

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Statistische und experimentelle Untersuchungen über die Variabilität von *Gammarus locusta* (L.).

Von ULRICH HÖFKEN (Kirn).

(Meereskundliche Arbeiten der Universität Kiel Nr. 27.)

Inhaltsangabe.

	Seite
I. Einleitung: Fragestellung	116
II. Auswahl und Charakteristik der Fundorte	117
III. Arbeitsmethoden	118
IV. Besteht ein kontinuierlicher Übergang von <i>G. locusta</i> zu <i>G. zaddachi</i> ?	119
V. Besteht eine Beziehung zwischen dem Salzgehalt des Wohnraumes und der Typenverteilung?	128
VI. Weitere Beobachtungen über <i>G. locusta</i> und <i>G. zaddachi</i>	132
1. Abweichende Variabilität bei ♀♀	132
2. Nimmt die Körpergröße mit dem Salzgehalt ab?	133
3. Ist die Kiemengröße überall dieselbe?	134
4. Besteht eine Variabilität in der Eiproduktion?	135
5. Bemerkungen zum Eintritt der Geschlechtsreife	136
VII. Zuchtversuche	137
VIII. Erklärungsmöglichkeiten des Verhaltens.	138
IX. Zusammenfassung	139
Literaturverzeichnis	140
Tabellarischer Anhang	141

I. Einleitung: Fragestellung.

Die Gattung *Gammarus* enthält zahlreiche Arten, die sowohl im Meere, wie im Brackwasser und Süßwasser vorkommen. Aus diesem Grunde ist *Gammarus* ein wichtiges Untersuchungsobjekt für viele ökologische und systematische Fragen.

In der Ostsee sind schon lange zwei Vertreter der Gattung *Gammarus* bekannt, die sich durch mehrere Merkmale wohl unterscheiden lassen: der euryhaline *G. locusta* und die spezifische Brackwasserart *G. duebeni*. Durch Sexton wurde für das Brackwasser eine weitere Form, *G. zaddachi* festgestellt, deren Abgrenzung gegen die beiden bisher bekannten Arten zuerst Schwierigkeiten bereitete. In einer Arbeit über die Amphipodenfauna der Kieler Bucht konnte nun SCHELLENBERG durch genauere Vergleiche, zu denen ihm Material von den verschiedensten Orten zur Verfügung stand, feststellen, daß im wesentlichen alle Gestalts- und Proportionsmerkmale dieser Form *zaddachi* die gleichen sind wie bei *G. locusta*, wodurch eine Verwechslung mit *G. duebeni* nicht mehr möglich ist. Von *G. locusta* unterscheidet sich die neue Form durch stärkere Beborstung der Extremitäten und des Urus. Doch gilt das nicht für alle Tiere in gleicher Weise; zuweilen ist nur ein Teil des Tieres stärker, ein anderer dagegen schwach beborstet. Diese Erscheinung veranlaßte SCHELLENBERG zu der Formulierung: „*Zaddachi* ist eine Brackwasserform von *G. locusta*, die sich in ihrer extremen Ausbildung von der Stammform wohl unterscheiden läßt, im übrigen aber in sie übergeht“. Aus diesem

Grunde läßt sich auch das Verbreitungsgebiet der beiden Formen nicht scharf trennen. Das ungleiche Verhalten der Tiere hinsichtlich der Beborstung und auch die Tatsache, daß *G. locusta* und die Form *zaddachi* an vielen Stellen nebeneinander auftreten, weisen auf ein Problem hin, das offenbar durch vergleichende Untersuchungen an nur wenigen Tieren nicht zu lösen ist. Es gibt aber noch zwei andere Wege, um diese für die gesamte Brackwasserbiologie so interessanten Fragen zu klären:

1. Kann man an einer Reihe von natürlichen Populationen variationsstatistische Untersuchungen durchführen, die viel deutlicher als Einzelbeobachtungen die Eigenart des Materials erkennen lassen.

2. Besteht die Möglichkeit, Tiere unter veränderten Umweltsbedingungen, speziell veränderten Salzkonzentrationen, aufzuziehen und zu verfolgen, wie weit die Ausbildung der Borsten davon beeinflußt wird.

Für variationsstatistische Untersuchungen ist *Gammarus* außerordentlich gut geeignet. An vielen Stellen seines Vorkommens tritt er in so großer Zahl auf, daß man genügend Tiere leicht erhalten kann.

Aber auch die Züchtung bereitet keine besonderen Schwierigkeiten; das geht aus den Arbeiten SEXTON's deutlich hervor, der viele Jahre lang *Gammarus chevreuxi* aufzog, um die Vererbung von Augenfarben und Augenstrukturen zu untersuchen.

Auf Grund dieser Voraussetzungen erwuchs die Aufgabe, in Anwendung beider Untersuchungsmethoden das Verhältnis von *G. locusta* zu *G. zaddachi* und deren Beziehung zur Umwelt aufzuklären, soweit das vorerst möglich war und damit eine Grundlage für weitere Arbeiten etwa ökologisch-physiologischer Art zu schaffen.

Die Anregung und erste Anleitung, diese Untersuchungen durchzuführen, erhielt ich durch Herrn Professor REMANE; als er zum Ordinarius nach Halle berufen worden war, fand ich bis zum Abschluß meiner Arbeit jederzeit freundliche Unterstützung bei Herrn Professor VON BUDDENBROCK. Beiden Herren spreche ich hiermit meinen Dank aus. Ferner danke ich Herrn Dr. BAHR von der Seefischereistation Neukuhren und Herrn Dr. GÜNTHER HASS für die Beschaffung von Untersuchungsmaterial, Herrn Dr. GESSNER, München, und Herrn Oberfischmeister Dr. NEUBAUER, Kiel, für Salzgehaltsangaben über die Gewässer bei Rügen bzw. der Schlei.

II. Auswahl und Charakteristik der Fundorte.

SCHELLENBERG gewann seine Ergebnisse an Material von zahlreichen Fundorten, die sich sowohl durch ihre geographische Lage und alle damit zusammenhängenden Faktoren, wie in ihren Salzgehaltsverhältnissen weitgehend unterschieden. Diese Tatsache mußte natürlich bei einer neuen Untersuchung Berücksichtigung finden durch die Wahl einer größeren Zahl verschiedener Populationen; andererseits forderte die statistische Methode eine Beschränkung, sollte das Material rein technisch bewältigt werden. So ergab die Auswahl 11 Orte, die im folgenden kurz charakterisiert sind:

1. Helgoland: Die Nordsee bei Helgoland hat einen Salzgehalt von etwa 32‰. Fangplatz zwischen Algen auf der Strandplatte im Westen.

2. Die Kieler Förde als ein Teil der Kieler Bucht hat einen Salzgehalt von 17‰ im Jahresdurchschnitt. Fangplatz an den Brücken der Innenförde zwischen Mytilus.

3. Der Fundort an der Wittower Fähre auf Rügen hat einen mittleren Salzgehalt von annähernd 7,2‰. Fangplatz am Steindamm zwischen faulendem Gras.

4. Fundstelle an der Samlandküste bei Neukuhren und Brüsterort. Jahresmittel $6,5\text{‰}$. Fangplatz zwischen Enteromorpha an Brückenpfählen bzw. am Steindamm.

Läßt die Folge der eben angeführten Stellen eine Abnahme des Salzgehaltes auf große Entfernung hin erkennen und sind die Schwankungen des Salzgehaltes am einzelnen Ort relativ gering, so gilt für das Gebiet der Schlei das Gegenteil. Hier findet man an der Einmündung in die Ostsee Salzgehaltswerte, die oft an 18‰ herankommen, im inneren Teil dagegen, etwa bei Schleswig, nur noch $3,6\text{‰}$. Die Orte dazwischen sind gekennzeichnet einmal durch Mittelwerte, die vom niedersten Wert im W zum höchsten im O ansteigen, andererseits durch große und vollständig unperiodische Salzgehaltsschwankungen, die sich dadurch ergeben, daß die Wasser der Schlei unter der Wirkung verschiedener Winde in diesem komplizierten Rinnensystem sehr mannigfaltig bewegt werden können. Aus diesem Grunde erscheint auch die Festlegung eines Mittelwertes der Salzgehaltsschwankung aus einer beschränkten Zahl von Einzelmessungen ohne besonderen Wert; somit kann die für diese Untersuchung wichtige Frage nach den Salzgehaltsverhältnissen nur relativ beantwortet werden durch Vergleich gleichzeitiger Messungen an den für uns wichtigen Stellen. Es gelang nun, im mittleren Teil der Schlei Tiere zu erhalten von drei Orten, die sich hinsichtlich der Abnahme des mittleren Salzgehaltes in eine Reihe ordnen; es ist das:

5. Der Fundort an der Fahrrinne bei Missunde mit Salzgehaltsschwankungen von ungefähr 6‰ . Fangplatz zwischen faulendem Gras an der Abbruchkante zum Wasser.

6. Der Fundort am Übergang von der Großen Breite zur Fahrrinne südlich der Wochenendsiedlung „Westerland“. Salzgehaltsschwankung etwa 6‰ . Fangplatz am Rand der überfluteten Salzwiesen.

7. Der Fundort an der Südseite der Großen Breite. Salzgehaltsschwankung ungefähr 5‰ . Fangplatz am Ufer zwischen Schilfstengeln.

Zum Vergleich sind weiter interessant drei andere Stellen der Schleigewässer:

8. Die Stelle, an der ein kleiner Bach, der Abfluß eines etwas höher liegenden Teiches, beim Dorfe Weseby in die Große Breite einmündet. Salzgehalt des Baches etwa 4‰ , Salzgehalt der Großen Breite etwa 5‰ . Fangplatz der Tiere kurz vor Einfluß des Baches in die Breite.

9. Fundstelle an der Ostseite des Nordost-Teiles des Lindauer Noors. Salzgehalt etwa $5\text{--}6\text{‰}$; Schwankungen bis zu 6‰ . Fangplatz am Steindamm des Ufers.

10. Fundstelle an der Schlei bei Lindaunis. Salzgehaltsmittelwert etwa $9,5\text{‰}$; Fangplatz zwischen Fucusbüscheln.

11. Von allen bisher geschilderten Orten unterscheidet sich der vom Barther Bodden (Zingst-Tiere) dadurch, daß er einen mittleren Salzgehalt von 6‰ aufweist bei nur ganz geringen Schwankungen, als Folge der weitgehenden Abschnürung von der Ostsee. Fangplatz an der Landungsbrücke bei der „Sundischen Wiese“ am Abbruch der Salzwiese, zwischen faulendem Gras und Pflanzen.

Die Fangzeiten, wichtig für spätere Größenvergleiche, sind aus der Tabelle I für sämtliche Fundorte zu ersehen.

III. Arbeitsmethoden.

Das gesammelte Material wurde, meist gleich an Ort und Stelle, in etwa 4‰ igem Formol fixiert; Formol ist deswegen besonders zu empfehlen, weil die Kiemen darin nur wenig oder gar nicht schrumpfen.

Am Anfang wurde bereits darauf hingewiesen, daß sich die einzelnen Körperbezirke oft in der Stärke der Beborstung nicht gleich verhalten. Um diesen unregelmäßigen Verhältnissen Rechnung zu tragen, mußten bei der Wahl der Merkmale gleichermaßen Vorderende, Mitte und Hinterende des Körpers berücksichtigt werden. Aus praktischen Gründen wurden drei Extremitäten und an ihnen jedesmal besondere Stellen als Merkmale ausgewählt (siehe Abb. 1):

Für die 1. Antenne die Zahl der Borstenbüschel am zweiten Glied des Schaftes (Abb. 1 b). Signatur: A 1.

In der Körpermitte am 7. Pereiopoden für eine Stelle die Zahl der Borsten. Signatur P_7B (Abb. 1 a).

Am Telson die Zahl der Borsten und die der Stacheln. Signatur: Tels. Bo. bzw. Tels. Sta. (Abb. 1 c).

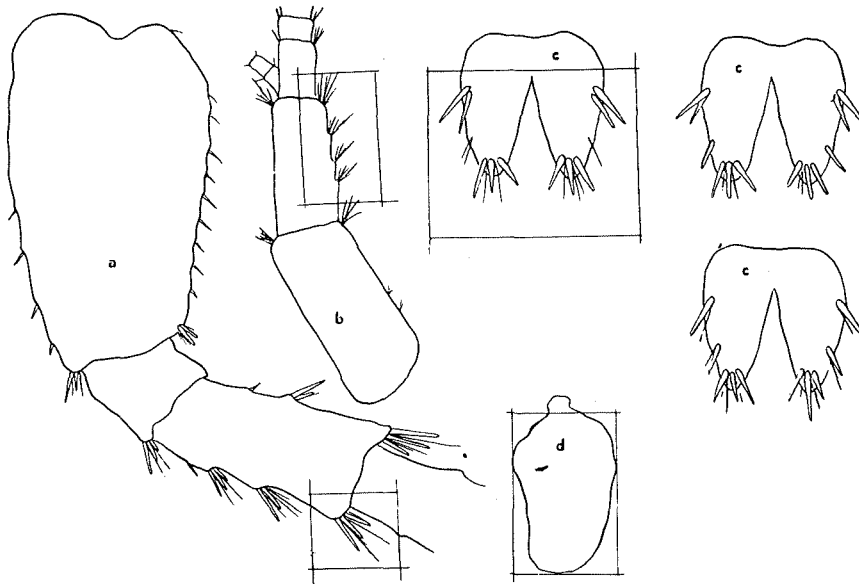


Abb. 1. a) Borsten am 7. Pereiopoden. Signatur: P₇B; b) Borstenbüschel am zweiten Schaftglied der ersten Antenne. Signatur: A I; c) Stacheln und Borsten am Telson. Signatur: Tels. Bo. bzw. Tels. Sta.; d) Kieme vom 7. Pereiopoden.

Zum Vergleich verschiedener Populationen erwies es sich als notwendig, Tiere verschiedenen Geschlechtes und verschiedener Größe gesondert zu betrachten. Das gesamte Untersuchungsmaterial wurde daher zu Beginn in einzelne Größenklassen aufgeteilt mit einem Spielraum von 1 mm. Zu einer Größenklasse zählen alle Tiere z. B. von 10 bis 10,9 mm, von 11 bis 11,9 mm usw. Diese Gesamtlänge wurde bestimmt durch Ausstrecken der Tiere auf einem mm-Maßstab; es wurde aber von der Kopfspitze bis zur Ansatzstelle des Telsons gemessen, nicht wie sonst üblich von der Kopfspitze bis zum Ende des Telsons; und zwar deswegen, weil sich die Länge auf diese Weise genauer und schneller bestimmen läßt in all den Fällen, in denen das Telson nach oben gebogen oder stark beborstet ist.

