

Biologie der Brackwasserzonen im Elbeästuar

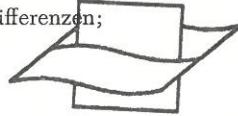
H. CASPERS (Hamburg, Deutschland)

Mit 3 Abbildungen und 1 Tabelle im Text und auf 2 Beilagen

Bei der Tagung 1953 in Cambridge hatte ich die Süßwasserstrecke des Elbeästuars dargestellt, jenen Bereich, welcher durch den Druck der eindringenden Gezeitenwelle periodischen Niveauschwankungen unterworfen ist mit der Folge lebensraumfremder Verhältnisse: Ausbildung von Wattenzonen in reinen Süßwasserbezirken. — Hieran anschließend soll auf dieser Tagung in Helsinki, bei der die Brackwasserbiologie ein zentrales Thema darstellt, über die Brackwasserzone des Elbeästuars vorgetragen werden.

Bei jedem in ein Meer ausmündenden Fluß haben wir einen Bereich, in welchem über verschiedene Stufen der entscheidende Wechsel zwischen dem limnischen und marinen Lebensraum stattfindet. Die Ausdehnung und Stufenfolge ist dabei abhängig von morphologischen und hydrographischen Gegebenheiten:

1. Gestaltung des Küstengebietes, Untergrund, Höhendifferenzen;
2. Form der Flußmündung (Trichter, Delta, Barren);
3. Tidenhub im Vormündungsgebiet;
4. Menge des den Strom hinabgeführten Süßwassers;
5. jahreszeitliche Unterschiede der Wasserführung;
6. Unterschiede der Windrichtung und Windstärke;
7. Salzgehalt des Meeres.



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

Entsprechend der Kombination dieser lokalen Faktoren geht die Vermischung des Süß- mit dem Seewasser auf eine weite Strecke vor sich oder ist auf eine enge Zone beschränkt, wobei — entsprechend Punkt 5 und 6 — jahreszeitliche und meteorologische Unterschiede eine zeitliche Differenzierung ergeben.

Bei Flüssen, die in ein gezeitenloses Meer münden oder durch eine Barriere gegen den Meerwassereinstrom abgeschlossen sind bzw. sich in viele Deltaarme aufteilen, findet die Wasservermischung erst im Vormündungsgebiet statt. Das tiefste Eindringen in ein Ästuar ist bei offener, d. h. nicht durch Barrieren versperrter Trichterform gegeben, verstärkt zu Zeiten geringerer Wasserführung des Stromes und bei auflandigem stärkerem Wind.

In den offenen Ästuaren bildet sich eine oft ausgedehnte Vermischungszone von Süß- und Seewasser aus, also ein Brackwassergebiet, das alle Stufen vom poly- über den meso- und oligohalinen Bereich zum Süßwasser des oberen Ästuarbereiches aufweist (siehe HENSEN 1953). Wenn wir so in der Lage sind, gewisse durchschnittliche Salzgehaltsstufen innerhalb dieses Brackwasserbereiches zu scheiden, muß doch auf die zum Teil erheblichen und oft kurzfristigen Schwankungen hingewiesen werden, welche für die hier lebende und jeweils auf einen bestimmten

Instituut voor Zeeonderzoek en
 Landbouw voor Marine Biologie
 Prinses Elisabethlaan 69
 8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/60 37 15

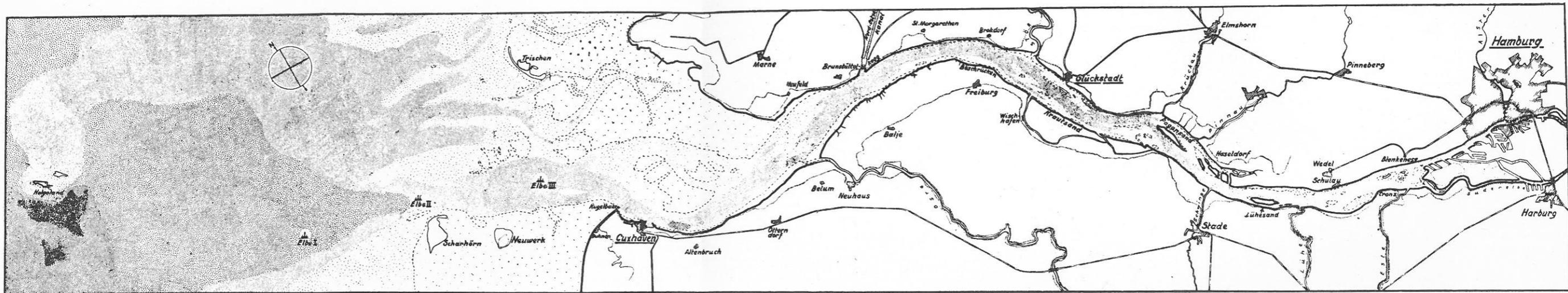


Abb. 1. Karte der Unterelbe.

Salzgehalt eingestellte Flora und Fauna pessimale Zeiten darstellen, in denen sie überdauern müssen. Der mehr oder weniger weit auf- und abpendelnde Wasserkörper schafft an sich schon eine „Unruhe“, der nur recht euryhaline — und im ganzen euryöke — Formen widerstehen können. Die Untersuchung dieser ökologischen Verhältnisse wird dadurch noch kompliziert, daß für das Verbreitungsbild der Arten nur zum geringeren Teil die aktuellen hydrographischen Gegebenheiten heranzuziehen sind: Wesentlich ist die hydroklimatische Phase zur Zeit des Eindringens der Larven, deren Reaktion auf Salzgehaltsänderungen (+ andere chemische Schwankungen) recht verschieden zu denen der adulten Stadien sein kann. Ein weiterer Komplex betrifft dann die ständig planktischen Formen, die vom limnischen oder marinen Bereich in die Brackwasserzone des Ästuars hineingetragen werden: Der Vermischung der beiden Wasserkörper entspricht eine solche der Plankter, wobei die meisten nach einer gewissen Zeit absterben, wenn die Salzgehaltsänderungen über ihre ökologische Toleranz hinausgehen.

