph. 13: 227-324.
- [128] MEIRE, P.M., SEYS, J., BUIJS, J. & COOSEN, J., 1994: Spatial and temporal patterns of intertidal macrobenthic populations in the Oosterschelde: are they influenced by the construction of the storm-surge barrier?. -Hydrobiologia 282/283: 157-182.
- [129] MESNIL, F., 1896: Etude de morphologie externe chez les annelides. -Bull. Scient. France et Belgique 29: 110-287.
- [130] MICHAELIS, H., FOCK, H., GROTHJAHN, M. & POST, D., 1992: The status of the intertidal zoobenthic brackish-water species in estuaries of the German Bight. -Neth. J. Sea Res. 30: 201-207.
- [131] MILLER, D.C., BOCK, M.J. & TURNER, E.J., 1992: Deposit and suspension feeding in oscillatory flows and sediment fluxes. -J. Mar. Res. 50: 489-520.
- [132] MILLER, D.C., 1996: Witching with worms: Association of dense deposit feeder patches and groundwater discharge. -24. Annual Benthic Ecology Meeting, Columbia, SC (USA); S.A. Woodin et al. (eds.): p61.
- [133] MOUNTFORD, N.K., HOLLAND, A.F. & MIHURSKY, J.A., 1977: Identification and description of macrobenthic communities in the Calvert Cliffs Region of the Chesapeake Bay. -Chesapeake Science 18: 360-369.
- [134] NILSSON, J., 1995: Sturkö innerskärgård mariinventering. -Report Kalmar University 3:
- [135] NORKKO, A., BONSDORFF, E. & BOSTRÖM, C., 1993: Observations of the polychaete *Marenzelleria viridis* (Verill) on a shallow sandy bottom on the South coast of Finland. -Mem. Soc. Fauna Flora Fennica 69: 112-113.
- [136] NORKKO, A., ENBERG, M. & BONSDORFF, E., 1995: Occurrence and population dynamics of *Marenzelleria viridis*. -Tvärminne Studies 6: p41.
- [137] OLENIN, S. & CHUBAROVA, S., 1992: Recent introduction of the North American spionid polychaete *Marenzelleria viridis* (verill, 1873) in the coastal areas of the southeastern part of the Baltic area. -International Symposium - Function of Coastal Ecosystems in Various Geographical Regions, Gdansk University: p20.
- [138] OLENIN, S. & CHUBAROVA, S., 1994: Results of Macrozoobenthos surveys in the Lithuanian sector of the Baltic Sea in 1991-1992 years. -Klaipėdos Universiteto mokslo darbai. Serija C 1: 161-173.
- [139] OLENIN, S., 1995: Inshore waters of the south-eastern Baltic: Biodiversity assessment and protection needs. -Proc. 14th BMB-Symp., Pärnu (Estland): in press.
- [140] OTTE, G., 1979: Untersuchungen über die Auswirkungen kommunaler Abwässer auf das benthische Ökosystem mariner Watten. -Helgol. wiss. Meeresunters. 32: 73-148.
- [141] PERSSON, L.-E., 1990: The national Swedish environmental monitoring programme (PMK): Soft-bottom macrofauna monitoring off the south coast of Sweden-Annual Report 1990. -Naturvårdsverket Rapport 3937: 5-12.
- [142] PERSSON, L.-E., 1994: Nya arter ändrar Östersjön mer än vara föroreningar. - Fauna och Flora 5: 33-37.

- [143] PERSSON, L.-E., A. OSOWIECKI, J. WARZOCHA & A.-B. ANDERSIN, 1996: Benthos. Assessment of the period 1989-1993. *In* Third Periodic Assessment of the State of the Marine Environment of the Baltic Sea, 1989-93. Helsinki Commission (ed.). -Hamburg: 1-8.
- [144] PFITZENMEYER, H.T., 1969: Effects of spoil disposal on the benthos of the upper Chesapeake Bay. -Proc. Nat. Shellfish. Assoc. 60: 9-10.
- [145] POCKLINGTON, P. & TREMBLAY, M.J., 1987: Faunal zones in the northwestern Atlantic based on polychaete distribution. -Can. J. Zool. 65: 391-402.
- [146] POWILLEIT, M., KUBE, J., MASLOWSKI, J. & WARZOCHA, J., 1995: Distribution of macrobenthic invertebrates in the Pommeranian Bay (Southern Baltic) in 1993/94. -Bull. Sea Fish. Inst., Gdynia 136: 75-87.
- [147] PRENA, J. & GOSSELCK, F., 1989: Das Makrozoobenthos eines hocheutrophierten Küstengewässers. - Ein Bonitring der Wismarer Bucht (westliche Ostsee). -Fischerei-Forschung 27: 51-56.
- [148] PRENA, J., 1990: Zur Struktur und Dynamik des Makrozoobenthos der Wismar-Bucht (westl. Ostsee). -Diss. Univ. Rostock: 135pp.
- [149] PRENA, J., 1995: Effets of eutrophication on macrobenthos zonation in Wismar Bay (Western Baltic Sea). -Arch. Hydrobiol. 133: 245-257.
- [150] RATHBUN, R., 1880: The littoral marine fauna of Provincetown, Cape Cod, Massachusetts. -Proc. U.S. Nat. Mus. 3: 116-133.
- [151] REINHARZ, E., 1983: Animal-sediment relationships: A case study of the Patapsco River. -United States/Environmental Protection Agency (EPA), Annapolis, MD. Chesapeake Bay Report No. EPA-600/3-83-037: 96p.
- [152] RICHARD, D., 1995: Resistenzökologische Untersuchungen an *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Spionidae). -Diplom. Univ. Rostock: 68pp.
- [153] ROBINSON, W.W. & MATTA, J.F., 1977: A comparison of the macroinvertebrate infauna of two nontidal estuarine sandy substrate communities. -Virginia J. Sci. 28: p66.
- [154] RODI, A.J. & DAUER, D.M., 1996: Synonymy of *Marenzelleria viridis* (Verrill) and *Marenzelleria jonesi* Maciolek (Polychaeta: Spionidae). -24. Annual Benthic Ecology Meeting, Columbia, SC (USA); S.A. Woodin et al. (eds.): p72.
- [155] RÖHNER, M., 1993: Populationsgenetische Untersuchungen an *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) aus Nord- und Ostsee. -Diplom. Univ. Rostock: 69pp.
- [156] RÖHNER, M., BASTROP, R. & JÜRß, K., 1996: Genetic differences between two allopatric populations (or sibling species?) of the polychaete genus *Marenzelleria* in Europe. -Comp. Biochem. Physiol. 114B: 185-192.
- [157] RÖHNER, M., BASTROP, R. & JÜRß, K., 1996: Colonization of Europe by two American genetic types or species of the genus *Marenzelleria* (Polychaeta: Spionidae). An electrophoretic analyses of allozymes. -Mar. Biol.: in press.
- [158] RÖHRIG, A. & WÄCHTLER, K., 1994: Interaktionen zwischen *Marenzelleria viridis*, Verrill 1873 (Polychaeta: Spionidae) und der autochthonen Fauna eines südlichen Küstengewässers der Ostsee. -Erw. Zusammenf. Jahrestag. Deut. Ges. Limnol., Hamburg 2: 670-674.
- [159] RÖHRIG, A., 1995: Aspekte zur Sedimentpräferenz von *Marenzelleria viridis* (Verrill 1873) (Polychaeta; Spionidae) sowie Interaktionen zwischen *M. viridis* und der autochthonen Fauna eines inneren Küstengewässers der südlichen Ostsee. -Diplom. Univ. Hannover: 70pp.
- [160] RUMOHR, H., 1993: Erfahrungen und Ergebnisse aus 7 Jahren Benthosmonitoring in der südlichen Ostsee. -Ber. Inst. Meereskd., Universität Kiel 240: 90-109.

