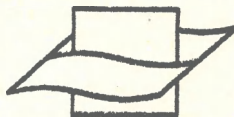


15935



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

8. Herr Prof. A. REMANE (Kiel):

Die Brackwasserfauna.

(Mit besonderer Berücksichtigung der Ostsee.) (2. Referat.)

(Mit 4 Abbildungen.)

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15

1. Einleitung.

Die Ostsee ist das größte Brackwassermeer, das mit dem Ozean in Verbindung steht. Diese Verbindung ist auf einen engen Raum beschränkt, infolgedessen enthält die Ostsee ein breites Mischungsgebiet von ozeanischem und süßem Wasser, das in einer allmählichen Abstufung des Salzgehalts vom Kattegatt über die Beltsee bis in den Finnischen und Bottnischen Meerbusen seinen Ausdruck findet. Dieser Aufbau macht die Ostsee für die Erforschung aller Brackwasserprobleme besonders geeignet. In anderen Brackwassergebieten, wie z. B. den Flußmündungen, sind Süß- und Meerwasser viel näher aneinandergerückt, das Gefälle und die Schwankungen des Salzgehaltes sind daher viel größer, so daß sich exakte Grenzen der Tierverbreitung viel schwerer ermitteln lassen. Trotz dieser besonderen Wichtigkeit des Ostseeraumes muß seine Durchforschung noch als recht lückenhaft bezeichnet werden. Bis zur Pommerania-Expedition 1871 war nur vereinzelt an den Küsten gearbeitet worden. Aber noch in der Jetztzeit könnte man beinahe von einer »Brackwasserscheu« der Zoologen sprechen. Daß sich neuerdings in weiteren Kreisen ein verstärktes Interesse für die Brackwasserprobleme bemerkbar macht, verdanken wir einerseits G. GRIMPE, der durch das Werk »Die Tierwelt der Nord- und Ostsee« einen Überblick über das Geleistete und eine Basis für neue Forschungen schuf, andererseits der Limnologie, die mit ihren bewährten Forschungsmethoden sich neuerdings den Brackwassergebieten zuwendet. So stand die Limnologentagung in Amsterdam 1932 unter dem Motto »Brackwasser«. Immerhin bringt es die lange Nichtbeachtung der Brackwasserprobleme mit sich, daß ich

Ihnen heute nicht einen Überblick über wohlgesicherte Resultate eines dem Abschluß sich nähernden Gebietes geben kann, sondern mich im wesentlichen darauf beschränken muß, die wichtigsten Probleme und Phänomene der Brackwasserbiologie zu skizzieren. Viele Abschnitte muß ich mit einem Fragezeichen beschließen.

2. Die Artenarmut.

Die Hauptursache für die Brackwasserscheu so vieler Zoologen ist die Artenarmut der Brackwassergebiete. Die starke Abnahme der marinen Elemente zeigt Tab. 1. Ich habe dabei als Vergleichsgebiete gewählt: I. Das deutsche Nordseegebiet, II. die deutsche Beltsee, III. die südliche Ostsee bis nördlich Gotland, IV. die restlichen nördlichen Gebiete. Alle Gruppen zeigen eine rapide Abnahme der Artenzahl. Wenn nach den bisherigen Daten einige Gruppen in der deutschen Nordsee eine geringere Artenzahl aufweisen als in der Kieler Bucht (Ostracoden, Kinorhynchen, Gastrotreichen), so liegt dies zweifellos an der geringen Durchforschung der Kleinf fauna in der Nordsee.

Tabelle 1.
Abnahme der marinen und Brackwasserarten einiger Tiergruppen
von der Nordsee zur Ostsee.

	I	II	III	IV
Porifera	15	13	0	0
Hydroidpolypen	49	26	7	3
Scyphozoa	8	5	2	1
Anthozoa	12	5	2	0
Ctenophora	3	2	1	1
Nemertini	?	ca. 25	3	2
Archianneliden	12	7	1	0
Polychaeta	> 100	66	13	5
Cumacea	19	5	2	0
Mysidacea	9	7	5	4
Amphipoda	?	36	13	8
Decapoda	49	13	5	0
Amphineura	3	1	0	0
Lamellibranchia	69	34	7	5
Opisthobranchia	—	23	6	4
Echinodermata	27	8	1	0
Ascidiae	16	6	1	0

Da der Ausfall an marinen Elementen nicht durch eine Addition von Süßwasserarten gedeckt wird, entsteht im Brackwasser ein Artenminimum. Dieses ist an sich schon ein wichtiges Problem. Der Salzgehalt stellt sich dadurch in Gegensatz zu fast allen anderen ökologischen Umweltfaktoren (Temperatur, Feuchtigkeit usw.). Für

diese gilt ein biologisches Optimum mit größter Artenfülle als Norm, von dem die Artenzahl nach den beiden Extremen hin abnimmt. Anders der Salzgehalt. Hier haben wir zwei Maxima des Artenbestandes, das eine im ozeanischen Wasser, von 35–40‰ Salzgehalt, das andere im Süßwasser, und zwischen beide schaltet sich das Minimum im Brackwasser ein. Das Brackwasser zeigt also die Charaktere eines Peius-Gebietes, ohne daß sich wie in den anderen Peius-Gebieten zunächst ein Extremfaktor zeigt. Diese Unstimmigkeit läßt die Frage aufkommen, ob nicht ein anderer Faktor als der Salzgehalt für das Artenminimum im Brackwasser verantwortlich zu machen wäre. Betrachtet man die grundlegenden Angaben von C. G. J. PETERSEN über die Bodenbiozönosen der dänischen Gewässer und der Ostsee, so steigt unwillkürlich der Verdacht auf, daß die Artenarmut der Ostsee lediglich eine Folge der Armut an Lebensgemeinschaften ist. Ein Quadratkilometer Land, der lediglich mit Kiefern bestanden ist, wird ja auch eine Artenarmut aufweisen gegenüber einem gleichgroßen Gebiet, in dem in buntem Gemisch Heide, Wiese, Laub- und Nadelwald, Wasser und Sumpf steht. Die Befunde PETERSENS scheinen ein ähnliches Bild für die Ostseegebiete zu zeigen. Er unterscheidet für die Bodenfauna 8 »communities«. Alle 8 häufen sich auf engem Raum in dem Gebiet vom Skagerak bis zur dänischen Beltsee, in der deutschen Beltsee (Kieler Bucht) sind nur noch zwei Lebensgemeinschaften vertreten, die »Abra-community« und die »Macoma baltica-community«. Den ganzen großen Ostseeraum erfüllt in endloser Monotonie nur die letztere. Ich konnte aber kürzlich zeigen (REMANE 1933), daß die Macoma-community als einheitliche Lebensgemeinschaft für das Ostseegebiet unhaltbar ist, da *Macoma baltica* hier eine extrem eurytope Art darstellt, die als Leitform ganz unbrauchbar ist. Unter Mitberücksichtigung der Mikrofauna ergeben sich schon in der Kieler Bucht eine Reihe deutlich unterscheidbarer Bodenbiozönosen, die mit den verschiedenen Bodenarten zusammenfallen. Hier wie überall war die Zahl der Bodenbiozönosen abhängig von der Reliefbildung des Bodens, die wiederum verschiedene Bildung der Sedimente, verschiedene Stärke des Lichteinfalls und somit verschiedene Vegetationstypen usw. hervorruft. Die Reliefbildung des Bodens ist aber, wie jede Tiefenkarte zeigt, im Ostseegebiet keineswegs gering. Es wechseln flache Bänke mit tiefen Rinnen und Mulden, die sich im Landsort-Tief bis 427 m herabsenken. Wie weiter unten gezeigt wird, existieren sogar im Brackwasser einige Sonderlebensgemeinschaften, die den

rein marinen Gebieten fehlen. Daß der biozönotische Faktor als Erklärungsgrund der Artenarmut nicht in Betracht kommt, zeigt am klarsten ein direkter Vergleich gleichartiger Biotope bei verschiedenem Salzgehalt. In der sogenannten Furcellaria-Region (vgl. REMANE 1933) auf Sandboden in ca. 6–10 m Tiefe leben in der Kieler Bucht bei 15–17‰ Salzgehalt über 20 sessile Metazoen. (Die Schwämme *Halichondria panicea*¹, *Halisarca dujardini*, *Reniera cinerea*, *Leucosolenia complicata*, *Sycon ciliatum*, die Hydrozoen *Campanulina lacerata*, *Laomedea loveni*, *L. johnstoni*, *Sertularella rugosa*, *Grammaria serpens*, *Calycella syringa*, *Perigonimus* spec. u. a., die Polychaeten *Spirorbis spirorbis* und *Sp. carinatus*, die Ascidien *Ciona intestinalis*, *Dendrodora grossularia*, viele Bryozoen u. a.). In der ganz gleich gelagerten Furcellaria-Region fand ich auf dem Greifswalder Bodden bei einem Salzgehalt von ca. 7‰ nur drei sessile Tiere (*Ephydatia fluviatilis*, *Laomedea loveni*, *Clava multicornis*). Die übrigen Tiere der gleichen Lebensgemeinschaften verhalten sich ebenso. Dasselbe Bild zeigt ein Vergleich der Seegrassregion in den dänischen Gewässern (nach OSTENFELD hier noch *Botryllus*!), in der Kieler Bucht und in der südlichen Ostsee. Auch der so einheitliche Lebensraum des Pelagials zeigt in gleicher Weise das Artenminimum im Brackwasser.

Der biozönotische Faktor kann lediglich herangezogen werden bei einem Vergleich der Tiefenfauna des Kattegatts und der Ostsee. Hier ist der enorme Artenunterschied mitbedingt durch die ungünstigen O₂- und CO₂-Verhältnisse in den tiefen stagnierenden Ostseemulden und durch die Zwischenschaltung einer flachen Schwelle in der Beltsee, die für die Kälte liebenden Tiere der Kattegatt-Tiefen eine Verbreitungsschranke bildet.

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für das Artenminimum scheint der Wechsel des Salzgehaltes zu bilden. Brackwassergebiete sind ja nicht nur Gebiete mittleren Salzgehaltes, sondern fast stets auch Gebiete wechselnden Salzgehaltes. Dieser Wechsel, dessen schädigende Wirkung Experimente ja genügend gezeigt haben, erzeugt das »rohe osmotische Klima« (DEKHUYZEN) des Brackwassers. So einleuchtend eine Lösung auf diesem Weg zu sein scheint, eine nähere Betrachtung zeigt auch diesen Weg als ungangbar. Das ergibt gerade eine Untersuchung des Ostseeraums. Die Lage der maximalen Salzgehaltsschwankungen liegt in der

¹ Nomenklatorisch habe ich mich an die Bearbeitungen in der »Tierwelt Deutschlands« und der »Tierwelt der Nord- und Ostsee« gehalten. Ich konnte daher zwecks Raumersparnis die Autornamen fortlassen.

flachen Beltsee; hier strömt je nach der Windrichtung Nordseewasser ein oder Ostseewasser aus. Dementsprechend zeigen die Salzgehaltsmessungen enorme Schwankungen, am Feuerschiff Droggen im Sund schwankte der Salzgehalt im Laufe eines halben Jahres zwischen 6,8 und 25,7‰ an der Oberfläche und zwischen 8,2 und 25,7‰ in 8 m Tiefe; am Feuerschiff Gjedser-Riff an der Darsser Schwelle in 10 m Tiefe noch zwischen 7,3 und 22,4‰ (nach SCHULZ). KRÜMMEL fand bei Friedrichsort in der Kieler Förde Schwankungen von 3,9 bis 26,3‰ an der Oberfläche und von 10,3 bis 28,8‰ in 14 m Tiefe. In diesen flachen Gebieten ist auch die Bodenfauna diesen Schwankungen nicht entzogen. Hinzu kommt noch der kurzfristige Wechsel des Salzgehaltes, wie er aus den Salzgehaltsaufzeichnungen klar ersichtlich ist. Im eigentlichen Ostseegebiet aber weichen die in der Beltsee eng gescharten Isohalinen weit auseinander, die Salzgehaltsschwankungen sinken auf ganz geringe Beträge herab. Man sollte demnach gerade in der Beltsee die geringste Artenzahl erwarten. Gerade das Gegenteil ist der Fall, die Beltsee ist bei weitem das artenreichste Gebiet des Ostseeraums. Das Artenminimum liegt weit in einem Gebiet mit geringen Salzgehaltsschwankungen.

Ebenso gering ist vorläufig der Erfolg, wenn man die Abweichungen der Alkalinität im Brackwasser oder eine sonstige prozentuale Verschiebung der Einzelkomponenten des Seewassers als Ursache des Artenminimum heranziehen will. HIRSCH hat diesen letzten Punkt auf Grund von Untersuchungen auf engem Raum in den Vordergrund gerückt. Ich möchte hier jedoch 2 Tatsachen anführen, die dagegen sprechen. 1. Die Brackwässer, so verschieden sie auch in ihrer chemischen Zusammensetzung sind, zeigen alle, soweit unsere Kenntnis reicht, das Artenminimum. 2. Innerhalb der Kieler Bucht, also einem chemisch weitgehend einheitlichen Gebiet, läßt sich deutlich eine Artenabnahme von den salzreicheren Tiefen nach den salzärmeren Oberflächenschichten hin in der Fauna der Vegetationszone konstatieren. Das Artenminimum scheint also durchaus unabhängig von der chemischen Sonderkonstitution der einzelnen Brackwässer zu sein.

