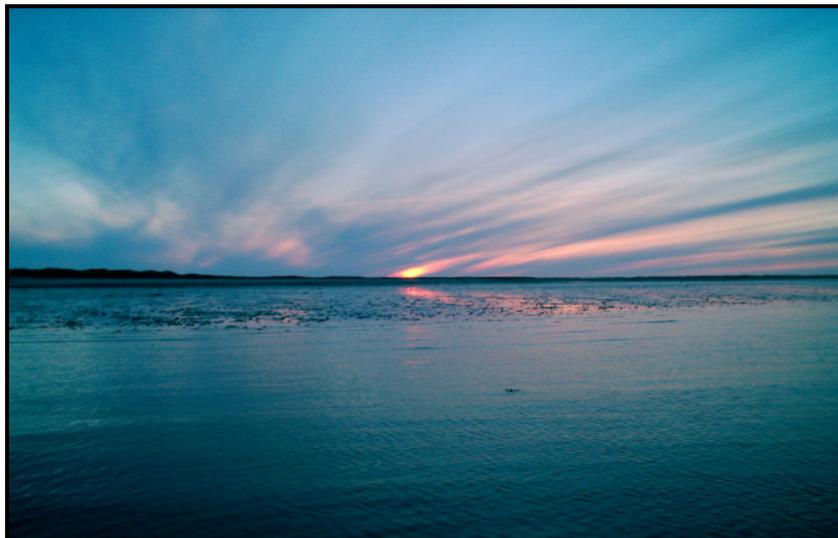


Diplomarbeit im Fachbereich 2 Biologie der Universität Bremen

# **Zur Bedeutung dominanter epibenthischer Wattenmeerarten für den Nährsalzhaushalt in der Sylt-Rømø Bucht**



Vorgelegt von Benjamin Kürten

Sylt 2005

Angefertigt an der Wattenmeerstation List, Alfred-Wegener-Institut  
für Polar- und Meeresforschung in der Helmholtz-Gemeinschaft.

Fachbereich:

Sektion:

Gutachter:

Örtlicher Betreuer:

Benthische Ökosysteme

Küstenökologie

Prof. Dr. Wilhelm Hagen

Prof. Dr. Wolf Arntz

Dr. Harald Asmus



**The future belongs to those who hear it coming.**

(Raimond Casey)



## Inhaltsverzeichnis

<b>I Zusammenfassung</b> .....	1
<b>II Abstract</b> .....	3
<b>1. Einleitung</b>	
1.1. Bedeutung der Exkretion von Epibenthosorganismen für den Nährsalzhaushalt der Sylt-Rømø Bucht .....	5
1.2. Stickstoffstoffwechsel .....	6
1.2.1. Stickstoffstoffwechsel bei Fischen .....	7
1.2.2. Stickstoffstoffwechsel bei Crustaceen .....	8
1.2.3. Stickstoffstoffwechsel bei Gastropoden .....	9
1.3. Temperaturanpassung .....	10
1.4. Fragestellungen .....	11
<b>2. Material und Methoden</b>	
2.1. Gebietsbeschreibung .....	13
2.2. Das Nekton und mobiles Benthos der Sylt-Rømø Bucht .....	15
2.3. Herkunft der Tiere .....	16
2.4. Hälterung der Tiere .....	18
2.5. Ablauf der Messreihen .....	20
2.5.1. Ablauf der Messreihen mit <i>Hydrobia ulvae</i> .....	22
2.6. Faecesexkretion der Wattschnecke <i>Hydrobia ulvae</i> .....	24
2.7. Nährstoffanalyse .....	24
2.7.1. Nachweisverfahren Ammonium .....	26
2.7.2. Nachweisverfahren Nitrit .....	27
2.7.3. Nachweisverfahren Nitrat .....	28
2.7.4. Nachweisverfahren Phosphat .....	29
2.8. Elementaranalyse .....	30
2.9. Lipidanalyse .....	31
2.9.1. Extraktion und Bestimmung des Gesamtlipidgehaltes .....	31
2.9.2. Bestimmung der Neutrallipidklassen .....	32
2.9.3. Gaschromatographie .....	33
2.10. Statistische Angaben .....	34
2.9. Nährstoffbeitrag zum Gesamtsystem Sylt-Rømø Bucht .....	35

### 3. Ergebnisse

3.1. Biologie der betrachteten Arten .....	36
3.1.1. Der Steinpicker <i>Agonus cataphractus</i> .....	36
3.1.2. Die Grundeln <i>Pomatoschistus microps</i> und <i>P. minutus</i> .....	37
3.1.3. Die Sandgarnele <i>Crangon crangon</i> .....	39
3.1.4. Die Wattschnecke <i>Hydrobia ulvae</i> .....	40
3.2. Exkretion der betrachteten Arten .....	42
3.2.1. Der Steinpicker <i>Agonus cataphractus</i> .....	45
3.2.2. Die Strandgrundel <i>Pomatoschistus microps</i> .....	46
3.2.3. Die Sandgarnele <i>Crangon crangon</i> .....	47
3.2.4. Die Wattschnecke <i>Hydrobia ulvae</i> .....	50
3.3. Veränderungen im Tagesgang .....	54
3.4. Elementaranalyse .....	55
3.5. Lipidanalyse.....	56
3.5.1. Gesamtlipidgehalt.....	56
3.5.2. Lipidklassen.....	57
3.5.3. Gaschromatographie .....	58
3.6. Bezugsgrößen .....	59

### 4. Diskussion

4.1. Ammoniumexkretion der betrachteten Arten .....	61
4.1.1. Der Steinpicker <i>Agonus cataphractus</i> .....	64
4.1.2. Die Strandgrundel <i>Pomatoschistus microps</i> .....	66
4.1.3. Die Sandgarnele <i>Crangon crangon</i> .....	68
4.1.4. Die Wattschnecke <i>Hydrobia ulvae</i> .....	70
4.2. Lipidanalyse.....	74
4.3. Nährstoffbeitrag zum Gesamtsystem Sylt-Rømø Bucht .....	78

### 5. Literaturverzeichnis..... 85

### 6. Persönliche Mitteilungen .....

100

### 7. Danksagung .....

101

### 8. Anhang

## I Zusammenfassung

Kürten, B. (2005) Zur Bedeutung dominanter epibenthischer Wattenmeerarten für den Nährsalzhaushalt in der Sylt-Rømø Bucht. Diplomarbeit, Fachbereich 2 Biologie, Universität Bremen, 130 S.

Die Freisetzung anorganischer Nährstoffe durch dominante Epibenthosorganismen des Wattenmeers wurde in der Sylt-Rømø Bucht, Nordsee, bestimmt. Die Austauschraten der Nährstoffe im Wattenmeer werden zunehmend genauer untersucht.

Es wurde die temperaturabhängige Nährstofffreisetzung adulter *Agonus cataphractus*, juveniler *Pomatoschistus microps*, adulter und juveniler *Crangon crangon* und *Hydrobia ulvae* unter konstanten Laborbedingungen beobachtet. Die gewählten Akklimationstemperaturen entsprachen repräsentativen Temperaturen der Sylt-Rømø Bucht im langjährigen Jahresmittel (6°, 10°, 15°, 20° C).

Die massenspezifische Ammoniumexkretion der untersuchten Arten lag in der gleichen Größenordnung, wie für andere Arten im gleichen Temperaturbereich bereits beschrieben. Beim Vergleich der Werte zeigte sich, dass nur die Exkretionsrate adulter *C. crangon* um den Faktor zehn geringer war. Die Exkretionsraten adulter Tiere betrug 0,7-1,3  $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ , bzw. bei den Jungtieren 5,5-8,9  $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ . Bei den anderen Arten wurden Exkretionsraten von 0,3-0,5  $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  bei *A. cataphractus* bzw. 8,9-12,8  $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  bei *P. microps* und 0,7-1,7  $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  bei *H. ulvae* gemessen.

Mit Ausnahme einer Messreihe bei *H. ulvae* konnte keine Abhängigkeit der Exkretionsraten von den Gezeiten festgestellt werden. Die Exkretionsraten waren ebenfalls vom Tag/Nacht Rhythmus unabhängig und zeigten gleichmäßige Anstiege über die Dauer der Versuche. Die Phosphatkonzentration stieg in den mit Fischen und Garnelen besetzten Aquarien leicht an, wohingegen in den mit *H. ulvae* besetzten Kammern Phosphat aufgenommen wurde. Es konnte gezeigt werden, dass die Aufnahme mit dem Tag/Nacht Rhythmus korrelierte. Es wird angenommen, dass die Aufnahme von epibiontischen Organismen auf den Schalen verursacht wurde.

Zusätzlich wurde die Lipidzusammensetzung von *H. ulvae* bestimmt, um die in der Nahrungskette von Weidegängern ausgehende weitergegebene Energie zu quantifizieren. Der Gesamtlipid- aber auch der Proteingehalt der Einzelindividuen war

---

gering und die Zusammensetzung der einzelnen Fettsäuren entsprach der typischen Zusammensetzung anderer mariner Organismen.

Bereits veröffentlichte Daten aus Bestandsaufnahmen wurden in Bezug zur Ammoniumexkretion der jeweiligen Art gesetzt, um herauszufinden, ob die Nährstofffreisetzung der dominanten Arten einen bedeutenden Beitrag zu den Gesamtaustauschraten der Sylt-Rømø Bucht leisten.

Es zeigte sich, dass Fische und Garnelen, aber besonders Wattschnecken eine Quelle von Ammonium darstellen. Besonders auf der Ebene der einzelnen Gemeinschaften leisten die untersuchten Arten einen signifikanten Beitrag zum Nährstofffluss. So spielt *H. ulvae* innerhalb der Seegraswiesen eine Schlüsselrolle bei der Freisetzung von Nährsalzen, die allerdings in diesem System durch die pflanzliche Biomasse sofort wieder absorbiert werden. *H. ulvae* ist somit eine der wichtigsten Komponenten für das Recycling organischen Materials in dieser Lebensgemeinschaft.

## II Abstract

Kürten, B. (2005) Contribution of Dominant Epibenthic Wadden Sea Species to the Nutrient Budget of the Sylt-Rømø Bight, M.Sc. Thesis, Faculty 2 Biology, University of Bremen, 130 pp.

Release of inorganic nutrients via excretion was quantified for epibenthic macrofauna species dominant in the Sylt-Rømø Bight, a part of the northern Wadden Sea (North Sea). Exchange rates of nutrients in the Wadden Sea are investigated with increasing precision. The present study focuses on dominant epifaunal species contributing most to nutrient fluxes. Temperature related nutrient release of adult *Agonus cataphractus*, juvenile *Pomatoschistus microps*, adult and juvenile *Crangon crangon* and *Hydrobia ulvae* was studied under constant laboratory conditions considering representative mean average temperature values of the bight (6°, 10°, 15, 20° C) for acclimation and rearing temperatures.

Mass specific ammonium excretion of observed species was in the same order of magnitude as reported for other species over the same temperature range. Only excretion rates of adult *C. crangon* were tenfold lower compared to rates for this species reported by different other authors. Rates ranged from 0,7-1,3  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  for adult, and 5,5-8,9  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  for juvenile brown shrimps. For *A. cataphractus*, *P. microps*, and *H. ulvae*, ammonium excretion varied from 0,3-0,5, 8,9-12,8 and 0,7-1,7  $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  respectively.

With the exception of one test series of *H. ulvae* any periodicity in relation to tidal cycles could be evaluated. Excretion rates seemed to be independent of day/night-rhythm and were shown to be nearly linear over the total incubation period.

Phosphate concentrations increased slightly in aquaria with shrimps and fish, while in incubation chambers of *H. ulvae* phosphate was taken up. Phosphate uptake was dependent on light and the presence of snails suggesting, that this uptake is caused by epibiotic organisms on top of the shells.

Additionally lipid composition of *H. ulvae* was examined to follow roughly the main energy pathway through the benthic grazing food chain. Lipid mass and also protein content on individual level of *H. ulvae* was low and fatty acid composition shows a typical pattern for other marine organisms.

Already published synoptic data for epifaunal abundances were evaluated with respect to ammonia excretion to determine, whether nutrient generation rates of

---

dominant species contributes significantly to nutrient exchange rates of the whole bight. Fishes, shrimps and especially mud snails were identified as a major source for ammonium. Especially on community level the species investigated contribute significantly to the nutrient cycling. In seagrass beds *H. ulvae* plays a major role for the release of nutrients, which in turn are immediately accumulated in plant biomass in this system. Therefore, *H. ulvae* is one of the most important components for the recycling of organic material in this community.

---

## 1. Einleitung

### 1.1. Bedeutung der Exkretion von Epibenthosorganismen für den Nährsalzhaushalt der Sylt-Rømø Bucht

Die Nährstoffflüsse wurden in der Vergangenheit für unterschiedliche Habitattypen der Sylt-Rømø Bucht unter anderem mit Strömungskanälen und mit der „bell-jar“ Methode untersucht (Asmus et al. 1998a; Asmus et al. 1998b). Die Gesellschaften im Eulitoral der Sylt-Rømø Bucht agieren als Partikelsenke und gleichzeitig als Nährstoffquelle (Asmus & Asmus 2000). Welcher Beitrag für die Freisetzung der Nährstoffe dabei vom Nekton und den beweglichen Formen des Epibenthos geleistet wird, ist dabei bisher unklar. Von den verschiedenen Formen des Stickstoffs spielt Ammonium die Hauptrolle im Nährstofffluss des Wattenmeeres. Ammonium ist unmittelbar für Pflanzen verfügbar, weil keine biochemische Reduktion nötig ist, um z.B. vom Phytoplankton in der Proteinbiosynthese verwendet zu werden. Ammonium ist somit aus physiologischer Perspektive die energetisch günstigste Stickstoffquelle für Phytoplanktonwachstum (Levinton 2001), aber auch für das Mikrophytobenthos und die Makrophyten.

Die Energie aus der Primärproduktion wird von Pflanzenfressern unter der Epifauna wie der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* unter anderem mit Lipiden an höhere Stufen der Nahrungskette weitergegeben. *H. ulvae* leistet einen wichtigen Beitrag zu den Stoffflüssen da bis zu 64% der benthischen Individuenzahl im Gezeitenbereich von dieser Art eingenommen wird (Reise & Lackschewitz 1998). Da die Tiere auch nach Abfließen des Wassers zur Nahrungsaufnahme in der Lage sind, falls der Boden feucht genug ist (Remane 1940), kann dieser Organismus an vielen Stellen im Watt über den gesamten Gezeitenzyklus aktiv sein. Insbesondere in Seegraswiesen (*Zostera* sp.), die bei Niedrigwasser einen bis zu 10 cm dicken Wasserfilm zurückhalten (Polte et al. 2005, eingereicht), ist die Aktivität von *H. ulvae* nur geringfügig eingeschränkt und diese Schneckenart kann somit weiter weiden. Die kürzeste und effektivste Nahrungskette ist die der Weidegänger, die das Mikrophytobenthos über *H. ulvae* mit der Avifauna verbindet (Asmus & Asmus 1985).

Neben der Wattschnecke handelt es sich bei den meisten übrigen im Wattenmeer dominanten mobilen Epifaunaarten um räuberische oder omnivore Organismen. Die

Sandgarnele *Crangon crangon* nutzt überwiegend die Energie aus der Bodenfauna, kann aber auch Detritus und pflanzliches Material nutzen. Sandgarnelen sind das wichtigste Bindeglied im Wattenmeer zwischen der Bodenfauna und einem Großteil der Fischfauna des Gebietes. Ähnliches gilt für die in großer Menge im Sommer auf den Wattflächen auftretenden Grundeln (*Pomatoschistus microps* und *P. minutus*). Sowohl Sandgrundeln als auch Sandgarnelen verlassen das Wattenmeer im Winter und ziehen sich in die tieferen Gebiete zurück. Nur wenige Arten der mobilen Epifauna leben dauerhaft im Wattenmeer. Einer der wichtigsten Dauerbewohner ist der Steinpicker (*Agonus cataphractus*). Diese Art beeinflusst das Nahrungsnetz und den Stoffhaushalt daher auch in der kalten Jahreszeit.

Über den Beitrag der genannten Arten zum Stickstoffhaushalt liegen bisher keine Untersuchungen vor, die hohen Abundanzen und die Bedeutung dieser Organismen im Nahrungsnetz des Wattenmeeres lassen jedoch einen signifikanten Beitrag vermuten.

## 1.2. Stickstoffstoffwechsel

Die Produktion von Faeces und die Exkretion von Stickstoffprodukten repräsentiert die mit der Nahrung aufgenommene nicht verwendbare Energie. Endprodukt des Proteinkatabolismus ammoniotelischer Tiere ist zum größten Teil Ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ). Ammonium fällt weiterhin im Katabolismus von Nucleinsäuren an und wird wegen seiner Toxizität ausgeschieden. In geringeren Mengen wird Stickstoff über Harnstoff und Harnsäure oder direkt als Aminosäure ausgeschieden. Ammonium wird biochemisch aus Aminosäuren mit Hilfe von Aminosäureoxidasen und Trans-/Desaminasen gebildet. Der größte Anteil des Ammoniums wird bei wasseratmenden Tieren über die Kiemen exkretiert. In diesem Zusammenhang muss bedacht werden, dass molekulares  $\text{NH}_3$  im Wasser einer reversiblen Protonierung bzw. Dissoziation unterliegt und somit als weiche Base agiert (Gleichungen 1 und 2) (Kormanik & Cameron 1981).



Bei physiologischem pH und bei einem mittleren pH-Wert von 8,2 (28-31, 6°-20° C, in dieser Arbeit) liegt über 95% des gesamten Ammoniums als  $\text{NH}_4^+$  vor (Bower & Bidwell 1978; Kormanik & Cameron 1981; Wood 2001). Vergleichende Studien des Stickstoffstoffwechsels unterstreichen zudem, dass sich die Grundprinzipien des Stickstoffstoffwechsels bzw. der biochemischen Anpassungen unabhängig von phylogenetischen Artbildungen entwickelten (Regnault 1987). Bei Wirbellosen (z.B. *Crangon crangon*) und Wirbeltieren ist der erste Schritt der Transdesaminierung von Aminosäuren eine Transaminierung, der eine Desaminierung von Glutamat zu  $\text{NH}_4^+$  und  $\alpha$ -Ketoglutarat durch Katalyse der Glutamatdehydrogenase folgt (Batrel & Regnault 1985; Wright 1995).  $\text{NH}_4^+$  wird bei Wirbeltieren auch in den Nieren, in Muskeln und im Darm produziert.

### 1.2.1. Stickstoffstoffwechsel bei Fischen

Bei normaler proteinhaltiger Fütterung entspricht die Ammoniumexkretionsrate bei Fischen der exogenen Stickstoffexkretion (EXE). Die exogene Exkretion ist primär von der Konsumtion und indirekt von der Umgebungstemperatur abhängig. Der größte Anteil an der exogenen Stickstoffexkretion ergibt sich bei aerobem Stoffwechsel aus Transdesaminierungen der Aminosäuren aus der Nahrung (Brett & Zala 1975; Jobling 1981; Regnault 1987).

Füttert man Tiere mit proteinloser Kost, oder werden sie ohne Nahrung gehalten, verändert sich die Exkretionsrate. Die nun messbare Rate entspricht der endogenen Stickstoffexkretion (ENE) (Brett & Zala 1975). Die endogene Exkretion reflektiert den basalen Protein- und Erhaltungsstoffwechsel eines Tiers.

Bei erzwungener Aktivität bzw. Hungerstoffwechsel kann der Beitrag von Harnstoff zur gesamten Stickstoffexkretion ansteigen (Jobling 1981; Helfman et al. 1997; Wood 2001). Eine sehr gute Übersicht über die Exkretion bei Fischen gibt Wilkie (1997). Die Ammoniumexkretion wird bei marinen Teleostei primär von  $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$  Antiportern im Kiemengewebe an das umgebende Medium reguliert. Möglicherweise ersetzt  $\text{NH}_4^+$ , auf Grund eines ähnlichen Ionenradius, Kalium-Ionen an der  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  ATPase. Zweitens diffundiert Ammoniak aufgrund des hohen Permeabilitätskoeffizienten leicht trans- und parazellulär durch das Kiemengewebe. Der Anteil der Exkretion von  $\text{NH}_4^+$  über die Kiemen wird von Ip et al. (2001) für marine Fischen mit 50-70% angegeben.

$\text{NH}_4^+$  wird demnach bei vielen Fischen in nennenswerten Konzentrationen direkt über die Haut abgegeben. Zu einem kleinen Anteil von ca. 10% wird Stickstoff als Harnstoff, bzw. mit den Faeces ausgeschieden (Wilkie 1997).

Hohe  $\text{NH}_4^+$ -Konzentrationen wirken auf Fische toxisch, indem die Nahrungsaufnahme und das Wachstum reduziert werden und Schlüsselenzyme des Metabolismus, sowie das zentrale Nervensystem (ZNS) beeinflusst werden. Daher führt eine zu hohe  $\text{NH}_4^+$  Konzentration über 0,05 mmol/L zu Hyperventilation, Koma und Tod des Fisches (Ip et al. 2001).

### 1.2.2. Stickstoffstoffwechsel bei Crustaceen

Die biochemischen Grundprinzipien des Stickstoffstoffwechsels bei Crustaceen unterscheiden sich nur geringfügig von dem der Wirbeltiere. Bei Crustaceen wird die Zusammensetzung der Ionen in der Haemolymphe jedoch auch zur Osmoregulation genutzt (Regnault 1987). Eine Übersicht über die Stickstoffexkretion bei Crustaceen geben Hartenstein (1970) und Regnault (1987), wonach Stickstoff zu mehr als 86% als Ammonium, zu weniger 10% als freie Aminosäuren bzw. Harnstoff ausgeschieden wird. Ammonium wird hauptsächlich über die Kiemen, aber auch über die Antennendrüsen freigesetzt (Kormanik & Cameron 1981). Die Glutamatdehydrogenase-Aktivität bei *Crangon crangon* ist hoch genug um die Ammoniumexkretion fast vollständig zu leisten (Batrel & Regnault 1985). Bei *C. crangon* liegt der Anteil freier Aminosäuren bei normaler Fütterung unter 3% (Regnault 1987).

Drei Besonderheiten sind hervorzuheben: Zum einen steigt die Exkretionsrate bei Ebbe bzw. bei sinkender Salinität an und sinkt bei Flut, bzw. steigender Salinität ab, wobei kein saisonaler Unterschied dieses Musters festgestellt werden konnte (Regnault 1987). Nur waren die Unterschiede der Exkretionsrate im Winter stärker ausgeprägt. Die zweite Besonderheit ergibt sich bei gehungerten *C. crangon* und *Carcinus maenas*. Nach einem zwischenzeitlichen Rückgang der Exkretionsrate stieg die endogene Ammoniumexkretion nach längerer Zeit auf einen höheren Wert. Diese erhöhte Rate blieb für mehrere Wochen konstant (Regnault 1987). Die dritte Besonderheit ergibt sich aus der Ecdysis. Während des Häutungszyklus schwankt

---

die Ammoniumexkretionsrate sehr stark in Abhängigkeit vom Fortschritt der Häutung (Regnault 1987; Hunter & Uglow 1998).

### 1.2.3. Stickstoffstoffwechsel bei Gastropoden

Eine Übersicht über die Exkretion mariner prosobrancher Schnecken gibt Duerr (1968). Endprodukt des Stickstoffstoffwechsels von marinen Prosobranchia ist hauptsächlich Ammonium (Duerr 1968; Pandian 1987). Die Exkretion betrug bei den untersuchten Arten  $4-85 \mu\text{g NH}_3\text{-N} \cdot \text{g Körpermasse}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ . Die dargestellten Exkretionsraten stellen im Wesentlichen eine Funktion der Körpergröße dar. Zu kleineren Anteilen wird Harnsäure freigesetzt, allerdings kein Harnstoff. Harnstoff wird als Speicherstoff im Gewebe angereichert und bei Bedarf ausgeschieden. Schwierigkeiten ergeben sich bei geringeren Exkretionsraten dadurch, dass es nicht möglich ist, sterile von Mikroorganismen und Bakterien freie Labortiere zu züchten (Campbell & Bishop 1970). Mollusken zeigen einen zusätzlichen Weg der Aufnahme von Aminosäuren. Freie Aminosäuren werden von Mollusken, wie *Littorina littorea*, *Crepidula fornicata*, *Spisula solidissima* und *Mytilus edulis* aus dem mit Glycin (2 mM) angereicherten Seewasser in <24 Stunden vollständig über das Hautepithel aufgenommen (Stephens & Schinle 1961 in Campbell & Bishop 1970). Dies deutet auf eine effektive Nutzung von gelösten organischen Verbindungen hin. Die Aufnahme freier Aminosäuren trägt bei *Hydrobia ulvae* jedoch nicht zur Osmoregulation bei (Negus 1968). Trotzdem ist die Konzentration freien Alanins bei höheren Salinitäten größer.

Duerr (1968) konnte keine Korrelation zwischen der Ammoniumexkretion und der Position in der Gezeitenzone feststellen, obwohl es in Bezug auf die Salinität signifikante Unterschiede in den Respirationsraten gab. Die Respiration sank mit steigender Salinität. Bei hohen Salinitäten war demnach die Sauerstoffaufnahme stark reduziert. Die gleichzeitige Anreicherung von Alanin deutet auf einen verstärkten Energiefluss durch die Glycolyse an (Negus 1968). Eine weitere Besonderheit ergibt sich bei der energetischen Betrachtung der Fortbewegungsweise von Gastropoda. Durch die für die Fortbewegung nötige Mucosexkretion des Fußes der detritivoren Art *H. ventrosa*, verliert das Tier 9% des gesamten absorbierten Kohlenstoffs (Kofoed 1975).

### 1.3. Temperaturanpassung

Die meisten Fische und marinen Evertebraten sind ectotherm und ihre Körpertemperatur liegt ca. 0,5-2° C über der Wassertemperatur (Pandian 1987; Helfman et al. 1997; Schmidt-Nielsen 1999; Levinton 2001). Die Thermoregulation mariner Organismen erfolgt primär durch die Ventilationsrate der Kiemen bzw. durch Veränderung des Blutflussvolumens durch die Kapillaren sowie durch Standortwechsel, oder Vermeidungsreaktionen wie z.B. Eingraben (Schmidt-Nielsen 1999). Es ist anhand von ökophysiologischen Untersuchungen bei Aalmuttern (*Zoarces viviparus*) beobachtet worden, dass die Akklimation bei einer Temperaturerhöhung rascher verläuft als bei einer äquivalenten Erniedrigung der Wassertemperatur (Pörtner 2002; Zakhartsev et al. 2003).

In der vorliegenden Arbeit wurden Temperaturen zur Akklimation gewählt, die im langjährigen Jahresmittel für die Sylt-Rømø Bucht repräsentativ sind. In diesem Sinne entspricht der Terminus „Akklimation des Tieres“ dem einer Messreihe vorausgehenden Anpassungsprozeß bzw. der physiologischen Antwort auf die Veränderung abiotischer Faktoren (Temperatur, Licht). Nach erfolgreicher Akklimation über einen Zeitraum von Tagen oder Wochen zeigen Tests des untersuchten Parameters, z.B. der Exkretions- oder Respirationsrate, konstante, einem neuen Fließgleichgewicht entsprechende Werte (Fry 1971 in Pandian 1987). Da die Tiere im Sommer nach Akklimation auf eine niedrige Temperatur andere physiologische Muster, bzw. Konstanz auf einem anderen Niveau zeigten als unter den gleichen Bedingungen im Winter, muss einerseits die ontogenetische Entwicklung, aber auch die Saisonalität berücksichtigt werden (Pörtner 2002).

Der Begriff Akklimatisierung ist für die Tiere reserviert, deren vollständiger Lebenszyklus bis zum Beginn des Experiments in der komplexen natürlichen Umgebung stattfand. Die Akklimatisierung der Temperaturtoleranz ergibt sich synergistisch. Zum einen geht die Akklimatisierung auf den ontogenetisch fixierten saisonalen Temperaturanstieg und auf die Tageslänge zurück. Zum anderen wird die Anpassung des Stoffwechsels aber als eine Antwortreaktion auf die tatsächliche Wassertemperatur verstanden. Die Akklimatisierung setzt also die Grenzen innerhalb derer eine kurzfristigere Anpassung erfolgen kann.

Eine Besonderheit der Temperaturanpassung zeigen marine Gastropoden. Innerhalb der Gezeitenzone scheinen die Respirationsraten im unteren Eulitoral stärker von der

---

Temperatur beeinflusst zu werden als im oberen Eulitoral. Dies wird als energetische Anpassung an häufige Fluktuation der Umweltbedingungen in der Gezeitenzone diskutiert (Pandian 1987).

#### 1.4. Fragestellungen

Die vorliegende Arbeit versucht mit einer konservativen Herangehensweise Informationen über die Exkretionsraten wichtiger Tierarten zu erhalten, die im gesamten Wattenmeer der Nordsee einen großen Anteil der Produktion und Konsumption bilden (*Agonus cataphractus*, *Crangon crangon*, *Pomatoschistus* sp., *Hydrobia ulvae*). In anderen marinen und limnischen Ökosystemen konnte ein Effekt der jeweiligen dominanten Arten auf die Nährstoffverteilung belegt werden (Bray & Miller 1981; Meyer & Schultz 1985a; Bray et al. 1988; Fukuhara & Yasuda 1989; Braband et al. 1990; Cockcroft & Du Preez 1990; Deegan 1993; Kibria et al. 1997; Haertel-Borer et al. 2004).

Die Exkretionsraten aus getrennten Laborexperimenten schließt Interaktionen verschiedener Arten untereinander, mit dem Substrat, sowie andere Beeinflussungen der Nährstoffverhältnisse aus. In Freilandinkubationen kann Ammonium an Sedimentpartikel adsorbieren, so dass die Konzentration des exkretierten gelösten Ammoniums unterschätzt würde (Bruns & Meyer-Reil 1998). Durch die gewählte Vorgehensweise können die Freisetzungen artenspezifisch zugeordnet werden.

Die kürzeste Nahrungskette (effektivste) ist die Kette der Weidegänger, die das Mikrophytobenthos über *H. ulvae* mit der Avifauna verbindet. Deshalb soll *H. ulvae* zusätzlich auf die vorhandenen Lipide untersucht werden.

Anhand der Korrelation der Exkretionsraten mit den Abundanzen und der räumlichen Struktur der Sylt-Rømø Bucht soll in einem zweiten Schritt der Anteil der jeweiligen Art am Stickstofffluss des Ökosystems abgeschätzt werden (\*). Die Berücksichtigung der dominanten Arten ermöglicht ein besseres Verständnis der Bilanzierung einzelner Komponenten an den Gesamtaustauschraten.

(\*) Dabei werden ergänzend Daten meiner Semesterarbeit (2003) „Beitrag der Ammoniumexkretion der Sandgrundel *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae) zum Nährstofffluss der Sylt-Rømø Bucht, Nordsee“ berücksichtigt.

---

Es ergeben sich folgende Fragestellungen:

- Verändert sich die Exkretionsrate der betrachteten Arten temperaturabhängig und ist die Exkretionsrate juveniler Tiere höher als die von adulten Tieren?
- Unterliegen die Exkretionsraten lichtabhängigen Rhythmen oder spielen die Gezeiten eine Rolle?
- Wird die Exkretionsrate der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* von der Individuendichte beeinflusst und Phosphat über die Faeces freigesetzt?
- Welche Lipide sind in *H. ulvae* in größeren Mengen vorhanden und können an höhere Trophieebenen weitergegeben werden?
- In welchem Ausmaß tragen die dominanten epibenthischen Wattenmeerarten zum Nährstoffhaushalt auf den verschiedenen Ebenen des gesamten Ökosystems bei (\*) und sind Seegraswiesen in dieser Hinsicht ein „hot spot“?

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Gebietsbeschreibung

Das Wattenmeer entlang der Nordseeküste vom niederländischen Den Helder bis zum dänischen Blåvandshuk umfasst eine Fläche von ca. 13.500 km<sup>2</sup> und gehört zu den bedeutendsten marinen Ökosystemen der Welt. Eine Reihe von Inseln separiert das Wattenmeer von der offenen Nordsee. Das Wasser dringt bei Flut durch rund 36 Gezeitenrinnen von der Nordsee her in die Wattgebiete ein und verlässt diese bei Ebbe. Eine dieser Rinnen ist das Lister Tief zwischen der dänischen Insel Rømø und der deutschen Insel Sylt. Der lagunenartige Charakter der Sylt-Rømø Bucht entstand durch den Bau des Hindenburgdammes 1927, welcher Sylt mit dem Festland verbindet und durch den Bau des Dammes zur Insel Rømø im Jahr 1949 (**Abb. 2.1**).

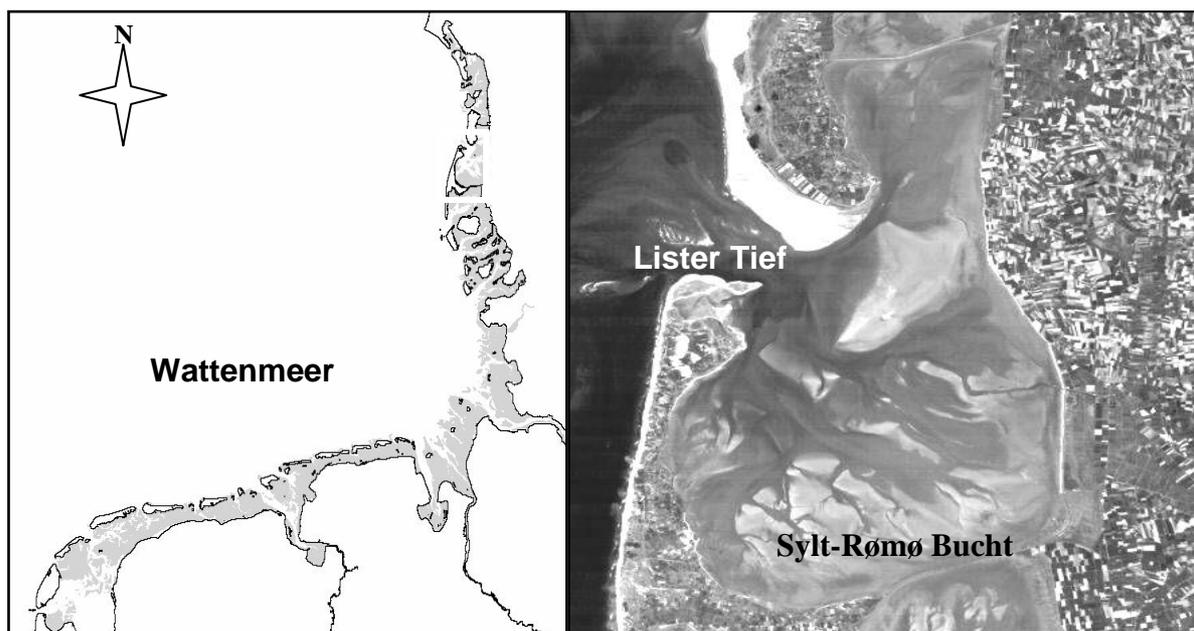


Abb. 2.1. Übersichtskarte des Wattenmeers und der Sylt-Rømø Bucht.

Das Lister Tief ist seitdem die einzige Verbindung des gesamten Wattenstromgebietes der Sylt-Rømø Bucht zur offenen Nordsee. Die Sylt-Rømø Bucht hat eine Fläche von 401,4 km<sup>2</sup>, wobei ca. 40% eulitoral und 60% sublitoral Flächen entsprechen (159 km<sup>2</sup> bzw. 242,4 km<sup>2</sup>) (für eine detaillierte Beschreibung siehe Higelke 1998 und Bayerl & Köster 1998). Die halbtägige Tide hat am Lister Pegel eine mittlere Periode von 12h:25min und einen mittleren Tidenhub von 1,8 m.

Das Flutstromvolumen beträgt 550 Mio. m<sup>3</sup> und das Niedrigwasservolumen 570 Mio. m<sup>3</sup>. An 50% aller Tage herrscht eine atlantische Westwindlage vor, die für ein ausgesprochen maritimes Klima mit ca. 750 mm Niederschlag im langjährigen Jahresmittel sorgt. Die Wassertemperaturen erreichen im Jahresmittel 9,0° C, wobei die Temperatur im Winter- und Sommerhalbjahr im Durchschnitt 5,3° bzw. 13,7° C beträgt. Die Wasserströmung erreicht im Eulitoral der Sylt-Rømø Bucht Geschwindigkeiten bis 0,5 m\*sec<sup>-1</sup>.

Etwa 12% der eulitoralischen Fläche sind mit Seegras bedeckt. Die Seegraswiesen in der Sylt-Rømø Bucht werden im Eulitoral von dem Zwergseegras *Zostera noltii* und in der unteren Gezeitenzone von *Zostera marina* dominiert (Reise & Lackschewitz 1998). Nördlich der Gemeinde Kampen befindet sich eine Seegraswiese in der oberen Gezeitenzone mit geringerer Strömungsexposition.

Das Wattenmeer ist im Gegensatz zu anderen Ökosystemen, wie z.B. tropischen Regenwäldern oder Korallenriffen, durch eine geringere Biodiversität aber gleichzeitig hohe Abundanzen der einzelnen Arten charakterisierbar.

Die hohen Abundanzen vieler Organismen und die damit verbundene große Biomasse bilden eine wichtige Grundlage im Nahrungsnetz des Wattenmeers und der Nordsee und stellen eine bedeutende Ressource für viele Tierarten dar (Asmus & Asmus 1990; Baird et al. 2004). Die Brutto-Primärproduktion der gesamten Sylt-Rømø Bucht beträgt ca. 309 g C m<sup>-2</sup>\*a<sup>-1</sup>, wobei 52% dem Phytoplankton, 45% dem Mikrophytobenthos und 3% dem Seegras zugeordnet werden (Asmus et al. 1998c; Baird et al. 2004).

In Folge der guten Produktionsbedingungen sind Gezeitemsysteme reich an benthischen Organismen. Die gute Nahrungsverfügbarkeit ist für unterschiedliche Konsumenten, wie zum Beispiel Krebse, Fische, Vögel, aber auch Seehunde und Schweinswale sehr attraktiv (Verwey in Fonds 1973; Nellbring 1985; Aarnio & Bonsdorf 1993; Asmus et al. 1998b, Nehls et al. 1998; Reise & Lackschewitz 1998; Schanz et al. 2000).

Zusätzlich findet man im Wattenmeer im Gegensatz zur offenen Nordsee eine große Konzentration gelöster und partikulärer Stoffe im Wasser, sowie eine starke Dynamik im Austausch zwischen Wasser und Sediment. Die großräumigen Austauschprozesse stehen im Wechselspiel von abiotischen und biotischen Vorgängen und spiegeln sich im Energiefluss durch die Lebensgemeinschaften wider (Asmus et al. 1998a). Die Beschreibung und die Quantifizierung der Energieflüsse unter-

schiedlicher Trophiestufen ermöglicht Einblicke in die komplexen Zusammenhänge des Gesamtsystems.

## 2.2. Das Nekton und mobiles Benthos der Sylt-Rømø Bucht

In der Sylt-Rømø Bucht konnten in den Jahren 1990 bis 1994 50 Fisch- und acht decapode Krebsarten nachgewiesen werden (Herrmann et al. 1998a). Zu den dominanten epibenthischen Wattenmeerarten zählen unter Berücksichtigung der Biomassen in der Sylt-Rømø Bucht bei den Fischen die Sandgrundel *Pomatoschistus minutus* und die Strandgrundel *P. microps*, sowie die Aalmutter *Zoarces viviparus* (del Norte-Campos 1995; Herrmann et al. 1998a). Den beiden dominanten Grundelarten wurde bisher wenig Beachtung geschenkt, obwohl sie nicht nur als Beuteorganismus einen wichtigen Beitrag zum Nahrungsnetz leisten.

Der Steinpicker *Agonus cataphractus* und der Seeskorpion *Myxocephalus scorpius* kommen vor allem in tieferen Regionen des Tidebeckens vor. Bis auf *P. minutus* werden die oben genannten Fische als Standfische des Wattenmeeres eingeordnet (Vorberg & Breckling 1999). Im Pelagial der Sylt-Rømø Bucht ist der Wittling *Merlangius merlangus* der wichtigste räuberisch lebende Fisch. Bei den decapoden Crustaceen kommt vor allem der Sandgarnele *Crangon crangon* und der Strandkrabbe *Carcinus maenas* eine wesentliche Bedeutung zu (Herrmann et al. 1998a).

Die Individuenzahl der Makrobenthosfauna im Eulitoral des gesamten Gebietes wird mit 64% und in den eulitoralen Seegraswiesen mit 33% von der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* dominiert (Reise & Lackschewitz 1998). Vor allem in geschützten Seegraswiesen kommt *Hydrobia ulvae* in sehr hohen Dichten von bis zu 210.000 Ind.\*m<sup>-2</sup>, wobei die Jahresproduktion im Seegras-Watt mit einer durchschnittlichen Biomasse von 25,21 g C\*m<sup>-2</sup> für *H. ulvae* 41 g C\*m<sup>-2</sup>\*a<sup>-1</sup> beträgt (Asmus 1984; Schanz et al. 2000; Schanz et al. 2002). Der direkte Vergleich des Artenspektrums der Makrofauna des Jadebusens mit den niederländischen Watten und der Sylt-Rømø Bucht zeigt in Bezug auf die Abundanz der einzelnen Arten fast keine Unterschiede. Vor allem der Individuenreichtum der Grundeln zeichnet die Bedeutung dieser Art für alle drei Ökosysteme aus (Ehrenbaum 1936). Auch der Steinpicker ist in nennenswerten Anzahlen immer wieder als Beifang kommerzieller

Garnelenfischer beschrieben (Wiedemeyer 1993; Vorberg & Breckling 1999). Die Wattschnecke *H. ulvae* ist hingegen im niederländischen Watt zahlenmäßig nicht so dominant wie in der Sylt-Rømø Bucht (Reise & Lackschewitz 1998).

### 2.3. Herkunft der Tiere

Im Mai 2004 wurden *Agonus cataphractus* und *Crangon crangon* mit einer Baumkurre eines kommerziellen Garnelenfischers auf dem Kutter „Tümmler“ in der Sylt-Rømø Bucht gefischt. Die Baumkurre ist das traditionelle Fanggerät für den Fang demersaler Fauna in Flachwassergebieten. Sie wird auch heute noch in der kommerziellen Fischerei verwendet. Die Baumkurre war mit einer Scheuchkette und einem Vornetz (Maschenweite 10 mm) versehen. Die Maschenweite im Steert betrug 6 mm. Die Höhe der Kurrschuhe betrug 0,6 m, die Breite des Kurrbaumes 6 m. Es wurden Fischzüge an den in **Tab. 2.1** genannten Positionen durchgeführt. Die Tiere wurden nach kurzer Zeit in Seewasserbecken eingesetzt.