- [161] SAAVEDRA PEREZ, M., 1990: Bonitring des Makrozoobenthos im Greifswalder Bodden. -Diplom. Univ. Rostock: 99pp.
- [162] SANDERS, H.L., GOUDSMIT, E.M., MILLS, E.L. & HAMPSON, G.E., 1962: A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts. -Limnol. Oceanogr. 7: 63-79.
- [163] SANDERS, H.L., MANGELSDORF, P.C. & HAMPSON, G.R., 1965: Salinity and faunal distribution in the Pocasset River, Mass.. -Limnol. Oceanogr. Suppl.10: 216-229.
- [164] SARDA, R., 1991: Macroinfaunal populations of polychaetes on a salt marsh in southern New England. -Bull. Mar. Sc. 48: p594.
- [165] SARDA, R., FOREMAN, K. & VALIELA, I., 1995a: Macroinfauna of a southern New England salt marsh: seasonal dynamics and production. -Mar. Biol. 121: 431-445.
- [166] SARDA, R., VALIELA, I. & FOREMAN, K., 1995b: Life cycle, demography, and production of *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873) in a salt marsh of southern New England. -J. Mar. Biol. Ass. U.K. 75: 725-738.
- [167] SCHIEDEK, D., 1992: Untersuchungen zur Ökophysiologie von *Marenzelleria viridis* (Polychaeta) - Stoffwechselreaktion auf Änderung der Umweltbedingungen. -Verh. Deut. Zool. Ges. 85: p37.
- [168] SCHIEDEK, D., 1993: *Marenzelleria viridis* (Polychaeta) - A new species within the benthic communities of coastal waters: Metabolic response to environmental stress. -Proc. 13th BMB-Symposium, Riga (Lettland): in press.
- [169] SCHIRMER, M., 1995: Eindeichung, Trockenlegung, Korrektur, Anpassung: Die Abwicklung der Unterweser und ihrer Marsch. -Limnologie aktuell 6: 45-53.
- [170] SCHNEIDER, A., 1994: Vorkommen von Schwefelwasserstoff in einem Brackwasserbiotop und sein Effekt auf die Sedimentbewohner dargestellt am Beispiel von *Marenzelleria viridis*. -Erw. Zusammenf. Jahrestag. Deut. Ges. Limnol., Hamburg 2: 680-684.
- [171] SCHNEIDER, A., 1995: Hydrogen sulphide - a metabolic depressor?. - Physiological Zoology 68: p132.
- [172] SCHNEIDER, A., 1995: Stoffwechselleistung von Evertebraten unter reduzierenden Bedingungen. -11. Ulmer Kalorimetertage, Freiberg p85.
- [173] SCHNEIDER, A., 1996a: Metabolic rate of the brackish water polychaete *Marenzelleria viridis* under reducing conditions. -Thermochemica Acta 271: 31-40.
- [174] SCHNEIDER, A., 1996b: Stoffwechselleistung von *Marenzelleria viridis* bei Sulfidbelastung. -Verh. Deutsch. Zool. Ges. 89.1: p181.
- [175] SCHREIBER, G., 1992: Vergleichende Charakterisierung der ATPasen bei *Hediste diversicolor* und *Marenzelleria viridis*. -Diplom. Univ. Rostock: 67pp.
- [176] SCHUMANN, R., 1993: Zur Rolle des Pico- und des Nanophytoplanktons im mikrobiellen Nahrungsgefüge der Darß-Zingster Boddenkette. -Diss. Univ. Rostock.
- [177] SHOREY, W.K., 1973: Macrobenthic ecology of a sawdust-bearing substrate, in the Penobscot River Estuary (Maine). -J. Fish. Res. Board Canada 30: 493-497.
- [178] SIGVALDADÓTTIR, E., 1996: Systematics of Spionidae and *Prionospio* (Polychaeta). -Diss. Univ. Stockholm.
- [179] SIKORSKY, A.V., JIRKOW, I.A. & TSETLIN, A.B., 1988: The genus *Laonice* (Polychaeta, Spionidae) in the Arctic Ocean: Weighing the taxonomic characters and species composition. -Zool. Journal (Russ.) 67: 826-838.
- [180] SIMON, J.L., 1968: Occurrence of pelagic larvae in *Spio setosa* Verrill, 1873 (Polychaeta: Spionidae). -Biol. Bull. 134: 503-515.

