

Die Bedeutung von Nephthys hombergi (Savigny 1818) als Räuber
im Wattboden der Nordsee

Diplomarbeit zur Erlangung des Grades
eines Diplom-Biologen
an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Universität Göttingen

vorgelegt von
Andreas Schubert
aus Hildesheim
Göttingen 1985

II. Zoologisches Institut der Universität Göttingen

Referent : Prof. Dr. P. Ax

Korreferent : Dr. habil. K. Reise

Mündliche Prüfung : Februar 1984

Abgabe der Arbeit : 11. 4. 1985

INHALTSVERZEICHNIS

1	1. Einleitung.....
3	2. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden.....
3	2.1. Das Untersuchungsgebiet.....
6	2.2. Material und Methoden.....
6	2.2.1. Abundanzermittlung von Nephthys hombergi.....
7	2.2.2. Abundanzermittlung potentieller Beutetiere von Nephthys hombergi.....
7	2.2.3. Darminhaltsuntersuchungen.....
8	2.2.4. Nahrungswahlversuche mit Nephthys hombergi.....
10	2.2.5. Verarbeitung der Proben im Labor.....
11	2.2.6. Biomassebestimmung bei Polychaeten.....
12	2.2.7. Versuch zum Feinddruck auf Nephthys hombergi.....
12	2.2.8. Statistik.....
13	3. Ergebnisse.....
13	3.1. Abundanz, Biomasse und Verteilung von Nephthys hombergi.....
13	3.2. Abundanz und Verteilung der benthischen Makrofauna unter besonderer Berücksichtigung potentieller Beuteorganismen von Nephthys hombergi.....
18	3.2.1. Abundanz, Biomasse und Verteilung von Scoloplos armiger.....
18	3.2.2. Abundanz, Biomasse und Verteilung von Heteromastus filiformis.....
21	3.3. Darminhaltsuntersuchungen bei Nephthys hombergi.....
23	3.4. Nahrungswahlversuche im Freiland.....
27	3.4.1. Kurzzeitversuch mit stark erhöhter Nephthys hombergi-Dichte.....
27	3.4.2. Langzeitversuch mit erhöhter Nephthys hombergi-Dichte.....
32	3.4.3. Langzeitversuch mit natürlicher Dichte von Nephthys hombergi.....
35	3.5. Nahrungswahlversuch mit Nephthys hombergi im Labor.....
38	3.6. Versuch zum Feinddruck, dem Nephthys hombergi durch andere Räuber ausgesetzt ist.....
41	3.7. Mobilität und Respiration von Nephthys hombergi.....
42	3.7.1. Mobilität.....
42	3.7.2. Respiration und Energieumsatz von Nephthys hombergi.....
44	

47	4. Diskussion.....
47	4.1. Nephlys hombergi in litoralen Weichböden.....
49	4.2. Das Beutespektrum von Nephlys hombergi.....
54	4.3. Wie jagd Nephlys hombergi seine Beute ?.....
55	4.4. Nahrungsmenge von Nephlys hombergi.....
57	4.5. Energieverbrauch von Nephlys hombergi.....
59	4.6. Die Bedeutung von Nephlys hombergi im Benthos der Nordseewatten
59	4.6.1. Freßfeind substratfressender Polychaeten.....
59	4.6.2. Beute für Krebse, Fische, Vögel.....
61	4.6.3. Nephlys hombergi im Nahrungsnetz des Wattenmeeres.....
64	5. Zusammenfassung.....
65	6. Literatur.....

1. Einleitung

Die Bodenfauna der Nordseewatten ist sehr individuenreich und verfügt über eine hohe Biomasse (Linke 1939, Thamdrup 1935, Wohlenberg 1937, Smidt 1951). Während der Überflutungszeit wird die Bodenfauna von Fischen und decapoden Krebsen gefressen. Gibt der Ebbsstrom die Watten wieder frei, finden sich Watvögel und Möwen ein, die ebenfalls der Bodenfauna nachstellen. Mit im Watt aufgebauten Schutzkäfigen konnte Reise (1978) zeigen, daß diese Flut- und Ebbegäste durch Wegfraß die Abundanz der Bodenfauna erheblich verringern können. Die im Wattboden lebende Fauna setzt sich nicht nur aus Konsumenten von Algen, Bakterien und Detritus zusammen, sondern auch aus räuberischen Arten, wie einigen Polychaeten und Nemeriten. Frißt ein Fisch oder Vogel einen dieser endobenthischen Räuber, so ist der direkte Effekt ein Biomassenverlust für die Bodenfauna, indirekt werden so aber andere Bodenorganismen vor dem Wegfraß bewahrt und können höhere Populationsdichten aufrecht erhalten. Um die Bedeutung dieser indirekten Einwirkung abschätzen zu können, sind Kenntnisse über das Vorkommen, die Beutewahl und die Beutemenge der endobenthischen Räuber erforderlich. Der Polychaet *Nephtys hombergi* (Savigny 1818) gehört zur Familie der Nephthyidae, die wiederum der Ordnung der Errantia angehört. Seine Gänge sind kurzlebig, da sie nicht verfestigt werden (Hartmann-Schröder 1971). Das ihn umgebende Sediment ist stets schwarz (anoxisch) im Gegensatz beispielsweise zu *Nereis diversicolor*, dessen Wohngänge von einer oxidierten braunen Sedimentschicht umgeben sind (Thamdrup 1935, Linke 1939). *Nephtys hombergi* lebt fast ausschließlich im Adult-Stadium fast vollständig reduziert, weshalb er auch als Blindwurm bezeichnet wird. *Nephtys hombergi* ist getrenntgeschlechtlich, Befruchtung und Eiablage erfolgen im Frühling (Smidt 1951, Olive et al. 1981). Die zunächst planktonische Larve siedelt sich im Herbst im Sediment an. Nach zwei Jahren ist das Tier geschlechtsreif. Die Lebensdauer liegt bei 5 bis 7 Jahren (Warwick & Price 1975, Rasmussen 1973, Olive 1977). Das Ziel dieser Arbeit ist es, zum einen das Beutespektrum von *Nephtys hombergi* und seine Wirkung auf die endobenthische Fauna zu ermitteln, zum anderen seine Position in den Nahrungsketten des Wattenmeeres zu bestimmen. Blegvad (1914) bezeichnet ihn als Omnivoren, der neben kleinen Würmern, Mollusken und

Krebse auch Aas, Diatomeen und sogar Detritus und Sand fressen soll. Das Ergebnis dieser Untersuchung weist ihn lediglich als Carnivoren mit einer Vorliebe für substratfressende und räuberische endobenthische Polychaeten und Amphipoden aus.

Viele Wattbodenbewohner könnten aufgrund des hohen Nahrungsangebots in höherer Zahl vorhanden sein als sie es tatsächlich sind (Reise, im Druck). Häufig wechselnde abiotische Faktoren (Temperatur, Sedimentumlagerungen etc.) sowie ein hoher Feinddruck halten ihre Abundanzen unterhalb der "Carrying capacity". Auch für *Nephtys hombergi* konnte ich aufzeigen, daß er trotz hoher Dichte seiner Beutetiere in relativ geringer Abundanz vertreten ist. Verantwortlich hierfür ist der Feinddruck, dem er selbst ausgesetzt ist.



Abb. 1 *Nephtys hombergi*, Habitus

2. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

2.1. Das Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden im südlichen Teil des äußeren Königshafen in der Nähe von List auf Sylt durchgeführt. Abiotische Faktoren und das Makrobenthos dieses Gebiets wurden bereits bei Wohlenberg (1937) aufgeführt. Er bezeichnet den von mir ausgewählten Watabschnitt als Odde- bzw. Uthörner Außenwatt. Der Bau eines Deiches und die Aufschüttung der Insel Uthörn haben dieses Watt jedoch seit Wohlenbergs Zeit stark verändert. Landwärts sind der Deich und Uthörn die Begrenzungen des äußeren Königshafen, seewärts ist es eine Miesmuschelbank, die 1979 entstanden ist. Die mittlere Niedrigwasserlinie (NWL) verläuft durch diese Bank. Ein Nehrungshaken, der Lister Haken, schiebt sich von Süd-osten her ins Watt. Dadurch entsteht eine Bucht (Tonnenlegerbucht), die vom Abwasserpriel der Lister Kläranlage durchzogen wird. Dieser Priel ist die nördliche Grenze meines Untersuchungsgebietes. Der äußere Königshafen fällt im Mittel vier Stunden pro Tide trocken. Sedimentumlagerungen und Verschiebungen der Miesmuschelbänke treten nur bei starken Nord- bis Ostwinden auf, da der Königshafen bei Westwinden im Schatten der Insel liegt.

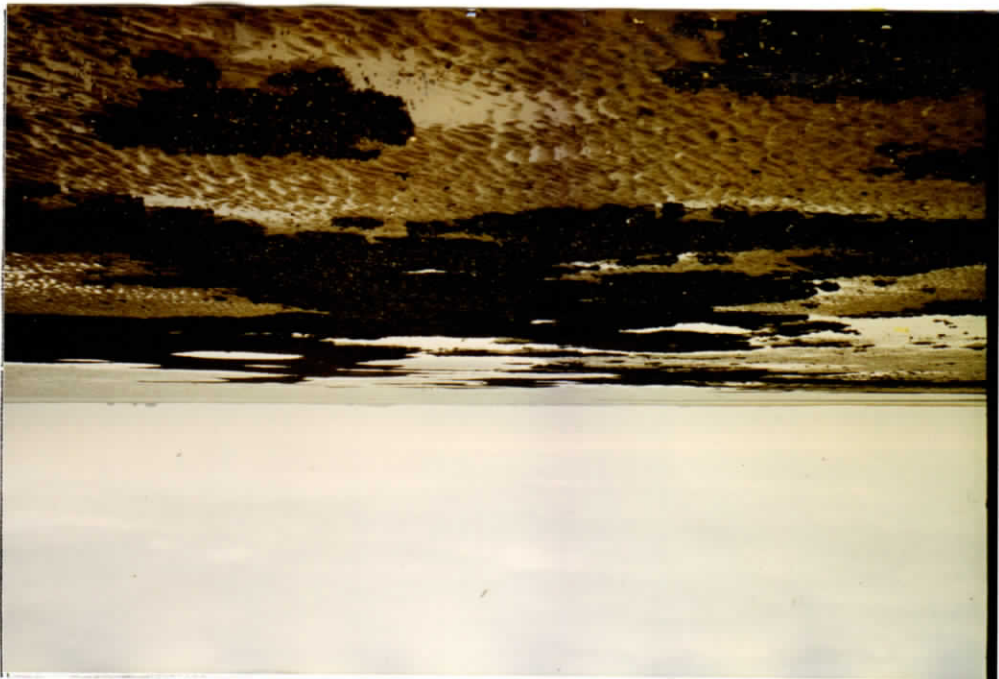
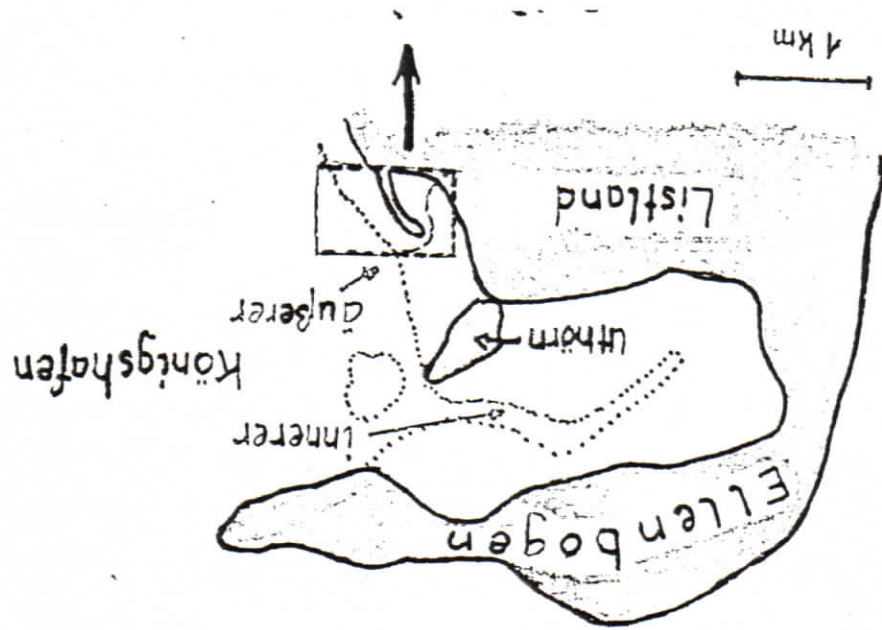
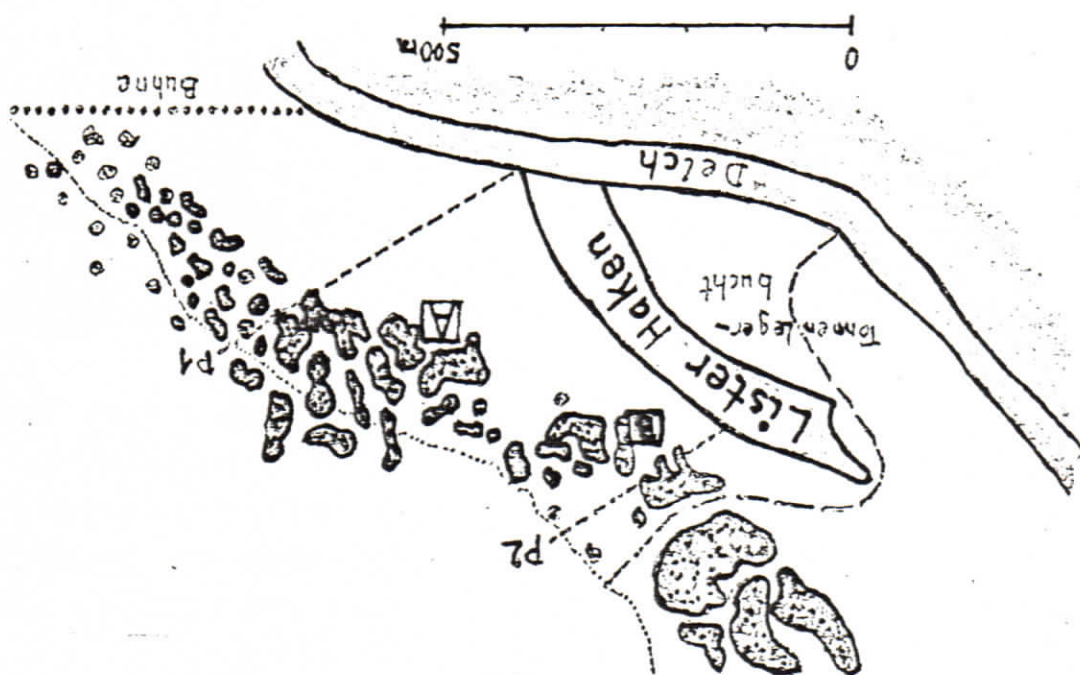


Abb. 2 Das Untersuchungsgebiet im äußeren Königshafen. Im Vordergrund Sandwatt mit Strömungsrippe, die dunklen Bereiche sind Miesmuschelbänke.

Abb. 3 a) Karte des Königshafens
 b) Das Untersuchungsgebiet im äußeren Königshafen
 P1, P2 : Profile, A : Station in der Scoloplos-Siedlung, B : Station
 in der Heteromastus-Siedlung, die umrandeten Flächen sind Miesmuschel-
 bänke



Landwärts der Muschelbänke herrscht grobkörniges Sandwatt mit hohem Muschel-
 schillanteil vor. Außerlich wird dieser Wattboden durch die Kotschnurhaufen
 des Pierwurms *Arenicola marina* (L.) geprägt. Trotz ähnlichem äußeren Erschei-
 nungsbild weist der nördliche Teil des Gebietes eine andere Faunenzusammenset-
 zung auf als der südliche. Im erstgenannten ist der Capitelide *Heteromastus*
 filiformis (Claparede) die individuenreichste Makrofaunaart. Ich bezeichne
 dieses Gebiet deshalb mit dem von Linke (1939) geprägten Begriff "Heteromas-
 tus-Siedlung". Häufig ist hier ebenfalls der Polychaet *Tharyx marioni* (Saint-
 Joseph) und neben anderen tubificoiden Oligochaeten *Peloscoides benedini* (D'Ude-
 kem). Im südlichen Teil ist der Polychaet *Scoloplos armiger* (Müller) das häufigste
 Makrofaunatier, weshalb ich dieses Gebiet als "Scoloplos-Siedlung" bezeichne.
 Weitere in diesem Gebiet häufige Arten sind der Schlückkrebs *Corophium arena-*
rium (Crawford) und der Baumröhrenwurm *Lanice conchilega* (Pallas). Keine
 deutlichen Abundanzunterschiede waren für die Polychaeten *Nephtys hombergii*
 (Savigny), *Nereis virens* (Sars), *Nereis diversicolor* (O.F. Müller), *Eteone ton-*
ga (Fabricius) und *Anatides mucosa* (Örsted) nachzuweisen.
 Die Miesmuscheln treten nicht in einer geschlossenen Bank auf, sondern bilden
 viele Einzelbänke unterschiedlicher Größen, zwischen denen sich sandiges Watt
 erstreckt. Im Bereich zwischen den Bänken sowie an kleineren Miesmuschel-
 sammlungen siedelt *Lanice conchilega* in hoher Zahl. Unter den Muscheln ist das
 Sediment schlückig und sauerstoffarm. Dort war nur noch *Nereis diversicolor*
 und in geringem Maße auch *Nereis virens* anzutreffen.
 Außer *Mytilus edulis* (L.) treten im Untersuchungsgebiet die Muscheln *Ceras-*
toderma edule (L.), *Macoma balthica* (L.) *Mya arenaria* (L.) und in zunehmenden
 Maße auch *Ensis directus* (Conrad) auf. Mitte Juli fand ich viel Jungut von
Cerastoderma edule.

2.2. Material und Methoden

2.2.1. Abundanzermittlung von *Nephtys hombergii*

Zur Abundanzbestimmung grub ich mit einem Gabelspaten auf einer Fläche von 2 m^2 Wattboden vier mal 0.25 m^2 ($0.5 \text{ m} \cdot 0.5 \text{ m}$) um und sammelte alle *Nephtys hombergii* ein, die ich mit bloßem Auge erkennen konnte (Abb. 4).



Abb. 4 Umgraben des Wattbodens ($4 \times 0.25 \text{ m}^2$) zur Ermittlung der Abundanz von *Nephtys hombergii*

Ich führte die Abundanzbestimmungen entlang von zwei Profilen durch, die je im südlichen bzw. im nördlichen Teil des Untersuchungsgebiets gelegt wurden. Ich grub an jeder Station zwei mal ein m^2 um und benutzte die Mittelwerte. Profil 1 : 12 Stationen, die ersten 4 Stationen vom Strand aus hatten einen Abstand von 25 m , die Abstände wurden stufenweise bis auf 10 m verringert. Die unteren Stationen lagen zwischen kleinen Miesmuschelbänken. Das Profil verläuft senkrecht zur Niedrigwasserslinie im Bereich der *Scoloplos*-Siedlung.

Profil 2 : 17 Stationen, die ersten 5 Stationen vom Strand liegen oberhalb einer größeren Miesmuschelbank, 4 Stationen befinden sich zwischen bzw. in der Bank, die anderen seawärts der Muscheln.

Weitere Abundanzuntersuchungen führte ich an einer Station (A) in der Scoloplos-Siedlung durch. Hier wurden insgesamt 5 m² umgegraben. An einer Station in der Heteromastus-Siedlung (B) untersuchte ich insgesamt 8 m² auf Nephthys hombergi-Anzahl.

2.2.2. Abundanzermittlung potentieller Beutetiere von Nephthys hombergi

In unmittelbarer Nähe der Nephthys hombergi-Abundanzprobestellen wurde ein Stechprobenzylinder, ein Eimer mit 30 cm Durchmesser und einer Querschnittsfläche von 0.0706 m², dessen Boden entfernt war, ins Sediment gedrückt und gleich mit dem 25 cm tiefen Sedimentkern wieder ausgegraben. Das Sediment wurde auf eine bereitgelegte Plastikfolie geschüttet und mit einem Sieb (1 mm Maschenweite) durchgeseibt. Der Siebrückstand wurde in Plastikbeutel gefüllt und im Labor untersucht. Ich führte diese Abundanzbestimmungen entlang von Profil 2 und an den Stationen in der Scoloplos- und der Heteromastus-Siedlung durch.

2.2.3. Darminhaltsuntersuchungen

Die bei den Abundanzermittlungen erhaltenen Nephthys hombergi wurden im Labor in Alkohol abgetötet. Anschließend wurde deren Länge gemessen und das Volumen bestimmt. Danach wurden sie in der Mitte durchschnitten und aus beiden Hälften wurde mit Hilfe eines Skalpells der Darm samt Inhalt an der Schnittstelle herausgepreßt. Er wurde in einzelnen Fraktionen auf einen Objektträger gelegt und unter dem Mikroskop analysiert. Beutetiere wurden aufgrund nichtverdaulicher Körperteile wie Borsten, Chitinpansen etc. identifiziert.

2.2.4. Nahrungswahlversuche mit *Nephtys hombergi* im Freiland

Bei den Freiland-Nahrungswahlversuchen benutzte ich nach unten offene Versuchsbehälter, Plastikimer, deren Boden entfernt wurde. Diese Behälter entsprechen den bei den Abundanzermittlungen benutzten Stechzylinder (2.2.2.) mit 30 cm Durchmesser und einer Querschnittsfläche von 0.0706 m^2 . Sie reichen 25 cm tief ins Sediment. Bei der Mehrzahl der Versuche waren sie nach oben durch eine Gaze abgeschlossen, deren Maschenweite 1 mm betrug. Die Gaze hatte zum einen die Funktion, größeren Räubern (Fische, Vögel, Decapoden) den Zugang zu verwehren, zum anderen sollte sie *Nephtys hombergi* am Entweichen hindern. Nach unten konnte er nicht entweichen, da die Versuchsbehälter 25 cm tief ins Sediment reichten, und er wegen Sauerstoffmangel so tiefe Bereiche meidet. Die Versuchsbehälter wurden in den Wattboden hineingedrückt, die Hälfte von ihnen (Test) wurde mit einer für den Versuch spezifischen Menge *Nephtys hombergi* bestückt (Abb. 5).

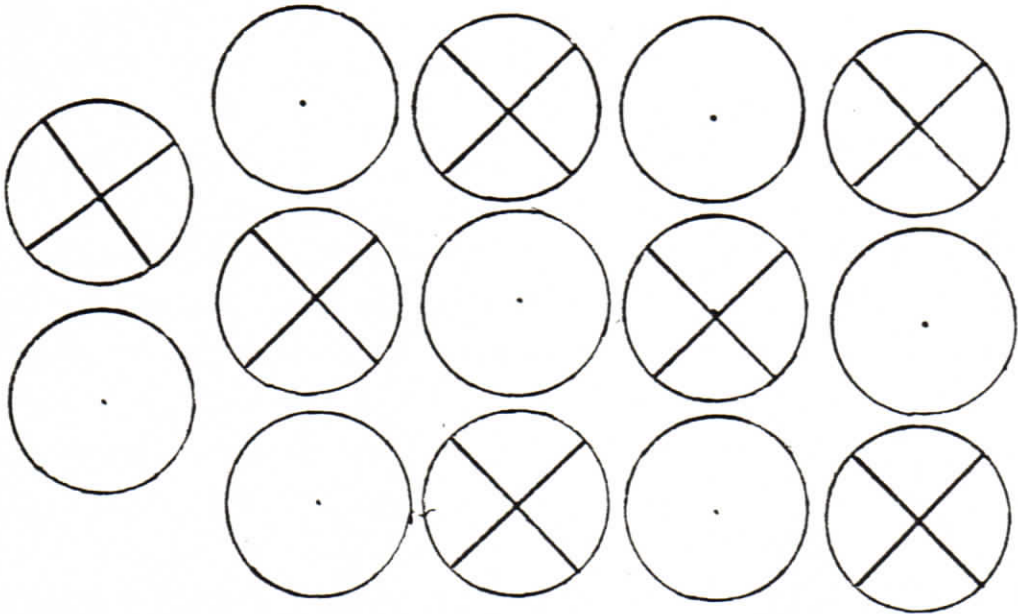


Abb. 5 Anordnung der Versuchsbehälter. Test (mit Kreuz) und Kontrolle wurden alternierend eingesetzt. In diesem Beispiel wurden 7 Test- und 7 Kontrollbehälter verwendet. Durchmesser der Behälter: 30 cm, Querschnittsfläche: 0.0706 m^2 , Tiefe: 25 cm.

