

Die Lebensgemeinschaften im Felswatt von Helgoland: Einzigartige Vielfalt an Deutschlands Nordseeküste

Von KLAUS JANKE

Zusammenfassung

Dieser Artikel gibt einen Einblick in die Lebensgemeinschaften in der Spritzwasser-, Gezeiten- und oberen Dauerflutzone der Insel Helgoland. Als Beispiel für die an Deutschlands Nordseeküste einzigartige Besiedlung werden die Tiere und Pflanzen im Nordost-Felswatt vorgestellt. Die Besiedlungsmuster im Übergang von Meer und Land zeichnen sich durch eine deutliche Vertikalzonierung der Arten aus. Die Vegetation der Spritzwasserzone ist im Vergleich zur Umgebung äußerst spärlich. Im unteren Bereich wird sie von Grünalgen der Gattung *Blidingia* dominiert. Die (artenarme) Gemeinschaft der Tiere in diesem Bereich gehört fast ausschließlich zum terrestrischen Lebensformkreis. Das obere Eulitoral wird von einem flächen-deckenden Bestand der Grünalgen *Enteromorpha* spp. bestimmt. Typische Faunenvertreter sind die Strandschnecke (*Littorina saxatilis*), Flohkrebse (*Chaetogammarus marinus*, *Gammarus salinus*, *Hyale nilsonii*) und Seepocken (*Elminius modestus*, *Semibalanus balanoides*). Die Lebensgemeinschaft des mittleren Eulitorals wird von Miesmuschelbänken (*Mytilus edulis*) und der gemeinen Strandschnecke (*Littorina littorea*) dominiert. Die spärlich wachsende Algenvegetation wird durch mehrjährige Tange der Gattung *Fucus*, dem Knorpeltang (*Chondrus crispus*) und der Teerkrustenalge (*Ralfsia verrucosa*) repräsentiert. Das untere Eulitoral wird fast vollständig vom Sägerang (*Fucus serratus*) bedeckt. Viele kleinere Makroalgen (z. B. *Cladophora* spp., *Chondrus crispus*, krustenbildende Rotalgen) bilden unter dem Dach seiner Phylloide ein artenreiches Vegetationsmosaik aus. Die begleitende Fauna zeichnet sich durch eine gegenüber höheren Bereichen deutlich ansteigende Diversität aus. Neben den typischen eulitoralischen Formen besiedeln auch viele Formen aus dem Sublitoral diesen Bereich. Auf den Thalli der *Fucus*-Algen bildet sich eine spezifische Phytalfauna aus. Zu den Leitformen der Makrofauna gehören diverse Formen von Polypenstöckchen (Hydrozoa), die Strandkrabbe (*Carcinus maenas*) sowie als Phytalbewohner die flache Strandschnecke (*Littorina mariae*), der Posthörnchenwurm (*Spirorbis spirorbis*) und das Rotdornige Moostierchen (*Flustrellidra hispida*). Das obere Sublitoral wird von einer dichten Besiedlung des Fingertanges (*Laminaria digitata*) bestimmt. In seinem Lichtschatten gedeiht eine artenreiche Rotalgenflora, während kleinere Braun- und Grünalgen zurücktreten. Die im Eulitoral dominanten Faunenbestandteile treten im oberen Sublitoral völlig zurück. Stattdessen etabliert sich eine artenreiche Tierwelt aus dem sublitoralischen Formenkreis. Zu ihnen gehören neben vielen weichhäutigen Formen (Anthozoa, Nudibranchia, Ascidae) z. B. die Tote Manneshand (*Alcyonium digitatum*), der Taschenkrebs (*Cancer pagurus*), der Eßbare Seeigel (*Echinus esculentus*) und der Gemeine Seestern (*Asterias rubens*). Die Gezeitenzone und angrenzende Räume sind als ein Lebensraum zu charakterisieren, in dem sich eine an Arten verarmte marine Lebensgemeinschaft etabliert hat. Nur wenige (aber dominante) Formen bleiben in ihrer Verbreitung auf diesen Bereich beschränkt. Die vertikalen Zonierungsmuster werden in ihrer Entstehung und Erhaltung sowohl durch abiotische Faktoren (Dauer des Trockenfallens, Morphologie der Umgebung, Beschaffenheit des Untergrundes, Exposition gegenüber Wellenschlag), als auch durch biologische Wechselwirkungen (Konkurrenz um den Lebensraum, Fressaktivität der Weidegänger bzw. Beutegreifer) beeinflusst.

Summary

This paper deals with the communities at the rocky shores of the island of Heligoland. As this island represents the only rocky shore of the entire German North Sea coast the biological communities differ totally from those at the German West coast (i.e. Wadden Sea). The algae and macrofauna both show vertically zoned distribution patterns. Both the lower supralittoral and

upper intertidal regions are dominated by green algae (*Blidingia*, *Enteromorpha*). Diversity of the fauna is very low. Some typical representatives are the rough periwinkle *Littorina saxatilis*, gammaridean amphipods (*Chaetogammarus marinus*, *Gammarus salinus*, *Hyale nilsonii*) and barnacles (*Semibalanus balanoides*, *Elninius modestus*). The mid intertidal region is dominated by musselbeds (*Mytilus edulis*) and the grazing snail *Littorina littorea*. Algal vegetation (*Fucus* spp., *Ralfsia verrucosa*, *Chondrus crispus*) is very sparse. The lower intertidal region is dominated by an almost total cover of *Fucus serratus* and an increasing number of undercover algae (*Cladophora* spp., *Chondrus crispus*, various encrusting red algae). Typical macrofaunal settlers on the ground are hydrozoan colonies (*Dynamena pumila*, *Laomedea flexuosa*), the common periwinkle *Littorina littorea* and the green crab *Carcinus maenas*. Species directly associated with *Fucus serratus* are *Littorina mariae*, *Spirorbis spirorbis* and *Flustrellidra hispida*. Dominant macroalgal settlers in the upper sublittoral are *Laminaria* spp. The ground is also settled either by encrusting or foliose red algae, while smaller species of brown and green algae vanish. The holdfasts of the kelp represent a preferential habitat for smaller macrofauna species and show extremely high diversity. Besides, some species restricted exclusively to the sublittoral (i.e. adult specimen of *Alcyonium digitatum*, *Pagurus bernhardus*, *Cancer pagurus*, *Echinus esculentus*, *Asterias rubens*), reach their upper limits. In conclusion, the intertidal rocky shore communities at Helgoland can be characterized as sublittoral communities of decreasing diversity. There are only a small amount of species that are specialized to live exclusively within the intertidal zone. Vertical patterns of zonation are both affected by abiotic factors (period of emersion, morphology, smoothness of substrate, exposure to wave action) and biological interactions (competition for space, herbivory, predation).

I n h a l t

1. Einführung	48
2. Die Lebensgemeinschaften im Nordost-Felswatt von Helgoland	50
2.1 Die Spritzwasserzone: das Supralitoral	51
2.2 Die Gezeitenzone: das Eulitoral	53
2.2.1 Das obere Eulitoral: die <i>Enteromorpha</i> -Zone	53
2.2.2 Das mittlere Eulitoral: die <i>Mytilus</i> -Zone	55
2.2.3 Das untere Eulitoral: die <i>Fucus-serratus</i> -Zone	56
2.3 Das Schaufenster ins Sublitoral: die Priele	60
2.4 Das obere Sublitoral: die <i>Laminaria</i> -Zone	60
2.5 Das Nordost-Felswatt: zoniierter Lebensraum im Übergang vom Meer zum Land	64
3. Schriftenverzeichnis	69

1. Einführung

Helgoland, die einzige Felseninsel an Deutschlands Nordseeküste, bietet für die biologischen Meereskundler ein hochinteressantes und einmaliges Betätigungsfeld. Rund um die Insel werden die Klippen von einer für die südliche Nordsee einzigartigen Artenfülle an Tieren und Pflanzen besiedelt. Erst die Felsenküsten am Englischen Kanal sowie in Norwegen und Schweden können mit einer vergleichbaren (und noch größeren) Mannigfaltigkeit der unterseeisch lebenden Bewohner aufwarten. Für die Existenz der außergewöhnlichen Formenvielfalt der Meerestiere und -pflanzen rund um Helgoland gibt es zwei primäre Gründe: erstens der im Vergleich zur Küste relativ konstante Salzgehalt des Meerwassers und zweitens die Beschaffenheit des Untergrundes. Das soll näher erläutert werden. Die weitaus meisten Meeresorganismen besitzen nur begrenzte Möglichkeiten, ihren körpereigenen Ionenhaushalt gegenüber dem Außenmilieu zu kontrollieren. Viele Arten sind sogar völlig isotonisch gegenüber dem sie umgebenden Meerwasser. Solche Formen können in den durch Flüsse (Ems, Weser, Elbe, Eider etc.) ausgesüßten heimischen Küstengewässern keine festen Bestände bilden. Besonders die Fortpflanzungsfähigkeit wird durch den niedrigen Salzgehalt

stark eingeschränkt. Dieses Phänomen ist im übrigen auch aus der gegenüber dem Ozeanwasser (34–35 ‰) stark ausgesüßten Ostsee bekannt. Die Erniedrigung des Salzgehaltes in den Gewässern rund um Helgoland (28–32 ‰) aber fällt vergleichsweise gering aus und liegt für viele Meeresorganismen noch innerhalb ihrer Toleranzspanne. Marine Lebensgemeinschaften, die auf hartem Felsenboden angesiedelt sind, unterscheiden sich grundsätzlich von denen der weichen Sedimentböden, wie sie z. B. in der gesamten südlichen Nordsee vorkommen. Organismen, die auf oder in direkter Assoziation mit unterseeischen Felsen leben, siedeln im Gegensatz zu den Bewohnern der Weichböden vornehmlich auf dem Substrat und nicht in ihm. Ein besonders anschauliches Beispiel für eine Infauna sind die unzähligen Würmer, Mollusken und Krebse im heimischen Wattenmeer. Die typischen Charakterformen der Hartbodenbewohner haben im Laufe ihrer Entwicklungsgeschichte Anpassungsmechanismen erworben, die ihnen die Möglichkeit eröffnen, entweder fest am Boden anzuwachsen und damit standorttreu zu leben, oder aber durch wirkungsvolle Klammer- und Haftorgane auch frei beweglich an der Oberfläche zu überdauern, ohne daß sie dabei Gefahr laufen, durch Wasserströmungen von ihrem angestammten Lebensraum verdriftet zu werden. Bei Helgoland sind es besonders die festsitzenden (sessilen) Formen, die die Lebensgemeinschaften am unterseeischen Teil des Felssockels prägen. Am auffälligsten erscheinen dem Betrachter zweifelsohne die großen Tangwälder, die bei niedrigem Wasserstand teilweise trockenfallen. Mit ihnen und dem harten Untergrund hat sich in direkter Assoziation auch eine außerordentlich formenreiche Tierwelt angesiedelt.

