

Die Biota des Jadebusenwattes.

Von OTTO LINKE.

(Aus der Biologischen Anstalt auf Helgoland und dem Senckenberg-Institut Wilhelmshaven.)

(Mit 83 Abbildungen im Text, 5 Tabellen und 1 Kartenbeilage.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
A. Einleitung	201
B. Der Lebensraum	203
I. Kennzeichnung des Wattes	203
II. Beschreibung des Untersuchungsgebietes	204
III. Klimafaktoren	206
IV. Hydrische Faktoren	207
a) Gezeiten	207
b) Menge und Beschaffenheit des Jadebusenwassers	209
V. Der Wattenboden	213
a) Die chemisch-physikalischen Eigenschaften des Wattenbodens	213
1. Die im Gebiet vorkommenden Bodenarten und ihre Verteilung	213
2. Die Korngrößen- und petrographische Zusammensetzung der einzelnen Bodenarten	215
3. Der Kalk(Schill)-gehalt der einzelnen Bodenarten	217
4. Der Gehalt an organischer Substanz (Detritus) in den einzelnen Bodenarten	219
5. Das Bodenwasser	220
aa) Menge und Art des Vorkommens in den einzelnen Bodenarten	220
bb) Der Salzgehalt des Bodenwassers	221
cc) Die Verteilung des Sauerstoffes, des Schwefelwasserstoffes und der Eisenverbindungen im Boden	222
6. Die Wärmeeigenschaften des Wattenbodens	224
7. Härte und Bindigkeit des Wattenbodens	228
b) Gestalt und Aufbau des Wattenbodens und seine Veränderungen	230
1. Die Gezeitenerscheinungen auf dem Watt	230
2. Die Prielgebiete und ihre Umlagerungen	233
3. Die Umlagerungen auf den Wattflächen	240
C. Oekologie	243
I. Oekologische Begriffsbestimmungen und Untersuchungsweise	243
II. Artenliste (mit Seitenhinweisen)	244
III. Die Variationen der Endobiose des Jadebusenwattes	247
a) Scoloplos-Variation	247
1. <i>Scoloplos</i> -Siedlung	248
2. <i>Arenicola</i> -Siedlung	254
3. Epifauna-Gäste	264
4. Uebersicht	267
b) Pygospio-Variation	267
1. <i>Pygospio</i> -Siedlung	268
2. <i>Arenicola</i> -Siedlung	272
3. <i>Cardium</i> -Siedlung	273
4. Epibiosen auf der <i>Cardium</i> -Siedlung	279
5. Uebersicht	281
c) Scrobicularia-Variation	282
1. <i>Scrobicularia</i> -Siedlung	282
2. <i>Mya</i> -Siedlung	287
3. Epibiosen der <i>Mya</i> -Siedlung	292
4. <i>Hydrobia</i> -Siedlung	293
5. Epibiosen der <i>Hydrobia</i> -Siedlung	298

	Seite
6. <i>Retusa truncatula</i> und ihre Beziehungen zu <i>Hydrobia ulvae</i>	299
7. <i>Nereis</i> -Siedlung	299
8. Uebersicht	300
d) <i>Corophium</i> -Variation	300
1. <i>Corophium</i> -Siedlung	301
2. Die <i>Corophium</i> -Siedlung der Abbruchkante des Oberahneschen Feldes	307
3. <i>Nereis</i> -Siedlung	310
4. <i>Heteromastus</i> -Siedlung	314
5. <i>Peloscolex</i> -Siedlung	318
6. <i>Isotomurus</i> -Siedlung	318
7. <i>Polydora</i> -Siedlung	319
8. Die Besiedlung des Prieles	321
9. Uebersicht	323
e) <i>Scolecoclepis</i> -Variation (Die Besiedlung der Arngast-Kiesbank)	323
IV. Die Epibiosen des Jadebusenwattes	325
a) Die Miesmuschelbänke	325
b) Die Zwergseeegraswiesen	329
c) Der Verlandungsgürtel	335
V. Die Wattengäste	337
a) Die Flutgäste	338
b) Die Ebbegäste	339
c) Die Fischerei im Jadebusen	340
VI. Allgemeine Uebersicht über die Lebensgemeinschaften der Watten des Jadebusens und der südlichen Innenjade	341
D. Zusammenfassung	344
Schriftenverzeichnis	346

A. Einleitung.

Längs der dänischen, deutschen und niederländischen Nordseeküste erstreckt sich fast überall ein breiter Wattengürtel. Soweit es deutsches Gebiet betrifft, nimmt das Watt insgesamt eine Fläche von 3650 qkm ein (HAAGE, 1889, S. 73) und erreicht an manchen Stellen eine Breite von mehr als 17 km. Dieser breite Wattengürtel, der in solcher Ausbildung an keiner Stelle der Erde wieder angetroffen wird (SCHARF, 1929, S. 69), unterscheidet sich in vieler Hinsicht grundlegend von dem gewöhnlich sehr viel schmälern Gezeiten-gürtel, wie er z. B. am Nordstrand der ostfriesischen und am Weststrand der nordfriesischen Inseln, an der belgischen Küste usw. anzutreffen ist.

Allein die große Fläche des Wattes und dazu sein im Vergleich zur Flachsee sehr großer Reichtum an Lebewesen, die teilweise hochwertige Fischnahrung sind, lassen eine größere Bedeutung für die Fischerei vermuten. Seine fast immer mehrere km erreichende Breite ist ferner ein sehr wirksamer Deichschutz und an günstigen Stellen, wo sich der Schlick dauerhaft absetzen kann, entsteht Neuland von außergewöhnlicher Fruchtbarkeit¹⁾. Auch spielt das Watt für die Versandung und Verschlickung der in seinem Bereich gelegenen Hafenanlagen und Schiffahrtsrinnen (Ems, Jade, Weser, Elbe als die bedeutendsten) eine wichtige Rolle. Diese für den Menschen bedeutsamen Eigenschaften des Wattes können aber erst auf der Grundlage einer eingehenderen wissenschaftlichen Erforschung der Watten voll ausgenutzt oder erfolgreich bekämpft werden, wobei der Biologe, der Geologe und der Wasserbauingenieur Hand in Hand arbeiten müssen.

Da die Watten während der Trockenliegezeit einer Begehung und unmittelbaren Untersuchung verhältnismäßig leicht zugänglich sind, bieten sie für meeresbiologische Untersuchungen, die in Gebieten mit ständiger Wasserbedeckung nur sehr lückenhaft und kostspielig anzustellen sind, ein gut geeignetes Arbeitsfeld, und es ist zu erwarten, daß gerade die Wattenforschung wesentlich zur Klärung so mancher meeresbiologischer, hauptsächlich ökologischer Fragen beitragen wird. Auch sei bei dieser Gelegenheit daraufhingewiesen, daß das Watt noch eine der wenigen „Naturlandschaften“ in Deutschland ist und sich daher zu meeresbiozönotischen und anderen wissenschaftlichen Untersuchungen sehr eignet. Insbesondere für den zoologisch eingestellten Oekologen ist das Watt ein günstiges Arbeitsfeld,

1) An Stellen reichlicher Anschlickung kann der Schlick auch zur Veredelung näher liegender Gebiete des wenig fruchtbaren Geestbodens hinter der Marsch ausgenutzt werden (vergl. z. B. Niedersachsen atlas, 1934, Blatt 6, Karte e).

da seine Physiognomie nicht von Pflanzen wie auf dem Land oder dem felsigen Gezeitengürtel, sondern von Tieren bestimmt wird.

Die Arbeit wurde zunächst im Auftrage der Biolog. Anstalt auf Helgoland begonnen, die es als eine ihrer Aufgaben ansieht, die deutsche Küste eingehender zu erforschen. Die Weiterführung wurde mir durch ein Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft unter Mithilfe der Biolog. Anstalt ermöglicht¹⁾, wofür ich beiden meinen Dank ausspreche.

B. Der Lebensraum.

B. I. Kennzeichnung des Wattes.²⁾

Watten gibt es nur in Gezeitenmeeren, denn ein regelmäßiges Trockenfallen und Ueberflutetwerden ist eine sehr bezeichnende Eigenschaft des Lebensraumes Watt. Weiter sind Watten nur sehr wenig abfallende, fast ebene Flächen, von deren äußeren, landfernen Rand erst der eigentliche Abfall zum tieferen Wasser beginnt. Bezeichnend ist auch die reiche Gliederung der Niedrigwasserlinie im Gegensatz zur Hochwasserlinie, was möglicherweise auf menschlichen Einfluß (Deiche, Buhnen) zurückzuführen ist. Während die Hochwasserlinie im deutschen Wattengebiet eine Länge von 1240 km hat, ist die Länge der Niedrigwasserlinie fast das 2,5fache davon, nämlich 2993 km (HAAGE, 1899, S. 63). Der mittlere Abstand von Hoch- und Niedrigwasserlinie in der Deutschen Bucht beträgt in der Waagerechten 13,5 km (HAAGE, 1899, S. 63), in der Senkrechten ist er gleich dem Tidenhub (1,5 bis 3,75 m im deutschen Wattengebiet). Das Watt kann in Anlehnung an den kontinentalen Schelf oder Festlandssockel als Gezeitenschelf oder Gezeitensockel bezeichnet werden. Erst am äußeren Rande dieses Gezeitensockels, im Bereich der Niedrigwasserlinie beginnt steilerer Abfall zum tieferen Wasser hin. Hier steht infolgedessen bei Sturm die stärkste Brandung, während die Wellen die Wattfläche nur geschwächt erreichen. Das Watt liegt gewissermaßen zwischen zwei Strandgürteln, wobei der eine im Bereich der Niedrigwasserlinie, der andere im Bereich der Hochwasserlinie liegt, was auch in der Besiedlung deutlich zum Ausdruck kommt. Der untere Strandgürtel hat dabei gewisse Aehnlichkeit mit dem schmalen Gezeitengürtel der offenen, der Brandung ausgesetzten Flachküste, der im Gegensatz zum Watt und der Felsenküste als Schorre bezeichnet sei. (WALTHER, 1893, S. 71).

1) Es ist mir ferner eine angenehme Pflicht, denen zu danken, die mir bei der Durchführung der vorliegenden Untersuchungen mit Rat und Hilfe zur Seite standen. Herrn Prof. HAGMEIER bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit und seine beständige Förderung, die er mir durch Ratschläge wie durch Hinweise auf das Schrifttum gewährte, zu herzlichem Dank verpflichtet. Nicht weniger gebührt dieser Dank Herrn Regierungsbaurat Dr. LÜDERS (Strombauressort der Marinewerft Wilhelmshaven), der mich auf hydrographische Besonderheiten des Lebensraumes und manche wertvolle Veröffentlichung in wasserbautechnischen Zeitschriften aufmerksam machte. Ihm habe ich auch für die freundliche Ueberlassung der zahlreichen petrographischen und chemischen Bodenanalysen sowie mehrerer Lichtpausen von Karten und Gezeitenkurven, die bei der Aufstellung der Abbildungen Verwendung fanden, zu danken. Durch ihn ist es mir auch möglich gewesen, an den mehrwöchigen Ausfahrten des Wohnschiffes „Heidina“ auf die Jadebusenwatten teilzunehmen und die Watten (zum Teil mit dem Schlickschlitten) in einer Vollständigkeit kennen zu lernen, wie es mir mit meinem Wattenboot in so kurzer Zeit nicht möglich gewesen wäre.

Die Laboratoriumsarbeiten wurden in der Forschungsstelle für Meeresgeologie und Meerespaläontologie, Senckenberg, Wilhelmshaven, durchgeführt, wo mir nicht nur ein schöner Arbeitsraum, sondern auch Arbeitsgeräte und Schrifttum zur Verfügung gestellt wurden. Dem Leiter der Forschungsstelle, Herrn Prof. RUD. RICHTER (Frankfurt a. M.), möchte ich für dieses Entgegenkommen meine Dankbarkeit aussprechen.

Die Wattuntersuchungen wurden außer mit dem oben erwähnten Wohnschiff „Heidina“ mit meinem Wattenfahrzeug durchgeführt, einem 8 m langen Schwertboot, das bei einem Tiefgang von nur 60 cm sich für die Wattuntersuchungen ausgezeichnet bewährt hat. Das Boot ist mit einer Kajüte versehen, in der es möglich war, mehrere Tage auf dem Watt zu bleiben und so die weiten Wattflächen Schritt für Schritt zu kartieren. Es ist mir eine liebe Pflicht, meiner Frau, Annemarie LINKE, für ihre wertvolle Mitarbeit während der Ausfahrten und auf dem Watt zu danken.

2) Die Kennzeichnungen des Wattes von KRÜGER (1929, S. 180, „Watt ist die Fläche, die bei mittlerem Hochwasser unter Wasser kommt und bei mittlerem Niedrigwasser trockenläuft“), LÜDERS (1930, S. 233, „Watten sind Teile des Meeresbodens, die bei normalem Hochwasser überströmt werden und bei Niedrigwasser trocken fallen“), und SCHÜTTE (1935, S. 134, Watt ist das „Uebergangsgebiet zwischen Meer und Land, soweit es bei mittlerem Hochwasser unter Wasser kommt, bei mittlerem Niedrigwasser trocken liegt“), um nur die wichtigsten zu nennen, sind für andere Zwecke und aus anderen Erwägungen heraus gebildet worden. Sie gelten nicht nur für das Watt, sondern für den Gezeitengürtel im allgemeinen. Das Watt ist aber, ökologisch betrachtet, nur ein Teil, und zwar ein sehr eigenartiger Teil des Gezeitengürtels, der deshalb auch als Lebensraum von alters her mit einem besonderen Namen belegt wurde und der sich von dem Gezeitengürtel einer steilen Felsküste oder einer schmalen, steiler abfallenden Sandküste grundlegend unterscheidet. THAMDRUP (1935, S. 8) kennzeichnet die Watten als „Teile der Gezeitenzone, die als ebene, nur sanft abfallende Flächen vor dem direkten Einfluß des offenen Meeres geschützt liegen“.

Ein Gezeitenschelf kann an flachen Küsten, wie z. B. vor der Flachlandsküste der Deutschen Bucht, ausgebildet sein; hier ist dann der Boden sandig bis schlickig (s. Abschnitt Wattenboden). Die Watten der Deutschen Bucht sind marines Anschwemmungs- und Aufbereitungsgebiet. Ein Gezeitenschelf kann auch vor felsigen Küsten ausgebildet sein. So sind große Teile der Abrasionsterrassen von Helgoland, bes. im Westen und Norden der Insel als Gezeitensockel ausgebildet (HAGMEIER 1930, S. 7). Wir unterscheiden demnach ein Schwemm watt von einem Felswatt. Das Felswatt von Helgoland unterscheidet sich jedoch vom Schwemm watt der Deutschen Bucht in der Höhenlage. Während sich das Schwemm watt von der Springniedrigwasserlinie bis zur Springhochwasserlinie erstreckt, grenzt das Felswatt Helgolands bereits weit unterhalb der Hochwasserlinie an die Insel bzw. deren Schutzwerke und wird dort von einer bis zur Hochwasserlinie reichenden Gezeitensteilkante abgelöst.

Allgemeine Vorbedingungen zur Bildung der südlichen Wattgebiete der Deutschen Bucht sind die säkularen Küstensenkungen (SCHÜTTE 1935, hier auch weiteres Schrifttum) und vielleicht auch dazu das neuerdings durch LÜDERS (1936) nachgewiesene Ansteigen des Wasserstandes. Die Senkung wurde von Hebungen unterbrochen, an anderen Stellen waren es nur Stillstandszeiten mit Bildung von großen Sandbarren, die das hinter ihnen liegende Watt vom Meer mehr oder weniger abschlossen. Die dem Meere entzogenen Gebiete wurden ausgesüßt und verlandeten. An vielen Stellen kam es zur Bildung größerer Moore. Soweit sie im Brackwasser entstanden sind, bestehen sie vorwiegend aus stark mit Schlick durchsetztem *Phragmites communis* (BROCKMANN, 1914, S. 31) und werden als „Darg“ bezeichnet. Dazu kommen noch die reinen Süßwasserbildungen (Hochmoore, Waldtorf), die oft über dem Schilftorf lagern, je nach dem früheren Verlandungszustand während der Stillstands- bzw. Hebungzeiten (VAN DIEREN, 1934, S. 60, SCHÜTTE 1935, S. 39—61 u. a.). Die nachfolgende Küstensenkung führte zu einer Zerstörung dieser Moore, die zum Teil jedoch unter dem neu herbeigeführten Anschwemmungsmaterial vergraben wurden. Infolge der Küstensenkung liegen die unteren dieser Torfschichten heute bis 15 m unter NN. Torfschichten stehen im Wattenmeer sowie am Boden der südlichen Nordsee an mehreren Stellen an und werden durch Strömung und Seegang zerstört; Torfballen im Watt sind nichts Seltenes. Diese Aufarbeitung der Torfschichten führt zur Bildung eines feinen Torfdetritus, der oft den Hauptbestandteil des Wattenmeerdetritus bildet und dem dadurch eine Bedeutung im Nahrungshaushalt des Wattes zukommt.

B. II. Beschreibung des Untersuchungsgebietes.

Der Jadebusen (Abb. 1) bildet mit seinem nach Norden gerichteten Mündungsschlauch, der Innen- und Außenjade, den westlichen Teil der großen Weserbucht. Erst in einer Entfernung von fast 40 km von der Mitte des Jadebusens mündet die Außenjade in die Nordsee und stößt dort mit der Außenweser zusammen.

Der Jadebusen ist eine sehr junge Meeresbucht, entstanden durch Meereseinbrüche während der letzten Küstensenkungsperiode. Noch vor 1164 bestand der nördliche Teil aus Marschland, der südliche aus Moor; beide Gebiete waren vom Menschen besiedelt. Das ganze Gebiet wurde aber in der Zeit von 1164 bis 1511 durch mehrere große Sturmfluten zerstört und in Watt verwandelt. Das zerstörte Gebiet erstreckte sich früher in größeren Buchten viel weiter nach Westen, Süden und Osten als der heutige Jadebusen. Von 1530 ab verlandeten die einzelnen Buchten wieder langsam, die neuen widerstandsfähigeren Deiche rückten mehr und mehr gegen das Meer vor, bis etwa im 19. Jahrhundert die Gestalt des Jadebusens erreicht war, wie wir sie bis auf geringfügige Veränderungen auch heute noch antreffen (vergl. hierzu SCHÜTTE, 1935 und Niedersachsenatlas, 1934, Blatt 8a und KÜNNEMANN, 1936).

Der Umfang des heutigen Jadebusens beträgt 56 km. Durch die vorspringende Lage von Wilhelmshaven und Eckwarderhörne wird eine nur 4,5 km breite Ausflußöffnung gelassen. Die hier beginnende Innenjade wird östlich von dem etwa 12 km langen Butjadinger Ufer, westlich von dem etwa 15 km langen jeveländischen Ufer bis Schillighörn begrenzt. Doch folgen dann weiter seewärts zu beiden Seiten des Jadedefahrtwassers noch ausgedehnte Watten, die die Innenjade einfassen.

Das ganze Gebiet wird von Kunstbauten, den Deichen, eingefasst. Vor den Deichen liegt an den meisten Stellen ein Außengroden, der stellenweise, z. B. südlich von Rüstersiel, südöstlich von Mariensiel und im südlichen Jadebusen 500 bis fast 1000 m breit wird. Da die Außengroden über der Springhochwasserlinie liegen und nur bei höheren Wasser-

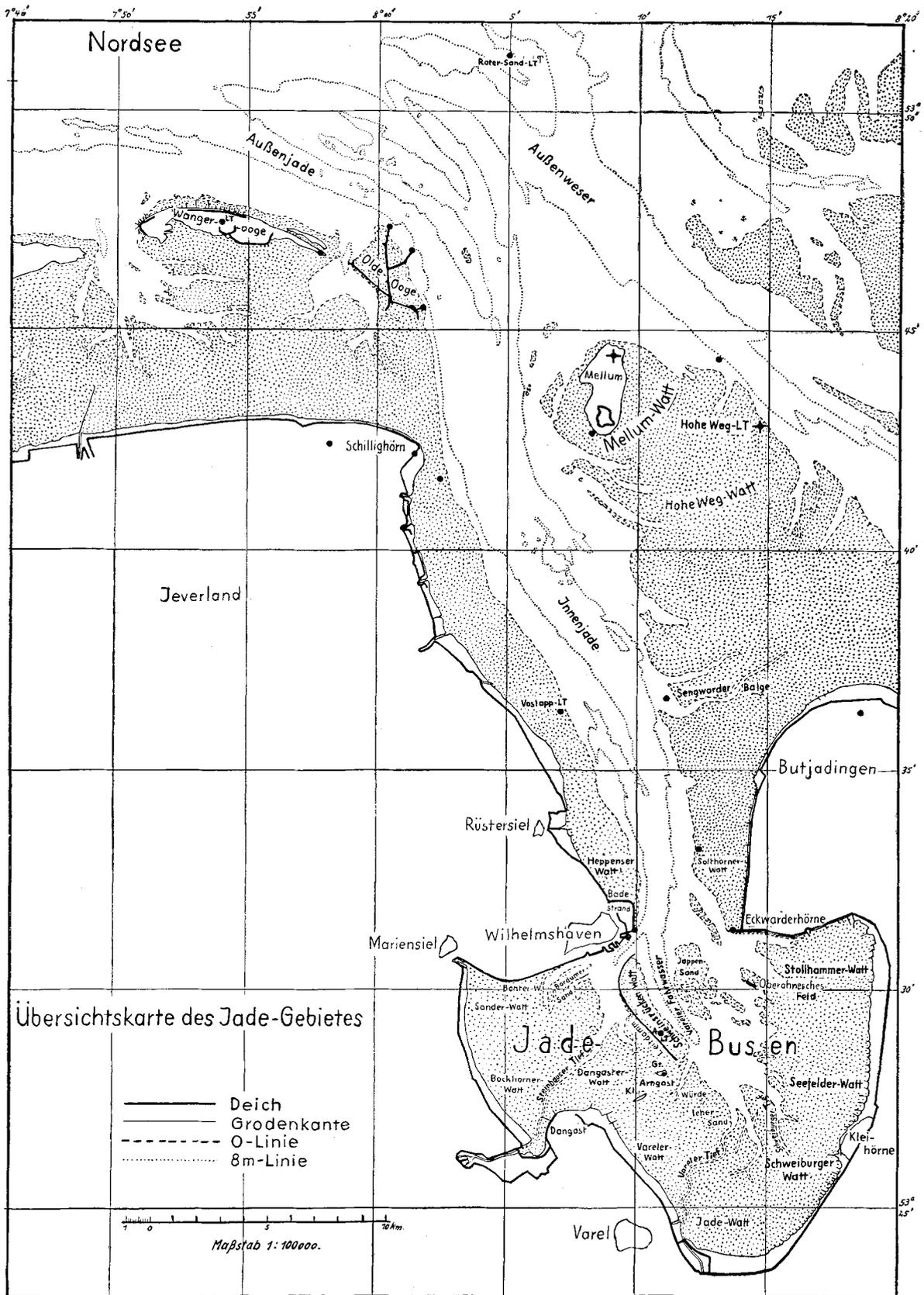


Abb. 1. Uebersichtskarte des Jadegebietes.

ständen unter Wasser stehen, so bildet ihre seewärts liegende wechselnd hohe bis steile Kante auf weite Strecken hin die obere Wattgrenze (Abb. 1). Nur an den Stellen, wo sich wegen zu starker Strömung und Wasserbewegung kein Außengroden bilden kann, wie N und W von Wilhelmshaven, N und O von Eckwarderhörne, grenzt der durch eine Steinbank geschützte Deichfuß unmittelbar an das hier nicht bis zur Hochwasserlinie aufsteigende Watt. Zum Schutz des Deiches und des Grodens gegen Abbruch sind an mehreren Stellen Stichbuhnen als Steindämme oder einfache Buschzäune ins Watt vorgetrieben, die stellenweise 300 und 600 m Länge haben.

An zwei Stellen des Gebietes sind abweichende Verhältnisse vorhanden. Bei dem als eine Art Halbinsel in den Jadebusen vorgeschobenen Landteil von Dangast grenzt diluviale Geest unmittelbar ans Watt. Ferner tritt bei Kleihörne ein außendeichs gelegenes Hochmoor auf, das zwar durch einen davorliegenden Groden und eine niedrige Steinbank an der Grodenkante vor dem Einfluß der Gezeiten geschützt ist, dessen Decke aber bei Sturmfluten emporgehoben und dann zum Teil zerstört wird.

Schließlich sind noch zwei Inseln zu erwähnen. Südlich von Eckwarderhörne liegt eine heute nur noch sehr kleine, im starken Abbruch befindliche Hallig, das Oberahnesche Feld (SCHÜTTE, 1927; LÜDERS, 1937). Es steht als einsamer Zeuge eines vor Jahrhunderten zerstörten Marschenlandes an der äußersten Wattenkante. Seine über 3 m hohe Abbruchterrasse ist ein klassisches Beispiel dafür, wie die in dem festen, zähen Kleiboden lebenden Tiere den Abbruch dieser Insel und anderer ungeschützter Halligen fördern (s. C III d 1). Das Grünland des Oberahneschen Feldes wird bei höheren Wasserständen überschwemmt und nimmt in seiner Größe von Jahr zu Jahr ab. Die zweite ONO von Dangast gelegene Insel Arngast bildet den Rest eines größeren Geestrückens, der während der Antoniflut 1511 vernichtet wurde. Als ständig kleiner werdende Insel hielt sich dieses begrünte Eiland noch fast 400 Jahre, bis die Sturmfluten von 1904/05 die Insel vollkommen vernichteten. (SCHÜTTE 1909). Heute sind als Zeugen der Insel nur noch 2 Sandbänke, Gr. u. Kl. Arngast übrig geblieben, die frei von jedem Pflanzenwuchs als weiße Streifen während der Trockenliegenzeit weit über das Watt leuchten. Kl. Arngast steht bei Thw ganz unter Wasser und von Gr. Arngast bleibt bei MThw ein Streifen von nur wenigen qm trocken. Die Arngast Kiesbänke weichen ökologisch vom Watt stark ab. (s. C III e).

Als größerer Kunstbau ist schließlich noch der auf dem Schweinsrückenwatt gelegene, 6 km lange Leitdamm zu erwähnen. Sein Nordende ist durch große vorgelagerte Betonblöcke geschützt. Der Damm selbst besitzt im nördlichen Teil an der Westseite eine bis 1,5 m hohe Pfahlwandung, während er an den anderen Stellen gegen das Watt flach geböscht ist. Er besteht aus einer Aufschüttung von Blöcken aus schwarzem Kohlesandstein. Eine dem Leitdamm ähnliche Steinaufschüttung, die von einer senkrechten Pfahlwand gegen das Watt abgegrenzt wird, ist noch nördlich von Wilhelmshaven vorhanden. Erwähnt sei noch ein Buschdamm, der in einiger Entfernung des Nordbadestrand von Wilhelmshaven durch das Watt zieht. Ein vor 75 Jahren angelegter heute stark verfallener Buschdamm liegt ferner SO des Oberahneschen Feldes.

Es können im Gebiet geographisch zwei Wattentypen unterschieden werden; einmal die Watteninseln, d. s. Wattgebiete, die auch bei Niedrigwasser allseitig vom Wasser umgeben bleiben. Zu ihnen gehören neben einigen kleineren Sandbänken das Maifeld und der Jappensand. Alle übrigen Wattgebiete gehören zum zweiten Wattentypus, den Festlandswatten, worunter Watten verstanden werden, die an Festland grenzen. Die Watteninseln liegen im Jadebusen unter der + 2 m-Linie.

Die Breite der Watten des Jadebusens schwankt zwischen 4 und 6 km, die der Innenjade zwischen 1,5 und 2 km. Die größte Breite im Jadegebiet erreichen aber die Inselwatten südlich von Oldeooge mit 7 und südlich von Mellum mit 15 km.

Die Tiefe der großen Wasserrinnen ist sowohl im Jadebusen wie in der Innenjade im Vergleich zu den Fahrwassern der Weser und Elbe ganz erheblich. Im allgemeinen schwankt sie zwischen 10 und 12 m, querab von Wilhelmshaven geht sie bis auf 21 m, im südlichen Teil der Innenjade sogar auf 29 m, auch im Jadebusen werden im Vareler Fahrwasser noch Tiefen von über 15 m angetroffen.

B III. Klimafaktoren.

Das Klima des Jadegebietes (vergl. hierzu HOFFMEISTER, 1930, und Niedersachsensatlas, 1934, Bl. 14—23) stimmt im allgemeinen mit dem Seeklima der ostfriesischen Inseln überein. Erst der südlichere Teil des Jadebusens unterliegt in stärkerem Maße dem Einfluß des Festlandes.

Das Jahresmittel der Lufttemperatur beträgt für Wilhelmshaven $+ 8,3^{\circ}$, die jährliche Temperaturschwankung $15,6^{\circ}$. Die Lufttemperatur steigt im Juni, dem wärmsten Monat des Jahres, im Mittel auf $+ 16,4^{\circ}$ C, im Maximum auf $+ 27,3^{\circ}$ C an. Im Januar, dem kältesten Monat des Jahres, fällt die Lufttemperatur im Mittel auf $+ 0,8^{\circ}$ C im Minimum auf $- 8,7^{\circ}$ C. Die mittlere Lufttemperatur vom April bis September liegt bei $+ 14^{\circ}$ C. Frosttage setzen mit dem Oktober ein und kommen bis Mitte Mai vor.

Die jährliche Niederschlagsmenge beträgt 682 mm, wovon auf die Zeit von April bis September 403 mm entfallen. Der August ist mit seinen kurzen, aber heftigen Regenfällen der niederschlagreichste Monat (83 mm), während der niederschlagärmste Monat der Februar (39 mm) ist. Ueber den Einfluß der Niederschläge, vergl. S. 210.

Die Sonnenscheindauer liegt über 35 % der möglichen Dauer.

Von besonderer Bedeutung sind die Windrichtungen und die entsprechenden Windstärken. Wie aus dem beigegebenen Windrichtungsdiagramm (Abb. 2) hervorgeht, herrschen Winde aus südwestlichen Richtungen vor. Im Sommer liegen die häufigsten Windrichtungen zwischen SW und NW. Im Frühjahr jedoch dringen die über der Nordsee befindlichen kühleren Luftmassen in das stärker erwärmte Küstenland ein, so daß während dieser Jahreszeit nördliche Winde häufiger sind. Durch diese Nordwinde wird das Oberflächenwasser in den Jadebusen hineingetrieben und mit diesem eine größere Menge Planktonen der offenen Küstengewässer. Kennzeichnend für die gesamte Deutsche Bucht sind die zusammen mit den längeren Frostzeiten auftretenden Ostwinde. Da sie oft mehrere Tage anhalten, bedingen sie überaus niedrige Wasserstände, wie sie im ganzen übrigen Jahr kaum wieder auftreten. Im Bereich der Hochwasserlinie bleiben dann breitere Wattestreifen über mehrere Tiden hinweg unüberflutet während im Bereich der Springniedrigwasserlinie Gebiete trocken fallen und dem Frost ausgesetzt werden, die bei gewöhnlichen Springtiden noch unter Wasserbedeckung bleiben und z. T. sublitorale¹⁾ Lebewesen beherbergen.

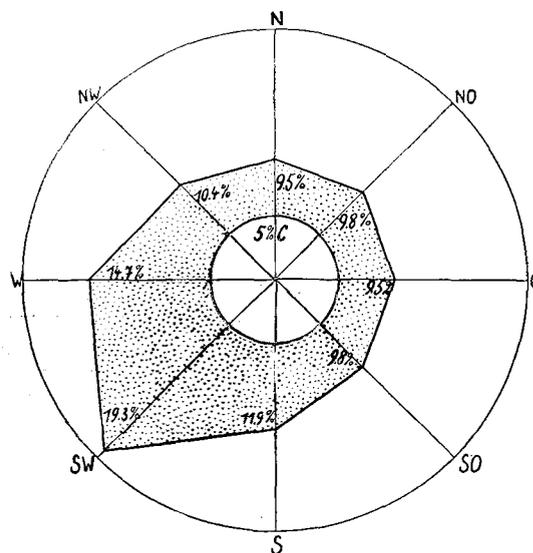


Abb. 2. Windrichtungsdiagramm für Wilhelmshaven aus 16 Jahresmitteln (nach Strombautaschenbuch, 1935, S. 7).

B. IV. Hydrische Faktoren.

B. IV. a) Gezeiten.

Die Gezeiten drücken in ihrem Rhythmus allen Faktoren des Lebensraumes Watt den Stempel auf, sowohl die abiotischen als auch die biotischen Faktoren werden von diesem Rhythmus beherrscht.

Der mittlere Tidenverlauf geht aus der beigegebenen Tidenkurve hervor (Abb. 3). Flut und Ebbe dauern in Jadebusen praktisch gleichlange, die Steigdauer beträgt $12^h 12^m$, die Falldauer $12^h 13^m$. Der mittlere Tidenhub beträgt im Jadebusen 3,75 m (der größte Tidenhub der Deutschen Bucht). Nach See zu fällt er etwas ab, bei Wilhelmshaven beträgt er 3,59 m und bei Oldeooge nur noch 2,91 m. Hier seien noch die wattökologisch wichtigen Begriffe Trockenliegezeit und Wasserbedeckungszeit erklärt, die sich keineswegs mit Ebbe und Flut decken. Trockenliegezeit (= TZ) bezeichnet hier die Zeit, während welcher die einzelnen Teile der Wattfläche vom Wasser nicht bedeckt sind, ohne daß damit zugleich gesagt sein soll, daß die betreffenden Wattenteile während dieser Zeit auch wirklich „trocken“ sind (s. BV b 1). Das Gegenteil zur TZ ist die Wasserbedeckungszeit (= WZ), d. i. die Zeit, während der die einzelnen Wattflächen vom Wasser bedeckt sind. Die Angaben über die TZ werden zweckmäßig in Prozenten der Tidedauer angegeben.

Die Gezeitenwerte für die Spring- und Nipptiden gehen aus Abb. 3 hervor. Die Unterschiede gegen die mittleren Tidenwerte betragen 40 bis 50 cm. Die auftretenden Höhenunter-

1) Als obere Grenze des Sublitorals wird hier die SpTnwL. angesehen.

schiede sind im Bereich der Niedrigwasserlinie etwas größer als im Bereich der Hochwasserlinie. Da Wasserstandsunterschiede von 25 cm schon bei mittleren Windstärken durch Windstau überschritten werden, kommt den Spring- und Nipptiden allein keine große ökologische Bedeutung zu. Da im Jadebusenwatt der Niedrigwassergürtel an den meisten Stellen sehr arm an litoralen wie sublitoralen Lebewesen bleibt, ist das Springniedrigwasser ökologisch bedeutungslos. Wichtiger dagegen sind die Spring- und Nipp Hochwasser für die Lebewelt des oberen Wattengürtels, besonders das Nipp Hochwasser in Verbindung mit östlichen Windrichtungen, da dann breitere Wattstreifen längs der mittleren Hochwasserlinie längere Zeit nicht überflutet werden.

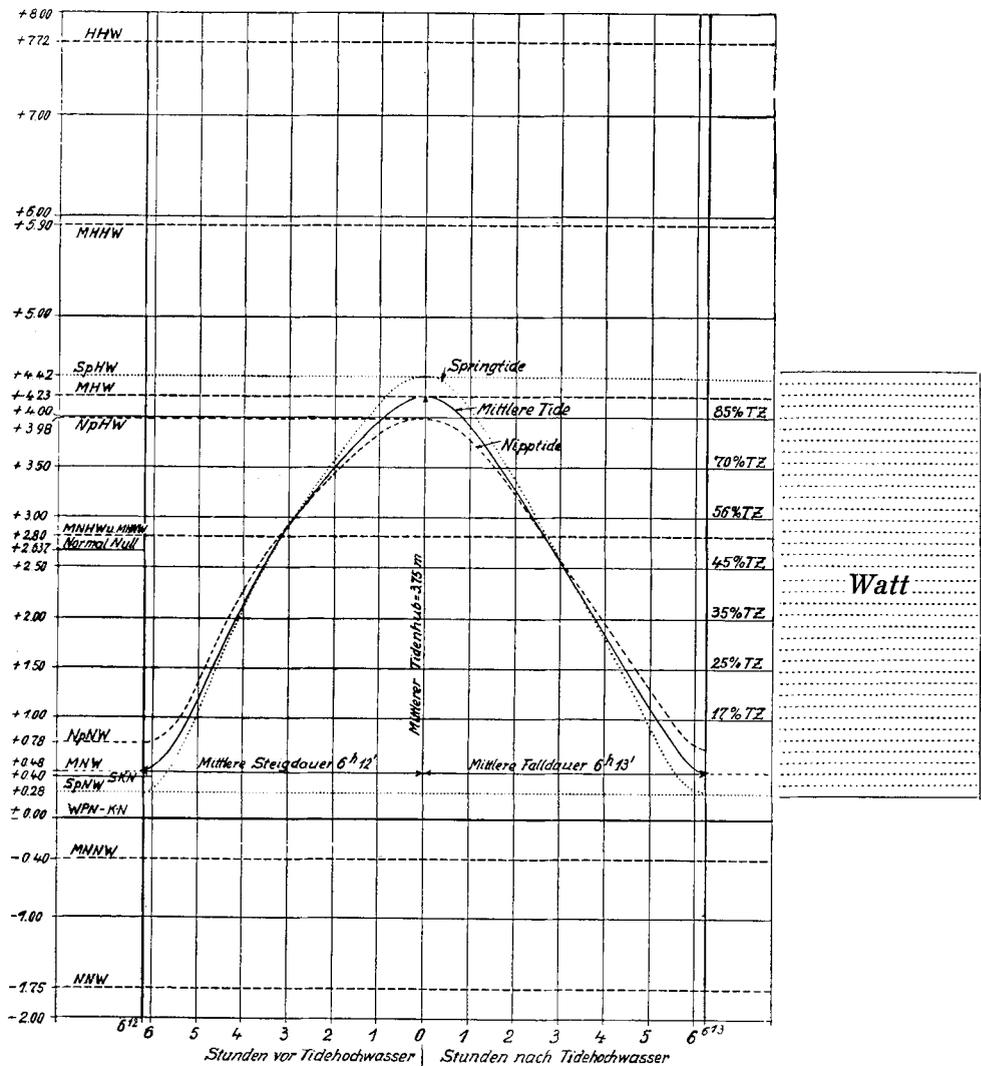


Abb. 3. Tidenkurve für den Jadebusen (Schweiburger Tief). Rechts die Wasserstandsangaben, links die Dauer der Trockenliegezeit der Wattflächen in % der Tidedauer. Die Wasserstände des HHW, NNW, MHHW, MNHW, WHNW und MNNW wurden nach Angaben von Dr. LÜDERS (Wilhelmshaven) eingetragen. Die Lage von Normalnull, Seekartennull (= SKN) und Wilhelmshavener Pegelnull (= WPN = 0-Linie der in dieser Arbeiten benutzten Karten sowie der Höhenangaben von Wattgebieten) wurden nach Angaben des Strombautaschenbuches (1935, S. 21) eingetragen. Die Lage der Wattflächen ist an der rechten Seite vermerkt.

Die Hafenzzeit liegt für den Jadebusen zwischen 1^h 20^m und 1^h 30^m (s. Strombautaschenbuch 1935). Die Springverspätung beträgt für den Jadebusen 3 Tage. Die Springniedrigwasser liegen mithin für den Jadebusen in den Morgenstunden um 9^h und in den Abendstunden um 21^h herum, ebenso die Nipp Hochwasser. Die Lebewesen des untersten Wattengürtels sind also der vollen Mittagssonne nie ausgesetzt; ausgesetzt sind sie dafür wieder mehr den Frostgefahren im Winter. Von großer Bedeutung ist diese

zeitliche Lage der Springniedrigwasser aber für die Lebewesen im untersten Gezeitengürtel der Kunstbauten, die reicher an sublitoralen Arten sind. Für den oberen Wattengürtel und den obersten Gezeitenbereich der Kunstbauten bedeutet die zeitliche Lage der Spring- und Nipphochwasser, daß wenigstens alle 14 Tage die obersten Gebiete im wechselnden Maße zur Mittagszeit (um 14^h herum) während der Springtiden unter Wasser gesetzt werden und vor dem Einfluß der sommlichen Mittagssonne bewahrt werden.

In Abb. 3 sind die Beziehungen zwischen Wilhelmshavener Pegelnull, Seekartennull und Normalnull zusammengestellt (nach Angaben des Strombau-Taschenbuches 1935 der Marinewerft Wilhelmshaven). Zugleich ist darin die Lage der Tidewerte aus dem Jadebusen (Schweiburger Tief) eingezeichnet, ferner die seit 1854 eingetretenen höchsten und tiefsten Wasserstände, sowie die mittleren Werte der höchsten und der tiefsten Wasserstände seit 1854, die ein ungefähres Maß über die alljährlich im Untersuchungsgebiet auftretenden Wasserstände und die Verschiebungen des gewöhnlichen Tidenablaufes bei ungewöhnlichen Wetterlagen (Sturmflut- bzw. Oststurmzeiten) abgeben. Die Höhenlage des Wattes ist an der rechten Seite vermerkt.

Bemerkt sei hier, daß im folgenden alle Wasserstandsangaben und alle Höhenangaben aus dem Watt (auch die Höhenlinien der beigefügten Karten) auf Wilhelmshavener Pegelnull bezogen sind. Die untere Wattengrenze verläuft also auf der Karte zwischen der 0 und der + 0,5 m-Linie; sie fällt von Wilhelmshaven bis zur Südjade von der + 0,4 m-Linie auf die + 0,28 m Linie ab.

B. IV. b) Menge und Beschaffenheit des Jadebusenwassers.

Die Wasserfläche des Jadebusens beträgt bei Hochwasser 166,4 qkm, bei Niedrigwasser dagegen nur 44,7 qkm (s. Strombautaschenbuch, 1935). Nicht anders ist es mit dem Wasserinhalt, der bei Hochwasser 533,1 Millionen cbm, bei Niedrigwasser nur 137,5 Millionen cbm beträgt (LÜDERS, 1930). Es wird also rund $\frac{3}{4}$ der gesamten Wassermenge des Jadebusens durch den Gezeitenstrom dem Gebiet abwechselnd zweimal täglich mit dem Ebbstrom entzogen und mit dem Flutstrom wieder zugeführt. Zwischen Wilhelmshaven und Eckwarderhörne strömen mit jeder mittleren Tide 396 Millionen cbm Wasser hin und her, täglich strömt durch diesen Querschnitt die riesige Wassermenge von 1584 Millionen cbm, zur Zeit der größten Stromgeschwindigkeit je Sekunde etwa 28000 cbm. Bei Sturmfluten, wie z. B. derjenigen vom 1. Dezember 1936, die einen Höchstwasserstand von + 6,92 m erreichte, war die Wassermenge im Jadebusen fast doppelt so groß wie zu gewöhnlichen Zeiten. Der Wasserstand beim vorangegangenen Tnw war + 3,08 m, beim nachfolgenden Tnw immer noch + 2,68 m, es blieben also größere Teile der Watten längere Zeit ständig unter Wasserbedeckung, was bei dem damit verbundenen stärkeren Seegang für die Umlagerung des Bodens von Bedeutung ist. Auch die in Verbindung mit den größeren Wasseransammlungen auftretenden stärkeren Strömungen sind auf die Wattbodengestaltung von größerem Einfluß als zu gewöhnlichen Zeiten. Umgekehrt war z. B. am 25. Januar 1937 durch anhaltende stärkere Oststürme die Wassermenge im Jadebusen fast auf die Hälfte der gewöhnlichen gesunken. Das Tnw lag bei - 1,24 m, das diesem Tnw vorangegangene Thw lag bei + 2,36 m, das nachfolgende Thw nur bei + 1,99 m. Es blieben während dieser Zeit fast die gesamten Westwatten und ein großer Teil der Ostwatten längere Zeit unüberflutet. Sie waren aber in diesem Falle mit Ausnahme des obersten Wattengürtels der Einwirkung des Frostes dadurch entzogen, daß auf ihnen während der TZ eine dicke, zusammenhängende Eisdecke lag.

Die ständigen Verschiebungen dieser auch zu gewöhnlichen Zeiten gewaltigen Wassermassen sind eine Folge des sehr hohen Tidenhubes, der wiederum eine Folge der Stauwirkung des Jadebusens auf die eindringende Flutwelle ist. Damit sind zugleich auch große Stromgeschwindigkeiten nicht nur in den Wattenrielen, sondern auch in der breiteren Innenjade und den tiefen Rinnen im Jadebusen verbunden. So beträgt die größte Flutstromgeschwindigkeit bei der Reedetonne von Wilhelmshaven 2,3 Sm/Stde., die größte Ebbstromgeschwindigkeit an der gleichen Stelle 2,1 Sm/Stde.; seewärts, im Jadehals, steigt die Stromgeschwindigkeit bis über 2,6 Sm/Stde. an (s. Strombautaschenbuch, 1935). Infolge der starken Strömungen und der Unebenheit des Untergrundes wird die ganze Wassermasse vom Grunde bis zur Oberfläche ständig durcheinandergewirbelt, es findet eine dauernde und innige Durchmischung aller Wasserschichten statt. Besonders an windstillen Tagen kann man überall in den tieferen Fahrwassern beobachten, wie das Wasser vom Grund her zur Oberfläche emporquillt. Das Wasser quillt in Form einer

Säule, die bis über 30 m Durchmesser haben kann, empor. An diesen Stellen ist auch die Strömung viel geringer, wie man es gut vom Segelboot aus feststellen kann; die Oberfläche ist glatt. Die Flächen sind sehr deutlich durch einen Saum kammelnden Wassers umgrenzt, der die Stellen anzeigt, wo das strömende Wasser gegen das aufsteigende stößt. Mit dem aufsteigenden Wasser werden viele gröbere Bodenteilchen vom Boden zur Wasseroberfläche verfrachtet, so daß auch das Oberflächen-Seston einen hohen Gehalt an Feinsand haben kann. Es ist verständlich, daß irgendeine längere Zeit anhaltende Schichtung im Wasser hinsichtlich Temperatur, Salzgehalt, Sauerstoffgehalt usw. nicht auftreten kann. Sie ist bisher auch nie gemessen worden, von nur kurz dauernden, vorübergehenden feineren Unterschieden zwischen Oberfläche und Grundwasser abgesehen, wie sie z. B. vor den Einfahrten zu den Schleusen des Wilhelmshavener Hafens zur Ausbildung kommen können.

Auch Süßwassereinflüsse, die in den Mündungstrichtern z. B. der Elbe und Weser eine deutliche, ständige Schichtung bedingen, sind im Jadegebiet gegenüber der großen Salzwassermenge fast ganz zu vernachlässigen und machen sich nur innerhalb derjenigen Priele bemerkbar, die zugleich Sielausflüsse bilden. Doch auch hier wird eine Schichtung durch die zahlreichen Windungen und die Unregelmäßigkeiten des Prieluntergrundes schnell zerstört. Ebenso wirken die Abwasserausflüsse der Stadt Wilhelmshaven nur örtlich, wie z. B. vor dem ehemaligen Nordbadestrand von Wilhelmshaven. Ihre Abfallstoffe werden durch den Gezeitenstrom zum größten Teil rasch verteilt und dadurch unwirksam gemacht; ihr Einfluß beschränkt sich nur auf den als Badestrand benutzten südlichen Teil des Heppenser Wattes.

Der Salzgehalt des Jadebusenwassers schwankt je nach der Jahreszeit zwischen 22 und 32 ‰. Im Winter/Frühjahr sinkt er zu einem niedrigsten Wert herab, um im Sommer/Herbst auf einen Höhepunkt anzuzusteigen (Abb. 4). Der Winter-Tiefstwert und der Sommer-Höchstwert des Salzgehaltes scheinen durch die großen Wattflächen bedingt zu werden. Diese erwärmen sich im Sommer sehr stark und verdunsten dabei viel Wasser während der TZ, daher der größere Salzgehalt im Sommer/Herbst. In der kühleren Jahreszeit ist diese Art der Verdunstung viel geringer und die Niederschlagsmengen sowie die vermehrten Süßwasserzuflüsse lassen den Salzgehalt ständig sinken, bis mit dem Einsetzen der wärmeren Jahreszeit die Verdunstung wieder die Oberhand gewinnt. Der Salzgehalt des Wattenwassers wurde im Sommer bei Thw in der Nähe der ThwL mehrfach sehr hoch gefunden, z. B. vor dem Sehesteder Moor 37,1 ‰, während zu gleicher Zeit der Salzgehalt im Vareler Fahrwasser querab vom Arngast-Leuchtturm nur 32 ‰ betrug. Diese Salzgehaltsanreicherung nahe der ThwL ist ebenfalls auf die großen Wattflächen zurückzuführen und tritt besonders zu den Zeiten auf, wo die TZ in die Mittagsstunden fällt und die Verdunstung auf den Wattflächen sehr groß ist. Das ankommende Flutwasser schiebt den salzhaltigeren Flutsaum vor sich über das Watt bis zur ThwL her, der sich während der Ueberflutung beständig mit salzhaltigerem Wasser des Wattenbodens anreichert.

Die beobachteten Salzgehaltsunterschiede zwischen Thw und darauffolgenden Tnw vor der Südmole der II. Einfahrt von Wilhelmshaven waren nur gering, was auf die starke Wasserdurchmischung (s. o.) zurückgeführt werden muß. Sie bleiben meist unter 1 ‰ und waren nie größer als 3 ‰. Auch nach heftigen Regengüssen, die zu einer Auswüßung der Oberflächenschicht auf 7 ‰ führten, war nach wenigen Stunden die Schichtung vollkommen verschwunden. Auch das Schmelzwasser der im Winter auf dem Wasser treibenden Salzeissschollen verursacht nur eine vorübergehende, geringfügige Schichtung.

Die jährlichen Salzgehaltsschwankungen deuten auf eine ziemliche Selbständigkeit des Jadebusenwassers hin, was auch nach der ganzen Bodengestaltung anzunehmen ist. Denn die Innenjade (etwa 20 km lang, 3 km breit und 10 m tief) kann das ganze Jadebusenwasser während der Ebbe gut in sich aufnehmen. Von Wilhelmshaven bis Schillighörn faßt die Innenjade etwa 600 Millionen cbm Wasser, der Wasserinhalt des Jadebusens beträgt aber nur 533 Millionen cbm, von dem auch bei Tnw immer noch 137 Millionen cbm im Jadebusen zurückbleiben. Auch liegt die Wasserscheide der Watten südlich, von Mellum bereits trocken, ehe das Jadebusenwasser in der Innenjade mit dem Ebbstrom auf deren Höhe gekommen ist. Selbst bei der größten Ebbstromgeschwindigkeit von 2,6 Sm/Stde. sind die Hohe-Weg-Watten schon trocken gefallen, ehe das Jadebusenwasser sie erreichen würde. Es ist demnach anzunehmen, daß das Jadebusenwasser nur verhältnismäßig wenig mit frischem, von See (etwa durch Windtrift und verschiedene Lage der Wasserstände aufeinander folgender Tiden) hereinkommenden Wasser durch den Gezeitenstrom vermischt wird, eine Annahme, die auch sehr gut mit den Befunden von BROCKMANN (1935, S. 32—33)

übereinstimmt, der für den Jadebusen endemische Plankton-Arten feststellen konnte. Das bei Hochwasser in der Innenjade stehende Wasser bildet gewissermaßen einen Pfropf, der mit den Gezeiten im Jadehals hin- und hergeschoben wird und das Jadebusenwasser vor einer raschen Vermischung mit frischem Seewasser von der offenen Küste her schützt.

Mit dem durch Windtrift (z. B. bei anhaltenden Nordwinden) von See her hereingedrückten Oberflächenwasser werden zeitweise viele Planktonarten des offenen Küstenwassers in den Jadebusen verfrachtet, die zum Teil auf das Watt verfrachtet, angespült werden und zugrunde gehen.

Der jährliche Temperaturverlauf geht aus Abb. 4 hervor. Die Höchsttemperatur des Wassers in den Fahrrinnen im Sommer schwankt um $+20^{\circ}$, die tiefsten Temperaturen

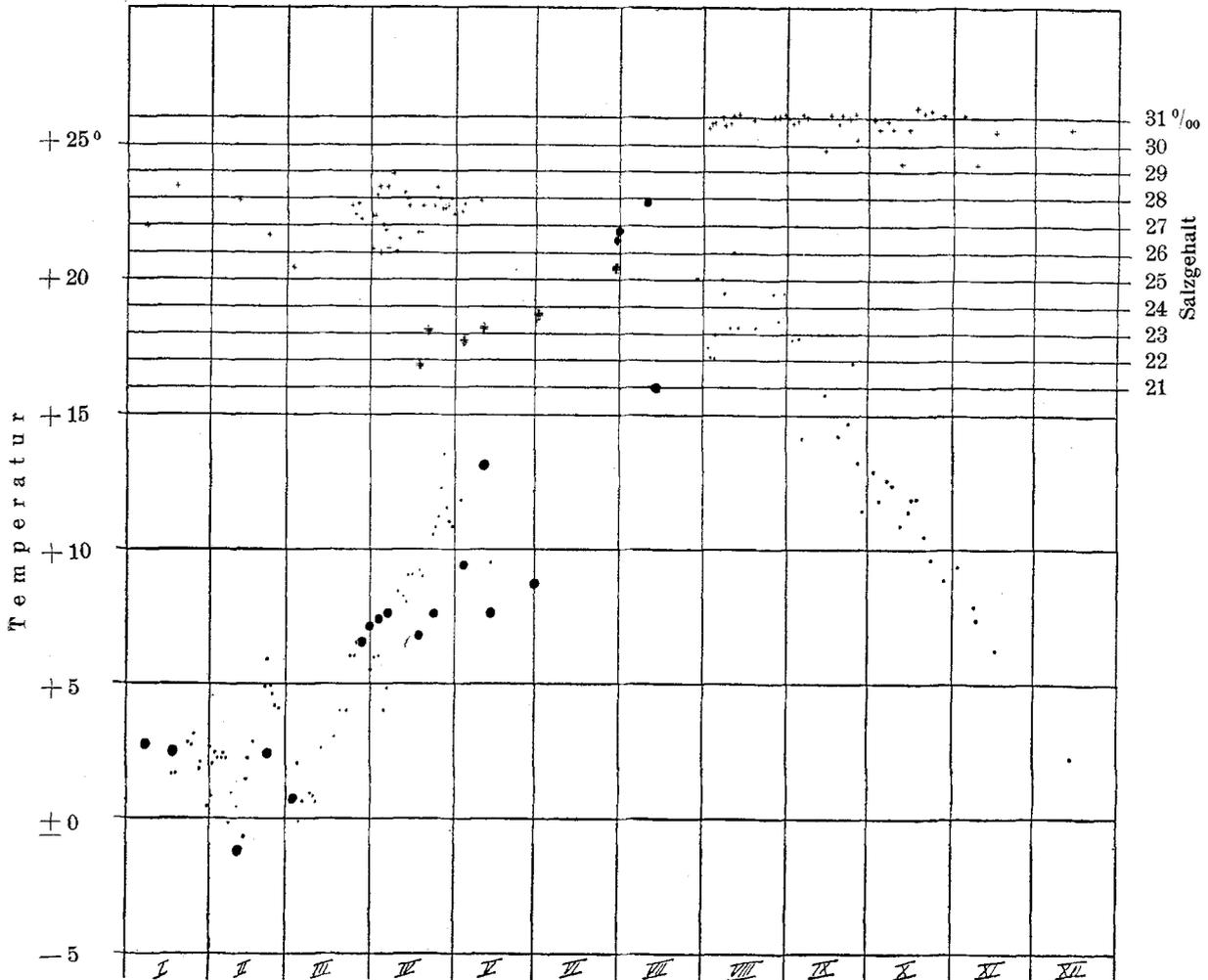


Abb. 4. Messungen des Salzgehaltes und der Temperatur des Oberflächenwassers von der S-Mole der II. Einfahrt zu Wilhelmshaven. Salzgehalt \pm 1935, \pm 1936; Temperatur \cdot 1935, \bullet 1936. Abszisse: Monate. Ordinate: links t° , rechts $S^{\text{‰}}$.

im Winter liegen einige Zehntel Grad unter Null. An der verhältnismäßig raschen Erwärmung im Frühjahr und Abkühlung im Herbst sind ebenso wie beim Ansteigen und Abfallen des Salzgehaltes die weiten Wattflächen beteiligt. Den Gefrierpunkt, der für das Jadewasser bei ungefähr $-1,5^{\circ}$ liegt, erreicht das Wasser in gewöhnlichen Wintern, wie es die von 1934/35 und 1935/36 waren, nicht. Wegen des Fehlens größerer Süßwasser-einflüsse ist der Eisgang im Jadebusen im Vergleich zu dem auf der Weser oder Elbe gering; die auf dem Wasser treibenden Salzeissschollen sind meist nur 10 bis 50 cm dick und haben keine große Festigkeit. Sobald der stärkere Frost nachläßt, verschwinden sie rasch wieder. Auch dreht der Wind beim Einsetzen des Tauwetters gewöhnlich von O auf SW, wodurch das Eis rasch aus dem Jadebusen in die offene See getrieben wird. Die

Eisschollen werden vorwiegend auf dem Watt während der TZ durch Eisbildung in den Wattentümpeln und den oberen Prielläufen gebildet. Durch Strömung und Windstau häufen sie sich auf den in Lee liegenden Watten des Jadebusens an und nehmen durch Uebereinanderschoben an Dicke zu. Bei strengeren Frostzeiten, besonders wenn diese mit stärkeren Ostwinden verbunden sind, wie es im Januar 1937 der Fall war, kann jedoch die Eisbildung im Jadebusen ganz erheblich werden, so daß bis auf die Fahrt größerer Dampfer der Schiffsverkehr zeitweilig eingestellt werden muß. Zu der erwähnten Zeit war der ganze Jadebusen, besonders der westliche Teil, von einer über 0,75 m dicken Eisschicht bedeckt. Nur ganz wenig freie Wasserstellen waren in den breiteren Fahrwassern noch zu sehen. Die einzelnen kleineren Eisschollen waren zu größeren zusammengepreßt und verfroren, die sich mit dem Gezeitenstrom nur noch in der Mitte der breiten Fahrrinnen langsam hin- und herschoben, während das Eis an den Rändern und auf dem Watt durch die Gezeiten nur noch auf und ab bewegt wurde. An den Schräghängen der Westwatten kam es zu größerem Eisstau durch Uebereinanderschoben der Schollen. Obwohl mit dieser Frostwetterlage zugleich sehr niedrige Wasserstände verbunden waren (s. S. 209), war das Watt dennoch den kalten Ostwinden während der langen TZ durch die schützende Eisdecke entzogen. Zugleich blieben auch die oberen Wattgebiete vom Eisgang verschont, es kam hier nicht zu einem größeren Eisstau. Zu einem solchen aber kam es an den Steinbänken vor den Deichen und besonders im Bereich des Leitdammes und der Hafenanlagen.

Hingewiesen sei noch darauf, daß das Wasser infolge der Gezeitenströmung und der Durchmischung in der Senkrechten stets sehr sauerstoffreich ist, der Sauerstoffgehalt nähert sich meist der Sättigungsgrenze. Sauerstoffmangel gibt es für die Tiere und Pflanzen des Wattes während der WZ nicht, abgesehen z. B. von Wattflächen, die im Schutze größerer Bühnen liegen, wo das durch die Bühnen hindurchfließende Wasser durch die im Inneren der Bühnen faulenden Zostera- und Tangreste verdorben wird. Doch sind solche Stellen selten und auch kein natürliches Watt mehr.

Eine für das Wattwasser bezeichnende Eigenschaft ist sein hoher Gehalt an Sinkstoffen (= Seston). So wurden z. B. in einer 0,5 m unter der ThwL aufgehängten Glasröhre im Fluthafen zu Wilhelmshaven in der Zeit vom 4. 9. bis zum 28. 9. 1935 20 cm Sinkstoffe abgelagert, was auf ein Jahr umgerechnet eine Säule von 3 m ergeben würde. HAGEN (nach HÜBBE, 1860, S. 509) fand den Sinkstoffgehalt des Jadewassers bis zu 32 Gew.-Teile auf 100000 Gew.-Teile Wasser. Daß teilweise erheblich mehr Trübe im Wasser mitgeführt werden kann, ergaben einige eigene Messungen aus dem Jadebusen. Westlich des Leitdammbogens wurde z. B. kurze Zeit nach der Ueberflutung des Dammes 0,933 g (Trockengewicht!) Trübe je Ltr. Wasser gefunden (zur Zeit der Wasserentnahme herrschte Windstille), am darauffolgenden Tage wurde an der gleichen Stelle zur gleichen Tidephase aber nur 0,062 g Trübe im Ltr. Wasser gefunden (zur Zeit der zweiten Wasserentnahme war das Wasser schwach bewegt). Noch reicher an Seston ist der über die Watten ziehende Saum des Flutwassers. Die ankommende Flut nimmt vom Boden Sandkörnchen, Schlickflocken, Detritus, Kotpillen, kleinere Diatomeendecken mit noch anhaftendem Sediment auf. Auch durch die ausgetriebenen Luftblasen aus dem Boden wird Sediment mitgerissen. Die Sediment-beladenen Luftblasen schließen sich zu kleinen Schauminseln zusammen und werden mit der Flut zur ThwL verfrachtet. An den ins Watt vorstehenden Grodenkanten, wie z. B. nördlich vom Sehestedter Moor und bei Arngast werden sie zu breiteren, einheitlichen Schaumstreifen angestaut. Auf den waagerechten Sockeln der Grodenkante waren sie öfters abgesetzt worden und trockneten während der TZ ein, stellenweise eine Schicht von 2—8 mm bildend. Der Sestongehalt des ersten Flutwassers ist mitunter so stark, daß man schon bei 10—20 cm Wasserbedeckung den Boden nicht mehr erkennen kann. Seewärts nimmt der Trübegehalt des Wassers rasch ab. Die Sinkstoffgehalte je Raumeinheit Wasser von Wilhelmshaven, Außenjade und Helgoland verhalten sich wie 12 : 3 : 1 (KRÜGER, 1921, S. 49). Nur der kleinere Teil der Wassertrübe des Jadebusens ist lebendes Plankton, in welchem Diatomeen (BROCKMANN, 1935), *Balanus*-Nauplien, Wurmlarven, Veliger von *Hydrobia* und *Litorina*, Muschellarven, Copepoden, *Noctiluca miliaris* u. a. in je nach der Jahreszeit wechselnden Mengenverhältnissen vorherrschen. Der gewichtsmäßig größere Teil besteht jedoch aus feinsten anorganischen Teilchen, winzigem Bruchschill und Quarzkörnchen, Bruchstücken von Diatomeenpanzern, Kotpillen der Planktontiere, z. T. auch der Wattentiere, Detritus usw. Selbst bei vollkommen windstillem Wetter kann man auf der Reede von Wilhelmshaven im Seston bis 60 Raum% Staubsand bekommen. Ueber die Verfrachtung des größeren Wandermaterials auf dem Boden durch den Gezeitenstrom vergl. LÜDERS (1933), wo auch auf die Beziehungen zwischen Stromgeschwindigkeit und Menge und Korngröße des Wandermaterials eingegangen wird.

Infolge des hohen Sestongehaltes ist auch die Farbe des Wattenwassers ein grünliches bis blaugrünes, stellenweise auch bräunliches Grau und seine Sichttiefe nur gering. Im allgemeinen ist die Sichtscheibe im Wattenmeer je nach der Oertlichkeit und Wetterlage noch in 0,4 bis 1,2 m Tiefe zu erkennen. Die schlechten Lichtverhältnisse schon im flachen Wasser sind auf die Tiefenverbreitung der Pflanzen z. B. *Zostera marina* im Wattenmeer von Einfluß.

Kurz sei noch einiges über den Seegang im Wattenmeer gesagt. Durch die Gezeitensockelnatur sind die Wellen über dem Watt nicht sehr stark. Nur im Bereich der TnWL tritt zeitweise Brandung auf, wenn dort der Boden steiler nach den tieferen Rinnen hin abfällt. Ueber den Einfluß der Wellenbewegung des Wassers auf die Bodengestaltung des Wattes sind genaue Messungen schwer möglich, und es liegen zurzeit auch keine Angaben über den Einfluß des Seeganges auf die Verfrachtung der oberflächlichen Bodenlagen vor. Daß dieser Einfluß sehr groß ist, beweist jedes stürmische Wetter, das auch in den oberen Wattgebieten größere Bodenumlagerungen zur Folge hat. Auch ein Blick auf die Bodenkarte (Abb. 5) zeigt, daß die Ostwatten viel sandiger sind als die Westwatten, was auf die im Mittel stärkere Wellenbewegung über den Ostwatten bedingt ist (vergl. dazu das Windrichtungsdiagramm, Abb. 2). Ueber die Wirkung der Brandung auf die Inseln Groß-Arngast und Oberahn vergl. *Scolecoclepis*-Variation und *Corophium*-Siedlung.

B. V. Der Wattenboden.

Von den abiotischen Faktoren sind im Watt auf die Ausbildung bestimmter Siedlungen und deren Verbreitung die des Bodens besonders einflußreich. Für die Lebewesen des Wattes stellt wohl der Wattenboden mit seinen wechselnden Eigenschaften den in ökologischer Hinsicht bedeutsamsten Faktor dar, wie aus den späteren Abschnitten des ökologischen Teiles dieser Arbeit zur Genüge hervorgehen wird.

Als Wattenboden wird, wie auf S. 204 auseinandergesetzt wurde, ein mariner Anschwemmungsboden verstanden. Die Reste ehemaligen Landes, wie Oberahn, Arngast, ferner anstehende Klei- oder Torfschichten sind wattökologisch als Fremdkörper zu betrachten und heben sich als solche auch von ihrer Umgebung ab.

Um die Bedeutung des Wattenbodens für die in und auf ihm vorkommenden Lebewesen zu verstehen, wurden außer den Bodeneigenschaften auch die Gestaltung und die Veränderungen des Wattenbodens berücksichtigt.

B. V. a) Die chemisch-physikalischen Bodeneigenschaften.

Die Bedeutung der chemisch-physikalischen Bodeneigenschaften für die Wattenbewohner ist zweifach. Einerseits wirken sie unmittelbar auf die Lebewesen ein, sei es bei der Siedlungsweise oder der Ernährungsweise u. a. Andererseits bestimmen diese Bodeneigenschaften weitgehend die Gestaltung und die Art der Veränderungen des Wattenbodens, die ohne ihre Kenntnis unverständlich bleiben würden.

B. V. a. 1) Die im Gebiet vorkommenden Bodenarten und ihre Verteilung.

Für die Beschreibung des Wattenbodens muß eine Einteilung in Bodenarten vorgenommen werden. Wie bei jeder Einteilung, müssen auch hier möglichst viele Einteilungsmerkmale berücksichtigt werden, wenn die Grenzen nicht allzu künstlich sein sollen. Ein kurzer Ueberblick über das vorhandene Schrifttum, das den Wattenboden zum Gegenstand hat, genügt, um festzustellen, daß die Einteilung des Wattenbodens in bestimmte Bodenarten meist recht allgemein gehalten ist oder sich auf nur wenige, willkürliche Einteilungsmerkmale gründet. Bei fast allen Einteilungen sowohl von bodenkundlicher als von biologischer Seite spielt die petrographische Zusammensetzung des Bodens eine wesentliche Rolle (z. B. WETZEL, 1931, PRATJE 1931, THAMDRUP 1935, u. a.). Die petrographischen Bodeneigenschaften sind jedoch nur ein Teil der Bodeneigenschaften, deren Kenntnis es auch nicht gestattet, auf andere Bodeneigenschaften sichere Rückschlüsse zu ziehen.

Angesichts dieser herrschenden Unsicherheiten wurde versucht, durch unmittelbare Beobachtungen im Watt selbst eine natürliche Bodeneinteilung und Kennzeichnung zu finden, die, frei von den oben erwähnten Einseitigkeiten, auch über die rein ökologischen Zwecke hinaus Geltung hat. Der Wattenboden steht ja mit den übrigen abiotischen und

biotischen Faktoren des Lebensraumes Watt in enger Wechselbeziehung. Neben den hydrographischen Faktoren Seegang und Strömung sind die Wattlebewesen von allergrößter Bedeutung für die Bodenzusammensetzung und damit für die Bodengestaltung; denn der rein physikalisch erfolgende Absetzungsverlauf der Wassertrübe auf dem Watt wird unter den biotischen Einflüssen derart verändert, daß ohne eingehende Berücksichtigung der Wattlebewesen die Zusammensetzung und Verteilung der Bodenarten im Watt niemals verstanden werden kann. Jede Nichtbeachtung dieser Faktoren würde bei einer Abgrenzung der einzelnen Bodenarten zu Einseitigkeiten führen.

Die verschiedenen Bodenarten müssen also an den Folgeerscheinungen der durch die genannten Faktoren bedingten Einwirkungen auf den Boden zu erkennen sein, da

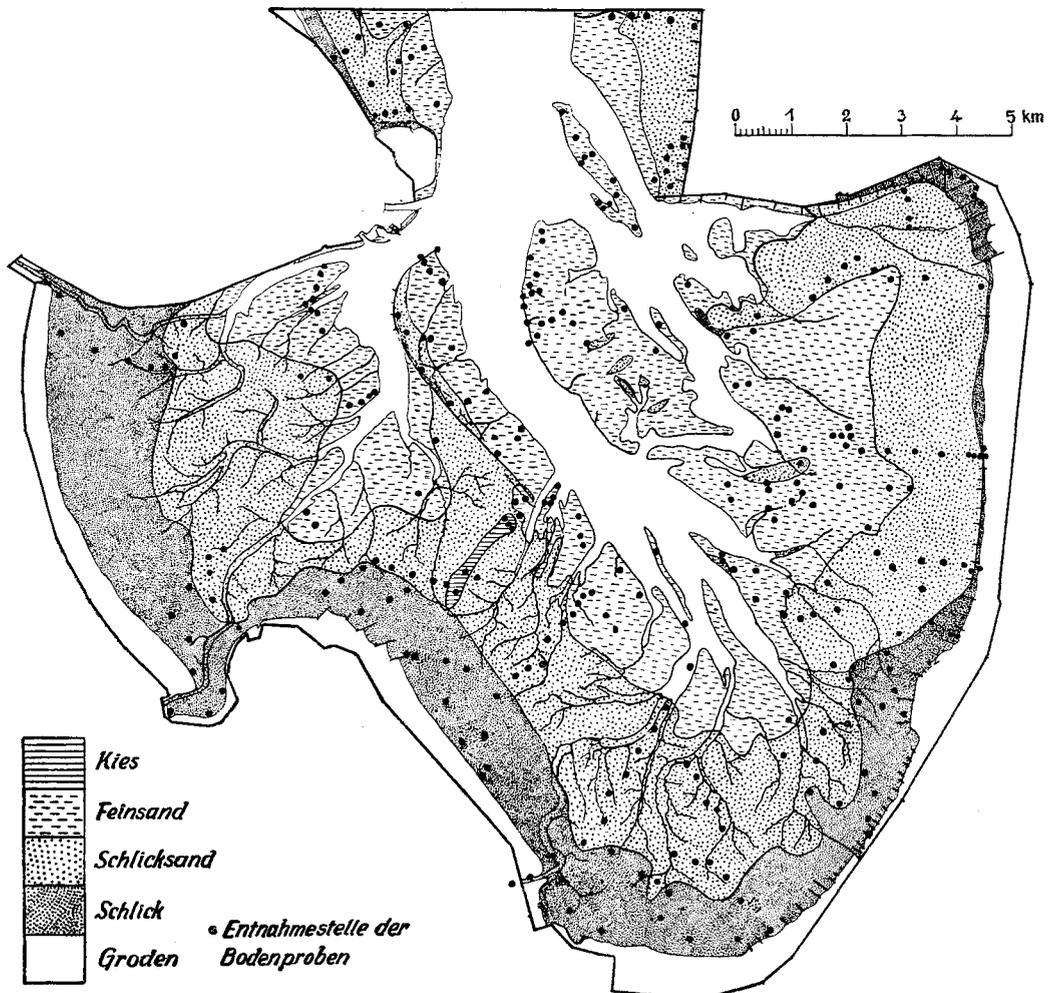


Abb. 5. Die Verteilung der Bodenarten auf die Wattengebiete im Jadebusen nach Untersuchungen im Sommer 1936. Die in dieser Darstellung eingetragenen kleineren Prielläufe sind nicht eingemessen, sondern wurden nach Geländeaufzeichnungen und Photos eingetragen und sollen nur einen Ueberblick über die stark zerprieltten Wattengebiete im Jadebusen geben. Die innere weiße Fläche stellt das bei Tnw unter Wasser stehende Gebiet dar.

diese Folgeerscheinungen je nach der Bodenart verschieden sind. So wurde allmählich durch zahlreiche Wattbegehungen eine Vierteilung in Schlick-, Schlicksand-, Sand- und Kiesboden für den Jadebusen als die natürlichste gefunden, die sich in erster Linie auf die physikalischen Bodeneigenschaften, die Umlagerungserscheinungen und die Art der Besiedlung, wie sie im Abschnitt Oekologie besprochen wird, gründet. Diese Einteilung wurde bei anderen Wattbodeneinteilungen ebenfalls angewendet, der Schwerpunkt liegt aber weniger in dieser Vierteilung, als vielmehr in der Art der Abgrenzung und damit der Kennzeichnung der vier Bodenarten. Die nur nach Wattbeobachtungen gewonnene Festlegung der Grenzen zwischen den einzelnen Bodenarten war maßgebend für die Be-

wertung der im Laboratorium ausgeführten Bodenanalysen. Es wurde z. B. nicht auf Grund der gewonnenen Korngrößenanalysen irgendwo eine Grenze gezogen und alles darüber oder darunter liegende zu den entsprechenden Bodenarten gerechnet, sondern es wurden umgekehrt die nach den Geländebeobachtungen bereits zu einer bestimmten Bodenart gestellten Bodenproben auf ihre Korngrößen hin untersucht und so für die betreffende Bodenart die kennzeichnende Korngrößenzusammensetzung gefunden.

In der Fläche verteilen sich die vier Bodenarten gürtelförmig um den Jadebusen (s. Abb. 5). Die tieferen Wattgebiete sind sandig, die mittleren werden von einem breiten Schlicksandgürtel eingenommen, dem sich nach der ThwL zu ein im Vergleich zur Wattbreite verhältnismäßig schmaler Schlickgürtel anschließt. Diese Verteilung ist durch die landwärts immer schwächer werdende Wasserbewegung und den damit verbundenen steigenden Einfluß der Lebewesen auf die Bodenzusammensetzung und Bodengestaltung zu erklären.

Das „Kieswatt“ hat nur geringe Ausdehnung und ist auf Gr.- und Kl.-Arngast beschränkt. Es nimmt eine Fläche von 285600 qm ein, d. s. 0,22% der Jadebusenwatten. Vereinzelt kommt Kiesboden noch auf dem Würdeleher Watt an einigen Stellen in Form von Gezeitenstrombänken vor, die jedoch für die Oekologie der größeren Tiere des Jadebusens bedeutungslos sind, da diese in ihnen nur vereinzelt angetroffen wurden.

Die Fläche des Sandwattes beträgt 40963200 qm, etwa 31,22% der Jadebusenwatten oder 21% der Jadebusenfläche. Da die unter der TnwL liegenden Gebiete des Jadebusens, abgesehen von einzelnen Ausnahmen anstehender Schlick-, Schlicksand- oder Torfschichten in den tieferen Rinnen, mit einer Fläche von 51866250 qm ebenfalls Sandboden besitzen, so ergibt das für den Jadebusen als Ganzes 46% Sandboden. Also fast der halbe Jadebusen besteht aus sehr reinem Sandboden.

Das Schlicksandwatt nimmt eine Fläche von 57120000 qm ein, d. s. 43,53% der Wattfläche oder 29% der gesamten Jadebusenfläche. Vereinzelte Schlicksandvorkommen im östlichen Sandwatt, z. B. auf dem Solthörner Watt oder auf dem Jappensand sind biotisch bedingt (Miesmuschelsiedlungen). Das gleiche gilt für die Schlickflecke im Schlicksandwatt.

Die oberen Wattenteile werden vom Schlickboden eingenommen und bilden zusammen eine Fläche von 32844000 qm, d. s. 25,03% der Jadebusenwatten oder 16% der gesamten Jadebusenfläche. Es besteht also auch in dem wegen seines Schlickreichtums bekannten Jadebusen kaum ein Sechstel des Bodens aus Schlick.

B. V. a. 2) Die Korngrößen- und petrographische Zusammensetzung der Bodenarten.

Beachtung verdient zunächst die Korngrößenzusammensetzung. Sie ist auf viele physikalische Bodeneigenschaften einflußreich, ohne daß es jedoch möglich ist, aus der bloßen Kenntnis der Korngrößenzusammensetzung auf die anderen, davon mehr oder weniger abhängigen Bodeneigenschaften genauere Rückschlüsse zu ziehen.

Die Korngrößenanalyse wurde bis zu 0,1 mm als Sieb-, darunter als Pipettanalyse ausgeführt. Die Unterteilung in die einzelnen Fraktionen geht aus der Abb. 6 hervor. Im ganzen wurden Korngrößenanalysen von 326 Proben aus dem Jadebusen untersucht. Die Ergebnisse sind in der Abb. 6 angeführt, in der die gefundenen Gew. % stets auf die entsprechenden ganzen Zahlen abgerundet worden und die einzelnen Proben der zugehörigen Bodenart zugeteilt sind. Für jede Korngrößengruppe der einzelnen Proben je einer Bodenart wurden die arithmetischen Mittel gebildet und das arithmetische Mittel der Korngrößenverteilung graphisch in Abb. 6 dargestellt. Die so gewonnenen Kurven können als gute Kennzeichnung der durchschnittlichen Korngrößenzusammensetzung der betreffenden Bodenarten gelten.

Die im Gebiet vorkommenden Sandwatten zeichnen sich dadurch aus, daß sie zu mehr als 50% aus Feinsand (über die Bezeichnung vgl. PRATJE, 1933, S. 436) bestehen, dem ein um 25% schwankender Gehalt an Grobstaub zugemischt ist. Die Korngrößen über 0,25 mm und unter 0,05 mm sind gewichtsmäßig nur in verschwindenden Mengen vorhanden, ohne Einfluß auf die Eigenart des Bodens zu haben. Die Sandwatten des Jadebusens können genauer als Feinsand-Grobstaubwatten bezeichnet werden.

Die Schlickwatten zeichnen sich in ihrer Korngrößenzusammensetzung dadurch aus, daß ihr Feinsandgehalt sehr gering, dagegen ihr Staubgehalt und ihr Gehalt an Feinstem sich gewichtsmengenmäßig etwa die Waage halten. Hierzu muß jedoch bemerkt werden, daß die Proben vor der Korngrößenuntersuchung getrocknet wurden und daß eine Schlammung der meerfeuchten Proben für den unter 0,01 mm liegenden Anteil oft über 50 Gew.% ergeben hätte. Z. B. ergaben die Korngrößenuntersuchungen des Schlickes

aus der II. Einfahrt von Wilhelmshaven über 75 % an Korngrößen unter 0,01 mm, 36 % bestanden sogar aus Kolloidton unter 0,002 mm (KELHACK 1929, S. 17). In der vor-

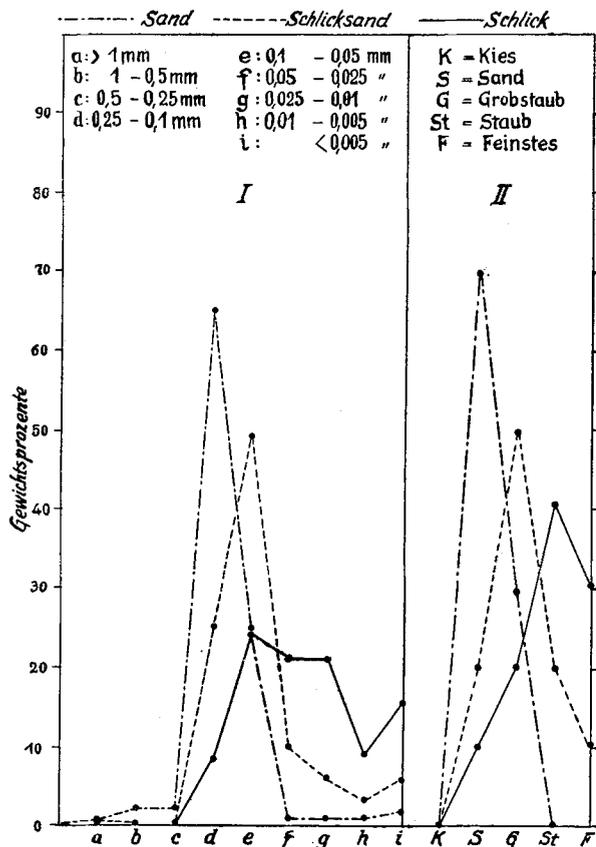


Abb. 6. Darstellung der Verteilung der Korngrößengruppen auf die Bodenarten Sand, Schlicksand und Schlick. In Spalte II bedeutet Kies = > 1,0 mm, Sand = 1,0 bis 0,1 mm, Grobstaub = 0,1 bis 0,05 mm, Staub = 0,05 bis 0,01 mm und Feinstes = < 0,01 mm.

des Schlicksandes. Aber auch in dieser Darstellung ist der Anteil an Feinstem im Schlick gegenüber dem an Staub zu gering.

Bemerkenswert für alle drei Bodenarten ist das fast vollständige Fehlen an Kornüber 0,25 mm. Ausgedehnte Mittel- und Grobsand-, sowie Kieswatten fehlen dem Gebiet. Nur die Arngast-Kiesplatte macht eine Ausnahme. Hier sind die über 0,25 mm liegenden Korngrößenanteile stark vertreten bzw. herrschen vor; der diluviale Kies ist noch nicht sehr stark mit dem Wattfeinsand verdünnt. Ausnahmen bilden ferner die Gezeitenstrombänke, in denen ebenfalls eine Anreicherung an Korngrößen (in der Hauptsache reiner Quarz) über 0,25 mm zu beobachten war. Im Würdeleher Sandwatt wurden lange, schmale Kiesbänke angetroffen, die als Gezeitenstrombänke ausgebildet waren, deren Sediment aber doch sehr große Ähnlichkeiten mit dem diluvialen Arngast-Kies hatte, so daß für diese Stellen ein ähnlicher Ursprung angenommen werden muß, was auch der geologischen Vorgeschichte durchaus entsprechen würde (SCHÜTTE, 1935 Bl. 8). Diese Bänke sind als Reste des ehemaligen, bei der Clemensflut 1334 untergegangenen Geestbuckels Jadele (KÜNNEMANN, 1936, S. 22) anzusehen.

Der Boden unterhalb der TnwL besteht ebenfalls aus Feinsand, doch ist der Anteil an Mittelsand gegenüber den Feinsandwatten höher geworden. Die Übereinstimmung dieser Proben aus dem Jadebusen mit dem von HECHT (1933, Tab. 6c) untersuchten Sand aus der Innenjade bei Tonne Q ist sehr groß.

Wesentliche Unterschiede zwischen der Oberfläche und dem Untergrund innerhalb der Siedlungsschicht des Wattenbodens sind im Feinsandwatt nicht zu beobachten. Häufiger

liegt mithin der Staubanteil zu ungunsten des feinsten Anteiles etwas zu hoch. Schlick würde hinsichtlich seiner Korngrößenzusammensetzung als ein Boden mit vorherrschenden Korngrößen unter 0,01 mm (Feinstaub und Feinstes) mit einem mittelmäßigen Gehalt an Staub und einem verschwindenden Anteil an Feinsand zu kennzeichnen sein.

Schlick und Sand sind durch einen allmählichen Uebergang miteinander verbunden, und die Mischungen werden als Schlicksand bezeichnet. Der Schlicksand ist die in der Korngrößenzusammensetzung veränderlichste Bodenart. Mengemäßig vorherrschende Korngröße ist Grobstaub oder sehr feiner Sand (bis fast 50 %). Bei einem mittleren Gehalt an Feinsand (25 %) und einem ebensolchen Gehalt an Staub und Feinstem. Je nachdem, ob Feinsand oder Staub und Feinstes überwiegen, kann man einen mehr sandigen oder einen mehr schlickigen Schlicksand unterscheiden; ersterer ist für den unteren, letzterer für den oberen Teil des Schlicksandwattes bezeichnend. Der Anteil an Staub und Feinstem ist aber stets so groß, daß der Boden dem Sand gegenüber eine stark gesteigerte Bindigkeit bekommt.

Anschaulich kommen die eben beschriebenen Korngrößenkennzeichnungen zum Ausdruck, wenn man die einzelnen Korngrößengruppen zu den in Abb. 6 II dargestellten 5 Gruppen zusammenfaßt, wo sich dann für jede Bodenart die vorherrschende Korngröße ergibt. Man sieht hier sehr deutlich die Mischnatur

sind sie schon im Schlicksandwatt oder im Schlickwatt festzustellen, wo oft der Untergrund sandiger als die Oberflächenschicht ist.

Neben der Bestimmung des Anteiles der einzelnen Korngrößen an der Zusammensetzung des Bodens wurde außerdem noch die qualitative Zusammensetzung in ihren wichtigsten Erscheinungen beachtet, da erst durch sie ein Boden wie der des Wattes richtig beurteilt werden kann. Zwei große Gruppen von Bestandteilen des Wattenbodens müssen unterschieden werden, einmal anorganogene und zum anderen organogene (von den Lebewesen gebildete) Bestandteile. Unter den anorganogenen Bestandteilen bildet Quarz die Hauptmenge; Schwerminerale, Glimmerplättchen u. a. treten demgegenüber zurück, selbst in den Sandproben. Geradezu ein Leitmineral für neuzeitlich umgelagerte Watten sind kleine Steinkohlensplitterchen, die fast in keiner Probe fehlen. Sie fehlen bezeichnenderweise im Kleiboden von Oberahn und wurden in der bereits stark umgelagerten Arngast-Kiesbank ebenfalls vermißt. Bezeichnend für die anorganogenen Bestandteile ist, daß sie erst unter 0,25 mm Korngröße in nennenswerten Mengen auftreten (mit Ausnahme der diluvialen Kiesvorkommen!).

Unter den organogenen Bestandteilen können zwei Gruppen unterschieden werden, je nachdem, ob in ihnen anorganische oder organische Verbindungen stärker vertreten sind. Die anorganischen organogenen Anteile werden besonders von den Schalen und dem Bruchschill von Muscheln und Schnecken gebildet. An der Schillbildung beteiligen sich besonders Herzmuscheln, Sandklaffmuscheln, Pfeffermuscheln, Miesmuscheln und Wattschnecken (*Hydrobia ulvae*). Stellenweise nimmt auch *Balanus balanoides*, weniger *B. crenatus*, großen Anteil an der Schillzusammensetzung, z. B. am Fuße der Molen und Bühnen sowie am Leitdamm und in größeren, reich mit *Balanus* besiedelten Miesmuschelbänken. Sehr häufig sind die Stacheln und Stachelbruchstücke des Herzseeigels (*Echinocardium cordatum*), die meistens mit Detritus zusammen in Schlicksandlagen auftreten. Stellenweise sind auch Foraminiferenschalen reichlich vorhanden. Kalk- und Kieselnadeln von Schwämmen sind bei der Seltenheit der Schwammvorkommen im Gebiet nur ganz vereinzelt anzutreffen. Einen wichtigen Bestandteil im Boden bilden noch die Panzer der Kieselalgen, alles derbschalige Formen wie *Coscinodiscus*, *Cyclotella* u. a. (BROCKMANN, 1935). Die Bodendiatomeen sind jedoch als abgestorbene Schalen im Verhältnis zu ihrem Massenvorkommen auf dem Watt als lebende Zellen im Boden sehr spärlich vertreten (BROCKMANN, 1935, S. 18).

Einen Uebergang zu den organischen Bestandteilen bilden die von vielen Tieren geformten Kotpillen und mehr oder weniger zusammengeballten Pseudofäces. Kotpillen machen an vielen Stellen des oberen Schlicksandwattes und des Schlickwattes mitunter bis 50% des Oberflächen-Sedimentes aus. Hierher gehört auch der Vogelkot, der als Wattedünger sicherlich keine zu unterschätzende Bedeutung hat, besonders für die in der Nähe von Vogelschutzgebieten liegenden Wattgebiete, wie z. B. südlich von Mellum, aber auch z. T. im Watt nördlich von Dangast.

Die organischen Bestandteile zeichnen sich vor den anorganischen dadurch aus, daß sie neben der mechanischen Zerkleinerung einer weitgehenden chemischen Aufbereitung durch Fäulnis oder Verwesung anheimfallen. In ihrer Gesamtheit werden die organischen Bestandteile als Detritus bezeichnet. Als Detritusbildner kommen im Gebiet als erste infrage einmal auferiebene Torfballen oder anstehende Torfschichten, die einen ganz bezeichnenden Torfdetritus liefern, der oft in cm dicken Schichten wieder angespült wird, ferner *Zostera nana*-Detritus; die Verlandungsgürtel liefern ebenfalls besonders in der Südjade reichliche Mengen von Andelblättern. Im gröberen Siebrückstand findet man oft einen Filz von Pflanzenfasern, der wahrscheinlich die Gefäße der zersetzten *Zostera*-Blätter oder Quellerpflanzen darstellt. In untergeordneter Menge und meist nur örtlich auftretend kommen neben diesen noch vor: Häutungspanzer besonders von *Corophium* und jungen Granat, Ostracodenklappen und Schalen, Gehäuse und Klappen postlarvaler Schnecken und Muscheln, soweit sie noch nicht wesentlich verkalkt sind, ferner Wurmborsten und Schneckendeckel (bes. Opercula von *Hydrobia ulvae*). Diese hier genannten Bodenbeimengungen organogener Herkunft bilden fast ausschließlich die Korngrößengruppen über 0,25 mm. In feinerem Zustande sind sie aber auch noch den kleineren Korngrößengruppen in oft erheblicher Menge beigemischt.

B. V. a. 3) Der Kalk(Schill)-gehalt der einzelnen Bodenarten.

Der Kalkgehalt wurde durch Zusetzen überschüssiger Salzsäuren zu 1 g des gut gepulverten und durchmischten getrockneten Bodens und Rücktitrieren der Salzsäure bestimmt. Der Kalk des Wattenbodens ist rein organischen Ursprunges und wird im Gebiet

in der Hauptsache von Muscheln, Schnecken, Foraminiferen und den Stacheln der Herzseeigel gestellt (s. S. 217). Die Verteilung in den einzelnen Bodenarten zeigt Abb. 7a. Der Kalkgehalt nimmt im allgemeinen mit feineren Korngrößen zu. Die Kalkarmut des Sandbodens ist durch die leichtere Verfrachtbarkeit des feineren Bruchschills mit dem Gezeitenstrom und die stärkere mechanische Abscheuerung der Schillbestandteile durch die Sandkörnchen zu erklären. Außerdem fehlen dem Sandwatt bis auf einige Herzmuschel-Siedlungen die für das Schlick- und Schlicksandwatt bezeichnenden großen Muschel- und Schnecken-Siedlungen. Die oberen feinkörnigeren Wattgebiete bilden für den Schill einen Anreicherungsort, da aus ihnen der durch stürmische See angeschwemmte Schill in späteren ruhigen Zeiten nicht wieder so leicht ausgewaschen wird (s. S. 243). Kalkfrei ist der

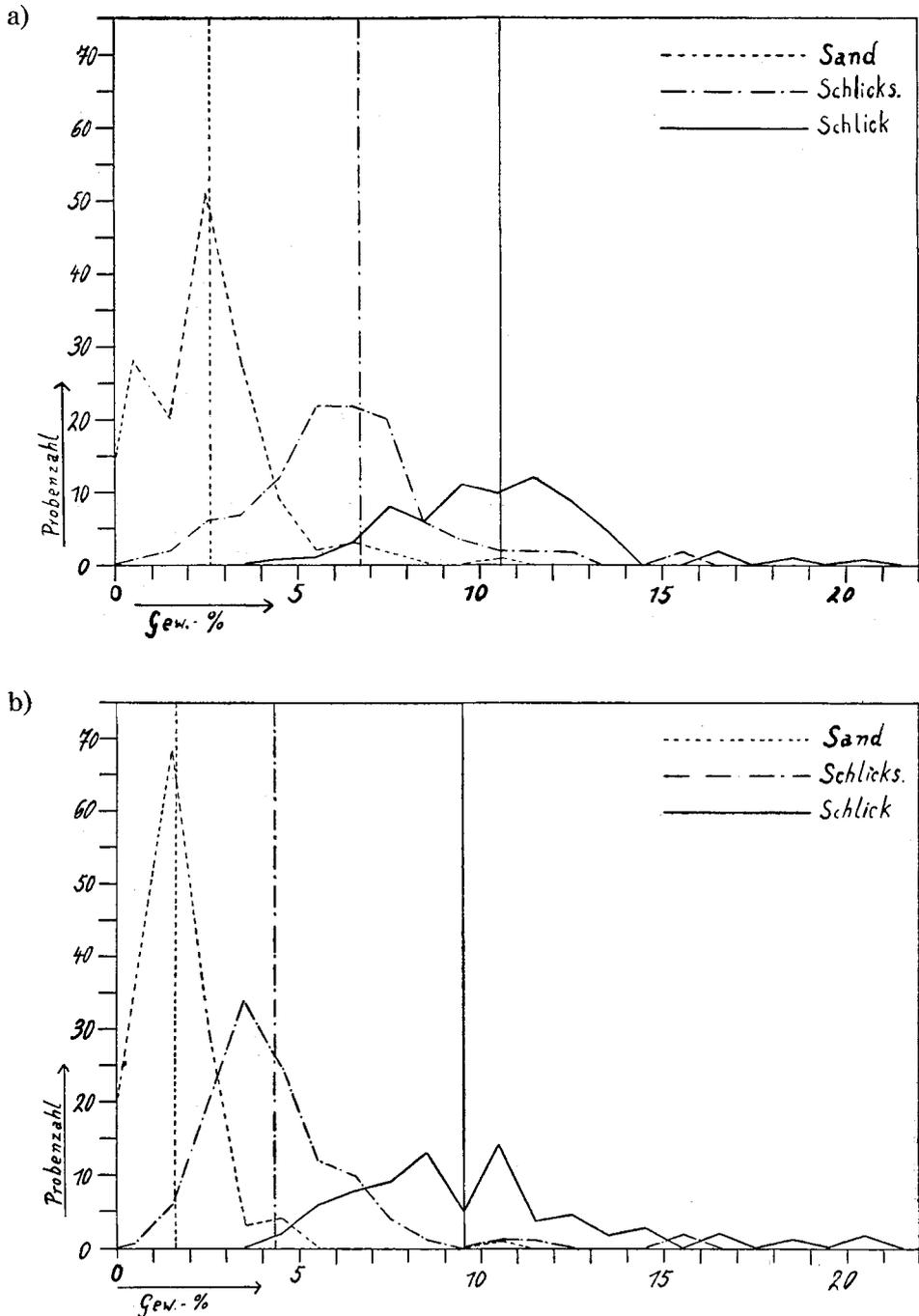


Abb. 7. Verteilung des Kalkgehaltes (a) und des Gehaltes an organischer Substanz (b) auf die Bodenarten Sand, Schlicksand und Schlick.

Kiesboden von Arngast, soweit er nicht mit Wattsand verdünnt ist. Sehr kalkarm ist ferner der Kleiboden von Oberahn, was im Verhältnis zur Kleinheit der Korngrößen auffällig ist. Das hängt damit zusammen, daß Oberahn als Marschenland früher ausgesüßt und entkalkt worden ist. Daher rührt auch die Armut des Kleibodens an Foraminiferenschalen; selbst die derbschaligen *Litorina*-Gehäuse und Knochenreste, die gelegentlich an der Abbruchkante bloßgespült werden, sind meistens sehr bröckelig.

Der Kalk- bzw. Schillgehalt ist jedoch großen örtlichen Schwankungen unterworfen. So wechseln oft im Schlick- und Schlicksandwatt schillreiche mit schillarmen Lagen einander ab. Sehr schillreich ist stellenweise der Boden der Priele, besonders wenn diese durch größere Muschel-Siedlungen ziehen. Sehr schillreich sind im allgemeinen auch die flach unter die TnWL abfallenden sandigen Wattzungen (z. B. südliches Maifeld, nördlicher Jappensand, östliche Spitzen der Sandzungen des Würdeleher Wattes u. a.); doch erstreckt sich der hohe Schillgehalt (meist gröberer, scharfkantiger Bruchschill) nur auf einen schmalen Gürtel über der TnWL und reicht niemals auf die Sandplatten selbst hinauf. Größere Schillanspülungen treten am Fuße der Kunstbauten auf, ferner in den Miesmuschelsiedlungen und in den Wattzungen, die als tiefere Einschnitte in den Groden hineinragen.

Der Schill wird im Watt sowohl mechanisch wie chemisch aufbereitet (HECHT, 1933, S. 230 ff.).

Oekologisch ist es von besonderer Bedeutung, in welcher Form der Schill im Boden vorkommt, ob als aus ganzen Muschel- und Schneckenschalen bestehender Schill, oder als grobe, spitze, scharfkantige Schalentrümmer, oder aber als feinstes Bruchschill und Schleifmehl. Für die grabenden Wattentiere ist der Gehalt des Bodens an gröberem Schill von Bedeutung, da der Boden stellenweise für viele Tiere zum Graben gänzlich ungeeignet werden kann.

B. V. a. 4) Der Gehalt an organischer Substanz (Detritus) in den einzelnen Bodenarten.

Der Gehalt an organischer Substanz wurde als Glühverlust nach Abzug des vom Kalk gelieferten CO₂ bestimmt. Die Verteilung und Menge der organischen Substanz in den einzelnen Bodenarten gleicht sehr der des Kalkes (Abb. 7b). Je feinkörniger der Boden, umso höher sein Gehalt an organischer Substanz, der im Schlickboden im Mittel 10 Gew. % (bezogen auf den bei 105° getrockneten Boden), im Schlicksandboden im Mittel 4 Gew. %, im Sandboden im Mittel 1,5 Gew. % und im Kiesboden von Arngast 0 beträgt. Die Menge der organischen Substanz bleibt im Durchschnitt etwas hinter der des Kalkes zurück. Den Hauptanteil an dem Gehalt an organischer Substanz hat der Detritus, den geringeren stellen die Kleinlebewesen des Bodens.

Ueber die Verteilung der organischen Substanz bzw. des Detritus gilt das Gleiche wie vom Schill. Oertliche Anreicherungen können zu reinen Detritusansammlungen führen. Diese sind in der Nähe der TnWL häufig auf den jeweils windgeschützten Seiten der Sandplatten anzutreffen und bestehen oft aus Torfdetritus von großer Reinheit. Längs der tieferen Wasserrinnen und der Priele wird im Sandwatt dieser Torfdetritus oft auch in mm dicken Schichten abgelagert und eingesandet. Auf den Sandwattplatten fehlen derartige Schichten, hier kommen nur kleinere vergängliche Detritusanspülungen in den Rippeltälern zustande. Im Schlicksand- und Schlickwatt finden stärkere Detritusanspülungen besonders in den Prielgebieten statt, seltener auf den Wattplatten. Schließlich sind größere Detritusanspülungen noch im Verlandungsgürtel vorhanden.

Zum Unterschied von dem Detritus, wie er in den dänischen Gewässern (JENSEN, 1914 S. 1) oder in den flacheren, strandnahen Gebieten der westlichen und mittleren Ostseeküste (nach eigenen Beobachtungen) angetroffen wird und der fast ausschließlich aus Blattresten von *Zostera marina* besteht, ist der größte Teil des Detritus im Jadebusen zeriiebener Torf, dem sich in den oberen Wattgebieten entsprechend der höheren Lage der Zwergseegrasswiesen (s. Abb. 26) noch *Zostera nana*-Detritus zumengt. Wie weit jedoch der Torfdetritus von den Lebewesen des Wattes ausgenutzt werden kann, ist unbekannt; eine Untersuchung hierüber wäre sehr lohnend, da Torfdetritus auch im übrigen Wattengebiet der Deutschen Bucht häufig ist.

Der Detritus ist neben den Eisenverbindungen für die Farbe des Bodens mit verantwortlich zu machen. Durch seine Zersetzung im Boden bedingt er eine rasche Sauerstoffzehrung.

Oekologisch von Bedeutung ist der Aufbereitungsgrad, in dem der Detritus im Boden vorkommt. Denn mit feinerer Zerteilung wächst auch die Zersetzungsmöglichkeit des Detritus, der dadurch von den Detritusfressern wieder leichter aufgeschlossen werden kann.

Zu der ökologischen Bewertung des Gehaltes an organischer Substanz im Boden muß bemerkt werden, daß eine Bestimmung des Glühverlustes oder des C-Gehaltes noch nicht viel über den Nährwert des Wattenbodens aussagt, da bei derartigen Bestimmungen auch die Kleinlebewesen mit eingeschlossen sind, es aber unbekannt ist, welchen Anteil diese an dem ermittelten Gehalt an organischer Substanz neben dem Detritus haben.

Zu der organischen Substanz im Wattenboden muß auch der von fast allen Wattlebewesen beständig und reichlich ausgeschiedene Schleim gerechnet werden. Der Schleim spielt für die Schlickbildung, für die Bindigkeit und die Lagebeständigkeit des Wattenbodens eine entscheidende Rolle (C III b).

Eine Anreicherung an organischer Substanz im Boden wird durch die Bildung von Kotpillen und Pseudofäces wie auch bei der biogenen Sedimentation (C III b) hervorgerufen.