Nun muß aber bei den meisten biologischen Problemen neben den aktualistischen Erklärungen durch die augenblicklich wirkenden Faktoren noch die Möglichkeit historischer Erklärungen in Betracht gezogen werden. Historisch könnte das Artenminimum der Ostsee auf folgendem Wege erklärt werden: Die Ostsee ist geologisch ein junges Gebilde, das in seine jetzige Phase erst in

historischer Zeit eingetreten ist. Die Besiedlung jedes neuen Gebietes von den Nachbargebieten her erfordert aber eine gewisse Zeit, eine Latenzzeit. Bis zur Auffüllung des potentiellen Artenbestandes wird also das betreffende Gebiet ein Artenminimum zeigen. Die Frage, inwieweit diese Erklärung für das Ostseegebiet zutrifft, erfordert zunächst eine Betrachtung des im Augenblick noch nachweisbaren Einwanderungsstromes in das Ostseegebiet. Die Zahl der sicheren Neuankömmlinge ist auffallend gering. REIBISCH (1923) zeigte, daß offenbar der große Polychaet *Nereis virens* in den letzten Dezennien die deutsche Beltsee besiedelt hat. Da es sich hier um ein auffallendes Tier handelt, das seitdem öfter beobachtet wurde, ist die Annahme einer Neueinwanderung kaum umgebar. Auch der Copepode *Acartia tonsa* Dana, der kürzlich in der Wesermündung von W. KLIE und bald darauf auch im Brackwasser der Schlei (Kieler Bucht, Det. W. KLIE) festgestellt wurde, dürfte mit KLIE als Neuankömmling anzusprechen sein. Auch *Leander longirostris* ist offenbar in Ausbreitung begriffen, hat aber den Bereich der Ostsee noch nicht erreicht. Bei anderen Fällen von Neuauftreten von Tieren in Ostseegebieten (*Syngnathus rostellatus*, *Spisula subtruncata*) handelt es sich eher um temporäre Schwankungen des Grenzgebietes als um wirkliche Art-Wanderung. Damit sind die mir bekannten natürlichen Einwanderungen erschöpft. Nicht dürfen hier die allbekannten Neuerscheinungen, wie die Schnecke *Hydrobia jenkinsi*, die Krabbe *Eriocheir sinensis* und die Muscheln *Petricola pholadiformis* und *Congeria cochleata* genannt werden, die in Mengen (die beiden erstgenannten) oder lokal in den Ostseeraum eingedrungen sind. Hier handelt es sich nicht um natürliche Einwanderungen, sondern um Einschleppungen, die nur durch Mithilfe des Menschen aus entfernten Gebieten zustande gekommen sind². Die Zahl der oben genannten Einwanderungen ist nicht größer, als sie jedes beliebige Gebiet aufweist. Viele andere Gründe sprechen auch dagegen, daß Einwanderung in verstärktem Maße stattfindet und das Artenminimum auffüllt. Zu diesen gehört die auffallende Gleichartigkeit in der Besiedlung entfernter und geologisch ganz verschieden alter Brackwassergebiete (vgl. S. 56), sogar der vor 40 Jahren geschaffene Nordostseekanal zeigt bereits in seiner Besiedlung ein mit dem Salzgehalt abnehmendes Artengefälle, das den Verhältnissen in dem südlichen und östlichen Ostseegebiet bis in viele Einzelheiten entspricht. Dabei entsprach die Reihenfolge der Ankömmlinge nicht ihrem späteren Ver-

² Wegen unsicherer Einordnung ist hier *Mya arenaria* nicht genannt.

breitungsareal. Die verbreitete Assel *Jaera albifrons* z. B. wanderte relativ spät ein. Das beweist eine auffallend schnelle natürliche Besiedelung der Brackwassergebiete mit sehr schneller Erreichung des Maximalstadiums. Auch rein tiergeographisch sind ja in der Ostsee alle Bedingungen für eine rasche Auffüllung des erreichbaren Artenbestandes gegeben. Der Einstrom von Süßwasser ist stark und allseitig und transportiert die Süßwasserorganismen in großer Zahl ins Meer; die Meeresorganismen andererseits zeigen ja in großem

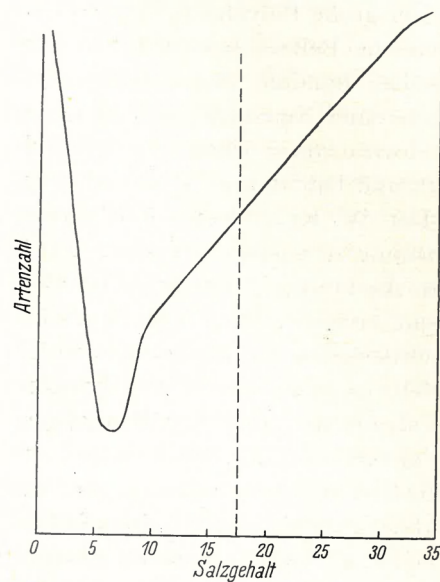


Abb. 1. Schematische Darstellung der Artenzahl (Kurve) bei verschiedenem Salzgehalt.

Prozentsatz pelagische Larven, die leicht mit dem salzhaltigen Wasser, das ja öfter die Darßer Schwelle überschreitet, in das Ostseebecken eingeschwemmt werden. Zudem war die Ostsee in der vorausgehenden Phase (*Littorina*-Zeit) salzreicher, und manche marinen Tiere waren bereits über die heutige Grenze vorgedrungen. Es ist also seit dieser Zeit mit dem Abnehmen des Salzgehaltes sogar ein Rückstrom von Arten erfolgt. Die Grenze der meisten Tierarten im Ostseegebiet ist also ökologisch oder physiologisch, nicht historisch bedingt. All diese Dinge sprechen gegen die oben angeführte historische Deutung.

Nach diesen Umwegen wird die Aufmerksamkeit doch wieder auf den Salzgehalt an sich gelenkt. Um die Wirkungsregion noch etwas näher zu präzisieren, müssen wir die Lage des Artenminimum in bezug auf den Salzgehalt noch genauer festlegen. Ich habe zu diesem Zwecke die Abnahme der Artenzahl mit abnehmendem Salzgehalt dargestellt (Abb. 1). Zwar gestatten hier die noch ungenügenden Verbreitungsdaten für viele Tiere noch keine absolut genaue Kurvenziehung, doch dürfte am Hauptergebnis in Zukunft kaum etwas geändert werden. Dieses Hauptergebnis ist, daß das Artenminimum nicht, wie man zunächst erwarten sollte, mitten zwischen ozeanischem Wasser und Süßwasser liegt (ca. 17‰), sondern ganz auffallend nahe an das Süßwasser verschoben ist.

Es liegt etwa zwischen 5 und 8‰! Dem Mittelwert zwischen Ozean und Süßwasser entspricht die Region der Kieler Bucht. Hier lebt aber noch eine vollkommen marine Flora und Fauna.

Die Region des Artenminimum ist natürlich das Grenzgebiet zwischen mariner und limnischer Fauna. Die marinen Tierarten sind also demnach viel weniger gegen Aussüßung empfindlich als die limnischen gegenüber Salzanreicherung des Wassers. Interessant ist, daß Gruppen, die im Süßwasser und Meer verbreitet sind, gleichfalls an dieser

Stelle ein Minimum aufweisen. Das gilt z. B. für die Copepoden in jeder ihrer Unterordnungen (Calanoidea, Cyclopoidea, Harpacticoidea), das gilt ferner für die Schwämme, die sogar in Wasser von 7–10‰ Salzgehalt zu fehlen scheinen, die Ostracoden, Amphipoden, Milben, Muscheln, Schnecken und Turbellarien. Selbst wenn wir die Ordnung der

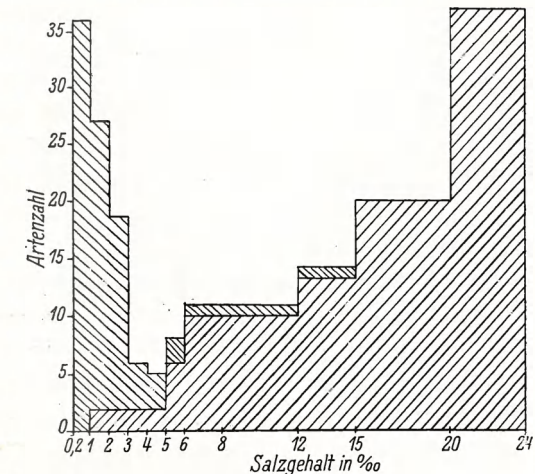


Abb. 2. Artenzahl der Mollusken im Randersfjord bei verschiedenem Salzgehalt. Der Anteil der limnischen und marinen Arten ist durch verschiedene Schraffierung gekennzeichnet. Nach JOHANNSEN, 1918; in der Darstellungsart etwas abgeändert.

Prosobranchia allein betrachten, finden wir das gleiche Minimum an gleicher Stelle. Die folgende Tabelle nach JOHANNSEN (Abb. 2) zeigt, daß in einem anderen Brackwassergebiet (Randersfjord) die Sachlage dieselbe ist. Diese Lage des Minimum nahe dem Süßwasser ist noch deswegen besonders unverständlich, weil ja der Transport von Organismen vom Süß- ins Brackwasser in besonders reichem Maße stattfindet und wir auch nach unseren physiologischen Kenntnissen eine viel leichtere Anpassung von Süßwasserorganismen an Brackwasser als von Meeresorganismen an das gleiche Milieu erwarten sollten; und dies um so mehr, als ja die Mehrzahl der Süßwasserorganismen früher oder später aus dem Meer eingewandert ist, während die meisten Meeresorganismen als autochthon bezeichnet werden müssen.

Ein Punkt muß hier noch hervorgehoben werden. Das Artenminimum im Brackwasser bedeutet kein Individuenminimum, und

Nährstoffmangel ist sicher nicht der Grund des Artenminimum. Vergleicht man die Bodenbonitierung im Ostseegebiet nach den Angaben von HAGMEIER (1930), THULIN (1922) und HESSLE (1924), so ergibt sich allerdings im Rohgewicht pro Quadratmeter eine durchschnittliche Abnahme der Bodenproduktion von der Beltsee bis zum Finnischen Meerbusen. Das Plus an Gewicht in der Beltsee ist aber zum großen Teil durch das Schalengewicht von Muscheln (*Cyprina*) bedingt, ferner ergibt die Bodenbonitierung in der Ostsee ein sehr unvollkommenes Bild der biologischen Produktion. Viel klarer sind in dieser Beziehung die produktionsbiologischen Untersuchungen durch GESSNER im Plankton der Ostsee und speziell des Arkona-Beckens. Es zeigte sich, daß die Plankton-Entwicklung im Brackwasser der Ostsee sehr verschieden ist, und GESSNER konnte die Gründe für diese Verschiedenheiten größtenteils klären. Wichtig für uns ist aber, daß in vielen Regionen die Planktonproduktion ganz ungewöhnlich groß ist. Und so schreibt denn GESSNER: »Das reichste Leben entwickelt das Meer an seinen Küsten. An jenen Stellen aber, wo es seine Vorläufer ins Land hineinschickt und stille Buchten und Bodden abschnürt, erreicht es Eutrophiegrade, die denen der echten Binnengewässer in jeder Weise entsprechen«. Ja, man kann sogar noch weiter gehen und behaupten, daß in manchen Brackwasserregionen die biologische Produktion größer ist als wohl in irgendeinem anderen natürlichen Lebensraum. Ich denke dabei an die brackigen Gräben und Tümpel am Meeresstrand, in denen sich in der Purpurbakterienregion unglaubliche Mengen von Ciliaten (*Frontonia marina*, *Condyllostoma*) Rotatorien, Turbellarien (*Macrostomum*), Copepoden und Oligochaeten entwickeln oder deren Bodenschicht förmlich von Ostracoden (*Cyprideis litoralis*) oder *Ephydra*-Larven bedeckt sein kann. Worauf die enorme Produktion bestimmter Brackwassergebiete beruht, ist noch zum Teil ungeklärt.

Von welcher Seite wir also auch das Problem des Artenminimum im Brackwasser betrachten, noch nirgends hat sich die Möglichkeit einer Erklärung desselben ergeben.

3. Die Brackwassertiere.

Das Brackwasser ist nicht nur durch die Abnahme von Meeres- und Süßwasserorganismen charakterisiert, es enthält auch eine Reihe spezifischer Arten, die in ihrem Lebensbezirk auf das Brackwasser vollkommen beschränkt sind oder hier ihren größten Individuenreichtum erreichen. Nur diese Tiere dürfen als Brackwasser-

tiere bezeichnet werden, nicht jede beliebige Tierart, die »auch« im Brackwasser lebt. Wollte man die eben angeführte Charakteristik der Brackwassertiere ganz streng anwenden, so ergäbe sich eine große Anzahl von Brackwasserformen. Es würden dann hierher *Cardium edule*, *Jaera albifrons*, *Theodoxus fluviatilis*, *Argyroneta aquatica* sowie eine Anzahl von Planktonten gehören, die man sonst allgemein als Süßwassertiere betrachtet. Berichtet doch VÄLKANGAS in seinen Untersuchungen über das Plankton im Hafen von Helsingfors: »Die große Mehrzahl der als Süßwasserformen angeführten Organismen zeigte trotz ihrer Süßwassernatur eine weit stärkere Entwicklung in salzreicherem Wasser«. Er fand z. B. »Die Grenzen der Hauptentwicklung« für *Tintinnidium fluviatile* bei ca. 3,45–4,95‰, für *Floscularia (Collotheca)* bei 3,65–4,80‰, für *Asplanchna brightwelli* bei 4,0–4,2‰, für *Triarthra longiseta* bei 4,0–5,4‰, für *T. brachiata* um 3,4‰ usw. »Die Maximalentwicklung dieser typischen Süßwasserarten erfolgte also im allgemeinen bei einem Salzgehalt von über 3‰, oft bei 4–5 oder sogar im Wasser von mehr als 5‰ Salzgehalt«. Auch KOLBE berichtet von einer stimulierenden Wirkung schwachen Brackwassers auf Süßwasserdiatomeen. Derartige starke Individuendichten weitverbreiteter Tierarten in bestimmten Brackwasserregionen genügen noch nicht für eine Zuteilung zu den echten Brackwasserorganismen. Wir haben ja gesehen, daß im Brackwasser lokal große Nährstoffmengen produziert werden, die dann natürlich euryhalinen Tieren eine starke Entwicklung ihrer Individuenzahl gestatten, zumal da im Brackwasser auch durch die Herabsetzung der Artenzahl die Konkurrenz der Arten herabgesetzt ist. Derartige Arten müssen noch zu den euryhalinen Süßwasser- oder Meerestieren gerechnet werden. Immerhin gibt es einige Fälle, in denen eine Grenzziehung gegenüber euryhalinen Brackwasserarten schwer oder unmöglich ist. Die Oligochaeten *Nais elinguis* und *Amphichaeta leydigi* kommen in Süß- und Brackwasser vor. Ihre Häufigkeit ist im Brackwasser aber derart gegenüber dem Süßwasser vermehrt, daß hier schon von echten Brackwasserorganismen gesprochen werden kann. Benutzt doch KNÖLLNER *Amphichaeta leydigi* direkt zur Charakterisierung eines Brackwasserbiotops, während aus dem Süßwasser Mitteleuropas nur wenige Fundorte gemeldet sind. Derartige Grenzfälle dürfen aber nicht daran hindern, eine Abgrenzung der Brackwassertiere von euryhalinen Meeres- und Süßwassertieren vorzunehmen. Die Zahl echter Brackwasserorganismen ist im Ostseegebiet sehr groß. Auch für sie muß jedoch festgestellt werden, ob

tatsächlich der Salzgehalt der grenzsetzende Faktor bei ihrer Beschränkung auf das Brackwasser ist. Experimentaluntersuchungen hierüber fehlen. Ist doch *Procerodes ulvae* das einzige Brackwassertier unserer Region, das zu Versuchen überhaupt verwendet wurde. Wir müssen diese Frage durch vergleichend ökologische Betrachtung zu lösen versuchen, d. h. die Tierarten auf ihr Vorkommen in möglichst zahlreichen und verschieden zusammengesetzten Lebensräumen hin untersuchen. Da zeigt es sich denn, daß manche Tierarten zwar im Ostseeraum den an Brackwassertiere gestellten Bedingungen entsprechen, in anderen Regionen aber sich abweichend verhalten. Hierher gehören zunächst einige der arktisch-baltischen Tiere, die ja als Reliktenformen im Ostseegebiet allgemein bekannt sind (vgl. EKMAN). In der Ostsee verhalten sich diese wie echte Brackwassertiere, zeigen also einerseits eine Grenze gegenüber dem salzreichen Wasser, andererseits eine solche gegenüber dem Süßwasser oder dringen nur sehr lokal ins Süßwasser der Randgebiete vor. Manche dieser Relikte sind auch im arktischen Gebiet Brackwassertiere, z. B. *Mesidothea entomon*, *Limnocalanus grimaldii* und *Pontoporeia affinis*. Die Mehrzahl derselben lebt aber in der Arktis im Salzwasser (*Mysis mixta*, *M. oculata*, *Halicryptus spinulosus*, *Astarte borealis*, *Pontoporeia femorata*, *Hali-tholus cirratus*). Diese letzteren können natürlich nicht den echten Brackwasserarten zugerechnet werden; für sie wäre höchstens die Frage zu erörtern, ob die in der Ostsee lebenden Populationen eine besondere Brackwasserrasse darstellen.