Die Dauer der einzelnen Versuche variierte zwischen einer Woche und zwei Monaten. Am Ende jedes Versuchs wurden die Versuchsbehälter ausgegraben, der

Inhalt auf eine Folie geschützt und größere, gut erkennbare Tiere heraus-
gelesen. Ich siebte dieses Sediment durch 1 mm und nahm den Rückstand zur
späteren Durchsicht mit ins Labor.

Da die maximal von mir beobachtete *Nephtys hombergi*-Abundanz 15 Ind./m²
war, wäre an einer Stelle mit solcher Dichte bei angenommener gleichmäßiger
Verteilung im Wattboden ein *Nephtys hombergi* in jedem Versuchsbehälter
(Querschnittsfläche: 1/14 m²). Setze ich also 10 *Nephtys hombergi* in einen
Versuchsbehälter, erhalte ich mindestens eine zehnfache Abundanzserhöhung.
Das Einsetzen der Behälter erfolgte jeweils an einem Tag. Für die Durchsicht
der Proben benötigte ich jedoch mehrere (bis zu 5) Tage. Ich benutzte des-
halb als Datum des Versuchsendes den Tag zwischen Beginn und Ende der Durch-
sicht, somit ist die angegebene Versuchsdauer ein Mittelwert.

Ich führte folgende Nahrungswahlversuche durch :

- Kurzzeitversuch mit erhöhter *Nephtys hombergi*-Dichte in der Scoloplos-
Siedlung; Versuchsdauer 10 Tage.
- Es wurden 7 Versuchsbehälter mit je 16 kleinen *Nephtys hombergi* (<100 mm
lang, < 1 ml), 7 mit je 6 großen (>100 mm, > 1 ml) bestückt und 7 weitere als
Kontrolle genommen. Ich untersuchte nicht nur die große Makrofauna (1 mm Sieb),
sondern auch die kleine Makrofauna (0.25 bis 1 mm) und die Meiofauna. Zu diesem
Zwecke entnahm ich jedem Versuchsbehälter mit einem Stechrohr (Querschnitts-
fläche 10 cm²) drei 10 cm tiefe Sedimentkerne und einem 1 cm² - Stechrohr drei
5 cm tiefe Kerne, die alle ungesiebt ins Labor geschafft wurden. Bei einem Vor-
versuch hatte ich 10 *Nephtys hombergi* in je 6 Testbehälter zusammen mit 6
Kontrollen eingesetzt, wobei die Versuchsdauer 7 Tage betrug.
- Langzeitversuch mit erhöhter *Nephtys hombergi*-Dichte in der Scoloplos-
Siedlung; Versuchsdauer 43 Tage.
- Es wurden in 6 Testbehälter je 5 *Nephtys hombergi* eingesetzt, keine in 6
Kontrollbehälter. Am Ende des Versuchs wurden 6 Leerproben genommen, Abundanz-
proben für Makrofauna (entsprechend 2.2.2.) im an den Versuch grenzenden unbe-
rührten Sediment.
- Langzeitversuch mit natürlicher *Nephtys hombergi*-Dichte in der Heteromas-
tus-Siedlung; Versuchsdauer 58 Tage.
- Ich setzte 20 Versuchsbehälter ohne Gaze ins Sediment und bestückte jeden zwei-
ten mit einem großen *Nephtys hombergi* (>100 mm, > 1 ml). Zu Beginn und am Ende
entnahm ich je 6 Leerproben direkt neben den Versuchsbehältern.

Die 1 cm² - Proben wurden im Labor nach dem von Noldt & Wehrenberg (1984) entwickelten SMB- Verfahren weiterverarbeitet. Dabei wurde das Sediment aus den Proben in einem Becherglas mit Seewasser überschichtet, dann stark geschüttelt, sodaß die im Sediment vorhandene Meiofauna ins freie Wasser gelangt. Das Wasser wird durch Maschen von 0.08 mm gefiltert und der Rückstand (neben einigen Sandkörnern die Meiofauna) in Petrischalen gespült. Dieser

c) Meiofauna
Die aus dem Kurzzeitversuch stammenden 10 cm² - Proben wurden durch 0.25 mm gesiebt und der Siebrückstand auf alle mit bloßem Auge sichtbaren Tiere durchgesehen. Diese Tiere wurden dann unter dem Binokular bestimmt und registriert.

b) Kleine Makrofauna
enden.

Die aus den jeweiligen Versuchen erhaltenen Siebrückstände wurden im Labor auf mehrere Schalen (25 x 40 cm) verteilt. Unter einer Lampe wurden mit einer Federstahlpinzette alle sichtbaren Tiere entnommen und anschließend gezählt. Bei Scoloplos armiger und zum Teil auch bei Heteromastus filiformis bestimmte ich zusätzlich noch das gesamte Volumen sämtlicher Individuen einer Probe. Da viele Anneliden beim Sieben in Stücke zerfielen, zählte ich nur deren Vorder-

a) Große Makrofauna

2.2.5. Verarbeitung der Proben im Labor

Abb. 6 Nahrungswahlversuch im Watt. a) Einsetzen und b) Ausgraben der Versuchsböden



Im Labor wurden gesammelte Polychaeten wie *Nephtys hombergi*, *Scoloplos armiger*, *Heteromastus filiformis* und *Anatides mucosa* zunächst in Alkohol (96%) getötet, dann das Volumen bestimmt (Mebzylinder mit 0.1 ml-Einteilung). Bei *Nephtys hombergi* wurde das Individualvolumen gemessen, bei allen anderen Tieren das Gesamtvolumen aus einer Probe. Anschließend wurden die Tiere auf einer Analysenwaage gewogen (Lebendgewicht), dann bei 100° C für drei Tage im Trockenschrank getrocknet (Trockengewicht), bei 600° C drei Stunden lang im Muffelofen verbrannt, zur Bestimmung des Aschegewichts erneut gewogen. Die Differenz aus Trockengewicht und Aschegewicht ergibt das aschefreie Trockengewicht (ADW), ein Maß für die Biomasse. Der Umrechnungsfaktor Volumen zu Biomasse ist ein konstanter Wert, er liegt für die drei letztgenannten Polychaeten bei 5.0 ml/g, für *Nephtys hombergi* bei 5.6 ml/g. Mit Hilfe dieses Faktors konnten ermittelte Volumina auf Biomasse (ADW) umgerechnet werden.

2.2.6. Biomassebestimmung bei Polychaeten

Abb. 7 Große Makrofaunatiere nach dem Auszählen im Labor



Vorgang wird mehrfach wiederholt, zum Schluß zweimal mit $MgCl_2$ - Lösung. Die Tiere in den Glasschälchen wurden unterm Binokular gezählt.

2.2.7. Versuch zum Feinddruck auf *Nephtys hombergi*

In der Scoloplos-Siedlung ramnte ich 12 Blechrahmen (50 cm x 50 cm Seitenlänge, 0,25 m² Fläche) in den Wattboden, so daß sie nicht mehr herausragten. Sie reichten 20 cm tief ins Sediment. Sechs von ihnen hatte ich vorher mit Maschendraht überzogen (Maschenweite 30 mm), so daß hier keine potentiellen Freßfeinde von *Nephtys hombergi* (Vögel, Fische, *Carcinus maenas*) ins Sediment eindringen konnten. Alle Kästen wurden mit 10 *Nephtys hombergi*, deren Körpervolumen zusammen 10 ml pro Kasten ergab, bestückt. Der Versuch lief 60 Tage. Dann wurde das Sediment innerhalb der Kästen aufgegraben und alle *Nephtys hombergi* entnommen.

2.2.8. Statistik

Zur statistischen Prüfung der Versuchsergebnisse verwandte ich den Verteilungsfreien U-Test nach Wilcoxon, Mann & Whitney (Sachs 1984). Die Ermittlung der Regressionsgeraden erfolgte mit Hilfe des Rang-Korrelationskoeffizienten nach Spearman (Sachs 1984). Als Signifikantsschwelle wählte ich eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p=5\%$.

3. Ergebnisse

3.1. Abundanz, Biomasse und Verteilung von *Nephtys hombergi*

Die Abundanzuntersuchungen zeigen, daß *Nephtys hombergi* im gesamten Untersuchungsgebiet vorkommt. Lediglich der Strand und der Wattbereich direkt vorm Strand werden von ihm nicht besiedelt. Auch das schlückige und sauerstoffarme Sediment unter den Miesmuschelbänken wird von ihm gemieden. Wenn bei Springtiden das Wasser weit abgelaufen war, konnte ich unterhalb der mittleren Niedrigwasserlinie nach *Nephtys hombergi* graben. An einer Stelle 50 m seewärts der letzten Station von Profil 2 fand ich 7 *Nephtys hombergi* pro m^2 mit einer Biomasse von 0.7 g/m^2 ADW.

Unterhalb der NWL traf ich auch ab und an auf *Nephtys caeca*, der im eigentlichen Eulitoral sehr selten ist. Ich fand dort in der gesamten Untersuchungszeit lediglich zwei Individuen.

Nephtys hombergi erreicht eine maximale natürliche Dichte von 15 Ind./m^2 , was einer Biomasse von bis zu 1.42 g/m^2 ADW entspricht. Abgesehen von den Miesmuschelbänken sind Bereiche, in denen kein *Nephtys hombergi* / m^2 vorkommt recht selten. 43 erfaßte m^2 (2 Profile, Station A & B) ergaben einen Schnitt von $5.2 \pm 4.5 \text{ Ind./m}^2$ und eine Biomasse von $0.47 \pm 0.39 \text{ g/m}^2$ ADW. Die mittlere Größe der Würmer lag bei $0.57 \pm 0.37 \text{ ml}$ (entspricht $0.1 \pm 0.06 \text{ g ADW}$). Die mittlere Länge betrug $64.2 \pm 22.6 \text{ mm}$. Das Verhältnis Volumen zu Biomasse beträgt 5.6 ml/g . Die maximale Körpergröße liegt bei 2.1 ml (0.38 g ADW), die maximale Länge bei 190 mm .

Die beiden Profile wurden im August 1984 gelegt. Sie zeigen folgende Tendenzen: *Nephtys hombergi* ist nicht gleichmäßig verteilt, sondern kann an einer Stelle sehr stark vertreten sein, während er 20 m weiter überhaupt nicht nachweisbar ist (siehe Abb. 8 Profil 1). Bei Profil 2 zeigt sich, daß die *Nephtys hombergi*-Biomasse mit der Entfernung vom Strand (HWL) und somit auch der Überflutungsdauer korreliert ist: $y = 0.14 + 0.044x$ ($r = 0.61$, $n = 17$). Das gleiche gilt für seine Abundanz: $y = 0.57 + 0.623x$ ($r = 0.74$, $n = 17$). x ist die Entfernung vom Strand in m, y ist a) die Biomasse (g/m^2 ADW), b) die Abundanz (Ind./m^2). Entlang Profil 1 sind entsprechende Korrelationen nicht signifikant (Abundanz: $y = 1.35 + 0.18x$, $r = 0.23$, $n = 12$; Biomasse: $y = 0.41 - 0.016x$,

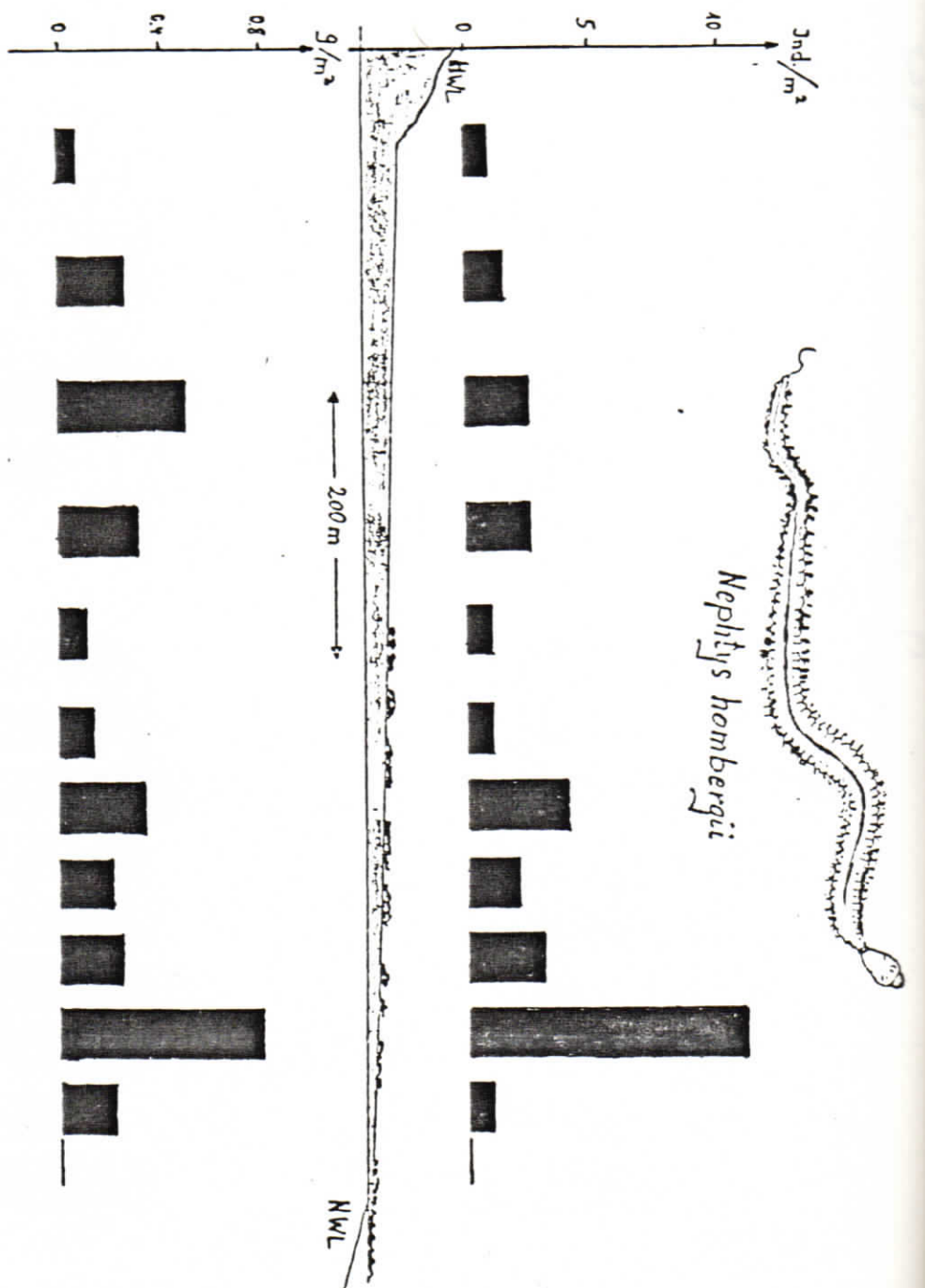


Abb. 8 Profil 1 : Abundanz von *Nephtys hombergii* in Ind./m². Angegeben sind die Mittelwerte von je 2 umgegrabenen Flächen je 1 m². Miesmuschelbänke.

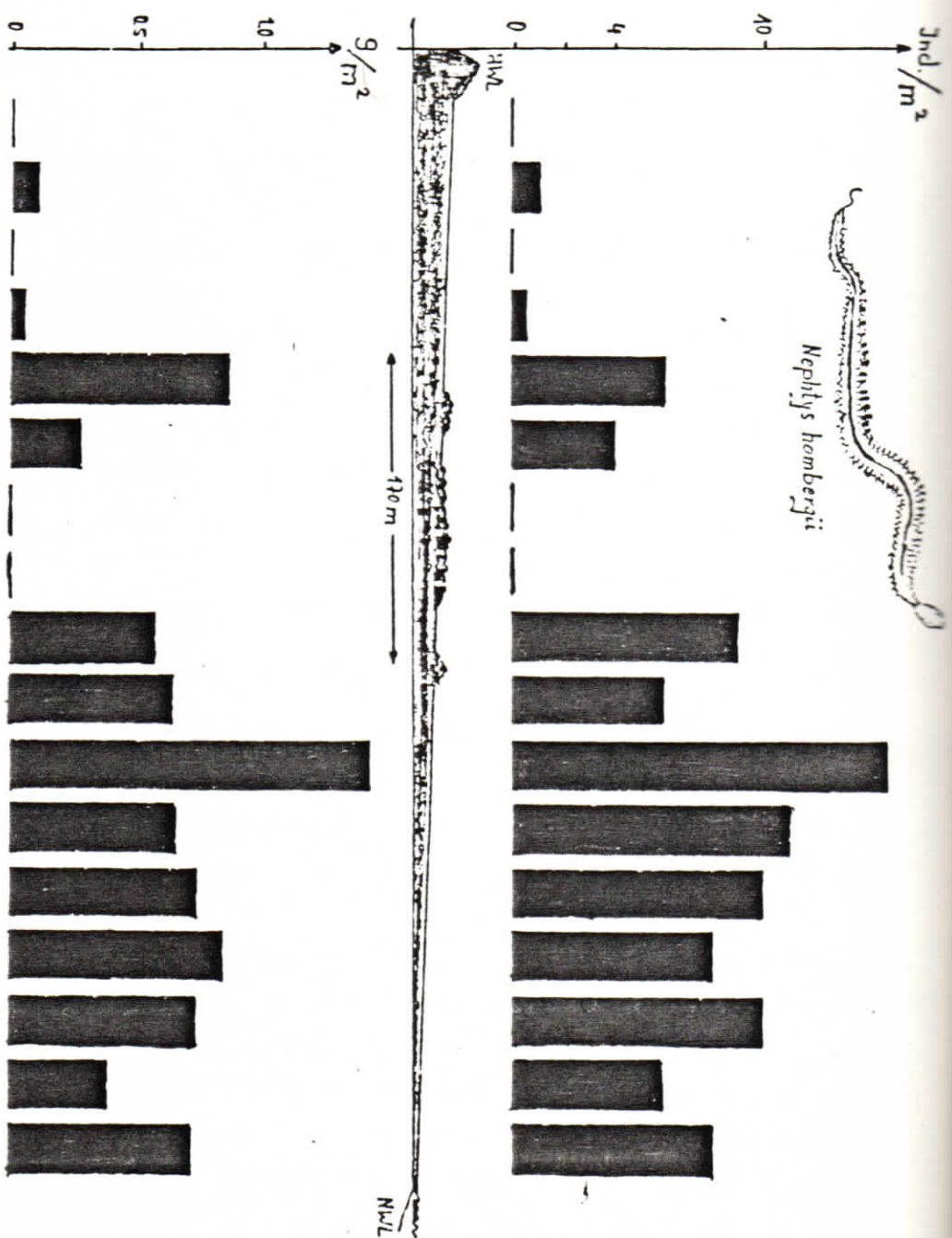


Abb. 9 Profil 2 : Abundanz von *Nephtys hombergii* in Ind./m². Angegeben sind die Mittelwerte von je 2 umgegrabenen Flächen je 1 m². NW, Miesmuschelbänke.

$r = 0.25$, $n = 12$). Im oberen Teil von Profil 2 ist *Nephtys hombergi* selten

(Abb. 9). Ein Grund hierfür könnte der extrem grobkörnige Sand dieses Bereichs sein. Im Schnitt liegt die *Nephtys hombergi*-Abundanz und -Biomasse entlang der Profile bei:

Profil 1 : 2.54 ± 2.76 Ind./m² und 0.26 ± 0.2 g/m² ADW

Profil 2 : 6.30 ± 4.36 Ind./m² und 0.56 ± 0.37 g/m² ADW.

Es besteht keinerlei Zusammenhang zwischen Siedlungsgebiet und Größenklassenverteilung. Junge und alte *Nephtys hombergi* besiedeln den gleichen Raum. Ein Brutwat ist nicht vorhanden.

Versuchsfelder:

In unmittelbarer Umgebung der Nahrungswahlversuche wurde ebenfalls die Häufigkeit von *Nephtys hombergi* bestimmt:

Station in der Scoloplos-Siedlung (A) : 11.2 ± 3.25 Ind./m² mit 0.84 ± 0.4

g/m² ADW. Die mittlere Größe lag bei 0.45 ± 0.1 ml entsprechend 0.08 ± 0.018 g

ADW.

Station in der Heteromastus-Siedlung (B) : 5.0 ± 3.61 Ind./m² mit 0.47 ± 0.39 g/m² ADW. Die mittlere Größe lag bei 0.52 ± 0.19 ml entsprechend 0.092 ± 0.034 g

ADW.

Da ich auch die Volumina der Tiere aus den Abundanzbestimmungen ermittelte,

konnte ich den Anteil verschiedener Größenklassen am Gesamtvorkommen von *Nephtys hombergi* bestimmen. Hierzu benutzte ich die Daten der auf den beiden Profilen gefundenen sowie der für die Versuche benutzten Würmer. Diese Daten stammen aus der Zeit von Mitte Juli bis Mitte August. Weiter Volumindaten erhielt ich von den für die Darminhaltsuntersuchungen bestimmten Tieren. Sie wurden in der Zeit von Ende September bis Ende Oktober aufgenommen.

Die graphische Darstellung (Abb. 10) der errechneten Anteile zeigt, daß im Juni / August die meisten Tiere ein Körpervolumen von 0.2 ml (Peak) hatten, was einer Biomasse von 0.054 g ADW pro Individuum entspricht. Größen zwischen 0.4 und 0.9 ml sind zu etwa gleichen Teilen vorhanden, während *Nephtys hombergi* größer als 0.9 ml zunehmend seltener werden.

Die Werte der zweiten Meßreihe (Oktober) zeigen eine deutliche Verschiebung

der Peaks, was durch Wachstum in den dazwischenliegenden 2.5 Monaten erklärt

werden kann. Es handelt sich bei den 0.2 bzw. 0.3 ml großen Tieren sicherlich

um Jungtiere aus dem Vorjahr (1 - Gruppe). Die Tiere des 1984er Brutfalls

(0 - Gruppe) waren am Ende des Untersuchungszeitraums nur in geringem Maß nachzuweisen. (Abb. 10). Ich erfaßte sie in der Größenklasse 0. Bedingt durch die

Erfassungsmethode sind die kleinen Individuen unterrepräsentiert.

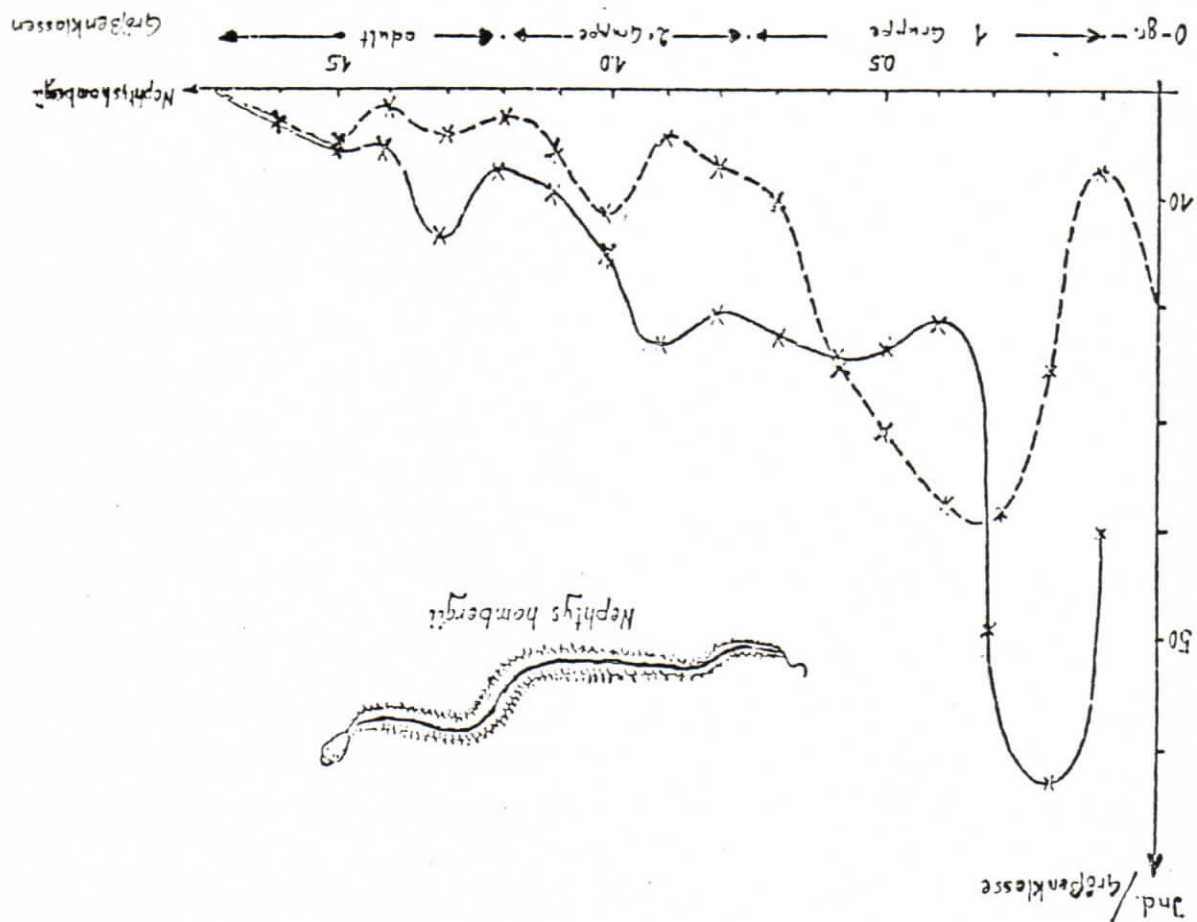


Abb. 10 Größenklassenverteilung der *Nephthys hombergi*-Population im Sommer (Juli-August) - durchgezogene Linie - und im Herbst (Oktober) - gestrichelte Linie. Eine Größenklasse umfaßt 0.1 ml Körpervolumen. Die Verschiebung der Peaks um 1 - 2 Größenklassen (0.1 - 0.2 ml) zeigt das Wachstum des Polychaeten.

