

# Beiträge zum Mesozooplankton des Nordsylter Wattenmeers

P. Martens

*Biologische Anstalt Helgoland (Litoralstation); D-2282 List/Sylt,  
Bundesrepublik Deutschland*

**ABSTRACT: Contributions to the mesozooplankton of the northern Wadden Sea of Sylt.** From June 1975 to June 1976 temperature, salinity, mesozooplankton ( $> 76 \mu\text{m}$ ), phytoplankton and seston (dry weight, particulate organic carbon and nitrogen) were measured at different stations in the northern Wadden Sea of Sylt (German Bight, North Sea). Maxima of the planktonic copepods, which form the biggest part of the zooplankton, occurred in the summer months from June to September. Larval development from nauplii to adults was observed in *Acartia clausi*, *Acartia discaudata*, *Centropages hamatus* and *Temora longicornis*; generation times ranged from 3 (*Temora longicornis*) to 7½ weeks (*Centropages hamatus*) at ca. 20 °C. Organic carbon produced by zooplankton was about  $0.4 \text{ g C m}^{-3} \text{ year}^{-1}$  and zooplanktonic carbon decomposed in the area studied amounted to about  $1.4 \text{ g C m}^{-3} \text{ year}^{-1}$ . Meroplanktonic larvae made up ca. 60 % of the organic carbon produced by zooplankton, indicating great influence of the benthos on the water column in this very shallow part of the German Bight.

## EINLEITUNG

An der gesamten deutschen Westküste wird das Übergangsbereich zwischen Festland und der Nordsee durch das Wattenmeer gebildet. Es erstreckt sich über eine Länge von 450 km von den Niederlanden bis Dänemark. Diese Wattenmeergebiete, die in dieser Form nirgends sonst auf der Welt gefunden werden, sind von großer Bedeutung für den Küsten- und Naturschutz, für die Neugewinnung von Land, die Touristik und für die Fischerei. Das Nordsylter Wattenmeer nimmt innerhalb der deutschen Wattenmeergebiete eine Sonderstellung ein. Es ist von den benachbarten Wattengebieten im Norden durch den Römö-Damm und im Süden durch den Hindenburg-Damm abgeschlossen. Der Wasseraustausch findet nur durch eine ca. 3 km breite Verbindung zur Nordsee zwischen den Inseln Römö und Sylt statt. Es gibt lediglich geringe Süßwasserzuflüsse durch die Viedau auf der dänischen Festlandseite, die in ihrer Bedeutung jedoch weit hinter der der Elbe zurückbleiben (Hickel, unveröffentlichte Daten). Dies prädestiniert das Nordsylter Wattenmeer für qualitative und quantitative Untersuchungen zur Struktur und Funktion des Wattenmeer-Ökosystems. Wurden bisher hauptsächlich qualitative Aspekte der Struktur der Zooplanktonpopulationen untersucht (Hickel, 1975; Martens, 1980), so soll in dieser Arbeit ein größenordnungsmäßiger Einblick in die Menge des Aufbaus organischer Substanz durch das Mesozooplankton gewonnen werden.

## MATERIAL UND METHODE

In der Zeit vom 16. 6. 1975 bis zum 14. 6. 1976 wurden an insgesamt 84 Tagen in der Lister Ley (Station 1) (Abb. 1) folgende Parameter gemessen: (1) Temperatur ( $\pm 0,1$  °C; Oberflächenschöpfprobe), (2) Salzgehalt ( $\pm 0,01$  ‰; Autolab-Salinometer), (3) Mesozooplankton ( $> 76 \mu\text{m}$ ), (4) Phytoplankton (nach Utermöhl), (5) Seston-Trockengewicht (v. Bröckel, 1973), (6) partikulärer organischer Kohlenstoff (POC) und Stickstoff (PN) (CHN-Analyzer Hewlett Packard Mod. 185b).

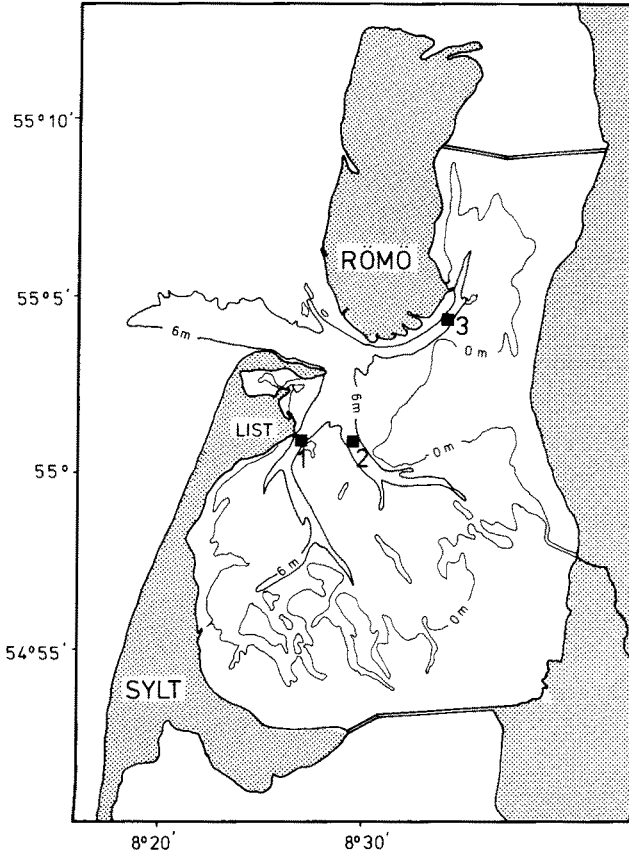


Abb. 1. Karte des Nordsylter Wattenmeeres. Tiefenangaben beziehen sich auf mittleres Spring-Niedrigwasser. Punkte (1 bis 3) geben die Orte der Probennahme an

Die Proben wurden bei Hoch- und Niedrigwasser mit 10-l-Wasserschöpfern genommen. Starke Tidenströme von 2 bis 3 Seemeilen pro Stunde verhinderten eine vertikale Schichtung des Wassers, so daß eine Probentiefe als repräsentativ für die ganze Wassersäule angesehen wurde.