Es ist noch darauf hinzuweisen, daß an den paarigen Extremitäten wie Antennen und Beinen oft Unterschiede in den Borstenzahlen auf beiden Seiten auftreten; in solchen Fällen wurde der Durchschnittswert oder der höhere Wert (z. B. bei Unterschied von 5 und 6 eben 6) angesetzt.

Die variationsstatistische Auswertung der bei der Untersuchung gewonnenen und in den Tabellen niedergelegten Daten erfolgte, soweit das zweckmäßig und notwendig war, durch Berechnung von Mittelwert, Streuung, mittlerem Fehler des Mittelwertes und Korrelationskoeffizienten, in anderen Fällen (z. B. bei der Betrachtung der Eizahlen) durch einfachen Vergleich. Die Berechnung der statistischen Werte erfolgte nach den gebräuchlichen Formeln, wie JOHANNSEN sie angibt.

IV. Besteht ein kontinuierlicher Übergang von *G. locusta* zu *G. zaddachi*?

Als erste und zu Beginn wichtigste Frage galt es, zu untersuchen, ob die beiden extrem entwickelten Formen, der schwach beborstete *G. locusta* und der stark beborstete *G. zaddachi*, strukturell scharf abgegrenzte Typen darstellen, oder ob ein allmählicher Übergang in den Merkmalen von der einen Extremform zur anderen besteht. Im engsten Zusammenhang damit steht die weitere Frage, ob ein solcher struktureller Übergang, wenn er existiert, Beziehungen zur geographischen Verbreitung aufweist.

derart, daß Populationen vom Charakter der locusta-Tiere, der Übergangsformen und der zaddachi-Tiere räumlich aufeinander folgen, oder nicht. Aus verschiedenen Tiergruppen kennt man Beispiele für ein solches Verhalten und bezeichnet es allgemein als regionale Transgradation bei geographischer Variabilität. Lassen sich in den meisten Fällen wechselnde klimatische Faktoren für die Abänderung verantwortlich machen, so wäre hier der Grund in erster Linie zu suchen in der Abnahme des Salzgehaltes des Meerwassers von der Nordsee zur östlichen Ostsee und von der See her aufwärts in die Flußmündungen.

Über diese beiden Fragen konnte nur ein statistischer Vergleich von Populationen verschiedener Fundorte Aufschluß geben. Ehe man aber mit einer statistischen Aufnahme beginnen konnte, mußte zuerst die Vorfrage erledigt werden, ob denn alle Tiere einer Population ungeachtet ihrer Größe und ihres Geschlechtes in gleicher Weise beborstet sind; nur dann durfte man alle gefangenen Tiere verwerten und untereinander vergleichen.

Durch Untersuchung einer Population aus der Kieler Förde ließ sich diese Frage sehr bald beantworten. Deren Ergebnisse sind in der Tabelle 2a—d vergleichsweise wiedergegeben, und zwar für die ♂♂ von 10, 12, 13, 14, 16, 18 und 19 mm und für die ♀♀ von 10, 14 und 15 mm Länge.

Für Merkmal A I zeigen die ♂♂ 10 mm eine Variation der Borstenwerte von 4—6 mit einem Werte größter Häufigkeit (im folgenden kurz als Maximalwert bezeichnet) bei 5. Aber schon bei ♂♂ 12 mm, dann stärker bei 14 mm und fortschreitend zu 18 und 19 mm wird die Variationsbreite immer enger, bis schließlich fast nur noch 4 Borstenstellen vorkommen. Bei den ♀♀ liegt offenbar eine kontinuierliche Zunahme von 10 mm zu 14 und 15 mm vor; dann tritt auch hier die Festlegung auf einen bestimmten Wert (den Wert 5) ein.

Merkmal P₇B (Tabelle 2b) und Merkmal Tels. Bo. (Tab. 2c) zeigen ebenfalls ein kontinuierliches Anwachsen der Werte bei Zunahme der Tiergröße. Kleine Unregelmäßigkeiten, insbesondere bei der Variationsbreite, erklären sich zweifellos durch zu kleine Individuenzahlen. Der Extremwert bei ♂♂ 10 mm des Merkmals Tels. Bo. scheint eine Unregelmäßigkeit ohne Bedeutung zu sein, da ein ähnlicher Fall sonst in keiner Größenklasse beobachtet wurde. Ähnlich wie bei Merkmal A I liegen auch die Maximalwerte der anderen Merkmale für die ♀♀ beträchtlich unterhalb der entsprechenden Werte für die ♂♂. Endlich kann man auch bei Merkmal Tels. Bo. feststellen, daß von einer bestimmten Größe ab (♂♂ 18 mm bzw. ♀♀ 14 mm) eine weitere Verschiebung des Maximalwertes aufhört. Dasselbe zeigte sich schon bei Merkmal A I. Während aber dort bei ursprünglich größerer Variationsbreite und höherem Maximalwert (vgl. ♂♂ 10 mm) am Ende eine enge Variationsbreite und ein niedrigerer Maximalwert resultierte, geht hier die Entwicklung in umgekehrter Richtung. In beiden Fällen steht am Ende die feste Form des ausgewachsenen Tieres.

Die Bestachelung des Telsons (Tab. 2d) ist wie die Beborstung zweiseitig symmetrisch. Die auftretenden Zahlen sind also meistens gerade; doch kommt es auch häufig vor, daß an irgend einer Stelle statt eines Stachels auf der einen Seite eine oder zwei Borsten auftreten (s. Fig. 1). Um diese Verhältnisse tabellarisch richtig zu erfassen, wurde statt einer ungeraden Zahl von Stacheln die nächst höhere gerade notiert

(z. B. anstatt 11 dann 12), bei Borsten die Korrektur umgekehrt vollzogen, so daß in den Tabellen Tels. Bo. und Tels. Sta. nur gerade Zahlen auftreten. Vergleicht man nun die beiden Geschlechter in Tab. 2d, so sieht man, daß bei den ♂♂ 12 Stacheln, bei den ♀♀ 10 Stacheln vorherrschend sind, daß also erstere stärker als letztere bestachelt sind, während in den Größenklassen eines Geschlechtes kaum Unterschiede bestehen.

Untersuchungen, die an zaddachi-Tieren durchgeführt wurden, zeigten, daß sich diese Tiere im Prinzip genau so verhalten. Die Zahlenwerte sind naturgemäß andere.

Die Antwort auf die Vorfrage war damit ganz klar. Die Borstenzahlen variieren sehr stark bei Tieren verschiedener Größe und verschiedenen Geschlechtes. Zum Vergleich mehrerer Populationen durften also nur Tiere gleicher Größe und gleichen Geschlechtes verwandt werden. Die Wahl traf in diesem Falle ♂♂ von 10 mm Länge, da sie auch in ganz verschiedenen Monaten verhältnismäßig zahlreich vorhanden sind.

Zur Untersuchung wurden 9 Populationen herangezogen; die Zahlenwerte für alle vier Merkmale wurden bestimmt und tabellarisch zusammengefaßt (s. Tab. 5a—d).

Der erste Eindruck, den diese Zahlenreihen, verglichen mit denen der Tabelle 2, vermitteln, ist die weite Ausdehnung von links nach rechts, welche ein Ausdruck für die große Variationsbreite der Merkmale ist. Die Werte größter Individuenhäufigkeit, die sogenannten Maximalwerte, heben sich kaum aus den Zeilen heraus und sind deswegen besonders gekennzeichnet worden. Dadurch läßt sich leicht folgendes feststellen: Einzelne der Populationen haben nicht nur einen, sondern zwei Maximalwerte. Die Fördepopulation hat nur einen solchen Wert, wie die Tab. 2a—d für alle vier Merkmale und sämtliche Größenklassen erkennen läßt. Vom Maximalwert aus nehmen die Individuenzahlen nach beiden Seiten hin ab, wenn auch in vielen Fällen ganz unregelmäßig und unsymmetrisch. Das graphische Bild eines solchen Verhaltens zeigt Fig. 2a bis b für die Merkmale P₇B und Tels. Bo. bei ♂♂ 18 mm von der Förde. Ein deutlich ausgeprägter Gipfel mit mehr oder weniger steil abfallenden Schenkeln ist dafür charakteristisch. Populationen, die ein derartiges Verhalten zeigen, nennt man statistisch einheitlich. Nach der Tab. 5 gehören auch die Tiere von Zingst und Neukuhren zu dieser Kategorie.

Alle Populationen mit mehr als einem Maximalwert — im graphischen Bild alle Kurven mit mehr als einem Gipfel (Abb. 4a und b) — nennt man statistisch uneinheitlich; alle restlichen sechs Populationen der Tab. 5 sind hierher zu zählen.

Innerhalb der beiden Kategorien bestehen noch große Differenzen, die nun etwas näher betrachtet werden sollen.

Die statistisch einheitlichen Populationen lassen sich in zwei Gruppen trennen, die untereinander ein grundsätzlich verschiedenes Verhalten zeigen. Auf der einen Seite stehen die Förde-Tiere, auf der anderen die von Zingst und von Neukuhren. Beim Merkmal A I tritt dieser Unterschied noch nicht so deutlich hervor, denn die Variationsbreite ist verhältnismäßig gering. Aber Merkmal P₇B und Tels. Bo. lassen das wesentliche erkennen. Bei der Förde liegt der Maximalwert bei niederen Borstenzahlen (P₇B : 2, Tels. Bo. : 6). Er enthält einen großen Prozentsatz der gesamten Individuen, etwa 50%. Die Variationsbreite umfaßt nur wenige Zahlenklassen, erstreckt sich bei P₇B von der Borstenzahl 1 bis 5, bei Tels. Bo. von 4 bis 8 (von dem extremen Wert bei 16 sei hier abgesehen).

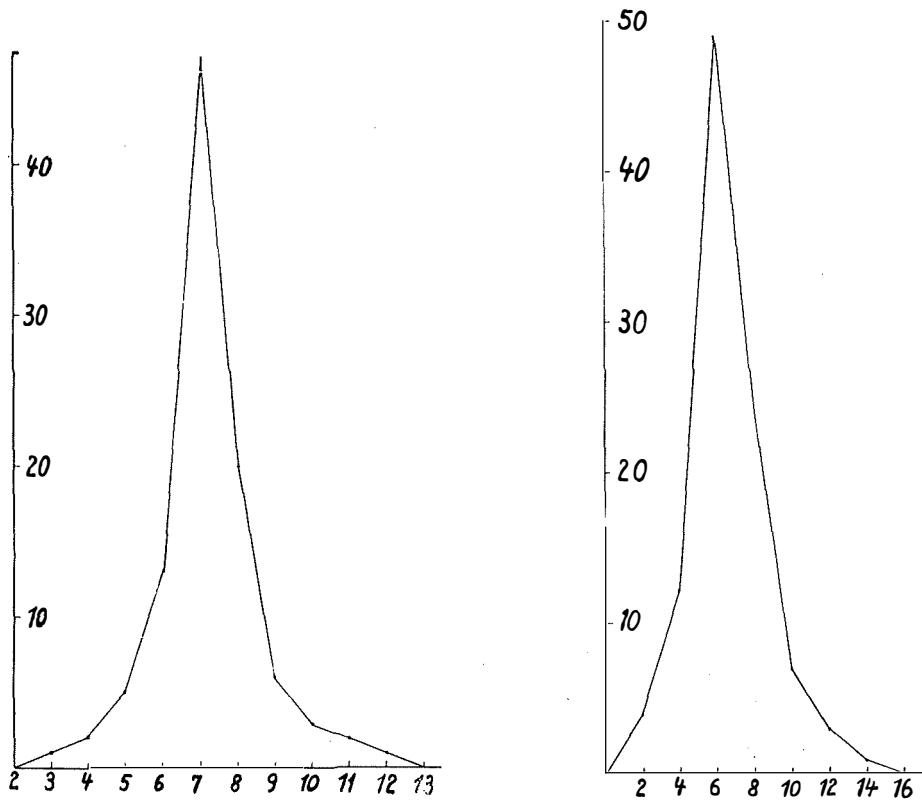
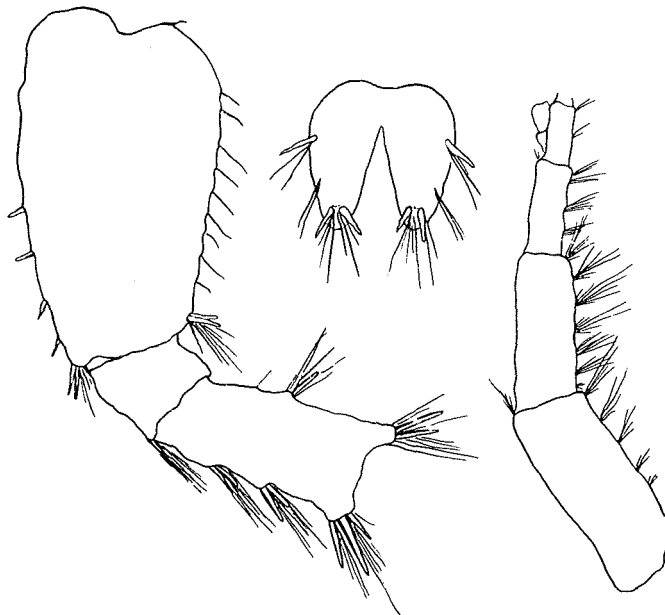
Fig. 2a.: Fördere ♂♂ 18 mm, Merkmal P₂B.

Fig. 2b.: Fördere ♂♂ 18 mm, Merkmal Tels. Bo.

Abb. 3. Borstenbildung bei *Gammarus zaddachi*.

Ganz andere Verhältnisse zeigen Zingst und Neukuhren. Hier liegt der Maximalwert außerordentlich hoch (P_7B : 7 bzw. 9, Tels. Bo.: 14 bzw. 16). Der Prozentsatz der im Maximalwert vereinten Tiere ist wesentlich niedriger als bei der Förde, nur 28 bis 33% aller Tiere; die Individuenzahlen verteilen sich demgemäß vielmehr nach den Seiten, die Variationsbreite ist wesentlich größer, reicht bei P_7B von 4 bis 10, bzw. von 6 bis 12, bei Tels. Bo. von 10 bis 20 bzw. von 10 bis 24 (von dem extremen Tier sei auch diesmal vorerst abgesehen). Und doch ist der Abstand von den Werten der Förde so groß, daß im Merkmal Tels. Bo. überhaupt keine Überschneidung des Variationsbereiches eintritt. Bei den übrigen Merkmalen ist sie aber vorhanden, bei A I und Tels. Sta. sogar so stark, daß die Maximalwerte nur wenig auseinander liegen.

Zwischen Zingst und Neukuhren besteht weitgehende Ähnlichkeit im allgemeinen Verhalten; doch zeigt Neukuhren in jedem Falle etwas extremere Verhältnisse.

Die statistisch uneinheitlichen Populationen sind mindestens ebenso mannigfaltig entwickelt. Große und kleinere Variationsbreiten treten auf; die Maximalwerte wechseln nach Größe und Lage. Trotzdem lassen sich auch hier gruppenweise Ähnlichkeiten finden.

