

Literaturverzeichnis

- CASPERS, H. (1951): Rhythmische Erscheinungen in der Fortpflanzung von *Clunio marinus* (Dipt. Chiron.) und das Problem der lunaren Periodizität bei Organismen. Arch. Hydrobiol., Suppl. Bd. 18, 415—594. — HASHIMOTO, H. (1957): Peculiar mode of emergence in the marine Chironomid *Clunio* (Diptera, Chironomidae). Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sect. B, 8, 217—226. — NEUMANN, D. (1964): Die lunare und diurnale Schlüpf- und Fortpflanzungsperiodik bei verschiedenen Populationen der im Gezeitenbereich lebenden Mücke *Clunio*. Habilitationschrift Würzburg (in Vorbereitung zum Druck). — OKA, H. u. H. HASHIMOTO (1959): Lunare Periodizität in der Fortpflanzung einer pazifischen Art von *Clunio* (Diptera, Chironomidae). Biol. Zbl. 78, 545—559. — PALMÉN, E. u. B. LINDEBERG (1959): The marine midge, *Clunio marinus* HAL. (Dipt., Chironomidae) found in brackish water in the Northern Baltic. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 44, 383—394. — ZÁVREL, J. (1938): Geschlechtsdimorphismus der Chironomidenlarven und -puppen. (Tschechisch m. deutsch. Zus. Fass.). Publ. Fac. Sci. Univ. Masaryk. No 257, 1—23.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel
Lehrstuhl für Ökologie

Zur Biologie und Ökologie von *Ligia oceanica* (L.) in der westlichen Ostsee

Von DETLEF JÖNS

6-158

Zusammenfassung: *Ligia oceanica* lebt in der Ostsee bis etwa an die Salinitätsgrenze 6—7‰. Gegenüber Tieren der Nordsee sind keine strukturellen Änderungen festzustellen.

Das Gros der Jungtiere verlässt im Juli—August das Marsupium der Weibchen und wächst bis November auf eine Größe von über 10 mm heran. Diese Tiere sind im nächsten Sommer fortpflanzungsfähig. Nach einer Fortpflanzungsperiode sterben die meisten ab. Nur wenige Tiere werden älter und erreichen Längen über 20 mm.

Erwachsene Ligien sind nachtaktiv, junge zeigen eine aperiodisch verteilte Aktivität und sind erst im hellen Sonnenschein zu sehen. Ihre Vorzugstemperatur liegt höher als die der adulten Tiere.

Günstige Nahrung kann ungünstige Salinitätsgrade im Substrat kompensieren; günstige Salzgehalte im Substrat können ungünstige Nahrung ausgleichen.

Biology and Ecology of *Ligia oceanica* in the western Baltic (Summary): The isopod *Ligia oceanica* lives on the shores of the Baltic up to a minimum salinity of 6—7‰. Fresh juveniles appear in June, July, and August; one female may produce more than one brood a summer. The young ones reach a length of about 10 mm in November. From then to April—May all Ligiae hide under stones and spend the winter with very little activity. In June, the young reach sexual maturity. After producing one or two broods most of them die (in September—October). A smaller proportion survives another winter; these animals become longer than 20 mm.

Ligia oceanica lives upon marine plants and animals that are cast ashore; it may overcome even living animals (smaller Ligiae; *Orchestia*; *Enchytraeidae*). The greatest part in the diet of *Ligia* play brown algae (*Fucus*). Such food can compensate insufficient salinity of the substratum; good salinity of the substratum (15—30‰) compensates unfavorable food. The osmoregulation of *Ligia* seems to be part of the energy metabolism.

Der Salzgehalt des Mediums stellt für aquatische Tiere eine der wichtigsten ökologischen Schranken dar, die wir kennen (Zusammenfassungen bei REMANE und SCHLIEPER 1958, KINNE 1964). Seine Bedeutung ist in einer heute kaum noch zu übersehenden Zahl von Arbeiten dargestellt worden. Anders liegen die Dinge an der Grenzlinie Meer-Land. Hier lebt eine Fülle von Tieren, die streng an diese Grenzlinie gebunden sind. Über die Gründe dieser Bindung an das marine Supralitoral liegen verhältnismäßig wenige Arbeiten vor.