3.2. Abundanz und Verteilung der benthischen Makrofauna unter besonderer Berücksichtigung potentieller Beuteorganismen von *Nephtys hombergi*

Das Sediment des Königshafens beherbergt durchschnittlich 1400 ± 700 Makrofaunatiere pro m^2 , die größer als 1 mm (Maschenweite) sind. Diese Berechnung schließt die Miesmuschelbänke, die zwar auf der Oberfläche hohe Individuenzahlen haben, jedoch im darunterliegenden Sediment nur eine sehr spärliche Tierbesiedlung zulassen, nicht ein.

Die individuenreichste Art im südlichen Teil des Untersuchungsgebietes (*Scoloplos*-Siedlung) ist *Scoloplos armiger*, der dort mit 600 Ind./m^2 45 % der Makrofauna stellt. Der nördliche Teil (*Heteromastus*-Siedlung) zeichnet sich durch eine hohe Dichte von *Heteromastus filiformis* aus. Dieser stellt mit 800 Ind./m^2 43 % der Makrofauna.

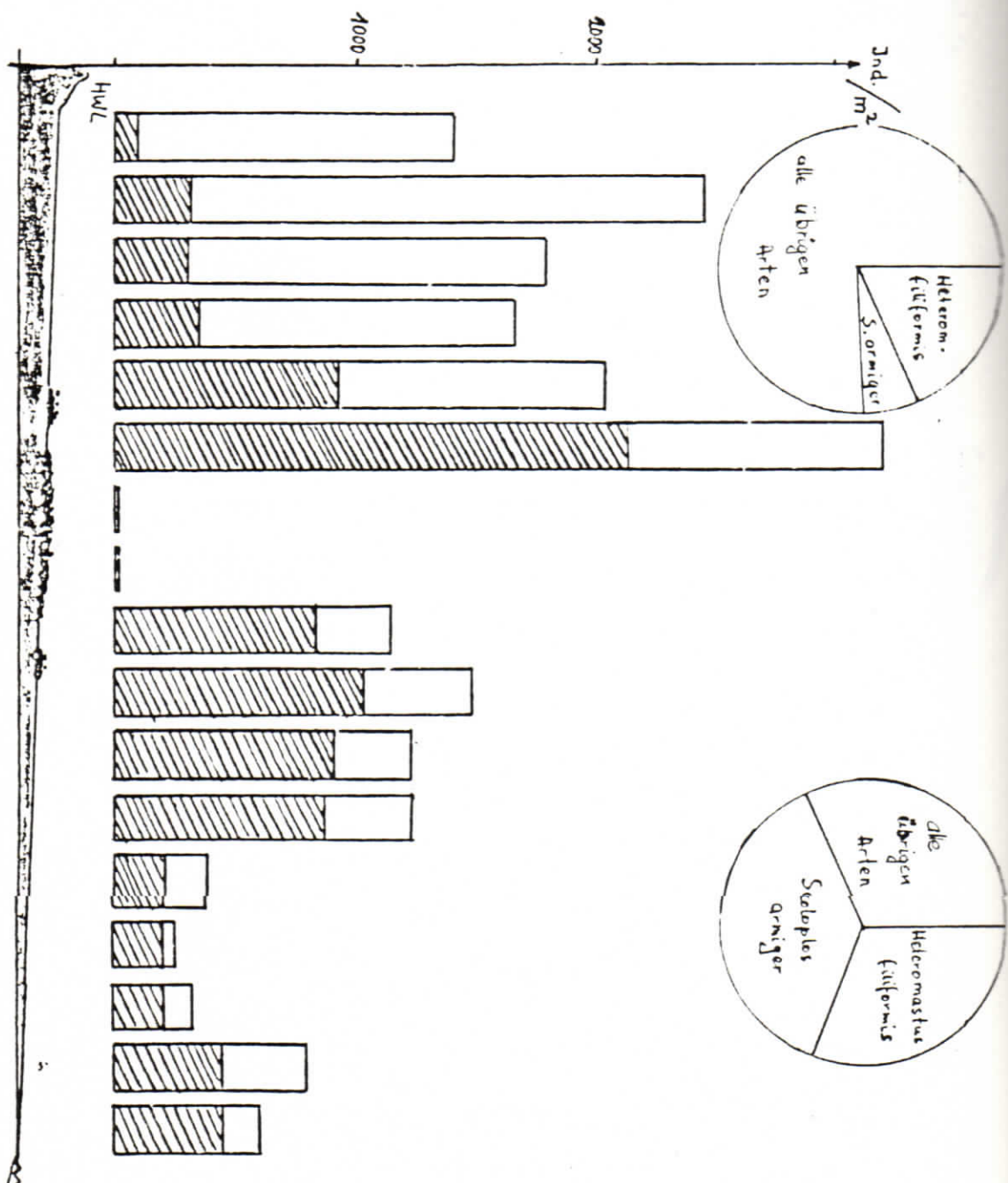
Die entlang von Profil 2 ermittelte Makrofaunaabundanz (Abb. 11) ergibt für den landwärts der Muschelbank gelegenen Abschnitt nur einen Anteil von 25 % für *Heteromastus filiformis* und *Scoloplos armiger* zusammen. *Peloscoides benedicti* und *Tharyx marioni* stellen in diesem durch die Abwässer des nahegelegenen Kläranlagenprießs beeinflussten Gebiet den weitaus größten Teil der Makrofauna. Zur Gesamtmakrofauna-Biomasse tragen sie jedoch aufgrund ihrer geringen Körpergröße wenig bei. Im Bereich unterhalb der Mytilus-Bänke stellen *Scoloplos armiger* und *Heteromastus filiformis* 2/3 der Makrofauna (Abb. 11). Aufgrund ihrer Dominanz wird im folgenden Abundanz, Biomasse und Verteilung dieser beiden Arten gesondert dargestellt.

3.2.1. Abundanz, Biomasse und Verteilung von *Scoloplos armiger*

Scoloplos armiger kommt im gesamten Untersuchungsgebiet vor, mit Ausnahme des anaeroben schlückigen Sediments unter den Miesmuschelbänken (Abb. 12). Er ist durchschnittlich mit einer Individuendichte von $430 \pm 129 \text{ Ind./m}^2$ und einer Biomasse von $4.15 \pm 1.92 \text{ g/m}^2$ ADW vertreten (Tab. 1). Seine mittlere Körpergröße beträgt $55.6 \pm 32.8 \cdot 10^{-3} \text{ ml}$ entsprechend $11.2 \pm 6.6 \cdot 10^{-3} \text{ g ADW}$. Er stellt 40 % der Makrofauna ($> 1 \text{ mm}$).

Ein Vergleich der Abundanzen (Tab. 1) von Profil 2, der *Scoloplos*- und der *Heteromastus*-Siedlung zeigt, daß *Scoloplos armiger* relativ gleichmäßig ver-

Abb. 11 Profil 2 : Abundanz der gesamten benthischen Makrofauna in Ind./m². Schräg liniiert: Abundanz von Scoloplos armiger und Heteromastus filiformis. Kreise: Anteile von Scoloplos armiger und Heteromastus filiformis an der Gesamtmakrofauna landwärts und seewärts der Miesmuschelbänke ().



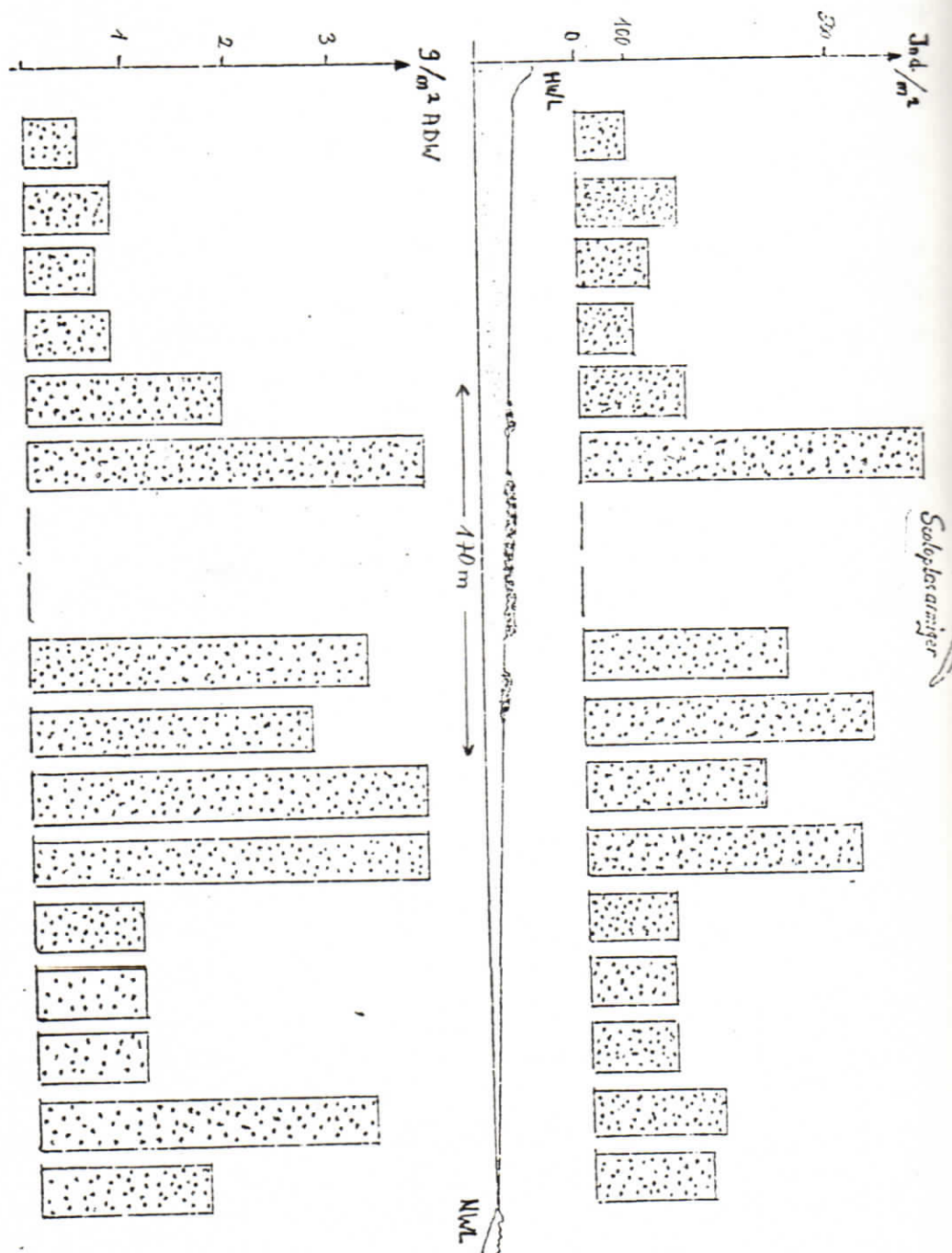


Abb. 12 Profil 2 : Abundanz (Ind./m²) und Biomasse (g/m² ADW) von *Scoloplos armiger*.

Tab. 1 Abundanz und Biomasse von Scoloplos armiger in drei Bereichen des Untersuchungsgebiets.

	Abundanz (Ind./m ²)	Biomasse (g/m ² ADW)
Scoloplos armiger		
Profil 2	292 ± 180	2.08 ± 1.27
Scoloplos-Siedlung	595 ± 113	6.28 ± 1.35
Heteromastus-Siedl.	458 ± 84	4.39 ± 0.67
$\bar{x}$	430 ± 169	4.15 ± 1.92

teilt ist. Im strandnahen Bereich ist er spärlicher vertreten. Weder Abundanz noch Biomasse sind mit der Entfernung von der Hochwasserlinie und somit der Überflutungsdauer korreliert.

3.2.2. Abundanz, Biomasse und Verteilung von Heteromastus filiformis

Heteromastus filiformis ist durchschnittlich mit einer Individuendichte von 421 ± 307 Ind./m² und einer Biomasse von 2.29 ± 0.98 g/m² vertreten (Tab. 2). Er stellt einen Anteil von 25 % an der gesamten Makrofauna (> 1 mm). Seine mittlere Körpergröße beträgt $26.5 \pm 11.7 \cdot 10^{-3}$ ml, entsprechend $5.4 \pm 2.9 \cdot 10^{-3}$ g ADW. Biomasse und Abundanz sind nicht mit der Überflutungsdauer korreliert.

Heteromastus filiformis zeigt nicht die gleichmäßige Verteilung wie Scoloplos armiger. Er ist im südlichen Teil des Untersuchungsgebiets (Scoloplos-Siedlung) wesentlich seltener als im nördlichen (Heteromastus-Siedlung). Dieses Phänomen läßt sich bereits äußerlich daran erkennen, daß die für Heteromastus

	Abundanz (Ind./m ²)	Biomasse (g/m ² ADW)
Heteromastus filiformis		
Profil 2	347 ± 369	1.41 ± 1.29
Scoloplos-Siedlung	71 ± 32	0.42 ± 0.2
Heteromastus-Siedl.	794 ± 97	4.58 ± 0.89
$\bar{x}$	421 ± 307	2.29 ± 0.98

Tab. 2 Abundanz, Biomasse von Heteromastus filiformis in drei Bereichen des Untersuchungsgebiets.

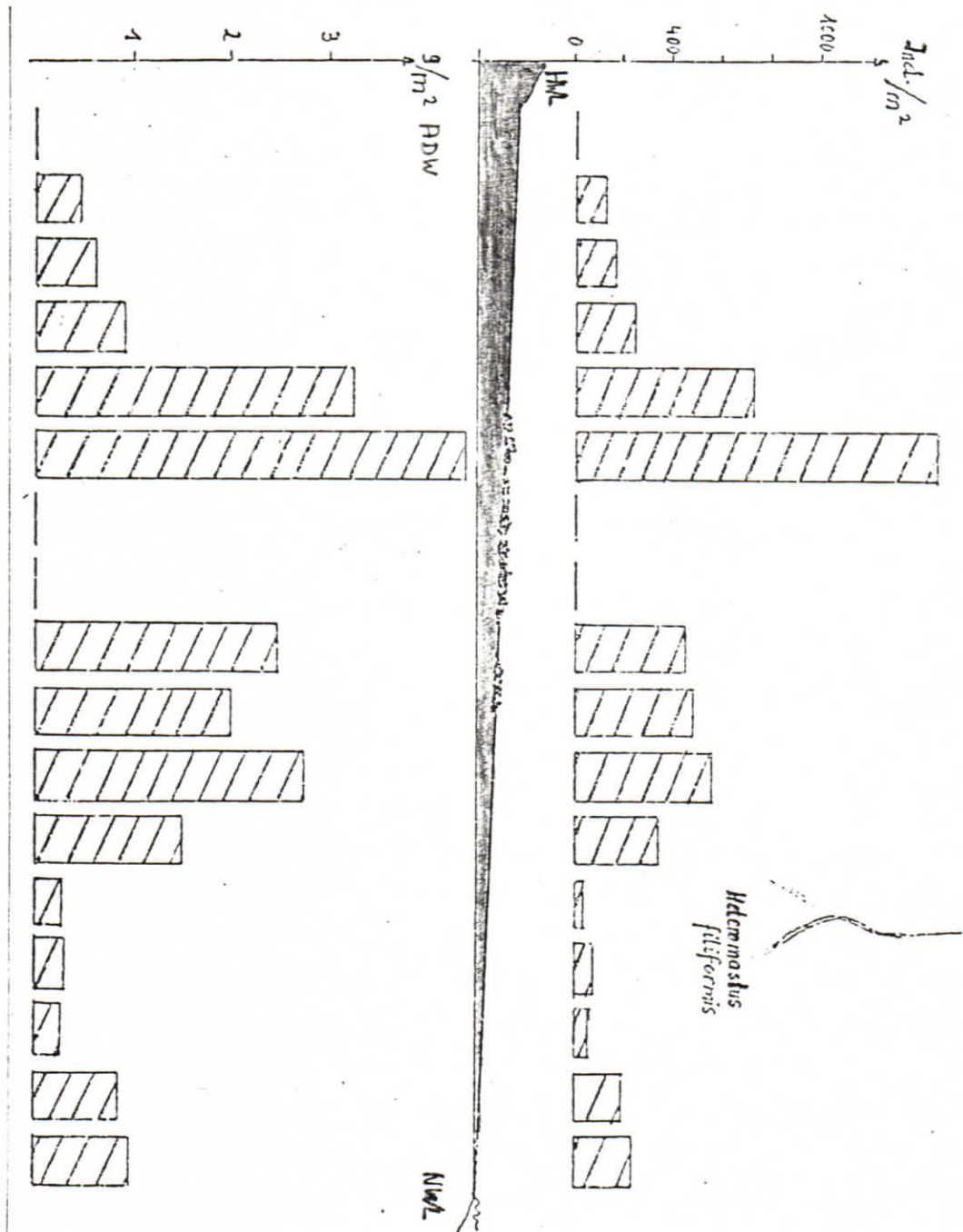


Abb. 13 Profil 2 : Abundanz (Ind./m²) und Biomasse (g/m² ADW) von *Heteromastus filiformis*.

filiformis typischen schwarzen Kothäufchen auf dem Wattboden in der Scolopos-Siedlung selten sind.

Auch Heteromastus filiformis besiedelt nicht das Sediment unter den Miesmuschelbänken. Er ist jedoch häufig in feinsandig-schlammigen Böden, die nicht von Mytilusbänken bedeckt sind, zu finden. Aus den Muschelbänken werden bei starkem Seegang oft größere Teile herausgerissen. Das derart entblößte schlammige Sediment bietet sehr gute Siedlungsmöglichkeiten für Heteromastus filiformis, so daß dieser an solchen Stellen in hohen Dichten (über 1000 Ind./m²) zu finden ist. Im Verlauf einiger Monate versanden solche Gebiete jedoch wieder durch biotische und abiotische Sedimentumlagerungen und Sandeintrag vom nahegelegenen Lister Haken. Andere benthische Arten wandern ein. In der Umgebung der Muschelbänke findet man deshalb viele Übergangsbereiche zwischen schlammigem und sandigem Untergrund. Die Probestellen in unmittelbarer Nähe und zwischen den Muschelbänken auf Profil 2 (Abb. 13) dienen hierzu als Beispiel.

3.3. Darminhaltsuntersuchungen bei Nephthys hombergi

Bei Durchsicht der Därme fand ich folgende Tiere bzw. Teile von ihnen:

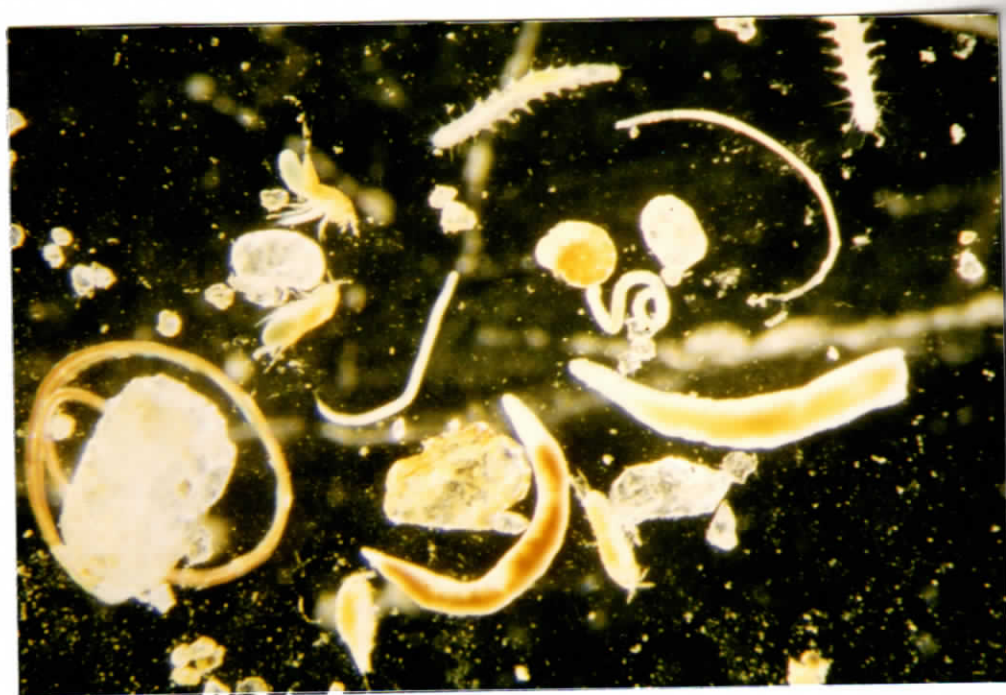
- Scoloplos armiger (O.F. Müller)
- Heteromastus filiformis (Claparède)
- Eteone longa (Fabricius)
- Corophium arenarium (Crawford)
- Nematoden

In der Scoloplos-Siedlung wurden 141 Nephthys hombergi ausgegraben und ihr Darm auf gefressene Tiere untersucht. Dabei zeigte sich, daß 70 % (99 Ind.) nichts gefressen hatten bzw. ich keine identifizierbare Nahrung in ihren Därmen fand. Bei 19 % (27 Ind.) ließ sich Scoloplos armiger, bei 8 % (11 Ind.) Heteromastus filiformis und bei 3 % (4 Ind.) Nematoden im Darm lumen nachweisen. Identifiziert wurden die Polychaeten anhand ihrer Borsten, die Nematoden aufgrund ihrer schwer verdaulichen Cuticula. Ich fand einmal einen Corophium arenarium, den ich an seinen Beinen und Mundwerkzeugen erkennen konnte.

Abb. 14a Die im Darm von *Nephtys hombergii* gefundenen Beutetiere *Heteromastus filiformis* (links oben), *Scoloplos armiger* (rechts oben) und *Eteone longa* (unten)



Abb. 14b Die im Darm von *Nephtys hombergi* gefundenen Beutetiere *Corophium arenarium* (oben) und diverse Meiofaunatiere (unten), von denen *Nephtys hombergi* in erster Linie Nematoden (Pfeil) frisst.



Ein anderes Bild zeigten die untersuchten *Nephtys hombergi* aus der Heteromastus-Siedlung. Hier hatten 60 % (46 Ind.) einen leeren Darm, lediglich 7 % (5 Ind.) hatten *Scoloplos armiger*, dagegen 23 % (18 Ind.) *Heteromastus filiformis* und 10 % (8 Ind.) Nematoden gefressen. Insgesamt untersuchte ich 77 Tiere aus diesem Gebiet.

Haben verschieden große *Nephtys hombergi* ein unterschiedliches Beutespektrum? Um diese Frage zu beantworten, stellte ich die Anteile der einzelnen Beutetierarten an der Gesamtbeute einer Größenklasse graphisch dar (Abb. 15). Es zeigt sich deutlich, daß die Bedeutung der Nematoden als Beuteorganismen mit steigender *Nephtys hombergi*-Körpergröße abnimmt, während die Bedeutung von *Scoloplos armiger* und *Heteromastus filiformis* zunimmt.

