



WWF®

STUDIE

D

2017

Karsten Reise und Christian Buschbaum

Muschelbänke in der Unterwasser- welt des Wattenmeeres

Erkenntnisse zu Miesmuscheln im Sublitoral

Dieser Bericht ist auf www.wwf.de/watt/fischerei als pdf-Download verfügbar.

Dort finden Sie auch weitere Informationen zur Fischerei im Wattenmeer.



Gefördert durch das Bundesamt für Naturschutz

Dieser Bericht ist durch das Bundesamt für Naturschutz (BfN) mit Mitteln des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz, Bau und Reaktorsicherheit im Rahmen des F&E Vorhabens „Ökologisch verträgliche Krabbenfischerei“ (FKZ 3512 85 0400) gefördert worden. Die Verantwortung für den Inhalt liegt jedoch beim Herausgeber. Der Bericht gibt die Meinung der Autoren wieder und muss nicht mit der Meinung des BfN übereinstimmen.

- Herausgeber: WWF Deutschland
Stand: August 2017
Kontakt: WWF Deutschland, Wattenmeerbüro, Dr. Hans-Ulrich Rösner (roesner@wwf.de)
Autoren: Prof. Dr. Karsten Reise & Dr. Christian Buschbaum,
Alfred-Wegener-Institut, Helmholtz-Zentrum für Polar- und Meeresforschung,
Wattenmeerstation Sylt
Redaktion: Thomas Köberich/WWF, Dr. Hans-Ulrich Rösner/WWF
Layout: Liebmann Feine Grafik, Lübeck
Titelseite: Luftbild eines Miesmuschelvorkommens mit kreisenden Dredge-Spuren in tiefem Priel und eine bei Niedrigwasser auftauchende Muschelbank (oben rechts);
Königshafen bei Sylt im Juli 2007 (Foto: K. Reise)

© 2017 WWF Deutschland, Berlin

Nachdruck, auch auszugsweise, nur mit Genehmigung des Herausgebers.

Der WWF wird beim Projekt „Ökologisch verträgliche Krabbenfischerei“ unterstützt durch EDEKA ZENTRALE AG & Co. KG.

Inhalt

Zusammenfassung Summary	4
1 Einleitung	5
2 Das Problem der Kategorisierung in eulitorale und sublitorale Muschelbänke	6
2.1 Zonierung	6
2.2 Tiefenverteilung von Muschelbänken im Wattenmeer	7
2.3 Menschliche und methodische Aspekte	8
2.4 Indizien müssen helfen	10
3 Miesmuscheln und Miesmuschelbänke im Wattenmeer	11
3.1 Entstehung von Miesmuschelbänken	11
3.2 Erhalt und Ausdifferenzierung von Miesmuschelbänken im Eulitoral	12
3.3 Miesmuscheln im sublitoralen Wattenmeer	13
3.4 Aktuelle Struktur sublitoraler Miesmuschelbänke	15
4 Geschichte des Miesmuschelvorkommens im sublitoralen Wattenmeer	18
4.1 Frühe Zeit mit geringer Nutzung von Miesmuschelbänken	18
4.2 Von wilder Muschelfischerei bis zur Anlage von Muschelkulturen im Wattenmeer	22
4.3 Miesmuscheln im Sublitoral in neuerer Zeit	23
5 Austern und Miesmuscheln	26
6 Prädatoren und Artenvielfalt	29
7 Schlussfolgerungen	31
8 Literatur	33

Zusammenfassung | Summary

Natürliche Miesmuschelbänke unterschiedlichen Alters waren vor Beginn der Muschelfischerei im ständig von Wasser bedeckten Bereich (Sublitoral) des Wattenmeeres verbreitet. Dies gilt insbesondere dort, wo heute Bodenkulturen aus Miesmuscheln künstlich angelegt und Jungmuscheln dafür gefischt werden. Diese dauerüberfluteten Bänke können größere Muscheln und artenreichere Lebensgemeinschaften beherbergen als Miesmuschelbänke im Gezeitenbereich (Eulitoral). Langfristige Bestandsschwankungen sind gleichermaßen kennzeichnend für einzelne Muschelbänke als auch für regionale Bestände sowohl im Eulitoral wie im Sublitoral. Sie werden vorwiegend von extremen Wetterereignissen ausgelöst, während biologische Interaktionen meist nur moderate Veränderungen bewirken. Die Ausbreitung der eingeführten Pazifischen Auster hat regional zu einer Abnahme der Miesmuschelbestände geführt. Das tiefere Sublitoral bietet aber den Miesmuscheln noch Raum, in den die eingeschleppten Austern noch nicht vorgedrungen sind.

Mussel beds of varying longevity were common in the subtidal of the Wadden Sea before the onset of mussel fishery. They particularly occurred where nowadays bottom cultures and fishing of young mussels for relaying are conducted. These subtidal beds could have larger mussels and a more species-rich associated community than intertidal mussel beds. Long-term changes on individual mussel beds as well as of regional populations are characteristic in both, intertidal and subtidal zones. These changes are primarily driven by extreme weather events, while biotic interactions tend to have more modest effects. The spread of introduced Pacific oysters has caused regional declines of mussel populations. In the deeper subtidal there is still space for mussel beds without these oysters.

1 Einleitung

Miesmuscheln sind an allen Küsten der gemäßigten Klimazonen weit verbreitet. Im Wattenmeer schafft die Art *Mytilus edulis* L. vom mittleren Gezeitenbereich bis in die tiefen Rinnen durch ihr kompaktes Auftreten artenreiche Habitats und nimmt im Ökosystem eine Schlüsselrolle ein (Kuenen 1942; Verwey 1952; Asmus 1987; Dekker 1989; Dittmann 1990; Dankers & Zuidema 1995; Saier 2002; Buschbaum & Saier 2003; Dankers & Fey-Hofstede 2015).

Besonders im niederländischen und später auch im deutschen Wattenmeer hat die Muschelfischerei wirtschaftliche Bedeutung erlangt (CWSS 1991, 2002; Seaman & Ruth 1998; Nehls et al. 2009a,b). Seit Einrichtung der Wattenmeer Nationalparks und der niederländisch-deutsch-dänischen Zusammenarbeit zum Schutz des Wattenmeeres gibt es Kontroversen um die Nachhaltigkeit und die Auswirkungen der Muschelfischerei auf den natürlichen Bestand der Miesmuscheln sowie auf die davon abhängigen Organismen im Ökosystem (Ruth & Asmus 1994; Saier et al. 2002; Smaal et al. 2013).

Kontrovers sind die Ansichten darüber, ob dauerhafte Miesmuschelbänke (Beete, Riffe) im dauerüberfluteten (sublitoralen) Wattenmeer vorkommen und wenn ja, unter welchen Umständen, in welcher Form und wie lange sie sich dort halten können bzw. konnten. Nach Ruth (1992) gibt es im sublitoralen Wattenmeer keine dauerhaften Miesmuschelbänke. Ob diese in den 1990er-Jahren getroffene Schlussfolgerung allgemein bestätigt werden kann, wird in der vorliegenden Studie untersucht.

Waren im sublitoralen Wattenmeer Muschelbänke weit verbreitet, bevor in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts die Miesmuschelfischerei in großem Stil einsetzte? Dieser Frage wird anhand der Literatur nachgegangen, und dann wird erörtert, ob heute noch die gleichen Randbedingungen vorliegen oder ob sich insbesondere durch die Muschelfischerei und die Ausbreitung der Pazifischen Auster (*Crassostrea (Magallana) gigas*) in den 2000er-Jahren neue Bedingungen für Miesmuscheln und die mit ihren Bänken assoziierten Arten entstanden sind.

Das Ziel dieser Studie ist es, die historischen und gegenwärtigen Verhältnisse rund um die Miesmuscheln vor allem im Sublitoral des Wattenmeeres so präzise wie möglich darzustellen. Wertungen des Managements sind nicht Gegenstand der Arbeit. Die Studie beginnt mit einer kritischen Sicht auf die übliche, aber nicht triviale Kategorisierung in eu- und sublitorale Muschelbänke. Daran schließt sich eine Einführung in das Wissen um die Entstehung, den Erhalt und die Ausdifferenzierung von Miesmuschelbänken im Eulitoral an und was davon auf sublitorale Bänke übertragen werden kann. Nach einer Übersicht zu den sublitoralen Habitats (Lebensräumen) im Wattenmeer wird das Miesmuschelvorkommen für die Zeit rekonstruiert, bevor dort die Muschelfischerei begann sowie für die Zeiten danach. Wegen der vorhandenen Quellen, konzentriert sich diese Untersuchung weitgehend auf das nordfriesische Wattenmeer, aber Kenntnisse aus dem gesamten Wattenmeer wurden einbezogen. Abschließend wird auf das Zusammenleben der Miesmuscheln mit Pazifischen Austern, ihren Prädatoren, anderen Begleitarten und auf die Artenvielfalt im Sublitoral eingegangen. Elf Schlussfolgerungen fassen die Studie zusammen.

2 Das Problem der Kategorisierung in eu- und sublitorale Muschelbänke

2.1 Zonierung

Früh erkannte die Meeresforschung, dass sich mit der Wassertiefe die Tier- und Pflanzenbesiedlung am Meeresboden systematisch verändert. Besonders augenfällig ist dies an felsigen Gezeitenküsten mit einer ausgeprägten Zonierung von Algen sowie festwachsenden Tieren wie Seepocken und Muscheln (Raffaelli & Hawkins 1996).

Je nach Exposition zum Seegang und der biogeographischen Region modifiziert sich eine solche Zonierung. Die Verbreitungsgrenzen nach oben haben ihre Ursache meist in der physiologischen Toleranz der Meeresorganismen, während die Grenzen nach unten in der Regel durch biologische Wechselwirkungen verursacht sind. Ein klassisches Beispiel stammt von einer exponierten Felsenküste im Nordpazifik. Dortige Miesmuscheln konnten ihre dichte Siedlungszone um etwa einen Meter nach unten ausdehnen, wenn Seesterne wiederholt entfernt wurden (Paine 1974). Entsprechende Experimente im Nordatlantik konnten aber den Seesternen in diesem Gebiet keine so entscheidende Rolle für die Verteilung der Miesmuscheln beimessen (Menge 1976).

An Sedimentküsten wie dem Wattenmeer ist die Zonierung weniger ausgeprägt (Reise 1985). Die Grenzen zwischen den Besiedlungszonen sind oft verwaschen. Im Wattenmeer hat es sich aus praktischen Gründen eingebürgert, zur Kennzeichnung einzelner Lebensräume vorwiegend die Sedimente und die mittlere Zeit der Wasserbedeckung heranzuziehen (Dijkema et al. 1989). So wurde für Flächenberechnungen das mittlere Tidenniedrigwasser (MNW) der topographischen Karten als Grenze zwischen dem Gezeitenbereich (Eulitoral oder Watt) und dem darunter gelegenen dauerhaft überfluteten Bereich (Sublitoral) gewählt (Abb. 1).

Für rechtsverbindliche Regelungen (z. B. die Zonierung im Nationalpark oder das Muschelmanagement; Nehls et al. 2011) wurde das Seekartennull gewählt (SKN, entsprach dem mittleren Springtidenniedrigwasser der nächst gelegenen Pegelstation, seit 2004 dem berechneten niedrigsten Gezeitenwasserstand LAT = lowest astronomical tide). MNW, altes SKN und LAT unterscheiden sich zwar vertikal nur um wenige Dezimeter, aber im flachen Wattenmeer können daraus horizontal mehrere hundert Meter werden. Aufgrund dieser verschiedenen Angaben zur Wassertiefe können Verständigungsschwierigkeiten erwachsen, wenn von Eulitoral und Sublitoral gesprochen wird. Der Bereich zwischen MNW und LAT wird daher in dieser Arbeit als Übergangszone zwischen Eu- und Sublitoral gesondert berücksichtigt.

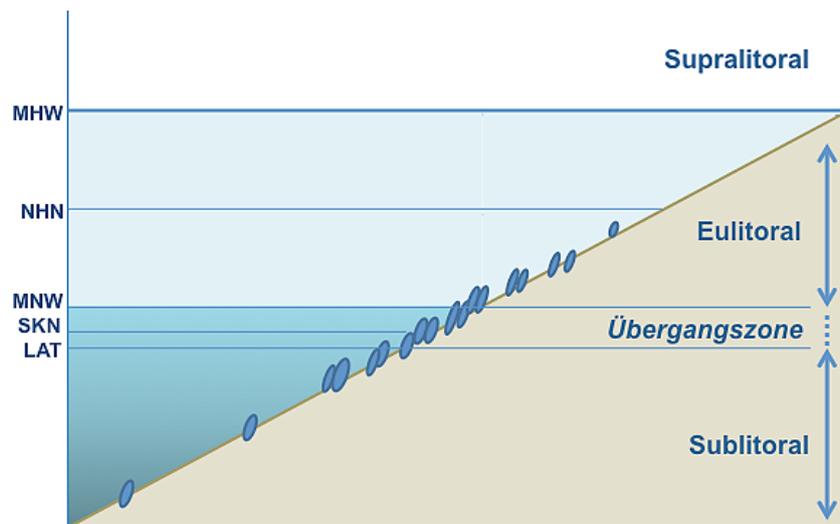


Abb. 1: Schematische Vertikalverbreitung der Miesmuscheln im Wattenmeer bezogen auf gebräuchliche Wassertiefenlinien. MHW = Mittleres Hochwasser; NHN = Normalhöhennull der Landkarten, entspricht ungefähr dem mittleren Wasserstand; MNW = Mittleres Niedrigwasser; SKN = Seekartennull alter Seekarten, entspricht dem mittleren Springtidenniedrigwasser; LAT = niedrigster, astronomischer Tidenstand (also ohne Wind), entspricht dem Seekartennull neuer Seekarten. Die vertikalen Abstände variieren mit dem örtlichen Tidenhub und die horizontalen mit der Topographie des Meeresbodens.

2.2 Tiefenverteilung von Muschelbänken im Wattenmeer

Gerade die Miesmuschelbänke haben ihr Optimum im Bereich des mittleren Niedrigwassers (Abb. 1). Häufig reichen Muschelbänke (Felder von Muschelbeeten) vom unteren Eulitoral bis ins obere Sublitoral (Buschbaum & Saier 2003). Zwar sind graduelle Unterschiede von oberen bis zu unteren Bänken in der Muschelgröße oder den Begleitarten deutlich erkennbar (Abb. 2), aber der Übergang ist fließend und es gibt keinen qualitativen oder quantitativen Umschwung an einer bestimmten Niedrigwasserlinie (Buschbaum 2002; Saier 2002). Den topographisch-nautischen Grenzen des Tidenniedrigwassers entsprechen hier keine biologisch-ökologischen Grenzen in den Muschelbänken.

Das ist nicht verwunderlich, weil das mittlere Tidenniedrigwasser als arithmetisches Mittel (häufigste Position) aus astronomisch- und wetterbedingten Variationen errechnet wird. Einzelne Niedrigwasserstände können sehr unterschiedlich ausfallen. Insbesondere im Spätwinter und im Frühjahr können bei Hochdrucklagen stark ablandige Winde das Niedrigwasser um einen halben bis ganzen Meter oder mehr absenken, also noch deutlich tiefer als das LAT. Umgekehrt führen Tiefdruckgebiete mit stark auflandigen Winden im Herbst und Winter oft zu permanenter Wasserbedeckung selbst für alle Muschelbänke im Eulitoral (siehe Mudersbach et al. 2013). Hinzu kommen mehrjährige Schwankungen im Tiden- und Windregime.