Was zuerst auffällt, ist eine gewisse Übereinstimmung in der Lage der Maximalwerte. Deren eine Hälfte reiht sich bei niederen Borstenzahlen ein, zum großen Teil sogar jedesmal in eine Klasse; und diese Klasse ist die gleiche, wie die der Förde-Population oder wenigstens ihr dicht benachbart. Die andere Hälfte vereinigt sich in einer Klasse hoher Borstenzahlen, welche — abgesehen von wenigen Abweichungen — mit der von Zingst zusammenfällt. Merkmal A I zeigt dies recht deutlich; fast ebenso ist es bei P_7B und Tels. Bo. Bei Merkmal Tels. Sta. liegen die Dinge nicht so klar; wohl ordnen sich auch hier die Maximalwerte zum Teil in die Klassen der Förde- und Zingst-Tiere ein, sind aber daneben in den anderen Klassen zu finden. Westerland und Lindauer Noor fallen dadurch besonders auf, daß sehr viele Tiere nur 6 Stacheln besitzen; im Lindauer Noor fand sich sogar ein Tier mit nur 4 Stacheln.

Rein zahlenmäßig bestehen große Unterschiede zwischen den Maximalwerten der linken und rechten Seite. Bei einigen Populationen, z. B. bei Wittower Fähre und Missunde, tritt überhaupt nur eine, die linke Seite infolge der hohen Klassenfrequenzen deutlich in Erscheinung, während alle Klassen hoher Borstenzahlen sehr spärlich besetzt sind. Bei den Populationen Holm und Lindauer Noor ist es gerade umgekehrt: Hohe Maximalwerte und Klassenfrequenzen rechts, niedere links. Etwa eine Zwischenstellung nehmen Westerland und Weseby ein, bei denen — zu verfolgen an Merkmal P_7B und Tels. Bo. — die linke wie die rechte Seite klar hervortreten. Merkmal A I und Tels. Sta. sind für diesen Vergleich wieder weniger geeignet.

Hinsichtlich der Variationsbreite läßt sich folgendes feststellen: Während auf der linken Seite, also nach unten zu, der Variationsbereich begrenzt ist durch die Klasse 2 der Borstenzahlen, reicht er auf der rechten Seite sehr verschieden weit nach oben. Bei den Populationen, deren rechte Hälfte zahlenmäßig schwach entwickelt ist, ist auch die Variationsbreite geringer (Wittower Fähre, Missunde), bei den anderen Populationen größer (Holm, Weseby). Natürlich spielt auch die Zahl der untersuchten Tiere eine Rolle. Je größer sie ist, desto eher besteht die Möglichkeit, daß extreme Borstenzahlen vorkommen.

Als erstes wichtiges Ergebnis allgemeiner Natur aus der Betrachtung der uneinheitlichen Populationen ergibt sich also die Feststellung, daß die Zahlenwerte eines jeden Merkmals und jeder Population sich deutlich in zwei Gruppen anordnen, deren Maximalwerte fast durchweg in die gleiche Klasse fallen wie diejenigen der einheitlichen Populationen von der Förde und von Zingst.

Diese Tatsache allein gestattet aber noch keine Antwort auf die zu Beginn des Abschnittes formulierte Hauptfrage; um hier eine Entscheidung zu treffen, muß man zuvor wissen, wie bei den einzelnen Individuen einer Population sich die vier betrachteten Merkmale zueinander verhalten, oder — anders ausgedrückt — ob beim einzelnen Individuum eine Korrelation der Merkmale besteht und wie groß diese ist. Im Falle einer genügend großen Korrelation würden z. B. alle Tiere von Westerland, welche hinsichtlich des Merkmals P₇B den mittleren Borstenklassen 4 und 5 angehören, auch in bezug auf Merkmal Tels: Bo. sich mittleren Klassen dieses Variationsbereichs, also etwa den Klassen 8 und 10 zuordnen, und sich ebenso in den anderen Merkmalen verhalten. Ihrem ganzen Habitus nach würden sie also eine Zwischenstellung einnehmen inmitten der Formen, die sich um die Maximalwerte in der linken und rechten Hälfte des Variationsbereiches gruppieren. Auch daß sie zahlenmäßig so gering vertreten sind, könnte dann nicht hindern, sie als echte Zwischenformen aufzufassen und damit einen kontinuierlichen Übergang von *G. locusta* zu *G. zaddachi* zu konstatieren. Ist die Korrelation aber nur gering, dann ist diese Deutung nicht zulässig.

Für eine exakte, zahlenmäßige Erfassung der Korrelationsbeziehungen sind in erster Linie die statistisch einheitlichen Populationen geeignet; es wurden benutzt die von der Förde, von Zingst und von Neukuhren. Für je zwei der drei Borstenmerkmale wurde der Korrelationskoeffizient berechnet nach der Formel von Bravais (s. Korrelationstabellen 19 und 20). Die Zahlenwerte enthält die Tabelle 4. Wenn man sich vergegenwärtigt, daß einem Wert von 1.00 vollständige Korrelation, einem Wert von 0.00 aber das völlige Fehlen einer Korrelation entspricht, dann wird die Bedeutung dieser Zahlenwerte in Tabelle 4 ohne weiteres klar. In ihrer Gesamtheit betrachtet sind sie sehr niedrig. Bei den drei höchsten Werten, bei 0.42 der Förde-Tiere, bei 0.41 und 0.39 der Neukuhren-Tiere, kann man noch von einer gewissen Korrelation sprechen. Aber die übrigen Werte von 0.35 abwärts bis 0.09 bei Zingst-Tieren sind so gering, daß praktisch mit einer gleichsinnigen Ausbildung der Borstenmerkmale überhaupt nicht zu rechnen ist. Ein Individuum kann also, im Rahmen der charakteristischen Variationsbreite natürlich, an einer Stelle sehr viele, an anderer Stelle nur wenige, an dritter eine mittlere Zahl von Borsten, oder irgendeine andere Kombination der Borstenmerkmale aufweisen.

Wie verhalten sich aber in dieser Hinsicht die uneinheitlichen Populationen? Eine Antwort auf diese Frage läßt sich nicht mit der gleichen Exaktheit geben wie im vorigen Falle. Wollte man bei der Verschiedenheit der Populationen anschauliche und vergleichbare Werte der Korrelationskoeffizienten berechnen, dann müßte man jede einzelne Population in eine linke und rechte Hälfte aufteilen und für jede Hälfte die Rechnung getrennt durchführen. Eine solche Aufteilung wäre aber, wie aus Tabelle 5 hervorgeht, sehr willkürlich und die Genauigkeit infolgedessen nicht groß. Aus diesem Grunde wurden in einfacher Weise die in den Untersuchungstabellen niedergelegten

Daten der uneinheitlichen mit denen der einheitlichen Populationen verglichen. Dabei war zu erkennen, daß die uneinheitlichen Populationen im gesamten betrachtet bestimmt keine größere Korrelation aufweisen als die von der Förde und von Zingst, daß sie sogar in manchen Fällen ein viel stärkeres Abweichen einzelner Merkmale zeigen. Als Beispiel mögen die Korrelationstabellen der Population von Weseby dienen (Tab. 3a), aus denen einmal die Ordnung des Materials um zwei Gipfel, dann aber auch die starke Streuung in beiden Hälften deutlich hervorgeht.

Weder bei den einheitlichen noch bei den uneinheitlichen Populationen ist demnach der hohe Grad von Korrelation zu finden, der gefordert werden muß, um alle die Tiere als Zwischenformen im Sinne der früheren Ausführungen zu bezeichnen, welche bezüglich eines Merkmals mittleren Klassen des Variationsbereichs angehören. Wenn ein Merkmal einer mittleren Klasse angehört, dann liegen die übrigen Merkmale meist näher dem Maximalwert der linken bzw. der rechten Seite, aber immer — und das geht wieder aus den Untersuchungstabellen selbst hervor — nur einer Seite. Wollte man trotz der geringen Korrelation, die ja auch den einheitlichen Populationen eigen ist, die fraglichen Tiere als Zwischenformen ansprechen, dann müßte man verlangen, daß sie wenigstens in einer der untersuchten Populationen zahlenmäßig überwiegen. Das ist aber nicht der Fall. Die Werte der mittleren Klassen sind also nur extreme Varianten von Tieren der linken bzw. der rechten Seite.

Durch diese Feststellung wird die Annahme eines kontinuierlichen Überganges von *G. locusta* zu *G. zaddachi* hinfällig.

Es bleibt dann nur noch die erste der eingangs erwähnten Deutungsmöglichkeiten, welche schon auf den ersten Blick hin als die wahrscheinliche anzusehen ist. Hiernach erscheint das gesamte Untersuchungsmaterial zusammengesetzt aus zwei Typen, einem schwach beborsteten und einem stark beborsteten, welche sich ganz klar kennzeichnen lassen durch die einheitlichen Populationen, nämlich durch die Tiere der Kieler Förde einerseits und durch die von Zingst andererseits, da die uneinheitlichen Populationen sämtlich in ihren Maximalwerten annähernd mit diesen einheitlichen Populationen übereinstimmen.

Die Eigenart der Populationen von der Förde, von Zingst und von Neukuhren wurde schon an Hand der Tab. 5 in großen Zügen durch Hinweis auf die Variationsbreite, auf die Verteilung der Individuen und auf die Lage der Maximalwerte charakterisiert. Nun sollen die wesentlichen Unterschiede durch einen Vergleich der statistischen Werte noch genauer bestimmt werden (s. Tab. 4).

Wie vorher die Maximalwerte, lassen hier die Mittelwerte der vier Merkmale zum Teil starke Differenzen an den einzelnen Fundorten erkennen. Aus der Größe der Mittelwerte wird deutlich, daß zwischen den Tieren der Förde einerseits und denen von Zingst und Neukuhren andererseits ein so großer Abstand besteht, daß eine Unterscheidung zweier Typen nahe liegt. Doch muß die Berechtigung dazu noch durch eine genaue statistische Prüfung nachgewiesen werden; sie besteht in einem Vergleich der Differenz zwischen den Mittelwerten ($\text{Diff.} = M_1 - M_2$) mit den mittleren Fehlern dieser Differenzen ($m_{\text{Diff.}} = \pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$). Ist der Quotient $\text{Diff.}/m_{\text{Diff.}}$ gleich 3 oder größer als drei, dann ist mit hoher Wahrscheinlichkeit eine Verschiedenheit des betreffenden Merkmals vorhanden. Verhalten sich alle Merkmale der zwei Populationen

in dieser Weise, dann darf man beide Populationen als zwei verschiedene Typen ansprechen. Die Tab. 4 läßt erkennen, daß die Werte der Quotienten für Förde und Zingst in sämtlichen Merkmalen sehr hoch, für die drei Borstenmerkmale sogar alle größer als 10 sind. Die Forderung ist durch dieses Ergebnis erfüllt. In Zukunft sollen deshalb die Tiere von der Förde und von Zingst als Vertreter des locusta- und zaddachi-Typus bezeichnet werden.

Jeder Typus für sich muß aber vorerst ziemlich weit gefaßt werden. Der locusta-Typus soll nicht nur die Tiere der Förde, sondern auch die der uneinheitlichen Populationen und alle Nordsee-Tiere umfassen. Es ist anzunehmen, daß diese sich noch in gewisser Weise von den Förde-Tieren unterscheiden, da ja der Salzgehalt ihres Wohnraumes fast doppelt so groß ist. Ein statistischer Beleg für diese Annahme läßt sich nicht geben, weil das Material von Helgoland so schlecht ausgebildete Stacheln und Borsten aufwies, daß eine genaue Untersuchung nicht möglich war. Wie weit der zaddachi-Typus gefaßt werden muß, das geht aus dem Verhalten der Tiere von Neukuhren hervor. Den Mittelwerten nach weichen sie schon beträchtlich von den Zingst-Tieren ab, und auch die Quotienten sind verhältnismäßig hoch. Zwei davon erreichen fast den Wert 2, einer, der von P₇B ist sogar größer als 3. Zur Abgrenzung eines selbständigen Typus sind diese Zahlen noch nicht ausreichend. Denn erst wenn der Quotient gleich 2 ist, besteht eine gewisse Wahrscheinlichkeit für die Verschiedenheit beider Formen.

Die Streuung, welche durch die Zahlenwerte von σ zum Ausdruck kommt, gibt einen Maßstab dafür, wie sich das Material um den Mittelwert anordnet. Schon in Tab. 5 zeigt es sich, daß ein großer Prozentsatz der Individuen weit nach den Seiten zu liegen kommt, eine Tatsache, die graphisch dargestellt in einer langsam ansteigenden Kurve zum Ausdruck käme. Die Streuungswerte sind dementsprechend auch ziemlich hoch. Unmittelbar vergleichbar untereinander sind nur die Tiere von der Förde und von Neukuhren, da die Individuenzahl in den Wert von σ eingeht, sie ist bei beiden etwa gleich. Die Nebeneinanderstellung zeigt, daß beim zaddachi-Typus die Streuung des Materials größer ist als beim locusta-Typus in Hinsicht auf alle Borstenmerkmale. Zieht man unter Vorbehalt die Zingst-Tiere zum Vergleich heran, so kann man das gleiche feststellen. Die Stacheln verhalten sich etwas anders.

Die Korrelation der Merkmale untereinander wurde früher bereits betrachtet, aber nur auf ihre absolute Größe hin. An dieser Stelle muß auf den Unterschied der Größe bei Förde- und Zingst-Tieren hingewiesen werden. Die Korrelation ist bei letzteren wesentlich geringer, fast nur halb so groß wie bei ersterem, und zwar bei allen Borstenmerkmalen. Bei den Tieren von Neukuhren sind aber merkwürdigerweise wieder höhere Werte zu finden, die sogar in zwei Fällen die der Förde-Tiere noch übertreffen, in einem Fall darunter bleiben. Tiere von der Förde und von Neukuhren haben also annähernd gleiche Korrelation, Tiere von Zingst geringere.

Die uneinheitlichen Populationen enthalten, wie bereits festgestellt wurde, Tiere vom locusta- und vom zaddachi-Typus. SCHELLENBERG fand außerdem noch Formen, die in einem einzelnen Merkmal stärker von ihrem Typus abwichen, und bezeichnet sie als Zwischenformen. Es handelt sich dabei also nicht um Tiere, bei denen sämtliche Merkmale eine Mittelstellung zwischen dem locusta- und zaddachi-Typus einnehmen,

die also ein echt intermediäres Verhalten zeigen. Daß solche Tiere nicht existieren, ergaben die vorhergehenden Untersuchungen. Nun ist die Frage, ob innerhalb der uneinheitlichen Populationen noch Formen im Sinne der SCHELLENBERG'schen Beschreibung auftreten; es wäre ja auch möglich, daß sich Tiere dieser Art jetzt ganz zwanglos in die beiden Haupttypen einordneten, nachdem die geringe Korrelation der Merkmale untereinander feststeht.