Zusätzlich wurden vom 27. 10. 1975 bis zum 14. 6. 1976 an insgesamt 20 Tagen die oben genannten Parameter auf zwei weiteren Stationen bei Niedrigwasser gemessen, dem Höjer Dyb (Station 2) und dem Römö Dyb (Station 3) (Abb. 1). Durch den gegen den

Uhrzeigersinn im Nordsylder Wattenmeer umlaufenden Tidenstrom (Hickel, unveröffentlichte Daten) wird auf diesen Stationen ein Wasser gefunden, das den Einflüssen des Wattenmeeres bereits mehrere Tage ausgesetzt war. Auswirkungen des Wattenmeeres auf die Zooplanktonpopulationen werden so besonders im Vergleich der Stationen Lister Ley und Römö Dyb deutlich (Martens, 1980).

Zur Untersuchung des Mesozooplanktons wurden 35 l Wasser durch ein Sieb der Maschenweite 75  $\mu\text{m}$  gegeben und der Rückstand in einer 4-%-Formaldehyd-Seewasserlösung fixiert. Die relativ geringe Menge des filtrierten Wassers wurde durch seinen sehr hohen Detritusgehalt bedingt. Unter dem Stereo-Mikroskop wurden die Zooplankter möglichst bis zur Art bestimmt; bei den Nauplien und Kopepoditen der Gattung *Acartia* sowie meroplanktischen Larven lediglich bis zur Gattung. Ebenso wurden die Nauplien und Kopepoditen der Arten *Pseudocalanus elongatus* und *Paracalanus parvus* nicht unterschieden.

Nach Messungen von Hillebrandt (1972) und Martens (1976) wurden die Individuenzahlen in organischen Kohlenstoff umgerechnet. Bei den Trockengewichtsangaben von Hillebrandt wurde ein organischer Kohlenstoffgehalt von 40 % vom Trockengewicht angenommen (Mullin, 1969).

Harpacticoide Kopepoden wurden nicht berücksichtigt, da außer vereinzelt Tieren keine planktischen Arten gefunden wurden. Die Tiere werden durch die starken Tidenströme vom Boden, ihrem eigentlichen Lebensraum, aufgewirbelt. Während dieser "planktischen" Phase fressen sie nicht und schreiten auch nicht zur Reproduktion (Scheibel, persönliche Mitteilung). Sie sind dem Benthos bzw. dem Hypoplankton zuzuordnen. Je nach Jahreszeit und Wetterlage können jedoch beachtliche Mengen in der Wassersäule gefunden werden.

#### STATISTISCHE BERECHNUNGEN

Unterschiede der Zooplanktonkonzentrationen der drei untersuchten Stationen wurden mit dem U-Test nach Mann & Whitney bei Rangaufteilung (Sachs, 1974) auf ihre Signifikanz geprüft; als Signifikanzgrenze wurde das 5 %-Niveau gewählt; berechnet wurde der Parameter  $\hat{z}$  (Sachs, 1974, p. 235).

Eine Prüfung auf formalen Zusammenhang zwischen der Reproduktion der Kopepoden und dem Nahrungsangebot in Form von Phytoplankton wurde durch Berechnung von Spearmanns Rangkorrelationskoeffizient vorgenommen (Sachs, 1974). Untersucht wurde der statistische Zusammenhang zwischen dem Bestandszuwachs der Nauplien und dem der hauptbestandsbildenden Phytoplanktonarten *Thalassiosira levanderi*, *Thalassiosira decipiens*, *Rhizosolenia delicatula*, *Nitzschia delicatissima*, *Gymnodinium* sp., *Plagiogramma brockmanii*, *Phaeocystis pouchetii*, *Asterionella glacialis* und *Asterionella kariana*. Bei einer Wassertemperatur von 16 °C bis 20 °C zur Hauptverbreitungszeit der Kopepoden beträgt die Schlupfzeit der Kopepodennauplien 1 bis 2 Tage (Marshall & Orr, 1972); es wird daher davon ausgegangen, daß die Menge der beobachteten ersten Nauplienstadien direkt der Eiablagerrate der Kopepoden proportional ist (Martens, 1980).

Zur Bestimmung der Generationszeit der Kopepoden wurde die Korrelation (Spearmanns Rangkorrelation) zwischen dem Anstieg der Nauplienbestände und dem darauf

folgenden Anstieg der Bestände an Adulten berechnet. Diese Zunahme der Adultenbestände erfolgt einige Wochen nach dem Maximum der Nauplien. Die Zeitdifferenz zwischen dem Maximum der Nauplienzahlen und dem der Adulten wird als Generationszeit bezeichnet, als die Zeit, die von der Eiablage bis zur Metamorphose zum adulten Weibchen vergeht. Als Signifikanzgrenze wurde hier wie in allen Fällen das 5%-Niveau gewählt. (Näheres zur Methode siehe auch bei Martens, 1980.)

Um zu überprüfen, ob die im Nordsylder Wattenmeer gefundenen Zooplanktonpopulationen durch hydrographische Prozesse eingeschwenkt wurden, wurde untersucht, ob zwischen dem Anstieg der Populationsdichten und Änderungen des Salzgehaltes ein Zusammenhang bestand. Da eine Änderung des Zooplanktonbestandes nicht nur durch den Einstrom neuer Wassermassen bewirkt wird, die hier durch den Salzgehalt charakterisiert werden, sondern auch eine Funktion der Zeit darstellt, wurde ein partieller Korrelationskoeffizient berechnet zwischen Populationsdichte und Salzgehalt bei Konstanzhaltung der Zeit (Sachs, 1974). Zwischen Populationsdichte und Salzgehalt wurde dabei ein linearer Zusammenhang angenommen ( $Y = a + b \times X$ ). Die Entwicklung einer Population in Abhängigkeit von der Zeit wurde durch die Formel  $Y = a + b \times \sin(t)$  beschrieben; die zum Aufbau der Population bis zum Bestandsmaximum benötigte Zeit betrug  $t = \pi/2$ .