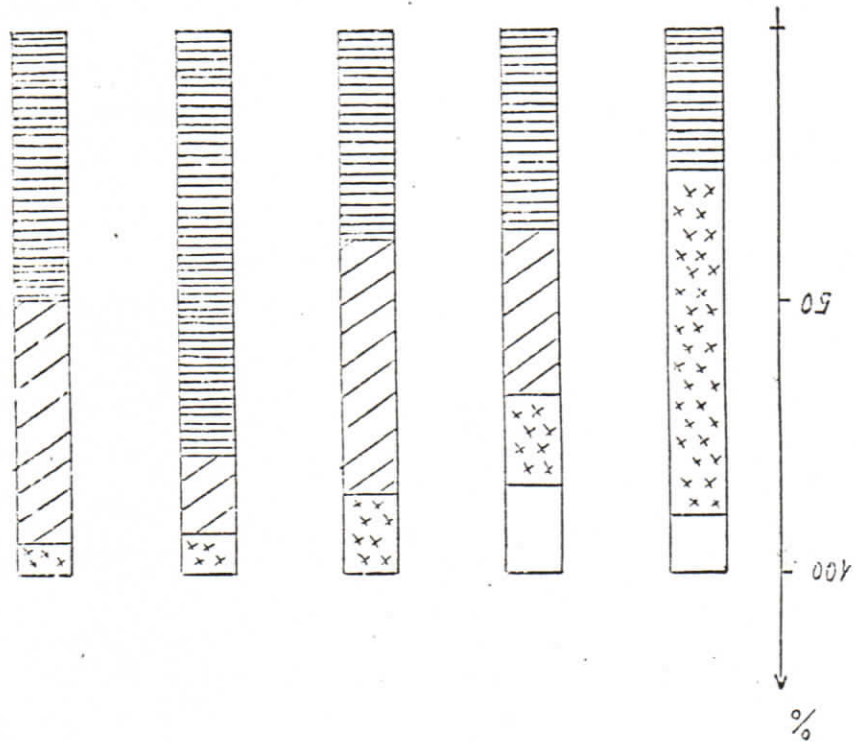


Abb. 15 Anteil einzelner Beutetierarten von *Nephtys hombergi* an der Gesamtbeute einer Größenklasse. *Scoloplos armiger* (waagrecht linient), *Heteromastus filiformis* (schräg linient), Nematoden (Sternchen), übrige (weiß).

Bei einem Vorversuch setzte ich 10 grobe *Nephtys hombergi* (>100 mm, >1 ml) in jeden Testbehälter. Die Proben wurden nach 10 Tagen durchgesehen. Es zeigte sich, daß *Nephtys hombergi* die gesamte Makrofauna signifikant reduziert hatte, an einzelnen Arten jedoch nur *Scoloplos armiger* und *Anatides mucosa*. In der Tendenz ergab sich auch eine Abnahme beim Schlückkrebs *Corophium arenarium*, die allerdings nicht signifikant war (Tab. 3). Neben dem Wegfraß der Beutetierindividuen ermittelte ich zusätzlich den prozentualen Anteil einzelner Arten an der gesamten Makrofauna sowohl in den Testbehältern, als auch in den

3.4.1. Kurzzeitversuch mit stark erhöhter *Nephtys hombergi*-Dichte

Ebenso wie die Darminhaltsuntersuchungen sollen die Nahrungswahlversuche Aufschluß über das Beutespektrum von *Nephtys hombergi* geben. Darüber hinaus soll sein Einfluß auf die ihn umgebende gesamte benthische Makrofauna festgestellt werden. Ich führte eine Reihe von Versuchen durch, bei denen ich Versuchsdauer und Anzahl der eingesetzten *Nephtys hombergi* variierte.

3.4. Nahrungswahlversuche im Freiland

Abb. 15 zeigt, daß Nematoden in erster Linie von kleinen *Nephtys hombergi*, speziell von der 0 - Gruppe gefressen werden. Ich fand sie jedoch auch noch in Tieren von einem Körpervolumen bis zu 0.6 ml. In zwei Fällen fand ich Nematoden zusammen mit *Heteromastus filiformis*, wobei es bei einem 1.6 ml großen Tier so aussah, als befände sich der Nematode im Darm des Capitelliden. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß junge *Nephtys hombergi* kleinere Makrofauna (neben juvenilen *Scoloplos armiger* wurde einmal ein *Pygospio elegans* gefunden) und Meiofauna, in erster Linie Nematoden (ich entdeckte bei einer hier nicht festgehaltenen Darminhaltsanalyse einen freilebenden Plathelminth, höchstwahrscheinlich einen Proseriat) erbeuten. Größere, ältere *Nephtys hombergi* verzehren hauptsächlich adulte *Scoloplos armiger* und *Heteromastus filiformis*. Neben dem bereits erwähnten *Corophium arenarium* fand ich bei einer oben nicht aufgeführten Darminhaltsanalyse einen *Eteone longa*, in dessen Darm sich wiederum Borsten von *Pygospio elegans* nachweisen ließen.

Kontrollen. Hier zeigte sich bei *Scoloplos armiger* und *Corophium arenarium* kein signifikanter Unterschied, wohl aber bei *Anatides mucosa*, bei dem der relative Wegfraß in der gleichen Größenordnung wie der eigentliche Wegfraß (% Ind.) lag. Ein Vergleich der ebenfalls ermittelten *Scoloplos armiger*-Volumina ergab eine signifikante Reduktion von 2.9 ± 0.9 ml, in den Kontrollen auf 1.8 ± 0.3 ml in den Testbehältern.

Indiv. / 0.0706 m ²	Kontrolle	Test	Wegfraß (%)	sign.
Gesamtmakrofauna	92 ± 15	93 ± 9	31	*
<i>Scoloplos armiger</i>	52 ± 10	35 ± 4	33	*
<i>Anatides mucosa</i>	19 ± 11	2 ± 3	88	*
<i>Corophium arenarium</i>	10 ± 5	5 ± 4	--	(*)

Tab. 3 Wegfraß der Makrofauna durch *Nephtys hombergi* im Vorversuch, aufgeschlüsselt nach einzelnen Arten. Signifikante Abweichungen von Kontrolle zu Test sind durch ein * gekennzeichnet (p 5%), (*) bedeutet: p 10%.

Um beim Kurzzeitversuch einen eventuellen Unterschied in der Nahrungswahl zwischen großen und kleinen *Nephtys hombergi* unterscheiden zu können, benutzte ich zwei Testreihen, eine mit großen (> 100 mm, > 1 ml) *Nephtys hombergi* ($N_6 = 6$ Individuen pro Testbehälter) und eine mit kleinen (< 100 mm, < 1 ml) ($n_6 = 16$ Individuen pro Testbehälter). Beide wurden gegen eine Kontrolle getestet (Abb. 16). Probenumfang: $n = 7 + 7 + 7$. Die Biomassen der eingesetzten großen *Nephtys hombergi* verhielten sich zu denen der kleinen wie 1 : 2.7, aus diesem Grunde nahm ich 6 große und 16 kleine ($16/6 = 2.7$). Der Versuch zeigt, daß die 16 kleinen etwas mehr fraßen als die 6 großen *Nephtys hombergi*.

Die Ergebnisse dieses Versuchs decken sich mit denen des Vorversuchs. Die gesamte Makrofauna wurde reduziert ($n_6: 35\%$; $N_6: 18\%$), das Ergebnis für N_6 ist allerdings nicht signifikant ($p = 15\%$). Ähnlich wie beim Vorversuch war ein starker Unterschied bei den Polychaeten *Anatides mucosa* und *Scoloplos armiger* zu verzeichnen. *Corophium arenarium* gehört eventuell auch zum Beutespektrum von *Nephtys hombergi* (siehe auch Darminhaltsuntersuchungen 3.3.), spielt jedoch, wie die fehlende Signifikanz zeigt, keine große Bedeutung. Auffallend ist, daß die Wegfräßen (Individuen) bei *Scoloplos armiger* mit 39 % (N_6)

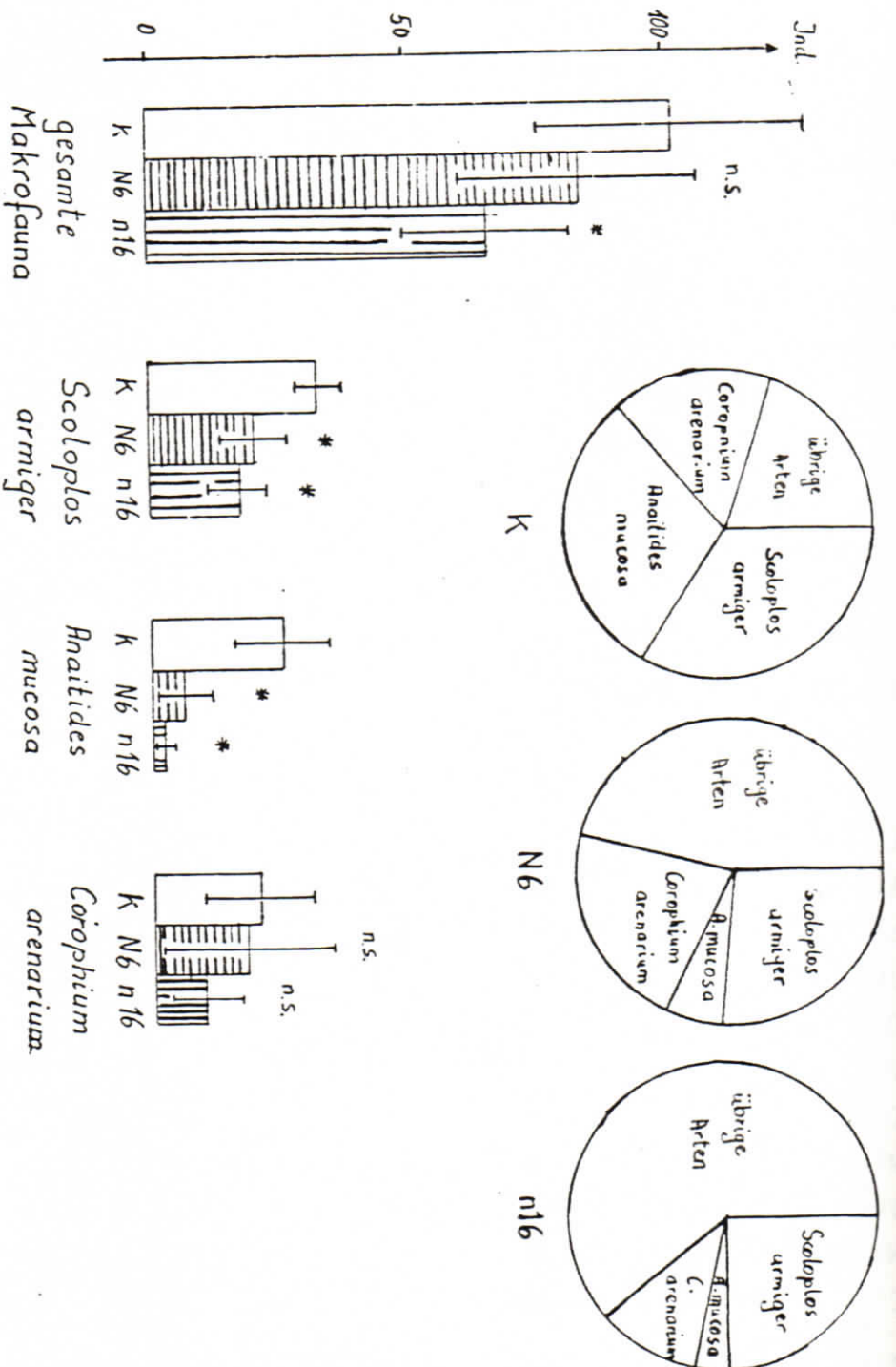


Abb. 16 Kurzzeitnahrungswahlversuch in der Scoloplos-Siedlung. K = Kontrolle, N6 = Einsetzen von 6 großen Nephtys hombergii (>100 mm, >1 ml), n16 = Einsetzen von 16 kleinen Nephtys hombergii (<100 mm, <1 ml). Angegeben sind Mittelwerte (mit Standardabweichung) für je 7 Versuchsbehälter ($n=7+7+7$). Signifikante Abweichungen von Kontrollen zu N6 und n16 sind mit einem * gekennzeichnet (p 5%). N6 und n16 unterscheiden sich nicht signifikant.

Tab. 5 Meiofauna (erfaßt mit dem 0.08 mm Sieb) als potentielle Beute kleiner (n16) und großer (N6) Nephthys hombergi im Freilandversuch. Angegeben sind Mittelwerte (mit Standardabweichung) für die Probengröße 3 cm² / 0 - 5 cm Tiefe je Versuchsbehälter (n = 6 + 6 + 6). In keinem Fall lieferte der U-Test signifikante Unterschiede.

Meiofauna (<0.08 mm)	Kontrolle	N6	n16
Total	261 ± 105	217 ± 119	298 ± 92
Nematoden	202 ± 44	159 ± 49	220 ± 39
Ostracoden	12 ± 8	18 ± 11	10 ± 5
Copepoden	24 ± 5	25 ± 12	37 ± 13
Plathelminthen	14 ± 6	7 ± 4	15 ± 9
Gastrotreichen	8 ± 3	8 ± 2	13 ± 5
Tardigraden	1 ± 1	0 ± 1	3 ± 2

Tab. 4 Kleine Makrofauna (erfaßt mit dem 0.25 mm Sieb) als potentielle Beute kleiner (n16) und großer (N6) Nephthys hombergi im Freilandversuch. Angegeben sind Mittelwerte (mit Standardabweichung) für die Probengröße 30 cm² / 0 - 15 cm Tiefe je Versuchsbehälter (n = 6 + 6 + 6). In keinem Fall liefert der U-Test signifikante Unterschiede.

Kleine Makrofauna	Kontrolle	N6	n16
Total	125 ± 47	126 ± 51	131 ± 29
Cerastoderma edule	(0) 71 ± 40	96 ± 31	91 ± 24
Macoma balthica	(0) 3 ± 2	2 ± 1	2 ± 2
Anatides mucosa	(0) 8 ± 2	1 ± 1	3 ± 1
Nephthys hombergi	(0) 2 ± 1	0 ± 0	1 ± 1
Corophium arenarium	(0) 6 ± 4	0 ± 1	7 ± 3
Scalloplos armiger	(0) 31 ± 9	20 ± 4	22 ± 9
Oligochaeten	0 ± 0	2 ± 1	0 ± 0
Tharyx marioni	3 ± 1	4 ± 2	1 ± 1
Pygospio elegans	0 ± 0	1 ± 1	1 ± 0
Eteone longa	(0) 1 ± 0	0 ± 0	1 ± 0
Carcinus maenas	(0) 0 ± 1	0 ± 1	2 ± 1

und 44 % (n16) recht hoch sind, während der relative Wegfraß (siehe Vorversuch) bei N6 nur 21 % und n16 27 % betrug. Beim Vorversuch war für Scoloplos arminger gar kein relativer Wegfraß zu verzeichnen. Anaitides mucosa zeigt dagegen einen sehr hohen relativen Wegfraß. Hieraus schließe ich, daß Nephtys hombergi Anaitides mucosa gegenüber Scoloplos arminger als Beute vorzieht. Auffallend ist, daß Anaitides mucosa in den Kontrollbehältern viel stärker vertreten war, als es für die Station in der Scoloplos-Siedlung üblich ist. Die Abundanzuntersuchungen ergaben im Schnitt 4 Individuen pro Behälter, in den Kontrollen waren es 25. Diese 6 - fache Erhöhung ist dadurch zu erklären, daß beim Eindringen der Behälter ins Sediment einige Tiere verletzt oder gar getötet wurden. Der Aasfresser Anaitides mucosa wird durch den Verwesungsgeruch angelockt. Während er sich in den Kontrollbehältern ungestört aufhalten kann, ist er in den Testbehältern einem hohen Feinddruck durch Nephtys hombergi ausgesetzt, so daß die Anaitides mucosa-Dichten hier teilweise unterhalb der normalen Dichte lagen (2-3 Ind./Versuchsbehälter). Eine Wirkung von Nephtys hombergi auf die restliche Fauna ist weder im Vorversuch noch im eigentlichen Versuch nachzuweisen. Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen Tests und Kontrollen. Zusätzlich zu den Proben für die große Makrofauna (> 1 mm) entnahm ich noch drei Proben für die kleine Makrofauna je Versuchsbehälter. Die Aufzucht aus diesen Proben entnommenen Tiere zeigt keine auffälligen Unterschiede zwischen Test und Kontrolle (Tab. 4). Dies gilt sowohl für die Summe aller in einer Probe enthaltenen Tiere, als auch für jede einzelne Art. In nennenswerten Mengen trat nur die 0 - Gruppe der Herzmuschel Cerastoderma edule (70 - 100 Ind./Probe) und die 0 - Gruppe von Scoloplos arminger (20 - 30 Ind./Probe) auf. Ebenfalls mit negativem Ergebnis verlief ein Test, der klären sollte, ob Nephtys hombergi nachweisbar, das heißt signifikant die Meiofauna reduziert. Die Meiofauna wurde aufgeschlüsselt nach Nematoden, Plathelminthen, Ostracoden, Copepoden, Gastropoden und Tardigraden. Weder die einzelnen Gruppen noch deren Summe unterscheidet sich signifikant in Test und Kontrolle (Tab. 5).

3.4.2. Langzeitversuch mit erhöhter Nephtys hombergii-Dichte

Um langfristige Einflüsse von Nephtys hombergii auf die Wattfauna zu untersuchen, setzte ich einen Nahrungswahlversuch mit 5 Nephtys hombergii pro Testbehälter an. Die Versuchsdauer betrug 43 Tage. Zusätzlich zu Test und Kontrolle (je 6) entnahm ich 6 Leerproben, die die Größe der Testbehälter hatten, je drei links bzw. rechts des Versuchs, um eventuelle Wirkungen der Behälter als solche auf die eingeschlossene Wattfauna zu erfassen.

Für die gesamte Makrofauna läßt sich sagen, daß die Anzahl der Individuen sich in den Kontrollen auf das 1,6 - fache gegenüber dem freien Watt (Leerproben) erhöht hatte. Diese Tatsache kann dadurch erklärt werden, daß die Behälter besonders für die einem starken Feinddruck ausgesetzten 0 - Gruppen von Nereis diversicolor und Carcinus maenas ein willkommenes Refugium bildeten. Das gilt sowohl für die Kontrollen als auch für die Tests. Demzufolge scheint Nephtys hombergii diese Arten nicht zu fressen.

Gemieden werden die Testbehälter von Scoloplos armiger, was ein signifikanter Rückgang auf 3/4 seiner Abundanz in den Kontrollbehältern verdeutlicht (Abb. 17). Sein Anteil an der Gesamtmakrofauna ist somit auf die Hälfte gesunken, von 63 % auf 30 %. Die Scoloplos armiger-Volumina dagegen sanken nur geringfügig (um 17 % - nicht signifikant). Das kann bedeuten, daß in erster Linie kleinere Scoloplos armiger zurückgegangen sind.

Neben der positiven Auswirkung der Reduktion des Feinddrucks bei vielen Arten in den Testbehältern gibt es sicherlich für manche Arten den Nachteil, daß sich unter der Gaze bei langer Versuchsdauer sehr viel Sediment anhäuft, sowie daß das Interstitialwasser wegen der Behälterwandung und der Gaze schlechter ausgetauscht wird. Die eingeschlossenen Tiere haben wahrscheinlich weniger Sauerstoff zur Verfügung und anfallende Stoffwechselentprodukte werden schlechter abtransportiert (Abb. 18).

Der Effekt von Nephtys hombergii auf die Gesamtmakrofauna in den Testbehältern ist ein Ausgleich der 1,6 - fachen Erhöhung vom normalen Wattboden zu den Kontrollbehältern. Die Zusammensetzung der Fauna im Test ist jedoch sehr unterschiedlich zu den Leerproben. Signifikanter Wegfall ist bei Scoloplos armiger und Heteromastus filiformis zu verzeichnen:

- Scoloplos armiger: 42 % von 37 (Kontrolle) auf 15 Ind./Behälter (Test)
- Heteromastus filiformis: 84 % von 11 (Kontroll.) auf 2 Ind./Behälter (Test).

Signifikant zurückgegangen sind zwar auch Eteone longa und Lanice conchilega

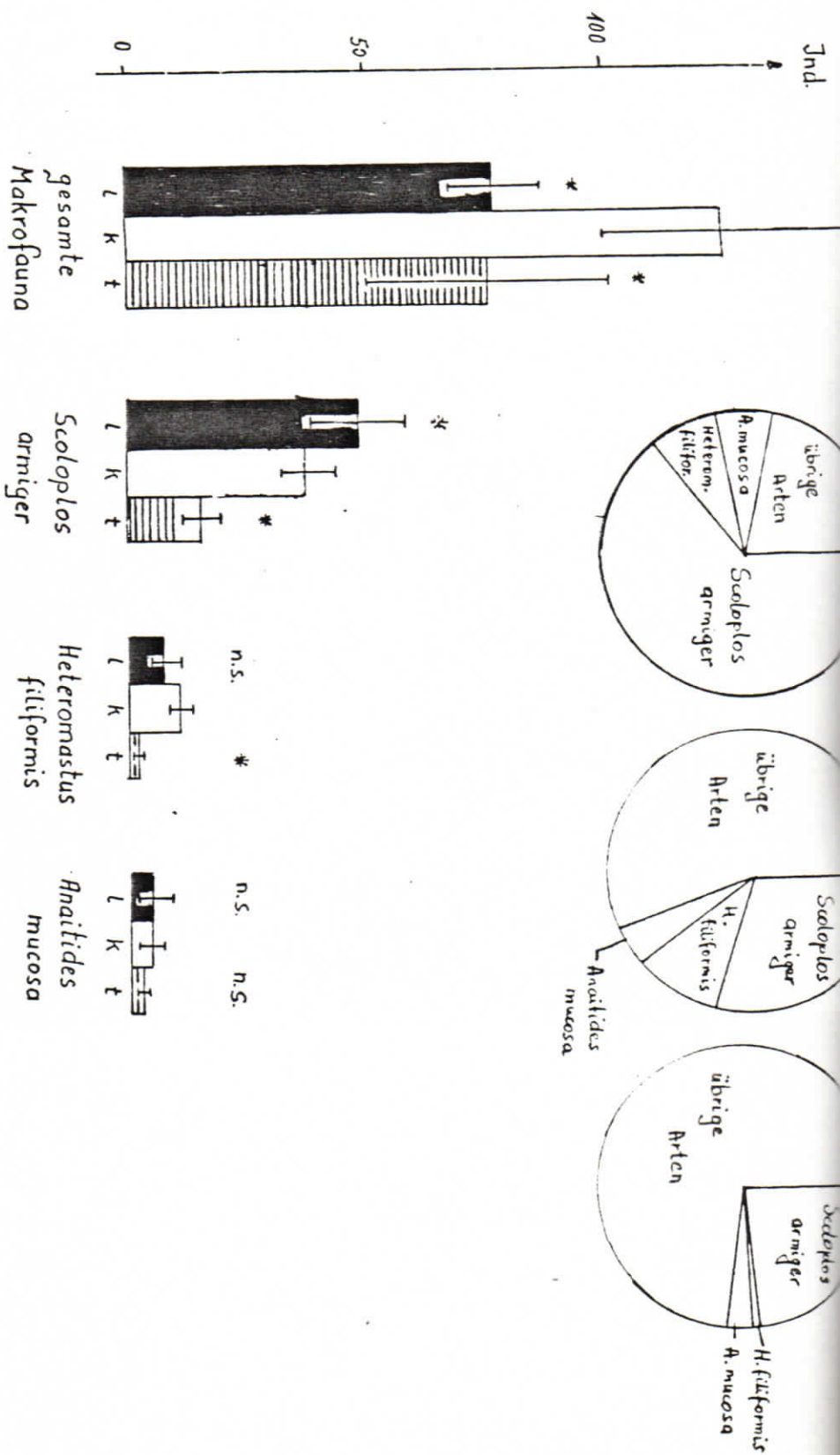


Abb. 15 Langzeitversuch mit erhöhter *Nephtys hombergii*-Dichte in der *Scoloplos*-Siedlung. l = Leerprobe, am Ende des Versuchs, k = Kontrolle, t = Test. Es wurden 5 große *Nephtys hombergii* (> 100 mm, > 1 ml) eingesetzt. Angegeben sind Mittelwerte (mit Standardabweichung) für je 6 Versuchsbehälter ($n=6+6+6$). Signifikante Unterschiede von Kontrollen zu Leerproben bzw. zum Test sind mit einem * gekennzeichnet (p 5%).

ich halte dieses Ergebnis jedoch aufgrund geringerer Abundanz für fragwürdig. Ein zusätzlicher, hier nicht näher beschriebener Versuch in einem Areal mit hoher *Lanice conchilega*-Dichte und die Ergebnisse der Darminhaltsuntersuchungen verdeutlichen, daß *Lanice conchilega* als Beutetier von *Nephtys hombergi* nicht in Frage kommt, zumal seine Wohnröhren sehr stabil gebaut sind und es deshalb für *Nephtys hombergi* schwer sein dürfte, ihn zu erbeuten.



Abb. 18 Starke Sedimentanhäufung unter der Gaze bei langer Versuchsdauer. Die Schnecke *Littorina littorea* nutzt die Gaze als Weidefläche.