Diese allgemeinen Vorbemerkungen sollten in den Problembereich einer solchen biologischen Ästuaruntersuchung einführen. Wie ich 1953 bereits berichtete, weist die biologische Arbeit in der Unterelbe in der ursprünglich als „Abteilung für Elbuntersuchungen“ gegründeten „Hydrobiologischen Abteilung des Zoologischen Staatsinstitutes und Museums“ in Hamburg eine lange Tradition auf. Das Ziel ist eine alle Regionen und Biotope umfassende monographische Erfassung des Elbeästuars. Weiterhin werden zum Vergleich andere deutsche Ästuarie in entsprechender Weise untersucht.

Es ist hier nicht der Platz, die in der Brackwasserzone der Elbe erzielten Ergebnisse im einzelnen zu besprechen — diese Darstellung ist einer speziellen Arbeit vorbehalten. Hier sollen einige allgemeine Gesichtspunkte zur Diskussion gestellt werden, wobei eigene Untersuchungen und solche von Mitarbeitern zusammengefaßt werden.

a) Das freie Wasser

Die Vermischung von Süß- und Seewasser geht im Elbeästuar über eine weite Strecke (siehe die Karte Abb. 1). Die oberste Brackwassergrenze ist hydrographisch in der Querlinie Glückstadt—Krautsand anzugeben, normalerweise zwischen hier und Brunsbüttel auf- und abpendelnd (Abb. 2). Es muß gleich hinzugefügt werden, daß sich in jüngerer Zeit dieser oberste Bereich im Elbelauf aufwärts verschoben hat, das Brackwasser also vor 100 Jahren vermutlich seine normale obere Grenze schon im Raum Brunsbüttel hatte. Hinzu kommt, daß bei starken Nordweststürmen auch Salzwasser kurzfristig weiter im Strom aufwärts gedrückt wird, mindestens bis Pagensand. Im Durchschnitt trifft aber das den Fluß hinabtreibende Süßwasserplankton hinter Glückstadt-Krautsand auf die *o l i g o h a l i n e Z o n e*, die bereits für einen großen Teil der Phyto- und Zooplankter letal ist.¹

¹ Die Planktonangaben beziehen sich auf — noch unveröffentlichte — Untersuchungen von cand. rer. nat. HELMUT SCHULZ.

In diesem oligohalinen Bereich treten dagegen die ersten typischen Brackwasserformen auf, vor allem der Copepode *Eurytemora affinis* und von Diatomeen Coscinodiscen, an erster Stelle *Coscinodiscus rothi* var. *normanni*, die hier im Sommerhalbjahr ein ausgesprochenes Massenvorkommen hat und weit in den Süßwasserbereich ausstrahlt; zur mesohalinen Zone dagegen geht sie rasch zurück.²

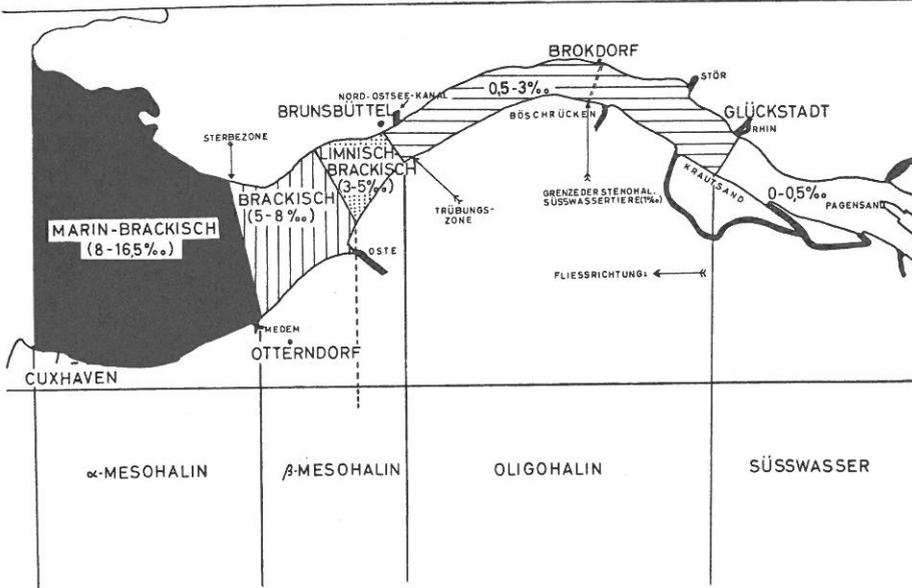


Abb. 2. Hydrographische Gliederung des Elbeästuars. Salzgehaltsstufen in ‰.

Der β -mesohaline Bereich (siehe Abb. 2) umfaßt die Zone etwa zwischen Brunsbüttel und Otterndorf; der α -mesohaline Bereich schließt sich an bis Cuxhaven. Hier ist das Süßwasserplankton weitgehend abgestorben. Das Wasser weist bei Brunsbüttel eine starke Trübung auf, die vor allem durch sehr feine anorganische Ausfällungen, vermischt mit Planktonzerreißel, gebildet wird; hinzu treten viele aufgewirbelte Sandkörner.³ Die obere und untere Grenze dieser Fällungszone ist recht scharf, das ganze Gebiet auf etwa 15 km ausgedehnt. Der Anteil an lebendem Plankton ist hier äußerst gering; es handelt sich vorwiegend um einige Rotatorien: *Brachionus calyciflorus* und *Keratella quadrata* + *K. cochlearis*, ferner Copepoden, einschließlich Nauplien. Lebende marine Plankter waren hier nicht mit Sicherheit festzustellen. — Flußabwärts der Trübungszone treten dann allmählich in Individuen- und Artenzahl zunehmend marine Planktonelemente auf, wobei zentrische Diatomeen (*Actinoptychus*, *Rhi-*

² Auf die Verbindung von *Eurytemora affinis* und „ihre Nahrungsdiatomee“ *Coscinodiscus rothi* weist schon REDEKE (1933) hin (siehe auch für die Elbe DAHL 1891, HENTSCHEL 1923, BURCKHARDT 1935).