Die vom Land her in diese Grenzzone eingewanderten Arten wurden von REMMERT 1960, 1965) experimentell bearbeitet. Wie marine Organismen benötigen diese Tiere den Salzgehalt des Meeres — allerdings ausschließlich auf dem Umweg über die Nahrung. Die Salinität des Substrates spielte bei allen untersuchten Formen — verschiedenen Dipteren, Coleopteren und Milben — keine Rolle.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist es, im Rahmen der jetzt laufenden Untersuchungen über Arten, die vom Meer her in die Grenzzone eingewandert sind, die gleiche Frage bei der Assel *Ligia oceanica* zu untersuchen. Die Anregung zu dieser Untersuchung gab Herr Doz. Dr. H. REMMERT; sie wurde mit Geräten durchgeführt, die ihm von der Deutschen Forschungsgemeinschaft zur Verfügung gestellt wurden.

Material und Methoden

Ligia oceanica ist an Buhnen und Hafenanlagen an der Kieler Förde nicht selten. Zur Analyse der Populationsverhältnisse wurden alle 14 Tage von Mai bis November 1964 Proben eingesammelt. Unter ausgelegten Lumpen (zunächst am Leuchtturm Bülk, später in Molenort) sammelten sich Tiere aller Altersklassen in großer Zahl. Sie wurden rasch eingesammelt und fixiert. Bei jeder Probe wurden mindestens 100 Tiere verwendet, im ganzen wurden für die Populationsanalysen über 2000 Tiere herangezogen. Für die Zuchten wurden zusätzlich gefangene Tiere in großen Becken auf seewässergetränktem Sand bei *Fucus*-Nahrung gehalten. Die Experimente über Nahrungs- und Salinitätsansprüche wurden in Kunststoffbechern ebenfalls auf durchfeuchtetem Sand durchgeführt. Zur Analyse des Tagesrhythmus dienten schwingende Käfige; zur Feststellung der Vorzugstemperatur eine Temperaturorgel nach JAKOVLEV und KRÜGER (KRÜGER 1952).

Ergebnisse:

a) Verbreitung und Aussehen in der Ostsee.

Ligia oceanica kommt an den europäischen Küsten von Norwegen bis Spanien und an der atlantischen Küste Nordamerikas an den ihr zugehörigen Örtlichkeiten überall vor. Nordwärts findet sie sich bis Trondheim, auf den Färöern, den Westmännern-Inseln und auf Island. Über das für unsere Fragestellung wichtige Vorkommen in der Ostsee liegen leider nur wenige Daten vor. In Deutschland geht sie ostwärts offenbar nur bis Rügen. Nachweise liegen auch von Bornholm vor, aus Schweden fehlen jedoch Angaben (selbst BACKLUND 1945 nennt sie nicht). An der schleswig-holsteinischen Küste findet man die Art an sehr exponierten Stellen und tief in den Fördern, so zum Beispiel in der Schlei bei Arnis, Lindaunis und Schleswig. Hier hat das Wasser nur noch eine Salinität von etwa 6‰. Bisher unverständlich ist das Fehlen von *Ligia* im gesamten Nord-Ostsee-Kanal. Im Ostsee-Raum ist *Ligia* also etwa bis zu einem Salzgehalt von 6—7‰ verbreitet. Dabei ist zunächst unsicher, ob wirklich eine kausale Beziehung besteht.

Einen gewissen Eindruck über die mögliche Wirksamkeit verschiedener Salinitätsgrade erhofften wir uns von Meßreihen von *Ligia* aus der Nordsee (Helgoland) und von Kieler Tieren. Diese Messungen lieferten jedoch keine greifbaren Resultate. Die Eigröße beider Populationen unterschied sich nicht (um 1 mm), die Eizahl pro Weibchen war in beiden Gruppen (bei vergleichbar großen Tieren) gleich (angelegt wurden 50—80 Eier pro Weibchen, deren Zahl im Laufe der Tragzeit absank, wie bei Peracarida üblich). Auch die Maximalgröße der Tiere zeigte keine Differenz (das größte Tier überhaupt, ein Männchen von 32 mm Länge, stammt von Bülk). Auch die Tiere von Schleswig am innersten Zipfel der Schlei waren nicht kleiner als die von Helgoland oder Bülk.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1)

Abb. 1: Fundorte von *Ligia oceanica* in der westlichen Ostsee.

Abb. 2: Populationsaufbau von *Ligia oceanica* im Juni 1964 auf Helgoland (Nordsee) und in Bülk (Ostsee).

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 2)

Abb. 3: Größenverteilung der Jungtiere von *Ligia oceanica* an der Kieler Förde von Mai bis November 1964. (Absolute Zahlen.)

schraffierte Felder, ausgezogene Linien: Jungtiere.
helle Felder, gestrichelte Linien: sekundäre Geschlechtsmerkmale sichtbar.