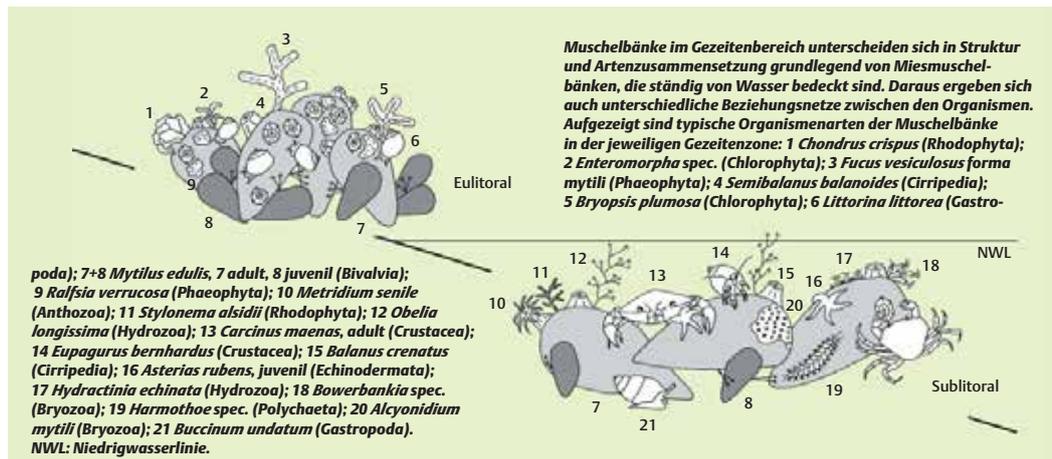


Abb. 2: Obwohl eu- und sublitorale Miesmuschelbänke viele Arten gemeinsam haben, verursachen Arten, die nur in einem dieser Lebensräume zahlreich sind, deutliche Unterschiede zwischen den Lebensgemeinschaften, deren Übergang aber allmählich erfolgt. Sublitorale Muschelbänke sind stets artenreicher. (aus Buschbaum & Saier 2003)

Trotz des biologisch-ökologischen Kontinuums der Miesmuschelbänke in der Übergangszone zwischen Eu- und Sublitoral wurden Unterschiede zwischen hochliegenden und tief liegenden Muschelbänken des Eulitorals und den Bänken des Sublitorals postuliert (Ruth 1992). Wie in Abb. 2 beziehen sich solche Typisierungen aber mehr auf die Endpunkte von Gradienten. Sie können bei der Vermittlung von Wissen sinnvoll sein. Sie werden aber problematisch, wenn sie für reale Einheiten in der Natur gehalten werden (Abb. 3 und 4). De Vlas et al. (2005) unterscheiden im Sublitoral darüber hinaus Muschelbänke von der Niedrigwasserlinie bis etwa 2 m darunter und Muschelbänke, die verstreut im tieferen Sublitoral vorkommen. Damit wird der Übergangszone gesondert entsprochen, aber es werden mit dieser Unterscheidung keine weiteren Eigenschaften verbunden.

2.3 Menschliche und methodische Aspekte

Die Trennung in eulitorale und sublitorale Muschelbänke hat auch einen menschlichen Aspekt da die im Gezeitenbereich liegenden Muschelbänke direkt in Augenschein genommen werden können. Ihre Rolle als Nahrungsquelle für Möwen und Watvögel oder ihre wellendämpfende Wirkung sind somit unmittelbar zu beobachten. Wegen ihrer Eigenheiten und Artenvielfalt sind diese Muschelbänke im Nationalpark Wattenmeer deshalb ein beliebtes Ziel geführter Wattwanderungen. Das Vorkommen der Miesmuscheln im Sublitoral ist jedoch ohne technische Hilfsmittel kaum auszumachen und ist meist nur wenigen bekannt.

Zusätzlich verstärkt wird diese Kategorisierung in eu- und sublitorale Bänke durch Unterschiede in den Erfassungsmethoden (Nehls et al. 2011). Die eulitoralen Miesmuschelbänke werden bei Niedrigwasser begangen, vermessen und Stichproben mit der Hand entnommen. Zusätzlich helfen Luftbilder bei der Erfassung. Dieser direkte Zugang ist bei den sublitoralen Bänken nicht möglich. Zwar kann getaucht werden, aber nur kleinräumig und wegen starker Strömungen und trübem Wasser verspricht diese Erfassungsmethode im Wattenmeer kaum neue Einsichten.



Abb. 3: Eulitorale Muschelbank mit Übergängen ins Sublitoral (Pfeile) in der Blidselbucht im Lister Tidebecken. Lang gestreckte Muschelbeete liegen quer zur jeweiligen Hauptströmung. (Foto: K. Reise 2013)

Die Muschelverbreitung im Sublitoral wurde deshalb vom Schiff aus untersucht. Früher wurden dafür ausschließlich Bodennetze, Dredgen und Bodengreifer eingesetzt. Um sublitorale Muschelbänke zu finden, können heute auch akustische Signale (z. B. Side Scan Sonar) analysiert oder auch Videoschlitten hinter einem Schiff gezogen werden (van Overmeeren et al. 2009). Beide Untersuchungsansätze kamen aber erst ab 2009 zunehmend zum Einsatz, wobei bisher erst kleinere Teile des Wattenmeeres mit ihnen bearbeitet worden sind.

Die methodischen Unterschiede bei der Erfassung eulitoral und sublitoral Miesmuschelbänke haben ein doppeltes Dilemma zur Folge. So sind die beschriebenen oder vermuteten Unterschiede womöglich methodenbedingt. Daher ist es schwer, zwischen natürlichen Unterschieden und methodischen Artefakten zu trennen. Das weitere Dilemma ist, dass die eulitoralen Bänke wegen der besseren Erreichbarkeit eingehend und regelmäßig untersucht wurden, während die Kenntnisse über sublitorale Miesmuschelbänke zeitlich und räumlich bis heute punktuell geblieben sind. Das kann zur Folge haben, dass letztere weniger Beachtung finden.

2.4 Indizien müssen helfen

Eine den natürlichen Verhältnissen nicht gerecht werdende Kategorisierung (Abb. 3 und 4), methodische Brüche und asymmetrisch verteiltes Wissen zwischen Eu- und Sublitoral erschweren daher die Diskussion um das Vorkommen und die ökologische Bedeutung sublitoraler Miesmuschelbänke. Im schleswig-holsteinischen Wattenmeer werden dauerhaft nur die Veränderungen im eulitoral Vorkommen durch ein Muschelmonitoring systematisch erfasst (Nehls et al. 2011), während im Sublitoral, wo die Nutzung der Miesmuscheln erfolgt, Veränderungen außerhalb der Kulturfleichen kaum beurteilt werden können. Entsprechend lässt sich der Einfluss der Muschelfischerei auf das natürliche Vorkommen im Sublitoral nur sehr begrenzt einschätzen.

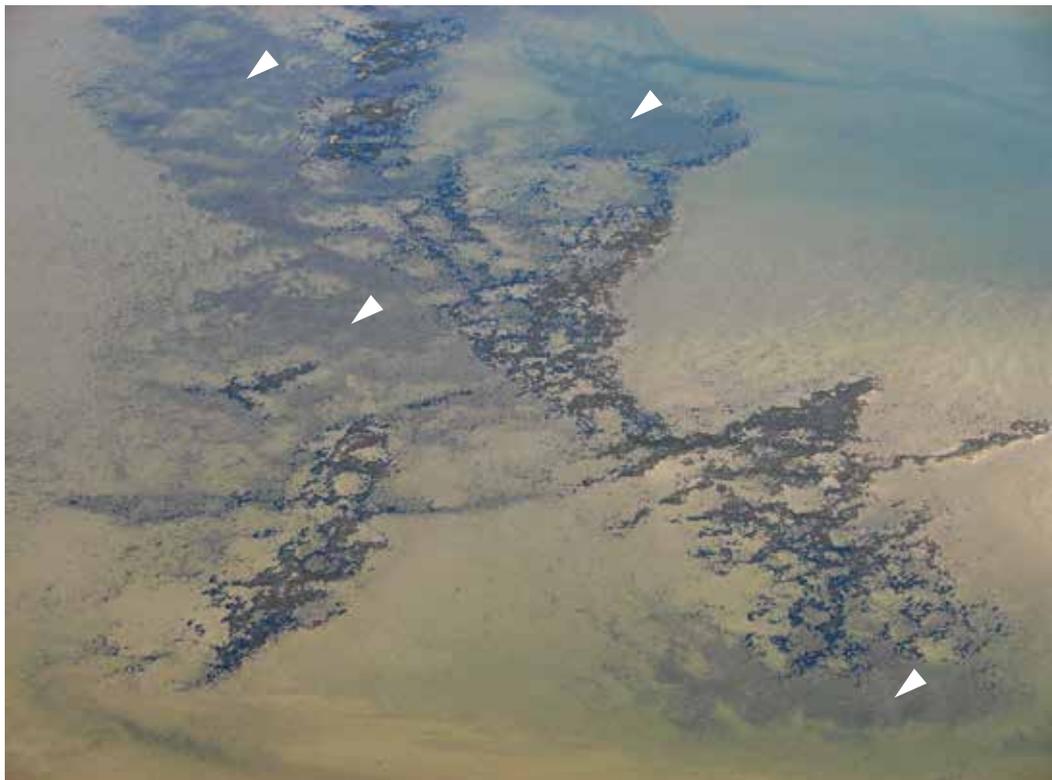


Abb. 4: Muschelbank östlich von Rantum im Hörnumer Tidebecken, die nur zu einem Drittel ihrer Fläche ins Eulitoral aufragt, während der größte Teil (Pfeile) zwischen mittlerem Tidenniedrigwasser und 1,5 m darunter im Sublitoral liegt. (Foto: K. Reise 2007)

Somit beruhen Kenntnisse über Ausdehnung, Ausformung und Bedeutung des sublitoral Vorkommens der Miesmuschel im Wattenmeer wesentlich auf Indizien, die über plausible Annahmen zu einem Gesamtbild zusammengefügt werden. Das ist keine günstige Voraussetzung für die angestrebte, nachhaltige und nationalparkverträgliche Nutzung der Miesmuschelressource und zur Vorsorge gegen mögliche Schäden an der Natur im Nationalpark Wattenmeer. Das Fehlen einer vollständigen Erfassung des Miesmuschelvorkommens im sublitoral Wattenmeer erschwert die Erarbeitung von gut fundierten Managemententscheidungen. Der für das schleswig-holsteinische Wattenmeer jüngst erfolgte Beschluss (MELUR-SH 2015), große Teile des Sublitorals für die Muschelfischerei zu sperren, könnte aber eine ausreichende Vorsorge sein, um die Entwicklung sublitoral Miesmuschelvorkommen wieder zu ermöglichen.

3 Miesmuscheln und Miesmuschelbänke im Wattenmeer

Dieses Kapitel gibt einen Überblick zu Biologie, Ökologie und Verbreitung der Miesmuscheln und ihren Bänken im Wattenmeer. Die Literatur dazu wurde teilweise schon in der Einleitung genannt und wird ergänzt durch eigene Beobachtungen. Zwar können viele der folgenden Ausführungen auch für Miesmuscheln im sublitoralen Teil des Wattenmeeres gelten, aber wegen der oben betonten, ungleichen Wissensverteilung, basieren sie im Wesentlichen auf Untersuchungen im Eulitoral.

3.1 Entstehung von Miesmuschelbänken

Miesmuscheln heften sich mit Fäden an beliebige harte Substrate oder direkt aneinander. Wird eine Miesmuschel einzeln auf Sediment gelegt, wird sie von der Gezeitenströmung oder von Wellen fortgespült. Doch manchmal gelingt es ihr, sich an stabile Objekte wie größere Muscheln oder leere Schalen mit ihren Fäden anzuheften oder mehrere kleinere Objekte zu etwas Größerem zu verspinnen. Das stabilisiert ihre Lage aber nur vorübergehend. Gegen starken Seegang können sich auf Dauer nur große, zusammenhängende und damit schwere Ansammlungen von fest aneinander gehefteten Miesmuscheln an einer Stelle behaupten. Die Bildung dichter, großer Aggregate ist daher die wichtigste Überlebensstrategie der Miesmuscheln auf weichen Sedimentböden wie im Wattenmeer.

Nach der Larvenphase im Plankton heften sich junge Miesmuscheln meist an filigrane oder nischenreiche Strukturen. Das sind im Wattenmeer: fädige Algen, Hydrozoen-Kolonien, Seegras, aus dem Sediment ragende Wurmröhren oder Herzmuscheln, Zwischenräume im Seepockenbewuchs oder das Geflecht von Haltefäden in einer schon etablierten Muschelbank. Die zuerst gewählten Substrate können von den heranwachsenden Jungmuscheln in einer frühen Phase auch wieder verlassen werden. Weitere Driftwege enden für die Muschel im günstigsten Fall in einer Muschelbank, die so zusätzlich zur direkten Ansiedlung aus dem Plankton weiteren Nachwuchs erhält.

In manchen Jahren kommt es zu einer Massenansiedlung mit Miesmuschelbrut, wobei offenbar wahllos alle erreichbaren Substrate besetzt werden und die Jungmuscheln erst Girlanden und dann zusammenhängende Teppiche bilden. Nach einem solchen Massenbrutfall, der an jahrweise unterschiedlichen Stellen möglich ist, entstehen auch Muschelbänke, wo vorher noch keine waren. Viele davon verschwinden im gleichen Jahr oder nach wenigen Jahren, weil sie Extremsituationen wie Stürmen und Eisgang zu stark ausgesetzt waren (Nehls & Thiel 1993; Strasser et al. 2001).

Haben sich kompakte Ansammlungen von Miesmuscheln gebildet, werden sie als Muschelbeete bezeichnet. Zusammen mit kleineren Zwischenräumen ohne oder mit verstreut herumliegenden Muschelklumpen werden sie als Muschelbänke bezeichnet (Abb. 3 und 4). Die Beete können sich auffallend über die Umgebung erheben. Die Rauigkeit einer

Sedimentoberfläche mit Miesmuscheln führt dazu, dass sich zwischen und unter ihnen Sedimente ansammeln. Hinzu kommen die Ausscheidungen der Miesmuscheln, die zu einer Akkumulation von sehr feinen Sedimentpartikeln beitragen, durchsetzt mit den Schalen abgestorbener Miesmuscheln. Im Gezeitenbereich können Miesmuscheln dadurch Aufwölbungen bilden, die sich bis zu einem Meter über die Umgebung erheben.

3.2 Erhalt und Ausdifferenzierung von Miesmuschelbänken im Eulitoral

Muschelbänke bieten günstige Bedingungen zur Ansiedlung weiterer Generationen von Miesmuscheln. Auch wenn sie durch starken Seegang oder die hobelnde Wirkung driftender Eisschollen in manchen Jahren teilweise oder weitgehend zerstört werden, entsteht meist an derselben Stelle wieder eine Muschelbank. Entweder geht die Neubildung von verbliebenen Resten aus, oder die vielen leeren Muschelschalen werden von sich neu ansiedelnden Jungmuscheln als geeignetes Substrat genutzt. Trotz erheblicher Bestandschwankungen zwischen den Jahren können Miesmuschelbänke über viele Jahrzehnte an denselben Stellen im Watt angetroffen werden, sind aber in vielen Fällen nicht durchgehend vorhanden (Obert & Michaelis 1991; Reise et al. 1989; Hertweck & Liebezeit 2002; Nehls et al. 2011).