³ Über die Entstehung dieser Trübungszone siehe auch LÜNEBURG (1950—1951), KÜHL & MANN (1953), LUCHT (1953) und POSTMA & KALLE (1955).

zosolenia u. a.) vorherrschen; das Zooplankton ist im Sommer durch *Noctiluca miliaris* und — in recht großen Mengen — Polychaeten-Larven gekennzeichnet. Wir haben hier also eine Planktongemeinschaft, die sich zum überwiegenden Teil vom marinen Nachbarraum rekrutiert: es sind keine typischen Brackwasserarten, sondern euryhaline Meeresformen, die in diesem mesohalinen Bereich noch individuell eine mehr oder weniger lange Zeit ausharren können, während die Gesamtbesiedlung auf den Nachschub aus der polyhalinen Zone angewiesen ist. Als typisch α -mesohaline Brackwassertiere sind die Copepoden *Acartia discadata* und *A. biflosa* regelmäßig in der Elbestrecke zwischen Cuxhaven—Otterndorf anzutreffen. — Im oberen α -mesohalinen Bereich, jedoch unterhalb der Trübungszone, treten interessanterweise auch lebende Rotatorien auf: *Brachionus*-, *Keratella*- und *Notholca*-Arten. Sie sind zumindest morphologisch nicht von den Individuen des Süßwassergebietes zu unterscheiden: Es dürfte sich um physiologisch angepaßte Populationen handeln, die sich aus Stillwasserzonen des Ufergebietes und den mit dem Strom in Verbindung stehenden Gräben ergänzen; im offenen Elbewasser erfahren sie vermutlich eine starke Vermehrung. Sie dringen ihrerseits nicht stromaufwärts in die Trübungszone vor, stehen also nicht mit dem oberen Brackwasser- und weiter dem Süßwassergebiet in Verbindung. Seewärts haben diese Rotatorien ihre Grenze bereits oberhalb von Cuxhaven.

Das extremste Absterben von Planktern ist im Gebiet Otterndorf festzustellen: Die hier vorhandene Grenze zwischen α - und β -mesohalinem Bereich stellt für etwa bis hierher lebend gelangte Süßwasserarten und für die in großer Zahl eingespülten marinen Plankter eine fast absolute, dabei nur auf eine kurze Flußstrecke beschränkte Sperre dar (Abb. 2). Entsprechend ist hier kaum lebendes Plankton vorhanden, dagegen ein bedeutender Trübwert, der auf die Zerstörung der organischen Substanz zurückgeht.

Die Außenelbestrecke, also die zwischen den Wattenflächen verlaufende Stromrinne unterhalb von Cuxhaven, weist rein marines Küstenplankton auf, das durch die starke Eutrophierung dieser Flußstrecke gekennzeichnet ist, mit Massentwicklung von *Biddulphia*, *Rhizosolenia*, *Eucampia zodiacus*, *Pleurobrachia* und vielen marinen Larven. In Abhängigkeit von der Windrichtung werden zeitweise große Mengen von Planktern weiter in das Ästuar hineingedrückt, was vor allem an Quallen und anderen großen Planktonformen augenfällig ist. Diese Arten sind auch in der mesohalinen Strecke noch lebend, sie sterben aber schnell ab, wenn sie durch den Ebbstrom in den polyhalinen Bereich zurückgeführt werden (mündl. Hinweis von Dr. KÜHL).

Die im Brackwasserbereich einmündenden Seitenflüsse der Elbe — Medem, Oste und Stör — weisen ebenfalls eine Brackwasserabstufung auf. Das biologische Bild wird durch Abwassereinflüsse stark gestört.⁴

⁴ Laufende Untersuchungen von cand. rer. nat. ALBERT SCHUMACHER.

Wenn die oberste Brackwassergrenze hydrographisch bei Glückstadt-Krautsand angegeben wurde, muß doch darauf hingewiesen werden, daß auch wesentlich weiter elbaufwärts noch regelmäßig Brackwasserformen im Plankton zu finden sind. Wie erwähnt, ist gelegentlich ein Salzwasservorschub vorhanden, der aber zur Erklärung der Regelmäßigkeit des Auftretens von marinen Planktern nicht ausreicht. Es handelt sich vorwiegend um Diatomeen: *Triceratium favus*, *Biddulphia*, *Coscinodiscus* und andere Gattungen, insgesamt etwa 100 Arten.⁵ Die genauere Prüfung ergibt jedoch, daß es sich hier um abgestorbene Individuen handelt, die aber zum Teil noch Chromatophoren in verschiedenem Grad der Auflösung enthalten. Ein gehäuftes Auftreten ist nach starken Nordweststürmen bis zum Hamburger Hafengebiet festzustellen. Es dürfte sich um zeitweise sedimentierte Schalen handeln, die wieder hochgewirbelt wurden. Wenn diese Individuen — so häufig sie zeitweise auch im Hamburger Gebiet sind — doch keine echte Planktonbesiedlung dieser Zonen darstellen, so ist andererseits aber hervorzuheben, daß typische halophile Formen des oligohalinen Elbebereiches wenigstens in geringerer Individuenzahl auch lebend in die hydrographische „Süßwasser“-Zone des Ästuars vordringen und sich hier vermehren! Es ist hier vor allem *Coscinodiscus rothi* hervorzuheben, eine Art, die — wie oben erwähnt — im oligohalinen Bereich ihre maximale Entfaltung aufweist. Sie ist elbabwärts — in stark gemindertem Bestand — bis Cuxhaven zu finden, dringt elbaufwärts aber auch bis Wedel-Blankenese vor, wo sie einen regelmäßigen Bestand des Phytoplanktons darstellt. Der Zooplankter *Eurytemora affinis* hat als Konsument dieser Kieselalge eine parallele Verbreitung. Es ist zu vermuten, daß diese oberen Grenzüberschreitungen im Elbeästuar durch die künstliche Versalzung der „Süßwasser“-Strecke begünstigt werden: Im Hamburger Bereich werden Cl⁻-Werte von 200 bis 300 mg/l gemessen, die ihre Ursache in Industrieleitungen (Kaliwerke) im Oberelbegebiet haben. Entsprechend treten auch die als halophil zu bewertenden zarten Diatomeen *Bacillaria paradoxa*, *Attheya westei* und *Rhizosolenia longiseta* gehäuft im Elbegebiet auf.