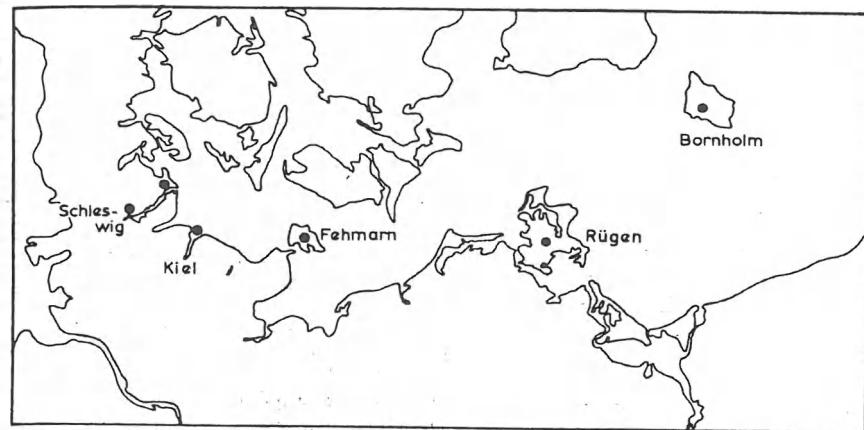


Abb. 1

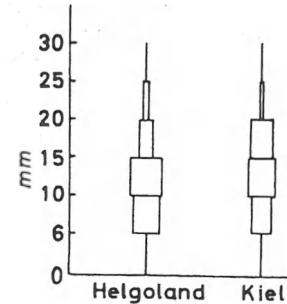


Abb. 2

Tafel 2 (zu D. Jöns)