**Tab. 2.1.:** Adulte *Agonus cataphractus* und adulte *Crangon crangon* wurden an folgenden Positionen in der Sylt-Rømø Bucht mit der Baumkurre des Kutters „Tümmler“ gefangen.

Datum	Nord	Ost	Schleppgeschwindigkeit [kn]	Schleppzeit [min]
18.05.2004	55°00'444	8°33'545	1,9	20
18.05.2004	55°00'140	8°31'885	1,9	30
19.05.2004	55°00'241	8°33'012	2,4	30
19.05.2004	55°03'083	8°26'079	2	35
19.05.2004	55°02'924	8°27'376	2	10
19.05.2004	55°02'081	8°27'419	2,2	30

Juvenile *Pomatoschistus microps* und *C. crangon* wurden mit einem Kescher und einem „Riley push-net“ gefangen. Das „Riley push-net“ ist einem klassischen Schiebehamen sehr ähnlich. Es hat eine Netzöffnung mit einer Breite von 1,5 m und 0,3 m Höhe (Eleftheriou & Holme 1984). Das Netz mit einer Maschenweite von 1 mm ist in Form einer Hose geschnitten, um das Laufen hinter dem Fanggerät zu

ermöglichen. Es konnten bei Ebbe in den Gezeitentümpeln und im Flachwasser in einem als *Arenicola*-Watt charakterisierbaren Bereich des Königshafens vor der Sandinsel Uthörn ca. 250 Tiere gefangen werden. Die Tiere wurden nach kurzer Zeit in Seewasserbecken eingesetzt.

*Hydrobia ulvae* wurden an jedem Versuchstag etwa drei bis vier Stunden vor Niedrigwasser aus dem mittleren Gezeitenbereich der Seegraswiese bei Kampen entnommen. Mit einem Spaten wurde an zufällig ausgewählten Stellen die oberste Sedimentschicht bis zu einer Tiefe von etwa 4 cm abgetragen. Die Schnecken wurden vor Ort durch ein 1 mm Sieb gesiebt und nur Tiere größer 1 mm in kürzester Zeit zum Institut gebracht. Zusätzlich wurde bei jeder Probennahme die Temperatur und die prozentuale Sauerstoffsättigung der vom Seegras zurückgehaltenen Wasserschicht bestimmt (OXI 196, Microprocessor Oximeter, WTW, Weilheim). Überzählige, in den Messreihen nicht verwendete Tiere wurden nach Beenden der gesamten Messkampagnen im natürlichen Habitat freigelassen. Bei jeder Messreihe wurde als Referenz die *H. ulvae*-Dichte im Herkunftsgebiet bestimmt. Es wurden an jedem Messtag mit einem Stechrohr in direkter Umgebung der Entnahmestelle zehn Sedimentkerne entnommen und innerhalb weniger Stunden ausgezählt ( $H = 5$  cm,  $r = 1,5$  cm). Die Tiere wurden für eine Lipidanalyse sorgfältig mit Aqua<sub>demin.</sub> abgespült und bis zum Gefriertrocknen bei  $-80^{\circ}$  C eingefroren gelagert.

Die Beschaffung von *Pomatoschistus minutus* war mit den zur Verfügung stehenden Fanggeräten nicht möglich. Selbst bei über sechsstündigen Charter des Kutters „Tümmler“ konnten nur ca. 25 Tiere gefangen werden. Dies war keine ausreichende Anzahl Tiere, um meine Projektarbeit zu reproduzieren, zumal die wenigen *P. minutus* innerhalb kurzer Zeit starben. Für die Kalkulationen der Nährstoffbeiträge werden Exkretionsraten von Kürten (2003, unveröffentlicht) verwendet. Die niedrigen Fangquoten in der Sylt-Rømø Bucht sind für das Untersuchungsgebiet zu dieser Jahreszeit sehr ungewöhnlich. Die sinkende Grundelanzahl im Beifang der Garnelenfischerei beobachten deutsche und dänische Fischer seit einigen Jahren (Walter 2004, pers. Mitt.).

## 2.4. Hälterung der Tiere

Die Tiere wurden zunächst aus dem Fang aussortiert und innerhalb kurzer Zeit in Hälterungsbecken mit grob vorfiltriertem Seewasserdurchfluss überführt (1 m<sup>3</sup> bzw. 0,25 m<sup>3</sup>). Die Wassertemperatur in den Durchflussbecken entsprach den in List vom Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie gemessenen Werten (10,2-19,3° C, BSH, Hamburg). Der Boden der Hälterungsbecken war mit Sediment einer Korngröße >1 mm sowie einigen Muschelschalen bedeckt.



**Abb. 2.2.:** Hälterungsaquarien im Temperaturkonstanz-Raum. Die Aquarien mit 25 dm<sup>3</sup> Volumen waren jeweils mit einem eigenen Zulauf gefilterten Seewassers und mit einer eigenen Sauerstoffzufuhr versehen.

Vor Beginn der Akklimationshälterung wurde zur Prophylaxe das Breitband-Kombinationspräparat eSHa-2000® gemäß der Herstellerangaben appliziert (©eSHa Prod., Maastricht, NL). Als wirksame Bestandteile enthält eSHa-2000® Ethacridinlactat, Kupfer<sup>2+</sup>-Ionen, Methylorange und Proflavin. Die in der Fischereibiologie für Wildfänge allgemein übliche Anwendung von Antibiotika (Oxytetracyclin Bäder) konnte somit umgangen werden (Temming 2004, pers. Mitteilung).

Für eine Hälterung der Tiere unter konstanten Bedingungen wurde in einem Temperaturkonstanz-Raum eine Hälterungsanlage aus zwölf Aquarien mit 25 dm<sup>3</sup>

Volumen errichtet (**Abb. 2.2**). Nach einer jeweils einwöchigen Quarantänezeit wurden die Tiere in diese Aquarien überführt. Die Akklimationszeit im Temperaturkonstanz-Raum betrug zur Vorbereitung der Messreihen mit *Agonus cataphractus*, *Pomatoschistus microps* und *Crangon crangon* mindestens 1 ½ Wochen. Die Akklimationstemperaturen 6°, 10°, 15° und 22° C konnten während der gesamten Messkampagnen mit einer Standardabweichung von  $\pm 1,8^\circ$  C eingehalten werden. Bei den Versuchen mit adulten *A. cataphractus* und *C. crangon* wurden 6°, 10° und 15° C bzw. bei den juvenilen *P. microps* und *C. crangon* 15° und 22° C als Temperatur eingestellt (**Tab. 2.2** und **Tab. 2.3**).

**Tab. 2.2.:** Temperatur und Sauerstoffsättigung während der Exkretionsexperimente mit adulten *Agonus cataphractus* und adulten *Crangon crangon* (n=36, Kontrolle n=18).

Art	Temp. [° C]	Sättigung [%]	Temp. [° C]	Sättigung [%]	Temp. [° C]	Sättigung [%]
<i>Agonus cataphractus</i>	6,2 $\pm$ 0,3	99,9 $\pm$ 3,0	10,3 $\pm$ 0,2	92,4 $\pm$ 2,4	14,7 $\pm$ 0,2	87,8 $\pm$ 1,6
<i>Crangon crangon</i>	6,3 $\pm$ 0,2	100,0 $\pm$ 2,7	10,4 $\pm$ 0,1	92,5 $\pm$ 1,9	14,6 $\pm$ 0,2	88,0 $\pm$ 1,4
Kontrolle	6,3 $\pm$ 0,1	98,5 $\pm$ 5,3	10,3 $\pm$ 0,2	90,0 $\pm$ 1,2	14,9 $\pm$ 0,2	82,5 $\pm$ 4,5

**Tab. 2.3.:** Temperatur und Sauerstoffsättigung während der Exkretionsexperimente mit *Hydrobia ulvae* (n=24, Kontrolle n=12), juvenilen *Pomatoschistus microps* und juvenilen *Crangon crangon* (n=30, Kontrolle n=15).

Art	Temp. [° C]	Sättigung [%]	Temp. [° C]	Sättigung [%]	Temp. [° C]	Sättigung [%]
<i>Hydrobia ulvae</i>	15,1 $\pm$ 0,2	92,6 $\pm$ 2,4	18,4 $\pm$ 0,1	99,1 $\pm$ 2,7	21,3 $\pm$ 0,1	84,5 $\pm$ 2,2
<i>H. ulvae</i>	-	-	18,5 $\pm$ 0,1	100,3 $\pm$ 3,0	-	-
Kontrolle	15,1 $\pm$ 0,1	95,8 $\pm$ 3,5	18,3 $\pm$ 0,1	99,7 $\pm$ 1,6	21,3 $\pm$ 0,2	82,2 $\pm$ 3,3
<i>Pomatoschistus microps</i>	15,2 $\pm$ 0,2	92,3 $\pm$ 2,8	-	-	21,7 $\pm$ 0,4	83,5 $\pm$ 2,9
<i>Crangon crangon</i>	15,2 $\pm$ 0,2	92,3 $\pm$ 2,0	-	-	21,9 $\pm$ 0,4	84,5 $\pm$ 2,1
Kontrolle	15,2 $\pm$ 0,1	92,7 $\pm$ 1,6	-	-	21,5 $\pm$ 0,3	84,1 $\pm$ 3,3

Die Aquarien waren jeweils mit 250 cm<sup>3</sup> eines acht Stunden lang ausgeglühten Sediments der Korngröße >1 mm befüllt. Ein ständiger Durchfluss von 20-50 cm<sup>3</sup>\*min<sup>-1</sup> fein filtrierten Seewassers und eine ständige Sauerstoffzufuhr gewährleisteten konstante Bedingungen und gleich bleibende Wasserqualität (Fluval 404 MSF, Rolf C. Hagen Inc., Montreal, Kanada). Mit Zeitschaltuhren wurde ein 16:8 h Tag-/Nachtrhythmus eingestellt. Zwischen 6 und 22 Uhr betrug die Lichtintensität in den Aquarien 150-213  $\mu\text{mol E}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$  (LI-COR, LI-250 Light meter, LI-192 Underwater Quantum Sensor, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA). Diese Lichtintensität entspricht den in der Sylt-Rømø Bucht bei Wasserbedeckung am Boden gemessenen Werten (Asmus et al. 1998c). Eine Stunde vor Beginn und eine Stunde nach der Tagphase war eine abgedunkelte Leuchtstoffröhre eingeschaltet, die die Dämmerungszeit simulieren sollte. Der messbare Lichtfluss lag von 5-6 Uhr, bzw. zwischen 22-23 Uhr bei  $50\pm 15 \mu\text{mol E}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ .

In der verbleibenden Nachtphase war eine Schwarzlichtröhre für eine Restlichtsimulation mit einem Lichtfluss von ca.  $5\pm 2 \mu\text{mol E}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$  eingeschaltet (Dragon moonlight, Dragon Terraristik, Duisburg). *A. cataphractus* und adulte *C. crangon* wurden jeden Tag um 17 Uhr mit gefrorenen roten Mückenlarven *Chironomus thummi* gefüttert. Schwebgarnelen *Neomysis integer* wurden von *A. cataphractus* nicht als Futter angenommen. Juvenile *P. microps* und juvenile *C. crangon* wurden ebenfalls jeden Tag um 17 Uhr mit Schwebgarnelen *N. integer ad libitum* gefüttert (Hundt Tiefkühlprodukte, Wuppertal).

## 2.5. Ablauf der Messreihen

Bei den Untersuchungen wurden jeweils sechs Aquarien mit Tieren besetzt. Drei unbesetzte Aquarien dienten als Kontrolle. Vor Beginn der Messungen wurden die Untersuchungsaquarien bzw. die Kammern und Luftzuleitungen gründlich mit Aqua<sub>demin.</sub> gereinigt bzw. autoklaviert. Alle Ansätze wurden mit zweifach filtriertem frischem Seewasser befüllt, um Veränderungen durch Planktonorganismen auszuschließen (1. Filtration Polystar 1  $\mu\text{m}$ , Speck, Hamburg; 2. Filtration Millipore 0,45  $\mu\text{m}$ , Millipore Corporation, Bedford, MA). Es wurden folgende Volumina in die Messaquarien eingefüllt (**Tab. 2.4**):

**Tab. 2.4.:** Wasservolumina in den Messaquarien.

Art	Volumen [dm <sup>3</sup> ]
<i>Agonus cataphactus</i>	5
<i>Pomatoschistus microps</i>	5
<i>Crangon crangon</i> , adult	3
<i>C. crangon</i> , juvenil	3
<i>Hydrobia ulvae</i>	1-2

Vor Beginn der ersten Probennahme wurde den Fischen und Garnelen in den Hälterungsaquarien zur gewohnten Zeit die Möglichkeit zur Nahrungsaufnahme gegeben. Danach wurden so viele Tiere in die Messaquarien überführt, bis in allen Aquarien ähnliche Biomassen erreicht waren. Die Bestimmung der exakten Massen erfolgte erst nach Beenden der Messreihen, um die Tiere geringstmöglichem Stress auszusetzen. Bei den Messreihen wurde in einem Intervall von zwei Stunden beginnend um 18 Uhr ein Volumen von 30 cm<sup>3</sup> Wasser aus den Aquarien bzw. Kammern entnommen. Zuvor wurde bereits um 16 Uhr eine Startprobe als Bezugspunkt aus allen Aquarien genommen. Bei der 10° C-Messreihe mit *Agonus cataphactus* und *Crangon crangon* betrug das Probenvolumen 40 cm<sup>3</sup>. Das Ende der Messreihe war jeweils am nächsten Tag um 20 Uhr. Bei *Hydrobia ulvae* war die letzte Probennahme jeweils zeitgleich mit dem 2. Hochwasser gegen 14 Uhr am darauf folgenden Tag.

Von der Probennahme bis zum Einfrieren der Aliquots wurde ständig auf Eis gearbeitet. Die Proben wurden innerhalb einer Stunde gefiltert (Filter: 47 mm GF/C circle, Glass Microfibre, Whatman, UK; Filterturm: Makrolon<sup>®</sup> SM 16510/11 Sartorius, Göttingen) und jeweils zwei 10 cm<sup>3</sup> Aliquots in 16 mm PE-Probenröhrchen überführt. Diese wurden bis zur weiteren Analyse bei -20° C gelagert. Zusätzlich wurde bei den Probennahmen die Temperatur und die prozentuale Sauerstoffsättigung des Wassers in den Aquarien bzw. in den Kammern mit einer Messsonde festgehalten (OXI 196, Microprocessor Oximeter, WTW, Weilheim). Die Salinität des in den Messreihen verwendeten Seewassers wurde mit einem induktiven Salinometer bestimmt (4-fach Bestimmung, Guildline Autosal 8400A, Guildline Instruments Inc., Lake Mary, USA). Die Methode beruht auf dem Vergleich der Leitfähigkeit einer beliebigen Wasserprobe mit einem geeichten Seewasserstandard. Es wurde ein Seewasserstandard mit einer Salinität von 34,997 verwendet (IAPSO Standard Seawater,

Ocean Scientific International, UK). Die von der UNESCO 1981 herausgegebenen „*Oceanographic Tables*“ definieren dazu eine Salinitätsskala, welche als Bezugsgröße die Leitfähigkeit einer Kaliumchlorid-Lösung hat (32,4356 g KCl in 1 kg Lösung bei Atmosphärendruck). Definitionsgemäß ist der Salzgehalt gleich 35,000, wenn das Verhältnis der Leitfähigkeiten des Kaliumchlorid-Standards und der Probe bei 15° C gleich 1 ist. Das in die Aquarien eingefüllte Seewasser hatte eine Salinität von 29,4-30,9 bei den Versuchen mit adulten *A. cataphractus* und *C. crangon*. Die Salinität in den Ansätzen mit *H. ulvae*, juvenilen *Pomatoschistus microps* und juvenilen *C. crangon* betrug 30,9-31,1.

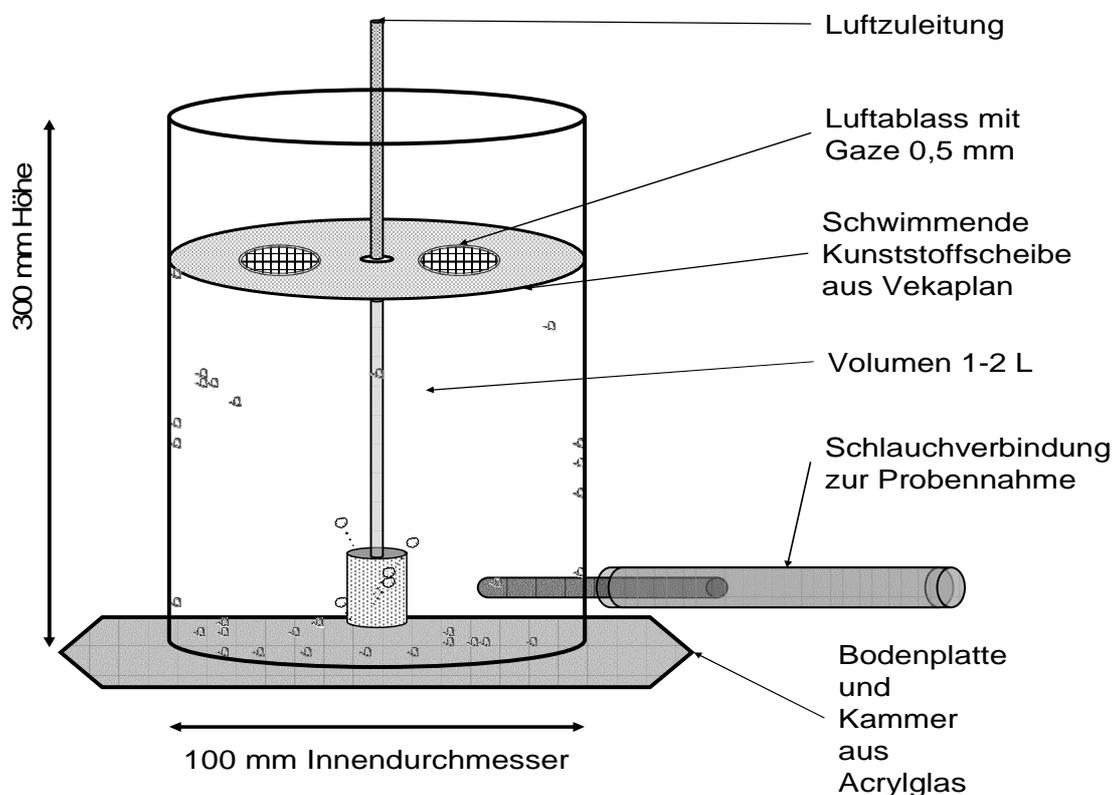
Die Massen und Körperlängen wurden nach Beenden der Versuchsreihen an toten Tieren bestimmt. Bei den Fischen *A. cataphractus* und *P. microps* wurde die Totallänge, bei *C. crangon* die Carapaxlänge gemessen und im Anschluss die Frischmasse ermittelt. Die Tiere wurden drei Tage bei 60° C in einem Trockenschrank bis zur Massenkonstanz getrocknet und die Trockenmasse erfasst. Der Wasser-, Kohlen- und Stickstoffgehalt der Tiere wurde mit Hilfe der Elementaranalyse ermittelt. Dazu wurden zunächst die getrockneten Tiere in einem Mörser zerstoßen und in einer Kugelmühle homogenisiert (s.u.) und anhand von Aliquots der Homogenate der CN-Gehalt bestimmt.

Weitere Unterproben der Homogenate wurden in einem Muffelofen verascht (7-8 h, 520° C) und die Aschemasse erfasst. Die aschefreie Trockenmasse ergibt sich aus der Differenz von Trockenmasse – Aschemasse.

### 2.5.1. Ablauf der Messreihen mit *Hydrobia ulvae*

Die bei den Versuchen eingesetzten *Hydrobia ulvae* waren jeweils etwa drei Stunden vor Niedrigwasser aus dem mittleren Gezeitenbereich der Seegraswiese bei Kampen entnommen worden. Die Schnecken wurden im Labor manuell sortiert und zufällig ausgewählte Schnecken wurden in Dichten von 0,6, 2,5, 12, und 24 Ind.\*cm<sup>-2</sup> in die Versuchskammern eingebracht. In mehreren Zeitreihen wurde dann die veränderte Nährstofffreisetzung in Abhängigkeit zur Schneckendichte und zur Temperatur getestet. Die Wassertemperatur in den Kammern betrug bei den Ansätzen mit 0,6 bzw. 2,5 Ind.\*cm<sup>-2</sup> ca. 18° C. Die Temperatur der anderen Ansätze betrug ca. 15° und 22° C (**Tab. 2.3**).

Bei der ersten Messreihe am 28. Juli 2004 lag das Niedrigwasser am Hafen von List um 17:40 Uhr (BSH, Hamburg). Die Wassertemperatur betrug 15° C. Die zeitliche Verschiebung der Gezeitenstromwelle bis zur Seegrasswiese beträgt ca. 30 min. Somit lag die erste Entnahme der Wasserproben in etwa zeitgleich mit dem vom Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie angegebenen Zeitpunkt des Niedrigwassers (NW) an diesem Tag. Am Tag der zweiten Probennahme am 11. August 2004 lag der Zeitpunkt des NW um 17:46 Uhr. Windbedingt war zur Zeit der zweiten Probennahme am 11. August 2004 das NW 0,3 m höher als das mittlere Niedrigwasser (MNW). Aus diesem Grund war eine Entnahme der Tiere erst gegen 16 Uhr möglich. Dennoch konnte die entsprechende Anzahl Schnecken bis um 18 Uhr in die Kammern eingesetzt werden.



**Abb. 2.3.:** Versuchskammer der Exkretionsversuche mit *Hydrobia ulvae*. Die Acrylglaskammern mit einer Grundfläche von 78,54 cm<sup>2</sup> waren mit einer schwimmenden Vekaplanscheibe und einer ständigen Luftzufuhr versehen. Das Wasservolumen in den Kammern betrug 1-2 dm<sup>3</sup>.

Bei der dritten Versuchsreihe mit *H. ulvae* wurde eine Dichte von 24 Ind.\*cm<sup>-2</sup> in die Versuchskammern eingesetzt. Das entsprechende NW in List war am 25. August 2004 um 15:51 Uhr. Die Messreihen mit *H. ulvae* wurden in Acrylglasröhren mit einem Innendurchmesser von 100 mm und einer Höhe von 300 mm durchgeführt (**Abb. 2.3**). Die Röhren hatten eine Grundfläche von 78,54 cm<sup>2</sup>.

Mit einer auf der Wasseroberfläche schwimmenden Vekaplanscheibe konnte verhindert werden, dass die Schnecken aus den Kammern entkommen konnten. Die Kammern waren mit einer Tülle versehen, über die eine Probennahme mit Hilfe einer Spritze möglich war.

### 2.6. Faecesexkretion der Wattschnecke *Hydrobia ulvae*

Um die Faecesexkretion von *Hydrobia ulvae* zu ermitteln, wurden am 5. September 2004 *H. ulvae* aus der Seegraswiese bei Kampen durch ein 1 mm Sieb gespült und im Anschluss sortiert. Sechs Petrischalen wurden mit 200 cm<sup>3</sup> fein filtriertem Seewasser befüllt (siehe unten) und mit jeweils 200 Schnecken besetzt. Die Grundfläche betrug 63,6 cm<sup>2</sup>. Daraus ergibt sich eine Individuendichte von ca. 3,1 Ind.\*cm<sup>-2</sup>. Die *H. ulvae* wurden für 48 Stunden in den Schalen belassen. Zu Beginn, nach 24 Stunden und am Ende des Experiments wurde eine Wasserprobe mit 30 cm<sup>3</sup> Volumen aus allen Schalen entnommen. Die von *H. ulvae* in diesem Zeitraum ausgeschiedenen Faeces wurden auf einen vorgewogenen ausgeglühten Filter appliziert und die Trockenmasse der Tiere und der Faeces bestimmt (Filter: 47 mm GF/C circle, Glass Microfibre, Whatman, UK). Die sechs Filter wurden für eine spätere Lipid- und Elementaranalyse bei -80° C eingefroren.

### 2.7. Nährstoffanalyse

Die Wasserproben wurden kurz vor der Nährstoffanalyse aufgetaut und mit einer automatisierten analytisch-chemischen Methode (*continuous flow analysis*, CFA) auf ihren Ammonium-, Nitrat-, Nitrit und Phosphatgehalt hin untersucht. Die Bestimmung mit dem Autoanalyser erfolgte gemäß den vom Hersteller angegebenen Methodenvorschriften (Bran + Luebbe-AutoAnalyzer-3 AA3, Bran + Luebbe GmbH, Norderstedt). Der Bran + Luebbe-AutoAnalyzer-3 ist ein nass-chemisches Analysegerät zur automatischen Bestimmung komplexer chemischer Reaktionen. Das System nutzt das Prinzip der luftsegmentierten kontinuierlichen Durchflussanalyse zur vollautomatischen Probenbestimmung.

Die Proben werden in einem kontinuierlichen Durchfluss mit den Reagenzien vermischt, wobei die einzelnen Probensegmente durch Luftblasen getrennt bleiben. Das Analysesystem besteht aus mehreren nacheinander geschalteten einzelnen Modulen. Die Steuerung der gesamten Analyseeinheit funktioniert über einen angeschlossenen Computer.

Der Autoanalyser besteht zuerst aus einem software-gesteuerten Probennehmer und einer Peristaltikpumpe, die die Proben, Luft und Reagenzien durch das ganze Analysesystem befördert. Durch den Schlauchdurchmesser werden die jeweiligen Durchflussraten der Reagenzien und der Probe eingestellt, die in der Methode definierten sind. Zudem lässt sich der Arbeitsbereich durch veränderte Schlauchdurchmesser und die Detektorverstärkung verändern. An die Pumpe ist die analytische Einheit angeschlossen, die mit Mischspiralen, Heizbädern, und im Falle des Nitratkanals mit einer Cadmium-Reduktionssäule versehen ist.

Wenn die Reaktion abgeschlossen ist, wird die Proben-/Reagenz-/Luftmischung aus der analytischen Einheit zur colorimetrischen Analyse in das Digitalcolorimeter geleitet. Das Digitalcolorimeter enthält je Kanal ein Durchflussphotometer, das die Probenkonzentration spektrophotometrisch bestimmt. Die Dicke der Durchflussküvette beträgt 10 mm. Die Färbung der Flüssigkeit ruft eine Reduktion der Lichtintensität hervor. Eine gleichzeitig mit der Probenmessung stattfindende Messung eines Referenzlichtstrahls kompensiert Veränderungen der Lampenintensität, der Temperatur und der Stromspannung. Die Konzentration wird indirekt bestimmt, indem nicht die optische Extinktion des Probe-/Reagenzstroms sondern die Änderung der Stromspannung an einem Photodetektor gemessen und mit Standards bekannter Konzentrationen verglichen wird.

Durch die Segmentierung mit Luftblasen ist eine Vermischung und eine Verschleppung zwischen den Proben reduziert, so dass eine hohe Analyserate von bis zu 60 Proben pro Stunde möglich ist. Die chemische Methode, die bei der CFA angewandt wird, orientiert sich mit nur geringfügigen Unterschieden an der manuellen Methode (Hansen & Koroleff 1999). Die Änderungen sind durch das automatisierte System bedingt und den jeweiligen Methodenvorschriften zu entnehmen. Der Vorteil ergibt sich vor allem aus dem vollständigen Ablauf der chemischen Reaktionen ohne Zeitfaktor, der bei chemischen Reaktionen ansonsten eine Rolle spielt. Die Methoden sind gemäß EPA, AOAC, ISO, DIN und anderen staatlichen Untersuchungsrichtlinien anerkannt.

Bei den Angaben zur Verlässlichkeit des Analysesystems muss erstens der hohe Probenumfang, zweitens der große Messbereich und drittens eine 1:10 Probenverdünnung berücksichtigt werden. Die tatsächliche Messgenauigkeit wurde bestimmt, indem eine Probe mit unbekanntem Konzentrationen der vier Nährstoffe zehnmal gemessen wurde. Die Standardabweichung vom Mittelwert dieser Messungen wird als Messgenauigkeit bzw. Sensitivität angegeben.

### 2.7.1. Nachweisverfahren Ammonium

Die Sensitivität der Autoanalyser-Methode (Methode MT19 G-171-96 Rev.7), der die Berthelot-Reaktion zu Grunde liegt, beträgt zwischen 0,06 und 0,17  $\mu\text{mol/L}$  bei einer Probenkonzentration von 0-300  $\mu\text{mol/L}$  Ammonium (Hansen & Koroleff 1999). Die während der Messungen ermittelte Messgenauigkeit, bzw. Sensitivität betrug  $\pm 0,108$   $\mu\text{mol/L}$  ( $n=10$ ). Ammonium reagiert in alkalischer Lösung mit Hypochlorid zu einem Monochloramin. Als Donator der Hypochlorid-Ionen wird das Dihydrat des Natriumsalzes der Dichloroisocyanursäure (DCI) verwendet, weil Hypochlorid-Ionen durch die hydrolytische Spaltung des Dichlorisocyanurats entstehen. Das Monochloramin reagiert in Gegenwart von Salicylat-Ionen und Hypochlorid-Ionen im Überschuss sowie in Gegenwart von Nitroprussidnatrium als Katalysator zu dem blaugrünen Komplex Indophenolblau. Zusätzlich wird die Sensitivität durch Zugabe der katalytisch wirkenden Nitroprussid-Ionen erhöht.

Die Zugabe des Komplexreagenz, welches Ethylendiamintetraessigsäure enthält, verhindert die Präzipitation von Hydroxiden mit zweiwertigen Metall- und Erdalkali-Ionen ( $\text{Ca}_2^+$ ,  $\text{Mg}_2^+$ ) und hält diese in Lösung. Zweiwertige Ionen hätten einen störenden Einfluss auf die Sensitivität. Die maximale Extinktion wird bei  $E_{660}$  nm gemessen.

Mit dem verwendeten Brij-35<sup>®</sup> Reagenz (Bran + Luebbe GmbH, Norderstedt), einem Netzmittel, wird die Fließeigenschaft des Reagenziengemischs in den feinen Schlauchsystemen des Analysesystems verbessert.

**Komplexreagenz**

EDTA	$C_{10}H_{14}N_2O_8 \cdot 2 H_2O$	30 g
tri-Natrium Citrat Dihydrat	$C_6H_5Na_3O_7 \cdot 2 H_2O$	120 g
Nitroprussid Natrium	$Na_2[Fe(CN)_5NO] \cdot 2 H_2O$	0,5 g
Aqua <sub>demin.</sub>		1000 mL
Brij-35 <sup>®</sup>		3 mL

**DCI Lösung**

DCI	$C_3Cl_2N_3NaO_3 \cdot 2 H_2O,$	0,2 g
Natriumhydroxid	NaOH	3,5 g
Aqua <sub>demin.</sub>		100 mL

**Salicylatreagenz**

Natrium Salicylat	$C_7H_5NaO_3$	300 g
Aqua <sub>demin.</sub>		1000 mL

**2.7.2. Nachweisverfahren Nitrit**

Die Sensitivität der Autoanalyser-Methode (Methode MT18 G-173-96 Rev.5) beträgt zwischen 0,07 und 0,09  $\mu\text{mol/L}$  bei einer Probenkonzentration von 2-25  $\mu\text{mol/L}$  Nitrit (Hansen & Koroleff 1999). Die während der Messungen ermittelte Sensitivität betrug  $\pm 0,003 \mu\text{mol/L}$  ( $n=10$ ). Nitrit-Ionen reagieren unter Diazotierung in saurer Lösung mit der Aminogruppe des Aromaten Sulfanilamid. Das entstehende instabile Zwischenprodukt, ein Diazonium-Ion, reagiert mit N-(1-Naphtyl)ethylendiamin Dihydrochlorid (NED) zu einem roten Azofarbstoff. Die Extinktion wird bei  $E_{550 \text{ nm}}$  photometrisch gemessen.

**Farbreagenz**

Sulfanilamid	$C_6H_8N_2O_2S$	10 g
konz. Phosphorsäure	$H_3PO_4$	100 mL
NED	$C_{12}H_{14}N_2 \cdot 2 H_2O$	0,5 g
Aqua <sub>demin.</sub>		1000 mL
Brij-35 <sup>®</sup>		4 mL

### 2.7.3. Nachweisverfahren Nitrat

Nitrat-Ionen sind im Meerwasser relativ stabil und werden nicht gebunden noch komplexiert. Die Sensitivität der Methode (Methode MT19 G-172-96 Rev.7) liegt zwischen 0,44 bis 0,57  $\mu\text{mol/L}$  Nitrat bei einer Probenkonzentration von 21-285  $\mu\text{mol/L}$  (Hansen & Koroleff 1999). Die während der Messungen ermittelte Sensitivität betrug  $\pm 0,104 \mu\text{mol/L}$  ( $n=10$ ). Die Analysemethode nutzt eine Kupfer-Cadmium Reduktionssäule um die Reduktion von Nitrat zu Nitrit zu katalysieren (1). Als metallischer Katalysator dient ein grobes Cadmiumgranulat mit einer Kupferummantelung (0,3-0,8 mm Korngröße). Da aber die ständige Reduktion den pH Wert vergrößern würde und die Pufferkapazität des Seewassers nicht ausreicht, wird dem Reagenziengemisch als Puffer eine Ammoniumchloridlösung mit einem pH von  $8,5 \pm 0,1$  pH hinzugefügt. Ammoniumchlorid fungiert gleichzeitig als Puffer und Komplexbildner (2,3). Die zwei entstehenden Hydroxyl-Ionen werden abgefangen und Ammoniak wird in einem Diamin-Komplex gebunden (4). Die Konzentration der entstehenden Nitrit-Ionen wird nach der oben beschriebenen Methode zum Nachweis von Nitrit durch Bildung eines Azofarbstoffs photometrisch bestimmt.



#### Farbreagenz

Sulfanilamid	$\text{C}_6\text{H}_8\text{N}_2\text{O}_2\text{S}$	10 g
konz. Phosphorsäure	$\text{H}_3\text{PO}_4$	100 mL
NED	$\text{C}_{12}\text{H}_{14}\text{N}_2 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$	0,5 g
Aqua <sub>demin.</sub>		1000 mL

#### Ammoniumchloridreagenz

Ammoniumchlorid	$\text{NH}_4\text{Cl}$	10 g
25 % Ammoniaklösung	$\text{NH}_3$	pH einstellen auf $8,5 \pm 0,1$
Aqua <sub>demin.</sub>		1000 mL
Brij-35 <sup>®</sup>		0,5 mL

**Farbreagenz**

Sulfanilamid	$C_6H_8N_2O_2S$	10 g
konz. Phosphorsäure	$H_3PO_4$	100 mL
NED	$C_{12}H_{14}N_2 \cdot 2 H_2O$	0,5 g
Aqua <sub>demin.</sub>		1000 mL

**2.7.4. Nachweisverfahren Phosphat**

Die Sensitivität der Methode (Methode MT18 G-175-96 Rev.8) nach Murphy & Riley liegt bei 0,40 bis 0,46  $\mu\text{mol/L}$  ortho-Phosphat bei einer Probenkonzentration von 26-260  $\mu\text{mol/L}$  (Hansen & Koroleff 1999). Die während der Messungen ermittelte Sensitivität betrug  $\pm 0,025 \mu\text{mol/L}$  (n=10). Sie basiert auf der Reaktion von ortho-Phosphat in saurer Ammoniummolybdat-Lösung in Gegenwart von Antimon-Ionen (Kalium-Antimon-Tartrat). Es entsteht ein Antimonylphosphomolybdat Komplex, der durch Ascorbinsäure im Überschuss zu Phosphormolybdänblau reduziert wird. Die Extinktion wird bei  $E_{880 \text{ nm}}$  gemessen.

**Antimon-Kalium Tartrat-Lösung**

Antimon-Kalium Tartrat	$K(SbO)C_4H_4O_6 \cdot 4 H_2O$	2,3 g
Aqua <sub>demin.</sub>		100 mL
Ammoniummolybdat Lösung	$[(NH_4)_6MO_7O_{24}]$	6 g
konz. Schwefelsäure	$H_2SO_4$	64 mL
Antimon-Kalium Tartrat Lösung	$K(SbO)C_4H_4O_6 \cdot 4 H_2O$	22 mL

**Ascorbinsäure-Lösung**

Ascorbinsäure	$C_6H_8O_6$	8 g
Aceton	$C_3H_6O$	45 mL
Natriumdodecylsulfat, SDS	$C_{12}H_{25}NaO_4S$	8 g
Aqua <sub>demin.</sub>		1000 mL

## 2.8. Elementaranalyse

Es wurde das Kohlenstoff/Stickstoff Verhältnis (C/N) mit einer Elementaranalyse ermittelt und der Proteingehalt der Tiere und des Futters daraus abgeleitet (Flash EA 1112, Thermofinnigan, San José, USA; Software Eager EA 100). Es wurde Acetanilid und Asparaginsäure als Stickstoffstandard eingesetzt. Die Steuerung der Elementaranalyse erfolgt über einen angeschlossenen Computer.

Alle während der Messkampagne eingesetzten Tiere wurden durch Einfrieren getötet, und bis zur weiteren Analyse bei  $-20^{\circ}\text{C}$  gelagert. Die getrockneten Tiere wurden in einem Mörser unter Zugabe von  $\text{N}_2$  (liquid.) zerstoßen und mit einer Schwingmühle homogenisiert (30 sec. 25 Hz, Mixer Mill MM301, Retsch GmbH & Co KG, Haan). Das Homogenat wurde bis zur Analyse bei  $-80^{\circ}\text{C}$  eingefroren gelagert. Die aschefreien Trockenmassen der verbleibenden Homogenate wurden nach Veraschung von Unterproben in einem Muffelofen bestimmt. Aliquots des während der Messkampagne angebotenen Futters waren bis zur Analyse bei einer Temperatur von  $-20^{\circ}\text{C}$  eingefroren. Die Frisch- und Trockenmassen der Stichproben des Futters wurden ermittelt. Aliquots wurden aus dem Homogenat der Futterproben entnommen und die AFTM bzw. das C/N-Verhältnis ermittelt.

Um die Homogenate in den Elementaranalyser einbringen zu können, wurden Unterproben von 3-10 mg Homogenat einzeln in kleine Zinnschiffchen überführt. Bei *Hydrobia ulvae* und *Crangon crangon* besteht ein großer Teil des Homogenats aus anorganischen Kohlenstoffverbindungen, hauptsächlich Calciumcarbonat. Um den anorganischen Kohlenstoffanteil auszuschließen, wurde allen Proben nach der Einwaage tropfenweise 6 N Salzsäure hinzugefügt, bis kein anorganisch gebundener Kohlenstoff mehr als  $\text{CO}_2$  ausgaste. Danach wurden die Proben vier Stunden in einem Trockenschrank bis zur Massenkonstanz getrocknet, mindestens jedoch acht Stunden ( $60^{\circ}\text{C}$ ). Die Zinnschiffchen wurden im Anschluss verschlossen und in den automatischen Probengeber des Elementaranalysers eingesetzt.

Durch die oxidative Verbrennung der Zinnkapsel, wird während der Zugabe analysereinen Sauerstoffs kurzfristig eine Temperatur von ca.  $1700^{\circ}\text{C}$  erreicht, so dass alle organischen und anorganischen Bestandteile des Untersuchungsobjekts vollständig oxidiert werden. Die dabei entstehenden Verbrennungsprodukte  $\text{NO}_x$ ,  $\text{CO}_2$ , und  $\text{H}_2\text{O}$  werden mit Helium als Trägergas einer Reduktionssäule zugeführt. Die Reduktionssäule, die mit Kupfer als Katalysator gefüllt ist, trennt das

Probengemisch chromatographisch auf. Es kann nun die Detektion mittels Wärmeleitfähigkeitsmessung nach dem Prinzip der Wheatstone'schen Brücke erfolgen. Die Retentionszeit steigt von NO<sub>x</sub>, über CO<sub>2</sub> zu H<sub>2</sub>O an. Ein Rückschluss auf den jeweiligen Proteingehalt der Probe ist durch einen Konversionsfaktor möglich (6,25; Eager EA 100, Thermofinnigan, San José, USA).

## 2.9. Lipidanalyse

Für die Lipidanalyse wurden die bei -80° C gelagerten *Hydrobia ulvae* gefriergetrocknet und am 15. November 2004 in einer mit Trockeneis befüllten Styroporbox von List zur Universität Bremen transportiert. Die Durchführung der Arbeiten erfolgte in der Arbeitsgruppe Marine Zoologie. Für den Versuch wurden die Tiere aus den Stechrohrproben für die Angaben der natürlichen Dichte in der Seegraswiese Kampen verwendet. Es wurden insgesamt zehn Stechrohrproben an jedem der drei Versuchstage genommen (s.o.). Jeweils drei der zehn Proben wurden vereinigt, so dass insgesamt drei Replikate je Versuchstag vorhanden waren. Die verbleibenden Proben wurden als Referenz bei -80° C eingelagert. Drei der sechs Filter aus dem Faecesversuch wurden für die Lipidanalyse verwendet.

### 2.9.1. Extraktion und Bestimmung des Gesamtlipidgehaltes

Es wurde nach der Extraktion mit einer gravimetrischen Methode der Gesamtlipidgehalt der Tiere bestimmt (Folch et al. 1957; Hagen 2000). Zur Vorbereitung der Extraktion wurden die Tiere in einem Mörser homogenisiert und im Anschluss mit 4 mL Dichlormethan/Methanol (Verhältnis 2:1, Vol./Vol.) in einem Zentrifugenglas suspendiert. Danach wurden die Proben mit Ultraschall 30 Sekunden weiter zerkleinert (60% der möglichen Energiezufuhr, Sonopuls HD 2070, Bandelin electronic GmbH & Co. KG) und der Überstand in ein zweites Gefäß überführt. Der verbleibende Rest wurde erneut mit 4 mL Dichlormethan/Methanol extrahiert. Im Anschluss wurden die Homogenate erneut 30 Sekunden mit Ultraschall behandelt und der Überstand mit dem ersten vereinigt. Die Lipidextraktion aus den Faeces wurde parallel durchgeführt. Die Filter wurden jedoch nicht in einem Mörser, sondern

zweimal mit Ultraschall homogenisiert, was eine gute Ausbeute ermöglicht (Pernet & Tremblay 2003). Die Rückstände der Filter wurden mit einem weiteren Zentrifugenschritt entfernt. Zu den vereinigten Überständen einer Probe wurde jeweils 2 mL Kaliumchlorid (0,88%) hinzu gegeben und der wässrige Bestandteil 30 sec kräftig ausgeschüttelt. Für eine vollständige Phasentrennung, bei der die Lipide in die untere, organische Phase übergehen, erfolgte eine Zentrifugation der Proben (10 min, 2° C, 1495 g, Sigma Labor Zentrifuge 6K15, Sigma Laborzentrifugen GmbH). Die Lipidphase wurde quantitativ mit einer Pasteurpipette in ein vorgewogenes Glasgefäß überführt und das Lösungsmittelgemisch mit Stickstoff ( $N_2$  (gaz.)) verdampft. Danach erfolgte ein Trocknen der Proben für 30 min in einem Exsikkator (Vakuum: -0,8 bar) und eine gravimetrische Bestimmung des Gesamtlipidgehaltes. Die getrockneten Lipidextrakte wurden erneut in 2 mL Dichlormethan/Methanol gelöst, mit Stickstoff ( $N_2$  (gaz.)) überschichtet und bei -80° C eingefroren.