Eine schwierige Frage ist es, wieweit marines Meroplankton in die Elbe eingetragen wird. Larvenstadien benthaler Organismen sind im mesohalinen Bereich sehr häufig. Sie gehen in der Regel zugrunde, abgesehen von den euryhalinen Arten. Die weitere Verfrachtung solcher Formen ist schwer zu kontrollieren, da es sich um gelegentliche Invasionen handelt. Auf sie geht aber z. B. das Vorkommen von Seepocken (*Balanus improvisus*) an Fahrwassertonnen noch im Mittelbereich der Insel Pagensand zurück (siehe unten): Ansatzreife Larven werden in gelegentlichen Schüben aus dem mesohalinen Gebiet von Wasserkörpern dieser

⁵ Auch VOLK (1898—1905) hat für das Hamburger Gebiet schon etwa 80 marine Diatomeen-Arten verzeichnet, allerdings ohne nähere Angaben über den Zustand dieser Individuen.

Zone bis jenseits der oligohalinen Strecke der Elbe gebracht; die sessilen Stadien erfahren nun ihr weiteres Wachstum im Süßwasser (wobei natürlich auch hier die Frage ist, wieweit der erhöhte Cl'-Gehalt eine begünstigende Rolle spielt).

b) Der Tonnenbewuchs

In der ganzen Unterelbestrecke wurde der Bewuchs an den jedes Jahr frisch ausgelegten Fahrwassertonnen untersucht. Diese stellen ideale „Stationen“ dar, die — jedes Jahr als „tabula rasa“ neu in das Wasser gegeben — die Entwicklung der Algen und der sessilen (+ vagilen) Fauna verfolgen lassen und damit die exakte Möglichkeit bieten, das Phänomen des Larventransportes im Ästuar in seiner Regel- oder Unregelmäßigkeit zu studieren. Die Untersuchungen sind damit dem Komplex des „freien Wassers“ unmittelbar anzuschließen. Die alten Beobachtungen von KIRCHENPAUER (1862) bieten ferner eine gute Vergleichsbasis.

Im Gegensatz zu den sehr üppig besiedelten Tonnen in der polyhalinen Zone ist im Brackwasserbereich ein starker artlicher Rückgang zu verzeichnen. Von „Haptophyten“⁶ ist ein oberer Ring von *Enteromorpha* und ein ausgedehnter Filz von *Urospora isogona* hervorzuheben; ferner sind *Melosira*-Ketten und *Cladophora sericea* zahlreich.

Im polyhalinen Gebiet treten von Seepocken *Balanus crenatus* und *B. improvisus* vermischt auf. Sie werden später von *Mytilus* überwachsen; hinzu tritt eine artenreiche Fauna von Hydrozoen, Bryozoen, Aktinien, dazu stellenweise dichte Geflechte von Amphipoden (*Jassa pulchella*); das Lückensystem wird von einer großen Zahl von Polychaeten, Nemertinen, Decapoden u. a. besiedelt.⁷ Im Brackwassergebiet scheidet dagegen *Balanus crenatus* aus; der tierische Ansatz wird durch *Balanus improvisus* bestimmt, in der α -mesohalinen Zone eine geschlossene und nach längerer Liegezeit der Tonnen dicke Kruste bildend. *Nereis succinea* ist der einzige Vertreter der Polychaeten, der im gesamten mesohalinen und in einigen Exemplaren noch im oligohalinen Bereich festzustellen ist. Recht regelmäßig ist dann überall von Amphipoden *Gammarus zaddachi* zu finden, ein typisches Element der Brackwasserfauna; von Hydrozoen tritt *Bougainvillia ramosa* in der α -mesohalinen Zone auf, im Gebiet der Ostemündung beginnt dann der Besatz mit *Cordylophora caspia*, der sich weit in den Süßwasserbereich ausdehnt und hier an Stärke zunimmt. Während im Gebiet von Cuxhaven bis Otterndorf die *Balanus*-Decke nach etwa 5monatiger Auslage der Tonnen völlig geschlossen ist und die Seepocken ein gedrängtes Höhenwachstum aufweisen, wird dieser Ansatz elb- aufwärts immer dünner: Zunächst berühren sich die flachwachsenden Gehäuse noch, eine Strecke weiter treten sie dann nur noch fleckenweise auf, wobei sie vielfach auf eine bestimmte Tiefenregion oder eine Tonnenseite beschränkt bleiben. Es ist ersichtlich, daß hier das Larvenangebot sehr gering und der Ansatz

⁶ Bezeichnung nach H. LUTHER 1949 „Vorschlag zu einer ökologischen Grundeinteilung der Hydrophyten“ (Acta Bot. Fennica, 44).

