

Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee

von A. REMANE, Kiel

Einleitung Diese Einführung soll keine allgemeine Ökologie der Meerestiere geben (siehe hierüber HESSE 1924, MURRAY 1912 u. a.), sondern nur die ökologischen Besonderheiten des Nord- und Ostseegebietes darstellen. Hierzu gehört von den ökologischen Einzelfaktoren vor allem der Salzgehalt in seinen Abstufungen, dann aber auch die gesamte Biocoenologie, die ja stets einen regionalen Charakter trägt. Die Erforschung der Lebensgemeinschaften steht leider trotz dem großen Impuls, den sie in neuester Zeit erfahren hat, noch auf einem sehr unfertigen Stadium. Wir verfügen über eine im Vergleich zur Größe des Gebietes sehr geringe Anzahl von biocoenotischen Aufnahmen, die zudem noch unter verschiedenen Gesichtspunkten und nach verschiedenen Methoden durchgeführt worden sind. Trotzdem soll hier der Versuch gemacht werden, einen Überblick zu geben, da für jeden Zoologen, der mit dem Studium der Meerestiere beginnt, ein ökologischer Einblick ebenso notwendig ist, wie ein systematischer Überblick. Die Tiergeographie des Gebiets kann ich hier übergehen, da EKMAN kürzlich (1935) eine gute zusammenfassende Darstellung gegeben hat.

Die biologische Eigenart der Nord- und Ostsee ist durch ihren Charakter als Nebenmeere und ihre junge geologische Existenz bedingt. Der Nebenmeer-Charakter ist besonders ausgeprägt bei der Ostsee, die nur über die enge und durch Inseln zerteilte Beltsee mit dem Ozean in Verbindung steht. Dadurch wird die Ostsee zu dem nördlichen Mittelmeer Europas. Ihr hydrographischer Charakter (vgl. B. SCHULZ) ist aber vollkommen anders als der des südlichen Mittelmeeres. Während dieses gegenüber dem Ozean erhöhten Salzgehalt aufweist, ist die Ostsee ein Brackwasser. Es beruht dies auf der Tatsache, daß der Zustrom an Süßwasser durch Niederschläge und Flüsse größer ist als die Abgabe durch Verdunstung. Maßgebend ist dabei auch die geringe Tiefe im Verbindungsgebiet zwischen Ostsee und Nordsee (Beltsee, Darsser Schwelle), die den Zustrom des Nordseewassers behindert. Diese Brackwassernatur der Ostsee bedingt ihre große Bedeutung für die ökologische Forschung, da der Salzgehalt der Hauptfaktor ist, der die Verteilung der Organismen im Wasser bestimmt.

Die junge geologische Geschichte der Meeresgebiete (s. Teil I d 1) bringt es mit sich, daß große Strecken ehemaliger Landgebiete erst kurze Zeit vom Meere bedeckt sind. Infolgedessen ist weder die Oberflächengestaltung des Meeresbodens noch die Sedimentbildung „ausgereift“. Beide sind vielmehr noch in steter Umarbeitung begriffen.

Die Folge aber dieses „ungereiften“ Meeresbodens ist eine Vielheit an Bodenmaterialien, die wiederum für ökologische Probleme von größter Bedeutung ist, da wohl nur an wenigen Orten der Erdoberfläche eine gleiche Vielgestaltigkeit der Bodenverhältnisse anzutreffen ist.

Halobios, Limnobios, Hyphalmyrobios

Der Gegensatz Meer—Süßwasser gehört zu den schärfsten biologischen Trennungslinien, die wir kennen. Die Artenbestände beider Gebiete sind fast vollkommen verschieden, die Zahl der beiden Lebensräumen gemeinsamen Arten ist extrem gering und beträgt unter 1% der Gesamtartenzahl (vgl. holeuryhaline Tiere, s. unten). Bekanntlich erstreckt sich der Unterschied zwischen Meeres- und Süßwasserfauna aber nicht nur auf die Arten, sondern betrifft größere Einheiten des Systems, Familien, Ordnungen, selbst Klassen. Dabei ergibt sich der Befund, daß das Meer über weit aus die größere Zahl an Tiertypen verfügt, das Süßwasser aber gleichwohl an Artenzahl nur wenig hinter dem Meerwasser zurücksteht, da sich in ihm Einzeltypen in großer Artenzahl entwickelt haben (Rotatorien, Chironomiden) und ihm von der Luftfauna aus ein beträchtlicher Artenbestand in Form von sekundären Wassertieren (Wasserkäfer, Wassermilben usw.) zugeführt wird.

Ein Studium der Übergangsgebiete zwischen Meer- und Süßwasser, also des Brackwassers, zeigt aber, daß in diesem Gebiet noch eine Anzahl spezifischer Organismen vorkommen, die sowohl dem eigentlichen Meeresgebiet wie dem Süßwasser fehlen. Die Existenz derart echter Brackwassertiere zwingt uns, das Brackwasser als selbständigen Lebensraum (Hyphalmyrobios) neben Meer- und Süßwasser einzusetzen. Die Organismen der einzelnen Hauptlebensbezirke seien in ihrer Beziehung zum Salzgehalt etwas näher charakterisiert.

1. **Holeuryhaline Tiere.** Unter diesem Namen bezeichnen wir die wenigen Arten, die sowohl im Meer wie im Süßwasser vorkommen. Im engsten Wortsinn dürften darunter nur Tiere verstanden werden, die im Meer und Süßwasser leben und sich in beiden Gebieten fortpflanzen, also in beiden ihren ganzen Lebenszyklus vollenden. Derartig konstant holeuryhaline Tiere sind recht selten. Sie finden sich besonders in der Mikrofauna. Hier wären die Rädertiere *Colurella colurus*, *C. adriatica*, *Encentrum marinum*, *Notholca bipalium*, *N. striata*, *Proales reinhardti* u. a., die Turbellarien *Gyratrix hermaphroditus* und *Macrostomum appendiculatum*, die Oligochaeten *Pachydriulus lineatus*, *Nais elinguis* u. a. zu nennen. Unter den Fischen gehört hierher der dreistachelige Stichling *Gasterosteus aculeatus*, weniger *Pygosteus pungitius*. Noch unsicher ist es, ob eine Reihe von Organismen der Enteromorpha-Zone des Meeres (vgl. S. 201), die auch im Süßwasser verbreitet sind, hier angeführt werden können (die Rotatorien *Mnioba magna*, *M. russeola*, Nematoden z. B. *Monhystera*-Arten u. a.). Die Enteromorpha-Zone erreicht zwar hohe Salzgrade, ist aber zeitweise fast ausgesüßt, die darin lebenden Tiere sind zwar meist bei den so verschiedenen Salzgraden lebensfähig, doch ist noch nicht erwiesen, daß die Fortpflanzung auch bei konstant hohem Salzgehalt möglich ist.

Nicht alle genannten holeuryhaline Tiere sind in Meer und Süßwasser gleich verbreitet. Für *Colurella colurus* trifft dies zu, *Encentrum marinum*, *Proales reinhardti* sind im Meere häufiger, *Gyratrix hermaphroditus*, *Macrostomum appendiculatum* im Süßwasser. Das gleiche gilt für *Gasterosteus aculeatus*, der auch nur in einem Teil seines Verbreitungsgebietes holeuryhalin ist. Ökologisch ist interessant, daß im Meeresgebiet die meisten holeuryhalinen Arten Strandgewässer besiedeln, doch kommen manche auch im eigentlichen Meeresraum vor (*Colurella*, *Gyratrix*).

Die Arten mit stärkerer Betonung eines der drei Lebensräume Meer, Brackwasser und Süßwasser leiten zu den bedingt holeuryhalinen Tieren über. Diese kommen zwar im Meer und Süßwasser vor, aber in letzterem nur in Reliktenseen oder einzelnen Seen des Meeresstrandes. Die Cladocere *Podon polyphemoides* lebt im Meer bei Salzgehalt von 1,05 bis 35,1%, im Süßwasser findet sie sich nur im Ödelsee bei Örnskölvik in Västernorrland. Unter den berühmten Reliktenkrebsen gehört hierher *Mysis oculata*, die bekanntlich im arktischen Gebiet im vollen Salzwasser lebt, ferner im Brackwasser der Ostsee und in einer Anzahl Süßwasserseen des baltischen Gebietes (f. *relicta*), dagegen dürfen *Mesidotea entomon*, *Pontoporeia affinis*, *Pallasea quadrispinosa*, die auch in als Relikte angesehenen Süßwässern vorkommen, nicht hierher gezählt werden, da sie nicht in reines Meerwasser vordringen. Ihnen ähnelt in seinem Verhalten der Ostracode *Cyprideis litoralis*, der seine Hauptverbreitung im Brackwasser aufweist, jedoch vereinzelt in Süßwasserseen vorkommt, und nahezu in vollsalziges Meerwasser vordringt. Unter den Süßwassertieren ist *Keratella quadrata* als bedingt holeuryhalin anzusprechen, da dieses im Süßwasser so verbreitete Planktonrotator gelegentlich in vollem ozeanischem Seewasser reiche Siedlungen bildet.

Die Bezeichnung holeuryhalin wird in allen diesen Fällen nach der tatsächlichen Verbreitung der Art, nicht nach ihrer physiologischen Toleranz gegenüber Salzgehalt gegeben. Das letztere Verfahren wäre vielleicht richtiger, ist aber z. Zt. nicht durchführbar. Zunächst ist es durchaus möglich, daß Arten physiologisch holeuryhalin sind, aber durch biologische Faktoren (Konkurrenz!) von einem der Lebensräume ferngehalten werden. So konnte z. B. das Ciliat *Frontonia marina* in einem Salzgehaltsbereich von 0–125‰ gehalten werden (OBERTHÜR 1937), ist aber tatsächlich bisher nur im Meer- und Brackwasser gefunden worden, nicht aber im Süßwasser (hier lebt *F. leucas*). Aber die Feststellung physiologischer Holeuryhalinie läßt sich nicht ohne weiteres durch geglückte Haltungsversuche im Salz- und Süßwasser beweisen, da diese meist nur an erwachsenen Tieren durchgeführt wurden, im natürlichen Lebensraum aber die Umwelteinwirkungen sämtliche Stadien des Entwicklungszyklus treffen, von dem die jüngsten (Eier und Larven) oft eine besondere Empfindlichkeit zeigen. Selbst gelungene Fortpflanzung im Experiment besagt noch nichts Endgültiges, da für die Existenz im natürlichen Lebensraum nicht die Fortpflanzung allein, sondern die Fortpflanzungsrate entscheidend ist. Umgekehrt kann eine Art ökologisch holeuryhalin sein, also in Meer und Süßwasser vorkommen, aber nicht physiologisch. Viele euryoeke oder euryvalente Arten bestehen ja aus einer Anzahl physiologischer Rassen (Valenzrassen Zimmer), deren jede stenoeck ist.

Welche besonderen physiologischen Eigenarten diesen holeuryhalinen Tieren die Unabhängigkeit vom Salzgehalt ihres Lebensraumes ermöglicht, wissen wir noch nicht. Abgesehen von einigen Untersuchungen an *Gasterosteus aculeatus* ist das Problem experimentell kaum in Angriff genommen. Wichtig ist, daß die meisten Arten nicht auf den Bereich Süßwasser-Meerwasser (0–35‰) beschränkt sind, sondern ihn nach oben hin beträchtlich überschreiten können. Die *Colu-*

rella-Arten, *Gyratrix hermaphrodilus*, *Gasterosteus aculeatus* sind noch bei 42‰ anzutreffen, *Brachionus plicatilis*, *Pedalia jennica*, *Encentrum marinum* sogar noch bei 70‰ S. usw. (in Salztümpeln). Eine ähnliche Erscheinung zeigen die euryhalinen Meerestiere (vgl. S. 8).

Neben den konstant holeuryhalinen Tieren gibt es eine Reihe von Arten, die zwar auch im Meer und Süßwasser existieren, aber in ihrem Fortpflanzungsraum auf eines dieser Gebiete beschränkt sind. Es sind dies *zyklisch holeuryhaline* Tiere. Allgemein bekannt ist dieses Verhalten unter den Fischen, die auch weitaus die Mehrzahl der Arten dieser Gruppe bilden. Dabei kann das Laichgebiet im Meere liegen und der Wohnraum der erwachsenen Tiere im Süßwasser (katadrome Fische, *Anguilla*), oder die Tiere steigen zum Laichen aus dem Meer ins Süßwasser auf (anadrome Fische, *Salmo salar*, *Petromyzon marinus*, *P. fluviatile*, *Alosa* usw.). Ähnliche Erscheinungen finden wir unter den Krebsen; *Eriocheir sinensis* geht zum Laichen ins Meer, ist also katadrom. Dasselbe tun natürlich eine Anzahl von Meerestieren, die als erwachsene Tiere mehr oder weniger weit in Flußmündungen vordringen. Auch hier ist die Frage, inwieweit beim Wechsel vom Süßwasser zum Meer und umgekehrt eine physiologische Umstimmung der Tiere erfolgt, noch nicht genügend untersucht. Vom Aal ist bekannt, daß er bei verstärkter Salzeinströmung erhöhte Mengen von Chlorid durch die Kiemen ausscheidet (KEYS, SCHLIEPER 1933 a). Die Jugendstadien scheinen vorwiegend nur im Lebensraum des Laichgebietes lebensfähig zu sein oder sind gegen Salzgehaltsschwankungen empfindlicher als die erwachsenen Tiere (FIRLY). Für die erwachsenen Tiere ist, soweit sich das aus einem Vergleich der Lebensräume erschließen läßt, eine dauernde Existenz im Lebensraum des Laichgebietes, also Süß- bzw. Meerwasser durchaus möglich. Von anadromen Fischen (z. B. *Salmo salar*, *Alosa*) existieren jeweils Populationen, die vollkommen im Süßwasser leben, ebenso bleiben ja manche Individuen (besonders Männchen) des katadromen Aals dauernd im Meeresgebiet.

2. Steno- und euryhaline Meerestiere. Die marine Fauna ist, wie erwähnt, nicht nur durch spezifische Arten sondern sogar durch spezifische Ordnungen und Klassen charakterisiert. Zu diesen gehören die Radiolarien, Ctenophoren, Amphineuren, Selenoconchen, Cephalopoden, Xiphosura, Phoronidae, Enteropneusten, Pterobranchier, Echinodermen, Tunicata, Acrania sowie zahlreiche Familien der Crustaceen und Fische. Diese Sonderstellung der Meeresfauna ist in unserm Gebiet noch schärfer ausgeprägt als in den Tropen, da dort mehrere sonst rein marine Gruppen in einzelnen Repräsentanten ins Süßwasser vordringen (Selachier, Opisthobranchier, Patelliden, Cirripedier). Beim Vordringen der Meerestiere in salzarme Regionen ergeben sich nun eine Reihe von Erscheinungen oder ökologischer Regeln, deren Aufstellung und Erklärung für die Meeresbiologie von großer Wichtigkeit ist.

I. Die Erscheinung der Artenabnahme. Mit zunehmender Aussüßung nimmt die Artenzahl der marinen Organismen ziemlich gleichmäßig ab, wie dies aus der folgenden Tabelle sowie den Fig. 1, 2, 3 hervorgeht.

Abnahme der marinen und Brackwasserarten einiger Tiergruppen
von der Nord- und 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
Archanneliden	12	7	1	0
Polychaeta	ca. 150	ca. 80	ca. 15	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

Bemerkungen zu der Tabelle: Es bedeutet Kolonne I Nordsee, Deutsche Bucht, II deutsche Beltsee, III die südliche Ostsee bis nördlich Gotland, IV die restlichen nördlichen Ostseeteile. Durch einzelne Neufunde (z. B. bei Polychaeten) sind inzwischen die Zahlen etwas verändert, doch wird das Gesamtbild nicht verändert. In einzelnen Tiergruppen (z. B. Copepoden, Gastrotrichen) scheint von I und II nur eine geringe Abnahme einzutreten, doch ist dies offenbar durch die noch geringe Durchforschung der Kleinfafa in der Nordsee bedingt, allerdings ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß die Artenabnahme der marinen Mikrofauna langsamer vor sich geht als die der Makrofauna, da in Gebieten mit geringerem Salzgehalt die Mikrofauna eine auffallend große Rolle spielt. Endgültiges kann erst nach genauerer Erforschung der marinen Mikrofauna ausgesagt werden.

Es muß natürlich versucht werden, die Abnahme der Artenzahl, wie sie in der Tabelle für einzelne Meeresabschnitte aufgestellt ist, direkt auf den Salzgehalt zu beziehen. Das läßt sich nicht einfach durch Einsetzen des mittleren Salzgehaltes der betreffenden Meeresgebiete (Nordsee, Kieler Bucht usw.) erreichen, da die hydrographischen Verhältnisse der einzelnen Regionen nicht gleichartig sind. Die Kieler Bucht z. B. zeigt eine starke Salzgehaltsschichtung, die tieferen Schichten zeigen einen viel höheren durchschnittlichen Salzgehalt als die oberflächlichen. Entsprechend diesem Verhalten können lokal in die Tiefe noch Arten gedeihen, die höhere Ansprüche an den Salzgehalt stellen als die Durchschnittszahl des Gebietes von 17—18‰/00 angibt. Ferner werden in der Faunenliste Arten registriert, die oft, sei es im Larvalstadium oder als erwachsene Tiere, durch das von Norden einströmende Meerwasser in die Beltsee transportiert werden und hier längere Zeit leben, ohne jedoch durch eigene Vermehrung den Bestand zu erhalten. Derartige Arten sind im Gebiet der Beltsee und auch im Gebiet des westlichen Ostseebeckens nicht gerade selten. Auch durch sie wird die Artenzahl des Gebietes höher als es der physiologischen Wirkung des mittleren Salzgehaltes des Gebietes entspricht. Auf der anderen Seite wird gerade in der Beltsee und dem Ostseebecken das salzreichere Tiefenwasser durch salzarmes Oberflächenwasser überschichtet und so von der Oberfläche abgeschlossen (vgl. WATTENBERG & H. MEYER). Daraus ergibt sich wenigstens zeitweise eine starke Verarmung an O₂ und Anreicherung von H₂S im Tiefenwasser, beides für viele Tierarten grenzsetzende Faktoren, die manchen Arten ein Eindringen in diese Gebiete verbieten, obwohl es der durchschnittliche Salzgehalt noch gestatten würde. Im gleichen Sinne können die starken Schwankungen des Salzgehaltes in der Beltsee die Ansiedlung mariner Arten verhindern, und zwar der Arten, die den durchschnittlichen Salzgehalt, wenn dieser nur geringe Schwankungen aufweisen würde, ertragen könnten, nicht aber die zeitweise auftretenden starken Erniedrigungen des Salzgehaltes. Wir haben also, wenn wir aus den Artenzahlen der Beltsee und Ostsee die Beziehungen zwischen Artenzahl und Salzgehalt ermitteln wollen, zwei Faktoren, die die Artenzahl gegenüber dem mittleren Salzgehalt des Gebietes erhöhen (1. regional höhere Salz-

gehalte in einzelnen tieferen Stellen, 2. Eintransport von Arten durch das einströmende hochsalzige Wasser), und zwei Faktoren, die die Artenzahl in diesem Sinne herabsetzen (1. sauerstoffarmes Tiefenwasser, 2. starke Schwankungen des Salzgehaltes in der Ostsee). Diese Sonderwirkungen heben sich also ungefähr auf, so daß wir die Artenzahl tatsächlich als die dem mittleren Salzgehalt des Gebietes adäquat betrachten dürfen.

In der nördlichen Ostsee kann möglicherweise außer dem Salzgehalt die niedrige Temperatur bzw. die starke winterliche Vereisung grenzsetzend wirken. Tatsächlich dringt ja die euryhaline Süßwasserschnecke *Theodoros (Neritella) fluviatilis* nicht in die nördlichen Ostseeteile vor, obwohl bei dieser Süßwasserart der geringe Salzgehalt sicher nicht die Ursache sein kann. Die Zahl derartiger Fälle ist aber so gering, daß sie bei der Aufstellung der Artenabnahme bei Salzgehaltsverminderung kaum eine Rolle spielt.

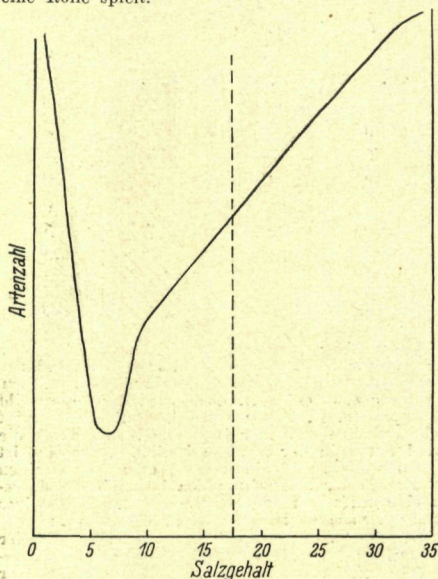


Fig. 1. Schematische Darstellung der Artenzahl (Kurve) bei verschiedenem Salzgehalt. — Nach REMANE 1934.

Die Auswertung der Verbreitungszahlen ergibt eine ziemlich gleichmäßige Abnahme der Artenzahl mit abnehmendem Salzgehalt bis an die Grenze des Süßwassergebietes. In Einzelteilen erscheinen sich Abweichungen vom geradlinigen Kurvenverlauf zu ergeben. In der ersten Region von 35 bis $25^{\circ}/_{\infty}$ Salzgehalt scheint die Artenabnahme langsam vor sich zu gehen, im Gebiet von $25-15^{\circ}/_{\infty}$ erfolgt die Abnahme rascher, etwa so, daß bei auf die Hälfte verdünntem ozeanischen Wasser, also bei $17-18^{\circ}/_{\infty}$, der Artenbestand auf die Hälfte gesunken ist (bei der Makrofauna wohl unter die Hälfte, bei der Mikrofauna aber we-

niger stark). Ein stärkerer Abfall tritt dann in der Region von $10-7^{\circ}/_{\infty}$ ein, der sowohl die Makrofauna als auch besonders die Mikrofauna zu betreffen scheint, dann erfolgt mehr gleichmäßige Abnahme bis zur Süßwassergrenze.

Auf Grund dieses Verhaltens lassen sich die marinen Tiere in folgende Gruppen einteilen: 1. 35 (bzw. $40^{\circ}/_{\infty}$) bis $25^{\circ}/_{\infty}$ Salzgehalt: stenohaline Meerestiere (Unterteilung dieser Gruppe später vielleicht erforderlich). An größeren Einheiten des Systems fallen unter diese Gruppe im Gebiet die Radiolarien und Pterobranchier und die Grenze nur wenig überschreitend die Enteropneusten, Scaphopoden und Solenogastren. — 2. Untere Grenze bei $25-15^{\circ}/_{\infty}$ Salzgehalt: Euryhaline Meerestiere 1. Grades. An größeren Gruppen erreichen hier die Echinodermen, Amphineuren und Anthozoen ihre Grenze, die nur lokal von einzelnen Repräsentanten (*Asterias rubens*) überschritten

wird. Die Artenzahl ist in dieser Gruppe noch beträchtlich, sie beträgt selbst bei alleiniger Berücksichtigung der Metazoen im Gebiet noch über 1000. — 3. Untere Grenze bei $15^{\circ}/_{\infty}$ — ca. $8^{\circ}/_{\infty}$ Salzgehalt: euryhaline Meerestiere 2. Grades (= pleiomesohaline Meerestiere, STAMMER 1935 a). Artenzahl stark vermindert. Unter den marinen Metazoen dürften im Gebiet nur ca. 200—300 Arten hierher gehören (spezifische Brackwasserorganismen, euryhaline Süßwassertiere und holeuryhaline Tiere sind natürlich hierbei nicht mitgezählt, sondern nur marine Tierarten). — 4. Untere Grenze bei $8^{\circ}/_{\infty}$ — ca. $2-3^{\circ}/_{\infty}$ Salzgehalt: euryhaline Meerestiere 3. Grades (= meiomesohaline Meerestiere, STAMMER) Artenzahl sehr gering. Die wichtigsten Arten der Makrofauna sind:

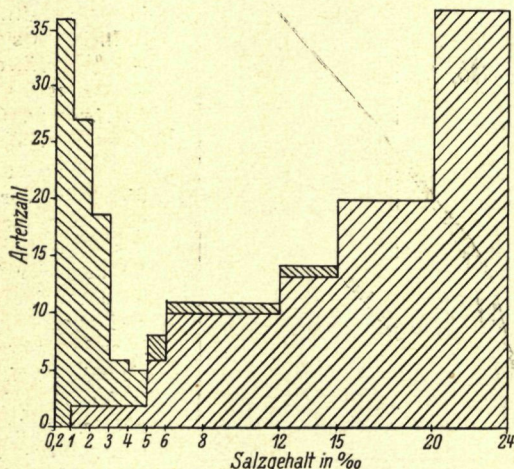


Fig. 2. Verteilung der Artenzahl der Mollusken in den verschiedenen Salzgehaltsgebieten des Randersfjords. Der Anteil der Süßwasser-Mollusken und der marinen Arten ist durch verschiedene Schraffierung gekennzeichnet. — Nach JOHANNSEN 1918, aus REMANE 1934.

Crustacea. a) Decapoda: *Leander adspersus* ($5,5^{\circ}/_{\infty}$)¹⁾, *L. longirostris* (fehlt im Ostseebecken), *Crangon crangon*. b) Amphipoda: *Gammarus locusta* ($2^{\circ}/_{\infty}$), *Corophium volutator* ($3^{\circ}/_{\infty}$), *Pontoporeia femorata* ($6^{\circ}/_{\infty}$?), *Calliopius laevisculus* ($6^{\circ}/_{\infty}$), *Bathyporeia pilosa* (siehe S. 27). c) Isopoda: *Idotea ballica* ($5,5^{\circ}/_{\infty}$), *I. granulosa* ($6^{\circ}/_{\infty}$?), *Jaera albigrons* ($2^{\circ}/_{\infty}$). d) Mysidacea: *Praunus flexuosus*, *Neomysis vulgaris* ($2^{\circ}/_{\infty}$). — Cirripedier: *Balanus improvisus* ($3-2^{\circ}/_{\infty}$). — Annelida. a) Polychaeta: *Nereis diversicolor* ($3-4^{\circ}/_{\infty}$), *Harmothoe sarsi* ($6^{\circ}/_{\infty}$), *Pygospio elegans* ($7^{\circ}/_{\infty}$), *Terebellides strömii* ($7,5^{\circ}/_{\infty}$), *Fabricia sabella* ($7,5^{\circ}/_{\infty}$). b) Priapulida: *Halicryptus spinulosus*. — Mollusca: a) Lamelibranchiata: *Macoma ballica* ($3-4^{\circ}/_{\infty}$), *M. calcarea*, *Mya arenaria* ($5^{\circ}/_{\infty}$), *Cardium edule* ($4-5^{\circ}/_{\infty}$), *C. exiguum* ($7,5^{\circ}/_{\infty}$), *Mytilus edulis* ($4-5^{\circ}/_{\infty}$). b) Gastropoda: *Hydrobia ulvae*, *Litorina saxatilis* ($7^{\circ}/_{\infty}$),

¹⁾ Die Zahlen geben die ungefähre Salzgehaltsgrenze an.

Retusa obtusa (7,5‰), *Embletonia pallida* (4–5‰), *Stiliger mariae*, *Limapontia capitata*. — Cnidaria: *Aurelia aurita* (6‰), *Laomedea loveni*, *Clava multicornis* (7–8‰). Unter den marinen Fischen gehören in diese Gruppe *Clupea harengus*, *C. sprattus*, *Cottus scorpius*, *Rhombus maximus*, *Centronotus gunellus*, *Zoarces viviparus*, *Gobius minutus*, *Spinachia spinachia*, *Nerophis ophidion*, *Syngnathus typhle*, *Gadus morrhua*, *Ammodytes lanceolatus*, *A. tobianus*, *Liparis liparis*, *Cyclopterus lumpus*, *Lumpenus lampetriformis*, die alle noch regel-

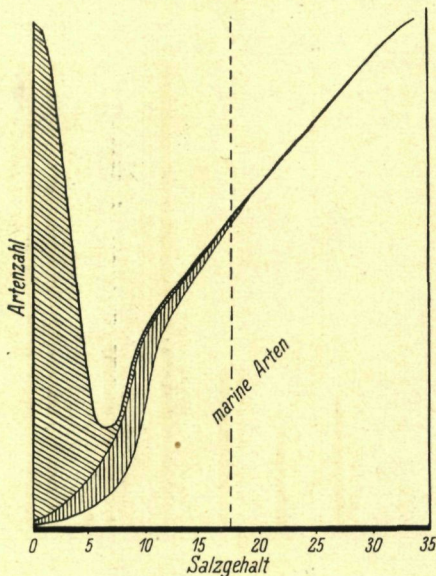


Fig. 3. Die Kurve Artenzahl-Salzgehalt mit Einzeichnung des Anteils der Süßwassertierarten (schräg schraffiert), der Brackwasser-Arten (senkrecht schraffiert), der marinen Arten (hell) und der holoehalinen Arten (schwarz, an der Basis). Der Artenzahl entspricht jeweils die vertikale Ausdehnung der betreffenden Fläche. — Nach REMANE 1934.

mäßig im Bottnischen Meerbusen vorkommen, andere erreichen bereits in der mittleren oder südlichen Ostsee bei ca. 8–6‰ ihre Grenze (*Pleuronectes platessa*, *P. limanda*, *Gobius flavescens* u. a.).

Bedeutend größer ist die Zahl der euryhalinen Meerestiere 3. Grades unter der Mikrofauna. Hier finden sich noch marine Copepoden

(*Temora longicornis*, *Pseudocalanus elongatus*, *Artia longiremis*, *Lepastacus spinicaudatus*, *Huntemannia jadensis*, *Remanea arenicola*),

Ostracoden (*Xestoleberis aurantia*, *Cytherura nigrescens*, *Eucythere argus*), Halacariden (*Halacarus anomalous*, *H. inermis* u. a.), Rotatorien (*Synchaeta baltica*, *Trichocerca marina* u. a.),

Gastrotrichen (*Turbanella cornuta*, *Xenotrichula*-Arten) und besonders zahlreiche Turbellarien (*Coelogyropora biarmata*, *Procheliplan magna*, *Cheliplanilla caudata* usw.) Ciliaten usw. STAMMER stellt noch eine weitere Gruppe euryhaliner Meerestiere auf, die oligohalinen Meerestiere, die die Grenze von 2‰ noch überschreiten und führt als Beispiel *Neomysis vulgaris* an, die sogar lokal in Süßwasser vordringt (nach SCHLIENZ in der Elbmündung bis zu einem Salzgehaltsmittel von 0,37‰). Ähnlich verhält sich *Gammarus locusta* (var. *zaddachi*) und *Corophium volutator*. STAMMER selbst hebt aber hervor, daß *Neomysis vulgaris* sicher nicht auf die Dauer im Süßwasser leben könne, und so ist es durchaus möglich, daß ebenso wie das Eindringen ins

Süßwasser das Überschreiten der 2⁰/₀₀-Grenze nur auf aktiver Wanderung erwachsener Tiere beruht (vgl. S. 4).

Der Verlauf der Artenabnahme mit abnehmendem Salzgehalt findet sich übrigens in ganz entsprechender Form im Pflanzenreich, wie die Tabellen von HOFFMANN s. I c 5 zeigen.

In neuerer Zeit ist durch zahlreiche Arbeiten versucht worden, die physiologische Seite des Problems zu klären und so eine kausale Erklärung für die Artenabnahme zu gewinnen. Es sind drei verschiedene Fragen, die bei der Behandlung des Themas Salzgehalt und Tierverbreitung auseinandergehalten werden müssen. 1. Welche physiologischen Eigenarten ermöglichen echt marinen Tierarten ein Vordringen in Gebiete mit schwächerem und stark verschiedenem Salzgehalt = Problem der marinen Euryhalinie. 2. Welche Eigenarten der Süßwasserorganismen sind entscheidend dafür, daß diese in so geringem Maße in das marine Gebiet vordringen = Problem der limnischen Stenohalinie. 3. Welche Eigenarten binden eine Anzahl Organismen an den Salzbereich des typischen Brackwassers = Brackwasserproblem.

Hier soll zunächst die Frage der marinen Euryhalinie kurz besprochen werden. Das Hauptaugenmerk wurde bei den Untersuchungen auf die osmotischen Wirkungen des Mediums gerichtet. Die Körperflüssigkeiten der Organismen (Blut, Cölomflüssigkeit, Gewebsflüssigkeit usw.) stellen eine Salzlösung dar. Diese ist das „innere Medium“ der Tiere. Die Flüssigkeit nun, in der die Tiere selbst leben, und die physiologisch auf sie wirkt, ist das äußere Medium (Meerwasser, Brackwasser, Süßwasser). Über die Beziehung beider Medien stellte man auf Grund einzelner Untersuchungen (vgl. BOTTAZZI) zwei Gruppen auf. 1. Poikilosmotische Tiere. Die Konzentration des Innenmedium ist gleich der des Außenmedium (isotonisch) und von diesem abhängig. Diese Tiere sind also in osmotischer Hinsicht ein Spielball ihrer Umgebungsbedingungen. Hierher sollten alle Wirbellosen des Meeres gehören. 2. Homoeosmotische Tiere. Die Konzentration des inneren Mediums ist unabhängig von der des Außenmedium und bleibt bei Veränderung des-

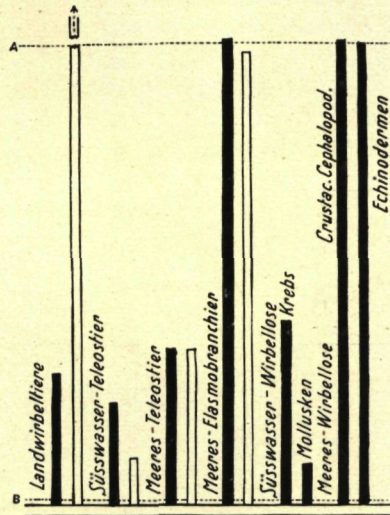


Fig. 4. Molarkonzentration bzw. osmotischer Druck der Körperflüssigkeiten verschiedener Tiergruppen. Die Linie A entspricht dem osmotischen Druck des Meerwassers, die Linie B dem des Süßwassers. Die schwarze Säule stellt die Konzentration des Blutes, die weiße die des Harns dar. — Nach PORTIER.

selben konstant (wenigstens in einem bestimmten Salzgehaltsbereich). In diese Gruppe werden gestellt a) die Süßwassertiere, bei ihnen liegt der Salzgehalt des Innenmediums über dem des Außenmediums, sie sind hypertonisch; b) die marinen Wirbeltiere (niedere Fische z. T. abweichend), ihr Blut besitzt einen geringeren Salzgehalt als das umgebende Meerwasser, sie sind also hypotonisch (vgl. Fig. 4). Bestände diese Gruppierung zu Recht, so könnten nur solche marinen Wirbellosen in schwachsalzige Gebiete vordringen, deren Innenmedium eine entsprechend starke Herabsetzung der Konzentration ohne Störung der Lebensfunktionen verträgt (euryosmotische Tiere), da ja alle marinen Wirbellosen isotonisch sein sollten. In der

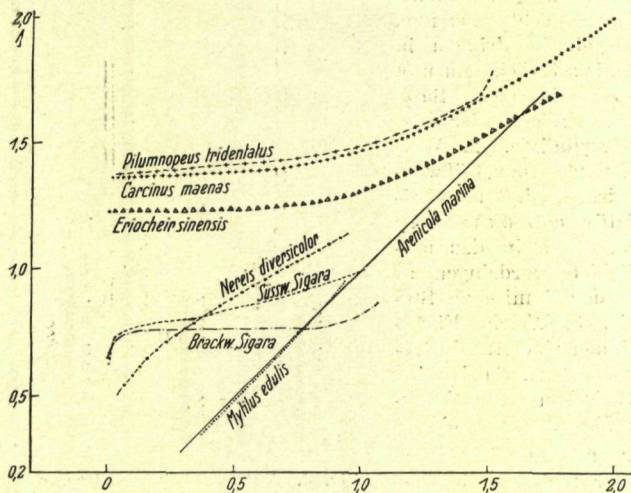


Fig. 5. Beziehungen zwischen Konzentration der Körperflüssigkeit (Ordinate, in Δ) und Salzgehalt des Außenmediums (Abzisse, in Δ dargestellt) bei verschiedenen Evertebraten. — Zusammengestellt nach SCHLIEPER, CLAUS, OTTO usw.

Tat gibt es derartige euryosmotische Tiere, hierher gehört z. B. *Asterias rubens* (vgl. H. MEYER 1935), *Mytilus edulis* und z. T. der Polyp *Clava multicornis*, (vgl. PALMHERT), aber derartige Organismen machen nur einen geringen Prozentsatz der euryhalinen Wirbellosen aus, die Mehrzahl ist homoiosmotisch! Den ersten und derartigen Fall fand FRÉDÉRICQ 1904 bei *Carcinus maenas*, zahlreiche weitere homoiosmotische Wirbellose wurden in neuerer Zeit ermittelt (siehe DUVAL 1925, SCHLIEPER 1928, 1933, 1935, MEDVEDEVA 1927, HYKES 1930, PANTIN 1931, BEADLE 1931, JÜRGENS 1935, FRIEDRICH 1937, OBERTHÜR 1937, CLAUS 1937 u. a.). Wir finden unter ihnen Ctenophoren (*Beroë cucumis*), Turbellarien (*Procerodes litoralis*), Polychaeten (*Nereis diversicolor*), zahlreiche Krebse, besonders Decapoden, Mollusken, Ciliaten u. a. Nahe verwandte Arten können sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten. Das ist nicht erstaunlich, da ja auch das ökolo-

gische Verhalten nahe verwandter Tierarten ebenfalls sehr verschieden sein kann. Alle diese Arten halten also die Konzentration des Innenmediums bei Wechsel des Salzgehaltes ihres Lebensraumes konstant. Diese Fähigkeit gilt aber nicht absolut, sondern meistens nur innerhalb eines bestimmten Spielraumes, der von Art zu Art verschieden ist (Fig. 5—7); wird dieser Bereich überschritten, so verlieren die Tiere ihre Homöosmie, quellen oder schrumpfen und sterben dann bald ab. Am größten ist anscheinend der homöosmotische Salzgehaltsbereich bei Salinen- bzw. Salztümpelbewohnern (*Artemia salina*, MEDVEDEA 1927, bei dem Ciliat *Frontonia marina* nach OBERTHÜR 1937 0—125‰). Im allgemeinen entspricht der homöosmotische Salz-

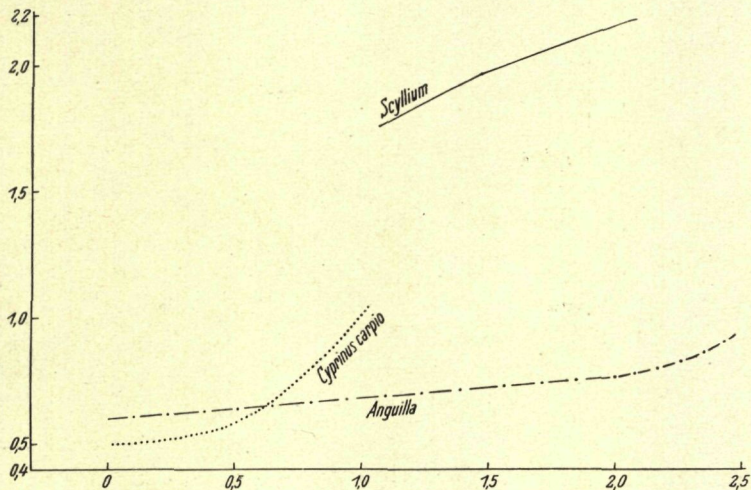


Fig. 6. Beziehung zwischen Salzgehalt des Mediums (Abzisse, in ‰) und Blutkonzentration (Ordinate) bei dem Hai *Scyllium*, dem Süßwasserfisch *Cyprinus carpio* und dem zyklisch holeuryhalinen Aal (*Anguilla*).

gehaltsbereich dem natürlichen Vorkommen der Arten, doch kommen Ausnahmen vor (siehe S. 14). Durch diese verschiedene Reaktionsbreite der homöosmotischen Tiere wird ein allmählicher Übergang zu den poikilosmotischen Tieren hergestellt. Übrigens ist auch innerhalb des homöosmotischen Bereichs die Konzentration des Innenmediums keineswegs absolut konstant, es finden sich allmähliche oder stufenweise Änderungen, die aber bedeutend geringer bleiben als die Änderungen des Außenmediums. Hervorgehoben sei noch, daß gleiche Konzentration von Innen- und Außenmedium noch nicht gleichen Gehalt an mineralischen Bestandteilen bedeutet, hier können deutliche quantitative Unterschiede des Ionenbestandes bestehen (vgl. z. B. BOGUCKI 1932 bei *Mesidotea entomon*).

Die Aufrechterhaltung der Innenkonzentration ist natürlich eine physiologische Leistung; daß hierbei eine aktive Osmoregulation statt-

findet, beweist die bei der Mehrzahl der Arten festgestellte Tatsache, daß nach Umsetzung der Tiere in verdünntes Außenmedium zunächst ein erhöhter Wassereinstrom in das Tier erfolgt, nach einer bestimmten Zeit ist dieser aber unterbunden, und bald ist der Ausgangszustand wieder hergestellt (bei Erhöhung des Salzgehalts des Außenmediums natürlich Wasserentzug und entsprechende Regulierung). Demnach sind im Organismus Vorrichtungen zur Regulation der Innenkonzentration bzw. des Wasserdurchstroms vorhanden. Das gilt sowohl für Protozoen (*Frontonia marina*, OBERTHÜR 1937) als auch für Metazoen. Ohne im einzelnen auf diese Regulationsmechanismen einzugehen, sei folgendes

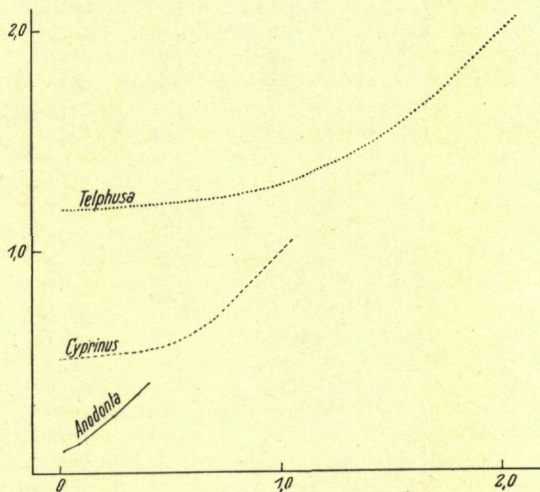


Fig. 7. Beziehung zwischen der Konzentration des Blutes (in Δ) und dem Salzgehalt des umgebenden Mediums bei der Süßwasserkrabbe *Telphusa*, dem Karpfen (*Cyprinus*) und der Süßwassermuschel *Anodonta*.

hervorgehoben. Die Regulierung der Innenkonzentration kann auf zwei Wegen vor sich gehen. 1. Der Wassereinstrom wird bereits an den Grenzflächen, vor allem also in der Haut, abgefangen bzw. reguliert (Hautblockade). Diese Hautblockade kann z. T. durch Ausscheidung osmotisch isolierender Substanzen, z. B. Schleim bewirkt werden. Die große Bedeutung des Schleims für die Erhaltung der Lebensfähigkeit bei Wechsel des Salzgehalts ist für Fische mehrfach nachgewiesen (*Anguilla*, DUVAL 1925, FIRLY 1932, *Blennius pavo*, SONNERY & TCHANG-SI 1931, *Pleuronectes*, HENSCHEL 1936). Es ist allerdings fraglich, ob dieser passive Hautschutz je als alleiniger Schutzfaktor für euryhaline Tiere in Betracht kommt. Absolute Abdichtung des Wasserdurchstroms durch den Organismus findet auf die Dauer bei keinem Tier statt, vielmehr ist ein gewisser Wasserdurchstrom Lebensnotwendigkeit; der Schleim bewirkt offenbar eine starke lokale Abdichtung, die besonders bei plötzlichem Wechsel des umgebenden Salz-

gehalts als Schutz wirksam ist. In vielen Fällen ist aber zweifellos aktiver Hautschutz vorhanden, bei dem durch im einzelnen noch unbekannte Änderungen der Hautpermeabilität das Abfangen des erhöhten Wassereinstroms im Bereich der Haut erfolgt. Das zeigen deutlich die Untersuchungen OBERTHÜRS an dem Ciliaten *Frontonia marina*. 2. Der zweite Weg einer Osmoregulation bestände in erhöhter Wasserausscheidung bei hypotonischem Außenmedium. Der erhöhte Wassereinstrom würde in diesem Fall nicht abgestoppt, sondern mit einer erhöhten Wasserabgabe beantwortet. Bei der ersten Regulationsart wird der Wasserdurchstrom durch das Tier konstant gehalten, bei der zweiten wird der Wasserdurchstrom im hypotonischen Medium erhöht, aber dadurch, daß der Ausstrom sich dem Einstrom angleicht, wird die Konzentration des Innenmediums gewahrt. Die Wasserausscheidung kann dabei von verschiedenen Organen durchgeführt werden, oft sind Darmteile oder Exkretionsorgane hierbei tätig (*Procerodes litoralis*, Mückenlarven nach HARNISCH 1934 u. a.). Die Regulationen wurden hier bei Übergang in verdünntes Medium geschildert, da dieser Wechsel für die ökologische Fragestellung der wichtigste ist und auch ganz vorwiegend untersucht wurde; beim Übergang in hypertonisches Wasser können natürlich die entsprechenden Reaktionen einsetzen, der zweite Weg der Reaktion (Änderung der Wasserabgabe) kann dann aber nur in beschränktem Maße stattfinden, da eine Verminderung des normalen Wasserdurchstroms durch verminderte Wasserabgabe nur in geringem Maße durchführbar sein dürfte. Übrigens ist nicht nur der Wasserhaushalt bei Änderung des Außenmediums zu regulieren, sondern auch der Salzhaushalt, da ja die Oberflächen auch für Salze z. T. durchlässig sind. Diese Salzregulation wird besonders durch die Art der Harnabscheidung notwendig. Die meisten marinen Tiere und sogar einige Süßwassertiere scheiden einen Harn aus, der dieselbe Konzentration zeigt wie das Blut (blutisotoner Harn), während der Harn der Süßwassertiere in der Regel hypoton ist (vgl. Fig. 4). Durch die Abscheidung isotonen Harnes werden mit ihm natürlich Salze in größerer Menge abgeschieden, ihr Ersatz dürfte in normalem isotonen Seewasser ohne Schwierigkeit vor sich gehen, in verdünntem hypotonen Seewasser aber eine besondere Aufnahme von Salzen erfordern. Ihr dienen z. B. bei *Carcinus maenas* die Kiemen (vgl. SCHLIEPER 1935), die Salzaufnahme erfolgt hier entgegen dem osmotischen Gefälle. Umgekehrt liegen die Dinge bei den Teleostiern, sie sind homoiosmotisch, ihre Blutkonzentration liegt aber im Meere unter der des Meerwassers, ist also hypotonisch, die Salzmenge in dem blutisotonen, meist sogar bluthypotonen Harn ist entsprechend gering. Hier ist die Salzaufnahme durch Trinken von Meerwasser größer als die Salzabgabe durch den Harn. Der so entstehende Salzüberschuß wird durch Salzabgabe durch die Kiemen kompensiert, die hier also salzausscheidende Organe sind.

Die Abnahme der marinen Tiere mit abnehmendem Salzgehalt ist also zweifellos z. T. durch die angeführten Erscheinungen zu erklären. Die verschiedenen Grade der Euryhalinie entsprechen dabei verschiedenen Stufen der Osmoregulationsfähigkeit oder der Verdünnungs-

toleranz der Körperflüssigkeiten. Allerdings deckt sich häufig der experimentell ermittelte Grad der Euryhalinie nicht mit dem in der Natur. So zeigt z. B. der Meeraal *Conger* im Experiment hohe Euryhalinie, erst bei ca. 3—4‰ Salzgehalt versagen die osmoregulatorischen Mechanismen, im natürlichen Vorkommen ist *Conger* weit weniger euryhalin als man erwarten sollte. Derartige Fälle lassen sich leicht mit der höheren Empfindlichkeit der Jugendstadien erklären, die ja in vielen Fällen bereits nachgewiesen ist. Manche Schwierigkeiten bleiben aber bestehen. Der starke Abfall mariner Tiere bei 10—8‰ kann nach SCHLIEPER und H. MEYER 1935 dadurch bedingt sein, daß hier die eine Gruppe der euryhalinen Tiere, die „Verdünnungstoleranten“, ihre Grenze erreichen und nur Arten mit aktiver Osmoregulation weiter vordringen. Diese Hypothese kann zutreffen, ist aber durch Untersuchungen noch nicht bestätigt. Zudem muß darauf hingewiesen werden, daß ja die Konzentrationen der Körperflüssigkeiten bei den meisten Süßwassertieren noch weit unter dem Wert liegen, der in dieser Hypothese als grenzsetzend für die Verdünnungstoleranten angenommen wird. — Merkwürdig bleibt ferner die relativ geringe Artenabnahme mariner Tiere im Gebiet der Beltsee. Die Experimente haben übereinstimmend ergeben, daß kurzfristige Schwankungen des Salzgehalts im Wasser für den Organismus schwerwiegende Eingriffe bedeuten, während allmähliche Überführung in andere Salzgehaltsstufen viel leichter ertragen wird. Demnach sollten wir gerade in den Regionen mit starken und kurzfristigen Salzgehaltsschwankungen eine auffallende Artenabnahme mariner Tiere erwarten. Dieses Gebiet maximaler Salzgehaltsschwankungen ist die Beltsee, in der brackiges Wasser und Meerwasser aufeinandertreffen und in mannigfacher Weise gemischt werden. Umschlagen der Windrichtung kann in diesem Gebiet in kürzester Zeit bedeutende Änderungen des Salzgehalts hervorrufen (in 24 Stunden um 10‰!), während in der eigentlichen Ostsee die Schwankungsbreite wieder gering ist. Dieser vom physiologischen Standpunkt erwartete scharfe Artenabfall gerade im Beltseegebiet ist aber nicht vorhanden. Merkwürdig ist ferner, daß die Teleostier sich in der Artenabnahme durchaus ebenso verhalten wie die übrigen Tiere. Ihr Blut ist ja im Meere hypotonisch, im Süßwasser hypertonisch, in beiden Regionen muß der Organismus den Unterschied zwischen Außen- und Innenmedium durch Osmoregulation aufrechterhalten, in verdünntem Seewasser würde bei etwa gleicher Konzentration von Innen- und Außenmedium diese Arbeit fortfallen, es müßten also gerade diese Gebiete optimale Bedingungen für die Teleostier liefern. Tatsächlich ist nichts derartiges vorhanden, auch sie zeigen den Artenabfall beim Übergang vom Meer- zum Brackwasser. (Der Eigenwert der Blutkonzentration ist bei Teleostiern bereits bei den Larven vorhanden!)

II. Das Problem der Atmungssteigerung bei abnehmendem Salzgehalt. Durch ökologische Forschungen (LENZ 1920, 1926, MARTINI 1923, THIENEMANN 1925, 1928, REMANE 1934 a) war man zuerst auf eine mögliche Beziehung zwischen Atmungsintensität und Salzgehalt des Wassers aufmerksam geworden. Die Befunde waren folgende: Vom Meer aus in Einzelvertretern ins Süßwasser

vordringende Tiergruppen suchen dort besonders sauerstoffreiche Biotope auf oder sind stenotherme Kaltwassertiere, während sie bzw. ihre nächsten Verwandten im Meer keinerlei derartige Biotopansprüche stellen. Als Beispiel seien für unser Gebiet genannt die Arten der Gattung *Gammarus*, im Meer ausgesprochen euryoek, im Süßwasser auf fließende Gewässer oder die bewegte Litoralregion beschränkt, die Gattung *Pontoporeia*, die im Süßwasser rheophilen Vertreter der Gattung *Cottus*, die sich ebenso verhaltenden Rädertiere *Proales reinhardtii*, *Pr. globulifera*, die Schnecke *Hydrobia jenkinsi*, der Polyp *Cordylophora*, die Süßwasserschwämme und -bryozoen. Kaltstenotherm sind im Süßwasser vorwiegend die Rädertiere *Notholca striata* und *N. bipalium*. Dabei ist bemerkenswert, daß sich diese Biotopverschiebungen noch nicht beim Übergang vom Meer- zum Brackwasser feststellen lassen, sondern erst beim Übergang vom Brackwasser zum Süßwasser! Dieses Verhalten beweist zunächst noch keine direkte Beziehung zwischen Salzgehalt und Atmungsintensität. Es wäre ja auch denkbar, daß die im Süßwasser notwendige Salzaufnahme die Tiere an bewegtes Wasser bindet, da natürlich bei niedriger Gesamtkonzentration ein bewegtes Medium pro Zeiteinheit eine größere Ausnutzungswassermenge zur Verfügung stellt als nicht bewegtes Wasser. (Eine Heranziehung der Temperaturschwankungen als Erklärung der Regel in dem Sinne: Meer und die betreffenden Süßwasserbiotope haben geringe Temperaturschwankungen, ist nicht zulässig, da viele der oben genannten Tiere in marinen Strandtümpeln mit starken Temperaturschwankungen leben).

Betrachten wir das gleiche Problem bei den in Meerwasser vordringenden Süßwassertieren, so finden wir zunächst nicht das reziproke ökologische Verhalten. Wir kennen keine Süßwasserorganismen, die im Süßwasser O₂-arme Gebiete meiden, solche aber in ihrem marinen Wohngebiet aufsuchen. Zwar finden wir in Brackwasser-Sapropelgebieten mehrere aus dem Süßwasser stammende Arten (*Tubifex*, *Chironomus*), aber diese leben bereits im Süßwasser im Sapropel. Aber eine andere Erscheinung tritt hier zutage. Die Atmungsorgane aus dem Süßwasser in marine Gebiete vordringender Süßwassertiere zeigten deutliche Größenreduktion. Das fand LENZ 1920, 1926 bei *Chironomus*-Larven, MARTINI 1923 und VOGEL 1927 an *Aedes*-Larven, THIENEMANN 1925 wies auf die Reduktion des Tracheensystems bei den marinen Hydracarien *Pontarachna* und *Litarachna* hin. Für ein derartiges Verhalten kennen wir auch ein marines Gegenstück. HÖFKEN 1937 zeigte, daß der marine *Gammarus locusta* trotz mancher Unregelmäßigkeiten eine Zunahme der Kiemengröße bei abnehmendem Salzgehalt erkennen läßt.

Besondere Bedeutung gewannen diese Tatsachen erst, als experimentell die Atmungssteigerung vieler Meerestiere bei Überführung in verdünntes Salzwasser nachgewiesen wurde (vgl. die Arbeiten SCHLIEPERS). Diese Atmungssteigerung bleibt bei manchen Arten bestehen (*Gammarus chevreuxi* nach LÖWENSTEIN 1935), bei vielen kehrt sie jedoch nach kürzerer oder längerer Zeit zum Normalwert zurück. Sie ist kein allgemeines Gesetz, manche Tiere (*Eriocheir sinensis* nach SCHWABE) zeigen in Meer- und Süßwasser gleichen Sauerstoffverbrauch. Diese

Atmungsänderung wurde von SCHLIEPER mit der Osmoregulations-tätigkeit homoiosmotischer Tiere in Verbindung gebracht. Diese Regulation ist ja größtenteils eine aktive, sie ist eine Arbeitsleistung des Organismus, die einen erhöhten Sauerstoffbedarf erfordern kann. Das von Art zu Art wechselnde Verhalten der Atmungssteigerung steht zu dieser Auffassung keineswegs im Widerspruch, da ja die Osmoregulation selbst verschieden ist. Bei dauernder Entfernung des erhöhten Wassereinstroms wäre eine dauernde Atmungssteigerung zu erwarten, bei Wiederherstellung der Hautblockade durch Änderung der Permeabilität der Haut würde die erhöhte Beanspruchung nur für die Zeit der Umstellung in Betracht kommen und bei sehr schneller Einstellungsfähigkeit der Haut könnte im Experiment eine Konstanz des O_2 -Verbrauchs in Erscheinung treten. Mit dieser Auffassung harmonisiert ferner die Tatsache, daß bei Verhinderung der Atmungssteigerung durch KCN oder O_2 -Mangel die Tiere nicht in der Lage waren, die sonst bei gleichem Salzgehalt vorhandene Osmoregulation durchzuführen (BEADLE 1931 bei *Procerodes litoralis* und *Nereis diversicolor*). Diese an sich sehr aussichtsreiche SCHLIEPERSche Hypothese wurde neuerdings von ihrem Urheber (SCHLIEPER 1935, siehe auch S. PIEH 1936) aufgegeben zugunsten der älteren Auffassung von TARUSOV, nach der die Atmungssteigerung lediglich eine Folge der durch die Mediumänderung hervorgerufene Quellung (Hydratation) der Gewebe sein sollte. Hydratation führe überall bei Organismen zu erhöhtem O_2 -Verbrauch. Nach dieser Auffassung wäre also die Atmungssteigerung nur Nebeneffekt. Gegen diese Auffassung haben FRIEDRICH 1937 und CLAUS 1937 Bedenken geltend gemacht und auf zahlreiche Fälle hingewiesen, für die diese Deutung Schwierigkeiten bereitet. Atmungssteigerung ohne gleichzeitige Quellung der Gewebe bei *Nereis diversicolor*, starke Quellung bei gleichzeitigem, starkem Abfall des O_2 -Verbrauchs bei *Asterias rubens*, *Clava multicornis*, *Pleuronectes*, *Alderia modesta*. Sie halten auf Grund ihrer Befunde an einer Erklärung der O_2 -Steigerung durch aktive Osmoregulation fest. Nur diese Auffassung ist übrigens in der Lage, die vorher erwähnten ökologischen Befunde zu erklären.

III. Die Brackwasser-Submergenz und Biotop-erweiterung mariner Tiere. Schon im vorigen Abschnitt lernten wir Arten kennen, bei denen sich ein Biotopwechsel beim Übergang zum Süßwasser vollzog. Ein anderer derartiger Fall ist die Brackwassersubmergenz mariner Arten. Die Arten sind im Meeresgebiet eurybath oder sogar Strandtiere, ihr Vorkommen verlagert sich aber bei Verminderung des Salzgehalts in tiefere Regionen, aus dem oberen Strandgebiet verschwinden sie. Beim Vergleich von Nordsee und Beltsee zeigen derartiges Verhalten *Psammechinus miliaris*, *Buccinum undatum*, *Mya truncata*, *Protodrilus chaetifer*, *Nematoplanea coelogygnoporoides*, *Ciona intestinalis* u. a. Interessant ist, daß gleichzeitig mit dieser Submergenz eine Biotopänderung oder Biotopbeschränkung eintreten kann. *Mya truncata* und *Buccinum undatum*, die in der Nordsee Feinsand oder sandreichen Schlick bevorzugen, leben in der Kieler Bucht auf Muddböden, *Psammechinus* und *Ciona* kommen

in der Nordsee in der Zosterä-Region vor, in der Kieler Bucht fehlen sie dort und sind auf tiefere Algenzonen beschränkt. Die Erklärung dieser Submergenz ergibt sich ohne weiteres aus den Salzgehaltsverhältnissen. In der Beltsee und Ostsee ist das Tiefenwasser bedeutend salzreicher als das Oberflächenwasser. Tiere, bei denen der Salzgehalt die Vorkommensgrenze reguliert, werden in diesen Gebieten die salzarmen Flachgebiete meiden und nur die salzreichen Tiefen besiedeln. Natürlich ist diese Submergenz nur solchen Tieren möglich, die in bezug auf O₂-Gehalt und Bodenart euryvalent sind.

Nicht ganz so einfach ist die Erklärung der Fälle, in denen im Ostseegebiet vorwiegend eine Ausdehnung der Tiefenverbreitung auftritt. Sie ist besonders auffällig bei Vertretern der *Macoma-baltica*-Gemeinschaft, die ja im Nordseegebiet als typische Flachwassergemeinschaft bekannt ist und die hier mehr oder weniger auf das Eulitoral beschränkt ist. In der Ostsee breiten sich *Macoma baltica*, *Mya arenaria*, *Cardium edule*, *Hydrobia baltica*, *Nereis diversicolor* bis zu Tiefen von 50 bzw. 100 m aus, ohne aber aus dem Strandgebiet zu verschwinden (sie dringen nur nicht so weit ins Eulitoral vor). Hier können die Salzgehaltsverhältnisse nicht entscheidend sein, wahrscheinlich gestattet der Ausfall konkurrierender Arten hier diese Tiefenausdehnung.

Derartige Biotopverschiebungen sind übrigens nicht auf das Gebiet der Ostsee beschränkt. Beim Übergang vom arktischen Gebiet in die Nordsee tritt gleichfalls eine Submergenz bei einer Anzahl Arten auf, sie sind in der Nordsee bzw. Skagerrak auf Tiefegebiete beschränkt, während sie in der Arktis auch die Flachsee besiedeln. Für diese arktisch-boreale Submergenz (EKMAN 1935) ist offenbar die Temperatur der entscheidende Faktor, die wechselnden Temperaturen der Oberflächengebiete bannen kaltstenotherme Tiere hier in die Tiefegebiete mit ihren niedrigen, konstanten Temperaturen. Auch der in ähnlicher Richtung auftretende Abfall der Artenzahl ist, wie bereits REIBISCH 1914 betont hat, z. T. auf die Temperaturschwankungen der flachen Nordsee zurückzuführen, die nur eurythermen Tieren eine Besiedlung gestattet.

Manche Tiere zeigen von der Nordsee zur Beltsee oder vom freien Meer ins Innere der Fjorde und Förden eine Emergenz. Ihr Tiefenvorkommen liegt im freien Meer tiefer als in den Buchten und den Belten. Bei der Mehrzahl dieser Arten handelt es sich um Weichbodenbewohner. Die obere Grenze des Weichbodens liegt im freien Meer ja tiefer als in den stilleren Buchten und Fjorden. Die Emergenz ist also eine Folge des gleichen Verhaltens der für die Tiere notwendigen Bodenart.

IV. Die Größenabnahme der Tiere bei abnehmendem Salzgehalt. Seit langem ist den Zoologen die geringere Größe vieler Ostseetiere im Vergleich mit ihren Artgenossen in salzreicheren Meeren aufgefallen. So wurde die allgemein bekannte Regel von der Größenabnahme mariner Tiere im Brackwasser aufgestellt. Die Aufstellung dieser Regel ist zweifellos berechtigt, es muß aber darauf hingewiesen werden, daß sie für viele Gruppen nicht zutrifft. Das gilt vor allem für die Mikrofauna, für Ciliaten, Foraminiferen (hier fand

RHUMBLER z. T. eher umgekehrtes Verhalten), Copepoden, Ostracoden, Rotatorien, Gastrotreichen usw. Die Arten dieser Gruppen lassen keine Größenabnahme in der Belt- bzw. Ostsee erkennen, desgleichen nicht die Polychaeten. Auch bei den Amphipoden konnte SCHELLENBERG 1934 keine eindeutige Abnahme feststellen.

Bekannt ist die Größenabnahme bei den größeren Muschelarten *Mya arenaria*, *M. truncata*, *Mytilus edulis*, *Cardium edule*, *Macoma baltica*, *Arctica islandica*. In Fig. 8 ist versucht, die Größenabnahme der

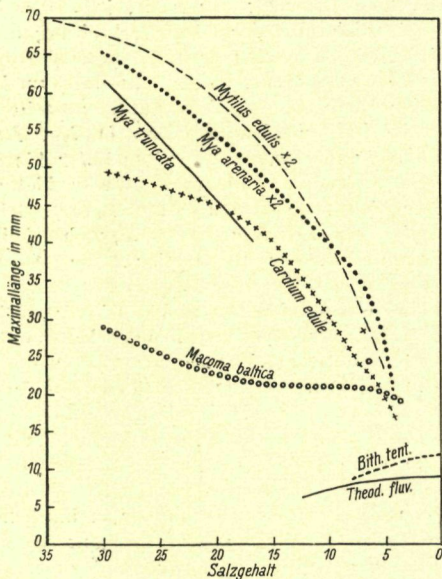


Fig. 8. Beziehung zwischen Maximallänge und Salzgehalt bei einigen Mollusken. Über das normale Maximum herausragende Einzelwerte sind durch isoliert stehende Kreise oder Kreuze eingezeichnet. Bei *Mytilus edulis* und *Mya arenaria* sind die Maximallängen vor der Eintragung in die Kurve durch 2 dividiert worden. Zwischen Salzgehalt 30 und 17 ist die Kurvenziehung z. T. unsicher. — Nach REMANE 1934.

am weitesten verbreiteten Arten kurvenmäßig darzustellen. Die Gewinnung exakter Zahlen ist dadurch erschwert, daß die Größe ja von zahlreichen anderen Faktoren mitbestimmt wird (Nahrung, Überflutungsdauer u. a.), deren Wirkung regional die Salzgehaltswirkung überlagern kann. Immerhin ist sicher, daß die großen Muscheln starke Größenreduktion zeigen, *Macoma baltica* dagegen auffallend geringe. Unter den Schnecken ist die Größenabnahme bei *Buccinum undatum* stark, bei *Rissoa membranacea* wenigstens z. T. vorhanden, bei *Hydrobia* nicht nachweisbar. Auffällig ist sie wieder bei *Asterias rubens* (plötzlicher Abfall in der Beltsee), sie ist auch bei den Krebsen (*Crangon crangon*, *Carcinus maenas*),

Ctenophoren (*Pleurobrachia pileus*), Scyphozoen (*Aurelia aurita* — Beltsee-Ostsee), Anthozoen (*Tealia felina*, *Actina equina*) vorhanden. Weiter ist sie seit langem von Fischen bekannt, doch gilt sie auch hier keineswegs allgemein. Sie ist trotz mancher Einzelausnahmen gültig für *Clupea harengus* (Strömling in der Ostsee), *Gadus morrhua*, *Cyclopterus lumpus*, *Rhombus maximus*, *Pleuronectes platessa*, *Gobius microps* u. a., nicht aber für *Cottus scorpio*, *Gobius niger* (vgl. HASS 1937). Trotz dieser auf einen Teil der Arten beschränkten Gültigkeit der Regel ist an ihrer Berechtigung nicht zu zweifeln, da umgekehrtes

Verhalten als Größenzunahme mariner Tiere bei abnehmendem Salzgehalt im Ostseeraum kaum vorkommt. (Die beträchtliche Größe von *Harmothoe sarsi* in den tiefen Stellen des Ostseebeckens im Vergleich zu denen aus der Beltsee ist kaum auf den Salzgehalt zurückzuführen.)

Zur Erklärung dieser Erscheinung verfügen wir noch nicht einmal über eine plausible Hypothese. Die Bezeichnung der kleineren Formen der Ostsee als „Kümmerformen“ ist unzutreffend. Wichtig ist jedoch, daß die Größenreduktion Beziehungen zur absoluten Größe der Tiere zeigt; sie findet sich nur bei großen Tierarten, die Korrelation zwischen Körpergröße und Größenreduktion ist nicht ganz geradlinig (vgl. Fische!), aber sehr weitgehend. Die geringere Größe der Ostseetiere bzw. Brackwassertiere ist in erster Linie auf geringeres Wachstum und erst in zweiter Linie auf kürzere Lebensdauer zurückzuführen. Bei Muscheln (*Cardium edule*) nehmen die Jahreszuwachsstreifen mit abnehmendem Salzgehalt ab, die jährliche Wachstumperiode von *Aurelia aurita* ist in der Beltsee und Ostsee gleich (in der Ostsee allerdings Anfang und Ende um 2 Monate verschoben), die in diesem Zeitraum erreichten Größen aber sehr verschieden. Unter den Fischen werden die kleineren Ostseeformen bei geringerer Größe geschlechtsreif. Beim *Clupea harengus* z. B. beginnt die Geschlechtsreife in der Nordsee bei 21–23 cm, in der nordöstlichen Ostsee bereits bei 12,5 cm; bei *Rhombus maximus* ist nach den vorliegenden Daten das Wachstum in den ersten 5 Jahren in Nord- und Ostsee etwa gleich, dann bleibt aber die Ostseeform zurück, sie wird bereits mit 17 (♂) bzw. 24 cm (♀) geschlechtsreif, die Nordseeform erst mit 28 (♂) bzw. 35 cm (♀) (EHRENBUM 1936).

V. Abnahme der Kalkproduktion bzw. kalkproduzierenden Teile. Viele der Tiergruppen, die eine Größenreduktion im Brackwasser zeigen, bilden Kalkschalen bzw. Kalkskelette. 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 Brackwasserpöpopulationen haben geringeres Gewicht als gleichgroße Schalen aus salzreicheren Gebieten. LEVANDER 1899 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 Kalkschalen zu Sandschalen, d. h. die Kalkschalen sind gegen Abnahme des Salzgehalts empfindlicher als die Sandschalen. Während im ozeanischen Wasser erstere bei weitem überwiegen (Sandschalen nur ca. 20,5% der Arten), treten sie schon in der Kieler Bucht hinter den

Sandschalern zurück (Sandschaler ca. 61,5% der Arten RHUMBLER REMANE 1934 a). Auch unter den Anthozoen dringen die kalkskelettbildenden Formen weniger weit ins Brackwasser vor als die skelettlosen (in der Beltsee nur Aktinien vorhanden!), unter den Polychaeten verringert sich der an und für sich geringe Prozentsatz der Kalkschaler in der Beltsee kaum, doch erreicht nur eine Art die Euryhalinie II. Grades (in West- und Südeuropa jedoch typische Kalkschalen-Polychaeten im Brackwasser z. B. *Mercierella*), ähnlich verhalten sich die Kalkschwämme, die zwar noch in der Beltsee in mehreren Arten vorhanden sind, aber nicht mehr in die eigentliche Ostsee eindringen. Auch die Bryozoen zeigen in der Beltsee noch gar keine oder nur geringe Herabsetzung des Prozentsatzes kalkbildender Arten, die Euryhalinität II. und III. Grades erreicht im Gebiet jedoch keine der Arten, und auch im Süßwasser fehlen Kalkbildner (nur eine spezifische Brackwasserart *Membranipora crustulenta* besiedelt als Kalkbildner die schwachsalzigen Gebiete).

Für diese Erscheinung der Abnahme von Kalkbildung bei Organismen im Brackwasser darf die oben angeführte Abnahme des Kalkgehaltes des Meerwassers 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 Humusstoffe, die wegen ihrer lokalen Verbreitung im Brackwasser nicht das gesamte Phänomen der Kalkreduktion erklären können.

VI. Sterilität und Verschiebung der Geschlechterverhältnisse. Manche Arten dringen zwar ziemlich weit ins schwachsalzige Wasser vor, bleiben aber im Grenzgebiet steril. Das gilt z. B. für *Asterias rubens* und andere Echinodermen, *Nereis diversicolor*, *Lucernaria* u. a. Bei diesen Arten haben also die Larven noch die Fähigkeit, in die schwachsalzigen Gebiete vorzudringen, die Tiere wachsen auch noch heran, sind aber nicht in der Lage, funktionsfähige Gameten zu bilden. Ausdrücklich muß aber betont werden, daß es sich hier nicht um eine allgemeine Regel handelt, viele Arten bleiben bis ans Grenzgebiet fortpflanzungsfähig, wie z. B. Polyclade *Stylochoplana*, mehrere Amphipoden, sogar marine pelagische Tiere wie *Pleurobrachia pileus* und *Aurelia aurita* sind in der östlichen Ostsee noch fortpflanzungsfähig. Zudem handelt es sich hier um eine Erscheinung, die nicht allein durch Salzgehaltsabnahme bedingt ist. GRESENS zeigte bereits, daß dieselbe Erscheinung an Süßwassertieren bei Salzgehaltszunahme des Milieus auftritt und SCHUURMANS-STEKHOVEN, ADAM u. PUNT 1935 konnten bei ihren ausführlichen Untersuchungen über die Ökologie der Nematoden in der Zuidersee feststellen, daß eine Abnahme der Fortpflanzungsfähigkeit nicht nur bei Erniedrigung, sondern auch bei Zunahme der Salinität über das Normalmaß der Art eintritt. Der gleiche Autor ermittelte über das Zahlenverhältnis der Geschlechter (Sexratio) bei Nematoden in der Zuidersee folgendes:

„Es ändert sich auch die Sexratio mit Zu- bzw. Abnahme der Salinität. Bei verschiedenen Arten gibt es eine Zunahme der Sexratio bei Zunahme des Salzgehaltes, was ein Hinweis darauf ist, daß die

Männchen mit ihrer meistens geringeren Menge von Reservestoffen die Milieuänderungen weniger gut vertragen als die ♀♀. Bei anderen Arten findet das Umgekehrte statt oder übt die Änderung der Salinität anscheinend gar keinen Einfluß aus.“ Die genannten Erscheinungen verdienen eingehende Erforschung bei möglichst vielen Tiergruppen.

VII. Lichtintensität und Vordringen mariner Tiere im Süßwasser. Allgemein bekannt ist, daß Tierarten mariner Herkunft in auffallend hohem Prozentsatz in subterranem Süßwasser (Höhlen und Grundwasser) auftreten. In gleicher Weise zeigt die Fauna des brackigen Küstengrundwassers am Meeresstrand einen ganz auffallend hohen Prozentsatz mariner Elemente (REMANE und SCHULZ 1934, vgl. S. I a). Eine Erklärung dieser Erscheinung können wir noch nicht geben. Der marine Einschlag des subterranean Süßwassers wird häufig als ein Reliktvorkommen einer verbreiteten tropischen Tertiärfauna gedeutet. In den Tropengebieten ist ja offenbar — das zeigt das gegenwärtige Verhalten der Tropenfauna — die Faunengrenze zwischen Meer und Süßwasser abgeschwächt und zahlreiche marine Gruppen senden gerade in diesem Gebiet Vorposten ins Süßwasser. Als mögliche Ursache hierfür gilt die geringe Temperaturänderung und -schwankung beim Übergang vom Meer zum Süßwasser. Die gleiche Ursache kann für das Küstengrundwasser nur mit Bedenken angenommen werden, da die Temperaturschwankungen hier infolge der Zufuhr von Oberflächenwasser noch beträchtlich sind. Ökologisch wichtig ist, daß die subterrane Süßwasserfauna noch heute mit der Küstengrundwasserfauna in direkter Verbindung steht. (*Parastenocaris phyllura* bei Aschaffenburg und im Küstengrundwasser der Ostsee! KUNZ 1939.) Für die weitere Erforschung dieses Fragenkomplexes sind ausgedehnte experimentelle Untersuchungen notwendig, wie sie bereits von MEKRER begonnen wurden.

3. Die Süßwassertierwelt in ihren Beziehungen zum Meeresraum.

Es wurde bereits erwähnt, daß im Gegensatz zu der marinen Fauna das Süßwasser keine ihm eigenen großen systematischen Einheiten (Klassen) aufweist. Nur einzelne Ordnungen können in unserem Gebiet als typisch limnisch bezeichnet werden, so die Phylactolaemata unter den Bryozoen, die Ephemerida und Plecoptera unter den Insekten (alle übrigen als Larven oder Imagines im Wasser lebenden Insekten reichen mit einzelnen Repräsentanten ins Brack- bzw. Salzwasser).

Einen merkblichen Unterschied zwischen mariner und limnischer Fauna ergibt der prozentuale Anteil der sekundären Wassertiere. Als solche bezeichnen wir ja wasserlebende Tiere, die vom Land aus sekundär das Wasser besiedelt haben. Im Meer sind sie nur in geringem Prozentsatz vorhanden und dieser entfällt vorwiegend auf die großen Wirbeltiere (Wale, Robben, Chelonia), während im Süßwasser sekundäre Wassertiere als Larven (Tiptera, Odonata, Plecoptera, Ephe-

merida) oder als erwachsene Tiere (Hydracarina, pulmonate Schnecken, Coleoptera, Hemiptera) eine große Rolle spielen. Dieser Unterschied ist natürlich nicht durch den Salzgehalt zu begründen, sondern ergibt sich aus der verschiedenen „Struktur“ der limnischen Biotope und des Meeres. Die limnischen Biotope zeigen eine viel geringere Tiefe und Größe als das Meeresbecken, infolgedessen ist die Wasseroberfläche weniger bewegt, ferner ist die Entfernung von der Oberfläche zu der Pflanzenschicht geringer. Beide Faktoren sind für sekundäre Wassertiere, die noch auf Luftholen an der Wasseroberfläche angewiesen sind, entscheidend, wenn es sich um mittelgroße und kleine Tiere handelt, wie dies für die Insekten, Spinnentiere und Schnecken des Süßwassers zutrifft (im Gegensatz zu Walen und Robben). Die geringere Entfernung der Pflanzenschicht von der Oberfläche ist in erster Linie für phytophage Tiere und nichtschwimmende Tiere (viele Hydrophilidae unter den Coleoptera) von Bedeutung. Die Wirksamkeit der genannten Faktoren ergibt sich noch aus folgenden Tatsachen: 1. Bereits im Süßwasser ist die Zahl der luftatmenden sekundären Wassertiere in großen Seen (natürlich stille Buchten nicht eingerechnet) bedeutend geringer als in pflanzenreichen Kleingewässern. 2. In die marinen Kleingewässer mit reichem Pflanzenwuchs (Strandtümpel) dringen sekundäre Wassertiere in größerer Zahl vor, z. T. bis zu hohen Salzgehalten (vgl. S. I a ...). 3. Die sekundären Wassertiere, die in ihrer Atmung von der Wasseroberfläche unabhängig geworden sind, treten in reichem Maße im eigentlichen Meeresbecken oder in größeren Buchten auf (Chironomiden-Larven, Milben, z. B. Halacariden, ferner der Käfer *Macroplea*, die Lepidopterenraupe *Acentropus niveus*, die Wanze *Aphelocheirus*).

Wie verhält sich nun der Artenbestand der limnischen Tiere bei zunehmendem Salzgehalt? Schon bei geringer Anreicherung des Salzgehalts nimmt die Artenzahl rasch ab. Das Gebiet von 0—2 oder 3‰ Salzgehalt wird zwar ganz überwiegend von Süßwassertieren besiedelt, doch ist bei der genannten Grenze von 2—3‰ der Artenbestand bereits enorm verringert. Dies trifft fast gleichmäßig alle Tiergruppen und auch die Süßwasserpflanzen verhalten sich analog. Die Region um 2—3‰ ist für viele Tiergruppen bereits die Grenze, bei der sich der Umschlag von limnischer zu mariner bzw. Brackwasser-Fauna vollzieht. Das betont KAHN 1933 für die Ciliaten, SCHUURMANS-STEKHOVEN, ADAM und PUNT 1935 für die Nematoden der Zuidersee, bei den Rotatorien erfolgt er etwas später. Der steile Abfall der Artenkurve ist aber auch hier vorhanden, für die Mollusken ergibt er sich aus den Darlegungen von A. C. JOHANSEN 1918 b, SCHLESCH 1937 und S. JAECKEL 1937, ganz auffällig ist er auch für die Hydracarien, die im Süßwasser eine so hohe Artenzahl zeigen, im Brackwasser aber sofort ganz zurücktreten. Da aber selbst innerhalb dieses Gebietes von 0 bis 2—3‰ bereits ein starker Artenabfall einsetzt, ist es besser, als stenohaline Süßwassertiere nur die Arten zu bezeichnen, die in reinem Süßwasser (0—1‰) leben, die Arten, die den Bereich von 1 bis 2—3‰ ertragen, aber als oligohaline Süßwassertiere herauszustellen (vgl. STAMMER 1935). In dem Bereich von

3 bis 8–10‰ treten die Süßwasserorganismen bereits ganz zurück, im Pelagial bleiben sie noch bis ca. 5–6‰ auffallend, besonders in ruhigen Meeresgebieten, da hier eine große Anzahl limnischer Rädertiere (*Polyarthra trigla*, *Brachionus bakeri*, *B. pala*, *B. angularis*, *Keratella tecta*, *K. quadrata*, *Asplanchna brightwelli*, *A. priodonta*, *Filinia longiseta*, *Notholca longispina* u. a.), sowie Cyclops-Arten, Hydracarinen wie *Dipodontus decipiens*, *Hydryphantes dispar* u. a. z. T. stark hervortreten. Die Zahl dieser mesohalinen Süßwassertiere dürfte aber die Zahl 100 kaum oder nur wenig überschreiten (die Protozoen dabei unberücksichtigt); dabei gehört weitaus die Mehrzahl der Mikrofauna an, unter der Makrofauna wären hier, abgesehen von einer Reihe von Wasserkäfern (*Noterus*, *Hydroporus*, *Haliphus*, *Enochrus* u. a.), Wasserwanzen (*Sigara*), die Wasserspinne *Argyroneta aquatica*, der Schwamm *Ephydatia fluviatilis*, der Polyp *Pelmatohydra oligactis*, die Turbellarien *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria torva*, die Oligochaeten *Chaetogaster diastrophus*, *Stylaria lacustris*, *Tubifex tubifex*, *Aeolosoma hemprichi* u. a., die Egel *Pisciola geometra* und *Glossosiphonia complanata*, die Mollusken *Physa fontinalis*, *Limnaea ovata*, *L. palustris*, *L. stagnalis*, *Bithynia tentaculata*, *Viviparus lacustris* zu nennen. Relativ zahlreich sind die Fische (Percidae, Cyprinidae, Salmonidae). Die Grenze bei 8–10‰ überschreiten nur sehr wenige Süßwassertiere und diese reichen nur in das Gebiet von 15 bis 16‰ Salzgehalt. Zu diesen pleiohalinen Süßwassertieren gehört *Theodoxus* (*Neritella*) *fluviatilis*, *Friedericia bulbosa*, *Testudinella patina* (lokal), die Raupe von *Acentropus niveus*, der Wasserassel *Asellus aquaticus*, insgesamt kaum über 20 Arten.

Aus diesen Angaben geht hervor, daß sich die Süßwassertiere gegen Salzzunahme des Wassers vollkommen anders verhalten als die Meerestiere bei Aussüßung ihres Wohngewässers. Während die Meerestiere im allgemeinen gleichmäßig abnehmen, so daß bei halb ausgesüßtem Meerwasser (17‰) die Artenzahl etwa auf die Hälfte zurückgegangen ist und einzelne Vorposten bis an die Grenze des Süßwassers reichen, nehmen die Süßwassertiere schon bei schwacher Salzzunahme rapide ab und nur wenige Arten erreichen das Gebiet des halbausgesüßten Meerwassers. Die Folge dieses abnormen Verhaltens der Süßwasserorganismen ist die bekannte Artenarmut des Brackwassers. Ihr Maximum liegt dementsprechend nicht im Mittelsalzwasser (17‰ S), sondern im Bereich von 3–8‰ (genauer 5–8‰) Salzgehalt, also nahe am Süßwassergebiet (vgl. Fig. 1).

Physiologisch ist uns diese Besonderheit der Süßwasserorganismen noch wenig verständlich. Vom physiologischen Standpunkt ist ja das Süßwasser ein extremer Lebensraum, in dem das Tier ein hypertenisches Innenmedium aufrecht erhalten muß, sich die nötigen Salze unter erschwerten Umständen beschaffen muß usw. Jede Salzgehaltzunahme müßte also eine biologische Erleichterung bedeuten. Diese Frage ist nicht gelöst, wenn wir nachweisen können, daß etwa bei *Potamobius* die Harnabgabe bei zunehmendem Salzgehalt vermindert wird, oder daß bei Süßwasserfischen das Kiemenepithel bei Überführung in salzhaltiges Wasser schrumpft. Die Kernfrage lautet: Wie

kommt es, daß die Organismen in ihrer Funktion zwei optimale Existenzregionen zeigen (Süßwasser und Meerwasser) und das Brackwasser trotz seines intermediären Verhaltens die Erscheinungen eines Pejus-Gebietes aufweist. Wie kommt es ferner, daß gerade die Süßwasserorganismen auf Salzgehaltszunahme so viel stärker durch Artenabnahme reagieren als die Meerwasserorganismen auf Salzgehaltsabnahme. Daß hierbei die Salzgehaltsschwankungen im Mittelgebiet kaum entscheidend sind, wurde bereits betont (noch reiche Fauna im Gebiet maximaler Schwankungen, dagegen Artenminimum in der Ostsee in Gebieten mit weitgehend stabilem Salzgehalt).

4. Brackwassertiere (Hyphalmyrozoen).

Das Gebiet des Brackwassers wird von euryhalinen Meeres- und Süßwassertieren besiedelt, aber außerdem noch von Tieren, die nur in diesem mittleren Salzgehaltsbereich leben oder ihn deutlich bevorzugen. Nur diese letzte Gruppe sollte als Brackwassertiere bezeichnet werden, alle drei Gruppen zusammen (also Brackwassertiere + euryhaline Meerestiere + euryhaline Süßwassertiere) als Brackwasserbewohner (Hyphalmyroeken). Erst die Existenz dieser echten Brackwassertiere berechtigt uns, das Brackwasser als eigenen Lebensraum neben Meer und Süßwasser zu stellen.

Eine exakte Definition der Brackwassertiere zu geben ist nicht einfach. Rein theoretisch muß diese natürlich lauten: Brackwasserorganismen sind Lebewesen, die in mittlerem Salzgehalt leben und in ihrem Vorkommen eine Grenze sowohl gegen das Süßwasser als auch gegen das Meerwasser aufweisen, oder die im Gebiet mit mittlerem Salzgehalt ihre Hauptentwicklung zeigen und nur vereinzelte Populationen ins Meer bzw. Süßwasser entsenden. In der Praxis stößt aber die Bestimmung oft auf erhebliche Schwierigkeiten. Diese sind bedingt: 1. Durch regionale Unterschiede im Verhalten der Arten. Im Ostseegebiet zeigen z. B. die eben geforderte Grenze gegen Meer- und gegen Süßwasser eine Reihe der berühmten Relikte der Ostsee, z. B. die Meduse *Halitholus cirratus*, die Krebse *Mysis mixta*, *Pontoporeia femorata*, die Würmer *Halicyptus spinulosus* und *Harmothoe sarsi*, die Muschel *Astarte borealis*, der Ostrakode *Cyprideis sorbyana* (vgl. S. X b 43 eine Berücksichtigung des Gesamtgebietes zeigt aber, daß alle diese Arten in der Arktis und z. T. auch in der Antarktis vollmarine Gebiete bewohnen, sich also wie echte Meerestiere verhalten. Da wir ferner aus der geologischen Geschichte der Ostsee wissen, daß das Verhalten dieser Tierarten im Ostseeraum sekundär ist, müssen wir diese Arten als euryhaline Meerestiere und nicht als Brackwassertiere bewerten. Umgekehrt können wir *Mesidotea entomon*, *Cyprideis littoralis*, *Palaemonetes varians* noch als Brackwassertiere bezeichnen, obwohl sie regional bis ins Süßwasser reichen, da ihr limnisches Vorkommen ganz vereinzelt ist und z. T. Reliktenseen betrifft, also Gebiete, die historisch sich aus Meeresbezirken gebildet haben. — 2. Durch die schwierige Bestimmung des Hauptentwicklungsgebietes einer Art. An und für sich würde man geneigt sein, die Regionen so zu bezeichnen, in denen die Art ihre maximale Individuenzahl pro Flächeneinheit oder Liter er-

reicht. Dem steht die Tatsache entgegen, daß sowohl unter Tieren wie unter Pflanzen manche Arten in Grenzgebieten ihres ökologischen Raumes eine enorme Individuendichte erreichen, so z. B. eine Reihe typischer Süßwassertiere (*Collotheca mutabilis*, *Asplanchna brignelli*, *Filinia longiseta* u. a.) in Brackwassergebieten (vgl. auch VÄLIKANGAS 1933), dasselbe Bild bei manchen allgemein mit Recht als Meerestiere angesprochene Arten wie *Jaera albifrons*, *Gammarus locusta*, *Cardium edule*, *Macoma calcarea*. Bei den genannten Süßwasserformen dürfte eine spezifische stimulierende Wirkung des Brackwassers, wie sie auch für manche Pflanzen festgestellt wurde, als Erklärung in Frage kommen, bei den erwähnten marinen Arten scheint die verminderte Konkurrenz durch Ausschaltung biologisch ähnlicher Arten mitzuwirken. Die rein quantitative Massenentwicklung kann also nicht entscheidend für die Beurteilung als Hauptentwicklungsgebiet sein, es muß auch die Zahl und Dichte der Fundvorkommnisse berücksichtigt werden. Bei einer solchen Betrachtung ergibt sich sofort, daß die obengenannten Rädertiere dem Süßwasser angehören, da die ganz überwiegende Zahl der Fundpunkte im Süßwasser liegen, denen sich die Brackwasservorkommnisse nur als vereinzelte Randgebiete anschließen. Aus gleichen Gründen können *Jaera albifrons*, *Gammarus locusta* u. a. dem Meere zugewiesen werden.

Die größten Schwierigkeiten treten aber bei der Beurteilung der Bewohner brackiger Strandtümpel auf. Strandtümpel umrahmen ja in großer Zahl das Meeresgebiet. Sie zeigen in ihrem durchschnittlichen Salzgehalt meist Brackwassercharakter, da sie vom Meer aus durch Gräben, salziges Grundwasser oder gelegentliche Überflutung Salzwasser, durch Regenfälle (die ja bei Kleingewässern große Bedeutung besitzen können), Bäche oder Grundwassereinstrom aber Süßwasser erhalten. Diese brackigen Strandtümpel enthalten eine größere Anzahl charakteristischer Arten, besonders unter den Copepoden und Rotatorien, die man ohne weiteres geneigt wäre, als Brackwassertiere anzusprechen, da sie eine Vorkommengrenze gegen das Süßwasser und gegen das Meer hin aufweisen. Ein Teil der Arten sind auch Brackwassertiere; untersucht man aber einmal Salztümpel, die nicht geringeren sondern den gleichen oder höheren Salzgehalt aufweisen, wie das Meer, so trifft man eine Anzahl dieser Tiere in hohem Salzgehalt wieder. Diese Arten können natürlich nicht als Brackwasserarten bezeichnet werden, da sie in Gebieten mit hohem Salzgehalt leben. Daß sie nicht in das Meeresbecken vordringen, beruht auf ihrer ökologischen Bindung an salzhaltige Kleingewässer oder besser an salzhaltige, flache und wenig bewegte Gewässer, sie entsprechen also den Tümpelbewohnern des Süßwassers. Aus diesem Grunde haben bereits F. SICK 1931 und REMANE 1933 eine Gruppe der „marinen Stillwasserorganismen des Strandes“ ausgesondert, KUNZ 1938 a bezeichnet sie als litorale Halolenitobionten²⁾; sie gehören, soweit sie in

²⁾ Der von H. W. SCHÄFER 1936 geprägte Ausdruck Halotelmatobionten ist enger. Er bezeichnet nur die Bewohner der Meeresstrandtümpel, während zu den litoralen Halolenitobionten noch die typischen Bewohner des Küstengrundwassers, der *Vaucheria*-Rasen usw. gehören.

hohen Salzgehalt vordringen, zu den euryhalinen Meerestieren. Zwar liegt die größte Funddichte im Brackwassergebiet, doch beruht dies im wesentlichen darauf, daß bisher vorwiegend brackige Strandgewässer untersucht worden sind; sobald die salzreichen Strandgewässer (die in unserem Gebiet allerdings selten sind) intensiver untersucht werden, wird die Funddichte in hochsalzigen Gebieten steigen. Schon jetzt müssen wir eine Reihe von Arten, die bisher als echte Brackwasserspecies galten, in die Reihe der euryhalinen Meerestiere des Küstengebietes stellen, so z. B. die Copepoden *Tachidius brevicornis*, *Mesochra lilljeborgi*, *Nitocra typica*, *Halicyclops magniceps* (vgl. KUNZ 1935), wohl auch *Nitocra lacustris* (in Binnensalzstellen bei 26‰ Salzgehalt), *Mesochra rapiens*, die Ostrakoden *Heterocypris salinus* und *Cypridopsis aculeata*, die Rotatorien *Brachionus plicatilis*, *Encentrum roussileti*, *Colurella dicentra*, *Synchaeta tavina*, das acöle Turbellar *Avagina auritum*. Alle diese Arten gehören der Mikrofauna an, unter der Makrofauna gehört die bekannte *Artemia salina* hierher, die aber im Gebiet nicht an der Meeresküste vorkommt. Ihre Zahl wird sich noch vermehren, so kann z. B. das Rotator *Pedalia fennica*, das ich noch 1933 zu den echten Brackwassertieren gezählt habe, nicht mehr als solches anerkannt werden, da es in größeren Mengen in Salztümpeln von 70‰ Salzgehalt nachgewiesen wurde (bei Staßfurt); da diese Art lokal auch im Süßwasser auftritt, muß sie sogar unter die holeuryhalinen Tiere gestellt werden.

Nach dem gegenwärtigen Stand müssen wir in den Gebieten der Nord- und Ostsee folgende Tierarten als echte Brackwassertiere betrachten (es sind nur die wichtigsten genannt): Cnidaria: *Cordylophora caspia*, *Protohydra leuckarti*, ? *Eucheilota flavensis*. Turbellaria: *Sabussowia punctata*, *Promonotus schultzei*, *Pentacoelium fucoidum*, *Vejdovskyella pellucida*, *Baicaliella brevitubus*, *Proxenetes filum*, *Promesostoma baltica*, *P. cochlearis*, *P. lugubre*, *Acrorhynchus robustus*, *Koinocystis traerwinnensis* (nach MEIXNER 1938), wahrscheinlich auch *Procerodes ulvae*, *Placorhynchus octaculeatus*, *Jensenia nigrifrons*; im Ostseegbiet verhält sich auch *Paramonotus hamatus* wie ein echtes Brackwassertier, es wäre zu überprüfen, ob die Originalfundorte an der norwegischen Küste eventuell auch brackiges Wasser enthalten. Auch die typischen Bewohner des Küstengrundwassers (vgl. S. I a 116) dürften wenigstens z. T. hierher gehören, ebenso die bisher nur in der Zuidersee gefundene Polyclade *Stylochus flevensis*. — Nemertini: *Prostoma obscurum*, *Sacconemertes arenosum*. — Polychaeta: *Alcmaria romijni* (= *Microsamyltha ryckiana*), *Streblospio shrubsolei*, *Polydora redekei*, *Manajunkia aestuarina*, *Stygocapitella subterranea* (im Grundwasser). — Archiannelida: *Diurodrilus subterraneus* (im Grundwasser). — Oligochaeta: Über die Verbreitung der marinen Oligochaeten wissen wir zu wenig, um etwaige Brackwasserspezies sicher erkennen zu können. Es ist möglich, daß mehrere der bisher nur aus der Kieler Bucht bekannten Arten (vgl. KNÖLLNER 1935 a) Brackwassertiere sind. — Rotatoria: *Proales similis*, *Synchaeta monopus*, *S. fennica*, *S. gyrina*, *S. bicornis*, ? *S. littoralis*, *Keratella eichwaldi*, wohl auch *Testudinella clypeata*, *Lindia tecusa* und manche *Cephalodella*- und *Encentrum*-

Arten (vgl. S. VIII e 53 u. 54). — Gastrotricha: Wahrscheinlich sind spezifische Grundwassertiere wie *Paradasys subterraneus*, *Turbanella subterranea* und die meisten *Xenotrichula*-Arten Brackwassertiere. — Nematoden: Wahrscheinlich sind zahlreiche Arten Brackwassertiere, z. B. *Sabatiera vulgaris*, *Paracanthonchus caecus*, *Adoncholaimus thalassophygas*, *Axonolaimus spinosus*, *Anoplostoma viviparum*, *Viscosia viscosia*, *Theristus normandicus*, *Th. setosus*, *Th. tenuispiculum*, *Sphaerolaimus gracilis*, *Sph. balticus* (vgl. SCHURMANS-STEKHOFEN 1931), *Odontonema guidoschneideri*, *Syringolaimus benepopillosus*, *Micro-laimus honestus* u. a. (vgl. E. SCHULZ 1934). — Crustacea: Copepoda: Brackwassertiere relativ zahlreich. *Eurytemora affinis*, *Eu. hirundo*, *Limnocalanus grimaldii*, *Nitocra spinipes*, ? *Mesochra rapiens*, *M. aesturarii*, *Laophonte mohamed*, *Cletocamptus confluentis*, *Amphiascus clandestinus*, *Itonella muelleri*, *Pseudectinosoma minor*, *Parepactophanes minuta*, *Horsicella brevicornis*, *H. trisetosa*, ferner wohl ein Teil der Bewohner des Küstengrundwassers (vgl. S. 116). Deutliche Annäherung an das Verhalten echter Brackwassertiere zeigen *Acartia biflosa*, *A. tonsa*, *Ectinosoma curticorne*, *Laophonte nana*, *Leptastacus spinicaudatus* var. *Kliei* (vgl. die neueren Arbeiten von KLIE, KUNZ und SCHÄFER). — Ostracoda: *Cyprideis litoralis*, *Cytheromorpha fuscata*, *Leptocythere castanea*, *Cytherura gibba*, *Loxoconcha gauthieri*, ? *Paracyprideis fennica*, *Candona angulata*, ? *Cypridopsis aculeata*. — Amphipoda: *Gammarus duebeni*, *G. chevreuxi* (*G. zaddachi* ist offenbar nur Brackwasserrasse von *G. locusta*), *Corophium lacustre*, *C. insidiosum*, ? *Melita palmata*, *Leptocheirus pilosus*, ? *Bathyporeia pilosa*. — Isopoda: *Idolea viridis*, *Mesidotea entomon*, *Cyathura carinata*, *Sphaeroma rugicaudum*, *Sph. hookeri*. — Tanaidacea: *Heterotanais oerstedii*. — Decapoda: *Palaemonetes varians*, ? *Leander longirostris*, *Pilumnopus* (*Heteropanope*) *tridentatus*. — Mollusca: Gastropoda *Hydrobia ventrosa*, *H. jenkinsi*, *Alderia modesta*. — Lamellibranchiata *Congeria cochleata*. — Bryozoa: *Membranipora crustulenta*, *Victorella pavidula*. — Pisces: *Pleuronectes flesus*. — Eine große Anzahl von echten Brackwassertieren dürfte auch unter den Insekten und Milben vorhanden sein, doch wissen wir über die Salzgehaltsgrenzen der meisten Arten noch wenig, unter den Mückenlarven gehören nach KRUSEMANN 1933 und THIENEMANN 1937 hierher: *Chironomus salinarius*, *Ch. vulpes*, *Ch. pseudovulpes*, *Ch. trisetula*, *Ch. nigronitens*, *Glyptotendipes barbipes*.

Diese Übersicht zeigt folgendes: Spezielle Ordnungen und Klassen fehlen dem Brackwasser vollkommen, alle Vertreter sind mit marinen oder limnischen Arten nahe verwandt. Es ist bisher nur eine einzige, ziemlich artenarme Familie bekannt geworden, deren sämtliche Vertreter im Brackwasser leben, es ist die Cnidarienfamilie der Moerisidae (vgl. VALKANOV 1938), sie kommt aber in unserem Gebiet nicht vor. Spezifische Brackwassergattungen gibt es mehrfach (*Protohydra*, *Alcmaria*, *Cordylophora*), in den meisten Fällen handelt es sich hierbei um Gattungen, die nur eine Art enthalten. Die Mehrzahl der Brackwasserspezies ist aber mit marinen oder limnischen Tierarten nahe verwandt, oft so nahe, daß die Brackwasserform vielleicht nur als

Rasse einer euryhalinen marinen Art betrachtet werden muß (*Gammarus zaddachi* — *G. locusta*, *Corophium insidiosum* — *C. bonelli*, *Bathyporeia pilosa* — *B. robertsoni*). Diese Befunde deuten auf ein ziemlich junges Alter der Brackwasserfauna. Im Gegensatz zu der marinen und limnischen Fauna gibt es auch kein Gebiet in der Salzgehaltsskala, das nur ausschließlich von echten Brackwasserorganismen besiedelt wird, stets treten neben ihnen euryhaline Meerestiere und meist auch euryhaline Süßwassertiere auf.

Wie verteilen sich nun die echten Brackwassertiere auf das Gebiet zwischen Meer- und Süßwasser? Keineswegs gleichmäßig, sondern mit deutlicher Häufung in einem Bezirk und dieser Bezirk liegt wiederum nicht in der Mitte zwischen Meer- und Süßwasser (bei ca 17‰), sondern ist ebenso wie das Artenminimum nach der Süßwasserseite hin verschoben. Bei 17‰ treten nur die äußersten Vorposten der Brackwasserorganismen auf, unter 15‰ werden sie häufiger, das Maximum aber liegt im Gebiet von 3–8‰ Salzgehalt. Diese gleiche Lage von Artenmaximum der Brackwassertiere und Artenminimum der übrigen Tiere zeigt eine wichtige, aber leider noch unbekannte physiologische Wirkung dieses Brackwassergebietes an.

Bei dieser Verschiebung des Brackwassermaximums an das Gebiet des Süßwassers sollte man erwarten, daß die Mehrzahl der Brackwasserorganismen sich aus Süßwasserorganismen entwickelt haben. Das Gegenteil ist der Fall. Sondern wir die Brackwassertiere in solche mariner Herkunft (thalassogene B.) und solche limnischer Herkunft (limnogene B.), so ergibt sich etwa ein Verhältnis von $\frac{3}{4}$ — $\frac{1}{2}$ thalassogene : $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ limnogene. Limnogen sind z. B. die meisten Rädertiere, die Chironomidenlarven, die Ostrakoden *Cypridopsis aculeata*, *Candona angulata*, thalassogen dagegen alle Decapoden, fast alle Copepoden, Bryozoen, Cnidarier, Polychaeten usw.

Noch eine weitere Überraschung bieten die Brackwasserorganismen. Ihre Wohnareale sind in der Mehrzahl der Fälle räumlich isoliert (Flußmündungen, Strandseen), nur das Ostseebecken bietet ein größeres geschlossenes Wohngebiet. Diese räumliche Zerteilung könnte auf starke regionale Verschiedenheit der Brackwasserfauna schließen lassen. Auch hier ist das Gegenteil der Fall. Die Brackwasserfaunen sind im ganzen Gebiet auffallend einheitlich, und überall tauchen dieselben Arten auf, sowohl an der englischen wie an den deutschen Küsten, ja sogar die Mittelmeer-Brackwassergebiete zeigen mit den nördlichen eine überraschende Übereinstimmung (vgl. STAMMER 1932), so daß sich der Satz aufstellen läßt: Die Brackwasserfaunen getrennter Gebiete sind einander ähnlicher als die der jeweils benachbarten marinen Gebiete. Natürlich ist völlige Identität nicht vorhanden, die englischen bzw. westlichen Gebiete zeigen durch *Sphaeroma hookeri*, *Gammarus chevreuxi* eine Sondernote, die Zuidersee enthält einige bisher nur hier beobachtete Arten (*Stylochus flevensis*, *Corambe batava*, *Euceilota flevensis*, z. T. wohl eingeschleppte Arten), die Ostsee beherbergt im Gebiet allein die bekannten Reliktformen (*Pontoporeia affinis*, *Mesidothea entomon* usw.); aber diese Unterschiede sind weit geringer als die Übereinstimmungen. Dieses Verhalten läßt auf ein in-

tensives Verbreitungsvermögen der meisten Arten schließen, doch kennen wir die dabei wirksamen Fähigkeiten der Brackwasserorganismen im einzelnen noch nicht näher. Eine Untersuchung dieser Frage wäre lohnend, da keineswegs alle Brackwasserarten transportable Dauerstadien oder freibewegliche Larven bilden, sondern mehrfach in ihrem ganzen Entwicklungszyklus ortskonstant bzw. biotopkonstant erscheinen (Amphipoden, Isopoden).

Stärker abweichend sind die Brackwassergebiete des Kaspischen und Schwarzen Meeres, die eine hohe Zahl von Endemismen aufweisen; unter den Krebsen z. B. die Cladoceren *Cercopagis*, *Agapis*, *Evadne hircus*, die Mehrzahl der Arten aus der Cumaceenfamilie Pseudocummidae, die Amphipodengattungen *Amathillina* und *Niphargoides*, zahlreiche Mysideen, ferner Muscheln (*Adaena*, *Monodacna*, *Didacna*), zahlreiche Fische (*Caspialosa*, *Clupeanella*, Gobiiden, *Acipenser*-Arten, *Luctoperca marina*). Die Besonderheit beruht darauf, daß es sich hier um Relikte des umfangreichen tertiären sarmatischen Brackwassermerees handelt (vgl. EKMAN 1935). Bei der Isolierung des Kaspisees gegenüber dem Meere ist übrigens nicht leicht zu entscheiden, inwieweit die Tiere Brackwasser- oder euryhaline Meerestiere sind. Daneben kommen selbst im Kaspisee mehrere der im Norden Europas verbreiteten Brackwassertiere vor (*Limnocalanus grimaldii*, *Mesidotea entomon*, *Pontoporeia affinis*). Übrigens gilt die Erscheinung der Artenarmut und der größeren Beteiligung mariner Tiere an der Herausbildung von Brackwasserarten auch für diese Gebiete.

Auch unter den Brackwasserorganismen gibt es euryhaline und mehr stenohaline Arten. Physiologisch scheinen allerdings alle Brackwasserorganismen euryhalin zu sein, denn ihre Lebensräume sind nicht nur Orte mittleren Salzgehaltes, sondern fast stets auch Orte schwankenden Salzgehaltes, im extremsten Falle (Flußmündungen im Gezeitengebiet) kann an ihnen das Wasser zwischen Süßwasser und fast vollsalzigem Wasser wechseln. Gerade im Ostseeraum gibt es allerdings große Strecken brackigen Wassers, für die dies nicht zutrifft, da in ihnen das Brackwasser auffallend konstanten Salzgehalt aufweist. Wir kennen aber bisher keine Tierart, die mit Sicherheit nur in diesem wirklich stenohalinen Brackwassergebiet vorkommt, alle Bewohner dieses Gebietes besiedeln vielmehr auch Regionen mit stark schwankendem Salzgehalt. Aber wenn wir von dieser physiologischen Euryhalinität abstrahieren, können wir rein dem Vorkommen nach Arten unterscheiden, die einen weiten Brackwasserspielraum besiedeln (z. B. *Protohydra leuckarti*, *Alderia modesta*, *Membranipora crustulenta*, *Acartia biflosa*) und solche, die auf ein engeres Gebiet beschränkt sind (z. B. *Corophium lacustre*, *Alcmaria romijni*). Derartige Einteilungen der Brackwasserorganismen werden noch dadurch erschwert, daß manche von ihnen die mehr ausgesüßten Regionen besiedeln oder sogar bis ins Süßwasser vordringen, die stärker salzigen Gebiete aber meiden (z. B. *Cordylophora caspia*, *Corophium lacustre*, *Victorella pavid*a, *Pontoporeia affinis*, *Limnocalanus grimaldi*), während andere die stärker salzhaltigen Gebiete bevorzugen (*Cyathura carinata*, *Corophium insidiosum*, *Bathyporeia pilosa* u. a.).

Physiologisch ist über echte Brackwasserorganismen noch sehr wenig gearbeitet worden. Ausführliche Daten liegen über *Procerodes litoralis* in seinem Verhalten gegenüber Aussüßung vor (vgl. S. IV b 118). Danach setzen bei dieser Art nach ursprünglichem Einstrom von Wasser in den Körper osmoregulatorische Vorgänge ein. FRIEDRICH 1937 zeigte, daß bei dem Opisthobranchier *Alderia modesta* die Atmungsgröße bei Verdünnung des Seewassers im Bereich von 17—8‰ lang-

sam ansteigt, bei weiterer Verdünnung aber rapide abfällt. Das Gewicht der Tiere nimmt bis zu einem Salzgehalt 5‰ gleichmäßig ab, (durch Abgabe von Salzen oder Abscheidung von Schleim) unterhalb dieses Wertes erfolgt rasche Gewichtszunahme durch osmotischen Wassereinstrom und anscheinend irreparable Schädigungen des Tieres. Die Pulsationen der Rückenanhänge (Cerata) (= Atmungsbewegungen ? vgl. auch E. SCHULZ 1936) nehmen in ihrer Frequenz bei stufenweiser Verdünnung des Wassers erst langsam, ab 10‰ schneller ab. An der großen Brackwasserassel *Mesidotea entomon* hat BOGUCKI 1932 die osmotischen Verhältnisse der Hämolymphe untersucht. Die Tiere waren im Bereich von reinem Meerwasser bis zu fast reinem Süßwasser (ca. 1,7‰ S) lebensfähig. Im normalen ($\Delta = 1,07^\circ$) Brackwasser ist der osmotische Druck der Hämolymphe über doppelt so groß als der des äußeren Medium ($\Delta = 0,41^\circ$). Die Art ist also im natürlichen Lebensraum hypertonisch, sie wird in reinem Meerwasser jedoch isotonisch, bei Verdünnung des Wassers nimmt der osmotische Druck der Hämolymphe ab, jedoch weniger schnell als der des äußeren Mediums. Im Süßwasser sterben die Tiere bald (die Art kommt aber in der Natur mehrfach in reinen Süßwasserseen vor!). OTTO 1934 fand, daß die Brackwasserkrabbe *Pilumnopus tridentatus* den osmotischen Innendruck bei Schwankungen des Salzgehalts weitgehend konstant erhält. Weitgehende Konstanz des Innendrucks fand auch CLAUS 1937 bei der Brackwasserwanze *Sigara lugubris*, und zwar im Bereich der Salzgehaltsschwankungen des natürlichen Lebensraumes (ca. 5–18‰), oberhalb und unterhalb dieses Bereichs folgt die Innenkonzentration dem Außenmedium. Der O₂-Verbrauch hat ein Minimum bei 6‰ Salzgehalt, er steigt von hier im Bereich von 0–25‰ nach beiden Seiten.

Regionale Einteilung des Brackwassergebietes

Eine übersichtliche Einteilung des zwischen Meer und Süßwasser liegenden Gebietes gab zuerst REDEKE. Er wählte den Cl-Gehalt als Grundlage und definierte danach folgende Stufen:

Cl. g/l =	S ‰
< 0,1 Süßwasser	< 0,18‰ (etwa)
0,1–1,0 oligohalines	0,18–1,8‰
1,0–10,0 mesohalines	1,8–18‰
10,0–17,0 polyhalines	18–30,6‰
> 17,0 Meerwasser	> 30,6‰

Daß REDEKE vom Cl-Gehalt ausging und nicht vom Salzgehalt, geschah teils aus praktischen Gründen, teils auf Grund der Tatsache, daß das Verhältnis von Cl zu den übrigen Salzen im Brackwasser infolge der wechselnden Zufuhr von Ca, Mg, So₃ durch Flüsse abgeändert wird, mithin der Cl-Gehalt „stabiler“ ist. Die genannte Störung ist allerdings prozentual so gering, daß doch eine Übersetzung der Cl-Zahlen im Salzgehalt (S) auf Grund der KNUDSENSchen Formel in einer für Biologen genügenden Genauigkeit möglich ist. Die Einteilung REDEKES trägt äußerlich den Charakter einer künstlichen Einteilung

wie die Wahl der Zahlenwerte 0,1; 1,0; 10,0 zeigt. Es mußte natürlich geprüft werden, ob diese Grenzen, die immerhin auf Grund langjährigen Studiums des Brackwassergebietes entworfen waren, natürlichen Grenzen entsprachen. Natürliche Grenzen wären dann gegeben, wenn in bestimmten Regionen der Artenbestand sich nicht allmählich, sondern schneller oder stufenartig veränderte. Bereits KOLBE 1927, VÄLIKANGAS 1933 und GESSNER 1933 wiesen auf die Existenz solcher natürlichen Grenzregionen hin. VÄLIKANGAS betonte, daß eine solche Grenze bei ca. 3‰ und eine besonders wichtige bei 8–10‰ Salzgehalt liege. Wir haben im vorhergehenden bereits mehrfach auf diese Grenzen hingewiesen und sie bestätigt. VÄLIKANGAS teilt darauf die mesohaline Zone in zwei Regionen: meiomeshaline Zone = S 2–8‰ und eine pleiomeshaline Zone = 8–16,5‰. REDEKE bezeichnet diese beiden Unterregionen als α und β . Mesohalinikum. Außerdem befürwortet VÄLIKANGAS eine Heraufsetzung der oberen Grenze des Oligohalinikum auf 3‰. In diesem Gewand entspricht die Einteilung tatsächlich weitgehend den biologischen Gegebenheiten. Sie lautet nunmehr:

	Süßwasser	0–0,5‰ S
oligohalines	Brackwasser	0,5–3‰ S
meiomeshalines	„	3–8 (10)‰ S
pleiomeshalines	„	8 (10)–16,5‰ S
polyhalines	„	16,5–30‰ S
	Meerwasser	> 30‰ S

Einen Schönheitsfehler besitzt allerdings dieses System, es bezeichnet die polyhaline Region noch als Brackwasser, obwohl es biologisch kein Brackwasser ist, sondern durchaus marines Gebiet. Biologisch ergeben sich auf Grund der Kurve Fig. 5 folgende Zonen. Von 35–16,5 (15)‰ ist rein marines Gebiet mit abnehmender Artenzahl, von 16,5 (15)‰ bis 8 (10)‰ marin-brackiges Mischgebiet, von 8 (10)‰ bis ca. 5‰ typisches Brackwassergebiet, von 5–3‰ limnisch-brackiges Mischgebiet, von 3‰ ab Süßwassergebiet mit zunehmender Artenzahl (vgl. REMANE 1934). Doch ist diese Inkongruenz zwischen dem biologischen Gebiet des Brackwassers und der oben angeführten Nominierung geringfügig. Schwieriger wiegt die Frage, ob sich auf die Dauer eine Vereinigung einer hydrographischen Einteilung — eine solche ist ja die Gliederung nach dem Salzgehalt — und einer biologischen auf Grund biologischer Schwellen wird halten lassen. Schon mehrfach ist ja darauf hingewiesen, daß diese Schwellen durchaus nicht in allen Lebensräumen bei gleichem durchschnittlichem Salzgehalt liegen, die Schwelle zwischen Süßwasser- und Brackwasserfauna liegt z. B. im Pelagial viel höher als im Benthal, die Grenze Meeres—Brackwasserfauna liegt in Flußmündungen höher als im Meere, Süßwassertiere dringen in Kleingewässern in stärker salzige Gebiete vor als im eigentlichen Meer usw. Ob diese Abweichungen von der hydrographischen Einteilung der Brackwassergebiete so stark sind, daß auf diese verzichtet und eine rein biologische Klassifizierung des Brackwassers eingeführt werden muß, kann erst durch künftige Untersuchungen entschieden werden.

Grundfragen mariner Biocoenoseforschung

Die zoologische Meeresbiologie ist seit langem dazu übergegangen, nicht nur die Ökologie der Einzelarten zu studieren, sondern auch die Ökologie natürlicher Artenverbände zu erforschen, sie ist also von der Autökologie zur Synökologie vorgeschritten (MÖBIUS, HENSEN, ALLEN, PETERSEN u. a.). Entsprechend der Schwierigkeiten synökologischer Forschung im Meer sind die bisher erzielten Resultate noch zu dürftig, um ein sicheres Gesamtbild der Lebensgemeinschaften für das Gebiet der Nord- und Ostsee zu geben, doch soll im folgenden wenigstens ein skizzenhafter Entwurf versucht werden. Welche Ergebnisse die Synökologie erzielen kann, zeigt die bereits weit vorgeschrittene Pflanzensoziologie. Methodisch kann sich die zoologische Synökologie eng an die Pflanzensoziologie anlehnen, allerdings ergeben sich aus zwei Tatsachen für die Zoologie starke Komplikationen, 1. das Tier ist nicht ortsgebunden wie die höhere Pflanze, sondern freibeweglich, 2. das Tier besitzt vielfach nicht einen Standort, sondern einen Lebensraumkreis (Ei, Larve, Erwachsene leben oft gesetzmäßig in völlig verschiedenen Lebensräumen). Da die bisherigen Arbeiten über Meereslebensgemeinschaften methodisch sehr verschiedenartig vorgehen, seien hier die Grundbegriffe im Anschluß an die Pflanzensoziologie kurz erläutert.

1. Assoziation und Lebensgemeinschaft (Biozoenose). — Die Beobachtung zeigt, daß oft mehrere Organismenarten in gleichen Lebensräumen (Biotopen) auftreten, ihr Vorkommen ist also korreliert. Auf Grund der Korrelationen lassen sich dann in ihrem Vorkommen eng korrelierte Arten zu Assoziationen (Communitys PETERSENS) zusammenfassen. Der Begriff der Assoziation im engsten Wortsinn ist also rein statistisch, das Endziel reiner Assoziationsforschung ist die Feststellung der Assoziationen und ihrer regionalen Verteilung. Derartig reine Assoziationsforschung ist selten von Biologen getrieben, selbst PETERSEN stellt Beziehungen zwischen Bodenart und Assoziationen auf und beschreibt damit das Gebiet der kausalen Begründung der Assoziationsbildung. Diese Erforschung der kausalen bzw. physiologischen Beziehungen innerhalb einer Assoziation zwischen Organismen und Lebensraum oder zwischen den Assoziationen ist nun das Kerngebiet der Biozoenoseforschung, wie sie von MÖBIUS aufgestellt wurde. Sie steht also nicht im Gegensatz zur Assoziationsforschung, sondern stellt nur eine Erweiterung des Betrachtungskreises dar. Praktisch ist der größte Teil der marinen Lebensgemeinschaftsforschung noch Assoziationsfeststellung eventuell mit Biotopbeschreibung; die Erforschung der in der Lebensgemeinschaft bestehenden biologischen Zusammenhänge sollte aber nie aus den Augen verloren werden und muß stets Forschungsziel bleiben.