Ähnlich verhalten sich einige Bewohner der brackigen Strandtümpel des Ostseegebietes. Sie treten hier durchaus als Brackwassertiere auf und meiden die salzhaltigeren Gebiete des Meeres. In Binnensalztümpeln aber leben sie noch bei einem Salzgehalt, der sogar den des ozeanischen Wassers übertreffen kann. Das beste Beispiel bietet das Rädertier *Brachionus plicatilis*. Im Ostseegebiet überschreitet diese Art, soweit ich sehe, nirgends den Salzgehalt von 12‰. Sie ist aber in den westfälischen Salzgewässern noch bei 43,33‰ das dominierende Planktontier (SCHMIDT 1913). Der Copepode *Nitocra lacustris* (Schmankewitsch) (*N. simplex*) ist von der Ostseeküste nur aus Gewässern von weniger als 10‰ Salzgehalt bekannt. In Binnensalzstellen fand man ihn bei 21,54‰ (Westfalen, SCHMIDT 1913) und 25,83‰ (Oldesloe, KLIE 1925). Ganz ähnlich verhalten sich die Copepoden *Mesochra rapiens*, *Cletocamptus confluens*, das Rädertier *Colurella dicentra* u. a. Eine Deutung dieser scheinbaren Ungereimtheiten ist vom biocönotischen Standpunkt

aus nicht schwer. Es handelt sich offenbar um euryhaline salzliebende Tümpelbewohner. Ebenso wie es ja im Süßwasser spezifische Bewohner von Kleingewässern gibt, die irgendwie an Sonderbiotope in diesen gebunden sind, dürfen wir auch spezifische Bewohner in marinen Kleingewässern erwarten. Diese Kleingewässer am Meeresstrand sind fast ausnahmslos brackig, da ja Regenfälle und Grundwassereinstrom sich in ihnen viel intensiver auswirken als in den riesigen Wassermassen der Meeresbecken. Infolgedessen werden derartige Meerestümpelbewohner am Meeresstrand als »Brackwassertiere« erscheinen. Die spezifischen Biotope dieser Regionen sind: oberflächennaher Schlamm mit starker Erwärmung im Sommer, Purpurbakterienregion, schwimmende Algenpolster, Schilfzone des Strandes (vgl. F. SICK 1931). Eine Trennung dieser spezifischen Meerestümpelbewohner von den echten Brackwassertieren muß gerade im Ostseegebiet durch vergleichende Untersuchungen leicht durchführbar sein. Tümpelformen werden überall auch in den schwächer salzhaltigen Regionen der Ostsee nur Strandtümpel bewohnen, während die echten Brackwassertiere zwar in ihrem marinen Grenzgebiet vielfach die schwächer salzigen Strandtümpel bevorzugen werden, im schwachsalzigen Osten aber auch im eigentlichen Meeresgebiet auftreten werden³. Wichtig für diese Entscheidung wäre auch die Untersuchung stark salzhaltiger Meerestümpel an der Nordseeküste. Nach den vorliegenden Daten glaube ich z. B. folgende Arten als Meerestümpelbewohner oder marine Stillwasserorganismen des Strandes ansprechen zu können: die Rädertiere *Brachionus plicatilis*, *Encentrum roussileti*, *Colurella dicentra*, die Ostracoden *Heterocypris salinus* und *Cypridopsis aculeata*, die Copepoden *Nitocra lacustris*, *Mesochra rapiens*, und wohl auch *Horsicella brevicornis* und *Laophonte mohammed*, mehrere marine Wasserkäfer, Mückenlarven u. a. Spezifische Brackwasserbewohner, die den oben angeführten Bedingungen genügen, sind z. B. die Ostracoden *Cyprideis litoralis*, *Cytheromorpha fuscata* und *Candona angulata*, die Asseln *Idothea viridis* und *Sphaeroma rugicaudum*, die Amphipoden *Gammarus duebeni*, *Leptocheirus pilosus*, *Melita palmata* und *Corophium lacustre*, die Polychaeten *Alcmaria romijni*, *Streblospio shrubsolei* und *Manayunkia aesturina*, die Rädertiere *Synchaeta monopus*, *S. jennica*, *Pedalia jennica*, *Keratella eichwaldi* (Levander) u. a.

³ Natürlich kann es in Einzelfällen auch Meerestümpelbewohner geben, die gleichzeitig echte Brackwassertiere sind. Sie werden dann die Tümpel mit hohem Salzgehalt meiden.

Das Brackwasser wird also besiedelt: 1. Von euryhalinen Süßwasser-Arten; 2. Von euryhalinen Meeresarten, von denen eine Gruppe (2a) durch ihre Beschränkung auf marine Tümpel- und Stillwassergebiete im Verhalten echten Brackwassertieren stark gleichen kann. 3. Von steno- bis euryhalinen Brackwasser-Arten. 4. Von holeuryhalinen Tieren, deren Verbreitung unabhängig vom Salzgehalt ist (z. B. *Colurella colurus*).

Um zu zeigen, wie groß die Zahl der Brackwasserorganismen ist, möchte ich die im Ostseegebiet verbreiteten Brackwassermetazoen aufzählen, ohne die Gewähr absoluter Vollständigkeit geben zu können. Da wie erwähnt, sich Gruppe 2a und 3 vielfach noch nicht trennen lassen, erstreckt sich die Aufzählung auf beide Gruppen⁴. In beiden gibt es mehr euryhaline und mehr stenohaline Arten; die Liste umfaßt also die Mesohalinophilen, die Mesohalinobionten, Oligohalinophilen und Oligohalinobionten.

Die einzigen Brackwasser-Coelenteraten sind *Cordylophora caspia* und *Protohydra leuckarti*. Die Verbreitung der letzteren ist gegenüber *Cordylophora* mehr nach der marinen Seite verschoben. Unter den Turbellarien gehören nach den bisherigen Daten hierher: *Procerodes ulvae*, und die von KARLING 1930 beschriebenen *Acro-rhynchus robustus* und *Placorhynchus tvaerminnensis*, die beide auch in Brackwässern an der Kieler Bucht leben; *Macrostomum hystrix* könnte noch als extrem euryhalines Brackwassertier hier angereicht werden. Soweit ich sehe, ist die Zahl spezifischer Brackturbellarien weit größer. Von den Rädertieren seien erwähnt: *Proales similis*, *Lindia tecusa*, *Encentrum eristes*, *E. rousseleti*, *Erignatha thiene-manni*, *Aspelta baltica*, *Colurella dicentra*, *Notholca striata* und *N. bipalium* (beide stark euryhalin), *Brachionus plicatilis*, *Keratella eichwaldi*, *Euchlanis plicata*, *Synchaeta monopus*, *S. tavina*, *S. littoralis*, *S. fennica* (*S. baltica* ist euryhalines Meerestier), *Testudinella clypeata*, *Pedalia fennica* u. a. Unter den Nematoden dürfte die Zahl kaum geringer sein, doch lassen sich vorläufig erst wenige Arten in diesem Gebiet klar einordnen (z. B. *Adoncholaimus thalassophygus*). Unter den Nemertinen ist *Prostoma obscurum* Brackwassertier. Die Polychaeten liefern *Alcmaria romijni* (im Brackwasser bei Kiel und Greifswald verbreitet), *Manayunkia aestuarina* (Kiel, Greifswald), *Streblospio shrubsoli* (Kiel, Greifs-

⁴ Eine Aufzählung eines Teils der mesohalinophilen Organismen hat bereits REDEKE gegeben; er unterscheidet aber in seiner Liste nicht die euryhalinen Meerestiere von den echten Brackwassertieren; so daß *Nereis diversicolor*, *Neomysis vulgaris* unter den Brackwassertieren erscheinen.

wald) und wahrscheinlich *Polydora redekei*, die nach einem Fund im Nordostseekanal (det. W. AUGENER) vorkommen dürfte. Über die Oligochaeten vgl. die demnächst erscheinende Arbeit von KNÖLLNER. Zahlreich sind die Brackwasserkrebse; unter den Copepoden z. B. *Acartia bifilosa*, *A. tonsa*, *Eurytemora affinis*, *E. hirundo*, *Limnocalanus grimaldii*, *Nitocra lacustris*, *N. spinipes*, *Ectinosoma curticorne*, *Mesochra rapiens*, *M. lilljeborgi*, *Laophonte mohammed*, *Schizopera clandestina*, *Cletocamptus confluens*, *Horsicella brevicornis*, *Itunella muelleri*; unter den Ostracoden *Cyprideis littoralis*, *Lox-concha gauthieri*, *Cytherura gibba*, *Leptocythere*-Arten (z. B. *L. castanea*), *Cytheromorpha fuscata*, *Cypridopsis aculeata*, *Heterocypris salina*, *Candona angulata*, unter den Isopoden und Tanaidacea *Idothea viridis*, *Mesidothea entomon*, *Sphaeroma rugicaudum*, *Cyathura carinata*, *Heterotanais oerstedii*, hierher ferner die Amphipoden *Corophium lacustre*, *Leptocheirus pilosus*, *Melita palmata*, *Gammarus duebeni*, der Decapode *Palaemonetes varians*. Wenig bieten die Mollusken; außer den beiden Einwanderern *Hydrobia jenkinsi* und *Congeria cochleata* nur *Hydrobia ventrosa* und wohl den Opisthobranchier *Alderia modesta*. Brackwasser-Bryozoen sind *Membranipora crustulenta* und *Victorella pavidula*⁵. Beträchtlich ist auch die Zahl der Käfer (vgl. Lengerken) und Dipterenlarven.

Nehmen wir noch einmal die Frage auf, ob tatsächlich der mittlere Salzgehalt diese Arten an die Brackwasserregion bindet. Da ja fast überall der Salzgehalt im Brackwasser schwankt, scheint dies zunächst unwahrscheinlich. Aber auch eine chemische Sonderwirkung durch Verschiedenheit der Einzelbestandteile des Salzgemenges läßt sich vergleichend-ökologisch für viele Arten widerlegen. Selbst in chemisch so abweichenden Gebieten wie die Kaspische See oder in Bitterseen oder in alkalischen Gewässern treffen wir bestimmte Brackwasserorganismen in weiter Verbreitung (*Brachionus plicatilis*, *Cletocamptus*, *Pedalia fennica*, *Ephydra*-Larven!). Auch hier treffen wir also auf eine noch unbekannte Wirkung des Brackwassers.

⁵ Nicht aufgenommen sind in die Liste all die Tierarten, die nur aus der Ostsee bekannt, hier aber nur von einem oder wenigen Autoren festgestellt worden sind. Es handelt sich um über 300 Arten. Da sie fast ausschließlich der Mikrofauna angehören, sind sie in anderen Meeren ganz offensichtlich nur übersehen worden; in manchen Fällen sind Tiere allerdings an zwei oder mehr Orten und von verschiedenen Autoren im Ostseegebiet gefunden worden, z. B. die Ostracode *Paracyprideis fennica*. Hier kann es sich eher um echte Brackwasserarten handeln.

Wie verhalten sich nun die echten Brackwasserarten zu der Salzgehaltsskala? Auch sie besiedeln nicht die dem Mittelsalzgehalt von 17‰, sondern eine dem Süßwasser genäherte Region. Bei 17‰, also im Bereich der freien Kieler Bucht finden sich nur einige isolierte Vorposten echter Brackwassertiere an ganz vereinzelten Stellen. (*Protohydra leuckarti*, *Gammarus duebeni*, *Cyathura carinata*, *Heterotanais oerstedii*, *Cyprideis litoralis*.) Aber auch

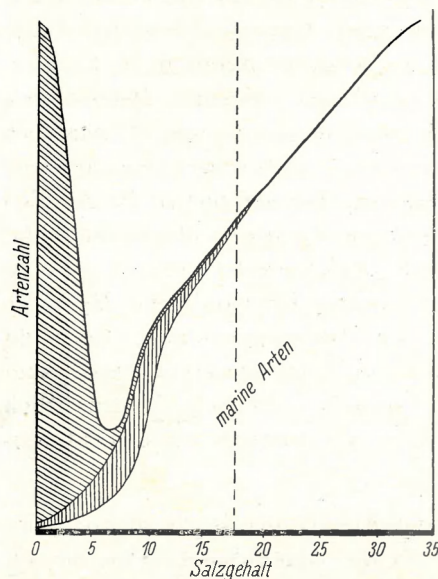


Abb. 3. Schematische Darstellung des Anteils der limnischen Arten (schräg schraffiert), Brackwasser-Arten (senkrecht schraffiert), marinen Arten (hell) und holoeryhalinen Arten (schwarz) an der Artenzahl bei verschiedenem Salzgehalt. Der Artenzahl entspricht jeweils die vertikale Ausdehnung der betreffenden Fläche.

Corophium lacustre, *Candona angulata*, *Victorella pavida*). In der Region von 5–30‰ verschwinden bereits mehrere Arten, einige reichen vereinzelt bis ins Süßwasser. Die Parallele zwischen der Lage des Artenminimum und der Verbreitzzone der Brackwasserarten ist auffallend. Ich habe diese Verhältnisse in dem schematischen Diagramm Abb. 3 dargestellt, indem ich in die Kurve der Artenzahl die Meeres-, Brackwasser-, Süßwasser-Arten und die holoeryhalinen Tiere in ihrer Menge eingetragen habe. Die Brackwassertiere weisen also mit gleicher Deutlichkeit wie das Artenminimum auf eine besondere Wirkung schwächeren Brackwassers hin.

diese Arten werden erst in Regionen von 15‰ abwärts häufiger, in der Kieler Bucht z. B. an flachen stillen Uferregionen, in der Nähe von Bachmündungen, im östlichen Teil des Nordostseekanals usw. Bei ca. 15 oder 12‰ treten hinzu: *Sphaeroma rugicaudum*, *Procerodes ulvae*, *Manayunkia aestuaria*, *Tubifex costatus*, *Littorina rudis* var. *tenebrosa* und es folgt bald in steilem Anstieg das Heer der übrigen Brackwasserarten. In der Spanne 10–5‰ bleiben die meisten noch bestehen, doch verschwinden hier bereits einige (*Littorina rudis* var. *tenebrosa* bei 10–8‰), andere kommen hinzu (*Cordyllophora caspia*, *Alcmaria romijni*,

Historisch betrachtet stammen die Brackwasserorganismen zum Teil von marinen, zum Teil von limnischen Arten ab. In vielen Fällen läßt sich diese Herkunft aus den Verwandtschaftsverhältnissen mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit ermitteln. Daß z. B. unsere Brackwasserpolychaeten, der Hydroidpolyp *Cordyllophora caspia* und die Brackwassercytheriden mariner Herkunft sind, dürfte kaum bezweifelt werden. In manchen Fällen läßt sich allerdings ein derartiger Entscheid zur Zeit noch nicht mit derartiger Sicherheit fällen. Wie groß ist nun der Anteil der marinen und der limnischen Komponente an der Zahl der Brackwasserarten? Ganz klar ergibt sich ein Übergewicht der marinen Elemente; es betrug bei Außerachtlassen aller zweifelhaften Fälle 32:21. Auch darin äußert sich die größere Fähigkeit mariner Elemente zur Besiedlung selbst schwachsaltiger Brackwässer.

4. Die Einteilung der Brackwässer.

Die vorhergehenden Ausführungen haben das Material für die Frage der Brackwassereinteilung geliefert. Ich will diese Frage hier nur kurz streifen, da für eine definitive und natürliche Klassifizierung das Material noch nicht vollständig genug ist. Die zur Zeit nahezu allgemein verbreitete Einteilung stammt bekanntlich von REDEKE (vgl. 1933). Sie geht von dem Cl-Gehalt aus und unterscheidet

Cl, g/l	0,1 Süßwasser
	0,1–1,0 oligohalines
	1,0–10,0 mesohalines
	10,0–17,0 polyhalines
	17,0 Meerwasser.