⁷ Vgl. hierzu auch die Helgoländer Tonnen: CASPERS 1952.

stärker vom Zufall abhängig ist: es mag vielleicht nur bei einer Tide eine „Blase“ ansatzreifer Larven die Tonne passiert haben. Entsprechend weist vielfach eine Tonne noch einen stärkeren *Balanus*-Bewuchs auf, während eine benachbarte ganz frei ist. Alle diese Momente zeigen, daß hier die Verbreitungsgrenze ist und sich der Ansatz nur aus Larven des weiter stromabwärts befindlichen Gebietes ergibt. Wie oben erwähnt, können aber einzelne Seepocken noch jenseits der oligohalinen Zone angetroffen werden (bis in das Gebiet von Pagensand): Die Individuen finden hier also nach dem Ansatz noch eine Existenzmöglichkeit, ihr zahlenarmes Auftreten geht auf die Seltenheit der Larvenzufuhr und vermutlich deren in diesem Gebiet gesteigerte Letalität zurück. In manchen Jahren ist dieser Balanidenansatz im Gebiet von Pagensand ganz fehlend, in anderen Jahren stärker (wobei dann auch weiter stromabwärts die Seepockenentwicklung dichter ist): Es sind dies Jahre, in denen die Oberelbe einen niedrigen Wasserstand aufweist, das Salzwasser also wenigstens zeitweise weiter im Ästuar vordringt.

Im Gebiet von Cuxhaven sind noch — zum Teil ausgedehnte — *Mytilus*-Flecken an den Tonnen vorhanden. Diese lassen aber elbaufwärts bald nach: Bereits vor Otterndorf sind nur wenige kleine Exemplare zu finden; das oberste Vorkommen — und nicht in allen Jahren — ist bei der Ostemündung. Diese Tonnen vor der Oste, also bereits im oberen mesohalinen Bereich, weisen zwischen den Balanidenkrusten ein Massenvorkommen von *Nereis succinea* auf: bis 144 auf 20 cm²; vereinzelt *Nereis* dringen bis an Tonnen etwas unterhalb von Brunsbüttel vor, also bis an die Grenze der mesohalinen Zone überhaupt.

c) Die Wattenfauna

Wie im ganzen Elbeästuar sind auch in der Brackwasserzone ausgedehnte Wattenflächen entwickelt.⁸ Das Besiedlungsbild im β -mesohalinen Bereich, also etwa an der Ostemündung, wird durch *Corophium volutator* bestimmt: bis 6500 je m². Weitere Elemente der marinen Fauna sind Nereiden und die Muschel *Macoma balthica*. Aus der Süßwasserfauna dringen bis hier Tubificiden vor (meist *Limnodrilus hoffmeisteri*, ferner *Tubifex barbatus*; Tabelle 1 b). Die obere Grenze der marinen Elemente liegt etwa bei Freiburg. Auf dem „Böschrücken“ vor Balje herrschen die Tubificiden vor, während *Corophium* nur noch in einem stark reduzierten Bestand vorkommt (Tabelle 1 a). Der Faunenwechsel zum Süßwasserbereich ist schroff: Bereits bei Krautsand ist eine fast reine Süßwasserfauna vorhanden;⁹ nur die Brackwasserschnecke *Assiminea grayana* hat hier noch ein gehäuftes Vorkommen. — In Richtung auf Cuxhaven nimmt die Zahl mariner Tiere stufenweise zu. Bei Otterndorf wird die weiterhin durch *Corophium* bestimmte Besiedlung durch eine größere Zahl von Polychaeten bereichert (Nereiden, *Pygospio*, *Heteromastus*), ferner stellen sich hier Hydrobien ein. Bei Altenbruch, 6 km oberhalb von Cuxhaven, sind die Polychaeten vorherrschend, hinzu treten marine

⁸ Siehe CASPERS 1948.

⁹ Siehe CASPERS 1948 und 1949.

Muscheln + Hydrobien (Tabelle 1c). Bei Cuxhaven-Kugelbake ist die Wattenbesiedlung schon rein marin: *Cardium*, *Macoma*, *Corophium*, *Hydrobia*, *Arenicola* und zahlreiche weitere Polychaeten (Tabelle 1d):

Tabelle 1. Wattenzonen im Brackwasserbereich der Unterelbe.
Besiedlung auf 1 qm Bodenfläche.

a) „Böschrücken“ vor Balje	= oligohaline Zone
70 000 Tubificiden	
100 <i>Corophium</i>	
5 <i>Neomysis</i>	
b) Ostemündung	= β -mesohaline Zone
500 Tubificiden	
25 <i>Nereis</i>	
6 500 <i>Corophium</i>	
c) Altenbruch	= α -mesohaline Zone
100 <i>Heteromastus</i>	
525 <i>Nereis</i>	
175 <i>Eteone</i>	
325 <i>Macoma</i>	
125 <i>Cardium</i>	
75 <i>Mya</i>	
75 <i>Hydrobia</i>	
d) Cuxhaven: vor Kugelbake	= meso- bis polyhaline Zone
1 075 <i>Heteromastus</i>	
300 <i>Cardium</i>	
125 <i>Mya</i>	
78 750 <i>Hydrobia</i>	

d) Die Fauna der Fahrrinne

Wenn bei den bisher geschilderten Faunenkomplexen Zonen eine Durchdringung von marinen und limnischen Elementen festzustellen waren, ist bei der Bodenfauna in den tieferen Strombereichen lediglich eine Besiedlung vom Meer her nachzuweisen. Das Bild der Fauna verarmt durch den abnehmenden Salzgehalt und wird durch die Sedimentverteilung modifiziert.¹⁰ Die extrem-stenohalinen Arten — wie die Echinodermen, *Nucula nitida* und viele Polychaeten — scheiden bereits in der Zone zwischen Feuerschiff „Elbe 2“ und „Elbe 3“ aus. Hinzu kommt, daß in diesem Gebiet ein Sedimentwechsel eintritt von detritusreichem Schlack zu feinem bis gröberem Sand, der von kleinen Crustaceen bevölkert wird: Mysideen und Amphipoden (Abb. 3a). Vor Cuxhaven-Kugelbake ist in weichem Schlack am Stromrand eine dichte *Corophium*-Siedlung, durchsetzt von *Mytilus*-Klumpen und zahlreichen *Nereis succinea* (Abb. 3b). Der Gezeitenstrom in der auf 20 bis 25 m vertieften Fahrrinne vor Cuxhaven ist sehr stark und entsprechend das Strombett so hart, daß hier keine Endobiose zur Entwicklung kommen kann:

¹⁰ Vgl. CASPERS 1951.