Die außergewöhnlich formenreiche Meeresfauna und -flora rund um die Insel war in naturwissenschaftlichen Kreisen bereits frühzeitig bekannt. So reicht die Tradition der Helgoländer Algenforschung bereits (wenn auch noch nicht streng organisiert) bis in die zweite Dekade des 19. Jahrhunderts zurück (näheres dazu siehe MOLLENHAUER u. LÜNING, 1988). Auch die Zoologen erkannten schon bald die besondere Bedeutung des Standortes Helgoland für die biologische Meeresforschung. Bereits Ende des 19. Jahrhunderts veröffentlichte DALLA TORRE (1889) die erste Zusammenfassung der bei Helgoland vorkommenden Makrofauna. Die Erkenntnis der Meereskundler um die einzigartige Bedeutung des Standortes Helgoland für die Meeresforschung in Deutschland fand ihren naturwissenschaftlich notwendigen (und den politischen Umständen genehmen) Niederschlag bereits zwei Jahre nach der Eingliederung der Insel in das Deutsche Reich. 1892 wurde die „Königliche Biologische Anstalt Helgoland“ (heute „Biologische Anstalt Helgoland“) zur Erforschung des Meeres und insbesondere der Gewässer um Helgoland gegründet (HEINCKE, 1894). Ihr war ursprünglich auch die Vogelwarte Helgoland angeschlossen, die jedoch nach dem Zweiten Weltkrieg abgetrennt und in einen anderen Geschäftsbereich überführt wurde. Diese für Deutschland bis heute einzigartige „Meeresstation“ wurde in den Weltkriegen samt dem angeschlossenen Aquarium zweimal völlig zerstört, aber auch beide Male sowohl wiederaufgebaut als auch in ihrer Größe und Funktion erweitert. Auch daran läßt sich die Bedeutung der Insel und ihrer Forschungsstation für die deutsche Meeresforschung bemessen.

Die artenreichen Lebensgemeinschaften rund um die Insel boten den fest auf der Insel akkreditierten Wissenschaftlern vor der Haustür (und den bis heute ständig in großer Zahl anreisenden Studenten und Gastforschern aus aller Welt) ein wahres Dorado an Forschungsobjekten. Die Fülle der hier beheimateten Formen ist so umfangreich, daß trotz jahrzehntelanger Forschungstätigkeit bis heute keine auch nur annähernd vollständige Dokumentation der marinen Flora und Fauna rund um Helgoland vorliegt. Stattdessen werden ständig neue Formen beobachtet (z. B. KORNMANN, 1986) oder das Verschwinden altbekannter Arten festgestellt (KORNMANN u. SAHLING, 1977).

Ein besonderes Interesse finden bis heute bei den auf Helgoland arbeitenden Forschern

und Studenten die Lebensgemeinschaften in der Gezeitenzone des Felssockels, des sogenannten „Felswatts“, welches die Insel als eine große, flache Terrasse im Westen und Norden umgibt (siehe HAGMEIER, 1930; NIENBURG, 1930; LÜNING, 1970; JANKE, 1986, 1987, 1990; KORNMANN u. SAHLING, 1977, 1983). Man unterteilt das Felswatt in zwei große Bereiche; das westlich der Insel und der weit über die Inselfspitze hinausgezogenen NW-Mole gelegene Westwatt und das östlich (im Wellenschutz der Mole) gelegene Nordost-Felswatt (Abb. 1).

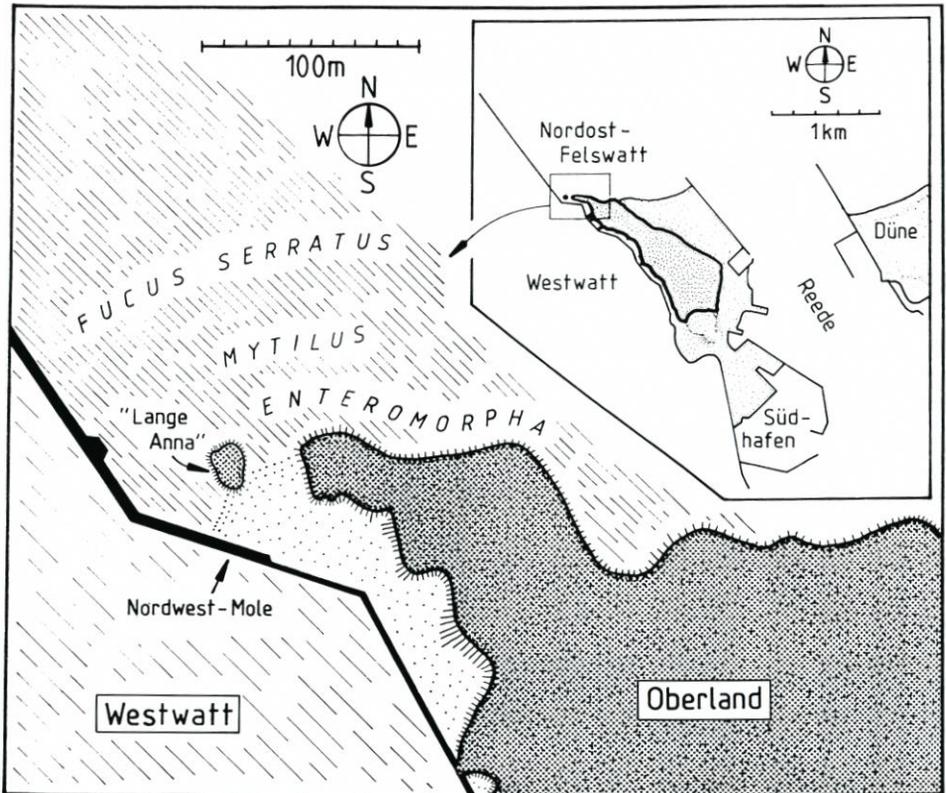


Abb. 1. Das Nordost-Felswatt von Helgoland (verändert nach JANKE, 1990)

Während das Westwatt nur an wenigen Tagen des Monats begangen werden kann, fällt die Terrasse im Norden der Insel fast jeden Tag frei. Dieser Umstand ermöglichte es, die Lebensgemeinschaften des Nordost-Felswatts in den letzten Jahren näher zu beschreiben und deren Besiedlungsstruktur zu untersuchen (GILLANDT, 1979; JANKE, 1986, 1990; KORNMANN u. SAHLING, 1977, 1983; LANGE, 1970; LÜNING, 1970). Die Tiere und Pflanzen, die diesen in Deutschland einzigartigen Lebensraum im Übergang von Meer und Land besiedeln, sollen im folgenden näher vorgestellt werden.

2. Die Lebensgemeinschaften im Nordost-Felswatt von Helgoland

Bei einem ersten Besuch der Abrasionsterrasse im Gezeitenbereich der Helgoländer Nordseite fällt sofort die vertikale Zonierung verschiedener Vegetationsgürtel ins Auge.



Abb. 2. Das Nordost-Felswatt bei extrem niedrigem Wasserstand. Auf der linken Seite erkennt man die Nordwest-Mole. Blickrichtung N/NW (Juni 1984; aus JANKE, 1986)

Dieses Phänomen findet sich überall auf der Welt an felsigen Meeresküsten (und Hafentmolen), sobald an diesen Orten ein ausgeprägter Tidenhub stattfindet (siehe z. B. LEWIS, 1964; STEPHENSON u. STEPHENSON, 1972). Eine wesentliche Ursache dieser vertikalen Zonierung ist der Litoralgradient, innerhalb dessen die Organismen für eine unterschiedliche Dauer im Rhythmus der Tide trockenfallen oder überspült werden. Organismen mit einer höheren Resistenz gegenüber Austrocknung können auch noch höhere Bereiche der Gezeitenzone besiedeln, während empfindlichere Formen ohne spezielle Anpassungsmechanismen nur auf tiefer gelegene Areale beschränkt bleiben (ohne auch überhaupt nicht aus der Dauerflutzone in die Gezeitenzone vordringen). Bei genauerer Betrachtung wird man zusätzlich beobachten, daß auch die unregelmäßige Skulpturierung der Abrasionsterrasse einen Einfluß auf die Verteilung der Organismen hat. Die charakteristische Oberflächenstruktur erklärt sich aus der Entstehung der Insel (z. B. HILLMER et al., 1979; SCHMIDT-THOMÉ, 1937, WURSTER, 1962; siehe Abb. 3).