Entgegen den Ergebnissen des Kurzzeitversuchs liegt keine signifikante Verringerung der *Anatides mucosa*-Abundanz vor. Sämtliche Tiere, die beim Eindringen der Versuchsböden zu Beginn des Versuchs getötet oder verletzt worden waren, waren am Ende des Versuchs entweder von Aasfressern gefressen oder aber verwesend. Deshalb bestand für *Anatides mucosa* kein Anreiz mehr, die Versuchsböden in großer Zahl aufzusuchen. Eine nicht erhöhte *Anatides mucosa*-Dichte kann von *Nephtys hombergi* scheinbar nicht weiter verringert werden, da die Chance, auf diesen zu treffen, zu gering geworden ist. Auffällig ist weiterhin der hohe Wegfall von *Heteromastus filiformis*. Obwohl *Scoloplos armiger* dreimal so häufig ist wie dieser, wurde er nur um 42 % reduziert, *Heteromastus filiformis* dagegen um 84 %.

3.4.3. Langzeitversuch mit natürlicher Dichte von *Nephtys hombergi*

Bei den vorangegangenen drei Versuchen habe ich immer mit stark erhöhter *Nephtys hombergi*-Dichte gearbeitet. Dieses Verfahren könnte die Beutewahl und das übrige Freßverhalten von *Nephtys hombergi* in einer Weise beeinflussen, wie es unter natürlichen Bestandsdichten nicht auftritt. Um die Bedeutung von *Nephtys hombergi* für die übrige Bodenfauna des Gebietes zu beurteilen, habe ich daher in diesem Versuch dessen Dichte nur geringfügig modifiziert. Außerdem mußten die Behälter für andere, speziell epibenthische Räuber zugänglich sein. Ziel dieses Versuchs war zum einen, herauszufinden, ob auch wenige *Nephtys hombergi* ihre Beute zusätzlich über das durch andere Räuber gesteckte Maß sichtbar verringern, und zum anderen, ob, falls eine solche Verringerung eintritt, diese direkt von der vorhandenen *Nephtys hombergi*-Dichte abhängig ist.

Ich hatte herausgefunden, daß *Nephtys hombergi*, selbst, wenn man in einem Versuchsbehälter seine Dichte sehr stark erhöht, nur in geringem Maß über die Sedimentoberfläche abwandert (siehe 3.7.1.). Deshalb wurden bei diesem Versuch die Versuchsbehälter nicht nach oben durch eine Gaze abgelassen.

	L 1	L 2	V
Gesamtmakrofauna	140 + 22	122 + 20	118 + 19
<i>Scoloplos armiger</i>	34 + 7	29 + 3	33 + 8
<i>Heteromastus filiformis</i>	55 + 10	61 + 11	50 + 16
<i>Nephtys hombergi</i>	1.3 + 0.7	0.3 + 0.5	1.6 + 1.1

Tab. 6 Makrofaunaabundanz zu Beginn (L1) des Langzeitversuchs mit natürlicher

Nephtys hombergi-Dichte am 16.8.84 und bei Beendigung am 13.10.84 (L2) im Sediment neben der Versuchsfläche und in den 6 Versuchsbehältern (V) mit geringer *Nephtys hombergi*-Abundanz (1 Ind./Behälter) am 12.10.84. Aufgeführt sind die Mittelwerte (mit Standardabweichung) für die Probengröße 0.0706 m²/0-25 cm Tiefe je Probenbehälter ($n = 6 + 6 + 6$). Der U - Test liefert nur für *Nephtys hombergi* (L2 gegen L1, L2 gegen V) einen signifikanten Unterschied ($p \leq 5\%$).

Auch die Gesamtmakrofauna-Individuenzahlen in den sechs Versuchsbehältern mit geringer *Nephtys hombergi*-Dichte (V) unterscheiden sich nur gering von den zwei Leertuben. (Tab. 6), ein Beweis, daß nach oben offene Behälter kei-

nen gravierenden Einfluß auf die in ihnen enthaltenen Tiere haben, mit Ausnahme von *Nephtys hombergi*, der den im freien Watt herrschenden Trend dieses Gebietes zu verlassen, nicht folgen konnte oder möglicherweise in den Versuchsbehältern einen besseren Schutz vor eigenen Freßfeinden fand, die von dessen seitlichen Wandungen abgehalten wurden.

Nephtys hombergi-Biomasse gegen

Scoloplos armiger-Individuen : $y = 36.7 - 0.39 x$ $r = -0.60$

Heteromastus filiformis-Ind. : $y = 51.9 - 0.76 x$ $r = -0.55$

S. armiger & *H. filiformis*-Ind. : $y = 88.6 - 1.15 x$ $r = -0.63$

Gesamtmakrofauna-Individuen : $y = 120.5 - 0.95 x$ $r = -0.49$

$\bar{x}$: $r = -0.568 \pm 0.05$

restliche Fauna (Ind.) : $y = 31.9 + 0.2 x$ $r = 0.21$

Nephtys hombergi-Individuen gegen

Scoloplos armiger-Individuen : $y = 33.8 - 3.50 x$ $r = -0.43$

Heteromastus filiformis-Ind. : $y = 52.8 - 10.7 x$ $r = -0.60$

S. armiger & *H. filiformis*-Ind. : $y = 86.6 - 14.2 x$ $r = -0.61$

Gesamtmakrofauna-Individuen : $y = 124.8 - 15.1 x$ $r = -0.60$

$\bar{x}$: $r = -0.56 \pm 0.05$

restliche Fauna (Ind.) : $y = 38.2 - 0.87 x$ $r = -0.07$

Tab. 7 Das Verhältnis von *Nephtys hombergi*-Individuenzahl und -Biomasse zu

den Individuenzahlen der Gesamtmakrofauna und einzelnen Arten darge-
stellt durch Regressionsgeraden, Probenumfang: $n = 20$. Die Korrelatio-
nen sind bis auf *Nephtys hombergi*-Individuen gegen *Scoloplos armiger*-
Individuen signifikant ($p 5\%$). Beide *Nephtys hombergi*-Parameter sind
negativ mit den aufgeführten Individuenzahlen der potentiellen Beute-
tiere korreliert, und zwar in gleichem Maße, wie die Mittelwerte der
Korrelationskoeffizienten zeigen. Ein Zusammenhang zwischen den *Nephtys*
hombergi-Parametern und den Individuenzahlen der restlichen Fauna ist
nicht nachzuweisen.

Wie aus Tab. 7 hervorgeht, besteht ein deutlicher Zusammenhang zwischen *Nephtys*
hombergi-Abundanz und -Biomasse und dem Rückgang sowohl der Gesamtmakrofauna

Scoloplos armiger

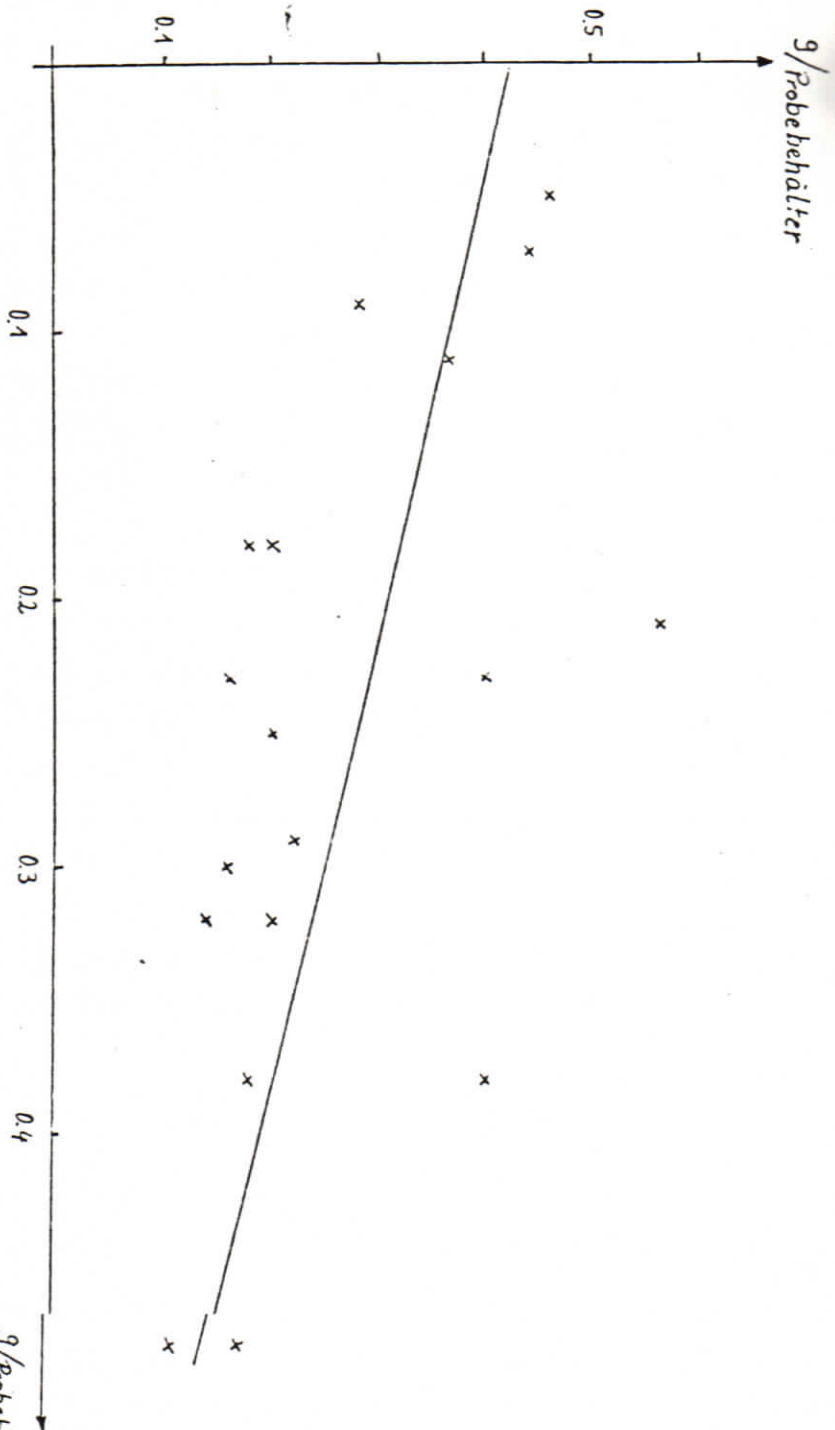


Abb. 19 Regressionsgerade für das Verhältnis von Scoloplos armiger-Biomasse zu Nephtys hombergii-Biomasse (jeweils g/Versuchsbeh. ADW) in den Versuchsbehältern des Nahrungswahlversuchs mit natürlicher Nephtys hombergii-Dichte in der Heteromastus-Siedlung. Für die Erklärung siehe Text. $y = 0.42 - 0.058 x$ ($r = 0.58$, $n = 20$)

als auch einzelner Arten, die nachweislich von ihm gefressen wurden (siehe Darminhaltsanalysen). Die Auftragung der Regressionsgeraden für das Verhältnis von Scoloplos armiger - Biomasse zu Nephlys hombergi - Biomasse bestätigt diesen Zusammenhang (Abb. 19). Da die Mittelwerte der je vier Korrelationskoeffizienten aus Tab. 7 etwa gleich groß sind, kann sowohl die Individuendichte (Ind./m^2) als auch die Biomasse (g/m^2 ADW) als Maß für den von Nephlys hombergi ausgeübten Feinddruck auf seine Beutetiere angesehen werden. Ein Einfluß von Nephlys hombergi auf andere benthische Arten (restliche Fauna) ist nicht nachzuweisen.

3.5. Nahrungswahlversuch mit Nephlys hombergi im Labor

Die Freilanduntersuchungen und die Darminhaltsanalysen zeigten, daß sich die Nahrungswahl von Nephlys hombergi nur bedingt nach der Häufigkeit bestimmter Beutetierarten richtet. Er hat offenbar bestimmte Präferenzen bei der Wahl seiner Beute. Ein Laborversuch soll dieses Ergebnis noch einmal überprüfen. Es wurden jeweils einem Nephlys hombergi die gleiche Anzahl bestimmter Beutetiere angeboten. Ich setzte die Tiere in Plastiktöpfe, die oben und unten mit Gaze ($0,125 \text{ mm}$) bespannt und mit gestiebtem (1 mm) Watboden gefüllt waren. Die Töpfe hatten einen Durchmesser von 13 cm und eine Tiefe von 10 cm , der Inhalt betrug $1,3 \text{ l}$. Bei der Testreihe ($n = 7$) setzte ich in jeden Topf einen Nephlys hombergi, vier Scoloplos armiger, vier Heteromastus filiformis und vier Anaitides mucosa. Bei der "Anatides-Kontrolle" ($n = 7$) ließ ich Nephlys hombergi weg, bei der "eigentlichen Kontrolle" ($n = 7$) fehlten zusätzlich die vier Anaitides mucosa. So konnte ich ermitteln, ob der Phyllodoce für einen eventuellen Wegraß der beiden anderen Arten mitverantwortlich ist. Alle 21 Töpfe ($n=7+7+7$) wurden in ein mit Seewasser durchspültes und mit Luft (Spülstein) angereichertes Aquariumbecken gestellt (Abb. 20). Nach 6 Tagen nahm ich die Töpfe heraus und zählte die noch vorhandenen Tiere. Alle 7 Nephlys hombergi wurden getötet und ihr Darminhalt untersucht.

Beim Auszählen der Tiere am Ende des Versuchs zeigte sich folgendes Bild (Abb. 21) :

I. Die Kontrolltöpfe mit je 4 Scoloplos armiger und je 4 Heteromastus filiformis : Scoloplos war in gleicher Individuenzahl vorhanden, jedoch wurden etwa 10% beim Fangen und Einsetzen verstümmelt. Bei Heteromastus filiformis fehlten 10% , weitere 18% wurden verstümmelt.

K: Grundsatz
 I: Sarmiger + H. filiformis
 II: Sarmiger + H. filiformis + A. mucosa
 III: Sarmiger + H. filiformis + A. mucosa + N. hombergii

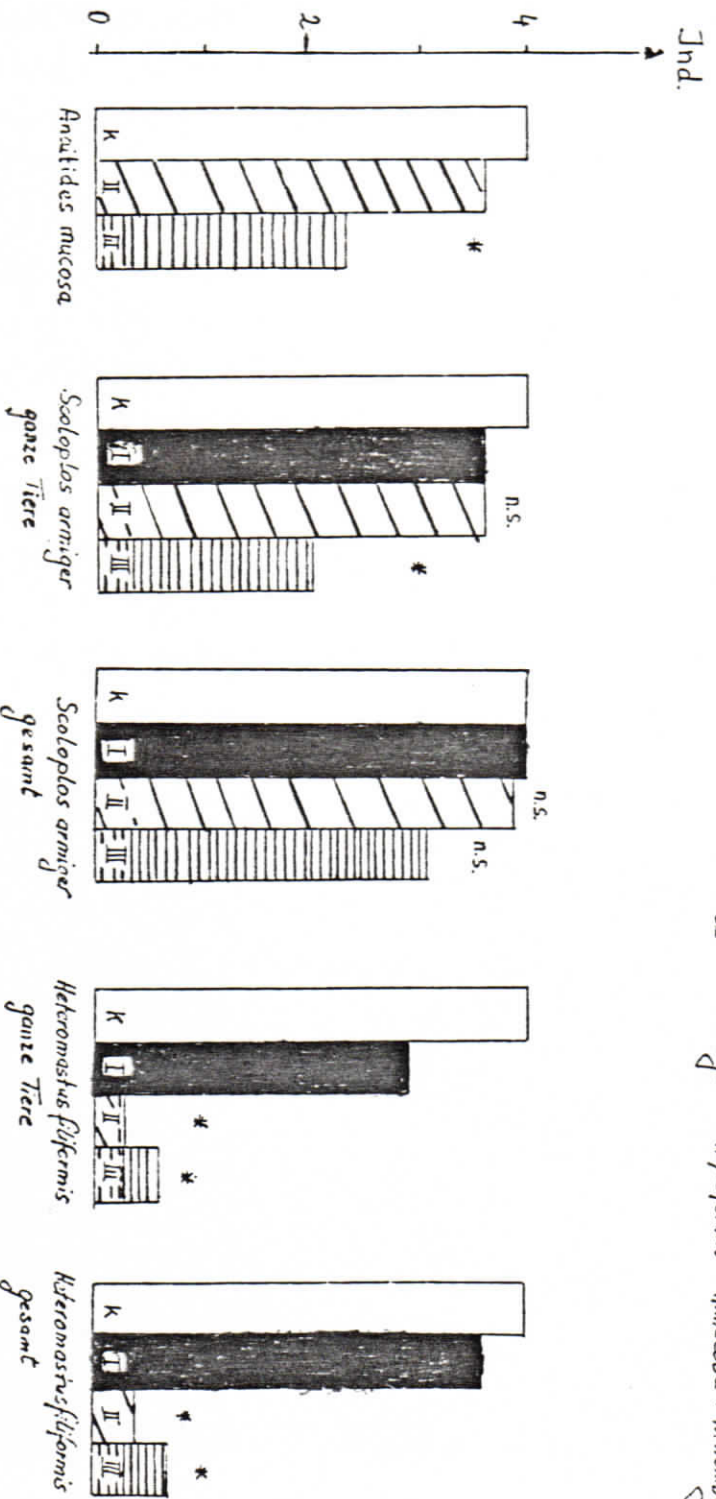


Abb. 21 Nahrungswahlversuch im Labor : Erklärung zu K, I, II, III siehe Text. Angegeben sind Mittelwerte für je 7 Probebehälter. Signifikante Unterschiede von I zu II und III bei Scoloplos armiger und Heteromastus filiformis bzw. von II zu III bei Anatides mucosa sind mit einem * gekennzeichnet (p 5%). Bei Scoloplos armiger und Heteromastus filiformis wurden ganze und gesamte Tiere getrennt aufgeführt.



Abb. 21 Nahrungswahlversuch mit *Nephtys hombergi* im Labor. Mit Gaze bespannte Versuchstöpfe vor dem Einsetzen ins Aquariumbecken. Die Gaze verhindert ein Entweichen der eingesetzten Tiere. Weitere Informationen siehe Text.

II. "Anatides-Kontrolle" mit je 4 *Anatides mucosa*, 4 *Scoloplos armiger* und 4 *Heteromastus filiformis* : 25 % *Scoloplos armiger* sind verschunden, 10 % verschumelt. *Heteromastus filiformis* wurde zu 89 % von *Anatides mucosa* gefressen, 10 % der *Anatides mucosa* waren verschunden.

III. Testbehälter wie II. mit je einem *Nephtys hombergi* : Eine Zugabe von *Nephtys hombergi* reduzierte die Anzahl heiler *Scoloplos armiger* um 44 % (sign. I. gegen III.: p 5%). Betrachtet man jedoch die Gesamtsamzahlen von *Scoloplos armiger*, so liegt kein signifikanter Rückgang vor. Dieses Ergebnis zeigt, daß *Nephtys hombergi* größere *Scoloplos armiger* nicht in einem Stück frißt, sondern Körperteile abbeißt. Meist wird das Hinterende abgebissen, in einem Fall jedoch auch die vordere Hälfte. Es wurden 81 % von *Heteromastus filiformis* gefressen (sign. I. gegen III.: p 5%) und 36 % von *Anatides mucosa* (sign. II. gegen III.: p 5%). Da *Nephtys hombergi* neben *Heteromastus filiformis* auch *Anatides mucosa* gefressen hat, scheint der Gesamteindruck auf *Heteromastus filiformis* etwas nachgelassen

zu haben (81 % bei III. gegenüber 89 % bei II.). Das ist allerdings nicht signifikant und sicherlich auch nur ein vorübergehender Effekt.

Vergleicht man II. mit III., so zeigt sich, daß sich die Gesamtzahl der eingesetzten Tiere nicht signifikant unterscheidet. Die in II. zugesetzten 4 Anatis des mucosa fressen im Schnitt 4 Heteromastus filiformis. Der in III. zugesetzte Nephtys hombergi frißt zusätzlich etwa 1.5 und verstümmelt weitere 1.5 Tiere pro Topf. In diesem Versuch wird Scoloplos armiger mehr gefressen als Anatis des mucosa. Über eine mögliche Vorliebe für Heteromastus filiformis ist nichts auszusagen, da dieser auch von Anatis des mucosa gefressen wurde. Die im Rahmen dieses Versuchs durchgeführten Darminhaltsuntersuchungen ergaben, daß von den 7 eingesetzten Nephtys hombergi 3 einen leeren Darm hatten, 2 je einen ganzen Heteromastus filiformis und 2 jeweils einen halben Scoloplos armiger (einmal die vordere, einmal die hintere Hälfte) gefressen hatten.

3.6. Versuch zum Feinddruck, dem Nephtys hombergi durch andere Räuber ausgesetzt ist.

Die Kurzzeitversuche zeigen, daß man die Nephtys hombergi-Dichte stark erhöhen kann, ohne das seine Beute deshalb ganz weggefressen wird. Wahrscheinlich ist die Abundanz der Beutetiere nicht die einzige, die Nephtys hombergi-Dichte regelnde Größe. Neben abiotischen Faktoren kommt für eine derartige Begrenzung als Ursache auch der Feinddruck, dem er selber ausgesetzt, ist in Frage.

Ind./0.25 m ²	g/0.25 m ²
Kästen mit Drahtbespannung	8.5 ± 1.5
Kästen ohne Drahtbespannung	5.7 ± 1.3 *
	1.0 ± 0.2
	0.7 ± 0.2

Tab. 8 Vergleich von Nephtys hombergi-Individuen und -Biomassen in Kästen, die durch eine Drahtbespannung für größere epibenthische Räuber (30 mm) unzugänglich gemacht wurden, zu nach oben vollkommen offenen Kästen. Signifikante Unterschiede (p 5%) wurden mit * gekennzeichnet.

Geprüft wurde, ob epibenthische Räuber (Vögel, Fische, Krebse) in der Lage sind, nachweisbar die Siedlungsdichte von Nephtys hombergi zu verringern (Abb. 20).

Bei Durchsicht des in der Scoloplos-Siedlung durchgeführten Versuchs nach 58 Tagen zeigte sich, daß in den Kästen ohne Drahtschutz 32 % *Nephtys hombergi* weniger vorhanden waren als in denen mit Drahtschutz (Tab. 8). Ebenfalls abgenommen hatte die *Nephtys hombergi*-Biomasse in den Metallrahmen ohne Maschendraht. Im Gegensatz zur Individuenzahl jedoch nicht signifikant ($p < 5\%$).

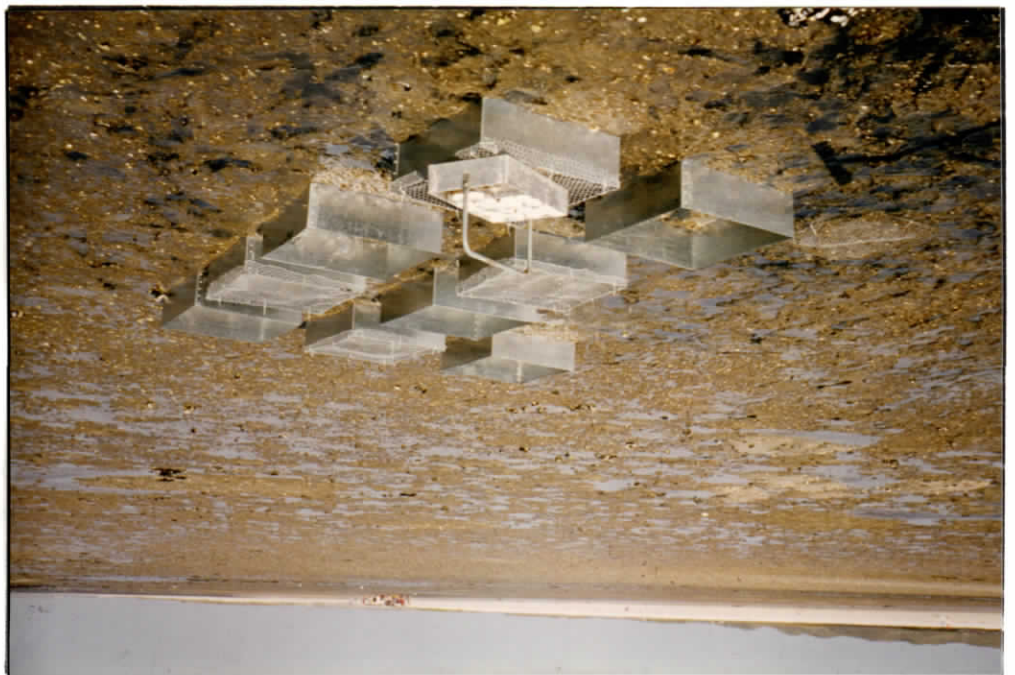


Abb. 22 *Nephtys hombergi* in offenen Metallrahmen und mit Maschendraht versehen, um ihn vor epibenthischen Räubern zu schützen. Einsetzen der Metallrahmen (Kästen) am 28.8.84.