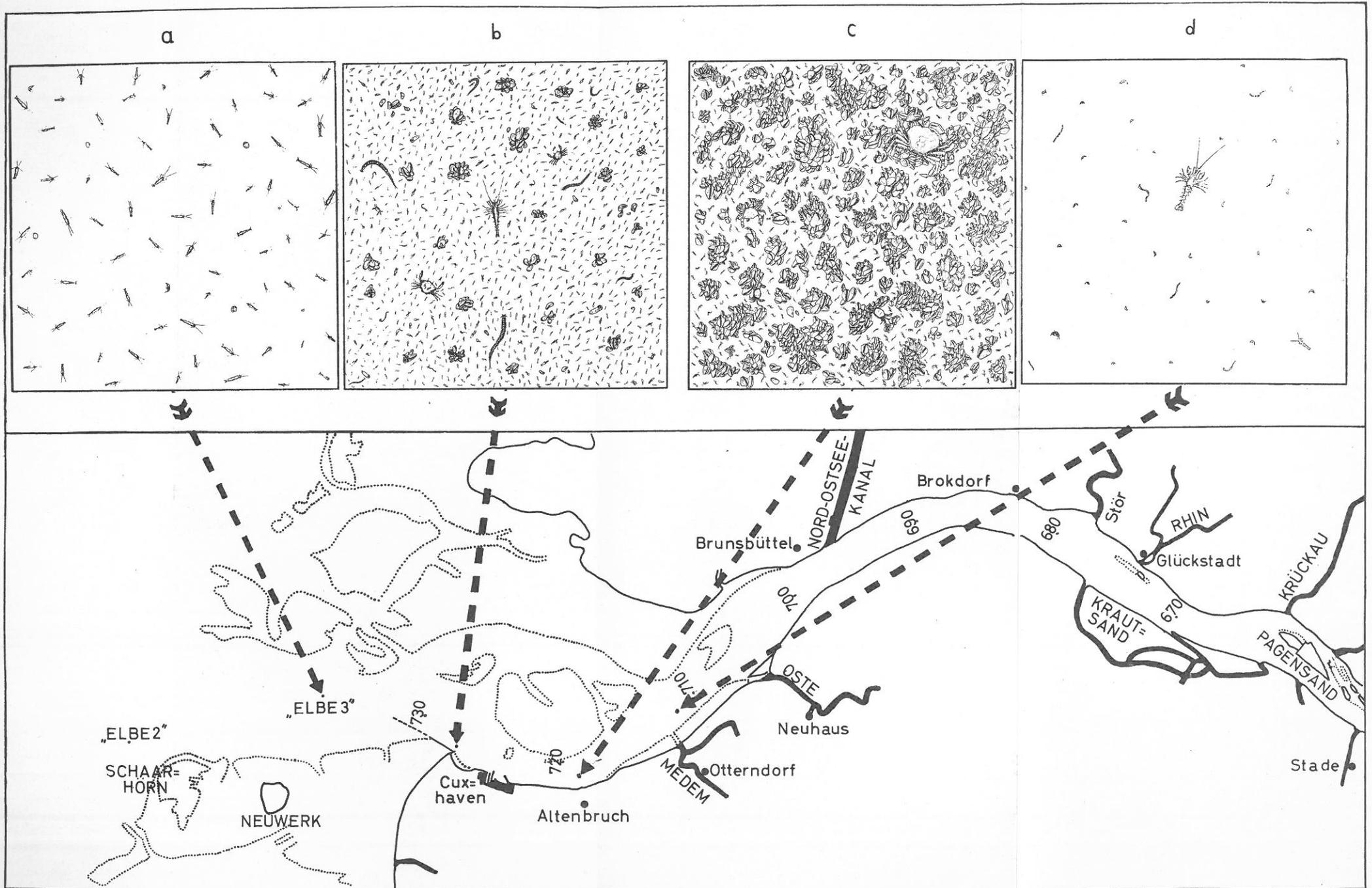


Abb. 3. Bodengreiferfänge 1/10 qm im Brackwasserbereich des Elbeästuar (vgl. CASPERS 1951).

- a) Feinsandboden bei Feuerschiff „Elbe 3“. Mysideen-Siedlung: 63 *Gastrosaccus spinifer*; 5 *Haustorius arenarius*; 1 *Bathyporeia tenuipes*; 1 *Crangon crangon*; 5 *Cardium edule*; 1 Spionide.
- b) *Corophium*-Siedlung im weichen Schlick von Cuxhaven-Kugelbake: 140 *Corophium volutator*; 22 *Gammarus zaddachi*; 1 *Neomysis vulgaris*; 1 *Crangon crangon*; 4 *Carcinus maenas*; 240 *Mytilus edulis*; 12 *Petricola pholadiformis*; 36 *Nereis succinea*.
- c) *Mytilus*-Siedlung in der Elbefahrinne vor Altenbruch: 2035 *Mytilus edulis*; 10 *Carcinus maenas*; 420 *Gammarus zaddachi*.
- d) Feinsand mit Schlickbeimischung vor Otterndorf: 7 *Heteromastus filiformis*; 1 *Crangon crangon*; 30 *Bathyporeia* (mehrere sp.); 2 *Haustorius arenarius*; 1 *Gammarus zaddachi*; 1 *Neomysis vulgaris*.