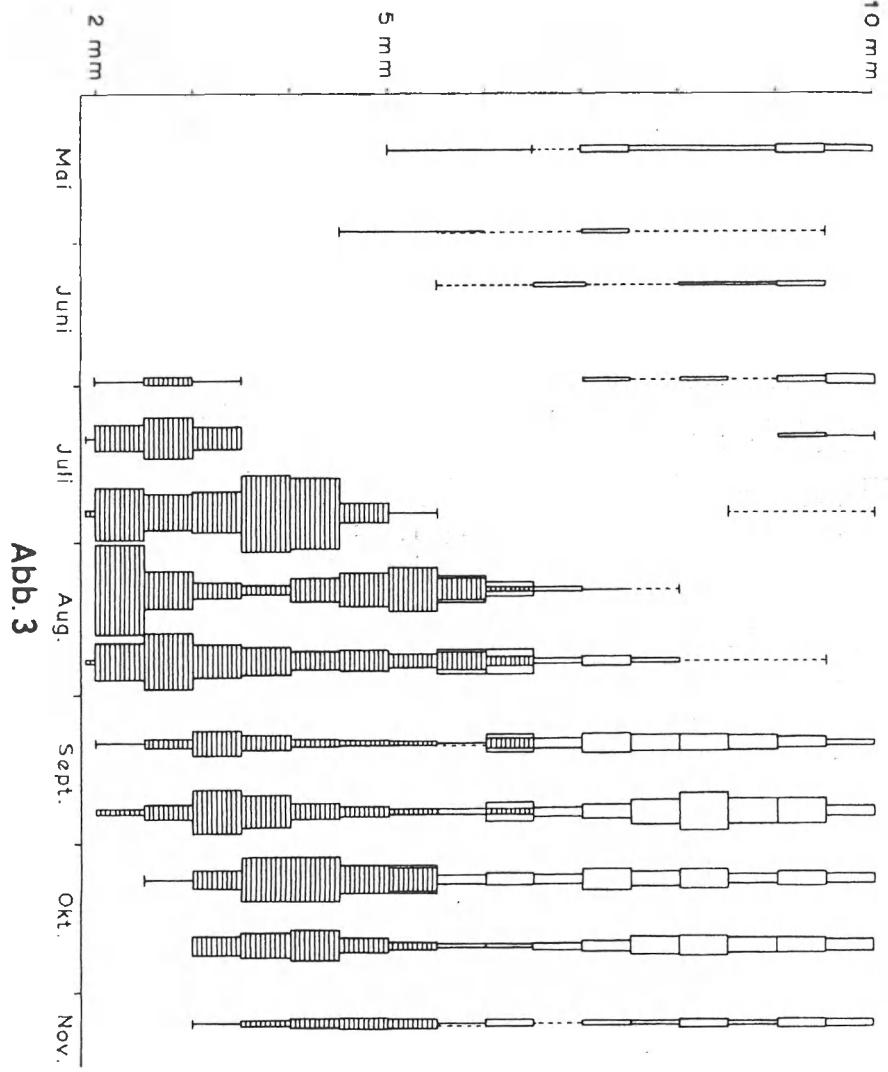
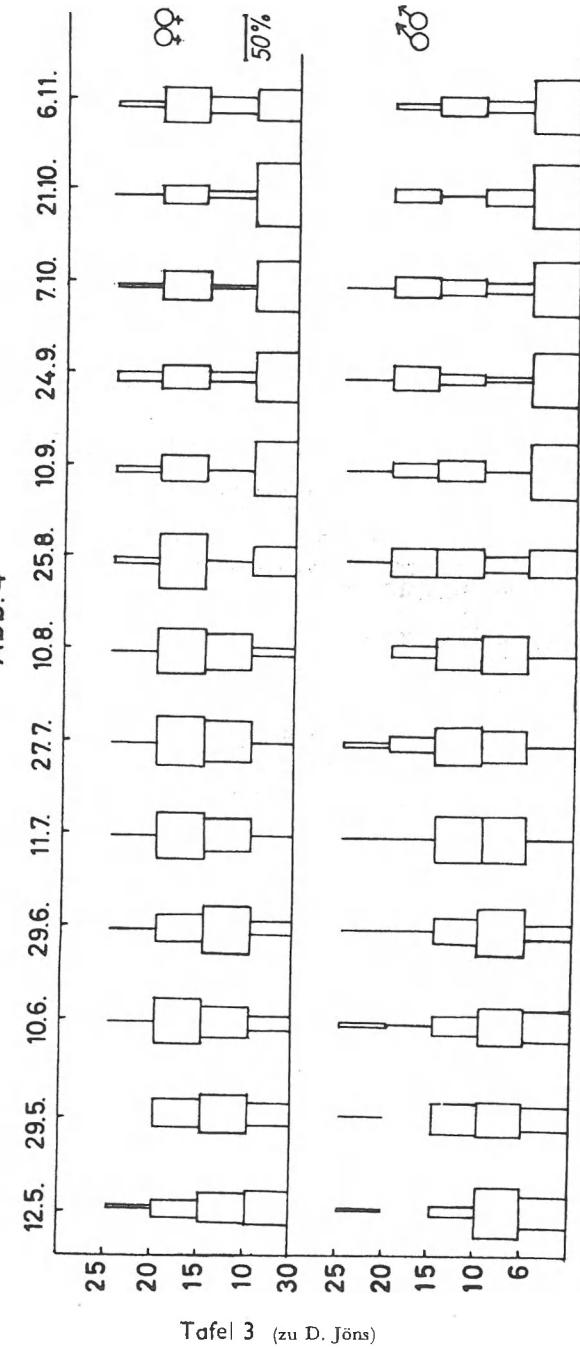