2.1 Die Spritzwasserzone: das Supralitoral

Als Spritzwasserzone bezeichnet man den Bereich direkt oberhalb der mittleren Hochwasserlinie (MHL). Sie wird zwar nur selten (bei schweren Stürmen) vom Wasser überspült, doch durch die Gischt der ständig auf den Felsen auflaufenden Wellen bleibt sie ständig benetzt. In ihrem Bereich herrscht hohe Luftfeuchtigkeit und Salzkonzentration. Die Spritzwasserzone wird an Felsküsten zumeist von Flechten (z. B. *Verrucaria*, *Caloplaca*, *Xanthoria*, *Anaptychia*, *Ochrolechia* u. *Lecanora*) besetzt, die innerhalb dieser Zone ihrerseits vertikale Zonierungsmuster ausbilden. Auf Helgoland treten diese Flechten nur an alten Molenwänden aus hartem Beton oder Basalt (und auch auf dem Überland!) auf. Der erosive Buntsandstein

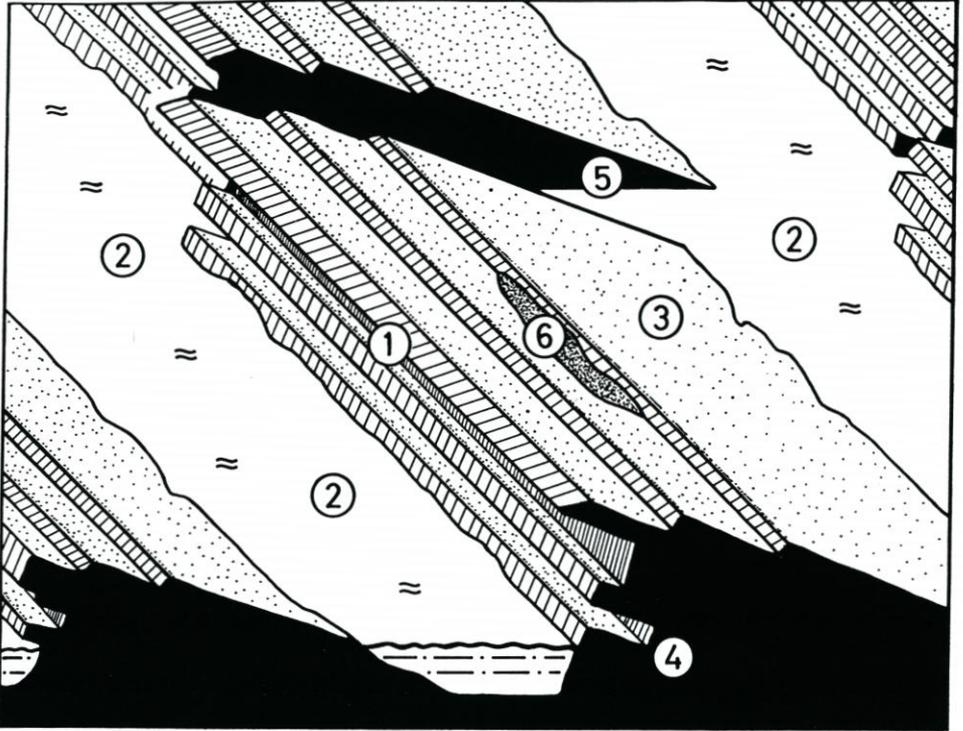


Abb. 3. Schematische Darstellung der Oberflächenstruktur im Helgoländer Felswatt. 1 Schichtkopf; 2 Priel; 3 Schichtfläche; 4 Schichthöhle; 5 Verwerfung; 6 Schillablagerung (vergleiche auch Abb. 7; aus JANKE, 1986)

erlaubt jedoch keine Ansiedlung dieser sehr langsam wachsenden Formen. Auch die typischen Blaualgenrasen (*Calothrix*, *Chroococcus*, *Plectonema*) nehmen hier keine aspektbeherrschende Rolle ein. Untere Bereiche der Spritzwasserzone werden jedoch bereits von einigen Makroalgen besiedelt. Die höchste Verbreitung (jedoch nur lokal begrenzt an einigen Molenwänden) erreichen die flachen grünen Polster von *Prasiola stipitata*. Diese Meeresalge kann wochenlanges Austrocknen oder intensive Benetzung durch Süßwasser (Regen) ohne Schaden überstehen (KORNMANN u. SAHLING, 1977). Besonders häufig siedeln auf dem Buntsandstein fädige Grünalgen der Gattung *Blidingia*. An der Nordwestmole werden sie zudem von austrocknungsresistenten Rotalgen wie *Porphyra* spp. (Hauttange) und *Bangia atropurpurea* begleitet. In den vom oberen Klippenhang herabgestürzten Schuttkegeln leben charakteristische Gliedertiere, wie man sie fast überall im Übergang von Land und Meer findet. Zu ihnen gehören einige terrestrische Asselarten (*Oniscus* spec), Tausendfüßler (*Scolioplanes* spec) und die überall an den europäischen Felsküsten weitverbreitete Familie der Felsenspringer (*Thysanura*). Auf Helgoland ist diese Gruppe durch die Art *Petrobius brevistylis* vertreten (JANKE, 1986; LARINK, 1967). Bei niedrigen Wasserständen kann man zwischen Mai und September beobachten, wie die äußerst beweglichen Tiere auch bis in die obere Gezeitenzone hinabwandern. Überall auf den Grünalgen krabbeln zudem winzige, kräftig rot gefärbte Milben (*Molgus litoralis*). Mit dem rhythmisch wechselnden Wasserstand lassen auch sie sich auf der Kahlhaut bis in die obere Gezeitenzone hinab- und hinauftreiben.

2.2 Die Gezeitenzone: das Eulitoral

Unter dem Begriff Gezeitenzone i.e.S. wird der Bereich zwischen der mittleren Hochwasser- (MHW) und mittleren Niedrigwasserlinie (MNW) bezeichnet. Der Tidenhub und damit die vertikale Ausdehnung der Gezeitenzone beträgt auf Helgoland ca. 2,4 m. In Anlehnung an die sich mit dem Litoralgradienten verändernde Besiedlung teilt sich im Nordost-Felswatt die Gezeitenzone in drei unterschiedliche Bereiche: das obere, mittlere und untere Eulitoral. Diese werden im folgenden getrennt vorgestellt.

2.2.1 Das obere Eulitoral: die *Enteromorpha*-Zone

Leitform der oberen Gezeitenzone ist der nach ihr benannte dichte Grünalgenrasen der Gattung *Enteromorpha* (Chlorophyceae, siehe Abb. 4). Er reicht an einigen Stellen direkt bis an den Fuß der steil aufragenden Felsklippe und schließt sich an vielen Stellen nahtlos an den darüberliegenden Grünalgensaum der Gattung *Blidingia* an. Die *Enteromorpha*-Besiedlung entwickelt sich in jedem Frühjahr neu, erreicht schon im Frühsommer eine fast vollständige Bedeckung des Untergrundes und bricht zum Ende des Winters (nach heftigen Stürmen auch schon im Spätherbst) wieder zusammen. Nur wenige andere Makroalgen kommen neben diesen Grünalgen vor. Neben einigen verstreuten Vorkommen der Hauttange (*Porphyra* spp.) siedelt in diesem Bereich auch bereits in kleinen versprengten Beständen der zu den Braunalgen gehörige Spiraltang (*Fucus spiralis*, Phaeophyceae).

Nicht nur die Flora, auch die Fauna dieser Zone setzt sich nur aus vergleichsweise wenigen Arten zusammen (Abb. 5). Neben dem bereits erwähnten Felsenspringer *Petrobius brevistylis* lebt auf den Kahmhäuten der verstreut vorkommenden Gezeitentümpel der



Abb. 4. Die *Enteromorpha*-Zone im Nordost-Felswatt von Helgoland. Blickrichtung E (Juli 1986; aus JANKE, 1987)

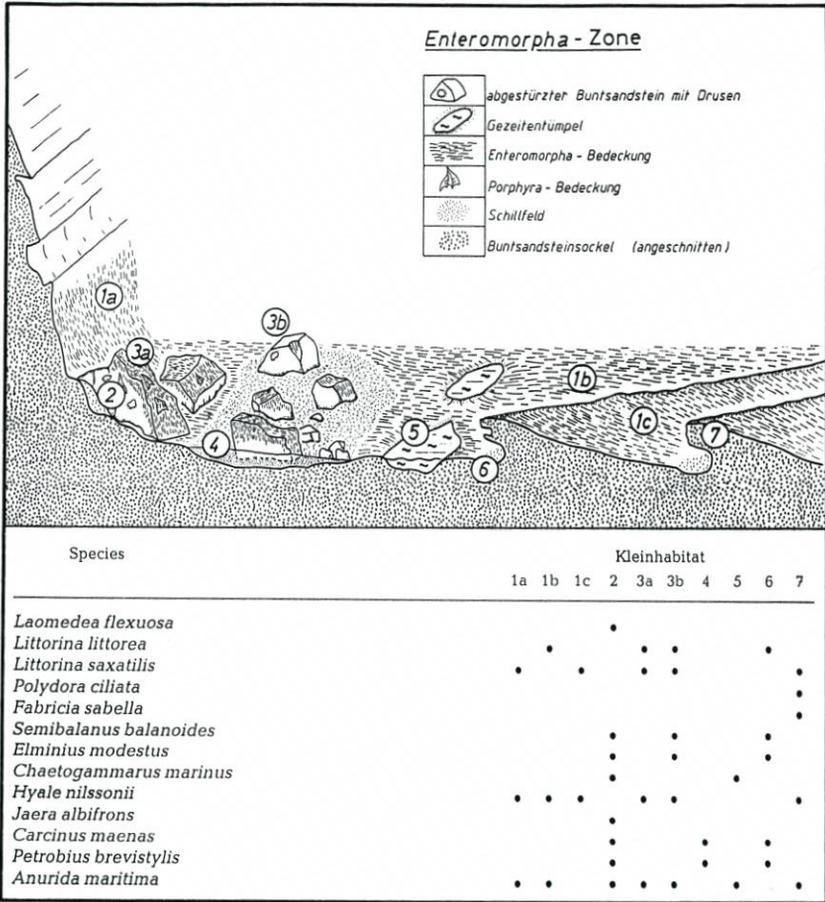


Abb. 5. Kleinräumige Verteilung der Makrofauna in der *Enteromorpha*-Zone. 1a *Enteromorpha*-Rasen am Steilhang; 1b *E.*-Rasen auf (annähernd) waagerechten Flächen; 1c *E.*-Rasen auf den Schichtflächen; 2 Höhlen unter abgestürzten Felsbrocken; 3a bewachsene Oberflächen der Felsblöcke; 3b nackte Oberflächen der Felsblöcke; 4 Sand- und/oder Schillfeld; 5 Gezeitentümpel; Fußregion des Schichtkopfes (Minipriel); 7 Schichtkopf (verändert nach Janke, 1986)