Die Assoziationsforschung stellt bestimmte Einheiten auf, z. B. die Communitys PETERSENS (Macoma-Community, Abra-Comm. usw.). Diese Einheiten sind natürlich Abstraktionen aus dem Netz der Korrelationsverhältnisse der einzelnen Organismenarten und ihre Grenzen daher nicht selten schematisiert oder sogar willkürlich. Auf Grund dieser Tatsache hat LINDROTH 1935 die Existenz solcher Assoziationseinheiten überhaupt bestritten. LINDROTH untersuchte die Weichbodengebiete des Gullmarfjords und fand in dem gleichen Gebiete, für das MOLANDER vorher eine Reihe von Assoziationen aufgestellt hatte, keinerlei scharfe Grenzen, sondern weitgehend gleitende Übergänge zwischen den extremen Tiergemeinschaften (vgl. Fig. 9). LINDROTH zeigt ferner, daß auch aus den grundlegenden Untersuchungen von PETERSEN sich nicht die Existenz scharf abgegrenzter Assoziationseinheiten ableiten läßt. Nun hat PETERSEN bereits betont, daß Übergänge zwischen den von ihm aufgestellten Einheiten bestehen, und selbst wenn wir überall nur allmähliche Übergänge hätten, müßten wir, ähnlich wie es die Variationslehre mit ihren Klassenvarianten tut, Einheiten schaffen, wenn wir nicht überhaupt darauf verzichten wollen, je einen Überblick über die ökologische Verteilung der Organismen zu gewinnen. In diesem Falle hätten wir natürlich rein künstlich abgegrenzte Einheiten, die uns nur wie ein Raster ein vergrößertes Bild der tatsächlichen Verhältnisse übermitteln. Aber derartig völlig gleitende Übergänge finden wir nicht überall. Die Pflanzensoziologie hat klar gezeigt, daß in vielen Fällen sich doch natürliche Grenzen ergeben oder sich nur Misch-, aber nicht Übergangsbereiche zwischen die einzelnen Assoziationen einschalten. Es liegt keine Veranlassung vor zu der Annahme, daß die biologische Besiedlung des Meeres sich anders verhält (vgl. die klaren Zonierungen im Eulitoral!). Auch für das Meer gelten folgende Tatsachen: 1. Die Biotopverhältnisse ändern sich nicht stets gleichartig, sondern oft unvernünftig. Infolgedessen stoßen auch die für die betreffenden Biotope charakteristischen Assoziationen mit scharfer Grenzlinie zusammen. Beispiel: Grenze zwischen Fels und Sandboden im Meer. 2. Wenn zwischen zwei Biotopen sich ein Mischgebiet^{a)} einschaltet, enthält dieses Mischgebiet keineswegs stets eine Mischfauna der beiden angrenzenden Gebiete, sondern bildet häufig durch eine auffallende Artenarmut eine scharfe Grenzlinie zwischen den beiden Assoziationen. Beispiel: Im Litoral beherrscht die aus Pflanzenresten bestehende Anwurfzone eine reiche und

^{a)} Der Unterschied zwischen Mischgebiet und Übergangsbereich ist folgender: Ein Mischgebiet enthält mosaikartig gemischt die Biotopverhältnisse der angrenzenden „reinen“ Gebiete; Ein Übergangsbereich stellt einen graduellen Übergangsteil zwischen zwei Gebieten dar, enthält also nicht die Charaktere beider Grenzgebiete, sondern stellt einen Mittelwert zwischen diesen dar.

z. T. charakteristische Fauna, desgleichen die benachbarten Sandgebiete, die Zonen, in denen Anwurfmassen mit Sand durchmischt sind, sind dagegen fast artenleer (vgl. DÜNKOR 1934). 3. Selbst wenn die Biotopverhältnisse gleichmäßig und allmählich ineinander übergehen, können doch die einzelnen Assoziationen in relativ scharfer Grenze aufeinandertreffen oder durch ein artenarmes Gebiet getrennt sein. Die Gründe hierfür sind z. T. biologischer Art, z. T. noch unbekannt. Ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür bietet gerade das Gebiet der Ostsee. Süßwasser geht hier kontinuierlich und allmählich in Salzwasser über und doch sind die beiden Faunengebiete des Süßwassers und Meeres durch ein tiefes Artenminimum scharf getrennt (vgl. Fig. 1). Die genaue Existenz und Lage derartiger Grenzen der Schwellen zwischen Assoziationen kann natürlich erst dann genau erkannt werden, wenn die Bearbeitung eines Gebietes sich dem Abschluß nähert. Erst dann wird eine sichere Assoziationsgleichung möglich, alle vorherigen Versuche tragen provisorischen Charakter. In einem derartigen provisorischen Stadium befindet sich die Meeresökologie.

Verschiedene Fassung des Assoziationsbegriffes. Bei diesem derzeitigen Stande der marinen Assoziationsforschung ist es nicht erstaunlich, wenn z. Zt. noch die Fassung der Assoziationseinheit bei den verschiedenen Autoren stark differiert. Die Extreme in dieser Hinsicht sind PETERSEN und GISLEN. Die Verschiedenheit ergibt sich aus dem Forschungsziel. Wer möglichst bald einen geographischen Überblick über die biologischen Besiedlungsverschiedenheiten eines größeren Gebietes erlangen will, wird große Einheiten schaffen, die allerdings über die tatsächlich vorhandenen Komplikationen hinweggehen und insofern keine Grundeinheiten sind, als ihr Bestand nicht homogen ist. Wer dagegen die Forderung möglichst biologischer Homogenität an eine Einheit stellt, wird möglichst kleine Einheiten als Assoziation wählen. Den ersten Weg hat PETERSEN eingeschlagen, den zweiten MOLANDER, GISLEN u. a. Beide Wege haben ihre Gefahren und ihre Vorzüge. Die Wahl der großen Einheiten hat den Vorzug, daß durch sie bald der gewünschte geographische Überblick gegeben werden kann (vgl. die Karten PETERSENS, Fig. 40), sie muß sich aber, um diese Arbeit bewältigen zu können, mit einer Auswahl der Tierarten begnügen. Fast stets findet daher nur die Makrofauna Berücksichtigung, oder es werden sogar nur einzelne Gruppen bevorzugt (bei PETERSEN Muscheln und Echinodermen). Diese Auswahl bringt zunächst ein stark subjektives Moment in die Einteilung hinein, die Wahl anderer Tierarten hätte wahrscheinlich wesentlich andere Einheiten ergeben; sie macht es ferner unmöglich, von der rein statistischen Assoziationsforschung zur biologischen Biocoenoseforschung fortzuschreiten, da für die Erfassung der wechselseitigen Abhängigkeits- und Wirkungsbeziehungen des biologischen Gefüges einer Biocoenose die Berücksichtigung aller Teilgebilde (Arten) erforderlich ist. Daß nicht nur die großen Tiere wichtig sind, hat ja die Planktonforschung eindeutig gezeigt. Die Wahl kleiner Einheiten vermeidet, wenn sie gewissenhaft durchgeführt wird, diese Gefahren, diese Forschungsrichtung steht aber vor der Gefahr, lange Zeit hindurch nichts weiter zu bieten, als Tausende von mosaikartigen Einzeldarstellungen, die das Bedürfnis nach Überblick unbefriedigt lassen. Wenn man nämlich die Forderung nach Homogenität des Lebensraumes und seiner biologischen Besiedlung wirklich exakt durchführen will, kommt man zu so minimalen Einheiten, daß die Erlangung einer Übersicht über so große Gebiete, wie sie die Meeresräume sind, überhaupt fraglich wird. Zudem machen manche solcher kleinsten Einheiten doch sehr den Eindruck einer einmaligen Zufallskombination, die sich nirgends in gleicher Weise wiederholt. Das zeigt jeder Gang am Meeresstrande. Es ist fraglich, ob die Bearbeitung solcher zufälligen Einmaligkeiten wissenschaftlichen Wert besitzt. Diese Gefahr läßt sich vermeiden, wenn man erst solche Einzelbestände bearbeitet bzw. publiziert, deren Wiederholung man an anderen Stellen mit gleichem Biotopcharakter festgestellt hat.

In der Praxis nähern sich beide Wege allmählich einander, bei weiter Fassung des Assoziationsbegriffes geht man allmählich dazu über, Unterkategorien aufzustellen und gleichzeitig den Bestand der berücksichtigten Arten zu erweitern. Schon PETERSEN stellte ja einzelne Unterabteilungen auf. Bei enger Fassung der Assoziation wird man allmählich ähnliche bzw. verwandte Assoziationen zu übergeordneten Verbänden zusammenfassen. So können beide Wege zu einem System der biologischen Assoziationen führen, wie es ja die Pflanzensoziologie bereits entwickelt hat.

Schwerwiegender als solche quantitativ verschiedene Bewertung des Umfanges der Assoziationen sind Unterschiede in der Wahl der Leitformen, die zur Charakterisierung der Assoziationen herangezogen werden, da derartige Verschiedenheiten der Auffassung zu gänzlich verschiedenen Systemen führen müssen. In allen Assoziationen oder Biocoenosen ist ja nur ein Teil der Arten für diese „typisch“, viele Arten sind weiter verbreitet und daher gar nicht oder nur zur Umgrenzung höherer Verbände geeignet. Die Auswahl dieser typischen Arten kann aber unter verschiedenen Gesichtspunkten erfolgen, und gerade in dieser Beziehung enthält die gegenwärtige Meeresökologie noch zahlreiche Unklarheiten. In der zoologischen Ökologie hat sich die Klassifizierung THIENEMANNs in 1. „Bionten“ = Arten, „die für diese Lebensstätte typisch und charakteristisch sind und höchstens in versprengten Exemplaren in anderen Lebensgemeinschaften auftreten“, 2. „Phile“ = Arten, „die zwar regelmäßig auch in anderen Lebensgemeinschaften auftreten, aber doch an der be-

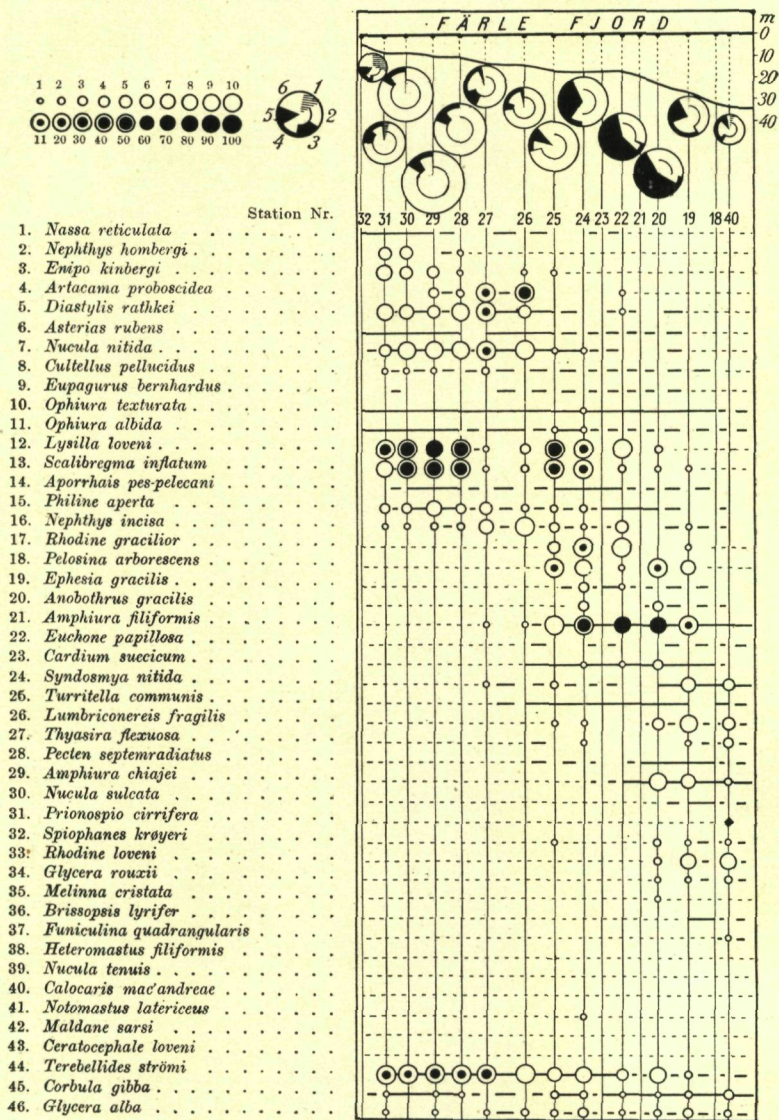
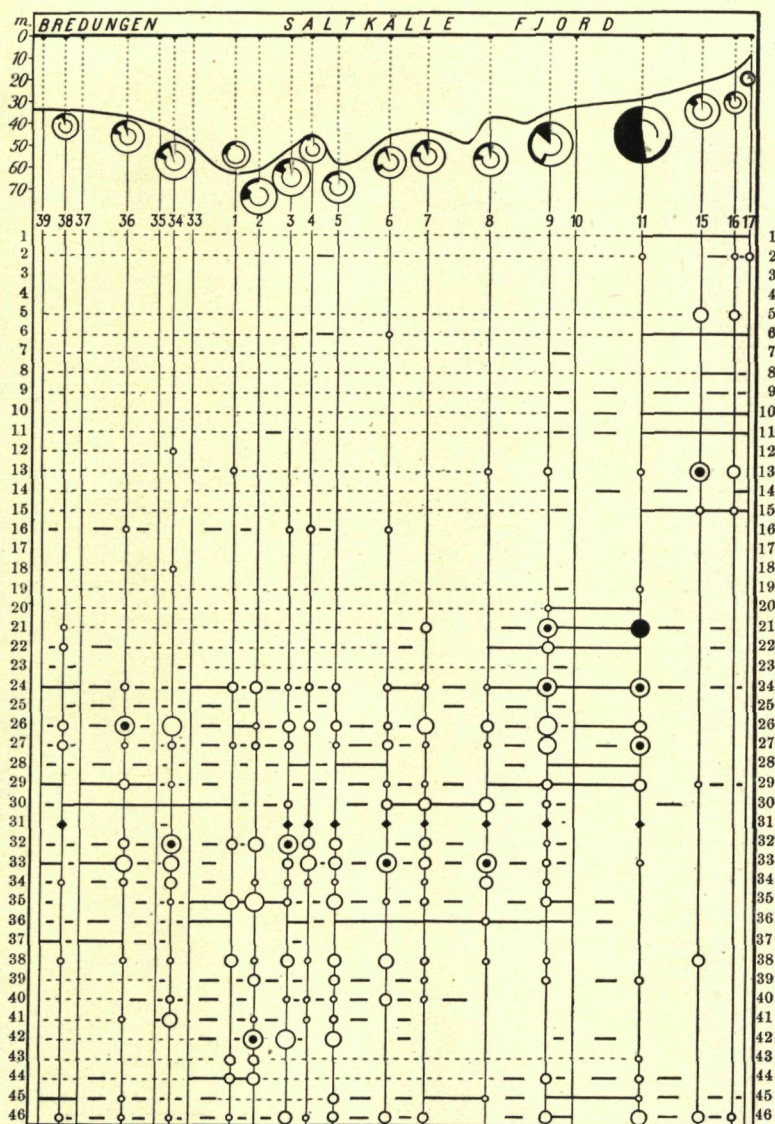


Fig. 9. Darstellung der quantitativen und qualitativen Faunenverschiebung auf einem Profil durch Färle Fjord und Saltkälle Fjord. Oben ist unter der Tiefenkurve des Profils in großen Kreisen das quantitative Auftreten folgender 6 Tiergruppen dargestellt: 1 Nemertini, 2 Polychaeta, 3 Crustacea, 4 Mollusca, 5 Echinodermata, 6 Verschiedenes. Zeichenerklärung am großen Kreis links oben. Der untere Hauptteil der Tabelle enthält die quantitative Verteilung von 46 besonders hochfrequenten und konstanten Arten im Profil. Die Kreise zeigen hier die Zahl der Individuen auf 0,2 qm



treffenden Lebensstätte so günstige Bedingungen finden, daß sie sich hier in Massen entwickeln können“, 3. „Xene“ = Arten, „versprengte Glieder anderer Lebensgemeinschaften, meist in geringerer Individuenzahl“, eingebürgert. Schon in dieser Einteilung sind zwei Prinzipien enthalten: a) die Enge der Bindung einer Art an ein Biotop (für die Bionten allein maßgebend), b) die Massentwicklung der Individuen im Lebensraum. Diese Verflechtung verschiedener Prinzipien bei der Begriffsbildung tritt noch schärfer bei PETERSEN hervor. Dieser Autor definiert 1924: 1. Charakterarten 1. Ordnung = „Animals which in some quantity are only to be found in one definite community and which occur practically everywhere within this community“; 2. Charakterarten 2. Ordnung = „Animals which are found in some quantity in one community, but only in certain parts of it“; 3. Charakterarten 3. Ordnung = „Animals which are found in more than one community, but in such large quantities and over such large areas that they necessarily belong to the characteristic animals of this community“; 4. Assoziierte Arten = „All other more common animals of a community, which are not of such great importance for the characterization of the community.“ Hier tritt die Bedeutung der Mengenentwicklung (Abundanz bzw. Dominanz) noch stärker bei der Wahl der Charakterarten in den Vordergrund, daneben spielt die regelmäßige oder unregelmäßige Verteilung im Biotop eine Rolle. Da solche Komplexdefinitionen leicht zu Mißverständnissen führen, seien hier die verschiedenen Beziehungen zwischen Art und Assoziation bzw. Art und Biotop im Anschluß an die Pflanzensoziologie kurz erläutert.

Bindung der Einzelarten an die Assoziation (Charakterarten, Differentialarten usw.). Ausgangspunkt jeder Assoziationsforschung ist die Artenliste, also die Bestandsaufnahme der Arten eines irgendwie als einheitlich (als Biotop) erkannten Lebensraumes. Da keineswegs ohne weiteres die auffälligsten oder quantitativ hervortretenden Arten für die Assoziationscharakterisierung genügen, muß möglichste Vollständigkeit der Artenliste erstrebt werden. Die nächste Aufgabe ist die Feststellung der Zugehörigkeit bzw. Beziehung der Einzelarten der Artenliste zur Assoziation oder zum Biotop.

Zugehörigkeit. Die fundmäßige Feststellung einer Tierart in einem Biotop ergibt noch keineswegs die Berechtigung, die betreffende Art dem Biotop zuzuweisen. In der Anwurfzone des Meeres finden wir häufig zu Tausenden bestimmte Insektenarten (etwa *Gastroidea polygona*) lebend, sie sind aber von einem anderen Lebensraum aufs Meer verschlagen, dann ans Ufer gespült, wo sie sich eine Zeit lang lebend halten können. Ähnliche Verhältnisse treffen wir, allerdings nicht immer in so durchsichtiger Form, in fast allen Lebensräumen. Es muß also festgestellt werden, inwieweit eine Art in der Lage ist, in einem Biotop ihren Bestand zu halten. Die Pflanzensoziologie wählt zur Feststellung der Lebensfähigkeit im Biotop 4 Vitalitätsgrade, und zwar 1. gutentwickelte, regelmäßig ihren vollständigen Lebenskreislauf abwickelnde Pflanzen; 2. kräftig entwickelte, sich vermehrende Pflanzen, die aber ihren Lebenszyklus in der Regel nicht vollständig abwickeln (viele Moose); 3. kümmerlich vegetierende, sich vermehrende Pflanzen, die ihren Lebenskreislauf nicht vollständig abwickeln; 4. zufällig gekeimte, sich nicht vermehrende Pflanzen. Hierher viele ephemere Adventivpflanzen. Diese Terminologie kann die zoologische Synökologie nicht übernehmen, da die Dinge hier infolge der Beweglichkeit der Tiere und der Biotocyklen viel komplizierter liegen. Es empfiehlt sich, folgende Gliederung durchzuführen:

1. *Biotopeigene*. Die Art hält im Biotop durch eigene Vermehrung ihren Bestand. Es ist dabei nicht erforderlich, daß die Art ihren gesamten Lebensgang vom Ei bis zum erwachsenen Tier im Lebensraum vollendet, da ja viele Organismen mit freischwimmenden Larven einen besonderen Larval-Biotop und einen Imaginal-Biotop haben oder sonstige gesetzmäßige Wanderungen ausführen. Es ist nur notwendig, daß die Art die für den Lebensraum charakteristische Lebensphase im Lebensraum normal durchzuführen imstande ist, die Larve muß also, wenn sie für einen bestimmten Lebensraum als biotopeigen gewertet werden soll, in diesem ihre Larvalentwicklung weiterführen, das erwachsene Tier muß in dem ihm eigenen Biotop geschlechtsreif werden. Dieser Vorgang darf aber nicht ein einmaliger, zufälliger sein, die Art muß regelmäßig das betreffende Stadium im Biotop durchlaufen. Biotopeigene Tiere werden also Jahr für Jahr im Biotop auftreten, doch ist diese Konstanz der Generationenfolge nicht unbedingte Voraussetzung für die Zuerkennung der Biotopeigenheit. Bei Arten mit pelagischen Larven kann es vorkommen, daß durch irgendwelche abnorme Strömungen die Larven von der Ansiedlung an einem bestimmten Bodenlebensraum ferngehalten werden. Die erwachsenen Tiere werden dann an dieser Stelle in diesem Jahr ausfallen, obwohl sie physiologisch sehr wohl in der Lage wären, den Biotop zu besiedeln und in ihm zur normalen Geschlechtsreife zu gelangen. Trotz derartiger Inkonstanz im Auftreten an manchen Biotopstellen kann die Art dann als biotopeigen (2. Grades) gewertet werden.

2. *Biotopverwandte*. Die Verwandten eines Lebensraumes haben ihren eigentlichen Wohnsitz, in dem sie biotopeigen sind, in ökologisch ähnlichen Lebensräumen, die vom Untersuchungsbiotop sogar räumlich weit entfernt sein können. Diese Ähnlichkeit der Lebensbedingungen gestattet ihnen ein Eindringen in den Lebensraum, im Gegensatz zu den biotopeigenen Arten sind sie jedoch nicht in der Lage, ohne Zufuhr von außen ihren Bestand zu halten. Leicht erkennbar sind derartige Biotop-

verwandte in Grenzgebieten ihres Vorkommens, wenn sie als erwachsene Tiere nicht mehr die volle Geschlechtsreife erlangen. Derartige Fälle scheinen in der westlichen Ostsee eine große Rolle zu spielen. Viele Arten werden schon als Larven in diese Gebiete verfrachtet, sie siedeln sich in den ihnen zusagenden Biotopen an, erreichen jedoch nicht mehr die volle Geschlechtsreife (*Ophiura albida*, *Asterias rubens*, z. T. wohl auch viele Opisthobranchier). Da sich der Larventransport meist jährlich wiederholt, können derartige Arten regelmäßig und in großer Zahl im Lebensraum auftreten. Schwieriger sind die Fälle zu beurteilen, in denen die Geschlechtsreife noch erreicht wird, das Maß der Eiproduktion aber nicht zum Halten des Bestandes ausreicht. Arten, die in unregelmäßigen Abständen ein Gebiet besiedeln, hier ihre Eier ablegen, aber nach kurzer Anwesenheit wieder verschwinden, stehen im Verdacht, hierher zu gehören. Ein sicheres Kriterium gibt dieses Verhalten jedoch nicht, da auch geringe Schwankungen der Milieuverhältnisse (etwa Salzgehalt in der westlichen Ostsee) das unregelmäßige Auftreten einer Art bedingen können.

3. *Nachbarn*. Infolge der aktiven Bewegungsfähigkeit vieler Tiere werden häufig Tiere in Nachbargebiete eindringen, die ihnen an sich infolge ihrer völlig anderen Bedingungen nur zeitweises Existieren gestatten. Bei der Artenbestandsaufnahme werden sie jedoch in diesem Gebiet erscheinen, bisweilen sogar regelmäßig und in großer Anzahl. Derartige Überwanderer aus Nachbargebieten können zwar als Nahrungslieferanten biologisch für einen Lebensraum wichtig werden, auch zerstörend in ihn eingreifen, haben aber bei Assoziationsuntersuchungen auszuscheiden. Ihnen nahe stehen die Durchzügler, die bei Wanderungen ein bestimmtes Gebiet zeitweise besiedeln.

4. *Irrgäste*. Irrgäste werden aus räumlich entfernten und biologisch andersartigen Gebieten in einen Lebensraum verschlagen. Der Transport erfolgt dabei größtenteils passiv. Auch derartige Irrgäste treten nicht immer vereinzelt und unregelmäßig auf, sondern lassen gelegentlich gewisse Gesetzmäßigkeiten erkennen. (Selbst die in der Anwurfzone angespülten Insekten lassen Bevorzugung bestimmter Arten erkennen.)

Ebenso wie die Nachbarn müssen die Irrgäste aus der Artenliste eines Biotops eliminiert werden, bevor die soziologische Bearbeitung des Artenbestandes beginnen kann.

Feststellung der Bindung an die Assoziation. Der Grad der Bindung der Einzelarten an bestimmte Assoziationen oder Biotope ist bekanntlich sehr verschieden. Seit langem besteht daher die Unterscheidung euryöker (eurytoper) und stenöker Arten, Ausdrücke, die nur die Extreme einer kontinuierlichen Mannigfaltigkeit bezeichnen. Die Pflanzensoziologie bezeichnet die Bindung als „Treue“ und gliedert sie in 5 Stufen (vgl. BRAUN-BLANQUET).

A. Charakterarten.

Treu (Treuegrad 5). Ausschließlich oder nahezu ausschließlich an eine bestimmte Gesellschaft gebunden.

Fest (Treuegrad 4). Arten mit deutlicher Bindung, eine bestimmte Gesellschaft ausgesprochen bevorzugend, aber auch in anderen Gesellschaften, wenn schon $\pm$ spärlich und seltener vorhanden.

Hold (Treuegrad 3). In mehreren Gesellschaften $\pm$ reichlich vertreten, aber unter Bevorzugung einer bestimmten Gesellschaft.

B. Begleiter.

Vag. (2): Arten ohne ausgesprochenen Gesellschaftsanschluss (im Meere etwa *Gammarus locusta* und *Jaera albifrons*).

C. Zufällige.

Fremd (1). Seltene und mehr zufällige Einsprengsel aus anderen Pflanzengesellschaften oder Relikte früher dagewesener Gesellschaften.

Die Termini können von der zoologischen Biozönotik auch inhaltlich ohne weiteres übernommen werden. Nur die Gruppe Fremd (1) wird besser definiert: Arten, die ihr Entwicklungsmaximum in einem anderen Lebensraum bzw. einer anderen Biocoenose haben, aber im Untersuchungsgebiet noch biotopeigen oder biotopverwand sind (also unter Ausschluss der Irrgäste und Nachbarn). Nicht einbegriffen sind die Fälle, in denen eine Tierart zwei Maxima, jedes in einer anderen Assoziation, zeigt (z. B. *Macrodasyus buddenbrocki*, ähnlich *Protohydra leuckarti*); doch sind diese so selten, daß sie vernachlässigt werden können. Die Feststellung des Häufigkeitsmaximums einer Tierart ist allerdings nicht immer einfach, jedenfalls bedeutend schwieriger als in der Pflanzensoziologie. Rein statistisch ist es natürlich die Region dichtester Besiedlung. Die Dichte darf nur an den biotopeigenen Stadien gemessen werden. Andernfalls würde man z. B. für *Mytilus edulis* eine maximale Dichte im Bestand feinzerteilter Rotalgen (*Ceramium*) oder in Hydroidpolypten erhalten, die bald nach der Festsetzung der Larven kleine Muscheln dieser Bestände dicht bedecken können; infolge der geringen Größe der kleinen Muscheln ergibt sich natürlich für einen derartig besetzten Algenbusch pro Flächeneinheit eine höhere Individuendichte als in einer Bank erwachsener Muscheln. Derartige Dichten von Jugendstadien müssen natürlich ausgeschlossen werden. Dasselbe gilt von Ansammlungen, die

sich zeitweise an günstigen Nahrungsstellen bilden können, sowie von Schwarmbildungen oder sonstigen Vergesellschaftungen (etwa im Winterquartier oder während des Zuges). Es ergibt sich also, daß für die zoologische Biozönologie eine genaue Berücksichtigung der Biologie der Arten Vorbedingung ist, in viel höherem Maße als in der Pflanzensoziologie. Ferner dürften derartige Werte nur aus umfangreichen Beobachtungsreihen gewonnen werden. Die Treue einer Art ist übrigens oft regional bedingt. Viele Arten sind ja im Zentralgebiet ihres Vorkommens euryök, werden aber in ihren Randgebieten stenök und können hier Charakterarten bestimmter Assoziationen oder Biotope werden.

Die völlige Beschränkung einer Art auf einen bestimmten Biotop bzw. Assoziation besagt noch nicht, daß die Art stets an allen Stellen, wo der betreffende Biotop vorhanden ist, angetroffen wird. Es ist daher zur Kennzeichnung der Regelmäßigkeit des Auftretens einer Art noch der Begriff der *Stetigkeit* (Prae-sen-z) eingeführt worden. Der Stetigkeitswert besagt, an wie vielen getrennten Stellen eine Art in dem für sie charakteristischen Lebensraum vorkommt und wird am besten in Bruchform dargestellt, z. B. $\frac{9}{16}$; dieser Wert besagt 16 getrennte bzw. entfernte Stellen des betreffenden Biotops wurden untersucht, an 9 Stellen wurde die Art gefunden. Auch hier ist es in der zoologischen Ökologie sehr schwer, diesen Wert wirklich exakt zu bestimmen. Die Faunistik zeigt, wie schwer oft das Fehlen einer Art wirklich exakt nachweisbar ist. Besonders erschwert der Lebensraumwechsel (Tag — Nacht, Winter — Sommer) vieler Tiere diese Feststellung, es muß also darauf geachtet werden, daß zu gleicher Tages- bzw. Jahreszeit in solchen Fällen die Feststellung getroffen worden ist. Ferner hängt der Wert sehr von der Fassung des Biotops ab; wählt man z. B. das Biotop „Sand“, so wird man für viele Tiere einen niedrigen Stetigkeitswert erhalten; wählt man aber Sand von bestimmter Korngröße, so wird der Wert für die Arten ansteigen, die gerade für diesen Sand charakteristisch sind. Der Wert ist also nicht für eine Art an sich charakteristisch, sondern ist immer relativ zu einem bestimmten Biotop und schwankt sehr mit der engeren oder weiteren Fassung des Biotops. Ferner ist der Wert natürlich nur für bestimmte Gebiete anwendbar, der Stetigkeitswert einer Art, die in der Nordsee verbreitet ist, wird hoch sein, er sinkt aber sofort, wenn man ihn für Nord- und Ostsee gemeinsam berechnet, falls das Tier in der Ostsee selten ist oder fehlt.

Die Pflanzensoziologie fordert, daß für die Stetigkeitsbestimmung das Vorkommen an getrennten Assoziationsindividuen, d. h. an abgrenzbaren, räumlich getrennten Beständen ein- und derselben Assoziation vorgenommen wird. Diese Forderung läßt sich bei der auf großen Flächen kontinuierlichen Ausdehnung vieler Assoziationen im Meere nicht ohne weiteres auf die Meeresökologie übertragen, hier genügt das Vorhandensein an verschiedenen getrennten Stationen. Der Stetigkeitswert wird nach dem Vorhandensein an einer Stelle bzw. Station berechnet, ganz gleich ob diese klein oder groß ist; der Wert, der unter Berücksichtigung einer bestimmten Bodenfläche gewonnen wird, wird als Konstanzwert bezeichnet. Dieser besagt also, an wievielen getrennten Stellen der gleichen Assoziation eine Art in einer bestimmten Bodenfläche etwa 1 qm vorkommt. Da, wie oben erwähnt, im Meere keineswegs immer bestimmt abgegrenzte Assoziations- bzw. Biotopindividuen vorliegen, sondern oft auf weite Räume hin kontinuierliche Biotopflächen, nähert sich praktisch die Konstanzbestimmung der Frequenzbestimmung. Die Frequenz gibt an, an wieviel Stellen ein und desselben Bestandes (Biotops) einer Assoziation eine bestimmte Art vorkommt. Aus dem genannten Grunde der Verwischung zwischen Konstanz und Frequenz und auf Grund der Ortswechselfähigkeit vieler Tiere sind Frequenzbestimmungen für die Zoologie bedeutungsloser als für die Botanik.

Anschließend sei noch der Begriff der Differentialart erläutert. In einer bestimmten Assoziation bzw. einem Biotop erreichen manche Arten ihre ökologische Grenze, aber nur nach einer Seite hin, während sie nach den anderen Seiten in ihrem Vorkommen weit über die Assoziation hin eingreifen. Ihr Treuegrad kann dabei sehr gering sein, ja, ihre maximale Vorkommensdichte kann sogar in einem anderen Lebensraum liegen, aber beim Vergleich mit Assoziationen, die jenseits der Grenze liegen, kann die betreffende Art zur Charakterisierung der Assoziation herangezogen werden, sie ist dann „Differentialart“. Differentialarten gelten also nur für den Vergleich zweier oder mehr Assoziationen.

Neben der Feststellung des Artenbestandes und seines Verhaltens hat die Ökologie auch die mengenmäßige Aufnahme des Individuenbestandes in ihren Aufgabenkreis aufgenommen. Die Einführung quantitativer Untersuchungen in die Planktonkunde durch V. HENSEN und ihre große Bedeutung für die Untersuchung des Stoffkreislaufes im Meer ist ja allgemein bekannt. Als quantitativer Wert wurde zunächst die Individuenzahl pro Raumgebiet oder bei benthonischen Lebensräumen pro Flächeneinheit gewählt (= Abundanz der Pflanzensoziologen). Gerade für Fragen der Stoffmenge und des Stoffumsatzes sind aber so erhaltene Werte noch nicht direkt verwertbar, da ja die Individuen der verschiedenen Arten sehr verschiedene Größe besitzen. Um die Masse lebender Substanz einer Art pro Raum- oder Flächeneinheit zu erfassen, sind daher andere Werte notwendig. Die Raumverdrängung jeder Art bietet hier mehr, doch wird hier die Gewinnung direkter Vergleichswerte durch den verschiedenen Wassergehalt und durch die verschiedene Menge an Skelettsubstanz der Arten erschwert. Die gleichen Schwierigkeiten gelten für den Gewichtswert pro Art und

Flächeneinheit, wie er besonders bei den Bonitierungsuntersuchungen verwertet wird. Dieser Gewichtswert entspricht etwa dem *Dominanzwert* der Pflanzensoziologen. Die weiteren Bemühungen, exakte Qualitätswerte zu gewinnen, etwa durch den O_2 -Verbrauch einer bestimmten Fläche, können für die allgemeine Meeresforschung von großer Bedeutung sein, für die Biocoenoseforschung verlieren sie in dem Moment ihre Bedeutung, in dem auf die Artenanalyse verzichtet wird und nur die Gesamtmenge an „Biomasse“ eines Lebensbezirks bestimmt wird. Gerade in der Meeresforschung ist das mengenmäßige Auftreten einer Art oft in dem Begriff der Charakterart einbezogen worden. So verlangt PETERSEN 1924 von seinen Charakterarten 1. und 2. Ordnung Auftreten „in some quantity“, und für die 3. Ordnung „large quantities“. So erfreulich es wäre, wenn hohe Besiedlungsdichte und Biotop- bzw. Assoziationsstreue miteinander verbunden wären, so muß leider festgestellt werden, daß eine solche Korrelation im allgemeinen nicht existiert; es ist daher im Interesse logischer Klarheit besser, mengenmäßiges Auftreten nicht mit in den Begriff der Charakterart einzubeziehen; selbstverständlich wird man, wenn eine große Anzahl von Charakterarten hohen Treuegrades zur Charakterisierung einer Biocoenose zur Verfügung stehen, in erster Linie die quantitativ hervortretenden aufzählen, da sich ihr Vorkommen leichter feststellen läßt. Stellt man aber das mengenmäßige (gewichtsmäßige) Hervortreten einer Art als wesentlich für die Aufstellung einer Assoziation auf, so besteht die Gefahr, daß man so viele Assoziationen erhält, als Einzelarten an bestimmten Stellen Massenvorkommen zeigen. Schon mehrere der PETERSENSCHEN Communities enthalten ja nur eine Charakterart 1. Ordnung. Aber dieser Assoziationsbegriff ist ein völlig anderer als der, der auf der Bindung der Leitarten an ein bestimmtes Biotop oder eine bestimmte Assoziation beruht.

Gruppierung der Assoziation. Subassoziationen, Modalitäten usw. — Jede Assoziationsforschung beginnt mit der Aufnahme des Organismenbestandes an einer bestimmten Station oder irgendwie an einem Organismenbestand eines in den Lebensbedingungen einheitlich erkannten kleinen Areals. Wenn nun die im vorhergehenden skizzierte Sortierung und Wertung des Artenbestandes durchgeführt ist, ergibt sich die Aufgabe, ähnliche Organismenbestände zu Assoziationen zusammenzufassen und diese in eine übersichtliche und praktisch brauchbare Klassifikation zu bringen. Daß Bestände mit qualitativ und quantitativ gleichem Artenbefund zusammengehören, ist selbstverständlich. Praktisch wird man aber nie zwei derartig gleiche Bestände finden, selbst an eng benachbarten und ökologisch ganz gleichartigen Stellen. Es gilt daher, ähnliche Bestände auf Grund methodischer Prinzipien zusammenzufassen.

Als Grundkriterium einer eigenen Biözönose hat bereits DAHL den Nachweis mindestens einer für den Biotop charakteristischen Art gefordert. Es gehören demnach zwei Dinge zur Charakterisierung. 1. Ein bestimmt charakterisierbarer Biotop, 2. eine für diesen Biotop charakteristische Organismenart. Diese Fassung ist zweifellos recht eng, und in dem Begriff der Assoziation liegt die Vorstellung enthalten, daß nicht eine Charakterart, sondern ein charakteristischer Artenverband vorhanden sein soll. Aus allgemeinen und praktischen Gründen erscheint der Nachweis eines Artenverbandes notwendig, andernfalls könnte man ja jede irgendwie in ihrem Vorkommen ökologisch charakterisierbare Tierart vornehmen und nach ihr eine Biözönose aufstellen. Ein derartiges Verfahren würde natürlich zu einer Fülle von Willkürlichkeiten und zu einem Chaos der Meinungen führen. Es muß also an der Forderung eines charakteristischen Artenverbandes für die Grundeinheit der Assoziation oder Biözönose festgehalten werden. Die Erfüllung dieser Forderung wird allerdings dadurch erschwert, daß selten die Vorkommensgrenzen zweier Arten vollkommen zusammenfallen, meist sind geringe Grenzverschiedenheiten ökologischer Art oder eine verschiedene ökologische Lage des Vorkommensmaximums vorhanden, so daß wohl jeder charakteristische Artenverband eine Gruppierung ökologisch ähnlicher, aber nicht ökologisch identischer Arten ist. Durch derartige Zusammenfassung ähnlicher Arten kommt natürlich ein subjektives Moment in die Artenverbandsaufstellung.

Bei einer solchen Fassung der Grundeinheit der Assoziation bzw. Biözönose ist klar, daß es innerhalb der Einheit verschiedene Untergruppen geben muß, ähnlich den Unterkategorien der Art in der Systematik. Derartige Unterabteilungen seien als „Varianten“ bezeichnet (der gelegentlich gebrauchte Terminus *Modifikation* oder *Varietät* ist zu vermeiden, weil er in der Genetik schon lange in ganz festgelegter Bedeutung verwendet wird). Einfach zu beurteilen sind rein quantitative Varianten. Sie enthalten den gleichen Artenbestand, unterscheiden sich aber in der Individuenmenge der einzelnen Arten (also in Abundanz und Dominanz). Da Einzelarten für das habituelle Gepräge eines Gebietes oft von entscheidender Bedeutung sind, besteht leicht die Neigung, derartige „offensichtlich“ verschiedene Siedlungen zu hoch zu bewerten und sogar als verschiedene Lebensgemeinschaften zu erklären. Bei qualitativen Varianten, die irgendwie Verschiedenheiten der Artenzahl und der Artenzusammensetzung zeigen, ist die Zuordnung zu einer Assoziation in allen den Fällen leicht und selbstverständlich, in denen sich das eine Gebiet vom anderen nur durch ein Minus von Arten unterscheidet, d. h. alle Arten des ärmeren Gebietes sind in dem artenreicheren Gebiet vorhanden, nicht aber umgekehrt. Ein Beispiel für derartige Verschiedenheit zeigt die Tabelle 3 S. 77 Spalte 2 u. 3. In jeder Assoziation gibt es also Kerngebiete mit maximaler Artenzahl und verarmte Randgebiete. Ein nur Einzelarten der Assoziation enthaltendes Gebiet kann wie in der Pflanzensoziologie als

Assoziationsfragment bezeichnet werden. Qualitative Varianten, bei denen jede Variante ihre eigenen Arten besitzt (also beiderseits Differentialarten aufweisen), gehören dann zu einer Assoziation, wenn die Sonderarten einer oder beider Varianten nur aus Arten geringen Treugrades (vgl. S. 37) oder gar aus Nachbarn, Irrgärten usw. bestehen. Aber selbst stärkere Verschiedenheiten zwischen Siedlungen, die definitionsgemäß schon die vorhin für verschiedene Assoziationen festgestellten Bedingungen erfüllen, können als Teile einer Assoziation aufgefaßt werden. Betrachten wir die tierische Besiedlung eines Baumes, so zeigt der Artenbestand an den Blättern, am Stamm, an Blüten starke Verschiedenheiten, für jeden dieser Bezirke ließe sich leicht ein charakteristischer Artenbestand aufstellen, ja, selbst im Stammbereich eines Baumes kann die Besiedlung bestimmter Stammbabschnitte charakteristische Unterschiede im Artenbestand aufweisen. In gleicher Weise zeigt im Meere die Besiedlung der Thallusspreite und des Rhizoidengeflechts bei *Laminaria* auffallende Unterschiede in der Besiedlung durch Tiere. Es wäre völlig unzweckmäßig, die verschiedenen Tiere einer Pflanze auf verschiedene Assoziationen zu verteilen, es ist vielmehr notwendig, alle derartigen Bezirke als Strukturteile einer einzigen Assoziation zu betrachten. Als Strukturteile sind also solche Bezirke mit verschiedenem Artenbestand aufzufassen, die in der Natur notwendigerweise infolge des Aufbaus des Lebensraumes gemeinsam auftreten. Derartige Strukturteile kommen nicht nur im Phytal vor, auf Sand und Schlammboden zeigt die Oberflächenschicht eine andere Besiedlung als das Substrat selbst, beides sind Strukturteile einer Assoziation (Biocönose).

In der Meeresökologie ist bereits durch Einführung der Termini Epifauna, Infauna, Epibiose, Endobiose und Hypobiose versucht worden, diesen Verhältnissen wenigstens teilweise Rechnung zu tragen (PETERSEN, GISLEN). Als Epifauna bezeichnete PETERSEN (1913, 1918) die Tierformen, die an Steinen, Schalen anderer Tiere, toten oder lebenden Pflanzen angeheftet leben und zwar speziell, wenn eine solche Organismengesellschaft auf Weich- oder Sandböden auftritt. In der Praxis hat PETERSEN auch Tiere eingeschlossen, die sich auf dem Substrat fortbewegen, z. B. *Littorina*, *Ophiopholis*, so daß schließlich die Bezeichnung sowohl die auf dem Substrat wie die im Phytal (*Zostera*!) lebenden Tiere umfaßt. Gegensatz zu Epifauna ist dann Infauna, die im Substrat lebenden Tiere. GISLEN 1920 erweiterte diese Termini durch Einbeziehung der Pflanzen und definierte: „Epibioses are biocoenoses of animals or plants, which occur entirely above the bottom-surface, or only have their organ for anchoring sunk in it.“ — „Endobioses are the biocoenoses buried or bored in the substratum. Only solitary animals appear above the bottom-surface, they nourish themselves on the infauna.“ — Völlig neu ist der von GISLEN eingeführte Begriff der Hypobiosen für die Siedlungen an der Unterseite von Steinen, wie sie besonders im Felswatt auftreten („biocoenoses which occur in preformed holes, in free water, on the undersid of stones“).

Diese scheinbar so einfachen Begriffe ergeben jedoch bei ihrer ökologischen Anwendung manche Schwierigkeiten, die sich aus dem Ortswechsel vieler Tiere ergeben, die etwa tagsüber eingegraben im Substrat, nachts aber auf der Oberfläche leben (Krebse, wie *Talitrus*, *Crangon* u. a.), also bald als Endobionten, bald als Epibionten leben. Hier kann der Bezirk, in dem das Tier Nahrung aufnimmt, als typischer Bezirk deklariert werden. *Talitrus* würde zur Epibiose gehören, weil er auf der Oberfläche Nahrung aufnimmt, Muscheln, wie *Cardium* und *Macoma*, zur Endobiose, weil sie im eingegrabenen Zustand Nahrung aufnehmen. Von größerer Bedeutung ist die Tatsache, daß die oben zitierten Begriffe nicht die Trennung zwischen echten Strukturbezirken und in einen Biotop eingesprengten Fremdkörpern vornehmen, eine Trennung, auf die die ökologische Forschung nicht verzichten kann. Es ist ein wesentlicher Unterschied zwischen den zur echten Schlammbodenfauna gehörenden, an der Oberfläche lebenden Ostrakoden, Ophiuriden, Turbellarien, und den auf einer an der Oberfläche liegenden Muschelschale sitzenden Aktinien, Tunikaten und Algen; erstere sind echte Bewohner des Schlammbodens und stets an ihn gebunden, letztere ein auf der festen Schalenfläche sich ansiedelndes Assoziationsfragment der Felsbodenfauna. PETERSEN wollte offenbar die nicht zur eigentlichen Assoziation gehörenden Fremdbestandteile mit dem Wort Epifauna bezeichnen; er schreibt: „It is much the same as in the case of a moorland tract with boulders lying about here and there; we do not expect to find heather growing on the stones, we encounter lichens instead.“ Ein Pflanzensoziologe wird selbstverständlich bei der Aufnahme einer Wiese auf eventuell herumliegenden Gesteinsblöcken wachsende Flechten und Felspflanzen ausschalten, das gleiche muß der Meeresökologe mit den eingesprengten Felsbodenassoziationsfragmenten auf Sand- und Schlammboden tun; diese Sonderung echter Strukturbezirke und die Absonderung eingesprengter fremder Assoziationsfragmente ist eine der wichtigsten Aufgaben ökologischer Forschung, die leider bei der listenmäßigen Zusammenstellung von Bodengreiferfängen oft außer acht gelassen wurde.

Diese Strukturteile können eine Schichtung im Biotop bilden. Es gibt aber noch weitere Schichtungen (Strata), die nicht Strukturteile sind. In manchen Algenregionen z. B. finden wir ähnlich der reich entwickelten Vegetationsschichtung in Wäldern übereinander verschiedene Algenschichten, etwa Großalgen, darunter Buschalgen, am Boden evtl. noch Krustenalgen (vgl. HOFFMANN I. c). Derartige Schichtungen unterscheiden sich von übereinander liegenden Strukturbezirken dadurch, daß sie nicht notwendig in ihrem Vorkommen aneinander gebunden sind, Buschalgen- und

Krustenalgenformationen kommen auch isoliert vor. Die Frage nach der Bewertung derartiger Schichten ist für die zoologische Meeresökologie ziemlich bedeutungslos, da die tierische Besiedlung der Phytalbezirke des Meeres auffallend geringe Unterschiede zeigt.

In vielen Fällen sind wir in der Lage, die äußeren Faktoren (Salzgehalt, Temperatur) anzugeben, die die Abweichungen im Bestand der Varianten einer Assoziation hervorrufen. Für derartig erklärbare Varianten eignet sich am besten der auf BEAUCHAMP 1914 zurückgehende Begriff der „Modalität“ (bei BEAUCHAMP „mode“). Ausgehend von dem artenreichsten Kerngebiet können dann um dieses „Brackwasser-modalitäten“ und „Brandungsmodalitäten“ gruppiert werden. Voraussetzung für die Zurechnung der Modalitäten zu einer Assoziation ist natürlich, daß die Gemeinsamkeit des Artenbestandes die Zusammenfassung dieser Siedlungen zu einer Assoziation gestattet. (Allerdings wird es bei der oft subjektiven Abgrenzung der Assoziationen und des Assoziationsbegriffes nicht selten eine Frage der Konvention sein, ob zwei Siedlungen als Modalitäten oder als verschiedene Assoziationen gewertet werden.) Die bisherigen Untersuchungen haben ergeben, daß den entscheidendsten Einfluß auf die Artenzusammensetzung die Struktur (Facies) des Lebensraumes besitzt, im Benthall also die Bodenart. Nebeneinander liegende Siedlungen verschiedener Bodenart zeigen ganz tiefgreifend verschiedene Assoziationen, nicht nur in bezug auf den Artenbestand, sondern auch in den Lebensformtypen, während voneinander entfernte und unter verschiedenen Umweltfaktoren stehende Siedlungen gleicher Bodenart meist einen beträchtlichen Bestand gemeinsamer Arten und gleiche Lebensformtypen aufweisen. Die Gliederung der Assoziationen und ihre Zusammenfassung zu größeren Verbänden muß also in erster Linie von der Bodenart oder, allgemeiner gesagt, von der Struktur des Lebensraumes ausgehen.

Die Ausdrücke Facies und Formation sind wegen der enormen Verschiedenheit in ihrer Anwendung möglichst zu vermeiden.

Schließlich sei noch zusammenfassend auf die Komplikationen hingewiesen, die sich für die zoologische Assoziationsforschung im Vergleich mit der botanischen aus der Tatsache der freien Beweglichkeit der meisten Tiere ergeben. Wie bereits erwähnt, gehören die meisten Tierarten nicht einem Biotop bzw. einer Assoziation an, sondern durchlaufen einen Biotopcyclus. Eine typische Pflanzenassoziation zeigt zwar auch im Laufe des Jahres ein sehr wechselndes Aussehen (Aspekt), aber dieses wird nur durch die verschiedenen Vegetations- bzw. Blühperiode der einzelnen Arten hervorgerufen, nicht durch einen Biotopwechsel. In tierischen Biocenosen ist aber echter Biotopwechsel weit verbreitet. Wir kennen in Sandgebieten einen Tag-Nachtwechsel zahlreicher Arten (tagsüber eingegraben im Sand, nachts auf oder über der Sandoberfläche), ähnlich verhalten sich viele Bewohner der Weichböden (nachts Aufstieg ins Pelagial), weit verbreitet ist vertikaler Biotopwechsel in der Gezeitenregion, ein horizontaler im Laufe des Jahres (Sommer-Winteraufenthalt vieler Litoraltiere). Diesem milieubedingten Biotopwechsel steht der noch weiterreichende entwicklungsbedingte Biotopwechsel gegenüber mit seinem Larval- und Imagoalraum, dem Wechsel vieler Tiere von flachem zu tieferem Wasser im Laufe des Wachstums (zahlreiche Litoralformen) und den weit ausgedehnten Laichwanderungen (Fische, *Eriocheir* und wohl auch andere Malacostraken, z. B. Mysideen, vielleicht auch Opisthobranchier). Die biologischen Besonderheiten verteilen sich nicht wahllos auf die verschiedenen Biotope, sondern zeigen je nach den Lebensräumen charakteristische Häufigkeitsunterschiede, die eines genaueren Studiums wert sind. Aus diesem Biotopwechsel ergibt sich aber weiterhin, daß für viele Tiere die Existenz zweier oder mehrerer verschiedener Biotope in räumlicher Nachbarschaft Notwendigkeit für ihr Vorkommen ist, die Pflanzen sind im allgemeinen auf ein Biotop abgestimmt, die Tiere oft auf die Existenz eines Biotopmosaiks in einem bestimmten Raum.

Die Hauptregionen des Meeres

Als Hauptlebensräume werden seit langem unterschieden 1. Das Pelagial = Region des freien Wassers, 2. das Benthall = die Bodenfläche des Wasserbeckens. Das Pelagial besteht nur aus einem Medium (der Flüssigkeit), das Benthall liegt an der Grenzfläche bzw. dem Durchdringungsraum zweier Medien, des festen Substrats und des Wassers (vgl. Fig. 10). Der logischen Vollkommenheit gemäß müßte noch als dritter Hauptlebensraum die Grenzregion zwischen Wasser und Luft, also die Wasseroberfläche eingesetzt werden. Diese Grenzregion ist biologisch natürlich dem Benthall weit unterlegen, da es sich hier um nur eine Grenzfläche handelt, während das Benthall infolge der Durchdringung von Sediment und Wasser meist eine Grenzschicht bildet, ferner erhält das Benthall eine Fülle von Nährstoffen und Nahrung aus dem darüberliegenden Pelagial, die

Wasseroberfläche aber nur ein Minimum aus der darüberliegenden Luftschicht. Gleichwohl gibt es eine Anzahl von Organismen, deren spezieller Lebensraum die Grenzfläche Wasser—Luft ist. Die Limnologen haben sie als Neuston und Pleuston (NAUMANN 1917) bezeichnet. An Wassertieren besiedeln im Süßwasser bekanntlich diese Zone die Cladocere *Scapholeberis*, der Ostrakode *Notodromas*, die *Gyrinus*-Arten unter den Käfern, von „Lufttieren“ die Wasserwanzen *Gerris*, *Velia*, *Microvelia*, *Mesovelia*, mehrere Collembolen (*Sminthurides aquaticus*, *Podura aquatica*), sowie einige Spinnen. Auch im Meere wird diese Zone, die man als Pleustal bezeichnen könnte, von mehreren spezifischen Tierarten besiedelt. Hierher gehören zunächst mehrere auffällige ozeanische Formen, die großen Siphonophoren *Physalia* und

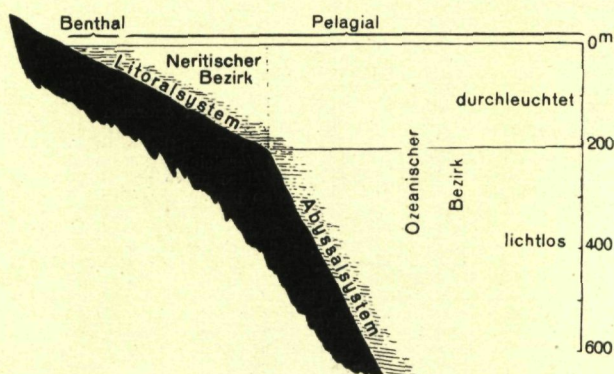


Fig. 10. Die Hauptregionen des Meeres nach Hesse 1923.

Veleva mit ihren großen Schwimmapparaten, der bei *Veleva* sogar ein Segel trägt, die Schnecke *Janthina* mit ihrem schaumigen Schwimmfloß, das auch die Eier der Schnecke trägt, sowie die Nacktschnecke *Glaucus*. Dieses marine Pleuston dringt in die Nord- und Ostsee nicht ein, die genannten Arten werden auch nicht durch biologisch ähnliche ersetzt, so daß die Oberfläche im Gebiet keine spezifischen Bewohner aufweist. Nur gelegentlich sammelt sich *Noctiluca* in größerer Zahl an der Oberfläche, oder im Watt treiben die Schnecken der Gattung *Hydrobia* gelegentlich massenhaft an der Oberfläche. Erst in Strandtümpeln tauchen wieder derartige Organismen auf, die aber vom Süßwasser aus in diese Region vordringen (*Gerris*, *Gyrinus*!). Erwähnenswert ist höchstens, daß zeitweise das Rädertier *Brachionus plicatilis* sich in Massen an der Oberfläche von Strandtümpeln anheftet.

Neuerdings wurde die Bewuchszone *Phytal* als dritter Hauptlebensraum neben Pelagial und Benthäl gestellt (REMANE 1933). Auf den ersten Blick scheint die Abtrennung eines solchen Phytals vom Benthäl überflüssig, da ja die Bewuchszone dem Bodengrund zugehört. Maßgebend für diese Trennung waren folgende Tatsachen: Für die tie-

rischen Organismen bildet der pflanzliche Bewuchs einen Lebensbezirk für sich, das unter dem Bewuchs liegende Sediment enthielt artenmäßig und nach Lebensformtypen eine völlig andere Fauna. Diese spezifische Fauna des Bodens (Benthal) ist von der des Bewuchses (Phytals) in seiner Verbreitung weitgehend unabhängig. Dieselbe Phytalfauna (etwa zwischen *Laminaria* oder *Fucus*) kann sich über Fels-, Sand-, oder Schlammboden befinden. Die Phytalfauna kann also konstant bleiben, während die darunter befindliche Benthalfauna sich mit dem Substrat vollkommen verändert, umgekehrt kann bei gleicher Benthalfauna über dieser eine Phytalfauna vorhanden sein oder fehlen. Die Unabhängigkeit beider Faunen zwingt zu einer Sonderung als Hauptlebensräume, andernfalls können die tierischen Assoziationen des Meeresbodens niemals klar gesondert werden. Schließlich ist das Phytal zwar meist räumlich an die Bodenschicht gebunden, es gibt auch treibende Pflanzenbestände, deren tierische Besiedlung durchaus der des Bodenbewuchses gleicht. Im Süßwasser gehören hierher die Lemna- und Ceratophyllum-Bestände, im Meere der Sargassum-Tang. Schwimmende Algenpolster mit dichter tierischer Besiedlung (*Gammarus*, *Idotea*, *Praunus*, *Caprella*, *Syngnathus*) enthält auch meist das Küstengebiet des Meeres, es handelt sich um vom Sturm losgerissene Algen, die längere Zeit flottieren, dann aber stranden. Die tierischen Bewohner verlassen dabei meist vor oder bei der Strandung den Algenbusch und suchen sich einen neuen auf und können sich so lange Zeit in diesem schwimmenden Phytal erhalten und z. T. wohl auch fortpflanzen. Schließlich tritt ein schwimmendes marines Phytal noch in Gestalt von Algenpolstern (*Cladophora marina*) in Strandtümpeln auf.

In Einzelfällen ergeben sich Schwierigkeiten in der Abgrenzung des Phytals vom Benthal (ebenso auch zwischen Benthal und Pelagial). Zunächst muß hervorgehoben werden, daß nicht jede pflanzliche Besiedlung Phytal ist, sondern nur Pflanzenbestände, die Lebensräume einer spezifischen tierischen Assoziation sind, d. h. alle großen bestandbildenden Pflanzengebiete, nicht aber eine zerstreute Diatomeenbesiedlung einer Schlamm- oder Sandoberfläche. Schwieriger ist die Abgrenzung gegen tierischen Aufwuchs. Auch festsitzende Tiere treten ja bestandbildend auf (siehe die Lophohelia-Bänke, Mytilus-Bänke u. a.). In diesen Fällen entscheidet die Art der Faunenbesiedlung. Die Eucratea-Bestände z. B. enthalten eine verarmte Phytalfauna, gehören also zum Phytal. Eine Mischfauna aus Phytal- und Benthaltypen zeigen die Mytilusbänke.

Die Zonierung der Lebensräume

Innerhalb der großen Lebensräume sind es abgesehen vom Salzgehalt zwei Umweltfaktoren, die starke Verschiedenheiten der biologischen Siedlung bedingen, das Substrat und die Tiefenlage. Die Verschiedenheiten des Substrates sind besonders im Benthal (Fels, Sand, Schlamm), weniger im Phytal von Bedeutung, die Tiefenlage bedingt in allen Lebensbezirken eine auffallende Zonierung, die am Meeresstrande bereits den ersten Ökologen aufgefallen ist. So wurde für diese mehr oder weniger leicht erkennbaren Zonen eine Terminologie geschaffen. Leider ergaben sich in der

Anwendung der Termini bald zahlreiche Verschiedenheiten, die auch heute noch keineswegs behoben sind (vgl. GISLEN 1930, LENZ 1928). Die Ursache für diese Unstimmigkeiten liegt in drei Tatsachen. 1. der häufigen Existenz von Übergangs- und Mischgebieten. 2. der regional verschiedenen Lage physiognomisch und systematisch gleichartiger Gebiete (Laminarien-Zone in der Nordsee bis in den Gezeitengürtel, in der westlichen Ostsee in tieferen Gebieten) und 3. in der Verschiedenheit der angewendeten Einteilungsprinzipien. Zur Grenzziehung wurden bald einfache Tiefenangaben, bald geomorphologische Daten (Abfall des Kontinentalschelfs, Schorre), bald hydrographische Grenzen (Hochwasser- oder Niedrigwasserlinie, Sprungschicht), bald biologische Bezirke (Balanus-Zone, Fucus vesiculosus-Zone) verwertet. Zweifellos ist für die Meeresforschung eine solche Grenzziehung besonders wertvoll, die gleichzeitig für die verschiedenen Betrachtungen gilt, da sich aus gleichartigen Grenzen von Umweltfaktoren und biologischen Siedlungen wichtige Schlüsse ziehen lassen. Aber es hat keinen Zweck, derartige Grenzen unter Vernachlässigung der tatsächlichen natürlichen Befunde gewaltsam zu konstituieren. Bei dem gegenwärtigen Zustand ist es daher für die Zoologie notwendig, erst einmal eine zoologisch begründete Einteilung durch Aufsuchen biologischer Grenzen oder Schwellen zu erstreben. Mit Recht schreibt EKMÁN 1935: „Die natürliche Grenze ist hier, wie in anderen ähnlichen Fällen, das Gebiet des stärksten Faunenwechsels“. Die Ermittlung dieser Grenzen ist natürlich schwierig. Es gilt nicht nur, die Schwellen in vertikaler Richtung zu ermitteln; da ja die Besiedlung auf Felsboden, Sand, Weichboden usw. total verschieden ist, muß auch die horizontale Gleichwertigkeit der in verschiedenen Bezirken (Fels, Sand) ermittelten Grenzen festgestellt werden. Schließlich ergibt sich gerade für das Gebiet der Nord- und Ostsee noch die Aufgabe, die Parallelisierung in diesen beiden durch Salzgehalt und Gezeitenausmaß so verschiedenen Meeresgebieten durchzuführen. Es bedarf keiner Erwähnung, daß die Klärung dieser Aufgaben noch weit von einem Abschluß entfernt ist, es werden daher doch noch die in der zoologischen Ökologie allgemein verbreiteten Zoneneinteilungen verwendet, deren weitgehend provisorischer Charakter jedoch nicht vergessen werden darf. Derartige Zonen sind das Litoral, Sublitoral, Profundal, Archibenthal, Abyssal. Von diesen Zonen ist das Litoral in seiner Ausdehnung und Begriffsanwendung so verschiedenartig, daß eine Unterteilung des Gebietes selbst in einem provisorischen Zonensystem schon lange als notwendig erkannt ist. (Geschichtliche Notizen über die Zoneneinteilung siehe bei GISLEN 1930, MURRAY und HJORT 1912, FLATTELY und WALTON 1922, eine übersichtliche Darstellung über die entsprechende Terminologie in der Limnologie hat F. LENZ 1928 gegeben.)

1. Epilitoral. Nähern wir uns vom Landgebiet dem Meeresstrand, so begegnet uns eine spezifische Meeresstrandfauna bereits in einem Gebiet, das oberhalb jeder Überflutung liegt. Gleichwohl ist es nicht völlig der Salzwassereinwirkung entzogen, da das im Brandungsgebiet fein zerstäubte Seewasser in Form feinsten Tröpfchen bis in dieses Gebiet getragen wird. Die Fauna des Epilitorals ist eine typische

Landfauna, sie besteht fast ausschließlich aus Arthropoden, besonders Insekten.

2. Supralitoral. Das Supralitoral steht bereits unter dem Einfluß des Seewassers, aber dieses dringt nicht im regelmäßigen Gezeitenrhythmus, sondern bei gelegentlicher Überflutung oder durch Spritzwasser in das Gebiet ein. Zusammen mit dem Eulitoral ist das Supralitoral das Gebiet größter Milieugegensätze. Zoologisch ist das Gebiet noch durch eine Fauna charakterisiert, die ganz überwiegend aus Landtieren, speziell Arthropoden besteht. Die Tiere sind demgemäß während der Trockenlage aktiv, gegenüber der Überflutung zeigen sie biologische Anpassungen, die das Überstehen kurzfristiger Überflutungen ermöglichen. Vereinzelt dringen, besonders am Felsgestade, bereits Tierformen ein, die nur bei Wasserbedeckung aktiv sind (einzelne Balaniden) oder amphibisch sind (*Litorina neritoides*).

3. Eulitoral. Das Gebiet der Gezeiten. Ursprünglich ist der Name Litoral für diese Zone geprägt worden, spätere Autoren haben aber in wechselndem Maße die untere Grenze des Litorals ins eigentliche Meer verschoben (bis 30—40, ja bis 300—400 m Tiefe). Die Grenzen lassen sich nicht einfach durch die Mittel-Hochwasser und Mittel-Niedrigwasserlinie festlegen, sondern umfassen die Lebensgemeinschaften, die auf den periodischen Wechsel zwischen Trockenliegen und Überflutung eingestellt sind. Gegenüber dem Supralitoral liegt die Grenze bei der Umschlagsregion von einer vorwiegenden Wasserfauna zu einer vorwiegenden Landfauna, eine Grenze, die meist deutlich erkennbar ist.

4. Sublitoral. Mit dem Sublitoral beginnt das eigentliche Meeresgebiet, seine obere Grenze liegt in den Regionen, in denen gelegentliches Trockenfallen biologisch zerstörend wirkt. Gegen die tiefer liegenden Zonen sind die Grenzziehungen bisher weniger scharf. Im allgemeinen wird in der Meeresforschung die Zone hierzu gerechnet, die Pflanzenbestände trägt. Gemeint sind dabei wirkliche Bestände im Sinne eines Phytals, nicht Diatomeenüberzüge u. dergl. Nach GISLEN ist wenigstens auf Felsboden der Umschlag von vorwiegend pflanzlicher Besiedlung zu den Beständen festsitzender Tiere recht deutlich. Schwieriger ist aber die Grenzziehung auf Sand- und Weichböden. GISLEN möchte hierfür die untere Grenze der Zostera-Wiesen verwenden. Das ist unmöglich, denn an vielen Stellen liegt auf kiesigem oder schalenreichem Boden unter der Zosteraregion eine Rotalgenregion, deren Bestände durchaus denen des Sublitorals an Felsküsten gleichen, also nicht aus dem Sublitoral ausgeschaltet werden dürfen. Da nun Sand- und Weichböden fast stets auf eingelagerten Festkörpern (Steinen, Schalen) eine Epibiose aus festsitzenden Algen und Tieren enthält, läßt sich bei dieser in gleicher Weise die Umschlagsregion von vorwiegender Pflanzenbesiedlung zum Gebiet der sedentären Tiere feststellen und so die Grenze des Sublitorals festlegen. Aber diese Grenze gilt nur für das Phytal und die Epifauna, die sich im gleichen Areal befindliche Benthalfauna des Sandes und Weichbodens zeigt nach unserer bisherigen Kenntnis keine Grenze oder Schwelle an dieser Zone. Das ist leicht verständlich, die Pflanzensiedlung ist in erster Linie vom Licht ab-

hängig, der obengenannte Umschlag also durch die Lichtintensität bestimmt; das zeigt auch die Tatsache, daß sich in lichtarmen Spalten oder Höhlen das Herrschaftsgebiet der sedentären Tiere bis zum Eulitoral erstrecken kann, so daß das Sublitoral ausfällt. Für die Tierwelt des Sand- und Weichbodens ist die Lichtintensität von untergeordneter Bedeutung, hier sind die noch vorhandenen Wasserbewegungen, sowie die im Vergleich mit den Tiefenzonen beträchtlichen Temperaturschwankungen von größerer Bedeutung.

Übrigens wird der Terminus Sublitoral in der Limnologie von manchen Autoren (THIENEMANN, WESENBERG-LUND) nicht für die Pflan-

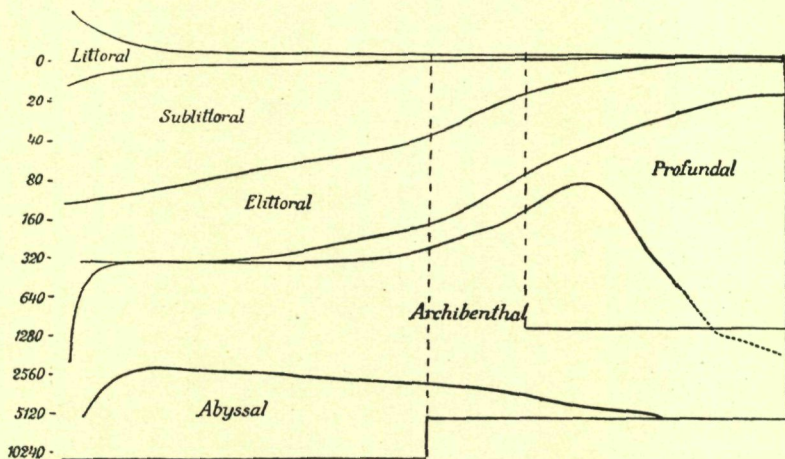


Fig. 11. Verschiedene Ausbildung der Regionen (Zonen) im Gebiet des Einflusses der offenen See (links) und in Gebieten ruhigeren Wassers. Das kleine Quadrat rechts veranschaulicht die Verhältnisse in Fjorden. Links Tiefenangabe in m. — Nach GISLEN 1930.

zenbestandszone, sondern für die nach unten anschließende pflanzenbestandsfreie Zone verwendet.

5. *Elitoral*. Diese Zone hat für die zoologische Ökologie nur geringe Bedeutung. Seine untere Grenze wird meist mit dem Aufhören der autotrophen Mikroflora (Diatomeen) angesetzt, ist also botanisch definiert (vgl. GISLEN). Sie liegt etwa bei 200–400 m Tiefe. GISLEN vermutet, daß sich auch gewisse zoologische Umstellungen an dieser Grenze befinden werden und möchte die reichen Schwamm-Assoziationen dieser Zone zuteilen.

6. *Profundal*. Die Limnologie bezeichnet mit Profundal das gesamte typische pflanzenleere Tiefengebiet. Im Meere wird nur gelegentlich eine beschränkte Zone mit diesem Namen belegt, GISLEN versteht darunter die in Fjorden und Stillwassergebieten unter dem Elitoral, aber in mäßig tiefem Wasser liegenden Gebiete, deren Sedimente vorwiegend aus abgestorbenen Pflanzenresten bestehen. Zoologische Charakterisierung noch unklar.

7. Archibenthal. Mit dem Archibenthal beginnt die große umfangreiche Tiefenregion des Meeres. Da sie faunistisch sich ziemlich deutlich in eine obere und eine untere Tiefenfauna trennen läßt (vgl. EKMAN 1935), werden auch zwei Tiefenzonen unterschieden. Das Archibenthal beherbergt die obere Tiefseefauna. Die für die Tiefseefauna charakteristischen Milieuverhältnisse — konstante tiefe Temperaturen, konstanter Salzgehalt, Nahrung vorwiegend tierischer Herkunft — sind hier bereits vorhanden, das Sediment ist vorwiegend terrigener Herkunft. Die obere Grenze fällt ungefähr mit dem Beginn des Abfalls der Kontinentalsockel zusammen.

8. Abyssal. Regionen der unteren Tiefseefauna, Boden vorwiegend mit planktogenen Sedimenten.

Die Tiefenlage und Entwicklungsbreite der einzelnen Zonen ist in der offenen See und in stillen Buchten weitgehend verschieden. Das zeigt das von GISLEN entworfene Diagramm (Fig. 11).

Substrat und Tiefenlage (Zonenlage) sind die beiden für die tierische Besiedlung in erster Linie bestimmenden Faktoren. Die Verschiedenartigkeit innerhalb dieser Faktoren ist im Tiefengebiet gering, im Strandgebiet enorm. Wir finden also, wenn wir von der Tiefe zum Strandgebiet vorschreiten, einen Übergang von großen einheitlichen Coenosen zur mosaikartig in zahlreiche Coenosen aufgesplitterte Gebiete.

Beziehung der Organismen zum Substrat. Sessile und vagile Tiere

Die Meerestiere zeigen ja in der Fähigkeit der Ortsbewegung eine reiche Mannigfaltigkeit vom schnell schwimmenden Fisch oder Wal bis zum festsitzenden, völlig unbeweglichen Schwamm. Zwischen die Extreme vagil-sessil schalten sich eine Reihe biologischer Übergangsformen ein, die als hemisessil bezeichnet werden. Da diese Lebensformtypen ökologisch wichtig sind, seien sie hier kurz charakterisiert.

I. Sessile Tiere. Als Kennzeichen der sessilen Tiere werden meist angeführt: Festheftung an das Substrat und Unfähigkeit zu aktiver Ortsbewegung. Beide Kriterien decken sich jedoch nicht völlig, da es Tiere gibt, die unfähig zu aktiver Fortbewegung sind, ohne festgewachsen zu sein. Hierher gehören z. B. im Boden verwurzelte (*Rhizocrinus*) oder feststeckende Arten (*Virgularia*), auf dem Substrat oder in ihm festliegende Arten, wie z. B. manche Heliozoen, Foraminiferen, Muscheln wie erwachsene *Mya arenaria*, Pholadiden u. a. Hier ist als Hauptkriterium der Mangel an Fortbewegung gewählt, so daß alle die erwähnten Fälle den sessilen Tieren eingereiht werden. Es muß dabei ferner berücksichtigt werden, daß wohl nie alle Entwicklungsstadien „sessil“ sind, meist ist es nur das erwachsene Tier, die Larven bzw. Jugendstadien sind dann freischwimmend, selten ist ein Larvenstadium allein sessil (Comatula-Larve von *Antedon*), ferner kann Bewegung innerhalb eines festen Röhrenbaues, den das Tier aber nicht verlassen kann, nicht als Ortsbewegung gelten (manche Polychaeten). Eine Schwierigkeit bei dieser umfassenden Definition der Sessilität entsteht dadurch, daß man bewegungsunfähige pelagische Tiere wie z. B. Radiolarien z. T. (vgl. S. 208), Foraminiferen, Polypen wie *Margelopsis* als sessil bezeichnen müßte. Besser wäre daher die

Bezeichnung „akinetische Tiere“, doch erscheint eine Änderung des eingebürgerten Ausdrucks „sessil“ untunlich, daher werden hier nur die genannten Plankter als akinetisch bezeichnet (vgl. auch HENSCHEL 1939).

a) *Fixosessile Tiere*. An das Substrat festgeheftet, indem Teile der Tiere mit diesem fest verbunden erscheinen. Derartige fixosessile Tiere sind für den Lebensraum des Meeres besonders charakteristisch, da sie im Süßwasser nur in ganz beschränktem Maße auftreten. Während im Süßwasser die sessile Makrofauna bei uns nur durch wenige Vertreter der Porifera und Bryozoa vertreten ist und lediglich die Mikrofauna eine größere Anzahl sessiler Tiere aufweist (unter den Ciliaten die Vorticelliden, speziell die *Cothurnia*-Arten, und Acineten, unter den Metazoen lediglich Rotatorien wie die Flosculariacea und Collothecacea z. T.), sind im Meere die artenreichen Gruppen wie die Porifera, Hydrozoa, Anthozoa, Kamptozoa, Bryozoa, Brachiopoda, Cirripedia ganz oder überwiegend sessil, außerdem stellen die Polychaeten zahlreiche, die Echinodermen und Muscheln einige Arten. Insgesamt dürfte die Artenzahl sessiler Tiere im Meere ca. 50mal so groß sein als im Süßwasser. Eine Erklärung für diesen eigenartigen Unterschied können wir noch nicht geben. Man könnte daran denken, daß die Pflanzen, auf denen ja ein wesentlicher Teil der sessilen Tiere lebt, im Meere z. T. ausdauernder sind und manche Arten wenigstens in einzelnen Teilen jahrelang ausdauern und so einen lange Zeit konstanten Lebensraum bieten, während die pflanzlichen Teile im Süßwasser einem raschen Verfall unterliegen und daher nur kurzlebige und mit Dauerstadien ausgerüstete Arten, wie es ja Protozoen, Rädertiere und die Bryozoen z. T. sind, beherbergen können (ausdauernde Teile finden sich ja nur im Boden, z. B. Rhizome von Nymphaeaceen oder im Eulitoral, z. B. Schilfstengel.) Gegen diese Erklärung spricht aber 1. die Tatsache, daß Süßwasserpflanzen, die ins Brackwasser vordringen (z. B. Potamogeton), dort sofort mit sessilen Tieren bedeckt sein können (*Cordylophora*, *Membranipora crustulenta*), 2. daß die Besiedlung des Felsbodens, der ja gleichfalls ein Substrat für sessile Tiere darstellt, diesen Unterschied zwischen Meer und Süßwasser in noch schärferer Art zeigt. Wir müssen also vorläufig die viel intensivere Besiedlung des Meeres durch sessile Arten als Tatsache hinnehmen, ohne eine Erklärung geben zu können.

Die sessilen Tiere treten im Meer in zahlreichen Wuchsformen auf, die GISLEN 1930 klassifiziert hat. (Die Einteilung ist für Pflanzen und Tiere gemeinsam aufgestellt, auch für die nicht sessilen, und gibt ein erstes Mittel für habituelle Charakterisierung.) Hier seien die für uns wichtigen Gruppen angeführt.

I. *Crustida*. 1. *Eucrustida*. Inkrustierende Arten, die flach das Substrat überwachsen. Hierher gehören viele Porifera, Bryozoen (*Membranipora*, *Alcyonium polygum*, *Cribritina* u. a.), Tunicaten, wie *Botryllus**, *Didemnum*, Hydrozoen, wie *Hydractinia*. GISLEN zählt hierher nicht nur die genannten koloniebildenden Tiere, sondern auch solitäre, flach dem Substrat aufliegende Arten, wie die Muschel *Anomia*, den Brachiopoden *Crania* und, was bedenklicher erscheint, die Polychaeten *Spirorbis* und *Thelepus*. — 2. *Torida*. Klumpenförmige Arten. Schwämme wie *Mycale*, *Godia*, massive Korallen, *Sabellaria* unter den Polychaeten, *Sydnium* unter den Tunicaten (hier nennt GISLEN auch *Botryllus*). — 3. *Mammida*. Warzenförmig. Balaniden. — 4. *Digitida*. Fingerförmige Wuchsform. Einige Schwämme (*Sycon*, *Euplectella*), Monascidien (*Ciona* u. a.).

*) Wird von GISLEN zu den *Torida* gestellt.

II. *Corallida*. Stiel- bis baumförmig. Skelett mehr oder weniger entwickelt. A. Skelett entwickelt, meist Innenskelett. — 1. *Dendrida*. Baum- oder strauchförmig. Schwämme (*Axinella*), Hydrocorallina, Anthozoen (*Lophohelia*, *Madrepora*, *Stenogorgia*, *Alcyonium*, *Isis*), Bryozoa (*Hornera*, *Smittia*). — 2. *Phyllida*. Blattförmig, Schwämme (*Phakellia*), Anthozoen (*Rhipidogorgia*), Bryozoen (*Lepralia foliosa*, *Flustra*). — 3. *Umbraculida*. Schirmförmig. Schwämme (*Tragostia*), einige Korallen. — Feder-Form. *Pennatula*, *Funiculina*. — 5. Ruten-Form. *Veretillum*.

B. Chitinäses Außenskelett. Schlanke und zarte Formen. 1. Baum- oder Strauchform. Viele Hydroiden (*Eudendrium*, *Laomedea lovei* u. a.), manche Bryozoen (*Eucratea loricata*). — 2. Federförmig. *Plumularia*, *Sertularia*. Hier müßte noch die Gruppe stolonial kriechender Formen angefügt werden, die keine buschförmigen Teile, sondern nur meist kurze Einzeltiere oder sich nicht frei erhebende Tiergruppen tragen. Derartige mit dünnen Achsen kriechende sessile Tiere finden wir unter den Hydroiden (*Grammaria serpens*, *Calycella*, *Laomedea johnstoni* u. a.) als auch unter den Bryozoen (*Bowerbankia*, *Valkeria* u. a.) und Kamptozoa (*Pediciellina*). Sie besiedeln vorwiegend Pflanzen oder kriechen an anderen sessilen Arten empor (*Calycella*). Weiterhin wäre die rasenartige Wuchsform hervorzuheben (Hydroidpolyphen, wie *Clava*, Bryozoen, wie *Triticella*).

Die Gruppe III enthält nur Pflanzen. IV. *Radiida*. Strahlen-Form. Actinien, Fungiden, Crinoiden, Sabelliden. V. *Valvula*. Zweiklappenform. Muscheln (*Lamellibranchiata*) und Brachiopoda. Die übrigen Klassen enthalten vagile Tiere und sind noch unbefriedigend.

So „oberflächlich“ eine derartige Gruppierung zunächst erscheint, so ist sie doch für eine habituelle Charakterisierung von Coenosen ebenso wichtig wie die Begriffe „Baum, Strauch, Liane“ für die Vegetationskunde.

Die Verbindung der fixosessilen Tiere mit dem Substrat erfolgt fast stets durch das Außenskelett der Tiere. Bei den Hydrozoen durch das chitinige Periderm, selbst bei dem Scyphopolyphen wird zunächst eine Chitinhautplatte gebildet, bei den Tunicaten mit dem Mantel, den Balaniden mit der Kalkschale, den meisten Muscheln mit einer Schalen- seite, auch Protozoen wie Foraminiferen, *Folliculina* usw. Nur selten, z. B. bei der an der Grenze von fixosessil und vagil (hemisessil) stehenden *Mytilus* durch spezifische Haftsekrete (Byssusfäden). Die erste Fixierung der freischwimmenden Jugendstadien erfolgt jedoch fast stets durch besondere Haftsekrete (Balaniden, Tunicaten), auch die später mit der Schalenfläche angewachsenen Muscheln heften sich zunächst durch Byssussekret an (*Anomia*), auch die Bryozoen machen hiervon keine Ausnahme, die Bezeichnung des larvalen Haftorgans als Saugnapf ist unzutreffend (vgl. Teil VII c, S. 36).

Die Festhaftung erfolgt bei auffallend zahlreichen Gruppen mit der oralen Seite, z. T. mit dem Larvalmund selbst (Porifera, *Tjalfjella*, Cirripedia, Tunicata, Kamptozoa u. a.).

Die strukturellen Sondercharaktere der fixosessilen Tiere sind mehrfach behandelt (LANG 1888, HESSE 1924), so daß sie hier nur stichwortartig erwähnt werden: Rückbildung der Lokomotionsorgane, der Sinnesorgane (speziell Lichtsinnesorgane) Vereinfachung des Nervensystems (Tunicata, Bryozoa), Neigung zu Radiärsymmetrie speziell des Vorderendes, häufige Bildung von Endo- und Exoskeletten, bei Röhrenskeletten Aufbau eines Verschlußapparates für die vordere Röhrenöffnung aus radiären Falten (Hydrozoen wie *Campanulina*, ctenostome Bryozoen) oder in Form eines echten Deckels (Operculum der Bryozoa, Serpulida, Sertulariden u. a.), Verlagerung von Mund und After (wenn vorhanden) an die freie Seite (Crinoidea, Tunicata, Bryozoa, Kamptozoa) oder Ausbildung einer drüsigen Wimperrinne am Körper, die den Kot nach dem freien Ende führt (Serpulidae, Sabellidae), häufiges Auftreten von Koloniebildung (Hydrozoa, Anthozoa, Bryozoa, Kamptozoa, Tunicata) oder kolonialen Konglomeraten (Poly-

chaeten wie *Sabellaria*, *Filigrana*, *Chaetopterus*), bei röhrenbauenden Formen oft Beschränkung von Respirations- und Exkretionsorganen auf das Vorderende.

b) rhizosessile Tiere. Die fixosessilen Tiere sind in ihrem Vorkommen an ein festes Substrat gebunden, sessile Tiere besiedeln aber auch die Weichböden, z. B. die Schlammböden der Tiefsee, sie sind meist rhizosessil, d. h. sie sind im Untergrund durch ein wurzelartiges Geflecht (die Crinoide *Rhizocrinus*, Cnidarier wie *Corymorpha*, Ascidien wie *Cnemidocarpa rhizopus*, der Brachiopode *Chlidonophora*) oder durch divergierende Nadeln (manche Porifera) verankert oder durch einen basalen Stiel in den Weichboden eingepfählt (manche Porifera, Pennatularen, unter den Anthozoen kann bei Nephthyiden der Ankerstiel schraubig gedreht sein). Dieser ökologische Typ der sessilen Tiere bevorzugt, wie erwähnt, die Tiefsee bzw. das Küstenabyssal, er tritt daher in unserem Gebiet nur selten auf, ich nenne die Crinoide *Rhizocrinus*, unter den Anthozoen führt *Anthomastus grandiflorus* z. T. diese Lebensweise (vgl. C. III a 230). Die mit ihrem Stiel in den Weichboden eingepfählten Pennatularen, die auch im flachen Gebiet vordringen, haben noch geringe Ortsbewegungsfähigkeit und stehen an der Grenze zwischen rhizosessilen und hemisessilen Tieren.

c) Liberosessile Tiere. Die Tiere gehen keine feste Verbindung mit dem Substrat ein, auch nicht durch eine Schale oder Röhre, sie liegen also frei auf dem Substrat, ohne die Fähigkeit zu aktiver Fortbewegung zu haben, sie sind also „Lieger“. Hierher manche auf der Oberfläche des Substrats liegende Foraminiferen, das wohl ebenso lebende schalenförmige Bryozoon *Selenaria* (vgl. S. VII a 10), häufiger treten derartige Formen im Substrat eingegraben auf (erwachsene *Mya arenaria*, Bohrmuscheln).

II. Hemisessile Tiere. Hemisessil sind Tiere, die durch eine Haftfläche, durch Spinn- und Klammerorgane, durch eine Wohnröhre oder eingegraben ins Substrat längere Zeit an einen Ort gebunden sind und in dieser Lage Nahrung aufnehmen, ohne diese vorher durch Ortsbewegung aufgesucht zu haben. Im Gegensatz zu den sessilen Tieren haben die hemisessilen noch die Fähigkeit zu freier Fortbewegung, betätigen diese aber nur als Fluchtreaktion (hierher ist auch die Entfernung aus ungünstigen Milieuverhältnissen wie O₂-Mangel zu rechnen) und z. T. in der Fortpflanzungsperiode beim Aufsuchen der Geschlechter.

In der Art der Bindung an das Substrat finden sich Parallelen zu den Typen der sessilen Tiere. Bindung durch eine verfestigte Röhre ist sehr verbreitet (tubicole Arten), sowohl in Sand, wie in Schlamm und an Pflanzen. Sie findet sich besonders bei Polychaeten, z. B. Terebelliden, Sabelliden. Spioniden u. a., Amphipoden, aber auch bei Cnidariern (*Acaulis* unter den Hydrozoen, *Edwardsia*, *Peachia*), Muscheln (*Solen*) und in schwachem Maße bei Echinodermen (*Echinocardium*). Bei Ortswechsel verlassen die hemisessilen Röhrenbewohner ihre Röhre. Festheftung durch ein Haftsekret ist bei Cnidariern (*Protohydra*, *Hydra*, Lucernaridea, bei Rädertieren wie *Testudinella*, die sich während des Strudeln mit den Klebdrüsen ihres Fußes festheften und bei dem

Bryozoon *Monobryozoon* vorhanden. Auch die Aktinien mit ihrer Fußscheibe können hierher gerechnet werden. Eigenartig ist das bekannte Verhalten der Vorticelliden, die normalerweise durch ihren Stiel fest angewachsen sind, bei Ortsveränderung lösen sie sich von ihrem Stiel und bilden einen neuen Wimperkranz (die Vorticelliden sind also hemisessil, nicht sessil). Als neuer Typ der Festheftung kommt bei hemisessilen Formen das Anklammern hinzu, wie wir es z. B. bei Caprelliden finden. Rhizohemisessile Tiere sind selten, hierher die fast sessilen Pennatularen, dagegen treten „liberohemisessile“ Formen, also einfache „Lieger“ in größerer Zahl auf, hierher gehören die Mehrzahl der Muscheln, manche Amphipoden (*Bathyporeia*).

In den strukturellen Besonderheiten zeigen die hemisessilen Tiere, besonders die tubicolen, starke Annäherung an die sessilen.

III. Vagile Tiere. Auf die verschiedenen Bewegungsformen der marinen vagilen Tiere kann hier nicht eingegangen werden. Erwähnt sei nur der Typ der „haptischen“ Tiere, da diese Haftorgane besitzen, mit denen sie sich zeitweilig festheften, und so gewisse Übereinstimmung mit hemisessilen Tieren zeigen. Während aber diese bei der Nahrungsaufnahme sessil, nach Störung vagil sind, verhalten sich die haptischen Tiere umgekehrt, sie sind bei der Nahrungssuche vagil, heften sich aber nach Störung an die Unterlage fest (vgl. S. 54). Bei ihrer Fortbewegung bleiben auffallend zahlreiche Wassertiere an ein festes Substrat gebunden (reptovagile Tiere), während andere sowohl auf dem Substrat kriechen wie im Wasser freischwimmen können (bivagile Tiere).

Die Fauna des Benthals

Die Fauna des Benthals weist regional sehr starke Verschiedenheiten auf, viel stärkere als Pelagial und Phytal. Ein genaueres Studium zeigt, daß diese Unterschiede in erster Linie durch die Bodenbeschaffenheit bedingt sind, in zweiter Linie durch Tiefenlage und Salzgehalt. Die Region der Gezeiten bzw. der unregelmäßigen Wasserbedeckung erhält natürlich eben durch diesen Wechsel der Wasserbedeckung eine starke Sondernote. Die für die ökologische Betrachtung wichtigsten Bodenarten sind Weichboden (Schlamm), Sand und Felsboden.

Sandfauna

Der Sandboden nimmt im Gebiet der Nord- und Ostsee eine relativ größere Fläche ein, als in den meisten anderen Meeren. Es ist dies durch den Flachmeercharakter und die Geschichte bedingt; das noch junge Meer arbeitet einen sandreichen Diluvialboden auf, die Wasserbewegung entfernt dabei in vielen Regionen fast alle feineren Partikel und verhindert gleichzeitig eine neue Sedimentation von Sinkstoffen. Biologisch identisch mit dem Sandboden ist der Schill, Bruchschill, Schell). Er besteht aus stark zertrümmerten Schalenresten, besonders von Mollusken und Echinodermen, die sich in bestimmten Rinnen zur Bildung einer Bodenschicht anhäufen. Material und Entstehung des Schills weicht also von dem des Sandes vollkommen ab, gemeinsam ist beiden die Struktur (locker gehäuftes kleines Festmaterial) und die wenigstens zeitweise intensive Wasserbewegung an der

Oberfläche, und gerade diese Faktoren sind für die tierische Besiedlung bestimmend.

Für die tierische Besiedlung bietet der Sand drei Strukturbezirke: 1. die Oberfläche des Sandes, 2. das zwischen den einzelnen Sandkörnern bzw. Schillstückchen befindliche wassererfüllte Lückensystem (Porenwasser). Diese beiden Lebensräume sind durch die Struktur des Sandbodens bereits gegeben, sie können ohne Störung dieser Struktur von den Tieren besiedelt werden. Da die Einzelteile des Sandes aber verschiebbar sind, ist der Bau von Wohnräumen, Röhren und Gängen durch die Tiere selbst möglich, diese bilden den 3. biologisch entstandenen Wohnbezirk im Meeressande. Die bei weitem größte Artenzahl enthält das Lückensystem. Die diesen Raum besiedelnde Fauna sei als *Mesopsammon* bezeichnet (= Fauna des Lückensystems REMANE 1933, interstitial fauna. NICHOLIS 1935). Sie enthält in der westlichen Ostsee noch ca. 200 Arten, in der Nordsee ist die Zahl sicher noch höher. Die eigenartige Tierwelt dieses Raumes ist erst in neuerer Zeit eingehend bearbeitet worden und hat zu zahlreichen überraschenden Entdeckungen geführt. Das Mesopsammon enthält unter den Protozoen eine Reihe charakteristischer Foraminiferen (vgl. RHUMBLER 1938) und Ciliaten (vgl. KAHL 1933), unter den Metazoen gehören in diese Kategorie eine Fülle eigenartiger Turbellarien (vgl. MEIXNER 1929, 1938), unter ihnen überwiegen die Kalyptorhynchier und die Otoplaniden. Die U. O. der Schizorhynchier ist mit mehreren Familien nahezu vollkommen auf diesen Lebensraum beschränkt, desgleichen die Familie der Gnathorhynchidae, Ethmorhynchidae u. a. Relativ zahlreich sind auch die acölen Turbellarien. Unter den Gastrotrichen ist die Ordnung der Macrodasyoidea auf das Lückensystem des Meeressandes beschränkt (Ausnahme 1 euryöke Art), von den Chaetonotoidea die Familie der Xenotrichulidae. Die Nematoden und Rotatorien stellen zwar eine Reihe charakteristischer Arten, aber keine geschlossenen systematischen Gruppen. Unter den Anneliden sind die sog. Archanneliden mit *Polygordius*, *Protodrilus*, *Diurodrilus*, *Trilobodrilus*, *Nerillidium* echte Bewohner des Lückensystems, die Polychaeten sind relativ wenig vertreten, desgleichen die Oligochaeten (hier jedoch *Michaelsena* eine wichtige Gattung). Die Nemertinen sind wenig zahlreich (*Procephalothrix*, *Arenonemertes*). Sehr zahlreich sind die Copepoden vertreten, und zwar mit einer Reihe charakteristischer Gattungen (*Paramesochra*, *Evansula*, *Psammastacus*, *Arenopontia*, *Remanea* u. a.), in mittlerer Artenzahl treten die Ostrakoden auf (typische Gattungen *Psammocythere*, *Microcythere*, *Microxestoleberis*, *Parapolycope*). Alle übrigen Tiergruppen stellen höchstens vereinzelte, aber oft sehr abweichende Arten zu dieser Fauna, die Cnidaria die Meduse *Halammohydra*, die Bryozoen die solitäre Art *Monobryozoon*, die Tardigraden die Gattungen *Batillipes* und *Actinarctus* (SCHULZ 1935), die Gastropoden die Gattungen *Philinoglossa*, *Microhedyle* (vgl. HERTLING 1930), sowie *Caecum glabrum*.

Entsprechend der Eigenart des Lebensraumes zeigen die Bewohner der Sandlücken eine Reihe von strukturellen und biologischen Besonderheiten, die durch die Raumverhältnisse und durch die häufige Umlagerung des Sandes bedingt sind. Eine notwendige Folge der engen

Raumverhältnisse ist die auffallend geringe Körpergröße der Bewohner. Viele Metazoengruppen erreichen in ihren mesopsammen Vertretern die geringsten Größenwerte, so die Medusen (*Halammohydra*), Anneliden (*Diurodrilus*, *Nerillidium*), Nemertinen (*Arenonemertes*) usw. Auch ein Vergleich der Durchschnittswerte gleicher Tiergruppen in verschiedenen Lebensräumen ergibt für die Sandbewohner einen besonders niedrigen Wert (Zahlenangaben bei REMANE 1933, KUNZ 1935). So fand KUNZ für die stenöken Copepoden der Kieler Bucht folgende Durchschnittslängen: Sandbewohner 0,51 mm, Weichboden 0,83 mm, Phytal 0,73 mm, Pelagial 1,39 mm. Die von NICHOLLS 1935 beschriebenen Sandcopepoden ergeben sogar nur eine Durchschnittslänge von 0,41 mm. Die Durchschnittslänge der von KLIE bearbeiteten Ostrakoden des Mesopsammon beträgt nur 3,2 mm (Variationsbreite 0,25 bis 4,5 mm). Die Durchschnittswerte sind natürlich innerhalb der Sandformationen je nach der Korngröße des Sandes verschieden. So beherbergt z. B. der Bruchschill bei Helgoland und auch der grobe Amphioxussand viel größere mesopsamme Arten als die Mittelsande der Kieler Bucht; in dem gröberen Sande der Otoplanenzone der Kieler Bucht liegt die Durchschnittslänge des Mesopsammons wieder höher.

Nach den ersten Untersuchungen schienen unter der Fauna des Lückensystems wie überhaupt in der Sandfauna sessile Arten vollkommen zu fehlen (REMANE 1933). Als plausibler Grund hierfür ergab sich die häufige Umlagerung der oberen Sandschichten im natürlichen Lebensraum, die mit echt sessiler Lebensweise schwer vereinbar ist. Inzwischen wurde aber in den großporigen Gebieten des Schills und des Amphioxus-Sandes bei Helgoland eine sessile Fauna des Mesopsammon gefunden, die allerdings nur aus Foraminiferen besteht (RHUMBLER 1938). Die Arten zeigen eigenartige Anpassungserscheinungen an das Biotop des Rollsand, wie RHUMBLER gezeigt hat. Es handelt sich meist um sehr kleine, flache uhrschalenartige Formen, die der Oberfläche der Sandkörner angeschmiegt sind, ohne mit ihren Seitenrändern über das Sandkorn hervorzuragen. Die Schalen sind an dem Sandkorn mit einer plastischen Puffersubstanz festgeheftet, die seitlich die Schalen überragt, aber sie auch unterlagert, gelegentlich sogar umhüllt, so daß sie bei auftreffenden Stößen wie ein Schutzkissen wirkt. Die Schale ist wenig oder gar nicht verkalkt, sie zeigt bei manchen Arten eigenartige Randversteifungen. Zu diesen gepufferten Arten der Sandfauna gehören z. B. *Earlmyersia*, *Remaneica*, *Trochamina squamata* (mehrere Formen), *T. plana*, *T. ochracea*, *Spirillinoidea circumcinctus*, *Causia injudicata* u. a.

Hemisessile Arten fehlen im Mesopsammon nahezu vollkommen. Der stark euryöke Polychaet *Fabricia sabella* ist zwar gelegentlich im Mesopsammon anzutreffen, doch gehört er biologisch zu den röhrenbewohnenden Arten. Am ehesten könnte hierher das Bryozoon *Mono-bryozoon ambulans* (Fig. 13) gerechnet werden, das sich aber bei der Nahrungsaufnahme anscheinend an der Oberfläche des Sandes aufhält und dann durch die mit seinen Haftfortsätzen fest verbundenen Sandkörner zu den röhrenbauenden Arten überleitet.

Unter den vagilen Arten treten die haptischen Tiere im Lückensystem des Sandes auffallend hervor. Die ganz außergewöhnliche Fähigkeit vieler Tiere, sich bei Beunruhigung an die Sandkörner festzuheften, fällt ja jedem Beobachter der Mikrofauna des Sandes zuerst auf. Die Festheftung erfolgt ganz vorwiegend durch Klebdrüsen, ist also ein Festkleben. Häufig sind die Drüsenporen auf Papillen (Haftpapillen) oder auf stärker kutikularisierten Röhren (Hafttröhrchen) gelegen. Derartige Haftorgane (Fig. 12) finden wir bei dem Tardigraden *Batillipes*, den Gastrotreichen und Rotatorien des Sandes, den Archianneliden *Diurodrilus*, bei Otoplaniden und Ciceriniden unter den Tur-

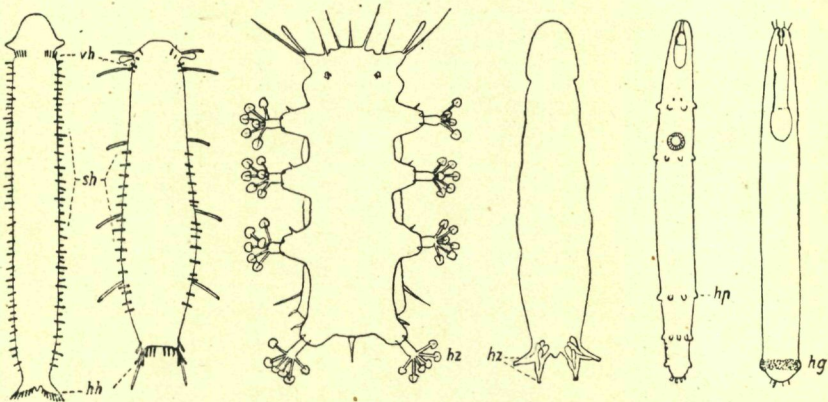


Fig. 12. Ausbildung von Haftapparaten bei verschiedenen Tieren des Mesopsammon. Von links nach rechts: *Turbanella cornuta* (Gastrotrich); *Thaumastoderma heideri* (Gastrotrich); *Batillipes minus* (Tardigrad); *Diurodrilus minimus* (Archiannelid); *Cicerina remanei* (Turbellar, Eukalyptorhynchier); *Rhinepera remanei* (Turbellar, Schizorhynchier). — hg Haftgürtel; hh hintere Hafttröhrchen; hp Kränze von Haftpapillen; hz zehenartige Haftorgane; sh seitliche Hafttröhrchen; vh vordere Hafttröhrchen. — Nach REMANE 1933.

bellarien (vgl. MEIXNER S. IV, 6 b 134), *Rhabdogaster* unter den Nematoden. Oft stehen mehrere Hafttröhrchen auf besonderen Fortsätzen, besonders am Hinterende. Verbreitet sind ferner Haftflächen. Auch hier wird die Anheftung durch Drüsensekrete bewirkt, die Drüsen bedecken aber ganze Flächen, besonders oft das Hinterende (viele Turbellaria, z. B. *Gastropharynx*, *Haplopharynx*, *Adenorhynchus*, viele Kalyptorhynchier, vgl. MEIXNER S. IV b), bisweilen aber die gesamte Körperoberfläche (*Coelogygnopora gigas*, *Protodrilus chaetifer*, *Pr. symbioticus* u. a.). Zwischen den Haftpapillen und den Haftfeldern stehen als Zwischentyp gürtelartig angeordnete Drüsenflecken, wie sie manchen Turbellarien (vgl. S. IV b 135) und dem Hinterende von *Polygordius* zukommen. In ihrer Wirkung entsprechen den Klebdrüsen die zahlreichen über den ganzen Körper verteilten Glutinantien der Meduse *Halammohydra*, deren Haftfähigkeit sehr stark ist, und die austretende Leibeshöhlenflüssigkeit, die

offenbar bei dem Oligochaeten *Friedericia bulbosa* die Festheftung bewirkt.

Eine Reihe von Sandbewohnern heften sich durch Krallen oder Klammerhaken an die Sandkörner an. Ihre Zahl ist aber viel geringer als die der vorigen Gruppe. Zu ihnen gehören die Halacariden, die mit mehreren charakteristischen Arten das Mesopsammon bewohnen (z. B. *Halacarus anomalus*, *Actacarus pygmaeus*, vgl. E. SCHULZ 1937 b), der

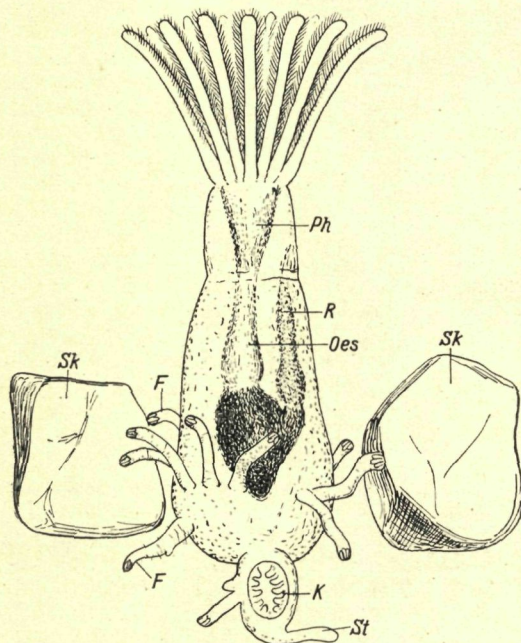


Fig. 13. Das einzellebende Bryozoon *Monobryozoon ambulans*.
F Haftfortsätze; K Knospe; Sk Sandkörner. — Nach REMANE.

Tardigrade *Actinartus doryphorus* (E. SCHULZ 1935), sowie der Polychaet *Hesionides arenarius* (FRIEDRICH 1936) (Klammerborsten).

Im Gegensatz zu den lotischen Felsregionen des Meeresstrandes und Süßwassers (Sturzbäche) fehlen muskulöse Haftscheiben und Saugnapfe den Sandbewohnern durchaus. Für derartige Organe ist die Existenz einer festeren, größeren Bodenfläche Voraussetzung, diese Bedingung erfüllt der Sandboden nicht.

Für die Mikrofauna des Meeressandes ist aber nicht nur die Art der Haftorgane, sondern auch ihre hohe Zahl am Einzeltier und ihre Verteilung am Körper charakteristisch. Das zeigt folgende Tabelle, die die Zahl der Haftorgane der Tierarten des Sandes und des Phytals nach Befunden in der Kieler Bucht bringt (nach REMANE 1933).

Arten mit	1	2	3-10	10-40	40-250 Haft- organen
a) absolute Zahlen					
Sand	25	28	7	14	16
Phythal	15	28	—	2	—
b) prozentual					
Sand	27,8%	31,1%	7,8%	15,5%	17,8%
Phythal	33,3%	62 %	—	4,5%	—

Derartige Formen wie *Turbanella*, *Batillipes*, die dicht mit Haft-röhrchen besetzt sind, gehören zu den charakteristischen Formen der Sandfauna (Fig. 12). Am regelmäßigsten ist das Hinterende des Körpers mit Haftorganen besetzt, bei mehreren erstrecken sich die Kleb-organen jedoch auf die Körperseiten und z. T. auf das Vorderende (Macrodasypoidea, viele Otoplaninae), weiterhin auf die Rückenfläche (viele Macrodasypoidea) oder es entstehen den Körper in verschiedener Höhe umgürtende Haftringe (Cicerinidae, Diascorhynchidae, vgl. MEIXNER IV b). Das Extrem bildet die totale Haftfähigkeit fast der ganzen Körperoberfläche wie sie bei manchen Anneliden (*Protodrilus*-Arten, *Trilobodrilus*, *Praegeria remota*), Turbellarien (*Coelogygnopora gigas*, der Meduse *Halammohydra* erreicht wird. Diese weite Ausdehnung der Haftfähigkeit über die Körperoberfläche läßt sich mit den Gegebenheiten des Lebensraumes leicht in Einklang bringen, im Lückensystem des Sandes gewinnt der Körper der Tiere an vielen Stellen Kontakt mit dem festen Substrat, und bietet so die Möglichkeit zum Festheften. Obwohl die haptischen Tiere im Mesopsammon ganz auffällig hervortreten, fehlen echt vagile Tiere ohne Haftvermögen keineswegs, wir finden derartige Arten besonders unter den Copepoden und Ostracoden, ferner unter den Cumaceen.

Die Körperform der Bewohner der Sandlücken zeigt auf den ersten Blick starke Verschiedenheiten, selbst innerhalb enger Gruppen. So finden wir unter den lithophoren Turbellarien neben breiten, blattförmigen Arten wie *Otoplana foliacea* schmal fadenförmige Arten (*Coelogygnopora tenuis*, vgl. MEIXNER IV b), unter den Gastrotrichen blattförmige Arten (*Diplodasys minor*) und nahezu fadenförmige Arten (*Urodasys*, *Lepidodasys*), ich verweise ferner auf die Formunterschiede zwischen den breiten Tardigraden (*Batillipes*, *Actinarculus*) und den Nematoden. Eine nähere Betrachtung enthüllt jedoch eine enge Korrelation zwischen der absoluten Größe und der Körperform, breite Formen finden sich nur bei den absolut kleinen Arten, während alle großen sich in mehr oder weniger starkem Maße der Fadenform nähern. Diese Korrelation zeigt die folgende Tabelle, die auf Grund von Befunden in der Kieler Bucht aufgestellt wurde (REMANE 1933).

Turbellarien:	Körperlänge (absolut)	0,1–1 mm	1,1–3 mm	> 3 mm
	Index $\frac{\text{Breite} \times 100}{\text{Länge}}$ (Mittelw.)	21	17,8	3,7
Nematoden:	Körperlänge	0,1–1 mm	1,1–3 mm	> 3 mm
	Index	11,3	4,1	3,0
Gastrotrichen:	Körperlänge	0,07–0,2 mm	0,2–0,5 mm	0,5–1 mm
	Index	27,9	19,3	10,2
				3,5

Man vergleiche ferner innerhalb der Archianneliden die relativ breiten, aber absolut kleinen Arten von *Diurodrilus* und *Nerillidium* mit den schmalen, aber großen Arten von *Protodrilus* und *Polygordius*. Diese Korrelation zwischen Größe und Körperform ist im Sand viel enger und auffälliger als in anderen Lebensräumen, eine Erklärung geben auch hier ohne weiteres die Raumverhältnisse. Das Lückensystem setzt der Breite der Tiere eine bestimmte feste Grenze, der Längenentwicklung dagegen nicht! Größere Tiere können die Größe also nur durch Erhöhung der Länge erzielen. Mit dieser Erklärung stimmt auch überein, daß sich in anderen Lebensräumen mit Lückensystemen (Erdboden! vgl. *Protodrilus* und *Geophilus*) ähnliche Erscheinungen finden, und daß in den weiten Lückenräumen des Schills die Durchschnittsbreite der Tiere höher liegt und sich breitere Formen bei höherer absoluter Länge finden (*Otoplana foliacea* MEIXNER!) als in den engen Lückenräumen des Mittelsandes. Aus diesen Beziehungen heraus wird es auch verständlich, daß viele Tiergruppen gerade den Meeressand mit fadenförmigen Arten besiedeln, ich nenne die Archianneliden mit *Polygordius* und *Protodrilus*, die Oligochaeten mit der extrem schlanken *Michaelsena*, die Turbellarien mit *Coelogygnopora*, *Nematoplana* u. a., die Nemertinen mit *Procephalothrix*, die Ciliaten mit *Trachelocerca*. Sehr auffällig ist auch die Herausbildung schlanker, fast wurmförmiger Typen bei den Copepoden, wo sie von den verschiedensten Familien im Sande ausgebildet wird. Daß Körperfortsätze und -anhänge im Mesopsammon viel geringer und seltener sind als etwa im Pelagial oder Phytal, bedarf nach dem Gesagten wohl kaum der Erwähnung.

Die Bewegungsarten der Sandlückenfauna zeigt ähnliche Eigenarten wie die Körperform, die auch mit dieser in Zusammenhang stehen. Zunächst fällt die fast völlige Substratgebundenheit der Bewegungsarten auf. Fast alle Tiere des Mesopsammon können sich nur auf oder zwischen den Sandkörnern bewegen. Die Fähigkeit, frei im Wasser zu schwimmen, fehlt der überwiegenden Mehrzahl der Arten (bei einigen Turbellarien, z. B. *Cheliplanilla*, *Pseudopolycystis* und einigen Copepoden vorhanden). Das ist um so erstaunlicher, als die Bewegungstypen, die bei der Sandfauna vorherrschen (Wimperbewegung und Schlängelbewegung), durchaus ein Freischwimmen gestatten. Die Fortbewegung durch Cilien steht durchaus im Vordergrund, nach Beobachtungen in der Kieler Bucht betrug sogar unter den Metazoen der Anteil der Arten mit Wimperbewegung 63,5% der Gesamtf fauna des Sandlückensystems. Da die Turbellarien keineswegs überall in so großer Artenzahl auftreten wie in den Mittelsanden der Kieler Bucht, dürfte in anderen Regionen (z. B. Amphioxussand bei Helgoland) dieser Prozentsatz geringer sein, gleichwohl bleibt auch bei Berücksichtigung dieser regionalen Verschiedenheiten die Tatsache bestehen, daß die Wimperorganismen im Biotop Sand in höherem Prozentsatz auftreten als in anderen Biotopen des Benthos und Phytal. Es handelt sich dabei, wie bereits oben erwähnt, um eine Wimperbewegung, die den engsten Kontakt mit einem Substrat wahr, also um ein „Wimperkriechen“ bzw. ein „auf den Wimpern laufen“. Viele Arten, besonders

kleinere, kriechen dabei stets auf der Oberfläche der einzelnen Sandkörner, dieser die Ventralfläche zukehrend. Dies macht es verständlich, daß in vielen Fällen die Bewimperung auf die Ventralfläche des Körpers beschränkt ist, nicht nur bei Gastrotreichen, für die dieses ja allgemein gilt, sondern auch bei Turbellarien (Otoplanen). In manchen Fällen haben sich auch bei Metazoen aus den Wimpern durch Verwachsung stärkere Cirren gebildet, Cirren, wie sie ja an den hypotrichen Ciliaten allgemein bekannt sind und die wie bei diesen als kleine Laufextremitäten wirken. Derartige Cirren finden sich z. B. bei den Gastrotreichen der Gattung *Xenotrichula* und bei dem Archianneliden *Diurodrilus*, die beide bei ihrer Fortbewegung eine auffallend hohe Geschwindigkeit erreichen. Der hohe Prozentsatz der Wimperorganismen im Biotop Sand wird übrigens nicht nur dadurch erreicht, daß Organismen, zu dessen normalem Bauplan ein Cilienbesatz gehört (Turbellarien, Rotatorien, Gastrotreichen, Ciliaten) im Sand besonders artenreich sind; wir finden vielmehr, daß Tiergruppen mit normalerweise anderen Bewegungsarten bei Besiedelung des Sandlückensystems zu Wimperbewegung übergehen, hierher gehört die Meduse *Halammohydra*, die Anneliden *Protodrilus*, *Nerilla*, *Nerillidium*, *Diurodrilus*, *Trilobodrilus*.

Ein zweiter auffallender Bewegungstyp der Tiere des Mesopsammon ist das Stemm-Schlängeln, eine Schlängelbewegung, die wiederum allerengste Bindung an das feste Substrat zeigt, da für sie Anstemmen des Körpers an mindestens zwei gegenüberliegenden Körperseiten an feste Gegenstände charakteristisch ist. Das typische Bild des Stemm-schlängelns zeigen ja die Bodennematoden, die sich auf diese Weise nicht nur im Sand, sondern auch in anderen Lückensystemen des Bodens oder Phytals fortbewegen. Wichtig für die Sandfauna ist aber, daß mehrere andere Tiergruppen in diesem Biotop zum Stemm-schlängeln übergegangen sind, unter den Archianneliden *Polygordius*, unter den Oligochaeten *Michaelsena* (vgl. KNÖLLNER), unter den Nematoden *Prostomatella* (vgl. FRIEDRICH 1935), unter den Gastrotreichen nähert sich *Lepidodasys*, unter den Turbellarien manche großen Schizorhynchier dieser Bewegungsform. Ihr nähert sich auch die Bewegung der schlanken Copepoden der Sandlückenfauna. Sie verfügen zwar über ventrale Ruderextremitäten, die bei der Bewegung tätig sind und dabei wohl meist gegen Sandkörner gestemmt werden, aber auch die Rückenfläche wird bei der Fortbewegung angestemmt und so kommt eine von Extremitäten unterstützte dorsoventrale Schlängelbewegung zustande. Im freien Wasser können sich viele dieser Arten nur überaus unbeholfen und ungerichtet fortbewegen.

Alle übrigen Fortbewegungsarten spielen im Mesopsammon nur eine prozentual sehr geringe Rolle. Die Organismen, die sich mit Krallen oder Klammerhaken an die Sandkörner anheften, zeigen eine Schreit- bzw. Kletterbewegung. Hierher gehören die Halacariden und die Ostrakoden (exkl. Polycopidae), wohl auch der Tardigrade *Actinartcus* und der sich ähnlich wie ein Tausendfüßler fortbewegende Polychaet *Hesionides arenarius*. Alle diese Arten können gleichfalls nicht frei schwimmen. Strukturell sind diese Arten ebenso wie die direkt an

der Oberfläche der Sandkörner entlangkriechenden Wimperorganismen ventral abgeplattet. Dies ist besonders bei manchen Ostrakoden auffällig (*Microcythere*, *Microxestoleberis*), deren Schalen durch diese ventrale Abplattung ein eigenartiges Aussehen gewinnen, die Milbe *Halacarus anomalus* ist sogar ventral konkav. Einige wenige Arten haben auch die Fähigkeit, in dem Lückensystem frei zu schwimmen. Hierzu gehören Polycopidae (Ostracoden) und wahrscheinlich einige Turbellarien und Ciliaten.

Noch zwei Bewegungseigenarten der Tierwelt des Sandlückensystems müssen erwähnt werden, die durch ihr gehäuftes Vorkommen in diesem Lebensraum auffallen, 1. das Einsetzen egelartiger Kriechbewegung nach Beunruhigung bzw. Einengung. Es ist für die Gastrotricha Macrodasypoidea charakteristisch, findet sich aber auch bei manchen Turbellarien und Rotatorien (hier wird dabei meist nur das Hinterende festgeheftet), die Bewegung erfolgt oft rückwärts und führt die Tiere aus engen „Sackgassen“ heraus, 2. die hohe Kontraktilität zahlreicher Arten, die zur Verkürzung des Körpers auf einen geringen Bruchteil der Normallänge führt. Sie findet sich bei vielen Ciliaten, Gastrotrichen, Nematoden, Turbellarien, Anneliden und wird auf zwei Wegen erreicht, entweder durch echte Kontraktion des Körpers (Gastrotricha, Turbellaria, Ciliata z. T.) oder durch eine Zusammenrollung des Körpers (Nematoden, *Polygordius*, *Protodrilus*, *Coelogygnopora*, *Praegeria* u. a.), die zu einer Knäuelbildung oder zu einer eng gewundenen Spirale führt. Die Kontraktion erfolgt bei Berührung auffallend schnell, die Streckung bzw. Aufrollung dagegen meist sehr langsam.

In der Entwicklung der Sinnesorgane zeigt das Mesopsammon manche Parallelen mit der Höhlenfauna. Hierher gehört der hohe Prozentsatz blinder Arten (bei Turbellarien ca. 50% der Arten, vgl. MEIXNER 1929, REMANE 1933), der besonders bei einem Vergleich mit den Bewohnern des Phytal und Pelagial auffällt. Soweit das Mesopsammon in subterranean Bezirken (Küstengrundwasser) lebt, könnte die Lichtlosigkeit der Lebensräume als Erklärung gelten, weitgehende Reduktion der Lichtsinnesorgane ist aber gleichfalls in den beleuchteten Sandgebieten vorhanden. Da das Mesopsammon in diesen Gebieten nicht die tiefen lichtlosen Lückenräume besiedelt, sondern die durchleuchteten oberen Schichten (vgl. auch KARLING 1937), ist eine andere Erklärungsmöglichkeit versucht worden. Im Sand wird das Licht an den Quarzkörnern vielfach gebrochen, so daß die Bedeutung des Lichtes als Orientierungsquelle herabgemindert wird. Eine weitere Parallele mit Höhlenbewohnern ergibt die Ausbildung zahlreicher und sehr langer Tasthaare (Gastrotricha, Otoplanini, *Protodrilus*, *Diurodrilus*, *Batillipes* u. a.). Im Sandlückensystem ermöglichen sie offenbar eine leichte Wahrnehmung sich nähernder Sandkörner (bei bewegtem Sand) und der Weite des Lückenraumes (bei ruhendem Sand). Schließlich sei noch auf den hohen Prozentsatz farbloser bzw. durchsichtiger Arten im Mesopsammon hingewiesen, nur gelegentlich (die Nematode *Southernia rubra*, *Protodrilus purpureus* u. a., ein Kalyptorhynchier, *Rhaldomolgus ruber*) treten rote Färbungen auf,

außerdem ist bei Diatomeenfressern der Darm gelbbraun bis braunrot gefärbt.