Später (1922) erfolgte noch eine Unterteilung des mesohalinen Brackwassers in eine α - und β -Zone. Auch VÄLIKANGAS unterscheidet hier noch ein meio- und ein pleiohalines Gebiet. »Die mesohaline Zone also ist als das Brackwassergebiet par excellence zu betrachten und wir wie sehen werden, durch eine sehr typische Flora und Fauna charakterisiert«. In der Ostsee sind wir gewohnt, nicht mit dem Cl-Gehalt, sondern mit dem gesamten Salzgehalt zu rechnen. Nach KNUDSENS Formel $S = 0,030 + 1,860 \text{ Cl}$ ergibt sich, daß die Zonen etwa folgende Salzgehaltsgrenzen aufweisen: bis 0,185‰ Süßwasser; 0,185–1,85‰ oligohalines Brackwasser; 1,85–18,5‰ mesohalines Brackwasser; 18,5–30‰ polyhalines Brackwasser; > 30‰ Meerwasser. Dieses System hat als erstes scharf umrissenes Schema gute Dienste für eine präzise Bezeichnung der bisher sehr subjektiv abgegrenzten Brackwassergebiete

geleistet. Es ist nunmehr die Frage, entsprechen die zunächst willkürlich gesetzten Grenzen natürlichen Grenzgebieten, d. h. fallen sie mit Zonen zusammen, in denen sich die Verbreitungsgrenzen der Organismen dichter häufen? Daß es solche natürlichen Grenz-zonen gibt, ist schon mehrfach betont worden (VÄLIKANGAS, GESSNER u. a.). Für ihre Festlegung eignet sich das Ostseegebiet aus den eingangs erwähnten Gründen besonders gut. Betrachten wir zunächst die marine Seite. Im ganzen Gebiet des Kattegatts und der Beltsee herrscht eine rein marine Fauna, sie nimmt mit abnehmendem Salzgehalt an Artenzahl ab, eine Beimischung von Brackwasserarten findet in der Beltsee nur in minimalem Maße statt; Süßwasserarten fehlen ganz. Irgendeine natürliche Grenze scheint nach den vorliegenden Daten in diesem Gebiet nicht aufzutreten, nur wo wichtige Biotopgrenzen vorliegen (Aufhören der marinen Tiefwassergebiete in der Beltsee), trifft man eine Häufung der Verbreitungsgrenzen auf engem Raum. Biologisch ist also diese ganze Zone, die noch das ganze polyhaline Brackwassergebiet REDEKES umfaßt und in die mesohaline Region hineinragt, reines Meeresgebiet, das sich nur durch Artenverarmung von den benachbarten voll marinen Gebieten unterscheidet. Auch in der Region von 15–10‰ Salzgehalt bleibt der marine Charakter der Organismen noch durchaus dominierend, doch setzt hier das Anstiegsgebiet der Brackwasserarten ein, die aber an Zahl noch überall hinter den marinen zurückstehen. Etwa bei 10–8‰ setzt ein rapider Absturz der marinen Arten ein. Er zeigt sich in der Artentabelle S. 35 darin, daß in dem Raum von 30–17‰ die Zahl der marinen Arten auf ca. 50% der Ausgangszahl fällt (in der Mikrofauna ist die Abnahme noch geringer). In der Strecke von 17‰–8‰ Salzgehalt sinkt sie aber auf ca. 1/3 der Artenzahl bei 17‰. Gleichzeitig setzt ein weiterer Anstieg der Brackwasserarten ein, die hier die marinen an Artenzahl erreichen oder übertreffen. Vereinzelt tauchen in diesem Gebiet die ersten euryhalinen Süßwasserarten auf (*Theodoxus fluviatilis*). Die marinen Arten nehmen dann weiterhin ab, zeigen vielleicht bei ca. 3‰ einen nochmaligen Absturz. Schon BRANDT 1897 schrieb über die marinen Tiere: »Die letzte Schranke — die geringe Änderung des Salzgehaltes von 2 oder 3,7 bis 0‰ — ist anscheinend schwer zu überwinden«. Von etwa 6‰ abwärts beginnt aber eine rasche Zunahme der Süßwasserarten (zuerst im Plankton, später in der Bodenfauna), die etwa von 3‰ an enorm zunimmt. Kurz zusammengefaßt besagen diese Tatsachen: von 35‰ bis 15–14‰ ist rein marines Gebiet mit allmählich abnehmender

Artenzahl, von 15 bis ca. 10–8‰ ist marin-brackiges Mischgebiet mit Überwiegen des marinen Einschlags, von ca. 10–8‰ bis ca. 5‰ ist echtes Brackwassergebiet mit maximaler Entwicklung der Brackwassertiere, zwischen ca. 5 und 3‰ ist brackig-limnisches Mischgebiet zum Teil mit Überwiegen des limnischen Elements, ab 3‰ beginnen die limnischen Elemente vollkommen zu dominieren. Nach diesen Daten wäre der Name Brackwasser am besten auf die Region zwischen 3 und 15‰ zu beschränken. Ich möchte aber hier keine Revision des Systems von REDEKE oder gar eine neue Einteilung vornehmen; dazu ist erst eine genauere Festlegung der biologischen Schwellen erforderlich. Aber selbst dann scheinen sich manche Schwierigkeiten zu ergeben, da die Schwellen offenbar in den einzelnen Biotopen nicht bei gleichem Salzgehalt liegen. Bei Betrachtung der Bodenfauna ergibt sich, wie erwähnt, eine Schwelle bei ca. 3‰. Selbst für die Ciliaten fand KAHL, daß bei 3‰ noch limnische und marine bzw. Brackwasserarten ziemlich gleichmäßig gemischt vorkommen, »bei aber nur wenig stärkerer Konzentration eine typische Salzwasserfauna auftrat« (KAHL 1933, S. IIc 37). Bei den pelagischen Organismen liegt die entsprechende Schwelle, d. h. der Übergang zum Cyanophyceen-Brachioniden-Plankton, wie aus der Untersuchung von VÄLIKANGAS und GESSNER u. a. hervorgeht, sicher höher, etwa zwischen 5 und 7‰. Diesen Tatsachen kann eine Einteilung nach dem Salzgehalt als einzigem Milieufaktor nicht gerecht werden, und so haben denn schon WILLER, WUNDSCH u. a. andere Einteilungsgrundlagen vorgeschlagen. Streng genommen ist auch die Einteilung REDEKES trotz allen biologischen Einschlüssen viel mehr eine hydrographische als eine biologische. Der Gegensatz zwischen diesen beiden Einteilungsprinzipien wird vielleicht am besten bei Betrachtung der Litoralregionen klar. Das Eulitoral wird als das Gebiet der Überflutung des Strandes definiert; hier handelt es sich um eine hydrographische Definition, die für den Biologen wenig verwendbar ist, da ja die obere Flutgrenze sehr hoch liegen kann und Wiesen, Wälder u. a. umfaßt, also Gebiete, die biologisch mit dem Strand nichts mehr zu tun haben. Für ihn ergibt sich aber eine klare Abgrenzung bei Berücksichtigung der einzelnen Lebensgemeinschaften, die sich gut abgrenzen lassen, und die biologische Definition des Eulitorals muß lauten: Das Eulitoral ist eine Zone mit Lebensgemeinschaften, die auf einen regelmäßigen Wechsel von Überflutung und Trockenlegen eingestellt sind. Die abgrenzbare Lebensgemeinschaft muß also die Grundeinheit jeder ökologischen

Einteilung sein; das ist der berechnete Kern der Ausführungen von WILLER, WUNSCH u. a. Das ist im Brackwasser um so notwendiger, als ja hier keineswegs Konstanz des Salzgehaltes vorliegt, der im Chloridspektrum angegebene Wert stellt also nur einen Mittelwert dar. Biologisch können sich aber Gewässer mit gleichem Mittelwert aber stark verschiedener Schwankungsbreite sehr verschieden verhalten. Das Brackwassergebiet reicht also soweit, als Brackwasserlebensgemeinschaften auftreten; das ist, so absurd es auch zunächst klingt, die biologische Definition des Brackwassers. Eine genaue Übereinstimmung dieser Grenze mit einem bestimmten Durchschnittswert des Salzgehaltes ist bei dieser Definition nicht zu erwarten und besteht auch nicht.

5. Die Lebensgemeinschaften des Brackwassers.

Im vorigen Abschnitt habe ich die besondere Wichtigkeit der Lebensgemeinschaften für eine Erfassung der Brackwasserphänomene betont. Ich möchte hier die verschiedenen Lebensgemeinschaften des Brackwassers kurz charakterisieren. Daß es nicht eine, sondern viele Lebensgemeinschaften des Ostseebrockwassers gibt, ist selbstverständlich, wenn man die starken Unterschiede in Bodengrund, Vegetation, Strömung, Belichtung und Temperatur bedenkt. Innerhalb der einzelnen Biotope will ich zuerst die erwähnen, die für das Brackwasser charakteristisch sind, also überall dort, wo sie auftreten, gleichzeitig einen durchschnittlich mittleren Salzgehalt aufweisen.

Der interessanteste dieser Lebensräume dürfte das brackige Küstengrundwasser sein. Ich verstehe darunter jenen schmalen Streifen von brackigem Grundwasser, der sich unterirdisch zwischen das Meerwasser und das süße Grundwasser einschiebt. Im Untersuchungsgebiet bei Kiel⁶ betrug hier der durchschnittliche Salzgehalt etwa 6‰, die Schwankungsbreite ca. 2–15‰. Trotz dem ziemlich niedrigen Wert zeigte die Fauna ein stark marines Gepräge; eine neue Polychaetengattung (*Stygocapitella* Knöllner⁷) trat hier zusammen mit Archianneliden (*Diurodrilus subterraneus*⁷), Gastrotricha Macrodasyoidea (*Turbanella subterranea*⁷, *Paradasys*⁷), Halacariden (*Halacarellus subterraneus* E. Schulz), lithophoren Turbellarien und Foraminiferen auf. Daneben fanden sich auch Brack-

⁶ Die ersten Publikationen hierüber werden Ende 1934 in den Schriften des Naturwiss. Vereins f. Schleswig-Holstein Bd. XX Heft 2 erscheinen.

⁷ Nomen nudum.

wasserorganismen, die bereits aus anderen Brackwasserbiotopen bereits bekannt waren und vereinzelt Süßwasserarten.

Einen weiteren spezifischen Brackwasserbiotop stellt der Grünalgenstreifen dar, der unmittelbar oberhalb des normalen Wasserstandes oder in der Nordsee nahe der oberen Flutgrenze gedeiht (Enteromorpha-Zone). Hier erreichen Salzgehalts- und Temperaturschwankungen ihr Maximum; es wechselt Überflutung mit Meerwasser mit Durchspülung durch Regenwasser, je weiter diese Zone im marinen Gebiete liegt, desto größer ist natürlich der Schwankungsbereich, der durchschnittliche Salzgehalt ist „brackig“. Wie ich aus den im Gang befindlichen Untersuchungen von G. OTTO, Kiel, entnehme, zeigt die artenarme Fauna dieses Biotops im Gegensatz zu dem Küstengrundwasser mehr den Charakter einer Süßwasserfauna; auffallend sind besonders die Anklänge an die Moosfauna (Tardigraden, bdelloide Rotatorien), daneben finden sich jedoch auch hier Foraminiferen.

Einen sehr vielgestaltigen Brackwasserbiotop stellen die Meeresstrandtümpel dar, Kleingewässer am Meeresstrand, die an der Oberfläche oder unterirdisch Einstrom von Meerwasser erhalten, aber durch Regen und Süßwasserzufluß brackig werden. Auch hier ist der Salzgehalt meist einem starken Wechsel unterworfen. Über derartige Gewässer liegen erst wenige Untersuchungen vor (vgl. F. SICK), ihre Besonderheiten liegen besonders in der Mikrofauna, z. B. Rotatorien, Copepoden, Ostracoden, Protozoen, die hier zum Teil in enormen Individuenmengen auftreten, sowie in dem Reichtum an Wasserinsekten oder ihren Larven (*Ochthebius*, *Philhydrus*, *Corixa*, *Ephydra*, Mückenlarven aus den Gattungen *Chironomus*, *Dasyhelia*, *Caenia* u. a.). Innerhalb dieser Strandtümpel treten nun noch manche Einzelbiotope mit spezifischer Fauna auf, von denen besonders auf die Purpurbakterienzonen hingewiesen sei. Die führende Bakterienart ist im Bereich der Kieler Strandwässer *Lamprocystis roseopersicina*. Die brackigen Strandseen enthalten zum Teil die Fauna der Küstentümpel, zum Teil aber auch noch weitere Brackwasserarten und euryhaline Meeresarten. Einen Sondercharakter eines Strandsees (Westerneversdorfer Binnensee) konnte kürzlich LENZ 1933 in der Nematocerenfauna des Bodens aufzeigen: neben Larven der *Chironomus plumosus*-Gruppe, die in diesem wie in anderen eutrophen Seen auftraten, »beherrschen hier drei Arten das Feld, die bisher noch aus keinem anderen See bekannt geworden sind. Es sind Arten der Gattungen *Einfeldia*, *Fleuria* und *Lenziola*. LENZ ist daher geneigt, diesen

See als »Fleuria-See« zu bezeichnen. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob hier ein typisches Kennzeichen brackiger Strandseen vorliegt.

Die genannten Regionen waren, wenigstens gegen die marine Seite hin, auch durch ihren besonderen Biotopcharakter scharf abgegrenzt. Tiefgreifende Unterschiede finden sich aber auch in den Lebensgemeinschaften, die bis auf den Salzgehalt die gleiche Milieukonstellation zeigen wie die verbreiteten marinen Hauptbiotope. Ich nenne die Vegetationszone, das Pelagial, sowie die Bodenregionen. Am stärksten ausgeprägt ist der Sondercharakter des Brackwassers in den Schlammregionen der flacheren Gebiete. Hier zeigen die Polychaeten *Alcmaria romijni*, *Streblospio shrulsi*, *Manayunkia aestuarina*, die Ostrakoden *Cyprideis littoralis*, *Cytheromorpha fuscata*, *Leptocythere castanea*, die Schnecken *Hydrobia ventrosa* und die Asseln *Cyathura carinata* und *Heterotanaïs* eine enorme Massenentwicklung, so daß hier die typischen Brackwasserarten arten- und individuenmäßig stark über die übrigen Typen dominieren; besonders in den etwas tieferen und nördlichen Regionen treten dann noch die *Pontoporeia*-Arten und *Mesidothea entomon* hinzu, die dieses Bild noch vervollständigen. Inwieweit dieses Verhalten auch auf die Tiefenregionen der Ostsee übertragbar ist, läßt sich zur Zeit noch nicht beurteilen, da nur die Makrofauna dieser Regionen untersucht ist, in dieser treten hier mehr die euryhalinen und eurytopen Meeresbewohner in den Vordergrund. So leben z. B. nach HAGMEIER 1930 in den 150 bis ca. 100 m tiefen Regionen des Bornholm-Beckens bzw. der Danziger Bucht marine Polychaeten wie *Harmothoe sarsi*, *Scoloplos armiger*, *Aricidea suecica*, *Terebellides stroemi*, die Priapulidea *Halicryptus spinulosus* und *Priapululus caudatus*, die Muscheln *Tellina calcarea*, *Macoma baltica* und *Astarte borealis*, die Cumacee *Diastylis rathkei* u. a. Diesen gegenüber traten die Brackwasserarten *Pontoporeia affinis* und *Mesidothea entomon* arten- und mengenmäßig stark zurück. Das ist wohl aber in erster Linie auf den höheren Salzgehalt in diesen tieferen Regionen zurückzuführen, der z. B. nach HESSLE 1924 im Bornholmbecken in 93 m Tiefe 15–18‰ beträgt. Mengenmäßig treten *Pontoporeia affinis* und *Mesidothea entomon* in den nördlichen Gebieten sowohl in der Flachsee wie in der Tiefe viel stärker hervor, so daß HESSLE hier eine *Mesidothea*-*Pontoporeia*-Assoziation allmählich die *Macoma*-Assoziation ersetzen läßt. Nach meiner Erfahrung in der Schlei reicht die vorherrschende Rolle der Brackformen im Bodenschlamm bis ca. 3–4‰ Salzgehalt, außer

Chirononiden treten zuerst *Darwinula stephensoni* und *Tubifex tubifex* als Süßwasserrepräsentanten hinzu.