Die Miesmuscheln entgehen ihrer eigenen Verschlickung in den dichten Aggregaten der Bänke, indem sie mit Hilfe neu gebildeter Fäden nach oben wandern. Denn eine obere Position sichert außerdem eine günstige Lage für die filtrierende Nahrungsaufnahme. Naturgemäß sind dem Höhenwachstum von Miesmuschelbänken Grenzen gesetzt. Je höher sie sich aufwölben, desto größer wird die Angriffsfläche bei starkem Seegang und im Winter für Eisgang. Außerdem nimmt im Gezeitenbereich mit der Wölbung die Überflutungsdauer ab. Das bedeutet für die ganz oben liegenden Miesmuscheln weniger Zeit für die Nahrungsaufnahme und mehr Stress durch Überhitzung oder Frost.

Größere Miesmuschelbänke haben oft in ihrer Mitte Vertiefungen, wo einst die störungsanfällige oder geschwächte höchste Wölbung war. Diese zentralen Vertiefungen werden durch neue Muscheln nicht gleich wieder aufgefüllt, weil die Ernährungslage am Rand der großen Bänke günstiger ist als in der Mitte. Am Rand kommen die Nahrungspartikel mit der Strömung zuerst an. In den zentralen Bereichen inmitten breiter Beete ist die Nahrungsverfügbarkeit oft reduziert. Dem Vorteil durch enges Aneinanderheften mehr Halt auf dem Wattboden zu finden, steht der Nachteil entgegen, weniger Nahrung durch eine hohe Dichte filtrierender Muscheln zu erreichen. Daher werden Muschelbänke nicht beliebig groß, und die Beete nehmen häufig eine längliche Form quer zur Hauptströmung an (van de Koppel et al. 2005).

Da Muschelbeete selten isoliert auftreten, entsteht ein vielfältiges Muschelbankmosaik mit hoch gewachsenen Beeten, Feldern mit Muschelschill, bei Ebbe mit Wasser gefüllten Senken, darunter auch tiefe Auskolkungen, lockerem Sand oder Schlick sowie unter alten Muschelbänken entstandener, verfestigter Schlick mit hohem Tonanteil. Die Biomasse und Schalenmasse sowie die Artenvielfalt ist in solchen strukturreichen Muschelfeldern viel höher als im umgebenden Watt.

Muschelbänke wachsen durch Sedimentakkumulation und größer werdende Miesmuscheln im Frühjahr und Sommer auf. Mit zunehmender Wasserbewegung in Herbst und Winter verlieren sie wieder Sediment und einzelne Muschelaggregate werden herausgerissen. Dadurch werden die Bänke flacher und kleiner. Durch Stürme entstehen so auch Streusiedlungen von Miesmuschelklumpen. Sind sie mit dem Blasentang *Fucus vesiculosus* versponnen, driften sie durch ihr „Algensegel“ mit der Tidenströmung oft weit über die Wattflächen. Sie können auch sekundär zu neuen Muschelbänken zusammen gespült werden. Dadurch gibt es im Watt alle Übergänge zwischen locker verstreut vorkommenden Muschelaggregaten, dichteren Ansammlungen solcher Aggregate, flachen und hohen Beeten, einzeln oder in größeren Feldern.

Auf diese Weise verändern sich die Strukturen der Muschelbänke im Watt. Sie sind hoch dynamisch von den Eigenbewegungen einzelner Muscheln, dem Formwandel einzelner Beete sowie dem über Jahrzehnte zu beobachtenden Pulsieren und langsamen Verlagern ganzer Bänke geprägt, was ein zeitweiliges Verschwinden einschließt. Eine Stabilität von Muschelbänken im Sinne einer lang andauernden Persistenz kommt selten vor. Stabilität äußert sich bei Muschelbänken eher durch Resilienz. Darunter ist ein Zurückschwingen nach Störungen oder eine Wiederkehr nach vorübergehender Auslöschung zu verstehen (siehe Grimm & Wissel 1997).

3.3 Miesmuscheln im sublitoralen Wattenmeer

Das Sublitoral des Wattenmeeres ist vielgestaltig und kein einheitlicher Lebensraum. Im Folgenden werden die dort vorkommenden und ständig von Wasser bedeckten Habitate des Küstenraumes benannt, in denen Miesmuscheln festgestellt wurden (Abb. 5).

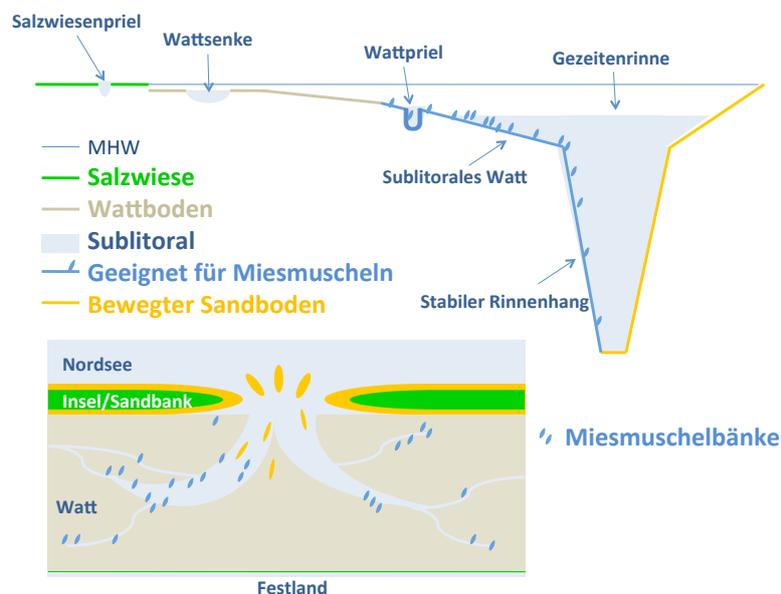


Abb. 5: Schematisches Profil mit sublitoralen Habitaten und einem Tidebecken mit möglichem Vorkommen von Miesmuschelbänken. Für geeignete Habitate ist eine Kombination von stabilem Untergrund, mittleren Strömungsstärken und langer Wasserbedeckung kennzeichnend.

In manchen Salzwiesen treten tiefe Priele mit relativ flachem Mündungsbereich auf. In diesen Priele bleibt nach ablaufender Tide ein Restwasser wie in einer Lagune stehen. Ähnlichen Lebensraum bieten im eulitoralen Watt flache Senken mit dem Restwasser der Ebbe. Sie sind oft schlickig und im Sommer mit Seegrass bewachsen. Miesmuscheln kommen in solchen Wattsenken und den Salzwiesenpriele nur selten vor.

Die vom ablaufenden Wasser geformten Wattlepriele sind bei Niedrigwasser kaum einen Meter tief und verfügen nur an einigen Stellen über tiefe Auskolkungen. Das Sediment im Priel ist meist sandig, aber mitunter auch schlickig. Am Rand und in diesen Priele kann es kleinere Miesmuschelbänke unter dauernder Wasserbedeckung geben. Diese Priele leiten zu den tiefen Gezeitenrinnen über.

In großen Tidebecken nehmen sublitorale Wattflächen oberhalb der tiefen Gezeitenrinnen einen breiten Raum ein, im Lister Tidebecken sogar ein Drittel der Gesamtfläche (Gätje & Reise 1998; Buschbaum & Reise 2010). Topographisch liegen sie unterhalb der mittleren Tidenniedrigwasserlinie und fallen langsam zu den Gezeitenrinnen hin ab, unterbrochen von tieferen Senken und flacheren Sandbänke (Abb. 6). Dort beträgt bei Niedrigwasser die Tiefe in aller Regel nicht mehr als 2–4 m. Das Sediment ist vorwiegend sandig, aber auch Schlack ist anzutreffen. In diesem Habitat liegt das Hauptvorkommen sublitoraler Miesmuschelbänke. Oft handelt es sich um die tiefer gelegenen Bereiche eulitoraler Muschelbankfelder (Abb. 3 und 4). Auch die von der Miesmuschelfischerei angelegten Bodenkulturen befinden sich vorwiegend auf diesen sublitoralen Wattflächen.

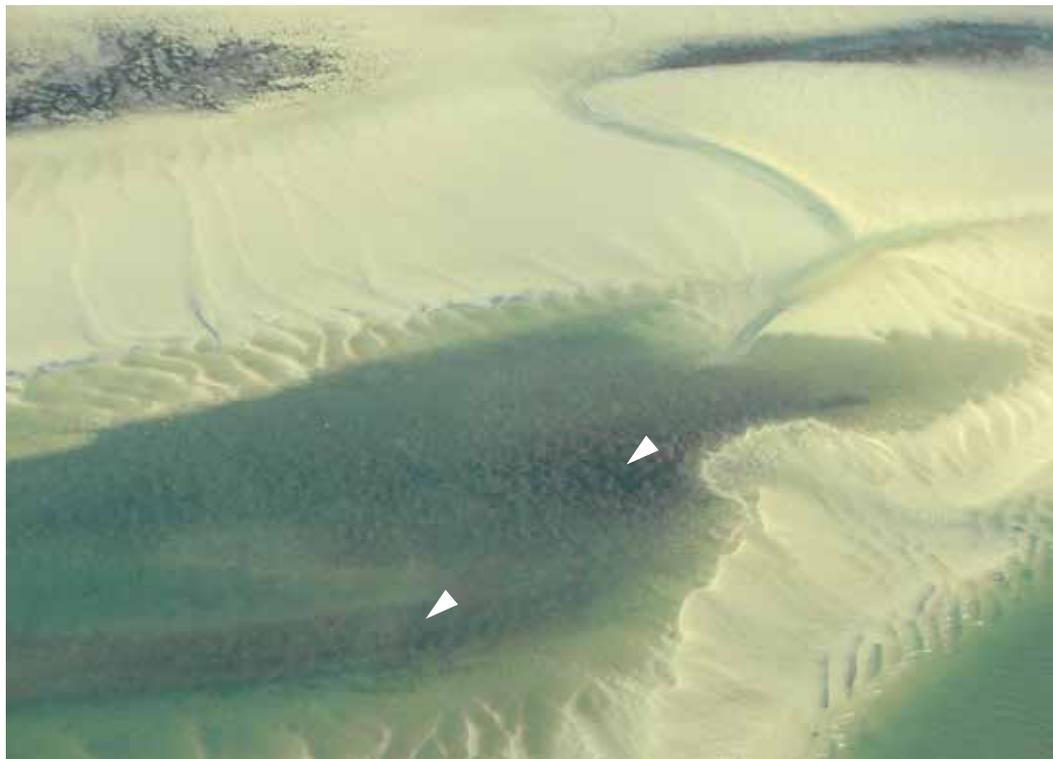


Abb. 6: Zwei eulitorale Muschelbänke (oben) im Hörnumer Tidebecken zwischen Hörnum und Puan Klent und im Vordergrund eine sublitorale Senke 1–2 m unter mittlerem Tidenniedrigwasser, an deren Grund Miesmuscheln vorkommen (Pfeile). (Foto: K. Reise 2008)

Die Gezeitenrinnen erreichen Tiefen von 5–50 m. Ihre Hänge fallen in der Regel von eulitoral oder sublitoralen Wattflächen steil ab bis zur Rinnensohle. Einige Steilhänge der Rinnen sind stabil, an anderen herrschen mobile Sandformationen ebenso wie an der Rinnensohle vor. Nur an den stabilen Hanglagen können Muschelbänke auftreten, auf der bewegten Sohle sowie an erodierenden oder Sediment akkumulierenden Hängen dagegen nicht.

Zur Nordsee hin gibt es keine klare Grenze des Wattenmeeres. Aus Gründen des hohen Sedimentaustausches mit dem Watt wird das flache, zur Nordsee hin ausfächernde Ebbstromdelta der Gezeitenrinnen zum Wattenmeer im engeren Sinne gerechnet. Die meist durch flache Rinnen voneinander getrennten Sandbänke des Ebbstromdeltas bleiben vorwiegend unter Wasser. Die Sandbewegungen im Ebbstromdelta sind durch die starke Gezeitenströmung und durch die Brandung der Nordseewellen zu groß für Miesmuschelansiedlungen.

Sehr ähnliche Habitats weisen die sublitoralen Vorstrandbereiche der Düneninseln auf, wo parallel zum Strand Senken und Sandriffe im Sublitoral ausgebildet sind. Miesmuscheln kommen dort höchstens an künstlichen Hartsubstraten wie Bühnen vor. Auch die Mündungsbereiche der großen Tidenströme von Elbe, Weser und Ems weisen ähnliche Habitats auf. Dort kommen aber noch starke Schwankungen im Salzgehalt als Stress für Miesmuscheln hinzu. Miesmuschelbänke kommen in all diesen sehr bewegten, sandigen Sublitoralthabitats nur selten vor. Nur wo am Boden Geröll auftritt, wie in der polyhalinen Zone der Wesermündung, finden sich dichte Miesmuschelvorkommen (Witt 2004).

Aus ökologischen Gründen wird auch das flache Sublitoral seewärts der Düneninseln und Sandbänke bis in den Bereich der 15-m-Tiefenlinie zum Wattenmeer gerechnet (Reise et al. 2010). Viele mit den Gezeiten oder Jahreszeiten wandernde Tierarten des Wattenmeeres halten sich dort auf. Kennzeichnend dafür ist die Nordseegarnele *Crangon crangon*. Seetonnen sind dort mit Miesmuscheln bewachsen. Aber am Boden kommen soweit bekannt keine Miesmuschelbänke vor. Ausnahmsweise kam es 1999–2002 zu einer Ansiedlung südlich vom Horns Rev vor dem dänischen Wattenmeer (Nehls et al. 2009a, 2011).

3.4 Aktuelle Struktur sublitoraler Miesmuschelbänke

Die in Kapitel 3.1 und 3.2 an Muschelbänken im Gezeitenbereich gemachten Beobachtungen können auf das Sublitoral nur eingeschränkt übertragen werden. Als primäres Ansiedlungssubstrat fehlt dort seit einer Epidemie in den 1930er-Jahren das Seegrass. Hingegen sind dort fädige Rotalgen, Polypen-Kolonien und die Kronen von Wurmröhren (im Wesentlichen von *Lanice conchilega*) sehr verbreitet. Auch Muschelschill steht zur Ansiedlung von Miesmuscheln zur Verfügung. Dagegen spielt das im unteren Eulitoral und in der Übergangszone so bedeutsame Ansiedeln in und zwischen bereits vorhandenen Miesmuschelbänken im tieferen Sublitoral kaum eine Rolle, weil es dort zumindest gegenwärtig an Bänken fehlt.

Die Bedingungen für den Fortbestand und die Ausformung von Miesmuschelbänken sind zwischen Eu- und Sublitoral graduell verschieden. Die hier folgenden Ausführungen beruhen auf Begehungen bei extremen Niedrigwasser bis etwa einem Meter unter normalem Niedrigwasserstand, wenigen Tauchgängen und dem Inhalt von Dredgen und Bodengreifern.