B. V. a. 5) Das Bodenwasser.

B. V. a. 5. aa) Menge und Art des Vorkommens in den einzelnen Bodenarten.

Der Wassergehalt wurde als Gewichtsverlust bestimmt, den 400 g der zur TZ entnommenen Bodenprobe durch Trocknen bei 100° zeigten. Die wasserreichen Proben zeigten nach einigem Stehen im Probeglas eine klare Wasserschicht über dem abgesetzten und etwas zusammengesunkenen Boden; von solchen Proben wurde das überstehende Wasser entfernt, da es sich meist um das beim Einsammeln mitbekommene Wasser aus flachsten und kleinsten Wattentümpeln handelte.

Das Bodenwasser ist in der Hauptsache das vom Wattenboden während der Wasserbedeckungszeit aufgenommene Seewasser. Der Wassergehalt des Bodens ist während der Wasserbedeckungszeit am größten, da dann der Boden wassergesättigt ist. Während der Trockenliegezeit verliert der Boden einen Teil seines Wassers, der Sandboden mehr als der Schlicksand- und Schlickboden.

Der Wassergehalt nimmt vom Sand zum Schlickwatt zu: Sand hat im Mittel 23 Gew. % Bodenwasser, selten mehr als 30 Gew. %, Schlicksand hat im Mittel 36 Gew. % an Bodenwasser, Schlick aber 54 Gew. % im Mittel, mitunter auch bis 71 Gew. %.

Natürlich ist der Wassergehalt von sehr vielen Umständen abhängig, so vor allem von dem Porenraum des Bodens und von örtlichen Verhältnissen der Abflußmöglichkeit. So trocknen die nach einem Priel oder der Fahrinne abfallenden sandigeren Prielrandwatten durch Senkung des Grundwasserstandes öfters etwas ein. Die sandigen Wattplatten des Gebietes bleiben jedoch auch während der Trockenliegezeit stets sehr wasserreich, das Bodenwasser steht an den meisten Stellen sogar noch in den Rippeltälern. Maßgebend für diese Vorgänge ist die auf Kapillarwirkung beruhende wasserhaltende Kraft des Bodens, mit anderen Worten die Weite der Porenräume. Diese werden zwar von der Korngröße beeinflusst, doch gesetzmäßige Beziehungen zwischen Porenraum und Korngrößenzusammensetzung bestehen nicht, sobald mehrere, in ihren Größenordnungen sehr verschiedene Korngrößen an der Bodenzusammensetzung teilhaben. Ein geringer Staubanteil in Sandboden erhöht dessen wasserhaltende Kraft ganz bedeutend. Die Fähigkeit, Porenwasser kapillar zurückzuhalten, sinkt nur langsam bis zu Korngrößen von 0,2 mm, erst oberhalb dieser Größe kann der Boden nicht mehr viel Porenwasser zurückhalten (CORRENS, 1934, S. 326), was aber nur für die unvermischten Korngrößen gilt! Im sandigen Boden oder besser im Boden mit großem Porenraum ist das Bodenwasser zum größten Teil als Porenfüllwasser vorhanden. Im Schlicksand und Schlick, wo neben zunehmender Menge an Detritus auch die Menge an kolloidalen Teilchen zunimmt, ist das Bodenwasser im wesentlichen als Quellwasser vorhanden. Das Quellwasser ist im kolloid- und detritusreichen Schlickboden in zwei verschiedenen Bindungsarten vorhanden. Einmal als stark adsorptiv an die kleinen Teilchen gebundenes hygroskopisches Füllwasser und weiter als die intermicellär in den Bodenkolloiden gebundene flüssige Phase des Systems Ton/Humus-Wasser. (Vergl. hierzu ZUNKER 1930 und HAGER 1929.)

Beide Arten der Bodenwasserbindung unterscheiden sich, und das ist ökologisch von größter Wichtigkeit, durch die verschiedene Beweglichkeit des Wassers im Boden. Das Porenwasser der Sandwatten ist im Boden gut beweglich, im Schlicksand ist die Beweglichkeit nur noch gering während das Quellwasser im Schlick unbeweglich ist. Man kann daher im Sandwatt und auch noch im sandigen Schlickwatt von einem Grundwasser

reden, nicht aber mehr im Schlickwatt. Im Schlickwatt bleiben deshalb auch die gegrabenen Löcher „trocken“, wenn man es vermeidet, daß Wasser von der Oberfläche hineinfließt, während im Sandwatt das Graben eines tieferen Loches unmöglich ist, da sich sofort Grundwasser einstellt, welches die Wände zum Einstürzen bringt.

Die ökologische Bedeutung des Bodenwassers besteht darin, daß es für viele physikalische Bodeneigenschaften und dadurch für die Siedlungs- und Ernährungsweise der Bodentiere wichtig ist, daß von ihm aber zugleich auch die Versorgung tieferer Bodenschichten mit Sauerstoff abhängt. Das Bodenwasser ist der Vermittler zwischen Oberfläche und Untergrund. Nach dem oben Gesagten schaltet das Quellwasser für die Bodendurch„lüftung“ aus.

B. V. a. 5. bb) Der Salzgehalt des Bodenwassers.

Der Salzgehalt des Bodenwassers stimmt innerhalb der Siedlungsschicht im Wattboden während der WZ mit dem der Wattensee überein. Die Veränderungen der Salzzusammensetzung durch Ionenadsorption im Boden ist nach den Untersuchungen von STOWELL (1927) nur unbedeutend. Größere Salzgehaltsänderungen treten nur während der TZ auf.

Wie BRUCE (1928) gezeigt hat, ist die Verdunstung gleich großer wasserhaltiger Sandflächen und reiner Wasserflächen bei gleicher Temperatur und Luftfeuchtigkeit, Windstärke usw. nicht sehr verschieden. Da sich aber der Wattboden während der TZ sehr viel schneller und höher erwärmt als das Wasser während der WZ, so ist die Verdunstung auf dem Watt dennoch stärker als die gleicher Wasserflächen. Hierbei ist außer der Sonnenbestrahlung noch die Windstärke, der Feuchtigkeitsgehalt der Luft, die Bodenzusammensetzung u. a. von Bedeutung. So trocknen im Sommer die Wasserscheidenbezirke der Sandwatten sehr schnell aus. Sie können das verdunstete Wasser nicht durch kapillar von unten nachsteigendes ersetzen, da die Porenräume zu groß sind. Auch erhöhte Schlicksandstellen, schlickige Prielufer und besonders Schlickboden nahe der ThwL trocknen mitunter bis zur Trockenrißbildung ein. Trockenrisse treten nur in bindigen Böden mit Quellwasser auf, da diese beim Austrocknen einen starken Raumschwund erleiden und infolge ihrer großen Bindigkeit unter Zugspannung geraten und dann an den Stellen des geringsten Widerstandes zerreißen. Im reinen, lockeren Sandboden, der fast nur Porenwasser enthält, entstehen keine Trockenrisse, da mit dem Eintrocknen kein Raumschwund verbunden ist. Die einmal gebildeten Trockenrisse sind sehr beständig und füllen sich während der WZ mit eingespültem Boden, Detritus, Schnecken Schalen usw. an (TRUSHEIM, 1929). Nahe der ThwL und an den Rändern von Wattentümpeln kann die Verdunstung im Hochsommer bis zur Bildung von weißen Salzkrusten gehen (Abb. 82). Zu derartigen Salzausscheidungen kommt es jedoch nur selten und nur an Stellen, wo der Boden in einer dünneren Oberflächenschicht starker Erwärmung und Verdunstung ausgesetzt ist (wolkenloser Himmel, niedrige Luftfeuchtigkeit, Wind, TZ um die Mittagsstunden herum). Die Wattentümpel, selbst flache, schwanken in ihrer Salzgehaltserhöhung durch Verdunstung nur wenig; eine Zunahme des Salzgehaltes um 5‰ ist schon selten, meist bleibt sie unter 3‰. Im Zusammenhang mit der Salzgehaltssteigerung auf dem Watt im Hochsommer führen die Priele während der TZ ein um 2 bis 5‰ salzreicheres Wasser (bis 33‰ beobachtet, gegenüber 29—30‰ der Fahrrinnen).

Diese Schwankungen können sich jedoch in kurzen Zeiträumen verstärken, z. B. wenn nach einer Hochdruckwetterlage während der Nipptide, zu der Tnw in die ersten Nachmittagstunden fällt, ein plötzlicher Gewitterregen kommt und die anfängliche Salzgehalts-Erhöhung von einer starken Aussüßung abgelöst wird. Unter diesen Umständen kann der Salzgehalt in den obersten flachen Wattentümpeln innerhalb einer Stunde von 37‰ auf 13‰ fallen. Solchen Schwankungen sind die oberflächlich lebenden Tiere und die Pflanzen ausgesetzt, die tiefer siedelnden Tiere sind ihnen weitgehend entzogen.

Im Winter kann der Salzgehalt durch Ausfrieren ansteigen, während umgekehrt an anderen Stellen die Schmelzwässer der Salzeisschollen vorübergehend eine stärkere Aussüßung verursachen. In oberflächlich zugefrorenen Wattentümpeln mit einer Eiskecke von etwa 3 cm Mächtigkeit und 2 bis 4 cm Wassertiefe wurde ein Salzgehalt bis zu 37,32‰ festgestellt; zur gleichen Zeit wurde der Salzgehalt der angetriebenen Salzeisschollen nahe der TnwL zu 20,10‰, der des Salzeises nahe der ThwL zu 16,04‰ bestimmt, während der Salzgehalt des Oberflächenwassers der Innenjade bei Hochwasser am gleichen Tage 27,92‰ betrug. Schneefälle und Regengüsse können Wattentümpel und Priele, besonders deren Oberlauf, ebenfalls sehr aussüßen, in den Wattboden selbst erstreckt

sich ihr Einfluß aber nicht sehr tief. Wie REID (1929) zeigte, hat selbst im Sandboden eine Süßwasserüberströmung während der TZ in einer Flußmündung unterhalb 25 cm Bodentiefe keinen Einfluß mehr.

Im Vergleich zu den geringen Salzgehaltsschwankungen des Wassers der Fahrrinnen sind die des Boden- und Tümpelwassers auf dem Watt sehr groß; Sprünge von 10 und 20 ‰ können zu allen Jahreszeiten vorkommen, wenn sie auch am häufigsten im Winter während der Frosttage oder im Hochsommer auftreten.

B. V. a. 5. cc) Die Verteilung des Sauerstoffes, des Schwefelwasserstoffes und der Eisenverbindungen im Boden.

Die oberflächlichsten Bodenschichten werden z. T., besonders im lockeren Sandboden, während der WZ durch Strömung und Seegang umlagert. Für diese Schicht ist der Sauerstoffgehalt des Bodenwassers etwa gleich dem des Meerwassers. Unterhalb dieser umgelagerten Schicht im lagebeständigen Boden sinkt er aber sehr rasch nach der Tiefe hin ab.

Für die Sauerstoffversorgung der tieferen Bodenschichten sind der Porenraum, der Detritusgehalt und die Besiedlung von besonderer Bedeutung. Ein weiträumiger Porenraum gestattet einen leichteren Wasseraustausch und damit eine bessere Sauerstoffversorgung von der Oberfläche zu den tiefen Bodenlagen hin; ein größerer Detritusgehalt wirkt durch Fäulnis und den dabei entstehenden Schwefelwasserstoff auf dem Umwege über Eisensulfide sauerstoffzehrend, da Eisensulfid durch den Sauerstoff im Bodenwasser zu Eisenoxyd umgesetzt wird. Ebenso wirkt eine reiche Besiedlung, bes. an Kleintieren, in den oberen Bodenschichten sauerstoffzehrend, kann aber gleichzeitig durch etwaige Grabgänge die Bodendurchlüftung fördern, vor allem im Schlickboden (s. *Corophium*-, *Nereis*-, *Cardium*-Siedlung).

Im detritusreichen Boden kann die Anreicherung des Bodenwassers mit Schwefelwasserstoff sehr groß werden. So entweichen besonders in der Nähe von Buhnen, wie am Leitdamm, dem Steindamm am Nordstrand usw. dem Boden zahlreiche kleine Schwefelwasserstoffquellen. Die beim Fäulnisvorgang entstehenden Gase führen zu einer schwammigen Bodenstruktur. Im wässrigen Schlick reißen die aufsteigenden Gasblasen den schwarzen, dünnbreiigen Untergrund mit an die Oberfläche, wo der dunkle Brei breit über den bräunlichen Boden abfließt. Es entstehen regelrechte kleine Schlammvulkane (s. a. HECHT, 1933, S. 209, wo die Abb. eines solchen an Schwefelwasserstoff reichen Schlammvulkanes gegeben wird). Wie hoch der Schwefelwasserstoffgehalt im Bodenwasser durch die Fäulnisvorgänge ansteigen kann, zeigen Messungen in der Nähe des Leitdammes. Hier betrug der Schwefelwasserstoffgehalt zweier der hier sehr zahlreich vorkommenden Schwefelwasserstoffquellen 108 mg/Ltr. und 140 mg/Ltr.¹⁾ (HECHT, 1933, S. 209, fand im gleichen Gebiet bis zu 125 mg/Ltr). Gebiete mit starker Schwefelwasserstoffbildung sind ferner noch die in den Andelgürtel vorspringenden Wattzungen und die mehr oder weniger abgeschlossenen Tümpel im Verlandungsgebiet, in die regelmäßig größere Mengen an Algen und auch Tieren, bes. *Hydrobia* und *Cardium*, eingespült werden und in Verwesung übergehen, besonders in den höher gelegenen Tümpeln, die nur bei höheren Wasserständen eine Wassererneuerung erfahren. Von den eben genannten Stellen abgesehen, bleibt jedoch der Schwefelwasserstoff im regelmäßig überfluteten Watt auf die tieferen Bodenschichten beschränkt und reichert sich auch da nicht so stark im Bodenwasser an.

Die Verteilung des Sauerstoffes und des Schwefelwasserstoffes im Boden kann auf Grund der im Boden vorkommenden Eisenverbindungen gut untersucht werden. Es sei dazu kurz auf die im Wattenboden vorkommenden Eisenverbindungen eingegangen, die auch noch in anderer Hinsicht, nämlich für die Wohnröhren vieler Wattentiere, von Bedeutung sind.

Das Eisen kommt hauptsächlich in zwei Formen im Boden vor, als hydrierte Ferrioxydverbindungen ($\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot x\text{H}_2\text{O}$) und als Schwefelverbindungen (FeS , Fe_2S_3 , FeS_2),

1) Beide Proben wurden am 23. 7. 1936 gegen Ende der TZ (11 h), die hier etwa 1,5–2 Std. betrug, zwei verschiedenen kleineren Schwefelwasserstoffquellen entnommen. Die Quellen lagen westlich des Leitdammes, etwa 1 m von der Pfahlwand entfernt. Das hervorquellende Wasser hatte in den an *Mytilus*- und *Balanus*-Bruchschill reichen Sandboden seichte Abflußrinnen eingeschnitten. Unmittelbar neben der Quelle wurde vorsichtig eine Sauerstoffflasche in den Boden eingegraben, bis der Hals mit der Bodenoberfläche in einer Ebene war, so daß nun das schwefelwasserstoffhaltige Wasser in die Flasche hineinfließen konnte. Zur Bestimmung des H_2S wurde das schwefelwasserstoffhaltige Wasser mit überschüssiger $\frac{1}{10}$ n J-Lösung vermischt und der verbleibende J-Ueberschuß mit $\frac{1}{10}$ n $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ -Lösung rücktitriert (s. TREADWELL, 1922).

vergl. ANDRÉE 1920, BRUCE 1928). Da die Oxydverbindungen von brauner, die Schwefelverbindungen von schwarzer Farbe sind und die Eisenverbindungen an der Farbe des Bodens einen großen Anteil haben, kann man schon aus der Bodenfarbe die Verteilung beider Verbindungsarten leicht erkennen. Im Schlick und Schlicksand ist die Oberflächenschicht des Bodens bräunlichgrau, im Sand gelblich, der Untergrund ist im Schlick und Schlicksand schwarzgrau, im Sand hellgrau, bei Anwesenheit von viel Detritus (H_2S) tiefschwarz.

Die Eisenverbindungen reichern sich stellenweise stark an, sei es durch Detritus oder durch die Bauten mancher Wattentiere. Die größten Anreicherungen werden in den Tümpeln des Verlandungsgürtels angetroffen, wo viele Pflanzenreste eingespült werden. Hier ist der ganze Boden an der Oberfläche tief rostbraun. Stärkere Eisenanreicherungen wirken auf die Bodenteilchen verkittend (vergl. ANDRÉE 1920, S. 98). Auf diese Weise werden viele Wohnröhren der Wattentiere gefestigt.

Die verschiedene Bodenfarbe auf Grund der Eisenverbindungen gibt aber auch zugleich Aufschluß über die Sauerstoffverteilung im Boden. Da sich bei Gegenwart von Sauerstoff das schwarze Eisensulfid in braunes Eisenoxyd verwandelt, wie man leicht an ausgegrabenen Bodenproben feststellen kann, reicht die Sauerstoffversorgung im Boden ebenso tief, wie die braune Oberschicht. Man kann also von einer bräunlichen Oxydationsschicht und einer schwarzen Reduktionsschicht sprechen. Die Tiefe der Oxydationsschicht gibt demnach einen guten Anhaltspunkt für die Beurteilung ab, wie tief größere Sauerstoffmengen in den Boden eindringen. Daß geringe Sauerstoffmengen noch tiefer eindringen und selbst noch bei Anwesenheit von freiem Schwefelwasserstoff im Boden bestehen können, ist von THAMDRUP (1935) nachgewiesen worden.

Nach zahlreichen Messungen im Watt beträgt die Mächtigkeit der ökologisch wichtigen Oxydationsschicht für das Sandwatt 6 und mehr cm, für das Schlicksandwatt schwankt sie um 1,5 cm und für das Schlickwatt besteht sie nur aus einer mm-starken Schicht. Von diesen Werten kommen je nach den örtlichen Verhältnissen mehr oder weniger große Abweichungen vor. So kann im Sandwatt die Oxydationsschicht bis zu 35 cm tief reichen, auch im Schlickwatt erstreckt sie sich bei sehr starker Besiedlung mit *Corophium* oder *Nereis* 3—4 cm tief. Im Sandwatt ist sehr oft die Grenze Oxydationsschicht-Reduktionsschicht unscharf. Auch verändert sich die Dicke der Oxydationsschicht etwas mit der Tidephase. Im detritusreichen Sandboden tritt während der TZ eine rasche Sauerstoffzehrung ein, deren Folge ein allmählicher Rückgang der Oxydationsschicht während der TZ ist, sodaß die Reduktionsschicht am Ende der TZ näher an die Oberfläche heranreicht als während der WZ und zu Beginn der TZ.

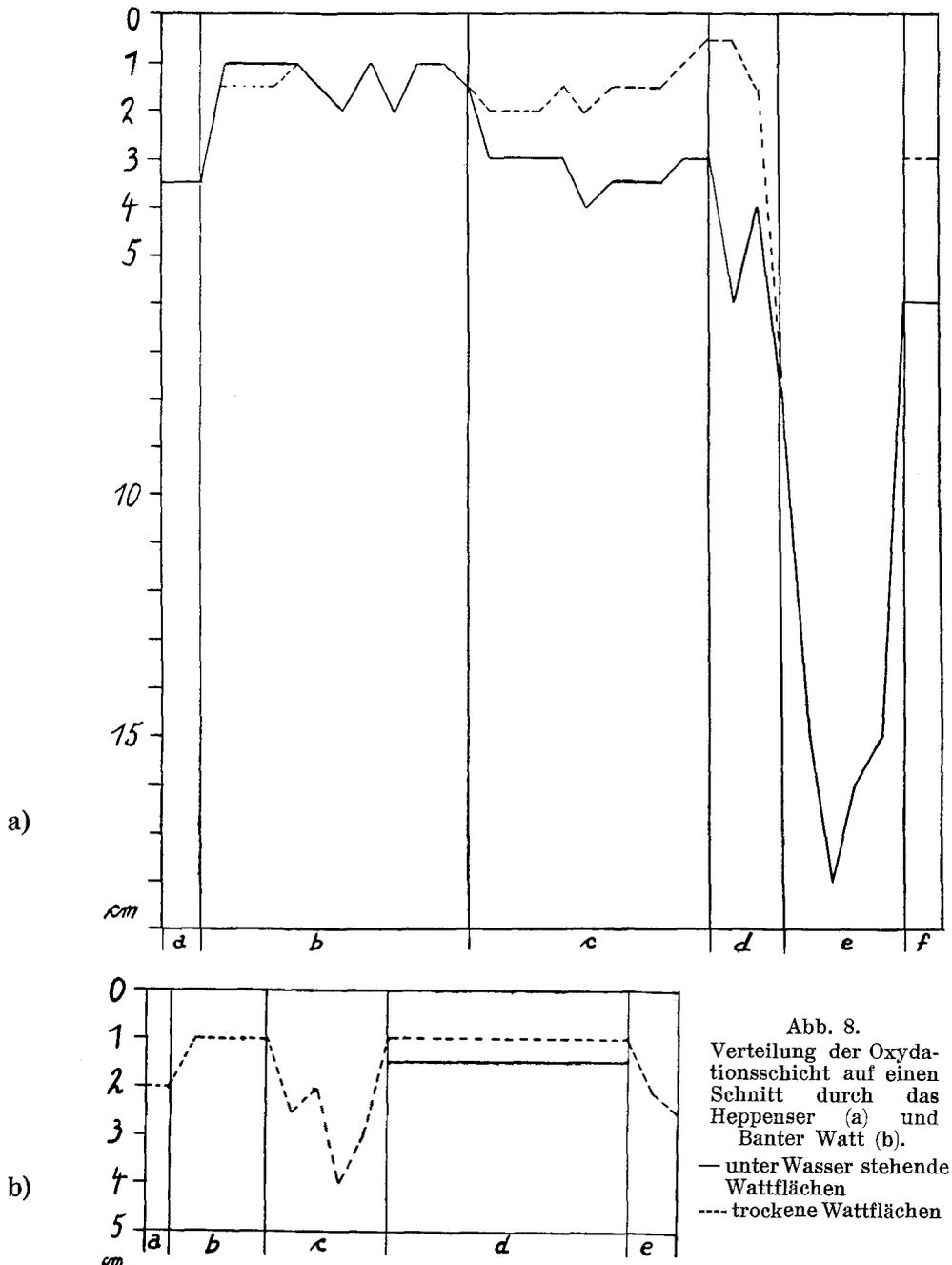
Zwei Schnitte durch das Heppenser und das Banter Watt mögen die Tiefenerstreckung der Oxydationsschicht veranschaulichen (Abb. 8). Im lagerungsunbeständigen Feinsandwatt mit einem großen Porenraum reicht die Oxydationsschicht 20—30 cm tief, im Schlicksand aber nur etwa 2 cm, im zähen Schlick nur 0,5 bis 0,25 cm. Auch ist die Oxydationsschicht auf den Schlicksandbuckeln stets geringer als in den zwischen ihnen gelegenen Wattentümpeln, da der trocken fallende Boden der Schlicksandtafeln während der TZ etwas zusammensackt und auch einen größeren Gehalt an feineren Korngrößen aufweist. Desgleichen reicht die Oxydationsschicht in dem durch starke Strömung aufgelockerten, sandigen Prielboden meist sehr tief. Die Zunahme der Oxydationsschicht in Abb. 8a in Deichnähe trotz Schlickbodens liegt daran, daß der Boden hier durch die stärkere Wasserbewegung vor der Steinbank des Deiches mehr aufgewühlt wird, als weiter entfernt vom Deich.

Die Mächtigkeit der Reduktionsschicht nach unten hin wurde nicht systematisch untersucht. Im allgemeinen nimmt die dunklere Färbung in größerer Tiefe wieder ab. Scharf abgegrenzte Schichten z. B. unter einer 5 bis 30 cm dicken Reduktionsschicht eine helle Bodenschicht, kommen im Watt vor, bleiben aber selten.

In den wasserdurchtränkten oberflächlichen Bodenschichten und in den Wattentümpeln überschreitet der Sauerstoffgehalt bei Gegenwart von Diatomeen oder *Zostera* oft die Sättigungsgrenze, wenn das Tnw in die Tageszeit fällt. Die Assimilation der Pflanzen ist bei guten Licht- und Wärmeverhältnissen dann so stark, daß zahlreiche Sauerstoffblasen an den Pflanzen haften. An solchen Stellen ist der Sauerstoffgehalt während der Tages-TZ viel größer (bis 255% der Sättigung) als während der WZ. Nachts finden die gleichen Schwankungen in umgekehrter Richtung statt; während der nächtlichen TZ sinkt der Sauerstoffgehalt an vielen Stellen mehrere Stunden auf 0 (s. C IV b).

Sowohl Sauerstoff- als auch Schwefelwasserstoffgehalt werden durch das Zusammenspiel von Tidenrhythmus und dessen jeweiliger Lage zur Tages- oder Nachtzeit bestimmt

und können zeitlich, als auch räumlich (von der Oberfläche zur Tiefe des Bodens hin) große Schwankungen zeigen. Die größten Schwankungen sind im Hochsommer vorhanden, wenn durch die hohe Temperatur die Assimilation einerseits, die Bodenlebewesen und die Fäulnis des Detritus im Boden andererseits stark gesteigert sind. Die täglichen Schwankungen in Tümpelwassern können noch verschärft werden, wenn das eine Tnw in die Nachtstunden, das darauffolgende in die Tagestunden fällt und die Tümpel reichlichen Bewuchs von Diatomeen oder *Zostera* aufweisen.



B. V. a. 6) Die Wärmeeigenschaften des Wattenbodens.

Die Bodentemperatur wird während der WZ vom Flutwasser bestimmt, während der TZ von der Luft, der Sonnenbestrahlung, Schnee, Regen usw. Maßgebend für den Grad der Erwärmung des Bodens ist außer den von außen einwirkenden Einflüssen noch

die Lage zur TnwL, die Art des Bodens selbst und dessen Wassergehalt, da davon die Wärmeleitfähigkeit weitgehend abhängt. Je größer der Porenraum des Bodens und je wasserreicher der Boden, desto größer ist auch seine Wärmeleitfähigkeit. In Abb. 9¹⁾ sind die Wärmeleitfähigkeiten für die drei in dieser Arbeit unterschiedenen Bodenarten im wassergesättigten Zustande und für Seewasser dargestellt. Die an Porenraum armen Schlick- und Schlicksandböden brauchen etwa das 5- bis 6-fache an Zeit, sich um die gleiche Temperatur zu erwärmen wie Seewasser; der Feinsand mit seinem größeren Porenraum und dadurch auch größeren Wasseraustausch zwischen unteren und oberen Bodenschichten braucht nur das 2,5-fache. Daß der wesentlich feinere Schlick eine dem Schlicksand etwa gleichlaufende Wärmeleitfähigkeitskurve hat, liegt daran, daß der Porenraum nicht in einer einfachen Beziehung zu den Korngrößen steht.

Neben der Beweglichkeit des Porenwassers wird die Wärmeleitfähigkeit noch durch andere Eigenschaften beeinflusst, so z. B. der spezifischen Wärmeleitfähigkeit der Bodenbestandteile selbst u. a. Immerhin können die hier gegebenen Wärmeleitfähigkeitskurven ein ungefähres Bild auch anderer, mit dem Porenraum weitgehend parallel gehender Bodeneigenschaften, wie Saugfähigkeit, Austrocknungsgeschwindigkeit u. a. für die drei Bodenarten geben.

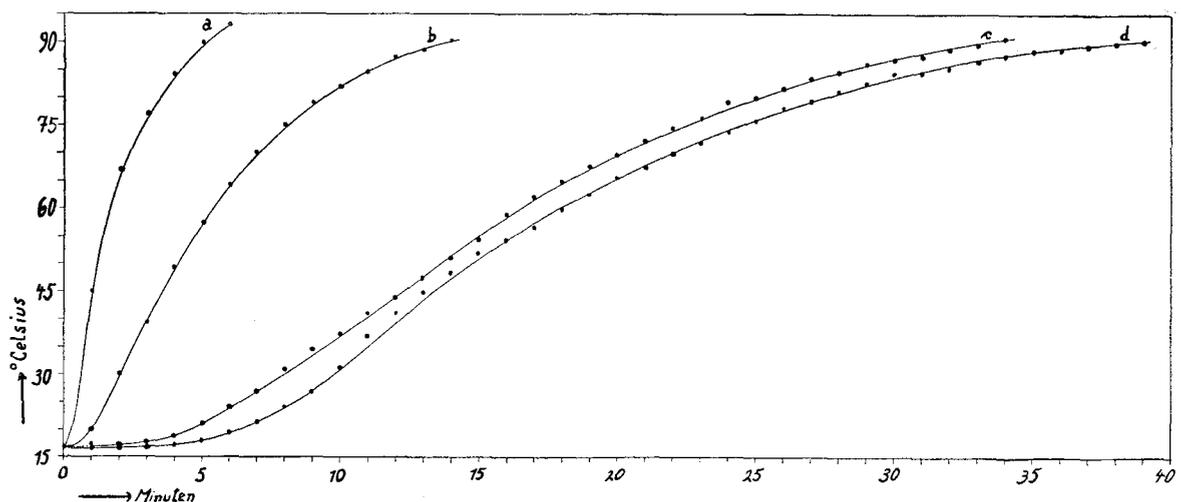


Abb. 9. Darstellung der Wärmeleitfähigkeit von Jadebusenwasser, Sand, Schlicksand und Schlick. Die Kurven geben die Temperaturzunahme je Min. an. a Seewasser, b Feinsand, c Schlicksand, d Schlick.

Während der WZ nimmt der Boden die Temperatur des Flutwassers an, die er bis zum Zeitpunkt des Trockenfallens beibehält. In dieser Zeit besteht im allgemeinen Gleichheit zwischen der Wassertemperatur und der Bodentemperatur. Für die Lebewesen des Wattes von einschneidender Bedeutung ist aber der Verlauf der Bodentemperatur während der TZ. Dieser ist entsprechend der verschiedenen Wärmeleitfähigkeit der Bodenarten ebenfalls etwas verschieden.

Im Gegensatz zu den Temperaturverhältnissen des Seewassers in den breiten Fahrrinnen ist die Bodentemperatur im Verlauf einer Tide oft großen Schwankungen ausgesetzt und zeigt dann von der Oberfläche zu den tieferen Bodenlagen hin ein starkes Gefälle. Das Temperaturgefälle ist umso größer, je geringer der Porenraum und der Wassergehalt des Bodens sind, es ist am größten im Schlickboden. Aber auch im trockenen

1) Die Bestimmung der Wärmeleitfähigkeit wurde folgendermaßen vorgenommen. Der Boden wurde in kleine Blechdosen eingefüllt, die 7,5 cm Durchmesser hatten und ebenso hoch waren. Die Blechdosen wurden in ein Wasserbad mit kochendem Wasser eingebracht, so daß sie bis dicht unter den Rand im kochenden Wasser standen. Die Menge des kochenden Wassers wurde so groß genommen, daß das Sieden durch Einbringen der kalten Blechdose mit der Bodenprobe nicht unterbrochen wurde. Dann wurde ein Thermometer mit kurzer Quecksilberbirne derart in den Boden der Blechdose gesteckt, daß die Quecksilberbirne mitten in dem Bodenzylinder lag, also von 3,75 cm Boden ringsum umgeben war. Von Minute zu Minute wurde der Temperaturanstieg abgelesen; die Ergebnisse der Ablesung sind in den Kurven der Abb. 9 dargestellt.

Feinsandboden, wie man ihn im Bereich der Wasserscheiden im Watt antrifft, ist das Temperaturgefälle sehr groß.

Die geringen Schwankungen der Bodentemperatur treten an trüben Tagen auf, an denen die Lufttemperatur mehr oder weniger mit der Wassertemperatur übereinstimmt, was im Frühjahr und Herbst oft der Fall ist. So wurden im Oktober z. B. folgende Temperaturen gemessen:¹⁾

(10. 10. 35. 17 h) Wasser der Innenjade	+ 12,2° C
Schlicksand in 0 bis 3 cm Tiefe	+ 12,2° C
in 10 cm Tiefe	+ 11,7/11,9° C
in 30 cm Tiefe	+ 12,1/12,6° C.

Stärker sind die Temperaturgefälle im Boden schon bei Sonnenbestrahlung, selbst wenn der Einfallwinkel der Strahlen noch klein ist, so z. B. im März:

(15. 3. 35. 16 h) Luft	+ 7,5° C,	Seewasser	+ 1,5° C
Schlicksand in 0 bis 3 cm Tiefe	+ 11/12° C		
in 15 cm Tiefe	+ 7° C,		

in 1—5 cm tiefen Wattentümpeln im Schlicksandwatt war die Temperatur des Tümpelwassers + 12° C; oder eine andere Messung ebenfalls im März:

(13. 3. 35. 12 h) Seewasser	+ 1,6° C
Schlicksand in 0 bis 3 cm Tiefe	+ 6° C
flache Wattentümpel	+ 7/8° C.

An trüben und windigen Wintertagen bei Frost, besonders wenn das Tnw in die Morgenstunden fällt, friert der ganze Wattenboden, die Wattentümpel und der Oberlauf der Priele oberflächlich ein, am wenigsten der wasserreiche Feinsandboden im unteren Wattengürtel, am stärksten der Sandboden nahe der ThwL. Die regelmäßig überfluteten Wattgebiete waren z. B. bei —6° Lufttemperatur und schwachem Wind selbst im Sandwatt nur 1—3 cm tief während der TZ eingefroren, während die der ThwL nahe liegenden Sandstellen, die über mehrere Tiden durch den herrschenden Ostwind nicht überflutet wurden, bis 8 cm tief eingefroren waren. Nach der Tiefe nimmt die Temperatur wieder zu. So wurde z. B. im Schlicksand an Frosttagen folgender Temperaturverlauf nach der Tiefe hin gemessen:

(10. 2. 36 11 h) Wasser der Innenjade	— 1,8° C
Boden in 0 bis 3 cm Tiefe	— 1,8° C
in 21 bis 23 cm Tiefe	+ 0,5° C
in 39 bis 42 cm Tiefe	+ 1,5° C

oder im weichen Schlickboden:

(8. 2. 36 7 h) Wasser	+ 1,1° C
Boden in 0 bis 3 cm Tiefe	+ 1,4° C
in 4 bis 8 cm Tiefe	+ 0,1° C
in 11 bis 14 cm Tiefe	+ 1,2° C
in 16 bis 18 cm Tiefe	+ 1,9° C
in 21 bis 23 cm Tiefe	+ 1,4° C
in 25 bis 28 cm Tiefe	+ 2,4° C
in 39 bis 42 cm Tiefe	+ 3,2° C.

Die unteren Bodenschichten im Schlick und auch im Schlicksand sind von etwa 20 cm an im Winter oft etwas wärmer als die oberen, besonders an Frosttagen. Es mag sein, daß daran auch die bei den Fäulnisvorgängen des Detritus freiwerdende Wärme beteiligt ist.

Die größten Temperaturgefälle des Jahres überhaupt kommen im Hochsommer zustande, wenn an windstillen, wolkenlosen Tagen das Tnw um die Mittagszeit bis wenige Stunden nach Mittag liegt. Dann erwärmt sich der ganze Wattenboden durch die starke Sonnenbestrahlung sehr stark. Z. B. wurden im Juni bei Windstille und Wolkenlosigkeit und einem Tnw in den ersten Nachmittagsstunden folgende Temperaturen gemessen:

1) Die Bodentemperatur wurde mit einem $\frac{1}{20}$ Grad anzeigenden Thermometer mit kurzem Quecksilbergefäß bestimmt. Das Thermometer wurde in den weichen Wattboden ohne den üblichen metallenen Schutzmantel eingesenkt, da nur so der Temperaturverlauf in kurzen Zwischenräumen genau gemessen werden kann. In gleicher Weise wurde auch ein langstieliges Bodenthermometer von 1 m Länge verwendet. Um die Einsinktiefen leicht festzustellen, wurde an dem Thermometer durch Ringe mit schwarzer Glastinte der Maßstab vermerkt.

(24. 6. 35 14 ³⁰ h)	Schlickboden nahe der + 4 m Linie	
	in 0 bis 3 cm Tiefe	+ 32/35° C
	in 10 bis 13 cm Tiefe	+ 25° C
	in 50 cm Tiefe	+ 17° C,
	Wasser in den Wattentümpeln und Prielen, selbst	
	den größeren Prielen im unteren Watt	+ 34/35° C
	Wasser in der Innenjade	+ 18/20° C.

An solchen Tagen zeigt auch der Sandboden sehr hohe Temperaturen (über + 25° C), selbst wenn sein Grundwasserspiegel bis zur Bodenoberfläche steht, da die Sonnenbestrahlung den Boden so rasch und stark erwärmt, daß die Wärmeleitfähigkeit des Bodens keinen allzugroßen Ausgleich mehr herbeiführen kann. Auch hier wieder sind im Schlick- und Schlicksand die Bodenschichten unter etwa 20 cm Tiefe den starken Erwärmungen fast ganz entzogen. Gewöhnlich sind die Erwärmungen des Wattensbodens im Sommer aber nicht so stark, wenigstens in den tieferliegenden Wattgebieten. So wurde im weichen Schlickboden, etwa auf + 1,5 m Höhe folgender Temperaturverlauf gemessen:

(23. 7. 36. 10 ¹⁵ h)	0 cm	+ 23,5° C (ebenso im Tümpelwasser)
	5 cm	+ 20,3° C
	10 cm	+ 18,7° C
	15 cm	+ 17,5° C
	20 cm	+ 17,1° C
	25 cm	+ 16,8° C
	30 cm	+ 16,7° C
	35 cm	+ 16,4° C
	40 cm	+ 16,2° C
	45 cm	+ 16,0° C
	50 cm	+ 15,8° C
	55 cm	+ 15,7° C
	60 cm	+ 15,6° C.

Wenn man den täglichen oder jährlichen Temperaturverlauf in den einzelnen Bodenschichten betrachtet, so kann festgestellt werden, daß die Schichten, die unter 20 cm liegen, fast keine täglichen Temperaturschwankungen zeigen, sondern nur jährliche, die ungefähr mit denen des Seewassers in den Fahrrinnen übereinstimmen. Je mehr man sich der Oberfläche nähert, desto größer werden die kurzdauernden Temperaturschwankungen zwischen WZ und TZ. Dabei dämpft der Boden die von außen kurzfristig einwirkenden Einflüsse wie Sonnenbestrahlung, Frost usw. umso mehr ab, je schlickiger er ist (vgl. Wärmeleitfähigkeitskurven), was für die Endobiose des Wattes von Bedeutung werden kann. Die nur flachen Wattentümpel zeigen im allgemeinen die gleiche Temperatur wie die oberen Bodenschichten, nur daß sie sich nicht ganz so schnell erwärmen und abkühlen, wie der trocken liegende Boden.

Die größten im Verlauf einer Tide vorkommenden Temperaturschwankungen der Oberflächenschichten des Bodens zwischen TZ und WZ sind im Hochsommer anzutreffen, wo Temperatursprünge von 15° C nichts Seltenes sind. Im Frühjahr und Herbst übersteigen sie kaum 10° C. Auch in normalen Wintern sind sie nur gering und schwanken selbst während der Frosttage um kaum mehr als 5° C, was eine Folge der großen Schmelzwärme des Wassers ist. Dabei ist zu bedenken, daß die täglichen Temperatursprünge noch größer als die im Verlauf einer Tide auftretenden sein können, z. B. wenn das eine Tnw in kalten Nachtstunden liegt und das darauffolgende in der warmen Tageszeit, wie es im Mai bei Nachtfrösten der Fall ist. Das Gleiche gilt natürlich auch für das Temperaturgefälle im Boden.

Die Temperaturschwankungen der obersten Bodenschichten im Verlauf eines Jahres betragen etwa 40° C (von - 5 bis + 35° C). Das ist fast das Dreifache der jährlichen Temperaturschwankungen des Oberflächen- und Bodenwassers der südlichen Nordsee (s. Atlas für Temperatur, Salzgehalt und Dichte der Nord- und Ostsee, 1927). Auch das Wasser in den breiten Fahrrinnen des Jadegebietes zeigt nur halb so große jährliche Temperaturschwankungen (etwa 20° s. S. 211). Diesen raschen täglichen und großen jährlichen Temperaturschwankungen müssen die Lebewesen des Wattes angepaßt sein, besonders die jugendlichen Tiere und die Kleinlebewesen, da diese ja zum größten Teil auf die oberen Bodenschichten angewiesen sind.

Die starke Erwärmung des Schlickes und Schlicksandes während der TZ im Frühjahr bis Herbst ist mit einer der vielen Ursachen für die so zahlreichen Wattgeräusche während der TZ. In den Grabgängen vieler Tiere dehnt sich die oft im oberen Teil des

Ganges enthaltene Luft aus, bildet über der Schachtöffnung eine immer größer werdende Blase, die schließlich mit einem leisen Geräusch zerplatzt; die Gesamtheit dieser vielen kleinen Einzelgeräusche bildet dann das bekannte Wattgeräusch. An der Bildung der Luftblase ist zum Teil natürlich auch das durch die Tätigkeit des betreffenden Bewohners bedingte Steigen und Fallen der Wassersäule in dem Gange mitbeteiligt. Ueber andere Wattgeräusche s. Abschnitt C III b 3 u. a.

B. V. a. 7) Härte und Bindigkeit des Bodens.

Die größeren Tiere des Wattes wirken in der Hauptsache mechanisch auf den Boden durch Graben, Pressen, Scharren, Saugen usw. ein, um im Boden einen Bau anzulegen oder um den Boden nach Nahrung zu durchwühlen u. ä. Für die Tiere des Wattenbodens ist es also wichtig, welche Eigenschaften der Boden bei mechanischer Beanspruchung besitzt. Unter diesen physikalischen Eigenschaften sind ökologisch besonders die Härte und die Bindigkeit des Bodens wichtig, über die anschließend kurz einiges gesagt sei.

Beide Bodeneigenschaften sind in erster Linie von der petrographischen Zusammensetzung und dem Wassergehalt des Bodens abhängig, ohne daß man jedoch aus der bloßen Kenntnis hiervon sichere Anhaltspunkte für die physikalischen Eigenschaften gewinnen könnte. Es entsteht daraus für den Oekologen die Forderung, neben den petrographischen auch die physikalischen Bodeneigenschaften gleichzeitig zu untersuchen, was jedoch auf größere Schwierigkeiten stößt, da die physikalischen Bodeneigenschaften einer genauen Messung nur schwer zugänglich sind.

Es handelt sich beim Wattenboden um einen Anschwemmungsboden, dessen einzelne Teilchen nicht fest miteinander verkittet sind, wie im Gestein, sondern die gegeneinander beweglich bleiben. Diese mehr oder weniger große Beweglichkeit der Bodenteilchen gegeneinander ist für die Boden Härte und die Bindigkeit des Bodens ausschlaggebend. Das läßt sich am besten durch eine Gegenüberstellung der beiden Wattbodenarten Sand und Schlick erläutern.

Der Sand besteht aus locker aufeinander gelagerten Körnern, die sich nur an wenigen Stellen ihrer Oberflächen mehr punktförmig berühren; dem Sandboden fehlt die Bindigkeit. Die Form der Körner weicht mehr oder weniger von der Kugelgestalt ab. Das hat zur Folge, daß die Lagerung der Körner im Boden lockerer oder fester, die Packung trotz gleicher Korngrößenzusammensetzung verschieden sein kann. Je besser die Packung, umso härter der Sandboden. Die Beweglichkeit der Sandkörnchen gegeneinander nimmt mit der Bodentiefe ab, da die einzelnen Körner durch den Druck des über ihnen liegenden Bodens in ihrer Lage festgekeilt werden. Der Grabwiderstand nimmt also mit steigender Tiefe zu. Die Boden Härte nimmt außerdem zu, je unregelmäßiger die Gestalt und je rauher die Oberfläche der Körnchen ist. Deshalb zeigt ein stark bruchschillhaltiger Sandboden eine große Boden Härte und wird von vielen grabenden Tieren gemieden.

Stark beeinflußt wird die gegenseitige Beweglichkeit der Sandkörnchen durch den Wassergehalt. Das Wasser im Sandboden ist vorwiegend Porenwasser. Ist der Sandboden wassergesättigt, dann wird das Gewicht der Sandkörnchen leichter, die Boden Härte also geringer. Die Sandkörnchen sind dann so leicht beweglich, daß ein Fließsand vorliegt; der Boden verhält sich wie eine zähe Flüssigkeit. Fällt der Grundwasserspiegel stark ab, dann füllt das Bodenwasser den Porenraum nicht mehr aus, sondern bleibt durch Kapillarkwirkung nur noch auf einen kleinen Bereich um die Berührungspunkte der einzelnen Sandkörnchen beschränkt, und die Porenräume werden von Luft erfüllt. Die dadurch auftretenden Oberflächenspannungskräfte halten die Sandkörnchen, deren Gewicht bei ihrer Kleinheit sehr gering ist, fester zusammen. Der feuchte, nicht wassergesättigte Sandboden ist also härter und bindig, welche Eigenschaften im Sandwatt nur zur TZ vorhanden sind. Eine geringe Anreicherung von feinerem Material in den Porenräumen steigert ebenfalls die Bindigkeit, die auch dann viel größer wird, wenn die einzelnen Körnchen in einer Schleimmasse liegen, wie es in den Bodentafeln der Fall ist, die unter einer Diatomeendecke aufwachsen (s. C III b 1).

Wenn jedoch das Bodenwasser in aufsteigender Bewegung ist, dann geht der Sandboden in den Zustand des Triebandes über, der einer Flüssigkeit ähnelt; die Boden Härte und die Bindigkeit sind auf 0 gesunken.

Ganz anders verhält sich der Schlickboden. Seine Bodenteilchen sind nicht nur viel kleiner als die des Sandes, sondern auch weniger gerundet. Ihre Oberfläche weist mehr Flächen, wenn auch gebrochene, auf als die Sandkörner. Der wesentliche Unter-

schied zum Sand besteht darin, daß im Schlick die einzelnen Teilchen im Verhältnis zu ihrer Größe sich viel mehr flächenhaft berühren. Zwischen den Berührungsflächen liegt eine kapillare Wasser- oder besser kolloidale Flüssigkeitsschicht, welche die einzelnen Bodenteilchen, deren Schwere im Verhältnis zur Größe der auf sie einwirkenden Kapillarkräfte fast bedeutungslos ist, stets so aneinander bindet, daß sie sich mit möglichst großen Flächen berühren. Die einzelnen Bodenteilchen sind durch die Kapillarkräfte fest aneinander gebunden, der Boden ist bindig. Zugleich aber ist der Boden sehr weich, da die einzelnen Teilchen in dem Kapillar- (= Quell-) Wasser förmlich schweben und so aneinander vorbeigleiten, ohne sich gegenseitig durch Reibung so stark wie z. B. im Sandboden in ihrer Beweglichkeit zu behindern. Der nur sehr geringe Einfluß des eigenen Gewichtes der Bodenteilchen im Schlick führt bei der Ablagerung der Schlickteilchen dazu, daß im Gegensatz zum Sandboden die Boden Härte im Schlickboden oft auch in großer Tiefe wenig von der oberflächlichen Schichten abweicht, so daß sich auch z. B. der Grabwiderstand in der Tiefe nur wenig ändert (s. C III c 2).

Mit zunehmendem Wassergehalt wird der Schlickboden weicher und verliert von einem bestimmten Wassergehalt ab seine Bindigkeit. Umgekehrt nimmt mit sinkendem Wassergehalt die Boden Härte zu, ebenso die Bindigkeit.

Im Schlicksandboden bestehen zwischen den beiden für Schlick und Sand geschilderten Bodeneigenschaften alle Zwischenstufen.

Von den genannten Bodeneigenschaften wurde die Boden Härte gemessen. Sie wurde als die Einsinktiefe eines Messing-Rundstabes in cm bestimmt, der am unteren Ende parabolisch zugespitzt war, und der aus stets gleichbleibender Höhe senkrecht in den Boden fallen gelassen wurde. Die gleichbleibende Fallhöhe wurde dadurch erreicht, daß der Messingstab am oberen Ende einen kurzen, querabstehenden Draht bekam, an

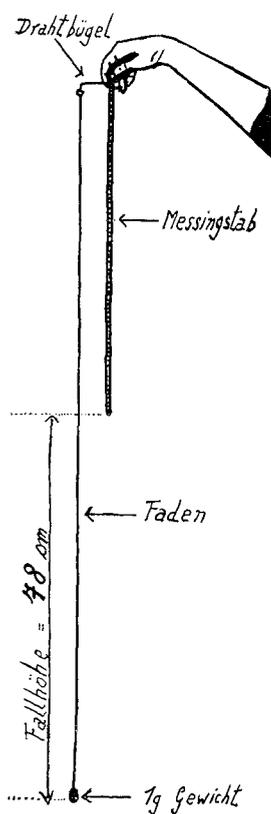


Abb. 10.

Abb. 10. Bodenhärtemesser. Der Messingrundstab hat einen Durchmesser von 1 cm und eine Länge von 60 cm. Die Spitze ist parabolisch gerundet. Das Gewicht des Härtemessers beträgt 465 g, die Fallhöhe 78 cm. Der Messingstab besitzt eine cm-Einteilung, an der man die Einsinktiefe leicht ablesen kann.

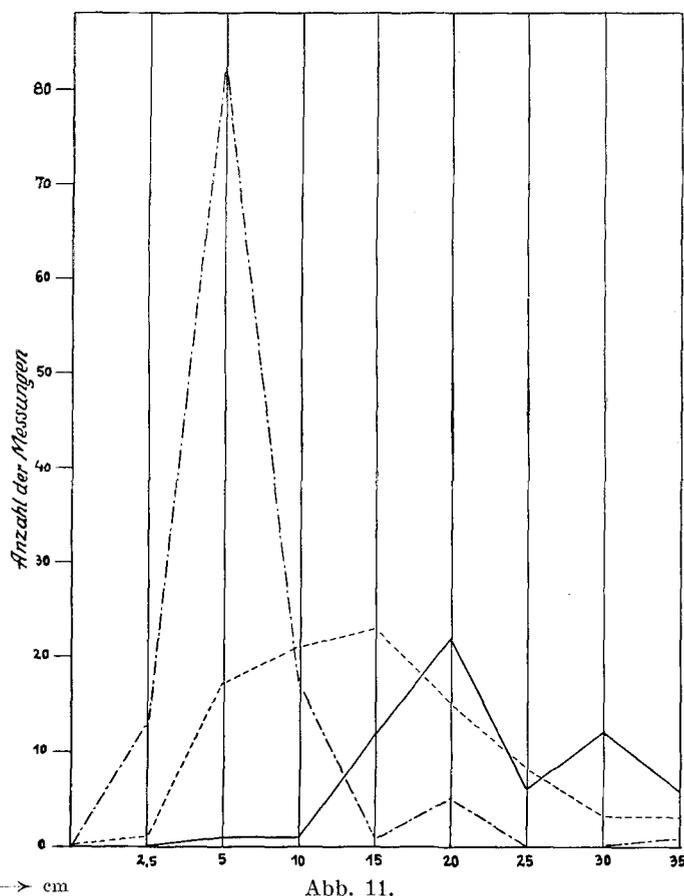


Abb. 11.

Abb. 11. Verteilung der Boden Härte im Sand — — — — —, Schlicksand - - - - - und Schlick ———.

dessen Ende ein dünner Faden mit einem 1 g-Gewicht hing (Abb. 10). Der Messingstab wurde stets soweit über den Boden hochgehalten, bis das an dem Faden befindliche Gewicht sich gerade vom Boden abhob, wodurch für alle Bodenhärte-Bestimmungen die gleiche Fallhöhe gegeben war.

Wie aus den Bestimmungen der Bodenhärte (= BH) im Watt (Abb. 11) hervorgeht, ist der Sandboden mit einer BH im Mittel von 5 cm etwa 5 mal härter als der Schlickboden mit einer BH von im Mittel 25 cm. Der Schlicksandboden bleibt mit einer BH von im Mittel 15 cm in der Mitte zwischen Sand- und Schlickboden. Wie aus den vorangehenden allgemeinen Ausführungen hervorgeht, kann die BH innerhalb der gleichen Bodenart sehr schwanken. Dazu kommen noch Unsicherheiten durch die Bodenschichtung, wenn z. B. dünne Schill- oder festere sandige Schichten mit weicheren, schlickigeren Schichten usf. abwechseln. Auch ist bei der Bestimmung der BH darauf zu achten, ob eine trocken liegende Bodentafel oder ein Wattentümpel vorlag, ob der Boden von Grabgängen der Bodentiere dicht durchzogen ist, ob diese durch Eiseneinlagerungen verfestigt sind usw.

Die so gemessene Bodenhärte ist noch kein unmittelbares Maß für den Grabwiderstand, den die im Boden grabenden Tiere vorfinden. Besonders täuscht die große Bodenhärte des Sandbodens. Einem einmaligen starken Stoß gegenüber verhält sich der Fließsandboden verhältnismäßig hart. Doch mehrmaligen, kleineren Erschütterungen gegenüber verhält sich der Fließsandboden sehr „weich“. Auf den Boden des *Arenicola*-Sandwattes, der während der TZ wassergesättigt bleibt, kann man selbst aus größerer Höhe herabspringen, ohne merkbar einzusinken. Doch bleibt man an der gleichen Stelle einige Zeit stehen und verlagert dabei das Körpergewicht abwechselnd von einem zum anderen Fuß, ohne die Füße selbst vom Boden abzuheben, so sinkt man schnell bis über die Waden in den Boden ein. Auch die grabenden Tiere des Sandes vergraben sich nicht durch einen einmaligen Stoß, sondern ruckweise und finden bei den vielen kleineren Bodenerschütterungen keinen großen Grabwiderstand mehr vor.

B. V. b) Gestalt und Aufbau des Wattenbodens und dessen Veränderungen.

Die bisher besprochenen chemisch-physikalischen Bodeneigenschaften geben ein Bild von dem Wattenboden, wie er losgelöst von allen auf ihn einwirkenden Faktoren erscheinen würde. Der Wattenboden ist jedoch den Einwirkungen einer Menge anderer Faktoren ausgesetzt, die seinen Aufbau und seine Gestalt bestimmen. Durch seine Lage im Gezeitengürtel und seine Schwemmbodennatur bewirken diese Faktoren, die sich nicht nur in ihrer Stärke, sondern ebenso oft auch in ihrer Richtung ändern, eine beständige Veränderung des Wattenbodens.

Die wichtigsten der auf den Wattenboden einwirkenden Faktoren sind die der Gezeiten und die in ihrem Gefolge auftretenden hydrischen Faktoren (Strömung und See-gang) und ferner die biotischen Faktoren. Die Wirkung der verschiedenen biotischen Faktoren wird im einzelnen im ökologischen Teil der Arbeit an den entsprechenden Stellen erwähnt werden. Im Folgenden sollen nur die Wirkungen der wichtigsten abiotischen Faktoren auf den Wattenboden geschildert werden, soweit sie zum Verständnis der Verbreitung der Lebewesen auf dem Watt nötig sind.

B. V. b. 1) Die Gezeitenerscheinungen auf dem Watt.

Ehe näher auf die Wirkung der einzelnen Faktoren auf den Wattenboden eingegangen wird, sei kurz einiges über die Gezeitenerscheinungen auf dem Watt gesagt, da erst dadurch ein Verständnis der anderen Faktoren möglich ist.

Denken wir uns das Watt als eine vollkommen ebene Fläche, die gleichmäßig von der ThwL zur TnwL hin abfällt, dann würde die Gezeitenerscheinung sich folgendermaßen äußern: Kurz nach Tnw beginnt die Flut in breiter Front auf der Ebene zur ThwL hin vorzudringen, zunächst langsam, dann schneller, bis ein Höchstwert in der Geschwindigkeit des Vordringens erreicht wird. Von diesem Höchstwert ab erfolgt das Vordringen der Flut wieder langsamer und klingt allmählich bis zum Erreichen der ThwL auf 0 ab. Einige Zeit um Thw ist Stauwasser, der Wasserspiegel fällt nicht oder nur sehr langsam. Einige Zeit nach Thw beginnt der umgekehrte Vorgang, die Ebbe. Das Wasser fällt zunächst langsam, die Fallgeschwindigkeit nimmt bis zu einem Höchstwert zu und klingt von da an allmählich wieder auf 0 ab, womit um Tnw herum abermals Stauwasser eintritt.

Der Wattboden ist jedoch nur selten eine von der ThwL bis zur TnwL gleichmäßig abfallende Fläche, im Jadebusen z. B. auf den Ostwatten. Niemals aber ist die Bodenoberfläche glatt (Abb. 43). Im Sandboden z. B. ist die Oberfläche geripelt (Abb. 44), in bindigen Schlicksand- und Schlickboden aber treten biotisch bedingte Bodentafeln von etwa 10 cm Höhe und einigen qm Fläche auf, zwischen denen sich Bodensenken, Wattentümpel befinden (Abb. 12). Durch die letztgenannten Bodenunregelmäßigkeiten wird der Verlauf von Flut und Ebbe auf dem Watt abgeändert. Die Bodentafeln wirken in der ersten Zeit der WZ als Hindernisse auf die Flut und bedingen ein schnelleres Vorschließen des Flutsaumes in den Senken zwischen den Tafeln. Der hemmende Einfluß der Bodentafeln auf das Vordringen der Flut nimmt mit zunehmendem Wasserstande ab. Gleiches gilt für den Abfluß des Ebbewassers. Hier wirken die Bodentafeln in der letzten Zeit der WZ auf das abfließende Ebbewasser stauend. Das letzte Ebbewasser wird in den Wattentümpeln gestaut, und sein Abfluß, der nach dem Trockenfallen der Bodentafeln nur noch über

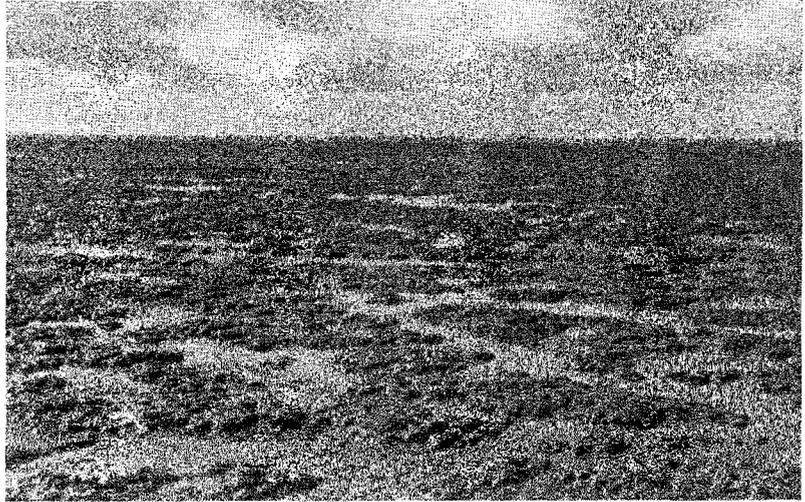


Abb. 12. Schlickiges Schlicksandwatt mit *Mya*- und *Scrobicularia*-Siedlungen nach bewegter See. Die erhabenen Bodentafeln sind unter einer dichten Diatomeendecke durch biogene Sedimentation entstanden und haben durch ihre größere Bindigkeit dem angreifenden Wasser besseren Widerstand geleistet als die von Diatomeen nur wenig besiedelten Stellen zwischen ihnen, die durch den Seegang ausgewaschen wurden und Anlaß zur Bildung zahlreicher Wattentümpel gegeben haben, die teilweise 20 cm tief sind (Verf. phot. Sommer 1936, Dangaster Watt).

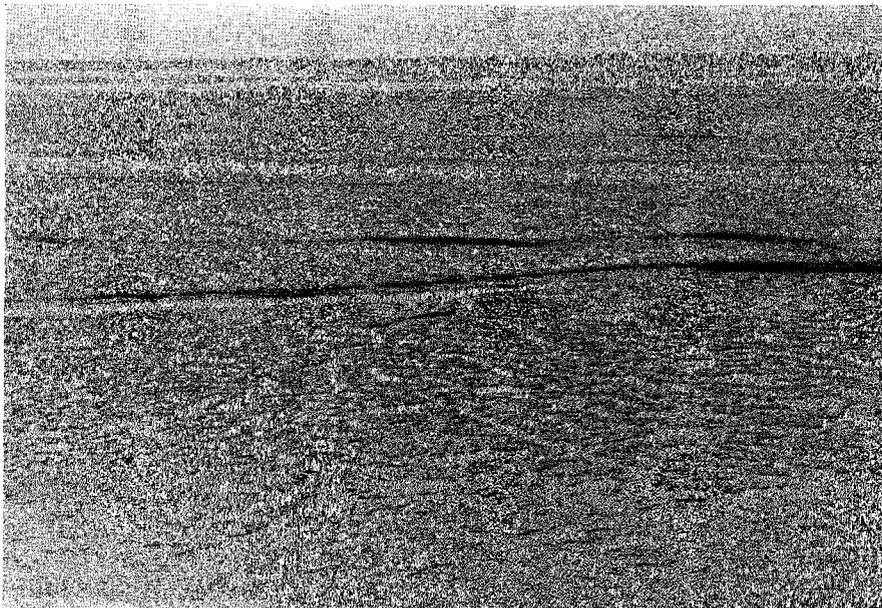


Abb. 13. Das gleiche Watt wie Abb. 12, von der 12 m hohen Mastspitze des Wohnschiffes „Heidina“ aus gesehen. Man beachte, wie sich die Wattentümpel zwischen den Bodentafeln zu flachen, aber verhältnismäßig breiten Rinnen zusammenschließen, die zur Entstehung von Priele führen. In der Mitte des Bildes zwei größere Priele. (Verf. phot., Sommer 1936, Dangaster Watt).

die flacheren Bodenrücken zwischen den Bodentafeln von einem Wattentümpel zum anderen möglich ist, wird stark verzögert. Das Wasser fließt aus den Wattentümpeln noch ab, während der einheitliche Ebbesaum von der betreffenden Wattenstelle schon weit weg gefallen ist. Aus den benachbarten Bodentafeln sickert neues Bodenwasser, das in der ersten Zeit der TZ das aus den Tümpeln abfließende Wasser zum größten Teil ersetzt. Das über die flacheren Bodenrücken hinwegströmende Wasser führt stellenweise zu einer weiteren Verflachung des Rückens, so daß sich schließlich breite flache Rinnensysteme zwischen den Bodentafeln bilden (Abb. 13). Durch Zusammenschluß mehrerer Rinnen kommt es zur Ausbildung größerer, tieferer Abflußrinnen, die nach dem unteren Watt hin durch Zusammenfließen immer größer werden und schließlich als einheitliche größere Wasserrinnen im Bereich der TnwL in die tieferen Fahrinnen münden. Es bildet sich auf diese Weise ein in den oberen Watten reich verzweigtes System von Abflußrinnen, die als Priele bezeichnet werden, und die mit einem Flußsystem des Festlandes große Ähnlichkeiten haben. Die obersten Verzweigungen gehen schließlich mehr oder weniger deutlich in Wattentümpel über. Das letzte Ebbwasser fließt mithin durch die Priele zusammen mit dem aus den trocken gefallen Wattflächen absickernden Bodenwasser vom Watt ab.

Wenn nachfolgend Flut einsetzt, dann dringt das Wasser in den Prielen, die teilweise tief in die Wattflächen eingeschnitten sind, schon weit ins Watt vor. Die Wattflächen werden weniger von der TnwL als vielmehr von den Rändern des übertretenden Prieles her überflutet.

Eine weitere, sehr starke Abänderung erfährt der Tidenverlauf auf dem Watt durch besondere Höhengestaltung auf den Westwatten des Jadebusens. Die Westwatten fallen von der ThwL nur bis zur Mitte gleichmäßiger ab, dann beginnen sie zum größten Teil wieder um 0,5 bis 0,75 m anzusteigen, um erst kurz vor der TnwL schnell mit einem Schräghang nach den tieferen Rinnen hin abzufallen. Die Flut steht an den Schräghängen mehrere Stunden und dringt währenddessen durch die vielen Priele sehr tief in die Watten ein. Die mittleren Schlicksandwatten werden von den Prielen aus schon überflutet, während die nahe der TnwL liegenden Sandwatrückten als Inseln abgeschlossen und erst später allseitig überflutet werden. Erst die oberen Wattengebiete der Westwatten zeigen wieder eine regelmäßige Ueberflutung ähnlich der der Ostwatten. Bei Ebbe verläuft der ganze Vorgang in umgekehrter Richtung.

Stärker beeinflusst wird der Tidenverlauf auf dem Watt durch den Wind. Ein ablandiger stärkerer Wind drückt das letzte Ebbwasser schnell vom Watt herunter und staut den Flutsaum etwas, während umgekehrt ein auflandiger Wind sehr viel letztes Ebbwasser auf dem Watt zurückhält, dessen Abfluß mitunter unmöglich macht und andererseits den Flutsaum schneller über das Watt vorrücken läßt. Bei ablandigem Wind sind daher die Wattentümpel stets weniger wasserhaltig, der Boden ist trockener, während bei auflandigem Wind die Tümpel sehr wasserhaltig sind und der Wattenboden selbst im oberen Schlickwatt während der ganzen TZ unter einer 0,5 bis 1 cm dicken Wasserdecke stehen bleiben kann.

Schließlich sei noch einiges über die Geschwindigkeit gesagt, mit der die Flut bzw. die Ebbe über das Watt ziehen. Einen großen Einfluß hat dabei zunächst der Neigungswinkel der betreffenden Wattfläche; denn je flacher das Watt ansteigt, umso schneller dringt die Flut vor, bzw. die Ebbe zurück. Da die Steig- bzw. Fallgeschwindigkeit des Wasserspiegels etwa in der Mitte einer halben Tide am größten sind (vgl. LÜDERS, 1930, S. 238 ff.), so ist für die mittleren Wattgebiete ein schnelleres, für die höchsten und niedrigsten Wattgebiete ein langsames Auf- bzw. Abfließen des Wassers die Regel. Auch übt Richtung und Stärke des Windes (s. o.) einen Einfluß auf den Tidenverlauf aus. So wurde z. B. auf den Ostwatten bei stärkerem Westwind ein Flutsaum beobachtet, der in der ersten Zeit mit einer Geschwindigkeit von über 0,5 m/sec. über das Watt lief. Durch den Wind war das Flutwasser derart aufs Watt vorgetrieben worden, daß der Flutsaum stellenweise in einer Höhe von 1—2 cm sich überstürzend angerollt kam. Doch ist ein derart rasches Auflaufen nur selten der Fall. 0,5 m/sec. sind hohe Geschwindigkeiten. Meistens bleiben sie kleiner und man kann auch im weichen Boden mit dem Steigen und Fallen des Wassers gut Schritt halten, wenn man dem Wasser folgen kann und nicht durch größere Priele zu längeren Umwegen gezwungen ist.

B. V. b. 2) Die Prielgebiete und ihre Umlagerungen.

Durch die Gezeiten werden im Watt zwei voneinander grundverschiedene Biotope gebildet, die Prielgebiete und die Wattflächen. Wie bereits im vorhergehenden Abschnitt erwähnt wurde, sind die Priele Bildungen des letzten Ebbe- und des zur TZ aus den trockengefallenen Wattengebieten absickernden Bodenwassers. Ihre Entstehung verdanken die anfänglich kleinen Abflüßrinnen den Unregelmäßigkeiten in der Höhengestaltung des Wattensbodens, die je nach der Höhenlage der betreffenden Wattengebiete verschiedene

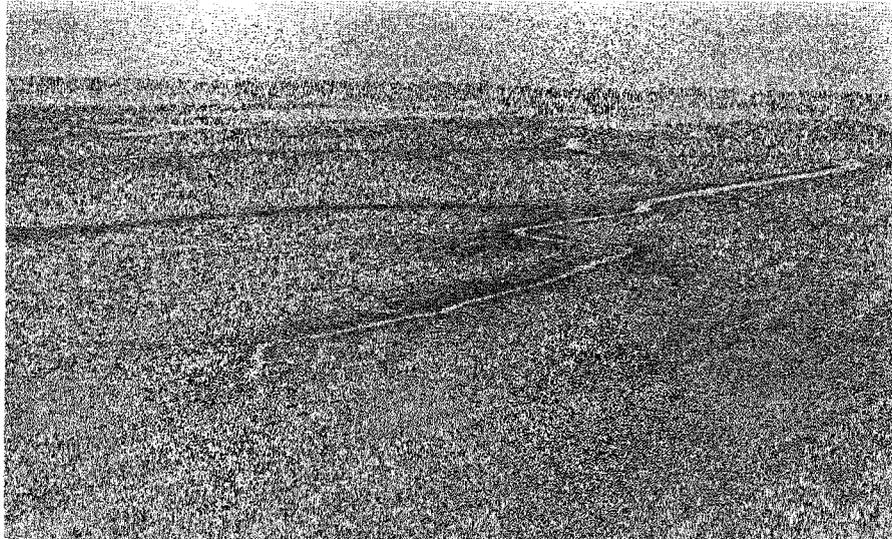


Abb. 14. Entstehungsgebiet der Priele im oberen Bereich des Schlicksandwattes. Auf den Wattflächen sind die dunkleren Stellen die „trockenen“ Bodentafeln, die helleren die Wattentümpel, aus denen die Priele ihre Entstehung nehmen. Die Aufnahme wurde etwa $\frac{1}{2}$ Stunde vor Ueberflutung der Wattfläche gemacht. Man sieht im Hintergrund die ankommende Flut, während der größere Priel schon bis weit ins Watt hinein fast randvoll vom Flutwasser angefüllt ist, so daß nach wenigen Minuten von seinen Rändern aus ein großer Teil der Wattflächen überströmt wird. (Verf. phot., Sommer 1936, Vareler Watt. Die Aufnahme wurde von der Mastspitze des Wohnschiffes „Heidina“ gemacht).

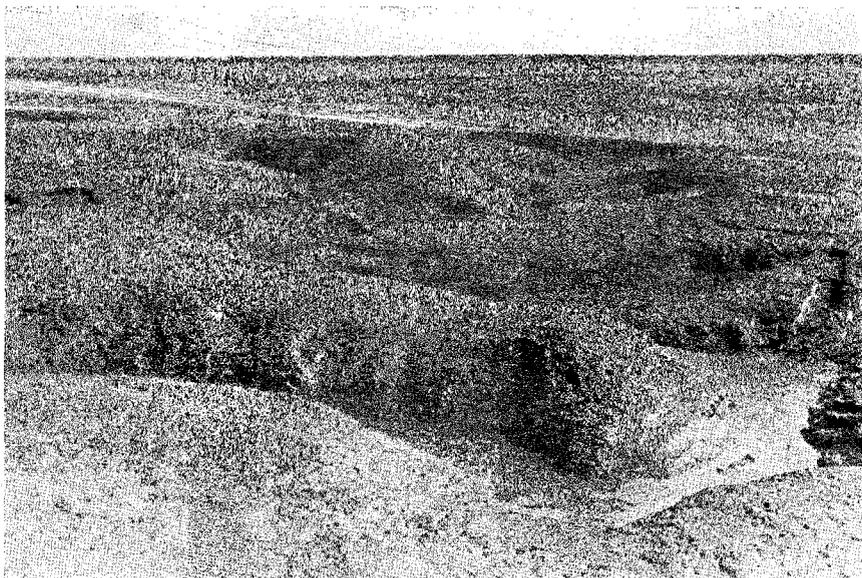


Abb. 15. Kleiner Nebenpriel im stark schlickigen Schlicksand mit vielen, teils rückläufigen Windungen wenige m vor seiner Einmündung in den Hauptpriel, der als weite Bodenmulde im oberen Teil des Bildes zu sehen ist. (Verf. phot., Sommer 1935, Voslapp-Watt).

Ursachen haben. Im oberen Schlick- und mittleren Schlicksandwatt sind es vorwiegend biotische Ursachen, im unteren Sandwatt sind es besonders Strömung und Seegang.

Die größeren Priele des Jadebusens werden durch Moddern (C V c) in ihrem Oberlauf künstlich tief erhalten, da sie wichtige Sielausflüsse zur Entwässerung der Marsch bilden. Sie ziehen als breite tiefe Rinnen bereits durch die obersten Wattengebiete, wo



Abb. 16. Nebenpriel im Schlicksandwatt gegen Ende der TZ. Auf den Schräghängen gut besiedelte *Corophium*- und *Peloscolex*-Siedlungen. Die Tiefe des Prieles beträgt etwa 1,40 m. Auch gegen Ende der TZ strömt noch Wasser den Priel abwärts. (Verf. phot., Sommer 1936, Voslapp-Watt).

ohne Zutun des Menschen keine derart großen Priele entstehen würden. Ebenfalls durch menschliche Tätigkeit entsteht im obersten Watt noch eine zweite Art von Priele dadurch, daß im Außengroden tiefe Entwässerungsrinnen angelegt werden und daß die größeren, ungefähr 1 bis 1,5 m tiefen Becken im deichnahen Teil des Grodens, aus denen die für den Deichbau benötigten Erdmassen gegraben wurden, ebenfalls durch künstliche breite Rinnen mit dem Watt in Verbindung bleiben, um dem trüben Flutwasser den Eintritt in die Becken zu ermöglichen, wo sich stets ein Teil der Wassertrübe absetzt, so daß die Becken auf diese Weise langsam wieder aufschlickten. Das in den Gräben und Rinnen aus dem Groden ausströmende Wasser bildet im oberen Schlickwatt kleine Priele, die sich jedoch schon in einer Entfernung

von 30—50 m von der Grodenkante im Watt verlieren und niemals zur Bildung eines Prielsystems Anlaß geben.

Der Verlauf der Priele ist meist stark gewunden; größere, geradlinige Strecken sind selten (Abb. 14). Die Schlängelung der Abflußrinnen wird oft derart stark, daß der Verlauf des Prieles rückläufig wird (Abb. 15), was besonders an vielen Stellen des Schlicksandwattes beobachtet werden kann, während die Schlängelungen im sandigen Watt nur ausnahmsweise rückläufig werden.

Je nach der Bindigkeit des Bodens ist die Ausbildung des Prieles verschieden. Im bindigen Schlick- oder Schlicksandwatt sind die Priele tief in den Boden eingeschnitten. Schon 0,5 bis 1,5 m breite Priele werden oft über 1 m tief (Abb. 16). Auf größeren



Abb. 17. Flache, aber breite Sandwattpriele im Solthörner Watt. Die Besiedlung der Wattflächen besteht aus *Arenicola*- und Herzmuschel-Siedlungen. (Verf. phot., Sommer 1935).

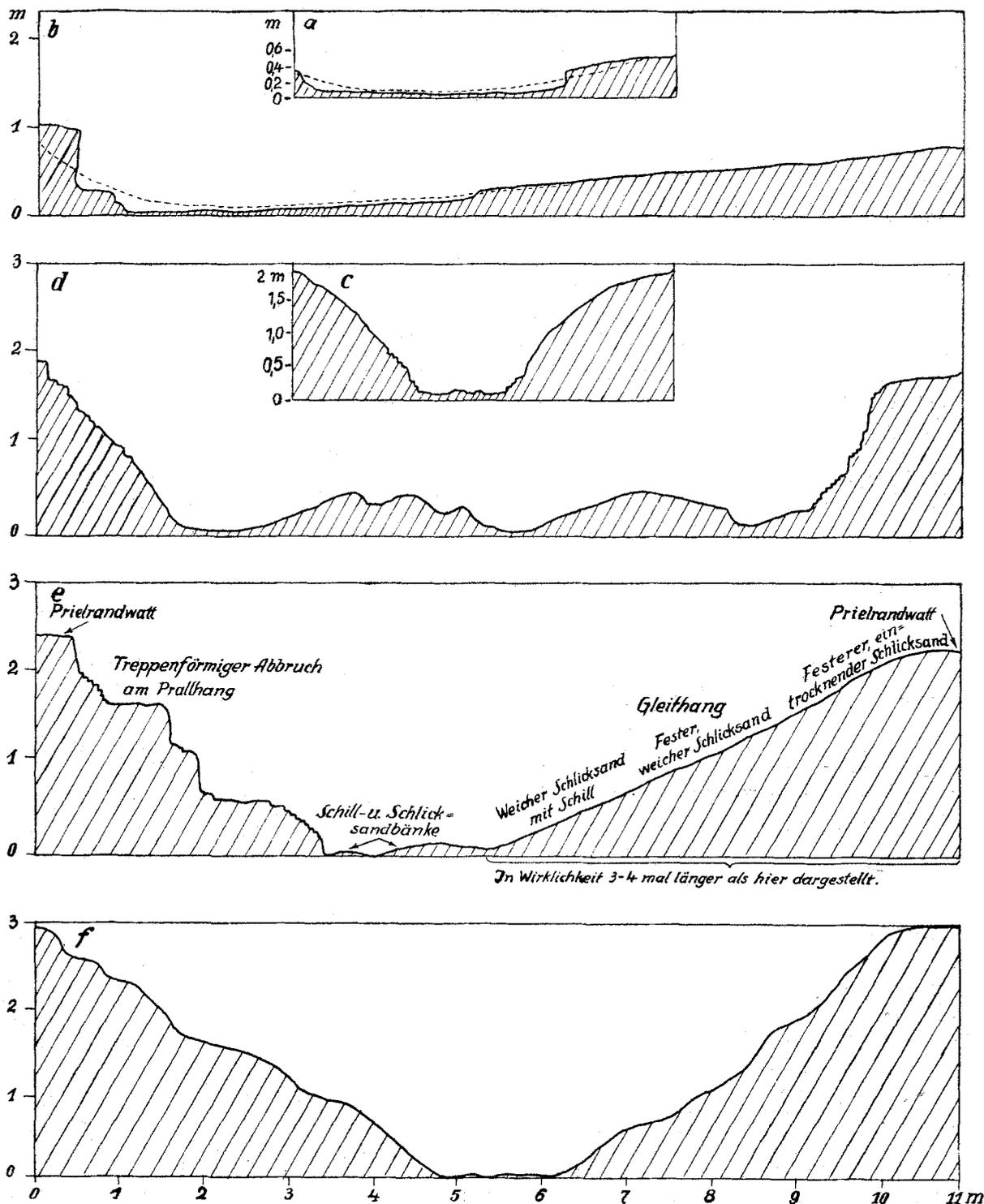


Abb. 18. Querschnitte durch die wichtigsten Prieltypen. Querschnitt durch a) einen flachen, typischen Sandwattpriel, b) einen stark gewundenen, „tiefen“ Sandwattpriel, die gestrichelte Linie gibt den Querschnitt während der WZ an, c) einen kleinen Priel des Schlick- bzw. Schlicksandwattes, d) einen gerade, e) einen stark gewunden verlaufenden Priel im Schlicksand bzw. Schlickwatt, f) einen größeren Priel im weichen, geschützten Schlickwatt. Der Gleithang in e) ist um etwa das Dreifache in der Waagerechten verkürzt dargestellt.

geradlinig verlaufenden Prielläufen ist an beiden Seiten des Prieles der obere Teil des Ufers als Steilkante ausgebildet, die weiter unten in einen Schräghang aus weichem Schlick oder Schlicksand übergeht. Der Prielboden ist an diesen Stellen sehr breit. Bei stärkerer Schlängelung des Prieles wird an der Außenbogenseite ein Steil- oder Prallhang ausgebildet, an der Innenseite des Bogens ein schräg bis zur Wattfläche ansteigender Schräg- oder Gleithang (s. LÜDERS, 1930, S. 250). Hier ist nur ein sehr schmaler Prielboden vorhanden. Im Sandwatt dagegen läßt der lockere Boden die Ausbildung tieferer Rinnen nicht zu. Die selteneren Sandwattpriele (= Priele, die im Sandwatt entstehen) sind breiter (1—3 m) und flacher (10—50 cm tief) (Abb. 17). In Abb. 18 sind zur Erläuterung des Gesagten Querschnitte durch die einzelnen Prielformen nebeneinander gestellt.

Das Flutwasser dringt in die Priele von der TnWL her weit ins Watt vor, während die Wattflächen zu beiden Seiten der Priele noch unüberflutet sind. Größere Stromgeschwindigkeiten sind damit zunächst noch nicht verbunden. Es kommt an der Grenze, wo das abfließende Wasser dem von unten her eindringenden Flutwasser begegnet, zu einem Wasserstau. Später setzt dann ein langsamer Strom prielaufwärts ein. Zu größeren, prielaufwärts gerichteten Stromgeschwindigkeiten im Priel kommt es dann, wenn vom oberen Priellauf aus Wattflächen bereits überflutet werden, während die Wattgebiete zu beiden Seiten des Unterlaufes noch unüberflutet sind. Dann muß ja das auf die weiten Wattflächen tretende Wasser durch den unteren Priellauf hindurch. Die Geschwindigkeit der Strömung läßt aber sofort nach dem Ueberfluten auch der unteren Wattflächen wieder nach, da jetzt das Wasser auch über die Wattflächen her ergänzt werden kann. Diese stärkeren Flutströmungen sind auf den Prielunterlauf beschränkt. Sobald die Wattflächen zu beiden Seiten des Prieles überflutet sind, wird die Strömung im Priel geringer und unterscheidet sich bei höherem Wasserstand auf den Watten zu beiden Seiten des Prieles nicht mehr wesentlich von der auf den betreffenden Wattflächen. Während der Ebbe kehrt die Strömung im Priel in die entgegengesetzte Richtung um. Das Wasser strömt prielabwärts vom Watt in die Fahrrinnen. Von den Wattflächen stärker abweichende Stromgeschwindigkeiten treten auch dabei im Priel zur WZ nicht auf, wenn nicht die unteren Watten höher liegen als die mittleren und das von letzteren abfließende Wasser stauen und nur durch den Priel in die Fahrrinne austreten lassen.

Während der Ebbe treten im Priel die gleichen Strömungserscheinungen wie bei Flut auf, nur verläuft die Strömung in umgekehrter Richtung. Doch fließt auch während der TZ beständig Wasser in den Priel hinein. Je weiter weg der Ebbesaum gefallen ist, desto größer

ist das Gefälle, welches das während der TZ abfließende Wasser im Priel vorfindet. Weder Flut- noch Ebbewasser finden bei ihrem Auf- und bei ihrem Abfließen, sei es auf den Wattflächen oder in den Prielen, ein Bodengefälle in derart großem Umfange vor, wie das während der TZ in den Prielen abfließende Wasser. Dieses hat demzufolge auch sehr große Stromgeschwindigkeiten, wie sie während der WZ weder vom Flut- noch vom Ebbewasser im Watt erreicht werden. Die große Geschwindigkeit führt bei Unregelmäßigkeiten des Prielgrundes zu Stromschnellen und kleinen Drehlöchern. Doch läßt der Zustrom aus den oberen Watten gegen Ende der TZ mehr und mehr nach. Die höheren Stellen des Prielbodens kommen trocken zu liegen, zwischen ihnen schlängelt sich ein seichter Wasserlauf hindurch (Abb. 19). An tieferen Stellen steht das Wasser stellenweise fast ganz und strömt nur über die flacheren Stellen schneller ab. Oft treten nach län-

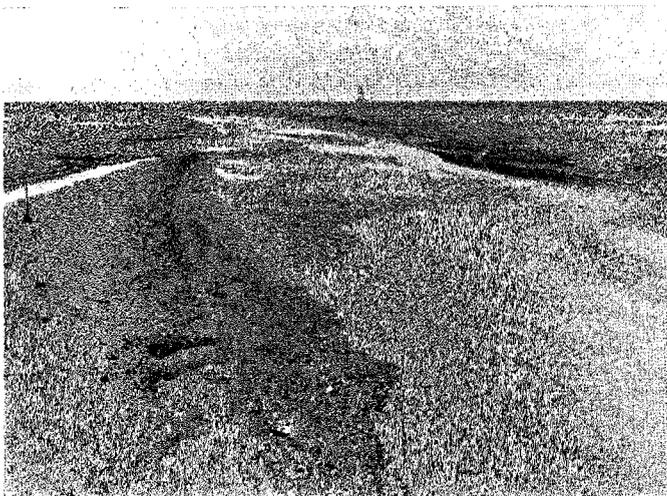


Abb. 19. Größerer Priel im Schlicksandwatt gegen Ende der Trockenliegezeit. Auf dem Prielboden schlängelt sich ein schmaler flacher Wasserlauf zwischen den Schilfbänken hindurch, die aus *Mya*-, *Scrobicularia*- und *Cardium*-Schalen zusammengesetzt sind. Von links her mündet ein Nebenpriel ein. Auf der schmalen Schlicksandzunge links sind widerstandsfähigere Schlicksandflächen freigespült, die oft von *Polydora*-Siedlungen besiedelt sind. (Verf. phot., Sommer 1935, Voslapp-Watt).

gerem Trockenfallen der Watten und einsetzender Wasserarmut im Priel auch Wasserfälle auf, die im Prielboden tiefe Kolke erzeugen. Nur ausnahmsweise trocknet ein Teil des Priellaufes zur TZ gänzlich aus, z. B. kleinere Priele, die ihre Entstehung im Sandwatt haben (Sandwattpriele), meistens aber bleibt in allen Prielen, auch in ihren Oberläufen, während der ganzen TZ ein kleines Rinnsal erhalten.

Oben wurde der Priel mit einem Fluß verglichen. Jetzt wird auch klar, worin die Uebereinstimmung liegt. Der Priel gleicht einem Flußlauf nur während der TZ, durchläuft aber auch dann noch im Unterschied zum Fluß in wenigen Stunden alle Uebergänge vom „Ueberschwemmungszustand“ bis zum weitgehenden „Austrocknungszustand“ eines Flusses. Das zur TZ mit großer Geschwindigkeit abfließende Wasser bestimmt die Ausbildung des Prieles, während das zur WZ im Priel ab- und auflaufende Ebbe- oder Flutwasser von untergeordneter Bedeutung ist und sich nur auf das Mündungsgebiet stärker auswirkt.

Im Priel können vier verschiedene Kleinbiotope unterschieden werden, der Prielboden, der Schräghang, der Steilhang und die Prielrandwatten, ein schmaler Streifen der Wattfläche neben den Prielufern, der ebenfalls noch unter dem Prieleinfluß steht. Alle

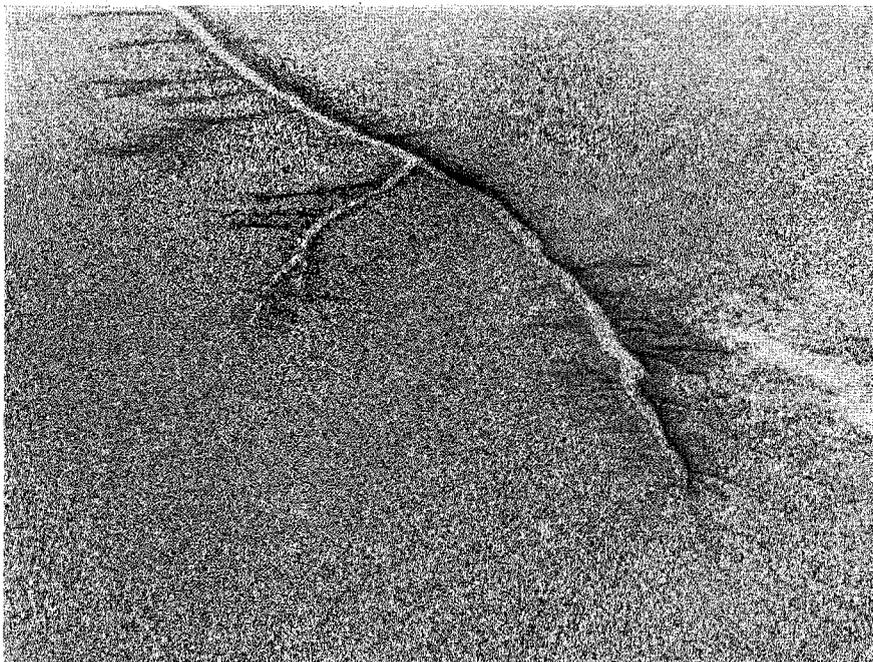


Abb. 20. Prielentstehung durch rückschreitende Wasserfälle. Der Priel beginnt hier als etwa 0,5 m breite und 0,20 m tiefe Rinne, wie es besonders an dem Prielende rechts unten zu sehen ist. Die Wattflächen werden von *Mya*- und *Scrobicularia*-Siedlungen eingenommen, die Prielrandgebiete von *Heteromastus*-Siedlungen, die sich durch die zahlreichen Kothäufchen als dunkle Säume zu beiden Seiten des Prieles entlangziehen. (Verf. phot., Sommer 1936, Dangaster Watt. Die Aufnahme wurde von der Mastspitze des Wohnschiffes „Heidina“ gemacht).

vier Kleinbiotope unterscheiden sich voneinander durch die verschiedene Art ihrer Umlagerungen, wie sie durch den Priel erzeugt werden. Bei den Prielumlagerungen sind ökologisch besonders die in kürzeren Zeiten erfolgten Umlagerungen wichtig.

Der Prielboden ist während der ganzen TZ sehr starker Strömung ausgesetzt. Feineres, lockeres Bodenmaterial wird beständig bewegt, vorwiegend prielabwärts. Gröberes Schillmaterial, wie es während stürmischem Wetters in größerer Menge in den Priel eingespült wird, häuft sich zu größeren Schalenbänken an. Unregelmäßigkeiten in der Bindigkeit des Bodens führen zu tieferen Kolken an Stellen mit wenig bindigem Boden, wogegen bindigere Bodenstellen als Rücken oder Barren stehen bleiben; während der TZ fällt das Wasser in Form von Wasserfällen die Barren hinunter. Ist der Prielboden breit, dann schlängelt sich gegen Ende der TZ, wo nur noch wenig Wasser im Priel vorhanden ist, ein schmaler, flacher Wasserlauf zwischen den Bänken und Barren am Priel abwärts. Die Wasserfälle sind oft auch im Oberlauf an den Stellen vorhanden, wo der Priel aus Wattentümpeln entsteht. (Abb. 20.) Hier verschiebt sich der mit 30–40 cm Breite und etwa 5–20 cm Tiefe entstehende Priel durch den rückschreitenden Wasserfall immer höher

ins Watt hinauf. Ebenso werden durch Rückschreiten der Wasserfälle die Barren des Prielbodens allmählich zerstört. Die Schill- und Sandbänke auf dem Prielboden verlagern sich ständig. Der Boden der Sandwattpriele ist dagegen meist sehr einheitlich als ein stark strömungsgeripelter, reiner Sandboden ausgebildet.

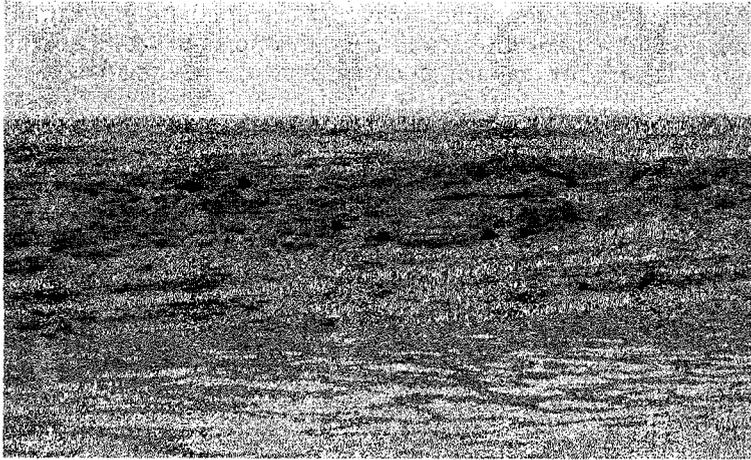


Abb. 21. Steilkante des Varel Tiefs im Schlickwatt. Die Löcher in der Wand sind die Eingänge zu den tiefen Gängen der Wollhandkrabben. Die Prielsteilkante zeigt zugleich die Schichtung des Wattbodens. (Verf. phot., August 1937).



Abb. 22. Etwa 1 m hohe Steilkante im Sandwatt. Der Abbruch erfolgt auch hier durch Sackung der Steilkante. Es entstehen bis 1 m von der Kante weg Sackungsrisse im Wattenboden. Die hier abgebildete Steilkante ist das Ergebnis des nur 15 cm tiefen Prieles während der TZ. Während der WZ ist statt der Steilkante ein flacher, muldenförmiger Abfall vorhanden. (Verf. phot., Sommer 1936, Würdeleher Sand).

Die Steilufer befinden sich in umso stärkerem Abbruch, je höher und weicher der Boden der Steilkante ist. Besonders an den Prallhängen sind die Umlagerungen z. T. sehr stark, da hier ein schützender Gleithang am unteren Teil fehlt, wie er in gerade verlaufenden Prieilen ausgebildet ist (Abb. 21). Die Strömung wäscht die lockeren Schichten im Boden des Steilufers schneller aus als die bindigeren, härteren. Dadurch bröckeln auch die freigespülten, widerstandsfähigeren Schichten des Prallhanges ab, wenn sie genügend weit unterhöhlt worden sind. Die dachziegelartig vorstehenden Schichten bieten

vielen Strandkrabben während der TZ Schutz gegen Austrocknung. Die Steilkante wird nur in geringem Maße durch das strömende Wasser zerstört. Denn wäre das der Fall, dann müßte eine Schliffhohlkehle am Prallhang ausgebildet sein, da das Wasser am unteren Teil der Prielwand längere Zeit fließt als an den oberen Teilen, weil ja der Wasserspiegel im Priel regelmäßig steigt und fällt. Das Gegenteil ist aber der Fall; der Steilhang fällt stets treppenförmig ab, besonders wenn er sehr hoch ist. Nur selten werden über 1 m hohe geradlinig abfallende Steilkanten (Abb. 22) beobachtet. Die Steilkante wird vielmehr, wie jede andere Steilkante im Watt (CIII d 2), in erster Linie durch die Bodensackungen zerstört. Besonders während der TZ, wo noch der Gegendruck des Wassers fehlt, gleitet der Boden der Kante nach dem Priel hin ab; in einiger Entfernung von der Kante (bis 2,5 cm) entstehen Drehungsrisse. Bis über 50 cm dicke, 80 cm hohe und 1,5 m lange Bodenschollen brechen aus der Wand ab und fallen in den Priel, wo sie durch die rasche Strömung schnell aufbereitet und als Schlicksandgerölle prielabwärts verfrachtet werden. Von ökologischer Bedeutung ist dabei, daß durch den klumpigen Abbruch der Steilkante die gesamte Besiedlung des abstürzenden Brockens in den Priel gelangt.

Die Ausbildung eines Steilhanges ist naturgemäß im bindigen Boden des Schlicksandwattes oder des Schlickwattes am deutlichsten, während im lockeren Sandboden nur kleine, meist 10—30 cm hohe Steilkanten angetroffen werden. Doch kann auch im Sandwatt die Prielsteilkante eine beachtliche Höhe haben, wenn der Sand während

der TZ einen großen Teil seines Porenwassers verliert und nur mehr feucht und dadurch bindig ist (s. S. 228). In einem nur 200 m langen Sandwattpriel des Würdeleher Sandwattes wurden Steilkanten über 1 m Höhe beobachtet, die die gleichen Sackungserscheinungen noch schöner als der bindigere Schlicksandboden zeigten (Abb. 22). Im Unterschied aber zum Schlick- oder Schlicksandsteilhang, der auch während der WZ erhalten bleibt, verschwindet der Steilhang im reinen Sandwatt während der WZ, da während der Wasserbedeckung der Sandboden in den Zustand des Fließsand übergeht, der eine Steilkante unmöglich macht. Prielkanten, wie sie z. B. Abb. 22 zeigt, sind reine TZ-Bildungen, zur WZ sind nur noch seichte Bodenmulden mit flach ansteigenden Gängen statt der tief in den Boden eingeschnittenen Rinne mit über 1 m hohem Steilhang vorhanden.

Der Schräg- oder Gleithang des Prieles zeigt Sinkstoffablagerung; hier entsteht neuer schlickhaltiger Boden. Der Bodenaufwuchs wird stellenweise durch biotische Faktoren (z. B. Diatomeendecken, s. C III b 1) stark gefördert. Der Boden ist daher stets sehr weich und wird erst in größerer Tiefe fester. Der Gleithang ist nur dann einer geringen Umlagerung ausgesetzt, wenn nach dem Abfallen des Wasserspiegels im Priel Sickerwasser von der oberen Prielkante den Gleithang hinunterfließt und auf dem weichen Gleithang kleinere Rinnsale ausbildet, die die oberflächlichen Schichten des Hanges wieder auswaschen. Das ist besonders bei den tiefen, aber verhältnismäßig kurzen Seitenpriele im Schlickwatt der Fall, wo der Hauptpriel durch Moddern künstlich tief gehalten wird, besonders schön beim Steinhauser Priel (Abb. 23).

Der Priel ist \pm V-förmig, die Gleithänge zeigen einen stark welligen Verlauf, der durch zahlreiche kleine Sickerwasser zustande kommt. Während der TZ ist im Prielboden kaum noch Wasser vorhanden, der Boden ist z. T. mit einem über 1 m tiefen dünnflüssigen Schlickbrei erfüllt. Steilkanten sind hier kaum noch ausgebildet, obwohl der Priel infolge seiner Lage im oberen Schlickwatt sehr tief z. T. über 3 m tief in den Schlickwattboden eingeschnitten ist (Abb. 23).

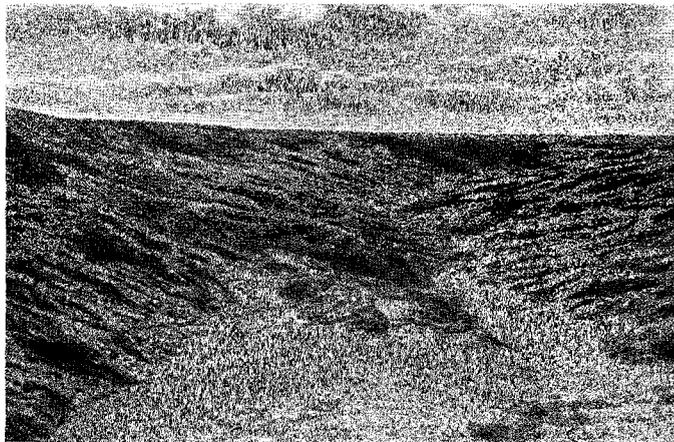


Abb. 23. Nebenpriel des Steinhauser Prieles im Schlickwatt. Der Priel ist 3 m tief ins Watt eingeschnitten und führt zur TZ nur wenig Wasser. Der Boden wie die Hänge bestehen aus weichem, wässrigem Schlickboden, in den man bis zu den Oberschenkeln versinkt. Die Besiedlung der Hänge und des Schlickbodens besteht fast nur aus *Nereis* und *Petosclex*; erst im oberen, festeren Teil des Hanges kommen *Corophium*-Siedlungen vor. (Verf. phot., Sommer 1936, Bockhorner Watt).

Der Priel verlagert sich im Watt beständig. Der Prallhang rückt gegen das Watt hin vor, hier wird das Watt abgetragen, während der Gleithang entsprechendes Neuwatt bildet. Diese Verlagerung des Prieles ist je nach der Beschaffenheit des Bodens und der Größe der Priele verschieden stark und schnell. Im Sandwatt ist die Verlagerung des Prallhanges während der TZ fast immer mehrere Meter, im Schlicksandwatt aber viel weniger, oft gar nicht merkbar. Die Prielumlagerung bei starker Schlingelung des Priellaufes beschränkt sich ungefähr auf den von den Berührungslinien der Außenbögen eingeschlossenen Wattstreifen. Auf diesen Streifen wirkt der sich schlängelnde Priel ähnlich wie die Schraube eines Fleischwolfes. Zu diesen Umlagerungen kommen noch andere, die dadurch entstehen, daß der Priel als ganzes nach einer bestimmten Richtung wandert und sich verlegt. Doch ist letztere Art der Umlagerung langfristiger und tritt ökologisch nicht so sehr hervor, wenigstens nicht auf dem Watt, wo vor allem die erstere Art der Umlagerung ökologische Bedeutung besitzt, weil sie schneller erfolgt. Das Gebiet zwischen den Berührungslinien der Außenbögen eines Prieles kann als Prielrandgebiet bezeichnet werden und ist umso stärker gegen die anschließenden Wattflächen abgegrenzt, je stärker der Priel sich schlängelt und je schneller die Umlagerungen durch Vorrücken des Prallhanges und Sinkstoffabsatz am Gleithang erfolgen.

Bei stürmischem Wetter kann der Unterlauf des Prieles starken Versandungen ausgesetzt sein. Ein gewöhnlich 1 m tiefer Priel kann bis auf 80 cm aufsandten. Die Sandmassen, die in den Priel eingespült wurden, bleiben tagelang im Zustand eines ausgesprochenen Fließsand. In der Sanddecke waren oft z. B. durch ihre Härte voneinander unterscheidbare Schichten vorhanden. Die obere Sanddecke kann am besten mit einer Moordecke verglichen werden. Beim Betreten hält sie nur, wenn man sehr schnell darüber geht, dabei zittert die Decke wie eine Gallerte. In anderen Prielen wieder ist der eingespülte Sand ein typischer Triebssand.

Vor der Mündung eines jeden Prieles in die Fahrrinne, wo sich naturgemäß die Stromgeschwindigkeit plötzlich sehr verringert, lagert sich ein Teil der gröberen Sinkstoffe (Feinsand) ab, es kommt zur Bildung einer Mündungsbarre. Mit einer ganz ähnlichen Barre enden auch die künstlichen Entwässerungsgräben der Außengroden kurz nach ihrer Ausmündung ins Schlick- oder Schlicksandwatt.

B. V. b. 3) Die Umlagerungen auf den Wattflächen.

Auf die Wattflächen wirken von abiotischen Faktoren besonders der Seegang und die Strömung umlagernd, während im Priel Seegang als umlagernder Faktor von untergeordneter Bedeutung bleibt.