Die Beantwortung der Frage ist nicht ganz einfach. Wie soll man die fraglichen Tiere aus den Populationen aussondern? Es ist gar nicht ausgemacht, ob die locusta- bzw. zaddachi-Tiere der uneinheitlichen Populationen genau das gleiche statistische Verhalten, insbesondere den gleichen Variationsbereich besitzen, wie die Tiere der beschriebenen Typen. Es ist demnach auch gar nicht einwandfrei zu definieren, von welcher Klasse der Borstenzahlen ab man eine Variante als abweichend vom Typus bezeichnen soll. Und doch muß man eine Abgrenzung vornehmen. Als Voraussetzung gilt, daß der Variationsbereich der Typen bei einheitlichen und uneinheitlichen Populationen annähernd gleich ist, so daß der der einheitlichen Populationen den Maßstab abgeben kann für die Aufteilung der uneinheitlichen Populationen. Dann ist auch die Aussonderung eventuell auftretender Zwischenformen möglich.

Aus Tab. 5 ist zu ersehen, daß Merkmal Tels. Bo. bei Förde- und Zingst-Tieren einen selbständigen Variationsbereich besitzt. Bei den anderen Merkmalen liegt aber eine mehr oder weniger starke Überschneidung vor. Im ersten Falle läßt sich also zweifelsfrei angeben, welchem Typus ein bestimmtes Tier zugehört; im zweiten Falle müssen die Varianten des Überschneidungsgebietes je nach dem Gesamtverhalten des Tieres diesem oder jenem Typus zugeordnet werden.

Die Aufteilung einer Population vom Orte Weseby in locusta- und zaddachi-Tiere ergab, daß wirklich solche Zwischenformen (hier als gemischte Tiere bezeichnet) existieren (s. Tab. 7). In diesem Falle wurde das oben beschriebene Schema um eine Kleinigkeit variiert insofern, als bei Merkmal Tels. Bo. der Variationsbereich für den locusta-Typus bis zur Klasse 10 gerechnet wurde, da die Verschiebung des Maximalwertes von Klasse 4 nach 6 das zweckmäßig erscheinen ließ. Das Verhalten der locusta- und zaddachi-Tiere zeigt nichts Besonderes, wohl aber das der Zwischenformen. Sie sind in ihrer Gesamtheit dadurch charakterisiert, daß jedes Merkmal für sich betrachtet einen Variationsbereich besitzt, welcher sich über die meisten Klassen der locusta- und zaddachi-Tiere erstreckt, also außerordentlich groß ist. Der Schwerpunkt des Variationsbereiches erscheint ziemlich stark nach der locusta-Seite verschoben; einmal weil die Überschneidung sämtliche Klassen des locusta-Typus betrifft, viele Klassen des zaddachi-Typus aber freiläßt (Merkmal P_7B , Tels. Bo.); zum anderen weil die Verteilung des Materials auf die einzelnen Klassen ganz ungleichmäßig ist. Während die Klassen der zaddachi-Seite nur geringe Frequenzen aufweisen, ist in denen der locusta-Seite eine starke Häufung festzustellen, besonders deutlich bei Merkmal A I und P_7B , weniger gut bei Merkmal Tels. Bo. und Tels. Sta. Aus den Korrelationstabellen (3b) geht die Eigenart dieser gemischten Formen noch einmal deutlich hervor. Eine gewisse Anzahl von Tieren in jedem Diagramm weicht besonders stark von den übrigen ab und gibt dadurch ihre Ausnahmestellung zu erkennen.

Führt man die Aufteilung anderer Populationen im gleichen Sinne durch, so erhält man dieselben Ergebnisse. Nur ist der Prozentsatz der auftretenden gemischten Formen jedesmal ein anderer.

Als wichtigstes Ergebnis der vorangehenden Untersuchungen lassen sich folgende Sätze fassen: Obwohl eine strukturelle Transgradation zwischen *G. locusta* und *G. zaddachi* besteht, ist eine regionale Transgradation nicht vorhanden. Es gibt sowohl ein großes locusta-Gebiet, als auch ein großes zaddachi-Gebiet, das aber von jenem nicht scharf gesondert ist, sich vielmehr an vielen Stellen mit ihm überschneidet.

V. Besteht eine Beziehung zwischen dem Salzgehalt des Wohnraumes und der Typenverteilung?

In der schon früher erwähnten Arbeit gibt SCHELLENBERG bereits eine Zusammenstellung all der Fundorte, an denen *Gammarus zaddachi* bisher einwandfrei nachgewiesen werden konnte. Er stützt sich dabei auf Beobachtungen, die teils von ihm, teils von anderen Forschern, wie SEXTON, SCHLIENZ, STAMMER, PALMER u. a. gemacht wurden. Auf Grund dieser Zusammenstellung ist es ihm möglich, bestimmte Gesetzmäßigkeiten über die Verbreitung von *G. locusta* und *G. zaddachi* in ihrer Beziehung zum Salzgehalt des Wohnraumes herauszustellen.

G. locusta bewohnt nicht nur die Nordsee mit ihrem hohen Salzgehalt von etwa 32‰, sondern ist ebenso verbreitet in der Kieler Bucht, deren mittlerer Salzgehalt in den oberen Wasserschichten etwa 18‰ beträgt, und findet sich östlich von Rügen bis hinauf nach Oesel, also in einem Bereich mit einer Abnahme des Salzgehaltes von etwa 8‰ auf etwa 6‰. Die Verbreitung von *G. zaddachi* läßt sich nicht scharf davon trennen; sie überschneidet sich zum Teil sogar mit der von *G. locusta*. Es handelt sich dabei meistens um Gebiete, die große Salzgehaltsschwankungen aufweisen, wie etwa das unter dem Wechsel von Ebbe und Flut stehende Mündungsgebiet der Elbe oder aber um Gebiete, deren Salzgehalt verhältnismäßig niedrig ist. SCHELLENBERG faßt diese Entdeckung in folgenden Sätzen zusammen: „Vorbereitung für eine typische Ausbildung der forma zaddachi scheint somit nicht nur eine Herabsetzung, sondern auch ein stärkeres Schwanken des Salzgehaltes seines Wohnwassers zu sein, wie es für die Flußmündungen zutrifft. Daß jedoch von einer bestimmten Verdünnung des Seewassers ab Salzgehaltsschwankungen nicht mehr zum Gedeihen von zaddachi nötig sind, ergibt sich aus den Fängen um Hamburg, die in Wasser mit fast konstantem aber ganz geringem Salzgehalt gemacht wurden. Möglicherweise liegt die Grenze, bei der Schwankungen wegfallen können, nahe bei 7‰, denn eine Probe von Rossitten aus der Ostsee besteht fast nur aus typischem zaddachi“.

Untersuchungen über die Verbreitung der Gammarus-Arten, die SERVENTY am Deben-Fluß in Suffolk (England) durchführte (SERVENTY 1935), ergaben ähnliche Verhältnisse. Hier ließ sich sehr klar erkennen, wie mit Abnahme des Salzgehaltes auf *G. locusta* *G. zaddachi* folgte, allerdings bei höheren durchschnittlichen Werten als es bisher in deutschen Flüssen beobachtet worden war. Nach SERVENTY's Angaben tritt zaddachi schon bei 25‰—30‰ auf und geht flußaufwärts bis unter 1‰ hinab.

Nachdem im vorangehenden Abschnitt die genauere Charakterisierung des locusta- und zaddachi-Typus gelungen ist, soll nun geprüft werden, ob die hier untersuchten

Populationen die gleiche Gesetzmäßigkeit in der Beziehung von Salzgehalt und Typenverteilung aufweisen, wie sie SCHELLENBERG feststellen konnte. Um ebenso wie die einheitlichen Populationen auch die uneinheitlichen zum Vergleich heranziehen zu können, wurden diese sämtlich nach locusta- und zaddachi-Tieren aufgeteilt und dazu die „Zwischenformen“ als „gemischte Tiere“ besonders ausgeschieden; dabei wurde bei Merkmal P₇B von Missunde-Tieren genau so verfahren, wie es für Merkmal Tels. Bo. bei Weseby-Tieren im vorhergehenden angegeben ist. Die Tabelle 6 enthält die Zahlenwerte in Prozenten der Gesamtpopulation.

Die Population aus der Kieler Förde besteht sozusagen ausschließlich aus reinen locusta-Tieren, da dem einen Tier mit erhöhter Borstenzahl am Telson offenbar keine besondere Bedeutung zukommt, weil es von etwa 500 untersuchten Tieren aus allen Größenklassen das einzige ist. Die Population von der Wittower Fähre besteht zu 90% aus locusta-, zu 9% aus zaddachi-Tieren, ein Tier ist gemischt entwickelt. Bei diesem Fundort ist anscheinend die Grenzkonzentration des Salzgehaltes erreicht, bei welchem gerade noch zaddachi-Tiere gedeihen können. Der mittlere Salzgehalt beträgt hier nach Angaben von GESSNER annähernd 7,2‰. Beim östlichsten der 9 Fundorte, in Neukuhren, gehören alle 20 Tiere dem zaddachi-Typus an. Wie in Rositten kommen aber auch hier locusta-Tiere vor; sie fanden sich zufällig nur nicht in dieser Klasse der ♂♂ 10 mm.

Die 3 Stellen der Ostsee: Kieler Förde, Wittower Fähre, Neukuhren bestätigen also aufs beste das bisher Bekannte.

Wenig östlich vom Darßer Ort gliedert sich von der Ostsee ein System von Bodden ab, die untereinander und mit der offenen See nur durch schmale Rinnen zusammenhängen. Der Austausch des Wassers ist infolgedessen relativ gering und der Salzgehalt ziemlich konstant. Es war deshalb sehr interessant, eine Population von dorthier, nämlich aus dem Barther Bodden, vom Zingst zu untersuchen, dessen Wasser 6‰ Salz hat. Diese Population enthält von 150 untersuchten Exemplaren nur ein Tier vom locusta-Typus; alle anderen Tiere sind ganz rein ausgebildete zaddachi-Formen. Es ist anzunehmen, daß das eine locusta-Exemplar durch besondere Umstände hierher gelangt ist. Ganz nahe bei der Fundstelle befindet sich nämlich eine Anlegestelle für Schleppkähne, die häufig von der Ostsee hereinkommen, um Ziegel auszuladen. Mit Leichtigkeit kann also ein Tier im Algenbewuchs des Schiffes eingeschleppt werden. Aber auch wenn dieser Fall nicht verwirklicht ist, zeigt das äußerst seltene Vorkommen von locusta-Tieren, daß für sie hier nicht die optimalen Bedingungen bestehen. Ist der Salzgehalt der bestimmende Faktor, wie anzunehmen ist, dann bedeutet das, daß schon eine Salzkonzentration von 6‰, wenn sie konstant ist, der Verbreitung von *G. locusta* eine Grenze setzt, während *G. zaddachi* dabei ausgezeichnet gedeiht.

Vergleicht man mit dem Fundort von Zingst den vom Lindauer Noor, so tritt die Eigenart des ersteren noch einmal klar hervor. Das Lindauer Noor hat an der gewählten Stelle einen mittleren Salzgehalt, der etwa bei 5 bis 6‰ liegt, also etwas niedriger noch als bei Zingst ist. Ein genauer Wert ist schwer zu geben, da die unperiodischen Schwankungen bis zu 6‰ betragen. Diese Stelle nun enthält 11% Tiere vom locusta-Typ, 82% vom zaddachi-Typ und 7% gemischte Tiere. Es ist also hierdurch klar erwiesen, daß locusta-Tiere auch im Wasser mit einem Salzgehalt unter 6‰ gut fortkommen,

wenn nur infolge der Schwankungen von Zeit zu Zeit größere Konzentrationen auftreten. Für zaddachi-Tiere gilt danach umgekehrt: sie können auch höheren Salzgehalt ertragen, wenn andererseits genügend oft niedere Konzentrationen eintreten.

Gestützt werden diese Ergebnisse noch durch die übrigen Schlei-Populationen. Missunde, Westerland und Holm ordnen sich in eine Reihe hinsichtlich ihres mittleren

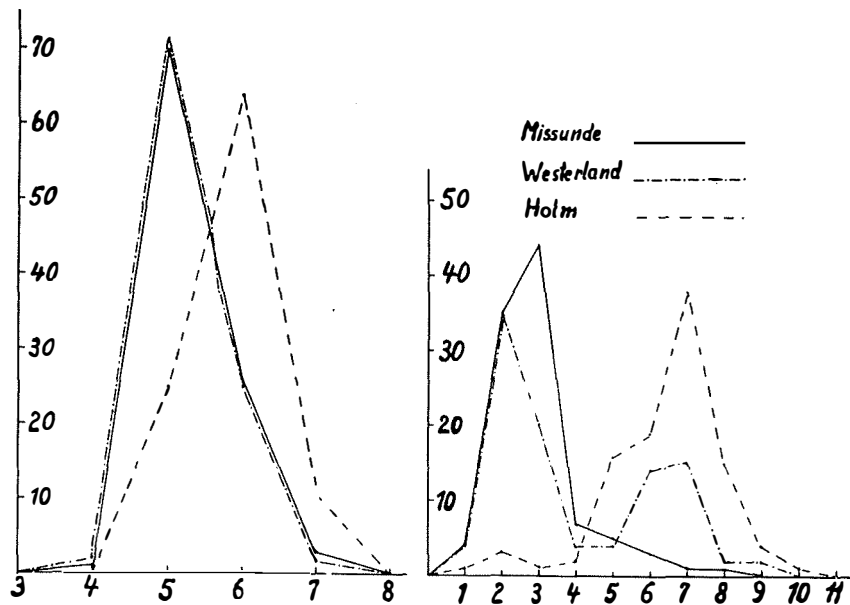


Fig. 4a.: Merkmal AI und Merkmal P₇B.

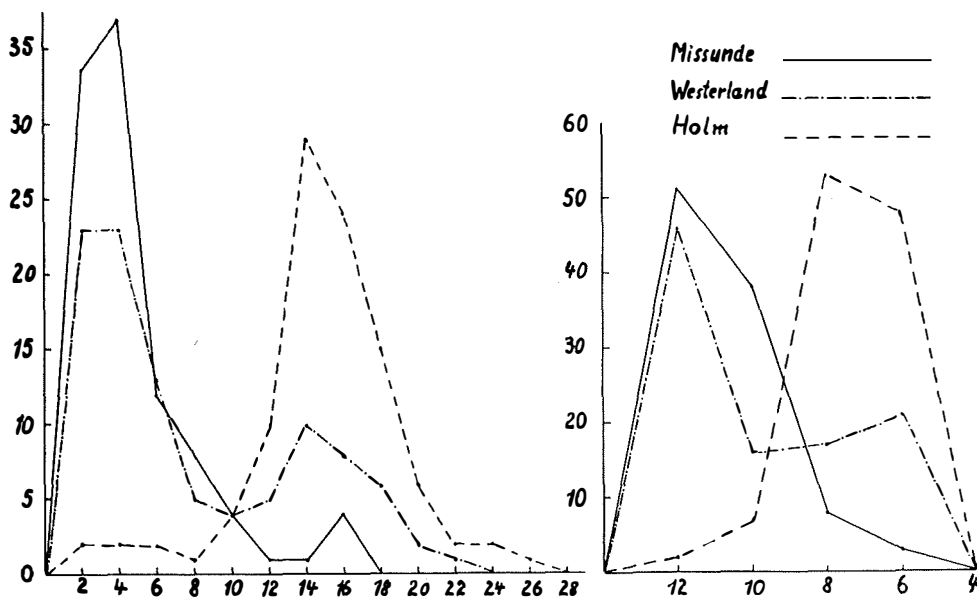


Fig. 4b.: Merkmal Tels. Bo.; Merkmal Tels. Sta.