Stress durch Austrocknung, Frost und Nahrungsmangel an den höchsten Stellen der Wölbung von eulitoralen Muschelbänken entfallen im tieferen Sublitoral völlig. Auch Abschleif durch Eisschollen dürfte es in größerer Tiefe nicht mehr geben. Nahe von Seegatts, wo der Seegang von der Nordsee nur wenig abgeschwächt wird, kann es im Sublitoral wegen der größeren Wassertiefe zu stärkerem Seegang als im eulitoralen Watt kommen. Das verhindert oder zerstört sublitorale Bänke. Hinter Inseln und hohen Sandbänken tritt aber stärkerer Seegang selbst im Sublitoral kaum auf, sodass sich Muschelbänke dort entfalten können.

Im Sublitoral sind die Gezeitenströmungen meist stärker als im Eulitoral. Während sie im flachen Watt kaum mehr als $0,1$ bis $0,2 \text{ m sec}^{-1}$ erreichen, werden in den Prielen und Gezeitenrinnen bis zu 1 m sec^{-1} gemessen und in den großen Gezeitenrinnen noch höhere Werte. Stärkere Strömung dürfte die Akkumulation von Feinmaterial zwischen den Muscheln erschweren und damit einer starken Aufwölbung von Muschelbeeten im Sublitoral entgegenwirken. Auch die Muscheln selbst können von sehr starken Strömungen fortgerissen werden, wenn kein solides Substrat vorhanden ist, die Muschelbank insgesamt klein ist oder die Strömung am Rand Angriffsflächen findet. Generell können sich aber Miesmuscheln fest mit ihren Fäden aneinander und an feste Unterlagen heften. Davon zeugen weltweite Muschelvorkommen an exponierten Felsküsten mit mächtiger Brandung.



Abb. 7: Muschelbänke im Prielbett vom Königshafen bei Sylt, 2–3 m unter mittlerem Tiden-niedrigwasser mit linearen Spuren von Dredgen und Auskolkungen von einem festgefahrenen Schiff. Am oberen Bildrand eulitorale Muschelbänke. (Foto: K. Reise 2007)

Verallgemeinernd kann nicht gefolgert werden, dass die physikalischen Verhältnisse im Sublitoral schlechtere Überlebenschancen für Miesmuscheln bieten als im eulitoralen Wattenmeer. Die im Durchschnitt stärkere Hydrodynamik im Sublitoral dürfte für die Miesmuscheln durch die nicht von Gezeiten unterbrochene Ernährung kompensiert werden. Auf die biologischen Wechselbeziehungen wird gesondert in Kapitel 6 eingegangen.

Die im flachen Sublitoral möglichen Begehungen zeigen ein aus dem eulitoral Watten vertrautes Bild (vergl. auch Abb. 3 und 4). Weite Flächen sind ohne Miesmuscheln, aber wo Muschelbänke auftauchen, sind sie denen aus dem Eulitoral sehr ähnlich. Verbreitet finden sich auf den sublitoralen Watten Streusiedlungen von Muschelaggregaten. In flachen Prielsenken mit starker Strömung können außer Muschelbänken auch kleinere Vertiefungen mit Miesmuschelaggregaten auf Muschelschill auftreten. Offenbar entstehen sie durch Auskolkung. Muschelfänge mit Dredgen (Abb. 7) und Bodengreifern aus dem tieferen Sublitoral ermöglichen keine Differenzierung zwischen ganzen Muschelbänken und den nur verstreut auf dem Boden herumliegenden Muschelaggregaten. Dies erschwert die Einschätzung, ob dort gefundene Muschelvorkommen den kompakten Beeten im Eulitoral ähneln.



Abb.8 A: Sublitorale Miesmuschelbank im Königshafen bei extremem Niedrigwasser im Jahr 2015; B: Detail aus A; neben Miesmuscheln kommen regelmäßig vor: Pantoffelschnecken *Crepidula fornicata* (1), Pazifische Austern *Crassostrea gigas* (2), Strandschnecken *Littorina littorea* (3), Schlickröhren mit darin lebendem Wurm *Neoamphitrite figulus* (4) und überwinterte Thalli von *Sargassum muticum* (5); C: sublitorale Miesmuschel mit Bewuchs von Pantoffelschnecken und Seepocken *Balanus crenatus* (2009); D: sublitoraler Schwamm *Halichondria panicea* überwächst Miesmuscheln (2011). (alle Fotos: K. Reise)

Die Miesmuscheln im Sublitoral können deutlich größer als die im Eulitoral werden, und deutlich mehr Arten sind dort mit ihnen assoziiert (Dekker 1989; Hertlein 1997; Saier 2002; Drent & Dekker 2014; Abb.2 und 8). Schalenlängen über 90 mm treten auf, was nicht nur auf gute Ernährungsbedingungen, sondern auch auf sehr alte Individuen schließen lässt. Selbst bei gutem Wachstum können solche Muscheln nicht jünger als vier Jahre sein. In der Regel sind sie auch mit mehrjährigen Seepocken bewachsen. Dies ist nur möglich, wenn sie nicht tief verschlickt sind. Durch den Bewuchs mit großen Seepocken (*Balanus crenatus*) und Pantoffelschnecken (*Crepidula fornicata*) gewinnen die sublitoralen Aggregate an Masse. Im Verband können sie so der Verfrachtung durch starke Wasserbewegung besser widerstehen als kleinere und weniger dick bewachsene Muscheln (Abb. 8 C).

4 Geschichte des Miesmuschelvorkommens im sublitoralen Wattenmeer

Dieses Kapitel ist in drei Zeitfenster gegliedert. Die Zeit vor einer Nutzung der sublitoralen Miesmuscheln wird ausgiebig behandelt. Kürzer sind die beiden jüngeren Zeitfenster dargestellt, die sich der Zeit vom Beginn des Wildmuschelfangs bis zur Anlage der ersten Bodenkulturen zuwenden und das der letzten Jahrzehnte, in denen die Muschelfischerei begonnen hat, sich auf die Bodenkulturen zu konzentrieren.

4.1 Frühe Zeit mit geringer Nutzung von Miesmuschelbänken

Die ersten wissenschaftlichen Arbeiten zur Bodenfauna im Wattenmeer fokussieren auf das Vorkommen der damals wirtschaftlich bedeutenden Europäischen Austern (*Ostrea edulis*). Miesmuscheln waren wirtschaftlich belanglos und wurden nur am Rande erwähnt (Krøyer 1837; Möbius 1877, 1893). Metzger (1871a) zitiert den Volksmund „*Mussel is good Fisk, wenn der anners nix is*“. Miesmuscheln wurden höchstens zum Ende des Winters im Eulitoral gesammelt, wenn die Vorräte ausgingen. Nur selten wurden Miesmuscheln in den Küstenstädten zum Kauf angeboten.

Möbius (1871) schreibt allerdings, dass im Jahre 1866 bei Büsum 8.000 Tonnen Miesmuscheln im Watt gesammelt und als Dünger auf die Felder gebracht wurden. Er erwähnt auch die Gewinnung von Muschelkalk als Baustoff aus dem Wattenmeer, wobei die Herzmuschelschalen am bedeutendsten waren. Ähnliches schreibt auch Metzger (1871b) vom ostfriesischen Wattenmeer: „*Von den Muschelbänken der Watten hinter Juist bis Wangeroog werden jährlich an 18.000 Tonnen frische Muscheln zum Düngen des Moorlandes ... eingeführt.*“ Die in den sublitoralen Gezeitenrinnen vorkommenden Miesmuscheln wurden aber nicht genutzt, weil dafür geeignetes Fanggerät fehlte.

Beginnend in den Niederlanden, wurden im deutschen Wattenmeer erstmals 1887 Miesmuscheln von Carolinensiel und 1894 von Norddeich aus auf den Markt gebracht (Sarrazin 1987; Hagena 1992). Die Miesmuscheln wurden bei Niedrigwasser mit Forken in Körbe gefüllt und in trockengefallene Boote gehievt. Erst in den 1930er-Jahren kam von den Niederlanden aus eine Muschelkurre in Gebrauch, mit der auch im Sublitoral gefangen werden konnte. In Nordfriesland wurden Miesmuscheln nur vorübergehend während des ersten Weltkrieges (1914–1918) in größerem Stil auf den Markt gebracht und dann erst wieder ab den 1940er-Jahren (Hagmeier 1941).

Von Hagmeier & Kändler (1927) werden Miesmuscheln erstmals ausführlich behandelt, denn sie erfuhren als „Miesmuschelgefahr“ und „wichtigster Austernschädling“ (Hagmeier 1941) zunehmende Aufmerksamkeit bei der damaligen Suche nach geeigneten Rettungsmaßnahmen für die stark übernutzten Bestände der Europäischen Auster im nordfriesischen Wattenmeer. Als repräsentativ wird von ihnen ein halbschematischer Schnitt durch Watt, tiefe Rinne und einen Priel mit Miesmuscheln, Austern und *Sabellaria*-Riffen angegeben (Abb. 9) und im Text eingehend erläutert. Die Angaben aus der damaligen Zeit

beruhen auf Begehungen im Eulitoral und im Sublitoral auf Fängen mit Austerneisen und Bodennetzen sowie Proben mit einem Bodengreifer. Sie liefern ein anschauliches Bild zum Vorkommen der Epifauna (vorwiegend auf und nicht im Boden siedelnde Fauna) während der intensiven Austernwirtschaft und bevor ein systematischer Fang von Miesmuscheln im Wattenmeer einsetzte.

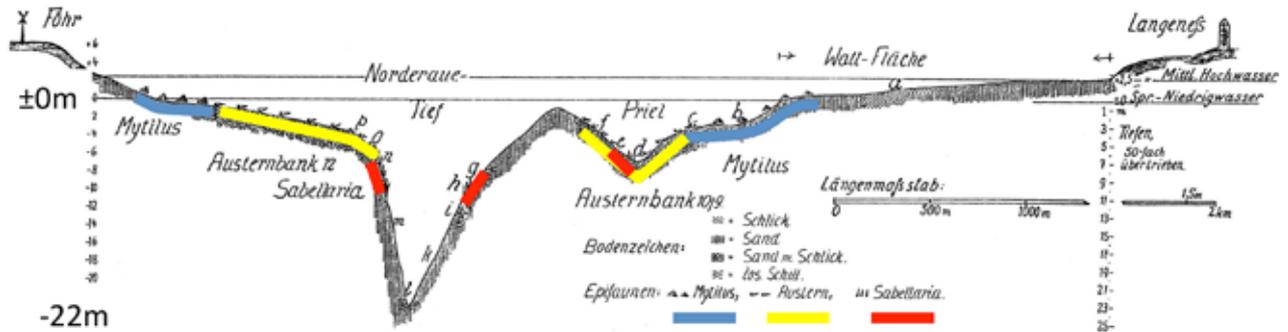


Abb. 9: Schnitt durch die Norderaue (aus Hagmeier & Kändler 1927: Textfigur 5 mit Ergänzungen). Angegeben sind die mittlere Hochwasserlinie und das Springtidenniedrigwasser (Seekartennull, ± 0 m). Die größte Tiefe der Norderaue lag damals bei -22 m. Die Symbole für Miesmuscheln sind blau, die für Austern gelb und die für Sabellaria-Riffe rot unterlegt.

Nach Hagmeier & Kändler (1927) lag das Hauptvorkommen der Miesmuscheln im flachen Sublitoral und reichte dabei von wenig über Seekartennull (Springtidenniedrigwasser) bis 3 m darunter. Mit dem Bodengreifer wurden aber in der Norderaue noch bis 10 m und in der Lister Ley bis 18,5 m unter Seekartennull Miesmuscheln gefunden. In diesen tiefen Bodengreiferproben wurde oft gleichzeitig der riffbauende Polychaet *Sabellaria spinulosa* in großer Zahl angegeben. Vermutlich hafteten dort Miesmuscheln an den Riffen, aber es gibt keine Hinweise, dass die Riffe von Miesmuscheln ganz überwachsen wurden.

Das Hauptvorkommen der Europäischen Austern wird für Tiefen von 2–8 m unter Seekartennull angegeben. Nur sehr vereinzelt kamen sie auch im unteren Eulitoral vor. Von oben wurden sie aus damaliger Sicht durch „Übergriffe“ der Miesmuscheln und von unten durch sich ausdehnende *Sabellaria*-Riffe bedrängt (Hagmeier & Kändler 1927). Beide können den Meeresgrund am oberen Hang der Gezeitenrinnen für die Austern („Flachbänke“ nach Hagmeier & Kändler 1927) ungeeignet machen. Miesmuscheln heften sich mit ihren Fäden auf Austern und behindern sie beim Öffnen der Schale. Traten sie in großer Zahl auf, schädigten sie die Austern durch Verschlickung und Nahrungskonkurrenz.

Es gehörte damals zur Praxis der Austernfischer, so weit wie möglich durch Abfischen die Ausbreitung der Miesmuscheln auf den Austerngründen in Grenzen zu halten. Aber immer wieder mussten einige Austerngründe für viele Jahre ganz den Miesmuscheln überlassen werden. Eine von 1882 bis 1891 eingehaltene Schonzeit auf den Austerngründen wurde anschließend kritisch bewertet, weil sich durch ausbleibende Pflege Miesmuscheln auf Kosten der Austern ausbreiten konnten. Hagmeier (1941, Seite 154) vermerkt, „es handelt sich dabei um sehr große, gut brauchbare Muscheln“. Muscheldichten werden nur in Worten angegeben („Von jungen Muscheln leben tausende, von alten mehrere hundert auf 1 qm“), aber da wegen der Miesmuscheln Austerngründe komplett aufgegeben wurden, müssten die Siedlungsdichten sehr hoch gewesen sein.

Im Zustandsbericht der Jahre 1924/25 für 52 Austernbänke im nordfriesischen Wattenmeer wird für 15 (29%) angegeben, dass sie zeitweise ganz von Miesmuscheln überdeckt waren (Hagmeier & Kändler 1927). In den Jahren 1932 und 1938–1940 waren von 17 Austernbänken fünf mit vielen oder sogar massenhaft von Miesmuscheln bewachsen (Hagmeier 1941). In diesen Fällen muss es sich wohl um Muschelbänke mit Beeten gehandelt haben: „Die Schlickablagerung (durch die Miesmuscheln) kann unter besonderen Umständen so stark werden, daß der Boden erhöht wird und der abgelagerte Schlick die übrigen Lebewesen zerstört, schließlich auch der Muschel selbst zum Verhängnis wird.“ (Hagmeier 1941: 154).

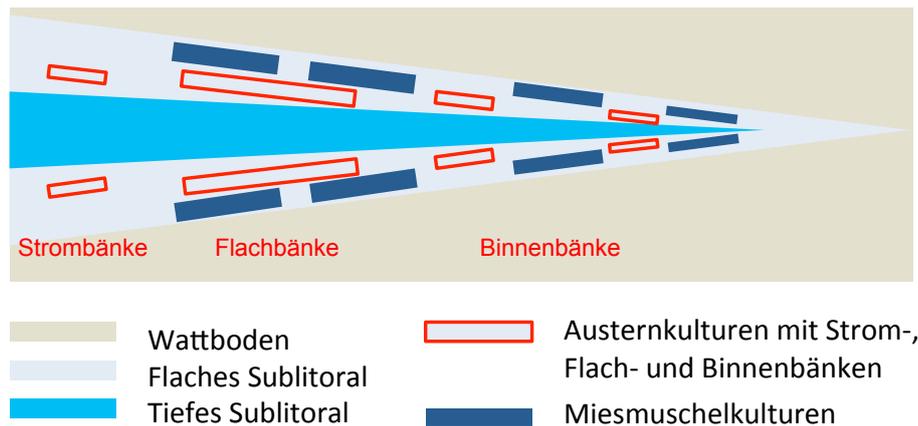


Abb. 10: Schema einer tiefen Gezeitenrinne mit flachen Hängen im Sublitoral. Die damals empfohlene Verteilung der Austern- und Miesmuschelkulturen ist nach den Angaben in Hagmeier (1941: 111-117) skizziert. Für Miesmuscheln hielt er die oberen Hänge und inneren Bereiche der Rinnen für besonders geeignet.