3.7. Mobilität und Respiration von *Nephtys hombergi*

3.7.1. Mobilität

Nephtys hombergi bewegt sich fort, in dem er seinen Rüssel (Pharynx) ausstülpt. Dies erfolgt durch Hereinpressen der Coelomflüssigkeit. Der Rüssel kann abhängig von der Länge des Wurms bis zu 1 cm lang sein. Durch das Ausstülpfen wird das umgebende Sediment zur Seite gedrückt. Es entsteht eine Höhlung, in die sich *Nephtys hombergi* mit Hilfe seiner Parapodien hineinschiebt. Diesen Vor-

gang kann er sehr schnell hintereinander wiederholen. Er kriecht so mit einer im Vergleich zu anderen Polychaeten hohen Geschwindigkeit durch den Wattboden. Im Untersuchungsgebiet scheint er der schnellste Polychaet zu sein. Legt man Nephtys hombergi auf die Wattoberfläche, so ist er innerhalb weniger Sekunden im Boden verschwunden. Bei Beobachtungen in einem mit Sediment gefüllten Aquarium (Abb. 23) fand ich, daß er beim Eingraben in einer Minute bis zu 20 cm zurücklegen kann. Diese Schnelligkeit läßt vermuten, daß er sehr mobil ist. Ein Mobilitätsversuch sollte klären, in welchem Maße sich Nephtys hombergi von einer Stelle, an der er ausgesetzt wurde, entfernt. Es wurden an drei verschiedenen Stellen, die jeweils durch einen Pflöck markiert waren, je 20 Nephtys hombergi unterschiedlicher Größe ausgesetzt (Zeitpunkt: 3.8.84). Nach 16 Tagen grub ich erst in einem kleinen Kreis ($r = 0.5 \text{ m}$; $F = 0.78 \text{ m}^2$), dann in einem großen Kreis ($r = 1 \text{ m}$; $F = 2.36 \text{ m}^2$) um jeden Pfahl und erfaßte die dabei gefundenen Nephtys hombergi (Tab. 9).

Kl. Kreis (Ind.)	Erhöhung (rel)	Gr. Kreis (Ind.)	Erhöhung (rel)
P1	3 = $4/\text{m}^2$	0	$2/\text{m}^2$
P2	9 = $12/\text{m}^2$	3 x	$6/\text{m}^2$
P3	6 = $8/\text{m}^2$	2 x	$6/\text{m}^2$
		20	1.5 x
		19	1.5 x
		6	$1/2 \text{ x}$

Tab. 9 Abundanz von Nephtys hombergi 16 Tage nach Aussetzen an verschiedenen Pflöcken (P1-3) und relative Erhöhung gegenüber der natürlichen Dichte von 4 Ind./ m^2 im Ring von 0.5 und 1 m Radius.

Der Aussetzungsversuch wurde in der Nähe einer Station des Profils 1 durchgeführt. Die kurz zuvor ermittelte Nephtys hombergi-Dichte betrug 4 Ind./ m^2 . Durch das Einsetzen der 20 Nephtys hombergi erhielt ich eine Dichte von 24 Ind./ m^2 , was einer Erhöhung um einen Faktor 6 entspricht. Bei der Durchschnitt nach 16 Tagen lag im kleinen Kreis immer noch eine relative Erhöhung von 1.7 x im Schnitt vor, im großen Kreis lag sie durchschnittlich nur bei 1.2 x , ein Zeichen, daß sich Nephtys hombergi im Wattboden schnell verteilt. Nephtys hombergi kann sehr gut schwimmen. Die Frage, ob er das Sediment häufig verläßt, prüfte ich in einem Versuch, bei dem ich 17 große Nephtys hombergi (100 mm, 1 ml) in einen Versuchsbehälter (0.0706 m^2 , 25 cm Tiefe) ohne Gaze ins Watt setzte. Bei Durchsicht des Behälters nach 4 Tagen waren noch 16 Tiere anwesend. Dieses Ergebnis verdeutlicht, daß er selbst bei stark überhöhter Dichte das Sediment kaum verläßt. Ein ähnliches Ergebnis brachte ein wei-

terer Versuch, bei dem ich im Labor 20 Individuen von *Nephtys hombergi* in einem von großer Makrofauna befreiten Sediment (durch 1 mm gesiebt) 6 Wochen lang hungern ließ. Sie wurden dann in einer oben offenen Schale im Aquariums becken eine Woche lang gehalten. Es zeigte sich, daß von den 20 *Nephtys hombergi* lediglich 6 die Schale verlassen hatten und im freien Becken umher schwammen.

Diese Beobachtungen zeigen :

- *Nephtys hombergi* bewegt sich hauptsächlich im Sediment fort.
- Er legt im Sediment größere Entfernungen zurück,
- wobei er dies mit sehr hoher Geschwindigkeit tun kann.



Abb. 23 *Nephtys hombergi* beim Ausstülpfen seines Pharynx zur Fortbewegung im Sediment.

3.7.2. Respiration und Energieumsatz von *Nephtys hombergi*

Aufgrund seiner Schnelligkeit und hohen Mobilität ist zu vermuten, daß *Nephtys hombergi* einen relativ hohen Stoffumsatz hat, verglichen mit anderen Polychae-

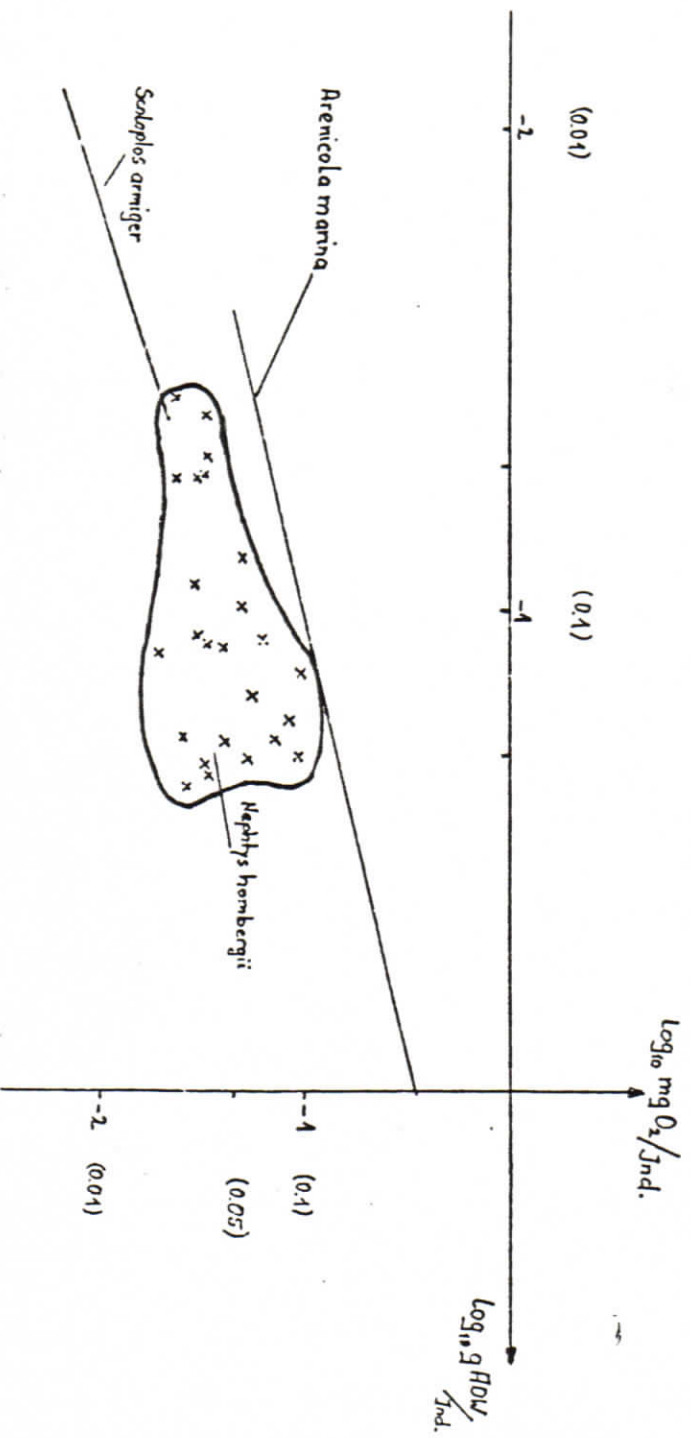


Abb. 24 Respiration ($\text{mg O}_2/\text{h}$) und Biomasse (g ADW) von *Nephelys hombergii*. Eine Korrelation konnte nicht nachgewiesen werden, da starke Schwankungen in der Aktivität einzelner Tiere eine große Streuung der Respirationswerte zur Folge hatte. Ein Vergleich mit *Arenicola marina* und *Scoloplos armiger* (H. Asmus 1984) zeigt, daß seine Respiration nicht über die dieser beiden Substratfresser hinausragt. Die Respiration eines Individuums durchschnittlicher Größe (0.1 g ADW) liegt bei etwa $0.05 \text{ mg O}_2/\text{h}$.

ten. Um die Größe des Stoffumsatzes zu ermitteln, führt ich Respirationsmessungen an *Nephtys hombergi* durch. Ich sammelte 24 Tiere verschiedener GröÙen (0.2 bis 1.6 ml), die ich jeweils einzeln in eine Glasflasche mit definiertem Volumen setzte. In den Flaschen befand sich getrockneter Sand, der von mit Luft angereicherstem, filtriertem Seewasser etwas überschichtet wurde. Vorher wurde das Volumen des Sandes mit einem MeÙzylinder bestimmt. Dem Wurm wurde Zeit gegeben, sich im Sand einzugraben, dann wurden die Flaschen bis oben hin mit sauerstoffreichem filtriertem Seewasser aufgefüllt und mittels einer Sauerstoffelektrode der Anfangswert der Sauerstoffkonzentration in mg O₂ / l gemessen. Dann ließ ich die Flaschen nebst einer Vergleichsflasche ohne *Nephtys hombergi* 15 Stunden lang im Temperaturkonstanzraum bei 17.5° (Temperatur des benutzten Seewassers) im Dunkeln stehen und erfaßte anschließend den Endwert der O₂-Konzentration. Die Differenz beider Werte wurde auf O₂-Verbrauch pro Stunde und Wasservolumen in der Flasche umgerechnet und dann gegen die Biomasse der benutzten Würmer aufgetragen. Eine Abhängigkeit der Atmung von der Körpergröße war nicht zu erkennen, da die Werte sehr stark streuten (Abb. 24).

Diese starke Streuung ist offenbar auf sehr unterschiedliche Bewegungsaktivitäten der Individuen in den einzelnen Flaschen zurückzuführen. Ein Vergleich mit *Nephtys hombergi* im Mittel keinen höheren Stoffumsatz hat. Ich vermutete jedoch, daß *Nephtys hombergi* sich im Bedarfsfall zwar schnell fortbewegt und dann einen entsprechend hohen Energieverbrauch hat, vorwiegend jedoch reglos im Sediment liegt. Beobachtungen in Labor und Freiland scheinen dies zu bestätigen.

4.1. *Nephtys hombergi* in litoralen Weichböden

Nephtys hombergi ist nicht nur im Eulitoral des Wattenmeeres zu finden. Er besiedelt auch sublitorale Bereiche (Caspers 1951, Zieglmeier 1978, Jones 1956, Rachor 1980, Clark & Milne 1955) und Ästuarien, wo seine Siedlungsgrenze bei einem mittleren Salzgehalt von 8 ‰ liegt (Michaels 1981). In den Bereichen oberhalb der mittleren Tidenlinie, wo der Porenwassergehalt stark schwanken kann, kommt er nicht mehr vor.

Riesen (1982), der 1980 Benthosuntersuchungen im an das Untersuchungsgebiet anschließenden Lister Tief durchführte, konnte *Nephtys hombergi* bis zur Sohle des Priels in 23 m Tiefe nachweisen (Abb. 25), wo er mit 23 Ind./m² eine hohe Dichte erreicht. In diesem sublitoralen Bereich tritt auch in nicht unerheblichen Maß *Nephtys caeca* auf, der im von mir untersuchten Eulitoral sehr selten ist.

Ein Vergleich von Abundanz und Biomasse von *Nephtys hombergi* aus dem Königshafen und aus anderen Wattenmeerbereichen zeigt, daß er hier in für das Eulitoral typischen Dichten vorkommt (Tab. 10). Betrachtet man jedoch die *Nephtys hombergi*-Populationen entlang den Küsten Großbritanniens, so wird deutlich, daß er dort in wesentlich höheren Dichten vertreten ist. Die größte Dichte wurde von Warwick & Price (1975) in der Mündung des Lynher (Cornwall) mit durchschnittlich 855 Ind./m² und einer Biomasse von 3.9 g/m² ADW beobachtet.

Für den einzelnen Wurm ergibt sich so eine mittlere Biomasse von $4.6 \cdot 10^{-3}$ g ADW, das sind lediglich 5 % der mittleren Biomasse eines *Nephtys hombergi* aus dem Königshafen (0.1 ± 0.06 g ADW). Auch die Abundanzwerte des Sublitorals (Tab. 10) liegen über denen des Gezeitenbereichs im Wattenmeer. Da die verschiedenen Autoren unterschiedliche Methoden benutzten, Maximalwerte oder Durchschnittswerte angeben, die Biomasse oft nicht bestimmt wurde und die Untersuchungen zu verschiedenen Jahreszeiten stattfanden, ist diese Vergleichstabelle mit Vorbehalt zu betrachten. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß *Nephtys hombergi* in den Wattenmeerböden eine ökologisch andere Rolle einnimmt, als entlang der britischen Küste und im Sublitoral der Nordsee.

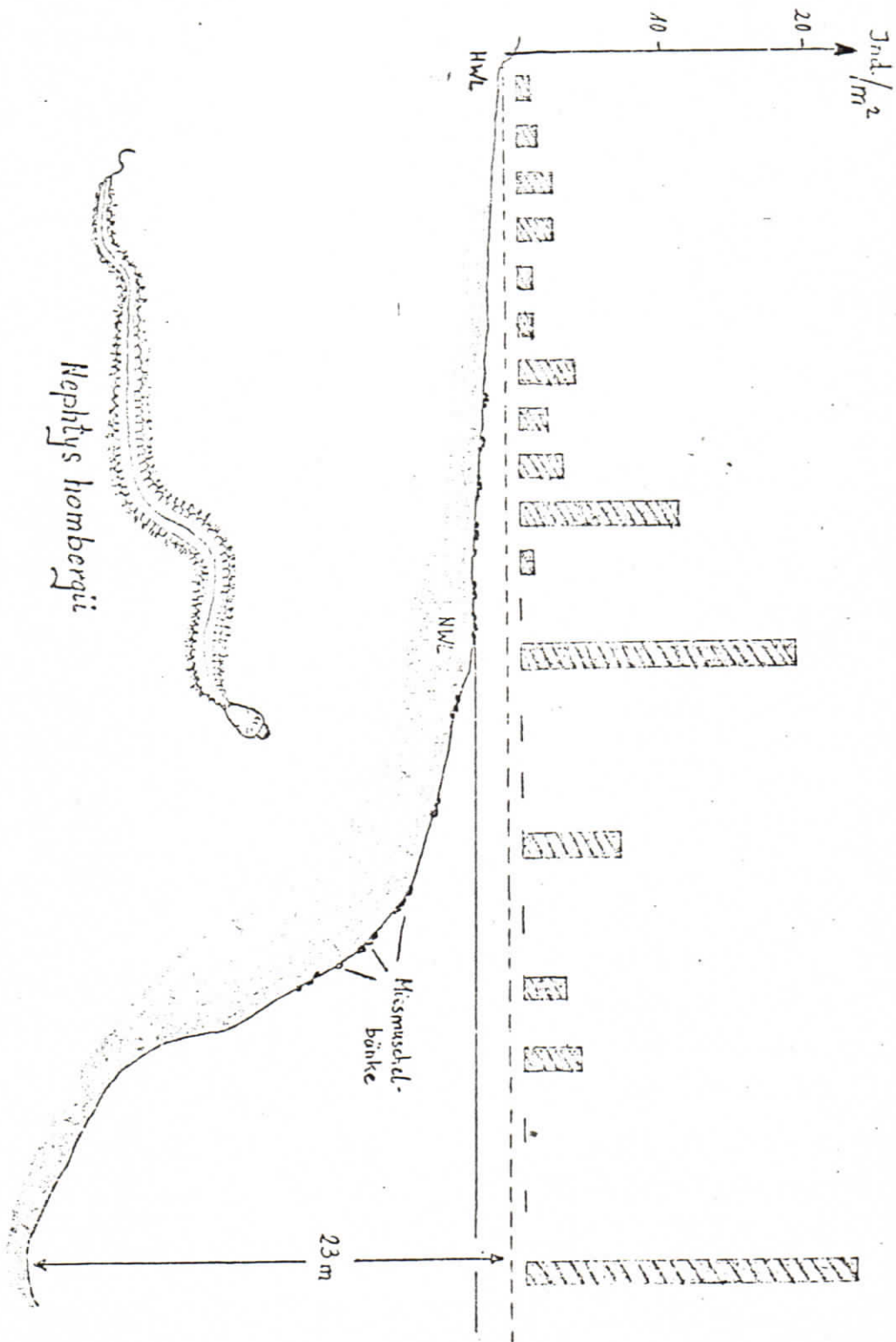


Abb. 25 Abundanz (Ind./m²) von *Nephlys hombergii* im Eulitoral des Königshefens (Profil 1) und im angrenzenden Sublitoral des Lister Tief (Riesen & Reise 1982).

Untersuchtes Gebiet	Ind./m ²	g/m ²	Quelle
Königshafen / Sylt	5	0.5	diese Arbeit
ges. niederl. Watt	17	0.3	Beukema 1976
Wesermündung (Eulitoral)	5		Michaelis 1981
Fanø / Dänemark	10	0.15	Smidt 1951
Lynher estuary, Cornwall	855	3.9	Warwick & Price 1975
Tamar estuary, Devon	100-300, max. 510		Spooner & Moore 1940
Black Middens, Northumberl.	60		Brady 1943
Exe estuary, Devon	104		Holme 1949
Ythan estuary, Aberdeen	120		Scott 1958
Brean, Somerset	84		Clark & Haderlie 1960
Elbündung (Sublitoral)	130		Caspers 1951
Firth of Clyde, Scotland	92		Clark & Milne 1955
Port Erin, Irish Sea	39		Jones 1956
Deutsche Bucht	108, max. 324		Rachor 1980
Deutsche Bucht	36		Zieglmeier 1978

Tab. 10 Abundanz (Ind./m²) und Biomasse (g/m² ADW) von *Nephtys hombergi* in verschiedenen Weichböden nordeuropäischer Küstengewässer, unterteilt in : Eulitoral des Wattenmeeres, Ästuarien in Großbritannien und sublitorale Sedimente der Nordsee und der Irischen See.

4.2. Das Beutespektrum von *Nephtys hombergi*

Bei Nahrungswahlversuchen und Darminhaltsanalysen konnte ich als Beutetierorganismen für *Nephtys hombergi* folgende Arten nachweisen :

<i>Scoloplos armiger</i> (O.F.Müller)	detrivor und bakterivor
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède)	detrivor und bakterivor
<i>Corophium arenarium</i> (Crawford)	detrivor und bakterivor
<i>Anatides mucosa</i> (Obersted)	carnivor
<i>Eteone longa</i> (Fabricius)	carnivor
Nematoden und Plathelminthen	diverse Ernährungsweisen

Heteromastus filiformis und Scoloplos armiger wurden mit Abstand am häufigsten gefressen. In welcher Weise diese Aussage mit den Abundanzen dieser beiden Substratfresser zusammenhängt, verdeutlicht Tab. 11.

Scoloplos armiger					
Heteromastus filiformis zusammen					
Darm Sediment	Darm Sediment	Darm Sediment	Darm Sediment	Darm Sediment	Darm Sediment
50	86	5	25	45	61
70	74	45	58	25	16
$\bar{x} : 80$					
60					

Tab. 11 Prozentualer Anteil von Scoloplos armiger, Heteromastus filiformis und der Summe beider an :

- der Gesamtzahl von Nephlys hombergi mit Beute im Darm (Darm)
- der Gesamtmakrofauna der entsprechenden Siedlung (Sediment)

$\bar{x}$ ist der nur für die Summe errechnete Mittelwert.

Diese Tabelle zeigt zum einen, daß beide Arten häufiger gefressen wurden, als ihre Abundanzen vermuten lassen, zum anderen, daß Heteromastus filiformis gegenüber Scoloplos armiger bevorzugt wurde, was besonders in der Scoloplos-Siedlung mit ihrer geringen Heteromastus filiformis-Häufigkeit gut zu sehen ist. Ein Vergleich des Verhältnisses Scoloplos armiger / Heteromastus filiformis in Kontrollen und Tests der Freilandversuche stützt diese Folgerung. Zum Beispiel ergab sich beim Langzeitversuch in der Scoloplos-Siedlung (3.4.2.) in der Kontrolle 4 : 1, im Test dagegen 12 : 1 für dieses Verhältnis. Heteromastus wurde vergleichsweise häufiger gefressen. Ein entsprechendes Ergebnis liefert ein Vergleich der Ivlev-Indices für die Präferenz von Beutetierarten (Tab. 12). Hier zeigt sich, daß Anaitides mucosa und Heteromastus filiformis sehr stark gegenüber Scoloplos armiger bevorzugt werden.

Der im Labor durchgeführte Nahrungswahlversuch ergab, daß Heteromastus filiformis meist als Ganzes gefressen, von Scoloplos armiger jedoch oft nur ein Stück abgegrissen wurde. Dieses als "Cropping" bezeichnete Freßverhalten ist typisch für Wattemeertiere. Die Scholle (Pleuronectes platessa) ernährt sich zu einem beachtlichen Teil von abgegrissenen Polychaeten und Muschel siphonen (de Vlas 1979), ebenso Limikolen (Lange 1968, Höftmann & Hoerschelmann 1969). Betroffen sind unter den Polychaeten die Arten, die so tief siedeln, daß sie von epibenthischen Räubern nur bei der Kotabgabe erreicht werden können, was

Scoloplos armiger H. filiformis Anaitides mucosa

Kzv. - N6	0.13	-	0.43
Kzv. - n16	0.04	-	0.37
Lzv. - S.s.	0.19	0.26	-
Darm - S.s.	0.15	0.67	-
Darm - H.s.	-0.22	0.13	-

Tab. 12 Ivlev-Index einiger Nahrungswahlversuche und Darminhaltsanalysen,

errechnet nach : $E = \frac{r-p}{r+p}$. Er ist ein Maß für die Nahrungspräferenz

und kann zwischen -1 und +1 variieren (Ivlev 1961). Zeichenerklärung:

Bei den Nahrungswahlversuchen : r = Prozentualer Anteil der entspre-

chenden Art an der Gesamtfaua (K - T), K = Kontrolle, T = Test,

p = Prozentualer Anteil der entsprechenden Art an der Gesamtfaua (K),

K = Kontrolle, Kzv. = Kurzzeitversuch (siehe 3.4.1.), Lzv. = Langzeit-

versuch (siehe 3.4.2.)

Bei den Darminhaltsanalysen : r = Prozentualer Anteil der entsprechen-

den Art an der Gesamtzahl von Nephrys hombergi mit Beute im Darm,

p = Prozentualer Anteil an der Gesamtfaua der entsprechenden Siedlung

S.s. = Scoloplos-Siedlung, H.s. = Heteromastus-Siedlung.

zum Beispiel für Arenicola marina und Heteromastus filiformis zutrifft.

Nephrys hombergi beißt Stücke ab, da er große Scoloplos armiger nicht in

einem Stück fressen und verdauen kann. Den sehr viel kleineren Heteromastus

filiformis frißt er dagegen in einem Stück.

Dem Räuber und Aasfresser Anaitides mucosa stellt Nephrys hombergi nur

nach, wenn dieser in großen Konzentrationen auftritt, wie bei meinem Kurzzeit-

versuch. Hützel (1984) untersuchte im gleichen Wattgebiet das Fressverhalten

dieses Phyllodoceiden. Anaitides mucosa kann über große Entfernungen verwesende

Tiere wahrnehmen und kriecht unverzüglich darauf zu. So werden an toten Tieren,

die sich auch im Sediment befinden können, große Mengen von Anaitides mucosa

gefunden. Nach dem Fressvorgang bleibt er in der Umgebung und verläßt diese

erst nach etwa 9 Tagen, wenn fortschreitende Fäulnis ihn aufgrund von Sauer-

stoffzehrung und H₂S-Entwicklung vertreiben. An Stellen mit Aas im oder auf

dem Wattboden und folglich hohen Anaitides mucosa-Abundanz ist dieser auch

einem hohen Feinddruck ausgesetzt. Hützel ermittelte einige epibenthische

Räuber als Freßfeinde. Nephrys hombergi muß in die Reihe dieser Feinde von

Anaitides mucosa aufgenommen werden, und zwar speziell, wenn sich anlockendes

Aus dem Sediment befindet, was bei den Kurzzeitversuchen (3.4.1.) deutlich wurde. Hier wurden beim Eindringen der Versuchsbehälter Tiere getötet oder verletzt.