Salzgehaltes. Bei Missunde und Westerland ist er sicher noch höher als beim Lindauer Noor, wenn auch genauere Zahlen aus früher besprochenen Gründen nicht gegeben werden können. In dem großen Prozentsatz an locusta-Tieren kommt das gut zum Ausdruck. Die zaddachi-Formen sind entsprechend weniger zahlreich. Die Überschneidung der Verbreitungsgebiete wird bei diesen drei Populationen ganz ideal sichtbar an dem keilförmigen Übereinandergreifen der Individuenzahlen beider Typen. Die Abnahme der locusta-Formen von 87% bei Missunde über 61% bei Westerland zu 4% bei Holm und die Zunahme der zaddachi-Formen von 8% bei Missunde über 36% bei Westerland zu 95% bei Holm geht parallel zur Abnahme der mittleren Salzkonzentration an diesen drei Stellen. Wegen der Klarheit dieser Verhältnisse sind in der Figur 4a und b die Zahlenwerte für jedes einzelne Merkmal noch einmal graphisch dargestellt. Einem Abfallen der Kurven bei Missunde von der linken Seite zur rechten entspricht in jedem Falle bei Holm ein Ansteigen von links nach rechts, während Westerland deutlich seine Zwischenstellung erkennen läßt. In Holm ist offenbar die Verbreitungsgrenze von *G. locusta* annähernd erreicht, denn 4 Tiere vom Hundert sind ja nur eine geringe Zahl. Der mittlere Salzgehalt bei Holm wird etwa 5‰ betragen. Die Schwankungen dürften den gleichen Wert erreichen.

Die Population von Weseby nimmt in gewissem Sinne eine Sonderstellung unter den Schlei-Populationen ein. Ähnlich wie die von Westerland ist sie dadurch ausgezeichnet, daß sowohl locusta- als auch zaddachi-Formen in größerem Prozentsatz auftreten, 48% bzw. 35%. Locusta-Formen überwiegen wie dort auch hier. Um diese Tatsache richtig würdigen zu können, muß man sich noch einmal den Charakter des Biotops vergegenwärtigen. Die Fundstelle der Tiere liegt in einem kleinen Bach ganz nahe seiner Einmündung in die Große Breite der Schlei. Der Bach entwässert einen kleinen etwas höher liegenden See und hat nicht allzu schnell fließendes Wasser von etwa 4‰ Salzgehalt, während die Große Breite wie bei Holm etwa 5‰ mit ebenso großen Schwankungen aufweist. Die Tiere lebten in faulenden Grasbüscheln. Was den Salzgehaltsmittelwert anbetrifft, so ist er also noch um etwa 1‰ niedriger als in Holm und damit der niedrigste aller hier untersuchten Fundorte. Über die Schwankungen läßt sich nur schwer ein Urteil abgeben. Möglich ist, daß die Tiere bei steigendem Wasserspiegel in der Breite auch unter den Einfluß salzreicheren Wassers kommen.

Angesichts der geschilderten Verhältnisse muß es einen besonders wundern, daß an diesem Fundort so viele locusta-Tiere auftreten, wenn man damit Holm vergleicht mit seiner geringen Zahl von 4%. Wie ist es zu erklären, daß unterhalb der Verbreitungsgrenze, die doch offensichtlich in Holm fast erreicht ist, in Weseby auf einmal wieder so günstige Bedingungen auftreten, daß *G. locusta* in großer Masse gedeihen kann? Anscheinend ist der Salzgehalt hier nicht allein der bestimmende Faktor.

Welche anderen Faktoren dabei eventuell mitsprechen könnten, diese Frage ist rein physiologischer Natur und soll im nächsten Abschnitt noch kurz gestreift werden. Hier ist noch hinzuweisen auf die große Zahl der gemischten Tiere, 17%, wodurch diese Population ebenfalls ganz aus dem Rahmen der übrigen herausfällt, die, wie der Fundort Lindauer Noor mit 7% und Missunde mit 5%, wesentlich niedrigere Werte zeigen.

Faßt man die vorangehenden Betrachtungen noch einmal kurz zusammen, so läßt sich feststellen, daß sie die Ergebnisse SCHELLENBERG's weitgehend bestätigen: Oberhalb einer bestimmten Salzkonzentration, etwa von 7‰, tritt *G. zaddachi* nur auf, wenn stärkere Salzgehaltsschwankungen vorhanden sind. Von 7‰ an abwärts aber auch, wenn diese fehlen. *G. locusta* gedeiht in Ausnahmefällen noch ausgezeichnet bei 4‰.

VI. Weitere Beobachtungen über *G. locusta* und *G. zaddachi*.

In diesem Abschnitt soll über eine Reihe von Beobachtungen berichtet werden, die bei der Bearbeitung des vorhandenen Materials leicht durchführbar waren. Es handelt sich dabei um ergänzende Feststellungen über die Variabilität des locusta-Typus und um Untersuchungen über das Verhalten beider Typen in biologischer Hinsicht. Einige dieser Ergebnisse lassen noch keine allgemeine Gesetzmäßigkeit erkennen, andere sind vorerst kritisch zu betrachten, da sie sich auf verhältnismäßig geringe Individuenzahlen stützen. Daher stehen sie zum Teil noch ohne inneren Zusammenhang nebeneinander und können nicht zur Charakteristik der beiden Typen verwandt werden. Durch die Wiedergabe dieser Ergebnisse wird sich aber herausstellen, wie viele Fragen hier noch auf Beantwortung warten und wo die Ansatzpunkte für weitere Untersuchungen zu finden sind.

1. Abweichende Variabilität bei ♀♀.

Bei der Untersuchung der verschiedenen Populationen wurden nicht nur die ♂♂ 10 mm berücksichtigt, für welche die Borstenzahlen in den besprochenen Tabellen niedergelegt sind, sondern wurden auch Stichproben in allen anderen Größenklassen und beiden Geschlechtern durchgeführt. Diese ergaben, daß sich die ♂♂ des locusta- wie des zaddachi-Typus in allen Größenklassen ganz gesetzmäßig verhalten, womit gemeint ist, daß keinerlei Tiere auftreten, die sich nicht in den Typus einordnen, wie er an Hand der ♂♂ 10 mm aufgestellt wurde (Unterschiede der Größenklassen sind natürlich vorhanden, siehe Förde-Tiere). Bei den Weibchen fanden sich eine Anzahl Ausnahmen.

In der Kieler Förde wurden zu verschiedenen Zeiten im Laufe eines Jahres Proben genommen, deren Untersuchung nie eine Besonderheit der ♀♀ ergab. Da traten in einem Fang vom Dezember 1935 eine Reihe von eiertragenden ♀♀ auf (bezeichnet als Dezember-♀♀), die sich in ihrer Beborstung deutlich von den gleich großen ♀♀ unterschieden, welche keine Eier trugen, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach erst im Februar—März geschlechtsreif wurden. Der Unterschied betrifft anscheinend alle Borstenmerkmale, während die Zahl der Stacheln die gleiche ist bei beiden Formen. Tabelle 8a gestattet einen Vergleich für die beiden Größenklassen 8 mm und 9 mm. Daraus ergibt sich, daß die Werte für A I sehr stark, die Werte von P, B weniger stark aber noch beträchtlich erhöht sind, während Tels. Bo. nur wenig abweicht.

In ganz ähnlicher Weise wie diese Förde-Tiere verhalten sich ♀♀ von den Schleifundorten Missunde, Westerland und Holm, welche aber im Gegensatz zu jenen mitten im Sommer gefangen wurden. In der Tabelle 8a sind nur die Tiere von Missunde aufgeführt, da es von den anderen Orten zu wenige sind. Wie die eiertragenden ♀♀, sind

hier auch die ♀♀ ohne Eier ausgebildet, die zu dieser Zeit nur sehr schwach vertreten sind. Beide ähneln den Dezember-♀♀ der Förde außerordentlich, wie man besonders an Merkmal A I und Tels. Bo. sieht, bei denen die Verteilung der Individuen auf die einzelnen Klassen des Variationsbereiches fast dieselbe ist.

Bei allen diesen Tieren handelt es sich aber nicht etwa um Formen vom zaddachi-Typus. Das geht schon daraus hervor, daß hier überall 10 oder 12 Stacheln am Telson auftreten, und wird zur Gewißheit, wenn man neben Tiere dieser Art zaddachi-Formen hält, wie es in Tabelle 8 b geschehen ist. Locusta-Tiere von Lindaunis-Schlei (ohne Eier) zeigen einen gänzlich anderen Variationsbereich als zaddachi-Tiere vom Lindauer Noor und von Neukuhren. Nebenbei sei auf die auch hier zum Ausdruck kommende extreme Stellung der Neukuhren-Population hingewiesen.

2. Nimmt die Körpergröße mit dem Salzgehalt ab?

Von verschiedenen Tiergruppen ist bekannt, daß mit zunehmender Aussüßung des Wassers eine Abnahme der absoluten Körpergröße einhergeht. Da man bei den Amphipoden diese Erscheinung bisher noch nicht gefunden hat, wurde bei Untersuchung der einzelnen Populationen darauf besonders geachtet. Eine Beantwortung der Frage ist auf zweierlei Weise mögllh. Man kann die mittleren Größen verschiedener Populationen von Orten mit großer Differenz des Salzgehaltes untereinander vergleichen unter der Voraussetzung, daß einem kleineren Wert der extremen Größen auch kleinere Werte in den anderen Größenklassen entsprechen. Gut geeignet dazu wäre die Wintergeneration, die durch Ausfall der Brutzeit im Winter so einheitlich ist, daß sich leicht feststellen läßt, bei welchen Größenklassen die Mehrzahl der Individuen auftritt. Von dieser Möglichkeit läßt sich leider nur ergänzungsweise Gebrauch machen, da alle Orte, welche in dieser Arbeit untersucht wurden, einen starken Unterschied des Temperaturganges aufweisen, besonders gerade im Frühjahr. Hierdurch differiert die Entwicklungsdauer der Tiere so sehr, daß ein Vergleich gleichzeitig gefangener Tiere keinen Sinn hat. Es bleibt dann noch als zweite Möglichkeit, zur Beurteilung extrem große Tiere zu verwenden, welche naturgemäß in nur geringer Zahl zu finden sind.

Tabelle 15 enthält drei Populationen, nach locusta- und zaddachi-Formen getrennt aufgeführt. Daraus wird folgendes ersichtlich:

Bei den im März gefangenen Tieren der Kieler Förde (locusta-Typ) erreichen die ♂♂ Maximalgrößen von 24 mm (aus der Tiefe der Kieler Bucht sind Tiere von 32 mm bekannt), die ♀♀ solche von 19 mm. Soweit sie nicht absterben, werden ♂♂ und ♀♀ im April, Mai und Juni noch etwas größer.

Männliche Tiere, die im Lindauer Noor ebenfalls im März gefangen wurden, erreichten im Höchsthalle Größen von 15 mm. Nach einem Monat, in welchem eine eventuell verzögerte Entwicklung hätte aufgeholt werden können, ist die Maximalgröße der ♂♂ 18 mm. Dazu treten nur wenige Tiere der oberen Größenklassen auf; die größte Individuenzahl liegt bei 15 mm. Während aber die zaddachi-Tiere auch in den Klassen 13 mm und 14 mm sehr stark vertreten sind, liegen die höchsten Individuenzahlen für die locusta-Tiere bei den Klassen 16 mm und 17 mm.

Die Population aus Neukuhren vom April enthält ♂♂ nur bis zur Größe 15 mm, ♀♀ bis zur Größe 18 mm; danach sollte man ♂♂ von etwa 24 mm erwarten dürfen; vielleicht sind sie um diese Zeit schon abgestorben.

Was läßt sich aus diesen Tatsachen für die fragliche Größenabnahme ableiten?

Betrachtet man die Tiere vom locusta-Typus für sich, dann scheint von Kiel nach Neukuhren keine, von Kiel nach dem Lindauer Noor allerdings eine deutliche Größenabnahme vorzuliegen. Da die Salzgehaltsabnahme aber in beiden Fällen annähernd die gleiche ist, erscheint dieses Ergebnis einigermaßen überraschend. Bei den Tieren vom zaddachi-Typus wird der Größenunterschied zwischen Lindauer Noor und Neukuhren wohl ganz auf Rechnung einer anderen Entwicklungszeit zu setzen sein.

Was die Beziehung des locusta- zum zaddachi-Typus betrifft, deutet das Verhalten der ♂♂ vom Lindauer Noor und das der ♀♀ von Neukuhren darauf hin, daß zaddachi-Tiere überhaupt nicht so groß werden wie locusta-Tiere. Es wäre aber auch denkbar, daß die hier gefundene Größendifferenz zwischen beiden Typen nur durch einen anderen Entwicklungszyklus zustande käme, etwa durch frühere Geschlechtsreife oder schnelleres Wachstum, was natürlich ebenso interessant wäre.

3. Ist die Kiemengröße überall dieselbe?

Stellt man sich vor Augen, wie mit Abnahme des Salzgehaltes von bestimmten Grenzen ab die locusta-Tiere immer mehr zurücktreten, dafür die zaddachi-Tiere im steigenden Maße hervortreten, bis sie schließlich dominieren, dann ergibt sich ganz von selbst die Frage nach der Ursache dieses Verhaltens, nach den wirksamen Faktoren. Es handelt sich hier um ein Problem von allgemeiner Bedeutung, dessen Lösung auch schon mehrfach experimentell versucht wurde. Untersuchungen an Malacostraken (SCHWABE 1933) machen es wahrscheinlich, daß die Fähigkeit zur Osmoregulation für das Eindringen der Meerestiere in Wasser mit niederem Salzgehalt von besonderer Bedeutung ist. Sicher aber ist, daß die Atmungstätigkeit eine gewisse Rolle spielt; denn einmal ließ sich durch Umsetzung von *Carcinus maenas* von Seewasser in Brackwasser eine Atmungssteigerung nachweisen (SCHLIEPER 1929, 1932), zum anderen wurden bei Chironomiden- und Culiciden-Larven geringere Größen der respiratorischen Flächen in salzhaltigem gegenüber salzarmem Wasser gefunden, was auf eine geringere Atemtätigkeit in ersterem hindeutet.

Um zu prüfen, ob bei *Gammarus* ein ähnliches Verhalten festzustellen ist, wurde die Größe der Kiemen statistisch untersucht. Da es nicht möglich war, Messungen an sämtlichen 6 Kiemenpaaren durchzuführen, wurde die kleinste Kieme am 7. Pereiopoden ausgewählt, ein in der Fläche elliptisches Säckchen. Länge und Breite wurden mittels Okularmikrometer festgestellt, die beiden Größen multipliziert, und der Durchschnitt für linke und rechte Kieme bestimmt. Die so erhaltenen Zahlenwerte, die also die Fläche des umgrenzenden Rechtecks (s. Abb. 1 d) in qmm angeben, sind in den Tabellen 12 bis 14 enthalten. Die gemischten Populationen wurden nach dem locusta- und zaddachi-Typus aufgeteilt, so daß man beide Typen am selben Fundort vergleichen kann.

Sämtlichen Populationen ist eine sehr große Variationsbreite eigen, was eigentlich selbstverständlich ist, wenn man berücksichtigt, daß die Einteilung der Tiere in Größenklassen von 1 mm Abstand für diese Zwecke ja sehr grob ist.

Der Vergleich der ♀♀ 10 mm in Tabelle 12 ergibt, daß die locusta-Tiere der Förde gegenüber denen von Helgoland eine deutliche Verschiebung des Variationsbereiches nach größeren Werten und ebenso höher liegende Maximalwerte aufweisen. Die zaddachi-Tiere vom Lindauer Noor aber zeigen den Förde-Tieren gegenüber nur eine verhältnismäßig geringe Verschiebung. Das geht aus den Mittelwerten in Tabelle 14 noch besser hervor. Der Unterschied ist in jedem Falle so gering, daß bei einer Berechnung des Quotienten in der früher beschriebenen Form Werte resultieren, die nur wenig über 1 liegen. Von einer Verschiedenheit, wie sie durch die Statistik gefordert wird, kann daher nicht die Rede sein. Das ist hier aber auch nicht erforderlich.

Stellt man den ♀♀ die ♂♂ 10 mm an die Seite, so zeigt sich, daß der Variationsbereich ihrer Kiemen zum großen Teil andere, niederere Werte umfaßt als derjenige der ♀♀. Demgemäß sind auch die Mittelwerte allgemein kleiner, wie man auf Tabelle 14 sieht.

Die Population von Westerland gestattet, männliche Tiere des locusta- und zaddachi-Typus vom selben Fundort zu vergleichen. Die Übereinstimmung im Variationsbereich und in der Verteilung der Individuen ist so groß, daß die Mittelwerte fast dieselben sind. Aber die Populationen eines Typus sind untereinander ziemlich verschieden. Unter den locusta-Formen haben die von Missunde höheren Mittelwert als die von der Förde; die von Westerland ebenso höheren Mittelwert als die von der Förde, aber niedrigeren als die Formen von Missunde. Die Tiere von Weseby wieder stimmen fast ganz mit den Förde-Tieren überein, trotzdem zwischen diesen beiden Fundorten gerade die größte Salzgehaltsdifferenz von allen in Tabelle 13 aufgeführten Fundorten besteht. Daß der verhältnismäßig niedere Wert von Weseby nicht zufälliger Natur ist, konnte durch Untersuchung anderer Größenklassen erwiesen werden. Vielleicht spielt bei dieser Merkwürdigkeit die Tatsache eine Rolle, daß die Tiere dieses Fundortes in fließendem Wasser leben, das ihnen durch intensive Bepflügelung die Sauerstoffaufnahme soweit erleichtert, daß eine geringere respiratorische Fläche den Anforderungen genügen kann. Möglicherweise besteht aber auch eine Beziehung zwischen diesem Befund und dem früheren, daß bei Weseby die untere Verbreitungsgrenze von *G. locusta* eigentlich schon überschritten ist, die Tiere aber noch sehr zahlreich hier vorkommen.

Unter den zaddachi-Tieren hat Holm mit $0,303 \pm 0,011$ den größten aller Mittelwerte der ♂♂ überhaupt, dann folgen Lindauer Noor, Westerland und zuletzt Zingst. Zingst hat von allen Populationen die größte Variationsbreite, außerdem einen Mittelwert, der kaum höher ist als bei den locusta-Tieren der Förde.

Trotz der vielen Unregelmäßigkeiten im einzelnen läßt sich doch mit einiger Sicherheit den Tabellen entnehmen, daß einer stärkeren Abnahme des Salzgehaltes eine gewisse Größenzunahme der Kiemen beim locusta-Typus entspricht.

4. Besteht eine Variabilität in der Eiproduktion?

Man wählt, um erst einmal einen Überblick über das Variieren der Eizahlen zu bekommen, am besten eine Population aus der Förde, die eiertragende ♀♀ enthält und zählt Tier für Tier durch. Es stellt sich dann heraus (s. Tab. 9), daß mit zunehmender Tiergröße die Eizahl wächst; außerdem wird aber auch die Variationsbreite größer,

so daß immer mehr Tiere notwendig werden, um vergleichbare Werte zu erzielen. Aus diesem Grunde wählt man zweckmäßigerweise möglichst kleine Tiere.

Tabelle 10a und b enthält die Werte für die ♀♀ 7, 8 und 9 mm von sieben Fundorten, getrennt aufgeführt nach der Zugehörigkeit zum locusta- bzw. zaddachi-Typus.

Für die Tiere der drei Orte Missunde, Westerland und Holm, die am gleichen Tage gefangen sind, ist daraus zu entnehmen: Beim locusta-Typus eine Abnahme der Eizahlen von Missunde nach Westerland bei den ♀♀ 8 mm und 9 mm; bei den ♀♀ 7 mm ist das nicht klar. Der zaddachi-Typus zeigt gleichsinniges Verhalten: Abnahme der Eizahlen von Westerland nach Holm in allen Größenklassen; am selben Orte, in Westerland, produziert der zaddachi-Typus etwas mehr Eier als der locusta-Typus.

Ob es erlaubt ist, die Tiere der Förde, von Lindaunis-Schlei, vom Lindauer Noor und von Neukuhren ohne weiteres mit den vorigen zu vergleichen, kann noch nicht entschieden werden; die Fangzeiten dieser Tiere sind andere; man müßte erst wissen, ob die Eiproduktion nicht jahreszeitlich, vielleicht unter dem Einfluß der Temperatur, wechselt. Es kann daher nur folgendes festgestellt werden: Ohne Berücksichtigung der Fangzeit beim locusta-Typus ein Anwachsen der Eizahl von der Förde über Lindaunis-Schlei bis Missunde, von Missunde an ein Abfall nach Westerland. Beim zaddachi-Typus eine stärkere Eiproduktion im Lindauer Noor als bei Holm; beide Orte werden aber noch übertroffen durch Neukuhren. Nach all dem scheint eine Abhängigkeit der Eiproduktion sowohl vom Typus des Tieres wie von der Eigenart des Wohnraumes zu bestehen. Eine allgemeingültige Abhängigkeit vom Salzgehalt ist aber vorerst nicht feststellbar.

Es wurde auch versucht, Variationsreihen für die Eigröße aufzustellen. Diese läßt sich dadurch bestimmen, daß man Länge und Dicke der Eier mißt und dann diese beiden Größen in die Formel für den Inhalt des Rotationsellipsoides $V = \frac{4}{3}\pi \cdot a \cdot b^2$ einsetzt. Die Rechnung wurde durchgeführt für die ♀♀ 14 mm und 15 mm aus der Förde und ergab eine geringe Zunahme der Eigröße mit Zunahme der Tiergröße. Die gleiche Rechnung für die übrigen Populationen durchzuführen, erwies sich als zwecklos, da das Material für eine vergleichende Betrachtung nicht ausreichte. Die an sich schon geringe Zahl eiertragender ♀♀ vermindert sich nämlich um alle Tiere, deren Eier die Embryonalentwicklung bereits begonnen haben und daher bei einer Größenmessung ausscheiden müssen.

5. Bemerkungen zum Eintritt der Geschlechtsreife.

Aus der Tabelle der Eizahlen (Tab. 10a und b) läßt sich noch einiges ablesen, was den Eintritt der Geschlechtsreife betrifft. Aus BLEGVAD's Untersuchungen an locusta-Tieren vom Nyborg Fjord (BLEGVAD 1922) geht hervor, daß der Eintritt der Geschlechtsreife in den einzelnen Jahreszeiten verschieden liegt. Früher in den Monaten Juli—August beispielsweise als im März—April. Die kleinsten eiertragenden ♀♀ maßen 6 mm. Aus diesem Grunde darf man nur Tiere vergleichen, die etwa zu gleicher Zeit gefangen und deren Standorte auch annähernd ähnlich sind, besonders was die Temperaturverhältnisse angeht. Die Populationen von Missunde, Westerland und Holm genügen diesen Bedingungen. Für sie wurden die Prozentzahlen der eiertragenden ♀♀

in jeder Größenklasse, getrennt für den locusta- und zaddachi-Typus, berechnet und tabellarisch zusammengefaßt (Tab. 11).

Das Individuenmaximum des locusta-Typus liegt für Missunde bei 7 mm großen ♂♂, verschiebt sich aber für Westerland zu den ♀♀ von 8 mm. Beim zaddachi-Typus geht umgekehrt die Verschiebung des Schwerpunktes von 8 mm — ♀♀ in Westerland um ein geringes zu 7 mm — ♀♀ in Holm. Das bedeutet im ersten Falle Verspätung, im zweiten Falle Verfrühung des Eintritts der Geschlechtsreife bei Abnahme des Salzgehaltes. Der Vergleich beider Typen am selben Ort, in Westerland, ergibt frühere Reife für den zaddachi-Typus.

Eiertragende ♀♀ von 6 mm fanden sich zu dieser Zeit (August) nicht. Solche traten nur auf im Lindauer Noor und in Neukuhren, und zwar im April.

VII. Zuchtversuche.

Die statistischen Untersuchungen hatten die Existenz von zwei *Gammarus*-Typen erwiesen, welche in sich zwar in gewisser Weise an den einzelnen Stellen ihres Vorkommens variieren, aber gegeneinander wohl abgrenzbar sind. Daneben fanden sich noch einige Tiere, welche in bestimmten Merkmalen dem einen Typus, in den übrigen Merkmalen dem anderen Typus zugehören. Bei diesen Feststellungen drängte sich gleich anfangs die Frage auf, ob die Unterschiede der Tiere rein erbbedingt oder vielleicht nur umweltbedingt wären. Die statistischen Untersuchungen sprachen ja für die erste Annahme. Es sollte aber doch noch geprüft werden, ob die beiden Typen bei Züchtung unter starkveränderten Salzkonzentrationen ihren ursprünglichen Habitus beibehielten, oder ob die Borstenbildung vielleicht stärker beeinflußt würde. Wenn dies der Fall wäre, könnten unter Umständen aus zaddachi-Tieren locusta-Tiere und umgekehrt entstehen oder wenigstens Tiere vom Aussehen der beschriebenen gemischten Formen.

Die Züchtungen wurden durchgeführt in flachen Glasschalen von 18 cm Durchmesser. Die Gefäße enthielten im Wasser Grün- oder Braunalgen und Miesmuschelschalen. Die Temperatur des Wassers wurde nicht besonders reguliert; sie entsprach im Sommer der eines kühlen Zimmers, im Winter betrug sie 18—20° C. In die Schalen wurde je ein Männchen und Weibchen in Kopulation eingesetzt, deren Nachkommen so genügend Platz fanden. Die Fütterung erfolgte mit Stücken von *Mytilus*-Kiemen.

Gezüchtet wurden als Vertreter des locusta-Typus Tiere von der Kieler Förde und von Missunde in Wasser von 6‰ Salzgehalt, als Vertreter des zaddachi-Typus Tiere vom Lindauer Noor in 18‰. Bei den Förde-Tieren wurde die Nachkommenschaft von 5 Elternpaaren untersucht, bei den Tieren von Missunde von 4 Elternpaaren, bei denen vom Lindauer Noor ebenfalls von 5 Elternpaaren. In den Tabellen 16, 17, 18 ist je ein Beispiel gegeben, wie Eltern und Nachkommen, die P₁- und F₁-Generation, sich hinsichtlich der vier Merkmale: A I, P₇B, Tels. Bo., Tels. Sta., verhalten.

Bei der Auswertung der Tabellen ist die Tatsache hinderlich, daß immer ein gewisser Größenunterschied zwischen den untersuchten P₁- und F₁-Individuen besteht. Deshalb ist ein unmittelbarer Vergleich kaum möglich, allenfalls noch bezüglich der Stacheln, deren Variabilität ja von der Tiergröße weitgehend unabhängig ist. Zur Beurteilung bleibt also allein, wie weit die Merkmale der F₁-Individuen innerhalb des Variations-

bereiches liegen, welcher nach den statistischen Untersuchungen für den betreffenden Typus charakteristisch ist.

Aus den Tabellen läßt sich folgendes entnehmen:

Die F_1 -Generation der locusta-Tiere aus der Förde ähnelt sehr stark den beiden Eltern. Bei Merkmal Tels. Bo. dürfte man für das F_1 -♂ vielleicht einen höheren Wert erwarten, da das Elterntier 10 Borsten aufweist. Aber man muß berücksichtigen, daß die individuelle Variabilität unter Umständen sehr groß sein kann, z. B. wenn sich bei der Vererbung größere Unterschiede der Eltern auswirken.

Die Tiere von Missunde geben ein ähnliches Bild wie die Förde-Tiere. Auch hier weitgehende Übereinstimmung der P_1 - und F_1 -Generation in den Merkmalen A I, P_7B und Tels. Sta. Bei Merkmal Tels. Bo. allerdings treten höhere Werte bei den F_1 -Tieren als bei den Eltern-Tieren auf, so daß man hier an eine geringe Abänderung denken könnte. Man muß sie aber nicht annehmen, da sämtliche Zahlenwerte noch dem Variationsbereich des locusta-Typus ungehören, wie aus einem Vergleich mit Tabelle 2c hervorgeht.

Bei den zaddachi-Tieren vom Lindauer Noor findet man im Prinzip die gleichen Verhältnisse. Kein einziges Merkmal fällt aus dem Rahmen des Typus heraus. Die F_1 -Generation ist auch in sich sehr einheitlich.

Die vorliegenden Ergebnisse einer Züchtung des locusta- und zaddachi-Typus sprechen also für eine weitgehende Konstanz gegenüber Veränderungen in der Salzkonzentration des Wohnraumes. Da, wo offensichtlich gewisse Abweichungen auftreten, lassen sie sich erklären durch normale Vorgänge im Vererbungsgeschehen.