In scharfem Gegensatz zu der Schlammfauna der Flachgebiete steht anscheinend die Sandregion. Sie wird auch im mesohalinen Brackwasser hauptsächlich von einer verarmten marinen Fauna besiedelt; die echten Brackwassertiere treten hier zahlenmäßig stark zurück. Wenigstens fand ich während kurzer Untersuchungen auf dem Greifswalder Bodden in feinem Sand eine Fauna, die bis auf die Artenzahl durchaus der der Kieler Bucht entsprach. Neben *Turbanella cornuta* und *T. hyalina* tauchten hier *Diurodrilus minimus*, *Fabricia sabella*, *Pygospio elegans* und Ciceriniden auf. Neu war bisher allein eine *Encentrum*-Art; ob es sich hier um eine echte Brackwasserart handelt, können erst weitere Untersuchungen lehren. Es ist also zur Zeit noch fraglich, ob es eine spezifische Brackwasserfauna des reinen Sandbodens gibt.

In der Vegetationszone (Phytal) wird die Brackwasserbiozönose durch *Sphaeroma rugicaudum*, *Idothea viridis*, *Procerodes ulvae*, *Prostoma obscurum*, *Cordylophora caspia*, *Membranipora crustulenta* und in zahlreichen Gebieten noch durch *Littorina rudis* var. *tenebrosa* charakterisiert. Eine typische Kleinform ist *Cytherura gibba*. Neben diesen Brackformen treten aber auch noch marine Arten (*Gammarus locusta*, *Jaera albifrons*, *Idothea baltica*, *Praunus flexuosus*) und Süßwassertiere (*Theodoxus fluviatilis*, *Limnaea ovata*, *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria torva*, *Piscicola geometra*, *Stylaria lacustris*) in so großer Individuenzahl auf, daß dem Beobachter diese Arten oft zunächst als Charakterformen des Brackwasserphytals erscheinen. Das Zooplankton des brackigen Gebietes der freien Ostsee unterscheidet sich von den mehr marinen Gebieten (Beltsee), abgesehen von den typisch marinen Gruppen in letzterer (*Sagitta*, viele Hydromedusen, *Limacina retroversa* usw.), hauptsächlich im Bestand seiner Copepoden und Rädertiere und Tintinnen. Die Rädertiere der marinen Seite (> 10‰ S.) bestehen nur aus *Synchaeta*- und *Mastigocerca*-Arten, also aus denselben Komponenten, die auch die ozeanische Rädertierfauna bilden. Das Brackplankton ist aber durch das Vorwiegen der Brachioniden und von *Collotheca*-Arten charakterisiert. Die Mehrzahl dieser Arten sind sogar euryhaline Süßwasserbewohner wie *Brachionus angularis*, *B. pala*, *B. bakeri*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Collotheca pelagica*, *C. mutabilis*, ferner *Filinia longiseta*, *Polyarthra trigla*, *Asplanchna brichtwilli*. Der Brackwassercharakter wird aber durch eine Reihe spezifischer Arten gewahrt, wie z. B. *Keratella cruci-*

formis var. *eichwaldi*, *Synchaeta fennica*, *S. littoralis*, *S. monopus* u. a. ganz abgesehen von dem bis ans Süßwasser reichenden Einstrom mariner Arten wie *Synchaeta baltica* und *S. triophthalma*. In seiner Gesamtheit scheint jedoch dieses Rotatorienplankton des Brackwassers mehr auf die nährstoffreichen Gebiete des Brackwassers beschränkt zu sein, den nährstoffarmen fehlen offenbar die *Brachionus*- und zum Teil die *Keratella*-Arten, so daß hier wie im marinen Gebiete die *Synchaeta*-Arten allein dominieren, zum Teil jedoch in anderen Arten wie in marinen Gebieten (*S. monopus*!).

Unter den pelagischen Copepoden sind für Brackwasser *Eurytemora affinis*, *E. hirundo*, *Acartia bifilosa* und regional *A. tonsa* Dana charakteristisch.

Dieser kurze Überblick hat nochmals gezeigt, wie verschieden das relative Verhältnis der marinen, limnischen und Brackwasserarten in den verschiedenen Biotopen bei etwa gleichem Salzgehalt sein kann; der Schlamm Boden zeigte den größten Anteil an Brackwasserarten; den geringsten an Süßwasserarten. Der Sand behält bis tief hinab (untersucht bis ca. 5‰) stark marines Gepräge, im Phytal sind die Einzelelemente gleichmäßig verteilt, im Pelagial dringen die Süßwasserelemente in Arten- und Individuenzahl weiter vor als in den Benthaltbiotopen.

6. Vergleich der Ostsee mit anderen Brackwassergebieten.

Brackwassergebiete sind über die ganze Erde in großer Zahl verteilt, es handelt sich aber fast stets um kleine Bezirke, die von dem nächsten Brackwassergebiet durch andere Lebensräume getrennt sind. Bei dieser räumlichen Aufsplitterung des Biotops sollte man eine starke Verschiedenheit der einzelnen Brackwasserfaunen erwarten; aber auch hier stehen wieder die Tatsachen im Gegensatz zu der Erwartung. Von Interesse sind bei diesen Vergleichen natürlich nur die echten Brackwassertiere, die auf das Brackwasser beschränkt sind. Vergleichen wir z. B. die im Timavo (Adria) von STAMMER festgestellten Brackwassertiere mit den im Ostseegebiet (Greifswald und Brackwässer der Kieler Bucht) festgestellten Arten, so ergibt sich eine auffallende Übereinstimmung. Folgende der betreffenden Arten sind beiden Regionen gemeinsam. *Streblospio shrubsolei*, *Nais elinguis*, *Tubifex costatus*, *Cyclops bicuspidatus*, *Nictora lacustris*, *Candona angulata*, *Heterocypris salina*, *Cyprideis littoralis*, *Loxoconcha gauthieri*, *Melita palmata*, *Cyathura carinata*, *Heterotanaïs oerstedii*, *Macropsis slabberi*, *Palaemonetes varians*, *Membranipora crustulenta*, *Gobius microps*. Die Zahl wird sich bei

weiterer Forschung noch vermehren. Schon jetzt ist aber sicher, daß die Übereinstimmung in den Brackwasserarten beider Gebiete größer ist als in den marinen! Beispiele für weite Verbreitung von Brackwassertieren liefern nicht nur Vertreter der Kleinf fauna, sondern auch Polychaeten. *Manayunkia aestuarina* wurde z. B. bei Greifswald, Kiel, in der Zuidersee, Themsemündung u. a. gefunden.

Auf Grund dieser Befunde muß den Brackwasserarten ein großes Verbreitungsvermögen zugesprochen werden. Einzelne Brackwasserrassen euryhaliner Tiere können und werden natürlich in verschiedenen Brackwassergebieten unabhängig voneinander aus der Stammform entstanden sein. Für die Brackwasserarten besteht diese Möglichkeit nicht, sie müssen fast ausnahmslos in viele Gebiete über die Lücken hinweg eingewandert sein. Das bestätigt auch die Besiedelungsgeschichte des Nord-Ostsee-Kanals. Während in der ersten Etappe (vgl. DECHOW) vorwiegend euryhaline Meeres- und Süßwassertiere von ihm Besitz ergriffen und nur vereinzelt Brackwasserarten aus benachbarten Gebieten einwanderten (*Cyathura carinata*, *Heterotanaïs oerstedii*, *Sphaeroma rugicaudum*), sind in einer späteren Zeit auch zahlreiche Brackwassertiere aufgetaucht, deren nächstes Areal mehr oder weniger weit entfernt liegt (*Congeria cochleata*, *Corophium lacustre*, *Loxoconcha gauthieri*, *Streblospio shrubsolei*, *Protohydra leuckarti* u. a.). Für die Angehörigen der Mikrofauna, besonders wenn sie Dauereier erzeugen, ist diese Verbreitungsintensität nichts Ungewöhnliches, merkwürdig bleibt sie für größere Arten ohne freilebende Larvenstadien (Polychaeten zum Teil, *Leptocheirus pilosus* u. a.), für die auch ein Transport durch Wind oder Vögel kaum in Frage kommt.

Mit einem Gewässertyp müssen die Brackwässer noch verglichen werden, mit den »Binnenlandsalzwässern«. Die Fauna dieser Binnensalzstellen wird ja seit langem verschieden beurteilt, von den einen als spärlicher Ableger der Meeresfauna, von anderen als Derivat der Süßwasserfauna. Neuerdings hat v. BREHM 1930 mit viel Ironie diejenigen kritisiert, die diese Regionen als »marine Oasen in der Festlandswüste« bezeichneten. Trotzdem wage ich es, hier diese Auffassung zu verteidigen. Die seinerzeit von FLORENTIN (1901) ausgesprochene Herleitung der Binnensalz-Protozoen hat KAHL in seiner Bearbeitung der Oldesloer Salz-Ciliaten (1928) kritisiert und zurückgewiesen. Wichtiger ist, daß derselbe Autor zahlreiche für diese Binnensalzstelle charakteristische Arten sofort wiederfand, als er die marinen Küstengewässer der Ostsee zur Untersuchung heranzog (KAHL 1933). Vergleicht man daraufhin

die Fauna der Meeresstrandtümpel mit der der Binnensalzstellen, so ergeben sich folgende Grundtatsachen: 1. Der weitaus größte Teil der in Binnensalzstellen festgestellten Arten kommt auch am Meeresstrand vor (schon jetzt sicher über 90%), die Existenz spezieller Binnensalztiere ist überhaupt fraglich. 2. Die Fundstellen liegen am Meeresstrand in viel größerer Dichte als im Binnenland. 3. Die Fauna der Meeresstrandtümpel ist artenreicher als die der Binnensalzstellen; sie zeigt eine größere Anzahl ihr eigener Arten (z. B. die Rädertiere *Lindia tectosa*, *Synchaeta taylori* u. a., ferner *Protohydra leuckarti*, *Idotea viridis*, *Sphaeroma rugicaudum* usw.), die in Binnensalzstellen nicht vordringen. Daraus kann meines Erachtens nur der Schluß gezogen werden, daß die Binnensalzfauna eine verarmte Abzweigung der marinen Fauna ist, natürlich nicht der der großen Meeresbecken, sondern jener Meeresbiotope, die ökologisch den Binnensalzstellen entsprechen. Dagegen spricht auch nicht die Tatsache, daß ein Teil dieser Meerestümpeltiere phylogenetisch aus dem Süßwasser hergeleitet werden muß (*Pedalia fennica*, *Brachionus plicatilis*, *Cypridopsis aculeata*, *Cyprinotus salinus*). Das Differenzierungsgebiet dieser Arten wird auch hier am Meeresstrand gelegen haben, da hier der entsprechende Lebensraum in großer Zahl und in geologischer Kontinuität vorliegt, während die meisten Binnensalzstellen ja räumlich und zeitlich eng begrenzte Lebensstätten sind.

7. Zur physiologischen Erklärung der biologischen Brackwasserphänomene.

Das Brackwasser ist, wie erwähnt, überaus reich an unerwarteten biologischen Erscheinungen. Für ihre Erklärung ist die Kenntnis der Physiologie der Brackwasserorganismen notwendiges Erfordernis; hier wie fast überall muß für die letzte Entscheidung das Experiment herangezogen werden. Leider sind in dieser Hinsicht unsere Kenntnisse mehr als dürftig, auch stehen der Anwendung des Experimentes für die Lösung ökologischer Probleme manche Schwierigkeiten im Wege. Betrachten wir die einfachen Versuche über die Widerstandsfähigkeit mariner Organismen gegen Aussüßung und limnischer Organismen gegenüber Salzwasser, so ergibt sich eine enorme Unstimmigkeit zwischen den im Experiment gewonnenen Ergebnissen und dem Grenzverhalten der Tiere im natürlichen Lebensraum. In der Mehrzahl der Fälle ertrugen die Tiere im Experiment viel höhere Abweichungen von ihrem natürlichen Medium als in der freien Natur (*Stylonychia mytilus* 18‰ : 3‰, *Paramaecium caudatum* 16‰ : ca. 3‰, *Daphnia*

pulex 10‰ : ca. 3‰, *Gammarus pulex* ca. 17‰ : ca. 3‰, *Astacus fluvialis* 20‰ : ca. 3‰, *Patella* in Süßwasser usw.). Besonders ausführliche Untersuchungen verdanken wir GRESENS, der auch die Einwirkung der allmählichen Steigerung, der Größe, des Geschlechtes usw. auf die Resistenz geprüft hat. Die oben gekennzeichnete Diskordanz ist nicht schwer zu erklären. Der Physiologe prüft in der Regel erwachsene Individuen, also nur einen engen Ausschnitt des Individualzyklus; die natürlichen Milieufaktoren wirken aber auf die gesamten Stadien, die sich, wie es ja selbstverständlich ist und wie auch Experimente gezeigt haben, in ihren Reaktionen sehr verschieden verhalten können. Die Milieufaktoren wirken ferner auf die ganze Generationenfolge, und die Verbreitungsgrenze einer Art wird bereits dann erreicht, wenn die durchschnittliche Nachkommenzahl eines Paares unter 2 sinkt. Die ökologische Auswirkung einer Störung wird sich oft erst nach vielen Generationen zeigen. Beispiele dafür bieten ja manche Gewässer, deren Salzgehaltsverhältnisse sich in jüngster Zeit geändert haben. Im Devils-Lake in Nordamerika finden sich noch zahlreiche Süßwasserformen, obwohl er jetzt ca. 15‰ Salzgehalt erreicht hat (vgl. BRYCE 1924), und in einem vollkommen ausgesüßten spanischen Küstensee fand WISZNIEWSKI 1931 noch einige halophile Rotatorien.

Schwieriger sind die wenigen Fälle zu erklären, in denen der natürliche Lebensraum viel weiter reicht als die im Experiment ermittelten Grenzen. Als Beispiel nenne ich *Spirostomum teres*, das nach FINLEY⁸) bei plötzlicher Überführung nur 3,5‰ bei allmählicher Steigerung ca. 7‰ erträgt, während sie »im Freien« nach KAHL sicher bis 25‰ geht. GRESENS fand die Grenze der Fortpflanzungsfähigkeit für *Asellus aquaticus* im Experiment bei ca. 3,5‰, ich habe in einem Brackwassergraben die gleiche Art noch bei 7‰ in reger Fortpflanzungstätigkeit getroffen. Daß in all diesen Fällen nicht immer andere nichtbeachtete Einwirkungen während des Experiments verantwortlich zu machen sind, zeigt übrigens die Beobachtung, daß auch im natürlichen Lebensraum bisweilen einzelne Populationen den normalen Rahmen der ökologischen Grenze weit überschreiten. Das beste Beispiel hierfür bietet wohl das Rädertier *Keratella quadrata*. Sein normales Grenzvorkommen liegt etwa bei 6‰, vereinzelt tritt es noch bei 8,2‰ auf. Im Mai 1904 trat diese Art aber im englischen Kanal an drei Stationen in großer Zahl bei einem Salzgehalt von 34,25‰

⁸ Zitiert nach KAHL 1933.

auf. Die Verbreitung dieser extrem kurzlebigen Art in diesem Bezirk zeigt, daß sie sich hier auch rege vermehrt haben muß. Auch in der Nordsee trat sie im Mai 1905 an 3 Stationen bei einem Salzgehalt von 25,9–34,7‰ auf (vgl. LEVANDER in Bull. trimestr.). Ich kenne derartige herausfallende Populationen auch von *Asellus aquaticus* und *Limnaea palustris*. Die bekannte Brackwasserform von *Pelmatohydra oligactis* (vgl. GRESENS, PALMHERT) dürfte gleichfalls hierher gehören. Die Erklärung dieser Erscheinungen dürfte in der Tatsache liegen, daß die »Art«, auf die wir ja fast allgemein unsere an wenigen Individuen gewonnenen Resultate verallgemeinern, in sich verschieden verhaltende Rassen zerfällt. Sie ist ja nicht eine Grundeinheit der Lebewesen im Sinne völliger Gleichheit der zu ihr gehörenden Individuen und Populationen.