Nephtys hombergi stellt ebenfalls dem Phyllodociden Eteone longa und dem Amphipoden Corophium arenarium nach. Da beide Arten im Untersuchungsgebiet nur in geringer Dichte vorkommen, spielen sie als Nahrungsquelle für ihn nur eine untergeordnete Rolle.

Die kleine Makrofauna und die Meiofauna dienen besonders jungen Nephtys

hombergi als Nahrungsressource, wie aus den Darminhaltsuntersuchungen hervorgeht. Ich fand bei den Jungtieren einmal einen Pygospio elegans und einmal einen Plathelminthen (Proseriat) im Darm. Ansonsten wurden vornehmlich Nematoden und juvenile Heteromastus filiformis und Scoloplos armiger bei ihnen entdeckt. Ein Vergleich der Biomassen der im Darm gefundenen Meiofauna mit denen der Makrofauna leitet zu dem Schluß, daß die Meiofauna als Nahrungsquelle für die Nephtys hombergi-Population im Untersuchungsgebiet nur geringe Bedeutung hat. Ein Vergleich der Abundanzen von der Meiofauna und der kleinen Makrofauna in Kontrollen und Tests, den ich im Zuge des Kurzzeitversuchs durchführte, erbrachte keinerlei signifikante Unterschiede. Somit ist Nephtys hombergi sowohl für die Meiofauna als auch für die kleine Makrofauna ein bedeutender Fressfeind. Diese Ergebnisse werden von Reise (1979) bestätigt.

Blegvad (1914), der ebenfalls Darminhaltsuntersuchungen bei benthischen Organismen aus verschiedenen marinen Böden der Dänemark umgebenden Gewässer unternahm, fand in erster Linie tierische Nahrung im Darm von Nephtys hombergi. Von 112 untersuchten Tieren aus 27 verschiedenen Gebieten hatten 33 Beute folgender Arten gefressen:

- Bivalvia : Abra alba, Macoma calcaria, junge Modiolaria
- sämtliche Schalen waren zerbrochen.
- Polychaeta : Sabellidae, Maldanidae und kleine Nephtys hombergi
- Crustacea : Gammaridae, Diastylis, Mysis mixta

Ockelmann & Muus (1978) beobachteten ebenfalls in dänischen Gewässern, daß Nephtys hombergi Foraminiferen, kleine Mollusken (z.B. Myseia bidentata), deren Schalen zerdrückt waren, und kleine Polychaeten gefressen hatte. Clark (1962) führte eine Untersuchung des Darminhalts von 17 Nephtys hombergi durch, deren Hinterende gerade regeneriert wurde. Diese Tiere hatten noch keinen After neu gebildet und somit war die Nahrung mehrerer Tage im Darm vorrätig. Er fand verschiedene Polychaetenborsten, deren Artzugehörigkeit er jedoch nicht bestimm-

men konnte. Die meisten rechnete er zu den Spionidenghörig. Warwick & Price (1975) untersuchten den Darminhalt von *Nephtys hombergi* aus dem Lynher estuary in Cornwall / England und fanden dabei Nematoden, Ostracoden, *Nephtys*-Borsten und einen kleinen *Carcinus maenas*. In einem auf die benthische Fauna der Lynhermündung angewandten dynamischen Simulationsmodell errechneten Warwick et al. (1979), daß die *Nephtys hombergi*-Population drastisch zurückgehen würde, wenn diese sich nur von Meiofauna und Sedimentfressern ernähren würde. Nur eine zusätzliche Ernährung mit Diatomeen kann die Population in ihrer Größe aufrecht erhalten. Warwick & Price (1975) fanden im Kot von *Nephtys hombergi* in großer Zahl Schalen von Kieselalgen. M.N. Moore (unveröffentlicht) fand unter den Darminhalten von *Nephtys hombergi* auch solche, die pflanzliche Nahrung abbauen können. Warwick et al. gehen davon aus, daß *Nephtys hombergi* zu 90 % herbivor und nur zu 10 % carnivor ist. In welcher Weise er sich von Diatomeen ernährt, bleibt jedoch ungeklärt, denn Sediment wurde in seinem Darm nur in äußerst geringen Mengen gefunden, was sich mit meinen Untersuchungen deckt. Er müßte somit in der Lage sein, sowohl einzelne Diatomeen als auch einzelne Meiofaunatiere gezielt aufzunehmen zu können.

Zusammenfassend zum Thema Beutespektrum ist zu sagen, daß die meisten Autoren, die sich mit der Nahrungswahl von *Nephtys hombergi* beschäftigten, diesen als Carnivoren ansehen. Sein Beutespektrum umfaßt die meisten im Sediment lebenden Taxa. Die von Warwick et al. untersuchte Population, die als omnivor mit einer Vorliebe für Diatomeen angesehen wird, unterscheidet sich durch eine geringere durchschnittliche Individualgröße und wesentlich höhere Abundanz von der von mir untersuchten rein carnivoren Königshafen-Population. Es ist zu fragen, ob die Tiere beider Populationen tatsächlich einer Art angehören. Ihre ökologische Bedeutung für die Gemeinschaft, in der sie siedeln, ist auf jeden Fall sehr unterschiedlich. Eine Übersicht zur Ernährungsweise in der Familie *Nephtyidae* geben Fauchald und Jumars (1979). Carnivores Verhalten überwiegt, aber für einige Arten ist auch Detritus als Nahrung belegt. Die Fähigkeit zur Aufnahme gelöster organischer Substanz ist bei den *Nephtys*-Arten nur gering entwickelt.

4.3. Wie jagt *Nephtys hombergi* seine Beute ?

Nephtys hombergi scheint seine Beute nur im Sediment, vorzugsweise in einer Bodentiefe von 5 bis 15 cm zu jagen. Von anderen carnivoren Polychaeten ist bekannt, daß sie ihre Beute in engem Umkreis der Wohnröhre auf der Sedimentoberfläche finden (*Nereis*-Arten), frei auf der Bodenoberfläche jagen oder dort der Beute auflauern (*Harmothoe*-Arten), Verfolgungsjagen auf und im Boden unternehmen (*Eteone longa*) oder wie ein Wiesel in die Wohngänge ihrer Beute eindringen (*Anatides*-Arten) (Fauchald & Jumas 1979, Behrends & Michaelis 1977). Durch Ausstülpfen seines Pharynx schafft *Nephtys hombergi* eine Höhlung im Sediment, in die der Rest des Körpers hineingeschoben wird (Trevor 1976). Trevor beobachtete, daß *Nephtys cirrosa* in Schüben von 4 bis 5 Grabezyklen, die nach mindestens einer Minute wiederholt wurden, im Sediment vorwärts kroch. Die Muscheln sind bei verschiedenen *Nephtys*-Arten mit Calciumphosphatgranula gespickt, die ähnlich einem Skelett Stützfunktion haben (Gibb & Brian 1984) und ein vergleichsweise sehr schnelles Graben ermöglichen. Eigene Beobachtungen und Tre-

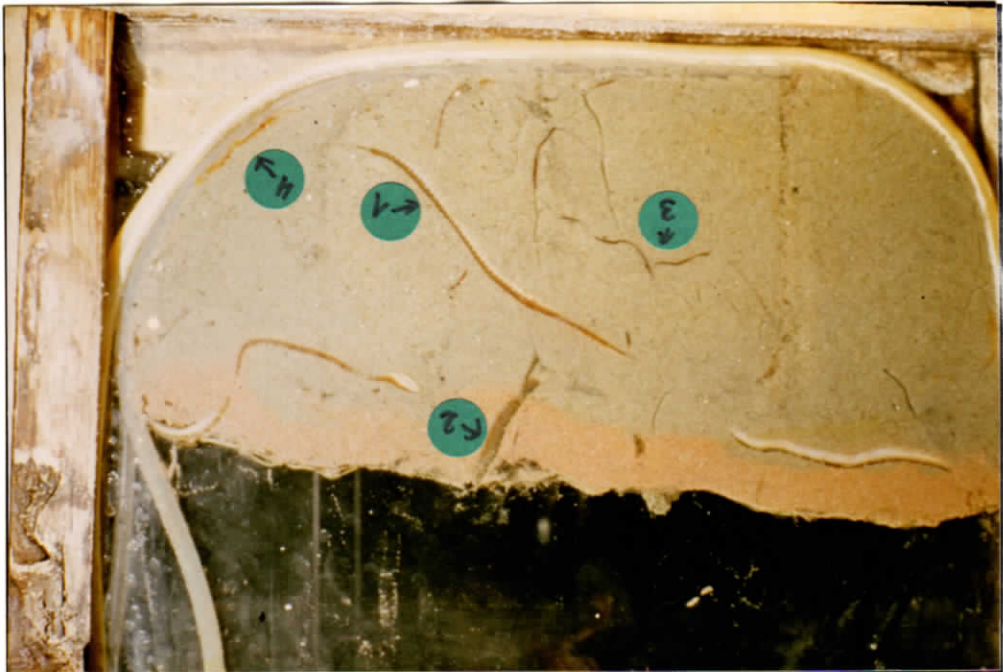


Abb. 26 Verschiedene Polychaeten in einem mit Sediment gefüllten 5 mm breiten Aquarium. Deutlich zu erkennen sind: 1 - *Nephtys hombergi*, 2 - *Nereis diversicolor*, 3 - *Heteromastus filiformis*, 4 - *Scoloplos armiger*.

vor 1976) zufolge verbringt *Nephtys hombergi* jedoch die meiste Zeit passiv im Sediment. Das läßt vermuten, daß er nicht beständig auf Beutesuche durchs Sediment kriecht, sondern vielmehr der Beute auflauert oder erst mit der Verfolgung beginnt, wenn ein Beutetier in seine Nähe geraten ist. Den Freßvorgang konnte ich bei *Nephtys hombergi* nicht beobachten. Ich setzte mehrere *Nephtys hombergi* zusammen mit anderen Polychaeten aus dem Untersuchungsgebiet in ein schmales Aquarium (Abb. 26). Weder durch Anlockung mit zerriebenen Beutetieren noch durch direkten Kontakt mit einem Beutetier konnte er dazu gebracht werden, dieses zu fressen. Sicherlich erfolgt die Beutenahe durch ein Ausstülpfen des Pharynx über das Beutetier, eventuell Abreißen eines Teils mit Hilfe der Pharynxzähnechen, Einstülpfen des Pharynx, anschließend peristaltischer Weitertransport und schließlich Verdauung.

4.4. Nahrungsmenge von *Nephtys hombergi*

Aus den Nahrungswahlversuchen kann mit Vorbehalt geschätzt werden, daß ein *Nephtys hombergi* im Jahr 68 bis 80 Makrofäunatiere frißt, was einer Biomasse

	N.h.	g. MF.	S. armiger	H. filiformis		
Tage	Ind.	Ind.	Ind.	Biom. Ind. Biom.		
Kurzzeitvorversuch	7	10	113	68	4.3	0.86
Krzzeitversuch N6	10	6	-	58	5.0	1.0
Kurzzeitversuch n16	10	16	61	26	1.6	0.32
Langzeitversuch S.s.	43	5	64	29	1.3	0.26
$\bar{x}$			80	45	3.1	0.62
Langzeitversuch H.s.	58	1	68	16	1.3	0.26

Tab. 13 Vergleich des Wegfraßes in Ind./ 1 *Nephtys hombergi* / Jahr bei den einzelnen Versuchen. Der Wegfraß von *Scoloplos armiger*- Biomasse wurde mit Hilfe des Volumens errechnet (Vol./Biom. = 5.6 ml/g). Die Wegfraßraten wurden in den Versuchen, die in der *Scoloplos*- Siedlung statifanden, durch Subtraktion der Testwerte (Ind.) von den Kontrollwerten (Ind.) , beim Langzeitversuch in der *Heteromastus*- Siedlung (H.s.) mit Hilfe der Steigung der Regressionsgeraden errechnet. Ein Jahr entspricht in diesem Fall 9 Monaten. Abkürzungen : N.h.: *Nephtys hombergi* g. MF.: Gesamtmakrofauna, S.s.: *Scoloplos*- Siedlung.

von 0.6 - 0.9 g ADW entspricht. Da sein Nahrungsbedarf im Winter aufgrund der niedrigen Temperaturen sehr gering ist, habe ich als Berechnungsgrundlage 9 Monate statt eines Jahres genommen (Tab. 13).

In der Scoloplos-Siedlung nimmt ein Individuum von Nephthys hombergi durchschnittlich 45 Scoloplos armiger im Jahr auf. Das entspricht 0.6 g ADW. Da Scoloplos armiger entsprechend den Nahrungswahlversuchen und Darminhaltsanalysen hier etwa 60 % der Beutetierindividuen ausmacht, dürften 0.9 g ADW als Beutemenge für sämtliche Beutetiere dieser Siedlung realistisch sein. In der Heteromastus-Siedlung liegen diese Werte niedriger. Hier frißt ein Nephthys hombergi 68 Tiere. Da Scoloplos armiger und Heteromastus filiformis zusammen 74 % (Darminhaltsanalysen) bis 96 % (Langzeitversuch 3.4.3.) der Beute ausmachen, wird die Biomasse aller Beutetiere hier bei 0.6 g ADW liegen.

Alle genannten Werte beziehen sich auf einen Nephthys hombergi mittlerer Größe (0.1 g ADW). Da die Nephthys hombergi-Dichte im Königshafen aber bei 5 Ind./m² lag, wurden hier jedes Jahr pro m² 340 - 400 Makrofaunatiere mit einer Biomasse von 3.0 - 4.5 g ADW von Nephthys hombergi gefressen, das entspricht 1.2 - 1.8 g C (Beukema 1981, Steele 1974). Verschiedene Autoren (Beukema 1976, Warwick & Price 1975) geben das Verhältnis von Biomasseproduktion zu Biomasse (P/B) für Nephthys hombergi mit 2 : 1 an. Umgerechnet auf die Population im Königshafen ergibt das eine Produktion von 0.94 g ADW/m²/Jahr. Stobodkin (1964) geht von einem ökologischen Wirkungsgrad, der definiert ist als das Verhältnis von Sekundär- zu Primärproduktion, von 10 % aus. Das bedeutet, daß ein Tier 10 g organische Substanz fressen muß, um 1 g Biomasse zu produzieren. Bei einer Produktion von 0.94 g/m²/Jahr müßte Nephthys hombergi fast 10 g Beute jährlich fressen. In Arbeiten jüngeren Datums (Steele 1974, Beukema 1981) wird jedoch von einem 20 %igen Wirkungsgrad ausgegangen, was die von mir ermittelten Beutetierbiomassen realistisch erscheinen läßt.

Swenen (1975) gibt für sämtliche Vögel, die im Wattenbereich leben oder diesen besuchen, eine Nahrungsaufnahme von 4 g/m²/Jahr ADW (1.6 g C) an. Fische werden von Rauck & Zijlstra (1975) mit etwa 9 g/m²/Jahr ADW (3.6 g C) veranschlagt. Beukema beziffert die Nahrungsaufnahme sämtlicher invertierter Räuber im Wattenmeer mit 2 - 3 g/m²/Jahr ADW (etwa 1 g C). Dieser Wert scheint zu gering veranschlagt zu sein. Scherer und Reise (1981) beziffern die jährliche Nahrungsaufnahme von Carcinus maenas mit 4.9 g/m² ADW (2 g C). Kuipers & Dapper (1981) berechnen für Crangon auf den Watten eine Nahrungsmenge von 6.7 g/m²/Jahr (2.7 g C). Daraus ergibt sich für epibenthische Räuber im Wattenmeer eine

jährliche Konsumption in der Größenordnung von etwa 25 g/m² ADW (10 g C). Außer Nephthys hombergi mit der von mir geschätzten Konsumption von 3.0 bis 4.5 g/m²/Jahr ADW (1.2 - 1.8 g C) ist nichts über die Nahrungsmenge endobenthischer Räuber in den Wattböden bekannt. Außer Nephthys hombergi fand ich in meinem Untersuchungsgebiet noch Anaitides mucosa, Eteone longa und Nemeriten als weitere im Sediment lebende Carnivoren der Makrofauna. Zusammengekommen dürfte deren Nahrungsbedarf sicher ebenso hoch wie der von Nephthys hombergi zu veranschlagen sein. Unter quantitativen Gesichtspunkt ist diese Gruppe der Räuber also keinesfalls zu vernachlässigen.

4.5. Energieverbrauch von Nephthys hombergi

Ein Nephthys hombergi mittlerer Größe (0.1 g ADW verbrennt nach eigenen Messungen im Jahr durchschnittlich 0.12 g C pro Individuum zu CO₂ (R). Seine Biomasseproduktion (P) beträgt im gleichen Zeitraum 0.08 g C (Warwick & Price 1975, Beukema 1976). Somit allimittiert er 0.2 g C/Jahr (A = P + R), während er entsprechend der Nahrungsmengenuntersuchung 0.3 (Mittelwert von 0.24 und 0.36) g C/Jahr konsumiert (C).

Die graphische Darstellung von $\log_{10} O_2$ - Verbrauch (mg O₂/h) gegen $\log_{10}$ Individualgewicht von Nephthys hombergi (Abb. 27) ergab eine keulenförmige Wolke im Koordinatensystem, durch die keine Regressionsgerade gezogen werden konnte. Ein mit 0.1 g ADW durchschnittlich großer Nephthys hombergi zeigte einen O₂-Verbrauch von 0.05 mg O₂/h. Da 1 mg O₂-Verbrauch der Oxidation von 0.28 mg Kohlenstoff im Metabolismus eines Tieres entspricht (Crisp 1971), verliert ein Nephthys hombergi 0.014 mg C pro Stunde oder 0.12 g C pro Jahr. Die Nephthys hombergi-Population des Königshafens produziert im Jahr 0.94 g/m² ADW. Laut Steele (1974) und Beukema (1981) entspricht bei Tieren 1 g C etwa 2.5 g ADW. Das bedeutet, daß die Population 0.38 g C/m²/Jahr produziert. Bei einer Dichte von 5 Ind./m² sind das 0.08 g C/m²/Jahr. Die Konsumption (4.4.) lag bei 3 bis 4.5 g ADW, was 0.24 bis 0.36 g C/Ind./Jahr, gemittelt 0.3 g C/Ind./Jahr entspricht.

Das Energiebudget eines Tieres wird angegeben als :

$$C = P + R + F + U \quad / \quad A = P + R$$

mit C = Konsumption, P = Produktion, R = Respiration, F = Faeces, U = Exkretion, A = Assimilation (IBP Terminologie, Petrusiewicz 1967, in Crisp 1971)

Für einen durchschnittlich großen *Nephtys hombergi* aus dem königshafen heißt

das :

$$0.3 \text{ g C (C)} = 0.08 \text{ g C (P)} + 0.12 \text{ g C (R)} + 0.1 \text{ g C (F+U)} \quad A = 0.2 \text{ g C}$$

Für die gesamte *Nephtys hombergi*-Population im königshafen :

$$1.5 \text{ g C (C)} = 0.37 \text{ g C (P)} + 0.6 \text{ g C (R)} + 0.53 \text{ g C (F+U)} \quad A = 0.97 \text{ g C}$$

Mit Hilfe eines "Steady State" Computerprogramms errechneten Warwick et al.

(1977) für ihre 855 Ind./m² - große *Nephtys hombergi*-Population (1.58 g C/m²)

die Daten :

$$25.5 \text{ g C (C)} = 2.93 \text{ g C (P)} + 4.72 \text{ g C (R)} + 17.9 \text{ g C (F+U)} \quad A = 7.65 \text{ g C}$$

Ein hoher Anteil von Stoffwechselendprodukten (F+U) bei dieser Population unterstreicht die Vermutung Warwick et al., daß sich diese Tiere vornehmlich

von pflanzlicher Nahrung, die im allgemeinen nicht so vollständig wie tierische verdaut werden kann, ernähren. Die F+U - Werte der königshafen-Population liegen wesentlich niedriger und entsprechen eher denen eines Carnivoren.

H. Asmus (1984) bezifferte in einer Untersuchung des Energieflusses bei Sekundärproduzenten in einem benachbarten Arenicola-Watt die Assimilation aller

dort vorkommenden invertierten Räuber (auch epibenthische) mit 2.0 g C/m²/Jahr. Er gibt die Produktion dieser Tiere mit 1.3 g C/m²/Jahr an. Da dieses Gebiet

höher als mein Untersuchungsgebiet liegt, ist die Abundanz räuberischer Arten und somit der Feinddruck auf die benthische Fauna geringer (Reise, im Druck).

Asmus weist für die gesamte Makrofauna seines untersuchten Arenicolawatts eine Produktion von 30 g C/m²/Jahr nach. Da in dem von mir untersuchten Gebiet höhere Makrofauna-Abundanzen und -Biomassen auftreten, liegt sicherlich auch die

Gesamtproduktion höher. *Nephtys hombergi* trägt mit 0.37 g C/m²/Jahr zur gesamten Produktion bei, das entspricht etwa 1 bis 2 %. Dieses Ergebnis unterstreicht noch einmal, daß den endobenthischen Räubern, in diesem Fall *Nephtys hombergi*, eine hohe Biomasseproduktion als Nahrungsquelle zur Verfügung steht.

4.6. Die Bedeutung von *Nephtys hombergii* im Benthos der Nordseewatten

4.6.1. Freßfeind substratfressender *Polychaeten*

Nephtys hombergii frißt 15 bis 20 % der jährlichen *Scoloplos armiger*- und *Heteromastus filiformis*-Produktion (Tab. 14), das entspricht 20 bis 25 % des Nahrungsangebots.

<i>Scoloplos armiger</i>		<i>Heteromastus filiformis</i>			
Prod.	Wegfrab	%	Prod.	Wegfrab	%
12.6	2.8	22	0.84	0.3	36
8.8	1.1	12.5	9.14	1.3	14
$\bar{x}$:		19			16

Tab. 14 Biomasseproduktion ($\text{g/m}^2/\text{Jahr ADW}$) der *Polychaeten* *Scoloplos armiger* und *Heteromastus filiformis* und Wegfrab durch *Nephtys hombergii* ($\text{g/m}^2/\text{Jahr ADW}$). % gibt an, welcher Anteil dieser Produktion von *Nephtys hombergii* gefressen wurde. Die Produktionsraten wurden mit Hilfe des P/B-Verhältnisses errechnet (siehe 4.4.).

Beukema (1981) gibt die gesamte Sekundärproduktion makrobenthischer Tiere mit 25 $\text{g/m}^2/\text{Jahr ADW}$ an. Davon entfallen 20 % (5g) auf die für größere Räuber nicht verwertbare Gametenproduktion. Für epibenthische Räuber steht in der Regel nur etwa die Hälfte der Produktion zur Verfügung, berücksichtigt man, daß einige Arten schwer erreichbar sind und viele durch abiotische Faktoren umkommen. Dieses gilt nicht für *Nephtys hombergii*, der im gleichen Biotop wie seine Beute lebt, und somit den gleichen Bedingungen ausgesetzt ist. Es ist realistisch, davon auszugehen, daß *Nephtys hombergii* unter diesen Bedingungen 20 bis 25 % des ihm zur Verfügung stehenden Nahrungsangebots der *Scoloplos armiger*- und *Heteromastus filiformis*-Produktion abzüglich ihrer Gametenproduktion frißt. Er ist deshalb für diese zwei Arten einer der bedeutendsten Freßfeinde.

4.6.2. Beute für Krebse, Fische, Vögel

Nephtys hombergii ist einem hohen Feinddruck durch größere epibenthische Räuber

ausgesetzt, scheint jedoch nicht die Hauptnahrungsquelle einer dieser Räuber zu sein.

Vögel :

Autoren, die den Darminhalt von Vögeln, die sich im Watt ernähren, untersuchten, nennen oft Nereide und Nephthyidae als Nahrung, was besonders für größer Limikolen wie Austernfischer, Brachvogel, Kiebitz, Pfuhlschnepfe und Rotschenkel gilt (Lange 1968, Höfmann % Hoerschelman 1969, Goss-Custard 1977, Evans et al. 1984). Bryant (1979) weist eine Korrelation zwischen Nephthys hombergi-Abundanz und Freßintensität (in Freßstunden pro km²) für Austernfischer, Knutt und Rotschenkel im Forth estuary (Schottland) nach. Hartwig & Söhl (1974) konnten in Speiballen von Silbermöwen als einzigen Polychaeten Nereis virens nachweisen.

