

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.

Die Brackwasser-Submergenz und die Umkomposition der Coenosen in Belt- und Ostsee

Von A. Remane, Kiel

1. Einleitung

Die brackigen und brackig-marinen Gebiete der Beltsee und Ostsee sind, wie seit langem bekannt, viel artenärmer als die der salzreichen Nordsee; demgemäß kann man in Belt- und Ostsee Assoziationsfragmente der typischen Nordsee-Assoziationen erwarten; und in der Tat trifft dies für viele Zonen zu. Sie enthalten, verglichen mit den „communities“ (= Assoziationen) der Nordsee an Artenzahl arme, aber noch vergleichbare Organismengesellschaften. Demgemäß hat Petersen in seinen klassischen Untersuchungen die Communities der Belt- und Ostsee mit denen der Nordsee identifiziert, wobei die eigentliche Ostsee allein von der *Macoma baltica*-Gesellschaft eingenommen wurde. Seit langem ist bekannt, daß dieses einfache Bild durch bestimmte Tatbestände kompliziert wird. Zunächst treten in der Ostsee (kaum in den Beltsee-Becken) als zusätzliche Arten eine Reihe von Brackwasserorganismen und weniger zahlreich euryhalin-limnische Arten wie *Theodoxus fluviatilis*, *Limnaea ovata*, *Dendrocoelum lacteum* u. a. auf. Ferner treten in Belt- und Ostsee einige nordische Arten auf, die in der eigentlichen Nordsee fehlen oder nur punktförmig vorkommen. Solche arktisch-baltische Arten sind sowohl in der Makro- wie Mikrofauna bekannt und können quantitativ stark hervortreten z. B. *Astarte*-Arten, *Macoma calcarea* in der Beltsee und westlichen Ostsee, *Mesidotea entomon*, und *Pontoporeia affinis* in der östlichen und nördlichen Ostsee. (Manche der arktisch-baltischen Arten sind zugleich Brackwasserorganismen). Beide zusätzlichen Komponenten können das Artendefizit, das der abnehmende Salzgehalt am marinen Artenbestand verursacht, in keiner Weise kompensieren¹⁾ und so entsteht die bekannte Artenarmut der Ostsee und der Brackwassergebiete überhaupt.

Daß die bisher genannten Faktoren die Unterschiede in den Assoziationen (communities) zwischen Nord- und Ostsee noch nicht ausreichend erklären, wurde bei einem Vergleich ökologisch gleichartiger Gebiete in beiden Regionen sichtbar. Die groben bis kiesigen Sande des Sublitorals der Kieler Bucht und der Nordsee wiesen z. B. eine unerwartete große Verschiedenheit auf, wobei die Gesamtartenzahl (einschl. Mikrofauna) in der Kieler Bucht sogar größer war als in der Nordsee. In der Nordsee gehören diesem Bezirk die bekannten Amphioxus-Sande an. Für diese Gebiete hat nach Untersuchungen an der englischen Küste Ford die *Spatangus purpureus*-*Venus fasciata*-Coenose aufgestellt, für die dem Substrat nach entsprechende Gebiete der Beltsee habe ich (1933) die Halammohydra-Coenose errichtet. Ford stellte seine Coenose auf Grund der Makrofauna auf, von ihr findet sich im Bereich der Kieler Bucht-Halammohydra-Coenose nur der mehr euryoek *Echinocyamus pusillus* und bei einem neuerlichen Vorstoß hat sich auch *Branchiostoma lanceolatum* hier niedergelassen (Banse und Lefevere). Sonst wird die Makrofauna hier durch Teile der *Macoma baltica*-Coenose (*Cardium edule*, auch *Macoma baltica*) sowie durch die Krebse *Phoxocephalus holbölli* und *Gastrosaccus spinifer*, dem Polychaeten *Nephtys coeca*, z. T. die Muschel *Astarte sulcata* repräsentiert.

¹⁾Außer dem physiologisch wirkenden Faktor der Salzgehaltsabnahme kann auch ein Teil des Defizits auf historischen Gründen beruhen. Es gibt Tiere, die nach Salzgehalts- und Temperaturansprüchen sehr wohl in Beltsee und Ostsee vorkommen könnten und dennoch fehlen. Als Beispiel nenne ich den Copepoden *Canuella perplexa*, den Lang 1935 sogar zu den holeuryhalinen Tieren zählt, also zu den Arten, deren Vorkommensspanne vom Meer bis ins Süßwasser reicht. Dieses historische Defizit dürfte prozentual sehr gering sein; vielleicht ist es für Felsbewohner, die nur Biotopfragmente in der Beltsee und südlichen Ostsee vorfinden, größer.

Ein Vergleich der Mikrofauna der Halammohydra-Coenose der Kieler Bucht mit der der Amphioxus-Sande und des Schills von Helgoland ergab erst die überraschenden Differenzen. Die Halammohydra-Coenose enthielt nämlich eine Fülle von Arten, die im Amphioxus-Sand und Schill nicht festgestellt werden konnten, das galt vor allem von den zahlreichen Turbellarien. Alle die charakteristischen Arten des „groben Sandes“ der Beltsee wurden weder von Meixner noch von mir bei Helgoland wiedergefunden, dafür existierte hier eine geringe Anzahl anderer Arten, auch die Archianneliden waren verschieden — bei Kiel *Protodrilus chaetifer*, *Diurodrilus minimus*, *Thalassochaetus palpifoliaceus* (vergl. Ax), im Amphioxussand und Schill bei Helgoland *Nerillidium troglochaetoideus* *N. gracile*, *Polygordius*-Arten, *Protodrilus borealis* u. a. In gleichem Sinne unterschieden sich Ostracoden, Polychaeten, weniger die Copepoden.

Da es unwahrscheinlich war, daß so viele Arten der Halammohydra-Coenose in der Nordsee fehlten (vergl. Remane 1940), wurde in den letzten Jahren nach ihnen in der Nordsee gesucht mit dem Ergebnis, daß sie hier in grobsandigen Bereichen des Gezeitengebietes also des mittleren und oberen Eulitorals existieren. Hier fanden sich auf Sylt und Amrum im Bereich des Prallhangs bezw. der Quellregion an seinem tieferen Abschnitt die von Meixner aus den sublitoralen Sanden der Kieler Bucht beschriebenen *Nematoplana coelogyoporoides* *Haplopharynx rostratus*, *Parotoplana capitata*, *Otoplanidia endocystis*, *Ptyalorhynchus coecus*, *Psammorhynchus tubulipenis*, *Neopolycystis tridentata*, *Rhinepera remanei*, *Thylacorhynchus conglobatus*, *Th. caudatus*, *Gnathorhynchus conocaudatus*, ferner sind beiden Bezirken gemeinsam: *Coelogyopora aculeata*, *C. gynocotyla*, *Paromalostomum dubium*, die Meduse *Halammohydra octopodides*, Gastrotrichen u. a. Damit ergab sich die überraschende Tatsache, daß fast eine ganze Coenose von der Nordsee nach der Ostsee ihre ökologische Situation verändert, sie wandert vom Eulitoral ins Sublitoral.

Diese Tatsache fordert heraus, die Erscheinung der bathymetrischen Vertikalverlagerung, die als auffällige Erscheinung bei einem Vergleich der Nord- und Ostsee hervortritt (Brackwassersubmergenz Remane 1940) in einer vorläufigen Übersicht darzustellen. Bereits Möbius 1865 p. XXII stellte bei der Bearbeitung der Gastropoden der Kieler Bucht fest „diejenigen Arten, die sie mit Großbritannien gemein hat, bewohnen dort vorzugsweise die Laminarienregion zwischen den Grenzen der Fluth und Ebbe.“ Im Gebiet des Öresundes haben dann Lönnberg 1898, Björck 1915, Brattström 1941, Dahl 1948, die Veränderung der Vertikalgrenzen vieler Tierarten behandelt.

Wenn wir die Vertikalverschiebung der Vorkommensgrenzen im Sinne einer Submergenz Nordsee—Ostsee betrachten, so sind von vornherein 3 Möglichkeiten gegeben. 1. Die Tiefengrenze wird in tiefere Regionen verlagert, die obere Grenze bleibt bestehen. Es wird also das Tiefenareal erweitert (basale Submergenz). 2. Die Tiefengrenze bleibt etwa unverändert, die obere Grenze wird in tiefere Regionen verlagert, das Tiefenareal also eingeengt (obere Submergenz). 3. Obere und untere Grenze werden nach der Tiefe verlagert (totale Submergenz). Diese drei Submergenz-Formen sind auch biologisch verschiedenartig, lassen sich aber heute schwer an größerem Material diagnostizieren. Es ist bekannt, daß schon die Feststellung geographisch-regionaler Grenzen im Meere oft nicht leicht ist, da die Meeresfauna nicht in gleicher Gründlichkeit übersehen werden kann wie die Landfauna; noch viel schwieriger ist die Festlegung der unteren Tiefengrenze. Wir kennen ihr Verhalten daher mit Sicherheit nur von einigen häufigen Großformen durch die Bodengreiferfänge. Nach Auswertung der quantitativen Verteilung der Arten, kann aber als gesichert gelten, daß die basale Submergenz (Typ 1) existiert, sie betrifft nach unserer bisherigen Kenntnis mehrere Arten der *Macoma*-Gemeinschaft Petersens, die in der Nordsee in größerer Zahl nur bis ca. 10—15 m vorkommen, in der Ostsee aber noch in Tiefen von 75—100 m nachgewiesen sind, so fand Mulicki 1938 in der Danziger Bucht *Macoma baltica* bis 100 m, *Mytilus edulis* bis 65 m, *Scoloplos armiger* bis 108 m (vergl. auch Mulicki 1954).

Eine basale Submergenz existiert in geringerem Maße, auch bei einer Anzahl von Tierarten, die in der Nordsee auf das oberste Eulitoral beschränkt sind, in der Belt- und Ostsee aber auch im oberen Sublitoral bis zu einigen m Tiefe vorkommen. Da hier die Grenze zwischen basaler Submergenz und totaler Submergenz ganz fließend ist, seien diese Fälle weiter unten behandelt.

Viel leichter läßt sich die obere Vorkommensgrenze solcher Arten vergleichen, die in der Nordsee im Gezeitenbereich leben oder bis in diesen vordringen. Hier ermöglichen die leichteren Beobachtungs- und Untersuchungsmöglichkeiten einschließlich der Biotopfeststellung eine sicherere Beurteilung des Vorkommens als in den sublitoralen Zonen. Im folgenden sei daher die Verschiebung der oberen Vorkommensgrenze besonders behandelt. Der Vergleich bezieht sich vorwiegend auf die Nordseeküste Schleswig-Holsteins, die Kieler Bucht und z. T. die Südküste der Ostsee, da diese Gebiete mir aus eigener Untersuchung des Kieler Zoologischen Institutes genauer bekannt sind.

2. Vorkommen und Verbreitung der Tiefenverlagerung der oberen Grenze

Eine Tiefenverlagerung der oberen Grenze kommt in nahezu allen Tiergruppen vor. Fast stets betrifft sie aber nur einzelne Arten der Gruppe, während andere, oft nahe Verwandte sie vermissen lassen. Diese Norm sei an einer Reihe von Beispielen kurz erläutert. Dabei sei die Submergenz in den beiden Etappen Nordsee—Kieler Bucht und Kieler Bucht (Beltsee)—Ostsee getrennt betrachtet.

a) Beispiele der Submergenz: Nordsee—Kieler Bucht (K.B.)

Da die Submergenz in verschiedenen Gradstufen auftritt, die keineswegs die gleiche biologische Bedeutung besitzen, sei sie hier zur besseren Übersicht in einzelne Klassen eingeteilt. O bedeutet: Fehlen einer Submergenz der oberen Vorkommensgrenze: Oe die Grenze bleibt im Eulitoral. Os die Grenze bleibt im Sublitoral — 1: schwache Submergenz: die obere Grenze bleibt im Eulitoral, wird jedoch in geringem Maße nach unten verlegt. — 2: Die Art dringt in der Nordsee ins Eulitoral vor oder ist auf dieses beschränkt, in der Kieler Bucht meidet sie das Eulitoral, sie tritt erst in 1—2 m Tiefe auf. — 3: In der Nordsee Vorkommen bis ins Eulitoral, in der Kieler Bucht erst ab ca. 6—8 m Tiefe. — 4: In der Nordsee Vorkommen im oder bis ins Eulitoral, in der Kieler Bucht erst unter 16 m Tiefe.

Porifera: Oe fehlt, Os *Leucosolenia macleyi*, *L. fragilis*. — 2: *Halichondria panicea*, in Übergang zu 3: *Adocia cinerea*. — 3: Die *Leucosolenia*-Arten: *L. botryoides*, *L. coriacea*, *L. sagittaria*, *Haliclona limbata*, *Halisarca dujardini*. — 4: *Suberites ficus* (auf Muschelschalen), *Sycon ciliatum* (auf *Laminaria*), *Clione celata* und *Cl. vastifica* (Fehmarnbelt).

Cnidaria. Oe *Haliclystus octoradiatus*. 1. *Clava multicornis* — 2. *Laomedea loveni*, *L. flexuosa*, *Campanularia johnstoni*, *Dynamena pumila*, *Campanulina lacerata*, *Coryne sarsi*, *C. loveni*, *Eudendrium ramosum*, *Halammohydra octopodides*. — 3. *Metridium senile*, *Urticina crassicornis* (Übergang zu 4), *Calycella syringa*, *Sertularella polyzonias*, *S. rugosa*. — 4. *Tubularia larynx*, *Hydractinia echinata*, *Hydrallmania falcata*.

Turbellaria (Mitteilung Dr. P. Ax). Ohne Submergenz Oe (z. T. vielleicht 1): *Coelogyndora biarmata*, *Bothriomolus balticus*, *Ciliopharyngiella intermedia*, *Carcharodorhynchus subterraneus*, *Proschizorhynchus gullmarenensis*, *Monocelopsis otoplanoides*, *Baltoplana magna*, *Promesostoma cochlearis*. — Typische Submergenz (meist 3): *Haplopharynx rostratus*, *Paromalostomum dubium*, *Parotoplana capitata*, *Otoplanidia endocystis*, *Philosyrthis germanica*, 3 noch unpublizierte *Otoplana*-Arten, *Coelogyndora gynocotylo*, *C. tenuis*, *Paracicerina laboeica*, *Cicerina remanei*, *Ptyalorhynchus coecus*, *Psammorhynchus tubulipenis*, *Rhinepera remanei*, *Thylacorhynchus conglobatus*, *Th. caudatus*.

Gastrotricha. Oe *Paradasys subterraneus*. 1. *Turbanella hyalina*. 2. *Dactylopodalia baltica*, *Chaetonotus pleuracanthus*. 3. *Cephalodasys maximus*.

Nematodes. Nach Gerlach, der die eulitoralen und oberen sublitoralen Gebiete eingehend untersucht hat, zeigen folgende Arten eine Submergenz 2. — 3. Grades: *Trefusia longicauda*, *Halalaimus gracilis*, *Mesacanthium latignathum*, *Oxyonchus dentatus*, *Adoncholaimus fuscus*, *Polygastrophora major*, *Longicyatholaimus clavicaudatus*, *Halichoanolaimus robustus*, *Desmodora serpentulus*, *Leptonemella aphanothecae*, *Monoposthia costata*, *Spirina laevis*, *Richtersia demani*, *Hypodontolaimus inaequalis*, *Chromadorita ditlevseni*, *Sabatiera celtica*, *Camacolaimus longicauda*, *Stephanolaimus elegans*, *Bathylaimus inermis*, *Eumorpholaimus sabulicolus*, *Paralinhomoeus tenuicaudatus*, *Theristus longisetosus*, *Hyala striata*, *Siphonolaimus niger*, ferner *Steinera mirabilis*, *Neochromadora trichophora*, *Camacolaimus tardus*, *Thoracostomopsis barbata*. Vielfach handelt es sich um sandbewohnende Arten.

Nemertini. Die beiden ins Eulitoral salzreicher Meere vordringenden Arten *Lineus ruber* und *Amphiporus lactifloreus* zeigen Submergenz 2. Grades.

Polychaeta und Archiannelida. Oe *Pygospio elegans*, *Polydora ligni*, *P. ciliata*, *Nereis diversicolor*, *N. virens*, *Arenicola marina*, *Protodrilus rubropharyngeus*. — 2. *Protodrilus symbioticus*, *Fabricia sabella*, *Harmothoe impar*, *Eteone longa*, *Nereis pelagica*, *Trilobodrilus heideri*, *Phyllodoce maculata*, *Capitellides giardi*, *Exogone gemmifera*. — 3. *Eulalia viridis*, *Eu. sanguinea*, *Harmothoe sarsi*, *Pholoe minuta*, *Gattyana cirrosa*, *Pectinaria koreni*, *Streptosyllis bidentata*, *Ophelia cluthensis*, *Ophryotrocha puerilis*, *Platynereis dumerili*, *Protodrilus chaetifer*, *Ampharete grubei*, *Neoamphitrite figulus*. — 4. *Pomatoceros triqueter*, *Stylarioides plumosus*, *Aricidea jeffreysi* bzw. *suecica*.