Noch eine weitere Schwierigkeit stellt sich einer Anwendung des Experiments zur Lösung unserer Probleme entgegen. Dem Experiment sind aus praktischen und technischen Gründen stets nur eine sehr geringe Anzahl von Arten zugänglich. Im Experiment erscheint also aus dem breiten Lichtband der biologischen Erscheinungen nur ein kümmerliches Absorptionsspektrum mit sehr hellen, aber weit entfernt stehenden Einzellinien. Das Bestreben ist und war natürlich stets, von diesen hellen Einzellinien aus die dunkle Umgebung zu erhellen, d. h. die im Experiment gewonnenen Ergebnisse nicht nur von Einzelindividuen auf die Art, sondern auf einen großen Artenkomplex zu verallgemeinern. Wie ist dies aber möglich? Die Schwierigkeit ist ebenso groß wie bei einer Verallgemeinerung von einem Einzelindividuum auf eine große Population. Soweit ich sehe, ist dieses Problem noch nicht diskutiert worden, die Verallgemeinerung erfolgt meist »wild«. Das beste Beispiel hierfür bietet BOTAZZIS »Gesetz der Poikilosmotizität der wirbellosen Seetiere«. Untersucht wurden etwa ein Dutzend Tierarten in Neapel, verallgemeinert wurde der Befund auf über hunderttausend Arten in allen Meeren. So entstand ein »Gesetz«. Soweit ich sehe, läßt sich für unsere Fragen nur durch ökologische Regeln ein gültiger Verallgemeinerungsrahmen schaffen. Entspricht eine untersuchte Art dem Typus einer ökologischen Regel, so kann der Befund auf alle Arten ausgedehnt werden, die sich dieser Regel fügen. Da hier den ökologischen Regeln besondere Wichtigkeit beigemessen wird, sei auf ihren Aufbau etwas näher eingegangen. Sie zerfallen in zwei Typen.

1. Biotopregeln. Sie gehen von der Tatsache aus, daß häufig viele Arten eines bestimmten Lebensraumes oder einer Lebens-

weise weitgehende Übereinstimmung zeigen, die ganz unabhängig von der systematischen Verwandtschaft der Arten auftreten (Parasiten, Planktonorganismen usw.). Es bestehen also Korrelationen zwischen Organisation und Lebensraum. Diese sind durch exakten Vergleich folgendermaßen erfaßbar: Bei jeder Tierart des betreffenden Lebensraumes wird ein zu untersuchendes Merkmal, wie Körpergröße, Länge der Anhänge usw. gemessen und aus den Werten der Einzelarten wird dann eine Kurve (etwa der Körperlänge) für die betreffende Biozönose aufgebaut ebenso wie aus den Einzelwerten der Individuen die Kurve einer Population. Die Kurven des Artenbestandes verschiedener Biotope können dann miteinander verglichen werden. Von anderen Merkmalen wie »Vorkommen von Statorien«, »Fortbewegung durch Wimpern« kann der prozentuale Anteil des Vorkommens im Artenbestand verschiedener Biotope berechnet und verglichen werden. Auf diese Weise läßt sich ein exakter Vergleich für zahlreiche morphologische und biologische Merkmale durchführen. Die Vergleiche ergeben die Korrelation zwischen derartigen Merkmalen und bestimmten Biotopen bzw. Milieufaktoren, also die ökologischen Biotopregeln.

2. Artwandlungsregeln. Die Populationen verschiedener Arten zeigen häufig in gleichen Biotopen oder geographischen Regionen gleichgerichtete Abweichungen von den Populationen anderer Regionen. Sofern die Zahl derartiger Parallelbildungen außerhalb der Zufallswahrscheinlichkeit liegt, ist eine Regel gegeben, die natürlich für einen engeren oder weiteren Artenkreis gelten kann. Das Wort »Artwandlung« ist hier also nicht im historischen sondern im regionalen Sinne gemeint. Eventuell kann in Einzelfällen der Vergleich noch etwas über die Populationen einer Art hinausgehen und zwei eng verwandte Arten zum Vergleich heranziehen. Die BERGMANNSCHE Regel von der Zunahme der Körpergröße vieler Tiere mit Zunahme kälteren Klimas dürfte die bekannteste Artwandlungsregel sein. Derartige Regeln bieten also das Verallgemeinerungsareal für ökologisch-physiologische Experimente, darüber hinaus ermöglichen sie aber oft erst eine klare Fragestellung, die dem Experiment bessere Ansatzmöglichkeiten gibt.

Für die Brackwasserprobleme kommen die Biotopregeln weniger in Betracht. Sie sind vorläufig erst beim Vergleich grobmorphologisch verschiedener Biotope wie etwa Sandboden, Schlamm Boden, Pelagial durchführbar (vgl. REMANE 1933); noch nicht beim Vergleich vorwiegend chemisch verschiedener Biotope.

Die Artwandlungsregeln sind dagegen voll anwendbar. Seit langem ist ja eine Artwandlungsregel bekannt, die Regel von der Größenabnahme der Tiere (Populationen) im Brackwasser. Die Regel ist so bekannt, daß ich sie nicht zu schildern brauche, nur möchte ich hervorheben, daß sie einen viel engeren Geltungsbereich zeigt, als meist in der Literatur angegeben wird. Die Größenabnahme

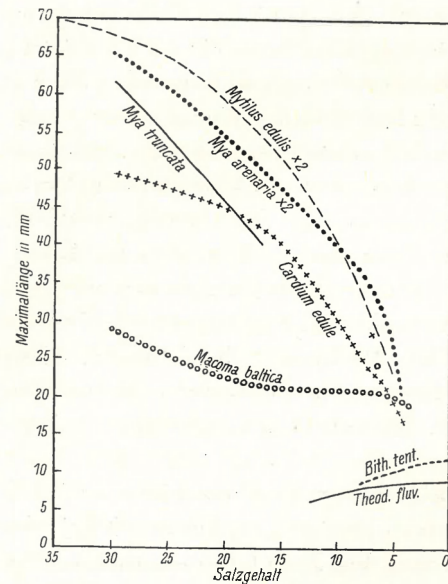


Abb. 4. Beziehung zwischen Maximallänge und Salzgehalt bei einigen Mollusken. Über das normale Maximum herausragende Einzelwerte sind durch isoliert stehende Kreise oder Kreuze eingezeichnet. Bei *Mytilus edulis* und *Mya arenaria* sind die Maximallängen vor der Eintragung in die Kurve durch 2 dividiert worden. Die Kurven beruhen auf Literaturangaben und Messungen an eigenem Material. Zwischen Salzgehalt 30 und 17 ist die Kurvenziehung z. T. unsicher.

den ist die Größenreduktion aber auch bei ihnen. Die Größenabnahme trifft weiterhin zu für die meisten Fische (Hering-Strömling, Seenadeln), für die Echinodermen, Scyphozoen und z. T. für die Krebse, diese aber in schwachem Maß: sie gilt für *Mysis mixta* (vgl. APSTEIN 1906), *Crangon crangon* u. a. Hier sei übrigens erwähnt, daß bei arktisch-baltischen Tierarten eine beträchtliche Größe der arktischen Populationen im Vergleich mit den baltischen nicht ohne weiteres mit der Abnahme des Salzgehalts in Beziehung gesetzt werden darf; in diesen Fällen kann ja die BERGMANNsche Regel der Größenzunahme mit sinkender Temperatur Geltung besitzen; ebensowenig darf hier die geringe

Größe einzelner Süßwasserp Populationen im Vergleich mit den Brackwasserformen angeführt werden. Hier kann wie auf Inseln die Isolierung eine Rolle spielen. Wie bei den Inselformen herrscht auch bei diesen isolierten Populationen keine Einheitlichkeit, *Mesidothea* zeigt z. B. eine Zwergform im Vättern-See und eine große Population im Ladoga!

Die Größenabnahme trifft nicht zu für Amphipoden (vgl. SCHELLENBERG 1934), Ostracoden und Copepoden (briefliche Mitteilung von W. KLIE), die meisten oder alle Polychaeten, Tunicaten, Turbellarien, Nematoden, Rotatorien und wohl alle Gruppen der Mikrofauna. Die Foraminiferen sind z. T. in der Kieler Bucht sogar größer als im Ozean (briefliche Mitteilung von Prof. RHUMBLER).

Welche Erklärungen sind für diese Größenabnahme möglich? Überblickt man die Gruppen, für die die Größenabnahme zutrifft, so fällt auf, daß die meisten Gruppen (Mollusken, Echinodermen, Fische) Kalkschalen oder -skelette aufbauen. Da nun bekanntlich mit Abnahme des Salzgehalts auch der Kalkgehalt des Meerwassers abnimmt, könnte man die Größenreduktion einfach als eine Ersparnis an Kalkmaterial deuten. Schon ein näherer Vergleich innerhalb der Mollusken zeigt jedoch, daß Größenreduktion und Kalkreduktion zwar oft gleichsinnig, doch oft auch entgegengesetzt verlaufen. Meist nimmt der Kalkgehalt stärker ab, d. h. die Schalen von Tieren aus Brackwasserp Populationen haben geringeres Gewicht als gleich große Schalen aus salzreicheren Gebieten. LEVANDER 1905 betont auch ausdrücklich, daß die großen von ihm bei Finnland gefundenen Schalen von *Macoma baltica* papierdünn waren, hier lief also Größe und Kalkreduktion nicht parallel. Den besten Beweis hierfür liefern aber die Foraminiferen. Sie nehmen, wie erwähnt, an Größe nicht ab, wohl aber tritt bereits in der Kieler Bucht eine starke Kalkreduktion bei zahlreichen Arten auf, die schließlich zum völligen Schwinden des Kalkes führen kann. Weiterhin zeigen die Foraminiferen mit abnehmendem Salzgehalt eine Verschiebung des Verhältnisses von Kalkschalern zu Sandschalern; d. h. die Kalkschaler sind gegen Abnahme des Salzgehaltes empfindlicher als die Sandschaler. Während in ozeanischem Wasser erstere bei weitem überwiegen (Sandschaler um ca. 20,5%), treten sie schon in der Kieler Bucht hinter den Sandschalern zurück (Sandschaler ca. 61,5% der Arten). (Briefliche Mitteilung von Prof. RHUMBLER.) Diese Unabhängigkeit von Größen- und Kalkreduktion zwingt zur Aufstellung zweier Regeln: 1. die der Größenreduktion, 2. die Regel der Kalkreduktion.

Für die Regel der Kalkreduktion darf die oben angeführte Abnahme des Kalkgehaltes als Erklärungsgrund gelten. Die Zunahme von CO_2 kommt nach den Untersuchungen LUTHERS (1909) höchstens als Sekundärfaktor in Betracht, desgleichen aber die von LUTHER angeführten Huminstoffe, die wegen ihrer lokalen Verbreitung im Brackwasser nicht das gesamte Phänomen der Kalkreduktion erklären können. Auch die von BRANDT (1897) angeführte Wirkung der Wasserbewegung, deren Wirkung auf die Schalendicke der Süßwassermollusken ja bekannt ist, kann zwar die relativ etwas größere Schalendicke von Tieren des freien Ostseestrandes am Samland oder bei Swinemünde gegenüber Tieren des Greifswalder Boddens erklären, nicht aber das gesamte Phänomen der Kalkreduktion im Brackwasser. Merkwürdig bleibt nur die Erscheinung, daß die Süßwassermollusken, deren Verbreitung ins Brackwasser reicht, gleichfalls eine, wenn auch geringe, Reduktion ihrer Schalendicke zeigen.

Für die Größenreduktion müssen wir andere Erklärungsmöglichkeiten suchen. Die häufigst gegebene Antwort bezeichnet die kleineren Formen des Brackwassers einfach als Kümmerformen. Was aber ist eine Kümmerform? Treffen wir in einer erbgleichen Population auf kleine (d. h. unter dem Mittelwert liegende) Individuen, so können wir diese als Kümmerformen bezeichnen, da die Abweichung von der Norm durch eine ungünstige Milieuwirkung bedingt sein muß. Aber schon in einer erblich gemischten Population wäre eine Bezeichnung kleiner Individuen als Kümmerformen sehr bedenklich. Wann kann diese Bezeichnung aber auf ganze Populationen angewandt werden? Doch nur dann, wenn die Abnahme die Populationen im geographischen oder ökologischen Grenzgebiet betrifft. Das Grenzgebiet vieler Arten wird ja von einer Zone eingenommen, in der die Population nicht mehr fähig ist, durch Fortpflanzung den Bestand zu sichern, sondern nur durch ständigen Zustrom von Tieren oder Larven aus dem Hauptgebiet der Art das Areal gehalten wird. Diese Region können wir als Kümmerregion bezeichnen, und die Populationen dieser Zone, falls sie geringere Größe aufweisen, als Kümmerformen. Diese Bedingungen sind aber im Brackwassergebiet der Ostsee nicht erfüllt. Die Größenabnahme erstreckt sich bei vielen Arten über Strecken von vielen hundert Kilometern, innerhalb dieser Zone können *Cardium edule*, *Macoma baltica* und *Mytilus* in einer Wohndichte und Individuenzahl auftreten, die die der salzreichen Gebiete übertrifft. Daß der Ostseehering (Strömling) trotz geringer

Größe wohl fähig ist, seinen Bestand zu halten, dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen. Besonders klar ergibt sich aber die Sonderstellung der Brackwasserreduktion bei einem Vergleich mit dem Verhalten der oberen Salzgehaltsgrenze. Daß Süßwasserfische an ihrer Grenze gegen Salzwasser keine derartige Größenreduktion zeigen, ist bekannt. Bei Süßwassermollusken ist sie zwar vorhanden, aber viel geringer und auf viel engeren Raum beschränkt als bei den Salzwassermollusken. Organismen, deren Lebensoptimum im Brackwasser liegt, zeigen zwar oft nach der limnischen Seite die Größenreduktion, nicht aber nach der marinen (*Gasterosteus aculeatus*, *Osmerus eperlanus*, *Pleuronectes flesus*, *Hydrobia ulvae* u. a.). Nur eine Angabe konnte ich für eine analoge Größenreduktion für die marine Seite hin finden. HAAS (1927, S. IX d 81) berichtet: »*Cardium edule* des Aralsees, ursprünglich mit der Form des Mittelmeeres identisch, ist seit der Abschnürung und der hierdurch bewirkten Versalzung dieses Beckens kleiner und niedriger geworden.« Leider fehlen hier nähere Angaben (z. B. Salzgehalt). Sicher ergibt sich aber, daß die Größenabnahme im Brackwasser nicht einfach als normales Phänomen einer Grenzregion betrachtet werden darf, es liegt hier eine ökologische Sonderregel vor, der BERGMANNschen Regel vergleichbar. Auch bei dieser erklärt man die mitteleuropäischen Populationen von Vögeln und Säugern nicht als Kümmerformen, weil sie kleiner sind als die nördlichen Formen der gleichen Art.