- [181] SLASTNIKOV, G.S., 1957: Polychaetenfauna der Onega-Bucht des Weißen Meeres (in Russian). -Materialy po Kompleksnomu Isuceniju Belovo Morja 1: 441-427.
- [182] SMITH, R.I., 1964: Keys to marine invertebrates of the Woods Hole Region. - Spaulding Co., Inc. Contr. 11: 47-84.
- [183] SÖDERSTRÖM, A., 1920: Studien über die Polychaetenfamilie Spionidae. - Diss. Univ. Uppsala: 287pp.
- [184] STEWART, P.L., POCKLINGTON, P. & CUNJAK, R.A., 1985: Distribution, abundance and diversity of benthic macroinvertebrates on the Canadian continental shelf and slope of southern Davis Strait and Ungava Bay. -Arctic 38: 281-291.
- [185] STICKNEY, A.P., 1959: Ecology of the Sheepscot River Estuary. -Special Scientific Report--Fisheries 309: 1-21.
- [186] STIGZELIUS, J., ANDERSIN, A.-B. & KANGAS, P., 1995: Studies on the benthic macrofauna in the Tvärminne archipelago. -Tvärminne Studies 6: p40.
- [187] STIGZELIUS, J., LAINE, A., RISSANEN, J., ANDERSIN, A.-B. & ILUS, E., 1995: The introduction of the Notfh American *Marenzelleria viridis* (Verill 1873) into the Gulf of Finland and the Bothnian Sea. -Tvärminne Studies 6: 40-41.
- [188] SUMNER, F.B., OSBURN, R. & COLE, L.J., 1913: A biological survey of the waters of Woods Hole and vicinity. 3. A catalogue of the marine fauna. -Bull. U.S. Bureau Fish. 31: 549-794.
- [189] THIEL, R., 1990: Untersuchungen zur Ökologie der Jung- und Kleinfischgemeinschaften in einem Boddengewässer der südlichen Ostsee. -Diss. Univ. Rostock.
- [190] TOBIASSON, S., 1993: Samordnad kustvattenkontroll i Kalmar län. -Report Kalmar University 3.
- [191] TOBIASSON, S., 1995: Samordnad kustvattenkontroll i Kalmar län. -Report Kalmar University 2: 44pp.
- [192] TOURTELLOTTE, G.H. & DAUER, D.M., 1983: Macrobenthic communities of the Lower Chesapeake Bay. II. Lynnhaven Roads, Lynnhaven Bay, Broad Bay, and Linkhorn Bay. -Int. Rev. ges. Hydrobiol. 68: 59-72.
- [193] TURKKILA, A.-M. & RISSANEN, J., 1995: The ecology of Polychaeta *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873) in the Tvärminne area. -Tvärminne Studies 6: 41-42.
- [194] USHAKOV, P.V., 1939: Einige neue unbekannte Polychaeten des Weißen Meeres (in Russian). -Trud. Gosud. Hidrol. 8: 81-84.
- [195] USHAKOV, P.V., 1948: The invertebrate fauna of the Amur estuary and the adjoining low-salinity zones of the Bay of Sakhalin (in Russian). -Sbornik Rabot Pamjati Akad. S.A. Zernova. M.: 175-191.
- [196] USHAKOV, P.V., 1950: Polychaeta of the Sea of Okhotsk (in Russian). - Issledovanija Dal'nevostocnych Morej SSSR: 140-234.
- [197] USHAKOV, P.V., 1955: Polychaeta of the Far Eastern Seas of the U.S.S.R. (in Russian) *In* Keys to the Fauna of the U.S.S.R. -Zoological Institute of the Academy of Sciences of the U.S.S.R. 445pp.
- [198] USHAKOV, P.V., 1965: Polychaeta of the Far Eastern Seas of the U.S.S.R. *In* Keys to the Fauna of the U.S.S.R. -Zoological Institute of the Academy of Sciences of the U.S.S.R. (ed.) Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem: 419pp.
- [199] VERRILL, A.E., 1873: Report upon the invertebrate animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with an account of the physical characters of the region. - United States Commission of Fish and Fisheries Part I: 295-778.

- [200] VERRILL, A.E., 1881: New England Annelida Pt.I. Historical sketch, with annotated list of the species hitherto recorded. -Trans. Connecticut Acad. Sci. 4: 285-324.
- [201] WEBSTER, H.E., 1879: Annelida Chaetopoda of New Jersey. -Annual Report on the New York State Museum of Natural History 32: 101-128.
- [202] WEBSTER, H.E. & BENEDICT, J.E., 1884: The annelida chaetopoda from Provincetown and Wellfleet, Mass.. -United States Commission of Fish and Fisheries Part X: 699-747.
- [203] WELLS, H.W. & GRAY, I.E., 1964: Polychaetous annelids of the Cape Hatteras Area. -J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 80: 70-78.
- [204] WHITE, C.P., 1989: Chesapeake Bay, Nature of the Estuary, A Field Guide. - Tidewater Publishers, Centreville (Maryland).
- [205] WHITLATCH, R.B., 1977: Seasonal changes in the community structure of the macrobenthos inhabiting the intertidal sand and mud flats of Barnstable Harbor, Massachusetts. -Biol. Bull. 152: 275-294.
- [206] WHITLATCH, R.B., 1980: Patterns of resource utilization and coexistence in marine intertidal deposit-feeding communities. -J. Mar. Res. 38: 743-765.
- [207] WHITLATCH, R.B., 1981: Animal-sediment relationships in intertidal marine benthic habitats: Some determinants of deposit-feeding species diversity. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 53: 31-45.
- [208] WINKLER, H.M. & DEBUS, L., 1993: *Marenzelleria viridis* (Polychaeta) as an important food component of fish. -Proceedings of the 13th BMB-Symposium, Riga (Lettland): in press.
- [209] WIREN, A., 1883: Chaetapoda fran Sibiriska Ishafvet och Berings Haf insamlade under Vega-Expeditionen 1878-1879. -Vega-Expeditionens Vetenskapliga lakttagelser 2: 381-428.
- [210] WOHLBERG, E., 1937: Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. -Helgol. wiss. Meeresunters. 1: 1-97.
- [211] WOLFF, W.J., 1992: Ecological developments in the Wadden Sea until 1990. - Neth. Inst. Sea Res. Publication Series 20: 23-32.
- [212] WOODIN, S.A., 1978: Refuges, disturbance, and community structure: A marine soft-bottom example. -Ecology 59: 274-284.
- [213] WROGEMANN, H., 1994: Verbreitung und Populationsentwicklung von *Marenzelleria viridis* Verrill 1873 (Polychaeta; Spionidae) in einem inneren Küstengewässer der südlichen Ostsee. -Staatsexamensarbeit Tierärztliche Hochschule Hannover: 95pp.
- [214] WROGEMANN, H. & WEIDEMANN, W., 1994: Verbreitung und Populationsentwicklung von *Marenzelleria viridis* Verrill 1873 (Polychaeta; Spionidae) in einem inneren Küstengewässer der südlichen Ostsee. -Erw. Zusammenf. Jahrestag. Deut. Ges. Limnol., Hamburg 2: 690-694.
- [215] YOUNG, D.K. & RHOADS, D.C., 1971: Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts. I. A transect study. -Mar. Biol. 11: 242-254.
- [216] YSEBAERT, T., P. MEIRE, K. ESSINK & J. COOSEN, 1993: The macrofauna of the Schelde and Ems estuaries: estuarine zonation and community structure. *In* Major Biological Processes in European Tidal Estuaries (Report of the Workshop in Faro). Herman and Heip (eds.). -Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen: 77-82.
- [217] ZACHS, I.G., 1925: Nouvelles additions a la faune des Polychaeta du Murman. -Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Russie (Ser. a) Jan.-Mar.: 1-3.