Die Silbermöwe ist im Königshafen mit Abstand die häufigste Möwenart. Swennen (1975) beziffert den Anteil der Polychaeten an der Gesamtnahrung aller Watvögel lediglich mit 5 %. Das bedeutet, daß Nephthys hombergi als Vogelernährung keine große Bedeutung hat, was nicht ausschließt, daß Vögel einen hohen Feinddruck auf ihn ausüben.

Fische :

Nephthys hombergi spielt in erster Linie als Nahrung von Plattfischen eine Rolle (de Vlas 1979, Bregnballe 1961). De Vlas wies Nephthys hombergi im Magen größerer Schollen (Pleuronectes platessa) nach. Blegvad (1914) schreibt: "...it is rarely, that one finds a plaice in the Kattegat or the Belt Sea without some remains of Nephthys in its stomach."

Kuipers (1975) gibt den Anteil der Wurmnahrung bei den Plattfischen mit 70 % an. Bedenkt man die lange Überflutungsdauer im Untersuchungsgebiet, so liegt es auf der Hand, daß Plattfische hier die bedeutendsten Freßfeinde von Nephthys hombergi sind.

Invertebraten :

Blegvad (1914) gibt als wirbellose Freßfeinde von Nephthys hombergi Carcinus maens, Pagurida, sowie Neptunea, Buccinum, Asterias rubens und sogar Aktinien und Priapuliden (Halicryptus spinulosus) an. Nur die genannten Decapoden kommen im Eulitoral des Königshafen vor.

Nicht nur juvenile Nephthys hombergi sind einem starken Feinddruck ausgesetzt, sondern auch adulte Tiere, wie mein Versuch zum Feinddruck (3.6.) zeigt. Hier wurde die Nephthys hombergi-Dichte innerhalb von zwei Monaten um 32 % reduziert. Während größere Tiere bei Niedrigwasser in einer Tiefe von 5 bis 15 cm

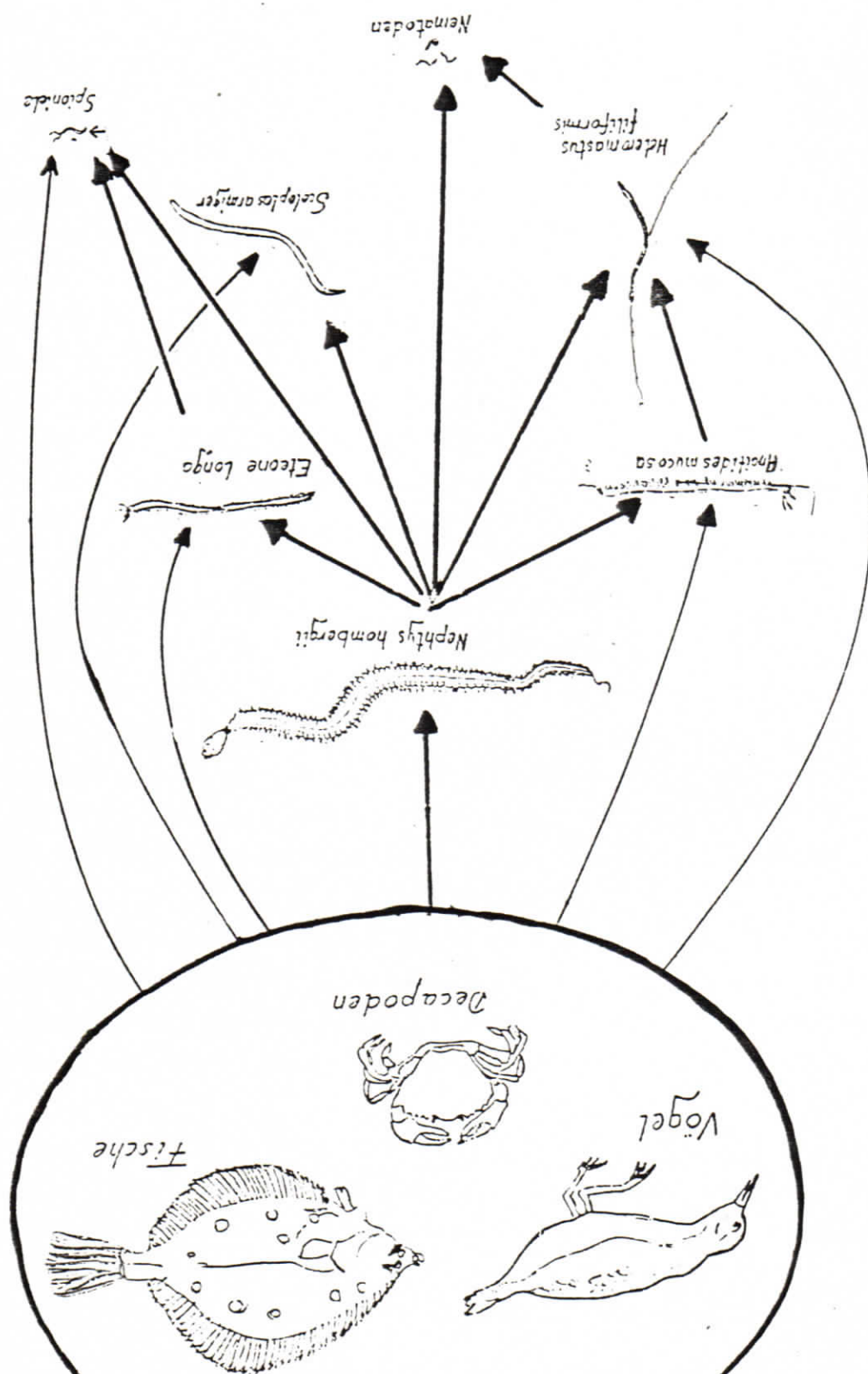
zu finden sind, ist es wahrscheinlich, daß sie bei Überflutung zumindest zeitweise in die Nähe der Oberfläche kommen, da sie sonst ihren Sauerstoffbedarf nicht decken können. Im Aquarium steckten einige *Nephtys hombergi* ihr Hinterende aus dem Sediment, wenn dort nach einigen Tagen Sauerstoffarmut auftrat. Im Freiland hätte ein solches Verhalten ein erhöhtes Risiko gefressen zu werden zur Folge.

4.6.3. *Nephtys hombergi* im Nahrungsnetz des Wattenmeeres

Die Bedeutung endobenthischer Räuber wurde erst in den letzten Jahren näher untersucht. Frühere Autoren sahen die gesamte Makrofauna des Wats als Sekundärproduzenten an und bezeichneten in erster Linie Vögel und Fische als Konsumenten. Bei der Zusammenfassung der Ergebnisse von Käfigexperimenten in Wattgebieten verschiedener Autoren verglich Ambrose (1984) Verhältnisse von nicht-räuberischer zu räuberischer Endofauna in Tests und Kontrollen. Dabei fand er heraus, daß endobenthische Räuber im Vergleich zur anderen benthischen Makrofauna zunehmen, wenn epibenthische Räuber ausgeschlossen werden. Er schlägt ein allgemeines Interaktionsmodell für marine Sedimente vor, wobei er den endobenthischen Räubern eine trophische Stufe zwischen nicht-räuberischer Makrofauna und epibenthischer Fauna zuweist.

Reise (1981) machte genauere Untersuchungen über juvenile epibenthische Räuber (*Carcinus maenas*, *Crangon crangon*, *Pomatoshistus microps*) und stellte sie auf eine trophische Stufe zwischen Topkonsumenten (Vögel, Fische) und Makrofauna. Die Bedeutung kleiner epibenthischer Räuber auf endobenthische Tiere ist sehr groß, da erstere in hohem Maße Jungut fressen, bei manchen Arten sogar die gesamte Brut vernichten. *Nephtys hombergi* übt nicht nur auf Sedimentfresser, sondern auch auf andere Räuber einen starken Feinddruck aus. Er frißt die ebenfalls räuberisch lebenden *Phyllodoceiden* *Anatides mucosa* und *Eteone longa* (Abb. 27). Für *Eteone longa* konnten unter anderem Spioniden als Nahrung nachgewiesen werden (siehe Darmhaltungsanalysen, Behrends & Michaelis 1977), *Anatides mucosa* frißt zwar in erster Linie Aas, kann jedoch auch auf kleine Polychaeten wie *Heteromastus filiformis* einen starken Feinddruck ausüben (siehe Laborversuch 3.5. und Hüttel 1984). Sowohl Spioniden (siehe Darmhaltungsuntersuchungen) als auch besonders *Heteromastus*

Abb. 27 Nahrungsnetz im Benthos des Königshafens. Die Pfeile symbolisieren den Feinddruck räuberischer Arten auf ihre Beute. Das Modell ist nicht vollständig.



filiformis werden jedoch ebenfalls von *Nephtys hombergi* gefressen. Nematoden konnte ich im Darm jüngerer *Nephtys hombergi* und im Darm von *Heteromastus filiformis* nachweisen. Nicht auszuschließen ist ein Wegfraß der *Nephtys hombergi* 0-Gruppe durch räuberische Infana, Kannibalismus eingeschlossen. Blegvad (1914) und Clark (1962) erwähnen bei Darminhaltsuntersuchungen auch *Nephtys*-Borsten.

Bereits die Räuber-Beute-Verhältnisse dieser wenigen genannten Arten stellen ein kompliziertes Nahrungsnetz dar (Abb. 27). Unberücksichtigt bleiben andere im königshafen vorkommende carnivore Benthosarten wie die *Polychaeten* *Nereis virens* und *Harmothoe sarsi* und die Nemeriten sowie weitere Detritusfresser und Filtrierer.

Ebenso wie Reise (im Druck) die epibenthischen Räuber differenziert, scheint es mir notwendig, auch die endobenthischen Räuber zu differenzieren und ihnen verschiedene trophische Stufen zuzuordnen. Im königshafen gehört *Nephtys hombergi* sicher aufgrund seiner weiten Verbreitung und Häufigkeit zu den bedeutendsten endobenthischen Räubern. Ebenfalls bedeutend sind: *Nereis virens*, der *Oligochaeten*, *Amphipoden* und *Spioniden* frißt (Commito 1983, Ambrose 1984) und *Lineus viridis*, in dessen Darm ich in zwei Fällen *Nereisborsten* fand. *Anatides mucosa* und *Eteone longa* würde ich auf eine tiefere trophische Stufe setzen, da sie zumindest von einem endobenthischen Räuber gefressen werden und aufgrund ihrer Körpergröße nur vergleichsweise kleine Tiere jagen können.

Es ist nicht zwangsläufig, daß ein *Nephtyidae* an der Spitze der endobenthischen Nahrungspyramide steht. Ambrose (1984) macht den *Polychaeten* *Glycera convulata* (Keferstein) für ein Abwandern von *Nephtys caeca* verantwortlich. Beide Arten fressen den *Amphipoden* *Rhepoxynius abronius* (Barnard). *Nephtys incis*a (Malmgren), der als Detritusfresser angesehen wird (Sanders 1956), hat vermutlich *Nereis virens* als Freifeind, der wiederum von *Glycera dibranchiata* gefressen wird (Ambrose 1984). Auch *Nephtys hombergi* kann von endobenthischen Räubern verfolgt werden. Blegvad (1914) gibt den Priapuliden *Halycryptus spinulosus* an.

Mit dieser Arbeit ist nur ein Anfang gemacht, das komplexe Beziehungsnetz der endobenthischen Räuber im Wattboden sichtbar zu machen.

Im äußeren Königshafen, einem Wattgebiet nahe der Insel Sylt, wurde das Beutespektrum und die ökologische Bedeutung von *Nephtys hombergi* als endobenthischer Räuber untersucht. Hierzu dienten Darminhaltsuntersuchungen, Einschlußexperimente im Freiland und ein Nahrungswahlversuch im Labor sowie Abundanzermittlungen der Makrofaunaarten des untersuchten Gebiets.

- Die individuenreichsten Arten sind *Scoloplos armiger* mit 430 Ind./m² (4.15 g/m² ADW) und *Heteromastus filiformis* mit 421 Ind./m² (2.29 g/m² ADW). Das sind verglichen mit anderen Watten sehr hohe Werte. *Nephtys hombergi* ist mit 5 Ind./m² (0.47 g/m² ADW) vertreten.

- *Scoloplos armiger* und *Heteromastus filiformis* sind im Königshafen die Hauptbeutetiere von *Nephtys hombergi*. Sie wurden zusammen in über 80 % aller untersuchten vollen Därme gefunden und waren bei den Nahrungswahlversuchen hohen Wegfräßen ausgesetzt.

- *Eteone longa*, *Anatides mucosa* und *Corophium arenarium* sind Beutetiere geringerer Bedeutung, allerdings kann *Nephtys hombergi* eine durch verwesende Tiere angezogene große *Anatides mucosa*-Menge stark dezimieren. Meiofauna (meist Nematoden) wird hauptsächlich von jungen, nicht geschlechtsreifen Tieren gefressen.

- Ein Individuum von *Nephtys hombergi* konsumiert im Jahr 68 bis 80 Individuen der Makrofauna mit einer Biomasse von 0.6 bis 0.9 g ADW. Er ist ein sehr bedeutender Räuber, der 20 bis 25 % des Nahrungsangebots durch Biomasseproduktion seiner beiden Hauptbeutetiere frißt.

- *Nephtys hombergi* ist selbst einem hohen Feinddruck durch Vögel und Fische ausgesetzt, ist aber wahrscheinlich keine wichtige Nahrungsquelle für diese Topkonsumenten.

- Respirationsmessungen und Beobachtungen im Freiland und im Aquarium zeigen, daß sich *Nephtys hombergi* zwar sehr schnell im Sediment fortbewegen kann, die meiste Zeit jedoch reglos liegt. Ein Vergleich von Konsumption, Assimilation und Exkretion weisen ihn als typischen Carnivoren aus.

- Im Königshafen gehört *Nephtys hombergi* zu den wichtigsten endobenthischen Räubern und ist Teil eines sehr komplexen Nahrungsnetzes in den Wattböden.

- Ambrose, W.G. 1984 The role of predatory infauna in structuring marine soft bottom communities. Mar. ecol. progr. ser. Vol. 17 : pp. 107-115
- 1984 Influence of residents on the development of a marine soft bottom community. J. of Mar. Res., 42, 633-654
- 1984 Increased emigration of the amphipod *Rhepoxynius abronius* (Barnard) and the polychaete *Nephtys caeca* (Fabricius) in the presence of invertebrate predators. J. exp. Mar. Biol. Ecol., Vol. 80, pp 67-75
- 1984 Influences of predatory polychaetes and epibenthic predators on the structure of a soft bottom community in a Maine estuary. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1984, Vol. 81 pp. 115-145
- Asmus, H. 1984 Freilanduntersuchungen zur Sekundärproduktion und Respiration benthischer Gemeinschaften im Wattenmeer der Nordsee. Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel. Nr. 122
- Behrends, G. & H. Michaelis 1977 Zur Deutung der Lebensspuren des Polychaeten *Scolelepis squamata*. Senckenbergiana maritima 9 (1/2) pp. 47-57
- Beukema, J.J. 1974 Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the dutch wadden sea. Neth. J. of Sea Res. 8 (1) : 94-107
- 1976 Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the dutch wadden sea. Rep. from Neth. J. of Sea Res. 10(2) : 236-261
- 1981 Quantitative data on the benthos of the wadden sea proper. / The role of larger invertebrates in the waddensea ecosystem. In: Invertebrates of the wadden sea.
- Bentley, M.G., P.J. Olive, P.R. Garwood & N.H. Wright 1984 The spawning and spawning mechanism of *Nephtys caeca* (Fabricius) and *Nephtys hombergii* (Savigny), (Annelida, Polychaeta). Sarsia 69: 63-68 Bergen.
- Blegvad, H. 1914 Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom of Danish waters. Rep. Danish Biol. Stat. 22, 1915
- Brady, F. 1943 The distributions of the fauna of some intertidal sands and muds on the Northumberland coast. J. Anim. Ecol., 12: 27-41

Bregnballe, F. 1961 Plaice and flounder as consumers of the microscopic bottom fauna. Med. fra Dan. Fisk. og Havunders. 3, No. 6 133-182

Bryant, D.M. 1979 Effects of prey density and site character on estuary usage by wintering waders (Choradrii). Rep. Estuarine & Coastal Mar. Science 9: 369-384

Caspers, H. 1951 Bodengreifereuntersuchungen über die Tierwelt in der Fahrrinne der Untereibe und im Vornündungsgebiet der Nordsee. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellschaft, Wilhelmshaven, pp: 404-418

Clark, R.B. & A. Milne 1955 The subltitoral fauna of 2 sandy bays on the Isle of Cumbrae, Firth of Clyde. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 34: 161-180

Clark, R.B. & E.C. Haderlie 1960 The distribution of Nephlys cirrosa and Nephlys hombergi on the southwestern coasts of England and Wales. J. Anim. Ecol., 29: 117-147

Clark, R.B. 1962 Observations on the food of Nephlys. Limnology oceanogra-phy 7

Commuto, J.A. & P.B. Shrader 198 Experimental analysis of predation by Ne-reis virens on the infauna at federas harbour.

Crisp, D.J. 1971 Energy flow measurements. Methods for the study of marine benthos. IBP Handbook 16, 197-279 Blackwell Scientific publications.

Dankers, N., W.J. Wolff & J.J. Zijlstra 1978 Fishes and fisheries of the wadden sea. Balkema, Rotterdam

Evans, P.R., Goss-Custard, J.D., Hale, W.G. 1984 Coastal waders and wild-fowl in winter. Cambridge University Press 1984

Fauchald, K. & P.A. Jumas 1979 The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 17, 193-264 Aberdeen

Goss-Custard, J.D. 1977 The energetics of prey selection by redshank, Tringa totanus (L.) in relation to prey density. J. Anim. Ecol. 46, 1-19

Gibbs, P.E. & G.W. Bryan 1984 Calcium phosphate granules in muscle cells of Nephlys (Annelida, Polychaeta), a novel sceloton? Nature Vol. 310

Hartmann-Schröder, B. 1971 Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. in: Die Tierwelt Deutschlands, Dahl, F. u.a. VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 1971

Hartwig, E. & M. Söhl 1974 Zur Nahrung der Silbermöwe (Larus argentatus) auf der Nordseeinsel Sylt. Zool. Anz., Jena 194 5/6 350-360

Holme, N.A. 1949 The fauna of sand and mud banks near the mouth of the Exe estuary. J. Biol. Ass. U.K., 28: 189-237

- Höfmann, H. & H. Hoersxhelmann 1969 Nahrungsuntersuchungen bei Limikolen durch Mageninhaltanalysen. Corax 3 (19) : pp 7-22
- Hüttel, M. 1984 Zur Ökologie aasfressender Watbewohner. Diplomarbeit, Christian-Albrechts Universität Kiel
- Ivlev, V.S. 1961 Experimental ecology of the feeding of fishes. New Haven, Conn. Yale university press
- Jones, N.S. 1956 The fauna and biomass of a muddy sand deposit off Port Erin, I.O.M. J.Anim.Ecol., 25: 217-252
- Kuipers, B.R. & R. Dapper 1981 Production of Crangon crangon in the tidal zone of the dutch wadden sea. Rep.Neth.J.S.R. 15 (1): 33-53
- Lange, G. 1968 Über Nahrung, Nahrungsaufnahme und Verdauungsstrakt mittel-europäischer Limikolen. Beitr. zur Vogelkunde 13: 225-334
- Linke, O. 1939 Die Biota des Jädebusenwattes. Helg.Wiss. Meeresunters. 1, 201-348
- Michaëlis, H. 1981 Intertidal benthic animal communities of the estuaries of the rivers Ems and Weser. In: N. Dankers et al. 1981 Invertebrates of the wadden sea.
- Notdt, U. & C. Wehrenberg 1984 Quantitative extraction of living plathelminthes from marine sands. Mar.Ecol. Vol.20: 193-201
- Ockelmann, K.W. & K. Muus 1978 The biology, ecology and behavior of the bivalve *Myseilla bidentata* (Montagu). Ophelia 17(1): 1-93
- Olive, P.J. 1977 The life-history and population structure of the polychaetes *Nephtys caeca* and *Nephtys hombergi* with special reference to the growth rings in the teeth. J.Mar.Biol.Ass. U.K. 57, 133-150
- Olive, P.J., P.R. Garwood, M.G. Bentley and N. Wright 1981 Reproductive success and population structure of 2 species of *Nephtys* in an estuarine beach. Mar.Biol. 63, 189-196
- Rachor, E. 1980 The inner German Bight- an ecologically sensitive area as indicated by the bottom fauna. Helg.Wiss.Meeresunters. 53, 522-530
- Rasmussen, E. 1973 Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). Rep. from Ophelia, Vol.11, aug. 1973
- Rauck, G. & J.J. Zijlstra 1975 On the nursery aspects of the wadden sea for some commercial fish species and possible long-term changes. Symposium "The changes in the North Sea fish stocks and their causes" 36. Zitiert wattenmeer, Landelijke Vereniging tot behoud van de Waddenzee, Harlingen & Vereniging tot behoud van Natuurmonumenten in Nederland S.175.

- Riesen, W. & K. Reise 1982 Macrofauna of the subtidal wadden sea: revisited after 55 years. Helg. Wiss. Meeresunters. 35, 409-423
- Reise, K. 1978 Experiments on epibenthic predation in the wadden sea. Helg. Wiss. Meeresunters. 31, 55-101
- 1979 Moderate predation on meiofauna by the macrofauna of the wadden sea. Helg. Wiss. Meeresunters. 32, 453-465
- 1981 Tierökologische Probleme in Küstengewässern. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1981, 1-15 Gustav Fischer Verl. Stuttgart
- 1985 Tidal flat ecology Springer Verlag, Heidelberg (im Druck)
- Sachs, L. 1984 Angewandte Statistik. Springer Verlag 6. Auflage
- Sanders, H.L. 1956 Oceanography of Long Island Sound, 1952-54 X. Biology of Marine bottom communities. Bul. Bingham Oceanogr. Coll., 15: 345-414
- Scherer, B. & K. Reise 1981 Signifikant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* (L.) in the wadden sea. Kieler Meeresforsch., Sonderheft 5, 490-500 Kiel
- Scott, A. 1958 Studies on the ecology of sandy beaches (Ph.D. Thesis, Aberdeen)
- Stobodkin, L.B. 1962 Energy in animal ecology. Adv. Ecol. Res. 1 5.69-101
- Smidt, E.L.B. 1951 Animal production in the Danish wadden sea. Medd. Komm. Dan. Fisk. & Havunders. Ser. Fiskeri 11, 6: 1-151
- Spooner, G.M. & H.B. Moore 1940 The ecology of the Tanar estuary. VI. An account of the macrofauna of the tidal muds. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 24, 283-330
- Steele, J.A. 1974 The structure of marine ecosystems. 128pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Svennen, C. 1975 Aspecten van voedselproductie in Waddenzee en aangrenzende zeegebieden in relatie met de vogelrijkdom. Vogeljaar 21: p. 141-156
- Trevor, J.H. 1976 The burrowing activity of *Nephtys cirrosa* (Annelida, Polychaeta). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Vol. 24 pp. 307-319
- Thamdrup, H.M. 1935 Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. Midd. Komm. Danm. Fisk. og Havunders., Ser. Fiskeri Bd. 10, 1-125
- de Vlas, J. 1979 Annual food intake by plaice and flounder in a tidal flat area, with special reference to consumption of regenerating parts of macrobenthic prey. N.J.S.R. 13(1): 117-153
- Warwick, R.M. & R. Price 1975 Macrofauna production in an estuarine mud-flat. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 55, pp. 1-18

- Warwick, R.M., Joint, J.R., Radford, P.J. 1977 Secondary production in an estuarine environment. Ecol. Processes in coastal environments 77 pp. 429-450 Blackwell Scientific Publications 1979
- Zieglmeier, E. 1978 Macrobenthic investigations in the eastern part of the German Bight from 1950-74. Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer., 172: 432-444

Ich erkläre, daß die vorliegende Arbeit selbstständig verfaßt ist und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt wurden.

Für die Themenstellung, fördernde Diskussion und stetes Interesse danke ich Herrn Prof. Dr. P. Ax. Mein Dank gilt auch Herrn Dr. K. Reise für seine engagierte Betreuung und zahlreichen Anregungen. Herrn Dr. H. Asmus danke ich für interessante Hinweise und reges Interesse beim Kapitel Respiration und Energieverbrauch. Weiterhin möchte ich allen Mitarbeitern der Göttinger Arbeitsgruppe auf Sylt für das gute Arbeitsklima danken. Einen Arbeitsplatz in der Litoralstation stellte dankenwerterweise die Biologische Anstalt Helgoland im Rahmen der Gastforschung zur Verfügung. Herzlichen Dank auch an meine Eltern, die mein Studium finanzierten.