An Sinnesreaktionen fällt besonders positive Geotaxis vieler Arten auf, die im natürlichen Lebensraum die Tiere in die Tiefe des Lückensystems führt, sie wird z. T. durch Statozysten (Otoplaninae!, Acoela, *Halammohydra*), z. T. durch negative Phototaxis ermöglicht; die Reaktion setzt bei Beunruhigung sofort ein. Auffallend ist das Fehlen positiver Phototaxis bei weitaus der Mehrzahl der Arten, selbst bei extremer Sauerstoffarmut tritt sie nicht ein (Ausnahme: das Turbellar *Pseudopolytystis*). Dieses Verhalten steht in scharfem Gegensatz zu dem der Mikrofauna des Phytal und Pelagial.

Über die Ernährung des Mesopsammon vgl. S. 67. An dieser Stelle sei nur darauf hingewiesen, daß die Nahrungsaufnahme bzw. die Beutefangorgane bei einem hohen Prozentsatz der Arten am Vorderende gelegen ist. Eine Deutung dieses Verhaltens ergibt sich aus den Raumverhältnissen des Lückensystems. Sofern allerdings eine derartige Lage zu dem Normalbau einer ganzen systematischen Gruppe gehört wie bei den Nematoden und z. T. den Gastrotrichen, bedarf diese Erscheinung keiner Erwähnung. Aber unter den Turbellarien haben verschiedene Familien gerade im Mesopsammon besondere und hochkomplizierte Fang- und Greifapparate am Vorderende herausgebildet (Gnathorhynchidae, Diascorhynchidae, Karlinorhynchidae, vgl. MEIXNER IV b).

Gleichfalls durch die Raumverhältnisse ist wohl die häufige Verlagerung des Genitalporus ans Hinterende, wie sie MEIXNER 1929 für die Turbellarien und SCHULZ 1937 b für *Actacarus* konstatieren, begründet. Eine ökologisch schwer begründbare Eigenart ist die häufige Reduktion der Gonadenzahl, die bei vielen Arten zu einem unpaaren Hoden bzw. Ovar führt. Auch diese Eigenart ist bei den Turbellarien besonders auffallend (vgl. MEIXNER 1929), sie tritt auch bei Gastrotrichen (Thaumastodermatidae!), *Halammohydra* u. a. hervor. Sie tritt nicht nur bei stark fadenförmigen Arten auf. Ob die auffallend geringe Eizahl, die KUNZ 1935 bei sandbewohnenden Copepoden feststellen konnte, mit der Gonadenreduktion auf gleiche Linie gestellt werden kann, ist noch unsicher.

Entwicklungsgeschichtlich ist das Mesopsammon durch die auffallende Seltenheit freischwimmender Larvenstadien charakterisiert. Über 98% der Arten haben direkte Entwicklung oder wie die Copepoden und Ostrakoden eine Larvenform, die im gleichen Biotop lebt wie die erwachsenen Tiere. Es liegt hier aber kaum ein direkt ökologisch bedingtes Merkmal des Mesopsammon vor, ganz allgemein treten ja in der Mikrofauna besondere freischwimmende Larvalstadien zurück und das Mesopsammon besteht ja hauptsächlich aus einer Mikrofauna. Mit dieser Auffassung stimmt überein, daß größere Arten (*Polygordius*, *Protodrilus*) sehr wohl solche Larvenstadien aufweisen.

Eine an der Oberfläche der Sandschicht lebende Fauna (Epipsammon) ist nur gering entwickelt. Ausdrücklich sei noch einmal hervorgehoben, daß nur solche Arten dem Epipsammon hinzugerechnet werden, die an der Sandoberfläche selbst leben, nicht Arten, die auf zufällig auf dem Sand liegenden Steinblöcken, größeren Scha-

len oder sogar auf diesen wachsenden Algen leben. Diese sind hier der Fels- bzw. Phytalfauna zugerechnet. Leider sind diese verschiedenen biologischen Komponenten der Epifauna des Sandes in den publizierten Fanglisten meist nicht getrennt worden, so daß sich eine genaue Abgrenzung des Epipsammon schwer vornehmen läßt.

Zu ihm gehören zunächst eine Anzahl euryöker Arten der Makrofauna, besonders Krebse (*Eupagurus*, *Carcinus* u. a.), Schnecken (*Litorina litorea*, *Hydrobia ulvae*, *Buccinum*) und Stachelhäuter (*Ophiura albida*). Diese haben aber ihr Häufigkeitsmaximum in anderen Regionen und dringen auch meist nur in detritusreichere Sandgebiete vor. Außerdem gibt es jedoch noch eine spezifische Fauna des Epipsammon, die sowohl Elemente der Mikro- als auch der Makrofauna umfaßt. Zur Mikrofauna gehören vor allem Ostrakoden (Arten der Gattungen *Leptocythere*, *Hemicythere*, *Cytherideis*), einzelne Copepoden (manche *Ectinosoma*-Arten), Foraminiferen und wohl einige Acöla. Zu den mittelgroßen Arten gehören Polychaeten wie *Streptosyllis bidentata*. Selbstverständlich finden sich auch häufig Vertreter des Mesopsammon an der Sandoberfläche, da ja hier ihre wichtigste Nahrungsquelle, die Diatomeen und Peridineen am stärksten entwickelt sind. Unter der Makrofauna können zum Epipsammon Krebse wie *Crangon crangon*, *Eurydice pulchra*, Fische (*Gobius minutus*, *G. microps*, *Trachinus draco*, *Uranoscopus*, Pleuronectiden, *Raja* z. T., *Ammodytes* u. a.) sowie Echinodermen (*Astropecten*) gerechnet werden.

Weitaus die Mehrzahl der Arten ist vagil, immerhin treten wenigstens lokal auch einige sessile Arten auf. ALLEN 1899 hat in seinen genauen Untersuchungen über die Bodenfauna an den englischen Küsten das Augenmerk auf einige Hydrozoen gelenkt, die mit einer Art Wurzelwerk im Sande verankert sind. Unter den Hydroiden gehört hierher besonders *Aglaophenia myriophyllum*, ähnlich verhalten sich *Nemertesia antennina* und *A. ramosa*, doch wachsen diese auch auf Schalen. Das gleiche gilt von den Bryozoen *Cellaria fistulosa* und *C. sinuosa*. Weitaus den meisten Sandflächen fehlt ein derartiges sessiles Epipsammon (über die kolonialen Röhrenbauten der Polychaeten vgl. S. 183). Unter den vagilen Tieren fehlt dem Epipsammon im Vergleich zum Mesopsammon Haftfähigkeit fast vollkommen, so daß also hier die Kategorie der haptischen Tiere ganz zurücktritt. Es ist ja bekannt, daß bei dem Seestern *Astropecten* die Saugscheiben der Ambrulakralfüße reduziert sind, und daß sich die sandbewohnenden Gobius-Arten nicht an die Unterlage anheften. Auffällige biologische Kennzeichen des Epipsammon sind 1. Hoher Grad der Farbanpassungsfähigkeit an den Untergrund durch Pigmentverschiebung der Chromatophoren. Diese Eigenart ist besonders bei der Makrofauna entwickelt und es ist kein Zufall, daß die Musterobjekte für Farbwechseluntersuchungen dem Epipsammon entstammen (Pleuronectiden, *Crangon crangon*), außer den eben genannten Arten kommt sie noch den Gobius-Arten, der Assel *Eurydice pulchra*, ferner *Sepia* u. a. zu. Intensive Farbwechselfähigkeit kommt außerdem vielen Phytalbewohnern zu, bei ihnen ist die erreichbare Farbskala z. T. sogar noch reichhaltiger, doch ist die Intensität bei den Sandbewohnern besonders

groß. 2. Fähigkeit des Eingrabens in den Sand. Prozentual sehr viele Arten graben sich bei Beunruhigung in den Sand ein oder sind längere Zeit in den Sand eingegraben, und zwar besonders tagsüber, erst nachts werden sie vagil und gehen der Nahrungssuche nach. (*Ammodytes tobianus* und *A. lanceolatus* verhalten sich umgekehrt, sie sind nachts über im Sand). Sie nehmen also im Sand nur eine Schutz- und Ruhestellung ein, und dadurch unterscheiden sie sich von den Tieren des Endopsammon, die auch während der Nahrungsaufnahme im Sand bleiben. Nicht nur die Fähigkeit des Eingrabens an sich sondern auch die Geschwindigkeit, mit dem es vor sich geht, ist für das Epipsammon charakteristisch, Krebse wie *Eurydice pulchra* sowie acöle Turbellarien tauchen direkt in den Sand hinein. Die Art des Eingrabens ist sehr verschieden, meist sind es Wühlbewegungen von Extremitäten (z. B. *Crangon*, *Carcinus*, *Corystes*, *Portumnus*, *Thia*, Ostrakoden, Stacheln von *Astropecten*), z. T. unterstützt durch einen die Sandkörner weiterbefördernden Wasserstrom, den die Schwimmbeine erzeugen (*Eurydice*), Pleuronectiden, Rochen, die Mysidee *Gastrosaccus* befördern durch Rüttelbewegungen Sand auf ihre Oberfläche, andre bohren sich in den Sand ein (*Ammodytes*). In gleicher Weise ist das Verhalten der Tiere auf oder über der Sandoberfläche sehr verschieden. Formen wie *Astropecten* laufen nur auf der Sandoberfläche, Schwimmfähigkeit ist nicht vorhanden, andere Formen wie *Crangon* und *Gobius microps* besitzen zwar Schwimmfähigkeit, halten sich aber meist dicht an der Sandoberfläche auf, während andere oberhalb des Sandes lebhaft umherschwimmen (*Eurydice*) oder sich während der Nahrungssuche weit von der Sandoberfläche entfernen können (*Ammodytes*). Letztere Formen leiten zu Arten über, die schon eher als hypopelagisch bezeichnet werden können, wie z. B. manche Mysideen (*Neomysis vulgaris*, *Paramysis spiritus*), die in Scharen dicht über der Sandoberfläche umherschweben, sich aber nur selten auf oder in den Sand begeben.

Diese verschiedene Spezialbiologie des Epipsammon bringt es mit sich, daß im Körperbau sich wenig einheitliche Züge erkennen lassen. Die Fische dieser Region zeigen natürlich wie viele Benthonten oft depressiforme Gestalt (Rochen) oder den biologisch ebenso wirkenden Pleuronectidentyp, oder den langgestreckten Formentyp (*Ammodytes*). Die Augen sind oft stark an die Dorsalfläche bzw. die Oberseite verlagert, auch bei Krebsen (*Crangon*). Interessanter sind die Vorrichtungen, die ein Atmen bei Aufenthalt im Sand ermöglichen, doch würde die Beschreibung dieser Eigenart hier zu weit führen. Freischwimmende Larvenstadien sind im Epipsammon verbreitet.

Das Endopsammon schließlich besteht aus Tierarten, die in der Sandschicht leben, bei ihrer Bewegung die Sandkörner verschieben und sich nur bei Flucht vor ungünstigen Milieuverhältnissen oder bei der Fortpflanzung auf die Sandoberfläche oder ins freie Wasser begeben. Am Endopsammon beteiligt sich fast ausschließlich die Makrofauna, da ja zum Verlagern der Sandschichten eine gewisse Kraft erforderlich ist. Biologisch wird das Endopsammon durch 3 Typen repräsentiert, die natürlich nicht scharf voneinander abgegrenzt sind.

1. Röhrenbauer (Tubicole). Die Röhrenbauer geben besonders dem Feinsand des oberen Litorals (Fig. 14, 15) ein ganz charakteristisches Ge-

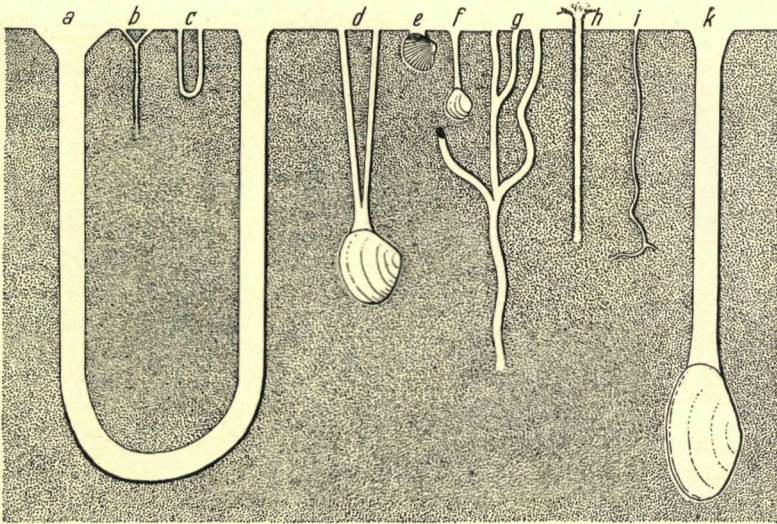


Fig. 14. Röhren und Lage der wichtigsten Eulitoraltiere in Sand- und Weichboden. Die Fläche reicht bis ca. 30 cm Tiefe. *a* *Arenicola marina*, *b* *Pygospio elegans*, *c* *Corophium volutator*, *d* *Scrobicularia plana*; *e* *Cardium edule*, *f* *Macoma baltica*, *g* *Nereis diversicolor*, *h* *Lanice conchilega*, *i* *Heteromastus filiformis*; *k* *Mya arenaria*. Zusammengestellt nach Angaben verschiedener Autoren. Vgl. auch Fig. 15, 26, 31.

präge. Sie bauen eine Röhre, deren Wandung entweder mechanisch durch Festpressen (z. B. *Bledius*) oder durch Verkittung von Sandkörnern

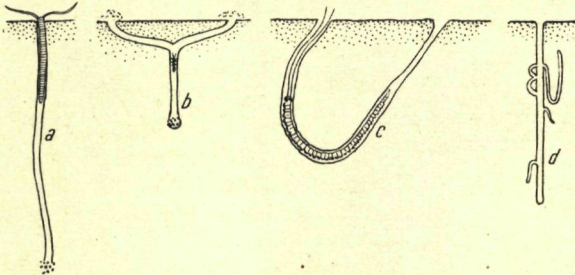


Fig. 15. Einige weitere Formen von Röhrenbauten bei Tieren des Eulitorals. *a* gerade Vertikalröhre mit Kothaufen am Hinterende von *Scolecoclepis squamatus* (nach WOHLBERG), *b* Gabelige Röhre des Käfers *Bledius arenarius* (nach BRO-LARSEN, etwas abgeändert), *c* U-förmige Röhre des Polychaeten *Poecilochaetus serpens* (nach ALLEN), *d* Vertikalröhre mit abzweigenden Brutröhren (Jungtierröhren) des Amphipoden *Corophium arenarium* (nach THAMDRUP).

(selten anderen Fremdkörpern) durch ein Sekret (Polychaeten u. a.) verfestigt ist. Die Röhrenbauer des Endopsammon gehören zu den

verschiedensten Tiergruppen, wir finden unter ihnen Polychaeten (*Arenicola*, *Pygospio* u. a.), Echinodermen (*Echinocardium*), Enteropneusten (*Balanoglossus clavigerus*), Krebse (*Corophium volutator*, *C. arenarium*), Muscheln (*Solen* bzw. *Ensis*), auch die in die Sandgebiete der Gezeitenzone vordringenden Insekten sind größtenteils typische Röhrenbauer (*Bledius arenarius* u. a., vgl. E. BRO-LARSEN). Für die Röhrenbauten des Endopsammon sind folgende Merkmale charakteristisch: Die Röhren sind nicht einfache Hüllen, sondern umfangreiche Gänge, in denen sich die Tiere aktiv bewegen können, bei ungünstigen Lebenslagen bzw. in der Fortpflanzungszeit werden die Röhrenbauten leicht verlassen und später neue hergestellt. Eine gewisse Ausnahme stellt die Polychaetengattung *Pectinaria* (+ *Lagis*) dar, deren aus Sandkörnern gleichmäßig aufgebaute köcherförmigen Gehäuse von dem Tier nach Art der Köcherfliegen mittransportiert werden, doch gehören diese Arten mehr dem Weichboden an als den eigentlichen Sandgebieten. Ähnlich verhält sich die Polychaetengattung *Owenia*, die allerdings normalerweise eingegraben liegt, bei Ortsveränderung aber ihre aus Sand und Schalentrümmern bestehende Röhre mitnimmt. Auch sie dringt in Weichböden vor, ebenso wie die gleichfalls köchertragenden Arten der Eunicidengattung *Onuphis*. Die Röhren der tubicolen Sandbewohner führen von der Oberfläche meist senkrecht in die Tiefe, sie ragen nicht über die Oberfläche ins freie Wasser. (Als Ausnahme könnte der Polychaet *Lanice conchilega* angeführt werden, dessen feste aus Sandkörnern gebaute Röhre bis ca. 1 cm die Oberfläche überragen und am Ende ein Geflecht von Fortsätzen bildet.) (Vgl. Fig. 14 h). Auch *Lanice* gehört jedoch mehr den Weichbodengebieten des oberen Litorals an, gelegentlich baut sie ihre Röhren sogar auf freiliegende Muschelschalen. Neben derartigen einfachen Vertikalröhren kommen aber im Sandgebiet kompliziertere Bauformen vor. Bei *Bledius arenarius* und nicht selten auch bei *Pygospio elegans* ist die Röhre oben gegabelt und bei *Nereis diversicolor* zweigen mehrere Seitengänge ab, die an der Oberfläche münden. Weitere Komplikationen können durch seitliche Brutgänge (*Corophium arenarium*, vgl. Fig. 15), zahlreiche seitlich anschließende Eikammern (*Bledius* vsl. WOHLNBERG 1937, E. BRO-LARSEN), oder Speicherräume für Nahrung (*Bledius*) auftreten. Eine andere charakteristische Röhrenform der Sandbewohner ist die U-Form, die sich besonders im Eulitoral findet, der Polychaet *Poecilochaetus serpens*, der Amphipode *Corophium volutator*, der Enteropneust *Balanoglossus clavigerus* (Fig. 16) gehören hierher, *Arenicola* zeigt diese Form nur annäherungsweise (vgl. THAMDRUP 1935), die eigentliche Röhre mit verfestigter Wand bildet etwa ein L, zu dem unterirdischen blinden Ende führt von der Oberfläche ein Einsturztrichter und Einsturzkanal, in dem Sand von der Oberfläche nach unten gelangt, wo er von den Tieren gefressen wird. In festerem Boden ist dieser Kanal offen, und dann ist tatsächlich eine U-förmige Röhre vorhanden. Bei Polychaeten und *Balanoglossus* wird an dem einen Ende der U-Röhre der Kot abgegeben und bildet die für derartige Sandflächen so charakteristischen Häufchen. In ihrer biologischen Bedeutung noch völlig unklar sind die komplizierten aus mehreren Etagen horizontaler Spiralgänge

bestehenden Wohnröhren, die GRIPP 1927 beschrieben hat, und die, wie RATHJEN neuerdings feststellte, dem Polychaeten *Paraonis fulgens* angehören. Entsprechend der ganz verschiedenen Organisation der hierher gehörenden Organismen erfolgt das Einbohren in den Sand in mannigfacher Weise, entweder durch typische Bohrbewegungen mit den abwechselnd schlanken oder durch Flüssigkeitsfüllung prall erweiterten Vorderende (*Arenicola*, *Balanoglossus* u. a.), durch Extremitäten (*Corophium*, manche Polychaeten) oder durch Hinaustragen der Sandkörner mit den Mandibeln (*Bledius*). Über die Abhängigkeit der

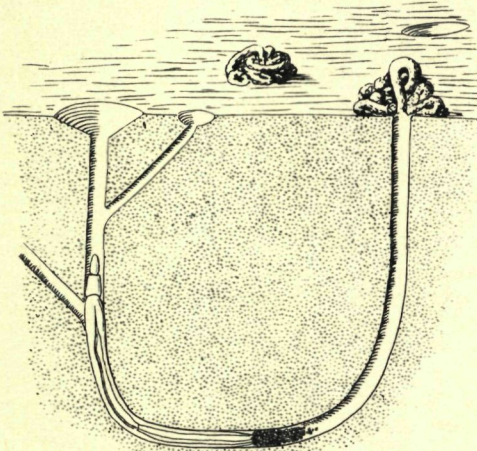


Fig. 16. *Balanoglossus clavigerus*, der ähnlich wie *Arenicola* in einer U-förmigen Röhre im Sande lebt und Kothäufchen nach der Oberfläche abgibt. Dringt gleichfalls ins Eulitoral vor.
Nach STIASNY aus HESSE 1923.

Orientierung beim Eingraben in den Sand von Statozysten vgl. v. BUDENBROCK 1913. Kleinere Formen wie *Pygospio* und *Fabricia* können sich in das Lückensystem des Sandes hineinzwängen und leiten dadurch zum Mesopsammon über. 2. Sandlieger. Die Sandlieger leben ohne Wohnröhre im Sand eingegraben und nehmen hier in Ruhelage Nahrung auf. Durch die Nahrungsaufnahme während der Ruhelage im Sand unterscheiden sie sich von den Tieren des Epipsammon, die sich gelegentlich eingraben (vgl. S. 62) als auch von dem vagilen Endopsammon. Zu den Sandliegern gehören fast ausschließlich Muscheln und Krebse (Amphipoden und Cumaceen). Unter den Amphipoden gehören hierher *Bathyporeia*-Arten, *Haustorius arenarius*, *Pontocrates norvegicus* und *P. arenarius* u. a., unter den Cumaceen *Cumopsis good-siri*, *Bodotria arenosa* und *B. scorioides*, *Lamprops fasciata* und *Pseudocuma longicorne*. Während die genannten Amphipoden durchweg mittelgroß sind, gehören die Cumaceen zu den Kleinformen, und es ist durchaus möglich, daß z. B. *Bodotria* im groben Amphioxus-Sand nach Art des Mesopsammon lebt. Die Amphipoden sind fast alle hell, farb-

los; ernährungsbiologisch gehören fast alle ausnahmslos sandliegenden Krebse zu den „Sandleckern“. Sie besitzen noch hohe Bewegungsfähigkeit, verlassen bei Störung den Sand und bohren sich nachher wieder ein.

In Bewegung und Ernährung verhalten sich die sandliegenden Muscheln wesentlich anders, sie sind Strudler, also Suspensionsfresser (nur *Macoma* und *Tellina* Taster) und ragen dementsprechend mit ihren Siphonen bis an die Oberfläche des Sandes. Aktive Entfernung aus dem Sand kommt zwar bei manchen Arten, besonders jungen Individuen vor (auch bei jungen *Mya arenaria*), fehlt aber bei größeren tief in den Sand eingegrabenen Muscheln. Die letzteren Formen (z. B. *Mya*) besitzen dementsprechend einen langen Siphon, der im Sand in einer Art Röhre liegt, so daß derartige Formen zu den Röhrenbauern überleiten. In der Schalenform zeigen die Sandlieger-Muscheln zwei Form-Extreme. 1. Die Kugelform (*Cardium*, *Venus*) bei Arten, die dicht unter der Oberfläche leben, ihre Schale ist oft mit Rillen und Dornen bewehrt, die als „Ankermechanismen“ gedeutet werden (vgl. FLATTELY und WALTON 1922). 2. Die Messerform mit flachen, meist glatten Schalen wie sie in deutlicher Ausbildung *Gari tellinella* zeigt. Die höchste Vollendung erreicht diese Form bei *Ensis*. Sandlieger ist

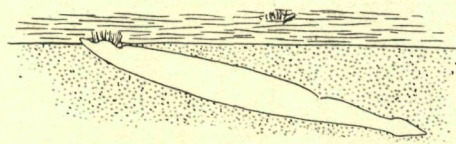


Fig. 17.
Branchiostoma (Amphioxus) lanceolatum
in seiner Normallage im Sand (Sandlieger!).
Aus HESSE 1923.

ferner der berühmte *Branchiostoma* (Fig. 17), der in seiner Ernährung an die Muscheln, in seiner hohen Beweglichkeit im Wasser und durch den Sand aber an die sandliegenden Krebse erinnert, sowie der Schlangensterne *Acrocrida*, der seine Arme zum Nahrungsfang

aus dem Sand herausstreckt. Die Sandlieger reichen ebenso wie die Röhrenbauer bis ca. 25—30 cm unter die Sandoberfläche.

3. Vagile Arten des Endopsammon. Die beiden bisher behandelten Lebensformen des Endopsammon gehören biologisch zu den „hemisessilen“ Arten. Kriechende bzw. wühlende Fortbewegung durch den Sand bietet den Organismen bedeutend größere Schwierigkeiten als gleiche Bewegung in Weichböden. Gleichwohl gibt es einige echt vagile Arten des Endopsammon, die sich durch den Sand wühlen bzw. in leicht vergänglichen Gängen fortbewegen. Hierher gehören einige euryöke Polychaeten wie *Nephtys*, *Scoloplos*, die bis weit in die Weichbodengebiete vordringen, mehrere spezifische vagile Bewohner des Endopsammon (*Ophelia*-Arten) sowie die räuberische Schnecke *Natica*, die einige cm unter der Oberfläche im Sand entlangkriecht, Muscheln überfällt, anbohrt und aussaugt (vgl. Fig. 18). In der obersten Gezeitenzone jagen Käfer der Gattung *Dyschirius* auch unter der Sandoberfläche nach dem Käfer *Bledius arenarius* (vgl. E. BRO-LARSEN), doch leben und jagen die Tiere auch auf der Oberfläche, so daß sie sowohl dem Epi- wie dem Endopsammon angehören. Ernährungsbiologisch gehört das vagile

Endopsammon teils zu den Räubern (*Natica* Fig. 18, *Nephtys*), teils zu den Sandfressern (*Scoloplos*, *Ophelia*).

Im Anschluß an die biologischen Formtypen seien kurz die Ernährungsverhältnisse der Sandfauna geschildert. An Nährmaterial stehen zur Verfügung. 1. Organismen und Detritus des Pelagials in der über dem Sand befindlichen Wasserschicht. 2. Abgestorbene bzw. absterbende Organismen und Detritus des Pelagials, die auf die Sandoberfläche niedergesunken sind. Im allgemeinen ist die Wasserbewegung über dem Sandboden so stark, daß keine Ablagerung von Sinkstoffen erfolgt, andernfalls würden an dieser Stelle ja bald Weichböden entstehen. Aber die Wasserbewegung wechselt in ihrer Intensität und zeitweise kann es auch auf Sandflächen zum Absatz von Sinkstoffen kommen. Dies gilt im besonderen von dem Brandungsgebiet (Otoplanen-Zone, vgl. S. 97), in dem bei Wellengang zahlreiche Organismen des „Pelagials“ „stranden“ und unter den Sand gemischt werden, und von den flachen Gebieten der Gezeitenzone. Hier sterben infolge der veränderten Temperaturverhältnisse und z. T. durch die Berührung mit dem Sand zahlreiche Organismen, die in einer eventuellen Ruhezeit bei Hochwasser auf den Sand abgelagert werden. 3. Eine autochthone Flora der Sandgebiete. Fast stets sind die Sandkörner der Oberflächenschicht von Diatomeen besiedelt, die bei Massentwicklung die Oberfläche gelbbraun färben (Diatomeen-Sand). Ebenso große Massentwicklung zeigen lokal bodenlebende Peridineen, die gleichfalls eine intensive Braunfärbung des Sandes hervorrufen können. Im Gezeitengebiet besiedeln in gleicher Weise kleine Grünalgen und Blaualgen als „Sandalgen“ das Sandgebiet und führen zur Bildung einer Grünschlamm an der Oberfläche oder dicht unter der Oberfläche des Sandes. Diese kann z. B. im Farbstreifen-Sandwatt (vgl. E. SCHULZ 1937 a) zu einer Verflechtung der Sandkörner durch Algen führen, unter denen noch Purpurbakterien durch Massenansammlung eine „Rotschicht“ bilden. 4 Die Tierwelt des Sandgebietes selbst. Diese Nahrungsquellen werden in verschiedener Weise von den Sandbewohnern verwendet.

Die erste Nahrungsgruppe wird ganz überwiegend von Strudlern ausgewertet, wie sie durch *Branchiostoma* und zahlreiche Muscheln unter der Makrofauna, durch *Fabricia* und *Monobryozoon* unter der Mikrofauna vertreten sind. Allerdings dürfte schon für diese „Suspensionsfresser“ nicht der normale Nahrungsinhalt des Pelagials die abschließliche Nahrung sein, da bei Wasserbewegung auch Bodendetritus, abgesunkene Tierleichen (Nahrungsgruppe 2) und sogar Bodendia-

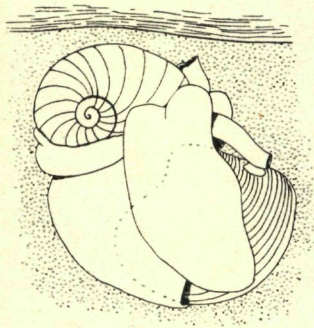


Fig. 18.

Die zum vagilen Endopsammon gehörende Schnecke *Natica*, die eine im Sand lebende Muschel mit ihren Fußteilen umfaßt und mit dem Rüssel anbohrt.

Aus HESSE 1923.

tomeen (Gruppe 3) eingestrudelt werden können. Tatsächlich wurden im Darm von typischen Strudlern wie *Cardium edule* und *Mya arenaria* sogar vorwiegend Bodendiatomeen gefunden (RAUSCHENPLAT 1901), so daß für die Strudler Nahrungsgruppen 1—3 in Betracht kommen. In der Artenzahl machen die Strudler in der Sandfauna nur einen geringen Prozentsatz aus (in der Kieler Bucht nur 1,5% der Metazoen), in der Individuenzahl treten sie jedoch regional in der Gezeitenzone stark hervor. THAMDRUP 1935 fand im dänischen Wattenmeer bis 5410 Stück *Cardium edule* pro qm, WOHLBERG (1937) im Sylter Wattenmeer sogar 39 600 Stück pro qm (allerdings der Jugendgruppe 0 angehörig).

Filtrierer fehlen der Sandregion so gut wie vollkommen, nur *Corophium* kann teilweise als solcher gelten (vgl. THAMDRUP 1935). Die Nahrung der Gruppe 2 wird abgesehen von den bisher erwähnten Arten von Epistrafressern aufgenommen. Als solche kommen zunächst Taster in Betracht. Auch sie sind der Artenzahl nach recht gering vertreten und z. T. durch nicht ganz typische Vertreter repräsentiert. Zu den Tastern gehören 1. Polychaeten (*Poecilochaetus serpens*, *Pygospio*, *Scolecoplepis*), die mit ihren 2 langen Tentakeln die Sandoberfläche abtasten, z. T. aber auch die Tentakeln in der Wasserschicht über dem Boden „spielen“ lassen. 2. Muscheln wie *Macoma* und *Tellina*, die mit ihrem langen Ingestionssipho die Sandoberfläche absuchen und Partikel vom Boden einstrudeln oder mit ihren Velumanhängen die Oberfläche absuchen (*Nucula*). 3. *Corophium volutator*, der zeitweise mit seinen langen Antennen oberflächliches Bodenmaterial in seinen Röhreneingang hineinbefördert und dadurch „Sternspuren“ erzeugt (vgl.

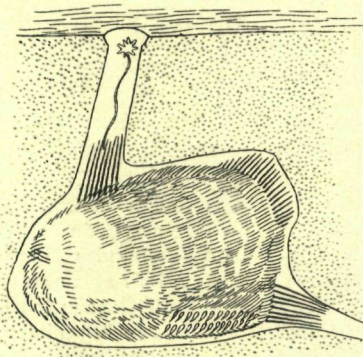


Fig. 19.

Der Seeigel *Echinocardium cordatum* in seiner Wohnhöhle im Sand; im Verbindungsrohr mit der Oberfläche eines der großen vorderen Ambulakralfüßchen, die auf die Oberfläche des Sandes geführt werden.

Nach UEXKÜLL aus HESSE 1923.

THAMDRUP). Unter den Tastern können wohl am besten der Seeigel *Echinocardium* (und *Spatangus* angereiht werden, der mit seinen extrem dehnbaren, mit breiter Endscheibe versehenen vorderen Ambulakralfüßen an die Sandoberfläche greift und dort Nahrungskörper aufnimmt und weiterleitet (Fig. 19). Auch von den Tastern werden in reichem Maße Diatomeen und Kleinalgen der Sandoberfläche aufgenommen. Epistrafresser sind eine Reihe von Aasfresser, wie sie sich sowohl in der Mikro- wie der Makrofauna finden. Besonders charakteristisch ist diese Ernährung für die größeren und mittleren Otoplaninae, die irgendwie verletzte Tiere ergreifen

und mit ihrem Pharynx aussaugen. Die Otoplaninae zeigen ja auch im Brandungsgürtel eine enorme Massentwicklung. Die Krebse *Eury-*

dice, *Crangon* sowie *Eupagurus* sind typische Aafresser des Epipsammon, *Eurydice* überfällt in Scharen irgendwie verletzte Tiere der Strandregion.

Eine bedeutende Rolle im Nahrungshaushalt spielt die autochthone Pflanzenwelt (Nahrungsgruppe 3). Diese Nahrung wird von einem großen Teil des Mesopsammon aufgenommen. Der prozentuale Anteil der Diatomeenfresser des Mesopsammon der Kieler Bucht beträgt ca. 20% der Metazoenarten, hierher gehören Acöle, kleine Otoplaniden, Gastrotrichen, Rotatorien, Tardigraden u. a. Auch einem charakteristischen Ernährungstyp des Endopsammon, den „Sandleckern“ dürften vorwiegend Kleinalgen zur Nahrung dienen (daneben den Sandkörnern ansitzende Tiere, evtl. auch Detritus). Die Sandlecker ergreifen ein Sandkorn und drehen es unter Abschaben der Oberfläche herum und werfen es dann beiseite. Dieses Verhalten wurde zuerst von ZIMMER 1933 bei Cumaceen beobachtet, es kennzeichnet aber auch die Sandlieger unter den Amphipoden (*Bathyporeia*, *Pontocrates*, *Haustorius*), den Käfer *Bledius arenarius* (vgl. E. BRO-LARSEN) und die Fliege *Scatella subguttata* (vgl. BRAUNS 1939) in den Sandflächen der Gezeitenzone. Ihnen steht die Schnecke *Hydrobia ulvae*, die, soweit sie Sandgebiete bewohnt, die Mikroflora der Sandoberfläche abweidet, sowie einige Archanneliden mit Schlundknopf (*Protodrilus*, *Polygordius*), die gleichfalls mit diesem die Oberfläche der Sandkörner „bearbeiten“, nahe. Auch die kleinen Seegurken der Gattung *Synapta*, die im Schill vorkommen, können zu den Sandleckern gezählt werden (leiten zu den Tastern über). Sie kleben bei der Bewegung ihre Tentakel auf die Sandkörner und führen die festhaftenden Partikel zum Mund.

Die gleichen Nahrungsbestandteile wie die Sandlecker dürften die Sandfresser, also die echten Substratfresser, verwerten. Echte Sandfresser gibt es bedeutend weniger, als man nach manchen Literaturangaben annehmen könnte. Es gehören nur wenige Arten der Makrofauna hierher (*Arenicola*, *Scoloplos*, *Ophelia*, *Polydora* z. T.). Bei den größeren Arten unter ihnen kann der Anteil der aufgenommenen tierischen Organismen des Mesopsammon größer sein als bei den reinen Sandleckern.

Die Tiere der Sandfauna selbst werden von einer Reihe Carnivoren verzehrt, die sich z. T. mit hoch ausgebildeten Greiforganen (vgl. S. 60) sowohl unter der Mikrofauna als auch der Makrofauna finden.

Die Coenosen innerhalb der Sandregion

Der Sandboden ist in seiner Korngröße, in seinem Gehalt an Feinmaterial usw. sehr verschiedenartig, es ist daher nicht erstaunlich, daß seine Besiedlung regional sehr beträchtliche Unterschiede aufweist, die die Unterscheidung verschiedener Coenosen erfordern. Unter den „Communities“ PETERSENS lebt die Venus-Gesellschaft (E.v.) (Fig. 20) mit den Charakterarten 1. Ordnung: *Venus gallina* und *Tellina fabula*, 2. Ordnung: *Macrura (Spisula) subtruncata*, 3. Ordnung: *Ophiura texturata*, *O. albida*, *Echinocardium cordatum* (tiefere Teile) im Sand. Als häufig vorkommende Arten werden erwähnt: die Muscheln *Cyprina (Arctica) islandica*, *Solen (Cultellus) pellucidus*, *Thracia papyracea*, *Montacuta*

(*Tellinmya*) *ferruginosa* und die Schnecken *Buccinum undatum*, *Fusus* (*Neptunea*) *antiquus*, *Nassa reticulata*, *Natica pulchella*, *Bela* sp., *Trophon truncatus* u. a. In bewegtem Flachwasser mit hartem Sandboden ist *Tellina tenuis* reich vertreten. Von dieser Venus-Gemeinschaft wird

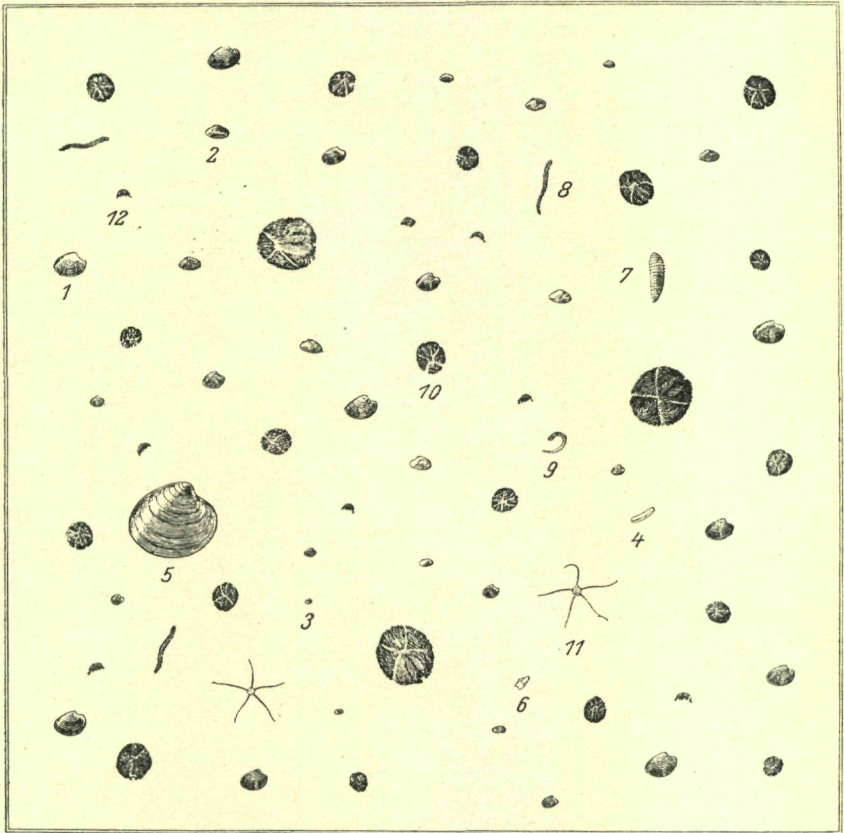


Fig. 20. Venus-Coenose mit Echinocardium. Besiedlung auf 0,25 m². Kattegatt, 10–11 m Tiefe. — Muscheln: 1 *Venus gallina*, 18 Ex.; 2 *Tellina fabula*, 10 Ex.; 3 *Montacuta* (*Tellinmya*) *ferruginosa*, 4 Ex.; 4 *Cultellus* (*Solen*) *pellucidus*, 1 Ex.; 5 *Arctica* (*Cyprina*) *islandica*, 1 Ex.; Schnecken: 6 *Philine aperta*, 1 Ex.; Polychaeten: 7 *Travisia forbesi*, 1 Ex.; 8 *Nephthys* spec., 3 Ex.; 9 *Scoloplos* (*Aricia*) *armiger*, 1 Ex.; Stachelhäuter: 10 *Echinocardium cordatum*, 3 adult u. 18 juv.; 11 *Ophiura albida*, 1 Ex., und *O. affinis*, 1 Ex. Nach PETERSEN 1918.

noch eine tiefe Venus-Gemeinschaft mit den Muscheln *Abra prismatica*, *Psammobia faeroeensis*, *Thracia papyracea*, *T. praetenuis*, *Macrura elliptica*, *Tellina pusilla* und den Seeigeln *Spatangus purpureus* und *Echinocardium flavescens* abgegrenzt. Die Venus-Gemeinschaft ist

sehr umfassend, sie scheint ihre typische Entwicklung auch weniger in den reinen Sandgebieten als in detritusreicheren Feinsandgebieten zu haben.

Um ein genaueres Bild dieser Venus-Community zu geben, seien die wichtigsten Arten auf Grund der Untersuchungen von BLEGVAD (1930) im Gebiet des Kattegatt-Skagerrak genannt. BLEGVAD traf hier in drei Gebieten, nämlich I. südl. von Hals, westl. der Linie Fornoes-Westende von Loese-Nord-Rønner-Licht-Skan Feuerschiff; II. nördl. von Hals, westl. der Linie Fornoes-Westende von Loese-Nord-Rønner-Licht-Skan Feuerschiff, und III. südl. von Hals, östl. der Linie usw. eine Venus-Community ± Echinocardium. Es waren in diesen Gebieten

a) Die an Individuenzahl vorherrschenden (abundierenden) Arten der Makrofauna mit Angabe von Durchschnittswert pro qm und Schwankungsbreite:

	I	II	III
<i>Spisula subtruncata</i> (vorwiegend junge Tiere)	468 (0-3607)	177,5 (0-880)	163 (0-1053)
<i>Ampelisca brevicornis</i>	172 (29-885)	43 (9-136)	14 (0-41)
<i>Pectinaria koreni</i>	40 (0-150)	—	19 (0-123)
<i>Tellina fabula</i>	9 (2-19,5)	36 (6-68)	8 (0-20)
<i>Nucula nitida</i>	2 (0-16)	33 (2-76)	0,1 (0-1)
<i>Nephtys hombergi</i>	12 (1,3-16)	15 (10-21)	— (0-12)
<i>Venus (Chione) gallina</i>	5 (0-13)	12 (1-50)	4 (0-13)
<i>Scoloplos armiger</i>	10 (0,6-29)	5,5 (0-16)	13 (4-26,5)
<i>Ophiura albidula</i>	15,5 (7,5-35)	4 (2-9)	8,5 (0-20)
<i>Echinocardium cordatum</i>	1,8 (0-7)	0,8 (0-2,5)	4,5 (0-18,5)
„ „ „ juv.	14,4 (0-130)	0,5 (0-2,5)	2,2 (0-10)
<i>Ophelia limacina</i>	5 (0-8)	1,4 (0-6)	9,5 (0-26)
<i>Echinocyamus pusillus</i>	1,2 (0-4)	0,5 (0-2,5)	15 (0-41)
<i>Travisia forbesi</i>	0,3 (0-1,7)	—	13 (0-46)
<i>Philine aperta</i>	4,3 (0-9)	5 (0-15)	1,9 (0-6)
<i>Ophiura affinis</i>	2,8 (0-8)	—	2,1 (0-12)
<i>Cultellus pellucidus</i>	6 (0-34)	1,3 (0-5)	1,1 (0-2,5)
<i>Corbula gibba</i>	1,4 (0-9)	5,4 (0-25)	0,5 (0-2,5)

In III erreicht ferner *Bathyporeia guilliamsoniana* 3, *Phoxocephalus holböllii* 1,8, *Gastrosaccus spinifer* 2,2.

b) In einem hohen Prozentsatz den Stationen vorhandene (konstante) Arten der Makrofauna. Von insgesamt 23 Stationen (I bis III) waren vorhanden an 22: *Tellina fabula*, *Ampelisca brevicornis*, *Ophiura albidula*, *Scoloplos armiger*, *Nephtys hombergi*; an 20: *Venus gallina*; an 18: *Spisula subtruncata*, *Ophelia limacina*, *Nephtys longesetosa*; an 17: *Echinocyamus pusillus*, *Philine aperta*; an 16: *Cultellus pellucidus*; an 14: *Echinocardium cordatum*, *Pectinaria koreni*; an 12: *Gastrosaccus spinifer*; an 11: *Phoxocephalus holböllii*; an 10: *Nucula nitida*, *Macoma calcarea*, *Bela turricula*, *Diastylis rathkei*, *D. spinosa*, *Travisia forbesi*, *Asterias rubens*; an 9: *Bathyporeia pelagica*, *Ophiura affinis*; an 8: *Montacuta bidentata*, *Syndosmya alba*, *Corbula gibba*, *Arctica islandica*, *Buccinum undatum*, *Hippomedon denticulatus* usw.

c) Spezifische Arten, die bei BLEGVAD nur in der Venus-Community (I—III) angeführt sind, mit Angabe der Zahl der Stationen (unter 23), an denen die Art gefunden wurde: „*Edwardsia chrysanthellum*“ (wohl *Halcanpa duodecimcirrata*) 5, *Amphiteis gunneri* 1, *Pista cristata* 1, *Lampros fasciata* 4, *Portunus depurator* 1, *Hippomedon denticulatus* 8, *Haustorius arenarius* 2, *Phoxocephalus holböllii* 11, *Nototropsis swammerdami* 3, *N. vedlomensis* 1, *Tellina tenuis* 6, *Mya truncata* 6, *Thracia fragilis* 3, *Macra stultorum* 1, *Cardium norvegicum* 1, *Nassa reticulata* 3, *Natica catena* 3, *Amauropsis islandica* 1. Rein nach den BLEGVADschen Tabellen ergeben sich noch zahlreiche weitere spezifische Arten, es sind aber Algenbewohner, Steinbewohner usw., die bei den „blinden“ Bodengreiferfängen mit in die Listen gekommen sind, ohne ökologisch der Sandfauna anzugehören.

Zur Sandfauna gehört ferner die *Macoma*-Community (d) PETERSENS (Fig. 21). Sie ist keineswegs auf Sand beschränkt, besiedelt aber weite Strecken des Küstensandstrandes. Sie enthält als Charakterart 1. Ordnung *Macoma baltica*, als Charakterarten 2. Ordnung *Mya arenaria*, *Cardium edule*, *Hydrobia* sp. (*ulvae*), *Scrobicularia plana*. Es handelt sich um eine nach den Bodengreiferfängen an „Biomasse“ meist arme Coenose. Auf Grund der Daten von 17 Stationen, die PETERSEN

1915 für auf Sandboden lebende Bestände dieser Gemeinschaft in der dänischen Beltsee gibt, zeigt die *Macoma*-Coenose kurz folgendes Bild.

a) An Individuenzahl hervortretende (abundierende) Arten der Makrofauna mit Angabe der durchschnittlichen Anzahl pro qm und der Schwankungsbreite: *Macoma baltica* 30 (0—141), *Cardium edule* (+ *C. sp.*) 23 (0—245), *Spisula subtruncata* 6,4

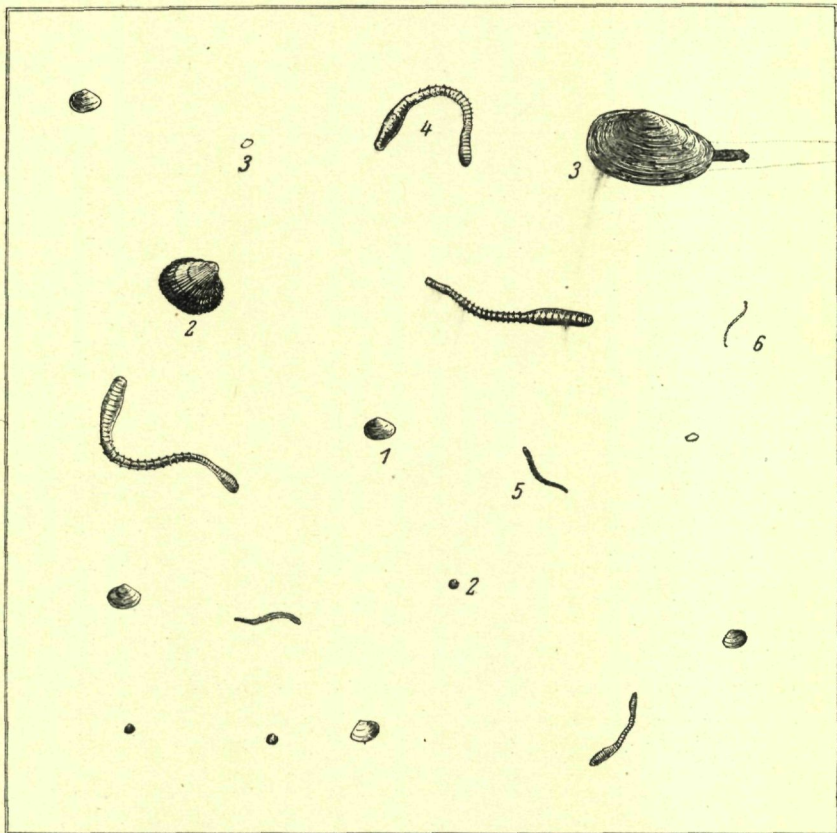


Fig. 21. *Macoma*-Coenose (d). Besiedlung auf 0,25 m². Ringkøbing Fjord.

Eulitoral, 0,3 m Tiefe bei Hochwasser, trocken bei Niedrigwasser.

1 *Macoma baltica*, 5 Ex.; 2 *Cardium edule*, 1 adult, 3 juv.; 3 *Mya arenaria*, 1 adult, 2 juv.; 4 *Arenicola marina*, 4 Ex.; 5 *Nephtys spec.*, 2 Ex.; 6 *Scoloplos armiger*, 1 Ex.

Nach PETERSEN 1918.

(0—106), *Mya sp.* (wohl *arenaria*) 4 (0—23), *Cardium fasciatum* + *exiguum* 3,8 (0—21), *Tellina tenuis* 3,7 (0—46), *Nassa reticulata* 2,3 (0—11,5), *Nephtys sp.* 2,1 (0—8), *Scoloplos armiger* 2 (0—24), *Hydrobia* 1 (0—?), *Macoma calcarata* 1,5 (0—17), *Ophiura albida* 1,4 (0—17), *Syndosmya alba* 1,1 (0—10), *Arenicola marina* 1 (0—10). Auf Grund der Bodengreifertechnik sind aber sicherlich die Zahlen für *Arenicola*, *Mya*, *Crangon* (0,1!), wohl auch *Hydrobia*, sowie Spioniden viel zu gering. Gewichtsmäßig stehen natürlich die großen Muscheln an 1. Stelle.

b) In einem hohen Prozentsatz der Stationen vorhandene (konstante) Arten der Makrofauna. Von insgesamt 17 Stationen waren vorhanden an 16 *Nephtys sp.*, an

14 *Macoma baltica*, an 12 *Mya*, an 11 *Scoloplos armiger*, an 9 *Cardium edule*, an 7 *Nassa reticulata*, an 6 *Cardium fasciatum* + *exiguum*, an 4 *Hydrobia*, *Pectinaria korenti*, *Ophiura albida*, *Nereis*, *Arenicola marina*, *Montacuta bidentata*. Differentialarten gegenüber der Venus-Coenose sind *Macoma baltica*, *M. calcarea*, *Cardium edule*, *C. fasciatum* + *exiguum*, *Hydrobia*, *Arenicola*. Im salzreichen Wasser kommen nach PETERSEN 1924 noch *Tapes aureus* und *T. pullastra* hinzu. (Weiteres über die Macoma-Coenose siehe S. 81.)

Eine genaue Gliederung der Makrofauna des Sandes unter Berücksichtigung feinerer Unterschiede des Bodengrundes hatte bereits ALLEN 1899 für den Kanal (Plymouth-Eddystone-Gründe) gegeben. ALLEN hat bereits die verschiedenen Korngrößen des Sandes ermittelt und eine umfangreiche Artenliste, sowohl für die einzelnen Fangplätze als auch für die Bodengründe Feinsand, Grobgeröll mit Sand oder Mud, Feingeröll, Schill und Steine gegeben. Die Tabellen zeigten deutliche Unterschiede in der Besiedlung dieser Bodengründe. Bei der Betrachtung der Tabellen ist allerdings zu berücksichtigen, daß bei den Fängen die gesamte Grundfauna und nicht nur die des Sand- bzw. Geröllbodens berücksichtigt ist. Es finden sich also sowohl Felsbodentiere, die auf einzelnen Gesteinsblöcken als auch Phytaltiere, die auf dem Grund zerstreut wachsende Algenbüsche besiedeln, in den Faunenlisten angegeben. Im gleichen Gebiet (Kanal vor Plymouth) hat dann FORD 1923 unter Benutzung von Bodengreiferfängen eine Gliederung der Sandbodenfauna in verschiedene Gemeinschaften vorgenommen. Er zeigt zunächst klar, daß in der Makrofauna, die auch hier allein untersucht wird, ein deutlicher Unterschied zwischen Grobsand- und Feinsandgebieten nachweisbar ist. Er vergleicht in einer Tabelle den Feinsand, in dem die ALLENSchen Korngrößenklassen VI, VII, VIII (Korngrößen von 1 mm abwärts) vorherrschen, mit dem Grobmaterial, das vorwiegend Material der Klassen II, III, IV (Korngröße 1,5 mm bis > 5 mm) enthält. (Siehe Tabelle 2 auf Seite 74).

Wie aus dieser Faunenliste ersichtlich, reicht die Gruppe A bis in recht detritusreiche Gebiete hinein.

Auf Grund dieser Vergleiche kommt FORD zu dem durchaus berechtigten Schluß, daß innerhalb der Sandböden zwei deutlich trennbare Coenosen unterschieden werden müssen.

I. Die *Spatangus purpureus*-*Venus fasciata*-Gemeinschaft (SpVf) des Schills und groben Sandmaterials mit den in der obigen Tabelle 2 in der rechten Kolumne (B) aufgeführten Arten (Fig. 22).

II. Die *Echinocardium cordatum*-*Venus gallina*-Gemeinschaft (EcVg) des feineren Sandes mit der in Kolumne A angeführten Arten. Die Gemeinschaft zeigt jedoch je nach der Bodenart, ob reiner oder schlickiger Sand, einige Sub-Assoziationen. Als solche unterscheidet FORD folgende (die besonders charakteristischen Arten durch ! gekennzeichnet).

Untergruppe 1. Reiner Feinsand mit folgenden typischen Arten. Muscheln: *Macoma stultorum*!, *Venus gallina*, *Ensis ensis*!, (*Meretrix chione*), (*Donax vittatus*), (*Lutraria elliptica* juv.); — Krebse: *Bathyporeia spec.*!, *Iphinoe trispinosa*!; — Echinodermen: *Echinocardium cordatum*; — Polychaeten: *Owenia fusiformis*, *Nephtys spec.*

Tabelle 2.

A. Feiner Sand (von 1 mm abwärts)	B. Gröberes Material (SCHILL) (> 1,5 mm)
Typische Arten	Arten beider Bodenarten
b) Muscheln <i>Nucula nitida</i> <i>Thyasira flexuosa</i> <i>Montacuta bidentata</i> <i>Tellimya ferruginosa</i> <i>Syndosmya alba</i> <i>S. prismatica</i> <i>Tellina fabula</i> <i>Donax vittatus</i> <i>Macra stultorum</i> <i>Spisula subtruncata</i> <i>Lutraria elliptica</i> <i>Meretrix chione</i> <i>Venus (Chamaelea) gallina</i> <i>Tapes pullastra</i> <i>Cardium echinatum</i> <i>Gari ferroensis</i> <i>Mya truncata</i> <i>Cultellus pellucidus</i> c) Gastropoda <i>Turritella communis</i> d) Echinodermata <i>Echinocardium cordatum</i> <i>Amphiura filiformis</i> <i>Cucumaria elongata</i> <i>Leptosynapta inhaerens</i> e) Crustacea <i>Gonoplax rhomboides</i> <i>Alpheus ruber</i> <i>Calinassa subterranea</i> <i>Diastylis spec.</i> <i>Iphinoe trispinosa</i> <i>Bathyporeia pelagica</i> <i>B. guilliamsoniana</i> f) Polychaeta <i>Sthenelais limicola</i> <i>Goniada maculata</i> <i>Magellona papillicornis</i> <i>Cirratulidae</i> <i>Melinna adriatica</i> <i>Pectinaria spec.</i> <i>Notomastus latericeus</i> <i>Scalibregma inflatum</i>	b) Muscheln <i>Spisula elliptica</i> <i>Dosinia lupina</i> <i>D. exoleta</i> <i>Venus (Timoclea) ovata</i> <i>Tapes virgineus</i> <i>Corbula gibba</i> <i>Solecurtus antiquatus</i> <i>Ensis ensis</i> d) Echinodermata <i>Echinocyamus pusillus</i> f) Polychaeta <i>Nephtys spec.</i> <i>Lumbriconereis spec.</i> <i>Glycera spec.</i> <i>Lanice conchilega</i>
Typische Arten	Arten beider Bodenarten
a) Chordata <i>Amphioxus lanceolatus</i> b) Muscheln <i>Nucula radiata</i> <i>Glycymeris glycymeris</i> <i>Lima loscombi</i> <i>Montacuta substriata</i> <i>Tellina crassa</i> <i>T. pusilla</i> <i>Lutraria oblonga</i> <i>Venus fasciata</i> <i>Gouldia minima</i> <i>Cardium norvegicum</i> <i>Gari tellinella</i> <i>Solecurtus scopula</i> <i>Ensis arcuata</i> d) Echinodermata <i>Echinocardium flavescens</i> <i>Spatangus purpureus</i> f) Polychaeta <i>Polygordius spec.</i> <i>Onuphis britannica</i>	a) Chordata <i>Amphioxus lanceolatus</i> b) Muscheln <i>Nucula radiata</i> <i>Glycymeris glycymeris</i> <i>Lima loscombi</i> <i>Montacuta substriata</i> <i>Tellina crassa</i> <i>T. pusilla</i> <i>Lutraria oblonga</i> <i>Venus fasciata</i> <i>Gouldia minima</i> <i>Cardium norvegicum</i> <i>Gari tellinella</i> <i>Solecurtus scopula</i> <i>Ensis arcuata</i> d) Echinodermata <i>Echinocardium flavescens</i> <i>Spatangus purpureus</i> f) Polychaeta <i>Polygordius spec.</i> <i>Onuphis britannica</i>

Untergruppen 2 und 3 gehören dem detritusreichen Sand an und zeigen bereits Elemente der Weichbodenfauna. Sie unterscheiden sich im wesentlichen durch die Tiefenlage (2 in flacherem, 3 in tieferem Wasser) und durch die *Syndosmya*-Arten (in 2 *Syndosmya alba*, in 3 *S. prismatica*). Von der beiden gemeinsamen Fauna nennt FORD *Macra subtruncata*, *Venus gallina*, *Cultellus pellucidus*, *Nucula nitida*, *Cardium echinatum*, *Montacuta bidentata*, *Diastylis spec.*, *Echinocardium cordatum*, *Nephtys spec.*, *Owenia fusiformis*, *Pectinaria spec.*, *Goniada spec.*, *Sthenelais limicola*.

Die 4. Untergruppe bewohnt schwarzen Mud, gehört also nicht zur Sandfauna.

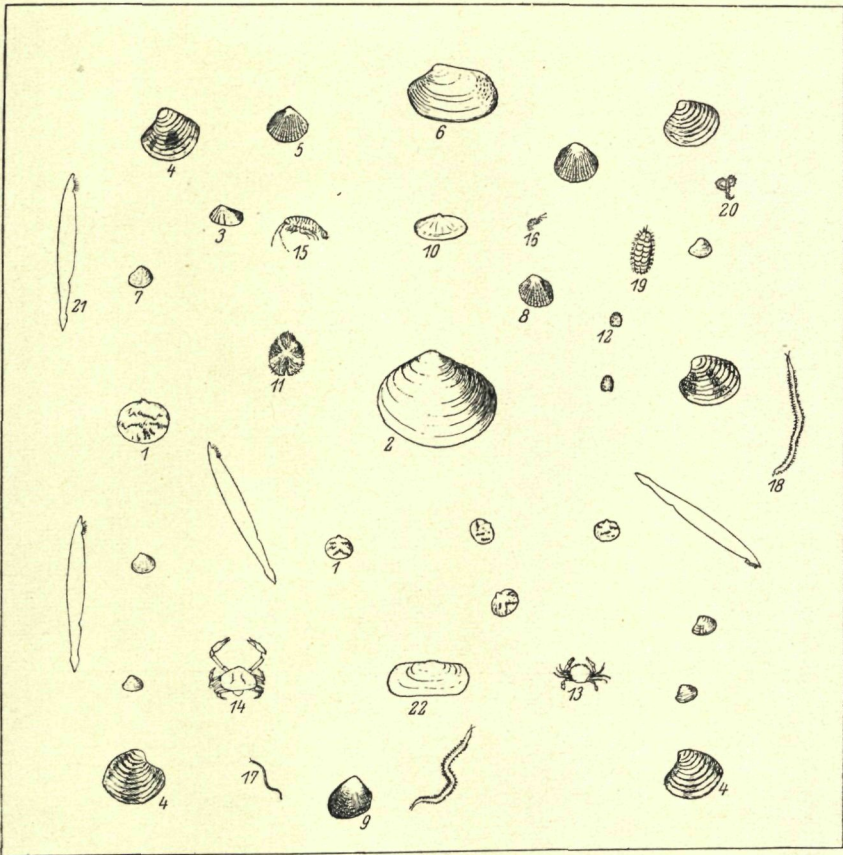


Fig. 22. *Spatangus purpureus*-*Venus fasciata* Coenose (SPVF) von Schillboden.

Besiedlung auf 0,1 m². Eddystone bei Plymouth.

Muscheln: 1 *Glycymeris glycymeris*, 5 Ex.; 2 *Tellina crassa*, 1 Ex.; 3 *Tellina fasciata*, 1 Ex.; 4 *Venus fasciata*, 5 Ex.; 5 *Venus ovata*, 2 Ex.; 6 *Tapes virgineus*, 1 Ex.; 7 *Gouldia minima*, 6 Ex.; 8 *Cardium nodosum*, 1 Ex.; 9 *Cardium* (*Laevicardium*) *norvegicum*, 1 Ex.; 10 *Gari tellinella*, 1 Ex. (siehe auch 22). Seeigel: 11 *Echinocardium flavescens* (juv.), 1 Ex.; 12 *Echinocyamus pusillus*, 2 Ex.; Krebse: 13 *Portunus pusillus*, 1 Ex.; 14 *Ebalia tuberosa*, 1 Ex.; 15 *Ampelisca typica*, 1 Ex.; 16 *Maera spec.*, 1 Ex.; Anneliden: 17 *Polygordius spec.*; 18 *Glycera spec.*, 2 Ex.; 19 *Polynoinae*, 1 Ex.; 20 *Lumbriconereis spec.*, 1 Ex.; Chordata: 21 *Branchiostoma lanceolatum*, 4 Ex.; 22 Muschel *Solecurtus scopula*, 1 Ex.

Nach einer Abb. von FORD 1923, stark abgeändert.

Speziell der Schillboden wurde im gleichen Gebiet (Plymouth. Eddystone Grund) von SMITH 1932 untersucht, und zwar wieder die

Makrofauna. SMITH ermittelte auch die verschiedene Korngröße der einzelnen Schillgebiete und versuchte, die quantitative Besiedlung zu erfassen, indem er die Stückzahl pro Liter Schill ermittelte.

Zur Kennzeichnung der Korngröße verwendet er, wie bereits früher ALLEN (vgl. S. 73), die „Representative Number“. Sie wird dadurch gewonnen, daß zunächst die Verteilung der Sedimentteile auf die einzelnen Siebfractionen (15, 5, 2.5, 1.5, 1, 0.5 mm. > 0.5 in einer Minute sedimentierend und > 0.5 nach einer Minute in Suspension) festgestellt, dann der prozentuale Anteil jeder Fraktion berechnet wird. Die Prozentzahl wird für jede Fraktion mit der Fraktionszahl multipliziert, also etwa 0.16 (% Anteil der Fraktion 15 cem Material) $\times$ 15 (Siebweite der Fraktion) = 2.40 und so fort für jede Siebgröße, die so erhaltenen Einzelwerte für die verschiedenen Fraktionen werden addiert und durch 100 dividiert. Eine höhere Zahl zeigt also größere, eine niedrige feineres Material an.

Die Verteilung der Arten auf die verschiedenen Schillsorten zeigt Tabelle 3. Aus ihr ergibt sich, daß Schill mit der Representative Number 1—2 bei weitem die größte Artenzahl aufweist, gröberes Material zeigt einen allmählichen Abfall der Arten, der nur in einer Verarmung besteht. Nach dem feineren Material hin (< 1,0) ist der Artenabfall plötzlicher, gleichzeitig treten in diesem Material bereits Arten der Feinsandgebiete auf (*Abra!*).

Auf Grund von quantitativen Bodengreiferfängen FORDS (1923) bei Plymouth, die allerdings verschiedene Bodenflächen (0,1—1 m²) umfassen, ergibt sich für diese Coenose folgendes Bild (10 Stationen zugrunde gelegt).

1. Quantitativ hervortretende Arten der Makrofauna mit Angabe von Durchschnitt pro 1 m² und der Schwankungszahl: *Venus fasciata* 18,2 (0—90); *V. ovata* 13,5 (0—70); *Spisula elliptica* juv. 10 (0—94); *Gouldia minima* 8,4 (0—58); *Branchiostoma (Amphioxus)* 7,9 (0—36); *Glycimeris glycimeris* 7,9 (0—48); *Cardium nodosum* 7,4 (0—70); *Echinocyamus pusillus* 7 (0—20); *Tapes virgineus* 6,2 (0—20); *Syndosmya alba* 6 (0—60), nur durch Massenaufreten in einem Grenzgebiet bedingt; *Glycera spec.* 4,5 (0—16); *Gari telinella* 4,4 (0—22); *Tellina pusilla* 4 (0—10); *Polynoinae* 2,7 (0—10); *Tellina crassa* 2,2 (0—8); *Nucula radiata* 2,1 (0—6); *Nephtys spec.* 2,1 (0—10); *Cultellus pellucidus* (nicht typisch, in Grenzregionen) 1,9 (0—18); *Portunus pusillus* 1,7 (0—5); *Ameliscia spec.* 1,7 (0—5); *Ameliscia*-Arten insgesamt 3,2; *Corymorpha nutans* 1,7 (0—16); *Janice conchilega* > 1,8 (0—10); *Lumbriconereis spec.* 1,5 (0—5). — *Spatangus purpureus* ist nur mit 0,3 (0—2). *Echinocardium flavescens* nur mit 0,4 (0—2) vertreten, in höheren Zahlen jedoch *Polygordius*, der bei der Siebmethode nur fragmentär erfaßt wird.

2. An einer größeren Zahl von Stationen vertretene (konstante) Arten. Von 10 Stationen waren vorhanden an 10: *Venus ovata*, *Echinocyamus pusillus*; an 6: *Branchiostoma (Amphioxus)*, *Tellina pusilla*, *Venus fasciata*, *Gari telinella*, *Glycera spec.*, *Polynoinae*; an 5: *Polygordius spec.* (wirkliche Konstanz wohl größer); *Lumbriconereis spec.*; *Tellina crassa*, *Tapes virgineus*, *Nucula radiata*; an 4: *Gouldia minima*, *Glycimeris glycimeris*, *Portunus pusillus*. Die Seeigel *Spatangus purpureus* und *Echinocardium flavescens* waren nur an 2 der 10 Stationen vorhanden.

In der Nordsee untersuchte DAVIS (1925) das Gebiet der Doggerbank und südlichen Nordsee auf seine Bodenfauna und ihren Zusammenhang mit dem Untergrund. Die Bodenart wurde durch gleichfalls fraktionierende Siebung bestimmt und aus den Gewichtsteilen der Größenordnungen nach BORLEYS Methode die „Representative Number“ bestimmt. Auf Grund dieser Zahl wird dann der Boden in 7 Gruppen (I—VII) geteilt. I gehört biologisch bereits zum Weichbodengebiet, soll aber der Einfachheit wegen hier gleich mitbehandelt werden, VII ist grober Boden mit Material, das vorwiegend über 1,5 mm Durchmesser besitzt. DAVIS stellt zunächst die für jeden Boden spezifischen Arten auf und dann jeweils die auf verschiedenen Böden vorkommenden (von gelegentlichen Einzelfunden abgesehen). Schon diese Zusammenstellung (Tabelle 5) ergibt interessante Ergebnisse.

Tabelle 3.

Artenliste und Verteilung der Fauna auf und im Schill nach SMITH.

	Representative Number of gravel				Representative Number of gravel		
	> 3,0	3,0-2,0	2,0-1,0		> 3,0	3,0-2,0	2,0-1,0
Hydrozoa							
○ Sertularella gayi	x	x		Porcellana longicornis		x	x
○ Abietinaria abietina		x	x	Upogebia deltaura	x	x	x
○ Plumularia setacea		x	x	+ Eupagurus cuanensis		x	x
○ Nemertesia antennina		x	x	+ Anapagurus laevis		x	x
Anthozoa				Portunus pusillus		x	x
○ Sarcodictyon catenata	x	x		P. depurator	x	x	x
○ Alcyonium digitatum		x	x	+ Atelecyclus septemdentatus		x	x
○ Epizoanthus incrustatus		x	x	Ebalia tuberosa		x	x
○ Ilyanthus mitchelli	x	x	x	E. tumefacta	x	x	
○ Caryophyllia smithi		x		Mollusca			
Polychaeta				Nucula nucleus	x	x	x
Polygordius lacteus	x	x	x	N. radiata		x	x
+ Eunoe nodosa		x	x	Glycymeris glycymeris	x	x	x
+ Lagisca extenuata		x	x	○ Modiolus phaseolinus		x	x
+ Sthenelais boa		x	x	○ Chlamys varia	x	x	x
Mystides limbata	x	x	x	+ Ch. tigrina		x	x
Syllis sp.	x	x	x	Pseudamussium similis		x	x
Nephtys hombergi	x	x	x	○ Lima subauriculata	x	x	x
Praegeria remota	x	x	x	Astarte sulcata		x	x
Glycera lapidum	x	x	x	+ A. triangularis	x	x	x
G. gigantea	x	x	x	+ Kellia suborbicularis	x	x	x
G. sp.	x	x	x	Tellina crassa	x	x	x
+ Eunice harassi		x	x	T. donacina		x	x
Onuphis conchylega	x	x	x	T. pygmaea		x	x
Hyalinoecia tubicola	x	x	x	+ Abra prismatica		x	x
H. bilineata	x	x	x	+ A. alba		x	x
Lumbriconereis impatiens	x	x	x	Gari tellinella	x	x	x
+ Aricia sp.		x	x	+ G. costulata	x	x	x
+ Polydora sp.		x	x	Gafrarium minimum	x	x	x
+ Owenia fusiformis		x	x	Venus casina		x	x
+ Petta pusilla		x	x	V. (Chione) ovata		x	x
+ Lanice conchilega		x	x	V. (Chione) fasciata		x	x
+ Terebellides stroemi		x	x	Paphia rhomboides		x	x
○ Serpula vermicularis		x	x	Cardium scabrum		x	x
○ Hydroides norvegica		x	x	C. ovale	x	x	x
○ Pomatoceros triquetra		x	x	+ Laevicardium crassum		x	x
Maldanidae	x	x	x	Psammisolen candidus	x	x	x
Gephyrea				○ Emarginula fissura		x	x
+ Phascolosoma vulgare	x			+ Mangelia linearis		x	x
Crustacea				+ Calliostoma papillosum		x	x
○ Pyrgoma anglicum		x	x	Trivia europaea	x	x	x
+ Nannastacus sp.		x	x	Natica alderi		x	x
Conilera cylindracea		x	x	+ Turritella communis		x	x
+ Lyssianassidae		x	x	+ Scaphander lignarius		x	x
Ampelisca brevicornis		x	x	○ Doto fragilis		x	x
A. tenuicornis		x	x	Echinodermata			
A. spinipis	x	x	x	+ Astropecten irregularis		x	x
Urothoe marina		x	x	+ Luidia ciliaris		x	x
+ Leucothoe spinicarpa		x	x	Ophiothrix fragilis	x	x	x
+ Ceradocus semiserratus		x	x	Ophiura texturata	x	x	x
Moera othonis		x	x	O. affinis		x	x
Lembos longipes	x	x	x	Echinocyamus pusillus	x	x	x
+ Leptocheirus hirsutimanus		x	x	Spatangus purpureus	x	x	x
+ Megamphopus cornutus	x			Echinocardium flavescens		x	x
○ Phisica marina		x		Cucumaria hyndmani	x	x	x
+ Crangon allmani		x		Chordata			
Galathea dispersa		x		+ Eugyra arenosa		x	x
+ G. strigosa		x		+ Polycarpa fibrosa		x	x
				Branchiostoma lanceolatum	x	x	x

○ vor dem Artnamen bedeutet: nur in einer Probe gefunden
 ○ „ „ „ „ : der Epifauna angehörend.

Tabelle 4.

Durchschnittliche Individuenzahl pro 1 l Schill (I) und Konstanz der Arten (II)
nach SMITH 1932.

	I	II		I	II
<i>Glycymeris glycymeris</i> . . .	1,7	11/24	<i>Ceradocus semiserratus</i> . . .	0,5	1/24
<i>Astarte triangularis</i> . . .	4,7	19/24	<i>Lyssianassa</i> sp.	1,0	1/24
<i>Tellina crassa</i>	1,0	2/24	<i>Eupagurus cuanensis</i> . . .	1,0	1/24
<i>Gafrarium minimum</i> . . .	1,8	12/24	<i>Portunus pusillus</i>	1,0	1/24
<i>Venus (Chione) ovata</i> . . .	1,1	12/24	<i>Polygordius</i> sp.	>2,1	10/24
<i>Nucula radiata</i>	1,4	4/24	<i>Syllid</i> sp.	1,5	11/24
<i>Venus casina</i>	1,0	6/24	<i>Mystides limbata</i>	1,0	5/24
<i>V. (Chione) fasciata</i> . . .	1,6	11/24	<i>Glycera lapidum</i>	2,4	18/24
<i>Modiolus phaseolinus</i> . . .	1,0	1/24	<i>Lanice conchilega</i>	1,0	2/24
<i>Tellina pygmaea</i>	1,6	7/24	<i>Terebellid tube</i>	1,5	2/24
<i>Lima subauriculata</i>	1,0	1/24	<i>Terebellides stroemi</i> . . .	1,0	1/24
<i>Paphia rhomboides</i>	1,0	3/24	<i>Owenia tubes</i>	2,6	5/24
<i>Abra abra</i>	1,0	1/24	<i>Hyalinoecia</i> sp.	1,0	3/24
<i>Natica alderi</i>	1,0	2/24	<i>Aricia</i> sp.	2,0	1/24
<i>Nucula</i> sp.	1,3	3/24	<i>Praegeria remota</i>	4,5	6/24
<i>Cardium ovale</i>	1,6	3/24	<i>Terebellid</i> sp.	1,0	1/24
<i>Astarte sulcata</i>	1,4	4/24	<i>Owenia fusiformis</i>	1,0	1/24
<i>Pseudamussium similis</i> . .	1,0	2/24	<i>Maldanids</i>	2,4	7/24
<i>Gari tellinella</i>	1,0	2/24	<i>Eunoë nodosa</i>	1,0	1/24
<i>G. costulata</i>	1,0	1/24	<i>Nephtys</i> sp. (juv.)	1,0	2/24
<i>Cardium scabrum</i>	1,0	1/24	<i>Phyllodocids</i>	1,8	4/24
<i>C. (Laevicardium) crassum</i> .	1,0	1/24	<i>Lumbriconereis impatiens</i> .	2,2	6/24
<i>Tellina donacina</i>	1,0	1/24	<i>Syllis vittata</i>	1,0	1/24
<i>Echinocyamus pusillus</i> . . .	8,6	21/24	<i>Lumbriconereis</i> sp.	1,0	2/24
<i>Amphipod</i> (indet.)	1,0	1/24	<i>Polychaeta</i> indet.	1,0	1/24
<i>Ophiura? affinis</i> juv. . . .	2,0	1/24	<i>Glycera</i> sp.	1,0	5/24
<i>Ophiurid</i> sp.	0,8	3/24	<i>Polynoid</i>	1,0	2/24
<i>Spatangus purpureus</i>	1,0	1/24	<i>Hyalinoecia bilineata</i> . . .	1,0	2/24
<i>Cucumaria</i> sp. (juv.)	1,0	1/24	<i>Arenicola</i> sp.	1,0	1/24
<i>Ophiura</i> sp. (juv.)	2,0	1/24	<i>Sabellids</i> (juv.)	2,0	2/24
<i>Echinocardium flavescens</i> .	1,0	1/24	<i>Pomatoceros triqueter tubes</i> many	1/24	1/24
<i>Ophiothrix fragilis</i> (juv.) .	2,0	1/24	<i>Ephesia gracilis</i>	1,0	1/24
<i>Ampelisca brevicornis</i> . . .	1,0	3/24	<i>Syllis cornuta</i>	0,8	2/24
<i>Urothoë marina</i>	1,3	3/24	<i>Eusyllis</i> sp.	0,5	1/24
<i>Ampelisca tenuicornis</i> . . .	1,0	1/24	<i>Onuphis conchylega</i>	1,5	4/24
<i>Ampelisca spinipis</i>	1,0	7/24	<i>Onuphis tubes</i>	1,5	2/24
<i>Anapagurus laevis</i>	1,0	1/24	<i>Goniada</i> sp.	1,0	1/24
<i>Galathea</i> sp. (juv.)	1,0	1/24	<i>Hyalinoecia tubes</i>	4,0	1/24
<i>Ebalia</i> sp. (juv.)	1,0	2/24	<i>Nemertini</i>	1,8	3/24
<i>Spirontocaris cranchi</i>	1,0	1/24	<i>Micrura</i> sp.	1,3	4/24
<i>Conilera cylindracea</i>	1,0	2/24	<i>Micrura</i> sp. (juv.)	many	1/24
<i>Cheirocratus sunderalli</i> . .	1,0	1/24	<i>Amphioxus lanceolatus</i> . .	1,3	6/24
<i>Megamphopus cornutus</i> . . .	1,5	2/24	<i>Phascolosoma vulgare</i> with		
<i>Lembos longipes</i>	1,0	1/24	<i>Loxosoma phascolosomatum</i>		
<i>Gnathia maxillaris</i>	1,0	1/24			
<i>Maera othonis</i>	0,8	2/24			

Tabelle 5.

Bodenart	VII	VI (19-21)	V (16-18)	IV (13-15)	III (10-12)	II (7-9)	I (4-6) ¹⁾
a) Zahl der spezifischen Arten	11	2	5	3	11	18	26
b) Gesamtzahl der Arten	17	13	19	19	47	55	45
c) Index aus a:b	65	15	26	16	23	33	58

¹⁾ Die arabischen Zahlen bedeuten die „Representative Number“, die zu der durch lateinische Zahlen gekennzeichneten Bodenart gehören.

Die Tabelle zeigt erstens, daß die Feinböden eine höhere Artenzahl aufweisen als die gröberen Sande, daß aber das gröbste Material (VII) gegenüber der Bodenart VI einen Anstieg zeigt, zweitens daß die Zahl der spezifischen Arten am größten im Grobmaterial (65%) ist.

Die von DAVIS angeführten Arten sind folgende, hinter dem Art-namen ist die durchschnittliche Individuenzahl auf 0,4 m² angegeben. A Für die einzelnen Bodenarten spezifische Arten.

Boden VII. *Amphioxus lanceolatus* 11,76; *Nucula nucleus* 1,91; *Am-pelisca spinipes* 0,88; *Psammoecola depressa* 0,88; *Cardium (Laevicar-dium) norvegicum* 0,15; *Venus fasciata* 0,15; *Tellina crassa* 0,15; *Lepi-dopleura cancellatus* 0,15; *Scolecoplepis cirrata* 0,15; *Phyllodoce lami-nosa* 0,15; *Gattyana cirrosa* 0,15. Die beiden letztgenannten Polychae-ten, sowie das Amphineur *Lepidopleurus* gehören wohl eher zu der Epifauna als zur Eufauna des Bodens.

Boden VI. *Gastrosaccus spinifer* 6,00; *Lanice conchilega* 1,50. Die spezifische Natur dieser beiden Arten ist sicher nur zufällig. An ande-ren Orten kommen beide auf recht verschiedenen Böden vor.

Boden V. *Echinus miliaris* 0,31; *Tellina donacina* 0,31; *Pecten opercularis* 0,16; *Ebalia tuberosa* 0,16; *Portunus pusillus* 0,16. Auch für die Mehrzahl dieser Arten ist die Spezifität für diesen Boden wohl mehr zufällig.

Boden IV. *Macoma baltica* 0,11; *Urothoe norvegica* 0,05; Plathel-mintes (unbestimmt) 0,05. Höchstens *Urothoe* echt spezifisch.

Boden III. *Natica catena* 0,10; *Venus ovata* 0,02; *Leucothoe lillje-borgi* 0,02; *Corystes cassivelaunus* 0,01; *Iphinoe trispinosa* 0,01; *Astarte sulcata* 0,01; *Astarte borealis* 0,01; *Aporrhais pes pelecani* 0,01; *Lacuna crassior* 0,01; *Chone spec.* 0,01; *Ophiura sarsi*. Auch viele dieser Arten sind nur zufällig und gehören eher weicheren Böden an (*Astarte*, *Aporrhais*, *Ophiura*); als Sandtiere können die ersten fünf Arten bezeichnet werden.

Boden II. *Owenia fusiformis* 50,13; *Ophiura albida* 2,50; *Monta-cuta bidentata* 0,13; *Ophiura affinis* 0,38; *Diastylis rostrata* 0,13; *Scali-bregma inflatum* 0,09; *Bulimella cylindracea* 0,09; *Buccinum undatum* 0,06; *Modiolaria discrepans* 0,06; *Glossobalanus marginatus* 0,03; *Pelo-naia corrugata* 0,03; *Tellina tenuis* 0,03; *Lucina borealis* 0,03; *Tritono-fusus gracilis* 0,03; *Chaetoderma spec.*; *Echiurus echiurus* 0,03; *Sabella pavonina* 0,03; *Ampharete acutifrons* 0,03. Die Mehrzahl dieser Arten sind bereits für Weichböden charakteristisch.

Boden I. *Maldane sarsi* 75,42; *Amphiura filiformis* 13,47; *Rhodine gracilior* 10,14; *Echinocardium flavescens* 7,08; *Dentalium entale* 5,97; *Nicomache maculata* 3,33; *Pectinaria auricoma* 2,92; *Eumenia crassa* 2,08; *Cryptodon flexuosus* 1,94; *Glycera alba* 1,53; *Ammotrypane aulo-gaster* 1,11; *Synapta inhaerens* 0,97; *Glycera rouxi* 0,97; *Brissopsis lyrifera* 0,83; (*Thelepus circinnatus* 0,83); *Ebalia tumefacta* 0,83; *Eudorella emarginata* 0,69; *Arctica (Cyprina) islandica* 0,69; *Notoma-stus latericeus* 0,69; *Phyllochaetopterus spec.* 0,56; *Chaetopterus varie-pedatus* 0,42; *Cucumaria pentactes* 0,28; *Gephyrea spec. indet.* 0,28; *Scala clathratula* 0,14; *Aricia cuvieri* 0,14; *Halcampa chrysanthellum* 0,14.

B. In zwei Bodenarten festgestellte Arten (hinter der Art die Bodensorte, in der die Art häufiger auftritt, in römischen, die hier vorhandene Individuenzahl auf 0,4 m² in arabischen Zahlen¹⁾).

Boden VII—V: 0.

Boden IV + III: *Donax vittatus* IV 1,30; *Astarte compressa* 0,49; *Nerine cirratus* IV 0,05.

Boden III + II: *Macra stultorum* III 108,15; *Echinocardium cordatum* III 24,78; *Spisula subtruncata* III 17,32; *Natica alderi* III 1,06; *Tellina fabula* II 1,56; *Ampelisca laevigata* II 0,88; *Cutellus pellucidus* II 0,63; *Lutraria lutraria* II 0,66; *Natica montagui* III 0,37; *Portunus depurator* II 0,19; *Astropecten irregularis* II 0,16; *Ophiura ciliaris* II 0,13; *Cerianthus lloydii* II 0,09; *Gari ferroensis* III 0,09; *Spisula elliptica* III 0,07.

Boden II + I: *Nucula nitida* I 4,03; *Stylarioides glauca* I 1,81; *Turritella communis* I 0,97; *Virgularia mirabilis* I 0,69; *Pectinaria koreni* I 0,56; *Lumbriconereis fragilis* I 0,28; *Nemertinen* I 0,28; *Cardium echinatum* II 0,22; *Praxillella praetermissa* I 0,14; *Nucula minuta* I 0,14.

C. In drei Bodenarten festgestellte Arten (Bedeutung der Zahlen wie bei B).

Boden VII + VI + V: *Echinocyamus pusillus* VII 3,24; *Spisula solida* V 2,34; *Spatangus purpureus* V 0,16.

Boden VI + V + IV: *Crangon crangon* VI 1,00.

Boden V + IV + III: *Ophelia limacina* V 2,19; *Eupagurus bernhardus* V 0,32.

Boden IV + III + II: *Bathyporeia pelagica* IV 0,33; *Goniada maculata* III 0,33.

Boden III + II + I: *Syndosmya prismatica* I 0,97; *Scoloplos armiger* II 0,41; *Amphiura chiajii* I 0,28; *Hippomedon denticulatus* I 0,28; *Tellinomya ferruginosa* II 0,16; *Aphrodite aculeata* I 0,14.

D. In vier Bodenarten festgestellte Arten.

Boden VI + V + IV + III: *Magelona papillicornis* VI 1,00; *Cirratus spec.* VI 1,00; *Ensis (Solen) ensis* VI 1,00.

Boden V + IV + III + II: 0.

Boden IV + III + II + I: *Venus gallina* I 0,83.

E. in fünf Bodenarten festgestellte Arten.

Boden VII bis II: *Sigalion mathildae* III 0,18.

Boden VI bis I: *Nephtys caeca* VI 4,00.

F. In sieben Bodenarten festgestellte Arten.

Boden VII bis I: *Syndosmya alba* I 0,69; *Sthenelais limicola* VII 0,29.

Bei einem Versuch, diese Faunenverteilung in bereits beschriebene Coenosen einzugliedern, fällt sofort die Parallele der Grobsand- bzw. Schillfauna mit der *Spatangus purpureus*-*Venus fasciata*-Coenose FORDs auf. Die beiden Nennarten dieser Coenose sind in dem Grobsandmaterial von DAVIS vertreten, ferner sind gemeinsam: *Amphioxus lanceolatus*, *Cardium norvegicum*, *Echinocyamus pusillus*, *Echinocardium flavescens*. Ein Versuch, die übrigen Gruppen mit den PETER-

¹⁾ Siehe die Note auf Seite 78.

SENSchen Coenosen in Einklang zu bringen, ist sehr schwierig, wie DAVIS ausführlich darlegt. Dabei sei erwähnt, daß Boden I bereits eine typische Weichbodenfauna enthält und Boden II eine Mischfauna Weichboden/Sand. Die für Boden I spezifischen Tiere (Gruppe A, S . . .) stellen nach DAVIS ein Gemisch der „Brissopsis“ und „Echinocardium filiformis“-Gemeinschaft PETERSENS dar, während die gleichzeitig in Boden II und III vorkommenden Tiere (Gruppe B, S . . .) insgesamt der Venus gallina bzw. „tiefen Venus-Gemeinschaft“ nahekommen. Manche von PETERSEN als Charaktertiere bestimmte Gemeinschaften gewählte Arten, z. B. *Venus gallina*, *Syndosmya prismatica*, *Amphiura chiajii* treten hier gemeinsam in Boden I, II und III auf, *Syndosmya alba* sogar in allen Böden.

Ausführliche Untersuchungen über die Bodenbiocoenosen der Deutschen Bucht wurden von HAGMEIER 1924 durchgeführt, doch liegt zunächst nur ein vorläufiger Bericht vor. „Das Wattenmeer und ein schmaler Küstensaum sind von der *Tellina* (= *Macoma*) *baltica*, von der „baltischen“ (PETERSEN) Tiergemeinschaft besiedelt; die reinen Sande von Borkumriffgrund, den Sylt-Außengründen und Horns Riffgrund enthalten die Gemeinschaft der *Venus gallina* mit *Echinocardium cordatum*, die feinen schlickhaltigen Sande der über 30 m tiefen Gründe im Westen und Nordwesten von Helgoland sind von der *Echinocardium cordatum* und *Amphiura-filiformis*-Gemeinschaft besiedelt, und vor der Elbmündung bis in die Umgebung von Helgoland tritt die *Scrobicularia* (= *Abra*) *alba*-Gemeinschaft auf, die stark schlickhaltigen Sand bewohnt.“ HAGMEIER gibt auch ein Verzeichnis der Makrofauna dieser Gemeinschaften; es seien die speziellen Sandlebensgemeinschaften hier kurz erwähnt. Die durchschnittliche Anzahl der Individuen pro m² ist hinter dem Namen der Art aufgeführt.

1. *Macoma-baltica*-Gemeinschaft.

Die Gemeinschaft dringt landwärts bis ins Eulitoralein, über die dort auftretenden Sonderverhältnisse vgl. S. 93 ff. Hier sollen hauptsächlich die sublitoralen Siedlungsgebiete erwähnt werden, die sich in der Deutschen Bucht bis zu 10 bis 15 m Tiefe erstrecken und in Sandgebieten oder schlickhaltigen Sanden auftreten. In den reicheren Stationen ergaben sich: *Macoma baltica* 27,8; *Tellina tenuis* 1,4; *T. fabula* juv. 0,4; *Macra subtruncata* 0,4; *Nucula nitida* 15; *Montacuta bidentata* 51,7; *Donax vittatus* 1; (*Mytilus edulis* 0,4); *Hydrobia ulvae* 213; *Utriculus (Retusa) obtusa* 1,4; *Scoloplos armiger* 1,8; *Nephtys spec.* 17,5; *Lagis (Pectinaria) koreni* 2,5; *Ophelia limacina* 1,8; Klein-Polychaeten 6,2; *Eupagurus bernhardus* 0,4; *Gastrosaccus spinifer* 2,1; *Diastylis bradyi* 0,7; *Bathyporeia norvegica* 4; *B. pelagica* 6; *Urothoe poseidonis* 0,4; *Echinocardium cordatum* 0,7; *Ophiura texturata* 1; *Amphiura filiformis* 0,4.

Für das Gebiet des nordfriesischen Wattenmeeres nehmen HAGMEIER und KÄNDLER 1927 eine Unterteilung der Macomacoenose (hier *Tellina-baltica*-Gemeinschaft genannt) vor. Sie bezeichnen als Leitformen der Gesamtgemeinschaft: *Macoma baltica*, *Scoloplos armiger*, *Nephtys spec.* (meist *N. caeca*) und als Epifauna *Mytilus edulis*. Innerhalb der Gemeinschaft werden drei Unterabteilungen unterschieden.

a. *Arenicola-marina*-Gemeinschaft (größtenteils im Eulitoral). Leitform: *Arenicola marina*. Bodenart: Sand verschiedener Korngröße mit verschiedenem Schlickgehalt auf der Wattfläche. Sie enthält „auf bewegtem lockeren Sand nur einige Wurmarten, *Ophelia limacina* (wohl *cluthensis*) u. a., aber keine Muscheln. Wird der Sand fester, so treten nacheinander *Tellina baltica*, *Scoloplos armiger* und als Charaktertiere bei etwas feinkörnigem Sand *Mya arenaria* und *Cardium edule* auf. Schließlich ermöglicht das Vorkommen der *Zostera nana* einen größeren Schlickgehalt, und an diesen Stellen oder in ihrer Nähe finden wir *Scrobicularia piperata* (= *S. plana*). Wir haben also in dieser 1. Unterabteilung vier verschieden aussehende Gemeinschaften, welche jedoch viele gemeinsame Arten besitzen und mehrfach ineinander übergehen, auch zeitlich nacheinander am selben Ort auftreten können, wenn kleine Veränderungen des Lebensraumes auftreten.“

b. *Tapes-pullastra*-Gemeinschaft. Leitformen: *Syndosmya alba*, *Tapes pullastra* und von der Epifauna *Ostrea edulis* und *Balanus crenatus*. Im oberen Gürtel dieser Abteilung finden sich noch *Mytilus*-Bänke. Bodenart: Fester, oft mit Steinen belegter, schlickhaltiger Sandboden an den Abhängen der Rinnen, etwa von der Niedrigwasserlinie bis zu 6 bis 8 m Tiefe. Das wichtigste Charaktertier ist *Syndosmya alba*, wegen Verwechslungsmöglichkeit mit der selbständigen *Syndosmya-alba*-Gemeinschaft (*Abra*-Gemeinschaft) ist *Tapes pullastra* für die Namensgebung verwendet. Die oberste Fläche der *Tapes*-Gemeinschaft grenzt an die Niedrigwasserlinie und enthält *Zostera marina*, ferner *Lanice conchilega* und an der unteren *Zostera*-grenze *Mya truncata*; auch *Nassa reticulata* gehört in dieses Gebiet. Die tiefer liegende Fläche enthält noch *Petricola pholadiformis*, als Epifauna Austerbänke.

c. *Amphipholis-squamata*-Gemeinschaft. Leitformen: *Amphipholis squamata*, *Bathyporeia pelagica*. Epifauna: *Sabellaria*. Bodenart: Schlickiger oder reiner, meist bewegter Sand der tieferen Teile der Rinnen. Unterscheidet sich an der oberen Grenze, besonders an Stellen, die durch *Sabellaria* verfestigt sind, wenig von der vorhergehenden. Die tieferen festen Stellen enthalten *Amphipholis squamata*, die lockeren Sandstellen *Ophelia limacina* oder *Bathyporeia pelagica* und *Gastrosaccus spinifer*.

Gegenüber der *Macoma-baltica*-Gemeinschaft des Küstensaums der Deutschen Bucht zeichnet sich hier behandelte Gemeinschaft des Wattenmeeres durch das Fehlen mancher Arten (*Ophiura texturata*, *Echinocardium cordatum*, *Nucula nitida*) und die Ausbildung der Epifauna aus.

II. *Venus*-Gemeinschaft, nordöstl. Hauptgebiet.

Bathyporeia norvegica 39; *Scoloplos (Aricia) armiger* 16; *Bathyporeia pelagica* 15,8; *Nephtys spec.* 6,1; *Tellina fabula* 5,4; *Ophelia limacina* 5,1; *Nucula nitida* 3; *Venus gallina* 2; *Ampelisca spec.* 1,3; *Macra subtruncata* 1; *Paratylus spec.* 1; *Echinocardium cordatum* 1; *Ophiura texturata* 1; *Solen (Ensis) ensis* 0,6; *Lamprops fasciata* 0,6; *Ophiura albida* 0,6; *Amphiura chiajii* 0,6; *Cyprina islandica* juv. 0,3;

Macra solida 0,3; *Bela turricula* 0,3; *Eupagurus bernhardus* 0,3; *Crangon allmanni* 0,3; *Gastrosaccus spinifer* 0,3; *Urothoe poseidonis* 0,3; nicht näher bestimmt waren Spioniden 8; Terebelliden 5,1; Phyllocidociden 0,6; Nemertine 0,6.

III. Venus-Gemeinschaft, südwestl. Hauptgebiet.

Bathyporeia pelagica 65; *Echinocyamus pusillus* 17,2; *Tellina fabula* 12,7; *Gastrosaccus spinifer* 7,2; *Nephtys spec.* 6,6; *Scoloplos armiger* 4,4; *Ophelia limacina* 4,4; *Bathyporeia norvegica* 3,8; *Macra solida* 3,8; *Donax vittatus* 3,8; *Tellina pusilla* 3,3; *Paratylus swammerdami* 3,3; *Echinocardium cordatum* 3,3; *Amphioxus lanceolatus* 3,3; *Corystes cassivelaunus* 2,7; *Nucula* juv. 1,6; *Natica alderi* 1,6; *Syndosmya prismatica* 1; *Venus gallina* juv. 1; *Montacuta bidentata* 1; *Dosinia exoleta* juv. 1; *Lamprops fasciata* 1; *Astropecten irregularis* 1; *Amphiura filiformis* 1; *Montacuta (Tellinmya) ferruginea* 0,5; *Astarte triangularis* 0,5; *Crangon vulgaris* (*crangon*) juv. 0,5; ferner verschiedene Amphipoden 5 (*Lepidopreum carinatum*, *Corophium bonelli*, *Urothoe poseidonis*, *Ampelisca brevicornis*, *Paratylus falcatus*, *Leucothoe lilljeborgii*), Terebelliden 6,6; Phyllocidociden 2,2.

IV. Echinocardium-Filiformis-Gemeinschaft, untermischt mit Tieren der Venus-Gemeinschaft (bereits z. T. Weichbodenfauna).

Nucula nitida 132; *Amphiura filiformis* 65; *Montacuta bidentata* 51; *Turritella communis* 33; Amphipoden 22 (am häufigsten *Harpinia antennaria*, ferner *Hippomedon denticulatum*, *Paratylus swammerdami*, *Bathyporeia pelagica*, *Ampelisca tenuicornis*); *Venus gallina* 16,4; *Echinocardium cordatum* 15; *Corystes cassivelaunus* juv. 9; *Pectinaria spec.* juv. 8,5; *Cylichna cylindracea* 4,2; *Syndosmya nitida* 3,5; *Tellina fabula* juv. 3,5; *Thyasira (Axinus) flexuosus* 3,5; *Natica alderi* 3,5; *Owenia filiformis* 3; *Dosinia spec.* juv. 1,4; *Crangon allmanni* 0,7; *Ebalia cranchi* juv. 0,7; *Peachia (hastata)* 0,7; ferner kleine Polychaeten 11; Ophiuride juv. 4; Nemertinen 2; Planarien 2.

Die übrigen von HAGMEIER angeführten Gemeinschaften gehören zu den Weichböden. Mit den von DAVIS aufgestellten Gruppen lassen sich die oben angeführten Gemeinschaften I—III nicht ohne weiteres vergleichen, da HAGMEIER für die Zusammenstellung der Einzelfänge zu Gruppen mehr regionale und faunistische Gesichtspunkte in den Vordergrund gestellt und weniger die Bodenbeschaffenheit berücksichtigt hat. Gruppe III stammt zwar fast ausschließlich aus feinem, grauen Sand mit Schlick (Tiefe 3—40 m), Gruppe II aber enthält Fänge aus grauem Sand mit Schlick, braunem Sand mit Sprenkeln, aber auch grobem Sand mit kleinen Steinchen (daher das Auftreten von *Amphioxus*, *Tellina pusilla*). Über die ökologische Verteilung der Mollusken bei Helgoland vgl. HEINCKE 1894.

In seinen Untersuchungen über den Gullmarfjord stellt MOLANDER 1930 zwei Sandcoenosen auf, die an diejenigen FORDS erinnern.

1. Die *Spatangus-montagui*-Assoziation, in Schill und Schillsand. 16 m Tiefe. Arten nach der Häufigkeit angeführt, die Zahl hinter dem Artnamen bedeutet die Individuenzahl auf 0,6 qm.

Astarte montagui (= *Nicania banksi*) 80; *Cylicolaimus magnus* 18; *Thoracostoma acuticaudatum* 17; *Venus ovata* 9; *Echinocyamus pusillus* 8; *Lepidopleurus asellus* 6; *Polygordius lacteus* 3; *Glycera lapidum* 3; *Venus fasciata* 3; *Eupagurus cuanensis* 3; *Spatangus purpureus* 3; *Strongylocentrotus droebachiensis* 3; *Notomastus latericius* 2; *Syndosmya nitida* 2; *Tellina pusilla* 2; sowie einige in Einzelexemplaren vorhandene atypische Arten. Als Differentialarten bezeichnet MOLANDER *Astarte montagui*, *Tellina pusilla*, *Venus fasciata*, *Spatangus purpureus*, *Strongylocentrotus droebachiensis*, *Polygordius lacteus*, ferner die Amphipoden *Leptocheirus hirsutimanus*, *Nototropis vedlomensis*, die Nematoden *Thoracostoma acuticaudatum*, *Cylicolaimus magnus* sowie *Eupagurus cuanensis*.

2. Die *Acrocnida-prismatica*-Assoziation, in feinem, braunem Sand, 28 m. Zahlenangaben für 0,3 qm.

Amphiura filiformis 9; + *Syndosmya prismatica* 4; *Nephtys hombergi* 4; + *Acrocnida brachiata* 3; + *Ophelia limacina* 3; *Ampelisca brevicornis* 3; *Goniada maculata* 2; *Ophiura affinis* 2; *Pectinaria auricoma* 1; *Scoloplos armiger* 1; *Owenia fusiformis* 1; *Cultellus pellucidus* 1; *Lunatia nitida* 1; + *Bathyporeia pelagica* 1; *Ampelisca tenuicornis*, *Acidostoma obesum* 1; *Harpinia antennaria* 1; (*Corella parallelogramma* 1). Die Differentialarten sind durch + gekennzeichnet. Auch bei MOLANDER fehlt also *Venus gallina* in den reinen Sandgebieten, sie tritt auch hier im Mischgebiet von Sand und Weichboden („sand and clay mixed“) auf. Die Fauna dieser Misch- bzw. Übergangsgebiete des Bodens verteilt MOLANDER auf 3 weitere Assoziationen.

3. *Scoloplos-cordatum*-Assoziation. Boden „strongly sand-mixed clay“, Tiefe 8–13 m, den *Zostera*-Wiesen benachbart. Die Gesamtartenzahl aller hierher gerechneten Stationen beträgt zwar 40, doch zeigt die Artenliste eine Reihe von Phytalbewohnern, die als Epifauna bzw. Gäste das Gebiet besiedelt haben, pro Station schwankt die Artenzahl von 12–19. Allgemein verbreitet sind nur *Scoloplos armiger*, *Echinocardium cordatum*, *Pectinaria (Lagis) koreni*, drei wenig charakteristische euryoeke Arten. Als Differentialarten bezeichnet MOLANDER *Polydora spec. (!)*, *Scoloplos armiger*, *Macoma calcarea*, *Lacuna divaricata* (typischer Phytalbewohner!), *Rissoa violacea*, *Psammechinus miliaris*. Die Berechtigung dieser Gemeinschaft ist höchst zweifelhaft, das Ganze erscheint als ein charakterloses Gemisch euryöker z. T. ökologisch ganz verschiedener Arten.

Die beiden anderen Übergangs-Assoziationen, die *Nephtys nitida*-Assoziation (*N. nit.*) und die *Echinocardium-filiformis*-Assoziation (*E. fil.*) tragen bereits ganz den Charakter von Weichbodencoenosen, so daß sie bei diesen behandelt werden sollen. Erwähnt sei hier nur, daß *Venus gallina* von MOLANDER als speziell typisch für eine Variante der *Nephtys nitida* Assoziation bezeichnet wird (vgl. hierzu LINDROTH 1935 und Fig. 9).

Anschließend seien hier kurz die Befunde von A. C. STEPHEN (1923, 1929, 1930, 1933, 1934) erwähnt. STEPHEN untersuchte unter besonderer Berücksichtigung der Tiefenverhältnisse die zonale Vertei-

lung der Mollusken und Echinodermen im Nordseegebiet. Er findet in der Littoralzone (von H. W. L. bis ca. 4 m Tiefe) auf reinem Sandgrund *Tellina tenuis* als charakteristische Art, mit größter Häufung nahe der Niedrigwasserlinie. Von dieser Linie an treten regional *Donax vittatus* (bis 8 m Tiefe) und *Tellina fabula* auf (bis 40 m Tiefe), die beide ihr Hauptgebiet in tieferen Zonen haben. *Venus gallina* tritt in geringerer Anzahl auf. In gleicher Zone tritt auf detritusreichem Boden mit „Schwarzschrift“ im Untergrunde die *Macoma*-Gemeinschaft auf (vgl. Fig. 27).

In der „Coastal-Zone“ (von 4 m bis 40 m in der nördl., bis 60 m Tiefe in der südl. Nordsee) tritt auf Sandboden in den schottischen Gewässern *Tellina fabula* und *Nucula nitida* vorherrschend auf, in der südlichen Nordsee kommen noch *Macra stultorum* und *Spisula subtruncata* hinzu.

Im Ostseegebiet (Kieler Bucht) gibt REMANE (1933) eine kurze Übersicht, die sich im Gegensatz zu den bisher angeführten Untersuchungen vorwiegend auf die Mikrofauna stützt. Im eigentlichen Meeresgebiet werden 2 Coenosen des Sandes unterschieden. 1. Die *Halammohydra*-Coenose, die durch die namengebende Meduse, Archianneliden (*Protodrilus chaetifer*, *Diurodrilus minimus*), zahlreiche Turbellarien (*Prognathorhynchus dubius*, *Gnathorhynchus hastatus*, *Gyratrix proavus*, *Rhinepera remanei* und viele andere), Gastrotreichen (*Cephalodasys*, *Tetranchyroderma hystrix*, *Ptychostomella ommatophora* u. a.), die Polychaeten *Streptosyllis bidentata* und *Ophelia remanei* und Copepoden (*Remanea arenicola* u. a.) charakterisiert wird. Sie gehört größeren Mittelsanden an. — 2. Die *Turbanella hyalina*-Coenose, in reinen, diatomeenreichen Feinsandgebieten. Benannt nach dem Gastrotrich *Turbanella hyalina*. Auch hier zahlreiche Turbellarien (*Cicerina brevicirrus*, *Paracicerina laboeica*, *Schizorhynchoides diplorchis*, *Thylacorhynchus caudatus*, *Th. conglobatus*, *Diascorhynchus borealis*, Acöle u. a.), Copepoden (*Arenosetella tenuissima*, *Paramesochra holsatica*), ferner *Leptocythere*-Arten, *Batillipes mirus*. An Großtieren hier *Cardium edule*, *Mya arenaria*, *Bathyporeia pilosa*, *Eurydice pulchra*, *Pseudocuma longicorne* u. a.).

Unter Berücksichtigung dieser und weiterer Literatur und unter Verwertung eigener Beobachtungen läßt sich für die Nordsee folgendes feststellen.

Es gibt im Gebiet des reinen Sandbodens des Meeresbeckens, also abgesehen von der Gezeitenzone, mindestens zwei Coenosen, die sich nicht nur durch den Artenbestand (ökosystematisch), sondern auch durch die in ihnen vertretenen Lebensformen (ökobiologisch) unterscheiden. Die beiden Coenosen sind an verschiedene Korngrößen gebunden, die eine bewohnt Mittelsande (Grobsande) bis Schill, die andere reine Feinsandgebiete.

1. Die erste kann nach dem Vorgang von FORD *Spatangus purpureus*-*Venus fasciata* (Sp Vf)-Coenose genannt werden, obwohl die allbekannten und weiterverbreiteten Leitformen *Brachiosstoma* (*Amphioxus*) und *Polygordius* besser zur Namengebung verwendet worden wären. Die Coenose ist charakterisiert durch ein

völliges Überwiegen des Mesopsammon in Arten- und Individuenzahl. Entsprechend den größeren Raumverhältnissen des Sandlückensystems erreichen die Tiere des Mesopsammon größere Ausmaße als in den anderen Sandregionen, doch gibt es auch in dieser Region extrem kleine Formen (der Archiannelid *Nerillidium*, der Tardigrad *Actinarcus*) als spezifische Formen. Ganz charakteristisch ist für diese Coenose die an Sandkörnern festsetzende Foraminiferenfauna, die RHUMBLER 1938 beschrieben hat (vgl. S. 53), desgleichen die Fauna der Kleinostracoden des Mesopsammon (*Microcythere*, *Microxestoleberis*, *Parapolycope* u. a., vgl. KLIE 1937). Typisch sind ferner die Archianneliden *Polygordius lacteus*, *P. appendiculatus*, *Protodrilus purpureus*, *P. hypoleucus*, *P. oculifer*, *Trilobodrilus heideri*, *Nerillidium*, die Polychaeten *Praegeria remota*, die Cumacee *Cumella pygmaea*, die Holothurie *Rhabdomolgus ruber*, der Enteropneust *Saccoglossus pygmaeus* (vgl. HINRICHS & JACOBI 1938) die Schnecken *Philinoglossa helgolandica*, *Microhedyle* (vgl. HERTLING 1930), *Caecum glabrum*, die Gastrottrichen *Acanthodasys aculeatus*, *Diplodasys minor*, *Macrodasys cephalatus*, *M. affinis*, *Platydasys schulzi*, das Bryozoon *Monobryozoon ambulans*, die Meduse *Halammohydra schulzei*, zahlreiche Copepoden (*Paramesochra dubia*, *P. intermedia*, *P. pterocaudata*, *P. similis*, *Pteropsyllus plebejus furcatus*, *Leptopontia curvicauda*, *Pseudolaophonte spinosa*, *Rhizothrix gracilis*, *Stenocaris minor*, *St. Kliei* u. a. vgl. KUNZ 1937). Nematoden (*Rhabdogaster*), sogar eine kleine Art der Rädertiergattung *Rotaria* lebt hier (von Kinorhynchen wurden vereinzelte Exemplare gesehen).

Die Makrofauna ist vorwiegend durch Muscheln vertreten. Ein echtes Epipsammon fehlt völlig, doch können gelegentlich mehr euryöke Arten dieses Typs in die Coenose eindringen (z. B. *Gastrosaccus spinifer*, *Ophiura albida*, *Echinocyamus pusillus*, *Eupagurus*-Arten u. a.). Das Endopsammon besteht ganz vorwiegend aus Sandliegern (*Amphioxus*, Muscheln), während Röhrenbauer zurücktreten. Unter den Muscheln bevorzugen diesen Lebensraum *Venus fasciata*, *Tellina pusilla*, *Tellina crassa*, *Spisula solida*, *Goodallia triangularis* u. a., unter den Echinodermen *Spatangus purpureus* und ? *Echinocardium flavescens*.

Obwohl die Zahl der spezifischen Arten dieser Coenose auffallend hoch ist, kommen in ihr auch mehr euryöke Sandbewohner vor und können einen großen Individuenreichtum erreichen, z. B. der Seeigel *Echinocyamus pusillus*, unter den Amphipoden *Ampelisca*-Arten (*A. brevicornis*, *A. spinipes*), *Phoxocephalus holbölli*, die Cumaceen *Lamprops fasciata*, *Bodotria scorpioides* u. a.).

Zweifelloso gibt es innerhalb dieser Coenose noch Untergruppen. Darauf deuten die von DAVIS angeführten Artenzusammenstellungen (vgl. S. 79) hin. Die Frage läßt sich jedoch vorläufig schwer behandeln, da die hier entscheidende Mikrofauna lediglich in der Umgebung von Helgoland untersucht ist und die meisten Listen von Bodengreiferfängen in ihren Aufzählungen verschiedene Fänge summieren, die möglicherweise nicht von einheitlichem Bodengrund stammen.

Immerhin sei hier darauf hingewiesen, daß die beiden Grobmaterie-

rialbiotope bei Helgoland, der Amphioxus-Sand und der Bruchschill zwischen den Klippenzügen, trotz der Verschiedenheit der Korngröße (Schill viel größer als Amphioxus-Sand) und der Verschiedenheit des Materials (Schalentrümmer-Sand) eine auffallend übereinstimmende Fauna aufweist. Besonders die Mikrofauna ist in der Mehrzahl identisch (*Polygordius*-, *Protodrilus*-Arten, *Praegeria*, *Coecum*, *Philonoglossa*, *Actinarcus* u. a.), bemerkenswerte Unterschiede weist die Turbellarienfauna auf, die im Amphioxus-Sand nach MEIXNER 1938 extrem arm ist, im groben Schill aber häufig *Otoplana foliacea*, in etwas feinerem Schill außerdem noch *Otoplana filum*, *Coelogygnopora gigantea*, *Pseudogyatrix helgolandica* und *Koinocystis desertorum* beherbergt, auch die Zahl der Gastrotrichen ist im Schill höher. Andererseits fehlen dem Schill *Rhabdomolgus ruber*, *Saccoglossus pusillus*; *Branchiostoma* ist selten. Die Copepodenfauna ist im Amphioxus-Sand viel reicher, für ihn sind spezifisch: *Paramesochra pterocaudata*, *P. similis*, *Leptastacus macronyx*, *L. intermedius*, *Stenocaris minor*, *S. Klei*, während für den Schill nur *Pseudolaophonte spinosa* als Differentialart genannt werden könnte (vgl. KUNZ 1937).

Über die Ausprägung dieser Coenose im Skagerrak-Kattegatt-Gebiet läßt sich aus den vorhin erwähnten Gründen wenig aussagen. Die Spatangus-montagui-Assoziation MOLANDERS aus dem Gullmarfjord läßt noch wesentliche Züge der Coenose erkennen, aus den umfangreichen Fanglisten PETERSENS aus diesem Gebiet läßt sie sich jedoch nicht mehr klar erkennen, wie sie ja auch von PETERSEN nicht als eigene Assoziation erkannt wurde. Geht man von *Branchiostoma* (*Amphioxus*) als Leitform aus und betrachtet die Begleitfauna dieser Amphioxusfänge, so findet man hier zahlreiche Arten, die sonst im Feinsand und gar in den Übergangsgebieten zwischen Feinsand und Weichböden auftreten, so z. B. *Spisula subtruncata*, *Lagis koreni*, *Amphiura filiformis*, *Ophiura albida*, daneben auch mehr typische Formen der Coenose wie *Tellina pusilla*. Ob *Branchiostoma* hier in Nachbargebiete vorstößt oder ob die Artenlisten durch Summierung verschiedener nicht gleichartiger Fänge ein verwischtes Bild ergeben, läßt sich schwer beurteilen.

Noch schwieriger wird der Vergleich in der Beltsee und im eigentlichen Ostseegebiet, da hier fast alle charakteristischen Arten der Coenose fehlen. Der Bodenart nach entspräche die Halammohydra-Coenose der Kieler Bucht (vgl. S. 85) am ehesten diesem Typ (mittelhoher Sand, doch Korngröße im Durchschnitt geringer), das Auftreten von *Halammohydra* (hier *H. octopodides*) spricht gleichfalls für eine Verwandtschaft mit der Sp. V. f. Coenose, doch kann sie nicht ohne weiteres als eine extrem verarmte Ostseemodalität gewertet werden, da sie in der Kleinfaua, besonders unter den Turbellarien (vgl. S. 85), aber auch unter den Gastrotrichen und Kleinkrebsen eine Reihe von Arten aufweist, die in der Sp. V. f. Coenose der Nordsee nicht festgestellt werden konnten. Auch das Fehlen ganzer biologischer Gruppen (Foraminiferen und Ostracoden des Mesopsammon) spricht eher für einen Sondercharakter der Halammohydra-Coenose. Da es unwahrscheinlich ist, daß die zahlreichen spezifischen Arten der Halammo-

hydra-Coenose in der Nordsee fehlen, ist anzunehmen, daß diese Coenose auch an geeigneteren Stellen in der Nordsee auftritt. Welche Arten der Makrofauna ihr hier angehören, können erst künftige Untersuchungen entscheiden. Auch die neuerdings geglückte Auffindung eines Polycopiden in Grobsanden der Kieler Bucht, sowie des Ostrakoden *Microcytherura affinis* im Ostseebecken (vgl. KLIE 1938), läßt vermuten, daß in der Ostsee noch Assoziationsfragmente der Sp. V. f. Coenose neben der Halammohydra-Coenose existieren. Beide Ostrakoden gehören nämlich in der Nordsee dem Mesopsammon der Schill- und Amphioxussandgebiete an.

2. *Bathyporeia*-*Haustorius*-Coenose (= *Tellina tenuis* C.). Die Bezirke des Feinsandes der Nordsee, die im Gebiet zweifellos sehr große Flächen einnehmen, sind auf ihren Artenbestand nur sehr unvollkommen untersucht. Die Mikrofauna ist allein in den reinen, bewegten Feinsandgebieten nahe der Niedrigwasserlinie, bei dem keine durch H_2S bedingte Schwarzschiebt dicht unter der Oberfläche liegt, in einem größeren Teil des Artenbestandes bekannt. Ich bezeichne dieses Gebiet mit E. SCHULZ 1937 a als *Bathyporeia*-*Haustorius*-Zone bzw. Coenose. Zwar dringen in dieses Gebiet Arten der *Macoma*-Coenose ein (z. B. *Cardium edule* und *Arenicola marina*), aber nur lokal und in geringem Maße, auch mit der *Venus*-Gemeinschaft PETERSENS kann das Gebiet nicht identifiziert werden. Eine gute Kennzeichnung der Makrofauna gibt bereits MORTENSEN 1921 („Braendings-Fauna“), ihr entspricht offenbar das von STEPHEN 1929 gekennzeichnete *Tellina*-*tenuis*-Gebiet. Schon vorher hatte BLEGVAD 1916 das Gebiet als *Tellina*-*tenuis*-Community (d. tera) hervorgehoben, PETERSEN nahm sie in seine Zusammenstellung 1924 jedoch nicht auf.

In der Makrofauna überwiegen im Endopsammon durchaus die Krebse, und zwar die Amphipoden und Cumaceen; unter ersteren treten hervor *Bathyporeia robertsoni*, *Pontocrates norvegicus*, lokal *Haustorius arenarius*, unter den Cumaceen steht in erster Linie *Cumopsis goodsiri*, in zweiter *Lamprops fasciata*, *Pseudocuma longicorne* und die mehr euryöke *Bodotria scorpoides*, häufig ist auch die Tanaide *Tanaissus lilljeborgi*, auch große Copepoden wie *Canuella perplexa* dürften hier dem Endopsammon angehören. Unter den Muscheln sind für die Region bezeichnend *Tellina tenuis*, lokal *Donax vittatus*, häufig ist auch *Spisula subtruncata*, daneben dringen mehr oder weniger intensiv Muschelarten der *Macoma*-Coenose (*Cardium edule*, *Mya arenaria*, *Macoma baltica*) in das Gebiet ein. Auch *Tellina fabula* kann vorkommen sein. Wichtig ist die Polychaetenfauna des Gebietes. *Scolecolopsis squamatus*, *Ophelia cluthensis*, *Aonides fulgens*, *Travisia forbesi*, *Scotoplos armiger*, *Nephtys* spec. sind häufige Arten. Das Epipsammon ist reicher entwickelt als in der vorigen Coenose, enthält aber nur wenig charakteristische Arten (lokal die Krabben *Corystes cassivelanus*, *Portunus marmoreus*), ferner Arten, die auch in benachbarten Lebensräumen vorkommen, z. B. *Crangon crangon*, *Gobius minutus*, *G. microps*. Wichtiger ist die gerade in diesem Lebensraum häufige Assel *Eurydice pulchra*, sowie der Sandaal *Ammodytes lanceolatus* u. a. Entsprechend der leichteren Verschiebbarkeit des Feinsandes

treten auch im Epipsammon Kleinorganismen auf, die allerdings z. T. in der Lage sind, die oberflächlichen Sandschichten zu durchfurchen. Hierher gehören unter den Ostrakoden Leptocythere-Arten, als spezifische Art *Cytherideis retroflexa*, häufig kommen hier ferner *Loxoconcha pusilla* und *Cytherois arenicola* vor, die allerdings auch in größere Sandgebiete vordringen.