Bestand zwischen Populationszuwachs und Salzgehaltsänderung bei Konstanzhaltung der Zeit eine signifikante Korrelation, wurde angenommen, daß die betreffende Population nicht am Untersuchungsort durch Sekundärproduktion entstanden war, sondern durch hydrographische Prozesse ins Nordsylder Wattenmeer eingeschwenkt wurde.

Eine derartige statistische Absicherung war nicht in allen Fällen möglich. So vergrößerten sich im August 1975 die *Acartia*-Bestände zwischen zwei Untersuchungstagen um zwei Zehnerpotenzen von  $1 \times 10^3$  Individuen  $m^{-3}$  auf  $2 \times 10^5$  Individuen  $m^{-3}$ . Gleichzeitig stieg der Salzgehalt innerhalb einer Woche um 0,27 % an. In derartigen Fällen wurde von einer statistischen Analyse abgesehen und ein Einfluß hydrographischer Prozesse angenommen.

Als Maß für die Menge der durch das Zooplankton aufgebauten organischen Substanz wurde das beobachtete Bestandsmaximum genommen. Eine Summierung dieser Maxima über den Zeitraum von einem Jahr abzüglich der durch hydrographische Prozesse eingeschwenkten Bestände ergibt einen Anhaltswert für die jährliche Rate der Sekundärproduktion. Hierbei handelt es sich nicht um eine Brutto-Produktion, die etwa mit der nach der  $^{14}C$ -Methode bei kurzer Inkubationszeit gemessenen Primärproduktion vergleichbar ist. Der Aufbau von tierischen Fortpflanzungsprodukten wird nicht erfaßt, ebensowenig die im Laufe der Larvalentwicklung gebildeten Exuvien, die ebenfalls der Sekundärproduktion zuzurechnen sind (Winberg et al., 1971).

Die Menge der im Wattenmeer aufgebauten organischen Substanz ist nicht identisch mit der Menge an Substanz, die den weiteren Gliedern des Nahrungsnetzes als Nahrung zur Verfügung steht. Strömungen können das hier aufgebaute Zooplankton aus dem Gebiet verdriften, ehe es von den Konsumenten genutzt werden kann. Andererseits steht auch das Zooplankton, das durch Wasseraustausch ins Nordsylder Wattenmeer eingeschwenkt wurde, als Nahrung zur Verfügung. Wie für die Aufbauphase einer Planktonpopulation wurden auch für die Abbauphasen partielle Korrelationskoeffizienten berechnet (Sachs, 1974) zwischen Populationsabnahme und Salzgehaltsänderungen

bei Konstanzhaltung der Zeit. Sofern hier keine signifikanten Korrelationen bestanden, wurde ein Abbau der Zooplanktonbestände im Nordsylder Wattenmeer angenommen.

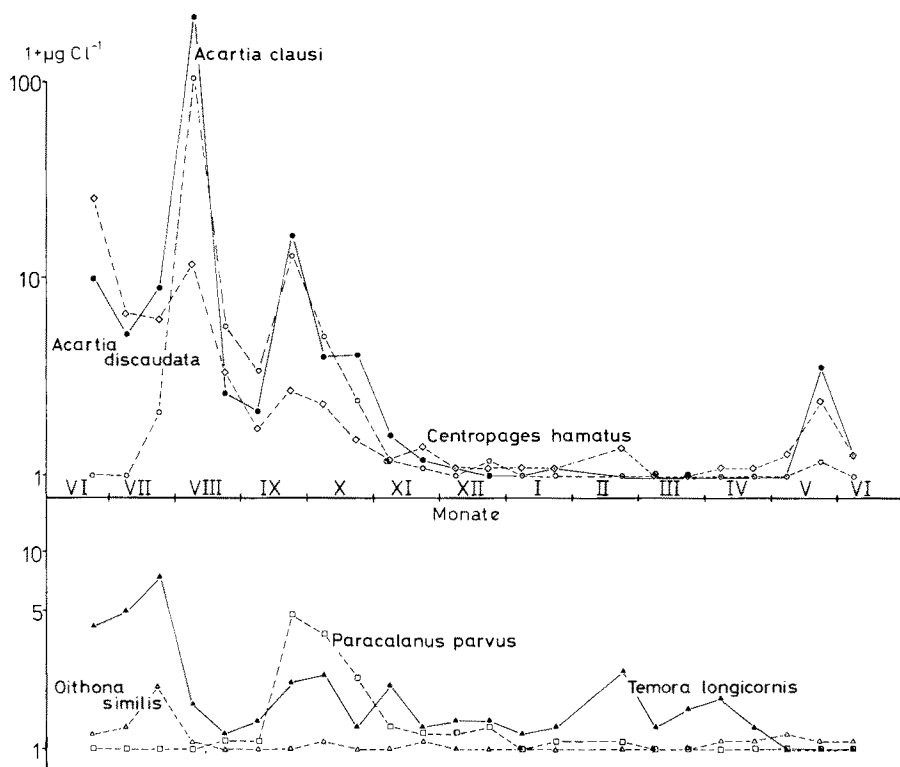


Abb. 2. Bestandsstärken verschiedener Zooplanktonarten in  $\mu\text{g C l}^{-1}$  im Jahresgang. Die Ordinate ist durch Verwendung von  $\log(Y + 1)$  verzerrt

## ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Wie bereits von Hickel (1975) nachgewiesen, bilden die calanoiden Kopepoden im Nordsylder Wattenmeer sowohl zahlenmäßig als auch durch ihre Biomasse den Hauptteil des Mesozooplanktons (Abb. 2, 3). Folgende Arten waren bestandsbildend: *Acartia clausi*, *Acartia discaudata*, *Acartia tonsa*, *Centropages hamatus*, *Temora longicornis*, *Paracalanus parvus* und *Oithona similis*. Hinzu kamen die Cladocere *Podon* sp., *Oikopleura dioica*, *Rathkea octopunctata* sowie meroplanktische Larven der Spioniden (Polychaeta), Bivalvia, Gastropoda, Cirripedia und Asteroidea. Lediglich sporadisch traten auf *Calanus finmarchicus* s.l., *Pseudocalanus elongatus* und Larven der See-Igel und Schlangensterne.