- [218] ZAJAC, R.N., 1986: The effects of intra-specific density and food supply on growth and reproduction in an infaunal polychaete, *Polydora ligni* Webster. J. Mar. Res. 44: 339-359.
- [219] ZAJAC, R.N., 1995: Sublethal predation on *Polydora cornuta* (Polychaeta: Spionidae): patterns of tissue loss in a field population, predator functional response and potential demographic impacts. -Mar. Biol. 123: 531-541.
- [220] ZETTLER, M.L., 1993: Untersuchungen zur Biologie und Ökologie von *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae) in der Darß-Zingster Boddenkette. -Diplom. Univ. Rostock: 80pp.
- [221] ZETTLER, M.L., 1994: Immigration und Ausbreitung eines nordamerikanischen Polychaeten in ein inneres Küstengewässer der südlichen Ostsee und Auswirkungen auf das autochthone Makrozoobenthos. -Erw. Zusammenf. Jahrestag. Deut. Ges. Limnol., Hamburg 2: 695-699.
- [222] ZETTLER, M.L., BOCHERT, R. & BICK, A., 1994: Röhrenbau und Vertikalverteilung von *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae) in einem inneren Küstengewässer der südlichen Ostsee. -Rost. Meeresbiol. Beitr. 2: 215-225.
- [223] ZETTLER, M.L., BICK, A. & BOCHERT, R., 1995: Distribution and population dynamics of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae) in a coastal water of the southern Baltic. -Arch. Fish. Mar. Res. 42: 209-224.
- [224] ZETTLER, M.L., 1995a: Untersuchung der Verteilung des Makrozoobenthos in einem Küstengewässer der südlichen Ostsee in Abhängigkeit von abiotischen Faktoren. -Rost. Meeresbiol. Beitr. 3: 171-188.
- [225] ZETTLER, M.L. 1995b: Erstnachweis von *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 (Crustacea: Amphipoda) in der Darß-Zingster-Boddenkette und seine derzeitige Verbreitung an der südlichen Ostseeküste. -Arch. Freunde Naturg. Mecklenb. 34: 137-140.
- [226] ZETTLER, M.L. & BICK, A., 1996: The analysis of small- and mesoscale dispersion patterns of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta: Spionidae) in a coastal water of the southern Baltic. -Helgol. Meeresunters. 50: 265-286.
- [227] ZETTLER, M.L., 1996: Successful establishment of the spionid polychaete *Marenzelleria viridis* (Verrill 1873), in the Darss-Zingst estuary (southern Baltic) and its influence on the indigenous macrozoobenthos. -Arch. Fish. Mar. Res. 43: 273-284.
- [228] ZETTLER, M.L., 1996: The newcomer *Marenzelleria viridis* (Verrill 1873), its development and influence on the indigenous macrozoobenthos in a coastal water of the southern Baltic. -Proc. 14th BMB-Symposium, Pärnu (Estland) 1995: in press.
- [229] ZMUDZINSKI, L., CHUBAROVA, S., DOBROWOLSKI, Z., GRUSZKA, P., FALL, I., OLENIN, S. & WOLNOMIEJSKI, N., 1993: Expansion of the spionid polychaete *Marenzelleria viridis* in the south-eastern part of the Baltic Sea. -Proc. 13th BMB-Symposium, Riga (Lettland): in press.
- [230] ZMUDZINSKI, L., 1995: Bioturbation in the benthic ecosystem of the Vistula Lagoon caused by invasion of the American spionid polychaete *Marenzelleria viridis* Verrill. -29th European Marine Biology Symposium, Wien.
- [231] ZMUDZINSKI, L., 1996: The effect of the introduction of the American species *Marenzelleria viridis* (Polychaeta; Spiomidae) on the benthic ecosystem of Vistula lagoon. -Marine Ecology (Napoli) 17: 221-226.
- [232] ZÖLDER, A., PALZER, H. & VIETINGHOFF, U., 1995: Einsatz der Bildverarbeitung bei der Identifikation, Zählung und Volumenbestimmung von Zooplanktern der südlichen Ostsee. -Rost. Meeresbiol. Beitr. 3: 147-169.

ANHANG (BIBLIOGRAPHIE)

Nr.	AUTHOR	DISTRIBUTION	TOPICS
1	Aller, R.C. (1980)	Mud Bay NE America (South Carolina)	[6] occurrence abundance 19 ind./m ²
2	Annenkova, N. (1932)	Franz-Joseph-Land Arctic, Russia	[15] occurrence
3	Arndt, E.A. (1989)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] occurrence
4	Arndt, E.A. (1991)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] occurrence 6.700 ind./m ² (82 gWW/m ²)
5	Arndt, E.A. (1994)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] abundance and biomass form 1986 to 1990
6	Atkins, S.M. et al. (1987)	Tay Estuary (1984) North Sea, Scotland	[1] morphology, ecology, vertical distribution, reproduction
7	Augener, H. (1913)	Franz-Joseph-Land Arctic, Russia	[13] occurrence first record
8	Augener, H. (1929)	Spitsbergen Arctic, Norway	[13] occurrence
9	Barnes, R.S.K. (1994)	NW Europe brackish-water fauna	[1] determination
10	Bastrop, R. (1995) et al. (1995)	North Sea and Baltic Sea	[1] genetics
11	Bastrop, R. et al. (1996)	North Sea and Baltic Sea Atlantic, NE America	[1] genetics
12	Bick, A. Burckhardt, R. (1989)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] occurrence morphology
13	Bick, A. et al. (1993)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] occurrence, reproduction population dynamic
14	Bick, A. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] morphology
15	Bochert, R. (1993)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] reproduction
16	Bochert, R. et al. (1993)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] reproduction
17	Bochert, R. et al. (1994)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] dispersion of larvae
18	Bochert, R. Bick, A. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] larval development, influence of salinity and temperature
19	Bochert, R. Bick, A. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] reproduction larval development
20	Bochert, R. (1996)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] spermatogenesis
21	Bochert, R. et al. (1996)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] larval development, influence of salinity and temperature
22	Bochert, R. (1996)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] oogenesis
23	Bochert, R. (1996)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] gametogenesis, influence of salinity and temperature
24	Bochert, R. et al. (1996)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] reproduction larval development, settlement
25	Bochert, R. (1996)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] comprehensive investigations of reproduction
26	Bock, M.J. Miller, D.C. (1995)	Cape Henlopen NE America (Delaware)	[1] feeding behavior, nutrition storm effects
27	Bock, M.J. Miller, D.C. (1996)	Breakwater Harbor NE America (Delaware)	[1] feeding behavior, nutrition influence of current
28	Boesch, D.F. et al. (1976)	Chesapeake Bay NE America (Virginia)	[7] occurrence reproduction