Abb. 4



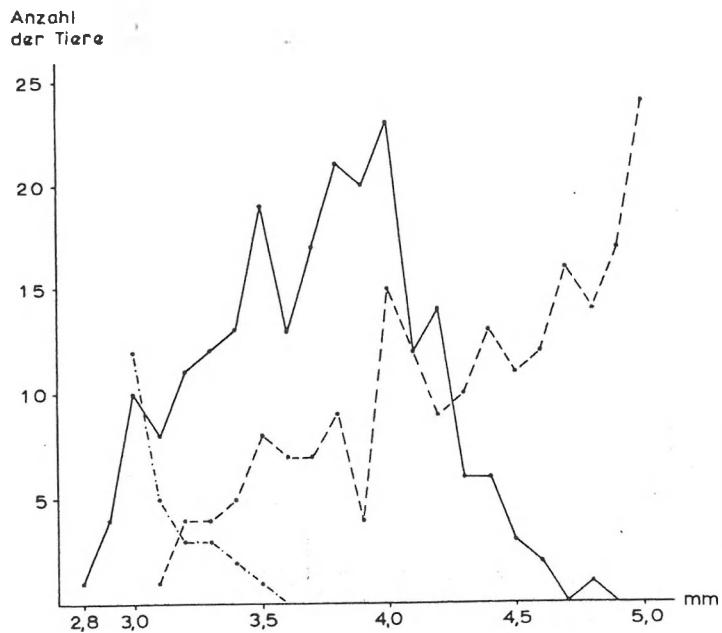


Abb. 5

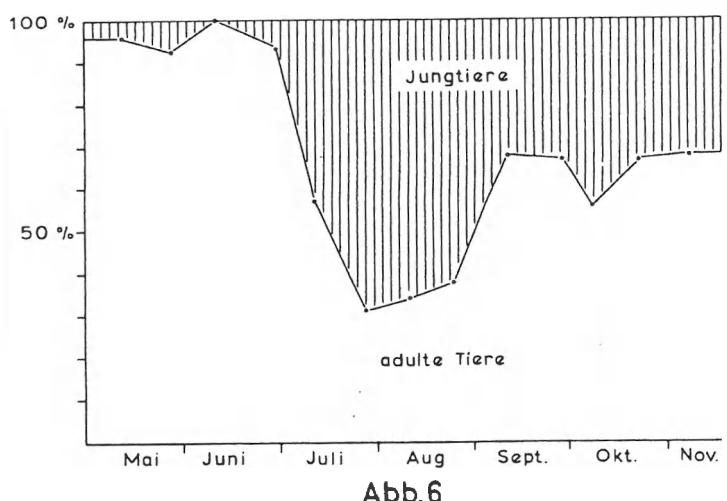


Abb. 6

Tafel 4 (zu D. Jöns)

b) der Jahreszyklus von *Ligia* in der Kieler Förde; Bemerkungen zur Biologie.

Von Mai bis November kann man *Ligia oceanica* an der schleswig-holsteinischen Küste überall an geeigneten Stellen fangen. In den übrigen Monaten leben die Tiere tief verborgen zwischen Steinen im Inneren der Molen und Buhnen. Selbst in sehr milden Wintern ohne Eisbildung muß man während dieser Zeit sehr lange suchen, ehe man eines oder gar mehrere Tiere erhält. Eine Fortpflanzung findet während dieser Zeit nicht statt, das Wachstum ist — wenn überhaupt vorhanden — minimal. Daher wurden Populationsproben nur in den Monaten von Mai bis November in 14-tägigem Abstand eingesammelt; in den übrigen Monaten wurden nur kurze Stichproben genommen (Abb. 3, 4). Jungtiere werden vor allem in den Monaten Juli, August und September freigesetzt. Sie verlassen das Marsupium der adulten Weibchen auf dem Manca-Stadium bei einer Länge zwischen 1,9 und 2,6 mm. Dies Stadium hat noch nicht das 7. Peraeomer und ihnen fehlt das dazugehörige Schreitbeinpaar. Sehr rasch erfolgt die Verwandlung, das 7. Schreitbeinpaar wird jedoch erst später funktionstüchtig. Die Größen dieser Stadien überschneiden sich beträchtlich (Abb. 5). Eine Trennung von Männchen und Weibchen ist bei diesen Jungtieren noch nicht möglich. Erst bei einer Länge zwischen 5,2 und 6,5 mm lassen sich die sekundären Geschlechtsmerkmale erkennen; die der Weibchen treten erst bei einer Länge zwischen 10,5 und 13,5 mm auf. In den Proben sind alle Tiere als adult bezeichnet worden, deren sekundäre Geschlechtsmerkmale entweder das Geschlecht exakt erkennen ließen oder die bei einer Größe von mehr als 6 mm noch keine Geschlechtsmerkmale zeigten (diese als Weibchen bezeichnet).

Ordnet man die Fänge nach Größenklassen (Abb. 3), so erkennt man deutlich das Massenaufreten von Jungtieren im Juli und August. Dabei lassen sich zwei getrennte Bruten unterscheiden, die auch verschiedene Wachstumsraten zeigen. Die Jungtiere des Juli werden schon im September/Oktober zu adulten Tieren, die des August und September zum Teil erst im nächsten Frühjahr. (Darauf sind die im Mai noch vorhandenen Jungtiere zurückzuführen). Der monatliche Zuwachs beträgt bei der ersten Gruppe etwa 2,3 mm, bei der zweiten 1,55 mm. Im Laboratorium hat NICHOLLS 1931 zwei Ligien aufgezogen und dabei eine monatliche Wachstumsrate von nur 1,3 mm gefunden. Worauf dieser Unterschied zurückzuführen ist, läßt sich bisher nicht sagen. Unter günstigen Bedingungen sollte im Labor eher mit einem schnelleren Wachstum gerechnet werden.