Collembole *Anurida maritima*. Ein echtes Bindeglied zwischen den terrestrischen und marinen Asseln (Isopoda) stellt die Klippenassel (*Ligia oceanica*) dar (GRUNER, 1965), die besonders häufig auch in den Ritzen der Molen den Tag überdauert, bevor sie in der Dunkelheit hervorkommt und auf Nahrungssuche geht. Als eine typische marine Leitform des oberen Eulitorals sind die Spitze Strandschnecke (*Littorina saxatilis*) sowie die in die Verwandtschaft der Krebse (Crustacea) gehörenden Gemeine und Australische Seepocke (*Semibalanus balanoides*, *Elminius modestus*, beide Cirripedia) zu erwähnen. Alle drei Formen leben auf dem exponierten nackten Felsen. Die äußerst beweglichen Flohkrebse (Gammaridae) *Gammarus salinus* und *Chaetogammarus marinus* verharren in der Zeit des Trockenfallens dagegen unter Geröllsteinen und in tiefen Ritzen. Die eng verwandte Form *Hyale nilssonii* versteckt sich wiederum im Geflecht des *Enteromorpha*-Rasens. An diesem Standort leben auch die Larven der Mondsüchtigen Gezeitenmücke (*Clunio marinus*, Chironomidae), die an ein ständiges Leben in der Gezeitenzone angepasst sind, und der in einigen

Bereichen große Wohnröhren-Polster bildende Wurm *Fabricia sabella* (Polychaeta). Ungewöhnlich spärlich werden im oberen Eulitoral die Gezeitentümpel besiedelt. In der Regel findet man hier lediglich einige fädige Grünalgen. Die Makrofauna meidet die Tümpel, weil Temperatur und Salzgehalt durch starke Bestrahlung, Verdunstung oder Niederschlag ungewöhnlich hohen Schwankungen unterliegen. Außerdem lagern sich häufig von der Flut eingespülte Großalgen in den Mulden ab. Die sich anschließenden mikrobiellen Zersetzungsprozesse führen zu starker Sauerstoffzehrung in den Gezeitentümpeln.

2.2.2 Das mittlere Eulitoral: die *Mytilus*-Zone

Im mittleren Bereich der Abrasionsterrasse verändert sich die Besiedlung gänzlich gegenüber dem oberen Eulitoral. Die Grünalgenrasen verschwinden völlig und weichen einer sehr dichten Besiedlung durch die Miesmuscheln (*Mytilus edulis*), die sich mit ihren Byssusfäden direkt am Untergrund festheften und dichte Bänke bilden (Abb. 6). Als erfolgreiche



Abb. 6. Ausschnitt aus einer Miesmuschelbank (*Mytilus edulis*) im mittleren Eulitoral. Die Oberflächen der Muschelschalen werden von Strandschnecken (*Littorina littorea*) beweidet. Bei den abgebildeten Makroalgen handelt es sich um Säge tang (*Fucus serratus*, rechts) und Blasen tang (*F. vesiculosus*, links; Juli 1986)

Konkurrenten um den Besiedlungsraum verdrängen sie die Großalgen, bieten im Gegenzug auf ihren Schalen jedoch ein sekundäres Substrat zur Ansiedlung an. Spärliche Vorkommen des Spiral- (*Fucus spiralis*), Blasen- (*F. vesiculosus*) und des Säge tanges (*F. serratus*) bestimmen die Algenvegetation im mittleren Eulitoral. Hinzu kommen vereinzelte Ansiedlungen des Knorpeltanges (*Chondrus crispus*, Rhodophyceae). Freie Oberflächen des Buntsandsteins und auch große Teile der (älteren) Muschelschalen werden zudem von der flachen Teerkrusten-Braunalge (*Ralfsia verrucosa*) überzogen. Der gesamte Bereich des mittleren Eulitoral wird

intensiv von der Gemeinen Strandschnecke (*Littorina littorea*) beweidet. Sie erreicht auf Helgoland im Vergleich zu anderen europäischen Küsten außergewöhnliche Größen (max. Gehäusehöhe bis 5 cm) und eine sehr hohe Populationsdichte (bis zu 1000 Ind./m², mittlere Dichte etwa 100 Ind./m²). Mit ihrer Raspelzunge grasen die Schnecken den Untergrund von Kieselalgen (*Diatomeen*) und jungen Trieben der Großalgen ab und begrenzen so zusätzlich die Ansiedlung und Entwicklung eines reichhaltigen Algenteppichs in der mittleren Gezeitenzone (JANKE, 1990, vergleiche auch Abb. 15). Die Überflächen der *Fucus*-Bestände werden von der nahe verwandten Flachen Strandschnecke (*Littorina mariae*) beweidet. Als eine weitere sehr typische Schnecke in diesem Bereich soll unbedingt die Nordische Purpurschnecke (*Nucella lapillus*) erwähnt werden. Sie gehörte ursprünglich zum festen Faunenbestandteil des Helgoländer Felswatts, befindet sich aber seit einigen Jahren im Rückgang und kann heute nur noch an einigen Stellen in einer für die Fortpflanzung notwendigen Populationsdichte angetroffen werden. Da die Tiere eine direkte Entwicklung (in abgesetzten, flaschenförmigen Konkons) durchlaufen, ist ihr Bestand auf der Insel stark gefährdet. Die Purpurschnecke lebt räuberisch und bohrt die Schalen und Gehäuse von Miesmuscheln und Seepocken an. In der *Mytilus*-Zone sind die Seepocken (*Elminius modestus*, *Semibalanus balanoides*) nur versprengt anzutreffen, so daß man annehmen darf, daß sich die Raubschnecken auf Helgoland vornehmlich von den Miesmuscheln ernähren. Neben einigen wenigen Austernfischern (*Haematopus ostralegus*) müssen die Miesmuscheln in diesem Litoralniveau außer der Purpurschnecke wahrscheinlich nur noch die Strandkrabbe (*Carcinus maenas*) als Fressfeind fürchten. Ihre hohe Bestandsdichte ist in diesem Bereich der Gezeitenzone deshalb auch nicht verwunderlich. Bei näherer Betrachtung handelt es sich bei allen dominanten Formen des mittleren Eulitoral um Formen, die in ihrer Verbreitung im wesentlichen auf die Gezeitenzone beschränkt bleiben. Alle begleitenden (meist sehr kleine) Formen (über 50 Arten) zusammen tragen nur einen geringen Anteil zur Gesamtbiomasse in diesem Bereich bei.

2.2.3 Das untere Eulitoral: die *Fucus-serratus*-Zone

Die Besiedlung im unteren Eulitoral kann man als eine an Arten verarmte sublitorale Lebensgemeinschaft beschreiben. Einige charakteristische eulitorale Formen sind jedoch auch weiterhin vertreten. Der gesamte untere Gezeitenbereich der Abrasionsterrasse wird im Nordosten der Insel von einem dichten Tangteppich des Sägeranges (*Fucus serratus*) bedeckt (Abb. 7). Dieser fällt innerhalb einer Tide etwa für 2–3 Stunden trocken. Im Schutz seiner „Blätter“ (Phylloide) kann sich ein feuchtes, lichtgeschütztes Mikroklima bilden, in dem auch viele sublitorale Formen für eine gewisse Zeit des Trockenfallens überleben können. Fädige Grünalgen (z. B. *Cladophora rupestris*, *C. sericea*, *Acrosiphonia arcta* und andere) halten zusätzlich kleine Wasserreservoirs zurück und bieten somit einigen sublitoralen Zwergformen, wie z. B. Hydropolyten (Hydrozoa), Kleinschnecken (Rissoacea), Moostierchen (Bryozoa), Borstenwürmern (Polychaeta) und Kelchwürmern (Kamptozoa), einen geeigneten Standort zur Besiedlung an. Im Schutz des Sägeranges siedeln auch krustenbildende Rotalgen (div. Arten) und der bereits erwähnte *Chondrus crispus*.

Mit der schützenden Besiedlung durch den Sägerang nimmt auch das Artenspektrum der Fauna schlagartig zu. So siedeln am Boden eine Vielzahl sessiler Tiere, deren Hauptverbreitung zumeist in der Dauerflutzone liegt. Zu den typischen Formen gehören der Brotkrumenschwamm (*Halichondria panicea*), etliche Arten von Moostierchen (Bryozoa, z. B. *Electra pilosa*, *Cryptosula pallasiana*, *Alcyonidium* spp.), Kolonien von nackten und beschalteten Hydropolyten (Hydrozoa, z. B. *Coryne pusilla*, *Clava multicornis*, *Dynamena pumila*,



Abb. 7. Ausschnitt aus dem unteren Eulitoral des Nordost-Felswatts. Der Sägetang (*Fucus serratus*) bildet einen dichten Algenteppich über dem Untergrund. Links erkennt man ein trockengefallenes Prielbett, vorne eine Verwerfung. Blickrichtung N (Mai 1984, vergleiche auch Abb. 3; aus JANKE, 1987)