Nr.	AUTHOR	DISTRIBUTION	TOPICS
29	Boesch, D.F. (1977)	Chesapeake Bay NE America (Virginia)	[7] occurrence
30	Bromley, J.E.C. (1979)	Minas Basin, Minas Chanel NE America (Nova Scotia)	[7] occurrence
31	Brunel, P. (1970)	St. Lawrence Gulf NE America (Quebec, New Brunsw.)	[7] occurrence
32	Bumpus, H.C. (1988)	Woods Hole NE America (Massachusetts)	[9] occurrence
33	Burbanck, W.D. (1962)	Hudson River, Dennings Point NE America (New York)	[7] occurrence
34	Cammen, L.M. (1976)	Drum Inlet, Snow's Cut NE America (North Carolina)	[7] occurrence
35	Carlton, J.T. Geller, J.B. (1993)	Atlantic coast, NE America Germany	[1] immigration
36	Chamberlin, R.V. (1920)	Arctic Alaska, Northwest Territories	[5] occurrence morphology
37	Cowles, R.P. (1930)	Chesapeake Bay, Severn River NE America (Virginia)	[8 & 9] occurrence
38	Dauer, D.M. (1979)	Chesapeake Bay NE America (Virginia)	[7] occurrence tube building
39	Dauer, D.M. et al. (1980)	Lafayette-River, Norfolk NE America (Virginia)	[7] swarming behavior
40	Dauer, D.M. et al. (1981)	Chesapeake Bay NE America (Virginia)	[7] nutrition, ecology, competition, vertical distribution
41	Dauer, D.M. et al. (1982)	Lafayette-River, Norfolk NE America (Virginia)	[7] swarming behavior
42	Dauer, D.M. et al. (1993)	James River, Chesapeake Bay NE America (Virginia)	[1] abundance 515-8.548 ind./m ² biomass max. 1,79 gAFDW/m ²
43	Dauer, D.M. (1996)	Delaware Bay NE America (Delaware)	[1] feeding behavior
44	Day, J.H. (1973)	Beaufort NE America (North Carolina)	[7] occurrence
45	Dekker, R. (1991)	Balgsand, Molenrak, Scheuerrak North Sea, Netherlands	[2] occurrence abundance 3-6 ind./m ² , S~20‰
46	Discroll, S.K. (1996)		[2 & 7] metabolism bioaccumulation
47	Dörjes, J. Howard, J.D. (1975)	Ogeechee River, Ossabaw Sound NE America (Georgia)	[7] vertical distribution dominance, salinity 0,4-12‰
48	Dörjes, J. (1977)	Sapelo Island NE America (Georgia)	[7] dominant limnic to mixo-oligohaline
49	Elliot, M. Kingston, P.F. (1987)	Forth Estuary (1979) North Sea, Scotland	[14] occurrence <i>M. wireni</i> - <i>N. diversicolor</i> -area
50	Engkvist, R. Persson, L.-E. (1995)	Kalmar-Fjord Sweden	[1] occurrence abundance 0-53 ind./m ²
51	Essink, K. Kleef, H.L. (1986)	Ems Estuary, Dollard (1983) North Sea, Netherlands, Germany	[1] occurrence ecology
52	Essink, K. (1987)	Dollard North Sea, Netherlands	[1] occurrence spreading
53	Essink, K. (1987)	Dollard North Sea, Netherlands	[1] occurrence spreading, biology
54	Essink, K. Kleef, H.L. (1988)	Ems Estuary, Dollard (1983) North Sea, Netherlands, Germany	[1] ecology, vertical distribution abundance 2.000-19.600 ind./m ²
55	Essink, K. (1990)	West Europe	[1] occurrence
56	Essink, K. Kleef, H.L. (1993)	Ems Estuary, Dollard (1983) North Sea, Netherlands, Germany	[1] ecology, reproduction 4.000-130.000 Ind./m ²

Nr.	AUTHOR	DISTRIBUTION	TOPICS
57	Ewing, R.M. Dauer, D.M. (1982)	Chesapeake Bay NE America (Virginia)	[7] occurrence
58	Fauchauld, K. (1977)	world-wide	[13] determination
59	Ferguson, F.F. Jones, E.R. (1949)	Norfolk NE America (Virginia)	[3] occurrence
60	Foster, N.M. (1971)	Alaska, Newfoundland to North Carolina, NE America	[7] revision of <i>Scolecoclepidus</i> morphology, occurrence
61	Frankenbergh, D. Burbanck, W.D. (1963)	Marshfield NE America (Massachusetts)	[7] occurrence
62	Franz, D.R. Harris, W.H. (1988)	Jamaica Bay NE America (New York)	[7] occurrence sediment
63	Friedrich, H. (1938)	Sylt Island North Sea, Germany	[17] morphology
64	Fritzsche, D. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] resistance, metabolism calorimetry
65	Fritzsche, D. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] resistance, metabolism calorimetry
66	Fritzsche, D. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] resistance, metabolism calorimetry
67	Fritzsche, D. Oertzen, J.A. von (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] resistance, metabolism calorimetry
68	Fritzsche, D. Oertzen, J.A. von (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] resistance, metabolism calorimetry
69	George, J.D. (1966)	Lawrencetown NE America (Nova Scotia)	[7] reproduction, larval stages swarming behavior
70	George, J.D. (1966)	Lawrencetown NE America (Nova Scotia)	[7] reproduction
71	Gollasch, S. Dammer, M. (1996)	North Sea, Baltic Sea Germany, Poland	[1] neozoan organisms
72	Gosner, K.L. (1971)	Cape Hatteras to Bay of Fundy NE America (probably Massachusetts)	[7] determination
73	Gosselck, F. et al. (1993)	Weser Estuary North Sea, Germany	[1] occurrence abundance 100 ind./m ²
74	Gruszka, P. (1991)	Pommeranian Bay Baltic Sea, Poland	[1] ecology abundance 200-500 ind./m ²
75	Gruszka, P. (1993)	Pommeranian Bay Baltic Sea, Poland	[1] larvae in Baltic plankton
76	Gudmunsson, H. (1985)	not own investigations	[7] comparison with <i>Malacoceros fuliginosus</i>
77	Günther, B. Lampe, R. (1993)	Kooser Lake, Greifswalder Bodden Baltic Sea, Germany	[1] occurrence abundance
78	Günther, B. et al. (1995)	Peene and Oder Estuary Baltic Sea, Germany	[1] abundance, biomass, salinity living communities
79	Gukov, A.Y. (1992)	Laptev Sea Arctic, Russia	[13] abundance, biomass
80	Haefner, P.A. (1967)	Penobscot River NE America (Maine)	[7] occurrence, O ₂ =0,5-8ppm T=7-17 °C, salinity 9-31‰
81	Haefner, P.A. et al. (1969)	Penobscot River NE America (Maine)	[7] occurrence
82	Haesloop, U. (1990)	Weser Estuary North Sea, Germany	[1] occurrence
83	Haesloop, U. Schuchardt, B. (1995)	Weser Estuary North Sea, Germany	[1] occurrence abundance
84	Hartman, O. (1938)	Alaska	[4] occurrence