## Copepoda

Die Hauptverbreitungszeit der Kopepoden im Untersuchungsgebiet lag im Sommer. *Acartia clausi*, *Acartia discaudata*, *Temora longicornis*, *Oithona similis* und *Centropages hamatus* bildeten die höchsten Bestandsdichten in den Monaten Juni bis September. In dieser Zeit gelangen diese Arten mit Ausnahme von *Oithona similis* im Untersuchungsgebiet zur Reproduktion. Zwei Generationen können im Aufbau vom Nauplius zum Adultus im September und Oktober 1975 bei *Acartia clausi* verfolgt werden (Tab. 1) (Martens, 1980). Die Generationszeit beträgt dabei 5 bzw. 5½ Wochen, wie auch von Marshall (1949) und Digby (1950) für englische Gewässer beschrieben.

Bei *Acartia discaudata* kommt es im September 1975 zur Entwicklung einer Generation mit einer Generationszeit von 5 Wochen (Tab. 1) (Martens, 1980). Auch *Temora longicornis* durchläuft während der Untersuchungszeit lediglich einmal im Juni/Juli 1975 den gesamten Larvalentwicklungszyklus bei einer Generationszeit von 3 Wochen (Tab. 1).

Tab. 1. Korrelation zwischen Nauplien und Adulten verschiedener Kopepodenarten in der Lister Ley (Hochwasser).  $r_s$  = Spearmann's Rangkorrelationskoeffizient, P = statistische Wahrscheinlichkeit, t = Generationszeit in Wochen; verstrichene Zeit zwischen Bestandsmaxima der Nauplien und der Adulten

Kopepodenart	Zeitraum	$r_s$	P	t	Bemerkungen
<i>Acartia clausi</i>	September–Oktober 1975	+ 0,727	0,01	5,0	
<i>Acartia clausi</i>	Juli–August 1975	+ 0,555	0,05	5,5	
<i>Acartia discaudata</i>	Juli–August 1975	+ 0,564	0,05	5,5	
<i>Temora longicornis</i>	Juni–Juli 1975	+ 0,688	0,05	3,0	
<i>Centropages hamatus</i>	Juli–August 1975	+ 0,704	0,03	6,5	
<i>Centropages hamatus</i>	August–September 1975	+ 0,786	0,03	7,5	
<i>Acartia</i> sp.	Februar–März 1976	+ 0,777	0,03	1,5	Entwicklung vom Nauplius zum Kopepoditen

*Centropages hamatus* bildet nach einer Entwicklungszeit von 6½ bzw. 7½ Wochen zwei Generationen im August und September 1975 aus. *Temora longicornis* hat also eine deutlich geringere Generationszeit als die übrigen untersuchten Arten, wie dies auch aus Arbeiten von Marshall (1949) im Vergleich von *Temora* sp. und *Centropages* sp. deutlich wird.

Nicht in allen Fällen ist die Verweildauer der Population im Wattenmeer lang genug, um eine vollständige Larvalentwicklung beobachten zu können. In einem Zeitraum von 10 Tagen entwickelt sich aus einem Nauplienmaximum der Gattung *Acartia* sp. im Februar/März 1976 ein Kopepoditenmaximum, das nicht weiter zum Adultus verfolgt werden kann (Tab. 1).

Wie Tabelle 2 zeigt, betrug der Anteil der Männchen an den Populationen, die durch Larvalentwicklung am Ort entstanden, mindestens 50 %; bei den Kopepodenbeständen, die durch hydrographische Prozesse eingeschwemmt wurden, überwog der Anteil der Weibchen. Eine Ausnahme bildete die Art *Centropages hamatus*, deren durchweg hoher Anteil an Männchen schon von Eriksson (1973) und Schnack (1978)

Tab. 2. Geschlechterverhältnis bei verschiedenen Kopepodenpopulationen der Lister Ley bei Hochwasser (Mittelwerte für die angegebenen Zeiträume); n = Anzahl der untersuchten Tiere

Kopepodenart	Zeitraum	n	♀ : ♂
<i>Acartia clausi</i>	30. 6.–28. 8. 1975	1051	1 : 0,51
<i>Acartia clausi</i>	18. 9.–2. 10. 1975	216	1 : 2,94
<i>Acartia clausi</i>	13. 10.–3. 11. 1975	159	1 : 1,19
<i>Acartia discaudata</i>	28. 7.–8. 9. 1975	544	1 : 0,47
<i>Acartia discaudata</i>	15. 9.–2. 10. 1975	179	1 : 4,55
<i>Acartia tonsa</i>	22. 3. 1976	34	1 : 0,48
<i>Centropages hamatus</i>	30. 6.–14. 8. 1975	236	1 : 2,78
<i>Temora longicornis</i>	30. 6. 1975	23	1 : 0
<i>Temora longicornis</i>	28. 7. 1975	66	1 : 2,00
<i>Paracalanus parvus</i>	22. 9.–13. 10. 1975	74	1 : 0,25

beschrieben wurde. Dieses Verhältnis der Geschlechter kann ein Maß für das Alter einer Kopepodenpopulation sein. Weibchen sind in der Regel langlebiger als Männchen (Marshall, 1949; Eriksson, 1973), so daß eine alternde Population einen höheren Prozentsatz an Weibchen aufweist als eine junge.

Das im Untersuchungszeitraum einzige bedeutende Vorkommen von *Oithona similis* im Juli 1975 war signifikant korreliert mit einer Änderung des Salzgehaltes (Tab. 3). Die Nauplien dieser Art waren nur vereinzelt zu finden, ebenso die Männchen. Es handelt sich um eingeschwemmte Populationsreste, die nicht im Untersuchungsgebiet zur Reproduktion gelangen. Der Abbau der Bestände ist nicht signifikant mit dem Salzgehalt korreliert. Wie frühere Arbeiten zeigen, handelt es sich bei *Oithona similis* um eine im Nordsylter Wattenmeer seltene Art. Künne (1952) konnte sie nur vereinzelt nachweisen; während der Untersuchungen von Hickel (1975) trat diese Art gar nicht auf.