Eine Vorfrage muß zunächst erledigt werden. Beruht die Größenreduktion im Brackwasser auf einer geringeren Lebensdauer, vielleicht infolge der sich gelegentlich letal gestaltenden Umweltbedingungen, oder auf einem geringeren Wachstum? Diese Frage ist um so dringender, da ja mehrere Ostseeformen von Tieren morphologisch dem Jugendstadium näher bleiben als die Formen der gleichen Art der Nordsee (*Aurelia aurita*, *Mysis oculata* f. *relicta*). Nach den Otolithenuntersuchungen bei *Pleuronectes platessa* (REIBISCH), den Untersuchungen an *Osmerus eperlanus* (G. MABRE 1931) ist sicher, daß Wachstumsunterschiede eine Rolle spielen, z. T. jedoch kürzere Lebensdauer (Seestint und Süßwasserstint!) den Gegensatz noch steigert. BRANDT (1897) beobachtete im Nordostseekanal eine heranwachsende gleichaltrige Generation von *Mytilus edulis*, und konnte hier die mit dem Salzgehalt verschiedene Wachstumsintensität feststellen. Ich habe ferner die Wachstumszonen von *Cardium edule*, die sich bei vielen Tieren deutlich abzeichnen, gemessen und fand, daß die Zahl

der Wachstumszonen in der Ostsee tatsächlich nicht die Höhe erreicht wie in der Nordsee (bei Greifswald nur 2 Ringe, selten 3 oder 4, bei Amrum jedoch oft 4, vielleicht bis 8. Die durchschnittliche Länge der 2. Wachstumszone betrug aber bei Greifswald 9,7 mm, in der Kieler Bucht 16,5 mm, bei Amrum 23,3 mm. Es ist also sicher, daß geringere durchschnittliche Lebensdauer nur einen Teilfaktor der Größenreduktion darstellt, die Hauptursache ist geringere Wachstumsintensität. Nur in den Fällen, in denen Größenreduktion mit Verminderung oder Ausfall der Fortpflanzung einhergeht (*Asterias rubens*, *Lucernaria*) kann die Lebensdauer der Hauptgrund sein, ohne daß dies jedoch erwiesen wäre.

Betrachten wir nunmehr weitere Erklärungen, so finden wir vorläufig nichts Brauchbares. J. AMENYA (1926, zitiert nach SCHLIEFER 1933) stellte zwar fest, daß bei *Ostrea virginica* mit abnehmender Salzkonzentration sowohl die Teilungsgeschwindigkeit wie auch die Menge sich entwickelnder Eier abnimmt. Die Tatsache ist zunächst noch keine Erklärung, ferner wäre sie für unser Problem erst verwendbar, wenn gezeigt würde, daß nicht jede Abweichung von den normalen Lebensbedingungen den gleichen Effekt hervorruft. Die Größenreduktion im Brackwasser ist ja, wie eben gezeigt, etwas Besonderes. SCHLIEFER versucht das Problem von der Atmungssteigerung bei vermindertem Salzgehalt des Wassers aus zu erklären. »Die Wirkung einer größeren Atmungssteigerung ist, wenn sie längere Zeit anhält, ähnlich wie ein Fieber schädigend. Wir können auf diese Weise vielleicht eine Anzahl der Kümmerformen unter den Brackwasserbewohnern erklären.« Auch diese Erklärung ist unbefriedigend; es handelt sich meist gar nicht um »Kümmerformen«, sondern kleine, aber biologisch vollwertige Individuen. Etwas mehr Wahrscheinlichkeit besitzt die Vermutung MARTINIS (1923), daß die geringere Größe eine relative Oberflächenvergrößerung als Antwort auf die schlechteren Atembedingungen bei geringerem Salzgehalt darstelle. Hiermit würde harmonisieren, daß die Größenreduktion ja nur absolut große, d. h. Tiere mit relativ geringer Oberfläche betrifft, nicht aber die Mikrofauna!. Im ganzen müssen wir die Größenreduktion noch als ein ungelöstes Problem betrachten. Vielleicht muß überhaupt auf eine einheitliche Lösung verzichtet werden und für jede der betreffenden Tiergruppen eine Sonderantwort gegeben werden. Bei den Fischen geht ja die Reduktion kontinuierlich bis ins Süßwasser weiter, bei den Mollusken erreicht sie aber im Brackwasser ein

Maximum; die Süßwassermollusken nehmen ja gleichfalls nach dem Brackwasser zu an Größe ab, wenn auch viel geringer als die marinen Arten.

Als Gegenstück will ich einige ökologische Regeln anführen, die durch Experimentaluntersuchungen eine weitgehend befriedigende Lösung gefunden haben.

Seit längerer Zeit ist bekannt, daß Brack- oder Meerestiere, wenn sie ins Süßwasser vordringen, dort vorwiegend Regionen besiedeln, die größere Sauerstoffmengen zur Verfügung stellen, als die im Meer besiedelten Biotope (vgl. THIENEMANN 1928). Sie bevorzugen im Süßwasser strömende Gewässer oder kalte, O₂-reiche Seen, oder sind, was dasselbe bedeutet, in ihrem Vorkommen an die kalte Jahreszeit gebunden (kaltstenotherm), während sie im Meere diese Besonderheiten nicht zeigen. Das zeigt sich sowohl beim Vergleich von Populationen der gleichen Art wie beim Vergleich nahe verwandter Arten. Ich erinnere nur an *Cordylophora caspia* (vgl. ROCH), *Mysis oculata*, *Pontoporeia affinis* (THIENEMANN), *Gammarus locusta* und *G. pulex*, *Cottus gobio* und *C. poecilopus* im Vergleich mit den marinen Verwandten, *Theodoxus fluviatilis* und den Oligochaeten *Nais elinguis* (nach SCHUSTER im Süßwasser kaltstenotherm, im Brackwasser massenhaft in Faulgewässern). Zahlreiche Beispiele bietet auch die Mikrofauna wie die Rädertiere *Proales reinhardti*, *Pr. globulifera*, *Notholca bipalium* und *N. striata* (im Süßwasser kaltstenotherm), die Copepodengattungen *Ectinosoma*, *Nitocra* u. a.

Die Zahl derartiger Fälle ist so groß, entgegengesetzt sich verhaltende sind nicht bekannt, so daß hier offenbar eine ökologische Regel besteht, die auf einen größeren O₂-Bedarf im Süßwasser hinweist. Einige morphologische Befunde weisen in der gleichen Richtung. LENZ (1920) fand bei Salzwasser-Chironomidenlarven eine Reduktion der sog. Kiemen. MARTINI (1923) stellte sowohl durch Beobachtungen im Freien wie im Experiment auch bei Culicidenlarven eine Verkürzung der Kiemen (Tubuli) in salzhaltigem und eine Verlängerung in saurem Wasser fest. MARTINI bringt diese Beobachtungen schon in Zusammenhang mit dem Atmungsproblem: »In allen Fällen würden unsere Versuche und Beobachtungen in der Natur zu der Auffassung führen, daß Vermehrung des NaCl die Bewältigung der CO₂-Ausfuhr und der O₂-Einfuhr durch die Haut erleichtert« (s. 252). LENZ (1926) konnte bald darauf seine Befunde bei Chironomidenlarven erweitern. Zwar steht der experimentelle Beweis für die Atemfunktion dieser

Kiemen noch aus; vorläufig ist jedoch die Tatsache von Wichtigkeit, daß nicht nur im Salzwasser, sondern auch in O₂-reichen Gebieten des Süßwassers eine Verkürzung der »Kiemen« bis zum Schwund auftritt (LENZ). Einen Parallellfall publiziert THIENEMANN (1928) für die Hydracarinen. Die Süßwasserarten besitzen sämtlich ein wohlausgebildetes Tracheensystem für die Aufnahme des im Wasser gelösten Sauerstoffs, den marinen *Pontarachna*- und *Litarachna*-Arten fehlt das Tracheensystem.

Den experimentellen Nachweis einer Atmungssteigerung bei abnehmendem Salzgehalt erbrachten TARUSSOV (1927) und SCHLIEPER (1929, 1932). Bei *Carcinus maenas* trat beim Überführen von Tieren aus Seewasser in Brackwasser eine starke Steigerung des O₂-Verbrauches ein. Dasselbe findet sich bei Würmern (*Nereis diversicolor*) und bei *Mytilus edulis* sogar an isolierten Gewebsteilen. Ein direkter Vergleich des O₂-Verbrauches von Populationen derselben Art aus verschieden starkem Salzwasser steht m. W. bei Tieren noch aus, ergab aber bei Pflanzen (HOFFMANN 1929) bei bestimmten Arten gleichfalls einen stärkeren O₂-Verbrauch bei geringerem Salzgehalt. SCHLIEPER stellte nun zur Erklärung dieser Erscheinung die Hypothese auf, daß die Steigerung des O₂-Verbrauches durch die aktive Osmoregulation hervorgerufen werde, die für diese Tiere zur Aufrechterhaltung ihrer Blutkonzentration in dem hypotonischen Brackwasser notwendig sei. Wertvolle Stützen für diese Annahme erbrachten die Untersuchungen von BEADLE (1931). Dieser Autor ging von der Annahme aus, daß — die Richtigkeit der Hypothese SCHLIEPERS vorausgesetzt — bei Behinderung der Atmung in hypotonischem Wasser ja die Osmoregulation gestört werden müßte, da ja die gesteigerte Atmung für diese notwendig sei. Tatsächlich konnten die Versuchstiere (*Nereis diversicolor* und *Procerodes ulvae*) unter der atmungshemmenden Wirkung von KCN sowie in fast O₂-freiem Medium die Hypertonie ihrer Körperflüssigkeit nicht aufrechterhalten.

Mit der Osmoregulation war aber schon früher (vgl. HESSE 1924) ein ökologischer Befund in Zusammenhang gebracht worden. Seit MARCHAL (1892) und ROGENHOFER (1908) wissen wir, daß bei vielen Krebsen die Süßwasserformen längere Nephridialkanäle aufweisen als ihre nächsten Verwandten im Meere. Ähnlich verhalten sich viele Turbellarien, die euryhaline *Nereis diversicolor* im Vergleich zu der mehr stenohalinen *Nereis pelagica*, und auch Auftreten und Tätigkeit der pulsierenden Vakuole bei Protozoen

zeigt eine Steigerung im Süßwasser gegenüber dem Meerwasser (Daten bei HESSE 1924, S. 30). Diese Befunde sind mit Recht im Sinne einer notwendigen Osmoregulation in schwachem Salzwasser und im Süßwasser gedeutet worden. Die Hypotonie des Mediums im Vergleich zu der Körperflüssigkeit bedingt einen Einstrom von Wasser, der durch gesteigerte Tätigkeit dieser Organe kompensiert wird.

So können nunmehr von der Erkenntnis der osmoregulatorischen Vorgänge aus zahlreiche Einzelregeln unter einem einheitlichen Gesichtspunkt erklärt werden und zwar sowohl biologische (Aufsuchen O₂-reicher Gebiete beim Vordringen mariner Tiere in Süßwasser), morphologische (Reduktion von Atmungsorganen bei zunehmendem Salzgehalt, kleinere Exkretionsapparate bei marinen Arten) und ökologisch-physiologische Regeln (Steigerung des O₂-Verbrauchs mit abnehmendem Salzgehalt). Es braucht nach dem eingangs Gesagten nicht noch einmal betont werden, daß nicht alle Tiere diese Phänomene zeigen. Das Protonephridialsystem der Rädertiere ist z. B. bei den marinen Vertretern nicht geringer entwickelt als bei ihren Verwandten im Süßwasser.

Es gibt noch eine Reihe weiterer ökologischer Regeln für das Brackwassergebiet, erklärbare und noch nicht erklärbare. Zu den ersteren gehört die Tatsache, daß viele marine Tiere, die in der Nordsee Küstentiere sind oder »auch« die Küste besiedeln, in der Beltsee und Ostsee auf die tieferen Regionen beschränkt sind. Dabei vollziehen sie z. T. einen Wechsel vom Sandbiotop zum Schlammbiotop. Das gilt z. B. für *Mya truncata*, *Buccinum undatum*, *Scoloplos armiger*, den Ostracoden *Macrocythere simplex*, der in der Kieler Bucht schon bei 17 m Tiefe, östlich der Darsser Schwelle aber erst von 40 m Tiefe auftritt (vgl. KLE 1929). Hier handelt es sich um eurytope stenohaline Tiere, denen in der Ostsee ihr Salzbedürfnis nur noch eine Existenz in den tieferen salzreichen Regionen gestattet. Unerklärbar z. B. ist noch die Regel von der Bildung von Höckern und Wulstungen an den Schalen von Ostracoden im Brackwasser (*Cyprideis litoralis* f. *torosa*, *Cytheromorpha fuscata*, *Cytherura gibba*, *Limnocythere inopinata* f. *incisa*); das Auftreten einer reichen Beborstung bei Brackwasseramphipoden (*Gammarus duebeni*, *G. locuta* f. *zaddachi*, *Leptocheirus pilosus*). Noch weiter verfolgt zu werden verdient das Verhalten der Eier beim Übergang zum Brack- und Süßwasser. Bekannt ist ja das Verhalten von *Palaemonetes varians*, dessen Süßwasserform (f. *macrogenitor*) weniger und größere Eier legt als die Brackwasser-

form (f. *microgenitor*). Wie weit ist dieses Verhalten als Artwandlungsregel verbreitet? Bedeutsame Resultate versprechen noch zwei weitere ökologische Regeln. 1. Das weitere Vordringen mariner Tiere in das Süßwasser in tropischen Regionen. Zwar ist unsere Kenntnis der Artenzahl jener Regionen noch zu gering, um genau festzustellen können, ob auch der Prozentsatz der ins Süßwasser vordringenden marinen Arten in den Tropen größer ist als in den kalten Klimaten, immerhin deuten Fälle wie *Palaeomonetes varians* und *Mesopodopsis slabberi*, die im Süden ins Süßwasser vordringen, nicht aber in Mittel- und Nordeuropa, darauf hin, daß tatsächlich hier eine wichtige ökologische Regel vorliegt. In ähnlicher Weise wie hohe Temperatur scheint Lichtabschluß den Übergang vom Meer ins Süßwasser zu begünstigen. Dafür spricht das reiche Vordringen mariner Elemente ins Süßwasser der Höhlen, dafür spricht ferner der stark marine Einschlag im brakischen Küstengrundwasser, das sich übrigens in dem untersuchten Ort bei Kiel in seinen Temperaturen nur wenig vom benachbarten Meereswasser unterscheidet. Auch das Eindringen mariner Tiere (*Gammarus locusta*!) in die Wasserleitungsrohre von Hamburg (vgl. KRAEPELIN), sowie die Angabe ROCHS, daß sich *Cordylophora caspia* in Dunkelheit leichter im Süßwasser halten ließ, seien hier erwähnt. Wie man sieht, ergibt sich hier noch ein großes Arbeitsfeld.

Rückblick.