Nr.	AUTHOR	DISTRIBUTION	TOPICS
85	Hartman, O. (1942)	New England NE America	[9 & 12] occurrence
86	Hartman, O. (1944)	New England NE America	[10 & 12] occurrence
87	Hartman, O. (1959)	catalog world-wide	[7, 9, 13, 16, 18, 19] occurrence
88	Hartmann-Schröder, G. (1971)	Arctic, Northwest Alaska, North Sea	[13] occurrence morphology, taxonomy
89	Hartmann-Schröder, G. (1996)	Arctic, Northwest Alaska, NE America North Sea, Baltic Sea	[1, 13] occurrence morphology, taxonomy
90	Hawthorne, S. Dauer, D.M. (1983)	Elizabeth River NE America (Virginia)	[7] occurrence abundance 67-800 ind./m ²
91	Hensel, S. (1994)	Greifswalder Bodden Baltic Sea, Germany	[1] abundance, dominance max. 27.850 ind./m ²
92	Hines, A.H. Comtois; K.L. (1985)	Rhode River, Chesapeake Bay NE America (Maryland)	[7] abundance, biomass vertical distribution
93	Hines, A.H. et al. (1989)	Rhode River, Chesapeake Bay NE America (Maryland)	[7] ingestion of <i>M. viridis</i> larvae by <i>Mya</i> and <i>Macoma</i>
94	Holland, A.F. et al. (1977)	Chesapeake Bay, Calvert Cliff NE America (Virginia)	[7] occurrence abundance 4-275 ind./m ²
95	Holland, A.F. et al. (1980)	Chesapeake Bay NE America (Virginia)	[7] reproduction abundance 650-24.500 ind./m ²
96	Holmquist, C. (1967)	Kotzebue Sound, Bering Strait Alaska	[13] occurrence, morphology taxonomy
97	Holmquist, C. (1973)	Calville, Imuruk, Krusenstern and Imigrook Lagoon, Alaska	[13] occurrence salinity 0,4-23 ‰
98	Howard, J.D. Frey, R.W. (1975)	Ossabaw Sound NE America (Georgia)	[7] occurrence
99	Howard, J.D. Frey, R.W. (1975)	Ossabaw Sound NE America (Georgia)	[7] tube building
100	Howard, J.D. et al. (1976)	Ossabaw Sound NE America (Georgia)	[7] occurrence abundance 2.010 ind./m ²
101	Hübel, H.-J. et al. (1995)	Greifswalder Bodden Baltic Sea, Germany	[1] abundance 0-3.260 ind./m ² 0-47,5% relative abundance
102	Jansson, K. (1994)	Sweden	[1] introduction
103	Jordan, R.A. Sutton, C.E. (1984)	Chesapeake Bay, Gunpowder River NE America (Virginia)	[7] reproduction abundance 180-430 ind./m ²
104	Khatib, S. (1989)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] larvae in plankton (47 ind./l)
105	Kinner, P. et al. (1974)	Delaware Bay NE America (Delaware)	[7] occurrence abundance 60 ind./m ²
106	Kinner, P. Maurer, D. (1978)	Delaware Bay NE America (Delaware)	[7] occurrence abundance 20-40 ind./m ²
107	Kirkegaard, J.B. (1990)	Ringkobing Fjord North Sea, Denmark	[1] occurrence immigration
108	Kleef, H.L. Essink, K. (1986)	Ems Estuary, Dollard (1983) North Sea, Netherlands, Germany	[1] occurrence ecology, interactions
109	Klinkenberg, G. Schumann, R. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] <i>M. viridis</i> -larvae in plankton
110	Krieg, H.-J. (1996)	Elbe Estuary North Sea, Germany	[1] abundance 100-1.000 ind./m ² salinity 0,4-0,8 ‰
111	Kube, J. et al. (1996)	Oder Estuary, Pommeranian Bay Darss-Zingst Estuary, Wismar Bay Warnow Estuary, Schlei Estuary Baltic Sea, Germany	[1] abundance, abiotic influence population dynamic

Nr.	AUTHOR	DISTRIBUTION	TOPICS
112	Kube, J. (1996)	Oder Estuary, Pommeranian Bay Baltic Sea, Germany	[1] abundance, abiotic influence population dynamic
113	Küster, E. (1996)	laboratory	[1] influence of abiotic factors on proteines
114	Lagzdins, G. Palo, P. (1994)	Riga Bay Baltic Sea, Estonia	[1] immigration, abundance biomass, salinity
115	Leling, A. (1986)	Elbe Estuary North Sea, Germany	[13] occurrence abundance 70-100 ind./m ²
116	Leppäkoski, E. (1991)	Baltic Sea	[1] immigration
117	Levin, L.A. (1982)	laboratory	[7] interspecific aggression
118	Lippson, A.J. Lippson, R.L. (1984)	Chesapeake Bay NE America (Virginia)	[7] tube building, occurrence vertical distribution
119	Loi, T-N. Wilson, B.J. (1979)	Chesapeake Bay, Calvert Cliffs NE America (Virginia)	[7] reproduction, occurrence sediment, opportunist
120	Maciolek, N.J. (1984)	NE America (Maine, Massachusetts, Rhode Island, Connecticut, Virginia)	[1, 13, 20] morphology revision of <i>Marenzelleria</i>
121	Marenzeller, E. von (1891)	Spitsbergen Arctic, Norway	occurrence of <i>Scolecoplepis</i> sp. morphology
122	Masłowski, J. (1992)	Oder Estuary Baltic Sea, Poland	[1] occurrence
123	Maurer, D. et al. (1978)	Delaware Bay NE America (Delaware)	[7] occurrence
124	Maurer, D. et al. (1979)	Delaware Bay NE America (Delaware)	[7] occurrence
125	McIntosh, W.C. (1915)	?	morphology of <i>Marenzelleria</i> sp.
126	McLusky, D.S. et al. (1993)	Forth Estuary (1982) North Sea, Scotland	[1] occurrence 30 ind./m ² (max. 649 ind./m ²)
127	Mead, A.D. (1897)	Woods Hole NE America (Massachusetts)	[9] reproduction, morphology (false diagnosis?)
128	Meire, P.M. et al. (1994)	North Sea	[1] not influence on other species
129	Mesnil, F. (1896)	Spitsbergen Arctic, Norway	morphology of <i>Marenzelleria</i> sp.
130	Michaelis, H. et al. (1992)	Ems, Weser, Elbe, Eider Estuaries North Sea, Netherlands, Germany	[1] occurrence
131	Miller, D.C. et al. (1992)	Cape Henlopen NE America (Delaware)	[20] feeding, influence of current
132	Miller, D.C. Blank, J.M. (1996)	Cape Henlopen NE America (Delaware)	[1] salinity, population structure
133	Mountford, N.K. et al. (1977)	Calvert Cliff, Chesapeake Bay NE America (Virginia)	[7] occurrence abundance 100-6.882 ind./m ²
134	Nilsson, J. (1995)	Kalmar Fjord Sweden	[1] occurrence abundance 0-11 ind./m ²
135	Norkko, A. et al. (1993)	Gulf of Finland Tvärminne, Baltic Sea, Finland	[1] occurrence
136	Norkko, A. et al. (1995)	Gulf of Finland Tvärminne, Baltic Sea, Finland	[1] occurrence depth distribution
137	Olenin, S. Chubarova, S. (1992)	Baltic Sea Poland, Russia (Curonian Bay)	[1] occurrence spreading
138	Olenin, S. Chubarova, S. (1994)	Baltic Sea Lithuania (Curonian Bay)	[1] abundance 10-2.350 ind./m ² depth distribution (max. 55m)
139	Olenin, S. (1995)	Baltic Sea Lithuania	[1] bioturbation depth distribution