### 2.9.2. Bestimmung der Neutrallipidklassen

Die extrahierten Lipide wurden mit einem Flammenionisations-Detektor auf die unterschiedlichen Lipidklassen untersucht (Fraser et al. 1985). Der Iatroscan™-Analysator ist eine Kombination aus einer Dünnschichtchromatographie (TLC) und einem Flammenionisations-Detektor (FID) (Iatroscan™ MK-5, Mitsubishi Kagaku Iatron, Inc., Tokyo, Japan). Die Vorteile des TLC-FID liegen in sehr kurzen Analysezeiten und der eindeutigen Charakterisierungsmöglichkeit, basierend auf dem unterschiedlichen Laufverhalten der Lipide. Es wurden ca. 0,5 µL Probe einer Konzentration von ca. 10 mg/mL auf ein dünnes, 15 cm langes Quarzstäbchen mit einem Überzug aus Kieselgel aufgetragen (Chromarods®, Mitsubishi Kagaku Iatron, Inc., Tokyo, Japan). Während der Chromatographie (25 min) werden die Neutrallipide in Triacylglyceride, freie Fettsäuren und Wachsester aufgetrennt, wobei polare Lipide am Auftragungsort zurückbleiben. Als Laufmittel wurde ein Gemisch aus Hexan, Diethylether und Ameisensäure verwendet (85:15:0,04 Vol./Vol./Vol., Laufkammervolumen 75 mL). Nach dem Lauf wurden die Quarzstäbchen für 2 min bei 100° C getrocknet und im Anschluss in den FID eingesetzt. Mit konstanter Geschwindigkeit werden die Quarzstäbchen durch die Flamme des FID gefahren.

Durch die Energie der Flamme werden die zuvor aufgrund unterschiedlicher Polaritäten getrennten Substanzen ionisiert und die Ionisationsenergie vom Kollektor erfasst. Die Intensität ist proportional zu den enthaltenen Mengen der organischen Substanzen, welche die Flamme durchlaufen. Eine quantitative Bestimmung der verschiedenen Klassen ist durch den Vergleich mit einem Gemisch aus Standards mit bekannter Konzentration möglich.

### 2.9.3. Gaschromatographie

Eine Gaschromatographie wurde zur Aufschlüsselung der vorhandenen Fettsäuren und Fettalkohole eingesetzt (Kattner & Fricke 1986). Für die Gaschromatographie wurden Aliquots der Lipidextrakte mit einer Konzentration von 2 mg/mL in fest verschließbare Glasgefäße überführt. Zu der entsprechenden Menge Lipid wurden 1 mL 3% Schwefelsäure in Methanol (1,5/50 mL) und 0,25 mL Hexan zugegeben und mit Stickstoff ( $N_2$  (gaz.)) überschichtet. Die Proben wurden in einem Heizblock hydrolysiert und verestert (4 h, 80° C). Im Anschluss wurden die Lipide mit 4 mL Aqua<sub>demin.</sub> und 2 mL Hexan versetzt und 30 sec ausgeschüttelt. Nach dem Ausschütteln wurden die Proben zentrifugiert, um eine stabile Phasentrennung zu erreichen (1500 g, 10 min). Die obere Lipidphase wurde mit einer Pasteurpipette quantitativ in ein Glasgefäß überführt und unter einem Evaporator das Lösungsmittel mit Stickstoff ( $N_2$  (gaz.)) verdampft. Das Ausschütteln wurde zweimal wiederholt und die Lipidphasen vereinigt. Die getrockneten Proben wurden erneut in Hexan aufgenommen und mit Stickstoff ( $N_2$  (gaz.)) überschichtet bei -80° C bis zur weiteren Analyse eingefroren. Der Gaschromatograph war mit einem Autosampler mit Kaltaufgabesystem und Kohlendioxid-Kühlung ausgestattet (HP HP6890 A, Hewlett Packard, Agilent Technologies Inc., Palo Alto, USA). Es wurde eine 30 m HP-FFAP Trennsäule (30 m Länge, 0,25 mm Durchmesser, 0,25 µm Schichtdicke) mit Helium als Trägergas verwendet. Injiziert wurden jeweils 10 µL Probenvolumen. Die sich ergebenden Retentionszeiten der Elutionsmaxima wurden mit den Maxima eines international verwendeten Fischstandards („Marinol“) verglichen und somit die Fettsäuren identifiziert.

## 2.10. Statistische Angaben

Die Ermittlung der Exkretionsraten wurde in Laborexperimenten durchgeführt, weil dort die Versuchsbedingungen und Einflussgrößen am genauesten kontrolliert werden können. Die in den Versuchen verwendeten Tiere, bis auf *Hydrobia ulvae*, wurden von unterschiedlichen Stationen in der Sylt-Rømø Bucht beschafft. Die Tiere wurden für die Akklimation zufällig über die Hälterungsaquarien verteilt und ebenso zufällig zu Beginn der Experimente in die Messaquarien eingesetzt. Diese Zufallszuteilung diente der Randomisierung und folglich der Ausschaltung bekannter und unbekannter systematischer Fehler. Aus dem gleichen Grund waren die Messaquarien im Temperaturkonstanzraum räumlich zufällig angeordnet. Die Datenevaluation erfolgte zum einen mit einer herkömmlichen Excel-Software und zum anderen mit dem Statistikprogramm STATISTIKA (StatSoft 1999). Mit einer 2-faktoriellen Varianzanalyse (ANOVA) mit den unabhängigen Variablen Temperatur bzw. Individuendichte und Zeit wurden die Effekte auf die Nährstoffkonzentrationen als abhängige Variable getestet. Die experimentellen Einheiten, die Aquarienansätze, wurden jeweils sechsfach repliziert. Die Voraussetzung der Varianzhomogenität, als Prämisse für die Durchführbarkeit der ANOVA, wurde mit dem Levene-Test für absolute Abweichungen überprüft. Der Levene-Test ist ein approximatives verteilungsunabhängiges nichtparametrisches Verfahren, bei dem nach der Ermittlung der absoluten Abweichungen vom Mittelwert ein Rangsummentest erfolgt (Sachs 1973). Der Levene-Test ersetzt den F-Test auf kritische Werte. Die tabellierten F-Werte geben die Grenzwerte an, die erreicht werden müssen, damit mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von konventionell 5% die Null-Hypothese abgelehnt werden kann, also tatsächlich Unterschiede zwischen den untersuchten Gruppen bestehen. In einigen wenigen statistisch getesteten Datensätzen liegt der F-Wert leicht oberhalb der tabellierten kritischen F-Werte. Die absoluten Grenzen der Irrtumswahrscheinlichkeit wurden mit dem Tukeys-Kramer-Test ermittelt. Der Tukeys-Kramer- oder *Honest-significant-difference-Test* (HSD) ist ein sehr sensibles *post-hoc*-Verfahren und entspricht einem multiplen Mittelwertsvergleich. Gemäß der Eigenschaften des HSD-Tests sind zwei Gruppen umso unterschiedlicher, je weniger sich ihre Werte überschneiden (Sachs 1973).

---

### 2.11. Nährstoffbeitrag zum Gesamtsystem Sylt-Rømø Bucht

Zur Bestimmung der Biomassen wurden anhand aller Proben die Frisch-, Trocken-, und aschefreien Trockenmassen bestimmt. Als weitere Referenzangabe wurde der Kohlenstoff-, Stickstoff- und Wasserstoffgehalt der Tiere mit der Elementaranalyse ermittelt (s.o.). Für die Beurteilung und den Vergleich der Biomasseangaben mit den Angaben anderer Autoren wurden allgemein übliche Umrechnungsfaktoren verwendet. Nassgewichte wurden mit Hilfe von mittleren Trockengewichtsfaktoren (*Crangon crangon* 0,188 [g AFTM/FM], Fisch 0,174 [g AFTM/FM] zunächst in aschefreie Trockenmasse und dann in Kohlenstoff umgerechnet (1 g AFTM = 0,58 g C) (Asmus et al. 1998b). Für die Darstellung der Bedeutung der Ammoniumexkretion für den Nährsalzhaushalt der Sylt-Rømø Bucht wurden Angaben zur Biomasse und Abundanz der untersuchten Arten von Wiedemeyer (1993), Asmus et. al. (1998b), Herrmann et al. (1998b), Asmus & Asmus (2000), Pohle (2004) und Polte (2005, eingereicht) verwendet.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Biologie der betrachteten Arten

##### 3.1.1. Der Steinpicker *Agonus cataphractus*

Der Steinpicker *Agonus cataphractus* ist der einzige Vertreter der Familie Panzergroppen (Agonidae, Scorpaeniformes) in der Nordsee, der vor allem durch seinen hohen Anteil im Beifang der Garnelenfischerei auffällt. Er ist ein Bewohner des Nordost-Atlantiks und ist vor allem in den Küstengewässern der Nordsee, des Weißen Meers, der Ostsee und bis Island beheimatet (Ehrenbaum 1936). *A. cataphractus* ist jedoch bezüglich biologischer Aspekte eine bisher wenig untersuchte Fischart. Dies resultiert aus dem Umstand, dass die Fische keinen kommerziellen Wert besitzen, obwohl es Hinweise darauf gibt, dass Steinpicker vor mehr als 300 Jahren als Delikatesse galten (Vorberg & Breckling 1999).

Eine umfassende Darstellung der wichtigsten biologischen Merkmale gibt (Wiedemeyer 1993). Der Steinpicker bevorzugt sandiges bis schlammiges Substrat, obwohl sein Name einen steinigen Untergrund vermuten ließe. *A. cataphractus* meidet unmittelbare Strandnähe und kommt bis zu einer Tiefe von 270 m vor. Die untere Temperaturgrenze beträgt 0° C. Steinpicker erreichen 245 mm Totallänge (Wiedemeyer 1993).

Im Bereich des Wattenmeers ist die Laichzeit des Steinpickers von Februar bis Mai. Ein bedeutender Laichplatz ist das Gebiet an der Tiefen Rinne vor Helgoland. Schlüpfende Larven haben eine Länge von 6,5-8 mm und gehen ab einer Länge von 20 mm zum Bodenleben über. *A. cataphractus* wird ab einer Länge von 95 mm geschlechtsreif und kann bis zu fünf Jahre alt werden. Im Frühjahr besteht der Hauptanteil der in den oberen 10 m gefangenen *A. cataphractus* aus der Altersklasse II und III (Wiedemeyer 1993).

Das Nahrungsspektrum von *A. cataphractus* besteht hauptsächlich aus Meerasseln, Schwebgarnelen und Garnelen der Gattungen *Idothea*, *Neomysis* und *Crangon*, wie Mageninhaltsanalysen ergaben (Wiedemeyer 1993). Der Steinpicker führt saisonale Wanderungen rechtwinklig zur Küste aus. Die Wanderungen sind reproduktions- und nahrungsbiologisch bedingt, wobei sich beide Faktoren überlagern (Wiedemeyer 1993). Im Frühsommer wandern alle Altersklassen von *A. cataphractus* aufgrund der

ansteigenden Dichten von *C. crangon* in die Nähe der Küste. Bei einem Anstieg der Temperatur über 10° C wandern alle Altersgruppen wieder in tiefere, jetzt kühlere Wasserschichten ab (Wiedemeyer 1993). Maximale Abundanzen werden allerdings bei 9,5° C erreicht (Power & Atrill 2002).

Es finden keine lichtinduzierten Wanderungen von *A. cataphractus* statt (Wiedemeyer 1993). Die Fische steigern während der zwei täglichen Fressphasen lediglich ihre Bewegungsaktivität. Die maximale Steigerung der Mageninhaltmassen wurde während der Abenddämmerung ca. 1½ Stunden nach Sonnenuntergang erreicht. Während der Morgendämmerung fand die maximale Fressaktivität ca. 1½ Stunden vor Sonnenaufgang statt (Wiedemeyer 1993).

### 3.1.2. Die Grundeln *Pomatoschistus microps* und *P. minutus*

Die Gobiiden stellen eine Gruppe kleiner, primär mariner Teleostei dar, die von den Tropen bis in gemäßigte Breiten anzutreffen sind. Sekundär wurden Ästuare und Süßgewässer besiedelt. Grundeln bilden häufig die dominante Kleinfischfauna benthischer Habitats (Fonds 1973; Sorice & Caputo 1999). Die im Untersuchungsgebiet vorkommenden sympatrischen Grundelarten der Gattung *Pomatoschistus* sind *P. minutus* und *P. microps* (Gobiidae, Perciformes). Die Sandgrundel *P. minutus* besiedelt bevorzugt tiefere Bereiche des Sublitorals, wohingegen *P. microps* vorherrschend im Eulitoral vorkommt. Beide Grundelarten sind nicht von fischereiwirtschaftlichem Interesse. Die Strandgrundel *P. microps* ist mit einer Totallänge von 64 mm die kleinste Grundel der heimischen Küstengewässer (del Norte-Campos & Temming 1994; Bouchereau & Guelorget 1997).

Beide Geschlechter zeigen im Habitus eine sandgraue Färbung. Zur Differenzierung zwischen *P. microps* und *P. minutus* kann die Anzahl der Hartstrahlen der ersten Rückenflosse verwendet werden. *P. minutus* entwickelt zehn bis zwölf und *P. microps* nur acht bis neun Hartstrahlen (Vorberg & Breckling 1999). Der Name Strandgrundel deutet darauf hin, dass es sich um eine Art der Flachwassergebiete handelt. Die geographische Verbreitung von *P. microps* erstreckt sich entlang der Küstengewässer und Ästuare der europäischen Atlantikküste, des Mittelmeeres und der Nord- und Ostsee. Da *P. microps* sehr weit in die Ästuare vordringt, kann man die Strandgrundel wegen ihrer ausgeprägten Salinitätstoleranz (8-80) als euryhalin

klassifizieren (Fonds 1973; Zander & Hartwig 1982; Laffaille P. et al. 2000). Selbst in destilliertem Wasser scheint *P. microps* wenigstens einige Zeit überleben zu können (Gibson 1982; Kürten, pers. Beob.).

Der Lebenszyklus der beiden Gobiiden dauert maximal 19-23 Monate (Ehrenbaum 1936; Bouchereau & Guelorget 1997). Nachdem *P. microps* zur benthischen Lebensweise übergeht, können die Abundanzen der Strandgrundel im Eulitoral stark zunehmen (del Norte-Campos 1995; Polte & Asmus 2002).

Die Erhaltung der Koexistenz von *P. minutus* und *P. microps*, der ökologischen Nische, wird unterstützt durch unterschiedliche Habitat- und Nahrungspräferenzen (Hesthagen 1971; Magnhagen & Wiederholm 1982b; Andersen 1984; Magnhagen 1988). *P. microps* besiedelt in der Sylt-Rømø Bucht flachere vorzugsweise mit Seegräsern (*Zostera* sp.) bewachsene Areale (Polte & Asmus 2002), während *P. minutus* eher sandigen Untergrund bevorzugt. Das vom Seegras zurückgehaltene Wasser bietet während der Niedrigwasserzeit ein Refugium für juvenile Tiere, die zu weiten tidalen Wanderungen nicht in der Lage sind (Polte et al. 2005). *P. microps* ernährt sich zu einem großen Anteil von Meio- und kleinerer Makrofauna (Doornbos & Twisk 1987). Juvenile *P. microps* unter 19 mm Totallänge bevorzugen zu 100% harpactcoide Copepoden. Mit einer Längenzunahme wird der Anteil von benthischen Crustaceen (Amphipoden und Mysidaceen) und Polychaeten im Nahrungsspektrum der Strandgrundel größer (Hesthagen 1971; Magnhagen & Wiederholm 1982b; Zander & Hartwig 1982; Andersen 1984; Doornbos & Twisk 1987; del Norte-Campos & Temming 1994; del Norte-Campos 1995; Jackson et al. 2002). In Ästuaren kommen vor allem Schlickkrebse der Gattung *Corophium* und Zuckmücken der Gattung *Chironomus* als Nahrung für *P. microps* in Frage (Gibson 1982; Magnhagen & Wiederholm 1982a).

### 3.1.3. Die Sandgarnele *Crangon crangon*

Die Sandgarnele *Crangon crangon* (Decapoda) ist in Bezug auf die Biomasse in der Nord- und Ostsee die dominante Art der epibenthischen, mobilen Makrofauna und stellt ein wichtiges Bindeglied im ökologischen Netz zwischen Makrozoobenthos und Fischfauna dar (Wiedemeyer 1993; Pohle 2004). *C. crangon* besiedelt hochproduktive Ästuare und die angrenzenden Küstengewässer der europäischen Küsten von 45°-57° N. *C. crangon* lebt an der westlichen nordafrikanischen Mittelmeerküste bis Tunesien, an der europäischen Atlantikküste, in der Nord- und Ostsee und dringt bis in die finnischen Fjorde sowie in das Weiße und das Schwarze Meer vor (Tiews 1970; Gruner 1993).

Weil *C. crangon* von großem fischereiwirtschaftlichem Interesse ist, gibt es zahlreiche Studien über die Einflüsse auf die Populationsstruktur und die Bestandsdichten der jeweiligen Gebiete. *C. crangon* ist ein protandrischer Zwitter. Im Alter von ca. vier Jahren bzw. ab einer Länge von 42-46 mm erfolgt ein Geschlechtswechsel von männlichen zu weiblichen Tieren. *C. crangon* kann bis zu fünf Jahre alt werden und dabei eine Totallänge von 95 mm erreichen. Die Mortalität durch die Häutungen, welche vorwiegend in der Nacht vollzogen werden, ist kleiner 1%. Sie kann jedoch bei einer Hälterung mehrerer *C. crangon* in Aquarien durch Kannibalismus ansteigen (Tiews 1970) Kürten, pers. Beob.). Nach etwa fünf Wochen gehen juvenile *C. crangon* ab einer Größe von 3-4 mm zu einer benthischen Lebensweise über (Janssen & Kuipers 1980; Kuipers & Dapper 1984; Cattrijsse et al. 1997). Geschlechtsreif wird *C. crangon* nach etwa einem Jahr. Den Weibchen sind zwei bis fünf Bruten pro Jahr möglich, so dass innerhalb von drei Jahren bis zu 18.000 Eier abgegeben werden (Tiews 1970), wobei belegte Weibchen über das ganze Jahr verteilt vorhanden sind. Die minimale Schlupftemperatur der Larven liegt bei 10° C.

Das Nahrungsspektrum von *C. crangon* verändert sich in Abhängigkeit zur Größe der Tiere. Es zeigen sich allerdings auch regionale Unterschiede (Plagmann 1939; Tiews 1970; Kuipers & Dapper 1981; Kuipers & Dapper 1984). Bei Tieren unter 15 mm Totallänge besteht die Nahrung nur aus Meiofauna. Ab einer Größe von 35 mm konnte keine Meiofauna mehr in *C. crangon* der Sylt-Rømø Bucht nachgewiesen werden (del Norte-Campos 1995). Mit zunehmender Totallänge werden benthisch lebende Organismen, wie zum Beispiel der Schlickkrebs *Corophium* sp., ein

wichtiger Bestandteil der Nahrung. Im Jahresverlauf verändert sich die Zusammensetzung der Nahrung von Copepoda zu Amphipoda, aber auch Mollusca und menschliche Wasserleichen tragen zur Ernährung bei (für eine ausgiebige Rezension siehe Plagmann 1939).

*C. crangon* unternimmt diurnale und saisonale Wanderungen, allerdings keine Wanderungen zwischen Schlaf- und Futterplätzen bzw. tidale Wanderungen, wie sie für viele Fischarten der Gezeitenzone aber auch an Riffen beschrieben werden (Janssen & Kuipers 1980; Bray & Miller 1981; Gibson 1982; Meyer & Schultz 1985a; Horn & Gibson 1991; Asmus et al. 1998a; Asmus et al. 1998b; Vorberg & Breckling 1999). Juvenile Sandgarnelen besiedeln bis zu einer Größe von 35 mm Totallänge das Eulitoral, während adulte Tiere ab dieser Größe ins Sublitoral abwandern (Janssen & Kuipers 1980; Kuipers & Dapper 1984). Im Dezember konnten adulte *C. crangon* bis in 120 m Tiefe nachgewiesen werden, wobei Wanderungen von bis zu 90 km von der Küste fortführend unternommen wurden (Tiews 1970; Bodekke 1976; del Norte-Campos 1995; Cattrijsse et al. 1997).

Neben saisonalen Rhythmen zeigen sich auch sehr deutliche circatidale und diurnale Muster. Innerhalb eines Tagesganges findet die höchste Aktivität des Nahrungserwerbs von *C. crangon* in der Sylt-Rømø Bucht mit Einsetzen des Flutstroms statt. Die Fangmenge stieg von Mitternacht bis zum Sonnenaufgang von 0,01 auf 17 Ind m<sup>-2</sup> an (del Norte-Campos & Temming 1994; del Norte-Campos 1995). Zeitgleich stieg die Aktivität von *P. minutus* an (s.o.). *C. crangon* schwimmt bei Hochwasser in die Wassersäule und vergräbt sich bei Niedrigwasser im Sediment.

#### 3.1.4. Die Wattschnecke *Hydrobia ulvae*

Die Prosobranchia sind mit etwa 20.000 beschriebenen rezenten Arten die umfangreichste Gruppe der Gastropoda, die hauptsächlich in marinen Gezeitenzonen vorkommen. Die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* (Hydrobiidae, Mesogastropoda) besiedelt hochproduktive Ästuar- und Wattgebiete der europäischen und afrikanischen Küstengewässer des Atlantiks und die Nord- und Ostsee von Norwegen bis zum Senegal (siehe Graham 1988 in Cardoso et al. 2002). *H. ulvae* kommt hauptsächlich im Eulitoral, teilweise aber auch bis in 20 m Tiefe vor.

Das Gehäuse von *H. ulvae* hat fünf bis acht Windungen und kann bis zu 6 mm Höhe und 2,5-3 mm Breite erreichen. Ein deutliches Erkennungsmerkmal lebender Tiere ist die schwarze Pigmentierung an der Spitze der Kopftentakel.

*H. ulvae* erreicht nach einem Jahr die Geschlechtsreife. Die Dauer der Reproduktion und die Saisonalität sind von der allgemeinen Umgebung abhängig und folgen einem latitudinalen Gradienten. Während nördliche Populationen eine Reproduktionsphase sehr früh im Jahr zeigen sind zwei Brutzeiten in südlicheren Gebieten im Sommer möglich (z.B. Limfjord: Mai-Juni) (Sola 1996). Während die durchschnittliche Lebenserwartung von Populationen in Lagunen ca. 2,5 Jahre beträgt, liegt sie im Gezeitenbereich bei ca. 1,2 Jahren. Dies resultiert aus einer Mortalität im Gezeitenbereich von bis zu 90%, welche deutlich höher ist als von Populationen in Lagunen (72%) (Barnes 1990).

*H. ulvae* zeigt die für Gastropoda typische Veligerlarve, die als zeitweise bedeutende Nahrung von *Pomatoschistus* sp., *C. crangon*, *Neomysis* sp. und *Cerastoderma edule* zu nennen ist (Barnes 1990).

*H. ulvae* ist ein typischer Weidegänger und ernährt sich vorwiegend von lebendem Mikrophytobenthos, der von der Sedimentoberfläche oder im Falle von Epiphyten von Seegrasblättern abgeweidet wird (Lopez & Kofoed 1980; Asmus 1984; Schanz et al. 2000; Schanz et al. 2002). *H. ulvae* setzt im Allgemeinen eine große Menge Faeces ab, wobei drei verschiedene Anteile zu berücksichtigen sind: (1) unverdaute Nahrungspartikel des Muskelmagens, (2) unverdauliche Reste aus der intrazellulären Verdauung in der Hepatopankreas und (3) Mucopolysaccharide, die die Pellets miteinander zu Fäden verbinden (Carriker 1946 in Pandian 1987). Dem Mucus kommt eine besondere essentielle Bedeutung zu. Er verhindert das Faulen der Kieme in der Mantelhöhle. Koprophagie kann bei Hydrobiidae zwei Drittel der Energie des Erhaltungsstoffwechsels ausmachen (Frankenberg & Smith 1967 in Pandian 1987). Die Aufnahme von eigenen Faeces ist von der Individuendichte abhängig. Ab einer Individuendichte von  $>1,6 \text{ Ind} \cdot \text{cm}^{-2}$  geht *H. ulvae* zur Koprophagie über, was erstens als Vermeidung einer Limitierung und zweitens als Erschließung neuer Ressourcen angesehen wird (López-Figueroa & Niell 1987).

Die wichtigste Makrofaunaart in allen drei Wattgemeinschaften des Königshafens (*Arenicola* Watt, Seegras Watt, *Nereis-Corophium*-Zone) ist *H. ulvae* (Asmus 1984).

*H. ulvae* ist ein direktes Bindeglied zwischen der benthischen Primärproduktion und der Aufnahme durch verschiedene Räuber.

Dazu gehören *C. crangon* und *Carcinus maenas*, aber auch Vögel (Brandente und verschiedene Regenpfeifer). Folglich ist *H. ulvae* ein wichtiger Beuteorganismus im Nahrungsnetz des Wattenmeers.

Werden Kulturen von Kieselalgen (Bacillariophyceen) und *H. ulvae* in Mikrokosmen inkubiert, kann man die Exkretion der Schnecken in Bezug zu den Wachstumsraten der Algen setzen. Es zeigte sich über die Versuchsdauer eine steigende Chlorophyllkonzentration und eine Erhöhung der Populationsdichte der Algen (López-Figueroa & Niell 1987). Die Zunahme wurde mit einem Düngeeffekt der Exkretion der Schnecken auf die Algen erklärt (López-Figueroa & Niell 1987).

### 3.2. Exkretion der betrachteten Arten

Eine Übersicht über die Ammoniumexkretionsrate aller untersuchten Tiere in Abhängigkeit zur Akklimationstemperatur ist in **Tab. 3.1** dargestellt. Die Berechnung erfolgte mit den ermittelten Trockenmassen als Bezugsgröße. Eine Übersicht über die Freisetzung von Phosphat zeigt **Tab. 3.2**. Die Änderung der Nährstoffkonzentrationen in den Kontrollaquarien wurde bei der Berechnung berücksichtigt. Signifikanzniveaus werden für jede Art im Folgenden einzeln aufgeführt. Die bakterielle Umsetzung von Ammonium zu Nitrit und Nitrat geht nicht in die Berechnung der Exkretionsraten ein. Die Veränderung der Nitrit- und Nitratkonzentration war im Vergleich mit der Ammoniumexkretion sehr gering. Es wurden lineare Regressionsgeraden erstellt und eine stündliche Rate berechnet. Die Darstellung der Nitrit- und Nitratkonzentration erfolgt deshalb getrennt (**Tab. 3.3** und **Tab. 3.4**). Aus der Bezugsgrößenbestimmung ergeben sich Umrechnungsfaktoren, die in **Tab. 3.10** dargestellt sind.

**Tab. 3.1.:** Mittlere Ammoniumexkretion und Standardabweichung der untersuchten Arten in Abhängigkeit zur Akklimationstemperatur. Die Konzentrationsveränderungen in den Kontrollaquarien wurden rechnerisch berücksichtigt.

Art	Temperatur [° C]	n	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N [mmol*kgTM <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> ]	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N [mg*kgTM <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> ]
<i>Agonus cataphractus</i>	6	83	0,25 ±0,11	4,63 ±1,96
<i>A. cataphractus</i>	10	84	0,34 ±0,31	6,39 ±5,68
<i>A. cataphractus</i>	15	84	0,46 ±0,42	8,65 ±7,83
<i>Crangon crangon</i> , adult	6	84	0,75 ±1,22	13,95 ±22,65
<i>C. crangon</i> , adult	10	84	0,71 ±0,87	13,19 ±16,22
<i>C. crangon</i> , adult	15	84	1,32 ±1,60	24,59 ±29,73
<i>C. crangon</i> , juvenil	15	71	5,45 ±3,96	101,60 ±73,72
<i>C. crangon</i> , juvenil	20	77	8,95 ±8,09	166,74 ±150,69
<i>Pomatoschistus microps</i>	15	70	8,88 ±8,25	165,63 ±153,67
<i>P. microps</i>	20	77	12,79 ±9,64	238,31 ±179,58
<i>Hydrobia ulvae</i>	15	54	0,68 ±0,56	12,59 ±10,34
<i>H. ulvae</i>	18	54	1,74 ±2,66	32,51 ±49,58
<i>H. ulvae</i>	22	54	1,32 ±0,76	24,54 ±14,07

**Tab. 3.2.:** Mittlere Phosphatfreisetzung und Standardabweichung der untersuchten Arten in Abhängigkeit zur Akklimationstemperatur. Die Konzentrationsveränderungen in den Kontrollaquarien wurden rechnerisch berücksichtigt.

Art	Temperatur [° C]	n	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> [mmol*kgTM <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> ]	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> [mg*kgTM <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> ]
<i>Agonus cataphractus</i>	6	82	0,06 ±0,25	5,55 ±23,74
<i>A. cataphractus</i>	10	78	-0,02 ±0,25	-1,80 ±23,74
<i>A. cataphractus</i>	15	84	0,04 ±0,25	3,38 ±23,74
<i>Crangon crangon</i> , adult	6	84	0,08 ±0,31	7,45 ±29,44
<i>C. crangon</i> , adult	10	84	0,00 ±0,31	0,09 ±29,44
<i>C. crangon</i> , adult	15	84	0,06 ±0,31	5,28 ±29,44
<i>C. crangon</i> , juvenil	15	71	0,22 ±0,41	21,26 ±38,46
<i>C. crangon</i> , juvenil	20	72	0,23 ±0,41	21,84 ±38,46
<i>Pomatoschistus microps</i>	15	70	0,50 ±2,40	47,38 ±227,46
<i>P. microps</i>	20	71	0,51 ±2,40	47,96 ±227,46
<i>Hydrobia ulvae</i>	15	54	-0,04 ±0,53	-3,73 ±49,86
<i>H. ulvae</i>	18	54	-0,01 ±0,53	-0,87 ±49,86
<i>H. ulvae</i>	22	54	-0,04 ±0,53	-3,50 ±49,86

**Tab. 3.3.:** Veränderung der Nitritkonzentration in den Versuchsaquarien. Die Standardabweichung ist in den dargestellten Raten berücksichtigt, indem die Flussraten aus der Rate/Zeit Regression berechnet wurden.

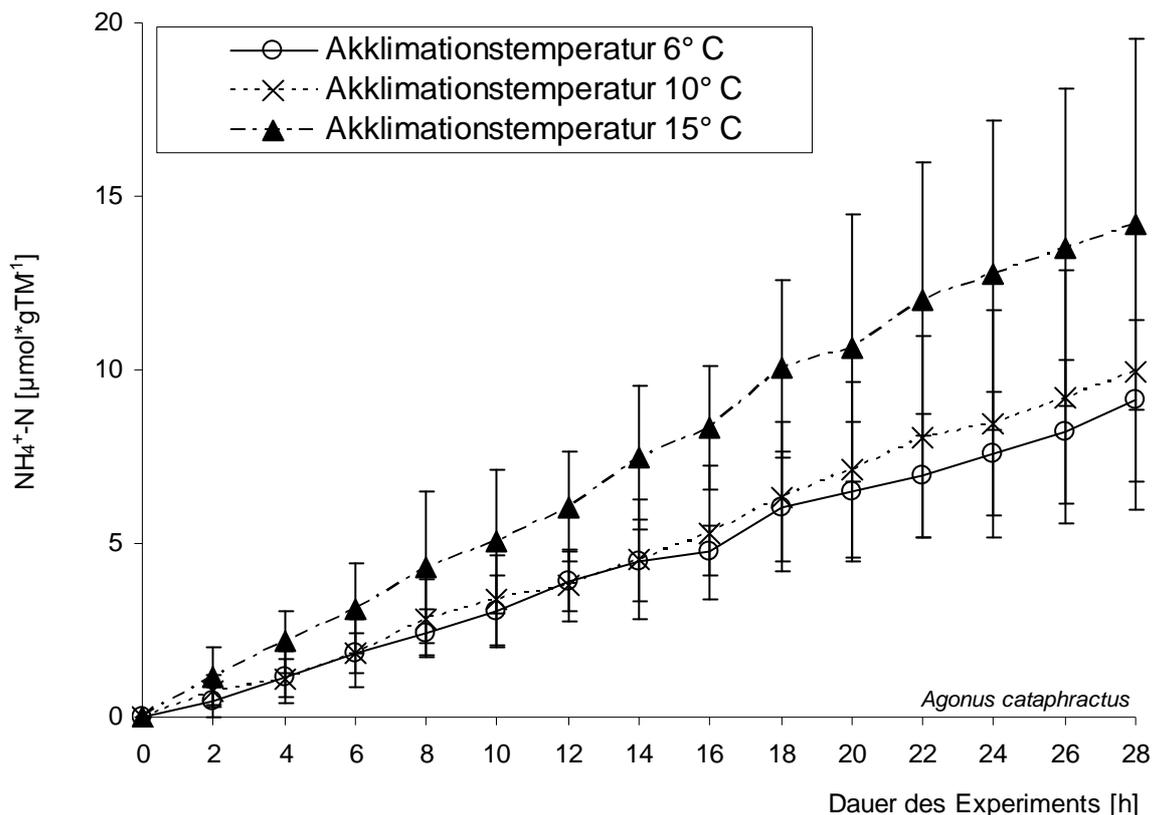
Art	Temperatur [° C]	n	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> [μmol*h <sup>-1</sup> ]	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> [μg*h <sup>-1</sup> ]
<i>Agonus cataphractus</i>	6	83	0,05	2,38
<i>A. cataphractus</i>	10	84	0,23	10,51
<i>A. cataphractus</i>	15	84	0,45	20,73
<i>Crangon crangon</i> , adult	6	84	-0,11	-5,23
<i>C. crangon</i> , adult	10	84	0,08	3,50
<i>C. crangon</i> , adult	15	84	-0,03	-1,27
<i>C. crangon</i> , juvenil	15	71	-0,02	-0,71
<i>C. crangon</i> , juvenil	20	77	0,03	1,43
<i>Pomatoschistus microps</i>	15	70	0,00	0,04
<i>P. microps</i>	20	77	-0,03	-1,58
<i>Hydrobia ulvae</i>	15	54	-0,06	-2,59
<i>H. ulvae</i>	18	54	-0,06	-2,63
<i>H. ulvae</i>	18	54	-0,05	-2,27
<i>H. ulvae</i>	22	54	-0,06	-2,55

**Tab.3.4.:** Veränderung der Nitratkonzentration in den Versuchsaquarien durch Planktonorganismen. Die Standardabweichung ist in den Raten berücksichtigt, indem die Flussraten aus der Rate/Zeit Regression berechnet wurden.

Art	Temperatur [° C]	n	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> [μmol*h <sup>-1</sup> ]	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> [μg*h <sup>-1</sup> ]
<i>Agonus cataphractus</i>	6	83	-0,73	-45,54
<i>A. cataphractus</i>	10	84	-1,27	-78,57
<i>A. cataphractus</i>	15	56	-0,21	-13,04
<i>Crangon crangon</i> , adult	6	84	-0,84	-52,05
<i>C. crangon</i> , adult	10	84	-0,15	-9,18
<i>C. crangon</i> , adult	15	84	-0,25	-15,46
<i>C. crangon</i> , juvenil	15	71	-0,81	-50,13
<i>C. crangon</i> , juvenil	20	77	-1,58	-98,15
<i>Pomatoschistus microps</i>	15	70	-0,81	-50,13
<i>P. microps</i>	20	77	-0,60	-36,91
<i>Hydrobia ulvae</i>	15	54	-1,26	-77,92
<i>H. ulvae</i>	18	54	-1,30	-80,43
<i>H. ulvae</i>	18	54	-1,09	-67,72
<i>H. ulvae</i>	22	54	-1,66	-102,99

### 3.2.1. Der Steinpicker *Agonus cataphractus*

*Agonus cataphractus* war neben dem Wittling *Merlangius merlangus* bei den Fischzügen mit dem Kutter „Tümmler“ die dominante Fischart. Die Ausscheidung von Ammonium des Steinpickers wurde positiv von der erhöhten Akklimationstemperatur beeinflusst (**Abb. 3.1**). Die mittlere Exkretionsrate von *A. cataphractus* stieg



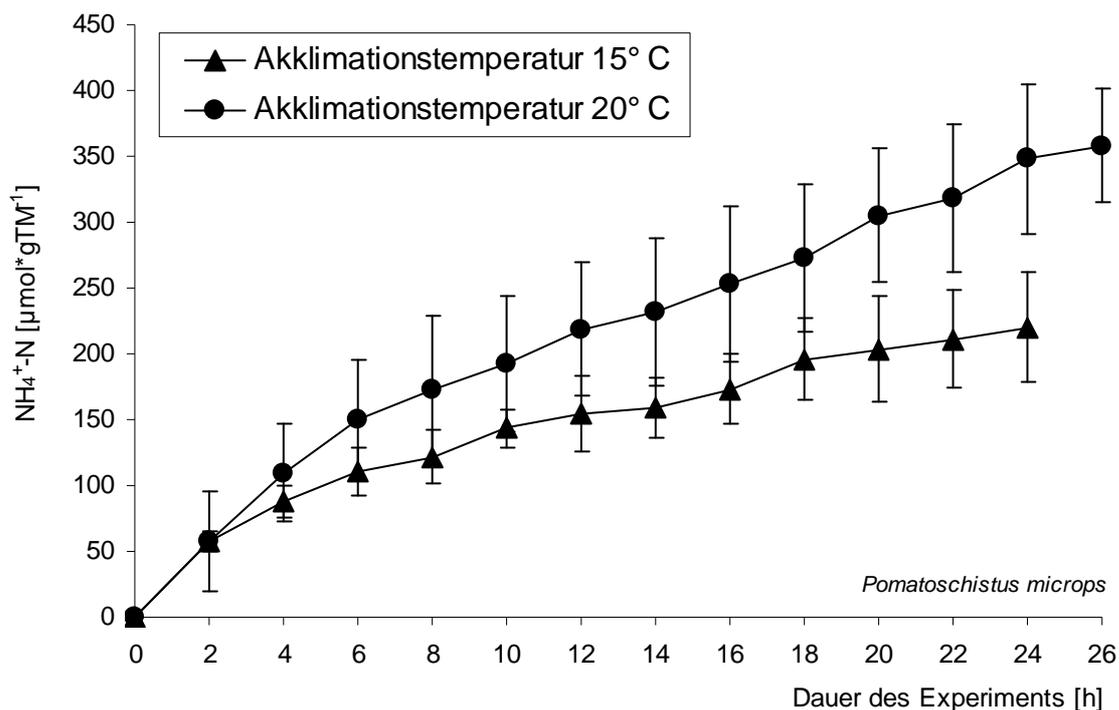
**Abb. 3.1.:** Mittelwerte und Standardabweichung des exkretierten Ammoniums in den mit *Agonus cataphractus* besetzten Aquarien nach mindestens 1½ Wochen Akklimatisation auf die konstanten Wassertemperaturen von 6°, 10° und 15° C über einen Messzeitraum von 28 Stunden (6° C: n=83; 10° und 15° C: n=84). Das Futter war während der Akklimation nicht limitiert. Zum Zeitpunkt „0“ wurden die Tiere in die Aquarien eingesetzt.

zwischen 6° und 15° bzw. zwischen 10° und 15° C signifikant an ( $p < 0,012$ ;  $p < 0,0002$ ; jeweils  $N=83$ ). Zwischen den Exkretionsraten bei 6° und 10° C konnte kein signifikanter Unterschied festgestellt werden ( $p < 0,49$ ,  $n=83$ ). Zwischen 6° und 15° C stieg die Exkretionsrate von  $0,25 \pm 0,11 \text{ mmol NH}_4^+-\text{N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bzw.  $4,63 \pm 1,96 \text{ mg NH}_4^+-\text{N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  auf  $0,46 \pm 0,42 \text{ mmol NH}_4^+-\text{N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bzw.  $8,65 \pm 7,83 \text{ mg NH}_4^+-\text{N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  an. Zeitgleich stieg die Nitritkonzentration bei allen drei Versuchsreihen an. Der Betrag der Änderung der Nitritkonzentration stieg mit der

Erhöhung der Wassertemperatur an. Die Abnahme der Nitratkonzentration war bei der 10° C-Messreihe größer als bei den anderen beiden Messreihen. Es konnte keine signifikante temperaturabhängige Änderung der Phosphatkonzentration in den Aquarien ermittelt werden. Aus diesem Grund wird für *A. cataphractus* eine mittlere Phosphatfreisetzung von  $0,03 \mu\text{mol PO}_4^{3-} \cdot \text{gTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  angegeben ( $n=244$ ). Die in **Tab. 3.2** dargestellten Raten unterscheiden sich von diesem Wert, weil die jeweilige Änderung der Phosphatkonzentration in den Kontrollaquarien unterschiedlich war.