Das Mesopsammon ist bedeutend artenärmer, enthält aber eine Reihe charakteristischer Arten, so den Archianneliden *Protodrilus symbioticus*, die Gastrotreichen *Neodasys chaetonotoideus*, *Pleurodasys helgolandicus*, *Xenotrichula micracanthus* und mit größerer Amplitude nach dem Grobsand hin *Dactylopodalia baltica*, *Chaetonotus pleuracanthus*, *Ch. decipiens*, ferner einige Rotatorien. Relativ zahlreich sind spezifische Arten unter den Copepoden (*Paramesochra constricta*, *Arenocaris bifida*, *Thompsonula hyaenae*, *Rhizothrix minuta*, *Arenosetella tenuissima* n. KUNZ) und auch Turbellarien (*Cheliplanilla caudata*, *Philosyrtis*, *Otoplana helgolandica*, *Monotocelis gracilis*, ferner *Cicerina*-, *Proschizorhynchus*- und *Thylacorhynchus*-Arten). Häufig in diesem Gebiet ist der Tardigrade *Batillipes mirus*. Es fehlen im Endopsammon hier Gastropoden, Holothurien, Enteropneusten, Bryozoen, Foraminiferen, Ostracoden und Cnidarier sind sehr selten.

Da diese Fauna in ähnlicher Zusammensetzung im Feinsand vor Amrum und Helgoland beobachtet worden ist, die Beobachtungen MORTENSENS 1921 für die Makrofauna an der dänischen Küste ein entsprechendes Bild ergeben und die wenigen Beobachtungen GIARDS bei Ambleteuse in der Mikrofauna auffallende Parallelen ergeben, dürfte diese Coenose weite Verbreitung besitzen. Sie reicht vielfach bis weit in die Gezeitenzone (Eulitoral) hinein und zeigt dementsprechend in sich noch Zonenbildungen. Für den eulitoralen Teil sind besonders charakteristisch: *Bathyporeia robertsoni* bzw. *pilosa*, die ihr Maximum etwas unterhalb der Hochwasserlinie aufweist im Gegensatz zu anderen *Bathyporeia*-Arten (vergl. E. EMRYS WATKIN 1939), die Assel *Eurydice pulchra* mit einem Maximum nahe der Hochwasserlinie, *Haustorius arenarius*, der in einer eng begrenzten Zone im Bereich der Mittelwasserlinie an dem durch Brandung festgestampften Hang der Sandbänke vorkommt (Mitteilung Dr. KUNZ nach Untersuchungen auf Amrum). Unter den Polychaeten ist *Scolecoclepis squamata* für höhere Zonen und *Eteone flava* für mittlere Regionen charakteristisch (vgl. Fig. 27), im unteren Bereich des Eulitorals erscheinen dann *Tellina tenuis*, *Nephtys caeca*, weitere *Bathyporeia*-Arten (nach WATKIN 1939 in der Reihenfolge *B. pelagica*, *B. elegans*, *B. guilliamsoniana*); die Arten haben z. T. in der Nähe der Niedrigwasserlinie ihr Maximum (Fig. 23), reichen aber ins eigentliche Meeres-

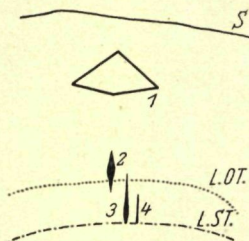


Fig. 23.

Verteilung u. Massenentfaltung von 4 *Bathyporeia*-Arten im Eulitoral. — 1 *B. robertsoni*, 2 *B. pelagica*, 3 *B. elegans*, 4 *B. guilliamsoniana*. L. OT. Mittelniedrigwasser, L. St. Niedrigwasser bei Springtiden, S Strand. — Nach E. WATKIN.

gebiet hinein. In dieser Zone erscheinen dann auch *Donax vittatus*, *Tellina fabula*, *Travisia forbesi*, Cumaceen, ein großer Teil der Mikrofauna usw. Will man diesen zonenhaften Unterschieden durch Namens-trennung Ausdruck geben, so könnte man den eigentlichen eulitoralen Teil der Coenose als Bathyporeia-pilosa-Haustorius-Zone, den Bezirk an und unter der Niedrigwasserlinie mit BLEGVAD 1916 und STEPHEN 1930 *Tellina-tenuis*-Zone bezeichnen.

Anschließend seien einige Daten über die quantitative Besiedlung dieses *Tellina-tenuis*-Gebietes mit Muscheln und Polychaeten an der schottischen Küste nach STEPHEN 1930 gegeben (siehe auch Fig. 27).

Individuenzahl pro 1 m² an verschiedenen Stationen.

<i>Tellina tenuis</i>	3388	2552	1180	1248	2188	1060
<i>T. fabula</i>	25	7	1		10	
<i>Spisula solida</i>					2	
<i>Venus gallina</i>	8	5	5		2	4
<i>Sigalion mathildae</i>	3					
<i>Phyllodoce groenlandica</i>	2	1			18	
<i>Eteone flava</i>		1	7	12		
<i>Nephtys caeca</i>	27	26	20		30	16
<i>N. hombergi</i>				4		
<i>Goniada maculata</i>			3			
<i>Nerine foliosa</i>		1	1	16		
<i>Arenicola marina</i>	1		3	16		4
<i>Aricia latreillei</i>				8		
<i>Travisia forbesi</i>					142	

Von den *Bathyporeia*-Arten kommen im gleichen Gebiet nach WATKIN 1939 von *B. guilliamsoniana* über 90, von *B. elegans* über 400, von *B. pelagica* über 1200 und von *B. pilosa* über 11 000 Tiere pro 1 m² vor.

Ökologisch ist diese Coenose (besonders im Vergleich mit der Sp. V. f.-Coenose des gröberen Sandes) durch folgende Merkmale charakterisiert. 1. Geringere Artenzahl im Mesopsammon, Beteiligung einer geringeren Anzahl von Tiergruppen (Ordnungen, Klassen) am Mesopsammon. 2. Körpergröße des Mesopsammon ist bedeutend geringer, kleine, schmale Formen in extremer Ausbildung. 3. Das Epipsammon ist viel reicher entwickelt, besteht sowohl aus Groß- wie aus Kleinformen (Ostrakoden, Acoele). Fähigkeiten zum Einwühlen des Epipsammon in den Sand ist die Regel, bei manchen Arten (*Eurydice pulchra*, Acöle) ist diese extrem ausgeprägt. 4. Das Endopsammon ist gleichfalls artenreicher, es besteht ganz vorwiegend aus Sandliegern (Amphipoden, Cumaceen, Muscheln). Röhrenbauer sind nur in geringer Artenzahl vorhanden (*Scolecopsis*).

Die Bathyporeia-Haustorius-Coenose läßt sich leicht ins Ostseegebiet verfolgen, da ihr Hauptvertreter *Bathyporeia robertsoni* bzw. *pilosa* bis weit in das Ostseebecken vordringt und seinen Biotop in den litoral-reinen Feinsandgebieten wahrt (die Coenose reicht hier bis 10 m, vielleicht auch 20 m Tiefe, dringt jedoch nicht mehr ins Eulitoral vor). *Eurydice pulchra* bleibt als Begleiter lokal, auch *Pseudocuma longicorne*, dagegen verschwinden fast alle übrigen typischen Vertreter der Makrofauna, dafür bleiben die Muscheln der sog. Macoma-Gemeinschaft, vor allem *Cardium edule*, es bleiben ferner mehr euryöke Arten (*Scoloplos armiger*) und im Epipsammon *Crangon crangon*. Die Mikrofauna ist gleichfalls stark verarmt, *Dactylopodalia bal-*

tica, *Chaetonotus decipiens*, sowie einige Otoplaniden bleiben, *Cheliplanilla caudata* tritt hinzu.

Die Bathyporeia-Haustorius-Coenose der Ostsee ist nicht voll identisch mit der oben (S. 85) gekennzeichneten *Turbanella-hyalina*-Coenose. Der Bestand der Makrofauna weicht allerdings nur wenig ab, *Bathyporeia* und *Eurydice* treten zurück, *Macoma baltica* und *Pygospio elegans* dagegen stärker hervor. Die Mikrofauna zeigt aber größeren Artenreichtum, besonders an Turbellarien, Ostrakoden und Copepoden, darunter auch charakteristische Arten (*Turbanella hyalina*!). Das Feinsandgebiet der *Turbanella-hyalina*-Coenose umfaßt mehr stillagernde, etwas detritus- und vor allem diatomeenreiche Feinsande. Da *Turbanella hyalina* auch in der Nordsee vorkommt, ist diese Coenose auch dort an entsprechenden Stellen zu erwarten. Im eulitoral-ten Gebiet entspricht ihr etwa die Arenicola-Zone (vgl. S. 103).

Die beiden eben näher gekennzeichneten Coenosen sind extreme Sandgebiete. Außer ihnen existieren noch weite Sandflächen, die meist größeren Gehalt an Feinstoffen enthalten. Dies sind die Gebiete der Sand-Macoma-Gemeinschaft, sowie der Venus-Gemeinschaft. Aus den Untersuchungen über die Macrofauna wissen wir, daß hier Sonderformen auftreten, nicht nur unter den Muscheln, sondern auch unter den Sandkrebse. Inwieweit die Microfauna hier die Herausarbeitung spezifischer Coenosen gestattet, wissen wir noch nicht. Immerhin sei erwähnt, daß in solchen tieferen detritusreichen Feinsanden (ohne Faulschicht) in der Kieler Bucht bereits Charakterarten aus der Mikrofauna festgestellt wurden (die Gastrotrichen *Urodasys mirabilis* und *Lepidodasys martini*).

Die Sand- und Weichböden-Coenosen der Gezeitenzone des Küstengebietes (Eulitoral)

Das Eulitoral. Weite Sandgebiete der Küste sind dem Wechsel von Ebbe und Flut ausgesetzt; gerade in Sandschichten kann diese Strecke eine beträchtliche Breite erfahren, im Gebiet des deutschen Wattenmeeres z. B. über 7—8 km. Die ökologischen Besonderheiten dieser Region erschöpfen sich nicht in dem Wechsel von Wasserbedeckung und Trockenliegen, sondern sind recht komplizierter Art, so daß hier kurz darauf eingegangen werden kann. Der Wasserwechsel im Eulitoral vollzieht sich ja nicht nur in horizontaler Richtung (Zustrom und Abstrom), das Lückensystem des Sandes kann bei Überflutung Wasser aufnehmen, bei Trockenliegen durch Verdunstung oder Absinken abgeben. Es besteht also auch in den oberflächlichen Schichten ein vertikaler Wasserwechsel. Sein Ausmaß ist allerdings nur im Grobsand in Strandnähe umfangreich, sonst gering, da besonders im Feinsand das Wasser im Lückensystem kapillar gebunden bleibt und so einen von dem eigentlichen Meerwasser relativ unabhängigen Wasserkörper im Sande des Grundwassers darstellt. Dieses Grundwasser wird in seinen Wasserstandsschwankungen von der Niedrigwasserlinie einwärts bald unabhängig von Ebbe und Flut, seine Schwankungsamplitude nimmt rasch ab unter gleichzeitiger Verzögerung der Gezeiten. Dieses marine Grundwasser kann natürlich Lebens-

raum für marine Tiere sein; sein Bereich hört auch nicht mit der Hochwasserlinie auf, sondern dringt unter den Landgebieten der Küste noch je nach den Gegebenheiten verschieden weit vor (subterrane Küstengrundwasser), sich hier mit dem süßen Grundwasser mischend. Nach oben geht das Grundwasser in eine Feuchtzone über, die gleichfalls belebt ist. Aber auch die Wasserverhältnisse an der Oberfläche zeigen biologisch wichtige Besonderheiten. Die Wasserbedeckungszeit eines bestimmten Ortes ist nicht ohne weiteres aus der Höhenlage zu Niedrig- und Hochwasserlinie ableitbar, sondern oft bleiben auch auf



Fig. 24. Gut entwickeltes *Arenicola*-Watt während des Niedrigwassers mit stehengebliebenen Restlachen. Süderoog. — Original.

Sandboden kleinere oder größere Restlachen stehen, da die Durchlässigkeit des Sandes z. T. infolge der Tätigkeit der Organismen lokal gering ist (im dichten *Arenicola*-Watt sind Restlachen z. B. allgemein verbreitet, Fig. 24). Derartige Oberflächenlachen können vom Flutwasser stammen, aber auch von Regenwasser oder von beiden zugleich gebildet werden. Daß das Flutwasser in einem Rinnensystem, den Prielen, abfließt, ist allgemein bekannt. Diese Priele sind marine Fließgewässer, deren Abfluß allerdings bei der Flut im wechselnden Maß sistiert wird. (Ausführliche Angaben über diesen Lebensraum bei WOHLBERG 1937, SCHULZ 1939, LINKE 1939 und KUNZ noch unpubl.).

Es ist ohne weiteres klar, daß die eben geschilderten Vorgänge des Wasserwechsels im Eulitoral auch einen starken Wechsel anderer ökologischer Faktoren bedingen. Einstrom von süßem Grundwasser sowie Bedeckung mit Regenwasser bedingt für viele Regionen starken Salzgehaltswechsel (auch im Nordseegebiet). Dieser pendelt nicht nur

im Bereich von Süß- und Meerwasser, sondern kann lokal durch Verdunstung hohe Konzentrationen erreichen, sowohl in Oberflächenlachen als auch in Feuchtzone und Grundwasser (es können Werte von 70 bis 90‰ erreicht werden), in den obersten dünnen Schichten sogar noch höhere Werte: etwa 200‰ oder sogar Salzausscheidung erfolgen. Im Oberflächenbecken und Feuchtzone kann ferner die Temperatur bei Sonneneinstrahlung stark ansteigen, im Winter können die Watten einfrieren. Auch in der chemischen Zusammensetzung des Wassers können in diesem Gebiet leicht Anomalien auftreten. Das Sediment wechselt entsprechend der verschiedenen Wasserbewegung vom groben Geröllstrand bis zu weichem Faulschlamm.

Bei einer derartig starken Gliederung des Eulitorals könnte man eine ebenso starke biozönotische Gliederung des Gebietes erwarten. Die ersten Aufstellungen ergaben eher das Gegenteil. Nach der PETERSENSchen Einteilung ergab sich sogar nur eine Coenose für das Eulitoral, die schon erwähnte *Macoma*-Gemeinschaft (S. 71), die sogar vielfach weit über das Eulitoral hinaus ins Gebiet der eigentlichen Meeresbecken hineinreicht. In der Tat ist die Molluskenfauna, die ja bei dieser Einteilung in erster Linie maßgebend war, überaus einheitlich, die Muscheln *Macoma balthica*, *Cardium edule*, *Mya arenaria*, in weichen Böden *Scrobicularia plana*, als Epifauna *Mytilus edulis*, die Schnecken *Hydrobia ulvae*, *Litorina litorea* sind auf den verschiedensten Böden der Gezeitenzone zu finden, ähnlich verhält sich unter den Polychaeten *Nereis diversicolor*, weniger *Arenicola marina*, *Pygospio elegans*, *Scoloplos armiger* sowie der Amphipode *Corophium volutator*. Nimmt man also die eben genannten Arten als Charakterarten einer Gemeinschaft, so ergibt sich in der Tat eine coenotische Einheitlichkeit des Eulitorals (excl. Felsboden). Schon eine oberflächliche Betrachtung zeigt aber, daß regionale biologische Unterschiede vorhanden sind, die durch eine zu weite Fassung der *Macoma*-Gemeinschaft verdeckt werden.

Unabhängig von dem Coenosesystem PETERSENS stellte MORTENSEN 1921 eine zonenartige Gliederung des Sandstrandes auf. 1. *Arenicola*-*Cardium*-Coenose auf überfluteten flachen Sandflächen. 2. *Corophium*, *Pygospio*-Coenose in etwas höheren Sandwattgebieten. 3. *Bledius*-*Dyschirius*-Coenose mit *Bledius arenarius*, *Heterocerus* und *Dyschirius*, also eine Gemeinschaft, in der bereits Insekten das Bild bestimmen. Sie gehört bereits zu den unregelmäßig überfluteten Regionen, also die Grenze zwischen Supralitoral und Eulitoral. 4. *Talitrus*-*Orchestia*-Coenose im Supralitoral, mit den Amphipoden der Gattung *Talitrus*, *Talorchestia* und *Orchestia*. Die im reinen bewegten Sand auftretende *Bathyporeia*-Coenose, die bis zur Niedrigwasserlinie und z. T. ins Eulitoral reicht, wurde bereits S. 88 erwähnt.

THAMDRUP 1935 kam durch quantitative Untersuchungen für das Eulitoral zu ähnlichen Ergebnissen. Die Verbreitung der charakteristischen Arten der Makrofauna überdeckt sich zwar weitgehend, unter Berücksichtigung der maximalen Dichte des Vorkommens läßt sich nach diesem Autor eine äußere (tiefere) Sandwatt-*Arenicola*-*Cardium*-*Macoma*- und eine innere (höhere) Sandwatt-*Hydrobia*-*Pygospio*-*Corophium*-Zone unterscheiden. Auch E. SCHULZ 1937a fand auf ganz allmählich ansteigendem Sandstrand die Zonen I. *Bathyporeia*-*Haustorius*-Zone, II. *Arenicola*-Watt, III. *Corophium*, IV. Farbstreifenwatt, V. *Bledius*-*Dyschirius*-Zone und VI. *Talitrus*-Zone. Die Zonen I—III und V—VI entsprechen durchaus den von MORTENSEN gefundenen Zonierungen, nur *Orchestia* wird von *Talitrus* mit Recht getrennt, beide gehören zwar zum Supralitoral, aber nicht in die gleiche Lebensgemeinschaft (siehe S. 115). Neu ist bei SCHULZ die Zone IV, das Farbstreifen-Sandwatt.

Eine weitere Zone hat REMANE 1933 unter dem Namen „Otoplanen-Zone“ für das Eulitoral der Kieler Bucht aufgestellt. Sie besteht hier mit einem ganz charakteristischen Artenbestand, in dem die Otoplaniden vorherrschen (vgl. S. 97).

den Grobsandstreifen, der im Brandungsgebiet von jedem Wellenschlag getroffen und umhergewirbelt wird. Die gleiche Zone, z. T. mit anderem Artenbestand, wurde später in der Nordsee festgestellt, sie besitzt sicher weite Verbreitung (Näheres S. 97).

Ein sehr vielgestaltiges Bild zeigt die Gezeitenzone, wenn man die Weichbodengebiete und die Übergangsgebiete zwischen Sand, Schlick und Mudd in Betracht zieht. Für ein beschränktes Gebiet, den Königshafen auf Sylt, verdanken wir WOHLNBERG 1937 eine Siedlungsanalyse mit eingehender Biotopbearbeitung. Er unterscheidet folgende Siedlungen:

1. *Polydora ligni*-Siedlung in fossilem Schlick von tonigem Charakter, etwas unter MNW mit *Polydora ligni*, *Barnea candida*, *Corophium volutator*, ferner *Microspio wreni*, *Nereis pelagica*. Wohndichte: 4 *Polydora* und 1 *Corophium* auf einen cm².

2. *Peloscolex-Capitella-Colobranchus*-Siedlung in echtem, weichen Mudd mit *Peloscolex benedeni*, *Capitella capitata*, *Colobranchus ciliatus* und „an der Oberfläche trotz andauernden Gasausbrüchen und Ausscheidungen von elementarem Schwefel *Litorina litorea*“.

3. *Heteromastus-Corophium*-Siedlung in einem vom Normaltyp abweichenden Schlick; die weiche, gut gebundene Ablagerung ist durch das Nebeneinander größter Gegensätze in den Korngrößen charakterisiert. Hier *Heteromastus filiformis*, *Corophium volutator*, *Nereis diversicolor*, *Macoma baltica* und im Übergangsgebiet zum Mudd-Watt *Lineus ruber*, *Ampharete grubei*, *Scrobicularia plana*. Die letztgenannte Muschel ist übrigens die einzige, die im Eulitoral für weichen Boden (bis Mudd) charakteristisch ist.

4. *Arenicola marina* (Jungtiere)-*Clitellio*-Siedlung in einem zonenartig, bis 25 cm (max. 50 cm) unterhalb der Hochwassergrenze reichendem, festgelagerten Sandwatt von geringem Wassergehalt mit jungen *Arenicola marina* sowie *Clitellio arenarius* und *Pygospio elegans*.

5. *Arenicola marina* (alt)-*Scoloplos*-Siedlung in einem an die vorige Siedlung nach unten anschließendem stets wasserübersättigtem Sandwatt von lockerem Aufbau und blauschwarzem bis blaugrauem Sand (FeS₂) und allgemeiner Verbreitung bis unter die MNW-Linie. Hier *Arenicola marina* (alt), *Scoloplos armiger*, *Nephtys hombergi*, *Cardium edule* und in Außenbezirken mit reinem Sand ohne FeS₂ *Tellina tenuis*. Die Siedlung entspricht dem typischen *Arenicola*-Sandwatt, die Gebiete mit *Tellina tenuis* sind offenbar Übergangsgebiete zur *Bathyporeia*-Zone.

6. *Mya truncata*-*Amphitrite*-*Lanice*-Siedlung in einem festgelagerten, wassergesättigten, an und vorwiegend unter MNW-Linie sehr gleichmäßig und feinkörnig ausgebildetem Sediment, das meist geschlossene Bestände von *Zostera marina* trägt. Hier *Mya truncata*, *Amphitrite johnstoni*, *Lanice conchilega*, ferner *Nassa reticulata*, *Psammechinus miliaris*.

7. *Ophelia cluthensis*-*Scolecoclepis*-Siedlung in durch beständige Strömung und Wellenschlag in ihrer Konfiguration abgeänderten Sandbänken (Stromsandbänke) im Brandungsgürtel. Der Sand ist arm an organischen Bestandteilen, das Gefüge porös (z. T. mit Porenlufthorizont). Bei Nichtüberflutung ist das Sediment bis 27 cm tief wasseruntersättigt. Hier *Ophelia cluthensis*, *Scolecoclepis squamata*, *Clitellio arenarius*, Larven der Fliege *Lispa caesia*, und wenn ein Porenlufthorizont (größere Luftblasenschicht im Sediment) ausgebildet ist, die Käfer *Diglossa mersa* und *Cilleus lateralis* (letztere auch in der *Bledius*-*arenarius*-Zone verbreitet). Die Siedlung ist durch die Mischung von Land- und Meerestieren interessant. Die Meerestiere sind teils Arten, die auch in der Brandungsregion der benachbarten *Bathyporeia*-*Haustorium*-Zone auftreten (*Ophelia*, *Scolecoclepis*), teils weit verbreitete litorale Arten (*Clitellio*).

8. *Bledius spectabilis*-*Enchytraeus albidus*-Siedlung in einem aus Sand und Schlicklagen geschichtetem, stets wasserarmen Sediment, dessen Oberfläche eine lederartige Cyanophyceenhaut überkleidet. Hier die Käfer *Bledius spectabilis*, *Heterocerus flexuosus*, *Cilleus lateralis*, sowie der vorwiegend im vegetabilischen Strandwall lebende *Oligochaet Enchytraeus albidus*.

Eine weitere, in der Bearbeitung der Lebensraumfaktoren, der Besiedlung und der Bionomie der Arten nach der Arbeitsmethode WOHLNBERGS durchgeführte Arbeit über ein Wattgebiet verdanken wir LINKE 1939 in seiner Bearbeitung der Biota des Jadebusens. In diesem Gebiet, das gleichfalls zahlreiche Bodenarten von Sand bis Mudd enthält, unterscheidet LINKE 5 Variationen der *Macoma*-Coenose, jede mit mehreren Siedlungen.

1. *Scoloplos*-Variation. Boden überall reiner Feinsand (Fließsand) und oberflächlich zu jeder Wasserbedeckungszeit Umlagerungen unterworfen. Seegang und Strömung gestalten den Lebensraum. Trockenzeit 0–45%.

Leitformen: die Polychaeten *Scoloplos armiger*, *Arenicola marina*, die Krebse *Bathyporeia robertsoni*, *Bodotria scorpioides*, *Tanaissus lilljeborgi*. Gelegentliche Arten: der Polychaet *Pectinaria koreni*, und in der Epifauna *Mytilus edulis*, *Sabellaria spinulosa*, *Balanus crenatus*, *B. improvisus*, *Sertularia cupressina*. Irrgäste: *Buccinum undatum*, *Eupagurus bernhardus*, *Asterias rubens*, *Ophiura texturata*. — In den Mengenverhältnissen vorherrschend: *Scoloplos armiger*, *Nephtys hombergi*, *Arenicola marina*, *Bathyporeia robertsoni*, *Tanaissus lilljeborgi*; zurück-

tretend: *Aricidea jeffreysi*, *Bodotria scorpioides*; untergeordnet: *Cardium edule*, *Macoma baltica*, *Harmothoe sarsi*, *Magellona papillicornis*, *Ampharete grubei*, *Lanice conchilega*.

In dieser Coenose werden als Siedlungen aufgeführt:

a) *Scoloplos*-Siedlung: Allgemein verbreitet: *Scoloplos armiger* mit Individuendichten bis zu ca. 500 pro 1 m² (meist 100–250) und *Nephtys hombergi* mit bis über 150 pro 1 m² (über größere Flächen hin jedoch nur 40 bis 50); an günstigen Stellen erreichen *Bathyporeia robertsoni* (bis 4300) und *Tanaissus lilljeborgi* (über 4500 pro 1 m²) noch höhere Dichten. Gleichfalls hohe Zahlen erreichen *Pygospio elegans* (1400) und *Hydrobia ulvae* (768), aber nur als Jungtiere. Der Tardigrad *Batillipes mirus* kommt bis 40 000–50 000 pro 1 m² vor. Hier auch *Magellona papillicornis* (bis 25) und *Aricidea jeffreysi* (bis 608).

b) *Arenicola*-Siedlung. An stilleren, gegen Bodenumlagerungen mehr geschützten Stellen. Charakterisiert durch Massenentwicklung von *Arenicola marina*, die zwischen 15–70 pro 1 m² schwankt (an optimalen Stellen in anderen Regionen werden 100 erreicht). Übrige Makrofauna der vorigen Siedlung ähnlich, *Nephtys* und *Scoloplos* in reineren Sandgebieten noch häufig, *Bathyporeia* an einer Stelle sogar 11 696 pro 1 m² festgestellt. *Macoma baltica* verbreitet, *Cardium* wohl nur eingespült. Wichtig ist das Auftreten des arktisch-baltischen Polychaeten *Harmothoe sarsi* in einer Wohndichte bis 12 pro 1 m².

2. *Pygospio*-Variation. Boden stets ± schlackhaltig und bindig. Umlagerungen nur bei Seegang. Für die Gestaltung des Lebensraumes sind außer Seegang und Strömung noch biotische Faktoren maßgebend (biogene Sedimentation). Trockenzeit 20–70% Wattentümpel zahlreich.

Leitformen: *Pygospio elegans*, *Cardium edule*. Gelegentliche Arten: *Scobicularia plana*, *Lanice conchilega*, *Corophium volutator*. Irrgäste: *Litorina litorea*, *Crangon vulgaris*, *Carcinus maenas*, *Pleuronectes spec.* — In den Mengenverhältnissen vorherrschend: *Pygospio elegans*, *Cardium edule*, *Arenicola marina*; zurücktretend: *Macoma baltica*, *Mya arenaria*, *Hydrobia ulvae*, *Nereis diversicolor*, *Nephtys hombergi*; untergeordnet: *Retusa truncatula*, *Eteone longa*, *Heteromastus filiformis*, *Pelosclex benedeni*, desgl. als Epifauna: *Balanus improvisus*, *Coryne loveni*, *Laomedea conferta*.

a) *Pygospio*-Siedlung. Der Lebensraum ist durch starke, deckenbildende Diatomeenwucherung an der Oberfläche charakterisiert, diese Diatomeentafeln werden von *Pygospio* bevorzugt, hier in Zahlen von 3000–10 000, stellenweise bis 20 000 Röhren pro 1 m². Diese Zahlen stellen aber noch nicht das Dichtemaximum dar, das in der *Corophium*-Variation liegt. Erwachsene Muscheln und Schnecken sind selten, nur *Cardium* ist stellenweise bis über 100 pro 1 m² vorhanden; doch sind Jungmuscheln anderer Art in großer Menge vorhanden, junge *Mya arenaria* mit ca. 0,5 cm Schalenlänge bis 55 000 pro 1 m². Begleittiere sind *Nephtys hombergi* (> 100 pro 1 m²), *Nereis diversicolor*, *Arenicola marina*, *Heteromastus filiformis*, *Scoloplos armiger*, *Cardium edule*, *Macoma baltica*.

b) *Arenicola*-Siedlung. Diese zweite *Arenicola*-Siedlung weicht von der der *Scoloplos*-Variation durch etwas andere Faunenzusammensetzung ab. „*Nephtys hombergi*, *Nereis diversicolor* und *Cardium edule* treten häufiger auf, *Scoloplos armiger* wird selten oder fehlt. *Macoma baltica* kommt vereinzelt vor.“ *Arenicola* in einer Wohndichte von 20–40, *Pygospio* bleibt relativ gering, nicht über 2000 pro 1 m², er wird wohl durch die intensive Bodenumlagerung der Leitform behindert.

c) *Cardium*-Siedlung. Wie schon WOHLBERG 1937 betont hatte, bildet *Cardium edule* stellenweise dichte Massensiedlungen, in denen fast Muschel neben Muschel dicht unter der Oberfläche liegt. In solchen Massengebieten werden durch Platzkonkurrenz andere Organismen gleicher Tiefenlage zurückgedrängt. Die Wohndichte von *Cardium edule* beträgt hier 150 bis 3000 pro 1 m², für Jungtiere bis über 10 000 (WOHLBERG fand sogar einen Maximalwert von ca. 40 000). Häufig kommen hier noch *Nephtys* und stellenweise *Nereis* vor. Andere Arten treten erst in den Randgebieten, in denen *Cardium* lockerer siedelt, in größerer Zahl auf. Innerhalb der 3 Siedlungen der *Pygospio*-Variation nimmt die *Cardium*-Siedlung die geschütztesten Stellen ein.

3. *Scobicularia*-Variation. Boden sehr schlackhaltig, lagebeständig, bindig. Infolge des hohen Gehalts an Schlick und organischer Substanz bleibt die Bodendurchlüftung auf die obersten mm beschränkt. Nur bei stärkerem Seegang Tafelabbruch. Biogene Bodengestaltung. Trockenzeit 45–85%. Wattentümpel zahlreich, in ihnen bleibt ein dünnflüssiger Schlackbrei liegen.

Leitformen: *Scobicularia plana*, *Mya arenaria*, *Hydrobia ulvae*. Gelegentliche Arten: *Gobius microps*. Irrgäste: *Cardium edule*, *Litorina litorea*, *Crangon vulgaris*, *Carcinus maenas*, *Pleuronectes spec.* — In den Mengenverhältnissen vorherrschend: *Scobicularia plana*, *Mya arenaria*, *Hydrobia ulvae*, *Nereis diversicolor*; zurücktretend: *Macoma baltica*, *Nephtys hombergi*, *Pygospio elegans*, *Heteromastus filiformis*, *Pelosclex benedeni*; untergeordnet: *Retusa truncatula*, *Phyllodoce maculata*, *Eteone longa*, *Paranais litoralis*, *Corophium volutator*.

a) *Scobicularia*-Siedlung. In Schlick oder schlackigem Sandboden, dessen normale Bodenumlagerungen nicht über eine Höhe von 10 cm hinausgehen.

Vorwiegend in höheren Lagen. Bezeichnende Begleitarten sind *Nereis*, *Nephtys*, *Heteromastus*, *Pelosclex*, während Diatomeen und weidende Arten, wie *Pygospio*, fehlen oder selten bleiben. In den zwei angegebenen Proben tritt *Scrobicularia* mit 300 und 1 082 400 (wohl Jungbrut), *Hydrobia ulvae* mit 450 und 1200, *Nereis diversicolor* mit 225 und 800, *Pygospio elegans* mit 0 und 26 800 (!), *Heteromastus* mit 750 und 0, *Pelosclex* mit 1275 und 0, *Corophium volutator* mit 0 und 400 auf 1 m² auf.

b) *Mya*-Siedlung. In größerer Ausdehnung in den unteren Gebieten der Coenose, *Mya* erträgt infolge ihrer tiefen Lage im Boden stärkere Umlagerungen. Häufig stellenweise *Nephtys* und *Nereis*. *Mya arenaria* wird in 2 Proben mit 150 bis 352, *Pelosclex* mit 150—2112, *Pygospio* mit 0—1760, *Hydrobia* mit 7800—88 pro 1 m² angegeben.

c) *Hydrobia*-Siedlung. In Anschwemmungsgebieten der Coenose tritt Massentwicklung von *Hydrobia ulvae* auf. Wohndichte von einigen Tausend bis über 300 000 pro 1 m², über große Gebiete hinweg zwischen 10 000 und 30 000. Begleitfauna wechselnd, häufig *Nereis diversicolor*, *Heteromastus filiformis*, *Scrobicularia plana*, *Pelosclex benedini*. Als Verfolger von *Hydrobia* besiedelt das Watt der Opisthobranchier *Retusa truncatula*, doch geht seine Wohndichte kaum über 5 hinaus.

d) *Nereis*-Siedlung. In Teilgebieten, in denen es durch Abtrag zu einer längeren Freilage des festen, kleiartigen Schlickbodens gekommen ist, tritt *Nereis* vorherrschend auf, während *Hydrobia*, *Heteromastus*, *Nephtys*, *Scrobicularia* und *Mya* fehlen. Ist eine Randsiedlung der Coenose nahe der Hochwasserlinie. Wohndichte bis ca. 4000 mit Jungtieren pro 1 m².

4. *Corophium*-Variation. Besonders in Randgebieten der Wattflächen, die eine gewisse Lagebeständigkeit aufweisen, und in Prielrandgebieten. Boden variabel, von Sand (sogar mit größeren Kiesbeimengungen) bis zu Schlick und Klei. Auf Wattflächen biogene Bodengestaltung. Strömung untergeordnet, nur See-gang von Bedeutung. Trockenzeit auf Wattflächen 30—95%, in Prielgebieten 0—100%.

Leitformen: *Corophium volutator*, *Heteromastus filiformis*, *Pelosclex benedini*; gelegentliche Arten: *Gobius microps*; Irrgäste: *Cardium edule*, *Litorina litorea*, *Crangon vulgaris*, *Pleuronectes spec.* — In den Mengenverhältnissen vorherrschend: *Corophium volutator*, *Nereis diversicolor*, *Pygospio elegans*, *Heteromastus filiformis*, *Pelosclex benedini*; zurücktretend: *Nephtys hombergi*, *Hydrobia ulvae*, *Pygospio elegans*, der Collembolen *Isotomurus palustris*; untergeordnet: *Macoma baltica*, *Scrobicularia plana*, *Eteone longa*, *Arenicola marina*, *Carcinus maenas*.

Innerhalb dieser Variante können verschiedene Arten dichte, aber an Begleitarten arme Bestände bilden. So unterscheidet LINKE eine

a) *Corophium*-Siedlung. Sie findet sich unter verschiedenen Bedingungen, da das Massenvorkommen von *Corophium* großenteils von dem Mangel an biologischer Konkurrenz abhängt. Sie findet sich besonders in höher gelegenen, festen, aber nicht stark faulenden Wattflächen (*Corophium* ist empfindlich gegen starken O₂-Mangel), sowie an den abbrechenden Kleikliffanten an Abbruchkanten und Prielen. Auf den Wattflächensiedlungen kommen neben *Corophium* häufiger *Nereis diversicolor*, *Pelosclex benedini*, stellenweise *Scrobicularia plana* und *Heteromastus filiformis*, seltener *Pygospio elegans* vor. Die Wohndichte beträgt stellenweise bis 40 000, im allgemeinen aber 5000—20 000 pro 1 m². An den Kleikliffen finden sich neben *Corophium* meist nur vereinzelte *Nereis diversicolor* und *Petricola pholadiformis*, die Wohndichten von *Corophium* betragen im allgemeinen 20 000 bis über 40 000 pro 1 m².

b) *Nereis*-Siedlung. Auch die im Eulitoral mit Ausnahme reiner bewegter Sandböden so weit verbreitete *Nereis diversicolor* scheint in ihrer Dichte stark durch biologische Konkurrenz beeinflusst zu werden. Sie zeigt nur lokale Massensiedlungen, ist im übrigen sehr unempfindlich auch gegen Faulschlamm. Begleitende Arten sind *Heteromastus* und *Pygospio*. Die Wohndichte beträgt 50 bis 500, stellenweise 1175 pro 1 m².

c) *Heteromastus*-Siedlung. In weichem, schlammigem Boden mit Bevorzugung von Faulschlamm im Untergrund; besonders im Bereich der Prielrandwatten (2—5 m breiter Streifen). Hier sind die häufigsten Begleitarten *Nereis diversicolor*, *Nephtys*, *Pelosclex* und *Pygospio*. Wohndichte stellenweise 20 000—30 000 (Jungtiere) zusammen mit 50 000—100 000 *Pygospio*-Röhren, bei älteren Tieren 500 bis 4000, höchstens 7000 pro 1 m²; von den Begleitern erreicht *Nephtys* 150, *Nereis diversicolor* über 500.

d) *Pelosclex*-Siedlung. Der Oligochaet *P. benedini*, dessen Lebensweise der Süßwasser-Tubificiden ähnelt, „tritt nur an sehr wenigen Stellen der unteren Prielgleithänge als dominante Art auf, daß man von einer *Pelosclex*-Siedlung sprechen könnte; meist kommt er mit anderen Arten vermischt vor und spielt dann nur die Rolle einer teilweise sehr häufigen Begleitform (z. B. in der *Scrobicularia*-Variation)“. Boden mit stärkerer Umlagerung wird gemieden, stark verunreinigte Gebiete bevorzugt. Wohndichte 2000—5000, stellenweise über 15 000 pro 1 m².

e) *Isotomurus*-Siedlung. Auf Prielrandwatten und -gleithängen lokal Massenansammlungen des Collembolen *Isotomurus palustris*. (Wohndichte 93 000 bis 264 000 pro 1 m².) Wasserbedeckungszeit 40—50%, Boden während der Trockenlage

oberflächlich trocknend. Die Tiere verbringen die Wasserzeit im Boden. Begleitarten: an Gleithängen *Corophium*, an Prielrandwatten *Heteromastus*, *Nereis*, *Scrobicularia*, die aber stets in geringeren Wohndichten als an benachbarten Stellen auftreten.

f) *Polydora*-Siedlung. Wie die vorigen Siedlungen finden sich Massensammlungen von *P. ciliata* in Prielen und zwar vorwiegend in kleiartigen Schlickbänken am Prielboden, über die ein rascher Wasserstrom fließt. Als Begleiter ganz vereinzelt *Nereis diversicolor* und in Randgebieten *Corophium*. Wohndichte 10 000 bis 200 000 pro 1 m².

5. *Scolecoclepis*-Variation. An unter dem Einfluß der Brandung stehender Kiesbank mit starken Umlagerungen. Trockenzeit 45–70%. Grundwasserspiegel sinkt zur Trockenzeit meistens unter die Siedlungsschicht ab. Leitform: der Polychaet *Scolecoclepis squamata*; gelegentliche Art: *Arenicola marina*; mengenmäßig vorherrschend: *Scoloplos armiger* (bis über 90 pro m²); zurücktretend: *Scolecoclepis*

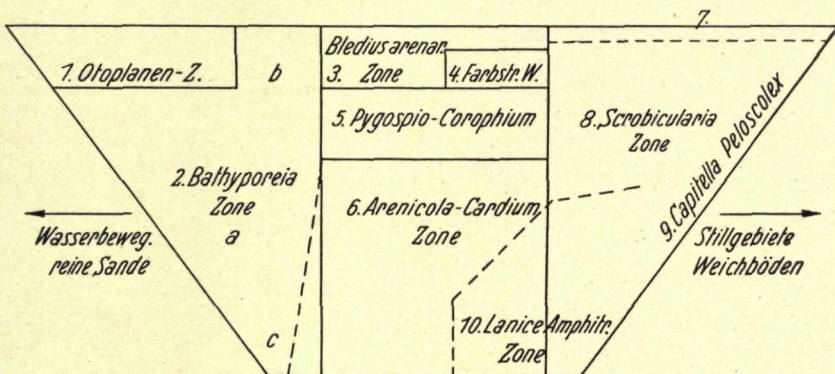


Fig. 25. Diagrammatische Darstellung der Hauptcoenosen des Eulitorals. In der Bathyporeia-Zone bezeichnet *b* das Gebiet des festen Brandungsgebietes (*Scolecoclepis* usw.), *c* das *Tellina-tenuis*-Gebiet, 7 das Gebiet der verschiedenen Insektenregionen der Weich- und Feinböden, die z. T. ins Eulitoral hineinreichen. Näheres im Text. — Original.

squamata (bis 35). Vereinzelt große *Nephtys hombergi*, sehr selten *Arenicola* und *Nereis diversicolor*.

Versucht man sich auf Grund der vorliegenden Einzeldaten¹⁾ ein Bild von der Besiedlung der eulitoralischen Sand- und Weichbodengebiete der Nordsee zu machen, so ergibt sich — wenn man zunächst von den Prielen absieht — das in Fig. 25 dargestellte Diagramm.

A. Gebiet der reinen, bewegten oder durchspülten Sande und Kiese. In der Oberflächennähe keine O₂-arme, dunkle Reduktionsschicht. Brandungsgebiet. Die extremste Ausbildung des Brandungsstrandes, der Geröllstrand, läßt keine spezifische Besiedlung innerhalb des reinen Geröllgebietes erkennen. Eine solche tritt erst im kiesigen Bezirk des Brandungsstrandes hervor. Hier die

I. Otoplanen-Zone. Sie bildet einen wenige dm bis über 1 m breiten kiesigen Streifen nahe der Hochwasserlinie, der durch die auswaschende Wirkung der auftretenden Brandungswellen gebildet wird. Schon bei leicht bewegtem Wasser werden die Sandkörner umgewirbelt. Da die Bildung dieser oft deutlich abgesetzten Zone von der Stelle des Wellenaufpralls abhängt, verlagert sie sich natürlich bei

¹⁾ Mündliche Mitteilungen verdanke ich Herrn Dr. H. KUNZ, der die Sandwatten der Insel Amrum bearbeitet, und Herrn Dr. E. SCHULZ, Kiel.

Änderung von Wasserstand und Wellenbereich, allerdings nicht in dem Maße, als man nach dem Gezeitenwechsel erwarten sollte. Meist bleibt schon bei geringer Änderung der Bodenneigung der Kiesstreifen liegen, bisweilen bildet sich tiefer ein zweiter, stets aber bleiben sie in der Nähe der Hochwasserlinie. Die Otoplanen-Zone ist nicht überall ausgebildet worden, nur am Sandufer mit stärkerer Neigung in diesem Gebiet.

Die eigenartige Tierwelt dieser Region ist im Nordseegebiet weniger bekannt als in der Ostsee (vgl. S. 106). Besonders kennzeichnend ist hier das Turbellar *Nematoplanea coelogygnoporoides*, sowie einige Otoplanen, der tausendfußähnlich sich bewegende Polychaet *Hesionides arenarius* (vgl. FRIEDRICH 1936), die Archianneliden *Trilobodrilus spec.*, *Protodrilus chaetifer* und andere *Protodrilus*-Arten, die winzige Halacaride *Actacarus pygmaeus*, sowie einige Copepoden (*Remanea arenicola* u. a.). Die Ernährung erfolgt ganz vorwiegend durch die im Brandungsgebiet strandenden Planktonen, die besonders von den Turbellarien verzehrt werden, sowie durch im Lückensystem des Kiesel sich setzenden Detritus.

II. Eulitorale Bathyporeia-Haustorius-Zone. Weite Gebiete direkt anschließend an die Otoplanen-Zone werden im Eulitoral durch reinen oft bewegten und Rippelmarken bildenden Feinsand eingenommen. Diese Zone bzw. Coenose erfährt ihre reichste Entwicklung im Gebiet der Niedrigwasserlinie und im Sublitoral, sie wurde daher bereits S. 88 behandelt. Auch dort wurde schon erwähnt, daß die eulitorale Zone dieser Coenose nicht nur verarmtes Gebiet ist, sondern für mehrere charakteristische Vertreter das Hauptgebiet darstellt, so für *Bathyporeia robertsoni-pilosa*, *Eurydice pulchra*, *Scolecoplepis squamata* im oberen Eulitoral, *Haustorius arenarius* im mittleren, ferner *Eteone*-Arten wohl auch *Ophelia cluthensis*; unter der Mikrofauna treten besonders schlanke stabförmige Copepoden, wie sie NICHOLIS 1935 in größerer Zahl aus solchen Gebieten beschrieben hat, hier auf. An Brandungsbänken, die oft festgepreßten, aber bei Niedrigwasser wasseruntersättigten Sand zeigen, dringt *Scolecoplepis squamata* hoch hinauf und kann hier im oberen Eulitoral, wenn sich durch eingeschlossene Luftblasen ein sog. Porenluftsediment bildet, mit den Käfern *Diglossa mersa*, *Cyllenus lateralis* und der Fliegenmade *Lispa caesia* zusammentreffen (vgl. S. 94). In wassergesättigtem Sand ist *Scoloplos armiger* reich entwickelt und dringt *Arenicola* in dünnen Siedlungen ein („Rippelmarken-Arenicola-Gebiet“).

In dieses Gebiet gehört die *Ophelia cluthensis*-*Scolecoplepis*-Siedlung WOHLBERG's in Stromsandbänken (Fig. 26), ein Teil der *Arenicola-marina*-*Scoloplos*-Siedlung WOHLBERG's (S. 94), die *Scoloplos*-Variation (S. 95) im tieferen, und die *Scolecoplepis*-Variationen LINKES (S. 97) im oberen Eulitoral.

In der Ernährung treten die Organismen des Pelagials zurück, obwohl *Scolecoplepis* mit seinen Tentakeln und *Haustorius* durch Strudeln Planktonorganismen aufnehmen können. In den Vordergrund rücken bereits hier Diatomeen, obgleich ihre Siedlungsdichte im Vergleich mit den folgenden Regionen als gering bezeichnet werden muß. Ernäh-

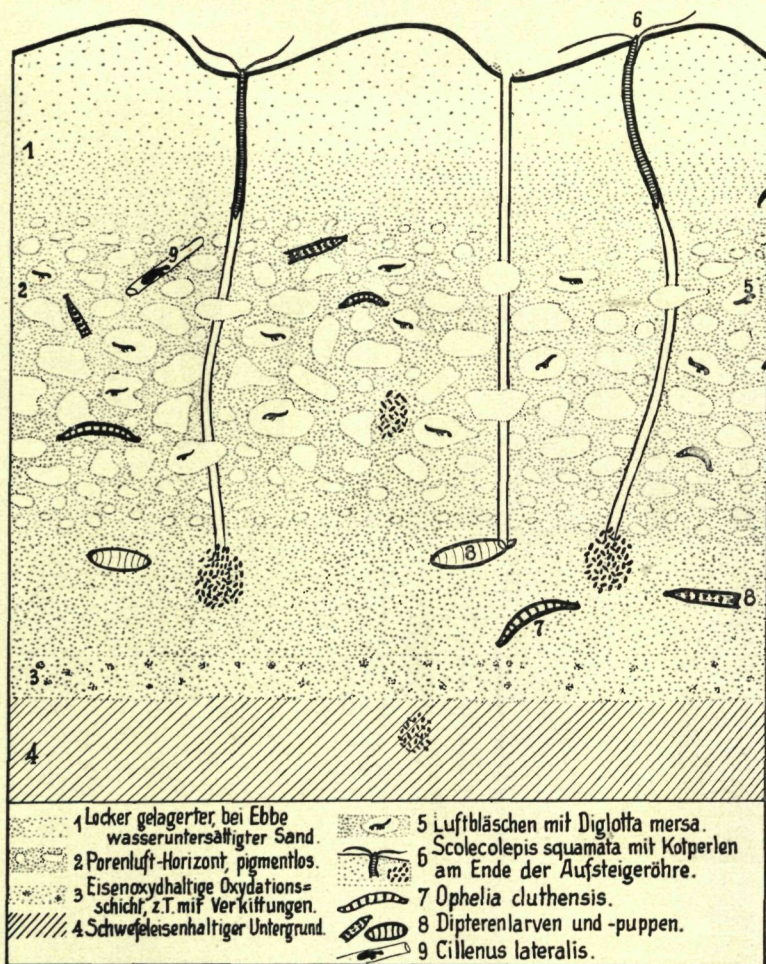


Fig. 26. Gefüge und Besiedelung des *Diglossa-Scolecolepis-Ophelia*-Stromsandcs.
Nach WOHLBERG 1937.

rungsbiologisch treten in dieser Zone die „Sandlecker“ hervor. Die Beeinflussung des Bodens durch die Organismen ist gering, die Bodengestaltung wird fast vollkommen von abiotischen Faktoren beherrscht.

B. Wesentlich anders ist ein Gebiet des Eulitorals, dessen Boden zwar noch aus Sanden, und zwar meist aus Feinsanden besteht, die aber detritushaltiger sind und vor allem der Brandungswirkung entzogen sind. Greift bei höheren Fluten die Brandung auf diese Gebiete

über, so wirkt sie auf die Biocoenen zerstörend. Der Wasserwechsel ist noch ziemlich intensiv, vollzieht aber vorwiegend horizontal über der Oberfläche. Die O_2 -Versorgung des Bodengewässers reicht nur bis in geringe Tiefen (in Teilen mit größerer Wasserbedeckungszeit), so daß dicht unter der Oberfläche eine dunkle O_2 -arme, und H_2S reiche Reduktionsschicht findet. In diesen Gebieten tritt eine enorme Massen-

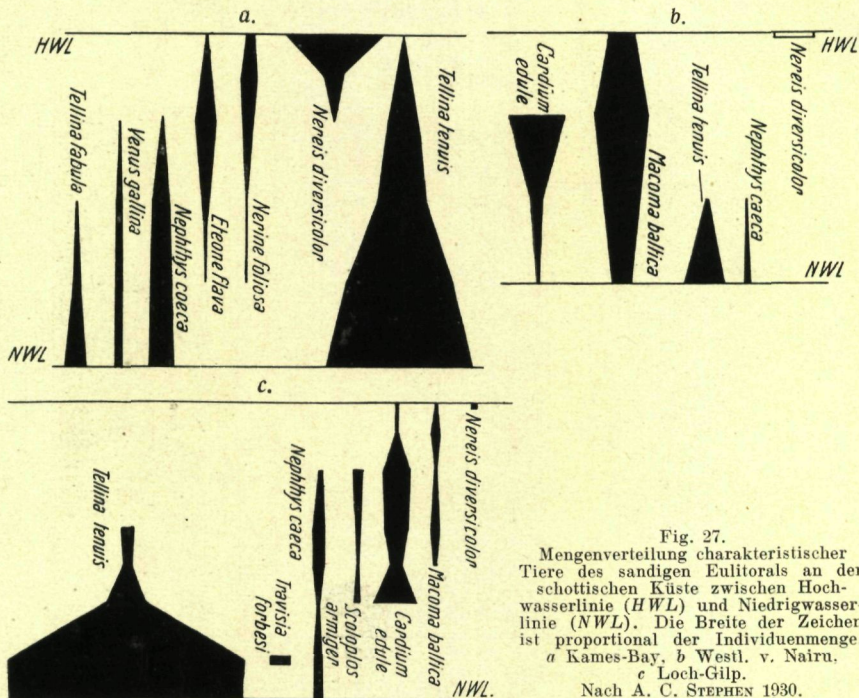


Fig. 27.
Mengenverteilung charakteristischer Tiere des sandigen Eulitorals an der schottischen Küste zwischen Hochwasserlinie (HWL) und Niedrigwasserlinie (NWL). Die Breite der Zeichen ist proportional der Individuenmenge.
a Kames-Bay, b Westl. v. Nairu, c Loch-Gilp.
Nach A. C. STEPHEN 1930.

entwicklung einzelner Organismen auf, die entscheidend auf die Bodengestaltung einwirken, eine Mikrovegetation ist reich entwickelt.

I. *Bledius-arenarius*-Zone (Fig. 28). Im oberen Eulitoral mit nur geringer Wasserbedeckung tritt in mehr reinsandigen Böden hier der Käfer *Bledius arenarius* auf, dessen Röhren den Sand in großer Zahl durchsetzen (Fig. 28). Nach den Untersuchungen von E. BROLARSEN bevorzugt diese Art im Experiment Sand mit einem Wassergehalt von ca. 18–24% (nach Freilandbeobachtungen ca. 12–16%), die bevorzugte Salzgehaltsregion betrug im Experiment ca. 0–20‰, im Freien 3–10‰. Im gleichen Gebiet treten die Raubkäfer *Dyschirius impunctipennis*, *D. thoracicus*, *D. politus*, *D. obscurus* sowie *Cillenus lateralis* auf. Trotz diesem Vorherrschen der Landtiere in der Makrofauna, ist der Gesamtcharakter der Fauna der einer Wasserfauna, da in den feuchten Sandschichten noch eine ziemlich arten-

reiche (ca. 50 Arten) marine Mikrofauna existiert, die vorwiegend aus Nematoden, aber auch aus Archianneliden (*Diurodrilus*), Turbellarien u. a. besteht (vgl. E. SCHULZ 1938, 1939). Die Grundnahrung besteht aus einer im feuchten Sand lebenden Mikroflora, die z. T. eine sichtbare „Grünschicht“ im Sand bildet.

II. Farbstreifen-Sandwatt (s. SCHULZ 1937a, 1939) (Fig. 29). Das Farbstreifenwatt liegt mit gewissen Variationen etwa in gleicher Höhe wie die *Bledius*-Zone, bevorzugt aber noch detritus-reicheren Boden. Bodengestaltend wirkt hier eine Mikroflora, die



Fig. 28. *Bledius-arenarius*-Gebiet im Sandwatt von Süderoog.
Die aufgeworfenen Sandhäufchen sind von *Bledius* gebildet, in der Mitte eine Schale von *Cardium edule*. — Original.

eine charakteristische Bodenschichtung hervorruft. Es findet sich hier von oben nach unten 1. eine wenige mm dünne helle, z. T. mit Diatomeen besetzte Sandschicht, 2. eine wenige mm dünne Grünschicht, in der die Sandkörner durch Cyanophyceen und andere Algen besetzt und z. T. so verflochten und verbunden sind, daß diese Schicht gegen Umlagerung auffallend widerstandsfähig ist und auch die Wasserdurchlässigkeit herabsetzt, 3. eine gleichfalls wenige mm dicke Rotschicht, die durch Purpurbakterien intensiv gefärbt wird, 4. eine Schicht durch H_2S geschwärzten Sandes. Nach Zerstörung regeneriert die Schichtenfolge rasch.

Die Makrofauna dieses Farbstreifenwatts besteht fast ausschließlich aus Insektenlarven und Puppen, und zwar aus den Fliegen *Scatella subguttata*, *Hydrophorus praecox* und der euryöken Mücke *Trichocladius vitripennis*, in den Grenzgebieten zu den Nachbarcoenosen können *Corophium volutator* und *Hydrobia ulvae* oder *Bledius arenarius* hinzutreten. Weit reicher ist die Mikrofauna vertreten (ca. 50 Arten), auf die hier etwas ausführlicher eingegangen sei, weil sie in dieser Zone allein eingehender untersucht ist. Die Nematoden nehmen

fast die Hälfte des Artenbestandes ein, es folgen mit 4—8 Arten Turbellarien, Copepoden und Rotatorien. Nur wenige Arten sind für die Coenose charakteristisch (die Nematoden *Theristus ambronensis* und *Enoplolaimus litoralis*, annäherungsweise auch die Nematoden *Oncholaimus oxyuris*, *Microlaimus honestus*, *Odontonema guido-schneideri*, *Dichromadora geophila*). Weitaus die Mehrzahl der Arten besteht aus euryhalinen und eurytopen Arten (die Rädertiere *Colurella colurus*, *Encentrum marinum*, die Nematoden *Chromadora nudicapitata*, *Micro-*



Fig. 29. Gebiet des Farbstreifenwattes auf Amrum (Zerstörungsphase). Die oberflächliche Sandschicht ist fortgespült, die Algendecke (Grünschicht) ist freigelegt, um die Primärdünen ist auch sie in weitem Umfang zerstört, so daß hier reiner Sand den Boden bildet. — Original.

laimus robustidens u. a., die Copepoden *Tachidius brevicornis*, *Laophonte minuta* u. a.). Auffallend ist das Auftreten mancher spezifischer Brackwassertiere (das Turbellar *Placorhynchus octaculeatus*, das Rotator *Lindia gravitata* u. a.) in diesem Lebensraum, doch ist gerade in diesem Bezirk der durchschnittliche Salzgehalt gegenüber dem Meerwasser herabgesetzt. Aus dem genannten Grunde tritt auch das Farbstreifenwatt nur in bestimmten Regionen auf, vielfach fehlt es, es schließt sich dann die *Bledius*-Zone direkt an die *Corophium*-*Pygospio*-Zone an (beide können sogar so ineinander greifen, daß *Bledius* gemeinsam mit *Pygospio* vorkommt).

III. *Corophium*-*Pygospio*-Zone (vgl. MORTENSEN 1921, THAMDRUP 1935: „*Hydrobia*-*Pygospio*-*Corophium*-Gürtel“). Unterhalb der vorgenannten Zonen tritt meist ein Gürtel auf, in dem die genannten Arten eine enorme Massenentwicklung erfahren. Weder *Pygospio elegans* noch *Corophium volutator* oder *Hydrobia ulvae* sind

spezifische Arten oder auch nur Differentialarten dieses Gebietes, alle drei sind vielmehr euryöke Arten mit großer ökologischer Amplitude, doch zeigen sie in dieser Zone eine auffallende Massentwicklung, die für jede Art 10 000 pro 1 qm übersteigen kann (*Pygospio* bis ca. 100 000 Röhren pro 1 qm). Da *Pygospio* und *Corophium* Röhrenbauer sind, bewirken sie bei dieser Massentwicklung eine beträchtliche Festigung des Bodens und gleichzeitig ein tieferes Eindringen O_2 -haltigen Wassers. Begleitformen *Nereis diversicolor* u. a. Die Nahrungsquellen sind sowohl eine intensiv wuchernde Diatomeenflora, die besonders im *Pygospio*-Gebiet dichte Schichten bilden kann (vgl. LINKE 1939), sowie auch von der Flut mitgeführte Organismenreste. Die hier sicher reich entwickelte Mikrofauna ist noch nicht genauer untersucht. Hierher gehört etwa die *Pygospio*-Siedlung der *Pygospio*-Variation und die *Watt-Corophium*-Siedlung der *Corophium*-Variation bei LINKE 1939 (vgl. S. 95 und S. 96).

IV. *Arenicola-Cardium-Zone*. Der Tiefe nach anschließend treten in Gebieten mit durchschnittlich höherer Bedeckungszeit *Arenicola marina*, *Cardium edule* und z. T. *Macoma baltica* in Massentwicklung auf. Wie in der vorigen Zone liegen die Maximaldichten dieser Arten nicht an gleichen Stellen (Platzkonkurrenz). Besonders *Arenicola* wirkt hier bodengestaltend, nicht nur durch „Sandzirkulation“, sondern durch die von ihm hervorgerufenen Unebenheiten der Oberfläche abflußbehindernd, so daß auf diesem „Buckel-Arenicola-Watt“ zahlreiche Resttümpel bleiben (Fig. 24). In dieses Gebiet gehören die *Arenicola* (alt)-*Scoloplos*-Siedlung bei WOHLBERG (S. 94), die *Arenicola*-Siedlung und *Cardium*-Siedlung der *Pygospio*-Variation bei LINKE (vgl. S. 95). Dort ist auch die Begleitfauna zu ersehen. Die Mikrofauna ist besonders in den Resttümpelgebieten reich entwickelt, sie enthält Turbellarien (*Monocelididae* u. a.), zahlreiche Nematoden und Ciliaten, Ostrakoden (*Leptocythere*-Arten), Gastrottrichen (z. T. *Turbanella hyalina*), Copepoden u. a.; eine nähere Untersuchung ist wünschenswert. Als Ernährungsgrundlage spielen auch hier Bodendiatomeen und Peridineen eine große Rolle, auch wenn es z. T. infolge der Tätigkeit von *Arenicola* nicht zur Bildung geschlossener Diatomeendecken kommt. Diese *Arenicola*-Zone kann bis ins Sublitoral hineinreichen, andererseits dringen vom Meer aus stellenweise auf ähnlichen Böden *Echinocardium cordatum*, *Echiurus echiurus* u. a. bis ins Eulitoral vor.

C. Weichböden des Eulitorals. Auch die eulitoralen Weichböden zeigen in der Bodenzusammensetzung starke Verschiedenheiten von bindigen, zähen Schlickböden bis zu weichem halbflüssigen schwarzen Mudd. Die Besiedlung dieses Gebiets ist im Bereich des Nordsee-Wattenmeeres ziemlich artenarm, zudem handelt es sich um eine Reihe euryöker, gegen O_2 -Mangel und H_2S -Anreicherung widerstandsfähige Arten (*Nereis diversicolor*, *Heteromastus filiformis*), die in diesen konkurrenzarmen, nahrungsreichen Gebieten sich reich entwickeln können. Immerhin gibt es auch einige Arten, die als Charakterarten oder wenigstens Differentialarten gewertet werden können (die Muschel *Scrobicularia plana*, der Oligochaet *Peloscolex benedeni*, die Schnecke

Assimineae grayana). Neben einer Gliederung nach der Bodenart besteht auch im Weichbodengebiet eine Zonierung. Es seien angeführt.

I. *Bledius-spectabilis*, *B. diota*-*Heterocer*-Zone. Im Grenzgebiet zwischen Eu- und Supralitoral treten in bindigen Weichböden, die ein Eingraben noch gestatten, wiederum gangbauende Käfer auf. Der Boden kann hier in seinen oberflächlichen Feuchtigkeitsschichten hohe Salzgehaltswerte erreichen (über 100‰), die Oberfläche ist meist von Kleinalgen überzogen, doch dringen auch höhere Pflanzen (*Salicornia*!) in diese Gebiete vor. Hier finden sich große *Bledius*-Arten (*B. spectabilis*, der sehr salztolerante *B. diota*, *B. taurus*, *B. tricornis*) und ihre Verfolger (*Dyschirius salinus*, *D. chalcus*, ferner *Troglophloeus schneideri*, *Pogonus chalcus*, Collembolen) in mehr sandige Gebiete vorstoßend *Heterocer* *flexuosus* und *Dichirotrichus pubescens* usw. Die bevorzugten Lebensräume all dieser Arten weisen natürlich manche Verschiedenheiten auf (vgl. darüber E. BROLARSSEN 1936, WOHLLENBERG 1937). Über die weitere Fauna ist wenig bekannt, WOHLLENBERG fand hier häufig *Enchytraeus albidus*.

Nahe dieser Region wurde an einer Einzelstelle (Amrum) in hochgelegenen feuchten Weichboden eine Mikrofauna gefunden, die mehrere Elemente der für das Brackwasser charakteristischen *Cyprideis littoralis*-, *Manayunkia aestuarina*-Coenose enthält, nämlich *Manayunkia*, *Cyprideis littoralis*, *Cytherois fischeri*, *Protohydra*).

II. *Vaucheria*-Polster-Gebiet. Auf Weichböden an der oberen Grenze des Eulitorals bilden sich bisweilen dicke filzartige Algenüberzüge aus, die bereits auf dem Farbstreifenwatt entstehen können, aber sich auch zwischen *Salicornia*-, *Scirpus maritimus*- und *Festuca*-Bewuchs vorschieben können. Diese Algenfilze beherbergen als Charaktertierreiche den amphibischen Opisthobranchier *Alderia modesta* und in ihrem gut wasserhaltenden Innenteil eine reiche Mikrofauna an Oligochaeten, Nematoden, Turbellarien, Foraminiferen, Copepoden (*Horsietta trisetosa*!), die z. Zt. bearbeitet wird.

III. *Scrobicularia*-Zone. Für große Gebiete des eulitoralischen Weichbodens ist die Muschel *Scrobicularia plana*, die tief im Boden eingegraben lebt und mit ihren langen Siphonen als Taster die Bodenoberfläche abpipettiert. In dieser Zone treten auch *Hydrobia ulvae*, *Heteromastus filiformis*, *Peloscolex benedeni*, *Ampharete grubei*, auch *Pygospio* und *Corophium* regional z. T. in großen Mengen auf. Eine genauere Kennzeichnung bei LINKE 1939 (*Scrobicularia*-Variation, vgl. S. 95), auch WOHLLENBERGS *Heteromastus*-*Corophium*-Siedlung gehört z. T. dazu. Die Mikrofauna ist in den Oberflächenschichten, die auch noch eine reiche Mikroflora aufweisen, reich entwickelt, besonders Nematoden, aber auch Copepoden (*Harpacticus* spec., Cletodidae Ectinosomidae) sind reichlich vorhanden.

IV. *Peloscolex*-*Capitella*-*Colobranchus*-Region (vgl. S. 94. Im weichen H₂S-reichen Mudd bleibt nur eine enge Auswahl von Tierformen über, es sind vor allem Oligochaeten (*Peloscolex benedeni*) und unter den Polychaeten Capitellidae (*Capitella capitata*, *Heteromastus*, *Colobranchus*) und z. T. *Nereis diversicolor*. Es handelt sich vorwiegend um Sedimentfresser. *Heteromastus* lebt ähnlich wie die

Tubificiden in vertikalen Röhren und frißt in der Tiefe des Sediments, sein Kot wird in Pillen an der Oberfläche entleert.

Um die Mittelniedrigwasserlinie wird die Fauna reicher, hier tritt z. B. *Mya truncata*-Amphitrite-Lanice-Siedlung WOHLBERG (vgl. S. 94) auf.

Die bisher genannten Zonen und Regionen betrafen die größeren Flächen des Wattgebietes, in den Abflußrinnen (Priel) wird die Besiedlung durch das Hinzukommen von Wasserströmungen und intensiven Bodenumlagerungen abgeändert. Hier können Arten mit geringer Konkurrenzfähigkeit Massensiedlung aufweisen, an Prielrändern finden wir Heteromastus- wie Lanice-Siedlungen, an den Hängen *Corophium* usw. Hierher die Polydora-ligni-Siedlung (S. 94) bei WOHLBERG 1937, die Corophium-Siedlung z. T., die Heteromastus-Siedlung, die Peloscolex-, Isotomurus-, Polydora-Siedlung (S. 96, 97) bei LINKE 1939. Von größeren Tieren bauen *Eriocheir sinensis* und *Carcinus maenas* Wohnhöhlen an Prielwänden.

Ganz ähnliche Besiedlung wie die Schlick- und Muddwatten zeigen die im Gezeitengebiet gelegenen Weichböden der Flußmündungen (vergleiche E. NICOL 1935), nur daß hier entsprechend der noch größeren Amplitude der Salzgehaltsschwankungen, die marinen Arten stärker zurücktreten, dagegen Brackwasserorganismen und an geeigneten Stellen Collembolen und Insekten (Staphyliniden) stärker hervortreten.

Nicht überall sind jedoch die Schlammgebiete der Gezeitenzone derartig artenarm (besonders in der Makrofauna) wie im Wattenmeer und in Ästuarien. Gerade der Weichboden bietet ja durch seine Fähigkeit Wasser zu halten einen besseren Austrocknungsschutz als der Sandboden (erschwert andererseits einer Mikrofauna aktive Vertikalwanderungen), er stellt ferner infolge seiner geringeren Wärmeleitfähigkeit nicht so hohe Ansprüche an die Eurythermie seiner Bewohner. Wir finden daher in anderen Regionen, in Felsbuchten und anderen Orten eine viel reicher entwickelte Fauna im eulitoralischen Schlamm, besonders an Polychaeten. Selbst im Faulschlamm kommen hier *Nerine fuliginosa*, *Sthenelais boa* u. a. vor. Wie reich an geeigneten Stellen Schlammgebiete der Gezeitenzone sein können, zeigt die Bearbeitung von BEAUCHAMPS und ZACHS (1913) über die Plage de Terrénès am Kanal. Hier fanden sich in dunklem, weichem Schlamm (mit Sand gemischt) des Eulitorals, der regional mit *Zostera* bewachsen war, zahlreiche Polychaeten wie *Sthenelais boa*, *Nephtys hombergi*, *Glycera convoluta*, *Marphysa belli*, *Lumbriconereis latreillei*, *Nematonereis unicornis*, *Ophiodromus flexuosus*, *Clymene lumbricoides*, *C. oerstedii*, *Johnstonia clymenoides*, *Notomastus latericeus*, *Amphitrite gracilis*, *Polycirrus aurantiacus*, *Terebellides strömi*, *Melinna cristata*, *Sabella pavarina*, *Branchiomma vesiculosum*, ferner die Sipunculiden *Phascolosoma vulgare* und *Ph. elongatus*, die Aktinien *Edwardsia Beulementsii* und *Halcampa chrysanthellum*, an Muscheln außer *Scrobicularia* und *Cardium* noch *Tapes pullastra*; an mit Seegras bestandenen schlammig-sandigen Boden treten hier sogar noch die großen sedentären Polychaeten *Myxicola* und *Spirographis* im Eulitoral auf. In gleicher Weise zeigen die Untersuchungen von ALLEN und TODD 1900 und

1902 an der englischen Küste das reiche Auftreten von großen Polychaeten in Schlammgebieten der Gezeitenzone. Auch hier tritt *Myxicola infundibulum*, *Melinna adriatica*, *Myrianida maculata*, *Notomastus latericeus* und der große Cirratulide *Audouinia tentaculata* z. T. in Mengen auf.

In der Beltsee und der Ostsee wird das Verhalten der eulitoralen Tiere tiefgreifend abgeändert. Wer die ökologische Situation an der Nordsee kennt, ist überrascht durch das ganz andere Verhalten der gleichen Arten. *Protodrilus chaetifer* und *Nemaloplana* haben ihren Aufenthalt in die Halammohydra-Region verlegt, eine Pygospio-Corophium-Zone findet sich z. T. 10—15 m tief, unter der Bathyporeia-Zone, diese selbst dringt nicht ins Eulitoral vor. In der Beltsee allerdings finden sich noch Verhältnisse, die an die der Nordsee anklingen, z. B. eine ganz dicht besiedelte Pygospio-Corophium-Zone und ein Arenicola-Watt auf unregelmäßig überfluteten Sandwatten, vereinzelt auch ein Farbstreifenwatt, allerdings mit abweichender Besiedelung. Die Gründe für dieses abweichende Verhalten liegen 1. in der anderen Hydrographie. (Das Eulitoral der Ostsee zeigt nicht den regelmäßigen Wasserwechsel von Ebbe und Flut, sondern einen ganz unregelmäßigen, vorwiegend durch Windstauung hervorgerufenen Wasserwechsel, bei dem das Eulitoral tagelang trockenliegen, aber auch tagelang überflutet sein kann.), 2. in der Morphologie des Gebietes (Feinsandstrecken des Eulitorals, also „Sandwatten“) sind viel seltener und geringer an Ausdehnung als im Nordseegebiet, 3. in der anderen Biologie (viele Arten dehnen ja in der Ostsee ihr ökologisches Gebiet aus, daher finden sich manche Arten, die in der Nordsee für das Eulitoral charakteristisch sind, in der Ostsee auch in tieferen Gebieten (Sublitoral) in Massensiedlungen, z. B. *Arenicola* in der Kieler Bucht, *Pygospio*, *Nereis diversicolor*, *Corophium volutator*, *Alderia modesta*. Leicht erkennbar ist in der Ostsee überall die Otoplanen-Zone, aber auch ihre Besiedelung weicht stark von der der Nordsee ab. In großen Mengen treten hier mehrere Otoplaniden (*Bothriomolus balticus*, *Otoplana baltica*, *Coelogygnopora biarmata*), der Archiannelid *Protodrilus flavicapitatus*, der Oligochaet *Friedericia bulbosa*, die Copepoden *Remanea arenicola* und *Leptastacus spinicaudatus* auf, daneben Rhabdocoele (*Diascorhynchus brevicaudatus*), Gastrotrichen *Xenotrichula intermedia*, *X. velox*), Milben (*Halacarus anomalus*), Ciliaten (*Diophrys*). Die Mehrzahl dieser Arten ist für diesen Lebensraum spezifisch (*Remanea arenicola* und *Xenotrichula velox* auch in der Halammohydra-Coenose). Diese Fauna läßt sich in verarmtem Artenbestand bis zur Kurischen Nehrung nachweisen. Die Bewegungsintensität der meisten Tiere ist ungewöhnlich stark. Auch die Algenfilze des Eulitorals (Vaucheriafilze) lassen sich mit ihrer Charakterart *Alderia modesta* bis in die östliche Ostsee verfolgen.

Biologische Eigenarten der Tiere des Eulitorals

Der starke Wechsel fast aller abiotischen Faktoren im Gebiet des Eulitorals (vgl. S. 91) erfordert besondere biologische Einpassungen seiner Bewohner. Diese seien hier kurz skizziert. Das Eulitoral ist ja sowohl vom

Meere als auch vom Lande her besiedelt worden, und wir können sowohl von echten Meerestieren als auch von echten Landtieren beginnend eine ungefähre Stufenreihe aufstellen, die in steigendem Maße die Anpassungen an die im Eulitoral notwendige amphibische Lebensweise erkennen läßt. Der Einfachheit halber seien hier gleich die gesamten Eulitoraltiere, auch die des Felsbodens, berücksichtigt.

I. Das Eulitoral besiedelnde Meerestiere

a) Horizontal-Migranten (Flutgäste). Mit einströmendem Wasser dringen eine Reihe echter Meerestiere aktiv in das Gebiet des Eulitorals ein, die mit abfließendem Wasser das Gebiet wieder verlassen. Es handelt sich vorwiegend um Fische (*Pleuronectiden*, *Gobius microps* bzw. *G. minutus*, im Felsgebiet *Ctenolabrus rupescstris*, sowie um Krebse, etwa *Crangon crangon*, Mysideenschwärme (*Praunus flexuosus*, *Neomysis*, *Paramysis*), sowie Krabben wie *Carcinus maenas*, *Cancer pagurus*. Allerdings sind schon die Mehrzahl dieser Arten in der Lage, sich in den Sand einzugraben und so Perioden des Trockenfallens zu überstehen, an Sandstellen, die von Algen bedeckt bleiben, können sogar *Praunus*, *Gobius*, *Gammarus* u. a. an der Oberfläche liegend mehrere Stunden ein „Trocken liegen“ überdauern, jedoch zieht sich die Mehrzahl der Individuen mit ablaufendem Wasser ins Meer zurück oder sammelt sich in größeren, dauernd wasserführenden Restlachen. *Carcinus* ist bereits weitgehend amphibisch.

b) Vertikal-Migranten. In Boden mit größerem Lückensystem sinkt ein Teil des Wassers während der Ebbe ins Grundwasser ab, in „dichteren Böden“ wird entweder durch Kapillaren-Aufstieg während der Trockenperiode Wasser aus dem Grundwasser bis dicht unter die Oberfläche geführt oder das Sediment bleibt überhaupt stark wasserhaltig. Es besteht also im Eulitoral für Wassertiere die Möglichkeit, durch Vertikalwanderungen dauernd in einem günstigen Wassergebiet zu bleiben. Derartige Vertikalwanderungen sind unter der Mikrofauna verbreitet, sie führen aber anscheinend nicht bis ins eigentliche Grundwassergebiet, sondern nur bis in die Feuchtschicht dicht unter der Oberfläche. Offenbar bietet hier vorhandene Flüssigkeitsmenge genügend Lebensraum für diese Mikroorganismen. In die gleiche Schicht dringen Krebse wie *Bathyporeia*, *Eurydice*, Cumacea u. a. ein, diese leiten jedoch, da sie in dieser Lage „inaktiv“ bleiben müssen, zum folgenden Typ über. Die Wanderungen erfolgen übrigens nicht stets im einfachen Gezeitenrhythmus, im Brandungsgebiet scheint die Mikrofauna sowohl bei intensivem Wellenschlag als auch bei starker Feuchtigkeitsabnahme des Gebiets nach unten zu wandern. Die berühmte *Convoluta roscoffensis* erscheint mit ihren grünen Symbionten nach Ablauf des Wassers in dichten Mengen an der Oberfläche, und verschwindet wieder, wenn das kommende Wasser die dichten Ansammlungen berührt.

c) Resistenten. Hierher gehören alle diejenigen Arten, die während der Trockenperiode im Eulitoral bleiben, in dieser Zeit aber Nahrungsaufnahme und meist auch Bewegung einstellen und so in einem Ruhezustand von verschiedener Intensität die wasserlose Zeit

überdauern, im Extremfalle (*Balanus*!) treten in dieser Zeit besondere physiologische Starrezustände auf. Am geringsten sind besondere Anpassungserscheinungen bei den Felsbodentieren des untersten Eulitorals (Poriferen, Hydroiden, Tunicaten, Anthozoen), den Bewohnern der stark feuchtigkeitshaltenden Fucusbestände (*Actinia equina*!) und den Bewohnern dauernd feuchter, tieferer Bodenschichten (*Mya arenaria*, *Arenicola marina*). Bei den Bewohnern freier Felsflächen des mittleren und oberen Litorals, sowie bei den Bewohnern oberflächlicher Sandschichten treten sie deutlich hervor. Strukturell handelt es sich hier ganz vorwiegend um Arten mit starken Schalen, also um Muscheln (*Mytilus*, *Cardium*, *Macoma*), Schnecken (*Patella*, *Nucellus*, *Skeneopsis*) und Balaniden. Bei diesen Arten bleibt innerhalb der Schale auch während der Trockenperiode ein Wasserreservoir, so daß der Weichkörper dauernd von Wasser umspült bleibt. Allerdings kann dieses innere Restwasser sehr hohe Temperaturen erreichen, so maß MOORE 1935 bei nicht einmal extremen Außenbedingungen in der Mantelhöhle von *Chthamalus stellatus* 36,3°; COLE 1929 setzte *Balanus tintinnabulum* an 12 aufeinanderfolgenden Tagen im Trockenem an der Sonne Temperaturen von über 50° aus, nach Rückbeförderung in Seewasser war nach 6 Stunden die normale Filterbewegung der Beine wieder hergestellt. Muscheln mit unvollkommenem Schalenschluß wie *Mya* leben so tief im Boden, daß ihr Körper dauernd im Wasser- bzw. Feuchtgebiet bleibt. In eigenartiger Weise wird der „Schalenschluß“ bei *Patella* erreicht, die ja nur eine napfförmige Schale trägt. Die Tiere haben an den Felsen einen festen Ruheplatz für die Trockenzeit, zu dem sie vor Abfließen des Wassers zurückkehren. An dem Platz passen die Unebenheiten des Schalenrandes so genau zu denen des Untergrundes, daß eine feste Abdichtung des Schaleninnenraums ermöglicht wird. Allerdings haben auch Patellen bereits die Fähigkeit, auf lediglich feuchtem Felsboden umherzukriechen. Inwieweit auch Röhrenbauer hierher gehören, etwa *Lanice*, *Scolecoplepis*, läßt sich noch nicht sicher beurteilen. Es ist leicht möglich, daß diese Arten in ihrer langen Röhre auf- und absteigen, also mehr zu Gruppen der Vertikalmigranten gehören, jedenfalls findet man bei Niedrigwasser *Scolecoplepis* und *Lanice* ziemlich tief im Sediment, doch gibt es gänzlich trocken fallende Röhren von *Lanice*. Ernährungsbiologisch gehören die Mehrzahl der „Resistenten“ zu den Strudlern (*Cardium*, *Mytilus*) und Filtrierern (*Balanus*), sie sind schon durch diese Ernährungsweise an eine alleinige Nahrungsaufnahme bei Wasserbedeckung angewiesen. *Macoma*, *Scrobicularia* und vielleicht *Petricola* sind Taster und daher bei der Ernährung unabhängiger von voller Wasserbedeckung. THAMDRUP rechnet sie zu seiner Gruppe B, d. h. zu den Tieren, deren Nahrungsaufnahme hauptsächlich unabhängig von Trockenlage und Überflutung erfolgt; hier stehen sie aber in der Untergruppe der Tiere, deren Nahrungsaufnahme eine geringe Wasserschicht in Form von Tümpeln oder dergl. erfordert. Inwieweit manche der endovagilen Arten des Eulitorals zu den Resistenten gehören, ist noch unbekannt, leicht denkbar ist es bei Oligochaeten. Physiologische Anpassungserscheinungen durch

Ausbildungen von Starrezuständen sind am stärksten bei den Arten, die in der Trockenperiode über dem Substrat bleiben, also bei *Mytilus* und vor allem bei den Balaniden. Diese (besonders *Chthamalus stellatus* und *Balanus balanoides*) dringen ja in Gebiete vor, die nur um die Zeit der Springtiden überflutet werden.

d) Amphibische Meerestiere. Diese sind auch nach Ab-
 laufen des Wassers zur Ortsbewegung und Nahrungsaufnahme befähigt, sofern nur der Boden eine gewisse Feuchtigkeit bewahrt. Hierhin gehören vor allem *Litorina* (*L. litorea*, *saxatilis*, *neritoides*), die sogar aktiv das Wasser verlassen, hierher gehören ferner die Schnecken *Hydrobia ulvae* und *Truncatella truncatula*, der Amphipode *Corophium volutator* und die Polychaeten *Pygospio elegans*, *Nereis diversicolor*, *Scoloplos armiger* und *Heteromastus* (vgl. THAMDRUP). Auch *Carcinus maenas* kann noch zu dieser Gruppe gerechnet werden. Natürlich treten auch bei diesen Tieren zahlreiche Anpassungserscheinungen auf, die für die vorher angeführten Gruppen gelten; ist doch überhaupt die angeführte Stufenreihe mehr durch die Zunahme als durch einen Wechsel biologischer Anpassungen charakterisiert. *Hydrobia ulvae* und *Litorina litorea* graben sich bei stärkerer Austrocknung des Sandes in diesen ein, *Litorina litorea* löst sich bei starker Austrocknung und Erwärmung des Felsbodens von der Unterlage und fällt dann ins Wasser oder in tiefere Gebiete, *Litorina saxatilis* u. a. ziehen sich in gleicher Lage, z. T. unter Klumpenbildung in Felsspalten zurück; amphibische Oligochaeten können durch Absonderung von Leibeshöhlenflüssigkeit durch Poren ein längeres Feuchthalten der Haut bewirken und bilden bei Trockenheit gleichfalls aus vielen Individuen bestehende Klumpen (*Enchytraeus albidus*). Die Fähigkeit, besonders trockene Perioden im Starrezustand zu überdauern, kennzeichnet in dieser Gruppe besonders *Litorina saxatilis* und *L. neritoides*, die Dauer der Starre kann hier mehrere Monate betragen (LINKE 1936, PATANÉ 1933). COLGAN 1910 gibt für diese Arten etwas niedrigere Werte, die in der folgenden Tabelle angeführt sind.

Tabelle: Maximale Lebensdauer einiger Mollusken
 des Eulitorals.

	in trockener Luft	im Süßwasser	im Salzwasser von ca. 100‰ S
<i>Litorina neritoides</i> . . .	42 Tage	11 Tage	6 Tage
„ <i>saxatilis</i> . . .	31 „	7 „	7 „
„ <i>litorea</i> . . .	23 „	7 „	6 „
„ <i>obtusata</i> . . .	6 „	2 „	3 „
<i>Hydrobia ulvae</i> . . .	30 „	18 „	9 ¹ / ₄ „
<i>Nucellus lapillus</i> . . .	9 ¹ / ₁₂ „	4 „	3 „
<i>Trochus umbilicatus</i> . . .	7 „	4 „	3 „

Die Tabelle zeigt gleichzeitig die starke physiologische Euryhalinie der Tiere in diesem Zustand. Auch hier sind die extremsten Anpassungserscheinungen bei den an der Oberfläche bleibenden Felsbodentieren vorhanden. Eingegrabene amphibische Tiere können fast stets hohen Wassergehalt in ihrer Umgebung haben, für *Pygospio elegans*

und *Corophium volutator* besteht sogar die Möglichkeit, daß in ihrer festen Röhre während der Trockenlage Wasser gehalten wird (THAMDRUP), so daß diese Tiere nur durch ihre Nahrungsaufnahme an der feuchten Wattoberfläche und in geringem Maße durch ihre Ortsbewegung an der feuchten Oberfläche (*Corophium*) ihre Stellung unter den amphibischen Meerestieren erhalten. Bei *Arenicola*, die in tiefere Röhren an Stellen mit hoch bleibendem Grundwasserstand (Absinken bis 25 cm Tiefe) existiert, und als Substratfresser auch während der Trockenlage Nahrung aufnehmen kann, läßt sich wie bei allen konstant in tieferen Substratschichten lebenden Arten eine Zuteilung zu einer der Gruppen schwer durchführen.

Die aktive Tätigkeit der amphibischen Tiere im Luftmedium und im Wasser erfordert auch einen Gasaustausch in beiden Medien. THAMDRUP 1935 stellte zunächst fest, „daß die Sauerstoffaufnahme per kg organisches Gewicht (= Rohgewicht für Würmer und Krebse) bei sozusagen normaler Aktivität in recht verschiedenem Niveau liegen kann“. Am höchsten liegen die drei kleinen Formen aus dem inneren Teil des Wattes: *Corophium*, *Pygospio* und *Hydrobia*; sieht man von *Macoma* ab, werden dann Oberflächenformen aus dem äußeren Teil des Wattes wie *Cardium* und *Litorina* nachfolgen. In nächster Reihe kommen *Nereis* und vielleicht *Nephtys*, und der folgende Platz ist entweder *Mytilus* oder *Scrobicularia* zu erteilen; an letzter Stelle stehen die beiden tief eingegrabenen Formen *Mya* und *Arenicola*.“ Die amphibischen Formen zeigen also im allgemeinen den höchsten O_2 -Verbrauch. Weiterhin ist interessant, „daß die Sauerstoffaufnahme (pro org. Gewicht) von Formen wie *Pygospio*, *Hydrobia*, *Litorina*, *Scrobicularia* und *Corophium* anscheinend bei Temperaturen von etwa 28° noch steigend ist, wogegen *Nereis*, *Arenicola*, *Mytilus* und *Cardium* bei dieser Temperatur eine mehr oder weniger deutliche Depression zeigen, indem sie schon ihre Optimaltemperatur zwischen 20—28° erreicht haben.“ Was nun die Sauerstoffaufnahme in der Luft anbetrifft, so ermittelte THAMDRUP, daß diese in Prozent von der O_2 -Aufnahme im Wasser ausgedrückt bei *Litorina litorea* 26%, bei *Mya arenaria* 27%, bei *Hydrobia ulvae* 35,8% und bei *Cardium edule* 51,5% beträgt. Der auffallend hohe Wert von *Cardium* ist wahrscheinlich durch die Tatsache bedingt, daß diese Art ebenso wie *Litorina* Luft in die Mantelhöhle aufnehmen kann und resistente Kiemen besitzt, also ihrer Atmung nach amphibisch bzw. dipnoisch ist. Der niedrige Wert von *Litorina* hängt vielleicht mit der Existenz physiologischer Rassen bei dieser Art zusammen.

Übrigens sind die oben angeführten amphibischen Meerestiere nicht auf den Wechsel zwischen Luft und Wasser angewiesen, vielmehr können alle auch an dauernd überfluteten Biotopen leben (besonders in der Ostsee), auch die *Litorina*-Arten.

e) Thalassogene Feuchtlufttiere. Einige dem Meere entstammende Tiere haben sich soweit zu Feuchtlufttieren entwickelt, daß ihr Normalaufenthalt das Luftmedium am Strand geworden ist. Sie können zwar noch im Wasser schwimmen und längere Zeit in ihm existieren, doch zeigen sie schon deutliche Ausweichreaktionen gegen-

über dem Wasser. Im Gegensatz zu den tropischen Gebieten sind in unseren Regionen nur wenige Tierarten dieses Typs vorhanden; zu ihnen gehören die strandbeherrschenden Talitriden (unter ihnen *Hyale nilsoni* noch ziemlich stark, *Talitrus saltator* am wenigsten Meerestiere) und die Assel *Ligia oceanica*. Sie gehören bereits dem Supralitoral an.

II. Das Eulitoral besiedelnde Landtiere.

Obwohl die physiologischen Umstellungen, die von Landtieren beim Vordringen ins Eulitoral verlangt werden, weniger tiefgreifend sind, besiedeln sie nur in relativ geringer Artenzahl dieses Gebiet. Das



Fig. 30. Zone der Ameisenhügel (*Lasius flavus*) im Bereich der gelegentlich überschwemmten Salzwiese. Hallig Süderoog.*— Original.

Supralitoral enthält bereits zahlreiche Arthropodenarten, die auch eine gelegentliche Überflutung ertragen. PLATEAU hat gezeigt, daß zahlreiche normale Arthropoden eine viele Stunden währende Bedeckung mit Wasser überstehen, so daß sich für diese supralitoralen Arthropoden kaum die Notwendigkeit spezifischer Anpassung ergibt. Es mag sein, daß der Prozentsatz der Tiere, die durch Borstenbesatz oder Ausscheidungen das Wasser von der Körperoberfläche fernhalten, am Strande etwas höher liegt als in normalen Landbiotopen, doch existieren noch keine genaueren Untersuchungen hierüber. Erwähnt sei der wachsartige Überzug der Strandfliege *Helcomyza ustulata* sowie die Tatsache, daß die in großer Zahl im Supralitoral vordringende Ameise *Lasius flavus* hier im Gegensatz zu ihrem Verhalten in normalen Landbiotopen auffällige feste Hügel baut, die durch ihre große Zahl eine bestimmte Zone dieses Gebietes charakterisieren (Fig. 30), eine interessante Parallele zum Werten- oder Warftenbau des Menschen. In diesen Hügeln übersteht *Lasius* hohe Fluten.

Unter den im Eulitoral vordringenden Landtieren gehört ein Teil zu den Horizontal-Migranten, die bei Flut das Gebiet verlassen. Außer den bekannten Strandvögeln, die im trockengefallenen Eulitoral nach

Nahrung suchen, gehören hierher eine Reihe von Dipteren-Arten (*Actora aestuum*, *Hydrophorus praecox*, *Scatella subguttata* u. a.), die hier an gestrandeten Organismenresten fressen oder Sandalgen von den Sandkörnern abraspeln (*Scatella* vgl. BRAUNS 1939).

Eine Reihe weiterer Landtiere, vorwiegend Käfer und Milben, bleiben bei Überflutung im Eulitoral und suchen Spalten auf, graben sich für die Zeit der Überflutung in den Boden ein oder leben überhaupt in Röhren. Sie bleiben natürlich während dieser Zeit inaktiv, gehören also zu den Resistenten. Im Felsbodengebiet gehören hierher Collembolen (*Anurida maritima* sitzt in großen Kolonien zur Flutzeit in Spalten, hier auch in Mengen ihre Exuvien). Tausendfüßler (*Scoliopterus*, *Geophilus*), Pseudoscorpione (*Obisium maritimum*), Milben *Halolaelaps gabriusculus*, *Hydrogamasus littoralis*, *Pachylaelaps littoralis*, *Laelaps dentatus* u. a.), Wanzen (*Aepophilus*) und Käfer (*Aëpus*), die sich gerne in feinsten Felsspalten oder unter Steinen aufhalten. Im Sandgebiet graben sich die Käfer (*Cilleus lateralis*, *Dyschirius*-Arten), die bei Niedrigwasser auf der Oberfläche umherlaufen, vor kommender Flut in den Boden ein. Dasselbe tun im Boden lebende Käfer wie *Bledius arenarius*, *Diglossa mersa*, wenn sie gelegentlich auf der Oberfläche umherlaufen (vgl. WOHLBERG 1937). Röhrenbauende Arten wie *Bledius* können in diesen Wohnröhren die Flut überstehen, *Diglossa* bleibt in den eigenartigen Luftblasen des Porenlufthorizonts (vgl. WOHLBERG 1937; Fig. 26). Die Resistenten unter den Landtieren zeigen schon klarer besondere Anpassungserscheinungen (vgl. BRO-LARSEN 1936). Unbenetzbarkeit ist verbreitet, sie wird entweder durch dichten Haarbesatz (*Anurida*, *Heterocerus*, *Diglossa*) oder durch Einfettung der Körperoberfläche durch Drüsensekrete wie bei *Bledius* erreicht. Meist bleibt bei der Überflutung um die Tiere eine Lufthülle oder an ihnen eine Luftblase, oder ihre Wohnröhren bewahren einen Luftvorrat. Ob dieser Luftvorrat respiratorische Bedeutung hat oder nur das Aufsteigen aus dem Wasser, das bei gewissen Situationen notwendig wird, ermöglicht, muß durch weitere Untersuchungen geklärt werden. *Bledius arenarius* verläßt jedenfalls, sofern die Wohnröhre bei Überflutung zusammenfällt und die Luft entweicht, das Gebiet, indem er davonfliegt, Bedeckung mit Salzwasser wird gleichwohl lange ertragen (KROGERUS 1932), am längsten von *Bl. arenarius* und *Dyschirius obscurus*, nämlich 9—10 bzw. 7—8 Tage! Gelangen die Käfer dieser Region an die Wasseroberfläche, so lassen sie sich im Gegensatz zu anderen Käfern ruhig treiben. *Bledius*, *Heterocerus* und *Ochthebius* haben die Fähigkeit, direkt von der Wasseroberfläche aufzufliegen.

Echt amphibische Landtiere treten im Eulitoral des Meeres ganz zurück. Am ehesten können hierher die Fliegenlarven dieses Gebiets, also von *Scatella subguttata*, *Hydrophorus praecox*, *Lispa* u. a. genannt werden, die bei Überflutung und auch bei großem Feuchtigkeitsgehalt während der Niedrigwasserperiode aktiv sind und noch durch ihre Atmung (im Gegensatz zu *Ephydra*-Arten) an das Luftmedium gebunden sind. Vom Strand aus zum vollen Leben ins Meer übergegangene Lufttiere fehlen, abgesehen von den Meeressäugern und -reptilien, in unserem Gebiet völlig. Die als echte Meerestiere leben-

den Insektenlarven und Milben sind ganz offensichtlich vom Süßwasser und nicht vom Strand aus ins Meer eingewandert, höchstens das flügellose Weibchen von *Clunio* könnte hier genannt werden.

Während von den eulitoralen Meerestieren noch ein beträchtlicher Prozentsatz pelagische Larvenformen aufweist (*Arenicola*, *Litorina litorea*, *Hydrobia* u. a.), haben die eulitoralen Landtiere sofort ihren ganzen Entwicklungszyklus ins Eulitoral verlegt. Die Eier werden bei Sandbewohnern oft in besonderen Eikammern oder Brutröhren (Fig. 31, 32) untergebracht, die Larven leben im gleichen Lebensraum, die Puppen befinden sich in besonders abgedichteten oder mit Reusen versehenen Puppenkammern (*Bledius*, vergl. WOHLBERG 1937, BRO LARSEN 1936). Selbst die Larven nur bei Trockenlage einwandernder Fliegen leben im Eulitoral (*Scatella* u. a.). Nur für die Milbe *Cyrrhydraolaelaps hirtus* gibt HALBERT an, daß jüngere Nymphen im allgemeinen in

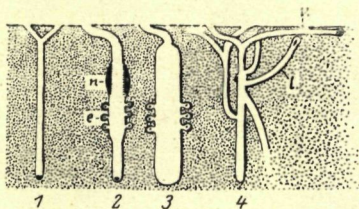


Fig. 31.

Wohnbautypen bei der Käfergattung *Bledius*.
 1 *B. arenarius* (vgl. auch Fig. 15);
 2 *B. tricornis*; 3 *B. spectabilis*; 4 *B. diota*.
 e Eikammern (vgl. Fig. 32), l Larvengang,
 n angehäufte Algenvorräte,
 r Verproviantierungsgang (Freßgang). —
 Nach E. BRO-LARSEN 1936, etw. abgeändert.

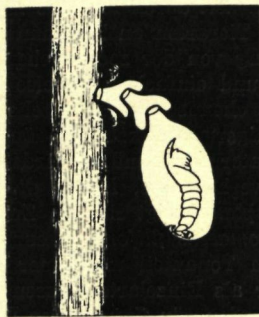
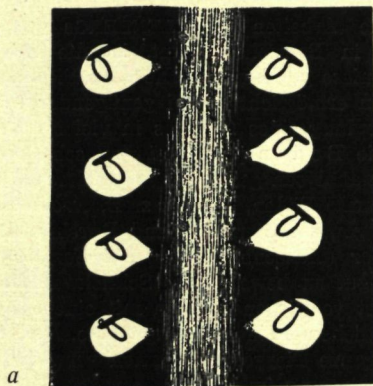


Fig. 32. a Eikammern von *Bledius spectabilis*; in der Mitte der Wohngang, in den die birnformigen Eikammern einmünden. Die Mündung ist durch einen lockeren Sandpfropf verschlossen. Die Eier sind durch einen Eiträger am Dach der Kammer befestigt. — b Verpuppungskammer von *Bledius spectabilis*. Die Mündung der Kammer zeigt eine dreifache Reusensicherung. — Nach WOHLBERG 1937.

höheren Zonen leben als die älteren Nymphen und die erwachsenen Tiere.

Ein interessantes Kapitel, dessen Bearbeitung aber erst in den Anfängen steckt, sind die physiologischen Reaktionen, die mit dem Ge-

zeitenwechsel zusammenhängen, also die Wahrnehmung der Wasserseite bzw. das gerichtete Aufsuchen des Wassers, die Wahrnehmung der herannahenden Flut (vgl. S. 112), die Rhythmik im Ausstrecken und Einziehen bei sessilen Tieren usw.

Übrigens ist das Eulitoral nicht nur durch Wanderungen seiner Bewohner im Gezeitenrhythmus gekennzeichnet, neben dieser existiert eine jahreszeitliche Wanderung, da mehrere Tierarten im Winter das Eulitoral verlassen. Unter den Meerestieren gilt dies besonders für Krebse, sowohl Decapoden wie Mysideen, Isopoden (*Eurydice*) u. a., am bekanntesten ist die Erscheinung bei *Crangon crangon*, der im Herbst tiefere Regionen aufsucht und im Frühjahr zum Strand zurückkehrt (PEARSON 1908). Auch Fische verhalten sich ähnlich (*Gobius*!). Von den Landtieren ziehen sich die Käfer des Eulitorals in die Dünenregion zurück und bauen hier tiefe Überwinterungsgänge (vgl. E. BRO-LARSEN), ebenso verhält sich *Talitrus* u. a. Es verarmt daher im Winter die Fauna des Eulitorals. *Corophium volutator* und *Nereis diversicolor* bauen im Winter bei Frost ihre Gänge tiefer in den Boden hinein (WESENBERG-LUND 1904, LINKE 1939). Schließlich gibt es noch Alterswanderungen im Strandgebiet. Meist leben die jüngeren Stadien in höheren Lagen und verlegen mit zunehmendem Alter ihren Aufenthalt in tieferes Wasser, wie das ja besonders von Plattfischen bekannt ist.

Praktische Bedeutung der Wattenmeerbiologie In jüngster Zeit haben biologische Erkenntnisse für die Praxis der Landgewinnung große Bedeutung erlangt, wie die Arbeiten WOHLLENBERGS 1934, 1939 zeigen. Soweit die Zoologie in Betracht kommt, ist die Auswertbarkeit durch folgende Erkenntnisse gegeben. 1. Die enge Bindung vieler Tierarten an bestimmte Böden ermöglicht es bei genügender Erfahrung von der zoologischen Besiedlung eines Gebietes in viel schneller und einfacher Weise auf die Bodenqualität zu schließen als es chemisch-physikalische Bodenanalysen gestatten. Die Tiere sind „Anzeiger“ (Indikatoren) für bestimmte Böden. So ist z. B. *Arenicola* Indikator für Sand, außerdem für gewisse Struktur- und Durchfeuchtungsverhältnisse, *Nereis diversicolor* (Massensiedlung) und *Scrobicularia plana* zeigt für die Zukunft gut zu bewertendes Schlickwatt an, *Heteromastus filiformis* kennzeichnet vorwiegend Böden mit einem gewissen Tonanteil und einer beachtlichen Feinsandkomponente. Noch besser als Einzelarten lassen sich ganze Tiergemeinschaften verwerten. So wurden für Zwecke der Landgewinnung im Wattenmeer Schleswig-Holsteins große Flächen biologisch kartiert. 2. Die Tiere des Wattenmeers bewirken durch ihre Tätigkeit ein Abfangen und Binden der feinen, mit kommender Flut herangeführten Schwebpartikelchen und helfen bei der Festigung bereits sedimentierter Partikel. Dies geschieht: a) Durch Abfiltern von Schwebpartikeln aus dem Wasser bei Strudlern und Filtrieren und Bindung der Partikel vor dem Mund oder im Darm durch Schleimsekrete. Selbst wenn für die Nahrung nicht verwertbare Partikel als Kot wieder abgestoßen werden, werden diese Kotpillen schwerer durch den Wasserstrom wieder abtransportiert als das suspendierte Aus-

gangsmaterial. b) Durch Festigung der Bodenpartikeln beim Bau einer mehr oder weniger festen Wohnröhre (*Pygospio*!, *Corophium*) und durch Begünstigung der Sedimentation durch Bildung von Stillwasserzonen (in *Mytilus*-Bänken). c) Durch Neubildung von Material beim Aufbau des Körpers einschließlich des Schalenmaterials (*Mytilus*-Bänke!). Alle diese Vorgänge können die Anlandung befördern.

Das Supralitoral der Sand- und Weichböden

Im Gebiet der Sandböden läßt sich eine biologische Grenze zwischen Eu- und Supralitoral ziemlich leicht festlegen. Dies gilt besonders von den Gebieten, in denen am Strand eine Otoplanenzone ausgebildet ist; sie bildet mit ihrer reinen Meerwasserfauna die obere Grenze des Eulitorals. Auf sie folgt strandwärts meist ein sehr artenarmer Grenzbezirk in dem festgelagerten Sand des Wellenspülbereichs, in dem darüber liegenden Bezirk lockeren und meist trockenen Sandes haben wir das typische Supralitoral vor uns, das bis zu Beginn der von Strandhafer (*Psamma* bzw. *Ammophila arenaria*) gerechnet werden kann (an Kliffgebieten natürlich zum Unterrand des Kliffs). Etwas schwieriger ist die Abgrenzung in den allmählich ansteigenden Sandgebieten, ohne Otoplanenzone, wie sie in den ausgedehnten Sandwatten der deutschen Nordseeküste auf großen Strecken auftritt. Durch E. SCHULZ 1939 wurde kürzlich gezeigt, daß die feuchten oberflächlichen Sandschichten der *Bledius-arenarius*-Zone noch eine recht artenreiche Mikrofauna von Meerestieren beherbergen; auf Grund dieser Tatsache scheint es besser, die typische *Bledius-arenarius*-Zone noch dem Eulitoral zuzurechnen. Damit stimmt überein, daß auch hier nach oben sich eine *Talitrus*-Zone anschließen kann.

Die typische *Talitrus*-Zone beherbergt als spezifische Bewohner die Landamphipoden *Talitrus saltator* und *Talorchestia deshayesi*. Es handelt sich hier in ihrem Verhalten bereits um Landtiere, die tagsüber in Sandröhren oder eingewühlt unter angespülten Gegenständen leben, bei Dunkelheit aber an der Oberfläche Nahrung suchen. In die gleiche Region dringen bereits eine Reihe von Insekten mit ähnlicher Lebensweise ein, (die Laufkäfer *Broscus cephalotes*, *Bembidion pallidipenne*), der Ohrwurm *Labidura riparia*, ferner Fliegen und Spinnen (*Arctosa perita*) vor, so daß die Zone trotz ihrer gelegentlichen Überspülung bereits den Charakter einer echten Landbiocoenose erhält. In reinen Sandgebieten ist das Supralitoral artenarm; wesentlich anders ist das Bild, wenn ihm absterbende Pflanzenteile aufgelagert sind (vgl. S. 202).

Im Gebiet der Weich-, Schlick- und Tonböden können wir vorläufig das Supralitoral aus Mangel an genauen Untersuchungen noch nicht sicher abgrenzen. An den Stellen, wo ein Spülsaum aus Hydrobrien-Schalen am Ufer angehäuft ist (und das ist in Weichbodengebieten recht häufig der Fall), gehört dieser bereits dem Supralitoral an, er wird auch von Landmilben besiedelt. Ins Supralitoral gehört auch der bei Austrocknung von Trockenrissen durchsetzte harte, bindige Boden, den Laufkäfer (*Bembidion*-Arten, z. B. *B. varium*, *Pogonus*-Arten),

Springwanzen (Acanthiiden, z. B. *Salda litoralis*, *Halosalda lateralis*), z. T. Spinnen (Tarantulidae) u. a. besiedeln, die sich vielfach in den Trockenspalten aufhalten. Weitere Angaben über die Oekologie von Strandkäfern dieser Region bei E. BRO-LARSEN 1936. Die obere Grenze des Supralitoral in Weichbodengebieten (oder wie man hier besser sagen müßte, in Feinmaterialgebieten) wird am besten mit der oberen Grenze der Andelwiese bzw. der Wattenbinsenwiese (Puccinellietum [Festucetum] maritima bzw. *Amerietum maritimae juncosum bottnici*) angesetzt. Diese Gebiete gehören zwar dem Phytal an, aber in den freien Bezirken zwischen den Gräsern, die oft von Algenrasen überzogen sind, scheint doch noch eine im wesentlichen typische supralitorale Fauna zu existieren, doch können erst genauere Untersuchungen klären, wo und ob eine biologische Grenze hier feststellbar ist.

Das Küstengrundwasser

Die Abgrenzung zwischen Eulitoral und Supralitoral kann nur für die Oberfläche des Bodens gelten. Unterirdisch dringt natürlich Meerwasser in das „Landgebiet“ vor und vermischt sich hier mit dem süßen Grundwasser; so entsteht hier an der Küste ein Streifen von Grundwasser, der in seinem Salzgehalt je nach dem Vordringen eines der beiden Grenzelemente stark schwankt (bei Schilksee, Kieler Bucht z. B. von 1—20‰) und im Durchschnitt brakischen Charakter besitzt. Breite und hydrographische Eigenschaften dieses „Küstengrundwassers“ hängen natürlich stark von der Bodenbeschaffenheit des Strandes ab, vor allem von seiner Wasserdurchlässigkeit. Genauer untersucht wurde bisher das Küstengrundwasser des Sandstrandes (vergl. REMANE und SCHULZ 1934, KLIE 1934, SCHULZ 1934, KNÖLLNER 1935 a., b., REMANE 1934 b., c., KUNZ 1937, 1938). Es leben in diesem eigenartigen Biotop noch über 100 Metazoen-Arten, eine erstaunlich hohe Zahl. Unter diesen Arten ist die Zahl der Charakterarten (Halostygobionten) sehr beträchtlich. Besonders stark vertreten sind die Nematoden mit z. T. eigenartigen Formen; (ich nenne *Eudesmoscolex papillosus*, *Theristus aculeatus*, *Spirina bibulbosa*, *Monoposthia thorakista*, *Halichoanolaimus obtusicaudatus*, *Syringolaimus benepapillosus* (auch in der *Bledius-arenarius*-Zone), *Dorylaimus balticus*, *Celphalobus strandi cornutus* u. a., die Gastrotrichen *Paradasys subterraneus*, *Turbanella subterranea*, *Xenotrichula subterranea*, *X. affinis*, *X. pygmaea*, *X. gymnocephala*, der eigenartige Polychaet *Stygocapitella subterranea*, der Archiannelid *Diurodrilus subterraneus*, die Oligochaeten *Michaelsena subterranea*, *Aktedrilus monospermathecus*, *Spiridion insigne*, *Rhyacodrilus prostratus*, *Enchytraeoides immotus*, mehrere Turbellarien (*Coelogynopora schulzii*, *Paragnathorhynchus subterraneus*, *Karkinorhynchus coecus*, *Diascorhynchiden*), die Meeresmilbe *Halacarellus subterraneus* (außerdem hier *Halacarus anomalus*). Copepoden wurden insgesamt 20 Arten in diesem Lebensraum festgestellt (vergl. KLIE 1934, KUNZ 1937, 1938), wichtig sind *Arenosetella germanica*, *Paramesochra acutata*, *P. herdmani*, *Paraleptastacus holsaticus*, *Arenopontia subterranea* und zwei Arten der interessanten Gattung *Parastenocaris* (*P. vicesima* und *P.*

phyllura). Auch Protozoen fehlen in diesem Gebiet nicht (einzelne Foraminiferen, Grömiidae, *Coleps*, *Condylostoma*), treten aber sowohl an Arten- wie an Individuenzahl zurück. Diese Fauna hat trotz des geringen durchschnittlichen Salzgehaltes in ihrer Herkunft ein echt marines Gepräge; Arten, die aus dem Süßwasser stammen (*Parasteno-caris phyllura*, *Dorylaimus*) sind bei weitem in der Minderzahl. Biologisch handelt es sich natürlich um ein reines Mesopsammon, die Arten leben im Lückensystem des Sandes, vom Mesopsammon der echt marinen Sandbiotope unterscheidet sich die Tierwelt des Küstengrundwassers durch durchschnittlich geringer ausgebildete Haftorgane bzw. Haftfähigkeit (größere Stabilität des Lebensraumes!), sowie durch geringere Bewegungsintensität.

Natürlich enthält das Gebiet zwei Strukturteile: ein stets wasser-gesättigtes Tiefegebiet und darüber ein wasseruntersättigtes oberes Gebiet, das in wechselndem Maße Luft zwischen den Sandkörnern enthält (Feuchtzone). Die Grenzen dieser Gebiete wechseln natürlich, bei hohem Wasserstand kann das ganze Gebiet wasser-gesättigt werden, die Feuchtzone kann bis an die Oberfläche reichen oder bei niedrigem Wasserstand von einem Bezirk trockenen Sandes überlagert sein. Die oberste, oft trockene Zone beherbergt die Talitrus-Fauna; die Feuchtzone ist nun nicht ein einfaches Mischgebiet zwischen Oberflächenfauna und Grundwasserfauna, sondern enthält eine Reihe Sonderarten und zwar vorwiegend Lufttiere. Hierher gehören Collembolen (*Archisotoma besselsi*, *Onychiurus litoralis*) und Milben (*Rhodacarus*-Arten, *Rhodacaropsis inexpectatus*, vgl. WILLMANN 1935). Von den vorher genannten Oligochaeten sind manche in der Feuchtzone häufig, auch Nematoden kommen hier vor, sogar der Polychaet *Stygocapitella* dringt bis in die oberen Schichten der Feuchtzone vor.

Über dieser vertikalen Schichtung der unterirdischen Küstengebiete existiert natürlich noch eine horizontale, das marine Randgebiet erhält einen hohen Prozentsatz von Nachbarn aus dem sandigen Eulitoral (*Bothriomolus baltica*, *Stenocaris minuta*, *Remanea arenicola*, *Protodrilus flavocapitatus*), für den mehr ausgesüßten inneren Bezirk scheinen die Parasteno-caris-Arten typisch zu sein.

Die Nahrungsgrundlagen der Küstengrundwasserfauna bestehen offenbar 1. aus eingespülten tierischen Resten, besonders Planktonen und Detritus, die durch einsickernde Wellen in dieses Gebiet gelangen, 2. aus eingelagerten Pflanzenresten, besonders Seegras, das lokal unterirdische Seegrastorfe bilden kann.

Die Tierbesiedlung der Weichböden

Unter Weichböden seien hier die als Schlamm, Schlick und Mudd bezeichneten Böden zusammengefaßt. Der Übergang zwischen Weich- und Sandböden ist gerade im Gebiet der Nordsee auf weite Strecken hin ganz allmählich; dieser Übergang kann in zweierlei Weise vor sich gehen. 1. Die ziemlich gleichmäßige Korngröße des Sediments wird immer geringer, so daß allmählich das Sediment Weichbodencharakter annimmt. 2. Zu dem oft groben Sandmaterial reiht sich ein gewisser Prozentsatz Feinstmaterial oder Detritus, so daß der

Boden schlammigen Charakter erhält (Näheres über die Sedimente siehe PRATJE 1931. Biologisch verhalten sich beide Übergangsgebiete verschieden. Der zweite Typ enthält im allgemeinen eine stark verarmte Fauna, so daß hier eine Grenze zwischen Weich- und Sandböden leicht erkennbar ist; anders im ersten Fall, hier ist auch biologisch ein ziemlich allmählicher Übergang gegeben. Das gilt besonders für die Makrofauna; in der Mikrofauna ist der Gegensatz schärfer, da die artenreiche Sandfauna des Lückensystems (Mesopsammon) im Weichboden keine Existenzmöglichkeiten mehr besitzt. Es ist daher am zweckmäßigsten, die biologische Grenze zwischen Weich- und Sandboden mit dem Aufhören der Mesopsammonfauna anzusetzen. Diese Grenze liegt allerdings in einem Gebiet, dessen Sediment rein gewichtsmäßig noch sehr viel Sand enthalten kann. Schließlich sind den Weichböden noch jene Bezirke zugerechnet, in denen zersetzte Pflanzentrümmer in dichter Lage angehäuft sind. Die Einzelteile dieses Sediments sind zwar oft noch ziemlich groß, biologisch gehört das Gebiet gleichwohl zu den Weichböden.

Strukturteile und Lebensformtypen. Da wie erwähnt ein als Wohnraum dienendes Lückensystem im Weichboden nicht vorhanden ist, sind nur zwei Strukturbezirke vorhanden: die Oberflächenschicht mit einem Epipelos, und das Substrat selbst mit einem Endopelos.

Das Epipelos enthält sowohl sessile wie vagile Formen. Die vagilen Tiere des Epipelos bewegen sich auf der Schlammoberfläche kriechend oder laufend fort, haben aber in der Mehrzahl der Fälle nicht die Fähigkeit, sich in den Schlamm einzuwühlen, auch die Fähigkeit zu schwimmen, fehlt zahlreichen Arten. Dieses vagile Epipelos wird von zahlreichen Tiergruppen gebildet. Unter der Makrofauna sind vor allem die Schlangensterne durch ihren oft großen Individuenreichtum auffallend (*Ophiura*, *Ophiocten* u. a.), Seesterne sind seltener, aber durch einige charakteristische Genera vertreten (*Psilaster*, *Pontaster*, *Poraniomorpha* u. a.), Schnecken treten stark zurück; die Decapoden sind durch eine Reihe strukturell vom Normaltyp wenig abweichende Arten vertreten (*Pandalus*, *Pontophilus*, *Munida*, *Geryon tridens*, sowie Arten, die auch auf Sandboden vorkommen wie *Eupagurus*, *Crangon* u. a.). Interessanter sind die Isopoden, die in einigen eigenartigen Familien hier ihre Hauptentwicklung zeigen (*Munnidae*, *Munnopsidae*, *Eurycopidae*), auch die Mysideen sind durch einige interessante Formen vertreten (Arten von *Erythrops* vergl. ZIMMER S. X G 56). Unter den Würmern gehören zum vagilen Epipelos eine Anzahl Polychaeten (*Sphaerodorum*, *Aricidae*, *Sphaerosyllis*, *Harmothoe sarsi*, *Castalia punctata*) vielleicht auch einige der schlammbewohnenden Nemertinen und Turbellarien (die großen Polycladen *Discocelides langi*, *Polyposthia similis*, *Cryptocelides loveni*). Die Mikrofauna des vagilen Epipelos wird ganz vorwiegend von 2 Tiergruppen gebildet: Halacariden und Ostrakoden. Die Halacariden sind meist durch mehr euryoeke Formen vertreten, die Ostrakoden aber durch eine Anzahl charakteristischer Gattungen (*Kyphocythere*, *Cythero-pterion*, *Bythocythere*, *Macrocythere*), vielleicht gehören auch ein-

zelne Copepoden (*Laophontodes*) zum vagilen Epipelos. Auffallend ist das starke Zurücktreten von Ciliaten, Klein-Turbellarien, Rotorien, Gastrotrichen in diesem Lebensbezirk, die Turbellarien treten

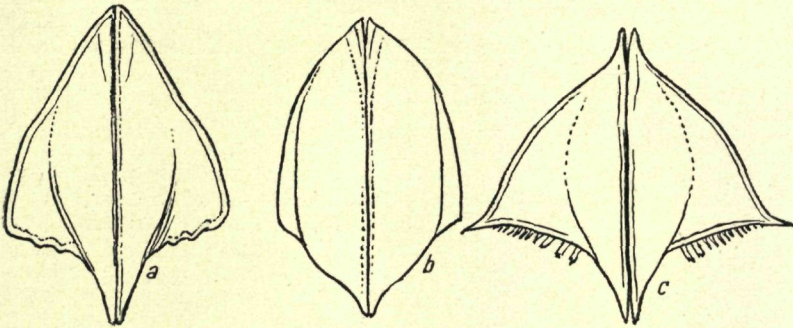


Fig. 33. Ausbildung von Seitenflügeln bei Ostrakoden des Epipelos.
a *Bythocythere insignis*; b *Cytheropteron latissimum*; c *Cytheropteron alatum*.
Nach Sars 1928.

vereinzelt auf, die übrigen Gruppen fehlen praktisch völlig. (Abweichend verhalten sich die Weichböden der Meeresstrandtümpel). Da es sich hier um Tiergruppen handelt, die sich durch Wimperaktion fortbewegen, ist vermutet worden, daß die ungünstigen Bedingungen des Weichbodens für diese Fortbewegungsart für das Fehlen dieser Tiergruppen verantwortlich zu machen ist (vgl. REMANE 1933).