Im folgenden Frühjahr haben die Tiere die Geschlechtsreife und eine Größe von 15—20 mm erreicht (Abb. 4a und b). Die Männchen erreichen diese Größe etwas rascher als die Weibchen, sie werden im ganzen auch größer als Weibchen. Im Alter von einem Jahr bringen die Weibchen ihre erste Brut zur Welt. Wahrscheinlich folgt darauf stets noch eine zweite, selten vielleicht auch eine dritte Brut. Die Eier werden etwa 4 Wochen im Marsupium getragen, doch ist diese Zeit nach NICHOLLS stark temperatur-

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 3)

Abb. 4: Größenverteilung der adulten Ligien an der Kieler Förde Mai—November 1964. Angaben in Prozent (alle Männchen bzw. alle Weibchen einer Probe = 100%).

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 4)

Abb. 5: Größenverteilung der Stadien bei Jungtieren von *Ligia oceanica*.

Manca-Stadium = — · — · —

7. Schreitbeinpaar nicht funktionstüchtig = — — —

7. Schreitbeinpaar funktionstüchtig = — — —

Abb. 6: Der prozentuale Anteil der Jungtiere von *Ligia oceanica* an der Gesamtpopulation (Ostsee).

abhängig. Das Gros der Tiere stirbt dann (also in einem Alter von 15—18 Monaten) ab, nur wenige erreichen eine Größe über 20 mm. Längen bis 32 mm (Männchen) gehören zu den Ausnahmen. Vermutlich sind derartig starke Individuen 2 Jahre alt.

Dieser Jahreszyklus dürfte sich von dem im deutschen Nordseebereich nicht wesentlich unterscheiden (vgl. Abb. 2). Auch NICHOLLS l. c. nimmt für englische Tiere eine Lebensdauer von 1,5 bis 2 Jahren an. Bei dem von ihm dort ermittelten geringen Wachstum dürften die mittleren Größen eher noch geringer sein als bei uns.

Nur ein verhältnismäßig geringer Teil der Weibchen trägt Eier oder Embryonen. Selbst zur Hauptfortpflanzungszeit wurden nie mehr als 38% der erwachsenen Weibchen mit Eiern oder Embryonen beobachtet, das gleiche gilt für Helgoland (Nordsee). Trotzdem besteht im Juli die Population vorwiegend aus Jungtieren (Abb. 6). Ihr Auftreten fällt sofort stark ins Auge: Während die adulten Asseln rein nachtaktiv sind, scheuen die Jungtiere das Tageslicht keineswegs und sind auch bei hellem Sonnenschein in großer Zahl zu sehen. Aktographenregistrierungen bestätigen diese Freilandbeobachtung, die nach NICHOLLS l. c. auch für die britischen Inseln gilt. Die Jungtiere zeigen eine konstant durchlaufende Aktivität, während bei den Erwachsenen ein deutliches Maximum zwischen 18 und 23 Uhr erkennbar ist; zwischen 5 und 18 Uhr ist überhaupt keine Aktivität nachweisbar.

Diese höhere Aktivität der Jungtiere auch tagsüber steht vielleicht mit ihrer höheren Vorzugstemperatur in Beziehung. In der feuchten Orgel wurde im Mittel bei den adulten 17—18° gefunden, während die VT der Jungtiere 20—21 °C betrug.

c) Versuche über Salinitäts- und Nahrungsansprüche

Im Freiland lebt *Ligia oceanica* stets etwas oberhalb der Wasserlinie an Felsen, Molen und Buhnen. Als Nahrung kommen vor allem angespülte organische Partikel in Betracht. Aber *Ligia* kann auch zum Räuber werden. Wir haben *Ligia* zusammen mit *Orchestia* gehalten; dabei wurden die letzteren regelmäßig von den Asseln angegriffen und verzehrt. Selbst Artgenossen werden bei enger Haltung nicht verschont.