### 3.2.2. Die Strandgrundel *Pomatoschistus microps*

Die Ammoniumexkretion der juvenilen *Pomatoschistus microps* wurde positiv von der erhöhten Akklimations Temperatur beeinflusst (**Abb. 3.2**). Die Exkretionsrate von *P. microps* war bei 15° C signifikant kleiner als bei 20° C ( $p < 0,0002$ ; 15° C:  $n=70$ ; 20° C:



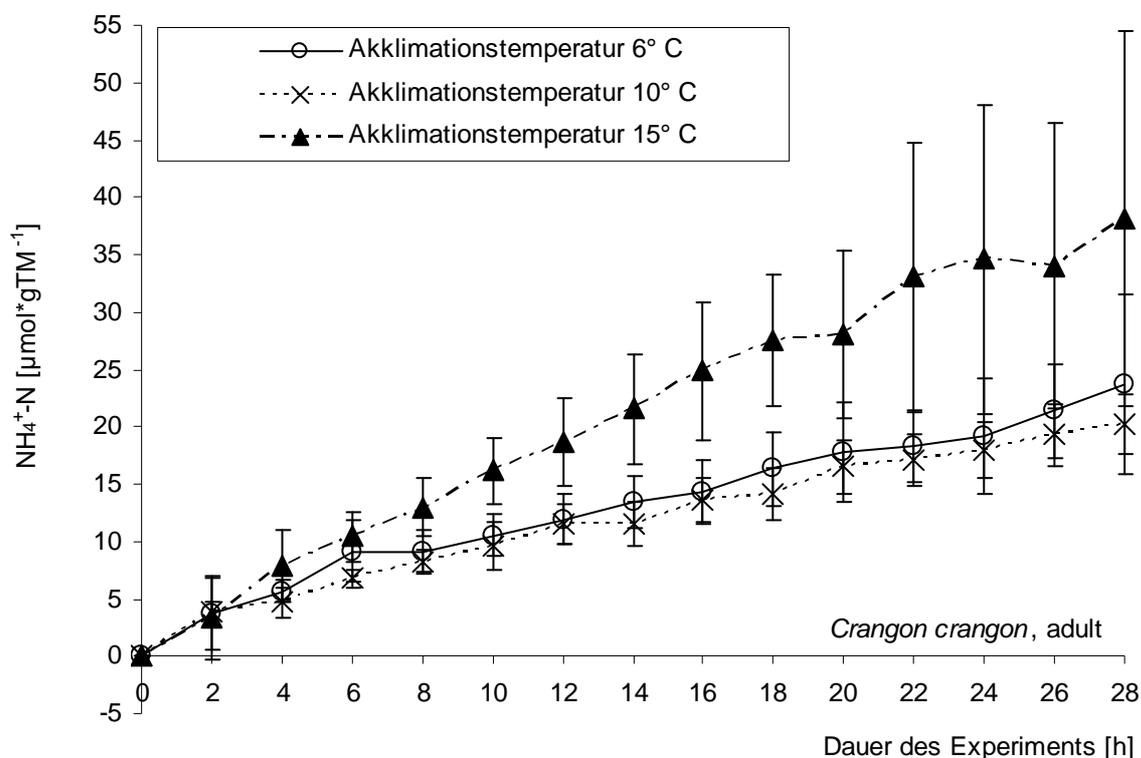
**Abb. 3.2:** Mittelwerte und Standardabweichung des exkretierten Ammoniums in den mit juvenilen *Pomatoschistus microps* besetzten Aquarien nach mindestens 1½ Wochen Akklimatisation auf die konstanten Wassertemperaturen von 15° und 20° C über einen Messzeitraum von max. 26 Stunden (15° C:  $n=70$ ; 20° C:  $n=77$ ). Das Futter war während der Akklimation nicht limitiert. Zum Zeitpunkt „0“ wurden die Tiere in die Aquarien eingesetzt.

$n=77$ ). Die Exkretionsrate erhöhte sich von  $8,88 \pm 8,25 \text{ mmol NH}_4^+ \cdot \text{N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bzw.  $165,53 \pm 153,67 \text{ mg NH}_4^+ \cdot \text{N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bei 15° C auf  $12,79 \pm 9,64 \text{ mmol NH}_4^+ \cdot \text{N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bzw.  $238,31 \pm 179,58 \text{ mg NH}_4^+ \cdot \text{N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bei 20° C an. Zeitgleich

blieb die Nitritkonzentration bei der 15° C-Messreihe nahezu unverändert und sank bei der 20° C-Reihe leicht ab. Während der 15° C-Messreihe sank die Nitratkonzentration stärker ab, als bei der 20° C-Messreihe. Es konnte keine signifikante temperaturabhängige Änderung der Phosphatkonzentration in den Aquarien ermittelt werden. Aus diesem Grund wird für *P. microps* eine mittlere Phosphatfreisetzung von  $0,50 \mu\text{mol PO}_4^{3-} \cdot \text{gTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  angegeben (n=141). Die in **Tab. 3.2** dargestellten Raten unterscheiden sich, weil die Änderung der Phosphatkonzentration in den Kontrollaquarien unterschiedlich war.

### 3.2.3. Die Sandgarnele *Crangon crangon*

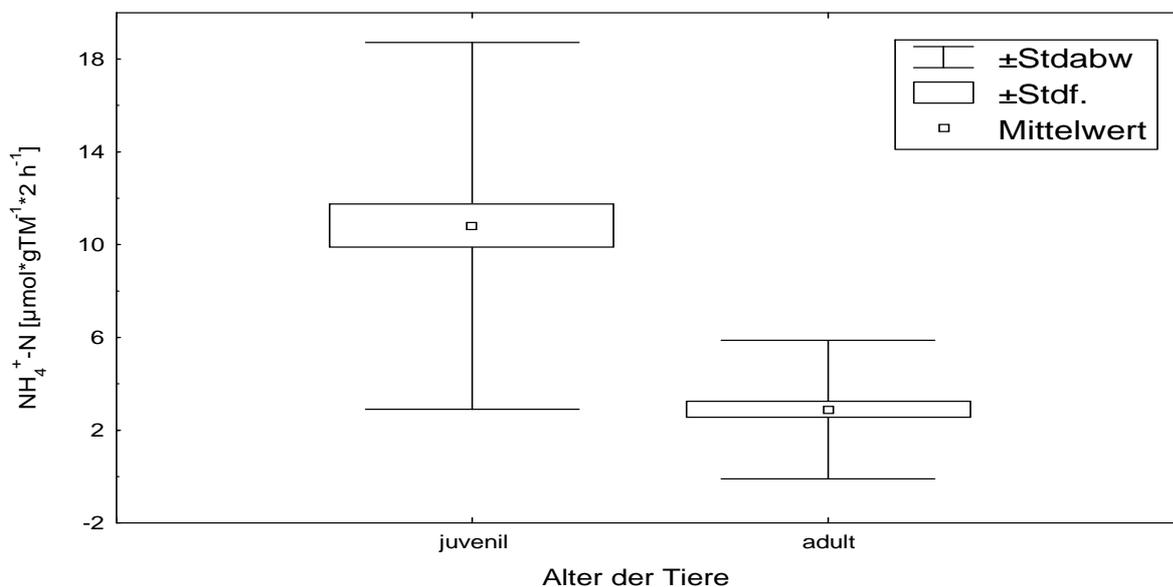
Die Ammoniumexkretion der adulten Sandgarnele wurde positiv von der erhöhten Akklimationstemperatur beeinflusst (**Abb. 3.3**). Die Exkretionsrate von *Crangon crangon* stieg zwischen 6° und 15° bzw. zwischen 10° und 15° C signifikant an



**Abb. 3.3.:** Mittelwerte und Standardabweichung des exkretierten Ammoniums in den mit adulten *Crangon crangon* besetzten Aquarien nach mindestens 1½ Wochen Akklimatisation auf die konstanten Wassertemperaturen von 6°, 10° und 15° C über einen Messzeitraum von 28 Stunden (jeweils n=84). Das Futter war während der Akklimation nicht limitiert. Zum Zeitpunkt „0“ wurden die Tiere in die Aquarien eingesetzt.

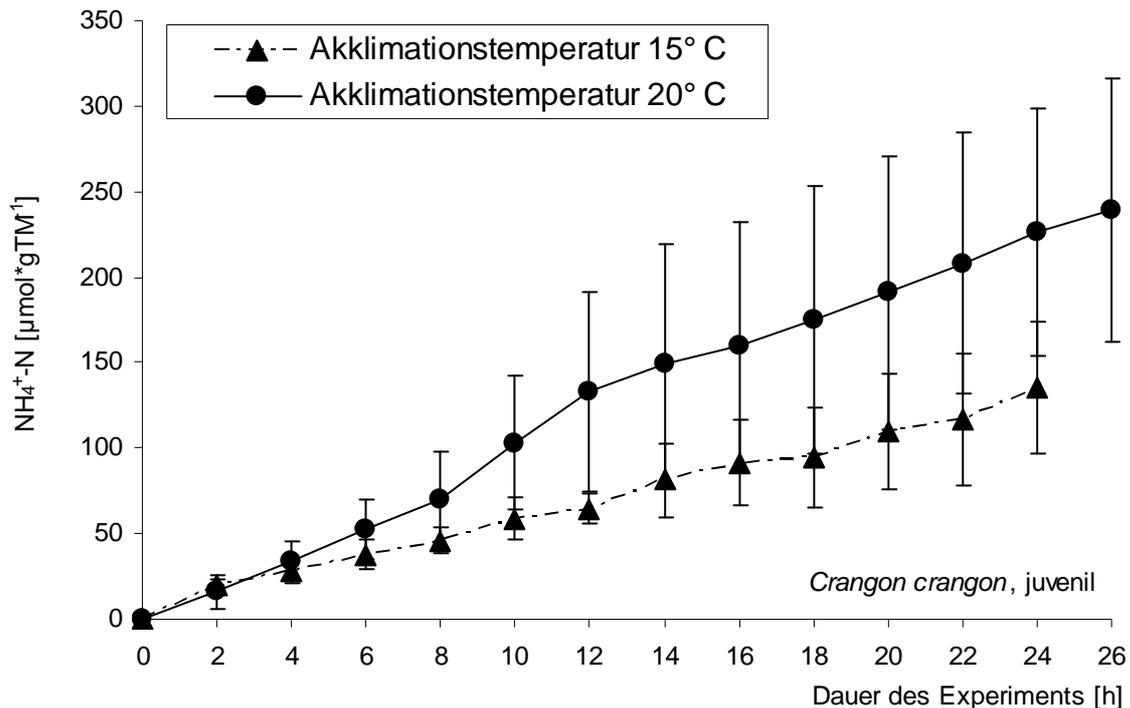
( $p < 0,02$ ;  $p < 0,003$ ; jeweils  $n=84$ ). Zwischen der Exkretionsrate bei  $6^\circ$  und  $10^\circ$  C konnte kein signifikanter Unterschied festgestellt werden ( $p < 0,87$ ,  $n=84$ ). Die Exkretionsrate stieg von  $0,75 \pm 1,22$  mmol  $\text{NH}_4^+\text{-N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bzw.  $13,95 \pm 22,65$  mg  $\text{NH}_4^+\text{-N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bei  $6^\circ$  C auf  $1,32 \pm 1,60$  mmol  $\text{NH}_4^+\text{-N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bzw.  $24,59 \pm 29,73$  mg  $\text{NH}_4^+\text{-N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bei  $15^\circ$  C an. Zeitgleich stieg die Nitritkonzentration nur bei der  $10^\circ$  C-Messreihe leicht an und sank bei den anderen beiden Messreihen leicht ab. Die Nitratkonzentrationen sanken bei allen drei Messreihen. Die größte Abnahme zeigte sich bei der  $6^\circ$  C-Messreihe. Es konnte keine signifikante temperaturabhängige Freisetzung von Phosphat in den Versuchsaquarien ermittelt werden. Aus diesem Grund wird für adulte *C. crangon* eine mittlere Phosphatfreisetzung von ca.  $0,05 \mu\text{mol PO}_4^{3-} \cdot \text{gTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  angegeben ( $n=252$ ). Die in **Tab. 3.2** dargestellten Raten unterscheiden sich von diesem Wert, weil die Änderung der Phosphatkonzentration in den Kontrollaquarien unterschiedlich war.

Die Ammoniumexkretion veränderte sich signifikant mit dem Alter der Tiere, wie der Vergleich der Exkretionsraten bei  $15^\circ$  C zeigt (**Abb. 3.4**). Juvenile Tiere hatten eine ca. sechsfach höhere Exkretionsrate als adulte *C. crangon* ( $p < 0,0002$ ; juvenil:  $n=71$ ; adult:  $n=72$ ).



**Abb. 3.4.:** Box-Whisker-Darstellung der Ammoniumexkretion nach mindestens 12 Tagen Akklimation auf die konstante Wassertemperatur  $15^\circ$  C über einen Messzeitraum von maximal 26 Stunden (juvenil:  $n=71$ ; adult:  $n=72$ ). Gezeigt ist jeweils die Standardabweichung, der Standardfehler und der Mittelwert.

Auch bei juvenilen *C. crangon* war die Exkretion temperaturabhängig (**Abb. 3.5**). Die Exkretionsrate stieg signifikant von  $5,45 \pm 3,96 \text{ mmol NH}_4^+ \cdot \text{N} \cdot \text{kg TM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bzw.  $101,60 \pm 73,72 \text{ mg NH}_4^+ \cdot \text{N} \cdot \text{kg TM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bei  $15^\circ \text{C}$  ( $n=70$ ) auf  $8,95 \pm 8,09 \text{ mmol NH}_4^+ \cdot \text{N} \cdot \text{kg TM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bzw.  $166,74 \pm 150,69 \text{ mg NH}_4^+ \cdot \text{N} \cdot \text{kg TM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bei  $20^\circ \text{C}$  ( $n=77$ ) an ( $p < 0,0004$ ). Die Nitritkonzentrationen veränderten sich im gleichen Zeitraum nur geringfügig. Die Abnahme der Nitratkonzentration war bei der  $20^\circ$ -Messreihe am größten.

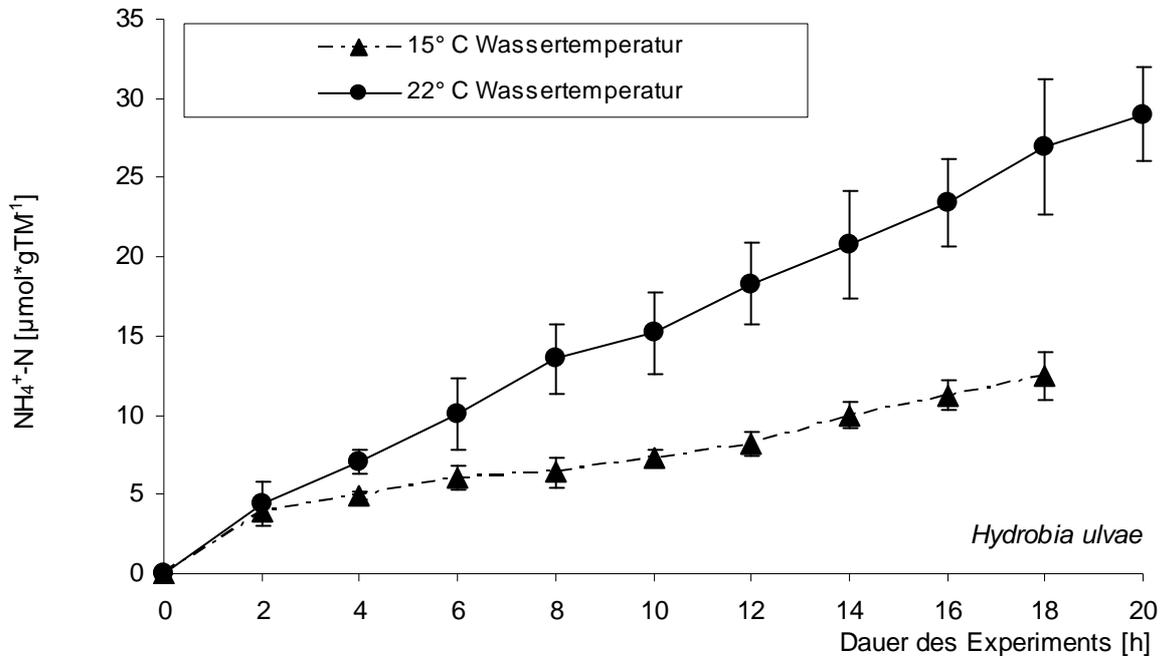


**Abb. 3.5.:** Mittelwerte und Standardabweichung des exkretierten Ammoniums in den mit juvenilen *Crangon crangon* besetzten Aquarien nach mindestens 1½ Wochen Akklimation auf die konstanten Wassertemperaturen von  $15^\circ$  und  $20^\circ \text{C}$  über einen Messzeitraum maximal 26 Stunden ( $15^\circ \text{C}$ :  $n=70$ ;  $20^\circ \text{C}$ :  $n=77$ ). Das Futter war während der Akklimation nicht limitiert. Zum Zeitpunkt „0“ wurden die Tiere in die Aquarien eingesetzt.

Es konnte keine signifikante temperaturabhängige Änderung der Phosphatkonzentration in den Aquarien ermittelt werden. Aus diesem Grund wird für juvenile *C. crangon* eine mittlere Phosphatfreisetzung von ca.  $0,22 \text{ µmol PO}_4^{3-} \cdot \text{g TM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  angegeben ( $n=143$ ). Die in **Tab. 3.2** dargestellten Raten unterscheiden sich von diesem Wert, weil die Änderung der Phosphatkonzentration in den Kontrollaquarien unterschiedlich war.

### 3.2.4. Die Wattschnecke *Hydrobia ulvae*

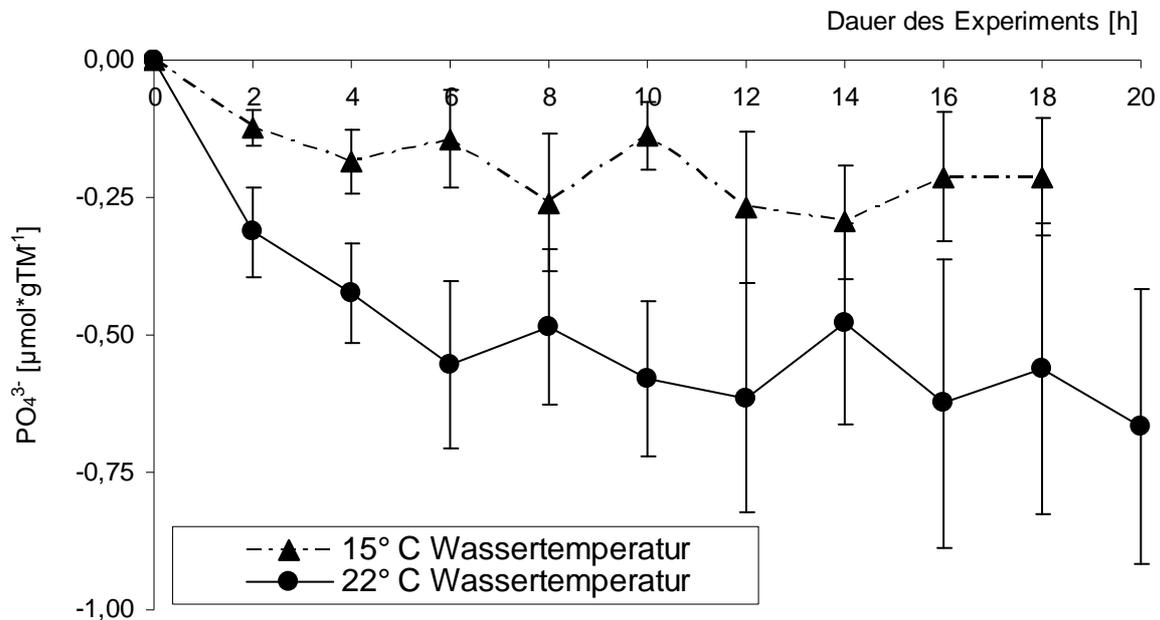
Die Ammoniumexkretion der Wattschnecke wurde positiv von der Wassertemperatur beeinflusst (**Abb. 3.6**). Die Exkretionsrate von *Hydrobia ulvae* stieg zwischen 15° und 20° C signifikant an ( $p < 0,0002$ ; 15° C:  $n=70$ ; 20° C:  $n=77$ ).



**Abb. 3.6.:** Mittelwerte und Standardabweichung des exkretierten Ammoniums in den mit *Hydrobia ulvae* besetzten Kammern bei 15° und 22° C Wassertemperatur über einen Messzeitraum von max. 20 Stunden (jeweils  $n=54$ ).

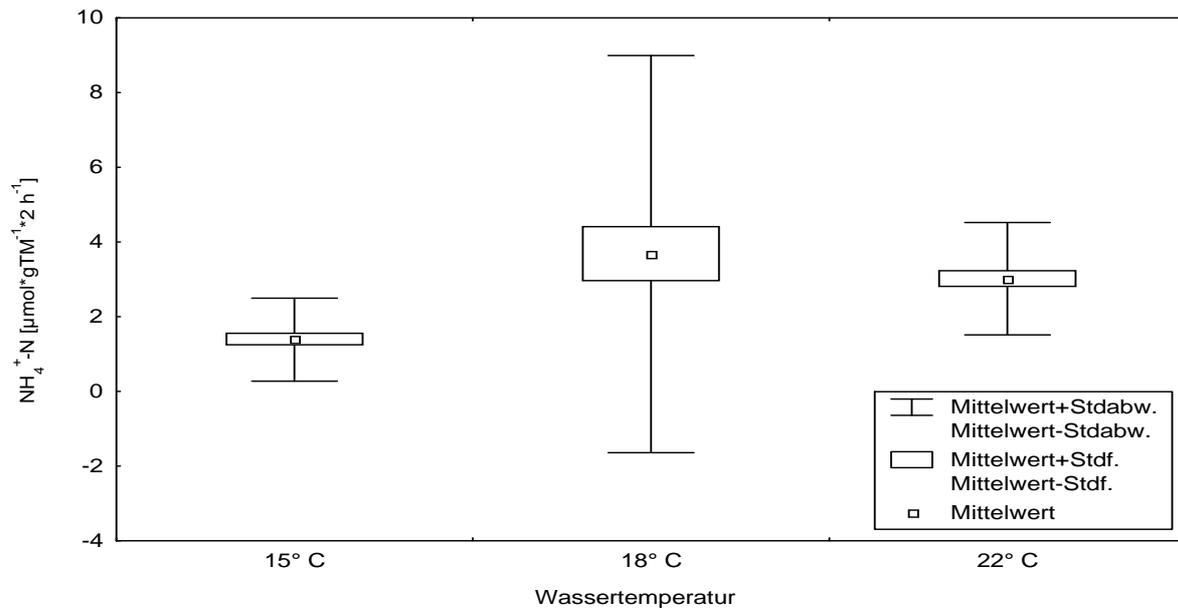
Die Exkretionsrate stieg von  $0,68 \pm 0,56$  mmol  $\text{NH}_4^+\text{-N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bzw.  $12,59 \pm 10,34$  mg  $\text{NH}_4^+\text{-N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bei 15° C auf  $1,32 \pm 0,76$  mmol  $\text{NH}_4^+\text{-N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bzw.  $24,54 \pm 14,07$  mg  $\text{NH}_4^+\text{-N} \cdot \text{kgTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bei 22° C an. Zeitgleich sank die Nitritkonzentration während der Messreihen leicht ab. Die Abnahme der Nitritkonzentration lag bei allen mit *H. ulvae* durchgeführten Experimenten in der gleichen Größenordnung (vgl. **Tab. 3.3**). Die Nitratkonzentrationen sanken bei allen drei Messreihen. Die größte Aufnahme zeigte sich bei der 22° C-Messreihe. Auffällig ist die Aufnahme von Phosphat aus dem Kammerwasser (**Abb. 3.7**). Die Phosphatkonzentration sank mit  $-0,03 \pm 0,09$   $\mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bei der 22° C-Messreihe stärker ab, als bei der 15° C-Messreihe ( $-0,01 \pm 0,13$   $\mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ). Die Abnahme war aufgrund der Überschneidung einiger Werte der Standardabweichung und des leichten Anstiegs nach zehn Stunden (15° C) bzw. 14 Stunden (22° C) nicht signifikant ( $p < 0,11$ ).

Für weitere Berechnungen wird eine mittlere Phosphataufnahme von  $-0,05 \pm 0,53 \mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  angegeben ( $n=108$ ). Die in **Tab. 3.2** dargestellten Raten unterscheiden sich von diesem Wert, weil die Änderung der Phosphatkonzentration in den Kontrollaquarien unterschiedlich war.



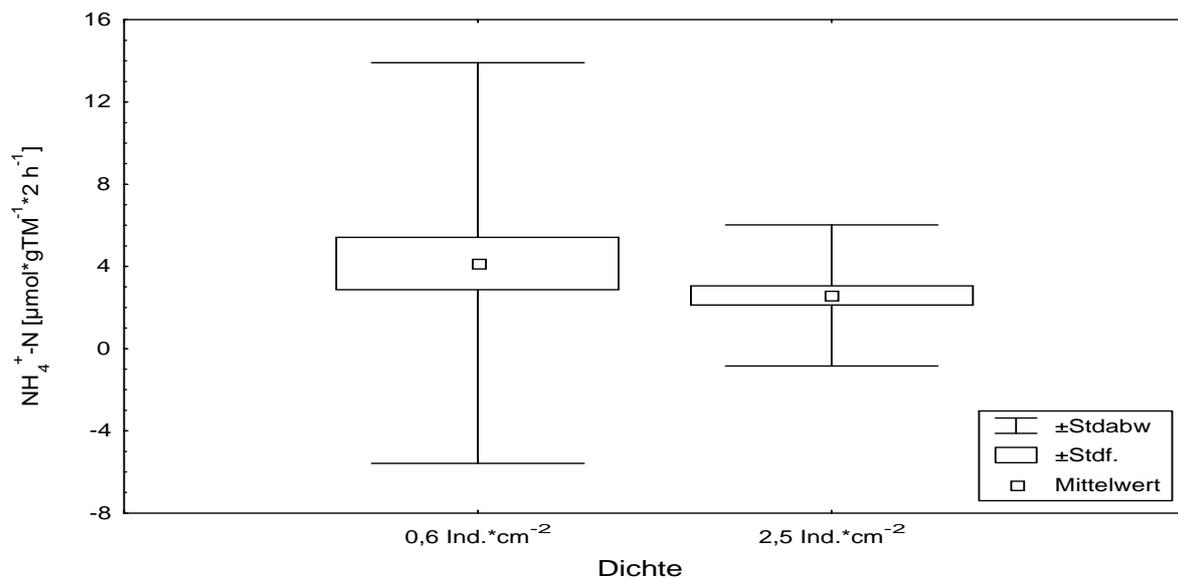
**Abb. 3.7.:** Mittelwerte und Standardabweichung der Phosphataufnahme in den mit *Hydrobia ulvae* besetzten Kammern bei 15° und 22° C Wassertemperatur über einen Messzeitraum von max. 20 Stunden (jeweils  $n=54$ ).

Unter Berücksichtigung einer mittleren Exkretionsrate aus der 18° C-Messreihe ergibt sich in der Tendenz ein Maximum der Ammoniumexkretion bei 18° C (**Abb. 3.8**). Zwischen 15° und 18° C bzw. 22° C stieg die mittlere Exkretionsrate signifikant an ( $p < 0,0003$  bzw.  $p < 0,014$ , jeweils  $n=54$ ). Zwischen der Exkretionsrate bei 18° und 22° C konnte kein signifikanter Unterschied festgestellt werden ( $p < 0,49$ , jeweils  $n=54$ ). Die Abhängigkeit der Ammoniumexkretion wurde nur wenig von den Individuendichten beeinflusst, die als Grenzwerte für das Verhalten gelten.



**Abb. 3.8.:** Box-Whisker-Darstellung der Ammoniumexkretion von *Hydrobia ulvae* bei drei Wassertemperaturen über einen Messzeitraum von max. 20 Stunden (jeweils n=54). Angegeben ist jeweils die Standardabweichung, der Standardfehler und der Mittelwert.

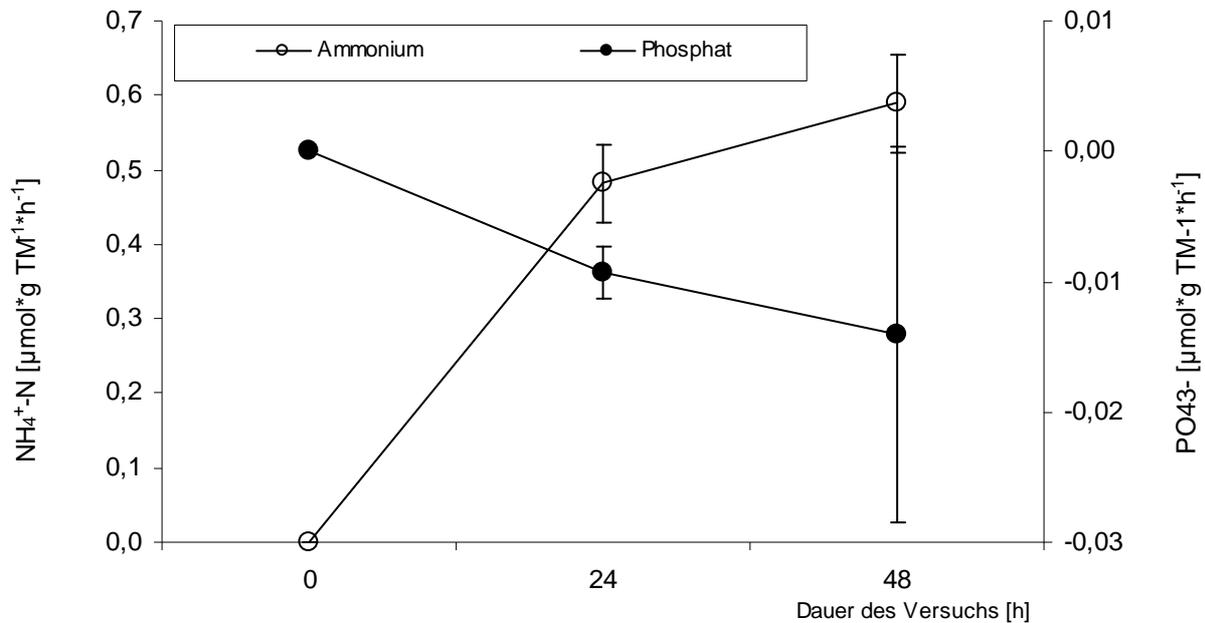
Die Ammoniumausscheidung war bei den mit  $2,5 \text{ Ind.} \cdot \text{cm}^{-1}$  besetzten Kammern geringer als in den mit weniger Tieren besetzten Ansätzen (**Abb. 3.9**). Aufgrund der großen Standardabweichung kann jedoch nicht signifikant zwischen den beiden Raten unterschieden werden ( $p < 0,21$ ).



**Abb. 3.9.:** Box-Whisker-Darstellung der Ammoniumexkretion von *Hydrobia ulvae* in den mit unterschiedlichen Individuendichten besetzten Kammern und einer Wassertemperatur von  $18^\circ \text{C}$  über einen Messzeitraum von max. 20 Stunden (jeweils n=54). Angegeben ist jeweils die Standardabweichung, der Standardfehler und der Mittelwert.

In weitere Berechnungen geht ein Mittelwert von beiden Messreihen ein (vgl. **Tab. 3.1** und **Abb. 3.8**).

Die Faecesexkretion von *H. ulvae* betrug in 48 Stunden  $0,19 \pm 0,01 \mu\text{g} \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bzw.  $58,03 \pm 3,20 \mu\text{g} \cdot \text{gTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bezogen auf gefriergetrocknete Faecesmassen ( $n=3$ ). Es wurde während des Versuchs ein großer Anteil der abgesetzten Faeces von den



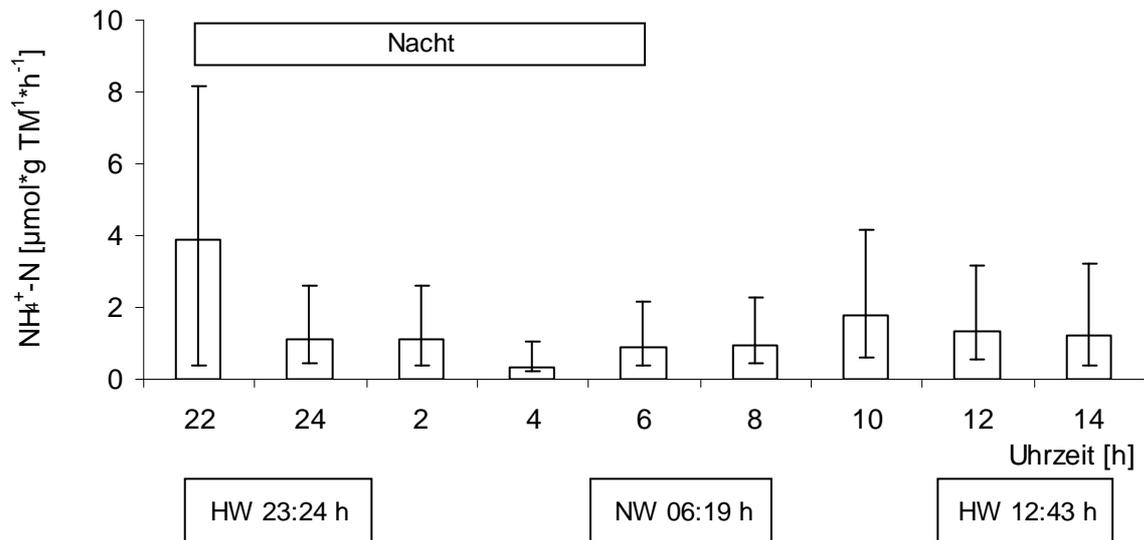
**Abb. 3.7.:** Mittelwerte und Standardabweichung der effektiven Ammoniumexkretion und der Phosphataufnahme während des Faecesexperiments mit *Hydrobia ulvae* über einen Messzeitraum von 48 Stunden (jeweils  $n=18$ ).

Tieren wieder aufgenommen.

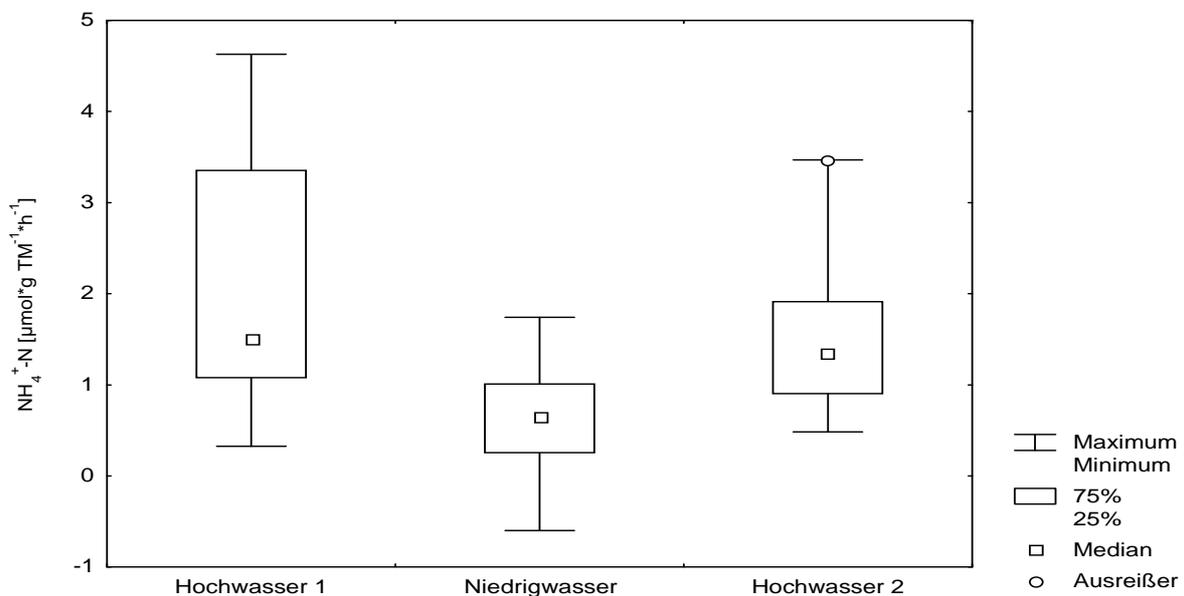
Im gleichen Zeitraum stieg die Ammoniumkonzentration in den Versuchskammern auf bis zu  $74 \mu\text{mol} \cdot \text{dm}^{-3}$  an. Die mittlere Ammoniumfreisetzung betrug  $0,54 \pm 0,07 \mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Erneut wurde eine Phosphataufnahme von  $0,01 \mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \pm 0,01$  beobachtet.

### 3.3. Veränderung im Tagesgang

Während der Messreihen konnten im Tagesverlauf nur wenige Veränderungen der Ammoniumexkretion beobachtet werden. Auffallend war die Änderung der Rate in



**Abb. 3.10.:** Darstellung der mittleren stündlichen Ammoniumexkretion von *Hydrobia ulvae* bei einer Wassertemperatur von 15° C (n=54). Die Tiere waren ca. drei Stunden vor dem Besatz aus dem Freiland beschafft worden. Angegeben ist zusätzlich die Nachtphase von 22 bis 6 Uhr morgens und der Zeitpunkt des Hoch- bzw. Niedrigwassers am Hafen List (BSH, Hamburg).



**Abb. 3.11.:** Box-Whisker Darstellung der mittleren Ammoniumexkretion von *Hydrobia ulvae* bei einer Wassertemperatur von 15° C in Abhängigkeit von den Gezeiten (jeweils n=18).

Bezug auf den Tidenrhythmus bei der Messreihe mit *Hydrobia ulvae* bei 15° C (**Abb. 3.10**). Die Ammoniumexkretion war in dem Zeitraum von drei Stunden vor bis nach dem angegebenen Zeitpunkt des Hochwassers signifikant größer als im entsprechenden Zeitraum bei Niedrigwasser ( $p < 0,002$ ,  $p < 0,003$ , jeweils  $n = 18$ ). Die Exkretion betrug beim ersten Hochwasser  $2,02 \pm 1,43 \mu\text{mol NH}_4^+ \cdot \text{N} \cdot \text{kg TM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bzw. beim zweiten Hochwasser  $1,44 \pm 0,73 \mu\text{mol NH}_4^+ \cdot \text{N} \cdot \text{kg TM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (**Abb. 3.11**). Während der Niedrigwasserzeit sank die Exkretion auf  $0,71 \pm 0,59 \mu\text{mol NH}_4^+ \cdot \text{N} \cdot \text{kg TM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  ab.

### 3.4. Elementaranalyse

Alle in den Versuchen verwendeten Tiere wurden mit der Elementaranalyse auf ihr C/N-Verhältnis untersucht. Die Ergebnisse der Bestimmung sind in **Tab. 3.5** dargestellt.

**Tab. 3.5.:** Mittelwert und Standardabweichung des prozentualen Anteils des Stickstoff- und Kohlenstoffgehalts der eingewogenen Trockenmassen (TM) aller in den Versuchen verwendeten Tiere (jeweils  $n = 6$ , Dreifachbestimmung, Faeces  $n = 3$ ).

Art	Temperatur [° C]	Stickstoff [% TM]	Kohlenstoff [% TM]	Protein [% TM]
<i>Agonus cataphractus</i>	6	8,6 ± 0,3	36,2 ± 1,3	53,8 ± 1,9
<i>A. cataphractus</i>	10	9,0 ± 0,3	37,1 ± 1,4	56,4 ± 2,1
<i>A. cataphractus</i>	15	9,0 ± 0,4	36,2 ± 1,3	56,3 ± 2,5
<i>Pomatoschistus microps</i>	15	8,4 ± 2,2	32,2 ± 8,2	52,6 ± 13,6
<i>P. microps</i>	20	9,6 ± 0,6	35,6 ± 1,3	59,8 ± 3,7
<i>Crangon crangon</i> , adult	6	7,8 ± 3,8	27,2 ± 13,1	49,0 ± 23,8
<i>C. crangon</i> , adult	10	9,0 ± 1,1	32,2 ± 3,2	56,3 ± 7,0
<i>C. crangon</i> , adult	15	9,7 ± 1,0	34,3 ± 2,9	60,8 ± 6,4
<i>C. crangon</i> , juvenil	15	9,0 ± 0,5	31,8 ± 1,4	56,0 ± 3,2
<i>C. crangon</i> , juvenil	20	9,4 ± 0,3	32,8 ± 0,7	58,6 ± 2,1
<i>Hydrobia ulvae</i>	15	6,3 ± 3,1	60,6 ± 22,8	40,0 ± 20,4
<i>H. ulvae</i> , 0,6 Ind.*cm <sup>-2</sup>	18	6,3 ± 2,4	63,8 ± 20,5	36,9 ± 22,0
<i>H. ulvae</i> , 2,5 Ind.*cm <sup>-2</sup>	18	6,3 ± 1,6	82,7 ± 20,5	40,8 ± 11,8
<i>H. ulvae</i>	22	7,9 ± 2,4	87,4 ± 18,9	46,3 ± 13,3
<i>H. ulvae</i> , Faecesversuch	-	6,3 ± 3,1	61,4 ± 18,9	40,8 ± 19,6
Faeces, <i>H. ulvae</i>	-	1,2 ± 0,2	10,5 ± 1,8	7,4 ± 1,1

Das Futter wurde parallel zu den anderen Proben auf ihren C/N Gehalt untersucht und mit einem Konversionsfaktor (6,25) aus dem C/N Verhältnis der Proteingehalt ermittelt (**Tab. 3.6**) (Thermofinnigan, San José, USA). Die Zuckmückenlarven *Chironomus thummi* hatten einen Proteingehalt von 64,97 ±1,83% der Trockenmasse. Der Proteingehalt der Schwebegarnelen *Neomysis integer* war geringfügig höher (65,09 ±1,29 der Trockenmasse). Dies ergibt sich durch einen signifikant geringeren Kohlenstoffwert ( $p < 0,008$ , jeweils  $n=9$ ).

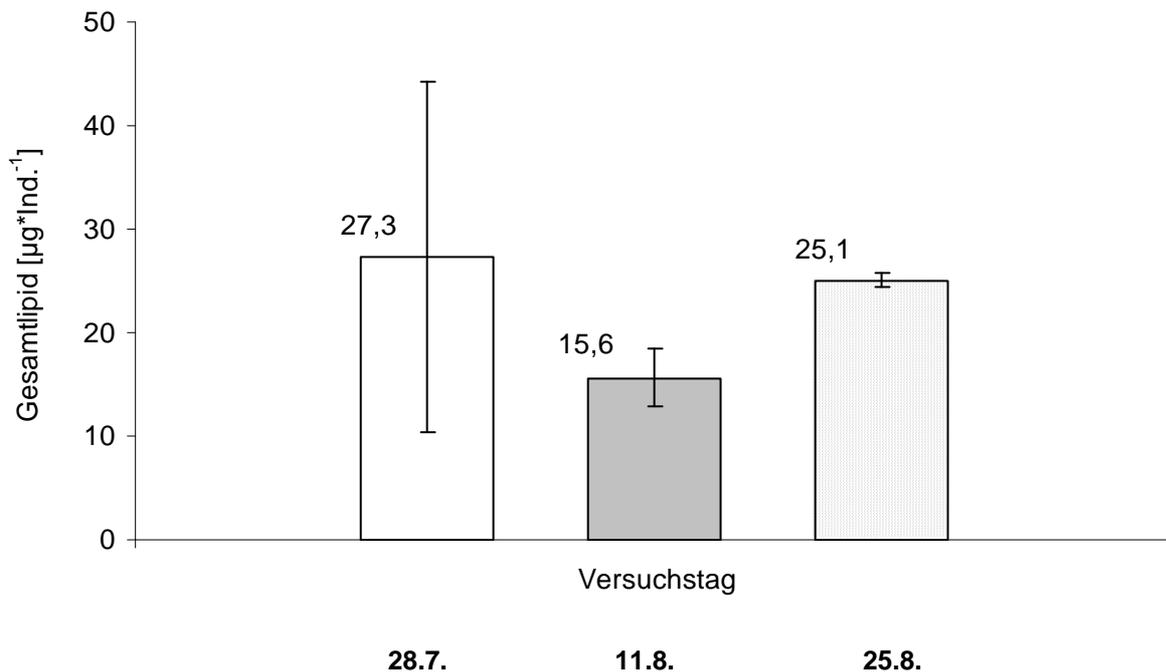
**Tab. 3.6.:** Massenangaben der während der Hälterung verwendeten Futtertiere *Chironomus thummi* und *Neomysis integer* (jeweils  $n=9$ ).