Die Tiere des vagilen Epipelos zeigen manche strukturellen Besonderheiten, die als Anpassungscharaktere gewertet werden müssen. Sie fallen bei den mittelgroßen und kleinen Arten mehr auf als bei der eigentlichen Makrofauna, die sich strukturell wenig von den Verwandten in anderen Benthialregionen unterscheidet. Zunächst ist bei vielen Arten entsprechend ihrem Leben an einer Grenzfläche der depressiforme Körpertyp ausgebildet, er ist besonders bei Asseln (Munnidae) und bei den

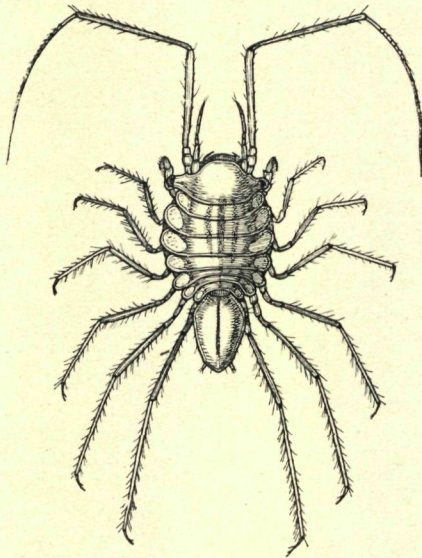


Fig. 34.
Eine Assel des Epipelos (*Munna boeckii*) mit starker Verlängerung der Laufextremitäten.
Nach Sars.

Leben an einer Grenzfläche der depressiforme Körpertyp ausgebildet, er ist besonders bei Asseln (Munnidae) und bei den

Ostrakoden entwickelt, deren Schalen bei mehreren Arten sogar mit flügelartigen Ausbuchtungen versehen sind, so daß eine umfangreiche, ebene „Ventralfläche“ entsteht (vergl. Fig. 33). Weiterhin zeigen die Extremitäten eine starke Verlängerung, verbunden mit seitlicher Spreizstellung. Sie ist bereits bei den Ostrakoden erkennbar (*Kyphocythere*, *Bythocythere*), erreicht bei den Mysideen (*Erythrops*) stärkere Ausmaße und ist besonders auffällig bei den Asseln der Familien Munnopsidae, Ilyarachnidae und Eurycopidae, wo sie den Formen einen spinnenartigen Habitus verleiht (eine Art wurde direkt als *Eurycope* „*phalangium*“ bezeichnet, vergleiche ferner die Namensgebung *Pseudarachne*, *Ilyarachne*!). Dieser „Spinnentyp“ (Fig. 34, 35) ist häufig als Tiefseeanpassung gewertet worden, er ist jedoch eher eine Anpassungserscheinung auf Weichböden lebender Tiere. Die Ophiuroiden entsprechen schon in ihrer Grundorganisation diesem Typ (vgl. Fig. 34).

Als Bewegungstyp herrscht ein Schreiten vermittels Extremitäten vor (hierher auch die Schlangensterne sowie der Polychaet *Sphaerodorum* u. a.), Wimperbewegung, Kriechsohlenbewegung tritt völlig zurück. Erwähnenswert ist, daß sogar Schnecken wie *Aporrhais* und *Turritella* hier eine eigenartige Schreitbewegung ausgebildet haben (ANKEL IX b₁ 80).

Hemisessil sind im Epipelos zahlreiche Foraminiferen, die in diesem Lebensbezirk ihre maximale Arten- und Individuendichte erreichen. In großer Zahl sind hier sandschalige und kalkschalige Arten von oft beträchtlicher Größe vorhanden. An zweiter Stelle stehen unter den hemisessilen Formen die Holothurien mit einer Reihe von charakteristischen Gattungen (*Stichopus*, *Echinocucumis*, *Mesothuria*, *Thyonidium*), einzelne Amphipoden (*Dulichia*-Arten, *Pariambus*) sind wohl nur vereinzelte Vorposten eines in anderen Gebieten (Phytal) reich entwickelten Typ.

Gleichfalls gering an Zahl sind sessile Tierarten auf Weichböden, wenn wir die sich auf Schalen und anderen Fremdkörpern ansiedelnden Formen beiseite lassen. Nur die interessanten rhizosessilen Tiere (vgl. S. 50) gehören zu den echten Weichbodenbewohnern, also die Seelilie *Rhizocrinus*, Schwämme wie *Thenea*, der Hydroidpolyp *Corymormpha* und wohl auch *Acaulis*, einige Ascidien, sowie die Pennatularien (Fig. 36). Trotz ihrer geringen Zahl können diese Arten lokal bestandbildend auftreten (vergl. die Virgularia-Assoziation GISLENS).

Epipelos und Endopelos sind im Gebiet der Weichböden durch mannigfache Übergänge verbunden. Von dem sessilen Epipelos führt eine biologisch kontinuierliche Reihe zu hemisessilen Röhrenbewohnern im Schlamm. Schon die Pennatularien sind ja in den Boden eingepfählt, es schließen sich an sie die Sabelliden an, deren Röhren z. T. weit aus dem Schlamm herausragen, so daß die Tiere weit über der Oberfläche ihre strudelnde Krone entfalten, in geringerem Maße ragen die in vertikalen Röhren lebenden Anthozoen (*Cerianthus*, *Halcompa*) über die Oberfläche hervor; das gleiche gilt von manchen Polychaetenröhren (*Lanice*); zahlreiche Terebelliden, Ampharetiden, Spionidae, Chlorhaemiden, Disomidae u. a. Polychaeten sind so in den Schlamm eingegraben, daß ihr Vorderende in Höhe der Ober-

fläche liegt. So entsteht über dem Schlamm Boden eine biologische Schichtung, vergleichbar der Gliederung in Baum-, Strauch-, Krautschicht bei der Landvegetation. Die Röhren der röhrenbauenden Tiere sind oft von beträchtlicher Länge, meist aus Detritus oder Schlamm-

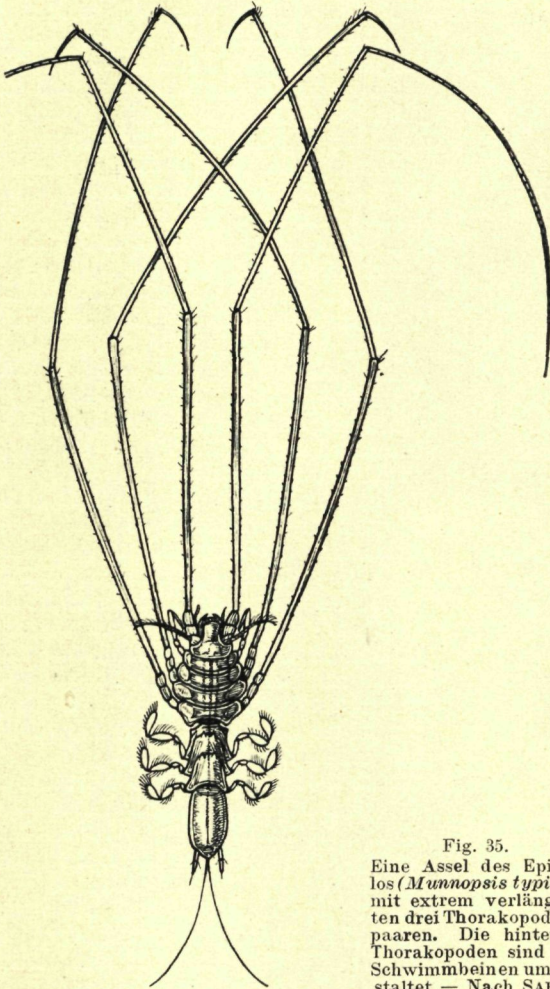


Fig. 35.

Eine Assel des Epipolos (*Munnopsis typica*) mit extrem verlängerten drei Thorakopodenpaaren. Die hinteren Thorakopoden sind zu Schwimmbeinen umgestaltet — Nach SARRS.

teilen aufgebaut und durch Sekret verfestigt, bei einigen Arten sind die Röhren aus Sand oder Schalenstücken gebaut (*Lanice*, *Owenia*). Die Konsistenz der Röhren ist sehr verschiedenartig, die Bindung der Tiere an die Röhre ist meist locker. Die Röhren werden leicht verlassen und

neugebaut. Die Wohnröhre besteht meist aus einer geraden Röhre von beträchtlicher Länge, der Polychaet *Notomastus* baut spiralige Röhren, im übrigen treten die im Sand häufigen Komplikationen zurück. Die Mehrzahl der Röhrenbauer werden von den Polychaeten gestellt; in großer Dichte treten lokal röhrenbauende Amphipoden auf (*Haploops*, *Ampelisca* vgl. S. 134). Weiterhin zeigen diesen Lebensformtyp Anthozoen (*Ceriantharia* mit breiten, bis fast 1 m



Fig. 36.
Die Seefeder
*Kophobelemonn
stelliferum*.
Lebt eingepfählt im
Weichboden.
Nach MURRAY 1913.

langen Röhren, die Aktinien *Halcampa*, *Edwardia*, *Peachia*), die Muschel *Cultellus* u. a. Bei fast allen diesen Röhrenbauern liegt das Vorderende bzw. die Nahrungsaufnahmeapparate auf oder über der Schlammoberfläche. Dieser im Meere so weit verbreitete Lebensformtyp tritt im Süßwasser ganz zurück. Das ist nicht unwichtig; da zahlreiche dieser Tiere Strudler sind, wird von ihnen oberhalb der Schlammfläche eine „zoogene Turbulenzschicht“ erzeugt, wenn die Besiedlung dicht ist. Da gerade der Kontaktbezirk zwischen Wasser und Sediment für viele Vorgänge am Boden wichtig ist, darf diese Tatsache nicht übersehen werden. Die im Süßwasser von anderen Lebensformtypen (Tubificiden) erzeugte Turbulenzschicht dürfte viel geringer an Ausdehnung sein.

Im Süßwasser treten die Röhrenbauer vorwiegend als horizontale Schlammlieger (*Chironomidenlarven*) oder vertikal mit dem Vorderende in den Schlammboden eingebohrt auf (*Tubificiden*). Beide Typen fehlen auch im Meere nicht. Zunächst dringen ja *Chironomidenlarven* und *Tubificiden* auch im Meere (Brackwasser) vor. Dann aber scheinen auch manche Polychaeten horizontal liegende Röhren zu bauen; jedenfalls werden sie oft in Aquarien in dieser Lage gebildet und die Lage der Tentakelkrone etwa von *Manayunkia* spricht für gleiches Verhalten im natürlichen Lebensraum. Hemisessile Arten bzw. Röhrenbauer mit abwärts gerichtetem Vorderende werden im Meer von verschiedenen Tiergruppen gestellt. In senkrechten Röhren leben so Capitelliden (z. B. *Heteromastus*; vgl. S. 104 und Fig. 14)

und der Solenogastre *Chaetoderma*, der sein kiementragendes Hinterende am Ausgang der Röhre hält. Gleichfalls mit dem Vorderende im Schlammboden und mit dem Hinterende bzw. der Schalenspitze an der Oberfläche lebt die Schnecke *Turritella communis*, die Scaphopoden (*Dentalium*) und manche köchertragenden Polychaeten (*Pectinaria*). Die letztgenannten sind dabei schräg orientiert. Sie ernähren sich entweder als Strudler oder durch Verzehren von Schlammpartikeln. Biologisch schließt sich an diese Formen die Schnecke *Aporrhais* an, die

als hemisessiler Strudler im Schlamm liegt, mit der Oberfläche durch zwei Kanäle verbunden.

Die Röhrenbauer haben ihre maximale Entwicklung nicht in reinen Weichböden, sondern in mit Sand gemischten Böden, und viele von ihnen dringen in die echte Sandregion vor (*Echinocardium*, *Edwardsia*, *Dentalium* u. a.).

An die hemisessilen Röhrenbauer schließen sich die „Schlammlieger“ an. Sie werden ganz vorwiegend von den Muscheln repräsentiert, an zweiter Stelle stehen wie in der Sandregion die Krebse, und zwar vorwiegend Cumaceen (*Diastylis*!), weniger Amphipoden. An Individuenzahl treten in bestimmten Coenosen die Schlangensterne der Gattung *Amphiura* hervor, die als Schlammlieger tief in den Weichboden eingegraben sind, nur die Enden der langen Arme ragen über die Oberfläche und dienen dem Beutefang. Unter den Holothuriern liegen einige Arten bogig gekrümmt im Schlamm (*Cucumaria elongata*, *Echinocucumis hispida*), andere jedoch z. T. mit Fremdkörpern bedeckt, an der Oberfläche des

Schlammes. Auch bei den vagilen Tierarten findet sich im Weichbodengebiet ein allmählicher Übergang vom Epipelos zum Endopelos. Eine vorwiegend aus Ostrakoden, Copepoden, Nematoden und Kinorhynchen bestehende Mikrofauna lebt wühlend in den oberflächlichen Schlammschichten. MOORE 1931 fand bei seinen Untersuchungen im Clyde folgende Tiefenverteilung der Mikrofauna: die Harpacticoiden leben fast ausschließlich in 0—1 cm Tiefe, dringen bis 4 (?) cm in den Schlamm ein, das gleiche gilt von den Ostrakoden (bis 7 cm), die Nematoden haben ihr Maximum etwas tiefer in der Schicht von 1 bis 2 cm, ihre größte Dichte liegt in 0—4 cm, dann erfolgt ein rascher Abfall, vereinzelt reichen sie bis 8 cm. Auch KROGH u. SPÄRCK 1936 geben für Weichböden der dänischen Gewässer an, daß tiefer als 1 cm nur Nematoden, Polychaeten und Oligochaeten in größeren Mengen gehen. Die Kinorhynchen sind vorwiegend durch die Ordnung der Homalorhagen (*Pycnophyes*, *Trachydenus*), die Ostrakoden durch die Gattungen *Cythereis*, *Cytheridea*, *Paracyprideis*, *Cyprideis*, *Hemicythere*, *Macrocypris*, *Paracypris*, die Copepoden durch zahlreiche Gruppen (*Laophonte*-Arten, *Arthropsyllus*, *Amphiascus*, *Cletodidae*) vertreten. Die Arten zeigen nicht die für das Epipelos kennzeichnenden Strukturen, bei ihrer Fortbewegung durchfurchen oder durchwühlen sie den

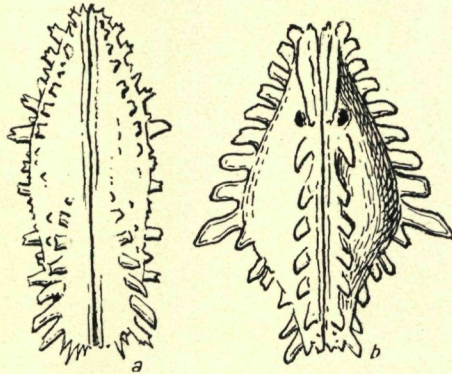


Fig. 37.
Zacken- und Fortsatzbildung auf der Schale bei
Ostrakoden des Epipelos.
a *Cythereis dunelmensis*, b *C. jonesi*.
Nach SÄRS 1928.

Schlamm (bei den Ostrakoden ist die 2. Antenne das Grabwerkzeug, bei den Kinorhynchen die Haken des Vorderendes). Die Körperform ist bei vielen Copepoden und Kinorhynchen breit zylindrisch bis kahnförmig, mit starker Entwicklung der Endborsten. Die auffallende Ähn-

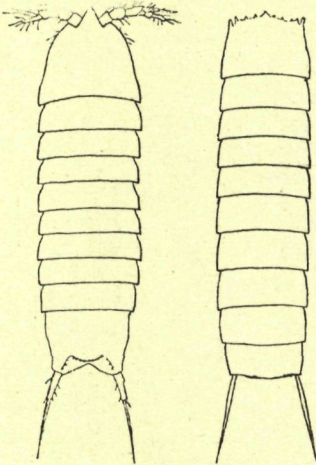


Fig. 38.
Konvergente Ausbildung der Körperform bei einem Copepoden (*Eurycletodes laticaudatus*, links) und einem Kinorhynchen (*Pycnophyes rugosus*, rechts) der Weichbodenregion.
Nach REMANE 1933.

lichkeit dieser Körperform bei verschiedenen Tiergruppen (Fig. 38) spricht dafür, daß es sich hierbei um biotopbedingte Charaktere handelt. Auffällig ist ferner der reiche und z. T. bizarre Besatz durch Borstenkränze und Stacheln, besonders bei Copepoden, aber auch bei Ostrakoden (*Cythereis jonesi*, Fig. 37) und Asseln (*Ilyarachne kirticeps*, *Pseudarachne hirsuta*, siehe X e Fig. 83, 84, hier die Stacheln vorwärts gerichtet, die Tiere schwimmen rückwärts). Die Bedeutung dieser Gebilde ist schwer feststellbar, durch Anhaften von Detritus sind im Leben diese Tiere meist mit einer flockigen Schmutzschicht überzogen.

Auch unter der vagilen Makrofauna des Endopelos scheinen viele die oberflächlichen Schichten zu bevorzugen und mehr oberflächlich wühlend, als im Substrat bohrend zu leben. Das gilt vornehmlich von den Tectibranchier unter den opisthobranchiaten Schnecken, eine Tier-

gruppe, die Weichböden stark bevorzugt (*Acera*, *Philina*, *Cylichna* u. a.). Die Arten leben ebenso wie *Nassa* z. T. eingegraben im Schlamm, kommen aber zur Nahrungssuche und Fortpflanzung an die Oberfläche. Tiefer dringen in den Boden, abgesehen von Nematoden, manche Polychaeten (*Scoloplos*, *Nephtys*, *Capitella*) und die Priapulidae (*Hali-cryptus*) ein, das zeigt u. a. ihr Vorkommen in dem unter den Rhizomen von *Zostera* gelegenen Faulschlammbezirken (vgl. S. 198). Im Innern des Schlammbezirks (z. T. auch in sandigen Böden) leben ferner die interessanten Decapoden *Calianassa*, *Calocaris* u. a. Sie bauen im Substrat ein Gangsystem, das durch Öffnungen mit der Oberfläche verbunden ist; sie repräsentieren also den „Maulwurfstyp“ des Meeresbodens. Diese Decapoden sind übrigens nicht die einzigen Malacostraken dieser Region; die schon durch ihre subzylindrische Form an wühlende Tiere erinnernde Assel *Cyathura* lebt im Schlamm, dasselbe gilt wohl von einer Anzahl ähnlich geformter Tanaiden des Weichbodens. Es ist übrigens möglich, daß bei einer strengen Fassung der Definition viele der wühlenden Tiere des Weichbodens dem Epipelos zugerechnet werden müssen, da ihre Nahrungssuche (besonders

nachts) an der Oberfläche stattfindet (Tectibranchier wie *Philine*, ferner *Aphrodite* u. a.).

Der Hauptbewegungstyp der Tiere des Endopelos ist ein Bohren, das Bewegungsorgan bzw. der Körper wird gestreckt und dabei vorgetrieben, dann das Vorderende (meist durch Schwellung mit Leibeshöhlenflüssigkeit) verankert, worauf der Körper nachgezogen wird. Eine für den Weichboden charakteristische Spezialisierung dieses Mechanismus findet sich bei Kinorhynchen und Priapulida, hier wird das hakenbesetzte Vorderende (Kopf bei Kinorhynchen, Vorderdarm bei Priapulida) bei der Verankerung vor- und umgestülpt und wirkt auf diese Weise bei der Lokomotion mit. Vielleicht verwendet *Nephtys* in gleicher Weise seinen vorstülpbaren Pharynx. Als Schaufeln dienen verschiedenartige Organe, bei den Ostrakoden die 2. Antennen, bei *Pectinaria* die großen Borsten des Vorderendes (Paleen), bei *Onuphis* die besonders differenzierten Parapodien.

Die Nahrungsquellen sind für die Weichbodenbewohner vielseitig und so reichhaltig, daß sie wohl in den meisten Regionen von der Tierwelt nicht voll ausgenutzt werden. Zunächst steht über dem Schlamm das Pelagial mit seinen Organismen zur Verfügung. Dieses wird vorwiegend von den über die Schlammoberfläche hervorragenden sessilen und hemisessilen Tieren ausgewertet; diese bestehen ja ganz vorwiegend aus Tentakelfängern (Anthozoen, Hydroidpolypen, Holothurien) bzw. aus mit einer „Krone“ versehenen Strudlern (Sabelliden, *Rhizocrinus*, die Holothurie *Cucumaria elongata*); ferner filtern die Mehrzahl der Muscheln einen Teil des über dem Boden stehenden Wassers. Filtrierer sind z. B. auch *Diastylis*, *Corophium*. Allen diesen Organismen können natürlich auch Nahrungsstoffe der Bodenoberfläche zugeführt werden, die bei Wasserbewegung aufgewirbelt worden sind. Der reichste Nahrungsbezirk ist jedoch die Schlammoberfläche. Sie bietet 1. eine hier lebende Anzahl niederer Pflanzen, vorwiegend Diatomeen, aber auch Cyanophyceen, z. T. auch Grünalgenfäden. Diese Pflanzen können im Eulitoral einen festen Überzug an der Schlammoberfläche bilden, sie sind die Hauptnahrungsgrundlage für die zahlreichen Hydrobien und Litorinen, die hier leben (vgl. S. 96). In den sublitoralen Gebieten nimmt diese „Pflanzendecke“ ab, obwohl die Anzahl der hier lebenden Diatomeen nicht unterschätzt werden darf, 2. aus dem Bereich des Pelagial niedergesunkene Bestandteile, und zwar abgestorbene Organismen sowie der in seiner Herkunft noch nicht restlos geklärte feinflockige Detritus, der nach den Untersuchungen der dänischen Schule vorwiegend von *Zostera*,

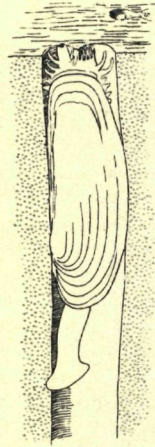


Fig. 39.

Die Muschel *Cultellus pellucidus*, in den Boden eingegraben; am Hinterende der stark schnellbare Fuß, der durch abwechselndes Bohren und Verankern im Boden das rasche Eingraben in den Boden bewirkt. Beispiel der besonders in Sandboden (*Ensis*!), weniger in Weichboden (*Cultellus*) verbreiteten messerartigen, röhrenbewohnenden Muscheln.

Aus Hesse 1923.

also von zerriebenem Pflanzenmaterial stammen soll. Diese Nahrung wird z. T. in großen Mengen zugeführt, in der Kieler Bucht wird nach Perioden reicher Diatomeenentwicklung eine dicke schwammige Schicht niedergesunkener Diatomeen auf manchen Schlammböden abgelagert. In der Tat liefert nicht das eigentliche Substrat, sondern diese das „Vorsediment“ tragende Oberflächenschicht die Hauptnahrung. Dementsprechend sind es vorwiegend Ernährungstypen, die auf die Aufnahme dieser Oberflächennahrung eingestellt sind. Hierher gehören die Taster, die mit Tentakeln oder Pseudopodien die Oberfläche bedecken. Abgesehen von den zahlreichen Bodenforaminiferen gehören hierher viele Polychaeten (Terebellidae, Ampharetidae, Spionidae, Chlorhaemidae u. a.) mit ihren sehr langen und dehnbaren Tentakeln, die meist durch eine ventrale Wimperrinne Feinmaterial zuführen, hierher gehören ferner die Muscheln, deren Siphon (*Scrobicularia*, *Syndosmya*, *Macoma*) auf der Schlammoberfläche nach Nahrung sucht, oder deren Mundlappen (Nuculidae) oder Mundlappentaster (*Yoldia*) in gleicher Weise arbeiten. Auch einige Krebse aus der Gruppe der Cumaceen (*Diastylis*) und Amphipoden (Corophiidae z. T.) holen sich in gleicher Weise wie die Taster mit den 2. Antennen (Corophiidae) und mit den III. Maxillipoden und I. Pereiopoden (*Diastylis*) Sedimentmaterial heran. Außerhalb der Taster nehmen noch vorwiegend Schlangensterne (*Ophiura*) und „unterirdisch“ strudelnde Schnecken wie *Turritella* und *Aporrhais* diese Nahrung auf. Daß die Taster oft auch die unter 1. erwähnten Bodendiatomeen aufnehmen, ist selbstverständlich. Turbellarien (besonders Otoplanen), die sich ja gleichfalls vorwiegend von gestrandeten Planktontieren ernähren, kommen im Weichboden nur lokal in größeren Mengen vor, z. B. in Brackwassergebieten und in Flußmündungen. 3. Das eigentliche Substrat. In vielen Fällen nehmen die Detritusfresser auch z. T. festeres Bodenmaterial und gröbere Partikel auf. Es besteht daher nur ein gradueller Unterschied zwischen diesen Detritusfressern und den das eigentliche Sediment verzehrenden Substratfressern. Beide Gruppen wurden daher von HUNT 1923 als Deposit-Feeder zusammengefaßt. Die eigentlichen Substratfresser nehmen größere Mengen unsortierten Bodenmaterials in ihren Darm auf. Sie entbehren meist spezifischer Nahrungsbeförderungseinrichtungen, wie sie die Taster aufweisen. Zu ihnen gehören eine Reihe von Polychaeten (Capitellidae, Ariciidae, *Scalibregma*, Maldanidae, Opheliidae wie *Ammotrypane*), Sipunculoidae, Priapulida, manche Holothurien (z. B. *Stichopus*, Synaptiden). Unter der Mikrofauna sind die Kinorhynchen Substratfresser. 4. Schließlich gibt es auch auf den Weichböden eine größere Anzahl Carnivoren. Während ein Teil von ihnen vorwiegend lebende Tiere verfolgen wie z. B. die Tectibranchier (*Scaphander*, *Philine* u. a.) und viele Polychaeten (*Aphrodite*, Polynoidae, *Nephtys*, Eunicidae), verzehren andere in erster Linie tote oder verletzte Tiere (die Schnecken *Buccinum* und *Nassa*, sowie die Mehrzahl der Decapoden). Der Schlangestern *Ophiura* scheint sowohl carnivor als auch Substratfresser zu sein.

Die reiche Nahrungszufuhr in den Weichbodengebieten ermöglicht eine besonders dichte Besiedlung, so daß sich bei Bonitierungsunter-

suchungen gerade für diese Gebiete ein hoher Gehalt an „Biomasse“ ergibt. Das gilt jedoch nicht ausnahmslos. Zunächst sind die großen Tiefengebiete geringer besiedelt, ferner alle Mulden und Rinnen, in denen infolge der Wasserstagnation starker Sauerstoffmangel und starke Faulprozesse auftreten. Lagert in solchen Gebieten über der Schlammoberfläche noch eine Suspensionsschicht von „flüssigem Schlamm“, oder tritt infolge dichter Lagerungen von organischem Zersetzungsmaterial an der Oberfläche ein dichter Beggiatoenüberzug auf, so kann die tierische Besiedlung fast völlig verschwinden. Über das quantitative Auftreten einzelner Arten der Makrofauna finden sich bei Schilderung der einzelnen Coenosen Angaben, hier nur einige Angaben über die Mikrofauna. KROGH u. SPÄRCK 1936 fanden in 7 Proben¹⁾ in dänischen Gewässern pro 1 m² in 5,5 m Tiefe im Außenbezirk des Hafens Kopenhagen Foraminiferen 0—1400, Ciliaten 0 bis 600, Turbellarien 0—1600, Nematoden 25 000—71 000, Oligochaeten 1200—26 000, Polychaeten 200—2200, Copepoden 1000—7800, kleine Amphipoden 0—800, Isopoden 0—400, kleine Muscheln 0—1200, Opisthobranchier 0—200, *Hydrobia* 10 600—52 000, in 17 m Tiefe im Sund ergaben sich nach 3 Proben pro 1 m²: Foraminiferen 0—7000, Ciliaten 0—800, Turbellarien 1000—3400, Kinorhyncha 0—400, Nematoden 39 000—87 000, Oligochaeta 0—11 000, Polychaeta 1600—6200, Copepoden 13 000—14 500, Ostrakoden 600—1600, Cumaceen 0—400, kleine Muscheln, Echinocardien, Schnecken bis 800 bzw. 1200, in 26 m Tiefe ergab im Sund eine Probe 177 000 Foraminiferen, 2200 Ciliaten, 400 Turbellarien, 47 000 Nematoden, 2200 Oligochaeten, 1400 Polychaeten, 2200 Copepoden, 1400 Ostrakoden, 2200 kleine Muscheln pro 1 m², in 54 m Tiefe: 28 000 Foraminiferen, 70 000 Nematoden, 2800 Polychaeten und 2800 kleine Muscheln. Das Gewicht der Mikrofauna schwankt zwischen 11 bis 90 gr/m², und ist anscheinend in den flacheren Gebieten etwas höher als in den tieferen; es beträgt in den untersuchten Gebieten zirka 10% der Makrofauna: MOORE fand im „Mud“ des Clyde-See-Gebietes z. T. noch höhere Werte, Harpacticoiden bis 677, Ostrakoden bis 125, Nematoden bis 2515 pro 100 ccm. Diese Zahlen müssen, um mit den eben angeführten verglichen werden zu können, mindestens mit 100 multipliziert werden. In bestimmten Weichbodengebieten des Flachwassers können noch viel höhere Werte erreicht werden, besonders von Turbellarien, Nematoden und Oligochaeten (vgl. S. 96). SCHUURMANS STEKHOVEN, ADAMS u. PUNT 1935 fanden in der Zuidersee eine Stelle (auf Schokland) mit 4 420 000 Nematoden pro 1 m², allerdings im Überschwemmungsgebiet, doch wird die Zahl von 1 000 000 Nematoden pro 1 m² auch in echten Meeresgebieten überschritten.

Die dichte Besiedelung der Weichböden und die große Anzahl verschiedener Lebensformtypen im Meere bewirken an vielen Stellen eine starke „zoogene“ Beeinflussung der Bodenregion. Die zahlreichen Strudler können an der Grenzschicht zwischen Sediment und Wasser

¹⁾ Jede Probe nimmt nur wenige cm² der Bodenfläche auf, die Fundzahlen sind dann auf 1 m² Bodenfläche aufmultipliziert. Bei dieser Methode ergibt sich natürlich oft eine größere Schwankungsbreite, als den tatsächlichen Verhältnissen entspricht.

eine „Turbulenzschicht“ hervorrufen. Das Sediment wird durch die Verkittung beim Röhrenbau oder der Bewegung verfestigt; durch Arten, die in der Tiefe ihrer Wohnbauten oder Röhren Sediment fressen, wie z. B. Capitelliden (*Heteromastus*) und den Kot an der Oberfläche abgeben, findet ein Sedimenttransport von innen nach oben statt; durch die Bindung des Sediments beim Durchgang durch den Darmtraktus zu mehr oder weniger resistenten Kotpillen, kann die Sedimentbewegung beeinflusst werden usw.

Die Coenosen der Weichböden

Die meisten der von PETERSEN aufgestellten Assoziationen sind Weichboden-Assoziationen, die im wesentlichen in einer Tiefenzonierung angeordnet sind (Fig. 40).

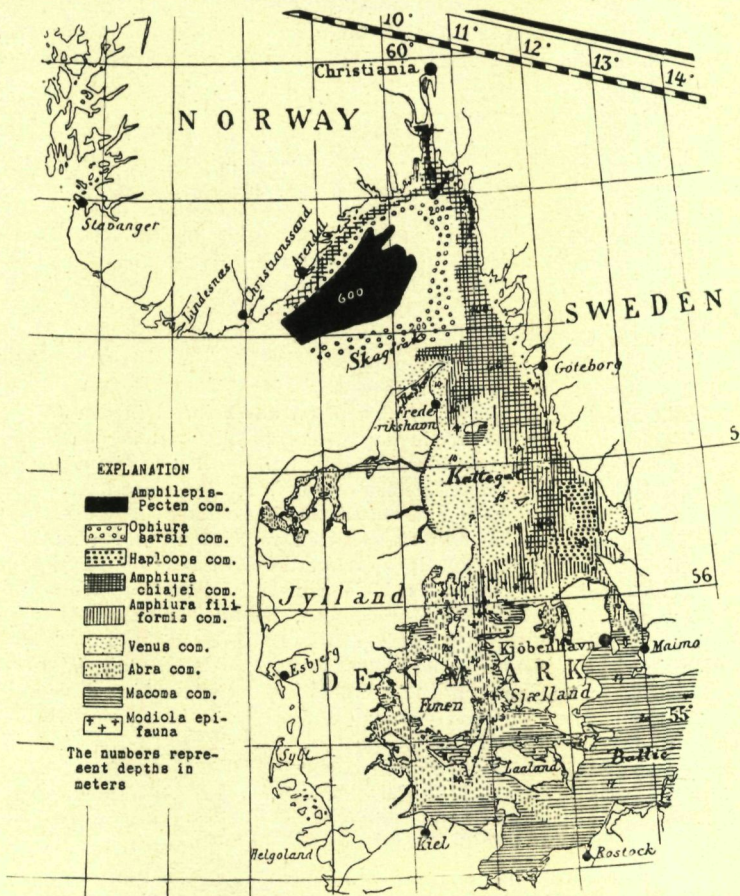


Fig. 40. Verteilung der Bodencoenosen im Gebiet von Skagerrak, Kattegatt und Beltsee. Nach PETERSEN 1924.

I. *Amphilepis norvegica*-*Pecten vitreus*-Coenose (ALP) (Fig. 41). Die tiefsten Bezirke des Gebiets im Skagerrak werden von dieser Gemeinschaft besiedelt. Sie lebt hier auf weichem, dunklem Boden in Tiefen von 250—700 m, in denen die Wassertempe-

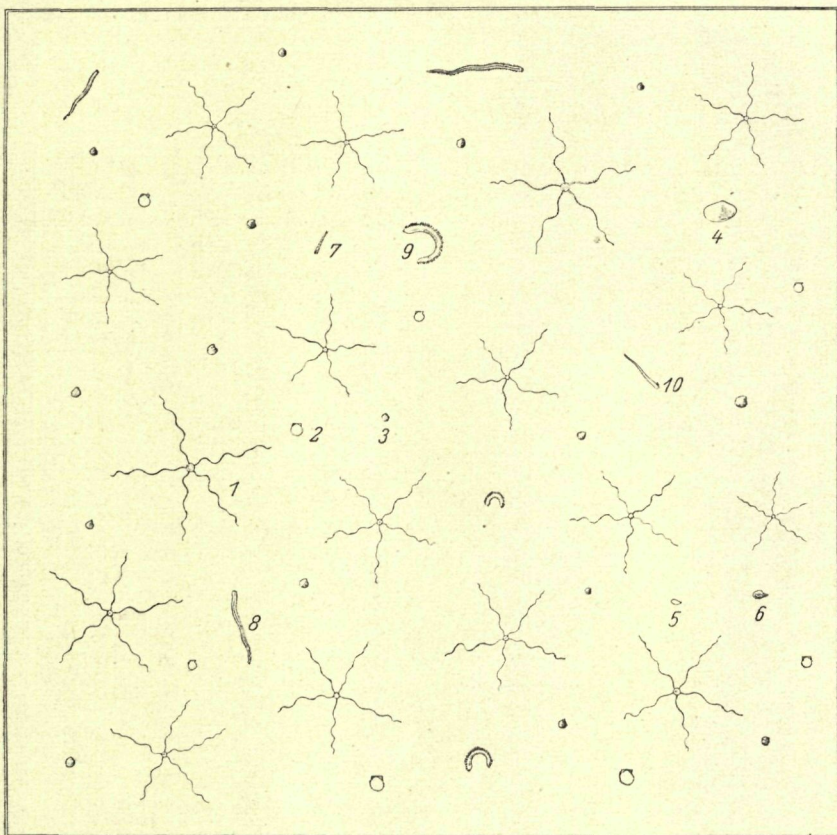


Fig. 41. *Amphilepis*-*Pecten*-Coenose (ALP.). Besiedlung auf 0.25 m². Oslo-Fjord. 320—328 m Tiefe. — Stachelhäuter: 1 *Amphilepis norvegica*, 17 Ex.; Muscheln: 2 *Pecten vitreus*, 8 Ex.; 3 *Thyasira* (*Axinus*) *flexuosus*, 16 Ex., außerdem je 1 Ex. von *Portlandia lucida*, *Neacra obesa*, *Abra longicollis*; Scaphopoda: 7 *Siphonentalis tetragona*, 1 Ex.; Polychaeten: 8 *Nephtys spec.*, 3 Ex.; 9 *Aricia norvegica*, 3 Ex.; 10 *Terebellides stroemi*, 1 Ex. — Nach PETERSEN 1918.

ratur konstant 5—6° C und der Salzgehalt stets über 30‰ beträgt. Lokal z. B. im Oslofjord kann sie bis zirka 100 m Tiefe emporsteigen, wenn Temperatur (6.5°), Salzgehalt und Boden es gestatten.

Diese Tiefenfauna zeigt, wie PETERSEN hervorhebt, „viele Übereinstimmungen mit der interessanten Tiefenfauna der norwegischen

Fjorde, die ihrerseits der atlantisch-borealen Archibenthalfauna angehört.

Als Charakterarten 1. Ordnung nennt PETERSEN die Muschel *Pecten* (= *Chlamys*) *vitreus* und den Schlangensterne *Amphilepis norvegica*. Als weitere Charakterarten werden die Muscheln *Syndosmya longicallis*, *Thyasira croulinensis* und *Th. ferruginosus*, *Malletia obtusa*, *Nucula tumidula*, ferner *Dentalium striolatum*, der Opisthobranchier *Scaphander*, und in den tieferen Regionen die Pennatularie *Kophobelemnion stelliferum* (Fig. 38) genannt. An sie schließt sich eine Fülle weiterer Tiefenformen an, die dieser Fauna ein eigenartiges Gepräge verleihen. Vor allem fällt das Epipelos durch seinen Reichtum an Arten und Lebensformen auf. Hier ist die Heimat der rhizosessilen Tiere, z. B. der Seelilie *Rhizocrinus*, Schwämme wie *Thenea muricata*, der in den Schlamm eingepfählter Pennatulariën (*Kophobelemnion*, *Funiculina* mit dem parasitischen Schlangensterne *Asteronyx loveni*) und Aktinien (*Actinostola callosa*, *Bolocera tuediae*, *Chondractinia digitata*); an der Oberfläche liegen sessil (vgl. S. 50) oder hemisessil große Foraminiferen (*Astrorhiza* und *Rhabdammina*) und Holothurien (*Stichopus tremulus*, *Myriotrochus vitreus*, *Echinocucumis hispidus*, *Mesothuria intestinalis*), unter den vagilen Tieren der Schlammoberfläche finden sich interessante Seesterne (*Psilaster andromeda*, *Poraniomorpha hispida*, *Pteraster militaris* und der stark eurybathe *Ceramaster granularis*, spinnenartige Asseln (*Munnidae*, *Munnopsis*, *Eurycope*) und mehrere Dekapoden (*Pandalus propinquus*, *P. bonnieri*, *Spirontocaris polaris*, *Pontophilus norvegicus*, *Munida tenuimana*, und als mehr eurybathe Arten die Krabbe *Geryon tridens* sowie *Pandalus borealis* und *Nephrops norvegicus*, die regional in großen Mengen auftreten und wirtschaftlich verwertet werden. An der Schlammoberfläche leben mehrere Mysideen (s. ZIMMER S. X g 56) und einige Amphipoden (*Dulichia nordlandica*).

Über die Mikrofauna dieses Epipelos ist, abgesehen von den Foraminiferen, wenig bekannt, immerhin zeigen einige Formen wie die Ostrakoden *Cytheropteron hamatum*, *C. testudo*, daß auch sie nicht fehlt.

Wenn wir zu den im Schlamm grabenden oder liegenden Formen übergehen, so treffen wir hier auf die interessanten im Schlamm Gänge grabenden Dekapoden *Calocaris macandreae* und *Calocarides coronatus*; im Schlamm leben Cumaceen (*Diastylis echinata*, *Cyclapiss longicauda*, *Eudorella hirsuta*, *Hemilamprops cristata* u. a.), sowie auffallend zahlreiche, meist blinde Scheerenasseln (*Sphyrapus*, *Typhlotanais*, *Haplocope*, *Anarthrura* u. a.) und eine Anzahl Amphipoden (siehe STEPHENSEN S. X f 35 u. 38). Hier haben die Scaphopoden mit *Dentalium striolatum*, *Siphonentalis tetragona* einen Hauptlebensraum, vereinzelt treten tectibranchiate Schnecken auf (*Scaphander punctostriatus*). An Muscheln wären außer den bereits oben aufgeführten noch zu nennen: *Leda* (*Portlandia*) *tenuis* und *L. lucida*, *Arca pectunculoides*, *Cuspidaria* (*Neaera*) *obesa* und mehr eurybathe Arten wie *Syndosmya nitida*, *Cardium minimum*, *Nucula tenuis*, *Thyasira flexuosa*, von denen die letztgenannte quantitativ stark hervortritt.

Auffallend ist die Armut an Schnecken (nur einige Tectibranchier), Seeigeln und spezifischen Polychaeten. Von Polychaeten können zwar einige Arten quantitativ nicht unwichtig sein, da die Angaben in Gewicht unter der Gruppe Vermes bei PETERSEN relativ beträchtlich sind, doch vermissen wir noch die Entwicklung spezifischer Arten, eurybathe sind aus dieser Zone angegeben (*Lumbriconereis fragilis*, *Terebellides stroemi*).

Zu erwähnen bleiben noch die Fische, die gleichfalls einige charakteristische Tiefenformen aufweisen (*Coryphaenoides rupestris*, *Lycodes sarsi*, *L. vahlii*, *Myxine glutinosa*), häufig ist hier *Pleuronectes cynoglossus*, *Chimaera monstrosa*, *Argentina silus*. Die Besiedlungsmenge ist gering, stets unter 100 g pro m² (9–95 g).

Die Bodengreiferuntersuchungen PETERSENS 1915 ergeben für diese Coenose im Gebiet des Skagerrak-Kattegat folgendes Bild:

1. Der Individuenzahl nach stehen im Vordergrund (mit Angabe des Durchschnitts pro 1 m² und der Schwankungsgebiete auf Grund von 11 Stationen): *Thyasira flexuosa* 51,9 (0–116), *Amphilepis norvegica* 16 (0–70), *Nucula tumidula* 7,6 (0–40), *N. tenuis* 7,2 (0–74), *Brissopsis lyrifera* 6,5 (0–25), *Pecten (Chlamys) vitreus* 5,8 (0–34), Foraminiferen 4,9 (0–32), sicher nur zum geringen Teil erfasst, *Syndosmya nitida* 4,3 (0–40), *Portlandia lucida* 2,1 (0–10), *Thyasira croulinensis* 1,9 (0–21), *Dentalium striolatum* 1,8 (0–10), *Siphonentalis tetragona* 1,8 (0–10), *Cardium minimum* 1,8 (0–17,5), *Calocaris macandreae* 1,3 (0–10), alle übrigen Arten unter 1. Die obengenannten Arten stehen natürlich auch gewichtsmäßig im Vordergrund.

2. Konstant auftretende Arten sind folgende: Von insgesamt 11 Stationen waren vorhanden: an 10 *Thyasira flexuosa*, an 9 *Amphilepis norvegica*, an 7 *Brissopsis lyrifera*, an 6 *Pecten (Chlamys) vitreus*, *Portlandia lucida*, an 5 *Nucula tumidula*, an 3 *Syndosmya nitida*, *Nucula tenuis*, *Dentalium striolatum*, *Siphonentalis tetragona*, *Neaera obesa*, Bullidae.

3. Nach den Tabellen sind spezifische, auf die Coenose beschränkte Arten (mit Angabe der Zahl der Stationen, an denen die Art gefunden wurde): die Muscheln *Thyasira croulinensis* 1, *Th. ferruginosa* 1, *Malletia obtusa* 1, *Nucula tumidula* 5, *Pecten (Chlamys) vitreus* 6, *Kelliella militaris* 1, die Schnecken *Eulima stenostoma* 1, *Scaphander* 1, die Echinodermen *Psilaster andromeda* 1, *Echinocucumis typica* 1, die Krebse *Geryon tridens* 1, *Neohela monstrosa* 1, *Calocaris coronatus* 2.

II. Ophiura-Sarsii-Coenose. (= *Brissopsis Sarsii* C.) (B. S.) (Fig. 42). Diese Gemeinschaft schließt sich tiefenmäßig an die vorige an (150–200 m) und ist daher gleichfalls auf das Tiefengebiet der Norwegischen Rinne und ihre Fortsetzung beschränkt. Sie gleicht der vorigen Coenose weitgehend in ihren Lebensbedingungen (Boden „blauer“ weicher Schlamm, Salzgehalt stets > 30‰, Temperatur konstant ca. 7°). Auch die Besiedlung zeigt starke Ähnlichkeiten. PETERSEN nennt auch nur eine Charakterart 1. Ordnung: den Schlangenstern *Ophiura sarsii*, und nur eine Charakterart 3. Ordnung: den Seeigel *Brissopsis lyrifera*, der bereits recht eurybath ist und auch in flacheren Gebieten in großer Dichte auftritt. Häufig ist hier *Pandalus borealis*. Die große Übereinstimmung der beiden Coenosen geht aus der Tabelle PETERSEN 1915 hervor, und die Ausführungen, die über die vorige Coenose gemacht wurden, gelten größtenteils auch für diese. Natürlich fehlen einige extreme Tiefenformen, während einzelne Arten flacherer Gebiete auftreten. Auffällig verschieden ist nach der von PETERSEN 1918 gegebenen Aufstellung die Fischfauna, die allerdings hypopelagische Formen einschließt. Während die vorige Coenose als „*Coryphaenoides*-Area“ bezeichnet wird, gehört die Ophiura Sarsii-Coenose zur „Haddock (*Gadus*)-Area“. *Gadus poutassou*, *G. esmarkii*,

Gadiculus thori sind für dieses Gebiet charakteristisch, daneben sind *Pleuronectes cynoglossus*, *Lycodes vahlii*, *Raja radiata* u. a. vorhanden.

Nach den Bodengreiferuntersuchungen PETERSENS 1915 ergibt sich im Skagerrak (3 Stationen) folgendes Bild für die Ophiura-Sarsi Coenose:

1. Der Individuenzahl nach stehen im Vordergrund (Angabe von Durchschnitt und Schwankungsbreite pro 1 m²): *Syndosmya nitida* 495,3 (348—716), *Thyasira flexuosa*

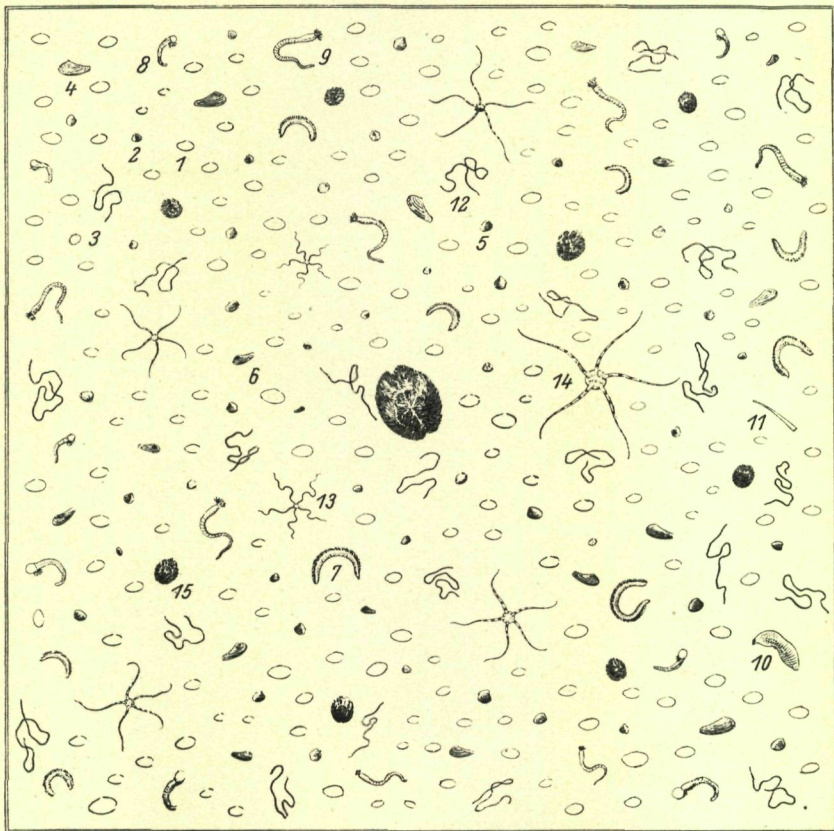


Fig. 42. Ophiura-sarsi-Coenose (*Brissopsis-sarsi*-C. B. S.). Besiedlung auf 0,25 m². Skagerrak, 186 m Tiefe. Muscheln: 1 *Abra* (*Syndosmya*) *nitida*, 179 Ex.; 2 *Thyasira* (*Axinus*) *flexuosus*, 20 Ex.; 3 *Cardium minimum*, 11 Ex.; 4 *Leda pernula*, 17 Ex. + *L. minuta*, 1 Ex.; 5 *Nucula tenuis*, 14 Ex.; Polychaeten: 7 *Aricia norvegica*, 9 Ex.; 8 *Artacama proboscidea*, 8 Ex.; 9 *Melinna cristata*, 8 Ex.; 10 *Eumenia crassa*, 1 Ex.; 11 *Pectinaria auricoma*, 1 Ex.; 12 *Myriochele heeri*, sehr viele Ex.; Echinodermen: 13 *Ophiura sarsi*, 5 Ex.; 14 *Amphiura elegans*, 2 Ex.; 15 *Brissopsis lyrifera*, 9 Ex. Nach PETERSEN 1918.

47,6 (29—78), *Leda pernula* 39,6 (4—67), *Nucula tenuis* 33,3 (16—54), *Brissopsis lyrifera* 23 (2—37), *Cardium minimum* 15,6 (0—45), *Ophiura Sarsi* 12 (1—21), *Ophiura affinis* 2 (0—6), *Leda minuta* 1,6 (0—3), *Portlandia lucida* 1,6 (0—5), *Nearea obesa* 1 (0—2).

2. Von den 3 Stationen waren vorhanden an 3: *Syndosmya nitida*, *Thyasira flexuosa*, *Leda pernula*, *Nucula tenuis*, *Ophiura sarsi*, *Brissopsis lyrifera*, an 2: *Cardium minimum*, *Leda minuta*, *Nearea obesa*.

3. An spezifischen Arten enthält die Tabelle nur eine einzige: *Ophiura sarsi*; auch diese scheint nach bathymetrischen Angaben (ca. 30–300) in Coenosen flacherer Meeresgebiete vorzudringen. Deutliche Maxima ihres Vorkommens zeigen hier *Syndosmya nitida*, *Leda pernula*, *Nucula tenuis*, *Brissopsis lyrifera*, diese sind jedoch auch in anderen Coenosen verbreitet. Differentialarten gegenüber der *Amphilepis-norvegica-Pecten-vitreus*-Coenose sind noch *Leda minuta*, *Nucula nucleus*, *Natica* sp., *Ophiura affinis*, doch treten diese meist nur an einer Station und in wenigen Exem-

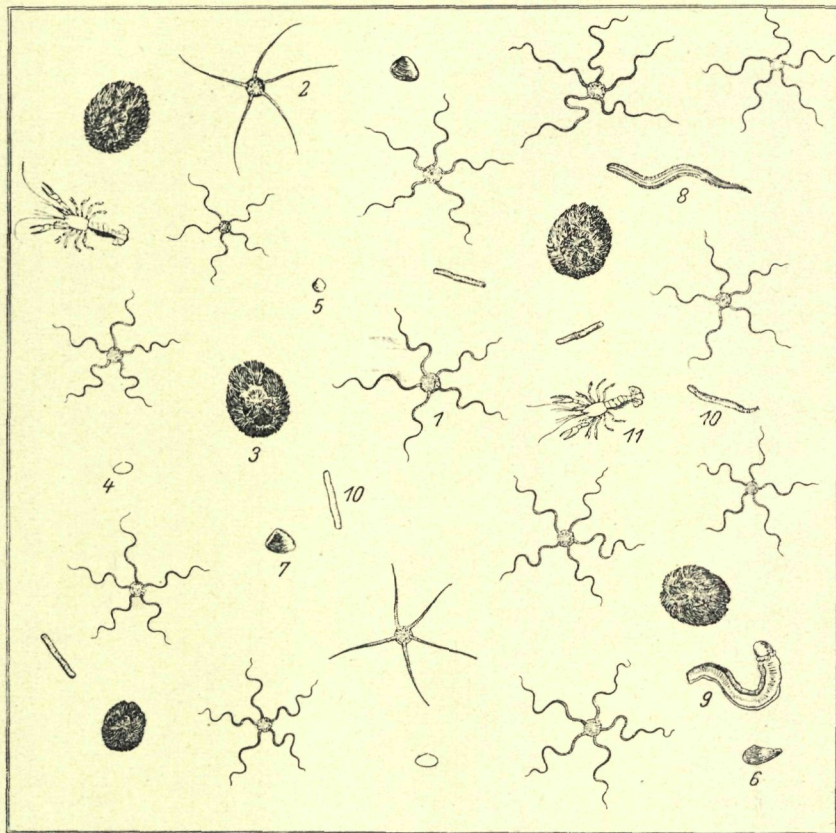


Fig. 43. *Amphiuira-Chiagai*-Coenose (B. Ch.). Besiedlung auf 0.25 m². Kattegatt, östl. Laesø, 60–75 m Tiefe. 1 *Amphiuira chiagai*, 12 Ex.; 2 *Ophiura albida*, 2 Ex.; 3 *Brissopsis lyrifera*, 5 Ex.; 4 *Abra* (*Syndosmya*) *nitida*, 2 Ex.; 5 *Thyasira* (*Azinus*) *flexuosus*, 1 Ex.; 6 *Leda pernula*, 1 Ex.; 7 *Nucula sulcata*, 2 Ex.; 8 *Nephtys* spec., 1 Ex.; 9 *Harrimania* (*Balanoglossus*) *kuppferi*, 1 Ex.; 10 *Maldanidae*; 11 *Calocaris mcandreae*, 2 Ex. — Nach PETERSEN 1918.

plaren auf. Differentialarten gegen die beiden folgenden Coenosen sind *Syndosmya longicollis*, *Portlandia lucida*, *Leda pernula* (tritt jedoch vereinzelt in anderen Coenosen flacherer Gebiete auf), *Nearea obesa*.

Das Gesamtgewicht an Biomasse pro 1 m² ist hoch (101,6–410,4 g).

III. *Amphiuira-chiagai* Coenose. (= *Brissopsis-chiagai* C. = B. Ch.) (Fig. 43). Diese Coenose lebt auf gleichem Boden

wie die vorigen, besiedelt aber flachere Gebiete, nämlich die Tiefen zwischen 100 und 40 m und dringt daher weit ins Kattegatt vor. Die Temperatur zeigt bereits eine größere Amplitude ($4-10^{\circ}$). Noch zahlreiche Arten der vorigen Gemeinschaften sind vorhanden (*Amphilepis norvegica*, *Syndosmya nitida*, *Thyasira flexuosa*, *Leda pernula*, *L. minuta*), häufig ist *Calocaris macandreae* und *Nephrops norvegicus*, daneben treten Flachwasserformen auf (*Echinocardium*, *Turritella communis* u. a.), an Pennatularien sind hier *Pennatula phosphorea* und *Virgularia* vorhanden, an Scaphopoden *Dentalium entalis*. Als Charakterarten 1. Ordnung führt PETERSEN den Schlangensterne *Amphiura chiajei* an, der stellenweise in einer Dichte von über 200 pro 1 m^2 auftritt, sowie die Muschel *Nucula sulcata*, als Charakterart 3. Ordnung den bereits in der vorigen Gemeinschaft erwähnten Seeigel *Brissopsis lyrifera*. Ichthyologisch gehört das Gebiet gleichfalls zur „Haddock Area“, enthält natürlich auch hier weiter ins Flachwasser reichende Arten (*Drepanopsetta platessoides*).

Hier seien noch einige Angaben auf Grund der von PETERSEN 1915 publizierten Bodengreiferfänge angeführt.

1. Nach Individuenzahl dominieren (mit Angabe des Durchschnitts und der Schwankungsbreite pro 1 m^2 für 10 Stationen): *Amphiura chiajei* 66,3 (0–274), *Nucula sulcata* 14,1 (0–34), *Brissopsis lyrifera* 12,3 (3–38), *Turritella communis* 9 (0–46), *Amphilepis norvegica* 8,3 (0–24), *Calocaris macandreae* 5,3 (0–14); Foraminiferen 3,6 (0–28); *Cardium minimum* 3,3 (0–14), *Dentalium entalis* 2,4 (0–20), *Thyasira flexuosa* 2,2 (0–8), *Dentalium striolatum* 1,8 (0–10), *Corbula gibba* 1,6 (0–10), *Amphiura filiformis* 1,6 (0–10), *Cerianthus* 1,4 (0–14), *Lima gwyni* 1,2 (0–4).

2. Von 10 Stationen waren vorhanden an 10: *Brissopsis lyrifera*, an 9: *Amphiura chiajei*, an 8: *Nucula sulcata*, an 6: *Cardium minimum*, *Thyasira flexuosa*, *Amphilepis norvegica*, *Calocaris macandreae*, an 5: *Syndosmya nitida*, *Dentalium striolatum*, *Turritella terebra*, an 4: *Lima gwyni*, an 3: *Dentalium entalis*, *Amphiura filiformis*, *Corbula gibba*, *Neera abbreviata*, Foraminiferen.

Ein ähnliches Bild bieten die von PETERSEN 1914 publizierten, hierher gehörenden B. n.-Stationen aus dem Kattegatt. Hier zeigen die 5 Stationen:

1. Individuenzahl: *Amphiura chiajei* 112,8 (12–254), *A. filiformis* 44,7 (0–169), *Nucula sulcata* 17,6 (7–34,4), *Brissopsis lyrifera* 6,5 (1–19), *Turritella communis* 4 (0–11), *Eumenia crassa* 5 (0–11), u. a.

2. An allen Stationen traten auf: *Amphiura chiajei*, *Nucula sulcata*, *Brissopsis lyrifera*, *Glycera* sp., *Nephtys* sp.

Auch die von BLEGVAD 1930 publizierte umfangreiche Liste der „Brissopsis-Amphiura chiajei-Community“ aus dem Kattegatt südl. von Hals, westl. der Linie Fornøse usw. ergibt ähnliche Befunde, nur ist hier bereits *Amphiura filiformis* mit 55,9 pro 1 m^2 häufiger als *A. chiajei* mit 49,4, *Haploos tubicola* ist mit 11,4 vertreten.

Die beiden letztgenannten Stellen (PETERSEN 1914, BLEGVAD 1930) bringen auch Angaben über Polychaeten u. a. Danach sind Maldanidae verbreitet und häufig (2mal mit ∞ angegeben!), *Eumenia crassa*, *Glycera* sp., *Nephtys*-Arten, *Pectinaria auricoma*, *Lumbrineris fragilis*. In diesem Gebiet kommen auch *Harrimania kuppferi* und *Cucumaria elongata*, *Nephrops norvegicus* vor.

Das Gewicht der „Biomasse“ pro 1 m^2 ist ziemlich hoch, nach BLEGVAD 1930 im Durchschnitt 138,64 g (50,9–253,65 g), nach PETERSEN 1914 an den B. n.-Stationen sogar 205,3 g (70,2–426,7 g).

Spezifische Arten und Arten mit deutlichem Maximum im Gebiet sind selten. Zu letzteren gehört die namensgebende Leitform *Amphiura chiajei*, die Muschel *Nucula sulcata*, vielleicht auch *Calocaris Macandreae*, *Dentalium entalis*.

IV. Haploos-Coenose (Fig. 44). Eine mehr lokale Variante auf gleichfalls „blauem“ weichem Boden (bisweilen mit Sand untermischt) in ähnlicher Tiefenlage ist die Haploos-Coenose. Sie ist durch die Massenentwicklung des Amphipoden *Haploos tubicola* charakterisiert, dessen Schlickröhren den Boden bis zu Tausenden pro 1 m^2 bedecken können. Charakterarten 2. Ordnung sind die Muscheln *Lima loscombii* und *Venus ovata*, Charakterart 3. Ordnung *Chlamys (Pecten) septemradiatus*. Daneben sind z. T. in großer Anzahl Arten der vorigen Ge-

meinschaft vorhanden z. B. *Amphiura chiajei* selbst., *Brissopsis lyrifera*, *Syndosmya nitida*, *Thyasira flexuosa*, *Cardium minimum* u. a., ferner *Ophiura robusta* und *Strongylocentrotus droebachiensis*. Häufig und in großer Artenzahl treten Polychaeten auf.

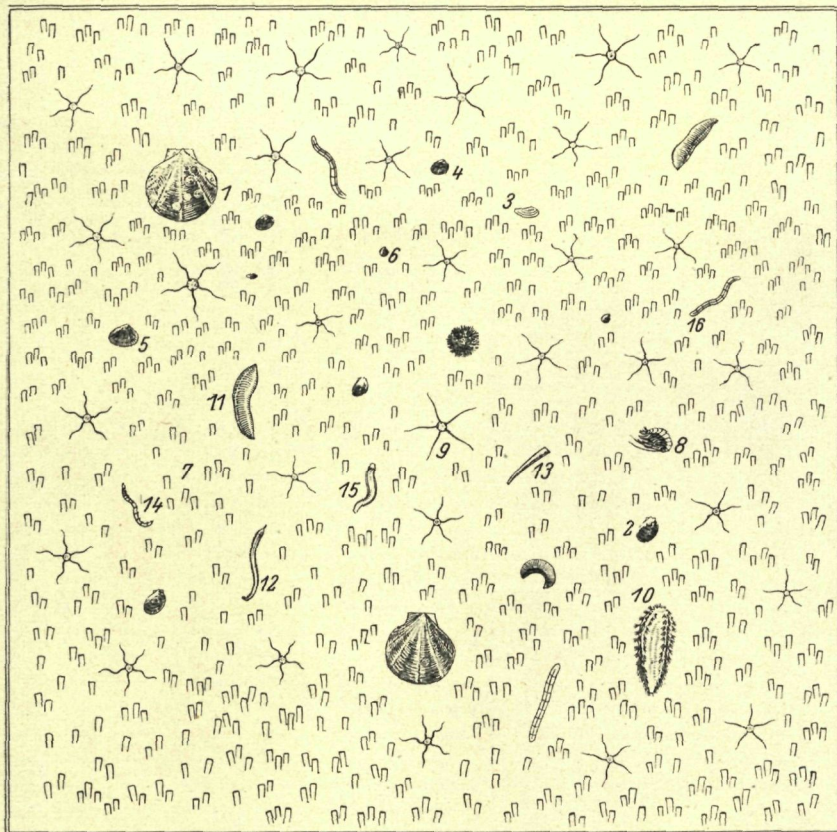


Fig. 44. Haploops-Coenose (Ha). Besiedlung auf 0.25 m². Kattegatt, 27 m Tiefe. Muscheln: 1 *Pecten septemradiatus*, 2 Ex.; 2 *Lima loscombii*, 3 Ex.; 3 *Thyasira (Astarte) flexuosa*, 2 Ex.; 4 *Cardium fasciatum*, 2 Ex.; 5 *Venus ovata*, 1 Ex.; 6 *Leda pernula*, 1 Ex. und *L. minuta*, 1 Ex.; Krebse: 7 *Haploopsis tubicola*, 875 Ex., nur die Röhrenmündungen gezeichnet; 8 *Moera loventi*, 1 Ex.; Stachelhäuter: 9 *Ophiura robusta*, ca. 30 Ex. und *O. albida*, 1 Ex.; ferner *Strongylocentrotus droebachiensis*, 1 Ex., Mitte; Würmer: 10 *Aphrodite aculeata*, 1 Ex.; 11 *Eumonia crassa*, 3 Ex.; 12 *Glycera spec.*, 1 Ex.; 13 *Pectinaria auricoma*, 1 Ex.; 14 Maldanidae, 1 Ex.; 15 *Harrimania (Balanoglossus) kuppferi*, 1 Ex.; 16 Nemertinen, 1 Ex.

Nähere Fanglisten geben PETERSEN 1914 (3 Stationen) und BLEGVAD 1930 (2 Stat.). 1. Nach Individuenzahl (Durchschnitt und Schwankungsbreite pro 1 m²) ergibt sich folgende Reihenfolge: a) PETERSEN: *Haploopsis tubicola* > 2000 (600–∞), *Ophiura robusta* 36.2 (0–85), *Eumonia crassa* 10.9 (2.8–21), *Amphiura chiajei* 8 (0–16), *Thyasira flexuosa* 3 (0–8), *Pecten septemradiatus* 2.8 (2–4), *Strongylocentrotus*

droebachiensis 2,6 (0—6), *Ophiura albida* 2,6 (0—4,8), *Brissopsis lyrifera* 2,5 (0—5), *Pectinaria auricoma* 2,3 (0—4), *Lima loscombii* 2,3 (0—6) usw. — b) BLEGVAD: *Haploops tubicola* 1288,6 (284,3—2292,9), Maldanidae 61,5 (30—92,9), *Ophiura robusta* 11,1 (8,6—13,6), *O. albida* 9,7 (9,3—10), Nemertinen 8,6 (5,7—11,4), *Amphiura filiformis* 8,2 (5,7—10,7), *Ophiura affinis* 6,1 (0—12,1), *Notomastus latericeus* 6,1 (3,6 bis 8,6), *Nucula tenuis* 5,7 (4,3—7,1), *Pectinaria auricoma* 2,5 (0,43—2,9), *Glycera* sp. 2,5 (1,4—3,6), *Moera loveni* 2,5 (2,1—2,9). Ostrakoden 9,3 ist Minimalwert.

2. Konstante Arten. An allen 5 Stationen: *Haploops tubicola*, *Eumeta crassa*, *Goniada maculata*, *Glycera* sp.; an 4 Stationen: *Ophiura robusta*, *O. albida*, *Pectinaria auricoma*, *Lima loscombii*, *Leda minuta*, *Pecten septemradiatus*, *Aphrodite aculeata*, Maldanidae; von 3 Stationen: *Hyas coarctatus*, *Harrimania kuppferi*, *Amphiura chiajei*, *Syndosmya nitida*, *Nucula tenuis*, *Thyasira flexuosa* u. a.

Spezifische Arten sind auch in dieser Coenose selten, meist wird das Gebiet von euryoeken Arten besiedelt, die auch in den Nachbarbezirken vorkommen, selbst *Haploops tubicola* wird auch aus der *Amphiura chiajei*-Coenose an mit Individuendichten bis zu 21 pro 1 m² angegeben. Außer dieser Art zeigt *Ophiura robusta* in den Listen hier ein Maximum; interessant ist, daß *Hyas coarctatus*, eine in der nördlichen Nordsee verbreitete Krabbe, im Kattegatt gerade aus diesem Gebiet mehrfach angeführt wird.

Das Gewicht der „Biomasse“ ist, z. T. wohl infolge der geringen Zahl an Muscheln, gering, es beträgt bei BLEGVAD 54,92 (25,14—84,35) g pro 1 m², in den von PETERSEN publizierten Stationen liegt es bedeutend höher: 194,6 (121,4—260,2), doch werden die hohen Zahlen z. T. durch hohe Werte von *Brissopsis lyrifera* (5 Stück 169 g!) oder das Vorkommen einzelner *Arctica islandica* (1 Stück > 150 g) verursacht, selbst ca. 3500 *Haploops* ergeben nur ein Gewicht von 30 g.

V. *Amphiura filiformis*-Coenose (= *Echinocardium filiformis* C. = E. Fil. ± T.) (Fig. 45 u. 49). Mit dieser Coenose nähern wir uns den typischen Seichtwassercoenosen, sie liegt in 15—40 m Tiefe und zeigt bereits starke Temperaturschwankungen (3—14°), der Salzgehalt kann bis 30‰ absinken. Der Boden ist „schlickig“ mit wechselnden Beimengungen von Sand und hohem Detritusgehalt. Charakterart 1. Ordnung ist der Schlangenstein *Amphiura filiformis*, der in Mengen bis über 500 Individuen pro 1 m² den Boden bedecken kann. Häufig und als Charakterart 3. Ordnung angeführt ist der Seigel *Echinocardium cordatum*, der von hier bis in die Sandgebiete reicht. Unter den Muscheln finden sich außer zahlreichen Arten der vorigen Gemeinschaften (*Thyasira flexuosa*, *Syndosmya nitida*, *Leda pernula*, *L. minuta*, *Chlamys septemradiatus*, *Nucula nitida*, *N. tenuis*) auch *Arctica islandica*, *Cardium fasciatum*, *Chlamys opercularis*. Unter den Schnecken ist *Turritella communis* stellenweise häufig, daneben sind *Aporrhais pes pelecani*, *Dentalium entalis* und die Seefedern *Virgularia mirabilis* und *Pennatulula phosphorea* vertreten. Die Polychaeten des Weichbodens sind in großer Arten- und Individuenzahl vorhanden. *Amphiura filiformis* und *A. chiajei* schließen sich übrigens in ihrem Vorkommen keineswegs aus, beide Coenosen gehen allmählich ineinander über, und an mehreren Stationen sind beide Arten gleichzeitig in großer Individuenzahl vorhanden.

Spezialangaben über die *A. filif.* Coenose nach BLEGVAD 1930 und PETERSEN 1915:

1. Individuenzahl im Durchschnitt und Schwankungsbreite pro 1 m².

a) Nordwestliches Kattegatt nach BLEGVAD 1930. 2 Stationen. *Amphiura filiformis* 377,5 (227—528), *Montacuta bidentata* 69,5 (30—109), *Amphiura chiajei* 56 (2—110), *Nucula nitida* 51,5 (0—103), *Notomastus latericeus* 14 (12—16), *Nephtys hombergi* 9,5 (0—19), *Cultellus pellucidus* 9 (8—10), *Philine aperta* 7,5 (4—11), *Echinocardium cordatum* 7,5 (0—15), *Glycera goezi* 7 (0—14), *Ophiura albida* 6,5 (2—11), *Turritella communis* 6 (6), *Thyasira flexuosa* 3,5 (3—8), *Cylichna cylindracea* 3,5 (0—7), *Spisula subtruncata* 2,5 (0—5), *Cirratulus tentaculatus* 2 (0—4), *Pectinaria auricoma* 2 (0—4), *P. belgica* 2 (0—4), *Pennatulula phosphorea* 2 (0—4), *Tellima (Montacuta) ferruginosa* 1,5 (0—3) usw., ferner Maldanidae 3, Nemertinen 2,5.

b) Südöstl. Kattegatt nach BLEGVAD 1930. 3 Stationen. *Amphiura filiformis* 123,9 (21—200,8), *Ampelisca brevicornis* 33,7 (12,5—44,7), *Spisula subtruncata* 18,1 (0—51), *Ophiura albida* 16,6 (10—22,5), Maldanidae 12,3 (0—28,3), *Echinocardium cordatum*

11.8 (9–15.8), *Nephtys hombergi* 9 (4–17.3), *Syndosmya alba* 8.7 (0–20), *Cultellus pellucidus* 6.8 (1.7–14), *Turritella communis* 5.3 (1–8.3), *Nucula tenuis* 4.4 (4–5), *Echinocyamus pusillus* 3.3 (2–5.8), *Terebellidae* 2.9, *Eudorella emarginata* 2.8 (0 bis 5.3), *Nephtys incisa* 2.7 (1–5.9), *Tellinmya (Montacuta) ferruginosa* 2.2 (1–3.3), *Styliarioides glauca* 2.2 (0–6.7), *Edwardsia* sp. 2 (0–6).

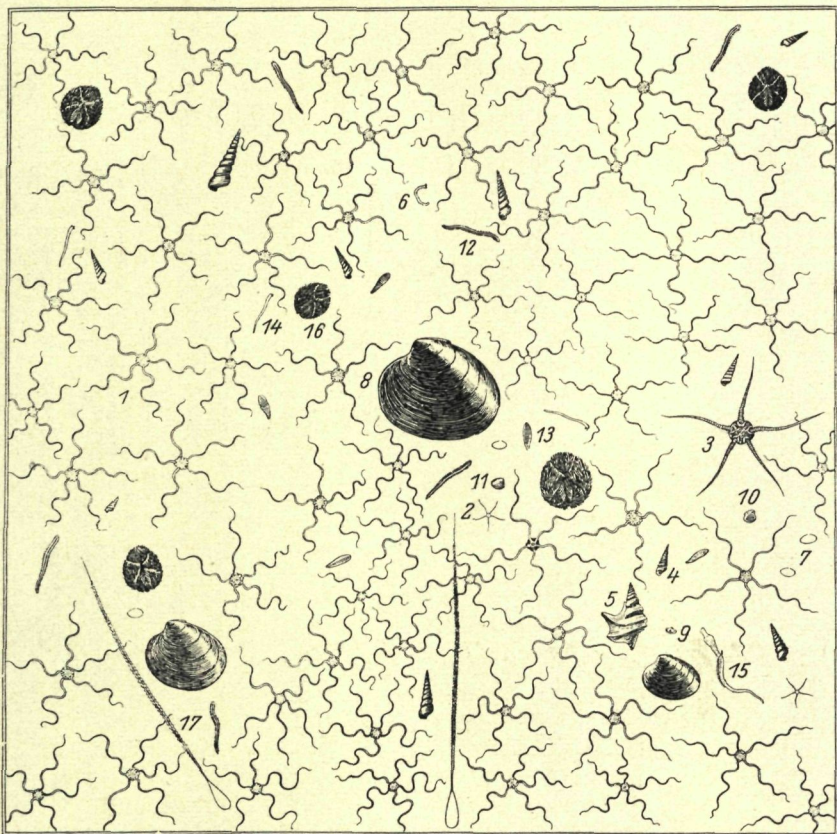


Fig. 45. *Amphiura-filiformis*-Coenose. Besiedlung auf 0.25 m². Kattegatt 20–22 m Tiefe. — Schlangensterne: 1 *Amphiura filiformis*, 60 Ex.; 2 *Ophiura albida*, 2 Ex.; 3 *Ophiura texturata*, 1 Ex.; Mollusken: 4 *Turritella communis*, 10 Ex.; 5 *Aporrhais pes pelecanti*, 1 Ex.; 6 *Chaetoderma nitidulum*, 1 Ex.; 7 *Abra (Syndosmya) nitida*, 4 Ex.; 8 *Arctica (Cyprina) islandica*, 3 Ex.; 9 *Corbula gibba*, 1 Ex.; 10 *Thyasira (Arixus) flexuosus*, 1 Ex.; 11 *Nucula tenuis*, 1 Ex.; Polychaeten: 12 *Nephtys spec.*, 6 Ex.; 13 *Brada spec.*, 5 Ex.; 14 *Terebellides stroemi*, 3 Ex.; 15 *Glycera spec.*, 1 Ex.; Seeigel: 16 *Echinocardium cordatum*, 5 Ex.; Seefedern: 17 *Virgularia mirabilis*, 2 Ex. Nach PETERSEN 1918.

c) Südlich von Dröbak (7 Stationen) und Skagerrak (1 Station). PETERSEN 1915. 8 Stationen. *Amphiura filiformis* 103.2 (1–320), *Corbula gibba* 10.4 (8–83), *Echinocardium cordatum* 7.6 (0–16), Gammaridae 7, *Syndosmya nitida* 6 (0–24), *Acera bullata* 5.5 (0–40), *Aporrhais pes pelecanti* 3.3 (0–16), *Philine* sp. 3.3 (0–16), *Edwardsia spec.* 2.8 (0–6).

Ein Vergleich dieser drei Listen zeigt eine ziemlich starke Verschiedenheit der quantitativ hervortretenden Arten. Auch das Gesamtgewicht der Biomasse unterliegt

starken Schwankungen, es beträgt bei BLEGVAD a) 219,5 (174—300,2) g, b) 216,5 (167,4 bis 265,7) g; bei PETERSEN 1915 im Gebiet südlich von Dröbak 51,8 (19,8—120) g, auf der einen Station im Skagerrak aber 321 g pro 1 m².

Was die Konstanz der Arten an den Stationen anbetrifft, so ergeben sich für die 5 von BLEGVAD angeführten Stationen: an allen 5 vorhanden: *Amphitura filiformis*,

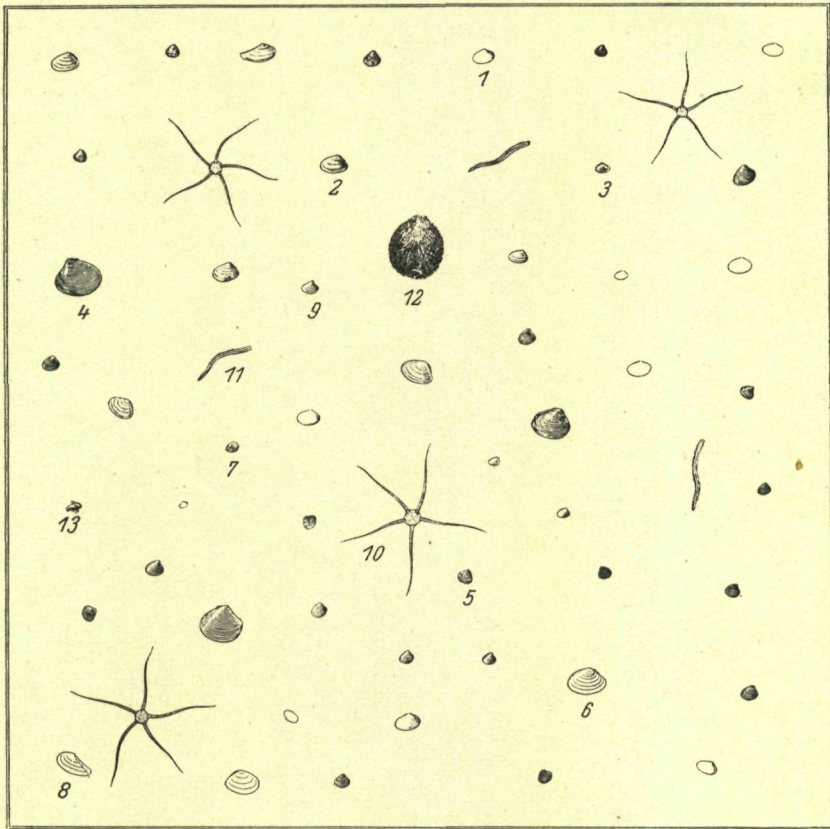


Fig. 46. Abra-Coenose mit *Echinocardium* b. (abc. E). Besiedlung auf 0,25 m². Großer Belt, Elefantengrund. 16—18 m Tiefe. — 1 *Abra alba*, 10 Ex.; 2 *Macoma calcarea*, 8 Ex.; 3 *Corbula gibba*, 1 Ex.; 4 *Astarte borealis*, 4 Ex.; 5 *Astarte* (*Nicania*) *banksii*, 20 Ex.; 6 *Astarte elliptica*, 1 Ex.; 7 *Cardium fasciatum*, 1 Ex.; 8 *Leda pernula*, 2 Ex.; 9 *Nucula tenuis*, 2 Ex.; 10 *Ophiura albida*, 4 Ex.; 11 *Nephthys* spec., 3 Ex.; 12 *Echinocardium cordatum*, 1 Ex.; 13 *Diastylis* spec., 1 Ex.

Nach PETERSEN 1918.

Ophiura albida, *Cultellus pellucidus*, *Turritella communis*; an 4 Stationen: *Echinocardium cordatum*, *Nucula tenuis*, *Tellinomya ferruginosa*, *Aporrhais pes pelecani*, *Philine aperta*, *Nephthys hombergi*, *Scoloplos armiger*; an 3 Stationen: *Echinocyamus pusillus*, *Syndosmya alba*, *S. nitida*, *Spisula subtruncata*, *Montacuta bidentata*, *Amphitura chiajei*, *Strongylocentrotus droebachiensis*, *Ampelisca brevicornis*, *Nephthys hombergi*, *Glycera* sp. Bei PETERSEN 1915 sind von 8 Stationen vorhanden an 8: *Amphitura filiformis*, an 7: *Echinocardium cordatum*, an 6: *Corbula gibba*, *Edwardsia* spec., an 5: 0, an 4: *Philine*, an 3: *Syndosmya nitida*, *Thyasira flexuosa*, *Aporrhais pes pelecani*, *Cardium fasciatum*, *Natica pulchella*, *Turritella communis* u. a.

VI. *Abra-alba*-Coenose ($= b \pm E$, bzw. $a. b. c. \pm E$) (Fig. 46, 47). Die *Abra*-Coenose findet sich vorwiegend in Flachgebieten mit Weichböden, in Buchten, Förden, vor Flußmündungen in zirka 10–50 m Tiefe,

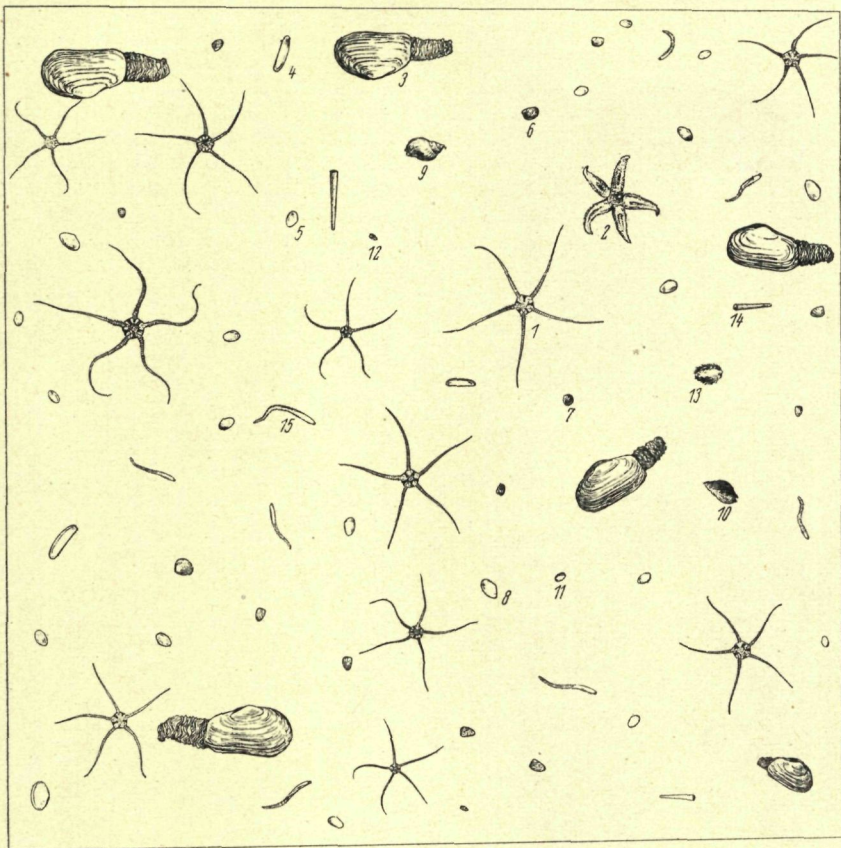


Fig. 47. Tierbesiedlung (*Abra*-Coenose) im Limfjord (Thisted Bredning) auf 0.25 m². 1 *Ophiura*; 2 *Asterias rubens*; 3 *Mya truncata*; 4 *Cultellus pellucidus*; 5 *Syndosmya* (*Abra*) *alba*; 6 *Nucula nitida*; 7 *Cardium fasciatum*; 8 *Macoma baltica*; 9 *Buccinum undatum*; 10 *Nassa reticulata*; 11 *Acera bullata*; 12 *Philine aperta*; 13 *Aphrodite aculeata*; 14 *Pectinaria belgica*; 15 *Nephthys spec.* — Nach PETERSEN 1911.

sie erträgt stärker wechselnden Salzgehalt (zirka 18 bis über 30‰), der Boden wechselt von grauem, weichem Schlick bis zu detritusreichem Sand. In ihrem Artenbestand ähnelt die Coenose weitgehend den vorigen, ist aber artenärmer. Als Charakterart 1. Ordnung führt PETERSEN nur *Syndosmya* ($= Abra$) *alba* an; doch trägt diese Muschel nur in beschränktem Maße die Eigenschaften einer solchen Charakterart, da sie lokal in großer Individuenmenge in der *Macoma*-*baltica*-Coenose

auftritt (S. 82), im Kanal ist sie sogar ganz eng mit *Amphiura filiformis* assoziiert, die als Charakterart einer anderen Coenose gilt! Charakterarten 2. Ordnung führt PETERSEN nicht an, als Charakterarten 3. Ordnung werden *Ophiura texturata*, *O. albidia* und in tieferen Regionen *Echinocardium cordatum* genannt. Begleitarten sind *Arctica islandica*, *Cardium fasciatum*, *C. echinatum*, *Thyasira flexuosa*, *Leda pernula*, *L. minuta*, *Nucula tenuis*, *N. nitida*, *Modiolus discrepans*, *Cultellus pellucidus*, *Corbula gibba*, *Tellimya ferruginosa*, *Mya truncata*, *Syndosmya nitida*, *Buccinum undatum*, *Neptunea antiqua*, *Nassa reticulata*, *N. pygmaea*, *Natica* sp., *Strongylocentrotus droebachiensis*, *Echinocyamus pusillus*. In der Beltsee treten die „arktischen Reliktmuscheln“, also *Macoma calcarea*, *Astarte borealis*, *A. elliptica*, *Nicania banksi*, *Crenella decussata*, gerade in der Abra-alba-Coenose auf, z. T. in großen Individuenmengen. Dadurch erfolgt eine Grenzverwischung zwischen der Abra-alba- und der Macoma-calcarea-Coenose.

Nach PETERSEN 1915 ergibt sich für 3 Stationen im Oslo-Fjord nördl. von Dröbak folgendes Bild:

a) Mengenmäßig hervortretende Arten mit Angabe von Durchschnitt und Schwankungsbreite pro 1 m²: *Syndosmya alba* 67,3 (12–70); *Corbula gibba* 61,6 (11–160); *Cardium fasciatum* 34,6 (0–94); *Arctica islandica* 13,3 (4–20); *Macoma calcarea* 12,3 (5–18); *Nassa reticulata* 9,6 (0–22); *Nucula tenuis* 8,6 (0–26); *Syndosmya nitida* 8 (0–24); *Ophiura albidia* 5,3 (0–12); *Cultellus pellucidus* 4,3 (1–6); *Mya* ? *arenaria* 2,3 (0–7); *Mya truncata* 2 (0–6); *Aporrhais pes pelecani* 1,3 (0–2); *Montacuta spec.* 1,3 (0–4).

b) Konstante Arten. An allen 3 Stationen vorhanden: *Syndosmya alba*, *Macoma calcarea*, *Cultellus pellucidus*, *Corbula gibba*, *Arctica islandica*; an 2 Stationen: *Ophiura albidia*, *Cardium fasciatum*, *Nassa reticulata*, *Aporrhais pes pelecani*.

Da an diesen Stationen bereits *Macoma calcarea* (= c) mitbestimmend auftritt, werden sie als b. c-Stationen bezeichnet.

Reicher ist die Entwicklung in der dänischen Beltsee, die als das Kerngebiet der Abra-Coenose bezeichnet werden kann. Auf Grund der Angaben von PETERSEN 1914 ergeben sich für 12 Stationen folgende Daten.

a) Mengenmäßig hervortretende Arten mit Angabe von Durchschnitt und Schwankungsbreite pro 1 m²: *Syndosmya alba* 124 (0–442,5); *Ophiura albidia* > 100 (4–∞, an 5 Stationen ∞ angegeben!); *Macoma calcarea* 70,1 (5–217); *Nucula tenuis* 34,1 (0–156); *Nicania banksi* 31,6 (0–324); *Diastylis spec.* 12,9 (0–1101); *Echinocardium cordatum* 10 (0–25); *Astarte borealis* 7,2 (0–62,8); *Leda pernula* 6 (0–31,6); *Syndosmya nitida* 5,6 (0–20); *Echinocyamus pusillus* 4,4 (0–52); *Cardium fasciatum* 2 (0–14).

b) Konstante Arten. Vorhanden an 12 Stationen: *Macoma calcarea*, *Ophiura albidia*, *Nephtys spec.*; an 11 Stationen: *Syndosmya alba*, *Arctica islandica*, *Nucula tenuis*, *Echinocardium cordatum*; an 9 Stationen: *Leda pernula*; an 8 Stationen: *Corbula gibba*, *Cardium fasciatum*, *Diastylis spec.*; an 7 Stationen: *Syndosmya nitida*, *Phyllodoce maculata*; an 6 Stationen: *Terebellides stroemi*, *Maldanidae*.

Auffallend ist die quantitativ geringe Entwicklung der Polychaeten, allein *Pectinaria koreni* erreicht Mengen von über 1 (1,1) pro 1 m². An manchen Stellen, z. B. im Limfjord, erreicht *Cultellus pellucidus* hohe Individuenmengen (über 100 pro 1 m²), doch läuft die Dichte dieser Muschel keineswegs parallel mit der von *Syndosmya alba*, sie bildet vielmehr mit hohen Dichten von *Corbula gibba*, *Diastylis rathkei* eine Variante.

MOLANDER (1930) kommt entsprechend seiner engeren Fassung des Assoziationsbegriffes zu einer reicheren Gliederung der Weichboden-Coenenen im Gullmarfjord. Für die Tiefengebiete mit hohem Salzgehalt (34–35‰ normalerweise) und sehr tiefen Bodentemperaturen (4–7°) stellt er folgende 3 Assoziationen auf.

1. *Melinna-tenuis*-Assoziation (M. ten.) in 72–118 m Tiefe. Charakterarten: Der Polychaet *Melinna cristata* und die Muschel *Nucula tenuis*. Zwei Subassoziationen. a) *Melinna-tenuis* + *Brissopsis* (M. ten. + B.). In den tieferen Gebieten (106–118 m) mit Mudd-ähnlichem Schlamm. Artenzahl gering (42 festgestellt), 6 Arten stets vorhanden mit folgenden Individuenzahlen pro 0,3 m²: *Melinna cristata* 21,7; *Leanira tetragona* 3,1; *Nucula tenuis* 58,5; *Syndosmya nitida* 35,7; *Thyasira flexuosa* 33,3; *Brissopsis lyrifera* 1,2. Spezifische Charakterarten: die Polychaeten *Leanira tetragona*, *Paramphionoma pulchella*, *Proclaea graffi*; die Aktinien *Bolocera longicornis*, *Actinostola callosa*; der Krebs *Munnopsis typica*. Nicht selten sind die eurybathen Polychaeten: *Spiophanes kroyeri*, *Terebellides stroemi*, *Notomastus latericius*. — b) *Melinna-tenuis* + *Maldane* (M. ten. + Mal.).

72–74 Tiefe. 40 Arten. 8 Arten stets vorhanden mit Individuen pro 0,3 m²: *Melinna cristata* 33,3; *Maldane sarsi* 46; *Euchone papillosa* 9,7; *Spiophanes kroyeri* 4,3; *Lumbriconereis fragilis* 5,6; *Nucula tenuis* 66,6; *Syndosmya nitida* 23; *Thyasira flexuosa* 22; *Eriopisa elongata* 3. Hier erreicht *Amphitecis gunneri* ihr Maximum, *Brissopsis* tritt vereinzelt auf.

2. *Terebellides-flexuosa*-Assoziation (Ter.-flex.). Auf härterem, oft sanduntermischem Schlick; Salzgehalt hoch (34‰), Temperaturen niedrig. Gleichfalls zwei Subassoziationen. a) *Terebellides-flexuosus* + *Melinna*; sandgemischter Schlick; 86–100 m Tiefe. Arten 33. Konstante Arten mit Individuen pro 0,3 m²: *Melinna cristata* 11; *Terebellides stroemi* 23; *Spiophanes kroyeri* 8,7; *Proclia graffi* 9,1; *Thyasira flexuosa*. Maximale Entwicklung erreichen hier: *Spiophanes kroyeri*, *Neoamphitrite affinis*, *Notomastus latericis*. Unter den Amphipoden sind relativ zahlreich *Eriopisa elongata* und *Haploops tubicola*, sporadisch treten auf *Tryphosa*, *Erichthonius*, *Lilljeborgia macronyx*. — b) *Terebellides flexuosa* + *Leda* (Ter. flex. + L.). 70–80 m Tiefe. Boden harter, schalenvermischter Schlick. Konstante Arten mit Anzahl pro 0,3 m²: *Melinna cristata* 2,7; *Chaetozone setosa* 21,7; *Terebellides stroemi* 8,6; *Castalia punctata* 4; *Spiophanes kroyeri* 3,9; *Leda pernula* 3,9; *Thyasira flexuosa* 7; *Haploops tubicola* 3. Im übrigen ähnlich den vorigen, wichtig sind noch *Prionospio cirrifera* und *Neoamphitrite affinis*.

3. *Eumenia-nucleus*-Assoziation (Eu.-nucl.). 56–95 m Tiefe. Artenzahl 32. Konstante Arten mit Anzahl pro 0,3 m²: *Eumenia crassa* 39; *Polymnia nebulosa* 5; *Glycera lapidum* 4; *Lumbriconereis fragilis* 3; *Nucula nucleus* 14; *N. tenuis* 14. Auch hier sind ziemlich häufig *Spiophanes kroyeri*, *Castalia punctata*; im Gebiet charakteristisch für diese Assoziation sind *Glycera lapidum*, *Polymnia nebulosa*, sowie *Ophiura robusta*.

Für Gebiete mit stärker wechselndem Salzgehalt und wechselnden Temperaturen stellt MOLANDER noch 4 weitere Assoziationen auf.

4. *Brissopsis-chiaiei*-Assoziation (B.-ch.). Diese Assoziation wurde mit einer der von PETERSEN aufgestellten Assoziationen auch im Namen identifiziert (die *Amphiura-chiaiei*-Assoz. wurde ja zuerst als *Brissopsis-chiaiei*-Assoz. bezeichnet). Tiefe 23–66 m. Echinodermen treten hier in den Vordergrund, Mollusken und Polychaeten etwas zurück. 3 Subassoziationen. a) B.-ch. + *Maldane* (B.-ch. + Mal.). Tiefe 40–60 m. Boden: weicher muddiger Schlamm. Salzgeh. 32,5 bis 34,8‰. Artenzahl 55. Konstante Arten mit Individuenzahl pro 0,3 m²: *Maldane sarsi* 36,7; *Rhodine loveni* 2,8; *Nucula sulcata* 4,4; *Amphiura chiaiei* 37; *Brissopsis lyrifera* 2,9. — Der Schlangenstein *Amphiura filiformis* tritt lokal auf, bisweilen in größerer Menge als *A. chiaiei*. Zu erwähnen sind ferner die Polychaeten *Stylarioides glauca*, *Brada villosa*, *Glycera alba*, *Goniada maculata*, vorhanden sind auch hier *Spiophanes kroyeri*, *Lumbriconereis fragilis*, *Melinna cristata*. — b) B.-ch. + *Turritella* (B.-ch. + T.). Tiefe 36–66 m. Boden: weich, meist mit Sand, z. T. mit Schalen vermischt. Salzgeh. 30,4–34,48‰. Artenzahl 102. Konstante Arten mit Individuenzahl pro 0,3 m²: *Glycera alba* 3,5; *Amphiura chiaiei* 30,1; *A. filiformis* 49,8; *Brissopsis lyrifera* 4; *Turritella communis* 7,3. *Nucula sulcata* sowie die meisten der unter a) genannten Polychaeten sind vorhanden, aber in anderen Mengen, an Stellen mit härterem Boden treten *Nephtys incisa* und *Terebellides stroemi* auf. — c) B.-ch. + *Rhodine* (B.-ch. + R.). Tiefe 23–47 m. Salzgeh. 27,7–34,7‰. Artenzahl 83. Konstante Arten mit Individuenzahl pro 0,3 m²: *Stylarioides glauca* 2,5; *Rhodine loveni* 14,9; *Amphiura chiaiei* 3,9. Häufig sind *Goniada maculata*, *Glycera alba*, *Prionospio steenstrupi*, *Nephtys incisa*, *Lumbriconereis fragilis*, *Nucula sulcata*. In diesem Gebiet kommt *Pachycerianthus multiplicatus* und *Stichopus tremulus* vor.

5. *Echinocardium-filiformis*-Assoziation (E.-fil.). Auch diese Assoziation ist mit der von PETERSEN später *Amphiura-filiformis* genannten Assoziation identisch. Hier seien daher nur die drei von MOLANDER aufgestellten Subassoziationen mit ihren konstanten Arten unter Hinzufügung der Individuenmenge pro 0,3 m² angeführt:

a) E.-f. + *Pectinaria* (E.-fil. + P.). Tiefe 21–27 m. Salzgeh. 27,4 bis 33,2‰. Boden: Schlamm mit Sand gemischt. Artenzahl 56. Konstante Arten: *Stylarioides glauca* 1; *Pectinaria auricoma* 5,4; *Turritella communis* 6,4; *Amphiura filiformis* 198,6; *Echinocardium cordatum* 1,6. — b) E.-f. + *Turritella* (E.-fil. + T.). Tiefe 23–50 m. Boden: ziemlich stark sandgemischter Schlamm. Salzgeh. 31,4–33,6‰. Artenzahl 71. Konstante Arten: *Amphiura filiformis* 39,1; *Turritella communis* 7,3. — c) E.-fil. + *Ophiura* (E.-fil. + O.). Tiefe 18–33 m. Salzgeh. 30,9–33,2‰. Boden verschiedenartiger Schlamm. Artenzahl 71. Konstante Arten: *Goniada maculata* 1,1; *Lumbriconereis fragilis* 4,3; *Glycera alba* 1,3; *Amphiura filiformis* 120,7; *Ophiura texturata* 1,3. Durch das z. T. häufige Vorkommen von *Corbula gibba*, *Venus gallina*, *V. ovata*, *Diastylis rathkei* Überleitung zur nächsten Assoziation.

6. *Nephtys-nitida*-Assoziation (N. nit.). Tiefe 12–18 (20) m. Boden: festerer Schlamm mit Beimengung von Sand. Außer den namengebenden Arten *Nephtys incisa* und *Nucula nitida* sind wichtig: *Rhodine gracilior*, *Diastylis rathkei*, *Ophiura texturata*, *Turritella communis*, *Venus gallina*. Diese Assoziation scheint

für Fjorde charakteristisch zu sein. Zwei Subassoziationen. a) *N. nit.* + *Turritella* (*N. nit.* + *T.*). Tiefe 16–17 m. Boden: sandhaltiger Schlick mit größerem Material untermischt. Artenzahl 38. Konstante Arten mit Individuenzahl pro 0,3 m²: *Stylarioides glauca* 6,7; *Pholoë minuta* 1; *Nephtys incisa* 3; *Goniada maculata* 3,3; *Nucula nitida* 16,2; *Venus gallina* 2,3; *Corbula gibba* 5,7; *Philine aperta* 7; *Turritella communis* 7,6; *Echinocardium cordatum* 1,7; *Amphiura filiformis* 43,7. (Sehr große *Arctica islandica* vorhanden.) — b) *N. nit.* + *Ophiura* (*N. nit.* + *O.*). Tiefe 12–18 m. Boden: fester, grauer, sanduntermischter Schlick. Salzgeh. 26,7–32,65‰. Artenzahl 43. Konstante Arten mit Individuenzahl pro 0,3 m²: *Terebellides stroemi* 6,3; *Rhodine gracilior* 3,9; *Nephtys incisa* 25,3; *Nucula nitida* 15,8; *Diastylis rathkei* 3,1; *Ophiura texturata* 2,1. Häufig sind ferner *Amphiura filiformis*, *Philine aperta*, *Corbula gibba*, *Turritella communis*, *Syndosmya nitida*.

7. *Scoloplos-cordatum*-Assoziation (vergl. S. 84).

In umfangreicher Weise hat das gleiche Gebiet (Gullmarfjord) neuerdings LINDROTH 1935 bearbeitet und dabei die Einteilungen MOLANDERS kritisiert (vgl. S. 32). Da seine tabellarische Zusammenstellung für die ganze Frage der Assoziationsgliederung wichtig ist, sei sie hier wiedergegeben (Fig. 9).

Im Nordseeraum treten im eigentlichen Meeresgebiet Weichböden zurück, sie bilden sich vorwiegend in Rinnen, Mulden und z. T. in Flußmündungsgebieten. Es ist allerdings möglich, daß bei der biologischen Abgrenzung der Weichböden, wie sie hier vorgeschlagen wurde (S. 118), weitere Gebiete den Weichböden zuzuzählen sind, z. B. der „feine graue Sand mit Schlick“, von dem HAGMEIER 1924 berichtet, und der sich diagonal vom Nordwesten Helgolands durch die Deutsche Bucht zieht.

Für ein solches Rinnengebiet in der Nordsee, die bis 60 m tiefe Helgoländer Rinne, hat H. CASPERS neuerdings (1938) eine besondere *Nucula-nucleus*-Gemeinschaft beschrieben (Fig. 48). Der Boden ist hier allerdings kein reiner Weichboden, sondern ein mit Schillstücken reich durchsetzter Schlick, der zudem eine ziemlich hohe Sandkomponente aufweist. Als Leitformen gibt CASPERS an: 1. Ordnung: *Nucula nucleus*; 2. Ordnung: *Venus* (*Chione*) *ovata*, *Cardium fasciatum*, *Lepidopleurus asellus* (gehört zur Epifauna), *Gibbula tumida*, *Scala clathrus* und *Portunus pusillus*; 3. Ordnung: *Echinocyamus pusillus*, *Ophiura albida*. Nach den Angaben CASPERS über die „reiche *Nucula-nucleus*-Siedlung in der Mitte der Rinne“ treten folgende Arten quantitativ (nach Individuenzahl pro 1 m² nach 10 Fängen zu 0,1 m²) hervor: *Nucula nucleus* 315 (100–520), auf ihren Schalen als Epizoon der Hydroidpolyp *Perigontium repens* mit 118 Stöcken (0–220), *Echinocyamus pusillus* 264 (20–520), *Ophiura albida* 124 (0–230), *Scalibregma inflatum* 104 (0 bis 380), in weitem Abstand folgen *Amphiura filiformis* 22 (0–80), *Cerianthus lloydii* 18 (0–70), *Venus* (*Chione*) *ovata* 16 (0–30), *Lumbriconereis impatiens* 13 (0–30), *Glycera alba* 11 (0–30) u. a. Gewichtsmäßig steht *Nucula nucleus* ganz im Vordergrund mit 94 g, es folgt *Echinocyamus pusillus* mit 12 g, *Ophiura albida* mit 5,5 g, *Cerianthus lloydii* mit 4,6 g, *Venus* (*Chione*) *ovata* mit 3,6 g auf 1 m² (insgesamt 144,9 g). In den 10 charakteristischen Fängen waren vorhanden: stets *Nucula nucleus*, *Echinocyamus pusillus*; an 9 Stationen: *Ophiura albida*, *Perigontium repens*; an 8: *Venus* (*Chione*) *ovata*, *Glycera alba*, *Scalibregma inflatum*; an 7: *Cerianthus lloydii*, *Lumbriconereis impatiens*. Die Zahl spezifischer Arten scheint gering zu sein, meist wird das Gebiet von euryoeken, auch in anderen Coenosen auftretenden Arten besiedelt. Auffallend ist der Reichtum an Polychaeten (außer den genannten Arten noch *Gattyana cirrosa*, *Harmothoe impar*, *Pholoë minuta*, *Nereis longissima*, *Nephtys caeca*, *N. hombergi*, *Ephesia gracilis*, *Chaetozone setosa*, *Stylarioides plumosa*, *Ammotrypane aulogaster*, *Notomastus latericeus*, *Owenia fusiformis*, *Pectinaria auricoma*, *Ampharete grubei*, *Terebellides stroemi*) und Decapoden (*Cragon almani*, *Upogebia deltaura*, *Calianassa subterranea*, *C. helgolandica*, *Porcellana longicornis*, *Eupagurus bernhardus*, *Portunus pusillus*, *Ebalia cranchi*); auffallend artenarm sind hier die Amphipoden (vereinzelt *Ampelisca*) und Muscheln (nur *Nucula nucleus* und *Venus ovata*). Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob sich die gleiche Besiedlung in anderen Rinnen wiederfindet.

HAGMEIER 1924, der die Gebiete der Deutschen Bucht untersucht hat, findet in diesem Gebiet entsprechend seiner geringen Tiefenausdehnung nur zwei der Weichbodenassoziationen, die *Abra-alba*-Assoz. (hier *Scrobicularia-alba*-Gemeinschaft genannt) und die *Amphiura-*

filiformis-(*Echinocardium-filiformis*-) Gemeinschaft. Die Abra-Coenose besiedelt hier stark schlickhaltige Sande vorwiegend im Gebiet von der Elbemündung bis Helgoland. Für diese ergibt sich auf Grund der Zusammenstellung von 7 Stationen folgendes Bild (Arten mit Individuenzahl pro m²): Muscheln: *Syndosmya alba* 29; *Corbula gibba* 12,8; Nu-

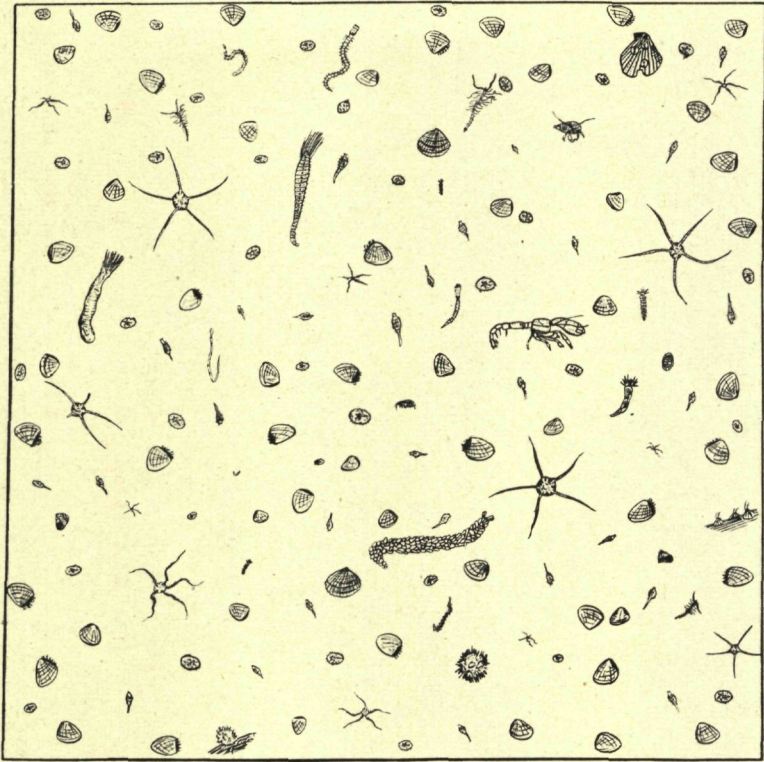


Fig. 48. Reiche *Nucula-nucleus*-Siedlung. Tierbestand auf 0,1 m². Helgoländer Rinne, Mitte; Tiefe 60 m. — Mollusken: *Nucula nucleus*, 52 Exempl.; *Venus (Chione) ovata*, 2 Ex.; *Gibbula tumida*, 2 Ex.; *Lunatia nitida*, 1 Ex.; *Lepidopleurus asellus*, 1 Ex.; Polychaeten: *Scalibregma inflatum*, 30 Ex.; *Chaetozone setosa*, 3 Ex.; *Pholoe minuta*, 2 Ex.; *Ephesia gracilis*, 2 Ex.; *Harmothoe impar*, 1 Ex.; *Nephtys hombergi*, 1 Ex.; *Glycera alba*, 1 Ex.; *Stylarioides plumosa*, 1 Ex.; *Owenia fusiformis*, 1 Ex.; *Ampharete grubei*, 1 Ex.; Nemertinen: *Cerebratulus fuscus*, 1 Ex.; Krebse: *Calinassa subterranea*, 1 Ex.; *Eupagurus bernhardus*, 1 Ex.; *Ampelisca brevicornis*, 1 Ex.; *Balanus crenatus* (Epifauna), 3 Ex.; Echinodermen: *Echinocyamus pusillus*, 35 Ex.; *Amphitura filiformis*, 8 Ex.; *Ophiura albida*, 5 Ex.; *Psammechinus miliaris*, 1 Ex.; Tunicata: *Dendrodoa grossularia*, 3 Ex.; Cnidarier: *Cerianthus lloydii*, 1 Ex.; *Alcyonium digitatum* (Epifauna), 1 Ex.; *Perigonomus repens* (Epifauna), 22 Ex. — Nach CASPERS 1938.

cula nitida 505,7; *Tellina fabula* 5,7; *Tellinmya ferruginosa* 1,4; *Macoma baltica* juv. 2,8; *Macra stultorum* 0,7; *Cultellus pellucidus* 0,7; *Thyasira flexuosa* juv. 0,7; *Petricola pholadiformis* 1,4; Schnecken: *Hydro-*

bia ulvae 0,7; Polychaeten: *Scoloplos armiger* 5,7; *Nephtys spec.* 34,2; *Pectinaria koreni* 2,8; *Scalibregma inflatum* 20; *Aphrodite aculeata* 0,7; *Nereis virens* 0,7; Maldaniden 20; verschiedene kleine Polychaeten 5,7; Krebse: *Bathyporeia pelagica* 1,4; Echinodermen: *Echinocardium cordatum* 1,4; *Ophiura texturata* 17,8; *O. albida* 32,8; Ophiuriden juv. 13,5;

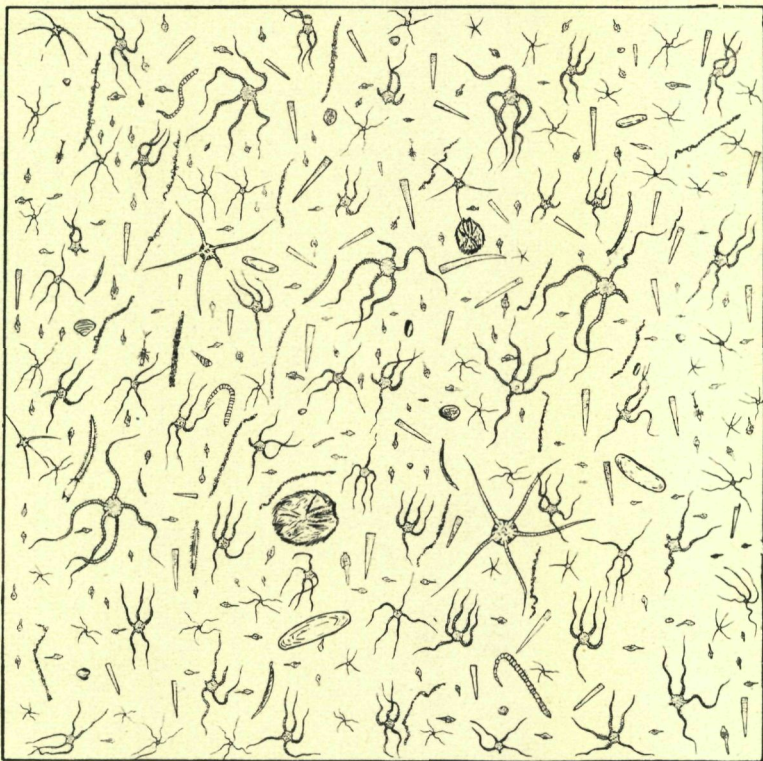


Fig. 49. *Amphiura filiformis*-Siedlung. Helgoländer Rinne, Südostabhang, Tiefe 47,5 m. Tierbestand auf 0,1 m². — Echinodermen: *Amphiura filiformis*, 80 Ex.; *Ophiura albida*, 13 Ex.; *Echinocardium cordatum*, 2 Ex.; *Echinocyamus pusillus*, 1 Ex.; Mollusken: *Cultellus pellucidus*, 4 Ex.; *Corbula gibba*, 8 Ex.; *Montacuta bidentata*, 3 Ex.; *Lunatia nitida*, 3 Ex.; *Cylichna cylindracea*, 2 Ex.; *Turritella communis*, 1 Ex.; Polychaeten: *Scalibregma inflatum*, 150 Ex.; *Pectinaria koreni*, 45 Ex.; *Ammotrypane aulogaster*, 7 Ex.; *Notomastus latericeus*, 3 Ex.; *Pectinaria auricoma*, 2 Ex.; *Glycera alba*, 1 Ex.; *Owenia fusiformis*, 1 Ex.; Krebse: *Diastylis rathkei*, 4 Ex.; Tentakulaten: *Phoronis mülleri*, 21 Ex.; Hydroiden: *Laomedea gelatinosa*, 4 Ex.; *Sertularia cupressiva*, 1 Ex. Nach CASPERS 1938.

Amphiura filiformis Bruchstück. Die *Amphiura*-filiformis-Coenose besiedelt den ganzen tieferen Teil der Deutschen Bucht (etwa von 30 m), soweit er mit feinem Sand und Schlick bedeckt ist. HAGMEIER fand allerdings nur selten typische Stationen (mit *Turritella communis*). Zu den Leitformen gehört wahrscheinlich auch *Cylichna cylindracea*

und *Ophelina acuminata*. Meist war die A.-filiformis-Coenose mit Elementen der Venus-Gemeinschaft gemischt (vgl. S. 82) oder mit solchen der Abra-Coenose. Für dieses letztgenannte Mischgebiet (A. fil. + Abra) gibt HAGMEIER folgende Zusammenstellung (aus 5 Stationen, mit Angabe der Individuenzahlen pro m²): Muscheln: *Syndosmya nitida*? 8; *Thyasira flexuosa* 2; *Corbula gibba* 88; *Syndosmya alba* juv. 6; *Montacuta bidentata* 156; *Nucula nitida* 29, *Cultellus pellucidus* juv. 1; *Venus gallina* juv. 9; *Thracia papyracea* 1; *Cardium echinatum* juv. 1; *Arctica islandica* juv. 2; *Macra spec.* juv. 2; Schnecken: *Cyllichna cylindracea* 17; *Natica alderi* 3; Würmer: *Nephtys spec.* 24; *Scalibregma inflatum* 593; *Ophelina acuminata* 10; *Pectinaria auricoma* 44; *P. koreni* 8; *Owenia fusiformis* 12; verschiedene kleine Polychaeten 50; *Cerebratulus spec.* 1; Krebse: *Crangon allmanni* juv. 1; *Gastrosaccus spinifer* 1; Cumaceen (*Diastylis rathkei*, *D. laevis*, *Eudorella truncatula*) 34; Amphipoden (*Harpinia antennaria*, *Ampelisca brevicornis*, *Orchomenella nana*, *Paratylus swammerdami*) 13; Echinodermen: *Echinocardium cordatum* 15; *Amphiura filiformis* 583; *Ophiura albida* 46; *Cucumaria pentactes* 1.

Aus dem Gebiet der Doggerbank hat DAVIS 1925 ausführliche Untersuchungen veröffentlicht, die zwar vorwiegend Sandboden betreffen; die Böden I und II oder I—III sind jedoch bereits zu den Weichböden zu rechnen. Die Befunde von DAVIS wurden bereits S. 79 aufgeführt. Hier finden sich zwar zahlreiche Tierformen, die auch anderen Gebieten in sandgemischten Schlickböden flacherer Meeresgebiete auftreten, aber ihre Verteilung ermöglicht nicht eine Einordnung in die PETERSENSchen Assoziationen. Eine muddige Stelle enthielt z. B. in großen Mengen nebeneinander *Syndosmya alba*, *Echinocardium flavescens* und *Amphiura filiformis*, drei Arten, die bei PETERSEN in drei verschiedenen Assoziationen gruppiert sind. „Class A in Soil I (vgl. S. 79) is a general mixture of PETERSENS Brissopsis and Echinocardium filiformis communities, while B the class in Soils II and III taken together are on the whole near his Venus and Deep Venus communities. On the other hand *Venus gallina* („Venus“-community), *Syndosmya prismatica* („Deep-Venus“) and *Amphiura chiajei* („Brissopsis“) are all class C animals and are found in Soils I, II and III. In other words they are associated closely together“ etc.

Auch STEPHEN 1934, der die nördliche Nordsee untersucht hat, ordnet seine Befunde trotz im wesentlichen gleicher Arten nicht in die Assoziationen PETERSENS ein. Er teilt das Gebiet in Zonen. Der Weichboden der „Coastal-Zone“ (zirka 4—40 m Tiefe in der nördlichen Nordsee, bis 60 m in der südlichen) enthält *Syndosmya alba* und *S. nitida* als dominante Arten. Die tiefenwärts folgende „Offshore-Zone“ enthält zwar zahlreiche Muscheln, ohne daß aber eine Art markant hervortritt. Die am meisten charakteristische Molluskenart ist *Dentalium entalis*. Hier erreichen die Echinodermen ihre Maximalzahlen, die häufigsten Arten sind *Ophiura affinis*, *Amphiura chiajei*, *A. filiformis* und *Echinocardium flavescens*. Das nordöstliche tiefere Gebiet der Nordsee ist charakterisiert durch das Massenvorkommen der Muschel *Thyasira flexuosa* (die auch in mehreren Coenosen bei PE-

TERSEN und MOLANDER aufgeführt wird) und von Foraminiferen (Thyasira- + Foraminifera-Zone).

Noch viel stärker abweichend von der für Kattegatt und Skagerrak aufgestellten Coenoseneinteilung ist das Gebiet der Ostsee. Schon die Beltsee bietet durch ihre unregelmäßige Bodengestalt, mit ihren Rinnen, die teils einen intensiven Durchstrom verschieden salzigen Wassers erhalten, teils ein zeitweise stagnierendes Tiefenwasser mit starkem O₂-Schwund aufweisen, auch für Weichböden eine enorme Vielgestaltigkeit, die erst z. T. erfaßt worden ist. Die Komplikation besteht aber nicht nur in der Vielgestaltigkeit der Weichböden und ihrer Biotopbedingungen, sondern auch in der Tatsache, daß sich im Ostseegebiet verschiedene Küstentierarten in tiefere Regionen ausbreiten, z. T. unter Biotopwechsel.