Laomedea flexuosa) sowie die sehr auffälligen, röhrenbauenden Posthörnchenwürmer (Polychaeta, Spiroridae) und Seepocken (besonders *Balanus crenatus*). Daneben besiedeln auch viele freilebende Formen den Boden unterhalb des *Fucus*-Daches. Zu ihnen gehören die Käferschnecken (*Lepidochitona cinerea*, Polyplacophora), eine große Zahl von Polychaeten (z. B. der Seeringelwurm *Nereis pelagica*), Flohkrebse (Amphipoda, z. B. *Jassa falcata*). Asseln (Isopoda, z. B. *Jaera albifrons*), die bereits erwähnten Strandkrabben und natürlich auch weiterhin die Gemeine Strandschnecke. Nähere Angaben zum Vorkommen und zur Verteilung der häufigsten Formen der Makrofauna wurden in Abb. 8 zusammengestellt (vollständige Angabe siehe JANKE, 1986). Eine besondere Erwähnung verdient eine Lebensgemeinschaft, die sich in ihrem Vorkommen nicht auf den Untergrund beschränkt, sondern sich die „Phylloide“ der Makroalgen als Siedlungssubstrat zueigen gemacht haben. Besonders charakteristisch ausgeprägt ist im Helgoländer Felswatt die Besiedlung von *Fucus serratus* (Abb. 9). Eine solche „Phytalfauna“, wie man die in direkter Assoziation mit Makroalgen lebende Tiergemeinschaft bezeichnet, kann sowohl aus sogenannten Opportunisten, die das Substrat nur zufällig gewählt haben (und somit auch an deren Stellen im Felswatt vorkommen), als auch aus Spezialisten, die in ihrer Verbreitung ausschließlich auf die Tange beschränkt bleiben, bestehen. Zu letzteren Formen gehören z. B. das Rotdornige Moostierchen (*Flustrellidra hispida*), die flache Grübchenschnecke (*Lacuna pallidula*), die flache Strandschnecke (*Littorina mariae*) und eine Art der Posthörnchenwürmer (*Spirorbis spirorbis*). Andere Formen leben zwar ständig auf Algen, sind aber in ihrer Verbreitung nicht auf eine oder sehr wenige Tangarten beschränkt. Als Beispiele sollen an dieser Stelle die körnige Meerassel (*Idotea granulosa*) und die Becherqualle (*Craterolophus convolvulus*) genannt werden. Eigenartigerweise nutzen die Tiere im Felswatt, ob nun direkt mit den Makroalgen assoziiert oder nicht, kaum die Pflanzen für ihre Ernährung. Höchstens einige junge Triebe

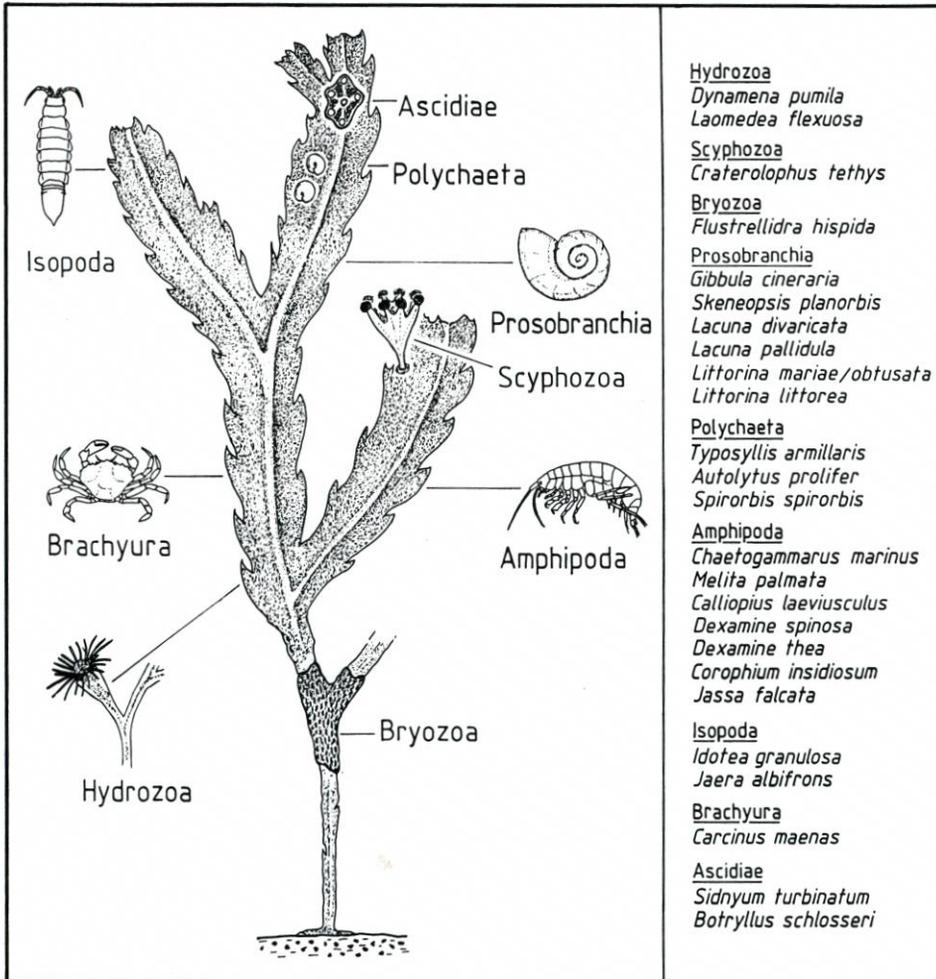


Abb. 9. Die Phytalfauna des Sägerangs (*Fucus serratus*) im Nordost-Felswatt von Helgoland (aus JANKE, 1986)

oder die Oberfläche der Thalli werden von einigen Asseln und Schnecken angeknabbert bzw. abgegrast. Die ungemein energiereiche Ressource „Tangwald“ bleibt als Nahrungsquelle weitgehend ungenutzt. Auch dieses Phänomen läßt sich überall auf der Welt beobachten, und es gibt tatsächlich nur eine einzige Ausnahme dieser Regel: Einige wenige Tangwälder in der Litoralzone Mittelamerikas sowie Asiens und Australiens werden von den seltenen Seekühen (*Sirenia*) in „großem Stil“ beweidet.

Schließlich sollen auch die Formen erwähnt werden, die im Helgoländer Buntsandstein Wohnhöhlen und -gänge anlegen. Es sind dies insbesondere die Bohrmuschel *Hiatella*

Abb. 8. Kleinräumige Verteilung der Makrofauna in der *Fucus-serratus*-Zone. 1 Schichtfläche; 2 Schichtkopf; 3a Prielpfütze; 3b Gezeitentümpel; 4 Schillfeld; 5a Buntsandsteinscholle (Aufseite); 5b Buntsandsteinscholle (Unterseite); 6a *Fucus serratus*; 6b *Cladophora rupestris*; 6c *Cladophora sericea*; 6d *Chondrus crispus*; 6e *Corallina officinalis* (nach JANKE, 1986)

gallicana (syn. *H. rugosa*) und der Borstenwurm *Polydora ciliata*. Die Bohrmuschel legt eine blind endende Wohnröhre an, die sich durch das Wachstum und die damit verbundene Bohraktivität der Muschel im hinteren Bereich ständig erweitert. *Polydora ciliata* legt dagegen mit seinen kräftigen Grabborsten eine U-förmige Wohnröhre an, die an beiden Schenkeln an der Oberfläche mündet. Die Besiedlungsdichte der Würmer ist an einigen Stellen so dicht, daß sie wesentlich zur Abtragung des oberflächlichen Buntsandsteins beitragen. Man kann *Polydora* jedoch auch in den Gehäusen der Strandschnecken finden. Zuweilen sind die Gehäuse älterer Tiere so stark durchlöchert, daß Teile des Weichkörpers hervortreten.

2.3 Das Schaufenster ins Sublitoral: die Priele

Die auf die See hinausführenden Priele (siehe auch Abb. 2 u. 3) bilden den direkten Übergang zum Sublitoral. Durch sie dringen viele Organismen der Dauertauchzone direkt bis ins Felswatt vor, zumal das Bett der Priele in den unteren Bereichen nur selten freifällt oder dort zumindest große Wasserlachen zurückbleiben, in die sich empfindliche Tiere zurückziehen können. Die Leitform des mannigfaltigen Algenbewuchses ist eine aufrechte und als verzweigtes Bäumchen wachsende Kalkrotalge: das Korallenmoos (*Corallina officinalis*). Die am Fuß ständig untergetauchten Schichtköpfe und die Unterseiten der vielen dort anzufindenden Buntsandstein-Schollen bieten ideale Standorte für empfindliche Formen, die nur wenig Lichteinfall und geringe Wasserbewegung vertragen. Deshalb sind die Buntsandstein-Schollen charakteristischerweise auf der Oberseite von lichtliebenden Algen und auf der Unterseite von einer reichhaltigen Kleinf fauna besiedelt (Abb. 10). In diesen Bereich dringen aus dem Sublitoral z. B. so empfindliche Formen wie der Wimpernkalkschwamm (*Scypha* [= *Sycon*] *ciliata*), der Röhrenkalkschwamm (*Leucosolenia botryoides*) und auch der Gallertschwamm (*Halisarca dujardini*) vor. Sehr auffällig ist überhaupt das Auftreten vieler an der Körperoberfläche weichhäutiger Formen wie z. B. Blumentiere (Anthozoa, z. B. *Urticina felina*, *Metridium senile*, *Sagartiogeton undatus*), Meeresnacktschnecken (Nudibranchia, *Archidoris pseudoargus*, *Coryphella* spp.) und Seescheiden (Ascidiae, *Botryllus schlosseri*, *Clavelina lepadiformis*, *Sidnyum turbinatum*) zu beobachten. Charakteristische Besiedler sind auch die Aschgraue Kreisel schnecke (*Gibbula cineraria*), der Dreikantröhrenwurm (*Pomatoceros triqueter*) und die Meerwarze (*Verruca stroemia*, Cirripedia). In den Prielen finden auch die Stachelhäuter (Echinodermata) ihre obere Verbreitungsgrenze. Regelmäßig stößt man auf Jungformen des Gemeinen Seesternes (*Asterias rubens*) und des Strandigels (*Psammechinus miliaris*), die einen schnellen Tod sterben, sobald sie freifallen. Die Priele sind auch die Kinderstube vieler Taschen- (*Cancer pagurus*) und Furchenkrebse (*Galathea squamifera*). Gelegentlich trifft man auch einmal auf eine junge Seespinne (*Hyas araneus*). Während der Zeit niedriger Wasserstände bleiben in den Wasserlachen auch kleine Grundfische zurück und erwarten dort die nächste Flut. Zu ihnen gehören z. B. der Butterfisch (*Pholis gunnellus*), der Seeskorpion (*Myoxocephalus scorpius*) die Aalmutter (*Zoarces viviparus*) und Fünfbartelquappe (*Ciliata mustela*).