Futter	Trockenmasse [g]	aschefreie Trockenmasse [g]	Stickstoff [% Einwaage]	Kohlenstoff [% Einwaage]
<i>Chironomus thummi</i>	0,93 ±0,04	0,63 ±0,17	10,40 ±0,29	45,72 ±0,13
<i>Neomysis integer</i>	0,95 ±0,03	0,85 ±0,17	10,41 ±0,21	41,28 ±0,44

### 3.5 Lipidanalysen

#### 3.5.1. Gesamtlipidgehalt

Der Gesamtlipidgehalt von *Hydrobia ulvae* veränderte sich im Untersuchungszeitraum vom 28. Juli bis zum 26. August insgesamt nicht signifikant (**Abb. 3.11**). Der Gesamtlipidgehalt der Wattschnecken aus dem oberen Eulitoral einer *Zostera noltii*-Seegrasswiese nördlich der Gemeinde Kampen betrug als Mittel aller drei Versuchstage 22,7 ±10,1 µg\*Ind.<sup>-1</sup> bzw. 11,3 ±8,8 mg\*gTM<sup>-1</sup> ( $n=9$ ). Dies entspricht einem Lipidgehalt von 0,2-4,4 mg\*g org. C<sup>-1</sup> (Mittelwert 2,0 mg\*g org. C<sup>-1</sup>). Jedoch fällt der Unterschied im Gesamtlipidgehalt zwischen den Versuchtagen zwei und drei auf ( $p < 0,11$ , jeweils  $n=3$ ). Die Lipidanalyse der Faeces zeigte einen geringen Anteil Lipide. Bezogen auf die Trockenmasse der Faeces betrug der Gesamtlipidgehalt 69,0 ±36,7 mg\*gTM<sup>-1</sup> ( $n=3$ ).



**Abb. 3.11.:** Gesamtlipidgehalt gefriergetrockneter *Hydrobia ulvae* aus dem oberen Eulitoral einer *Zostera noltii* Seegrasswiese nördlich der Gemeinde Kampen an drei Untersuchungstagen (jeweils  $n=3$ ).

### 3.5.2. Lipidklassen

Eine Übersicht über die Lipidklassen gibt **Tab. 3.7**. Phospholipide umfassten ca. 78% des Gesamtlipids in den untersuchten *Hydrobia ulvae*, während Speicherlipide wie Wachsester, aber auch freie Fettsäuren fast nicht vorkamen (<3%). Strukturlipide, bzw. Sterole zeigten den zweitgrößten Anteil am Gesamtlipidgehalt mit ca. 10%. Die Analyse der Faeces ergab eine Verteilung der Lipidklassen, die nicht den Trends der Tiere entsprach. Die größte Fraktion bildeten Wachsester und Phospholipide (ca. 39%, bzw. 33%).

Ein großer Anteil von freien Fettsäuren war genauso auffällig, wie das geringe Vorkommen von Sterolen. Typische Speicherlipide, wie Triacylglycerine, konnten nicht nachgewiesen werden.

**Tab. 3.7.:** Mittelwert und Standardabweichung der Lipidklassen [% des Gesamtlipids] von *Hydrobia ulvae* aus dem oberen Eulitoral einer *Zostera noltii*-Seegraswiese nördlich der Gemeinde Kampen an drei Untersuchungstagen (Doppeltbestimmung). Die Lipidklassen aus der Faecesextraktion sind zusätzlich angegeben.

Temp. [° C]	Tag	Wachsester	Triacylglycerine	Freie Fettsäuren	Sterole	Phospholipide
15	3	2,8 ±0,4	5,2 ±1,0	0,1 ±0,3	10,9 ±0,3	80,9 ±1,1
18	1	2,8 ±0,7	11,2 ±2,2	0,5 ±0,3	9,5 ±0,9	76,1 ±1,6
22	2	3,0 ±0,4	6,9 ±2,4	0,7 ±0,5	11,0 ±0,9	78,4 ±3,2
<b>Faeces</b>	-	39,2 ±5,3	-	26,2 ±7,6	1,2 ±1,5	33,3 ±4,8

### 3.5.3. Gaschromatographie

Die Anteile der einzelnen Fettsäuren veränderten sich zwischen den einzelnen Versuchstagen nicht signifikant (**Tab. 3.8**). Palmitin- und Stearinsäure entsprachen ca. 20% der Gesamtfettsäuren. Ein erheblicher Anteil der Detektionsmaxima konnte nicht zugeordnet werden, weil die Elutionszeiten der Proben vom verwendeten Marinol-Standard zeitlich versetzt waren. Eikosapentaensäure war in allen untersuchten Proben mit einem Massenanteil von 14% des Gesamtlipidgehalts vertreten. Fettsäuren mit einem Massenanteil <3,5% werden zusammengefasst angegeben.

Die Gaschromatographie der Lipide aus der Faecesextraktion konnte nicht durchgeführt werden, weil die Proben zu stark verunreinigt waren und die Chromatographiesäule verunreinigt hätten.

**Tab 3.8.:** Mittelwert und Standardabweichung der Fettsäuren [% Gesamtlipid] von *Hydrobia ulvae* aus dem oberen Eulitoral einer *Zostera noltii* Seegraswiese. Bei der mit (?) gekennzeichneten Fettsäure ist die Zuordnung zum Marinol-Standard nicht ganz eindeutig möglich.

Fettsäuren	Versuchtag 1	Versuchtag 2	Versuchtag 3
<b>16:0</b>	14,8 ±0,1	14,3 ±1,5	14,3 ±0,2
<b>16:1(n-7)</b>	6,2 ±1,5	5,6 ±1,0	4,5 ±0,3
<b>18:0(n)</b>	5,1 ±0,4	5,8 ±0,5	5,9 ±0,2
<b>18:1(n-7)</b>	4,5 ±0,5	4,0 ±0,5	4,0 ±0,1
<b>20:1(n-11) ?</b>	4,7 ±0,4	5,1 ±0,3	5,5 ±0,2
<b>20:3(n-6)</b>	6,4 ±0,4	7,2 ±0,3	8,0 ±0,5
<b>20:5(n-3)</b>	16,2 ±1,0	14,4 ±0,6	14,8 ±1,1
<b>22:5(n-3)</b>	3,5 ±0,2	3,5 ±0,2	3,9 ±0,2
$\sum_{\text{Fettsäuren}} <3,5\%$	10,0 ±0,6	9,3 ±0,7	9,8 ±0,6
$\sum_{\text{unbestimmte Komponenten}}$	20,8 ±5,8	24,7 ±5,1	22,8 ±3,8

### 3.6. Bezugsgrößen

Von jedem in die Aquarien bzw. Kammern eingesetzten Tier wurde die Masse und die Körperlänge bestimmt (**Tab. 3.9**). Aus dem Vergleich der Massen wurden Umrechnungsfaktoren errechnet. Bei der Berechnung der massenspezifischen Exkretionsraten wurden diese Umrechnungsfaktoren verwendet (**Tab. 3.10**).

Bei den drei Exkretionsversuchen mit *Hydrobia ulvae* wurde am Herkunftsort die Individuendichte bestimmt. Die natürliche Individuendichte betrug bei der ersten Probennahme  $119.842 \pm 37.843 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ , bzw.  $238.853 \pm 171.148 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  bei der zweiten, sowie  $130.860 \pm 30.847 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  bei der dritten Probennahme (jeweils n=10). Diese Tiere wurden für die Lipidanalyse verwendet.

**Tab. 3.9.:** Mittelwert und Standardabweichung der Totallängen, Trockenmassen, aschefreie Trockenmassen und des organischen Kohlenstoffs der Einwaage aller untersuchten Tiere. Die Totallänge wurde auf den untersten mm und die Massen auf 1 µg genau bestimmt (\* Aschefreie Trockenmasse in [mg]). Die Masse des org. Kohlenstoffs wurde aus den bei der Elementaranalyse ermittelten Prozentwerten berechnet.

Art	Temp. [° C]	Totallänge [mm]	Trockenmasse [g]	Aschefreie Trockenmasse [g]	Org. Kohlenstoff [g C]
<i>Agonus cataphractus</i>	6	116 ±15	8,12 ±1,37	5,90 ±1,14	2,94 ±0,11
<i>A. cataphractus</i>	10	122 ±24	10,95 ±2,86	8,25 ±2,35	4,06 ±0,15
<i>A. cataphractus</i>	15	116 ±18	8,52 ±2,43	6,25 ±1,86	3,08 ±0,11
<i>Pomatoschistus microps</i>	15	29 ±6	0,99 ±0,17	0,72 ±0,12	0,32 ±0,08
<i>P. microps</i>	20	25 ±4	0,52 ±0,09	0,39 ±0,06	0,19 ±0,01
<i>Crangon crangon</i> adult	6	56 ±9	3,26 ±0,79	2,39 ±0,58	0,89 ±0,43
<i>C. crangon</i> adult	10	52 ±9	2,57 ±0,48	1,93 ±0,36	0,83 ±0,08
<i>C. crangon</i> adult	15	59 ±8	3,63 ±0,87	2,82 ±0,7	1,25 ±0,11
<i>C. crangon</i> juvenil	15	31 ±18	1,76 ±0,33	1,22 ±0,24	0,56 ±0,02
<i>C. crangon</i> juvenil	20	34 ±7	1,81 ±0,57	1,43 ±0,43	0,59 ±0,01
<i>Hydrobia ulvae</i>	15	≥ 1	4,66 ±0,48	0,53 ±0,06	0,36 ±0,14
<i>H. ulvae</i> , 0,6 Ind.*cm <sup>-2</sup> (*)	18	≥ 1	0,17 ±0,04	19,05 ±3,52	0,01 ±0,004
<i>H. ulvae</i> , 2,5 Ind.*cm <sup>-2</sup> (*)	18	≥ 1	0,62 ±0,01	85,69 ±5,45	0,07 ±0,02
<i>H. ulvae</i>	22	≥ 1	3,12 ±0,07	0,41 ±0,01	0,35 ±0,07
<i>H. ulvae</i> , Faecesversuch	-	≥ 1	0,66 ±0,02	0,09 ±0,01	0,05 ±0,01

**Tab. 3.10.:** Umrechnungsfaktoren der Größe Trockenmasse (TM) zu Frischmasse (FM), bzw. zu aschefreier Trockenmasse (AFTM) und zu organischem Kohlenstoff (org. C). Für die Berechnung in umgekehrter Richtung ist der Kehrwert des tabellierten Faktors zu verwenden.

Art	TM-FM	TM-AFTM	TM-org. C
<i>Agonus cataphractus</i>	4,12	0,738	0,365
<i>Pomatoschistus microps</i>	6,291	0,741	0,346
<i>Crangon crangon</i> , adult	4,586	0,755	0,314
<i>C. crangon</i> , juvenil	5,438	0,756	0,325
<i>Hydrobia ulvae</i>	2,132	0,117	0,088

## 4. Diskussion

### 4.1. Ammoniumexkretion der betrachteten Arten

Die temperaturabhängige Ammoniumexkretion der dominanten epibenthischen Wattenmeerarten der Sylt-Rømø Bucht wurde experimentell untersucht. Die Exkretionsraten des Steinpickers *Agonus cataphractus*, der Strandgrundel *Pomatoschistus microps* und der Sandgarnele *Crangon crangon* wurden unter konstanten Laborbedingungen nach mindestens 1½ Wochen Hälterung bei verschiedenen für das Gebiet repräsentativen Temperaturen gemessen.

Um der natürlichen Abfolge der Temperaturveränderungen eines Jahresgangs Rechnung zu tragen, erfolgte die Akklimation auf typische Temperaturen des langjährigen Jahresmittels.

Die Fütterung der Tiere erfolgte mit Arten, die im jeweiligen Nahrungsspektrum einen wichtigen Anteil haben. Nähere Angaben über die Futtertiere zeigt **Tab. 3.6**. Dennoch ist nicht auszuschließen, dass eine einseitige Ernährung die Exkretionsraten beeinflusst haben könnte und damit die Übertragbarkeit der Laborexperimente auf das Freiland nur eingeschränkt möglich ist. Die verwendeten Methoden und Materialien sind jedoch in anderen Gebieten erfolgreich angewendet worden (Haertel-Borer et al. 2004). Die Exkretionsrate der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* wurde mit Tieren direkt aus dem Freiland ermittelt. Bei diesen Untersuchungen erfolgte keine Fütterung.

Bis auf die Sandgarnele und eine Quelle zur Wattschnecke sind keine Daten über die Ammoniumexkretion der hier betrachteten Arten verfügbar. Absolute Angaben der Exkretionsraten verschiedener Arten insbesondere aus limnischen und marinen Systemen müssen besonders in Hinsicht auf die Salinität und Osmoregulation vorsichtig miteinander verglichen werden (Porter et al. 1987). Porter et al. (1987) fordern ebenfalls eine sorgfältige Berücksichtigung artspezifischer physiologischer Eigenschaften und der unterschiedlichen Qualität der Hälterung.

Die Ergebnisse dieser Arbeit sollen erstens eine Grundlage für weitere Arbeiten bilden und zweitens einen genaueren Einblick in die Stoffflüsse der Sylt-Rømø Bucht geben, als die Abschätzung aus Respirationsraten dies zu leisten vermag. **Tab. 4.1** zeigt einen Vergleich der Ammoniumexkretion verschiedener Arten.

Die Sortierung innerhalb der Taxa Teleostei, Decapoda, und Gastropoda erfolgt alphabetisch und die anschließende Diskussion der Exkretionsrate für jede Tierart getrennt. Da die Ergebnisse der Autoanalyse von Nitrit, Nitrat und Phosphat große Standardabweichungen aufweisen, erfolgt keine weitere ausgiebige Diskussion der Daten.

**Tab. 4.1.:** Vergleich der massenspezifischen Exkretion von Ammonium verschiedener Arten (TM Trockenmasse, FM Frischmasse, AFTM aschefreie Trockenmasse).

Taxon	Art	[° C]	TM [g]	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N [μmol*g FM <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> ]	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N [μg*g FM <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> ]	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N [μmol*g TM <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> ]	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N [μg*g TM <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> ]	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N [μmol*g AFTM <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> ]	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N [μg*g AFTM <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> ]	Quelle	
Teleostei	<i>Agonus cataphractus</i>	6	8	0,1	1,1	0,3	4,6	0,3	6,3	diese Arbeit	
	<i>A. cataphractus</i>	10	11	0,1	1,5	0,3	6,4	0,5	8,6	diese Arbeit	
	<i>A. cataphractus</i>	15	9	0,1	2,1	0,5	8,7	0,6	11,6	diese Arbeit	
	<i>Coryphopterus nicholsi</i>	15-19	0,1-2,1	-	-	5,2	96,9	-	-	Bray et al. 1988	
	<i>Lythrypnus dalli</i>	15-19	0,1	-	-	6,7	124,8	-	-	Bray et al. 1988	
	<i>Menidia menidia</i>	17-29	-	2,5-2,6	46,6-48,5	9,9-9,0	184,0-168,5	-	-	Haertel-Borer et al. 2004	
	<i>Oncorhynchus nerka</i> , Süßwasser	15	29	-	-	9,4	175,0	-	-	Brett & Zala 1975	
	<i>Pleuronectes platessa</i>	10	35	-	-	0,4	7,5	-	-	Jobling 1981	
	<i>P. platessa</i>	20	3	-	-	1,6	30,0	-	-	Jobling 1981	
	<i>P. platessa</i>	20	40	-	-	0,2	4,3	-	-	Jobling 1981	
	<i>P. platessa</i>	20	90	-	-	0,1	2,7	-	-	Jobling 1981	
	<i>Pomatoschistus microps</i> , juvenil	15	1	1,4	26,3	8,9	165,6	11,7	219,0	diese Arbeit	
	<i>P. microps</i> , juvenil	20	1	2,0	14,9	12,8	238,3	16,9	315,4	diese Arbeit	
	<i>P. minutus</i> , adult	6	0,5	0,1	2,8	0,9	16,8	4,5	84	Kürten 2003, unveröffentlicht	
	<i>P. minutus</i> , adult	10	0,5	0,4	7,5	2,2	41,7	9,0	167,6	Kürten 2003, unveröffentlicht	
	<i>P. minutus</i> , adult	15	0,5	0,9	16,3	5,9	111,3	27,2	506,4	Kürten 2003, unveröffentlicht	
	<i>Sparus aurata</i>	24	3	2,3	43	-	-	-	-	Porter et al. 1987	
	Decapoda	<i>Carcinus maenas</i>	20	-	0,6	3,1	-	-	-	-	Spaargaren 1982
		<i>Crangon crangon</i> , adult	6	3	0,2	3,0	0,8	14,0	1,0	18,5	diese Arbeit
<i>C. crangon</i> , adult		10	3	0,2	2,9	0,7	13,2	0,9	17,5	diese Arbeit	
<i>C. crangon</i> , adult		15	4	0,3	5,4	1,3	24,6	1,7	32,6	diese Arbeit	
<i>C. crangon</i> , adult		19	-	0,8-2,0	14,9-37,3	-	-	-	-	Hunter & Uglow 1993	
<i>C. crangon</i> , adult		11	-	1,1-1,6	20,5-29,8	-	-	-	-	Hunter 1991 in Hunter & Uglow 1993	
<i>C. crangon</i> , adult		19	-	3-6	55,9-111,8	-	-	-	-	Regnault 1979 in Hunter & Uglow 1993	
<i>C. crangon</i> , juvenil		15	2	1,0	18,7	5,5	101,6	7,2	134,4	diese Arbeit	
<i>C. crangon</i> , juvenil		20	2	1,6	30,7	9,0	166,7	11,8	220,7	diese Arbeit	
<i>Palaemonetes</i> sp.		17-29	-	1,6-2,6	29,8-48,5	5,8-11,8	108,1-219,9	-	-	Haertel-Borer et al. 2004	
<i>Palaemonetes varians</i>		17	-	2,1-2,5	39,1-46,6	-	-	-	-	Hunter 1991 in Hunter & Uglow 1993	
<i>Pagurus</i> spp.		15-19	-	-	-	1,2-5,4	22,4-100,6	-	-	Bray et al. 1988	
Gastropoda		<i>Hydrobia ulvae</i>	15	5	0,3	5,9	0,7	12,6	5,8	108,3	diese Arbeit
	<i>H. ulvae</i>	18	0,4	0,8	15,2	1,7	32,5	14,9	277,2	diese Arbeit	
	<i>H. ulvae</i>	22	3	0,6	11,5	1,3	24,5	11,3	210,3	diese Arbeit	
	<i>H. ulvae</i>	5	-	-	-	-	-	2,0	36,3	Parsons & Williams 1997	
	<i>H. ulvae</i>	15	-	-	-	-	-	5,1	95,1	Parsons & Williams 1997	
	<i>H. ulvae</i>	20	-	-	-	-	-	8,3	155,1	Parsons & Williams 1997	
	<i>H. ulvae</i>	25	-	-	-	-	-	9,8	182,3	Parsons & Williams 1997	
	<i>Tegula eiseni</i>	15-19	-	-	-	0,7-1,4	13,0-26,1	-	-	Bray et al. 1988	

#### 4.1.1. Der Steinpicker *Agonus cataphractus*

Der Steinpicker *Agonus cataphractus* ist eine biologisch wenig beachtete Art der Nordsee, die jedoch in großen Anzahlen im Beifang der Garnelenfischerei vorkommen. *A. cataphractus* ist neben dem Wittling und der Flunder mit 10 bis 30 Mio. Ind.\*a<sup>-1</sup> häufiger Beifang in den Netzen kommerzieller Garnelenfischer (Tiews 1970). Aufgrund seiner Panzerung beträgt die Mortalität durch den Garnelenfang nur 1,3% (Wiedemeyer 1993; Vorberg & Breckling 1999). In einer Langzeitstudie über das Auftreten im Beifang der Garnelenfischerei vor der deutschen Küste in den Jahren 1954-1973 ermittelte (Tiews 1970 in Wiedemeyer 1993) eine mittlere Anzahl von 18,5 Mio. Steinpickern pro Jahr. In Hinblick auf die von Wiedemeyer (1993) angegebene Anzahl, scheint die Angabe von Tiews (1973) in Wiedemeyer (1993) sehr hoch. Im Bereich des deutschen Wattenmeergebiets bis 10 m Tiefe wird die Bestandsdichte auf ca. 3,7 Mio. Tiere bzw. 3,95 Ind.\*1.000 m<sup>-2</sup> geschätzt (Wiedemeyer 1993). Übertragen auf die Sylt-Rømø Bucht mit einer Ausdehnung der Sublitoralflächen von 251,7 km<sup>2</sup> (5-10 m Tiefe), kann man für das Gesamtgebiet eine Individuenzahl von ca. 99.400 Tieren abschätzen. Mit einer mittleren Frischmasse von 14,8 g\*Ind.<sup>-1</sup> (Wiedemeyer 1993) errechnet sich für die Sylt-Rømø Bucht eine Biomasse von 1,5 t.

Die Ammoniumexkretion adulter *A. cataphractus* liegt in der gleichen Größenordnung wie die der Scholle *Pleuronectes platessa* nach einer Akklimation auf 10° bzw. 20° C (vgl. **Tab. 4.1**) (Jobling 1981). Die relativ geringe Stickstoffausscheidung lässt auf einen Stoffwechsel schließen, der bevorzugt Fette und Kohlenhydrate und weniger Proteine verwertet. Dies wird unterstützt durch eine Beobachtung beim Mörsern. Das Homogenat der Steinpicker schien im Vergleich zu den anderen hier betrachteten Arten einen hohen Fettgehalt zu haben. Eine Bestimmung des Lipidgehaltes würde darüber nähere Auskunft liefern. *A. cataphractus* wird oft als Kaltwasserart beschrieben, welches sich folglich mit einer geringen Standardstoffwechselrate bestätigen ließe. Betrachtet man die Gesamtmenge ausgeschiedenen Stickstoffs als Funktion des Verhältnisses von exkretiertem Stickstoff/Körpermasse, so steigt die prozentuale Ammoniumexkretion kleinerer Tiere auf ein höheres Niveau an (Jobling 1981; Porter et al. 1987).

Die in Bezug auf die Totallänge kleineren Grundelarten *Pomatoschistus minutus* und *Lythrypnus dalli* haben entsprechend eine um ein zehnfaches höhere Ammoniumexkretion (Bray et al. 1988; Kürten 2003, unveröffentlicht). Das Verhältnis von Exkretionsrate/Zeit veränderte sich bei Steinpickern im Tagesgang nicht signifikant und kann durch lineare Regressionen wiedergegeben werden (Daten nicht dargestellt).

Die fehlende Möglichkeit zur statistischen Differenzierung zwischen einer Exkretionsrate bei 6° und 10° C ergibt sich vielleicht aus der Vorgehensweise. Es ist einerseits denkbar, dass mind. 1½ Wochen Temperaturanpassung ein zu geringer Zeitraum waren und die Temperaturanpassung noch nicht vollständig erfolgte. Des Weiteren kann nicht ausgeschlossen werden, dass die Temperaturanpassung durch die saisonale Entwicklung der Tiere beeinflusst wurde. Eine Akklimation an eine hohe Umgebungstemperatur im Winter erzeugt ein anderes physiologisches Fließgleichgewicht als die Akklimation auf die gleiche Temperatur im Sommer (Pörtner 2002). Es ist weiterhin anhand ökophysiologischer Untersuchungen an Aalmuttern (*Zoarces viviparus*) beobachtet worden, dass die Anpassung bei einer Temperaturerhöhung rascher verläuft als bei einer äquivalenten Erniedrigung der Wassertemperatur (Zakhartsev et al. 2003). Folglich kann die Akklimation auf 6° C zum gewählten Zeitpunkt saisonal zu spät gewesen sein, zumal die Wassertemperatur im Herkunftsgebiet schon ca. 9° C betrug.

Es ist andererseits möglich, dass zwischen der Ammoniumexkretion beider Temperaturstufen nur geringe Unterschiede bestehen. Oberhalb von 10° C beginnt *A. cataphractus* langsam in kältere Gewässer abzuwandern. Die gewählte Akklimationstemperatur liegt leicht über der Temperatur, bei der die höchste Abundanz festgestellt werden konnte (9,5° C) (Power & Atrill 2002). *Crangon crangon* ist der Hauptbeuteorganismus von *A. cataphractus* und es ist interessant, dass sich diese Temperatur exakt mit der minimalen Wassertemperatur deckt, die für das Schlüpfen der Larven von *C. crangon* erforderlich ist (Wiedemeyer 1993). In Folge dessen ist es möglich, dass zwischen 6° und 10° C bei *A. cataphractus* ein Plateau des Standardstoffwechsels erreicht wird, welches durch die Nahrungsverfügbarkeit des Beuteorganismus *C. crangon* gefestigt wird. Da die Tiere bis zum Fang in der natürlichen Umgebung waren, sind Folgen der Akklimation mit den oben genannten Auswirkungen denkbar. Nur eine Akklimation über die 9,5° C hinaus führt also zu einer höheren Exkretionsrate, bei der mehr Stickstoff ausgeschieden,

bzw. vermehrt (körpereigene) Proteine als Energiequelle genutzt werden. In diesem Zusammenhang wären weitere Untersuchungen der Ammoniumexkretion nach einer Akklimation auf 1-2° C Wassertemperatur wünschenswert.

#### 4.1.2. Die Strandgrundel *Pomatoschistus microps*

Bei einem Vergleich der Ammoniumexkretion verschiedenen Fischarten zeigt sich, dass die Exkretionsrate juveniler *Pomatoschistus microps* die höchsten Werte der in dieser Arbeit untersuchten Arten einnimmt (**Tab. 4.1**). Die Exkretionsrate der juvenilen Tiere ist vergleichbar mit den hohen Raten, wie sie der adulte Mondährenfisch *Menidia menidia* aus dem Gezeitenbereich vor Georgetown (Northern Inlet, South Carolina) zeigt (Haertel-Borer et al. 2004). Die dargestellten Raten liegen aber dennoch im Bereich der Durchschnittswerte für 0,8-2 g schwere Fische von 0,06-0,3  $\mu\text{mol} \cdot \text{mg TM}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  (Meyer & Schultz 1985a). Ein Vergleich der Ammoniumexkretion von *P. microps* mit der Rate von *P. minutus* ist nur vorsichtig möglich. Es handelt sich bei diesen Gobiidae zwar um nah verwandte Arten in Koexistenz, es muss allerdings das Alter berücksichtigt werden. Bei den Versuchsreihen mit *P. minutus* wurden adulte Tiere auf die Ammoniumexkretion nach Akklimation auf 6°, 10° und 15° C untersucht. Die Vorgehensweise und Methode war die gleiche, wie in der vorliegenden Arbeit. Angaben über die Ammoniumexkretion juveniler Sandgrundeln liegen nicht vor. Die Exkretionsrate von *P. microps* bei 20° C nimmt fast zweifach höhere Werte an, als *P. minutus* nach Akklimation auf 15° C.

Die Ammoniumexkretion adulter Gobiiden in einem Felsriff vor Santa Catalina Island (Kalifornien) in einem mit dieser Arbeit vergleichbaren Temperaturbereich von 15°-19° C beträgt 5,2-6,7  $\mu\text{mol} \cdot \text{g TM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  für die Blaustreifengrundel *Lythrypnus dalli* und die Schwarzaugengrundel *Coryphopterus nicholsi* (Bray et al. 1988). Diese Raten sind vergleichbar mit den Exkretionsraten von *P. minutus* bei 15° C und liegen im gleichen Bereich, wie er für eine Vielzahl anderer Arten angegeben wird (Meyer & Schultz 1985a; Schaus & Vanni 2000). Die Ammoniumexkretion von *P. microps* ist demnach nicht viel zu hoch bemessen. Sie liegt mit ca. 9-12  $\mu\text{mol} \cdot \text{g TM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  noch weit unter den Raten, die Haertel-Borer et al. (2004) für Fische aus dem Gezeitenbereich vor Georgetown angeben.

Dort erreicht die Ammoniumexkretion der Brasse *Lagodon rhomboides* und des Zebra-Überschneiders *Leiostomus xanthurus* im Sommer sogar Raten von über 20,7 bzw. 15,6  $\mu\text{mol} \cdot \text{g} \cdot \text{TM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (Haertel-Borer et al. 2004).

Verschiedene Autoren beschreiben Unterschiede in den Aktivitätsrhythmen bodennah lebender Fische im Tagesgang, d.h. in Abhängigkeit zu den Gezeiten und zur Tageszeit. Fonds & Veldhuis (1973) schließen aufgrund ihrer Respirationsmessungen auf eine Tagaktivität von *P. microps*. In der Nacht ist der Sauerstoffverbrauch des Erhaltungsstoffwechsels von *P. microps* geringer als während des Tages (Fonds & Veldhuis 1973). Del Norte-Campos & Temming (1994) wiesen bei ihrer 24-stündigen Erhebung in der Sylt-Rømø Bucht einen Aktivitätsanstieg von *P. microps* synchron mit dem Sonnenaufgang um 4 Uhr, aber auch zeitgleich mit dem Einsetzen des Flutstroms in die Sylt-Rømø Bucht nach.

Bei *P. minutus* hingegen zeigte sich die maximale Aktivität in der Morgendämmerung (ca. 4 Uhr) und mit einem geringer ausgeprägten Aktivitätsanstieg in der Abenddämmerung, so dass sie für *P. microps* eine Tagaktivität vorschlagen (del Norte-Campos & Temming 1994; del Norte-Campos 1995). Den Untersuchungen von Magnhagen & Wiederholm (1982a) zu Folge zeigt *P. microps* eine klare Tagaktivität mit Aktivitätsmaxima in der Morgendämmerung. Die Aktivität im Tagesgang von *P. microps* korrelierte bei diesen Untersuchungen sehr eng mit der ebenfalls rhythmischen Aktivität des Hauptbeutetiers (Amphipoden) (Magnhagen & Wiederholm 1982a).

In Bezug auf die Ammoniumexkretion von *P. microps* konnte jedoch im Tagesgang keine Veränderungen im Verhältnis von Exkretionsrate/Zeit nachgewiesen werden. Es ist somit denkbar, dass die Ammoniumexkretion von *P. microps* überhaupt keine Rhythmen ausbildet, oder dass diese bei den Jungtieren noch nicht ausgeprägt ist. Des Weiteren ist es möglich, dass unter konstanten Laborbedingungen während der Akklimation ein innerer Rhythmus verloren ging, bzw. statistisch nicht mehr anhand der Exkretionsraten evaluiert werden kann.

Fische der Gezeitenzone und Ästuare sind im Allgemeinen sehr robuste Tiere (Horn & Gibson 1991). In Bezug auf die Schwimmaktivität und den gleichzeitigen Sauerstoffverbrauch können z.B. Unterschiede der Habitatpräferenz aus den Respirationsraten abgeleitet werden, weil sich darin die Leistungsfähigkeit beim Schwimmen widerspiegelt (Fonds & Veldhuis 1973). *P. microps* hat den Autoren zur Folge ein größeres Aktivitätsfenster zur Verfügung als *P. minutus* und sei somit

besser an starke tidale Strömungen und größere Temperaturschwankungen angepasst. Dies sind Bedingungen, wie sie im Eulitoral des Wattenmeers z.B. in der Sylt-Rømø Bucht vorkommen.

Deutlich wird die Habitatpräferenz ebenfalls in Relation zur Wassertemperatur. *P. microps* scheint eine höhere obere kritische Temperatur ( $T_c$ ) zu besitzen als *P. minutus* (Fonds & Veldhuis 1973). *P. microps* kann somit das obere Eulitoral besiedeln ohne physiologisch beeinträchtigenden Wassertemperaturen ausgesetzt zu sein. Letztlich erscheinen die gewählten Akklimationszeiten deshalb ausreichend, weil kleine Temperaturschwankungen toleriert werden. Somit können die dargestellten Exkretionsraten juveniler *P. microps* aufgrund der oben genannten Gründe als verlässliche Angaben gelten.

#### 4.1.3. Die Sandgarnele *Crangon crangon*

Hauptcharakteristikum mariner und limnischer Crustacea ist die Ammoniotelie. Diese Eigenschaft separiert die Crustacea von anderen Klassen der Arthropoda und stellt sie in Bezug auf die Exkretion in die Nähe der Teleostei. Aber auch innerhalb der aquatischen Crustacea gibt es ein weites Spektrum physiologischer Anpassungen an die Umweltbedingungen (Regnault 1987).

Die Ammoniumexkretion adulter Sandgarnelen *Crangon crangon* entspricht von der Größenordnung her nicht den Angaben über Exkretionsraten von *C. crangon* anderer Quellen (**vgl. Tab. 4.1**). Die Ausscheidung von Ammonium war um den Faktor 10 geringer. Sie lag aber in der gleichen Größenordnung wie bei der Strandkrabbe *Carcinus maenas* bzw. einem Einsiedlerkrebs *Pagurus* sp. (Bray & Miller 1981; Spaargaren 1982). Diese Unterschätzung ergibt sich zum Teil durch die hohen Standardabweichungen der in **Tab. 3.1** dargestellten Raten. Diese waren größer als die Mittelwerte und müssen deshalb bei der Bewertung der Daten von *C. crangon* berücksichtigt werden. Auffallend war jedoch, dass bei etwa 5% der Messintervalle die Messwerte negative Exkretionsraten zeigen. Dies ist jedoch nur durch hohe Aufnahmeraten planktonischer Organismen in den Aquarien erklärbar. In den Kontrollaquarien wurden allerdings keine Aufnahmen zwischen zwei Messintervallen beobachtet.

Möglich ist auch, dass die Tiere schlecht gefüttert wurden. Beobachtungen des Fressverhaltens bei der Fütterung sprechen gegen diese Annahme. Das eingebrachte Futter wurde sofort von *C. crangon* angenommen und es mussten in regelmäßigen Abständen Futterreste entfernt werden. *C. crangon* hat jedoch sehr schnelle Verdauungsraten von ca.  $0,6\% \text{ Körpermasse} \cdot \text{h}^{-1}$  (Pihl & Rosenberg 1984 in del Norte-Campos 1994). Aus diesem Grund könnte die hohe Verdauungsrate dafür verantwortlich sein, dass die dem Futter entsprechende Ammoniumexkretion schon vor Besatz der Messaquarien erfolgte. Demnach wären die in dieser Arbeit dargestellten Exkretionsraten als eine konservative Grundrate anzusehen.

Es ist weiterhin möglich, dass die Verwendung von Sprudelsteinen die Menge exkretierten gelösten Ammoniums verringerte. Aufsteigende Luftblasen können Ammonium aus dem Wasser ausgasen, so dass ein Nettoverlust von Ammonium die Folge ist. Gestützt wird diese These durch die Beobachtung von *C. crangon*, die sich bevorzugt in der Nähe der Sprudelsteine aufhielten. Dieses Verhalten wurde nicht durch Sauerstoffmangel verursacht, da die Sauerstoffsättigung nicht unter 88% lag (vgl. **Tab. 2.2**).

Im Zusammenhang mit der Ausgasung wäre es sinnvoll gewesen, die Untersuchungen in abgeschlossenen Systemen z.B. in schwimmenden Plastikbeuteln oder Kammern durchzuführen (Bray & Miller 1981; Haertel-Borer et al. 2004). Die Anwendung der genannten Methoden war als Vergleich zwischen Exkretionsraten aus der konstanten Laborhaltung zur *in vivo* Exkretion geplant. Die Versuche wurden jedoch nicht durchgeführt, weil erstens die vergeblichen Fangversuche von *Pomatoschistus minutus* viel Zeit in Anspruch nahmen und zweitens der begrenzte Zeitrahmen der Diplomarbeit die Erarbeitung äquivalenter Daten erforderte.

Es zeigte sich eine für juvenile Tiere erwartungsgemäß höhere Exkretionsrate. Die Exkretionsraten waren mit  $5,5\text{-}9 \mu\text{mol} \cdot \text{g TM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  signifikant um ein zehnfaches höher als die für adulte *C. crangon* dargestellten Raten (**Tab. 4.1**). Die Rate juveniler *C. crangon* lag in der gleichen Größenordnung, wie sie für adulte *C. crangon* und andere Decapoda, z.B. die Schwimmgarnelen *Palaemonetes* sp. angegeben werden (Hunter 1991 in Hunter & Uglow 1998; Hunter & Uglow 1998; Haertel-Borer et al. 2004).

Es konnte weder bei adulten noch bei juvenilen *C. crangon* eine Veränderung der Exkretionsrate in Abhängigkeit zur Tageszeit, bzw. zu den Tidenrhythmen ermittelt

werden. Die Sandgarnele zeigt im Freiland die höchste Aktivität während der Nacht mit der Hauptaktivität in der Dämmerung und während des Richtungswechsels des Gezeitenstroms (del Norte-Campos & Temming 1994; del Norte-Campos 1995). Die meisten Individuen können in der Sylt-Rømø Bucht zum Beispiel bei nächtlichem Hochwasser und bei Vollmond gefangen werden (P. Walter, pers. Mitt. 2004).

#### 4.1.4. Die Wattschnecke *Hydrobia ulvae*

Die Größenordnung der Ammoniumexkretion der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* entsprach den Raten, wie sie für *H. ulvae* und andere Gastropoda ermittelt wurden (vgl. **Tab. 4.1**). Die stündliche Ammoniumexkretion bei 15° C betrug ca. 5,8  $\mu\text{mol} \cdot \text{g} \cdot \text{AFTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Diese Rate ist fast identisch mit der ebenfalls in kleinen Mikrokosmen bei 15° C gemessenen Rate (5,1  $\mu\text{mol} \cdot \text{g} \cdot \text{AFTM}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ), die Parsons & Wilson (1997) beschreiben. Die Exkretion der gebänderten Turbanschnecke *Tegula eiseni* der Felsriffgemeinschaft vor Santa Catalina Island zeigt bei 15-19° C ebenso mit *H. ulvae* identische Exkretionsraten (Bray et al. 1988).

Parsons & Wilson (1997, und Zitate darin) gehen davon aus, dass die Exkretionsraten kleiner Tiere (*H. ulvae*) im Allgemeinen höher sind als die von größeren Schnecken (*Thais lapillus*). Erneut scheint die Hypothese der höheren massenspezifischen Exkretionsrate kleinerer Tiere bestätigt.

Vom Zeitpunkt der Probennahme in der Seegraswiese bis zum Einsetzen der Schnecken in die Kammern waren durch die nötigen Arbeitsschritte bedingt etwa drei Stunden vergangen. Wenn die Nahrung nicht limitiert ist steigt bei *H. ulvae* einerseits die Verdauungsrate, so dass die Effizienz der Nahrungsverwertung, der Absorption, in Folge dessen absinkt. Andererseits nimmt die Koprophagie zu (Carefoot 1987). Legt man die für *H. ventrosa* publizierte absolute Zeit für die Verdauung eines  $^{14}\text{C}$  markierten Futters zu Grunde (35 min) (Kofoed 1975), deutet sich eine Unterschätzung der Exkretionsrate von *H. ulvae* an. Die Übertragung der Verdauungsrate von *H. ventrosa* auf *H. ulvae* ließe nämlich vermuten, dass der größte Anteil der im Freiland aufgenommenen Nahrung bis zum Besatz der Kammern verdaut und der Stickstoff bereits ausgeschieden wurde. Demzufolge bestünden die dargestellten Raten der Ammoniumexkretion zu einem unbekanntem

Anteil aus exkretiertem Stickstoff der Verdauung der Faeces, die während des Versuchs aufgenommen wurden.

Die bei allen Versuchen mit *H. ulvae* zu beobachtende Abnahme der Phosphatkonzentration steht kontrovers zu den erwarteten Freisetzungen (siehe 1.4). Es wurde angenommen, dass die Faeces Phosphat freisetzen und ein rascher mikrobieller Abbau die Freisetzung von ortho-Phosphat über die Zeit vergrößere (Parsons & Wilson 1997). Die Freisetzung von Ammonium und Phosphat aus Fischfaeces ist von der Temperatur und dem pH-Wert abhängig (Kibria et al. 1997). Die Besiedlung durch Mikroorganismen steigert außerdem den Nährwert der Faeces, zumal dies die ernährungsphysiologische Grundstrategie der Koprophagie ist (Carefoot 1987). Interessant ist, dass auch Parsons & Wilson (1997) bei einer Akklimatationstemperatur von 5° C eine Phosphataufnahme in den mit *H. ulvae* besetzten Kammern beobachteten, während sie für höhere Akklimatationstemperaturen Freisetzungen angeben. Die bei Schnecken typischen Epibiosen auf den Schalen könnten Phosphat, aber ebenso Ammonium aufgenommen bzw. komplexiert haben (Parsons & Wilson 1997; Gillan & Cadée 2000).

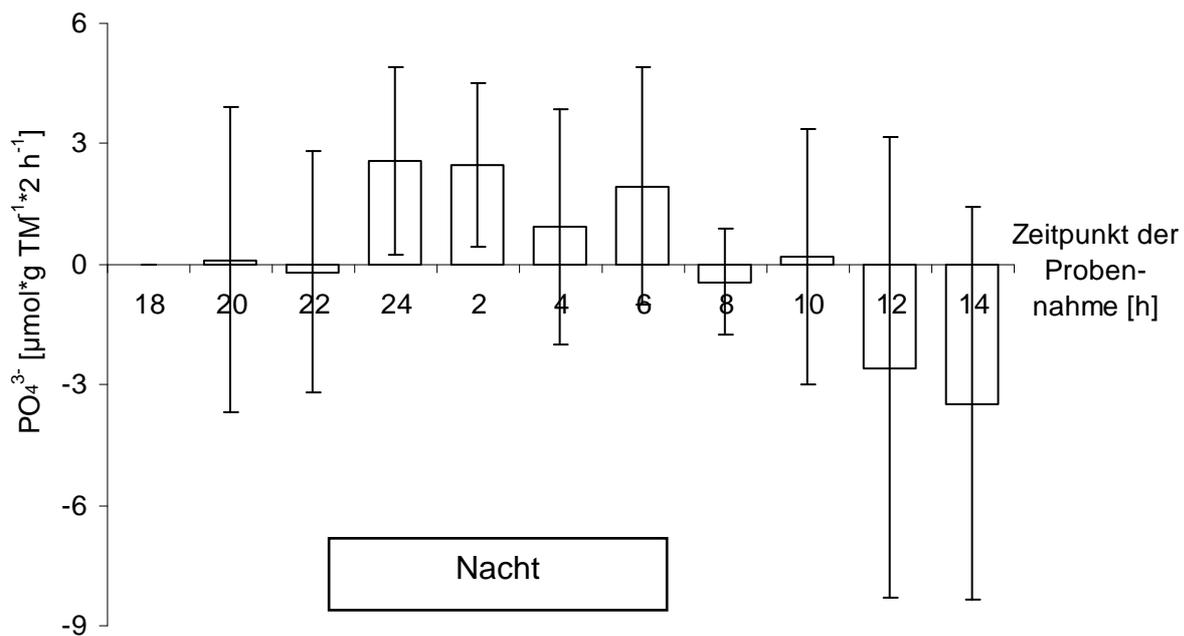
Prämisse für die mikrobielle Besiedlung und Zersetzung der Faeces ist das Vorhandensein der entsprechenden Bakterien im Kammerwasser. Es wurde bei Untersuchungen zur bakteriellen Veränderung der Nährstoffkonzentration nach entsprechender zweifacher Filtration gezeigt, dass sich die Konzentrationen im Untersuchungszeitraum nicht veränderte (Kürten 2003, unveröffentlicht). Durch die zweifache Filtration wurde also möglicherweise ein großer Anteil der Bakterien aus dem Wasser entfernt, so dass die Besiedlung der Faeces in zweifach gefiltertem Wasser verzögert ist. Die beobachteten Veränderungen der Nährstoffkonzentrationen können nicht quantifiziert werden und sind unabhängig von der Ammoniumexkretion von *H. ulvae* im eigentlichen Sinn. Folglich steigt der Anteil an den Konzentrationsveränderungen zugunsten der Epibiosen an. Die Quantität dieser Nährstoffsinke kann mit den angewandten Methoden nicht eingegrenzt werden.

Es konnte nur während einer Messreihe eine Veränderung im Tagesgang beobachtet werden (s.u.), obwohl es in Abhängigkeit zur Tageszeit, zur Wasserbedeckung und zur Individuendichte Verhaltensänderungen zu geben scheint. Dies wird kontrovers diskutiert (Barnes 1981; Barnes 1986; López-Figueroa & Niell 1987; Armonies 1992; Barnes 2003). Einerseits konnte in Mikrokosmen ein 24,5 Stunden Rhythmus bei konstanter Dunkelheit und beständiger Wasserbedeckung ermittelt werden, bei der

92% aller Tiere aktiv waren. Ohne Wasserbedeckung waren allerdings noch 62% der Tiere aktiv. Barnes (1986) schließt auf einen größeren Einfluss von Licht auf die Aktivität im Vergleich zur Wasserbedeckung. Die boreale Lage der Sylt-Rømø Bucht mit einer ausgeprägten Dämmerungs- und einer sehr kurzen Nachtphase im Sommer (>1 h, bzw. <6 h) könnte dafür verantwortlich sein, dass *H. ulvae* ständig aktiv ist.

Es wurde beobachtet, dass Veränderungen der Individuendichte in den Mikrokosmen das Verhalten, z.B. die Futteraufnahme und die Ressourcenerschließung beeinflusst. Eine Individuendichte von  $1,6 \text{ Ind.} \cdot \text{cm}^{-1}$  scheint dabei ein entscheidender Grenzwert zu sein (Barnes 1981; López-Figueroa & Niell 1987; Blanchard et al. 2000). Deshalb wurde die Ammoniumexkretion bei verschiedenen Individuendichten verglichen. Die Exkretionsrate war bei einer Dichte von  $0,6 \text{ Ind.} \cdot \text{cm}^{-1}$  nicht signifikant höher als bei  $2,5 \text{ Ind.} \cdot \text{cm}^{-1}$  (2-fakt. ANOVA,  $p < 0,21$ ). Da das Experiment bei einer Wassertemperatur von  $18^\circ \text{C}$  durchgeführt wurde, wird der Mittelwert beider Raten mit den Exkretionsraten bei  $15^\circ$  und  $22^\circ \text{C}$  verglichen (siehe **3.1.4**).

Es zeigt sich, dass die Ammoniumexkretion bei  $18^\circ \text{C}$  höher ist als bei den anderen beiden Temperaturen, so dass auf ein dortiges Temperaturoptimum geschlossen werden kann. Bei den anderen beiden Messreihen wurde eine höhere Individuendichte eingesetzt, um mögliche Signale innerhalb des Tagesverlaufs zu verstärken. Es muss aber bedacht werden, dass mit der Anzahl der eingesetzten Schnecken ebenfalls die Gesamtoberfläche der Schalen steigt und damit der Anteil der Epibiosen größer wird. Somit ist es denkbar, dass die Nährstoffaufnahme der epibiontischen Organismen im Verhältnis zu den niedrigen Individuendichten bei  $18^\circ \text{C}$  quantitativ geringer ist als bei den anderen Messreihen. In wie fern die Aufnahme von Phosphat qualitativ durch autotrophe Organismen hervorgerufen wird, kann möglicherweise anhand der **Abb. 4.1** gezeigt werden. Während der Lichtphase war eine Abnahme der Phosphatkonzentration zu beobachten, während die Phosphatkonzentration in der Nacht anstieg. Der Unterschied im Tag/Nachtvergleich war jedoch nicht signifikant ( $p < 0,082$ ,  $n = 24$ ). Dennoch scheint die Lichtabhängigkeit bestätigt. Die mögliche Auswirkung autotropher Organismen auf die Nährstoffkonzentration konnte allerdings nur bei geringer Individuendichte beobachtet werden.



**Abb. 4.1.:** Mittelwert und Standardabweichung der Phosphatkonzentration bei der Messreihe mit geringer *Hydrobia ulvae* Dichte (jeweils n=6).

Vermutlich ist ab einer gewissen Individuendichte so viel Schalenoberfläche vorhanden, dass kleine Veränderungen nicht mehr ins Gewicht fallen.

Die epibiontischen eisenhaltigen Krusten (Fe III) auf den Gehäusen von *H. ulvae* unterscheiden sich von anderen Epibiosen, durch den Einschluss einer großen Anzahl von Bacillariophyceae (Gillan & Cadée 2000). Aus diesem Grund generalisieren Gillan & Cadée (2000), dass der Einfluss der Epibiosen bei ökologischen Studien des Wirts immer mit in Betracht gezogen werden muss.

Nur bei der 15° C-Messreihe wurde eine Korrelation der Exkretionsraten mit den Gezeiten festgestellt. Die Exkretionsrate war in dem Zeitraum von drei Stunden vor, bis drei Stunden nach Hochwasser signifikant höher. Dies lässt den Schluss zu, dass *H. ulvae* die Ammoniumexkretion beim Trockenfallen einstellt und bei Hochwasser akkumulierte Stoffwechselprodukte vermehrt ausscheidet. Prämisse für die Persistenz eines gezeitenabhängigen Exkretionsmusters unter konstanten Laborbedingungen ist jedoch eine „Innere Uhr“. Die unterschiedlichsten Angaben über Aktivitätsrhythmen von *H. ulvae* legen somit eine Variabilität nahe.

Die raschen Verdauungsraten, wie sie für *H. ventrosa* angegeben werden, haben möglicherweise auch einen Einfluss auf die Zusammensetzung der Faeces. Die Elementaranalyse der Faeces ergab mit  $1,2 \pm 0,2\%$  Stickstoff in der Trockenmasse einen etwas niedrigeren Wert, wie ein Vergleich des Stickstoffgehaltes von Faeces

verschiedener Arten zeigt (Carefoot 1987). Dies ergibt sich vielleicht durch die Koprophagie. Den Tieren standen während des Experiments nur die Faeces als Nahrungsquelle zur Verfügung, so dass die organische Masse möglicherweise schon mehrere Durchgänge durch das Verdauungssystem der Schnecken hinter sich hat.

#### 4.2. Lipidanalyse

Die kürzeste und effektivste Nahrungskette ist die Kette der Weidegänger, die das Mikrophytobenthos über *Hydrobia ulvae* mit der Makrofauna verbindet (Asmus 1994). Den effizienten Energiefluss des kleinen Nahrungsnetzes (*grazing food chain*) beschreiben (Asmus & Asmus 1985). Weil *H. ulvae* aufgrund der hohen Individuenzahl einen wichtigen Einfluss auf das Nährsalzgefüge und die Nahrungsketten hat, wurde zusätzlich versucht, ein Einblick in die Energieflüsse der Nahrungskette zu gewinnen. Die Weitergabe von Lipiden aus der Primärproduktion innerhalb der Nahrungskette stellt ein wichtiges Bindeglied zwischen verschiedenen Nahrungsnetzen dar (Brockhoff et al. 1964). Die wichtige Funktion von *Crangon crangon* bei der Verknüpfung von benthischen und pelagischen Nahrungsnetzen ist auch für *H. ulvae* denkbar. Ausgehend von der Primärproduktion werden mit der Nahrung Peptide und Lipide von den Primärkonsumenten aufgenommen weitergegeben und innerhalb der Nahrungsketten modifiziert (Brockhoff et al. 1964). Somit beeinflusst *H. ulvae* auch als Beuteorganismus ganz entscheidend die Richtung der Energieweitergabe an höhere trophische Ebenen und indirekt ebenfalls die Nährsalzbilanz des Ökosystems.

Lipide werden von Mollusken (*Littorina littorea*) im Sommer angereichert und dienen der Energieversorgung im Winter und dem Gonadenwachstum (Williams 1970). *H. ulvae* konsumiert im Wesentlichen Mikrophytobenthos sowie Aufwuchsalgen auf Seegräsern (Schanz et al. 2000).

Der Lipidgehalt von *H. ulvae* war relativ gering. Aufgrund der geringen Anzahl Replikate (n=3) kann mit den zur Verfügung stehenden statistischen Tests zwischen den Lipidgehalten der drei Versuchstage nicht signifikant differenziert werden. Der Gesamtlipidgehalt am ersten Versuchstag zeigte eine sehr große Standardabweichung. An den anderen beiden Versuchstagen war die Standardabweichung wesentlich kleiner. Der Lipidgehalt betrug 0,2-4,4 mg\*g org. C<sup>-1</sup>

und es wird ein mittlerer Gesamtlipidgehalt von  $2,0 \text{ mg} \cdot \text{g org. C}^{-1}$  als repräsentativ für die Sommermonate angegeben.

Die untersuchten *H. ulvae* wiesen nur geringe Anteile von typischen Speicherlipiden auf, wie die chromatographische Auftrennung der Lipidklassen ergab. Folglich ist der Anteil der Phospholipide und anderer Struktur lipide, wie Sterole, entsprechend hoch. Bezogen auf den Gesamtlipidgehalt enthielt *H. ulvae*  $1,6 (0,2-3,4) \text{ mg Phospholipide} \cdot \text{g org. C}^{-1}$  und etwa  $0,2 (0,02-0,4) \text{ mg} \cdot \text{g org. C}^{-1}$  Sterole. Die Anteile der Lipidklassen veränderten sich zwischen den drei Versuchstagen kaum.

Wozu werden Wattschnecken in großen Massen von höheren Organismen aufgenommen? In Bezug auf die Nahrungskette, die das Mikrophytobenthos über *H. ulvae* mit den Fischen und Vögeln verbindet, bleibt festzuhalten, dass die Wattschnecken im Nahrungsspektrum der Prädatoren nur sehr geringe Mengen energiereicher Verbindungen weitergeben. Wachsester, typische energiereiche Speicherlipide mariner Evertebraten, kamen kaum vor (ca. 3%). Da aber Fische und Vögel *H. ulvae* in großen Anzahlen aufnehmen, muss davon ausgegangen werden, dass die effiziente Weitergabe von Energie in der Nahrungskette im hier untersuchten Fall insbesondere durch die Aufnahme von Phospholipiden und Sterolen erfolgt. Die Elementaranalyse zeigte, dass *H. ulvae* mit ca. 5% der Trockenmasse bzw. 41% des organischen Anteils ebenfalls einen nur sehr geringen Proteingehalt haben und Proteine deshalb kaum eine wichtige Rolle spielen. Die Dominanz der Phospholipide im Vergleich zu den Anteilen der anderen Lipidklassen unterstreicht die geringe Abhängigkeit von *H. ulvae* von Fettreserven. Letztlich ist aber wohl die Verfügbarkeit und zahlenmäßige Dominanz der Wattschnecken das ausschlaggebende Kriterium, warum *H. ulvae* gefressen wird.

Die Auswertung der Gaschromatographiedaten war im Vergleich mit dem Eichstandard Marinol teilweise nur recht ungenau möglich, weil die Elutionszeiten einzelner Wattschnecken-Fettsäuren von diesem Standard abwichen. Ein mit dem Gaschromatographen gekoppeltes Massenspektrometer (GC/MS) hätte ohne aufwendige Analytik näher darüber Aufschluss geben können, war aber nicht verfügbar. Die Zusammensetzung der Fettsäuren veränderte sich zwischen den drei Versuchstagen nur geringfügig und es konnten für Gastropoda typische Fettsäuren nachgewiesen werden (Brockerhoff et al. 1963; Jeong et al. 1998).

In den Proben war ein großer Anteil an nicht zuzuordnenden Substanzen enthalten, die möglicherweise aus Verunreinigungen auf den Schalen der Tiere resultierten. Die Extrakte der Homogenate waren durch Pigmente (Chlorophylle) zum Teil stark grün gefärbt. *H. ulvae* weist sehr häufig verkrustete Epibiosen auf, die aus Bakterien und Mikroalgen bestehen (Gillan & Cadée 2000).

Die epibiontischen Organismen (Bacillariophyceen, Cyanobakterien) profitieren von den Ausscheidungen der Schnecken und bilden dichte Krusten vor allem an der Apertur der Schalen (Gillan & Cadée 2000). Alles in allem muss bei der Bewertung des Nährwerts der Wattschnecken der Bewuchs mit epibiotischen Gemeinschaften auf den Schalen von *H. ulvae* berücksichtigt werden. Die möglicherweise aus den Aufwüchsen resultierenden Elutionsmaxima der Chromatogramme werden als unbekannte Komponenten dargestellt. Dieser Anteil betrug ca. 23%.

Die Verteilung der einzelnen Fettsäurekomponenten, und deren Verhältnis zueinander, können als Biomarker innerhalb mariner Nahrungsnetze verwendet werden und geben Aufschluss über die Ernährungsweise der Arten (Graeve et al. 1997; Auel et al. 2002). Anhand einer umfangreichen Analyse essbarer mariner Evertebraten zeigen Jeong et al. (1998), dass herbivore Gastropoda einen hohen Anteil an 20:4(n-6) Fettsäuren aufweisen. Diese Fettsäure konnte in *H. ulvae* in keiner Probe nachgewiesen werden. Die Eikosapentaensäure 20:5(n-3) hingegen kann als eine für Gastropoden typische Hauptkomponente der Fettsäurezusammensetzung betrachtet werden (Jeong et al. 1998) und ist auch bei *H. ulvae* die häufigste Fettsäure. Eikosapentaensäure ist unter anderem ein wichtiger Bestandteil von Zellmembranen (Ten Hoor & de Deckere 1981).

Eine andere Schneckenart, die auch in der Gezeitenzone der Sylt-Rømø Bucht vorkommt, ist *Littorina littorea*.

Ackman et al. (1971) untersuchten die Lipidzusammensetzung von verschiedenen Mollusken vor Nova Scotia, u.a. auch *L. littorea*. Die Lipide der untersuchten Arten waren für Gastropoden typisch (Ackman et al. 1971) und entsprachen qualitativ den bei *H. ulvae* nachgewiesenen Fettsäuren. Auffallend war bei *L. littorea* erneut die Dominanz der 20:5(n-3), 20:1 aber auch der 18:1 Fettsäure (Ackman et al. 1971).

Als weitere für Gastropoda typische Fettsäuren mit geringeren Anteilen werden die beiden Fettsäuren 16:1(n-7) und 22:6(n-3) angegeben (Jeong et al. 1998). Beide Fettsäuren konnten bei *H. ulvae* nachgewiesen werden.

Graeve et al. (1997) und Auel et al. (2002) verwenden unter anderem mehrfach ungesättigte Fettsäuren mit 18 C Atomen als wichtige Biomarker. Ein wichtiges Indiz für die Anwesenheit von Bacillariophyceen in der Nahrung ist die Fettsäure 16:1(n-7) (Nevenzel 1989; Graeve et al. 1997; Auel et al. 2002). Die Lipide von Dinoflagellaten enthalten für gewöhnlich hohe Anteile der beiden Fettsäuren 18:4(n-3) und 22:6(n-3) (Sargent et al. 1987; Nevenzel 1989; Graeve et al. 1994). Die Fettsäure 18:4(n-3) war nur in einer Probe mit einem Anteil unter 0,5% des Gesamtlipids, und die Fettsäure 22:6(n-3) im Mittel mit einem Massenanteil von weniger als 3% vorhanden. Dies lässt den Schluss zu, dass Dinoflagellaten kaum eine bedeutende Rolle im Nahrungsspektrum von *H. ulvae* spielen.

Die mehrfach ungesättigten Fettsäuren mit 18 C fehlen typischerweise in Bacillariophyceen, während Palmitin- und Eikosapentaensäure die Lipidzusammensetzung dominieren (Kates & Volcani 1966; Ackman et al. 1968; Chuecas & Riley 1969; De Mort et al. 1972; Nevenzel 1989). Mit einem Massenanteil unter 3,5% waren die beiden Fettsäuren 18:2 und 18:3 vertreten. Linolensäure 18:3(n-3) ist eine in Grünalgen (*Ulva lactuca*, *Enteromorpha* sp.) und Seegräser typische Fettsäure (Nevenzel 1989). Ein niedriges Verhältnis der Fettsäuren 18:1(n-9)/18:1(n-7), wie es bei den untersuchten *H. ulvae* vorhanden ist, deutet auf eine Lebensweise als Suspensionsfresser und nicht auf Carnivorie hin (Graeve et al. 1997).

Die in *H. ulvae* nachweisbaren Fettsäurekomponenten legen nahe, dass *H. ulvae* überwiegend, aber nicht nur Bacillariophyceen als Nahrungsquelle nutzt. Welche Nahrungsquellen genutzt werden, zeigt auch das Verhältnis der Fettsäuren zueinander an. Eikosapentaensäure 20:5 und Dokosahexaensäure 22:6(n-3) sind die häufigsten mehrfach ungesättigten Fettsäuren marinen Ursprungs und reichern sich durch die Nahrungskette z.B. in den Triacylglycerinen von Fischen an (Brockerhoff et al. 1964).

Auch bei Muscheln (*Crassostrea gigas*, *Mytilus* sp., *Ostrea* sp.) und Cephalopoden scheinen die Lipide Eikosapentaensäure und Dokosahexaensäure nach der Palmitinsäure die wichtigsten Fettsäuren zu sein (Kates & Volcani 1966; Voogt 1972). Aus diesem Grund liegen die für *H. ulvae* beschriebenen Fettsäuren und deren Massenanteile sehr gut in der Größenordnung anderer mariner Mollusca.

#### 4.3. Nährstoffbeitrag zum Gesamtsystem Sylt-Rømø Bucht:

Die Sylt-Rømø Bucht ist ein flaches, lagunenartiges Ökosystem mit einem Mosaik aus eu- und sublitoralen Muschelbänken, Seegraswiesen und Sandwatten. Die Seegraswiesen leisten einen signifikanten Beitrag am gesamten Stoffumsatz des Gezeitenbereichs, obwohl sie nur 12% der Fläche der Sylt-Rømø Bucht einnehmen (Asmus & Asmus 2000). In der Gesamtbilanz der Nährstoffe ist das Eulitoral eine Nährstoffquelle. Die Senkenfunktion von Seegraswiesen (*Zostera noltii*) wirkt der Quellenfunktion des Gesamtsystems bei ruhigem Wetter entgegen (Asmus & Asmus 2000). Asmus & Asmus (2000) zeigen jedoch auch, dass die gesamte Seegrasfläche nicht groß genug ist, um die Richtung des Stoffflusses umzukehren, die Seegraswiesen aber dennoch signifikant zum Stoffumsatz beitragen. Eine ausführliche Darstellung der Austauschraten verschiedener Lebensgemeinschaften in der Sylt-Rømø Bucht erfolgt in Gätje & Reise (1998).

Bei der Betrachtung von Stoffflüssen muss bedacht werden, dass Bakterien, Protozoen und Zooplankton dem System keine „neuen“ Nährstoffe hinzufügen, sondern Nährstoffe der Wassersäule recyceln (Braband et al. 1990). Im Gegensatz dazu verteilen benthivore Fische „bodengebundene“ Nährstoffe im System, die somit wieder für die Primärproduktion zur Verfügung stehen. Dies folgern Braband et al. (1990) aus ihren Untersuchungen der Nährstoffflüsse in Seen. Berücksichtigt werden muss zudem die Exkretion der benthischen Makrofauna (Fukuhara & Yasuda 1989). In der Sylt-Rømø Bucht überdeckt aufgrund der hohen Biomasse speziell die Herzmuschel *Cerastoderma edule* viele Effekte der Nährstoffbilanzen (Bruns & Meyer-Reil 1998).

Diese Nährstoffaustausch-Funktionen, insbesondere die des gerichteten Stofftransports zwischen offenen Küstengebieten und den geschützten Bereichen bzw. Gezeitenzonen, konnte für marine Ökosysteme mehrfach belegt werden (Bray & Miller 1981; Meyer & Schultz 1985a; Meyer & Schultz 1985b; Cockcroft & Du Preez 1990; Cline et al. 1994; Cattrijsse et al. 1997; Reise & Lackschewitz 1998; Dame et al. 2002). Aktive Migrationen, auch gegen den Gezeitenstrom, werden im Allgemeinen von Krebsen, Fischen, Seehunden und Vögeln zwischen Eu- und Sublitoral, Nahrungs- und Rastplätzen, sowie zwischen der Sylt-Rømø Bucht und der offenen Nordsee unternommen. In Hinsicht auf die Nahrungsnetze eines Ökosystems muss speziell die Interaktion der Lebenszyklen und der Populations-

dynamiken der dominanten Arten mit den Nährstoffkreisläufen betont werden (Deegan 1993).

Im ausgedehnten Gezeitenbereich vor Georgetown (North Inlet, South Carolina) haben Stickstofffreisetzungen der Austernbänke und des Nektons einen signifikanten Einfluss auf die Primärproduktion des gesamten Ökosystems (Dame et al. 1984; Dame et al. 1992; Haertel-Borer et al. 2004). Der Beitrag von Muschelbänken in der Sylt-Rømø Bucht zum gesamten Nährstofffluss sollte nicht vernachlässigt werden, wie Studien an Austernbänken und Miesmuscheln zeigen (Asmus et al. 1998a; Asmus et al. 1998b). Im Königshafen, einem Gebiet innerhalb der Sylt-Rømø Bucht wird der Hauptflächenanteil von der Wattschnecke *Hydrobia ulvae* dominiert. Die von den Miesmuscheln *Mytilus edulis* dominierten Muschelbänke übertreffen andere Gemeinschaften in Bezug auf die flächenbezogene Sekundärproduktion (Asmus 1994). Der Hauptenergiefluss erfolgt hier jedoch ausgehend von der Primärproduktion über *H. ulvae* und *Crangon crangon* bis hin zu den Fischen.

Die Arten, die dem mobilen Epibenthos zugerechnet werden, zeigen in Bezug auf ihren Lebenszyklus Gemeinsamkeiten. Ab einer bestimmten Größe ernähren sie sich überwiegend von Makrobenthos, deren Hauptvorkommen im Eulitoral liegt. Im Gegensatz zu den kleineren Stadien verharren Sie bei Niedrigwasser aber nicht an dem Ort, wo sich ihre Beute aufhält, sondern ziehen sich bei ablaufendem Wasser in die Priele und Gezeitentümpel zurück oder verbleiben in den vom Seegraswiesen zurückgehaltenen Wasserschichten (Remane 1940; Polte et al. 2005, eingereicht).

Nach dem Konzept der benthopelagischen Kopplung (weiterführende Informationen im ausführlichen Übersichtsartikel Graf 1992) ist es denkbar, dass Garnelen, Fische und Schnecken die Nährstoffverhältnisse der Sylt-Rømø Bucht auf verschiedenen trophischen Ebenen zu beeinflussen vermögen und eine wichtige Rolle im Nährsalzhaushalt spielen.

Die in die Berechnungen eingehenden Angaben zur Flächenausdehnung der unterschiedlichen Lebensgemeinschaften des Eulitorals (135 km<sup>2</sup>) der Sylt-Rømø Bucht verwenden auch Asmus & Asmus (1998). Die Flächenangaben des Eu- und Sublitorals der Sylt-Rømø Bucht variieren, je nachdem welche Bezugspunkte zur Definition der Niedrigwasserlinie gewählt werden. Gemäß der Angaben in Asmus & Asmus (1998) entfallen 1994 0,36 Mio. km<sup>2</sup> auf Muschelbänke, auf Schlick- und Mischwatt 3,85, bzw. 13,25 Mio. km<sup>2</sup> und sowie 3,7 und 7,32 Mio. km<sup>2</sup> auf

Stromsände und hohe Sandwatten. Die größte Ausdehnung zeigte das *Arenicola*-Watt mit 67,4% der Gesamtfläche (90,99 Mio. km<sup>2</sup>). Bei den Seegraswiesen ist es nötig zwischen *Z. marina* (10,77 Mio. km<sup>2</sup>) und *Z. noltii* (4,76 Mio. km<sup>2</sup>) dominierten Wiesen zu unterscheiden, weil sie unterschiedliche Austauschraten zeigen (Asmus & Asmus 1998). Zudem sind die Individuendichten von *H. ulvae* in *Z. noltii* Wiesen höher. In den letzten Jahren zeichnet sich in der Sylt-Rømø Bucht ein Verlust der Ausdehnung von *Z. marina* dominierten Seegraswiesen zugunsten der *Z. noltii* Wiesen ab. In die Berechnung der Nährstoffbeiträge geht eine mittlere Biomasse der Wattschnecken aus beiden Habitattypen ein.

Die Exkretionsraten der drei untersuchten Arten wurden zu Biomasseangaben aus der Seegraswiese bei Kampen und den angrenzenden Gebieten in Beziehung gesetzt (Polte et al. 2005, eingereicht). Nach der Multiplikation mit den in dieser Arbeit ermittelten Ammoniumexkretionsraten ergeben sich nach Extrapolation auf die Flächenanteile der verschiedenen Gemeinschaften innerhalb der Sylt-Rømø Bucht deutliche Ammoniumfreisetzungen.

Die drei dominanten Arten *P. microps*, *C. crangon* und *H. ulvae* setzen in den Seegraswiesen 17,6-34,8 kg\*h<sup>-1</sup> und im *Arenicola* Watt 38-73,4 kg\*h<sup>-1</sup> frei, wobei die höchsten Werte im August erreicht werden (**Tab. 4.2**). Die bei der Berechnung der Seegraswiesen verwendeten Biomasseangaben der Grundeln (Polte et al. 2005, eingereicht) sind um den Faktor 10 geringer als im Vorjahr der Untersuchungen (Polte 2005, pers. Mitt.). Aufgrund dessen sollten die dargestellten Beiträge von *C. crangon* und *P. microps* unterbewertet sein.

**Tab. 4.2.:** Ammoniumfreisetzung [NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N kg\*h<sup>-1</sup>] der drei Arten *P. microps*, *C. crangon* und *H. ulvae* in der Sylt-Rømø Bucht unter Berücksichtigung der jeweiligen Biomassen, Exkretionsraten und Flächenausdehnung der Gemeinschaft.

Monat	<i>Arenicola</i> Watt [NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N kg*h <sup>-1</sup> ]	Seegraswiesen [NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N kg*h <sup>-1</sup> ]
<b>Juni</b>	41,1	17,6
<b>Juli</b>	38,0	17,7
<b>August</b>	73,4	34,8
<b>September</b>	38,1	17,9

Obwohl die Ausdehnung des *Arenicola* Watts 5,8fach größer ist, als die der Seegraswiesen zeigt ein Vergleich der Angaben in **Tab. 4.2** einen überproportional großen Beitrag des Seegrases auf. Der Beitrag der dominanten Arten beträgt im *Arenicola* Watt 2,5-4,8% am Gesamtfluss dieser Gemeinschaft im Jahresmittel. Die Bewertung des Beitrags der Seegraswiesen ist dagegen schwierig, weil keine neueren Informationen über die tatsächliche Ausdehnung der beiden Seegrasarten in der Sylt-Rømø Bucht vorliegen. Zusätzlich unterscheiden sich die Ammoniumflüsse stark. Während die *Z. marina* Wiesen  $452 \text{ kg}\cdot\text{h}^{-1}$  freisetzen, nehmen *Z. noltii* Wiesen  $4 \text{ kg}\cdot\text{h}^{-1}$  auf (Asmus & Asmus 1998). Diese Werte ergeben sich als Nettowerte aller internen Stoffzyklen der Seegraswiesen. Die Aufnahmeprozesse der Mikro- und Makroflora sind jedoch so groß, dass sie die Freisetzung der dominanten Epifauna überdecken.

Einen deutlichen Beitrag zur Bilanz der Stoffflüsse leistet insbesondere *H. ulvae* (Asmus 1994; diese Arbeit). Die Ammoniumexkretion der Wattschnecke *H. ulvae* ist in Bezug auf das Einzeltier eher gering, gewinnt aber im Zusammenhang mit der Individuendichte in natürlicher Umgebung an Bedeutung. Zum einen sitzt *H. ulvae* den Blättern des Seegrases auf und scheidet Ammonium und Faeces vor Ort aus. Stickstoff, speziell Ammonium, wird direkt von den Pflanzen und Epiphyten aufgenommen (Asmus & Asmus 1998). Die Schnecken konsumieren letztendlich nicht nur die Algen, sondern düngen die Algen auch mit ihren Exkrementen (López-Figueroa & Niell 1987). Durch Bioturbation und Veränderungen der Oberfläche werden zudem Nährstoffe, speziell Phosphat, aus dem Sediment ausgelöst (Parsons & Wilson 1997).

*H. ulvae* ist auch nach Abfließen des Wassers zur Nahrungsaufnahme in der Lage, falls der Boden feucht genug ist (Remane 1940). Da Seegras (*Zostera* sp.) einen bis zu 10 cm dicken Wasserfilm zurückhalten kann (Polte et al. 2005, eingereicht), ist *H. ulvae* in ihrer Aktivität dort nur geringfügig eingeschränkt und kann somit weiter weiden. Erst bei austrocknendem Sediment wird *H. ulvae* inaktiv (Barnes 1986), bzw. bleibt bei niedrigen Temperaturen ( $0^\circ \text{ C}$ ) im Winter sogar während der Flut im Sediment verborgen (Asmus 1984). Zum anderen sedimentieren Faecalpellets von *H. ulvae* auf der Sedimentoberfläche und bilden dort Aggregate. Dies führt zu einer erhöhten Dichte partikulären Materials, verringert aber die Sedimentstabilität (Andersen 2001; Andersen et al. 2002; Godbold 2004, pers. Mitt.). Faecalpellets werden in tiefere Bereiche des Bodens verlagert bzw. mit den Gezeitenströmungen

verfrachtet. Beim weiteren Vergleich der Stoffflüsse fällt auf, dass der gesamte Ammoniumfluss der Muschelbänke ohne Bewuchs mit Blasentang (*Fucus* sp.) kleiner ist, als der der Seegraswiesen. Der Beitrag der Muschelbänke beträgt  $13 \text{ kg} \cdot \text{h}^{-1}$ , der der Schlickwatten  $46 \text{ kg} \cdot \text{h}^{-1}$  (Asmus & Asmus 1998). Dies scheint aber eine Folge der Flächenanteile der jeweiligen Gemeinschaften. Muschelbänke umfassen gegenüber den Schlickwatten eine viel kleinere Fläche (0,18 Mio.  $\text{km}^2$  bzw. 3,85 Mio.  $\text{km}^2$ ).

Alles in allem leisten Seegraswiesen einen signifikanten Beitrag zum gesamten Stoffumsatz innerhalb des Ökosystems Sylt-Rømø Bucht (Asmus & Asmus 2000). Die dargestellten Exkretionsraten legen nahe, dass der dominanten Epifauna dabei eine wichtige Mitwirkung zukommt. Der Beitrag der untersuchten Tiere, ist in der Summe allerdings nicht groß genug, um die Stoffbilanz der Seegraswiesen (*Z. noltii*) insgesamt so stark zu verschieben, dass sich die Flussrichtung umkehrt. Des Weiteren haben Seegraswiesen mit der derzeitigen Ausdehnung ebenfalls nicht die Möglichkeit die Stoffbilanz der Sylt-Rømø Bucht von allochton zu autochton zu verschieben (Asmus & Asmus 2000). Die Gesamtbilanz und den jeweiligen Anteil innerhalb der Sylt-Rømø Bucht zeigt **Tab. 4.3**.

**Tab. 4.3.:** Beiträge der untersuchten Wattenmeerarten zur Nährsalzbilanz der Sylt-Rømø Bucht. In die Berechnung geht der Mittelwert der temperaturabhängigen Ammoniumexkretion der jeweiligen Art ein (n.d. = Werte nicht dargestellt). Bei *Pomatoschistus microps* wurden nicht die hohen Raten juveniler Tiere, sondern ein geringerer Mittelwert der Rate adulter *P. minutus* berücksichtigt. Die Biomasseangaben erfolgen für *Agonus cataphractus* aus Pohle (2004), *Pomatoschistus* sp., *Crangon crangon* Herrmann et al. (1998b), *Hydrobia ulvae* Asmus (2005, schriftliche Mitt.)

Art	Fläche [ $\text{km}^2$ ]	Biomasse [t C]	Exkretionsrate [ $\text{NH}_4^+ \text{-N mmol} \cdot \text{kg C}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ]	Flussrate Sylt-Rømø Bucht [ $\text{NH}_4^+ \text{-N kg} \cdot \text{h}^{-1}$ ]	Flussrate Sylt-Rømø Bucht [ $\text{NH}_4^+ \text{-N t} \cdot \text{h}^{-1}$ ]
<i>Agonus cataphractus</i>	401,4	2,9	1,1	0,06	n.d.
<i>Pomatoschistus microps</i>	401,4	0,2	8,2	0,02	n.d.
<i>P. minutus</i>	401,4	0,2	8,2	0,03	n.d.
<i>Crangon crangon</i>	401,4	4,6	3,4	0,29	n.d.
<i>Hydrobia ulvae</i> (Eulitoral)	135,0	25.5150,0	14,0	n.d.	66,6
<i>H. ulvae</i> (Seegras)	15,5	16.0424,9	14,0	n.d.	41,9

Es ergibt sich aus dem Jahresmittel der Biomasse und einer mittleren Exkretionsrate ein nur kleiner Anteil des Nektons ( $0,4 \text{ kg} \cdot \text{h}^{-1}$ ), gegenüber den Raten von *H. ulvae*  $66,6 \text{ t} \cdot \text{h}^{-1}$ . Im Jahresverlauf schwankt die Biomasse der jeweiligen Arten stark. Die Biomasseangaben der Garnele und der Grundeln sind deutlich unterrepräsentiert, da ein für kleine Tiere ungeeignetes Fangeschirr benutzt wurde (Herrmann et al. 1998b). Zusätzlich können die um ein vielfaches höheren Raten der Sommermonate nicht berücksichtigt werden. Aus diesem Grund sollten die angegebenen Flussraten konservativen Grundraten entsprechen. Werden die Exkretionsraten der Garnele *C. crangon*, die Hunter & Uglow (1993) angeben, in der Berechnung berücksichtigt, so steigt die über das Jahr gemittelte stündliche Ammoniumfreisetzung des Nektons auf  $1,1\text{-}2,6 \text{ kg} \cdot \text{h}^{-1}$  an. Diese Abschätzung liegt in der gleichen Größenordnung ( $0,9\text{-}2,7 \text{ kg} \cdot \text{h}^{-1}$ ), wie sie für die Monate April bis Juni nur für die beiden Arten *C. crangon* und *P. minutus* in Kürten (2003, unveröffentlicht) dargestellt werden.

In **Tab. 4.3** ist ebenfalls ersichtlich, dass die Exkretion der Wattschnecken einen um ein Vielfaches höheren Beitrag zu den Flussraten der Sylt-Rømø Bucht beiträgt. Insgesamt werden ca. 63% der Ammoniumexkretion innerhalb des Eulitorals von *H. ulvae* in den Seegraswiesen ausgeschieden.

Die Nettofreisetzung des Eulitorals erreicht  $2.035 \text{ kg} \cdot \text{h}^{-1}$  und im Sublitoral  $123 \text{ kg} \cdot \text{h}^{-1}$  (Asmus & Asmus 1998). Betrachtet man die Freisetzung der vollständigen Sylt-Rømø Bucht ( $2.158 \text{ kg} \cdot \text{h}^{-1}$ ) und vergleicht diese mit den alleine von *H. ulvae* ausgeschiedenen Mengen, so ergibt sich ohne Berücksichtigung anderer Stickstoffquellen eine Aufnahme von mindestens  $64.543,4 \text{ kg} \cdot \text{h}^{-1}$ . Folglich deuten sich enorme interne Stoffflüsse an, die mit den hier angewandten Methoden nicht repräsentativ dargelegt werden können.

Da die Ammoniumkonzentration und Phosphatkonzentrationen im Wasser der Sylt-Rømø Bucht vor allem in den Sommermonaten sehr gering sein können, haben während dieser Stickstoffmangelsituation selbst geringe Nährstoffeinträge eine verhältnismäßig große Bedeutung für die Nährstoffbilanzierung. Die Austauschraten der vollständigen Gemeinschaften, gemessen in einem Strömungskanal sind sehr viel größer als die Raten makrofaunafreier Sedimentkerne (Asmus & Asmus 1998).

Dass dabei die Ammoniumexkretion der benthischen Lebensgemeinschaften (Asmus & Asmus 1998), speziell die Beiträge der dominanten epibenthischen Wattenmeerarten eine wichtige Stickstoffquelle darstellen, wird durch diese Arbeit bestätigt. Es zeigt sich aber auch, dass die Bedeutung von Fischen und Garnelen im

Jahresmittel gegenüber den Wattschnecken zurücktritt. Eine ähnliche Bilanz führen auch Cockcroft & Du Preez (1990) aus. Aus ihren Untersuchungen schließen sie, dass der Beitrag von omnivoren Fischen am Stickstoffkreislauf geringer ist als der Anteil der penaeiden Garnelen und der Schwebgarnelen Mysidaceae (Cockcroft & Du Preez 1990).

Die Freisetzung durch die betrachteten Arten hat also eine eher lokale Bedeutung innerhalb der Habitatgemeinschaften. Die Gesamtfreisetzung ist letztlich nicht in der Lage, dass für die Primärproduktion entscheidende Stickstoff/Phosphat Verhältnis zu verbessern (Asmus & Asmus 1998). Für das gesamte Wattenmeer entlang der niederländischen, deutschen und dänischen Küste kann aber die Bedeutung des Epibenthos und des Nektons in Hinsicht auf das Nährsalzgefüge betont werden.

---

## 5. Literaturverzeichnis

- Aarnio, K. & Bonsdorf, E. (1993) Seasonal variation in abundance and diet of *Pomatoschistus minutus* (Pallas) in a northern baltic archipelago. *Ophelia* **37**(1): 19-30.
- Ackman, R.G., Hooper, S.N. und Ke, P.J. (1971) The distribution of saturated and isoprenoid fatty acids in the lipids of three species of molluscs, *Littorina littorea*, *Crassostrea virginica* and *Venus mercenaria*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* **39**: 579-587.
- Ackman, R.G., Tocher, C.S. und McLachlan, J. (1968) Marine phytoplankton fatty acids. *Journal Fisheries Research Board of Canada* **25**(8): 1603-1620.
- Andersen, N.G. (1984) Depletion rates of gastrointestinal content in common goby (*Pomatoschistus microps* (Kr.)). Effects of temperature and fish size. *Dana* **3**: 31-42.
- Andersen, T.J. (2001) Seasonal variation in erodibility of two temperate, microtidal mudflats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **53**: 1-12.
- Andersen, T.J., Jensen, K. T., Lund-Hansen, L., Mouritsen, K.N. und Pejrup, M. (2002) Enhanced erodibility of fine-grained marine sediments by *Hydrobia ulvae*. *Journal of Sea Research* **48**: 51-58.
- Armonies, W. (1992) Migratory rhythms of drifting juvenile molluscs in tidal waters of the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* **83**: 197-206.
- Asmus, H. (1984) Freilanduntersuchungen zur Sekundärproduktion und Respiration benthischer Gemeinschaften im Wattenmeer der Nordsee. List, Sylt, Dissertation, Christian-Albrechts-Universität Kiel.

- Asmus, H. (1994) Benthic grazers and suspension feeders: which one assumes the energetic dominance in the Königshafen? *Helgoland Marine Research* **48**: 217-231.
- Asmus, H. & Asmus, R. (1985) The importance of the grazing food chain for energy flow and production in three intertidal sand bottom communities of the northern Wadden Sea. *Helgoland Marine Research* **39**: 273-301.
- Asmus, H. & Asmus, R. (1990) Trophic relationships in tidal flat areas: to what extent are tidal flats dependent on imported food. *Netherlands Journal of Sea Research* **27**(1): 93-99.
- Asmus, H. & Asmus, R. (1998) Die Bedeutung der Organismengemeinschaften für den benthopelagischen Stoffaustausch im Sylt-Rømø Wattenmeer. In C. Gätje & K. Reise (Eds.), *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport-, und Stoffumwandlungsprozesse* (pp. 257-302). Springer, Heidelberg.
- Asmus, H. & Asmus, R. (2000) Material exchange and food web of seagrass beds in the Sylt-Rømø Bight: how significant are community changes at the ecosystem level? *Helgoland Marine Research* **54**: 137-150.
- Asmus, H., Asmus, R. und Hickel, W. (1998a) Biogener Austausch und Stoffumwandlungen im Sylt-Rømø Wattenmeer: Ein Überblick. In C. Gätje & K. Reise (Eds.), *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport-, und Stoffumwandlungsprozesse* (pp. 215-217). Springer, Heidelberg.
- Asmus, H., Lackschewitz, D., Asmus, R., Scheiffarth, G., Nehls, G. und Herrmann, J.P. (1998b) Transporte im Nahrungsnetz eulitoralener Wattflächen des Sylt-Rømø Wattenmeers. In C. Gätje & K. Reise (Eds.), *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport-, und Stoffumwandlungsprozesse* (pp. 393-420). Springer, Heidelberg.

- Asmus, R., Jensen, M.H., Murphy, D. und Doerffer, R. (1998c) Primärproduktion von Mikrophytobenthos, Phytoplankton und jährlicher Biomasseertrag des Makrophytobenthos im Sylt-Rømø Wattenmeer. In C. Gätje & K. Reise (Eds.), Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport-, und Stoffumwandlungsprozesse (pp. 367-391). Springer, Heidelberg.
- Auel, H., Harjes, M., da Rocha, R., Stübing, D. und Hagen, W. (2002) Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the arctic hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula*. *Polar Biology* **25**: 374-383.
- Baird, D., Asmus, H. und Asmus, R. (2004) Energy flow of a boreal intertidal ecosystem, the Sylt-Rømø Bight. *Marine Ecology Progress Series* **279**: 45-61.
- Barnes, R.S.K. (1981) An experimental study of the pattern and significance of the climbing behaviour of *Hydrobia ulvae*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **61**: 285-299.
- Barnes, R.S.K. (1986) Daily activity rhythms in the intertidal gastropod *Hydrobia ulvae* (Pennant). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **22**: 325-334.
- Barnes, R.S.K. (1990) Reproductive strategies in contrasting populations of the coastal gastropod *Hydrobia ulvae*. II. Longevity and life-time egg production. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **138**: 183-200.
- Barnes, R.S.K. (2003) Feeding rates of continually submerged *Hydrobia ulvae* vary during the daylight hours. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **83**(6): 1273-1275.
- Batrel, Y. & Regnault, M. (1985) Metabolic pathways of ammoniogenesis in the shrimp *Crangon crangon* L.: Possible role of glutamate dehydrogenase. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* **82**(2): 217-222.

- Bayerl, K. & Köster, R. (1998) Geomorphologie und Hydrographie des Lister Tidebeckens. Morphogenese. In C. Gätje & K. Reise (Eds.), *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport-, und Stoffumwandlungsprozesse* (pp. 437-462). Springer, Heidelberg.
- Blanchard, G.F., Guarini, J.-M., Provot, L., Richard, P. und Sauriau, P.-G. (2000) Measurement of ingestion rate of *Hydrobia ulvae* (Pennant) on intertidal epipelagic microalgae: the effect of mud snail density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **255**: 247-260.
- Bodekke, R. (1976) The seasonal migration of the brown shrimp *Crangon crangon*. *Netherlands Journal of Sea Research* **10**(1): 103-130.
- Bouchereau, J.-L. & Guelorget, O. (1997) Comparison of three Gobiidae (Teleostei) life history strategies over their geographical range. *Oceanologica Acta* **21**(3): 503-517.
- Bower, C.E. & Bidwell, J.P. (1978) Ionization of ammonia in seawater: effects of temperature, pH, and salinity. *Journal Fisheries Research Board of Canada* **35**: 1012-1016.
- Braband, Å., Faafeng, B.A. und Nilssen, J.P.M. (1990) Relative importance of phosphorous supply to phytoplankton production: fish excretion versus external loading. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**: 354-372.
- Bray, R.N. & Miller, A.C. (1981) The fish connection: a trophic link between planktonic and rocky reef communities? *Science* **214**: 204-205.
- Bray, R.N., Miller, A.C., Johnson, S., Krause, P.R., Robertson, D.L. und Westcott, A.M. (1988) Ammonium excretion by macroinvertebrates and fishes in a subtidal rocky reef in southern California. *Marine Biology* **100**: 21-30.

- Brett, J.R. & Zala, C.A. (1975) Daily pattern of nitrogen excretion and oxygen consumption of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under controlled conditions. *Journal Fisheries Research Board of Canada* **32**(12): 2479-2486.
- Brockerhoff, H., Ackman, R.G. und Hoyle, J.R. (1963) Specific distribution of fatty acids in marine lipids. *Archives of Biochemistry and Biophysics* **100**: 9-12.
- Brockerhoff, H., Yurkowski, M., Hoyle, J. und Ackman, R.G. (1964) Fatty acid distribution in lipids of marine plankton. *Journal Fisheries Research Board of Canada* **21**(6): 1379-1384.
- Bruns, R. & Meyer-Reil, L.-A. (1998) Benthische Stickstoffumsätze und ihre Bedeutung für die Bilanz gelöster anorganischer Stickstoffverbindungen im Sylt-Rømø Wattenmeer. In C. Gätje & K. Reise (Eds.), *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport-, und Stoffumwandlungsprozesse* (pp. 219-232). Springer, Heidelberg.
- Campbell, J.W. & Bishop, S.H. (1970) Nitrogen metabolism in molluscs. In J.W. Campbell (Ed.), *Comparative biochemistry of nitrogen metabolism: The invertebrates* (pp. 103-206). Academic Press, London.
- Cardoso, P.G., Lillebø, A.I., Pardal, M.A., Ferreira, S.M. und Marques, J.C. (2002) The effect of different primary producers on *Hydrobia ulvae* population dynamics: a case study in a temperate intertidal estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **277**: 173-195.
- Carefoot, T.H. (1987) Gastropoda. In T.J. Pandian & F.J. Vernberg (Eds.), *Energy metabolism. Bivalvia through reptilia* (pp. 90-172). Academic Press, London.
- Cattrijsse, A., Dankwa, H.R. und Mees, J. (1997) Nursery function of an estuarine tidal marsh for the brown shrimp *Crangon crangon*. *Journal of Sea Research* (38): 109-121.

- Chuecas, L. & Riley, J.P. (1969) Component fatty acids of the total lipids of some marine phytoplankton. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **49**: 97-116.
- Cline, J., East, T.L. und Threlkeld, S.T. (1994) Fish interactions with the sediment-water interface. *Hydrobiologia* (275/276): 301-311.
- Cockcroft, A.C. & Du Preez, H.H. (1990) Nitrogen and energy loss in the marine teleost *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **140**: 159-171.
- Dame, R.F., Bushek, D., Allen, D.M., Lewitus, A., Edwards, D., Koepfler, E. und Gregory, L. (2002) Ecosystem response to bivalve density reduction: management implications. *Aquatic Ecology* **36**: 51-65.
- Dame, R.F., Spurrier, J.D. und Zingmark, R.G. (1992) In situ metabolism of an oyster reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **164**: 147-159.
- Dame, R.F., Zingmark, R.G. und Haskin, E. (1984) Oyster reefs as processors of estuarine materials. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **83**: 239-247.
- De Mort, C.L., Lowry, R., Tinsley, I. und Phinney, H.K. (1972) The biochemical analysis of some estuarine phytoplankton species. I. Fatty acid composition. *Journal of Phycology* **8**: 211-216.
- Deegan, L.A. (1993) Nutrient and energy transport between estuaries and coastal marine ecosystems by fish migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 74-79.
- del Norte-Campos, A.G. (1995) Ecological studies on the coexistence of the brown shrimp, *Crangon crangon* L. and the gobies *Pomatoschistus microps* Kroyer and *P. minutus* Pallas in shallow areas of the German Wadden Sea. Hamburg, Dissertation, Universität Hamburg.

- del Norte-Campos, A.G.C. & Temming, A. (1994) Daily activity, feeding and rations in gobies and brown shrimp in the northern Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* **115**: 41-53.
- Doornbos, G. & Twisk, F. (1987) Density, growth and annual food consumption of gobiid fish in the saline lake Grevelingen, the Netherlands. *Netherlands Journal of Sea Research* **21**(1): 45-74.
- Duerr, F.G. (1968) Excretion of ammonia and urea in seven species of marine prosobranch snails. *Comparative Biochemistry and Physiology* **26**: 1051-1059.
- Ehrenbaum, E. (1936) *Naturgeschichte und wirtschaftliche Bedeutung der Seefische Nordeuropas*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Erwin Nägele) G.m.b.H., Stuttgart.
- Eleftheriou, A. & Holme, N.A. (1984) Macrofauna techniques. In N.A. Holme & A.D. McIntyre (Eds.) *Methods for the study of marine benthos* (pp. 140-216). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Folch, J., Lees, M. und Stanley, G.H.S. (1957) A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *The Journal of Biological Chemistry* **226**: 497-509.
- Fonds, M. (1973) Sand gobies in the dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces). *Netherlands Journal of Sea Research* **6**(4): 417-478.
- Fonds, M. & Veldhuis, C. (1973) The oxygen consumption of four *Pomatoschistus* species (Pisces, Gobiidae) in relation to water temperature. *Netherlands Journal of Sea Research* (7): 376-386.
- Fraser, A.J., Tocher, D.R. und Sargent, J.R. (1985) Thin-layer chromatography-flame ionization detection and the quantitation of marine neutral lipids and phospholipids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **88**: 91-100.

- Fukuhara, H. & Yasuda, K. (1989) Ammonium excretion by some freshwater zoobenthos from a eutrophic lake. *Hydrobiologia* (173): 1-8.
- Gibson, R.N. (1982) Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* (20): 363-414.
- Gillan, D.C. & Cadée, G.C. (2000) Iron-encrusted diatoms and bacteria epibiotic on *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of Sea Research* **43**(1): 83-91.
- Graeve, M., Kattner, G. und Hagen, W. (1994) Diet-induced changes in the fatty acid composition of arctic herbivorous copepods: experimental evidence of trophic markers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **182**(1): 97-110.
- Graeve, M., Kattner, G. und Piepenburg, D. (1997) Lipids in arctic benthos: does the fatty acid and alcohol composition reflect feeding and trophic interactions? *Polar Biology* **18**: 53-61.
- Graf, G. (1992) Benthic-pelagic coupling: a benthic review. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* **30**: 149-190.
- Gruner, H.-E. (1993) Teil 4: Arthropoda (ohne Insecta). In A. Kaestner (Begr.), Lehrbuch der speziellen Zoologie, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Haertel-Borer, S.S., Allen, D.M. und Dame, R.F. (2004) Fishes and shrimps are significant sources of dissolved inorganic nutrients in intertidal salt marsh creeks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **311**: 79-99.
- Hagen, W. (2000) Lipids. In R. Harris, P. Wiebe, J. Lenz, H. Skjodal und M. Huntley (Eds.), Int. Counc. Expl. Sea Zooplankton methodology manual (pp. 113-119). Academic Press.
- Hansen, H.P. & Koroleff, F. (1999) Determination of nutrients. In K. Grasshoff (Ed.), Methods of seawater analysis (pp. 159-228). Wiley-VCH, Weinheim.

- Hartenstein, R. (1970) Nitrogen metabolism in non-insect arthropods. In J.W. Campbell (Ed.), *Comparative biochemistry of nitrogen metabolism: I. The invertebrates* (pp. 299-385). Academic Press, London.
- Helfman, G.S., Collette, B.B. und Facey, D.E. (1997) *The diversity of fishes*. Blackwell Science, Inc., Oxon.
- Herrmann, J.P., Jansen, S. und Temming, A. (1998a) Fische und dekapode Krebse in der Sylt-Rømø Bucht. In C. Gätje & K. Reise (Eds.), *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport-, und Stoffumwandlungsprozesse* (pp. 81-88). Springer, Heidelberg.
- Herrmann, J.P., Jansen, S. und Temming, A. (1998b) Konsumtion durch Fische und dekapode Krebse sowie deren Bedeutung für die trophischen Beziehungen in der Sylt-Rømø Bucht. In C. Gätje & K. Reise (Eds.), *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport-, und Stoffumwandlungsprozesse* (pp. 437-462). Springer, Heidelberg.
- Hesthagen, I.H. (1971) The winter food of the gobies from one of the deeper channels of the Belt Sea, with particular reference to the sand goby, *Pomatoschistus minutus* (Pallas). *Kieler Meeresforschung* (27): 28-35.
- Higelke, B. (1998) Morphodynamik des Lister Tidebeckens. In C. Gätje & K. Reise (Eds.), *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport-, und Stoffumwandlungsprozesse* (pp. 103-126). Springer, Heidelberg.
- Horn, M.H. & Gibson, R.N. (1991) Fische der Gezeitenzone. In G. Hempel (Ed.), *Biologie der Meere* (pp. 132-138). Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Hunter, D.A. & Uglow, R.F. (1998) Setal development and moult staging in the shrimp *Crangon crangon* (L.) (Crustacea: Decapoda: Crangonidae). *Ophelia* **49**(3): 195-209.

- Ip, Y.K., Chew, S.F. und Randall, D.J. (2001) Ammonia toxicity, tolerance and excretion. In P.A. Wright & P.M. Anderson (Eds.), Nitrogen excretion (pp. 109-148). Academic Press, San Diego.
- Jackson, A.C., Rundle, S.D. und Atrill, M.J. (2002) Fitness consequences of prey depletion for the common goby *Pomatoschistus microps*. *Marine Ecology Progress Series* **242**: 229-235.
- Janssen, G.M. & Kuipers, B.R. (1980) On tidal migration in the shrimp *Crangon crangon*. *Netherlands Journal of Sea Research* **14**(3-4): 339-348.
- Jeong, B.-Y., Choi, B.-D., Moon, S.-K., Lee, J.S. und Jeong, W.G. (1998) Fatty acid composition of 35 species of marine invertebrates. *Journal of Fisheries Science and Technology* **1**(2): 232-241.
- Jobling, M. (1981) Some effects of temperature, feeding and body weight on nitrogenous excretion in young plaice *Pleuronectes platessa* L. *Journal of Fish Biology* (18): 87-96.
- Kates, M. & Volcani, B.E. (1966) Lipid components of diatoms. *Biochimica et Biophysica Acta* **116**: 264-278.
- Kattner, G. & Fricke, H.S.G. (1986) Simple gas-liquid chromatographic method for the simultaneous determination of fatty acids and alcohols in wax esters of marine organisms. *Journal of Chromatography A* **361**: 263-268.
- Kibria, G., Nugegoda, D., Fairclough, R. und Lam, P. (1997) The nutrient content and the release of nutrients from fish food and faeces. *Hydrobiologia* **357**: 165-171.
- Kofoed, L.H. (1975) The feeding biology of *Hydrobia ventrosa* (Montagu). II. Allocation of the components of the carbon-budget and the significance of the secretion of dissolved organic material. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **19**: 243-256.

- 
- Kormanik, G.A. & Cameron, J.N. (1981) Ammonia excretion in animals that breath water: a review. *Marine Biology Letters* **2**: 11-23.
- Kuipers, B.R. & Dapper, R. (1981) Production of *Crangon crangon* in the tidal zone of the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* **15**(1): 33-53.
- Kuipers, B.R. & Dapper, R. (1984) Nursery function of Wadden Sea tidal flats for the brown shrimp *Crangon crangon*. *Marine Ecology Progress Series* **17**: 171-181.
- Kürten, B. (2003). Beitrag der Ammoniumexkretion der Sandgrundel *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae) zum Nährstofffluß der Sylt-Rømø Bucht, Nordsee, Semesterarbeit, Marine Zoologie Universität Bremen
- Laffaille P., Feunteun, E. und Lefeuvre, J.-C. (2000) Composition of fish communities in a european macrotidal salt marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **51**: 429-438.
- Levinton, J.S. (2001) *Marine Biology. Function, biodiversity, ecology*. Oxford University Press, New York.
- Lopez, G.R. & Kofoed, L.H. (1980) Epipsammic browsing and deposit-feeding in mud snails (Hydrobiidae). *Journal of Marine Research* **38**(4): 585-599.
- López-Figueroa, F. & Niell, F.X. (1987) Feeding behaviour of *Hydrobia ulvae* (Pennant) in microcosms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **114**: 153-167.
- Magnhagen, C. (1988) Changes in foraging as a response to predation risk in two gobiid fish species, *Pomatoschistus minutus* and *Gobius niger*. *Marine Ecology Progress Series* **49**: 21-26.
- Magnhagen, C. & Wiederholm, A.-M. (1982a) Food selectivity versus prey availability: a study using the marine fish *Pomatoschistus microps*. *Oecologia* **55**: 311-315.

- Magnhagen, C. & Wiederholm, A.-M. (1982b) Habitat and food preferences of *Pomatoschistus minutus* and *P. microps* (Gobiidae) when alone and together: an experimental study. *Oikos* **39**: 152-156.
- Meyer, J.L. & Schultz, E.T. (1985a) Migrating haemulid fishes as a source of nutrients and organic matter on coral reefs. *Limnology and Oceanography* **30**(1): 146-156.
- Meyer, J.L. & Schultz, E.T. (1985b) Tissue condition and growth rate of corals associated with schooling fish. *Limnology and Oceanography* **30**(1): 157-166.
- Negus, M.R.S. (1968) Oxygen consumption and amino acid levels in *Hydrobia ulvae* (Pennant) in relation to salinity and behaviour. *Comparative Biochemistry and Physiology* **24**: 317-325.
- Nehls, G., Hertzler, I., Ketzenberg, C. und Scheiffarth, G. (1998) Die Nutzung stabiler Miesmuschelbänke durch Vögel. In C. Gätje & K. Reise (Eds.), *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport-, und Stoffumwandlungsprozesse* (pp. 421-435). Springer, Heidelberg.
- Nellbring, S. (1985) Abundance, biomass, and seasonal variation of fish on shallow soft bottoms in the Askö area northern Baltic proper. *Sarsia* (70): 217-225.
- Nevenzal, J.C. (1989) Biogenic hydrocarbons of marine organisms. In R.G. Ackman (Ed.), *Marine biogenic lipids, fats, and oils* (pp. 3-72). CRC Press, Boca Raton.
- Pandian, T.J. (1987) Animal energetics. In T.J. Pandian (Ed.), *Energy metabolism. Bivalvia through reptilian*. Academic Press, London.
- Parsons, A. & Wilson, J.G. (1997) Influence of macrofauna on nutrient fluxes across the sediment-water interface. *Journal de recherche océanographique Paris* **22**(4): 143-148.

- 
- Pernet, F. & Tremblay, R. (2003) Effect of ultrasonification and grinding on the determination of lipid class content of microalgae harvested on filters. *Lipids* **38**(11): 1191-1195.
- Plagmann, J. (1939) Ernährungsbiologie der Garnele (*Crangon vulgaris* Fabr.). *Helgoland Marine Research* **2**(1): 113-162.
- Pohle, J. (2004) Prädationsdruck der Fische auf die Nordseegarnele *Crangon crangon* L. im Sublitoral der Sylt-Rømø Bucht und im vorgelagerten Seegebiet (pp. 1-72). Diplomarbeit, Institut für Polarökologie der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Polte, P. & Asmus, H. (2002). *Zostera noltii* in the northern Wadden Sea: are seagrass beds relevant for North Sea fish? (Poster)
- Porter, C.B., Krom, M.D., Robbins, M.G., Brickell, L. und Davidson, A. (1987) Ammonia excretion and total N budget for gilthead seabream (*Sparus aurata*) and its effect on water quality conditions. *Aquaculture* **66**: 287-298.
- Pörtner, H.-O. (2002) Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* **132**: 739-761.
- Power, M. & Atrill, M.J. (2002) Factors affecting long-term trends in the estuarine abundance of pogge (*Agonus cataphractus*). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **54**: 941-949.
- Regnault, M. (1987) Nitrogen excretion in marine and fresh-water crustacea. *Biological Reviews* **62**: 1-24.
- Reise, K. & Lackschewitz, D. (1998) Benthos des Wattenmeeres zwischen Sylt und Rømø. In C. Gätje & K. Reise (Eds.), *Ökosystem Wattenmeer, Austausch-, Transport-, und Stoffumwandlungsprozesse* (pp. 55-64). Springer, Heidelberg.

- Remane, A. (1940) Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In G. Grimpe (Ed.), Die Tierwelt der Nord- und Ostsee (pp. 1-238). Akademische Verlagsgesellschaft Becker & Erler Kom.-Ges., Leipzig.
- Sachs, L. (1973) Angewandte Statistik. Springer, Berlin.
- Sargent, J.R., Parkes, R.J., Mueller-Harvey, I. und Henderson, R.J. (1987) Lipid biomarkers in marine ecology. In M.A. Sleight (Ed.), Microbes in the sea (pp. 119-138). Ellis Horwood Limited, Chichester.
- Schanz, A., Polte, P. und Asmus, H. (2002) Cascading effects of hydrodynamics on an epiphyte–grazer system in intertidal seagrass beds of the Wadden Sea. *Marine Biology* **141**: 287-297.
- Schanz, A., Polte, P., Asmus, H. und Asmus, R. (2000) Currents and turbulence as a top-down regulator in intertidal seagrass communities. *Biologica Marina Mediterranea* **7**(2): 278-281
- Schaus, M.H. & Vanni, M.J. (2000) Effects of gizzard shad on phytoplankton and nutrient dynamics: role of sediment feeding and fish size. *Ecology* **81**(6): 1701-1719.
- Schmidt-Nielsen, K. (1999) Animal physiology. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Sola, J.C. (1996) Population dynamics, reproduction, growth, and secondary production of the mud-snail *Hydrobia ulvae* (Pennant). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **205**: 49-62.
- Sorice, M. & Caputo, V. (1999) Genetic variation in seven goby species (Perciformes: Gobiidae) assessed by electrophoresis and taxonomic inference. *Marine Biology* **134**: 327-333.

- Spaargaren, D.H. (1982) The ammonium excretion of the shore crab, *Carcinus maenas*, in relation to environmental osmotic conditions. *Netherlands Journal of Sea Research* **15**(2): 273-283.
- StatSoft, I. (1999) STATISTICA für Windows [Computer-Programm-Handbuch].
- Ten Hoor, F. & de Deckere, E.A.M. (1981) Essential fatty acids, prostaglandins and heart function. *Progress in Lipid Research* **20**: 423
- Tiews, K. (1970). Synopsis of biological data on the common shrimp. *FAO fisheries report* **57**: 1167-1224.
- Voogt, P.A. (1972) Lipid and sterol components and metabolism in Mollusca. In M. Florkin & B.T. Scheer (Eds.), *Molluscs* (pp. 245-300). 1972.
- Vorberg, R. & Breckling, P. (1999) Atlas der Fische im schleswig-holsteinischen Wattenmeer. Westholsteinische Verlagsanstalt und Verlagsdruckerei Boyens GmbH & Co KG, Heide.
- Wiedemeyer, W. (1993) Die Biologie des Steinpickers *Agonus cataphractus* (L. 1758) als Prädator der Nordseegarnele *Crangon crangon* (L. 1758) im Wattenmeer. (pp. 1-96) Diplomarbeit, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Wilkie, M.P. (1997) Mechanisms of ammonia excretion across fish gills. *Comparative Biochemistry and Physiology* **118 A**(1): 39-50.
- Williams, E.E. (1970) Seasonal variations in the biochemical composition of the edible winkle *Littorina littorea* (L.). *Comparative Biochemistry and Physiology* **33**: 655-661.
- Wood, C.M. (2001) Influences on nitrogen metabolism and excretion. In P.A. Wright & P.M. Anderson (Eds.), *Nitrogen excretion* (pp. 1-358). Academic Press, San Diego.
- Wright, P.A. (1995) Nitrogen excretion: three end products, many physiological roles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (198): 273-381.
- Benjamin Kürten (2005)

---

Zakhartsev, M.V., De Wachter, B., Sartoris, F.-J., Pörtner, H.-O. und Blust, R. (2003) Thermal physiology of the common eelpout (*Zoarces viviparus*). *Journal of Comparative Physiology B* **173**: 365-378.

Zander, D. & Hartwig (1982) On the biology and food of small-sized fish from North and Baltic Sea areas. IV Investigations on an eulittoral mud flat at Sylt island. *Helgoland Marine Research* **35**: 47-63.

## 6. Persönliche Mitteilungen

- Asmus, H., Wattenmeerstation, Hafenstrasse 43, 25992 List, Sylt
- Godbold, J.A., Stralsunderstrasse 27, 37120, Bovenden-Lenglern
- Polte, P., Wattenmeerstation, Hafenstrasse 43, 25992 List, Sylt
- Temming, A., Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft, Olbersweg 24, 22767 Hamburg
- Walter, P., Alte Bahnhofstrasse 12, 25992 List, Sylt

## 7. Danksagung:

Mein Dank gilt allen Personen und Mitarbeitern der Wattenmeerstation, die mich bis zur Fertigstellung meiner Diplomarbeit begleitet haben.

In erster Linie möchte ich mich ganz besonders bei Dr. Ragnhild Asmus und bei meinem Betreuer Dr. Harald Asmus bedanken, die meinem Enthusiasmus und meinen Ideen mit Erfahrung entgegentraten und mir ein offenes Ohr liehen. Wie positiv sich der Genuss eines mittäglichen Kaffees mit Keksen auf die Arbeitsatmosphäre auswirkt, kann nicht oft genug betont werden. Herrn Prof. Dr. Wilhelm Hagen ist für die thematische Annahme und die Unterstützung dieser Arbeit seitens der Universität Bremen zu danken.

Besonders danken möchte ich Paul Walter, für die Ausfahrten auf seinem Kutter „Tümmler“ und das schmackhafte Frühstück um vier Uhr morgens - frischgekochte warme *Zoarces viviparus*. Bereichert wurden die Fahrten selbst bei eisigem Wind durch wertvolle Erzählungen des letzten Lister Fischers.

Petra Kadel gab mir wertvolle Hinweise bei Fragen rund ums fließende Meerwasser und Anne Müller, Maria Paola Intermaggio, Enrico Brückner und ganz besonders Jasmin Godbold möchte ich danken für die Anwesenheit und den Beistand in arbeitsamen, durchwachten Nächten. Ohne Euch wäre ich in so mancher Nacht bestimmt eingeschlafen.

Dr. Justus van Beusekom ist für die geopferte Zeit und die Mühen bei der Fehlersuche am Autoanalyser ein großer Dank auszusprechen. Ebenso möchte ich Petra Wencke und Janna Peters (Lipidanalyse, Universität Bremen) und Birgit Hüssel (Elementaranalyse) für die Unterstützung der Arbeiten danken. Danke an Patrick Polte, der einige „Drop-trap“ Daten seiner Dissertation bereitgestellt hat und mich als HiWi auf- und zu den Grundeln mitnahm. Danke auch an Diane Seidel für Korrekturen und Anmerkungen.

Mein Dank gilt Daniela Kirchner für die schöne Zeit in unserem Labor und das Ertragen meiner Fluchtiraden über Probleme mit der Technik, und schließlich Sigrid Wensauer für das Gefühl einer bremischen Heimat.

Seit vielen Jahren begleitet mich Christina Heymes durch Zeiten und Räume, über Felder und Wälder und entlang von Flächen und Bächen. Danke.

Ich möchte mich bei meiner Familie für Verständnis und Unterstützung während meines Studiums in den letzten Jahren bedanken. Ihr alle habt das möglich gemacht.

Benjamin Kürten



**8. Anhang**

**Eichstandards und Korrekturen der Nährstoffanalysen:**

Es wurden je nach Messbereich Eichstandards mit folgenden Konzentrationen [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ] angesetzt:

Ammonium:	200	150	100	50	0	bzw.:	32	16	8	4	0
Nitrit:	16	8	4	2	0		16	8	4	2	0
Nitrat:	136	88	44	12	0		80	40	20	10	0
Phosphat:	32	16	8	4	0		16	8	4	2	0

Dabei ergaben sich lineare Regressionen der Eichgeraden mit einem Bestimmtheitsmaß von  $r^2 = 0,9992-1,0000$ . Bei allen Berechnungen wurde eine Basislinien-, Drift- und Carry-over Korrektur vorgenommen. Aufgrund von technischen Ausfällen erfolgte an einem Messtag eine nachträgliche Driftkorrektur.

**Tab. I:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}$ ]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]
<b>Ammonium</b>						
<i>Agonus cataphractus</i>				Kontrolle		
Akklimationstemperatur 6° C						
	0	0	0,00	0,00	0,37	0,04
	18	2	0,43	0,40	0,66	0,00
	20	4	1,13	0,75	0,72	0,64
	22	6	1,84	0,95	0,74	0,09
	24	8	2,43	0,67	0,61	0,34
	2	10	3,06	1,03	0,58	0,26
	4	12	3,92	0,87	0,69	0,15
	6	14	4,50	1,17	0,89	0,45
	8	16	4,79	0,73	0,92	0,30
	10	18	6,06	1,57	1,10	1,03
	12	20	6,50	2,00	0,86	0,47
	14	22	6,95	1,81	1,23	0,80
	16	24	7,58	1,80	2,15	0,18
	18,2	26	8,22	2,07	1,15	0,21
	20,2	28	9,12	2,34	1,23	0,23
<i>Agonus cataphractus</i>						
Akklimationstemperatur 10° C						
	0	0	0,00	0,00	1,35	0,75
	18	2	0,73	0,45	1,39	0,03
	20	4	1,11	0,57	1,90	0,88
	22	6	1,81	0,58	1,41	0,46
	24	8	2,83	1,11	1,33	0,10
	2	10	3,37	1,31	1,63	0,41
	4	12	3,80	1,01	2,83	0,00
	6	14	4,54	1,74	1,88	0,40
	8	16	5,29	1,93	1,63	0,00
	10	18	6,35	2,17	1,36	0,00
	12	20	7,12	2,53	1,51	0,00
	14	22	8,07	2,90	1,54	0,45
	16	24	8,47	3,27	1,80	0,91
	18,2	26	9,21	3,66	1,63	0,49
	20,2	28	9,96	3,99	1,81	0,65
<i>Agonus cataphractus</i>						
Akklimationstemperatur 15° C						
	0	0	0,00	0,00	2,13	0,00
	18	2	1,15	0,83	2,43	0,00
	20	4	2,16	0,89	1,46	0,00
	22	6	3,13	1,30	2,06	0,39
	24	8	4,29	2,19	1,38	0,00
	2	10	5,06	2,06	1,89	0,44
	4	12	6,05	1,59	2,17	0,05
	6	14	7,47	2,09	1,99	0,17
	8	16	8,34	1,76	2,23	0,00
	10	18	10,04	2,56	2,53	0,02
	12	20	10,64	3,85	2,27	0,33
	14	22	12,03	3,94	2,06	0,00
	16	24	12,74	4,46	2,79	1,62
	18,2	26	13,52	4,59	2,71	0,00
	20,2	28	14,19	5,36	2,01	0,00

Anhang

Tab. II: Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}$ ]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]
<b>Phosphat</b>						
<i>Agonus cataphractus</i>			<b>Kontrolle</b>			
<b>Akklimationstemperatur 6° C</b>						
	0	0	0,00	0,00	4,87	0,34
	18	2	0,91	1,05	5,68	0,05
	20	4	0,40	1,06	4,63	0,07
	22	6	0,33	1,10	4,52	0,24
	24	8	0,34	1,10	4,57	0,31
	2	10	0,42	1,04	4,68	0,05
	4	12	0,49	1,02	4,66	0,08
	6	14	0,53	0,99	4,66	0,04
	8	16	-0,21	2,02	4,76	0,04
	10	18	0,45	0,94	4,47	0,19
	12	20	0,05	1,77	4,39	0,11
	14	22	0,40	0,98	4,55	0,07
	16	24	0,51	0,96	4,61	0,17
	18,2	26	0,58	0,95	4,59	0,09
	20,2	28	0,61	1,05	4,58	0,12
<i>Agonus cataphractus</i>						
<b>Akklimationstemperatur 10° C</b>						
	0	0	0,00	0,01	2,24	0,00
	18	2	0,31	0,44	2,68	0,27
	20	4	0,38	0,47	2,51	0,56
	22	6	0,41	0,47	2,91	0,20
	24	8	0,46	0,50	2,98	0,19
	2	10	0,62	0,20	2,89	0,10
	4	12	0,65	0,27	2,92	0,20
	6	14	0,68	0,22	3,04	0,14
	8	16	0,68	0,19	2,95	0,21
	10	18	0,73	0,20	2,85	0,15
	12	20	0,76	0,27	3,00	0,06
	14	22	0,80	0,28	3,03	0,18
	16	24	0,88	0,31	3,14	0,10
	18,2	26	1,01	0,35	3,17	0,09
	20,2	28	1,01	0,37	3,06	0,27
<i>Agonus cataphractus</i>						
<b>Akklimationstemperatur 15° C</b>						
	0	0	0,00	0,00	2,93	0,17
	18	2	0,33	0,23	3,09	0,28
	20	4	0,40	0,16	2,86	0,07
	22	6	0,30	0,13	3,08	0,36
	24	8	0,34	0,13	3,10	0,32
	2	10	0,40	0,16	3,15	0,22
	4	12	0,41	0,15	2,98	0,03
	6	14	0,49	0,17	3,17	0,19
	8	16	0,40	0,11	2,99	0,14
	10	18	0,44	0,14	3,02	0,07
	12	20	0,43	0,19	2,85	0,25
	14	22	0,47	0,14	2,96	0,15
	16	24	0,47	0,18	2,98	0,32
	18,2	26	0,51	0,17	3,01	0,10
	20,2	28	0,53	0,21	2,70	0,55

**Tab. III:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}$ ]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]
<b>Nitrit</b>						
<b><i>Agonus cataphractus</i></b>				<b>Kontrolle</b>		
<b>Akklimationstemperatur 6° C</b>						
	0	0	21,68	10,77	28,74	2,21
	18	2	26,21	2,44	27,82	1,61
	20	4	26,39	3,10	28,02	2,02
	22	6	25,54	2,52	26,50	1,61
	24	8	25,59	3,12	26,40	2,88
	2	10	26,14	2,75	27,47	1,91
	4	12	26,72	2,52	27,27	1,99
	6	14	27,15	2,27	26,89	1,88
	8	16	22,18	10,99	26,63	1,97
	10	18	26,73	1,43	25,36	1,21
	12	20	23,08	11,41	23,92	3,21
	14	22	26,56	2,27	24,92	2,56
	16	24	27,40	1,85	24,77	1,55
	18	26	28,36	2,15	25,44	1,58
	20	28	24,23	12,00	24,87	1,32
<b><i>Agonus cataphractus</i></b>						
<b>Akklimationstemperatur 10° C</b>						
	0	0	5,66	0,72	5,11	0,20
	18	2	5,73	0,90	4,55	0,72
	20	4	5,83	0,72	4,92	0,57
	22	6	6,15	0,97	5,08	0,50
	24	8	6,72	1,10	5,07	0,34
	2	10	6,96	1,39	5,06	0,39
	4	12	7,01	1,04	4,97	0,52
	6	14	7,56	2,44	4,76	0,17
	8	16	7,97	2,92	4,48	0,92
	10	18	8,91	3,00	4,37	0,40
	12	20	9,33	3,71	4,86	0,38
	14	22	10,35	3,99	4,69	0,62
	16	24	11,04	4,78	4,86	0,42
	18	26	11,77	5,08	4,63	0,57
	20	28	10,82	7,60	4,85	0,38
<b><i>Agonus cataphractus</i></b>						
<b>Akklimationstemperatur 15° C</b>						
	0	0	8,49	0,91	7,41	0,00
	18	2	8,38	1,05	7,33	0,26
	20	4	8,98	0,50	7,29	0,44
	22	6	9,49	0,72	7,23	0,80
	24	8	10,27	0,80	7,33	0,93
	2	10	11,36	0,89	7,45	0,64
	4	12	12,20	1,13	7,07	0,33
	6	14	13,45	1,37	7,34	0,68
	8	16	13,39	2,50	7,15	0,66
	10	18	15,01	2,27	7,20	0,59
	12	20	14,88	0,77	6,57	0,27
	14	22	17,57	3,14	6,68	0,81
	16	24	18,22	3,45	6,18	0,09
	18	26	19,60	3,77	6,62	0,77
	20	28	20,52	3,95	6,40	0,87

**Tab. IV:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}$ ]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]
<b>Nitrat</b>						
<b><i>Agonus cataphractus</i></b>				<b>Kontrolle</b>		
<b>Akklimationstemperatur 6° C</b>						
	0	0	286,15	140,54	342,37	4,61
	18	2	341,02	12,15	334,29	10,76
	20	4	343,68	9,64	339,76	3,72
	22	6	333,61	27,79	322,48	24,84
	24	8	331,52	12,21	321,35	30,92
	2	10	335,73	7,49	333,06	6,91
	4	12	339,59	3,19	332,07	3,58
	6	14	342,27	4,38	329,61	6,91
	8	16	273,80	134,78	326,31	3,18
	10	18	329,42	10,26	314,15	17,13
	12	20	281,35	137,95	296,22	15,75
	14	22	331,45	17,01	318,80	9,50
	16	24	328,54	9,66	310,82	10,60
	18,2	26	334,73	4,74	317,37	8,04
	20,2	28	277,54	136,00	317,07	12,64
<b><i>Agonus cataphractus</i></b>						
<b>Akklimationstemperatur 10° C</b>						
	0	0	238,72	9,79	240,99	22,63
	18	2	191,76	95,19	212,61	23,37
	20	4	189,73	95,78	228,80	10,03
	22	6	191,44	94,76	240,25	8,93
	24	8	200,16	98,19	238,56	3,10
	2	10	233,30	7,00	237,69	0,51
	4	12	224,73	20,20	232,63	9,86
	6	14	221,80	31,00	223,41	16,37
	8	16	178,05	90,95	217,29	28,62
	10	18	189,09	93,05	205,29	19,15
	12	20	185,86	92,23	225,22	1,86
	14	22	194,08	95,32	217,94	14,29
	16	24	191,17	94,94	227,80	3,41
	18,2	26	197,36	97,03	216,85	15,05
	20,2	28	155,43	121,04	224,99	2,83
<b><i>Agonus cataphractus</i></b>						
<b>Akklimationstemperatur 15° C</b>						
	0	0	176,68	7,53	183,93	11,48
	18	2	81,56	89,84	163,80	16,46
	20	4	86,96	95,35	164,84	6,48
	22	6	116,08	90,04	164,74	7,70
	24	8	116,04	90,10	165,27	9,87
	2	10	118,84	92,13	168,57	1,14
	4	12	117,47	91,07	160,46	5,82
	6	14	118,92	92,14	165,18	1,60
	8	16	105,35	83,06	160,26	5,17
	10	18	117,66	91,30	161,44	1,61
	12	20	106,82	83,49	148,87	11,36
	14	22	116,17	90,57	150,67	9,66
	16	24	116,17	90,17	146,52	0,33
	18,2	26	117,39	91,25	141,69	10,18
	20,2	28	114,25	88,94	141,51	11,35

## Anhang

**Tab. V:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1}$ ]	MW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ]
<b>Ammonium</b>						
<b><i>Crangon crangon</i>, adult</b>				<b>Kontrolle</b>		
<b>Akklimationstemperatur 6° C</b>						
	0	0	0,00	0,00	0,37	0,04
	18	2	3,74	1,01	0,66	0,00
	20	4	5,64	0,98	0,72	0,64
	22	6	9,15	2,73	0,74	0,09
	24	8	9,14	1,78	0,61	0,34
	2	10	10,51	1,82	0,58	0,26
	4	12	11,92	2,13	0,69	0,15
	6	14	13,38	2,27	0,89	0,45
	8	16	14,32	2,77	0,92	0,30
	10	18	16,33	3,20	1,10	1,03
	12	20	17,74	4,34	0,86	0,47
	14	22	18,33	3,09	1,23	0,80
	16	24	19,17	4,97	2,15	0,18
	18,2	26	21,38	4,04	1,15	0,21
	20,2	28	23,63	7,84	1,23	0,23
<b><i>Crangon crangon</i>, adult</b>						
<b>Akklimationstemperatur 10° C</b>						
	0	0	0,00	0,00	1,35	0,75
	18	2	3,81	3,25	1,39	0,03
	20	4	4,65	1,34	1,90	0,88
	22	6	6,75	0,75	1,41	0,46
	24	8	8,22	1,07	1,33	0,10
	2	10	9,59	2,11	1,63	0,41
	4	12	11,48	1,70	2,83	0,00
	6	14	11,55	1,90	1,88	0,40
	8	16	13,63	1,86	1,63	0,00
	10	18	14,11	2,29	1,36	0,00
	12	20	16,52	2,38	1,51	0,00
	14	22	17,13	2,24	1,54	0,45
	16	24	17,99	2,44	1,80	0,91
	18,2	26	19,29	2,68	1,63	0,49
	20,2	28	20,18	2,61	1,81	0,65
<b><i>Crangon crangon</i>, adult</b>						
<b>Akklimationstemperatur 15° C</b>						
	0	0	0,00	0,00	2,13	0,00
	18	2	3,26	3,59	2,43	0,00
	20	4	7,86	3,08	1,46	0,00
	22	6	10,39	2,14	2,06	0,39
	24	8	12,99	2,51	1,38	0,00
	2	10	16,14	2,93	1,89	0,44
	4	12	18,64	3,81	2,17	0,05
	6	14	21,56	4,81	1,99	0,17
	8	16	24,84	5,98	2,23	0,00
	10	18	27,53	5,75	2,53	0,02
	12	20	27,97	7,31	2,27	0,33
	14	22	33,02	11,76	2,06	0,00
	16	24	34,65	13,48	2,79	1,62
	18,2	26	33,97	12,43	2,71	0,00
	20,2	28	38,12	16,35	2,01	0,00