Die vorgehenden Ausführungen haben die ökologische Paradoxie des Brackwassers gezeigt. Zum Schluß sei an Hand der Kurve Abb. 3 noch einmal auf das Geleistete und das noch zu Leistende hingewiesen. Beginnen wir mit der marinen Seite. Hier sehen wir eine ziemlich gleichmäßige Abnahme der Arten bis ca. 10‰. Sie erklärt sich ohne weiteres aus der Abnahme des Salzgehaltes. Da die meisten Tiere im Meereswasser eine gleiche Konzentration ihrer Körpersäfte haben wie das umgebende Medium, können ins Brackwasser nur Tiere vordringen, die auf Grund osmoregulatorischer Mechanismen die nun erforderliche Hypertonie ihres Blutes aufrechterhalten können oder eine starke Verdünnung ihrer Körpersäfte vertragen (das ist wahrscheinlich bei *Asterias rubens*, vgl. SCHLIEPER, und *Clava*, vgl. PALMHERT, der Fall). Diese Leistungen vollbringt natürlich nur ein Teil der marinen Tiere, die Artenzahl nimmt ab und um so stärker, je weiter sich die Tiere vom marinen Optimum entfernen. Merkwürdig

und zur Zeit noch unerklärbar bleibt nur der plötzliche Absturz der Artenzahl mariner Formen bei ca. 10–8‰. Das Hauptproblem des Brackwassers liegt aber in dem Verhalten der Süßwassertiere. Würden diese in gleichem Maße an Artenzahl abnehmen wie die marinen, dann gäbe es kein Artenminimum im Brackwasser. Der rapide Absturz der Artenzahl schon bei 3–5‰ bedingt erst die Lücke. Physiologisch ist dieses Verhalten vorerst kaum verständlich. Die Osmoregulation kann der grenzsetzende Faktor schwerlich sein; die Süßwasserorganismen sind ja hypertonisch, ihre aktive Osmoregulation muß ja in schwachem Salzgehalt herabgemindert, ihre Atmung erleichtert werden. Aber fast alle Arten erreichen noch lange, bevor das Wasser isotonisch ihren Körpersäften wird, ihre Verbreitungsgrenze; nur selten (*Anodonta*) erstreckt sie sich bis in diese Region⁸. Es gibt natürlich eine Reihe Einzeluntersuchungen über den Einfluß und die Schädigungen von Salzlösungen und Salzwasser auf Süßwasserorganismen. So wichtig diese Untersuchungen für spezielle physiologische Fragen auch sein mögen, für die Lösung unseres Problems kommen sie nicht in Betracht. Ich muß mir eine ausführliche Begründung hier versagen; möchte nur auf einen Punkt hinweisen. Störungen, die bei Anwendung von Salzkonzentrationen, die höher als die der natürlichen Grenze sind, auftreten, dürfen ebenso wenig zur Erklärung dieser Grenze herangezogen werden, wie die experimentelle Tatsache, daß das Plasma bei 50–60° C zu gerinnen beginnt, als physiologische Erklärung für die Südgrenze vieler nördlicher Tierarten. Das Verständnis dieser ökologischen Grenze bei 3–5‰ Salzgehalt wird noch durch die Tatsache erschwert, daß viele Arten kurz vor ihrer Grenze eine Steigerung ihrer Individuenzahl, eine Stimulation, erfahren. Auf die gleiche Sonderwirkung schwachen Brackwassers weist auch die Verteilung der echten Brackwassertiere hin. Sie zeigen ihr Maximum nicht in der Mitte zwischen ozeanischem und süßem Wasser, sondern in dem schwachen Brackwasser von ca. 5–10‰ Salzgehalt.

⁸ Diese Tatsache läßt auch die von DEKHUYZEN (1920) bei *Phascolosoma* gefundene »osmotische Resistenz«, die in einer größeren Widerstandsfähigkeit der Körperdecke gegen Hypotonie als gegen Hypertonie des Mediums besteht, kaum für diesen Fall anwenden. Durch ad hoc konstruierte Hilfsannahme ließe sich natürlich auch noch die Erklärung durch Osmose ermöglichen; etwa wie folgt: die Tätigkeit der Wasser ausscheidenden Organe ist nicht oder nur langsam regulierbar, infolgedessen erfolgt schon bei vermindertem Einstrom von Wasser in noch hypotonischen Salzlösungen Schrumpfung. Soll aber die Abstellung eines Organs schwieriger sein als die Neuindienststellung? Die marinen Tiere bewältigen ja die osmoregulatorischen Aufgaben im Brackwasser ohne derartigen Artenabfall. Dieser Unterschied im Verhalten zwischen marinen und Süßwasserarten gegenüber dem Brackwasser ist aber der Kernpunkt des Problems.

Interessant ist, daß in diesen Erscheinungen die Pflanzen sich ganz ebenso verhalten wie die Tiere. Auch hier finden wir das Artenminimum, die allmähliche Abnahme der marinen Arten, die plötzliche der Süßwasserpflanzen; die Stimulation von Süßwasserorganismen vor ihrer Grenze usw.

Eine Lösung wäre am ehesten durch vergleichende physiologische Untersuchungen sehr nahe verwandter Arten zu erreichen, die sich in ihrer Grenze gegenüber dem Salzgehalt stark unterscheiden wie z. B. *Limnaea (Radix) ovata* und *L. (R.) auricularia*. Vergleich von Angehörigen verschiedener Gattungen, Familien belastet die Resultate in ihrer ökologischen Auswertung mit Unsicherheit.

Leider sind im deutschen Ostseegebiet, das für die Lösung aller Brackwasserprobleme besonders wichtig ist, durch das Fehlen meeresbiologischer Stationen die Arbeitsmöglichkeiten noch sehr ungenügend. Um so mehr ist es zu begrüßen, daß es Prof. LEICK gelungen ist, aus privaten Mitteln eine biologische Forschungsstation auf Hiddensee zu begründen, die durch ihre Lage in der Nähe der wichtigen Salzgehaltsschwelle von 8‰ zur Lösung wesentlicher Einzelfragen der Brackwasserbiologie beitragen kann.

Zitierte Literatur.

AMEMYA, H. 1926. Notes on experiments of the early development stages of the portuguese, american and english native oysters. J. Marine. Biol. Ass. Plymouth N. S. 14. — APSTEIN, C. 1906. Lebensgeschichte von Mysis mixta. Wissensch. Meeresunters. Kiel IX. — BEADLE, L. C. 1931. The effect of salinity changes on the water content and respiration of marine invertebrates. J. exper. Biol. 8. — BEUDANT, F. S. 1816. Sur la possibilité de faire vivre des mollusques d'eau douce dans les eaux salées et des mollusques marins dans les eaux douces. Ann. chem. et phys. 2. — BOTAZZI, F. Die Körpersäfte. WINTERSTEINS Handb. d. vergl. Physiol. I, 1. — BRANDT, K. 1897. Die Fauna der Ostsee, insbesondere die der Kieler Bucht. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 7 (1897). — BREEHM, V. 1930. Einführung in die Limnologie. Biolog. Studienbücher, X. — BRYCE, D. 1924. The Rotifera and Gastrotricha of Devil's and Stump Lakes. J. Quekett micr. Club, vol. 15. — Bull. trimestriel. Résumé des observations sur le Plancton. Cons. perm. Explor. d. l. Mer. 1910/11. — DECHOW, F. 1922. Die Bodentiere des Kaiser-Wilhelm-Kanals. Dissert. Kiel (nur im Auszug publiziert). — DEKHUYZEN, M. C. 1920. Sur la semi-perméabilité biologique des parois extérieures des Sipunculides. C. R. Acad. Sci. Paris 172. — EKMAN, S. 1933. Die biologische Geschichte der Nord- und Ostsee. Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lief. 23. — Ders. 1914-1919. Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. Intern. Rev. Hydrol. Hydrogr. VI, VIII. — FLORENTIN, M. R. 1901. Description de deux Infusoires ciliés nouveaux des Mares Salées etc. Ann. Sci. nat. Zool. 12. — GESSNER, F. 1933. Die Planktonproduktion der Brackwässer in ihrer Beziehung zur Produktion der offenen See. Verh. intern. Vereinig. Limnol. VI. — GRESSENS, J. 1928. Versuche über die Widerstandsfähigkeit einiger Süßwassertiere gegenüber Salzlösungen. Z. Morph. Ökol. 12. — GRIMPE, G. 1925ff. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. — HAGMEIER, A. 1930. Die Bodenfauna der Ostsee im April 1929 nebst einigen Vergleichen mit April 1925 und Juli 1926. Ber. Dtsch. wissenschaft. Komm. Meeresforsch. N. F. V. — HESSE, R. 1924. Tiergeo-

graphie auf ökologischer Grundlage. Jena. — HESSLE, Chr. 1924. Bottenbonitering i inre Östersjön. Medd. Kungl. Lantbruksstyrelsen. Nr. 250. Stockholm. — HIRSCH, E. 1918. Vorläufige Mitteilung über die Ergebnisse einer biologischen Untersuchung der versalzenen Flußgebiete der Wipper. Arch. Hydrobiol. 12. — HOFFMANN, C. 1929. Die Atmung der Meeresalgen usw. Jahrb. Bot. 71. — JOHANNSEN, A. C. 1918. Randers Fjords Naturhistorie. Kopenhagen 1918. — KAHL, A. 1928. Ciliata der Oldesloer Salzwasserstellen. Arch. Hydrobiol. 19. — Ders. 1933. Ciliata libera et ectocommensalia i. Tierw. N.- u. Ostsee. Lief. 23. — KLE, W. 1923. Muschelkrebs des Brackwassers. Schr. Süßwasser- u. Meereskunde. Büsum. Heft 12. — Ders. 1925. Die Entomostraken der Salzwässer von Oldesloe in A. THIENEMANN: Das Salzwasser von Oldesloe. — Ders. 1929. Beitrag zur Kenntnis der Ostrakoden der südl. und westl. Ostsee, der festländischen Nordseeküste und der Insel Helgoland. Z. wiss. Zool. 134. — Ders. 1929. Ostracoda in Tierw. Nord- und Ostsee. Lief. 10. — Ders. 1933. Neues zur Crustaceen-Fauna Nordwestdeutschlands. Abh. Nat. Ver. Bremen 28. — KOLBE, R. S. 1927. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. Pflanzenforschung, Heft 7. — KRÜMMEL, O. 1896. Die Kieler Förde als Teil der Ostsee. Kiels Einr. f. Ges. pfl. u. Unterr. — LEMBERGEN, H. v. 1929. Die Salzkäfer der Nord- und Ostsee. Z. wiss. Zool. 134. — LENZ, J. 1920. Salzwasser und pränaale Blutkiemen der Chironomus-Larven. Naturw. Wochenschr. N. F. 19. — Ders. 1926. Salzwasser-Chironomus. Mitt. Geogr. Ges. u. Naturh. Mus. Lübeck. II. Heft 31. — Ders. 1933. Untersuchungen zur Limnologie von Strandseen. Verh. intern. Vereinig. Limnol. VI. — LEVANDER, K. M. 1899. Materialien zur Kenntnis der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors. III. Acta Fauna Fl. Fennica 17. — LUTHER, A. 1909. Über eine Litorina-Ablagerung bei Tvärminne usw. Acta Fauna Fl. Fennica 32. — MARRE, G. 1931. Fischereiwissensch. Untersuchungen über die Grundlagen der Stinfischerei im Kurischen Haff. Dissert. Königsberg. — MARTINI, E. 1923. Über Beeinflussung der Kiemenlänge von Aëdeslarven durch das Wasser. Verh. intern. Ver. Limnol. I. — MARCHAL, P. 1892. Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des crustacés décapodes. Arch. Zool. exp. gén. Ser. 2, 10. — PETERSEN, C. G. J. 1911/13. Havets Bonitering I. u. II. Fra Danske Biol. Station 1911/13. — Ders. 1890. Hovedtrækkene af Dyrelivet, særlig det lavere Dyreliv, op dets Fordeling u. Holbaek Fjord. Beretn. fra Danske-Biolog. Station. I. — Ders. 1924. A brief summary of the Animal Communities in Danish Waters etc. Amer. J. Sci. vol. 7. — REDEKE, H. C. 1922. Zur Biologie der niederländischen Brackwassertypen. Bijdr. Dierk. Amsterdam 22. — Ders. 1922. Flora en Fauna der Zuiderzee. Te Helder 1922. — Ders. 1932. Abriß der regionalen Limnologie der Niederlande. Publ. Hydrob. Club Amsterdam 1. — Ders. 1933. Über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. Verh. intern. Vereinig. Limnol. VI. — REIBISCH, J. 1899. Über die Eizahl bei *Pleurometes platessa* und die Altersbestimmung usw. Wissensch. Meeresunters. Kiel N. F. 4. — Ders. 1914. Die Bodenfauna von Nord- und Ostsee. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 24. — Ders. 1923. Über Änderungen in der Fauna der Kieler Bucht. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein 17. — REMANE, A. 1933. Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. Wissensch. Meeresunters. Kiel 21. — ROCH, F. 1924. Experimentelle Untersuchungen an *Cordylophora caspia* usw. Z. Morph. Ökol. 2. — ROGENHOFFER, A. 1908. Zur Kenntnis des Baues der Kieferdrüse bei Isopoden usw. Arb. Zool. Inst. Wien. 17. — SCHELLENBERG, A. 1934. Die Amphipoden der Kieler Bucht. Schr. Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein 20. — SCHLIEFER, C. 1929. Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen. Z. vergl. Physiol. 9. — Ders. 1930. Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev. 5. — Ders. 1933. Die Brackwassertiere und ihre Lebensbedingungen, vom physiolog. Standpunkt aus betrachtet. Verh. intern. Vereinig. Limnol. 6. — SCHLIEFER, C. u. HERMANN, F. 1930. Beziehungen zwischen Bau und Funktion bei den Exkretionsorganen dekapoder Crustaceen. Zool. Jb. Anat. 52. — SCHMIDT, R. 1913. Die Salzwasserfauna Westfalens. Dissert. Münster 1913. — SCHULZ, B. 1932. Einführung in die Hydrographie der Nord- und Ostsee. Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lief. 21. — SICK, F. 1931. Die Fauna der Meeresstrandtümpel des Bottsandes (Kieler Bucht). Arch. Naturgesch. N. F. 2. — STAMMER, H. J. 1928. Die Fauna der Ryckmündung.

Z. Morph. Ökol. 11. — Ders. 1932. Die Fauna des Timavo. Zool. Jb. Syst. 63. — TARUSSOW, B. 1927. Über den Einfluß der osmot. Bedingungen auf die Oxydationsgeschwindigkeit. Biol. Labor. Inst. Odessa. 1927. — THIENEMANN, A. 1925. *Mysis relicta*. Z. Morph. Ökol. 3. — Ders. 1926. *Pontoporeia affinis* und *Pallasea quadrispinosa* in den norddeutschen Seen. Naturwiss. 14. — Ders. 1928. *Mysis relicta* im sauerstoffarmen Tiefenwasser der Ostsee und das Problem der Atmung im Salzwasser und Süßwasser. Zool. Jb. allg. Zool. 45. — THULIN, G. 1922. Bottenboniteringar i södra Östersjön i samband med fisktrålningar. Svenska Hydr.-Biol. Komm. Skrifter. 6. — VÄLIKANGAS, I. 1926. Planktologische Untersuchungen im Hafengebiet von Helsingfors I. Acta Zool. Fennica 1. — Ders. 1933. Zur Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. Verh. intern. Vereinig. Limnol. 6. — WILLER, A. 1931. Vergleichende Untersuchungen an Strandgewässern. 1. c. 5. — WISZNIEWSKI, J. 1931. Sur quelques Rotifères trouvés en Espagne. Arch. Hydrobiol. Rybact. Suwalki 1931. — WUNDSCH. 1933. (Diskussionsbemerkung.) Verh. intern. Vereinig. Limnol. 6. S. 187.

Ausführliche Literaturangaben bei REDEKE 1933, VÄLIKANGAS 1933, SCHLIEPER 1933 und in den Einzelbearbeitungen in G. GRIMPE: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee.