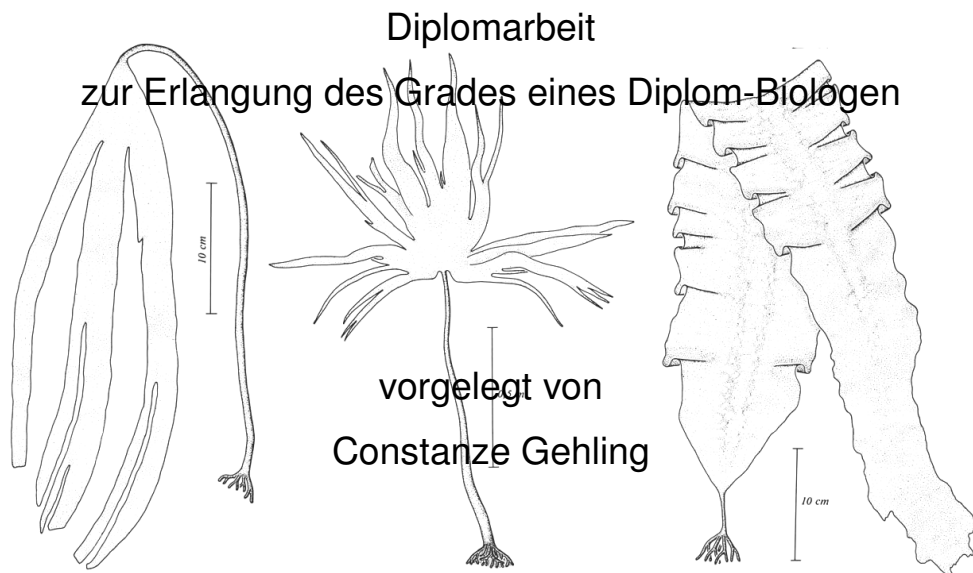


# **Qualitative und quantitative Analyse des Laminarienwaldes vor Helgoland - ein Vergleich zu 1970 -**



dem Fachbereich 2 Biologie / Chemie der Universität Bremen  
im Studiengang Biologie

im Januar 2006

Erstgutachter    Prof. Dr. C. Wiencke, Alfred-Wegener-Institut für Polar- und  
Meeresforschung, Bremerhaven  
Zweitgutachter   Prof. Dr. G. O. Kirst, Universität Bremen



## **Erklärung zur Diplomarbeit**

Hiermit versichere ich, dass die vorliegende Diplomarbeit selbständig verfasst und noch nicht anderweitig zu Prüfungszwecken vorgelegt wurde. Alle benutzten Quellen und Hilfsmittel sind angegeben, wörtliche und sinngemäße Zitate wurden als solche gekennzeichnet.

Bremen, den

Constanze Gehling



## Danksagung

Allen voran möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. Christian Wiencke vom Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung Bremerhaven und Herrn Prof. Dr. Gunter-Otto Kirst von der Universität Bremen für die Bereitstellung dieses interessanten Themas und die Übernahme der Betreuung dieser Arbeit bedanken. Ebenso danke ich für die Möglichkeit, die Ausbildung als Forschungstaucher auf Helgoland absolvieren zu können und anschließend dort im Rahmen meiner Diplomarbeit zu arbeiten.

Besonderer Dank gebührt Frau Dr. Inka Bartsch vom Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung Bremerhaven für die Heranführung an die Algenwelt und die erstklassige Betreuung bei dieser Arbeit. Auch für die vielen interessanten Gespräche, die Hilfestellung und Tipps möchte ich mich herzlich bedanken.

Ohne die große Unterstützung der Tauchgruppe der Biologischen Anstalt Helgoland wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen. Deshalb geht ein ganz besonders herzlicher Dank an Carsten Wanke, Saskia Brandt und den leider kürzlich verstorbenen Udo Schilling, sowie an die Schiffsbesatzung des MB „Diker“.

Vielen Dank an Dr. Klaus Lüning von der Wattenmeerstation Sylt für die Bereitstellung seiner Originaldaten, die beim Vergleich zu seinen Arbeiten sehr geholfen haben.

Danke an Andreas Wagner von der Biologischen Anstalt Helgoland für die vielen lustigen Kaffee- bzw. Teerunden und die ständige Bereitschaft zur Hilfe.

Ohne Tanja, Anna, Susanne, Annekatrin, Cordula, Katha, Isa, Andy, Micha und viele andere liebe Menschen auf Helgoland hätte ich diesen Aufenthalt sicher nicht so genossen. Vielen Dank für die schöne Zeit!

Herzlichen Dank auch an Tina, Dorothea und Cordula für ihre tolle Hilfe in Labor und Watt.

Und zu guter letzt möchte ich mich bei den beiden wichtigsten Menschen in meinem Leben bedanken: meiner Mama Hildegard Buß und meinem Freund Hendrik Pehlke, der mich auch noch in den letzten Wochen dieser Arbeit so gut ertragen hat. Ohne sie beide hätte ich mein Studium nicht so gut geschafft und wäre heute gewiss nicht da, wo ich jetzt stehe.



# Inhaltsverzeichnis

|                                                                                                              |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| I. Einleitung.....                                                                                           | 5  |
| II. Material und Methoden.....                                                                               | 11 |
| 2.1 Vertikalverteilung des Makrophytobenthos .....                                                           | 11 |
| 2.1.1 Untersuchungsgebiet .....                                                                              | 11 |
| 2.1.2 Allgemeine Tauchmethodik .....                                                                         | 12 |
| 2.1.3 Qualitative und semi-quantitative Analyse.....                                                         | 15 |
| 2.1.4 Artenspektrum in den braunalgendominierten Zonen.....                                                  | 18 |
| 2.1.5 Biomasseuntersuchungen.....                                                                            | 21 |
| 2.1.5.1 Frisch- und Trockengewicht.....                                                                      | 21 |
| 2.1.5.2 Morphometrische Messungen.....                                                                       | 22 |
| 2.1.5.3 Populationsdichte .....                                                                              | 24 |
| 2.1.5.4 Altersbestimmung .....                                                                               | 24 |
| 2.2 Phänologie der Sorusentwicklung bei <i>Laminaria digitata</i> .....                                      | 25 |
| 2.2.1 Standorte.....                                                                                         | 25 |
| 2.2.2 Morphometrische Messungen .....                                                                        | 26 |
| 2.2.3 Phänologie der Sorusentwicklung .....                                                                  | 27 |
| 2.3 Statistische Auswertung.....                                                                             | 28 |
| III. Ergebnisse .....                                                                                        | 31 |
| 3.1 Vertikalverteilung des Makrophytobenthos .....                                                           | 31 |
| 3.1.1 Abundanz der Arten .....                                                                               | 31 |
| 3.1.1.1 Qualitative und semi-quantitative Analyse .....                                                      | 31 |
| 3.1.1.2 Artenspektrum in den braunalgendominierten Zonen .....                                               | 36 |
| 3.1.2 Biomasseuntersuchungen.....                                                                            | 46 |
| 3.1.2.1 Frisch- und Trockengewicht.....                                                                      | 46 |
| 3.1.2.2 Morphometrische Messungen.....                                                                       | 52 |
| 3.1.2.3 Biomasseverhältnisse .....                                                                           | 56 |
| 3.1.2.4 Populationsdichte .....                                                                              | 58 |
| 3.1.2.5 Alter der Pflanzen .....                                                                             | 59 |
| 3.1.3 Vergleich der Vertikalverteilung des Makrophytobenthos und der<br>Biomasse zwischen 1968 und 2005..... | 61 |
| 3.1.3.1 Vertikalverteilung .....                                                                             | 61 |
| 3.1.3.2 Biomasseuntersuchungen .....                                                                         | 64 |
| 3.2 Phänologie der Sorusentwicklung bei <i>Laminaria digitata</i> .....                                      | 67 |
| 3.2.1 Morphometrische Messungen .....                                                                        | 67 |

|                                                                  |     |
|------------------------------------------------------------------|-----|
| 3.2.2 Sorusentwicklung über das Jahr.....                        | 68  |
| 3.2.3 Reifung .....                                              | 69  |
| 3.2.4 Bedeckung.....                                             | 71  |
| IV. Diskussion .....                                             | 73  |
| 4.1 Methoden .....                                               | 73  |
| 4.2 Vertikalverteilung des Makrophytobenthos.....                | 78  |
| 4.3 Quantitative Analyse der <i>Laminaria</i> -Vegetation .....  | 86  |
| 4.4 Phänologie der Sorusentwicklung von <i>L. digitata</i> ..... | 93  |
| V. Zusammenfassung .....                                         | 97  |
| VI. Literatur .....                                              | 99  |
| VII. Anhang .....                                                | 113 |

## Abbildungsverzeichnis

|                                                                                                                             |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Abbildung 1: Untersuchungstransekte .....                                                                                   | 12 |
| Abbildung 2: Unterwasserfotos von den Tauchuntersuchungen am Transekt<br>T05-1 .....                                        | 14 |
| Abbildung 3: Untersuchungstransekt T05-1 .....                                                                              | 20 |
| Abbildung 4: Ermittlung der Mindesttrockenzeit für die Biomassebestimmung .....                                             | 22 |
| Abbildung 5: Cauloidlängenmessung .....                                                                                     | 22 |
| Abbildung 6: Phylloidflächenanalyse in WinFOLIA .....                                                                       | 23 |
| Abbildung 7: Hapteren und Cauloidquerschnitt von <i>Laminaria hyperborea</i> zur<br>Altersbestimmung.....                   | 24 |
| Abbildung 8: Übersicht über die beiden bei Helgoland untersuchten Standorte .....                                           | 25 |
| Abbildung 9: Finger mit Reifegrad 0 .....                                                                                   | 28 |
| Abbildung 10: Sorus mit Reifegrad 1. ....                                                                                   | 28 |
| Abbildung 11: Sorus mit Reifegrad 2 .....                                                                                   | 28 |
| Abbildung 12: Sorus mit Reifegrad 3. ....                                                                                   | 28 |
| Abbildung 13: Relative Häufigkeit von vegetationsbestimmenden<br>Brauntangbeständen. ....                                   | 33 |
| Abbildung 14: Tauchprofil T05-1 im Nordwesten der Insel. ....                                                               | 34 |
| Abbildung 15: Verteilung der Vorkommen der verschiedenen<br>vegetationsbestimmenden Brauntange am untersuchten Transekt.... | 35 |
| Abbildung 16: Darstellung der lokalen Frequenz und der prozentualen<br>Bedeckung für ausgewählte Arten.....                 | 39 |
| Abbildung 17: Anzahl der epiphytischen Taxa in Bezug zur Vorkommenstiefe der<br>Wirtspflanze.....                           | 40 |

|                                                                                                                                                                           |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Abbildung 18: Anzahl der epiphytischen Taxa auf den Cauloiden in Abhängigkeit vom Alter der Wirtspflanzen .....                                                           | 41  |
| Abbildung 19: Anzahl der Taxa auf den verschiedenen Cauloidabschnitten .....                                                                                              | 44  |
| Abbildung 20: Anzahl der Taxa auf den verschiedenen Cauloidabschnitten in verschiedenen Tiefenstufen für Individuen mit einem Mindestalter von einem Jahr .....           | 45  |
| Abbildung 21: Biomasse von <i>L. hyperborea</i> und <i>L. hyperborea</i> + <i>L. digitata</i> zusammen im Tiefenbereich von 0,5 m bis 8 m Tiefe .....                     | 46  |
| Abbildung 22: Biomasse der epilithischen Unterwuchsalgen in Abhängigkeit von der Tiefe .....                                                                              | 47  |
| Abbildung 23: Cauloid-Biomasse .....                                                                                                                                      | 49  |
| Abbildung 24: Phylloid-Biomasse .....                                                                                                                                     | 51  |
| Abbildung 25: Cauloidlänge .....                                                                                                                                          | 53  |
| Abbildung 26: Phylloidfläche .....                                                                                                                                        | 55  |
| Abbildung 27: Biomasseverhältnisse von Frisch- zu Trockengewicht insgesamt, FG Phylloid zu FG Cauloid, FG Cauloid zu Cauloidlänge und FG Phylloid zu Phylloidfläche ..... | 57  |
| Abbildung 28: Populationsdichte in Abhängigkeit der jeweiligen Tiefe .....                                                                                                | 58  |
| Abbildung 29: Alter von <i>L. hyperborea</i> und <i>L. digitata</i> .....                                                                                                 | 59  |
| Abbildung 30: Relative Häufigkeit der Altersstufen < 1 (0) bis 9 Jahre .....                                                                                              | 60  |
| Abbildung 31: Vertikalverteilung Helgoländer Algenarten im Sublitoral .....                                                                                               | 63  |
| Abbildung 32: Effektgrößen für Frischgewicht, Individuen/m <sup>2</sup> und Phylloidflächenindex .....                                                                    | 65  |
| Abbildung 33: Pflanzenmorphometrische Messungen an <i>Laminaria digitata</i> .....                                                                                        | 67  |
| Abbildung 34: Anzahl der Phylloidfinger an den beiden Standorten „Haus A“ und „Nord-Watt“ .....                                                                           | 68  |
| Abbildung 35: Sorusentwicklung bei <i>Laminaria digitata</i> im Zeitraum von April bis Dezember 2005 .....                                                                | 69  |
| Abbildung 36: Anteil der Reifegrade an der Gesamtzahl der untersuchten Phylloidfinger .....                                                                               | 70  |
| Abbildung 37: Anteil der Bedeckungsgrade an der Gesamtzahl der untersuchten Phylloidfinger .....                                                                          | 72  |
| Abbildung 38: Box-Plots für das Alter der <i>Laminaria</i> -Arten .....                                                                                                   | 119 |
| Abbildung 39: Box-Plots für Cauloidlängen der <i>Laminaria</i> -Arten .....                                                                                               | 120 |
| Abbildung 40: Box-Plots für Phylloidflächen der <i>Laminaria</i> -Arten .....                                                                                             | 121 |
| Abbildung 41: Box-Plots für Frischgewicht der Cauloide der <i>Laminaria</i> -Arten .....                                                                                  | 122 |
| Abbildung 42: Box-Plots für Frischgewicht der Phylloide der <i>Laminaria</i> -Arten .....                                                                                 | 123 |
| Abbildung 43: Box-Plots für Frischgewicht gesamt der <i>Laminaria</i> -Arten .....                                                                                        | 124 |

## Tabellenverzeichnis

|                                                                                                                                         |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tabelle 1: Beispiele der Korrektur der gemessenen Tiefen auf mittleres Springtidenniedrigwasser [MSTNW].....                            | 15  |
| Tabelle 2: Bedeckungsskala nach KAUTSKY (1995, verändert) .....                                                                         | 16  |
| Tabelle 3: Relative Häufigkeit der vegetationsbestimmenden Brauntange an 258 der untersuchten 5-m-Abschnitte .....                      | 32  |
| Tabelle 4: Diversität bzw. Artenzahl der Unterwuchsalgen und Epiphyten entlang des Tiefengradienten.....                                | 37  |
| Tabelle 5: Unterschiede in den Tiefengrenzen ausgesuchter Makroalgen zwischen 1965-67 und 2005.....                                     | 62  |
| Tabelle 6: „Standing crop“ der <i>Laminaria</i> -Vegetation: Vergleich zwischen LÜNING (1968, 1969) und Ergebnissen dieser Arbeit ..... | 66  |
| Tabelle 7: Vergleich von Tiefenangaben für <i>Laminaria</i> -Vegetationen an nordatlantischen Küsten .....                              | 81  |
| Tabelle 8: Vergleich der Biomasse verschiedener <i>Laminaria</i> -Arten an nordatlantischen Küsten .....                                | 87  |
| Tabelle 9: Vergleich der Fund- und Hauptverbreitungstiefen zwischen 1970 und 2005 aller im Transekt gefundenen Algenarten .....         | 113 |
| Tabelle 10: Vergleich zwischen lokaler Frequenz und prozentualer Bedeckung ...                                                          | 117 |

## Abkürzungen

|           |                                                                                          |
|-----------|------------------------------------------------------------------------------------------|
| ANOVA     | Analysis of Variance = Varianzanalyse                                                    |
| FG        | Frischgewicht                                                                            |
| L. dig    | <i>Laminaria digitata</i>                                                                |
| L. hyp    | <i>Laminaria hyperborea</i>                                                              |
| LAI       | Leaf Area Index = Phylloidflächenindex                                                   |
| IF        | lokale Frequenz                                                                          |
| MSTNW     | Mittleres Springtidenniedrigwasser                                                       |
| pB        | prozentuale Bedeckung                                                                    |
| TG        | Trockengewicht                                                                           |
| Tukey HSD | Tukey Honestly Significant Difference (Post-Hoc-Test für ANOVA)                          |
| VRG       | mittlerer Vergleich für die Ränge aller Gruppen (Post-Hoc-Test für Kruskal-Wallis-ANOVA) |

## I. Einleitung

Große Braunalgen der Ordnung Laminariales sind die wichtigsten sublitoralen Tange an kalt-gemäßigten und subpolaren Hartboden-Küsten der Welt (u. a. KAIN, 1962, 1967; NORTON et al., 1977; LÜNING, 1985). Im West- und Ostatlantik werden diese ausschließlich durch die Gattung *Laminaria* (sowie *Alaria* und *Sacchoriza*) repräsentiert, wo sie dichte Wälder von bis zu mehreren Metern Höhe formen, in denen sie über allen anderen Pflanzen und Tieren dominieren und so das Umfeld wesentlich bestimmen (KAIN, 1962, 1967; VAN DEN HOEK et al., 1993; OTT, 1996). Dort sind diese Pflanzen strukturbildend und bieten Habitat und Substrat für bis zu 283 epiphytische Tierarten (CHRISTIE et al., 2003) und bis zu 29 epiphytische Pflanzenarten (SCHULTZE et al., 1990). Eine Veränderung oder ein Verlust dieser Tangwälder hat demnach Auswirkungen auf das gesamte Ökosystem der lichtdurchfluteten Hartbodenküstensysteme.

Die benthische Algenvegetation auf Helgoland wurde seit Gründung der Biologischen Anstalt im Jahr 1892 ausführlich untersucht. Dabei stand vor allem die Gezeitenzone - das Eulitoral - im Vordergrund (HALLIER, 1863; KUCKUCK, 1894, 1897, 1900; NIENBURG, 1925; SCHMIDT, 1928; DEN HARTOG, 1959; KORNMANN & SAHLING, 1977, 1983, 1994; MARKHAM & MUNDA, 1980; MUNDA & MARKHAM, 1982; BARTSCH & KUHLENKAMP, 2000; REICHERT, 2003; GEHLING & ESCHMANN, 2004; BARTSCH & TITTLE, 2004). Untersuchungen zur Biomasse und zur Vertikalverteilung der sublitoralen Helgoländer Algenvegetation wurden von LÜNING (1969, 1970) durchgeführt. Dies sind die ersten und bis dato einzigen detaillierten Beschreibungen zum sublitoralen Makrophytobenthos. Eine weitere Arbeit behandelte sublitorale Gemeinschaften mit Fokus auf das Makrozoobenthos (DE KLUIJVER, 1997). Eine aktuelle Liste aller auf Helgoland registrierten Algenarten ist in BARTSCH & KUHLENKAMP (2000) vorzufinden.

Bei der Betrachtung des Sublitorals lässt sich eine ausgeprägte Zonierung mehrerer Vegetationen erkennen. Es finden sich mehrere Gürtel verschiedener Braunalgenarten und charakteristischer Begleitflora und -fauna. Auf Helgoland herrschen dabei *Fucus serratus* im Übergang von unterem Eulitoral zu oberem Sublitoral sowie

*Laminaria digitata* und *L. saccharina* im oberen Sublitoral vor. Die sich anschließenden Zonen - der Laminarienwald und der Laminarienpark im unteren Sublitoral - werden durch *L. hyperborea* gebildet. Darauf folgt eine Zone mit Wiesen von kleineren Rot-, Grün- und Braunalgen. Auch diese Vegetation wird mit zunehmender Tiefe immer spärlicher bis nur noch Krustenalgen vorhanden sind. Diese finden auf Helgoland unterhalb von 23 m ihre Verbreitungsgrenze (DE KLUIJVER, 1997). LÜNING (1970) beschrieb erstmals diese sublitorale Zonierung bei Helgoland. Die Hauptbiomasse der vegetationsbestimmenden Algen trat dabei in einer Tiefe von 2 m im *L. hyperborea*-Wald auf. Die beobachtete exponentielle Abnahme der Biomasse mit zunehmender Tiefe war auf eine Verringerung in der Populationsdichte, der Größe und des Gewichts der einzelnen Pflanzen zurückzuführen. Der größte Phylloidflächenindex wurde in der *F. serratus*-Vegetation gefunden. *L. hyperborea* wies für diesen Parameter eine exponentielle Abnahme entlang des Tiefengradienten auf (LÜNING, 1969).

Helgoland ist die einzige Felseninsel in der Deutschen Bucht und geographisch und ökologisch durch mehrere hundert Kilometer weite sandige und schlammige Weichbodengebiete von ähnlichen natürlichen Hartsubstraten in Norwegen, England und Frankreich isoliert. Der ca. 35 km<sup>2</sup> große Felssockel stellt somit einen einzigartigen und isolierten Lebensraum dar (FRANKE & GUTOW, 2004). Dieses spiegelt auch das Artenspektrum wieder, welches mit 274 makrophytischen Arten im Gegensatz zu den umgebenden kalt-gemäßigten Küstenlinien von Großbritannien, Irland, Frankreich und Skandinavien jedoch nur einer reduzierten nordatlantischen Flora entspricht (LÜNING, 1985; BARTSCH & KUHLENKAMP, 2000).

Hinsichtlich der Jahrestemperaturen weist Helgoland eine große Amplitude mit kalten Wintern (0-2 °C) und warmen Sommern (18 °C) auf. Auch aus diesem Grund fehlen hier zahlreiche Algen, die an den französischen, britischen und norwegischen Küsten vorkommen. Schon allein aufgrund der klimatischen Bedingungen ist also ein Überleben bestimmter Arten bei Helgoland nicht möglich (z. B. *Alaria esculenta*) (LÜNING, 1985). Durch die im Winter auftretenden niedrigen Temperaturen ist diese Insel „[...] im Laufe der letzten Jahrzehnte zu einem geographisch abgegrenzten Lebensraum hochnordischer Algen innerhalb der kaltgemäßigten Florenregion geworden“ (KORNMAN & SAHLING, 1994). Jedoch kann Helgoland aufgrund der geographischen isolierten Lage bei 54° N in der Mitte der kaltgemäßigten Zone

partiell wahrscheinlich als einer der nördlichen Grenzstandorte (zusammen mit Süd-Norwegen) für warmgemäßigte Arten angesehen werden.

Die geringe Tiefenverbreitung der Makrophyten bei Helgoland ist ein Hinweis darauf, dass hier ein vergleichsweise schlechtes Lichtklima herrscht. Besonders im Zeitraum von Oktober bis März werden bei Helgoland nur geringe Transmissionswerte des Lichts gemessen (LÜNING, 1970). Die geringe Tiefenausdehnung der Helgoländer sublitoralen Algenvegetation kann nicht auf fehlendes festes Substrat zurückgeführt werden. Bei Helgoland liegt die Tiefengrenze für *L. hyperborea* vergleichsweise niedrig in 8-9 m Tiefe (LÜNING, 1970; DE KLUIJVER, 1997), während von anderen europäischen Küsten Vorkommen in Tiefen bis zu 30 m berichtet wurden (GRENAGER, 1953; ERNST, 1955; CASTRIC-FEY et al., 1973; KAIN, 1977; SIVERTSEN, 1997). Auch hinsichtlich der maximalen Biomasseproduktion der bestandsbildenden Laminariales ist ein zum Teil sehr deutlicher Unterschied zwischen 11 kg FG/m<sup>2</sup> bei Helgoland (LÜNING, 1969) und 1-40 kg FG/m<sup>2</sup> an anderen europäischen Küstengebieten (GRENAGER, 1953; WALKER, 1954; JUPP & DREW, 1974; KAIN, 1977; GUNNARSSON, 1991; VÖGELE, 1998; SJØTUN et al, 1998, 2004) zu verzeichnen.

Langzeitbeobachtungen verschiedener biotischer und abiotischer Parameter sind ein wichtiger Bestandteil der Arbeit der Biologischen Anstalt Helgoland und anderer Forschungsinstitute der ganzen Welt. Mehr als 150 Jahre biologische Forschung auf Helgoland, und insbesondere die 1962 begonnenen Langzeitserien der Helgoländer Reede, haben eine Fülle an Daten hervorgebracht. Die Auswertung dieser Daten bietet eine wertvolle Grundlage für eine Analyse historischer sowie aktueller Veränderungen verschiedener ökologischer Parameter. So hat sich innerhalb der letzten 40 Jahre die mittlere Wassertemperatur bei Helgoland signifikant um 1,13 °C erhöht und die Salinität ist um 1,0 PSU gestiegen. Ebenso wurde eine Zunahme der SECCHI-Tiefe um 1-2 m verzeichnet (WILTSHIRE & MANLY, 2004). Auch wurde auf Helgoland die in der Nordsee allgemein zu beobachtende Einwanderung warmgemäßigter Arten registriert. So haben z. B. die Algenarten *Halidrys siliquosa* und *Polysiphonia fucoides* ihre früher vegetationsbestimmende Rolle verloren, dafür breiteten sich andere Arten wie *Sargassum muticum* enorm aus (REICHERT, 2003), und auch Arten wie *Dictyota dichotoma* und *Leathesia difformis* wurden nach einer Bestandspause wieder häufig gefunden (BARTSCH & KUHLENKAMP, 2000). Ebenso hat sich das Artenspektrum der Fauna innerhalb der letzten 20 Jahre deutlich verändert

(REICHERT, 2003; FRANKE & GUTOW, 2004; CHRAPKOWSKI LLINARES, 2005). Weitere Arbeiten - die einen Vergleich zu ‚historischen‘ Daten beinhalten - berichten ebenfalls von Änderungen in den Makrophytengemeinschaften in den kaltgemäßigten Regionen der Nordhemisphäre (Nordsee: KORNMANN & SAHLING, 1994, REISE et al., 1989; BOKN et al., 1996; Kattegat / Skagerrak: MICHANEK, 1967; Ostsee: KAUTSKY et al., 1986; ERIKSSON et al., 1998; JOHANSSON et al., 1998; W-Atlantik: MURRAY et al. 2001, MOORE et al., 2003).

Seit Ende der 80er Jahre wurden zudem erste Berichte von dramatischen Bestandsänderungen von *Laminaria* sp. an europäischen Küsten bekannt, die anfänglich alle als Einzelphänomene aufgefasst wurden, in der Gesamtheit jedoch mittlerweile Grund zur Besorgnis geben. So wurden Bestandsänderungen der Populationen von *Laminaria digitata* zugunsten von *Sargassum muticum* (COSSON, 1999) und / oder *Sacchoriza* sp. (MORIZUR, 2001) beobachtet. In der nördlichen Bretagne sowie in der Normandie befanden sich zudem wichtige Populationen von *L. saccharina*. In den 80er und 90er Jahren wurde bei dieser Art jedoch eine Abnahme in der Abundanz bei gleichzeitiger Zunahme von *S. muticum* verzeichnet (GIVERNAUD et al., 1989; COSSON, 1999). Mögliche diskutierte Ursachen für diese Entwicklung sind z. B. Algen-Krankheiten, unbekannte Viren, Fraß durch Seeigel oder ökologische Modifikationen des Milieus. Der letztgenannte Grund scheint von großer Bedeutung zu sein, da z. B. eine Nitratzunahme im Wasser positiv für *S. muticum* (BELSCHER, 1989), jedoch negativ für das Wachstum und die Fertilität von *L. digitata* ist (COSSON, 1978). Auch KATZMANN (1972) berichtete schon über einen Rückgang von Braunalgenbeständen im Mittelmeer aufgrund hohen Nährstoffeintrages. Eine direkte biologische Konkurrenz zwischen *L. digitata* und *S. muticum* um das vorhandene Substrat wird ebenfalls nicht ausgeschlossen (COSSON, 1999). Auch vor der norwegischen Küste verschwanden große *L. saccharina*-Betten zwischen 1997 und 2002 zugunsten von schnellwüchsigen Opportunisten und *S. muticum* (MOY et al., 2003). In diesem Fall wurden ebenfalls Eutrophierung und außerdem erhöhte Sedimentation als mögliche Gründe angesehen. In Süd-Norwegen wurden kürzlich Biomasseverringerungen von *L. hyperborea* nach warmen Sommern beobachtet (VEA, pers. Mitteilung, 2005).

Diese oben erwähnten Veränderungen im Artenspektrum innerhalb eines relativ kurzen Zeitraumes von 20 bis 40 Jahren verdeutlichen die Notwendigkeit eines fortlaufenden Monitorings, das eine qualitative und quantitative Bewertung dieser Veränderungen über einen statistisch relevanten Zeitraum ermöglicht. Momentaufnahmen, die aufgrund der großen zeitlichen Intervalle die Situation daher nur zu einem bestimmten Zeitpunkt dokumentieren, reichen dazu allein nicht aus. Dafür können die natürlichen Schwankungen im Artenspektrum und in Abundanzen zu ausgeprägt sein, um temporäre Erscheinungen von langfristigen Trends unterscheiden zu können. Dieses verlangt standardisierte Methoden und ausreichend kurze Untersuchungsintervalle, die eine Vergleichbarkeit der erzielten Ergebnisse gewährleisten.

Die vorliegende Arbeit soll einen Vergleich zu den Untersuchungen von LÜNING aus den Jahren 1969 und 1970 ermöglichen. Dabei steht die Frage im Mittelpunkt, ob sich die Vertikalverteilung des Makrophytobenthos hinsichtlich qualitativer und quantitativer Ausprägung verändert hat.

Der Umweltfaktor Temperatur spielt eine wichtige Rolle im Hinblick auf Lebenszyklus-bestimmende Prozesse wie Gametogenese, Wachstum und Sporogenese von Makroalgen. Angesichts der beobachteten Temperaturerhöhungen behandelt der zweite Aspekt der vorliegenden Arbeit die Phänologie der Sorusentwicklung von *Laminaria digitata*. Die Sporogenese spielt eine wichtige Rolle bei der Rekrutierung von *Laminaria*. Bisher gibt es jedoch nur wenige und meist auch nur ungefähre Daten zur Saison der Reproduktion dieser Art für Helgoland (LÜNING, 1982) und andere Standorte (REES, 1928; COSSON, 1976). Eine genauere Verlaufsentwicklung ist selten beschrieben worden (KAIN, 1975 für *L. hyperborea*), und quantitative Untersuchungen sind rar (VAN PATTEN & YARISH, 1993). Somit ist die vorliegende Untersuchung eine erstmalige, genaue semi-quantitative Beschreibung der Phänologie des Prozesses der Sorusbildung und -entwicklung bei *L. digitata* für Helgoland.



## II. Material und Methoden

### 2.1 Vertikalverteilung des Makrophytobenthos

Die Untersuchungen dieser Arbeit wurden an einem Transekt im Norden Helgolands vorgenommen, der mit dem Transekt P3 aus LÜNING (1970) (Abbildung 1, Seite 12) identisch war und vergleichende Daten liefern sollte. Da LÜNING (1970) in seiner Arbeit bezüglich der Anfangs- und Endpunkte der Transekte keine Koordinaten angegeben hat, wurden die entsprechenden Anfangs- und Endpunkte der Transekte aus der von LÜNING (1970) erstellten Karte ermittelt. Dazu wurde diese Karte eingescannt und mithilfe des Orthophotos vom Landesvermessungsamt Schleswig-Holstein (Seite 25) mit der Software ArcGIS 9.1 (ESRI) georeferenziert. Anschließend konnten die Koordinaten aus der georeferenzierten Karte entnommen werden.

#### 2.1.1 Untersuchungsgebiet

Die Tiefenverteilung des vegetationsbestimmenden Makrophytobenthos (*Fucus serratus* Linnaeus, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, *Laminaria digitata* Hudson) J.V. Lamouroux, *Laminaria saccharina* (Linnaeus) J.V. Lamouroux und *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie) wurde entlang eines Tauchprofils von insgesamt 1800 m Länge untersucht. Dessen Lage ist in Abbildung 1 angegeben. Das Profil T05-1 überquert 1300 m weit den Buntsandsteinsockel der Hauptinsel in nordwestlicher Richtung (Kurs 320°) und setzt sich nach einer Unterbrechung von etwa 220 m erneut für 280 m auf dem Kreidefelsen des so genannten „Repulsegrundes“ fort.

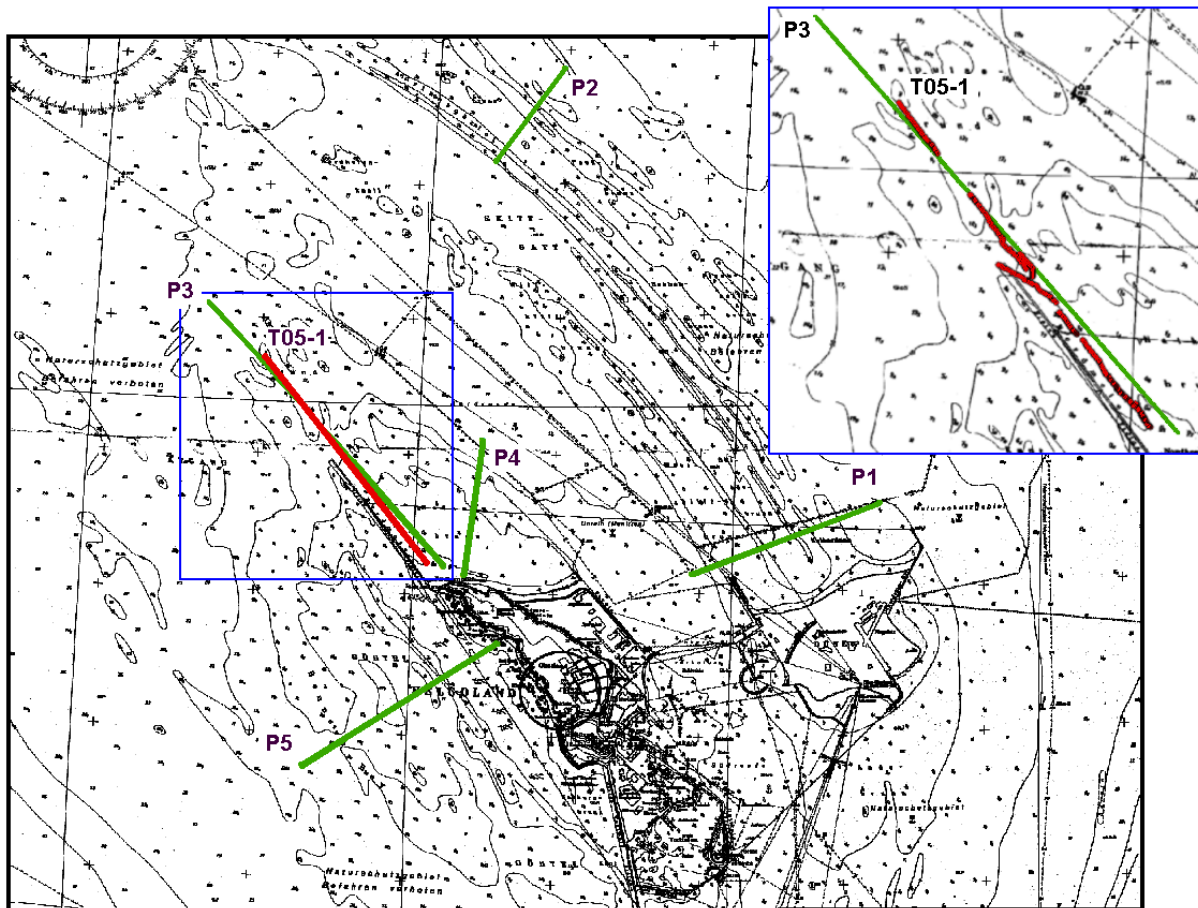


Abbildung 1: Untersuchungstransecte; rote Linie und Punkte = vorliegende Untersuchung, grüne Linien P1-P5 = LÜNING (1970)

### 2.1.2 Allgemeine Tauchmethodik

#### *Tauchausrüstung*

Die Tauchausrüstung bestand aus Neopren-Trockentauchanzug, Vollgesichtsmaske mit Lungenautomat, Flossen, Bleigürtel, Uhr (alles: Poseidon, Schweden), digitalem Tiefenmesser (Seemann Sub, Deutschland), Pressluftflasche, Messer, Kompass sowie PVC-Schreibtafel mit Bleistift und 1-m<sup>2</sup>-Zählrahmen. Getaucht wurde nach den Vorschriften der ZH 1/540 für Forschungstaucher. Für die Ausfahrten wurden sowohl das Tauchboot MB „Diker“ als auch das Schlauchboot der Tauchgruppe der Biologischen Anstalt Helgoland (BAH) verwendet.

#### *Taucharbeiten*

Zwischen dem 21. April und dem 22. August 2005 wurden 37 Tauchgänge durchgeführt. Davon galten 16 der qualitativen und semi-quantitativen Analyse des

Makrophytobenthos (Kapitel 2.1.3), 15 galten der Erfassung des Artenspektrums in den braunalgendominierten Zonen (Kapitel 2.1.4) und 6 der Biomasseuntersuchung (Kapitel 2.1.5). Im Gegensatz zu LÜNING (1970) wurde keine Transektleine mit Bojen ausgelegt, sondern die Startpunkte mithilfe des D-GPS des MB „Diker“ (Shipmate RS 5400 GPS-Plotter; Shipmate, Støvring, Dänemark; Genauigkeit:  $\pm 0,5$  m) oder des GPS des Schlauchbootes (Magellan GPS 320; Magellan Corporation, San Dimas, Kalifornien, USA; Genauigkeit:  $\pm 25$  m) angefahren. An den Stellen, an denen GPS-Koordinaten des Sublitorals aufgenommen werden sollten, wurde vom Taucher mithilfe einer mit ihm verbundenen Schwimmboje („Blub“) ein Signal gegeben. Daraufhin fuhr das jeweilige Boot so nah wie möglich an diese Stelle heran und nahm die Koordinaten auf. Die jeweiligen Koordinaten (Längen- und Breitengrad) wurden in den Programmen ArcView 3.2 und ArcGIS 9.1 (ESRI) weiterverarbeitet. Falls nötig wurden die Koordinaten mittels der Software TRANSDAT Coordinate Transformations 10.01 (C. Killet Softwareentwicklung, Kempen, Deutschland; <http://www.killetsoft.de/transdat.htm>) in Hoch- und Rechtswerte (Gauß-Krüger-Projektion) umgewandelt. Unter Wasser erfolgte die Peilung unter Verwendung eines Kompasses und eines 2-m-Längenmaßes (Abbildung 2). Zur Tiefenbestimmung wurde ein digitaler Tiefenmesser verwendet. In Verbindung mit der gleichzeitig aufgenommenen genauen Uhrzeit konnten alle Tiefenmessungen mithilfe der Aufzeichnungen der Pegelstelle „Helgoland Südhafen“ korrigiert werden (Daten vom Wasser- und Schifffahrtsamt Tönning, Außenstelle Helgoland; Tabelle 1). Die Differenz zur Pegelstelle „Helgoland Binnenhafen“ beträgt im Mittel ca. 2 cm. Da 1970 die Werte des Südhafens zur Korrektur herangezogen wurden, ist auch in vorliegender Arbeit mit diesen Werten gearbeitet worden.



**Abbildung 2: Unterwasserfotos von den Tauchuntersuchungen am Transekt T05-1 (A = Ablesen des Kompasses; B = Ablesen der Uhrzeit; C = Schreiben auf einer PVC-Tafel; D-F = Auslegen des Längenmaßes) (Fotos: C. Wanke)**

**Tabelle 1: Beispiele der Korrektur der gemessenen Tiefen auf mittleres Springtidenniedrigwasser [MSTNW]**

| gemessene Tiefe [cm] | Pegelstand [cm PN] | MSTNW [cm PN] | korrigierte Tiefe [cm] | korrigierte Tiefe gerundet [cm] |
|----------------------|--------------------|---------------|------------------------|---------------------------------|
| 160                  | 607                | 358           | -89                    | -90                             |
| 500                  | 618                | 358           | 240                    | 240                             |
| 1410                 | 410                | 358           | 1358                   | 1360                            |

$$\text{gemessene Tiefe} - (\text{Pegelstand} - \text{MSTNW}) = \text{korrigierte Tiefe}$$

Das Mittlere Springtidenniedrigwasser bei Helgoland schwankt zwischen 350 und 360 cm über Pegelnull (cm PN). Im Jahr 1970 betrug es 353 cm PN, im Jahr 2005 etwa 358 cm PN (Angaben des Bundesamtes für Seeschifffahrt und Hydrographie). Diese Differenz von 5 cm ist für die Vertikalverteilungen von Algen als unerheblich anzusehen. Der digitale Tiefenmesser misst bis auf  $\pm 40$  cm genau (Werksangaben). Beim Runden der Tiefenangaben kann zudem ein Fehler von  $\pm 10$  cm auftreten, so dass es bei der Tiefenberechnung zu einem Gesamtfehler von  $\pm 50$  cm kommen kann.

Entlang des oben beschriebenen Transektes wurden drei Untersuchungseinheiten durchgeführt.

- 2.1.3 Qualitative und semi-quantitative Abschätzung der vegetationsbestimmenden Brauntange in 5-m-Abschnitten und die daraus folgende Einteilung in sieben Vegetationszonen
- 2.1.4 Quantitative Erfassung des Bedeckungsgrades der Makrophyten in den unter 2.1.3 definierten Zonen
- 2.1.5 Biomasseuntersuchungen in sechs verschiedenen Tiefenstufen

### 2.1.3 Qualitative und semi-quantitative Analyse

Das Transekt T05-1 wurde in Abschnitten von 5 m abgetaucht. Entlang dieser einzelnen Abschnitte wurde das Vorkommen und der Bedeckungsgrad der vegetationsbestimmenden Brauntange *Fucus serratus*, *Sargassum muticum*, *Laminaria digitata*, *L. saccharina* und *L. hyperborea* in einem Korridor jeweils 3-5 m (je nach Sicht) links und rechts des Längenmaßes (KAUTSKY, 1995) registriert. Neben

den qualitativen Daten zu Ab- oder Anwesenheit (Werte 0 und 1) wurde auch die Bedeckung semi-quantitativ anhand einer modifizierten Variante der KAUTSKY-Skala (KAUTSKY, 1995) abgeschätzt (Tabelle 2). Diese Bedeckungsskala beinhaltet sechs Klassen, dessen angegebener Wert jeweils die Mitte dieser Klasse widerspiegelt (Ausnahmen: 0, 100).

**Tabelle 2: Bedeckungsskala nach KAUTSKY (1995, verändert)**

| Klasse | Bedeckung [%] | Beschreibung                                                                              |
|--------|---------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|
| 0      | 0             | nicht vorhanden                                                                           |
| 5      | 1-10          | ein bis wenige Individuen sind vorhanden, die einen geringen Teil des Substrates bedecken |
| 25     | 11-40         | klar weniger als die Hälfte des Substrates ist bedeckt, aber die Art ist häufig vorhanden |
| 50     | 41-60         | etwa die Hälfte des Substrates ist bedeckt                                                |
| 75     | 61-90         | Substrat ist nicht komplett bedeckt, aber deutlich über 50 %                              |
| 100    | 91-100        | gesamtes Substrat bedeckt, nur einige kleine Lücken können im Phylloiddach auftreten      |

Am Anfang jeden 5-m-Abschnittes des Transektes wurden neben den Angaben zum Makrophytobenthos Tiefe, Uhrzeit und Art des Substrates sowie die vorherrschende Topographie festgehalten. Das Substrat wurde in Buntsandstein, Muschelkalk und Kreide und hinsichtlich der Topographie zwischen anstehendem Fels, Steinen, Kies und (Muschel-)Schill unterschieden.

Um die quantitative Beprobung zu strukturieren, die Anzahl der benötigten Tauchgänge zu optimieren und die Vergleichbarkeit zu LÜNING (1970) herzustellen, wurde das unter 2.1.3 beprobte Transekt in Zonen aufgeteilt.

Diese wurden anhand folgender Kriterien festgelegt:

- Alle Bereiche, die nur durch jeweils eine Brautangart mit 50-100 % Bedeckungsgrad charakterisiert wurden, wurden als eigene Zone angesehen.
- Bereiche, in denen der Bedeckungsgrad eines Brautanges unter 50 % fällt und nicht durch andere Brautangarten ersetzt wird, wurden ebenfalls als eigene Klasse abgegrenzt.
- Bereiche, die durch zwei oder mehr Brautangarten in mehr oder weniger gleichen Anteilen charakterisiert werden, wurden eigenständig als Übergangszonen klassifiziert.

Daraus ergaben sich insgesamt folgende sieben Zonen:

1. ***Fucus serratus*-Zone**: In dieser Zone kommt nur der genannte Brauntang vor.
2. **Übergangszone *Fucus serratus* / *Laminaria digitata***: Diese Zone wird dadurch charakterisiert, dass diese beiden Arten jeweils mit Bedeckungen zwischen 25 und 75 % nach KAUTSKY vorkommen. Beide sind in diesem Bereich abwechselnd vegetationsbestimmend, wobei *F. serratus* mit 50 % aller Abschnitte vor allem im Anfangsbereich und *L. digitata* mit 25 % im Endbereich dieser Zone dominant ist. An den restlichen 25 % der Abschnitte kommen sie zu gleichen Anteilen vor.
3. ***Laminaria digitata*-Zone**: Diese wird fast ausschließlich durch den namengebenden Brauntang dominiert, der hier mit Bedeckungsgraden von mindestens 75 % nach KAUTSKY vorkommt. Auch wenn *L. digitata* teilweise nur weniger als 50 % ausmacht, kann ein solcher Abschnitt in diese Zone fallen; jedoch nur, wenn keine weitere *Laminaria*-Art abundant vorkommt oder die Gesamtbedeckung nur bei 25-50 % nach KAUTSKY liegt (offene Vegetation, instabiles Substrat).
4. **Übergangszone *Laminaria digitata* / *Laminaria hyperborea***: Dieser Bereich wird durch eine Mischzone der beiden Arten *L. digitata* und *L. hyperborea* charakterisiert. Sie kommen hier jeweils mit Bedeckungen zwischen 25 und 75 % nach KAUTSKY vor und sind abwechselnd vegetationsbestimmend. *L. digitata* ist an 38 % der Abschnitte und *L. hyperborea* an 24 % der Abschnitte dominant. In den restlichen 38 % der Abschnitte kommen sie zu gleichen Anteilen vor.
5. ***Laminaria hyperborea*-Wald**: In dieser Zone kommt nur noch dieser vegetationsbestimmende Brauntang mit Bedeckungsgraden von mindestens 50 % nach KAUTSKY vor.
6. ***Laminaria hyperborea*-Park**: Bei einer geringeren Besiedelung durch *L. hyperborea* (5-25 % nach KAUTSKY) herrscht der so genannte Park (KITCHING, 1941) vor.
7. **Rotalgenvegetation**: Unterhalb von 10,5 m unter MSTNW gedeihen keine mehrjährigen *Laminaria*-Arten mehr (*L. hyperborea* mit 0 % Bedeckung). Diese Zone wird demnach nicht mehr durch Brauntange dominiert, sondern allein durch blättrige und fädige Rotalgen sowie Krustenrotalgen.

#### **2.1.4 Artenspektrum in den braunalgendominierten Zonen**

Die durch die obigen Merkmale definierten Zonen wurden quantitativ mit 1-m<sup>2</sup>-Quadraten (Zählrahmen) beprobt, um einen Eindruck des dort vorherrschenden Unterwuchses der Laminarien zu bekommen. Dabei wurden pro definierter Zone drei (in Zone 5 sechs) Quadrate ausgezählt. Die zu beprobenden Stellen wurden durch Erstellung von Zufallszahlen ermittelt. Hierfür wurden die einzelnen Zonen in 5 m-Abschnitte geteilt. Eine Ausnahme bildete Zone 1. Da sie im Ganzen nur etwa 10 m lang war, wurde hier die Abschnittsgröße von 1 m gewählt. Danach wurden mittels D-GPS auf dem MB „Diker“ die zuvor bestimmten Orte aufgesucht, und dann die Stelle unter Wasser beprobt, die beim direkten Hinabtauchen als erstes erreicht wurde. Innerhalb des Quadrates wurde sowohl die „lokale Frequenz“ (GREIG-SMITH, 1983) als auch die prozentuale Bedeckung jeder einzelnen Art geschätzt. Für die auf den Laminarien vorkommenden Epiphyten wurde ebenfalls die prozentuale Bedeckung auf der Gesamtheit der Cauloide der in einem Quadrat vorkommenden Pflanzen ermittelt. Zur genaueren Erfassung der Epiphyten, die auf den Cauloiden der Laminarien wuchsen, wurden die Cauloide (die innerhalb der Biomasseuntersuchungen in Kapitel 2.1.5 gemessen und gewogen wurden) in jeweils fünf gleich große Abschnitte geteilt. Für jeden Abschnitt wurde dann die An- und Abwesenheit der vorkommenden Arten registriert. Ebenso wurden Notizen zum vorhandenen Substrat vorgenommen.

Die prozentuale Bedeckung wird als der Anteil des Bodens definiert, der bei senkrechter Projektion von Pflanzenteilen bedeckt wird. Dabei ist es möglich, dass die Gesamtbedeckung aller Arten 100 % übersteigt. Dieses kommt in allen Pflanzengemeinschaften, außer in einer offenen Vegetation, vor (GREIG-SMITH, 1983). Bei den Laminarien wurde dabei nicht beachtet, ob diese auch in dem beprobten Quadrat wurzelten oder nicht, da dies in einer geschlossenen Laminarienvegetation schwer wahrzunehmen war. Die Unterwuchsalgen, die nicht im entsprechenden Quadrat wurzelten, wurden hingegen erst aus dem Quadrat entfernt, bevor sie auf ihre prozentuale Bedeckung und lokale Frequenz untersucht wurden. Die Frequenz einer Art ist die Chance, diese innerhalb der Beprobungsfläche zu finden. Für die lokale Frequenz wird die Beprobungsfläche in kleinere Unterflächen unterteilt (Quadratrahmen mit 16 Untereinheiten). Dann wird für jede Untereinheit die

An- und Abwesenheit der Art aufgenommen. Dabei kann zum einen eine Pflanze anwesend sein, wenn sie in der Untersuchungsfläche „wurzelt“ („rooted frequency“), zum anderen kann sie aber auch schon anwesend sein, wenn sie mit irgendeinem beliebigen Thallusteil innerhalb des Rahmens vorkommt („shoot frequency“). Die meisten Arten zeigen demnach eine höhere „shoot frequency“ als „rooted frequency“ (GREIG-SMITH, 1983). In dieser Arbeit repräsentieren die angegebenen Werte zum einen die prozentuale Bedeckung / m<sup>2</sup> und zum anderen die „local rooted frequency“ einer Art. Im letzteren Fall wurde nur darauf geachtet, in wie vielen Untereinheiten eine Alge am Substrat anhaftete.

In Abbildung 3 sind zum einen die 5-m-Abschnitte der qualitativen und semi-quantitativen Untersuchungen (Kapitel 2.1.3.) sowie die daraus hervorgegangenen sieben Zonen mit Grenzen für die quantitativen Aufnahmequadrante (Kapitel 2.1.4) und zum anderen die verwendeten Tiefenbereiche zur Biomassebestimmung (Kapitel 2.1.5) zusammengefasst dargestellt.

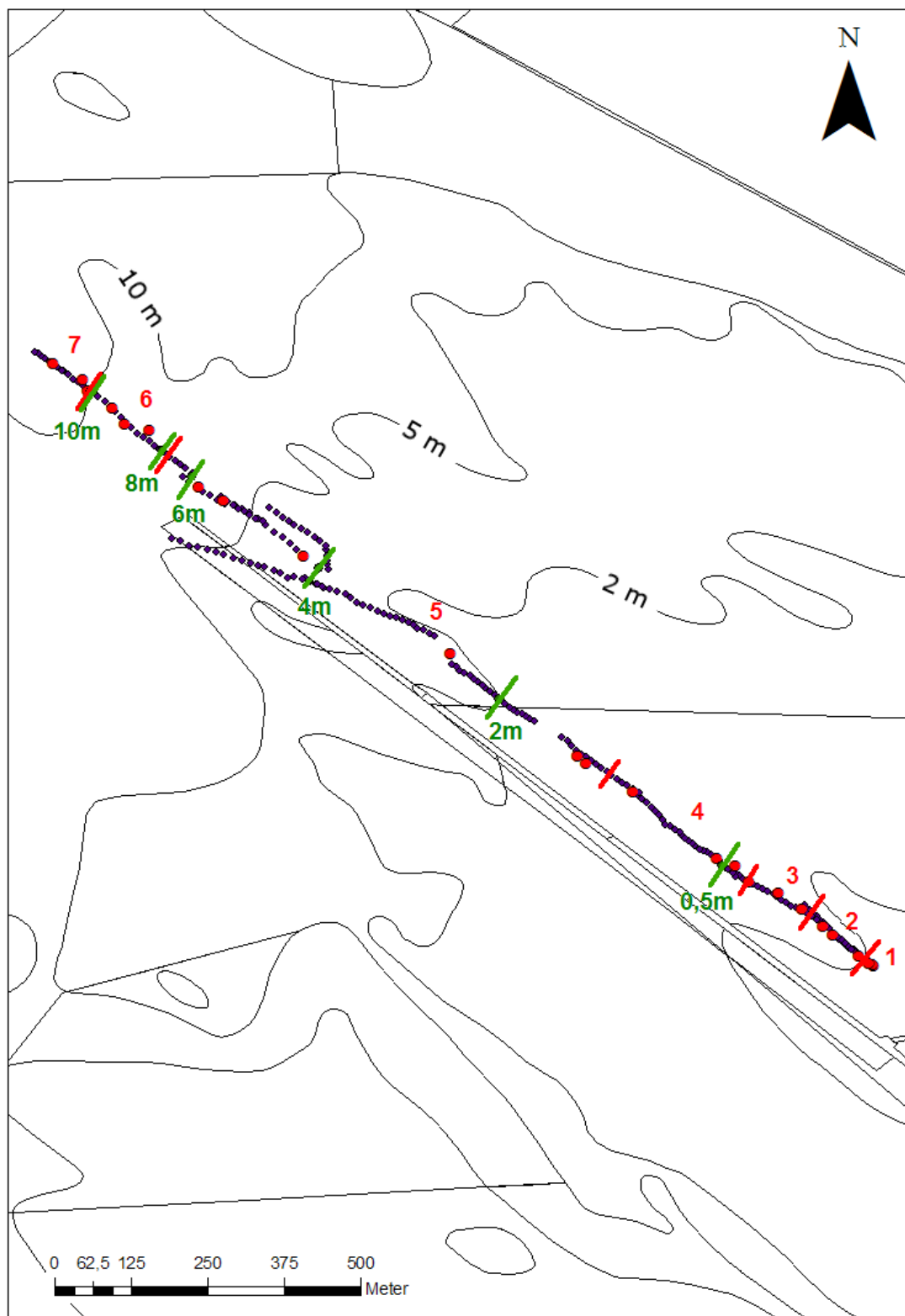


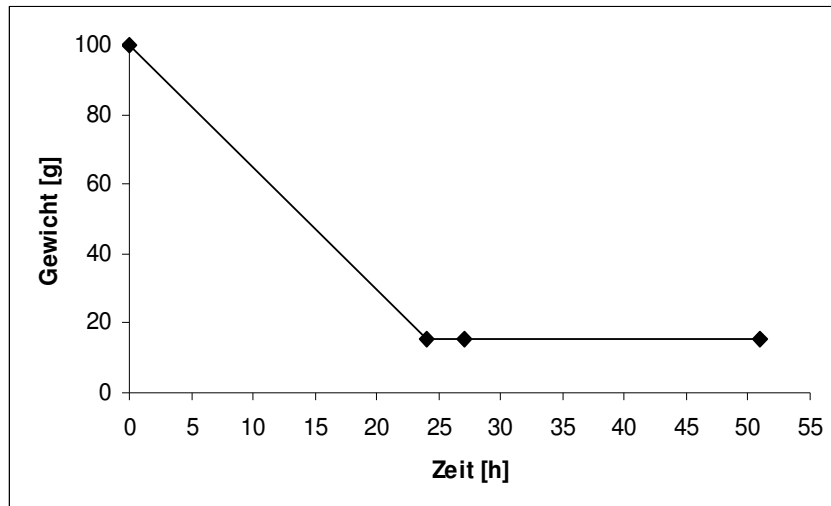
Abbildung 3: Untersuchungstransekt T05-1 (dunkle Punkte = untersuchte 5m-Abschnitte, rote Punkte = Positionen der 24 ausgezählten Quadrate, rote Linien = Begrenzungen der in 2.1.3 definierten Zonen 1-7, grüne Linien = Quertransekte an definierten Tiefenstufen zur Biomassebestimmung des Makrophytobenthos)

## **2.1.5 Biomasseuntersuchungen**

### **2.1.5.1 Frisch- und Trockengewicht**

Um quantitativ die Vertikalverteilung der Biomasse der Laminarien und deren Unterwuchs zu bestimmen, wurden in sechs verschiedenen Tiefenstufen (0,5 m, 2 m, 4 m, 6 m, 8 m, 10 m unter MSTNW) jeweils drei Quadrate (Kantenlänge 1 m) zufällig ausgelegt und alle darin befindlichen Algen abgeerntet (Ausnahme: krustenförmige Algen). In den jeweiligen Tiefenstufen wurde dazu quer zu dem vorher abgetauchten Vertikaltransekt an den bestimmten Tiefenmarken ein Quertransekt verlegt. Zur Ermittlung der Koordinaten dieser zu beprobenden Tiefenmarken wurde im Geographischen Informationssystem (GIS) eine kombinierte Abfrage mit der digitalen Seekarte 88 (BSH, Rostock) und selbst erhobenen Tiefendaten durchgeführt. Die Koordinaten der Tiefenstufen konnten somit mittels D-GPS vom Boot aus angefahren und beprobt werden. Hierfür wurde eine 20 m-Leine verwendet, die in 1-m-Abständen markiert war. Innerhalb dieser 20 m wurden drei Abschnitte zufällig ausgewählt und die in den Quadraten befindlichen Algen abgeerntet. Dazu wurden Zufallszahlen erstellt, deren Mindestabstand zueinander dreimal der Beprobungsgröße ( $3 \times 1 \text{ m} = 3 \text{ m}$ ) entsprach (M. MOLIS, pers. Mitteilung 2005). In diesen Abschnitten wurde demnach das Quadrat ausgelegt und die entsprechenden Algen eingesammelt. Aus der  $1 \text{ m}^2$  großen Beprobungsfläche wurden alle in ihr befindlichen Laminarien abgeerntet. Die Rotalgen wurden nur aus den inneren vier Kleinquadraten ( $0,25 \text{ m}^2$ ) abgeerntet.

Im Labor wurden dann die Algen des Unterwuchses auseinandersortiert und bis zur Art bestimmt. Anschließend wurden sie nach zweimaligem Schütteln gewogen (Frischgewicht = FG) und 24 Stunden bei  $100 \text{ }^{\circ}\text{C}$  ( $\pm 5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ) bis zu einem konstanten Gewicht getrocknet (Trockengewicht = TG). Diese Zeit reicht aus, um das Gewicht der Pflanzenteile auf 10-20 % (Laminarien 15-25 %, Unterwuchsalgen 5-15 %) des FG zu reduzieren. Auch nach längerer Trockenzeit verringerte sich das Gewicht nur noch im Bereich von Nachkommastellen (Abbildung 4). Nach der angegebenen Zeit wurde das TG durch erneutes Wiegen bestimmt.

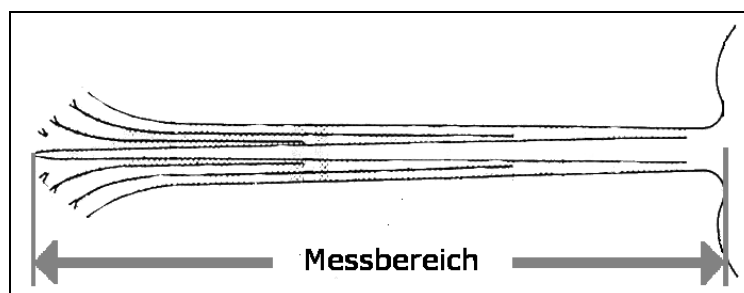


**Abbildung 4: Ermittlung der Mindesttrockenzeit für die Biomassebestimmung von Laminarien**

Die Laminarien eines jeden Quadrates wurden ebenfalls nach Art sortiert. Es wurde das FG getrennt nach Phylloid und Cauloid für jede einzelne Pflanze bestimmt. Dazu wurden die Epiphyten auf den Cauloiden vorsichtig abgeschabt bzw. abgezupft. Ebenso wurden die Hapteren auf eine Länge von 5 mm ( $\pm 2$  mm) gekürzt, um durch deren enormes Gewicht - z. T. bedingt durch die reichhaltige Fauna, die in der Haftkralle siedelt (SCHULTZE et al., 1990; CHRAPKOWSKI LLINARES, 2005) - nicht die Biomassewerte der Cauloide zu verfälschen (GRENAGER, 1953; KAIN, 1963, 1967; LÜNING, 1968). Das TG der einzelnen Laminarienarten wurde für das gesamte Quadrat bestimmt.

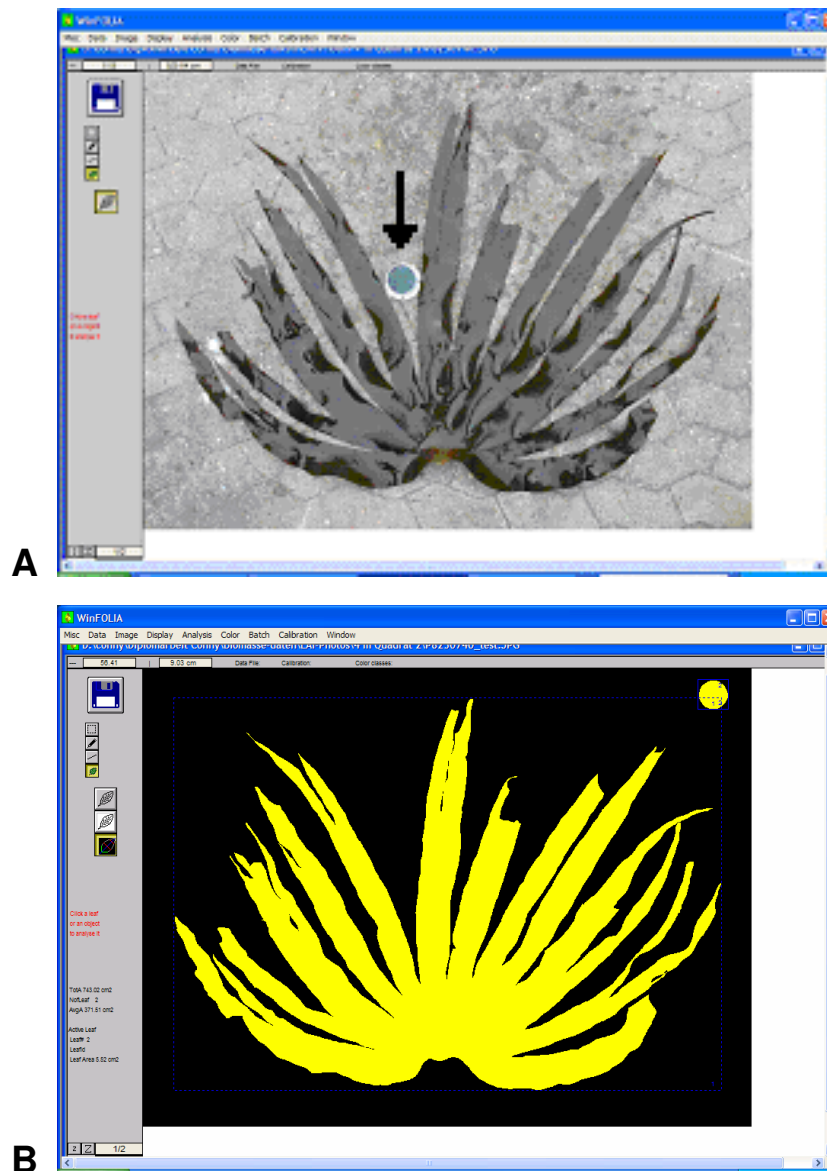
#### 2.1.5.2 Morphometrische Messungen

Die Laminarien wurden zusätzlich zur Biomassebestimmung vermessen. Die Länge des Cauloids wurde gemäß Abbildung 5 bestimmt.



**Abbildung 5: Cauloidlängenmessung (Abbildung aus KAIN, 1963; verändert)**

Zur Ermittlung der Phylloidfläche wurden die Phylloide mit einer Digitalkamera (Olympus C-8080 WZ) möglichst in einem Winkel von 90° photographiert. Dazu wurden diese so gut wie möglich auf dem Boden ausgebreitet. Die Phylloide, die ein Frischgewicht von unter 100 g aufwiesen, wurden nicht photographiert und mit in die „leaf area index“-Analyse einbezogen, da diese Pflanzen im Allgemeinen so klein sind, dass sie am Phylloiddach und somit an der Beschattung des Unterwuchses wenig bis keinen Anteil haben. Zusätzlich wurde ein definiertes Flächenmaß (Kreisfläche von 30,19 cm<sup>2</sup>,  $r = 3,1$  cm) zur späteren digitalen Auswertung mittels des Programms WinFOLIA (Régent Instruments Inc., Québec, Canada) mitphotographiert (Abbildung 6).



**Abbildung 6: Phylloidflächenanalyse in WinFOLIA (A = Originalfoto, Pfeil = definiertes Flächenmaß; B = analysiertes Bild: Objekt wird zur Analyse angenommen (gelb) oder abgelehnt (rot))**

### 2.1.5.3 Populationsdichte

Zur Bestimmung der Populationsdichte wurde die Anzahl der einzelnen *Laminaria*-Arten pro m<sup>2</sup> Fläche (abgeerntetes Quadrat) ermittelt.

### 2.1.5.4 Altersbestimmung

Zusätzlich zu den Biomassebestimmungen und den morphometrischen Messungen wurde für jedes Individuum von *Laminaria* sp. das Mindestalter bestimmt. Dazu wurden Cauloidquerschnitte kurz oberhalb des Rhizoids angefertigt (GRENAGER, 1953; KAIN, 1963; JUPP & DREW, 1974; SJØTUN, 2004). Im Durchlicht können dann die dunklen Wachstumsringe erkannt werden, wobei ein Ring einem Jahr entspricht (Abbildung 7). Die dunkle Region in der Mitte wurde dabei nicht mitgezählt. Da die Untersuchungen im Sommer gemacht wurden, in der sich *L. hyperborea* gerade in der Phase befindet, in der sie einen neuen Ring anlegt, kann man davon ausgehen, dass die Pflanzen noch ein Jahr älter sind als angegeben. Ebenfalls kann an der Anzahl der Hapterenringe das Alter abgeschätzt werden, da in jedem Jahr (bei *L. hyperborea*) ein neuer Ring mit Hapteren gebildet wird (KAIN, 1963; SCHAFFELKE & LÜNING, 1994).



Abbildung 7: Hapteren (links) und Cauloidquerschnitt (rechts) von *Laminaria hyperborea* zur Altersbestimmung. Die Anzahl der Hapteren bzw. dunklen Ringe im Querschnitt entsprechen dem Mindestalter der Pflanze, hier 7-8 Jahre.

## 2.2 Phänologie der Sorusentwicklung bei *Laminaria digitata*

Über einen Zeitraum von 34 Wochen (09.04. - 05.12.2005) wurden regelmäßige Feldaufnahmen durchgeführt, um die Phänologie der Sorusentwicklung der Braunalge *Laminaria digitata* zu dokumentieren. Dazu wurden an zwei Standorten (Abbildung 8) je 45 Pflanzen markiert und ungefähr alle zwei Wochen während der Springtiden beprobt.

### 2.2.1 Standorte

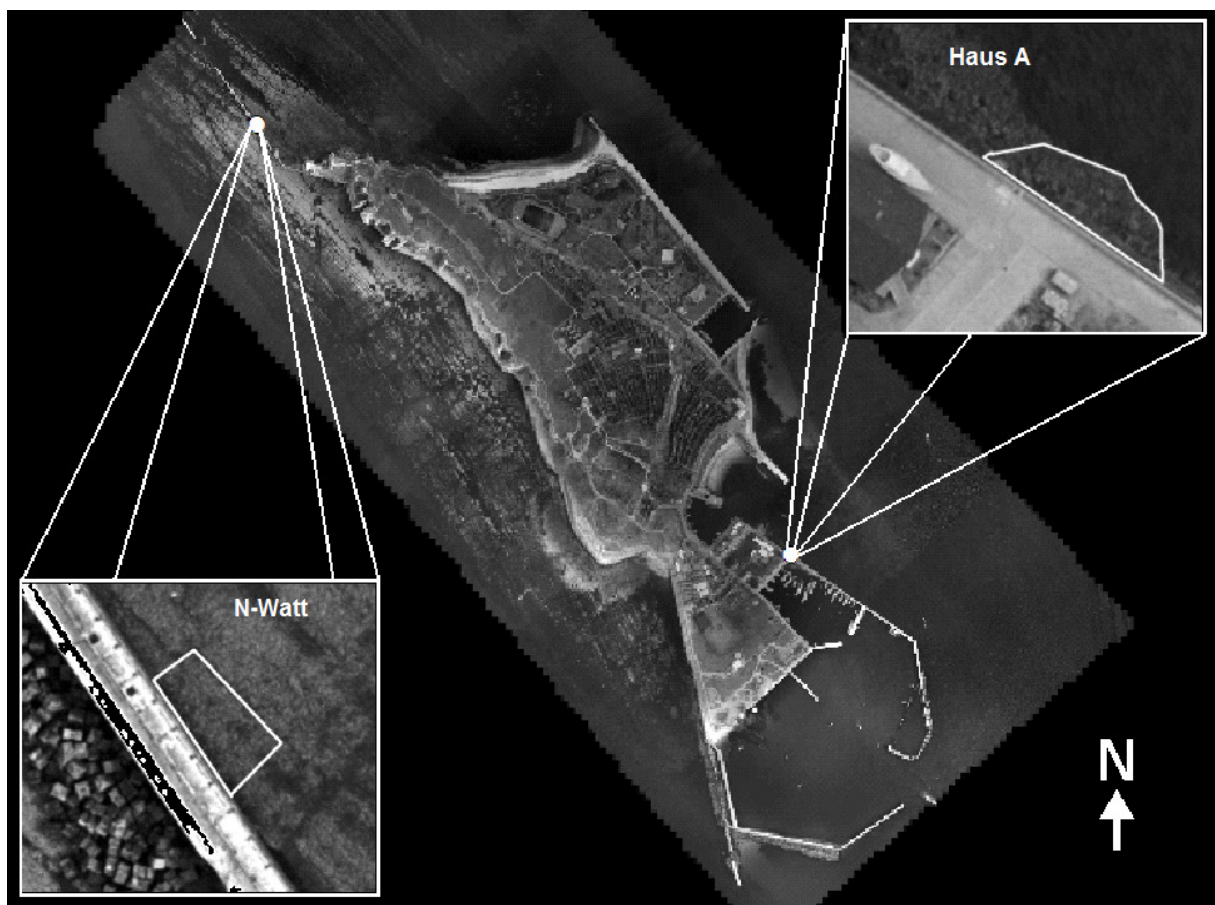


Abbildung 8: Übersicht über die beiden bei Helgoland untersuchten Standorte (Orthophoto: Landesvermessungsamt Schleswig-Holstein)

Der Standort „Haus A“ befindet sich im Südosten der Insel auf den Koordinaten  $54^{\circ} 10' 39''$  O und  $007^{\circ} 53' 36''$  N. Dieses Gebiet ist leicht zugänglich. Bei Winden aus westlichen und nördlichen Richtungen liegt dieser Standort im Windschatten, ist jedoch bei Winden aus östlichen und südlichen Richtungen wind- und

wellenexponiert. Trotz häufigerer und stärkerer Winde aus West und Südwest entspricht dieser Standort eher einem „exponierten Standort“, da die Wellenexposition durch den hier stärker ausgeprägten Vertikalgradienten höher ausfällt. Die Wassertiefe beträgt hier in etwa 10 cm über MSTNW. Der Standort „Nord-Watt“ befindet sich im Norden bzw. Nordwesten der Insel auf den Koordinaten  $54^{\circ} 11' 23''$  O und  $007^{\circ} 51' 59''$  N. Dieses Gebiet ist schwieriger zugänglich. Bei Winden aus südlichen und westlichen Richtungen liegt dieser Standort im Windschatten, dafür ist er bei Winden aus östlichen und nördlichen Richtungen sehr „anfällig“, so dass zum Teil auch bei Springtiden der Standort nicht erreicht werden konnte. Trotzdem entspricht dieser Standort aufgrund des Schutzes durch die Nordmole und dem an dieser Seite sehr flach absinkendem Felssockel in nördlicher Richtung eher einem geschützten Standort. Die Wellenexposition ist als gering anzusehen. Die Wassertiefe beträgt hier in etwa 10 cm unter MSTNW.

Die jeweils 45 rein zufällig ausgesuchten Pflanzen wurden mittels Kabelbinder und kleinen mit Nummern versehenen PVC-Plättchen um das Cauloid markiert. Da sich herausstellte, dass es im Nord-Watt sehr schwierig war, diese so markierten Pflanzen wieder zu finden, wurden die Algen noch zusätzlich mit 1 m langen Nylonschnüren markiert. Mit der Zeit wurden diese Schnüre jedoch durch abiotische und biotische Einflüsse entfernt und / oder von Algen als Substrat verwendet, so dass das Wiederfinden mittels dieser Bänder nicht so einfach war wie erhofft. Sowohl morphometrische Messungen als auch visuelle Bewertungen zur Phänologie der Sorusentwicklung wurden an den markierten Pflanzen vorgenommen.

### **2.2.2 Morphometrische Messungen**

Die markierten Pflanzen wurden zu Beginn (April), in der Mitte (Juli) und am Ende (November) des Untersuchungszeitraumes morphometrisch vermessen. Die Cauloidlänge entsprach dabei der Länge vom Ansatz des Rhizoids bis zum Ansatz des Phylloids, die Phylloidlänge entsprach der Länge vom Phylloidansatz bis zum Ende des längsten Fingers der Pflanze. Die Phylloidbreite entsprach der Breite auf Höhe des Fingeransatzes. Der Wert für die Breite spiegelte dabei nicht immer die maximale Breite wider. Da die Finger im Laufe der Zeit bei z. B. starkem Wellengang weiter einrissen, wurde bei den Messungen im Juli und November die Breite immer 5

cm oberhalb des Phylloidansatzes gemessen, ungeachtet ob dort Finger vorhanden waren oder nicht.

### **2.2.3 Phänologie der Sorusentwicklung**

Um die Phänologie der Sorusentwicklung zu dokumentieren, wurden die generelle An- und Abwesenheit von Sorusgewebe, die Anzahl der vorhandenen Finger pro Pflanze, die Anzahl der Finger mit Sorus, die Sorusreife und die prozentuale Bedeckung des Fingers mit Sorus sowie zusätzlich wichtige Bemerkungen aufgenommen.

Zur semi-quantitativen Erfassung des Reifegrades von Sorusgewebe wurden vier Kategorien gewählt (GRUBER, 2004, verändert):

0 = kein Sorus vorhanden

1 = Sorus entsteht; noch unreif und nicht fühlbar (Abbildung 10)

2 = Sorus wurde gebildet; reif und fühlbar (Abbildung 11)

3 = Zoosporen (zum Teil) entlassen, Sorus ist „degeneriert“ (Abbildung 12)

Da sich auf jedem Finger mehrere voneinander abgegrenzte Sori befinden können, und ein größerer Sorus mehrere Reifestufen aufweisen kann, ist es möglich, dass jeder Finger auch mehrere Reifestufen trägt. Solch einem Finger wurde der Reifegrad zugeordnet, welcher am großflächigsten vorhanden war.

Die prozentuale Bedeckung der einzelnen Finger mit Sorusgewebe wurde ebenfalls in Kategorien unterteilt:

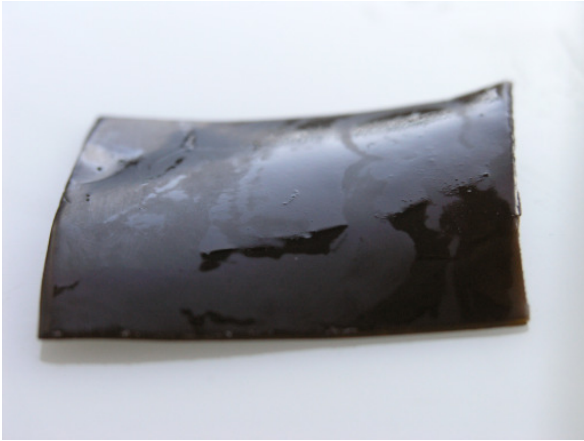
0 = Bedeckung 0 %

1 = Bedeckung 1-25 %

2 = Bedeckung 26-50 %

3 = Bedeckung 51-75 %

4 = Bedeckung 76-100 %



**Abbildung 9:** Finger mit Reifegrad 0: kein Bereich mit Sorusbildung ist zu erkennen.



**Abbildung 10:** Sorus mit Reifegrad 1: unreif, hell. Zu sehen im Durchlicht.



**Abbildung 11:** Sorus mit Reifegrad 2: reif, fühlbar, dunkel. Zu sehen auch ohne Durchlicht. Sporangien mit Zoosporen sind voll ausgebildet.



**Abbildung 12:** Sorus mit Reifegrad 3: entlassen, „degeneriert“. Zoosporen werden bzw. wurden aus den Sporangien entlassen.

## 2.3 Statistische Auswertung

Die ANOVA (Analysis of Variance) ist ein statistisches Testverfahren für Mittelwertvergleiche. Sie vergleicht die Varianz der Stichprobenmittelwerte mit der Streuung der Stichprobeneinzelwerte innerhalb der Stichproben (Varianzkomponentenzerlegung). Als Ergebnis liefert eine ANOVA die Information, ob sich die Stichprobenmittelwerte untereinander signifikant unterscheiden. In dieser Untersuchung ist die Tiefe der Hauptfaktor, der allen Untersuchungen zugrunde liegt. Um die verschiedenen abhängigen Variablen jeweils untereinander vergleichen zu können, wurden ANOVA-Testreihen durchgeführt. Als ANOVA-Voraussetzung wurde je ein Test auf Varianzhomogenität (Cochrans C-Test) durchgeführt. Zeigte dieser Test Homogenitäten auf, so konnte eine ANOVA durchgeführt werden. War dieses

nicht gegeben, wurde eine Kruskal-Wallis-ANOVA (Rangvarianzanalyse) durchgeführt. Wurden bei ANOVA oder Kruskal-Wallis-ANOVA signifikante Ergebnisse erzielt, wurden im Anschluss jeweils Post-Hoc-Tests durchgeführt. Der Begriff Post-Hoc-Test ist eine Sammelbezeichnung für Tests, die eingesetzt werden, nachdem allgemeinere Tests über mehrere Gruppen (z. B. ANOVA, Kruskal-Wallis-ANOVA) Signifikanz ergeben haben. Post-Hoc-Tests werden verwendet, wenn vor einem allgemeinen Test keine Hypothesen formuliert wurden. Im Anschluss an die ANOVA wurde in vorliegender Arbeit ein *Tukey HSD (Honestly Significant Difference)*-Test (Statistica 5) und im Fall der Kruskal-Wallis-ANOVA ein *multipler Vergleich der mittleren Ränge aller Gruppen* (VRG) (Statistica 6) durchgeführt. Dabei wurde nach signifikanten Unterschieden zwischen den Testwerten gesucht.

Um schon vorhandene Daten mit neu erhobenen zu vergleichen, wird die so genannte *Effektgröße* berechnet. Hierfür werden die in vorliegender Untersuchung beobachteten Werte durch die zum Vergleich herangezogenen Werte LÜNINGS (LÜNING, 1969) dividiert und anschließend logarithmiert. Gibt es für einen Parameter mehrere Werte, so wird daraus der Mittelwert gebildet. Schließlich wird das Konfidenzintervall bestimmt. Aus der anschließenden graphischen Darstellung der Effektgröße und des Konfidenzintervalles lässt sich ersehen, ob sich Änderungen ergeben haben. Sofern die Effektgröße einen negativen Wert hat, war der bei der vorliegenden Untersuchung angetroffene Wert niedriger als in den Jahren 1965-67. Hat die Effektgröße einen positiven Wert, so ist der Wert im Jahr 2005 größer als bei der früheren Vergleichsuntersuchung. Schneidet das Konfidenzintervall jedoch die x-Achse (also die 0-Linie), so besteht kein signifikanter Unterschied zwischen den verglichenen Werten.

Für den Vergleich von verschiedenen Regressionen kann ein Spearman- (bei vorliegender Normalverteilung) oder Pearson-Test (bei nicht-normalverteilten Daten) angewendet werden. Dazu wurden zunächst die Daten anhand des *Kolmogorov-Smirnoff-Tests* auf Normalverteilung und anschließend mittels des *Spearman-Tests* auf Korrelationen untersucht. Je näher der Wert dieses Tests an der Zahl 1 liegt, desto ähnlicher sind sich die beiden untersuchten Regressionen (Statistica 5).



## III. Ergebnisse

### 3.1 Vertikalverteilung des Makrophythobenthos

#### 3.1.1 Abundanz der Arten

##### 3.1.1.1 Qualitative und semi-quantitative Analyse

Innerhalb des etwa 1800 m langen Transektes im Norden der Insel Helgoland wurden 272 5-m-Abschnitte auf das Vorkommen der vegetationsbestimmenden Brauntange *Fucus serratus*, *Sargassum muticum*, *Laminaria digitata*, *L. saccharina* und *L. hyperborea* untersucht. Zusätzlich wurden 258 dieser 5-m-Abschnitte auf die prozentuale Bedeckung dieser Arten nach der für diese Untersuchung modifizierten KAUTSKY-Skala abgeschätzt. Hierbei wurde festgestellt, dass sich die Zusammensetzung der vegetationsbestimmenden Brauntange in einem Tiefenbereich von +0,9 m bis 13,5 m unter Mittlerem Springtidenniedrigwasser (MSTNW) vertikal ändert.

In Tabelle 3 (Seite 32) ist die Häufigkeit der vegetationsbestimmenden Brauntange an den untersuchten 5-m-Abschnitten dargestellt. Erkennbar ist, dass *L. hyperborea* die am häufigsten auftretende Braunalge war. Sie kam an etwa 77 % der Abschnitte vor. Dabei trat sie mit allen Bedeckungsgraden auf. Die Art *L. digitata* wurde an rund 31 % der Abschnitte nachgewiesen und war somit die zweithäufigste Braunalge im Sublitoral des Helgoländer Felssockels. Auch sie wies sämtliche Bedeckungsgrade zwischen 0 und 100 % auf. *L. saccharina* wurde an 12 % der untersuchten Abschnitte beobachtet, wies jedoch nur an einem Abschnitt eine Bedeckung von 25 % auf und war sonst nur geringfügig mit jungen Individuen vorhanden (5 %). Der vor allem im mittleren und unteren Eulitoral vorkommende *F. serratus* wurde an etwa 9 % der Abschnitte gefunden. Bei dieser Algenart konnten alle Bedeckungsgrade mit Ausnahme von 100 % angetroffen werden, wobei die Bedeckungsgrade 0 % und 5 % den Großteil ausmachten. An 5 % der untersuchten Abschnitte trat die Braunalge *S. muticum* auf. Der maximale Bedeckungsgrad betrug bei dieser Alge 5 %.

**Tabelle 3: Relative Häufigkeit der vegetationsbestimmenden Brauntange an 258 der untersuchten 5-m-Abschnitte (Werte geben die Anzahl der Abschnitte an, in welchen die Art mit dem jeweiligen Bedeckungsgrad anzutreffen war)**

| Bedeckungsgrad nach Kautsky [%] | <i>Fucus serratus</i> | <i>Sargassum muticum</i> | <i>Laminaria digitata</i> | <i>Laminaria saccharina</i> | <i>Laminaria hyperborea</i> |
|---------------------------------|-----------------------|--------------------------|---------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| 0                               | 234                   | 245                      | 179                       | 227                         | 59                          |
| 5                               | 15                    | 13                       | 12                        | 30                          | 20                          |
| 25                              | 4                     | 0                        | 8                         | 1                           | 31                          |
| 50                              | 4                     | 0                        | 17                        | 0                           | 24                          |
| 75                              | 1                     | 0                        | 21                        | 0                           | 57                          |
| 100                             | 0                     | 0                        | 21                        | 0                           | 66                          |
| relative Häufigkeit [%]         | 9,3                   | 5,0                      | 30,6                      | 12,0                        | 76,7                        |

Anhand dieser kontinuierlichen Untersuchung der vorherrschenden Makroalgenvegetation konnten im Rahmen der vorliegenden Arbeit sieben Zonen in der Vertikalverteilung der vegetationsbestimmenden Brauntange charakterisiert werden (Zonen siehe Kapitel 2.1.3, Seite 16). Sowohl *S. muticum* als auch *L. saccharina* waren in den untersuchten Abschnitten so geringfügig vorhanden, dass sie nicht nur Zonenbildung beitrugen.

In Abbildung 13 (Seite 33) ist die relative Häufigkeit der vegetationsbestimmenden Brauntange im Bezug zur Tiefe und in Abbildung 14 (Seite 34) das Tauchprofil T05-1 im Norden der Insel Helgoland dargestellt. Die geographische Lage der vegetationsbestimmenden Braunalgen sowie deren obere und untere Tiefengrenze wird in Abbildung 15 (Seite 35) gezeigt.

Für die oberen 20 Meter des Transektes stehen nur Daten zu An- und Abwesenheit der Arten zur Verfügung. Ebenfalls fehlen für diesen Abschnitt wegen eines defekten Tiefenmessers genaue Tiefenangaben. Aufgrund der geographischen Lage der Punkte und der dort vorherrschenden Vegetation konnten diese jedoch zweifelsfrei an den Anfang des Transektes verortet werden. Diese Punkte charakterisierten die reine *Fucus serratus*-Zone (Fser). Im Tiefenbereich oberhalb von +0,7 m (Transektmeter 0-20) trat diese Alge mit einer relativen Häufigkeit von 100 % als Reinvegetation auf. Unterhalb des MSTNW wurde diese Alge selten beobachtet. Die untere Tiefengrenze für *F. serratus* lag bei -0,3 m. Der Übergangsbereich zwischen *F. serratus* und *Laminaria digitata* (Fser-Ldig) erstreckte sich zwischen +0,7 und +0,1 m (Transektmeter 20-200). Die obere Tiefengrenze, bei der ein Exemplar von *L. digitata* angetroffen wurde, lag bei +0,9 m (in Abbildung 13 nicht ersichtlich, da

zusammengefasst Tiefenstufen). In dieser Zone traten ebenfalls die nicht als vegetationsbestimmende definierten Braunalgen *Sargassum muticum* und *L. saccharina* auf. Die *L. digitata*-Reinvegetation (Ldig) erstreckte sich in einem Bereich von +0,7 bis -0,8 m (Transektmeter 200-300). Die untere Tiefengrenze dieser Art lag bei -1,3 m. Ein Übergangsbereich zwischen *L. digitata* und *L. hyperborea* (Ldig-Lhyp) trat im Bereich zwischen +0,1 und -0,8 m Tiefe auf (Transektmeter 300-450). Der Bereich, in dem *L. hyperborea* öfter in Reinvegetation (Lhyp) als in Mischvegetation (s. o.) vorkam, lag unterhalb von -0,5 m. Ab -1,4 m Tiefe kam *L. hyperborea* zu 100 % als Reinvegetation vor. Dabei konnte in eine dichte Wald- sowie eine offene Parkvegetation von *L. hyperborea* unterschieden werden. Der Wald erstreckte sich über einen etwa 700 m langen Bereich (Transektmeter 450-1150). Der anschließende Park bedeckte nur einen kleinen Bereich von weniger als 100 m (Transektmeter 1150-1225). Im Bereich des „Repulsegrundes“ (Transektmeter 1600 bis 1800) wurde ebenfalls eine Wald- und Park-Vegetation von *L. hyperborea* angetroffen. Die obere Vorkommensgrenze dieser Art befand sich in +0,3 m und das unterste mindestens einjährige Individuum wurde in -10,5 m angetroffen. Nachfolgend befand sich eine Geröllzone, in der keine *Laminaria*-Arten, jedoch noch Tiefen(rot)algen und Krustenalgen wuchsen (Transektmeter 1225-1300).

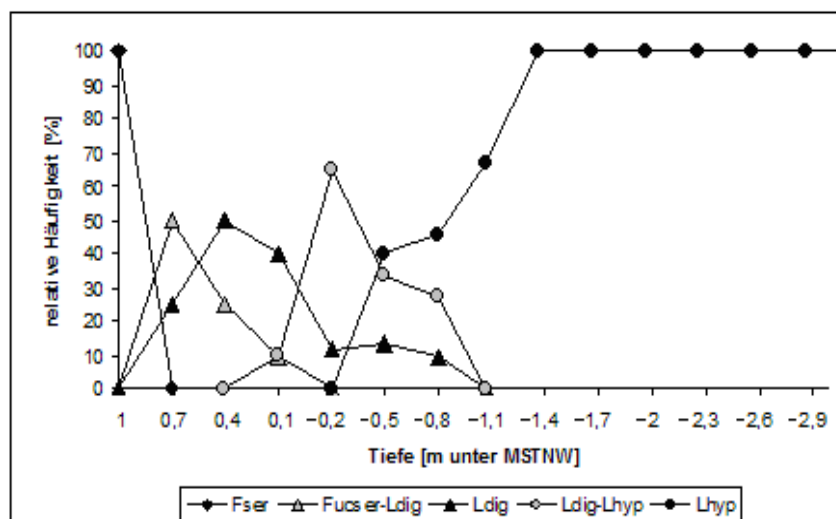


Abbildung 13: Relative Häufigkeit von vegetationsbestimmenden Brauntangbeständen. Die angegebenen Tiefenstufen sind mittlere Werte, die jeweils einen Tiefenbereich von 30 cm beinhalten. schwarz = Reinvegetationen, grau = Mischvegetationen

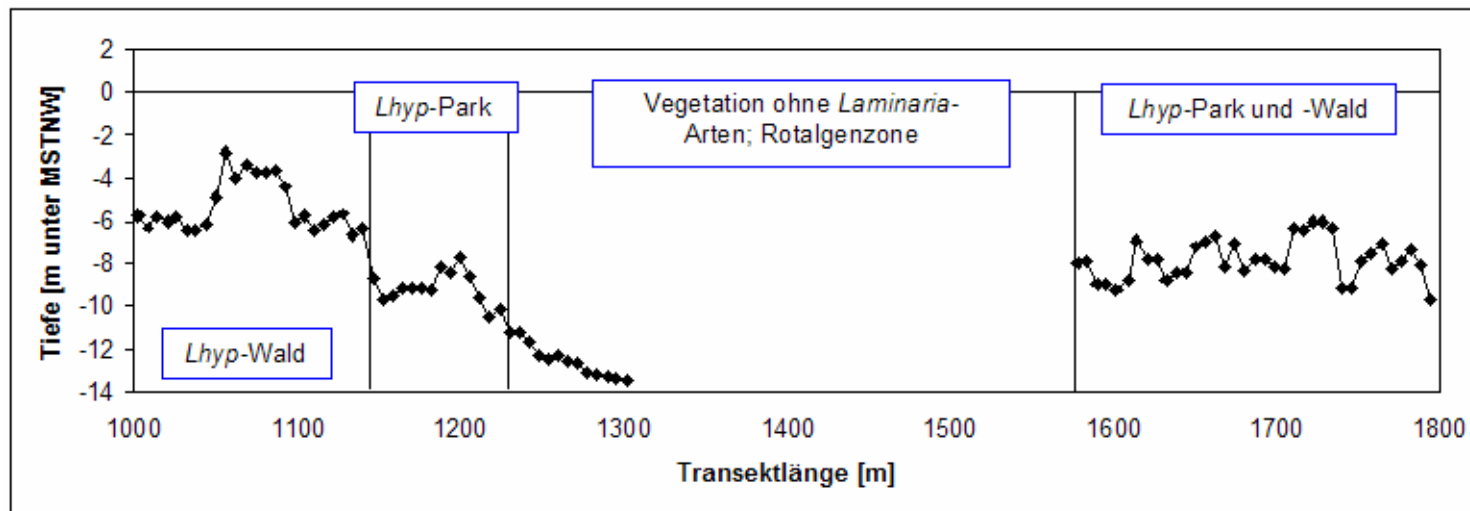
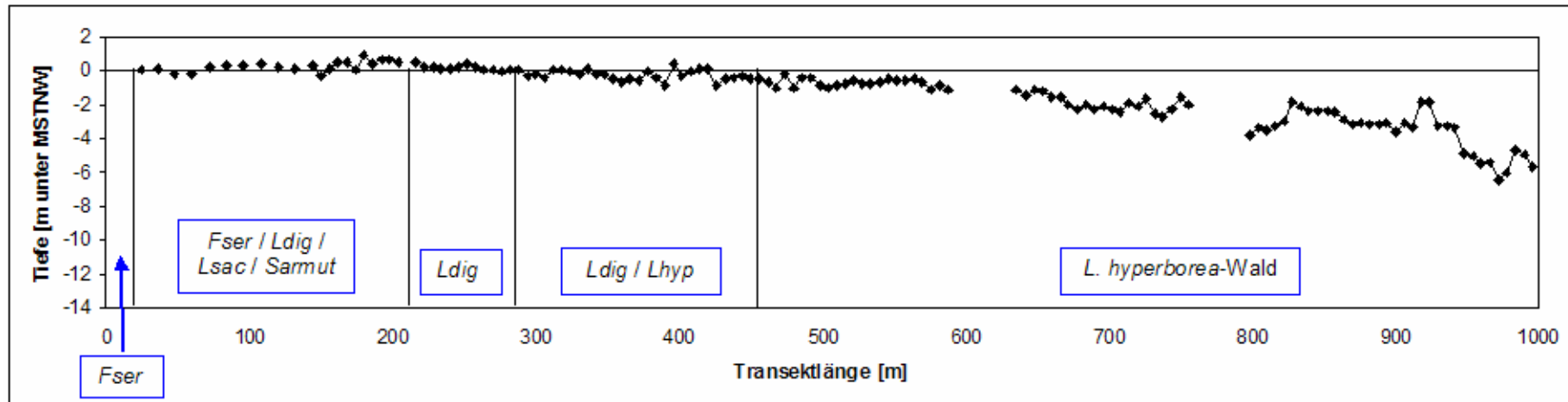


Abbildung 14: Tauchprofil T05-1 im Nordwesten der Insel. Das 1800 m lange Transekt verläuft von etwa +1 m über bis 13,5 m unter MSTNW. Eingezeichnet sind die sieben in 2.1.3 definierten Zonen. Abkürzungen: Fser = *Fucus serratus*, Sarmut = *Sargassum muticum*, Ldig = *Laminaria digitata*, Lsac = *Laminaria saccharina*, Lhyp = *Laminaria hyperborea*.

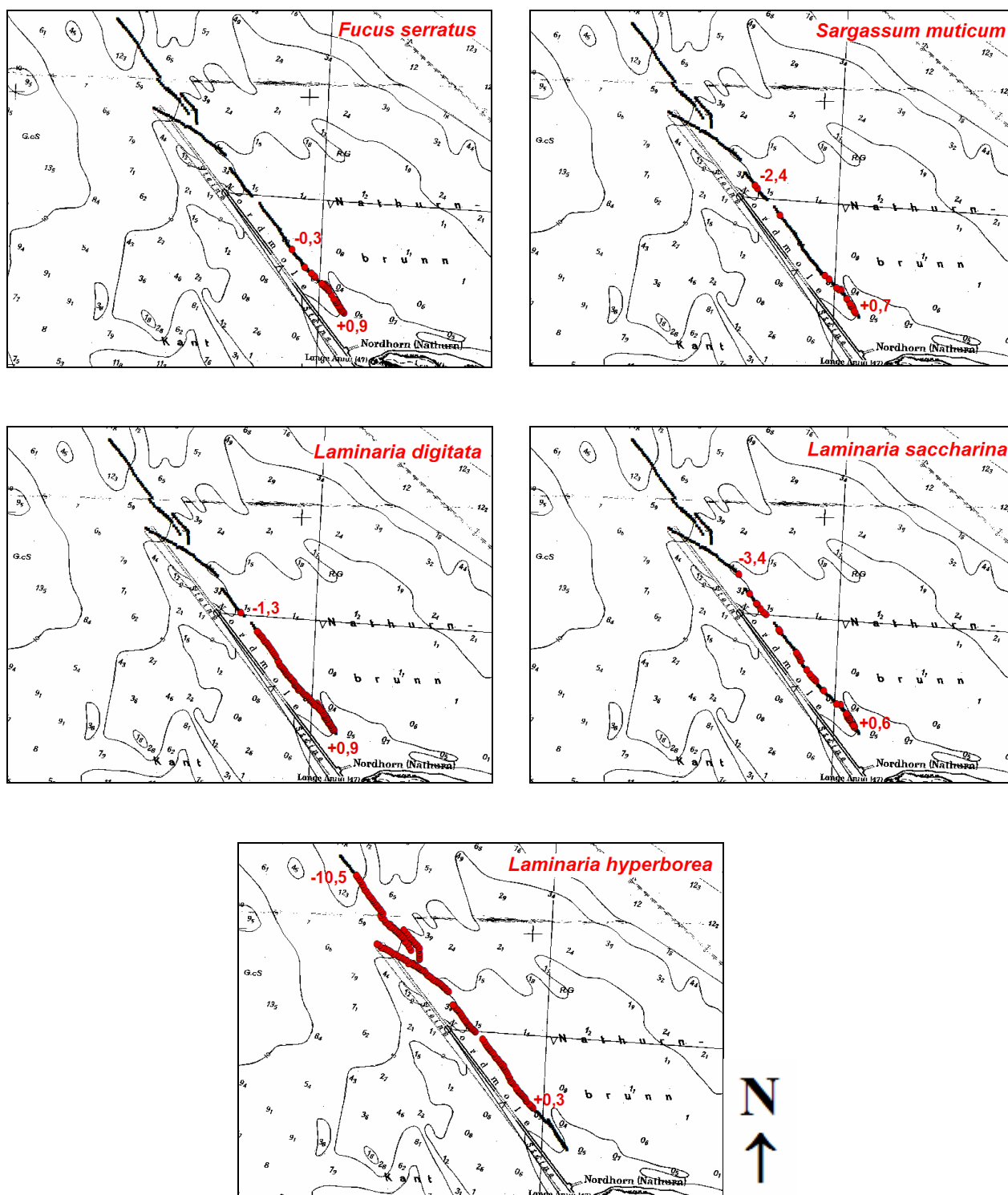


Abbildung 15: Verteilung der Vorkommen der verschiedenen vegetationsbestimmenden Brauntange am untersuchten Transekt: schwarze Punkte = alle untersuchten 5-m-Abschnitte, rote Punkte = Anwesenheit der jeweils genannten Art: *Fucus serratus*, *Laminaria saccharina*, *Sargassum muticum*, *Laminaria digitata*, *Laminaria hyperborea*; Maßstab 1:8000. Die Zahlen geben die obere und untere gefundene Tiefengrenze an [m in Bezug zu MSTNW]

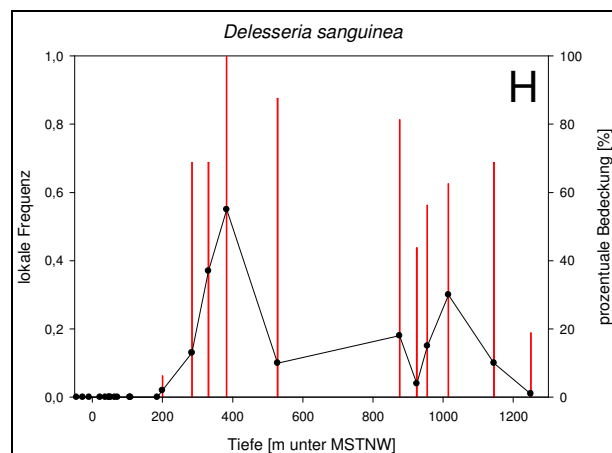
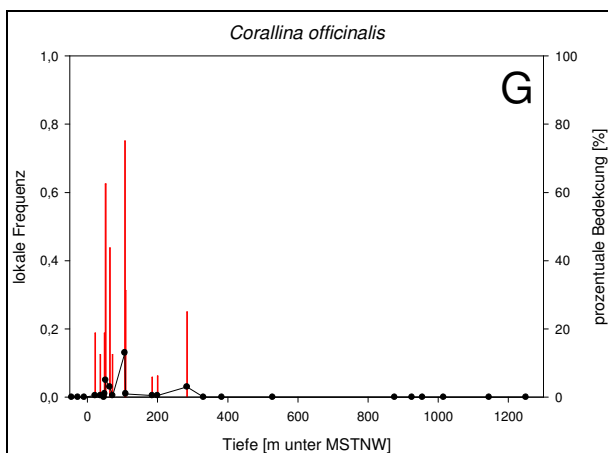
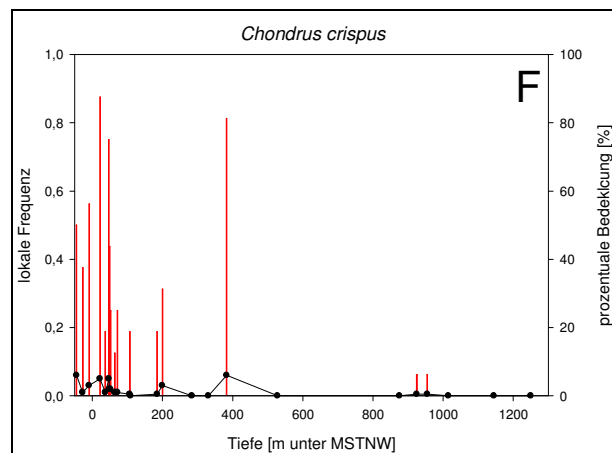
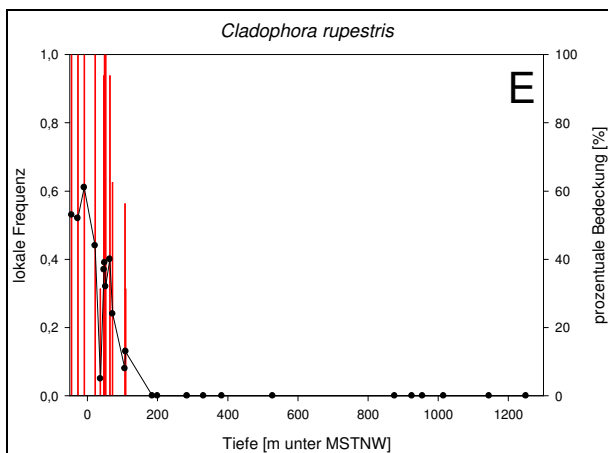
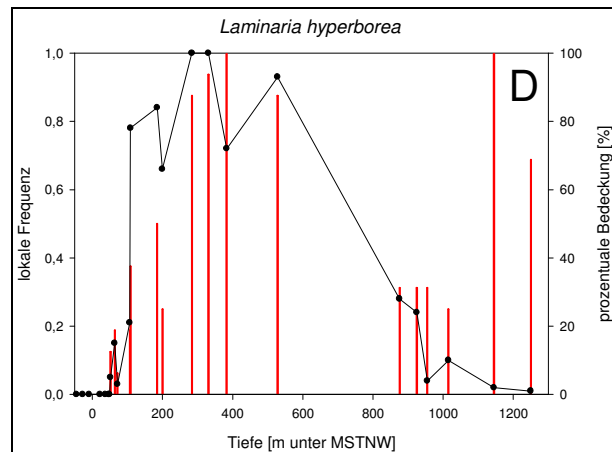
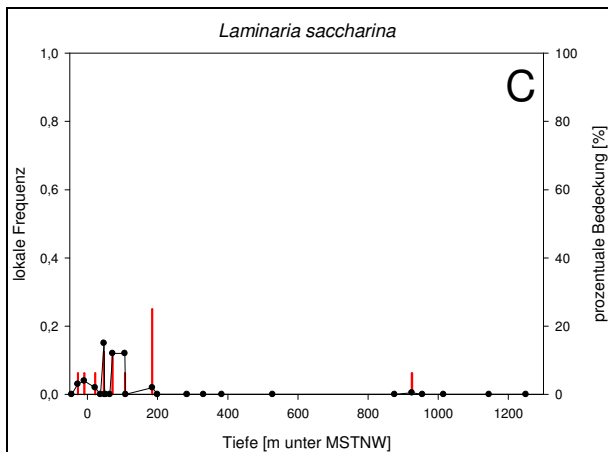
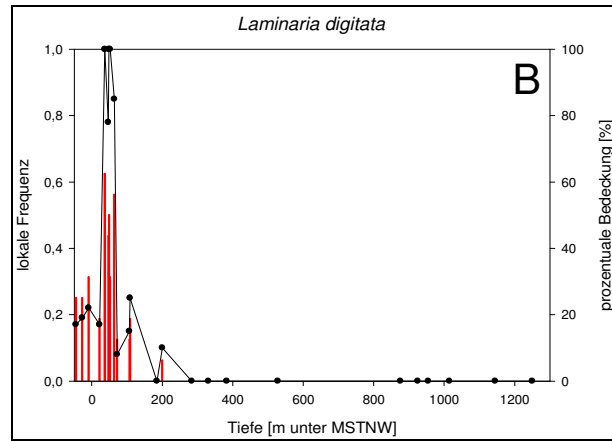
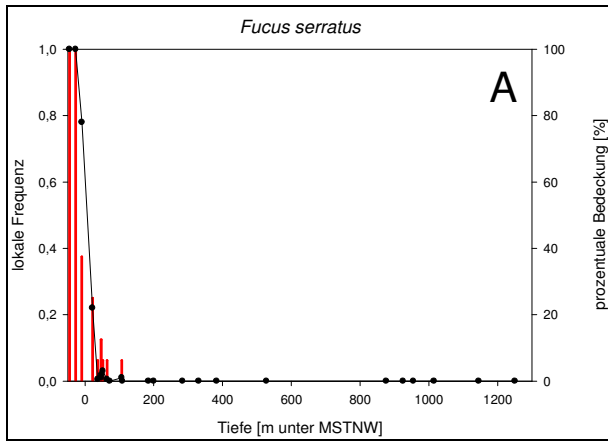
### 3.1.1.2 Artenspektrum in den braunalgendominierten Zonen

In den durch die kontinuierliche Untersuchung der vorherrschenden Makroalgenvegetation definierten Zonen wurden insgesamt 24 1-m<sup>2</sup>-Quadrate - je drei pro Zone, im *L. hyperborea*-Wald insgesamt sechs - auf An- und Abwesenheit, lokale Frequenz und prozentuale Bedeckung jeder einzelnen Algenart untersucht. Daneben waren weitere Daten zur An- und Abwesenheit aus den 18 Quadraten, die zur Biomassebestimmung (siehe Kapitel 2.1.5) abgeerntet wurden, vorhanden. Insgesamt standen also Daten aus 42 Untersuchungseinheiten zur Auswertung. In Tabelle 4 ist die floristische (und z. T. faunistische) Diversität im Unterwuchs und der Epiphyten der vorherrschenden *Laminaria*-Vegetation dargestellt. Die Gemeinschaft der Unterwuchsalgen und Epiphyten veränderte sich mit zunehmender Tiefe. Es wurden insgesamt 31 Algenarten (drei Grün-, vier Braun- und 24 Rotalgenarten) im Unterwuchs, sowie insgesamt 17 epiphytische Algen- und sechs epiphytische Tierarten registriert. Pro Tiefenstufe kamen zwischen elf und 20 Arten im Unterwuchs vor. Zählt man die dort angetroffenen Epiphyten noch hinzu, erhöhte sich die Artenzahl auf 20 bis 26 Arten. In 4 m Tiefe war die geringste und in 10 m die größte Artendiversität vorhanden. In Abbildung 16 (Seiten 36 und 39) ist die lokale Frequenz (IF) und die prozentuale Bedeckung (pB) für 15 Arten vergleichend dargestellt. Diese Arten wurden ausgewählt, da sie entweder eine kontinuierliche (und im Feld auch angetroffene) oder aber eine klar abgrenzbare (nur in einem bestimmten Tiefenbereich liegende) Tiefenverbreitung haben. Erkennbar ist, dass Arten wie zum Beispiel *Fucus serratus* (A), *Laminaria digitata* (B), *Cladophora rupestris* (Linnaeus) Kützinger (E) und *Corallina officinalis* Linnaeus (G) auf den oberen Tiefenbereich beschränkt waren. Die Arten *Brongniartella byssoides* (Goodenough & Woodward) F. Schmitz (I), *Bonnemaisonia hamifera* Hariot (J), *Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kützinger (M), *Lomentaria clavellosa* (Turner) Gaillon (K) und *Lomentaria orcadensis* (Harvey) F. S. Collins ex. W. R. Taylor (L) kamen dagegen eher im unteren Tiefenbereich vor. *L. hyperborea* (D), *Chondrus crispus* Stackhouse (F), *Delesseria sanguinea* (Hudson) J. V. Lamouroux (H), *Plocamium cartilagineum* (Linnaeus) P. S. Dixon (O) und auch *Ulva* sp. Linnaeus (N) hatten eine eher ubiquitäre Tiefenverbreitung. Weiterhin fällt auf, dass die IF sowie die pB einen ähnlichen Verlauf aufweisen können, teilweise aber auch gegenläufig sind. So zeigt z. B. die Kurve von *L. hyperborea*, dass in 11 m und 12 m Tiefe die Art häufig zu finden war

(IF von 68-100 %), die Individuen dort jedoch so jung und dadurch klein waren, dass der Bedeckungsgrad nur bei < 5 % lag.

**Tabelle 4: Diversität bzw. Artenzahl der Unterwuchsalgen und Epiphyten entlang des Tiefengradienten (Daten aus 42 Untersuchungseinheiten, siehe oben; U = im Unterwuchs vorhanden, E = als Epiphyt vorhanden, - = in entsprechender Tiefenstufe nicht gefunden, x = Tiefenstufe nicht auf Epiphyten untersucht; Zahlen in Klammern geben die Tiefenstufe des untersuchten Quadrates laut Kapitel 2.1.4 an)**

| Art                                                                     | 0,5 m   | 2 m   | 4 m     | 6 m   | 8 m     | 10 m |
|-------------------------------------------------------------------------|---------|-------|---------|-------|---------|------|
| <b>Makrophytobenthos</b>                                                |         |       |         |       |         |      |
| <i>Ahnfeltia plicata</i>                                                | U       | U     | -       | -     | -       | -    |
| <i>Bonnemaisonia hamifera</i><br>( <i>Trailliella intricata</i> -Phase) | -       | -     | -       | U     | U       | U    |
| <i>Brongniartella byssoides</i>                                         | -       | -     | U       | U     | U       | U    |
| <i>Ceramium deslongchampsii</i>                                         | -       | E     | -       | -     | -       | -    |
| <i>Ceramium virgatum</i>                                                | U + E   | U     | E       | U     | U       | -    |
| <i>Chaetomorpha melagonium</i>                                          | E       | U + E | U + E   | -     | -       | U    |
| <i>Chondrus crispus</i>                                                 | U       | U + E | U       | -     | -       | U    |
| <i>Cladophora rupestris</i>                                             | U       | -     | -       | -     | -       | -    |
| <i>Cladophora sericea</i>                                               | E       | E     | -       | -     | -       | -    |
| <i>Coccotylus truncatus</i>                                             | -       | -     | -       | -     | U       | U    |
| <i>Corallina officinalis</i>                                            | U       | U     | -       | -     | -       | -    |
| <i>Cystoclonium pupureum</i>                                            | -       | -     | -       | U     | U       | U    |
| <i>Delesseria sanguinea</i>                                             | U       | U + E | U + E   | U + E | U + E   | U    |
| <i>Desmarestia aculeata</i>                                             | U       | U     | U       | U     | -       | U    |
| <i>Desmarestia viridis</i>                                              | -       | -     | -       | U     | -       | U    |
| <i>Erythrodermis traillii</i>                                           | -       | U     | -       | U     | -       | U    |
| <i>Halarachnion ligulatum</i>                                           | -       | -     | -       | -     | -       | U    |
| <i>Hildenbrandia rubra</i>                                              | U       | U     | -       | -     | -       | -    |
| <i>Laminaria saccharina</i>                                             | -       | E     | -       | -     | -       | -    |
| <i>Laminaria</i> sp.                                                    | U + E   | U + E | U + E   | U + E | U + E   | U    |
| <i>Lomentaria clavellosa</i>                                            | -       | -     | -       | U     | U       | U    |
| <i>Lomentaria orcadensis</i>                                            | -       | -     | -       | U     | U + E   | U    |
| <i>Membranoptera alata</i>                                              | U + E   | U + E | U + E   | U + E | U + E   | -    |
| <i>Phycodrys rubens</i>                                                 | -       | U     | -       | U     | -       | -    |
| <i>Phyllophora pseudoceranoides</i>                                     | U       | U + E | U       | U     | U       | -    |
| <i>Phymatolithon</i> sp.                                                | U + E   | U + E | U + E   | U     | U       | U    |
| <i>Plocamium cartilagineum</i>                                          | U       | U     | U + E   | U + E | U       | U    |
| <i>Polyides rotundus</i>                                                | -       | U     | -       | -     | -       | -    |
| <i>Polysiphonia stricta</i>                                             | E       | U + E | U + E   | U + E | U + E   | U    |
| <i>Porphyropsis coccinea</i>                                            | -       | -     | E (5 m) | -     | E (9 m) | -    |
| <i>Pterothamnion plumosa</i>                                            | -       | -     | -       | U     | E (9 m) | U    |
| <i>Rhodochorton purpureum</i>                                           | U (0 m) | -     | -       | -     | -       | -    |
| <i>Rhodomela confervoides</i>                                           | U       | -     | -       | -     | U       | U    |
| <i>Ulva</i> sp.                                                         | U + E   | U + E | E       | E     | -       | U    |
| <b>Makrozoobenthos</b>                                                  |         |       |         |       |         |      |
| <i>Botrylloides leachi</i>                                              | -       | -     | E       | -     | -       | x    |
| <i>Electra pilosa</i>                                                   | E       | E     | E       | E     | E       | x    |
| <i>Halichondria panicea</i>                                             | -       | E     | E       | -     | -       | x    |
| <i>Membranipora membranacea</i>                                         | E       | E     | E       | E     | E       | x    |
| <i>Obelia</i> sp.                                                       | E       | E     | E       | E     | E       | x    |
| <i>Verruca stroemia</i>                                                 | -       | E     | E       | -     | -       | x    |
|                                                                         |         |       |         |       |         |      |
| <b>Artenzahl (AZ) im Unterwuchs</b>                                     | 17      | 18    | 11      | 18    | 15      | 20   |
| <b>AZ pflanzliche Epiphyten</b>                                         | 8       | 12    | 10      | 6     | 7       | x    |
| <b>AZ Unterwuchs + pflanzliche Epiphyten</b>                            | 20      | 21    | 14      | 19    | 17      | x    |
| <b>AZ Unterwuchs + Epiphyten</b>                                        | 23      | 26    | 20      | 22    | 20      | x    |



Beschriftung: siehe Seite 39

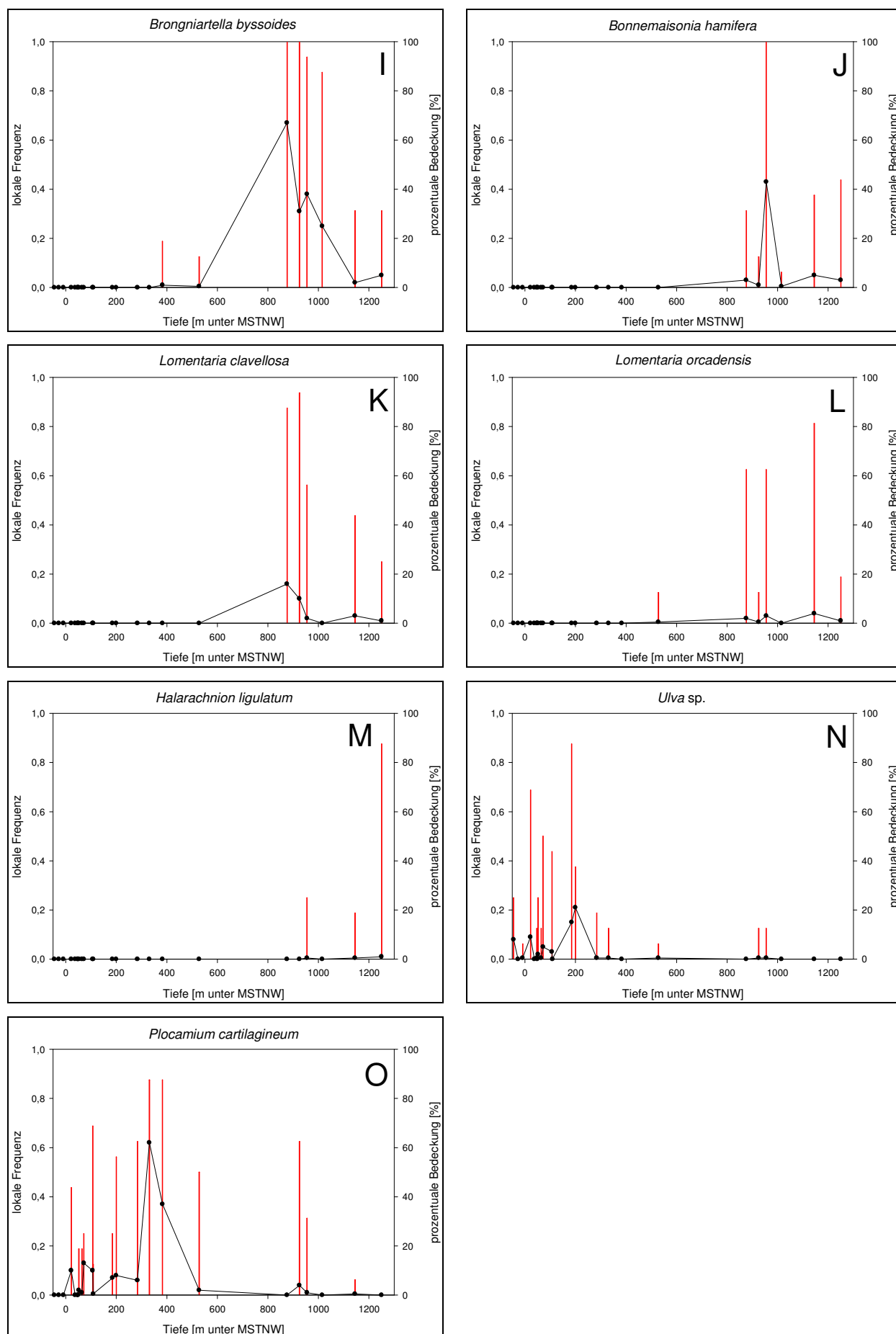


Abbildung 16: Darstellung der lokalen Frequenz (rote Balken) und der prozentualen Bedeckung (schwarze Punkte) für ausgewählte Arten

## Epiphyten

Die Anzahl der auf den *Laminaria*-Cauloiden beobachteten Epiphytenarten ist unter anderem abhängig von den Parametern ‚Alter der Wirtspflanze‘, ‚Lage auf dem Cauloid‘ sowie ‚Standorttiefe der Wirtspflanze‘. Es zeigten sich folgende Zusammenhänge:

1. Die Artenzahl der Epiphyten ist abhängig von der Standorttiefe der Wirtspflanze.
2. Die Artenzahl der Epiphyten nimmt mit steigendem Alter der Wirtspflanze zu.
3. Die Artenzahl der Epiphyten auf dem Cauloid nimmt vom Phylloid in Richtung Rhizoid zu.

### 1. Standorttiefe der Wirtspflanze

Die Anzahl der auf den Cauloidabschnitten der *Laminaria*-Pflanzen epiphytisch vorkommenden Taxa änderte sich mit der Tiefe (Abbildung 17). Die geringste Anzahl von epiphytischen Taxa trat in 0,5 m Tiefe auf. Die Werte in 0,5 m Tiefe ähnelten denen in 8 m Tiefe. In 2, 4 und 6 m war die Anzahl der Taxa höher als in den erstgenannten Tiefenstufen. Das Maximum wurde in 6 m Tiefe erreicht. Signifikante Unterschiede zwischen den Tiefenstufen konnten jedoch nicht festgestellt werden.

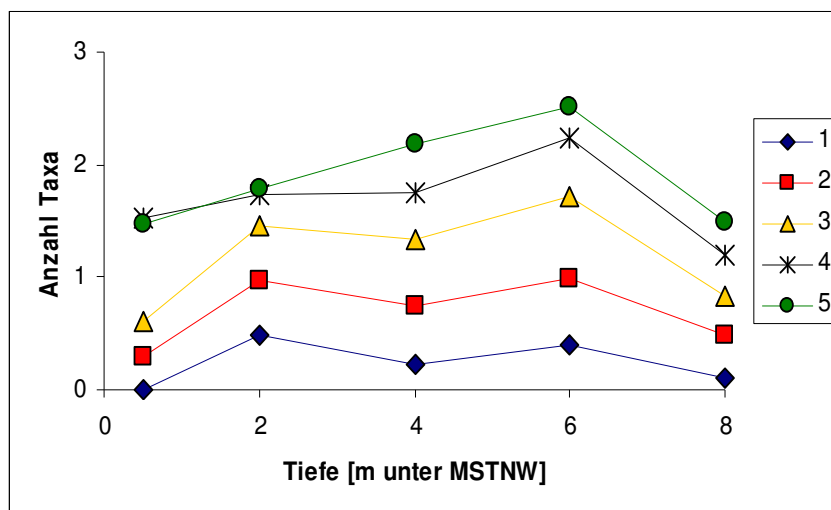
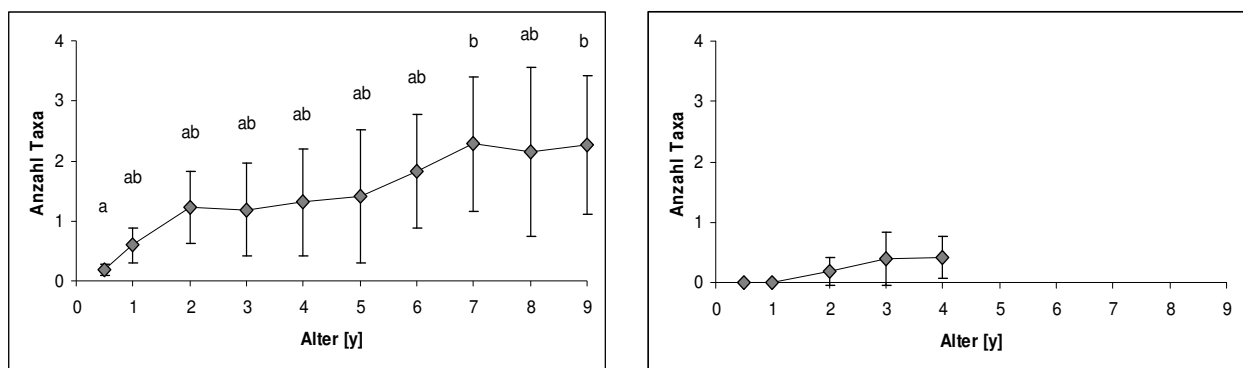


Abbildung 17: Anzahl der epiphytischen Taxa in Bezug zur Vorkommenstiefe der Wirtspflanze. Die Graphen stellen die einzelnen Cauloidabschnitte 1 (oben) bis 5 (unten) dar (Mittelwerte der Mittelwerte, n = 3)

## 2. Alter der Wirtspflanze

In Abbildung 18 ist die Anzahl der epiphytischen Taxa in Abhängigkeit des Alters der Wirtspflanze dargestellt, was durch die Daten der für die Biomasse abgeernteten Quadrate in Bezug gesetzt werden konnte. Bei *L. hyperborea* wurden mit zunehmendem Alter mehr epiphytische Arten auf den Cauloiden gefunden. Dies war in geringem Maße auch bei *L. digitata* zu beobachten. Signifikante Unterschiede konnten jedoch nur bei *L. hyperborea* zwischen Individuen die jünger als 1 Jahr alt waren und solchen mit einem Alter von sieben und neun Jahren festgestellt werden.



**Abbildung 18:** Anzahl der epiphytischen Taxa auf den Cauloiden in Abhängigkeit vom Alter der Wirtspflanzen; alle Tiefenstufen zusammengefasst und nach Alter ausgewertet; links *L. hyperborea*, rechts *L. digitata* (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 5$ ;  $p < 0,05$ ; VRG)

### Altersklasse < 1 (*L. hyperborea* $n = 114$ , *L. digitata* $n = 49$ )

In der Altersklasse der unter-1-jährigen Pflanzen war epiphytischer Bewuchs nur auf dem Cauloid von *L. hyperborea* zu verzeichnen. 17 % der untersuchten Pflanzen dieser Altersstufe wiesen Bryozoen (nur *Electra pilosa*) und 5 % Hydroidpolypen auf dem Cauloid auf. Pflanzliche Epiphyten kamen bei maximal 3 % der Algen vor. Insgesamt sind zwei epiphytische Tier- und fünf epiphytische Pflanzenarten beobachtet worden.

### Altersklasse 1 (*L. hyperborea* $n = 49$ , *L. digitata* $n = 7$ )

In der Altersklasse der 1-jährigen Pflanzen war ein generell stärkerer Bewuchs des Cauloids sowohl durch Tiere als auch durch Pflanzen zu verzeichnen, obwohl auch in dieser Altersstufe nur Individuen von *L. hyperborea* Epiphyten aufwiesen. 40 % der untersuchten Pflanzen wiesen Bryozoen (*E. pilosa*) und 22 % wiesen Hydroidpolypen auf dem Cauloid auf. Pflanzliche Epiphyten (v. a. *Membranoptera alata* (Hudson) Stackhouse und *Delesseria sanguinea*) kamen bei 16 bzw. 8 % der Algen vor. Es

wurden insgesamt drei epiphytische Tier- und vier epiphytische Pflanzenarten beobachtet.

Altersklasse 2 (*L. hyperborea* n = 36, *L. digitata* n = 11)

In der Altersklasse der 2-jährigen Pflanzen wiesen sowohl Individuen von *L. hyperborea* als auch von *L. digitata* Epiphyten auf. Viele der untersuchten Pflanzen von *L. hyperborea* wiesen Bryozoen auf dem Cauloid auf: 68 % *E. pilosa* und 5 % *Membranipora membranacea*. Zudem konnten bei 43 % der Pflanzen Hydroidpolypen nachgewiesen werden. Bei *L. digitata* konnte nur auf 25 % der Pflanzen *E. pilosa* beobachtet werden. *M. membranacea* sowie Hydroidpolypen wurden bei ihnen nicht gefunden. Pflanzliche Epiphyten wie *M. alata* und *D. sanguinea* kamen bei *L. hyperborea* jeweils auf 40 bzw. 22 % der Algen vor. Auf *L. digitata* waren *Phymatolithon* sp. und *M. alata* mit jeweils 17 bzw. 8 % die einzigen epiphytischen Algen. Es wurden auf *L. hyperborea* insgesamt vier epiphytische Tier- und sechs epiphytische Pflanzenarten, auf *L. digitata* jedoch nur eine epiphytische Tier- und zwei Pflanzenarten beobachtet.

Altersklasse 3 (*L. hyperborea* n = 51, *L. digitata* n = 11)

In der Altersklasse der 3-jährigen Pflanzen wiesen 81 bzw. 33 % der untersuchten Individuen von *L. hyperborea* und *L. digitata* die Bryozoe *E. pilosa* auf dem Cauloid auf. *M. membranacea* wurde nur auf 2 % der Pflanzen von *L. hyperborea* angetroffen. Die Rotalge *M. alata* kam bei 37 % und *D. sanguinea* sowie *Polysiphonia stricta* (Dillwyn) Greville bei jeweils 19 % der Individuen von *L. hyperborea* vor. Auf *L. digitata* waren *M. alata* (auf 33 %), *Phymatolithon* sp. Foslie (auf 25 %) und *Laminaria* sp. (auf 17 %) die häufigsten Arten. Insgesamt sind drei epiphytische Tier- und sechs epiphytische Pflanzenarten auf *L. hyperborea* sowie zwei epiphytische Tier- und fünf epiphytische Pflanzenarten auf *L. digitata* beobachtet worden.

Altersklasse 4 (*L. hyperborea* n = 30, *L. digitata* n = 9)

In der Altersklasse der 4-jährigen Pflanzen wiesen 90 % der Individuen von *L. hyperborea* und 44 % der Individuen von *L. digitata* die Bryozoe *E. pilosa* auf dem Cauloid auf. *M. membranacea* wurde nur auf 6 % der Pflanzen von *L. hyperborea* angetroffen. *M. alata*, *D. sanguinea* und *P. stricta* kamen jeweils bei 58, 23 und 19 %

der Individuen von *L. hyperborea* vor. Auf *L. digitata* waren *M. alata*, *P. stricta*, *Phymatolithon* sp. und *Laminaria* sp. (jeweils 11 %) vorhanden. Insgesamt sind drei epiphytische Tier- und sechs epiphytische Pflanzenarten auf *L. hyperborea* sowie eine epiphytische Tier- und vier epiphytische Pflanzenarten auf *L. digitata* beobachtet worden.

In den folgenden Altersklassen wurden nur noch Individuen von *Laminaria hyperborea* gefunden.

#### Altersklasse 5 (n = 34)

In der Altersklasse der 5-jährigen Pflanzen wiesen 91 % der untersuchten Individuen Bryozoen (*E. pilosa*, *M. membranacea*) und 51 % Hydroipolyphen auf dem Cauloid auf. Zu den bisher wichtigsten pflanzlichen Epiphyten (*M. alata*, *D. sanguinea* und *P. stricta*), die bis zu 59 % der Individuen besiedelten, gesellte sich nun auch die Krustenrotalge *Phymatolithon* sp. mit einer Häufigkeit von 12 %. Insgesamt wurden drei epiphytische Tier- und acht epiphytische Pflanzenarten beobachtet.

#### Altersklasse 6 (n = 28)

In der Altersklasse der 6-jährigen Pflanzen wiesen 93 % der Individuen Bryozoen (*E. pilosa*, *M. membranacea*) und 71 % Hydroidpolyphen auf dem Cauloid auf. Die am häufigsten angetroffenen pflanzlichen Epiphyten waren erneut *M. alata*, *P. stricta* und *Phymatolithon* sp.. Bei Algen dieser Altersklasse wurden drei bzw. zwölf epiphytische Tier- und Pflanzenarten beobachtet.

#### Altersklassen 7 bis 9 (n = 44)

In den Altersklassen der 7- bis 9-jährigen Pflanzen wiesen 100 % der untersuchten Pflanzen Bryozoen (*E. pilosa*, *M. membranacea*) und Hydroidpolyphen auf dem Cauloid auf. Die Rotalgen *M. alata* (auf 100 % der untersuchten Algen), *P. stricta* (auf 62 %) und *Phymatolithon* sp. (auf 45 %) machten den Großteil der pflanzlichen Epiphyten aus. Die anderen epiphytischen Algenarten kamen nur mit Häufigkeiten unter 17 % vor. Es konnten bei dieser Altersklasse vier bzw. zwölf epiphytische Tier- und Pflanzenarten beobachtet werden.

### 3. Abschnitt auf Cauloid

Abbildung 19 zeigt die Anzahl epiphytischer Taxa entlang des Cauloids und im Tiefengradienten. Die Ergebnisse zeigen die Tendenz, dass die Anzahl der Taxa vom Phylloidansatz (Abschnitt 1) in Richtung Haftkrallen (Abschnitt 5) zunahm. Obwohl in allen Tiefenstufen eine deutliche Zunahme der Taxa vom oberen phylloidnahen Abschnitt 1 zum unteren rhizoidnahen Abschnitt 5 bei *L. hyperborea* beobachtet wurde, konnte nur in 4 m Tiefe ein signifikanter Effekt festgestellt werden.

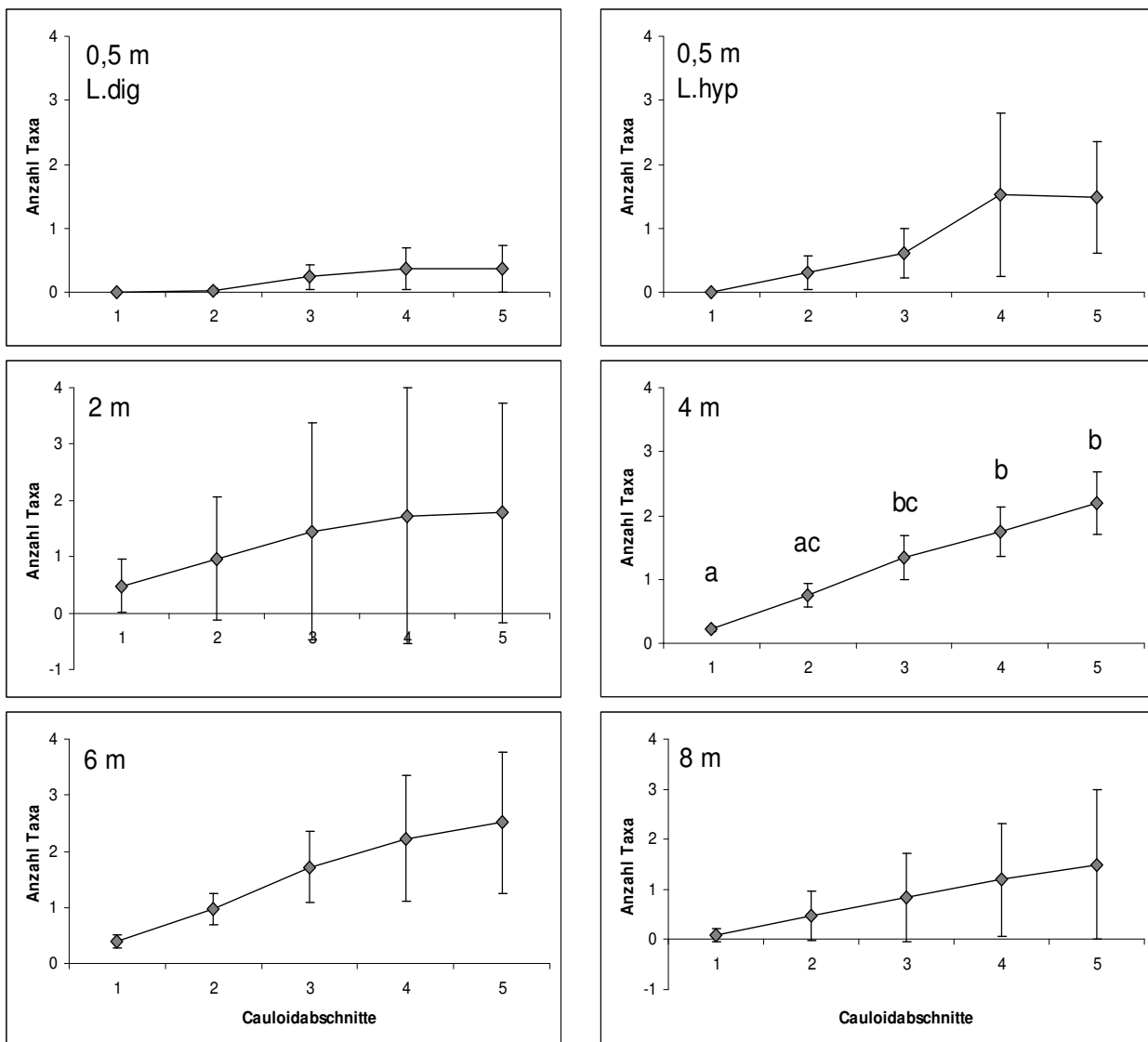


Abbildung 19: Anzahl der Taxa auf den verschiedenen Cauloidabschnitten (1 = Phylloidansatz, 5 = Rhizoidansatz) in verschiedenen Tiefenstufen (Mittelwerte der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 3$ ;  $p < 0,05$ , Tukey HSD) (Ldig = *L. digitata*, Lhyp = *L. hyperborea*, ebenfalls in den Tiefenstufen 2 m bis 8 m)

Werden ausschließlich ältere Individuen (Alter  $\geq 1$  Jahr) betrachtet, so änderte sich oben beschriebener Zusammenhang. Sowohl in 4, 6 als auch 8 m Tiefe traten Signifikanzen hinsichtlich der Anzahl der epiphytischen Taxa auf den verschiedenen Cauloidabschnitten bei *L. hyperborea* auf (Abbildung 20). Bei *L. digitata* in 0,5 m Tiefe war ebenfalls der Trend zu erkennen, dass sich die Anzahl der epiphytischen Taxa auf einem Cauloid von oben nach unten erhöht.

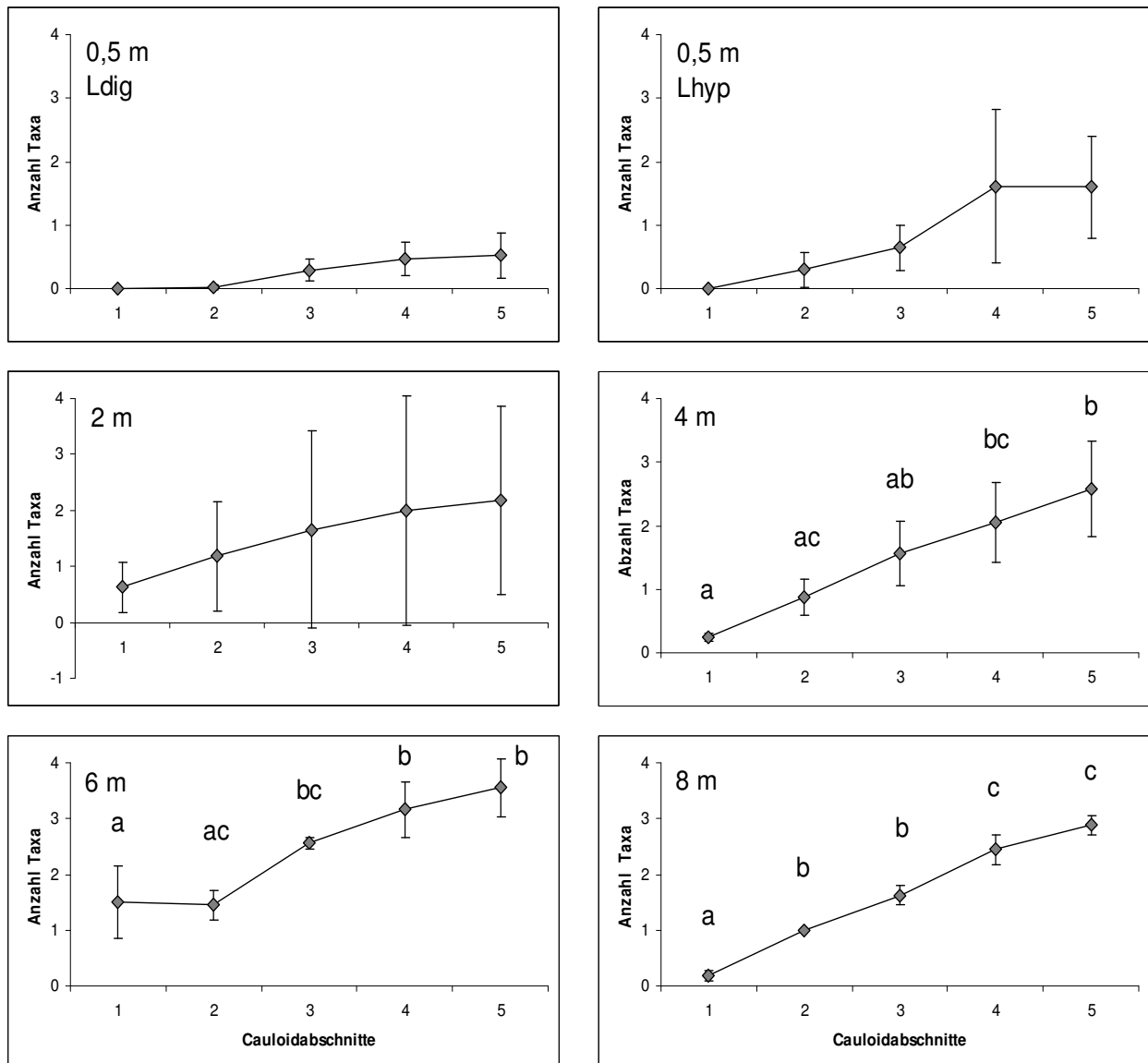


Abbildung 20: Anzahl der Taxa auf den verschiedenen Cauloidabschnitten von *Laminaria*-Arten (1 = Phylloidansatz, 5 = Rhizoidansatz) in verschiedenen Tiefenstufen für Individuen mit einem Mindestalter von einem Jahr (Mittelwerte der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 3$ , in 8 m Tiefe  $n = 2$ ;  $p < 0,05$ ; Tukey HSD) (Ldig = *L. digitata*, Lhyp = *L. hyperborea*, ebenfalls in den Tiefenstufen 2 m bis 8 m)

### 3.1.2 Biomasseuntersuchungen

#### 3.1.2.1 Frisch- und Trockengewicht

##### Gesamtbiomasse *Laminaria*-Arten

Die Biomasse (FG und TG) der *Laminaria*-Vegetation änderte sich mit zunehmender Tiefe (Abbildung 21, Seite 46). Betrachtet man den Verlauf für *L. hyperborea*, so wird deutlich, dass sich die Biomasse von 3,42 kg/m<sup>2</sup> FG und 0,91 kg/m<sup>2</sup> TG in 0,5 m Tiefe signifikant auf ein Maximum von 9,86 kg/m<sup>2</sup> FG und 1,85 kg/m<sup>2</sup> TG in 4 m Tiefe erhöhte. Unterhalb von 4 m kam es wieder zu einer signifikanten Abnahme der Biomasse. In 6 und 8 m Tiefe wurden nur noch Werte von 3,18 und 0,65 kg/m<sup>2</sup> FG bzw. 0,65 und 0,23 kg/m<sup>2</sup> TG gefunden.

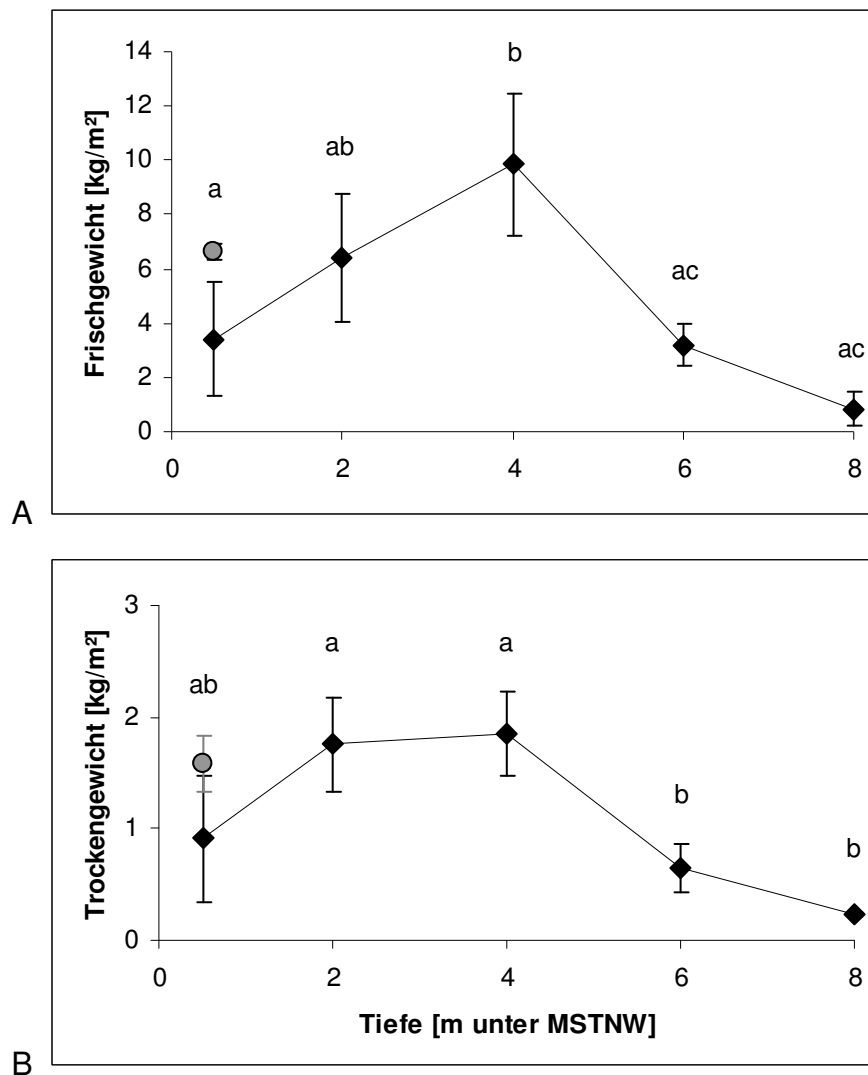


Abbildung 21: Biomasse von *L. hyperborea* (schwarze Rhomben) und *L. hyperborea* + *L. digitata* zusammen (graue Kreise) im Tiefenbereich von 0,5 m bis 8 m Tiefe (Mittelwerte der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 3$ ,  $p < 0,05$ , Tukey HSD)

Unter Berücksichtigung der in 0,5 m Tiefe vorhandenen Individuen von *L. digitata* verdoppelte sich die Biomasse in dieser Tiefe auf Werte von 6,64 kg/m<sup>2</sup> FG und 1,53 kg/m<sup>2</sup> TG, und war somit ebenfalls signifikant unterschiedlich zur Biomasse von *L. hyperborea* in 8 m Tiefe.

### Gesamtbiomasse Unterwuchsalgen

In Abbildung 22 wird die Biomasse (FG) der Unterwuchsalgen in Abhängigkeit von der Tiefe dargestellt. Es zeigte sich, dass sich die Biomasse der epilithischen Unterwuchsalgen mit einem signifikanten Anstieg unterhalb von 4 m Tiefe entgegengesetzt zur Biomasse der *Laminaria*-Arten entwickelte. Dabei stieg diese von unter 0,1 kg/m<sup>2</sup> in 0,5 und 2 m Tiefe auf ein Maximum von über 0,9 kg/m<sup>2</sup> in 8 m Tiefe an. In 10 m Tiefe reduzierte sich die Biomasse der Unterwuchsalgen wieder auf 0,57 kg/m<sup>2</sup>. Ähnliche Werte wurden auch in 6 m Tiefe beobachtet. Obwohl die Kruskal-Wallis-ANOVA einen signifikanten Unterschied in den zugrunde liegenden Daten zeigte, ließ der Post-Hoc-Test keine Auswahl zu, zwischen welchen Tiefenstufen dieser besteht.

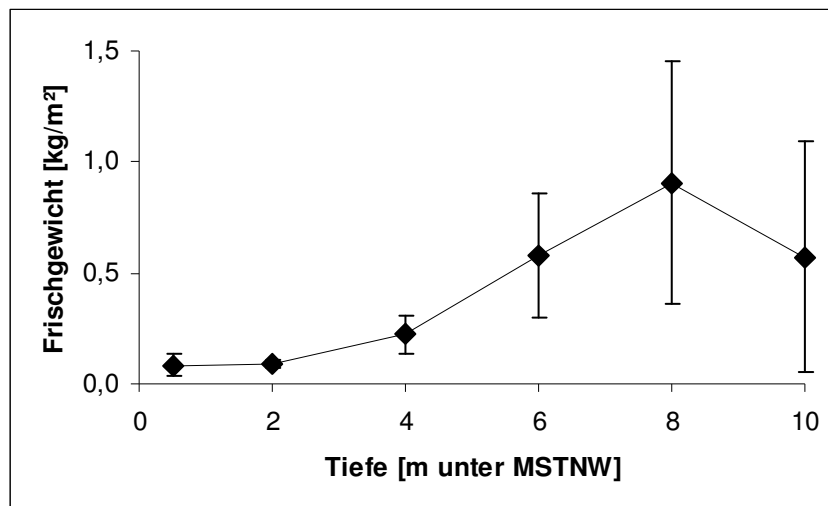


Abbildung 22: Biomasse der epilithischen Unterwuchsalgen in Abhängigkeit von der Tiefe (Mittelwerte der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 3$ ,  $p < 0,05$ , VRG)

## Cauloide

Das FG der einzelnen Cauloide pro Tiefenstufe (Abbildung 23 A, Seite 49), zeigte zwar Unterschiede in den Maximalwerten entlang des Tiefengradienten, doch war nur zwischen den Individuen in 8 m und den übrigen Tiefenstufen ein signifikanter Unterschied zu verzeichnen (Abbildung 23 B, C). Die größten Cauloidfrisch-gewichte ( $> 400$  g) von *L. hyperborea* fand man in einer Tiefe von 2 m. In 4 und 6 m Tiefe wurden hingegen nur FG von unter 400 g beobachtet. In 0,5 und 8 m Tiefe wurde maximal ein FG von 200 g gefunden. Die Cauloidfrischgewichte für *L. digitata* in 0,5 m Tiefe wiesen mit einer Ausnahme weniger als 100 g auf.

Die Cauloidgewichte zeigten in Abhängigkeit der Tiefe mit einem Peak bei 4 m Tiefe eine Optimumskurve (Abbildung 23 B, C). Zwischen 0,5 und 4 m wurde ein signifikanter Unterschied mit zunehmender Tiefe von  $0,88 \text{ kg/m}^2$  FG und  $0,16 \text{ kg/m}^2$  TG bis auf Werte von  $4,13 \text{ kg/m}^2$  FG und  $0,66 \text{ kg/m}^2$  TG beobachtet werden. Unterhalb von 4 m nahm das Gewicht der Cauloide wieder signifikant ab und erreichte in 6 und 8 m Tiefe Werte von  $1,56$  und  $0,27 \text{ kg/m}^2$  FG bzw.  $0,26$  und  $0,06 \text{ kg/m}^2$  TG. Unter Berücksichtigung der in 0,5 m Tiefe vorhandenen Individuen der Art *L. digitata* erhöhte sich die Cauloidbiomasse in dieser Tiefe auf Werte von  $1,37 \text{ kg/m}^2$  FG und  $0,26 \text{ kg/m}^2$  TG.

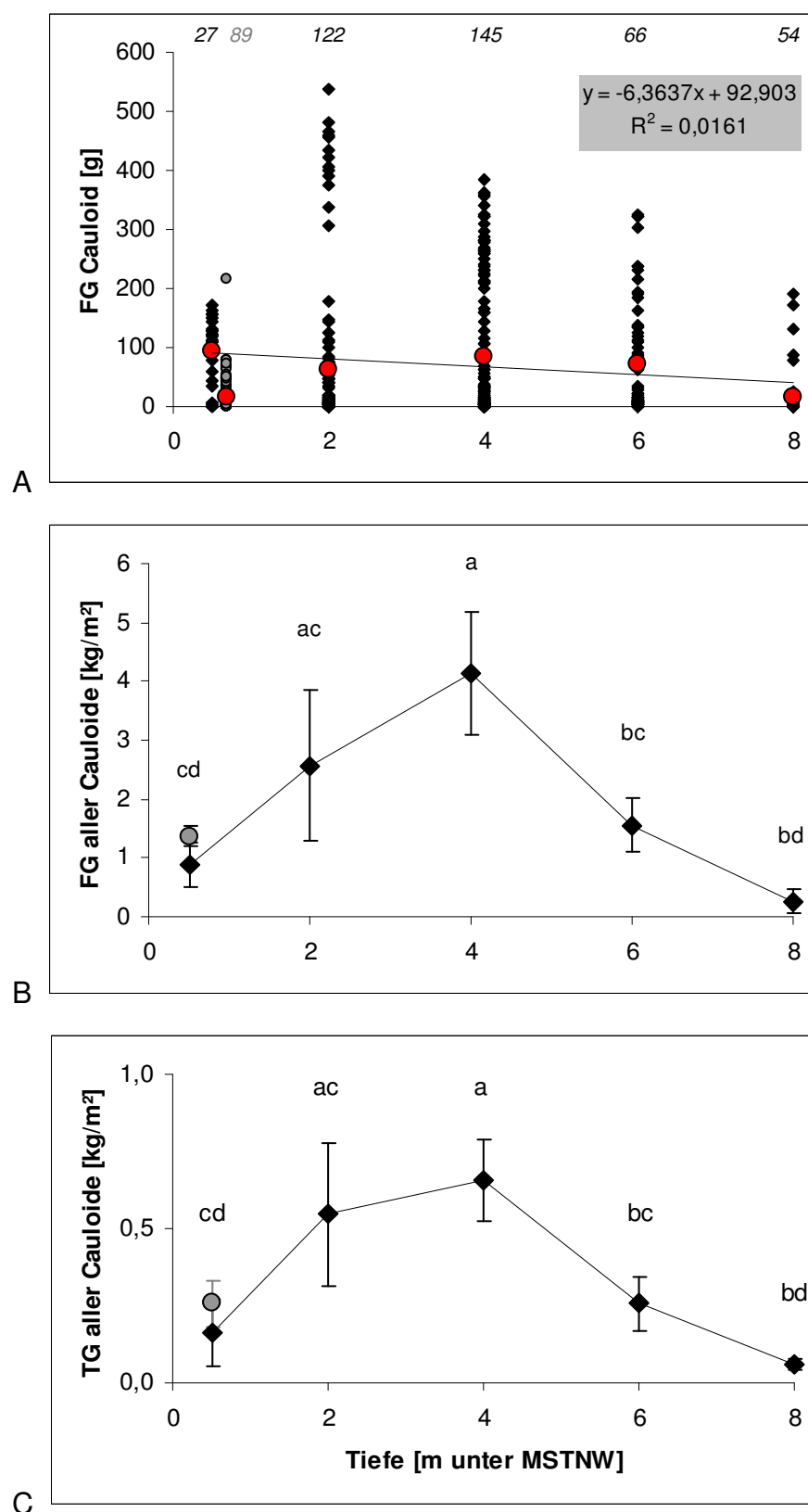


Abbildung 23: Cauloid-Biomasse: A = Frischgewicht-Einzelwerte aller Individuen pro Tiefenstufe (schwarz = *L. hyp*, grau = *L. dig*, versetzt; rot = Mittelwerte), B = Gesamt-Frischgewicht, C = Gesamt-Trockengewicht (schwarz = *L. hyp*, grau = *L. hyp* und *L. dig* zusammen) (Mittelwerte der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 3$ ,  $p < 0,05$ , Tukey HSD)

## Phylloide

In Abbildung 24 A auf Seite 51 sind die Phylloidfrischgewichte der einzelnen *Laminaria*-Individuen in Abhängigkeit der Tiefe dargestellt. Die größten Phylloidgewichte ( $> 600$  g) traten in den Tiefen 0,5, 2 und 4 m auf. In einer Tiefe von 6 m wiesen die Individuen mit einer Ausnahme nur noch Phylloidfrischgewichte unter 400 g auf. In 8 m Tiefe wurden nur noch drei Phylloide mit Gewichten über 300 g beobachtet. Alle anderen wiesen jeweils ein Gewicht von unter 100 g auf. Ebenso wurde erkennbar, dass das Gesamtfrisch- und -trockengewicht der Phylloide von *L. hyperborea* mit zunehmender Tiefe abnahm (Abbildung 24 B, C). In 4 m Tiefe wurden Werte von  $5,72 \text{ kg/m}^2$  FG und  $1,19 \text{ kg/m}^2$  TG gefunden. Unterhalb von 4 m war eine signifikante Abnahme mit zunehmender Tiefe zu beobachten. In 6 und 8 m wurden demnach nur noch Werte von  $1,62$  und  $0,56 \text{ kg/m}^2$  FG bzw.  $0,40$  und  $0,17 \text{ kg/m}^2$  TG beobachtet. Unter Berücksichtigung der in 0,5 m Tiefe vorhandenen Individuen von *L. digitata* war die *Laminaria*-Biomasse mit Werten von  $5,28 \text{ kg/m}^2$  FG und  $1,32 \text{ kg/m}^2$  TG ähnlich groß wie in 2 und 4 m Tiefe und somit signifikant unterschiedlich zu den Werten in 6 und 8 m Tiefe.

Obwohl die Kruskal-Wallis-ANOVA für das Trockengewicht der Phylloide einen signifikanten Unterschied aufzeigte, ließ der Post-Hoc-Test keine detailliertere Auswahl zu. Die Standardabweichungen für die höchsten und niedrigsten Mittelwerte sind jedoch vergleichbar klein, so dass anzunehmen ist, dass zwischen diesen Werten Signifikanzen auftraten. Bei graphischer Darstellung dieser Werte mit den dazugehörigen Konfidenzintervallen kann zudem graphisch gesehen werden, wo Unterschiede liegen, wenn sich die Konfidenzintervalle nicht überlappen. Dies war der Fall zwischen den Tiefenstufen 2 und 8 m sowie 4 und 8 m, und entspricht somit den Signifikanzen bei Betrachtung des Phylloidfrischgewichts. Weitere Signifikanzen sind zudem möglich.

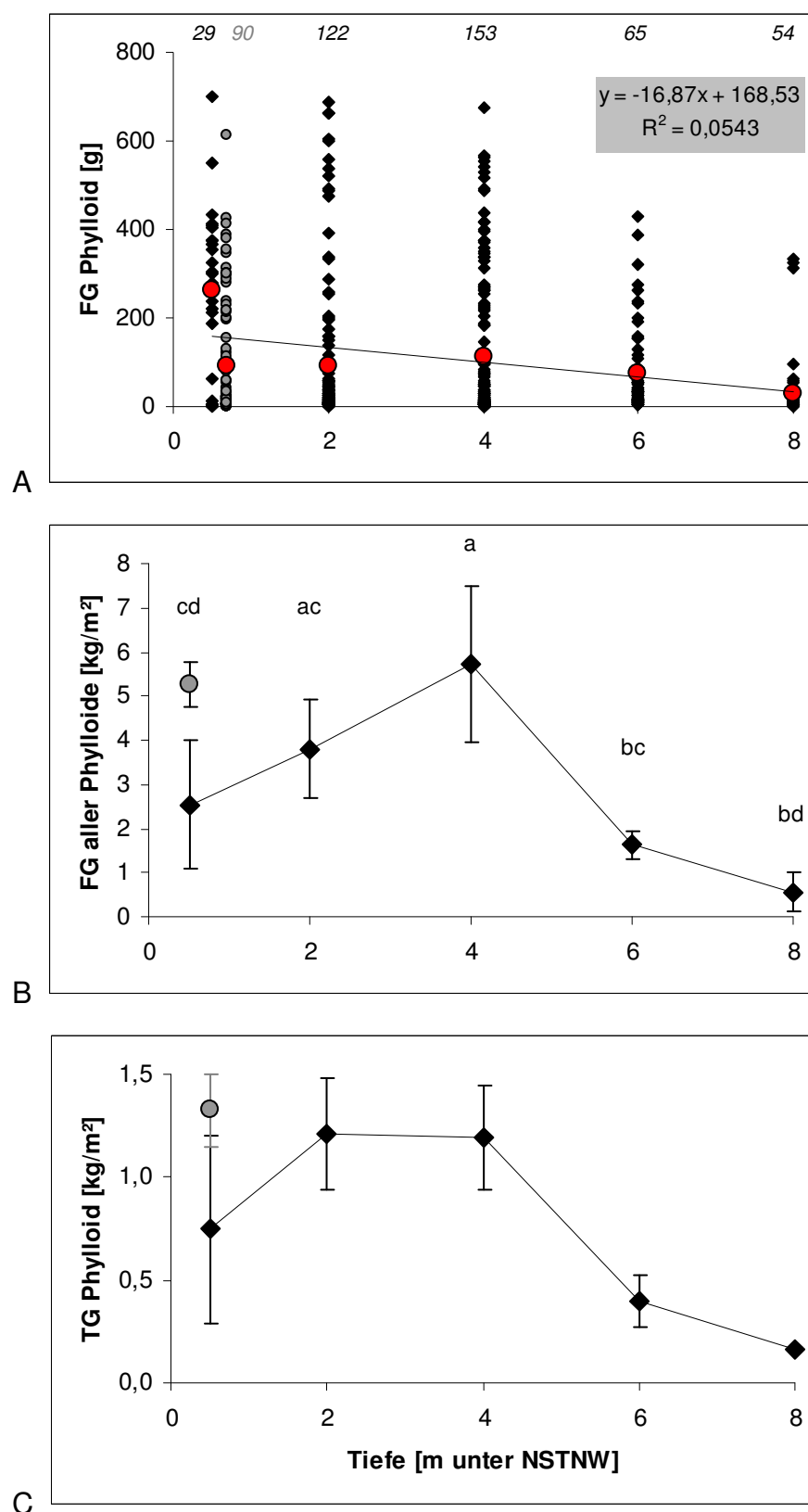


Abbildung 24: Phylloid-Biomasse: A = Frischgewicht-Einzelwerte aller Individuen pro Tiefenstufe (schwarz = *L. hyp*, grau = *L. dig*, versetzt; rot = Mittelwerte), B = Frischgewicht, C = Trockengewicht (schwarz = *L. hyp*, grau = *L. hyp* und *L. dig* zusammen) (Mittelwerte der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 3$ ,  $p < 0,05$ , Tukey HSD bzw. VRG)

### 3.1.2.2 Morphometrische Messungen

#### Cauloide

Anhand Abbildung 39 (Seite 120) wird ersichtlich, dass die Cauloidlängen sowohl innerhalb der einzelnen untersuchten Tiefenstufen variierten als auch deutliche Unterschiede hinsichtlich ihrer Ausprägung zwischen den untersuchten Tiefenstufen zu beobachten waren. Die größten Cauloidlängen (100-123 cm) von *Laminaria hyperborea* waren in einer Tiefe von 2 m an 10 % der dort vorhandenen Pflanzen zu finden (Abbildung 25 A, Seite 53). In 4 m Tiefe wurde nur noch selten (1 %) eine ähnliche Größe (100-103 cm) erreicht, und in 6 m Tiefe betrug die maximale Cauloidlänge 88 cm. In 0,5 und 8 m wurden maximale Cauloidlängen von 68 und 56 cm beobachtet. Bei *L. digitata* in 0,5 m Tiefe wurde, mit einer Ausnahme von 94 cm, eine maximale Cauloidlänge von weniger als 70 cm erreicht. Die Ergebnisse zeigen, dass die maximale Cauloidlänge von *L. hyperborea* von 2 auf 8 m Tiefe abnahm (Abbildung 25 A), obwohl die Regression der Mittelwerte diesen Zusammenhang mit  $R^2 = 0,04$  nicht bestätigt. Die Altersstruktur in den einzelnen Tiefenstufen war jedoch uneinheitlich, mit sehr vielen jungen, kurzstieleigen Individuen in zwei der drei Quadrate der Tiefenstufe 2 m (siehe auch Abbildung 29 und Abbildung 30). In 0,5 und 2 m Tiefe wurden durchschnittliche Cauloidlängen von 46,1 und 54,5 cm beobachtet (Abbildung 25 B). In 4 und 6 m Tiefe wurden Werte von 33,6 cm und 29,9 cm und in 8 m Tiefe nur noch Cauloidlängen von 16,4 cm beobachtet. Es traten jedoch keine signifikanten Unterschiede zwischen den untersuchten Tiefenstufen auf. Betrachtet man jedoch den Zusammenhang von Cauloidlänge und Alter einer Pflanze, zeigt sich ein direkter Zusammenhang (Abbildung 25 C) mit einem Korrelationskoeffizienten von 0,7029 für *L. digitata* und 0,7504 für *L. hyperborea*. Mit zunehmendem Alter wurden größere Cauloidlängen erreicht. Der Rückkehrschluss, d. h. die Abschätzung des Alters einer Pflanze aufgrund der vorliegenden Cauloidlänge, ist dagegen nur bedingt möglich. Es lässt sich jedoch sagen, dass Pflanzen mit einer Cauloidlänge von über 100 cm mindestens sechs Jahre alt, Pflanzen mit einer Cauloidlänge größer 60 cm mindestens drei Jahre und Pflanzen mit einer Cauloidlänge größer 30 cm mindestens zwei Jahre alt waren. Pflanzen mit Cauloidlängen unter 5 cm waren jünger als ein Jahr. Dies trifft sowohl für *L. hyperborea* und *L. digitata* zu.

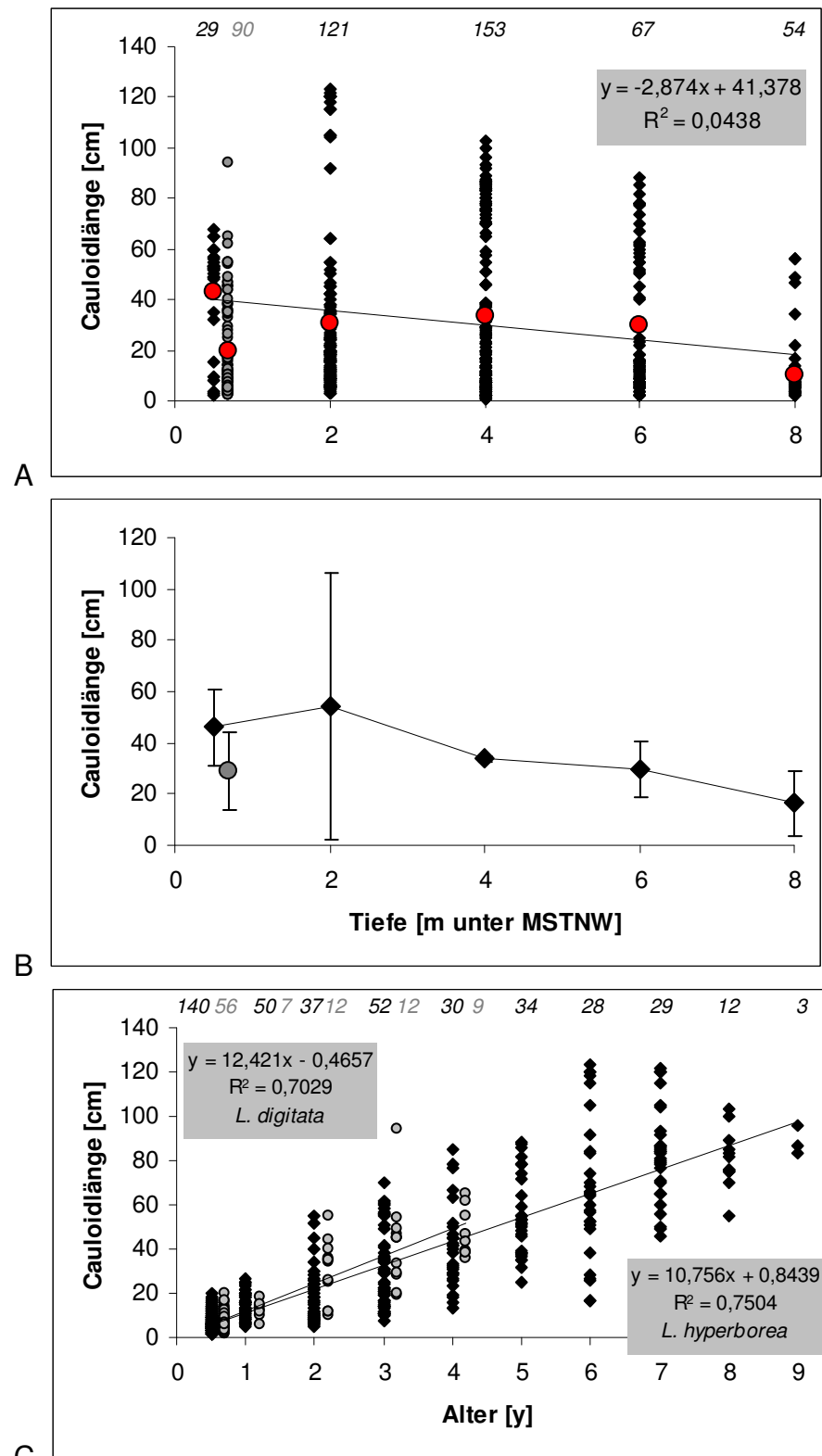


Abbildung 25: Cauloidlänge: A = Einzelwerte aller Individuen pro Tiefenstufe (schwarz = *L. hyp*, grau = *L. dig*, rot = Mittelwerte), B = Cauloidlänge in Abhängigkeit der Tiefe (Rhomben = *L. hyp*, Kreise = *L. dig*) (Mittelwerte der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 3$ ), C = Cauloidlänge in Abhängigkeit vom Alter (schwarz = *L. hyp*, grau = *L. dig*)

## Phylloide

In Abbildung 26 A auf Seite 55 ist die Abhängigkeit der Phylloidfläche von der Tiefe dargestellt. In den Tiefenstufen 0,5 und 2 m kamen die größten Phylloidflächen von *L. hyperborea* vor. Bei vier Exemplaren wurden Flächen beobachtet, die größer als 6000 cm<sup>2</sup> waren. Bei weiteren sechs Pflanzen waren die Phylloidflächen größer als 5000 cm<sup>2</sup>. In einer Tiefe von 4 m wurde maximal noch eine Größe von 4500 cm<sup>2</sup> und in 6 m Tiefe von 3800 cm<sup>2</sup> erreicht. In 8 m Tiefe treten bei der Mehrzahl der Pflanzen Phylloidflächen von maximal 1000 cm<sup>2</sup> auf. Bei drei Pflanzen wurden aber auch hier Werte um 3000 cm<sup>2</sup> beobachtet. Unterhalb von 2 m Tiefe nahm die Größe der Phylloide signifikant mit zunehmender Tiefe ab. Die größten Phylloide von *L. digitata* waren maximal 5170 cm<sup>2</sup> groß.

Der Phylloidflächenindex („leaf area index“, LAI) entspricht der Gesamtfläche der Phylloide [m<sup>2</sup>] bezogen auf 1 m<sup>2</sup> Bodenfläche. In Abbildung 26 B ist der Zusammenhang des LAI und der Standorttiefe von *L. hyperborea* und *L. digitata* dargestellt. Erkennbar ist, dass der LAI in 0,5, 2 und 4 m Werte zwischen 2,6 und 4,4 aufwies. Unterhalb von 4 m nahm der LAI signifikant ab. In einer Wassertiefe von 6 und 8 m wurden Werte von 1,3 und 0,3 erreicht. Betrachtet man in 0,5 m Tiefe den LAI von *L. hyperborea* und *L. digitata* zusammen, so ist auch dieser mit einem Wert von 5,3 ähnlich groß wie der von *L. hyperborea* in 4 m Tiefe und signifikant verschieden zu den Werten von *L. hyperborea* allein in 6 und 8 m. In Abbildung 26 C wird das Verhältnis von Phylloidflächen und Alter der Individuen von *L. hyperborea* und *L. digitata* dargestellt. Die größten Phylloidflächen (> 6000 cm<sup>2</sup>) wurden bei *L. hyperborea* bei 6 bis 7 Jahre alten Pflanzen beobachtet. In allen anderen Altersstufen lagen die Maximalwerte - mit wenigen Ausnahmen - unter 4000 cm<sup>2</sup>. Im Gegensatz zur Cauloidlänge kann von den Phylloidflächen nicht auf das Alter eines Individuums geschlossen werden. Die Phylloide von *L. digitata* wiesen in den Altersklassen 2, 3 und 4 Jahre Größen zwischen etwa 1200 und etwa 5200 cm<sup>2</sup> auf. Die größten Phylloidflächen dieser Altersklassen sind bei *L. digitata* jeweils größer als bei *L. hyperborea*.

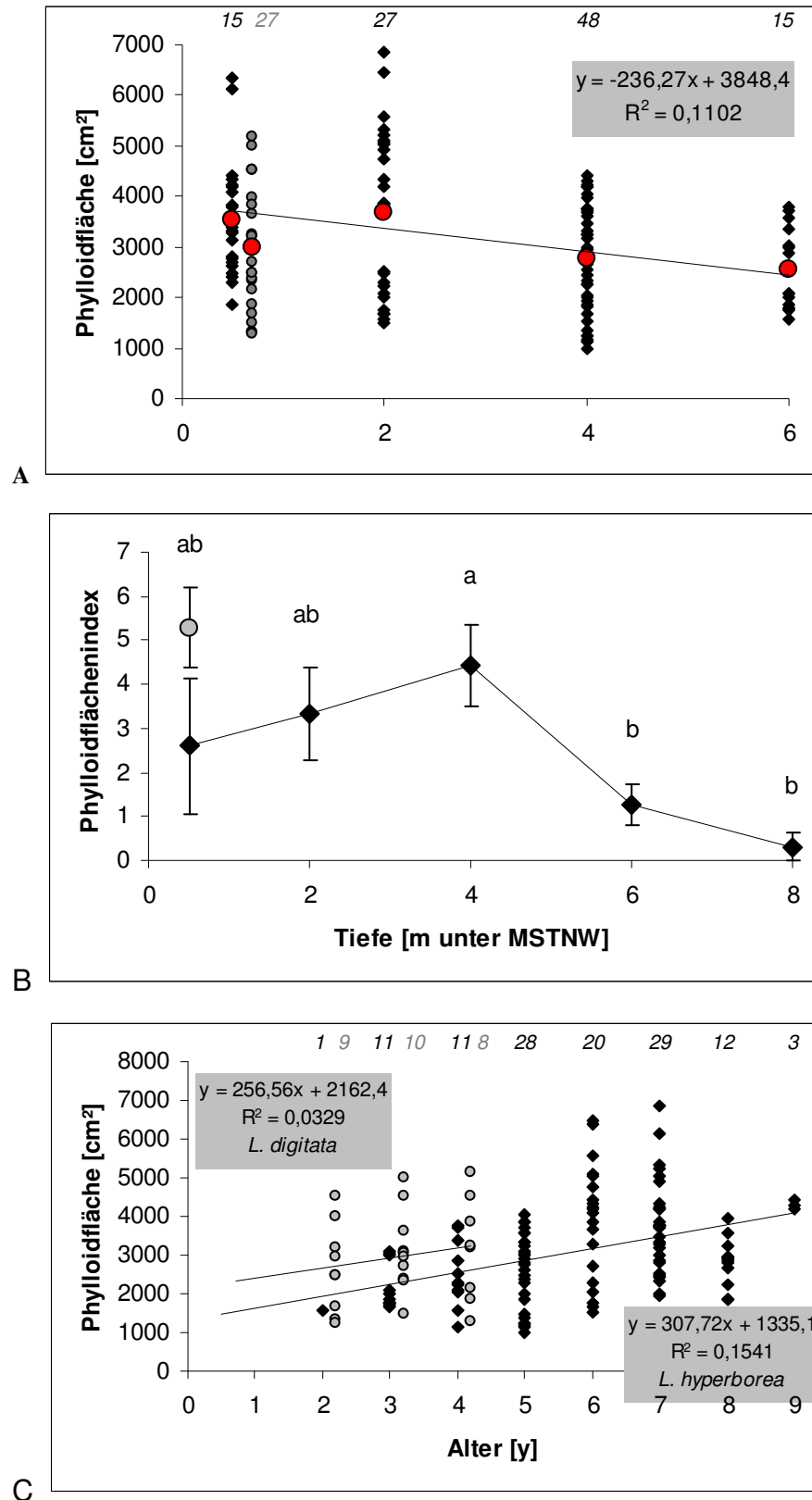


Abbildung 26: Phylloidfläche: A = Einzelwerte aller Individuen pro Tiefenstufe (schwarz = *L. hyp*, , grau = *L. dig*, rot = Mittelwerte), B = leaf area index (schwarz = *L. hyp*, grau = *L. dig*) (Mittelwerte der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 3$ ,  $p < 0,05$ , Tukey HSD), C = Phylloidfläche in Abhängigkeit vom Alter der jeweiligen Pflanze (schwarz = *L. hyp*, grau = *L. dig*)

### 3.1.2.3 Biomasseverhältnisse

In Abbildung 27 (Seite 57) sind die Verhältnisse von FG zu TG sowie von FG Phylloid oder Cauloid zu Phylloidfläche oder Cauloidlänge entlang des Tiefengradienten dargestellt. Es wird deutlich, dass beim Verhältnis FG zu TG, FG Phylloid zu FG Cauloid und FG Phylloid zu Phylloidfläche Schwankungen auftraten, es aber keine Tendenz entlang des Tiefengradienten gab. Allein beim Verhältnis FG Cauloid zu Cauloidlänge war tendenziell eine Verringerung des Quotienten in tieferen Bereichen zu bemerken (nicht-signifikante Unterschiede). Dies deutet darauf hin, dass die Cauloide in größeren Tiefen - gemessen an ihrer Länge - leichter wurden. Nach Betrachtung der Einzelwerte kann dies mit einer Regression von  $R^2 = 0,0073$  jedoch ausgeschlossen werden. Das Verhältnis von FG zu TG bei *L. hyperborea* lag zwischen 3,6 und 5,3, das von *L. digitata* bei 4,6 (Abbildung 27 A). Bei *L. hyperborea* lag das Verhältnis von FG Phylloid zu FG Cauloid zwischen 2,5 und 5,6 (Abbildung 27 B). Bei *L. digitata* in 0,5 m Tiefe konnte ein Verhältnis von 7,3 festgestellt werden, was zeigt, dass das Phylloid von *L. digitata* im Verhältnis zum Cauloid deutlich größer ist als bei *L. hyperborea*. Das Verhältnis von FG Cauloid zu Cauloidlänge von *L. hyperborea* zeigte eine Abnahme von 2,0 in 0,5 m Tiefe auf 1,0 in 8 m Tiefe (Abbildung 27 C), und wies auf ein Gewicht von 1-2 g pro cm Cauloid hin. Bei *L. digitata* wurde für dieses Verhältnis in 0,5 m Tiefe ein niedrigerer Wert von 0,6 beobachtet. Das Verhältnis von FG Phylloid zu Phylloidfläche von *L. hyperborea* lag zwischen 0,08 und 0,14 (Abbildung 27 D). Bei *L. digitata* konnte ein Verhältnis von 0,06 festgestellt werden. So trat bei diesen Arten pro cm<sup>2</sup> Phylloid durchschnittlich ein Gewicht von 6 bis 14 g auftrat.

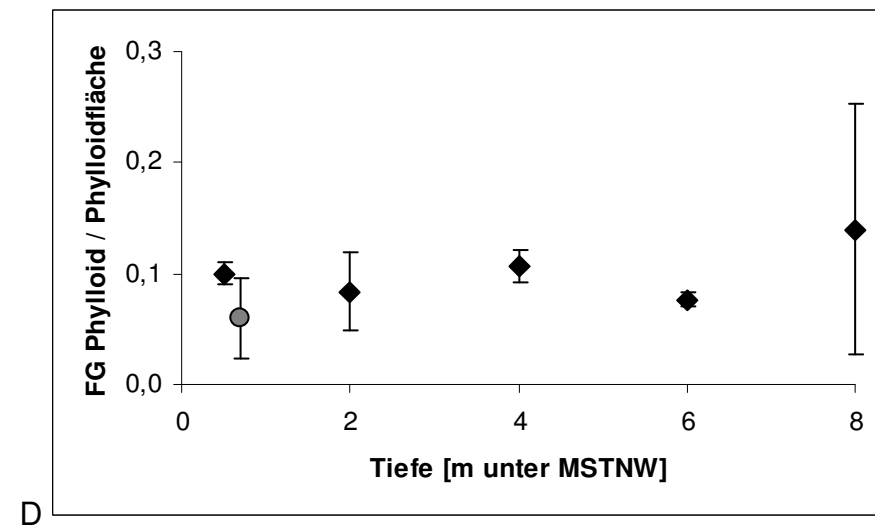
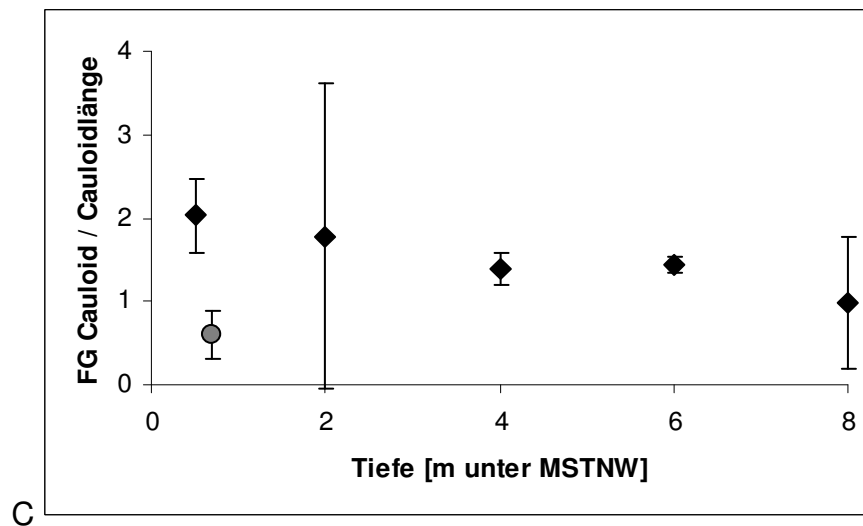
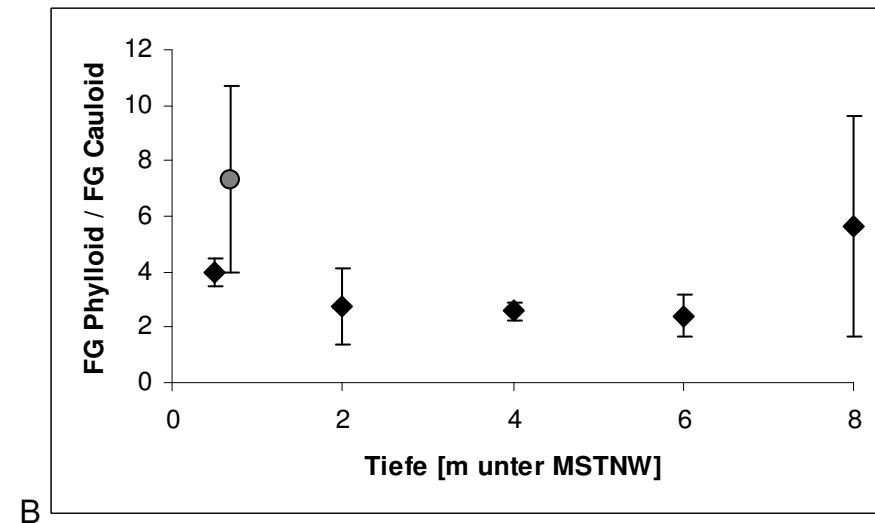
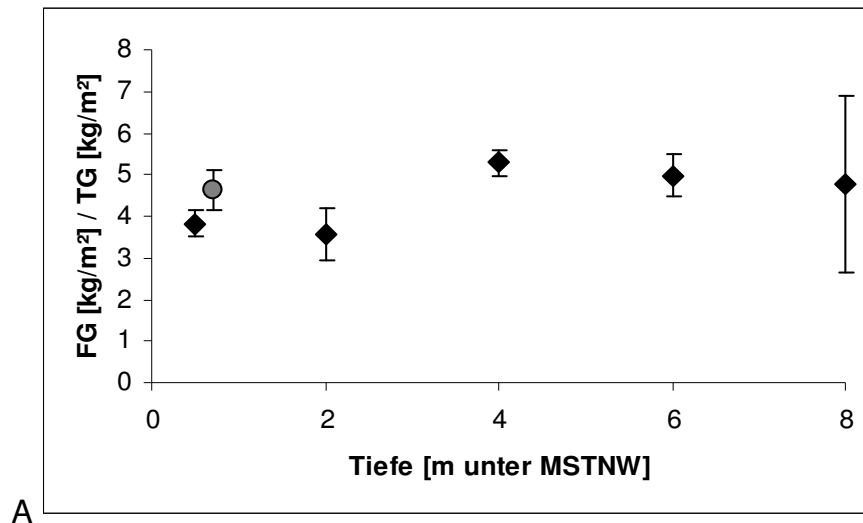


Abbildung 27: Biomasseverhältnisse von Frisch- zu Trockengewicht insgesamt (A), FG Phylloid zu FG Cauloid (B), FG Cauloid zu Cauloidlänge (C) und FG Phylloid zu Phylloidfläche (D) (Mittelwerte der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 3$ ; *L. hyperborea* = schwarze Rhomben, *L. digitata* = graue Kreise)

### 3.1.2.4 Populationsdichte

In Abbildung 28 ist die Populationsdichte von *L. hyperborea* und *L. digitata* in Abhängigkeit von der Tiefe dargestellt. Die durchschnittliche Individuenzahl von *L. hyperborea* betrug in 0,5 m Tiefe 9,7 Individuen/m<sup>2</sup> (Ind./m<sup>2</sup>), in 2 m Tiefe 40,7 Ind./m<sup>2</sup> und in 4 m Tiefe 51,0 Ind./m<sup>2</sup>. Unterhalb von 4 m Tiefe nahm die mittlere Populationsdichte auf 22,3 Ind./m<sup>2</sup> in 6 m und 18,0 Ind./m<sup>2</sup> in 8 m ab. In einer Wassertiefe von 10 m waren in den abgeernteten Zufallsquadraten keine *Laminaria*-Pflanzen vorhanden. Jedoch wurden außerhalb dieser zufällig ausgewählten Untersuchungsquadrate noch *Laminaria*-Pflanzen in dieser Tiefe beobachtet. Die mittlere Populationsdichte der Pflanzen mit einem Alter von mehr als einem Jahr nahm signifikant von 8,0 Ind./m<sup>2</sup> in 0,5 m über 16,3 Ind./m<sup>2</sup> in 2 m auf 39,0 Ind./m<sup>2</sup> in 4 m zu. Danach nahm die Populationsdichte wieder signifikant auf 10,7 bzw. 2,3 Ind./m<sup>2</sup> in 6 und 8 m Tiefe ab. Die Populationsdichte von *L. digitata* betrug in 0,5 m Tiefe 30,0 Ind./m<sup>2</sup>. Betrachtet man auch hier nur die mehrjährigen Pflanzen so wurden durchschnittlich 11,0 Ind./m<sup>2</sup> gefunden.

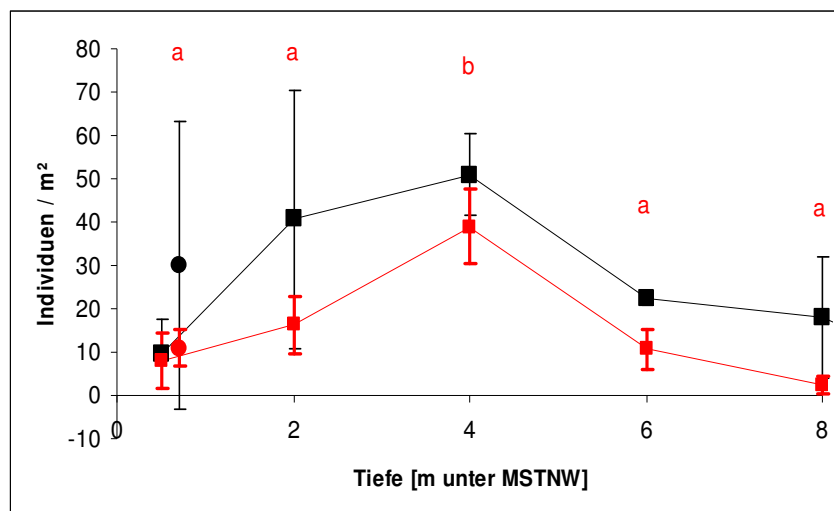


Abbildung 28: Populationsdichte in Abhängigkeit der jeweiligen Tiefe (Quadrat = *L. hyp*, Kreis = *L. dig*, schwarz = alle Individuen, rot = mehrjährige Individuen) (Mittelwerte der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 3$ ,  $p < 0,05$ , Tukey HSD; Signifikanzen beziehen sich auf rote Kurve)

### 3.1.2.5 Alter der Pflanzen

Es wurde ersichtlich, dass das Alter der Individuen sowohl innerhalb der einzelnen untersuchten Tiefenstufen variierte als auch Unterschiede zwischen den untersuchten Tiefenstufen aufwies (Abbildung 38, Seite 119). Die ältesten Individuen von *L. hyperborea* waren 8 bis 9 Jahre alt und traten in einer Tiefe von 4 m auf (Abbildung 29, Seite 59). In den Tiefenbereichen von sowohl 0,5 m als auch 2 m wurden Pflanzen mit einem maximalen Alter von 7 Jahren angetroffen. Unterhalb von 4 m Tiefe traten dagegen nur noch Pflanzen mit einem Maximalalter von 5 Jahren (6 m) 4 Jahren (8 m) Tiefe auf. Die ältesten Individuen von *L. digitata* wiesen ein Alter von 4 Jahren auf. Betrachtet man das Durchschnittsalter aller Individuen pro Tiefenstufe so wird ersichtlich, dass es von 4,9 Jahren in 0,5 m Tiefe auf 1,2 Jahre in 8 m Tiefe abnahm. Der Unterschied zwischen den Tiefenstufen 0,5 m und 8 m ist signifikant. Das Durchschnittsalter der über-1-jährigen Individuen nahm von 5,6 Jahren in 0,5 m Tiefe auf 1,8 Jahre in 8 m Tiefe ab. Signifikante Unterschiede traten hinsichtlich der mehrjährigen Pflanzen zwischen den Tiefenstufen 8 m und 0,5, 2 und 4 m auf.

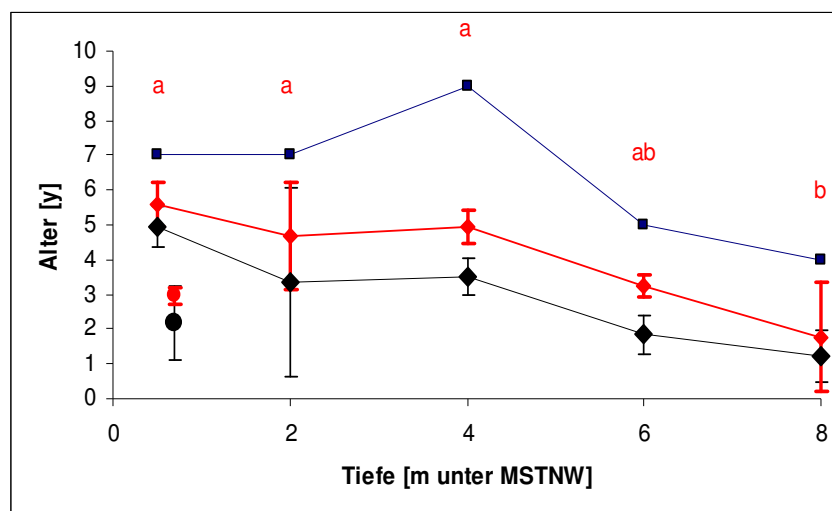


Abbildung 29: Alter von *L. hyperborea* (Rhomben) und *L. digitata* (Kreise) in Abhängigkeit von der Tiefe (schwarz = Durchschnittsalter, rot = Durchschnittsalter der über-1-jährigen Individuen, blau = Maximalalter) (Mittelwerte der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $n = 3$ ,  $p < 0,05$ , Tukey HSD; Signifikanzen beziehen sich auf rote Kurve)

In Abbildung 30 (Seite 60) ist die relative Häufigkeit der Altersstufen in den jeweiligen Tiefenstufen dargestellt. Junge Pflanzen mit einem Alter von höchstens 1 Jahr wurden in jeder Tiefe gefunden und machten dabei zwischen 25 und 50 % der Gesamtheit aus. In 0,5 m (gilt nur für *L. digitata*), 2 m und 8 m Wassertiefe waren sie am häufigsten anzutreffen. Einjährige Pflanzen wurden mit einem maximalen Anteil von 22 % am häufigsten in einer Tiefe von 2 m angetroffen. Pflanzen mit einem Alter von 2 bis 9 Jahren kamen in 4 m Tiefe am häufigsten vor.

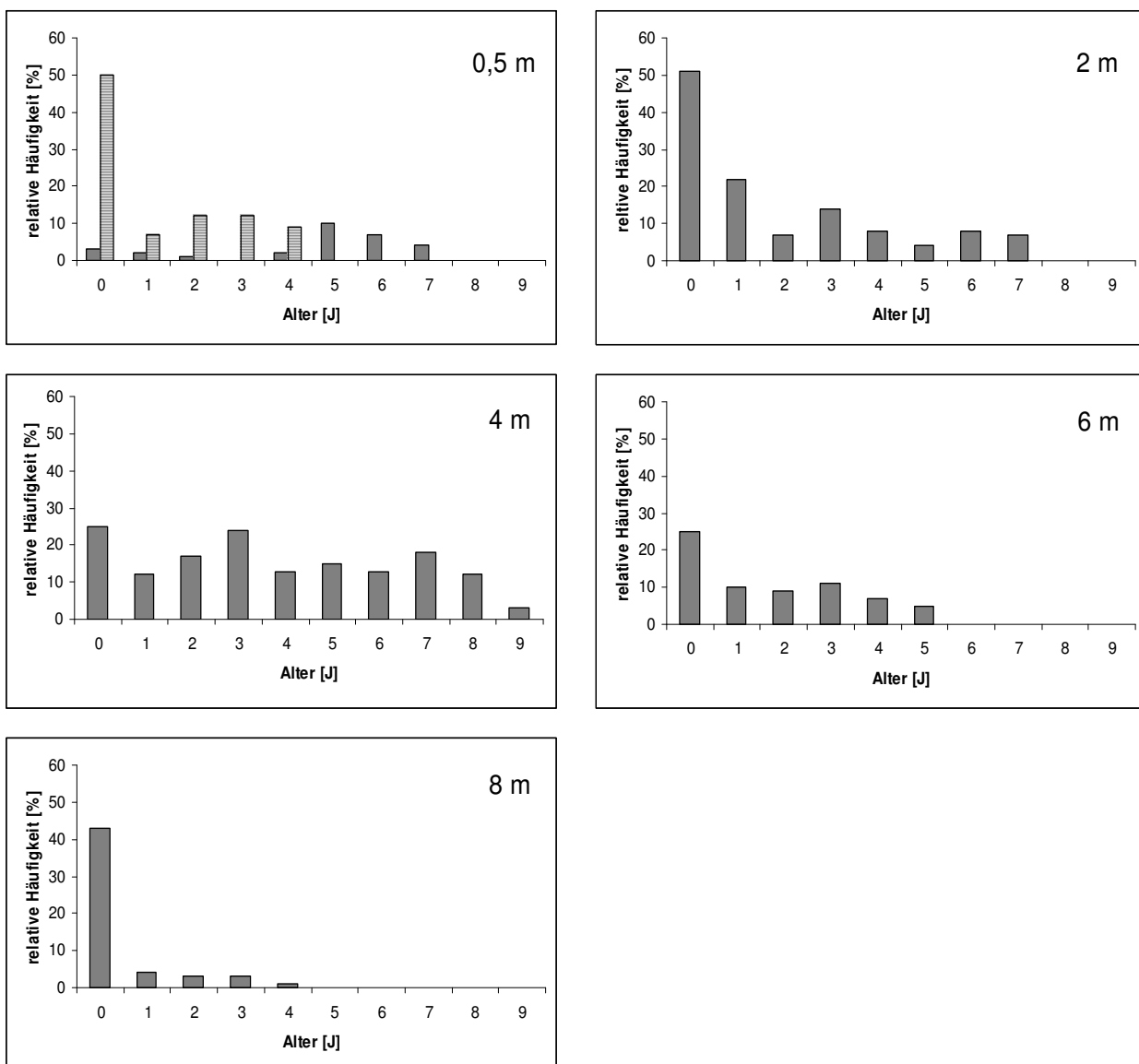


Abbildung 30: Relative Häufigkeit der Altersstufen < 1 (0) bis 9 Jahre in den verschiedenen Tiefenstufen (*L. hyperborea* = grau, *L. digitata* = schraffiert; Meterangaben unter MSTNW)

### 3.1.3 Vergleich der Vertikalverteilung des Makrophytobenthos und der Biomasse zwischen 1968 und 2005

#### 3.1.3.1 Vertikalverteilung

Die in LÜNING (1969, 1970) publizierten Daten wurden 1965-67 aufgenommen und stellen die einzige Vergleichsmöglichkeit mit der vorliegenden Untersuchung dar. Im Folgenden werden die Ergebnisse dieser Arbeit dazu in Bezug gesetzt.

Die in vorliegender Untersuchung ermittelte Vertikalverteilung der *Laminaria*-Vegetation vor Helgoland entspricht immer noch den von LÜNING beschriebenen Verteilungsmustern, jedoch wurden auch einige deutliche Veränderungen beobachtet. Im oberen Sublitoral herrscht *Laminaria digitata* zusammen mit den unteren Vertretern von *Fucus serratus* vor. Schnell fand dieser jedoch seine untere Verbreitungsgrenze, ab der sich nun eine gemischte Vegetation von *L. digitata* und *L. hyperborea* sowie anschließend Reinbestände von *L. hyperborea* ausbreiteten. *L. saccharina* wurde zwar auch in diesem Bereich gefunden, doch wesentlich seltener als vor 35 Jahren und nur mit wenigen und jüngeren Individuen, so dass keine eigene *L. digitata* / *L. saccharina*-Zone mehr definiert werden konnte. Dafür wurde *Sargassum muticum* in die Liste der vegetationsbestimmenden Brauntange mit aufgenommen. An dem in dieser Arbeit untersuchten Transekt wurde *S. muticum* zwar relativ selten angetroffen worden, so dass keine Zone danach benannt wurde, doch kann aus eigenen Beobachtungen gesagt werden, dass diese Art an anderen Stellen des Sublitorals durchaus eine dominierende Rolle einnahm. Hinsichtlich der Tiefengrenzen gab es merkliche Veränderungen. Für *F. serratus*, *L. digitata* und *L. saccharina* haben sich diese nicht verändert. Auffällig ist jedoch die enorme Ausbreitung von *L. hyperborea* in größere Tiefen um bis zu 4 m. So haben sich die Grenzen für den *Laminaria*-Wald und -Park ebenfalls verschoben. Während sich 1965-67 der Wald bis 4 m Tiefe und der Park bis 6 m Tiefe erstreckte, so findet man diese Vegetationen 2005 bis in Tiefen von 6 und 8 m vor. Ebenso fand man *L. hyperborea* 1968 im Nordtransekt nur bis zu einer Tiefe von 6,2 m und ansonsten um die Insel herum nur bis maximal 8 m. Dem hingegen wurde diese Art 2005 im Norden mit mehrjährigen Individuen bis in eine Tiefe von 10,5 m und mit jungen Sporophyten bis in eine Tiefe von mindestens 12,5 m angetroffen, da andere Standorte in vorliegender Arbeit nicht untersucht wurden.

Die Vertikalverteilung der Unterwuchsarten im Laminarienwald hat sich im Vergleich zu der Situation, die LÜNING (1970) beschrieb, ebenfalls verändert. In Tabelle 5 und Abbildung 31 (Seite 63) sind die Unterschiede in den Tiefengrenzen als Vergleich zwischen 1965-67 zu 2005 dargestellt. Bei 38 % der untersuchten Arten gab es Verschiebungen der Tiefengrenze in größere Tiefen um 2 bis zu 8 m. Dies wurde bei einer Grün- (20 %), drei Braun- (43 %) und elf Rotalgenarten (41 %) beobachtet.

**Tabelle 5: Unterschiede in den Tiefengrenzen ausgesuchter Makroalgen zwischen 1965-67 und 2005 (Tiefenangaben in m unter MSTNW)**

| Art                            | Tiefengrenze<br>1965-67 [m]<br>(Lüning, 1970) | Tiefengrenze<br>2005<br>[m] | Unterschied<br>[m] |
|--------------------------------|-----------------------------------------------|-----------------------------|--------------------|
| <i>Ceramium virgatum</i>       | 3,2                                           | 11,5                        | 8,2                |
| <i>Cystoclonium purpureum</i>  | 3,2                                           | 11,5                        | 8,2                |
| <i>Chondrus crispus</i>        | 2,4                                           | 9,6                         | 7,2                |
| <i>Desmarestia aculeata</i>    | 6,0                                           | 11,5                        | 5,5                |
| <i>Halarachnion ligulatum</i>  | 7,0                                           | 12,5                        | 5,5                |
| <i>Lomentaria clavellosa</i>   | 7,0                                           | 12,5                        | 5,5                |
| <i>Lomentaria orcadensis</i>   | 8,3                                           | 12,5                        | 4,2                |
| <i>Polysiphonia stricta</i>    | 9,6                                           | 12,5                        | 2,9                |
| <i>Rhodomela confervoides</i>  | 7,3                                           | 10,2                        | 2,9                |
| <i>Coccotylus truncatus</i>    | 7,4                                           | 10,0                        | 2,6                |
| <i>Pterothamnion plumula</i>   | 7,0                                           | 9,6                         | 2,6                |
| <i>Plocamium cartilagineum</i> | 9,0                                           | 11,5                        | 2,5                |
| <i>Chaetomorpha melagonium</i> | 7,3                                           | 9,6                         | 2,3                |
| <i>Laminaria hyperborea</i>    | 8,3                                           | 10,5                        | 2,2                |
| <i>Membranoptera alata</i>     | 5,9                                           | 8,0                         | 2,1                |
| <i>Delesseria sanguinea</i>    | 10,6                                          | 12,5                        | 1,9                |
| <i>Desmarestia viridis</i>     | 7,4                                           | 9,3                         | 1,9                |

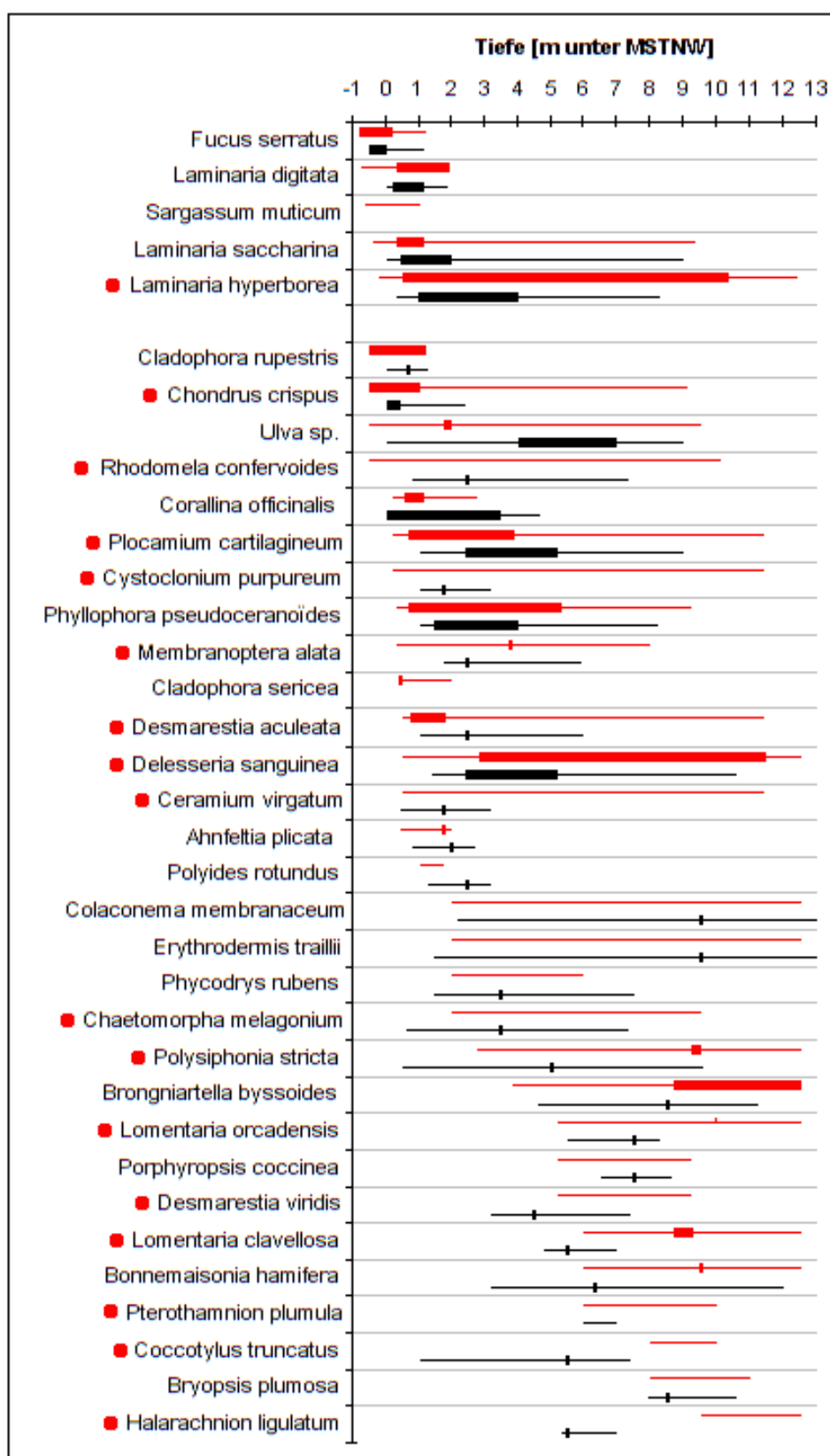


Abbildung 31: Vertikalverteilung Helgoländer Algenarten im Sublitoral. Die Hauptverbreitungstiefe der Arten ist jeweils durch einen Vertikalstrich bzw. eine Box markiert. Definition der Hauptverbreitungstiefe gemäß LÜNING (1970). Einzelfunde wurden nicht mit aufgeführt; rot = vorliegende Untersuchung, schwarz = LÜNING (1970). rote Punkte = Arten mit deutlich verschobener Tiefengrenze  $\geq 2$  m (siehe dazu auch Tabelle 5). Vollständige Nomenklatur siehe Anhang (

### 3.1.3.2 Biomasseuntersuchungen

Die Biomassedaten der vorliegenden Untersuchung und von LÜNING (1969) wurden verglichen und mittels der Berechnung der Effektgröße bewertet (Abbildung 32). Es zeigte sich, dass bei den Variablen FG, Populationsdichte und Phylloidflächenindex Unterschiede zwischen den beiden oben genannten Untersuchungen auftraten. In Tabelle 6 (Seite 66) sind die Variablen beider Untersuchungen zusammenfassend dargestellt.

Vergleicht man das Frischgewichte für *L. hyperborea* allein wird deutlich, dass diese im Jahr 2005 im Gegensatz zu LÜNING (1969) in 0,5 m Tiefe gleich hoch ausfiel. In einer Tiefe von 2 m wurden niedrigere Werte beobachtet. Bei Betrachtung der *Laminaria*-Gesamtbiomasse (*L. hyperborea* und *L. digitata* zusammen) in 0,5 m hat sich diese erhöht, während sie sich in 2 m Tiefe verringert hat. Die Anzahl der Individuen pro m<sup>2</sup> und auch der LAI waren im Jahr 2005 in 4 m Tiefe deutlich höher als bei LÜNING (1969). In den anderen Tiefen waren (nach der Effektgröße) keine Unterschiede zu verzeichnen. Daraus lässt sich schließen, dass im Jahr 2005 in 4 m ein verändertes Bild angetroffen wurde. Während in 4 m Tiefe in den Jahren 1965-67 nur 10 Ind./m<sup>2</sup> mit einem LAI von 1,6 vorhanden waren, was auf eine beginnende *L. hyperborea*-Parkvegetation schließen lässt, waren im Jahr 2005 in dieser Tiefenstufe 5mal so viele Individuen (51 Ind./m<sup>2</sup>) und ein fast 3mal höherer LAI von 4,5 vorhanden, also ein dichter *L. hyperborea*-Wald. Die Biomasseuntersuchung von LÜNING (1969) beinhaltet nur Werte bis zu einer Tiefe von 2 m, da jener davon ausgegangen war, dass sich das Maximum der Vegetation in dieser Tiefenstufe befand (LÜNING, mündl. Mitteilung 2005). Die zugrunde liegende Dissertation von 1968 (LÜNING, 1968) beinhaltet jedoch noch Gesamtbiomassewerte für 4 und 5 m Tiefe, die bis um ein 45faches niedriger liegen als 2005 (Tabelle 6).

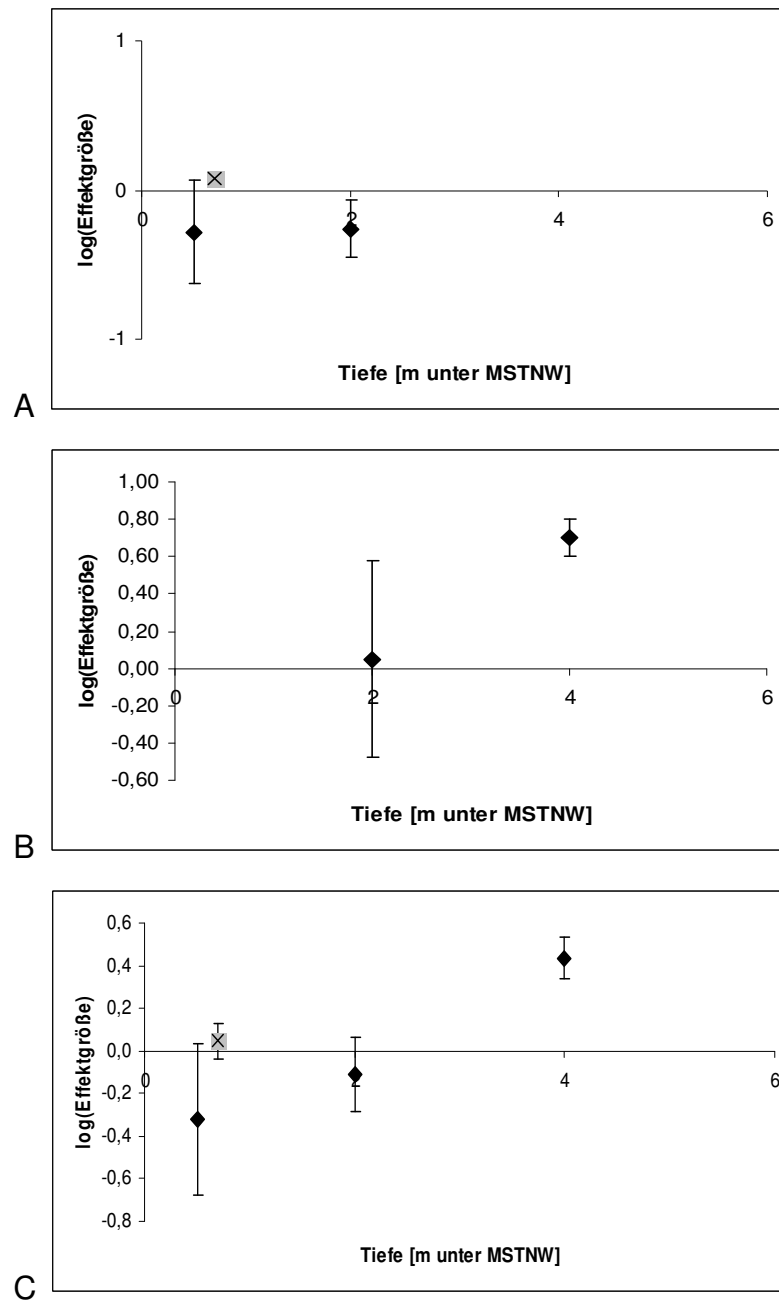


Abbildung 32: Effektgrößen für A: Frischgewicht, B: Individuen/m<sup>2</sup> und C: Phylloidflächenindex. schwarze Rhomben = *L. hyperborea*, graue Kreuze = *L. hyperborea* + *L. digitata* zusammen

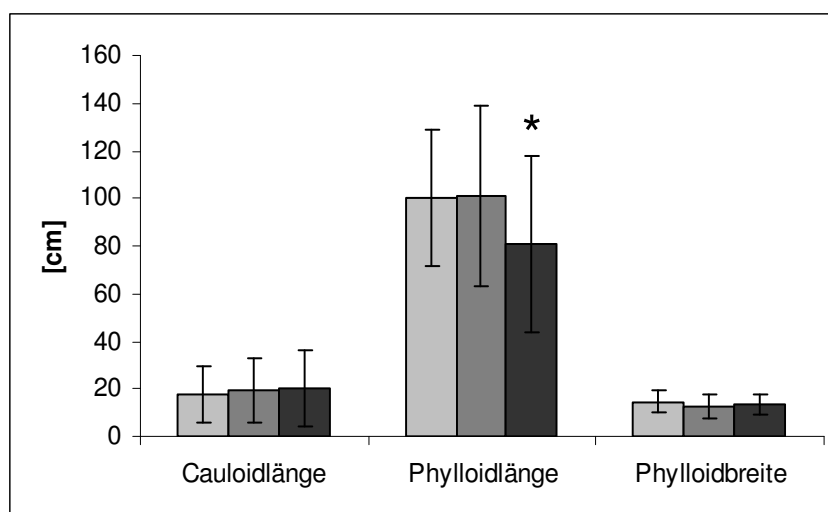
Tabelle 6: „Standing crop“ der *Laminaria*-Vegetation: Vergleich zwischen LÜNING (1968) (unveröffentlichte Daten der Doktorarbeit; weiß hinterlegt), LÜNING (1969) (gepunktet) und Ergebnissen dieser Arbeit (fett markiert und grau hinterlegt); - = keine Daten vorhanden; Abkürzungen: *L. dig* = *Laminaria digitata*, *L. hyp* = *Laminaria hyperborea*

| Art                           | Tiefe<br>[m unter<br>MSTNW] | Individuen/m² |      | Phylloid-<br>flächen-<br>index | Frischgewicht [kg/m²] |           |        | Trockengewicht [kg/m²] |           |        |
|-------------------------------|-----------------------------|---------------|------|--------------------------------|-----------------------|-----------|--------|------------------------|-----------|--------|
|                               |                             |               |      |                                | Cauloide              | Phylloide | gesamt | Cauloide               | Phylloide | gesamt |
|                               |                             |               |      |                                |                       |           |        |                        |           |        |
| <i>L. dig</i>                 | 0,2                         | 24            | 11,9 | -                              | -                     | 14        | 0,26   | 1,76                   | 2,02      |        |
|                               | 0,5                         | -             | 4,7  | 0,9                            | 4,7                   | 5,6       | -      | -                      | -         |        |
| <i>L. dig</i>                 | 0,5                         | 30            | 2,7  | 0,49                           | 2,74                  | 3,23      | 0,1    | 0,58                   | 0,68      |        |
| <i>L. hyp</i>                 | 0,5                         | 9,7           | 2,6  | 0,88                           | 2,54                  | 3,42      | 0,16   | 0,75                   | 0,91      |        |
| <i>L. dig</i> + <i>L. hyp</i> | 0,5                         | 40            | 5,3  | 1,37                           | 5,28                  | 6,65      | 0,26   | 1,33                   | 1,59      |        |
|                               |                             |               |      |                                |                       |           |        |                        |           |        |
| <i>L. hyp</i>                 | 2                           | 10            | -    | -                              | -                     | 6,1       | 0,34   | 0,77                   | 1,11      |        |
|                               | 2                           | 27            | 4,1  | 4                              | 7,1                   | 11,1      | -      | -                      | -         |        |
|                               | 2                           | 40,7          | 3,3  | 2,57                           | 3,81                  | 6,38      | 0,55   | 1,21                   | 1,76      |        |
|                               |                             |               |      |                                |                       |           |        |                        |           |        |
|                               | 4                           | 1    10       | 1,6  | -                              | -                     | 0,22      | 0,01   | 0,03                   | 0,04      |        |
|                               | 4                           | 51            | 4,4  | 4,13                           | 5,72                  | 9,86      | 0,66   | 1,19                   | 1,85      |        |
|                               |                             |               |      |                                |                       |           |        |                        |           |        |
|                               | 5                           | 0,9           | -    | -                              | -                     | 0,17      | 0,01   | 0,02                   | 0,03      |        |
|                               | 6                           | 22,3          | 1,3  | 1,56                           | 1,62                  | 3,18      | 0,26   | 0,4                    | 0,66      |        |
|                               |                             |               |      |                                |                       |           |        |                        |           |        |
|                               | 8                           | 18            | 0,3  | 0,27                           | 0,56                  | 0,83      | 0,06   | 0,17                   | 0,23      |        |

## 3.2 Phänologie der Sorusentwicklung bei *Laminaria digitata*

### 3.2.1 Morphometrische Messungen

Die markierten *Laminaria digitata*-Pflanzen wurden zu Beginn (April), in der Mitte (Juli) und zu Ende (November) des Untersuchungszeitraumes vermessen (Abbildung 33). Im Versuchszeitraum gingen 15 Pflanzen verloren, so dass von den 45 markierten Pflanzen zum Schluss nur noch 30 übrig blieben. Die untersuchten Pflanzen variierten vor allem hinsichtlich der Phylloidlänge, aber auch hinsichtlich Phylloidbreite und Cauloidlänge wiesen sie keine einheitlichen Größen auf. Sowohl die mittlere Cauloidlänge als auch die mittlere Phylloidbreite änderten sich im Zeitraum von April bis November nicht. Die mittlere Phylloidlänge nahm dagegen im Zeitraum von Juli bis November signifikant ab.



**Abbildung 33: Pflanzenmorphometrische Messungen an *Laminaria digitata* (Standort „Haus A“)** (hellgrau: April, n = 43; dunkelgrau: Juli, n = 38; schwarz: November, n = 30) (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung,  $p < 0,05$ , Tukey HSD)

Wie schon in Kapitel 4.1.2.2 erläutert, ist es nur bedingt möglich, das Alter einer Pflanze aufgrund der Cauloidlänge abzuschätzen. Innerhalb der Biomasseuntersuchungen bei *L. digitata* wurden Cauloidlängen  $> 20$  cm nur bei mehrjährigen Individuen gefunden. Die geringste Cauloidlänge bei mehrjährigen Individuen lag bei 10 cm. Die Cauloidlängen der für die Phänologie der Sorusentwicklung untersuchten und auch fertil gewordenen Individuen von *L. digitata*

lagen zwischen 4 und 44 cm und weisen auf ein wahrscheinliches Alter von  $\leq 1$  bis 4 Jahren hin.

In Abbildung 34 ist die Anzahl der Phylloidfinger der *L. digitata*-Individuen in Abhängigkeit vom Standort dargestellt. Am exponierten Standort „Haus A“ wurden signifikant mehr Phylloidfinger pro Pflanze gefunden als am geschützten Standort „Nord-Watt“.

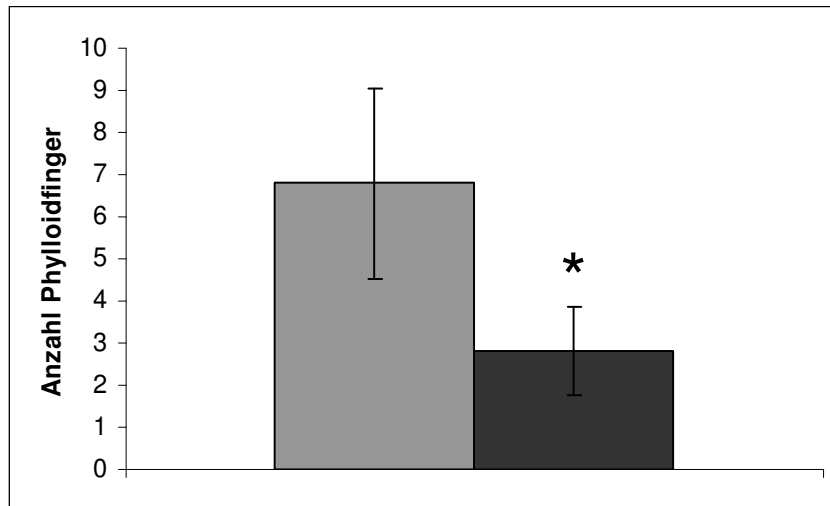


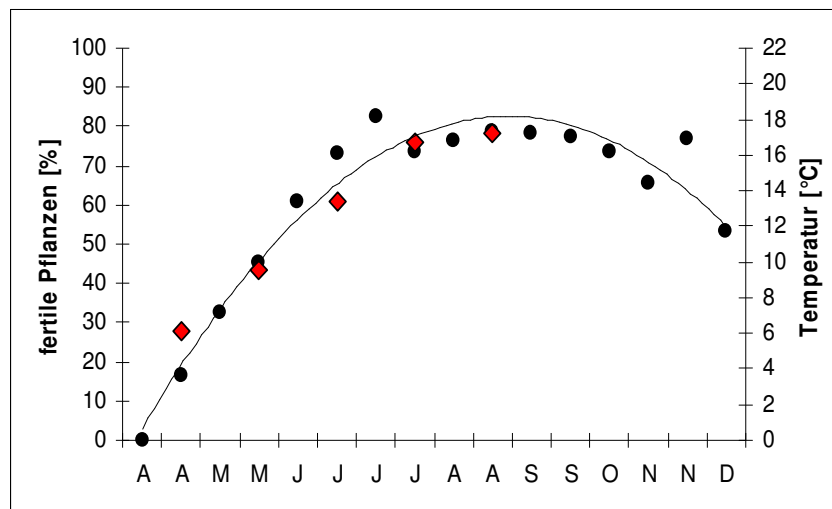
Abbildung 34: Anzahl der Phylloidfinger an den beiden Standorten „Haus A“ (hellgrau, n = 43) und „Nord-Watt“ (dunkelgrau, n = 23) zu Versuchsbeginn (Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung,  $p < 0,001$ , t-Test)

### 3.2.2 Sorusentwicklung über das Jahr

Nachfolgend wird nur die Sorusentwicklung am Standort „Haus A“ beschrieben. Der Verlauf der Entwicklung am Standort „Nord-Watt“ zeigte zwischen April und Ende Mai einen ähnlichen Verlauf bis zu einem Fertilitätsmaximum von 84 %, konnte aber ab Juli nicht weiter erhoben werden, da ab diesem Zeitpunkt der Großteil der Pflanzen verschwunden war und die restlichen Pflanzen erhebliche Fraßspuren aufwiesen bzw. degenerierten.

Die Sorusentwicklung von *Laminaria digitata* innerhalb der Vegetationsperiode April bis Dezember 2005 zeigte einen exponentiellen Anstieg der fertilen Pflanzen bis zu einem Maximum von 82,5 % im Juli und ein anschließendes Absinken der Fertilität auf 53,3 % Anfang Dezember (Abbildung 35). Anfang April war noch keine Pflanze

reproduktiv. Bereits zwei Wochen später wurde eine anfängliche Bildung von Sorusgewebe bei sieben von 43 Individuen verzeichnet. Zu diesem Zeitpunkt betrugen die Wasser-Oberflächentemperaturen zwischen 5,3 und 6,6 °C. Bis zum Juli konnte eine fortschreitende Ausbildung von Sporangien bei einem zunehmenden Anteil der untersuchten Pflanzen festgestellt werden, bis schließlich das Maximum von 82,5 % fertiler Pflanzen erreicht wurde (8.7.05). Danach hielt sich die Fertilitätskurve bis Ende September auf einem hohen Niveau von 70-80 % fertiler Pflanzen und sank darauf bis auf 53,3 % im Dezember ab. Auch die Wassertemperatur stieg im Juli (15.7.05) auf einen maximalen Tageswert von 18,1 °C. Das höchste Monatsmittel war im August mit 17,2 °C zu verzeichnen. Die Wassertemperatur- und die Fertilitäts-Kurve zeigen einen sehr ähnlichen Verlauf und eine signifikante Korrelation beider Kurven nach dem Spearman Rangtest ( $R = 0,876$ ,  $p < 0,0005$ ).

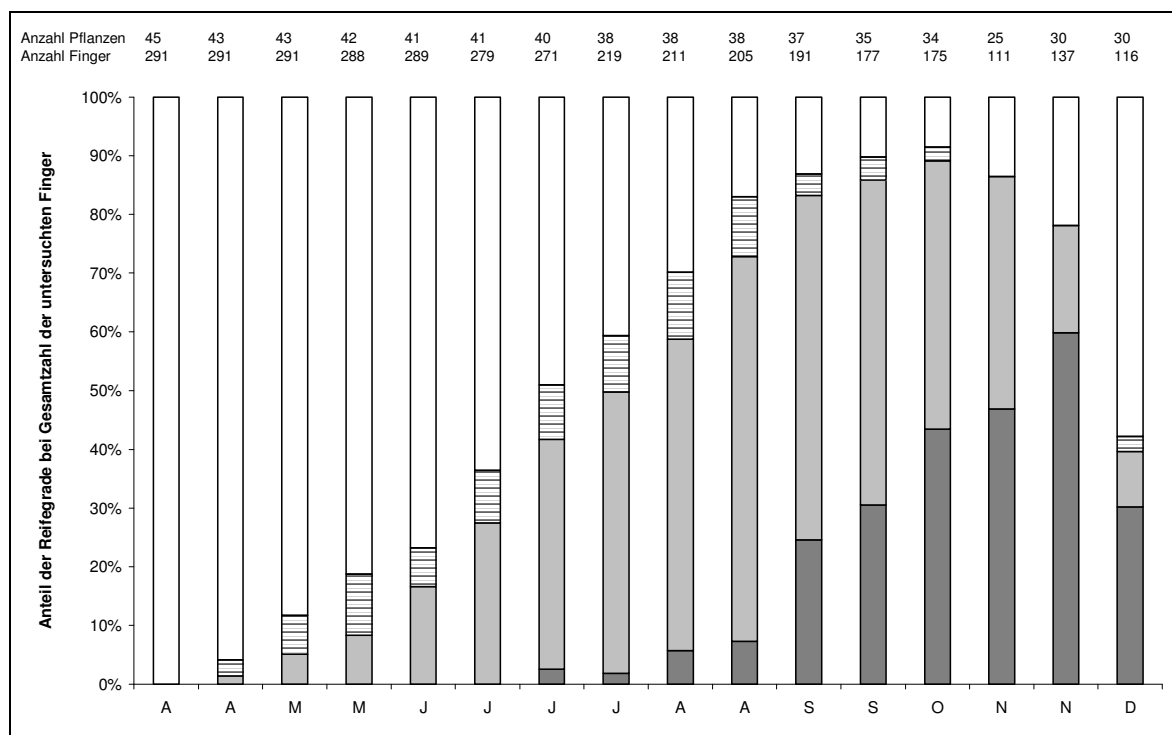


**Abbildung 35:** Sorentwicklung bei *Laminaria digitata* im Zeitraum von April bis Dezember 2005 (schwarze Punkte: fertile Pflanzen [%], graue Rhomben: Temperatur des Oberflächenwassers [°C], Monatsmittel (BUCHHOLZ et al., 2004; WILTSHIRE & MANLY, 2004; PANGAEA, 2004); ermittelte Regressionskurve für den Fertilitätsverlauf:  $y = -0,9021x^2 + 18,764x - 14,898$ ,  $R^2 = 0,9459$ )

### 3.2.3 Reifung

Zusätzlich zum allgemeinen Verlauf der Sorentwicklung wurde die Reifung der Sporangien semi-quantitativ verfolgt. In Abbildung 36 (Seite 70) ist der Anteil der verschiedenen kategorisierten Reifegrade (siehe Kapitel 2.2.3) an der Gesamtzahl der untersuchten Phylloidfinger dargestellt. Zu Beginn der Untersuchungen wurde bei

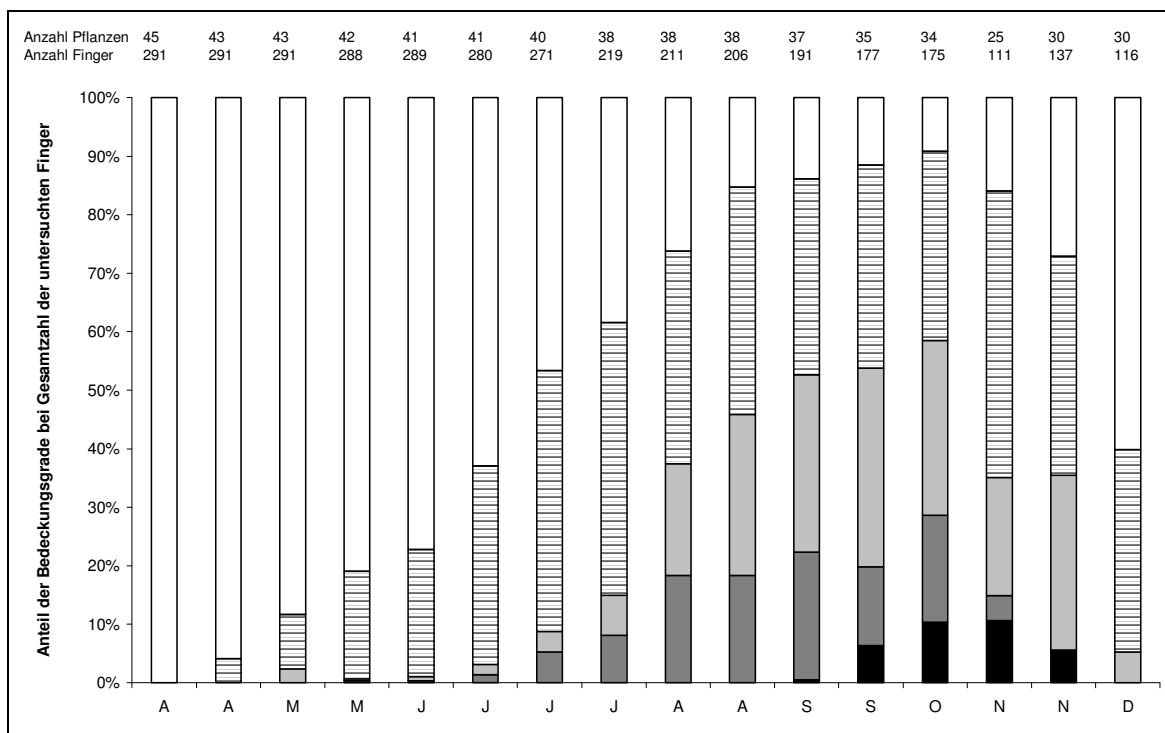
keiner untersuchten Pflanze Sorusgewebe nachgewiesen. Dementsprechend war der Reifegrad 0 zu 100 % vertreten. Bereits Ende April wurde erstes Sorusgewebe vorgefunden (Reifegrad 1). Über den gesamten Untersuchungszeitraum blieb der Anteil der Finger mit Sori des Reifegrades 1, die das Anfangsstadium des Sorusgewebes kennzeichnen, gering bis maximal 11 %. Nur im November gab es keine Finger, die ausschließlich den sich früh entwickelten Sorus (Reifegrad 1) trugen. Der Anteil von Pflanzen mit Phylloidfingern ohne nachweisbares Sorusgewebe (Reifegrad 0) wurde immer geringer: ab Anfang Juli waren es weniger als 50 %, ab Oktober dann unter 10 %. Danach stieg der Anteil wieder an und betrug zu Ende des Untersuchungs-zeitraumes 58 %. Der Reifegrad 2 mit einem voll entwickelten Sorus machte ab Anfang August einen Anteil > 50 % aus (bis zu 64 %), sank dann ab Oktober jedoch wieder auf relative Anteile von < 50 % ab. Der Reifegrad 3 mit Fingern, deren Sori bereits deutlich Zoosporen entlassen hatten, trat Anfang Juli zum ersten Mal auf und ab September mit über 25 % weiter in den Vordergrund. Ende November zeigte dann mehr als die Hälfte der untersuchten Finger (59 %) entlassenes Sorusgewebe. Im Dezember nahm dieser Anteil, wie bei allen anderen Soruskategorien, deutlich wieder ab (auf 28 %).



**Abbildung 36:** Anteil der Reifegrade an der Gesamtzahl der untersuchten Phylloidfinger (weiß = Reife 0, schraffiert = Reife 1, hellgrau = Reife 2, dunkelgrau = Reife 3; Reifegraderklärung siehe Material & Methoden, Kapitel 2.2.3)

### 3.2.4 Bedeckung

Wendet man den Blick von dem Verlauf der Sorusreifung zur flächenhaften Ausbreitung der Sori auf den Fingern zeigt sich folgendes Bild. Fertiles Gewebe wurde ausschließlich auf den Fingern des Phylloids gebildet. In Abbildung 37 (Seite 72) ist der Anteil der kategorisierten Bedeckungsgrade an der Gesamtzahl der untersuchten Phylloidfinger dargestellt. Zu Beginn der Untersuchungen im April konnte bei keiner untersuchten Pflanze Sorusgewebe nachgewiesen werden. Im Verlauf des Untersuchungszeitraumes wurde Sorusgewebe gebildet, welches dann anfänglich nur wenig Fläche auf wenigen Fingern aufwies. Der Anteil von Pflanzen mit Phylloidfingern ohne nachweisbares Sorusgewebe wurde immer geringer mit einem Minimum von 9 % im Oktober. Danach stieg der Anteil sterilen Gewebes wieder bis auf 60 % im Dezember an. Der Anteil der Finger mit einer geringen Sorusbedeckung von 1-25 % (Bedeckungsgrad 1) erreichte im Juli mit 45 % sein Maximum, während der Anteil Finger mit einem mittleren Bedeckungsgrad von 26-50 % (Bedeckungsgrad 2) ab Anfang August weiter hervortrat und Ende September mit 35 % sein Maximum erreichte. Die Ausbreitung der fertilen Fläche auf den Phylloidfingern erfolgte bis Ende Juli relativ zögerlich. Bis zu diesem Zeitpunkt wiesen maximal 15 % der Finger eine Bedeckung durch fertiles Gewebe von maximal 50 % auf. Ab Ende Juli nahm dieser Anteil zu. Mit 37 % hatte sich die Anzahl der Finger, die fertiles Gewebe bis zu einer bedeckenden Größe von 50 % aufwiesen, im August mehr als verdoppelt. Ab Anfang September fanden sich erstmals Pflanzen, deren Finger teilweise zu 76-100 % mit Sporangiangewebe bedeckt waren. Diese flächenhafte Ausprägung der Sori blieb jedoch im weiteren Verlauf mit maximal 10 % der Finger gering. Eine tatsächliche Bedeckung der Finger mit 100 % Sorus wurde in keinem Fall beobachtet. Am häufigsten blieben durchgehend Finger, die nur zu einem Anteil von 1-25 % Sorus bedeckt waren, gefolgt von der nächst höheren Bedeckungsklasse 26-50 %. Die flächige Ausbreitung der verschiedenen Sorusreifegrade wurde nicht quantifiziert, so dass hierzu keine Aussagen gemacht werden können.



**Abbildung 37:** Anteil der Bedeckungsgrade an der Gesamtzahl der untersuchten Phylloidfinger (weiß = Bedeckungsgrad 0; schraffiert = Bedeckungsgrad 1: 1-25 %; hellgrau = Bedeckungsgrad 2: 26-50 %; dunkelgrau = Bedeckungsgrad 3: 51-75 %; schwarz = Bedeckungsgrad 4: 76-100 %)

## IV. Diskussion

### 4.1 Methoden

#### **Sammelstrategie und Stichprobenumfang**

Die in vorliegender Arbeit angewandte Methode ist die “stratified sampling strategy“. Bei dieser Methode wird zuerst ein Transekt (vertikal oder auch entlang der Küstenlinie) semi-quantitativ beprobt und dieses aufgrund der vorherrschenden Vegetation in verschiedene Zonen (Strata) eingeteilt. Danach werden innerhalb jeder identifizierten Zone mindestens drei Rahmen quantitativ oder semi-quantitativ ausgezählt bzw. abgeerntet (KAUTSKY, 1995). Die semi-quantitative Abschätzung scheint subjektiv zu sein, doch zeigten wiederholte Versuche, dass diese Methode sowohl bearbeiterunabhängig wie auch replizierbar ist (DETHIER et al., 1993). So hat die Schätzung der prozentualen Bedeckung in Kategorien Vorteile gegenüber der Schätzung der genauen prozentualen Bedeckung mittels Zählrahmen, da die Kategorienzuordnung schneller durchzuführen und sehr robust ist. Dies ist speziell bei sublitoralen Arbeiten wichtig. Je nach Ziel der Untersuchungen ist die genaue prozentuale Schätzung der Bedeckung innerhalb eines bestimmten Zählrahmens aber sinnvoller. Diese ist genauer und lässt sich besser statistisch auswerten. In vorliegender Untersuchung wurde ein Zählrahmen benutzt, um in den sieben durch die semi-quantitative Analyse definierten Zonen einen Überblick über die dort vorherrschende Vegetation und deren prozentuale Bedeckung zu bekommen. Da ein Vergleich mit LÜNING (1970) gewährleistet werden sollte, wurden auf die von ihm verwendeten Methoden zurückgegriffen. Die Bedeckung des Bodens durch Algen wurde in LÜNING (1970) mit 1-m<sup>2</sup>-Zählrahmen und der Methode der lokalen Frequenz geschätzt.

Die Stichprobengröße, die sowohl für die quantitative Beprobung der Zonen mittels 1-m<sup>2</sup>- Zählrahmen wie auch für die Biomassebestimmungen innerhalb einer Tiefenstufe gewählt wurde, lag bei  $n = 3$ . Dies ist die minimale Anzahl, um statistische Analysen durchführen zu können. Aufgrund der begrenzten Zeit innerhalb einer Diplomarbeit war es zudem nicht möglich, einen größeren Stichprobenumfang zu bearbeiten. Die kleinste beprobte Fläche von  $3 \times 1 \text{ m}^2$  ist jedoch groß genug, um eine adäquate Abschätzung z. B. der jährlichen Produktion älterer *Laminaria*-Pflanzen zu erreichen

(SJØTUN et al., 1993). In vielen Monitoringansätzen für sublitorale Tauchtersuchungen wird ebenfalls die Stichprobengröße von  $n = 3$  verwendet (KAUTSKY; MOY; WALDAY; pers. Mitteilungen 2005), da die Zeit unter Wasser zu einem der limitierenden Faktoren der sublitoralen Arbeiten gehört.

### **Transekt: Abstandsmessungen**

An dem hier untersuchten sublitoralen Transekt T05-1 wurden 272 5-m-Abschnitte auf das Vorkommen der vegetationsbestimmenden Brauntange untersucht. Das Verfahren der 5-m-Abschnitte fand auch bei LÜNING (1970) und KAIN (1975) Anwendung und wurde deshalb zu Vergleichszwecken angewandt. In vorliegender Untersuchung wurde unter Wasser die Richtung anhand eines Kompasses bestimmt. Hierbei können Ungenauigkeiten bis zu mehreren Grad auftreten, doch wurde die „grobe“ Richtung eingehalten. Neben der Kompasspeilung spielt die Strömung eine große Rolle, da sie den Taucher in eine ungewollte Richtung abdriften lässt. Außerhalb des Schutzes der Mole in Bereichen größerer Tiefe traten mitunter starke Strömungen auf. So wurde der Tiefenbereich von 4 bis 6 m dreimal beprobt, um strömungsbedingte Abweichungen zu korrigieren (siehe Abbildung 3, Seite 20). Die 5-m-Abschnitte wurden jeweils mit einem Längenmaß von 2 m abgemessen, da dieses Maß unter Wasser gut handhabbar war. Mit dieser Methode war ein Abstand von 5 m  $\pm$  0,5 m möglich. In der Vergleichsuntersuchung von LÜNING (1970) wurde eine 200 m lange Leine verwendet, die alle 5 m markiert war. Diese Leine wurde, mit Gewichten beschwert und mit Bojen markiert, vom Boot aus ins Wasser gelassen. Transektleinen dieser Art können durch die Neigung des Substrates, durch Strömungen und/oder durch große *Laminaria* gekrümmt werden, so dass auch bei dieser Verfahrensweise Abstandsungenauigkeiten auftreten.

### **Transekt: Standtiefe der Algen**

Bei vorliegender Arbeit wurde die Tiefe mit einem digitalen Tiefenmesser bestimmt. Der Tiefenmesser wurde auf Höhe des Bodens gehalten und dann der Tiefenwert abgelesen. So wurden immer die Standtiefen der Algen ermittelt, auch wenn sich die Phylloide von großen Algen wie z. B. *Laminaria hyperborea* weit oberhalb dieser Tiefe befinden können. Diese jeweilige Standtiefe wurde für den Vergleich mit LÜNING (1969) herangezogen. Für die Berechnung der Biomassewerte und des Phylloidflächenindex' verwendete LÜNING (1969) jedoch die Tiefe der jeweiligen

Phylloidschicht. Dieses erscheint gerade im Fall des Phylloidflächenindex sinnvoll, da sich die Phylloide der bestandsbildenden *L. hyperborea* nicht am Boden, sondern bis zu über einem Meter darüber befinden. Für die Ermittlung der Tiefe der Phylloidschicht hat LÜNING (1969) die mittlere Cauloidlänge von der Standtiefe der Algen subtrahiert. Diese Herangehensweise ist jedoch nicht optimal, da der Mittelwert von Ausreißern und Extremwerten beeinflusst wird. Aus diesen Gründen wurde in dieser Untersuchung auf solch eine Vorgehensweise verzichtet, und alle Tiefenangaben beziehen sich auf die Standtiefe der jeweiligen Algen. Die Vergleichswerte von LÜNING (1969, 1970) geben in vorliegender Arbeit ebenfalls die Standtiefe und nicht die Tiefe der Phylloidschicht an.

In den Vergleichsuntersuchungen von LÜNING wurde zur Tiefenbestimmung ein Kapillartiefenmesser verwendet, der eine Genauigkeit von  $\pm 0,1$  m aufwies (LÜNING, 1969, 1970). Es ist jedoch nicht bekannt, bis zu welcher Tiefe dieser Tiefenmesser geeicht worden. Da er dem Boyle-Mariott-Gesetz ( $p \cdot V = \text{const.}$ ) folgt, können sich gerade in größeren Tiefen Ungenauigkeiten ergeben haben. Das Volumen in der Kapillare verringert sich in den oberen 10 Metern um 50 %, in den darauf folgenden 90 Metern jedoch nur noch um 20 % verringert, so dass eher im flachen Bereich genaue Werte angezeigt werden. Der in vorliegender Arbeit verwendete digitale Tiefenmesser wies eine Genauigkeit von  $\pm 0,4$  m auf (Werksangaben). So kann davon ausgegangen werden, dass sich die Tiefenangaben der beiden Arbeiten maximal  $\pm 0,5$  m unterscheiden.

### **Quantitative Bestimmung der Algenvegetation**

Zur quantitativen Bestimmung der Algenvegetation wurden sowohl die „lokale Frequenz“ nach GREIG-SMITH (1983) als auch die prozentuale Bedeckung für die jeweilige Algenart bestimmt. Aus Tabelle 10 (Anhang, Seite 117) wird ersichtlich, dass es z. T. erhebliche Unterschiede in den Ergebnissen dieser Methoden gibt. Im Fall der „lokalen Frequenz“ kann es vorkommen, dass eine Algenart mit kleinem Thallus mit je einem Individuum in jedem der Kleinquadrate auftritt (16/16, also 100 %). Die prozentuale Bodenbedeckung dieser Alge würde aber nur einen Schätzwert von 2 % ergeben. Solch ein großer Unterschied war z. B. bei *Chondrus crispus* in der Übergangszone von *Fucus serratus* und *Laminaria digitata* (Zone 2) oder auch bei *Brongniartella byssoides* (lokale Frequenz 95,8 %, Bedeckung 41,0 %) im *Laminaria*-Park (Zone 5) zu verzeichnen. Es besteht allerdings auch die Möglichkeit, dass der

Wert der prozentualen Bedeckung höher ist als der der lokalen Frequenz. *F. serratus* kam z. B. in einem Quadrat nicht in allen Kleinquadraten vor (lokale Frequenz 79,2 %), hatte aber eine prozentuale Bedeckung von 92,7 %. Ähnliches trat bei *L. digitata* (lokale Frequenz 21,9 %, Bedeckung 71,7 %) auf. Bei *L. hyperborea* waren häufig beide Werte ähnlich. Dies könnte an ihrem aufrecht stehenden, relativ unflexiblen Cauloid liegen. Dadurch kann diese Alge nur einen eingeschränkten Bereich in ihrem Umkreis mit ihrem Phylloid bedecken. Dagegen kann es bei *L. digitata* mit ihrem flexiblen Cauloid vorkommen, dass auch Bereiche weit außerhalb des Kleinquadrates bedeckt werden, in dem die Pflanze anhaftet. Es zeigt sich also, dass beide Methoden etwas anderes Ausagen. Kleine Arten, die aber regelmäßig vorkommen, werden so besser erfasst als mit der prozentualen Bedeckung. Außerdem ist die ‚lokale Frequenz‘ eine objektive Variable, die speziell in der Vegetation unterhalb des *Laminaria*-Gürtels gut anwendbar ist. Eine Kombination beider Erfassungsmethoden, wie in vorliegender Untersuchung angewendet, lässt detailliertere Aussagen zu. So lässt sich z. B. bei *L. hyperborea* (Abbildung 16 D, Seite 39) gut ablesen, dass bei einer prozentualen Bedeckung von weniger als 5 % zwar nur noch wenig Biomasse und ein kleiner Phylloidflächenindex vorhanden ist, die Art aber noch regelmäßig mit wahrscheinlich kleinen Individuen zu finden ist (lokale Frequenz 68-100 %). Die Angaben der prozentualen Bedeckung allein würden diese Aussage nicht zulassen. Heutzutage wird bei Vegetationsaufnahmen im Allgemeinen der prozentuale Bedeckungsgrad betrachtet, für Folgeuntersuchungen wird aber weiterhin eine Kombination beider Methoden favorisiert.

### **Phylloidflächenindex**

Zur Erfassung des Phylloidflächenindex („leaf area index“, LAI) wurden von allen Phylloiden, die ein Frischgewicht > 100 g aufwiesen, Digitalphotos angefertigt und die Phylloidfläche automatisch ermittelt. Folgende Fehlerquellen traten auf: Zum einen ließen sich die Phylloide in frischem Zustand nicht ganz flach auf dem Boden ausbreiten, ohne dass z. B. Wellen entstanden. Auch kleine Überdeckungen ließen sich nicht immer ausschließen. Ein weiterer Fehler wurde durch eine variierende, leicht verzerrte Abbildung (Aufnahmewinkel  $\neq 90^\circ$ ) bedingt. In diesem Fall kam es vor allem in den Randbereichen des Bildes zu einer geringen Fehleinschätzung der Flächengröße. Trotz der genannten Fehlerquellen stellen die so berechneten

Flächengrößen und der daraus resultierende LAI eine gute Annäherung an die tatsächliche Größe der Phylloide dar. LÜNING (1969) hatte zur Bestimmung des Phylloidflächenindex' die Phylloide der *Laminaria* in rechteckige Teilstücke geschnitten, passend aneinander gelegt und anschließend ausgemessen.

### **Altersbestimmung**

Das Alter der *Laminaria*-Individuen wurde durch Zählen der vorhandenen Altersringe in Cauloidquerschnitten bestimmt. LE JOLIS (1855; in KAIN, 1963) stellte dazu schon Mitte des vorletzten Jahrhunderts fest, dass die sichtbaren konzentrischen Kreise im Cauloid von *L. hyperborea* und die Anzahl der Hapterenringe ein Mittel für die Altersbestimmung sein können. PARKE (1948) bestätigte, dass die dunklen Ringe im Cauloid jährlich in der Zeit mit langsamem Wachstum auftreten und so eine gute Methode zur Altersbestimmung bei *Laminaria saccharina* sind. SCHAFFELKE (1993) zeigte dann für *L. hyperborea*, dass - synchronisiert durch den Jahresgang der Photoperiode - jeweils ein Phylloid pro Jahr angelegt wurde, was für jährliche Wachstumsringe spricht. Da das Wachstum bei *L. hyperborea* im Sommer drastisch bis auf Null reduziert wird (‚Dormanz‘) (LÜNING, 1971, 1982), ist eine Anlage von jährlichen Wachstumsringen hier sehr wahrscheinlich. Eine solche Altersbestimmung wird jedoch nur für Pflanzen bis zu einem Alter von mindestens 4 Jahren als zuverlässig angesehen (KAIN, 1963; BORUM et al., 2002). Da es jedoch keine andere verlässliche Methode zur Altersbestimmung gibt, findet diese auch für ältere Pflanzen allgemeine Verwendung (KAIN, 1963; PÉREZ, 1970; GUNNARSSON, 1991; SJØTUN, 2004). Querschnitte werden kurz oberhalb der letzten Haptere angesetzt. Da gerade bei alten Pflanzen große Rhizoide vorhanden sind ist es möglich, dass eine Anlage von jungen neuen Wachstumslinien nicht sichtbar ist, und somit nicht erfasst wird. Durch Longitudinalschnitte kann dieses Problem umgangen werden (KAIN, 1963). Nach Vergleich beider Methoden wurde in vorliegender Untersuchung jedoch die Querschnitt-Methode angewendet, da hierdurch die Ringe wesentlich besser zu erkennen waren. Bei der Altersbestimmung der *Laminaria*-Individuen durch Zählen von Jahresringen können folgende Fehlerquellen auftreten (KAIN, 1967):

1. Aufgrund von Beeinträchtigungen und Störungen tritt - unabhängig von der Jahreszeit - langsames Wachstum und somit dunkle Ringe im Cauloid auf, so dass mehr Ringe vorhanden sein können als es nach dem tatsächlichen Alter der Pflanze sein dürfte.

2. Das Wachstum kann auch in der Nicht-Wachstumsphase so groß sein, dass keine sichtbaren Ringe entstehen. Dies geschieht vermehrt bei jüngeren Pflanzen, ist bei *L. hyperborea* jedoch nicht anzunehmen.
3. Alte Pflanzen produzieren kein erkennbares sekundäres Gewebe mehr während der Wachstumsphase, so dass keine Altersringe angelegt werden, und folglich die Pflanze älter ist als die Anzahl der Altersringe zeigt.

## 4.2 Vertikalverteilung des Makrophytobenthos

### Vertikalverteilung der *Laminaria*-Arten

Das Vorkommen und die Bedeckung der vegetationsbestimmenden Brauntange sowie ihrer Tiefengrenzen wurde an 272 5-m-Abschnitten in einem Tiefenbereich zwischen +0,9 und -13,5 m (Bezug MSTNW) untersucht. In der Vergleichsarbeit (LÜNING, 1970), deren zugrunde liegende Untersuchungen zwischen 1965 und 1967 angefertigt wurden, standen 379 5-m-Abschnitte aus fünf Transekten aus einem geringeren Tiefenbereich zwischen +0,2 und -3,0 m der Auswertung zur Verfügung. Unterhalb dieses Bereiches (-3,0 bis -8,3 m) wurden weitere 158 Abschnitte untersucht (LÜNING, unveröffentlicht). Somit ist die Repräsentation der Vegetation in diesem Bereich bei LÜNING (1970) höher als in vorliegender Arbeit. Aus Abbildung 2 (Abbildung 14, Seite 34) wird ersichtlich, dass in der Untersuchung von 2005 ein ähnliches Tiefenprofil angetroffen wurde wie bei der Untersuchung von 1965-67 (LÜNING, 1970, Abb. 9). Auch die Abfolge der Vegetationszonen und deren Ausdehnung waren größtenteils vergleichbar. Doch auch wenn Ähnlichkeiten zwischen beiden Arbeiten auftraten, so wurden zum Teil erhebliche Unterschiede sowohl in der qualitativen Zusammensetzung der Algenvegetation wie auch in deren Tiefengrenzen festgestellt. Bezüglich der Reinvegetationen von *Fucus serratus* als auch von *Laminaria digitata* wurde eine Verschiebung in flachere Gebiete (nach oben) um etwa 1 m beobachtet. Von *L. saccharina* war 2005 keine Reinvegetation und auch keine Mischvegetation mit anderen *Laminaria*-Arten mehr vorhanden. Auch der Bereich, in dem *L. hyperborea* in Reinvegetation vorkam, hat sich im Vergleich zu 1965-67 um etwa 1 m nach oben verschoben. Zusätzlich wurde bei *L. hyperborea* eine enorme Ausbreitung in größere Tiefen auffällig. So erstreckte sich der

*Laminaria*-Wald 2005 bis in eine Tiefe von 6 m, und der *Laminaria*-Park bis in 8 m. Vor knapp 40 Jahren wurde der Wald nur bis in 4 m Tiefe, und der Park bis in 6 m Tiefe beobachtet. Nicht nur die quantitative Ausprägung in der Vertikalzonierung sondern auch die unterste Vorkommengrenze von *L. hyperborea* hat sich verändert. In den Jahren 1965-67 wurde diese Art an verschiedenen Standorten um die Insel nur bis maximal 8 m gesichtet (LÜNING, 1970), doch kam sie 2005 im Norden der Insel mit mehrjährigen Individuen bis in eine Tiefe von 10,5 m vor. Jungpflanzen (< 1 Jahr) wurden an diesem Transekt bis in eine Tiefe von 12,5 m gefunden.

In einem Zeitraum von über einem Jahrhundert berichteten sowohl HALLIER (1863), KUCKUCK (1894), NIENBURG (1925) als auch LÜNING (1970) von über 4 m langen Individuen der Braunalge *L. saccharina* auf Helgoland. HALLIER (1863, S.39) betonte dabei, dass diese „[...] bei weitem die gewöhnlichste der Helgoländer Algen [...]“ sei. Da die drei erstgenannten Autoren jedoch aufgrund technischer Schwierigkeiten nicht ins Sublitoral vorzudringen vermochten, ist es nicht verwunderlich, wenn die Art *L. hyperborea* vielleicht erwähnt, jedoch nicht unbedingt als häufig oder sogar vegetationsbestimmend bezeichnet wird. Die oben genannte Häufigkeit von *L. saccharina* konnte in vorliegender Untersuchung nicht mehr bestätigt werden. An dem untersuchten Transekt wurde diese Art nur selten angetroffen. Dabei handelte es sich fast durchweg um junge Pflanzen. Mehrjährige und somit große Individuen wurden nicht beobachtet. Dies entspricht Beobachtungen, die zwischen 1999 und 2005 bei diversen Wattgängen im Norden und Westen der Insel gemacht wurden (BARTSCH, pers. Mitteilung 2005). Aufgrund dessen konnte *L. saccharina* weder als vegetationsbestimmend noch als zonenbildend eingeordnet werden. Eine ähnliche Entwicklung mit zum Teil drastischen Bestandsverlusten ist für *L. saccharina* in Norwegen (MOY et al., 2003) und Frankreich (GIVERNAUD, 1989; COSSON, 1999) beschrieben worden. Große *L. saccharina*-Betten sind verschwunden und in Süd-Norwegen durch Rasen- bildende Algen oder in Frankreich durch andere vegetationsbestimmende Braunalgen wie *Sargassum muticum* ersetzt worden. Ob *L. saccharina* auf Helgoland wirklich seltener geworden ist, kann jedoch nicht abschließend gesagt werden. Es gibt Berichte von Tauchern (WANKE, pers. Mitteilung 2005; eigene Beobachtung 2005), dass nördlich der Düne im Bereich des so genannten „Kalberdans“ und der davon westlich liegenden Schichtköpfe noch große mehrjährige *L. saccharina*-Individuen wachsen. So ist das Vorkommen im Norden der Hauptinsel deutlich geringer geworden, doch ist diese Art auf Helgoland weiterhin

vorhanden, wie z. B. auch in den Hafenbereichen (DE KLUIJVER, 1997; BRANDT, pers. Mitteilung 2005). Deshalb bedarf die Populationsstruktur dieser Art weiterer Untersuchungen. Die im Norden der Insel beobachtete Abwesenheit von mehrjährigen Individuen von *L. saccharina* im Tiefenbereich um 1 m könnte auch eine Ursache für die Dominanz von *L. hyperborea* in diesem Tiefenbereich sein (s.o.). *L. hyperborea* und *L. saccharina* stehen in geringen Tiefen und bei unstabilem Substrat in Konkurrenz, wobei erstgenannte stabiles Substrat wie Fels(blöcke) und letztgenannte unstabiles Substrat wie Steine und Geröll bevorzugt (KAIN, 1962, 1975). Da *L. saccharina* 2005 nicht mehr vegetationsbestimmend vorhanden war, hat sich *L. hyperborea* weiter in flachere Gebiete ausgebreitet. *L. digitata* liegt aufgrund des flexiblen Cauloids flach am Boden und unterliegt somit im Konkurrenzkampf um das Lichtangebot (KAIN, 1975; LÜNING, 1985), so dass die von *L. saccharina* freigewordene Fläche nicht durch diese Art eingenommen wurde. Wo *L. hyperborea* nicht auftritt, kann auch *L. digitata* weit in das Sublitoral eindringen (JOHN, 1970; LÜNING, 1985). An den nordatlantischen Küsten kann die *Laminaria*-Vegetation bis in eine Tiefe von 25 bis 30 m vorstoßen (Tabelle 7). Dies wurde in der Bretagne (ERNST, 1955; CASTRIC-FEY et al., 1973), in Großbritannien (KAIN, 1977) und Norwegen (GRENAGER, 1953; SIVERTSEN, 1997) beobachtet. Aber auch in Kanada (CHAPMAN, o. J.) und Spitzbergen (VÖGELE, 1998) wurden Tiefen bis zu 20 m erreicht. Die geringste Tiefenverbreitung an europäischen Küsten findet man mit weniger als 10 m auf Helgoland (LÜNING, 1970; DE KLUIJVER, 1997), auch wenn sich diese nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung in den letzten fast 40 Jahren um mehr als zwei Meter nach unten verschoben hat.

Tabelle 7: Vergleich von Tiefenangaben für *Laminaria*-Vegetationen an nordatlantischen Küsten

| Region      | Autor                     | Tiefe  |
|-------------|---------------------------|--------|
| Bretagne    | Ernst (1955)              | 25 m   |
|             | L'Hardy-Halos (1972)      | 22 m   |
|             | Castric-Fey et al. (1973) | 30 m   |
|             | Sheppard (1978)           | 19 m   |
| Grönland    | Borum et al. (2002)       | 20 m   |
| Helgoland   | Lüning (1968, 1970)       | 8 m    |
|             | de Kluijver (1997)        | 8,7 m  |
|             | vorliegende Untersuchung  | 10,5 m |
| Island      | Gunnarsson (1991)         | 19 m   |
| Kalifornien | Neushul (1967)            | 6 m    |
| Kanada      | Chapman (o. J.)           | 20 m   |
|             | Smith (1967)              | 7,5 m  |
| Norwegen    | Grenager (1953)           | 25 m   |
|             | Sivertsen (1997)          | 25 m   |
| Schottland  | Kitching (1941)           | 12 m   |
|             | Kain (1960)               | 14 m   |
|             | Norton & Milburn (1972)   | 27 m   |
|             | Jupp & Drew (1974)        | 15 m   |
|             | Norton et al. (1977)      | 17,5 m |
|             | Kain (1977)               | 27 m   |
| Spitzbergen | Vögele (1998)             | 19,5 m |

Der auf Helgoland vorherrschende Wassertyp ist Jerlov 7 (mäßig-trübes Küstenwasser), bei gutem Wetter und damit klarer Sicht teilweise auch Jerlov 5 (LÜNING & DRING, 1979), welches mit den Angaben für Laminariales (8 m) und tiefste Krustenalgen (15 m) von 1965-67 übereinstimmte. Jedoch hat die SECCHI-Tiefe in den letzten 37 Jahren kontinuierlich um 1 bis 2 m zugenommen (WILTSHIRE & MANLY, 2004). Dies ist ein Indiz für eine mögliche dauerhafte Verschiebung zu Wassertyp Jerlov 5. Nach LÜNING & DRING (1979) sind in diesem Wassertyp die untersten Grenzen der Laminariales bei etwa 12 m und die der mehrzelligen Algen bei etwa 20 m anzutreffen. Diese Werte stimmen gut mit aktuellen Angaben für Laminariales (10,5 m; vorliegende Untersuchung) und für Krustenalgen (23 m; DE KLUIJVER, 1997) überein. Demnach ist das Wasser klarer geworden, so dass das Licht tiefer in die Wassersäule eindringen kann, und sich vermutlich auch die Kompensationstiefen - Tiefenbereiche in denen die Strahlung gerade ausreicht, um die Respirationsverluste auszugleichen - für alle Tiefenalgen sowie *Laminaria* sp. in größere Tiefen verschoben haben. Dadurch wird erklärt, warum Algenarten auf Helgoland nun in größeren Tiefen zu finden sind als in den Jahren 1965-67. Aber auch die UV-Strahlung, die durch den Abbau der stratosphärischen Ozonschicht über den polaren Gebieten auf der Erdoberfläche zugenommen hat, ist bestimmend für die

Vertikalverteilung von Makroalgen (BISCHOF et al., 1998), und könnte hier eine Rolle spielen.

Die 5-m-Abschnitte wurden auch auf die Braunalge *Sargassum muticum* untersucht. Diese ist 1988 zum ersten Mal auf Helgoland beobachtet worden, hat sich seit 1990 dort etabliert (KORNMANN & SAHLING, 1994; BARTSCH & KUHLENKAMP, 2000) und ist zu einem bestimmenden Aspekt in den Prielen des unteren Eulitorals und im oberen Sublitoral geworden. Innerhalb des untersuchten Transektes trat diese Alge jedoch selten auf (an 5 % der Abschnitte). Aus diesem Grund wurde sie nicht als vegetationsbestimmend und zonenbildend angesehen. In der späteren genaueren quantitativen Analyse mittels der 1-m<sup>2</sup>-Quadrante stellte sich zudem heraus, dass diese Art nur in vier von 24 Probequadraten mit einer maximalen prozentualen Bedeckung von 5 % auftrat. Hierzu muss angemerkt werden, dass der Bedeckungsgrad von der vorherrschenden Wassertiefe abhängig ist. *Sargassum muticum* verfügt über „Blasen“, die als Auftriebskörper fungieren, so dass bei höherem Wasserstand die Pflanze im Wasser aufrecht steht. Bei niedrigem Wasserstand erscheint diese Alge nur noch als dichte Algenmatte und kann aufgrund dessen eine höhere prozentuale Bedeckung des Bodens erreichen.

Von anderen Regionen - vor allem der Ostsee, aber auch dem Westatlantik - gibt es ebenfalls Berichte zur Verschiebung der Tiefengrenzen, vor allem bei Algen der Ordnung Fucales. Doch berichteten diese Publikationen im Gegensatz zur vorliegenden Arbeit ausnahmslos von Verschiebungen in geringere Tiefen, die größtenteils durch Eutrophierung hervorgerufen wurden (BOKN & LEIN, 1978; KAUTSKY et al., 1986; VOGT & SCHRAMM, 1991; KAUTSKY, 1992; ERIKSSON et al., 1998; PEDERSEN & SNOEIJIS, 2001; MOORE et al., 2003). Zudem gibt es Angaben über qualitative und quantitative Veränderungen innerhalb der Braunalgengemeinschaften, die alle von verschlechterten Bedingungen und Rückgängen in den Beständen berichten (BOKN & LEIN, 1978; REISE et al., 1989; KAUTSKY, 1992; MUNDA, 1993; JOHANSSON et al., 1998; REISE, 2003; BERGER et al., 2004). Wenige Arbeiten erwähnen jedoch auch eine Biomassezunahme (KAWAI, 1997) bzw. eine Erholung nach Reduktion von Titaniumdioxidabfällen (BOKN et al., 1992).

### Vertikalverteilung der übrigen Algen

LÜNING (1970) fand 1965-67 an den fünf untersuchten Transekten P1-P5 insgesamt 63 Makrophytenarten im Unterwuchs der *Laminaria*-Vegetation und auch in größeren Tiefen unterhalb der geschlossenen Vegetation. Dafür untersuchte dieser 180 Punkte unter Wasser mittels Zählrahmen. Wies die zu untersuchende Felspartie oder etwa ein Felsklotz eine kleinere Fläche als 1 m<sup>2</sup> auf, konnten nicht alle 16, sondern z. B. nur acht Kleinquadrate untersucht werden, so dass insgesamt 1232 Kleinquadrate aus diesen 180 Großquadraten zur Verfügung stehen (LÜNING, 1970). Zwischen 4 und 10 m, aber vor allem zwischen 6 und 8 m Tiefe kamen die in diesen Tiefenstufen wachsenden Arten zu üppiger Entfaltung. Unterhalb von 10 m Tiefe wurden neben Krustenalgen nur noch die beiden kleinwüchsigen Rotalgen-Arten *Erythrodermis traillii* (Holmes ex Batters) Guiry & Garbary und *Colaenema membranaceum* (Magnus) Woelkerling gefunden. Die Krustenvegetation endete in einer Tiefe von 15 m.

In vorliegender Untersuchung, in der nur ein Transekt mit 24 Quadraten beprobt wurde, kamen im Unterwuchs der *Laminaria*-Vegetation insgesamt 31 Algenarten vor. Diese große Differenz zu LÜNING (1970) ist zum einen darauf zurückzuführen, dass einige Arten wie *Monostroma* sp. Thuret, *Dumontia contorta* (S. G. Gmelin) und *Halosiphon tomentosus* (Lyngbye) Jaasund nur saisonal auftreten. Andere sind allgemein selten oder nur auf den Kalkklippen vor der Düne zu finden (*Derbesia marina* (Lyngbye) Kjellmann, *Gloiosiphonia capillaris* (Hudson) Carmichael, *Gymnogongrus crenulatus* (Turner) J. Agardh, *Tilopteris mertensii* (Turner) Kützing, *Tsengia bairdii* (Farlow) K. C. Fan & Y. P. Fan). *Codium fragile* (Suringar) Hariot ist bis jetzt nur aus dem Westen und den Hafenbereichen bekannt, dringt aber langsam nach Norden vor (BARTSCH, pers. Mitteilung). *Dictyota dichotoma* (Hudson) J. V. Lamouroux, *Halidrys siliquosa* (Linnaeus) Lynbye, *Plumaria plumosa* (Hudson) Kuntze, *Polysiphonia elongata* (Hudson) Sprengel sowie *Rhizoclonium tortuosum* (Dillwyn) Kützing wurden an anderen Standorten im Norden außerhalb des Transektes gesichtet. Die wenigen gefundenen Krustenalgen sind z. T. auf mangelnde Artenkenntnis zurückzuführen. Die Abwesenheit der anderen Arten hängt eventuell mit der im Gegensatz zu LÜNING (1970) geringen Anzahl der untersuchten Quadrate zusammen.

Pro Tiefenstufe wurden bis maximal 20 Arten beobachtet. In 4 m Tiefe war die geringste und in 10 m die größte Artendiversität vorhanden. In erstgenannter Tiefe

befand sich die Hauptbiomasse des *Laminaria*-Waldes mit Höchstwerten in Frisch- und Trockengewicht und Phylloidflächenindex. Somit war in dieser Tiefe unterhalb des Phylloiddaches nur ein geringer Prozentsatz des einfallenden Lichtes vorhanden (KITCHING, 1941; NORTON et al., 1977), welcher genutzt werden konnte, um durch Photosynthese Biomasse aufzubauen. Folglich waren in 4 m Tiefe sowohl die Artendiversität des Unterwuchses als auch deren Biomasse gering. Ähnliches gilt für die Tiefenstufen 0,5 und 2 m. Hier traten zwar mehr Arten im Unterwuchs auf, doch war deren Biomasse geringer als in jeder anderen untersuchten Tiefe. Auch *L. digitata* (in vorliegender Untersuchung in 0,5 m Tiefe) kann das einfallende Licht enorm verringern. Dabei kann das den Unterwuchsalgen zu Verfügung stehende Licht auf 50 % (KITCHING, 1941) und sogar auf 5 % (VÖGELE, 1998) reduziert werden. Dadurch waren die Unterwuchsalgen im dichten Wald insgesamt stärker lichtlimitiert als am unteren Rand des Waldes in größeren Tiefen (NEUSHUL, 1965; SJØTUN & FREDRIKSEN, 1995). Dies erklärt, warum sich der Unterwuchs erst ab 6 m - einer Tiefe, in der die Waldvegetation in eine Parkvegetation übergeht - entfalten konnte, und sowohl eine höhere Artendiversität (20 Arten in 10 m Tiefe) als auch eine größere Biomasse (0,91 kg FG/m<sup>2</sup> in 8 m Tiefe gegenüber 0,09 kg FG/m<sup>2</sup> in 0,5 und 2 m Tiefe) aufwies. Unterhalb einer Tiefe von 10 m (10-13,5 m) kamen in vorliegender Untersuchung neben den bei LÜNING (1970) erwähnten *E. traillii* und *C. membranaceum* weitere elf Arten vor, wobei *Bonnemaisonia hamifera* (*Trailliella*-Phase), *Brongniartella byssoides*, *Delesseria sanguinea*, *Halarachnion ligulatum*, *Lomentaria clavellosa* und *L. orcadensis* dominierten. Die unterste Grenze der mehrzelligen Algen (Krustenalgen) wurde nicht untersucht. Diese wird für Helgoland mit 23 m angegeben (DE KLUIJVER, 1997). An anderen nordeuropäischen Küsten dringen diese Arten jedoch weiter ins Sublitoral vor. So wurden die untersten Vertreter der mehrzelligen Algen in Schottland bei 36 m (NORTON & MILBURN, 1972), in der Bretagne bei 40 bis 47 m (CASTRIC-FEY et al., 1973) und in Kalifornien bei 53 m (NEUSHUL, 1965) beobachtet.

Insgesamt ergaben sich bei den in allen Tiefenstufen zusammen gefundenen Arten Verschiebungen der Tiefengrenze um bis zu 8 m (Abbildung 31, Seite 63). Dies war bei einer Grün-, drei Braun- und elf Rotalgen - demzufolge bei insgesamt 48 % der untersuchten Arten - zu beobachten. Auch dieser Sachverhalt ist wohl auf die Zunahme der SECCHI-Tiefe um 1-2 m zurückzuführen. Größere beobachtete Verschiebungen von über 2 m sind dadurch jedoch nicht zu erklären. Es ist möglich,

dass der mittlere SECCHI-Tiefen-Wert in diesem Fall nicht aussagekräftig genug ist. Eine genauere Betrachtung der saisonalen Entwicklung dieser Variable könnte hier Aufschluss darüber geben. Auch die oberen Verbreitungsgrenzen einiger Arten haben sich zwischen 1965-67 und 2005 geändert. Doch ist dieser Unterschied mit Vorsicht zu betrachten. Da in vorliegender Untersuchung im Vergleich zu LÜNING (1970) nur ein Transekt abgetaucht und beprobt wurde sind diese verschiedenen Angaben eventuell darauf zurückzuführen, dass die jeweiligen Arten nicht in den zufällig ausgewählten Probequadraten, aber vielleicht trotzdem in der entsprechenden Tiefe vorhanden waren. Die Hauptverbreitungstiefe, die in Abbildung 31 durch eine Box bzw. einen Vertikalstrich gekennzeichnet ist, wurde durch eine prozentuale Bedeckung des Bodens durch die jeweilige Alge von mindestens 5 % (~ 1 Kleinquadrat des Zählrahmens) definiert (LÜNING, pers. Mitteilung 2005). Sowohl bei LÜNING (1970) als auch in vorliegender Arbeit wurde diese Definition verwendet.

### **Epiphyten**

Langlebige Thalluspartien wie die Rhizoide und Cauloide von *Laminaria* sp. tragen einen größeren Epiphytenbewuchs als kurzlebige Partien wie die Phylloide (LÜNING, 1985; SCHULTZE et al., 1990). In diesem Zusammenhang wurde von bis zu 283 epiphytischen Tierarten und bis zu 8000 Individuen/Pflanze auf *L. hyperborea* vor Norwegen berichtet (CHRISTIE et al., 2003). Epiphytische Algen waren bei Helgoland mit maximal 29 Arten auf *Laminaria*-Thalli vertreten (SCHULTZE et al., 1990). Bei vorliegender Untersuchung wurde analog zu HALLIER (1863), WHITTICK (1983) und SCHULTZE et al. (1990) beobachtet, dass die Vertreter der Rhodophyceae (bei Helgoland v. a. *Membranoptera alata*, *Polysiphonia stricta* und *Delesseria sanguinea*) auf dem Cauloid dominierten und dort bis zu 50 % aller Algenarten ausmachten. Auch wurde aufgezeigt, dass die Bryozoenarten *Membranipora membranacea* und *Electra pilosa* die am häufigsten vertretenen Tiere waren. Dieses bestätigten auch KITCHING (1941), NORTON et al. (1977) und SCHULTZE et al. (1990). Ebenso wurden durch die Ergebnisse der vorliegenden Studie die von KITCHING (1941) als auch von MOY (pers. Mitteilung 2005) gemachten Beobachtungen bekräftigt, dass sich die Algenzusammensetzung auf dem oberen Cauloidabschnitt von der auf dem unteren Abschnitt unterscheidet. Hier spielt erneut die Langlebigkeit der Thalluspartien eine entscheidende Rolle. Das am Phylloidansatz befindliche Meristem der Algen gibt nach oben Gewebe an das Phylloid und nach unten an das Cauloid ab (VAN DEN

HOEK et al., 1993). Damit sind die Phylloidenden und die Cauloidbasis die ältesten Strukturen dieser Pflanzen. Deshalb waren in der Nähe des Rhizoids mehr Epiphytenarten zu finden als auf dem oberen phylloidnahen Abschnitt. Diese Aussage wird durch die Tatsache bekräftigt, dass mit zunehmendem Alter einer Pflanze signifikant mehr Taxa auf dem Cauloid gefunden wurden. Die Lichtverhältnisse scheinen bei der Anordnung auf dem Cauloid eine eher untergeordnete Rolle zu spielen, da es auch zwischen den einzelnen untersuchten Tiefenstufen keine signifikanten Unterschiede in der Anzahl der Taxa auf den Cauloiden gab. Der von SCHULTZE et al. (1990) beschriebene Fakt, dass *L. hyperborea* mehr epiphytische Arten auf sich beherbergt als *L. digitata* wurde mit der dieser Arbeit zugrunde liegenden Untersuchung ebenso bestätigt. Die von NORTON et al. (1977) beschriebene Beobachtung, dass einjährige Pflanzen keine Epibionten auf sich beheimaten, konnte in vorliegender Arbeit nur für Pflanzen bestätigt werden, deren Alter unterhalb von einem Jahr lag.

LÜNING (1970) beschrieb, dass unterhalb einer Tiefe von 4 m die Cauloide von *L. hyperborea* zum Teil sehr dicht mit Epiphyten besetzt waren. In größeren Tiefen, wie auch bei kleineren Individuen im *Laminaria*-Wald, wurden die Phylloide zunehmend von der Bryozoe *Membranipora membranacea* überzogen, da die infolge Lichtmangels langsam wachsende Alge diesem Konkurrenzkampf unterliegt (OTT, 1996). Auch 2005 war ein verstärkter Bewuchs der Phylloide durch genannte Bryozoe mit zunehmender Tiefe auffällig, der jedoch nicht quantifiziert wurde.

## 4.3 Quantitative Analyse der *Laminaria*-Vegetation

### Biomasse

Die Biomasse von bestandsbildenden und somit vegetationsbestimmenden *Laminaria*-Arten wurde vielfach untersucht (WALKER, 1950, 1954; MACFARLANE, 1952; GRENAGER, 1953, 1954; WALKER & RICHARDSON, 1957; MANN, 1972; JUPP & DREW, 1974; KAIN, 1977; SMITH, 1985, 1986; GUNNARSSON, 1991; VÖGELE, 1998; SJØTUN et al., 1998, 2004). Dabei wurde beobachtet, dass das Frischgewicht je nach Art und Region zwischen etwa 1 und 40 kg FG/m<sup>2</sup> lag. Der Standort Helgoland kann 2005 mit

maximal 9,9 kg FG/m<sup>2</sup> eher im unteren Bereich eingeordnet werden. Die produktivsten Gebiete liegen vor allem in Norwegen und Großbritannien.

**Tabelle 8: Vergleich der Biomasse verschiedener *Laminaria*-Arten an nordatlantischen Küsten**

| Region      | Autor                      | Art                                                                                     | Biomasse<br>[kg FG / m <sup>2</sup> ] |
|-------------|----------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------|
| Helgoland   | LÜNING (1968, 1969)        | <i>Laminaria digitata</i><br><i>Laminaria hyperborea</i><br><i>Laminaria saccharina</i> | 5,6-14<br>6,1-11,1<br>7,1             |
|             | vorliegende Untersuchung   | <i>Laminaria digitata</i><br><i>Laminaria hyperborea</i>                                | (3,3) *<br>9,9                        |
| Island      | GUNNARSSON (1991)          | <i>Laminaria digitata</i><br><i>Laminaria hyperborea</i>                                | (3,9) *<br>9                          |
| Kanada      | MACFARLANE (1952)          | <i>Laminaria longicruris</i>                                                            | 29                                    |
|             | MANN (1972)                | <i>Laminaria hyperborea</i>                                                             | 16                                    |
|             | SMITH (1985, 1986)         | <i>Laminaria hyperborea</i>                                                             | 2,3                                   |
| Norwegen    | GRENAGER (1954)            | <i>Laminaria digitata</i>                                                               | 5,6-39                                |
|             | SJØTUN (1998, 2004)        | <i>Laminaria digitata</i><br><i>Laminaria hyperborea</i>                                | 4,3-20,2<br>5-40                      |
| Schottland  | WALKER (1950, 1954)        | <i>Laminaria hyperborea</i>                                                             | 1,2-8                                 |
|             | WALKER & RICHARDSON (1957) | <i>Laminaria hyperborea</i>                                                             | 5                                     |
|             | JUPP & DREW (1974)         | <i>Laminaria hyperborea</i>                                                             | 7,7-20,4                              |
|             | KAIN (1977)                | <i>Laminaria hyperborea</i>                                                             | 10-23                                 |
| Spitzbergen | VÖGELE (1998)              | <i>Laminaria digitata</i>                                                               | > 1                                   |

\* In der untersuchten Tiefenstufe (0-0,5 m) waren keine *L. digitata*-Reinbestände vorhanden. Die Gesamtbiomasse der Laminariales betrug hier 13,7 (GUNNARSSON (1991) bzw. 6,6 kg FG/m<sup>2</sup> (vorliegende Arbeit).

Ein wesentliches Ergebnis der vorliegenden Arbeit war, dass sich bei Helgoland die Hauptbiomasse von *L. hyperborea* von 2 m im Juli 1967 (LÜNING, 1969) in eine Tiefe von 4 m im Juli/August 2005 verschoben hat. Während vor fast 40 Jahren in einer Tiefe von 2 m maximal 11,1 kg FG/m<sup>2</sup> Biomasse gefunden wurden, waren dort 2005 nur noch gut die Hälfte (6,4 kg FG/m<sup>2</sup>) zu finden. Das Maximum von 9,9 kg FG/m<sup>2</sup> befand sich in vorliegender Untersuchung in 4 m Tiefe. Unterhalb von 4 m wurde eine signifikante Abnahme der Biomasse beobachtet, doch selbst in 8 m wurde noch ein nicht zu vernachlässigender Wert von 0,8 kg FG/m<sup>2</sup> registriert. Somit hat sich die Laminarienvegetation sowohl in Vertikalausdehnung (s. o.) als auch hinsichtlich der Biomasse im Vergleich zu 1967 zum Teil sehr verändert. Bemerkenswert ist dabei die Biomasseabnahme in den Tiefenbereichen 1 und 2 m. Da durch die Abwesenheit von *L. saccharina* in 1 m Tiefe keine interspezifische Konkurrenz zwischen diesen beiden *Laminaria*-Arten mehr auftrat, wäre zu erwarten, dass sich dort die Biomasse von *L. hyperborea* als Folge einer Ausbreitung in flachere Gebiete erhöhte. Stattdessen nahm die Biomasse von *L. hyperborea* in 2 m Tiefe im Vergleich zu 1967 um 4,7 kg auf 6,38 kg FG/m<sup>2</sup> ab. Der Biomasseanteil der 2005 nicht mehr

angetroffenen *L. saccharina* betrug früher noch 7,1 kg FG/m<sup>2</sup> (LÜNING, 1969). Da demzufolge beide Arten eine Biomassereduktion von 43 bzw. 100 % aufwiesen, könnte dieses ein Zeichen für eine Veränderung und dadurch Verschlechterung der physikalischen Standortbedingungen für *L. saccharina* und *L. hyperborea* in 1-2 m Tiefe sein. Allerdings ist hier zu beachten, dass in Populationen natürliche Schwankungen auftreten können, die nicht von langfristigen Änderungen zu unterscheiden sind. Auch in Süd-Norwegen ist ein zum Teil drastischer Rückgang der Populationen von *L. saccharina* (MOY et al., 2003; VEA, pers. Mitteilung 2005) und auch *L. hyperborea* (VEA, pers. Mitteilung 2005) beobachtet worden. Eine in diesem Zusammenhang diskutierte Ursache sind hohe Wassertemperaturen. Die mittlere Wassertemperatur bei Helgoland ist in den letzten 40 Jahren über 1 °C gestiegen (WILTSHIRE & MANLY, 2004), und es wurden im letzten Jahrzehnt mehrere Sommer mit ungewöhnlich hohen Temperaturen bis zu 20 °C beobachtet. Diese hohe Oberflächentemperatur nähert sich bereits den experimentell bestimmten Überlebens-temperaturen von *L. hyperborea* (20-21 °C), *L. digitata* (20-22 °C) und *L. saccharina* (21-23 °C) (FORTES & LÜNING, 1980; BOLTON & LÜNING, 1982; TOM DIECK, 1992, 1993). Zusammen mit verbesserten Bedingungen in 4 m Tiefe durch eine erhöhte Klarheit des Wasserkörpers auf Helgoland könnte dies zu einem Ausweichen von *L. hyperborea* in größere Tiefen geführt haben.