Für das Gebiet der Kieler Bucht stellt REMANE 1933 zwei Coenosen des Weichbodens auf. 1. *Corbula*-Coenose. auf grauem bis gelbgrauem, oft sanduntermischem Boden (Gyttja) in geringeren Tiefen 6—15 (20) m. Charakteristisch sind die Muschel *Corbula gibba* und die Polychaeten *Pectinaria koreni* und *Sphaerodorum balticum*, die Schnecke *Nassarius reticulatus*, der Amphipode *Pariambus typicus* und an selteneren Tieren *Cultellus pellucidus*, *Philine aperta*, *Procarinina remanei*, ferner der Ostrakode *Eucythere undulata* und das Turbellar *Ethmorhynchus*. Nicht selten, aber auch in den benachbarten Feinsandregionen vorkommend, sind der Copepode *Hunteamania jadenensis*, Ostrakoden der Gattung *Leptocythere*, *Hydrobia ulvae* und lokal die Cumacee *Eudorellopsis deformis* und die Tanaide *Leptochelia danica*. Mit der Fauna des anschließenden dunklen Mudds gemeinsam sind *Ophiura albida*, *Serobicularia plana*, *Syndosmya alba*, *Arctica islandica*, *Terebellides stroemi* (sehr häufig), *Euchone papillosa*, *Nephtys spec.*, *Harmothoe sarsi* (häufig), *Cardium fasciatum*, *Montacuta bidentata* (in der *Corbula*-Coenose sehr häufig). Weiter wären zu nennen die Assel *Pleurogonium rubicundum*, die Polychaeten *Eteone longa*, *Exogone gemmifera*, *Fabricia sabella*, *Scoloplos armiger*, *Polydora quadrilobata* u. a. Dominierend tritt streckenweise *Macoma baltica*, *Diastylis rathkei* und *Acera bullata* auf. In Regionen, in denen abgestorbene Zosterateile aufgelagert sind, treten, abgesehen von euryoeken Arten *Gammarus locusta*, *Lineus ruber* und Phytalbewohnern (*Iothoa baltica*), die Amphipoden *Microdeutopus gryllotalpa* und *Pontoporeia femorata* hervor. Diese *Corbula*-Coenose zeigt sowohl Ähnlichkeiten mit der *Amphaura-filiformis*-als auch mit der *Abra*-Coenose PETERSENS, auch mit der *Nephtys-nitida*-Assoziation MOLANDERS.

2. *Laophonte-horrida*-Coenose. Die tieferen Mulden, die mit einem dunkleren, mehr mudd-artigen Schlamm bedeckt sind, zeigen eine artenärmere Makrofauna; häufig sind zwar noch *Arctica islandica*, *Terebellides stroemi*, *Harmothoe sarsi*, *Nephtys* u. a.; auch *Macoma calcarea* und *Astarte*-Arten können in großer Zahl auftreten. Als Charakterart kann vielleicht die Schnecke *Onoba striata* angesprochen werden. Reich entwickelt ist jedoch die Mikrofauna, vor allem Copepoden (*Laophonte horrida*, *Arthropysyllus serratus*, *Amphiascus typhlops*, *Longipedia minor* u. a. Ostrakoden (*Cytheridea*, *Cythereis*, *Kyphocythere*, *Paracyprideis*, *Cytheroapteron*, *Macrocythere*) und sandschalige Foraminiferen (*Rheophax*, *Verneuilina* u. a.; vgl. RUMMLER 1935, 1937). Auch Kinorhynchen fehlen nicht. Diese Gebiete sind, wie es offenbar bei allen Weichboden-Coenosen der Fall ist, durch ein breites Übergangsgebiet mit dem vorigen verbunden. Sehr artenarm sind die weichen, H₂S-haltigen Muddböden der tiefen Rinnen. Die Mikrofauna tritt stark zurück (am häufigsten bleiben Nematoden), die Makrofauna ist im wesentlichen durch *Macoma baltica*, *M. calcarea*, *Hali-cryptus spinulosus*, *Priapulus caudatus*, *Harmothoe sarsi*, *Scoloplos armiger*, *Capitella capitata*, *Pelocoelex benedini* und z. T. durch *Diastylis rathkei* und Tenedipidenlarven vertreten. Es handelt sich hier um die Arten, die gegen Sauerstoffmangel stark widerstandsfähig sind. In Gegenden, in denen stärkere Ablagerung organischer Reste mit zeitweise starkem Sauerstoffschwund zusammentrifft, bildet sich die Beggiatoa-Schicht, ein weißer Überzug, als Zeichen der Vernichtung fast allen tierischen Lebens mit Ausnahme einiger Nematoden und Ciliaten (tote oder ansteckende Gründe der Fischer, vgl. KRÜGER).

Im eigentlichen Ostseebecken, das ja Tiefen von über 400 m erreicht, sind wie im Skagerrak, große Weichboden-Tiefengebiete vorhanden. Man sollte demnach eine ähnliche reiche biocoenotische Tiefengliederung in der Ostsee erwarten. Das ist aber keineswegs der Fall, im Gegenteil, wir kennen bisher keine einzige Tierart der Ostsee, die

auch nur im bescheidenen Maße als Tiefenform angesprochen werden könnte, alle hier vorkommenden Arten besiedeln auch in großer Zahl Flachgebiete. Inwieweit die neuen, von FRIEDRICH 1939 beschriebenen Nemertinen des Ostseebeckens hiervon eine Ausnahme machen, kann erst weitere Forschung zeigen. Die Gründe für diese an das Schwarze Meer erinnernden Verhältnisse sind offensichtlich. Von dem Tiefegebiete des Skagerraks und Kattegats sind die Tiefegebiete durch eine für stenotherme Tiefenformen kaum überschreitbare flache Senke in der Beltsee getrennt. Zudem ist die Ostsee Brackwassergebiet (vgl. S. 5), und die kesselartigen Tiefegebiete zeigen starke Sauerstoffarmut. Noch zwei weitere Eigenarten charakterisieren das Ostseegebiet: 1. Die starken Gegensätze, die sonst Verschiedenheiten des Bodengrundes in ihrer Besiedlung zeigen, verschwinden im Ostseegebiet mehr und mehr, wenigstens in der Makrofauna, so daß schließlich die gleichen Arten auf den verschiedenartigsten Böden vorkommen. 2. Elemente der *Macoma-baltica*-Coenose, die in der Nordsee durchaus auf die eulitoralen Weichbodengebiete beschränkt sind, dringen in der Ostsee weit in die Tiefegebiete vor, so *Macoma baltica* und *Scoloplos armiger* bis über 100 m, *Hydrobia* bis zirka 75 m, *Corophium volutator*, *Pygospio elegans*, *Cardium edule* und *Mya arenaria* bis zirka 50 m, alle Arten dringen dabei in echte Weichböden vor, am wenigsten die drei letztgenannten Arten. Diese Tatsache hat PETERSEN veranlaßt, das gesamte Ostseegebiet der *Macoma-baltica*-Coenose zuzuteilen. Ganz abgesehen von den besonderen Verhältnissen im Sand wird durch eine solche Einordnung die Besonderheit der Ostsee vollkommen verdeckt. Das Charakteristische für die Weichböden der Ostsee sind nicht die oben genannten euryoeken Arten, sondern eine Reihe anderer Arten: *Macoma calcarea*, *Astarte borealis*, *Halicryptus spinulosus*, *Priapulus caudatus*, *Pontoporeia femorata*, *P. affinis*, *Mesidotea entonom*, *Harmonioe sarsi*, sowie Nemertinen (neuerdings wurden von diesen Regionen beschrieben *Amphiporella baltica*, *Amphiporus hagmeieri*, *A. korschelti*, *A. cephalonephridialis*, *Proneurotes baltica* FRIEDRICH 1939. Außerdem treten vorwiegend in den westlichen Gebieten noch hinzu *Diastylis rathkei*, *Terebellides stroemi*, *Aricidea suecica* und gelegentlich *Rhodine*-Arten. Das Vorkommensgebiet aller dieser Arten deckt sich keineswegs vollkommen, besonders verschieden erweist sich der westliche + südliche Bezirk von dem nördlichen. Das erstere Gebiet wird jetzt allgemein als *Macoma-calcarea*-Coenose bezeichnet. Sie ist besonders dadurch interessant, daß sie als charakteristische Flachwassergemeinschaft in den arktischen Gewässern auftritt (hier charakterisiert durch *Macoma calcarea*, *Astarte borealis*, *A. montagui*, *A. elliptica*, *Ophioceros sericeum*, *Myriotrochus rinki*, *Philomedes globosus*, *Nephtys ciliata* u. a.) (Fig. 50). Sie tritt auch im Innern der norwegischen Fjorde auf und wäre also eine ganze arktische Reliktcoenose in der Ostsee (vgl. SPÄRCK 1936 a). Allerdings ist sie hier nur bruchstückweise erhalten. Die größte Artenzahl und Funddichte ist sogar nicht in der eigentlichen Ostsee, sondern in der Beltsee vorhanden, da hier *M. calcarea*, *A. borealis*, *A. elliptica*, *Nephtys ciliata* in flachen Weichböden verbreitet sind. Sie erscheinen z. B. regelmäßig in den

von PETERSEN der Abra-Coenose zugeteilten Gebieten des Großen Belt und des Sunds und hier in großer Individuendichte z. B. *Macoma calcarea* bis 82 (juv. sogar bis 184) auf 1 m², *Astarte*-Arten sogar bis 573 auf 1 m² (vgl. S. 140). Demgegenüber ist die Coenose im eigent-

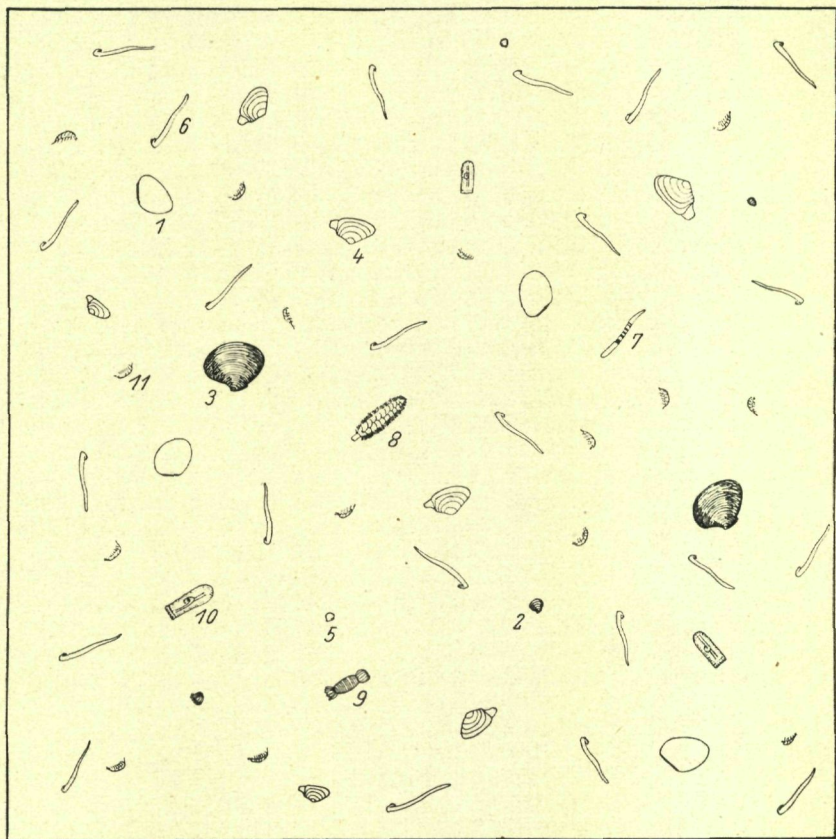


Fig. 50. Die *Astarte-borealis*-*Terebellides-stroemi*-Zone der arktischen *Macoma-calcarea*-Coenose. Besiedlung auf 0.25 m², Nordwest-Grönland, 14 m Tiefe, Weichboden. Muscheln: 1 *Macoma calcarea*, 4 Ex.; 2 *Astarte (Nicania) banksi*, 4 Ex.; 3 *Astarte borealis*, 2 Ex.; 4 *Mya truncata*, 7 Ex.; 5 *Thyasira flexuosa*, 1 Ex.; Anneliden: 6 *Terebellides stroemi*, 23 Ex.; 7 *Maldanidae*, 1 Ex.; 8 *Harmothoe imbricata*, 3 Ex.; 9 *Priapulus caudatus*, 1 Ex.; 10 *Myriotrochus rinki*, 3 Ex.; 11 Amphipoden, 15 Ex. Nach CH. VIBE 1939.

lichen Ostseegebiet noch stärker verarmt. *Astarte borealis* bevorzugt mehr tonigen Boden und erreicht z. B. im Bornholmbecken auf einer Station in 69–76 m Tiefe eine Dichte von 237 Tieren auf 1 m², *Macoma calcarea* besiedelt im Südbecken der Ostsee mehr die nördlichen Bezirke, sie erreicht auf einer Station im Bornholmbecken (Mudd, Tiefe

94—96 m) 160 Individuen auf 1 m² (HAGMEIER 1930 a). Nach Nord-osten und Norden wandelt sich die Weichboden-Coenose der Ostsee durch Artenabnahme (es verschwindet bald *Astarte*, *Nephtys*, *Aricidea*, *Macoma calcarea*, *Diastylis*, während *Terebellides*, *Halicryp-*

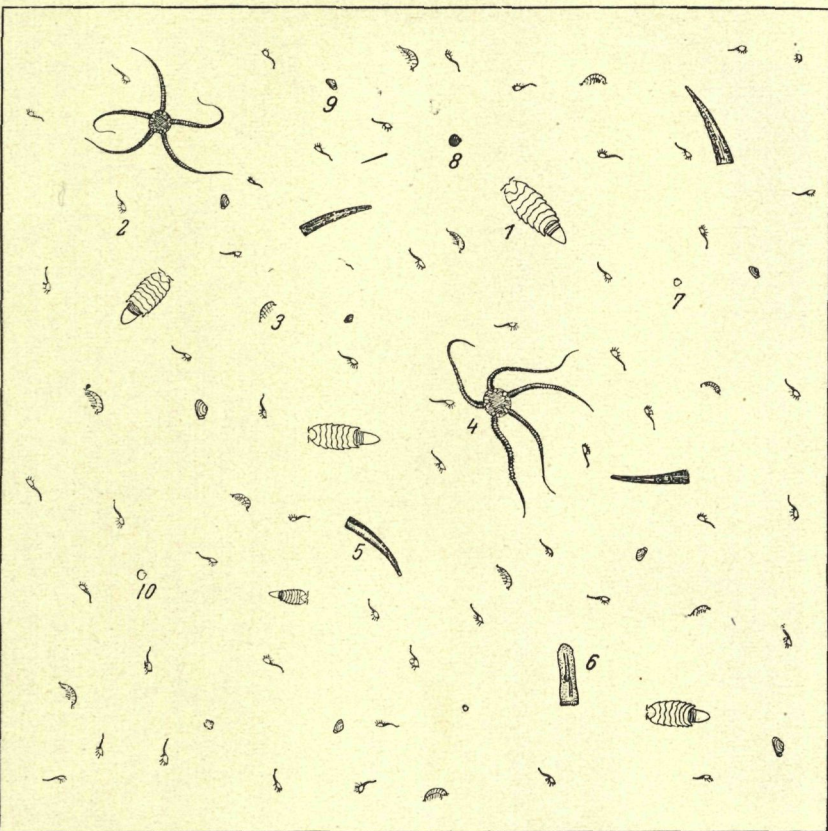


Fig. 51. *Chiridothea-sabini*-Coenose, eine arktische Krebs-Gemeinschaft zum Vergleich mit ähnlichen Ostsee-Coenosen. Besiedlung auf 0,25 m². Nordwest-Grönland, 23 m Tiefe, Boden: sandiger Lehm. — Krebse: 1 *Mesidotea (Chiridothea) sabini*, 5 Ex.; 2 *Diastylis rathkei*, 52 Ex.; 3 Amphipodae, 11 Ex.; Stachelhäuter: 4 *Ophiura sarsi*, 2 Ex.; Polychaeten: 5 *Pectinaria granulata*, 4 Ex.; 6 *Myriotrochus rinki*, 1 Ex.; Muscheln: 7 *Thyasira flexuosa*, 1 Ex.; 8 *Astarte (Nicania) banksi*, 6 Ex.; 9 *Mya truncata*, 8 Ex.; 10 *Cardium groenlandicum*, 2 Ex. — Nach CH. VIBE 1939.

tus und *Harmothoe sarsi* weiter nach Norden reichen. In immer steigendem Maße treten aber *Pontoporeia*-Arten und *Mesidotea entomon* hervor, die im Norden vollkommen das Bild beherrschen, so daß HESSLE (1923, 1924) hier von einer *Mesidotea-Pontoporeia*-Assoziation spricht. Zuerst erscheint *Pontoporeia femo-*

rata, die ja bereits in der Beltsee vorhanden ist, sie ist in der südlichen Ostsee verbreitet und erreicht in tieferen Gebieten hohe Individuendichte (Station in der Danziger Bucht in 75 m Tiefe 476 Tiere auf

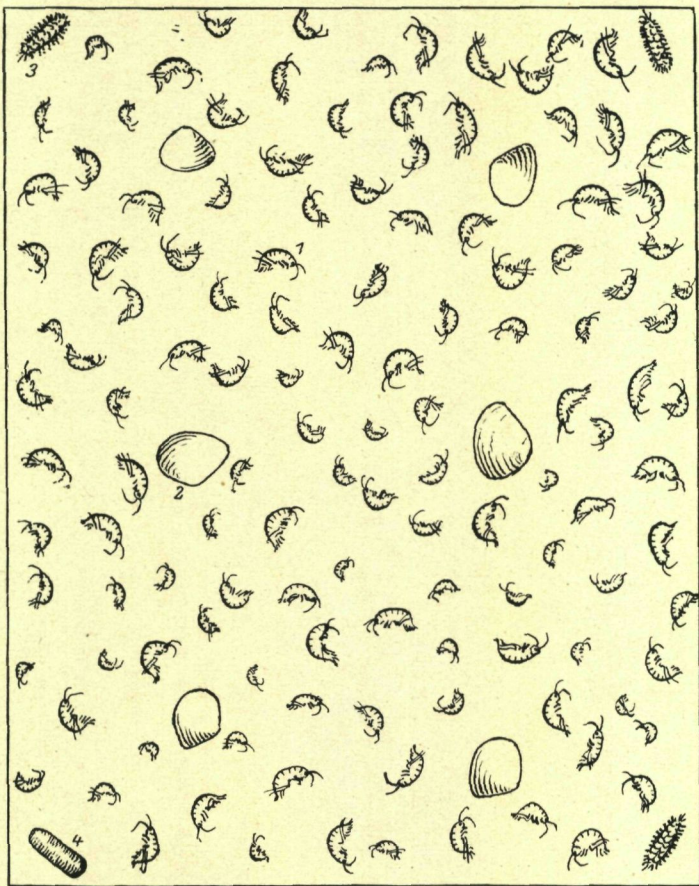


Fig. 52. Dichte Pontoporeia-Siedlung. Besiedlung auf 1.8 qdm (7604 Tiere auf 1 m²). Tvärminne (Finland). Tiefe 35–36 m. Boden: schwärzliche Syttia. — 1 *Pontoporeia affinis*, 127 Ex.; 2 *Macoma baltica*, 6 Ex.; 3 *Harmothoe sarsi*, 3 Ex.; 4 *Halicryptus spinulosus*, 1 Ex. Als Nebenformen waren vorhanden: *Prostoma obscurum*, *Pontoporeia femorata*, *Mesidotea entomon*. — Nach SEGERSTRALE 1933, umgezeichnet.

1 m², MULICKI 1938), später nimmt *Mesidotea* an Häufigkeit zu, und schließlich *Pontoporeia affinis*, die Individuendichten von über 7000 pro 1 m² erreichen kann. In der nördlichen Ostsee beherrschen diese beiden Arten neben *Macoma baltica* vollkommen das Bild. (Über die Flachgebiete vgl. S. 152.) Auch diese Pontoporeia-Mesidotea-Coenose

besteht vorwiegend aus arktischen Relikten; sie bildet die reliktläre Krebsgemeinschaft.

SEGERSTRALE (1933) hat die Bodentierwelt der südfinnländischen

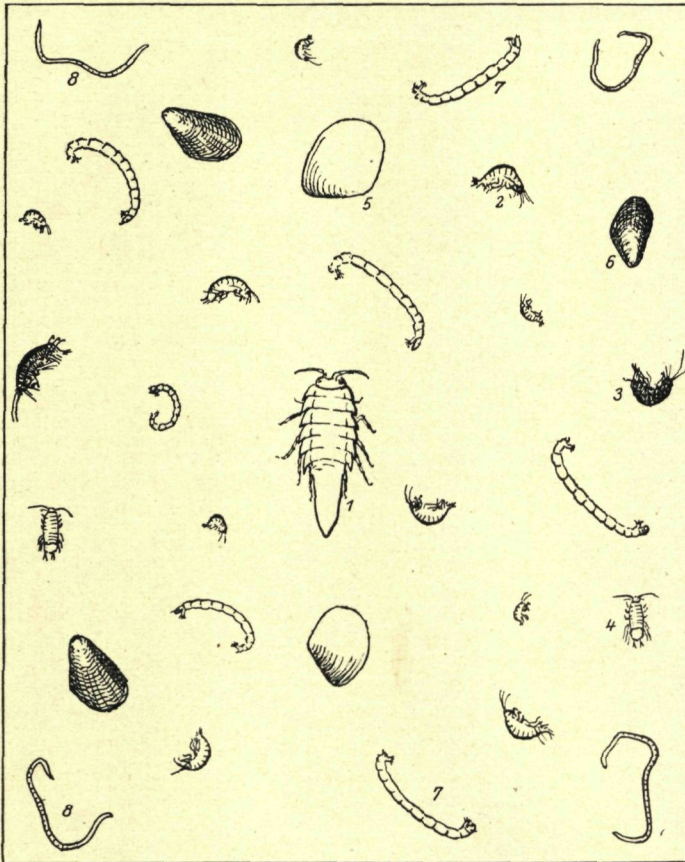


Fig. 53. Weichbodenbesiedlung in der nördl. Ostsee (Tvärrinne). Tiefe: 9–10 m, Boden: tiefgraue Gytta. Besiedlung auf 1.8 qdm (1706 Tiere auf 1 m²).
 1 *Mesidotea entomon*, 1 Ex.; 2 *Pontoporeia affinis*, 10 Ex.; 3 *Gammarus locusta*, 2 Ex.;
 4 *Asellus aquaticus*, 2 Ex.; 5 *Macoma baltica*, 2 Ex.; 6 *Mytilus edulis*, 2 Ex.; 7 Chironomiden-Larven, 7 Ex.; 8 *Tubifex tubifex*, 4 Ex. An Nebenformen waren vorhanden:
Theodoroxus (*Neritina*) *fluviatilis*, *Corophium volutator*, *Jaera albifrons*.
 Nach SEGERSTRALE 1933, umgezeichnet.

Küstengewässer quantitativ genauer untersucht. Er fand hier in den seichten Buchten eine *Macoma*-*Chironomiden*-*Corophium*- bzw. *Pontoporeia*-Gemeinschaft; mit zunehmender Tiefe geht diese sukzessiv in eine *Macoma*-, *Macoma*-*Pontoporeia*- und *Pontoporeia*-Gemeinschaft über (Fig. 52, 53).

Die Besiedlungsverhältnisse gehen aus folgenden Zusammenstellungen hervor:

1. Tiefengyttja. Tiefe 31–37 m. 5 Stationen, untersuchte Bodenfläche 0,12 bis 1,76 m². Mengenmäßig traten hervor (mit Angabe der durchschnittlichen Individuenzahl und Schwankungsbreite pro 1 m²): *Pontoporeia affinis* 3653 (1538–7006); *Macoma baltica* 372,4 (154–641); *Harmothoe sarsi* 74,8 (32–145); *Halicryptus spinulosus* 54 (34–64); *Mesidotea entomon* 5,6 (0–14); *Prostoma obscurum* 4,8 (0–13). Gesamtindividuenzahl der einzelnen Stationen 1778–7604 pro 1 m², Gewicht der Biomasse 41,96–147,18 g pro 1 m², davon *Macoma* 77% (mit Schale). — Von den 5 Stationen waren vorhanden an 5: *Harmothoe sarsi*, *Halicryptus spinulosus*, *Pontoporeia affinis*, *Macoma baltica*; an 4: *Mesidotea entomon*; an 3: *Prostoma obscurum*.

2. Graue Gyttja in 16–29 m Tiefe. 10 Stationen, untersuchte Bodenfläche 0,12 bis 1,76 m². Individuenzahl und Schwankungsbreite pro 1 m²: *Macoma baltica* 664,9 (0–1407); *Pontoporeia affinis* 139,5 (0–777); *Halicryptus spinulosus* 29,2 (0–56); *Harmothoe sarsi* 8,8 (0–26); *Tubifex tubifex* 8,3 (0–15); *Mesidotea entomon* 1,5 (0–9); Chironomiden-Larven 1,3 (0–10); *Theodoxus (Neritina) fluviatilis* 1 (0–10); *Prostoma obscurum* 0,7 (0–4); *Corophium volutator* 0,5 (1–4). — Gesamtindividuenzahl pro 1 m² 254–1483; Gewicht der Biomasse 66,58–161,03 g pro 1 m². — Von den 10 Stationen waren vorhanden an 10: *Pontoporeia affinis*, *Macoma baltica*; an 9: *Halicryptus spinulosus*; an 7: *Harmothoe sarsi*; an 4: *Mesidotea entomon*, *Tubifex tubifex*.

3. Graue Gyttja bis Sand in 1–10 m Tiefe. 6 Stationen, untersuchte Bodenfläche 0,12–1,99 m². Durchschnittliche Individuenzahl und Schwankungsbreite pro 1 m²: *Macoma baltica* 1007,1 (573–1795); *Corophium volutator* 548 (0–2433); Chironomiden-Larven 306 (0–942); *Pontoporeia affinis* 73,3 (0–327); *Gammarus* 53,7 (0–124); *Tubifex tubifex* 34,7 (14–67); *Hydrobia* 34,2 (0–120); der Käfer *Macrolea mutica* (eigentlich dem Phytal angehörend) 23 (0–137); *Cardium edule* 19,3 (0–53); *Nereis diversicolor* 14,1 (0–44); *Prostoma obscurum* 8 (0–34); *Neritina fluviatilis* 5,8 (0 bis 26); *Mesidotea entomon* 4 (0–9); Trichopteren-Larven 4,7 (0–16) und in geringerer Zahl *Bithynia tentaculata*, *Asellus aquaticus*, Ephemeriden-Larven, *Sialis lutaria*, *Limnaea ovata*, *Mya arenaria*. — Gesamtindividuenzahl pro 1 m² 996–4676; Gewicht der Biomasse 60,29–205,89 g. — Von den 6 Stationen waren vorhanden an 6: *Macoma baltica*, *Tubifex tubifex*; an 5: *Cardium edule*, *Neritina fluviatilis*, *Pontoporeia affinis*, *Corophium volutator*, *Mesidotea entomon*, Chironomiden-Larven; an 4: *Prostoma obscurum*, *Gammarus*.

Folgende Maximaldichten (Indiv. pro 1 m²) wurden im Gebiet erreicht: *Pontoporeia affinis* 7006; *Corophium volutator* 2433; Chironomiden 1662; *Macoma baltica* 1407; *Tubifex tubifex* 217; *Harmothoe sarsi* 145; *Pontoporeia femorata* 128; *Gammarus* 110; *Asellus* 93; *Halicryptus spinulosus* 75; *Nereis diversicolor* 44; *Mesidotea entomon* 44.

Über die Mikrofauna der tieferen Weichbodeengebiete der Ostsee ist wenig bekannt. Die „tiefen Löcher“ der Ostsee enthalten offenbar keine Fauna (Makrofauna) in ihren größten Tiefen. Der letzte Vorposten ist nach HAGMEIER 1926 im H₂S-reichen Mudd *Scoloplos armiger*, auf tonreicheren Böden *Pontoporeia femorata* und *Terebellides stroemii*.

Die in flachen Buchten und Haffen, z. T. an Flußmündungen liegenden Weichböden der Ostsee enthalten eine ganz andere Gemeinschaft. Man könnte sie vielleicht Cyprideis-litoralis-Manayunkia-Coenose nennen. Im Gegensatz zu den vorigen Weichboden-gemeinschaften, die im Gebiet auf die Ostsee beschränkt sind (abgesehen von bruchstückweisen Vorkommnissen in norwegischen Fjorden), findet sich diese überall, wo in geringen Tiefen brackige Weichböden entwickelt sind. Auch in dieses Gebiet dringen Elemente der Macoma-baltica-Coenose ein, am meisten *Hydrobia ulvae*, *Nereis diversicolor*, *Corophium volutator*, *Cardium edule*, weniger *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* und *Macoma baltica*, sowohl an Arten- wie an Individuenzahl treten aber ganz andere charakteristische Arten hervor. Bei weiterer Fassung der Coenose besiedelt sie sowohl stark sandige detritusreiche Boden als auch sapropelartige H₂S-reiche Schlammgebiete, allerdings nicht in identischem Artenbestand. Die Oberfläche ist oft von größeren vegetabilischen Resten bedeckt. Als Charakterformen können angeführt werden: die Assel *Cyathura carinata*, die

Polychaeten *Alcmaria romijni*, *Streblospio strubsoli*, *Manayunkia aestuarina*, die Schnecken *Hydrobia ventrosa*, die Ostrakoden *Cyprideis litoralis*, *Leptocythere castanea*, *Loxoconcha gauthieri*, *Cytheromorpha fuscata*, *Cytherura gibba*. Die Copepoden *Ectinosoma curticorne*, *Tachidius brevicornis*, *Nilocra spinipes*, *Mesochra lilljeborgi* u. a., der Polyp *Protohydra leuckarti*, zahlreiche Turbellarien wie *Placorhynchus octaculeatus*, *Avagina aurita*, *Archimonotresis limophila*, *Monocelis lineata*, *Archilopsis unipunctata*, *Paramonotus hamatus*, *Promonotus schultzei*, *Polycystis robustus*, *Phonorhynchus bitubatus* (vergl. MEIXNER IV. b 129. g. h.) sowie zahlreiche Oligochaeta (*Amphichaeta leydigi*, *Rhizodrilus pilosus*, *Tubifex costatus*) u. a. Daneben besiedeln das Gebiet auch mehr euryoeke Arten wie *Pachydrilus lineatus*, *Pelosclex benedeni*, *Paranais litoralis*, *Nais elinguis*, hier kommt lokal auch der Copepode *Huntemannia jadensis* vor, die Schnecke *Hydrobia jenkinsi*. Bei schwachem Salzgehalt, etwa von zirka 6‰ abwärts, dringen allmählich auch Süßwasserarten in derartige Gebiete ein, Ostrakoden der Gattung *Candona*, der Oligochaet *Tubifex tubifex*, die Schnecken *Bythinia tentaculata*, *Valvata piscinalis*, *Theodoxus fluviatilis*, Tendipedidenlarven, Rotatorien (*Paradiceranophorus limosus*), Cladoceren (*Iliocryptus*) usw.

Die Coenose zeigt verschiedene Varianten, in mehr sandigen Böden ist die Mikrofauna reicher, mehr sapropelartige Böden sind bedeutend ärmer (hier noch *Cyprideis litoralis*, *Streblospio strubsoli* u. a.), nur die Oligochaeten sind stärker entwickelt. In großen seenartigen Gebieten ist die Fauna etwas anders (hier *Cytheromorpha fuscata*, *Corophium lacustre*, *Paramonotus hamatus*) als in engen Buchten, die in ihrer Fauna zu den Meeresstrandtümpeln überleiten. Besonderheiten zeigen auch die Weichböden an Flußmündungen; hier vor allem *Cyathura carinata* sowie in größerer Anzahl marine Elemente (*Mya arenaria*, *Eteone longa*, *Corophium volutator*, *C. insidiosum*). Jede dieser Varianten weist nun noch Modalitäten auf, die durch den verschiedenen Salzgehalt der Gebiete bestimmt sind (vergl. auch KRÜGER und MEYER 1938).

Die tierische Besiedlung der Hartböden

Felsboden findet sich am Meeresgrund überall dort, wo starke Wasserbewegung eine Ablagerung von Sinkstoffen bzw. Sandmaterial auf anstehendem Gestein verhindert und an Stellen, an denen infolge zu steilen Abfalls des Felsuntergrundes eine Sedimentablagerung nicht erfolgen kann. Beide Bedingungen sind in erster Linie an den Küstenregionen (Litoral) gegeben, es finden sich hier also die ausgedehntesten Hartbödenbezirke. Immerhin kann freie Felsfläche noch in einigen hundert m Tiefe auftreten (Tiefenströmungen!). Entsprechend der geologischen Gestaltung des Untergrundes finden sich umfangreiche Felsbodengebiete im Norden (Skandinavien, Finnland) und Westen (englische Küste des Gebiets), während an den deutschen Küsten die dicke diluviale oder aluviale Decke das anstehende Gestein vom Meeresboden fernhält (Ausnahme Helgoland, Rügen usw.). Hier gestatten höchstens ausgewachsene erratische Blöcke oder Geröll Tieren der Hartbodencoenosen eine

Ansiedlung, die aber infolge des geringen Ausmaßes der Flächen und ihrer relativ geringen Dauer nur den Charakter von Assoziationsfragmenten trägt.

Außer diesen primären Hartbodengebieten mit festem Gestein am Meeresboden in natürlicher Lagerung gibt es noch sekundäre Gebiete, die von typischen Hartbodencoenosen besiedelt werden. Hierher gehören 1. Menschliche Kunstbauten wie Pfähle, Molen, Tonnen, Bojen und schließlich die Wände der Fahrzeuge, deren Bewuchs ja wirtschaftlich eine nicht unbedeutende Rolle spielt. Hier schließen sich treibende Gegenstände an, die ja oft dicht mit sessilen Tieren, etwa Hydroidpolypen (*Laomedea*) und Cirripediern (*Lepas*!) besetzt sind. 2. Leere Schalen von Tieren, besonders von Muscheln, die auf Weichböden und Sandböden lagern und trotz ihrer geringen Größe einen reichen Bewuchs an festsitzenden Tieren zeigen (Tunicaten, Hydroiden, Poriferen). Solche Kleinbezirke können sich übrigens durch fortgesetzte neue Ansiedlung von Tieren stark vergrößern und schließlich, wie die *Mytilus*-Bänke der Flachgebiete zeigen, zu umfangreichen, eigenen Lebensräumen werden. Gerade in den eben unter 2. angeführten Fällen können sich Hartbodencoenosen als echte „Epifauna“ auf bzw. über andere Bodengebiete, vor allem Weichböden, schieben.

Natürlich können auch festere Flächen von lebenden Organismen selbst Siedlungsgebiet für Hartbodenorganismen werden. Das gilt in erster Linie für größere Algen, z. B. *Laminaria* (hier besonders Stiele und Rhizoiden), *Fucus*, *Delesseria*, *Furcellaria*, *Phyllophora*). Es sind daher eine nicht unbedeutliche Zahl von sessilen Tierarten dem Hartbodenbenthos und dem Phytal gemeinsam. Auch die Körperoberfläche vagiler Tiere kann von Hartbodentieren besiedelt werden. Das gilt besonders für die Molluskenschalen und die Panzer größerer Krebse, auf denen nicht selten eine vielgestaltige Menge sessiler Tiere (Hydroiden, Röhrenwürmer, Aktinien, Cirripedier u. a.) zu finden ist. Aber nur die Minderzahl dieser Ansiedler ist mit solchen typischer Hartbodengebiete identisch, meist sind es spezifische Arten, die als echte Epizoen oder Symphorionten bestimmte Tiere besiedeln (vgl. S. 160).

Auf den ersten Blick scheinen die Hartbodengebiete nur einen Strukturbezirk für Organismen zu bieten, nämlich die Grenzfläche zwischen Hartboden und Wasser. Besonders im Meer sind aber eine Reihe von Organismen befähigt, Wohnräume in das Gestein zu bohren, sie bilden also ein Endolithion, dem die Bewohner der Gesteinsoberfläche als Epilithion gegenüberstehen. An vielen Stellen ist schließlich die Felsoberfläche nicht einheitlich, sondern von Spalträumen durchsetzt oder es liegen, wie z. B. im Felswatt, einzelne Gesteinsbrocken in größerer Zahl auf der Oberfläche. Und gerade solche aufgelockerten Hartbodengebiete zeigen eine reiche tierische Besiedlung, die allerdings recht verschiedener Herkunft ist. In Spalten kann sich Detritus oder Schlamm ablagern, so daß sich typische Weichbodenorganismen im Felsgebiet ansiedeln können (vgl. Fig. 62, *Sabella*, *Terebellides* u. a.), in dichtgelagertes Geröll können ferner Organismen des Mesopsammon vordringen. Aber nach Ausschaltung derartiger „Fremdkörper“ im Hartbodengebiet bleiben noch eine Reihe

von Arten übrig, die als typische Spalt- und Hohlraumbewohner der Felsböden gelten können. Sie seien als *Mesolithion* bezeichnet.

Die im Felsen bohrenden Tiere des *Endolithion* bestehen nur aus wenigen Arten, die gleichwohl regional in großen Individuenmengen auftreten können (der bohrende Polychaet *Polydora* bis zu 300 000 Individuen pro m²). Zu ihnen gehören Schwämme (*Clione*), Polychaeten (*Polydora ciliata*), Muscheln aus verschiedenen Familien: Pholadidae mit *Pholas*, *Barnea*, *Zirfaea*, Saxicavidae mit *Saxicava*, Petricolidae mit *Petricola pholadiformis*, Seeigel (*Strongylocentrotus*), Tentaculaten (*Phoronis*). Die in das Gestein vorgetriebenen Röhren sind meist taschenförmig, bei *Strongylocentrotus lividus* variieren sie von einfachen flachen Näpfen bis zu stark flaschenförmigen Hohlräumen, komplizierter sind sie bei *Polydora*, da sie hier U-förmig gestaltet sind (mit Spreite!), die Bohrschwämme (*Clione*) schließlich bilden ein kompliziertes aus kommunizierenden Röhren bestehendes Hohlraumssystem, das sie voll ausfüllen. Der Vorgang des Einbohrens selbst und die dabei wirkenden Kräfte, ob mechanische oder chemische, ist noch unvollkommen bekannt. Sicher ist, daß die Höhlen der Seeigel (*Strongylocentrotus*) mechanisch durch Wirkung der Stacheln und z. T. der Kiefer hergestellt werden (vergl. OTTER 1932), sicher ist ferner, daß *Pholas* gleichfalls mechanisch durch Reibebewegung ihrer durch Stachelreihen feilenartig gestachelten Schaleteile die Bohrhöhlen herstellt. CALMAN 1919 hebt hervor, daß hier die Schalenstacheln je nach dem Untergrund verschieden gestaltet sind. Auch beim Einbohren von *Petricola* und *Zirfaea* in Torf oder Holz, ist stets natürlich die mechanische Wirkung der Schalen entscheidend. Aber schon bei der Muschel *Saxicava* bezweifelt CALMAN, ob die mechanische Leistung der Schalen allein die Bohrwirkung erzielt, da die Schale viel zu zerbrechlich sei, um in dem harten Gestein, in dem die Muschel auch angetroffen wird, eine Bohrwirkung zu erzielen. Ebenso unklar ist die Bohrtätigkeit bei dem Polychaet *Polydora*; zwar besitzt diese Gattung an der Ventralfläche des Vorderkörpers jederseits ein besonders kräftiges Borstenbündel, doch ist dessen Funktion als alleiniges Bohrorgan sehr zweifelhaft. Ganz verschieden sind auch die Ansichten über die Bohrtätigkeit des Schwammes *Clione*. Die Ernährung der meisten Arten des *Endolithion* wird durch Strudelmechanismen geleistet, *Polydora* sendet seine langen Tentakeln ins freie Wasser und haut oft im Anschluß an die in der Hartsubstanz liegende Röhre eine kürzere oder längere Schlammröhre. *Strongylocentrotus* kann, soweit er in flachen Gruben lebt, diese zur Nahrungsaufnahme verlassen, in den tiefen, flaschenförmigen Wohnlöchern ist er wohl auf die Nahrungspartikel angewiesen, die in diese Löcher hineingeraten.

Die Lebensweise in selbsterzeugten Gesteinshöhlen erfordert natürlich ganz bestimmte Anpassungen; es ist daher erstaunlich, daß fast alle Arten des *Endolithion* nicht auf diesen Lebensbezirk beschränkt sind, sondern auch andere Lebensräume besiedeln. Nicht befremdlich ist allerdings ihr Vordringen in Schalen oder Kalkskelette lebender (*Polydora*) oder abgestorbener Mollusken, Cirripedier oder Cnidarier (*Clione*, *Polydora*, *Phoronis*), wo diese Arten sogar bedeutend häufiger

anzutreffen sind als im Gestein. Hier kommen sogar noch weitere bohrende Arten hinzu, in Schneckenschalen (von *Eupagurus* bewohnte *Buccinum*-Schalen), lebt eingebohrt der Cirripedier *Alcippe lampas*, in verschiedenen Schalen der Polychaet *Dodecaceria concharum*, oberflächliche Minierer in Molluskenschalen sind die Bryozoen *Terebrapora* und *Spathipora*, eine andere schalenlösende Bryozoe ist *Lepralia edax*, die aber keine eigentliche Bohrform ist, sondern die von ihr besiedelten Molluskenschalen „von außen her“ auflöst. Auffallender ist, daß Bohrmuscheln sich auch in Torf oder harte Sande einbohren, *Saxicava* tritt sogar in echten Weichböden auf. In Treibholz wird besonders *Zirfaea crispata* angetroffen, und diese Art leitet biologisch zu den echten Holzbohrern über, die natürlich in unserem Gebiet erst durch die Bautätigkeit des Menschen ihre weite Ausdehnung erreicht haben. Zu diesen typischen Holzbohrern gehört außer der Muschel *Teredo* die Assel *Limnoria lignorum* und der Amphipode *Chelura terebrans*, die alle als Schädlinge auftreten. Der Seeigel *Strongylocentrotus* tritt übrigens nur in bestimmten Regionen als Gesteinsbohrer auf, offenbar nur dort, wo starke Brandung wirkt und natürliche Schlupfwinkel fehlen. Die Tiere des Endolithion sind auf die salzreichen Gebiete beschränkt, einige Arten finden sich noch in der Beltsee, in den großen Brackwassergebieten fehlen endolithische Tiere ganz, ebenso m. W. auch im Süßwasser.

Das Epilithion wird ganz überwiegend von sessilen Tieren gebildet, die die Gesteinsflächen in erstaunlicher Arten- und Individuenzahl bedecken können, so daß eine regelrechte „Tierschicht“ auf dem Substrat entsteht. Hier finden sich fast alle Wuchsformen der fixosessilen Arten, von den flachen Krusten mancher Tunicaten (*Didemnum*, *Botryllus* u. a.), Schwämme, Bryozoen, zu den massigen Kolonien röhrenbauender Polychaeten (*Sabellaria* u. a.) Ascidien (*Sydnium*) und dem groben Strauchwerk von Korallen und manchen Bryozoen (*Hornera*). Daneben sind in nicht geringer Zahl säulenförmige (*Ciona*, *Sycon* u. a.), kugelige (viele Ascidien), kegelförmige (Balaniden) fest-sitzende Einzeltiere vorhanden, desgleichen sedentäre solitäre Röhrenwürmer (*Pomatoceros* u. a.). Die Höhe, die dieser tierische Aufwuchs erreicht, hängt im großen und ganzen von der Tiefenlage ab, der hohe Strauchwuchs wird in unserem Gebiet nur in den tieferen Hartboden-coenosen erreicht, die obersten Bezirke zeigen nur niedrige Balaniden und Muscheln als festsitzende Tiere. In dieser sessilen Fauna des Epilithion sind fast alle Tiergruppen vertreten, die sessile Tiere enthalten. Sehr artenreich sind die Porifera, unter den Cnidariern sowohl die Hydroidpolypen als auch die Anthozoen, ferner die Bryozoen und die Ascidien, die Cirripedier. In geringerer Artenzahl aber mit prägnanten Arten treten sessile Polychaeten (*Pomatoceros*, *Filigrana*, *Chaetopterus*, *Hydroides*, *Sabellaria*) und Muscheln (*Mytilus*, *Anomia*) auf, nicht unwichtig sind auch die Brachiopoden. Kaum untersucht ist die Frage, ob die direkte Gesteinsoberfläche auch von einer Mikrofauna sessiler Tiere besiedelt wird, auf Schalen und sonstigen Festteilen anderer Tiere ist sie vorhanden (*Zoothamnium* auf *Mytilus*), aber in geringerer Artenzahl. Im Vergleich zu dieser reich entwickelten sessi-

len Fauna treten hemisessile Tiere mehr zurück. Die hemisessilen Tiere werden in erster Linie durch die Aktinien vertreten, die ja in der Mehrzahl ihrer Arten Hartböden besiedeln, in zweiter Linie durch Muscheln (*Lima*, Mytilidae u. a.) und einzelne Holothurien (*Cucumaria lactea*). Regional in großer Individuendichte (Fabriciaschlick!) tritt der euryoeke hemisessile Polychaet *Fabricia sabella* auf. Hemisessil ist auch die strudelnde Schnecke *Capulus* geworden.

Vagile Tiere können sich auf Felsböden direkt auf der Felsfläche bzw. den diese Fläche nur krustenartig überziehenden Organismen aufhalten oder den tierischen Aufwuchs des Gebietes besiedeln. Da die letzteren ganz enge Beziehungen zur Phytalfauna besitzen, seien sie hier zunächst beiseite gelassen und nur die bodenbewohnenden vagilen Tiere des Epilithion besprochen. Die Artenzahl dieses Gebietes ist nicht gering, sie ist aber regional sehr verschieden und erreicht ihr Maximum in spaltendurchsetzten mit Felsgeröll bedeckten Gebieten. Gerade diese Gebiete sind aber oekologisch Mischgebiete (Einlagerung von Schill, Sand, Schlamm in Spalten, vgl. S. 159). Bei dieser Sachlage ist es nicht erstaunlich, daß die Mehrzahl der vagilen Tiere stark euryoek ist. Das gilt von vielen im Epilithion vorkommenden Echinodermen (*Asterias*-Arten, *Ophioglypha*-Arten, *Amphipholis squamata*, *Psammechinus miliaris*), Krebsen (*Carcinus*, *Hyas*, *Eupagurus*, *Anapagurus*, *Portunus*, *Ebalia cranchi*, *Amphithoe rubricata* u. a.) und manchen Schnecken (*Litorina litorea*, *Gibbula*, *Calliostoma* und *Nassa*-Arten). Enger an den Felsboden gebunden sind die bekannten „Napfschnecken“, also die Patellidae mit *Patella*, die Fissurellidae mit *Emarginula*, *Puncturella*, die Acmaeidae mit *Acmaea*, Lepetidae mit *Lepeta caeca*, Capulidae mit *Capulus hungaricus*, sowie die äußerlich napfförmige Cypraeide *Trivia arctica* u. a.; unter den Schnecken mit gewundener Schale wären zu nennen die *Litorina*-Arten *L. neritoides*, *L. obtusata*, *L. saxatilis*, die allerdings z. T., besonders im salzarmen Wasser, ins Phytal übersiedeln, ferner Muricidae wie *Nucella lapillus*, *Tritonalia erinaceus*, *Trophonopsis* u. a., unter den Opisthobranchiern wären hier am ehesten die großen Arten *Archidoris tuberculata* und *Aeolidia papillosa* zu nennen. Echte Hartbodenbewohner sind ferner die Placophoren unter den Amphineuren. Die Krebse bieten weniger vagile Arten, die wenigstens Felsgebiete bevorzugen, etwa die *Galathea*-Arten, auch *Homarus* könnte hier genannt werden. Unter den Echinodermen bevorzugen Fels- bzw. Korallenboden die Schlangensterne *Ophiothrix fragilis*, *Ophiactis balli*, *O. abyssicola*, *Amphiura borealis*, die Seeigel *Echinus esculentus*, *E. elegans* und *Strongylocentrotus droebachiensis*, die Holothurie *Stichopus tremulus*. Unter den Fischen sind typische Felsbodenbewohner die merkwürdigen Plattfische *Zeugopterus punctatus* und *Scophthalmus norvegicus*, Felsgebiete bevorzugen ferner viele Labridae, Scaridae, einige Blennidae u. a. Im Supralitoral tritt die Assel *Ligia oceanica*, sowie Milben (*Molgus*) auf. Auffallend ist die Armut der direkten Hartbodengebiete an Amphipoden, Isopoden und Polychaeten, auch ist eine spezifische, vagile Mikrofauna der Felsbodengebiete noch nicht bekannt. Der stark euryoek Charakter der meisten vagilen Tiere des Epilithion bedingt es wohl, daß spezi-

fische Anpassungscharaktere trotz der Eigenart des Lebensraums nur in geringem Maße nachweisbar sind. Am deutlichsten finden sich solche bei den Schnecken. Abgesehen von der allgemeinen Dicke der Schalen bildet sich hier bei verschiedenen Familien die bekannte Napf-form der Schalen heraus, die mit Recht als Anpassung an das brandungsbewegte Felsgebiet betrachtet wird. Dieser Form entspricht auch die Körperform der Placophoren. Weiterhin sollte man in den lotischen Felsbezirken bei vagilen Tieren eine starke Entwicklung von Haftorganen, speziell Saugnäpfen erwarten, wie wir sie ja in den stark bewegten Süßwasserbiotopen in so reichem Maße finden (vergl. die starken Haftnäpfe der Simuliiden, Liponeuridae, Kaulquappen, Fische u. a.). Zwar haben wir auch bei den eben erwähnten Napf-Schnecken und Chitonon in ihrer Fußscheibe leistungsfähige Haftapparate (vergl. ANKEL). Das gleiche gilt für die hemisessilen Aktinien, und auch die Plattfische *Zeugopterus* und *Scophthalmus* heften sich fest an Felsen mit ihrer Blindseite an, die als einfacher Saugnapf funktioniert (siehe S. XII. h 21). Gut entwickelte Fähigkeit zum Anhaften an festen Flächen besitzt auch der Schlangenstein *Ophiolhrix fragilis*. Aber diese Haftvorrichtungen sind strukturell höchst primitiv gegenüber den differenzierten Haftapparaten der Süßwasserbewohner. Zwar gibt es auch eine Reihe mariner Fische mit hochentwickelten Haft-, bzw. Saugnäpfen, *Lepadogaster*, *Cyclopterus*, *Gobius*, *Liparis*, *Remora*, einzelne von ihnen kommen auch in Felsgebieten vor, doch kann von einer strengen Bindung saugnapftragender Fische an lotische Felsbiotope nicht die Rede sein. Ob dieser Unterschied zwischen den Süßwasser- und Meerestieren lotischer Hartböden darauf beruht, daß die Bewegung in strömenden Bächen in einer Richtung, in Brandungsgebieten aber in raschem Wechsel in verschiedenen Richtungen vor sich geht, kann hier nicht diskutiert werden; es sei nur erwähnt, daß auch die steinigigen Brandungsufer der Süßwasserseen nicht die hohe Ausbildung von Haftorganen an ihren Bewohnern hervorgerufen haben wie die schnell strömenden Fließgewässer.

„Mesolithion“. Schon mehrere der eben angeführten Tierarten suchen oft (besonders als Fluchtraum) Felsspalten oder -löcher auf, z. B. die Decapoden, *Ophiactis balli*, *Ligia* u. a., so daß ihr Vorkommen auf spaltendurchsetzte Gebiete beschränkt ist, oder sie hier ihre größte Dichte erreichen. In den Spalten, in leeren Bohrlöchern und unter Gesteinsplatten lebt nun noch eine weitere recht artenreiche vagile Fauna. Hier ist der Hauptlebensraum der meisten Sipunculoiden, der Echiurideen *Thalassema* und *Bonellia*, zahlreicher Polychaeten aus den Familien der Aphroditidae (Arten der Gattungen *Hermione*, *Lepidonotus*, *Gattyana*, *Eunoe*, *Harmothoe*, *Polynoe*, *Halosydna*, *Pholoe* u. a.), Phyllodocidae (*Notophyllum foliosum*, *Mystides borealis*, *M. limbata*), Hesionidae (*Kefersteinia cirrata* u. a.), Syllidae, Nereidae (*Nereis cultrifera*), Eunicidae (*Staurocephalus*, *Ophryotrocha*), selbst sedentäre Polychaeten fehlen hier nicht (*Cirratulus*, *Stylarioides plumosus*, *Amphitrite figulus*, Spionidae). Es besiedeln also nicht nur vagile, sondern auch hemisessile Arten diese Gebiete. Unter den Muscheln lebt besonders *Kellia suborbicularis* in Felslöchern.

Ökologisch ist, wie erwähnt, diese reiche Felsspalt fauna ein buntes Gemisch verschiedener Typen, und gerade diese Gebiete zeigen, daß eine reine Quadratmeterökologie nur Anfang, nicht Endziel biocoenotischer Forschung sein kann. Ein spaltendurchsetztes Felsgebiet stellt nämlich ein extremes Biotopgemisch dar, das ein Einschleichen von „Assoziationsfragmenten“ verschiedenartigster Coenosen ermöglicht. In Spalten kann sich z. B. Geröll, evtl. vermischt mit Kalkalgen und Schalentrümmern ansammeln, die Lückenräume können die Wohnstätte von Arten werden, die wir im Mesopsammon der Grobsand- und Schillgebiete wiederfinden (*Stauropcephalus*, *Ophryotrocha*, *Polygordius*, *Nerilla*, *Otoplana foliacea* u. a.). Durch den Röhrenbau von Polychaeten auf Felsboden (*Sabellaria*, *Fabricia*) können Anhäufungen von Feinsand an Felsen entstehen, die nun eine Reihe von anderen Sandtieren eine Existenzmöglichkeit bieten. So kommen in dem sog. Fabricia-Schlick des Helgoländer Felswattes (HAGMEIER 1930 c) Turbellarien, Nematoden, Copepoden u. a. vor. In den Spalten und Höhlungen kann sich fernerhin Feinmaterial anhäufen und so Weichbodentieren eine Ansiedlungsmöglichkeit geben. Immerhin ist bei einer derartigen ökologischen Analyse nicht zu übersehen, daß zahlreiche Bewohner der Felsspalten nicht nur spärliche Ableger aus anderen Gebieten sind, sondern hier und in dem ähnlich strukturierten Schalen- und besser Schalenschlamm (einem Gemisch von Schalen und Feinmaterial) ihre größte Vorkommensdichte erreichen. Das gilt besonders von den Sipunculoideen, vielen der oben erwähnten Polychaeten, von dem Enteropneusten *Harrimania* u. a.

An derartige Tiere des Mesolithion schließen sich interessante biologische Reihen an. Zahlreiche Spaltenbewohner bevorzugen von anderen Tieren gebaute Röhren, mögen es Bohrlöcher, Schalen oder Wohnröhren sein, so findet sich die Sipunculoide *Phascolion strombi* meist in Schneckenschalen und Polychaetenröhren, mehrere Polychaeten (*Harmothoe ljunmani*, *H. longisetis*, *H. lunulata*, *Polynoe scolopendrina*, weniger *Gattyana cirrosa* und *Halosydna gelatinosa*) leben meist in Röhren sedentärer Polychaeten oder anderen Röhren, *Syllis cornuta* findet sich oft in von Paguriden oder *Phascolion strombi* bewohnten Schalen, desgleichen bezieht *Nereis fucata* oft die oberen Windungen der von Paguriden bewohnten Schneckenschalen. Unter den Amphipoden sind *Siphonocetes pallidus* (in *Dentalium*-Schalen) und *Podocерopsis*-Arten, weniger *Amphithoe rubricata* derartige Einmieter, in Polychaeten- oder Echinodermen-Röhren findet sich oft *Urothoe grimaldii* var. *poseidonis*. Von den Tanaidacea findet sich *Tanais cavolini* häufig in alten Bohrgängen von *Limnoria*, unter Muscheln neigt *Kellia suborbicularis* zum Einmieten in Schalen und Gänge, *Tellinomya ferruginosa* wird häufig in *Echinocardium*-Wohnröhren gefunden. An diesen Typ der Einmieter schließen sich biologisch die Einsiedler-Krebse (Paguridae) selbst an.

Eine zweite Reihe bezieht vorgebildete oder selbsterzeugte Hohlräume von anderen Organismen (Schwämmen, Tunicaten usw.) als Wohnraum; es handelt sich dabei wohlgeordnet nicht um Parasiten, sondern um endozoische Einmieter (Entoeken). Hier wäre das nicht

seltene Vorkommen der Muschel *Musculus marmoratus* sowie mancher Amphipoden (*Aristias*) im Mantel von Aszidien zu nennen, in Schwämmen leben nicht selten Polychaeten (*Syllis spongicola*, *Nereis pelagica* u. a.) und Amphipoden (*Lysianassidae*, *Leucothoe spinicarpa*, vergl. ARNDT 1933). Während in vielen Fällen dieser Synoekismus noch nicht gesetzmäßig ist, ist bei anderen die Bindung enge und durch bestimmte biologische Handlungen des Einmieters charakterisiert, ich erinnere an den in Muscheln und Ascidien Schutz suchenden Muschelwächter *Pinnotheres* und an den in Schwämmen lebenden Amphipoden *Tritaea gibbosa*. Die in großer Zahl in Schwämmen und Tunicaten lebenden Copepoden sind wohl zum größten Teil bereits echte Parasiten. Sowohl von Festbodentieren als auch von Röhrenbewohnern (Synoeken) führen biologische Reihen zu Epöken, also Tieren, die sich auf anderen Tieren ansiedeln, ohne Parasiten oder echte Kommensalen zu sein. Derartige Epizoen sind im Meer überaus verbreitet, und wohl die meisten größeren benthontischen oder nektontischen Tiere sind von ihnen besiedelt (bisweilen bewuchsartig), seltener sind sie auf Planktonten. In vielen Fällen handelt es sich nur um fakultative Epizoen, also um Tierarten, die auch auf toten Gegenständen, wie Schalen oder Hartböden verbreitet sind; es bleibt aber eine erstaunlich hohe Zahl echter, an bestimmte Wirtstiere gebundener Epizoen: in der Mehrzahl sind wir über die biologische Bedeutung dieses Epizoismus noch völlig im Unklaren. Sehr zahlreich sind echte Epizoen unter den Ciliaten, besonders unter den Peritrichen (vergl. PRECHT). In der Kieler Bucht fand PRECHT an *Gammarus locusta* nicht weniger als 12 Epizoen, die meist sogar auf ganz bestimmten Körperteilen des Wirtstieres vorkommen. Auch unter den Metazoen sind (im Gegensatz zum Süßwasser) echte Epizoen verbreitet, ich erwähne nur *Hydractinia* unter den Hydrozoen, *Triticella* unter den Bryozoen, *Coronula* unter den Cirripediern, *Crepidula* unter den Schnecken (Übergang zu Kommensalismus), *Malmgrenia castanea* (auf *Spatangus*) unter den Polychaeten.

Die Coenosen der primären Hartbodgebiete

Da die Felsgebiete mit dem Bodengreifer gar nicht, mit Dredgen nur sehr unvollkommen zu erforschen sind, wissen wir über die Hartboden-coenosen sehr wenig. Es existiert sogar nur eine ausführliche Arbeit, nämlich die von GISLEN 1930 über die Epibiosen des Gullmarfjords, die für unsere Ausführungen die Leitlinie abgeben muß. Immerhin läßt sich bereits klar erkennen, daß auch die Hartbodenfauna eine Zonierung erkennen läßt, und daß neben der Tiefe als zweiter bestimmender Faktor die Intensität der Wasserbewegung wirkt. Die tiefste Zone wird von den *Lophohelia*-Bänken, also echten Korallenbänken eingenommen, an sie schließt sich nach oben eine Poriferen-Aszidien-Zone an, die in dichter Besiedlung bis zur unteren Grenze des Eulitorals reichen kann. Dieser Zone folgt eine Muschelzone (vorwiegend *Mytilus*), dann bis an die Grenze des Sublitorals reichend eine Balanidenzone. Die anschließende, bereits dem Supralitoral angehörende Zone bezeichnet STEPHENSON 1939 als „Littorina-Zone“ (besser wäre

vielleicht *Ligia*-Zone). Diese Zonenfolge wird meist in der Mitte gestört oder vollkommen unterbrochen durch den Pflanzenbewuchs, der nach oben bis in die Balaniden-Zone vordringen und diese auf einen schmalen Gürtel einengen kann, nach unten die Poriferen-Aszidiengürtel

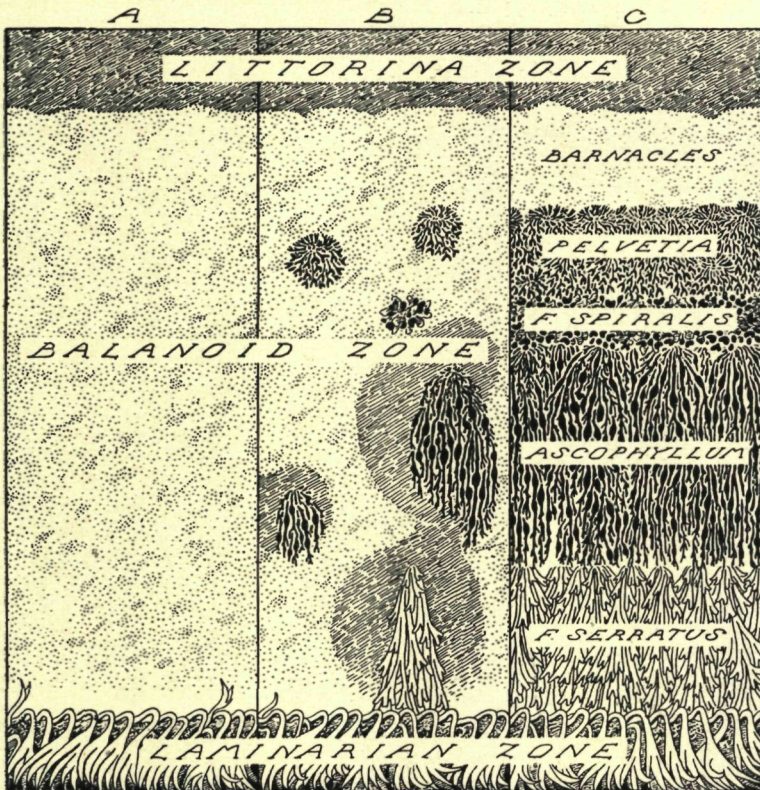


Fig. 54. Diagramm der Besiedlung eulitoralischer Felsgebiete mit und ohne Phytal (britische Küsten). Nach STEPHENSON 1939.

Zone weit zurückdrängen kann. Höchstens in Assoziationsfragmenten existieren dann in diesem Bezirk die tierischen Felsbödencoenosen, besonders an den Rhizoiden der Laminarien. Diese Unterbrechung ist zweifellos hauptsächlich auf Konkurrenz zurückzuführen (Fig. 54); leicht läßt sich feststellen, daß sich auf Felsboden zwischen *Fucus* Balaniden noch in großer Anzahl ansiedeln, aber hier nicht heranwachsen. Sobald durch irgendwelche Faktoren, besonders durch Lichtmangel in Spalten oder Höhlen die Pflanzen den Raum freigeben, schließt sich der Poriferen-Aszidiengürtel wieder mit dem Muschel oder Balanidengürtel zu einer kontinuierlichen tierischen Besiedlung zusammen.

Übrigens sei hervorgehoben, daß mit den genannten Zonen nicht die ganze Fauna wechselt. Auch in der Hartbodenfauna gibt es zahlreiche eurybathe Arten, die vom Eulitoral bis in große Tiefen vorkommen. Das zeigt ein Blick in die Angaben über Tiefenvorkommen bei den einzelnen Tiergruppen.

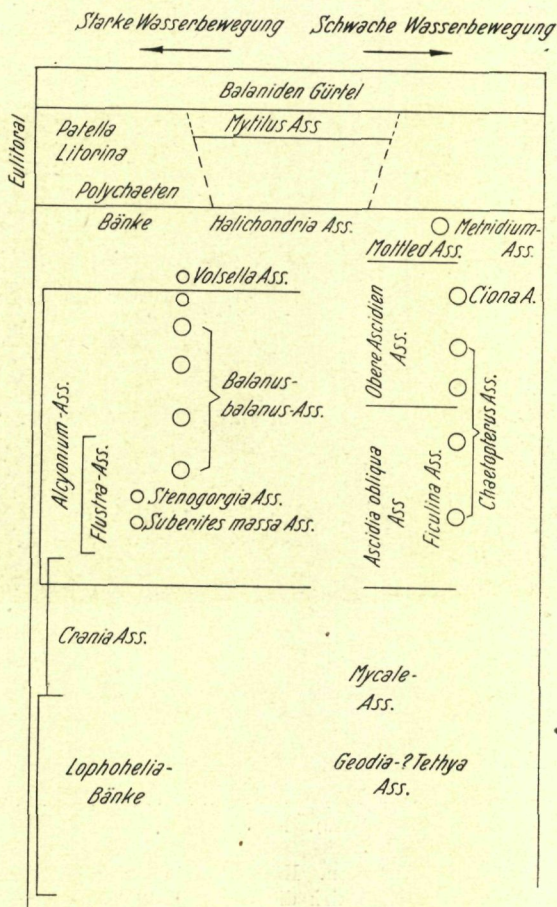


Fig. 55. Die wichtigsten Assoziationen bzw. Zonen der Felsbodgebiete in ihrer Tiefenverteilung diagrammatisch dargestellt, vorwiegend unter Benutzung der Angaben von GISLEN. Die runden Kreise geben nur fleckenartig auftretende Bestände an.

I. Die Tiefenzone

1. *Lophohelia*-Coenose. Die *Lophohelia*-Coenose bildet die nordischen Korallenbänke, die sich in größerer Tiefe von der atlantischen Küste Europas über die Tiefengebiete nördlich von England bis an die norwegische Küste erstrecken (Fig. 61). Sie lebt hier meist in Tiefen

von 200—600 m, in isolierten Fundplätzen an den Koster-Inseln (Westküste Schwedens) steigt *Lophohelia* bis 86 m, im Beitstad-Fjord sogar bis 60 m Tiefe empor. Nach den Untersuchungen von BROCH (1922) im Trondhjemsfjord besiedeln hier die Korallen Felsen, die von starken Strömungen bestrichen werden, tiefenwärts dringen sie bis zur unteren Grenze des wärmeren atlantischen Wassers vor (Temperatur 6,6°, Salzgehalt 34,5). An anderen Stellen dringt *Lophohelia* bis über 2000 m Tiefe vor (vergl. Pax. III e).



Fig. 56. Aststücke der beiden Korallen *Lophohelia prolifera* (links) und *Amphihelia ramea* (rechts) in etwa natürlicher Größe. — Aus Pax 1936.

Für die *Lophohelia*-Coenose sind die beiden Steinkorallen *Lophohelia prolifera* und *Amphihelia oculata* charakteristisch, beides grobsparrige verästelte Formen mit elfenbeinfarbenen bis hellorangenen Polypen (Fig. 56), die ein dichtes Zweiggewirr bilden (einzeln stehende *Lophohelia* bilden halbkugelige Kissen). Einen wichtigen Bestandteil dieser Korallenbänke bilden Oktokorallen, vor allem Gorgonarien. „Prachtvolle, bis zu 2 m hohe *Paragorgia arborea* (Linné) überwuchern die Bänke und überschütten sie mit leuchtenden gelblichweißen Polypen auf dunkelziegelrotem Grunde oder mit blutroten Polypen auf rötlich-weißen Zweigen wie mit einem sommerlichen Blumenflor; rosa gefärbte bis zu 2 Fuß hohe Sträucher von *Primnoa resedaeformis* Gunnerus und kopfgroße *Anthothela grandiflora* M. Sars und orangengelbe stattliche Fächer von *Paramuricea placomus* (Linné) fördert jeder gelungene Schleppnetz-zug neben den Steinkorallen zutage (BROCH 1922“ (vergl. Fig. 57—60). Auch die durch ihre umfangreicheren Kalkskelette korallenähnlichen Hydroidpolypen (Stylasteriden) fehlen nicht (*Stylaster gemmascens* und *St. norvegicus*). Dieses bis zu 2 m hohe Korallengesträuch bietet natürlich

zahlreichen anderen Tieren eine Lebensstätte. Zahlreiche sessile bzw. hemisessile besiedeln die Korallenbezirke; unter diesen sind die Aktinien *Milne-Edwardsia loveni* und *Ptychodactis patula*, die Krustenanemonen *Epizoanthus norvegicus*, der Cirripedier *Scalpellum stroemii* bemerkenswert. „Eigentümlich ist das häufige Vorkommen gewisser Hydroiden, unter denen sich im Trondjemsfjord merkwürdigerweise ark-



Fig. 57.
Größeres Aststück der
Gorgonarie *Paragorgia arborea*.
Nach KÜKENTHAL aus PAX 1936.



Fig. 58.
Die Gorgonarie
Primnoa resedaeformis.
Nach KÜKENTHAL aus PAX 1936.

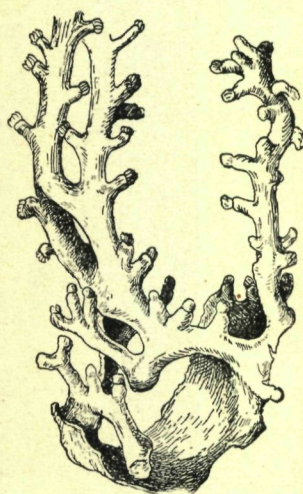


Fig. 59.
Die Gorgonarie *Anthothela grandiflora*; Basis mit abgehenden
Stämmen in $\frac{1}{2}$ nat. Gr.
Nach KÜKENTHAL aus PAX 1936.

tische Arten wie das fächerförmige *Stegopoma plicatile* (M. Sars) und die prachtvolle blumenähnliche *Tubularia regalis* Boeck unmittelbar neben südlichen Formen wie *Tubularia indivisa* L. und die schön gefiederte *Sertularella Gayi* Lamouroux stellen.“ (Broch 1922). An Muscheln leben hier besonders *Lima excavata*, *Bathyrca pectunculoides*, *Chlamys vitreus* u. a., sowie lokal die Brachiopoden *Crania anomala*, *Waldheimia cranium* und *Terebratulina caput-serpentis*. Unter den vagilen Tieren, die zwischen den Korallen leben, sind einige Schlangensterne bemerkenswert, besonders das Medusenhaupt *Gorgonocephalus caputmedusae*, ferner *Ophiactis abyssicola* und *Amphiura borealis*. Nicht wenige charakteristische Bewohner dieser Region stellen die Krebse, z. B. die Decapoden *Galathodes tridentatus* und *Munidopsis serricornis*, die Amphipoden *Amphilochus manudens*, *A. tenuimanus*, *Neopleustes pulchellus*, *Stenopleustes malmgreni*, *Epimeria cornigera*

u. a., sowie einige Arten der merkwürdigen Isopodenfamilie der Arc-turidae. Daneben leben in diesem Gebiet zahlreiche mehr euryoeke Arten, z. B. *Pandalus borealis*, Paguriden, *Lithodes maja* u. a. Natürlich finden sich hier auch zahlreiche Polychaeten, BROCH 1922 hob die schneeweiße *Harmothoe oculinarum*, die violette *H. violacea* und die große schillernde *Leodice Gunneri*, die oft in verlassenen Chaetop-

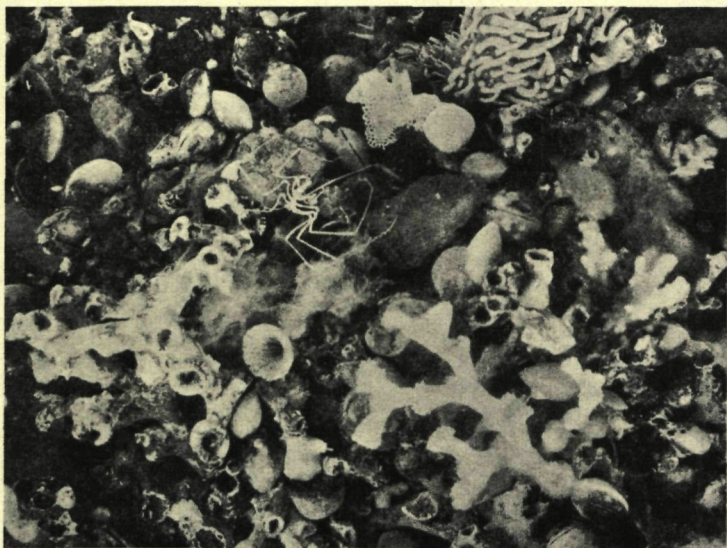


Fig. 60. Felsbodenbesiedlung aus der *Valdheimia*-Assoziation (vorwiegend), etwas vermengt mit der *Lophohelia*-Assoziation. Fang von den Koster-Inseln, 86 m Tiefe. Mit dem Brachiopoden *Valdheimia cranium*, der Koralle *Lophohelia prolifera* (unten rechts), den Schwämmen *Polymastia mamillaris*, *Axinella rugosa*, *Reniera cinerea*, *Mycale lingua*, dem Bryozoon *Heteropora beaniana* (oben, etwas rechts), dem Pantopoden *Nymphon spec.*, der Aszidie *Polycarpa pomaria*. — Nach GISLEN 1930.

terus-Röhren wohnt, hervor. Von Polycladen lebt *Acerotisa typhlus* auf diesen Korallen.

Infolge der Niveaushiftungen, die in jüngster Zeit Skandinavien betroffen haben, finden sich an manchen Stellen abgestorbene Korallenbänke, z. T. in flachen Gebieten. Interessanterweise beherbergen diese hohen Korallenriffe noch mehrere charakteristische Arten der Coenose, z. B. die Aktinie *Milne-Edwardsia loveni*, sowie Muscheln und Brachiopoden.

Über die weiteren Coenosen der tiefen Hartböden wissen wir wenig. An nicht der Strömung exponierten Stellen treten nach BROCH Poriferen in den Vordergrund, regional beherrschen Brachiopoden (*Waldheimia*) das Bild (Fig. 60). Die regionale Verteilung der Korallenbänke an den europäischen Küsten zeigt Fig. 61.

II. Die Poriferen-Ascidien-Zone (Mittelzone)

Die Hartböden oberhalb der Tiefenzone bis zur Grenze des Sublitorals, ja, an günstigen Stellen bis in die untere Grenzzone des Eulitorals, sind in dichter Masse von sessilen Tieren besiedelt. Die massigen Großformen



Fig. 61. Verbreitung der *Lophohelia*-Korallenbänke an der europäischen Küste.
Nach PRATJE, etwas abgeändert.

der Tiefenschichten treten zurück (die ästige massive Bryozoe *Hornera* dringt in dieses Gebiet nach oben bis zirka 50 m Tiefe ein), dafür treten massige und krustenförmige Wuchsformen oder verästelte mittelgroße Formen ohne massige Skelette in den Vordergrund. In dieser Zone sind die meisten Gruppen sessiler Tiere in großer Artenzahl vorhanden, doch bestimmen Poriferen und Ascidien am meisten den Charakter des Gebietes.

Nach GISLENS Untersuchungen ist eine Gliederung dieses Gebietes in die auf Fig. 55 angeführten „Assoziationen“ durchführbar. Der Artenbestand dieser Assoziationen ist aber in einem sehr hohen Prozentsatz identisch, sie sind also nur wenig durch Charakterarten oder

Differentialarten abgrenzbar, was die meisten dieser Assoziationen kennzeichnet, ist vielmehr das Massenaufreten einzelner der Arten.

1. Crania-Assoziation. Offenbar in 20—70 m? Tiefe mit Wasserbewegung verbreitet. GISLEN gibt eine Liste von einer Stelle des Gullmarfjords (33,6 m Tiefe): Sessile und hemisessile Tiere: Poriferae: *Chalina arbuscula*, Hydroiden: *Bougainvillea ramosa*, *Plumularia pinnata*, die Becherkoralle *Caryophyllia smithii*, Polychaeten: *Chaetopterus norvegicus*, *Placostegus tridentatus*, *Sabella penicillus*, *Serpula vermicularis*, Cirripedier: *Balanus balanus*, *Scalpellum scalpellum*, Bryozoen: *Flustra securifrons*, Brachiopoden: *Crania anomala*, *Terebratulina caput-serpentis*, Muscheln: *Chlamys (Pecten) incomparabilis*, *Saxicava rugosa*, Echinodermen: *Antedon petasus*, *Cucumaria lactea*, Ascidien: *Ascidia mentula*, *Pyura tessellata*. — Vagile Tiere: Schnecken *Buccinum undatum*, *Nassa incrassata*, *Emarginula fissura*, ferner *Chiton spec.*, Echinodermen: *Asterias rubens*, *Echinus esculentus*, *Psammechinus miliaris*, Crustaceen: *Galathea nexa*.

Alle genannten Arten kommen auch in anderen Coenosen der Poriferen-Ascidien-Zone vor, besonders in der oberen Ascidien-, der *Ascidia obliqua*-, der *Chaetopterus*-Coenose, z. T. in quantitativ beträchtlicher Zahl, selbst *Crania anomala* tritt in der *Ascidia-obliqua*- und der *Alcyonium*-Coenose häufig auf.

An Steinen von einer anderen Stelle (Smedjan) waren faunistische Abweichungen von dem oben angegebenen Crania-Bestand vorhanden. Hier war der Hydroid *Diphasia abietina* häufig, der vielleicht in tieferen Regionen hervortritt, sowie die Foraminifere *Gypsina inhaerens*, ferner *Anomia ephippium*, die Bryozoen *Diastopora obelia*, *Escharella immersa*, *Lichenopora hispida*, *Tubulipora dilatatus* u. a.

2. Flustra-Assoziation. 22,5—29,1 m. An exponierten Orten, hauptsächlich an den äußeren Inseln. Sehr häufig: *Ascidia virginea*, *Asterias glacialis*, *A. rubens*, *Balanus balanus*, *Cucumaria lactea*, *Flustra foliacea*, *Nassa incrassata*, *Ophiura albida*, *Psammechinus miliaris*. — Häufig: *Alcyonium digitatum*, *Ascidia aspersa*, *Asterias mülleri*, *Caryophyllia smithii*, *Echinus esculentus*, *Gibbula cineraria*, *Henricia sanguinolenta*, *Ophiothrix fragilis*, *Saxicava rugosa*.

3. Mycale-Assoziation. In den tieferen Regionen dieser Zone in Stillwassergebieten dominieren Schwämme; diese Gebiete werden der Mycale-Geodia- (Fig. 62) und Tethya-Assoziation zugerechnet. Genauere Angaben bringt GISLEN über die Mycale-Association. In 50 bis 75 m Tiefe; die Ascidien, die in den flacheren Gebieten der Assoziation häufig sind, fehlen an der tiefsten Stelle. Sehr häufig und stets vertreten: **Axinella rugosa*¹⁾, *Dendrodia grossularia*, **Mycale lingua*, *Sabella penicillus*. — Häufig: *Ascidia mentula*, *A. obliqua*, *Boltenia echinata*, *Cabera ellisii*, *Crania anomala*, **Disporella hispida*, **Didemnum albidum*, **Polymastia spinularia*, *Reniera cinerea*, **Smittina reticulata*, **Spirontocaris polaris*, *Styela coriacea*, *Terebratulina caput serpentis*. — Unter den spärlich vertretenen Arten waren spezifisch: *Chondractinia digitata*, *Halecium halecinum*, *Jophon spec.*, *Myxilla*

¹⁾ Das * kennzeichnet die spezifische Arten.

peachi, *Polymastia mamillaris*, *Sabellaria spinulosa*, *Sycon ciliatum*, *Tentorium semisuberites*, *Trididemnum tenerum* (lokal häufig), *Ute glabra*, *Verruca strömia* (häufig?), *Eunice pennata*.

4. *Ficulina*-Assoziation. 16,2—24,6 (—75) m Tiefe, in trübem Wasser. Sehr häufig: (*)*Ficulina montalbidus*, **F. sp.*, (*)*Inflatella crustacea*, *Ophiura albida*, *O. robusta*, *Terebellides strömii*. — Häufig: *Echinus esculentus* (kleine Exempl.), **Flabelligera affinis*,

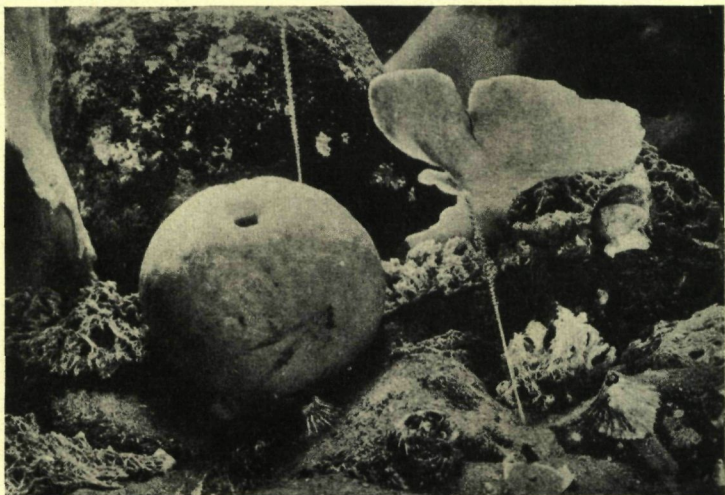


Fig. 62. Felsbodenbesiedlung in der *Geodia*-Assoziation; von einem Fang bei den Kosterinseln aus ca. 100 m Tiefe; mit den großen Schwämmen *Geodia barretti* (Mitte links) und *Phakellia cf. ventilabrum* (Mitte rechts oben), dem Aggregate bildenden sedimentären Polychaeten *Filigrana implexa* (besonders unten links), dem Balaniden *Balanus balan* und der Schnecke *Buccinum undatum*. In Weichbodeneinsprengungen die rutenförmige Seefeder *Virgularia mirabilis*. — Nach GISLEN 1930.

**Myriochele heeri*, *Ophiopholis aculeata* (kleine Exempl.), *Reniera cinerea*.

Unter den spärlich vertretenen Arten waren ganz oder fast spezifisch: *Aporrhais pes pelecani*, *Euchone papillosa*, *Nephthys spec.*, *Pectinaria auricoma*, alle Arten treten jedoch an anderen Orten in anderen Assoziationen auf (Weichböden!), sind also nicht Differential-Arten der Assoziation.

5. *Chaetopterus*-Assoziation. 21,3—27,6 m tief. Nur in den inneren Fjordteilen, bisweilen vermischt mit der *Asc. obliqua*-Assoziation, offenbar reich an spezifischen Arten; an anderen Stellen tiefer herabsteigend. — Sehr häufig: *Anomia patelliformis*, *Ascidia obliqua*, *Balanus balan*, *Chaetopterus norvegicus*, *Crania anomala*, *Hydroides norvegica*, *Lepidonotus squamatus*, (*)*Protanthea simplex*, (*)*Pyura tessellata*, *Serpula vermicularis*, *Terebratulina caput serpentis*. — Häufig: *Alcyonium digitatum*, *Ascidia mentula*, *Ascidiella aspersa*, *Bougainvillea ramosa*, *Chiton sp.*, *Corella parallelogramma*,

Echinus esculentus, *Emarginula fissura*, *Pseudosuberites sulphureus*, *Sabella penicillus*, *Saxicava rugosa*, *Thelepus circinnatus*, *Volsella phaseolinus* (vereinzelte Exempl.). — Spezifisch waren ferner: *Calliostoma miliare*, *Cardium echinatum*, *Caridion gordonii*, *Defrancia linearis*, *Echinoclathria foliata*, *Eupagurus pubescens*, *Polymnia nebulosa*, *Dentalium entalis*, *Philine aperta*. Unter diesen spezifischen Arten gehören manche oekologisch den Weichböden an.



Fig. 63. Felsbesiedlung bei Hellebäck mit *Axinella rugosa*, *Ficulina montalbidus*, *Rentera cinerea*, *Terebratulina caput serpentis*, *Tragostia infundibuliformis*, *Polymastia mamillaris*, *P. spinularia*, *Dendrodoa grossularia* (links, von Hydroiden überwachsen), *Turritella communis*, *Lepidonotus squamatus*, *Verruca strömia*, *Eupagurus pubescens*. — Nach GISLEN 1930.

6. Alcyonium-Assoziation. Die obere Schicht der Poriferen-Ascidien-Zone wird nach den Untersuchungen von GISLEN an exponierten Stellen von der Alcyonium-Assoziation eingenommen. Sie lebt hier in Tiefen von 16—31,8 m. — Sehr häufig: *Alcyonium digitatum*, *Ascidia aspersa* (fehlt in den am meisten exponierten Stellen), *Asterias glacialis*, *A. mülleri*, *A. rubens*, *Balanus balanus* (wenige Exempl. an jeder Station), *Caryophyllia smithii*, *Chiton* sp., *Echinus esculentus*, *Flustra securifrons*, *Gibbula cineraria*, *Ophiura albida*, *Plumularia*, *Psammechinus miliaris*, *Saxicava rugosa*, *Scrupocellaria*. — Häufig: *Anapagurus chiroacanthus*, *Anomia patelliformis*, *Boltenia echinata*, *Ciona intestinalis* (kleine und vereinzelte Exempl.), *Crania anomala* (geringe Anzahl), *Emarginula fissura*, *Eurynome aspera*, *Idmonea serpens*, *Lepidonotus squamatus*, *Leucosolenia botryoides*, *Modiolaria marmorata*, *Nassa incrassata*, *Nereis pelagica*, *Ophiothrix fragilis*, *Pomatoceros triqueter*, *Sertularella*, *Styela rustica* (vereinzelte Exempl.), *Thelepus circinnatus*. Unter den weniger häufigen Arten

waren typisch: *Diphasia cf. tamarisca*, *Peltogaster paguri*, *Cardium norvegicum*. An Pflanzen sehr häufig: *Delesseria sanguinea*, *Lithothamnion*. Besonders charakteristisch für diese Assoziation ist nach GISLEN *Echinus esculentus*. An manchen Stellen kann der Schlangensterne *Ophiothrix fragilis* nahezu den Boden bedecken. Im Bereich der Alcyonium-Assoziation treten fleckenartig eingestreut vier weitere Assoziationen auf.

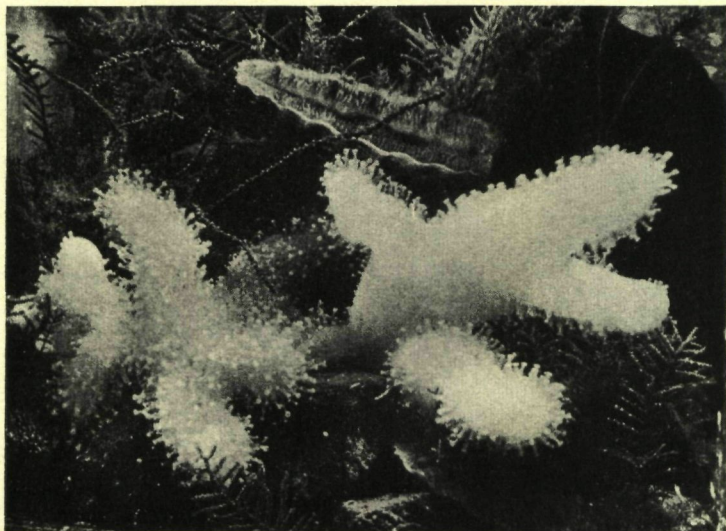


Fig. 64. Felsbodenbesiedlung aus der Stenogorgia-Assoziation. Mit den Octokorallen *Stenogorgia rosea* (oben links) und *Alcyonium digitatum* (Mitte), den Hydroidpolypen *Diphasia tamarisca* und *Nemertesia antennina* und der Muschel *Pecten maximus* (Aufsicht auf die Mantelspalte, Mitte oben). — Nach GISLEN 1930.

7. *Stenogorgia*-Assoziation (Fig. 64, 65). 24 m (bzw. ca. 30 m) in 3 Dredgezügen festgestellt). Nahe verwandt mit der vorigen Assoziation, vielleicht nur eine reiche Variante derselben. Konstant waren: *Alcyonium digitatum* (sehr reichlich), *Ascidia virginea*, *Bougainvillea ramosa*, *Caryophyllia smithii*, *Eupagurus bernhardus*, *Gypsina inhaerens*, *Porella stenei*, **Stenogorgia rosea*. — Ferner kamen vor: *Alcyonidium gelatinosum*, *Anapagurus chiroacanthus*, *Antedon petasus*, *Antennularia ramosa*, *Ascidia mentula*, *Ascidella aspersa*, *Asterias rubens*, *Balanus balanus*, *B. crenatus*, *Boltenia echinata*, *Buccinum undatum*, *Caberea ellisii*, **Calliostoma zizyphinus*, **Cellepora avicularis*, *Crania anomala*, **Ebalia cranchi*, *Echinus esculentus*, **Eupagurus cuanensis*, *Eurynome aspera*, *Ficulina ficus*, *Flustra securifrons*, *Hyas coarctatus*, *Inachus dorsettensis*, *Lafoea dumosa*, *Ophiura albida*, **Pecten maximus*, *Portunus pusillus*, *Psammechinus miliaris*, *Plumularia spec.*, *Retepora beaniana*, *Sertularella sp.*, *Terebratulina caput serpentis*, *Verruca strömia*. — An Pflanzen besonders *Delesseria sanguinea*.

8. *VolSELLA*-Assoziation. 15 (—15,6) m. Tritt im Gebiet nur spärlich auf, scheint Orte mit starker Strömung zu bevorzugen. Bei guter Entwicklung stehen die Muscheln dicht nebeneinander wie in der *Mytilus*-Assoziation. An Tieren waren vorhanden: *Anomia ephippium*, *Ascidia? obliqua*, *Ascidella aspersa*, *Asterias rubens*, *Balanus balan*, *Ciona intestinalis*, *Gibbula cineraria*, **Lepeta caeca*, *Lepidonotus squamatus*, **Mya truncata*, *Nereis pelagica*, **Pinnotheres*

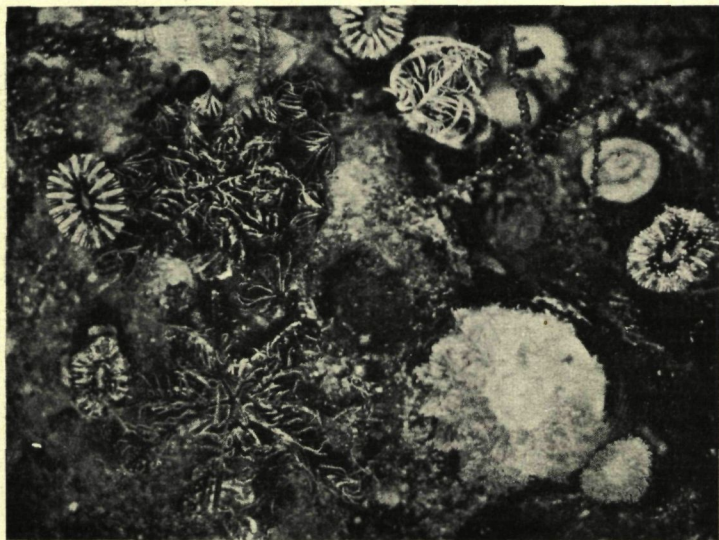


Fig. 65. Felsbodenbesiedlung der *Stenogorgia*-Assoziation (verarmtes Gebiet). Mit den Anthozoen *Stenogorgia rosea* (rechts oben), *Caryophyllia smithii*, *Metridium senile* (Aktinie, rechts unten), dem Crinoiden *Antedon petasus* und der Schnecke *Aporrhais pes pelecani* (oben). — Nach GISLEN 1930.

pisum, *Pomatoceros triqueter*, *Saxicava rugosa*, *Styela rustica*, *Stylarioides plumosa*, *Thelepus circinnatus*, *VolSELLA modiolus*. Natürlich ist das Auftreten des Muschelwächters (*Pinnotheres*) und von *Mya truncata* als „Charakterarten“ dieses Gebietes nur zufallsbedingt.

9. *Suberites massa*-Assoziation. Nur von 1 Station, 24,3 m Tiefe. Nahe verwandt mit der *Alcyonium*-Assoziation. An Tieren waren vorhanden: *Alcyonium digitatum*, *Ascidia mentula*, *A. virginea*, *Asterias mülleri*, *Buccinum undatum*, *Corella parallelogramma*, *Echinus esculentus*, *Flustra securifrons*, *Gibbula cineraria*, *Ophiopholis aculeata*, *Ophiothrix fragilis*, *Ophiura albida*, *Plumularia*, *Psamm-echinus miliaris*, *Suberites massa* (mit 333 g von insgesamt 600 g lebender Substanz). Algen, vereinzelt. (*Corallina*, *Delessaria*, *Lithothamnion*, *Polysiphonia*).

10. *Balanus balan*-Assoziation. 16,5—27,9 m. Nur an 2 Stellen festgestellt. An beiden waren vorhanden: *Alcyonium digitatum*, *Ascidella aspersa*, *Asterias rubens*, *Balanus balan*, *Saxicava*

rugosa; nur an einer Stelle traten auf: *Alcyonidium gelatinosum*, *Anapagurus chiroacanthus*, *Anomia ephippium*, *A. patelliformis*, *Ascidia mentula*, *A. obliqua*, *Asterias glacialis*, *A. mülleri*, *Boltenia echinata*, *Buccinum undatum*, *Chiton spec.*, *Corella parallelogramma*, *Crisia*, *Echinus esculentus*, *Euchone spec.*, *Eupagurus bernhardus*, *Lepidonotus squamatus*, *Metridium dianthus*, *Nereis pelagica*, *Ophiopholis aculeata*, *Ophiotrix fragilis*, *Plumularia pinnata*, *Psammechinus miliaris*, *Scrupocellaria*, *Serpula vermicularis*, *Sertularella*, *Smittina pallasiana*, *Styela rustica*, *Thelepus circinnatus*, *Urticina felina*.

In den geschützteren Teilen des oberen Bezirks der Poriferen-Ascidien-Zone sind die Ascidien-Assoziationen am stärksten entwickelt. Hierher gehören:

11. Obere Ascidien-Assoziation. 8,7—24 m (27,5 m) Tiefe. Kommt in zwei Modifikationen vor, einer äußeren (im Fjord) und einer inneren. Die äußere ist oft vermengt mit der Alcyonium-Assoziation, charakteristisch sind: *Ascidia mentula* und *Ascidella*, ferner *Ascidia virginea* als Gast aus der Alcyonium-Assoziation. Die innere geht z. T. in die Metridium-Assoziation über, sie ist durch *Styela rustica*, *Dendrodoa* und häufigeres Auftreten von *Corella* charakterisiert. Die obere Ascidien-Assoziation ist verbreitet, fehlt jedoch den innersten Buchten und den stark exponierten Felsflächen. Sie steigt in ihrer Tiefenlage von außen nach innen an, ihre obere Grenze liegt an der Mündung des Fjords und zwischen den Schären bei zirka 15—18,5 m, im inneren Teil des Fjords bei 9—7 m, die Zahlen für die untere Grenze lauten 24—28 m und 14—18 m. In der folgenden Liste bedeutet (a) vorwiegend in der äußeren Modifikation, (i) vorwiegend in der inneren. Sehr häufig: *Alcyonium digitatum* (a), *Ascidia mentula* (meist a), *Ascidella aspersa*, *Asterias rubens*, *Balanus balanoides* (meist a), *Chiton sp.*, *Corella parallelogramma* (hauptsächlich i), *Dendrodoa grossularia* (i), *Echinus esculentus* (a), *Lepidonotus squamatus*, *Metridium dianthus* (i), *Nereis pelagica* (hauptsächlich a), *Psammechinus miliaris* (hauptsächlich i), *Saxicava rugosa*, *Styela rustica* (hauptsächlich i), *Thelepus circinnatus*, *Tonicella marmorea* (i). Häufig: *Anomia patelliformis*, *Boltenia echinata*, *Cardium cf. fasciatum*, *Ciona intestinalis*, *Eupagurus bernhardus*, *Gibbula cineraria*, *G. tumida*, *Halichondria panicea* var. *bibula* (lokal), *Hyas araneus*, *Modiolaria marmorata*, *Mytilus edulis* (vereinzelt kleine Exempl.), *Ophiura albida* (wenige kleine Exempl.), *Plumularia pinnata*, *Scrupocellaria* (a), *Sertularella*, *Smittina pallasiana*, *Tubularia larynx*, *Volsella phaseolina*. — Unter den mehr vereinzelt auftretenden Arten waren spezifisch: *Archidoris tuberculata*, *Ascidia conchilega*, *Cottus bubalis*, *Echinocladia normani*, *Solaster papposus*, *Spirontocaris pusiola*, *Tegella unicornis*, *Acmæa testudinalis*, *Aeolis spec.*, *Amphitrite cirrata*, *Anaitides grönländica*, *Nereis dumerili*. Auch für diese Arten ist die Spezifität für diese Assoziation nur lokal, nicht allgemein gültig.

12. *Ascidia-obliqua*-Assoziation. 24—28,2 m Tiefe. Schließt sich nach unten an die vorige Assoziation an, untere Grenze der *Ascidia-obliqua*-Assoziation nicht genau bekannt, sie wird offenbar in 40—50 m Tiefe von der *Mycale*-Assoziation ersetzt. Sie ist auf

die inneren Teile des Fjords beschränkt, aus gleichen Tiefen von den Schären und der Skagerrak-Küste unbekannt, von den Kloster-Inseln jedoch in Menge von 25 m bis 200 m Tiefe. Die Assoziation ist also offenbar im Gullmarfjord ein Flachwasserrelikt einer Tiefwasser-Assoziation des Koster-Fjords. — Sehr häufig: *Ascidia mentula*, *A. obliqua*, *Ascidella aspersa* (in mäßiger Zahl), *Asterias rubens*, *Crania anomala* (mäß. Zahl), *Ophiothrix fragilis* (wenige Exempl.), *Saxicava rugosa*, *Styela rustica* (vereinzelte Exempl.), *Terebratulina caput serpentis* (dto.), *Thelepus circinnatus*. — Häufig: *Anomia patelliformis*, *Balanus balanus* (wenige Exempl.), *Boltenia echinata*, *Caryophyllia smithii*, *Chiton sp.*, *Emarginula fissura*, *Eurynome aspera*, *Lepidonotus squamatus*, *Modiolaria marmorata*, *Ophiopholis aculeata*, *Pecten septemradiatus*, *Sabella penicillus* (vereinzelte Exempl.), *Serpula vermicularis*, *Stylarioides plumosus* (vereinzelte Exempl.), *Velutina velutina*. Unter den weniger häufigen Arten waren für die Assoziation typisch: *Nereis zonata*, *Sycon coronatum*, *Amphiura filiformis* (!). Pflanzen fehlen fast vollkommen.

13. Ciona-Assoziation. 12,3—15,3 m Tiefe. Tritt in bewegtem Wasser fleckenartig innerhalb der oberen Ascidien-Assoziation auf. — Sehr häufig: *Ascidella aspersa*, *Asterias rubens*, *Balanus balanus*, *Ciona intestinalis*, *Nereis* (cf. *pelagica*), *Thelepus circinnatus*. — Häufig: *Anomia ephippium*, *A. patelliformis*, *Gibbula tumida*, *Styela rustica*. Keine spezifischen Bewohner.

14. Metridium-Assoziation. 3,3—20,4 m. Bevorzugt trübes Wasser und tritt daher besonders in den inneren Buchten auf und ersetzt hier etwa die obere Ascidien-Assoziation, tritt auch fleckenweise in der „mottled-Assoziation“ auf. — Sehr häufig: *Asterias rubens*, *Corella parallelogramma*, *Halichondria panicea*, *Metridium dianthus*, *Mytilus edulis*, *Psammechinus miliaris*, *Styela rustica*. — Häufig: *Ascidella aspersa*, *Chalina arbuscula*, *Chiton sp.*, *Harmothoe imbricata*, *Pomatoceros triqueter*, *Saxicava rugosa*, *Tonicella marmorea*. Pflanzen treten zurück, häufig sind noch: *Furcellaria fastigiata*, *Lithothamnion*, *Phyllophora*, *Polysiphonia elongata*, *Trailliella intricata*.

15. Mottled-Assoziation. Diese Übergangszone zwischen den vorwiegend pflanzlich und den vorwiegend durch Tiere besiedelten Felsböden sei hier kurz erwähnt: Sie schließt sich tiefenmäßig nach oben an die obere Ascidien-, die Metridium- und die Alcyonium-Assoziation an, sie selbst geht nach oben meist in die *Furcellaria*-Region über. Sie erstreckt sich in den äußeren Teilen etwa zwischen 9 bis 13,5 m als obere Grenze und 18—21 m als untere Grenze. In überhängenden Stellen kann sie auf den Bezirk von 3—6,3 m Tiefe verlagert werden. Neben zahlreichen Buschalgen werden als sehr häufig angegeben: *Ascidella aspersa*, *Asterias rubens*, *Nereis pelagica*, *Pomatoceros triqueter*, *Psammechinus miliaris*, *Styela rustica*, als häufig werden angeführt: *Chiton sp.*, *Crisia*, *Corella parallelogramma*, *Halichondria panicea*, *Litorina litorea*, *Membranipora membranacea*, *Metridium dianthus*, *Mytilus edulis*, *Ophiura albida*, *Plumularia* (lokale Modifikationen bildend), *Saxicava rugosa*, *Scrupocellaria*, *Smittina pallasiana*, *Spirorbis*, *Tonicella marmorea*. An typischen Arten werden noch an-

gegeben *Farrella* sp., *Gobius niger*, *Hippolyte* (*Virbius*) *varians*, auch hier hat diese „Spezifität“ im Vorkommen dieser Arten nur lokale, nicht allgemeine Bedeutung.

16. *Halichondria*-Coenose. Die *Halichondria*-Coenose gehört dem obersten Bezirk der Poriferen-Ascidien-Zone an; sie kann sich demgemäß nur an pflanzenfreien Stellen voll entwickeln, dringt dann aber z. T. in Gebiete vor, die gelegentlich trockenfallen. Die von GISLEN beschriebene *Halichondria*-Coenose des Gullmar-Fjords lebt in 1,2—5,4 m Tiefe in suspensionsreichem Wasser geschützter Stellen, sie enthält nur einen geringen Artenbestand. Es werden angegeben: Sehr häufig die sessilen Arten, der Schwamm *Halichondria panicea*, die Ascidie *Dendrodoa grossularia*, sowie das Bryozoon *Scrupocellaria*, ferner die verbreiteten Echinodermen *Asterias rubens* und *Psammechinus miliaris*. — Häufig sind *Amphithoe rubricata*, *Anomia patelliformis*, *Asciella aspersa*, *Corella parallelogramma*, *Harmothoe imbricata*, *Metridium dianthus*, *Metrocarpa leachi*, *Modiolaria* (*Musculus*) *marmorata*, *Mytilus edulis*, *Nereis pelagica*, *Saxicava rugosa*, *Tubularia larynx*. Der Artenbestand ist also sehr wenig charakteristisch. Daß in ähnlichen Regionen viel reichere Coenosen auftreten können, zeigen die Untersuchungen von KITCHING, MACAN und GILSON 1934 an der südenglischen Küste. Die Autoren fanden hier an senkrechten oder überhängenden Felsen unter der Springniedrigwasserlinie (0 bis zirka 8 m Tiefe) eine „*Distomus*-*Halichondria*-Assoziation“. Gegenüber den benachbarten Laminarienbeständen traten hier als Differentialarten auf die Poriferen *Leucosolenia coriacea*, *Leuconia nivea*, *L. gossei*, *Amphilectus fucorum*, *Myxilla rosacea*, *Anchinoe ficitia*, die Hydroiden *Myriothele cocksi*, *Dynamena pumila*, *Sertularia polyzonias*, *Sertularia operculata*, *Plumularia setacea*, *Aglaophenia pluma*, die Aktinie *Corynactis viridis*, die Cirripedier *Verruca stroemia*, *Balanus perforatus*, die Muschel *Kellia suborbicularis*, das Bryozoon *Schizoporella linearis*, die Ascidien *Distomus variolosus*, *Amaroucium punctum*, sowie mehrere Polychaeten und Amphipoden. Gemeinsam mit den Laminariengebieten waren u. a. die Poriferen *Sycon coronatum*, *Grantia compressa*, *Halichondria panicea*, die Bryozoen *Membranipora pilosa*, *Umbonula verrucosa*, *Schizoporella hyalina*, die Tunicate *Aplidium pallidum*, die Schlangensterne *Amphipholis squamata* und *Ophiothrix fragilis*. Quantitativ treten in erster Linie hervor: *Distomus variolosus*, *Aglaophenia pluma*, *Halichondria panicea*, *Balanus crenatus*, und der Amphipode *Parajassa pelagica*, in zweiter Linie *Grantia compressa*, *Sertularia operculata*, die Aktinie *Corynactis viridis*, die Polychaeten *Sabella pavonina*, *Platynereis dumerilis*, *Pomatosceros triqueter*, ferner die Assel *Janira maculosa*, die Amphipoden *Caprella tuberculata*, *Jassa spec.*, *Apherusa jurinei*, die Muscheln *Heteranomia squamata* und *Mytilus edulis*, die Ascidie *Diplosoma listerianum*. Im Helgoländer Gebiet besiedeln den Felsboden, besonders an nach unten gekehrten Flächen gleichfalls vorwiegend Schwämme und Ascidien, und zwar *Halichondria panicea*, *Halisarca*, *Sycon coronatum*, die durchsichtige Ascidie *Clavellina lepadiformis*, die rote *Sydnium turbinatum*, sowie die Krustenascidien *Didemnum helgolandicum* und

Botryllus. Viele dieser Arten reichen als Hypobiosen (unter Steinen) bis in den Gezeitengürtel. Hier auch zahlreiche Aktinien: *Urticina felina*, *Actinia equina*, *Sagartia anguicomma*, *S. troglodytes*, *Metridium*, an ihnen der Pantopode *Pycnogonum litorale*, ferner der Balanide *Verruca stroemia*, *Pomatoceros*, *Gibbula cineraria*.

Betrachtet man den oberen Bezirk einfach als Zone (etwa im Tiefenbereich von 0—30 oder 50 m), so lassen sich eine ganze Anzahl sessiler Tiere anführen, die diesen Bezirk als Hauptlebensraum haben: unter den Schwämmen etwa *Leucosolenia variabilis*, *Grantia compressa*, *Leucandra nivea*, *Spaniplon armaturum*, *Raspaila ramosa*, *Tethypora spinosa*, *Haliclona limbata*, *Halichondria albescens* (von der Ebbelinie abwärts bis 2 m!), *Hymeniacidon sanguinea* (briefl. Mitt. Prof. W. ARNDT), unter den Hydroiden *Eudendrium arbuscula*, *Laomedea loveni*, *L. flexuosa* (besonders Gezeitenzone), *Campanulina lacerata* u. a., unter den Tunicaten *Botryllus* u. ä. Näheres siehe bei den einzelnen Gruppen.

III. Das eulitorale Felsbodengebiet.

Ebenso wie das Sublitoral ist das felsige Eulitoral normalerweise von einer dichten Pflanzenschicht bedeckt (*Fucus*, *Ascophyllum* u. a.), die nur geringe Bodenflächen für tierische Besiedelung freiläßt. Wo diese Pflanzendecke fehlt, treten Balaniden, die Miesmuschel (*Mytilus*) und lokal koloniebildende Polychaeten (*Sabellaria*, *Fabricia*) bestandsbildend auf.

1. *Mytilus*-Assoziation. *Mytilus* zeigt seine stärkste Massenentwicklung nicht auf Felsboden, sondern in den auf Sand- und Schlickgebieten lagernden *Mytilus*bänken (vgl. S. 184) und an Pfählen. An Felsen tritt sie nesterweise in manchen Felsspalten auf oder bildet ein Band unterhalb des Balanidengürtels. GISLEN beschreibt vom Gullmarfjord ein solches *Mytilus*-Band in — 0,25 m bis + 0,4 m Tiefe (in sehr exponierten Felstümpeln bis + 2,5 m). Es bevorzugt hier mäßig exponierte Stellen. Sehr artenarm mit *Balanus balanoides*, *Litorina litorea*, *Metridium dianthus* (klein), *Nereis pelagica*. An anderen Stellen hier auch die Raubschnecke *Nucella lapillus*, die Miesmuscheln anbohrt, oft die Triclade *Procerodes littoralis*. Durch Eisgang wird die *Mytilus*zone zerstört.

2. *Polychaeten*zonen. Massige *Polychaeten*kolonien treten in verschiedenen Tiefenzonen auf (*Chaetopterus*!), doch ist im unteren Eulitoral lokal eine besondere Häufung derartiger *Polychaeten*massen zu beobachten. Es ist vor allem die Sandkoralle *Sabellaria alveolata*, z. T. auch *S. spinulosa*, die zwar vielfach unterhalb des Eulitorals vorkommt, an manchen Stellen auf große Strecken im Eulitoral bestandsbildend auftritt. Die *Sabellarien*klumpen enthalten in ihren Hohlräumen eine ziemlich reiche Fauna von *Polychaeten*, Amphipoden.

Die zweite *Polychaeten*art, die im Eulitoral formationsbildend auftritt, ist *Fabricia sabella*. Diese kleine, sandröhrenbauende Art ist an sich nicht koloniebildend und recht euryoek, bildet aber im Eulitoral durch Massensiedlung einen sandig-schlickigen Überzug auf Felsen (HAGMEIER 1930 c), der selbst wieder von *Turbellarien* der Larve der

Mücke *Clunio marinus*, Harpacticiden, Nematoden, sogar Amphipoden (*Pariambus typicus*) besiedelt wird.

3. Felsbodentiere des pflanzenbedeckten Eulitorals. Soweit Großtange das felsige Eulitoral besiedeln, können sie zwar, wie erwähnt, das Aufkommen eines dichten tierischen Bewuchses verhindern, doch bleibt zwischen den Ansatzstellen der Tangbüsche noch genügend Raum für die Ansiedlung tierischer Felsbewohner. Die Wirkung mancher Extremfaktoren des Eulitorals wird hier sogar durch die Tangdecke stark gemindert, z. B. Austrocknung, Sonneneinstrahlung, Temperaturschwankungen, z. T. auch Aussüßung. Dieses Gebiet wird besonders von Gastropoden besiedelt, z. B. *Litorina litorea*, *L. obtusata*, Napfschneckenarten (*Patella*), der Raubschnecke *Nucella lapillus*, der kleinen *Skeneopsis planorbis*, in tieferen Regionen Kreisel-schnecken (*Gibbula cineraria*, *G. umbilicalis*, *Calliostoma zizyphinus* u. a.). Hier siedeln auch mehrere Aktinien, besonders *Actinia equina*, ferner *Diadumene luciae*, *Anthopleura thallia*, *Bunodactis verrucosa* u. a., im unteren Eulitoral auch Eindringlinge aus tieferen Gebieten, so *Metridium dianthus*, *Urticina felina*, *Sagartia troglodytes*. Hydroidpolypen sind nur spärlich vorhanden (häufiger an den Tangen selbst, am verbreitetsten sind *Dynamena pumila*, *Clava squamata*, *Laomedea*-Arten), die Krebs *Carcinus maenas*, z. T. in Massen die Talitride *Hyale nilsoni*. Weitere vorwiegend die Algenbestände selbst besiedelnde Arten siehe S. 200. Die Empfindlichkeit gegen Trockenliegen und demgemäß die Höhenlage des Vorkommens ist bei den einzelnen Arten verschieden (vergl. Fig. 66), am unempfindlichsten ist in diesem Gebiet *Litorina litorea* und die *Patella*-Arten, die auch in diesem Eulitoral oekologisch am verbreitetsten sind.

Bedeutend reichhaltiger wird das untere Eulitoralgebiet, wenn es mit aufliegenden Felsblöcken bedeckt ist (Felswatt). Wie bereits S. 174 kurz erwähnt wurde, besiedeln dann die Unterseite der liegenden Steine zahlreiche sessile und hemisessile Tiere der Poriferen-Ascidien-Zone. Besonders Schwämme sind hier reichlich vorhanden (*Halichondria panicea*, *Leucosolenia botryoides*, *Sycon*, *Leucandra nivea*, *Oscarella lobularis*, *Halisarca dujardini*). Ascidien treten hier mehr zurück, relativ häufig noch *Didemnum helgolandicum* und *Sydnium tubinatum* bei Helgoland, ferner sind in diesem Gebiet stellenweise *Leptoclinum listerianum*, *Amaroucium proliferum* u. a. vorhanden; an weiteren sedentären Formen leben hier der Cirripedier *Verruca stroemia*, einzelne Hydroiden (auch *Tubularia*), *Pomatoceros*. Nicht wenige vagile Tiere besiedeln auch das Felswatt, das ja durch seine Restlachen von Seewasser größere Bezirke vor völliger Austrocknung schützt. Wir finden unter solchen Bedingungen noch Schlangensterne (besonders den viviparen *Amphipholis squamata*, auch *Ophiocomina nigra*), Seeigel (*Psammechinus miliaris*), nicht wenige Polychaeten, dekapode Krebse (*Galathea*-Arten, *Pilumnus*, *Cancer*), den nesterbauenden Amphipoden *Amphithoe rubricata* u. a. in diesem Teil der Gezeitenzone.

4. Die Balaniden-Zone. Eine charakteristische Formation der Meeresküsten ist das weiße Balanidenband, das nur mit geringen Unterbrechungen die obere Grenze des Eulitorals in Felsgebieten des

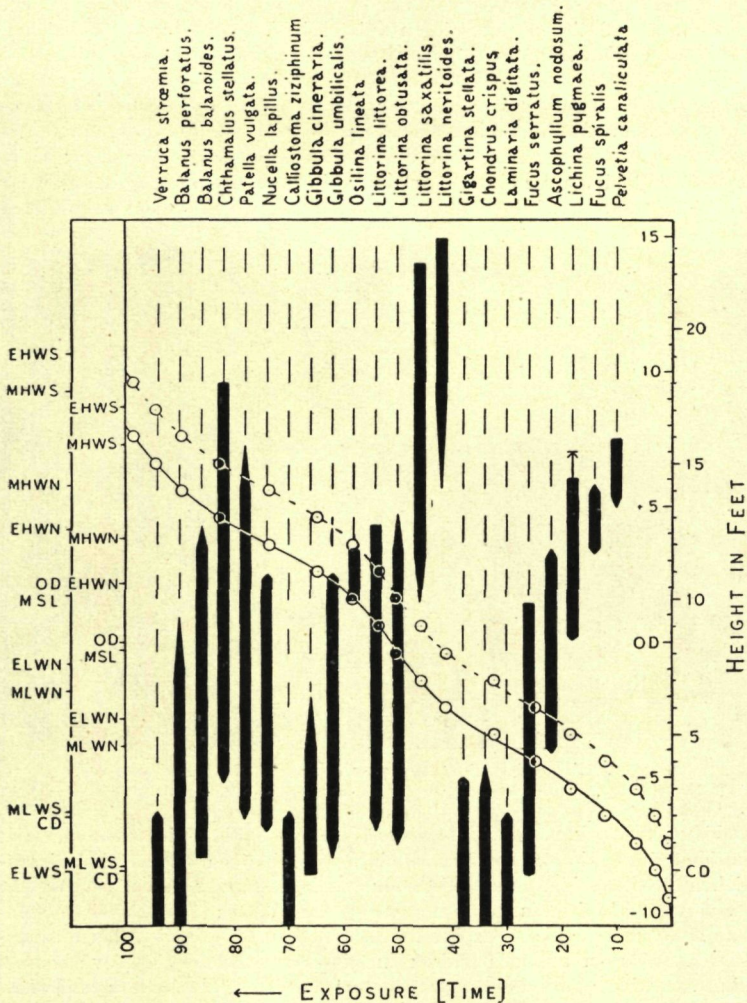


Fig. 66. Vertikalverteilung verschiedener Eulitoral-Organismen (Namen oben). Links: Angabe der Flutlage (E Extrem, M Mittel, HW Hochwasser, LW Niedrigwasser, S Springtiden, N Niptiden, CD O-Linie der Kartenangabe. Rechts: Höhenangabe. Unten: Trockenlage (Exposure) in %. Sie wird für die einzelnen Stellen durch die diagonale Linie angegeben; die etwas höher verlaufende unterbrochene Linie zeigt die Verhältnisse des Brandungsgebiets. Ebenso gibt links die äußere Vertikale die Verhältnisse des Brandungsgebiets an. — Nach COLMAN 1932.

Meeres so auffällig kennzeichnet. In Brandungsgebieten und in pflanzen- und mytilusfreien wird dieser weiße Strandgürtel breiter, an bewachsenen und ruhigen Stellen schmaler (Fig. 54). Die Balaniden siedeln in diesem Gebiet so dicht, daß oft Tier an Tier sitzt. Im Gebiet

sind es nur 3 Arten, die diesen Gürtel bilden. Allein im westlichen Teil tritt *Chthamalus stellatus* auf, der auch am höchsten siedelt und sogar die Grenze des mittleren Springtidenhochwassers erreicht; er dringt so in Regionen vor, die nur alle 14 Tage auf kurze Zeit überflutet werden. Am verbreitetsten ist in der Nordsee *Balanus balanoides* (Fig. 67), dessen Siedlungszone durchschnittlich etwas tiefer liegt; er ist in weiten Gebieten die einzige Art im eulitoral Balanidengürtel, in der westlichen Ostsee wird er selten, er wird hier in allen entsprechenden



Fig. 67. Felsgebiet mit *Litorina saxatilis* und *Balanus balanoides*. Helgoland, Westküste. — Nach ANKEL.

Gebieten durch *Balanus improvisus* ersetzt, der aber nicht nur den Balanidengürtel bildet, sondern auch an geeigneten Stellen im eigentlichen Meeresgebiet (auf Muscheln und Muschelschalen, sogar auf *Zostera*) verbreitet ist. Die untere Grenze dieses Gürtels wird offenbar durch die Konkurrenz bestimmt, die obere durch die Überflutungs-dauer. Was an anderen Tieren in diesem Balanidengürtel vorkommt, sind Nachbarn aus den angrenzenden Gebieten, besonders *Litorina*-Arten. GISLEN 1930 führt für seine *Balanus-balanoides*-Assoziation des Gullmarfjords auch häufig *Asterias rubens*, *Litorina saxatilis* (an geschützten Stellen *L. litorea* und *L. obtusata*), als vereinzelt *Anomia ephippium* und *Chalina arbuscula* an.