VIII. Erklärungsmöglichkeiten des Verhaltens.

Die statistischen Untersuchungen haben ergeben, daß an sämtlichen Fundorten, so verschieden sie auch hinsichtlich ihrer Salzgehaltsverhältnisse untereinander sind, immer nur zwei Haupttypen von *Gammarus* auftreten: *G. locusta* und *G. zaddachi*. Daneben finden sich in wechselndem, aber meist geringem Prozentsatz auch Formen, welche in einzelnen Merkmalen vom Typus abweichen. Die Tatsache, daß die beiden Haupttypen in allen Gestalts- und Proportionsmerkmalen übereinstimmen und nur, was Stacheln und Borsten betrifft, unterschiedlich ausgebildet sind, besagt, daß zwischen beiden engere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen. Beide Formen müssen also irgendwann einmal auseinander hervorgegangen sein. Es ist nun die Frage, wann und wo sich dieser Umbildungsvorgang vollzogen hat.

Die weite Verbreitung von *G. locusta* im Meere einerseits, die Beschränkung von *G. zaddachi* auf die weniger ausgedehnten Brackwassergebiete andererseits deutet darauf hin, daß *G. zaddachi* sich aus *G. locusta* entwickelt hat. Dieser Vorgang muß sich schon vor längerer Zeit abgespielt haben, da nach den Untersuchungen Zwischenformen und Zwischenpopulationen heute nirgends zu finden sind. Als einfachster Fall erscheint zweifellos der, daß sich in einem bestimmten mehr oder weniger begrenzten Gebiet, welches die günstigsten Bedingungen bot, locusta-Tiere zu zaddachi-Tieren umwandelten und in einer folgenden Zeit über benachbarte, ähnlich günstige Gebiete ausbreiteten. Es liegt nahe, bei einem Rückblick auf die Geschichte der Ostsee an die Ancyclus-Zeit zu denken. Während dieser Epoche bildete die Ostsee ein nahezu ab-

geschlossenes Becken, das nach und nach immer mehr aussüßte. Die Bedingungen dieses Ancyclus-Sees scheinen für die Herausbildung spezifischer Brackwasserformen sehr geeignet. Mit dieser einfachsten Annahme steht aber die heutige Verbreitung des *G. zaddachi* stark im Widerspruch. *G. zaddachi* wurde ja nicht nur in den Brackwasserregionen der Ostsee festgestellt, sondern auch in den Mündungsgebieten von Elbe, Weser, Waal, Maas und vielen englischen Flüssen, in der Mündung der in das Weiße Meer fließenden Sewernaja Dvina, nach SEXTON sogar bei der Krim und in Süßwasserseen Irlands, also in Gebieten, die nie mit dem Ancyclus-See zusammenhängen. Demnach erscheint vorerst keine andere Annahme möglich, als daß *G. zaddachi* an vielen Stellen gleichzeitig aus *G. locusta* hervorgegangen ist, also polytope Formenbildung zeigt. Beide Typen befinden sich heute offenbar in einem Stadium weit fortgeschrittener Differenzierung. Aus den Züchtungen ging hervor, daß die Tiere nur eine durch die Vererbungserscheinungen verständliche individuelle Variabilität zeigen, den veränderten Umwelteinflüssen gegenüber aber anscheinend verhältnismäßig konstant sind. Es handelt sich also um zwei erblich fixierte Typen, die mindestens als echte Rassen aufzufassen sind.

Aus dieser Feststellung resultieren zwei Möglichkeiten, die Entstehung der als „gemischte Tiere“ bezeichneten Formen zu deuten. Die Abweichungen einzelner Merkmale des Tieres vom Typus bei normaler Ausbildung der übrigen Merkmale können entstanden sein durch mutative Veränderung an diesen bestimmten Körperstellen. Hierfür würde sprechen, daß die Mehrzahl der Abweichungen Annäherungen an den *locusta*-Variationsbereich zeigen. Die Tiere wären dann abgeänderte *locusta*-Tiere. Die andere Möglichkeit ist, die fraglichen Formen als Kreuzungsprodukte von *locusta*- und *zaddachi*-Tieren aufzufassen. Diese Annahme liegt näher, wenn man die Starrheit beider Typen gegenüber Umwelteinflüssen in Betracht zieht. Ist in der Natur diese zweite Möglichkeit verwirklicht, d. h., sind die gemischten Tiere Kreuzungsprodukte, also echte Mischformen, dann weist die geringe Zahl dieser Formen bei den einzelnen Populationen darauf hin, daß Kreuzungen nur in Ausnahmefällen eingegangen werden (bzw. daß die Mischformen weniger lebensfähig sind). Dies wieder würde bedeuten, daß die beiden Rassen bereits in das Stadium beginnender Artbildung eingetreten sind. Der große Prozentsatz an gemischten Tieren in Weseby müßte dann aus besonderen physiologischen Zuständen der Tiere erklärt werden, die irgendwie mit den besonderen ökologischen Bedingungen dieses Fundortes zusammenhängen. Darüber können zuletzt aber nur weitere Experimente Aufschluß geben.

IX. Zusammenfassung.

1. *Locusta* und *zaddachi* sind zwei *Gammarus*-Typen, die zwar strukturell ineinander übergehen, in sich aber beide einheitlich sind.
2. Jeder dieser beiden Typen besitzt ein eigenes Verbreitungsgebiet, welches sich aber mit dem des anderen stellenweise überschneidet.
3. Die Verbreitung beider Typen ist in der Hauptsache abhängig vom mittleren Salzgehalt und den Salzgehaltsschwankungen.
4. Der *locusta*- und der *zaddachi*-Typus ist erblich fixiert und invariabel gegenüber Änderung der Salzkonzentration.

Literaturverzeichnis.

- BLEGVAD, H. On the biology of some Danish Gammarids and Mysids in: Report of the Danish Biol. Stat. Kopenhagen 1922.
- CHRANOWA, A. Untersuchungen über die Variabilität von *Palaemonetes varians* Leach. Berlin 1927.
- JOHANNSEN, W. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena 1926.
- JUST, G. Praktische Übungen zur Vererbungslehre. Berlin 1935.
- REMANE, A. Art und Rasse: Verhandl. d. Ges. f. Phys. Anthropologie 1927.
- REMANE, A. Geographische und ökologische Variabilität. Vortrag a. d. 4. Wanderversammlung Deutscher Entomologen in Kiel 1930.
- REMANE, A. Die Brackwasserfauna: Verhandlungen der Deutschen Zool. Gesellschaft 1934.
- SCELLENBERG, A. Die Amphipodenfauna der Kieler Bucht. Schrift. d. naturwiss. Vereins f. Schleswig-Holstein 1934.
- SCHLIEPER. Neue Versuche über Osmoregulation wasserlebender Tiere. 1929.
- SCHLIEPER. Die Brackwassertiere und ihre Lebensbedingungen vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet. Verhandl. int. Ver. Limnologie 6.
- SCHWABE, E. Über die Osmoregulation verschiedener Krebse. Zeitschr. f. vergl. Physiologie 19, 1933.
- SERVENTY, D. L. Observations on *Gammarus Zaddachi* Sexton, an Estuarine Amphipod, and Associated forms. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1935.
- STEPHENSEN. Amphipoden in: Tierwelt der Nord- u. Ostsee.

Tabellarischer Anhang.

Tabelle 1. Fangzeiten.

	März	April	Juni	Juli	August	Sept.	Oktober	Nov.	Dez.
Helgoland		18. 4. 35				20. 9. 35			
Förde	19. 3. 35		26. 6. 34		18. 8. 35		18. 10. 34 3. 10. 35		11. 12. 34 5. 12. 35
Witt. Fähre				22. 7. 35					
Missunde					20. 8. 35				
Westerland					20. 8. 35				
Holm					20. 8. 35				
Weseby	12. 3. 35		22. 4. 35						
Lind. Noor	12. 3. 35	17. 4. 35	22. 6. 35					21. 11. 34	
Zingst				24. 7. 35					
Neukuhren		7. 4. 35	18. 6. 35		9. 8. 34				

Tabelle 2. Förde: Variabilität in verschiedenen Größenklassen.

a) 1. Antenne, A I. d) Stacheln des Telson, Tels. Sta.

	A I				Tels. Sta.			n
	3	4	5	6	12	10	8	
♂♂ 10 mm	—	4	88	8	60	36	4	25
12 „	—	40	60	—	70	30	—	50
13 „	—	20	80	—	80	20	—	25
14 „	—	40	48	12	80	20	—	25
16 „	—	72	28	—	75	25	—	20
18 „	—	100	—	—	54	46	—	110
19 „	—	98	2	—	66	34	—	50
♀♀ 10 „	43	57	—	—	60	40	—	100
14 „	—	98	2	—	35	65	—	120
15 „	—	100	—	—	46	54	—	95

b) Merkmal P₇B.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	n
♂♂ 10 mm	4	52	32	8	4	—	—	—	—	—	—	—	25
12 „	7	15	60	10	5	3	—	—	—	—	—	—	40
13 „	4	16	28	32	12	8	—	—	—	—	—	—	25
14 „	—	6	44	27	14	6	3	—	—	—	—	—	30
16 „	—	—	10	30	35	20	5	—	—	—	—	—	20
18 „	—	—	1	2	5	13	47	20	6	3	2	1	110
19 „	—	—	—	—	2	2	34	40	16	2	4	—	50
♀♀ 10 „	64	36	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25
14 „	1	4	37	33	22	3	—	—	—	—	—	—	120
15 „	—	—	17	42	38	3	—	—	—	—	—	—	90

c) Merkmal Tejs. Bo.

	2	4	6	8	10	12	14	16	n
♂ 10 mm	—	20	52	24	—	—	—	4 (1)	25
12 „	18	30	26	20	4	2	—	—	50
13 „	8	32	28	20	8	4	—	—	25
14 „	8	28	28	24	8	—	4	—	25
16 „	—	25	50	15	10	—	—	—	20
18 „	4	12	49	24	7	3	1	—	110
19 „	—	26	30	32	8	4	—	—	50
♀ 10 mm	40	48	12	—	—	—	—	—	25
14 „	23	57	16	4	—	—	—	—	115
15 „	36	53	9	2	—	—	—	—	90

Tabelle 3a. Tabelle der Korrelationen für die Weseby-Population.

A1: P ₇ B											A1: Tels. Bo.														Tels. Bo.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	P ₇ B		2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24		
4			3								3	4		1		2										3
5	1	37	30	2		6	2	1			79	5	3	10	25	16	8	8	5	4						79
6	1	14	10		3	15	9	6	5	1	64	6		3	11	6	7	5	12	6	6	4	2	2	64	
7			1		1	2	2	2	1		9	7				1	2	2	2	1	1					9
A1	2	51	44	2	4	23	13	8	7	1	155	A1	3	14	36	23	17	15	19	12	7	5	2	2	155	

P₇B : Tels. Bo.

	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	Tels. Bo.
1			2										2
2	2	8	17	14	3	2	4	1					51
3	1	5	17	7	11	3							44
4						1	1						2
5				1			1	2					4
6		1			2	6	8	4	2				23
7				1		3	3	3		1	1	1	13
8							2	1	2	2		1	8
9					1			1	3	1	1		7
10										1			1
P ₇ B	3	14	36	23	17	15	19	12	7	5	2	2	155

Tabelle 3b. Tabellen der gemischten Tiere aus der Weseby-Population.

A1: P ₇ B.										A1: Tels. Bo.										Tels. Bo.
	1	2	3	4	5	6	7	P ₇ B		2	4	6	8	10	12	14	16	18		
4			1					1					1						1	
5		6	5	2		1	1	15	5		1		3	5	4	2			15	
6	1	3	5		1			10	6		2	2	2	2	1	1			10	
7									7											
A1	1	9	11	2	1	1	1	26	A1	1	2	5	8	6	3	1			26	

P₇B : Tels. Bo.

	2	4	6	8	10	12	14	16	18	Tels. Bo.
1			1							1
2				2	2	2	2	1		9
3			1	1	6	3				11
4						1	1			2
5				1						1
6		1								1
7				1						1
P.B		1	2	5	8	6	3	1		26

Tabelle 4. Statistische Werte für die Populationen von Förde, Zingst und Neukuhren ($\delta\delta$ 10 mm).

Mittelwert, mittlerer Fehler, Streuung.

	A I			P ₇ B			Tels. Bo.			Tels. Sta.			n
	M	m	σ	M	m	σ	M	m	σ	M	m	σ	
Förde	5,04	$\pm 0,06$	$\pm 0,33$	2,60	$\pm 0,19$	$\pm 0,97$	6,48	$\pm 0,28$	$\pm 1,38$	11,12	$\pm 0,22$	$\pm 1,14$	25
Zingst	6,01	$\pm 0,06$	$\pm 0,70$	7,03	$\pm 0,10$	$\pm 1,17$	15,08	$\pm 0,64$	$\pm 2,60$	8,68	$\pm 0,11$	$\pm 1,30$	150
Neukuhren	6,26	$\pm 0,12$	$\pm 0,55$	8,90	$\pm 0,33$	$\pm 1,45$	16,62	$\pm 0,74$	$\pm 3,28$	8,20	$\pm 0,24$	$\pm 1,08$	20

Korrelationskoeffizienten.

	A I : P ₇ B	A I : Tels. Bo.	P ₇ B : Tels. Bo.	n
Förde	+0,33	+0,17	+0,42	25
Zingst	+0,12	+0,09	+0,25	150
Neukuhren	+0,35	+0,41	+0,39	20

Diff/m_{Diff}.

	Förde—Zingst			Zingst—Neukuhren		
	Diff.	m _{Diff}	Diff./m _{Diff}	Diff.	m _{Diff}	Diff./m _{Diff}
A I	0,93	0,08	11,4	0,25	0,13	1,92
P ₇ B	4,43	0,22	20,1	1,45	0,35	4,11
Tels. Bo.	8,84	0,70	12,3	1,54	0,95	1,63
Tels. Sta.	2,44	0,25	9,8	0,48	0,26	1,85

Tabelle 5. Variabilität bei 9 Populationen ($\delta\delta$ 10 mm).

	a) Merkmal A I.					d) Merkmal Tels. Sta.					n
	4	5	6	7	8	12	10	8	6	4	
Förde	4	84	12	—	—	60	36	4	—	—	25
Wittower Fähre	27	67	5	1	—	47	44	7	2	—	80
Missunde	1	70	26	3	—	51	38	8	3	—	100
Westerland	2	71	25	2	—	46	16	17	21	—	206
Holm	—	25	64	11	—	2	7	53	48	—	160
Weseby	25	50	40	5	—	19	41	26	14	—	157
Lindauer Noor	1	34	57	9	—	4	15	38	42	1	150
Zingst	1	17	62	18	2	(1)	11	45	44	—	150
Neukuhren	—	6	61	33	—	—	10	60	30	—	20

b) Merkmal P₇B.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	n
Förde	4	48	36	8	4	—	—	—	—	—	—	—	25
Wittower Fähre	36	50	5	—	1	2	6	—	—	—	—	—	80
Missunde	4	35	44	7	5	3	1	1	—	—	—	—	100
Westerland	4	35	20	4	4	14	15	2	2	—	—	—	206
Holm	1	3	1	2	16	19	38	15	4	1	—	—	160
Weseby	1	33	28	1	3	10	13	5	4	1	—	—	157
Lindauer Noor	1	8	7	7	18	18	22	12	4	3	—	—	150
Zingst	(1)	—	—	2	5	27	32	25	6	3	—	—	150
Neukuhren	—	—	—	—	—	5	11	28	33	16	5	2	20

c) Merkmal Tels. Bo.