## Anhang

**Tab. VI:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1}$ ]	STBW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1}$ ]	MW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ]
<b>Phosphat</b>						
<b><i>Crangon crangon</i>, adult</b>				<b>Kontrolle</b>		
<b>Akklimationstemperatur 6° C</b>						
	0	0	0,00	0,00	4,87	0,34
	18	2	0,91	1,23	5,68	0,05
	20	4	0,06	0,50	4,63	0,07
	22	6	-0,05	0,28	4,52	0,24
	24	8	0,14	0,42	4,57	0,31
	2	10	0,26	0,45	4,68	0,05
	4	12	0,35	0,39	4,66	0,08
	6	14	-0,94	3,33	4,66	0,04
	8	16	-0,02	0,91	4,76	0,04
	10	18	0,32	0,70	4,47	0,19
	12	20	0,38	0,68	4,39	0,11
	14	22	0,47	0,66	4,55	0,07
	16	24	0,37	0,45	4,61	0,17
	18,2	26	0,67	0,72	4,59	0,09
	20,2	28	0,66	0,59	4,58	0,12
<b><i>Crangon crangon</i>, adult</b>						
<b>Akklimationstemperatur 10° C</b>						
	0	0	0,00	0,00	2,24	0,00
	18	2	1,79	0,94	2,68	0,27
	20	4	1,68	0,96	2,51	0,56
	22	6	1,58	0,92	2,91	0,20
	24	8	1,87	0,92	2,98	0,19
	2	10	1,92	0,83	2,89	0,10
	4	12	1,96	0,93	2,92	0,20
	6	14	1,93	0,88	3,04	0,14
	8	16	1,87	0,92	2,95	0,21
	10	18	1,92	0,73	2,85	0,15
	12	20	1,91	0,74	3,00	0,06
	14	22	1,91	0,72	3,03	0,18
	16	24	2,15	0,81	3,14	0,10
	18,2	26	2,20	0,79	3,17	0,09
	20,2	28	2,23	0,75	3,06	0,27
<b><i>Crangon crangon</i>, adult</b>						
<b>Akklimationstemperatur 15° C</b>						
	0	0	0,00	0,00	2,93	0,17
	18	2	-0,17	1,54	3,09	0,28
	20	4	0,63	0,16	2,86	0,07
	22	6	0,70	0,21	3,08	0,36
	24	8	0,71	0,24	3,10	0,32
	2	10	0,83	0,19	3,15	0,22
	4	12	0,81	0,25	2,98	0,03
	6	14	1,02	0,22	3,17	0,19
	8	16	0,95	0,41	2,99	0,14
	10	18	0,99	0,44	3,02	0,07
	12	20	1,00	0,41	2,85	0,25
	14	22	1,26	0,46	2,96	0,15
	16	24	1,36	0,52	2,98	0,32
	18,2	26	1,19	0,45	3,01	0,10
	20,2	28	1,44	0,51	2,70	0,55

**Tab. VII:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}$ ]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]
<b>Nitrit</b>						
<b><i>Crangon crangon</i>, adult</b>				<b>Kontrolle</b>		
<b>Akklimationstemperatur 6° C</b>						
	0	0	26,80	3,36	28,74	2,21
	18	2	24,54	8,03	27,82	1,61
	20	4	23,94	7,88	28,02	2,02
	22	6	23,36	7,64	26,50	1,61
	24	8	23,29	7,70	26,40	2,88
	2	10	23,10	7,53	27,47	1,91
	4	12	23,49	7,73	27,27	1,99
	6	14	19,41	12,21	26,89	1,88
	8	16	22,66	7,82	26,63	1,97
	10	18	22,48	8,43	25,36	1,21
	12	20	22,09	7,42	23,92	3,21
	14	22	22,25	7,57	24,92	2,56
	16	24	21,94	7,25	24,77	1,55
	18	26	22,15	8,45	25,44	1,58
	20	28	22,62	7,55	24,87	1,32
<b><i>Crangon crangon</i>, adult</b>						
<b>Akklimationstemperatur 10° C</b>						
	0	0	4,35	2,27	5,11	0,20
	18	2	5,65	0,62	4,55	0,72
	20	4	5,14	0,83	4,92	0,57
	22	6	5,27	0,42	5,08	0,50
	24	8	5,71	0,76	5,07	0,34
	2	10	5,77	0,65	5,06	0,39
	4	12	5,90	0,90	4,97	0,52
	6	14	5,91	0,81	4,76	0,17
	8	16	6,04	0,61	4,48	0,92
	10	18	5,90	0,93	4,37	0,40
	12	20	6,45	0,66	4,86	0,38
	14	22	6,29	0,46	4,69	0,62
	16	24	6,72	0,76	4,86	0,42
	18	26	6,99	1,21	4,63	0,57
	20	28	7,19	1,15	4,85	0,38
<b><i>Crangon crangon</i>, adult</b>						
<b>Akklimationstemperatur 15° C</b>						
	0	0	7,80	1,03	7,41	0,00
	18	2	6,80	3,36	7,33	0,26
	20	4	7,70	2,07	7,29	0,44
	22	6	8,68	0,69	7,23	0,80
	24	8	8,37	0,67	7,33	0,93
	2	10	8,73	0,74	7,45	0,64
	4	12	8,68	1,00	7,07	0,33
	6	14	8,77	0,80	7,34	0,68
	8	16	8,53	1,30	7,15	0,66
	10	18	8,38	0,86	7,20	0,59
	12	20	7,85	0,84	6,57	0,27
	14	22	8,88	0,73	6,68	0,81
	16	24	8,86	0,85	6,18	0,09
	18	26	8,31	1,17	6,62	0,77
	20	28	9,10	1,41	6,40	0,87

## Anhang

**Tab. VIII:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}$ ]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]
<b>Nitrat</b>						
<b><i>Crangon crangon</i>, adult</b>				<b>Kontrolle</b>		
<b>Akklimationstemperatur 6° C</b>						
	0	0	290,87	92,76	342,37	4,61
	18	2	305,12	96,74	334,29	10,76
	20	4	301,81	95,56	339,76	3,72
	22	6	296,22	94,23	322,48	24,84
	24	8	293,69	93,92	321,35	30,92
	2	10	291,14	90,97	333,06	6,91
	4	12	294,41	92,83	332,07	3,58
	6	14	243,37	151,80	329,61	6,91
	8	16	284,11	93,38	326,31	3,18
	10	18	285,00	98,07	314,15	17,13
	12	20	284,00	90,06	296,22	15,75
	14	22	283,67	89,59	318,80	9,50
	16	24	278,73	89,91	310,82	10,60
	18,2	26	281,42	101,24	317,37	8,04
	20,2	28	275,06	86,35	317,07	12,64
<b><i>Crangon crangon</i>, adult</b>						
<b>Akklimationstemperatur 10° C</b>						
	0	0	197,51	98,27	240,99	22,63
	18	2	247,36	4,54	212,61	23,37
	20	4	220,65	24,17	228,80	10,03
	22	6	222,51	14,54	240,25	8,93
	24	8	234,60	11,18	238,56	3,10
	2	10	233,63	8,92	237,69	0,51
	4	12	228,83	11,04	232,63	9,86
	6	14	226,28	19,14	223,41	16,37
	8	16	225,30	6,97	217,29	28,62
	10	18	213,39	29,21	205,29	19,15
	12	20	225,14	5,57	225,22	1,86
	14	22	213,18	12,96	217,94	14,29
	16	24	221,84	17,42	227,80	3,41
	18,2	26	221,50	13,40	216,85	15,05
	20,2	28	222,65	12,57	224,99	2,83
<b><i>Crangon crangon</i>, adult</b>						
<b>Akklimationstemperatur 15° C</b>						
	0	0	156,28	10,36	183,93	11,48
	18	2	136,91	67,75	163,80	16,46
	20	4	153,97	35,94	164,84	6,48
	22	6	173,37	3,83	164,74	7,70
	24	8	165,31	7,62	165,27	9,87
	2	10	171,06	2,43	168,57	1,14
	4	12	167,84	6,63	160,46	5,82
	6	14	167,38	4,70	165,18	1,60
	8	16	159,64	9,16	160,26	5,17
	10	18	156,26	12,40	161,44	1,61
	12	20	144,99	10,36	148,87	11,36
	14	22	159,15	9,16	150,67	9,66
	16	24	155,88	4,56	146,52	0,33
	18,2	26	143,07	11,00	141,69	10,18
	20,2	28	151,92	10,60	141,51	11,35

Tab. IX: Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}$ ]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]
<b>Ammonium</b>						
<i>Crangon crangon</i> , juvenil Akklimationstemperatur 15° C			<b>Kontrolle</b>			
	20	0	0,00	0,00	1,49	0,22
	22	2	19,45	3,87	0,73	0,06
	24	4	28,39	5,20	0,73	0,49
	2	6	37,78	8,52	0,95	0,73
	4	8	45,91	7,49	0,55	0,41
	6	10	58,76	12,11	1,11	0,00
	8	12	64,36	8,58	0,40	0,00
	10	14	81,09	21,58	0,84	1,13
	12	16	91,25	24,96	0,88	0,86
	14	18	94,59	28,75	0,20	0,09
	16	20	109,95	33,77	1,26	0,00
	18,2	22	116,58	38,10	0,61	0,11
	20,2	24	135,59	38,64	0,15	0,05
<i>Crangon crangon</i> , juvenil Akklimationstemperatur 20° C						
	18	0	0,00	0,00	5,06	0,18
	20	2	15,79	10,19	5,03	0,69
	22	4	33,37	11,96	4,35	1,18
	24	6	52,65	17,91	5,45	1,24
	2	8	70,01	28,37	6,07	1,49
	4	10	103,12	39,42	6,31	1,84
	6	12	132,96	58,75	6,66	1,55
	8	14	148,79	70,23	6,72	0,77
	10	16	159,38	72,68	7,47	0,30
	12	18	175,28	78,18	7,19	1,83
	14	20	190,84	80,26	8,06	1,74
	16	22	208,21	76,09	7,52	1,92
	18,2	24	226,31	71,92	8,24	3,78
	20,2	26	239,41	76,78	8,33	2,40
<i>Pomatoschistus microps</i> , juvenil Akklimationstemperatur 15° C						
	20	0	0,00	0,00	1,49	0,22
	22	2	57,32	7,33	0,73	0,06
	24	4	88,10	11,95	0,73	0,49
	2	6	110,32	18,21	0,95	0,73
	4	8	121,70	20,06	0,55	0,41
	6	10	143,30	14,79	1,11	0,00
	8	12	153,93	28,66	0,40	0,00
	10	14	159,02	22,38	0,84	1,13
	12	16	173,22	26,89	0,88	0,86
	14	18	196,18	31,63	0,20	0,09
	16	20	203,74	39,53	1,26	0,00
	18,2	22	211,35	36,40	0,61	0,11
	20,2	24	220,02	41,95	0,15	0,05
<i>Pomatoschistus microps</i> , juvenil Akklimationstemperatur 20° C						
	18	0	0,00	0,00	5,06	0,18
	20	2	57,85	37,90	5,03	0,69
	22	4	109,73	36,93	4,35	1,18
	24	6	150,06	45,75	5,45	1,24
	2	8	172,92	55,76	6,07	1,49
	4	10	192,35	51,06	6,31	1,84
	6	12	218,35	50,73	6,66	1,55
	8	14	231,62	56,11	6,72	0,77
	10	16	253,20	59,47	7,47	0,30
	12	18	272,29	55,80	7,19	1,83
	14	20	305,29	50,73	8,06	1,74
	16	22	317,90	55,82	7,52	1,92
	18,2	24	348,17	56,85	8,24	3,78
	20,2	26	358,05	43,08	8,33	2,40

**Tab. X:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1}$ ]	MW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ]
<b>Phosphat</b>						
<i>Crangon crangon</i> , juvenil Akklimationstemperatur 15° C				Kontrolle		
	20	0	0,00	0,00	4,57	0,06
	22	2	1,57	0,98	4,15	0,22
	24	4	1,30	1,02	4,31	0,10
	2	6	1,99	1,60	4,43	0,06
	4	8	1,81	1,29	4,14	0,26
	6	10	2,91	1,28	4,31	0,08
	8	12	3,13	1,10	4,32	0,01
	10	14	3,53	1,05	4,29	0,20
	12	16	3,20	1,00	4,58	0,11
	14	18	3,21	1,11	4,32	0,11
	16	20	3,85	1,06	4,55	0,20
	18,2	22	3,76	0,84	4,32	0,10
	20,2	24	4,50	0,94	4,07	0,55
<i>Crangon crangon</i> , juvenil Akklimationstemperatur 20° C						
	18	0	0,00	0,00	5,74	0,04
	20	2	0,38	0,46	5,79	0,15
	22	4	0,79	0,22	5,69	0,12
	24	6	1,04	0,29	5,74	0,15
	2	8	1,05	0,37	5,81	0,03
	4	10	1,57	0,78	5,55	0,18
	6	12	2,18	1,27	5,63	0,16
	8	14	2,46	1,32	5,73	0,08
	10	16	3,34	1,32	5,73	0,01
	12	18	3,69	1,51	5,65	0,14
	14	20	4,71	1,52	5,54	0,25
	16	22	5,52	1,58	5,77	0,01
	18,2	24	6,34	1,69	5,52	0,06
	20,2	26	6,77	1,97	5,68	0,10
<i>Pomatoschistus microps</i> , juvenil Akklimationstemperatur 15° C						
	20	0	0,00	0,00	4,57	0,06
	22	2	4,55	5,62	4,15	0,22
	24	4	2,74	5,81	4,31	0,10
	2	6	3,62	5,89	4,43	0,06
	4	8	2,89	6,56	4,14	0,26
	6	10	5,72	5,37	4,31	0,08
	8	12	9,65	4,91	4,32	0,01
	10	14	6,70	14,16	4,29	0,20
	12	16	14,37	7,12	4,58	0,11
	14	18	16,86	6,05	4,32	0,11
	16	20	18,27	6,17	4,55	0,20
	18,2	22	19,59	6,51	4,32	0,10
	20,2	24	19,33	6,85	4,07	0,55
<i>Pomatoschistus microps</i> , juvenil Akklimationstemperatur 20° C						
	18	0	0,00	0,00	5,74	0,04
	20	2	6,20	16,67	5,79	0,15
	22	4	7,75	16,45	5,69	0,12
	24	6	6,48	15,93	5,74	0,15
	2	8	8,30	15,57	5,81	0,03
	4	10	10,02	15,26	5,55	0,18
	6	12	11,58	15,09	5,63	0,16
	8	14	12,13	15,72	5,73	0,08
	10	16	12,59	15,23	5,73	0,01
	12	18	13,37	15,16	5,65	0,14
	14	20	11,54	15,58	5,54	0,25
	16	22	13,29	14,97	5,77	0,01
	18,2	24	13,73	14,80	5,52	0,06
	20,2	26	13,54	14,21	5,68	0,10

**Tab. XI:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}$ ]	MW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ]
<b>Nitrit</b>						
<b>Crangon crangon, juvenil</b>				<b>Kontrolle</b>		
<b>Akklimationstemperatur 15° C</b>						
	20	0	11,52	1,40	9,95	0,57
	22	2	11,10	1,69	9,56	0,74
	24	4	10,94	1,76	10,18	0,45
	2	6	10,97	2,28	10,19	0,34
	4	8	10,91	2,08	9,61	0,74
	6	10	11,38	1,60	9,93	0,46
	8	12	10,91	1,34	9,84	0,33
	10	14	11,04	1,74	9,85	0,03
	12	16	11,39	1,76	10,14	0,33
	14	18	11,05	2,30	9,38	0,59
	16	20	11,49	2,35	9,64	0,66
	18	22	11,34	2,61	9,30	0,21
	20	24	9,87	5,42	9,33	0,21
<b>Crangon crangon, juvenil</b>						
<b>Akklimationstemperatur 20° C</b>						
	18	0	13,28	1,04	12,34	1,72
	20	2	13,60	0,95	11,15	0,42
	22	4	13,94	0,44	11,06	0,22
	24	6	13,70	0,53	10,81	0,14
	2	8	13,67	0,38	10,76	0,36
	4	10	13,66	0,51	10,35	0,39
	6	12	13,95	0,67	10,12	0,59
	8	14	14,05	0,50	10,53	0,08
	10	16	13,62	0,78	10,44	0,10
	12	18	13,50	1,05	10,11	0,49
	14	20	13,63	1,01	9,50	1,05
	16	22	14,50	1,09	9,89	0,46
	18	24	14,39	0,86	9,90	0,18
	20	26	14,49	0,84	10,09	0,24
<b>Pomatoschistus microps, juvenil</b>						
<b>Akklimationstemperatur 15° C</b>						
	20	0	8,72	4,29	9,95	0,57
	22	2	10,48	0,31	9,56	0,74
	24	4	10,62	0,41	10,18	0,45
	2	6	10,55	0,52	10,19	0,34
	4	8	9,47	1,16	9,61	0,74
	6	10	9,66	0,87	9,93	0,46
	8	12	9,52	0,55	9,84	0,33
	10	14	8,15	4,01	9,85	0,03
	12	16	9,36	0,36	10,14	0,33
	14	18	10,09	0,17	9,38	0,59
	16	20	10,00	0,52	9,64	0,66
	18	22	10,12	0,34	9,30	0,21
	20	24	9,99	0,30	9,33	0,21
<b>Pomatoschistus microps, juvenil</b>						
<b>Akklimationstemperatur 20° C</b>						
	18	0	11,79	0,74	12,34	1,72
	20	2	11,93	0,83	11,15	0,42
	22	4	11,76	0,64	11,06	0,22
	24	6	11,33	0,69	10,81	0,14
	2	8	11,40	0,76	10,76	0,36
	4	10	11,35	1,00	10,35	0,39
	6	12	11,23	0,77	10,12	0,59
	8	14	11,31	0,63	10,53	0,08
	10	16	10,99	0,71	10,44	0,10
	12	18	10,92	0,50	10,11	0,49
	14	20	10,45	1,42	9,50	1,05
	16	22	11,29	0,88	9,89	0,46
	18	24	11,24	0,68	9,90	0,18
	20	26	11,03	0,81	10,09	0,24

**Tab. XII:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}$ ]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]
<b>Nitrat</b>						
<b>Crangon crangon, juvenil</b>				<b>Kontrolle</b>		
<b>Akklimationstemperatur 15° C</b>						
	20	0	294,46	9,27	273,72	9,56
	22	2	279,50	18,02	259,84	11,66
	24	4	273,71	9,57	278,54	12,70
	2	6	272,42	30,84	281,90	9,21
	4	8	269,77	21,27	268,76	23,61
	6	10	282,17	10,75	276,06	9,59
	8	12	271,95	13,63	272,77	6,43
	10	14	269,07	13,19	274,04	3,49
	12	16	274,22	5,62	279,74	8,21
	14	18	263,08	11,30	260,87	14,37
	16	20	271,75	2,99	264,18	17,98
	18	22	264,48	8,46	259,60	5,25
	20	24	221,64	108,64	258,85	6,12
<b>Crangon crangon, juvenil</b>						
<b>Akklimationstemperatur 20° C</b>						
	18	0	312,08	7,81	301,73	5,80
	20	2	303,36	15,41	295,52	7,73
	22	4	307,94	16,56	293,60	1,27
	24	6	302,78	17,80	290,30	8,37
	2	8	299,03	18,07	286,48	6,53
	4	10	295,89	16,89	282,14	12,89
	6	12	295,89	19,37	269,89	13,58
	8	14	294,60	14,53	281,67	1,89
	10	16	285,58	19,24	280,08	3,18
	12	18	274,94	17,06	269,01	12,73
	14	20	274,55	18,24	252,14	24,29
	16	22	277,43	19,80	260,21	7,85
	18,2	24	276,33	19,73	261,86	3,17
	20,2	26	272,20	14,82	293,02	48,43
<b>Pomatoschistus microps, juvenil</b>						
<b>Akklimationstemperatur 15° C</b>						
	20	0	249,53	122,76	273,72	9,56
	22	2	290,09	6,80	259,84	11,66
	24	4	296,39	8,25	278,54	12,70
	2	6	293,54	12,86	281,90	9,21
	4	8	264,08	31,02	268,76	23,61
	6	10	269,54	24,19	276,06	9,59
	8	12	264,06	17,02	272,77	6,43
	10	14	224,02	110,48	274,04	3,49
	12	16	256,15	8,35	279,74	8,21
	14	18	272,28	3,70	260,87	14,37
	16	20	266,95	12,99	264,18	17,98
	18,2	22	265,47	3,06	259,60	5,25
	20,2	24	261,49	7,61	258,85	6,12
<b>Pomatoschistus microps, juvenil</b>						
<b>Akklimationstemperatur 20° C</b>						
	18	0	256,11	126,03	301,73	5,80
	20	2	313,60	9,95	295,52	7,73
	22	4	308,28	7,18	293,60	1,27
	24	6	297,50	12,85	290,30	8,37
	2	8	300,08	9,51	286,48	6,53
	4	10	296,35	11,96	282,14	12,89
	6	12	292,26	12,60	269,89	13,58
	8	14	293,61	8,81	281,67	1,89
	10	16	284,88	9,38	280,08	3,18
	12	18	282,66	14,11	269,01	12,73
	14	20	270,47	29,66	252,14	24,29
	16	22	284,53	14,32	260,21	7,85
	18,2	24	284,39	6,86	261,86	3,17
	20,2	26	279,40	7,86	293,02	48,43

**Tab. XIII:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{gTM}^{-1}$ ]	MW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ]
<b>Ammonium</b>						
<i>Hydrobia ulvae</i> 15° C Wassertemperatur					<b>Kontrolle</b>	
	20	0	0,00	0,00	1,50	0,05
	22	2	3,86	0,52	1,32	0,48
	24	4	4,95	0,23	0,96	0,13
	2	6	6,06	0,72	1,64	0,23
	4	8	6,38	0,91	1,51	0,08
	6	10	7,26	0,51	1,45	0,04
	8	12	8,19	0,74	1,42	0,15
	10	14	9,96	0,82	1,61	0,03
	12	16	11,26	0,95	1,38	0,00
	14	18	12,51	1,53	1,53	0,47
<i>Hydrobia ulvae</i> , geringe Dichte 18° C Wassertemperatur						
	18	0	0,00	0,00	2,84	0,18
	20	2	3,02	11,23	3,52	0,19
	22	4	8,31	10,75	3,64	0,07
	24	6	16,55	7,95	3,33	0,11
	2	8	17,04	14,37	4,06	0,79
	4	10	20,40	20,50	4,22	1,11
	6	12	16,63	17,46	4,29	0,95
	8	14	23,28	20,51	3,96	0,67
	10	16	27,79	18,81	4,21	0,29
	12	18	41,98	29,91	3,82	0,56
	14	20	40,55	29,75	4,06	0,68
<i>Hydrobia ulvae</i> , hohe Dichte 18° C Wassertemperatur						
	18	0	0,00	0,00	2,84	0,18
	20	2	4,78	2,72	3,52	0,19
	22	4	5,50	1,86	3,64	0,07
	24	6	8,02	1,85	3,33	0,11
	2	8	10,15	2,43	4,06	0,79
	4	10	13,12	2,01	4,22	1,11
	6	12	14,00	2,56	4,29	0,95
	8	14	17,04	7,77	3,96	0,67
	10	16	20,59	4,56	4,21	0,29
	12	18	24,58	3,55	3,82	0,56
	14	20	25,88	5,73	4,06	0,68
<i>Hydrobia ulvae</i> 22° C Wassertemperatur						
	18	0	0,00	0,00	3,05	0,29
	20	2	4,40	1,37	3,88	0,23
	22	4	7,07	0,79	3,69	0,45
	24	6	10,08	2,23	4,14	0,53
	2	8	13,55	2,23	4,12	0,25
	4	10	15,20	2,60	3,45	0,47
	6	12	18,28	2,58	4,10	0,38
	8	14	20,76	3,38	6,06	0,61
	10	16	23,40	2,77	3,93	0,45
	12	18	26,98	4,28	6,05	0,58
	14	20	29,01	2,93	4,66	0,65

Anhang

Tab. XIV: Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{gTM}^{-1}$ ]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]
<b>Phosphat</b>						
<i>Hydrobia ulvae</i> 15° C Wassertemperatur					Kontrolle	
	20	0	0,00	0,00	5,53	0,27
	22	2	-0,12	0,03	5,32	0,43
	24	4	-0,18	0,06	5,51	0,12
	2	6	-0,14	0,09	5,41	0,31
	4	8	-0,26	0,13	5,38	0,19
	6	10	-0,14	0,06	5,49	0,32
	8	12	-0,27	0,14	5,40	0,21
	10	14	-0,29	0,10	5,45	0,48
	12	16	-0,21	0,12	5,39	0,37
	14	18	-0,21	0,11	5,40	0,17
<i>Hydrobia ulvae</i> , geringe Dichte 18° C Wassertemperatur						
	18	0	0,00	0,00	3,47	0,14
	20	2	0,11	3,81	3,39	0,16
	22	4	-0,19	3,00	3,73	0,14
	24	6	2,59	2,33	3,58	0,07
	2	8	2,47	2,05	3,62	0,20
	4	10	0,93	2,95	3,69	0,11
	6	12	1,95	2,98	3,59	0,14
	8	14	-0,43	1,29	3,41	0,04
	10	16	0,17	3,18	3,41	0,08
	12	18	-2,58	5,74	3,09	0,42
	14	20	-3,46	4,91	3,20	0,21
<i>Hydrobia ulvae</i> , hohe Dichte 18° C Wassertemperatur						
	18	0	0,00	0,00	3,47	0,14
	20	2	0,13	1,74	3,39	0,16
	22	4	-0,01	1,85	3,73	0,14
	24	6	0,34	1,81	3,58	0,07
	2	8	-0,23	3,21	3,62	0,20
	4	10	-0,34	2,67	3,69	0,11
	6	12	0,23	2,11	3,59	0,14
	8	14	0,14	3,67	3,41	0,04
	10	16	-0,54	1,91	3,41	0,08
	12	18	-0,52	2,14	3,09	0,42
	14	20	-0,90	1,91	3,20	0,21
<i>Hydrobia ulvae</i> 22° C Wassertemperatur						
	18	0	0,00	0,00	5,84	0,15
	20	2	-0,31	0,08	5,54	0,16
	22	4	-0,42	0,09	5,59	0,19
	24	6	-0,55	0,15	5,66	0,17
	2	8	-0,49	0,14	5,42	0,10
	4	10	-0,58	0,14	5,36	0,24
	6	12	-0,61	0,21	5,66	0,16
	8	14	-0,48	0,18	5,63	0,01
	10	16	-0,62	0,26	5,58	0,05
	12	18	-0,56	0,26	5,67	0,05
	14	20	-0,67	0,25	5,52	0,23

## Anhang

**Tab. XV:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}$ ]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]
<b>Nitrit</b>						
<b><i>Hydrobia ulvae</i></b>				<b>Kontrolle</b>		
<b>15° C Wassertemperatur</b>						
	20	0	6,97	3,65	7,97	0,08
	22	2	6,85	3,59	7,55	0,34
	24	4	6,57	3,44	7,77	0,16
	2	6	6,46	3,39	7,45	0,28
	4	8	6,00	3,34	7,36	0,12
	6	10	6,42	3,37	7,32	0,05
	8	12	6,10	3,21	7,03	0,16
	10	14	6,09	3,29	6,50	0,41
	12	16	5,77	3,02	6,77	0,40
	14	18	6,08	3,23	6,81	0,06
<b><i>Hydrobia ulvae</i>, geringe Dichte</b>						
<b>18° C Wassertemperatur</b>						
	18	0	7,56	0,55	5,90	0,39
	20	2	7,44	0,37	5,96	0,33
	22	4	7,46	0,53	6,15	0,34
	24	6	7,56	0,35	6,16	0,06
	2	8	7,35	0,33	5,93	0,11
	4	10	7,22	0,44	5,94	0,03
	6	12	7,36	0,29	5,69	0,23
	8	14	6,86	0,46	5,61	0,15
	10	16	6,82	0,59	5,37	0,14
	12	18	6,97	0,43	5,37	0,20
	14	20	6,08	0,23	4,94	0,33
<b><i>Hydrobia ulvae</i>, hohe Dichte</b>						
<b>18° C Wassertemperatur</b>						
	18	0	6,69	0,48	5,90	0,39
	20	2	7,23	0,67	5,96	0,33
	22	4	6,88	0,71	6,15	0,34
	24	6	7,10	0,57	6,16	0,06
	2	8	6,61	0,55	5,93	0,11
	4	10	6,55	0,22	5,94	0,03
	6	12	6,85	0,59	5,69	0,23
	8	14	6,24	0,61	5,61	0,15
	10	16	6,26	0,67	5,37	0,14
	12	18	6,17	0,54	5,37	0,20
	14	20	6,04	0,50	4,94	0,33
<b><i>Hydrobia ulvae</i></b>						
<b>22° C Wassertemperatur</b>						
	18	0	7,67	0,41	7,19	0,18
	20	2	7,41	0,22	6,61	0,21
	22	4	7,19	0,33	6,71	0,20
	24	6	6,64	0,51	6,73	0,18
	2	8	7,09	0,34	6,45	0,34
	4	10	6,87	0,37	6,29	0,43
	6	12	6,72	0,27	6,39	0,21
	8	14	6,84	0,35	6,31	0,29
	10	16	6,58	0,50	6,18	0,17
	12	18	6,41	0,54	5,96	0,29
	14	20	6,39	0,36	5,86	0,24

## Anhang

**Tab. XVI:** Mittelwert und Standardabweichung der Nährstoffkonzentration aus je sechs Replikaten und der entsprechen Kontrollaquarien (MW Mittelwert, STABW Standardabweichung).

Experiment	Zeit	Dauer [h]	MW [ $\mu\text{mol}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}$ ]	MW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]	STABW [ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ]
<b>Nitrat</b>						
<b><i>Hydrobia ulvae</i></b>			<b>Kontrolle</b>			
<b>15° C Wassertemperatur</b>						
	20	0	174,03	65,18	201,08	1,63
	22	2	170,00	64,01	193,28	11,04
	24	4	162,93	60,39	197,25	1,59
	2	6	159,94	60,25	187,63	9,06
	4	8	151,74	59,99	186,65	1,31
	6	10	160,66	60,65	184,44	2,48
	8	12	153,31	57,20	178,56	1,29
	10	14	153,66	59,29	165,66	8,37
	12	16	147,09	54,54	168,26	15,36
	14	18	152,14	58,48	171,49	2,98
<b><i>Hydrobia ulvae</i>, geringe Dichte</b>						
<b>18° C Wassertemperatur</b>						
	18	0	174,75	12,21	172,80	12,61
	20	2	175,38	4,31	174,10	12,37
	22	4	176,08	8,19	179,00	10,48
	24	6	178,02	4,79	180,85	1,00
	2	8	173,21	5,93	173,59	2,42
	4	10	170,68	6,67	171,35	4,85
	6	12	174,27	1,82	166,71	5,57
	8	14	161,72	6,96	165,24	4,21
	10	16	160,97	10,75	158,49	3,82
	12	18	163,41	8,09	156,87	5,31
	14	20	142,62	5,66	145,03	10,10
<b><i>Hydrobia ulvae</i>, hohe Dichte</b>						
<b>18° C Wassertemperatur</b>						
	18	0	168,59	10,99	172,80	12,61
	20	2	176,26	11,91	174,10	12,37
	22	4	173,10	10,85	179,00	10,48
	24	6	177,78	3,24	180,85	1,00
	2	8	169,88	10,19	173,59	2,42
	4	10	165,24	10,56	171,35	4,85
	6	12	172,24	4,86	166,71	5,57
	8	14	157,98	17,07	165,24	4,21
	10	16	158,19	6,69	158,49	3,82
	12	18	156,19	6,69	156,87	5,31
	14	20	152,99	7,56	145,03	10,10
<b><i>Hydrobia ulvae</i></b>						
<b>22° C Wassertemperatur</b>						
	18	0	204,44	4,24	200,55	4,06
	20	2	196,83	5,09	184,60	3,75
	22	4	191,41	3,32	185,21	6,90
	24	6	176,85	10,44	188,05	4,97
	2	8	187,34	6,09	181,24	7,32
	4	10	181,25	7,25	177,67	12,59
	6	12	178,20	7,62	178,84	7,04
	8	14	179,14	5,89	177,03	8,85
	10	16	173,77	7,60	174,57	1,76
	12	18	166,79	8,00	168,23	6,63
	14	20	166,67	4,72	165,84	7,26

Tab. XVII: Mittelwert (MW) und Standardabweichung (STABW) der Total- bzw. Carapaxlänge der in die Messaquarien eingesetzten Fische und Garnelen.

Art	Temp. [° C]	MW [mm]	STABW [mm]	Art	Temp. [° C]	MW [mm]	STABW [mm]
<i>Agonus cataphactus</i>	6	119,3	15,4	<i>Crangon crangon</i> , adult	6	56,7	8,4
<i>A. cataphactus</i>	6	117,3	14,6	<i>C. crangon</i> , adult	6	57,6	9,9
<i>A. cataphactus</i>	6	110,3	23,9	<i>C. crangon</i> , adult	6	56,0	9,9
<i>A. cataphactus</i>	6	119,0	10,8	<i>C. crangon</i> , adult	6	53,4	3,7
<i>A. cataphactus</i>	6	107,7	24,0	<i>C. crangon</i> , adult	6	51,2	7,1
<i>A. cataphactus</i>	6	123,0	08,2	<i>C. crangon</i> , adult	6	63,5	7,2
<i>A. cataphactus</i>	10	116,3	51,7	<i>C. crangon</i> , adult	10	50,3	9,0
<i>A. cataphactus</i>	10	125,3	18,9	<i>C. crangon</i> , adult	10	49,2	8,9
<i>A. cataphactus</i>	10	113,0	16,1	<i>C. crangon</i> , adult	10	54,2	1,8
<i>A. cataphactus</i>	10	126,7	16,5	<i>C. crangon</i> , adult	10	51,4	6,1
<i>A. cataphactus</i>	10	131,7	14,4	<i>C. crangon</i> , adult	10	50,5	7,2
<i>A. cataphactus</i>	10	119,0	30,1	<i>C. crangon</i> , adult	10	58,1	9,9
<i>A. cataphactus</i>	15	115,7	4,6	<i>C. crangon</i> , adult	15	60,9	9,6
<i>A. cataphactus</i>	15	120,0	19,3	<i>C. crangon</i> , adult	15	56,8	5,3
<i>A. cataphactus</i>	15	111,0	24,8	<i>C. crangon</i> , adult	15	62,2	10,1
<i>A. cataphactus</i>	15	108,7	10,2	<i>C. crangon</i> , adult	15	54,5	6,3
<i>A. cataphactus</i>	15	115,3	35,1	<i>C. crangon</i> , adult	15	59,7	8,4
<i>A. cataphactus</i>	15	127,7	12,1	<i>C. crangon</i> , adult	15	57,6	6,0
<i>Pomatoschistus microps</i>	15	29,8	8,2	<i>C. crangon</i> , juvenil	15	33,5	8,7
<i>P. microps</i>	15	28,7	6,7	<i>C. crangon</i> , juvenil	15	30,3	7,1
<i>P. microps</i>	15	30,4	7,3	<i>C. crangon</i> , juvenil	15	31,1	5,9
<i>P. microps</i>	15	28,5	5,6	<i>C. crangon</i> , juvenil	15	27,7	5,6
<i>P. microps</i>	15	26,3	4,8	<i>C. crangon</i> , juvenil	15	31,3	38,3
<i>P. microps</i>	15	30,1	5,9	<i>C. crangon</i> , juvenil	15	30,8	8,4
<i>P. microps</i>	20	25,4	5,6	<i>C. crangon</i> , juvenil	20	38,1	6,0
<i>P. microps</i>	20	23,9	3,6	<i>C. crangon</i> , juvenil	20	32,4	7,9
<i>P. microps</i>	20	26,4	5,5	<i>C. crangon</i> , juvenil	20	37,2	10,1
<i>P. microps</i>	20	24,9	3,6	<i>C. crangon</i> , juvenil	20	29,8	4,7
<i>P. microps</i>	20	24,7	4,3	<i>C. crangon</i> , juvenil	20	34,3	5,4
<i>P. microps</i>	20	24,5	4,5	<i>C. crangon</i> , juvenil	20	31,9	5,4

**Tab. XVIII:** Ergebnisse der Lipidklassenbestimmung und Anteil am Gesamtlipidgehalt [%] der Lipidanalyse von *Hydrobia ulvae* (drei Versuchstage) und der auf GF/C Filtern applizierten Faeces (Doppelbestimmung).

	Wachsester [mg*mL <sup>-1</sup> ]	Triacylglycerine [mg*mL <sup>-1</sup> ]	freie Fettsäuren [mg*mL <sup>-1</sup> ]	Sterole [mg*mL <sup>-1</sup> ]	Phospholipide [mg*mL <sup>-1</sup> ]	Summe [mg*mL <sup>-1</sup> ]	Wachsester [%]	Triacylglycerine [%]	freie Fettsäuren [%]	Sterole [%]	Phospholipide [%]
Std. 10 mg*ml-1-	1,85	1,92	1,80	1,61	1,47	8,65	21,4	22,2	20,8	18,6	17,0
Std. 10 mg*ml-1-	1,85	1,92	1,80	1,61	1,47	8,65	21,4	22,2	20,8	18,6	17,0
Versuch 1:1	0,45	1,56	0,14	1,59	12,22	15,97	2,8	9,8	0,9	10,0	76,6
Versuch 1:1	0,40	1,40	0,11	1,47	12,66	16,04	2,5	8,8	0,7	9,2	78,9
Versuch 1:2	0,29	1,70	0,07	1,13	9,68	12,86	2,3	13,2	0,5	8,8	75,2
Versuch 1:2	0,31	1,64	0,08	1,04	9,26	12,32	2,5	13,3	0,7	8,4	75,2
Versuch 1:2	0,24	1,51	0,06	0,99	9,05	11,84	2,0	12,7	0,5	8,4	76,4
Versuch 1:2	0,31	1,77	0,08	1,29	9,54	13,00	2,4	13,6	0,6	10,0	73,4
Versuch 1:3	0,07	0,18	-	0,19	1,39	1,83	3,7	9,7	-	10,5	76,0
Versuch 1:3	0,08	0,17	-	0,20	1,49	1,94	4,1	8,6	-	10,6	76,8
Versuch 2:1	0,31	0,99	0,12	1,20	7,71	10,33	3,0	9,6	1,2	11,6	74,6
Versuch 2:1	0,32	0,84	0,00	1,24	8,08	10,48	3,1	8,0	-	11,8	77,1
Versuch 2:2	0,19	0,37	0,07	0,76	6,34	7,73	2,5	4,8	0,9	9,8	81,9
Versuch 2:2	0,27	0,40	0,07	0,84	6,33	7,91	3,4	5,0	0,9	10,6	80,0
Versuch 3:1	0,22	0,39	-	0,93	7,04	8,58	2,5	4,6	-	10,8	82,1
Versuch 3:1	0,23	0,38	0,08	1,06	8,22	9,97	2,3	3,8	0,8	10,7	82,5
Versuch 3:2	0,25	0,39	-	0,90	6,47	8,00	3,1	4,9	-	11,2	80,8
Versuch 3:2	0,28	0,53	-	0,92	7,08	8,82	3,2	6,0	-	10,5	80,3
Versuch 3:3	0,29	0,65	-	1,11	8,24	10,29	2,8	6,3	-	10,8	80,1
Versuch 3:3	0,28	0,56	-	1,08	7,62	9,54	2,9	5,9	-	11,4	79,9
Versuch Faeces: 1	0,60	-	0,73	0,01	0,48	1,81	33,0	-	40,1	0,6	26,3
Versuch Faeces: 1	0,56	-	0,72	0,02	0,50	1,80	30,9	-	40,1	0,9	28,0
Versuch Faeces: 2	0,42	-	0,20	0,04	0,31	0,97	43,0	-	21,0	4,5	31,5
Versuch Faeces: 2	0,25	-	0,17	0,02	0,33	0,76	33,0	-	21,8	2,1	43,1
Versuch Faeces: 2	0,18	-	0,12	-	0,15	0,46	39,6	-	26,7	-	33,7
Versuch Faeces: 2	0,15	-	0,10	-	0,13	0,37	39,8	-	26,3	-	33,9
Versuch Faeces: 3	0,35	-	0,16	-	0,27	0,78	44,7	-	20,5	-	34,9
Versuch Faeces: 3	0,42	-	0,21	0,02	0,33	0,98	43,1	-	21,0	2,2	33,8
Versuch Faeces: 3	0,19	-	0,11	-	0,18	0,48	39,5	-	22,7	-	37,8
Versuch Faeces: 3	0,25	-	0,12	0,01	0,16	0,54	45,8	-	22,1	2,0	30,0

**Tab. IXX:** Ergebnisse der gaschromatographischen Auftrennung der einzelnen aus *Hydrobia ulvae* extrahierten Fettsäuren der drei Versuchstage V1-3 [% des Gesamtlipidgehalts]. Bei den mit (?) gekennzeichneten Fettsäuren ist die Zuordnung der Elutionsmaxima zum verwendeten Marinol-Standard nicht eindeutig möglich.

Fettsäure	V1-1 [%]	V1-2 [%]	V1-3 [%]	V2-1 [%]	V2-2 [%]	V2-3 [%]	V3-1 [%]	V3-2 [%]	V3-3 [%]
14:0	1,30	1,37	1,56	1,04	1,32	1,48	1,18	1,16	1,21
15:0	0,70	0,84	0,96	0,72	0,76	0,86	0,73	0,71	0,72
16:0	13,07	15,31	15,89	13,81	13,14	16,00	14,53	14,35	14,07
16:1(n-9)?	1,77	2,15	1,81	1,87	1,87	1,94	2,49	2,40	1,86
16:1(n-7)	4,81	5,88	7,78	4,96	5,12	6,79	4,60	4,69	4,11
16:1(n-5)	0,44	0,71	0,65	0,59	0,94	0,86	1,55	1,82	1,05
16:2(n-4)	0,51	-	0,60	-	-	-	-	-	-
17:0?	1,06	1,18	1,19	1,15	1,02	1,20	1,22	1,18	1,20
16:3(n-4)	0,36	-	0,67	-	-	-	-	-	-
18:0	4,78	5,51	5,06	6,10	5,22	6,19	6,04	5,98	5,63
18:1(n-9)	1,86	2,25	1,80	1,53	1,60	1,93	1,66	1,77	1,66
18:1(n-7)	3,87	4,67	4,90	3,65	3,81	4,63	3,95	4,04	3,87
18:2(n-6)	1,68	2,19	1,77	1,78	0,41	0,49	0,46	0,56	0,62
18:3(n-6)	-	-	1,01	-	-	-	-	-	-
18:3(n-3)	0,99	1,32	0,43	0,85	0,92	0,89	0,76	0,80	0,73
18:4(n-3)	0,47	-	-	-	-	-	-	-	-
20:0	0,76	0,81	0,69	0,82	0,74	0,82	1,12	1,04	1,06
20:1(n-11)?	4,36	5,14	4,63	5,21	4,68	5,30	5,64	5,52	5,25
20:1(n-9)	0,58	0,66	0,53	0,73	0,74	0,77	0,80	0,80	0,71
20:1(n-7)	1,75	2,01	2,09	2,51	1,83	2,51	2,09	2,05	1,92
20:3(n-6)	6,05	6,84	6,35	7,35	6,90	7,45	8,36	8,32	7,44
20:5(n-3)	15,15	17,09	16,27	13,78	14,33	15,03	15,33	15,51	13,51
22:5(n-3)	3,36	3,79	3,41	3,23	3,56	3,65	4,06	4,01	3,69
22:6(n-3)	2,89	2,93	2,44	1,98	2,23	2,22	2,67	2,79	2,53
unbestimmt	27,44	17,33	17,52	26,34	28,86	18,97	20,76	20,49	27,17



Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Diplomarbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel verwendet habe.

List/Sylt, Januar 2005

Benjamin Kürten