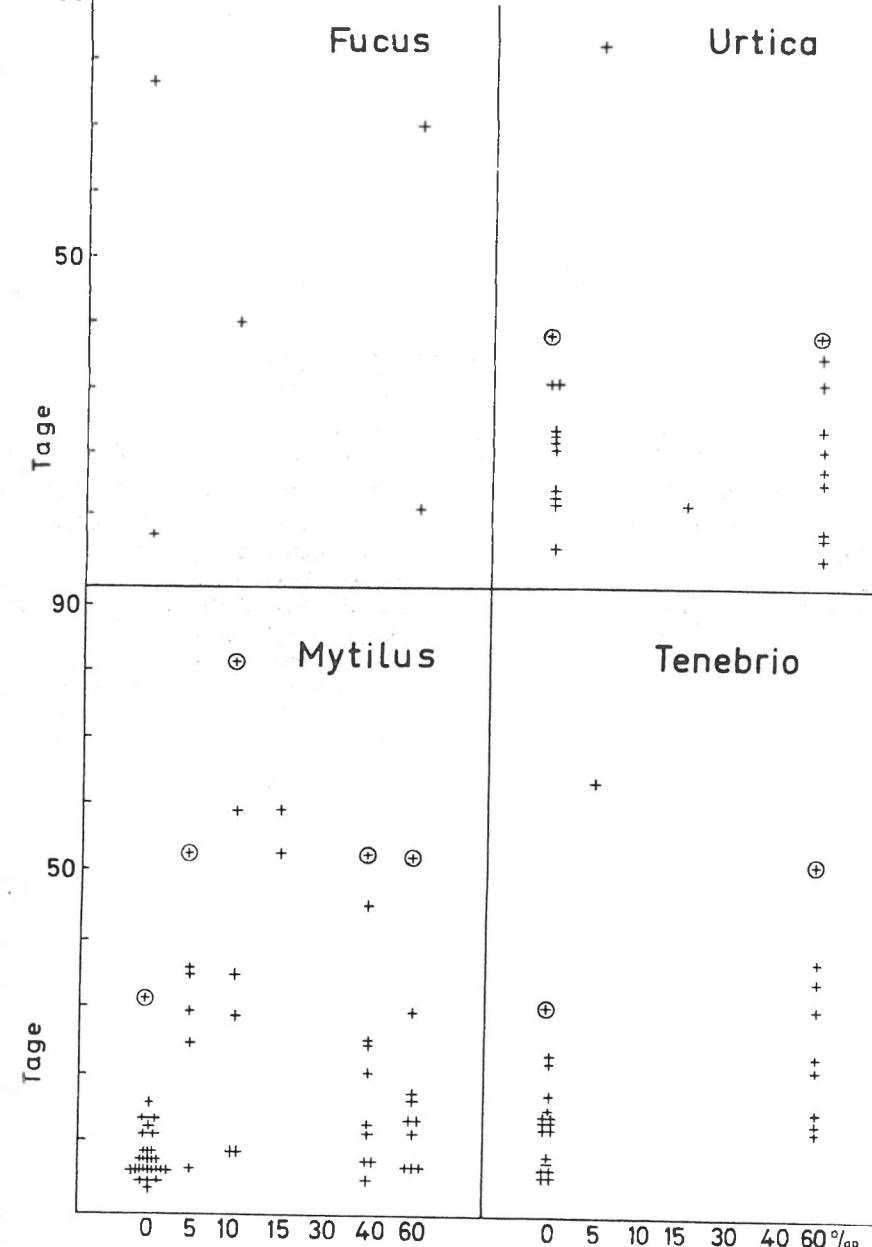
Auf Grund dieser Erfahrungen wurden die Tiere in Einzelbehältern auf Sand gehalten, der mit Wasser verschiedener Salzkonzentration getränkt war. Die Proben wurden regelmäßig gewogen und verdunstetes Wasser durch destilliertes Wasser ersetzt. Auf diese Weise konnten die Schwankungen im Bereich um 2% gehalten werden (Kontrollen mit Refraktometer). Alle Zuchten wurden bei Zimmertemperatur und dem normalen Lichtrhythmus durchgeführt. Als Nahrungen wurden in je einer Versuchsreihe *Fucus vesiculosus* aus der Kieler Bucht; frische Brennnessel-Blätter (*Urtica dioica*); *Mytilus*-Fleisch; zerschnittene Mehlwürmer (Larven von *Tenebrio molitor*) gegeben. Diese Nahrung wurde auf Glasplatten verabreicht, so daß eine Vermischung von Substrat und Nahrung ausgeschlossen war. Jeden Monat wurden die Tiere in frische Behälter umgesetzt, um eine Verschmutzung des Substrates durch Kot gering zu halten. Jede Reihe wurde mit 3 Tieren begonnen. Für jedes gestorbene Tier wurde sofort ein neuer Versuch angesetzt, damit wurden vor allem im Extrembereich teilweise recht hohe

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 5)
Abb. 7: Lebensdauer von *Ligia oceanica* bei verschiedener Nahrung auf verschiedener Salinität im Substrat. Jedes + bedeutet 1 gestorbene *Ligia*.

- Nahrung *Fucus vesiculosus* von der Kieler Förde
- Urtica dioica*
- Mytilus edulis*
- Tenebrio molitor*, Larven.

Die letzte gestorbene *Ligia* ist durch ein eingekreistes Kreuz gekennzeichnet. Fehlt dieses Zeichen, so lebte mindestens noch ein Tier bei Abschluß des Versuches.