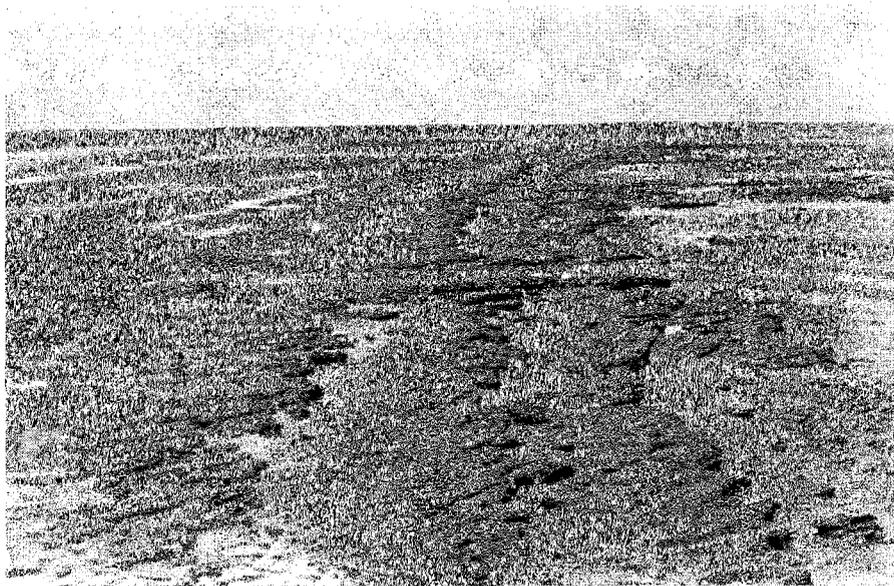


Abb. 24. Am Schräghang des Sandwattes zur Fahrrinne freigespülte schlick- und detritushaltige Sandlagen. Hier siedelt oft *Corophium* und *Polydora*. Bei Aenderung der Wetterlage versanden diese Schichten zum größten Teil wieder vollkommen. (Verf. phot., Sommer 1935, Heppenser Watt).

Seegang und Strömung wirken umso nachhaltiger auf den Boden ein, je tiefer und je näher der TnwL die betreffende Wattenstelle liegt, da an diesen Stellen die WZ sehr lang andauert und der hohe Wasserstand stärkere Wellenbildung ermöglicht.

Infolgedessen sind die untersten Wattengebiete den stärksten Umlagerungen ausgesetzt. Der Boden bleibt rein sandig, Ablagerung feinerer Wassertrübe ist nicht möglich und würde bei der nachfolgenden Umlagerung auch stets wieder aus dem Boden ausgewaschen werden. Äußerer Ausdruck der starken Umlagerungen der Bodenoberfläche sind die Rippeln, die für Sandwatten kennzeichnend sind. Die Rippeln sind entweder Strömungs- oder Seegangsrippeln, erstere im allgemeinen sehr flach ansteigend und steil abfallend, letztere im allgemeinen mit beiderseits gleich ausgebildeten Hängen. Durch die Wanderung der Sandoberfläche in Rippelform wird der Sandwattboden bis zu 5 cm bei jeder WZ umgelagert. Eine reine Strömungsbildung sind die vereinzelt z. B. auf dem Maifeld, dem Bordumer Sand und den Sandspitzen der Westwatten am Vareler Fahrwasser vorkommenden Gezeitenstrombänke, Großrippeln, die zu Höhenunterschieden bis über 1 m führen können, im allgemeinen aber nur zu Höhenunterschieden von etwa 50 cm führen. Der Boden der Gezeitenstrombänke besteht aus etwas gröberem Sand als der der umliegenden Feinsand-

watten und ist stets sehr weich, oft auch deutlich geschichtet. Größere Tiere wurden in den Gezeitenstrombänken bis jetzt noch nicht angetroffen.

Stärkere Umlagerungen kommen besonders auf den Schräghängen der Sandplatten vor, die nach den breiteren Fahrrinnen hin abfallen. Zur letzten Ebbe und ersten Flutzeit steht hier das Wasser verhältnismäßig lange, z. T. über 4 Stunden. Bei bewegter See sind diese Schräghänge einer leichten Brandung ausgesetzt. Die Folge davon ist eine rasche Zerstörung der Schräghänge. Der auf ihnen abgelagerte Sand wird fortgewaschen und auf die Wattplatte verfrachtet, während auf dem Schräghang die festeren, Widerstand bietenden Schichten freigespült werden, die meistens aus schlickigem Boden oder aus detritusreichen, stark mit Stacheln von *Echinocardium* durchsetzten sandigen Lagen bestehen (Abb. 24). Diese Schichten werden von einer nur ihnen zukommenden Siedlung besiedelt. Auf den Westwatten treten die freigespülten festeren Bodenschichten besonders bei östlichen Winden auf (z. B. auf den Westwatten der Innenjade). Zu anderen Wetterlagen (z. B. schwache, westliche Winde) liegt über den bei Ostwinden freigespülten Bodenschichten ein dünner Brei aus schlickhaltigem Sand, der z. B. im Watt bei Voslapp in einer Dicke von 5–10 cm noch weit auf die *Arenicola*-Sandplatte hinaufreichte. Der darunterliegende härtere Sandboden war noch deutlich geripfelt. Meistens aber bleibt der Brei auf den Schräghang beschränkt, erreicht aber hier z. B. im Würdeleher Watt stellenweise über 40 cm Dicke.

Aehnlichen Veränderungen sind auch die unteren Sandwattgebiete der Ostwatten unterworfen, deren Legden reinen Sand, bei anderen Wetterlagen wieder sehr schlickhaltigen Sand enthalten.

Bei den Umlagerungen des Sandwattes gilt ganz allgemein, daß sie stets die ganze Oberfläche einheitlich betreffen. Der zur WZ wassergesättigte Sandboden befindet sich im Zustand eines Fließsand und läßt keine schroffen Höhenunterschiede zu. Auf dem Sandwatt werden daher immer nur sanfte Bodenwellen angetroffen (Prielsteilkanten vgl. S. 228). Wie fein der Sandboden auf das herrschende Kräfteverhältnis von Strömung und Seegang eingestellt ist, zeigt eine kleine Beobachtung aus dem Sandwatt einer *Arenicola*-Siedlung. Im Sandboden wurden Flächen von 1 qm zur TZ bis auf 50 cm Tiefe vollkommen nach Würmern umgegraben und wieder zugeschüttet. Das zugeschüttete Viereck zeigte einen breiartigen Fließsandboden. Nach einigen Tagen war der Boden des Vierecks unter einer 15 cm hohen Wasserdecke während der TZ, das Viereck lag in einem etwa 30 cm tiefen Bodentrichter, dessen Durchmesser ungefähr 30 m betrug. Zu solchen Bodenveränderungen hatte das Umgraben eines Quadratmeter Bodens geführt.

Anders verlaufen die Umlagerungen im bindigen Boden des Schlick- und Schlicksandwattes. Hier werden nicht mehr alle Teile der Bodenoberfläche gleichmäßig von der Umlagerung erfaßt. Nur bestimmte Teile der Fläche werden umgelagert, andere, die Bodentafeln, bleiben mehr oder weniger unbeeinflusst stehen und werden erst bei stärkeren Stürmen in größerem Umfange abgetragen. Wir können die Umlagerung im bindigen Watt als Tafel-Abbruch/Auftrag im Gegensatz zum Flächenabbruch/Auftrag des Sandwattes bezeichnen (vgl. Abb. 12, 13). In den Umlagerungsvorgang greifen jetzt die biotischen Faktoren stark ein, ja an vielen Stellen sind es nur die biotischen Einflüsse, die das Umlagerungsbild einer Wattfläche bestimmen. Von der Pygospio-Variation an aufwärts ist im Watt des Jadebusens der Faktor Strömung bei den Umlagerungen durch die biotischen Faktoren weitgehend zum mittelbaren Faktor geworden, die Umlagerungen sind im wesentlichen das Ergebnis aus dem Zusammenspiel von biotischen Einflüssen und Seegang. Bei ruhiger See werden die feineren Sinkstoffe und das feinere Wandermaterial des Gezeitenstromes biotisch gebunden, und was wichtig ist, auch dann, wenn die Strömung einen Absatz dieser feineren Korngrößen noch nicht zulassen würde. Nur so kommt der Schlickreichtum der Schlicksandwatten zustande. Auch würde es nie zur Bildung so breiter Schlickstreifen auf den Westwatten des Jadebusen kommen, da auch hier Strömung und Seegang derart feines Material nicht zum Absetzen kommen lassen würden, selbst während der Stauwasserzeit wäre der Absatz der Wassertrübe unbedeutend, wenn nicht die Lebewesen, sei es unmittelbar durch Schleim oder mittelbar durch Koterzeugung die Bindung der feinsten Wassertrübe herbeiführten.

Bei allen Umlagerungen auf dem Watt kann zwischen einem Abbruch und einem Auftrag unterschieden werden. Auftrag kennzeichnet die Wattflächen bei ruhigem Wetter, Abtrag bei stürmischem Wetter. Die gleichen Wattstellen befinden sich beständig in einem von beiden Zuständen, die einander je nach der Wetterlage ablösen. Zu diesen wetterbedingten Umlagerungen kommen noch solche, die in einer Verlagerung ganzer Wattflächen bestehen und die langfristig sind, wie z. B. Verlagerung einer Wattinsel, Verlandung im oberen Wattengürtel der Westwatten usw. Diese langfristigen Umlagerungen

sind für die betreffenden Wattengebiete gewissermaßen die beständigen unter den bodengestaltenden Eigenschaften, meist aber nur durch jahrelange Beobachtungen zu erfassen, während die wetterbedingten Umlagerungen stets bei einer einmaligen Begehung der Wattflächen sicher an den zahlreichen Abbruch- bzw. Auftragsmerkmalen zu ermitteln sind, wie sie im ökologischen Teil mehrfach erwähnt werden.

Die beim Abbruch des Wattes aufgewühlten Bodenmassen gehen zum großen Teil in Sinkstoffe des Wassers über und werden als solche vom Gezeitenstrom überall hin verfrachtet. Bei stürmischem Wetter ist das Wasser des Wattenmeeres sehr trüb. Bei nachfolgendem ruhigen Wetter werden die Sinkstoffe wieder auf dem Watt abgelagert.

Kurz sei noch auf die verschiedene Gestaltung der West- und Ostwatten eingegangen. Die Ostwatten steigen von der TnwL bis zur ThwL im allgemeinen gleichmäßig an (vgl. Abb. 25), während die Westwatten steil ansteigen, dann wieder abfallen (z. T. über 1 m) und erst dann zur ThwL gleichmäßig ansteigen. Die Westwatten haben ferner einen breiten Schlickgürtel, die Ostwatten dagegen nur einen schmalen Schlicksaum. Die

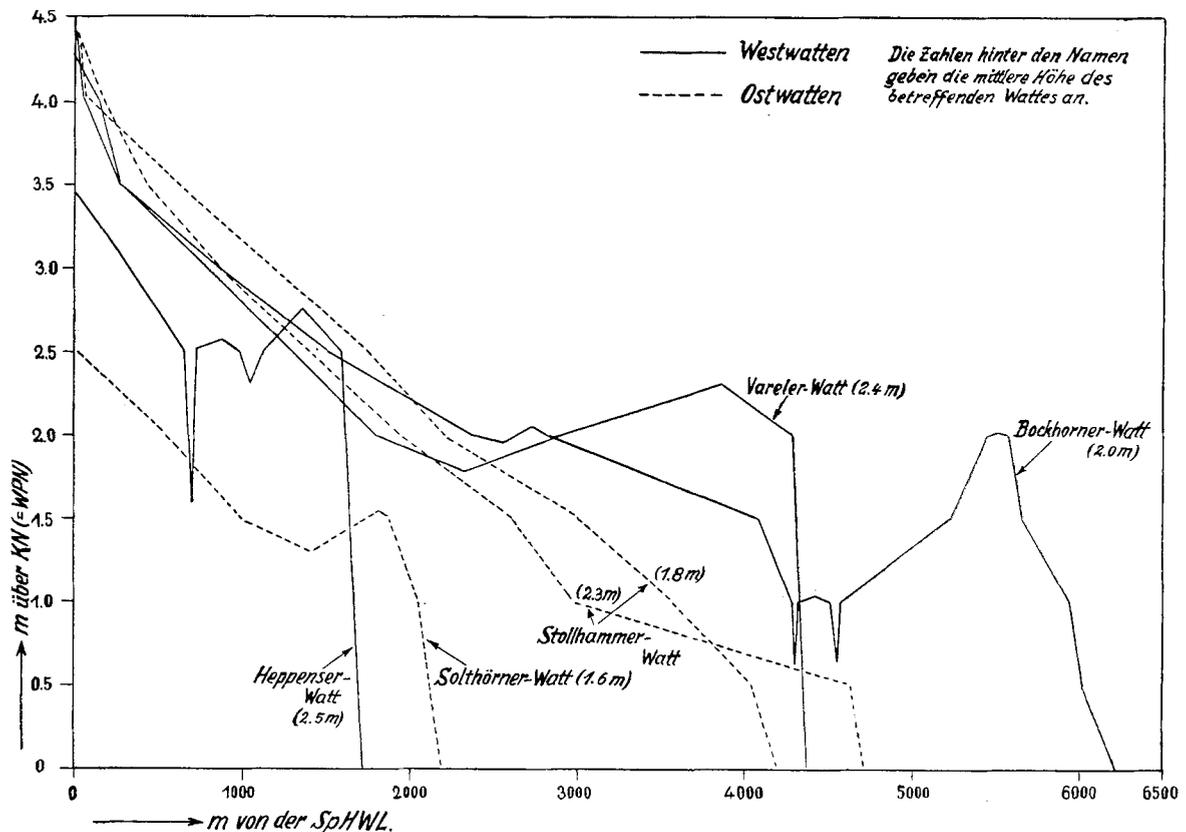


Abb. 25. Querschnitte durch die Ost- und Westwatten des Jadebusens senkrecht zur Hochwasserlinie. (Nach der Vermessungskarte des Jadebusens 1934 des Strombauressorts der Marinewerft Wilhelmshaven gezeichnet).

Westwatten sind sehr zerpielt, die Ostwatten haben keine Priele, mit Ausnahme ihrer nördlichsten und südlichsten Teile. Auch sind die Westwatten durchgehends schlickiger als die Ostwatten. Auch die Höhenlage beider Watten ist verschieden. Die mittlere Höhe der Ostwatten ist geringer als die der Westwatten, z. B. liegt das Heppenser Watt durchschnittlich 1 m höher als das Solthörner Watt. Der Unterschied der Ost- und Westseite im Jadebusen zeigt sich auch in der Gestaltung der Grodenkante, die im Westen kaum deutlich ausgebildet ist, im Osten aber überall eine deutliche Steilkante bildet, die stellenweise über 1,5 m hoch wird. Verantwortlich für die verschiedene Gestaltung und Zusammensetzung des Bodens der West- und Ostwatten ist der Seegang, der über den Ostwatten im Durchschnitt stärker ist als über den Westwatten (s. Abb. 2).

Die Bodengestaltung der Jadebusenwatten gibt sich auch in der Tidenkurve, noch besser aber in der Kurve der Steig- und Fallgeschwindigkeiten des Wassers oder der Geschwindigkeiten der Zu- und Abnahme der Wasserfläche des Jadebusens mit der Tide zu erkennen (s. LÜDERS, 1930). So setzt die Ueberflutung der Wattflächen im stärkeren

Maße erst bei einem Wasserstand von + 1,6 m am Wilhelmshavener Pegel ein, was vorwiegend auf die Gestaltung der Westwatten zurückgeführt werden muß, die kaum nennenswerte Wattflächen unterhalb + 1,5 m haben (vergl. Abb. 25).

Die beständigen Umlagerungen des Wattenbodens, sei es auf den Wattflächen oder in den Prielgebieten, bedingen eine reiche Bodenschichtung, deren Vielgestaltigkeit aus den Untersuchungen von HÄNTZSCHEL (1936) hervorgeht. Frei von Schichtungen sind im allgemeinen die Sandplaten, soweit nur die Siedlungsschicht der in ihnen lebenden Tiere berücksichtigt wird. Sowohl in der Flächenausdehnung wie in der Schichtdicke größere Schillschichten werden auf den Ostwatten angetroffen. Ueber ihre Bildung konnten im Schweiburger Watt einige Beobachtungen angestellt werden. Hier befindet sich stellenweise unter einer je nach der Wetterlage wechselnd dicken Schlickschicht eine feste Moordecke. Bei stürmischem Wetter wird die obere Schlickschicht vollkommen aufgewühlt und abgetragen. Nur der gröbere Bruchschill bleibt auf der Moordecke liegen und wächst durch Schillanspülung aus anderen Wattengebieten beständig an. Bei Schönwetterzeiten wird über dem Schill wieder eine Schlickdecke abgelagert. An anderen Stellen der Ostwatten wurden die gleichen Erscheinungen über einer zähen Kleischicht, die von einer dünnen Sanddecke überlagert war, beobachtet.

C. Oekologie.

C I. Untersuchungsweise.

Die Untersuchungsweise über die Lebensgemeinschaften des Wattes auf quantitativer Grundlage weicht von der, wie sie bei ähnlichen Untersuchungen des dauernd vom Wasser bedeckten Meeresbodens oder des Festlandes angewendet werden, z. T. stark ab. Im Unterschied zum ständig vom Wasser bedeckten Meeresboden ist das Watt während der TZ begehbar, so daß hier ein guter Einblick in die Struktur (= Ungleichheit im Artenbild und in der Wohndichte¹⁾, der Lebensgemeinschaft möglich ist. Im Unterschied zum Land wird der Wattenboden nur an wenigen Stellen von Pflanzen derart besiedelt, daß durch diese der äußere Anblick (= Physiognomie) bestimmt wird. Der größte Teil des Wattes wird, auch dem äußeren Anblick nach, von den Tierarten der Endobiose beherrscht, die sich zum größten Teil durch ihre Lebensspuren verraten, so daß letztere einen guten Ueberblick über die Besiedlung der einzelnen Wattflächen gestatten. Sie lassen nicht nur die artliche Zusammensetzung der Besiedlung erkennen, sondern ermöglichen auch eine verhältnismäßig gute Schätzung des mengenmäßigen Vorkommens der einzelnen Arten in dem betreffenden Wattengebiet. Für die äußerlich durch Lebensspuren nicht erkennbaren Arten (z. B. *Nephtys hombergii*, *Scoloplos armiger*) gewinnt man rasch einen Ueberblick auch über ihr mengenmäßiges Vorkommen beim Umgraben einer kleinen Wattfläche.

Diese Besonderheiten des Wattes bestimmten die Untersuchungsweise. Durch zahlreiche Wattbegehungen wurden die Wattflächen des Jadebusens in möglichst dichten Ab-

1) Um Mißverständnisse über den Inhalt der in dieser Arbeit gebrauchten ökologischen Begriffe zu vermeiden, sei das Wichtigste darüber hier mitgeteilt. Nach Rücksprache mit Prof. HAGMEIER, welcher sich in einer noch unveröffentlichten Arbeit über die Bodenfauna der Ostsee mit diesem Gegenstand beschäftigt hat, habe ich folgende Bezeichnungen und Fachausdrücke angewandt.

Die kleinste Einheit, die als Teil der großen Lebensgemeinschaft auftritt, ist nach FRIEDRICH (1930, S. 29) die Faunula. Sie ist insofern nicht selbständig, weil sie je nach den äußeren Faktoren wechseln kann, an ein und derselben Stelle also im Laufe der Jahre verschiedene Faunulae einander ablösen können, ohne daß sich das Gesamtbild der Besiedlung wesentlich ändert. Auf dem Watt, wo man die Verhältnisse durch Begehen des Meeresbodens gut übersehen kann, ist es möglich, die Grenzen der Faunulae leicht zu bestimmen, ja man kann hier eine noch etwas kleinere Einheit wählen, die Siedlung, d. h. die hauptsächlich von einer Art bewohnte und in ihrer Physiognomie bestimmte Fläche des Lebensraumes. Dazu kommt noch, daß auf dem Watt verhältnismäßig wenige Arten vorkommen, diese aber meistens in großer Menge nebeneinanderleben. Es wird dann immer möglich sein, eine Anzahl von Siedlungen mit den ihnen eigentümlichen Begleitformen und mit den kennzeichnenden Bedingungen des Lebensraumes zu „Untergemeinschaften“ zusammenzufassen, wie das HAGMEIER (HAGMEIER u. KÄNDLER, 1927, S. 38) bereits getan hat. Für solche Untergemeinschaften hat GISLÉN (1930, S. 78) die Bezeichnung „Variation“ eingeführt. Eine Variation ist schon selbständig und aus dem Grunde beständiger als die Siedlung, weil die Variation innerhalb einer Endobiose Gebiete besiedelt, die durch Bodenbeschaffenheit, Tiefenlage und hydrographische Eigenschaften Besonderheiten zeigen. Es gibt namentlich an der Küste in fast jedem Lebensraum einer Endobiose Stellen mit Sand, mit Schlick und mit verschiedenen Mischungen dieser Bodenarten. Nach geographischer Lage, Wasserversorgung und Larvenverfrachtung gehören diese verschiedenen Bodenarten jedoch zu einem einheitlichen Gebiet und Leitformen kommen darin überall vor. Daher bilden die Sandbewohner, Schlickbewohner usw. nicht jeweils eine Gemeinschaft für sich, sondern sind nur Variationen der Endobiose. In Anlehnung an GISLÉN (1930, S. 82) werden die im Boden lebenden Gemeinschaften als Endobiose, die auf dem Boden lebenden als Epibiose bezeichnet. Beide bilden erst mit der Gemeinschaft des Wassers zusammen die große auch für den Küstenbezirk der Nordsee bezeichnende *Macoma baltica*-Lebensgemeinschaft.

ständen abgeschritten und auf Grund der Lebensspuren bzw. durch Nachgraben die Besiedlung qualitativ und quantitativ nach der Schätzungsmethode festgestellt und kartiert. Die Kartierung erfolgte anhand der Entnahmestellen der Bodenproben, die mit dem Sextanten eingemessen wurden. Die Schätzung des mengenmäßigen Vorkommens der einzelnen Arten wurde nach 5 Graden der Wohndichte vorgenommen, die als sehr mäßig, mäßig, mittel, dicht und sehr dicht bezeichnet wurden. Auf diese Weise wurde eine größere Anzahl von Siedlungen gefunden, die an entsprechenden Stellen der verschiedenen Wattengebiete in annähernd gleicher Ausbildung immer wiederkehrten. Die nach dem Artenbestand aufgestellten Siedlungen unterschieden sich aber ebenso auch in abiotischer Hinsicht voneinander, sei es durch die Bodenart, durch die Bodengestaltung u. ä. Die Siedlungen bilden im Watt physiognomische Einheiten. In ähnlicher Weise wie die Siedlungen wurden auch die Variationen als größere physiognomische Einheiten des Wattes festgestellt und kartiert.

Zur genaueren Ermittlung des mengenmäßigen Vorkommens der verschiedenen Lebewesen wurden aus typischen Siedlungen Zählungen von Probeflächen vorgenommen. Von größeren Tieren wurden die Lebensspuren ausgezählt. Für die großen Arten wie *Arenicola marina*, *Mya arenaria*, *Cardium edule*, *Scrobicularia plana* wurde meistens 1 qm ausgezählt. Das Auszählen der Tiere selbst gelingt sehr gut bei *Cardium edule*, wenn man mit dem Spaten vorsichtig die Bodenoberfläche wegkratzt. Die kleineren Probeflächen wurden durch leichtes Eindringen der zur Gewinnung der Siebproben verwendeten Konservendosen umrandet und dienten zum Auszählen der kleineren Arten wie *Pygospio elegans*, *Corophium volutator*, *Pelosclex benedeni*, Jungtiere von *Cardium edule* usw. oder zum Auszählen größerer, aber sehr dicht siedelnder Arten wie *Heteromastus filiformis*. Die zum Auszählen ausgewählten Probeflächen wurden anfänglich als 1 m Quadrate in der von WOHLBERG (1933, Abb. 5) dargestellten Weise durch Abstecken des Rechteckes mittels vier durch ein Band verbundener Stäbe festgelegt. Später wurden die Probeflächen als Kreise festgelegt, indem um einen im Boden steckenden Stab ein zweiter an einem Faden von entsprechender Länge herumgeführt wurde, was neben einem schnelleren Arbeiten und Auszählen auch leicht eine entsprechende Veränderung in der Größe der Probefläche zuläßt.

Schließlich wurden, besonders zur Erfassung der kleineren Arten, mittels Konservendosen von 50 bis 200 qcm Kreisfläche Bodenproben bis zu 35 cm Tiefe ausgestochen und durch ein 0,5 mm Sieb mit Rundlochung, seltener durch ein 1 mm Drahtsieb gespült und die ausgesiebten Tiere gezählt und gewogen. Da diese Siebproben nur eine Ergänzung zu den Ergebnissen der Schätzungsmethode sind (im Gegensatz zu den Untersuchungen über die Besiedlung des tieferen Meereshodens, wo die Greiferproben erst die Aufstellung von Siedlungen ermöglichen sollen), genügte eine kleinere Anzahl von genau ausgezählten Probeflächen und Siebproben. Diese Beschränkung ist bei Wattuntersuchungen eine große Erleichterung, da das Aussieben selbst kleinerer Schlick- oder Schlicksandproben sehr zeitraubend ist und meistens wegen Mangel an hinreichenden Wassermengen auf den weiten Wattflächen während der TZ nur unvollständig erfolgen kann, so daß später die Proben vom Boot aus nochmals gesiebt werden müssen. Die ausgesiebten Proben wurden in Gläsern mit Seewasser ins Laboratorium gebracht und dort untersucht, wo auch anfänglich die Bestimmung der Arten nach dem Leben vorgenommen wurde. Die Ermittlung der Frischgewichte erfolgte an den oberflächlich mit Fließpapier abgetrockneten Tieren und Pflanzen, sobald diese auf dem Papier keine feuchten Flecke mehr erzeugten. Die Frischgewichte wurden nur dann auch von den kleineren Arten festgestellt, wenn sie 1 g je qm betragen, da bei diesem Verfahren die Angaben kleinerer Gewichtsmengen wertlos sind, wenn man bedenkt, daß z. B. die Gewichte von *Arenicola marina* durch den im Darm des Wurmes enthaltenen Sand oder die Gewichte von Muscheln durch das Wasser in der Mantelhöhle um mehrere Gramm betragende Schwankungen erzeugen. Auch würde das Frischgewicht der kleineren Tiere wie *Pygospio elegans*, *Polydora ciliata* u. a. durch deren verhältnismäßig viel größere Oberfläche gegenüber den größeren Tieren zu groß werden.

C II. Artenliste.

Um eine rasche Uebersicht über die Tier- und Pflanzenarten zu geben, sind die im Laufe der Untersuchung gefundenen und berücksichtigten Arten in einer Liste zusammengestellt.

Die größeren Arten sind, soweit sie auf dem Watt vorkommen, wohl ziemlich vollständig aufgeführt; die meisten von ihnen sind bei HAGMEIER (1927) abgebildet. Wenn auch bei längerer Untersuchung noch einige Arten neu hinzugefügt werden können, die

vorübergehend oder vereinzelt auf dem Watt vorkommen, so wird dadurch das in dieser Untersuchung gegebene ökologische Bild der Jadebusenwatten nicht wesentlich verändert.

Die in den folgenden Seiten genannten Kleinformen wurden nur an wenigen Proben untersucht, ihre Verbreitung ist nicht systematisch verfolgt worden; sie sind daher aus der Artenliste ausgelassen worden. Eine Bearbeitung der Kleinlebewesen des Untersuchungsgebietes wird in einer späteren Arbeit erfolgen.

In der Artenliste sind die zur Epibiose gehörigen Arten mit einem *, die zum Plankton gehörigen Arten mit einem P und die zum Nekton gehörigen mit einem N versehen. Die Zahlen hinter den Arten geben die Seitenzahl an, wo etwas über die Lebensweise der betreffenden Art gesagt wird.

Weichtiere.

- * *Mytilus edulis* L., Miesmuschel. S. 265, 277, 325.
- Cardium edule* L., Herzmuschel. S. 251, 274.
- Petricola pholadiformis* Lam., amerikanische Bohrmuschel. S. 309.
- Macoma baltica* L., Plattmuschel. S. 252, 264.
- Scrobicularia plana* da Costa, Pfeffermuschel. S. 272, 282.
- Mya arenaria* L., Sandklaffmuschel. S. 272, 278, 287, 292.
- * *Trachydermon cinereus* (L.), Gemeine Käferschnecke. S. 327.
- * *Litorina litorea* L., Spitze Strandschnecke. S. 264, 295, 296, 333, 337.
- * *Litorina saxatilis* Olivi var. *rudis* Mat., Braune Strandschnecke. S. 327, 333.
- Hydrobia ulvae* Pennant, Wattschnecke. S. 278, 293, 333, 336.
- Assiminea grayana* Leach. Diese Schnecke bleibt auf die Gräben des Außengrodens beschränkt und lebt in deren oberen Teilen, wo nur höhere Wasserstände eine Ueberflutung bewirken.
- * *Buccinum undatum* L., Wellhornschncke. S. 265.
- Retusa truncatula* Brug. S. 298, 333.
- Tergipes despectus* (Johnston). S. 266.

Würmer (Nemertinen, Polychaeten und Oligochaeten).

- Lineus (ruber?)* spec. (es wurde nur der Laich im Banter Watt angetroffen).
- Lepidonotus squamatus* L. Viel im Holzwerk des Leitdammes beobachtet. S. 264, 328
- * *Gattyana cirrosa* Pall. (In Pfählen, die von *Teredo navalis* stark zersetzt waren.)
- Harmothoë sarsi* Kinberg.¹⁾ S. 264, 273.
- Pholoë minuta* Fabr. Viel im Holzwerk des Leitdammes beobachtet.
- Phyllodoce maculata* L. S. 328. *Phyllodoce maculata* hat grünliche Laichbeeren, die in ihrer Gestalt denen von *Scoloplos* ähneln.
- * *Eulalia viridis* Müll. (In Pfählen, die von *Teredo navalis* stark zersetzt waren.)
- Eteone longa* Fabr. Vereinzelt in der Pygospio-Variation angetroffen.
- Nereis diversicolor* Müll. S. 278, 299, 310, 337.
- Nephtys hombergii* Ehl. S. 248.
- Scoloplos armiger* Müll. S. 248.
- Pygospio elegans* Clap. S. 268, 278.
- Polydora ciliata* Johnst. S. 269, 319.
- Magelona papillicornis* Müll. S. 251.
- Aricidea (jeffresii?)* Mc Intosh. S. 367.
- Scolecopsis squamata* Söderström. S. 323.
- Heteromastus filiformis* Clap. S. 291, 314.
- Arenicola marina* L. (Wattwurm), Pier. S. 254, 272, 306, 334.
- * *Sabellaria spinulosa* Leuck. S. 264.
- Pectinaria koreni* Malmgr., Köcherwurm. S. 251.
- Ampharete grubei* Malmgr. Vereinzelt in der Scoloplos-Variation angetroffen.
- Amphitrite johnstoni* Malmgr. Vereinzelt in der Scoloplos-Variation angetroffen.
- Janice conchilega* Pall. S. 251.
- Peloscolex benedeni* Udekem. S. 318.
- Enchytraeus albidus* Henle. Im Verlandungsgürtel häufig.
- Limnodrilus heterochaetus* Mich. Im Verlandungsgürtel angetroffen.
- Paranais litoralis* (Müller). S. 287.

1) Die Art wurde von Herrn Dr. K. MEUNIER (Helgoland) bestimmt.

Krebse.

- P *Hyperia galba* Mont. Mit angetriebenen Quallen aufs Watt gelangt. S. 5, 250.
Bathyporeia robertsoni Bate. S. 253.
 * *Gammarus locusta* L.¹⁾ S. 281, 327, 332.
Corophium volutator Bate, Schlickkrebse. S. 301, 307.
Orchestia gammarellus Pallas. (Wurde nur an den Rändern der Erdgruben im Außengroden gefunden, die mit dem Watt in Verbindung standen.)
Talitrus saltator Mont. S. 324, 336.
 * *Caprella linearis* Kroy. S. 265, 328.
 * *Balanus balanoides* Darw., Seepocke. S. 292, 310, 327.
 * *Balanus crenatus* Brug., Austernpocke. S. 292, 310, 327.
 * *Balanus improvisus* Darw., Seepocke. S. 251, 279, 292, 310, 327.
 * *Sacculina carcini* Thomps., Schmarotzerkrebse. S. 264.
Bodotria scorpioides Mont. S. 250.
 P *Mesopodopsis slabberi* van Beneden. (Wurde in Wattümpeln nahe dem Leitdamm massenhaft angetroffen.)
 * *Crangon vulgaris* Fabr., Granat, Sandgarnele. S. 265, 338.
 * *Eupagurus bernhardus* L., Einsiedlerkrebse. S. 264.
 * *Carcinus maenas* L., Strandkrabbe. S. 264, 322, 332, 338.
 * *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards, Wollhandkrabbe. S. 264, 322.
 * *Cancer pagurus* L., Taschenkrebse. 2 mal auf dem Watt nahe der TnwL angespült.
Tanaissus lilljeborgi Stebbing. (Für die Deutsche Bucht erstmalig nachgewiesen.) S. 253.
 * *Idothea linearis* Penn.¹⁾ S. 281, 327, 332.
 * *Jaera albifrons* Leach.¹⁾ In Prielen und Ebbetümpeln mehrfach gefunden.

Asselspinnen.

- * *Nymphon grossipes* Fabr. S. 265.
 * *Pycnogonum litorale* Ström. S. 265, 328.

Urinsekten.

Isotomurus palustris (Müller). S. 318.

Stachelhäuter.

- * *Asterias rubens* L., Seestern. (Nur selten im Bereich der TnwL, aus dem Sublitoral aufs Watt geschwemmt). S. 265.
 * *Ophiura texturata* Lam., Schlangensterne. (Nur sehr selten im Bereich der TnwL, aus dem Sublitoral aufs Watt geschwemmt). S. 265.

Nesseltiere.

- * *Sagartia troglodytes* Johnst. S. 251, 328.
 * *Coryne lovéni* Sars. S. 279.
 * *Hydractinia echinata* Flem. Als Bewuchs an *Eupagurus*-Gehäusen.
 * *Lafoea fruticosa* Sars. S. 320, 328.
 * *Sertularia cupressina* L., Seemoos. S. 265, 279.
 * *Laomedea conferta* Hartlb. S. 251, 279, 292.
 P *Cyanea capillata* L., Blaue Nesselqualle. S. 250.
 P *Aurelia aurita* L., Ohrenqualle. S. 250.
 P *Rhizostoma octopus* L., Wurzelmundqualle. S. 250.
 P *Pleurobrachia pileus* Müll., Rippenqualle. S. 250.

Fische.

- N *Cottus scorpius* L., Gem. Seeskorpion. S. 338.
 N *Agonus cataphractus* L., Steinpicker. S. 338.
 N *Gobius microps* Kröyer, Kleine Meergrundel. S. 338, 339.
 N *Centronotus gunellus* L., Butterfisch. S. 338.
 N *Zoarces viviparus* L., Aalmutter. S. 338.
 N *Gasterosteus aculeatus* L., dreistachliger Stichling. Bleibt auf die Gräben des Außengroden beschränkt.
 N *Cyclopterus lumpus* L. (Nur einmal ein Jungtier in einem Wattentümpel nahe dem Leitdamm beobachtet.)
 N *Ammodytes tobianus* L., Sandspierling. S. 338.

1) Die Arten wurden von Herrn Dr. H. HERTLING (Helgoland) bestimmt.

- N *Pleuronectes platessa* L., Scholle. S. 358.
 N *Pleuronectes limanda* L., Kliesche. S. 338.
 N *Pleuronectes flesus* L., Flunder. S. 338.
 N *Solea vulgaris* Quensel, Seeszunge. S. 338.
 N *Solea lutea* Risso, Seeszunge. S. 338.
 N *Anguilla vulgaris* Flem., Aal. S. 338.

Säugetiere.

- N *Phoca vitulina* L., Seehund, S. 250.
 N *Thursiops tursio* Fabr., Großer Tümmler. 2 Tiere im Juni 1936 im Jadebusen 2 Tage beobachtet.
 N *Phocaena phocaena* L., Tümmler. Vereinzelt Tiere in der Innenjade nahe der Wattkante fischend regelmäßig anzutreffen.

Pflanzen.

- Diatomeen in zahlreichen Arten. S. 252, 263, 270, 292, 310.
Microcoleus lynbyaceus Thur.¹⁾ S. 307.
Microcoleus chtonoplastes Thur.¹⁾, Erdbildner. S. 307.
 * *Enteromorpha linza* J. Ag.¹⁾ S. 279, 298, 310.
 * *Enteromorpha compressa*¹⁾, S. 279, 298, 310.
 * *Ulva lactuca* L., Meersalat. S. 279, 298, 337.
 * *Chaetomorpha linum* (Müll.) Kütz. S. 332, 337.
 * *Zostera nana* Roth., Zwergseegrass. S. 329.
 * *Zostera marina* var. *angustifolia*. S. 307, 329.
 * *Salicornia herbacea* L., Queller, Glasschmalz. S. 335.
 * *Atropis maritima* Grsb., Twillandel. S. 335.
 * *Aster trifolium* L., Strandaster. S. 335.

C. III. Die Variationen der Endobiose des Jadebusenwattes.

C III. a) Scoloplos-Variation.

Die Scoloplos-Variation deckt sich im Großen und Ganzen mit der Sandfazies des Jadebusens und der Innenjade und ist für den unteren Wattengürtel bezeichnend (s. Kartenbeilage). Nach einigen Greiferproben zu urteilen, scheint die Variation mindestens bis zu 6 m unter die SpTnwL hinabzureichen, ihre obere Grenze liegt zwischen 2 und 2,5 m. Daraus ergibt sich unter Berücksichtigung der Tidenkurve, daß die TZ 45 % nicht überschreitet, für sehr große Gebiete sogar nicht über 20 % hinausgeht, nämlich dort, wo das Watt flach abfällt, z. B. auf dem Stollhammer und Seefelder Watt, dem Jappensand und dem Maifeld. Der Boden ist innerhalb dieser Variation reiner Sand, schlickige Beimengungen fehlen fast ganz, ebenso ist der Detritus- und Kalkgehalt im Boden gering. Fast immer ist die oberste Lage des Sandwattes bis zu einer Tiefe von 10 und mehr cm mit Sauerstoff versehen (Oxydationsschicht), der Boden zeigt innerhalb der Lebensschicht der meisten Arten keine Schwefelwasserstoffvorkommen und ist infolge seines großen Porenraumes der am besten mit Seewasser durchspülte Wattenboden überhaupt. Der Boden ist nicht bindig; äußerer Ausdruck dafür ist seine fast überall gerippte Oberfläche. Da er meistens auch während der TZ bis dicht unter die Oberfläche wassergesättigt bleibt, befindet sich der Boden ständig im Zustande eines Fließandes. Von den Rippeln abgesehen, werden alle irgendwie auftretenden Höhenunterschiede daher sofort eingeebnet, so daß die Oberfläche als Ganzes eine glatte Fläche bleibt, die höchstens an Stellen sehr starker Strömungen eine stärkere Gliederung zeigt. Nur die steileren Hänge zu den Prielen, Legden und Fahrrinnen, sowie die Wasserscheidengebiete zeigen während der TZ ein Absinken des Grundwasserspiegels bis zu 20 cm, im Arngast-Kies sogar bis zu 80 cm, so daß der nur mehr feuchte Boden seine Fließsandnatur verliert. Die Oberfläche ist in einer Schichtdicke von 4—6 cm zu jeder WZ Umlagerungen unterworfen. Für die übrigen Bedingungen des Lebensraumes in diesem Wattabschnitt vgl. die entsprechenden Teile des Lebensraumes.

Unter den Arten der Endobiose, die in dem oben kurz geschilderten Gebiet angetroffen werden (vgl. Tabelle), spielt *Scoloplos armiger* die Rolle einer Leitform. Es soll daher diese Unterabteilung oder Variation der Endobiose als Scoloplos-Variation bezeichnet werden. Im unteren Gürtel der Scoloplos-Variation finden wir hauptsächlich Siedlungen von *Scoloplos armiger*, im oberen solche von *Arenicola marina*.

1) Die Algen wurden von Herrn Dr. BAUMGARTNER und Dr. KORNMANN (Helgoland) bestimmt.

C III. a 1) *Scoloplos*-Siedlung.

In der *Scoloplos*-Siedlung sind an größeren Arten besonders *Scoloplos armiger* und *Nephtys hombergii* häufig und regelmäßig anzutreffen¹⁾.

Nephtys und *Scoloplos* wandern unsterk im Boden umher. Sie durchstreifen den lockeren Sandboden innerhalb ihrer eigentlichen Lebensschicht, die zwischen 5 und 15 cm Tiefe liegt, nach allen Richtungen. Bei der geringen TZ friert der Boden im Winter kaum tiefer als 1 cm, weshalb die Tiere auch zu dieser Jahreszeit sich nicht tiefer im Boden vergraben halten. Bei seinem Umherwandern kommt *Nephtys* mitunter an die Oberfläche und kriecht hier ein kurzes Stück entlang (etwa 10 cm), wobei er eine einfache, rinnenförmige, meist gerade verlaufende Kriechspur hinterläßt, die manchmal an beiden Enden noch die Öffnungen aufweist, durch die der Wurm aus dem Boden heraus- und wieder hineingekrochen ist. Als ein ausgezeichneter Schwimmer unter den im Wattboden lebenden Würmern wird *Nephtys* wahrscheinlich während der WZ auch kurze Strecken im Wasser zurücklegen. Im Gegensatz dazu bleibt *Scoloplos* stets im Boden verborgen. Er kann weder schwimmen noch sich gewandt auf einer Oberfläche bewegen; er braucht, um sich gut vorwärts bewegen zu können, einen möglichst allseitigen Einschluß in ein lockeres Sediment. Auf dem blanken Boden einer Petrischale z. B. führt der Wurm mit dem Vorderende Suchbewegungen aus, während sich der hintere Körperabschnitt zu einem Knäuel verschlingt; eine gerichtete Vorwärtsbewegung war dabei niemals zu beobachten (vgl. *Heteromastus*, C III d 4).

Im Zusammenhang mit der wandernden Lebensweise haben beide Würmer auch keine beständigen Wohnröhren ausgebildet. Ihre Gänge im Boden sind nur vorübergehend, sie verraten sich höchstens durch die Schleimhülle, die die Würmer bei ihren Wanderungen beständig ausscheiden, besonders *Scoloplos* in reichem Maße.

In der Ernährungsweise sind beide Arten grundverschieden: *Nephtys* ist ein jagendes²⁾ Tier, das im Boden kleineren Würmern, Kleinkrebsen, Muschel- und Schneckenjunggut nachspürt (BLEGVAD, 1914). Der Darminhalt ist, wenn vorhanden, gewöhnlich ein Brei, geformter Kot fehlt. *Nephtys* ist, von einigen nur sehr begrenzt vorkommenden Schuppenwürmern abgesehen, der einzige Raubwurm im Watt. Im Gegensatz dazu gehört *Scoloplos* zu den weidenden Tieren; seine Nahrung besteht aus dem mit dem Porenwasser in den Boden gelangenden feinen Detritus und den an den Sandkörnchen haftenden Kleinlebewesen, die er zusammen mit den Sandkörnchen aufnimmt. Fester geformte Kotpillen fehlen, wohl weil der Sandgehalt der Nahrung zu groß ist. Da man niemals in dichten *Scoloplos*-Siedlungen irgendwelche Kothäufchen an der Oberfläche findet, scheint es, daß der Wurm den Kot bei seinen Wanderungen im Boden entleert.

Ueber die Fortpflanzung von *Nephtys* wurden keine Beobachtungen gesammelt. Nach Beobachtungen von THAMDRUP (1935, S. 35) scheint die Fortpflanzungszeit im Frühjahr zu liegen. Auch *Scoloplos* hat seine Fortpflanzungszeit im Frühjahr. In Uebereinstimmung mit den Beobachtungen von HAGMEIER-KÄNDLER (1927, S. 34) und THAMDRUP (1935, S. 36, hier auch weitere Literatur darüber) aus dem nordfriesischen Watt wurde *Scoloplos*-Laich auch im Jadebusen von Ende März bis Mitte Mai gefunden. In diese Zeit fällt der Temperaturanstieg des Wattenwassers, auch erwärmen sich die Wattflächen während der TZ bei Sonnenbestrahlung bereits wieder stärker. Die Temperatur des Wattenwassers beträgt während der Hauptlaichzeit (April) 6—10°, der Salzgehalt 21—23‰. Die Laichbeeren werden in den *Scoloplos*-Siedlungen z. B. der Wattinseln im April in einer Häufigkeit von über 30/qm angetroffen. Der Laich (Abb. 26) steckt mit einem 8 und mehr cm langen, durchsichtigen Gallertstiel im Boden. Die Gallertmasse des Stieles und der Laichbeere bleibt bis zur Zersetzung des Laiches nach dem Schlüpfen der Würmer sehr weich und biegsam. An der Oberfläche des sehr dehnbaren Stieles sind zahlreiche kleine Sandkörnchen verklebt, wodurch die Haftfestigkeit im lockeren Sandboden erhöht wird und die auf dem Boden im Wasser hin und her sich bewegenden tropfenförmigen Laichbeeren (Länge 11—14 mm, größter Durchmesser 7—8 mm) wirksam verankert werden,

1) Zu der Artbestimmung von *Nephtys* (nach FAUVEL, 1923, S. 367) ist zu bemerken, daß neben den Merkmalen von *hombergii* zugleich noch viele Merkmale vorhanden sind, die zu *longosetosa* hinüberleiten; die einzelnen von FAUVEL genannten Bestimmungsmerkmale scheinen sehr zu variieren, was ihren diagnostischen Wert einschränkt. Zu den von FAUVEL in der Artbeschreibung von *Nephtys hombergii* Aud. u. M. Edw. angegebenen Merkmalen ist hinzuzufügen, daß die Papillen auf dem Rüssel oft zu 5—7 hintereinander liegen, und daß die vordere obere Lamelle der Parapodien nicht immer eine deutliche Zweiteilung zeigt.

2) Vergl. HAGMEIER, 1930, wo die Tiere ernährungs-ökologisch als jagende, fischende und weidende eingeteilt werden.

so daß die oberflächliche Sandwanderung in Form kleiner Rippeln von 3—5 cm Höhenunterschied zwischen Berg und Tal den Laich nicht freispült.

Die Oberfläche der Laichbeere, im Jadebusen durch anhaftenden Schlick und feinste Quarzkörnchen grau gefärbt, ist stark runzelig, Querrunzeln herrschen vor. Der Uebergang zum Stiel zeigt feine Ringelung, die auch auf dem Stiel vorhanden ist, hier aber von ebenso feinen, welligen Längsstreifen durchkreuzt wird. Das Innere des Laichstieles zeigt öfters Schlickansammlungen (wahrscheinlich handelt es sich hier um Kot, den der Wurm nach dem Laichen beim Abwandern in den Boden ausgeschieden hat). In der glasklaren, zähen und klebrigen Gallertmasse der Laichbeere liegen 400—1000 Eier, deren Farbe zwischen gelb und gelbrosa schwankt. Jedes Ei ist von einer stark lichtbrechenden Eimembran umgeben, der Eidurchmesser schwankt um 0,32 mm. Das unterdrückte Trochophorastadium wird innerhalb der Eihülle durchlaufen. Nach kurzer Zeit (im Aquarium bei einer mittleren Wassertemperatur von 14° nach 18 Tagen) ist das Innere der Laichbeere von zahlreichen kleinen Würmern erfüllt, die, etwa 1 mm lang, aus der vergehenden Beere heraus- und auf die Sandkörnchen überkriechen. Im Aquarium wurde nie beobachtet, daß sie freiwillig ins Wasser gingen; schwimmen können sie nicht. Sie sind sofort nach dem Schlüpfen aus der Laichbeere auf festen Untergrund angewiesen und bewegen sich hier entweder langsam gleitend oder mehr ruckartig unter heftigen Zusammenziehungen des Körpers, bleiben aber stets fest an der Unterlage haften. Am Vorderende fallen zwei schwarze Augenflecke auf.

Innerhalb einzelner *Scoloplos*-Siedlungen scheinen alle Tiere zur gleichen Zeit zu laichen, denn die Laichbeeren erscheinen und verschwinden innerhalb weniger Tage. Zwischen den einzelnen Siedlungen dagegen sind zeitliche Unterschiede im Auftreten des Laiches zu beobachten. So war z. B. am 14. 5. 36 der nördliche Teil des Maifeldes

noch übersät mit Laich, während in der südlichen Hälfte nur ganz vereinzelt einmal ein Laich zu finden war, obwohl *Scoloplos* an beiden Stellen gleich häufig vorkam.

Da die Jungen sofort nach dem Verlassen des Laiches zum Bodenleben im endgültigen Wohnsediment übergehen und die Zahl der Laichbeeren immer der Wohndichte von *Scoloplos* entspricht, wird für einen der Oertlichkeit angemessenen Bestand an Nachkommen glänzend gesorgt. Eine Besiedlung neuer Gebiete kann nur durch Verfrachtung der Jungtiere durch den Gezeitenstrom erfolgen, also vorwiegend durch Verfrachtung der Sandkörner. Im Zusammenhang mit der Unterdrückung eines planktonischen Larvenstadiums steht wohl auch die verhältnismäßig geringe Eizahl und die ansehnliche Größe der Eier.

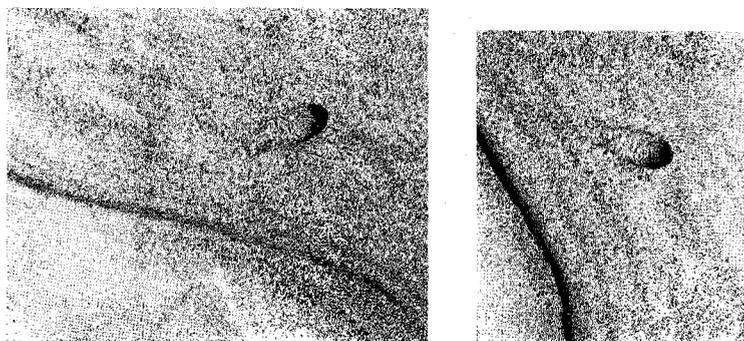


Abb. 26 a.

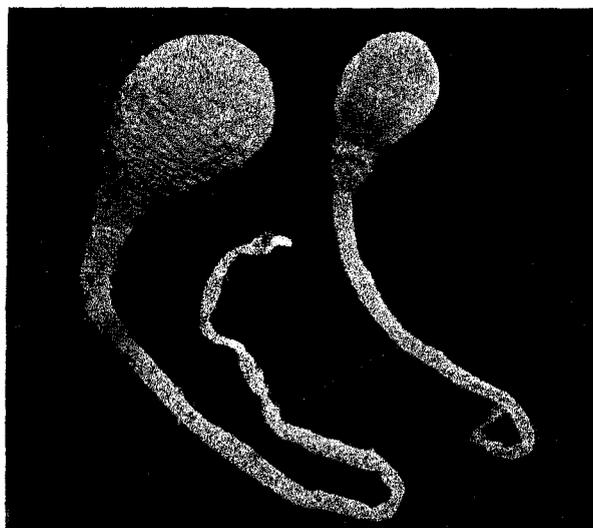


Abb. 26 b.

- Abb. 26. Laich von *Scoloplos armiger*
 a) Laichbeere im Sandwatt (etwa $\frac{1}{2}$ nat. Größe)
 b) Laichbeere mit dem langen Laichstiel (Vergr. etwa 2fach).
 (Verf. phot., April 1937, Maifeld.)

Eine Größenverschiedenheit der unter der TnwL und über der TnwL vorkommenden *Scoloplos* konnte im Jadebusen nicht festgestellt werden (vgl. aber HAGMEIER-KÄNDLER 1927). Dagegen wurden über 15 cm lange Tiere von *Nephtys* nur nahe der TnwL, besonders an Stellen mit starken Strömungen, angetroffen. Die aus dem Jadebusen-Watt angetroffenen Tiere blieben durchschnittlich unter 12 cm Länge.

Zwischen den *Scoloplos*-Siedlungen kommen noch andere vor, die sich voneinander durch abweichende Lebensbedingungen unterscheiden; in allen aber ist *Scoloplos* und *Nephtys* regelmäßig anzutreffen.

Im Bereich der TnwL lassen sich zwei Gebiete unterscheiden, je nachdem ob der Abfall zum tieferen Wasser hin als deutlich sichtbarer Schräghang (die Neigungswinkel liegen im allgemeinen zwischen 5 und 25°) oder als weite, kaum merklich abfallende Wattfläche ausgebildet ist. Im ersteren Falle (z. B. TnwL-Bereich der westlichen und südlichen Watten, W-Kante vom Jappensand, O-Kante vom Maifeld und W-Kante des nördlichen Solthörner Wattes) ist die Besiedlung sehr dünn, fast Null. Nur *Scoloplos* und *Nephtys* wurden gelegentlich angetroffen. Der Boden unterliegt oft größeren Umlagerungen oder ist sehr hart, da hier bei unruhigem Wetter die stärkste Brandung steht. Ist der Schräghang etwas breiter (z. B. Heppenser Watt), so trifft man neben *Scoloplos* und *Nephtys* fast regelmäßig noch *Bodotria scorpioides* an, aber immer nur wenige Tiere (5—10) von jeder Art je qm.

Bei bestimmten Wetterlagen besteht der Boden im unteren Sandwattgürtel aus einem Sandbrei, der stellenweise eine Mächtigkeit von 0,5 m erreicht. Es handelt sich um einen wasserübersättigten Sand, der auch etwas schlickhaltiger als der von den Wattplatten ist. Ein solcher ausgesprochener Fließsandzustand kann tagelang anhalten. In dieser Zeit setzt sich ein Teil des Breies ab und verfestigt sich noch durch den Druck des darüberliegenden Breies. Ändert sich dann die Wetterlage, so wird wohl der noch bestehende Brei weggeräumt, aber der abgelagerte Anteil bleibt z. T. erhalten und wird stellenweise eingesandet, um später, wenn der Sand wieder abgetragen wird, als feste, etwas schlickhaltige grauschwarze Sandschicht bloßgespült zu werden (vgl. dazu Abb. 23). Ein Gleiches gilt für die auf den Schräghängen angespülten Detritus-Seeigelstacheln (vgl. Seeigelstachel-Gestein bei SCHWARZ, 1930).

Demzufolge besteht der Boden der Schräghänge der Sandplatten fast überall aus mehreren Schrägschichten wechselnder Zusammensetzung und teilweise größerer Härte und Bindigkeit, die je nach der Wetterlage mehr oder weniger freigespült und zerstört werden oder von einer Sandschicht überdeckt sind. Diese Stellen werden von *Scoloplos* und *Nephtys* gemieden, sie sind innerhalb der *Scoloplos*-Siedlung ein nur zeitweise auftretender Fremdkörper und werden, wenn sie längere Zeit bloßgespült liegen, von *Corophium volutator* und *Polydora ciliata* besiedelt.

Da an den Schrägkanten der Sandplatten das Wasser 4 und mehr Stunden ohne größere Strömung bleibt, macht sich hier die anfrachtende Wirkung der Wellen bemerkbar, was zeitweise zu einer Anreicherung größerer Planktonten, wie *Pleurobrachia pileus*, *Rhizostoma pulmo* (im Sommer bis Herbst oft mit *Hyperia galba*), *Cyanea*, *Hydromedusen*, *Sagitta elegans* usw., führt.

An den meisten Stellen bleibt auch der Steilhang während der TZ ziemlich feucht, ein gleichmäßiges und tieferes Absinken des Grundwasserspiegels ist durch die Schlicksandschichten stark gestört. An nur wenigen Stellen kommt es zur vorübergehenden Austrocknung der obersten Lagen während der TZ. Diese Stellen werden von den Seehunden (*Phoca vitulina*) während der TZ als Ruheplätze aufgesucht, vielleicht weil die Sandplatte hier steiler zum Wasser abfällt als an anderen Stellen, wodurch stets eine schnelle Flucht der Tiere ins Wasser möglich ist. Die Tiere suchen diese Stellen auch bei trübem Wetter auf.

Aus den unter der TnwL liegenden Gebieten werden nur selten sublitorale Tierarten auf den Schräghängen angetrieben, da der Schräghang zwischen dem Watt und den tieferen Gebieten eine wirksame Verbreitungsschranke bildet. Anders dagegen in dem sehr flach ansteigenden Wattgebiet, wo das Sublitoral ganz unmerklich ohne scharfe Grenze in das Watt übergeht. Bezeichnend für diese Gebiete ist eine Gliederung in flache, weite Mulden (= Legden) und dazwischenliegende, ebenfalls sehr flache Sandrücken. Der Boden ist überall lockerer Sand, in den Mulden zum Teil mit einem größeren Gehalt an feinen Korngrößen als auf den Sandrücken. Die Sandrücken zeigen die gewöhnliche Besiedlung mit *Scoloplos*, *Nephtys*, vereinzelt treten auch *Arenicola* und *Bathyporeia robertsoni* auf. Die Besiedlung der Mulden wechselt von Ort zu Ort sehr, da in sie sowohl Arten aus dem Watt wie aus dem Sublitoral öfters eingespült werden und hier längere Zeit leben. Vom Watt sind es besonders größere Herzmuscheln, die z. B. in den

Mulden auf dem Jappensand und dem Leitdammwatt regelmäßig angetroffen werden. Ihre Wohndichte geht nicht über 3/qm; infolge der geringen TZ zeigen fast alle Schalen einen üppigen Bewuchs mit *Balanus improvisus*, *Laomedea conferta*, Bryozoen und peritrichen Ciliaten.

Im Gebiet der Legden des Leitdamms, sowie auf den Wattinseln Maifeld und Jappensand, wurde ferner regelmäßig *Magelona papillicornis* in etwa 4—10 cm Tiefe im Boden angetroffen; ihre Wohndichte blieb meist unter 10/qm, nur an manchen Stellen erreichte sie bald 25/qm. In der Deutschen Bucht kommt sie aber im tiefen Wasser sehr häufig vor (HAGMEIER, 1930). Röhren, die auf eine größere Seßhaftigkeit schließen lassen, wurden nicht beobachtet; die Würmer lagen in einer Schleimhülle, in welcher Sandkörnchen des den Gang umgebenden Bodens reichlich verklebt waren.

Magelona scheidet beim Kriechen im Sandboden des Aquariums sehr viel Schleim aus. Ueber ihre Ernährungsweise konnte soviel beobachtet werden, daß sie die Sandkörnchen nicht aufnimmt. Im Darm fand sich stets nur feinsten Detritus. *Magelona* wurde auch im Bereich der während der TZ ihr Porenwasser verlierenden Schräghänge zu den Legden beobachtet. Auch CUNNINGHAM und RAMAGE (1888) fanden, daß *Magelona* häufig in den von *Scoloplos* bewohnten Litoralsanden des Firth of Forth vorkommt.

Vereinzelt (3—7/qm) wurde in den Legden des Würdeleher Wattes *Sagartia troglodytes* gefunden, die sich während der TZ in den Boden zurückgezogen hatten und sich durch eine seichte Delle an der Oberfläche verrieten. Die zusammengezogene Oberfläche der Tiere war mit fest anhaftenden Sandkörnchen und Bruchschill dicht gepanzert.

An den Spitzen mancher Sandbänke kommt es häufig zu starker Anreicherung von Bruchschill, wodurch der Boden sehr hart wird (BH kaum über 2/cm). Hier kommt spärlich *Lanice conchilega* vor (nur selten über 20/qm, meist nicht einmal 1 qm). Dichte *Lanice*-Rasen, wie sie z. B. auf den Watten südlich von Wangerooge und Mellum vorkommen, wurden im Jadebusenwatt außer im Bereich der Kunstbauten an keiner Stelle angetroffen.

1935 wurde im südlichen Heppenser Watt und im nördlichen Leitdammwatt in muldenartigen Wattsenken jeweils eine Siedlung mit *Pectinaria koreni* angetroffen. Auf dem Heppenser Watt handelte es sich dabei um eine etwa 10 000/qm große Fläche, deren Boden ein schlickhaltiger Sandbrei mit ziemlichen Beimengungen von Detritus war und unter dem Einfluß eines Abwasserausflusses stand. Im Mai 1935 kam *Pectinaria* in einer Wohndichte von 5—10/qm vor, ferner war sehr häufig *Nephtys hombergii*, mittelhäufig waren *Scoloplos* und *Nereis*, nur vereinzelt kam *Arenicola* und an schlickhaltigeren Stellen *Heteromastus filiformis* vor. Die Länge der *Pectinaria*-Röhren betrug 6—8 cm, ihr oberer Durchmesser schwankte je nach dem Abbruchgrade der Röhre zwischen 2,5 und 5 mm, der untere lag zwischen 6 und 8 mm. Innen war die Röhrenwand, besonders in dem erhärteten Bindemittel zwischen den Sandkörnchen, durch Eiseneinlagerungen stark rostbraun gefärbt. Nach Messungen der größeren Sandkörnchen im oberen und unteren Ende der Röhre scheint es, daß sie mit steigendem Röhrendurchmesser etwas zunehmen (im Mittel von 0,44 mm auf 0,63 mm). Auch NILSSON (1925) erwähnt, daß die jungen Tiere kleinere Sandkörnchen verbauen als ältere Tiere. Eine systematische Untersuchung über die Variationsbreite des Baumaterials der röhrenbauenden Würmer und Krebse in Abhängigkeit von der Zusammensetzung des Wohnsedimentes und des Alters der Tiere würde manches ökologisch Wertvolle liefern (vgl. a. FAUVEL, 1903). Auf dem Watt steckte *Pectinaria* bei ruhigem Wetter vollkommen im Boden, mit dem breiteren Röhrendende nach unten gerichtet. Das einzige Anzeichen an der Oberfläche, das den Wurm verrät, ist ein kleiner Sandtrichter von etwa 1 cm Durchmesser, in dessen Grunde die gelbliche Wurmröhre meist auf ein kurzes Stück sichtbar ist. Liegt der Trichter auf dem während der TZ trocken fallenden Hang oder dem Rücken einer Rippel, so führt von ihm mitunter eine kleine Abflußrinne zum Rippeltal hin, ein Zeichen, daß *Pectinaria* auch während der TZ Wasser oder dünnflüssigen Sandbrei aus der oberen Röhrenöffnung ausstößt, was bei dem breiartigen Zustand des Wohnsedimentes auch während der TZ durchaus möglich ist. Auch die während der TZ noch unter Wasser liegenden Trichter zeigen häufig einen ringförmigen Wall.

Pectinaria, die kopfunten im Boden steckt und unter ihrer Wohnröhre den Boden nach Nahrung durchsucht, gehört zu den weidenden Tieren¹⁾. Von Zeit zu Zeit stößt der Wurm den durchsuchten Boden oben zur Röhre heraus, während infolge des Fließzustandes

1) BLEGVADS Darstellung (1914), daß *Pectinaria* mit ihrem Tentakelbüschel in ähnlicher Weise das Wasser nach Nahrung abfischt wie die Terebelliden, trifft für *P. koreni* nicht zu.

von den Seiten und von oben immer neuer Sand zufließt. Zudem strudelt der Wurm bei Wasserbedeckung von oben her noch Wasser in die Röhre ein (WATSON 1913, 1919). *Pectinaria* durchwandert den Boden, wobei die Röhre immer, etwas schräg liegend, ein wenig über die Oberfläche herausragt (s. a. WATSON, 1913).

Die ganze Siedlung mit *Pectinaria* lag etwa 1 bis 1,5 Std. trocken (TZ bis 10%). Am 27. VI. 35 war infolge vorangegangenen windigen Wetters das Watt hier stärker abgetragen worden. Die Röhren sahen während der TZ teilweise bis zu $\frac{2}{3}$ ihrer Länge aus dem Boden heraus, von den meisten war der ältere Teil abgebrochen; viele waren ohne Würmer. Im Herbst war die Siedlung so gut wie ganz verschwunden, im darauffolgenden Jahr wurde *Pectinaria* nicht wieder beobachtet. Daß die stärkere Wasserbewegung und die stattgefundene Abtragung die Röhren freigespült hat, ist zweifellos. Doch hätte das schon vorher ebenso gut möglich sein können. *Pectinaria* kann ihre Röhre stets wieder so tief in den lockeren Boden nachziehen, daß sie nicht viel mehr darüber hinausragt. Es ist wahrscheinlicher, daß die einjährigen (s. NILSSON, 1925) Tiere eingegangen sind und nun erst die Röhren freigespült werden konnten, weil sie nicht mehr dem Abtrag entsprechend in den Boden hineingezogen wurden. Trotz des Fließandes stecken die halb freigespülten Röhren doch noch so fest im Boden, daß man sie, am zugespitzten Ende fassend, nur selten senkrecht nach oben aus dem Boden ziehen kann, ohne sie zu zerbrechen, da der Fließsandboden sich um die Röhren beim Anheben festsaugt. Durch Seegrassblätter, Grasreste usw., die sich an den herausgehenden Röhrenden verfangen, brachen sie jedoch bald ab. Wie die Besiedlung dieser Stelle erfolgte, ist nicht bekannt geworden. Unwahrscheinlich ist es nicht, daß die Tiere hier aus einer Siedlung im tieferen Wasser angespült wurden, denn auch im höheren Schlicksandwatt wurden gelegentlich einzelne Tiere mit wohl erhaltenen Röhren beobachtet, die sich wieder eingegraben hatten und die ganz sicher angespült waren.

Pectinaria-Siedlungen sind während der Untersuchungszeit im Jadegebiet nicht wieder auf dem Watt angetroffen worden. Nach WATSON (1913) kommen sie an anderen Stellen im Sand zwischen TnwL und SpTnwL häufig vor. Im Jadegebiet handelte es sich nach den bisherigen Beobachtungen nur um gelegentliche Vorkommen auf dem Watt; für die *Scoloplos*-Siedlung ist *Pectinaria koreni* hier offenbar nur gelegentlicher Gast, ähnlich wie *Sabellaria spinulosa* unter der Epifauna.

Alle die bisher besprochenen Siedlungen innerhalb der unteren *Scoloplos*-Variation lagen sehr tief im Bereich der TnwL oder an Stellen mit starken Wasserbewegungen, besonders Brandung. Deshalb blieb die Besiedlung stets eine für das Watt sehr schwache. Die typische *Scoloplos*-Siedlung ist erst zwischen 0,5 und 1,5 m an den Stellen ausgebildet, die mehr die Gestalt niedriger Platen (Maifeld, Jappensand) oder sehr flach ansteigender Wattflächen (Ostwatten) haben. Hier treten Flecke dichter Besiedlung auf, in denen *Scoloplos* seine größten Wohndichten (bis fast 500/qm) erreicht, auch *Nephtys* kommt stellenweise bis über 150/qm vor, über größere Flächen hinweg schwankt ihre Wohndichte jedoch nur zwischen 40 und 50/qm.

In den höheren, geschützteren Lagen der *Scoloplos*-Siedlung wurde stellenweise auch *Macoma baltica* in geringer Wohndichte (3—6/qm, meistens nicht einmal 1/qm) angetroffen, so auf dem Maifeld, dem Jappensand und den Ostwatten. Es handelte sich stets um größere (Länge um 2,5 cm schwankend) Tiere. Es ist anzunehmen, daß es sich dabei vorwiegend um aus den tieferen Gebieten eingespülte Tiere handelt. So waren die ersten drei Jahresringe der *Macoma* des Maifeldes durch ungestörte glatte Anwuchsflächen getrennt, während der jüngste Schalenteil auf einem Streifen von 3 mm Breite bis zu 8 Störungsringe zeigte.

Auf manchen Platen, z. B. dem Maifeld, kann es sogar zu einer geringen Entwicklung von Bodendiatomeen kommen. Doch, und das ist für die *Scoloplos*-Siedlungen bezeichnend, zu einer dichten, den Boden abschließenden Diatomeenansammlung kommt es nirgends, auch nicht während der Hauptentwicklungszeiten der Bodendiatomeen, im Frühjahr und im Spätsommer. Für solche Ansammlungen sind die Bodenumlagerung und die Strömung zu stark. Es scheint aber, daß mit dem Aufkommen der Kieselalgen auch die Kleinlebewelt des Bodens stärker zunimmt. Bereits in dem geringen Vorkommen als gerade erkennbarer brauner Anflug haben die Bodendiatomeen auf den Sauerstoffumsatz im oberen Bodenwasser einen Einfluß. Während der O₂-Gehalt des Ebbewassers dicht über dem Boden des Maifeldes 99% betrug, stieg er in den seichten Wasserlachen zwischen den Rippeln während einer 3,5-stündigen TZ auf 136% an, obwohl das Wetter trüb war. Bei dem großen Porenraum kommt dieser Sauerstoffreichtum auch den oberen Bodenschichten zugute. Die Temperatur hatte sich von 12,6 auf die Lufttemperatur 17,2°

erhöht, der Salzgehalt blieb während der TZ unverändert. Nachts tritt dann das Umgekehrte ein, es findet während der TZ eine CO₂-Anreicherung statt.

Auf den über 1 m gelegenen Sandbänken kommt neben *Scoloplos* und *Nephtys* stellenweise *Bathyporeia robertsoni* häufig vor. Zugleich entwickelt sich eine reiche Kleintierwelt, unter deren größeren Formen besonders *Tanaïssus lilljeborgii* zu erwähnen ist. *Tanaïssus* kommt in Wohndichten bis über 4500/qm vor, *Bathyporeia* bleibt meist zwischen 1000—2000/qm, wurde aber an einigen Stellen des Jappensandes bis über 4300/qm gefunden. Zu den Wohndichten von *Bathyporeia* ist zu bemerken, daß die Proben fast alle viele Jungtiere dieser Art mit enthielten. Bei *Tanaïssus* liegen jedoch nur ältere Tiere vor, so daß diese Zahlen der Wohndichte der geschlechtsreifen Tiere nahe kommen. Während *Tanaïssus* sein Hauptverbreitungsgebiet auf den beiden Wattinseln Maifeld und Jappensand hatte und nach den bisherigen Feststellungen nicht wesentlich höher als 1,5 m geht, ist *Bathyporeia* noch zahlreich auf den über 2 m hohen Sandplatten der Arenicola-Siedlung anzutreffen.

Beide Krebse wandern in der obersten Schicht des Sandbodens umher. *Bathyporeia* ist sehr beweglich. Auf dem Watt sieht man plötzlich den Sand an einer kleinen Stelle in Bewegung geraten, es entsteht ein kleiner Trichter, von dem aus sich der Amphipod in kurzen, sehr schnell hintereinander folgenden Rucken mehr im als über dem Sandboden

in einer schwach gebogenen Richtung einige (3—6) cm fortbewegt, um sich dann ebenso schnell wieder im Sande zu vergraben, wobei wieder ein kleiner Trichter entsteht. Infolge der ruckweisen Vorwärtsbewegung ist die Spur oft geperlt. Wartet man ein Weilchen, so erscheint der Krebs nach kurzer Zeit wieder, um abermals ein kurzes Stück zu wandern. So kommen die größeren bis 30 cm langen gebogenen *Bathyporeia*-Spuren zustande, wie sie auf Abb. 27 zu sehen sind. Sie setzen sich immer aus mehreren Einzelspuren zusammen, die durch die Zahl ihrer Löcher die Ruhepausen des Krebses bei seiner Wanderung anzeigen. Bei Wasserbedeckung bewegt sich *Bathyporeia* in gleicher Weise, schwimmt aber mitunter auch ein kurzes Stück dicht über dem Boden. *Bathyporeia* ist

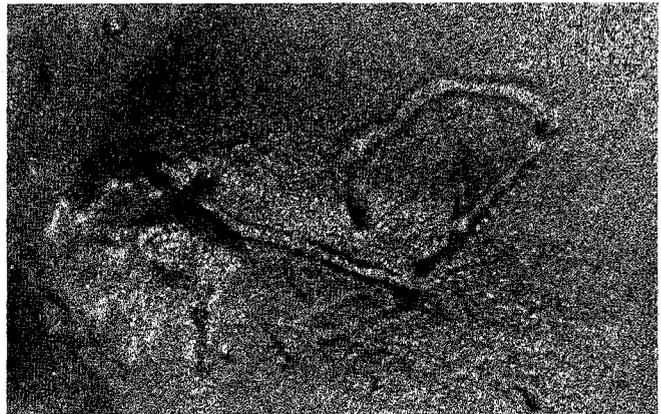


Abb. 27. Kriechspur von *Bathyporeia robertsoni* im Sandwatt. Die Löcher im Spurenverlauf zeigen die Stellen an, an denen sich nach kurzer Wanderung der Krebs rasch in den Boden eingewühlt hat. (Verf. phot., Herbst 1936, Bordumer Sand).

ein von Plattfischen gesuchtes Nahrungstier, und man kann sicher sein, beim „Pieren“ über einer *Bathyporeia*-Siedlung einen guten Fang zu haben. Das Eingraben und das Wandern durch den Boden dauert immer nur wenige Sekunden. Schleimausscheidungen wurden bei *Bathyporeia* nicht beobachtet. Ganz anders dagegen verhält sich *Tanaïssus*. Dieser Anisopod scheidet durch seine thorakalen Drüsen stets reichlich Schleim aus, mit dem er sich immer an Sandkörnchen angeheftet hat. Spült man *Tanaïssus* aus dem Sand aus, so hängt er meistens noch an einem oder mehreren Sandkörnchen. Zu seiner ungestörten Lebensweise gehört die Berührung mit Sandkörnchen. Im Wasser oder auf dem blanken Boden einer Glasschale kann er sich nicht bewegen, er rollt sich dann spiralig ein; er wurde auch niemals im Wasser schwimmend beobachtet. Eine Gefahr für *Tanaïssus* bildet das Wasserhäutchen. Kommt er mit diesem in Berührung, so schnell er wegen der Unbenetzbarkeit seiner Körperoberfläche auf dieses hinauf. Gelangt er nach dem Absinken im Wasser auf Sandboden, so ist er sehr schnell darin verschwunden. Hier verklebt er sofort einige Sandkörnchen zu einer kurzen Röhre, aus der er, nach Beobachtungen im Standglas mit natürlichem Sediment, sein Vorderende halb herausstreckt. Während *Bathyporeia* sich vor Verfrachtung mit dem starken Gezeitenstrom durch seine raschen Bewegungen schützt, erreicht dies *Tanaïssus* durch seine Schleimausscheidungen, die ihm immer eine kleine Sandröhre verschaffen, so daß er nur mit dem Wohnsediment verfrachtet werden kann. Nach NIERSTRASZ & SCHUURMANS STECKHOVEN (1930) ist *Tanaïssus* bisher noch nicht für die Deutsche Bucht festgestellt. Aus ihrer Angabe von 7 m Tiefe geht hervor, daß *Tanaïssus* auch im Sublitoral vorkommt. Doch seine große Wohndichte

auf den Wattinseln zeigt, daß er ebenfalls über der TnwL einen ihm zusagenden Lebensraum findet. Auch seine oben geschilderte Verhaltensweise paßt gut zu einem Leben in lockeren, unter dem Einfluß starker Gezeitenströme stehenden Sanbböden.

Bathyporeia robertsoni gehört nach seiner Ernährungsweise zu den weidenden Tieren. Vermutlich fischt er auch Nahrung aus dem Wasser durch Filtrieren. Die Nahrung besteht aus feinem Detritus und Kleinlebewesen. Der reichlich entstehende Kot wird als 0,12 bis 0,06 mm dicker zylindrischer Faden ausgeschieden, der bereits beim Ausscheiden in kleinere Zylinderbruchstücke zerbricht, die kaum über 0,75 mm lang bleiben. Daneben werden auch kleinere, torpedoförmige, nur 0,2 mm lange Kotpillen gebildet. Ueber die Ernährungsweise von *Tanaissus* wurden keine Beobachtungen gemacht.

Die Fortpflanzungszeit von *Bathyporeia* fällt in das späte Frühjahr bis Anfang Sommer. Bereits im Mai kann man Weibchen mit den blauen Eiern antreffen. Jungtiere wurden sehr häufig im Juni mit den alten zusammen angetroffen. Die alten Tiere trugen noch im Juni viele Eierpakete. Auch von *Tanaissus* wurden Tiere mit Eiern (2—3 je Tier) im Mai gefunden, aber noch keine Jungtiere, wie bei *Bathyporeia*.

Die Stellen der *Scoloplos*-Siedlung mit *Bathyporeia* und *Tanaissus* zeigten eine sehr reiche Kleintierentwicklung. So wurde auf dem Maifeld *Batillipes mirus* im reinen Sand wie besonders auf den in den Rippeltälern liegenden Detritusteilchen (meist Torfdetritus) massenhaft gefunden. In mehreren Stichproben kamen 4—5 *Batillipes* auf den qcm, d. s. 40—50000/qm. Im gleichen Sand kamen noch Foraminiferen massenhaft vor, besonders *Rotalia beccari* (40—50/qcm). *Rotalia* war fast immer mit Detritusstückchen einseitig verklebt. Nach dem bräunlichen Inhalt der Pseudopodienmassen zu urteilen, scheint diese Art den Torfdetritus zu zersetzen und als Nahrung aufzunehmen. Im Detritus seltener, häufiger im Sand, kam *Polystomella striatopunctata* vor, auch *Allogromia ovoidea* wurde vereinzelt gefunden. Daneben wimmelte der Boden von Harpacticiden und anderen Copepoden, Ostracoden, Platoden, Nematoden, Rotatorien, Ciliaten usw.

C. III. a. 2) *Arenicola*-Siedlung.

Die gegen Bodenumlagerungen geschützteren Stellen innerhalb der *Scoloplos*-Variation werden von *Arenicola*-Siedlungen eingenommen. Hier kommt *Arenicola marina* in Wohndichten vor, wie sie sonst nur noch an wenigen anderen Stellen des Wattes angetroffen werden. Da diese Gebiete innerhalb der *Scoloplos*-Variation bedeutende Flächen einnehmen und in ihnen *Arenicola* dominant ist, wurde hierfür eine *Arenicola*-Siedlung abgegrenzt. Die Dominanz von *Arenicola* ist auch im äußeren Ansehen der Siedlung deutlich ausgeprägt (s. Abb. 28). *Arenicola*-Siedlungen werden besonders auf den größeren Sandplatten angetroffen, soweit diese über 1,5 m, meist aber über 2 m liegen und sich bis 2,5 m erheben, wie am Rande der Westwatten und Südwatten des Jadebusens und der Innenjade, die alle dadurch ausgezeichnet sind, daß sie als verhältnismäßig ebene Sandplatten nahe an die TnwL heranreichen und erst dort mit einem Schräghang schnell zu größeren Tiefen abfallen.

Die Schräghänge werden von der *Scoloplos*-Siedlung eingenommen, die *Arenicola*-Siedlung bleibt auf die Plattenfläche beschränkt. Im Bereich der Ostwatten kommen *Arenicola*-Siedlungen auch auf tieferen Sandrücken oder Sandplatten vor, wie SO im Schutz von Oberahn, ferner auf einigen größeren Rücken zwischen den Legden. Auf dem Maifeld und auch auf dem Jappensand fehlen *Arenicola*-Siedlungen. Die *Arenicola*-Siedlung weist neben der Mehrzahl der auch in der *Scoloplos*-Siedlung vorkommenden Tiere als neue Art nur *Harmothoe sarsi* auf; teilweise, in den Uebergangsgebieten zur Pygospio-Variation kommen schon *Nereis diversicolor*, *Heteromastus filiformis* und *Cardium edule* in größerer Anzahl vor.

Die Siedlungsweise von *Arenicola marina* ist wiederholt Gegenstand von Untersuchungen gewesen, doch mit teilweise recht verschiedenen Ergebnissen (GAMBEL-ASHWORTH 1899, FAUVEL 1900, BOHN 1903, WESENBERG-LUND 1904, 1905, RICHTER 1924, THAMDRUP 1935 als die wichtigsten). Es wurden von U-förmigen über L-förmige bis zu einfachen, eine senkrechte Röhre bildenden Bauen alle möglichen Uebergänge beobachtet und beschrieben. Wie meine Beobachtungen über die Bauweise von *Arenicola* ergeben haben, sind die Widersprüche im Schrifttum nur scheinbare und werden dadurch erklärt, daß *Arenicola* je nach dem physikalischen Bodenzustand seines Siedlungsortes, auf den man bei allen bisherigen Untersuchungen zu wenig Wert legte, verschiedene Baue besitzt. Wenn sie auf ein allgemeines Schema zurückgeführt werden sollen, dann auf einen U-Bau.

In diesem Abschnitt soll nur der *Arenicola*-Bau des Fließsandwattes besprochen werden, wie er für die *Arenicola*-Siedlungen der Scoloplos-Variation bezeichnend ist.

Ein im Anschnitt freiliegender Bau würde folgende Form zeigen: Von der Stelle des Kothaufens an der Oberfläche aus führt eine mehr oder weniger senkrechte Röhre 20—40 cm tief in den Boden. Da durch sie der Wurm an die Oberfläche kommt, um den Kot auszuschcheiden, sei sie als Kotröhre bezeichnet. In der Tiefe biegt die Kotröhre in einem mehr oder weniger großen Bogen zur Waagerechten um. Oft kann es zur Ausbildung einer 10—15 cm langen waagerechten Röhre kommen, mitunter fehlt dieses waagerechte Stück auch ganz und die Kotröhre biegt in großer Rundung eines U schließlich wieder nach oben um. In diesen am tiefsten im Boden liegenden waagerechten bis gerundeten Teil des Baues zieht sich der Wurm bei Störungen von außen her zurück, so daß wir ihn als Wohnröhre bezeichnen. Von der Wohnröhre führt schließlich eine zweite mehr oder weniger senkrechte Röhre wieder nach oben bis zum Grunde des Trichters. Durch diese Röhre kommt der Wurm zum Fressen an die Oberfläche, weshalb wir sie Freßröhre nennen möchten. Wie auch THAMDRUP (1935) bemerkt, braucht der Bau nicht in einer Ebene zu liegen, es kommen auch bogenförmige Austretungen aus dieser vor.

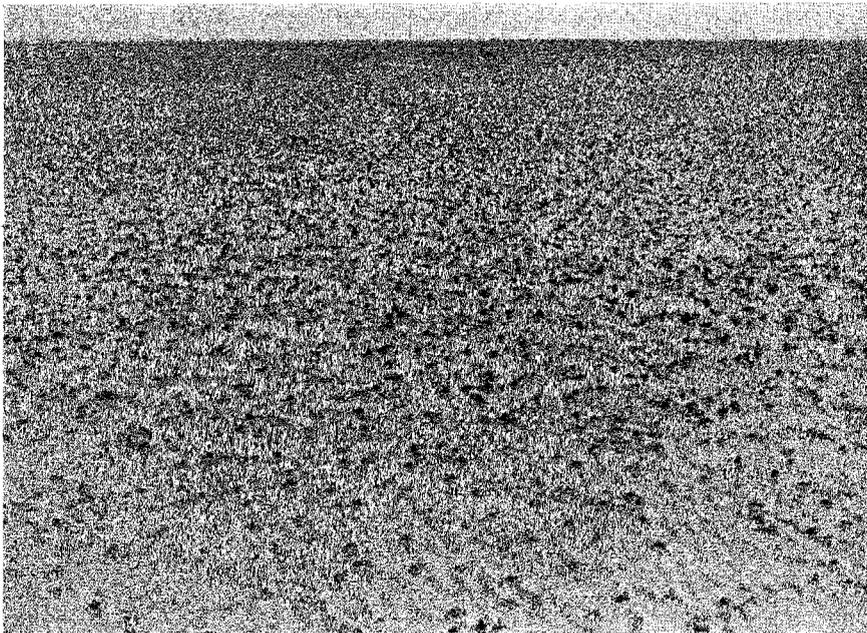


Abb. 28. Typische *Arenicola*-Siedlung auf dem westlichen Sandwatt der Innenjade. Die Zahl der Kothäufchen gibt eine Vorstellung von der großen Zahl der Wattwürmer in der *Arenicola*-Siedlung: (Verf. phot., Sommer 1935, Heppenser Watt.)

Außerer Ausdruck des U-förmigen Baues sind über der Kotröhre die in auf- und nebeneinanderliegenden Windungen ausgeschiedene Kotschnur und über der Freßröhre der Trichter. Trichter und Kothaufen liegen je nach der Weite des U-Baues 15 und mehr cm voneinander entfernt.

Von diesem Fließsandtypus gibt es Abweichungen, die von den jeweiligen örtlichen Verhältnissen bestimmt werden. Der Trichter ist je nach der Beschaffenheit des Bodens und der herrschenden Wasserbewegung in Größe und Form sehr veränderlich. Zwischen kegelförmigen und schüsselförmigen Ausbildungen mit mehr oder weniger senkrechten kleinen Steilkanten im oberen Teil und Terrassenbildungen (oft mit kleinen Spülsäumen) bis zum einfachen Loch des Freßganges gibt es alle nur möglichen Uebergänge. Ein Trichter kann an wasserbedeckten Stellen fehlen, wenn bei windigem Wetter die Wasserbewegung den Boden stets wieder einebnet, ebenso auf dem Boden von flachen Sandwattprielen mit schnell strömendem Wasser. Hier sind nur einfache Löcher zu beobachten, die die Oeffnung des Freßschachtes anzeigen. Sie versanden durch den eingespülten Sand sehr schnell. Liegt über einer beständigeren Bodenschicht ein leicht fließender Sandbrei, wie er z. B. in einer Dicke von 3 cm an einzelnen Stellen des Leitdammwattes infolge

stärkeren Durchtritts von Sickerwasser aus dem nahen Leitdamm angetroffen wurde, so kann es ebenfalls nicht oder nur vereinzelt zur Ausbildung eines Trichters kommen. In gleicher Weise ist die Gestalt und Größe des Kothaufens vom Bodenzustand und der Wasserbewegung abhängig (vgl. a. *Pygospio*-, *Corophium*- und *Zostera*-Siedlung). Durch Windstau auf dem Watt zurückgehaltenes Wasser zerstört die Kothaufen weitgehend, in Sandwattprielen liegen meist nur wenige Kotschlingen stromabwärts der Kotröhrenöffnung hintereinander auf dem Boden usf.

Auch die Kot- und Wohnröhren sind nicht immer so einfach ausgebildet. Im oberen Teil der Kotröhre werden Gabelungen beobachtet, was mit der Unbeständigkeit der obersten Bodenlagen mittelbar zusammenhängt, vielleicht auch mit der Kotanhäufung. Der veränderlichste Teil des Baues ist aber die Freßröhre. Diese kann sich bereits in der Tiefe kurz vor der Wohnröhre gabeln, die Gabelungen können auch in jeder anderen beliebigen Höhe beobachtet werden. So wurde z. B. eine Gabelung in 15 cm Tiefe beobachtet, deren einer Ast sich nochmals in 3 cm Tiefe gabelte, aber nur einer der Äste besaß einen Trichter, u. ä. Stets unverzweigt wurde aber die Wohnröhre und die Kotröhre außer ihrem obersten Teil angetroffen, die beide den beständigeren Teil des Baues bilden. Im Zusammenhang mit der Veränderlichkeit der oberen Teile von Kot- und Freßröhre steht die veränderliche Lage von Kothaufen und Freßtrichter, wie sie im Laufe der Markierungs-Experimente an *Arenicola*-Bauen beobachtet wurden. Der Trichter veränderte seine Lage um mehr als 10 cm, der Kothaufen weniger. Auch war mitunter der Trichter nicht ausgebildet, während der Kothaufen stets angetroffen wurde.



Abb. 29.

Abb. 29. Ausgegrabene Freßröhre eines *Arenicola*-Baues im Sandwatt. Die in der Röhre vorhandene Sandschnur als Oberflächensediment ist entfernt worden, so daß man jetzt deutlich die Ringelung der Freßröhre sehen kann. Oben noch der linke Teil des Freßtrichters. (Verf. phot., Sommer 1936, Schweinsrückenwatt).

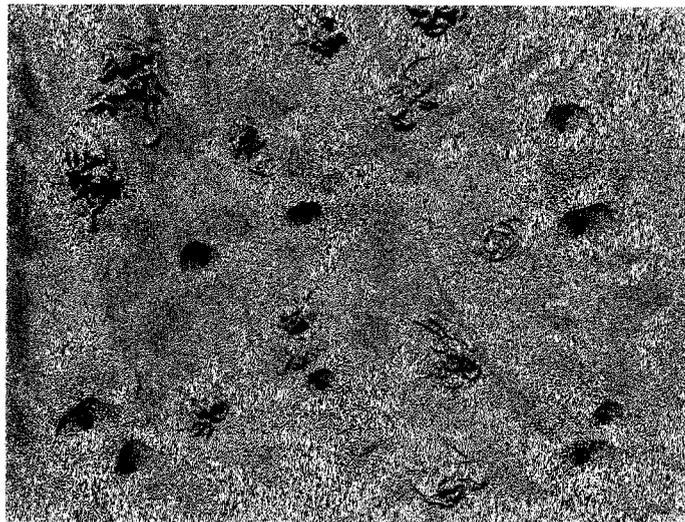


Abb. 30.

Abb. 30. Nahaufnahme einer *Arenicola*-Siedlung im Fließsandboden. Kothäufchen und Freßtrichter. Man sieht deutlich am Grunde des wassererfüllten Trichters die scharf begrenzte Öffnung der Freßröhre. (Verf. phot., Sommer 1935, Voslapp-Watt.)

Alle von *Arenicola* längere Zeit oder wiederholt begangenen Röhren zeigen eine deutliche Ringelung der Innenwandung (Abb. 29), die davon herrührt, daß die Kriechbewegungen, das Einschlürfen der Nahrung und das Ausstoßen des Kotes mit einer Zusammenziehung des Wurmes verbunden sind, wobei der durch die Zusammenziehung verdickte Körperteil, besonders das dicke Vorderende, jedesmal gegen die Wandung gepreßt wird. Je öfter ein Gang benutzt wird, desto glatter wird seine Innenwand, da diese öfters mit schlickdurchsetztem Schleim überzogen wird, der die vorhandenen Rauigkeiten beseitigt. Es ist daher die Ringelung im beständigen Teil der Wohn- und Kotröhre am deutlichsten ausgeprägt. Im Freßschacht ist sie je nach der Korngrößenzusammensetzung des Wohnbodens mehr oder weniger deutlich zu sehen. Im Fließsandwatt mit einem

zwischen 60 und 90% schwankenden Anteil an Korngrößen zwischen 0,25 und 0,1 mm war sie meistens deutlich zu sehen (s. Abb. 29), im groben Kieswatt von Arngast war sie natürlich meistens nicht vorhanden. Ihre Deutlichkeit hängt zum Teil auch mit dem Wassergehalt des Sandes zusammen, sie ist daher auch immer deutlicher an den Stellen, wo während der TZ der Grundwasserspiegel absinkt.

Die Ringelung zeigt zunächst nur an, daß der Wurm die Gänge begangen hat, sie sagt noch nichts über das Vorhandensein einer besonders verfestigten Wandung. Eine solche kommt ebenfalls nur den beständigeren Teilen des Baues zu. Diese haben fast immer eine durch angereichertes Eisenoxydhydrat rostbraun gefärbte Wandung, die sich gegen den umliegenden Boden sehr deutlich abhebt, und deren Farbe nach dem sauerstoffarmen Boden hin in Schwarz (FeS) übergeht. Dabei kann es sogar innerhalb der 1,5 bis 3 mm dicken Wandung der Kotröhre zu einer schaligen Schichtung kommen. Die Freßröhre ist gewöhnlich nicht oder nur schwach durch Eisenoxydhydrateinlagerungen gefärbt und kann dadurch leicht von der Kotröhre unterschieden werden. Eine besonders ausgeprägte Wandung fehlt der Freßröhre oft. Und dennoch muß man auch eine dünne Schleimwand für sie annehmen, da man sehr oft am Grunde des wassererfüllten Trichters die Oeffnung der Freßröhre sehen kann (s. Abb. 30 u. THAMDRUP Abb. 117). Wäre die Freßröhre nicht mit einer besonderen, wenn auch dünnen, Wandung versehen, so würde der Fließsandboden sofort zusammenfließen, wie es bei jedem durch einen Stab im Fließsandwatt erzeugten Schacht nach dem Herausziehen des Stabes sofort geschieht.

Die Dicke der Wandung und ihr Reichtum an Eiseneinlagerungen wächst mit dem Alter des Baues. Um die Beziehungen, die zwischen dem Alter der Röhre sowie der Dicke und dem Grad der Eiseneinlagerungen in der Wandung bestehen, genauer kennen zu lernen, wurden in *Arenicola*-Siedlungen abgesteckte Probeflächen innerhalb der Siedlungsschicht des Wattwurmes vollständig umgegraben und die Würmer herausgelesen. Nach dem Umgraben wurden die Würmer wieder auf den Boden gebracht und nach einigen Tagen die Beschaffenheit der Röhren der neu angelegten Baue untersucht. Es stellte sich heraus, daß noch nach drei Wochen keine deutlich sichtbaren Eiseneinlagerungen in der Kotröhre zu bemerken waren. An der Freßröhre kann man das Alter an der Glattheit der Wandung und der Deutlichkeit der Ringelung erkennen (s. o.).

Infolge der Unbeständigkeit des oberen Teiles der Kotröhre beginnt die starke Wandung erst in 3–6 cm Tiefe (s. o.), während der oberste Teil dünnwandig und nur schwach oder gar nicht mit Eisenoxydhydrat durchsetzt und braun gefärbt ist. In dieser Hinsicht gibt die *Arenicola*-Kotröhre einen sehr guten Anhaltspunkt für die Beurteilung des jeweiligen Ab- oder Auftragszustandes, in dem sich der Boden einer *Arenicola*-Siedlung gerade befindet. Ein langer, nicht rostbraun gefärbter Endabschnitt der Kotröhre deutet auf eine stattgefundene Uebersandung hin, während in den Fällen, wo die rostfarbene dickwandige Kotröhre bis an die Oberfläche reicht, ein Abtrag stattgefunden hat.

Der Beginn der dickwandigen Kotröhre fällt etwa mit dem Beginn der über längere Zeiten hinweg lagebeständigen Bodenschicht zusammen. Geht der Abtrag in der *Arenicola*-Siedlung noch weiter, dann wird schließlich auch die beständige Kotröhre in Mitleidenschaft gezogen. An solchen Stellen waren die verfestigten, Widerstand bietenden Kotröhren freigespült und ragten als rostfarbene Stummel von einem Durchmesser bis zu 2 cm und einer Höhe bis zu 6 cm aus dem Boden. Diese sind dann fast immer von den Würmern verlassen worden; es werden natürlich auch die Kotröhren alter, schon längst verlassener Baue mit freigespült, die an der schwarzen Farbe ihrer noch im Boden steckenden Kotröhrenteile zu erkennen sind. Die *Arenicola*-Stummel sind von grauem Sand erfüllt und stehen in einem kleinen Kolk (s. Abb. 31, 32), ihre Innenwand zeigt die bekannte Ringelung. Bei der geringen Festigkeit der Freßröhre ist natürlich auch das Fehlen freigespülter Freßröhren-Stummel zu verstehen. Ein Freispülen der Kotröhre kann man jederzeit auch künstlich, z. B. durch Verlagerung eines kleinen Prieles, hervorrufen und dabei feststellen, daß die Kotröhre längere Zeit widersteht, die Freßröhre dagegen nie nennenswert freigespült wird. Regelmäßig kann man freigespülte *Arenicola*-Kotröhren im Abtragungsbereich kleiner, durch eine *Arenicola*-Siedlung ziehender Priele antreffen und hier auch die im Anschnitt freigespülten Freßröhren beobachten. Wenn die Priele sich während der TZ stellenweise schnell verlagern und wohl breit, aber nicht tief sind, wird in den abgetragenen Bauen sehr oft der Wattwurm noch angetroffen, der auch noch Kot ausscheidet. Wiederholt wurden Kotröhren-Stummel auch im Uebergangsbereich der *Arenicola*-Siedlung zur *Scoloplos*-Siedlung auf den Schräghängen der westlichen *Arenicola*-Sandplatten bei Ostwindwetterlagen beobachtet.

Das Auftreten von *Arenicola*-Stummeln ist stets ein sicherer Hinweis auf stärkeren Abtrag, doch — und das ist für die Oekologie von *Arenicola* wichtig — findet man solche *Arenicola*-Stummel öfters nur im Abtraggebiet kleiner Sandwattpriele oder an den Rändern der *Arenicola*-Platen; auf den Platen selbst sind sie noch nicht beobachtet worden. Daraus geht hervor, daß die auf diesen Platen gewöhnlichen Umlagerungen sich nicht tiefer als bis zu 10 cm erstrecken, Veränderungen, die *Arenicola* in ihrer Lebensweise nur wenig berühren, da sie den beständigeren Teil ihres Baues von vornherein in größere Tiefe verlegt¹⁾.

Die Tiefe des *Arenicola*-Baues ist nach dem Vorangehenden je nach dem Abtrag-Auftrag-Zustand des betreffenden Siedlungsortes etwas verschieden. So wird ein in einer flachen Mulde gelegener Bau bei einer nachfolgenden Uebersandung 10 und mehr cm tiefer reichen, und an anderen Stellen werden die Baue, wenn die Oberfläche abgetragen worden ist, nicht sehr tief (20 cm) reichen. Bei Angaben über die Siedlungstiefe von *Arenicola*, wie auch bei vielen anderen Arten der Endofauna ist immer zu beachten, ob sich der betreffende Wattenteil im Abbruch- oder Anwuchszustand befindet. Ein Einfluß des Grundwasserstandes auf die Siedlungstiefe scheint nicht vorhanden zu sein (vgl. v. BUDDENBROCK, 1913, THAMDRUP, 1935, S. 105).

Hinsichtlich der Ernährungsweise zählt der Wattwurm zu den ausgesprochenen Weidetieren. Er ist ein Bodenfresser, der seine Nahrung vor der Aufnahme nicht einer Einzelauslese unterzieht. BLEGVAD (1915, S. 60) bezeichnet *Arenicola* als Detritusfresser. Dazu sei bemerkt, daß die Bezeichnung Detritusfresser aus zweierlei Gründen nicht ganz zutrifft. Einmal gibt es Detritus in reiner Form im Watt nicht, es gibt immer nur



Abb. 31.

Abb. 31. Durch Abtrag der Sandwattfläche freigespültes Ende der Kotröhre eines *Arenicola*-Baues. Die dunkle Farbe rührt von der starken Einlagerung von Eisenhydroxyden her, die die Kotröhre verfestigen, so daß sie den Strömungen und dem Seegang Widerstand leisten kann. (Verf. phot., Frühjahr 1935, Heppenser Watt.)

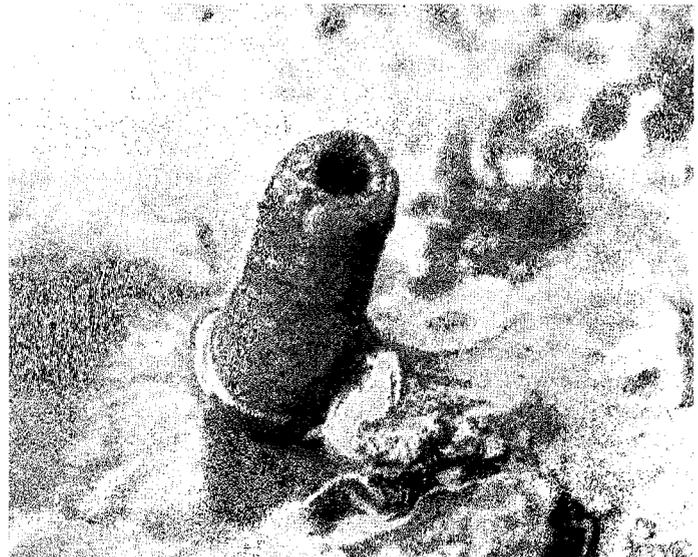


Abb. 32.

Abb. 32. Nahaufnahme einer freigespülten *Arenicola*-Kotröhre. Man beachte die dicke Wandung der Röhre. (Verf. phot., Frühjahr 1935, Heppenser Watt. Etwa nat. Größe.)

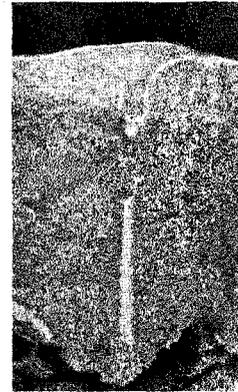
detritushaltigen Boden, und zweitens führt die Bezeichnung Detritusfresser leicht zu einer Unterschätzung der zugleich mit dem Boden aufgenommenen Kleinlebewesen. Beides wird durch den Ausdruck Bodenfresser vermieden, durch den nur ausgesagt wird, was gefressen wird, ohne Bewertung desjenigen, was wirklich von dem Aufgenommenen ausgewertet wird. Es ist leider immer noch unbekannt, wieweit zu der Nahrung der Großformen neben dem

1) Solche Veränderungen wurden z. B. auf dem *Arenicola*-Sandwatt der Westwatten bei Voslapp beobachtet. Infolge eines anhaltenden Westwindes hatte sich im ganzen unteren Teil der großen *Arenicola*-Siedlung auf der Sandwattfläche wie auch in der *Scoloplos*-Siedlung auf dem zur Fahrriene abfallenden Schräg-hang eine 5 bis 10 cm dicke Schicht eines auch während der TZ dünnflüssig bleibenden, schlickhaltigen Sandbreies gebildet, unter dem noch die festen Rippeln des Sandwattes zu spüren waren. Die Oberfläche der *Arenicola*-Siedlung war vollkommen glatt, von *Arenicola*-Kothaufen war nichts zu bemerken. Dieser Zustand hielt über mehrere Tiden an und hörte mit der Veränderung der Wetterlage auf. Zugleich damit hatte sich die Wasserscheide des Sandwattes landwärts verlegt.

Detritus die stellenweise ungemein häufigen Kleinlebewesen des Bodens beitragen und wie weit die Kleinlebewesen selbst am Aufschluß des Detritus beteiligt sind.