In 2 m Tiefe wurden innerhalb der drei abgeernteten Quadrate sehr unterschiedliche Verteilungen hinsichtlich Individuenzahl, Altersstruktur, Phylloid-flächenindex und Biomasse beobachtet. Zwei der drei untersuchten Quadrate wiesen relativ niedrige und das dritte vergleichsweise hohe Werte auf. Wären die Werte der beiden erstgenannten Quadrate hinsichtlich der Biomasse für die untersuchte Tiefenstufe repräsentativ, wäre diese in 2 m geringer als in den Jahren 1967. Dies ist ein weiterer Hinweis dafür, dass eine Verschiebung des *Laminaria*-Waldes in größere Tiefen stattgefunden hat. Würde jedoch letztgenanntes Quadrat als repräsentativ für diese Tiefe angenommen, wäre die Biomasse in 2 m ähnlich der in 4 m Tiefe. In diesem Fall würden die 2005 erzielten Ergebnisse denen von 1967 (LÜNING, 1969) entsprechen. Das hieße, dass sich der *Laminaria*-Wald nicht nach unten verschoben sondern ausgebreitet hätte. Bei solch beobachteten Heterogenitäten innerhalb einer Tiefenstufe wäre es deshalb empfehlenswert, die Untersuchung zu vertiefen und den Stichprobenumfang zu vergrößern, um eine höhere Vertrauenswürdigkeit für die ermittelten Daten herbeizuführen.

Vergleicht man das FG und das TG der vorliegenden Untersuchung sowohl für die gesamte Biomasse als auch für Cauloide und Phylloide getrennt, so wird ersichtlich, dass gerade in 2 m Tiefe jeweils das TG verhältnismäßig höher ausfiel als in anderen Tiefenstufen. Dies könnte mit einer Anpassung an die mechanischen Beanspruchungen durch Wellenschlag erklärt werden. Die Pflanzen in 2 m Tiefe werden aufgrund der geringeren Tiefe eher von Wellenbewegungen erfasst, denen sie standhalten müssen.

Zusätzlich zu den 1969 publizierten Daten existieren weitere Daten zu Frisch- und Trockengewicht, Phylloidflächenindex und Individuenzahl aus LÜNING (1968) (Tabelle 6, Seite 66). Diese werden jedoch als nicht vertrauenswürdig eingestuft (LÜNING, pers. Mitteilung 2005) und somit hier nicht diskutiert.

### **Cauloidlänge**

LÜNING (1969, 1970) beschrieb für *L. hyperborea* auf Helgoland eine Zunahme der Cauloidlänge von 0,3 bis 4 m Tiefe. Im Jahr 2005 konnte dieser Verlauf nicht bestätigt werden. Es zeigte sich eher eine Abnahme der mittleren Cauloidlänge mit zunehmender Tiefe, wobei die längsten Cauloide in 2 m Tiefe gefunden wurden. Die in vorliegender Untersuchung gefundenen Höchstwerte für *L. hyperborea* und *L. digitata* lagen bei 123 bzw. 94 cm. In anderen nordostatlantischen Regionen wurden bei *L. hyperborea* bisher maximale Cauloidlängen von 90-140 cm gefunden (KAIN, 1963; SJØTUN & FREDRIKSEN, 1995, SJØTUN et al, 1998), bei *L. digitata* sogar von 270 cm (GRENAGER, 1953). In dichten Populationen wurden dabei größere Cauloidlängen beobachtet als in offenen (NORTON et al., 1977; SJØTUN et al, 1998). Ein solcher Zusammenhang wurde auch durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bestätigt. Gerade in 2 und 4 m Tiefe, den Tiefenstufen mit den größten Individuendichten (40,7 bzw. 50,0 Ind./m<sup>2</sup>), wurden die größten Cauloidlängen angetroffen. Ferner gab es einen Zusammenhang zwischen Alter und Cauloidlänge: Mit zunehmendem Alter der Pflanze waren längere Cauloide vorzufinden. Doch kann aufgrund dieser Tatsache nur bedingt aus einer vorliegenden Cauloidlänge das Alter der jeweiligen Pflanze abgeschätzt werden kann. Dieses wurde auch von JOHN (1970) festgestellt. Denn innerhalb einer Altersklasse kann eine sehr große Variation bezüglich der Cauloidlängen vorhanden sein, was die Altersabschätzung aufgrund der Cauloidlänge nahezu unmöglich macht (CHAPMAN, o. J.; GRENAGER, 1953).

## Phylloidflächenindex

Untersuchungen zum Phylloidflächenindex (LAI) von *Laminaria* sp. zeigten, dass sich dieser mit zunehmender Tiefe verringert (KAIN, 1962, 1977; LÜNING, 1969; JUPP & DREW, 1974; LÜNING & DRING, 1979). Auch in vorliegender Untersuchung konnte diese Beziehung bestätigt werden. Allerdings sind im Vergleich zu LÜNING (1969) Unterschiede in der vertikalen Ausprägung dieses Parameters zu verzeichnen. Die geschlossene *L. digitata*-Vegetation in 0,5 m Tiefe wies 1965-67 einen LAI von 4,7 auf. In vorliegender Arbeit wurde in entsprechender Tiefe nur eine Mischvegetation zwischen *L. digitata* und *L. hyperborea* vorgefunden, so dass der hier gemessene Phylloidflächenindex von 5,3 von Pflanzen beider Arten gebildet wurde. Sowohl *L. digitata* als auch *L. hyperborea* wiesen in dieser Tiefe jeweils einen LAI von 2,6 bzw. 2,7 auf. Der LAI für *L. hyperborea* sank 1965-67 unterhalb von 2 m Tiefe von 4,1 auf 1,6 ab. Solche eine Reduktion des LAI-Wertes um 60 % wurde im Jahr 2005 unterhalb von 4 m Tiefe beobachtet. Vom britischen Küstenbereich wurden Phylloidflächenindizes von 11 bis 12,7 berichtet (JUPP & DREW, 1974; KAIN, 1977). LÜNING & DRING (1979) definierten, dass der Laminarienwald unterhalb eines LAI von 1 in den von KITCHING (1941) erstmals erwähnten Park übergeht. Legt man diese Definition zugrunde, so erstreckte sich der Laminarienwald 2005 in eine Tiefe von mindestens 6 m, wo der LAI immer noch einen Wert von 1,3 erreichte. Erst in 8 m Tiefe wurden Werte unterhalb von 1 - also die Parkvegetation - erreicht. LÜNING (1969) fand schon in 4 m Tiefe niedrige Werte von 1,6, was darauf schließen lässt, dass die geschlossene Wald-Vegetation 1965-67 eine geringere vertikale Tiefenverbreitung hatte als 2005.

## Populationsdichte

Verschiedene Autoren (u. a. LÜNING, 1969; JUPP & DREW, 1974; SHEPPARD et al, 1978) berichteten, dass die Individuenzahl pro m<sup>2</sup> mit zunehmender Tiefe abnimmt. LÜNING (1969) beschrieb in diesem Zusammenhang eine Abnahme der mittleren Individuenzahl von 47 Ind./m<sup>2</sup> in 1,1 m Tiefe auf 0,9 Ind./m<sup>2</sup> in 5,5 m Tiefe. In vorliegender Untersuchung wurden die höchsten Populationsdichten von 40, 41 und maximal 51 Ind./m<sup>2</sup> in 0,5, 2 und 4 m Tiefe gefunden, wobei die Vegetation in 0,5 m Tiefe aus Individuen der Arten *L. digitata* (30 Ind./m<sup>2</sup>) und *L. hyperborea* (10 Ind./m<sup>2</sup>) bestand. Unterhalb von 4 m Tiefe nahm die Populationsdichte mit der Tiefe auf 18 Ind./m<sup>2</sup> in 8 m ab. Die hier aufgeführten Werte stimmen gut mit Angaben für *L.*

*hyperborea* an der französischen Kanalküste (SHEPPARD et al., 1978) und in Schottland (JUPP & DREW, 1974) überein. In anderen Untersuchungen wurden dagegen z. T. erheblich größere Populationsdichten beobachtet. SMITH (1967) berichtete von knapp 200 Ind./m<sup>2</sup> von *L. hyperborea* im walisischen und SJØTUN et al. (2004) für *L. digitata* sogar von bis zu 400 Ind./m<sup>2</sup> im norwegischen Küstenbereich. Auch hinsichtlich der Populationsdichte zeigte sich das bereits erwähnte Problem der unterschiedlichen Verteilung hinsichtlich der einzelnen untersuchten Parameter in einer Tiefe von 2 m. Wären die Werte der beiden Quadrate mit den allgemein niedrigeren Werten für die untersuchte Tiefenstufe repräsentativ, wäre die mittlere Individuenzahl in 2 m deutlich höher, da sich in diesen beiden Quadraten zwar kleinere, dafür aber viele Individuen (bis zu 68 Ind./m<sup>2</sup>) befanden. Im dritten untersuchten Quadrat befand sich nur eine geringe Anzahl sehr großer alter Pflanzen. Würde letztgenanntes Quadrat als repräsentativ für diese Tiefe angenommen, ergäbe sich eine wesentlich niedrigere Individuenzahl, und der „dichte“ Wald wäre nur in 4 m Tiefe zu finden. Der Begriff Laminarienwald wurde von KAIN (1962) über die Populationsdichte definiert und charakterisierte den Wald als Vegetation mit einer Populationsdichte von mindestens 30 Ind./m<sup>2</sup>. Nach dieser Definition wäre der Laminarienwald vor Helgoland 2005 bis zu einer Tiefe von 4 m anzutreffen. Allerdings hätte sich nach den Ergebnissen von LÜNING (1969) der Laminarienwald 1965-67 nur bis kurz unter das MSTNW bis in eine Tiefe von 0,5 m erstreckt. Diese Definition des Begriffes „Laminarienwald“ erscheint daher auf Helgoland nicht anwendbar. Die Definition über den Phylloidflächenindex erfasst die Situation besser.

### **Altersstruktur**

In vorliegender Untersuchung wurde bei Helgoland erstmals die Altersstruktur für *L. hyperborea* und *L. digitata* bestimmt. Für *L. hyperborea* wurde ein maximales Alter von 9 Jahren und für *L. digitata* ein maximales Alter von 4 Jahren festgestellt. KAIN (1977) und SJØTUN et al. (1993) fanden bis zu 20 Jahre alte Pflanzen von *L. hyperborea* und GUNNARSSON (1991) stellte vor Island bei Individuen dieser Art sogar ein Alter von 25 Jahren fest. Bei *L. digitata* wurde ein maximales Alter von 10 bis 11 Jahren beobachtet (GUNNARSSON, 1991; OLSEN et al., 2004). In einem gesunden Laminarienwald sind grundsätzlich alle Altersstufen vorhanden, wobei die Anzahl der jungen Pflanzen überwiegt (KAIN, 1963). Junge Pflanzen mit einem Alter von maximal

1 Jahr sind in flacherem Wasser dabei häufiger zu finden als in größeren Tiefen, und Pflanzen zwischen 2 und 6 Jahren sind eine wichtige Komponente aller untersuchten Tiefenstufen, während Individuen mit einem Alter von mehr als 7 Jahren selten auftreten (NORTON et al., 1977). Diese Zusammenhänge konnten in vorliegender Arbeit ebenfalls bestätigt werden. An der Verteilung der Altersstufen in verschiedenen Tiefen (Abbildung 30, Seite 60) wird erkennbar, dass in 4 m Tiefe anscheinend optimale Bedingungen für Pflanzenwachstum und Ausbildung eines *Laminaria*-Waldes herrschen, da alle Altersklassen gleich mäßig zwischen 10 und 25 % (relative Häufigkeit) vertreten waren (Ausnahme: die ältesten Pflanzen mit einem Alter von 9 Jahren). Jungpflanzen (Alter  $\leq 1$ ) waren hier im Gegensatz zu den anderen Tiefenstufen anteilig weniger vorhanden, was wahrscheinlich an den zahlreichen großen alten Pflanzen und der Beschattung durch den dadurch auftretenden hohen Phylloidflächenindex liegen könnte. Trotzdem machen sie mit 37 % den größten Anteil der Gesamtheit der in dieser Tiefe untersuchten Pflanzen aus, welches für ein gutes Rekrutierungsvermögen dieser Art in dieser Umgebung spricht. In 2, 6 und 8 m Tiefe überwiegen die Jungpflanzen weitaus deutlicher, in 2 m Tiefe machen sie sogar bis zu 73 % aus. Eine mögliche Ursache könnte die geringe Beschattung durch ältere große Pflanzen sein. Dafür spräche, dass in diesen Tiefenstufen ebenfalls geringere Phylloidflächenindizes beobachtet wurden. Allerdings scheinen in 2 m Tiefe die Standortbedingungen für ein langjähriges Überleben suboptimal zu sein. Für ältere Pflanzen scheinen die Standortbedingungen mit der Tiefe jedoch zunehmend schlechter zu werden, da in 6 m Tiefe nur noch maximal 5-jährige und in 8 m Tiefe nur noch maximal 4-jährige Pflanzen gefunden wurden. Die Altersverteilung von *L. digitata* in 0,5 m Tiefe ist ähnlich wie die von *L. hyperborea* in 8 m. Betrachtet man jedoch die Gesamtheit aller in 0,5 m vorkommenden *Laminaria*-Individuen, so ergibt sich ein ähnliches Muster wie bei *L. hyperborea* in 2 m Tiefe. Der große Anteil von Jungpflanzen in geringen Tiefen hängt eventuell mit der mechanischen Beanspruchung durch Wellenschlag zusammen. Junge und dadurch kleine Pflanzen weisen geringere Angriffsflächen auf und werden demzufolge nicht so beansprucht wie ältere größere Individuen. Diese werden schneller abgerissen (KAIN, 1963; eigene Beobachtung, 2005) und haben somit nur eine bedingte „Lebenserwartung“. Bei den mehrjährigen Individuen war das Durchschnittsalter in 8 m Tiefe signifikant geringer als in 0,5 m Tiefe. Ein weiterer

Zusammenhang zwischen dem Durchschnittsalter der Pflanzen und der jeweiligen Vorkommenstiefe konnte ansonsten nicht hergestellt werden.

KAIN (1967) stellte in Frage, ob ältere Pflanzen noch soviel sekundäres Gewebe bilden (können), um einen sichtbaren Altersring zu produzieren. Wenn diese Vermutung stimmt, ist das jeweils angegebene Alter nur ein Mindestalter welches vielleicht sogar weit überschritten werden kann. Es wäre daher möglich, dass die in größeren Tiefen angetroffenen Pflanzen, aber natürlich auch die im flachen Bereich wachsenden Individuen, ein höheres Alter aufweisen als hier aufgeführt.

#### **4.4 Phänologie der Sorusentwicklung von *L. digitata***

Dies ist eine erstmalig genaue Untersuchung der Phänologie der Sorusentwicklung der Braunalge *Laminaria digitata* bei Helgoland.

Die Häufigkeit von Sorusgewebe auf den einzelnen Fingern nahm dabei mit fortschreitender Zeit zu, ebenso wie die Reife und die Größe der einzelnen Sori. Die Abschätzung der Reifegrade erfolgte dabei gemäß vier Kategorien (siehe Abbildung 9 bis Abbildung 12, Seite 28). Wenn mehrere Reifegrade auf einem Finger vorkamen, so wurde derjenige für diesen Finger angegeben, der den größten Anteil ausmachte. Dabei war zu beobachten, dass vom distalen zum proximalen Ende der Finger oft die Reihenfolge Reife 3, 2 und dann 1 auftrat. Das bedeutet, dass das Sorusgewebe am distalen Ende eher reif wurde, und dieser Prozess dann zum proximalen Ende fortschritt. Auch LÜNING et al. (2000) machten die Beobachtung, dass die jüngeren, näher am Meristem befindlichen Gewebeabschnitte - aufgrund eines Inhibitors der Sporangienbildung - länger sorusfrei blieben. Mit der Zusammenfassung mehrerer Reifegrade zu einem Wert wurden in vorliegender Untersuchung jedoch höhere und niedrigere Reifegrade mit geringerer Ausprägung ignoriert. Auch die Bedeckung der einzelnen Phylloidfinger der untersuchten Pflanzen durch Sori wurde untersucht. Die Abschätzung dieser Bedeckung wurde ebenfalls in vier Kategorien vorgenommen. Dabei wurde festgestellt, dass die Sori mit fortlaufender Zeit größer wurden und meistens zwischen 1 und 50 % des Fingers bedeckten. In vorliegender Untersuchung betrug die maximale Bedeckung der Finger zwischen 76 und 100 %, welches jedoch selten beobachtet wurde. Davon berichtet auch KAIN (1975), die bei *L. hyperborea* feststellte, dass der Sorus gewöhnlich unter

50 % des Phylloids bedeckt, bei größeren Pflanzen aber auch eine Sorusbedeckung von bis zu 90 % auftreten kann. Auch in vorliegender Arbeit traten die größten Sori bei Pflanzen mit Längen von insgesamt 120-190 cm auf, was darauf schließen lässt, dass ältere Pflanzen mehr Sorus produzieren. Pflanzen, die in vorliegender Untersuchung fertil wurden, hatten eine Mindestcauloidlänge von 4 cm. KAIN (1975) berichtete in diesem Zusammenhang über eine Mindestcauloidlänge von 6 cm bei *L. hyperborea*. Eine Aussage über die wirkliche prozentuale Bedeckung durch den Sorus ist durch die Einteilung in Kategorien natürlich nur bedingt gegeben, da jede Kategorie sehr große Bereiche abdeckt (v. a. 1-25 %). Hier wären andere Klasseneinteilungen eventuell sinnvoller gewesen, da es in der Klasse 1-25 % zu einer Vergrößerung des Sorus um 2500 %, in den anderen Klassen jedoch nur noch um 200-130 % kommt. Da allerdings nur ein Überblick über den Verlauf der Phänologie der Sorentwicklung und keine genaue quantitative Analyse dieses Prozesses im Vordergrund stand, wird trotz möglicher Unzulänglichkeiten der Methodik die Dynamik der Sorusbildung bei *L. digitata* erkennbar.

Wie an den Ergebnissen der morphometrischen Messungen zu sehen, änderte sich weder die Cauloidlänge noch die Phylloidbreite signifikant. Doch innerhalb der Phylloidlänge ist ein signifikanter Unterschied von April und Juli bis November zu verzeichnen. Dies ist auf die Disintegration des alternden Gewebes am distalen Ende der Phylloidfinger zurückzuführen. Auch häufig beobachteter Fraß oder Abriss von Teilen oder des gesamten Phylloidfingers bewirkten eine Verminderung der berechneten Durchschnittslänge des Phylloids. Am Standort „Haus A“ wurden zu Untersuchungsbeginn signifikant mehr Finger pro Pflanze gefunden als am Standort „N-Watt“. Dies weist darauf hin, dass der erstgenannte einem wellenexponierten, und der letztgenannte einem geschützteren Standort entspricht (SJØTUN & FREDRIKSEN, 1995).

Ab Anfang Juli wurde verstärkter Fraßdruck von Schnecken (*Littorina* ssp. und *Lacuna* ssp.) auf das Sorusgewebe beobachtet. Häufig wurde festgestellt, dass in Bereichen, in denen bei einer vorherigen Aufnahme noch fertiles Gewebe vorhanden war, der Sorus inzwischen nicht mehr existierte. Das Sorusgewebe mit den in ihm befindlichen Zoosporen hat einen höheren Gehalt an Lipiden als das umgebende Gewebe (BRZEZINSKI et al., 1993). Vermutlich ziehen Grazer deshalb dieses Gewebe dem von Cauloid, Meristem oder sterilem Phylloid vor.

Eine Sorusbildung konnte zwischen April und Dezember 2005 beobachtet werden. Das Maximum fertiler Pflanzen betrug dabei 82,5 bzw. 84 %, welches mit Beobachtungen von VAN PATTEN & YARISH (1993) übereinstimmt. KORNMAN & SAHLING (1977) fanden auf Helgoland nur zwischen Juni und Oktober Sori auf Phylloiden von *Laminaria digitata*, doch LÜNING (1982) beobachtete ebenfalls fertile Pflanzen von Mai bis (Mitte) Dezember. Zu beachten ist hierbei, dass die Sorusbildung nicht mit einer Zoosporenentlassung gleichzusetzen ist. Schon öfter traten Schwierigkeiten bei der Zoosporenentlassung auf (BUCHHOLZ, GRUBER, ROLEDA; pers. Mitteilungen).

Im Hinblick auf die Sorusbildung bei *Laminaria digitata* wird eine Temperaturabhängigkeit in Betracht gezogen. Die südwärtige Ausbreitung von *L. digitata* an der östlichen Nordatlantik-Küste ist möglicherweise durch eine reduzierte Reife der Gametophyten bei Wintertemperaturen größer als 10 °C limitiert, während hohe Sommertemperaturen die südwärtige Ausbreitung an der westatlantischen Küste bedingen (VAN DEN HOEK, 1982). In vorliegender Untersuchung fanden sich fertile Pflanzen erst nach Perioden mit Wassertemperaturen zwischen 5,2 und 6,7 °C. Unveröffentlichte Ergebnisse von BARTSCH zeigten, dass es ab 18 °C zu einer deutlichen Inhibition der Sorusbildung kommt, und ab 20 °C kein Sorus mehr gebildet wird. Ferner retardierten Temperaturen  $\leq 5$  °C den Ausbildungsprozess. In dem ungewöhnlich warmen Sommer 2003 - mit Wassertemperaturen bei Helgoland bis über 20 °C - wurde ebenso beobachtet, dass Sporophyten von *L. digitata* zwar Sorus aufwiesen, zu diesen Zeiten jedoch keine Zoosporen mehr entließen (GRUBER; pers. Mitteilung 2004). Diese Beobachtungen scheinen auf eine Temperaturabhängigkeit hinzuweisen, die sowohl im unteren als auch im oberen Bereich bestimmend ist. Ferner wird zu Zeiten ausgeprägten Wachstums die Sporogenese unterdrückt (LÜNING et al., 2000).

Daher besteht die Möglichkeit, dass im Zuge einer deutlichen Temperaturerhöhung der Nordsee die Reproduktionsfähigkeit von *L. digitata* eingeschränkt wird. Die Temperaturspanne der Wassertemperatur nahe Helgoland reicht im Jahresverlauf von 0 bis 2 °C im Februar und 18 °C im August, und ist somit wesentlich größer als an den temperaturmäßig wesentlich ausgeglicheneren offenen atlantischen Küsten. Die Langzeituntersuchungen der Helgoland Reede zeigen außerdem einen deutlichen Temperaturanstieg von insgesamt 1,13 °C seit 1962 (WILTSHIRE & MANLY,

2004). Wenn sich diese Entwicklung in gleichem Maße fortsetzen sollte, könnten in den Sommermonaten Temperaturen erreicht werden, die die Algen der Gattung *Laminaria* sowohl in ihrer Reproduktionsfähigkeit als auch im Überleben einschränken. Die experimentell bestimmten Überlebenstemperaturen von *L. hyperborea* (20-21 °C), *L. digitata* (20-22 °C) und *L. saccharina* (21-23 °C) zeigen allgemein ein Überleben bei Temperaturen von 20 °C, jedoch nicht mehr bei 23 °C (FORTES & LÜNING, 1980; BOLTON & LÜNING, 1982; TOM DIECK, 1992, 1993). Und aufgrund der oben geschilderten Beobachtungen würde eine weitere Reproduktion von *L. digitata* erschwert, wenn nicht sogar verhindert werden. Demzufolge würde diese Alge, die sich in der Bretagne und auch auf Helgoland an ihrer südlichen Verbreitungsgrenze befindet, weiter in nördlichere Küstenbereiche zurückgedrängt werden (BREEMAN, 1988).

## V. Zusammenfassung

Im Norden Helgolands wurde ein etwa 1800 m langes Transekt auf die vegetationsbestimmenden Brauntange untersucht. Dazu wurde dieses abgetaucht und innerhalb von 5-m-Abschnitten die Abundanz der Brauntange qualitativ sowie semi-quantitativ bestimmt. Dabei wurde festgestellt, dass sich die Artzusammensetzung und Vertikalverteilung der Algen im Vergleich zu 1965-67 geändert haben. Die Abundanz von *Laminaria saccharina* hat drastisch abgenommen, *L. hyperborea* hat sich in größere Tiefen ausgebreitet.

Daneben wurde auch der Unterwuchs des *Laminaria*-Waldes untersucht. Dazu wurden in durch die semi-quantitative Analyse definierten sieben Zonen 1-m<sup>2</sup>-Zählrahmen zufällig ausgelegt und die lokale Frequenz sowie die prozentuale Bedeckung der anwesenden Arten bestimmt. Dabei wurden 31 Algenarten gefunden. Dies sind nur 50 % der Arten der Vergleichsuntersuchung aus dem Jahr 1970. Auffallend ist, dass sich die Tiefengrenzen für fast die Hälfte der angetroffenen Arten um mehr als 2 m nach unten verschoben haben.

Die Anzahl der epiphytischen Arten auf den Cauloiden der *Laminaria*-Arten zeigten sowohl signifikante Unterschiede im Hinblick auf den Standort auf dem Cauloid wie auch im Hinblick auf das Alter der jeweiligen Wirtspflanze.

In sechs verschiedenen Tiefenstufen wurden die Algen in einem größendefinierten Bereich abgeerntet und das Frisch- sowie Trockengewicht bestimmt. Es zeigte sich, dass sich das Biomassemaximum von *L. hyperborea* von 2 m im Jahr 1967 in eine Tiefe von 4 m im Jahr 2005 verschoben hat. Das Biomassemaximum der Unterwuchsalgen wurde 2005 in 8 m Tiefe unterhalb des *Laminaria*-Waldes festgestellt. Phylloidflächenindex, Populationsdichte sowie Alter der Pflanzen wurden ebenfalls bei den Arten der Gattung *Laminaria* sp. untersucht und zeigten tiefenabhängige Ausprägungen.

Bei der Untersuchung der Sorusbildung von *L. digitata* wurde beobachtet, dass von Mitte April bis Anfang Dezember fertiles Gewebe gebildet wurde. Die relative Häufigkeit von Sori, wie auch deren Reife und Größe folgten dabei einem saisonalen Verlauf, der dem der Wassertemperaturkurve sehr ähnlich war.



## VI. Literatur

BARTSCH I, KUHLENKAMP R (2000): The marine macroalgae of Helgoland (North Sea): an annotated list of records between 1845 and 1999. *Helgol Mar Res* 54, 60-189

BARTSCH I, TITTLE I (2004): The rocky intertidal biotopes of Helgoland: present and past. *Helgol Mar Res* 58, 289-302

BELSCHER T (1989): *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt sur le littoral français. Synthèse des études 1983-1989. Rapport Ifremer, Brest. 96 Seiten

BERGER R, BERGSTROEM L, GRANIEL E, KAUTSKY L (2004): How does eutrophication affect different life stages of *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea? - a conceptual model. *Hydrobiologia* 514 (1-3), 243-248

BISCHOF K, HANELT D, WIENCKE C (1998): UV-radiation can affect depth-zonation of Antarctic macroalgae. *Mar Biol* 131 (4), 597-605

BOKN T, LEIN TE (1978): Long-term changes in furoid association of the inner Oslofjord, Norway. *Norw J Bot* 25, 9-14

BOKN T, MURRAY SN, MOY FE, MAGNUSSON JB (1992): Changes in furoid distributions and abundances in the inner Oslofjord, Norway: 1970-1980 versus 1988-1990. *Acta Phytogeographica Suecica* 78: 117-124

BOKN T, MOY FE, WALDAY M (1996): Improvement of the shallow water communities following reductions of industrial outlets and sewage discharge in the Hvaler Estuary, Norway. *Hydrobiologia* 326/327, 297-304

BOLTON JJ, LÜNING K (1982): Optimal growth and maximal survival temperatures of Atlantic *Laminaria* species (Phaeophyta) in culture. *Mar Biol* 66, 89-94

BORUM J, PEDERSEN MF, KRAUSE-JENSEN D, CHRISTENSEN PB, NIELSEN K (2002): Biomass, photosynthesis and growth of *Laminaria saccharina* in a high-arctic fjord, NE Greenland. Mar Biol 141, 11-19

BREEMAN AM (1988): Relative importance of temperature and other factors in determining geographic boundaries of seaweeds: Experimental and phenological evidence. Helgoländer Meeresunters 42, 199-241

BRZEZINSKI MA, REED DC, AMSLER CD (1993): Neutral lipids as major storage products in zoospores of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyceae). J Phycol 29, 16-23

CASTRIC-FEY A, GIRARD-DESCATOIRE A, LAFARGUE F, L'HARDY-HALOS M-T (1973): Étagement des algues et des invertébrés sessiles dans l'Archipel de Glénan - Définition biologique des horizons bathymétriques. Helgoländer wiss Meeresunters 24, 490-509

CHAPMAN ARO (o. J.): The wild harvest and culture of *Laminaria longicruris* in Eastern Canada (<http://www.fao.org/docrep/X5819E/x5819e08.htm>, Stand: 26.10.2005)

CHRAPKOWSKI LLINARES V (2005): Vergleichende Studie der Makro-Invertebraten auf den Rhizoiden des Seetangs *Laminaria hyperborea* im Gebiet des Helgoländer Felssockels. Diplomarbeit, Freie Universität Berlin, 60 Seiten

CHRISTIE H, JORGENSEN NM, NORDERHAUG KM, WAAGE-NIELSEN E (2003): Species distribution and habitat exploitation of fauna associated with kelp (*Laminaria hyperborea*) along the Norwegian coast. J Mar Biol Assoc UK 83 (4), 687-699

COSSON J (1976): Evolution de la fertilité des populations de *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux (Phéophycées, Laminariales) au cours de l'année. Soc Phycol de France Bull 21, 28-34

COSSON J (1978): Recherches morphogénétiques et écophysologiques sur la Phéophycée *Laminaria digitata* (L.) Lamouroux. Dissertation, État Caen (F), 203 Seiten

COSSON J (1999): Sur la disparition progressive de *Laminaria digitata* sur les côtes du Calvados (France). Cryptogamie 20 (1), 35-42

DE KLUIJVER MJ (1997): Sublittoral communities of North Sea. Dissertation, Universit t Amsterdam (NL), 330 Seiten

DEN HARTOG C (1959): The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. Wentia 1, 1-241

DETHIER MN, GRAHAM ES, COHEN S, TEAR LM (1993): Visual versus random-point cover estimates: 'objective' is not always better. Mar Ecol Prog Ser 96, 93-100

ERIKSSON BK, JOHANSSON G, SNOEIJIS P (1998): Long-term changes in the sublittoral zonation of brown algae in the southern Bothnian Sea. Eur J Phycol 33 (3), 241-249

ERNST J (1955): Sur la v g tation sous-marine de la Manche d'apr s des observations en scaphandre autonome. C R Acad Sci Paris 241, 1066-1068

FORTES MD, L NING K (1980): Growth rates of North Sea macroalgae in relation to temperature, irradiance and photoperiod. Helgol nder Meeresunters 34, 15-29

FRANKE H-D, BUCHHOLZ F, WILTSHIRE KH (2004): Ecological long-term research at Helgoland (German Bight, North Sea): retrospect and prospect - an introduction. Helgol Mar Res 58, 223-229

FRANKE H-D, GUTOW L (2004): Long-term changes in the macrozoobenthos around the rocky island of Helgoland (German Bight, North Sea). Helgol Mar Res 58, 303-310

GEHLING C, ESCHMANN C (2004): Kartierung der Verbreitung der beiden Gezeiten-Rotalgen *Chondrus crispus* und *Mastocarpus stellatus* im Helgoländer NO-Watt unter Berücksichtigung des Substrates. Projektbericht. Universität Bremen. 89 Seiten

GIVERNAUD T, COSSON J, GIVERNAUD-MOURADI A (1989): Étude des populations de *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt sur les côtes de Basse-Normandie (France). 19. ECSA Symp., Estuarine and Coastal Sciences Assoc, Caen (France), 4-8 Sep 1989

GREIG-SMITH P (1983): Quantitative plant ecology. Studies in ecology Volume 9, 3. Aufl.. Blackwell Scientific Publications Oxford London Edinburgh. 359 Seiten

GRENAGER B (1953): Kvantitative undersøkelser av tang og tare - Quantitative seaweed survey. Blyttia 11, 121-129

GRENAGER B (1954): Kvantitative undersøkelser av tareforekomster i Øst-Finmark, 1953. Rep Norw Inst Seaweed Res (5), 33 Seiten

GRUBER A (2004): UV-Effekte auf Zoosporen von *Laminaria digitata*. Diplomarbeit, Universität Konstanz

GUNNARSSON K (1991): Populations de *Laminaria hyperborea* et *Laminaria digitata* (Phéophycées) dans la Baie de Breidifjörður, Islande. Rit Fiskideildar. Journal of the Marine Research Institute Reykjavik 12 (1). 148 Seiten

HALLIER E (1863): Vegetation auf Helgoland. Otto Meißner, Hamburg

JOHANSSON G, ERIKSSON BK, PEDERSEN M, SNOEIJIS P (1998): Long-term changes of macroalgal vegetation in the Skagerrak area. Hydrobiologia 385 (1-3), 121-138

JOHN DM (1970): Differences in the growth of three species of *Laminaria* along a depth gradient. Nova Hedwigia 19, 789-798

JUPP BP, DREW EA (1974): Studies on the growth of *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl.. I. Biomass and productivity. J Exp mar Biol Ecol 15, 185-196

KAIN JM (1960): Direct observations on some ManX sublittoral algae. J mar biol Ass UK 39, 609-630

KAIN JM (1962): Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. I. Vertical distribution. J mar biol Ass UK 42, 377-385

KAIN JM (1963): Aspects of the biology of *Laminaria hyperborea*. II. Age, weight and length. J mar biol Ass UK 43, 129-151

KAIN JM (1967): Populations of *Laminaria hyperborea* at various latitudes. Helgoländer wiss. Meeresunters. 15, 489-499

KAIN JM (1975): The biology of *Laminaria hyperborea*. VII. Reproduction of the sporophyte. J mar biol Ass UK 55, 567-582

KAIN JM (1977): The biology of *Laminaria hyperborea*. X. The effect of depth on some populations. J mar biol Ass UK 57, 587-607

KATZMANN W (1972): Regression von Braunalgenbeständen unter dem Einfluss von Abwässern. Naturw Rdsch 25 (5), 182-185

KAUTSKY H (1992): The impact of pulp-mill effluents on phytobenthic communities in the Baltic Sea. Ambio 21 (4), 308-313

KAUTSKY H (1995): Ecological monitoring of structural changes of phytobenthic plant and animal communities. The importance of structural changes and how to monitor them. [www.naturvardsverket.se/dokument/mo/hbmo/del3/kusthav/rigadyk.pdf](http://www.naturvardsverket.se/dokument/mo/hbmo/del3/kusthav/rigadyk.pdf) (Stand: 29.11.2005)

KAUTSKY N, KAUTSKY H, KAUTSKY U, WAERN M (1986): Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* (L.) since the 1940's indicates eutrophication of the Baltic Sea. Mar Ecol Prog Ser 28 (1-2), 1-8

KAWAI T (1997): Yearly fluctuations in algal biomass on the Shiribeshi coast, western Hokkaido, Japan. Sci Rep Hokkaido Fish Exp Stn 50, 11-18

KITCHING JA (1941): Studies in sublittoral ecology. III. *Laminaria* forest on the West Coast of Scotland; a study of zonation in relation to wave action and illumination. Biol Bull 80, 324-337

KORNMANN P, SAHLING P-H (1977): Meeresalgen von Helgoland. Benthische Grün-, Braun- und Rotalgen. Helgoländer wiss Meeresunters 29, 1-289

KORNMANN P, SAHLING P-H (1983): Meeresalgen von Helgoland. Erste Ergänzung. Helgoländer Meeresunters 36:1–65

KORNMANN P, SAHLING P-H (1994): Meeresalgen von Helgoland. Zweite Ergänzung. Helgoländer Meeresunters 48, 365-406

KUCKUCK P (1894): Bemerkungen zur marinen Algenvegetation. Wiss Meeresunters (Abt. Helgoland) 1, 225-263

KUCKUCK P (1897): Über marine Vegetationsbilder. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 15, 441-447

KUCKUCK P (1900): Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. Wiss Meeresunters (Abt. Helgoland) 3, 13-82

L'HARDY-HALOS M-T (1972): Recherches en scaphandre autonome sur le peuplement végétal de l'infralittoral rocheux: La Baie de Morlaix (Nord Finistère). Bulletin de la société scientifique de Bretagne 47, 177-192

LÜNING K (1968): Vertikalverteilung und Vegetationsperiodik der Helgoländer Laminarienvegetation. Dissertation, Christian-Albrechts-Universität Kiel

LÜNING K (1969): Standing crop and leaf area index of the sublittoral *Laminaria* species near Helgoland. International Journal on Life in Oceans and Coastal Waters 3 (3), 282-286

LÜNING K (1970): Tauchuntersuchungen zur Vertikalverteilung der sublittoralen Helgoländer Algenvegetation. Helgoländer wiss Meeresunters 21, 271-291

LÜNING K (1982): Seasonality of larger brown algae and its possible regulation by the environment. Synthetic and degradative processes in marine macrophytes. Walter de Gruyter & Co., Berlin, New York S. 47-67

LÜNING K (1984): Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: The marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example. Helgoländer Meeresunters 38, 305-317

LÜNING K (1985): Meeresbotanik - Verbreitung, Ökophysiologie und Nutzung der marinen Makroalgen. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York, 375 Seiten

LÜNING K, DRING MJ (1979): Continuous underwater light measurement near Helgoland (North Sea) and its significance for characteristic light limits in the sublittoral region. Helgoländer wiss Meeresunters 32, 403-424

LÜNING K, WAGNER A, BUCHHOLZ C (2000): Evidence for inhibitors of sporangium formation in *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) during the season of rapid growth. J Phycol 36, 1-6

MACFARLANE C (1952): A survey of certain seaweeds of commercial importance in south west Nova Scotia. Can J Bot 30, 78-97

MANN KH (1972): Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. I. Zonation and biomass of seaweeds. Mar Biol 12, 1-10

MARKHAM JW, MUNDA IM (1980): Algal recolonization in the rocky eulittoral at Helgoland, Germany. *Aquatic Botany* 9, 33-71

MICHANEK G (1967): Quantitative sampling of benthic organisms by diving on the Swedish west coast. *Helgoländer wiss Meeresunters* 15, 455-459

MOORE KA, ANDERSON BA, WILCOX DJ, ORTH RJ, NAYLOR M (2003): Changes in seagrass distribution as evidence of historical water quality conditions. *Gulf Mex Sci* 21 (1), 142-143

MORIZUR Y (2001): Changements climatiques ou surexploitation? Gros temps sur les algues brunes. *Les nouvelles de l'Ifremer* 25, 1

MOY F, AURE J, DAHL E, GREEN N, JOHNSEN TM, LØMSLAND ER, MAGNUSSON J, OMLI L, OLSGAARD F, OUG E, PEDERSEN A, RYGG B, WALDAY M (2003): Landtidsovervåking av miljøkvaliteten i kystområdene av Norge. Årsrapport for 2002. 69 Seiten

MUNDA IM (1993): Changes and degradation of seaweed stands in the Northern Adriatic. *Hydrobiologia* 260/261, 239-253

MUNDA IM, MARKHAM JW (1982): Seasonal variations of vegetation patterns and biomass constituents in the rocky eulittoral of Helgoland. *Helgoländer Meeresunters* 35, 131-151

MURRAY SN, GOODSON J, GERRARD A, LUCAS T (2001): Long-term changes in rocky intertidal populations in urban Southern California. *J Phycol* 37 (s3), 37-38

NEUSHUL M (1965): Scuba diving studies of the vertical distribution of benthic marine plants. *Botanica Gothoburg* 3, 161-176

NIENBURG W (1925): Die Besiedelung des Felsstrandes und der Klippen von Helgoland. Teil II. Die Algen. *Wiss Meeresunters (Abt. Helgoland)* 15, 1-15

NORTON TA, HISCOCK K, KITCHING JA (1977): The ecology of Lough Ine. XX. The *Laminaria* forest at Carrigathorna. J Ecol 65, 919-941

NORTON TA, MILBURN JA (1972): Direct observations on the sublittoral marine algae of Argyll, Scotland. Hydrobiologia 40 (1), 55-68

OLSEN BR, SJØTUN K, HØISÆTER T, LØNNE OJ (2004): Population structure of *Laminaria digitata* (Hudson) J.V. Lamouroux from three different areas in the Northeast Atlantic Ocean. 18. International Seaweed Symposium Bergen, Norway, June 20-25, 2004

OTT J (1996): Meereskunde: Einführung in die Geographie und Biologie der Ozeane. 2. Aufl. Eugen Ulmer GmbH & Co, Stuttgart (Hohenheim), 424 Seiten

PANGAEA (2004): <http://www.pangaea.de>

PARKE M (1948): Studies on the British Laminariaceae. I. Growth in *Laminaria saccharina* (L.) Lamour.. J Mar Biol Ass UK 27, 651-709

PEDERSEN M, SNOEIJIS P (2001): Patterns of macroalgal diversity, community composition and long-term changes along the Swedish west coast. Hydrobiologia 459 (1-3), 83-102

PEREZ R (1970): Longevite du sporophyte de *Laminaria digitata* (L.) Lamour.. Rev Trav Inst Pêches marit 34 (3), 363-373

REES TK (1928): Fruiting periods of the brown seaweeds. Proc Swansea Sci Fld Nat Soc 1, 33-37

REICHERT K (2003): Die Makrofauna und ihre räumliche Verteilung und saisonale Veränderung im Felswatt von Helgoland. Ein Vergleich zur Untersuchung von 1984. Diplomarbeit, Universität Hamburg, 112 Seiten

REISE K (2003): Grüner Wechsel im Wattenmeer: Weniger Seegraswiesen und das Aufkommen der Grünalgenmatten. In: LÓZAN JL, RACHOR E, REISE K, SÜNDERMANN J, VON WESTERNHAGEN H (Hrsg.) Warnsignale aus Nordsee & Wattenmeer: Eine aktuelle Umweltbilanz. Wissenschaftliche Auswertungen Hamburg, 196-200

REISE K, HERRE E, STURM M (1989): Historical changes in the benthos of the Wadden Sea around the island of Sylt in the North Sea. *Helgoländer Meeresunters* 43, 417-433

SCHAFFELKE B (1993): Circannuale Rhythmik der Brauntange *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl. und *L. digitata* (Huds.) Lamour. bezüglich Wachstumsaktivität und jahreszeitlichem Gehalt an Abscisinsäure, Laminaran sowie Mannit. Dissertation, Universität Hamburg, 109 Seiten

SCHAFFELKE B, LÜNING K (1994): A circannual rhythm controls seasonal growth in the kelps *Laminaria hyperborea* and *L. digitata* from Helgoland (North Sea). *Eur J Phycol* 29, 49-56

SCHMIDT OC (1928): Die Algenvegetation Helgolands. *Vegetationsbilder* 19 (5), Tafel 25-30

SCHULTZE K, JANKE K, KRÜß A, WEIDEMANN W (1990): The macrofauna and macroflora associated with *Laminaria digitata* and *Laminaria hyperborea* at the island of Helgoland (German Bight, North Sea). *Helgoländer Meeresunters* 44, 39-51

SHEPPARD CRC, JUPP BP, SHEPPARD ALS, BELLAMY DJ (1978): Studies on the growth of *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl. and *Laminaria ochroleuca* De La Pylaie on the French Channel Coast. *Bot Mar* 21, 109-116

SIVERTSEN K (1997): Geographic and environmental factors affecting the distribution of kelp beds and barren grounds and changes in biota associated with kelp reduction at sites along the Norwegian coast. *Can J Fish Aquat Sci* 54, 2872-2887

SJØTUN K, FREDRIKSEN S (1995): Growth allocation in *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyceae) in relation to age and wave exposure. Mar Ecol Prog Ser 126, 213-222

SJØTUN K, FREDRIKSEN S, LEIN TE, RUENESS J, SIVERTSEN K (1993): Population studies of *Laminaria hyperborea* from its northern range of distribution in Norway. Hydrobiologia 260/261, 215-221

SJØTUN K, FREDRIKSEN S, RUENESS J (1998): Effect of canopy biomass and wave exposure on growth in *Laminaria hyperborea* (Laminariaceae: Phaeophyta). Eur J Phycol 33, 337-343

SJØTUN K, OLSEN BR, EGGEREIDE SF (2004): Biomassekartlegging av *Laminaria digitata* i Smøla-området - Biomass survey of *Laminaria digitata* in the Smøla area. Fisker og havet 11, 20 Seiten

SMITH RM (1967): Sublittoral ecology of marine algae on the North Wales coast. Helgoländer wiss Meeresunters 15, 467-479

SMITH BD (1985): Recovery following experimental harvesting of *Laminaria longicruris* and *L. digitata* in southwestern Nova Scotia. Helgoländer Meeresunters 39, 83-101

SMITH BD (1986): Implications of population dynamics and interspecific competition for harvest management of the seaweed *Laminaria*. Mar Ecol Prog Ser 33, 7-18

TOM DIECK (BARTSCH) I (1992): North Pacific and North Atlantic digitate *Laminaria* species (Phaeophyta): hybridization experiments and temperature responses. Phycologia 31 (2), 147-163

TOM DIECK (BARTSCH) I (1993): Temperature tolerance and survival in darkness of kelp gametophytes (Laminariales, Phaeophyta): ecological and biogeographical implications. Mar Ecol Prog Ser 100, 253-264

VAN DEN HOEK C (1982): The distribution of benthic marine algae in relation to the temperature regulation of their life histories. Biol J Linn Soc Lond 18 (1), 81-144

VAN DEN HOEK C, JAHNS HM, MANN DG (1993): Algen. 3. Auflage. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York. 411 Seiten

VAN PATTEN MS, YARISH C (1993): Allocation of blade surface to reproduction in *Laminaria longicruris* of Long Island Sound (USA). Hydrobiologia 260/261, 173-181

VOGT H, SCHRAMM W (1991): Conspicuous decline of *Fucus* in Kiel Bay (western Baltic): What are the causes? Mar Ecol Prog Ser 69 (1-2), 189-194

VÖGELE B (1998): Vertikalverteilung mariner Makroalgen im Kongsfjord, Spitzbergen. Diplomarbeit, Carl von Ossietzky-Universität Oldenburg

WALKER FT (1950): Sublittoral seaweed survey. Part I. Development of the view box - spring grab technique for sublittoral weed survey. Part II. Survey of Orkney, Scapa Flow. Part III. Survey of Orkney, Bay of Firth. J Ecol 35, 166-185

WALKER FT (1954): Distribution of Laminariaceae around Scotland. J Cons Int Explor Mer (Journal du Conseil) 20, 160-166

WALKER FT, RICHARDSON WD (1957) : Perennial changes of *Laminaria cloustoni* Edm. on the coast of Scotland. J Cons perm int Explor Mer 22, 298-308

WHITTAK A (1983): Spatial and temporal distributions of dominant epiphytes on the stipes of *Laminaria hyperborea* (Gunn.) Fosl. (Phaeophyta: Laminariales) in S.E. Scotland. J Exp Mar Biol Ecol 73, 1-10

WILTSHIRE KH, MANLY BFJ (2004): The warming trend at Helgoland Roads, North Sea: phytoplankton response. Helgol Mar Res 58, 269-273