Dafür ist eine fast geschlossene Decke von Miesmuscheln vorhanden, deren Zwischenräume von riesigen Mengen von *Gammarus zaddachi* bevölkert werden (Abb. 3c). Das elbaufwärts anschließende Gebiet besteht aus Feinsand, das vorzugsweise mit kleinen Amphipoden — *Bathyporeia*-Arten und *Haustorius* — besiedelt ist,¹¹ dazwischen marine Muscheln — vor allem *Macoma balthica* — und kleinere Polychaeten: *Nereis*, *Nephtys*, *Heteromastus*, *Eteone* (Abb. 3d); auch *Crangon* und *Neomysis vulgaris* treten hier auf. Diese marine Fauna entsendet einige Vertreter noch bis an den obersten Bereich der β -mesohalinen Zone: von Polychaeten wurde *Nereis succinea* und *Heteromastus* vor der Ostemündung, die Mysidee *Mesopodopsis* vor Brunsbüttel festgestellt. *Bathyporeia* hat ihre Grenze erst jenseits der oligohalinen Zone (an der Nordspitze der Insel Pagensand), ein paralleles Phänomen, wie es oben für *Balanus* an den Tonnen beschrieben wurde.

e) Allgemeine Folgerungen

Diesen Beobachtungen über die Faunenverbreitung in der Unterelbe sind einige allgemeine Gedankengänge anzufügen.

In einem solchen offenen Ästuar, in dem eine weiträumige Vermischung von Süß- und Meerwasser stattfindet, hätten die Faunenelemente beider Lebensgebiete die gleiche Möglichkeit der Ausbreitung. Es ist aber festzustellen, daß die limnische Fauna fast vollständig ausscheidet, sobald eine geringe marine Aussalzung des Wassers stattfindet. Nur die Tubificiden entsenden einige Arten an den Stromufern bis in den mesohalinen Bereich. Die marine Fauna hat dagegen eine ganze Reihe euryhaliner Formen verschiedenster Lebensformtypen, die an den Grenzen des marinen Bereiches noch eine Existenzmöglichkeit finden.

Es mögen für diesen Unterschied verschiedene Momente geltend sein:

1. ist der ökologische Typenbestand der limnischen Fauna wesentlich geringer als der der marinen Tierwelt. Nur wenige limnische Vertreter sind in der Lage, sich den extremen Strombedingungen überhaupt anzupassen und zusätzlich noch eine Aussalzung des Wassers zu vertragen. Von den Planktern sind lediglich einige Rotatorien befähigt, zumindest einige Zeit im oberen mesohalinen Bereich auszudauern und vielleicht sogar ihre Eier zur Entwicklung zu bringen;

2. wird das Vordringen der marinen Fauna durch den Besitz planktischer Larvenstadien begünstigt, die gelegentlich bei Schüben von Salzwasser weit in das Ästuar hineingespült werden und bei ihrer weiteren Entwicklung dann der Aussüßung zu widerstehen vermögen. Die herabgespülten Süßwassertiere finden dagegen am Beginn des oligohalinen Wassers ihre fast absolute Grenze.

Eine schwer zu entscheidende Frage ist, ob es im Elbeästuar wirklich typische Brackwasserarten gibt, die also lediglich in dieser Zone auftreten. Die dafür anzugebenden Beispiele sind gering und meist noch zu überprüfen. Arten wie

¹¹ Eine spezielle Untersuchung über die Amphipoden des Elbeästuars macht zur Zeit cand. rer. nat. SCHOKUH MOWAGHAR.

Gammarus zaddachi,¹² *Cordylophora*, *Eurytemora affinis* und die Schnecke *Assiminea grayana* treten in der meso- bis oligohalinen Zone auf, breiten sich aber auch weit in den Süßwasserbereich aus. Vielleicht sind die Unruhe des Lebensraumes, der ständige Wechsel der Strömungsrichtung und die damit verknüpften Salzgehaltswechsel der Entstehung solcher spezifischer Brackwasserarten in einem Ästuar hinderlich: Es fehlt hier die Stetigkeit der Umwelt, wie sie in geschlosseneren Becken an der Grenze zwischen marinem und limnischem Lebensbereich vorhanden ist.

Literatur

- BURCKHARDT, A. 1935. Die Ernährungsgrundlagen der Copepodenschwärme der Niederelbe. — *Intern. Revue ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.* 32 (6), 432—500.
- CASPERS, H. 1948. Ökologische Untersuchungen über die Wattentierwelt im Elbe-Ästuar. — *Verh. Dtsch. Zoologen Kiel*, 350—359.
- 1949. Die tierische Lebensgemeinschaft in einem Röhricht der Unterelbe. — *Verh. Ver. naturwiss. Heimatforsch. Hamburg*, 30, 41—49.
- 1951. Bodengreiferuntersuchungen über die Tierwelt in der Fahrinne der Unterelbe und im Vormündungsgebiet der Nordsee. — *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Wilhelmshaven*, 404—418.
- 1952. Der tierische Bewuchs an Helgoländer Seetonnen. — *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 4 (2), 138—160.
- 1953. Biologische Untersuchungen über die Lebensräume der Unterelbe und des Vormündungsgebietes der Nordsee. — *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg*, 23, 76—85.
- 1955. Limnologie des Elbeästuars. — *Verh. Internat. Ver. theor. angew. Limnologie*, 12, 613—619.
- DAHL, FR. 1891. Untersuchungen über die Thierwelt der Unterelbe. — *6. Ber. Comm. wiss. Unters. d. dtsh. Meere*, 3, 151—185.
- HENSEN, W. 1939/40. Die Entwicklung der Fahrwasserverhältnisse in der Außenelbe. — *Jb. Hafenbautechn. Ges.*, 18, 91—165.
- 1953. Das Eindringen von Salzwasser in die Gezeitenflüsse und ihre Nebenflüsse, Seekanäle und in Häfen. — *Mitt. Hannov. Versuchsanst. f. Grundbau u. Wasserbau Hannover*, 3, 20—50.
- HENTSCHEL, E. 1923. Biologische Wirkungen der Gezeiten im Süßwasser der Niederelbe. — *Verh. Internat. Ver. theor. angew. Limnologie*, 1, 33—36.
- KINNE, O. 1954. Die *Gammarus*-Arten der Kieler Bucht. — *Zool. Jb., Syst.*, 82 (5), 405—424.
- KIRCHENPAUER, J. U. 1862. Die Seetonnen der Elbmündung. Ein Beitrag zur Thier- und Pflanzen-Topographie. — *Abh. a. d. Geb. d. Naturw., herausg. Naturw. Verein Hamburg*, 4 (3), 1—59.
- KÜHL, H., und MANN, H. 1953. Beiträge zur Hydrochemie der Unterelbe. — *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 2, 236—268.
- 1954. Protokolle für die Hydrochemie der Unterelbe auf Grund der Untersuchungsfahrten 1949—1953. — *Veröff. Inst. f. Küsten- u. Binnenfischerei* (MS), 5.
- LUCHT, F. 1953. Hydrographische Untersuchungen der Brackwasserzone der Elbe. — *Dtsch. Hydrogr. Z.*, 6, 18—32.