Nr.	AUTHOR	DISTRIBUTION	TOPICS
140	Otte, G. (1979)	Sylt Island North Sea, Germany	[17] occurrence
141	Persson, L.-E. (1990)	South Sweden Baltic Sea	[1] occurrence
142	Persson, L.-E. (1994)	South Sweden Baltic Sea	[1] immigration into Sweden
143	Persson, L.-E. et al. (1996)	Baltic Sea	[1] immigration, spreading
144	Pfitzenmeyer, H.T. (1969)	Chesapeake Bay NE America (Delaware)	[7] occurrence salinity 0-8‰
145	Pocklington, P. Tremblay, M.J. (1987)	NE America (Newfoundland, Maine, New Brunswick, Nova Scotia, NY)	[7] occurrence
146	Powilleit, M. et al. (1995)	Pommeranian Bay Baltic Sea, Germany, Poland	[1] occurrence biomass 0-5 gAFDW/m ²
147	Prena, J. Gosselck, F. (1989)	Wismar Bay Baltic Sea, Germany	[1] occurrence abundance <1 ind./m ²
148	Prena, J. (1990)	Wismar Bay Baltic Sea, Germany	[1] occurrence
149	Prena, J. (1995)	Wismar Bay Baltic Sea, Germany	[1] occurrence
150	Rathbun, R. (1880)	Provincetown, Cape Cod NE America (Massachusetts)	[9] occurrence
151	Reinharz, E. (1983)	Potapsco River NE America (Maryland)	[7] bioturbation, opportunist dominance, vertical distribution
152	Richard, D. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] osmoregulation temperature/sulfide resistance
153	Robinson, W.W. Matta, J.F. (1977)	near Duck NE America (North Carolina)	[7] occurrence
154	Rodi, A.J. Dauer, D.M. (1996)	Lewes NE America (Delaware)	[1 & 20] synonymy of <i>M. jonesi</i> with <i>M. viridis</i>
155	Röhner, M. (1993)	different populations from the North Sea and Baltic Sea	[1] genetics
156	Röhner, M. et al. (1996)	different populations from the North Sea and Baltic Sea	genetics of genus <i>Marenzelleria</i>
157	Röhner, M. et al. (1996)	different populations from the North Sea, Baltic Sea, NE America	genetics of genus <i>Marenzelleria</i>
158	Röhrig, A. Wächtler, K. (1994)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] interactions competition behavior
159	Röhrig, A. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] interactions settlement, competition
160	Rumohr, H. (1993)	Kiel Bay Baltic Sea, Germany	[13] occurrence
161	Saavedra Perez, M. (1990)	Greifswalder Bodden Baltic Sea, Germany	[1] abundance 700-1.000 ind./m ² biomass 2-10 gWW/m ²
162	Sanders, H.L. et al. (1962)	Barnstable Harbor NE America (Massachusetts)	[7] nutrition abundance 8-96 ind./m ²
163	Sanders, H.L. et al. (1965)	Pocasset River NE America (Massachusetts)	[7] occurrence salinity 0,3-31‰
164	Sarda, R. (1991)	Great Sippewissett NE America (Massachusetts)	[1] occurrence
165	Sarda, R. et al. (1995)	Great Sippewissett NE America (Massachusetts)	[1] reproduction, production population dynamic
166	Sarda, R. et al. (1995)	Great Sippewissett NE America (Massachusetts)	[1] production, biomass, abundance, opportunist
167	Schiedek, D. (1992)	laboratory	[1] resistance and tolerance

Nr.	AUTHOR	DISTRIBUTION	TOPICS
168	Schiedek, D. (1993)	laboratory	[1] resistance and tolerance
169	Schirmer, M. (1995)	Weser Estuary Nordsee, FRG	[1] occurrence
170	Schneider, A. (1994)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] calorimetry hydrogen sulfide resistance
171	Schneider, A. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] calorimetry hydrogen sulfide resistance
172	Schneider, A. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] calorimetry hydrogen sulfide resistance
173	Schneider, A. (1996)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] metabolism, calorimetry influence of sulfide
174	Schneider, A. (1996)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] metabolism, calorimetry influence of sulfide
175	Schreiber, G. (1992)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany, laboratory	[1] ATPase-activities
176	Schumann, R. (1993)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] phytoplankton as nutrition for larvae of <i>M. viridis</i>
177	Shorey, W.K. (1973)	Penebscot River NE America (Maine)	[7] occurrence 5-19 % relative abundance
178	Sigvaldadottir, E. (1996)		[13] systematics and cladistics
179	Sikorsky, A.V. et al. (1988)	Barents Sea to Bering Strait Arctic, Russia	[13] occurrence, morphology taxonomy, revision
180	Simon, J.L. (1968)	Woods Hole NE America (Massachusetts)	[7] reproduction
181	Slastnikov, G.S. (1957)	White Sea Arctic, Russia	[13] occurrence
182	Smith, R.I. (1964)	Woods Hole NE America (Massachusetts)	[7] morphology
183	Söderström, A. (1920)	Spitsbergen to Kara Sea Arctic, Russia	[17] occurrence morphology, taxonomy
184	Stewart, P.L. et al. (1985)	Davis Strait NE America (Northwest Territories)	[12] abundance 10 ind./m ² depth distribution max. 1.000 m
185	Stickney, A.P. (1959)	Sheepscot River NE America (Maine)	[11] occurrence
186	Stigzelius, J. et al. (1995)	Gulf of Finland Tvärminne, Baltic Sea, Finland	[1] occurrence immigration 1990
187	Stigzelius, J. et al. (1995)	Gulf of Finland Tvärminne, Baltic Sea, Finland	[1] occurrence between Kotka and Pori
188	Sumner, F.B. et al. (1913)	Woods Hole NE America (Massachusetts)	[9] occurrence
189	Thiel, R. (1990)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] occurrence abundance 44-693 ind./m ²
190	Tobiasson, S. (1993)	Kalmar Fjord Sweden	[1] occurrence abundance 0-16 ind./m ²
191	Tobiasson, S. (1995)	Kalmar Fjord Sweden	[1] occurrence abundance 0-52 ind./m ²
192	Tourtellotte, G.H. Dauer, D.M. (1983)	Chesapeake Bay, Lynnhaven Roads NE America (Virginia)	[7] occurrence
193	Turkkila, A.-M. Rissanen, J. (1995)	Gulf of Finland Tvärminne, Baltic Sea, Finland	[1] occurrence
194	Ushakov, P.V. (1939)	Spitsbergen to Tschuktschen Sea Arctic, Russia	[15] occurrence
195	Ushakov, P.V. (1948)	Amur Estuary Ochotsky Sea, Russia	[16] occurrence salinity 22 ‰