Die bis dicht unter die Oberfläche reichende Freßröhre und der Freßtrichter zeigen, daß *Arenicola* die nahrungsreiche Oberflächenschicht aufsucht und frißt (Abb. 33). An einzelnen Stellen, wo unter einer dünnen (oft nur 3 cm mächtigen), helleren graugelben Oberflächenschicht ein dunklerer, grauer bis schwarzer Untergrund vorhanden war, besaßen alle Kothaufen die Farbe der Oberflächenschicht. Die Oberflächenschicht der *Arenicola*-Sandwattsiedlungen hat einen Gehalt an organischer Substanz im Mittel von 1,5 Gew. %, zu dem außer dem Detritus noch die vielen Kleinlebewesen beitragen, vor allem Diatomeen, Nematoden, Copepoden, Ostracoden, Ciliaten (darunter viele *Condylostoma*- und *Trachilocerca spec.*), Bakterien, zeitweise ferner *Hydrobia*- und Muscheljunggut. Es scheint, daß auch die frühen Jugendformen von *Pygospio elegans* samt ihren kleinen Sandröhren von *Arenicola* gefressen werden, worauf die geringe Wohndichte von *Pygospio* gegenüber der *Scoloplos*-Siedlung trotz des lagebeständigen Bodens hindeutet.

Abb. 33. Ausgegrabene Freßröhre eines *Arenicola*-Baues im Sandwatt. Man beachte die durch ihre hellere Farbe kenntliche Sandschnur in der Freßröhre, die durch Einspülung von hellem Sediment der Oxydationsschicht zustande kommt. Die obere, hellere Schicht ist die Oxydationsschicht, die untere, dunklere die Reduktionsschicht. (Verf. phot., Sommer 1936, Schweinsrückwatt.)



Wenn eine Freßröhre bis zum Trichtergrund heraufführt, so bedeutet das noch nicht, daß *Arenicola* nur dicht unter der Oberfläche frißt. So zeigten zeitweise in Gebieten, wo in 20 cm Tiefe eine schwarze Bodenschicht lag, viele Kothaufen schwarze Kotschnüre bei gleichzeitigem Vorhandensein eines Trichters und einer bis zum Trichtergrund hinaufführenden Freßröhre, die mitunter sogar von hineingeflossenem gelbgrauen Sand der Oberfläche erfüllt war. Dicht nebeneinander wechselten rein gelbgraue und rein schwarze Kothaufen; manche Kothaufen bestanden z. T. aus gelblicher und schwarzer Kotschnur. Alle diese Einzelheiten zeigen, daß *Arenicola* in allen möglichen Bodentiefen fressen kann. Sie kann auch im unteren Teil der Freßröhre Oberflächensediment fressen, wenn diese bei Sandwanderung zur WZ beständig in den Trichter und von da in die Röhre hineingelangt. Während der TZ fehlt diese ständige Sandzufuhr, und man trifft daher die Freßröhre öfters leer, ohne Sandschnur an.

Es mußte noch ungeklärt bleiben, ob die Aufnahme von Sand aus tieferen Bodenschichten vielleicht nur während der TZ infolge mangelnden Zuflusses von Oberflächensediment erfolgt oder mit der Neuanlage einer Freßröhre zusammenhängt. Sicher ist aber, daß *Arenicola* vorwiegend das nahrungsreiche Oberflächensediment frißt (vgl. dazu a. BOHN, WESENBERG-LUND, RICHTER, THAMDRUP u. a.). Nach CUNNINGHAM u. RAMAGE (1882) kommt *Arenicola* während der WZ mit dem Vorderende aus der Freßröhre teilweise heraus.

Bei dem hohen Gehalt von unverdaubaren Stoffen in der aufgenommenen „Nahrung“ (über 98 Gew. %, Bodenwasser etwa 25 Gew. %) wird es verständlich, daß der Wattwurm sehr viel und fast beständig frißt, solange es der Feuchtigkeitsgehalt des Bodens nur zuläßt. Man kann oft auch während der TZ die Kotschnur aus dem Boden herausquellen sehen. Nach BOHN streckt *Arenicola* beim Kotentleeren das Hinterende über die Bodenoberfläche heraus. Auch in der Kotröhre der bewohnten Baue wurden gelegentlich Sandschnüre im oberen Teil angetroffen. In diesen Fällen handelt es sich wohl um eine noch in der Röhre ausgeschiedene Kotschnur, wahrscheinlich weil der Wurm während der Kotscheidung durch die Bodenerschütterungen beim Herannahen des Beobachters zur Flucht nach unten in die Wohnröhre bewogen wurde.

Dem als Nahrung aufgenommenen Boden entzieht *Arenicola* auch einen Teil seines Wassers. Dieser Wasserentzug ist zusammen mit einer schwachen Schleimeinhüllung die Ursache für die allerdings nur geringe Beständigkeit der Kotschnüre. Schon bei

leichtbewegtem Wasser, mitunter auch von stärkerem Wind, werden die Kotschnüre vollkommen zerstört, nachdem ihre Bruchstücke einige Meter über den Boden hin verfrachtet wurden. Die leichte Zerstörbarkeit der Kothaufen auf den *Arenicola*-Sandplatten gestattet auch einen Einblick in den mengenmäßigen Umsatz des von *Arenicola* aufgenommenen Bodens. Der während der TZ vorhandene Kothaufen entspricht auf den Sandplatten der etwa seit Beginn der TZ aufgenommenen Bodenmenge, da die zur WZ ausgeschiedenen Kotschnüre während der Ebbe zerstört wurden, wenn man von besonders ruhiger Wattensee absieht. Das zeigen auch Beobachtungen an durch starke Strömung glattgefegten Sandhängen, ebenso die auf den Rippeln ausgeschiedenen Kothaufen usw. Die Menge des gefressenen Sedimentes ist im nahrungsarmen Sandboden größer, z. B. am kiesigen Steilhang von Gr.-Arngast um das 2,5-fache (Abb. 34), als im an organischer Substanz reicheren Feinsandwatt der *Arenicola*-Sandplatten. Sie schwankt auch stark mit der Jahreszeit. So wurde als mittleres Trockengewicht eines Kothaufens aus der *Arenicola*-Sandwatt-Siedlung im Januar (Bodentemperatur in 10 cm + 1,2°) 2 g, im März (Bodentemperatur in 10 cm Tiefe + 0,8°) 1,3 g und an der gleichen Stelle im Mai (Bodentemperatur in 10 cm Tiefe + 12,2°) 11 g festgestellt; eine Erscheinung, die auch bei vielen anderen Wattentieren beobachtet wurde und bei deren Poikilothermie nicht verwunderlich ist (vgl. SPÄRCK, 1926). Ist die Bodenoberfläche im Winter gefroren, so kommt es natürlich nicht zur Ausbildung eines Kothaufens; hier liegt dann meist nur ein kurzes Stück einer Kotschnur, die zwischen der Zeit des Trockenfallens und des Einfrierens ausgeschieden wurde.

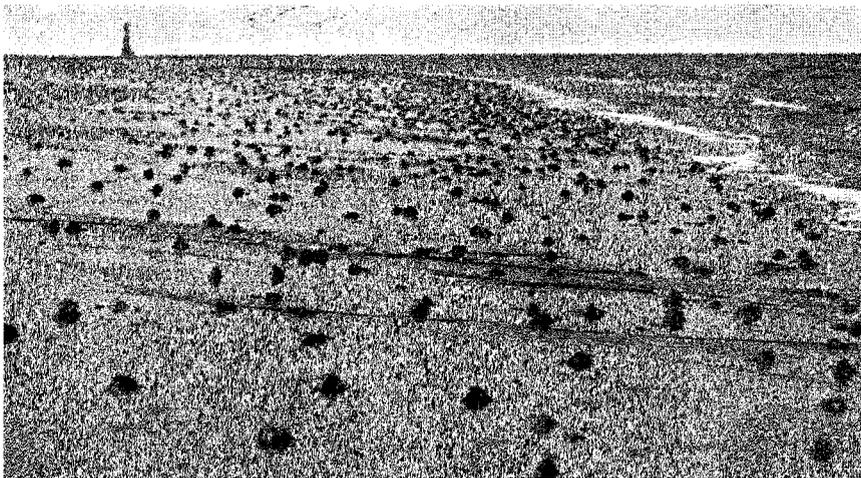


Abb. 34. *Arenicola*-Siedlung im nahrungsarmen Kieshang SO von Gr. Arngast in Mittelwasserhöhe. Man beachte die ungewöhnlich großen Kothaufen im Vergleich zu denen von Abb. 28 aus dem nahrungsreichen Feinsandwatt. Die *Arenicola*-Siedlung des Kieshangs war im Jahre 1936 und 1937 verschwunden. (Verf. phot., Sommer 1935, Gr. Arngast.)

Die erwähnte Siedlungs- und Ernährungsweise von *Arenicola* steht zu den Anschauungen von BOHN (1903) und THAMDRUP (1935) scheinbar im Widerspruch. THAMDRUP beobachtete, daß eine gefärbte Oberflächensandschicht beim Fressen des Wurmes allmählich bis zum Beginn der Wohnröhre durch den Boden herabsinkt und dabei die Form einer Saugsäule aufzeichnet. Daraus folgt, daß *Arenicola* in der Tiefe den Sand frißt. Von oben her rutscht wieder neuer Sand nach, wodurch an der Oberfläche ein Saugtrichter entsteht. THAMDRUP stellt das Vorhandensein einer Freßröhre demzufolge nur als selten vorkommenden Ausnahmefall hin (vgl. seine Abb. 17, 18). Auch BOHN erklärt das Vorhandensein eines Trichters an der Oberfläche als eine Saugwirkung des in der Tiefe fressenden Wurmes ähnlich etwa dem Strudeltrichter einer Sanduhr. Zu der Meinung, daß *Arenicola* „kopfunten“ in der Tiefe frißt, mag die Vorstellung von dem positiven Geotropismus bei *Arenicola* nicht wenig beigetragen haben. Auf der anderen Seite haben GAMBLE-ASHWORTH, WESENBERG-LUND und RICHTER für *Arenicola* eine Freßröhre festgestellt.

Beide Meinungen sind richtig. Die Widersprüche fallen sofort, wenn man den physikalischen Bodenzustand beachtet, der bei Untersuchungen über die Siedlungsweise

eines Tieres der Endofauna mit berücksichtigt werden muß. THAMDRUP stellte seine Beobachtungen im Watt nahe der Hochwasserlinie an, so daß zu vermuten ist, daß ähnliche Bodenverhältnisse vorlagen, wie sie an einer Stelle des Jadewattes in der *Corophium*-Variation angetroffen werden, es sich also um einen lagebeständigeren Boden handelt, in dem *Arenicola*-Freßschächte vorkommen. Auf dem Fließsandboden, wie er die *Arenicola*-Sandwatten in der *Scoloplos*-Variation auszeichnet und wie er außer im Jadebusen auch im Inselwatt von Wangerooge, Oldeooge, Mellum und Neuwerk angetroffen wurde, führt stets eine Freßröhre bis zur Oberfläche, wenn auf dieser ein Trichter vorhanden ist. Würde der Wurm ausschließlich in der Tiefe fressen, dann würde günstigstenfalls und nur vorübergehend eine kleine Höhle entstehen, die aber bald durch Bodenteilchen, welche von der Decke und von den Seiten abstürzen, ausgefüllt wird (man denke nur an einen durch wassergetränkte Sandschichten führenden Bohr- oder Brunnschacht, der ohne besondere Wandung schnell zufließen würde). Erst wenn die von *Arenicola* in der Tiefe gefressenen Sandmengen sehr viel größer wären, könnte an der Bodenoberfläche etwas wie ein breiter, flacher Saugtrichter zustande kommen. Demgegenüber sind die von *Arenicola* aufgenommenen Sandmengen zu unbedeutend, als daß durch ihren Entzug in 20 und mehr cm Tiefe jemals ein auf Saugwirkung beruhender Trichter an der Bodenoberfläche entstehen könnte, noch dazu wo durch die Wasserbewegung (Rippeln!) eine ständige Sandzufuhr erfolgt. Erst der längere Zeit dauernde Entzug von Sand an stets der gleichen Stelle, aber dicht unter der Oberfläche (in 3—6 cm Tiefe) führt bei dem Fließsand der *Arenicola*-Siedlungen zu einem merklichen Absacken der oberflächlichen Bodenlagen unter Bildung eines Trichters, weil hier die weggefressene Sandmenge bald größer wird als die von den Seiten nachfließende Sandmenge, die nach Ausbildung des natürlichen Böschungswinkels (etwa 35°) sehr gering wird, so daß die Trichter auch bei Wasserbedeckung bestehen können (hiervon gibt es Ausnahmen, s. o.). Am Grunde der Trichter kann man auch oft die Freßröhre bemerken, die, obwohl in den Trichtern meistens noch Wasser steht, ohne Wandung bald zufließen würde (vgl. Abb. 30 und bei THAMDRUP Abb. 117 aus einem *Arenicola*-Fließsandwatt).

Ueber die Fortpflanzungsweise von *Arenicola* wurden keine neuen Beobachtungen gemacht (vgl. dazu THAMDRUP, 1935, S. 36 ff.). Jungtiere von 2—3 cm Länge wurden bereits Anfang Mai im Watt festgestellt.

Aus der ganzen Beschaffenheit des Baues und der Siedlungsweise muß auf eine gewisse Seßhaftigkeit von *Arenicola* geschlossen werden. Auf größere Seßhaftigkeit deutet auch die Ausscheidung des Kotes an die Oberfläche, zu der bei einer im Boden umher-schweifenden Lebensweise keine Notwendigkeit vorläge, da dann der Kot einfach wie bei *Scoloplos* und *Nephtys* im Boden entleert werden könnte. Da jedoch von mehreren Autoren (BOHN, RICHTER) *Arenicola* als ziemlich unsterk und im Boden umherwandernd hingestellt wird, wurden zur genaueren Nachprüfung Markierungsexperimente im Watt angestellt. In einer kleineren *Arenicola*-Siedlung mäßiger Wohndichte, wo die einzelnen Baue weit genug auseinander lagen, um jederzeit Kothaufen und den dazugehörigen Trichter wiederzuerkennen, wurden in kurzer Entfernung vom Bau 4 Stäbe derart in den Boden gesteckt, daß Trichter und Kotröhre in eine der Diagonalen des durch die 4 Stäbe gebildeten Rechteckes zu liegen kamen, und ihre Lage während der Beobachtung jedesmal genau aufgezeichnet. Von 6 am 21. V. 35 markierten Bauen, die im austrocknenden, im wassergesättigten Feinsand und im Schlicksand lagen, konnte noch am 12. 12. 35 für 3 derselben die gleiche Lage von Kothaufen und Trichter wie zu Beginn des Versuches festgestellt werden, für zwei sogar bis zum Februar 1936. Die übrigen waren in der Zwischenzeit durch Zerstörung der Stäbe weiterer Beobachtung entzogen. Das Experiment mußte leider wegen Bauarbeiten an dieser Stelle unterbrochen werden.

Als wichtigstes Ergebnis ist der Nachweis einer großen Seßhaftigkeit von *Arenicola* festzustellen. Es erklärt sich daraus auch die Tiefe des beständigeren *Arenicola*-Baues, da ein seßhaftes Tier im Fließsand sehr tief siedeln und die beständigen Teile verfestigen muß. Im Einklang mit der Seßhaftigkeit und einem Leben nur im Boden begegnet man auch niemals Kriechspuren von *Arenicola* an der Oberfläche (s. a. WESENBERG-LUND). RICHTER (1924, S. 127) weist besonders darauf hin, daß *Arenicola* ein vagiles Tier ist und sich an keinen Gang, geschweige denn einen einfachen U-Gang, bindet, und schreibt verallgemeinernd weiter:

„Wir möchten, von *Arenicola* zur allgemeinen Biologie ausblickend, die Vermutung äußern, daß sich Sedimentfresser weder einen unverzweigten Gang noch überhaupt Seßhaftigkeit gestatten dürfen, das wäre zumal bei gedrängter Siedlung gefährdet, nur Tiere, denen der Nahrungsinhalt eines weiten Gebietes zuwandert, dürfen das . . .“

Arenicola ist ein sehr seßhafter Sedimentfresser, der einen beständigen, U-förmigen Bau hat und nachweislich 8 Monate in diesem Gang bleiben kann. Ihm wandert der Nahrungsinhalt eines weiten Gebietes infolge der Fließsandnatur seines Wohnortes zu. Die Beziehungen zwischen Seßhaftigkeit und Sedimentfresser sind bei weitem verwickelter, als es auf den ersten Blick scheint, und sind im Falle *Arenicola* ohne Berücksichtigung der physikalischen Bodeneigenschaften und der Umlagerungsverhältnisse seines jeweiligen Siedlungsortes nicht zu verstehen.

Unabhängig davon kommen aber Wanderungen von *Arenicola* vor (vgl. a. EHLERS, 1892, MEEK u. STORROW 1924), wenn z. B. der Wohnort plötzlich verschlechtert wird. So wurde im Sommer 1935 am unteren, auch während der TZ feucht bleibenden südöstlichen Steilhang von Gr.-Arngast eine *Arenicola*-Siedlung (Abb. 31) angetroffen, während die gleiche Stelle 1936 von *Arenicola* vollkommen verlassen war, was sicher mit der raschen Verlagerung des kiesigen Schräghanges zusammenhängt. Diese Wanderungen sind aber nur vorübergehende Ausnahmestände, veranlaßt durch umwälzende Veränderungen des Siedlungsortes. Ein der Lebensweise von *Arenicola* zusagender Lebensraum muß eine ständige Zufuhr nahrungsreichen Oberflächensedimentes und Seßhaftigkeit zugleich zulassen. So erklärt sich das Fehlen von *Arenicola* in dichten Beständen innerhalb der *Scoloplos*-Siedlung.

Bemerkenswert ist das Verhalten ausgegrabener *Arenicola*. Die 15—20 cm langen Würmer waren, auf den Sand gelegt, innerhalb 3—5 Minuten vollkommen im Boden verschwunden (sonniges Wetter). Der Boden bestand an der Versuchsstelle aus feuchtem Feinsand mit einer in 2 cm Tiefe beginnenden schwarzen Reduktionsschicht. Die Würmer gruben zunächst senkrecht bis zu dieser Schicht. Von da aus verlief der Grabgang an der Grenze Oxydations- und Reduktionsschicht, bis der Wurmkörper vollkommen von der sonnenbeschienenen Oberfläche verschwunden war. Dann erst begann der Wurm wieder senkrecht in der Reduktionsschicht weiterzugraben. Diese Verhaltensweise zeigt, daß *Arenicola* versucht, so schnell wie möglich im Boden zu verschwinden. Stößt er dabei auf eine festere Schicht, so gräbt er zunächst im lockeren Boden waagrecht weiter und geht erst dann wieder tiefer, wenn er geschützt ist. Bei sehr raschem Aufgraben kann man *Arenicola* wiederholt kopfbogen in der Freßröhre antreffen. Diese Verhaltensweise des Wattwurmes (Eingraben, Ernährung) steht zu dem von BOHN (1930) und BUDDENBROCK (1913) beschriebenen positiven Geotropismus von *Arenicola* nicht im Widerspruch, solange man diesen nur als Orientierungsmittel für den im Boden befindlichen Wurm betrachtet und ihn nicht auch zur Erklärung seiner Verhaltensweise heranzieht.

Da *Arenicola* beim Koten mit dem Hinterende zur Oberfläche kommt, wird dieses öfters auch Feinden (Bodenfischen, Krabben) zum Opfer fallen. Im Zusammenhang damit wurden an *Arenicola* wiederholt Versuche im Watt angestellt, die darüber unterrichten sollten, wie sich der Wurm verhält, wenn sein Hinterende der Gefahr des Gefressenwerdens ausgesetzt ist. Zu diesem Zwecke wurden mehrmals Wattwürmer ausgegraben und wieder auf den Boden gelegt, wo sie sich in der bekannten Weise schnell einzugraben versuchten. Waren die Würmer gerade verschwunden, so wurde schnell das Hinterende vorsichtig festgehalten. Der Wurm zog sich sofort nach der Tiefe hin zusammen und versuchte schnell tiefer zu graben. Der Schwanzabschnitt zieht sich an den Segmentgrenzen stark zusammen und bekommt ein perlschnurartiges Aussehen. Läßt man das Hinterende nicht frei, so wird es leicht abgeworfen und der Wurm verschwindet im Boden. Es gelingt auch nicht, den Wurm, wenn er bereits in der lagebeständigeren Bodenschicht eine tiefe Röhre geschaffen hat, am Hinterende fassend wieder aus dem Boden zu ziehen, da dieses stets abreißt. Hält man den Wurm dagegen am Vorderende oder am mittleren Kiemenabschnitt fest, so kann er nicht mehr entweichen, ein Abreißen des festgehaltenen Teiles erfolgt in diesen Abschnitten niemals. Die Reißstelle am hinteren Körperabschnitt fällt stets mit einer Segmentgrenze zusammen und zieht sich sehr schnell zu, so daß der Blutverlust nur unwesentlich ist. Im Einklang mit diesen, eine Autotomie des hinteren Körperabschnittes wahrscheinlich machenden Beobachtungen steht die Feststellung von ORTON (1935), daß *Arenicola* das abgeschnittene Hinterende vollkommen wieder ersetzt. Es wäre interessant zu wissen, ob Regeneration auch dann stattfindet, wenn der Wurm im Kiemenabschnitt durchgeschnitten wird.

Die durch die Lebensweise von *Arenicola* hervorgerufenen Veränderungen seines Wohnortes werden von vielen Autoren (WESENBERG-LUND, ASWORTH, RICHTER u. a.) dahin zusammengefaßt, daß *Arenicola* den Boden stark umlagere, dadurch eine Schlickanreicherung verhindere und die sandige Natur des Bodens erhalten helfe. Er wirkt, wie es WESENBERG-LUND (1905) ausdrückt, als „materialsortierender“ Faktor. Auch hier muß auf den physi-

kalischen Bodenzustand und die Umlagerungsverhältnisse des Siedlungsortes Rücksicht genommen werden. Bei einer mittleren Wohndichte von 40 Tieren je qm (was einem gutbesiedelten *Arenicola*-Sandwatt entspricht) und bei einem mittleren Gewicht der Kothäufchen von 10 g (= 20 g in einer Tide) werden je qm Bodenfläche täglich 1,5 kg, jährlich 540 kg Sand als Kot ausgeschieden. Das würde bei 24% Wassergehalt (= Porenraum) und einem spezifischen Gewicht des Sandes von 2,5 (HÜBBE 1861) reichlich $\frac{1}{4}$ cbm Sandwatt bedeuten; die ausgeschiedene Kotmenge würde, über 1 qm Fläche ausgebreitet, eine Höhe von 27 cm haben, was der von DAVISON (1891) angegebenen Menge ziemlich nahekommt. (447,750 kg/qm Bodenfläche). Diese Sandmenge ist aber größtenteils gefressenes Oberflächensediment und darf nicht, wie bei DAVISON und seinen Referenten, als ein Maß für die bodenumlagernde Wirkung von *Arenicola* innerhalb seiner Lebensschicht angesehen werden. Die tieferen Bodenschichten werden von *Arenicola* nur in geringem Umfange zur Oberfläche befördert; eine Vereinheitlichung des Bodens kommt aber nur dann zustande, wenn *Arenicola* in der Tiefe frißt und das gefressene Sediment von oben her durch neues ergänzt wird. Voraussetzung für die große bodenumlagernde Wirkung von *Arenicola* war die falsche Meinung, daß *Arenicola* ausschließlich in der Tiefe frißt. Ueber eine stärkere bodenumlagernde Wirkung von *Arenicola* vgl. *Pygospio*-, *Corophium*- und *Zostera*-Variation. Die Wirkung von *Arenicola* im reinen Sandwatt der *Scoloplos*-Variation erstreckt sich vorwiegend auf die Oberflächenschicht. Hier wird in geschützteren Siedlungen durch die ständige Vernichtung der Diatomeen eine Zunahme des Schlickgehaltes verhindert und die Erhaltung

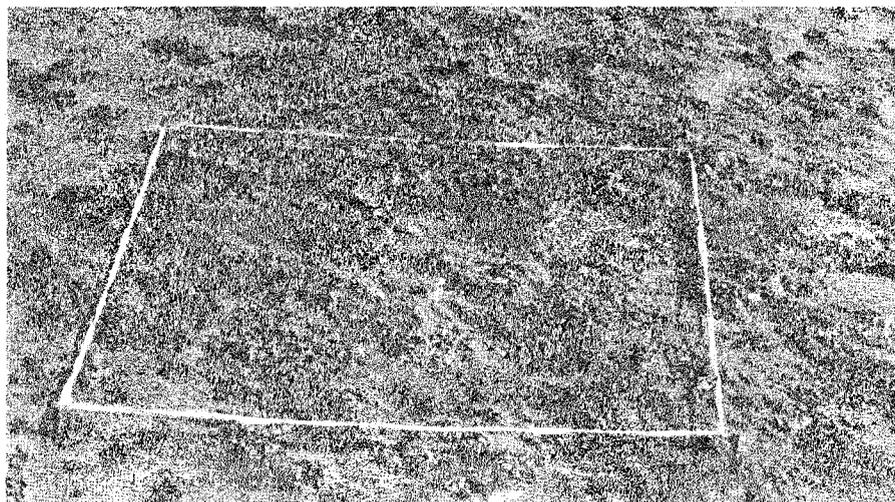


Abb. 35. Dichte *Arenicola*-Siedlung im Feinsandwatt. Die abgesteckte Fläche entspricht 1 qm und enthält 56 *Arenicola marina*. (Verf. phot., Sommer 1936, Jappensand.)

des reinen Feinsandzustandes unterstützt (Vgl. *Pygospio*-Siedlg.). Innerhalb des größten Teiles der *Scoloplos*-Variation wird die Sandnatur des Bodens aber vorwiegend durch die hydrographischen Bedingungen herbeigeführt. Erst im Uebergangsbereich von der *Scoloplos*- zur *Pygospio*-Variation gewinnt die Lebewelt des Wattes auf die Bodenzusammensetzung einen Einfluß, der sich gegen die hydrographischen Faktoren behaupten kann.

Die Siedlungsdichte von *Arenicola* schwankt zwischen 15 und 70/qm. Da die Zahl der Kothäufchen ein getreues Abbild der Siedlungsdichte gibt, kann man an ihnen sehr schön beobachten, daß auch innerhalb dichter Siedlungen die Würmer durchaus ungleich verteilt sind (Abb. 35). Die Wohndichten stehen in guter Uebereinstimmung mit entsprechenden Beobachtungen aus dem Mellum-Watt und dem Watt um Neuwerk-Scharhörn (nach eigenen Beobachtungen) und mit den von HAGMEIER-KÄNDLER (1927) und THAMDRUP (1935) gemachten Angaben aus dem nordfriesischen Watt. Die große Siedlungstiefe ist auch der Grund, weshalb *Arenicola* an manchen Stellen der Ostwatten schlagartig fehlt, während er ringsum in mittlerer Wohndichte vorkommt. An diesen Stellen liegt nämlich in 10 bis 20 cm Tiefe unter dem Sand eine Kleischicht (alte Marschreste). Hier kartiert *Arenicola* förmlich den Untergrund innerhalb ihrer Siedlungstiefe.

In den gegen Strömung und Seegang geschützteren Teilen der *Arenicola*-Siedlung kommt es bereits zu einer dichteren Siedlung von Diatomeen in Form kleinerer

Diatomeenflecke an den Rippelhängen, wodurch die Sauerstoffverhältnisse dieser Stellen wesentlich beeinflußt werden. So wurden auf dem Seefelder *Arenicola*-Sandwatt im Juli 1936 folgende Sauerstoffwerte gefunden:

1. Ebbwasser, 1 Std. vor Thw:	112 ‰ O ₂ -Sättigung
2. Wasser aus dem Rippeltal mit Diatomeenflecken, nach 3,5 Std. TZ:	130 ‰ "
3. Flutwasser, 1 Std. vor Thw:	90 ‰ "
4. Kurz vor Ende der WZ, Dämmerung:	93 ‰ "

Die Wassertemperatur der Wattentümpel betrug am Ende der TZ (10 h) 26,2°. Beim Einsetzen der Flut fiel sie auf 23,8° und von da bis zum Thw (im Verlaufe von 4,5 Std.) auf 21,3°. Der Salzgehalt zeigte während der ganzen Tide keine wesentlichen Schwankungen. Im Wasser des Rippeltales betrug er am Ende der TZ 27,15 ‰, 27,30 ‰, im ersten Flutwasser 27,05 ‰, bei Thw 27,69 ‰ und abends am Ende der WZ 28,88 ‰. Bemerkenswert war das Temperaturgefälle im Boden; die Temperatur betrug

in 0 cm Tiefe	26,2° (Ende der TZ)
10 " "	21,3°
20 " "	20,0°
30 " "	19,4°

Es liegen also im Juli die Temperaturen in 30 cm Bodentiefe noch etwas unter der Temperatur des Wattenwassers, während sie in der ersten Winterszeit etwas darüber liegen.

Im gleichen Uebergangsgebiet der *Arenicola*-Siedlung zur Pygospio-Variation kommen auch größere Herzmuscheln in mäßiger Wohndichte stellenweise vor (bis zu 26/qm), meistens bleiben sie aber vereinzelt. Die Muscheln werden vom Watt her bereits als größere Tiere eingespült, sie sind hier nicht groß geworden, da man Jungtiere von *Cardium* in der ganzen Scoloplos-Variation nicht findet. Die wandernde Oberflächenschicht läßt hier Muschel- und Schnecken-Junggut nicht aufkommen. Eine Ausnahme scheint *Macoma baltica* zu machen, die in der *Arenicola*-Siedlung überall angetroffen wird, in kleinen wie in größeren Tieren und die, nach ihrer Lebensweise im Inselwatt von Wangerooge, Oldeooge und Mellum zu urteilen, auch im bewegten Sandboden sich in dichteren Siedlungen halten kann.

Zusammen mit den größeren Herzmuscheln wurde im Heppenser Watt *Harmothoë sarsi* angetroffen. Der Schuppenwurm erreichte stellenweise eine Wohndichte von 12/qm. Diese Art ist auf dem Watt der einzige Vertreter der Schuppenwürmer, wenn man von *Lepidonotus squamatus*, der gelegentlich aus *Mytilus*-Siedlungen auf die Wattflächen verfrachtet werden kann, absieht. Das Jadewatt ist neben dem nordfriesischen Watt (MEUNIER, 1930, S. 3) auf dem Wattgebiet der Deutschen Bucht der zweite Fundort für *Harmothoë sarsi*. Nach Untersuchungen von MEUNIER (S. 19) führt *Harmothoë sarsi* im Gegensatz zu den anderen Schuppenwürmern eine halb pelagische Lebensweise und unternimmt besonders nachts größere Wanderungen ins Wasser. In Uebereinstimmung mit diesen Angaben aus dem tieferen Wasser wurden an mondlosen Nächten auf dem Heppenser Watt zahlreiche herumkriechende *H. sarsi* beobachtet, während die Würmer am Tage nur sehr selten kriechend angetroffen wurden. Die Spuren des Wurmes waren einfache flache Furchen, die der Breite des Wurmes entsprachen. Sie verliefen in unregelmäßigen Windungen, sich oft überkreuzend und erreichten eine Gesamtlänge von schätzungsweise 0,7 bis 1 m.

C. III. a. 3) Epifauna-Gäste.

In den unteren Gebieten der Scoloplos-Variation kommen als Gäste der Epifauna fast immer einige Arten aus dem Sublitoral und dem oberen Watt in je nach der Wetterlage schwankender Wohndichte vor.

Während der Untersuchungen wurde von ihnen *Ophiura texturata*, *Asterias rubens*, *Buccinum undatum*, *Mytilus edulis*, *Litorina litorea*, *Eupagurus bernhardus*, *Sabellaria spinulosa* und *Eriocheir sinensis* angetroffen. Die auf dem Watt vereinzelt angetroffenen Wollhandkrabben waren alle sehr stark mit *Balanus crenatus* besetzt. Die Krabben machten einen sehr kränklichen Eindruck, sie waren nicht angriffslustig und gingen im Aquarium auch bald ein. Da Brackwasser im Jadegebiet in größerer Menge fehlt, ist die Wollhandkrabbe auch nur gelegentlich, niemals in größeren Scharen, angetroffen worden. Bei *Sabellaria spinulosa* handelte es sich stets nur um Bruchstücke von den großen, auf dem Grunde der tieferen Fahrrinnen stellenweise üppig gedeihenden *Sabellaria*-Siedlungen.

Nur ganz selten wurden in den Stücken noch einige Würmer angetroffen. Das Vorkommen von *Sabellaria spinulosa* über der TnwL ist im Jadebusen nur an einer kleinen Stelle in der Nähe des Leitdammes beobachtet worden, ohne daß es hier zur Ausbildung von „*Sabellaria*-Riffen“ kam (vgl. HAGMEIER-KÄNDLER 1927, RICHTER 1927). Vereinzelt wurden auch Strandkrabben (*Carcinus maenas*) mit einem turmförmigen *Sabellaria*-Bewuchs von 10 und mehr cm im Sand halb eingegraben gefunden. Die Krabben zeigten zugleich auch reichen *Balanus*-Bewuchs und die hervorbrechende Keimdrüse von *Sacculina curcini*. Da die Krabben einen großen Bewuchs nur aufweisen können, wenn sie sich nicht öfters häuten, wird wohl ein reicher und alter Bewuchs fast immer auf eine Infektion mit *Sacculina* hinweisen, durch die ja die Häutung der Krebse so lange verhindert wird, als die Infektion andauert (nach einer frdl. Mitteilung von Prof. PÉREZ-Paris an Prof. HAGMEIER). Die zur TZ auf dem Sandwatt zurückbleibenden Strandkrabben sind im Boden vergraben. Nach stürmischem Wetter wurde in der *Scoloplos*-Siedlung auf den Schräghängen des Heppenser Wattes vereinzelt *Litorina litorea* angetroffen. Die Schnecken wurden von den ankommenden Wellen mit weit heraushängendem Kopffuß — der Fuß war auffallend in die Breite ausgedehnt — hin- und hergerollt. Sobald sie aber vorübergehend etwas ruhig lagen, versuchten sie sofort mit möglichst breiter Kriechsohle auf dem Sande die gewöhnliche Kriechlage einzunehmen, natürlich vergebens, da sie sich auf dem lockeren Sand nicht festheften konnten. So wiederholte sich das Spiel bei jeder ankommenden Welle von neuem. Bemerkenswert dabei ist, daß sich die Schnecke trotz des Umherrollens nicht ins Gehäuse zurückzieht, was bei viel geringeren Störungen während des Kriechens auf fester Unterlage sofort geschieht, sich im Gegenteil ungewöhnlich weit aus dem Gehäuse herausstreckt. Dieses Verhalten muß wohl als ein Suchen nach etwas Festem und als stete Bereitschaft, sich bei der ersten gegebenen Gelegenheit eines kurzen Ruhigliegens sofort festheften zu können, aufgefaßt werden.

Die übrigen sublitoralen Arten bleiben während der TZ meist im Sande vergraben und kommen mit dem Flutwasser wieder an die Oberfläche, um ihre Wanderungen nach Nahrung wieder anzutreten. *Buccinum undatum* bleibt dabei halb im Sande vergraben und zersucht den Boden. Die Einsiedler sind in sehr großer Zahl öfters in den bis 0,80 m tiefen Wattentümpeln zu finden, die an Stellen mit starker Wasserströmung zwischen den Gezeitenstrombänken während der TZ stehen bleiben, Sandrücken, die 5—15 m lang und bis 1,20 m hoch werden. Hier kriechen die Einsiedler auf den lockeren Hängen herum und hinterlassen auf den außerhalb des Wassers liegenden Teilen derselben ihre eigenartigen Spuren, die sich von denen der Strandkrabben durch die Schleifspur des Gehäuses unterscheiden. Die Gehäuse der im Jadebusen angetroffenen Einsiedlerkrebse gehörten sämtlich zu *Buccinum undatum* und *Litorina litorea*, andere Arten, z. B. *Nassa* und *Natica*, wie sie an der Küste massenhaft angetroffen werden, wurden nicht beobachtet, so daß die Annahme gerechtfertigt erscheint, daß in den tiefen Wasserrinnen an größeren Schneckenarten nur *Buccinum undatum* vorkommt. Die Einsiedlerkrebse sind den Silbermöwen ein beliebter Leckerbissen. Die Möwen ziehen die Krebse aus dem Gehäuse heraus und lassen als Reste ihrer Mahlzeit nur die Scheren, allenfalls noch einige Beine des Krebses auf dem Watt zurück.

Eine ökologische Bedeutung kommt jedoch nur den beiden Echinodermen auf dem Watt zu. Die Legden enden teilweise noch als sehr breite Mulden, in deren innerstem Teil sich mitunter *Mytilus edulis* in größerer Zahl durch Einspülung ansammelt. So wurden an einer solchen Stelle im Leitdammwatt auf den qm 30 bis 55 *Mytilus edulis* gezählt, die zu kleinen Klümpchen von 3—7 Stück miteinander versponnen waren. Da diese Ansammlungen in Gebieten mit nur kurzer TZ (nicht über 20 %) liegen, sammeln sich zugleich auch zahlreichere *Asterias rubens* an, die sich hier auch längere Zeit halten können und reiche Beute finden. Sie sind es, die an diesen Stellen das Aufkommen von *Mytilus*-Bänken immer wieder verhindern, obwohl die Bedingungen für letztere hier sehr gute sind¹⁾. Teilweise kommt es auch im Bereich der TnwL zur Bildung von *Mytilus*-Siedlungen, nämlich wenn die Legden weiter ins Watt hinaufreichen (Ostwatten) oder wenn die Legden allseitig von höheren Sandrücken gegen das tiefere Watt abgesperrt sind, wie in den Senken auf dem Jappensand.

An den Stellen der Legden, wo in der Nähe der SpTnwL größere Anspülungen von *Mya*-Schalen erfolgen (z. B. im Bockhorner Watt) kommt es zur Ausbildung einer

1) In einer derartigen Legde konnte beobachtet werden, daß die Seesterne sich während der kurzen TZ eingraben und mit beginnendem Wasseranstieg wieder auf dem Boden herumzukriechen begannen. Das Eingraben geschah auch an den Stellen, die so tief in der Legde lagen, daß sie stets von 10—30 cm Wasser bedeckt blieben.

lichten Seemooswiese, da die *Sertularia*-Bäumchen auf den im Boden durch ihre Lage (gewölbt-oben) fest angesaugten, lagebeständigen *Mya*-Schalen gute Ansatzflächen finden und nicht lange trocken fallen. Zugleich damit treten kleinere Nacktschnecken, wie *Tergipes despectus* u. a., *Nymphon grossipes*, *Pycnogonum litorale*, *Caprella linearis* u. a. Arten auf.

In den Legden des südlichen Jappensandes und der Ostwatten kommt es zeitweise zu größeren Ansammlungen von *Ophiura texturata*, die sich auf größere Flächen erstrecken. Die hier von den Schlangensternen erreichte Wohndichte geht nicht über 15/qm, meist nicht über 1/qm. Ueber die Verhaltensweise der Schlangensterne auf dem Watt während der TZ seien einige Beobachtungen mitgeteilt.

Bei sonnigem Wetter bleibt *Ophiura* während der TZ meist im Boden gerade unter der Oberfläche vergraben, so daß man sie nur schwer erkennen kann, und kommt erst mit der Flut wieder an die Oberfläche. Bei stark diesigem Wetter dagegen, wo selbst die Sonne nicht mehr als heller Fleck im Dunst hervortritt, kriechen sie auch während der TZ auf dem feuchten Sandboden umher. Ihre Kriechspuren (Abb. 36) zeigen einen ganz unregelmäßigen Verlauf; von gerade verlaufenden, mitunter längs einer Rippel, bis zu stark gebogenen, sich mehrmals überschneidenden Spuren gibt es alle möglichen Uebergänge. Die Spur kann bis über 1 m lang werden. Beim Kriechen nimmt der Schlangenstern im allgemeinen eine Haltung ein, bei der zwei Arme nach vorn, zwei nach den Seiten und der fünfte nach hinten gerichtet bleibt. Die Armspitzen sind nach unten gekrümmt. Im Gegensatz zur Bewegung unter Wasser kommt es während der TZ nicht zu einem Stelzen, zu einem Abheben der Mundscheibe von der Unterlage. Diese, sowie die proximalen Armabschnitte werden nur über den Boden geschleift. Das in der Abb. 36 wiedergegebene Spurenbild kommt durch die Armspitzen zustande. In der Mitte finden wir immer eine größere, V-förmige Furche, die von dem hinteren Arm herrührt. Die von den beiden vorderen Armen erzeugte Spur wird vom nachschleifenden Körper meist wieder eingeebnet, so daß im lockeren Sandboden nur die beiden Spuren der seitlichen Arme erhalten bleiben, die der Größe des Tieres entsprechend, in einiger Entfernung von der mittleren Furche als wellige bis gezähnte Furchen verlaufen. Der wellige Verlauf kommt dadurch zustande, daß die Arme abwechselnd eingebogen nach vorn geholt werden, sich dann schnell ausstrecken und das Tier mit abstemmen helfen und, während das Tier von den anderen Armen langsam weitergeschoben wird, wieder eingebogen werden usf. Da

das Tier beim Ausstrecken der Arme ruht, beim Wiedereinbiegen sich aber langsam vorwärts schiebt, ist der wellige Verlauf nicht gleichmäßig, sondern der in Bezug auf die Spurrichtung hintere Bogenabschnitt ist kürzer und steiler nach außen gerichtet als der vordere (s. Abb. 36 b). Das Gesamtspurenbild

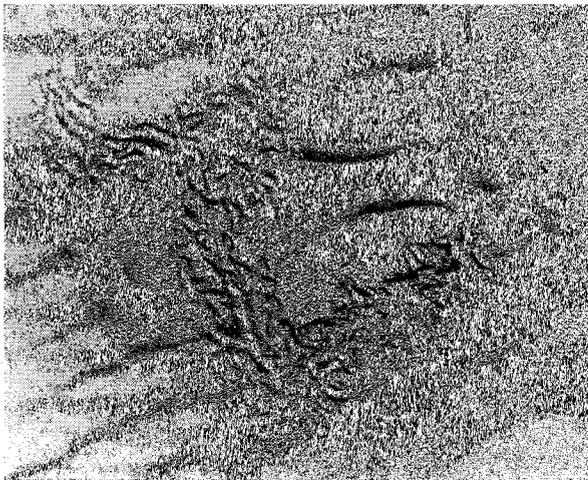


Abb. 36 a.



Abb. 36 b.

Abb. 36. Kriechspur von *Ophiura texturata* im feuchten Sandwatt während der TZ. (Verf. phot., Sommer 1936, Jappensand.)

kann durch teilweise Erhaltung der Spuren der beiden Vorderarmspitzen, durch stark gewundenen Spurenverlauf mit vielen Ueberkreuzungen sehr unübersichtlich werden (Abb. 36 a). Als Spur eines Schlangensterne ist sie aber immer durch ungleichmäßig welligen Verlauf zweier seitlicher und einen mehr geraden Verlauf einer mittleren Spurenlinie zu erkennen.

Bemerkt sei schließlich noch, daß in der *Scoloplos*-Siedlung die im Frühjahr auf dem Watt der *Pygospio*- und *Scrobicularia*-Variation während der TZ häufig anzutreffenden

Jungschollen und die während der ganzen wärmeren Jahreszeit ebenfalls dort anzutreffenden jungen *Crangon* fehlen. Das mag mit der Abwesenheit größerer und tieferer Wattentümpel innerhalb der *Scoloplos*-Siedlung zusammenhängen.

C. III. a. 4) Uebersicht.

In der Tab. I (am Schluß der Arbeit) sind die Besiedlungen einiger Probeflächen aus der *Scoloplos*-Variation wiedergegeben.

Die *Scoloplos*-Siedlung weist an größeren Arten nur *Scoloplos* und *Nephtys* häufiger auf, *Scoloplos* als Weidetier aber absolut viel häufiger als *Nephtys* als jagendes Tier. Dafür sind an kleineren Formen *Bathyporeia*, *Tanaissus* und *Aricidea* stellenweise in großer Zahl vorhanden. *Pygospio* kommt vorwiegend in Jugendformen vor, größere Tiere sind selten oder fehlen ganz. Schnecken und Muscheln werden bis auf vereinzelte Herzmuscheln und *Macoma* nur als Junggut angetroffen.

Eine ähnliche Zusammensetzung zeigt die *Arenicola*-Siedlung. Neben *Nephtys*, *Scoloplos*, *Pygospio*, die zahlenmäßig im Vergleich zur *Scoloplos*-Siedlung etwas zurückgehen, kommt *Arenicola* hinzu, die bereits in mittlerer Wohndichte (15—30/qm) den Lebensort stark beeinflusst. Im unteren Randgebiet steil aufsteigender Sandplatten kommt *Bathyporeia* noch vor, es fehlt aber überall *Tanaissus*. Dafür tritt im Uebergangsbereich zur *Pygospio*-Variation in mäßiger Wohndichte *Cardium edule* in großen Tieren und stellenweise *Harmothoe sarsi* auf. Die Kleintierlebewelt scheint in den höheren Lagen der *Arenicola*-Siedlung einen Höhepunkt ihrer Entfaltung im Watt zu erreichen, soweit es die gelegentlich daraufhin untersuchten Bodenproben zeigen.

Für die *Scoloplos*-Variation kann als kennzeichnend das Auftreten von im Boden umherwandernden oder an Sandkörnchen haftenden Tieren und Diatomeen angesehen werden. Seßhafte Tiere treten erst in den gegen Umlagerungen geschützteren Teilen auf; sie sind durch große Siedlungstiefe und durch ihre Fähigkeit zum Auswandern, sei es aktiv oder passiv, ausgezeichnet. Arten wie *Mya arenaria*, *Scrobicularia plana*, die ebenfalls tief siedeln, denen aber die Möglichkeit zum raschen Auswandern fehlt, kommen in der *Scoloplos*-Variation nicht vor. Einen merklichen Einfluß auf die Gestaltung und die Beschaffenheit des Bodens üben die Arten der *Scoloplos*-Variation höchstens in den oberen Lagen der *Arenicola*-Siedlung aus (*Arenicola*, Diatomeen), an allen anderen Stellen sind Seegang und Strömung die Gestalter des Lebensraumes der *Scoloplos*-Variation.

Im Vergleich zu anderen Wattgebieten ist die Wohndichte, die von den größeren Arten der *Scoloplos*-Variation (*Arenicola*, *Scoloplos*, *Nephtys*) erreicht wird, gering, wenn es überhaupt gestattet ist, die Wohndichten verschiedener Arten zu vergleichen. Läßt man die Frischgewichte als einen annähernden Wertmesser für den Stoffumsatz, für die Produktion an lebender Substanz gelten, so ist die *Scoloplos*-Variation ein Wattengebiet sehr geringen Stoffumsatzes. In gut besiedelten Teilen der *Scoloplos*-Siedlung schwanken die Frischgewichte zwischen 16 und 38 g/qm; doch die größten Teile der *Scoloplos*-Siedlung erreichen nur wesentlich tiefer liegende Frischgewichte, die nicht über 3—5 g/qm hinausgehen. Demgegenüber hat die Produktion an lebender Substanz in der *Arenicola*-Siedlung stark zugenommen, sie liegt an gut besiedelten Stellen zwischen 150 und 350 g/qm; diese hohen Werte sind durch *Arenicola* und stellenweise *Cardium* bedingt. Zu beachten ist aber dabei, daß darin der Sandinhalt von *Arenicola* und das Schalengewicht von *Cardium* mit enthalten sind. Sicher aber kann angenommen werden, daß der Stoffumsatz in der *Arenicola*-Siedlung gegenüber der *Scoloplos*-Siedlung ganz wesentlich zugenommen hat.

C. III. b) *Pygospio*-Variation.

Die *Pygospio*-Variation fällt etwa mit der Schlicksandfacies des Gebietes zusammen, sie nimmt jedenfalls den größten Teil davon ein (Abb. 25). Sie liegt oberhalb der *Scoloplos*- und unterhalb der *Scrobicularia*-Variation auf den West- und Süd watt, auf den Ost watt grenzt sie nach oben an die *Zostera*-Wiese und teilweise an die *Corophium*-Variation. Ihre Höhenlage ist sehr ungleich. Auf den West- und Süd watt verläuft die untere Grenze der Variation zwischen der 1 und 2,5 m Linie, die obere zwischen der 2,75 und 3 m Linie, auf den Ost watt ist die Variation als einheitlicher breiterer Gürtel entwickelt, ihre untere Grenze liegt hier zwischen der 1 und 1,5 m Linie, ihre obere zwischen der 3 und 3,5 m Linie. Mit der höheren, geschützteren Lage ist der Boden lagebeständiger geworden, die Oberfläche wandert nicht mehr so stark; die Rippeln, die für die ganze

Scoloplos-Variation so bezeichnend waren, sind hier verschwunden. Dafür ist die Oberfläche in Tafeln gegliedert, die 5 bis 25 cm hoch sind und eine Fläche von mehreren qm haben. Die Tafelbildung ist eine Folge der größeren Bindigkeit des Bodens, die durch biogene Sedimentation hervorgerufen wird. Der mit der biogenen Sedimentation verbundene größere Schlickgehalt bringt durch das Kleinerwerden der Weite der Porenräume eine schlechtere Bodendurchlüftung mit sich, die Oxydationsschicht bleibt auf die obersten 10 bis 15 mm des Bodens beschränkt. Der Wassergehalt, der Gehalt an Kalk und an organischer Substanz, sowie die Boden Härte nehmen gegenüber dem reinen Sand der Scoloplos-Variation zu (s. Wattenboden).

Als Leitform in dem umrissenen Wattgebiet kann unter den Arten der Endobiose *Pygospio elegans* angesehen werden, welche Art hier regelmäßig und häufiger auftritt als in den übrigen Variationen (= Präferent, FRIEDRICH, 1930, S. 38) und dieser zweiten Variation der Endobiose, der Pygospio-Variation, den Namen gibt. Von den in der Pygospio-Variation vorkommenden Arten der Endofauna bilden *Pygospio elegans*, *Arenicola marina* und *Cardium edule* größere Siedlungen, die jedoch als größere Siedlungsflächen nicht so gegeneinander abgegrenzt bleiben, wie es für die *Scoloplos*- und *Arenicola*-Siedlungen der Scoloplos-Variation der Fall war.

C. III. b. 1) *Pygospio*-Siedlung.

Die *Pygospio*-Siedlung zeichnet sich durch das Auftreten von bestandbildenden Diatomeen und *Pygospio elegans* aus, zu denen als Begleitformen noch *Nephtys hombergii*, *Nereis diversicolor*, *Arenicola marina*, *Heteromastus filiformis*, *Scoloplos armiger*, *Cardium edule* und *Macoma baltica* hinzukommen. Auch *Mya arenaria* und *Scrobicularia plana* können bis zu mäßiger Wohndichte darin angetroffen werden. Von benachbarten *Mytilus*-Bänken sind nach stürmischem Wetter öfters zahlreiche Litorinen in die Pygospio-Variation hineingespült worden, auch von der *Zosterna-nana*-Wiese werden Litorinen und Hydrobien zeitweise in größerer Zahl in die *Pygospio*-Siedlung eingespült.

Kurz sei einiges über die Lebensweise von *Pygospio elegans* gesagt. Dieser Wurm lebt in Röhren, die er durch Verkittung von Sandkörnchen anfertigt. Stehen ihm diese im Schlickboden nicht zur Verfügung, so besteht die Röhrenwand nur aus zusammengeklebtem Schlick. Die Innenwand ist infolge einer ihr aufliegenden schlickdurchsetzten Schleimhaut mehr oder weniger glatt. Die bis 8 cm in den Boden reichenden Röhren haben einen Durchmesser von 0,75 bis 1 mm und stehen mehr oder weniger senkrecht im Boden. Der obere Teil der Röhre weist öfters eine bis mehrere Gabelungen auf, deren Aeste nach oben führen, doch wurden Gabelungen des mittleren und unteren Röhrenteiles ebenfalls beobachtet, deren Aeste aber schräg nach unten in den Boden führten. Es ist möglich, daß es sich bei diesen Gabelungen um Röhrenverletzungen handelt. Die Röhren werden öfters bloßgespült. An den Hängen der Schlicksandschollen kann man sie nach stürmischem Wetter auf 2—3 cm Länge als dichten, bräunlichen Röhrenrasen freigespült finden, der eine gute Anschauung von der ungeheuren Wohndichte des Wurmes vermittelt. Beim Schwojen im Wasser entstehen in der Röhrenwandung kleine Risse, durch die der Wurm heraustreten und von ihnen aus eine neue Röhre weiterbauen kann. Der umgeknickte Teil der alten Röhre wird später wieder eingesandet. Der Ausgangspunkt wäre demnach eine einfache senkrechte Röhre, die je nach der Zahl der erlittenen Verletzungen bei vorübergehendem Abtrag verschieden gegabelt sein kann. Wird der Abtrag sehr stark, so daß der umgeknickte lange Teil vollkommen auf dem Boden liegt, kommt es zur Ausbildung einer unteren Gabelung; war der Abtrag nur schwach, so daß nur Verletzungen im oberen Röhrenteil vorkamen und das kurze Ende noch in schräger Lage aufwärts gerichtet an der Röhre hing, kommt es zur Ausbildung nur kurzer, oberer Gabelungen. Auch THAMDRUP (1935, S. 45) gibt für *Pygospio* Y-förmige-Röhren an. Der obere Teil der Röhre ist durch Einlagerungen von Eisenoxydhydrat stark rostbraun gefärbt, der untere Teil ist grau. Im Zusammenhange damit hat der obere Röhrenteil eine steifere Wandung, während die Wände des unteren Teiles mehr die Festigkeit einer weichen, mit Sandkörnchen durchsetzten Schleimhülle besitzen und beim Herausnehmen aus dem Boden öfters zusammenklappen. Am stärksten gefärbt sind die Röhren aus den Schlicksandschollen, weniger stark die aus den sandigen Mulden und fast gar nicht die aus dem reinen Sandwatt der Scoloplos-Variation, was sicherlich mit dem Alter der Röhre zusammenhängt. *Pygospio* kann hin und wieder auf der Bodenoberfläche kriechend angetroffen werden (Abb. 37). Im allgemeinen aber bleibt der Wurm in seiner Röhre und schiebt sich höchstens mit den ersten Segmenten aus dieser heraus auf der feuchten Schlicksand-

oberfläche entlang, den Boden mit den Tentakeln nach brauchbarer Nahrung abtastend. *Pygospio* ist von der Bodenbeschaffenheit weitgehend unabhängig. Bestandbildend wird sie in allen lagebeständigen Böden angetroffen, sei es Sand, Schlicksand oder Schlick. Selbst im sehr schillreichen, kleiartigen Boden, z. B. östlich von Oberahn wurde sie angetroffen.

In ihrer Ernährungsweise gehört *Pygospio* zu den weidenden Tieren, nimmt jedoch auch fischend aus dem Wasser Nahrung auf. Die Tentakel von *Pygospio* tasten die Bodenoberfläche um die Röhrenöffnung herum ab. Die Nahrungsteilchen, kleine Detritusflocken, diatomeenbesetzte Sandkörner usw., kleben an dem am Ende der Tentakel ausgeschiedenen Schleimhäutchen an und werden mit diesem durch Cilienschlag längs der medianen Tentakelfurche der Mundöffnung zugeführt. Hier werden die kleineren verschluckt, die größeren Sandkörner aber von den anhaftenden Kleinlebewesen, besonders Diatomeen (auch Grünalgen, THAMDRUP) gereinigt und wieder fortgebracht. *Pygospio* fährt mit der Nahrungsaufnahme auch während der TZ fort, solange die Oberfläche genügend feucht bleibt. Die Tentakel von *Pygospio* sind im Gegensatz zu *Polydora*, dem zweiten im Watt anzutreffenden Spioniden (s. *Corophium*-Variation), verhältnismäßig dick und in ihren Bewegungen langsamer, was mit der Nahrungsbeschaffung durch Tasten zusammenhängt. Außerdem dienen sie noch der Atmung. Man kann in sie das rote Blut regelmäßig hinein- und wieder hinausschießen sehen, ebenso bei *Polydora*. Die Kiemenblättchen von *Pygospio* sind nicht so groß wie die von *Polydora*, was auf eine stärkere Kiemenatmung bei *Polydora* hindeuten scheint und mit der Lebensweise gut übereinstimmen würde; denn *Polydora* besitzt U-Baue, die einen ständigen Wasserdurchfluß ermöglichen, während *Pygospio* keinen U-Bau besitzt. Es wäre interessant, wenn sich die hier angedeuteten Beziehungen zwischen Röhrenbau und Atmung experimentell nachweisen ließen. Die Tentakel von *Pygospio* waren z. T. von peritrichen Ciliaten besetzt, zuweilen 30 bis über 50 je Tentakel, während der übrige Körper des Wurmes frei davon blieb.

Der Kot von *Pygospio* wird als zylindrische Schnur mit leichten Einkerbungen ausgeschieden, die schon beim Ausscheiden in kleinere Bruchstücke zerfällt. Angesichts der großen Wohndichte von *Pygospio* wird durch die Bildung von geformten, schleimdurchsetzten Kotzylindern eine Bindung der feinen Schlickteilchen, die der Wurm zusammen mit der Nahrung aufnimmt, zu größeren Teilen bewirkt und die Schlickanreicherung im Watt begünstigt. Ueber das Ausmaß dieser schlickbindenden Wirkung von *Pygospio* in Zahlen kann z. Zt noch nichts Sicheres gesagt werden.

Ueber die Fortpflanzung von *Pygospio* wurden keine Beobachtungen angestellt. Von den ausführlichen Untersuchungen SÖDERSTRÖMS (1920) sei erwähnt, daß *Pygospio* im Juni/August in ihrem Bau bis zu 16 Eikapseln mit je 50—60 Eiern, in einer Kette hintereinander gereiht, durch einen kurzen Stiel an der Röhrenwand befestigt. In jeder Kapsel entwickeln sich von den 50—60 Eiern aber nur 6—7 zu kleinen Würmern, die übrigen dienen als Nähreier. Ein planktonisches Larvenstadium fehlt: die Jungtiere schlüpfen als fertig ausgebildete kleine *Pygospio* aus den Eikapseln. Neben dieser für die Sommergeneration typischen Fortpflanzungsweise konnten SÖDERSTRÖM u. a. jedoch noch eine zweite Fortpflanzungsweise mit einem planktonischen Larvenstadium wahrscheinlich machen. Für eine solche, der Winter/Frühjahrgeneration eigentümliche Fortpflanzungsweise würde das Vorkommen von zahlreichem *Pygospio*-Junggut im April/Mai in der *Scoloplos*-Variation, z. B. auf dem Maifeld und dem Jappensand, sprechen, wo es sich fast ausschließlich um Jungtiere von 3—5 mm Länge handelte und erwachsene größere Tiere nicht oder nur sehr selten vorkamen, da diese Variation für *Pygospio* keine guten Siedlungsbedingungen bietet. Auch im Plankton werden im Mai viele Spionidenlarven angetroffen, die wohl zu *Pygospio* gehören, da andere Spioniden nur gelegentlich im Gebiet angetroffen werden. Zum Teil mögen sie auch von der Küste her eingespült worden sein.

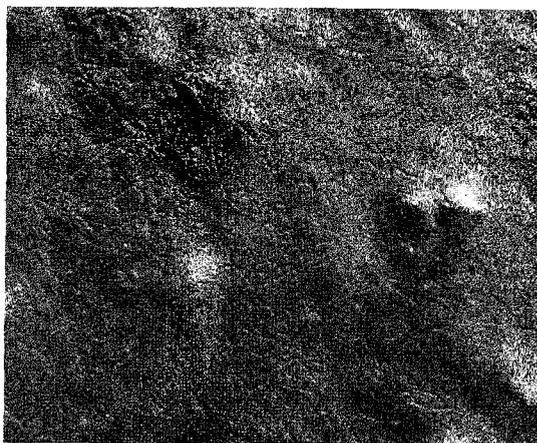


Abb. 37. Von *Pygospio*-Kriechspuren durchzogene Schlickwattfläche. Die größeren Erhebungen sind Kothäufchen von *Heteromastus filiformis*. (Verf. phot., Sommer 1935, Heppenser Watt.)

Ein die *Pygospio*-Siedlung sehr stark beeinflussender biotischer Faktor sind die Bodendiatomeen. Ihre eingehendere Darstellung soll später im Rahmen einer Untersuchung über die Kleintierwelt der Jadedusenwatten erfolgen. Hier sei nur der Diatomeenbestand ohne Rücksicht auf die oft sehr verschiedene artliche Zusammensetzung in seiner biotischen Auswirkung berücksichtigt. Sehr schön läßt sich diese Wirkung im Uebergangsgebiet von der *Scoloplos-Arenicola*-Siedlung zur *Pygospio*-Siedlung beobachten. Schon in der *Arenicola*-Siedlung traten Diatomeen in den geschützteren Teilen als kleine Flecke auf den Rippeln auf. Diese Flecke werden im Uebergangsgebiet zur *Pygospio*-Variation größer und schließen sich endlich zu noch größeren zusammen, die dann mehrere Rippeln überdecken. Durch das ständige Umherwandern der dicht an dicht sitzenden Diatomeenzellen (deren Wohndichte je nach der Art 50000 bis über 800000 Zellen je qcm beträgt) wird die oberflächliche Bodenschicht stark verschleimt, die kleineren Bodenteilchen verkleben etwas miteinander. Die Diatomeenzellen selbst stecken durch den reichlich ausgeschiedenen Schleim förmlich in einer Schleimdecke, die den darunterliegenden Boden abdeckt. Eine weitere Wirkung der Kieselalgen besteht darin, daß bei Ueberflutung das Wandermaterial, das der Gezeitenstrom auf die Diatomeendecke bringt, teilweise auf dieser kleben bleibt, das Entscheidende aber ist, daß außerdem auch noch die feineren Teilchen der Wassertrübe hier haften bleiben, die sonst mit dem Gezeitenstrom (Flut- als auch Ebbstrom) weitergeführt würden. Die auf der Decke haftenden Teilchen veranlassen die der Assimilation wegen immer wieder zur Oberfläche strebenden Kieselalgen, auf diese heraufzukriechen und sie so unter einer neuen Schleimdecke zu begraben und dem Einfluß der Wasserbewegung zu entziehen. Das wiederholt sich ständig während jeder WZ. Während der TZ wandern die Diatomeen auf der Oberfläche umher und verschleimen diese vollständig. Eine geringe Eintrocknung gegen Ende der TZ erhöht die schützende Wirkung der Decke auf den darunter liegenden Boden. Es kommt so zu einer im Einzelnen geringen, aber in der Gesamtheit sichtbaren Bodenaufhöhung innerhalb der größeren Diatomeenflecke und zwar nicht nur durch Festlegung des sandigeren Wandermaterials, sondern auch eines Teiles der Wassertrübe, wodurch der Schlickgehalt des Bodens unter der Diatomeendecke über das den hydrographischen Bedingungen entsprechende Maß hinaus ansteigt. Die geschlossene Diatomeendecke führt also nicht nur zu einem Schutz des unter ihr gelegenen Bodens gegen Verlagerung durch Wasserbewegung, sondern auch zu einer stärkeren Aufhöhung und zu einer Schlickanreicherung. Als Beispiele seien die Bodenuntersuchungen zweier Proben gegenübergestellt (Tab. II am Schluß der Arbeit). a) ist Schlicksand, b) dagegen noch reiner Feinsand. Die Schlickanreicherung bedingt wiederum eine größere Bindigkeit des Bodens und unterstützt dadurch die Diatomeenwirkung, indem sie den Boden lagebeständiger macht. In der *Pygospio*-Siedlung kommen diese Wirkungen der Diatomeen darin zum Ausdruck, daß nach einer längeren Schönwetterperiode die Diatomeendecken als Schlicksand-Tafeln 10 und mehr cm über der übrigen Wattfläche emporstehen. Zwischen den Tafeln ist das Watt sandiger, es besitzt hier teilweise noch Rippeln auf der Oberfläche, während die von einer Diatomeendecke überzogenen Schlicksand-Tafeln eine glatte Oberfläche haben; nur die am weitesten ins Sandwatt vorgedrungenen Tafeln, deren Diatomeendecke nicht so dicht ist, zeigen verwaschene Rippeln auf ihrer Oberfläche. Von hier aus gibt es dann alle denkbaren Zwischenstufen von immer flacher werdenden Tafeln bis zu den aus der *Scoloplos*-Variation beschriebenen kleineren Diatomeenansammlungen auf den Rippelhängen.

Aus der Entstehungsgeschichte der Tafeln ergibt sich, daß ihre Ausbildung stark von der Wetterlage abhängig ist. So zerstört anhaltendes stürmisches Wetter die sandigeren am weitesten ins Sandwatt vorgedrungenen Tafeln wieder vollkommen, während die im oberen Teil der *Pygospio*-Siedlung liegenden, die schlickreicher und durch die infolge größerer Wohndichte der Diatomeen auch stärkere Durchschleimung des Bodens bindiger sind, dem Abbruch nur teilweise unterliegen und die für den bindigeren Schlicksand- und Schlickboden bezeichnenden Abbrucherscheinungen zeigen. Während im sandigeren Gebiet der *Pygospio*-Siedlung bei Stürmen der Schlick aus den zerstörten Schlicksand-Tafeln ausgewaschen wird und hier wieder ein Sandwatt entsteht, kommt es im oberen Teil zu einem scholligen Abbruch, die Schlicksand-Tafeln bleiben mehr oder weniger bestehen, ihre Ränder werden steiler und die Tümpel zwischen ihnen tiefer.

Nach der vorangehenden Schilderung könnte es scheinen, als sei der zwischen den Tafeln befindliche Tümpelboden frei von Diatomeen. Das ist auch oft der Fall. In einigen Fällen konnte es auf biotische Ursachen zurückgeführt werden, z. B. auf *Arenicola*, wenn diese in den Tümpeln in größerer Wohndichte vorkommt und einen geschlossenen Diatomeenbestand nicht aufkommen läßt.

Da sich in den Wattentümpeln mit einer dichten Diatomeendecke während der TZ oft Sauerstoffblasen bilden, die Teile der Decke mit nach oben reißen, so kommt auch dadurch eine Zerlöcherung der Diatomeendecke zustande, die stellenweise die ganze Decke am Ende siebartig zerlöchert erscheinen läßt. Kommt dann während der WZ stärkere Wasserbewegung hinzu, so werden derartige Diatomeendecken auch leichter zerstört als die während der TZ einheitlich bleibenden Diatomeenüberzüge auf den Schlicksandtafeln.

Die Entstehung der Tafeln (die nicht nur in die Höhe, sondern auch in die Breite wachsen), ihre Beziehungen zu den Tümpeln, ihre Wetterabhängigkeit usw. soll Gegenstand einer weiteren Untersuchung werden, da ihre wattökologische Bedeutung sehr groß ist; hier kam es nur darauf an zu zeigen, wie sich die bestandbildenden Diatomeen in der *Pygospio*-Siedlung vorwiegend auswirken.

Der Einfluß der Diatomeen geht noch weiter. Durch den Abschluß des Bodens, durch Schlickanreicherung und ausbleibende Umlagerung der Oberfläche wird die Sauerstoffversorgung nach dem tieferen Boden zu sehr schlecht, die Reduktionsschicht reicht bis 1,5 und 0,5 cm unter die Oberfläche, kann sich ihr stellenweise sogar bis auf 3 mm nähern. Andererseits ist in den oberen Millimetern des Bodens und im Wasser während der Tageszeit eine große Sauerstoffanreicherung und während der Nachtzeit eine Kohlensäureanreicherung durch die Diatomeen bemerkenswert, die auf die Tiere der *Pygospio*-Siedlung sicher von Einfluß ist. Ist auch der Tümpelboden von einer Diatomeendecke überzogen, dann werden die Unterschiede in der Sauerstoff-, Schwefelwasserstoff- und Kohlensäureverteilung hier ganz bedeutende. Am Tage während der TZ Sauerstoffübersättigung, nachts Kohlensäureanreicherung, Sauerstoffmangel und von unten her Schwefelwasserstoffeinfluß. Das alles wechselt in wenigen Stunden. Die Sauerstoffverteilung fällt von der Oberfläche bis zu 5 mm Tiefe im Boden von über 200% Sättigung auf fast 0 herunter, selbst an frühen Tagen wurde noch über 113% Sauerstoff-sättigung im Tümpelwasser gemessen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß in diesen Diatomeenflecken sich ganz bestimmte Kleinlebewesen zusammenfinden, die besonders durch ihre verschiedene Tiefenschichtung ausgezeichnet sein dürften.

VON WOHLBERG (1934) und TRUSHEIM (1936) sind Abbildungen gegeben worden, die abgehobene Diatomeendecken aus dem Watt und eingetrocknete Diatomeendecken, zusammengerollt und an die Thwl. verfrachtet, darstellen. Dazu sei bemerkt, daß weder in den Siedlungen der *Pygospio*-Variation, noch in denen von *Scrobicularia*-Variation (den beiden Variationen, in denen im Jadebusen Diatomeen bestandbildend auftreten) eine derartig zusammenhängende Decke beobachtet werden konnte. Bei dem Versuch, die Diatomeendecke vorsichtig abzuheben, zerfiel diese stets, bis auf nur mm lange zusammenhängende Diatomeenfetzen. Solche zusammenhängende, sehr widerstandsfähige Diatomeenhäute können offenbar nur im oberen Wattbereich entstehen (s. WOHLBERG, 1931, S. 12). Da in der *Hydrobia*-, der *Corophium*- und der *Salicornia*-*Aster*-Siedlung des Verlandungsgürtels, die den obersten Wattbereich einnehmen, Diatomeen im Jadebusen bestandbildend nicht auftreten, erklärt sich hier auch das Fehlen widerstandsfähiger Diatomeenhäute. Eine Nachuntersuchung des von TRUSHEIM beschriebenen „Wattenspapieres“ ergab, daß es sich in diesem Falle um eine Cyanophyceendecke handelte und die Diatomeen für die Bindung der einzelnen Sandkörnchen zu einer zusammenhängenden Haut von untergeordneter Bedeutung waren (vergl. a. die Bemerkungen von BROCKMANN bei TRUSHEIM).

In den höheren Teilen der *Pygospio*-Siedlung treten die Diatomeen noch in Form von Diatomeenschläuchen auf, die als über 10 cm lang werdende Büschel über den Boden herausstehen. Ihre im Boden liegenden Schleimfäden sind stets von den lebenden Zellen verlassen worden. Schlauchbildend trat an den verschiedensten Stellen z. B. *Licmophora gracilis* auf. Stellenweise konnte beobachtet werden, daß die Diatomeenschläuche an versandeten *Pygospio*-Röhren festsaßen. Die Röhren sind von den Würmern möglicherweise verlassen worden, weil die überhandnehmenden Diatomeenschläuche die Nahrungsaufnahme beeinträchtigten. Die bodennahen Teile der Diatomeenschläuche wurden allmählich von Sediment eingehüllt. Da die lebenden Zellen den Faden nach oben zu immer verlängern, kommt es auch hier zur Bildung von Bodenerhebungen, die durch die Schleimfäden verfestigt werden. Jedoch blieben diese Schollen nur von geringem Umfange, eine größere ökologische Bedeutung kommt ihnen nicht zu. Teilweise waren mit den Diatomeenschläuchen niedere Algen vergesellschaftet, z. B. *Microcoleus*-Arten.

Der Bereich der guten Siedlungsmöglichkeiten für *Pygospio* liegt auf den von Diatomeen gebildeten Bodentafeln, die von *Arenicola* nur schwach besiedelt werden. Hier findet man *Pygospio* in großer Wohndichte. Im Mittel werden zwischen 3000 und 10000 Röhren/qm angetroffen, stellenweise kann die Zahl auch über 20000/qm ansteigen (noch größere Wohndichten vgl. *Corophium*-Variation). Die Wohndichte von *Pygospio elegans* ist auch auf kleinem Raum sehr ungleichmäßig verteilt. Die dichtstehenden Röhren tragen mit an der Erhaltung und Aufhöhung der Schlicksandbuckel bei. Die Diatomeendecke ist für *Pygospio* kein Siedlungshindernis, da sie nie größere Festigkeit bekommt

und *Pygospio* mit dem Höherwachsen der Schlicksandschollen seine Röhre ebenfalls entsprechend nach oben weiterbaut. Aus der großen Wohndichte von *Pygospio*, auch an Stellen mit einer Diatomeendecke, zu schließen, scheint *Pygospio* die Entfaltung der Bodendiatomeen nicht wesentlich zu behindern, obwohl sie dem Wurm zur Nahrung dienen. Es ist allerdings möglich, daß *Pygospio* die größeren, z. B. *Pleurosigma*-Arten, verschmäht; gerade diese aber haben oft den größten Anteil am Zustandekommen der Diatomeendecken in der *Pygospio*-Siedlung. Zusammen mit *Pygospio* tritt in den weichen, schlickhaltigen Bodenerhebungen auch *Heteromastus filiformis* auf, während *Scoloplos* meistens fehlt. Häufig sind auch hier *Nephtys* und stellenweise *Nereis*.

Auch in der *Pygospio*-Siedlung wird in der wärmeren Jahreszeit massenhaft Junggut von *Hydrobia*, *Scrobicularia* und *Mya* gefunden. Die jungen *Mya* können im sandigeren Boden bis zu 4 cm Tiefe durch ihre ausgeschiedenen, mehr schleimige Beschaffenheit behaltenden Byssusfäden ein förmliches Geflecht zustandebringen. Bricht man die obere, das *Mya*-Junggut enthaltende Bodenschicht vorsichtig auf, so ziehen sich über die Bruchspalten von Wand zu Wand zahllose dünne, farblose Fäden in allen möglichen Richtungen hin. Die Wohndichte des *Mya*-Junggutes (Schalenlänge um 0,5 cm schwankend) betrug stellenweise über 55000/qm. Zur Ausbildung einer *Mya*-Siedlung kommt es innerhalb der *Pygospio*-Siedlung dennoch sehr selten, da die Bodenumlagerungen hier noch tiefer reichen, als die Siedlungsschicht der jungen *Mya* trägt. *Mya* übersteigt als erwachsenes Tier nicht Wohndichten von 15/qm. *Scrobicularia* fehlt in der *Pygospio*-Siedlung, von einigen Uebergangsgebieten zur *Scrobicularia*-Siedlung abgesehen. Ein solches Uebergangsgebiet im südlichen Teil des Heppenser Wattes zeigte *Scrobicularia*, deren Schalenlänge 2—4 cm betrug, in einer Wohndichte von 110—200/qm, obwohl der Boden sandiger Schlicksand war und die Oberfläche aus fast reinem Fließsand bestand. An Stelle der rinnenförmigen Strahlen des Pipettiersternes waren infolge der geringen Bindigkeit des Oberflächensedimentes mehr keulenförmige Eindrücke zu beobachten, deren dickeres Ende von der Oeffnung des Siphonalschachtes weglag und die Stelle des Pipettierens anzeigte. Diese erweiterten Vertiefungen lagen zu mehreren um den Siphoschacht herum und verschmolzen nach außen zu teilweise miteinander. Alle diese Bildungen waren undeutlich und verwaschen, die Siphonalschächte oft zugeflossen. Durch die Unbeständigkeit der oberen Bodenlagen und das dadurch bedingte Zufließen des Siphonalschachtes muß dieser öfters wieder freigemacht oder erneuert werden. Es kommt dabei zu Verzweigungen im oberen Teil des Schachtes, so daß bei Anwesenheit von zwei Gabelungen an der Oberfläche drei Sterne von ein und demselben Tier hervorgerufen werden. Zugleich mit *Scrobicularia* kamen noch *Nereis* in mittlerer Wohndichte (2—300/qm) und vereinzelt *Zostera nana* vor. Von einem nahen Buschdamm fanden sich eingespülte Litorinen. *Pygospio* war selten; die Röhren des Wurmes waren in größerer Menge auf dem Watt zusammengespült, was darauf hinweist, daß eine vorangegangene stärkere Umlagerung an dieser Stelle den Schlicksandboden ausgewaschen und eine sandige Oberflächenschicht zurückgelassen hatte.

In der *Pygospio*-Siedlung sind erwachsene Schnecken und Muscheln nur selten anzutreffen. Nur die Herzmuscheln kommen stellenweise häufiger, bis etwas über 100/qm, vor (vergl. *Cardium*-Siedlung).

C. III. b. 2) *Arenicola*-Siedlung.

Die *Arenicola*-Siedlungen der *Pygospio*-Variation zeigen gegenüber denen der *Scoloplos*-Variation eine etwas andere Zusammensetzung der Endofauna. *Nephtys hombergii*, *Nereis diversicolor* und *Cardium edule* treten häufiger auf, *Scoloplos armiger* wird selten oder fehlt. *Macoma baltica* kommt vereinzelt vor.

Zur Lebensweise von *Arenicola marina* innerhalb der *Pygospio*-Variation muß hier auf eine Besonderheit in der Siedlungs- und Ernährungsweise hingewiesen werden, die sich von der in der *Scoloplos*-Variation unterscheidet.

Im Fließsandwatt baut *Arenicola* U-Gänge und frißt vorwiegend kopfboben am Grunde des Trichters. In der *Pygospio*-Variation jedoch ist, soweit der Boden bindig ist, keine oder nur eine schwache Andeutung eines Trichters vorhanden. Statt dessen bemerkt man an der Oberfläche ein Loch von 2—3 cm Durchmesser, von dem ein sich allmählich verjüngender oder gleichbleibender oder auch sich erweiternder Schacht in den Boden bis zur Wohnröhre führt. Eine besondere Wandung fehlt dem Schacht. Aus der Wand sind öfters Brocken herausgebrochen, was ihr eine unregelmäßige Oberfläche verschafft. Wie kommt der Schacht zustande? In einigen Fällen ließ sich an aufgegrabenen *Arenicola*-Bauen zeigen, daß sich oberhalb der Wohnröhre im Boden ein erweiterter Hohlraum mit

unregelmäßig abgebrochener Wandung befand, der etwa 15 cm nach oben führte. In dieser Höhe ging er in einen dünnen Gang mit geringelter Wandung über, der dem Freßgang der Sandwattbaue entspricht. Der Freßgang führte bis zur Oberfläche, wo er sich in den obersten 3 cm kelchförmig erweiterte und seine Ringelung verlor. (Abb. 38).

Arenicola hat demnach anfänglich einen Freßgang auch im Schlicksand ausgebildet. Da sie jedoch auch von seiner Wohnröhre aus in der Tiefe frißt und hier der Boden bindig ist, entsteht eine Höhle, die nicht so leicht wieder zufließt wie im reinen Sandwatt. Von der Höhlendecke bröckelt neuer Boden ab, wegen der Bindigkeit des Bodens weniger stark von den Seiten. Die abgefallenen Bodenbrocken frißt der Wurm ebenfalls. So erhöht und erweitert sich die Höhle schnell nach oben, bis sie schließlich zur Oberfläche durchbricht. Bei älteren Schlicksandbauen fehlt daher die Freßröhre, statt ihrer ist ein mehrere Zentimeter langer Freßschacht ausgebildet, der von der Wohnröhre bis zur Bodenoberfläche reicht. Natürlich entstehen alle möglichen Vereinigungen zwischen Freßschacht und Freßröhre, je nach dem Alter des Baues und der physikalischen Beschaffenheit des Bodens. Auch kommen in sandigeren Teilen der *Pygospio*-Variation die von der *Scoloplos*-Variation her bekannten U-Baue vor. Wohn- und Kotröhre gleichen denen des Sandwattes, nur sind die Eiseneinlagerungen hier noch stärker. Die Freßschächte sind mit einem aus Oberflächensediment bestehenden Brei erfüllt, so daß dem Wattwurm hier auch in der Tiefegenügendnahrungsreiches Oberflächensediment zur Verfügung steht und er bei der Nahrungsaufnahme nicht zum oberen Teil des Schachtes zu kriechen braucht. Tritt man an Stellen mit weicherem und schlickreicherem Boden neben dem *Arenicola*-Bau derb in den Boden, so kann man aus dem Schacht den wässerigen Brei aus Oberflächensediment hervorquellen sehen. Bei sehr großer Wohndichte kann *Arenicola* im Schlicksandwatt durch die Ausbildung der Freßschächte auch auf die tieferen Bodenschichten stärker umlagernd einwirken.

Im Uebergangsgebiet der *Arenicola*-Siedlung zur *Pygospio*-Siedlung findet keine allmähliche Durchmischung beider Siedlungen statt. Sie verzahnen sich vielmehr in Form von mosaikartig ineinandergeschachtelten Flecken. *Arenicola* besetzt die sandigen Mulden; ihre Wohndichte schwankt im allgemeinen zwischen 20 und 40 je qm. Zugleich mit ihr trifft man im Uebergangsgebiet von der *Pygospio*- zur *Scoloplos*-Variation sehr häufig *Nephtys hombergii*, häufig *Scoloplos armiger*, vereinzelt bis mäßig *Cardium edule* und vereinzelt eine *Harmothoë sarsi* an. Bei Anwesenheit von Herzmuscheln in solchen Mischgebieten sind die Herzmuscheln in den *Arenicola*-Mulden häufiger als auf den *Pygospio*-Diatomeen-Tafeln. *Pygospio* bleibt in den von *Arenicola* besetzten Mulden selten bis mäßig (nicht über 2000/qm). Beherrscht wird der Tümpel durchaus von *Arenicola*, deren Freßschächte den Boden zerlöchern, und für Begleitformen mit einer seßhafteren Lebensweise — *Pygospio*, kleinere Herzmuscheln — keine guten Siedlungsmöglichkeiten aufkommen lassen. Der Boden wird hier durch *Arenicola* sandig gehalten, da der Wurm bei seiner großen Wohndichte das Aufkommen einer geschlossenen Diatomeendecke verhindert und der Strömung sowie dem Seegang stets ihre entschlickende Wirkung ermöglicht.

Im Uebergangsgebiet der *Arenicola*-Siedlung zur *Pygospio*-Siedlung findet keine allmähliche Durchmischung beider Siedlungen statt. Sie verzahnen sich vielmehr in Form von mosaikartig ineinandergeschachtelten Flecken. *Arenicola* besetzt die sandigen Mulden; ihre Wohndichte schwankt im allgemeinen zwischen 20 und 40 je qm. Zugleich mit ihr trifft man im Uebergangsgebiet von der *Pygospio*- zur *Scoloplos*-Variation sehr häufig *Nephtys hombergii*, häufig *Scoloplos armiger*, vereinzelt bis mäßig *Cardium edule* und vereinzelt eine *Harmothoë sarsi* an. Bei Anwesenheit von Herzmuscheln in solchen Mischgebieten sind die Herzmuscheln in den *Arenicola*-Mulden häufiger als auf den *Pygospio*-Diatomeen-Tafeln. *Pygospio* bleibt in den von *Arenicola* besetzten Mulden selten bis mäßig (nicht über 2000/qm). Beherrscht wird der Tümpel durchaus von *Arenicola*, deren Freßschächte den Boden zerlöchern, und für Begleitformen mit einer seßhafteren Lebensweise — *Pygospio*, kleinere Herzmuscheln — keine guten Siedlungsmöglichkeiten aufkommen lassen. Der Boden wird hier durch *Arenicola* sandig gehalten, da der Wurm bei seiner großen Wohndichte das Aufkommen einer geschlossenen Diatomeendecke verhindert und der Strömung sowie dem Seegang stets ihre entschlickende Wirkung ermöglicht.

C. III. b. 3) *Cardium*-Siedlung.

Cardium edule kommt an vielen Stellen der *Pygospio*-Variation in solchen Wohndichten vor, daß sie als dominante Art in diesen Gebieten angesehen werden muß. Diese Stellen seien als *Cardium*-Siedlung innerhalb der *Pygospio*-Variation beschrieben. Tritt



Abb. 38. *Arenicola*-Bau im Schlicksandwatt der *Pygospio*-Variation im Anbruch (etwa 1 : 10 verkl.). Kotröhre rechts, unten links Freßkammer mit Freßschacht, oberer Teil des Freßschachtes fehlt. (Verf. phot., Sommer 1936, Heppenser Watt.)

Cardium in größerer Wohndichte noch in anderen Variationen auf, wie in der Scoloplos-Variation, der Zostera-Wiese und der Scrobicularia-Variation, dann handelt es sich in den meisten Fällen um Uebergangsbereiche der betreffenden mit der Pygospio-Variation, genauer deren *Cardium*-Siedlung, bzw. um aus der *Cardium*-Siedlung der Pygospio-Variation eingespülte ältere Herzmuscheln. Die Begleitformen der *Cardium*-Siedlung bleiben die gleichen wie die der *Pygospio*-Siedlung und der *Arenicola*-Siedlung, nur ihre mengenmäßigen Beziehungen sind verändert.

Die Siedlungsweise der Herzmuschel ist denkbar einfach. Die Muschel sitzt dicht unter der Oberfläche. Abgesehen vom Junggut der übrigen Muschelarten des Wattes, das notwendig ebenfalls vorübergehend der Oberflächenschicht angehört, ist *Cardium* die einzige Muschel, die zeitlebens an die Oberflächenschicht gebunden bleibt. Die kleineren Stücke von etwa 0,5 cm Länge sitzen bis 1 cm tief, die größeren, 2—3 cm langen bis 4 cm tief im Boden. Die Muschel steckt dabei etwas schief im Boden, mit dem Hinterende schräg nach oben gerichtet. Zur WZ kommen die während der TZ sich etwas tiefer eingegrabenen Muscheln wieder mit dem oberen Schalenhinterende an die Oberfläche.

An den Stellen, in denen die Reduktionsschicht in die Siedlungsschicht von *Cardium* hineinreicht, wirkt sich eine dichte Besiedlung mit *Cardium* dahin aus, daß hier die Oxydationsschicht tiefer reicht und etwa mit der Siedlungstiefe der Herzmuschel zusammenfällt, wenn der Boden der Reduktionsschicht locker ist. In weniger dichten Siedlungen steckt *Cardium* z. T. in der Reduktionsschicht, was an dem durch Schwefeleiseneinlagerungen schwarz gefärbten unteren Schalenteil zu erkennen ist. Mitunter sieht man an solchen Stellen um die Herzmuschel herum einen schwarzgrauen Schlicksandwall, der dadurch zustande kommt, daß die Muschel sich etwas tiefer in den Boden eingegraben hat, wobei seitlich um die Schale auch Bodenbrei aus der Reduktionsschicht mit nach oben gedrückt wurde.

Zu einer eigenartigen Siedlungsweise kommt es gelegentlich in *Cardium*-Siedlungen, deren sandig-lockere Oberflächenschicht nur etwa 2 cm beträgt und auf einer bindigeren, schlickhaltigen Reduktionsschicht ruht. Hier haben die Herzmuscheln kleine Löcher in die festere Reduktionsschicht gewühlt. Kommt es in diesen Gebieten zu einem länger anhaltenden Abbruch, so bleiben viele Herzmuscheln in den Löchern. Durch die Bewegungen der Muscheln werden diese weiter ausgehöhlt, die Muscheln sinken tiefer ein und bleiben in den bis zu 5 cm tiefen Löchern gefangen, weil sie an deren steilen Wänden nicht herauskriechen können. Es entstehen regelrechte „*Cardium*-Fallen“. Von senkrechten Röhren mit einer Herzmuschel am Grunde bis zu tieferen, steilwandigen Dellen mit mehreren Tieren gibt es alle Uebergänge. In diesen Fallen, die wiederholt im Watt beobachtet wurden, liegt die Herzmuschel am Grunde, in eingespültem Schlicksandbrei etwas eingegraben, und kann erst wieder daraus befreit werden, wenn durch einen nachfolgenden Auftrag auch die Löcher allmählich wieder mit lockerem Boden ausgefüllt werden, der den Muscheln ein Emporarbeiten zur Oberfläche ermöglicht. Geht der Abbruch nicht weiter und bleiben die zwischen den stellenweise dicht an dicht stehenden Löchern befindlichen Schlicksandwände erhalten, so überstehen die Muscheln diesen Zustand. Geht der Abbruch weiter, so werden die Wände schließlich zerstört, die Herzmuscheln freigespült und an andere Stellen verfrachtet. Noch schöner kann man die Bildung von „*Cardium*-Fallen“ im Bereich von Prieln beobachten, wo stark strömendes Wasser in Form kleiner Stromschnellen über die „*Cardium*-Fallen“ hinwegsetzt. Hier wirken die Muscheln in ihren Gruben in ähnlicher Weise aushöhlend auf den Boden, wie die Steine in den Strudeltöpfen am Grunde von Wasserfällen.

Die Herzmuschel gehört in ihrer Ernährungsweise zu den fischenden Tieren. Die Nahrung besteht aus der eingestrudelten Wassertrübe und dem Wandermaterial des Gezeitenstromes und wird durch den nur wenige mm langen Einströmungssipho aus dem eingestrudelten Wasser durch Filtration gewonnen, während das Wasser, welches gleichzeitig auch der Atmung dient, aus dem Ausströmungssipho wieder entweicht. Die kurzen Siphonen, die fischende Ernährungsweise und die oberflächliche Siedlungsweise stehen miteinander in enger Wechselbeziehung. Da der Sipho nicht über den Boden hervorragt, wird hauptsächlich die oberste, während der WZ etwas aufgewirbelte Bodenlage aufgenommen. Der Darminhalt deckt sich im wesentlichen mit dieser, von größeren Teilen abgesehen. Den vorwiegenden Bestandteil der Nahrung bilden wohl die in der *Cardium*-Siedlung häufigen Bodendiatomeen, soweit diese nicht als bestandbildende Decken ortsbeständig geworden sind.

Cardium spielt als fischendes Tier für die Schlickbindung auf dem Watt insofern eine Rolle, als Kot und Pseudofäces auch viele kleinste Teilchen der Wassertrübe, in

Schleim gehüllt und zusammengepreßt, enthalten. Obwohl Kot und Pseudofäces nicht allzu widerstandsfähig sind und wieder zerrieben werden, so bleibt im Endergebnis doch eine Zusammenballung der feinsten Wassertrübe bestehen, die sich angesichts der großen Wohndichte von *Cardium* im Watt auswirkt.

Wie in der *Pygospio*-Siedlung, so sind auch in der *Cardium*-Siedlung die Sauerstoffverhältnisse durch die Diatomeen stark beeinflusst. In von Diatomeen und *Cardium* besetzten Tümpeln wurden während der TZ Sauerstoffwerte von über 110% der Sättigung, selbst noch bei trübem Wetter, gemessen. *Cardium* nimmt im Gegensatz zu den anderen Wattenmuscheln während der TZ auch Luft in ihren Mantelraum auf. Die Kiemenklappen an der Luft nicht zusammen, wie z. B. bei *Mya* (YONGE, 1923.); *Cardium* veratmet den Luftsauerstoff (THAMDRUP, 1935, S. 63). Im Zusammenhang mit dieser Luftatmung entsteht besonders während der wärmeren Jahreszeit in den dichten Siedlungen der Jungtiere ein eigentümliches Wattgeräusch, das von den Hunderten zerplatzender Luftbläschen herrührt, die sich aus dem Siphon, bezw. dem kurzen Siphoschacht im Boden vorwölben.

Ueber die Fortpflanzung von *Cardium* wurden keine Beobachtungen angestellt. Junggut wurde vom Juni bis September angetroffen.

Die Beschränkung auf die oberflächlichsten Bodenschichten und die Schalenform stehen offenbar in enger Wechselbeziehung. Die stark gewölbten, verhältnismäßig dickwandigen (in ihrer Festigkeit noch durch Rippenausbildung unterstützt), infolge des gerippten ventralen Randes unverrückbar und fest schließenden Schalen weichen sehr von den flachen, dünneren Schalen der tief im Wattboden siedelnden Pfeffer- und Klaffmuscheln ab; nur *Macoma baltica*, die ebenfalls in den obersten Bodenschichten, wenn auch etwas tiefer (3—6 cm) als *Cardium* lebt, zeigt wieder gewölbtere und festere Schalen.

Die rundliche Schale der Herzmuschel erschwert ein tieferes Eingraben sehr, wie auch die Muschel aus dem gleichen Grunde an eine lockere Oberfläche gebunden ist, die jedoch zugleich eine gewisse Lagerungsbeständigkeit besitzen muß, was beides im sandigen Schlicksand verwirklicht ist. Durch die gerippte Schalen-Oberfläche steckt *Cardium* zugleich auch etwas fester im Boden, als es bei glatter Schale der Fall wäre. Die starke Schale ist zugleich ein guter Schutz gegen Feinde, wie Krabben, Möwen, denen die dicht unter der Oberfläche siedelnden Herzmuscheln ganz ausgesetzt sind, während größere *Scrobicularia* und *Mya* davor in Sicherheit sind. Junggut von *Mya* und *Scrobicularia* wird jedoch von Silbermöwen in großer Menge verzehrt, wie ich auf Mellum feststellen konnte. Die Gefahr, bei stürmischem Wetter ausgespült zu werden, ist bei der oberflächlichen Siedlungsweise sehr groß. Im Zusammenhang damit und im Gegensatz zu der Pfeffer- und Klaffmuschel, steht das größere Bewegungs- und Grabvermögen der Herzmuscheln. Mit *Macoma* zusammen gehört *Cardium* zu denjenigen Wattmuscheln, die von sich aus kurze Wanderungen unternehmen können. Dabei hinterlassen sie an der Oberfläche meistens einfache Grabfurchen mit niedrigen, wallartig erhobenen Rändern. Die Spuren sind vorwiegend grade bis wenig gekrümmt, selten begegnet man auch stärker gekrümmten, die sich mitunter sogar überkreuzen. Sie bleiben kurz und erreichen selten mehr als 30 cm Länge. Die Vorwärtsbewegung geschieht ruckweise, indem die Muschel den Fuß winkelförmig in den Boden vorstreckt und verankert, dann die Schale unter geringen Drehbewegungen um ihre Querachse nachzieht, wobei der Boden seitlich auseinandergeschoben wird. Größere Wanderungen sind damit nicht verbunden und erfolgen nur passiv. Die kurzen Wanderungen ermöglichen nur innerhalb eines sehr beschränkten Bereiches das Aufsuchen geeigneterer Siedlungsplätze. Das seltene Vorkommen solcher Kriechspuren weist angesichts der Zahl der Herzmuscheln auf eine größere Ortsbeständigkeit der einzelnen Herzmuscheln hin.

Die bei stürmischem Wetter freigespülten Herzmuscheln werden von der Strömung (und sogar vom Wind, s. THAMDRUP, 1935, S. 53) über den Boden gerollt, ohne daß die Schalen dabei verletzt werden. Von der Strömung mitgerissene Herzmuscheln kann man öfters in kleinen Sandprieln beobachten, die durch eine *Cardium*-Siedlung ziehen. Bei dem Umherrollen bleiben die Schalen der Muschel geöffnet (s. a. THAMDRUP, 1935, S. 54). Dieses Verhalten muß als Bereitschaft zum schnellen Eingraben aufgefaßt werden, damit der Fuß sofort im Boden einen Halt herbeiführen kann, sobald die Schale einmal für kurze Zeit liegen bleibt. Das Wiedereingraben freigespülter Herzmuscheln geschieht sehr schnell. Bereits nach 5 Minuten ist der größte Teil der Muschel vollkommen im Boden verschwunden.

Eine Herzmuschel-Siedlung verrät sich durch ganz bestimmte Siedlungsspuren, die für die Abschätzung der Wohndichte von Wert sind. So kann z. B. der Boden über jeder Schale eine geringe Erhöhung zeigen. Ferner können die Siphon-Löcher sehr deutlich sein;

sie sind besonders in solchen *Cardium*-Siedlungen zu sehen, in denen die Bodenoberfläche mit einer Diatomeendecke überzogen ist, da die Herzmuscheln auch während der WZ immer so weit im Boden bleiben, daß gerade die kurzen Siphonen an die Oberfläche gelangen können. In *Cardium*-Siedlungen mit einer Diatomeendecke (Abb. 39) sind in letzterer oft spindelförmige bis ovale Schlitze zu sehen (vgl. a. HECHT-MATERN, 1930). Sie werden durch das Ausstoßen des Wassers aus dem Mantelraum durch den Siphon und durch die Bewegung der Schalen erzeugt. Es handelt sich dabei um Strudel- bzw. Durchstoßungsspuren, nicht um Fraßspuren. Das starke Ausstoßen des Wassers kann man an den kleinen Wasserstrahlen, die aus den Siphonen herausspritzen, leicht feststellen.

Durch die fischende Ernährungsweise ist das Vorkommen von *Cardium*-Siedlungen im oberen Wattenteil von der Wasserbedeckungszeit stark abhängig. Im Jadebusen hört *Cardium* mit der 3-m-Linie, der eine TZ von etwa 70% entspricht, auf, als Bestand aufzutreten. Die Höhenverbreitung stimmt mit den Befunden von THAMDRUP (1935) aus dem nordfriesischen Watt gut überein. Im Zusammenhang mit der Höhenverbreitung steht auch die Größe der Herzmuschel, da mit zunehmender WZ auch die Dauer der Nahrungsaufnahme zunimmt. Daher werden die größten Herzmuscheln immer in tieferen Watten-

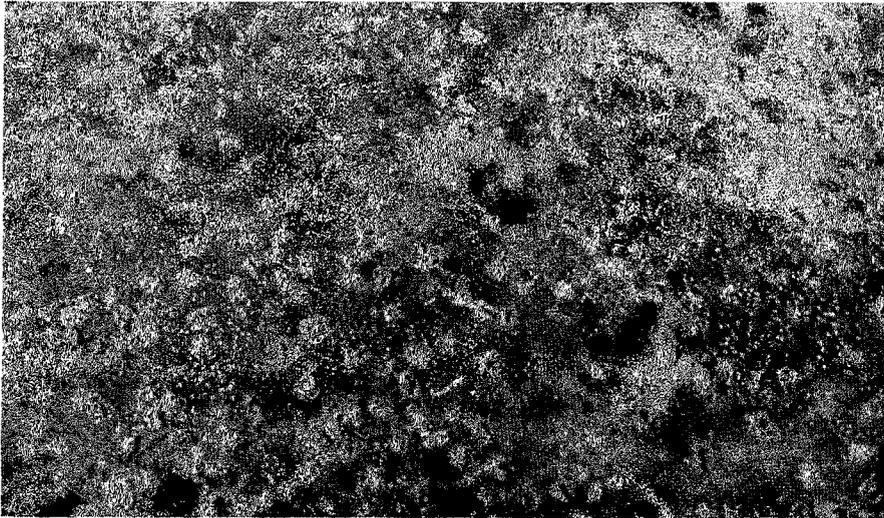


Abb. 39. Herzmuschel-Siedlung unter einer dichten Diatomeendecke. Ueber jeder Muschel ist die Diatomeendecke schlitzförmig durchstoßen. Die hellen Bläschen auf der dunkleren Diatomeendecke sind die von der starken Assimilation herrührenden Sauerstoffblasen. (Verf. phot., Sommer 1935, Heppenser Watt, Wattentümpel.)

gebieten gefunden, während gleichaltrige aus höheren Gebieten kleiner bleiben (ORTON 1929, STEPHEN 1930, THAMDRUP 1935). In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß *Cardium* im Jadebusen nie die Größe wie auf den Inselwatten südlich von Oldeooe und Mellum aufweist. Die Länge der größten Herzmuscheln des Jadebusens schwankt um 3 cm, die der Inselwatten um 4 cm.

Stark gestört wird der normale Lebensablauf der Herzmuscheln während längerer Frostzeiten, wie es besonders auf den Westwatten zu beobachten ist, die sich zu dieser Zeit wegen der vorherrschenden östlichen Winde im Abbruch befinden. Durch die niedrige Temperatur sind die Muscheln sehr wenig beweglich, die Eingrabgeschwindigkeit läßt nach. Die freigespülten Muscheln werden während der TZ vom Frost überrascht und bleiben halb oder gar nicht eingegraben auf dem oberflächlich gefrorenen Boden liegen, da sie sich auch bei einer nur ganz dünnen Schicht gefrorenen Bodens nicht mehr eingraben können. Z. T. waren die Herzmuscheln samt ihrem Bewuchs in den flacheren Wattentümpeln in die Salzeisdecke eingefroren. Während dieser Frostperiode schwankte die Lufttemperatur zwischen -8 und -6° bei mäßigen bis steifen Ostwinden. Doch lebten alle im Watt eingefrorenen Tiere im Aquarium wieder auf. Da auch die Wohndichte nach der Frostzeit noch die gleiche wie vor derselben war, geht daraus hervor, daß von den Herzmuscheln und ihrem Bewuchs ein vorübergehendes Einfrieren gefahrlos überstanden wird, ebenso wie sie die zu dieser Zeit auftretenden größeren Salzgehaltsschwankungen vertragen.

Gelegentlich kann den Herzmuscheln ihre leichte Verfrachtbarkeit nachteilig werden. Es können die Herzmuscheln nach der HWL verfrachtet werden, wo sie wegen der zu kurzen WZ meistens eingehen. Im Jadebusen ist dieser Fall seltener und auf die Ostwatten beschränkt. Oefters aber werden sie in Priele eingespült, wo sie zu bis 10 qm großen Bänken in einer 4—6 cm dicken Schicht auf dem Prielboden zusammengehäuft werden. Ein solcher Fall wurde z. B. im Mai 1936 nach einem längeren Ostwind im Heppenser Watt beobachtet, das im Zeichen starken Abbruchs stand. Die Herzmuscheln waren massenhaft in die Priele eingespült und häuften sich hier zu großen Schalenbänken. Allein in dem südlichen Priel des Heppenser Wattes betrug ihre Zahl schätzungsweise 5 Millionen. Die Muscheln waren infolge der übereinandergeschichteten Lage nicht fähig, ungestört Nahrung aufzunehmen, die unteren starben bald, und durch teilweises Uebersanden der Bänke entstanden im Priel viele Schwefelwasserstoffquellen. Nach einigen Tagen stank der ganze Priel nach den in Zersetzung begriffenen Herzmuscheln. Trotz der gewaltigen Zahl der in die Priele eingespülten Herzmuscheln betrug der Verlust für die gesamte Herzmuschel-Siedlung des Heppenser Wattes dennoch kaum mehr als 1—2% vom ganzen *Cardium*-Bestand.