¹² *Gammarus zaddachi* und weitere Arten (siehe KINNE 1954): Genauere Verbreitung und ökologische Differenzierung in der Unterelbe werden zur Zeit untersucht.

- LÜNEBURG, H. 1939. Hydrochemische Untersuchungen der Elbmündung mittels Elektrokolorimeter. — *Arch. Dtsch. Seewarte*, 59 (5), 1—27.
- 1950—1951. Über Messung und Bedeutung der Sinkstoffe in Elbe und Wesermündung. — *Vom Wasser*, 18, 187—206.
- POSTMA, H., und KALLE, K. 1955. Die Entstehung von Trübungszone im Unterlauf der Flüsse, speziell im Hinblick auf die Verhältnisse der Unterelbe. — *Dtsch. Hydrogr. Ztschr.* 8 (4), 137—144.
- REDEKE, C. 1933. Über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. — *Verh. Internat. Ver. theor. angew. Limnologie*, 6, 46—61.
- THIEMANN, K. 1934. Das Plankton der Flußmündungen. — *Wiss. Ergebn. Dtsch. Atlant. Exp. „Meteor“*, 12, 199—273.
- VOLK, R. 1901—1909. Hamburgische Elbuntersuchung. Zoologische Ergebnisse der seit dem Jahre 1899 vom Naturhistorischen Museum unternommenen biologischen Erforschung der Niederelbe. — *Mitt. Naturhist. Mus. Hamburg*, 18—26.

Diskussion

LENZ: Der Redner hat die biozönotische Situation in diesem interessanten Untersuchungsgebiet sehr klar und anschaulich geschildert. Es war daraus aber auch zu ersehen, daß sich hier eine Fülle von Einzelproblemen darbietet. Manche Kausalszusammenhänge autökologischer Fragen dürften vielleicht nur experimentell zu lösen sein. Für die an das Substrat gebundenen Tiere ist ein Valenzbereich meist leichter abzugrenzen; die Valenz dieser Organismen ist ja zu einem gewissen Grade auf den Biotop projiziert.

Für die Plankter ist das ganz anders. Hier fiel mir z. B. ein Problem auf: das Absterben der aus dem salzhaltigeren Gebiet stammenden marinen Tiere erst beim Rücktransport in ihr eigentliches Wohngebiet und nicht schon im geringer salzhaltigen Wasser. Vielleicht war doch schon die ausschlaggebende Schädigung erfolgt beim Transport in das Ästuar und wird erst wirksam beim Rücktransport flußabwärts. Ich glaube, dieses Problem könnte experimentell gelöst werden, indem man Tiere unter den Bedingungen des zweiten Milieus untersucht.

CASPERS: Wir haben in der Unterelbe mit solchen experimentellen Untersuchungen begonnen, die auch auf manche weitere, durch die synökologischen Ergebnisse aufgetretenen Fragen ausgedehnt werden sollen.

KÜHL: Für die Verbreitung der Organismen im Elbemündungsgebiet ist die Fortpflanzung von großer Bedeutung. RUNNSTRÖM hat bezüglich der Temperatur zwischen vegetativem und propagativem Bereich unterschieden und dabei festgestellt, daß der vegetative Temperaturbereich meist viel größer ist als der propagative. Für Gebiete mit stark wechselndem Salzgehalt würde es auch angebracht sein, diese Unterscheidungen zwischen vegetativem und propagativem Salzgehaltsbereich zu machen.

Manche Organismen werden zwar dauernd entweder als Larven oder adulte Formen eingeschwemmt, ohne sich fortzupflanzen. Das wurde früher auch von den meisten Hydromedusen im Elbemündungsgebiet angegeben, doch konnte von einigen nachgewiesen werden, daß sie sich in der polyhalinen und mesohalinen

Zone fortpflanzen, so auch die seit 1949 neu im Elbegebiet aufgetretene Hydro-meduse, die Margelide *Nemopsis bachei* Ag., die vor der Abdämmung in der Zuidersee vorkam. Andere Organismen, wie z. B. *Teredo navalis*, können sich nur dann im Gebiet fortpflanzen, wenn der Salzgehalt im Sommer für längere Zeit groß genug ist, in diesem Falle um 15‰, was in erster Linie von der Wasserführung der Elbe abhängt.

SEGERSTRÅLE: Da Herr Professor WUNDSCH Angaben über das etwaige Vorkommen von *Astacus fluviatilis* an den Küsten der Ostsee wünscht, so kann ich mitteilen, daß solche Funde aus den Küstengewässern Finnlands nicht vorliegen.

BUCHHOLZ: In abgeschlossenen Brackgewässern treten niemals Balaniden auf. Die Besiedlung in Strandseen mit Balaniden ist abhängig von der Zufuhr von Larven aus dem Meer.