Nr.	AUTHOR	DISTRIBUTION	TOPICS
196	Ushakov, P.V. (1950)	Spitsbergen to Amur Estuary Arctic, Russia	[15] occurrence
197	Ushakov, P.V. (1955)	Spitsbergen to Kamtschatka Arctic, Russia	[15 & 17] occurrence
198	Ushakov, P.V. (1965)	Spitsbergen to Kamtschatka Arctic, Russia	[15 & 17] occurrence
199	Verrill, A.E. (1873)	Vineyard Sound, Great Egg Harbor New Haven, Watch Hill, Woods Hole NE America (New Jersey, Massachusetts)	[8 & 9] morphology first record, patchiness
200	Verrill, A.E. (1881)	New England NE America	[8 & 9] occurrence
201	Webster, H.E. (1879)	Great Egg Harbor NE America (New Jersey)	[9] occurrence
202	Webster, H.E. Benedict, J.E. (1884)	Provincetown, Wellfleet NE America (Massachusetts)	[9] occurrence
203	Wells, H.W. Gray, I.E. (1964)	Cape Hatteras NE America (North Carolina)	[7] occurrence
204	White, C.P. (1989)	Chesapeake Bay NE America (Virginia)	[7] tube building, occurrence morphology
205	Whitlatch, R.B. (1977)	Barnstable Harbor NE America (Massachusetts)	[7] reproduction abundance 2.000 ind./m ²
206	Whitlatch, R.B. (1980)	Barnstable Harbor NE America (Massachusetts)	[7] occurrence nutrition
207	Whitlatch, R.B. (1981)	Barnstable Harbor NE America (Massachusetts)	[7] occurrence abundance 326 ind./m ²
208	Winkler, H.M. Debus, L. (1993)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] predation, fish nutrition
209	Wiren, A. (1883)	Kara Sea Arctic, Russia	[18] occurrence
210	Wohlenberg, E. (1937)	Sylt Island North Sea, Germany	[17] occurrence
211	Wolff, W.J. (1992)	North Sea Germany, Netherlands	[1] immigration
212	Woodin, S.A. (1978)	Assateague Island NE America (Virginia)	[7] occurrence abundance 30-100 ind./m ²
213	Wrogemann, H. (1994)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] occurrence population dynamic
214	Wrogemann, H. Weidemann, W. (1994)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] occurrence population dynamic
215	Young, D.K. Rhoads, D.C. (1971)	Cape Cod NE America (Massachusetts)	occurrence <i>Scolecopides</i> sp. abundance 20 ind./m ²
216	Ysebaert, T. et al. (1993)	Ems Estuary North Sea, Netherlands	[1] occurrence
217	Zachs, I.G. (1925)	White Sea Arctic, Russia	[16] occurrence morphology
218	Zajac, R.N. (1986)	Alewife Cove NE America (Connecticut)	[7] occurrence
219	Zajac, R.N. (1995)	Alewife Cove NE America (Connecticut)	[7] predation, regeneration
220	Zettler, M.L. (1993)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] population dynamic, biology abundance, biomass
221	Zettler, M.L. (1994)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] interactions long term investigations
222	Zettler, M.L. et al. (1994)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] vertical distribution tube building

Nr.	AUTHOR	DISTRIBUTION	TOPICS
223	Zettler, M.L. et al. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] population dynamic biology
224	Zettler, M.L. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] interactions with abiotic and biotic factors, competition
225	Zettler, M.L. (1995)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] occurrence, immigration together with <i>Gammarus tigrinus</i>
226	Zettler, M.L. Bick, A. (1996)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] patchiness analysis of dispersion patterns
227	Zettler, M.L. (1996)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] immigration interactions, competition
228	Zettler, M.L. (1996)	Darss-Zingst Estuary Baltic Sea, Germany	[1] interactions long term investigations
229	Zmudzinski, L. et a. (1993)	Curonian Bay Baltic Sea, Russia, Poland	[1] occurrence immigration
230	Zmudzinski, L. (1995)	Vistula Bay Baltic Sea, Poland	[1] bioturbation vertical distribution
231	Zmudzinski, L. (1996)	Vistula Bay Baltic Sea, Poland	[1] bioturbation interactions, competition
232	Zölder, A. et al. (1995)	Greifswalder Bodden Baltic Sea, Germany	[1] automatic screening of larvae of <i>M. viridis</i>

Erklärung

Hiermit erkläre ich, daß ich die vorliegende Arbeit selbständig angefertigt und keine außer den angegebenen Hilfsmitteln dazu verwendet habe.

Rostock, den 05.01.1997

Michael L. Zettler

Lebenslauf

Michael Lothar Zettler

geb.:	04.02.1966 in Templin (Brandenburg)	
aufgewachsen:	in Zehdenick und Berlin	
Vater:	Lothar Zettler	
Mutter:	Renate Zettler, geb. Bednarz	
Geschwister:	Martina Zettler	
Schulbildung:	1972-1980 Polytechnische Oberschule Zehdenick 1980-1984 Erweiterte Oberschule Gransee Juli 1984 Abitur, Prädikat "Auszeichnung"	
Militär:	1984-1988	
1988-1990	Grundstudium der Biologie an der Universität Rostock	
1990-1993	Hauptstudium an der Universität Rostock mit den Spezialisierungen Meeresbiologie und Zoologie	
1991	Meeresbiologisches Praktikum in Klubban/Schweden	
1992 und 1993	Fischereibiologische Praktika am Weißen Meer, Kandalakscha/Rußland	
1993	Meeresbiologisches Praktikum in Bangsen/Thailand	
1993	Diplom in Biologie	Prädikat "sehr gut"
	mit den Hauptprüfungen:	
	Zoologie	Prädikat "gut"
	Meeresbiologie	Prädikat "gut"
	Angewandte Ökologie	Prädikat "sehr gut"
	Humanparasitologie	Prädikat "sehr gut"
	Diplomarbeit: "Untersuchungen zur Biologie und Ökologie von <i>Marenzelleria viridis</i> (Polychaeta: Spionidae) in der Darß-Zingster Boddenkette"	
		Prädikat "sehr gut"
1993-1996	wissenschaftlicher Mitarbeiter der Universität Rostock	
1989-1996	Teilnahme und Vorträge an verschiedenen Veranstaltungen, z.B. -Tagungen der Deutschen Gesellschaft für Limnologie -Tagungen der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft - Tagung der Baltic Marine Biologists in Pärnu/Esland	
1994-1996	Anfertigen einiger umweltplanerischer Gutachten	