Noch in anderer Weise wird bei solchen Ausspülungen der Herzmuschelbestand verringert. Viele Herzmuscheln werden in die Wohnplätze der Miesmuscheln verfrachtet. Soweit sie in die Miesmuschel-Siedlungen eingespült werden, bleiben sie hier für immer gefangen, da sie von den einzelnen Miesmuscheln, die jeden festen Gegenstand mit den Byssusfäden festspinnen, schnell eingesponnen werden. Sie bleiben hier noch einige Zeit am Leben, gehen aber später sicher zugrunde.

Auch von den *Mytilus*-Siedlungen werden einzelne Miesmuscheln bei stürmischem Wetter losgerissen und auf dem Watt mit zahlreichen Herzmuscheln zusammengespült. Auch diese einzelnen Miesmuscheln verspinnen die ihnen erreichbaren Herzmuscheln. Oft hatte jede Miesmuschel 6 bis über 10 Herzmuscheln festgesponnen. (Abb. 40). Nach kurzer Zeit sind die einzelnen Muschelklümpchen auch untereinander versponnen, wenn sie derart liegen, daß sie sich gegenseitig berühren. Dadurch aber werden die Miesmuscheln ortsbeständig, es ist zur Bildung einer kleinen Miesmuschel-Siedlung gekommen, die die ursprünglich an dieser Stelle vorhandene Endobiose zum Verschwinden bringt.

Im Zusammenhang mit diesem Massensterben wurden in den folgenden Tagen auch noch viele Doppelklappen im Watt und auf dem Prielboden von den Herzmuscheln gefunden. An Stellen, wo der Prielboden lockerer Sand war, lagen die Doppelklappen zu mehreren in einer Reihe hintereinander, parallel zur Strömungsrichtung (Ebbstrom) gewölbt-oben auf den Boden eingeregelt, oft der Größe nach derart geordnet, daß die größeren prielabwärts im Stromschatten der kleineren lagen (Abb. 41).

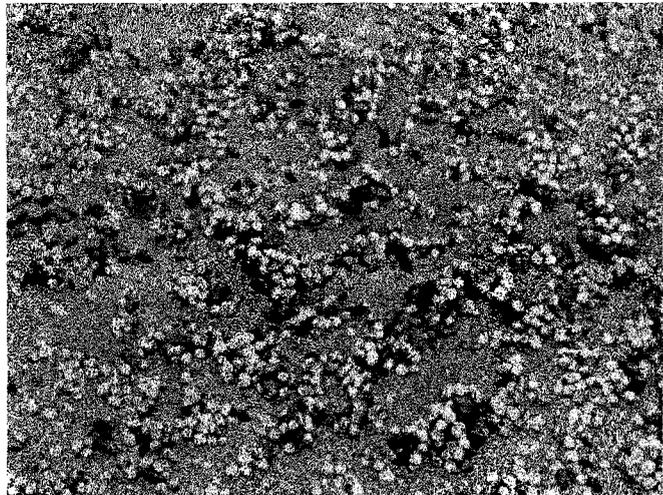


Abb. 40. Durch unruhige See zusammengespülte Herz- und Miesmuscheln. Die Miesmuscheln haben sofort die Herzmuscheln versponnen und sich so ihren neuen Siedlungs-ort gesichert. (Verf. phot., Frühjahr 1936, Heppenser Watt).

Die Wohndichte der Herzmuscheln schwankt in den *Cardium*-Siedlungen zwischen 150 und 3000/qm. Die höchsten Wohndichten wurden in den Siedlungen der Jungtiere gefunden (über 10000/qm). Bei der Siedlungsweise der Herzmuschel wird es verständlich, daß die Muscheln bei stürmischem Wetter in ihrem Siedlungsgebiet öfters verlagert werden. Demgemäß ist auch das Bild der Siedlungen je nach der Wetterlage ein verschiedenes. Eine über größere Wattflächen ausgedehnte Herzmuschel-Siedlung mit geringer Wohndichte kann auf einen kleineren Raum mit höherer Wohndichte zusammengespült werden. Umgekehrt kann eine Herzmuschel-Siedlung mit großer Wohn-

dichte sehr auseinandergespült werden. Solche Veränderungen sind öfters in dem Uebergangsgebiet zur *Arenicola*-Siedlung, zur *Pygospio*-Siedlung und zur *Zostera*-Siedlung zu beobachten. Aus dem gleichen Grunde ist auch nur selten eine einförmige Wohndichte

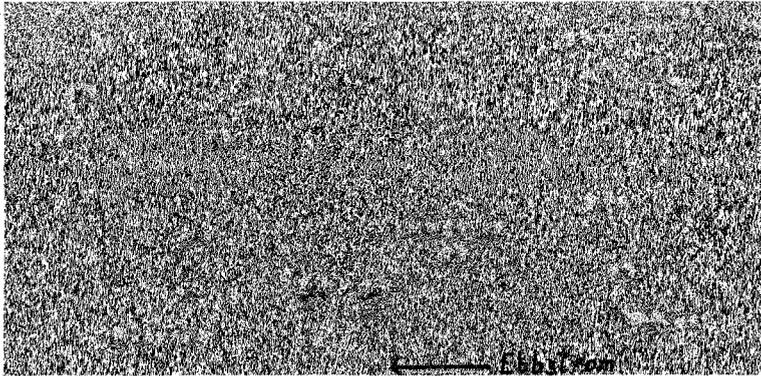


Abb. 41. Auf sandigem Prielboden durch die Strömung eingeregeltte Doppelschalen von Herzmuscheln. (Verf. phot., Frühjahr 1936, Heppenser Watt).

über größere Flächen hinweg zu beobachten, ja selbst auf kleinstem Raum sind die Dichteunterschiede sehr groß. Z. B. ist die Wohndichte in den Wattentümpeln nach unruhiger See fast überall an der Leeseite größer als auf der Luvseite, wie sie im Durchschnitt auch in den Wattentümpeln größer ist als auf den erhabenen Bodentafeln zwischen ihnen.

In größerer Wohndichte machen die Herzmuscheln den flach siedelnden Arten eine sehr wirksame Platzkonkurrenz. Diese er-

schwert dem Muscheljunggut, auch der eigenen Art, das Aufkommen. Auch das Fehlen bis mäßige Vorkommen von *Pygospio* innerhalb dichter *Cardium*-Siedlungen muß auf Platzkonkurrenz von seiten der Herzmuscheln zurückgeführt werden. THAMDRUP (1935, S. 106) gibt entsprechende Beobachtungen aus dem nordfriesischen Watt zwischen *Cardium* und *Corophium* an.

Anders liegt der Fall, wenn *Cardium* mit Arten zusammentrifft, die einer tieferen Siedlungsschicht angehören. So können *Cardium* und *Arenicola* beide in größerer Wohndichte am gleichen Siedlungsort vorkommen. Stellenweise wurde im Uebergangsgebiet zwischen den Siedlungen beider Arten 55—80 *Arenicola* und 100—300 Herzmuscheln je qm gezählt. Auch *Mya* und *Cardium* können in dichter Siedlung nebeneinander in Uebergangsgebieten bestehen (*Cardium* 200—1000/qm, Schalenlänge 1,5—2 cm und *Mya* 400 bis 800/qm, Schalenlänge 6—12 cm). HAVINGA (1922) fand in der Zuidersee, daß *Cardium* durch den Nahrungswettbewerb von *Mya* im Wachstum behindert wurde, wenn beide Arten in großer Wohndichte nebeneinander vorkommen. (*Cardium* 320/qm, Schalenlänge um 1 cm schwankend, *Mya* 1065/qm, Schalenlänge um 15 mm schwankend). In unserem Falle war eine zahlenmäßige Zunahme größerer Herzmuscheln nach der an die *Mya*-Siedlung anschließenden *Cardium*-Siedlung festzustellen. Doch kann hier außer Nahrungswettbewerb auch eine Zusammenspülung zweier größenverschiedener Herzmuschel-Siedlungen die Ursache sein; letztere Möglichkeit scheint die wahrscheinlichere. Innerhalb der *Mya*-Siedlung hatten sich die Herzmuscheln auf den *Mya*-armen Stellen dicht zusammengedrängt. Sie wurden nie in den *Mya*-Schächten angetroffen und saßen höchstens dicht neben diesen. Es ist also *Mya* die stärkere Platzkonkurrentin.

In den oberen Gebieten der Siedlungen der Jungtiere kann es zur Ausbildung vereinzelter *Zostera-nana*-Flecke kommen. Doch in geschlossenen Zwergseeegraswiesen fehlt *Cardium* meistens oder bleibt sehr mäßig, was z. T. mit der Höhenlage der Seegraswiesen zusammenhängt.

Häufig bleiben in der *Cardium*-Siedlung *Nephtys* und stellenweise *Nereis*. Von *Nereis* wurde im Aquarium beobachtet, daß sie eingegangene Herzmuscheln, deren Schalen halb geöffnet geblieben, ausfrißt. Lebende Herzmuscheln kann *Nereis* aber nicht angreifen. Alle anderen häufigeren Vorkommen von *Corophium*, *Heteromastus*, *Pelosclex* usw. stammen aus Uebergangsgebieten zu den entsprechenden Siedlungen und sollen dort behandelt werden.

Im Solthörner-Watt befindet sich eine sehr dichte Herzmuschel-Siedlung in einer großen Bodenmulde. Infolge der in Bezug auf Wasserbewegung geschützteren Lage sind hier auch größere Anspülungen von *Hydrobia ulvae* zu beobachten. Die Herzmuscheln haben den Grund der Bodenmulde eingenommen, die Hydrobiden sind hier ebenfalls zahlreich vorhanden, sind jedoch in der Verteilung ihrer Wohndichte stark von der herrschenden Wetterlage abhängig. Zu bestimmten Zeiten sind sie auf dem nördlichen, steileren Hang der Bodenmulde derart angereichert, daß sie schon von weitem durch die dunklere Färbung,

die sie dem Sandboden verleihen, auffallen, vergl. Tab. I Nr. 2 (am Schluß der Arbeit). Im allgemeinen bleiben aber die kleinen Wattschnecken in den Herzmuschel-Siedlungen selten, was mit ihrer noch viel leichteren Verfrachtung zusammenhängt (vergl. *Hydrobia*-Siedlung).

In denjenigen Herzmuschel-Siedlungen, die sehr geschützt liegen, kommt es öfters nach längeren Schönwetterzeiten zur Ausbildung einer Diatomeendecke, was bei der fischenden Ernährungsweise und der verhältnismäßigen Ortsbeständigkeit der Herzmuscheln sehr leicht möglich ist.

C. III. b. 4) Epibiosen auf der *Cardium*-Siedlung.

Das Watt bietet den größeren Algen und Hydroiden keine geeigneten Ansatzmöglichkeiten. Wo diese Arten der Epibiose auftreten, muß die Gelegenheit zum Anheften an eine feste Unterlage gegeben sein¹⁾. Einen festen Siedlungsboden bilden im Watt nur die Schalen der Schnecken und Muscheln. Unter diesen sind die Herzmuschel-Schalen in erster Linie durch einen reichen Bewuchs ausgezeichnet. In der Herzmuschel-Siedlung ist die Epibiose stellenweise sehr üppig entwickelt. Der Bewuchs sitzt bei *Cardium* stets auf dem hinteren, oberen Schalenteil, oft nur auf einer Schalenklappe. Als tierischer Aufwuchs werden auf den Schalen lebender Herzmuscheln vor allem *Balanus improvisus*, *Coryne lovéni*, *Laomedea conferta*, *Sertularia cupressina* und seltener auch Laichklümpchen von *Hydrobia* (bis zu 52 auf einer *Cardium*-Schale beobachtet) angetroffen. Von dem häufigeren pflanzlichen Aufwuchs sind besonders Schlauchdiatomeen (*Licmophora gracilis*), *Enteromorpha linza*, *Enteromorpha compressa* und *Ulva lactuca* zu erwähnen. Bis auf die Grünalgen sitzen alle Arten unmittelbar der Herzmuschelschale auf. Die Balaniden sitzen oft zu mehreren und übereinander auf einer *Cardium*-Schale. Durch das Uebereinandersitzen bilden sie einen fast die Größe ihres Trägers erreichenden Klumpen. Es wurden bis über 50 Balaniden auf einer Herzmuschel angetroffen. Zu Zeiten des Larvenfalles waren auch die älteren, größeren *Balanus* über und über mit Jungtieren von nur wenigen mm Basaldurchmesser besetzt, sowohl auf den Mauerplatten wie auf den Deckeln. Bei *Balanus* ist teilweise, namentlich bei größeren Tieren, die Durchzeichnung der Herzmuschelrippen auf den Mauerplatten zu beobachten (Abb. 42), so daß auch bei *Balanus* sekundäre Schalensculpturen entstehen können, wie sie bei festsitzenden Mollusken zahlreich bekannt sind (vgl. BOETTGER, 1934). *Laomedea* und *Sertularia* sind besonders reich entwickelt in den tieferen Watten (s. *Scoloplos*-Siedlung). Die unteren Teile der Hydroidenstämme sind viel mit Miesmuschelansatz, *Triticella* und peritrichen Ciliaten besetzt. Oefters ist der ganze Hydroidenzweig durch ansitzende Kieselalgen, vorwiegend *Licmophora*-Arten, braun gefärbt. Die Hydroiden sind besonders reich während der wärmeren Jahreszeit bis spät in den Herbst hinein entwickelt und erreichen eine Länge von über 10 cm. Nur der Bewuchs von *Coryne lovéni* erreicht seinen Höhepunkt im Februar-April. *Coryne* wächst mehr in die Breite und bildet bis 3 cm hohe, dafür aber dickere Büsche. Die Schlauchdiatomeen, die das ganze Jahr über angetroffen werden, können bis zu 10 cm langen Büscheln heranwachsen.

Eine Sonderstellung nehmen *Enteromorpha* und *Ulva* ein. Diese sind nur ausnahmsweise auf der Schale lebender Herzmuscheln festgewachsen, in der Regel haben sie sich auf dem auf *Cardium* sitzenden *Balanus improvisus* festgesetzt, besonders im oberen Teil der Mauerplatten und auf dem Deckel. Wenn man *Enteromorpha* oder *Ulva* in einer *Cardium*-Siedlung antrifft, kann man ziemlich sicher sein, diese an einem auf einer *Cardium*-Schale sitzenden *Balanus improvisus* festgeheftet zu finden. Die Zusammengehörigkeit dieser drei Arten — *Cardium edule* mit *Balanus improvisus* mit *Enteromorpha* oder *Ulva* — ist im ganzen Jadebusen und auf den Innenjadewatten in den verschiedensten *Cardium*-Siedlungen angetroffen worden. Sie wird von BAUMERT (1924) auch aus dem

1) Hiervon scheint es Ausnahmen zu geben, wie Beobachtungen im Watt zwischen Scharhörn und Neuwerck im Sommer 1936 zeigten. Hier wurde *Enteromorpha* zahlreich sowohl auf Muschelschalen fest-sitzend als auch lose im sandigen Boden steckend angetroffen. Es besteht die Möglichkeit, daß die im Sandboden steckenden *Enteromorpha* anfänglich auf einer Muschelschale festgeheftet waren, die später versandete. Der eingesandete Teil der Grünalgen ließ sich jedoch in keinem Falle mit Sicherheit bis zu einer im Boden liegenden Muschelschale verfolgen, da er meist schon wenige cm unterhalb der Bodenoberfläche vollkommen zersetzt war. Eine zweite Art des Vorkommens im losen Sand liegt in den zahlreich angetroffenen *Enteromorpha*-Polstern vor. Diese sind durch Zusammenspülung sehr vieler Grünalgen entstanden, die sich miteinander durchflochten haben und besonders in den Prieln zu größeren „Fladen“ angewachsen sind. Hier versandeten sie teilweise durch Sandfang und bildeten erhabene Bodentafeln. Die stärker versandeten Teile der Algen sterben ab. Auch hier waren die Herzmuscheln sehr oft von Grünalgen besetzt, die fast ausnahmslos unmittelbar auf der Schale der lebenden Herzmuschel angeheftet waren.

Büsumer Watt erwähnt, nur mit *Balanus crenatus* statt *B. improvisus*. BAUMERT bezeichnet diese Assoziation als eine Symbiose, was entschieden zu weit geht. Die Assoziation wurde nur auf größeren Herzmuscheln, etwa von 2 cm Schalenlänge ab, beobachtet. Die kleineren Herzmuscheln sind meist frei von Bewuchs. Die größte beobachtete Vorkommensdichte der Assoziation war 16/qm, bei einer Wohndichte der Herzmuscheln von 120—270/qm. Die *Enteromorpha* werden bis fast 1 m lang und liegen während der TZ in Ebbstromrichtung auf dem Boden langgestreckt (Abb. 43); sie bilden stellenweise förmliche *Enteromorpha*-Wiesen.

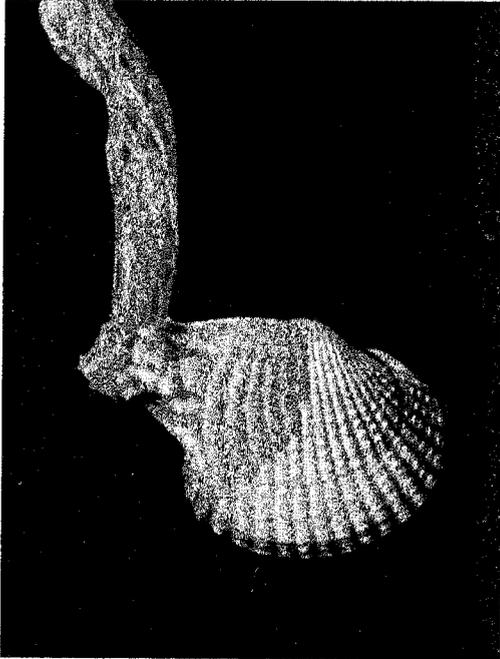


Abb. 42.

Abb. 42. *Balanus improvisus* auf einer lebenden *Cardium edule*. Die Mauerplatten von *Balanus* zeigen sehr schön die Durchzeichnung der Rippung der Herzmuschelschale. Auf den Deckelplatten der großen Seepocke sitzt ein kleinerer *B. improvisus*, auf dem an den Rändern der Mauerplatten *Enteromorpha compressa* siedelt. (Verf. phot.).



Abb. 43.

Abb. 43. *Enteromorpha-Balanus-Cardium*-Assoziation in einer Herzmuschel-Siedlung. Die Grünalgen liegen durch den Ebbstrom ausgerichtet auf dem sandigen Watt. (Verf. phot., Sommer 1935, Solthörner Watt).

BAUMERT erklärt das Zustandekommen der Assoziationen damit, daß *Enteromorpha* nur auf den Seepocken siedelt, weil diese dem *Enteromorpha*-Keimling bessere Lichtverhältnisse bieten als die unter einer dünnen Sanddecke verborgene Herzmuschelschale. Letztere sei gewissermaßen durch *Balanus* über die Oberfläche hinausgehoben. Dem entspricht es nicht ganz, wenn die gleiche Assoziation auch bei nur 1 mm hohen *Balanus* beobachtet werden konnte. Es scheint weniger das Emporheben der festen Siedlungsfläche als vielmehr das ständige Freiliegen eines festen Siedlungsgrundes, wie er durch den beständigen Cirripedien-Schlag auch der kleineren Seepocken geschaffen wird, der Grund für die fast ausschließliche Ansiedlung der Grünalgen auf den Seepocken zu sein. Eine verwandte Assoziation zwischen *Dendraster-Balanus*-Algen/Hydroiden beschreibt GILTAY (1934). In diesem Falle ist eine Ansiedlung der Algen und Hydroiden auf das *Balanus*-Gehäuse beschränkt, weil auf dem Echinodermen-Körper Algen und Hydroiden-Ansätze von den Pedicellarien immer wieder entfernt werden.

Cardium scheint durch den Bewuchs keine große Behinderung zu erfahren, weder in der Bewegungsfreiheit noch in der Nahrungsaufnahme. Durch einen auf beiden Schalenklappen reich entwickelten *Balanus*-Besatz kann jedoch die Beweglichkeit der Schalenklappen behindert werden. In der Südjade wurden *Cardium*-Siedlungen angetroffen, in denen nicht eine einzige Herzmuschel frei von *Balanus improvisus* war und der Durchschnitt einen Bewuchs von 40—50 *B. improvisus* je Herzmuschel zeigte. Hier war die *Enteromorpha*-Assoziation sehr wenig vertreten. Die betreffende Herzmuschel-Siedlung lag über der 2,5 m Linie auf ziemlich ebenem Watt ohne größere Wattentümpel. Die *Enteromorpha*-Assoziation zeigt die beste Entfaltung in Wattentümpeln oder tieferen Wattentümpeln.

Die Grünalgen sind das ganze Jahr über gut entwickelt, ihr Bestand wird nur bei stürmischer See gelichtet. Die Gründe für die reiche Entfaltung des Schalenbewuchses gerade der Herzmuscheln müssen in der Lagebeständigkeit der Herzmuschel, z. T. auch in dem Fehlen der Schnecken *Hydrobia* und *Litorina* in der *Cardium*-Siedlung begründet sein. An Stellen, wo die Herzmuscheln häufig Grünalgenbewuchs haben, kommt es zu einer geringen Anreicherung von *Gammarus locusta* und *Idothea linearis*, die sich während der TZ gern unter den Grünalgenblättern aufhalten. Auch hier bleiben sie immer ganz vereinzelt, während sie im übrigen pflanzenleeren Watt wahre Seltenheiten sind und nur in der *Zostera*-Wiese wieder etwas häufiger angetroffen werden.

C. III. b. 5) Uebersicht.

In der Tabelle I (am Schluß der Arbeit) sind die Besiedlungen einiger Probenflächen von den drei Siedlungen der Pygospio-Variation wiedergegeben.

In der Pygospio-Variation fällt das Fehlen von Muscheln und größeren Würmern auf. Die hohen Zahlen von *Scrobicularia*, *Mya* und *Hydrobia* betreffen nur das Junggut dieser Arten. Trotz seiner weidenden Ernährungsweise verhindert *Pygospio* nicht das Aufkommen einer geschlossenen Diatomeendecke. In der *Pygospio*-Siedlung kommt es zu einer reichen Entwicklung von Diatomeenbeständen.

Im Gegensatz zur *Pygospio*-Siedlung bleibt die *Arenicola*-Siedlung frei von Diatomeendecken. *Arenicola* beeinflusst hier den Siedlungsort derart, daß *Pygospio* und *Heteromastus*, die eine lagebeständigere Oberflächenschicht bzw. einen schlickhaltigen Boden bevorzugen, keine guten Siedlungsmöglichkeiten haben und innerhalb der *Arenicola*-Siedlungen nur in geringer Wohndichte vorkommen. Häufiger kommen *Cardium*, *Nereis* und *Nephtys* vor.

In der *Cardium*-Siedlung verdrängt *Cardium* die oberflächlich siedelnden Arten, bes. *Pygospio* und Muscheljunggut, fast vollständig durch Platzkonkurrenz. Ständige häufige Begleitformen sind besonders *Nereis* und *Nephtys*, stellenweise auch *Arenicola*. Bei Siedlungen mit vorwiegend älteren Herzmuscheln kommt es häufig zu einer reichen Entwicklung des Schalenbewuchses, unter dem die *Cardium-Balanus-Enteromorpha/Ulva* Assoziation besonders hervorzuheben ist. Die *Cardium*-Siedlung ist in ihrer Lage innerhalb der Pygospio-Variation stark von den herrschenden Wasserbewegungen beeinflusst, aus dem gleichen Grunde ist auch eine teilweise scharfe Trennung in Größen- und Altersklassen auf dem Watt zu beobachten.

Die drei Siedlungen sind über weite Gebiete der Pygospio-Variation fleckartig miteinander vermischt und auch gegen die übrigen Variationen, bes. der Schlicksand- und Schlickgebiete, nicht immer scharf abgegrenzt. An eine bestimmte Höhenlage innerhalb der Pygospio-Variation sind sie nicht gebunden.

Die Pygospio-Variation ist dadurch ausgezeichnet, daß die bezeichnenden Arten mit Ausnahme von *Arenicola* in den oberflächlichen Bodenlagen siedeln (*Pygospio*, *Cardium*, Diatomeen). Die flache Siedlungsweise bedingt zu stürmischen Zeiten öfters größere Umwälzungen in der Pygospio-Variation, denen die einzelnen Arten angepaßt sind (Beweglichkeit der Bodendiatomeen, Bau neuer Röhren und Beweglichkeit bei *Pygospio*, Schalenform und Beweglichkeit bei *Cardium*). Demzufolge sind auch die Grenzen der Variation gegen die Scoloplos-Variation je nach der Wetterlage etwas verschieden. In der Pygospio-Variation gewinnt die Tier- und Pflanzenwelt einen merkbaren Einfluß auf die Gestaltung des Lebensraumes. Entgegen den hydrographischen Bedingungen, die durch Strömung und Seegang gegeben sind, beginnt hier die „biogene Sedimentation“ eine bedeutende Rolle für den Aufbau des Wattbodens zu spielen.

Vergleicht man die drei Siedlungen miteinander, so kann für sie gesagt werden, daß die *Cardium*-Siedlung innerhalb der Pygospio-Variation die geschützteren Gebiete einnimmt, die *Pygospio*-Siedlung und die *Arenicola*-Siedlung die weniger geschützten. Das zeigt sich, ebenso wie bei dem Vergleich zwischen *Arenicola*- und *Scoloplos*-Siedlung der Scoloplos-Variation, auch in den Frischgewichten deutlich. Die Erzeugung an lebender Substanz je qm schwankt in der *Pygospio*-Siedlung um 40 g und geht nicht über 60 g hinaus, in der *Arenicola*-Siedlung steigt sie auf etwa 600 g, während sie in der *Cardium*-Siedlung um 1800 g schwankt und über 3000 g ansteigen kann. Diese Werte gelten nur für die gut bewohnten Siedlungen; die breiten Uebergangsbereiche zwischen den einzelnen Siedlungen haben schätzungsweise nur ein Frischgewicht, welches zwischen 100 und 1000 g/qm schwankt.

C. III. e) *Scrobicularia*-Variation.

Die *Scrobicularia*-Variation nimmt den oberen Wattengürtel zwischen der Pygospio-Variation und dem Verlandungsgürtel ein (vgl. die Kartenbeilage). Im allgemeinen bleibt sie zwischen der 2,5 und 4 m-Linie, was einer TZ von 45 bis 85% entspricht. Während sie auf den Westwatten als einheitlicher breiterer Gürtel entwickelt ist, tritt sie auf den Süd- und Ostwatten nur stellenweise in größerer Ausdehnung auf. Auf den Südwatten wird sie von den *Corophium*-Variation verdrängt, auf den Ostwatten von den *Zostera nana*-Wiesen.

Die *Scrobicularia*-Variation ist durch einen sehr schlickhaltigen, lagebeständigen Boden ausgezeichnet. Sie nimmt große Gebiete der Schlick- bzw. schlickigen Schlicksand-facies ein. Die Oberflächengestaltung bleibt ähnlich der der Pygospio-Variation, nur sind im oberen Schlickgebiet die Bodenschollen und die Wattentümpel mit Ausnahme Zeiten stärkeren Abtrages sehr verflacht, im obersten Teil kann die Oberfläche weithin fast eben sein. Durch den hohen Gehalt an Schlick und organischer Substanz bleibt die Bodendurchlüftung auf die obersten mm beschränkt. Das feine Wandermaterial des schwachen Gezeitenstromes und der abgesunkene Teil der Wassertrübe können sich während der TZ nicht zu einer festeren Lage absetzen. Ueber dem Boden bleibt, besonders in den Wattentümpeln, ein dünnflüssiger Schlickbrei liegen. Der biogenen Sedimentation kommt auch in der *Scrobicularia*-Variation eine hohe Bedeutung zu.

Unter den Arten der Endofauna der *Scrobicularia*-Variation kommt der Pfeffermuschel *Scrobicularia plana* die Rolle einer Leitform zu. Innerhalb der *Scrobicularia*-Variation treten im Gebiet vier Siedlungen auf, die als *Scrobicularia*-Siedlung, *Mya*-Siedlung, *Hydrobia*-Siedlung und *Nereis*-Siedlung beschrieben werden.

C. III. c. 1) *Scrobicularia*-Siedlung.

Die *Scrobicularia*-Siedlung weist als dominante Art *Scrobicularia* auf. Zusammen mit ihr kommen noch häufig *Mya arenaria*, *Nereis diversicolor*, *Nephtys hombergii* und *Heteromastus filiformis* vor, während *Cardium edule*, *Arenicola marina* und *Scotoplos armiger* stets fehlen.

Die Pfeffermuschel (*Scrobicularia plana*) steckt je nach der Größe des Tieres 5—15 cm tief im Boden, mit dem Hinterende mehr oder weniger senkrecht nach oben gerichtet. Die Siedlungstiefe ist mit durch die herrschenden Ab- bzw. Auftragsvorgänge am Siedlungsort bestimmt.¹⁾ Vom Schalenhinterende führen zwei Gänge durch den Boden zur Oberfläche. Beide sind anfangs miteinander verschmolzen, trennen sich jedoch sehr bald und verlaufen getrennt in schräger Richtung gerade bis schwach auswärts gebogen V-förmig nach oben (Abb. 44). Die Wandung der Schächte ist innen durch eine dünne verschlickte Schleimhülle geglättet, sonst aber ohne irgendwelche Verfestigungen. Eisenoxydhydrat-einlagerungen wurden nie beobachtet. Gegen den umliegenden Boden heben sich die Gänge durch ihre hellere, graue Farbe von der schwarzen Reduktionsschicht ab. Auch eine mögliche Pressung des Bodens, die zu einer festeren Wandung führen könnte, liegt nicht vor; man begegnet im Watt keinen auch nur kurzen freigespülten *Scrobicularia*-Schächten. Die Schächte dienen dem Durchtritt der beiden Siphonen der Muschel nach der Oberfläche. Während für die fischenden Muscheln (*Cardium* und *Mya*) die Siedlungstiefe etwa der Siphonenlänge entspricht, gilt das für *Scrobicularia* nicht, ebensowenig für *Macoma baltica*, die mit *Scrobicularia* viele Ähnlichkeiten in der Ernährungsweise zeigt. Der Einströmungssipho von *Scrobicularia* kann sich sehr ausdehnen, er kann z. B. bei größeren Tieren von 4 cm Schalenlänge bis zu 25 cm Länge ausgestreckt werden, das 8-fache der Schalenlänge. Der Ausströmungssipho dehnt sich nicht so stark aus. Daß *Scrobicularia* dennoch nicht tiefer siedelt, hängt mit der Ernährungsweise dieser Muschel zusammen.

Scrobicularia gehört hinsichtlich ihrer Ernährungsweise zur Gruppe der Weidetiere. Beim Weiden fischt sie natürlich zugleich auch Wassertrübe mit. Auch kann man *Scrobicularia*, besonders Jungtiere im Aquarium, mit dem Einströmungssipho 2—3 cm über dem Boden lebhaft hin- und herpendeln sehen, wobei unentschieden bleibt, ob es sich hier um ein Fischen nach Wassertrübe oder um Einstrudlung von Atemwasser oder um beides handelt.

¹⁾ Die dauernde Lage des Tieres in der Reduktionsschicht verursacht bei vielen eine schwarze Farbe der Schale, die durch Einlagerung von Eisensulfiden zustande kommt (KESSEL, 1936).

Beim Abweiden des Bodens geht die Pfeffermuschel folgendermaßen vor: Der Einströmungssipho wird weit ausgestreckt und schiebt sich von der Schachtöffnung des Einströmungssiphos aus langsam über den Boden fort. Dabei wird beständig Wasser durch den Einströmungssipho eingestrudelt, wie man es an den ab und zu mit eingestrudelten Schlicketeilchen leicht feststellen kann, die durch die durchscheinende Wandung des ausgestreckten Siphos verschwommen zu sehen sind. Dieses Verhalten des Einströmungssiphos ist besonders zur TZ zu beobachten. Zur WZ bleibt es nicht bei einem einfachen Vorschieben des Einströmungssiphos. Der Sipho wird dann oft im großen Bogen von der Röhrenöffnung ausgestreckt und nur sein Vorderende, welches ständig kreisende Bewegungen ausführt, wieder auf die Oberfläche gesenkt. Auch die Ränder des Siphos bewegen sich dauernd und wirken wie kleine Lippen. Die lockere Bodenoberfläche wird beiseite geschoben, aufgelockert usw., bevor sie eingesaugt wird. Den Vorgang des Abweidens hat HAGMEIER treffend als „Pipettieren“ bezeichnet. Die Bewegungen des über dem Boden befindlichen Teiles vom Einströmungssipho lassen sich am besten mit denen eines Elefantenrüssels vergleichen. Ist der Boden um den Siphoschacht in einem Abschnitt abgeweidet, dann verlegt sich der Sipho auf den daneben liegenden Abschnitt usw., bis schließlich die ganze Fläche um den Schacht herum ziemlich gleichmäßig abgeweidet ist. Eine etwa 1 cm lange Muschel vermag schon eine Fläche von etwa 5 cm Durchmesser abzuweiden, bei den älteren Muscheln von 3 und 4 cm Schalenlänge hat der Weideplatz mitunter einen Durchmesser von 20 cm.

Die abgeweidete Bodenschicht wird vom Sipho ohne eingehendere Auswahl, von den zu großen Brocken abgesehen, eingesogen. Der hohe Gehalt an unverwertbaren Stoffen der aufgenommenen Nahrung bedingt eine reiche Koterzeugung. Der Kot wird in Form kurzer verhältnismäßig dicker Zylinder mit gerundeten Ränder durch den Ausströmungssipho wieder ausgeschieden, in dessen Umgebung man ihn öfters auf der Bodenoberfläche liegen sehen kann. Der Ausströmungssipho selbst wird nur wenig über den Boden vorgestreckt, selten mehr als 1 cm. Mit dem Nahrungserwerb ist die Atmung verknüpft. *Scrobicularia* wirkt durch das Abweiden der lockeren Schlickoberfläche und das Abfischen der feinsten Wassertrübe „schlickbindend“, da sie geformte, von Schleim durchsetzte Kotpillen bzw. Pseudofäces bildet. Die Nahrungsaufnahme von *Scrobicularia* ist nur noch möglich bei Gegenwart von dünnflüssigem Bodenbrei. Sie kann an den meisten Stellen des Wattes daher auch während der TZ erfolgen. Das mag wohl mit einer der Gründe sein, weshalb *Scrobicularia* bis fast zur ThwL hinaufgeht und noch in dem *Salicornia*-Gürtel vorkommt, *Cardium* dagegen auf die Pygospio-Variation beschränkt bleibt; auch *Mya* geht nicht so hoch wie *Scrobicularia*. Die während der TZ weidenden Pfeffermuscheln kann man sehr schön beobachten, wenn man mit dem leicht über den Schlickboden dahingleitenden Schlickschlitten langsam durch eine *Scrobicularia*-Siedlung fährt. Hier wimmelt der Boden von den unruhig sich hin- und herbewegenden Siphonen-

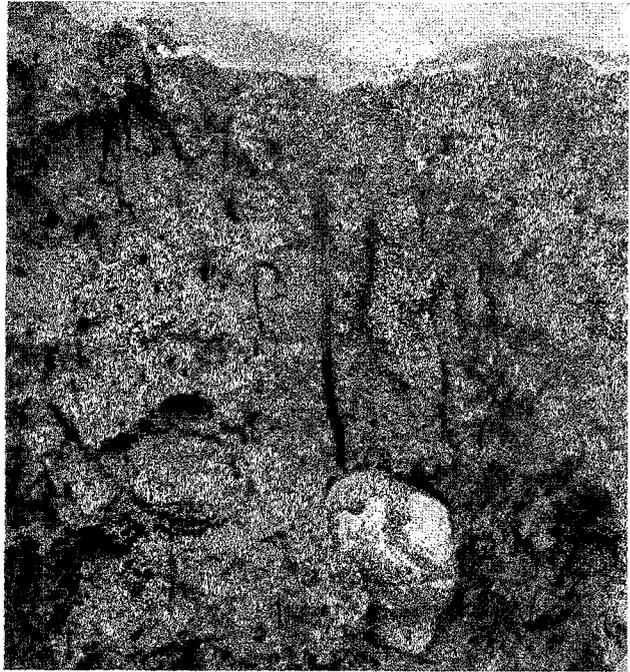


Abb. 44. *Scrobicularia plana* in natürlicher Lage im Schlickwatt. Durch die Erschütterungen beim Abgraben des Bodens sind die Siphonen vollständig zurückgezogen, man sieht daher nur die beiden Sipho-Schächte, die V-förmig von der Muschel zur Oberfläche führen, der linke Schacht für den Ein-, der rechte für den Ausströmungssipho; am Vorderende ist der Fuß der Muschel ausgestreckt. Der Boden ist durch die Grabgänge von *Nereis diversicolor* und weniger häufig *Nephtys hombergii* bis in etwa 15 cm Tiefe nach allen Richtungen dicht durchzogen, wie man bes. im linken Teil des Bildes sieht. Oben links ein U-Bau von *Corophium volutator*. (Verf. phot., Sommer 1936, Vareler Watt).

Der Ausströmungssipho selbst wird nur wenig über den Boden vorgestreckt, selten mehr als 1 cm. Mit dem Nahrungserwerb ist die Atmung verknüpft. *Scrobicularia* wirkt durch das Abweiden der lockeren Schlickoberfläche und das Abfischen der feinsten Wassertrübe „schlickbindend“, da sie geformte, von Schleim durchsetzte Kotpillen bzw. Pseudofäces bildet. Die Nahrungsaufnahme von *Scrobicularia* ist nur noch möglich bei Gegenwart von dünnflüssigem Bodenbrei. Sie kann an den meisten Stellen des Wattes daher auch während der TZ erfolgen. Das mag wohl mit einer der Gründe sein, weshalb *Scrobicularia* bis fast zur ThwL hinaufgeht und noch in dem *Salicornia*-Gürtel vorkommt, *Cardium* dagegen auf die Pygospio-Variation beschränkt bleibt; auch *Mya* geht nicht so hoch wie *Scrobicularia*. Die während der TZ weidenden Pfeffermuscheln kann man sehr schön beobachten, wenn man mit dem leicht über den Schlickboden dahingleitenden Schlickschlitten langsam durch eine *Scrobicularia*-Siedlung fährt. Hier wimmelt der Boden von den unruhig sich hin- und herbewegenden Siphonen-

spitzen der Muscheln. Doch sobald man vom Schlitten herunter auf das Watt tritt, verschwinden die Siphonen durch die Bodenerschütterung blitzschnell in den Schächten und bleiben darin, etwa 2—5 cm unter die Oberfläche des Bodens eingezogen. Bei stärkeren Bodenerschütterungen ziehen sich die Siphonen fast ganz zurück und die Muschel schließt die auch im Boden etwas geöffneten Schalenklappen. Dabei wird das Wasser aus der Mantelhöhle und den Siphonen schnell herausgepreßt und schießt als dünner Strahl 10

bis 15 cm hoch über den Boden aus dem Siphoschacht heraus.

Deshalb trifft man auch bei dem mühsamen Stapfen durch den weichen zähen Schlickboden einer Pfeffermuschel - Siedlung nur selten die Siphonen zur TZ auf der Bodenoberfläche an (ähnliches kann an *Nereis* beobachtet werden). Dieses Bild bekommt noch mehr Leben, wenn man sich mit dem Boot bei sehr ruhiger See langsam über die *Scrobicularia*-Siedlung treiben läßt. Man sieht dann durch das verhältnismäßig klare Wasser hindurch einen förmlichen Siphonen-Rasen, ein Teil der Siphonen saugt Bodenoberfläche, ein anderer wieder schwankt mit kreisenden Spitzen im Wasser. Zwischen den Siphonen kommt *Nereis diversicolor* aus seinen Gängen zur Oberfläche, und hin und wieder streckt eine *Mya* ihren Siphon bis zur Oberfläche. Hunderte von Metern kann man über die beim Beschreiten während der TZ fast tot liegende, jetzt aber von Leben wimmelnde Schlickwattfläche mit dem Boot gleiten, überall das gleiche Bild. Doch verhält sich die Pfeffermuschel während der TZ nicht immer gleich. Zu anderen Zeiten wieder trifft man kaum einen Siphon an der Oberfläche an, wo wenige Tage vorher die *Scrobicularia*-Siedlung das oben beschriebene Bild bot. Ähnliche Unterschiede in der Verhaltensweise wurden



Abb. 45. *Scrobicularia-Nereis*-Siedlung im Schlickwatt. Die Sternspuren rühren von der Tätigkeit des Einströmungssiphos der Muschel her. Die Löcher zwischen den *Scrobicularia*-Sternen sind Schachtöffnungen der *Nereis*-Baue, die in schwacher Ausbildung auch die für *Nereis* typischen Sternbildungen zeigen. (Verf. phot., Sommer 1936, Voslapp-Watt).

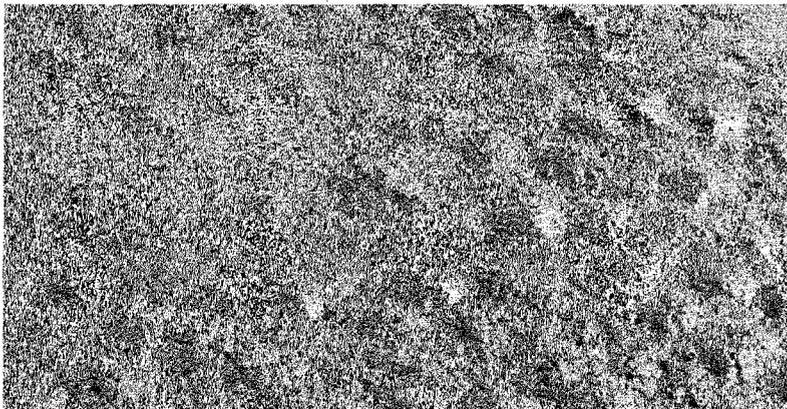


Abb. 46. *Scrobicularia*-Kegel im Schlickwatt. Im Mittelpunkt des Kegels die Öffnung des Schachtes für den Einströmungssiphon, um den Kegel ein seichter Ringgraben, aus dem die Muschel pipettiert. (Verf. phot., Sommer 1936, Voslapp-Watt).

auch bei anderen Wattentieren, besonders *Nereis diversicolor*, *Litorina litorea* und *Corophium volutator* beobachtet.

Scrobicularia nimmt während der kalten Jahreszeit weniger Nahrung auf. Die „Pipettiersterne“ sind im Winter (besonders Januar-März) viel seltener im Watt als während

der übrigen Jahreszeit. Im abgekühlten Boden sind die Muscheln sehr träge. An Prielrändern wurden die Muscheln mit halbeingezogenen Siphonen auf dem auf $+1^{\circ}$ abgekühlten Boden gegraben, ohne wie sonst bei dieser Störung, ihre Siphonen ganz in die Schale zurückzuziehen.

Die Art der Ernährungsweise durch „Pipettieren“ führt an der Bodenoberfläche zu sehr bezeichnenden Lebensspuren, die in dem schlickigen Wohnboden der Pfeffermuschel besonders schön erhalten bleiben. Die auffälligsten Lebensspuren sind die vom Einströmungssiphon in den Boden gedrückten Furchen, die sternförmig um den Siphoschacht angeordnet sind (vgl. HÄNTZSCHEL 1934, THAMDRUP 1935, S. 46). Von der Schachtöffnung des Einströmungssiphos aus strahlen sternförmig oder (an Stellen mit stärkerer Wasserbewegung?) mehr einseitig gehäuft flache, 3–10 cm lange Rinnen aus. (Abb. 45). Ihre Zahl schwankt zwischen 4–11. Die Strahlen haben im allgemeinen einen geradlinigen oder nur wenig gebogenen Verlauf und sind sehr selten gegabelt. Die Sterne sind keine Fraßspuren in dem Sinne, daß etwa der Siphon von der Schachtöffnung aus den Boden unter Bildung von Furchen abweidet. Der Siphon weidet hauptsächlich erst in einiger Entfernung von der Schachtöffnung den Boden ab. Die Furchen kommen durch den aufliegenden hinteren Siphonenteil zustande, besonders durch dessen ständige kleine Bewegungen und wiederholtes Ein- und Ausstrecken. In gleicher Weise entstehen mitunter auch vereinzelt kürzere Strahlen durch den Ausströmungssiphon, wenn sich dieser auf den Boden legt. Je nach der Lagebeständigkeit des Bodens und

der Höhenlage der betreffenden *Scrobicularia*-Siedlung bleiben die Sterne auch über mehrere Tiden hinweg die gleichen. Die hohen Zahlen der Sterne kommen wahrscheinlich so zustande. Die Sterne werden sowohl während der WZ als auch während der TZ gebildet.

Die durch die pipettierende Ernährungsweise von *Scrobicularia* erzeugten Lebensspuren sind mit der Bildung der Sterne aber noch nicht erschöpft. Wie oben erwähnt, weidet *Scrobicularia* den Boden vorwiegend erst in einiger Entfernung von der Oeffnung



Abb. 47. *Scrobicularia*-Kegel im Schlickwatt. Dichte *Scrobicularia*-Siedlung. Fußtapfen als Maßstab, untere Bildkante etwa 1,30 m lang (Verf. phot., Sommer 1936, Voslapp-Watt).

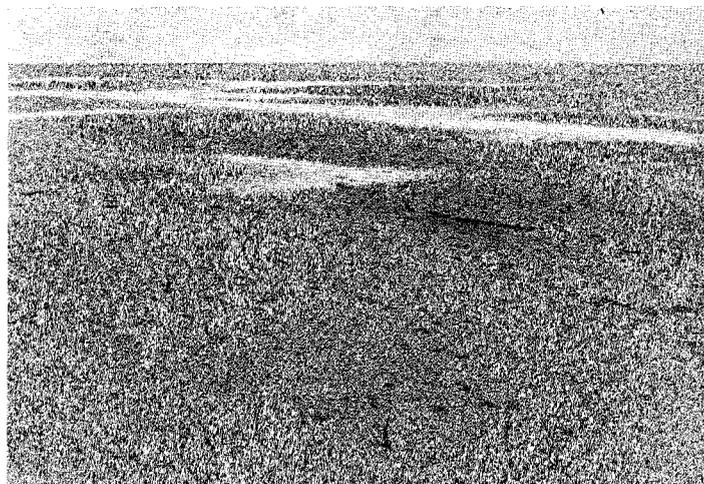


Abb. 48. *Scrobicularia*-Dellen in einer *Scrobicularia*-Siedlung nahe der Hochwasserlinie im Schlickwatt. Erstes Auftreten von einzelstehenden *Salicornia herbacea*. Das körnige Aussehen der Schlickoberfläche rührt von den zahllosen Wattschnecken, *Hydrobia ulvae*, her. Im Hintergrund flache, 1–3 cm tiefe Wattentümpel, wie sie für das obere Schlickwatt des westlichen Jadebusens bezeichnend sind. Eine Nahaufnahme aus diesen Tümpeln zeigt Abb. 56. (Verf. phot., Frühjahr 1935, Sander Watt).

des Schachtes ab. Dadurch entsteht ein seichter, ringförmiger Graben, der einen in seiner Mitte gelegenen flachen Schlickhügel umgibt, welcher die Sternstrahlen und die Oeffnungen der Siphonenschächte trägt (Abb. 46). Solche kegelförmigen Erhöhungen vermitteln eine gute Anschauung über die Wohndichte der Pfeffermuscheln (Abb. 47). Die Kegel scheinen aber auch durch die Tätigkeit der Siphonen selbst erhöht zu werden, indem die aufliegenden Siphonen den Boden etwas verfestigen. Doch auch das Umgekehrte konnte beobachtet werden (Abb. 48). Hier lag die Oeffnung des Siphonenschachtes in der Mitte einer seichten Delle von 0,5 bis 2 cm Tiefe und 2 bis 15 cm Durchmesser. Die Delle war öfters mit einer lockeren detritusreichen Bodenlage angefüllt; fehlte letztere, so waren auf ihrem Grunde die Sternspuren zu sehen. Die Dellen wurden sehr häufig bei den nahe der Thwl im Schlick siedelnden Pfeffermuscheln beobachtet (s. *Hydrobia*-Siedlung). In sie waren viele Hydrobien eingespült, die den Boden der austrocknenden Dellen während der TZ durch ihre kurzen Grabschächte zerlöcherten. Ob einfache platte Sterne, Sternkegel oder Sterndellen ausgebildet sind, das hängt neben Bodenart und Wasserbewegung offenbar auch von dem jeweils herrschenden Ab- bzw. Auftrag ab.

Ueber die Fortpflanzungsweise von *Scrobicularia* ist kaum etwas bekannt, Junggut der Pfeffermuschel wurde bereits in der zweiten Maihälfte in großen Mengen im Schlickwatt angetroffen, was für eine Laichzeit im zeitigen Frühjahr sprechen würde. *Scrobicularia plana* bildet mit *Mya arenaria* zusammen die beiden häufigsten Muscheln der Endobiose des Jadegebietes, die seßhaft sind. Die größeren Tiere bleiben an ihrem einmal eingenommenen Siedlungsort. Eine größere Eigenbeweglichkeit, wie sie der Herz- oder Tellmuschel zukommt, fehlt ihnen. Wohl aber sind sie einer langsamen Bewegung in der Senkrechten, wenigstens nach unten zu, fähig. Auch können sie sich wieder eingraben, wenn sie durch ungewöhnlichen Abtrag aus ihrem Siedlungsort ausgespült und in Gebiete mit einem geeigneten weichen Boden verfrachtet werden. Davon zeugt z. B. das Vorkommen von *Scrobicularia* in Lebensstellung in den Grodengräben nach Stürmen (vgl. A. HECHT, 1930). Auch in den jetzt freigespülten, jahrhundertlang zugedeckten Grodengräben des Oberahne'schen Feldes stecken Pfeffermuscheln in Lebensstellung im Kleiboden. Das Eingraben freigespülter Muscheln geschieht ziemlich schnell. Im Aquarium waren nach 15–20 Minuten meist alle platt auf den weichen Schlickboden gelegten Pfeffermuscheln vergraben. Sie graben anfangs etwas schief in den Boden und gehen erst dann in die Tiefe, wenn die Schale im Boden von selbst in der senkrechten Lage stehen bleibt.

Der beste Siedlungsboden für *Scrobicularia* ist ein weicher, aber lagebeständiger Schlick oder schlickiger Schlicksand. Auch HAVINGA (1922) gibt für *Scrobicularia* „zähen Kleiboden“ als Wohnsediment an, ebenso erwähnt THAMDRUP (1935), daß die Pfeffermuschel im tonigen Boden und Schlick vorkommt. Genauer über die Bodenabhängigkeit der Pfeffermuschel läßt sich auf Grund der bisher im Jadegebiet angestellten Beobachtungen nicht sagen. Wahrscheinlich steht sie auch mit der im Vergleich zu der großen Seßhaftigkeit verhältnismäßig geringen Siedlungstiefe in Beziehung. Wattgebiete mit stärkeren und vor allem schnell erfolgenden Bodenumlagerungen sind für *Scrobicularia* ungeeignete Siedlungsplätze. Sie ist daher vorwiegend auf die oberen Watten beschränkt (vgl. auch Ernährungsweise), aber auch hier nur auf die Schlickgebiete. Sie fehlt im oberen lagebeständigen Sandwatt auch dort, wo der Sandboden nicht durch stärkere Wasserbewegungen verursacht ist, sondern künstlich aufgeschwemmt wurde. Es sind mithin noch andere Bodeneigenschaften, die *Scrobicularia* zu ihrer ungestörten Lebensweise nötig hat. Es scheint, daß die Pfeffermuschel einen bindigen, aber zugleich auch sehr weichen Boden braucht. Beide Eigenschaften besitzen besonders die Schlick- und wassergesättigten Kleiböden. Im Kleiboden mit einer Boden Härte von 8–12 cm kommt *Scrobicularia* im Jadegebiet nur in mäßiger Wohndichte vor. In sehr großer Wohndichte wird sie aber in den unteren Schlickgebieten der *Scrobicularia*-Variation und SW vom Leitdamm angetroffen, alles Stellen mit einem sehr weichen (Boden Härte 20 bis über 30 cm), aber dennoch bindigen Boden. Diese tiefliegenden Gebiete sind öfters Bodenumlagerungen ausgesetzt. Der Abtrag kann 15, stellenweise sogar 20 cm betragen, erstreckt sich also bis in die Siedlungsschicht der Muscheln. Aber der Abtrag erfolgt in dem bindigen Boden verhältnismäßig langsam, so daß sich die Pfeffermuschel in dem weichen Boden langsam tiefer eingraben kann und sich so der Gefahr des Freigespültwerdens entzieht. Deshalb trifft man auch keine lebenden Pfeffermuscheln auf den Wattflächen freigespült an, während der Boden von leeren, in Lebensstellung im Boden steckenden Schalen an der gleichen Stelle förmlich übersät sein kann.

In den oberen *Scrobicularia*-Siedlungen ist der Abtrag nicht so groß, daß er bis in die Siedlungsschicht der Pfeffermuscheln reicht. Es ist möglich, daß geringere Boden-

umlagerungen durch die Dehnbarkeit des Siphos ausgeglichen werden. Wie weit *Scrobicularia* auch wieder nach oben wandern kann, ist nicht genau ermittelt worden.

Die Gefahr einer Bloßspülung ist für *Scrobicularia* in der Hauptsache durch Prielverlagerungen gegeben. Die Muscheln werden am Steilhang öfters bloßgespült, zusammen mit den anderen in Lebenstellung im Boden steckenden Schalen der abgestorbenen Tiere, die weitaus in der Mehrzahl sind. In größerem Umfange freigespülte Pfeffermuscheln konnten an den Stellen beobachtet werden, an denen mehrere neue Priele in der *Scrobicularia*-Variation dadurch entstanden, daß zwecks Landgewinnungsarbeiten Schlingen weit ins Watt vorgetrieben worden waren. Auch kommt es zu einem Ausspülen lebender Pfeffermuscheln, wenn diese auf dem Innenbogenwatt eines stark gewundenen Priellaufes siedelten, der durch Abschneiden des Bogens die *Scrobicularia*-Siedlung geradlinig zu durchschneiden sucht. Aber an allen den genannten Stellen mit starkem Abtrag bleibt eine lebend freigespülte Pfeffermuschel eine Seltenheit, zahlreich freigespült werden nur die toten Schalen (vergl. *Mya*-Siedlung).

Eisgang im Winter beeinflußt die Pfeffermuschel-Siedlungen sehr wenig. Selbst die Frostperiode im Januar 1937, während welcher das Watt tagelang zur TZ von stellenweise bis 1 m mächtigen Eisschollen überdeckt war, die vom Gezeitenstrom über den Wattboden geschoben und zu Aufballungen zusammengepreßt wurden, hatte in den *Scrobicularia*-Siedlungen nur an vereinzelt Stellen den Boden bis in die Siedlungsschicht der größeren Muscheln aufgewühlt.

Scrobicularia tritt fast stets zusammen mit *Nereis diversicolor* und *Heteromastus filiformis* auf; in den Uebergangsgebieten zur *Heteromastus*-Siedlung tritt dazu noch *Nephtys hombergii*, in den Uebergangsgebieten zur *Corophium*-Siedlung kommt *Corophium volutator* hinzu, aber *Nephtys* fehlt oder bleibt sehr selten. In den Randgebieten zur *Hydrobia*-Siedlung und zur *Zostera*-Wiese bzw. dem *Salicornia*-Aster-Gürtel tritt noch *Hydrobia ulvae* sehr häufig zusammen mit *Scrobicularia* auf. Auch *Mya* und *Scrobicularia* sind in dichteren Beständen miteinander vermischt; in Uebergangsgebieten zwischen beiden Siedlungen dieser Arten wurden auf den qm neben 150 3—4 cm langen Pfeffermuscheln noch 100—130 bis 7 cm lange Klaffmuscheln gezählt. Es ist verständlich, daß *Scrobicularia* für die weidenden Kleintiere ein sehr wirksamer Wettbewerber um Nahrung ist, und daß *Corophium* und *Pygospio* innerhalb der *Scrobicularia*-Siedlungen selten sind oder bei größerer Wohndichte der Muscheln (etwa von 150/qm an) ganz fehlen. Bei der Größe der abgeweideten Fläche und der sehr wirksamen Art des Abweidens (ganz im Gegensatz beispielsweise zu *Pygospio*) können Diatomeen in den *Scrobicularia*-Siedlungen nicht aufkommen. Auch die Kleinlebewelt der obersten Bodenschichten bleibt, nach einigen wenigen Proben zu urteilen, sehr arm im Vergleich z. B. mit entsprechenden Stellen der *Mya*-Siedlung. In *Scrobicularia*-Siedlungen, die nahe der ThwL oder in Prielrandwatten liegen, tritt *Peloscolex benedeni* auf; auch *Paranais litoralis* wurde stellenweise in größerer Zahl in *Scrobicularia*-Siedlungen nahe der ThwL angetroffen.

C. III. c. 2) *Mya*-Siedlung.

In der *Mya*-Siedlung kommen neben *Mya arenaria* an anderen Arten der Endobiose *Nereis diversicolor*, *Heteromastus filiformis*, *Peloscolex benedeni*, *Pygospio elegans*, *Scrobicularia plana*, *Cardium edule* und besonders Diatomeen häufiger vor.

Mya arenaria, die Sandklaffmuschel, ist die größte Wattmuschel. Im Jadebusen wird sie etwa 10 cm lang, im Inselwatt von Mellum, Oldeooge aber wurden fast bis 15 cm lange Schalen in Lebenstellung angetroffen. Ihre Siedlungstiefe (= Abstand zwischen Schalenhinterende und Bodenoberfläche) schwankt je nach der Größe des Tieres und den örtlichen Bodenverhältnissen zwischen 10 und 20 cm, teilweise geht sie auch bis 30 cm tief. Im Bereich kleinerer Wattentümpel kann man die Muschel im Durchschnitt etwas höher im Boden finden als im Bereich der nebenliegenden Bodenschollen. Die Muschel steckt mit dem Hinterende nach oben gerichtet im Boden. Die beiden Siphonen sind zu einem, im Querschnitt ovalen, derbhäutigen Siphonrohr verwachsen, welches am Ende gefranst ist. Vom Hinterende führt der lange Siphon durch einen ziemlich geradlinig nach oben führenden Schacht von 0,7 bis 1,5 cm Durchmesser zur Bodenoberfläche, um Nahrung und Atemwasser aufzunehmen (Abb. 49). Die Innenwand des Schachtes ist durch die mit Schlickteilchen vermischten Schleimausscheidungen des Siphos glatt. Gegen die umliegende schwarze Reduktionsschicht des meistens schlickigen Bodens ist die Wand als wenige mm dicker, grauer Sedimentmantel abgesetzt. Anreicherungen von Eisenoxydhydrat, die zu einer Verfestigung der Röhre führen, sind nicht beobachtet worden.

Ebenso wenig wie von *Scrobicularia* wurden auch von *Mya* im Watt nie freigespülte Schächte angetroffen.

Mya hat eine fischende Ernährungsweise. Der Siphon wird bis zur Oberfläche des Bodens gebracht, ohne darüber hinauszustehen. Durch den Siphon strudelt die Muschel Wandermaterial und Wassertrübe ein, so daß sich die Nahrung im wesentlichen mit der oberflächlichsten Bodenlage deckt. Eine Auswahl der Nahrung erfolgt während des verwickelten Filtriervorganges in der Mantelhöhle durch die Kiemen und besonders die Palpen, wie es YONGE (1923/25) eingehend beschrieben hat. Der Inhalt des Verdauungskanals kann mithin bedeutend von dem eingestrudelten Material in seiner Zusammensetzung abweichen, was ähnlich auch für die anderen Wattmuscheln gelten wird; z. B. fand KELLOG (1910) als Nahrung fast ausschließlich Diatomeen, was auch im Jadebusen oft der Fall sein wird, angesichts der Massenentwicklung von Bodendiatomeen in den *Mya*-Siedlungen und von Planktondiatomeen im Wattwasser, besonders Ende Sommer Anfang Herbst (vgl. BROCKMANN, 1935).

Gelegentlich wurden in der Nähe von *Mya*-Löchern Ausscheidungen in Gestalt 1—2 cm langer, gerader bis schwach gebogener Zylinder von etwa 2 mm Dicke angetroffen, bei denen es unentschieden bleiben muß, ob es sich um Kot oder Pseudofäces

handelt. Während der TZ bleibt der Siphon auch bis zur Bodenoberfläche ausgestreckt, zieht sich jedoch bei Bodenerschütterungen etwas zurück, wobei das Wasser aus dem Siphon über den Boden bis 20 cm hoch gespritzt werden kann¹⁾.

Zugleich mit der Nahrungsaufnahme ist, wie bei allen fischenden Muscheln, die Atmung verbunden. Während der TZ kann *Mya* Nahrung meistens nicht mehr aufnehmen, da auch in den Wattentümpeln die Wasserbewegung fehlt, die immer wieder neues Material herbeiführt. Sie fährt aber während der TZ mit der Atmung fort. Man kann das besonders schön im Winter beobachten, wenn in kleinen, von *Mya* besiedelten Tümpeln eine dünne Eisdecke vorhanden ist. Ist der Tümpel flach, dann ist in der Eisdecke über jedem *Mya*-Schacht ein Loch zu sehen, welches durch wiederholtes Ein- und Ausstrudeln des im Boden wieder erwärmten Atemwassers offen gehalten wird. Man kann das Wasser im *Mya*-Schacht von Zeit zu Zeit von unten hervorquellen sehen. Es wurde auch nie ein *Mya*-Schacht ohne Wasser während der TZ angetroffen, wenn auch die Wassersäule im stark sandigen Boden mitunter einige cm unter die Bodenoberfläche abgesunken war. In diesem Zusammenhang ist die Beobachtung von YONGE (1923) erwähnenswert, daß *Mya*-Kiemen in der Luft zusammenklappen; THAMDRUP (1935, S. 63) fand die Sauerstoffaufnahme von *Mya* in Luft nur zu 27% derjenigen im Wasser (im Gegensatz zu *Cardium* mit 51,5%). *Mya* scheint mithin von dem Grundwasserstand während der TZ in ihrem Vorkommen beeinflusst zu werden, was auch nach den Ergebnissen von THAMDRUP z. B. auf der Bühnenwiese des Skallingwattes der Fall

sein würde. Daneben besteht sicherlich auch noch eine Abhängigkeit von der Dauer der WZ, welche die Ernährungszeit bedingt, obgleich *Mya* vereinzelt noch in der *Salicornia*-Siedlung vorkommen kann.

Mya bleibt auch im Winter während der Frostzeiten beweglicher als z. B. *Scrobicularia*, was mit der tieferen Lage im Boden zusammenhängt. Die Siedlungsschicht von *Mya* ist den täglichen Temperaturschwankungen entzogen und geht etwa mit denen des Wattenwassers gleich. Der Gefahr des Einfrierens ist *Mya* im Watt nicht ausgesetzt,



Abb. 49. *Mya arenaria* in natürlicher Lage etwa 35 cm im Boden. Die Muschel hat den Siphon zusammengezogen, so daß im Boden der Siphoschacht sichtbar geworden ist. Anbruch einer *Mya*-Siedlung. (Verf. phot., Sommer 1935, Heppenser Watt.).

1) Im Watt von Scharhorn wurde der Siphon hin und wieder mit einem Bewuchs von Schlauchdiatomeen angetroffen, die sich an seinem oberen Rande angesetzt hatten und dort bis 3 cm lange Büschel bildeten, die beim Zurückziehen des Siphons mit im Schacht verschwanden. Auch im Jadebusen wurde bei Gr. Arugast eine *Mya*-Siedlung beobachtet, in welcher viele Siphonen der Klaffmuscheln einen reichen Bewuchs von Hydroiden aufwiesen. Die Hydroiden waren z. T. 20 bis 25 cm lang.

obwohl sie nach Versuchen von FRIEDMANN (1935) 7 Wochen bei -4° im Seewasser eingefroren weiterleben kann. Das Einfrieren im Siedlungsgebiete könnte aber den Klaffmuscheln der arktischen Gebiete widerfahren.

Die Fortpflanzungszeit von *Mya* liegt im Frühjahr bis Sommer. THAMDRUP (1935, S. 39) fand im nordfriesischen Watt Bodenstadien von 1—2 mm Schalenlänge im Juli-August. Tiere von 3—6 mm Schalenlänge wurden im Jadebusen im September noch massenhaft in der *Pygospio*-Siedlung gefunden.

NEWCOMBE (1933) hat in der Bay of Fundy das Wachstum von *Mya* verfolgt und für *Mya* Wachstumsringe in der Schale nachgewiesen. Danach erreicht *Mya* ein hohes Lebensalter (6,3 cm lange Tiere waren 7 Jahre alt). Nach den Jahresringen zu urteilen, sind auch im Jadebusenwatt die größeren Klaffmuscheln mindestens über 5 Jahre alt. Das bedeutet, daß die Muscheln mehrere Jahre an ein und demselben Ort gesessen haben, da die Sandklaffmuschel sehr seßhaft ist und den einmal eingenommenen Siedlungsort von sich aus nicht wieder verläßt. Die dauernde Lage in der Reduktionsschicht führt häufig zu einer Einlagerung von Schwefeleisen in die Schale des lebenden Tieres (vgl. KESSEL, 1936). Das Bewegungsvermögen der Klaffmuschel beschränkt sich auf das Graben. Daß bei Stürmen ausgespülte und verfrachtete Muscheln sich an geeigneten Stellen gelegentlich wieder eingraben können, wurde von HECHT (1930) nachgewiesen. Es scheint aber auch

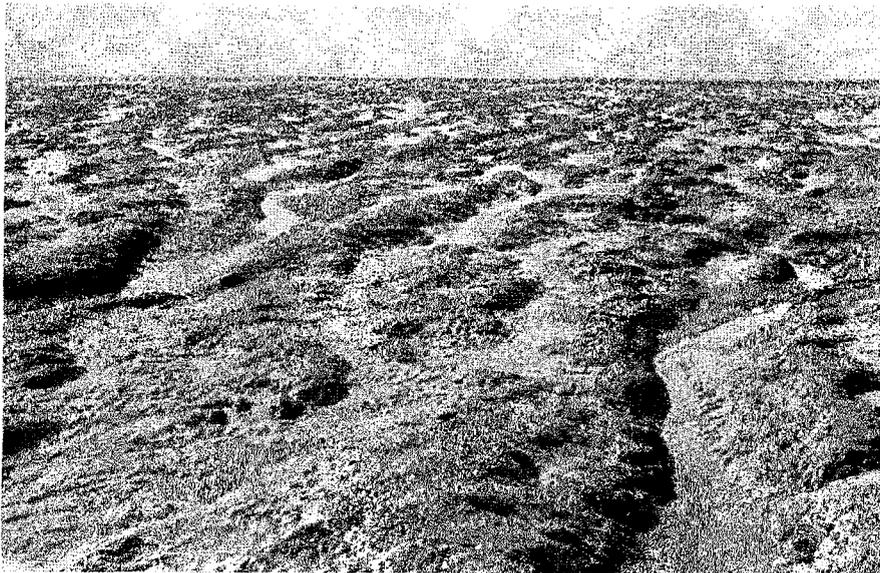


Abb. 50. Starker, beständiger Abbruch in einer *Mya*-Siedlung im Banter Watt. Die Rinnen liegen teilweise bis 50 cm tief in den sehr weichen Schlickboden eingeschnitten. Die kleinen Löcher in der Schlickoberfläche (im Vordergrund auf dem mittleren Schlickbuckel zu sehen) rühren von *Mya arenaria* her. (Verf. phot., Frühjahr 1935, Banter Watt).

die tief im Boden steckende Muschel einer Bewegung in der Senkrechten fähig zu sein. Stürmisches Wetter führt in der *Mya*-Siedlung zu einem Tafel-Abbruch (Abb. 12, 50), bei dem Höhenunterschiede bis zu 15 und mehr cm auftreten. Nachfolgender Auftrag führt zu einer Verflachung dieser Höhenunterschiede. Diesen öfters eintretenden Umgestaltungen der Bodenoberfläche muß *Mya* angepaßt sein. Das kann in zweierlei Weise der Fall sein; einmal durch Veränderung der Lage des Siphos, der jeweils nur bis zur Bodenoberfläche ausgestreckt wird und der sich bis zu 50 cm Länge ausdehnen kann (VLES, bei NEWCOMBE, 1923/24); zweitens könnte *Mya* auch einer gewissen, obwohl sehr langsamen Bewegung in der Senkrechten fähig sein. Für die letztgenannte Möglichkeit sprechen folgende Beobachtungen, die in einer *Mya*-Siedlung gemacht wurden, die sich in einem Schlickwatt mit ständigem, aber sehr langsam erfolgendem Abtrag befand. Der Boden der *Mya*-Siedlung war von zahlreichen, rinnenartig angeordneten Wattentümpeln übersät, deren Tiefe teilweise bis über 20 cm betrug. Sowohl auf den stehen gebliebenen Schlickrücken, wie in den abgetragenen Wattentümpeln siedelten zahlreiche ältere Tiere von *Mya* (Abb. 51). Die Siedlungstiefe der Klaffmuscheln aus den Wattentümpeln war die gleiche wie die der Klaffmuscheln aus den Bodenrücken. Obwohl die Tiefe der Wattentümpel bereits in die

Siedlungsschicht der Klaffmuscheln reichte, war dennoch nirgends eine Muschel in den Tümpeln freigespült. Beide Tatsachen können nur damit erklärt werden, daß die Muscheln in den Wattentümpeln sich tiefer in den Boden eingegraben haben, was ihnen bei dem sehr langsam erfolgenden Abtrag auch möglich sein würde. Eine Verkürzung des Siphos hätte bei einem derart starken Abtrag nichts mehr genützt. Auffällig war in der gleichen *Mya*-Siedlung, daß die Wohndichte der Klaffmuscheln in den Tümpeln das dreifache (im Mittel 130/qm) von derjenigen auf den Bodenrücken (im Mittel 38/qm) betrug.

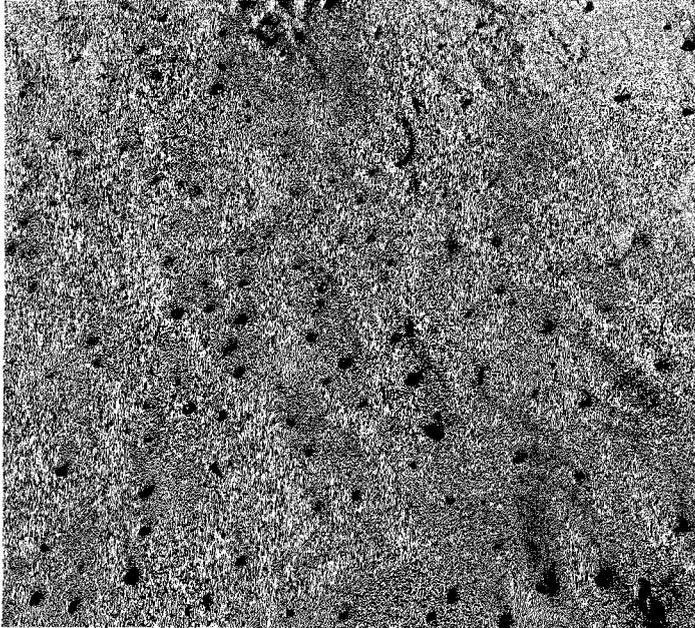


Abb. 51. *Mya*-Siedlung im gleichen Watt wie Abb. 50 in einem Wattentümpel von 25 cm Tiefe. Die Löcher sind die Öffnungen des Siphoschachtes. Vereinzelt sind *Hydrobia ulvae* zu sehen. (Verf. phot., Frühjahr 1935, Banter Watt).

An anderer Stelle kam es, ebenfalls in der gleichen *Mya*-Siedlung zur Bildung vieler ungefähr 0,5 m tiefer Priele. Infolge des schnellen Abtrages wurden an den Steilhängen dieser Priele zahlreiche *Mya*-Schalen in Lebensstellung freigespült angetroffen. Ebenfalls war der Prielboden mit *Mya*-Klappen bedeckt. Aber lebende Klaffmuscheln wurden freigespült nicht angetroffen und trotz vielen Suchens wurden auf dem Prielboden nur zwei lebende Klaffmuscheln angetroffen. Auch in den anderen *Mya*-Siedlungen des Jadebusens, die mehrere qkm groß werden und hohe Wohndichten der Klaffmuscheln zeigen, wurden an den Prielhängen fast ausschließlich leere Schalen in Lebensstellung freigespült angetroffen. Auch die Seltenheit freigespülter lebender Klaffmuscheln selbst an Stellen mit stärkerem Abtrag, wo leere Schalen in Lebensstellung in

allen Bodenschichten freigespült angetroffen werden, spricht dafür, daß *Mya* sich der Gefahr des Freigespültwerdens durch Tiefereingraben in den Boden entziehen kann. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß im Jadebusen alle großen *Mya*-Siedlungen sich durch einen sehr weichen Boden auszeichnen, in den man tief, meist über 30 cm einsinkt, so daß nach einem längeren Marsch durch eine derartige *Mya*-Siedlung die Füße von den scharfen Schalenenden der Klaffmuscheln überall zerschnitten sind. Die Bodenstärke beträgt in den *Mya*-Siedlungen 20 bis über 30 cm, der Boden hat die Beschaffenheit eines weichen, aber stark bindigen Teiges, nicht nur in den oberflächlichen Schichten, sondern auch noch in größerer Tiefe (bis 0,5 m). Es ist den Klaffmuscheln also auch in größerer Tiefe ein weiteres Eingraben möglich.

Wie weit eine im Boden steckende ältere *Mya* bei einer stärkeren Aufhöhung des Wohnortes durch Ueberschlickung auch nach oben zu wandern vermag, mußte noch ungeklärt bleiben.

Aus den bisher angestellten Beobachtungen geht soviel hervor, daß sich *Mya* vorübergehenden geringen Höhenveränderungen ihres Wohnortes durch entsprechende Einstellung der Sipholänge anpaßt, während sie sich bei anhaltendem Abtrag bis in ihre Siedlungsschicht durch tieferes Eingraben immer wieder in die gewöhnliche Siedlungstiefe bringt. Diese Verhaltensweise gilt jedoch nur für Gebiete mit flächigem Abtrag und weichen Schlickboden. An Prielsteilkanten mit starken Bodensackungen wird *Mya* freigespült.

Eine Abhängigkeit von der Bodenbeschaffenheit besteht bei *Mya* insofern, als sie nur in lagebeständigen Böden vorkommt, gleichgültig ob Schlick, Sand oder Kies den Boden bilden.

Mya arenaria tritt über größere Gebiete der Scrobicularia-Variation bestandbildend auf, nur mit *Scrobicularia* und *Nereis* häufiger vermischt (Abb. 51, 52). *Scrobicularia* und *Mya* stehen infolge der verschiedenen Siedlungsschicht und der verschiedenen Er-

nährungsweise offenbar in keinem starken Wettbewerb und kommen beide in größerer Wohndichte nebeneinander vor. Doch über sehr große Gebiete kommt neben *Mya* nur noch *Nereis* vor. An solchen Stellen ist der Boden der *Mya*-Siedlung von einer dichten Diatomeendecke überzogen, die nur in den Tümpeln und von den *Mya*-Schächten und den *Nereis*-Sternen auf größere Schichten unterbrochen ist. Diese *Mya*-Gebiete sind in der *Scrobicularia*-Variation die Stellen mit sehr starker biogener Sedimentation durch die Diatomeendecken. Während Schönwetterzeiten erhöht sich der Boden ziemlich rasch und wird vor allem reich mit Schleim durchmischt. Er hat daher mehr die Beschaffenheit eines weichen, schmierigen Teiges (Wassergehalt meist über 50%, BH 20–30 cm). Der Abtrag führt zu größeren Höhenunterschieden, da die unter einer Diatomeendecke aufgewachsenen Bodenschollen bindiger sind als die ohne Diatomeendecken aufgewachsenen Bodenflächen zwischen ihnen. Die Folge der Diatomeendecke ist eine Zunahme des Höhenunterschiedes sowohl bei Abtrag wie bei Auftrag. Die erwähnten großen *Mya*-Siedlungen ohne viele Pfeffermuscheln liegen alle in den unteren Gebieten der *Scrobicularia*-Variation, zum großen Teil noch unter der 2,5 m-Linie, wo der Abtrag noch ziemlich rasch erfolgt. Daß *Mya* als reiner Bestand in solchen Gebieten sehr oft vorkommt, muß wohl

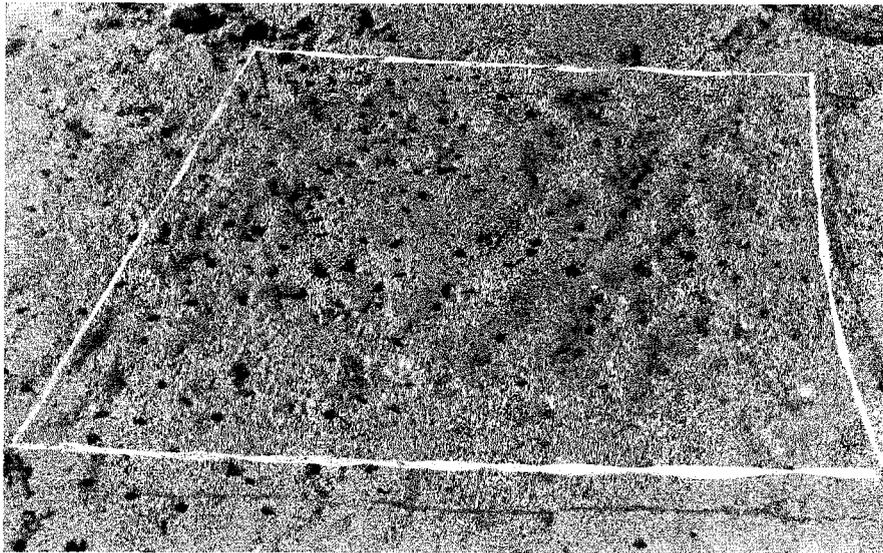


Abb. 52. *Mya*-Siedlung mit *Scrobicularia plana* im Schlicksandwatt. Die abgesteckte Fläche entspricht 1 qm. Neben den Löchern der *Mya*-Schächte sind z. T. auch die Sterne von *Scrobicularia* zu sehen. Die abgebildete Siedlung liegt in der Nähe einer Steilkante eines kleineren Prieles. (Verf. phot., Sommer 1936, Heppenser Watt).

darauf zurückgeführt werden, daß nur tiefsiedelnde Formen diese verhältnismäßig raschen Veränderungen in der Höhe überstehen können, die z. T. schon für *Scrobicularia* eine Ansiedlung erschweren.

An mehreren Stellen wurden dichte *Mya*-Siedlungen auf dem Innenbogenwatt stark gewundener Priele beobachtet. Nach dem Priel zu geht dann die *Mya*-Siedlung in die *Heteromastus*-Siedlung über, nach der Wattseite zu in eine *Cardium*-Siedlung. Da die *Mya*-Siedlung aus mehrjährigen Tieren besteht, kann man sich über die bodenumlagernde Wirkung des Prieles, die nur bis zur *Mya*-Siedlung gereicht haben kann, ein gutes Bild machen. *Mya* kartiert hier förmlich durch ihr Fehlen das vom Priel beeinflusste Wattgebiet. Das konnte sehr deutlich auch auf Wattgebieten nachgewiesen werden, in denen stark gewundene Priele sehr schnell durch Verlagerung größerer Priele zugeschlickt waren. Die ehemaligen, jetzt mit weichem Schlick zugeschlickten Prieltäler verrieten sich durch das Fehlen von *Mya* und das Vorhandensein der *Heteromastus*-Siedlung noch sehr lange Zeit deutlich gegen die schon früher vorhandenen Wattflächen, die mit *Mya* dicht besiedelt waren. Durch die *Mya*-Siedlung verlief die den zugeschlickten Priellauf anzeigende *Heteromastus*-Siedlung. Auch *Arenicola* und *Mya* wurden beide in mäßiger Wohndichte (*Arenicola* 5, *Mya* 16/qm) im sandigeren Boden nebeneinander beobachtet, wurden aber nie beide zugleich in größerer Wohndichte angetroffen.

Die ökologische Bedeutung der Klaffmuscheln erstreckt sich auch auf die leeren Schalen. Diese werden an vielen Stellen in Lebensstellung im Boden teilweise freigespült (Abb. 53) und bieten hier einen günstigen Ansatzpunkt für *Balanus improvisus*, seltener *B. crenatus* und *B. balanoides*. Die Seepocken sitzen besonders in den vertieften Wachstumsrillen der Schale. Der Besatz hört mit der Bodenlinie auf. An vielen verfrachteten *Mya*-Schalen kann man diesen Besatz feststellen und daran erkennen, wie weit die Muschel noch im Boden gesteckt hat, ehe sie endgültig freigespült und fortgeschwemmt wurde. Auch die gewölbt-oben auf festem Untergrund (Schlicksand, kleiartigem Boden) liegenden Schalen zeigen einen *Balanus*-Besatz, der dann die ganze Schalenoberfläche einheitlich überzieht. Die Seepocken erreichen mitunter einen Grunddurchmesser bis zu 2 cm, meist aber nur bis 0,5 cm, was auf eine mehrere Wochen anhaltende Lage-

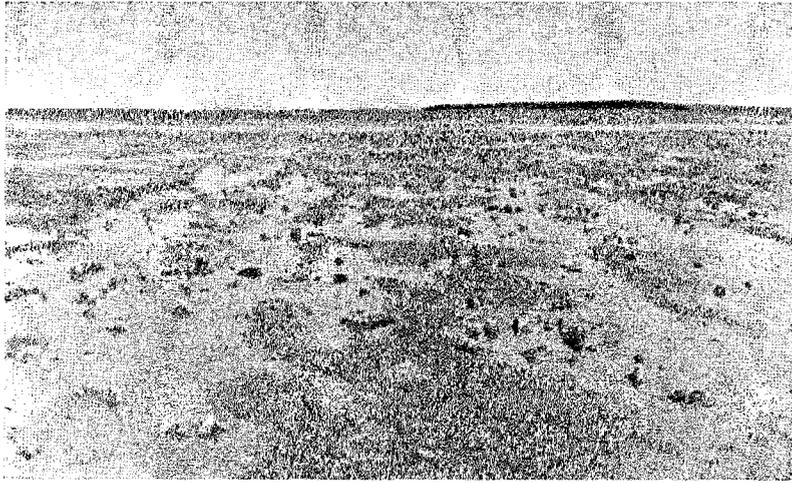


Abb. 53. In natürlicher Stellung freigespülte Schalen von *Mya arenaria* im Watt bei Oberahn. Die *Mya*-Schalen sind fast alle dicht mit *Balanus improvisus* besetzt, z. T. haben sich an ihnen auch Miesmuscheln festgesponnen. Im Hintergrund rechts die Insel Oberahn. (Verf. phot., Sommer 1936, Watt bei Oberahn).

beständigkeit der Schalen schließen läßt. Es kann auch häufig zur Ansiedlung von Schlauchdiatomeen und von Grünalgen kommen. Die im Watt zusammengespülten *Mya*-Schalen dienen den Miesmuscheln als Ansiedlungsflächen und können wesentlich zur Bildung einer *Mytilus*-Siedlung beitragen (vgl. a. *Cardium*-Siedlung), was im schwächeren Maße auch für *Scrobicularia*-Schalen gilt. Eine ähnliche Entstehung von *Mytilus*-Bänken durch *Mya*-Schalen als Siedlungsgrund beobachtete NEWCOMBE (1935).

C. III. c. 3) Epibiosen der *Mya*-Siedlungen.

Obwohl eingehendere Untersuchungen noch ausstehen, sollen hier doch einige Hinweise auf eine bemerkenswerte Epibiose in *Mya*-Siedlungen gemacht werden. Beim Abschreiten von *Mya*-Siedlungen in sandigeren Wattgebieten sieht man in den seichten Wattentümpeln gar nicht selten Büschel von Hydroiden (meistens *Laomedea*-Arten) und Schlauchdiatomeen auf dem Boden liegen. Beim Nähertreten beginnen die Büschel im Boden zu verschwinden und nur noch ein kleines Loch zeigt ihre ehemalige Lage an. Beim Nachgraben findet man, daß die Büschel als Siedlungsgrund das Ende eines Siphos einer größeren *Mya arenaria* haben. Der Bewuchs des Siphos kann derart stark werden, daß die Oeffnungen des Siphos kaum zu sehen sind. Die Hydroidenbüschel erreichen Längen von über 20 cm. Meistens sind die Hydroidenstämmchen und Zweige sowie die Theken der Polypen dicht mit Diatomeen besetzt, was dem ganzen Büschel eine bräunlich-graue Farbe gibt.¹⁾ Ein Bewuchs aus einem derart dehnbaren Substrat überrascht zunächst und es fehlen auch die auf eine feste Unterlage angewiesenen Epibionten, wie *Balanus*-Arten. Schlauchdiatomeen und Hydroiden sitzen auch sonst an biegsamen Unterlagen, wie z. B. Algen und Seegrassblättern. Für die Epibionten ergeben sich durch dieses Zusammenleben erhebliche Vorteile im Watt. Einmal gelangen sie immer an die Bodenoberfläche, da *Mya* den Siphos gerade bis zur Bodenoberfläche ausstreckt. Wichtiger aber noch ist, daß die Gefahr der Uebersandung bzw. Ueberschlickung, wie sie beim Siedeln auf einem festen Untergrund leicht gegeben ist, hier durch das Anpassungsvermögen der

¹⁾ Ein gleicher Bewuchs wurde auch in den großen *Mya*-Siedlungen im Sandwatt um Neuwerk beobachtet (Sommer 1936).

Mya an derartige Höhenunterschiede ausgeschaltet ist. Die Verankerung des Bewuchses auf dem Siphon ist offenbar mit Veränderungen des Epithels vom Siphon verbunden, man kann an Muscheln mit reichem Bewuchs oft mehrere hornartige Häute auf dem Siphon feststellen, die an den Rändern etwas abschilfern. Die Häute können sogar durch Eisen-einlagerungen stark braun gefärbt sein. Bemerkenswert ist, daß ein Siphon-Bewuchs bisher nur an großen, tief sitzenden Sandklaffmuscheln beobachtet wurde, nie bei Jungtieren. Die Jungtiere einer *Mya*-Siedlung NO von Groß-Arngast, die eine Schalenlänge von 0,7 bis 20 mm hatten, zeigten vereinzelt einen Bewuchs von *Enteromorpha*-Fäden. Doch saßen die Grünalgen stets auf dem im Boden nach oben zeigenden hinteren Ende einer Schale, nie auf dem Siphon. Es ist klar, daß dieser Bewuchs nur eine vorübergehende Erscheinung ist, da mit dem Alterwerden die Klaffmuschel auch tiefer in den Boden wandert und dann die Alge im unteren Teil abstirbt. Bemerkenswert war, daß Grünalgen, die zu 1 bis 5 Fäden je *Mya* festgestellt wurden und eine Länge von 16 cm erreichten, nur an einer Schale festgeheftet waren, nicht aber beide Schalen bewachsen waren.

C. III. c. 4.) *Hydrobia*-Siedlung.

In größeren Gebieten der Scrobicularia-Variation bildet *Hydrobia ulvae* die dominierende Art. Die häufigsten Begleitformen dieser *Hydrobia*-Siedlungen sind: *Nereis diversicolor*, *Heteromastus filiformis*, *Scrobicularia plana*, *Peloscolex benedeni*, *Salicornia herbacea* und *Zostera nana*.

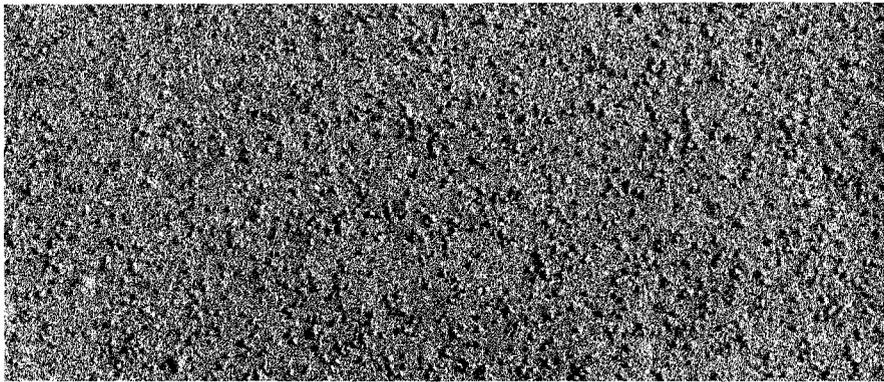


Abb. 54. Typische *Hydrobia*-Siedlung im Schlickwatt der oberen Scrobicularia-Variation (vgl. Abb. 50). Der Boden ist nach allen Richtungen hin von zahllosen Kriechspuren der Wattschnecke durchzogen, was eine ganz wesentliche Schleimanreicherung an diesen Stellen bedeutet. Die abgebildete Fläche entspricht etwa $\frac{1}{10}$ qm. Die Wohndichte von *Hydrobia* schwankt hier um 20000/qm. (Verf. phot., Frühjahr 1936, Sander Watt).

Wenn je eine Schnecke den Namen Wattschnecke verdient, dann ist es *Hydrobia*. Ueber ihre Zuteilung zur Endofauna kann man geteilter Meinung sein. Da ihr jedoch die Fähigkeit zukommt, sich in den Boden eingraben zu können, wodurch sie im Gegensatz zu *Litorina* steht, wurde sie zur Endofauna gerechnet.¹⁾

Die Siedlungsweise dieser euryöken Schnecke ist sehr einfach. Während der WZ und während der TZ, solange der Boden feucht ist, kriecht sie auf der Oberfläche umher. Sie kriecht sowohl auf Sand- wie auf Schlickboden, an Stellen mit einem wässerigen Schlickbrei kriecht sie in diesem herum (Abb. 54). Die durch das Kriechen entstandenen Spuren der einzelnen Schnecken laufen wirr durcheinander und bilden ein dichtes Fahrtennetz auf dem Boden. Die Spur hat einen muldenförmigen, an den Rändern

1) Die im Jadebusenwatt gefundenen Hydrobiden wurden alle zu *Hydrobia ulvae* (Pennant) gerechnet, obwohl unter ihnen Formen gar nicht zu selten vorkommen, die einen ziemlich gewölbten letzten Umgang, eine tief eingesenkte Naht und einen nach oben zu stumpf an den vorletzten Schalenumfang anstoßenden Mündungsrand haben, Merkmale, die für *H. stagnalis* (Baster) bezeichnend sind. Die Größe und Form der *Hydrobia*-Schale ist großen Schwankungen unterworfen, die ein sicheres Auseinanderhalten der beiden Arten *H. u.* und *H. st.* nur nach Schalenmerkmalen nicht ermöglichen, hier muß man die Radula zu Hilfe nehmen (s. ANKEL, 1936). Der Laich von *H. stagnalis* wurde bisher nicht im Gebiet gefunden. Bei dieser Gelegenheit sei auch darauf hingewiesen, daß *Hydrobia jenkinsi* im Jadebusen nicht angetroffen wurde und nach ihr auch in den Sielgräben auf der Landseite des Deiches vergebens gesucht wurde (möglicherweise hängt ihr Fehlen mit dem stark moorigen Wasser dieser Sielgräben zusammen).

etwas erhobenen Querschnitt und einen unregelmäßig gewundenen Verlauf. Die Länge einer einzelnen Spur festzustellen, ist schwierig, da sie sich dauernd überschneiden und stückweise auch zusammenfallen können. An Stellen vereinzelter Vorkommens wurden Spurenlängen von 30 cm und darüber beobachtet, die meisten blieben aber unter 15 cm Länge. Da beim Kriechen beständig ein Schleimband ausgeschieden wird, ist in den oberen *Hydrobia*-Siedlungen, besonders in deren Wattentümpeln der Boden bald von einem dichten Netz solcher Schleimbänder überzogen. Die klebrigen Schleimbänder wirken auf die Wassertrübe ähnlich wie die Klebeband-Fliegenfallen auf die Fliegen. Sie decken nicht nur den bereits abgelagerten Boden ab, sondern fangen auch noch Wassertrübe. Durch sie werden in den *Hydrobia*-Siedlungen die fehlenden Diatomeendecken bis zu einem gewissen Grade ersetzt. In gleicher Weise schlickbindend wirken auch die Schleimbänder, die *Nereis* beim Kriechen über den Boden ausscheidet. Dieser auch von den anderen Tieren, zum Teil auch von der Kleinlebewelt ausgehenden Durchschleimung des Bodens kommt sicherlich eine größere Bedeutung für die physikalische Beschaffenheit des Schlickbodens sowie für die Bindung der Wassertrübe, wenigstens im oberen Watt, zu.

Trocknet während der TZ der Boden aus, was besonders auf den Bodentafeln der Wattflächen und auf den Prielrandwatten der Fall ist, so gräbt sich die Wattschnecke 0,3 bis 1 cm tief in den Boden. Sie liegt mit mehr oder weniger waagerechter Schale und mit der Schalenöffnung nach oben gekehrt im Boden; ein kurzer, oft etwas schiefer Schacht verbindet sie mit der Oberfläche. Die Oeffnungen der Schächte geben ein gutes Bild von der Wohndichte dieser kleinen Schnecken (Abb. 55). Das Eingraben verhindert, daß die *Hydrobia*-Schalen während der TZ äußerlich trocknen. Die trockenen Gehäuse sind vom Wasser nur schwer benetzbar und schwimmen auf dem Wasserhäutchen, so daß der ankommende Flutstrom die Schnecken aus ihrem Siedlungsgebiet entführen würde.

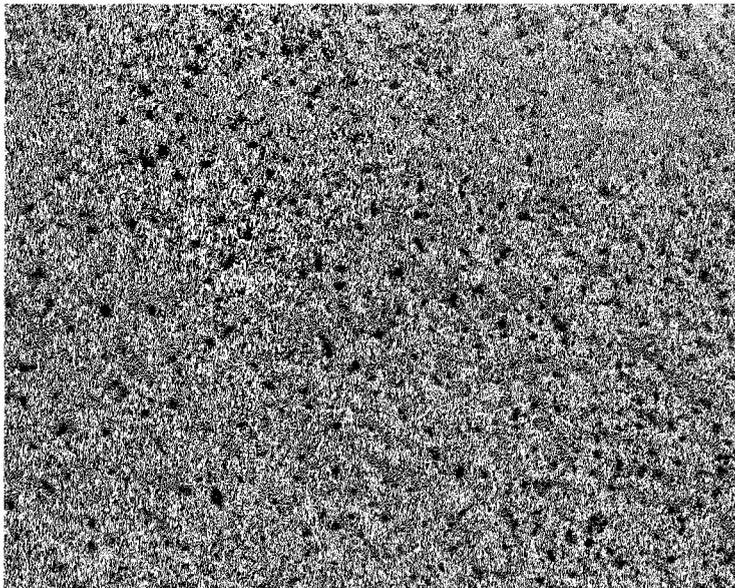


Abb. 55. Vergrabene Wattschnecken auf einem austrocknenden, sandigen Gleithang eines kleinen Prieles. Es sind nur noch die Löcher der Grabschächte zu sehen. (Verf. phot., Frühjahr 1935, Heppenser Watt).

An der Luft einige Zeit getrocknete *Hydrobia* schwimmen, wenn sie wieder ins Wasser geworfen werden, zum Teil auf dem Wasserhäutchen (s. SCHWARZ).

Ernährungsökologisch gehört *Hydrobia* zu den Weidetieren. Sie weidet den Belag der Bodenoberfläche an kleinsten Pflanzen ab (besonders Diatomeen, Cyanophyceen), nimmt aber auch feine Detritus- und Schlickteilchen auf. Die reichlichen Nahrungsschlacken werden als geformte, gegen mechanische und chemische (bakterielle) Zersetzung sehr widerstandsfähige Kotpillen von spindelförmiger Gestalt ausgeschieden. Der Inhalt der Kotpillen besteht aus feinsten Schlickteilchen und den Bruchstücken der Kieselalgenpanzer, Resten von Pflanzenzellen usw., alles

Teilchen, die zum großen Teil um etwa das 50 bis 100-fache kleiner sind als die Kotpillen, aber in der Kotpille fest miteinander verkittet sind. Hierin liegt die schlickbindende Wirkung der unzähligen Wattschnecken. Ihre Kotpillen können in Wattentümpeln zu Millimeter dicken Lagen zusammengespült werden und verleihen dem Boden an diesen Stellen eine grauschwarze Farbe. Solche Zusammenspülungen kommen nicht nur in der *Hydrobia*-Siedlung vor, denn die Kotpillen werden oft aus ihr verfrachtet. So ist z. B. der Kiesboden nordwestlich von Gr.-Arngast und nordwestlich nach Kl.-Arngast sehr stark mit *Hydrobia*-Kot durchsetzt. Die herrschende Wasserbewegung läßt es hier nicht sehr Ablagerung feinsten Schlickteilchen in nennenswerter Menge kommen. Doch sind die Kotpillen bereits zu groß, um als Wassertrübe fortgeführt zu werden, sie wurden nur vorübergehend als Wandermaterial ver-

frachtet, was zu einer Anreicherung im oberen Teil der Siedlung geführt hat. Die Folge war, daß der Porenraum verstopfte und, da die Kotpillen reich an organischer Substanz sind, der Boden infolge der einsetzenden Fäulnis tiefschwarz gefärbt war, soweit die Vermischung mit dem Kot reichte, was stellenweise bis in 15 cm Tiefe der Fall war. Unter dieser Schicht kam wieder heller, reiner Kiesboden. Die Veränderungen durch diese Kotanspülungen zeigen die Bodenanalysen in Tab. III am Schluß der Arbeit.

Die Fortpflanzungszeit von *Hydrobia* liegt im Mai-Juli, vor und nach dieser Zeit ist die Eiablage nur mehr vereinzelt zu beobachten. Schon am 19. 6. 36 waren die *Hydrobia*-Siedlungen sehr arm an Laich. Die Eier werden zu 5 bis 18, im Mittel 11, in ein Gallertpaket gehüllt, welches von einem Mantel anklebender Sandkörnchen umschlossen wird (HENKING 1894). Die Eierpakete werden an eine feste Unterlage geheftet, als die in der *Hydrobia*-Siedlung fast nur die Schale der Artgenossen selbst infrage kommt. Im Mai wurden in verschiedenen Siedlungen 92% der Schalen mit Gelegen angetroffen. Die Zahl der Gelege je *Hydrobia*-Schale schwankt zwischen 1 und 22, im Mittel beträgt sie 4. In einer *Hydrobia*-Siedlung, die zusammen mit einer Herzmuschel-Siedlung in eine breite Legde am Solthörner Watt gespült war, waren auch die Herzmuscheln viel mit dem *Hydrobia*-Laich besetzt. Etwa 2—3 Wochen nach der Ablage schlüpfen aus den Laichklumpen die Veligerlarven aus. Veliger von *Hydrobia* wurden im Plankton bereits in der letzten Hälfte des Mai angetroffen. Junggut von *Hydrobia* wurde massenhaft schon Ende Juli gefunden, aber noch im September beobachtet, wo allerdings die Schnecken etwas größer waren. Das würde auf eine Larvenzeit von etwa 4—5 Wochen deuten. Nimmt man die Hauptlaichzeit mit 6 Wochen an (was hoch ist), so bedeutet das bei einer Entwicklungszeit der Eier bis zum schlupffreien Veliger von 14 Tagen, daß etwa das Dreifache an Laich abgesetzt wird. Es kommen mithin auf jedes Tier etwa 12 Laichpakete oder 132 Eier. Nimmt man die gleiche Zahl nochmals für die übrige ausklingende Laichzeit an, so kommt man auf ein Vermehrungsverhältnis von höchstens 1:300, ein sehr niedriger Wert für ein Tier mit einem Larvenleben im Vergleich z. B. mit der Eizahl von *Litorina litorea*, die je Tier in die Tausende geht (nach Beobachtungen an *Litorina litorea* von Helgoland).