Hagmeier (1941) befasste sich eingehend mit dem Verhältnis von Miesmuscheln zu Austern, weil er in der Kultivierung beider Arten einen „Beitrag zur Ernährung des deutschen Volkes“ sah. Familienbetrieben wurde empfohlen, die unsichere, aber kostbare Austernernte mit Miesmuscheln zu ergänzen, die im Sublitoral zum Qualitätsprodukt gemästet werden sollten. Hagmeier sah in dieser Kombination auch den Vorteil, dass von Austernbänken entfernte Miesmuscheln gleich als Saat für die Muschelkulturen Verwendung finden können. Er befürwortete das Anlegen von Miesmuschelkulturen im flachen Sublitoral sowohl oberhalb der für Austern geeigneten, stabilen Hänge der Gezeitenrinnen als auch in den inneren, vom Seegatt weit entfernt gelegenen Bereichen der Rinnen, wo nur noch vereinzelt kleine Austernbänke („Binnenbänke“) auftraten (Abb. 10).

Das eulitorale Vorkommen der Miesmuschel betrachtete er wegen zu langsamen Wachstums und zu geringer Muschelgrößen als ungeeignet für eine Nutzung. Die stark im Strom liegenden, seewärtigen Bereiche der Gezeitenrinnen schieden aus, weil auf den dortigen Austernbänken („Strombänke“) kaum Miesmuscheln auftraten. Damit beschrieb Hagmeier indirekt die damalige ökologische Nische der Miesmuscheln im Sublitoral.

Nach seinen Beobachtungen können Miesmuscheln zwar auf Austernbänke übergreifen und sie nach einem reichen Brutfall völlig überdecken, aber „nach einigen Jahren verschwinden die Muscheln wieder, und es können sich neue Austern ansiedeln“. (Hagmeier 1941). Die Ursache sieht er in einer Selbstbehinderung der Miesmuscheln durch zunehmendes Verschlicken sowie in den Seesternen (*Asterias rubens*). Von denen fand er bis

zu 40 pro m² auf sublitoralen Muschelbänken und bezeichnete die Miesmuschel als deren Hauptnahrung im nordfriesischen Wattenmeer. Schon bald nach dem Ansatz der Miesmuscheln traten kleine Seesterne auf, „*welche rasch heranwachsen und die Muscheln schließlich wieder vernichten*“ (Hagmeier 1941). Er verweist aber auch auf ein sehr wechselhaftes Vorkommen der Seesterne (S. 155), was die weite Verbreitung der Miesmuscheln im Sublitoral ermöglicht haben könnte.

Hagmeier (1941) nennt für die Austernbänke im nordfriesischen Wattenmeer eine Fläche von insgesamt 18 km² und schreibt zu den Miesmuscheln (S.114): „*Ähnliche Messungen oder Berechnungen (wie für Austernbänke) der Muschelbänke sind nicht vorhanden. Es ist aber nicht übertrieben, wenn wir annehmen, daß die unter Tidenniedrigwasser liegenden natürlichen Muschelbänke eine etwa drei- bis viermal größere Fläche einnehmen, also etwa 60 km².*“ Das ist sicher nur als grobe Schätzung zu verstehen, aber die damalige Angabe beruhte immerhin auf Untersuchungen, die sich über 25 Jahre erstreckten.

Da es im nordfriesischen Teil des Wattenmeeres mehr flaches Sublitoral gibt als in anderen Teilregionen des Wattenmeeres, können die geschätzten 60 km² nicht ohne Abzug auf das Wattenmeer in Dithmarschen oder Niedersachsen übertragen werden. Die von Hagmeier (1941) für Muschelbänke im Sublitoral geschätzte Fläche beträgt etwa das Zehnfache der Muschelbankfläche im Eulitoral dieser Region gemessen von 1998 und 2009 (vgl. Nehls et al. 2011). Das vermittelt eine Vorstellung von der Größenordnung des damaligen Miesmuschelvorkommens im Sublitoral. Zu beachten ist weiterhin, dass durch das regelmäßige „Reinigen“ der Austerngründe von Miesmuscheln deren Verbreitung eingeschränkt wurde. Es fehlen aber jegliche Angaben zum Vorkommen der Miesmuscheln im Wattenmeer aus der Zeit vor der Austernfischerei.

Zeitgleich zu den sich vorwiegend um die Austern drehenden Untersuchungen aus der damaligen Zeit im Sublitoral liegen nur wenige lokale Angaben zu Miesmuschelbänken im Eulitoral vor (Nienburg 1927; Wohlenberg 1937; Linke 1939; Plath 1943; König 1943). Möglicherweise erfuhren sie damals wenig Aufmerksamkeit, weil das Hauptvorkommen der Miesmuscheln im Sublitoral lag. Eine Ursache für das schwache Vorkommen im Eulitoral könnte in den damals häufigeren, sehr strengen Eiswintern zu finden sein (siehe Strübing 1996; Schmelzer et al. 2016). Hagmeier & Kändler (1927) erwähnen, dass „Miesmuschelnester“ aus dem Wattenmeer, in Eisschollen eingefroren, ihren Weg bis zur Helgoländer Düne fanden.

4.2 Von wilder Muschelfischerei bis zur Anlage von Muschelkulturen im Wattenmeer

Ausgelöst von der kriegsbedingten Ernährungsnotlage in den 1940–1950er-Jahren, setzte eine starke Nutzung der Wildmuschelbestände ein, wie es sie zuvor noch nie gegeben hatte. Zu den Folgen fürs Wattenmeer fehlen verlässliche Zahlen und Untersuchungen. Eingesetzt wurden „Dredgen“ (bis 2 m breite Bodenkratzer mit Netzbeutel, die zum Fang der Muscheln über Grund geschleppt werden). Sie dringen meist 2–5 cm tief in den Boden ein. Durch wiederholtes Dredgen auf den Muschelbänken dürfte in manchen Fällen deren verfestigte Basis aus kleihartem Material und Muschelschill zerstört worden sein, mit nachteiligen Folgen für Neuansiedlungen an diesen Stellen.

In die 1950er-Jahre fällt zudem eine bemerkenswerte Epidemie des eingeschleppten Muschelparasiten *Mytilicola intestinalis*. Dieser relativ große, auffallend rot gefärbte Ruderfußkrebs im Darm der Miesmuscheln führte in den Niederlanden und im niedersächsischen Wattenmeer zu erheblichen Einbrüchen bei den Muschelfängen (Bahr 1950; Meyer & Mann 1950; Korringa 1968; Hagena 1992). Heute ist dieser Darmparasit allgemein in eulitoral und sublitoral Miesmuscheln mit relativ hohen Befallsraten im Wattenmeer verbreitet (Elsner et al. 2011). Er scheint aber chronisch geworden zu sein, ohne wie in den 1950er-Jahren ein Massensterben auslösen zu können.

Der starke Muschelfang und die Epidemie haben sehr wahrscheinlich dem Miesmuschelbestand des Wattenmeeres in den 1950er-Jahren einen Tiefstand beschert. Auch die letzten Europäischen Austern verschwanden in dieser Zeit aus dem Wattenmeer, und *Sabellaria*-Riffe wurden selten (Riesen & Reise 1982).

Zwar begannen Versuche mit Bodenkulturen von Miesmuscheln im flachen Sublitoral schon in den 1930er-Jahren, aber erst ab den 1970 setzten sie sich als vorrangiges Verfahren zur Muschelgewinnung durch (Hagena 1992; Ruth & Asmus 1994; Ruth 1998; CWSS 2002; Nehls et al. 2009a). Für diese Kulturwirtschaft wurden von eu- und sublitoralen Wildvorkommen junge Miesmuscheln (vorwiegend 5–40 mm Schalenlänge) mit Dredgen gefangen und auf gepachteten bzw. überlassenen Kulturflächen wieder ausgebracht, wo sie heranwuchsen und ab einer Mindestgröße von 50 mm Schalenlänge auf den Markt gebracht werden konnten. In Niedersachsen waren zuletzt 13 und in Schleswig-Holstein 20 km² (ab 2017 aber Verkleinerung auf 14,5 km², vgl. MELUR-SH 2015) als Miesmuschel-Kulturflächen im Sublitoral ausgewiesen, aber nur ein Teil davon ist gleichzeitig in Gebrauch. In Nordfriesland ist auffallend, dass Bodenkulturen für Miesmuscheln vornehmlich dort liegen, wo früher Austerngründe („Flachbänke“) auf den Karten verzeichnet sind (vergl. Hagmeier & Kändler 1927: Tafel IV mit Nehls et al. 2011: Abb. 40).

In Niedersachsen ist das Wattgebiet seit 1986 zwischen Weser und Elbe überwiegend für die Muschelfischerei gesperrt wie auch einige sogenannte stabile Standorte im ostfriesischen Eulitoral. In Schleswig-Holstein ist seit 1997 das gesamte Eulitoral von der Muschelfischerei ausgenommen, ab 2017 auch große Teile des Sublitorals (MELUR-SH 2015).

Es wurde argumentiert, dass durch die Bodenkulturen die ökosystemare Rolle der Miesmuscheln als Konsument von Plankton und Produzent von Schlick im Wattenmeer zugenommen hat. Doch das wäre wohl nur zutreffend unter der Annahme, dass andernfalls das

Sublitoral von Miesmuscheln unbesiedelt wäre. Dem widersprechen jedoch die früheren Angaben zur Verbreitung von Muschelbänken im Sublitoral (Metzger 1871a; Möbius 1893; Hagmeier & Kändler 1927; Hagmeier 1941). Die Aussage muss daher unter dem Eindruck der durch Muschelfischerei und einer Epidemie wahrscheinlich sehr dezimierter Vorkommen in den 1950er-Jahren verstanden werden.

4.3 Miesmuscheln im Sublitoral in neuerer Zeit

Bestandsveränderungen von Miesmuscheln über die letzten Jahrzehnte sind im Wattenmeer schwer den Ursachen zuzuordnen. Ausnahmen sind nur die markanten Eiseffekte im Eulitoral und starken Brutfälle nach strengen Wintern in Eu- und Sublitoral. Grund der Schwierigkeiten sind zwei zeitgleiche, aber gegenläufige Vorgänge. Eine in den 1970er- und 1980er-Jahren registrierte Ausdehnung eulitoralischer Muschelbänke sowie besseres Wachstum der Muscheln (Reise et al. 1989; Michaelis 1992; Meixner 1992) wurde als Folge zugenommener Eutrophierung gedeutet. Eine der vorherrschenden Frühjahrsalgen im Plankton war aber *Phaeocystis glomerata*, die nicht immer in für Miesmuscheln konsumierbarer Form auftrat (Michaelis 1992). Da aber auch anderes Phytoplankton durch die Eutrophierung zunahm, dürfte das Nahrungsangebot für Miesmuscheln im Wattenmeer in den 1980er- bis Mitte 1990er-Jahren insgesamt besser geworden sein (van Beusekom 2005; van Beusekom et al. 2005). Gleichzeitig unterlagen die Muschelbänke in Eu- und Sublitoral der Befischung. Es ist nicht möglich, die Effekte dieser gegenläufigen Einflüsse voneinander zu trennen.

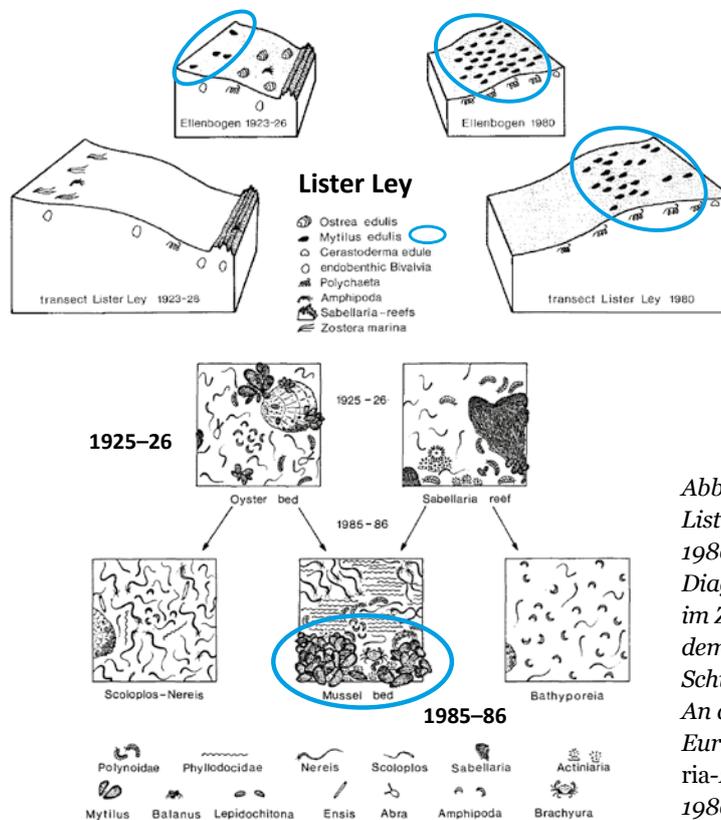


Abb. 11: Weniger Miesmuscheln in der Lister Ley im Zeitraum 1923–1926 als in 1980 (aus Riesen & Reise 1982: Abb. 2; Diagramm oben) und in der Norderaue im Zeitraum 1925–1926 verglichen mit dem Zeitraum 1985–1986 (aus Reise & Schubert 1987: Abb. 3; Diagramm unten). An die Stellen der früheren Bänke der Europäischen Auster und der Sabellaria-Riffe traten in der ersten Hälfte der 1980er-Jahre oft Miesmuscheln.

Vermutlich entstand dadurch ein verwirrendes Bild mit zunehmenden Bänken aufgrund der Überdüngung des Küstenwassers und abnehmenden Bänken durch die Muschelfischerei. Dies wird im Folgenden näher ausgeführt. Untersuchungen im Sublitoral der Lister Ley bei Sylt aus dem Jahre 1980 im Vergleich zu 1923–1926 (Riesen & Reise 1982) und im Sublitoral der Norderaue bei Föhr aus den Jahren 1985–1986 im Vergleich zu 1925–1926 (Reise & Schubert 1987) zeigten über das gesamte Tiefenspektrum des Sublitorals eine deutliche Ausbreitung der Miesmuscheln in den 1980er-Jahren (Abb. 11). Bis zum Grund der Rinnen wurden auch sehr große Muscheln gefunden.