	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	n
Förde	—	20	52	24	—	—	—	4 (1)	—	—	—	—	—	25
Wittower Fähre	26	34	22	9	1	1	2	2	2	1	—	—	—	80
Missunde	33	37	12	8	4	1	1	4	—	—	—	—	—	100
Westerland	23	23	13	5	4	5	10	8	6	2	1	—	—	206
Holm	2	2	2	1	4	10	29	24	15	6	2	2	1	160
Weseby	2	11	22	16	11	8	12	9	4	3	1	1	—	157
Lindauer Noor	1	3	6	9	14	18	28	10	6	3	1	1	—	150
Zingst	—	—	(1)	—	5	19	28	23	18	7	—	—	—	150
Neukuhren	—	—	—	—	6	10	10	28	17	17	6	6	—	20

Tabelle 6. Anteile der Populationen am locusta-, zaddachi- und Misch-Typus, in Prozenten der Gesamtpopulationen ($\delta\delta$ 10 mm).

	locusta	zaddachi	gemischt	n
Förde	99	—	1	25
Wittower Fähre	90	9	1	80
Missunde	87	8	5	100
Westerland	61	36	3	206
Holm	4	95	1	160
Weseby	48	35	17	157
Lindauer Noor	11	82	7	160
Zingst	(1)	99	—	150
Neukuhren	—	100	—	20

Tabelle 7. Weseby: Variabilität des locusta-, zaddachi- und Misch-Typus ($\delta\delta$ 10 mm).

	a) Merkmal A 1.				b) Merkmal P ₇ B.									
	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
locusta-Typus	2	51	20	1	1	42	32	—	—	—	—	—	—	—
gemischter Typus	1	17	9	—	1	9	12	2	1	1	1	—	—	—
zaddachi-Typus	—	10	38	8	—	—	—	—	3	16	20	8	7	1

	c) Merkm. Tels. Sta.				d) Merkmal Tels. Bo.											
	12	10	8	6	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24
locusta-Typus	27	46	1	—	3	15	32	19	5	—	—	—	—	—	—	—
gemischter Typus	4	12	10	1	—	1	2	5	9	6	3	1	—	—	—	—
zaddachi-Typus	—	4	30	21	—	—	—	—	2	7	15	13	7	5	2	2

Tabelle 8a. Variabilität bei ♀♀ von Förde und Missunde.

		Merkmal A.I.				Tels. Bo.			P ₇ B.				n
		3	4	5	6	2	4	6	1	2	3	4	
8 mm	Förde: ♀♀ o. Eier	8	—	—	—	2	6	—	6	2	—	—	8
	„ : ♀♀ + Eier	—	—	1	—	1	—	—	—	—	1	—	1
	Missunde: ♀♀ + Eier	—	8	16	—	18	5	1	6	15	3	—	24
9 mm	Förde: ♀♀ o. Eier	9	7	—	—	9	7	—	9	—	—	1	10
	„ : ♀♀ + Eier	—	1	6	—	4	3	—	1	5	1	—	7
	Missunde: ♀♀ + Eier	—	2	6	—	4	4	—	2	2	3	1	8

Tabelle 8b. Variabilität bei ♀♀ 9 mm von Lindaunis-Schlei, Lindauer Noor und Neukuhren.

	A.I.				P ₇ B.									Tels. Bo.												Tels. Sta.										n
	4	5	6	7	2	3	4	5	6	7	8	9	0	2	4	6	8	10	12	14	12	11	10	9	8	7	6	5								
Lindaunis-Schlei	—	10	—	—	2	6	2	—	—	—	—	—	2	6	1	1	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	10						
Lindauer Noor	1	11	8	1	1	—	8	5	5	1	—	—	1	2	4	5	7	1	—	—	1	—	1	6	2	9	—	—	20							
Neukuhren	—	7	11	2	—	—	1	3	3	9	3	1	—	—	—	1	3	2	7	6	1	—	—	1	4	9	3	2	1	20						

Tabelle 9. Zahl der Eier bei Förde-♀♀ von 14 und 15 mm Länge.

Eizahlen	♀♀ 14 mm n=95	♀♀ 15 mm n=120	Eizahlen	♀♀ 14 mm n=95	♀♀ 15 mm n=120
15—24	1	—	75—84	25	23
25—34	1	1	85—94	17	24
35—44	3	2	95—104	8	26
45—54	8	6	105—114	2	13
55—64	11	8	115—124	—	6
65—74	19	10	125—134	—	1

Tabelle 10a. Zahl der Eier für ♀♀ verschiedener Größen und von verschiedenen Orten.

Tier-Größe	Zahl der Eier	Förde loc.	Lindaunis-Schlei loc.	Missunde loc.	Westerland loc. zadd.
7 mm		n=2		n=42	n=14
	1—4	1		2	—
	5—9	1		14	1 2
	10—14	—		21	4 6
	15—19	—		4	— 1
8 mm	20—24	—		1	—
		n=5		n=38	n=29
	5—9	1		4	2 1
	10—14	3		15	9 6
	15—19	1		13	3 6
9 mm	20—24	—		5	— 2
	25—29	—		1	—
		n=16	n=16	n=15	n=5
	5—9	3	—	—	—
	10—14	4	2	2	2
	15—19	6	9	4	1 1
20—24	2	2	5	— 1	
25—29	1	2	3	—	
30—34	—	1	1	—	

Tabelle 10b. Zahl der Eier für ♀♀ verschiedener Größen und von verschiedenen Orten.

Tier-Größe	Zahl der Eier	Westerland loc. zadd.	Holm zadd.	Lindauer Noor zadd.	Neukühren zadd.
7 mm		n = 14	n = 27	n = 8	n = 44
	5—9	1 2	12	1	6
	10—14	4 6	14	6	19
	15—19	— 1	1	1	15
	20—24	— —	—	—	4
8 mm		n = 29	n = 32	n = 25	n = 39
	5—9	2 1	5	—	—
	10—14	9 6	16	7	6
	15—19	3 6	6	9	9
	20—24	— 2	5	7	18
	25—29	— —	—	—	3
	30—34	— —	—	2	2
	35—39	— —	—	—	1

Tabelle 11. Zum Vergleich des Eintritts der Geschlechtsreife beim locusta- und zaddachi-Typus an verschiedenen Orten.

Die Zahlen geben den prozentualen Anteil der eiertragenden ♀♀ der einzelnen Größenklassen beider Typen bezogen auf die Gesamtzahl der eiertragenden ♀♀ eines Typus' wieder.

	Missunde		Westerland		Holm	
	loc.	zadd.	loc.	zadd.	loc.	zadd.
	n = 89		n = 22	n = 26	n = 61	
7 mm	47	—	23	34	—	44
8 mm	36	—	64	57	—	53
9 mm	17	—	13	9	—	3

Tabelle 12. Kiemengrößen für ♀♀ 10 mm von Helgoland, Förde und Lindauer Noor.

qmm	0,180	0,205	0,230	0,255	0,280	0,305	0,330	0,355	0,380	0,405	0,430	0,455	0,480	0,505	n
locusta-Typus:															
Helgoland	1	5	4	12	29	21	13	7	6	2	—	—	—	—	140
Förde	1	1	5	6	14	15	18	15	9	6	8	1	1	—	150
zaddachi-Typus:															
Lind. Noor	—	2	3	8	9	14	19	11	10	13	5	3	3	—	80

Tabelle 13. Kiemengrößen für ♂♂ 10 mm verschiedener Fundorte.

qmm	0,155	0,180	0,205	0,230	0,255	0,280	0,305	0,330	0,355	0,380	0,405	n
locusta-Typus:												
Förde	4	12	15	28	24	12	8	4	—	—	—	25
Missunde	—	—	1	16	17	27	19	14	2	4	—	100
Weseby	4	16	20	24	16	12	8	—	—	—	—	25
Westerland	—	5	9	10	23	24	18	7	4	—	—	120
zaddachi-Typus:												
Westerland	—	1	8	19	23	25	13	5	6	—	—	75
Holm	—	—	3	11	13	29	19	14	7	4	—	140
Lindauer Noor	—	7	8	18	21	21	12	6	5	2	—	120
Zingst	1	5	19	20	22	17	12	2	1	1	—	120

Tabelle 14. Statistische Werte der Kiemengröße.

		$M \pm 3 m$	σ	n
♀ 10 mm	locusta-Typus			
	Helgoland	$0,308 \pm 0,012$	0,049	140
	Förde	$0,345 \pm 0,019$	0,059	150
♂ 10 mm	zaddachi-Typus			
	Lindauer Noor	$0,354 \pm 0,022$	0,059	80
	locusta-Typus			
♂ 10 mm	Förde	$0,253 \pm 0,022$	0,040	25
	Missunde	$0,294 \pm 0,012$	0,039	100
	Weseby	$0,239 \pm 0,018$	0,033	25
	Westerland	$0,281 \pm 0,012$	0,044	120
	zaddachi-Typus			
	Westerland	$0,283 \pm 0,014$	0,041	75
	Holm	$0,303 \pm 0,011$	0,042	140
	Lindauer Noor	$0,288 \pm 0,014$	0,050	120
	Zingst	$0,260 \pm 0,013$	0,042	120

Tabelle 15. Verteilung des locusta- und zaddachi-Typus auf die Größenklassen im Vergleich dargestellt für 3 Fundorte.

	Förde (20. 3. 34)			Lindauer Noor (17. 4. 34)			Neukuhren (7. 4. 34)		
	Gesamt-zahl	loc.	zadd.	Gesamt-zahl	loc.	zadd.	Gesamt-zahl	loc.	zadd.
♂ 12 mm	—	—	—	8	—	8	3	—	3
13 mm	—	—	—	17	—	17	6	—	6
14 mm	5	5	—	18	1	17	1	—	1
15 mm	12	12	—	29	2	27	1	—	1
16 mm	45	45	—	11	3	8	—	—	—
17 mm	79	79	—	4	3	1	—	—	—
18 mm	105	105	—	2	1	1	—	—	—
19 mm	50	50	—	—	—	—	—	—	—
20 mm	36	36	—	—	—	—	—	—	—
21 mm	10	10	—	—	—	—	—	—	—
♀ 12 mm							2	1	1
13 mm							1	1	—
14 mm							3	3	—
15 mm							3	2	1
16 mm							1	1	—
17 mm							2	2	—
18 mm							1	1	—

Tabelle 16.

P₁- und F₁-Generation von Missunde, bei verändertem Salzgehalt gezüchtet.

	AI	P ₇ B	Tels. Bo.	Tels. Sta.		AI	P ₇ B	Tels. Bo.	Tels. Sta.
P ₁ -Generation:					F ₁ -Generation:				
♂ 13 mm	5	4	7	9	♀ 13 mm	5	3	2	12
♀ 12 mm	5	4	2	11	13 mm	5	3	2	12
F ₁ -Generation:					12 mm	5	2	3	12
♂ 13 mm	5	3	9	12	12 mm	5	2	4	12
12 mm	5	4	9	10	12 mm	5	3	6	12
12 mm	5	3	3	12	12 mm	5	3	3	12
12 mm	5	4	8	10	11 mm	4	3	2	12
11 mm	5	3	8	10					

Tabelle 17.

P₁- und F₁-Generation von der Kieler Förde, bei verändertem Salzgehalt gezüchtet.

		A I	P ₇ B	Tels. Bo.	Tels. Sta.
P ₁ -Generation:	♂ 14 mm	5	4	10	10
	♀ 13 mm	5	3	4	12
F ₁ -Generation:	♂ 13 mm	5	3	6	12
	11 mm	5	4	5	11
	11 mm	4	3	3	11
	♀ 11 mm	5	3	6	10
	11 mm	5	3	5	10
	10 mm	5	2	2	12

Tabelle 18.

P₁- und F₁-Generation von dem Lindauer Noor, bei verändertem Salzgehalt gezüchtet.

		A I	P ₇ B	Tels. Bo.	Tels. Sta.
P ₁ -Generation:	♂ 15 mm	6	16	24	8
	♀ 10 mm	6	8	11	8
F ₁ -Generation:	♂ 11 mm	6	8	20	6
	11 mm	7	8	16	6
	10 mm	6	7	16	6
	10 mm	6	8	18	6
	10 mm	6	7	16	6
	10 mm	6	7	16	8
	10 mm	6	7	15	9
	10 mm	6	8	15	6
	10 mm	6	7	14	8
	♀ 10 mm	6	5	12	7
	9 mm	6	4	10	7
9 mm	5	5	10	8	

Tabelle 19. Tabelle der Korrelationen für die Population von Zingst.

A I: P ₇ B.										A I: Tels. Bo.							P ₇ B: Tels. Bo.						
4	5	6	7	8	9	10	P ₇ B	10	12	14	16	18	20	Tels. Bo.	4	5	6	7	8	9	10	P ₇ B	
4			1	1			2	4		1	1			2	10			2	4	1			7
5			8	10	5	1	2	5		6	8	6	3	3	12		1	2	7	11	5	2	28
6	2	4	27	31	22	4	2	6	7	16	27	20	16	6	14	2		14	15	8	3		42
7	1	3	5	5	10	3		7		4	6	8	7	2	16		2	8	9	11	2	3	35
8				1	1	1		8		1	1	1			18		1	5	9	10	2		27
							3							3	20			3	3	4		1	11
A I								A I							Tels. Bo.								
3 7 41 48 38 9 4 150								7 28 42 35 27 11 150							3 7 41 48 38 9 4 150								

Tabelle 20. Tabellen der Korrelationen für die Population von der Förde.

A I: Tels. Bo.					A I: P ₇ B.						P ₇ B: Tels. Bo.					
4	6	8	16	Tels. Bo.	1	2	3	4	5	P ₇ B	1	2	3	4	5	P ₇ B
4				1	4					1	4		1	3	1	5
5	5	10	6		5	1	10	7	1	2	6		7	3	1	13
6		2		1	6		1	2		3	8		2	4		6
				3							16			1		1
A I					A I						Tels. Bo.					
5 13 6 1 25					1 12 9 1 2 25						1 12 9 1 2 25					