Die verhältnismäßig geringe Vermehrungsziffer mag zum Teil mit dem äußerst anpassungsfähigen Junggut zusammenhängen. Es besteht auch kein schroffer Uebergang vom planktonischen zum Bodenleben. Die Schnecken, die bereits das Velum verloren haben und zum Leben auf dem Boden übergegangen sind, können vorübergehend wieder zu einer im Wasser schwebenden Lebensweise übergehen (vgl. a. HENKING 1894). Selbst Jungtiere, deren Schalenlänge zwischen 0,5 und 1 mm schwankte, wurden im Wasser schwebend beobachtet. Ihr Gewicht ist so gering, daß sie schon durch schwache Strömung und Wellen vom Boden abgehoben werden, dann einige Zeit im Wasser schweben und öfters durch die geringe Wirbelströmung in Bodennähe am Absinken verhindert werden, wie es z. B. im Sand von Mellum beobachtet wurde. Auf diese Weise wird das Junggut im Wattengebiet überall hin verfrachtet werden. Deshalb wird *Hydrobia*-Junggut auch in der Scoloplos-Variation im Sommer angetroffen und dort in größeren Mengen an den Stellen, die Anschwemmungsgebiete darstellen, wie z. B. die flachen Legden auf dem Jappensand, die westlichen Teile des Maifeldes usw. Trocknet der Boden mit dem Junggut während der TZ ein, dann ziehen sich die Schnecken tief ins Gehäuse zurück. Bei einsetzender Flut schwimmen dann die Gehäuse auf dem Wasserhäutchen und halten sich hier sehr lange, da die Luft aus der Schalenmündung nur sehr schwer wieder entweicht und durch Wasser verdrängt wird. Zum Teil gelangt die Luft auch in die Mantelhöhle der Schnecken. Andere wieder kriechen bei ankommender Flut auf das Wasserhäutchen über und werden, an dem auf der Wasseroberfläche ausgeschiedenen Schleimhäutchen hängend, vom Flutstrom weiter ins Watt hinauf verfrachtet. Auch können die auf das Watt verfrachteten Jungtiere während der TZ eintrocknen. Sie ziehen sich dann in das Gehäuse zurück und können vom ankommenden Flutwasser weit aufs Watt hinauf verfrachtet werden, da sie schwer benetzbar geworden sind und zum großen Teil auf dem Wasserhäutchen liegen bleiben (vgl. SCHWARZ 1929; eine Messung der von SCHWARZ 1929 bei Oldeooge beobachteten Hydrobien ergab, daß es sich um Jungtiere mit einer Schalenlänge zwischen 1,2 und 2,5 mm handelte), wenn das Wasser ruhig ist, was jedoch für den ersten Flutstreifen von 20—30 m auch bei mittlereren Windstärken der Fall ist, solange das Watt nicht steiler ansteigt. Nur eine von mehreren Beobachtungen sei hier mitgeteilt, die geeignet ist, eine Vorstellung von den sicherlich bei Jungtieren gewaltigen Massenverschiebungen zu geben. Ein frischer Wind aus NW hatte an der Arngast-Kiesbank die vielen kleinen Schauminseln, die bei jeder Ueberflutung auf dem Watt entstehen, zu einem 5 cm dicken, 30—50 cm breiten und etwa 150 m langen Schaumstreifen zusammengetrieben. Der grau-

braune Schaum bestand neben Detritus, Schlickteilchen und Diatomeenlagern vorwiegend aus den Kotpillen von *Hydrobia* und enthielt sehr viele Jungtiere von *Hydrobia*, ferner Nematoden, Copepoden usw. Auf 100 qcm Fläche des Streifens wurden 1057 Hydrobiden von 0,7 bis 1,5 mm Schalenhöhe gezählt. Der Schaumstreifen führte also über 5 Millionen Jungtiere von *Hydrobia* mit sich, die z. T. aus der einige 100 m nordwestlich gelegenen Seegras- und *Hydrobia*-Siedlung stammten.

Die beschriebenen Fähigkeiten ermöglichen den Jungtieren, sich von ungeeigneten Siedlungsplätzen wieder fortführen zu lassen nach geeigneteren, die sich alle an strömungsgeschützten Stellen befinden, Gebieten also, in denen leicht verfrachtbare Körper znsammengespißt werden. *Hydrobia* gelangt durch ihr geringes Gewicht im Wasser, was sie zu einem leicht verfrachtbaren Körper macht und was sie von sich aus noch auf verschiedene Weise unterstützt, fast zwangsläufig zu ihren endgültigen Siedlungsorten. Einer drohenden Einsandung entgeht sie immer wieder durch ihr geringes Gewicht. Die leichte Verfrachtbarkeit gilt mit gewissen Einschränkungen auch für die älteren Wattschnecken. Auch sie können am Wasserhäutchen hängend verfrachtet werden, auf das auch die größeren Schnecken bei Flut öfters überkriechen. Besonders an den Stellen, wo *Hydrobia*-Siedlungen mit *Salicornia*- oder *Zostera*-Siedlungen zusammenstoßen, erfolgt auf diese Weise ein ständiger Austausch an Wattschnecken zwischen den Siedlungen, oft über den *Salicornia*-Gürtel hinaus in den Grodengräben noch Hunderte von Metern in den Andelgroden hinein. Auf dem Watt konnte diese Verfrachtung vorzugsweise mit dem Flutstrom beobachtet werden. Wie lange die Schnecken am Wasserhäutchen hängen bleiben, ist ungewiß und schwer zu ermitteln, dementsprechend auch der Weg der Verfrachtung. Erforderlich ist dazu eine ruhige Wasseroberfläche, ein in der oberen *Hydrobia*- und *Salicornia*-Siedlung häufiger Fall. In den Grodengräben wurden an der Wasseroberfläche nach mehreren Zählungen je qdm 20 bis 340 große Wattschnecken beobachtet, die sowohl mit dem Flutstrom in den Groden hinein, als auch mit dem Ebbstrom aus dem Groden wieder heraustrrieben. An den steilen Rändern der Gräben krochen beständig Schnecken auf das Wasserhäutchen über, andere wieder ließen sich auf den Boden fallen. Es ist zur Zeit unmöglich, etwas darüber zu sagen, wie weit sich diese Verfrachtungsweise auf den Bestand und die Grenzen der *Hydrobia*-Siedlungen auswirken kann.

Grenzen *Hydrobia*-Siedlungen an steiler aufsteigende Deichmauerungen, so kommt es am Fuße dieser zu einem Spülsaum lebender Wattschnecken. Bezeichnend für *Hydrobia* war hier, daß sie nicht versuchte, auf die aus Ziegelsteinen und Kohlesandsteinblöcken bestehenden Mauerungen hinaufzukriechen, wie die im gleichen Spülsaum vorhandenen Litorinen (*L. litorea* und *L. saxatilis*). An keiner Stelle wurde *Hydrobia* auf der Mauerung gefunden, auch nicht in den Fugen zwischen den Steinen, wo sie gegen Wellenschlag geschützt wäre. Das hat folgende Gründe, die am deutlichsten werden, wenn wir *Hydrobia* mit *Litorina litorea*, der zweiten im Watt häufig auftretenden Gehäuseschnecke vergleichen. *Litorina* hat eine mehr kugelige Schale und eine verhältnismäßig breite Kriechsohle. Der Rand der Schalenmündung liegt in einer Ebene, die zur übrigen Schale so gestellt ist, daß das Tier sein Gehäuse dicht an die Unterlage heranziehen kann. *Hydrobia* dagegen hat eine lange schmale Kriechsohle und ein turmförmiges Gehäuse, das sich mit dem Mündungsrand nicht dicht an die Unterlage pressen läßt. *Litorina* kann sich auch stärkeren Wasserströmungen gegenüber behaupten, *Hydrobia* weniger. Die Schale von *Hydrobia* liegt dabei gleichsinnig zur Strömungsrichtung. Ganz verschieden verhalten sich aber beide Arten im Wasser mit ständig in entgegengesetzter Richtung wechselnder Strömung. Der rundlichen Schale von *Litorina* macht das nicht viel aus, da sie dem strömenden Wasser ziemlich gleiche Widerstandsflächen bietet, gleichgültig welche Richtung der Strom hat. Aber die Schale von *Hydrobia* spricht auf Aenderungen in der Strömungsrichtung ähnlich wie eine Windfahne an; sie wird beständig hin und her gedreht. Die Wattschnecke ist nicht fähig, ihr Gehäuse gegen Wasserströmungen in beliebiger Richtung zu halten. Wird das Gehäuse öfters hin- und hergedreht, zum Teil auch um 360° im gleichen Drehungssinne, dann muß die Schnecke von der Unterlage loslassen. Man kann sich von dieser Verhaltensweise beider Schnecken, die nach Beobachtungen im Watt gewonnen wurde, auch im Aquarium (am besten in einem weiten Zylinderglas) leicht überzeugen. Beginnt man, das Wasser einseitig umzurühren, so bleiben beide Schnecken-Arten an der Glaswand sitzen. Nur wenn die Strömung zu stark wird, fällt *Hydrobia* nach und nach ab. Sobald man aber schnell in entgegengesetzter Richtung abwechselnd rührt, fallen die Wattschnecken schon bei viel schwächeren Strömungen nach einiger Zeit alle ab, während *Litorina* fast immer sitzen bleibt.

Die große Empfindlichkeit von *Hydrobia* vor allem gegen einen beständigen, schnelleren Wechsel in der Strömungsrichtung erklärt auch ihr Fehlen an allen festen steileren Unterlagen im Watt, seien es Pfähle oder Mauerungen (auch im Inneren lockerer Steinaufschüttungen); denn sie alle sind infolge der an ihnen auf- und ablaufenden Wasserwellen durch eine ständige, schnelle Veränderung der Strömung ausgezeichnet. Im fast ebenen Watt fehlt diese Art der Wasserbewegung. Doch werden auch hier viele Wattschnecken von dem mitunter ziemlich schnell über den Boden vorschießenden Flutstrom mitgerissen, besonders diejenigen Schnecken, die sich zur TZ nicht vergraben haben. Doch bald danach läßt die Stärke des Flutstromes wieder etwas nach und wird gleichmäßiger. Besonders schwach wird die Strömung über dem Boden der Wattentümpel, in denen die Wattschnecken sich anhäufen. Ein Hin und Her der Strömung kann über dem Boden erst bei höherem Wasserstand durch Wellenbildung einsetzen und bleibt aus diesem Grund auch viel schwächer als an den Steilhängen der Kunstbauten. Im weichen Wattboden findet die Schalenspitze gegen das Umherschleudern auch eine gewisse Führung in den erhöhten Rändern der seichten Kriechspur. Stärkeren Wasserbewegungen bei stürmischem Wetter ist *Hydrobia* natürlich vollkommen ausgeliefert.

Im Zusammenhang mit der geschilderten leichten Verfrachtbarkeit steht die große Widerstandsfähigkeit der Wattschnecke gegen vorübergehende Verschlechterung ihres Lebensraumes, welche die Schnecke meistens in ihre Schale, die sie durch den Deckel sehr dicht abschließen kann, zurückgezogen übersteht. Als solche verschlechterten Lebensbedingungen kommen vor allem Austrocknung, Einfrieren und Erwärmung infrage. Durch Eingraben während der TZ können sich die Schnecken gegen die stärksten Schwankungen aller dieser Umweltfaktoren etwas schützen.

Nach den bisherigen Schilderungen über die Lebensweise der kleinen Wattschnecke ist es verständlich, daß *Hydrobia* bestandbildend nur an Stellen mit geringer Wasserbewegung auftritt. Ihr Siedlungsgebiet und ihre Siedlungsdichte werden vorwiegend durch die Stärke der herrschenden Wasserbewegung bestimmt, der sich *Hydrobia* nur in geringem Maße dadurch entziehen kann, daß sie auch während der WZ 1–2 mm tief im Boden vergraben weiterkriecht. Die *Hydrobia*-

Siedlungen fallen mit den Gebieten zusammen, die infolge verminderter Wasserbewegung als Anschwemmungsgebiete innerhalb des Wattes betrachtet werden können. Auch der Name „*ulvae*“ wird so verständlich; da *Ulva lactuca* in gleichen Gebieten vorkommt. Eine Abhängigkeit von der Bodenart oder von der Dauer der TZ besteht nicht. Beziehungen zu diesen Faktoren bestehen höchstens insofern, als im Watt die strömungsgeschützteren Stellen meistens nahe der ThwL liegen und oft, z. B. im Jadebusen, schlickigen Boden haben.

Die leichte Verfrachtbarkeit schon durch geringe Wasserbewegung führt zu einem sehr ungleichmäßigen Siedlungsbild von *Hydrobia* in allen Variationen, in denen sie angetroffen wird. Die Wohndichten in den einzelnen Siedlungen schwanken zwischen einigen Tausend bis über 300 000 je qm, über große Gebiete hinweg liegen sie zwischen 10 000 und 30 000/qm. Das Siedlungsbild ist ferner dauernden Veränderungen unterworfen und von der zur Untersuchungszeit herrschenden Wetterlage stark abhängig.

Im Folgenden seien noch einige Beobachtungen über *Hydrobia* als biotischer Faktor mitgeteilt. In der Scrobicularia-Variation sind stellenweise in den unteren Gebieten

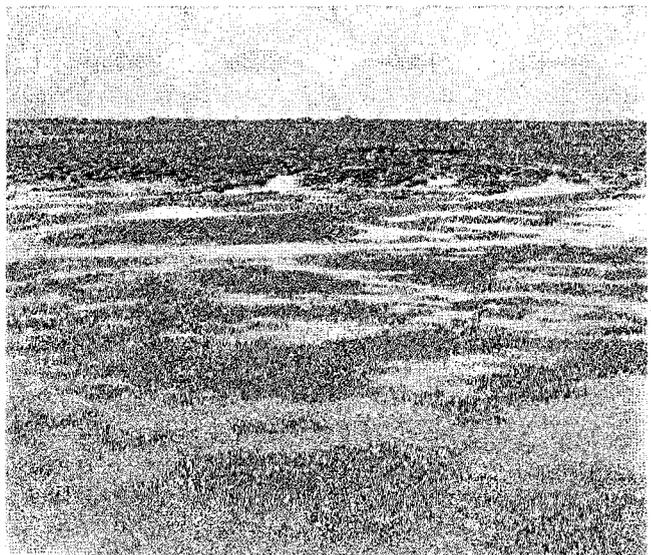


Abb. 56. Schlicksandwatt nach einer Schlechtwetterzeit. Im Vordergrund ist der Boden um etwa 10 cm abgetragen und fortgewaschen worden. Hier befand sich eine dichte *Hydrobia*-Siedlung, die das Aufkommen einer Diatomeendecke verhinderte. Im Hintergrund liegt eine *Mya*-Siedlung, deren Boden zum großen Teil unter einer dichten Diatomeendecke aufgewachsen war und der daher nicht so stark abgetragen wurde und jetzt typischen Tafelabbruch zeigt. (Verf. phot., Sommer 1936, Sander Watt).

der Westwatten nach stürmischem Wetter in Abständen von 100 und mehr Metern breitere, legdenartige Vertiefungen anzutreffen. In diesen sind dann viele Wattschnecken aus den oberen *Hydrobia*-Siedlungen zusammengespült. Sie können sich hier als Siedlung sehr lange halten, bis ein erneuter Sturm sie vielleicht an andere Stellen verfrachtet. Solche *Hydrobia*-Siedlungen wurden vorwiegend innerhalb der großen *Mya*-Siedlungen der Westwatten angetroffen, teilweise auch noch in dem Uebergangsbereich zur *Pygospio*-Variation (z. B. im Sander Watt). Hier verhindern die weidenden Hydrobiden das Aufkommen einer dichten Diatomeendecke, wie sie für die *Pygospio*-Variation und die *Mya*-Siedlung oft so bezeichnend ist. Die Folge davon ist, daß die Bodenerhöhung in den von *Hydrobia* besetzten Streifen nicht so schnell erfolgt und der Boden auch weniger schlickig, mithin auch weniger bindig bleibt. Bei stürmischem Wetter sind daher die *Hydrobia*-Siedlungen innerhalb der *Mya*- bzw. oberen *Pygospio*-Siedlung einer tieferen Bodenumlagerung unterworfen, der Schlick wird ausgespült, und der Boden ist nach dem Sturm verhältnismäßig sandig geworden. Die Siedlung bleibt dauernd in etwas tieferer Lage als die benachbarten *Mya*- bzw. *Pygospio*-Siedlungen mit ihrem schnelleren Bodenaufwuchs. Das zeigt sich auch in den Abbruchmerkmalen der Bodenoberfläche. Diese sind in der *Mya-Pygospio*-Siedlung die bekannten Bodentafeln, in der *Hydrobia*-Siedlung ist eine glatte, mitunter schwach gerippte sandige Bodenoberfläche zu beobachten, die etwa mit dem Boden der Wattentümpel zwischen den Tafeln der *Mya-Pygospio*-Siedlung in gleicher Höhe liegt und scharf gegen diese abgegrenzt ist (s. Abb. 56). Ob die Legden durch Sturm entstanden sind und die *Hydrobia*-Siedlung erst später hier eingespült worden ist oder ob die *Hydrobia*-Siedlung erst zur Bildung der Legden geführt hat, konnte nicht entschieden werden. Doch bleibt davon unberührt, daß *Hydrobia* durch Wegweiden des Diatomeenrasens an diesen Stellen die Erhaltung der Legden und somit ihre in der *Scrobicularia*-Variation zuunterst gelegenen Siedlungen sichern hilft.

Der größte Teil der *Hydrobia*-Siedlungen kommt aber im oberen Teil der *Scrobicularia*-Variation vor. An den Stellen, wo die *Scrobicularia*-Variation unmittelbar an gemauerten Deichfuß stößt (Heppenser Watt, Solthörner Watt, Banter Watt) kommt es zu einer starken Anreicherung lebender Hydrobiden in Gestalt eines 25 bis 50 cm breiten Spülsaumes. Am Deichfuß des Heppenser Wattes oder des Banter Wattes erreicht die Lage der lebenden Wattschnecken in diesem Spülsaum öfters 0,5 bis 1,5 cm Dicke, was für das Heppenser Watt eine Zusammenspülung von etwa 500000000 lebenden Wattschnecken bedeuten würde. Ein noch größerer Spülsaum aus lebenden Wattschnecken wurde nördlich von Eckwarderhörne vor dem Deichfuß angetroffen. Hier erreichte die Anspülung lebender Wattschnecken nur eine Länge von 20 m, aber eine Breite von im Mittel 2 m und eine Dicke von im Mittel ungefähr 2 cm (die Dicke stieg stellenweise bis 20 cm an); die Zahl der Wattschnecken berechnete sich in dieser kurzen Anspülung auf 55000000. Die größte Masse des Spülsaumes besteht aus den leeren Schalen von Muscheln und Wattschnecken. In den Anspülungen nahe der ThwL der *Corophium*-, *Salicornia*- und *Aster*-Siedlung sind die einzelnen Schalen oft nach Form, Größe und Gewicht in waagerechter Richtung gesondert (s. WEIGELT, 1923). Doch an Stellen, wo die *Scrobicularia*-Siedlung bereits bei einer Höhenlage von 3 bis 3,5 m an die im Winkel von etwa 30—40° bis zur ThwL aufsteigende Deichmauerung stößt, tritt zu der Sonderung in der Waagerechten noch eine mehr oder weniger deutliche in der Senkrechten, da hier das Wasser nicht nur anschwemmend, sondern auch längere Zeit umlagernd wirkt. Die Wattschnecken liegen immer zu oberst, und von ihnen die lebenden über den toten. Der Anteil an lebenden Hydrobiden in diesem Spülsaum ist je nach der Wetterlage verschieden. In den Spülsäumen vor den Deichfüßen, in denen stellenweise bis zu 3 cm dicke Lagen lebender Wattschnecken angetroffen wurden, wurden abgestorbene, noch in der Schale steckende Tiere nur sehr wenig (weniger als 1%) gefunden. Es scheint, daß solche Zusammenspülungen von *Hydrobia* gut überstanden werden können.

C. III. c. 5) Epibiosen der *Hydrobia*-Siedlung.

Die *Hydrobia*-Schalen sind öfters mit jungen *Enteromorpha*, *Ulva lactuca* und anderen fädigen Grünalgenarten besetzt, die mitunter das Achtfache der Schalenlänge erreichen. Durch Besatz von Kalkalgen kommt es zu einer Kalkausscheidung auf den älteren Schalentteilen, die oft stark zersetzt sind und eine weißliche, unregelmäßige Oberfläche haben, was z. T. auf das Benagen der Schalen durch die Artgenossen zurückgeführt werden kann. *Enteromorpha* und *Ulva* kommen aber auch in großen Stücken vielerorts in der *Hydrobia*-Siedlung vor. Sehr oft haben die Algen eine Schale oder ein

Schalenbruchstück einer *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* oder auch einer *Macoma baltica* als Siedlungsgrund, nur selten stecken sie ohne eine solche Verankerung im weichen Schlick oder liegen lose auf dem Boden. In letzterem Falle sind sie meistens in den Wattentümpeln zusammengespült.

C. III. c. 6) *Retusa truncatula* und ihre Beziehungen zu *Hydrobia ulvae*.

Unter den Schnecken hat *Hydrobia* in dem Hinterkiemer *Retusa truncatula* einen Feind. Die Raubschnecke geht je nach der Größe ihres Opfers verschieden gegen dieses vor. Das Junggut wird offenbar von der Schalenmündung her ausgesaugt, vielleicht durch vorheriges Uebergießen mit einem Sekret, denn die Opercula (etwa 0,5 mm Durchmesser) wurden im Mageninhalt von *Retusa* öfters gefunden, nie aber die Schale von *Hydrobia*. Unter den leeren Schalen älterer Wattschnecken kann man vereinzelt welche finden, deren Schalen ein kleines, rundliches Bohrloch zeigen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß der Urheber dieses Bohrloches *Retusa* ist. Doch konnte beim Zusammenhalten beider Schnecken im Aquarium ein Ueberfall der *Retusa* auf *Hydrobia* bisher nicht beobachtet werden. Außer *Hydrobia* bewältigt *Retusa* noch alles mögliche andere Kleingetier des Bodens. So werden die Eierhaufen, Panzer und Beinbruchstücke von Harpacticiden im Mageninhalt angetroffen¹⁾.

Retusa truncatula bleibt in den *Hydrobia*-Siedlungen stets selten. Ihre Wohndichte geht hier kaum über 5/qm hinaus.

C. III. c. 7) *Nereis*-Siedlung.

In einigen kleineren Gebieten der *Scrobicularia*-Variation kommt es durch Abtrag längere Zeit zur Freispülung des lagebeständigen Schlickbodens, der eine kleiartig-feste Beschaffenheit zeigt. Hier tritt *Nereis* vorherrschend auf, während *Hydrobia*, *Heteromastus*, *Nephtys* und *Scrobicularia* wie *Mya* fehlen, so daß wir an diesen Stellen von einer *Nereis*-Siedlung sprechen können. Solche Stellen wurden im nördlichen Heppenser Watt innerhalb der *Hydrobia*-Siedlung beobachtet und dann wieder östlich des Schweiburger Tiefs in den durch Längs- und Querschlingen eingefassten obersten Wattstreifen. Das Watt lag an der letztgenannten Stelle über der 3,5-Linie. Im vorgelagerten Watt mit einer *Corophium*-Variation, die z. T. mit *Scrobicularia*-Siedlungen vermischt war, fehlte *Heteromastus* und *Hydrobia*. In dem durch Querschlinge abgeriegelten Wattstreifen siedelte allein *Nereis* in einer Wohndichte von etwa 4000/qm (mit Jungtieren). Die Schlickoberfläche war durch die hier vom übrigen Watt abweichenden Wasserverhältnisse schwach geripfelt, *Corophium* und *Scrobicularia* fehlten ganz, obwohl sie im Watt unmittelbar vor der Querschlinge vorkamen. Auch Diatomeen waren nicht als Bestand vorhanden (vgl. *Nereis*, Nahrungsaufnahme). Die zweite *Nereis*-Siedlung im Heppenser Watt, die etwas unter der 3,5 m-Linie lag, zeigte neben *Nereis*, die in einer Wohndichte von 500/qm vorkam, noch mittlere Besiedlung von *Hydrobia*, *Heteromastus*, große Wohndichte von *Peloscolex* und mäßige Wohndichte von *Pygospio*. Die Wohndichte von *Hydrobia* ist hier wesentlich von der herrschenden Wetterlage abhängig; die Wattschnecke bleibt auf die Bodenmulden zwischen den erhabenen *Nereis*-Flecken beschränkt oder fehlt zu Zeiten des Abbruchs ganz. *Pygospio*, *Heteromastus* und *Peloscolex* weichen den dichten *Nereis*-Flecken ebenfalls aus, und zu Zeiten starken Abtrags kann man feststellen, daß die *Nereis*-Flecke vornehmlich auf den zäheren, mehr kleiartigen Schlick begrenzt sind, welche Stellen als zahllose erhöhte Schlickbuckel stehen bleiben. Die gleiche Erscheinung, daß *Nereis* die etwas zäheren Schlickbuckel vorwiegend besiedelt, wird auch in dem Verlandungsgürtel wieder angetroffen. Das Gleiche ist auch in der übrigen *Scrobicularia*-Variation verbreitet, wenn man diese im vorübergehenden Abbruchzustand untersucht.

1) *Retusa* wurde auch in Greiferproben aus 12 m Wassertiefe in hartem, graugelbem Sandboden der *Scoloplos*-Variation angetroffen an Stellen, wo sich Wattschnecken unmöglich halten können. Ein Teil der in dieser Tiefe lebenden Tiere war gerade im Laichen begriffen (Wassertemperatur 11°, 3. 4. 35). Aus dem unteren Teil der Schalenmündung trat neben einer gleichzeitig ausgeschiedenen Kotschnur ein unregelmäßig gestalteter Gallertfaden aus, der 4 Eizellen enthielt und nach kurzer Zeit mit der Unterlage verklebt war. Die Eizelle hatte einen Durchmesser von 250 μ und lag in einer rundlich-eiförmig gestalteten weiten Eikapsel von etwa 11 μ Wandstärke und 400 μ Durchmesser. Der Laich hatte eine unregelmäßige, längliche Gestalt und war 2—4 mm lang. Betreffs seiner Ablage in der Natur muß es unentschieden bleiben, ob er auf irgendwelche festen Gegenstände (Artenossen o. ä.) oder frei auf den Boden abgelegt wird.

C. III. c. 8) Uebersicht.

In der Tabelle I (am Schluß der Arbeit) sind einige Siebproben aus den Siedlungen der *Scrobicularia*-Variation wiedergegeben.

Die *Scrobicularia*-Siedlung ist durch Schlick- oder schlickigen Schlicksandboden ausgezeichnet. Sie ist im Vergleich zur *Mya*-Siedlung auf die Gebiete beschränkt, in denen die gewöhnlich stattfindenden Bodenumlagerungen nicht über ungefähr 10 cm Höhenunterschiede hinausgehen. Im Jadebusen ist die *Scrobicularia*-Siedlung vorwiegend auf die höheren Gebiete der *Scrobicularia*-Variation beschränkt. Bezeichnende Begleitarten sind *Nereis*, *Nephtys*, *Heteromastus*, *Pelosclex*, während Diatomeen und weidende Arten, wie *Pygospio*, fehlen bzw. selten bleiben.

Die *Mya*-Siedlung tritt dagegen in größerer Ausdehnung in den unteren Gebieten der *Scrobicularia*-Variation auf. Durch die in ihrem Siedlungsgebiet auftretenden Diatomeenbestände kommt es zu einer schnellen Bodenaufhöhung, was bei Abtrag stellenweise zu größeren Höhenunterschieden führt, denen zufolge flacher siedelnde Tiere (*Scrobicularia*, *Pygospio*) sehr selten bleiben. Häufig sind stellenweise *Nephtys* und *Nereis*.

Die *Hydrobia*-Siedlung ist auf die Anschwemmungsgebiete in der *Scrobicularia*-Variation beschränkt. Diatomeenrasen können sich in ihr nicht entwickeln. Das Bild der Siedlung ist stark von der Wetterlage abhängig. Demzufolge sind die Begleitformen sehr wechselnd. In den höheren Lagen sind es neben *Nereis*, *Heteromastus* und *Nephtys* auch flacher siedelnde Arten wie *Scrobicularia*, *Pygospio*, in den tieferen fehlen letztere meistens.

Die *Nereis*-Siedlung ist innerhalb der *Scrobicularia*-Variation als eine Randsiedlung aufzufassen, die z. T. sehr nahe der ThwL liegt.

In der *Scrobicularia*-Variation sind die vier beschriebenen Siedlungen in reiner Ausbildung nur an wenigen Stellen anzutreffen. In den weitaus größten Teilen der Variation kommen sie in bunter Durchmischung vor, die eine Abgrenzung kaum ermöglichen.

In der *Scrobicularia*-Variation erreichen die Frischgewichte je Flächeninhalt im Vergleich zu den anderen Variationen der Endobiose des Wattes einen Höhepunkt. Ähnliche und zum Teil noch höhere Werte kommen nur noch in den *Mytilus*-Bänken vor. Unter den Siedlungen der *Scrobicularia*-Variation erreichen die Frischgewichte in der *Mya*-Siedlung stellenweise über 5000 g/qm; meistens bleiben sie in der *Mya*-Siedlung zwischen 2000 und 5000 g/qm. Nicht ganz so hohe Frischgewichte werden in der *Scrobicularia*-Siedlung angetroffen (fast 4000 g/qm). Gut besiedelte *Nereis*-Siedlungen erreichen Frischgewichte bis 170 g/qm. Die Frischgewichte der *Hydrobia*-Siedlungen schwanken je nach den Begleitarten ganz erheblich. *Hydrobia* kann in dichteren Siedlungen Frischgewichte bis über 500 g/qm erreichen.

C. III. d) *Corophium*-Variation.

Den Lebensraum der *Corophium*-Variation kann man am besten als die Randgebiete der Wattflächen bezeichnen, soweit der Boden lagebeständig ist. Es sind hierher vor allem die in den Buchten liegenden obersten Schlickwattflächen SW von Dangast, im südlichsten Teil des Jadebusens und O von Eckwarden zu rechnen. Eine kleinere Stelle liegt im Sandwatt vor dem Verlandungsgürtel im südlichen Heppenser Watt. Ferner gehören zu diesem Abschnitt des Lebensraumes alle Prielrandwatten und ebenso ein Teil der Schräghänge zu den tieferen Fahrrinnen, wie sie besonders an den westlichen Watten ausgebildet sind, soweit ihr Boden lagebeständig, also kein reiner Sandboden ist. Auch die Abbruchkante der Hallig Oberahn muß hierher gerechnet werden.

Aus diesen Angaben geht schon hervor, daß die TZ innerhalb der *Corophium*-Variation die größten Schwankungen aller im Watt vorkommenden Variationen aufweist. Die TZ liegt zwischen 0 und 95%. Ebenso schwankt die Bodenbeschaffenheit zwischen Sand und Schlick, der Sand kann sogar größere Kieselbeimengungen haben und der Schlick kann in Form von Kleiboden vorliegen. Als allgemeinere Kennzeichen kann für den Boden eine gewisse Lagebeständigkeit der Oberfläche angesehen werden.

Unter den Arten der Endobiose in all diesen Randgebieten bildet *Corophium volutator* die Leitform. Im Jadegebiet tritt er fast ausschließlich in solchen Randgebieten auf (vgl. auch *Mytilus*-Bänke).

Innerhalb der *Corophium*-Variation bilden unter den in ihr vorkommenden Arten *Corophium volutator*, *Heteromastus filiformis*, *Nereis diversicolor*, *Isotomurus palustris* und *Polydora ciliata* verschieden große Siedlungen. Die *Corophium*-Variation zerfällt in zwei

gegeneinander schärfer abgesetzte Teile, einmal die Endobiose auf den größeren Wattflächen (W von Dangast, Südjade, O von Eckwarden, S des Heppenser Wattes) und zweitens die der Prielrandgebiete.

C. III. d. 1) *Corophium*-Siedlung.

Der Schlickkreb, *Corophium volutator*, ist neben *Bathyporeia pilosa* aus der Scoloplos-Variation die zweite größere Krebsart der Endobiose des Wattes, die bestandbildend auftritt. Von den in der *Corophium*-Siedlung vorkommenden Arten sind vor allem *Nereis diversicolor*, *Pygospio elegans*, *Heteromastus filiformis*, *Nephtys hombergii*, *Hydrobia ulvae* und *Peloscolex benedeni* zu nennen.

Der Schlickkreb legt im Wattenboden kleine Baue an. Ihre Form ist gewöhnlich die eines U, weniger häufig begegnet man auch nur einfachen, senkrecht in den Boden führenden Röhren. Die U-Röhre wird von allen Autoren, die sich in irgend einer Weise mit der Biologie von *Corophium* befaßt haben, angegeben (MORTENSEN 1900 S 55, WESENBERG-LUND 1904, RICHTER 1924, HART 1930, TRUSHEIM 1930, WOHLBERG 1931, THAMDRUP 1935 u. a.). Die U-Baue erstrecken sich gewöhnlich 1,5 bis 5, teilweise auch bis 8 cm in den Boden. Die Entfernung der beiden senkrechten Röhren beträgt 0,5 bis 2 cm. Die senkrechten Röhren sind öfters mehr oder weniger stark gebogen, sie verlaufen nicht immer in einer Ebene, der ganze Bau kann auch schief im Boden stecken usf. (Abb. 57). Die zweite Bauart der einfachen, senkrechten Röhre wird von HART, THAMDRUP u. a. erwähnt. Im Gebiet wurde sie im sandigen *Corophium*-Watt des südlichen Heppenser Wattes zwischen den U-Bauen angetroffen. Der senkrechte Schacht reicht 8 bis 12 cm tief in den Boden. Wie auch THAMDRUP betont, trifft man die einfache Röhrenform nur in den höchsten Wattgebieten an, während sie auf den tieferen Wattgebieten nicht zu beobachten ist. Sie stellt wahrscheinlich eine Anpassung an die lange TZ auf diesen hochliegenden Wattgebieten dar (THAMDRUP 1935).



Abb. 57. Anbruch einer *Corophium*-Prielrandsiedlung. Neben den U-förmigen Bauern des Schlickkrebess sind zahlreiche Baue von *Nereis diversicolor* zu sehen. (Verf. phot., Sommer 1936, Schweiburger Watt).⁶

Der Ausbildungsgrad der Röhrenwandung ist ein sehr verschiedener. Stets aber ist eine dünne Schleimaukleidung vorhanden, die die Wandung standfest macht. Im Sandwatt wurden oft nur solche Baue beobachtet. Die Wandung kann durch neue Schleimaukleidungen, die mit Schlick vermischt sind, verstärkt und verfestigt werden. Durch die vielen Bewegungen preßt der Krebs die Wandung beständig und drückt dabei auch einen Teil der an der Wandung hängen gebliebenen feinen Wassertrübe an diese fest. Daher ist die Röhre innen glatt und glänzend, wenn man sie im Anbruch sieht. Im Sandwatt kann es dadurch vereinzelt zu einer geringen Graufärbung kommen. Daß in die Röhrenwandung Kot eingepreßt wird (WESENBERG-LUND 1904), ist nach der Lebensweise von *Corophium*, der Kotpillen bildet, unwahrscheinlich bzw. nur gelegentlich der Fall. Eisenanreicherungen in der Wandung, die zu einer rostbraunen Farbe führen, wurden nicht beobachtet, obwohl z. B. die im gleichen Siedlungsgebiet vorkommenden *Nereis*- und *Pygospio*-Röhren tief rostbraun gefärbt waren. Wohl aber wird durch den Zufluß sauerstoffhaltigen Wassers die Wandung etwas oxydiert, so daß sie sich im Längsschnitt durch den Bau als grauer, bis etwa 1 mm breiter Streifen gegen das umliegende schwarze

Sediment der Reduktionsschicht abhebt (vgl. a. WOHLBERG 1931). Bei großer Wohndichte, wie sie die *Corophium*-Siedlungen gewöhnlich auszeichnet, stehen die Röhren derart dicht, daß sich ihre einzelnen Oxydationshöfe gegenseitig beeinflussen und z. B. im Schlickwatt die Oxydationsschicht 3—4 cm tief in den Boden reicht, während sie ohne *Corophium* (in dichter Siedlung!) nur wenige mm tief reicht. Diese für ein Schlickwatt ungewöhnlich starke Oxydationsschicht ist auf den Umbildungsvorgang der mit dem Schlick abgelagerten organischen Substanz durch Bakterien und auf die senkrechte Verteilung der Kleinlebewesen sicher von großem Einfluß, besonders wenn man die Größe der *Corophium*-Siedlungen auf den oberen Schlickwattflächen in Betracht zieht. Der sonst stattfindende Fäulnisvorgang wird hier weitgehend durch Verwesung ersetzt. Die Bildung der Röhrenwandung hat gewisse Aehnlichkeiten mit der in den Siphoschächten von *Mya* oder *Scrobicularia*. Doch erlangt die Wandung von *Corophium* eine größere Festigkeit, wie man an den im Schlickwatt nach unruhiger See festzustellenden, freigespülten Röhrenfeldern, die allerdings nur 1—3 mm hoch sind, ersehen kann (vgl. a. WOHLBERG 1931).

WOHLBERG (1931) rechnet den *Corophium*-Bau zu den Taschenbauten von RICHTER (1927), U-Baue, die durch Spreitenbildung vertieft werden. Bei den vielen U-Bauen von *Corophium*, die im Jadegebiet auf das Vorhandensein einer Spreite untersucht wurden, konnte in Übereinstimmung mit RICHTER (1924) nie ein Hinweis auf diese gefunden werden; stets handelte es sich bei den *Corophium*-U-Bauen um allseitig geschlossene Röhren. Auch in den Siedlungen, in denen neben bis 8 cm tiefen auch viele nur 3—4 cm tiefe Röhren vorkamen, wo man für die tieferen eine Tieferverlegung durch Spreitenausbildung vermuten konnte, waren stets nur einfache U-Gänge nachzuweisen, die von vornherein so tief angelegt waren.

Eine Tieferverlegung der Röhren während des Winters wird von WESENBERG-LUND (1904) angegeben. Er fand im Winter bis 8 cm tiefe U-Gänge vor, während im Sommer solche bis nur 4 cm angetroffen wurden. Solche Tiefen der U-Baue wurden im Jadegebiet nahe der ThwL auch außerhalb der Frostzeiten beobachtet. Ihre Bedeutung konnte nicht ermittelt werden. Mit einem Absinken des Grundwasserstandes oder einer größeren Austrocknung des Bodens während der TZ hatten sie nichts zu tun, da sie, wie oben erwähnt, zahlreich inmitten der nur 3—4 cm tiefen U-Baue angetroffen wurden. Auch eine Größenverschiedenheit ihrer Bewohner konnte nicht festgestellt werden. Wohl aber könnte in Übereinstimmung mit ähnlichen Beobachtungen von THAMDRUP für die einfachen senkrechten Röhren oft eine Tiefe von 6—12 cm an den steiler ansteigenden Sänden nahe der ThwL, wo der Grundwasserspiegel unter die Siedlungsschicht von *Corophium* abfällt, festgestellt werden. Während der Frostzeiten gräbt sich *Corophium* tiefer im Boden ein, aber nur an den Stellen, wo der Frost die Siedlungsschicht des Schlickkrebsses längere Zeit beeinflusst. Ein solches Verhalten konnte bisher nur im Bereich der ThwL für diejenigen Sandwattgebiete der *Corophium*-Siedlung festgestellt werden, die durch Ostwindwetterlage über mehrere Tiden hinweg dem Frost ausgesetzt waren. Auf dem Watt wurde ein tieferes Vergraben nicht beobachtet, da hier die Frostwirkung nicht so tief reichte. An den erstgenannten Stellen war der Boden bis zu 8 cm fest gefroren (im dicht daneben liegenden, gleichartigen Sandwatt, das aber regelmäßig für kurze Zeit auch während der Frostwetterlage überflutet wurde, fror der Boden nur bis zu 3 cm Tiefe ein; hier waren noch die gewöhnlichen U-Baue festzustellen). Anders bei den höher gelegenen Siedlungen. Bei diesen hatte der Schlickkrebs den einen Schenkel des U-Baues geradlinig nach unten bis in eine Tiefe von 15—20 cm in den Boden verlängert. Zum Teil waren auch einfache senkrechte Röhren bis zu dieser Tiefe vorhanden, ohne gleichzeitige Ausbildung eines U-Baues. Die Röhren der Baue waren im oberen Teil durch eine Eissäule verstopft. Die Bodentemperaturen in 15 und 20 cm Tiefe schwankten wenig um 0° herum. In dieser Weise blieben manche Siedlungen über 12 Tiden hinweg von der Außenwelt abgeschlossen. An den gleichen Stellen waren die in der oberflächlichen Bodenschicht vorhandenen Arten, wie *Hydrobia*, Oligochäten, Nematoden, Ostracoden usw. längere Zeit eingefroren. Sie alle lebten nach dem Auftauen des Bodens im Aquarium weiter. Ueber die Verzweigungen der senkrechten Bauform von *Corophium* durch Brutgänge vgl. THAMDRUP (1935, S. 40).

Corophium weidet den Boden ab. Er steigt dazu bis zur Oberfläche der „Freßröhre“ und kratzt mit den beiden zweiten Antennen, die eng nebeneinander liegend ausgestreckt werden, Oberflächenmaterial des Bodens zusammen, das er zur Röhrenöffnung hinzieht und mit in die Röhre nimmt (MORTENSEN 1908, S. 57, u. a.). Hier werden die gesammelten Bodenteilchen von den Mundwerkzeugen zur Nahrungsaufnahme ausgesucht

(HART, 1930). Von den größeren Sandkörnchen werden anhaftende Kleinlebewesen abgeputzt, kleinere Detritusteilchen werden aufgenommen und der Rest wird auf den Grund der Röhre fallen gelassen, von wo der durch den Schlag der Pleopoden erzeugte Wasserstrom den größten Teil wieder zur anderen Röhre, der „Kotröhre“, hinausbefördert (WOHLENBERG 1931, THAMDRUP 1935). Da der Krebs in seiner Röhre sehr wenig ist und sich in ihr umdrehen kann, kommt es auch vor, daß der Wasserstrom umgekehrt werden kann und dann das Material zur „Freßröhre“ herauskommt. Größere Brocken kann der Krebs auch selbst herausbefördern, wenn er diese auf den eingeknickten Spitzen der zweiten Antennen zur Freßröhrenöffnung hochschiebt und nach außen entleert, um zugleich wieder neues Material zum Fressen zu sammeln und in die Röhre zu nehmen (Aquarium-Beobachtungen!). Die ansehnlichen Nahrungsschlacken führen zu einer reichen Kotausscheidung. Der Kot wird zusammen mit den nicht aufgenommenen Sandkörnchen usw. aus der Röhre herausgestrudelt.

Der Schlickkrebse ist beim Zusammenscharren des Bodens von der WZ vollkommen unabhängig. Während der TZ fährt er mit dem Einsammeln von Boden fort, solange die Oberfläche noch größere Feuchtigkeit besitzt (TRUSHEIM 1930, WOHLBERG 1931, THAMDRUP 1935). Dabei werden immer neue Abschnitte um die Röhrenöffnung herum abgeweidet, so daß zuletzt schließlich eine von der Größe des Tieres, offenbar aber auch von der Beschaffenheit des Bodens abhängige, verschieden große Weidefläche abgesehen ist, deren Durchmesser im allgemeinen zwischen 1 und 2 cm liegt, aber auch noch größer werden kann (TRUSHEIM 1930). Ein Ausspülen der Röhre ist während der TZ nicht möglich, solange die Bodenoberfläche trocken liegt. Sobald diese unter Wasserbedeckung kommt, werden dann die angesammelten Nahrungsreste zur Kotröhre hinausgestrudelt (WOHLBERG 1931, THAMDRUP 1935). Dann kann *Corophium* in der beschriebenen Weise mit der Nahrungseinsammlung fortfahren. Nach Untersuchungen von HART (1930) ist während der WZ auch ein Fischen der Wassertrübe möglich, deren Wahrscheinlichkeit durch den reicheren Gehalt an verwertbaren Nahrungsstoffen noch nähergelegt wird. Aus diesem Grund rechnet REMANE (1933) *Corophium* zu den Filtrierern. Doch schon die mächtige Ausbildung der zweiten Antennen deutet darauf hin, daß die fischende Ernährungsweise von untergeordneter Bedeutung bleibt (vgl. a. WOHLBERG) und wenigstens im Watt die vorwiegende Ernährungsweise das Abweiden des Bodens ist. HART (1930) hat auch nachgewiesen, daß *Corophium* beim Fischen auf eine Röhre angewiesen ist, da ohne eine solche kein an den Mundwerkzeugen vorbeifließender Wasserstrom zustande kommt. In einem unbeachtet gebliebenen Standglas mit *Corophium*, auf dessen Wasseroberfläche sich eine Bakterienhaut gebildet hatte, konnte ich beobachten, daß die Schlickkrebse nach ihr hinaufschwammen und sich kleine Schollen abrissen, die sie mit nach unten in ihren Bau nahmen.

Mit der geschilderten Ernährungsweise des Schlickkrebsees stehen auch die in den *Corophium*-Siedlungen anzutreffenden Lebensspuren in Zusammenhang. Durch das nacheinander erfolgende Abweiden der einzelnen Abschnitte der Weidefläche um die Freßröhrenöffnung herum kommt es zur Bildung sternförmiger Fraßspuren (TRUSHEIM 1930). Zugleich aber kommt es zu einer kegelförmigen Erhöhung des Bodens um die Freßröhre (TRUSHEIM 1930, WOHLBERG 1931). Die Zahl der Sternstrahlen kann entsprechend dem Bodenzustand, der Austrocknungsgeschwindigkeit von 0 (z. B. wenn der Boden nahe der ThwL mit einer Cyanophyceendecke oder einer Diatomeendecke bedeckt ist, vgl. THAMDRUP) bis über 20 (TRUSHEIM) schwanken. Bei dichter Siedlung beeinflussen sich die einzelnen Weideflächen derart, daß es nur zur Ausbildung der kegelförmigen Erhöhungen kommt (WESENBERG-LUND 1904, TRUSHEIM 1930, WOHLBERG 1931). Im Schlickwatt fehlen die Sternspuren, da hier das bindige Sediment nicht so leicht zusammengekratzt werden kann wie im lockeren Sandboden, so daß hier nur die kegelförmigen Erhöhungen zustande kommen, die jedoch auch niemals das Höhenmaß wie auf dem Sandwatt erreichen. Hier sieht man meistens nur die kurzen Schachtöffnungen 1—3 mm vorstehen. Während der TZ kommt es in *Corophium*-Siedlungen zu einem Wattgeräusch, das dadurch entsteht, daß der aus der Röhre zum Fressen herauskommende Krebs zwischen den zweiten Antennen ein Wasserhäutchen spannt, das mit einem leisen Geräusch zerplatzt (WOHLBERG 1931).

In hoch gelegenen *Corophium*-Siedlungen des während der TZ oberflächlich stark austrocknenden Sandwattes kommt es außerdem zu einem Verschuß der Röhre (MORTENSEN, 1900, S. 56). Hier sind dann über den Röhren kuppelförmige Bodenanhäufungen während der TZ die einzigen Siedlungsspuren des Schlickkrebsees (Abb. 58). Durch das Ausstoßen der Nahrungsschlacken aus der Kotröhre kann es bei ruhigem Wasser zu einer kegelförmigen Anhäufung des größeren Materiales um die Kotröhrenöffnung kommen, doch

meistens wird das lockere Material durch die Wasserbewegung sofort zerstreut. Da die Kotpillen spezifisch leichter sind als Sand, was sich aus der Nahrungsauswahl ergibt, werden sie leichter verfrachtet als dieser (s. a. WOHLLENBERG). Doch das gilt nur für das Sandwatt; denn im Schlickwatt wird ihr den Bodenteilchen gegenüber geringeres Gewicht wieder durch ihre Größe aufgehoben. Sie werden hier vor allem bei stärkerer Wasserbewegung verfrachtet, weil sie locker auf dem bindigen Schlickboden liegen. Der Schlickkrebis ist als Schlicksammler auf dem Watt bereits von älteren Autoren in seiner anwuchsfördernden Bedeutung erkannt worden (GROVE 1857, WESENBERG-LUND 1904). In neuerer Zeit ist er in seiner Bedeutung für den Anwuchs des Wattes von RICHTER (1924) und besonders WOHLLENBERG (1931) untersucht worden. Für die Jadebusen-Watten wirkt der Schlickkrebis anwuchsfördernd, sowohl durch die Bildung von Kotpillen, wie auch durch die Bildung seiner zahllosen verschleimten Schlickröhren, da *Corophium*-Siedlungen nur

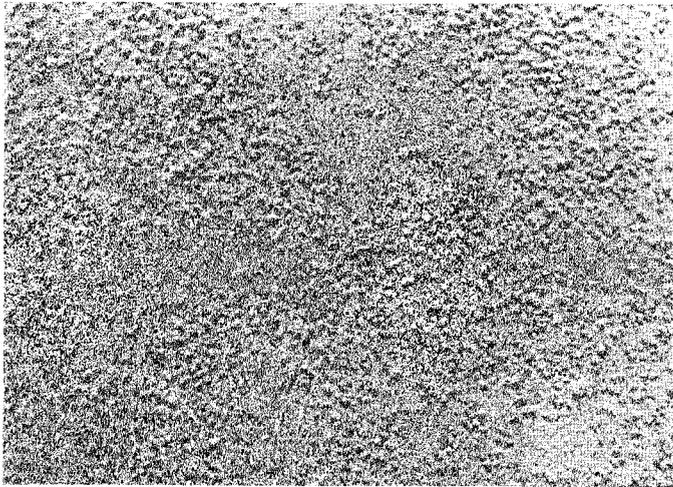


Abb. 58. *Corophium*-Siedlung im zur TZ stark eintrocknenden Sandwatt nahe der Hochwasserlinie bei Mellum. Die Baue sind während des größten Teiles der TZ von einem halbkugelförmigen Sandhäufchen verschlossen. (Verf. phot., Sommer 1936, Mellum-Watt).

im oberen Wattengürtel angetroffen werden. In den stärkeren Wasserbewegungen ausgesetzten kleineren Gebieten mit einem festeren, z. T. kleiartigen Boden, ebenso an der Abbruchkante des Oberahne'schen Feldes fördert er örtlich den Abbruch. Doch selbst an diesen Stellen wirkt er, für den Jadebusen als Ganzes gesehen, durch die Bildung von Kotpillen schlickanreichernd.

Die Fortpflanzungsweise des Schlickkrebises ist von HART und THAMDRUP untersucht worden. Die Fortpflanzungszeit liegt in der wärmeren Jahreszeit, zwischen April bis September. Im Verlaufe dieser Zeit werden mehrere Bruten erzeugt. Die Jungen schlüpfen bereits als mehr oder weniger fertige kleine Schlickkrebise und leben die erste Zeit in kleinen Brutgängen, die noch mit dem Mutterbau zusammen-

hängen (vgl. THAMDRUP S. 40), soweit der Bau ein einfacher, senkrechter Schacht im oberen Sandwatt ist. Wieweit dieses Verhalten auch für die U-Baue der Schlickwatten zutrifft, konnte nicht ganz geklärt werden. Man findet hier U-Baue von 0,5 bis 2 cm Tiefe mit Jungtieren, deren Gänge nadelförmig dünn waren und die nicht (mehr?) mit den Bauen der alten Tiere in Zusammenhang standen. Die Lebensdauer von *Corophium* beträgt nach HART 1½ Jahre.

Corophium wird hinsichtlich seiner Seßhaftigkeit verschieden beurteilt. Die Röhre ist für *Corophium* Bedingung zur ungestörten Nahrungsaufnahme. Außerdem bietet sie ihm Schutz vor den zahlreichen Feinden (Vögel, Fische, Strandkrabben u. a.) und gegen Austrocknung in hochgelegenen Siedlungen. Andererseits kann man den Schlickkrebis im Schlickwatt zu Tausenden auf der Oberfläche, solange diese feucht genug ist, während der ganzen TZ auf dem Boden umherlaufen sehen (Abb. 59). Der Krebs streckt beim Kriechen die beiden zweiten Antennen nach vorn, winkelt die Spitze in den Boden ein und zieht sich dann etwas nach vorn, wobei er gleichzeitig mit dem etwas eingeklappten Hinterende und durch heftiges Schlagen der Pleopoden nachhilft. Die auf dem Boden herumkriechenden Tiere waren gegen eine Beschattung vollkommen unempfindlich: Auch in der ersten Zeit der Ueberflutung, noch bei einem Wasserstand von 0,5 m, sind die Krebse bis zur Wasseroberfläche schwimmend anzutreffen. Sie schwimmen hier ein kurzes Stück, lassen sich dann etwas abfallen, beginnen wieder zu schwimmen usw. Durch den Gezeitenstrom werden sie kleinere Strecken verfrachtet, was besonders für die Siedlungen der Prielrandwatten gilt. Die Wanderungen von *Corophium* sind an den gleichen Stellen zu verschiedenen Zeiten verschieden, ohne daß Austrocknung oder dergl. dafür verantwortlich gemacht werden konnten. Diese verschiedenen Verhaltensweisen sind auch bei anderen Tierarten des Wattes, besonders *Nereis* und *Litorina* beobachtet worden. Es ist

aber bis jetzt nicht möglich gewesen, hierbei irgendwelche sicheren Gesetzmäßigkeiten festzustellen. Nur soviel konnte sichergestellt werden, daß die Verhaltensweisen nicht von einzelnen Faktoren bestimmt werden, sondern wahrscheinlich von komplexeren Zustandsveränderungen der Umwelt ausgelöst werden. Doch wie WOHLBERG (1931) betont, endet dieser vorübergehende Aufenthalt stets nach kürzerer Zeit mit der Besetzung einer Röhre. Hat diese schon einen Bewohner, dann entspinnt sich ein Kampf um dieselbe. Der Kampf des siegreichen Angreifers wird von MORTENSEN (1908, S. 57) und WOHLBERG (1931, S. 16) anschaulich geschildert. Gelingt es aber dem Eindringling nicht, den Einmieter zu vertreiben, dann konnte ich im Aquarium öfters beobachten, daß der Einmieter schließlich den mit den Antennen voran in seinen Bau eindringenden Fremdling auf den Spitzen der zweiten Antennen aus dem Bau heraus und über den Boden hochhob, um ihn dann in einiger Entfernung von der Röhrenöffnung abzusetzen, was gewöhnlich das Ende des Kampfes bedeutete. Die Röhre dient also hintereinander vielen Tieren zum Aufenthalt, wird aber offenbar nur selten neu gebaut, da man sonst mehr leere Baue innerhalb der *Corophium*-Siedlung antreffen müßte. Wieweit der gleiche Bau von den wechselnden Einmietern in gleicher Weise benutzt wird, ob Kot- und Freßröhre sich immer gleich bleiben, konnte noch nicht sicher im Watt festgestellt werden. Die Gleichheit der beiden Röhrenschenkel und die Wendigkeit des Tieres im Schacht lassen

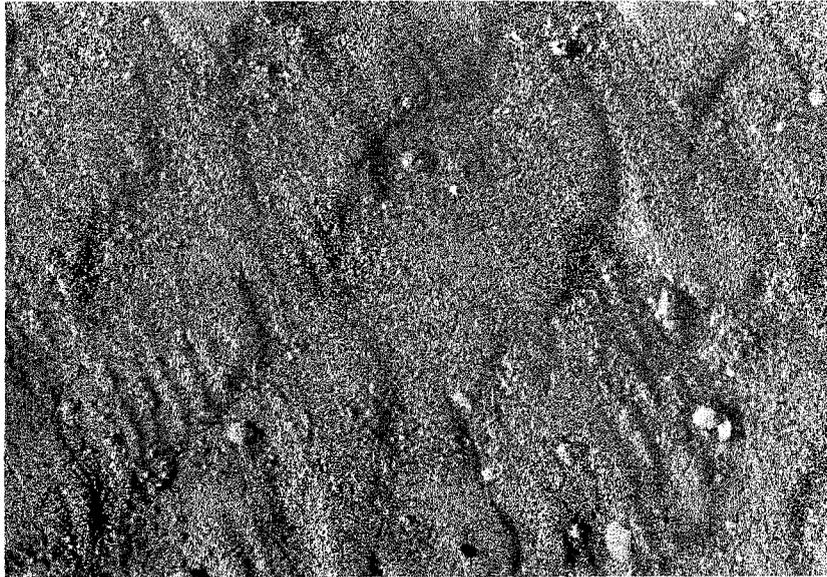


Abb. 59. Kriechspuren von *Corophium volutator* im Schlicksandwatt SO vom Oberahneschen Feld. (Verf. phot., Sommer 1935, Oberahn).

an die Möglichkeit einer verschiedenen Verwendung durch die einzelnen Einmieter denken. In dieser Hinsicht unterscheidet sich der *Corophium*-Bau wesentlich von dem des Wattwurmes, bei dem zu der funktionellen Verschiedenheit der beiden U-Schenkel auch eine morphologische getreten ist; auch kann sich der Wattwurm innerhalb seiner Röhre nicht umdrehen.

Im Zusammenhang mit den häufigen Wanderungen auf dem Boden trifft man in der *Corophium*-Siedlung auch massenhaft Kriechspuren (Abb. 59) an, die stellenweise ein derart dichtes Geflecht bilden, daß kaum noch eine freie Bodenfläche zu sehen ist. Selten sind dagegen die Kriechspuren im oberen Sandwatt zu finden. Die Kriechspuren (WESENBERG-LUND u. a.) sind meistens nur einfache Rinnen von muldenförmigem Querschnitt, etwa 2—3 mm breit und kaum 1 mm tief. Ihr Verlauf ist vollkommen unregelmäßig gewunden. Die einzelnen Spuren, sowie ein und dieselbe Spur überkreuzen sich oft. Daneben kommen bei einer mehr spannerartigen Bewegung des Krebses („looping movement“, HART) noch zierliche „Perlschnurfahrten“ (TRUSHEIM 1930) vor, die man besonders schön auf den glatten Oberflächen der feinsandigen Prielgleithänge mit *Corophium*-Siedlungen beobachten kann.

Der Schlickkrebbs ist an keine bestimmte Bodenart gebunden. Im Jadenbusen tritt *Corophium* bestandbildend im wassergesättigten Kleiboden, im weichen Schlickboden, im festen wie auch im sehr weichen Schlicksandboden und im reinen Sandboden auf; letzterer kann sogar noch reich mit grobem Kies durchsetzt sein. Aus den Analysen geht deutlich hervor, daß *Corophium* nicht an bestimmte petrographische Bodeneigenschaften gebunden ist. Bedingung ist nur, daß der Boden lagebeständig und entweder weich oder locker genug ist, um ein leichtes Eingraben zu ermöglichen. Im oberen Sandwatt des südlichen Heppenser Wattes wechselten tiefer liegende Bodenmulden mit höher liegenden Bodenrücken ab. Die Mulden hatten an der Oberfläche eine dünne Schlickdecke, die den Boden auch während der TZ noch lange feucht hielt. Auf diese Stellen waren auch die *Corophium*-Siedlungen beschränkt. Sehr oft war der Boden aber in den Mulden von einer oder mehreren dünnen, durch Eisenoxydhydrat-Anreicherungen verhärteten Sandschichten durchsetzt. Wo das der Fall war, fehlte auch stets *Corophium*. Lagen diese Eisenschichten in Bodenmulden, dann hatte sich an der Oberfläche sehr oft eine Diatomeendecke entwickelt, die eine geringe Schlickanreicherung bewirkte. Zugleich damit war eine beständige Eisenanreicherung verbunden, so daß diese Stellen dauernd für *Corophium* ungeeignet blieben. Es ist möglich, daß die Gebiete mit eisenhaltigen Schichten überhaupt erst durch die Diatomeendecken geschaffen worden sind. In den einmal von *Corophium* besetzten Gebieten kam es nie zur Entwicklung einer Diatomeendecke. Daß Diatomeendecken bei größerer Entfaltung für den Schlickkrebbs auch unmittelbar ein sehr wirksames Siedlungshindernis werden können, indem sie die Oeffnungen des *Corophium*-Baues verschließen, zeigte WOHLBERG (1931). Außerdem scheint aber die Bildung einer dichten Diatomeendecke infolge der damit verbundenen schlechteren Bodendurchlüftung auf *Corophium* ungünstig einzuwirken. Denn *Corophium* meidet faulenden Boden. Auch LAMBERT (1930) fand *Corophium* in den Marschgräben in Gegenwart faulender Pflanzen nur dann, wenn die Fäulnis nicht zu stark war. Auch die Untersuchungen von THAMDRUP (1935) über den Atmungsstoffwechsel führten zu einem verhältnismäßig großen Sauerstoffbedürfnis des Schlickkrebbses.

Eine Abhängigkeit von der Dauer der TZ besteht für *Corophium* nicht. Bedingung ist nur, daß der Boden innerhalb der Siedlungsschicht des Krebses während der TZ noch feucht bleibt. Das vorwiegende Vorkommen von *Corophium* in den oberen Wattengebieten hat seinen Grund mit darin, daß nur hier der Wattboden auch in seinen oberflächlichen Schichten lagebeständig ist. Sobald der Boden auch im übrigen Watt innerhalb der Siedlungsschicht von *Corophium* lagebeständig ist, kommt *Corophium* auch darin vor, wenn er nicht bereits von anderen, im Konkurrenzkampf erfolgreicherer Arten eingenommen wird. Denn die ganze Lage der *Corophium*-Siedlungen im unteren Watt deutet darauf hin, daß *Corophium* in seinem bestandbildenden Auftreten sehr stark durch biologische Konkurrenz von seiten anderer Arten der Endobiose des Wattes bestimmt wird.

Eine Platzkonkurrenz zwischen *Cardium* und *Corophium* gibt THAMDRUP aus dem nordfriesischen Watt an. Auch *Arenicola* verdrängt in dichter Siedlung *Corophium* vollkommen. Das konnte sehr schön im oberen Sandwatt des südlichen Heppenser Wattes beobachtet werden. Hier lagen inmitten größerer *Corophium*-Siedlungen kleinere *Arenicola*-Siedlungen. Die Wattwürmer kamen etwa in einer Wohndichte von 20 bis 40/qm vor. Vereinzelt wurde noch *Pygospio* und *Nereis* in den Wattwurm-Siedlungen angetroffen, aber *Corophium* fehlte vollkommen. Zu der Siedlungsweise der Wattwürmer an dieser Stelle sei kurz mitgeteilt, daß sie in dem ziemlich reinen, aber lagebeständigen Sandboden Freßschächte ausgebildet hatten. Die Kothaufen waren meistens sehr groß, da die WZ einmal sehr kurz war (etwa 20%) und die Stellen sehr geschützt lagen, so daß die Kothaufen auch während der WZ nicht immer vollkommen durch die Wasserbewegung zerstört wurden. Die bodenauflockernde Tätigkeit des Wattwurmes zeigte sich deutlich darin, daß die Wattwurm-Siedlungen ausschließlich in bis 15 cm tiefen Wassertümpeln lagen, die auch während der TZ noch Wasser behielten.

In den großen *Corophium*-Siedlungen auf den Wattflächen des Jadebusens kommen häufiger *Nereis diversicolor*, *Pelosclex benedeni*, stellenweise auch *Scrobicularia plana* und *Heteromastus filiformis*, seltener *Pygospio elegans* vor. Während *Nephtys hombergii* in den *Corophium*-Siedlungen der Schlickwatten im südlichen Jadebusen fehlte, wurde sie in den *Corophium*-Siedlungen des Sandwattes (im südlichen Heppenser Watt) vereinzelt angetroffen. Die Wohndichte des Schlickkrebbses beträgt stellenweise bis zu 40 000/qm, bleibt aber im allgemeinen zwischen 5 000 und 20 000/qm. Sehr einheitliche *Corophium*-Siedlungen findet man besonders in den Prielrandwatten des Sander, Bockhorner, Jade- und Seefelder Wattes. Hier betragen die Wohndichten von *Corophium* im allgemeinen

20000 bis über 40000/qm. Infolge der starken Weidetätigkeit des Schlickkrebsses kommt es nirgends zur Bildung von auch nur geringen Diatomeenbeständen. Innerhalb der *Corophium*-Siedlung bleibt der Boden stets grauschwarz. Es fehlt auch die reiche Durchschleimung des Bodens, wie sie etwa in den großen *Mya*-Siedlungen beobachtet werden kann. Das Fahren mit dem Schlickschlitten durch diese *Corophium*-Siedlungen ist infolge des Fehlens von Diatomeendecken auch nicht so leicht wie in den *Mya*-Siedlungen.

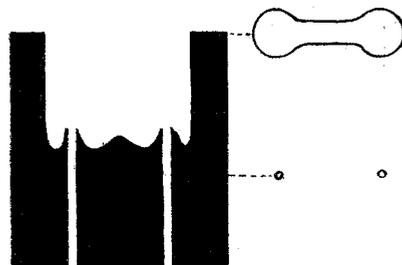
Sehr häufig sind innerhalb der *Corophium*-Siedlung des Jade-Wattes kleine Flecke von dichten, filzigen Cyanophyceenrasen. Es handelt sich hier vorwiegend um *Microcoleus*-Arten (bes. *M. lyngbyaceus* (Kütz) Thur., weniger häufig *M. chthonoplastes* Thur.). Von *Corophium* werden diese Cyanophyceenfilze gemieden. Die Cyanophyceenrasen bilden aber nirgends größere, zusammenhängende Flächen. Die untere Grenze ihres Vorkommens fällt ungefähr mit der +3 m-Linie zusammen, was einer TZ von etwa 55% entspricht.

Die wenigen kleinen Stellen, wo innerhalb der *Corophium*-Siedlung *Zostera nana*-Flecke vorkamen, wurden ebenfalls vom Schlickkrebss gemieden. Im allgemeinen aber bleibt die *Corophium*-Siedlung arm an größeren Begleitformen, gegen deren Platz- und Nahrungskonkurrenz sich *Corophium* nicht behaupten kann. Auch im Prielgebiet bleibt *Corophium* sehr oft auf die von anderen Arten (*Nephtys*, *Heteromastus*, *Nereis*, *Scrobicularia*) noch nicht in stärkerem Maße besiedelten Stellen beschränkt, vor allem auf den oberen Teil der Gleithänge und einen schmalen Streifen der Prielrandwatten.

Corophium ist im Prielbereich erster Besiedler des neugebildeten Bodens, zusammen mit *Peloscolex benedeni*, *Pygospio elegans* und stellenweise *Isotomurus palustris*. Auch in den kleiartigen Schlickbänken, die als widerstandsfähigere Reste alter Schlickschichten dem Abtrag des während der TZ schnell strömenden Prielwassers länger standhalten, kommt *Corophium* fast in reiner Siedlung vor. Ähnliche, sandigere Stellen kommen auch auf den Schräghängen der Westwatten vor; auch hier besteht die Besiedlung vorwiegend aus *Corophium*, zu dem sich stellenweise *Polydora* hinzugesellen kann.

C. III. d. 2) Die *Corophium*-Siedlung der Abbruchkante des Oberahneschen Feldes.

Im Anschluß an die *Corophium*-Siedlung sei noch die Besiedlung des Gezeitengürtels von Oberahn besprochen, da für diesen eine ausgeprägte *Corophium*-Siedlung kennzeichnend ist. Der Gezeitengürtel des Oberahne'schen Feldes wird von einer im starken Abbruch befindlichen Steilkante gebildet und kann nicht mehr als Watt bezeichnet werden (Abb. 60). Die Abbruchkante besteht aus mehreren treppenartig von der TnwL aufsteigenden Abbruchsockeln, nur an der Ostseite ist eine natürliche Steilkante vorhanden, die jedoch nicht bis zur TnwL abfällt. Die Abbruchkante wird von der TnwL bis ungefähr 0,5 m unterhalb der ThwL von einer *Corophium*-Siedlung mit sehr großer Wohndichte eingenommen. Die in dem weichen (Bodenhärte 10–11 cm) Kleiboden aus-



gebildete Bauform des Schlickkrebsses weicht von der aus dem Watt bekannten stark ab. *Corophium* baut anfangs auch hier 3—8 cm tiefe U-Röhren. Die Röhren haben nie irgendwelche Eisenanreicherungen, wie sie den im gleichen Boden befindlichen Wurzelröhren zukommen. Den Röhren des *Corophium*-Baues fehlt daher auch jede größere Festigkeit, so daß man auch niemals den freigespülten Röhrenenden begegnet. Diese vom Watt her bekannte Bauform geht nach einiger Zeit in die folgende über (Abb. 61): von der Oberfläche führt ein im Querschnitt hantelförmiger Schlitz teilweise bis über 4 cm tief in den Boden. Am Grunde des schlitzförmigen Schachtes liegen die beiden Oeffnungen des U-Baues. Sie stehen als kleine, papillenförmige Erhebungen meistens etwas vor (s. Abb. 61). Der schlitzförmige Schacht verdankt seine Entstehung der Scharrtätigkeit des Schlickkrebsses um die Röhrenöffnungen. Wie bei der Nahrungsaufnahme beschrieben wurde, entsteht dadurch ein ringförmiger Wallgraben um die in der Mitte eines kleinen erhobenen Kegels ausmündende Freßröhrenöffnung. Durch die starke Wasserbewegung wird sie bald abgewaschen. Es entsteht eine kleine Vertiefung, die allmählich weiter in den Kleiboden einsinkt. Schon oben wurde erwähnt, daß die Unterscheidung von Freß- und Kotröhre nicht morphologisch, sondern nur physiologisch gilt. Hier ist ein weiterer Hinweis für diese Vermutung. Denn die beschriebenen Vertiefungen kommen nicht nur bei der Freßröhre, sondern auch bei der Kotröhre zustande. Die beiden Röhren senken sich gleichzeitig in den Boden ein. Der zwischen ihnen befindliche First verschwindet ebenfalls nach und nach, so daß schließlich der schlitzförmige Schacht zustande kommt. Der hantelförmige Querschnitt wird sicher dadurch ebenfalls zwanglos erklärt. Die Tiefe des Schlitzschachtes und des U-Baues stehen in einem umgekehrten Verhältnis zueinander. Diese Bauweise steht, wie die bisherigen Beobachtungen vermuten lassen, mit einer besonderen Verhaltensweise des Schlickkrebsses in Beziehung.

Die Bildung der Schlitzschächte im Zusammenhang mit der großen Wohndichte des Schlickkrebsses führt zu einer wirksamen Zerlöcherung der Oberfläche (vgl. Abb. 62). Von SCHÜTTE (1911) und RICHTER (1924) ist *Corophium* für den raschen Abbruch der Hallig

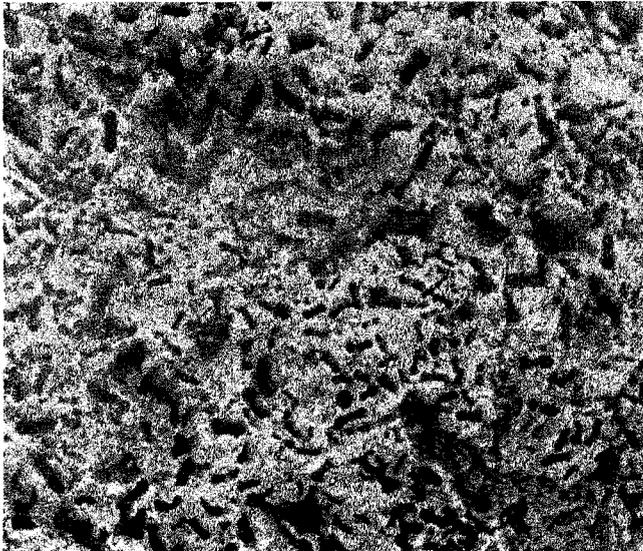


Abb. 62. Nahaufnahme der Abbruchkante mit dichter Besiedlung von *Corophium volutator*. Von den Bauen des Schlickkrebsses sind die Oeffnungen der Schlitzschächte zu sehen, bzw. wo diese bereits zerstört sind, die Anschnitte des unteren, U-förmigen Baues. (Verf. phot., Sommer 1936, Oberahn).

Oberahn aus diesem Grunde auch mit verantwortlich gemacht worden. Durch den Abbruch der dünnen Kleiwände zwischen den Schlitzschächten, die oft nur noch 2—4 mm Stärke haben und in erster Linie durch die Brandung bei unruhigem Wetter zerstört werden, entstehen kleine Schlickbröckchen, die zusammen mit den abgebrochenen Enden der freigespülten Pflanzenroströhren, die massenhaft an der Abbruchkante anstehen, am Fuße der Insel liegen und besonders im Osten der zu größeren Spielsäumen (ein bis mehrere Meter Breite und bis 0,5 m Dicke) zusammengespült werden. Während sonst der Kleiboden nur um Bruchteile eines Millimeters unter Bildung von feinem Schleifmehl abgetragen wird, geht die Zerstörung durch den bröckeligen Zerfall der *Corophium*-Schlitzwände viel rascher. Die schnelle Zerstörung der Insel wird jedoch nicht durch *Corophium* bewirkt, sondern durch die Bodensackungen, wie sie an jeder Steilkante eines Bodens,

dessen Teilchen gegeneinander verschiebbar sind, auftreten, besonders während der TZ, wo der Gegendruck des Wassers fehlt. Der Kleiboden ist an der Kante ziemlich wasserreich, sein Wassergehalt beträgt etwa 40 Gew.%, die Bodenstärke 10 bis 11 cm. Es entstehen oft in 0,5 bis fast 1 m Entfernung vom Rande der Insel Sackungsrisse. Die Risse werden durch die Brandung schnell größer, so daß schließlich größere Kleiklumpen von der Kante abstürzen und am Fuße der Kante zu größeren Geröllen aufgelockert werden.

Bleiben sie auf der waagerechten Fläche eines Abbruchsockels liegen, so sind nach längerer Zeit kleine Kolke um sie herum entstanden. Die Gerölle bilden an vielen Stellen der Westkante am Fuß der Insel breite Blocksäume. Sie werden erst nach längerer Zeit zerstört und als kleinere Gerölle auch verfrachtet. Nach stärkeren Stürmen wurden sie auch auf dem Grünland der Insel angetroffen (mit einem Durchmesser von 10 bis 20 cm), durch die Brandung dorthin gebracht. Durch diese Bodensackungen entstehen die großen treppenförmigen Abbruchsockel an der Westseite der Insel (Abb. 60). Der Schlickkrebis ist an der Abbruchkante sehr ungleich verteilt. Er besiedelt besonders die waagerechten Flächen der westlichen Abbruchsockel und deren Kanten, soweit sie schräg aufsteigen. Seltener und nur in kleinen talförmigen Einschnitten mit schräg aufsteigenden Wänden kommt *Corophium* auch an der Steilkante vor. An den senkrecht aufsteigenden, ungeschützten Steilkanten fehlt er. Deshalb ist auch am Ostrande der Insel die *Corophium*-Siedlung sehr spärlich vorhanden, die hier meist auf den schräg ansteigenden Fuß der Kante und auf die Einschnitt in dieselbe beschränkt bleibt. Die abbruchfördernde Wirkung des Schlickkrebses ist mithin vorwiegend auf die waagerechten Flächen der Abbruchsockel und auf den Fuß der Steilkanten beschränkt. Auf den waagerechten Flächen kommt es oft zur Ausbildung kleinerer Abbruchsockel, die dadurch entstehen, daß die vorderen Schlitzwände der *Corophium*-Baue abgebrochen sind, die hinteren aber noch stehen. Es können sich sogar mehrere dieser kleinen Abbruchsockel übereinander aufbauen. Auch die unregelmäßigen Vertiefungen, die stellenweise auf den Flächen der großen Abbruchsockel angetroffen werden können, sind wohl auf *Corophium* zurückzuführen. Die Besiedlung des Fußes der Steilkanten verhindert, daß hier der Schräghang nicht allzugroß wird, unterstützt also die Ausbildung eines Steilhanges. Im obersten Teil der Kante wird der Abbruch im Sommer noch durch entstehende Trockenrisse gefördert. Diese reichen jedoch nur selten bis in die oberen *Corophium*-Siedlungen hinein.

Trotz der Verschiedenheiten des Ost- und Westufers hinsichtlich der Besiedlung mit *Corophium* und der Ausbildung der Abbruchkante verkleinert sich dennoch die Insel ringsum gleichmäßig (LÜDERS 1937). Das ist umso merkwürdiger, weil gerade die Westkante den aus westlichen Richtungen kommenden Stürmen und infolge der unmittelbar davorliegenden tieferen Rinne auch einer viel stärkeren Brandung ausgesetzt ist, als die an das Watt grenzende niedrigere Ostkante, an der nur bei den selteneren (vergl. Windrose, Abb. 2) und im Durchschnitt auch schwächeren Ostwinden Brandung steht.

Die der Brandung voll ausgesetzte Abbruchkante von Oberahn ist ein einzigartiger Biotop innerhalb der *Corophium*-Variation, wie er ähnlich nur noch vereinzelt in den vorübergehend auftretenden Schlicksandbänken auf den Schräghängen der Westwatten angetroffen wird, wo *Corophium* ähnliche, wenn auch schwächere Abbrucherscheinungen hervorruft. Auch die Kleikante des Grodens in der Nordostecke des Jadebusens zeigt an ihrem Fuße zum Teil eine *Corophium*-Siedlung, nicht aber z. B. die ganz ähnliche nördlich des Sehestedter Moores. In der *Corophium*-Siedlung aller dieser Abbruchkanten kommt von ganz vereinzelt *Nereis diversicolor* und noch selteneren *Petricola pholadiformis* abgesehen als Vertreter der Endofauna ausschließlich *Corophium* vor. Die Abbruchkante von Oberahn bietet dem Schlickkrebis sehr günstige Lebensbedingungen, da er hier einen weichen aber bindigen Boden vorfindet und keine der zahlreichen Konkurrenten aus dem Watt hier vorkommen. Größenunterschiede zwischen den in der Abbruchkante lebenden Tieren und denen der im Osten der Insel gelegenen Kleiplatte bestehen nicht; ebenso deutet die ungeheure Wohndichte auf zusagende Lebensbedingungen.

Eine Gefahr für den Schlickkrebis in der Abbruchkante des Oberahnischen Feldes bildet starker Eisgang. So wurden durch den einige Tage anhaltenden ungewöhnlichen Eisgang im Januar 1937 fast alle Schlickkrebse von Oberahn dadurch vernichtet bzw. verfrachtet, daß die an der Steilkante sich vorbeischiebenden Eisschollen den Kleiboden bis über die Siedlungstiefe der Schlickkrebse hinaus abscheuerten. Noch im April war *Corophium* in der Abbruchkante selten (120—300/qm). Die Schlitzschächte waren ganz verschwunden, die Oberfläche der Abbruchsockel war einheitlich glatt. Im Watt um die O-N-Seite der Insel waren große Mengen kleiner Kleigerölle zusammengespült.

Die Insel wird, von den an das westliche tiefere Fahrwasser grenzenden Teilen abgesehen, nicht bis zur TnwL abgetragen, der Abtrag hört im Osten der Insel mit einer Höhe von ungefähr 1,5 m auf. Hier ist eine breite Kleiplatte vorhanden, die nach der Wattseite zu allmählich von Schlicksand überdeckt wird. Auch hier siedelt *Corophium* stellenweise in größerer Wohndichte. Da hier die Brandung fehlt, gleichen die Baue vollkommen denen des Wattes, es sind nur einfach U-Röhren ausgebildet. Auf dieser Kleiplatte liegt sehr oft ein dünner Schlicksandbrei. Hier kommen bereits *Pygospio*, *Mya* und

Scrobicularia vereinzelt vor, *Pygospio* selbst dann, wenn der Schlicksand stark mit Bruchschill vermischt ist. Ganz vereinzelt werden auch lebende *Petricola pholadiformis* angetroffen. Nach der Insel zu ist meist ein breiterer Streifen der Kleiplatte von Muschelschalen, besonders *Cardium*, *Mytilus* und *Mya* bepflanzt, die gewölbt-oben dicht an dicht liegen. Die Besiedlung des Kleibodens ist hier sehr schwach, nur vereinzelt werden *Corophium*, *Pygospio* und *Polydora* angetroffen. Die Muschelschalen bleiben auf dem Kleiboden sehr lange liegen, wie aus ihrem zeitweise reichen Bewuchs hervorgeht. Neben Schlauchdiatomeen und Grünalgen siedelt sich auf ihnen auch *Balanus* an. Von den drei im Gebiet vorkommenden Arten wird auf den Schalen von Oberahn vorwiegend *B. improvisus*, dann *B. balanoides* und weniger zahlreich *B. crenatus* angetroffen. Der Grunddurchmesser von *B. improvisus* beträgt etwa über 1 cm, der von *B. balanoides* wurde bis zu 1,8 cm gemessen. Die Abbruchkante der Insel besitzt im obersten Teil während des Frühjahrs einen dichten *Enteromorpha*-Gürtel, der besonders schön und einheitlich an der Ostkante ausgebildet ist, an der Westkante bis auf ganz vereinzelt Stellen fehlt. Schon Mitte Mai fehlen die Grünalgen vollkommen, der obere Teil der Kante bleibt bis zum nächsten Frühjahr grauer, pflanzenloser Schlickboden. Erst etwa 1 m unterhalb der oberen Kante bis zur TnwL hinunter ist dafür im Mai ein brauner Rasen von Schlauchdiatomeen vorhanden, deren Schläuche bis 2 cm lang werden. Auch dieser Rasen ist besonders schön an der Ostkante entwickelt. An der Westkante bleibt er auf die Steilkanten beschränkt und fehlt an den dicht mit *Corophium* besiedelten Stellen. Ende Sommer ist der Diatomeenrasen aber nur spärlich ausgebildet und mehr auf die zahlreichen kleinen tal förmigen Einschnitte in die Inselkante beschränkt.

Auch die Schlickgerölle, bes. an der Ostkante der Insel, können zeitweise einen dichten Grünalgenrasen an ihrer Oberfläche tragen, ein Zeichen, daß sie nur bei schweren Stürmen bewegt werden. Auch sind sie im Sommer oft von Schlauchdiatomeen überzogen. Viele von ihnen sind durch das Umherrollen auf dem schlickreichen Boden der östlichen Kleiplatte dicht mit Schill und Bruchschill gespickt.

C. III. e. 3) *Nereis*-Siedlung.

Nereis diversicolor kommt im ganzen Watt mit Ausnahme der *Scoloplos*-Siedlungen vor, ohne über größere Flächen hinweg zur vorherrschenden Art zu werden, wie es

z. B. in den kleinen *Nereis*-Siedlungen der *Scrobicularia*-Variation der Fall war. Innerhalb der *Corophium*-Variation kommen *Nereis*-Siedlungen im Bereich der Prielrandwatten vor. Die häufigsten Begleitformen dieser *Nereis*-Prielrandwatten sind *Nephtys hombergii*, *Heteromastus filiformis*, stellenweise auch *Isotomurus palustris*, *Pygospio elegans* und *Pelosclex benedeni*.

Ueber die Lebensweise von *Nereis diversicolor*, wohl dem häufigsten Wattwurm, sei kurz einiges mitgeteilt. *Nereis* lebt im Boden in einem reich verzweigten Gangsystem, welches bis 30 cm Tiefe erreichen kann. MORTENSEN (1900 S. 58) und THAMDRUP (1935 S. 42) geben an, daß von einem senkrechten Gang in 5–25 cm Tiefe mehrere Gänge sternförmig abzweigen, von denen jeder für sich wieder an die Oberfläche führt. Ähnliches wurde auch im Jadegebiet beobachtet, nur daß die Abzweigungen sehr unregelmäßig sind und voneinander unabhängig in allen möglichen Tiefen auftreten können. Die einzelnen Gänge sind sehr stark gewunden. Vielleicht



Abb. 63. Teile eines *Nereis-diversicolor*-Baues im Schlicksandwatt. (Verf. phot., Sommer 1936, Würdeleher Watt).

kann man den Bau besser mit einem niedrigstämmigen älteren Baum oder den baumförmig gestalteten Korallen (etwa schönen Stücken der Edelkoralle) vergleichen (vgl. Abb. 63). Im Watt einen *Nereis*-Bau zu verfolgen, ist fast unmöglich, da die einzelnen Baue sich gegenseitig durchdringen und oft über 100 auf den qm kommen, die zusammen mit den Gängen von *Nephtys* und *Heteromastus* den Boden derart durchziehen, daß dieser stellenweise einen fast wabigen Bau bekommt. Die *Nereis*-Gänge können sich auch unmittelbar durchkreuzen, was aber nur sehr selten beobachtet wurde. Es scheint jedenfalls, daß die Baue der einzelnen Tiere nicht immer scharf gegeneinander abgegrenzt sind, sondern teilweise gemeinsame Röhren haben. Der Gang hat einen inneren Durchmesser von 3—7 mm und ist von einer etwa 23 mm dicken Oxydationsschicht umgeben; sehr häufig sind die Wandungen auch durch Einlagerungen von Eisenoxydhydrat tief rostbraun gefärbt; hier stehen bei Abtrag an der Bodenoberfläche kleine, 2—3 mm hohe freigespülte Röhren über den Boden heraus. Trocknet der Wattboden während der TZ oberflächlich etwas ein, dann ist er in Gebieten mit hoher Wohndichte von *Nereis* von den Röhren siebartig durch-

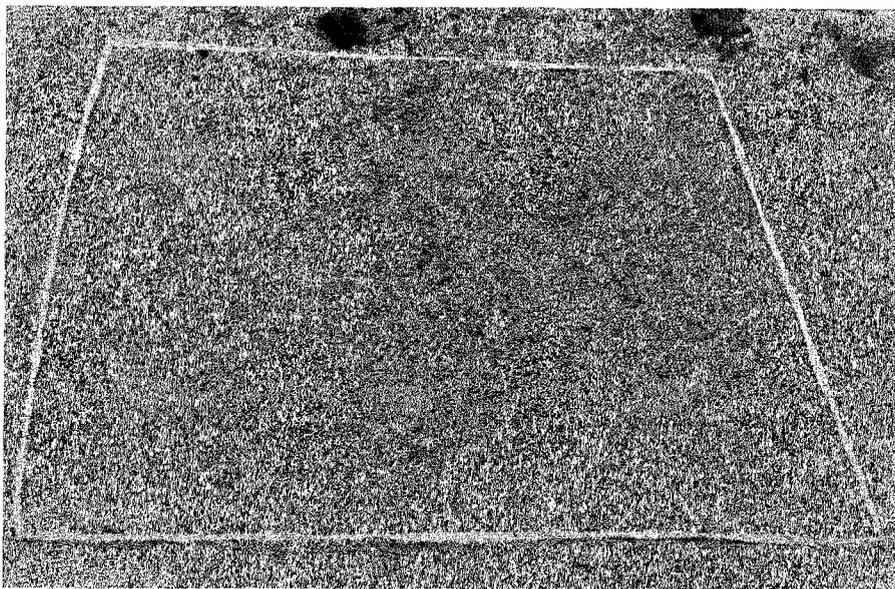


Abb. 64. *Nereis*-Siedlung im austrocknenden Schlickwatt. Zwischen den zahlreichen Löchern der *Nereis*-Baue sind noch viele *Scrobicularia*-Sterne zu sehen. Die abgesteckte Fläche entspricht 1-qm. (Verf. phot., Sommer 1936, Heppenser Watt).

löchert (vgl. Abb. 64); es wurden mehrfach über 2000 Löcher je qm gezählt. Da zu einem *Nereis*-Bau mehrere Löcher gehören, deren Zahl im einzelnen zwischen 3 bis 7 schwankt, läßt sich durch Zählen der Löcher auch kein genaues Maß für die Zahl der Würmer erlangen, ganz abgesehen davon, daß nicht alle Löcher offen zu sein brauchen. Bei einer so dichten Lage der einzelnen Röhren erstreckt sich auch die O-Schicht tiefer, sie wurde im Schlickwatt stellenweise bis zu 4 cm beobachtet. Während der Frostzeiten scheint sich *Nereis* in die tieferen Bodenschichten (bis 40 cm) zurückzuziehen.

Hinsichtlich der Ernährungsweise kann *Nereis* zu den Weidetieren gestellt werden. Ihre Nahrung besteht aus kleinen abgestorbenen Tieren, z. B. kleinen *Crangon*, die sie mit den beiden mächtigen Kiefern ergreift und von der Bodenoberfläche in ihren Gang hineinzieht. Im Boden sucht sie abgestorbene Muscheln (*Cardium*, *Scrobicularia*, *Mya*) auf und frißt sie aus. Neben dieser Betätigung als Aasfresser schlürft sie stellenweise auch die diatomeenreiche Bodenoberfläche ein, frißt auch Algenstückchen (BLEGVAD 1914). Auch Detritus wird gefressen, wofür das massenhafte Vorkommen von *Nereis* an allen den Stellen spricht, die stark detritusdurchsetzten Boden haben. Z. B. wurden größere Würmer in einer Wohndichte von 1175/qm mit einem Rohgewicht von 170 g/qm in den Innenbogenwatten eines Abwasser aufnehmenden Prieles angetroffen, wo der Boden an Küchenabfällen, Papierfetzchen u. a. derart reich war, daß durch deren Zersetzung dem Boden beständig Fäulnisgase entstiegen. Die aufsteigenden Gase hatten dem

Boden eine schwammige Beschaffenheit verliehen, so daß die BH hier über 45 cm betrug. An diesen Stellen wurde nur *Nereis* angetroffen, sogar *Heteromastus* fehlte.

Ueber die Fortpflanzung von *Nereis diversicolor* ist sehr wenig bekannt. Im März (Wassertemperatur + 5 bis 7°) bis in den Mai hinein wurden geschlechtsreife Tiere beobachtet. Im April und Mai begegnet man im Watt auch öfters abgestorbenen Würmern, so daß die Vermutung nahe liegt, daß ein Teil der Würmer nach dem Laichen abstirbt. Jungtiere von 1—1,5 cm Länge wurden bereits Mitte Juni im Watt festgestellt, aber auch noch im Dezember wurden Würmer von 0,5 cm Länge im Watt gefunden. Im Plankton ist *Nereis* von einer Länge bis zu 1,5 cm gar nicht zu selten anzutreffen, und es scheint, ebenso wie bei *Hydrobia ulvae*, auch bei *Nereis diversicolor* kein sehr schroffer Uebergang vom planktonischen zum Bodenleben zu bestehen. Die Jungtiere wurden sehr häufig zwischen dem Bewuchs der Kunstbauten gefunden, wo ältere Tiere sehr selten waren oder meist ganz fehlten. Es scheint auch diese Tatsache in Verbindung mit dem Vorkommen von Jungtieren im Plankton dafür zu sprechen, daß die Jungtiere von *Nereis* sich mit dem Gezeitenstrom verfrachten lassen und dabei auf allen möglichen Untergründen wieder abgesetzt werden, daß sie aber die Wanderung mit dem Gezeitenstrom solange wiederholen, bis sie an einen ihnen zusagenden Wohnort gekommen sind.

Die weidende Ernährungsweise von *Nereis* führt zu bezeichnenden Lebensspuren auf der Bodenoberfläche. Hier sind Sternspuren ausgebildet, die auch THAMDRUP (1935) erwähnt. Wie bereits bei der *Scrobicularia*-Siedlung erwähnt, sieht man sehr häufig

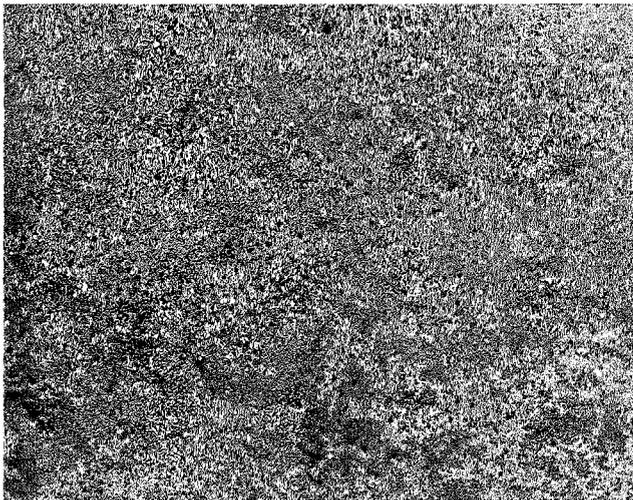


Abb. 65. *Nereis*-Siedlungen im Gleithang eines Prieles. Der Gleithang war von einer dichten Diatomeendecke überzogen, die von *Nereis* abgeweidet worden ist. Als Spuren ihrer Weidetätigkeit sind die „Fraßsterne“ zurückgeblieben, deren Strahlen z. T. eine Quergliederung zeigen. (Verf. phot., Sommer 1936, Schweiburger Watt).

Nereis, halb aus ihrer Röhre herausgekommen, auf der feuchten Wattoberfläche liegen. Erst bei Bodenerschütterungen ziehen sich die Würmer in den Boden zurück. Der Wurm weidet die Bodenoberfläche nach brauchbarer Nahrung ab, z. B. Diatomeendecken, wie man es besonders schön auf den Prielgleithängen beobachten kann (Abb. 65). Die dadurch entstandenen Strahlen sind, wie bei allen von einer Röhrenöffnung aus weidenden Tieren (*Scrobicularia*, *Corophium*) mehr oder weniger sternförmig angeordnet. Die Weidesterne von *Nereis* unterscheiden sich von den Pipettiersternen der Pfeffermuscheln im allgemeinen dadurch, daß der Verlauf der Strahlen bei *Nereis* ein unregelmäßig gebogener ist und die einzelnen Strahlen meistens reich verzweigt sind; der einzelne Strahl zeigt ein mehr baumförmiges Aussehen. Die Sterne sind viel öfter um die Röhrenöffnung herum ausgebildet. Da sie dicht nebeneinander nach verschiedenen Richtungen hin einseitig ausgebildet sind, ist die Richtung des Strahlenbündels nicht durch die Strömung verursacht. Eine Beziehung scheint aber zwischen dem Neigungswinkel der aufsteigenden *Nereis*-Röhre und der Richtung des Sternes zu bestehen. Steigt die Röhre nämlich unter sehr flachem Winkel an die Oberfläche, so sind die Sterne sehr oft in der Richtung der aufsteigenden Röhre besonders stark ausgebildet. In der Mehrzahl der Fälle sind die einzelnen Strahlen einfache, glatte Rinnen. Doch kommen daneben Sterne vor, deren Strahlen eine Quergliederung zeigen (Abb. 65, 66). Wie die Quergliederung zustande kommt, konnte noch nicht sicher beobachtet werden. Es handelt sich wahrscheinlich um Fraßspuren und nicht um bloße Abdrücke des gegliederten Wurmkörpers. Wenn während der Frostzeiten der Boden sehr abgekühlt (+ 2°) oder auch die Bodenoberfläche gefroren ist, fehlen die Sterne.

Nereis wird während der TZ öfters kriechend auf dem Boden oder schwimmend im Wasser der Wattentümpel und Priele angetroffen. Besteht die Bodenoberfläche aus einem sehr lockeren, wässerigen Sedimentbrei, was sehr oft der Fall ist, dann bewegt sich

Nereis schlängelnd in diesem vorwärts. Die Schlängelung führt jedoch zu keinen größeren Ausbauchungen nach den Seiten hin, wie es bei den im Wasser schwimmenden Würmern der Fall ist, denn die Spur bleibt im allgemeinen nur 5 mm breit. Statt weniger weit ausholender Bögen sind aber mehrere kleinere zu beobachten, was mit dem Grad der Zähigkeit des durchschwommenen Mediums zusammenhängt. Auch sind die schlängelnden Bewegungen mehr auf den hinteren Abschnitt des Wurmes beschränkt, der vordere Abschnitt bleibt meist mehr oder weniger gerade. Zugleich stößt sich *Nereis* bei dem Schlängeln im Bodenbrei an den Rändern der Spur mit den Parapodien ab. Wird der Boden fester und bindiger, dann kommt die Vorwärtsbewegung nur durch Abstoßen mit den Parapodien zustande. Trocknet schließlich der Boden zu sehr ein, dann bleibt *Nereis* im Boden. Der Verlauf der Spuren ist unregelmäßig gekrümmt, mehrfache Ueberschneidungen und blinde Abzweigungen kommen häufig vor. In den blinden Abzweigungen ist der Wurm entweder rückwärts zur Hauptspur gekrochen oder hat sich innerhalb der Spur umgedreht, was *Nereis* sehr leicht kann, ohne dabei die Spur zu verbreitern. *Nereis* kann sowohl rückwärts kriechen durch Abstoßen mit den Parapodien, als auch durch schlängelnde Bewegungen. Die Spuren können insgesamt über 2 m Länge erreichen. Etwas anders erfolgt die Fortbewegung im Wasser durch Schwimmen. Hier bewegt sich der Wurm meist größere Strecken (bis 6 m beobachtet) geradlinig vorwärts. In Wattentümpeln schwimmen die Würmer mit dem Vorderende schräg nach oben gerichtet durch das Wasser und schleifen öfters mit dem Hinterende über den Boden, welches hier eine Schleifspur von 1—2 cm Breite erzeugt. Irgendeine

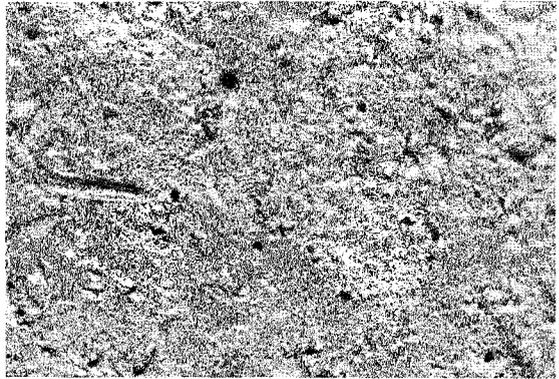


Abb. 66. *Nereis*-Siedlung im Verlandungsgürtel. Um die Löcher der *Nereis*-Gänge sind „Fraßspuren“ mit Quergliederung ausgebildet. Im oberen Teil des Bildes Watttschnecken. (Verf. phot., Frühjahr 1935, Sander Watt).

Beziehung zum Licht (schräg einfallende Sonnenstrahlen) oder zur Erdschwere (z. B. auf Prielschrähhängen), auf Grund deren man den Spurenverlauf oder die Schwimmrichtung verstehen könnte, bestehen nicht. Die Wanderungen von *Nereis* auf dem Boden oder im Wasser sind nur vorübergehend. Der Wurm verschwindet nach kurzer Zeit stets wieder im Boden, kann hier 10 und mehr cm dicht unter der Oberfläche entlang kriechen, um sich dann erneut ein kurzes Stück auf dem Boden oder im Wasser vorwärtszubewegen. Doch angesichts der großen Wohndichten von *Nereis* handelt es sich bei diesen Wanderungen nur um vereinzelte Vorkommen, der größte Teil der Würmer bleibt während der TZ im Boden. Auch ist die Häufigkeit der kriechend oder schwimmend zur TZ angetroffenen Tiere sehr großen Schwankungen zu verschiedenen Zeiten unterworfen, über deren Ursachen hier nichts Genaueres ermittelt werden konnte. Häufiger scheint aber *Nereis* während der WZ ins Wasser zu gehen, worauf z. B. die stellenweise sehr dichte und reine Besiedlung der Prielgleithänge, die ja gewissermaßen Neuland darstellen, hinzudeuten scheint.

Nereis wurde im Jadegebiet in den verschiedensten Bodenarten angetroffen, kommt aber in größerer Wohndichte besonders in den Schlicksand- und Schlickböden vor, gleichgültig ob diese kleiartig fest oder sehr weich sind. Die Boden Härte des oben erwähnten, durch Abfälle aus Abwässern stark verunreinigten Schlickbodens betrug über 45 cm, auch auf den weichen Prielgleithängen beträgt sie oft noch über 35 cm. Vereinzelt wurde *Nereis* sogar im Kiesboden und in den auf das Watt getriebenen größeren Torfballen gefunden. Auch die WZ scheint keinen Einfluß auf die Verbreitung von *Nereis* zu haben. Ebenso verhält sich *Nereis* anderen Faktoren gegenüber sehr euryplastisch (FRIEDRICHS, 1930, S. 99), Wasser- und Bodenverunreinigungen, Sauerstoffschwund und Schwefelwasserstoffanreicherung (WILHELM 1912, JACUBOWA-MALM 1931, HECHT 1932, THAMDRUP 1935 u. a.) kann *Nereis* gut überstehen. Auch Temperaturerhöhungen beeinträchtigen ihre Lebensweise nicht. So konnte bei Temperaturen von 30 bis 35° im Schlickwatt nahe der ThwL *Nereis* lebhaft kriechend und in den Wattentümpeln auch schwimmend angetroffen werden, obwohl die Temperatur in 10 cm Bodentiefe nur noch + 25°, in 30 bis 40 cm Bodentiefe aber nur noch + 17° betrug und sich die Würmer hierher zurückziehen konnten. Die Mehrzahl der Würmer wurde beim Ausgraben in einer Bodenschicht bis zu 10 cm Tiefe

angetroffen, wo die Temperatur um 25° herum schwankte. (Vgl. dazu aber die von THAMDRUP 1935, S. 67 für *Nereis* festgestellte respiratorische Optimaltemperatur zwischen 20 und 28°).

Wie in der *Scrobicularia*-Siedlung so kommt *Nereis* als dominante Art auch in der *Corophium*-Variation nur an kleineren Stellen vor, am meisten noch im Bereich der Prielrandwatten. Hier gehört sie neben *Corophium* und *Peloscolex* mit zu den ersten Besiedlern des neu entstandenen Bodens auf den Prielgleithängen. Zusammen mit *Nereis* tritt an diesen Stellen sehr oft eine Diatomeendecke auf, in der die Sternspuren der Würmer besonders schön zu sehen sind. Die Diatomeen werden auf den Gleithängen offenbar zahlreich zusammengespült und während der WZ immer ergänzt bzw. neu gebildet. In den oberen Prielrandwatten kommt neben *Nereis* noch sehr häufig *Nephtys* vor. *Nephtys* bildet hier erhaltungsfähige Gänge, die sich jedoch von den *Nereis*-Röhren durch das Fehlen von Eiseneinlagerungen unterscheiden und nur mit einem schwachen, etwas helleren grauen Oxydationshof umgeben sind. Zahlreich kommen ferner noch *Heteromastus* und *Pygospio* in den *Nereis*-Siedlungen vor. Nach der Wattseite zu gehen die *Nereis*-Siedlungen in die anschließenden *Scrobicularia*-, *Mya*-, *Corophium*- u. a. Siedlungen über.

Die Wohndichten der stets klein bleibenden *Nereis*-Siedlungen, die wenig mit anderen Arten vermischt sind, schwanken zwischen 50 und 500/qm. *Nereis* kann stellenweise Wohndichten von 1175/qm erreichen, wie es z. B. auf den Innenbogenwatten des Abwasserprieles im südlichen Heppenser Watt der Fall ist.

C. III. d. 4) *Heteromastus*-Siedlung.

Die weitaus häufigste Siedlung im Bereich der Prielrandwatten ist die *Heteromastus*-Siedlung, die kaum fehlt, sobald der Boden nur weich und schlickig genug ist. Die wichtigsten und häufigsten Begleitarten in der *Heteromastus*-Siedlung der Prielrandwatten sind besonders *Nereis*, *Nephtys*, *Peloscolex* und *Pygospio*.