Wurden dagegen Vergleiche in den nordfriesischen Rinnen zwischen den Zeitintervallen 1924–1940 und 1985–1988 aus Dredge-Fängen vorgenommen, zeigten sich keine signifikanten Unterschiede in der Häufigkeit gefangener Miesmuscheln (Reise et al. 1989). Erklärt werden könnte dieser Widerspruch durch eine Zunahme an Miesmuscheln von den 1920er- zu den 1930er Jahren und durch eine Abnahme in der zweiten Hälfte der 1980er-Jahre. Auch Untersuchungen aus 1988 und 1992 in den nordfriesischen Rinnen im Vergleich zur ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts zeigten keine Unterschiede in der Miesmuschelbesiedlung (Buhs & Reise 1997; Reise & Buhs 1999). Das passt zu der Vermutung einer nur vorübergehenden Zunahme der Miesmuscheln in der Zeit 1980–1986.

Besonders wenig sublitorale Miesmuscheln wurden in den 2000er-Jahren in den Rinnen des nordfriesischen Wattenmeeres gefunden (Nehls et al. 2011: 31-36). Sublitorale Vorkommen mit mehreren Altersklassen wurden in den 2000er-Jahren nur nahe den Halligen Gröde, Habel und Hooge entdeckt. Nach eigenen Beobachtungen gab es auch ein Muschelvorkommen im Sublitoral bei List auf Sylt von etwa 2002 bis 2009 mit einem hohen Anteil von Muscheln über 80 mm Schalenlänge. Westfalen (2006) fand nach langer Suche in drei Tidebecken des nordfriesischen Wattenmeeres nur fünf sehr dünn mit Miesmuscheln besetzte Stellen im Sublitoral außerhalb der Bodenkulturen.

Wo durch Befischung kompakte Muschelsiedlungen zerstört wurden, sank vermutlich die Überlebenschance der verbliebenen Reste. Sie sind anfälliger als dicht besetzte Aggregate (Dolmer 1998). Daraus ist zu folgern, dass im Sublitoral das potenzielle Siedlungsgebiet nur zeitweise und partiell von Miesmuscheln besetzt wurde. Insbesondere in den letzten Jahrzehnten war das Vorkommen nur noch sehr schwach. Eine Untersuchung von 1996–1997 mit Bodengreifern in der Lister Ley bei Sylt ergab, dass nur etwa auf der Hälfte der geeigneten sublitoralen Böden Miesmuscheln gefunden wurden (Armonies & Reise 2003).

Seit den 1980er-Jahren werden die Erträge der Muschelfischerei in Schleswig-Holstein durch die unregelmäßige und in den meisten Jahren schwache Rekrutierung der Miesmuscheln begrenzt (de Vlas et al. 2005; Nehls et al. 2009a). Es fehlt an ausreichend Saatumuscheln für die Kulturen. Vergleichsweise viel Rekrutierung wurde in den Niederlanden vor dem Absperrdamm der ehemaligen Zuiderzee registriert (Smaal et al. 2013). Wegen des dort verringerten und stark schwankenden Salzgehaltes gab es nur wenig Seesterne, die Miesmuscheln fressen. Besonders in Schleswig-Holstein wurde über mehr als zehn Jahre kaum Nachwuchs im Sublitoral gefunden. Nahezu der gesamte Muschelnachwuchs wurde auf die Muschelkulturen gebracht, sodass sich im Sublitoral kaum noch natürliche Muschelbänke über mehrere Jahre entwickeln konnten (Nehls et al. 2011).

Selbst wenn die Annahme stimmt, dass Neuansiedlungen von Miesmuscheln im Sublitoral instabil sind, so wird deren Abfischen zur Bestückung von Bodenkulturen die natürliche Entwicklung zu Muschelbänken weitgehend ausgeschlossen haben. In den meisten Jahren war die Verfügbarkeit von jungen Miesmuscheln zum Bestücken der Bodenkulturen der limitierende Faktor. Der Erfahrung der Muschelfischer, ergänzt durch Fundmeldungen der Krabbenfischerei sowie gut sichtbare Schwärme tauchender Eiderenten als Indikatoren für Muschelvorkommen, dürften kaum Neuansiedlungen von Miesmuscheln im Sublitoral entgangen sein.

Die regionalen Unterschiede und die nicht synchronen Phasen mit viel und wenig Miesmuscheln, stützen die Sicht, dass im Sublitoral keine stabilen Verhältnisse für diese Muscheln vorliegen. Das war offenbar schon so, bevor die sublitoralen Miesmuscheln gezielt befischt wurden. Wie die Untersuchungen aus der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts gezeigt haben, sind aber durchaus Muschelbänke möglich, die sich über mehrere Jahre entwickeln konnten. Solche Entwicklungen verhinderte aber bislang die intensive Saatumuschelfischerei für die Kulturflächen. Nur im Übergangsbereich zwischen Eu- und Sublitoral kommen derzeit noch mehrjährige Bänke in größerem Umfang vor.

Seit regelmäßige Monitoring-Programme durchgeführt werden, gibt es auch die Neigung, aus einem Trend über wenige Jahre bereits generelle Schlussfolgerungen zu ziehen. Bei Miesmuscheln scheint der Zeitrahmen aber zu klein zu sein, um hinreichende Entscheidungsgrundlagen zum Management und Schutz liefern zu können. Die für Miesmuschelbestände relevanten Zeitskalen erstrecken sich eher über mehrere Jahrzehnte, wie Hertweck & Liebezeit (2002) durch Bohrungen und Schichtanalysen an einer Muschelbank im Eulitoral belegen konnten.

So stellt sich die Frage, ob sich eulitorale und sublitorale Muschelbänke in ihrer Stabilität wirklich unterscheiden. Natürlich zerfließt diese Frage in der Übergangzone ohnehin. In Kapitel 3.2 wurde schon darauf hingewiesen, dass für Miesmuschelbänke im Wattenmeer nicht Persistenz, sondern eher Resilienz die passende Spezifizierung ihrer Stabilität ist. Nach vorübergehendem Verschwinden tauchen im Eulitoral Muschelbänke oft an denselben Stellen wieder auf. Das kann als Resilienz gedeutet werden und ist durch Kartierungen und Luftaufnahmen über viele Jahrzehnte gut dokumentiert. Im Sublitoral waren vergleichbare Kartierungen und Aufnahmen nicht möglich, und die Muschelfischerei war dort intensiver als im Eulitoral. Das verhindert derzeit eine Aussage zur Resilienz sublitoraler Muschelbänke. Allerdings eine nur flüchtige Existenz anzunehmen, widerspricht den Befunden zum sublitoralen Miesmuschelvorkommen in den 1920–1930er Jahren.

5 Austern und Miesmuscheln

Bis Mitte des 20. Jahrhunderts kam die Europäische Auster *Ostrea edulis* im Sublitoral des Wattenmeeres zusammen mit Miesmuscheln vor. Hagmeier & Kändler (1927) und Hagmeier (1941) berichten von mehreren, vormals ertragreichen Austerngründen, die durch ein Überwachsen mit Miesmuscheln „unbrauchbar“ wurden. Der umgekehrte Vorgang, dass Austern sich auf Miesmuscheln angesiedelt hätten, wird nicht erwähnt.

Dies passiert den Miesmuscheln dagegen mit den zur Aquakultur eingeführten Pazifischen Austern *Crassostrea (Magallana) gigas*. Seit den 1990er-Jahren haben sie sich von der Rheinmündung in der Niederlande und von Sylt aus durch das ganze Wattenmeer ausgebreitet (Moehler et al. 2011). Seit den 2000er-Jahren ist kaum eine eulitorale Miesmuschelbank mehr ohne *C. gigas* zu finden (Reise et al. 2005; Nehls & Büttger 2007; Nehls et al. 2011). Die Häufigkeit dieser Austern ist aber sehr unterschiedlich. So gibt es noch Muschelbänke, wo sich unter den vielen Miesmuscheln nur wenige Austern befinden. Aber in den Sylter Tidebecken beispielsweise und zwischen Amrum und Föhr dominieren inzwischen die Austern in der Biomasse, wo vorher nur Miesmuscheln vorgekommen sind (Nehls et al. 2011).

Austernlarven siedeln sich auf jeglichem Hartsubstrat an. Doch die Miesmuscheln kommen gerade da vor, wo es offenbar auch den Pazifischen Austern gefällt. Entsprechend dienen die Schalen von Miesmuscheln diesen Austern zumeist als Ansiedlungssubstrat (Reise 1998). *C. gigas* wachsen schneller als Miesmuscheln. Und schon im zweiten Jahr kann die zur Ansiedlung dienende Miesmuschel von der Auster so überwachsen sein, dass die sich nicht mehr öffnen kann und stirbt. Darüber hinaus kommt es vor, dass die Miesmuschel durch die größere Auster so ins Sediment gedrückt wird, dass ihr eine Nahrungsaufnahme nicht mehr möglich ist.

Auf diese Weise haben im unteren Eulitoral vielfach die Pazifischen Austern mit ihren Riffen aus miteinander verwachsenen Austern die Miesmuschelbänke verdrängt. Sie stellen mit ihren oft tief im Sediment steckenden langen Schalen stabilere Strukturen dar als die ihnen gewichenen Miesmuschelbänke. Auf den ersten Blick scheint es dort nur noch Austern zu geben. Erst auf den zweiten Blick, durch Herausziehen einzelner Austernaggregate, geben sich die Miesmuscheln zu erkennen (Abb. 12). Die viel größeren Austern können offenbar den Miesmuscheln geschützte Nischen bieten. In dieser neuen Lebensgemeinschaft bleiben die Miesmuscheln im Mittel zwar kleiner, aber sie schützt sie vor Vögeln und Krebsen (Eschweiler & Christensen 2011).

Dieses Muster zeigt sich auch im flachen Sublitoral. Häufiger als zusammenhängende Austernriffe finden sich dort einzelne Austernaggregate von 20–40 cm Durchmesser. In diesen Aggregaten sind immer auch Miesmuscheln zu finden. Anders als die reinen Miesmuschelaggregate sind die Austernaggregate im Sublitoral stark mit dem Schwamm *Halichondria panicea* und einer gallertigen Manteltierkolonie *Aplidium glabrum* bewachsen. Von diesem krustigen Überwuchs sind die Miesmuscheln in den Aggregaten dann auch betroffen (Abb. 13).



Abb. 12 A: Aus dem Schlick gezogene Pazifische Auster mit einem Kranz von Miesmuscheln direkt über der Bodenoberfläche; flaches Sublitoral bei Langeoog 2013; B: Aggregat Pazifischer Austern mit 87 Miesmuscheln, die sich darunter angeheftet hatten; Bereich des mittleren Tidenniedrigwassers im Königshafen bei Sylt 2012. (Fotos: K. Reise)



Abb. 13: Aggregat Pazifischer Austern mit Miesmuscheln und dem Schwamm *Halichondria panicea* (Pfeil) aus dem flachen Sublitoral im Lister Tidebecken. (Foto: K. Reise 2007)

Je tiefer im Sublitoral Dredgen gezogen werden, desto seltener geraten solche Austernaggregate ins Netz. Offenbar siedeln sich im tieferen Sublitoral selten Austernlarven an oder überleben dort nicht. Vermutlich stammen die meisten Aggregate, die sich dort finden, aus eulitoralischen Riffen. Es bleibt festzuhalten, dass sich Miesmuscheln durch die Einnischung in den Austernaggregaten ein neues Habitat erschließen konnten. Das sichert ihre Präsenz im flachen Sublitoral, allerdings nur als Untermieter bei den Pazifischen Austern. Gleiches gilt für das Eulitoral. Es ist gut möglich, dass zukünftig tiefe Bereiche des Sublitorals und hoch gelegene im Eulitoral die einzigen Habitate sein werden, wo Miesmuscheln in ihrer ursprünglichen Ausprägung als Bänke im Wattenmeer vorkommen, ohne von Pazifische Austern dominiert zu werden.

Im Gegensatz zu den durch Übernutzung regional ausgestorbenen Europäischen Austern (Reise 2008) sowie den verschwundenen *Sabellaria*-Riffen und sublitoralen Seegrasswiesen besteht keine Gefahr, dass Miesmuscheln als Art im Wattenmeer aussterben. Sie werden aber in weiten Teilen vermutlich nie wieder die dominante Rolle einnehmen, die sie vor Ausbreitung der Pazifischen Auster innehatten. Als Refugien für Miesmuschelbänke nahezu ohne Pazifische Austern kämen nach dem bisherigen Stand der Austerninvasion nur die Bänke deutlich oberhalb der Niedrigwasserlinie in Betracht (also nahe dem mittleren Gezeitenniveau) sowie im unteren Sublitoral (also tiefer als die Übergangszone).

6 Prädatoren und Artenvielfalt

Wie bei den meisten anderen Muscheln ist der Prädationsdruck auf Miesmuscheln umso höher, je kleiner die Muscheln sind. Das gilt für die Larven (Troost et al. 2009) und insbesondere für die erste benthische Phase (Strasser & Günther 2001; Beukema & Dekker 2005; Kamermans et al. 2009; Agüera 2015). Krebse (*Carcinus maenas*) haben eine wesentlich höhere Fressrate als Seesterne und wandern gezeitenabhängig zwischen Eu- und Sublitoral. Sie kommen als vorrangige Konsumenten kleiner Miesmuscheln in Betracht, aber ausreichende Quantifizierungen liegen dazu nicht vor.

Sind Miesmuscheln kompakt miteinander versponnen, werden sie von Seesternen seltener attackiert als lockere Muschelaggregate (Dolmer 1998). Weiterhin werden von Seepocken völlig überwachsene Miesmuscheln seltener angegriffen als Muscheln ohne Bewuchs (Saier 2001). Starker Aufwuchs mit verschiedenen Organismen ist kennzeichnend für natürlich vorkommende Muscheln im Sublitoral. Dies schützt generell vor Seesternprädation (Thieltges 2005). Von größerer Bedeutung für die Rekrutierung auf Miesmuschelbänken ist die Prädation junger Seesterne auf Seepocken. Denn zwischen ihnen können sich die ganz kleinen Miesmuscheln gut verstecken. Fehlt dieser Schutz, bleibt den jungen Miesmuscheln nur noch das Geflecht der Haltefäden auf der Muschelbank, um dem Räuberdruck zu entgehen.

Obwohl Seesterne auch sehr große Muscheln überwältigen können, ist doch der Aufwand dafür größer, sodass eher mittlere Größen bevorzugt werden (Dolmer 1998). Ausnahmen bilden die gelegentlich auftretenden Schwärme von Seesternen, die in geschlossener Linie vordringen und dahinter kaum Miesmuscheln übrig lassen (Dare 1982; Saier 2001; Sloan & Aldridge 1981). Meistens aber bleibt die Dichte der Seesterne gering, sodass in Kombination mit ihren relativ geringen Fressraten der Einfluss auf die sublitoralen Muschelbänke moderat bleibt (Saier 2001).

Außer Krebsen und Seesternen können Vögel erheblichen Prädationsdruck auf Miesmuscheln im Wattenmeer ausüben (Nehls 1989; Nehls et al. 1997; Hilgerloh et al. 1997). Die Bänke im flachen Sublitoral können aber außer bei extremen Niedrigwasser nur die tauchenden Eiderenten erreichen, die Muscheln von 25–60 mm Länge fressen. Eine Eiderente konsumiert etwa 150 Miesmuscheln von 40 mm Länge pro Tag. Von einer Muschelbank wurden 27 % der jährlichen Muschelbiomasse von Eiderenten konsumiert. Das ist ein überschaubarer Effekt, der durch Rekrutierung wieder ausgeglichen werden kann. Miesmuschelbänke, die strukturell von Pazifischen Austern dominiert werden, dürften es Eiderenten schwerer machen, in ausreichendem Maße Miesmuscheln zwischen den Austern zu erreichen.