Im September 1975 erreichen die Adulten der Art *Paracalanus parvus* ihr Bestands-

Tab. 3. Anteile der verschiedenen Zooplanktonarten am Auf- und Abbau organischer Substanz

Zooplanktonart	Aufbau (mg C m <sup>-3</sup> Jahr <sup>-1</sup> )	Abbau (mg C m <sup>-3</sup> Jahr <sup>-1</sup> )
<i>Acartia clausi</i>	70	880
<i>Acartia discaudata</i>	25	400
<i>Acartia tonsa</i>	–	3
<i>Centropages hamatus</i>	16	38
<i>Temora longicornis</i>	25	30
<i>Paracalanus parvus</i>	–	5
<i>Oithona similis</i>	–	3
<i>Podon</i> sp.	12	12
<i>Oikopleura dioica</i>	54	54
Spioniden-Larven	50	nicht berechnet
Cirripedier-Nauplien	75	nicht berechnet
Bivalvia-Larven	89	nicht berechnet

Aufbau ca. 0,4 g C m<sup>-3</sup> Jahr<sup>-1</sup> Abbau ca. 1,4 g C m<sup>-3</sup> Jahr<sup>-1</sup>

maximum. Eine Berechnung der Korrelation zwischen Bestandsänderung und Änderungen des Salzgehaltes war auf Grund der wenigen Daten nicht möglich. Eine Bestandszunahme vom 18. 9. auf den 22. 9. um 200 % bei gleichzeitiger Salzgehaltzunahme um 0,15 ‰ zeigt jedoch deutlich den Einfluß hydrographischer Prozesse. Nauplien dieser Art sind nur vereinzelt im Wasser zu finden, der Anteil der Weibchen am Bestand beträgt ca. 80 % (Tab. 2), Anzeichen für ein höheres Alter dieser Population. Auch *Paracalanus parvus* ist im Nordsylder Wattenmeer eine seltene Art. Weder Künne (1952) noch Hickel (1975) wiesen diese Art in ihren Untersuchungen nach.

Ab Februar 1976 waren vereinzelt Adulte der Art *Acartia tonsa* im Nordsylder Wattenmeer zu finden. Ende März kommt es zu einem plötzlichen Anstieg der Bestandsdichten mit einem Maximum Mitte April (Martens, 1980). Innerhalb einer Woche ändert sich während dieser Zeit der Salzgehalt um 1,0 ‰ und die Wassertemperatur um 4,4 °C. Nauplien und Kopepoditstadien erreichen zur gleichen Zeit Bestandsmaxima. Ca. 70 % des Bestandes werden durch Weibchen gebildet (Tab. 2). Dies sind deutliche Anzeichen für die Einschwemmung älterer Kopepodenpopulationen durch hydrographische Prozesse.

### Einfluß der Nahrung auf die Reproduktion

Die Massenentwicklung der Nauplien, die zur Bildung einer neuen Kopepodengeneration führt, ist häufig signifikant korreliert mit einem Zuwachs der hauptbestandsbildenden Phytoplanktonarten (Tab. 4). Durch verschiedene Autoren ist beschrieben worden, daß eine Eiablage bei Kopepoden erst erfolgt, wenn optimale Lebensbedingungen für die Art vorliegen. Insbesondere Massenentwicklungen von Phytoplankton haben einen auslösenden Einfluß auf die Reproduktion einer Population (Marshall, 1949; Marshall & Orr, 1972; Iwasaki et al., 1977). Dieses Phänomen ist auch hier zu beobachten (Tab. 4). Die Größe der Phytoplankter, zwischen deren Massenentwicklung und dem Zuwachs der Kopepodennauplien eine signifikante Korrelation bestand, bewegte sich in einem Größenbereich von 10 bis 50 Mikrometer. Dieser Bereich ist auf Grund der Ausbildung der Mundwerkzeuge der Kopepoden optimal von den Tieren zu nutzen (Schnack, 1975). Ein starkes Algenwachstum hat jedoch nicht in allen Fällen einen positiven Einfluß auf die Entwicklung des Zooplanktons. Die Abnahme der Zooplanktonpopulationen im Mai 1976 war korreliert mit einer Massenentwicklung von *Phaeocystis pouchetii* (Martens, 1980).

Tab. 4. Statistischer Zusammenhang zwischen Massenentwicklungen einzelner Phytoplanktonarten und Nauplien verschiedener Kopepodenarten; n = Anzahl der Wertepaare,  $r_s$  = Spearmann's Rangkorrelationskoeffizient

Phytoplanktonart	Kopepodenart	Zeitraum	n	$r_s$	P
<i>Thalassiosira levanderi</i>	<i>Acartia</i> sp.	Juni–Juli 1975	10	+ 0,576	0,05
<i>Thalassiosira decipiens</i>	<i>Acartia</i> sp.	August 1975	4	+ 0,800	0,05
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	<i>Acartia</i> sp.	August 1975	8	+ 0,833	0,05
<i>Thalassiosira levanderi</i>	<i>Temora longicornis</i>	Juni–Juli 1975	6	+ 0,771	0,05
<i>Nitzschia delicatissima</i>	<i>Centropages hamatus</i>	Juni–Juli 1975	8	+ 0,726	0,03
<i>Thalassiosira decipiens</i>	<i>Centropages hamatus</i>	August 1975	5	+ 0,900	0,01



### Übrige Holoplankter

Die Cladoceregattung *Podon* sp. erreicht im Juli 1975 ihr Bestandsmaximum. Das Auftreten war nicht korreliert mit Änderungen des Salzgehaltes. Auch Künne (1952) fand diese Gattung im Frühsommer im inneren Nordsylter Wattenmeer. Es wird angenommen, daß die Produktion der Population im Untersuchungsgebiet erfolgt, ebenso der Abbau, da auch hier keine Salzgehaltsabhängigkeit vorlag.