Der äußerst dehnbare, blutrot gefärbte Wurm wird 8—15 cm lang und ungefähr 1 mm dick. Er lebt im Boden in einem einfachen, innen mit einer Schleimschicht ausgekleideten Gang, der bis auf den für mehr oder weniger lange Zeit beibehaltenen, zur Oberfläche führenden Kotgang jeder Regelmäßigkeit zu entbehren scheint. Von der Oberfläche aus führt ein Gang in unregelmäßigem, oft schrägem Verlauf bis zu 10 und 20 cm, während der Frosttage auch bis zu 30 cm Tiefe. In diesen Tiefen ist der Gang nicht mehr deutlich zu verfolgen, er scheint in vielen Windungen und unregelmäßigen Krümmungen und wahrscheinlich auch unter öfteren Gabelungen den Boden zu durchziehen. Auch wurde beobachtet, daß die Röhre wieder bis zur Bodenoberfläche hoch führte oder ein längeres Stück waagrecht im Boden verlief und sich dann verlor.

Der Gang hat einen Durchmesser von etwa 1 mm. Eine besondere Wandung ist, von der dünnen Schleimhülle abgesehen, nicht vorhanden, auch ein Oxydationshof fehlt stets. Die Schleimwand ist dennoch ziemlich widerstandsfähig; es werden sehr oft freigespülte *Heteromastus*-Schleimröhren bis über 10 cm Länge an den Abbruchkanten der Priele beobachtet, sogar auf dem Boden der Priele widerstanden sie der schnellen Strömung während der TZ. Bei diesen freigespülten Schleimröhren handelt es sich offenbar um die längere Zeit begangenen Kotgänge des Wurmes. An den freigespülten Schleimröhren sind unregelmäßig kleine Schlick- und Sandteilchen verklebt, die der Röhre ein graues Aussehen verleihen, ihr aber keine starre Wandung geben; die Röhren sind stets zusammengeklappt. Im bindigen Boden bleiben die Gänge von *Heteromastus* dennoch offen, solange sie von dem Wurm öfters begangen werden.

Heteromastus ist als Weidetier ein ausgesprochener Bodenfresser. Er frißt im Gegensatz zu *Arenicola* nicht die nahrungsreiche Oberflächenschicht, sondern die tieferen Bodenschichten der schwarzen Reduktionsschicht, wie aus seinen stets grau-schwarzen Kotpillen hervorgeht. Die Folge davon ist eine reiche Koterzeugung. Der Kot wird in ellipsenförmigen Pillen von 0,5—0,6 mm Länge und 0,25 mm Breite ausgeschieden (Abb. 67). Die Bildung der Kotpillen kann man sehr schön unter dem Binokular in den unter stärkerer Beleuchtung durchscheinenden Würmern beobachten, wo zwischen dem noch gleichmäßig zusammenhängenden Kotstrang im mittleren Teil des Wurmes über mehr oder weniger ausgeprägte perlschnurförmige Zustände bis zu den einzelnen, ellipsoiden Kotpillen im hinteren Wurmkörper alle Uebergänge vorhanden sind. Die Kotpillen werden auf den Boden ausgeschieden. Der Wurm kommt dazu mit dem Hinterende bis dicht an

die Oberfläche, mitunter auch etwas darüber und stößt 6—18 solcher Kotpillen aus. Nach einiger Zeit, wenige Minuten bis über eine halbe Stunde, kann man eine erneute Kotausscheidung beobachten usf. Die Kotpillen sind von einer anfangs noch klebrigen Schleimhülle umgeben, die zu einer leichten Verklebung der einzelnen Kotpillen untereinander führt. Da der Wurm öfters Kot aus der gleichen Gangöffnung ausstößt, häufen sich die Kotpillen über dieser zu einem kleinen Kothäufchen an (Abb. 67, 68). Bei späteren Kotentleerungen muß der Wurm den Kothaufen durchstoßen und bildet in ihm eine kleine Schleimröhre. An Stellen mit sehr wenig Wasserbewegung, z. B. im Schutze von Querschlingen kommt es auf auf diese Weise nicht nur zu sehr großen, 1 cm hohen und bis 2 cm breiten Kothäufchen, sondern auch zu 1—3 cm langen und 6—7 mm dicken Schläuchen von Kotpillen, die auf dem Boden liegen. Wie auch bei vielen anderen Wattentierarten, sind im Winter die Kothäufchen nicht so groß wie in der wärmeren Jahreszeit.

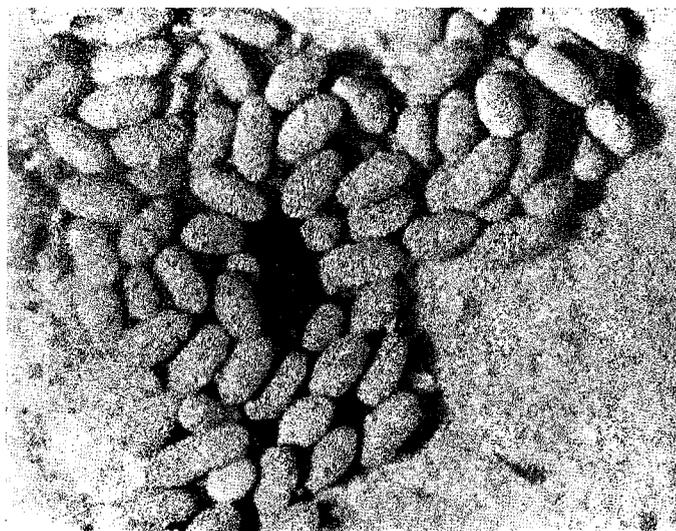


Abb. 67. Kothaufen von *Heteromastus filiformis* (etwa 25-fach vergr.). In der Mitte zwischen den Kotpillen die Oeffnung der Kotröhre. (Verf. phot.)

Unter dem Binokular wurde im Aquarium oft beobachtet, besonders wenn die Bodenoberfläche etwas aufgewirbelt wurde, daß durch die Lücken zwischen den Kotpillen des Kothaufens hindurch Wasser in den Kotgang hineinströmte, bald darauf wieder herausgestoßen wurde. Ein Rhythmus war dabei aber nicht festzustellen. Möglicherweise handelt es sich dabei nur um die Begleiterscheinungen des im unteren Teil des Ganges

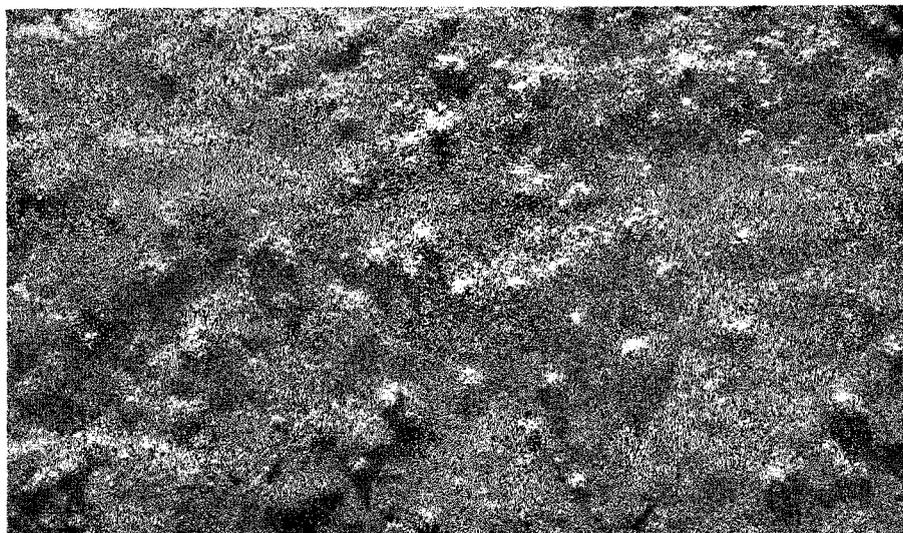


Abb. 68. Nahaufnahme einer *Heteromastus*-Siedlung (etwa $\frac{1}{2}$ nat. Größe). Besonders im oberen Teil des Bildes ist zu sehen, wie zahlreiche Kotpillen auf der Oberfläche des Schlickbodens verstreut sind. (Verf. phot., Sommer 1935, Heppenser Watt).

sich hin- und herbewegenden Wurmes, der dabei die über ihm stehende Wassersäule auf- und abschiebt, da zwischen dem Wurm und der Wand des Ganges das Wasser nicht so schnell hindurchfließen kann. Die hinteren Parapodien des Wurmes sind lappenförmig

vergrößert und stehen wahrscheinlich mit der Atmung in Zusammenhang, besonders da der Wurm öfters mit dem Hinterende zur Oberfläche aufsteigt. Der hohe Gehalt an rotem Blutfarbstoff deutet darauf hin, daß *Heteromastus* in seinem Atmungsstoffwechsel in besonderem Maße an ein Leben im sauerstoffreien Boden der Reduktionsschicht angepaßt ist. *Heteromastus* kann auch starke Bodenverunreinigungen vertragen, wie sein massenhaftes Vorkommen im Bereich des Abwasserprieles im südlichen Nordstrand beweist. Auch das Fehlen eines Oxydationshofes um den Gang herum deutet auf einen im Vergleich zu *Nereis* oder *Nephtys* abweichenden Atmungsstoffwechsel hin.

Ueber die Fortpflanzung von *Heteromastus* ist bisher nichts bekannt geworden. Im Jadegebiet wurden geschlechtsreife Würmer im Winter und Anfang Frühjahr angetroffen. Die Eier liegen oft in solchen Massen im mittleren Körperabschnitt, daß sie durch ihre gelbe Färbung dem roten Wurm ein geschecktes Aussehen verleihen. Bereits im Mai werden die Tiere ohne Eier angetroffen, so daß die Laichzeit Ende Winter und im zeitigen Frühjahr zu liegen scheint.

Die Bildung der Kothäufchen weist darauf hin, daß *Heteromastus* wenigstens für einige Zeit ortsbeständig bleibt. Nach den bisherigen Beobachtungen wurde die Bildung von Kothäufchen im Watt über mehrere Tage (bis 5) an stets der gleichen Stelle verfolgt, kann aber offenbar noch länger dauern. Der Wurm ist nie an der Oberfläche kriechend angetroffen worden. Schwimmen kann er auch nicht. Er gleicht in seiner Verhaltensweise teilweise *Scoloplos* aus dem Sandwatt. Wie bei diesem ist auch bei *Heteromastus* eine allseitige Berührung mit dem Sediment zur ungestörten Lebensweise Voraussetzung. Die Würmer können sich außerhalb des Sedimentes, etwa auf dem Boden einer Glasschale, nicht vorwärtsbewegen. Sie haben sich in kurzer Zeit zu einem dichten Knäuel verschlungen, aus dem man die einzelnen Würmer nicht herausziehen kann, ohne sie dabei zu zerreißen. Doch sobald man etwas Sediment in die Glasschale bringt, löst sich der Knäuel auf, und in kurzer Zeit kann man die Würmer einzeln herauslesen.

Bringt man den Wurm auf einen Objektträger unter ein Deckglas, so kann man sehr schön beobachten, wie der Wurm stets in einer Schleimhülle entlang kriecht und sich innerhalb derselben auch öfters umwendet und in ihr zurückkriecht. Dabei stemmen die kurzen Borsten, die abwechselnd gespreizt und wieder angelegt werden, die Schleimhülle, die sonst dem Wurmkörper dicht anliegt, vorübergehend ab. Von der reichen Schleimausscheidung kann man sich auch sehr gut überzeugen, wenn man die Würmer in einer flachen Schale mit wenig Sediment einige Stunden stehen läßt. Sie haben dann bald den größten Teil des Sedimentes mit Schleim verklebt.

Heteromastus hat für die Bodenumsetzung im Watt eine große Bedeutung. Einmal wird durch die reiche Schleimausscheidung der Schlick- und Schlicksandboden längs der Priele, aber auch in der Scrobicularia- und Pygospio-Variation an vielen Stellen stark durchschleimt. Ferner wird der Boden der Reduktionsschicht in Form von Kotpillen wieder zur Oberfläche gebracht, eine Bodenumlagerung, die aber zu keiner Entführung des Schlickes als Wassertrübe führt. Die zahlreichen Kotpillen kann man je nach der Wetterlage zu Millimeter dicken Lagen auf der Bodenoberfläche innerhalb der *Heteromastus*-Siedlungen oder nach anderen Wattgebieten verfrachtet antreffen. Sie werden durch Seegang und Strömung als Wandermaterial aus den unteren *Heteromastus*-Siedlungen in höhere Wattgebiete verfrachtet und dort abgelagert, tragen also zum Schlickreichtum der oberen Watten mit bei.

Auf die Bedeutung der Kotbildung für die Schlickanreicherung auf dem Watt ist schon öfters hingewiesen worden (bes. WESENBERG-LUND 1904, WOHLBERG 1931). Doch sind die Kotbildungen der einzelnen Arten von ganz verschiedener Widerstandsfähigkeit gegen mechanische und sicher auch gegen bakterielle Zerstörung. Eine große Rolle spielt bei der mechanischen Zerstörung der Kotpillen auch deren Form; z. B. werden die gerundeten, spindelförmigen, bis ellipsoiden Kotpillen von *Heteromastus* oder *Hydrobia* weniger schnell zerstört als die mehr stabförmigen Kotbildungen von *Peloscolex* und *Pygospio*. So kann man z. B. nahe der ThwL auf dem Sandstrand des südlichen Nordstrandes, dem wattwärts eine dichte Siedlung von *Heteromastus* und *Peloscolex* vorgelagert ist, die Kotpillen von *Heteromastus* massenhaft in den Rippeltälern des Sandbodens angehäuft finden, aber *Peloscolex*-Kotpillen sind nicht mehr zu erkennen. Die *Heteromastus*-Kotpillen sind offenbar auch gegen bakterielle Zersetzung verhältnismäßig widerstandsfähig, wie aus einigen Versuchen, die über die Widerstandsfähigkeit der Kotpillen verschiedener Tierarten ausgeführt wurden, mitgeteilt sei. Im Watt wurden frisch ausgeschiedene Kotpillen aus einer *Heteromastus*-Siedlung des Schlickwattes gesammelt und in kleinen Schüsseln mit etwas Seewasser stehen gelassen. Zu Beginn des Versuches und jeden folgenden

Tag wurden je 100 Kotpillen ausgelesen und in einem Gläschen auf der Schüttelmaschine 5 Min. lang geschüttelt und darauf der Prozentsatz der noch ganz gebliebenen Kotpillen bestimmt. Es zeigte sich, daß dieser nach 10 Tagen der gleiche wie zu Versuchsbeginn war. Es hatte also während dieser Zeit noch keine merkbare Zersetzung der Kotpillen, besonders der Schleimhülle, durch Bakterien stattgefunden. Daß aber die Kotpillen im Watt nach ihrer Ablagerung durch Bakterien mehr oder weniger stark zerstört werden, zeigt jede mikroskopische Prüfung eines Schlickbodens. Man kann nur noch stark angegriffene Kotpillen feststellen, die z. B. in der großen *Corophium*-Siedlung der Südjade bis über 30 Raum % ausmachen können.

Heteromastus bevorzugt im Jadegebiet einen weichen, schlickigen Boden. Nur gelegentlich wurde er auch im Sandboden mit Hauptkorngrößen über 0,5 mm Korndurchmesser gefunden, wenn dieser wenigstens in der Tiefe verschlickt ist. Bezeichnend ist für *Heteromastus*, daß er ausschließlich in sehr schlecht durchlüfteten Böden mit tief-schwarzer Reduktionsschicht angetroffen wurde. Selbst im Bereich des Abwasserprieles wurde *Heteromastus* in größerer Wohndichte im sehr weichen Schlickboden (BH über 35 cm) angetroffen, wo Schwefelwasserstoffquellen und *Beggiatoa*-Rasen häufig waren (Abb. 69). Da der Wurm den Boden in tieferen Schichten frißt, ist er im Jadegebiet von der Wasserbedeckungszeit vollkommen unabhängig, er kommt sowohl nahe der ThwL in der *Scrobicularia*-Variation und der *Corophium*-Siedlung vor, zieht sich andererseits auf den weichen, schlickigen Prielrandwatten bis fast an die TnwL hinunter.

Heteromastus filiformis kann in sehr großen Wohndichten vorkommen. Auf den Prielrandwatten wurden stellenweise 20- bis 30000 *Heteromastus*-Kot häufchen je qm zusammen mit 50- bis 100000

Pygospio-Röhren gezählt. Es handelte sich bei derartig großen Wohndichten stets um Jungtiere. Die Siedlungen der älteren Tiere zeigen geringere Wohndichten, die höchste betrug etwa 7000/qm, meistens schwanken gut besiedelte Stellen zwischen 2- bis 4000, weniger gut besiedelte zwischen 500 und 2000/qm. Sehr häufiger Begleiter der oberen *Heteromastus*-Prielrand-Siedlungen ist *Nephtys*, die in Wohndichten bis etwa 150/qm

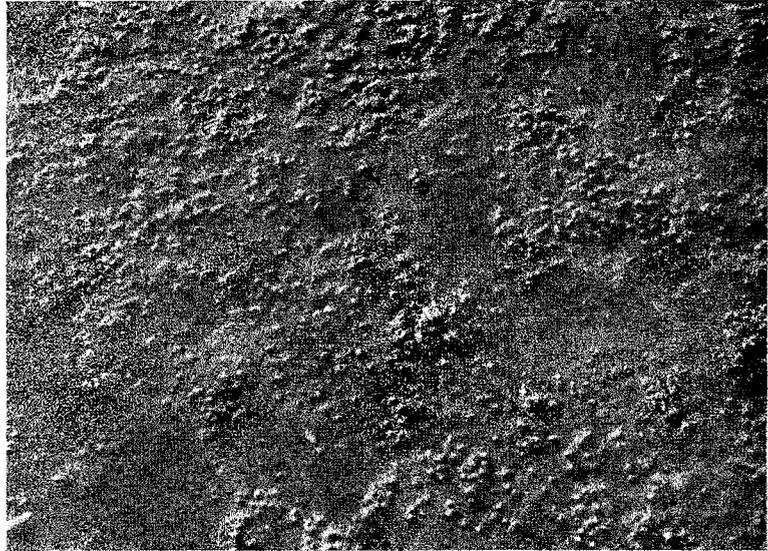


Abb. 69. *Heteromastus*-Siedlung im weichen, durch Abwasser stark verunreinigten Schlickwatt. Die abgebildete Fläche entspricht etwa $\frac{1}{2}$ qm. (Verf. phot., Sommer 1935, Heppenser Watt).



Abb. 70. Typische *Heteromastus*-Prielrand-Siedlung. Die an den Kot häufchen kenntliche *Heteromastus*-Prielrand-Siedlung bleibt auf einen schmalen Streifen zu beiden Seiten des Prieles beschränkt. (Verf. phot., Sommer 1935, Heppenser Watt).

vorkommt, auch *Nereis diversicolor* erreicht große Wohndichten (bis über 500/qm). Die zugleich mit *Nephtys* und *Nereis* dicht besiedelten *Heteromastus*-Prielrandwatten zeigen beim Abbrechen einen fast wabig aufgebauten Boden, derart dicht liegen die den Boden nach allen Richtungen hin durchziehenden Wurmgänge. *Corophium* und *Heteromastus* kommen aber beide nicht in größerer Wohndichte nebeneinander vor, auch nicht z. B. in der großen *Corophium*-Siedlung der Südjade, wo ein für *Heteromastus* geeigneter weicher Schlickboden vorhanden wäre. Auch die weiten Schlickgebiete der *Mya*-Siedlungen meidet *Heteromastus*. In den unteren, sandigeren Prielrandwatten kommt *Heteromastus* besonders häufig mit *Pygospio* zusammen vor. Bei der bodenfressenden Ernährungsweise von *Heteromastus* ist den Bodendiatomeen innerhalb der *Heteromastus*-Siedlungen eine gute Entwicklungsmöglichkeit gegeben, so daß oft dichte Diatomeendecken ausgebildet sind.

Im allgemeinen bleibt die *Heteromastus*-Siedlung auf einen 2 bis 5 m breiten Streifen der Prielrandwatten beschränkt, reicht aber wenig die Prielgleithänge hinunter, wo sie von einer *Nereis*-, *Peloscolex*- oder *Corophium*-Siedlung meistens abgelöst wird. Die *Heteromastus*-Siedlung gibt vielen Stellen der Prielrandwatten ihr Gepräge durch die schwarzen Kothäufchen. Sie zeigen sehr schön, wie die Siedlung scharf auf die Prielrandwatten begrenzt bleibt und sich nur wenig mit anschließenden Siedlungen der Wattflächen mischt (Abb. 70, 20).

C. III. d. 5) *Peloscolex*-Siedlung.

Peloscolex benedeni tritt nur an sehr wenigen Stellen der unteren Prielgleithänge als dominante Art auf, daß man von einer *Peloscolex*-Siedlung sprechen könnte; meist kommt er mit anderen Arten vermischt vor und spielt dann nur die Rolle einer teilweise sehr häufigen Begleitform (z. B. in der *Scrobicularia*-Variation). *Peloscolex benedeni* steckt nach Beobachtungen im Aquarium kopfunten im Boden, mit dem Hinterende etwa 2—10 mm heraussehend. Bei Bodenerschütterungen ziehen sich die Würmer blitzschnell in den Boden zurück und erinnern damit sehr an die Tubificiden des Schlammbodens im Süßwasser. Während der TZ, wenn der Boden etwas eintrocknet, ziehen sich die Würmer tiefer in den Boden zurück und verraten ihre Anwesenheit nur durch winzige Kothäufchen. Der Wurm frißt die feineren Bestandteile des Bodens in 1 bis mehr cm Tiefe und stößt aus dem über den Boden hervorstehenden Hinterende von Zeit zu Zeit eine dünne, fadenförmige Kotschnur aus, die schon beim Ausscheiden durch ihr Gewicht in kleine Zylinder sehr verschiedener Länge zerbricht. Die einzelnen Kotzylinder sammeln sich zu einem kleinen Kothäufchen um das Hinterende an.

Boden mit stärkeren Umlagerungen meidet *Peloscolex*, weshalb er wohl auch in den unteren Schlickgebieten der *Scrobicularia*-Variation, bes. der *Mya*-Siedlung, fehlt. In großen Wohndichten wurde er in den sehr verunreinigten Wattgebieten im Bereich des Abwasserprieles im südlichen Heppenser Watt angetroffen. Seine Wohndichten liegen gewöhnlichen zwischen 2- bis 5000/qm, gehen aber stellenweise über 15000/qm.

C. III. d. 6) *Isotomurus*-Siedlung.

Vereinzelt wurden auf den Prielrandwatten und den Prielgleithängen *Isotomurus*-Siedlungen angetroffen, die sich durch eine Massenanhäufung von *Isotomurus palustris* auszeichneten. Die Wasserbedeckungszeit betrug etwa 40 bis 50%. Die Siedlungen waren stets auf diejenigen Prielrandwatten der Prielgleithänge beschränkt, die während der TZ oberflächlich etwas eintrockneten. Auch auf festeren Schlicksandflächen, die im Abtrag waren, z. B. auf dem Rücken einer schmalen Bodenzunge, die zwei unter spitzem Winkel zusammenfließende Priele auf längere Strecke voneinander trennte, wurden fast reine *Isotomurus*-Siedlungen im Watt bei Voslapp gefunden. Die Tiere sprangen während der TZ lebhaft auf dem Boden umher, krochen zum Teil in den Boden oder in kleine vorhandene Risse hinein und heraus. Die Sprünge erreichten eine Weite von mitunter über 4 cm und scheinen nach DAVENPORT (1903) mit der Atmung im Zusammenhang zu stehen. Durch die dicht stehenden Eindrücke beim Abspringen wird die Oberfläche des Bodens wie eine Feile fein aufgeraut und bekommt ein mattes bräunliches Aussehen (Abb. 71), an dem die Collembolen-Siedlungen, einmal im Watt erkannt, schon von weitem auffallen. Die Collembolen sind vom Wasser nicht benetzbar, so daß sie sich während der WZ in den Boden vergraben müssen, um nicht fortgespült zu werden. Die einzelnen Siedlungen erhielten sich teilweise über 2 Jahre an den gleichen Stellen.

Um die Wohndichte der Collembolen zu bestimmen, wurden mehrfach Bodenproben in weiten Glaszylindern mit durchlochtem Boden ausgestochen und im Laboratorium mit

der unversehrten Bodenoberfläche nach unten über einen Trichter gestellt, dessen Rohr in eine größere Schale mit Alkohol führte. Die vom Boden abspringenden Collembolen sammelten sich nach und nach in dem Alkohol an und wurden nach einigen Tagen, als neue Collembolen nicht hinzukamen, ausgezählt. Die auf 1 qm umgerechnete Wohndichte von *Isotomurus palustris* schwankte zwischen 93000 und 264000. Die Siedlungen der Prielgleithänge zeigten meistens noch einen reichen *Corophium*-Bestand (bis über 15000/qm), die auf den Prielrandwatten zeigten eine Besiedlung mit *Heteromastus*, *Nereis*, *Scrobicularia*, die aber stets in geringeren Wohndichten als an benachbarten Stellen ohne *Isotomurus* auftraten. Collembolen-Siedlungen beschreibt auch DAVENPORT (1903) aus der Gezeitenregion, aber aus Sandboden und von anderen Arten gebildet, auf die hier verwiesen sei. Die von ihm angegebenen Wohndichten von über 100000/qm zeigen eine auffallende Übereinstimmung mit den im Jadegebiet beobachteten. Die Collembolen-Siedlungen wurden bisher nur vereinzelt im Watt angetroffen und nahmen selten eine Fläche von mehr als 10 qm ein, innerhalb welcher auch die Besiedlung, nach den umherspringenden und auf dem Boden kriechenden Collembolen zu urteilen, sehr ungleich war. Vereinzelt wurden derartige Collembolen-Siedlungen auch auf den während der TZ trocken liegenden Bodenerhöhungen innerhalb der *Zostera*-Wiese angetroffen. Auch auf den aufgeschlickten Rändern der künstlich im Groden angelegten, etwa 1,5 m tiefen Boden-gruben, die durch einen breiten Graben mit der See in Verbindung stehen, wurden sie wiederholt angetroffen.

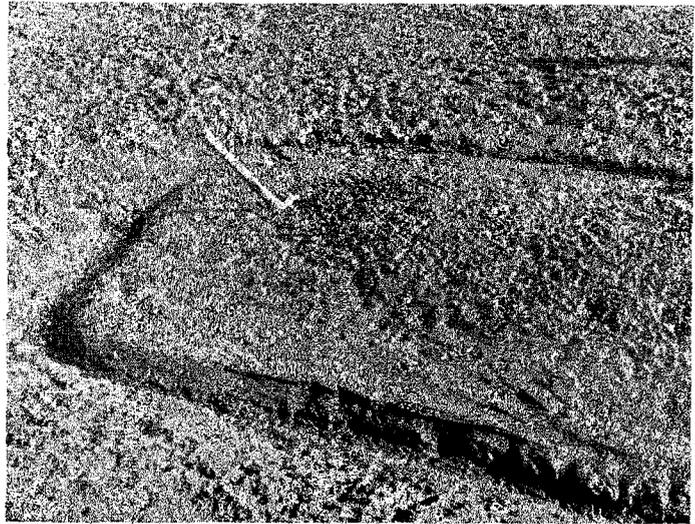


Abb. 71 a. *Isotomurus*-Siedlung. Die Siedlung ist deutlich an der „gekräuselten“ Oberfläche des Schlicksandbodens zu erkennen (Abb. rechts vom Spaten). (Verf. phot., Sommer 1935, Voslapp-Watt).

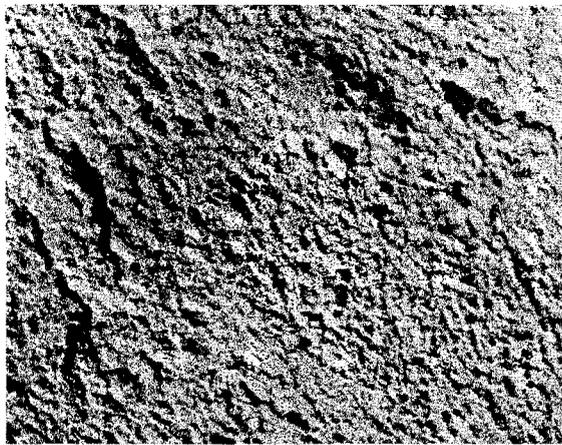


Abb. 71 b. Oberfläche des Schlicksandbodens aus einer *Isotomurus*-Siedlung, die von den vielen Eindrücken der Springgabeln von *Isotomurus* vollkommen aufgerauht worden ist. (Verf. phot., Sommer 1935, Voslapp-Watt).

C. III. d. 7) *Polydora*-Siedlung.

Eine letzte, im Bereich der Prielrandwatten öfters anzutreffende Siedlung ist die *Polydora*-Siedlung, in der *Polydora ciliata* dominant ist.

Polydora ciliata wird meistens als im Kalk bohrend angesehen (z. B. aus dem Kalkstein bei Helgoland und aus Schneckenschalen). Doch schon SÖDERSTRÖM (1922), RICHTER (1924, 1927) und HOFKER (1930) wiesen wiederholt auf die Kalkunabhängigkeit von *Polydora* hin. HOFKER stellt für die Zuidersee fest, daß *Polydora ciliata* ausschließlich im Torf baut und in den Schalen der Schnecken nicht angetroffen wird. Ein gleiches Verhalten konnte auch im Jadebusen beobachtet werden, wo ebenfalls die Schnecken-schalen (in Frage kommt nur *Litorina litorea*) stets frei von *Polydora* angetroffen wurden.

Dazu muß allerdings bemerkt werden, daß z. B. auch bei Helgoland *Litorina*-Schalen nicht häufig *Polydora*-Einmieter zeigen, im Gegensatz z. B. zu den fast regelmäßigen, reichen *Polydora*-Vorkommen in den Schalen der tiefer im Felswatt siedelnden *Gibbula cineraria* oder Austern des Sublitorales (vgl. a. ANKEL, 1936), was außer von Verschiedenheiten im Schalenbau auch von der Dauer der TZ abzuhängen scheint, denn auch im Watt des Jadebusens kommt *Polydora* nur an Stellen mit größerer WZ vor und wird im höheren Watt nur auf dem Prielboden gefunden, wo auch zur TZ der Boden unter Wasserbedeckung bleibt.

Polydora ciliata baut U-förmige Gänge mit Spreite. Die beiden Schenkel haben etwa einen Durchmesser von 0,3 bis 0,8 mm und liegen nur 1,2—2, vereinzelt bis 5 mm auseinander. Wie ANKEL (1936) bemerkt, haben die U-Gänge in den Schneckenschalen einen 8-förmigen Querschnitt, die beiden Schenkel liegen hier sehr dicht beieinander. Beide sind meist nur durch eine sehr dünne, schlicksanddurchsetzte Schleimwand getrennt, welche Unterschiede offenbar mit der Verschiedenheit des Bohr- bzw. Grabmaterials zusammenhängen. Die Tiefe des U-Baues beträgt bis 8 cm, geht für gewöhnlich aber nicht unter 3—4 cm. Im Kalkstein von Helgoland ist die Tiefe nicht so groß und beträgt etwa 1,5 bis 2 cm. Wie im Kalkstein und in Schneckenschalen, so ist auch im Klei- und Torfboden der ganze Bau oft schief und unregelmäßig gewunden, ja, der untere Teil kann zu einer fast waagerechten Ebene umbiegen. Die Röhren sind von einem dünnen Oxydationsmantel umgeben und nur ganz selten durch Eisenoxydhydrateinlagerungen schwach bräunlich gefärbt. Im Gegensatz zu *Corophium* baut *Polydora* U in U (SÖDERSTRÖM, 1923, RICHTER 1924), wenn die Röhre tiefer verlegt wird, so daß es zur Ausbildung einer Spreite kommt, die aber stets wieder mit Bodenteilchen nach oben hin ausgefüllt wird. Die Wandung der Gänge ist von einer schllickdurchsetzten Schleimhülle ausgekleidet. Die Röhren können über die Bodenoberfläche hinaus verlängert werden, was auch an Schneckenschalen beobachtet werden kann (SÖDERSTRÖM 1923, ANKEL 1936).

Polydora ciliata gewinnt ihre Nahrung vorwiegend durch Fischen und steht dadurch im Gegensatz zu *Pygospio*. Die sehr dünnen Tentakel schwenken beständig im Wasser umher. Auch bleiben die Würmer, im Gegensatz zu *Pygospio*, meist unsichtbar in ihrer Röhre verborgen. Nur im undurchlüfteten Aquarium kommen bald alle Würmer aus ihren Röhren heraus und kriechen auf dem Boden bzw. den Wänden des Beckens herum oder schwimmen durchs Wasser. Dabei werden die Tentakel meist nach vorn gehalten, im Unterschied zu *Pygospio*, die sie meist nach hinten umgebogen hat. Die an den Tentakeln klebenbleibenden Teilchen des Sestons wandern durch Cilienschlag der Mundöffnung zu und werden dort nochmals ausgesucht. Daneben wird auch der Boden um die Röhrenöffnung herum gelegentlich mit abgetastet. Der reichlich gebildete Kot wird in verschiedenen langen Zylindern in die Röhre entleert und mit dem Wasserstrom durch den anderen Schenkel des U-Baues fortgeführt. Die Kotstäbchen haben keine größere Festigkeit. Auch für *Polydora*, die sehr wendig innerhalb der Röhre ist, muß es unentschieden bleiben, wie weit die beiden U-Schenkel als Kot- oder Fraßröhre von dem gleichen Tier beibehalten werden.

Polydora wurde im Watt des Jadebusens im festen Schlicksand, kleiartigen Schlickboden und im Torf angetroffen. Ihre Wohndichten schwanken zwischen 10- und 200000/qm. Sie bleibt im Watt vorwiegend auf die kleiartigen Schlickbänke auf dem Prielboden beschränkt, über die ein rascher Wasserstrom unter Bildung von kleinen Stromschnellen während der TZ hinwegsetzt. Hier wird ausschließlich *Polydora* gefunden. Nur ganz vereinzelt wird an diesen Stellen einmal *Nereis* angetroffen. Auch in den lagebeständigen, vorübergehend freigespülten Schlicksandschichten auf den Schräghängen der Westwatten wird *Polydora* oft angetroffen. Sie kommt hier zusammen mit *Corophium* vor, wird jedoch vom Schlickkrebis verdrängt, sobald dieser eine Wohndichte von mehr als etwa 2500 bis 3000/qm erreicht. Aus dem gleichen Grunde erklärt sich wohl auch ihr Fehlen an der von *Corophium* dicht besiedelten Kante von Oberahn. Bei Oberahn wurde *Polydora* bestandbildend auf den größeren, nahe der TnwL liegenden Torfballen gefunden. Hier reichten die Baue bis 4 cm, meist nur bis 2 cm tief in den Torf. Durch die dichte Besiedlung (15—20 *Polydora* je qcm) hatte sich zwischen den über dem Torf gebildeten kurzen Röhrenenden Schlick angesammelt, die Röhren wurden verlängert, neuer Schlick lagerte sich zwischen ihnen ab usw., bis auf diese Weise eine Schlickdecke von 1 bis 2 cm Stärke auf dem Torfklumpen entstanden war, obwohl diese Torfballen, die an der SW-Kante der Insel lagen, starken Wasserbewegungen ausgesetzt sind. Allerdings siedelten zugleich mit *Polydora* noch zahlreiche *Lafoea (fruticosa?)*-Bäumchen, die über der *Polydora*-Siedlung einen schützenden Rasen bildeten. Die im Juli untersuchten *Polydora*-Baue der Torfklumpen enthielten häufig Eierpakete, die zwei kleine Stiele haben

und hintereinander zusammengereiht an der Wandung des Ganges befestigt sind. In jedem Eierpaket wurden 30 bis 80 kleine Würmer gezählt.

Eine weitere *Polydora*-Siedlung wurde noch an der Abbruchkante einer kleinen Schlickbank am Ausgang des Fluthafens festgestellt, wo der Boden ein sandiger Schlick von kleiartiger Festigkeit war. Auch hier schwankten die Wohndichten zwischen 5000 und über 30000/qm. Die Abbruchkante war von *Polydora* nur an den eng umgrenzten Stellen mit festerem Boden besiedelt; sobald der Boden weicher wurde, fehlte *Polydora*.

Im übrigen Watt wird *Polydora* nicht bestandbildend angetroffen. Oefters wurde *Polydora* noch in den Schlick- und Schlicksandgebieten beobachtet, die durch Ausbildung einer dichten Diatomeendecke lagebeständig geworden waren. Die Wohndichte bleibt im letzten Falle jedoch gering.

C. III. d. 8) Die Besiedlung des Prieles.

Schon in den einleitenden Bemerkungen zu diesem Abschnitt wurde erwähnt, daß die *Corophium*-Variation als ein Randgebiet betrachtet werden kann und innerhalb des von ihr eingenommenen Teiles des Lebensraumes Watt zwei Gebiete unterschieden werden können, die Wattflächen und die Prielgebiete. Die Wattflächen werden von den großen *Corophium*-Siedlungen eingenommen, die nach oben entweder an die Grodensteilkante stoßen (z. B. östlich von Eckwarderhörne) oder an den Quellergürtel im auflandenden Watt der Südjade. Die Prielgebiete gehören mit den Prielrandwatten schon nicht mehr zu den eigentlichen Wattflächen, da sie bereits unter dem Einfluß des Prieles stehen. Der Bereich des Prieles ist ein von den Wattflächen grundverschiedener Abschnitt des Lebensraumes Watt. Demzufolge und auch angesichts der sehr starken Umlagerungen, die zu großen Verschiedenheiten auf kleinem Raum führen, ist die Besiedlung des Prieles eine sehr wechselnde und nur selten werden, von den Prielrandwatten und den größeren Prielgleithängen abgesehen, größere, einheitliche Siedlungen im Priel angetroffen. Sehr uneinheitlich sind besonders die Steilkanten und der Prielboden besiedelt, über die kurz das Wichtigste gesagt werden soll.

Die Prielsteilkanten zeigen meist noch die Besiedlung, wie sie dem anschließenden Watt zukommt, gegen welches ja der Priel abtragend vordringt. Besonders werden *Mya*- und *Scrobicularia*-Siedlungen vom Prielabtrag betroffen, weniger oft die *Pygospio*-Siedlung, noch weniger die *Arenicola*- und *Scoloplos*-Siedlungen (Abb. 21). Der Abbruch erfolgt im wesentlichen durch Bodensackung, die an Stellen mit höherer Steilkante zur Bildung von treppenförmigen Abbruchsockeln führt. Die mit der in ihnen lebenden Enddafauna abstürzenden Bodenklumpen werden im Priel rasch zerstört (zum großen Teil bilden sie Schlickgerölle), ihre Bewohner freigespült und im Priel mit dem raschen Wasserstrom vorwiegend in Richtung nach dem Unterlauf zu verfrachtet. Zu diesen, durch Abtrag ihres Siedlungsorts in den Priel gelangenden Formen kommen noch die durch Stürme eingespülten Arten, besonders die sehr flach siedelnden Formen wie *Cardium*, *Litorina*, *Hydrobia*. Zusammen mit den leeren Schalen werden alle lebend in den Priel gelangten Schaltiere zu mitunter großen Schalenbänken zusammengespült (Abb. 18). Soweit die lebenden Schaltiere keiner größeren Eigenbewegung fähig sind (bes. *Cardium*, *Scrobicularia* und *Mya*), gehen sie bald zugrunde, da sie den Priel nicht mehr verlassen können. Nur wenige von ihnen können, wenn sie an günstige Stellen verfrachtet werden, z. B. an die Prielgleithänge oder in den weichen Schlicksand, der sich im Ebbstromschatten der Muschelbänke auf dem Prielboden befindet, sich wieder vergraben und hier längere Zeit ungestört weiterleben. Seltener werden auch Miesmuscheln in den Priel verfrachtet. Diese finden in den Schalenbänken einen geeigneten Siedlungsboden. Durch Verspinnen mit den zahlreichen, teils noch lebenden, Schalen, zum größten Teil aber leeren Schalen kann es gelegentlich zur Bildung kleinerer Miesmuschel-Siedlungen auf dem Prielboden kommen. Falls in der Nähe des Prieles eine größere Miesmuschel- oder *Zostera*-Siedlung liegt, kommt es nach stürmischem Wetter öfters zu größeren Ansammlungen von *Litorina litorea* im Priel. Die Schnecken können aber, wenn sie in den Oberlauf des Prieles eingespült wurden, diesen zum größten Teil wieder verlassen (Abb. 72) und gehen auch nicht so leicht zugrunde, da sie sich stets auf der Schalenbank halten können. Sie bilden daher zeitweise neben einigen Miesmuscheln die einzigen lebenden Vertreter der Mollusken auf den Schalenbänken. Nur wenn sie einmal in den Unterlauf der Priele geraten sind, ist ihnen jede Gelegenheit genommen, jemals wieder auf das Watt an ihnen zusagende Siedlungsorte zu gelangen. Daß auch *Hydrobia* in größeren Mengen in den Priellauf lebend eingespült wird, davon zeugen die zeitweisen Massenvorkommen dieser Wattschnecke auf den Prielgleithängen

(Abb. 55). Doch werden die Wattschnecken, einmal in den Priellauf eingespült, aus diesem im allgemeinen nicht wieder auf Watt gelangen, da sie als sehr leicht verfrachtbare Körper (s. *Hydrobia*-Siedlung) von dem schnell strömenden Prielwasser aus dem Priel in die tieferen Fahrrinnen verfrachtet werden. Auch die verhältnismäßige Seltenheit leerer *Hydrobia*-Gehäuse in den Prielablagerungen (HÄNTZSCHEL, 1936) muß wohl auf die leichte Verfrachtbarkeit zurückgeführt werden. Alle anderen Tiere mit größerer Beweglichkeit, wie *Pygospio*, *Corophium*, *Nereis*, *Arenicola* und *Scoloplos* usw., können sich entweder nach den Gleithängen, den Prielrandwatten oder aufs Watt verziehen.

Alle die bisher erwähnten Arten waren zum größten Teil mehr oder weniger unfreiwillig in den Priel gelangt, bilden jedenfalls an den Steilkanten oder auf dem Prielboden keine oder nur kleine Siedlungen. Man kann von ihnen kaum sagen, daß sie diese Wohnstätten aufsuchen. „Aufgesucht“ wird aber die steile Abbruchkante dieses Lebensraumes von einem Vertreter der Epifauna, von der Strandkrabbe *Carcinus maenas*.

Die Strandkrabben bauen in dem bindigen Boden Gänge (Abb. 21), ganz ähnlich denen der Wollhandkrabbe z. B. an den Steilufern der Elbe (PETERS, 1933). Die Gänge haben einen gewölbeförmigen Querschnitt; der Boden ist flach, die Decke gewölbt. Ihre

Größe schwankt außerordentlich, was z. T. auch von der Größe des bauenden Krebses abhängt; die größten Baue haben eine Breite von 16 cm und eine Höhe von 7 cm. Der Gang führt mehr oder weniger waagrecht in den Boden hinein, oft fällt er im hinteren Teil etwas schräg nach unten ab und biegt auch oft um. Es wurden Baue beobachtet, die etwa 15 cm senkrecht oder schräg nach unten in die Wand führten, dann aber im Winkel von 90° umbogen und weitere 40 cm parallel zur Fläche der Abbruchkante verliefen. Von nur eben angedeuteten kleinen Grotten bis zu diesen langen Gängen gibt es alle Uebergänge, je nach dem Alter des Baues und der Geschwindigkeit des Abbruchs an der Steilkante.

Während der TZ dienen diese Baue den Strandkrabben als Unterschlupf. Fast regelmäßig kann man beim Ausgraben im inneren Winkel einen, ganz selten auch mehrere Krebse antreffen. Weniger oft sind die kurzen, mehr grottenförmigen Baue besetzt. Soweit sie sich an den Steilkanten befinden, die nach Süden zu liegen, fehlen die Krabben, wenigstens solange die TZ in den Tagesstunden liegt. Die Baue selbst werden sowohl im oberen wie im unteren Teil der Steilkante angetroffen, selbst in Steilkanten von nur 15 cm Höhe wurden kleine grottenförmige Baue mit Krebsen angetroffen. Die Baue sind in Anbetracht der zahlreichen Krabben, die während der WZ das Watt aufsuchen und dabei den Priel förmlich als „Zugstraße“ benutzen, nicht häufig. Wenn auf den qm Fläche einer Steilkante 8—15 Baue gezählt werden können, ist das schon sehr viel, meistens bleiben sie immer nur zu 3 auf den qm oder kommen nur vereinzelt vor. Daß *Carcinus maenas* die grottenförmigen Baue anlegt, kann wohl mit Sicherheit angenommen werden, wenn die Strandkrabbe auch bisher noch nicht sicher beim Graben beobachtet worden ist. Bei den größeren Gängen handelt es sich aber zweifellos um Baue der Wollhandkrabbe, die vereinzelt im Gebiet angetroffen wurde. Doch wurde in den zur TZ daraufhin untersuchten Bauen (etwa 80) nie



Abb. 72. In einen Priel durch bewegte See eingespülte *Litorina litorea*. Der größte Teil der Schnecken ist bereits aus dem Priel wieder herausgekrochen und hat sich auf den Wattflächen verteilt. An der oberen Prielkante häufen sich die Schnecken an. Im Hintergrund sind freigespülte *Scrobicularia*-Schalen in Lebensstellung am Prielhang als weiße Flecke zu sehen. (Verf. phot., Sommer 1936, Dangaster Watt).

eine Wollhandkrabbe angetroffen, sondern stets nur *Carcinus maenas*. Die Strandkrabben sitzen sehr oft auch unter den dachartigen Vorsprüngen, wie sie an der Prielsteilkante mit ihrer Wechsellagerung von Schichten verschiedener Bindigkeit durch den raschen Wasserstrom häufig entstehen, an welchen Stellen man sehr schön die von den Krabben hervorgerufene Bildung flacher grottenförmiger Vertiefung bis zu kurzen Gängen beobachten kann.

C. III. d. 9) Uebersicht.

In der Tabelle I am Schluß der Arbeit sind einige quantitative Besiedlungsproben aus der *Corophium*-Variation wiedergegeben.

Siedlungen in größerem Umfange sind in der *Corophium*-Variation nur zwei vorhanden, die *Corophium*- und die *Heteromastus*-Siedlung. Auf den Wattflächen kommen nur die *Corophium*-Siedlungen vor, während auf den Prielrandwatten die *Heteromastus*-Siedlung vorherrscht. Wie auch aus der Besiedlungskarte hervorgeht, handelt es sich bei den Prielsiedlungen und den Wattflächen-Siedlungen um Randgebiete. Von größeren Begleitformen kommt nur *Nereis* und weniger oft *Nephtys* vor. Im allgemeinen sind die Siedlungen durch Vorherrschen der kleineren Formen (*Corophium*, *Heteromastus*, *Polydora*, *Peloscolex*, *Isotomurus*) und das Zurücktreten bzw. vollständige Fehlen von Muscheln aus gezeichnet. Nur *Scrobicularia* kommt in den *Corophium*-Siedlungen der Wattflächen stellenweise noch häufiger vor.

Je einseitiger bestimmte Umweltfaktoren den Lebensraum beeinflussen, umso mehr kommt es zur Ausbildung artenarmer Siedlungen, wie sie am ausgeprägtesten auf den Prielgleithängen, den Prielböden und der Abbruchkante von Oberahn angetroffen werden. Allen die Variation kennzeichnenden Arten kommt die Fähigkeit zu, sich bei erfolgter Bloßspülung wieder im Boden einzugraben. Als allgemeines Kennzeichen muß noch erwähnt werden, daß sie alle auf einen lagebeständigen Boden angewiesen sind, besonders die kleineren, flach siedelnden Arten. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Beschränkung oder vorwiegende Entfaltung der einzelnen Arten in dem Gebiet der *Corophium*-Variation auf die fehlende biologische Konkurrenz von seiten der anderen, größeren Arten der Endobiose zurückgeführt werden kann. Im besonderen Maße gilt das für *Corophium* und *Polydora*. Demzufolge sind auch die Frischgewichte je Flächeneinheit im Vergleich zu denen aus den anderen Variationen des Wattes gering. Mittlere Werte werden in den *Corophium*-Siedlungen der Wattflächen beobachtet, wo sie im allgemeinen zwischen 20 und 40 g/qm schwanken, bei Anwesenheit von *Scrobicularia* und *Nereis* aber auch wesentlich höher (auf 300 g/qm) ansteigen können. Etwas höher liegen sie in den *Heteromastus*-Siedlungen der Prielrandwatten, wo sie bis über 300 g/qm ansteigen, besonders wenn *Scrobicularia* und *Nereis* häufiger vorkommen. Da es sich bei den übrigen Prielrand-siedlungen nur um sehr kleine Tiere handelt, wurde von ihnen das Frischgewicht nicht genauer bestimmt, dürfte aber nur selten über 10 g/qm hinausgehen, woran die vereinzelt größeren Begleitformen noch den größten Anteil haben. Eine reine *Polydora*- oder *Peloscolex*-Siedlung hat selbst bei großer Wohndichte ein Frischgewicht von noch nicht einmal 1—2 g/qm.

C. III. e) *Scolecopsis*-Variation.

Die *Scolecopsis*-Variation nimmt ebenfalls ein Randgebiet ein, das nicht mehr als Watt bezeichnet werden kann, da in ihrem Lebensraum ein dem Watt fremder Faktor großen Einfluß gewinnt, die Brandung. Die Variation ist auf die Kiesbank von Groß- und Klein-Arngast beschränkt. Da dieser Teil im Jadebusen eine Sonderstellung einnimmt und nur hier *Scolecopsis squamata* stellenweise angetroffen wurde, sonst aber im ganzen Jadegebiet fehlt (sie wurde z. B. sehr zahlreich wieder am östlichen Nordstrand von Wangerooe-Ost angetroffen), wurde die Variation der Endobiose der Arngast-Kiesbank als *Scolecopsis*-Variation bezeichnet.

Die Eigenart des von der *Scolecopsis*-Variation eingenommenen Biotopes versteht man am besten durch die Art und Weise seiner Bildung. Wie S. 6 erwähnt, bildet die Arngast-Kiesbank den letzten Rest der 1904/5 zerstörten gleichnamigen Inseln. Vergleicht man die Lage der Inseln mit der der heutigen Sandbank, dann zeigt es sich, daß der nord-östliche Teil von Arngast, Gr.-Arngast, sich um mehr als seine volle Breite nach SO verlagert hat. Das gesamte Material der heute anzutreffenden Kiesbank ist also vom Wasser umgelagert und verfrachtet worden, die heutige Kiesbank ist eine Neubildung der Kräfte

des Wassers. Schon die Grobheit des Bodenmaterials (vgl. Tab. III am Schluß der Arbeit), ferner das Vorhandensein eines Saumes zahlreicher, bis über 5 cm großer Kieselsteine und größerer Ziegelsteinbruchstücke beweist, daß der Gezeitenstrom bei der Verlagerung der Kiesbank keine große Wirkung hat. Auch die Höhe der Sandbank über SpThwL und ihre Wanderungsrichtung nach SO, also senkrecht in den südlich vor der Bank sich hinziehenden Priel hinein, sprechen gegen eine größere Bedeutung des Gezeitenstromes. Im Gegenteil, die Kiesbank bildet eine Wasserscheide und bestimmt dadurch die Richtung des Gezeitenstromes. Es bleibt also nur die Brandung als umlagernde Kraft übrig. Die heutige Kiesbank von Gr.-Arngast ist das Ergebnis der Brandung. Diese bewirkt nicht nur die Verlagerung der Kiesbank nach SO, sondern schüttet den Kies dabei immer wieder über die ThwL hinaus auf (bis auf + 4,90 m), während die Gezeitenströmung auf das lockere Material einbrennend wirken würde, falls sie stark genug wäre, es als Wandermaterial zu verfrachten. Die stärkste Brandung könnte bei Gr.-Arngast bei östlichen Stürmen stehen. Doch sind Stürme aus östlichen Richtungen selten und auch mit tieferen Wasserständen verbunden. Ohne größeren Einfluß sind Stürme aus südlichen Richtungen, da sich wegen der Landnähe der Kiesbank über dem noch hochgelegenen Watt kein stärkerer Seegang entwickelt. Am stärksten wird Arngast von nordwestlichen Stürmen betroffen, welche die Breitseite der Kiesbank treffen und auch meistens mit höheren Wasserständen verbunden sind (Sturmfluten), was mit der Wanderungsrichtung der Bank zusammenstimmt. Auch wandert die der Brandung stärker ausgesetzte Gr.-Arngast-Bank mehr als die höher und geschützter liegende Kl.-Arngast-Bank. Auch der Querschnitt durch die wandernde Gr.-Arngast-Bank zeigt, daß die mit nordwestlichen Winden verbundene Brandung den Hauptanteil an der Umlagerung hat, der Steilhang liegt überall nach SO zu, während nach NO zu die Kiesbank allmählich ins Watt abfällt. Aber auch hier ist eine Steilkante vorhanden, die jedoch stets kleiner bleibt als die an der SO-Kante. Die Brandung verlagert, bildet aber zugleich auch immer wieder neu in der Arngast-Kiesbank einen im Jadebusen einzigartigen Biotop, den man am ehesten noch mit den wandernden Riffen der ostfriesischen Inseln vergleichen könnte, in denen ebenfalls, wenigstens in den strandnahen, *Scolecopsis* gefunden wurde. Gr.-Arngast und Oberahn zeigen im Jadebusen als die beiden äußersten Gegensätze in bezug auf die Bodenbeschaffenheit (dort lockerer, grobkörniger Boden, hier bindiger, feinkörniger Boden) sehr schön die grundverschiedene Zerstörung durch die Wasserbewegung und die damit verbundene grundverschiedene Besiedlung.

Die Arngast-Kiesbank bildet einen an kleineren Siedlungen sehr reichen Lebensraum, wovon hier nur das Wichtigste mitgeteilt werden soll. Bei einer eingehenderen ökologischen Untersuchung dieses sehr interessanten Biotopes würden noch viele Eigentümlichkeiten gefunden werden.

Wie auf der Besiedlungskarte angegeben, gehen die höheren Bänke Gr.- und Kl.-Arngast nach dem Watt zu in eine *Zostera*- oder *Mytilus*-Siedlung über, während der flachere Verbindungsteil zwischen beiden von einer *Pygospio*-Variation abgelöst wird. In dem von der *Scolecopsis*-Variation eingenommenen Raum kommt stellenweise zwischen der 2,5- und 3,5-m-Linie eine *Scolecopsis*-Siedlung vor. Die *Scolecopsis*-Siedlung setzt sich einmal aus *Scolecopsis squamata* (bis 35/qm), einem *Oligochaeten* (bis 15/qm), stellenweise *Scoloplos armiger* (bis über 90/qm) zusammen. Vereinzelt kommen noch große *Nephtys hombergii* (über 15 cm lang), sehr selten *Arenicola marina* und *Nereis diversicolor* vor. Die übrigen Teile der Kiesfläche zeigen vereinzelt *Lanice conchylega*, *Hydrobia ulvae*, *Mytilus*-Klumpchen und kleine Seegrassflecke, sie müssen als Uebergangsbereiche zu den Wattsiedlungen bezeichnet werden. Im oberen Teil der höheren Bänke liegt auf den Schräghängen (bei Kl.-Arngast besonders im SO, bei Gr.-Arngast besonders im NW und SW) eine *Enteromorpha-Cladophora*-Siedlung. Diese fällt mit dem Geröllgürtel zusammen. Durch Ausbildung der Grünalgen-Siedlung unterscheidet sich der Arngast-Biotop grundlegend von dem der Brandungsbänke an den ostfriesischen Inseln, deren feineres Material zu leicht umgelagert wird. Die Gerölle von Arngast werden nur bei stärkeren Stürmen umgelagert. Bei Gr.-Arngast kommt es im Westen in kleineren Bodenmulden zur Bildung einer Cyanophyceen-Siedlung. Der oberste Teil der beiden Bänke schließlich wird von *Talitrus saltator* eingenommen, dessen Siedlungen saumartig die Bänke umziehen. Die höchsten Stellen der Inseln aber sind ohne großen Tierreichtum. Auch Salzkäfer wurden bis jetzt trotz vielen und tiefen Nachgrabens noch nicht angetroffen, obwohl ihr Vorkommen sehr wahrscheinlich ist. Auch der Steilhang im SO von Gr.-Arngast ist bisher frei von Tieren gefunden worden. Nur am östlichen Steilhang wurde einmal eine *Arenicola*-Siedlung angetroffen, die jedoch nur vorübergehend war.

C. IV. Die Epibiosen des Jadebusenwattes.

Mit der Scoloplos-, Pygospio-, Scrobicularia-, Corophium- und Scolecolepis-Variation sind die Unterabteilungen der Endobiose des Wattes aufgezählt. Von der Epifauna bzw. Epiflora wurde bereits im Abschnitt über die Endofauna gelegentlich gesprochen. Doch eine von der Endofauna unabhängige und wattbodenständige Epifauna lag in diesen Fällen nie vor, da es sich entweder um Aufwuchs auf den Schalen von Muscheln der Endofauna oder um Epifauna-Gäste aus dem Sublitoral handelte.

An mehreren Stellen des Wattes tritt die Epibiose im Vergleich zur Endobiose, auf der sie vorkommt, sehr stark in den Vordergrund und bestimmt das äußere Bild des betreffenden Siedlungsortes. Solche vorherrschenden Epibiosen sind auf dem Watt des Jadebusens die Miesmuschelbänke, die Zwergseegrasswiesen und der Verlandungsgürtel.

C. IV. a) Die Miesmuschelbänke.

Die Lebensgemeinschaft der Miesmuschelbänke wird von der Miesmuschel, *Mytilus edulis*, beherrscht, die ja überhaupt erst zur Bildung der Miesmuschelbänke führt.

Die Miesmuschel braucht zum Siedeln nicht nur, wie die Muscheln der Endobiose des Wattes, einen lagebeständigen, sondern auch einen festen Untergrund, an den sie sich mittels ihrer Byssusfäden anspinnen kann. Einen solchen bieten im Watt, wenn man von den Kiesel- und Ziegelsteinen bei Arngast und den Kunstbauten absieht, nur die Schalen der Muscheln und Schnecken. Diese werden von den Miesmuscheln, wenn sie in solche Schalenanspülungen hineingeschwemmt werden, versponnen und dadurch ortsbeständig gemacht. Es entsteht ein kleiner Schillklumpen mit ein oder mehreren lebenden Miesmuscheln. Kommen zu diesem neue Miesmuscheln, so kann das schließlich zur Ausbildung kleiner *Mytilus*-Siedlungen führen, die eine Fläche von noch nicht einem bis über mehrere qm erreichen können. Das versponnene Schalenmaterial richtet sich ganz nach der Oertlichkeit. So sind in den kleinen Miesmuschelflecken sehr oft viele Schalen von Herzmuscheln und *Litorina litorea* versponnen, an anderen Stellen wieder sind es vorwiegend *Mya*-Schalen oder die kleinen Wattschnecken, *Hydrobia ulvae*, in der Nähe des Leitdammes sind es besonders Miesmuschelschalen. Alles, was an festen Gegenständen in den Bereich der Miesmuscheln eingespült wird, kann durch die Byssusfäden versponnen werden und damit zur Festigung des Siedlungsbodens beitragen.

Mytilus edulis gehört hinsichtlich ihrer ernährungsökologischen Stellung zu den fischenden Tieren. Die Menge des von einer mittelgroßen Muschel in 24 Stunden filtrierte Wassers beträgt nach VIALLANES (1892) etwa 3 Ltr. täglich; aus einem Wasser, welches je Ltr. 0,546 g Trübe enthielt, wurde von einer Miesmuschel in einem Tag 1,768 g Trübe als Kot und Pseudofäces ausgeschieden. Doch ist nach DODGSON (1928) die von einer Miesmuschel filtrierte Wassermenge erheblich größer gefunden worden (45,4 Ltr. täglich), so daß die Sinkstoffabscheidung auf entsprechende Werte ansteigen kann¹⁾.

Zur Fortpflanzungsweise von *Mytilus* sei auf die Untersuchungen von FIELD (1922) hingewiesen. THAMDRUP (1935) fand im nordfriesischen Watt die ersten Bodenstadien den größten Teil des Jahres über. Sehr viel Ansatz von Miesmuscheln wurde im Jadebusen von Mai bis in den Herbst hinein angetroffen.

Auf einige Besonderheiten in der Art und Weise der Ausbildung der Miesmuschel-Siedlungen muß noch hingewiesen werden. Im Jadebusen sind Miesmuschelbänke,



Abb. 73. Girlanden-Siedlung, die für den Jadebusen typische Miesmuschel-Siedlung. Die einzelnen Miesmuschellen haben sich untereinander zu einem Netz versponnen. (Verf. phot., Sommer 1936. Stollhammer Watt).

¹⁾ So wurden im ostfriesischen Inselwatt *Mytilus*-Bänke beobachtet, die in 2 Jahren über 60 cm Schlick angesammelt hatten, während ringsum ein reines Sandwatt lag.

in denen die Miesmuscheln als dicht geschlossenes Pflaster siedeln, wie es bei den großen Miesmuschelbänken der Inselwatten der Fall ist, nur sehr selten anzutreffen (z. B. NO von Oberahn, auf dem Jappensand und in der Nähe des Leitdammes). In diesen flächenhaften Siedlungen sind meistens sehr viele leere *Mytilus*-Schalen vorhanden, denen gegenüber der Anteil an anderen Schalen etwas in den Hintergrund tritt. Die meisten Miesmuschel-Siedlungen bedecken ihren Siedlungsplatz nicht als geschlossene Fläche, sondern zeigen eine girlandenförmige Anordnung der Miesmuscheln, wie es Abb. 73 zeigt. Die Miesmuscheln bilden zusammen mit den versponnenen Schillmassen etwa 10 bis 15 cm dicke Girlanden, die sich in der Miesmuschel-Siedlung zu einem unregelmäßigen Netz zusammenschließen können, oft aber auch als kürzere Girlanden nebeneinander liegen bleiben. Diese Girlanden-Siedlungen sind im Jadebusen die gewöhnliche Siedlungsform in den Miesmuschel-Bänken und bilden auch im ostfriesischen Inselwatt die typische Form der Erstbesiedlung. Während bei den flächenhaften Siedlungen die lebenden Miesmuscheln entweder dicht an dicht stehen oder zwischen ihnen leere Miesmuschelschalen und solche anderer Muschelarten ein dichtes Pflaster bilden, ist der Boden in den Girlanden-Siedlungen

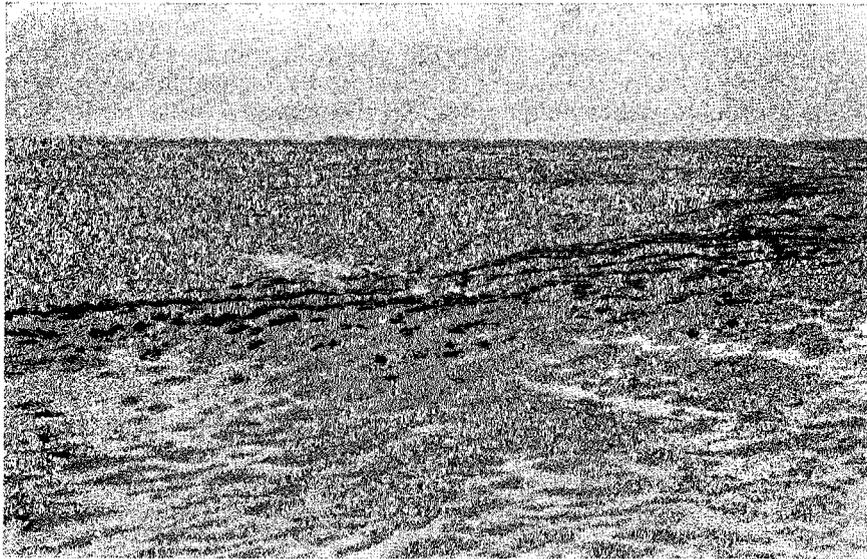


Abb. 74. Miesmuschel-Siedlung mit über 12 m langen Girlanden, die quer zur Strömung auf dem Sandboden liegen und hin- und hergerollt werden. (Verf. phot., Sommer 1936, Daugaster Watt).

gewöhnlich arm oder stellenweise ganz frei von Schalen, die erst in einigen cm bis dem unter der Oberfläche in größeren Mengen angetroffen werden. Die Girlanden liegen etwas in den Boden eingekolkt (Abb. 73). Ihre Länge kann 12 und mehr m betragen, wie es Abb. 74 zeigt, wo die Girlanden als mehr oder weniger gleichlaufende Schnüre hintereinander quer zur Richtung des Gezeitenstromes lagen und offenbar öfters hin- und hergerollt wurden, wie besonders aus den vielen kleinen abgerissenen Klümpchen hervorgeht, die sie zu beiden Seiten begleiteten. Bilden die Girlanden aber ein Netz über den Boden, wie in Abb. 73, dann sind sie viel ortsbeständiger geworden, was u. a. daraus hervorgeht, daß solche Siedlungen, selbst wenn sie an Stellen mit stärkerer Strömung liegen, oft als über 0,5 m hohe Bodenerhebung hervorsteht. Bei stärkerem Seegang werden von den Girlanden kleine Klümpchen abgerissen und weithin auf das Watt verfrachtet. Hier werden sie beständig von der Wasserbewegung umhergerollt. Das kann man besonders schön im schlickigen Watt feststellen, wenn man dieses nach einigen Tagen wieder besucht. Dann sind die kleinen *Mytilus*-Klümpchen meistens in die früheren Fußstapfen eingespült (s. Abb. 75), die sich ja in dem bindigen Boden über mehrere Tiden hinweg erhalten und als Fallen für die umherrollenden *Mytilus*-Klümpchen wirken. Auch in den Spuren von Schiffskielen kann es im Schlickboden zu solchen Einspülungen kommen. Im Jadebusen sind es besonders abgerissene Teile solcher *Mytilus*-Girlanden oder vereinzelt Miesmuscheln, die zur Bildung neuer Siedlungen an anderen Stellen des Wattes führen. Eine Neubildung von *Mytilus*-Siedlungen durch Larvenfall an Stellen,

wo gleichzeitig keine älteren Miesmuscheln vorhanden waren, ist bisher im Watt noch nicht beobachtet worden, während diese Art der Neubesiedlung auf den Kunstbauten oft stattfindet. Auch der *Mytilus*-Ansatz in dem Herzmuschel-Bewuchs mit z. T. über 150 jungen Miesmuscheln je Herzmuschel führt nicht zur Bildung eines Miesmuschel-Klumpchens, wie man es erwarten könnte. Die Miesmuscheln sind nicht in der Lage, sich auf der Herzmuschel dauerhaft anzusiedeln und durch Verspinnen von weiterem Schillmaterial sich einen neuen Siedlungsgrund zu schaffen. Auch der *Mytilus*-Ansatz auf den *Zostera*-Blättern geht mit dem baldigen Zerfall derselben zugrunde.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß neue *Mytilus*-Siedlungen auf dem Watt vorwiegend durch Zusammenspülung von größeren Miesmuscheln aus anderen Siedlungen gebildet werden. Erst in den bereits durch größere Miesmuschel-Ansammlungen lagebeständig gewordenen Siedlungen kann sich auch der Ansatz zu einem die Siedlung bei Bestand erhaltenden Nachwuchs heranbilden. Diese Tatsache, die noch durch genauere Untersuchungen unterbaut werden müßte, ist bei der Abfischung von Miesmuschelbänken im Watt zu berücksichtigen, die unter anderen Gesichtspunkten erfolgen muß als z. B. das Abfischen des Miesmuschelbesatzes auf hartem Untergrund (Kunstbauten, Felsboden), da im Watt das Aufkommen des Ansatzes nur bei gleichzeitigem Vorhandensein älterer Miesmuscheln möglich ist, während man auf festem Untergrund auch bei Fehlen älterer Muscheln einen guten Ansatz erhält.

Unter den Arten der Epifauna in der Miesmuschel-Siedlung sind besonders häufig *Balanus balanoides*, *B. crenatus* und *B. improvisus*, *Litorina litorea*, *Trachydermon cinereus* und Hydroiden (*Lafaea fruticosa*). Vereinzelt werden auch *Litorina saxatilis*, *Gammarus locusta* und *Idothea linearis* in dem Byssusgeflecht angetroffen. Auch der Miesmuschel-Ansatz hält sich vorwiegend in diesem Geflecht auf, da hier die Wasserbewegung sehr gering ist. Andererseits ist hier für den Miesmuschelansatz die Gefahr groß, von den größeren Artgenossen versponnen zu werden und durch Einbettung in den neu abgelagerten Boden unter der Miesmuscheldecke zugrunde zu gehen. Dieser Gefahr sind auch die in den *Mytilus*-Siedlungen sich aufhaltenden *Litorina litorea* ausgesetzt, wie aus den lebend festgesponnenen Schnecken hervorgeht.

Von den *Balanus*-Arten wird am häufigsten *Balanus balanoides*, weniger häufig *B. crenatus* und *B. improvisus* angetroffen. Doch herrscht im allgemeinen innerhalb einer Miesmuschel-Siedlung nur eine Art vor. Vorkommen und Häufigkeit der Seepocken auf den Miesmuscheln wechseln sehr stark. Am häufigsten sind die nahe der TnwL liegenden Miesmuschel-Siedlungen von *Balanus* befallen. Die Zahl der Seepocken je *Mytilus*-Schale kann über 120 hinausgehen, bleibt aber im Jadebusen meist zwischen 5 und 20 je Muschel. Doch sind die Wohndichten von *Balanus* auf den *Mytilus*-Schalen in den *Mytilus*-Siedlungen der Inselwatten noch sehr viel größer (bis über 300 *Balanus balanoides* je Schale). In manchen Siedlungen, wie z. B. südlich von Arngast, scheint zwischen der Zahl der Seepocken und der der Uferschnecken eine gegensätzliche Beziehung zu bestehen, da die Miesmuschel-Siedlungen mit der größten Wohndichte von *Litorina litorea* (stellenweise über 800/qm) nur spärlichen oder meistens gar keinen *Balanus*-Besatz zeigten, die ohne oder nur mit vereinzelt Uferschnecken aber einen reichen *Balanus*-Besatz aufwiesen. Ähnliche Beziehungen zwischen *Balanus* und *Litorina litorea* wurden auch für mehrere Stellen an den Kunstbauten festgestellt, die nur dadurch erklärt werden können, daß *Litorina litorea* den *Balanus*-Ansatz immer wieder wegfrißt. Doch muß betont werden, daß auch Miesmuschel-Siedlungen ohne *Litorina litorea* frei von Seepocken sein können.

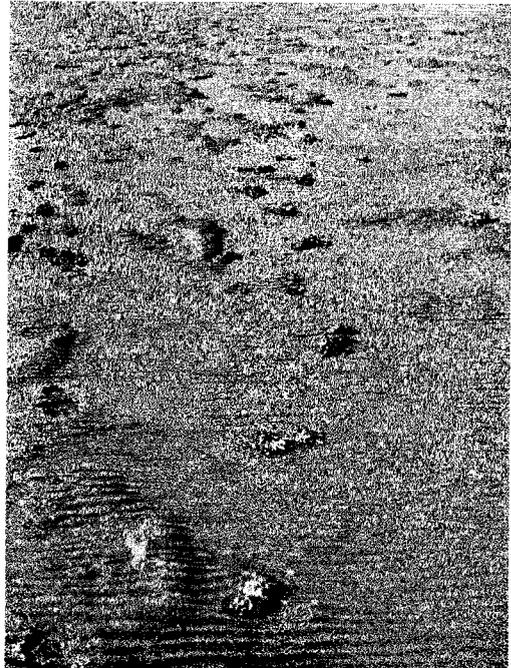


Abb. 75. Nach bewegter See in frühere Fußtapfen eingespülte Miesmuschel-Klumpchen im Schlicksandwatt. Der Schlick ist zum Teil ausgewaschen und der Boden sandiger als vorher, wo man noch 15 cm tief einsank. (Verf. phot., Frühjahr 1935, Heppenser Watt).

Im allgemeinen nimmt der *Balanus*-Besatz mit der tieferen Lage der Miesmuschel-Siedlungen zu, während umgekehrt die Häufigkeit von *Litorina litorea* und *Trachydermon cinereus* abnimmt. Die untere Grenze für *Litorina litorea* und *L. saxatilis* liegt etwa bei der 2,5 m-Linie. *Trachydermon cinereus* sitzt stets an der Unterseite der Muscheln, sehr oft auch an eingesponnenen *Mya*-Schalen. Seine Wohndichte betrug mitunter bis über 60/qm, bleibt jedoch meist darunter. Der Bewuchs von Hydroiden (meistens *Lafoea fruticosa*) und von Schlauchdiatomeen ist vorwiegend auf die nahe der TnwL liegenden *Mytilus*-Siedlungen beschränkt, die auch während der TZ in Wattentümpeln unter Wasserbedeckung bleiben. In dem Bewuchs wurden *Pycnogonum litorale*, *Caprella linearis* und kleine Nacktschnecken angetroffen. Bemerkenswert ist, daß *Coryne lovéni*, die auf den Herzmuscheln im Winter-Frühjahr sehr häufig angetroffen wird, auf den Miesmuscheln des Wattes nie angetroffen wurde, auch nicht auf denen der nahe der TnwL gelegenen *Mytilus*-Siedlungen. Dagegen waren stellenweise die im Bereich der TnwL siedelnden Miesmuscheln an den Kunstbauten mit einem dichten *Coryne*-Rasen überzogen.

Merkwürdig ist auch das Fehlen von Grünalgenbewuchs auf den Miesmuschelschalen, besonders wenn man die früher beschriebene *Cardium-Balanus*-Grünalgen-Assoziation berücksichtigt. Selbst an Stellen, wo Miesmuschel-Siedlungen im Bereich solcher Assoziationen lagen, wie im Solthörner Watt, fehlten Grünalgen in den Miesmuschel-Siedlungen. Für die oberen Miesmuschel-Siedlungen kann das Fehlen der Grünalgen z. T. auf die zahlreichen *Litorina litorea* zurückgeführt werden. Hinzu kommt aber offenbar noch die unbeständige Lage der Miesmuschel selbst, die ja beständig mit dem Gespinst umherwandert und dabei ganz verschiedene Lagen einnimmt, wobei die größeren Algen sich in dem Byssusgespinst bald verflechten und abreißen würden.

Obgleich *Fucus vesiculosus* im Jadegebiet auf den Deichmauerungen z. T. massenhaft vorkommt und auch auf den Bühnen sehr oft vorhanden ist, so wurde doch bisher im Jadebusen die von NIENBURG (1927) im Königshafen bei List aufgefundene und eingehend beschriebene Symbiose zwischen *Mytilus* und *Fucus* auf den Miesmuschelbänken des Jadebusens nicht angetroffen. Wie NIENBURG selbst betont, kann die Miesmuschel auf dem Schlickboden ebenso gut auch ohne *Fucus* bestehen, so daß man besser von einer *Mytilus-Fucus*-Assoziation spricht. Die von NIENBURG beobachtete Assoziation wurde jedoch in den Miesmuschelbänken im Inselwatt von Mellum beobachtet, ohne daß aber eine *Fucus*-Wiese wie im Königshafen ausgebildet war.

Die Miesmuschel-Siedlungen beeinflussen durch die Anreicherung ihres Kotes und der Pseudofäces, sowie durch die zwischen den Schalen bzw. den Girlanden abgelagerten feineren Sinkstoffe den Siedlungsboden ganz erheblich und bedingen dadurch eine von dem übrigen Watt abweichende Endobiose. Die Korngrößen werden feiner (Tab. IV am Schluß der Arbeit), die Lagebeständigkeit des Bodens nimmt zu. Der Boden ist sehr weich und schillreich. Als Arten der Endobiose in den *Mytilus*-Siedlungen sind besonders *Nereis diversicolor*, *Heteromastus filiformis*, *Pygospio elegans* und *Corophium volutator* zu nennen. *Pygospio* und *Corophium*, weniger *Heteromastus*, sind aber vorwiegend auf die im Lee der Siedlungen befindlichen Bodenaanschwemmungen, die frei von Miesmuscheln sind, beschränkt. Im Boden, der von der Miesmuschel-Siedlung unmittelbar bedeckt wird, kommt häufiger nur *Nereis* vor. Vereinzelt trifft man auch *Sagartia troglodytes*, *Phyllodoce maculata* und Schuppenwürmer (*Lepidonotus squamatus*). Im Banter Watt wurde in einer *Mytilus*-Siedlung im April zahlreiche Laichschnüre einer *Lineus*-Art gefunden. Die grauen 6—15 cm langen Gallertschnüre waren an den Muscheln und den von Byssusfäden versponnenen Schillmassen festgeklebt.

Die größeren Miesmuschel-Siedlungen beeinflussen den Wattboden oft weit über ihre Umgebung hinaus, besonders in ihrer Leeseite, wo der Boden schlickiger wird, soweit die Siedlungen auf dem Sandwatt liegen, was sehr oft der Fall ist, so daß sich öfters auch *Mya* und *Scrobicularia* in diesem Miesmuschel-Schlick finden.

Die obere Grenze erreichen die *Mytilus*-Bänke im Jadegebiet etwa bei der 3 m-Linie. Im Bereich dieser Linie vermischt sich die *Mytilus*-Bank meistens mit der *Zostera*-Wiese, die dort ihre untere Grenze hat.

Im allgemeinen bleibt die Zahl der Miesmuscheln je qm Miesmuschel-Siedlung zwischen 300 und wenigen Tausend, je nachdem, wieviel Jungtiere vorhanden sind, die an den hohen Zahlen den größten Anteil haben. Die Frischgewichte in den *Mytilus*-Bänken sind im Vergleich zu denen aus Siedlungen der Endobiose sehr hoch und schwanken zwischen 3000 und wenig über 15000 g/qm, werden aber in den Miesmuschel-Bänken im Inselwatt noch viel größer (bis fast 60000 g/qm). THAMDRUP (1935) stellte in den Miesmuschel-Bänken des nordfriesischen Wattes Frischgewichte bis zu 75000 g/qm fest. Den größten Anteil an dem Frischgewicht der Bänke im Jadebusen haben die Miesmuscheln selbst, während im Inselwatt bei sehr starkem *Balanus*-Befall den Seepocken ein großer Anteil neben den Miesmuscheln mit zukommt. *Litorina litorea* bleibt demgegenüber mit

einem Höchstfrischgewicht von 450 bis 500 g/qm sehr zurück. Die im Jadebusen geringen Frischgewichte je Flächeneinheit im Vergleich zu denen der Inselwatten sind vorwiegend durch die Girlanden-Siedlungen bedingt. Außerdem werden die Miesmuscheln im Jadebusen nicht so groß wie die aus dem Inselwatt; die größten Muscheln schwanken in ihrer Länge um 6 cm herum, während die größten Muscheln aus dem Inselwatt z. B. südlich von Mellum eine Länge von 7—8 cm hatten (beide Siedlungen lagen wenig über der ThwL).

C. IV. b) Die Zwergseegraswiese.

Die *Zostera nana*-Wiese nimmt die oberen geschützten Wattgebiete ein. Ihre untere Grenze liegt zwischen der 2 und 2,5 m-Linie, ihre obere nahe der ThwL, bei etwas über 4 m. Dementsprechend beträgt die Dauer der TZ 40 bis 90 %.

In der Zwergseegraswiese ist *Zostera nana* die Leitform. Die Zwergseegraswiese kommt auf folgenden Siedlungen der Endobiose vor: *Arenicola*-Siedlung, *Scrobicularia*-Siedlung, *Cardium*-Siedlung, *Hydrobia*-Siedlung, *Pygospio*-Siedlung. Nach dem Verlandungsgürtel hin vermischt sich die Zwergseegraswiese oft mit dem *Salicornia*-Gürtel, nach unten zu grenzt sie stellenweise an die Miesmuschelbänke.

Auf dem Watt des Jadebusens wurde bisher nur *Zostera nana* bestandbildend angetroffen. Die besonders im unteren Gebiet der *Zostera*-Wiese und in tieferen Wattentümpeln vereinzelt auftretenden Büsche der breitblättrigeren Formen (*Zostera marina* var. *angustifolia*) spielen ökologisch keine bedeutende Rolle. *Zostera marina* wurde auf den Watten des Jadegebietes sowie auf den östlichen ostfriesischen Watten nicht angetroffen. Auch im Königshafen-Watt bei List fehlt *Zostera marina* (NIENBURG 1927, WOHLBERG 1935), und WOHLBERG stellt diese Art der Verbreitung — *Zostera nana* auf dem Watt, *Zostera marina* im Sublitoral — für das ganze nordfriesische Gebiet fest, so daß man sie im Zusammenhang mit den Befunden im ostfriesischen Watt für die Watten der Deutschen Bucht verallgemeinern kann.

Kurz sei das Wichtigste über die Lebensweise von *Zostera nana* mitgeteilt. Die 3 bis 8 cm tief im Boden verlaufenden bräunlichen Rhizome sind durch dünne Saugwurzeln im Boden fest verankert. Die Rhizome senden zahlreiche kleine Seitenzweige aus, die sich weiter verzweigen, so daß schließlich ein dichtes Netz von Rhizomen im Boden gebildet wird (Abb. 76). Die Vermehrung erfolgt bei *Zostera nana* wie auch bei *Zostera marina* (OSTENFELD 1908 u. a.) vorwiegend vegetativ. Die von dem Rhizom ausgehenden Blätter, meist zu 2 bis 3 zusammen von einem Internodium, sind etwa 20 bis 40 cm lang. Die Zahl der Blätter beträgt in dichten Wiesen 2000 bis über 7500 je qm. Die Blätter liegen während der TZ in Abflußrichtung des Ebbewassers auf dem Boden und decken diesen in den dichten Zwergseegraswiesen fast vollständig ab, während sie zur WZ im Wasser fluten.

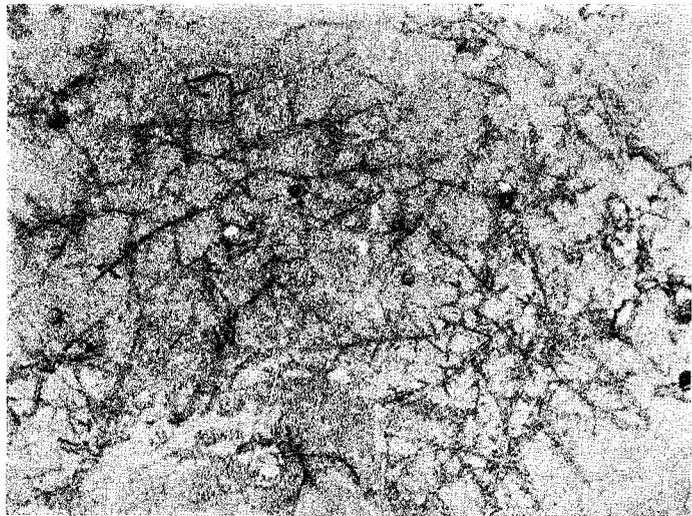


Abb. 76. Nach anhaltendem Schlechtwetter entblätterte und bis auf die Rhizome freigespülte Zwergseegras-Siedlung. Die Rhizome sind nur noch mit den Wurzeln im Boden verankert. (Verf. phot., Frühjahr 1936, Heppenser Watt.)

Zostera nana-Wiesen treten erst im oberen Watt mit lagebeständigem Boden auf, was mit der geringen Siedlungstiefe der Rhizome zusammenhängt. Unterhalb der + 3 m-Linie kommt es fast nirgends zur Ausbildung einer geschlossenen Zwergseegraswiese. Hier sind stets nur einzelne Seegrasflecke vorhanden, in denen aber die Zahl der Blätter im Vergleich zu den viel größeren Wiesen des oberen Wattes gering bleibt und der Boden während der TZ von den Blättern nur teilweise abgedeckt wird. Die größeren Wiesen des oberen Wattes liegen alle oberhalb des Entstehungsgebietes der Priele, wie es besonders schön an der *Zostera*-Wiese zwischen Varel und Dangast festgestellt werden kann. Auch

die unteren Zwergseeegrassiedlungen meiden die Nähe von Prielen. Der Boden in den Zwergseeegrasswiesen schwankt im Jadebusen zwischen einem sandigen Schlick bis zu grobem Kies; irgendwelche Beziehungen zur petrographischen Beschaffenheit bestehen im Gebiet nicht. Bedingung ist nur eine größere Lagebeständigkeit innerhalb der Siedlungsschicht, die in den oberen Wattgebieten stets gegeben ist und an der die Blätter der Pflanzen selbst mit teil haben, da sie zu einer Milderung der Wasserbewegung beitragen.

Anhaltendes stürmisches Wetter kann den kleineren *Zostera*-Wiesen gefährlich werden, wie es Anfang Mai 1936 nach einem längeren stärkeren Ostwind an der *Zostera*-Wiese des südlichen Heppenser Wattes beobachtet wurde. Das ganze Watt befand sich im Abbruchzustand. In der Zwergseeegrass-Wiese, die hier nur in Form kleinerer Siedlungen von wenigen qm Fläche vorlag, fehlten die Blätter fast ganz. Ueberall waren die Rhizome und zum Teil auch die kleinen Wurzeln freigespült, so daß die Rhizome auf kleine „Stelzwurzeln“ zu liegen kamen (Abb. 76). Zum Teil waren in die freigespülten Rhizome Miesmuscheln hineingespült worden, die mit ihrer versponnenen Schillmasse in den Rhizomen hängen blieben, ohne daß es jedoch zur Ausbildung größerer *Mytilus*-Siedlungen gekommen wäre. Die Rhizome hingen an den zahlreichen Wurzeln noch sehr fest im Boden und überstanden alle den Abtrag, denn im Sommer waren an der gleichen Stelle wieder kleine Zwergseeegrasswiesen, deren Blätter eine nur mäßig dichte Wiese bildeten, wie das für die gleichen Siedlungen auch 1935 der Fall war. Es scheint jedenfalls nach dieser Beobachtung vorübergehende Blätterlosigkeit und Freispülung bis unter die Rhizome von *Zostera nana* überstanden zu werden. Die freigespülten Rhizome zeigten sehr gut, wie ungleichmäßig die Verbreitung der Rhizome sowohl in der Waagerechten wie in der Senkrechten innerhalb einer Siedlung ist. Der größere Teil der Siedlungsfläche zeigte die Rhizome nur gerade freigespült auf dem Grunde flacher Bodenmulden, in denen während der TZ das Wasser etwa 2—5 cm hoch stehen blieb. Innerhalb dieser Fläche bildeten die Rhizome kleinere Flecke, an denen sie sich zu einem engeren Geflecht zusammenschlossen, das etwa 5 bis 8 cm höher als die übrigen Rhizome in den Bodenmulden lag (Abb. 77). Von diesem Geflecht fielen die Rhizome sehr steil nach unten hin ab und gingen in die der Wattentümpel über. Nur in diesen Flecken kam es zu der oben erwähnten stelzförmigen Freispülung der Rhizome. Ueber die Gründe, die zur Bildung dieser buckelförmigen Geflechte führten, ist Sicheres nicht ermittelt worden.

Das Zwergseeegrass beeinflusst die Gestaltung und die Bodeneigenschaften seines Siedlungsortes ganz erheblich. Durch die Wurzeln und Rhizome wird der Boden in der Siedlungsschicht des Seegrasses gefestigt, zugleich aber reicher an organischer Substanz durch die absterbenden Teile der unterirdischen Organe. Die oberflächlichen Bodenschichten stehen unter dem Einfluß der Blätter. Diese bewegen sich während der WZ beständig hin und her und wirken, wenn sie einen dichten Rasen bilden, auf die Wasserbewegung, sei es Strömung oder Seegang, dämpfend, so daß es hier zu einer Ansammlung größerer Sinkstoffe in der Seegrasswiese und zu einer Ansammlung des größeren Wandermaterials des Gezeitenstromes in deren Randteilen kommen kann. Wie bedeutsam die Blätterwiese für die Bodenaufhöhung und damit auch für den Bestand der Seegrass-Siedlung ist, zeigen auch die Beobachtungen von WOHLBERG (1935), wo im Königshafen von List durch Absterben der Blätter die Rhizome von *Zostera marina* sehr schnell freigespült wurden.

Zugleich aber rühren die schwajenden Blätter die oberflächlichsten Bodenschichten immer wieder auf. Die Blätter von *Zostera nana* berühren den Boden auf dem Watt viel häufiger als die viel längeren, ständig untergetauchten Blätter von *Zostera marina*. Dadurch wird das feinere Material immer wieder ins Wasser zurückgebracht und kann nicht zur Ablage innerhalb der Seegrasswiese kommen. Es sammelt sich in größerem Maße in den seegrassfreien Flecken an, die am Rande, seltener innerhalb einer größeren, dichten

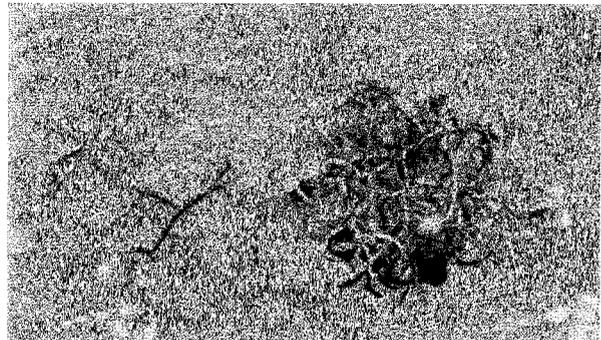


Abb. 77. Freigespülter Knäuel von Zwergseeegrass-Rhizomen, der sich mehrere cm über den Boden erhebt, während die Fortsetzung der Rhizome des Knäuels noch unter einer dünnen Schlicksanddecke verborgen ist. (Verf. phot., Frühjahr 1936, Heppenser Watt).

Seegraswiese liegen. Das Seegras wirkt also materialsortierend, indem es den Boden seines Siedlungsortes sandiger hält im Vergleich zu den im gleichen Gebiet gelegenen, *Zostera*-freien Wattflächen. Die Blätter verhindern aber durch ihre Bewegungen zugleich bis zu einem gewissen Grade die Bodenaufhöhung. Die vom Gezeitenstrom herangebrachten, absatzfähigen Sinkstoffmengen werden vorwiegend an den seegrasfreien Stellen abgelagert, die oft über den Boden der *Zostera*-Wiese als bis zu 5 cm hohe Bodentafeln heraussehen. Die Wirkung der *Zostera*-Blätter kann etwa mit der abgestorbener Quellerpflanzen verglichen werden, nur daß sie schwächer bleibt. Kleinere Siedlungen zeigen diese Wirkung am besten; die Siedlung liegt meistens in einer flachen Bodenmulde, die als Scharrkolk bezeichnet werden kann und dadurch entsteht, daß von dem ablagerungsfähigen Material der Wassertrübe nur ein kleiner Teil, das größte, in der Siedlung zur Ablagerung kommen kann, während um die Siedlung herum, außerhalb des Scharrbereichs der Blätter, auch das feinere zur Ablagerung kommen kann, hier also die Aufhöhung schneller erfolgt. Man findet aus dem gleichen Grunde auch die langblättrigen Formen (*Zostera marina* var. *angustifolia*), die nur als kleine Flecke auftreten, in den tiefsten Wattentümpeln. Bei über größere Flächen hinweg einheitlich dichten Zwergseegraswiesen kommt es an deren Rändern zur gleichen Erscheinung einer geringen Bodenaufhöhung.

Vereinzelt wurde z. B. in der aus kleineren Siedlungen zusammengesetzten Zwergseegraswiese des Heppenser Wattes auch auf den Bodentafeln Seegras angetroffen. Doch waren einmal die Blätter auf den Tafeln schmaler (1—1,5 mm) als die in den Wattentümpeln (2,5—3,5 mm) und auch nur in viel geringerer Anzahl (ungefähr 70 bis 140 je qm gegenüber 1600 bis über 3000 je qm in den Wattentümpeln) vorhanden. Es ist sogar nicht ausgeschlossen, daß zwischen der Breite der Seegrasblätter und dem Vorkommen in Bodenmulden oder auf Erhöhungen eine Beziehung besteht. Für diese Beziehung spricht auch folgende Beobachtung aus der gleichen Seegraswiese des Heppenser Wattes. Die einzelnen *Zostera*-Siedlungen waren stellenweise zu über 30 m langen und etwa 1—3 m breiten Bändern angeordnet, die voneinander durch Bodenerhöhungen getrennt, zu mehreren nebeneinander in Ebbstromrichtung angeordnet waren. Die Mulden waren auch während der TZ 2—6 cm hoch vom Wasser bedeckt. Die im Ebbstrom sich hin und her bewegenden Blätter verursachten am unteren Ende der Siedlung eine geringe Bodenaufhöhung, die als kleine „Barre“ die muldenförmigen Rinnen gegen das untere Watt hin zeitweise ganz abriegelte. Meist jedoch liefen die Bodenmulden auch durch diese „Barre“ hindurch und gingen etwa 10 bis 15 m von dem unteren Ende der Seegraswiese entfernt in kleine Priele über. Eine ähnliche Entstehung der Priele aus *Zostera*-Wiesen konnte auch in der großen Seegraswiese zwischen Varel und Dangast beobachtet werden. Die Bodenrücken zwischen den Mulden, die während der TZ trocken lagen, zeigten entweder keinen oder nur ganz spärlichen *Zostera*-Bewuchs; aber stets war bei den wenigen vorhandenen Blättern die Breite derselben geringer als die der Blätter aus den Bodenmulden.

Die Blätter beeinflussen auch durch die Assimilation den Wohnort ganz erheblich. In einer dichten Zwergseegraswiese tritt tagsüber Sauerstoffanreicherung ein, die besonders stark an wolkenlosen Tagen in kleinen Wattentümpeln während der TZ ist, während umgekehrt nachts Sauerstoffschwund und CO₂-Anreicherung eintritt. Abb. 78 sei als Beispiel für die Sauerstoffschwankungen in einer dichten Zwergseegraswiese im oberen Watt, etwa im Bereich der 3,6 m-Linie angeführt. In dieser Tabelle blieben infolge des bedeckten Himmels die Sauerstoffwerte in der Seegraswiese geringer, als es bei wolkenlosem Himmel der Fall sein würde, wo sie z. T. über 200% der Sättigung ansteigen können. Der Abfall der Sauerstoffwerte bei stark trübem Himmel zeigt eine stark verminderte Assimilation der *Zostera*-Blätter, so daß bereits gegen Abend Sauerstoffschwund eintreten kann. Aehnliche große Sauerstoffschwankungen zeigen auch die umfangreicheren Wiesen des großen Seegrases, wie aus den Messungen von BROECKHUYSEN (1935, S. 340) hervorgeht. Die Gegensätze zwischen Tag und Nacht werden noch verstärkt, weil nachts nicht nur Sauerstoffschwund, sondern CO₂-Anreicherung stattfindet, die nicht gemessen wurde.

Bemerkenswert sind ferner die Salzgehalts- und Temperaturschwankungen. Der Salzgehalt bleibt während der Nacht auf gleicher Höhe, während er am Tage stark ansteigt (bis über 37‰). Durch das ankommende Flutwasser sinkt er auf 34‰ herab, wenn die Flut am Tage stattfindet und dabei das salzreichere Wasser des Wattes vor sich her übers Watt führt. Während der Nacht, die kühl blieb, fand keine Salzanreicherung auf dem Watt statt, das Flutwasser kam also auch mit dem Salzgehalt, der für die Wattensee gewöhnlich ist (32‰), nach der ThwL. An anderen Stellen wurden im Hochsommer in den oberen *Zostera*-Siedlungen an den Rändern, wo die Blätter auf trockenem Boden zu

liegen kamen, sowohl auf den Boden, wie auf den *Zostera*-Blättern vereinzelt Salzausscheidungen angetroffen.

Das Temperaturgefälle im Boden ist ebenfalls beachtenswert. Zur Zeit der ersten Dämmerung erreicht der Boden seine tiefste Temperatur an der Oberfläche. Nach der Tiefe hin nimmt die Temperatur zu, um dann erst wieder in größerer Tiefe abzufallen. Tagsüber ist wieder die Oberfläche wärmer. Bereits in 10 cm Tiefe sind aber diese Temperaturschwankungen nicht mehr zu beobachten, die an der Oberfläche zu Unterschieden von über 8° führten, obwohl am Meßtage die Sonnenstrahlung fehlte, die sonst zu einer Erwärmung bis zu 32° führen würde, was Temperaturschwankungen von etwa 15° ergeben würde.

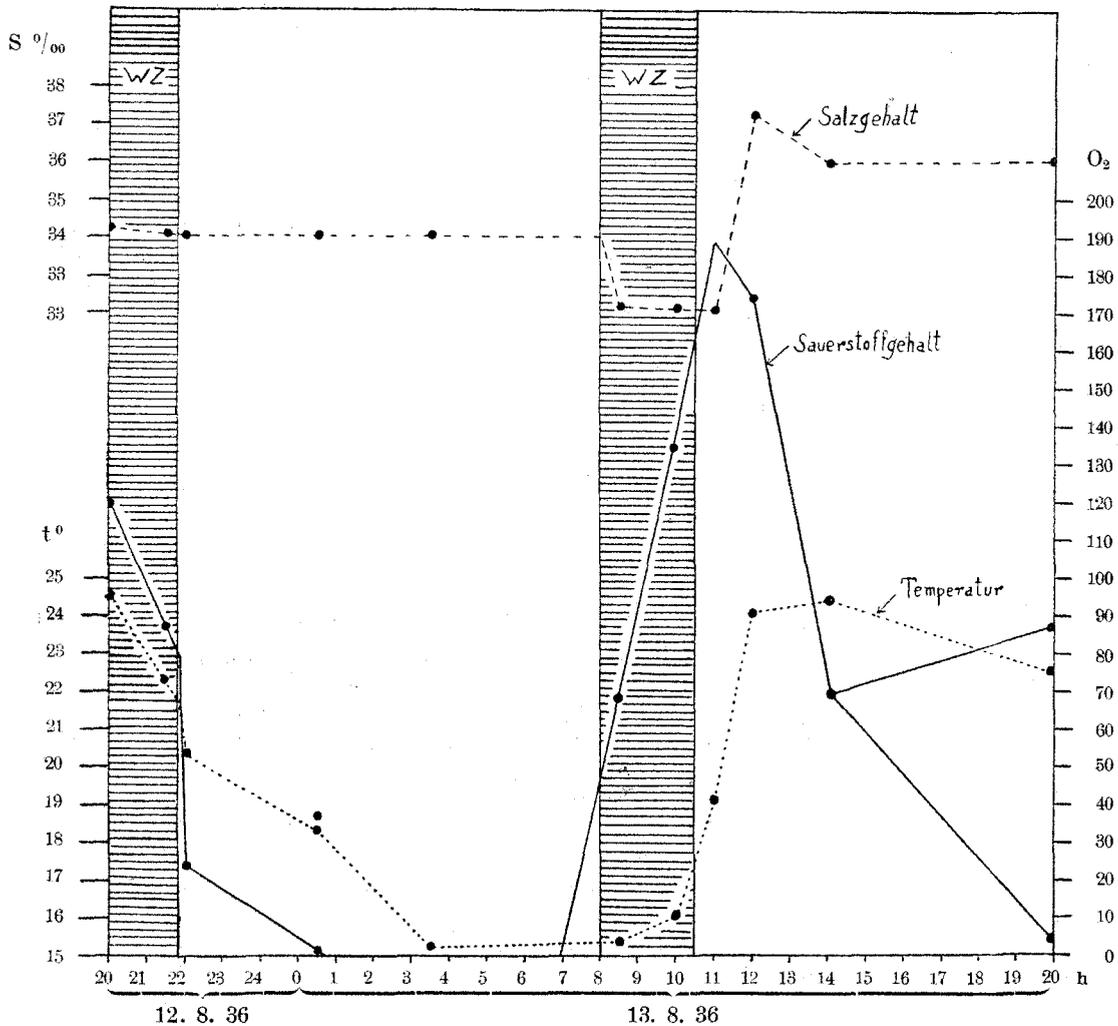


Abb. 78. Verlauf der Temperatur, des Sauerstoff- und Salzgehaltes während zweier aufeinanderfolgender Tiden in einer Zwergseegrass-Siedlung nahe der Hochwasserlinie. (Seefelder Watt). WZ schraffiert. Die O₂-Zahlen rechts am Rande stellen die Sättigungswerte dar.