Einerseits bieten Miesmuscheln den Krebsen und Seesternen ein geschütztes Habitat und laden somit ihre eigenen Fressfeinde ein. Andererseits schützen sich die Miesmuscheln durch enges Zusammenheften vor den Prädatoren. Dadurch haben dichte Ansiedlungen eine Überlebenschance, sodass nur ausnahmsweise der Prädationsdruck zum völligen Verschwinden von Muschelbänken führt. Vögel werden andere Muschelbänke aufsuchen, wenn sie zu lange suchen müssen, um konsumierbare Muscheln zu finden. Im Regelfall dezimieren Prädatoren den Beutebestand, aber sie vernichten ihn nicht.

Insgesamt ist aus den Beziehungen zwischen den Arten einer Muschelbank nicht abzuleiten, dass Miesmuscheln im Sublitoral schlechter überleben können als im Eulitoral. Die höhere Vielfalt assoziierter Arten könnte sogar stabilisierend wirken (Saier 2002). Zwar sind im Sublitoral Krebse und Seesterne häufiger, aber Miesmuscheln im Sublitoral meist weniger von Innenparasiten befallen als die im Eulitoral (Buck et al. 2005). Das gilt oft auch für den Bewuchs mit Seepocken, die das Wachstum der Miesmuscheln zwar verringern, aber andererseits Schutz vor Räubern bieten (Buschbaum & Saier 2001; Buschbaum 2002). Außerdem begünstigen Seepocken die Rekrutierung durch junge Miesmuscheln. Zudem ist die Gefahr der Verschlickung für Miesmuscheln im Sublitoral geringer, weil dort der Blasentang *Fucus vesiculosus* nicht vorkommt. Diese Alge erhöht durch Strömungsberuhigung die Sedimentationsrate und auf dicht bewachsenen Bänken im Eulitoral versinken Miesmuscheln oft in dem sich anhäufenden Schlick (Albrecht & Reise 1994).

In den vergangenen hundert Jahren sind mit der Europäischen Auster, den *Sabellaria*-Riffen und sublitoralen Seegrasswiesen prägende, sublitorale epibenthische Strukturen aus dem Wattenmeer verschwunden (Reise 1994). Verblieben sind neben den neu hinzugekommenen und gebietsfremden Pazifischen Austern nur die Miesmuschelbänke. Von denen wiederum gibt es im Sublitoral kaum mehr natürliche Wildbänke mit vielen Muschelgenerationen, sondern nur noch Bodenkulturen mit 1–3-jährigen Miesmuscheln.

In einer vergleichenden Untersuchung fand Westfalen (2006) eine sehr unterschiedliche Begleitartenzahl auf den Bodenkulturen der Muschelfischerei. Diese nahm mit der Intensität der Bewirtschaftung ab (41 Arten gegenüber 26 Arten bei intensiver Nutzung). Demgegenüber zeigten aber ungestörte sublitorale Bänke mit 55 Arten die höchste Diversität. Diese Unterschiede sind mit der Muschelgröße, dem Bewuchs und der Komplexität der Strukturen zu erklären. Da im Vergleich zu den Bodenkulturen die Dichte der wilden Miesmuscheln äußerst gering war, ist der Unterschied in der Artenzahl sicherlich nicht repräsentativ. Vielmehr ist anzunehmen, dass eine dicht besiedelte, mehrjährige Wildmuschelbank im Sublitoral noch eine höhere Biodiversität aufweisen würde (vergl. Abb. 2 und 8). Somit sind unter dem Aspekt der Artenvielfalt die Bodenkulturen nur ein schwacher Ersatz. Allerdings ist die Variation zwischen verschiedenen Standorten und Tidebecken hoch. So konnten Vergleiche von dicht beieinander liegenden Bodenkulturen mit Wildbänken im Sublitoral des niederländischen Wattenmeeres kaum Unterschiede für Arten, die auf Hartsubstraten siedeln, aufzeigen (Smaal et al. 2013). Nur die im Sediment lebenden Arten waren in den Wildbänken zahlreicher. Alle genannten Vergleiche sind mit Vorsicht zu verwenden, da in keinem Fall bekannt war, wie lange die sublitoralen Wildbänke sich ungestört entwickeln konnten.

Die Vielfalt der Wechselbeziehungen zwischen Miesmuscheln, ihren Prädatoren, Parasiten, Aufwuchsorganismen (Epibionten) und weiteren assoziierten Arten ist so verwirrend wie beeindruckend. Sie konnte in diesem Kapitel nur durch ausgewählte Beispiele beleuchtet werden. Das ökologische Beziehungsnetz um die Miesmuscheln unterscheidet sich zwar zwischen Eu- und Sublitoral, aber erlaubt keine Verallgemeinerung hinsichtlich geringerer Stabilität einer dieser Lebensgemeinschaften. Eu- und Sublitoral sind im Wattenmeer für Miesmuscheln gleichermaßen ein Lebensraum mit jeweils unterschiedlich verteilten Vor- und Nachteilen hinsichtlich der Effekte durch andere Organismenarten. Ähnlich kann für die physikalischen Faktoren (Hitze, Frost, Eis, Strömung, Seegang u.a.) bilanziert werden, dass sich Vor- und Nachteile zwischen dem unteren Eulitoral und oberem Sublitoral die Waage halten.

7 Schlussfolgerungen

- (1) Im Wattenmeer kommen Miesmuschelbänke hauptsächlich dicht ober- und dicht unterhalb des mittleren Tidenniedrigwassers vor. Die Kategorisierung in eu- und sublitorale Muschelbänke folgt mehr menschlicher Wahrnehmung und den Erfassungsmethoden als den natürlichen Verhältnissen. Die führen erst mit zunehmendem Abstand nach oben und unten vom mittleren Tidenniedrigwasser zu deutlichen Unterschieden zwischen den Muschelbänken.
- (2) Durch seltene, aber sehr starke Brutfälle (Rekrutierung aus dem Plankton) besiedeln Miesmuscheln Bereiche im Wattenmeer, wo sie nach Stürmen, Eisgang oder starkem Seesternbefall teilweise wieder weichen müssen. Das verursacht zwar langfristige Bestandsschwankungen, aber wo Miesmuscheln lange siedelten, schufen sie gute Voraussetzungen für eine Neubesiedlung. Daraus resultieren sehr ähnliche Verteilungsmuster der Muschelbänke über Jahrzehnte hinweg. Das ist nicht mit einer Stabilität der Muschelbänke im Sinne einer Persistenz gleichzusetzen, sondern eher mit einer Resilienz.
- (3) Im ständig unter Wasser stehenden Teil des Wattenmeeres (Sublitoral) bieten Wattpriele, die flachen Übergänge zu den tiefen Rinnen („sublitorales Watt“) und deren stabile Hanglagen gute Bedingungen für Miesmuschelbänke. Die Überlebenschancen der Miesmuscheln im Sublitoral sind nicht generell schlechter als im Eulitoral.
- (4) Die Biodiversität in mehrjährigen Miesmuschelbänken des Sublitorals ist höher als die im Gezeitenbereich und weist Arten auf, die nur dort vorkommen. Im Vergleich zu den Muschelkulturen der Fischerei beherbergen Wildbänke dort mehr Begleitarten und weisen komplexere und ältere Strukturen auf.
- (5) Bevor Miesmuscheln aus dem ständigen Unterwasserbereich gefischt wurden, gab es dort nach Schätzungen im nordfriesischen Wattenmeer wenigstens dreimal so viel Miesmuschel- wie Austernbänke, und in der Fläche etwa zehnmals so viel Miesmuschelbänke wie sie heute im Eulitoral zu finden sind. Das Hauptvorkommen der Miesmuscheln lag damals im Sublitoral.
- (6) Große, langfristige Bestandsschwankungen gab es schon, bevor eine intensive Miesmuschelnutzung begann. Es ist aber immer wieder zu Ansiedlungen und daraus resultierenden mehrjährigen Muschelbänken im Sublitoral gekommen.
- (7) Die auf Bodenkulturen basierende Miesmuschelfischerei verhinderte bislang, wegen ihres hohen Bedarfs an jungen Miesmuscheln aus natürlichen Ansiedlungen, deren Weiterentwicklung zu mehrjährigen sublitoralen Miesmuschelbänken mit vielen Jahrgängen und einer artenreichen Lebensgemeinschaft. Das wiederum erschwert im Sublitoral die Ansiedlung von Jungmuscheln und hat insgesamt die natürliche Dynamik sublitoraler Miesmuschelbänke im Wattenmeer unterbrochen.

- (8) Oft überprägen heute die aus der Aquakultur verwilderten Pazifischen Austern die Miesmuschelbänke, die nahe ober- und unterhalb des mittleren Tidenniedrigwassers vorkommen und machen die Miesmuscheln zu Untermietern im Austernriff. Eine Chance auf die Entwicklung reiner Miesmuschelbänke besteht derzeit nur in tieferem Wasser und etwas oberhalb der Austernriffe. Miesmuscheln werden daher wohl nie wieder im Wattenmeer so dominieren wie vor Mitte des 20. Jahrhunderts, können aber weiterhin eine bedeutende Rolle im Ökosystem spielen.
- (9) Miesmuscheln sind im Wattenmeer in ein Netz von Wechselbeziehungen mit Prädatoren, Parasiten und konkurrierenden Aufwuchsorganismen eingebunden, die zwar Häufigkeit und Kondition der Miesmuscheln verändern, meist aber stabilisierend wirken. Ein größerer Nachteil für das Vorkommen im Sublitoral im Vergleich zum Eulitoral ist daraus nicht abzuleiten. Nur in seltenen Fällen können Seesterne ganze Muschelbänke im Sublitoral eliminieren.
- (10) Angesichts der ökologischen Bedingungen im heutigen Wattenmeer müssten Miesmuschelbänke sich auch im Sublitoral ausbreiten und ein hohes Alter erreichen können, wenn sie nicht durch Muschelfischerei darin gehindert werden.
- (11) Die mehrere Jahrzehnte umspannenden, regionalen und lokalen Bestandschwankungen bei Miesmuscheln im Wattenmeer sind eine Warnung vor Managemententscheidungen, die sich auf kurzfristige Veränderungen beziehen.

8 Literatur

- Agüera A 2015 The role of starfish (*Asterias rubens* L.) predation in blue mussel (*Mytilus edulis*) seedbed stability. Thesis, Univ. Wageningen, NL
- Albrecht A, Reise K 1994 Effects of *Fucus vesiculosus* covering intertidal mussel beds in the Wadden Sea. Helgol Meeresunters 48: 243–256
- Armonies W, Reise K 2003 Empty habitat in coastal sediments for populations of macrozoobenthos. Helgol Mar Res 56: 279–287
- Asmus H 1987 Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. Mar Ecol Prog Ser 39: 251–266
- Bahr K 1950 Die Ergebnisse der Miesmuscheluntersuchungen an der Ostfriesischen Küste in den Jahren 1947–1950. Veröff Inst Küsten- u. Binnenfischerei Hamburg 1/1950: 1–29
- Beukema JJ, Dekker R 2005 Decline of recruitment success in cockles and other bivalves in the Wadden Sea: possible role of climate change, predation on postlarvae and fisheries. Mar Ecol Prog Ser 287: 149–167
- Buck BH, Thielges DW, Walter U, Nehls G, Rosenthal H 2005 Inshore-offshore comparison of parasite infestation in *Mytilus edulis*: implications for open ocean aquaculture. J Appl Ichthyol 21: 107–113
- Buhs F, Reise K 1997 Epibenthic fauna dredged from tidal channels in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein: spatial patterns and a long-term decline. Helgol Meeresunters 51: 343–359
- Buschbaum C 2002 Predation on barnacles of intertidal and subtidal mussel beds in the Wadden Sea. Helgol Mar Res 56: 37–43
- Buschbaum C, Saier B 2001 Growth of the mussel *Mytilus edulis* L. in the Wadden Sea affected by tidal emergence and barnacle epibionts. J Sea Res 45: 27–36
- Buschbaum C, Reise K 2010 Neues Leben im Weltnaturerbe Wattenmeer. Biologie Unserer Zeit 40: 202–210
- Buschbaum C, Saier B 2003 Ballungszentrum Muschelbank – Biodiversität und nachhaltige Nutzung. Biologie Unserer Zeit 33: 100–106
- CWSS 1991–1992 Mussel fishery in the Wadden Sea. Common Wadden Sea Secretariat, Working Document 1991–2, Wilhelmshaven, 56 S
- CWSS 2002 Shellfish Fisheries. An Overview of policies for shellfish fishing in the Wadden Sea. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, 21 S
- Dankers N, Fey-Hofstede F 2015 Een zee van mosselen. Handboek ecologie, bescherming, beleid en beheer van mosselbanken in de Waddenzee. Lisse, pp 108
- Dankers N, Zuidema DR 1995 The role of the mussel (*Mytilus edulis* L.) and mussel culture in the Dutch Wadden Sea. Estuaries 18: 71–80
- Dare PJ 1982 Notes on swarming behavior and population density of *Asterias rubens* L. (Echinodermata: Asteroidea) feeding on the mussel, *Mytilus edulis* L. J Cons Int Explor Mer 40: 112–118
- Dekker R 1989 The macrozoobenthos of the subtidal western Dutch Wadden Sea. I. Biomass and species richness. Neth J Sea Res 23: 57–68
- De Vlas J et al. 2005 Subtidal blue mussel beds. In: Essink K et al. (eds) Wadden Sea Quality Status Report 2004. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven: 211–218
- Dijkema KS, van Tienen G, van Beek JG (1989) Habitats of the Netherlands, German and Danish Wadden Sea. Research Institute for Nature Management, Texel. Veth Foundation, Leiden
- Dittmann S 1990 Mussel beds – amensalism or amelioration for intertidal fauna? Helgol Meeresunters 44: 335–352
- Dolmer P 1998 The interactions between bed structure of *Mytilus edulis* L. and the predator *Asterias rubens* L. J Exp Mar Biol Ecol 228: 137–150
- Drent J, Dekker R 2014 Macrofauna associated with mussels, *Mytilus edulis* L., in the subtidal of the western Dutch Wadden Sea. NIOZ Royal Netherlands Institute for Sea Research, Texel. Report 2013–7. 77 S
- Elsner NO, Jacobsen S, Thielges DW, Reise K 2011 Alien parasitic copepods in mussels and oysters of the Wadden Sea. Helgol Mar Res 65: 299–307
- Eschweiler N, Christensen HAT 2011 Trade-off between increased survival and reduced growth for blue mussels living on Pacific oyster reefs. J Exp Mar Biol Ecol 403: 90–95
- Gätje C, Reise K (Hrsg.) 1998 Ökosystem Wattenmeer. Austausch-, Transport- und Stoffumwandlungsprozesse. Springer Berlin
- Grimm V, Wissel C 1997 Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. Oecologia 109: 323–334
- Hagena W 1992 Herz- und Miesmuschelfischerei aus der Sicht der niedersächsischen Fischereiverwaltung. Schr Schutzgemeinschaft Deutsche Nordseeküste, Probleme der Muschelfischerei im Wattenmeer, Wilhelmshaven: 53–59
- Hagmeier A 1941 Die intensive Nutzung des nordfriesischen Wattenmeeres durch Austern- und Muschelkultur. Z Fischerei Hilfswiss 39: 105–165
- Hagmeier A, Kändler R 1927 Neue Untersuchungen im nordfriesischen Wattenmeer und auf den fiskalischen Austernbänken. Wiss Meeresunters Kiel Helgoland 16 (6): 1–94
- Hertlein A 1997 Assoziierte Epifauna der Miesmuschelbänke (*Mytilus edulis* L.) im Sylter Wattenmeer. Diplomarbeit Univ. Bonn