Im Juli, September und Oktober 1975 bildet *Oikopleura dioica* Bestandsmaxima im Nordsylter Wattenmeer. Weder der Auf- noch der Abbau der Bestände war signifikant mit Änderungen des Salzgehaltes korreliert. Anfang Mai 1976 bauen sich innerhalb weniger Tage höhere Populationsdichten von *Rathkea octopunctata* auf (Abb. 3). Dies ist signifikant korreliert mit einer Zunahme des Salzgehaltes (Tab. 3), auch der Abbau der Bestände erfolgt in Abhängigkeit vom Salzgehalt. Die Bestände werden also kurzfristig ins Untersuchungsgebiet ein- und wieder ausgeschwemmt. Neuproduktion organischer Substanz durch diese Art findet im Nordsylter Wattenmeer nicht statt. Auch die Untersuchungen von Künne (1952), bei denen eine deutliche Abnahme dieser Art zum inneren Wattenbereich hin festgestellt wurde, sprechen dafür, daß es sich bei *Rathkea octopunctata* um eine Gastform des Wattengebietes handelt.

### Meroplanktische Larven

Wie schon von Hickel (1975) beschrieben, bilden die planktischen Larvenstadien der Spioniden (Polychaeta) Anfang Juli, Anfang September und Ende Mai hohe Bestandsdichten, die zahlenmäßig zu dieser Zeit sogar den Bestand an planktischen

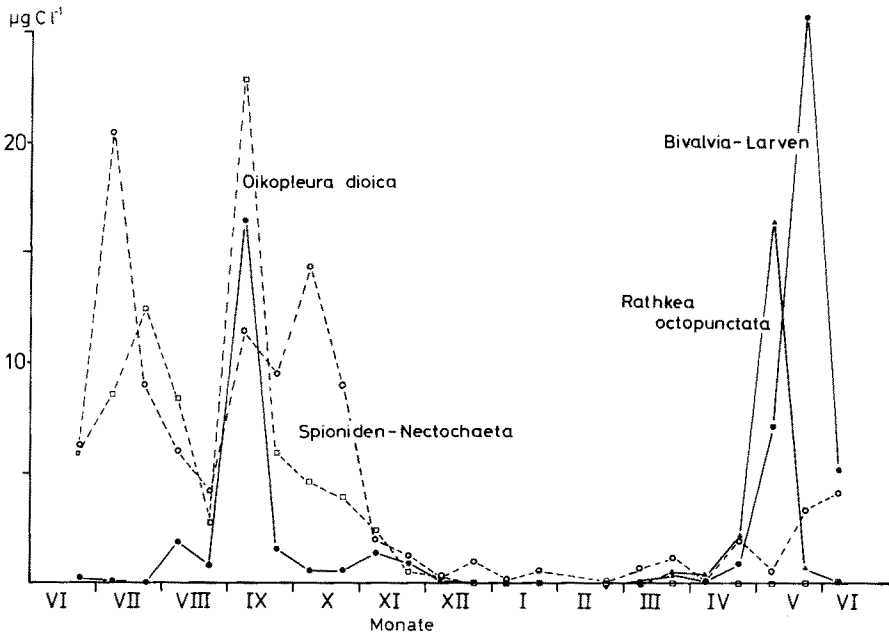


Abb. 3. Bestandsstärken verschiedener Zooplanktonarten in  $\mu\text{g C l}^{-1}$  im Jahresgang

Kopepoden übertreffen. Im Niedrigwasser werden dabei signifikant höhere Bestandsdichten als im Hochwasser erreicht ( $\hat{z} = 2,1$ ;  $P = 0,04$ ). Die Bestandszunahmen im Juli sind signifikant korreliert mit Änderungen des Salzgehaltes; im September 1975 und im Mai 1976 sind derartige Abhängigkeiten nicht zu erkennen (Tab. 3), diese Bestände werden daher der Sekundärproduktion des Nordsylter Wattenmeeres zugerechnet.

Die Nauplien der Cirripedier hatten während der Untersuchungszeit vier Bestandsmaxima, und zwar im Juni, August und September 1975 sowie März 1976. Eine Korrelation mit dem Salzgehalt bestand bei Berechnung des partiellen Korrelationskoeffizienten nicht, ein Aufbau der Bestände im Untersuchungsgebiet wird daher angenommen. Hierfür spricht auch das häufige Vorkommen der adulten Cirripedier im Nordsylter Wattenmeer. Die Bestandsdichten der Larven ist relativ hoch. Im Frühjahr 1976 betrug sie  $20 \times 10^3 \text{ m}^{-3}$ . Demgegenüber betrug die durchschnittliche Häufigkeit dieser Tiere in der Kieler Bucht zu vergleichbaren Zeiten  $300 \text{ Tiere m}^{-3}$  (Martens, 1976).

Auch die Larven der Bivalvia bildeten im Untersuchungszeitraum mehrere Maxima, und zwar im September und November 1975 sowie Mai 1976. Das November-Vorkommen ist dabei recht gering (Abb. 3). Eine Abhängigkeit der Bestandszunahmen von Änderungen des Salzgehaltes, d. h. Austausch von Wassermassen, bestand nicht.

Die planktischen Larven der Gastropoda und Asteroidea treten lediglich im Mai 1976 in höheren Beständen auf. Ende April bis Anfang Mai erreichen die Larven der Asteroidea ihr Maximum. Dies ist korreliert mit Änderungen des Salzgehaltes (Tab. 3); es wird ein Einstrom der Bestände mit neuen Wassermassen angenommen. Die Bestandszunahme der Gastropoda-Larven Ende Mai 1976 ist nicht mit entsprechendem Wasseraustausch verbunden. Diese Bestandserhöhungen werden der Neuproduktion organischer Substanz im Nordsylter Wattenmeer zugerechnet.

### Einfluß des Wattenmeeres auf die Zooplanktonbestände

Bei einem Vergleich der Bestandsstärken der einzelnen Zooplanktonarten auf den verschiedenen untersuchten Stationen fällt auf, daß bei einem Teil der Tierarten die Bestandsdichten in der Lister Ley signifikant höher sind als auf den Stationen des inneren Wattenmeeres (Höjer Dyb und Römö Dyb). Dies ist der Fall bei den Larvenstadien der Gattung *Centropages* sp. ( $\hat{z} = 2,2$ ;  $P = 0,03$ ), *Temora* sp. ( $\hat{z} = 3,2$ ;  $P = 0,005$ ), *Oithona* sp. ( $\hat{z} = 2,2$ ;  $P = 0,03$ ), *P.-Calanus* sp. ( $\hat{z} = 2,1$ ;  $P = 0,04$ ) sowie *Rathkea octopunctata* ( $\hat{z} = 2,1$ ;  $P = 0,04$ ). Offensichtlich entsprechen die Lebensbedingungen im inneren Nordsylter Wattenmeer nicht den ökologischen Anforderungen dieser Tierarten. Auch wenn bei einigen Arten, wie *Centropages hamatus*, *Paracalanus parvus* oder *Oithona similis* bei den Adulten keine Bestandsabnahme zum inneren Wattenbereich festzustellen ist, zeigen doch die Larvenstadien, die empfindlicher auf schädliche Umwelteinflüsse reagieren als die Adulten, deutliche Unterschiede.