Häufige Begleitformen der *Zostera*-Wiesen sind von den Arten der Epibiose besonders *Litorina litorea*, *Carcinus maenas*, *Mytilus edulis*, seltener *Gammarus locusta* und *Idothea linearis*. Auf den während der TZ meistens an der Unterseite der Seegrassblätter sitzenden *Idothea linearis* wurden wiederholt mehrere kleine Wattschnecken angetroffen, die den Panzer der Krebse von dem anhaftenden Bewuchs abweideten. Stellenweise kommt es in der *Zostera*-Siedlung auch zu einem häufigeren Auftreten von *Chaetomorpha linum*-Rollen, die wenige mm bis über 12 cm dick und bis zu 12 m lang werden und an kleinen Hindernissen, wie *Mytilus*klümpchen, hängen bleiben und diese in großen Bögen miteinander verbinden. An anderen Stellen wieder kommt es weniger zur Ausbildung von Rollen,

sondern der Algenfilz bildet mehr oder weniger einheitliche Fladen, die bis über 1 m breit und 2 m lang werden und besonders in den Seegraswiesen des Vareler Watts und südlich von Arngast angetroffen wurden. An den Zwergseegrasblättern kommt meist ein dichter Aufwuchs von Cyanophyceen, Diatomeen und kleineren Algen vor. In den Siedlungen tieferer Tümpel sind auch *Laomedea conferta*-Kolonien stellenweise zahlreich anzutreffen. Die Hydroiden-Stämmchen bleiben auf den *Zostera*-Blättern stets sehr kurz und besitzen nur wenige (5—20) Polypen; die Kolonie überzieht aber oft das gesamte *Zostera*-Blatt vom Grunde bis zur Spitze, während die dicht daneben befindlichen Blätter frei von *Laomedea* bleiben. Auch an den Hydroiden sitzen viele Diatomeen. Die Diatomeenüberzüge auf den Seegrasblättern können stellenweise sehr dicht sein und auch als Schlauchdiatomeen-Filz das ganze Seegrasblatt einhüllen. Es werden davon besonders die breitblättrigen Formen in den tieferen Wattentümpeln betroffen. Die Ausbildung eines solchen Schlauchdiatomeen-Filzes wirkt sich stellenweise sehr nachteilig auf die *Zostera*-Siedlung aus, weil dadurch die Blätter vorzeitig zum Absterben gebracht werden und der Boden der Siedlung nur noch wenige Blätter bzw. kurze, im Boden steckende Blattreste zeigt, obwohl die Rhizome sehr zahlreich sind. Blattlosigkeit kann aber der ganzen Siedlung bei dem oben angedeuteten Einfluß der Blätter auf die Gestaltung des Siedlungsortes gefährlich werden. *Mytilus edulis* kommt vorwiegend in den unteren Teilen der Seegraswiese in Form kleiner Klümpchen vor. In der Seegraswiese zwischen Varel und Dangast und der von Arngast kommt es zu größeren Anreicherungen von Miesmuscheln, so daß Seegras-Siedlung und *Mytilus*-Siedlung sich gegenseitig fleckartig vermischen. Die Strandkrabben bleiben in der Seegraswiese öfters auch während der TZ und finden hier unter dem grünen Dach guten Schutz. Sie sitzen gewöhnlich halb im Boden vergraben, so daß die Blätter dicht über ihren Panzer liegen. So bleiben sie während der ganzen TZ ruhig sitzen, nur selten laufen vereinzelt Strandkrabben über den im Hochsommer unter einer drückenden Sonnenstrahlung stehenden Boden. Nur wenn man sich den Krabben nähert, kommen sie aus ihrem Verstecken etwas hervor und stellen sich mit weit auseinander gebrachten Scheren und gespreizten Zangen angriffsbereit auf. Sie schlagen mit den Scheren lebhaft nach jedem ihnen genäherten Gegenstand, gleichgültig ob dieser klein oder groß ist. Es ist anzunehmen, daß es sich, wenigstens bei den größeren Krebsen, die während der TZ in der Seegraswiese angetroffen wurden, um Tiere handelt, die aus der Wiese mit dem Ebbstrom nicht schnell genug wieder vom Watt entwischen konnten.

Im Sommer werden in der Zwerggraswiese auch massenhaft Jungtiere von *Carcinus maenas* von nur 2—5 mm Breite angetroffen.

Große Anspülungen solcher Jungtiere wurden im Inselwatt von Neuwerk beobachtet, wo am 2. 8. 36 auf dem etwas schlickigen Watt südlich von Neuwerk Jungtiere von 4—7 mm Breite über größere Flächen hinweg zusammengespült waren, stellenweise auf den qm 20 000 bis 30 000 Stück.

Sehr bezeichnend für die Seegras-Siedlung ist der Reichtum an Schnecken, besonders *Hydrobia ulvae*, *Litorina litorea*, seltener *L. saxatilis* und *Retusa truncatula*. Die Wohndichten von *Hydrobia* erreichen in der *Zostera*-Siedlung einen Höhepunkt und schwanken zwischen 5 000 und 271 000/qm, die von *Litorina litorea* schwanken zwischen 55 und 830/qm (wobei an den hohen Zahlen zum größten Teil die Jungtiere beteiligt sind, während die Wohndichte der größeren, älteren *Litorina litorea* nur selten über 150/qm ansteigt). Die Wohndichten von *L. saxatilis* erreichten stellenweise 280 bis 300/qm, meistens aber bleibt in den Seegras-Siedlungen des Jadebusens *L. saxatilis* selten.

Die Anreicherung der weidenden Schnecken ist durch die Wasserberuhigung in dem Blätterwald während der WZ und durch den reichen Aufwuchs der Blätter bedingt. Sowohl *Hydrobia* wie *Litorina* weiden beständig den Aufwuchs der Blätter ab, ohne jedoch die lebenden Blätter selbst anzugreifen. In der *Hydrobia*-Siedlung der Scrobicularia-Variation wurde erwähnt, daß *Hydrobia* auf festen Gegenständen nicht vorkommt. Hier ist ein sehr schöner Beweis für diese Anschauung. Denn die *Zostera*-Blätter fluten im Wasser und schwojen bei Stromänderungen leicht in entsprechender Richtung ab, so daß an ihnen keine raschen und stärkeren Aenderungen der Strömungsrichtung auftreten wie an starren festen Gegenständen. Man sieht daher auch kleine Wattschnecken zu Tausenden auf den Blättern während der WZ herum kriechen, zusammen mit den beiden *Litorina*-Arten. In der Seegraswiese tragen die Schnecken durch die Bildung von Kotpillen, die hier infolge der mit Sediment nur wenig vermischten Nahrung reich an organischer Substanz sind, zur Schlickbindung und Anreicherung von organischer Substanz im Schlickboden bei.

Von der Endofauna in den Seegrassiedlungen sind besonders *Nereis diversicolor*, *Heteromastus filiformis*, *Scrobicularia plana* und *Cardium edule* zu erwähnen. Vereinzelt kommen *Nephtys hombergii*, *Mya arenaria* und *Pygospio elegans* vor. Die Herzmuscheln

sind meistens Jungtiere der I. bis II. Generation, was mit der hohen Lage der Seegraswiese zusammenhängt (vgl. *Cardium*-Siedlung). *Arenicola* und *Mya* kommen nur selten in manchen Seegraswiesen vor. *Arenicola*-Siedlungen mit größerer Wohndichte des Wattwurmes bleiben innerhalb der Seegraswiese stets auf *Zostera*-freie Stellen beschränkt. Da das Seegras den Boden infolge der reichen Durchwurzelung für *Arenicola* wenig geeignet macht, bleibt dieser Wurm in den dichten Wiesen seltener. Da andererseits *Arenicola* in dem lagebeständigen Boden Freßschächte ausbildet, die stellenweise bis zu 10 cm Durchmesser haben und 30 bis 40 cm tief sind und den Boden förmlich zerlöchern, wird verhindert, daß die *Arenicola*-Siedlungen vom Seegras überwuchert werden. Das Seegras dringt aber sofort an den Stellen der *Arenicola*-Siedlung vor, die nur mäßig besiedelt sind.

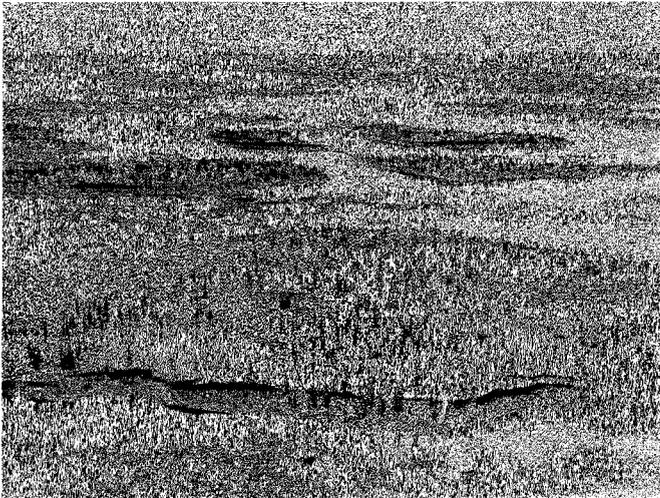


Abb. 79. Unterer Teil des Verlandungsgürtels der Ostwatten des Jadebusens. Die *Salicornia*-Siedlungen bleiben auf die Bodenerhebungen beschränkt, während die Zwergseegras-Siedlungen die Bodenmulden einnehmen, zusammen mit *Litorina litorea*. (Verf. phot., Sommer 1926, Stollhammer Watt).

oder *Scrobicularia*-Siedlung vorhanden ist (z. B. sehr deutlich im Vareler Watt). Die Quellersamen werden durch die *Zostera*-Blätter stets aus der *Zostera*-Siedlung wieder ausgespült, sie können sich hier nicht ablagern und auch nicht keimen. Man findet daher in den Mischgebieten zwischen *Zostera*- und Queller-Variation die *Zostera*-Siedlung stets in den Bodensenken, die *Salicornia*-Siedlung dagegen auf den Bodenerhebungen (vgl. Abb. 79). Auch die *Hydrobia*-Siedlungen kommen dadurch zustande, daß auf den *Zostera*-freien Flächen die leicht verfrachtbaren Schnecken zeitweise stärker zusammengespült werden.

Zusammenfassung.

Für die *Zostera*-Wiese ist die üppige Entfaltung der Schnecken *Hydrobia ulvae*, *Litorina litorea* und *L. saxatilis* bemerkenswert, während von der Bodenfauna besonders *Scrobicularia* und *Nereis* zu erwähnen sind. (Tabelle I am Schluß der Arbeit). Diatomeendecken sowie Siedlungen flach siedelnder Arten können innerhalb der Zwergseegraswiese nicht aufkommen. Doch zeigen die Seegrasblätter einen reichen Aufwuchs an kleinen Pflanzen und Tieren. Im Vergleich zu dem Artenreichtum in den *Zostera marina*-Wiesen des Sublitorals (WOHLENBERG 1935) ist die Zwergseegraswiese sehr artenarm, zeigt aber einen ungeheuren Individuenreichtum, was wohl in erster Linie auf die sehr hohe Lage dieser Wiesen im Watt zurückzuführen ist. Die Zwergseegraswiesen sind im Jadebusen die einzigen Quellen für den Seegrasdetritus, da *Zostera marina* im Jadebusen fehlt.

Die Produktion an lebender Substanz ist im Vergleich zu den endobionten Watten-Variationen hoch, sie schwankt zwischen 2000 und 3000 g/qm. An dem Frischgewicht hat stets *Zostera nana* den größten Anteil, dann folgen *Hydrobia*, *Scrobicularia*, *Litorina*, *Cardium* und *Nereis*.

Die stärkere bodenumlagernde Wirkung des Wattwurmes zeigt sich darin, daß in solchen Mischgebieten die *Arenicola*-Siedlungen fast ausnahmslos in tieferen Wattentümpeln liegen und umgekehrt das Seegras hier auf den Bodenerhebungen vorkommt.

Bei der bodenumlagernden Wirkung der Blätter in den Seegraswiesen ist es erklärlich, daß flach siedelnde kleine Arten, wie *Pygospio* oder *Corophium* und *Peloscotlex*, selten bleiben. Die Siedlungen dieser Tiere bleiben innerhalb der *Zostera*-Wiese stets auf die Seegras-freien Stellen beschränkt.

Nach oben hin vermischt sich die Seegraswiese mit dem *Salicornia*-Gürtel, besonders stark auf den Ostwatten, weniger auf den Westwatten, wo zwischen den beiden Variationen meist ein breiterer, pflanzenloser Schlickwattstreifen mit einer *Hydrobia*-

C. IV. c) Der Verlandungsgürtel.

Ganz kurz sei ein Ueberblick über die Besiedlung des Verlandungsgürtels im Jadebusen gegeben, mit dem das Watt seinen natürlichen Abschluß nach oben hin findet. Es lassen sich im Gebiet drei Besiedlungsgürtel unterscheiden, ein unterer *Salicornia*-Gürtel mit *Salicornia herbacea* als Leitform, ein mittlerer *Aster*-Gürtel mit *Aster tripolium* als Leitform und ein oberer *Festuca*-Gürtel mit *Festuca thalassica* als Leitform. Dem Watt gehört nur noch der *Salicornia*-Gürtel ganz oder zum größten Teil an, während die beiden anderen Gürtel über die SpThwL hinaufgehen und zum größten Teil dem Außengroden (der Außenmarsch) angehören, so daß sie nur noch bei höheren Wasserständen einer Wasserbedeckung ausgesetzt sind.

Die Ausbildung sowie die Lage der oberen und unteren Grenzen der drei genannten Gürtel schwankt an den verschiedenen Stellen des Jadebusens. Stellenweise fehlt der *Aster*-Gürtel oder bleibt nur schwach entwickelt, während er an anderen Stellen wieder derart ausgebildet ist, daß ihm gegenüber der *Salicornia*-Gürtel fast ganz in den Hintergrund tritt. Von den drei genannten Verlandungsgürteln ist für die vorliegenden Untersuchungen besonders der *Salicornia*- und *Aster*-Gürtel von Bedeutung.

Der *Salicornia*- und *Aster*-Gürtel weist mehrere Siedlungen auf (Abb. 80). Neben einer *Salicornia*-Siedlung können noch *Hydrobia*-, *Nereis*-, *Corophium*-, *Zostera*-, *Aster*-, *Festuca*- und *Bledius*-Siedlungen unterschieden werden. Die Oekologie des Quellers im

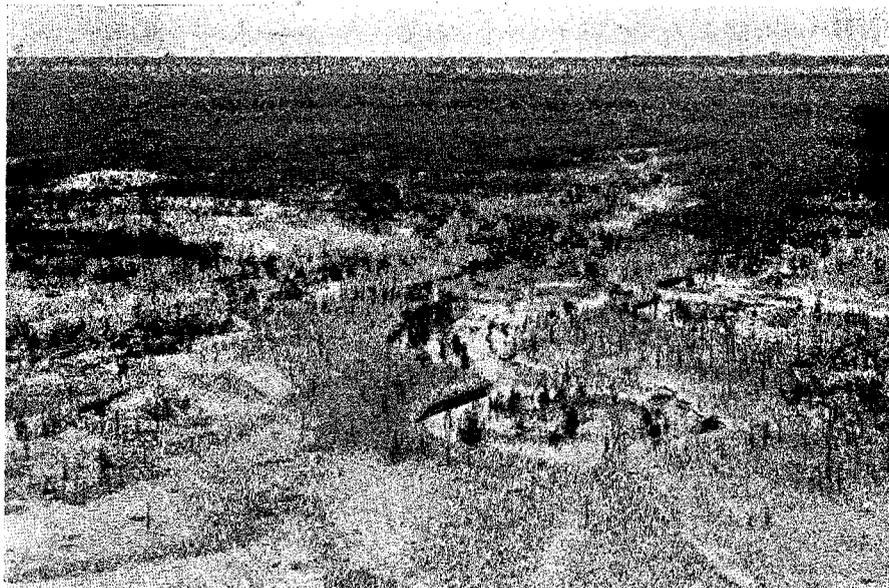


Abb. 80. Verlandungsgürtel der Westwatten des Jadebusens von der Wattseite aus gesehen. Zwischen den neuen Queller-Siedlungen stehen noch die alten des Vorjahres, die aber keinen Quellerwuchs zeigen. Sie werden von *Nereis*-Siedlungen eingenommen. Weiter oben schließen sich die Queller-Siedlungen dichter zusammen, zwischen ihnen treten *Aster*-Siedlungen auf. Die pflanzenfreien Gebiete des Vordergrundes werden von *Hydrobia*-Siedlungen eingenommen. (Verf. phot., Frühjahr 1936, Sander Watt).

Verlandungsgürtel des Wattes ist in neuerer Zeit von WOHLBERG (1931, 1933) untersucht worden, auf dessen Untersuchungen hier verwiesen sei, die auch ein ausführliches Schriftenverzeichnis über die Oekologie des Quellers enthalten. Ueber den Einfluß der Queller-Siedlungen auf die jahreszeitlichen Verschiebungen des Besiedlungsbildes im Verlandungsgürtel vgl. LINKE, 1937. Dem hier aufgestellten *Salicornia*-Gürtel entspricht ungefähr das Gebiet der Optimal- und Degenerationsphase des *Salicornietums* von WOHLBERG, da der *Salicornia*-Gürtel erst mit dem Auftreten von *Salicornia*-Siedlungen beginnt, während der von WOHLBERG als Initialphase bezeichnete untere Gürtel des *Salicornietums*, der sich durch das Auftreten vereinzelt stehender Pflanzen auszeichnet, als Uebergangsbereich zu der nach unten hin an den *Salicornia*-Gürtel sich anschließenden *Corophium*-, *Scrobicularia*- oder *Zostera*-Variation gerechnet wird. Der obere Teil des von WOHLBERG als Degenerationsphase bezeichneten Gürtels des *Salicornietums* gehört im Jadebusen entweder dem *Aster*- oder weniger häufig dem *Festuca*-Gürtel an.

An dieser Stelle soll nur das im Rahmen der vorliegenden Untersuchung Wichtigste aus dem Verlandungsgürtel gesagt werden. In der *Salicornia*-Siedlung treten neben *Salicornia herbacea* noch *Nereis diversicolor* und *Hydrobia ulvae* häufiger auf, weniger häufig trifft man *Peloscolex benedeni* und nur stellenweise *Litorina litorea* an. Von den bodenständigen Pflanzen sind noch Grünalgen-Filze und Cyanophyceen-Filze zu erwähnen, die in den Queller-Siedlungen den Boden stellenweise dicht abdecken. Die fädigen Grünalgen bilden öfters auch an den Quellerpflanzen einen zerschlissenen Ueberzug.

Zur Verhaltensweise von *Hydrobia ulvae* und *Litorina litorea* in der Queller-Siedlung ist zu bemerken, daß *Litorina* öfters auf den Stengeln des Quellers herumkriecht und zur TZ auch auf den Pflanzenspitzen sitzend angetroffen werden kann; während *Hydrobia* trotz ihrer viel größeren Wohndichte auf den Pflanzen nicht angetroffen wurde wohl aber auf den *Zostera*-Blättern nahe gelegener *Zostera*-Siedlungen. Auch hier ist für das Fehlen der kleinen Wattschnecken auf den starren Zweigen des Quellers die an diesen auftretende beständige Richtungsumkehr der Wasserbewegung verantwortlich zu machen.

Die Queller-Siedlungen treten im unteren Teil des *Salicornia*-Gürtels als vereinzelte Flecken auf, zwischen denen sich besonders *Hydrobia*-, *Corophium*- und *Zostera*-Siedlungen befinden, von denen letztere nur im Verlandungsgürtel der Ostwatten angetroffen werden (Abb. 79). Die *Salicornia*-Siedlungen dieses unteren Teiles des *Salicornia*-Gürtels bleiben auf wenige qm beschränkt. Erst im oberen Teil des *Salicornia*-Gürtels nehmen sie an Fläche zu. Doch kommen breitere einheitliche Quellerwiesen, wie sie z. B. auf den Westwatten der Innenjade stellenweise beobachtet werden können und wo sie als geschlossener Gürtel 50 und mehr m breit werden können, im Jadebusen nicht vor. Der obere Teil des *Salicornia*-Gürtels zeigt im Jadebusen stets ein Siedlungsmosaik, an dessen Zusammensetzung *Nereis*-, *Hydrobia*-, *Aster*-, *Festuca*- und *Bledius*-Siedlungen einen großen Anteil neben den *Salicornia*-Siedlungen behalten. Die Queller-Siedlungen bestimmen aber dennoch das Siedlungsbild auch im unteren Teil des *Salicornia*-Gürtels sehr stark (LINKE, 1937).

In den Verlandungsgürtel dringen nur noch wenige Meerestiere und Meerespflanzen vor, was besonders durch die sehr lange TZ begründet werden muß. Mit der langen TZ sind starke Schwankungen vieler abiotischer Faktoren verbunden. Dafür sei ein Beispiel gegeben. Im Hochsommer erwärmt sich der Schlickboden sehr stark, es verdunstet ein großer Teil seines Bodenwassers, Trockenrisse und Salzausscheidungen auf der Bodenoberfläche sind die Folgen (s. Abb. 81), der Boden wird kleiartig fest und für viele Tiere zum Graben ungeeignet (in diesen obersten Gebieten des Verlandungsgürtels beginnen Landinsekten, besonders Salzkäfer wie *Bledius arenarius*, *Dischirius spec.*, Milben, Spinnen, *Isotomurus palustris*, Erdhummeln usw., stellenweise auch *Talitrus saltator* häufiger aufzutreten). Welchen großen Temperaturschwankungen die oberen *Nereis*-, *Hydrobia*- und Queller-Siedlungen im Hochsommer ausgesetzt sind, zeigt folgende Temperaturmessung vom 24. VI. 35, an welchem Tage wolkenloser Himmel war und das Tnw auf 12³⁴ h fiel.



Abb. 81. Trockenrisse mit teilweiser Auskristallisation von Salz im Verlandungsgürtel am Rande eines Prieles. (Verf. phot., Sommer 1935, Voslapp-Watt).

Bodenoberfläche: In einer dichten Queller-Siedlung	32°
In einer Queller-Siedlung, in die massenhaft <i>Hydrobia ulvae</i> eingespült war. Der größte Teil der Schnecken lebte noch, doch ein kleiner Teil war abgestorben und verbreitete einen Verwesungsgeruch	31,7—35,1°
<i>Nereis</i> -Siedlung zwischen den Queller-Siedlungen	32°

Bodenoberfläche: Queller-freier Fleck mit <i>Ulva lactuca</i> -Anspülungen	32,5°
Wattentümpel mit 1—5 cm Wasserbedeckung und Oberlauf der Priele im unteren Schlickwatt	32°
Prielsteilkante, etwa 15 cm hoch und etwas ausgetrocknet (<i>Nereis</i> -Siedlung)	34,5°
Boden innerhalb des Queller-Gürtels und im oberen Teil der Scrobicularia-Variation 0 cm	32°
10 cm	25°
20 cm	17°

Hydrobia wird oft zu 2—3 cm dicken Lagen im Verlandungsgürtel zusammengespült. Die Temperatur in solchen *Hydrobia*-Anspülungen betrug 35,4°. Das Verhältnis zwischen lebenden Schnecken, noch frischen Schalen erst kürzlich abgestorbener Tiere und gebleichten Schalen früher abgestorbener Tiere war in den Anspülungen auf den qm umgerechnet 353200 lebende Schnecken : 179800 abgestorbenen bzw. leeren, aber noch frischen Gehäusen : 145400 gelblichen Schalen, also etwa 2 : 1 : 1. Doch ist die Sterblichkeit der Wattschnecken in den Anspülungen geringer, da sich ja hier auch die Gehäuse der im Watt absterbenden Schnecken anhäufen, besonders im Juni nach der Beendigung der Laichzeit.

In den höheren Gebieten des Verlandungsgürtels bleiben die Wattschnecken oft über mehrere Tiden hinweg unüberflutet. Sie überstehen jedoch zum großen Teil auch diese langandauernden Verschlechterungen ihres Wohnortes. Eine weitere Gefahr entsteht für die Wattschnecken im Verlandungsgürtel durch die Trockenrisse, in die sie leicht hineingespült werden und hier zum großen Teil zugrunde gehen, besonders wenn die Trockenrisse schnell zugeschlickt werden (vgl. TRUSHEIM, 1929). Die Ausfüllung der Trockenrisse mit Wattschnecken wird wohl nicht so sehr durch aktives Aufsuchen der Bodenspalten geschehen, wie vielmehr passiv durch Einschwemmen. Mehrere solcher *Hydrobia*-Trockenrißausfüllungen, die auf den Prozentsatz der lebenden Schnecken hin untersucht wurden, zeigten mehr als über 80% lebende Tiere.

Im Winter werden starke Abkühlungen (auf —6 bis —8°) und Salzanreicherungen durch Ausfrieren in flachen Wattentümpeln (bis 36 ‰) von den Wattschnecken gut überstanden. So lebten aus einer Anspülung, die durch eine höhere Flut über der SpThwL am 3. II. 35 zustande kam, noch am 7. II. 35 über 98% der Wattschnecken.

Auch im Verlandungsgürtel konnte beobachtet werden, daß in den *Nereis*-Siedlungen *Nereis* im Winter tiefer (bis über 20 cm) in den Boden kriecht.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß der Verlandungsgürtel im Jadebusen auch während starker Frostzeiten vom Eisgang verschont bleibt. So waren die Bestände an abgestorbenen Quellerpflanzen von dem starken Eisgang im Januar 1937 vollkommen verschont geblieben.

Neben den mit der langen TZ verbundenen großen Schwankungen vieler Umweltfaktoren sind für den Verlandungsgürtel noch die Veränderungen bezeichnend, die durch Anschwemmungen von Algen, Seegras, Schnecken usw. entstehen. Der Verlandungsgürtel ist für das Frachtgut des Flutwassers das Anschwemmungsgebiet. In ihm sammelt sich neben totem Frachtgut wie Schill, Seegrasdetritus, Schaum u. a. auch massenhaft lebendes Frachtgut an, von Tieren besonders *Hydrobia ulvae* und *Litorina litorea*, von Pflanzen besonders *Enteromorpha compressa*, *Ulva lactuca* und stellenweise sehr häufig *Chaetomorpha linum*. Die Algen- und Detritus-Anspülungen können die einzelnen Siedlungen des Verlandungsgürtels derart dicht abdecken, daß die betreffenden Siedlungen bei der nachfolgenden Verwesung der Algen zugrunde gehen. Auch nach der Verwesung der Algen sind solche Stellen durch ihren Eisenreichtum einer Neubesiedlung noch längere Zeit schwer zugänglich und bilden im Verlandungsgürtel mehr oder weniger kahle Flecke.

C. V. Die Wattengäste.

Die Schilderung der Lebewesen der Jadebusenwatten wäre unvollständig, wenn nicht auch die wichtigsten Wattengäste erwähnt würden. Als Wattengäste werden diejenigen Arten bezeichnet, die das Watt nur für kurze Zeit, meist nur wenige Stunden, zur Nahrungsaufnahme besuchen, ohne das Watt zu ihrem beständigen Lebensraum zu haben. Sie verteilen sich über alle Variationen des Wattes mit Ausnahme des Verlandungsgürtels, den die Flutgäste meiden.

Die Wattengäste können in Flut- und Ebbegäste geschieden werden. Die Flutgäste kommen mit der Flut auf das Watt und verlassen dieses mit dem Ebbstrom wieder, während die Ebbegäste umgekehrt das Watt nur zur TZ aufsuchen.

C. V. a) Die Flutgäste.

Der größte Teil der Flutgäste wird von den Bodenkrebsen und Bodenfischen gestellt; von den ersteren sind namentlich *Crangon vulgaris* und *Carcinus maenas* zu erwähnen, von letzteren *Pleuronectes flesus*, *P. limanda*, *P. platessa*, *Anguilla anguilla*, *Gobius microps*, *Ammodytes tobianus*, *Agonus cataphractus*, *Centronotus gunellus*, *Zoarces viviparus*, *Solea lutea* und *S. vulgaris*. Zeitweise treten auch Sardellenschwärme (*Engraulis encrasicolus*) im Jadebusen auf (MEYER, 1930).

In dem Auftreten der Flutgäste auf den Watten ist eine allgemeine jahreszeitliche Schwankung derart festzustellen, daß Flutgäste in den Wintermonaten das Watt meiden. Z. B. tritt *Crangon vulgaris* im Jadebusen nach den Untersuchungen von MEYER (1936, S. 357) etwa vom März bis September sehr häufig auf, wird vom September bis Dezember schnell seltener und fehlt fast ganz im Januar und Februar. Das Frühjahrsauftreten fällt mit dem Beginn der Erwärmung des Wattes zusammen.

Die größeren Tiere der einzelnen Arten unter den Flutgästen wandern mit dem Ebbstrom wieder vom Watt ins tiefere Wasser zurück. Die Plattfische kommen bei ihren Wanderungen bis zur +3,5 m Linie, wo bei Thw nur noch 0,5 bis 0,75 m Wasser steht. Die in dieser Höhe aufgestellten Buttreusen enthielten oft mehrere, z. T. 28 cm lange Flundern. Daraus geht hervor, daß die Plattfische ziemlich weite Strecken (im Gebiet wenigstens 8 km) während einer Tide bei ihrer Nahrungssuche zurücklegen können. Allerdings wird die Wanderung durch den Gezeitenstrom sehr erleichtert, von dem sich besonders *Carcinus maenas* und *Crangon vulgaris* treiben lassen.

Bei den Wanderungen der Flutgäste spielen die Priele eine bedeutende Rolle; sie bilden förmlich Zugstraßen der Flutgäste, sowohl bei den Wanderungen auf das Watt wie vom Watt zurück. Sehr gut kann man sich von den Massenwanderungen in den Prielel überzeugen, wenn man etwa eine Stunde nach Tnw im Sommer im Mündungsbereich eines mittelgroßen Prieles mit dem Handnetz über den Boden fegt. Das Netz ist stets mit zahlreichen *Crangon vulgaris* und *Carcinus maenas* angefüllt. Der Prieleboden und die Prielekanten sind von *Carcinus maenas* dicht bevölkert, auf die der Fuß nur zu oft tritt, während im Wasser von allen Seiten *Crangon vulgaris* gegen die Füße schießen. Beim Ueberfließen der Priele ziehen die Flutgäste auf die Wattflächen und sammeln sich mit dem Ebbstrom wieder in den Prielel an, wo sie mit dem nach Trockenfallen der Wattflächen sehr rasch abfließenden Ebbwasser schnell wieder die tieferen Rinnen erreichen. In den tieferen Stellen des Prieles bleibt immer ein Teil der Flutgäste zurück; im Frühjahr sind besonders viele Plattfische darunter, die im Sommer nicht oder nur selten angetroffen werden.

Von *Crangon vulgaris*, *Pleuronectes flesus* und *Carcinus maenas* werden auf den Wattflächen zur TZ die Jugendformen häufig angetroffen. Die jungen Plattfische erscheinen auf dem Watt mit einer Größe von etwa 2—3 cm im April bis Mai. Schon Ende Mai werden sie seltener und sind während der übrigen Jahreszeiten auf dem Watt zur TZ gar nicht mehr anzutreffen. Die Jugendformen von *Crangon* sind entsprechend der viel längeren Laichzeit des Granat vom Frühjahr bis Ende Sommer auf dem Watt zur TZ zahlreich anzutreffen. Auch von *Crangon vulgaris* sind nur die Tiere unter 3 cm Länge vertreten, die größeren werden nur ganz vereinzelt auf den Wattflächen gefunden. Von *Carcinus maenas* sind im Gegensatz zu *Crangon vulgaris* und den *Pleuronectes*-Arten von den ersten Bodenstadien bis zu Tieren von 6 cm Panzerbreite alle Größen auf dem Watt zur TZ vertreten; doch auch bei *Carcinus* nimmt die Häufigkeit mit zunehmender Größe stark ab.

Das ausschließliche Vorkommen der Jugendformen von Butt, Scholle und Garneel bis zu einer Größe von ungefähr 3 cm und auch das Vorwiegen der kleineren Formen von Strandkrabben deuten darauf hin, daß ihr Aufenthalt auf den Wattflächen zur TZ unfreiwillig ist, wenigstens für die schnell beweglichen Plattfische und die Garneelen, weniger für die kleineren Strandkrabben, die oft in größeren Mengen durch die Wasserbewegung zusammengespült werden. Darauf deutet auch die Verbreitung dieser Formen auf dem Watt zur TZ hin. Das Vorkommen der Jugendformen von *Pleuronectes* und *Crangon* beschränkt sich auf die mittleren Wattgebiete mit ihren vielen Wattentümpeln. Am häufigsten werden sie in der Pygospio- und im unteren Teil der Scrobicularia-Variation angetroffen. Das Ebbwasser strömt zunächst gleichmäßig über die Wattfläche ab. Mit sinkendem Wasserstand machen sich beim Abfließen die Bodenerhöhungen bemerkbar.

Das Wasser strömt dann ungleichmäßig ab, in den Bodensenken staut es sich. Da in den Bodensenken der Wasserstand am höchsten ist, sammeln sich die Plattfische und Granat hier an, die sich noch in 20 und 10 cm Wassertiefe in ihren Bewegungen ungehindert fühlen. In den Bodensenken ist der Wasserstand noch 20 und mehr cm, über den Schwellen zwischen den Tümpeln aber nur noch wenige cm. Die Tiere weichen den flacheren Stellen aus und sammeln sich auf diese Weise immer zahlreicher in den Wattentümpeln an. Ein Teil von ihnen versucht auch noch, mit dem in nur 1—2 cm dicker Schicht abfließenden Wasser aus dem Tümpel zu entkommen, aber nur, um in den nächsten zu gelangen. Nur wenige Tiere erreichen auf diese Weise noch einen kleinen zusammenhängenden Wasserlauf mit größerer Wassertiefe, durch den sie dann leicht das tiefere Ebbwasser wieder einholen können. Damit ist aber zugleich auch das Fehlen der größeren Plattfische und Granat auf dem Watt während der TZ erklärt. Denn diese fühlen sich in einer Wassertiefe von nur 30 cm in ihren Bewegungen bereits sehr gehindert, sie halten sich stets im tieferen Wasser auf und laufen daher auch nie Gefahr, in einem der Wattentümpel eingesperrt zu werden, da die Höhenunterschiede auf den Wattflächen zu gering sind, als daß sie bei einem Wasserstand, der den größeren Tieren zur ungehinderten Bewegung nötig ist, bereits zur Ausbildung von Wattentümpeln führten.

Zum Teil werden die Jungtiere von Butt, Scholle, noch öfters aber vom Granat, auch in solchen flachen Bodensenken zurückgehalten, die während der TZ ihr Wasser bis auf einen dünnen Bodenbrei verlieren. In diesen Tümpeln vergraben sie sich dicht unter die Oberfläche. In den während der TZ unter einer Wasserbedeckung bleibenden Tümpeln liegen sie sehr oft auch auf dem Boden, wo sie infolge ihrer Durchsichtigkeit und ihrer Farbanpassung nur sehr schwer zu erkennen sind, wenn man sie nicht durch Beunruhigung zum Schwimmen veranlaßt. Ist die Wasseroberfläche durch Wind auch nur etwas bewegt, dann sind die Tiere überhaupt nicht mehr zu erkennen.

Die Nahrung der 1,5 bis 2 cm langen Plattfische besteht, wie einige Magenuntersuchungen zeigten, aus den Kleinlebewesen (Nematoden, Ostracoden, Copepoden) des Bodens.

Den Temperatur-, Salzgehalts- und Sauerstoff-Schwankungen sind die Jugendformen der Plattfische und des Granat gut angepaßt, wie aus ihren lebhaften Bewegungen hervorgeht.

Im Sommer und Herbst gesellen sich zu dem jungen Granat noch unzählige *Gobius microps*, die in den tieferen Wattentümpeln und in den Priellöchern ganze Schwärme bilden.

Von den jungen Plattfischen, Granat, von *Carcinus maenas* und *Gobius microps* abgesehen, bleibt von den anderen genannten häufigeren Flutgästen nur ganz vereinzelt einmal ein Tier zur TZ auf dem Watt zurück, am meisten noch Aale in dem Schlick zwischen den Steinen der Bühnen.

Alle Flutgäste suchen das Watt seiner reichen Bodentierwelt wegen nur zur Nahrungsaufnahme auf.

C. V. b) Die Ebbegäste.

Als Ebbegäste sind die Vögel und der Mensch zu erwähnen. Unmittelbaren Einfluß auf die Wattenbiota haben besonders die Vögel (Silbermöven, Mantelmöven, Heringsmöven, Küstenseeschwalbe, Regenpfeifer, Austernfischer, Strandläufer u. v. a. Arten während der Zugzeit und in den Wintermonaten). Die Möven folgen bei ihrer Nahrungssuche meistens dem Ebbe- bzw. Flutsaum, und ihre Spuren sind auf dem Wattboden wohl die häufigsten aller anzutreffenden Spuren. Ihre Nahrung erstreckt sich auf alles, was an Tierischem aus dem Watt erreichbar ist; von der Endobiose sind es besonders *Cardium*, *Macoma*, *Corophium* und *Nereis*¹⁾, von der Epibiose besonders Miesmuscheln, *Litorina litorea* und Seepocken. Die tiefer siedelnden *Scrobicularia* und *Mya* werden nicht gefressen, vielleicht aber die Siphonen von *Scrobicularia*. Ebenso scheint *Hydrobia ulvae* von den Möven nur selten gefressen zu werden, da man ihre Schalen trotz der Häufigkeit der Wattschnecke in den Mövengewöllern nur selten findet. Die einzelnen Mövengewölle zeigen meistens eine sehr einheitliche Zusammensetzung und bestehen entweder nur aus *Balanus*-Bruchschill oder *Cardium*-Bruchschill oder anderem.

In vieler Hinsicht beeinflußt schließlich der Mensch die Lebewelt der Watten. Vom Menschen wird im Jadebusen von der Wattenbiose nur *Arenicola marina* während der

1) Nach einer freundlichen Mitteilung von Herrn Dr. HERTLING (Helgoland) werden auch die Siphonen von *Mya arenaria* von Silbermöven gefressen und die Nestjungen damit gefüttert. Sehr oft holen die Männchen den brütenden Weibchen junge *Mya arenaria* und *Scrobicularia plana*, die zu kleinen Haufen in den Dünen angesammelt werden.

TZ gegraben. Die Würmer werden meistens zum „Pieren“ von Butt und Aal verwendet. Miesmuscheln werden im Jadebusen angesichts der geringen Größe der Muscheln und der lockeren Girlanden-Siedlung in den *Mytilus*-Bänken nicht mehr gefischt, weder zu Nahrungszwecken, noch zur Verwendung als Kraftfutter.

Wohl aber werden die Miesmuschelbänke des Inselwatts von Wangerooge und Mellum gelegentlich abgefischt und die Muscheln zu Kraftfutterzusatz u. ä. verwertet. Die Art der Befischung unserer Miesmuschelbänke im Watt, die vollkommen planlos geschieht, bringt es mit sich, daß der Bestand der Bänke durch die Befischung stark gefährdet wird. Die geringe Verbreitung der Miesmuschel als Speisemuschel sowie die vollkommene Nichtbeachtung der Herzmuschel- und Sandklaffmuschel-Vorkommen im Watt zeigt im Vergleich zu anderen Ländern, besonders Amerika und England, die ganze Rückständigkeit Deutschlands in der Ausnutzung der ihm vom Watt unter anderen gebotenen Schätze. Die Gewinnung von *Mytilus* und *Mya* aus unseren Wattten ist durchaus wirtschaftlich, sobald erst einmal die Nachfrage nach Muscheln zu Speisezwecken vorhanden ist. In der mangelnden Nachfrage liegt es begründet, daß diese Schätze unserer Wattten so wenig ausgenutzt werden.

Vom Menschen wird die Wattenbiose unmittelbar noch im Bereich der Prielrandwatten durch das „Moddern“ beeinflusst. Die Priele nach Mariensiel, Ellenserdamm, Varel und Schweiburg sind wichtige Sielausflüsse. Ihr Oberlauf muß künstlich tief gehalten werden; ohne Zutun des Menschen würde er in wenigen Monaten vollkommen zugeschlickt sein. Die genannten Priele, besonders der von Mariensiel und der nach Varel, werden deshalb in Abständen von etwa 1—2 Wochen mit einem „Modderprahm“ (s. Abb. 82) befahren. Der Prahm hat am hinteren Ende drei verstellbare Bretterwände, die seitlichen mit gerundeten Außenkanten, die derart herabgelassen werden können, daß sie die Prielkanten und den Prielboden abfegen und allen abgelagerten Schlick vor sich herschieben. Das abströmende Ebbwasser im Priel drückt den Prahm langsam prielabwärts. Die Priele werden in dieser Weise etwa bis in die Mitte des Schlicksandwattes hinein gemoddert. Mit dem Flutstrom wird der Prahm mit eingezogenen Brettern wieder prielaufwärts getrieben bzw. durch Motorkraft geschleppt.

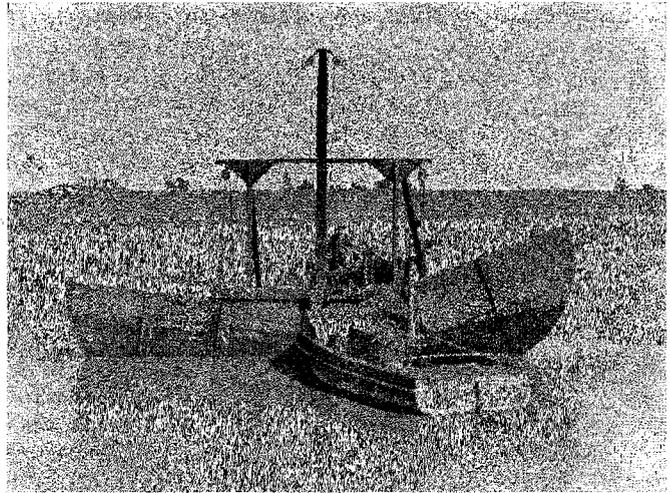


Abb. 82. „Modderprahm“ im Priel. Das Mittelbrett und die beiden Seitenbretter sind herabgelassen. Das Wasser staut sich vor dem Prahm und schiebt ihn langsam prielabwärts. (Verf. phot. August 1936. Banter Watt.)

Durch das Moddern wird die Besiedlung der Prielkanten und des Prielbodens beständig am Aufkommen gehindert. Z. B. zeigen die Kanten des Vareler Prieles nur selten kleinere *Corophium*-Siedlungen, während die Kanten des nicht gemodderten kleinen Abzweigers dieses Prieles, des Wapeler Sieles, eine reiche *Corophium*-Siedlung haben.

Das Annähern eines Modderprahmes kündigt sich schon lange vor seinem Erscheinen an. Das Prielwasser ist an den betreffenden Tagen sehr trüb. Je näher der Prahm kommt, desto mehr nimmt der Schlickgehalt zu. Etwa 100 bis 50 m vor dem Prahm ist der Priel weiß von Möwen, die sich aus dem trüben Wasser Granat, kleinen Butt u. a. herauspicken. Denn alles, was im Oberlauf des Prieles an größeren Tieren zurückgeblieben war, sammelt sich vor dem großen Berg von Schlickbrei, den der Modderprahm langsam vor sich herschiebt, an. Zu Hunderten schießen die aufgeschreckten Granat aus dem Wasser und werden hier eine Beute der Möwen.

Das Annähern eines Modderprahmes kündigt sich schon lange vor seinem Erscheinen an. Das Prielwasser ist an den betreffenden Tagen sehr trüb. Je näher der Prahm kommt, desto mehr nimmt der Schlickgehalt zu. Etwa 100 bis 50 m vor dem Prahm ist der Priel weiß von Möwen, die sich aus dem trüben Wasser Granat, kleinen Butt u. a. herauspicken. Denn alles, was im Oberlauf des Prieles an größeren Tieren zurückgeblieben war, sammelt sich vor dem großen Berg von Schlickbrei, den der Modderprahm langsam vor sich herschiebt, an. Zu Hunderten schießen die aufgeschreckten Granat aus dem Wasser und werden hier eine Beute der Möwen.

C. V. c) Die Fischerei im Jadebusen.

Die Nahrungswanderungen der Flutgäste, besonders von *Crangon vulgaris* und den Plattfischen, bilden die Grundlage der Fischerei im Jadebusen, die eine ausgesprochene Wattfischerei ist (vgl. MEYER, 1936, S. 323).

Die wirtschaftlich wichtigste Fischerei ist die Granatfischerei. Der Granat wird im Jadebusen ausschließlich durch Granatkörbe gefangen. Die Granatkorbffischerei beschränkt

sich im wesentlichen auf den südlichen und westlichen Teil des Jadebusens (vgl. a. MEYER, 1931, Abb. 1), entsprechend den beiden großen Einfallstraßen der Wassermassen des Flutstromes in den Jadebusen. Die Granatkörbe werden in langen Reihen bis über 50 nebeneinandergereiht aufgestellt. Hauptsächlich werden die Korbreihen in Prielen aufgestellt. In kleineren Prielen durchziehen sie den Priel ganz, in größeren Prielen werden sie nur auf den Schräghängen aufgestellt und reichen soweit in den Priel hinein, daß sie bei Tnw vom Ruderboot aus entleert werden können. Die einzelnen Querreihen folgen in den Prielen einander in Abständen von 50 bis 100 m. Da im flacheren Teil des Prieles die einzelnen Reihen von den beiden Schräghängen über die Mitte des Prieles hinausgehen, so sind sie versetzt aufgestellt. Seltener, besonders im westlichen Fanggebiet, werden die Korbreihen auch auf den Wattflächen aufgestellt. Die Körbe fischen meistens über Ebbe, d. h. ihre Oeffnung ist gegen den Ebbstrom gerichtet, nur vereinzelt werden sie auch über Flut fischend aufgestellt.

Nach den Untersuchungen von MEYER (1936, S. 323 uff.) beträgt die Gesamtzahl der Granatkörbe im Jadebusen etwas über 6000, der jährliche Granatfang (zu EB- und Gammelgranat) beträgt im Jadebusen etwa 500000 kg, war aber 1928 auf über 900000 kg angestiegen. In diesen Zahlen ist nur der im Vareler Hafen angelandete Granat berücksichtigt worden, der den größten Teil des Granatfanges ausmacht. Die Gesamtmenge des im Jadebusen gefangenen Granat ist noch größer.

Auf dem Watt, besonders im südlichen Teil des Jadebusens, werden ferner zahlreiche Buttreusen aufgestellt (Abb. 83), die alle über Ebbe fischen. An den Rändern von Kunstbauten werden vereinzelt auch kleine Aalreusen aufgestellt. Doch ist der Fang von Butt und Aal im Jadebusen gegenüber dem Granat unbedeutend.

Der Granatfang durch Körbe ist auf die Watten des Jadebusens beschränkt. Auf den nur schmalen Watten der Innenjade wird er nicht betrieben. Vereinzelt, z. B. im südlichen Solthörner Watt, wird hier noch mit einem Handnetz während der TZ in der Nähe der TnwL nach Granat gefischt, meistens von Frauen und Kindern. Dagegen wird in der ganzen Innen- und Außenjade mit der Granatkurre nach Granat gefischt.

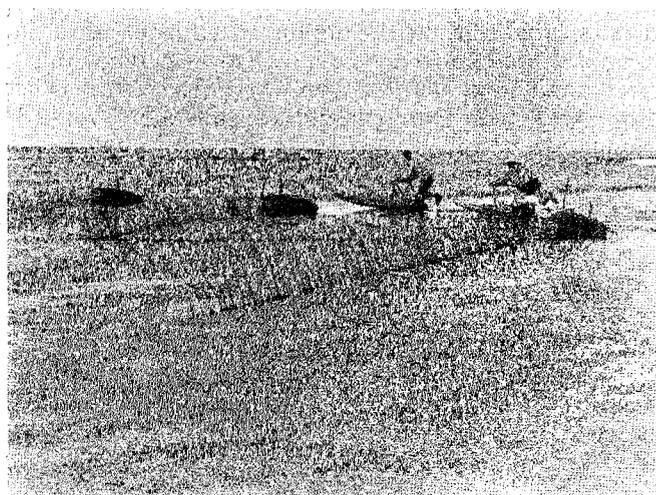


Abb. 83. Buttreusen auf dem Schweiburger Watt. Hinter den beiden Reusen im Vordergrund zwei Schlickschlittensfahrer. (Verf. phot. August 1936. Schweiburger Watt.)

C. VI. Allgemeine Uebersicht über die Lebensgemeinschaften der Watten des Jadebusens und der südlichen Innenjade.

Die Lebensgemeinschaften des Wattes gehören ihrer ganzen artlichen Zusammensetzung und den Eigenschaften des Biotopes nach zu der großen *Macoma baltica*-Biocönose (vgl. HAGMEIER-KÄNDLER, 1927, S. 38 u. THAMDRUP 1935, S. 35 für das nordfriesische und „Fauna en Flora der Zuidersee“, 1922, für das westfriesische Gebiet), die als boreale Flachwassergemeinschaft für die Küstengebiete der nördlichen gemäßigten Meere bezeichnend ist (SPÄRCK, 1936, S. 140). Innerhalb der *Macoma baltica*-Biocönose bildet das Watt eine größere Unterabteilung, die sich besonders durch die geringere Artenzahl und durch die größere Produktivität, als auch in der Eigenart des Biotopes (Gezeitengürtel mit lockerem Boden) als einheitliches Gebiet aus der *Macoma baltica*-Biocönose heraushebt. Während die obere Wattgrenze gegen das Land überall sehr scharf ausgeprägt ist, ist die untere Grenze gegen das Sublitoral nicht überall deutlich. Besonders ausgeprägt ist die untere Grenze, wenn ein steilerer Abfall zum tieferen Wasser vorhanden ist, der dann meistens stärkerem Seegang (Brandung) und stärkerer Strömung ausgesetzt

ist, was zu einer starken Verarmung an Lebewesen führt. Das Grenzgebiet von Litoral zum Sublitoral im Wattengebiet unterscheidet sich durch seine Artenarmut grundlegend von dem gleichen Grenzgebiet des Felswattes (z. B. Helgoland), das gerade in diesem Gürtel sehr artenreich ist. Der gleiche Unterschied besteht auch zu den Kunstbauten im Jadebusen, soweit diese unter die TnWL allmählich abfallen. Trotz dieser Grenzgürtel ist das Watt ein sehr offener Biotop, der zum mindestens mit dem küstennahen Teil der *Macoma baltica*-Bicönose in sehr engen Beziehungen steht, es sei nur an die Wirkung des Gezeitenstromes auf die Larvenverfrachtung und an die zahlreichen Flutgäste aus dem Sublitoral erinnert. Innerhalb dieser großen Abteilung „Watt“ kommen verschiedene kleinere Lebensgemeinschaften, die Variationen, vor, von denen auf den Watten des Jadebusens und der südlichen Innenjade 8 unterschieden werden können. Alle 8 unterscheiden sich sowohl in biotischer, wie in abiotischer Beziehung gut voneinander und können als verschiedene Wattentypen bezeichnet werden.

Die Verteilung der häufigeren, größeren Wattenarten sowie die wichtigsten edaphischen und hydrographischen Eigentümlichkeiten der aufgestellten Lebensgemeinschaften sind in der Tab. V am Schluß der Arbeit nochmals kurz nebeneinandergestellt. Die Verteilung der Lebensgemeinschaften auf dem Watt ist im allgemeinen eine gürtelförmige und entspricht für die *Scoloplos*-, *Pygospio*- und *Scrobicularia*-Variation ungefähr der Verteilung der Bodenarten (Abb. 5, Kartenbeilage am Schluß). Diese gürtelförmige Verteilung kommt auch in den Epibiosen wieder zum Ausdruck, indem die *Mytilus*-Bänke die unteren Wattgebiete, die Zwergseegrasswiesen die oberen Wattgebiete einnehmen und der Verlandungsgürtel mit seinen Pflanzengesellschaften den Abschluß des Wattes nach oben hin bildet. Es scheint aber weniger die Bodenart unmittelbar von Einfluß auf die Verbreitung der Variation zu sein, als vielmehr das Zusammenspiel von Bodenart und Seegang, dessen Ergebnis am besten noch in der Lagebeständigkeit und der Abbruchform der Bodenoberflächenschicht zum Ausdruck kommt. Darauf deutet vor allem die Verschiedenheit der Verteilung der Bodenarten sowie der Variationen auf den Ost- und Westwatten hin, so daß letzten Endes die vorherrschenden Windrichtungen große Bedeutung für das Besiedlungsbild der Wattflächen haben. Eine Ausnahme macht die *Corophium*-Variation, die sowohl für die Wattflächen als für die Prielgebiete als ein Randgebiet gegenüber den anderen Variationen bezeichnet werden muß, das von Arten besiedelt wird, die gegenüber den meisten größeren Wattenarten in der Platz- und Nahrungskonkurrenz unterlegen sind.

Der für die Tiere und Pflanzen des Wattes bedeutsamste Faktor liegt in der Siedlungsmöglichkeit auf dem wenigstens zeitweise in der Oberflächenschicht stark umgelagerten Boden. Die größeren Lebewesen des Wattes weichen den Bodenumlagerungen in verschiedenen Richtungen aus. Das einfachste ist eine im Boden wandernde Lebensweise, wie sie namentlich im Sandwatt viel zu beobachten ist (*Scoloplos*, *Nephtys*, *Bathyporeia*). Bei halbsessiler Lebensweise ist stets eine größere Eigenbeweglichkeit vorhanden (*Cardium*, *Pygospio*, *Corophium* u. a.), die jedoch nicht zu größeren Wanderungen ausreicht, sondern nur dazu dient, auf kleinem Raum die normale Lebenslage wieder einzunehmen. Bei sessiler Lebensweise ist stets eine tiefe Siedlungsweise zu beobachten (*Arenicola*, *Mya*, *Scrobicularia*). Unter den Arten der Epibiose ist in selteneren Fällen eine Eigenbeweglichkeit in dem Maße vorhanden, daß bei passiver Verfrachtung aus dem Lebensort dieser durch Wanderung wieder aufgesucht werden kann, wie es z. T. bei *Littorina* der Fall zu sein scheint. Die Arten der Epibiose haben sich entweder im Boden durch Wurzeln verankert (*Zostera*, *Salicornia*) oder sich selbst einen festen Siedlungsgrund geschaffen, wie *Mytilus*. Daß die Frage der Siedlungsmöglichkeit für die Wattenbewohner die erste Existenzfrage ist, geht auch aus dem Fehlen festsitzender Tiere, wie Hydroiden, Schwämme, Bryozoen usw. und festsitzender Pflanzen, der auf feste Unterlagen angewiesenen Algen, hervor.

Eine weitere, die Wattenbiose stark beeinflussende Eigenschaft des Lebensraumes Watt sind die großen und raschen Schwankungen vieler Faktoren wie Salzgehalt, Temperatur, Sauerstoffgehalt usw., wie sie für den Gezeitengürtel im allgemeinen kennzeichnend sind. Darauf muß wohl in erster Linie die Artenverarmung gegenüber dem Sublitoral zurückgeführt werden. So fehlen dem Watt ganze Tiergruppen wie die Echinodermen¹⁾, andere sind nur sehr spärlich vertreten wie die Fische und die größeren Krebse. In dem Fehlen größerer Krebse liegt ein grundsätzlicher Unterschied zwischen der Wattenbiose

1) Bei den im Watt gefundenen Echinodermen handelt es sich stets um Tiere, die durch Sturm und Strom aus dem Sublitoral, ihrem eigentlichen Lebensraum, auf das Watt verfrachtet wurden.

und der Lebensgemeinschaft der Mangrove, die sich gerade durch einen Reichtum an größeren und zum Teil sehr tief (über 1 m) siedelnden Krebsen auszuzeichnen scheint (VERWEY, 1930).

Die Ernährung scheint für die Wattlebewesen weniger begrenzend zu sein, da bei der vorherrschenden weidenden oder fischenden Ernährungsweise nur selten Nahrungsmangel vorhanden ist. Nahrungsschwierigkeiten begrenzen nur die fischenden Arten in ihrer Verbreitung nach oben hin, da mit zunehmender TZ die Zeit der Nahrungsaufnahme geringer wird (*Mya*). Für weidende Tiere, wie *Scrobicularia* und *Corophium*, ist jedoch auch in den oberen Wattgebieten der Boden an vielen Stellen zur TZ genügend feucht, um auch während der TZ ein Abweiden des Bodens zu ermöglichen. Bezeichnend für die Wattenbiologie ist auch die Armut an jagenden Tieren, von denen mit Sicherheit eigentlich nur *Nephtys*, *Harmothoe sarsi* und *Lepidonotus* genannt werden können, von denen aber nur *Nephtys* eine häufigere Form ist. Auch die Raubschnecken (*Natica*) sowie Aasfresser, wie *Nassa reticulata* und *Buccinum undatum*, fehlen dem Watt. *Retusa truncatula* mag von den größeren Formen wohl gelegentlich *Hydrobia* angreifen, ernährt sich aber vorwiegend von den Kleinlebewesen des Bodens. *Nereis diversicolor* ist ein ausgesprochener Allesfresser und greift lebende größere Tiere kaum an. Die räuberischen Formen des Wattes werden in der Hauptsache von den Wattengästen gestellt, die sich sowohl zur WZ wie zur TZ in großer Zahl einfinden.

Die oben erwähnte Artenverarmung des Wattes wird in anderer Weise durch den großen Individuenreichtum mehr als ausgeglichen. Im Vergleich zu dem Sublitoral oder dem Boden der offenen Nordsee stellen die Watten Gebiete mit sehr hohen Frischgewichten je Flächeneinheit dar. Die Verteilung der Frischgewichte auf die einzelnen Lebensgemeinschaften ist etwa folgende:

Scoloplos-Variation:	45861 000 qm im Mittel	30 g/qm Rohgewicht	=	1375 830 kg
Pygospio-Variation:	33200 000 qm im Mittel	300 g/qm Rohgewicht	=	9960 000 kg
Scrobicularia-Variation:	22133 000 qm im Mittel	1200 g/qm Rohgewicht	=	26559 600 kg
Corophium-Variation:	18592 000 qm im Mittel	40 g/qm Rohgewicht	=	743 680 kg
Scolecoplepis-Variation:	265 600 qm im Mittel	5 g/qm Rohgewicht	=	1 328 kg
<i>Mytilus</i> -Bänke:	1682 100 qm im Mittel	5000 g/qm Rohgewicht	=	8 400 500 kg
Zwergseeegraswiesen:	5312 000 qm im Mittel	2500 g/qm Rohgewicht	=	13 280 000 kg
Verlandungsgürtel:	4161 000 qm im Mittel	3000 g/qm Rohgewicht	=	12 483 000 kg
Jadebusenwatten:	131 207 700 qm im Mittel	555 g/qm Rohgewicht	=	72 803 938 kg

Wenn auch diese Zahlen keinen Anspruch auf Genauigkeit erheben können, so ist doch sicher, daß es sich bei den Werten um Mindestwerte handelt. Der wahre Wert dürfte um das 1,5 bis 2fache höher liegen. Nach einer Aufstellung von SPÄRCK (1935, S. 4) werden ähnlich hohe Rohgewichte nur noch aus dem Limfjord (700 g/qm) beschrieben. Uebertroffen wird die Rohgewichtsmenge des Wattes im Jadebusen von der des felsigen Litorals, wo allerdings die Rohgewichte vornehmlich von den Algen gestellt werden (GISELÉN 1930, S. 203 ff.), während sie im Watt zum größten Teil von Tieren gestellt sind; eine für die Küstenfischerei wichtige Eigenschaft des Wattes, denn ein großer Teil der Tiere des Wattes gehört zu den Futtertieren von *Crangon vulgaris* und den Bodenfischen, im Jadebusen besonders *Pleuronectes*-Arten. Der im Jadebusen gefangene Granat bezieht seine Nahrung fast ausschließlich aus dem Jadebusenwatt. Das gleiche gilt für die jungen Plattfische während 1—2 Monate.

Die hohe Produktivität der Wattfläche ist durch den Reichtum an Kleinlebewesen und Detritus bedingt, ferner wohl auch durch die hohe Temperatur vom Frühjahr bis Herbst, durch die im Vergleich zum Sublitoral der Stoffumsatz auf dem Watt (und in geringerem Maße auch im Wattenmeer) stark gesteigert wird. Als Ernährung kommen besonders Detritus (von *Zostera nana* und aufbereiteten Torfschichten) und Bodendiatomeen infrage, die zum größten Teil erst über den Umweg der Kleinlebewesen den Großformen zugute kommen. Aber auch das Plankton des Wattenmeeres ist gegenüber dem der küstenferneren Gebiete der Deutschen Bucht viel produktiver, wie aus den Untersuchungen von BROCKMANN (1935) hervorgeht. Ebenso wie sich das Watt für den Reichtum an Bodentieren des Sublitorals auswirkt, hat es auch auf das Plankton der küstennahen Gewässer einen befruchtenden Einfluß, der auf die Zersetzungstoffe der absterbenden Tiere und Pflanzen des Wattes, die ins Wasser übergehen, zurückgeführt werden muß (BROCKMANN, 1935, S. 62). Die größte Planktondichte wurde von BROCKMANN (Bericht über die Untersuchungen des Planktons in der Helgoländer Bucht im Jahre 1935, S. 37, Marinewerft Wilhelmshaven), in der

Nähe der Küste und vor den Inseln gefunden“. Diese wenigen Angaben mögen genügen, um zu zeigen, daß das Watt für die Lebensgemeinschaft der Deutschen Bucht eine nicht zu unterschätzende Bedeutung hat, und daß es in dieser Frage vom wissenschaftlichen wie vom praktischen Standpunkt aus dringend weiterer, vertiefter Untersuchungen bedarf.

Zusammenfassung.

Das Watt wird geographisch als Gezeitenschelf oder Gezeitensockel gekennzeichnet.

Nach einer kurzen Darstellung der Entstehung und einer Uebersicht über die Ortsbeschaffenheit des Jadebusens wird ein allgemeiner Ueberblick über den Lebensraum „Watt“ gegeben.

Der wichtigste abiotische Faktor im Watt sind die Gezeiten. Sie führen zu einer rhythmischen Veränderung der meisten übrigen, auch biotischen Faktoren des Lebensraumes. Die Tideverhältnisse des Jadebusens werden beschrieben und zu den rein hydrographischen Begriffen Flut und Ebbe die wattökologischen Begriffe Trockenliegezeit (TZ) und Wasserbedeckungszeit (WZ) eingeführt. Der hohe Tidenhub führt im Jadebusen zu starken Gezeitenströmen, die durch beständige Richtungsänderung gekennzeichnet sind. Neben den Strömungen, die namentlich als Ebbströmungen in den Wattprielen ökologisch von Bedeutung sind, ist der Seegang auf die Wattgestaltung und Wattbesiedlung von noch einschneidenderer Bedeutung.

Der Wasserhaushalt des Jadebusens wird beschrieben. Der Jadebusen ist hydrographisch als sehr selbständiges Gebiet zu betrachten, das mit der offenen Nordsee in nur geringem Wasseraustausch steht. Süßwassereinflüsse sind von untergeordneter Bedeutung und auf die Sielausflüsse und Hafeneinfahrten beschränkt.

Der jahreszeitliche Verlauf der Wassertemperatur und des Salzgehaltes werden beschrieben. Durch die beständige Verschiebung der Wassermassen des Jadebusens durch den Gezeitenstrom, wobei während der Ebbe $\frac{3}{4}$ der Wassermenge aus dem Jadebusen ausströmt, findet eine dauernde und starke Wasserdurchmischung in der Senkrechten statt.

Von den Wattbodenarten wird eine allgemeine Uebersicht über die physikalisch-chemische Zusammensetzung gegeben. Im Jadebusen kommen vier Bodenarten vor, diluvialer Kiesboden und die alluvialen Schwemmböden des Sand-, Schlicksand- und Schlickwattes, die im einzelnen nicht weiter unterteilt werden. Dazu kommen an Abbruchstellen freigespülte „fossile“ Ablagerungen, wie Klei- und Torfboden. Von den genannten Bodenarten wurden die Korngrößenzusammensetzung, der Kalkgehalt, der Gehalt an organischer Substanz und der Wassergehalt untersucht. Berücksichtigt wurde auch die qualitative Zusammensetzung des Wattbodens. Oekologisch von besonderer Bedeutung ist der hohe Detritusgehalt im Wattboden. Je feiner die Korngrößen, umso höher ist der Gehalt an Kalk und organischer Substanz im Boden. Aufbereiteter Torfgrus bildet, namentlich in den Detritusauspülungen der tiefer gelegenen Wattgebiete, oft den größten Anteil vom Detritus.

Der als Siedlungsschicht in Betracht kommende Wattboden hat einen sehr hohen Wassergehalt, der vom Sand zum Schlick zunimmt und im Schlickwatt über 50% erreicht. Im sandigen Boden mit großem Porenraum ist das Bodenwasser als Porenfüllwasser vorhanden und leicht beweglich, so daß im Sandwatt die Bodendurchlüftung auf physikalischem Wege sehr gut ist. Im feinkörnigen, kolloidreichen Schlickwatt dagegen ist das Bodenwasser als „Quell“wasser vorhanden und sehr wenig beweglich, die Bodendurchlüftung auf physikalischem Wege reicht nur wenige mm unter die Oberfläche, wozu außerdem noch der hohe Gehalt an organischer Substanz im Schlickboden beiträgt.

Die Wärmeleitfähigkeit des Wattbodens wurde untersucht. Messungen der Temperaturverteilung in der Senkrechten zu verschiedenen Jahreszeiten und Wetterlagen im Watt wurden angestellt.

Die meisten Tiere des Wattes gehören zur Endobiose. Für sie sind besonders diejenigen Bodeneigenschaften wichtig, die bei der mechanischen Beanspruchung des Bodens eine Rolle spielen. Von diesen wurde die Boden Härte untersucht. Wattökologisch sehr wichtig ist die Bodenbindigkeit.

Die Gezeitenerscheinungen auf dem Watt werden besprochen. Der Einfluß des Gezeitenstromes und des Seegangs auf die Gestaltung des Lebensraumes wird ausführlich beschrieben. Der Wattboden ist in beständiger Umlagerung begriffen, die zwischen Auf- und Abtrag schwankt. Die Strömung im Priel bewirkt eine sehr tiefreichende Umlagerung, die jedoch auf das schmale Prielgebiet beschränkt bleibt und nur langsam mit der Prielverlagerung vorschreitet, während der Seegang eine flächige Umlagerung auf den großen Wattflächen bedingt.

Für die Jadebusenwatten wurde eine Besiedlungskarte auf soziologischer Grundlage aufgestellt. Neben quantitativen Bestimmungen der Arten- und Individuenzahl in ausgestochenen und gesiebten Bodenproben, wurden bei der Kartierung die Lebensspuren der Wattentiere weitgehend verwertet.

Die Biose des Wattes bildet eine Unterabteilung der *Macoma baltica*-Gemeinschaft. Die Endbiose des Jadebusenwattes wird in 5 Variationen zerlegt, die je wieder in mehrere Siedlungen mit bestimmter Artenzusammensetzung zerfallen. Von jeder Variation und Siedlung wird das qualitative und quantitative Artenbild beschrieben. Die einzelnen Variationen entsprechen besonderen Wattgebieten, die sowohl hydrographisch wie bodenkundlich voneinander mehr oder weniger abweichen. Ähnliche Beziehungen lassen sich für die einzelnen Siedlungen nachweisen. Diese engen Beziehungen ermöglichen eine rasche und zuverlässige Kartierung des Wattes in hydrographischer und bodenkundlicher Hinsicht auf biologischer Grundlage, ähnlich wie in der Pflanzensoziologie die Bodenbeurteilung auf Grund der vorgefundenen Pflanzengemeinschaften erfolgt.

Die Tiere und Pflanzen des Wattes wirken ihrerseits wieder auf den Lebensraum ein und führen zu einer Veränderung des hydrographischen und edaphischen Bildes am Lebensort, umso mehr, je höher das Watt gelegen ist. Die einzelnen Variationen und Siedlungen ordnen sich im Jadebusen meist gürtelförmig zur TnWL an.

Den unteren Gürtel nimmt die durch Kleinkrebse und Würmer ausgezeichnete *Scoloplos*-Variation ein. Für sie ist Feinsand und ständige Bodenumlagerung bezeichnend. In geschützteren Lagen entwickeln sich Diatomeenbestände, was sofort zu einer Anreicherung der Mikrofauna führt. Nach oben folgt die *Pygospio*-Variation. Sie fällt mit den bereits bindigen Schlicksandwatten zusammen. Der Schlickgehalt ist hier vorwiegend biologisch bedingt. Von der *Pygospio*-Variation ab zur Verlandungszone hin beginnt die „biogene Sedimentation“ eine bedeutende Rolle zu spielen, die ganz allgemein zu einer Anreicherung feinsten Korngrößen und organischer Substanz führt. Zugleich wird durch die reiche Besiedlung der höheren Wattgebiete eine gute und tiefreichende Bodendurchlüftung gewährleistet. Die *Pygospio*-Variation ist durch Würmer und Muscheln gekennzeichnet. Nach oben folgt die *Scrobicularia*- und *Corophium*-Variation, die beide mit dem Schlickwatt zusammenfallen. Die *Scrobicularia*-Variation ist durch Würmer und Muscheln, die *Corophium*-Variation durch Kleinkrebse, Muscheln und Würmer ausgezeichnet. Die *Corophium*-Variation ist als ein Randgebiet auf die buchtartigen Teile des Jadebusens beschränkt. Zur *Corophium*-Variation wurden auch die Prielrandgebiete und die Abbruchkante des Oberahneschen Feldes gerechnet. Letzteres wird als Beispiel der Besiedlung und des Abbruches ungeschützter Halligkanten im Wattenmeer näher beschrieben. Die *Scolecoplepis*-Variation des Kieswattes ist für die der Brandung und starken Bodenumlagerungen ausgesetzten Gebiete um Groß- und Klein-Arngast bezeichnend.

Von den größeren Epibiosen werden die Miesmuschelbänke, die Zwergseeegraswiese und der Verlandungsgürtel beschrieben.

Die dichte Besiedlung des Wattbodens lockt viele Tiere zur Nahrungssuche herbei. Die Flut- und Ebbegäste sowie die Fischerei im Jadebusen werden kurz beschrieben. Von den wichtigsten und häufigeren Tier- und Pflanzenarten des Wattes wird die Autoökologie beschrieben. Die Siedlungs-, Ernährungs-, Fortpflanzungs- und Verhaltensweise sowie die Art der Verbreitung werden geschildert. Von den biotischen Faktoren wird auf die Bedeutung der Platz- und Nahrungskonkurrenz eingegangen. Dabei zeigte sich mehrfach, daß nur Feldbeobachtungen zuverlässigen Aufschluß über die Lebensweise einer Art geben können und daß nur durch sie der Einheitsfaktor (FRIEDRICH, 1930) erfaßt werden kann. Die Bewertung von Aquariumsbeobachtungen sowie physiologischen Experimenten muß ausgedehnte Feldbeobachtungen zur Grundlage haben. Um jedoch auf Grund von Feldbeobachtungen allgemeinere Urteile über die Lebensweise einer Art abgeben zu können, müssen die Beobachtungen längere Zeit an verschiedenen Stellen und zu den verschiedensten Wetterlagen vorliegen. Wertvollen Aufschluß können Freilandexperimente geben. Als Beispiele für die Notwendigkeit ausgedehnter Freilandbeobachtungen werden besonders *Arenicola marina*, *Hydrobia ulvae* und *Corophium volutator* angeführt.

Schriftenverzeichnis.

- ANDRÉE, K.: Geologie des Meeresbodens. — Bd. 2, 1920.
- ANKEL, W. E.: *Prosobranchia*. — Tierwelt d. Nord- u. Ostsee, 1936.
- Atlas Niedersachsen. — Oldenburg, 1934.
- Atlas für Temperatur, Salzgehalt und Dichte der Nordsee und Ostsee. — Deutsche Seewarte, Hamburg, 1927.
- BAUMERT, P.: *Enteromorpha* auf *Balanus* auf *Cardium*, eine häufige Lebensgemeinschaft des Büsumer Wattenmeeres. — Schrift. Süßwasser- u. Meereskde., 2, Bütsum, 1924.
- BLEGVAD, H.: Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. — Rep. Danish Biol. Stat., 22, 1915.
- BOHN, G.: Observations biologiques sur les Arénicoles. — Bull. Mus. Hist. Nat., Paris, 9, 1903.
- BOETTGER, C. R.: Die Ausbildung sekundärer Schalenskulptur bei festsitzenden Muscheln. — Palaeontol. Zs., 16, 1934.
- BROCKMANN CHR.: Diatomeen und Schlick im Jade-Gebiet. — Abhandlg. Senckenberg. Naturf. Ges., Frankfurt a. M., Nr. 430, 1935.
- : Brackwasserstudien. — Schrift. Ver. Naturkde. Unterweser, Geestemünde, 1914.
- BROEKHUYSEN, G. J.: The extremes in percentages of dissolved oxygen to which the fauna of a *Zostera* field in the tide zone at Nieuwediep can be exposed. — Arch. Néerland. Zool., 1, 1935.
- BRUCE, J. R.: Special factors on the sandy beach. I. Tidal, climatic, edaphic; II. Chemical changes, carbon concentration and Sulphides. — J. Mar. Biol. Assoc., 15, 1928.
- V. BUDDENBROCK: Ueber die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere. — Zool. Jahrb. Physiol., 33, 1913.
- CORRENS, C. W.: Grundsätzliches zur Darstellung der Korngrößenverteilung. — Centralbl. Min. etc., Abt. A, Nr. 11, 1934.
- CUNNINGHAM u. RAMAGE: The polychaeta sedentaria of the Firth of Forth. — Transact. Roy. Soc., Edinburgh, 1888.
- DAVENPORT, C. B.: The collembola of cold spring beach, with special reference to the movements of the poduridae. — Cold Spring Harbour Monogr. II, Brooklyn, 1903.
- DAWISON, CH.: On the amount of sand brought up by Lobworms to the surface. — Geol. Mag. London, (3) 8, 1891.
- VAN DIEREN, J. W.: Organogene Dünenbildung. — Haag, 1934.
- DODGSON, R. W.: Report on mussel purification. — Min. Agricult. Fisheries, Fish. Investigations, Ser. II, 10, 1928.
- EHLERS, E.: Zur Kenntnis von *Arenicola marina*. — Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, 1892.
- FAUVEL, P.: Polychaetes errantes; Polychaetes sédentaires. — Faune de France, 5, 1923; 16, 1927.
- : Le tube des Pectinaires. — Mem. Pontificia Accademia Romana dei nuovi Lincei, 21, 1903.
- : Observations sur les Arénicoles. — Mém. Soc. Sci. Nat. Math. Cherbourg, 31 [(8) 1], 1900.
- FIELD, J. A.: Biology and economic value of the Sea-Mussel, *Mytilus edulis*. — Bull. U. S. Bur. Fish, 36, 1922.
- FRIEDMANN, M. H.: The freezing and cold storage of live clams and oysters. — Ann. Rep. Biol. Board Canada f. 1932 (Ottawa, 1933).
- FRIEDRICH, K.: Grundlagen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie. — Berlin, 1930.
- GAMBLE, F. W. u. ASHWORTH, J. H.: The habits and structure of *Arenicola marina*. — Quart. Jl. Micr. Soc., 41, 1899.
- GILTAY, L.: Note sur l'association de *Balanus concauus pacificus* Pilsbry (Cirripède) et *Dendraster excentricus* Eschscholtz (Echinoderme). — Bull. Mus. Hist. Nat. Belge, 18, 1934.
- GISLÉN, T.: Epibioses of the Gullmar Fjord II. — Kristinebergs Zoologiska Station 1877—1927. Nr. 4, 1930.
- GROVE, E. R.: Naturen paa Slesvigs Vestkyst. — Tidsskr. of populaer Fremstilling af Naturvidenskaben, 4, 1857.
- HAAGE, R.: Die Deutsche Nordseeküste. — Leipzig, 1899.
- HAGER, G.: Die chemisch wirksamen Kräfte und ihre Gesetzmäßigkeiten. In: BLANCK: Handbuch der Bodenlehre. 1, 1929.
- HÄNTZSCHEL, W.: Die Schichtungsformen rezenter Flachmeer-Ablagerungen im Jade-Gebiet. — Senckenbergiana, 18, 1936.
- : Sternspuren, erzeugt von einer Muschel: *Scrobicularia plana* (da Costa). — Senckenbergiana, 16, 1934.
- HAGMEIER, A.: Die Besiedlung des Felsstrandes und der Klippen von Helgoland. — Wiss. Meeresunters. Helgoland, 15, 1930.
- : Eine Fluktuation von *Maetra (Spisula) subtruncata* Da Costa an der ostfriesischen Küste. Erste Mitteilung über die Untersuchungen auf dem Bonitierungsgebiet von Norderney-Borkum. — B. d. D. W. K., (2) 5, 1930.
- : Die Züchtung verschiedener wirbelloser Meerestiere. — ABDERHALDEN, Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. IX, T. 5, S. 506—511, 1930.
- u. KÄNDLER, R.: Neue Untersuchungen im nordfriesischen Wattenmeer und auf den fiskalischen Austernbänken. — Wiss. Meeresunters. Helgoland, N. F., 16, 1927.
- HART, T. J.: Preliminary notes on the bionomics of the amphipod *Corophium volutator* Pallas. — Jl. Mar. Biol. Ass., 16, 1929/30.
- HAVINGA, B.: Marine Mollusken. — Fauna en Flora der Zuiderzee, 1922.
- HECHT, Fr.: Der Verbleib der organischen Substanz der Tiere bei meerischer Einbettung. — Senckenbergiana, 15, 1933.
- : Der chemische Einfluß organischer Zersetzungsstoffe auf das Benthos, dargelegt an Untersuchungen mit marinen Oligochaeten, insbesondere *Arenicola marina* L. — Senckenbergiana, 14, 1932.
- : Ausgeworfene Muscheln (*Mya arenaria* L.) in Lebensstellung zur Beurteilung eines Beweismittels in der Küstensenkungsfrage. — Senckenbergiana, 12, 1930.
- u. MATERN, H.: Zur Oekologie von *Cardium edule* L. — Senckenbergiana, 12, 1930.
- HENKING, H.: Beiträge zur Kenntnis von *Hydrobia ulvae* und deren Brutpflege. — Ber. Naturf. Ges., Freiburg i. B., 8, 1893.
- HOFFMEISTER, J.: Das Klima Niedersachsens. — Hannover, 1930.
- HOPKER, J.: Faunistische Beobachtungen in der Zuidersee während der Trockenlegung. — Zs. Morph. Oekol. d. Tiere, 18, 1930.

- HÜBBÉ: Von der Beschaffenheit und dem Verhalten des Sandes. — Zs. f. Bauwesen, 11, 1861.
- JACUBOWA, L. u. MALM, E.: Die Beziehungen einiger Benthosformen des Schwarzen Meeres zum Medium. — Biol. Zentralbl., 51, 1931.
- JENSEN, P. B.: Studies concerning the organic matter of the sea bottom. — Rep. Danish Biol. Stat., 22, 1914.
- KESSEL, E.: Ueber Verfärbung mariner Molluskenschalen durch Einlagerungen von Eisen. — Zool. Anz., 115, 1936.
- KRÜGER, W.: Wangeroog, wie es wurde, war und ist. — Bremen, 1929.
- : Die Jade, das Fahrwasser Wilhelmshavens. — Jahrb. Hafenbautechnischen Ges., 1921.
- KÜNNEMANN, CHR.: Meer und Mensch am Jadebusen. — Oldenburg, 1936.
- LAMBERT, F. J.: Animale life in the Marsh ditches of the Thames estuary. — Proc. Zool. Soc. London, 1930.
- LINKE, O.: Die Einwirkung des Quellens (*Salicornia herbacea* L.) auf den Verlandungsvorgang des Wattes im Jadebusen. — Abhandlg. Naturw. Ver. Bremen, 30, 1937.
- LÜDERS, O.: Die Zerstörung des Oberabneschen Feldes im Jadebusen. — Abhandlg. Naturw. Ver. Bremen, 30, 1937.
- : Ueber das Ansteigen der Wasserstände an der deutschen Nordseeküste. — Zs. Bauwesen, 56, 1936.
- : Unmittelbare Sandwanderungsmessung auf dem Meeresboden. — Veröffentl. Inst. Meereskde., N. F., A H. 24, 1933.
- : Die Entstehung der Gezeitenschichtung auf den Watten im Jadebusen. — Senckenbergiana, 12, 1930.
- MEEK, A. u. STORROW, B.: On a pelagic phase of *Arenicola marina* and *Eteone arctica*. — Ann. Mag. Nat. Hist., (9) 14, 1924.
- MEUNIER, K.: Zur Verbreitung, Formbildung und Oekologie von *Harmothoe sarsi* (Kinberg 1863). — Wiss. Meeresunters. Helgoland, 18, 1930.
- MEYER, P. F.: Die Nordseekrabbe (Granat, Garnele) *Crangon vulgaris* Fabr. im Jadebusen. — Zs. f. Fischerei, 34, 1936.
- : Beobachtungen über das Auftreten von Sardellenschwärmen im Jadebusen 1931. — Fischerbote, Hamburg, 1932.
- MORTENSEN, TH.: Fjordens nuvaerende og tidligere Fauna. — In S. H. A. Rambusch: Studier over Ringkøbing Fjord, 1900.
- NEWCOTTE, C. L.: Growth of the soft-shelled clam, *Mya arenaria*. — Ann. Rep. Biol. Board Canada f. 1932 (Ottawa, 1933).
- NIENBURG, W.: Zur Oekologie der Flora des Wattenmeeres. I. Der Königshafen bei List auf Sylt. — Wiss. Meeresunters. Kiel, 20, 1927.
- NILSSON, DAVID: Ein Beitrag zur Kenntnis der Lebensdauer einiger Polychaeten, nebst Bemerkungen über den Röhrenbau der Amphieteniden. — Arkiv för Zoologi, 17 A, No. 11, 1925.
- ORTON, J. H.: Experimental regeneration in the sea of the Hind Body in *Arenicola marina* Linn. — Ann. Mag. Nat. Hist., (10) 16, 1935.
- : Rate of growth of *Cardium edule*. — Jl. Mar. Biol. Ass., 14, 1926.
- OSTENFELD, C. H.: On the ecology of the grass-wrack in Danish Waters. — Rep. Dan. Biol. Stat., 16, 1908.
- PETERS, N. u. PANNING, A.: Die chinesische Wollhandkrabbe. — Leipzig, 1933.
- PRATJE, O.: Einführung in die Geologie der Nord- und Ostsee. — Tierwelt N.-O.-See, 1931.
- : Gewinnung und Untersuchung der Meeresgrundproben. — ABDERHALDEN, Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden, Abt. IX, T. 6, H. 3, 1933.
- REID, D. M.: Salinity interchange between sea-water in Sand and overflowing fresh-water at Low-Tide. — Jl. Mar. Biol. Ass., 16, 1929/30; 18, 1932.
- RICHTER, RUD.: Sandkorallen-Riffe in der Nordsee. — Natur u. Museum, 57, 1927.
- : Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer, ein Ueberblick über ihre biologischen Grundformen und deren geologische Bedeutung. — Paläont. Zs., 9, 1927.
- : Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie. — Senckenbergiana, 6, 1924.
- SCHARF, W.: Die geologischen Grundlagen des Küstenschutzes an der deutschen Nordseeküste. — Schrift. Ver. Naturkde. Unterweser N. F., H. 5, Wesermünde, 1929.
- SCHÜTTE, H.: Das Alluvium des Jade-Weser-Gebiets. — Oldenburg, 1935.
- : Krustenbewegungen an der deutschen Nordseeküste. — Aus der Heimat, Jg. 40, 1927.
- : Die untergegangene Insel Arngast. — Abhandlg. Naturw. Ver. Bremen, 19, 1909.
- : Die Entstehung der Seemarschen. — Arb. d. Deutsch. Landw. Ges., 178, Berlin, 1911.
- SCHWARZ, A.: Ein Seeigelstachel-Gestein. — Natur u. Museum, 1930.
- : Die Ausbreitungsmöglichkeiten der Hydrobien. — Natur u. Museum, 1929.
- SÖDERSTRÖM, A.: Studien über die Polychaeten-Familie *Spionidae*. — Diss., Upsala, 1920.
- SOLLAUD, E.: Les associations végétales et animales des terrains salés de l'embouchure de la slack. — Glanures Biol. Wimeroux, Trav. Stat. Biol., 9, 1925.
- SPÄRCK, R.: Ueber die zoogeographische Bedeutung der Petersenschen Tiergemeinschaften. — Zoogeographica, 3, 1936.
- : On the importance of quantitative investigation of the bottom fauna in marine biology. — Jl. du Conseil, 10, 1935.
- : On the food problem in relation to marine zoogeography. — Physiol. Papers ded. A. Krogh, Kopenhagen, 1926.
- STEPHEN, A. C.: Notes on the biology of certain Lamellibranchs on the scottish coast. — Jl. Mar. Biol. Ass., 17, 1931.
- STOWELL, F. P.: The adsorption of ions from sea-water by sand. — Jl. Mar. Biol. As., 14, 1927.
- Strombautaschenbuch 1935. — Marinewerft, Wilhelmshaven.
- THAMDRUP, H. M.: Beiträge zur Oekologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. — Meddelelser Komm. Danmarks Fiskeri-Havundersøgelser, Ser. Fiskeri, 10, 1935.
- TRUSHEIM, F.: Wattenpapier. — Natur und Volk, 66, 1936.
- : Sternförmige Fährten von *Corophium*. — Senckenbergiana, 12, 1930.
- : Trockenrisse mit Hydrobientfüllung im Schlickwatt. — Natur u. Museum, 59, 1929.
- VIALLANES, H.: Recherches sur la filtration de l'eau par les mollusques et applications à l'ostréiculture et à océanographie. — C. R. Acad. Sci. Paris, 140, 1892.
- VERWEY, J.: Einiges über die Biologie ostindischer Mangrovekrabben. — Treubia, 12, 1930.

- WALTHER, J.: Einleitung in die Geologie. — I. Bionomie des Meeres. — 1893.
- WATSON, A. T.: Note on the habits and building organ of the tubicolous Polychaete worm *Pectinaria (Lagis) koreni* Mgr. — Rep. Brit. Assoc. Advancement Science, Birmingham, 1913.
- WEIGELT, J.: Angewandte Geologie und Paläontologie der Flachseeesteine und das Erzlager von Salzgitter. — Fortschr. Geol. Palaeont., 4, 1923.
- WESENBERG-LUND, C.: Umformungen des Erdbodens. — Prometheus, 16, 1905.
- : (in E. Warming) Bidrag til Vadernes, Sandernes og Marskens Naturhistorie. — Kgl. Danske Vid. Selsk. Skrifter, (7), Nat.-Math. Afd., II, 1904.
- WETZEL, W.: Beiträge zur Sedimentpetrographie des Nordseebodens, insbesondere des Schleswig-Holsteinischen Wattenmeeres. — Wiss. Meeresunters. Kiel, N. F., 21, 1931.
- WILHELMI, J.: Die makroskopische Fauna des Golfes von Neapel. — Mitt. Königl. Prüfungsanst. f. Wasserversorgung, u. Abwässerbeseitigung, H. 16, 1912.
- WOHLENBERG, E.: Beobachtungen über das Seegrass, *Zostera marina* L., und seine Erkrankung im nordfriesischen Wattenmeer. — Nordelbingen, 11, 1935.
- : Biologische Landgewinnungsarbeiten im Wattenmeer. — Der Biologe, 3, 1934.
- : Ueber die tatsächliche Leistung von *Salicornia herbacea* L. im Haushalt der Watten. — Wiss. Meeresunters. Helgoland, 19, 1933.
- : Die grüne Insel in der Eidermündung. — Arch. Deutsche Seewarte, 50, 1931.
- YONGE, C. M.: Studies on the comparative physiology of digestion. I. The mechanism of feeding, digestion and assimilation in the lamellibranch *Mya*. — Brit. Jl. Experim. Biol., 1, 1923.
- ZUNKER, F.: Das Verhalten des Bodens zum Wasser. In: Blanck; Handbuch der Bodenlehre, Bd. 6, 1930.

Tabelle I.
Bestellung auf Probeflächen aus den Variationen des Jadebusenwattes auf 1 qm eingerechnet.
Jg. = Junggut.

Variation	Scoloplos-Stiedung			Pygospio-V.			Scrobicularia-V.			Corophium-V.			Zostera-Wiese		
	Marefeld	Apper-sand	Marefeld	Pygospio-Sdlg.	Pygospio-Schwänze	Pygospio-Schwänze	Scrobicularia-Sdlg.	Scrobicularia-Schwänze	Scrobicularia-Schwänze	Corophium-Sdlg.	Corophium-Schwänze	Corophium-Schwänze	Heteromastix-Sdlg.	Heteromastix-Schwänze	Heteromastix-Schwänze
Stiedung	12.5.36	24.6.36	23.6.36	10.6.36	8.2.35	27.5.36	27.5.36	10.3.35	7.8.35	17.8.35	24.8.35	15.6.36	15.6.36	12.8.36	3.8.35
Ort	132	78	78	78	201	284	138	183	118	113	31	66	38	625	113
Datum	15 cm	15 cm	15 cm	20 cm	25 cm	30 cm	15 cm	25 cm	25 cm	30 cm	10 cm	15 cm	15 cm	30 cm	20 cm
Probefläche	0,5 mm	0,5 mm	0,5 mm	0,5 mm	1 mm	1 mm	0,5 mm	0,5 mm	0,5 mm	0,5 mm	0,5 mm	0,5 mm	0,5 mm	1 mm	0,5 mm
Tiefe d. ausgesprochene Probefläche	152	152	152	128 Jg.	49 Jg.	35	300	1082400	88	1292	152	264	129536	271920	1388
Siedungsgröße	132	78	78	78	201	284	138	183	118	113	31	66	38	625	113
<i>Mytilus edulis</i>	—	—	—	—	11025	595	—	—	—	—	—	—	—	—	16
<i>Cardium edule</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	64
<i>Macoma baltica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	128
<i>Scrobicularia plana</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	264
<i>Mya arenaria</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	688
<i>Littorina littorea</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	129536
<i>Hydrobia ulvae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	271920
<i>Retusa truncatula</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Harmothoe sarsi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pholoe minuta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eteone longa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nereis diversicolor</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Neothys hombergii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Scalopio armiger</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pygospio elegans</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Marela papillicornis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Arctidea ichneumon</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Heteromastix filiformis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Arctocila marina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Polyseta benedicti</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Platodon</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Zaniporeia robertsoni</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Corophium volutator</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Boadicia scopuloides</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Zanassus tillyborghii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Crangon outigris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Idotea linearis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Isotomurus palustris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Zostera nana</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle II.

Ergebnisse der Bodenanalysen zweier Bodenproben mit verschiedenen Sedimentationsbedingungen.
Probe a wurde den oberen 3 cm einer etwa 30 cm hohen und etwa 4 cm großen Bodentafel entnommen, die unter einer Diatomeendecke durch biogene Sedimentation aufgewachsen war, Probe b wurde den oberen 3 cm eines an die Bodentafel angrenzenden Weidertimpels in 1 m Entfernung von der Bodentafel entnommen.

Korngrößenzusammensetzung:	a		b	
	Größer als 1,000 mm	0,00 Gew. %	Größer als 1,000 mm	0,00 Gew. %
1,000 bis 0,500 "	0,05	0,03	0,16	0,03
0,500 " 0,250 "	0,15	0,16	70,27	70,27
0,250 " 0,100 "	49,22	24,40	24,40	24,40
0,100 " 0,050 "	35,05	1,52	4,94	1,52
0,050 " 0,025 "	0,25	0,66	0,25	0,66
0,025 " 0,010 "	1,81	0,88	1,81	0,88
0,010 " 0,005 "	4,77	2,08	4,77	2,08
Kleiner als 0,005 "	—	26,6	—	26,6
Wassergehalt	—	5,9	—	2,8
Kalkgehalt	—	3,8	—	1,9
Gehalt an organischer Substanz	—	0,5 cm	—	9,0 cm
Oxydationschicht	—	20,0 "	—	4,0 "
Bodenhärte	—	—	—	—

Tabelle III.

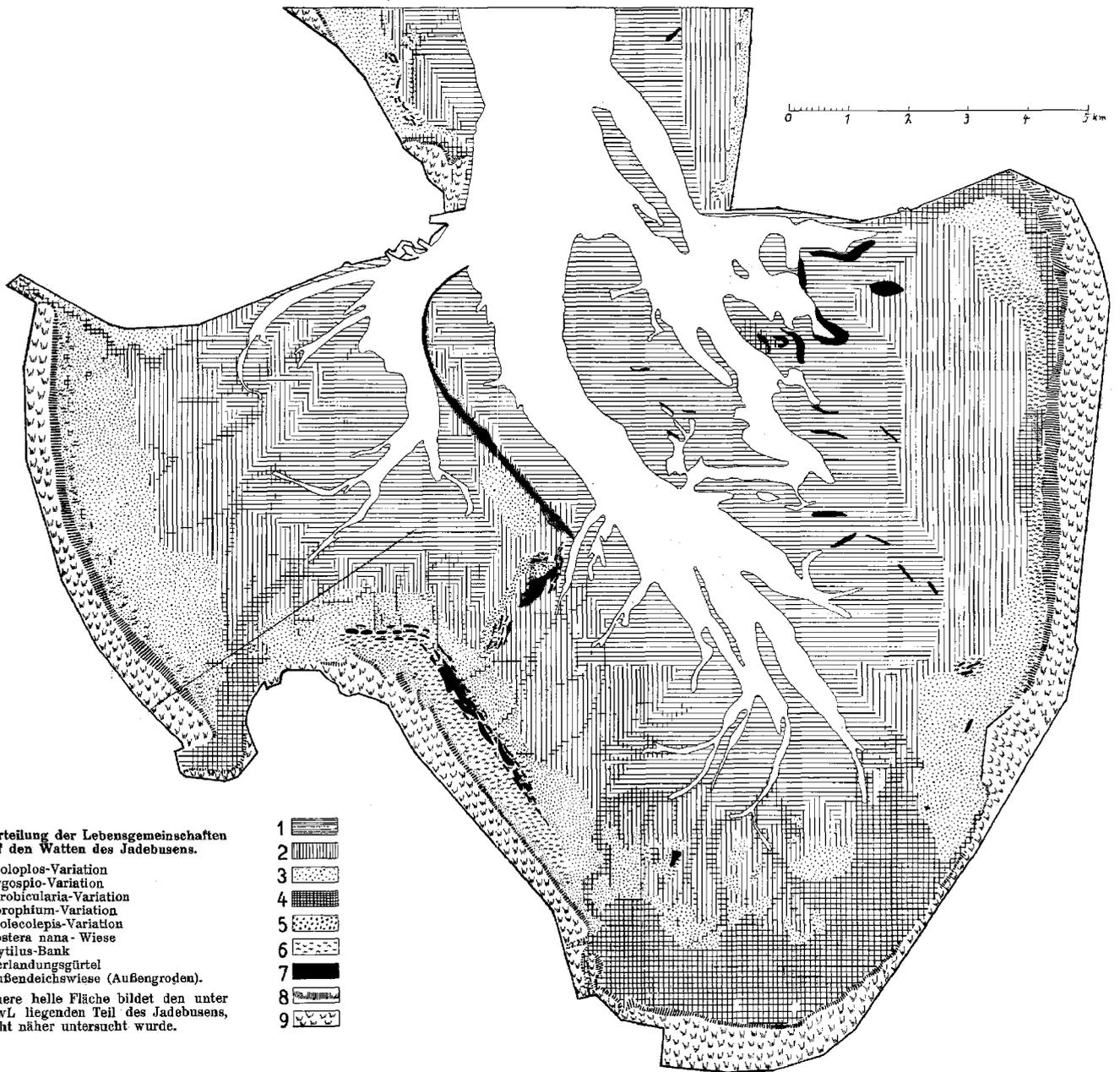
Ergebnisse zweier Bodenanalysen aus dem Arngast-Kies.
Probe a entstammt dem rein kiesigen Schräghang der Kiesbank, Probe b wurde dem reich mit *Hydrobia*-Korbhellen durchsetzten Kiesboden nördwestlich der Kiesbank entnommen, wo durch die Anreicherung mit organischer Substanz der Boden bereits reichlich Schwefelwasserstoff entwickelt.

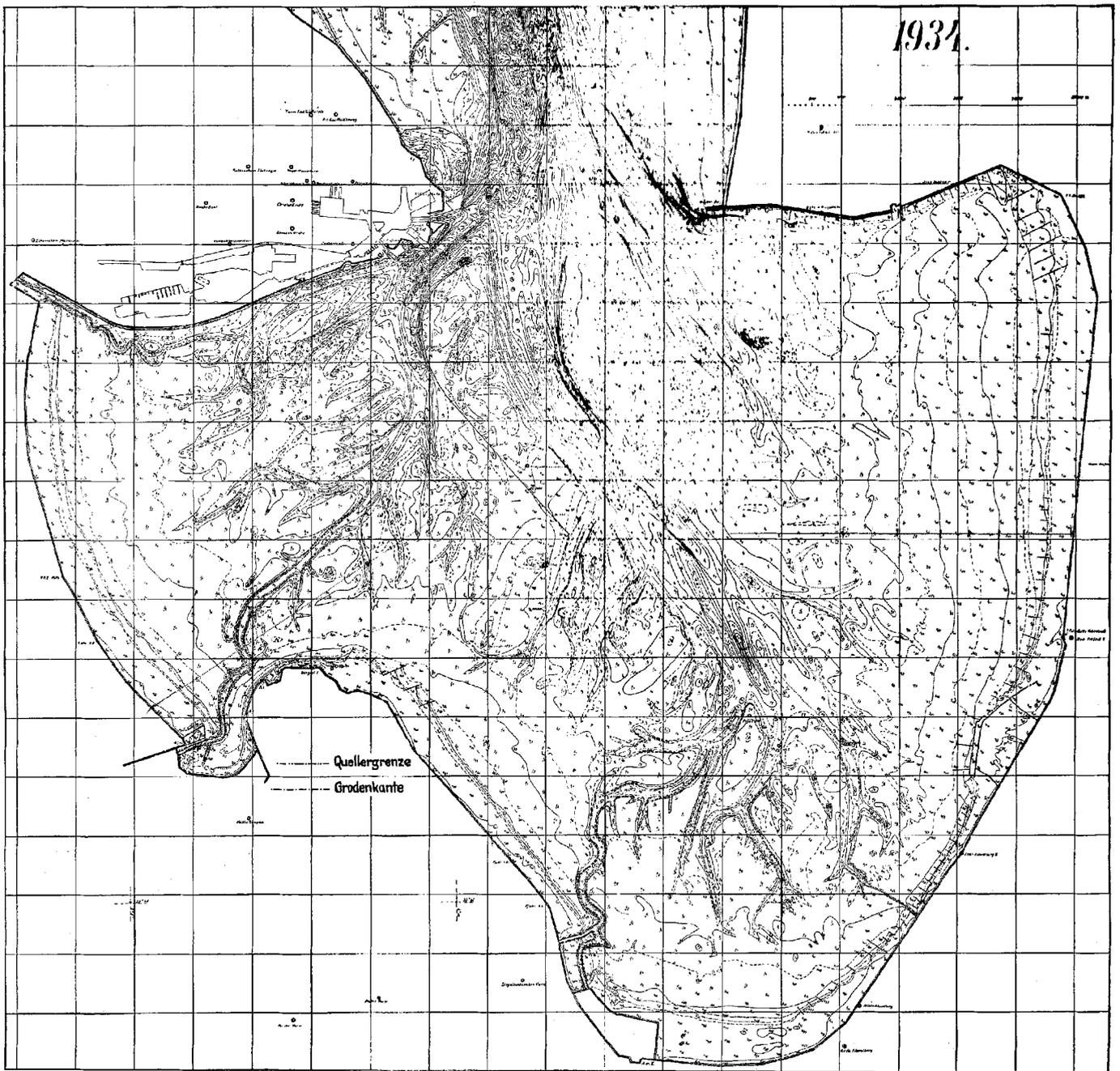
Korngrößenzusammensetzung:	a		b	
	Größer als 1,000 mm	14,55 Gew. %	Größer als 1,000 mm	14,55 Gew. %
1,000 bis 0,500 "	58,94	35,27	0,500 " 0,250 "	0,250 "
0,500 " 0,250 "	13,19	14,50	0,250 " 0,100 "	0,100 "
0,250 " 0,100 "	0,85	7,57	0,100 " 0,050 "	0,050 "
0,100 " 0,050 "	0,02	3,70	0,050 " 0,025 "	0,025 "
0,050 " 0,025 "	0,02	4,16	0,025 " 0,010 "	0,010 "
0,025 " 0,010 "	0,05	5,72	Kleiner als 0,005 "	—
0,010 " 0,005 "	1,06	2,40	Wassergehalt	—
Kleiner als 0,005 "	30,4	2,33	Kalkgehalt	—
Wassergehalt	—	3,7	Gehalt an organischer Substanz	—
Kalkgehalt	—	4,3	Oxydationschicht	—
Gehalt an organischer Substanz	—	2,9 cm	Bodenhärte	—
Oxydationschicht	—	5,0 "		
Bodenhärte	—	6,0 "		

Tabelle IV.

Ergebnisse zweier Bodenanalysen aus *Mytilus*-Stiedlungen.
Probe a entstammt dem biologien entstandenen Sediment einer *Mytilus*-Stiedlung, Probe b dem unmittelbar neben der Miesmuschel-Stiedlung gelegenen Sandwatt.

Korngrößenzusammensetzung:	a		b	
	Größer als 1,000 mm	0,06 Gew. %	Größer als 1,000 mm	0,02 Gew. %
1,000 bis 0,500 "	0,05	0,05	0,500 " 0,250 "	0,250 "
0,500 " 0,250 "	24,55	80,83	0,250 " 0,100 "	0,100 "
0,250 " 0,100 "	80,11	16,23	0,100 " 0,050 "	0,050 "
0,100 " 0,050 "	7,04	0,45	0,050 " 0,025 "	0,025 "
0,050 " 0,025 "	15,59	0,21	0,025 " 0,010 "	0,010 "
0,025 " 0,010 "	9,35	0,37	Kleiner als 0,005 "	—
0,010 " 0,005 "	13,20	1,81	Wassergehalt	—
Kleiner als 0,005 "	42,0	16,5	Kalkgehalt	—
Wassergehalt	—	2,15	Gehalt an organischer Substanz	—
Kalkgehalt	—	6,02	Oxydationschicht	—
Gehalt an organischer Substanz	—	0,1 cm	Bodenhärte	—
Oxydationschicht	—	11,0 "		
Bodenhärte	—	5,0 "		





Zu: O. Linke, Die Biota des Jadebusenwattens.

Höhenkarte der Wattens des Jadebusens im Maßstab 1 : 25 000 (verkleinert).

Die den Jadebusen außen abschließende starke Linie bildet den Deich. Vom Deich bis zur TswL der Karten-Null-Linie, sind in Abständen von 0,5 m die Höhen eingezeichnet. Die ausgezogenen Linien sind ganze Meter, die - - - - Linien die halben Meter. Die in Deichnähe verlaufende Linie bedeutet die Grenze der Außendeichswiese zum Watt hin, welche als TswL gelten kann. Die in kurzem Abstand von dieser verlaufende Linie stellt die untere Quellengrenze dar. Die unterhalb der TswL liegende Linien stellen die Tiefenlinien der ständig unter Wasser liegenden Teile des Jadebusens dar und folgen einander in Abständen von 1 m; die 8 m-Tiefenlinie ist als stärkere, gestrichelte Linie herausgehoben. Die von der Grodenkante mehr oder weniger senkrecht zu ihr oder zum Deich stehenden kurzen Linien sind kleine Bahnen (bes. im östlichen Teil des Gebietes).