- Hertweck G, Liebezeit G 2002 Historic mussel beds (*Mytilus edulis*) in the sedimentary record of a back-barrier tidal flat near Spiekeroog Island, southern North Sea. *Helgol Mar Res* 56: 51–58
- Hilgerloh G, Herlyn M, Michaelis H 1997 The influence of predation by herring gulls *Larus argentatus* and oyster-catchers *Haematopus ostralegus* on a newly established mussel *Mytilus edulis* bed in autumn and winter. *Helgol Meeresunters* 51: 173–189
- Kamermaans P, Blankendaal M, Perdon J 2009 Predation of shore crabs (*Carcinus maenas*) and starfish (*Asterias rubens*) on blue mussel (*Mytilus edulis*) seed from wild sources and spat collectors. *Aquaculture* 290: 256–262
- König D 1943 Vergleichende Bestandsaufnahmen an bodenbewohnenden Watt-Tieren im Gebiet des Sicherungsdammes vor dem Friedrichskoog (Süderdithmarschen) in den Jahren 1935 bis 1939. *Westküste Kriegsheft* 1943: 120–172
- Korringa P 1968 On the ecology and distribution of the parasitic copepod *Mytilicola intestinalis* STEUER. *Bijdr Dierkd* 38: 47–57
- Krøyer H 1837 De danske Østerbanker, et Bidrag til Kundskabet om Danmarks Fiskerier. Tries officin, Copenhagen
- Kuennen DJ 1942 On the distribution of mussels on the intertidal sand flats near Den Helder. *Arch Néerl Zool* 6: 117–160
- Linke O 1939 Die Biota des Jadebusenwattes. *Helgol wiss Meeresunters* 1: 201–348
- Meixner R 1992 Erkenntnisse der Fischereiforschung. Schr Schutzgemeinschaft Deutsche Nordseeküste, Probleme der Muschelfischerei im Wattenmeer, Wilhelmshaven: 47–52
- MELUR-SH 2015 Eckpunktevereinbarung zur Miesmuschelkulturwirtschaft im Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer. Online: https://www.schleswig-holstein.de/DE/Landesregierung/V/Presse/PI/2015/0715/MELUR_150713_muschelfischerei.html
- Menge BA 1976 Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecol Monogr* 46: 355–393
- Metzger A 1871a Die wirbellosen Meeresthiere der ostfriesischen Küste. Ein Beitrag zur Fauna der deutschen Nordseeküste. 20. Jber. *Naturhist Ges Hannover*: 22–36
- Metzger A 1871b Die wirbellosen Meeresthiere der ostfriesischen Küste. Zweiter Bericht. 21. Jber *Naturhist Ges Hannover*: 20–34
- Meyer PF, Mann H 1950 Beiträge zur Epidemiologie und Physiologie des parasitischen Copepoden *Mytilicola intestinalis*. *Arch Fischereiwiss* 2(3/4):120–134
- Michaelis H 1992 Veränderungen des Miesmuschelbestandes im niedersächsischen Wattenmeer. *Schr Schutzgemeinschaft Deutsche Nordseeküste, Probleme der Muschelfischerei im Wattenmeer, Wilhelmshaven*: 16–25
- Möbius K 1871 Das Thierleben am Boden der deutschen Ost- und Nordsee. Sammlung gemeinverständlicher wissenschaftlicher Vorträge. Birchow R, Holtzendorff Fr v (Hrsg.) 6(122):1–32
- Möbius K 1877 Die Auster und die Austernwirthschaft. Wiegandt, Hempel & Parey, Berlin 126 S.
- Möbius K 1893 Über die Thiere der schleswig-holsteinischen Austernbänke, ihre physikalischen und biologischen Lebensverhältnisse. *Math Naturwiss Mitt Sber preuss Akad Wiss Berlin* 7: 33–58
- Moehler J, Wegner KM, Reise K, Jacobsen S 2011 Invasion genetics of Pacific oyster *Crassostrea gigas* shaped by aquaculture stocking practices. *J Sea Res* 66: 256–262
- Mudersbach C, Wahl T, Haigh ID, Jensen J 2013 Trends in high sea levels of German North Sea gauges compared to regional mean sea level changes. *Continental Shelf Research* 65: 111–120
- Nehls G 1989 Occurrence and food consumption of the common eider, *Somateria mollissima*, in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. *Helgol Meeresunters* 43: 385–393
- Nehls G, Hertzler I, Scheiffarth G 1997 Stable mussel *Mytilus edulis* beds in the Wadden Sea – They're just for the birds. *Helgol Meeresunters* 51: 361–372
- Nehls G, Büttger H 2007 Spread of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Wadden Sea. Causes and consequences of a successful invasion. *Harbasins Report. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven*
- Nehls G, Büttger H, Ruth M 2011 Miesmuschelmonitoring und Miesmuschelmanagement im Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer. *Bericht BioConsult SH*
- Nehls G et al. 2009a Fishery. Thematic Report 3.3. In: Marencic H, Vlas J de (Eds) *Wadden Sea Quality Status Report 2009. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven*, 13 S
- Nehls G et al. 2009b Beds of blue mussels and Pacific oysters. Thematic Report 11. In: Marencic H, Vlas J de (Eds) *Wadden Sea Quality Status Report 2009. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven*, 15 S
- Nehls G, Thiel M 1993 Large-scale distribution patterns of the mussel *Mytilus edulis* in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein: do storms structure the ecosystem? *Neth J Sea Res* 31: 181–187
- Nienburg W 1927 Zur Ökologie der Flora des Wattenmeeres. I. Teil Der Königshafen bei List auf Sylt. *Wiss Meeresunters (Abt. Kiel)* 20: 146–196
- Obert B, Michaelis H 1991 History and ecology of the mussel beds (*Mytilus edulis* L.) in the catchment of a Wadden Sea tidal inlet. In: Elliot M, Ducrotoy JP (eds) *Estuaries and coasts: Spatial and temporal intercomparisons. Olsen & Olsen*: 185–194
- Paine RT 1974 Intertidal community structure, experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15: 93–120
- Plath M 1943 Die biologische Bestandsaufnahme als Verfahren zur Kennzeichnung der Wattedimente und die Kartierung der nordfriesischen Watten. *Westküste Kriegsheft* 1943: 7–46
- Raffelli D, Hawkins S 1996 *Intertidal ecology*. Chapman & Hall, London

- Reise K 1985 Tidal flat ecology. Ecological Studies 54. Springer-Verlag, Berlin
- Reise K 1994 Changing life under the tides of the Wadden Sea during the 20th century. *Ophelia Suppl* 6: 117–125
- Reise K 1998 Pacific oysters invade mussel beds in the European Wadden Sea. *Senckenbergiana maritima* 28: 167–175
- Reise K 2008 Oysters: Natives gone and aliens coming. In: Rabitsch W, Essl F, Klingenstein F (eds) *Biological Invasions – from ecology to conservation*. *Neobiota* 7: 258–262
- Reise K, Buhs F 1999 Reply to the comment of Damm and Neudecker (1999): long-term decline in epibenthic fauna of tidal channels near the island of Sylt in the northern Wadden Sea. *Helgol Mar Res* 53: 143–145
- Reise K, Baptist M, Burbridge P, Dankers N, Fischer L, Flemming B, Oost AP, Smit C 2010 The Wadden Sea – A universally outstanding tidal wetland. *Wadden Sea Ecosystem N. 29*. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven: 7–24
- Reise K, Dankers N, Essink K 2005 Introduced species. In: Essink K et al. (eds) *Wadden Sea Quality Status Report 2004*. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven: 155–161
- Reise K, Here E, Sturm M 1989 Historical changes in the benthos of the Wadden Sea around the island of Sylt in the North Sea. *Helgol Meeresunters* 43: 417–433
- Reise K, Schubert A 1987 Macrobenthic turnover in the subtidal Wadden Sea: the Norderaue revisited after 60 years. *Helgol Meeresunters* 41: 69–82
- Riesen W, Reise K 1982 Macrobenthos of the subtidal Wadden Sea: revisited after 55 years. *Helgol Meeresunters* 35: 409–423
- Ruth M 1992 Miesmuschelfischerei im Schleswig-holsteinischen Wattenmeer. Ein Beispiel für die Problematik einer Fischerei im Nationalpark. *Schr Schutzgemeinschaft Deutsche Nordseeküste, Probleme der Muschelfischerei im Wattenmeer*, Wilhelmshaven: 26–46
- Ruth M 1998 Miesmuschelfischerei. In: Kohlus J, Hüpper H (Hrsg) *Umweltatlas Wattenmeer*. Bd I Nordfriesisches und Dithmarscher Wattenmeer. Ulmer, Stuttgart: 170–171
- Ruth M, Asmus H 1994 Muscheln: Biologie, Bänke, Fischerei und Kulturen. In: Lozán JL et al. (Hrsg) *Warnsignale aus dem Wattenmeer*. Blackwell Berlin: 122–132
- Saier B 2001 Direct and indirect effects of seastars *Asterias rubens* on mussel beds (*Mytilus edulis*) in the Wadden Sea. *J Sea Res* 46: 29–42
- Saier B 2002 Subtidal and intertidal mussel beds (*Mytilus edulis* L.) in the Wadden Sea: diversity and differences of associated epifauna. *Helgol Mar Res* 56:44–50
- Saier B, Buschbaum C, Reise K 2002 Subtidal mussel beds in the Wadden Sea: Threatened oases of biodiversity. *Wadden Sea Newsletter* 2002–1: 12–14
- Sarrazin J 1987 Küstenfischerei in Ostfriesland 1890–1920. Verlag Ostfriesische Landschaft, Aurich, 231 S
- Schmelzer N, Holfort J, Weisse R 2016 Sea Ice. In: Quante M, Colijn F (Hrsg.) *North Sea Region Climate Change Assessment*. Springer Open: 122–124
- Seaman MNL, Ruth M 1998 Muschelfischerei in Deutschland. *Naturwiss Rdschau* 51: 385–388
- Sloan NA, Aldridge TH 1981 Observations on an aggregation of the starfish *Asterias rubens* L. in Morecambe Bay, Lancashire, England. *J Nat Hist* 15: 407–418
- Smaal AC, Craeymeersch J, Drent J, Jansen JM, Glorius S, van Stralen MR 2013 Effecten van mosselzaadvisserij op sublitorale natuurwaarden in de westelijke Waddenzee: samenvattend eindrapport. Imares, Wageningen 155 S
- Strasser M, Günther CP 2001 Larval supply of predator and prey: temporal mismatch between crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea. *J Sea Res* 46: 57–67
- Strasser M, Reinwald T, Reise K 2001 Differential effects of the severe winter of 1995/96 on the intertidal bivalves *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria* in the northern Wadden Sea. *Helgol Mar Res* 55: 190–197
- Strübing K 1996 The ice winter of 1996/97 on the German coasts between Ems and Oder, with a survey of the entire Baltic area. *D Hydr Z* 48: 185–195
- Thieltges DW 2005 Benefit from an invader: American slip-per limpet *Crepidula fornicata* reduces star fish predation on basibiont European mussels. *Hydrobiologia* 541: 241–244
- Troost K, Gelderman E, Kamermans P, Smaal AC, Wolff WJ 2009 Effects of an increasing filter-feeder stock on larval abundance in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *J Sea Res* 61: 153–164
- van Beusekom JEE 2005 A historical perspective on Wadden Sea eutrophication. *Helgol Mar Res* 59: 45–54
- van Beusekom JEE et al. 2005 Eutrophication. In: Essink K et al. (eds) *Wadden Sea Quality Status Report 2004*. Common Wadden Sea Secretariat Wilhelmshaven, Wadden Sea Ecosystem 19: 141–154
- van de Koppel J, Rietkerk M, Dankers N, Herman PMJ 2005 Scale-dependent feedback and regular spatial patterns in young mussel beds. *Am Nat* 165: E66–E77
- van Overmeeren R, Craeymeersch J, van Dalen J, Fey F, van Heteren S, Meesters E 2009 Acoustic habitat and shellfish mapping and monitoring in shallow coastal water – Sidescan sonar experiences in The Netherlands. *Estuarine Coastal Shelf Science* 85: 437–448
- Verwey J 1952 On the ecology of distribution of cockle and mussel in the Dutch Waddensea, their role in sedimentation and the source of their food supply. *Arch Néerl Zool* 10: 171–239
- Westfalen A 2006 Assoziierte Lebensgemeinschaften von natürlichen Muschelbänken und Muschelkulturflächen im Wattenmeer. Diplomarbeit Univ. Göttingen
- Witt J 2004 Analysing brackish benthic communities of the Weser estuary: Spatial distribution, variability and sensitivity of estuarine invertebrates. Diss Univ Bremen
- Wohlenberg E 1937 Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. *Helgol wiss Meeresunters* 1: 1–92

Nationalpark Wattenmeer besser schützen: Miesmuscheln nur naturverträglich gewinnen!

100%
RECYCLED



Wattenmeer

Der einzigartige Lebensraum an der Nordseeküste ist als Nationalpark geschützt und wurde 2009 Weltnaturerbe. Das Ziel: Eine artenreiche Natur, die sich ungestört entwickeln kann.

Muschelfischerei

Die regionale Fischerei gehört zur Nordseeküste. Sie muss aber einen Weg in die Zukunft finden, der mit dem Schutz der Natur und dem Nationalparkziel vereinbar ist

Probleme

Natürliche Miesmuschelbänke sind im Wattenmeer selten geworden, unter Wasser sind fast gar keine zu finden. Mit Muschelkulturen, -gewinnungsanlagen, Besatzmuschelfischerei und Muschelimport wurde bzw. wird intensiv gewirtschaftet.



Vereinbarung

In Schleswig-Holstein haben sich Muschelfischerei, Landesregierung und Naturschutzverbände, darunter der WWF, bereits auf ein naturverträgliches Maß der Muschelfischerei geeinigt. Diese Vereinbarung gilt es umzusetzen.

Lösungen

Den größten Teil des Wattenmeeres gar nicht befischen, Muschelkulturen und Gewinnung von Besatzmuscheln eng begrenzen, keine Umlagerung aus entfernten Gebieten, Transparenz herstellen.

Unterstützen Sie den WWF

Spendenkonto

IBAN: DE06 5502 0500 0222 2222 22

Bank für Sozialwirtschaft Mainz

BIC: BFSWDE33MNZ

WWF Deutschland

Reinhardtstraße 18
10117 Berlin | Germany

Tel.: +49(0)30 311 777 700

Fax: +49(0)30 311 777 888



Unser Ziel

Wir wollen die weltweite Zerstörung der Natur und Umwelt stoppen und eine Zukunft gestalten, in der Mensch und Natur in Einklang miteinander leben.

wwf.de | info@wwf.de