2.4 Das obere Sublitoral: die *Laminaria*-Zone

Die Charakterformen des oberen Sublitorals sind die großen Tange der Gattung *Laminaria* (siehe LÜNING, 1970). Bei ihnen fallen auch bei mittleren Springtidenniedrigwasser nur die Phylloide für kurze Zeit frei (Abb. 11). In dem Bereich, der zumindest bei sehr extremen



Abb. 10. Besiedlung einer im unteren Prielbett liegenden Buntsandsteinscholle (Unterseite, Kleinhabitat 3b in Abb. 8). Das Bild zeigt *Halisarca dujardini* (unten rechts), *Cryptosula pallasiana* (unten links), *Fabricia sabella*-Polster (oben links u. rechts), *Pomatoceros triqueter* (unten links), *Spirorbis*-Würmer (oben links u. rechts), *Sidnyum turbinatum* (oben Mitte), *Botryllus schlosseri* (3 Klone, Mitte links u. rechts), *Didemnum maculosum* (zentrale u. untere Mitte); Juli 1984 (aus Janke, 1986)



Abb. 11. Obere *Laminaria*-Zone im Nordost-Felswatt. Während extrem niedriger Wasserstände fallen die Phylloide von *L. digitata* teilweise trocken

Niedrigwasserständen noch mit den Gummistiefeln zu erreichen ist, wächst vornehmlich der Fingertang (*Laminaria digitata*). An einigen Stellen tritt daneben auch der Zuckertang (*L. saccharina*) auf. Erst in größerer Tiefe wird die Hauptbesiedlung durch den Palmentang (*L. hyperborea*) bestimmt. Der vergleichsweise eintönigen Algenbesiedlung in der Gezeitenzone weicht im oberen Sublitoral eine außerordentlich formenreiche Vegetation (LÜNING, 1970; KORNMANN u. SAHLING, 1977). Unter dem Dach der Laminarien-Phylloide entwickeln sich insbesondere Rotalgen (Rhodophyceae) sehr gut. Einige Formen wachsen als zierliche Sträucher (z. B. *Plocamium cartilagineum*, *Polysiphonia urceolata*, *Ceramium rubrum*), andere bilden großflächige Thalli aus (z. B. *Phyllophora* spp., *Delsessieria sanguinea*, *Membranoptera alata*), und eine dritte Gruppe schließlich bildet, wie zuvor bereits erwähnt, flache Kalkkrusten aus (*Lithothamnium* spp., *Lithophyllum* spp. *Phymatolithon* spp.). Einige Rotalgen besiedeln sogar die Stiele der großen *Laminaria*-Algen (SCHULTZE et al., 1990). Grünalgen (*Ulva* spp., *Chaetomorpha melagonium*, *Pryopsis* spp.) und Braunalgen (z. B. *Lomentaria* spp., *Desmarestia viridis*) treten dagegen deutlich zurück. Auch in der Zusammensetzung der faunistischen Besiedlung stellen sich deutliche Änderungen ein (Abb. 12). Die typischen eulitoralischen Formen treten in diesem Bereich völlig zurück. Bereits in der oberen *Laminaria*-Zone fehlen die Strandschnecken, Miesmuscheln und bereits erwähnten Formen der Seepocken. Die Littorinen als Weidegänger auf den Phylloiden der großen Tange werden z. B. endgültig von der Aschgrauen Kreiselschnecke (*Gibbula cineraria*) abgelöst. Für die flache Grübchenschnecke (*Lacuna pallidula*) erscheint die nahe verwandte, spitzere Form *Lacuna divaricata*. Am Boden treten weitere sessile Formen (besonders Moostierchen) hinzu. Die vagile Fauna wird besonders durch eine Vielzahl von Flohkrebse (Amphipoda) und Borstenwürmern (Polychaeta) bereichert. Große, markante Formen, die für die Besiedlung am Helgoländer Felssockel zwar sehr typisch sind, aber bereits hier ihre obere Verbreitungsgrenze finden, sind der Eßbare Seeigel (*Echinus esculentus*), die Schwimmkrabbe (*Liocarcinus holosatus*) und die in die Verwandtschaft der Korallen (Anthozoa) gehörige Tote Manneshand (*Alcyonium digitatum*). Der berühmte Helgoländer Hummer (*Homarus gammarus*) verirrt sich nur ausnahmsweise einmal in die obersten Bereiche der Dauerflutzzone. Auch die erwachsenen Einsiedler- (*Pagurus bernhardus*) und Taschenkrebse finden hier ihre obere Verbreitungsgrenze. Die Jungtiere der beiden letztgenannten Formen besiedeln jedoch regelmäßig auch Gezeitentümpel, Priele und Wasserlachen in der Gezeitenzone. Ein besonders interessantes Mikrohabitat stellen die Wurzelkrallen (Rhizoide) des Fingertanges dar (Abb. 13). In den Räumen zwischen den einzelnen Haftarmen bilden sich neben Wohnröhrenpolstern von Flohkrebse (*Jassa* spp., *Corophium insidiosum*) und/oder Borstenwürmern (*Polydora ciliata*, *Fabricia sabella*) auch stattliche Exemplare des Brotkrumenschwammes. Auch die Tangrose (*Sagartia elegans*) nutzt diesen geschützten Standort genauso für sich aus. Die Haftarme der Wurzelkrallen werden sehr häufig von Kolonien der Moostierchen oder koloniebildenden Hydropolyten bewachsen. Im Inneren der Haftorgane verstecken sich räuberisch lebende Arten wie die Borstenkrabbe (*Pilumnus hirtellus*) oder der Schwimmende Meeresringelwurm (*Nereis pelagica*).

Abb. 12. Kleinräumige Verteilung der Makrofauna in der *Laminaria*-Zone. 1 Schichtfläche; 2 Schichtkopf; 3 Prielsohle; 4a Buntsandsteinscholle (Aufseite); 4b Buntsandsteinscholle (Unterseite); 5a *Cladophora rupestris*; 5b *Fucus serratus*; 5c *Halidrys siliquosa*; 5d *Chondrus crispus*; 5e *Ceramium rubrum*; 5f *Polysiphonia violacea*; 5g *Corallina officinalis*; 5h *Laminaria digitata* (Phylloid Cauloid); 5i *L. digitata* (Rhizoid; verändert nach JANKE, 1986)



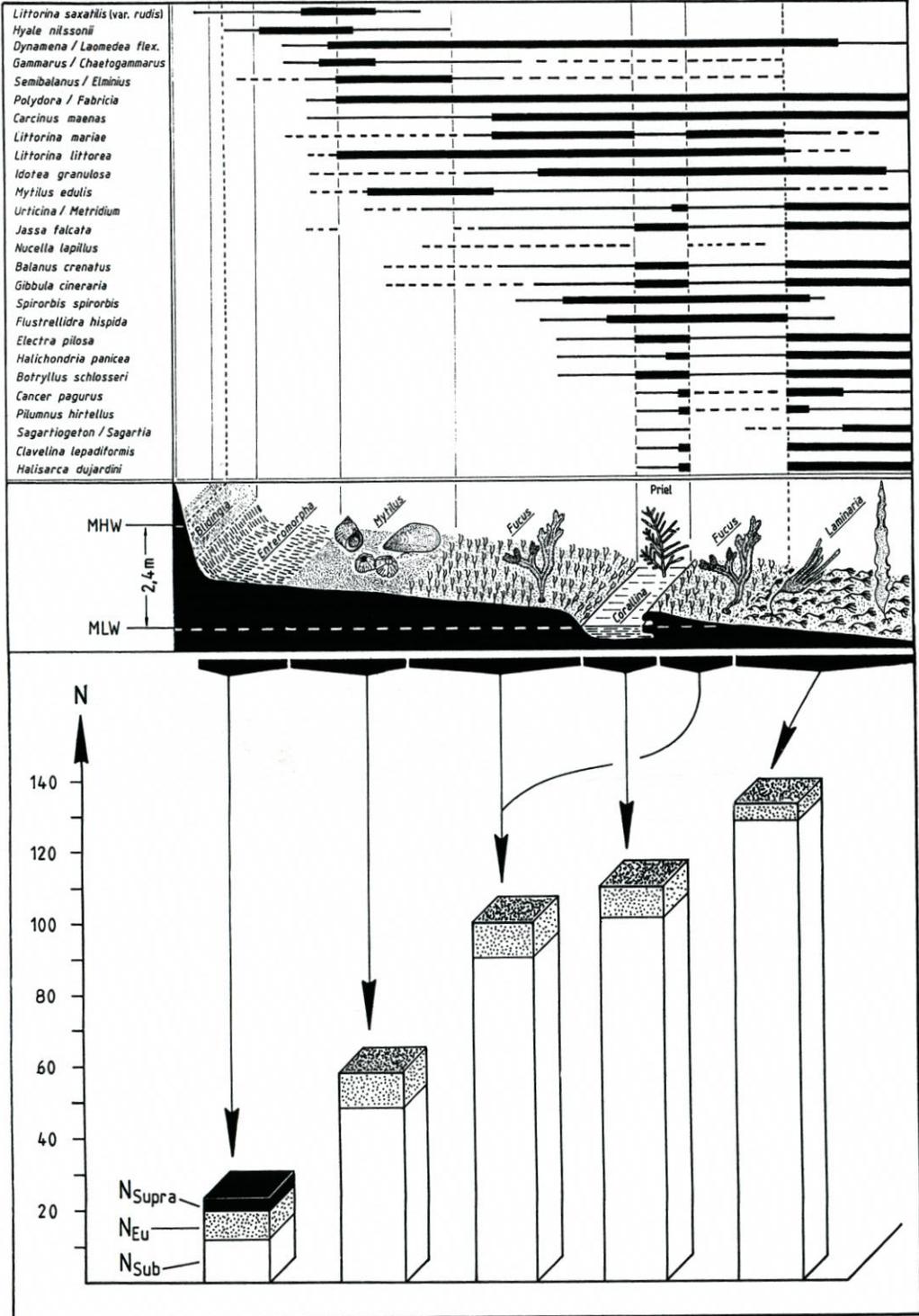
Abb. 13. Trockengefallene Wurzelkralle von *Laminaria digitata* im Nordost-Felswatt. Zwischen den einzelnen Haftarmen erkennt man dichte Röhrenpolster von *Polydora ciliata*, *Fabricia sabella*, *Corophium insidiosum* und *Jassa falcata* (August 1984; aus JANKE, 1986)

2.5 Das Nordost-Felswatt: zonierter Lebensraum im Übergang vom Meer zum Land

Eine nähere Betrachtung der Lebensgemeinschaften im Helgoländer Felslitoral fördert für den Betrachter nicht nur eine außergewöhnliche Artenvielfalt, sondern auch eine sehr charakteristische Verteilung der Organismen zutage. Mit wenigen Ausnahmen besiedeln die Organismen (für jede Art) definierte Litoral-niveaus und/oder Substrate (z. B. Buntsandstein, Algen; Abb. 14 oben). Die Bedeckung des Untergrundes durch ein dichtes Dach von Makroalgen ermöglicht es vielen Formen, aus der Dauertauchzone in die obere Gezeitenzone vorzudringen (Abb. 14 unten). Der Organismenbestand im mittleren Eulitoral wird dagegen von wenigen, aber in großer Individuenzahl auftretenden Charakterformen des Eulitorals bestimmt. Im oberen Eulitoral treten nur noch sehr wenige marine Arten auf. Stattdessen wandern während der Zeit niedriger Wasserstände einige terrestrische Formen in die obere Gezeitenzone ein.

Für die Wissenschaftler übt das Felswatt zumindest aus zwei Gründen eine große Anziehungskraft aus. Erstens findet man nirgendwo sonst in Deutschland (neben einer solchen Algenvielfalt) so viele zoologische taxonomische Großgruppen nebeneinander. Zum

Abb. 14. Besiedlungsmuster charakteristischer Makro-Organismen in der Gezeitenzone von Helgoland (Nordost-Felswatt). Oben: Vertikalverteilung der Makrofauna in Abhängigkeit von Litoral-niveau und Algenbewuchs. Unten: Zusammensetzung der Makrofauna in Abhängigkeit vom Litoral-niveau. N_{supra} Arten mit überwiegender Verbreitung im Supralitoral (max. 3), N_{Eu} Arten mit überwiegender Verbreitung im Eulitoral (max. 16), N_{sub} Arten mit überwiegender Verbreitung im Sublitoral (max. 153; verändert und ergänzt nach JANKE, 1986)



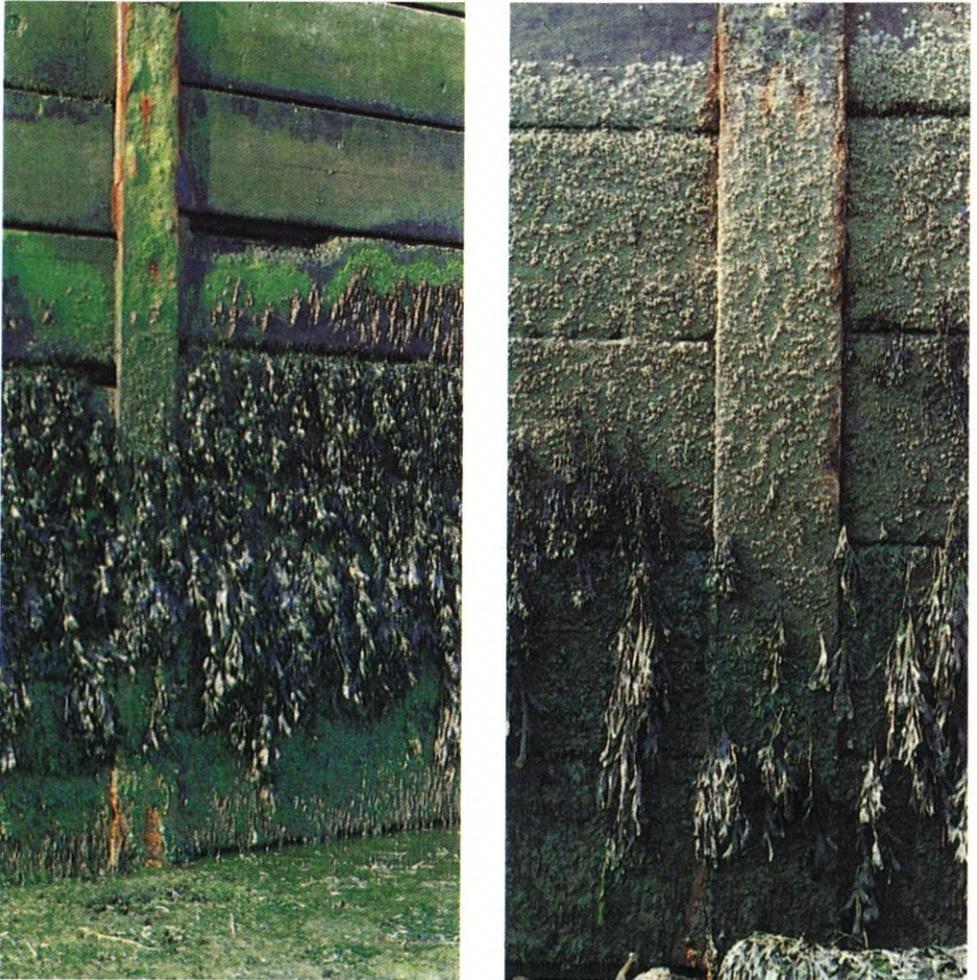
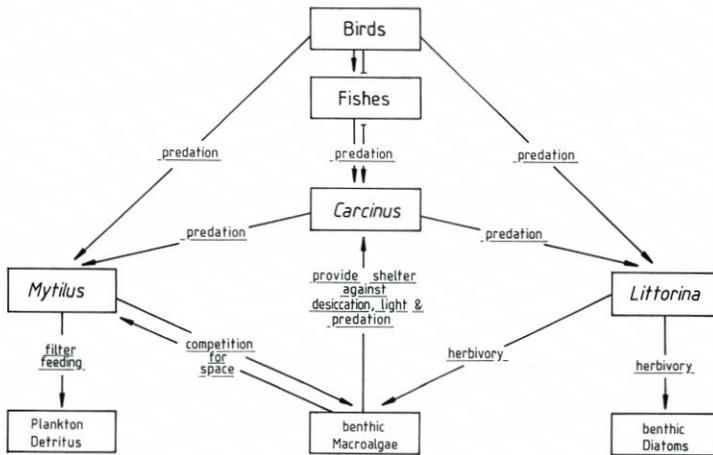
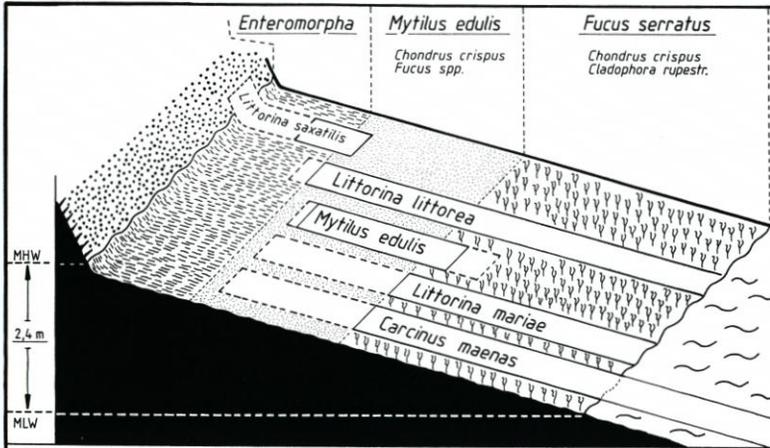


Abb. 15. Die Besiedlung in der Gezeitenzone der Nordwestmole. Die unterschiedliche Besiedlung wird durch die unterschiedliche Exposition gegenüber Wellenschlag hervorgerufen. Links: Ostseite (geschützt). Zonierung der Makroalgen in drei Säumen (oben *Blidingia/Porphyra*-Gürtel; Mitte *Fucus spiralis/F. serratus*-Gürtel; unten *Cladophora/Ulva/Ceramium*-Zone). Rechts: Westseite (exponiert). Die *Blidingia/Porphyra*-Besiedlung des oberen Eulitoral weicht einem dichten Seepockengürtel (*Semibalanus balanoides/Elminius modestus*). Die Algengürtel des unteren und mittleren Eulitoral (s.o.) sind gegenüber dem geschützten Standort nur spärlich entwickelt (aus Janke, 1986)

Abb. 16. Besiedlungsstruktur und biologische Wechselwirkungen im Nordost-Felswatt von Helgoland. Oben: Vertikalzonierung der dominanten Arten. Mitte: Biologische Wechselwirkungen zwischen den dominanten Arten und deren Vernetzung mit den Primärproduzenten Plankton, Großalgen (macroalgae), Diatomeen (diatoms). Unten: Biologische Vertikalzonierung und besiedlungssteuernde Faktoren im Nordost-Felswatt von Helgoland. Den biologischen Leitformen (dominant species) sind in Abhängigkeit vom Gezeitenenniveau (tide level) die jeweilige relative Bedeutung der biologischen Wechselwirkungen (biological interactions), der individuelle physiologische Stress (physiological stress) bei Pflanzen (plants) und Tieren (animals) sowie die bedeutenden physikalischen Faktoren (main physical factors) gegenübergestellt. Herbivory = Freßaktivität der Weidegänger, Predation = Freßaktivität der Beutegreifer; Space Occupation = Besetzung des Siedlungsraumes (abgeleitet und verändert nach JANKE, 1990; HARTNOLL u. HAWKINS, 1983)



TIDE LEVEL	DOMINANT SPECIES	BIOLOGICAL INTERACTIONS	PHYSIOL STRESS	MAIN PHYS. FACTORS
MHW	<i>Blidingia</i> spp.		Animals	environmental fluctuations water movement light
upper	<i>Enteromorpha</i> <i>L. saxatilis</i> <i>L. littorea</i>	Space Occupation by Green Algae		
mid	<i>Fucus</i> spp. <i>L. littorea</i> <i>Mytilus edulis</i> (<i>Carcinus m.</i>)	Herbivory by <i>Littorina</i> Space Occupat. by <i>Mytilus edulis</i>		
lower	<i>Fucus serratus</i> <i>L. littorea</i> <i>L. mariae</i> <i>Carcinus m.</i>	Space Occupation by Macroalgae Predation by <i>Carcinus maenas</i>	Plants	
MLW	<i>Laminaria</i> spp. <i>Carcinus</i> , <i>Cancer</i>			

zweiten läßt sich in diesem Lebensraum eindrucksvoll demonstrieren, wie sich die Besiedlung entlang eines Gradienten (in diesem Falle das vertikale Niveau) wandelt. Am Beispiel der Besiedlung im Helgoländer Felswatt läßt sich aber auch deutlich ablesen, wie wenig verzahnt eigentlich die Lebensgemeinschaften vom Meer zum Land trotz der erstaunlichen räumlichen Nähe sind. Viele aus dem Meer stammende Bewohner der Gezeitenzone haben in ihrer Entstehungsgeschichte zwar Anpassungsmechanismen erworben, die es ihnen erlauben, auch für längere Zeiten trockenzufallen, doch die für ein Leben an Land grundsätzlich notwendigen physiologischen Anpassungen sind bei ihnen nicht entwickelt (siehe z. B. NEWELL, 1979; KRONBERG, 1983). Ein Überleben der Organismen in den oberen Bereichen der Gezeitenzone und der Spritzwasserzone bedeutet für die meisten, sich unter widrigen Bedingungen abzukapseln und zeitweilig die Stoffwechselfvorgänge einzuschränken oder sogar gänzlich einzustellen. Die Gezeitenzone stellt somit eine „phylogenetische Sackgasse“ dar. In der Evolution geschah die Eroberung des Landes ja auch, wenn man einmal von wenigen Ausnahmen absieht (z. B. die Asseln), über den Umweg durch die Ästuare und Süßgewässer.

Es wäre jedoch falsch anzunehmen, daß die Vertikalzonierung der Lebensgemeinschaften an dieser Küste in ihrer Ausprägung ausschließlich von abiotischen Faktoren, wie z. B. der Zeit des Trockenfallens oder der Exposition gegenüber Wellenschlag (JANKE, 1986, siehe auch Abb. 15), gesteuert würden. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß auch die Organismen selbst wesentlich die Besiedlungsstruktur beeinflussen (JANKE, 1990). Reduziert man die Vertikalzonierung der Organismen auf die wesentlichen, dominanten Formen (Abb. 16 oben), so läßt sich zwischen ihnen zunächst ein Netz der möglichen Beziehungen entwickeln (Abb. 16 Mitte). Diese Hypothese wurde dadurch geprüft, daß in Freilandversuchen verschiedene Kombinationen der vermeintlich bedeutsamen Organismen (in natürlicher Populationsdichte) in allen drei Gezeitenzonen gemeinsam in Käfigen gehalten bzw. gezielt ausgeschlossen wurden. Die Ergebnisse zeigten, daß auch biologische Wechselwirkungen (Konkurrenz um den Lebensraum, Aktivität der Weidegänger und Beutegreifer) die Besiedlungsmuster verändern. Die relative Bedeutung jeder einzelnen Form von biologischer Wechselwirkung ändert sich entlang des Litoralgradienten (Abb. 16 unten). Selbst in einem Lebensraum mit so deutlich und extrem schwankenden Umweltbedingungen wie dem hier beschriebenen kontrollieren die Bewohner im bedeutenden (aber nicht ausschließlichen) Umfang die Besiedlungsstruktur und damit auch ihre Umwelt. Zum Erhalt der Lebensgemeinschaften in ihrer natürlichen Ausprägung bedarf es deshalb des Schutzes des gesamten Lebensraumes und demnach besonders auch der Populationen der dominanten Organismen (Strandschnecken, Muscheln, Strandkrabben, mehrjährige Braunalgen), bei denen man bei einer flüchtigen Betrachtung den Schutzstatus zunächst nicht für unbedingt notwendig halten würde.

Zur Besiedlungsstruktur der Lebensgemeinschaften in der Dauerflutzone rund um Helgoland existieren bis heute lediglich fragmentarische Angaben. Es liegt nach den bisherigen Kenntnissen jedoch nahe, daß die Komplexität der dort beheimateten Lebensgemeinschaften ebenfalls von einem komplexen System abiotischer Faktoren einerseits und biologischen Wechselwirkungen andererseits kontrolliert wird. Die Einsicht, daß es sich bei den Lebensgemeinschaften rund um Helgoland um ein biologisch einzigartiges Kleinod innerhalb der deutschen Hoheitsgewässer handelt, mündete im April 1981 in der Einrichtung des „Naturschutzgebiet Helgoländer Felssockel“ in den Grenzen des vormaligen Hummerschutzgebietes. Das Areal umfaßt 5138 ha und stellt somit das größte Naturschutzgebiet in Schleswig-Holstein dar, wenn man vom „Nationalpark Wattenmeer“ absieht. Die wirtschaftliche Nutzung ist nur im Rahmen der über Jahrhunderte gewachsenen (angemeldeten) Stellnetz-, Korb- und Reusenfischerei erlaubt. Mit den Schutzbestimmungen wurden die Störungen von Land her zwar eingedämmt, Gefahr aber droht den Tieren und Pflanzen rund um die Insel in

erster Linie aus dem offenen Meer. Viele der beschriebenen Organismen durchlaufen in ihrer Jugendphase nämlich ein pelagisches Larvenstadium und werden so mit den Strömungen ver- und angetrieben. Hohe Konzentrationen an giftigen Fremdstoffen schädigen nicht nur die erwachsenen Organismen und deren Fortpflanzungserfolg, sie töten zunächst einmal die meist viel empfindlicheren Larvalstadien. Damit die „biologischen Schätze“ rund um Helgoland auch weiterhin erhalten bleiben, ist demnach eine Sanierung und langfristige Reinhaltung der Nordsee von unbedingter Notwendigkeit.

3. Schriftenverzeichnis

- DALLA-TORRE, K. W. VON: Die Fauna von Helgoland. Zool. Jb. (Syst. ökol. Geogr. Tiere) Jg. 4, Bd. 1, 1889.
- GILLANDT, L.: Zur Ökologie der Polychaeten des Helgoländer Felslitorals. Helgoländer wiss. Meeresunters., Jg. 32, Bd. 1, 1979.
- GRUNER, H. E.: Krebstiere oder Crustacea. Vol. 5. Isopoda. Tierwelt Dtl., Bd. 51, 1965.
- HAGMEIER, A.: Die Besiedelung des Felsstrandes und der Klippen von Helgoland. Teil 1. Der Lebensraum. – Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland), Jg. 15, H. 18a, 1930.
- HAWKINS, S. J. u. HARTNOLL, R. G.: Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. Oceangr. Mar. Biol., Vol. 21, 1983.
- HEINCKE, F.: Die Arbeiten der Biologischen Anstalt Helgoland im Jahre 1893. Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland), Bd. 1, H. 1, 1894.
- HILLMER, G., SPAETH, CHR. u. WEITSCHAT, W.: Helgoland – Portrait einer Felseninsel. Rasch Verlag, Bramsche, 40 pp., 1979.
- JANKE, K.: Die Makrofauna und ihre Verteilung im Nordostfelswatt von Helgoland. Helgoländer Meeresunters., Jg. 40, Bd. 1, 1986.
- JANKE, K.: Die Makrofauna im Felswatt von Helgoland. Natur u. Museum, Jg. 117, H. 3, 1987.
- JANKE, K.: Biological interactions and their role for community structure in the rocky intertidal of Helgoland (North Sea). Helgoländer Meeresunters., Jg. 44, Bd. 2, 1990.
- KORNMANN, P.: *Porphyra yezoensis* bei Helgoland – eine entwicklungsgeschichtliche Studie. Helgoländer Meeresunters., Jg. 40, Bd. 2, 1986.
- KORNMANN, P. u. SAHLING, P.-H.: Meeresalgen von Helgoland. Helgoländer wiss. Meeresunters., Jg. 29, Bd. 1, 1977.
- KORNMANN, P. u. SAHLING, P.-H.: Meeresalgen von Helgoland: Ergänzung. Helgoländer Meeresunters., Vol. 36, Bd. 1, 1983.
- KRONBERG, I.: Die Ökologie der Schwarzen Zone im marinen Felslitoral – Monographie eines extremen Lebensraumes. Diss. Univ. Kiel, 1983.
- LANGE, H.: Die Algenzonierung im Litoral und Sublitoral um Helgoland. Natur u. Museum, Jg. 100, H. 4, 1970.
- LARINK, O.: Zur Ökologie des küstenbewohnenden Machiliden *Petrobius brevistylis* (Thysanura, Insecta). Helgoländer wiss. Meeresunters., Jg. 18, Bd. 1, 1968.
- LEWIS, J. R.: The ecology of rocky shores. English University Press, London, 1964.
- LÜNING, K.: Tauchuntersuchungen zur Vertikalverteilung der sublitoralen Helgoländer Algenvegetation. Helgoländer wiss. Meeresunters., Jg. 21, H. 3., 1970.
- MOLLENHAUER, D. u. LÜNING, K.: Helgoland und die Erforschung der marinen Benthosalgen. Helgoländer Meeresunters., Jg. 42, Bd. 3–4, 1988.
- NEWELL, R. C.: Biology of intertidal animals. Marine ecological Surveys Ltd, Faversham, 1979.
- NIENBURG, W.: Die Besiedelung des Felsstrandes und der Klippen von Helgoland. Teil 2. Die Algen. Wiss. Meeresunters. (Abt. Helgoland), Jg. 15, H. 19, 1930.
- SCHMIDT-THOMÉ, P.: Der tektonische Bau und die morphologische Gestaltung von Helgoland. Abh. Verh.naturwiss. Ver. Hamburg, Bd. 1–2, 1937.
- SCHULTZE, K., JANKE, K., KRÜSS, A. u. WEIDEMANN, W.: The macrofauna and macroflora associated with *Laminaria digitata* and *L. hyperborea* at the island of Helgoland (German Bight, North Sea). Helgoländer Meeresunters., Jg. 44, Bd. 1, 1990.
- WURSTER, P.: Geologisches Portrait Helgoland. Die Natur, Jg. 70, H. 1, 1962.