IV. Das Supralitoral des Felsbodens.

Das sich an die Balaniden-Zone anschließende Supralitoral ist arm an Arten, besonders wenn der Felsboden einheitlich und nur wenig spaltendurchsetzt ist. An echt marinen Tieren sind hier nur verbreitet die kleine vivipare *Litorina saxatilis* (Fig. 67), die hoch vordringende,

pelagische Eikapseln legende *Litorina neritoides* (im westlichen Teil) und die große amphibische Assel *Ligia oceanica*. Auch diese Arten bevorzugen bereits zerklüftetes Gebiet und ziehen sich bei Sonnenbestrahlung in Gesteinsspalten zurück. Massenhaft besiedelt an manchen Stellen diese (und z. T. tiefer liegenden Zonen) der Springschwanz *Anurida maritima*. An spalten- und geröllreichen Gebieten treten noch weitere Arthropoden hinzu, so daß das Gebiet den Charakter einer Landbiocoenose annimmt. Hier leben Tausendfüßer (*Scolioptanes maritimus*), Felsenspringer (*Machilis*, *Petrobia*), auch Käfer (*Aepus*), die Wanze *Aepophilus*. Besonders zahlreich sind hier die Milben, besonders wenn Flechtenbewuchs den Felsen bedeckt oder Felsgeröll vorhanden ist. HALBERT 1928 zählt von der Irischen Küste ca. 50 Milbenarten verschiedener Familien auf, die vorwiegend diese Region besiedeln und z. T. spezifische Meeresstrandbewohner sind. Mehrere von ihnen dringen ebenso wie andere Arthropoden in den eulitoralischen Bezirk ein, wenn in diesem durch Spaltenbildung oder Steinlagerung Luftbezirke während der Flut bleiben oder wenigstens die Überflutungsintensität herabgesetzt wird; einige Arten (*Cyrtodrolaelaps hirtus*, *Halolaelaps gabriusculus*, *Pachylaelaps littoralis*, *Phaulocylliba littoralis*) bevorzugen sogar das eulitorale Braunalgengebiet. Die Mehrzahl dieser Milben ist auch unter Steinen auf Sand oder Weichboden in entsprechender Höhenlage anzutreffen.

Die geographische Verteilung der Felsböden bedingt es, daß derartige regionale Verschiedenheiten, wie sie bei den Sand- und Weichboden-coenosen vorhanden sind, für Felsgebiete nicht vorhanden sind. Zwar ist das englische Felsgebiet durch eine Anzahl lusitanischer und das norwegische durch arktisch-boreale Arten ausgezeichnet; es fehlen aber die Brackwassermodalitäten der Biocoenosen, da im Gebiet der Beltsee und südlichen Ostsee für tierische Besiedlung geeignete Felsgebiete fehlen. Nur auf Bänken mit erratischen Blöcken siedeln hier unter dem dichten Algenbewuchs einzelne *Urticina felina*, *Metridium*, *Trachydermon cinereum*, *Acmaea testudinaria*, an Steinen des Strandes sind *Balanus*- und *Mytilus*siedlungen vorhanden, auf ihnen leben *Litorina litorea* und *L. saxatilis*, unter Steinen *Procerodes littoralis* und *Clava multicornis*, im supralitoralischen Steingeröll auch die Assel *Ligia oceanica* und der Machilide *Petrobia baltica*. Die Felsgebiete der mittleren und nördlichen Ostsee sind extrem arm an Felsbodentieren. Von marinen Arten dringen noch *Balanus balanoides* und *Mytilus edulis* in diese Gebiete vor, werden aber im nördlichen Bezirk durch Aussüßung und Vereisung behindert. Spezifische Brackwasser-Felstiere gibt es nicht, nur *Cordylophora caspia* und *Membranipora crustulenta* siedeln außer auf Pflanzen auch auf Hartböden. Vom Süßwasser dringen die Schnecke *Theodoxus fluviatilis* und z. T. Schwämme in dieses Gebiet vor.

Die sekundären Hartbodengebiete. Epifaunen.

Auf Hartteilen, besonders Molluskenschalen, kleinen Steinen und auf Kunstbauten (Molen, Pfählen, Bojen) können sich Tiere der Fels-

bodencoenosen über weite Sand- und Weichbödengebiete ausbreiten und hier echte „Epifaunen“ bilden. PETERSEN hat vermutet, daß z. B. die *Mytilus*-Epifauna zur *Macoma-baltica*-Community, die *Modiolus* (*VolSELLA*) Epifauna zur *Abra*- und *Venus*-Community, *Crania anomala* zur *Amphiura-chiajei*-Community gehöre. Diese Auffassung ist insofern richtig, als auch die Epifaunen ebenso wie die darunter liegenden Bodenbiocoenosen mit der Tiefenlage ihre Zusammensetzung ändern und ferner von dem Sinkstoffgehalt des Wassers und der Wasserbewegung abhängig sind. Im großen und ganzen sind die Epifaunen Assoziationsfragmente der unter gleichen Bedingungen lebenden Felsbodencoenosen, doch ist die Auswahl der Arten keine zufällige, und nicht wenige Arten erlangen sogar in der Epifauna eine größere Verbreitung und Häufigkeit als in den zugehörigen Felsgebieten (*Mytilus*, *Ostrea*, *Alcyonidium gelatinosum* u. a.). Die Besiedlungsmöglichkeit der sekundären Hartbodengebiete wird vorwiegend durch ihre Unbeständigkeit geregelt. Einzelne Steine in Sandgebieten, tote Muschelschalen auf Weichböden werden nur eine beschränkte Zeit zur Besiedlung freiliegen; auf ihnen werden also vorwiegend solche Arten siedeln, deren Larven im Wasser weit verbreitet sind und schnell heranwachsen können. In diesem Sinne sind die Tierbestände auf Schalen und kleinen Steinen Initialphasen, die auf festen Felsgebieten bald von anderen Tierformen verdrängt werden. Es überwiegen hier Balaniden, Serpuliden (*Pomatoceros*), Hydroiden, Schwämme, Bryozoen.

Die Epifauna ist nur an wenigen Stellen gründlicher untersucht worden. Im Gebiet der Nordsee und der Norwegischen Rinne ist für die tiefen Weichbodengebiete nach BROCH der Hydroidpolyp *Perigonimus abyssi* charakteristisch (als Epizoon?); tiefste Teile des Kattgats enthalten auf hartem Boden mit Steinen nach PETERSEN 1914 den Brachiopoden *Crania anomala* und den Cirripedier *Scalpellum*, also Ableger der Besiedlung tiefer Felsregionen. Das Nordseegebiet enthält in den tieferen (80–150 m) Regionen des Nordteils auf schalenbedecktem Sandboden „Hydroidenwälder“ als Epifauna, die besonders aus *Thujaria thuja* (Fig. 68), *Abietinaria abietina*, *Nigellastrum fallax*, *Hydrallmannia falcata*, *Grammaria abietina*, *Sertularella tricuspidata*, *Campanularia volubilis* bestehen. Lokal treten auch hier die Mytilide *VolSELLA* und *Alcyonium*, die Polychaeten *Chaetopterus*, *Filigrana implexa* auf. Auf den Mittel- und Südgebieten der Nordsee bildet in mittleren Tiefen (—80 m) auf steinigen Sandböden oft eine Fauna buschförmiger Bryozoen ausgedehnte Bestände (z. B. Doggerbank, Große Fischerbank), die vorwiegend aus *Flustra securifrons*, *F. foliacea* und *Alcyonidium gelatinosum* bestehen. Die beiden letzten Arten treten ja häufig im Spülsaum der Nordsee auf. Weitere Busch-Bryozoen der Epifauna dieses Gebietes sind *Carbacea carbacea*, *Gemellaria loricata*, *Scrupocellaria scruposa*, *Bicellariella ciliata*, *Bugula* u. a. Oft siedelt sich dabei eine Bryozoenart auf der anderen oder auf Hydroidpolyphen an. Auch in diesem Gebiet fehlen Hydroiden nicht (*Hydrallmannia falcata*, *Laomedea longissima*, *Campanularia verticillata*, *Plumularia pinnata*, *Lafaea dumosa*, *Thujaria thuja*, *Hydractinia echinata*). Schalen und Steine sind dicht bedeckt mit den weißen Röhren des Polychaeten

Pomatoceros triqueter und *Balanus*-Arten (*B. balanus* und *B. crenatus*) und krustenartigen Bryozoen. Auf Gebieten mit suspensionsreichem Bodenwasser bilden oft Schwämme die charakteristischen Arten der Epifauna, z. B. *Halichondria panicea*, *Ficulina* (*Suberites*) *ficus* und unter

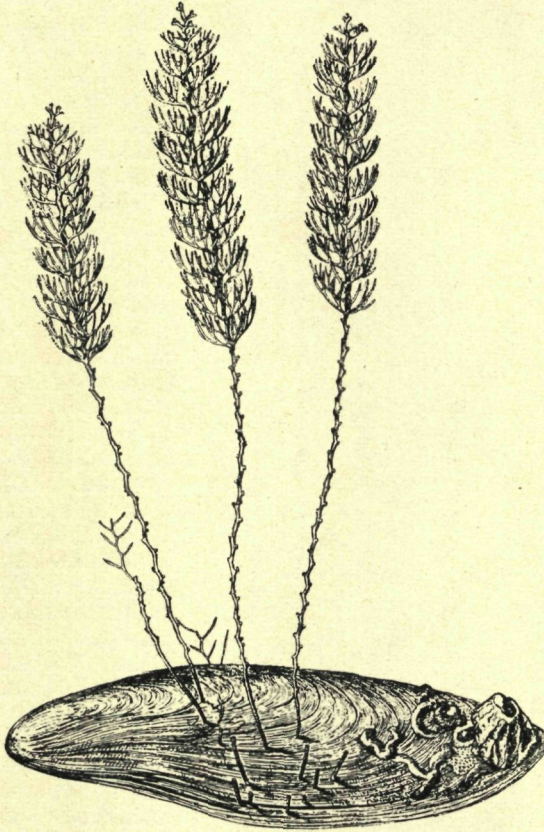


Fig. 68. Mytilus-Schale mit Bewuchs von Hydroiden (*Thujaria thuja*), Serpuliden, Balaniden, Bryozoen. — Nach HINCKS aus MURRAY 1912.

den Anthozoen überzieht an solchen Stellen vor allem *Metridium senile* oft alle größeren Festkörper. *Alcyonium* beginnt hier oft sein Wachstum an den Röhren des Polychaeten *Sabella pavonia*. Ascidien treten nur vereinzelt als Epifauna auf, doch z. T. lokal gehäuft (*Ascidiella aspersa* verbreitet, *Ciona intestinalis*, die kugelförmige kartoffelähnliche Synascidie *Synoeicum pulmonaria*). Nicht nur sessile Tiere bilden derartige Epifaunen. Abgesehen von den die Bryozoen und Hydroiden besiedelnden Krebsen, Opisthobranchiern und Polychaeten treten auch echte vagile Tiere des Felsgebietes auf Schalen oder kleinen

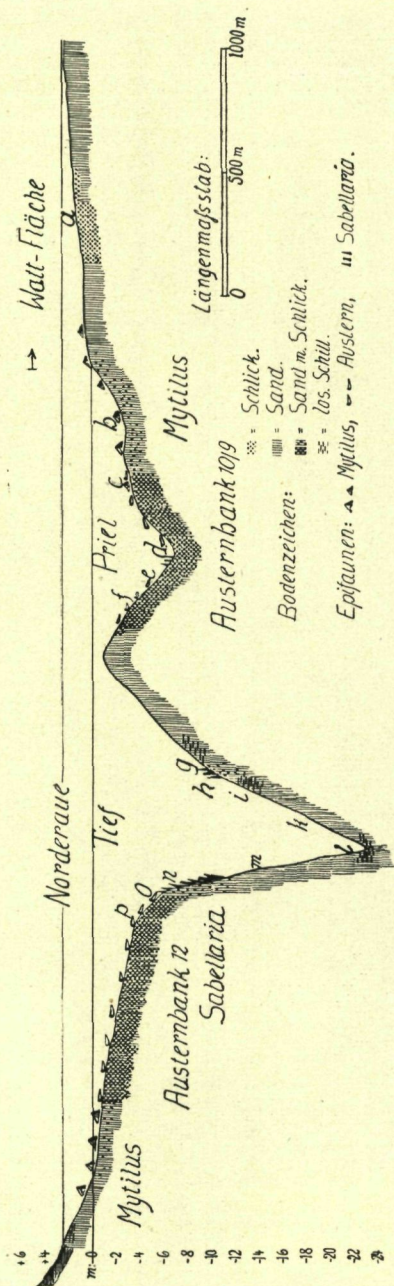


Fig. 69. Verteilung von Bodenart und bestandbildenden Epifaunen im Gebiet von Watt, Tief und Priel im Gebiet des deutschen Wattenmeeres (südlich Föhr). Nach HAGMEIER & KÄNDLER.

Steinen auf, besonders Placophoren (*Lepidopleurus asellus* u. a.) sowie im Strandgebiet Patellen.

In flachen Gebieten treten drei besondere Epifaunengebiete auf, die auch bereits eingehender studiert sind, die Austernbänke, Sabellarienriffe und Mytilusbänke (Fig. 69).

Die Austernbänke sind zunächst durch die Auster (*Ostrea edulis*) charakterisiert. Sie bildet keine „Bänke“, da die Muscheln locker verteilt auf Festkörpern sich ansiedeln. Neben den mit der linken Schallenseite festgewachsenen Austern sind die Gebiete mit leeren Austerschalen bedeckt, die durch ihre Größe einer reichen Epifauna Siedlungsmöglichkeiten bieten. Die Austernbänke liegen in erster Linie auf festem, nicht leicht veränderlichem Sandgrund, der mit Schlick gemischt ist und von einer Strömung getroffen wird (vergl. HAGMEIER und KÄNDLER 1927). Sie können lokal bis ins Eulitoral (über Springniedrigwasserlinie) reichen, sind aber in den Flachgebieten durch tiefe Temperaturen und Mytilusüberwachsung bedroht. Die Schalen beherbergen eine reiche endolithische Fauna vom Bohrschwamm (*Clione*), dem Polychaeten *Polydora ciliata* und *Dodecaceria concharum*, seltener *Phoronis gracilis*, die die Schalen rasch durchlöchern. Die

Schalen enthalten zunächst einen Niederbewuchs mit sessilen Tieren, an dem sich vorwiegend die Seepocke *Balanus crenatus*, der Röhrenwurm *Pomatoceros triqueter*, ferner die Muschel *Anomia ephippium*, krustenartige Bryozoen (*Membranipora reticulum* u. a.) beteiligen. Zahlreicher ist der höhere Bewuchs, der von Bryozoen (*Alcyonidium gelatinosum*!), zahlreichen Hydrozoen (besonders *Sertularia argentea*, *Hydrallmania falcata*, *Tubularia indivisa*, *Eudendrium rameum*, *E. insigne*, *E. ramosum*, *Laomedea geniculata*, *Halecium halecinum*, *Hydractinia echinata*), dem Schwamm *Halichondria panicea* und *Alcyonium digitatum* gebildet wird. An Aktinien sind *Urticina felina*, *Metridium senile* und *Actinothoe anguicomma* vorherrschend, stellenweise wurden die Austern auch von Miesmuscheln und (seltener) von *Volsella (Modiola) modiolus* besiedelt. Im Limfjord tritt die Ascidie *Ascidella aspersa* als Austernbewuchs auf. Alle die genannten Arten sind nicht spezifische Austernbankbewohner, sondern treten überall auf Schalen oder Festkörpern unter gleichen oekologischen Verhältnissen auf. Die dichte Lage der Austernschalen bedingt aber eine lokale Häufung der Arten im Gebiet der Austernschalen.

An vagilen Arten sind vor allem *Lepidonotus squamatus*, *Gattyana cirrosa*, *Trachydermon cinereum* auf Austernschalen und anderen Schalen des Flachwassers verbreitet.

Des weiteren bedingt die Anhäufung von Organismen an den Bänken eine Anhäufung carnivorer oder omnivorer Tiere und solcher Arten, denen der Bewuchs und die Schalen geeignete Unterschlupfmöglichkeiten bieten. So sind der Austernschädling *Asterias rubens*, die Schnecke *Buccinum undatum*, der Seeigel *Psammechinus miliaris*, mehrere Krebse (*Eupagurus bernhardus*, *Hyas aranea*, *Portunus hol-satus*, *Carcinus maenas*), die Fische *Centronotus gunellus*, *Agonus cataphractus*, *Cottus scorpius*, *Zoarces viviparus* hier verbreitet. Auch alle diese Arten sind euryoek und nicht Charakterarten des Gebietes. Eng an die Auster gebunden ist jedoch die sessile strudelnde Schnecke *Crepidula fornicata*, die erst kürzlich aus Amerika eingeschleppt ist und durch Nahrungskonkurrenz die Austern schädigt. Bei dichter Lagerung toter Schalen entsteht ein Biotop, in dem Vertreter der auf S. 159 erwähnten Schalensandfauna auftreten. Da die Austernbänke unter verschiedenen oekologischen Verhältnissen gedeihen, zeigt auch ihre Epifauna lokale Verschiedenheiten. HAGMEIER u. KÄNDLER geben im schleswig-holsteinischen Wattenmeer für die in den meerwärts in Stromrinnen gelegenen „Strombänke“ als Leitformen *Alcyonium*, *Volsella modiolus*, *Anomia*, *Echinus esculentus*, *Hydrallmania falcata*, *Pomatoceros triqueter*, für die weiter landwärts und flacher gelegenen „Wattenbänke“ *Alcyonidium gelatinosum*, für die im inneren Wattenmeer gelegenen „Binnenbänke“ *Halichondria panicea*, *Sertularia cypressina* f. *argentea*, *Eudendrium rameum* an.

Die Sandkorallenriffe werden als Epifauna von *Sabellaria spinulosa* und *S. alveolata* gebildet (an den deutschen Küsten vorwiegend *S. spinulosa*). Die Tiere bevorzugen gleichfalls festen Sand und kommen von zirka 20 m Tiefe bis an die Niedrigwasserlinie vor. Die

Würmer beginnen ihre Siedlung auf festen Teilen, Schalen, sogar auf lebenden Tieren (Krebsen, vergl. Teil IV. b Fig. 24), die sich aber rasch vergrößert und beträchtliche Klumpen aus parallelen Sandröhren bildet, deren toter unterer Teil oft im Sand steckt. Offenbar bauen mehrere Generationen übereinander (Über die auf Felsboden sitzenden Sabel-larienriffe vgl. S. 175). Dieses umfangreiche Röhrensystem wird von zahlreichen anderen Tieren besiedelt. Die Bohrmuschel *Petricola pho-ladiiformis* bohrt sich in die Klumpen ein, zahlreiche *Corophium bonelli* bauen hier ihre Röhren, der Schlangensterne *Amphipholis squa-mata* ist vorhanden. „Die frischen, lebenden Stücke sind von dichten, bunten Hydroidenrasen überzogen, unter denen *Tubularia larynx*, *Gar-veia nutans* besonders häufig neben *Eudendrium* u. a. vertreten sind. Auch zahlreiche Foraminiferen, z. B. *Miliolina*, sitzen auf den Stöcken. Verschiedene Arten von Nacktschnecken weiden die Polypen ab, auch *Caprella linearis* sitzt an den Hydroiden. Von Würmern fallen *Nereis pelagica*, *Gattyana cirrosa* und große *Lepidonotus squamatus* auf, auch *Amphitrite cirrata* wurde festgestellt. *Asterias rubens* hält sich hier auf, ferner wurden *Psammechinus miliaris* gefunden (HAGMEIER und KÄNDLER 1927 für das nordfriesische Gebiet).

Die Muschelbänke bevorzugen im Küstengebiet der Nordsee das Eulitoral, fallen also meist trocken. Sie bilden sich sowohl auf Sand- wie auf Schlickboden, nehmen hier aber verschiedene „Wuchs-formen“ an. Auf Schlick bieten meist lebende oder tote *Cardium* den Ansatzpunkt, und bald entsteht ein Nest, in dem Miesmuscheln mit zahlreichen Cardien, *Mya*-Schalen, jungen *Mya* zu einem Klumpen ver-spinnen sind. In den Lücken dieser Klumpen leben verschiedene Tiere, auch Nemertinen und Polychaeten, auf Myaschalen bisweilen *Trachy-dermon cinereum*. Weiterhin kann sich *Mytilus* in großer Zahl mit *Fucus* im Weichboden-Eulitoral verspinnen. Die stärkste Entwicklung zeigen die Miesmuscheln jedoch auf Sandboden, über den eine Ge-zeitenströmung hinweggeht. Hier entstehen lange Bänke mit dichter Massenpackung an Muscheln. Auch hier ist die primäre Ansiedlung ein Festheften von Muscheln an irgendwelchen Festkörpern; durch neuen Ansatz von *Mytilus* an diesen Kern entstehen aber schließlich die großen, dem Sand aufliegenden Bänke. Das Innere dieser Bänke ist meist mit sapropelartigem schwarzem Schlamm erfüllt, der von zahlreichen zerfallenden Muschelschalen durchsetzt ist. Dieser „Innenweichboden“ entsteht durch die Muschel selbst. Zunächst wirkt das Lüakensystem zwischen den Muscheln als Stillwasserraum, in dem Sandkörner und Sinkstoffe sedimentieren (HAGMEIER 1927 berichtet, daß auf Felsboden Miesmuscheln Sand im Innern der Bank ansam-melten), zweitens werden die Abfallstoffe aus der Strudeltätigkeit der Muscheln zum großen Teil ins Innere der Bank gelangen und hier einen sich allmählich erhöhenden Mudd schaffen. Die Miesmuschel-bänke selbst werden nun von einer Reihe anderer Organismen be-siedelt, meist sind es euryoeke und euryhaline Tiere. Im oberen Euli-toral kann *Balanus balanoides* und *B. improvisus* die Muscheln an ihre Außenseite mit einer dicken weißen Kruste überziehen. Hier leben *Litorina litorea*, seltener *L. obtusata*, der Hydroidpolyp *Lafoea*

fruticosa; zwischen den Muscheln lebt *Gammarus locusta*, *Jaera albifrons*, junge *Carcinus maenas*, *Gattyana cirrosa*, Harpacticiden, Nematoden, stellenweise *Polydora ciliata*, *Fabricia sabella*, *Nereis pelagica*, *Lepidonotus squamatus*. Im inneren Mudd der Bänke fand WOHLLENBERG 1937 den Polychaeten *Colobranchus ciliatus* und den Oligochaeten *Pelosclex benedeni*, also typische Sapropelbewohner. LINCKE 1939 nennt als Endobiose der Wattenmeer-Mytilus-Bänke *Nereis diversicolor*, *Heteromastus filiformis*, *Pygospio elegans*, *Corophium volutator*, vereinzelt *Sagartia troglodytes*, *Phyllodoce maculata*, *Lepidonotus squamatus*. Ergänzend sei noch hinzugefügt, daß im eulitoralischen Wattenmeer meist auf isolierten Muscheln und Muschelschalen (besonders *Cardium*) als Epifauna die Aktinie *Actinothoe anguicomma* (bis 20 auf 1 m²), die Hydroiden *Laomedea geniculata* und *L. flexuosa* und auf leeren Myaschalen die Käferschnecke *Trachydermon cinereum* leben. Sogar auf Muscheln, die eingegraben im Gezeitengebiet leben, kann sich eine Epifauna ansiedeln, so bei *Cardium edule* auf dem hinteren oberen Schalentheil *Balanus improvisus*, *Coryne loveni*, *Laomedea conferta*, *Sertularia cupressina*, am Siphosende von *Mya arenaria* können bis 20 cm hohe Hydroidenbüsche sitzen, die beim Einziehen des Siphos mit in den Boden gezogen werden (LINCKE 1939).

In der Beltsee und Ostsee tritt die Epifauna stark zurück. In der Kieler Bucht ist in den tieferen Weichböden meist auf Cyprinischalen oder Schlackenstücken *Dendrodoa rustica* die Leitform, häufig ist eine *Perigonimus*-Art, ferner der Schwamm *Halichondria panicea*, nicht selten ist *Metridium senile* und an Schlackenstücken der Polychaet *Stylarioides plumosa*, lokal treten noch Reste der reichen Epifauna der Nordsee auf, die Seepocke *Balanus crenatus*, der Schwamm *Ficulina ficus*, das Bryozoon *Gemellaria loricata*, die Hydroiden *Halecium halecinum*, *Tubularia*, *Sertularia cupressina*, auf tieferem Geröllboden auch *Flustra foliacea*. Austernbänke und Sabellarienriffe fehlen, dafür sind besonders an den Rändern der Förden Mytilusbänke reich entwickelt, die hier nicht nur das unregelmäßig trockenfallende Eulitoral besiedeln, sondern bis zirka 16 m Tiefe auf Sand und auch Weichboden hinabgehen. Da hier zahlreiche Bänke dauernd unter Wasser liegen, ist die Fauna der Bänke reicher als in der Nordsee, neben *Balanus improvisus*, *Laomedea loveni*, größeren Mengen von *Jaera albifrons*, *Gammarus locusta*, *Corophium insidiosum* treten *Nereis pelagica*, *Harmothoe imbricata*, *Polydora ciliata*, falls Mudd sich zwischen den Muscheln befindet, auch *Scoloplos armiger*, *Hali-cryptus spinulosus*, zahlreiche *Enoplus* u. a. auf. Da diese tieferen Miesmuschelbänke oft mit Buschalgen bewachsen sind, stellt sich hier auch ein großer Teil der Phytalfauna ein.

Im eigentlichen Ostseebecken wird die tiefere Epifauna sehr arm, die meisten Arten verschwinden, als neu kommt der Polyp *Perigonimus cirratus* hinzu, die Miesmuschel reicht mit einer allmählich an Arten verarmenden Fauna weiter, sie steigt im Osten des Gebietes noch tiefer hinab als im Westen.

Der Bewuchs der Kunstbauten entspricht meist der Epifauna der Flachgebiete, da sie sich ja meist nur in geringer Tiefe er-

strecken. Eine Ausnahme bilden natürlich die Kabel, deren Bewuchs (meist Hydroiden und Bryozoen) durch eine Tiefenfauna repräsentiert sein kann; führte doch der Kabelbewuchs zur ersten Entdeckung der Tiefseefauna. An Molen, Bojen und Pfählen erscheint also als tierischer Aufwuchs die Balaniden- und die Mytiluszone. *Balanus balanoides* und *B. improvisus* (Ostsee) bedecken in großer Menge die Pfähle, darunter bildet meist *Mytilus* (Pfahlmuschel!) eine dicke Kruste. In der Besiedlung unterscheidet sich allerdings diese Pfahl-Mytilusbank von der auf dem Sublitoral liegenden Mytilusbank. Durch die reiche Brandungswellenbewegung wird im Pfahlbezirk eine Ansammlung von Sand und Mudd im Lückensystem des Muschelbewuchses verhindert, hier entsteht vielmehr ein gut durchgespültes Lückensystem, das viel mehr Elemente der echten Felsbodenfauna enthält als die liegenden Muschelbänke. In der Kieler Bucht wachsen hier z. B. reiche Hydroidenbestände, im Eulitoralgebiet besonders *Clava squamata*, die oft ein rotes Band unter dem weißen Balanidengürtel bildet, weiter unten *Laomedea loveni*, *Dynamena pumila*, *Campanulina lacerata*, *Eudendrium rameum*, *Coryne*-Arten, *Campanularia johnstoni*, auf diesen Hydroiden leben Aeolidier, *Nymphon*-Arten. Zwischen den Muscheln leben neben zahlreichen *Jaera albifrons*, *Gammarus locusta*, *Polydora ciliata* und *Nereis pelagica* die Amphipoden *Corophium insidiosum*, *Calliopius laeviusculus*, *Gammarellus homari*, ferner *Idothea baltica*, der Schuppenwurm *Harmothoe imbricata*. Daneben treten Halacariden (*Halacarellus basteri*), Copepoden (*Ameira parvula*, *Nitocra typica*, *Idyaea furcata*, *Mesochra pygmaea*), Ostracoden (*Cythere*-Arten), Nematoden, gelegentlich der Polychaet *Amphitrite figulus*, viele *Asterias rubens* auf. Im Nordseegebiet tauchen z. T. andere Arten auf, z. B. die Aktinie *Farsonia cincta*, *Tubularia*; *Fabricia sabella* bildet stellenweise dicke Sandgürtel um die Pfähle u. a. In brackigen Gebieten hat sich besonders auf Pfählen und Ästen die eingewanderte Muschel *Congeria cochleata* (Zuidersee, Kaiser-Wilhelm-Kanal) angesiedelt, in weiterer Verbreitung tritt im gleichen Bezirk das Brackwasser-Bryozoon *Victorella pavid*a auf. An nicht trockenfallenden Teilen der Pfähle können besonders, wenn die Belichtung durch Überdeckung herabgesetzt ist, sich Teile der Poriferen-Ascidien-Zone ansiedeln. In der Kieler Bucht können solche Stellen dicht mit Schwämmen (besonders *Halichondria panicea*, auch *Reniera cinerea*) überzogen sein, die z. T. die Miesmuscheln und Polypen überwachsen, stellenweise ist *Metridium senile* massenhaft vorhanden, in der Nordsee können an solchen Stellen auch Ascidien in großer Zahl auftreten (*Botryllus*, *Molgula tubifera*, *Ascidiella aspersa*, *Ciona intestinalis*). Große Festkörper (Steinblöcke, Zementblöcke, Flächen von Feuerschiffen, Pontons) werden natürlich, wenn sie lange im Wasser bleiben, weitgehend die Fauna entsprechend gelagerten Felsgebiete annehmen, wobei die Arten mit großer Verbreitungsintensität zuerst erscheinen, die mit geringer jedoch nur gelegentlich auftreten. An derartigen großen Körpern von Kunstbauten, die von Zeit zu Zeit gesäubert werden, stellt sich naturgemäß die Initialphase der Besiedlung (also etwa *Balanus crenatus*, *Pomatoceros triqueter* in tieferem, *Balanus bala-*

noides und *B. improvisus* in flachem Wasser) ein. Erwähnt sei auch, daß Steinmolen der supralitoral Felsbodenfauna, besonders *Litorina saxatilis*, *Ligia oceanica*, Machiliden, eine weite Verbreitung verschafft haben.

Einen Sondercharakter trägt die Epifauna treibender Gegenstände, In der Nordsee sind Bretter, Flaschen usw. meist dicht mit einem feinen Gespinnst des Polypen *Laomedea geniculata* überzogen, auch Balaniden sind hier häufig. Berühmt sind die Entenmuscheln (*Lepas*-Arten), die auf Treibholz in unser Gebiet gelangen (vergl. S. X d 36). Zwischen diesen Cirripediern leben bestimmte Polychaeten (*Amphinome pallasii*, *Hermodice carunculata*) usw. Auf den Schiffsbewuchs, mit dem sessile Tiere anderer Regionen als Epifauna in unser Gebiet gelangen, kann hier nicht eingegangen werden.

Die Phytalfauna

Die Pflanzen und der höhere tierische Aufwuchs schaffen durch ihre Struktur einen besonderen Lebensraum, der von zahlreichen Tieren besiedelt wird. Auf Felsbodengebieten ist natürlich ein Teil dieser Fauna mit der Besiedelung des Untergrundes identisch, so daß hier Untergrund und Aufwuchsauna eine enge Einheit bilden; auf anderen Böden ist aber die Aufwuchs- = Phytalfauna scharf von der Untergrundfauna getrennt (vgl. S. 42).

Das Phytal bietet mit seinen vielfältigen Strukturverhältnissen — man denke an die breit thallösen Laminarien mit ihren festen Stielen und dem Rhizoidengeflecht, an die fein zerteilten Ceramium- und Callithamnia-Arten, das Gewirr der Corallina-Algen usw. — einer großen Zahl von Lebensformtypen Existenzmöglichkeit. Auch in diesem Lebensgebiet zeigt sich eine starke Überlegenheit des Meeres gegenüber dem gleichen Lebensraum im Süßwasser, und in vieler Beziehung müssen wir zu Vergleichen die Phytalfauna des Landes heranziehen, weil wir erst hier wieder auf ähnliche oekologische Erscheinungen treffen.

Die Oberfläche der Phytalpflanzen ist von einer großen Anzahl sessiler Tiere besiedelt, die oft krustenartig große Teile der Pflanzen überziehen (Über das abweichende Verhalten des Süßwasserphytals, vgl. S. 48). An dieser sessilen Phytalfauna sind sowohl Bryozoen, Hydroiden, Poriferen, als auch Ascidien und sedentäre Polychaeten (*Spirorbis*), sowie Foraminiferen beteiligt. Da alle diese Tiere die Pflanzen nur als Substrat benutzen, nicht aber in ihrer Ernährung auf die Pflanzen angewiesen sind, ist es selbstverständlich, daß wir hier vielfach dieselben Arten finden wie auf gleichgelagerten Felsgebieten, so daß man die ganze sessile Phytalfauna als eine aus dem Hartbodengebiet stammende Epifauna betrachten könnte.

In zweierlei Hinsicht besteht aber ein Unterschied gegenüber der entsprechenden Felsbodenfauna. Von den oekologischen Formtypen, die den Felsboden besiedeln, geht nur ein Teil auf das Phytal über. Es fehlen hier die Großstrauchformen mit starkem Skelett, es treten ferner die mittleren Grob-Strauchformen vom Typ der *Alcyonium* und mancher Schwämme zurück. Von den kugeligen und zylindrischen Wuchsformen, wie sie bei Ascidien und Aktinien verbreitet sind, sind

die Großformen selten. Auffällig ist ferner das völlige Zurücktreten der Balaniden und der koloniebildenden, sedentären Polychaeten. Es bleiben also im Phytal in erster Linie der krustenartige Wuchstyp (*Membranipora*, *Alcyonidium polyoum*, *Botryllus*) und der mittlere Buschtyp (Hydroiden, Bryozoen wie *Crisia* u. a.). Zu diesem kommt der kriechende Niederwuchs der im Phytal viel häufiger ist, als auf Felsboden, so daß er als der charakteristische Wuchstyp des Phytals bezeichnet werden kann. Im einfachen Fall kriechen lange, sich wenig verzweigende Stolonen auf den Algen oder an sessilen buschigen Tierstöcken entlang, in großen Abständen werden meist einzelstehende „Zooide“ bzw. „Polypen“ gebildet, in komplizierten Fällen umwindet die Kriechachse ähnlich rankenden Pflanzen das Substrat. Hierher gehören zahlreiche Hydroiden (*Calycella syringa*, *Grammaria serpens* u. a.), viele Bryozoen (*Farella*, *Bowerbankia*, *Aetea* u. a.), das Kemptozoon *Pedicellina*. Besonders bemerkenswert ist das z. T. hängende Rankengewirr des Bryozoon *Valkeria uva f. cuscuta*. Diese Besonderheiten der sessilen Phytalfauna ergeben sich leicht aus den Strukturverhältnissen des Phytals.

Die zweite Besonderheit der sessilen Phytalfauna liegt in der Existenz zahlreicher spezifischer Arten, die in ihrem Vorkommen ganz oder überwiegend an das Phytal gebunden sind. Hierher gehören eine Reihe von Bryozoen (*Flustrella hispida*, *Alcyonidium hirsutum*, *Scrupocellaria reptans*, *Membranipora membranacea*, *Bowerbankia pustulosa*, *Valkeria*, *Farrella*, *Aetea* u. a.), Arten der Polychaetengattung *Spirorbis*, einzelne Hydroiden (*Campanularia johnstoni*, *Sertularia rugosa*, *Grammaria serpens*), Ascidien kommen kaum in Betracht, immerhin bevorzugen wenigstens regional *Dendrodoa grossularia* und *Botryllus* das Phytal. Auffällig ist die geringe Entwicklung der hemisessilen Fauna im Meeresphytal, auffällig besonders deshalb, weil diese im Süßwasserphytal reich entwickelt ist, allerdings besonders in mikroskopischen Formen. Hier lebt im Süßwasser das große Heer hemisessiler Rotatorien (*Philodina*, *Rotaria*, *Testudinella*), die Ciliaten (*Stentor*, Vorticelliden), die Hydra-Arten, das sekundär hemisessile Bryozoon *Cristatella*. Diese reiche Fauna entsendet zwar einzelne Ausläufer in das Phytal schwachsalziger Gebiete (*Testudinella*-Arten, *Pelmatohydra oligactis*), im eigentlichen Meeresphytal dringen von diesen Typen nur einzelne Ciliaten vor (Vorticelliden). Die marine hemisessile Phytalfauna zeigt oekologische Beziehungen zu zwei Gebieten, 1. zur Felsbodenfauna, 2. zur Weichbodenfauna. Zur Felsbodenfauna gehören besonders die Aktinien, von denen mehrere Arten ins Phytal vordringen (z. B. *Urticina felina*, z. T. auch *Metridium senile*, *Actinia equina*, die Art *Actinothoe viduata* ist sogar in Zostera-Wiesen besonders häufig), sowie einige Muscheln, die sich an Pflanzen anspinnen (besonders *Musculus*-Arten). Verwandte der Weichbodenfauna sind einige Arten, die an Pflanzen anheftende Röhren aus Detritus oder Sand bauen, z. B. der Polychaet *Terebella zostericola* sowie *Corophium bonelli*, *Melita palmata*, *Heterotanais oerstedii*, doch handelt es sich meist hier nur um nahe Verwandte typischer Schlammbewohner, nicht um identische Arten. Schließlich kommen im Phytal

noch spezifische Gruppen hemisessiler Tiere vor, so die Lucernariden und Caprelliden (siehe unten).

Schon aus dieser Aufzählung geht hervor, daß die Lebensformtypen dieser hemisessilen Fauna recht verschieden sind. Artenmäßig im Vordergrund stehen die Röhrenbauer, die bereits oben kurz erwähnt wurden. Dieser Typ ist auch im Süßwasser weit verbreitet, ihm gehören hier besonders Dipteren-Larven (Tendipediden-Larven) und Oligochaeten (Naidae). Im Meere bauen derartige, den Pflanzen oder Hydroiden anliegende Röhren, zahlreiche Gruppen, besonders Polychaeten (*Nicola zostericola* u. a.), Amphipoden (*Photis reinhardi*, *Erichthonius*, verschiedene Corophiidae), Tanaiden. Die Röhren bestehen aus Schleim oder sind mit Fremdkörpern inkrustiert, der Amphipode *Amphithoe rubricata* verspinnt Fremdkörper zu Nestern. Übrigens sind keineswegs alle Röhrenbauer hemisessile Tiere, es gibt bei diesem Typ alle Übergänge zu vagilen Tieren, die nur gelegentlich eine Schleimröhre bauen, wie am besten die erranten Polychaeten zeigen (Phyllodocidae, Nereidae u. a.).

Als zweiter Typ hemisessiler Phytaltiere ist der „Hydra“-Typ zu nennen, also der Typ radiärer Tentakelfänger. Zu ihm gehören ja bereits die Aktinien, noch charakteristischer zeigen ihn die Lucernariden, da diese nur mit schmaler Haftfläche an der Oberfläche der Pflanzen befestigt sind. Die geringe Ausdehnung dieser Haftflächen gestattet ihnen noch die Besiedlung verzweigter Algen, z. B. Furcellarien, die die Aktinien mit ihrer breiten Fußscheibe nicht mehr besiedeln können.

Ganz eigenartig ist der Caprelliden-Typ der Krebse (Fig. 70), der im Süßwasser keinerlei Vertreter besitzt. Klammerorgane sind die hinteren Thorakalextremitäten, der Vorderkörper ist emporgerichtet in Bereitschaftsstellung, die vorderen Thorakalextremitäten ergreifen in ihren Bereich gelangende Kleintiere, wobei die dicht beborsteten 2 Antennen als eine Art Reuse wirken (vgl. WETZEL 1932). Fortbewegung erfolgt durch spannerartiges Kriechen oder ein Schwimmen, das durch zuckende Einkrümmungen der Körper in der Ventralfläche hervorgerufen wird. Die Asseln haben einen parallelen Formtyp herausgebildet und zwar in den Arcturidae (Fig. 71), die vorwiegend Hydroidenbüsche bewohnen, aber auch auf Algenbüschen leben.

Fast unübersehbar ist die reiche Zahl von Arten und Formtypen, die die vagilen Tiere im Phytal stellen. Zu ihnen gehören zahlreiche Ciliaten, Turbellarien verschiedenster Größe und Zugehörigkeit und zwar Acöle, z. B. *Convoluta*, *Aphanostoma*-Arten, Rhabdocöle, z. B. *Trigonostomum*-, *Proxenetes*-, *Provortex*-, *Polycystis*-Arten, Alloecocoele (*Pseudostomum*-, *Monocelis*-Arten) und Polycladen (*Stylochoplana*, *Leptoplana*, *Eurylepta*), viele Nemertinen, unter den Polychaeten besonders Syllidae, Phyllodocidae, Nereidae, aber auch Aphroditidae (*Harmothoe*), die roten *Dinophilus*-Arten, die Nematelminthen sind besonders durch Nematoden vertreten, Rotatorien sind nur regional oder zeitweise häufig, besonders *Proales reinhardi*, die Kinorhynchen treten vereinzelt auf (*Echinoderes*-Arten). Unter den Mollusken bedecken kleine Gehäuseschnecken die Pflanzenbestände oft in erstaunlicher Menge, besonders Rissoidae, Lacunidae, Cerithiidae, Pyrami-

dellidae, daneben bilden die nudibranchiaten Opisthobranchier mit ihren farben- und formenreichen Arten einen charakteristischen Bestand des Meeresphytals. Unter den Krebsen beherrschen Amphipoden, Isopoden, Harpacticoidea und Ostracoda (Cytheridae) das Gebiet, die Decapoden besiedeln diesen Lebensraum mit wenigen, aber charakteristischen Arten, die im Süßwasserphytal so verbreiteten Cladoceren dagegen fehlen durchaus, die aquatilen Insektenlarven sind im reinen Meeresgebiet nur durch einzelne Dipteren-Larven vertreten. Von den übrigen Arthropoden treten Pantopoden und Halacariden mengenmäßig hervor.

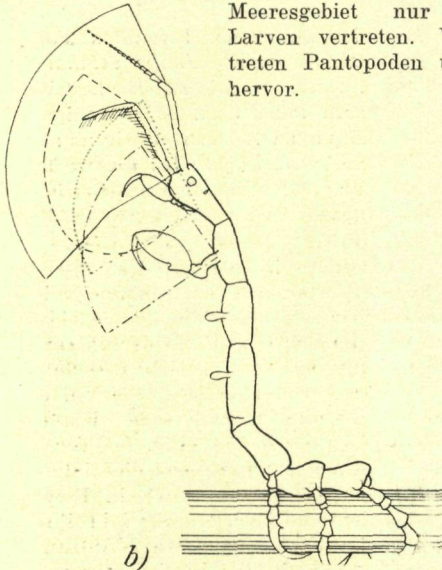


Fig. 70. *Caprella dentata* in Bereitschaftsstellung. Der Wirkungsbereich der Gnathopoden und Antennen ist eingezeichnet. — Nach WETZEL.

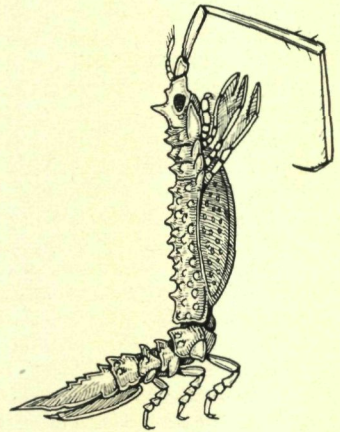


Fig. 71. *Astacilla pusilla*, eine Assel, lie in Körperform und Lebensweise den Caprelliden (vgl. Fig. 70) ähnelt. Nach S. O. SÄRS.

Schon aus den Strukturverhältnissen des Phytals läßt sich ableiten, daß zahlreiche vagile Tiere die Fähigkeit zeitweiser Anheftung an das Substrat besitzen werden. In der Tat sind viele Arten in ihrer „Ruhestellung“ an die Pflanzen angeheftet oder heften sich bei geringer Beunruhigung an diese an (bei stärkerer Reizung tritt bei den Arten, die frei schwimmen können, Fluchtreaktion ein im Gegensatz zu den meisten haptischen Tieren der Sandregion). Die Befestigung selbst erfolgt auf verschiedene Weise. Haftröhrchen, wie sie bei den Tieren der Sandregion so verbreitet waren, sind nicht selten, doch sind diese Haftapparate in geringer Zahl (1 oder 2, selten mehr) vorhanden, sie stehen bei den Nematoden und bei den im Phytal nur in geringer Artenzahl vertretenen Rotatorien, Archianneliden (*Dinophilus*), Gastrotrichen und bei einigen Turbellarien am Hinterkörper, bei den Kinorhynchen (*Echinoderes*) und den Cytheridae unter den Ostrakoden im Vorderkörper, die letztgenannten heften sich mit den 2. Antennen fest.

Weit verbreitet ist Anheftung durch Hautsekretionen des gesamten

Körpers oder der Ventralfläche; dieser Modus gilt natürlich für die Schnecken, ferner für die Polycladen, Nemertinen und z. T. für die Polychaeten; von derartigen Arten bis zu echten Röhrenbauern bestehen alle Übergänge, mit ihren Tentakeln heftet sich die kriechende Meduse *Cladonema* an Pflanzen an.

Unter den Arthropoden ist selbstverständlich Festhalten durch die Endglieder der Extremitäten verbreitet, die bei manchen Harpacticoiden, Halacariden zu komplizierten Bildungen differenziert sind. Interessanter ist das Auftreten von Wickelvorrichtungen, wie sie der Schwanz mancher Fische (*Nerophis*, *Hippocampus*), die „Cirren“ von *Antedon* und die Arme einzelner Ophiuroiden darstellen (Fig. 72). Saugnäpfe oder ähnliche Haftapparate sind bei einigen Fischen des Phytals vorhanden (*Gobius flavescens*, auch junge *Cyclopterus* leben im Phytal). Die Haftfähigkeit ist bei zahlreichen Arten (besonders Nematoden, Copepoden, Ostrakoden) so groß, daß die Tiere nicht durch Abschütteln von den Algen entfernt werden können, sondern erst in einer schwachen Formalinlösung die Algen verlassen.

Die Fortbewegung der vagilen Tiere erfolgt im Phytal in auffallend hohem Prozentsatz lediglich an der Oberfläche der Algen oder der sessilen Tiere; dieser Mangel an Schwimmfähigkeit gilt nicht nur für die Schnecken, sondern auch für Asseln (*Jaera*), fast alle Ostrakoden, Halacariden, manche Nematoden, Turbellarien. Der Prozentsatz dieser rein „herpovagilen“ Tiere dürfte im Meeresphytal entschieden höher sein als im Süßwasserphytal. Tierarten, die in gleicher Weise auf dem Substrat kriechen und freischwimmen können, sind nicht so häufig, wie man erwarten sollte. Verbreitet sind dagegen Arten, die das Substrat nur zur „Ruhestellung“ aufsuchen und sich hier anklammern, deren Bewegung aber lediglich im freien Wasser erfolgt. Hierher gehören die typischen Amphipoden, zahlreiche Copepoden (Thalestridae, die Tegastidae zeigen sogar in ihrer Körperform Ähnlichkeit mit Amphipoden), *Nerophis*, *Gobius flavescens* u. a. Die letztgenannten Arten halten sich ebenso wie bei den Mysideen (Praunus-Arten) vorwiegend in freiem Wasser zwischen den Pflanzenteilen auf, ein Calanide bevorzugt sogar vollkommen das freie Wasser zwischen den Pflanzenteilen.



Fig. 72.
Der Schlangenster *Asteronyx loveni*
an der Pennatularie *Funiculina* mit
seinen Wickelarmen festgeheftet.
Nach MORTENSEN.

Interessant sind die Ernährungsverhältnisse der Phytalbewohner. Die größten Nährstoffmengen liefern zweifellos die Großpflanzen selbst, die das Phytal bilden, und doch wird diese Nahrungsgrundlage im Meere nur in geringem Maße ausgenutzt. Fraßspuren, wie sie an Landpflanzen uns ganz geläufig sind, gehören im Meere zu den Seltenheiten. Unter den Ernährungstypen stehen an Arten- und Individuenzahl die Strudler an erster Stelle, sehr häufig sind auch die Tentakelfänger (Hydroiden!). Beiden Gruppen ist die Entnahme der Nahrung aus dem freien Wasser gemeinsam. Dieses freie Wasser zwischen den Pflanzen enthält Nahrung verschiedener Art; gegenüber dem freien Wasser ist es ruhiger, infolgedessen werden in diesem „Lückenwasser“ sich in erhöhtem Maße absinkende Planktonorganismen, lebende und abgestorbene, ansammeln, in gleicher Weise erfolgt eine Anreicherung an suspendiertem Detritus. Die Hauptnahrung dieser Phytalbewohner entstammt also der Region des Pelagials. Daneben erhält dieses Lückenwasser natürlich noch Algensporen und Larven von Tieren des Phytals, sowie von der Oberfläche der Großpflanzen bei Wasserbewegung losgelöste Diatomeen, Kleintiere oder schwimmende Tiere des Phytals. Wie C. HOFFMANN vermutet, könnte auch durch Abscheidungen der Algen die Bakterienentwicklung in diesen Gebieten gefördert werden. An zweiter Stelle stehen im Phytal Tierarten, die ihre Nahrung von der Oberfläche der Großpflanzen entnehmen, also Epistratfresser. Zu ihnen gehören zunächst eine Reihe von Tastern, die mit ihrem Tentakelnetz die Oberfläche des Substrats überspannen (Foraminiferen, Terebelliden), ferner weidende Arten (z. B. Schnecken), sowie zahlreiche auf der Pflanzenoberfläche lebende Kleintiere (Copepoden u. a.). Die für diese Epistratfresser zur Verfügung stehende Nahrung besteht aus Diatomeen und anderen Kleinalgen, die hier gedeihen, ferner aus niedergesunkenem Detritus (ein Ausschütteln von Algen ergibt oft eine erstaunliche Menge von Detritus). In beträchtlicher Menge werden auch die sessilen Tiere des Phytals von anderen Phytaltieren gefressen, besonders von nudibranchiaten Schnecken und Pantopoden.

Echte Phytophagen an Großpflanzen (also Substratfresser) sind, wie oben erwähnt, selten. Zu ihnen gehören zunächst einige omnivore Formen, deren kräftige Beißapparate eine Zerkleinerung des Pflanzenmaterials gestatten, und zwar Asseln aus der Gattung *Idothea*, sowie Seeigel (*Echinus*), vielleicht auch manche Polychaeten (Nereidae). Weitere phytophage Formen gehören den Schabern an. Viele Schnecken beschränken sich in ihrer Ernährung auf die Kleinvegetation auf der Oberfläche der Großpflanzen, manche greifen mit ihrer Radula aber diese selbst an. Das gilt z. T. schon für die *Lacuna*-Arten, in vollem Maße für *Helcion pellucidum*, die an Lamiarien frißt, für *Aplysia*, die in größerer Menge Rotalgen verzehrt, sowie für Hermaeidae (Opisthobranchier). Ebenso wie im Landphytal (Aphiden, Cocciden u. a.) und im Süßwasserphytal (Tardigraden, manche Rotatorien aus den Familien der Notommataidae und Trichocercidae) gibt es im Meeresphytal offenbar auch Pflanzensauger. Mit größter Wahrscheinlichkeit darf eine solche Ernährung für die Ostra-

koden unter der Familie der Paradoxostominae (Gattungen *Paradoxostoma* und *Cytherois*) angenommen werden. Ihre Mundorgane sind stechend, sie ernähren sich offenbar von den fein zerteilten Algen (besonders Rotalgen), auf denen sie leben. Stechend-saugende Mundwerkzeuge sind ferner bei einer großen Anzahl Copepoda Cyclopoiden ausgebildet, die Mehrzahl dieser Arten saugen an Tieren, einige wurden aber an Pflanzen sitzend gefunden, und bei dem leichten Wechsel, der bei diesem Ernährungstyp zwischen pflanzlicher und tierischer Nahrung (vergl. Hemiptera) stattfindet, ist es leicht möglich, daß einige Arten dieser Gruppe Pflanzensauger sind. Ins Innere der Pflanzengewebe dringen im Meere Tiere kaum vor (ein in sich zersetzendem Laminariengewebe beobachteter Nematode kann kaum so gewertet werden), es fehlen also echte Gallen in den Pflanzen unserer Meeresgebiete, die Hohlräume, die sich z. B. der Amphipode *Parajassa peltigica* in die Alge *Acrosiphonia* (vgl. GISLEN 1930) baut, sind nur Wohnräume.

Schließlich sei noch erwähnt, daß eine pflanzenfressende Insektenlarve (Raupe von *Acentropus niveus*) in die Zostera-Wiesen schwachsalziger Meere (bis zirka 15‰) vordringt. Daß der Gesamteffekt all dieser Phytophagen sehr gering ist, wurde bereits oben erwähnt. Die meisten Großpflanzen werden schließlich in Teilen oder im Ganzen aus ihrem Lebensraum abtransportiert, sie werden dann zum großen Teil am Meeresstrand als Strandwall abgelagert und bieten hier allerdings einer großen Anzahl von Tieren (besonders Insekten) eine reiche Nahrung (siehe S. 202). Ein Teil des Pflanzenmaterials wird noch im Meere zerrieben und bildet sehr wahrscheinlich eine Muttersubstanz des feinen im Wasser suspendierten Detritus, der seinerseits wieder Nährmaterial für Tiere sein kann. In welchem Umfang dies der Fall ist, bedarf allerdings noch genauerer Untersuchung.

Eine auffällige Erscheinung im Meeresphytal ist der ausgesprochene Synchronismus und Symmorphismus seiner Bewohner mit dem Substrat; also die Erscheinung, die man meist etwas voreilig, im großen und ganzen aber sicher mit Recht als Farb- und Formanpassung bezeichnet. Zu all den berühmten Beispielen der Pflanzenbewohner des Landes finden sich hier klare Parallelbeispiele. Einen guten Einblick in diese Verhältnisse geben die bildlichen Darstellungen von V. BAUER (1929) über die Tierwelt der Posidonienwiesen.

Im einzelnen zeigt der Synchronismus der Meerestiere folgende Erscheinungen: 1. Die vorherrschende Grundfarbe der vagilen Phytalbewohner ist rot, mit einer gewissen Schwankungsbreite nach braun und violett, am häufigsten ist aber eine intensiv rote Farbe, entsprechend der Rotfarbe der am meisten verbreiteten Algenbestände. Grüne Farbtöne entsprechend den Seegraswiesen sind als feste Artmerkmale selten¹⁾, doch haben mehrere Arten die Fähigkeit, in einzelnen oder alten Individuen grüne Färbung anzunehmen (*Idotea*-Arten, Caprelliden, *Nerophis*). Die Rotfärbung betrifft meist mittelgroße Arten (Iso-

¹⁾ Es gibt z. B. grüne Polychaeten (*Eulalia viridis*), bei denen aber die Farbe nicht als synchronistisch bezeichnet werden kann, da sie keineswegs Zostera- oder Grünalgenbestände bevorzugen.

poden, Amphipoden, Polychaeten), doch gibt es auch zahlreiche Arten der Mikrofauna, die gleiche Farbgebungen zeigen, z. B. Ostrakoden (*Paradoxostoma*, *Hemicythere villosa*), Copepoden (besonders Thalassridae, Tegastidae), Archianneliden (*Dinophilus vorticoides*), Turbellarien (*Polycystis crocea* u. a.). Selbstverständlich kommen rote Farbtöne auch in anderen Lebensbezirken vor, ihre starke Häufung als Pigmentfarbe im Phytal und besonders in der Rotalgenzone ist aber ganz unbestreitbar.

2. Die Farbübereinstimmung erstreckt sich nicht nur auf pflanzliche Unterlagen, es gibt auch zahlreiche Fälle auffälliger Farbübereinstimmungen räuberischer vagiler Tiere mit ihren festsitzenden Nährtieren. Das ist am ausgeprägtesten bei opisthobranchiaten Nacktschnecken. FLATTELY und WALTON 1922 schreiben darüber: „*Rostanga coccinea* and *Doris flammea* live on red sponges, to which their colour is closely assimilated, *Jorunna johnstoni* frequently occurs on stones associated with *Halichondria panicea* which it resembles so closely in outline, colour, character of surface and projected plumes as to be hardly distinguishable; *Calma glaucoides* eludes observation among the fish-eggs which it eats, and many form bearing prominences such as *Aegires*, *Doto*, or *Dendronotus* have been noticed to correspond exactly in colour with Bryozoa or algae which form their usual habitat.“

3. In vielen Fällen verhalten sich die Individuen einer Art in ihrer Färbung sehr verschiedenartig. Einen solchen „Polychromatismus der Arten“ finden wir bereits bei zahlreichen sessilen und hemisessilen Tieren des Felsbodens. Es ist ja bekannt, daß viele Aktinien, *Alcyonium*, Tunicaten in sehr verschiedenen Farbrassen (weiß, rot, violett, braun usw.) auftreten. Im Phytal ist der Polychromatismus jedoch dadurch ausgezeichnet, daß er besonders bei vagilen Arten auftritt und in den extremen Fällen deutlich mit Farbanpassung der Individuen an ihren speziellen Aufenthalt gebunden ist. In einfacheren Fällen beschränkt sich der Polychromatismus auf eine Verschiedenheit der Farbmusterung. Die meisten roten oder violetten Amphipoden (*Gammarellus*, *Apherusa*, *Calliopius*, *Jassa* u. a.) zeigen eine höchst variable Fleckung mit weißen Bezirken, so daß die Farbe der Art von einheitlich rot bis weitgehend weiß wechselt. Ähnlich verhalten sich manche Copepoden und unter den Polychaeten *Harmothoe imbricata* mit seinen so verschieden gezeichneten Elysten. Farb- und Zeichnungsverschiedenheiten innerhalb einer Art kennzeichnet besonders die Isopoden *Jaera* und *Idotea*; die Arten der Gattung *Idotea* zeigen so starke individuelle Verschiedenheiten, daß man zunächst an der Artidentität der verschiedenen Tiere zweifelt. Bereits bei *Idotea* ist diese Vielfarbigkeit schon mit einer deutlichen Farbanpassung verbunden, da auf großen Braunalgen vorwiegend einfarbig braune, auf fein zerteilten Rotalgen vorwiegend fein gemusterte Tiere leben (vergl. REMANE 1931) usw. In noch stärkerem Maße besteht diese Farbanpassung bei bestimmten Caprelliden, Mysideen und Decapoden, vor allem bei der berühmten *Hippolyte varians* (s. S. X h. 100), deren Individuen übereinstimmend mit dem Untergrund rot, grün, braun, gelb usw. sind.

4. Eine derartige mit Polychromatismus auftretende Farbanpassung kann auf verschiedene Weise zustande kommen. a. Es bestehen innerhalb der Art verschiedene Farb- und Zeichnungsrassen, etwa entsprechend der bekannten Heuschrecke *Apotettix* oder mancher Chrysomeliden. Derartig verschiedene Erbstämme bedingen offenbar die Zeichnungsverschiedenheit der Assel *Idotea* (vgl. REMANE 1931), aber auch zahlreicher Amphipoden. Auch manche Farbunterschiede beruhen sicher auf Erbverschiedenheiten (*Idotea* z. T.). Eine Farbanpassung kann in solchen Fällen natürlich nur zustande kommen, wenn die verschiedenen Rassen ihnen entsprechend gefärbte Phytalregionen bewohnen. In Fällen, in denen ganz verschieden gefärbte und strukturierte Algen dicht nebeneinander wachsen, können Anpassungsunterschiede nur durch Selektion oder durch aktives Aufsuchen gleichgefärbter Umgebung entstehen. Für manche Opisthobranchier (Hermaeidae) wird eine derartige aktive Umgebungswahl angegeben, bei *Idotea* wurde sie vermißt. — b. Die Tiere haben Farbwechselvermögen 1. durch Pigmente. Zahlreiche Phytaltiere besitzen Chromatophoren, abgesehen von den Fischen besonders Malacostraken (Isopoden, Amphipoden, Mysideen, Decapoden), aber auch Polychaeten (*Platynereis*). Bei Vorhandensein mehrerer Farbzellarten ist ein reicher physiologischer Farbwechsel möglich (Fische, Krebse). In komplizierten Fällen, wie bei der von KEEBLE und GAMBLE untersuchten *Hippolyte*, erfolgt der Farbwechsel vorwiegend im Jugendstadium bzw. nach einer Häutung. Dasselbe fand WETZEL 1933 bei *Caprella dentata*. Hier wird das diffuse grüne bzw. karminrote Pigment nach einer Häutung der Untergrundfarbe entsprechend gewechselt, so daß ein Grüntier zu einem Rottier werden kann. — 2. durch die Nahrung. Bei Phytophagen werden mit der Nahrung die verschiedenen pflanzlichen Farbstoffe aufgenommen, und es besteht die Möglichkeit, daß die Farbstoffe selbst oder noch farbige Abbauprodukte im Körper der Tiere dessen Farbe bestimmen. Auf diese Weise käme eine sehr einfache Farbanpassung zustande. Es gibt offenbar mehrere hierher gehörende Fälle, die aber noch eingehenderer Untersuchung bedürfen. Am klarsten ist die Aufnahme von Pflanzenchromatophoren in die Darmdivertikel bei Hermaeidae, bei *Idotea* wird die grüne Diffusfarbe und die grünliche Chitinfärbung durch die Nahrung bedingt, bei der Schnecke *Lacuna divaricata* kann die Innenfarbe des Fußgebietes je nach der Nahrung von grün bis karminrot wechseln. — 3. Anschließend an diese Fälle muß noch die Maskierung oder Tarnung erwähnt werden, die ja ein „biologisches Farbwechselvermögen“ darstellt. Krabben aus den Gattungen *Macropodia*, *Inachus*, *Hyas* haben ja die Angewohnheit, auf gebogenen Chitinhaken ihres Panzers Algen- oder Hydroidstücke ihrer Umgebung zu befestigen. Bei Wechsel der Umgebung wird auch der Besatz gewechselt. Ähnlichkeit mit diesem Verhalten zeigt der Seeigel *Psammechinus*, der auf seinen aboralen Ambulakralfüßen Stein- oder Algenstückchen über seinem Körper trägt.

Die gestaltliche Übereinstimmung von Phytaltieren mit ihrem Wohnsubstrat ist weniger auffallend. Immerhin ist sie bei den Caprelliden (Fig. 73) gut ausgebildet, die durch ihren schmalen Rumpf und ihre

schlanken Extremitäten mit den feinen Algen, Bryozoen oder Hydroiden weitgehend Formübereinstimmung zeigen. In ähnlicher Weise sind die Pantopoden (Rumpf reduziert, Extremitäten stark verlängert) sowie unter den Krabben *Macropodia* und *Inachus* umgestaltet. Alle diese Arten sitzen meist ruhig im Gewirr der Algen und Hydroiden.

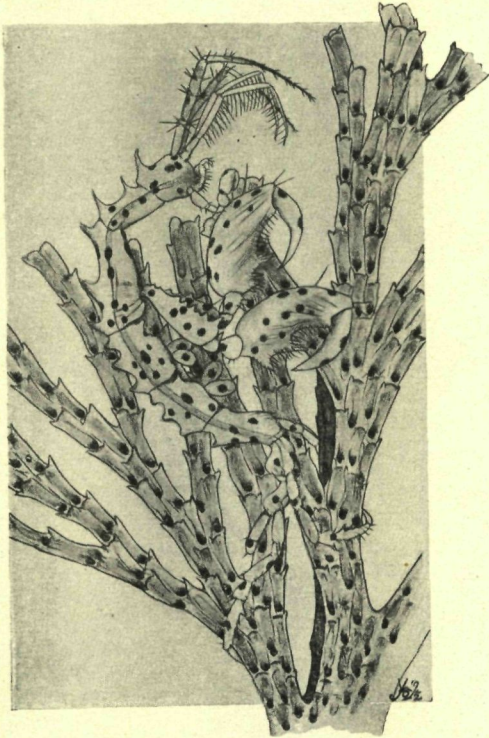


Fig. 73. Der Amphipode *Caprella acanthifera* auf dem Bryozoon *Bugula* als Beispiel starker „Anpassung“ an das Lebenssubstrat. — Nach OKADA aus STEPHENSON.

In anderer Weise erreichen die nudibranchiaten Opisthobranchier große Formübereinstimmung mit ihrem Wohnsubstrat, die Rückenanhänge (Cerata) sind bald lappig, bald schlank, bald zerteilt entsprechend der Gestaltung der Algen oder Hydroiden. Ähnliche eine Formübereinstimmung hervorrufoende Anhänge sind ja auch von manchen Fischen des Phytals außerhalb unseres Gebietes bekannt. Eine Gleichgestaltung des ganzen Körpers mit Pflanzenteilen (Zostera-Blätter, Chorda filum) zeigen die Seenadeln (*Nerophis*).

Die Coenosen des Phytals

Im Phytal des Landes haben nicht nur die großen Vegetationsbezirke (Steppe, Wald, Wiese), son-

dern oft auch die einzelnen Pflanzenarten, etwa die Baumarten, stark verschiedene Faunen. Demgegenüber finden wir im Meere eine auffallend gleichartige tierische Besiedlung der verschiedenen Phytalbezirke. Die Ursache liegt in der schon erwähnten stark entwickelten Phytophagie im Landphytal, die in hohem Prozentsatz mit einer engen Bindung an bestimmte Arten verbunden ist (Oligophagie und Monophagie), im Meer treten diese Erscheinungen zurück. Merkwürdigerweise läßt sich im Meer eine stärkere Neigung zu Oligophagie bei Verzehren tierischen Aufwuchses feststellen, besonders bei Opisthobranchiern finden wir spezifische Hydroidenfresser, Bryozoenfresser, unter den Pantopoden Hydroidenfresser, Aktinienfresser. Diese betreffenden Arten sind daher meist an bestimmten tierischen Aufwuchs gebunden. Da aber in den meisten Algenregionen auch Bryozoen und Hydroiden vorhanden sind, entsteht durch diese Besonderheit keine starke Sondernung in regional trennbare Coenosen. Die tierische Besiedelung der Korallenbänke (vgl. S. 162) verdankt ihren Sondercharakter sicher nur zu einem Teil ihrer Zusammensetzung aus bestimmten Aufwuchstieren, zum anderen Teil sicher ihrer Tiefenlage und den damit verbundenen physiographischen Besonderheiten. Wo innerhalb des Meeresphytals in der tierischen Besiedelung Unterschiede vorhanden sind, werden sie in erster Linie durch die Struktur der betreffenden Algen, in zweiter Linie durch die Tiefenlage und erst in dritter durch die Artspezifität bzw. systematische Zugehörigkeit der Pflanzen bedingt.

Sublitoral. Unter den sublitoralen Algenzonen zeigen die buschigen Rotalgenbestände (*Delesseria*, *Furcellaria*, *Ceramium* u. a.) die reichste Besiedelung, vor allem, weil in ihnen die Mikrofauna (Copepoden, Ostracoden, Turbellarien) sowie die Kleinpolychaeten und Amphipoden eine besonders reiche Entfaltung zeigen. Auch sedentäre Formen sind in großer Artenzahl vorhanden. Genauere Aufnahmen der Gesamtbesiedelung dieser Algenbestände fehlen noch.

Die großen Laminarienbestände an der Grenze zwischen Sublitoral und Eulitoral zeigen in ihren Strukturteilen recht verschiedenes Verhalten. Die breiten Flächen der Laminarien sind meist auffallend gering besiedelt. Einzelne festsitzende Arten (z. B. *Membranipora membranacea*, *Laomedea geniculata*) überziehen zwar oft große Flächen, doch im Verhältnis zur Flächengröße bleibt die Zahl der Arten und ihre Siedlungsdichte gering, vielleicht hemmt die intensive Schleimproduktion die Ansiedlung vieler sessiler Tiere (im Grenzgebiet der Laminarien in der Kieler Bucht, wo diese oft nicht normale Entwicklung zeigen, ist die Besiedelung mit sessilen Tieren reicher, siehe unten). Auch vagile Tiere sind an den Laminarienspreiten selten, charakteristisch ist die Napfschnecke *Helcion pellucidum*, daneben vereinzelt *Gibbula cineraria*. Bedeutend reicher, besonders an Hydroiden, sind schon die Laminarienstiele, die intensivste Besiedelung zeigt aber das Rhizoidengeflecht. Hier wachsen zahlreiche Schwämme, Hydroiden (*Plumularia*, *Tubularia* u. a.), Bryozoen, hier siedeln sich Aktinien an (*Sagartia troglodytes*, *Urticina felina* u. a.); zwischen den Rhizoiden leben kleine Krabben (besonders *Pilumnus hirtellus*), Amphipoden, zahlreiche errante Polychaeten (Aphroditidae, Nereidae, Syllidae u. a.),

Nemertinen, auch Turbellarien. Wachsen auf den Rhizoiden, wie es oft der Fall ist, noch buschige Rotalgen, so ist hier auch ein großer Teil der Rotalgen-Mikrofauna (Copepoden, Ostracoden) zu finden, so daß es wohl kaum einen Lebensbezirk im Meere gibt, wo auf so engem Raum gleiche Arten- und Individuenmengen vorkommen. Allerdings scheinen echte Charakterarten zu fehlen, die Besiedelung besteht aus einem bunten Mosaik oekologisch verschiedener Teile. Zunächst siedelt hier ein wesentlicher Teil der Felsbodenfauna, besonders der Halichondria-Coenose, für die die festen Rhizoiden nur Hartbodensubstrat sind (vgl. S. 174), in den Spalten halten sich teils Phytaltiere auf, teils Tiere, die Felsspalten als bevorzugten Biotop besitzen. Im Gewirr der Rhizoiden können sich Sinkstoffe in reicherm Maße ansammeln und Weichbodentieren Existenzmöglichkeit geben usw.

Nicht alle großen Brauntange des Sublitorals zeigen eine so geringe Besiedelung ihrer frei ins Wasser ragenden Teile wie die Laminarien. Schon *Fucus serratus* zeigt eine reichere Besiedelung mit Hydroiden und Bryozoen (*Dynamena pumila*, *Flustrella hispida*, *Alcyonidium hirsutum*), eine reichere vagile Fauna zeigen die feiner zerteilten Halidrys-Büsche (*Hippolyte varians*, *Idothea*-Arten, *Stylochoplane maculata* u. a.). Der niedrige Kalkalgenbewuchs der Corallinen kann, wenn er dichte Polster bildet, neben zahlreichen Felsspaltenbewohnern (Mesolithion), sogar Elemente des Mesopsammon aufweisen (*Polygordius*). Eine gewisse Sonderstellung nehmen die Zostera-Wiesen (*Zostera marina*) ein. Zunächst wachsen sie ja auf Feinsand oder detritusreichem Sand, und diese Besonderheit des Untergrundes bedingt natürlich auch eine andere Bodenfauna im Gebiet der Wiese. Ferner sind die schmalen Blätter im Vergleich zu den meisten „Thalli“ der Großalgen kurzlebig, sie stehen bis zum Boden hin dicht, während die Basisteile der meisten Großtange in größeren Zwischenräumen stehen. Diese Strukturbesonderheit bedingt eine besonders reiche Ansammlung von Sinkstoffen, in die sich dann Elemente der Weichbodenfauna einschieben. Gewisse sedentäre Polychaeten dieses Gebiets (*Melinna*, *Lanice conchilega*, vgl. WOHLBERG 1937) können hier lokal sogar eine besonders reiche Entwicklung aufweisen. Mit dieser Detritusschicht werden auch die Lückenräume des darunter liegenden Feinsandes erfüllt, er nimmt unter dem hier bestehenden Sauerstoffmangel Faulschlammcharakter an, und so findet man zwischen dem sanddurchsetzten Rhizom- und Wurzelgeflecht manche Sapropeltiere (*Halicryptus spinulosus*, *Scoloplos armiger*, *Capitella capitata*, *Chironomus*-Larven in der westl. Ostsee). Die Zostera-Blätter zeigen nur eine mäßige Besiedelung mit sessilen und hemisessilen Tieren, am verbreitetsten sind noch Hydroiden (*Laomedea loveni* u. a.), selten Bryozoen (*Alcyonidium polyomm*, *Membranipora*) und *Spirorbis*, wichtig ist die Aktinie *Actinothoe viduata*. Die kurze Lebensdauer der Zostera-Blätter gestattet wohl manchen sessilen Tieren eine erste Ansiedlung, aber keine Weiterentwicklung. Manche Arten können dann aber, auf die Bodenschicht der Wiese absinkend, sich hier freiliegend weiterentwickeln, z. B. die Ascidien *Ciona intestinalis* und *Ascididiella aspersa*. Auch die vagilen Tiere, besonders die Mikrofauna ist in reinen Seegras-

beständen arm, nimmt aber sofort an Artenzahl zu, wenn die Bestände reich mit buschigen Rot- und Braunalgen bewachsen sind. Ihre maximale Häufigkeit erreichen hier die Rotatorien des Phytals (*Proales reinhardti*, *Pr. longipes* u. a.), auch die Nematoden sind reich vertreten. Einzelne Arten erreichen aber in den Zosterabeständen eine Massenentwicklung, die Schnecken *Rissoa (Zippora) membranacea*, *R. inconspicua*, die Polyclade *Stycolopla maculata*, *Idothea*, *Gammarus*, *Calliopius* u. a., die Syngnathiden unter den Fischen. Reich an Individuenzahl sind ferner gerade in den Zosterawiesen die vorwiegend freischwimmenden Arten, also die Mysideen der Gattung *Praunus*, unter den Fischen *Gobius flavescens*, *Spinachia vulgaris*. Zahlreiche euryoeke Bodenfische (*Cottus*-Arten, *Centronotus*, *Zoarces*) treten gleichfalls in großer Menge auf.

Nach den schwach salzigen Gebieten zeigen auch die Phytalcoenosen die übliche Artenabnahme und die Verlagerung der oberen Vorkommengrenze. Häufig ist *Mytilus edulis* in diesen Zostera-Wiesen. Eine Ausnahme scheint der Bewuchs der „Blätter“ der Laminarien und von *Fucus serratus* zu machen, der im Sublitoral der Kieler Bucht scheinbar reicher ist als in der Nordsee (auf Laminarien Bryozoen wie *Tubulipora*, *Lichenopora*, *Crisia*, *Crisiella*, *Alcyonidium polyomm*, *Hippothoe hyalina*, *Cribritina* u. a.), Polychaeten (*Spirorbis*, *Pomatocerus*), daneben Ascidien (auf *Fucus* bisweilen in Massen *Ciona intestinalis* und *Dendrodoa grossularia*).

Die Beltsee-Modalität der Zostera-Coenose wird von KRÜGER und MEYER 1938 „Litorina litorea-Idotea baltica-Gemeinschaft“ bezeichnet. Sie unterscheidet sich von der Nordsee-Modalität hauptsächlich durch das Fehlen vieler sessiler und hemisessiler Tiere (*Botryllus*, *Actinothoe viduata* u. a.), sowie das Zurücktreten von *Litorina obtusata*. Sie enthält als häufige Arten die Schnecken *Rissoa membranacea*, *R. inconspicua*, *Lacuna divaricata*, *Litorina litorea*, die Amphipoden *Gammarus locusta*, *Microdeutopus gryllotalpa*, lokal *Calliopius laevisculus*, die Asseln *Jaera albifrons*, *Idotea baltica*, die Polyclade *Stycolopla maculata*, die Garneele *Leander adpersus*, lokal *L. squilla*. In der Mikrofauna treten zahlenmäßig hervor die Halacaride *Rhombognathides pascens*, die Ostrakoden *Cytherura nigrescens*, *Xestoleberis aurantia*, *Cythere viridis* u. a., die Copepoden *Idyaea furcata*, *Harpacticus uniremis*, *Tachidius brevicornis*, *Amphiascus debilis*, *Ectinosoma curticorne* usw. Echte Charakterarten sind die genannten Arten nicht, sondern nur euryoeke Flachwasserbewohner des Phytals. *Litorina litorea* und *Idothea baltica* sind Differentialarten gegenüber der Brackwasser-Modalität, die von KRÜGER und MEYER als „Litorina rudis-, Idotea viridis-Gemeinschaft“ genannt wird. Man könnte diese als die Potamogetonaceen-Coenose flacher Brackwässer bezeichnen, die *Zostera* (besonders *Z. nana*), *Ruppia*, *Zannichellia*, die feinfältrigen *Potamogeton*-Arten, auch Grünalgen besiedelt. In der Makrofauna wird hier *Litorina litorea* durch *L. saxatilis* ersetzt, *Idotea baltica* durch *I. viridis*; die *Rissoa*-Arten durch *Hydrobia stagnalis*, *Gammarus locusta* durch *G. zaddachi*. Häufig ist auch die Assel *Sphaeroma rugicaudum*. In der Mikrofauna erscheinen die Ostrakoden

Leptocythere castanea, *Loxoconcha gauthieri*, *Cytherois fischeri*, *Cytherura gibba*, die Copepoden *Mesochra lilljeborgi*, *Nitocra spinipes*, *Tachidiulus brevicornis*, *T. littoralis*, *Halicyclops magniceps* u. a., mehrere charakteristische Turbellarien und eine reiche Fauna an Rotatorien (außer den *Proales*-Arten, *Testudinella clypeata*, *Encentrum rousselleti*, *Aspelta baltica* u. a.). In etwas tieferen, mehr im freien Wasser stehenden Gebieten erscheinen auch noch *Procerodes littoralis*, einige Süßwassertricliden (*Dendrocoelum lacteum*, *Polycelis nigra*), Süßwasserschnecken (*Limnaea ovata*, *Bithynia tentaculata*, *Theodoxus fluviatilis*) das Bryozoon *Membranipora crustulenta*, das oft die Potamogeton-Stiele dick umkrustet, ferner *Cordylophora caspia*. Eine entsprechende Assoziation im Greifswalder Bodden bezeichnet SEIFFERT 1938 als Bithynia-Gemeinschaft. Merkwürdig ist, daß in dieser Coenose manche Arten in großer Individuenmenge im Sublitoral erscheinen, die im Nordseegebiet dem oberen Eulitoral des Felsgebietes angehören. Das gilt für *Litorina saxatilis*, *Procerodes littoralis*, wohl auch für *Idotea viridis*, *Leptocythere castanea*, *Cytherois fischeri* u. a. Die Rotalgenbestände des Brackwassers zeigen bis weit in salzige Gebiete hauptsächlich eine verarmte Fauna der entsprechenden Meeres-Coenose.

Mehrere marine Tiere dringen in schwachen Brackwässern sogar auf typische Süßwasserpflanzen vor, z. B. *Balanus improvisus* auf Phragmites, *Cordylophora caspia*, *Membranipora crustulenta*, *Hydrobia ventrosa* auf Potamogeton-Arten, umgekehrt besiedeln auch Süßwassertiere im Brackwasser Meerespflanzen, z. B. der Schwamm *Ephydatia fluviatilis* die Alge *Furcellaria*.

Phytal des Eulitorals und Supralitorals. Im Felsbodengebiet ist das Eulitoral meist mit einer dichten Lage von Brauntangen (*Fucus*, *Ascophyllum* u. a.) bedeckt, daneben kommen niedrige Algen (*Porphyra*, *Enteromorpha*) in großen Mengen vor. Dieser Massenentwicklung des Pflanzenwuchses entspricht aber keineswegs eine reiche Entwicklung der Tierwelt, im Gegenteil, die großen Tangmassen des Eulitorals gehören zu den ärmsten Gebieten. Eine Mikrofauna fehlt an ihnen fast völlig, vereinzelt findet man Ostrakoden (*Cythere*, *Paradoxostoma*), Turbellarien (*Monocelis fusca*) und Nematoden. Die vagile Makrofauna ist z. T. durch euryoeke Arten vertreten, z. B. *Litorina obtusata* und etwas höher hinaufgehend *L. litorea*. Daneben treten spärlich *Idotea*-Arten, *Jaera albifrons*, *Gibbula cineraria*, *Skeneopsis planorbis*, *Gammarus locusta* auf und als Unterschied gegenüber dem Sublitoral lokal in großen Mengen die Talitriden *Hyale nilsoni* und *Orchestia gammarellus* und der Collembolen *Anurida maritima* auf. Die sessile Fauna ist nur ein Ableger der eulitoralischen Hartbodenfauna; ich nenne die Polypen *Dynamena pumila* (besonders an Fucusstielen), *Clava multicornis* (neben den Luftblasen von *Fucus*), weniger *Campanularia flexuosa*, *Coryne*, *Laomedea loveni*, die Bryozoen *Flustrella hispida*, *Bowerbankia* treten in geringer Menge neben einzelnen *Spirorbis* und *Actinia equina* auf. Einige Polypen erreichen in diesem Eulitoralgebiet ihre größte Vorkommensdichte, z. B. *Coryne pusilla*, *Campanularia flexuosa*, weniger *Campanulina lacerata* und *Eudendrium arbus-*

cula. Diese geringe Besiedelung hängt offenbar mit der Struktur dieser Tangmassen zusammen, die ein rasches Abfließen des Wassers gestattet.

Damit stimmt überein, daß die polsterartigen Enteromorphabüsche, die wie ein Schwamm während der Ebbezeit in sich Wasser behalten, eine reich entwickelte Mikrofauna aufweisen. Diese Enteromorphazone ist besonders interessant im oberen Eulitoral, wo sie ein grünes Band auf allen festen Gegenständen (Felsen, Pfählen, Steinen) bildet, das weit in schwaches Brackwasser hineinreicht. Die Lebensbedingungen sind in diesem Biotop recht variabel. Regengüsse führen zu einer starken Aussüßung, Sonneneinstrahlung bei Niedrigwasser führt zu starker Erwärmung und schneller Steigerung des Salzgehalts. OTTO (1936) maß in der Kieler Förde bis 28,2‰ und bei Helgoland bis 63,4‰ Salzgehalt, Werte, die sicher oft überschritten werden. Trotz dieser recht extremen Bedingungen stellte OTTO in der Kieler Bucht nicht weniger als 95 Tierarten fest. Ihre oekologische Zusammensetzung ist dabei sehr verschiedenartig. Als Charakterarten können gelten der Tardigrade *Echiniscoides sigismundi*, die beiden Landmilben *Hyadesia fusca* und *Hermannia scabra*, die erst 1935 von BRANDTNER beschriebene Triclade *Sabussowia punctata*. Manche Arten, die in dieses marine Gebiet vordringen, gehören eigentlich der Moosfauna des Landes an, so die nicht seltenen bdelloiden Rotatorien *Mniobia symbiotica*, *M. magna* und die Milbe *Hermannia scabra*. Zahlreich sind auch die Nematoden, deren eigentlicher Lebensraum von Süßwasser getränkte Erde ist, z. B. *Monhystera dispar*, *M. similis*, *M. paludicola*, *Aphelenchus parietinus*, *Cephalobus elongatus*, *Plectus parvus*, *Rhabditis lacustris*. Daneben treten zahlreiche Tiere marinen Gepräges auf, z. B. kleine Foraminiferen (*Spiroloculina hyalina*, *Trochammina spec.*), Turbellarien (*Monocelis unipunctata*, *Provortex balticus*, *Promesostoma marmoratum*), Nematoda (*Enoplus communis*, *Oncholaimus brachycerus*, *Tripyloides marinus*), Copepoden (*Tachidius brevicornis*, *Idyaea furcata*, *Laophonte nana*, *Nitocra typica*), Halacariden (*Rhombognathus setosus*, *Halacarellus basteri*, *H. balticus*, *Rhombognathopsis seahami*, *Rhombognathides pascens*, *Copidognathus oculatus*). Schließlich existieren eine ganze Reihe von Brackwassertieren in diesem so euryhalinen Lebensraum (*Macrostomum timavi*, *Aspella harringi*, *Adoncholaimus thalassophygus*, *Prochromadora orleyi*, *Nitocra spinipes*, *Cletocamptus confluentis*, *Horsiella brevicornis* u. a.). An Artenzahl stehen, wie in fast allen extremen Lebensräumen, die Nematoden im Vordergrund, auch ihre Individuenzahl ist sehr beträchtlich (vorherrschend *Monhystera dispar*, *M. disjuncta*, *Chromadora leuckarti*, *Chromadora nudicapitata*, *Prochromadora orleyi* u. a.). Auch Rotatorien treten in großer Individuenzahl auf, sie nähren sich vorwiegend von zahlreichen Diatomeen, die in den Enteromorphen gedeihen. Biologisch interessant ist das Auftreten einer reversiblen Süßwasser- und Salzwasserstarre bei manchen Arten dieses Lebensraumes (vergl. OTTO 1936). Die Nematoden *Chromadora nudicapitata*, *Monhystera disjuncta* und der Tardigrad *Echiniscoides sigismundi* fallen, wenn der Salzgehalt unter zirka 7‰ sinkt, in eine Starre, aus der sie bei höherem Salzgehalt schnell wieder erwachen;

die meisten marinen Nematoden verfallen ferner oberhalb 50–60‰ S in eine Starre, in der der Körper sogar stark schrumpft (er wird bis 30% kürzer!). Auch diese Salzstarre ist reversibel. Im Nordseegebiet ist die Besiedelung dieser Enteromorpha-Zone prinzipiell die gleiche, nur fehlen eine Reihe von Süßwasserarten, dafür treten hier manche Phytalbewohner auf, die in der Beltsee nur das Sublitoral bewohnen (z. B. *Laophonte minuta*, *Harpacticus obscurus*).

Die Weich- und Sandböden enthalten im Eulitoral nur geringfügige Phytalbezirke z. B. die dürrtigen *Zostera-nana*-Wiesen, auf Festkörpern sich bildende Grünalgenbüsche, und die kaum als Phytal zu wertenden filzigen Algenpolster aus *Vaucheria* und *Oscillatorien*. Die *Zostera-nana*-Gebiete beherbergen noch einen spärlichen Bewuchs von Hydroidpolypen (*Laomedea conferta*) und Bryozoen (*Farella repens*). Daneben findet sich in ihnen und auch in den Grünalgenbüschen eine Mikrofauna, die manche Ähnlichkeit mit der der Litorina-rudis-Idotea-viridis-Coenose aufweist, z. B. die Ostrakoden *Cytherois fischeri*, *Cytherura gibba*, *Leptocythere castanea*.

Im Supralitoral wird das Phytal von typischen Landpflanzen gebildet, deren Gebiete vorwiegend von Insekten besiedelt sind. Entsprechend der Eigenart der Pflanzen und des Lebensraumes existieren hier natürlich eine ganze Reihe spezifischer Meeresstrand-Arten, die sich besonders unter den Coleopteren, Dipteren, Lepidopteren und Rhynchoten (Acanthiidae) finden und zwar sowohl unter den Phytophagen, wie unter den Omnivoren und Carnivoren. Besondere Erwähnung bedarf noch der Strandwall, der an der Grenze des Supralitorals aus angespülten Meerespflanzen aufgehäuft wird, da er eine überaus reiche Besiedelung aufweist, deren Bestand allerdings je nach Konstanz und Pflanzenart dieser „Anwurfzone“ wechselt. DÜRKOP 1934 konnte in diesem Biotop in der Kieler Bucht zirka 870 Arten feststellen. Die Fauna trägt ganz überwiegend den Charakter einer Landfauna. Es überwiegen die Coleopteren, Collembolen, Acari, Dipteren, die hier mit einer ganzen Anzahl spezifischer Strandarten vertreten sind. Tiere mariner Herkunft treten zurück; Charaktertiere dieser Gruppe sind die Arten der Amphipodengattung *Orchestia* (*O. gammarellus*, *O. platensis* u. a.), die besonders dort, wo der Anwurf auf Geröll liegt, eine enorme Massenentfaltung zeigen. Der Oligochaet *Enchytraeus albidus* zeigt gleichfalls in diesem Gebiet eine Massenentwicklung, so daß der Anwurf wie mit weißen Fäden durchsetzt erscheint. Daneben ist *Pachydrilus lineatus* häufig. Rein mengenmäßig treten im Gebiet der westlichen Ostsee außer den eben genannten Arten hervor: Coleoptera: *Cercyon litoralis*, *Atheta vestita*, *A. puncticeps*, *Oxytelus tetracarinatus*, *Omalius riparium*, *O. rivulare*, *Xantholinus linearis*, *Quedius umbrinus*, *Aleochara grisea*, *Philonthus nigrutilus*, *Mantura rustica*, *Cafius xantholoma*. — Dipteren: *Fucellia maritima*, *Coelopida frigida*, *Scatophaga litorea*. — Collembola: *Hypogastrura viatica*, *Isotoma viridis*, *I. olivacea*, *I. maritima*, *Entomobrya nivalis*, *Hypogastrura armata*, *Isostoma notabilis*, *Onychiurus armatus*, *Folsomia quadrioculata*. — Araneen: *Erigone atra*. — Acarinen: *Parasitus kempersi*, *Coprolaspis litoralis*, *Gamasolaelaps aurantiacus*, *Thinoseius berlesi*, *Poecilochirus*

spinipes. Von den angespülten Pflanzenmassen der Süßwasserufer oder der sich zersetzenden Laubschicht feuchter Wälder unterscheidet sich die Anwurfzone, abgesehen von dem Vorkommen spezifischer Arten, durch das Fehlen der Pulmonata unter den Schnecken (nur lokal kommt die Basommatophore *Phytia myosotis* am Meeresstrand vor), das Fehlen der Lumbriciden (lokal *Eiseniella tetraedra*), die Armut an Isopoden (nur *Philoscia muscorum* stellenweise nicht selten, an trockenen Stellen die *var. marmorata* von *Porcellio scabra*), die Armut an Diplopoden und Pseudoscorpionen.

Pelagial

Allgemeines. Das Pelagial — bei weitem der größte Lebensraum — ist seit langer Zeit intensiv durchforscht. Und gerade die bio-coenotischen Beziehungen zwischen Lebensraum, pflanzlichen und tierischen Organismen sind, seit HENSEN und BRANDT das Problem des Stoffkreislaufs im Wasser erkannten, viel bearbeitet worden, so daß die „Planktonkunde“ dem Ziel einer echten „Lebensgemeinschaftsforschung“ am nächsten gekommen ist. Auf diese allgemeinen Probleme kann hier nicht eingegangen werden (Über Produktionsbedingungen vergl. HOFFMANN T. N. O. I c., eine neuere Zusammenstellung bieten BRANDT und REIBISCH 1933). Es soll hier nur kurz die zoologische Seite und von dieser nur die Probleme hervorgehoben werden, die die Sonderstellung des Gebietes der Nord- und Ostsee gegenüber dem Ozean und dem Süßwasser berühren. In die gesamte Planktonkunde führt am besten das Werk von STEUER 1910 ein.

1. Plankton und Nekton. Die Bewohner des Pelagial werden seit HENSEN auf die beiden Haupttypen der Planktonen und Nektonen verteilt. Das Nekton umfaßt dabei die Tiere, die aktiv große Strecken des Meeresraumes durchmessen können (Fische, Wale, Cephalopoden z. T.), das Plankton die Organismen ohne oder mit geringem aktivem Bewegungsvermögen, so daß ihre Verbreitung im Meeresgebiet vorwiegend durch Strömungen erfolgt. Praktisch wird als Plankton das gewertet, was mit dem Planktonnetz gefangen wird, als Nekton das, was ihm entfliehen kann.

2. Tiergruppen des Meeresplankton. Das Süßwasserplankton wird nur von wenigen Tiergruppen gebildet. Rotatorien, Copepoden, Cladoceren sind hier die Hauptgruppen unter den Metazoen, das Meeresplankton enthält weit mehr Tiergruppen, da die Mehrzahl der Tierstämme wenigstens in einzelnen Repräsentanten diesen Lebensraum besiedelt (exkl. Porifera, Tentaculata, Enteropneusta). Charakteristisch für das Meeresplankton sind die Radiolarien und Tintinninoidea unter den Protozoen, die Medusen, Ctenophoren, Chaetognathen und Thaliacea, die Calanoidea unter den Copepoden, die Euphausiacea unter den Decapoden, die Pteropoden und Heteropoden unter den Gastropoda; auch Rotatorien und Cladoceren spielen lokal und temporär eine nicht geringe Rolle. Pelagische Larven liefern vorwiegend Anneliden, Mollusken, Echinodermen, in geringem Maße Tentaculaten und Fische.

3. Holo- und Meropelagische Tiere. Nur ein Teil der pelagischen Tierarten durchläuft seinen gesamten Entwicklungszyklus im Pelagial, so daß die Art in fortgesetzter Generationsfolge nur diesem Lebensraum angehört („holoplanktonische Tiere“, HÄCKEL). Die Mehrzahl der Arten gehört — wenigstens in unserem Gebiet — in irgendeinem Stadium dem Benthos oder Phytal an („meroplanktonische Tiere“, HÄCKEL). Holoipelagisch sind fast alle Ctenophoren, die Medusen ohne Generationswechsel (Trachymedusen, *Pelagia*) oder mit pelagischen Polypen (*Margelopsis*, *Nemopsis*), die Siphonophoren, die

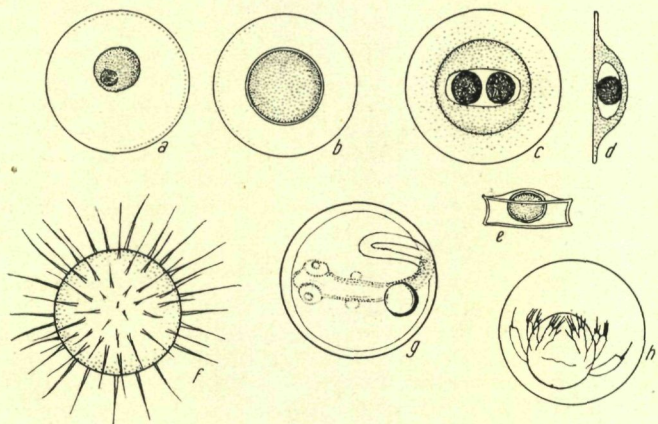


Fig. 74. Einige pelagische Eier bzw. Gelege. a Ei von *Branchiostoma lanceolatum*; b Polychaeten-Ei mit Gallerthülle; c, d scheibenförmiges Gelege von *Litorina litorea* mit zwei Eiern in Aufsicht (c) und im Längsschnitt; e pelagische Eikapsel von *Litorina neritoides*; f pelagisches Copepodenei (*Centropages*) = *Ovum hispidum hystrix*; g Fischei mit Öltröpfen (*Onos cimbria*); h Euphausiaceen-„Ei“, im Innern bereits der Nauplius (*Meganyctiphanes norvegica*). — Nach verschiedenen Autoren.

Mehrzahl der pelagischen Copepoden, die Chaetognathen, Euphausiaceen, Copelaten, einige Polychaeten (*Tomopteris*, *Pelagobia*) u. a. Die Eier dieser Arten sind entweder freischwimmend (Fig. 75) oder werden am Körper befestigt getragen. Letzteres gilt für einen Teil der Copepoden, einzelne Chaetognathen; zahlreiche Copepoden (*Centropages* u. a.) legen im Meer freischwimmende Eier! Einige Arten (Salpen!) sind vivipar. Die pelagischen Stadien der meroplanktonischen Tiere können in sehr verschiedenen Etappen des Entwicklungszyklus fallen. Die wichtigsten sind:

a) Eier und Larven pelagisch, erwachsene Tiere im Benthos und Phytal. Diese Gruppe wird von Bodentieren gebildet, die ihre Eier oder ihren Laich ins freie Wasser abstoßen und die anschließende Larvalentwicklung oder Jugendentwicklung im Pelagial durchlaufen. Das ist bei vielen Bodenfischen (viele Pleuronectidae, Triglidae, Gadidae, *Lophius* u. a.), zahlreichen Polychaeten, Echinodermen, Lamellibranchiata, unter den Gastropoda bei *Litorina litorea*, *L. neritoides*, *Patella*,

Helcion, *Haliotis*, *Gibbula cineraria*), ferner bei *Branchiostoma*, manchen Anthozoen u. a. der Fall.

b) Nur Larven oder Jugendstadien pelagisch, Eier und erwachsene Tiere im Benthos oder Phytal. Dieser Fall tritt ein bei Ablage der Eier in Gelegen an Pflanzen, bei Eibefestigung am Boden oder bei bodenlebenden, Brutpflegenden Arten mit freischwimmender Larve. Auch dieses Verhalten findet sich bei Vertretern verschiedenster Gruppen, bei Polychaeten (*Terebella*, *Spirorbis*), Polycladen (*Stylochopiana*, *Notoplana*), Nemertinen, Schnecken, besonders bei Opisthobranchiern, aber auch bei vielen Prosobranchiern, z. B. *Rissoa*, *Hydrobia ulvae*, *Aporrhais*, *Bittium*, bei der Mehrzahl der Decapoden, bei Cirripediern, Poriferen, vielen Ascidien, Bryozoen und einer Anzahl von Fischen (*Gobius*-Arten, Syngnathiden, *Ammodytes* u. a.), besonders bei Brutpflegenden Arten. Die Dauer des pelagischen Larvenlebens ist innerhalb dieser Gruppen sehr verschieden. Bei den Tunicaten, Schwämmen, vielen Bryozoen, *Hydrobia ulvae* ist sie so kurz, daß diese Larven im Plankton nur eine untergeordnete Rolle spielen (sie dauert z. B. bei vielen Ascidien nur wenige Stunden, bei den darmlosen Bryozoenlarven 12 bis 24 Stunden). Übrigens ist die Dauer des pelagischen Larvallebens auch von äußeren Faktoren abhängig, bei Ascidien (*Symphlegma viride*) wird sie durch Belichtung verkürzt, bei Dunkelheit verlängert (GRAVE 1927), bei Polychaeten (*Scolecopsis*) wirkt die Anwesenheit von Bodensediment abkürzend (DAY & WILSON 1934). Die pelagiale Zeit der Larven von Echinodermen, Decapoden, Cirripediern, Mollusken, Polychaeten, *Cyphonautes*-Larve kann Wochen bis Monate dauern.

c) Larven (Jugendstadien) und erwachsene Tiere im Pelagial, Eier im Benthos oder Phytal. Dieser Fall ist nur selten verwirklicht und zwar bei nektonischen Tieren, z. B. den Fischen *Clupea harengus*, *Belone acus*, *Osmerus* u. a., und bei Cephalopoden.

d) Nur einzelne Generationen pelagisch, die anderen im Benthos oder Phytal. Ein derartiges Verhalten kann natürlich nur bei Arten mit Generationswechsel vorkommen; das bekannteste Beispiel sind Polyp und Meduse der Hydrozoa und Scyphozoa, hierher gehören auch eine Reihe von Polychaeten (*Autolytus*!).

e) Viele Generationen pelagisch, gelegentlich ein Dauerstadium (Dauerei) am Boden. So verhalten sich nur wenige Arten: die Cladoceren *Podon* und *Evadne* und wahrscheinlich die pelagischen Rotatorien (*Synchaeta*, *Trichocerca*). Die Dauerei der spezifisch marinen Planktonrotatorien sind zwar noch nicht bekannt, doch sind Männchen, die das Auftreten von Dauereiern bedingen, bei mehreren Arten beobachtet. Es ist also anzunehmen, daß sich diese marinen Rotatorien ebenso verhalten wie ihre Gattungsverwandten im Süßwasser. Auch unter den pelagischen Ciliaten dürften Dauerstadien, die sich am Meeresboden aufhalten, zu erwarten sein.

Die eben aufgeführten Typen planktonischer Tiere zeigen in ihrer Häufigkeit markante Unterschiede im Meer und Süßwasser. Zunächst sind die holopelagischen Tiere prozentual im Meere viel häufiger, im Süßwasser treten sie ganz zurück. Ferner sind die meropelagischen

Tiere von Typ a und Typ b im Meer überaus reich vertreten (besonders im neritischen Plankton), es ist ja bekannt, daß Larven im Meeresplankton eine hervorragende Rolle spielen. Im Süßwasser fehlen diese beiden Kategorien fast ganz, zu ihnen gehört die Muschel *Dreissensia polymorpha*, deren Trochophoralarve im Plankton lebt, sowie die limnischen Bryozoen (*Plumatella*) und Poriferen; ihre Larven treten aber wohl infolge kurzer Schwärmperiode im Plankton wenig hervor. Auch der Typ d (eine Generation pelagisch, eine andere benthontisch) spielt im Süßwasser nur eine ganz untergeordnete Rolle (*Microhydra-Crapedacusta*). Umgekehrt rücken im Süßwasser die Typen c (Eier am Boden, Jugendstadien und Erwachsene im Pelagial) und e (viele Generationen pelagisch, gelegentlich Dauerstadien am Boden) stark in den Vordergrund. Zum Typ e gehören alle pelagischen Rotatorien, wohl alle Ciliaten, nahezu alle Cladoceren und ein Teil der Copepoden, also alle charakteristischen Repräsentanten des Süßwasserplanktons. Zum Typ c gehören im Meere nur Vertreter des Nektons, die Nektonten gehören aber im Süßwasser restlos zu diesem Typ, da die Eier aller Süßwasserfische sich am Boden und an Pflanzen befinden, während im Meere sich unter den Nektonten eine große Anzahl holopelagischer Tiere befinden, deren Eier auch im Pelagial sich entwickeln. Diese Unterschiede sind untenstehend tabellarisch zusammengefaßt:

	Meer	Süßwasser
Holoplanktonten	nicht selten	fehlen fast völlig
Meroplanktonten		
Typ a (Ei und Larven pelagisch) .	häufig	} sehr selten
Typ b (Larven pelagisch)	häufig	
Typ c (Jugendstadien u. erwachsene pelagisch)	selten	nicht selten (alle Nektonten)
Typ d (eine Generation pelagisch) .	nicht selten	fehlt nahezu
Typ e (nur gelegentliche Dauerstadien am Boden)	sehr selten	vorherrschend

Bei Berücksichtigung der Parasiten ergeben sich noch weitere Varianten, z. B. Jugendstadien und erwachsene Tiere im Pelagial, Mittelstadien parasitisch (Monstrillidae) oder nur ein Geschlecht (♂) dauernd pelagisch usw. An dieser Stelle sei noch erwähnt, daß eine Reihe benthontischer Tiere, vor allem Bewohner der Weichböden, nachts ins Pelagial aufsteigen. Das ist bei Polychaeten (besonders Aphroditidae), Mysideen, Amphipoden, Cumaceen der Fall (vgl. RUSSELL 1925). In der Regel zeigen die Männchen diesen Aufstieg ins Pelagial intensiver als die Weibchen.

Diese Unterschiede sind zu markant, als daß sie zufällig sein könnten. Suchen wir nach Erklärungen, so sind wir allerdings, wie leider so oft bei oekologischen Problemen, auf plausibel erscheinende Mutmaßungen angewiesen. Auffallend ist zunächst der Ausfall der Larven-

stadien im Süßwasser bei zahlreichen Tieren und damit auch eine Verminderung der Larven im Plankton. Dies könnte einen physiologischen Grund haben. Larven bzw. Jugendstadien sind wie bereits erwähnt vielfach in extremen Lebensräumen weniger resistent als die erwachsenen Tiere. Das Süßwasser ist biologisch betrachtet ein extremer Lebensraum; in ihm wird die in der schützenden Eihülle verbrachte Embryonalzeit verlängert (dementsprechend oft dotterreichere Eier), und das empfindliche Larvalstadium abgekürzt. Die Larvalform wird aber im Süßwasser nicht stets reduziert, sondern nur dann, wenn sie das Verbreitungsstadium der Art darstellt. Die freilebenden Copepoden und Ostrakoden, deren Naupliuslarve im gleichen Lebensraum lebt wie die erwachsenen Tiere und keine größere Verbreitungsintensität aufweist wie die erwachsenen Tiere, behalten auch im Süßwasser ihre Larvenform uneingeschränkt bei. Diese Tatsache läßt eher an eine oekologische Erklärung des Sachverhalts denken. Eine solche könnte lauten: Das Meer ist ein großes Becken, also ein einheitlicher Verbreitungsraum, in dem Strömungen die Verbreitung bis in weite Regionen besorgen können, das Süßwasser ist zerteilt in eine große Zahl kleinerer Einzelgebiete, innerhalb welcher eine Verbreitung durch pelagische Stadien biologisch nur geringe Bedeutung haben kann, da die Bewegungsfähigkeit der erwachsenen Tiere allein die Besiedelung des zur Verfügung stehenden Raumes in kurzer Zeit ermöglicht. Für die Verbreitung der limnischen Organismen kommen dagegen Stadien in Betracht, die einen Transport von einem Gewässer zum anderen ermöglichen unter Umgehung der Überschreitung des Pelagials. Dieser Anforderung genügen die Latenzeier und Ehippien, die die Vertreter des Typ 5 (Rotatorien, Cladoceren u. a.) bilden. Dementsprechend dominiert dieser Typ im Süßwasser, während die ihm zugehörigen Repräsentanten der Meeresfauna (pelagische Cladoceren und Rotatorien) selten und zum allergrößten Teil sekundäre Einwanderer aus dem Süßwasser sind. Mit dieser oekologisch-biologischen Erklärung der eben erwähnten Unterschiede zwischen Meer und Süßwasser stimmt ferner die Seltenheit des Typ d (einzelne Generationen pelagisch) im Süßwasser überein, da die biologische Wirkung dieser pelagischen Generationen gleichfalls in einer Verbreitung der Art besteht; mit dieser Erklärung harmonisiert auch die Tatsache, daß im Luftraum, der ja in Ausdehnung und Wirkung der Strömungen dem Meer ähnelt, gleichfalls pelagische Verbreitungsstadien aufweist (Flugsamen der Pflanzen, Schwebestadien junger Spinnen).

Das Schweb- und Formproblem der Planktonten.

Für die Bewohner des Pelagials ist die Diskordanz zwischen dem spezifischen Gewicht des Plasmas und dem des umgebenden Wassers von hervorragender Wichtigkeit. Das spezifische Gewicht normalen Plasmas liegt im Durchschnitt bei 1,04—1,05; Hartsubstanzen wie Kalk- und Kieselsäureabscheidungen, wie sie ja bei vielen Planktonten vorkommen, zeigen noch viel höhere Werte (> 2). Infolgedessen sind „normal“ gebaute Organismen schwerer als das Wasser (auch als das Meerwasser) und sinken demnach aus ihrem Lebensraum heraus, was

mit ihrer Vernichtung gleichbedeutend ist. Die Geschwindigkeit des Absinkens ist dabei nicht nur vom Übergewicht des Körpers, sondern auch von dem durch Form und relative Oberfläche bedingten Sinkwiderstand abhängig; natürlich wird die Sinkgeschwindigkeit auch von der Beschaffenheit des Wassers (Viskosität) beeinflusst. Diese Tatsachen brachte OSTWALD in seiner bekannten Formel Sink-

geschwindigkeit = $\frac{\text{Übergewicht}}{\text{Viskosität} \cdot \text{Formwiderstand}}$ zum Ausdruck, diese Formulierung ist natürlich keine mathematisch exakte Darstellung.

Tatsache ist nur, daß die meisten Organismen des Pelagials nicht absinken, sondern in ihrem Lebensraum bleiben, sie verfügen mithin über Einrichtungen, die sie zum Schweben befähigen. Diese Schwebenanpassungen sind in der Literatur sehr lebhaft diskutiert worden, die neueste zusammenfassende Darstellung stammt von W. JACOBS 1935 (vgl. ferner BRANDT 1892, OSTWALD 1902, WOLTERECK 1908, 1913, STEUER 1910, HESSE 1924). Der Organismus kann ein Absinken aus dem Lebensraum auf 3 Wegen verhindern, 1. durch aktive Ortsbewegung (Aufwärtsbewegung), 2. durch Aufhebung des Übergewichts durch Einlagerung spezifisch leichter Stoffe (Gas, Öl, Fett usw.), 3. durch Erhöhung des Formwiderstandes, die rein theoretisch allerdings nur dann zu vollem Erfolg führen kann, wenn der Widerstand = unendlich wird. Alle 3 Wege sind beschritten worden, keinesfalls stets nach Arten getrennt, da sich mehrfach verschiedene dieser Anpassungen bei der gleichen Art nachweisen lassen.

1. Aktive Ortsbewegung. Beim Zooplankton ist aktive Ortsbewegung überaus verbreitet, sie tritt wohl bei weit über 90% Arten auf. Sie fehlt nur bei pelagischen Foraminiferen, Radiolarien (vgl. jedoch unten S. 209), manchen pelagischen Polypen (*Margelopsis*) und einigen Larven (*Actinula*-Larve von *Tubularia*, *Arachnactis*-Larve von *Cerianthus*), *Noctiluca* (annähernd), außerdem natürlich den pelagischen Eiern. Die hohe Bedeutung der aktiven Bewegung für die Wahrung der Höhenlage im Wasser zeigt jede Beobachtung lebenden Planktons, Tintinnen, viele Molluskenlarven und Crustaceen sinken sofort ab, wenn die Lokomotionsorgane ihre Tätigkeit einstellen. Ebenso deutlich zeigt aber bereits einfache Beobachtung, daß nicht alle Tiere bei Einstellung der Lokomotion sofort absinken (z. B. viele Copepoden, *Nectochaeta*-Larven, *Sagitta* u. a.), und daß die Ortsbewegung auch der Planktonten sich nicht in ihrer Bedeutung für die Höhenhaltung oder Vertikalwanderung erschöpft, sondern bei Nahrungsfang, Flucht und aktiver Wanderung eine entscheidende Rolle spielt. Bei vielen pelagischen Copepoden, *Oikopleura*, Chaetognathen, Ctenophoren stehen sogar die Nahrungsfang-, Flucht- und Wanderbewegungen ganz im Vordergrund.

Die Zahl der Lokomotionstypen ist im Pelagial im Vergleich zu anderen Lebensräumen auffallend gering. Bei den Planktern steht Wimperbewegung bzw. Geißelbewegung und Ruderbewegung durch Gliedmaßen ganz im Vordergrund. Ein spezieller Bewegungstyp ist die Rückstoßbewegung durch Ausstoßen einer Wassersäule aus einem

sich rhythmisch mit Wasser füllenden Raum (Salpen, Medusen, Cephalopoden).

2. Aufhebung bzw. Verminderung des Übergewichts durch Einlagerung leichter Stoffe. Gegenüber den bodenlebenden Tieren zeigen die Planktontiere zunächst eine durchschnittlich geringere Ausbildung der Skeletsubstanz, besonders der Kalkskelette. Tiergruppen mit typischer Kalkschale (Mollusken!) zeigen in ihren pelagischen Vertretern eine auffällige Reduktion der Kalkschale (unter den Gastropoden bei *Phyllirhoe*, Heteropoden, Pteropoden, vergleiche auch Skelette bei Polypen und Medusen), Tiergruppen, die ihre Kalkskelette auch bei ihren pelagischen Vertretern behalten, zeigen wenigstens eine durchschnittlich geringere Skelettmasse als ihre benthontischen Verwandten (viele Fische, Globigerinen, vgl. HESSE 1924). Aber diese Verminderung der schweren Skelettmasse bedingt zwar ein geringeres spezifisches Gewicht der Planktonten im Vergleich mit Benthonten, kann aber niemals das Übergewicht der Organismen über das Wasser völlig beheben, da ja das Plasma selbst ein höheres spezifisches Gewicht besitzt. Eine völlige Aufhebung dieses Übergewichts ist nur durch Einlagerung von Stoffen möglich, die leichter als das umgebende Wasser sind. Solche Stoffe sind Öl (Fett), Luft (Gas) oder Flüssigkeitsvakuolen, die leichter als das Meerwasser des Lebensraumes sind. Am verbreitetsten ist Einlagerung von Öl, das ja als Stoffwechselprodukt gleichzeitig noch andere wichtige Funktionen erfüllt. Bekannt ist ja der durchschnittlich höhere Fettgehalt pelagischer Copepoden (*Calanus!*) und Fische (*Clupea!*). Verbreitet sind Öleinlagerungen auch bei Radiolarien, *Noctiluca* und in hohem Prozentsatz bei pelagischen Fischeiern, wie ein Blick auf die Bestimmungstabelle der Fischeier in Teil XIIc zeigt. (Näheres bei HESSE 1924.) Auch die dicke Fettschicht der Meeressäuger vermindert das Übergewicht; bei manchen Bartenwalen (Grönlandwal u. a.) so sehr, daß die getöteten Tiere an der Oberfläche schwimmen. Meist wird das Öl nur in die Gewebe eingelagert, eine spezifische Lage nimmt die Ölkugel in der Stomatocyste der calyphoren Siphonophoren ein. Besonders wirksam ist natürlich die Einlagerung von Luft bzw. Gas. Derartige „Schwimmblasen“ sind ja von den Fischen, besonders den nektonischen, allgemein bekannt, sie kommen ferner bei den pneumatophoren Siphonophoren vor.

Die Deutung von Gasansammlungen im Darm mancher Tiere, z. B. *Glaucus*, Syllideen als Schwimmblasen ist zum mindesten sehr zweifelhaft, dagegen wirkt natürlich die Lunge wasserlebender Säuger und Reptilien im Nebeneffekt gleichfalls als Schwimmblase, von den außerhalb des Gebietes lebenden Tieren sei noch auf die luftgefüllte Schale der Cephalopoden *Nautilus* und *Spirula* hingewiesen.

Wenig wissen wir noch über das Vorkommen leichter Vakuolen und Gallertmassen zur Herabsetzung des Übergewichts. Im Meere wäre dieses Prinzip ja leicht durchführbar, da bereits Vakuolen mit geringerem Salzgehalt als der des umgebenden Wassers diesen Erfolg haben würden. Einen klaren Fall hat BRANDT bei den Radiolaren nachgewiesen, bei denen derartige Vakuolen durch Abgabe und Neubildung

von Flüssigkeit ein Steigen und Sinken der Tiere ermöglichen. Neben den Fetteinschlüssen soll auch bei *Noctiluca* der reiche Vakuoleninhalt das hier geringe spezifische Gewicht (1,0141) bedingen. „Auch bei der Rippenqualle *Beroë* sollen die zahlreichen Vakuolen der Zellen spezifisch leichten Inhalt haben, der von dem Tiere im Bedarfsfalle durch Muskeldruck entleert werden kann“ (HESSE 1924). Bei manchen Siphonophoren (*Agalma*, *Forskalia*) wird das Schweben durch die leichten gallertigen Deckstücke erreicht (JACOBS 1937).

Die letztgenannten Beispiele haben schon gezeigt, daß durch diese Einlagerungen leichter Stoffe nicht nur das Übergewicht des Körpers vermindert oder aufgehoben werden kann, sondern daß diese Tiere auch in der Lage sind, ihr Gewicht zu regulieren. Unbekannt sind solche Regulationen noch bei Öleinschlüssen. Vermehrung oder Verminderung durch Stoffwechselprozesse verläuft für derartige Regulationen zu langsam, aktives Ausstoßen von Öltröpfen zwecks Gewichtsregulation ist nicht bekannt. Dagegen ist die Regulationsfähigkeit der Schwimmblasen der Fische allgemein bekannt, sie ermöglicht eine Anpassung des Gewichts an das der jeweiligen Umgebung (vergl. JACOBS), nicht aber ein aktives Auf- und Absteigen im Wasser durch Gasproduktion bzw. Gasresorption. Daß eine solche aktive Ortsveränderung durch Gewichtsregulation aber bei Meerestieren vorkommt, zeigt das oben erwähnte Verhalten der Radiolarien. Auch die Siphonophoren sind zu einer Regulation befähigt (vergl. JACOBS 1937).

3. Die Erhöhung des Formwiderstandes wird durch bestimmte Veränderungen der Körperform erzielt. Am verbreitetsten sind die sogenannten Schwebefortsätze, deren Vorhandensein zur Ausbildung der „Chaetoplanktonform“ führt. Seltener sind die Fälle, in denen der Körper lang stabartig gestreckt wird (Rhabdoplanktonform), verbreitet wieder eine scheibenförmige Gestaltung des Gesamtkörpers oder bestimmter Körperregionen (Discoplanktonform) oder eine ballonförmige Ausbildung des Körpers (Physoplanktonform). Die Ballonform, für die Ctenophoren wie Pleurobrachia, Medusen (*Halitholus*, *Sarsia*), Rädertiere (*Synchaeta monopus*), Amphipoden, Annelidenlarven (*Polygordius*-Trochophora) typische Beispiele geben, wird vorwiegend durch Aufnahme von Wasser in den Körper erzielt. Es vergrößern sich dabei die Leibeshöhlenräume oder die Gewebe werden stark wasserhaltig. Die Wirkung dieser Wasserfüllung des Organismus für die Sinkgeschwindigkeit ist die gleiche wie bei einem Ballon das Aufblasen mit Luft. Als Nebeneffekt dieser Körperausdehnung durch Wasseraufnahme wird die hohe Durchsichtigkeit der Planktonorganismen (Glastiere!) vielfach angesehen, doch kann die Deutung noch nicht befriedigen. Die Ausbildung der Ballonform durch Ausscheidung umfangreicher Gallerthüllen, wie sie im Süßwasser mehrfach vorkommt, ist im Meere selten (Radiolarien z. T.), nur bei pelagischen Eiern ist sie verbreitet.

Die Erhöhung des Formwiderstandes durch Oberflächenvergrößerung kann in ruhigem Wasser nur einen beschränkten Effekt haben. Das Absinken wird, wie oben erwähnt, erst erreicht, wenn der Formwiderstand = unendlich wird, was aber in keinem Falle eintritt. Das

Absinken kann also selbst in den extremsten Fällen nur verlangsamt, nicht aufgehoben werden. Nun haben zahlreiche der hierher gehörenden Planktonten neben ihren „Schwebefortsätzen“ noch aktive Bewegungsfähigkeit, die Fortsätze sind also nur von zusätzlicher Wirkung, die besonders dann eintritt, wenn bei Schutzstellungen und dergl.

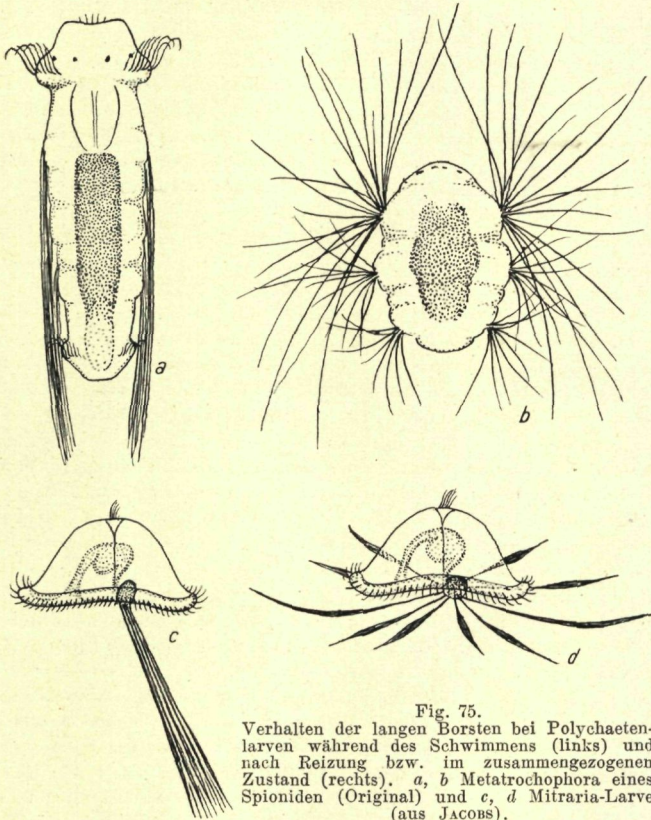


Fig. 75.