Abb. 7



Zahlen gewonnen. Die Kulturen ließen über einen Zeitraum von 3 Monaten (August bis Oktober). Die Ergebnisse sind in Abb. 7 dargestellt. *Ligia* gedeiht bei *Fucus*-Nahrung sehr gut, etwas schlechter bei Fütterung mit Brennnessel-Blättern. Bei reiner *Mytilus*-Fütterung sterben die Asseln rasch. Doch auch hier ist der Einfluß, des Salzgehaltes im Substrat deutlich: Bei 15‰ sterben von den 3 Tieren des Versuchs in 90 Tagen nur 2, bei 30‰ halten alle Individuen diese ungünstige Nahrung aus. Auch sonst ist deutlich, daß die Tiere bei extremer Substratsalinität eher sterben als bei mittleren. Wie bei den von REMMERT (l. c.) beschriebenen, vom Land her eingewanderten Formen zeigt sich hier die große Bedeutung der Nahrung in diesem Lebensraum. Allerdings ist *Ligia* nicht wie Milben und Fliegen von der Salinität des Substrates völlig unabhängig. Man kann etwa folgendes sagen: Günstige Nahrung (*Fucus*) vermag einen ungünstigen Salzgehalt im Substrat (und zwar sowohl zu hohen wie zu niedrigen) zu kompensieren. Bei günstiger Nahrung vermag *Ligia* also sehr ungünstige Umweltbedingungen zu ertragen (Überflutung durch Regenwasser). Auf der anderen Seite vermag ein günstiger Salzgehalt im Substrat (15—30‰) ungünstige Nahrung (*Mytilus*) weitgehend zu kompensieren.

Damit ist das Nahrungsspektrum von *Ligia* außerordentlich breit. Nur am Rande ihres Verbreitungsgebietes, mit sinkendem Salzgehalt in der Ostsee, wird es mehr und mehr eingeengt. Wie breit bei uns das Nahrungsspektrum sein kann, zeigte eine Versuchsreihe, in der als Nahrung Rotalgen (*Delesseria*) gegeben wurde. In den drei Monaten, in denen der Versuch lief, starb nur eine *Ligia*. *Delesseria* ist für die meisten Strandtiere giftig (REMMERT 1960).

Diskussion

Ligia oceanica lebt nicht im Meer, sondern in einer Zone darüber, die in der Hauptsache durch das Vorkommen echter Landtiere gekennzeichnet ist. Auch zur Fortpflanzung braucht *Ligia* nicht mehr ins Wasser zu gehen. Dennoch ist sie ein echtes Meerestier geblieben. Sie benötigt eine gewisse Salinität, wie sie nur am Meer oder am Meeresstrand gegeben ist. Diese Salinität kann aus dem Meerwasser im Substrat oder aus der Nahrung entnommen werden. Damit dürften die Verbreitungsgrenzen, die wir in der Ostsee haben, weitgehend vom Faktor Salzgehalt bestimmt sein. Wie für viele echte Meerestiere genügt für *Ligia* die Salinität der östlichen Ostsee nicht mehr. Die Möglichkeit, allein über die Nahrung ungünstige Salinitätsgrade im Substrat auszugleichen, ist sicher die wichtigste Anpassung der Art an das Leben oberhalb des Wasserspiegels. Angespülte Braunalgen (*Fucus*, *Laminaria*) trocknen nur schwer aus; noch schwerer ist es, durch Regengüsse ihre Thalli völlig auszulaugen. Damit ist hier — bei sonst extrem schwankenden Bedingungen — oberhalb des Wasserspiegels eine Quelle recht konstanten Salzgehaltes gegeben. So allein wird die Emigration von Wassertieren ans Land ermöglicht.

Literaturverzeichnis

- KINNE, O. (1964): Non-genetic adaptation to temperature and salinity. Helg. Wiss. Meeresunt. 9, 433—458. — NICHOLLS, A. G. (1931): Studies on *Ligia oceanica*. Part I, II. J. marin. Biol. Ass. 17. — REMANE, A. u. C. SCHLIEPER (1958): Die Biologie des Brackwassers. Stuttgart 1958. 348 pp. — REMMERT, H. (1960): Der Strandanwurf als Lebensraum. Z. Morph. Ökol. Tiere 48, 461—516. — REMMERT, H. (1965): Distribution and the ecological factors controlling distribution of the European wrackfauna. Proc. 5th marine Biol. Symp. Göteborg 1964: Acta Gothoburgensia III. Göteborg 1965, 179—184.