**mündliche Quellen**

|            |                                                                                     |
|------------|-------------------------------------------------------------------------------------|
| Bartsch I  | Dr. rer. nat, AWI Bremerhaven                                                       |
| Brandt S   | Dipl.-Biol., Forschungstaucherin                                                    |
| Buchholz C | Dr. rer. nat, Biologische Anstalt Helgoland, AWI Bremerhaven                        |
| Gruber A   | Dipl.-Biol., Universität Konstanz                                                   |
| Kautsky H  | Dr. rer. nat., Universität Stockholm, Schweden                                      |
| Lüning K   | Dr. rer. nat., Wattenmeerstation Sylt, AWI Bremerhaven                              |
| Molis M    | Dr. rer. nat., Biologische Anstalt Helgoland, AWI Bremerhaven                       |
| Moy F      | Dr. rer. nat., Norwegian Institute for Water Research - NIVA,<br>Grimstad, Norwegen |
| Roleda MY  | Dr. rer. nat., Biologische Anstalt Helgoland, AWI Bremerhaven                       |
| Vea F      | FMC Biopolymer Haugesund, Norwegen                                                  |
| Wagner A   | Technischer Assistant, Biologische Anstalt Helgoland, AWI<br>Bremerhaven            |
| Walday M   | Dr. rer. nat., Norwegian Institute for Water Research - NIVA,<br>Grimstad, Norwegen |
| Wanke C    | Forschungstaucher, Biologische Anstalt Helgoland, AWI<br>Bremerhaven                |



## VII. Anhang

**Tabelle 9: Vergleich der Fund- und Hauptverbreitungstiefen zwischen 1970 und 2005 aller im Transekt gefundenen Algen-Arten (\* = Art kommt nur als Epiphyt vor, Zahlen ohne Klammern = Daten aus Bedeckungsquadraten, Zahlen in runden Klammern = Daten aus Biomasse-Untersuchungen; Zahlen in eckigen Klammern = beobachtet; x = keine Angaben zur Hauptverbreitungstiefe möglich; grau hinterlegte Zahlen = Untersuchung von 2005; weiß hinterlegte Zahlen = LÜNING, 1970; aktuelle Nomenklatur laut [www.algaebase.org](http://www.algaebase.org))**

| Art                                                                            | Fundtiefe<br>[m unter<br>MSTNW] | Hauptver-<br>breitungstiefe<br>[m unter MSTNW] |
|--------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------|------------------------------------------------|
| <b>RHODOPHYCEAE</b>                                                            |                                 |                                                |
| <i>Ahnfeltia plicata</i> (Hudson) Fries                                        | 0,4-2,0                         | 1,8                                            |
|                                                                                | 0,8-2,7                         | 2                                              |
| <i>Bonnemaisonia hamifera</i> Hariot                                           | -                               | -                                              |
|                                                                                | 0,1-1,1                         | 0,2                                            |
| <i>Bonnemaisonia hamifera</i> Hariot<br>(Trailliella intricata Batters -Phase) | 6,0-12,5                        | 9,6                                            |
|                                                                                | 3,2-12,0                        | 6,3                                            |
| <i>Brongniartella byssoides</i><br>(Goodenough & Woodward) F. Schmitz          | 3,8-12,5                        | 8,7-9,6                                        |
|                                                                                | 4,6-11,2                        | 8,5                                            |
| <i>Ceramium deslongchampsii</i> Chauvin ex Duby (*)                            | 2                               | x                                              |
|                                                                                | 0                               | x                                              |
| <i>Ceramium virgatum</i> Roth                                                  | 0,5-11,5                        | x                                              |
|                                                                                | 0,4-3,2                         | 1,8                                            |
| <i>Chondrus crispus</i> Stackhouse                                             | -10,1                           | -4,3                                           |
|                                                                                | 0,0-2,4                         | 0,0-0,5                                        |
| <i>Coccotylus truncatus</i><br>(Pallas) M.J. Wynne & J.N. Heine                | (8-10)                          | x                                              |
|                                                                                | 1,0-7,4                         | 5,5                                            |
| <i>Colaconema membranaceum</i><br>(Magnus) Woelkerling                         | [2-12,5]                        | x                                              |
|                                                                                | 2,2-13,0                        | 9,6                                            |
| <i>Corallina officinalis</i> Linnaeus                                          | 0,2-2,8                         | 1                                              |
|                                                                                | 0,0-4,7                         | 0,0-3,5                                        |
| <i>Cruoria</i> sp. Fries                                                       | -                               | -                                              |
|                                                                                | x                               | x                                              |
| <i>Cystoclonium purpureum</i> (Hudson) Batters                                 | 0,2-11,5                        | x                                              |
|                                                                                | 1,0-3,2                         | 1,8                                            |
| <i>Delesseria sanguinea</i> (Hudson) J.V. Lamouroux                            | 0,5-12,5                        | 3,3-10,2                                       |
|                                                                                | 1,4-10,6                        | 2,4-5,3                                        |
| <i>Dumontia contorta</i> (S.G. Gmelin) Ruprecht                                | -                               | -                                              |
|                                                                                | 0,0-1,0                         | 0,7                                            |

| Art                                                                          | Fundtiefe<br>[m unter<br>MSTNW] | Hauptver-<br>breitungstiefe<br>[m unter MSTNW] |
|------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------|------------------------------------------------|
| <i>Erythrodermis traillii</i> (Holmes ex Batters) Guiry & Garbary            | 2,0-12,5                        | x                                              |
|                                                                              | 1,5-13,8                        | 9,6                                            |
| <i>Furcellaria lumbricalis</i> (Hudson) J.V. Lamouroux                       | -                               | -                                              |
|                                                                              | 1,2-3,2                         | 1,8                                            |
| <i>Gloiosiphonia capillaris</i> (Hudson) Carmichael                          | -                               | -                                              |
|                                                                              | 7                               | x                                              |
| <i>Gymnogongrus crenulatus</i> (Turner) J. Agardh                            | -                               | -                                              |
|                                                                              | 6,8                             | x                                              |
| <i>Halarachnion ligulatum</i> (Woodward) Kützing                             | 9,6-12,5                        | x                                              |
|                                                                              | 5,3-7,0                         | 5,5                                            |
| <i>Hildenbrandia</i> sp. Nardo                                               | -13                             | x                                              |
|                                                                              | x                               | x                                              |
| <i>Lithothamnion</i> sp. Heydrich                                            | -                               | -                                              |
|                                                                              | x                               | x                                              |
| <i>Lomentaria clavellosa</i> (Turner) Gaillon                                | 6,0-12,5                        | 8,7-9,3                                        |
|                                                                              | 4,8-7,0                         | 5,5                                            |
| <i>Lomentaria orcadensis</i><br>(Harvey) F.S. Collins ex W.R. Taylor         | 5,3-12,5                        | 8,7-11,5                                       |
|                                                                              | 5,5-8,3                         | 7,5                                            |
| <i>Membranoptera alata</i> (Hudson) Stackhouse                               | 0,4-8                           | 3,8                                            |
|                                                                              | 1,8-5,9                         | 2,5                                            |
| <i>Petrocelis</i> sp. J. Agardh                                              | -                               | -                                              |
|                                                                              | x                               | x                                              |
| <i>Peyssonnelia</i> sp. Decaisne                                             | -                               | -                                              |
|                                                                              | x                               | x                                              |
| <i>Phycodrys rubens</i> (Linnaeus) Batters                                   | (2-6)                           | x                                              |
|                                                                              | 1,5-7,5                         | 3,5                                            |
| <i>Phyllophora pseudoceranoïdes</i><br>(S.G. Gmelin) Newroth & A.R.A. Taylor | 0,4-9,3                         | 0,7-5,3                                        |
|                                                                              | 1,0-8,2                         | 1,5-4,0                                        |
| <i>Phymatolithon</i> sp. Foslie                                              | -13                             | x                                              |
|                                                                              | x                               | x                                              |
| <i>Plocamium cartilagineum</i> (Linnaeus) P.S. Dixon                         | 0,2-11,5                        | 3,3                                            |
|                                                                              | 1,0-9,0                         | 2,4-5,3                                        |
| <i>Plumaria plumosa</i> (Hudson) Kuntze                                      | -                               | -                                              |
|                                                                              | 2                               | x                                              |
| <i>Polyides rotundus</i> (Hudson) Greville                                   | 1,1-1,9                         | x                                              |
|                                                                              | 1,3-3,2                         | 2,5                                            |
| <i>Polysiphonia elongata</i> (Hudson) Sprengel                               | -                               | -                                              |
|                                                                              | 6                               | x                                              |

| Art                                                                                 | Fundtiefe<br>[m unter<br>MSTNW] | Hauptver-<br>breitungstiefe<br>[m unter MSTNW] |
|-------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------|------------------------------------------------|
| <i>Polysiphonia fucoides</i> (Hudson) Greville                                      | -                               | -                                              |
|                                                                                     | 0-0,5                           | x                                              |
| <i>Polysiphonia stricta</i> (Dillwyn) Greville                                      | 2,8-12,5                        | 9,3-9,6                                        |
|                                                                                     | 0,5-9,6                         | 5                                              |
| <i>Porphyropsis coccinea</i><br>(J. Agardh ex Areschoug) Rosenvinge (*)             | 5,3-9,3                         | x                                              |
|                                                                                     | 6,5-8,6                         | 7,5                                            |
| <i>Pterothamnion plumula</i> (J. Ellis) Nägeli                                      | 6,0-9,6                         | x                                              |
|                                                                                     | 6,0-7,0                         | x                                              |
| <i>Rhodothamniella floridula</i> (Dillwyn) Feldmann                                 | -                               | -                                              |
|                                                                                     | 0                               | x                                              |
| <i>Rhodochorton purpureum</i> (Lightfoot) Rosenvinge                                | -0,4                            | x                                              |
|                                                                                     | 8                               | x                                              |
| <i>Rhodomela confervoides</i> (Hudson) P.C. Silva                                   | -10,7                           | x                                              |
|                                                                                     | 0,8-7,3                         | 2,5                                            |
| <i>Tsengia bairdii</i> (Farlow) K.C. Fan & Y.P. Fan                                 | -                               | -                                              |
|                                                                                     | 7                               | x                                              |
| PHAEOPHYCEAE                                                                        |                                 |                                                |
| <i>Gladostephus spongiosus f. verticillatus</i><br>(Lightfoot) Prud'homme van Reine | -                               | -                                              |
|                                                                                     | 6                               | x                                              |
| <i>Desmarestia aculeata</i> (Linnaeus) J.V. Lamouroux                               | 0,5-11,5                        | 1,8                                            |
|                                                                                     | 1,0-6,0                         | 2,5                                            |
| <i>Desmarestia viridis</i> (O.F. Müller) J.V. Lamouroux                             | 5,3-9,3                         | x                                              |
|                                                                                     | 3,2-7,4                         | 4,5                                            |
| <i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J.V. Lamouroux                                   | -                               | -                                              |
|                                                                                     | 0,5                             | x                                              |
| <i>Ectocarpus</i> sp. Lyngbye                                                       | -                               | -                                              |
|                                                                                     | 1,3-8,0                         | x                                              |
| <i>Fucus serratus</i> Linnaeus                                                      | -1,6                            | -0,4                                           |
|                                                                                     | 0,0-1,2                         | 0,0-0,5                                        |
| <i>Giffordia</i> sp. Batters                                                        | -                               | -                                              |
|                                                                                     | 0,5                             | x                                              |
| <i>Halidrys siliquosa</i> (Linnaeus) Lyngbye                                        | -                               | -                                              |
|                                                                                     | 0,4-3,0                         | 0,7                                            |
| <i>Halosiphon tomentosus</i> (Lyngbye) Jaasund                                      | -                               | -                                              |
|                                                                                     | 0-5,5                           | x                                              |
| <i>Laminaria digitata</i> (Hudson) J.V. Lamouroux                                   | -2,5                            | 0,4-0,6                                        |
|                                                                                     | 0,0-1,9                         | 0,2-1,2                                        |
| <i>Laminaria hyperborea</i> (Gunnerus) Foslie                                       | 0,5-12,5                        | 1,0-5,3                                        |
|                                                                                     | 0,4-8,3                         | 1,0-4,0                                        |
| <i>Laminaria saccharina</i> (Linnaeus) J.V. Lamouroux                               | -9,7                            | 0,4-1,0                                        |

| Art                                                                                                 | Fundtiefe<br>[m unter<br>MSTNW] | Hauptver-<br>breitungstiefe<br>[m unter MSTNW] |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------|------------------------------------------------|
|                                                                                                     | 0,0-2,9                         | 0,5-2,0                                        |
| <i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt                                                           | 0,2-1,1                         | x                                              |
|                                                                                                     | -                               | -                                              |
| <i>Sphacelaria plumosa</i> Lyngbye                                                                  | -                               | -                                              |
|                                                                                                     | 3,0-6,0                         | x                                              |
| <i>Sphacelaria</i> sp. Lyngbye in Hornemann                                                         | -                               | -                                              |
|                                                                                                     | 6,0-7,0                         | x                                              |
| <i>Tilopteris mertensii</i> (Turner) Kützing                                                        | -                               | -                                              |
|                                                                                                     | 7                               | x                                              |
| CHLOROPHYCEAE                                                                                       |                                 |                                                |
| <i>Acrosiphonia arcta</i> (Dillwyn) Gain                                                            | -                               | -                                              |
|                                                                                                     | 0,0-1,2                         | 0,2                                            |
| <i>Bryopsis hypnoides</i> J.V. Lamouroux                                                            | -                               | -                                              |
|                                                                                                     | 0                               | x                                              |
| <i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh                                                          | [8-10]                          | x                                              |
|                                                                                                     | 7,9-10,6                        | 8,5                                            |
| <i>Chaetomorpha melagonium</i><br>(F. Weber & D. Mohr) Kützing                                      | 2,0-9,6                         | x                                              |
|                                                                                                     | 0,6-7,3                         | 3,5                                            |
| <i>Cladophora rupestris</i> (Linnaeus) Kützing                                                      | -1,6                            | -1,1                                           |
|                                                                                                     | 0,0-1,3                         | 0,7                                            |
| <i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützing (*)                                                      | 0,5-2,0                         | 0,5                                            |
|                                                                                                     | -                               | -                                              |
| <i>Codium fragile</i> (Suringar) Hariot                                                             | -                               | -                                              |
|                                                                                                     | 0,2-2,0                         | 0,7                                            |
| <i>Derbesia marina</i> (Lyngbye) Kjellman<br>( <i>Halicystis ovalis</i> (Lyngbye) Areschoug -Phase) | -                               | -                                              |
|                                                                                                     | 6                               | 1                                              |
| <i>Monostroma</i> sp. Thuret                                                                        | -                               | -                                              |
|                                                                                                     | 0,2                             | x                                              |
| <i>Rhizoclonium tortuosum</i> (Dillwyn) Kützing                                                     | -                               | -                                              |
|                                                                                                     | 0,0-6,0                         | x                                              |
| <i>Ulva</i> sp. Linnaeus                                                                            | -9,1                            | 1,8-2,0                                        |
|                                                                                                     | 0,0-9,0                         | 4,0-7,0                                        |
| <i>Ulva</i> sp. Linnaeus                                                                            | -                               | -                                              |
| <i>Enteromorpha</i> sp. Link in Nees                                                                | 0,0-6,0                         | x                                              |

Tabelle 10: Vergleich zwischen lokaler Frequenz [%] (IF) und prozentualer Bedeckung [%] (pB)

| Art                                 | Methode | Zone |     |     |      |     |     |     |
|-------------------------------------|---------|------|-----|-----|------|-----|-----|-----|
|                                     |         | 1    | 2   | 3   | 4    | 5   | 6   | 7   |
| <i>Ulva</i> sp.                     | IF      | 10   | 44  | 23  | 4,2  | 27  | 4,2 | 4,1 |
|                                     | pB      | 2,8  | 4,8 | 1,7 | 0,2  | 6,3 | 0,2 | 0,2 |
| <i>Chondrus crispus</i>             | IF      | 48   | 63  | 22  | 10,4 | 22  | 2,1 | 2,1 |
|                                     | pB      | 3,3  | 3,7 | 1,3 | 0,7  | 1,6 | 0,2 | 0,2 |
| <i>Phymatolithon</i> sp.            | IF      | 100  | 100 | 100 | 100  | 97  | 81  | 100 |
|                                     | pB      | 86   | 70  | 78  | 90,7 | 40  | 45  | 38  |
| <i>Hildenbrandia rubra</i>          | IF      | 13   | 44  | 21  | 29,2 | 22  | 0   | 29  |
|                                     | pB      | 1,7  | 7   | 5   | 4,5  | 3,2 | 0   | 5   |
| <i>Rhodomela confervoides</i>       | IF      | 10   | 15  | 10  | 8,3  | 0   | 29  | 0   |
|                                     | pB      | 1,7  | 1,7 | 0,5 | 0,3  | 0   | 13  | 0   |
| <i>Laminaria digitata</i>           | IF      | 27   | 25  | 22  | 45,8 | 1   | 0   | 0   |
|                                     | pB      | 19   | 34  | 72  | 70   | 1,7 | 0   | 0   |
| <i>Cladophora rupestris</i>         | IF      | 100  | 85  | 78  | 52,1 | 0   | 0   | 0   |
|                                     | pB      | 55   | 35  | 20  | 19,3 | 0   | 0   | 0   |
| <i>Fucus serratus</i>               | IF      | 79   | 13  | 6,3 | 4,2  | 0   | 0   | 0   |
|                                     | pB      | 93   | 7,7 | 2   | 0,3  | 0   | 0   | 0   |
| <i>Laminaria saccharina</i>         | IF      | 4,2  | 10  | 3,1 | 0    | 4,2 | 2,1 | 0   |
|                                     | pB      | 2,3  | 9,7 | 6   | 0    | 0,3 | 0,2 | 0   |
| <i>Rhodochorton purpureum</i>       | IF      | 4,2  | 0   | 0   | 0    | 0   | 0   | 0   |
|                                     | pB      | 0,2  | 0   | 0   | 0    | 0   | 0   | 0   |
| <i>Plocamium cartilagineum</i>      | IF      | 0    | 23  | 29  | 10,4 | 62  | 21  | 13  |
|                                     | pB      | 0    | 7,7 | 4   | 0,5  | 20  | 1,3 | 0,5 |
| <i>Desmarestia aculeata</i>         | IF      | 0    | 2,1 | 2,1 | 2,1  | 9,4 | 2,1 | 4,2 |
|                                     | pB      | 0    | 2   | 0,2 | 0,2  | 2,1 | 0,2 | 0,2 |
| <i>Laminaria hyperborea</i>         | IF      | 0    | 2,1 | 10  | 18,8 | 71  | 29  | 0   |
|                                     | pB      | 0    | 1   | 8,7 | 31   | 69  | 21  | 2,3 |
| <i>Phyllophora pseudoceranoides</i> | IF      | 0    | 35  | 27  | 29,2 | 43  | 10  | 0   |
|                                     | pB      | 0    | 13  | 8   | 6,3  | 9,2 | 0,7 | 0   |
| <i>Corallina officinalis</i>        | IF      | 0    | 10  | 69  | 29,2 | 6,2 | 0   | 0   |
|                                     | pB      | 0    | 0,3 | 9   | 1,5  | 0,7 | 0   | 0   |
| <i>Sargassum muticum</i>            | IF      | 0    | 4,2 | 13  | 0    | 0   | 0   | 0   |
|                                     | pB      | 0    | 1,3 | 2,3 | 0    | 0   | 0   | 0   |
| <i>Membranoptera alata</i>          | IF      | 0    | 2,1 | 0   | 8,3  | 14  | 0   | 0   |
|                                     | pB      | 0    | 0,2 | 0   | 0,5  | 3,8 | 0   | 0   |
| <i>Cystoclonium purpureum</i>       | IF      | 0    | 8,3 | 0   | 0    | 8,3 | 0   | 15  |
|                                     | pB      | 0    | 1   | 0   | 0    | 1,3 | 0   | 3,3 |
| <i>Ahnfeltia plicata</i>            | IF      | 0    | 0   | 6,3 | 4,2  | 29  | 0   | 0   |
|                                     | pB      | 0    | 0   | 0,2 | 0,3  | 2   | 0   | 0   |
| <i>Polyides rotundus</i>            | IF      | 0    | 0   | 19  | 0    | 4,2 | 0   | 0   |
|                                     | pB      | 0    | 0   | 1,7 | 0    | 0,2 | 0   | 0   |
| <i>Erythrodermis trailii</i>        | IF      | 0    | 0   | 0   | 0    | 16  | 3,1 | 13  |
|                                     | pB      | 0    | 0   | 0   | 0    | 6,3 | 1,2 | 0,3 |
| <i>Delesseria sanguinea</i>         | IF      | 0    | 0   | 0   | 0    | 55  | 63  | 48  |
|                                     | pB      | 0    | 0   | 0   | 0    | 20  | 17  | 8,7 |
| <i>Brongniartella byssoides</i>     | IF      | 0    | 0   | 0   | 0    | 5,2 | 96  | 52  |
|                                     | pB      | 0    | 0   | 0   | 0    | 0,3 | 41  | 15  |
| <i>Polysiphonia stricta</i>         | IF      | 0    | 0   | 0   | 0    | 9,4 | 42  | 35  |
|                                     | pB      | 0    | 0   | 0   | 0    | 0,5 | 10  | 5,2 |
| <i>Lomentaria orcadensis</i>        | IF      | 0    | 0   | 0   | 0    | 2,1 | 25  | 54  |
|                                     | pB      | 0    | 0   | 0   | 0    | 0,1 | 0,8 | 2,7 |

| Art                                                                     | Methode | Zone |   |   |   |     |     |     |
|-------------------------------------------------------------------------|---------|------|---|---|---|-----|-----|-----|
|                                                                         |         | 1    | 2 | 3 | 4 | 5   | 6   | 7   |
| <i>Desmarestia viridis</i>                                              | IF      | 0    | 0 | 0 | 0 | 17  | 2,1 | 0   |
|                                                                         | pB      | 0    | 0 | 0 | 0 | 0,1 | 0,2 | 0   |
| <i>Chaetomorpha melagonium</i>                                          | IF      | 0    | 0 | 0 | 0 | 5,2 | 0   | 2,1 |
|                                                                         | pB      | 0    | 0 | 0 | 0 | 0,3 | 0   | 0,2 |
| <i>Ceramium virgatum</i>                                                | IF      | 0    | 0 | 0 | 0 | 2,1 | 0   | 33  |
|                                                                         | pB      | 0    | 0 | 0 | 0 | 0,1 | 0   | 0,2 |
| <i>Lomentaria clavellosa</i>                                            | IF      | 0    | 0 | 0 | 0 | 0   | 60  | 42  |
|                                                                         | pB      | 0    | 0 | 0 | 0 | 0   | 8,7 | 2   |
| <i>Bonnemaisonia hamifera</i><br>( <i>Trailliella intricata</i> -Phase) | IF      | 0    | 0 | 0 | 0 | 0   | 17  | 60  |
|                                                                         | pB      | 0    | 0 | 0 | 0 | 0   | 1,5 | 17  |
| <i>Pterothamnion plumula</i>                                            | IF      | 0    | 0 | 0 | 0 | 0   | 4,2 | 8,3 |
|                                                                         | pB      | 0    | 0 | 0 | 0 | 0   | 0,2 | 0,2 |
| <i>Halarachnion ligulatum</i>                                           | IF      | 0    | 0 | 0 | 0 | 0   | 0   | 44  |
|                                                                         | pB      | 0    | 0 | 0 | 0 | 0   | 0   | 0,7 |

## Alter

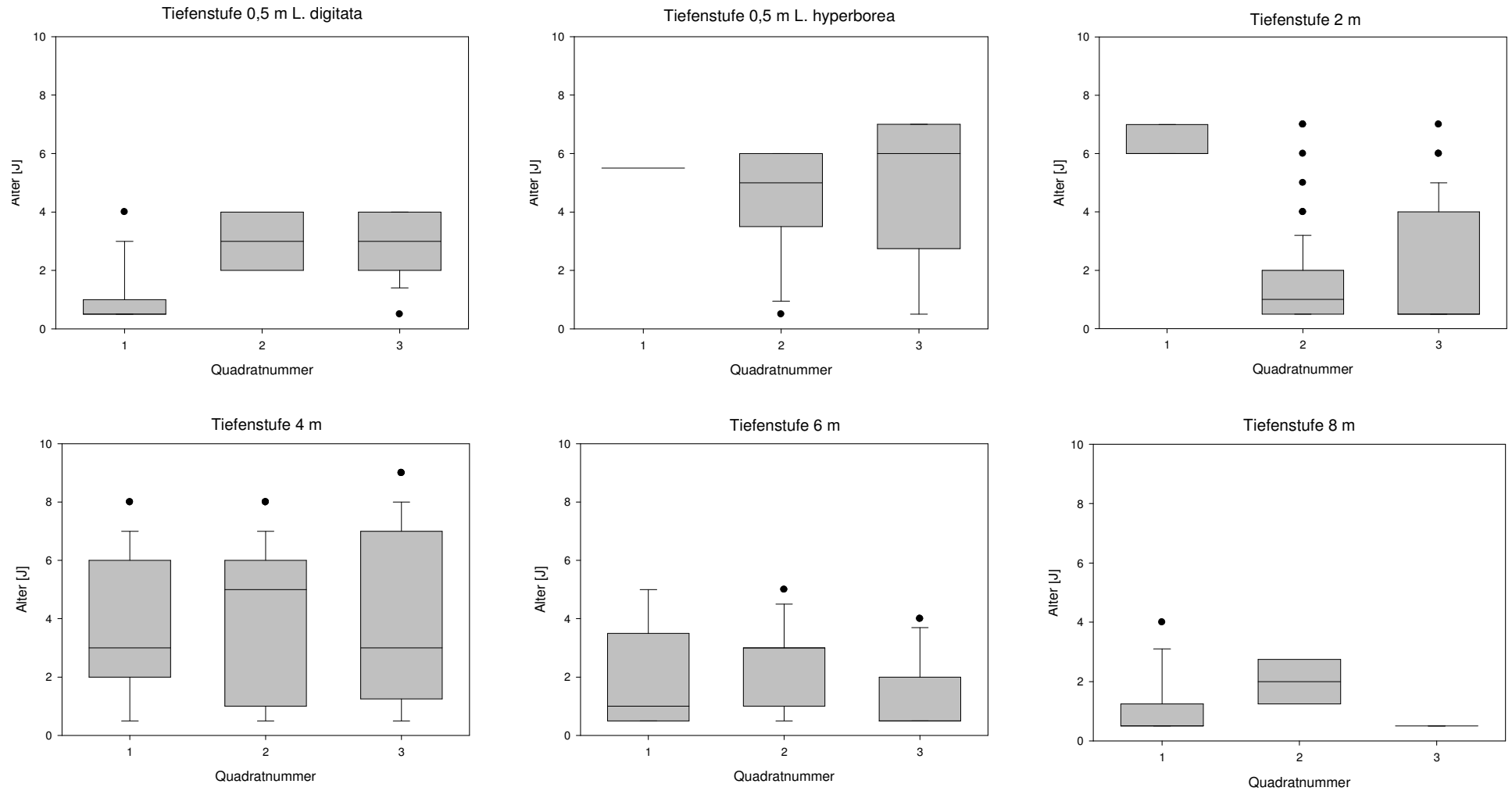


Abbildung 38: Box-Plots für das Alter der *Laminaria*-Arten; 0,5 m aufgeteilt in *L. digitata* und *L. hyperborea*; 2 bis 8 m nur *L. hyperborea*

## Cauloidlänge

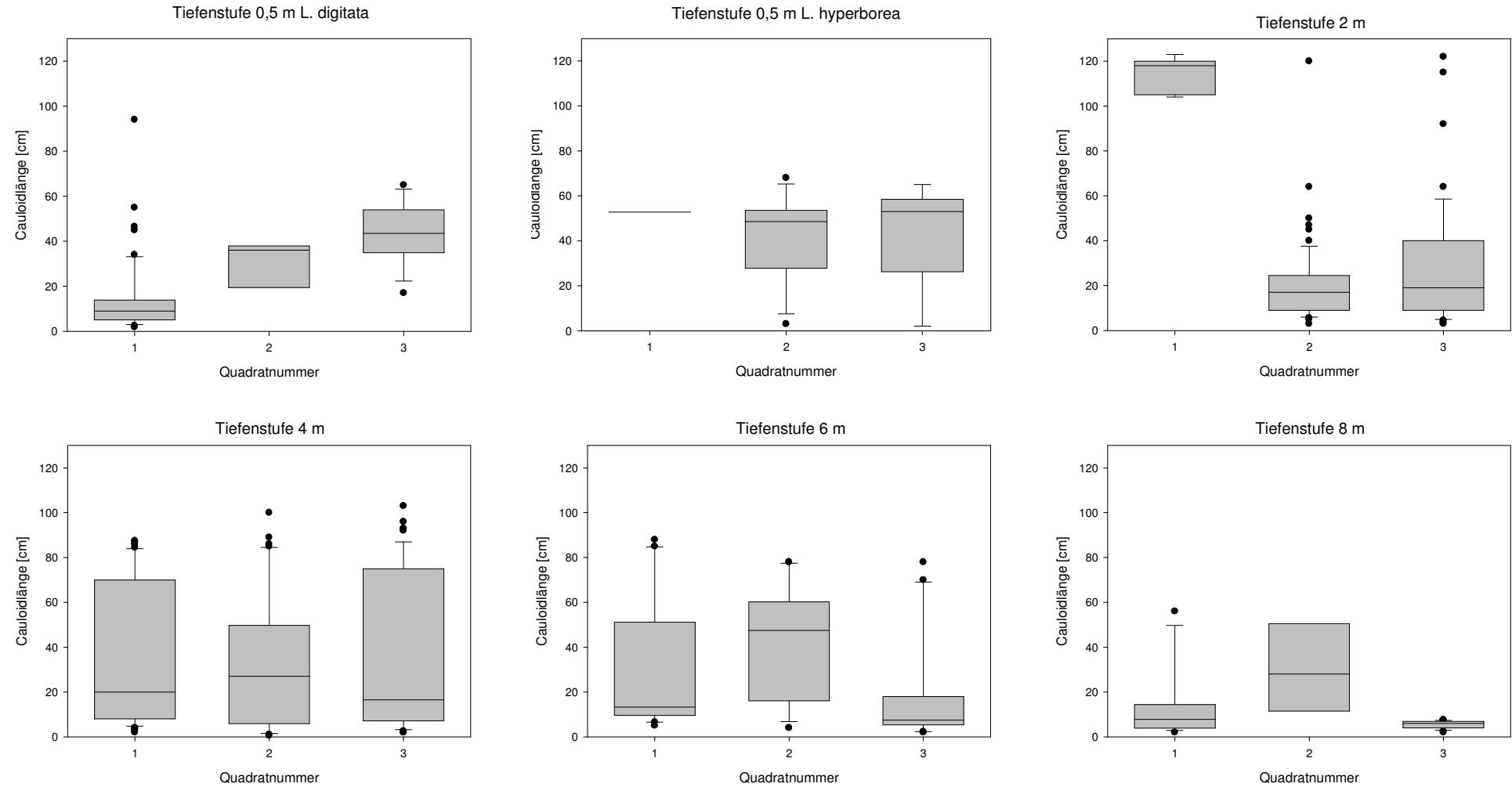


Abbildung 39: Box-Plots für die Cauloidlängen der *Laminaria*-Arten; 0,5 m aufgeteilt in *L. digitata* und *L. hyperborea*; 2 bis 8 m nur *L. hyperborea*

## Phylloidfläche

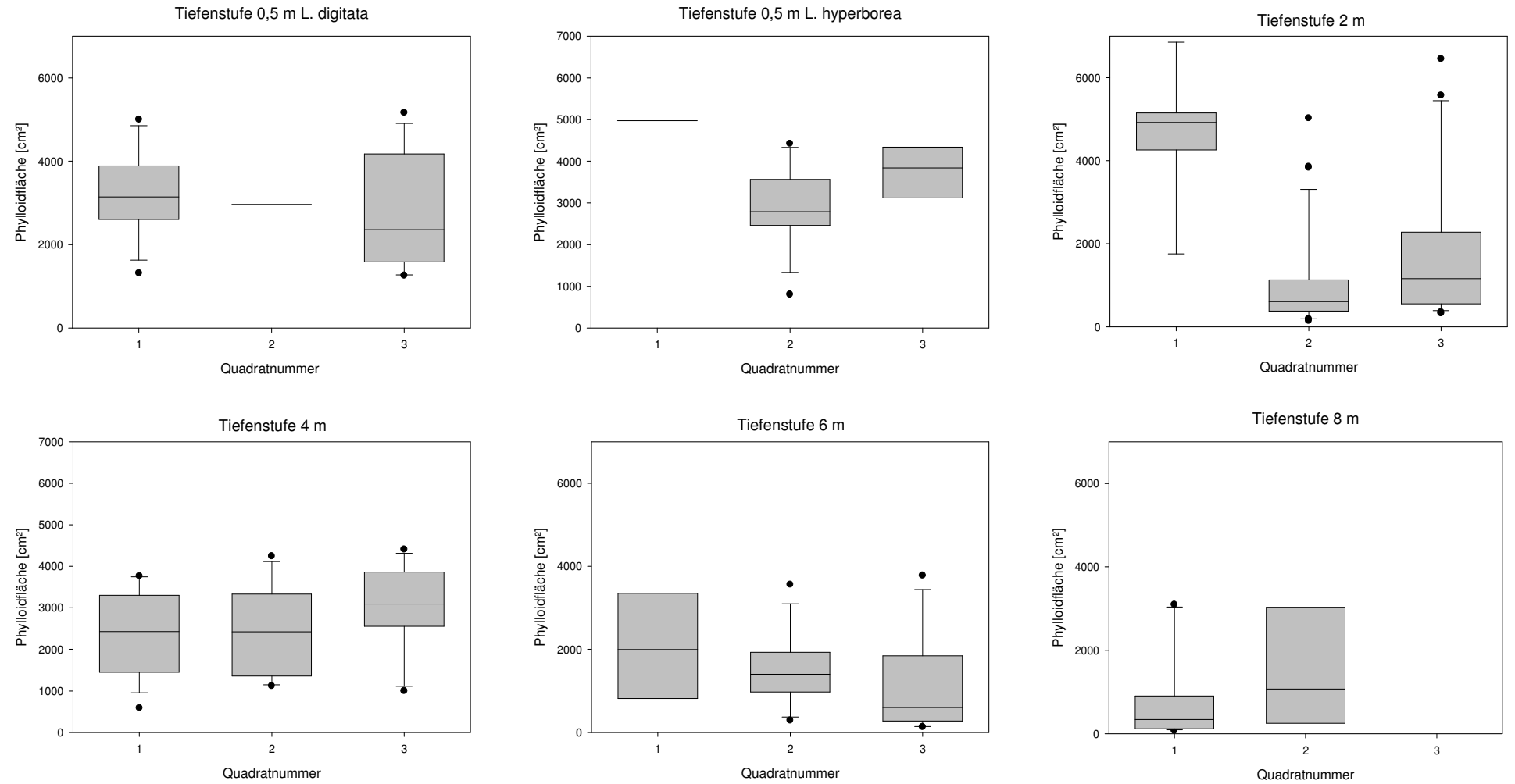


Abbildung 40: Box-Plots für die Phylloidflächen der *Laminaria*-Arten; 0,5 m aufgeteilt in *L. digitata* und *L. hyperborea*; 2 bis 8 m nur *L. hyperborea*

## Frishgewicht Cauloid

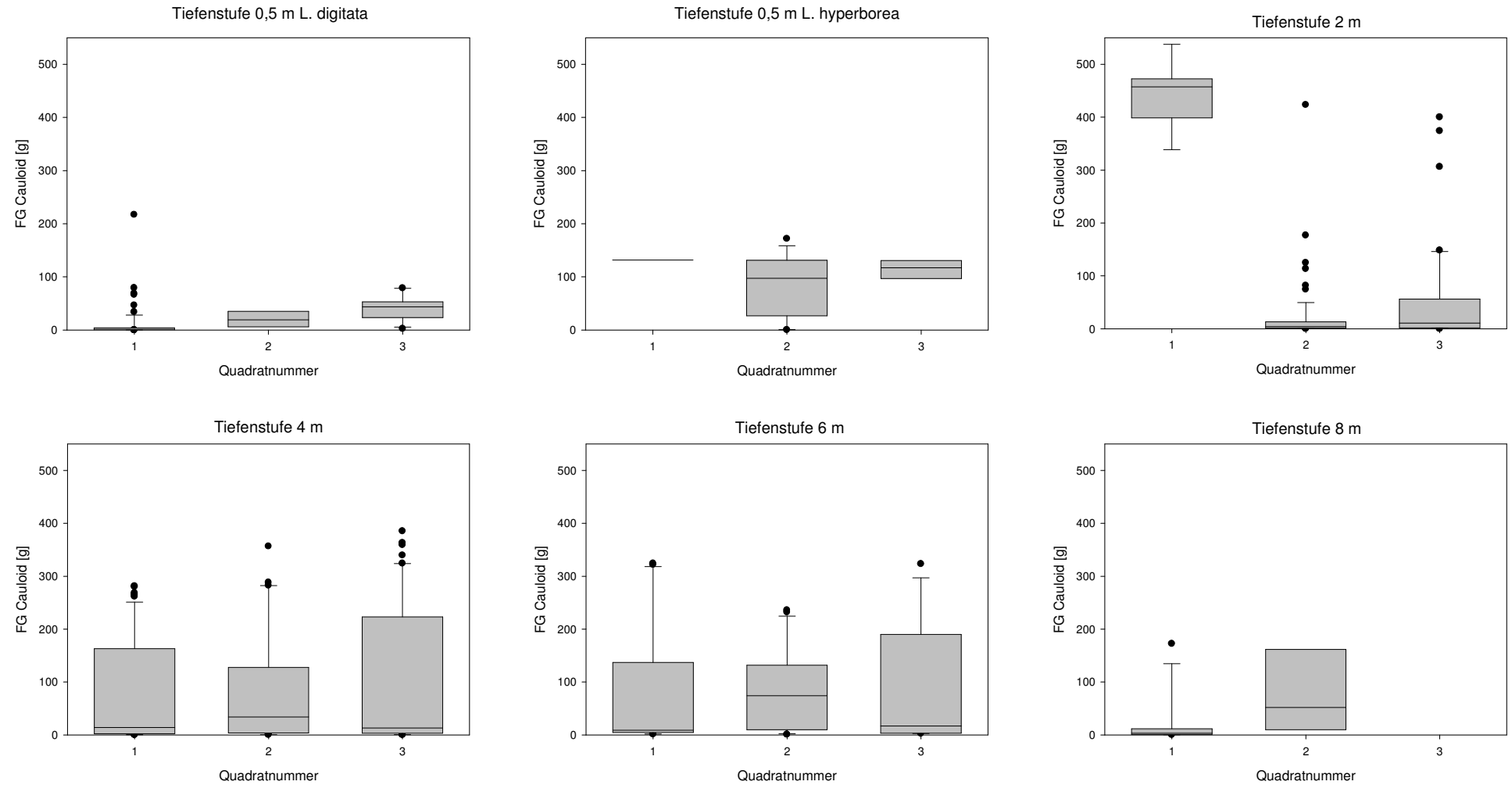


Abbildung 41: Box-Plots für Frishgewicht der Cauloide der *Laminaria*-Arten; 0,5 m aufgeteilt in *L. digitata* und *L. hyperborea*; 2 bis 8 m nur *L. hyperborea*

## Frischgewicht Phylloid

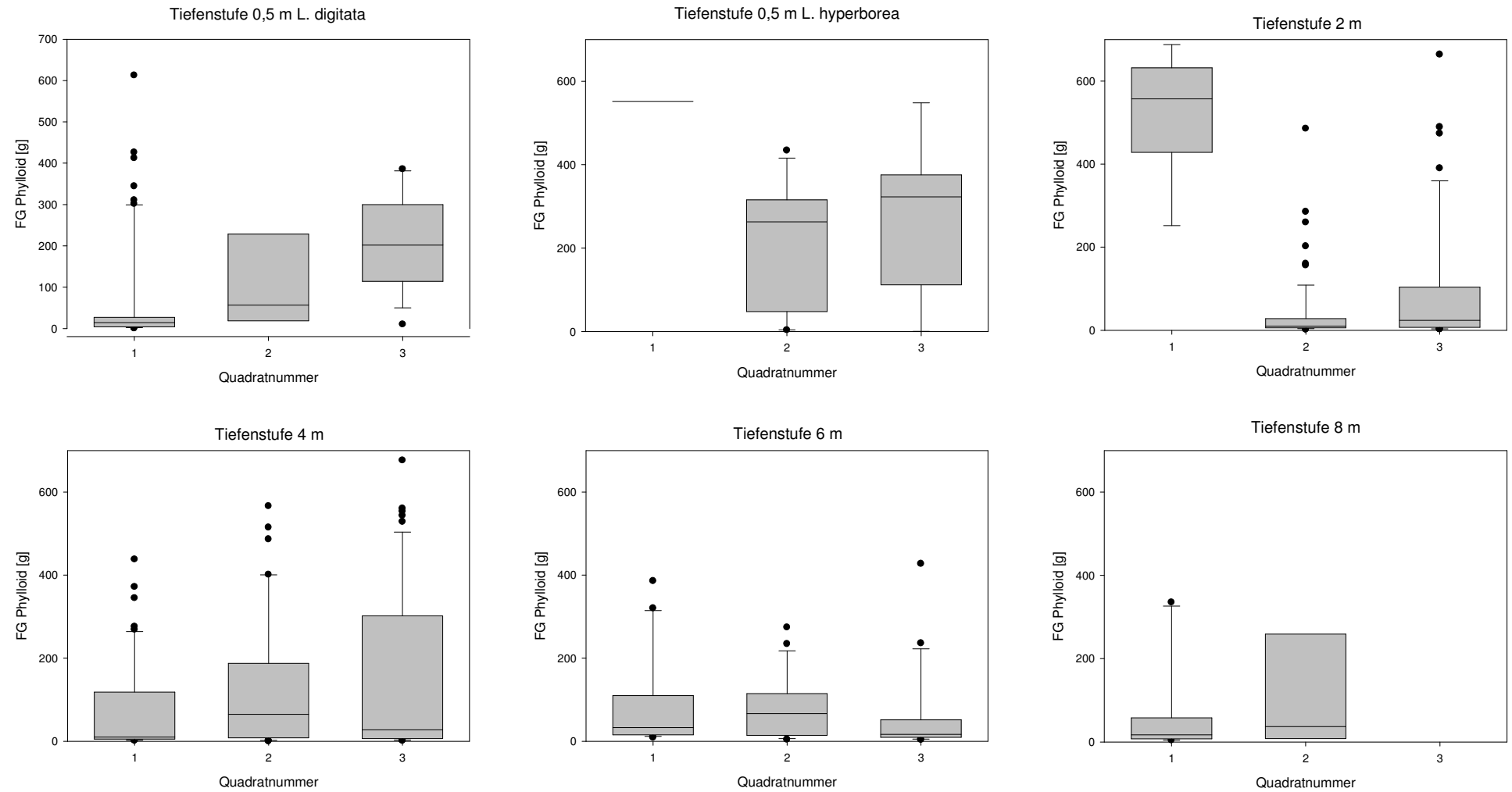


Abbildung 42: Box-Plots für Frischgewicht der Phylloide der *Laminaria*-Arten; 0,5 m aufgeteilt in *L. digitata* und *L. hyperborea*; 2 bis 8 m nur *L. hyperborea*

## Frischgewicht insgesamt

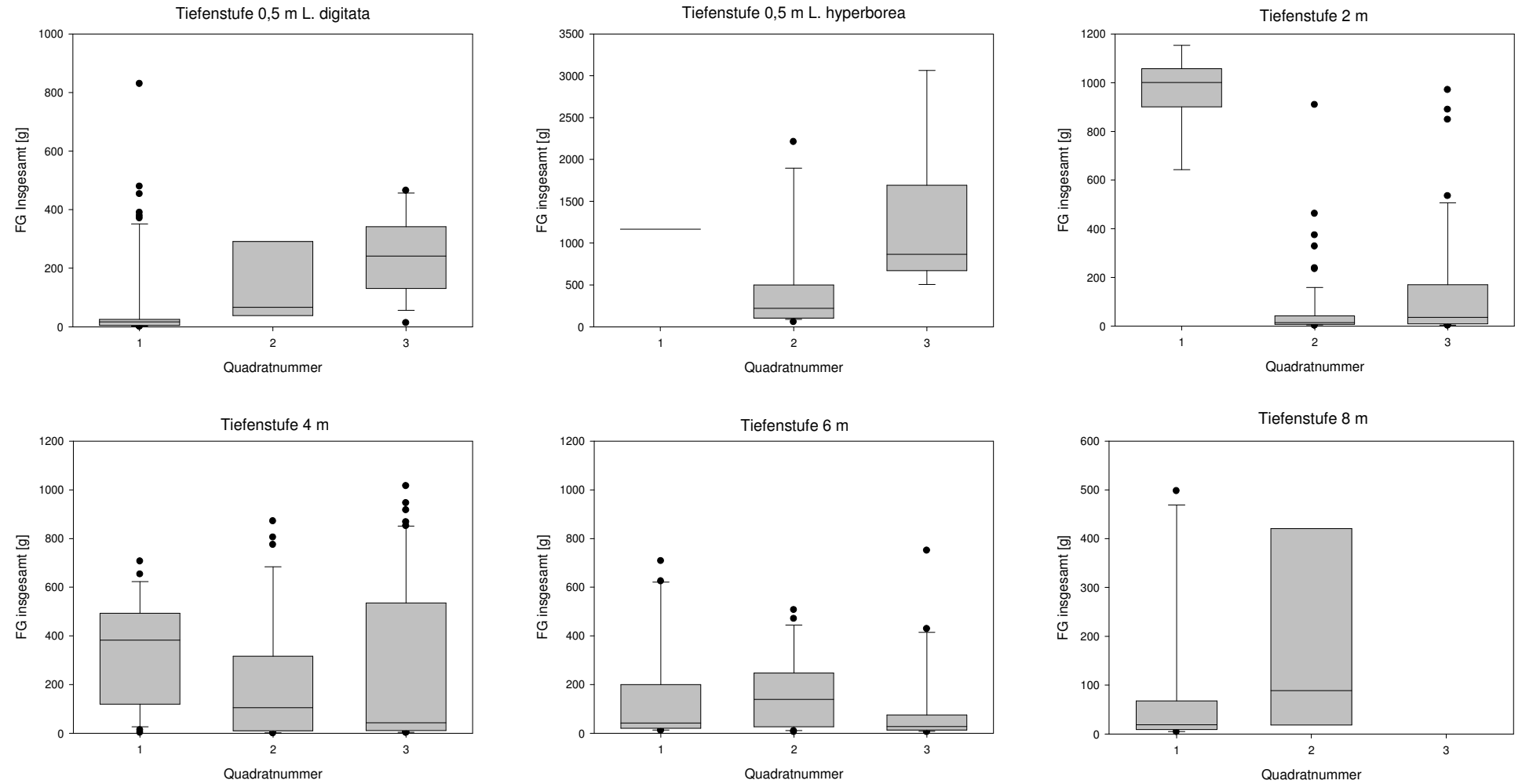


Abbildung 43: Box-Plots für Frischgewicht gesamt der *Laminaria*-Arten; 0,5 m aufgeteilt in *L. digitata* und *L. hyperborea*; 2 bis 8 m nur *L. hyperborea*