Verhalten der langen Borsten bei Polychaetenlarven während des Schwimmens (links) und nach Reizung bzw. im zusammengezogenen Zustand (rechts). a, b Metatrochophora eines Spioniden (Original) und c, d Mitraria-Larve (aus JACOBS).

(vgl. Fig. 75) die Lokomotionsorgane zeitweise ausgeschaltet sind. Doch treten derartige Formanpassungen auch an Planktonten ohne aktive Bewegungsfähigkeit auf (Diatomeen, Peridineen, Foraminiferen), ihre Bedeutung kann sich also nicht in der oben genannten Hilfswirkung erschöpfen. Hier half der Hinweis, daß ja das natürliche Wasser von Turbulenzströmungen erfüllt ist, für die die Planktonformtypen ideale Ansatzmöglichkeiten bieten und somit ein Weitertransport mit der Strömung ermöglichen, in gleichem Sinne, wie die ganz ähnlichen Formtypen der Flugsamen in der bewegten Luft.

Gleichzeitiges Vorhandensein von erhöhtem Formwiderstand des Körpers und aktiver Fortbewegungsfähigkeit scheinen sich in ihrer biologischen Wirkung aufzuheben, da jede Erhöhung des Formwiderstandes gleichzeitig die aktive Fortbewegungsfähigkeit hemmt. Diese Störung kann vermieden werden, wenn der Organismus in „Absinklage“ einen großen Formwiderstand, in der Bewegungsrichtung aber einen geringen aufweist. Das ist z. B. bei der Scheibenform von *Sapphirina* oder der *Phyllosoma*-Larve der Fall, auch die Schwebfortsätze der Chaetoplanktonen werden bei aktiver Bewegung angelegt und nur bei Ausschalten der aktiven Bewegung durch Spreizung in Wirksamkeit gesetzt (Fig. 75), oder sind gleichfalls so angeordnet, daß sie der Bewegung wenig, dem Absinken viel Widerstand entgegensetzen (Borsten der pelagischen Copepoden!). Tiere ohne aktive Fortbewegung zeigen oft allseitig abstehende Schwebfortsätze (Radiolarien, Globigerinen).

Ernährungstypen. Gegenüber dem Süßwasserplankton ist das Meer durch einen hohen Prozentsatz von Tentakelfängern (= Taster Lohmann) ausgezeichnet. Zu ihnen gehören die Radiolarien, Foraminiferen, Medusen, Mehrzahl der Ctenophoren (Ausnahme *Beroë*). Die Beute wird nicht aufgesucht, sondern bleibt an ins Wasser vorgestreckten Tentakeln haften und wird von ihnen dem Mund zugeführt. Den Tentakelfängern fehlt entweder eine aktive Lokomotion oder ist im Vergleich zur Körpergröße geringfügig (Quallen!). Da die Körpergröße der Tentakelfänger sehr verschiedenartig ist, reicht auch der Spielraum ihrer Nahrungstiere von Kleinorganismen (Diatomeen) bis zu Fischen. In unserem Gebiet überwiegen die mittelgroßen Tentakelfänger (Hydromedusen, *Pleurobrachia*), deren Hauptnahrung im Gebiet der Copepoden bis Jungfische liegt. Im Süßwasserpelagial sind Tentakelfänger kaum vertreten.

Der häufigste Ernährungstyp des Planktons ist der des Strudlers, vor allem, weil er der Ernährungstyp der meisten pelagischen Larven ist (Mollusken, Polychaeten, Bryozoen, Echinodermen), sofern diese Nahrung im Pelagial aufnehmen. Ihm gehören ferner die meisten Ciliaten des Plankton (Tintinnoidea!), einige Rotatorien, die thecosomaten Pteropoden und in abgewandelter Form die Salpen und Ascidien an. Die letztgenannten Arten leiten bereits zu dem gleichfalls verbreiteten Typ der Filtrierer über, die — durch Borstenkämme oder einen anderen Filterapparat eine jeweils wechselnde Wassermenge durchfiltern. Eine einfache Form eines solchen Ernährungsmodus kommt einem Teil (!) der Planktoncopepoden und ihren Larven zu, der Cladocere *Bosmina coregoni*, manchen Copelaten, deren abgeschiedenes Gallertgehäuse einen hochkomplizierten Filter- bzw. Reusenapparat darstellt (siehe Copelata) und schließlich den Bartenwale. Strudler und Filtrierer sind nicht nur durch mannigfache Übergangsformen verbunden, sondern ähneln sich auch in ihrer biologischen Wirksamkeit sehr. Sie sind in der Lage im Wasser suspendierten Detritus und Nannoplankton aufzunehmen und die lange kontinuierliche Tätigkeit ihres Nahrungsaufnahmeapparates ermöglicht trotz der geringen Größe eine genügende Nahrungszufuhr. Natürlich sind —

das sei ausdrücklich hervorgehoben — keineswegs alle Strudler und Filtrierer auf dieses Feinmaterial als Nahrung angewiesen, schon Copepoden und Rotatorien dieses Typs können durchaus mittelgroße Diatomeen auf diese Weise aufnehmen, und bei den Bartenwalen bilden Euphausiaceen den wichtigsten Nahrungsbestandteil. Immerhin bleibt bestehen, daß gerade diese Ernährungstypen das kleinste geformte Nahrungsmaterial aufzunehmen in der Lage sind und daß im Verhältnis zur Körpergröße die durchschnittliche Größe der Nährkörper beträchtlich geringer ist als bei Arten anderer Ernährungstypen. Verbreitet sind natürlich auch die Jäger, die speziell Nahrungsorganismen direkt angreifen und durch Kiefer, Greifhaken oder einen stark erweiterungsfähigen Mund aufnehmen. Auch dieser Typ ist in den verschiedensten Größenordnungen vertreten, in der Mikrofauna gehören ihm unter den Rotatorien die häufigen pelagischen Gattungen *Synchaeta* und *Trichocerca* sowie einige Ciliaten an. Demgemäß wechselt auch hier die Nahrungsart von Diatomeen und Kleinalgen bis zu Fischen und Säugern. Erwähnenswert ist noch, daß ein Spezialtyp der Jäger, nämlich Arten, die andere Planktonorganismen anbohren und aussaugen, im Süßwasser (hier Rädertiere wie *Chromogaster*, Trichocerciden) verbreiteter ist als im Meer.

Über die einzelnen Nahrungswege, die von den Phytoplanktonten als Produzenten bis zu den größeren jagenden Tieren als Endkonsumenten führen, wissen wir im einzelnen noch recht wenig. Neben weitgehend einfachen Wegen wie etwa Kleinalgen (besonders Diatomeen) oder Detritus —> Euphausiaceen —> Bartenwale (—> Raubwale) stehen sicher viele komplizierte Zusammenhänge. Obwohl es bei derartigen biologischen Prozessen eigentlich selbstverständlich ist, sei hier noch kurz darauf hingewiesen, daß in diesen Nahrungsketten nicht jeweils gesamte organische Substanz einer niederen Stufe in organische Substanz der höheren Stufe verwandelt wird. Zunächst wird ja nicht die gesamte Phytoplanktonproduktion in Zooplankton umgesetzt, ein Teil gelangt an den Boden und wird hier von der Bodenfauna oder Reduzenten aufgearbeitet. Dieser Teil ist besonders in Flachmeeren mit wechselnden hydrographischen Faktoren bisweilen beträchtlich; in der Kieler Bucht bedecken z. B. gelegentlich abgesunkene Planktondiatomeen in dicker, schwammiger Lage tiefere Stellen des Bodens. In gleicher Weise gelangt ein Teil des Zooplankton auf den Boden (vergl. die Verhältnisse im Wattenmeer bei Ebbe und Flut). Ferner geht bei der Nahrungsaufnahme ein bestimmter, von Art zu Art wechselnder Teil verloren. Die einzelnen Tiere haben also einen verschiedenen Ausnutzungskoeffizienten (NAUMANN). Das Defizit zwischen potentieller und zum Aufbau verwendeter Nahrungssubstanz wird bedingt 1. durch die Art der Nahrungsaufnahme; bei bestimmten Ernährungstypen wird nur ein Teil der gefangenen Organismen aufgenommen, der übrige Teil wird aber beim Nahrungsfang so geschädigt, daß die Organismen absterben und z. T. mit Schleim vermengt, absinken. Das ist in besonders hohem Maße bei den Strudlern der Fall, die die Nahrungspartikel beim Transport zum Mund mit Schleim verkleben; sie besitzen also einen niedrigen Nahrungskoeffizienten. Geringer ist dieser

Verlust bei Filtrierern und Tentakelfängern, am geringsten bei Jägern. — 2. Durch die physiologische Polyphagie. Von der dem Darm einverleibten potentiellen Nährsubstanz wird je nach den Arten und der Leistung ihrer Fermente ein verschiedener Teil vom Organismus aufgenommen. Dieser Teil ist gering bei Nahrungsspezialisten. — 3. Durch das gegenseitige Verhältnis von Betriebsstoffwechsel zu Baustoffwechsel. Hoher Betriebsstoffwechsel, wie er bei intensiv sich bewegenden Tieren vorhanden ist, bedingt einen prozentual geringen Umsatz der Nahrung in körpereigene Baustoffe.

Regionenbildung im Pelagial.

Wie in den anderen großen Lebensräumen tritt im Pelagial vertikale Zonenbildung und horizontale Regionenbildung auf. Für die vertikale Zonenbildung ist das Licht ein entscheidender Faktor, der in erster Linie allerdings das Phytoplankton beeinflusst, doch entzieht sich auch das Zooplankton nicht seiner direkten oder indirekten Wirkung. In zweiter Linie wirkt die vertikale Temperaturschichtung. Für die vertikale Zonenbildung sind mehrfach Einteilungen versucht worden (vgl. STEUER 1910), die aber für unser Gebiet kaum in Betracht kommen, da infolge der Flachseenatur der Nord- und Ostsee die größten Bezirke im Gebiet in die obersten Zonen fallen. Lediglich die tiefsten Bezirke der Ostsee und die Tiefengebiete an der norwegischen Küste, im Skagerrak und Kattegatt könnten rein der Tiefenlage nach bereits ein besonderes Tiefenpelagial aufweisen. In der Ostsee fehlt eine solche „bathypelagische“ Fauna jedoch aus historischen und hydrographischen Gründen vollkommen, in den anderen Gebieten ist sie im Vergleich zu den entsprechenden Tiefengebieten des Ozeans und des Mittelmeeres auffallend gering. Es wären als Tiefenformen unseres Gebiets Arten der Decapodengattung *Pasiphaea*, die Ostrakoden der Gattung *Conchoecia*, der Amphipode *Scina borealis*, *Sagitta maxima*, die Copepoden *Candacia norvegica*, *Chiridius armatus*, *Euchaeta norvegica* u. a. zu nennen. Wie arm an bathypelagischen Tiefseefischen dieses Gebiet ist, zeigt ein Blick in die Bearbeitung der Fische in dem vorliegenden Werk. Es beruht diese Armut auf der weitgehenden Abschließung unseres Tiefengebietes durch unterseeische Schwellen sowie auf der für kaltstenotherme Tiefentiere grenzsetzenden Wirkung des Golfstroms. Diese mangelhafte Zonenbildung besagt natürlich nicht, daß vertikale Planktonschichtungen in unserem Gebiet fehlen. Da diese durch Wanderung einzelner Arten in optimale Tiefenzonen oder durch Überschiebung verschiedener Wasserkörper mit verschiedenen Planktonfaunen entstehen, ist ihr Auftreten natürlich in Nord- und Ostsee leicht möglich und tatsächlich nachgewiesen (Fig. 76). Es haben diese Schichtungen aber nichts mit den großen Vertikalzonen zu tun.

Bei der horizontalen Regionenbildung steht der Gegensatz Hochseepelagial — Küstenpelagial (ozeanisch — neritisch) im Vordergrund. Beide Gebiete unterscheiden sich durch das Verhältnis von holopelagischen zu meropelagischen Tieren. Die Hochsee ist das Gebiet der holopelagischen Tiere, an den Küsten treten die meropelagischen Tiere in den Vordergrund, die ja infolge ihrer Abhängigkeit vom Boden-

gebiet größtenteils auf Küstennähe und Flachmeere angewiesen sind. Viele Hydromedusen, Quallen, pelagische Larven, Cladoceren, Tintinen kennzeichnen das neritische Plankton, während Salpen, Siphono-

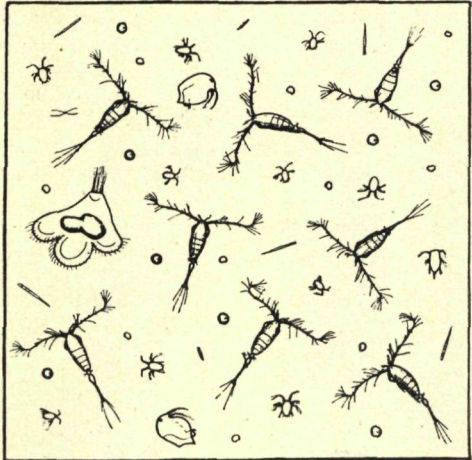
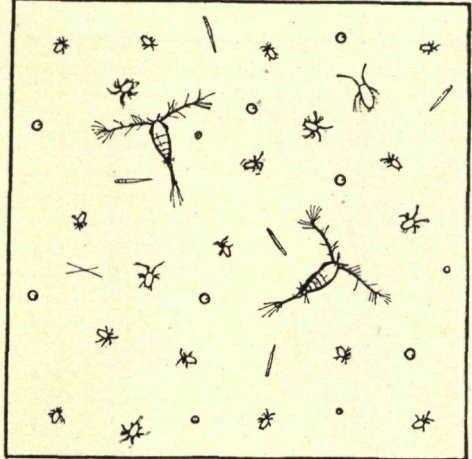
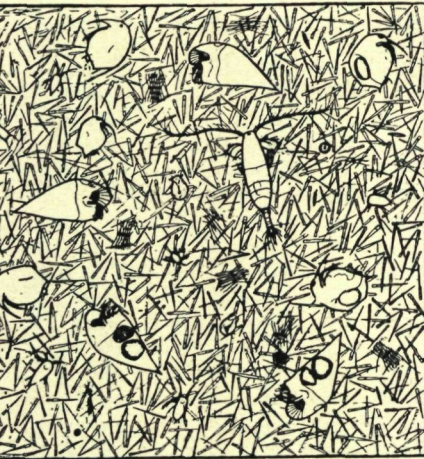


Fig. 76. Verschiedenheiten des Planktons in der Ostsee (Bornholmbecken) in verschiedenen Tiefen. Planktongehalt in je 1 l Wasser aus 0 m (oben links), 20 m (unten links), 60 m (oben rechts) und 80 m (unten rechts) Tiefe.
Nach E. HENTSCHEL 1939.

phoren, Radiolarien Charaktertiere des ozeanischen Planktons sind. Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß der besondere Charakter des neritischen Pelagials nicht allein durch den Zugang von meropela-

gischen Tieren bedingt wird, sondern daß es auch spezifisch neritische Holoplanktonen gibt (z. B. Arten der Copepodengattungen *Centropages*, *Acartia*). Bei einem Vergleich mit dem Mittelmeer ergibt sich ein besonders stark neritischer Charakter des Nord- und Ostseep planktons, ein Hinweis, daß nicht nur die Küstennähe, sondern auch die geringe Tiefe hierfür maßgebend ist.

Immerhin ermöglichen die relativ breiten Verbindungswege zwischen Ozean und Nordsee, der Kanal und die Verbindung zwischen Norwegen und England, einen zeitweisen Transport echt ozeanischer Formen in die Nordsee. Gerade diesen „Nachbarn“ im Nordsee-Pelagial hat man seit einiger Zeit besondere Aufmerksamkeit geschenkt, da sie bei genauer Kenntnis ihrer Verbreitung und Lebensweise Rückschlüsse auf Wassertransport und Wasserströmungen gestatten. (Vergl. GRAN 1902, OSTENFELD 1931, RUSSELL 1935, KÜNNE 1937.) Auf Grund dieser Arbeiten ergibt sich folgendes: Durch die Straße von Dover dringen Warmwasserformen in die Nordsee ein, die aber nur z. T. ozeanische Warmwasserarten sind, z. T. dem speziellen Kanalwasser angehören. Als eindringende Leitformen des Kanalwassers nennt KÜNNE die Medusen *Turritopsis polycirra*, *Gossea corynetes* und die Larve der Schnecke *Lamellaria perspicua* (die Schnecke kommt vereinzelt auch bei Helgoland vor). Durch den Kanal dringen ferner die Medusen *Turritopsis nutricula*, *Amphinema dinema*, *Slabberia halterata*, *Octorchis gegenbauri* ein (vergl. KRAMP 1930, RUSSELL 1935). Ozeanische Arten des atlantischen Warmwassers, die durch den Kanal die Nordsee erreichen, sind vor allem die Tunicaten *Salpa democratica*, *Cyclosalpa bakeri*, *Doliolum nationalis*, *D. gegenbauri*, die Siphonophore *Muggiaea atlantica*.

Der englische Kanal ist nicht die einzige Pforte, durch die ozeanische Warmwasserplanktonen in den Nordseeraum eindringen können; der Golfstrom und seine Abzweigungen können auch nördlich von Schottland ozeanische Warmwassertiere einströmen lassen, die verschieden weit in unser Gebiet gelangen können, bald nur bis in die Hebridenregion, oft aber bis in die norwegische Rinne, Skagerrak und Kattegatt, oder in die nördliche Nordsee. Manche Arten benutzen sogar beide Pforten, z. B. die Tunicaten *Doliolum tritonis*, *Salpa fusiformis*, die Meduse *Cosmetira pilosella*. Nicht wenige Leitformen dieses warmen atlantischen Wassers gelangen aber nur auf diesem nördlichen Weg ins Gebiet; als Beispiele seien genannt die Tunicaten *Appendicularia sicula*, *Fritillaria venusta*, *Oikopleura parva*, *Salpa asymmetrica*, die Schnecke *Clio pyramidata*, der Ostrakode *Conchoecia daphnoides*, die Copepoden *Eucalanus elongatus*, *Rhincalanus nasutus*, ferner *Sagitta serrata dentata*, *Tryphaena malmii*, die Trachymeduse *Solmaris corona*, die Siphonophoren *Physophora hydrostatica* (= *Ph. borealis*), *Cupulita sarsi*, *Arachnactis*-Larven u. a. Viele dieser Arten halten sich dann im Skagerrak und Kattegatt in tieferen Wasserschichten auf.

Auf dem gleichen Weg nördlich von Schottland werden zahlreiche Arten in unser Gebiet befördert, die dem temperierten atlantischen Wasser angehören. Natürlich ist eine scharfe Grenzziehung gegenüber

der vorigen Gruppe nicht überall gegeben, doch treten diese Arten entsprechend den mehr konformen Lebensbedingungen im Gebiet z. T. in weiter Verbreitung im nördlichen Nordseegebiet auf, während die typischen Warmwasserarten sehr unregelmäßig und meist nur in dem Straßenbezirk von den Hebriden bis ins Kattegatt erscheinen. Zu diesen ozeanischen Arten temperierten Wassers zählt OSTENFELD 1931 die Radiolarien *Challengeron armatum*, *Ch. diodon*, *Choenicosphaera murrayana*, *Cladoscenum tricolpium*, *Clathrocyclus craspedota*, *Dictyophimus Clevei*, *Echinomma trinacrium*, *Plagiacantha arachnoides*, *Protocystis tridens*, *P. xiphodon*, *Trochodiscus echinodiscus* und *helioides*, die Tintinne *Dictyocysta elegans*, die Ceriantharier-Larven *Arachnactis albida* und *A. Bournei*, die Copepoden *Aetideus armatus*, *Candacia armata*, *C. gracilimana*, *C. norvegica*, *C. rotunda*, *Chiridius armatus*, *Metridia lucens*, *Oithona atlantica*, *O. similis*, *Pleuromamma robusta*, den Amphipoden *Scina borealis*. Auch die Mehrzahl dieser Arten hält sich in den tieferen Schichten des nördlichen Gebietes auf, im Gegensatz zu den echten Warmwasserarten pflanzt sich offenbar ein Teil der Arten im Gebiet fort und schließt sich an die indigenen Arten an. Als indigen im Gebiet sind größtenteils diejenigen „temperate oceanic species“ zu betrachten, die OSTENFELD in die Gruppe „b present in the whole of the North Sea and the whole of the English Channel“ einreihet. Hierher gehören die Copepoden *Acartia Clausi*, *Anomalocera Patersoni*, *Centropages typicus*, *Eutерpe acutifrons*, *Labidocera wollastonii*, *Microsetella norvegica* und *Sagitta bipunctata (elegans)*.

Eine Reihe von Leitformen zeigt auch das z. T. gleichfalls nördlich von Schottland einströmende nördliche (boreale) ozeanische Wasser. Zu ihnen gehören nach RUSSELL 1935 und KÜNNE 1937 die Siphonophoren *Agalma elegans* (gehört jedoch mehr warmen und temperierten Gebieten an), *Stephanomia bijuga*, die Medusen *Tima bairdi*, *Cosmetira megalotis*, *Aglantha digitalis rosea*, die Euphausiaceen *Nyctiphanes couchi*, *Thysanoessa gregaria*, *Th. raschi*, *Th. inermis*, *Nematoscels megalops*, *Meganyctiphanes norvegica*, der Amphipode *Themisto abyssorum*, die Pteropoden *Clione limacina* und *Limacina retroversa*, die Tunicate *Oikopleura labradoriensis*, die Larven des Seesterns *Luidia sarsi*. Viele dieser Arten reichen übrigens an der Westküste Englands bis in den Kanal hinein und können vereinzelt (z. B. *Nyctiphanes couchi*, vielleicht auch *Themisto*) von hier aus die Nordsee erreichen. OSTENFELD führt als boreale ozeanische Arten des Gebietes noch zahlreiche Radiolarien (*Acantharier*, *Arachnosphaera dichotoma*, *Chromyechinus borealis*, *Drymyomma elegans*, *Echinomma leptodermum*, *Hexacantium entacanthum* s. l., *Larcospira minor*, *Lithomelissa setosa*, *Phorticium pylonium*, *Plectacantha oikiskos*, *Protocystis Harstonii*, *Rhizoplegma boreale*, die Tintinnen *Cyrtarocyclus edentata*, *Ptychocyclus urnula*, die Ctenophore *Beroë cucumis*, die Copepoden *Calanus finmarchicus*, *Euchaeta norvegica*, *Microcalanus pusillus*, die Ostrakoden *Conchoecia elegans*, *C. obtusata*, die Amphipoden *Themisto compressa*, *Hyperia galba*, *H. medusarum*, die Tunicate *Fritillaria borealis* und den Chaetognath *Sagitta maxima* an. Auch unter diesen

Arten finden sich viele, die sich bereits im Gebiet fortpflanzen. Zu den nördlichen Arten gehören auch die von OSTENFELD aufgeführten arktisch-borealen Arten, die sich in ihrer Verbreitung bereits den arktischen nähern. Zu ihnen rechnet OSTENFELD die Radiolarien *Amphimelissa setosa*, *Collozoum spec.*, *Euphysetta Nathorsti*, die Siphonophore *Dimophyes arctica*, die Meduse *Aglantha digitalis*, die Copepoden *Calanus hyperboreus*, *Gaidius tenuispinus*, *Heterorhabdus norvegicus*, den Ostrakoden *Conchoecia borealis*, die Amphipoden *Themisto compressa* f. *bispinosa*, *Th. abyssorum*, die Schnecke *Clione limacina*, den Chaetognath *Krohnia homata* und die Tunicate *Oikopleura labradoriensis*.

Spezifisch arktische Planktonten dringen trotz der breiten Öffnung der Nordsee nach Norden fast gar nicht in das Gebiet ein. Es beruht dies hauptsächlich auf der Blockade dieser Öffnung durch das warme Golfstromwasser, die kaltstenothermen Planktonten den Durchtritt verwehrt. Ein Einstrom durch kalte Tiefengebiete wird zudem durch untermeerische Rücken eingeschränkt. Typisch arktische Planktonten wie z. B. *Oikopleura vanhoeffeni*, die an der atlantischen Küste Amerikas ziemlich weit nach Süden reichen (Maine, Neufundland) sind in unserm Gebiet sehr seltene Irrgäste. Von manchen vorwiegend arktischen Planktonten finden sich interessanterweise isolierte Vorkommensareale in den Tiefen norwegischer Fjorde (die Copepoden *Metridia longa*, *Calanus hyperboreus*, *Heterorhabdus norvegicus*, der Amphipode *Themisto abyssorum*).

Aus diesen Aufzählungen geht hervor, daß die nördlichen Gebiete des Nordseeraums einschließlich Skagerrak und Kattegatt, und zwar in erster Linie die Tiefengebiete, in viel reicherm Maße mit ozeanischen Formen verschiedener Herkunft versorgt werden. Hier liegt das Hauptgebiet der Radiolarien, Conchoecien, Siphonophoren, Copelaten, vieler Copepoden usw. Aber nicht nur durch den Einstrom ozeanischer Formen wird ein Unterschied im Plankton der nördlichen und südlichen Nordseegebiete hervorgerufen; selbst in den neritischen pelagischen Faunen bestehen innerhalb der Nordsee beträchtliche regionale Unterschiede. Sie beruhen z. T. auf klimatischen bzw. tiergeographischen Unterschieden (lusitanische Arten im Süden, nördliche im Norden), z. T. auf den verschiedenen Bodenverhältnissen (im Süden vorwiegend Sandboden und Sandküsten, im Norden vorwiegend Felsküsten), die natürlich auf meropelagische Tiere einen bedeutenden Einfluß besitzen können. Die Medusenfauna eines Gebiets ist ja weitgehend abhängig von der bodengebundenen Polypenfauna. OSTENFELD 1931 gibt auf Grund des von den Terminfahrten der Kommission für Meeresforschung erbrachten Materials eine Teilung der neritischen Arten in nördliche und gemäßigte. Zu den nördlichen neritischen Arten rechnet er *Cyttarocylis denticulata*, *Ptychocylis obtusa*, *Rathkea octopunctata*, *Sarsia tubulosa*, *Acartia longiremis*, *Halithalestris Cronii*, *Pseudocalanus elongatus*, *Evadne nordmanni*, *Mysis mixta*, *Neomysis vulgaris*, *Thysanoessa inermis*, *Th. raschii*, *Th. longicaudata*, *Hyperoche tauriformis*, zu den „temperate neritic species“ *Noctiluca miliaris*, *Acanthocystis pelagica*, *Raphidiophrys marina*, *Hybocodon prolifer*,

Laodicea calcarata, *Phialidium hemisphaericum*, *Sarsia eximia*, *Euphysa aurata*, *E. galanthus*, *Tiara pileata*, *Pelagia perla*, *Pleurobrachia pileus*, *Alaurina composita*, *Evadne spinifera*, *Podon intermedius*, *P. leuckarti*, *P. polyphemoides*, *Centropages hamatus*, *Isias clavipes*, *Paracalanus parvus*, *Temora longicornis*, *Oithona nana*, *Leptomysis gracilis*, *Macropsis Slabberi*, *Gastrosaccus sanctus*, *G. spinifer*, *Paramysis ornatus*, *P. spiritus*, *Themisto gracilipes*, *Apherusa Clevei*. Diese Listen sind noch ergänzungs- und korrektionsbedürftig. Besonders auffallend sind die Unterschiede bei den Quallen, im südlichen Nordseegebiet treten *Cyanea Lamarcki*, *Chrysaora hyoscella*, *Rhizostoma pulmo*, im nördlichen Gebiet *Cyanea capillata* hervor.

Unter Hervorhebung der häufigsten Arten gibt OSTENFELD folgende kurze Charakteristik der einzelnen Nordseeregionen, wobei hier nur das Zooplankton berücksichtigt sei; ein deutliches jahreszeitliches Maximum einer Art ist durch Hinzufügen eines Buchstabens: S = Sommer, H = Herbst, W = Winter, F = Frühling gekennzeichnet.

I. Flämische See. Sehr häufig: *Sagitta bipunctata*, die Copepoden *Temora longicornis*, *Pseudocalanus elongatus*, *Acartia clausi*, *Centropages hamatus*, *Paracalanus parvus*, *Oithona nana*, *Calanus finmarchicus*, Copepoden- und Decapodenlarven (S). *Oikopleura*, häufig der Copepode *Eutерpe acutifrons* (S), ferner *Pleurobrachia pileus* (F, S), *Noctiluca miliaris* (S). Hydromedusen (F–H), nicht selten sind Echinodermen-Larven (S), *Labidocera Wollastoni* (S); als häufig werden auch tycho- oder hemipelagische Krebse wie *Phthisica marina*, *Gastrosaccus*, *Paramysis spiritus*, angegeben. Als Leitform des flämischen Küstenwassers betrachtet KÜNNE die Meduse *Clytia pelagica*.

II. Südlicher Teil der Nordsee. Häufig *Oithona similis* (S), *Pseudocalanus elongatus*, *Oithona nana*, *Acartia clausi* (S), *Tintinnopsis ventricosa* (H), *Noctiluca miliaris* (S), *Sagitta bipunctata* (S, H), sowie Echinodermen- und Lamellibranchierlarven; nicht selten *Oikopleura*, *Eutерpe acutifrons* (H). Als Leitform des deutschen Küstenwassers bezeichnet KÜNNE die Meduse *Sarsia tubulosa*.

III. Nördlicher Teil der Nordsee. Sehr häufig *Metridia lucens*, *Calanus finmarchicus*, häufig *Themisto abyssorum* (H), *Microsetella norvegica*, *Anomaloceera pater-soni* (S), *Temora longicornis* (S), *Pseudocalanus elongatus* (F/S), *Centropages typicus*, *Cyrtarocyclus denticulata*, *C. gigantea* (W), *Evadne nordmanni* (S), *Acartia clausi*, sowie Decapoden- und Schizopoden-Larven; nicht selten Acanthometriden (S), *Proto-cystis tridans* (S) und *Podon intermedius* (S).

IV. Skagerrak. Sehr häufig. *Pseudocalanus elongatus*, *Temora longicornis*, *Calanus finmarchicus*, *Sagitta elegans*, *Acartia longiremis*, *Centropages hamatus*, *Oithona similis*, *Aglantha digitalis*; häufig *Krohnia hamata*, *Acartia clausi*, *Anomaloceera Pater-soni*, *Centropages typicus*, *Euchaeta norvegica*, *Metridia longa*, *Paracalanus parvus*, *Conchoecia elegans*, *Evadne nordmanni*, *Themisto abyssorum*, *Limacina retroversa*, *Oikopleura dioica*, nicht selten *Obelia* sp., *Podon intermedius*.

V. Kattegatt. Sehr häufig: *Pseudocalanus elongatus*, *Temora longicornis*, *Sagitta elegans*, *Acartia longiremis*, *Centropages hamatus*, *Oithona similis*, *Paracalanus parvus*; häufig: *Evadne nordmanni*, *Oikopleura dioica*; nicht selten: *Pleurobrachia pileus*, *Obelia* sp., *Steenstrupia nutans*, *Acartia clausi*, *Calanus finmarchicus*, *Podon intermedius*. Obwohl die oben genannten Listen in den Einzelgebieten nicht direkt vergleichbar sind, da sie auf Schätzung verschiedener Autoren beruhen, dürften sie doch die dominierenden Arten der einzelnen Gebiete bringen.

Das Beltseegebiet ist ein Gebiet regsten Wasseraustausches und zeigt daher in seinem Planktonbestand einen häufigen und kurzfristigen Wechsel. Rein regional ergeben sich natürlich nur zwei Wassereinströme, ein Nordstrom aus dem Kattegatt und ein Oststrom aus der Ostsee. Der Nordstrom stammt aber aus einem Gebiet, das selbst Sammelbecken verschiedener Ströme ist und daher verschiedenartige Planktonelemente enthalten kann. Durch diesen Nordstrom können nicht nur Nordseearten (*Microsetella norvegica*, *Calanus finmarchicus*, *Euchaeta norvegica*, *Tomopteris helgolandicus*, *Noctiluca miliaris*, mehrere Medusen), sondern auch ozeanische Arten (Siphonophoren, *Beroe cucumis*, *Aglantha digitalis*, der Pteropode *Limacina retroversa*, die Euphausiacee *Nyctiphanes couchi* u. a.) bis in die Kieler Bucht

gelangen. Sichere Leitformen für den Oststrom sind viel schwerer aufzustellen. Zwar ist das Ostseepankton durch eine Reihe von Brackwasserplanktonten wohl charakterisiert, doch kommen diese auch in vielen Brackwasserbuchten und Strandseen überall an der Küste vor und können von hier aus ins Meer gelangen. Immerhin gibt es einige in unserem Gebiet spezifische Ostseearten, die nach unseren bisherigen Kenntnissen solche Brackwässer meiden, es sind die Meduse *Hali-tholus cirratus*, die vielleicht noch in der Beltsee autochthon ist, da sie oft gleichzeitig mit typisch marinen Medusen wie *Sarsia tubulosa* auftaucht, die Cladocere *Bosmina obtusirostris* var. *maritima*, deren Salzgehaltsoptimum bei 2,5–5,3‰ liegt, das Rotator *Synchaeta monopus*, das in den nördlichen und östlichen Ostseegebieten seine Hauptverbreitung besitzt und nur selten in Beltsee oder Kattegatt gelangt, sowie der Copepode *Limnocalanus grimaldii*, der gleichfalls in den inneren Ostseegebieten vorkommt und sogar nur selten bis in die südlichen und westlichen Teile des Ostseebeckens gelangt. Wahrscheinlich können hierher noch die beiden Varietäten oder Arten *Keratella cochlearis* var. *recurvispina* und *K. quadrata* var. *platei*, die für die innere Ostsee charakteristisch sind, gezählt werden. Übergangsformen zu den verbreiteteren Brackwasserarten sind *Acartia biflosa*, indigen bis in die Beltsee, und *Synchaeta fennica*, die zweifellos bei uns im Ostseegebiet ihre Hauptentwicklung zeigen und nur zerstreut in anderen Brackwässern auftreten.

Neben den einströmenden Planktern zeigt aber die Beltsee eine Anzahl indigener Arten, die sich hier normalerweise vermehren. Dieses indigene Plankton besteht noch aus mehreren z. T. sehr häufigen Copepoden *Acartia longiremis*, *A. clausi*, *A. biflosa*, *Centropages hamatus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Temora longicornis*, *Oithona similis*, *Paracalanus parvus*, mehreren Medusen (*Sarsia tubulosa*, *Phialidium hemisphaericum*, *Obelia*, *Cyanea capillata*) usw. Quantitativ fallen zwei durch ein kurzes tiefes Minimum getrennte Sommermaxima von Rotatorien (*Synchaeta*-Arten) auf (vgl. LOHMANN 1908), die aber wohl in weiten Strecken der Nord- und Ostsee vorkommen. Wie in den anderen Biotopen beginnt auch im Pelagial mit dem eigentlichen Ostseebecken ein deutlicher Faunenumschlag. Immerhin dringen mit dem salzreichen Wasser, das in unregelmäßigen Abständen die Darsser Schwelle überschreitet, eine Reihe Plankter der Beltseegebiete in die Ostsee bis in die Tiefenregionen des Bornholmbeckens, wo sie sich ja nach den Ansprüchen der Art verschieden lange Zeit halten können. Daneben gibt es jedoch in der Ostsee noch typisch marine holopelagische Plankter, z. B. die Ctenophore *Pleurobrachia pileus*, die Tunicaten *Oikopleura dioica*, *Fritillaria borealis* (mehr im Tiefenwasser), der Chaetognath *Sagitta elegans* (geschlechtsreif nur im salzreichen Tiefenwasser), die Meduse *Aurelia aurita* u. a. in weiter Verbreitung. Das meropelagische Larvenplankton tritt allerdings sehr zurück, nur die Larven von *Mytilus edulis*, *Balanus improvisus* und die *Cyphonautes*-Larve sind verbreitet, regional noch die Larven von *Hydrobia ulvae* und einzelne Polychaeten (Spioniden, *Harmothoe*). Die dominierenden Gruppen des Ostseepanktons sind Copepoden, Cladoceren, Rotatorien, Tintinnen.

Für das südliche und zentrale Ostseebecken sind wichtig die Copepoden *Acartia biflosa*, *A. longiremis*, *Eurytemora hirundo*, *Pseudocalanus elongatus*, *Temora longicornis*, die Rotatorien *Synchaeta baltica*, *S. littoralis*, *S. cecilia*, *S. triophthalma*, *Mastigocerca marina*, *Keratella quadrata*, *K. tecta*, *K. cochlearis*, die Cladoceren *Evadne nordmanni*, *Podon polyphemoides*, *P. intermedius*, *Bosmina obtusirostris maritima*, die Tintinnen *Tintinnopsis campanula*, *T. beroidea*, *T. tubulosa*, *Stenosemella steinii* u. a. In den nördlichen Gebieten der Ostsee, besonders im Bottnischen und Finnischen Meerbusen, ändert sich das Zooplankton nicht unwesentlich, *Pseudocalanus*, *Temora*, *Acartia longiremis* verschwinden, es treten hinzu *Limnocalanus grimaldii*, die neben *Eurytemora hirundo* zur führenden Copepodenart wird, *Synchaeta fennica*, *S. monopus*, außerdem schon bei zirka 5‰ Salzgehalt in größerem Umfang euryhaline Süßwasserplankter, also *Cyclops*-Arten, Rotatorien wie *Polyarthra trigla*, *Notholca longispina*, *Asplanchna priodonta*, *Collotheca mutabilis*, *Filinia longiseta* und *Daphnia*- und *Ceriodaphnia*-Arten.

Eine besondere Modalität zeigt das Plankton ruhigerer Brackwassergebiete.

Marine Kleingewässer

Die marinen Kleingewässer zeigen eine enorme Vielgestaltigkeit der hydrographischen und chemischen Bedingungen. Die geringen Wassermassen der Tümpel unterliegen ja in starkem Maße den verschiedenartigen Bedingungen ihrer speziellen Umgebung. Diese schon von den Süßwasser-Kleingewässern bekannten Erscheinungen werden im Meeresgebiet noch kompliziert und variiert durch den Faktor Salz. Meerwasser gelangt auf verschiedene Art und in ganz verschiedener Menge in die Strandgewässer (regelmäßiger Einstrom bei Flut, gelegentlicher Einstrom in der Springhochwasserregion und im Eulitoral der Ostsee, Spritzwasser, unterirdisches salziges Sickerwasser). Dadurch wird in der Mehrzahl dieser Gewässer ein starkes Schwanken des Salzgehalts erreicht. In Gewässern mit langsamem oder nur gelegentlichem Einstrom von Salzwasser tritt eine starke Salzschichtung ein, salzreiches Tiefenwasser wird durch salzarmes Oberflächenwasser so überschichtet, daß durch diese Sprungschicht die normale Wasserzirkulation behindert wird und in dem sauerstoffarmen Bodenwasser selbst in kleinen flachen Tümpeln starke Faulprozesse und Sapropelbildungen eintreten.

Trotz dieser reichen ökologischen Verschiedenheiten bietet die Besiedelung der marinen Kleingewässer ein recht einheitliches Bild. Größere Strandseen, die mit dem Meer in Verbindung stehen, sowie oft und reich mit direktem Meerwasser versorgte Tümpel zeigen im allgemeinen eine verarmte Fauna der entsprechenden Meeresgebiete; verarmt, weil nur die eurythermen, euryhalinen und meist auch euroxybionten Arten einer Coenose die Kleingewässer besiedeln können. Dabei ergibt sich jedoch noch folgende Regel. Die Kleingewässer sind reicher mit Süßwasser- bzw. Brackwasserelementen besiedelt als

Meeresgebiete mit gleichem durchschnittlichen Salzgehalt. Das ist besonders auffällig beim Plankton, dessen eutrophe Modalität des Brackwasserplanktons ja durch das Auftreten zahlreicher Süßwasserplanktonen gekennzeichnet war (*Brachionus*-Arten, *Diaptomus* u. a.). Das Phytal der Strandseen wird meist von der Litorina-rudis-Idotea-viridis-Coenose besiedelt, die hier aber durch das besonders reiche Auftreten mancher Insekten (Raupe von *Acentropus niveus*, der Käfer *Macroplea mutica*, *Sigara*-Arten u. a.), Naididen (*Stylaria lacustris* u. a.) und Süßwasserschnecken (*Limnaea ovata*, *Bithynia tentaculata*) eine besondere Note erhält. An geschützten Stellen mit reichem Pflanzenwuchs treten Wasserinsekten besonders reichlich auf. Unter ihnen befinden sich eine Anzahl halobionter oder halophiler Arten, z. B. unter den Käfern der Dytiscide *Coelambus parallelogrammus*, der Haliplide *Haliplus apicalis*, die Hydrophiliden *Ochthebius impressicollis*, *O. auriculatus*, *O. viridis*, *O. marinus*, *Enochrus bicolor*, unter den Wanzen *Sigara lugubris*, *Notonecta viridis*. Neben ihnen besiedeln eine Anzahl euryhaliner Süßwasserinsekten das Gebiet. Übrigens ist die Halophilie mancher Insekten, worauf LINDBERG 1936 (Teil XI. e S. 105) besonders hinweist, regional verschieden. So sind im nordöstlichen Ostseegebiet einige Arten deutlich an Salzwasser gebunden (die Wanze *Gerris thoracicus*, die Käfer *Haliplus flavicollis*, *H. obliquus* und *Enochrus melanocephalus*, die im südlichen Ostseegebiet auch durchaus im Süßwasser vorkommen. Wie die obengenannte *Gerris*-Art zeigt, tritt in stillen Brackwassergebieten auch die Wasseroberflächenfauna auf (*Gerris*, *Hydrometra*, Collembolen).

Im Gebiet der Felsentümpel scheint allerdings vielfach eine Faunenanreicherung vorhanden zu sein. Das trifft zweifellos zu, wenn man diese Gebiete mit den in gleicher Höhe gelegenen trockenfallenden Gebieten vergleicht, nicht aber, wenn man die Meeresgebiete mit gleicher Wasserführungsdauer vergleicht. Dann zeigen die Felsentümpel die typische Verarmung mariner Kleingewässer, sogar in ganz ausgesprochener Weise. Da die Konstanz der Wasserführung für das Vorkommen der meisten Tiere entscheidend ist, können Tiere des Sublitorals in marine Kleingewässer der supralitoralen Zone vordringen, wenn diese konstant salzhaltiges Wasser führen. Reich entwickelt ist in hochgelegenen Felsentümpeln der Enteromorpha-Bewuchs und mit ihm sicher die spezifische Fauna dieser Zone (vgl. S. 201). Als besonders häufig wird für Felstümpel der Copepode *Tigriopus fulvus* angegeben.

Abweichender verhält sich die Tierwelt der Weichböden. Hier tritt in flachen Strandgewässern die bereits S. 52 geschilderte Cyprideis-Manayunkia-Coenose auf, die ihre ausgeprägteste Entwicklung gerade in den Strandgewässern erreicht. Sie enthält zwar gleichfalls eine Reihe von Süßwasserarten (Tubificiden), doch überwiegen hier spezifische Bewohner. In einem schwach salzigen Strandsee (Waterneversdorfer See in Holstein) fand LENZ 1933 eine eigenartige Tendipedidenlarvenfauna. Neben *Chironomus plumosus* traten hier Arten der Gattungen *Einfeldia*, *Fleuria* und *Lenziola* als Leitformen auf, LENZ

schlägt daher die Bezeichnung „Fleuria-See“ für diesen Seetyp vor. Die tieferen Sapropelgebiete salziger Strandseen sind noch kaum untersucht. Sie scheinen auch in salzreichem Wasser vorwiegend *Chironomus* und Tubificiden zu beherbergen, die marinen Arten der tiefen Ostseemulden werden in ihnen vermißt.

Eine auffallend arten- und individuenreiche Fauna entwickelt sich in Strandgräben, die mit dem Meer dauernd oder gelegentlich in Verbindung stehen. Der Reichtum beruht einmal darauf, daß in diese Gebiete in reichem Maße Wasserinsekten und ihre Larven eindringen. Wir finden hier selbst bei einem Salzgehalt bei zirka 10‰ bereits Trichopteren-Larven, Odonatenlarven (besonders *Ischnura elegans*) und zahlreiche Wasserkäfer (besonders *Enochrus bicolor*, *Haliplus*), *Sigara* u. a. Doch sind in solchen Strandgräben auch die marinen Arten reich entwickelt, den Boden besiedelt vor allem die Cyprideis-Manayunkia-Coenose in guter Ausprägung, die marinen Rotatorien der Gattungen *Encentrum*, *Erignatha*, *Aspelta*, *Testudinella*, *Colurella* erreichen hier ihre größte Vorkommensdichte, der Pflanzenwuchs wird noch von der Litorina-rudis-Idotea-viridis-Coenose besiedelt mit einer Massenentfaltung von *Hydrobia baltica*. Neben diesen weiter verbreiteten Arten scheint aber dieser Biotop eine nicht unbedeutende Zahl spezifischer Arten zu enthalten, wenigstens sind mehrere Turbellarien gerade in diesem Lebensraum gefunden worden (*Proxonetes filum*, *Pseudograffilla arenicola*, *Promesostoma hamiferum*, *P. lugubre*, *Promonotus schultzei*). Überall an den deutschen Küsten lebt auch die Garneele *Palaemonetes varians* in großen Mengen in derartigen Strandgräben. Unter den Oligochaeten kann *Rhizodrilus pilosus* als Charakterart für solche Gewässer gelten, der in großen Mengen hier auftritt, neben ihm sind *Pachydrius lineatus*, *Paranais litoralis*, *Nais elinguis*, *Tubifex costatus* häufig. Es mögen diese faunistischen Besonderheiten der Strandgräben zum Teil (Mikrofauna) auf der Existenz von schwimmenden oder oberflächennahen Algenfilzen in ausgedehnten Purpurbakterienflächen, die den Boden der Gewässer in intensiver Rosafarbe leuchten lassen, beruhen. Gerade diese Purpurbakteriengebiete zeigen eine Massenentwicklung von Ciliaten (*Frontonia marina*, *Paramaecium calkinsi* u. a.).

Selbst temporäre, durch gelegentliche Hochfluten gebildete Tümpel im Gebiet der supralitoralen Salzwiesen, scheinen spezifische Bewohner aufzuweisen. KUNZ 1935 fand außer den in brackigem Lückenwasser verbreiteten Copepoden *Amphiascus clandestinus* und *Itunella muelleri* in solchen Gebieten *Pseudectinosoma minor* und *Parepactophanes minuta*, sowie die auch in Vaucheriafilzen lebende *Horsierella trisetosa*.

Eine starke Abnahme mariner Arten zeigen die Meeresstrandtümpel, die nur durch salzige Sickerwasser oder seltene Überflutungen Salzwasser erhalten. Äußerlich können sie durch reiche Entwicklung von Purpurbakterien, Algenfilzen, Enteromorpha-Massen sehr an die oben erwähnten Strandgräben erinnern, doch finden wir nur einen Teil der in diesen vorkommenden marinen und Brackwasser-Arten wieder, vor allem solche, die auch in Binnensalzstellen vorkommen. Im Plankton solcher Tümpel treten nur wenige Arten auf, diese aber

oft in großen Mengen. Die Rädertiere *Brachionus plicatilis*, *Pedalia fennica*, die Copepoden *Diacyclops bicuspidatus*, *D. bisetosus*, *Eurytemora velox* sind die wichtigsten Repräsentanten des Zooplanktons. Am Boden treten in großen Mengen *Cletocamptus confluentis*, *Mesochra rapiens*, *Laophonte mohamed*, *Schizopera clandestina*, *Nitocra lacustris*, *N. spinipes* auf. Unter den Ostrakoden treten hier neben *Cyprideis litoralis*, die Brackwasserostrakoden limnischer Herkunft, also *Cypridopsis aculeata*, *Candona angulata*, *Heterocypris salinus*, auf, die alle aber auch in Strandtümpeln vorkommen können, die mit dem Meere in Verbindung stehen. Unter den Rotatorien bevorzugt *Euchlanis plicata* diese Gebiete, und durch ihre Massenentwicklung fallen die Larven der Salzfliegen *Ephydra riparia*, *E. scholzi* und *Caenia fumosa* (über ihre Biologie vergl. A. BEYER 1939) auf. Unter den Schnecken dominiert *Hydrobia jenkinsi*. Daß Oligochaeten hier häufig sind (*Nais elinguis*, *Pachydrilus lineatus*) ergibt sich ohne weiteres aus der Biologie der marinen Oligochaeten. Die Armut solcher Gebiete an Meeres- oder Brackwasserarten wird aber z. T. kompensiert durch einen besonders starken Einstrom von euryhalinen Süßwassertieren in solche Gebiete, auch wenn ihr durchschnittlicher Salzgehalt ziemlich hoch liegt. Hier dringen in Gebiete von 7—10‰ Salzgehalt die Assel *Asellus aquaticus*, die Wasserspinne *Argyroneta aquatica*, die Schnecke *Limnaea palustris* vor, und besonders charakteristisch sind für diese Gebiete die zahlreichen Wasserinsekten (besonders Coleoptera und Rhynchota) und Insektenlarven, vor allem Dipterenlarven, aber auch Käfer- und Trichopterenlarven, auch limnische Hydracarinae sind in solchen Gebieten nicht selten. Dadurch werden diese Strandtümpel die Gebiete des Meeres, die den stärksten Einstrom limnischer Tierarten aufweisen.

Diese Meeresstrandtümpel bieten gleichzeitig die Lösung für die lange Zeit umstrittene Herkunft der Tierwelt der Binnensalzstellen. Es ergibt sich, daß die Binnensalzstellen nur eine verarmte Fauna der Meeresstrandtümpel aufweisen. Nicht alle Tiere der Meeresstrandgewässer dringen in die Binnensalzstellen vor, ein Teil bleibt thalassobiont, die Auswahl wird wohl in erster Linie durch die Verbreitungsmöglichkeit und erst in zweiter Linie durch physiologische Besonderheiten bestimmt. Einige Arten sind allerdings in mitteleuropäischen Binnensalzwässern bekannt, die dem Meeresstrand der Nord- und Ostsee fehlen. Es sind dies *Artemia salina* (nur früher in einer Saline bei Greifswald), die Copepoden *Cletocamptus retrogressus* und *Diaptomus salinus*, das Rotator *Rhinoglena fertöensis* und einige Käfer. Die letztgenannte erst kürzlich entdeckte Rotatorienart ist bisher nur aus zwei deutschen, schwachsalzigen Seen bekannt (Neusiedler See und Süßer See bei Halle), ihre Gesamtverbreitung ist noch unbekannt, die übrigen sind pontische bzw. pontisch-mediterrane Arten, die in ihrem Kerngebiet auch in Meeresnähe vorkommen und offenbar aus klimatischen Gründen dem Strandgebiet der Nord- und Ostsee fernbleiben.

Schriftenverzeichnis

- ADOLPH, E. F. 1925. Some physiological distinctions between freshwater and marine organisms. Biol. Bull. 48.
- ALLEE, W. C. 1923. Studies in Marine Ecology. Biol. Bull. 44.
- 1934. Concerning the organization of marine coastal communities. Ecolog. Monogr. IV. Durham N. C.
- ALLEN, E. J. 1899. On the fauna and bottom deposits near the 30. fath. line from the Eddystone Grounds to Start Point. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 5.
- 1919. A Contribution to the quantitative Study of Plankton. I. c. 12.
- ALLEN & TODD. 1900. The fauna of the Salcombe Estuary. I. c. 6.
- 1902. The fauna of the Exe Estuary. I. c. 6.
- ALM, G. 1922. Bottenfaunan och fiskens biologi i Yxtasjön etc. Meddel. Kungl. Lantbruksstyrelsen. Stockholm Nr. 236.
- AMEMYA, H. 1926. Notes on experiments of the early development stages of the portuguese, american and english native oysters. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 14.
- ANKEL, W. E. 1936. Prosobranchia. Tierw. N.- u. Ostsee IX. b 1.
- APPELLÖF, A. 1892. Om Bergensfjordens faunistiske praeg. Bergens Mus. Aarbog 1891 nr. 2.
- 1895. Faunistiske undersøgelser i Herløfjorden. I. c. 1894/95 nr. 11.
- 1896. Faunistiske undersøgelser i Osterfjorden. I. c. 1896 nr. 13.
- 1905. Havbundens dyreliv. Norges Fiskerier I. Norsk havfisk I. Havforskning og havfiske. Bergen 1905.
- APSTEIN, C. 1906. Plankton in Nord- und Ostsee auf den Deutschen Terminfahrten. Wiss. Meeresunters. Kiel 9.
- 1906. Lebensgeschichte von Mysis mixta. I. c. 9.
- 1908. Übersicht über das Plankton. 1902—07. Beitr. Deutschl. Intern. Meeresforsch. IV—V.
- ARNDT, W. 1928. Porifera in DAHL, Die Tierwelt Deutschlands. Teil 4. Jena 1928.
- 1932. Die Tierwelt des Nord-Ostseekanals und ihr Lebensraum. Der Naturforscher 8.
- 1933. Die biologischen Beziehungen zwischen Schwämmen und Krebsen. Mitt. Zool. Museum Berlin 19.
- 1935. Porifera; in: Tierw. N.- u. Ostsee Teil III. a1.
- AURIVILLIUS, C. 1895. Littoralfaunans förhallanden vid tiden för havets islågning. Övers. Kungl. Vetensk. Ak. Förhandl. 52.
- 1898. Vergleichend tiergeographische Untersuchungen über die Planktonfauna des Skageraks. K. Svenska Vet. Ak. Handl. 30, 3. Stockholm 1898.
- ATKINS, W. R. G. 1919. The Hydrogen Ion Concentration of Sea Water in its Biological Relations. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 12, 13.
- 1919. The Respirable Organic Matter of Sea Water. I. c. 12.
- BACKMANN, E. C. 1911. Über die Entstehung der homoiosmotischen Eigenschaften. Zentralbl. f. Physiol. 25.
- BALSS, H. 1930. Wanderungen bei Decapoden. Ergebn. d. Biologie 6.
- BASSINDALE, R. 1938. The intertidal fauna of the Mersey-Estuary. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 23.
- BATEMAN, J. B. 1932. The osmotic properties of medusae. Journ. exp. Biol. 9.
- 1933. Osmotic and ionic regulation in the shore crab, *Carcinus maenas*, with notes on the blood concentrations of *Gammarus locusta* and *Ligia oceanica*. I. c. 10.
- BATEMAN, J. B., & KEYS, A. 1932. Chloride and vapour-pressure relations in the secretory activity of the gills of the eel. Journ. Physiol. 75.
- BAUER, V. 1909. Vertikalwanderung des Planktons und Phototaxis. Biol. Zentralbl. 29.
- 1929. Über das Tierleben auf den Seegraswiesen des Mittelmeeres. Zool. Jahrb. Syst. 56.
- BEADLE, L. C. 1931. The effect of salinity changes on the water content and respiration of marine Invertebrates. Journ. exp. Biol. 8.
- 1934. Osmotic regulation in *Gunda ulvae*. I. c. 11.
- 1937. Adaptation to changes of salinity in the *Polychaetes*. I. Control of body volume and of body concentration in *Nereis diversicolor*. I. c. 14.
- BEAUCHAMP, P. M. DE. 1914a. Aperçu sur la répartition des êtres dans les zones des marées à Roscoff. Bull. Soc. Zool. France 39.

- 1914b. Une tourbière sous-marine comme milieu biologique. I. c. 39.
- 1923a. Étude de bionomie intercotidiale. Les îles de Ré et d'Yeu. Arch. Zool. exp. & génér. 61.
- 1923b. Quelques remarques de bionomie marine sur les îles Chausey. Bull. Soc. Zool. France 48.
- BEAUCHAMP, P., & LAMI, R. 1921. La bionomie intercotidiale de l'île de Bréhat. Bull. biol. France Belgique 55.
- BEAUCHAMP, P., & ZACHS, J. 1913. Esquisse d'un monographie bionomique de la plage de Terrénès. Mém. Soc. Zool. France 26.
- BERG, L. S. 1928. Sur l'origine des éléments septentrionaux dans la faune de la mer Caspienne. Compt. Rend. Acad. Sci. Leningrad 1928.
- BERGER, E. 1931. Über die Anpassung eines Süßwasser- und eines Brackwasserkrebss an Medien von verschiedenem Salzgehalt. Pflügers Arch. ges. Physiol. 228.
- BERGER, E., & BETHE, A. 1931. Die Durchlässigkeit der Körperoberflächen wirbelloser Tiere für Jodionen. I. c. 228.
- BERT, P. 1871. Sur les phénomènes et les causes de la mort des animaux d'eau douce que l'on plonge dans l'eau de mer. Compt. Rend. Ac. Sci. Paris 73.
- BETHE, A. 1913. Die Salz- und Wasserdurchlässigkeit der Körperoberflächen verschiedener Seetiere in ihrem gegenseitigen Verhältnis. I. c. 234.
- 1929. Ionendurchlässigkeit der Körperoberfläche von wirbellosen Tieren des Meeres als Ursache der Giftigkeit von Seewasser abnormer Zusammensetzung. Pflügers Arch. ges. Physiol. 221.
- 1930. The permeability of the surface of marine animals. Journ. gen. Physiol. 13.
- BEUDANT, F. S. 1816. Sur la possibilité de faire vivre des mollusques fluviatiles dans les eaux salées et des mollusques marins dans les eaux douces. Ann. chem. et phys. 2.
- BEYER, A. 1939. Morphologische, ökologische und physiologische Studien an den Larven der Fliegen Ephydra riparia. Fallen, E. micans Halliday und Caenia fumosa. Kieler Meeresforschg. 3.
- BÖRCK, W. 1913. Biologisch-faunistische Untersuchungen aus dem Öresund. I: Pantopode, Mysidacea u. Decapoda. Lunds Univ. Aarskr. N. F. avd. 2, 9; 17.
- 1915. Biologisk-faunistiska undersökningar av Öresund. II: Malacostraca & Pantopoda. I. c. avd. 2, 11; 7.
- BLEGVAD, H. 1914. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. Report Danish Biol. Station 22.
- 1916. On the food of fish in the Danish waters within the skaw. I. c. 26.
- 1922. Animal communities in the Southern North Sea. Proc. Zool. Soc. London 1922.
- 1926. Continued studies of the quantity of fish food in the sea bottom. Report Danish Biol. Station 31.
- 1928. Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Limfjord. I. c. 34.
- 1930. Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Kattegat. I. c. 36.
- 1932. Investigations of the bottom Fauna at Outfalls of Drains in the Sound. I. c. 37.
- BLOHM, A. 1915. Die Dekapoden der Nord- u. Ostsee (mit Ausnahme der Natantia). Wiss. Meeresunters. Kiel 17.
- BOETTGER, C. 1932. Über die Ausbreitung der Muschel Congeria cochleata Nyst in europäischen Gewässern und ihr Auftreten im Nord-Ostseekanal. Zool. Anz. 101.
- BOGUCKI, M. 1932. Recherches sur la régulation osmotique chez l'Isopode marin Mesidotea entomon. Arch. internat. Physiol. 35.
- BORG, F. 1936. Einige Bemerkungen über Brackwasserbryozoen. Zool. Anz. 113.
- BOTTAZZI, F. Die Körpersäfte. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiologie I, 1.
- BOYSEN-JENSEN, P. 1914. Studier over Havbundens organiske Stoffer. Beretn. dansk. Biolog. Stat. 22.
- BRANDT, K. 1892. Über Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseetieren. Ergebn. d. Plankton-Exped. 1 A.
- 1897a. Das Vordringen mariner Tiere in den Kaiser-Wilhelm-Kanal. Zool. Jahrb. Syst. 9.
- 1897b. Die Fauna der Ostsee, insbesondere die der Kieler Bucht. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1897.
- 1899. Über den Stoffwechsel im Meere. I. Wiss. Meeresunters. Kiel 4.
- 1902. Desgl. II. I. c. 6.
- 1918. Desgl. III. I. c. 18.
- 1905. Über die Produktion und die Produktionsbedingungen im Meere. Conseil internat. Explor. Mer. Rapp. & Proc. verb. 3.
- BRANDT, K., & APSTEIN, C. Nordisches Plankton. Kiel u. Leipzig.
- BRANDT, K., & REIBISCH, J. 1933. Der Stoffhaushalt im Meere. Handbuch der Seefischerei Nordeuropas I. Stuttgart.

- BRANDTNER, P. 1935. Eine neue marine Triclade. *Zeitschr. f. Morphol. u. Oekol.* 29.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1928. Pflanzensoziologie. Biologische Studienbücher VII. Berlin.
- BRAUNS, A. 1939. Zur Biologie der Meeresstrandfliege *Scatella subguttata*. *Zool. Anz.* 126.
- BREEMEN, P. J. VAN. 1905. Plankton van Noord en Zuiderzee. *Tijdschr. Nederl. Dierkund. Vereen.* Sec. 2. vol. 9.
- BROCH, H. 1922. Rifkorallen im Nordmeer einst und jetzt. *Die Naturwissenschaften.* 1922.
- 1924. Cirripedia Thoracica von Norwegen und dem norwegischen Nordmeere. Kristiania Vid. Selsk. Skr., Math.-naturw. Kl. 17.
- BRO-LARSEN, E. 1936. Biologische Studien über die tunnelgrabenden Käfer auf Skallingen. Vid. Medd. Dansk. Naturh. For. København 100.
- BRUCE, J. R. 1928. Physical Factors on the Sandy-Beach. *Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth* 15.
- BUDDENBROCK, W. v. 1913. Über die Funktion der Statozyten im Sande grabender Meerestiere. *Zool. Jahrb. allg. Zool. Physiol.* 33.
- BUSCH, W. 1916. Über das Plankton der Kieler Förde. *Wiss. Meeresunters.* Kiel 18.
- CALMAN, W. T. 1919. Marine Boring Animals. *Brit. Mus. Publ.* London.
- CAREY, A., & OLIVER, F. W. 1918. Tidal lands, a study of shore problems. London 1918.
- CASPER, H. 1938. Die Bodenfauna der Helgoländer Tiefen Rinne. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* 2.
- CLAUS, A. 1937. Vergleichend-physiologische Untersuchungen zur Oekologie der Wasserwanzen, mit besonderer Berücksichtigung der Brackwasserwanze *Sigara lugubris* Fieb. *Zool. Jahrb. Physiol.* 58.
- COLE, W. H. 1929. The relation between temperature and pedal rhythm in *Balanus*. *Journ. gener. Physiol.* 12.
- COLGAN, N. 1910. Notes on the adaptability of certain littoral mollusca. *Irish Naturalist* Dublin 19.
- COLMAN, J. 1933. The nature of the intertidal zonation of plants and animals. *Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth* 18.
- CONKLIN, R., & KROGH, A. 1939. A note on the osmotic behaviour of *Eriocheir* in concentrated and *Mytilus* in dilute sea water. *Zeitschr. vergl. Physiol.* 26.
- CRAWFORD, G. J. 1937a. A review of the genus *Corophium*. *Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth* 21.
- 1937b. Notes on the distribution of burrowing Isopoda and Amphipoda. l. c. 21.
- 1937c. The fauna of certain estuaries in West-England and South Wales. l. c. 21.
- CRAWSHAY, L. R. 1912. On the Fauna of the outer western area of the English Channel. *Journ. Marine Biol. Assoc. Plymouth* 9.
- DAHL, F. 1893. Untersuchungen über die Tierwelt der Unterelbe. Bericht Kommiss. Untersuch. deutsch. Meere 6.
- 1923. Grundlage einer ökologischen Tiergeographie. Jena.
- DAKIN, W. J. 1912. Aquatic animals and their environment. The constitution of the external medium and its effect upon the blood. *Intern. Revue ges. Hydrobiol.* 5.
- DAKIN, W. J., & EDMONDS, E. 1931. The regulation of the salt contents of the blood of aquatic animals, and the problem of the permeability of the bounding membranes of aquatic invertebrates. *Aust. J. exp. Biol. med. Sci.* 8.
- DAVIS, F. M. 1923. Quantitative studies on the fauna of the sea bottom. I: Preliminary investigation of the Dogger Bank. *Min. of Agr. & Fish. Investig. ser. 2* vol. 6. London.
- 1925. Desgl. II: Results of the Investig. of the southern North Sea 1921—24. l. c. ser. 2 vol. 8.
- DAY, J. H., & WILSON, D. P. 1934. On the relation of the substratum to the metamorphosis of *Scolecoplepis fuliginosa*. *Journ. Marine Biol. Assoc. Plymouth* 19.
- DEKHUYSEN, M. C. 1905. Sur la pression osmotique dans le sang et dans l'urine des poissons. *Arch. néerl. sci.* ser. 2, 10.
- DEMEL, K. 1933. Liste des invertébrés et des poissons des eaux polonaises de la Baltique. *Fragm. Faun. Mus. Zool. Polonici* II, 13.
- 1935. Études sur la faune benthique et sa répartition dans les eaux polonaises de la Baltique. *Arch. Hydrobiol. Rybact. Suwalki* 9.
- DERNOSCHEK, A. 1911. Studien über die Giftigkeit von Seewasser für Süßwassertiere. *Pflügers Arch. f. ges. Physiol.* 143.
- DONS, C. 1933. Om Nord-Norges Korallsamfund. *K. Norske Vid. Selsk. Forhandl.* 5.
- DÜRKOP, H. 1934. Die Tierwelt der Anwurfzone der Kieler Förde. *Schrift. Naturwiss. Verein Schleswig-Holstein* 20.
- DUVAL, M. 1925. Recherches physico-chimiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco* 23.
- EHRENBAUM, E. 1936. Naturgeschichte und wirtschaftliche Bedeutung der Seefische Nordeuropas. *Handbuch der Seefischerei.* Stuttgart.
- EICHELBAUM, E. 1909. Über Nahrung und Ernährungsorgane von Echinodermen. *Dissertation* Kiel.

- EKMAN, S. 1914—1920. Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. Internat. Revue Hydrobiol. Hydrogr. 6, 8.
- 1916. Systematische und tiergeographische Bemerkungen über einige glazialmarine Relikte des Kaspischen Meeres. Zool. Anz. 47.
- 1932. Die biologische Geschichte der Nord- und Ostsee. Tierw. N.- u. Ostsee I. b.
- 1935. Tiergeographie des Meeres. Leipzig.
- ELIASSON, A. 1920. Biologisch-faunistische Untersuchgn. aus dem Öresund. 5. Polychaeta. Acta Univ. Lund (NS) 16, Lunds Univ. Aarskr. N. F. avd. 2. 16.
- ELLIS, W. S. 1933. Calcium and the resistance of Nereis to brackish water. Nature 132.
- ELMHIRST, R. T. 1922. Notes on the breeding and growth of marine animals in the Clyde Sea Area. Scott. Marine Biol. Ass. Ann. Rep. 1922.
- ESTERLY, C. O. 1911. Diurnal migrations of Calanus finmarchicus in the San Diego Region. Internat. Revue Hydrobiol. Hydrogr. 4.
- FIRLY, S. 1932. Influence des variations de salinité sur la pression osmotique des civelles. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris 110.
- 1932. Sur la teneur en protéines du sérum d'anguille et ses variations au cours de changements de salinité. Compt. Rend. Ac. Sci. Paris 194.
- FLATTELY, F., & WALTON, C. 1922. The biology of the sea shore. London 1922.
- FORBES, E. 1851. Report on the investigation of Brit. Mar. Zool. I: The infralittoral distribution of marine Invertebrata on the S. W. and N. coasts of Great-Britain. Rept. Brit. Ass. Adv. Sci. 1850. London.
- FORBES, E., & GODWIN AUSTEN, R. 1859. The natural History of the European Seas. London.
- FORD, E. 1923. Animal communities of the level sea-bottom in the waters adjacent to Plymouth. Journ. Marine Biol. Assoc. Plymouth 13.
- FOWLER, G. H. 1912. Das schwimmende Leben der Hochsee. Meereskunde, Berlin, 6, Heft 3.
- FOXON, S. H. 1936. Notes on the natural history of certain sand dwelling Cumacea. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 10 vol. 17. London.
- FRASER, J. A. 1933. Observations on the fauna and constituents of an estuarine mud in a polluted area. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 18.
- FRASER, J. H. 1935. An experiment on the powers of survival of animals and plants from a pool above highwater mark. Journ. Animal Ecology 4.
- 1936. The distribution of rock pool Copepoda according to tidal interaction between predators and prey. I. c. 5.
- 1936. The occurrence, ecology and life history of Tigriopus fulvus. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 20.
- 1938. The fauna of fixed and floating structures in the Mersey Estuary and Liverpool Bay. Proc. Liverpool. Biol. Soc. 51.
- FREDERICQ, L. 1904. Sur la concentration moléculaire du sang et des tissus des animaux aquatiques. Arch. Biol. 20.
- 1922. Action du milieu marin sur les Invertébrés. Arch. intern. Physiol. 19.
- FRIEDRICH, H. 1935. Beobachtungen über eigenartige Bewegungsweisen bei Nemertinen. Biol. Zentralbl. 55.
- 1935. Studien zur Morphologie, Systematik und Oekologie der Nemertinen der Kieler Bucht. Arch. Naturgesch. N. F. 4.
- 1936. Polychaetenstudien I—III. Kieler Meeresforsch. 1.
- 1937. Einige Beobachtungen über das Verhalten der Alderia modesta Lov. im Brackwasser. Biol. Zentralbl. 57.
- 1938. Polychaeta. Tierw. N.- u. Ostsee. Teil VI. b.
- 1939. Einige neue Hoplonemertinen aus der Ostsee. Kieler Meeresf. 3.
- GARDINER, A. C. 1933. Vertical distribution in Calanus finmarchicus. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 18.
- GARREY, 1915. The resistance of fresh water fishes to changes of osmotic pressure and chemical conditions. Amer. Journ. Physiol. 39.
- GARSTANG, W. 1896. The habits and respiratory mechanism of Corystes cassivelaunus. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 4.
- GESSNER, F. 1933a. Die Produktionsbiologie der Ostsee. Die Naturwissensch. 1933.
- 1933b. Die Planktonproduktion der Brackwässer in ihrer Beziehung zur Produktion der offenen See. Verh. intern. Ver. Limnol. 6.
- 1938. Hydrographie und Hydrobiologie der Brackwässer Rügens und des Darss. Kieler Meeresforsch. 2.
- GIARD, A. 1904. Sur une faunule caractéristique des sables à Diatomées d'Ambleteuse. Cpt. Rend. Soc. Biol. Paris 56.
- GIBITZ, A. 1922. Verbreitung und Abstammung mariner Kladoceren. Verh. zool. bot. Ges. Wien 71.
- GISLEN, T. 1930. Epibioses of the Gullmar Fjord. I. II. Kristinebergs Zool. Stat. 1877—1927. Uppsala.
- GRAETZ, E. 1931. Versuch einer exakten Analyse der zur Osmoregulation benötigten Kräfte in ihrer Beziehung zum Gesamtstoffwechsel von Süßwasserstichlingen in hypo- und hypertensischen Medien. Zool. Jahrb. allg. Zool. Physiol. 49.

- 1933. Die Durchlässigkeit der Körperoberfläche des Süßwasserstichlings und ihre Beziehung zur Osmoregulation. I. c. 52.
- GRAN, H. H. 1902. Das Plankton des norwegischen Nordmeeres. Rep. Norweg. fishery a. marine investig. II, 5. Bergen.
- GRAVE, B. H. 1927. The natural history of *Cummingia tellinoides*. Biol. Bull. Wood's Hole 53.
- GRESENS, J. 1928. Versuche über die Widerstandsfähigkeit einiger Süßwassertiere gegenüber Salzlösungen. Zeitschr. Morph. u. Oekol. 12.
- GRIPP, K. 1927. Über einen geführte Mäander erzeugenden Bewohner des Ostsee-Litorals. Senckenbergiana 9.
- GUEYLARD, F. 1923. Résistance des Épinoches aux variations de salinité. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris 89.
- HAECKEL, E. 1891. Planktonstudien. Jena Zeitschr. Naturw. 25 (N. F. 18).
- HAGMEIER, A. 1924. Vorläufiger Bericht über die vorbereitenden Untersuchungen der Bodenfauna der deutschen Bucht mit dem Petersen Bodengreifer. Ber. deutsch. wiss. Komm. Meeresforsch. N. F. 1.
- 1926. Die Arbeiten mit dem Petersen Bodengreifer auf der Ostseefahrt April 1925. I. c. N. F. 2.
- 1930a. Die Bodenfauna der Ostsee im April 1929. I. c. N. F. 5.
- 1930b. Eine Fluktuation von *Macra* (*Spisula*) *subtruncata* da Costa an der ostfriesischen Meeresküste. I. c. N. F. 5.
- 1930c. Die Besiedlung des Felsstrandes und der Klippen von Helgoland. Wiss. Meeresunters. Helgoland 15.
- 1933. 2. Aufl. von KUCKUCK: Der Strandwanderer.
- HAGMEIER, A., u. HINRICHS, J. 1931. Bemerkungen über die Oekologie von *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas) und das Sediment seines Wohnorts. Senckenbergiana 13.
- HAGMEIER, A., u. KÄNDLER, R. 1927. Neue Untersuchungen im Nordfriesischen Wattenmeer usw. Wiss. Meeresunters. Helgoland 16.
- HALBERT, J. N. 1920. The *Acerina* of the Seashore. Proc. Roy. Irish Ac. Dublin 25.
- HALMA, E. 1937. Wanderungsintensität des Zooplanktons. Acta Fenn. 60.
- HARDY, A. C. 1923. Notes on the atlantic plankton taken off the East coast of England 1921, 1922. Cons. intern. Publ. Circunst. 78.
- HARNISCH, O. 1934. Osmoregulation und osmoregulatorischer Mechanismus der Larve von *Chironomus thummi*. Zeitschr. vergl. Physiol. 21.
- HARVEY, H. W. 1937. Note on selective feeding by *Calanus*. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 22.
- HASS, G. 1937. Variabilitätsstudien an *Gobius niger* L., *G. minutus* Pall. und *Cottus scorpius* L. Kieler Meeresforsch. 1.
- HEINCKE, F. 1894. Die Mollusken Helgolands. Wiss. Meeresunters. Helgoland 1.
- HENSCHEL, J. 1936. Wasserhaushalt und Osmoregulation von Scholle und Flunder. Wiss. Meeresunters. Kiel 22.
- 1939. Vertikale Wanderungen und unperiodische Schwankungen des Copepodenplanktons im Fehmarnbelt Juni/Juli 1936. Kieler Meeresforsch. 3.
- HENSEN, V. 1886. Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. Wiss. Meeresunters. Ber. V, 12—16. Kiel 1882—86.
- 1890. Das Plankton der östlichen Ostsee und des Stettiner Haffs. 6. Ber. Komm. wiss. Untersuch. deutsch. Meere Kiel.
- HENTSCHEL, E. 1923. Der Bewuchs an Seeschiffen. Intern. Revue. Hydrobiol. Hydrogr. 11.
- 1923. Grundzüge der Hydrobiologie. Jena.
- 1932. Ozeanische Lebensgemeinschaften. Meereskunde, Berlin, 18.
- 1939. Die Planktonarbeiten für die Deutsche wissenschaft. Kommission für Meeresforschung in der Hydrobiol. Abt. des Hamburger Zool. Mus. u. Inst. Ber. Deutsch. wiss. Komm. Meeresforsch. N. F. 9.
- HERTLING, H. 1930. Über eine Hedyliide von Helgoland. Wiss. Meeresunters. Helgoland 18.
- 1932. *Philinoglossa helgolandica* n. g. n. sp. I. c. 19.
- HESSE, R. 1924. Tiergeographie auf oekologischer Grundlage. Jena.
- HESSLE, CHR. 1923. Undersökningar rörande botten och bottenfaunan i farvattnen vid Öland och Gotland. Medd. Kungl. Lantbruksstyr. Nr. 243. Stockholm.
- 1924. Bottenboniteringar i inre Österjöen. I. c. Nr. 250.
- HESSLE, CHR., u. WALLIN, S. 1934. Undersökningar över plankton och dess växlingar i Östersjön under åren 1925—27. Svenska Hydr. biol. Komm. Skr. (N. S. Biol.) 1.
- HINRICHS u. JACOB, 1938. *Saccoglossus pygmaeus*, eine neue Enteropneustenart aus der südlichen Nordsee. Zool. Anz. 121.
- HÖFKEN, U. 1937. Statistische und experimentelle Untersuchungen über die Variabilität von *Gammarus locusta* (L.). Kieler Meeresforsch. 2.
- HOFFMANN, C. 1933. Die Vegetation der Nord- und Ostsee. Tierw. N.- u. Ostsee Teil I c.

- HÖGBOM, A. S. 1917. Über die arktischen Elemente in der aralokaspischen Fauna, ein tiergeographisches Problem. Bull. Geol. Inst. Uppsala 14.
- HOWES, N. H. 1939. The ecology of a saline lagoon in south-east Essex. Journ. Linn. Soc. London Zool. 40.
- HUNT, A. R. 1885. On the influence of wave-currents on the fauna inhabiting shallow seas. Journ. Linn. Soc. London. Zool. 18.
- HUNT, D. D. 1923. The food of the bottom fauna of the Plymouth Fishing Grounds. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 13.
- HYKES, O. V. 1930. Résistance des Cténophores du genre *Beroë* dans l'eau de mer diluée. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris 103.
- ISSEL, R. 1927. A proposito de organismi eurialini e di narcosi osmotica. Boll. Mus. Genova 7.
- JACOBS, W. 1935. Das Schweben der Wasserorganismen. Ergebn. Biol. 11.
- 1937. Beobachtungen über das Schweben der Siphonophoren. Zeitschr. vergl. Physiol. 24.
- JAECKEL, S. 1936. Zur Oekologie der Mollusken des Darsses. Arch. Molluskenk. 68.
- 1937. Die Mollusken der Schlei. Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein 22.
- JENSEN, P. B. 1915. Studies concerning the organic matter of the sea bottom. Rep. Danish Biol. Stat. 22.
- JOHANSEN, A. C. 1918a. Om hydrografiske faktorerers Indflydelse paa Molluskernes Udbredelse i Østersøen. Forh. Skand. Naturf. Møde 16. 1916. Kristiania.
- 1918b. Randers Fjords Naturhistorie. Kopenhagen.
- JOUBIN, L. 1906. Considérations sur la faune des côtes de France. La répartition des animaux. I: Les côtes rocheuses. II: Les animaux des plaques. Bull. Mus. Océanogr. Monaco. Nr. 71. 72.
- La presqu'île de Quiberon. I. c. Nr. 92.
- JÜRGENS, O. 1935. Die Wechselbeziehungen von Blutkreislauf, Atmung und Osmoregulation bei Polychaeten (*Nereis diversicolor* O. F. Müll.). Zool. Jahrb. Physiol. 55.
- KAHL, A. 1928. Ciliata der Oldesloer Salzwasserquellen. Arch. Hydrobiol. 19.
- 1933. Ciliata libera et ectocommensalia. Tierw. N.- u. Ostsee.
- KARLING, T. G. 1931. Untersuchungen über Kalyptorhynchia (Turbell. Rhabdocoela) aus dem Brackwasser des Finnischen Meerbusens. Acta Zool. Fennica 11.
- 1937. Ein Apparat zum Auffangen von Kleintieren des Meeressandes. Acta Soc. Fauna Fl. Fennica 60.
- KEEBLE and GAMBLE. 1900. Hippolyte varians, a study in colour change. Quart. Journ. micr. Science 43.
- KEYS, A. B. 1931. Chloride and water secretion and absorption by the gills of the eel. Zeitschr. vergl. Physiol. 15.
- 1933. The mechanism of adaptation to varying salinity in the common eel and the general problem of osmotic regulation in Fishes. Proc. Roy. Soc. London (B) 112.
- KING, L., & RUSSEL, E. S. 1909. A method for the study of the animal ecology of the shore. Proc. Roy. Physiol. Soc. Edinburgh 17.
- KITCHING, J. A., MACAN T. T., & H. CARY GILSON. 1934. Studies in sublittoral ecology. I: A submarine gully in Wembury Bay, South Devon. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 19.
- KIAER, H., & WOLLEBAEK, A. 1913. Om dyrelivet i Kristianiafjorden. I: Lophohelia-faunaen. Nyt Magazin Naturvidensk. Kristiania 51.
- KLIE, W. 1923. Muschelkrebs des Brackwassers. Schrift. Süßw. u. Meereskunde Büsum 12.
- 1925. Die Entomostraken der Salzwässer von Oldesloe in A. THIENEMANN: Das Salzwasser von Oldesloe.
- 1929a. Beitrag zur Kenntnis der Ostracoden der südlichen und westlichen Ostsee, der festländischen Nordseeküste und der Insel Helgoland. Zeitschr. f. wiss. Zool. 134.
- 1929b. Ostracoda. Tierw. N.- u. Ostsee Teil X. b.
- 1929c. Die Copepoda Harpacticoidea der südl. und westl. Ostsee mit besonderer Berücksichtigung der Sandfauna der Kieler Bucht. Zool. Jahrb. Syst. 57.
- 1934a. Entomostraken aus dem Süß- und Brackwasser von Helgoland. Schrift. Ver. Naturk. Unterweser. N. F. 7.
- 1934b. Die Harpacticoidea des Küstengrundwassers bei Schilksee (Kieler Förde). Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein 20.
- 1937. Ostracoden der Familie Cytheridae aus Sand und Schell von Helgoland. Kieler Meeresforsch. 1.
- 1938. Zwei neue Ostrakoden aus der Ostsee. Kieler Meeresforsch. 2.
- KLUGH, B. 1924. Factors controlling the biota of tide-pools. Ecology, Brooklyn 5.
- KNÖLLNER, F. 1935a. Ökologische und systematische Untersuchungen über littorale und marine Oligochaeten der Kieler Bucht. Zool. Jahrb. Syst. 66.
- 1935b. *Stygocapitella subterranea* n. g. n. sp. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein 20.
- 1935c. Die Oligochaeten des Küstengrundwassers. I. c. 21.

- KOLBE, R. W. 1927. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. Die Kieselalgen des Sperenberger Salzgebiets. Pflanzenforschg. 7.
- KRAMP, P. L. 1930. Hydromedusae collected in the south-western part of the North Sea and the eastern part of the Channel in 1903–1914. Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique 45.
- KREPS, E. 1929. Untersuchungen über den respiratorischen Gaswechsel bei *Balanus crenatus* bei verschiedenem Salzgehalt des Aussenmediums. I: Über den Sauerstoffverbrauch im Wassermilieu bei verschiedenem Salzgehalt. II: Über den Einfluß von verschiedenem pH auf den O_2 -Verbrauch und über die CO_2 -Abgabe bei verschiedenem Salzgehalt des Außenmilieus. Pflügers Arch. Physiol. 222.
- KROGERUS, R. 1932. Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Trieb-sandgebiete an den Küsten Finnlands. Acta zool. Fennica 12.
- KROGH, A., u. SPÄRCK, R. 1936. On a new bottom-sampler for investigation of the microfauna of the sea bottom. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd. 13.
- KRÜGER, K. 1938. Ist die anhaltende Schollenarmut der westlichen Ostsee ausschließlich eine Folge der starken Befischung? Deutsche Fischwirtschaft 1938 H. 7.
- KRÜGER, K., u. MEYER, P. F. 1938. Biologische Untersuchungen in der Wismarischen Bucht. Z. f. Fischerei, Bd. 35.
- KRUSEMANN jr., G. 1933. Welche Arten von Chironomus s. l. sind Brackwassertiere? Verh. intern. Ver. Limnologie 6.
- KÜNNE, CL. 1937. Über die Verbreitung der Leitformen des Großplanktons in der südlichen Nordsee im Winter. Ber. Deutsch. wiss. Komm. Meeresforschg. 8.
- KUNZ, H. 1935. Zur Ökologie der Copepoden Schleswig-Holsteins und der Kieler Bucht. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein 21.
- 1937. Neue Harpacticoiden von Helgoland. Kieler Meeresforschg. 1.
- 1938a. Zur Kenntnis der Harpacticoiden des Küstengrundwassers der Kieler Förde. I. c. 2.
- 1938b. Die sandbewohnenden Copepoden von Helgoland. I. 1. c. 2.
- 1939 Harpacticoiden vom Sandstrand der Kurischen Nehrung. I. c. 3.
- LANG, A. 1888. Über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere. Jena.
- LEBOUR, M. v. 1922. The food of plankton organisms. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 12.
- 1937. The eggs and larvae on the British prosobranchs. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 22.
- 1937. The life history of *Kellia suborbicularis*. I. c. 22.
- LENGERKEN, H. v. 1929. Die Salzkäfer der Nord- und Ostseeküste. Zeitschr. Wiss. Zool. 135.
- LENZ, F. 1920. Salzwasser und präanale Blutkiemen der Chironomidenlarven. Naturw. Wochenschr. N. F. 19.
- 1926. Salzwasserchironomus. Weiterer Beitrag zur Frage der Blutkiemenverkürzung; in: THIENEMANN, Das Salzwasser von Oldesloe. 2. Hälfte. 1926.
- 1928. Zur Terminologie der limnischen Zonation. Arch. Hydrobiol. 19.
- 1933. Untersuchungen zur Limnologie von Strandseen. Verh. intern. Ver. Limnologie 6.
- LEVANDER, K. M. 1894/99. Materialien zur Kenntnis der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors. I–III. Acta Fauna Fl. Fennica 12, 17.
- 1894. Beiträge zur Kenntnis der Pedalion-Arten. I. c. 11.
- 1900a. Über das Herbst- und Winterplankton im Finnischen Meerbusen und in der Alands-See. I. c. 18.
- 1900b. Zur Kenntnis des Lebens in den stehenden Kleingewässern auf den Skäreninseln. I. c. 18.
- 1901a. Zur Kenntnis des Planktons und der Bodenfauna einiger seichten Brackwasserbuchten. I. c. 20.
- 1901b. Übersicht der in der Umgebung von Esbo-Löfö im Meereswasser vorkommenden Tiere. I. c. 20.
- LINDBERG, H. 1936. Halophile und halobionte Hemiptera. Tierw. N.- u. Ostsee XI. c.
- LINDROTH, A. 1935. Die Assoziationen der marinen Weichböden. Zool. Bidr. Uppsala 15.
- LINKE, O. 1936. Unsere schwarzen Uferschnecken. Heimatkunde Heimatschutz Nr. 5.
- 1939. Die Biota des Jadewattes. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 2.
- LOHMANN, H. 1908. Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehalts des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. Kiel 10.
- 1912. Die Probleme der modernen Planktonforschung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 22.
- LÖNNBERG, E. 1898. Undersökningar rörande Öresunds djurliv. Medd. Kgl. Lantbruksstyrelsen 1. Uppsala.
- LORENZ, J. R. 1863. Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Quarnerischen Golfe. Wien 1863.
- LOVEN, S. 1845. On the bathymetrical distribution of submarine life on the Northern Shores of Scandinavia. Brit. Ass. Adv. Sci. 1844. Rep. 14. London.
- 1864. Om Östersjön. Föredrag vid Skand. Naturf. Sällsk. 1. 1863. Stockholm.

- LÖWENSTEIN, O. 1935. The respiratory rate of *Gammarus chevreuxi* in relation to differences in salinity. Journ. exper. Biol. 12.
- LOWNDES, A. G. 1935. The swimming and feeding of certain Calanoid Copepods. Proc. Zool. Soc. London 1935.
- LUNDBECK, J. 1932. Beobachtungen über die Tierwelt austrocknender Salzwiesen-Tümpel an der Holsteiner Ostseeküste. Arch. Hydrobiol. 24.
- 1935. Über die Bodenbevölkerung, besonders die Chironomidenlarven, des Frischen und Kurischen Haffes. Intern. Revue. Hydrobiol. Hydrogr. 32.
- LUTHER, A. 1909. Über eine Litorina-Ablagerung bei Tvärminne nebst einigen Bemerkungen über die kalkauflösenden Eigenschaften der jetzigen Ostsee und des Litorina-Meeress. Acta Soc. Fauna Fl. Fennica 32.
- MAISEN, H. 1936. Investigations on the shore fauna of East Greenland with a survey of the shores of other arctic regions. Medd. Grönland 100.
- MARCHAL, P. 1892. Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des crustacés décapodes. Arch. Zool. exp. gen. II 10.
- MARGARIA, R. 1931. The osmotic changes in some marine animals. Proc. Roy. Soc. London B 107.
- MARTINI, E. 1923. Über Beeinflussung der Kiemenlänge von Aedeslarven durch das Wasser. Verh. intern. Ver. Limnologie 1.
- MEDVEDEVA, N. B. 1925. Über den Einfluß von Salzen auf die Lebensdauer von *Corophium curvispinum* G. O. Sars. Arb. Biol. Wolga Stat. 8.
- 1927. Über den osmotischen Druck der Hämolymphe von *Artemia salina*. Zeitschr. vergl. Physiol. 5.
- MEIXNER, J. 1928. Aberrante Kalyptorhynchia (Turbell. Rhabdoc.) aus dem Sande der Kieler Bucht. I. Zool. Anz. 77.
- 1929. Morphologisch-ökologische Studien an neuen Turbellarien aus dem Meeresande der Kieler Bucht. Zeitschr. Morph. Oekol. 14.
- 1938. Turbellaria I; in: Tierw. N.- u. Ostsee. Teil IV. b.
- MEYER, H. 1935. Die Atmung von *Asterias rubens* und ihre Abhängigkeit von verschiedenen Außenfaktoren. Zool. Jahrb. Physiol. 55.
- MEYER, H. A., u. MÖBIUS, K. 1871–72. Fauna der Kieler Bucht. 1 u. 2.
- MIELCK, W. 1911. Quantitative Untersuchungen an dem Plankton der deutschen Nordsee-Terminfahrten im Februar u. Mai 1906. Wiss. Meeresunters. Kiel 13.
- MÖBIUS, K. 1873. Die wirbellosen Tiere der Ostsee. Jahresber. Comm. wiss. Unters. Deutsch. Meere Kiel Jg. 1871.
- 1873. Die faunistischen Untersuchungen der Pommerania-Expedition. I. c. 1871.
- 1877. Die Auster und die Austerwirtschaft. Berlin.
- 1893. Über die Tiere der Schleswig-Holsteinischen Austerbänke, ihre physikalischen und biologischen Lebensverhältnisse. Sitzber. Ak. Wiss. Berlin 1893. 1.
- MOLANDER, A. 1930. Animal communities on soft bottom areas in the Gullmarfjord. Kristinebergs Zool. Stat. 1877–1927 nr. 2. Stockholm.
- MOORE, H. B. 1931. The muds of the Clyde Sea Area III. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 17.
- 1934–37. A comparison of the biology of *Echinus esculentus* in different habitats. I–III. I. c. 19–21.
- 1935. The biology of *Balanus balanoides*. I–IV. I. c. 20.
- 1937. The biology of *Littorina littorea*. I. c. 21.
- 1938. The biology of *Purpura lapillus*. II, III. I. c. 23.
- MOORE, H. B., & KITCHING, J. A. 1939. The biology of *Chthamalus stellatus*. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 23.
- MORTENSEN, TH. 1921. Biologiske studier over Sandstrandfaunaen, saerlig ved de danske Kyster. Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren. København 74.
- 1925. An apparatus for catching the Micro-Fauna of the Sea-Bottom. Publ. Univ. Zool. Mus. København Nr. 42.
- MULICKI, Z. 1938. Note of the quantitative distribution of the bottom fauna near the Polish Coast of the Baltic. Bull. Stat. Marit. Hel. 2.
- MURRAY, J., & HJORT, J. 1912. The depths of the ocean. London.
- NAGEL, H. 1934. Die Aufgaben der Exkretionsorgane und der Kiemen bei der Osmoregulation von *Carcinus maenas*. Zeitschr. vergl. Physiol. 21.
- NAUMANN, E. 1917. Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons. II. Biol. Zentralbl. 34.
- 1918. Über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons. Lunds Univ. Arsskrift N. F. Avd. II 14.
- 1928. Die eulimnische Zonation. Arch. Hydrobiol. 19.
- NEEDHAM, J. 1930. On the penetration of marine organisms into fresh water. Biol. Zentralbl. 50.
- NEWCOMBE, C. L. 1935. A study of the community relationship of the Sea Mussel *Mytilus edulis*. Ecology 16.
- NICHOLLS, A. G. 1933. On the biology of *Calanus finmarchicus*. III: Vertical distribution and diurnal migration in the Clyde Sea Area. Journ. Marine Biol. Ass. 19.
- 1935. Copepods from the interstitial fauna of a sandy beach. I. c. 20.

- 1931. Studies on *Ligia oceanica*. I. II. 1. c. 17.
- NICOL, E. 1935. The ecology of a salt-marsh. 1. c. 20.
- 1936. The brackish water lochs of North Uist. Proc. Roy. Soc. Edinburgh 56.
- 1938. The brackish-water lochs of Orkney. 1. c. 58.
- NIEENBURG, W. 1925. Eine eigenartige Lebensgemeinschaft zwischen *Fucus* und *Mytilus*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 43.
- NORQVIST, O. 1890. Bidrag till kännedomen om Bottniska vikens och norra Östersjöns evertebratfauna. Medd. Soc. Fauna Fl. Fennica 17.
- OBERTHÜR, K. 1937. Untersuchungen an *Frontonia marina* Fabre-Dom. aus einer Binnenland-Salzquelle unter besonderer Berücksichtigung der pulsierenden Vakuole. Arch. Protistenk. 88.
- ÖKLAND, F. 1933. Litoralstudien an der Skagerrakküste Norwegens. Zoogeogr. 1.
- ORTMANN, A. 1896. Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena.
- ORTON, J. H. 1912a. An account of the natural history of the Slipper-Limpet (*Crepidula fornicata*), with some remarks on its occurrence on the Oyster Grounds on the Essex Coast. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 9.
- 1912b. The mode of feeding of *Crepidula*, with an account of the current-producing mechanism in the mantle cavity and some remarks on the mode of feeding in *Gastropods* and *Lamellibranchs*. 1. c. 9.
- 1913. The ciliary mechanisms of the gill and the mode of feeding in *Amphioxus*, *Ascidians* and *Solenomya togata*. 1. c. 10.
- 1914. Preliminary account of a contribution to an evaluation of the sea. 1. c. 10.
- 1919. Sea-temperature, breeding and distribution in marine animals. 1. c. 12.
- 1927. On the mode of feeding of the Hermit-crab, *Eupagurus Bernhardus* and some other Decapoda. 1. c. 14.
- 1928/29. Observations on *Patella vulgata*. I—III. 1. c. 15, 16.
- OSTENFELD, C. H. 1913—1916. De Danske Farvandes Plankton. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrift. Naturv. u. Math. Afd. 7, 8.
- 1931. Concluding remarks on the plankton on the quarterly cruises in the years 1902—1908. Cons. perm. intern. Explor. de la Mer. Bull. trimestr. IV. 1931.
- OSTWALD, W. 1902. Zur Theorie des Planktons. Biol. Zentralbl. 22.
- OTTER, G. W. 1932. Rock-burrowing echinoids. Biol. Revue Cambridge 7.
- OTTO, G. 1936. Die Fauna der Enteromorpha-Zone der Kieler Bucht. Kieler Meeresforsch. 1.
- OTTO, J. P. 1934. Über den osmotischen Druck der Blutflüssigkeit von *Heteropanope tridentata*. Zool. Anz. 108.
- OTTO, J. P., u. WIELINGA, D. T. 1933. Hydrobiologische Notizen vom Brackwassergebiet der Provinz Friesland. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. (3) III.
- PALMHERT, H. 1933. Beiträge zum Problem der Osmoregulation einiger Hydroidpolypen. Zool. Jahrb. allg. Zool. Physiol. 53.
- PANTIN, C. F. 1931. The adaptation of *Gunda ulvae* to salinity. Journ. exp. Biol. 8.
- PATANÉ, L. 1933. Sul comportamento di *Littorina neritoides* L. mantenuta in ambiente subaereo ed in altre condizioni sperimentali. Atti Reale Acc. Lincei Rend. (6) 17.
- PEARCEY, F. S. 1901. Notes on the marine deposits of the Firth of Forth and their relation to its animal life. Transact. Nat. Hist. Soc. Glasgow 6; 1900—01.
- PEARSE, A. S. 1932. Freezing-points of bloods of certain littoral and estuarine animals. Pap. Tortugas Labor. 28.
- PEARSON, J. 1908. Cancer. Liverpool Mar. Biol. C. Mem. 16.
- PERCIVAL, E. 1929. Report on the fauna of the estuaries of the River Tama and the River Lynher. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 16.
- PETERS, H. 1935. Der Einfluß der Salzkonzentration des Außenmediums auf den Bau und die Funktion der Exkretionsorgane dekapoder Crustaceen. Zeitschr. Morph. Ökol. 30.
- PETERSEN, C. G. J. 1897. Plankton studies in the Limfjord. Rep. Danish Biol. Stat. 1897.
- 1912. Über Menge und Jahresproduktion der Benthospflanzen an den westeuropäischen Küsten. Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. 5.
- 1913. Valuation of the sea II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeographie. Rep. Danish Biol. Stat. 21.
- 1914. Appendix to Report 21. 1. c. 22.
- 1915a. On the animal communities of the sea bottom in the Skagerrak, the Christiania Fjord and the Danish waters. 1. c. 23.
- 1915b. A preliminary result of the investigations on the valuation of the sea. 1. c. 23.
- 1918. The sea bottom and its production of fish-food. 1. c. 25.
- 1924. A brief survey of the animal communities in Danish waters. Amer. Journ. Sci. 7.
- PETERSEN, C. G. J., & BOYSEN JENSEN, P. 1911. Valuation of the sea. I. Animal life of the sea bottom, its food and quantity. Rep. Danish Biol. Stat. 20.
- PIEH, S. 1936. Über die Beziehungen zwischen Atmung, Osmoregulation und Hydratation der Gewebe bei euryhalinen Meeresevertabraten. Zool. Jahrb. Physiol. 56.

- PIRRIE, M. E., BRUCE, J. R., & MOORE, H. B. 1932. A quantitative study of the fauna of the sandy beach at Port Erin. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 18.
- PLATEAU, F. 1870. Recherches physico-chimiques sur Articulés aquatiques. Mem. Ac. Roy. Belgique 36.
- PRATJE, O. 1924. Korallenbänke in tiefem und kühlem Wasser. Centralbl. Mineral. 1924.
- 1931a. Einführung in die Geologie der Nord- und Ostsee. Tierw. N.- u. Ostsee I. d.
- 1931b. Die Sedimente der Deutschen Bucht. Wiss. Meeresunters. Helgoland 17.
- PRECHT, H. 1935. Epizoen der Kieler Bucht. Nova Acta Leopoldina N. F. 3.
- PRENANT, M. 1927. Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff II. Trav. Stat. biol. Roscoff 1927, 6.
- PRUVOT, G. 1898. Conditions générales de la vie dans les mers et principes de distribution des organismes marins. Arch. Zool. exp. & gén. S. III. T. 2.
- RAUSCHENPLAT, E. 1901. Über die Nahrung von Tieren aus der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. Kiel 5.
- REDEKE, H. C. 1922. Zur Biologie der niederländischen Brackwassertypen. Bijdr. Dierk. Amsterdam 22.
- 1922. Flora en Fauna der Zuidersee. Amsterdam.
- 1929. Die Zuiderzee und ihre Bewohner, ein Beitrag zur Brackwasserbiologie. Verh. intern. Ver. Limnol. 4.
- 1932. Abriß der regionalen Limnologie der Niederlande. Amsterdam.
- 1933. Über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. Verh. intern. Ver. Limnol. 6.
- 1935a. Synopsis van het nederlandse zoet- en brakwater-plankton. Hydrobiol. Club Amsterdam 2.
- 1935b. De Zuiderzee als brakwatergebied. 25. Nederl. Nat.- en Geneesk. Congr. 1935. Delft.
- 1935c. *Acartia tonsa* Dana, ein neuer Copepode des niederländ. Brackwassers. Arch. Néerland. Zool. 1.
- REIBISCH, J. 1902. Wirbellose Bodentiere d. Ostsee-Exped. 1901. Abh. deutsch. Seefischereiver. 2.
- 1905. Faunistisch - biologische Untersuchungen über Amphipoden der Nordsee. Wiss. Meeresunters. Kiel 8.
- 1914. Die Bodenfauna von Nord- und Ostsee. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 24.
- 1923. Über Änderungen in der Fauna der Kieler Bucht. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein 17.
- REIS, D. M. 1929. On some factors limiting the habitat of *Arenicola marina*. Journ. Marine Biol. Assoc. Plymouth 16.
- 1930. Salinity interchange between sea-water in sand and overflowing fresh-water at low-tide. I. c. 16.
- REMANE, A. 1927. *Halammohydra*, ein eigenartiges Hydrozoon der Nord- und Ostsee. Zeitschr. Morph. Oekol. 7.
- 1927. *Gastrotricha*; in: Tierw. N.- u. Ostsee VII. d.
- 1929. *Rotatoria*. I. c. VII. e.
- 1931. Farbwechsel, Farbrassen und Farbanpassung bei der Meeresassel *Idothea tricuspidata*. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 34.
- 1933. Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. Kiel 21.
- 1934a. Die Brackwasserfauna. Verh. Deutsch. Zool. Ges.
- 1934b. Die Gastrotrichen des Küstengrundwassers von Schilksee. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein 20.
- 1934c. *Diurodrilus subterraneus* n. sp., ein Archiannelid aus dem Küstengrundwasser. I. c. 20.
- 1935. *Monobryozoon ambulans*, ein eigenartiges Bryozoon des Meeressandes. Zool. Anz. 113.
- REMANE, A., u. SCHULZ, E. 1934. Das Küstengrundwasser als Lebensraum. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein 20.
- RHUMBLER, L. 1935. Foraminiferen der Kieler Bucht. I. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein 21.
- 1937. Foraminiferen der Kieler Bucht. II. Kieler Meeresforsch. 1.
- 1938. Foraminiferen aus dem Meeressand von Helgoland. I. c. 2.
- RICHTER, R. 1927. „Sandkorallen“-Riffe in der Nordsee. Natur u. Museum Frankfurt a. M. 57.
- ROCH, F. 1924. Experimentelle Untersuchungen an *Cordylophora caspia*. Zeitschr. Morph. Oekol. 2.
- ROGENHOFER, A. 1905. Über das relative Größenverhältnis der Nierenorgane bei Meeres- und Süßwassertieren. Verh. zool. bot. Ges. Wien 55.
- RUNNSTRÖM, S. 1927. Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. Bergens Mus. Aarb. Nat. 1927 nr. 2.

- 1929. Weitere Studien über die Temperaturanpassung der Fortpflanzung usw. l. c. 1929 nr. 10.
- 1932. Eine Übersicht über das Zooplankton des Herdla- und Hjeltefjordes. l. c. 1931 nr. 7.
- RUSSELL, F. S. 1925—28. The vertical distribution of marine macroplankton. I—VII. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 13—15.
- 1935. On the value of certain plankton animals as indicators of water movements in the English Channel and North Sea. l. c. 20.
- 1935. A Review of some aspects of zooplankton research.
- 1936. The importance of certain plankton animals as indicators of water movements in the western end of the English Channel. Cons. perman. Comm. intern. Explor. Mer. Rapp. & Proc. verb. 3. Partie, 7—10, 1936.
- SARS, G. O. 1895—1928. An Account of the Crustacea of Norway 1—8. Bergen.
- 1927. Notes on the Crustacean Fauna of the Caspian Sea. Festschrift Knipowitsch, Leningrad.
- SCHÄFER, H. W. 1933. Unsere Kenntnis der Copepoden-Fauna des Brackwassers nebst Notizen über die Brackwasserfauna von Hiddensee. Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. 29.
- 1936. Harpacticoiden aus dem Brackwasser der Insel Hiddensee. Zool. Jahrb. Syst. 68.
- SCHILLENBERG, A. 1932. Neue Crustaceen der deutschen Küste. Zool. Anz. 101.
- 1934. Zur Amphipodenfauna der Kieler Bucht. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein 20. Kiel.
- SCHLESCH, H. 1937. Bemerkungen über die Verbreitung der Süßwasser- und Meeresmollusken im östlichen Ostseegebiet. Loodusuurijate Seltsi Aruand 43.
- SCHLIENZ, W. 1923. Verbreitung und Verbreitungsbedingungen der höheren Krebse im Mündungsgebiet der Elbe. Arch. Hydrobiol. 14.
- SCHLIEFER, C. 1928. Die biologische Bedeutung der Salzkonzentration der Gewässer. Die Naturwissensch. 16.
- 1929a. Über die Einwirkung niederer Salzkonzentration auf marine Organismen. Zeitschr. vergl. Physiol. 9.
- 1929b. Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Reviews 5.
- 1931. Über das Eindringen mariner Tiere in das Süßwasser. Biol. Zentralbl. 51.
- 1932. Die Brackwassertiere und ihre Lebensbedingungen vom physiol. Standpunkt aus betrachtet. Verh. intern. Ver. Limnol. 6.
- 1933a. Über die osmoregulatorische Funktion der Aalkiemer. Zeitschr. vergl. Physiol. 18.
- 1933b. Weitere Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bau und Funktion bei den Excretionsorganen decapoder Crustaceen. l. c. 20.
- 1935. Neuere Ergebnisse und Probleme aus dem Gebiet der Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Reviews 10.
- 1936. Die Abhängigkeit der Atmungsintensität der Organismen vom Wassergehalt und dem kolloidalen Zustand des Protoplasmas. Biol. Zentralbl. 56.
- SCHLIEFER, C., u. HERMANN, F. 1930. Beziehungen zwischen Bau und Funktion bei den Exkretionsorganen decapoder Crustaceen. Zool. Jahrb. Anat. 52.
- SCHMIDT, R. 1913. Die Salzwasserfauna Westfalens. Dissertation Münster.
- SCHOLLES, W. 1933. Über die Mineralregulation wasserlebender Evertibraten. Zeitschr. vergl. Physiol. 19.
- SCHULZ, B. 1932. Einführung in die Hydrographie der Nord- und Ostsee. Tierw. N.- u. Ostsee I. c.
- SCHULZ, E. 1932. Beiträge zur Kenntnis mariner Nematoden. Zool. Jahrb. Syst. 62.
- 1933. Zur Halacaridenfauna der Kieler Bucht. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein 20. Kiel.
- 1934. Nematoden aus dem Küstengrundwasser. l. c. 20.
- 1935. Actinarctus doryphorus, ein merkwürdiger Tardigrad aus der Nordsee. Zool. Anz. 111.
- 1936. Beitrag zur Biologie des amphibischen Opisthobranchiers Alderia modesta. Zoolog. Anz. 116.
- 1937a. Das Farbstreifensandwatt und seine Fauna. Kieler Meeresforsch. 1.
- 1937b. Actacarus pygmaeus, eine merkwürdige Meeresmilbe aus der Otoplanen-Zone der Nordsee. l. c. 1.
- 1938. Über eine Mikrofauna im oberen Eulitoral auf Amrum. l. c. 3.
- 1939. Weitere Untersuchungen über das Farbstreifen-Sandwatt. l. c. 3.
- SCHUURMANS-STEKHOVEN, J. H. 1931. Oekologische und morphologische Notizen über Zuideerseenematoden. Zeitschr. Morph. Oekol. 20.
- 1936. De oekologie der Zuiderzee nematoden. Med. Zuiderzee Commiss. 4.
- SCHUURMANS-STEKHOVEN, J. H., ADAM, W., u. PUNT, A. 1935. Ökologische Notizen über Zuideerseenematoden. II. Zeitschr. Morph. Oekol. 29.
- SCHWABE, E. 1933. Über die Osmoregulation verschiedener Krebse. Zeitschr. vergl. Physiol. 19.
- SEGERSTRALE, S. 1927. Kommt bei Tellina baltica eine Wanderung aus der Uferzone vor? Commentat. Biol. Soc. Sci. Fenn. 2, 11.

- 1928. Quantitative Studien über den Tierbestand der Fucus-Vegetation in den Schären von Pellingen. I. c. 3, 2.
- 1933. Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. I, II. I. c. 4, 8 u. 9.
- SEIFERT, R. 1933. Beiträge zur Kenntnis der Bodenfauna der Gewässer um Hiddensee. Mitt. Naturw. Ver. Vorpommern Rügen 60. Greifswald.
- 1938. Die Bodenfauna des Greifswalder Boddeus. Ein Beitrag zur Ökologie der Brackwasserfauna. Zeitschr. Morph. Oekol. 34.
- SEMPER, K. 1880. Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Leipzig.
- SICK, F. 1931. Die Fauna der Meeresstrandtümpel des Botsandes (Kieler Bucht). Arch. Naturgesch. N. F. 2.
- SKLOWER, A. 1930. Die Tierwelt vor der samländischen Ostseeküste und ihr Zusammenschluß zu Lebensgemeinschaften. Zool. Anz. 92.
- SMITH, J. E. 1932. The shell gravel deposits and the infauna of the Eddystone Grounds. Journ. Marine Biol. Assoc. Plymouth 18.
- SMITH, K. W. 1932. Water regulation and its evolution in the fishes. Quart. Rev. Biol. 7.
- SONNERY & TCHANG-SI. 1932. De la résistance de quelques Blenniidae marins à la variation de salinité. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris 108.
- SOUTHERN, R. 1915. Marine Ecology. Proc. Roy. Irish Ac. Dublin 31.
- SPÄRCK, R. 1935. On the importance of quantitative investigations of the bottom fauna in marine biology. Journ. Conseil intern. Explor. Mer 10.
- 1936a. Bundfaunaen i Ringkøbing Fjord i Brakvandsperioden 1915—1931. Faunaen i Ringkøbing Fjords sidste Brakvandsperiode, sammenlignet med andre nordiske Brakvandsomraader. — Ringkøbing Fjords Naturhist. i Brakvandsperioden 1915—1931. Kopenhagen 1936.
- 1936b. Review of the Danish investigations on the quantitative Composition of the bottom fauna in Iceland and Greenland Waters. Conseil perm. intern. Explor. Mer. Rapp. & Proc. Verb. 99, 5.
- 1936c. On the relation between metabolism and temperature in some marine Lamellibranchs and its zoogeographical significance. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd. 13.
- 1938. Über die zoogeographische Bedeutung der Petersenschen Tiergemeinschaften. Zoogeographica 3.
- STAMMER, H. J. 1928. Die Fauna der Ryckmündung, eine Brackwasserstudie. Zeitschr. Morph. Oekol. 11.
- 1932. Die Fauna des Timavo. Zool. Jahrb. Syst. 63.
- 1935a. Ein neuer Höhlenschizopode, Troglomysis vjetrenicensis n. g. n. sp., zugleich eine Übersicht der bisher aus dem Brack- und Süßwasser bekannten Schizopoden. I. c. 68.
- STEPHEN, A. C. 1923. Preliminary survey of the Scottish waters of the North Sea by the Petersen grab. Fish. Board for Scotland Sci. Invest. 1922 nr. 3 Edinburgh.
- 1928. Notes on the quantitative distribution of Molluscs and Polychaetes in certain intertidal areas on the Scottish coast. Proc. Roy. Physic. Soc. 21.
- 1929. Studies on the Scottish marine fauna: The fauna of the sandy and muddy areas of the tidalzone. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 56.
- 1930. Stud. Scott. mar. fauna: Additional observations on the fauna of the sandy and muddy areas of the tidalzone. I. c. 56.
- 1932. Notes on the biology of some Lamellibranchs in the Clyde area. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 18.
- 1933. Stud. Scott. mar. fauna: The natural faunistic divisions of the North Sea as shown by the quantitative distribution of the Molluscs. I. c. 57.
- 1934. Studies on the Scottish marine fauna. I. c. 62.
- STEPHENSEN, K. Amphipoda; in: Tierw. N.- u. Ostsee Teil X. f.
- STEPHENSON, T. A. 1939. The constitution of the intertidal fauna and flora of South Africa. I. Journ. Linn. Soc. London. Zool. 40.
- STEUER, A. 1910. Planktonkunde. Leipzig u. Berlin 1910.
- 1933. Zur planmäßigen Erforschung der geographischen Verbreitung des Haliplanktons, besonders der Copepoden. Zoogeographica 1.
- 1936. Die Entwicklung der deutschen marinen Planktonforschung. Die Naturwissenschaften 24.
- STEVEN, S. A. 1930. Bottom fauna and the food of fishes. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 16.
- TARUSSOV, B. 1927. Über den Einfluß der osmotischen Bedingungen auf die Oxydationsgeschwindigkeit. Zurnal Eksp. biol. i. med 6.
- TATTERSALL, W. M. 1938. The seasonal occurrence of mysids of Plymouth. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 23.
- THAMDRUP, E. 1935. Untersuchungen über die Grundwasserverhältnisse auf Skallingen. Geograf. Tidsskrift 38. Kopenhagen.
- THAMDRUP, H. M. 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. Medd. Komm. Danmarks Fisk. og Havundersøgelser. Ser. Fiskeri 10.

- THIENEMANN, A. 1913. Die Salzwassertierwelt Westfalens. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1913.
- 1915. Zur Kenntnis der Salzwasserchironomiden. Arch. Hydrobiol. Suppl. II.
- 1918. Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. 17.
- 1920. Die Grundlagen der Biocenotik. Festschr. f. ZSCHOKKE. Basel.
- 1925. *Mysis relicta*. Zeitschr. Morph. Oekol. 3.
- 1925. Das Salzwasser von Oldesloe. Mitt. geogr. Ges. Lübeck 2, 30.
- 1928a. Die Reliktenkrebse *Mysis relicta*, *Pontoporeia affinis*, *Pallasea quadrispinosa* und die von ihnen bewohnten norddeutschen Seen. Arch. Hydrobiol. 19.
- 1928b. *Mysis relicta* im sauerstoffarmen Tiefenwasser der Ostsee und das Problem der Atmung im Salzwasser und Süßwasser. Zool. Jahrb. Physiol. 45.
- 1931. Limnologie. Handwörterb. Naturw. 2. Aufl. 6. Jena.
- 1937. Haffmücken und andere Salzwasser-Chironomiden. Kieler Meeresforsch. 1.
- THULIN, G. 1922. Bottenboniteringar i S. Östersjön i samhand med fisktrålnigar. Svensk. Hydrogr. Biol. Komm. Skrift. 6. Göteborg.
- ULRICH, W. 1926. Über das Vorkommen der *Victorella pavid* Kent und einiger anderer Bryozoen im Brackwasser des Rostocker Hafens. Zeitschr. Morph. Oekol. 5.
- VAILLANT, L. 1873. Remarques sur les zones littorales. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris 23.
- 1891. Nouvelles études sur les zones littorales. Ann. Sci. nat. Paris Zool. Sér. 7 T. 12.
- VALIKANGAS, J. 1926. Planktologische Untersuchungen im Hafengebiet von Helsingfors. I. Acta Zool. Fennica 1.
- 1933. Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. Verh. intern. Ver. Limnol. 6.
- VALKANOV, A. 1936. Notizen über die Brackwässer Bulgariens. II. Jahrb. Univ. Sofia. Phys.-Math. Fak. 32.
- 1938. Übersicht der Hydrozoenfamilie Moerisidae. I. c. 34.
- VANHÖFFEN, E. 1911. Beiträge zur Kenntnis der Brackwasserfauna im Frischen Haff. Sitz.Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1911.
- VIBE, CHR. 1939. Preliminary investigations on shallow water animal communities in the Upernavik- and Thule districts. Medd. Grönland 124.
- VOGEL, R. 1927. Über drei an Salzwasser angepasste Insektengattungen an der östlichen Mittelmeerküste. Intern. Revue Hydrobiol. Hydrogr. 17.
- VORSTMAN, A. G. 1933. Zur Biologie der Brackwassermuschel *Congeria cochleata* Nyst. Verh. intern. Ver. Limnol. 6.
- WATKIN, E. E. 1939. The pelagic phase in the life history of the Amphipod genus *Bathyporeia*. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 23.
- WATTENBERG, H., u. MEYER, H. 1936. Der jahreszeitliche Gang des Gehaltes des Meerwassers an Planktonnährstoffen in der Kieler Bucht im Jahre 1935. Kieler Meeresforsch. 1.
- WETZEL, A. 1932, 1933. Studien über die Biologie der Caprelliden. I. II. Zeitschr. wiss. Zool. 141 u. 143.
- WIGGLESWORTH, B. 1933. The effect of salts on the anal gills of the mosquito larva. Journ. exp. Biol. 10.
- 1933. The adaptation of mosquito larvae to salt water. I. c. 10.
- WILLER, A. 1925. Studien über das Frische Haff. I. Zeitschr. f. Fischerei 23.
- 1931. Vergleichende Untersuchungen an Strandgewässern. Verh. intern. Ver. Limnol. 5.
- WILLMANN, C. 1935. Über eine eigenartige Milbenfauna im Küstengrundwasser der Kieler Bucht. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holstein 20.
- WILSON, D. P. 1937. The influence of the substratum on the metamorphosis of *Noto-mastus* larvae. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 23.
- WILSON, D. C. 1935. Life of the shore and shallow sea. London.
- WISZNIEWSKI, J. 1931. Sur quelques rotifères trouvés en Espagne. Arch. Hydrobiol. Rybact. Suwalki 1931.
- WOHLBERG, E. 1934. Biologische Landgewinnungsarbeiten im Wattenmeer. Der Biologe 1934.
- 1937. Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 1.
- 1939. Die Nutzenverwendung biologischer Erkenntnisse im Wattenmeer zu Gunsten der praktischen Landgewinnung an der deutschen Nordseeküste. Conseil perm. intern. Explor. Mer. Rapp. & Proc. verb. 109.
- WOLTERECK, R. 1908. Tierische Wanderungen im Meere. Meereskunde, Berlin, 2, Heft 3.
- 1913. Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sog. Schwebefortsätze pelagischer Cladoceren. Zoologica 67.
- YONGE, C. M. 1937. The biology of *Aporrhais*. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 21.

- ZENKEWITSCH, L. A. 1938. The influence of caspian and black sea waters of different concentrations upon some common black sea invertebrates. I. Survivorship and body weight changes. II. The change of internal salinity.
- ZIMMER, C. 1933. Mysidacea, Cumacea; in: Tierw. N.- u. Ostsee. Teil X. g.
- 1933. Beobachtungen an lebenden Mysidaceen und Cumaceen. Sitz.Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1932.
- 1934. Über oekologische Valenz und verwandte Begriffe. Sitz.Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1933/34.
- ZIMMERMANN, K. 1913. Habit and habitat in the Galatheidea. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth 10.