Lediglich bei zwei Zooplanktonarten sind die Bestandsdichten auf den Stationen des inneren Wattenmeeres höher als in der Lister Ley. Dies ist der Fall bei den Larvenstadien der Spioniden ( $\hat{z} = 2,2$ ;  $P = 0,03$ ), deren Adulte im Wattenmeer in großen Mengen vorkommen. Auch in den südlich angrenzenden Gebieten des Nordfriesischen Wattenmeeres konnten diese Larvenstadien in deutlich größeren Mengen als im angrenzenden Nordfriesischen Küstenwasser gefunden werden (Martens, 1978). Die zweite Tierart, bei der eine Zunahme der Bestandsdichten im Nordsylter Wattenmeer beobachtet wurde, ist

die Kopepodenart *Acartia clausi* (Martens, 1980) ( $\hat{z} = 3,0$ ;  $P = 0,005$ ), eine Form des nahen Küstenbereichs (Marshall, 1949).

Die Ursache für den überwiegend negativen Effekt des Wattenmeeres auf die Zooplanktonbestände sind aus dieser Untersuchung nicht erkennbar. Temperatur und Salzgehalt unterschieden sich an den untersuchten Stationen nicht so stark, daß sie etwa im Römö Dyb oder im Höjer Dyb außerhalb der Lebensmöglichkeit der betreffenden Arten lägen. Ein Mangel an Nahrung scheint ebenfalls nicht vorzuliegen; nach Hickel (unveröffentlicht) kommt es sogar zu einer Anreicherung des Phytoplanktons im inneren Wattenbereich. Nach Berechnungen von Hickel (unveröffentlicht) werden 6 % bis 7 % des Wassers des Nordsylter Wattenmeers pro Tide erneuert, so daß nach ca. einer Woche das Wasser vollständig ausgetauscht ist. Planktonpopulationen, die mit dem Tidenstrom verdriftet werden, haben also eine maximale Verweildauer von einer Woche im Nordsylter Wattenmeer. Diese Zeit dürfte zu kurz sein, um eine Bestandsabnahme durch Nahrungsmangel zu erklären. Ein Einfluß gelöster organischer Substanzen, die bei den starken Abbauprozessen im Watt sicherlich in großen Mengen freigesetzt werden, konnte hier nicht untersucht werden. Eine mögliche Erklärung für den Bestandsabbau in den Sommermonaten mag unter anderem die starke Erwärmung des Wassers auf den flachen Wattengebieten sein, die nicht im Rahmen dieser Untersuchungen erfaßt wurden. In den flachsten Wattengebieten traten im Sommer 1975 Temperaturen bis zu 30 °C auf (Reise, persönliche Mitteilung). An derart hohe Temperaturen sind die hier heimischen Arten nicht angepaßt. Die Temperatur des Nordfriesischen Küstenwassers lag im Sommer maximal bei 21 °C. Ein derartiger Temperaturschock, wie er bei Einschwemmung in das Wattenmeer erfolgt, kann zu deutlichen Bestandsdezimierungen bei planktischen Kopepoden führen (Youngbluth, 1976).

### Abschätzung von Auf- und Abbau organischer Substanz durch Zooplankton

Der vorwiegend negative Effekt des Wattenmeeres auf das Zooplankton wird auch in der Menge der aufgebauten organischer Substanz deutlich (Tab. 4). An der Gesamtproduktion von ca. 0,4 g C m<sup>-3</sup> Jahr<sup>-1</sup> hat das Holoplankton lediglich einen Anteil von ca. 46 %. Dies macht einen starken Einfluß des Benthos auf das Geschehen in der Wassersäule in diesem sehr flachen Meeresgebiet deutlich. Die Menge des im Untersuchungsgebiet abgebauten Zooplanktons ist deutlich höher. Das Verhältnis von Auf- zu Abbau beträgt ca. 1 : 3,5 (Tab. 4). Das Nordsylter Wattenmeer ist also in bezug auf das Zooplankton als Abbaugbiet zu bezeichnen.

Für die meroplanktischen Larven wurden keine Abbauraten berechnet, da sie im Laufe der Larvalentwicklung zum Bodenleben übergehen. Eine Abnahme der Bestände ist also nicht nur durch Fraß oder andere Todesursachen zu erklären, sondern kann seine Ursachen in der Ontogenese der Tiere haben.

### SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die hier angewandte Methode der Sekundärproduktionsabschätzung liefert bei einem einjährigen Untersuchungszeitraum sicherlich noch kein ausreichendes Bild des Auf- und Abbaus organischer Substanz. Die Ergebnisse sind eher als größenordnungsmäßige Angaben zu werten. Ein Vergleich der Produktionswerte mit Ergebnissen

anderer Autoren kann nur mit großer Vorsicht vorgenommen werden. Im Gegensatz zur Bestimmung der Primärproduktion mit Hilfe der  $^{14}\text{C}$ -Methode gibt es zur Bestimmung der tierischen Produktion kein standardisiertes Verfahren. Die Methode nach Winberg et al. (1971) setzt eine Kenntnis der Gewichtszunahmen in den einzelnen Larvalstadien voraus. Das von Martens (1976) angewandte Verfahren ist unter den hier vorliegenden stark bewegten hydrographischen Bedingungen nicht brauchbar. Auch unter Berücksichtigung der Unsicherheitsfaktoren, die durch die Verwendung eigentlich nicht miteinander vergleichbarer Methoden ins Spiel kommen, erscheint der in dieser Arbeit ermittelte Wert recht gering.

Mullin (1969) berechnete für einen Zeitraum von 100 Tagen in der Nordsee im Frühjahr eine tägliche Sekundärproduktionsrate von  $46 \text{ mg C m}^{-2}$ . Green et al. (1977) fanden für einen vergleichbaren Zeitraum im Gebiet der Georges Bank (Nordsee) allein für *Calanus finmarchicus* eine tägliche Sekundärproduktionsrate von ca.  $80 \text{ mg C m}^{-2}$ . Martens (1976) ermittelte für die Eckernförder Bucht (westliche Ostsee) einen Jahresdurchschnitt von  $93 \text{ mg C m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$ . Bei der vorliegenden Arbeit erfolgte die Probenahme in den drei Hauptprieln des Nordsylter Wattenmeeres. Die Aussagen beziehen sich also auf eine Wassersäule von durchschnittlich 20 m Tiefe, über die flachen Wattengebiete kann keine Aussage gemacht werden. Hiernach ergibt sich eine durchschnittliche Aufbaurrate von ca.  $20 \text{ mg C m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$ . Dies entspricht den Produktionswerten, die von Podamo (1975) für eine flache marine Lagune an der belgischen Nordseeküste bestimmt wurden ( $14,5$  bis  $21,5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$ ).

Diese Werte sind jedoch nicht mit der Nahrungsmenge gleichzusetzen, die den höheren Gliedern des Nahrungsnetzes in Form von Zooplankton im Wattenmeer zur Verfügung steht. Die jährlich im Untersuchungsgebiet abgebauten Zooplanktonbestände erreichen eine Höhe von  $1,4 \text{ g C m}^{-3}$ . Dies entspricht einer täglichen Abbaurrate von ca.  $80 \text{ mg C m}^{-2}$ , größenordnungsmäßig der Produktionswert, der für die oben genannten Meeresgebiete bestimmt wurde.

Den Sekundärkonsumenten steht also im Nordsylter Wattenmeer ein Nahrungsangebot zur Verfügung, das dem anderer temperierter Meeresgebiete vergleichbar ist; es wird jedoch zum überwiegenden Teil nicht durch das Zooplankton selbst im Untersuchungsgebiet erzeugt, sondern einmal durch benthische Organismen in Form von meroplanktischen Larven und zum anderen durch Sekundärproduktion in entfernteren Teilen der Nordsee, aus denen es durch hydrographische Prozesse eingeschwemmt wird.

*Danksagung.* Herrn Dr. Hickel (Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg) danke ich für die Überlassung der Daten betreffend Phytoplankton und Seston-Komponenten.

#### ZITIERTE LITERATUR

- Bröckel, K. v., 1973. Eine Methode zur Bestimmung des Kaloriengehaltes von Seston. – Kieler Meeresforsch. 29, 34–49.
- Digby, P. S. B., 1950. The biology of the small planktonic copepods of Plymouth. – J. mar. biol. Ass. U.K. 29, 393–438.
- Eriksson, S., 1973. The biology of marine planktonic Copepoda on the west coast of Sweden. – Zoon 1, 37–68.

- Green, J. R., Colton, J. B. & Bearse, D. T., 1977. Preliminary estimates of secondary production on Georges Bank. – C.M.-ICES/L 30, 1–8.
- Hickel, W., 1975. The mesozooplankton in the wadden sea of Sylt (North Sea). – Helgoländer wiss. Meeresunters. 27, 254–262.
- Hillebrandt, M., 1972. Untersuchungen über die qualitative und quantitative Zusammensetzung des Zooplanktons in der Kieler Bucht während der Jahre 1966–1968. Diss. Univ. Kiel, 138 pp.
- Iwasaki, H., Katoh, H. & Fujiyama, T., 1977. Cultivation of marine copepod, *Acartia clausi*. – Bull. Plankt. Soc. Japan 24, 55–61.
- Künne, C., 1952. Untersuchungen über das Großplankton in der Deutschen Bucht und im Nordsylter Wattenmeer. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 4, 1–54.
- Marshall, S. M., 1949. On the biology of the small copepods in Loch Striven. – J. mar. biol. Ass. U.K. 28, 45–95.
- Marshall & Orr, A. P., 1972. The biology of a marine copepod. Springer, Berlin, 195 pp.
- Martens, P., 1976. Die planktischen Sekundär- und Tertiärproduzenten im Flachwasserökosystem der westlichen Ostsee. – Kieler Meeresforsch. Sonderh. 3, 60–71.
- Martens, P., 1978. Contribution to the hydrographical structure of the eastern German Bight. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 31, 414–424.
- Martens, P., 1980. On the *Acartia* species of the Northern Wadden Sea of Sylt. – Kieler Meeresforsch. (Im Druck.)
- Mullin, M. M., 1969. Production of zooplankton in the ocean: the present status and problems. – Oceanogr. mar. Biol. 7, 293–314.
- Podamo, J., 1975. Ecometabolism of a shallow marine lagoon at Ostend (Belgium). II. Zooplankton dynamics. In: Proceedings of the 10th European symposium on marine biology. Ed. by G. Persoone & E. Jaspers. Universa Press, Wetteren 2, 501–515.
- Sachs, L., 1974. Angewandte Statistik. Springer, Berlin, 545 pp.
- Schnack, S., 1975. Untersuchungen zur Nahrungsbiologie der Copepoden (Crustacea) in der Kieler Bucht. Diss. Univ. Kiel, 141 pp.
- Schnack, S., 1978. Seasonal change of zooplankton in Kiel Bay. III. Calanoid copepods. – Kieler Meeresforsch. Sonderh. 4, 201–209.
- Winberg, G. G., Patalas, K., Wright, J. C., Hillbricht-Ilkowska, A., Cooper, W. W. & Mann, K. H., 1971. Methods for calculating productivity. In: A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. Ed. by W. T. Edmondson & G. G. Winberg. Blackwell, Oxford, 358 pp. (IBP handbook Nr 17)
- Youngbluth, M. J., 1976. Zooplankton populations in a polluted tropical embayment. – Estuar. coast. mar. Sci. 4, 481–496.