Crustacea. Die Copepoden mit ihren zahlreichen Harpacticoidea zeigen nur einen schwachen Prozentsatz submergierender Arten. Es sind also im Eulitoral Arten der Gruppe Oe verbreitet, z. B. *Ectinosoma curticorne*, *Tachidius discipes*, *Micrarthridion littorale*, *Harpacticus obscurus*, *Mesochra lilljeborgi*, *M. pygmaea*, *Paraleptastacus spinicauda*, *Huntemannia jadensis* u. a.

Diejenigen Arten, die eine Submergenz erkennen lassen, zeigen sie nur in schwachen Stufen. Es sind nach Mitteilung von Noodt: *Pararenosetella leptoderma*, *Thompsonula hyaenae*, *Leptomesochra macintoshi*, *Paramesochra minor*, *P. constricta*, *Arenocaris bifida*, *Rhizothrix minuta*, *Rh. gracilis*, *Laophonte baltica*, *Asellopsis intermedia*; hinzuzufügen wären: *Ectinosoma gothiceps*, *E. melaniceps*. Die eben genannten Arten sind überwiegend Bewohner des Sandes, für die Phytalfauna — die bei den Untersuchungen Noodts im Wattengebiet der Nordsee nur unvollkommen vertreten war — gibt Dahl 1948 für das Gebiet Kattegatt-Sund eine Reihe submergenter Arten an: *Ectinosoma melaniceps*, *Zaus abbreviatus*, *Thalestris longimana*, *Amenophia peltata*, *Diarthrodes nobilis*, *Paradactylopodalia latipes*, *Parastenhelia spinosa*, *Amphiascus minutus*, *Mesochra pygmaea*, *Laophonte thoracica*. Mit Ausnahme von *Mesochra pygmaea* können die Feststellungen durch einen Vergleich der Phytalfauna Helgolands und Kiels bestätigt werden.

Die Ostracoden sind im Eulitoral der Nordsee nur mit geringer Artenzahl vertreten. Submergenz zeigen *Cythere lutea*, *Cythereis villosa*, *Cytherura undata*, *C. cellulosa*, alle 2. oder 3. Grades.

Die vier Cirripidier des Eulitorals der Nordsee verhalten sich ganz verschieden. *Verruca stroemia* ist erst neuerdings von S. Jaekel in der deutschen Beltsee bei Fehmarn gefunden worden, sie ist deutlich submergent 3. oder 4. Grades. Die drei anderen Arten zeigen in der Beltsee keine Submergenz. Bei *Balanus balanoides* fehlt sie bis an sein Grenzvorkommen, *B. improvisus* zeigt sie höchstens an der finnischen Küste in schwachem Maße (bedingt durch die Vereisung?), *B. crenatus* zeigt sie schon in den salzärmeren Gebieten der Kieler Bucht (Buchholz).

Malacostraca. Für das Gebiet Kattegatt-Sund stellt Dahl 1948 Submergenz bei folgenden Amphipoden fest: *Gitana sarsi*, *Metopa pusilla*, *Apherusa bispinosa*, *Marinogammarus*

stoerensis, *Jassa pulchella*, *Ischyrocerus anguipes*, *Caprella linearis*, bzw. *C. septentrionalis*. Fehlen der Submergenz wird angegeben für *Stenothoe monoculoides*, *Gammarellus homari* f. *angulosus*, *Microdeutopus gryllotalpa*, *Corophium insidiosum*, *Amphithoe rubricata*, *Parajassa pelagica*. Für den Bereich der Kieler Bucht kann das Fehlen einer Submergenz für *Corophium volutator* (Oe), *C. insidiosum* (Os), *Microdeutopus gryllotalpa*, *Calliopius laeviusculus* festgestellt werden, die von Dahl als submergierend bezeichneten Arten verhalten sich, soweit sie in der Kieler Bucht vordringen, gleichfalls submergent 2. oder 3. Grades. Darüber hinaus ist *Gammarellus homari*, und im Vergleich mit Vorkommen in der Nordsee auch *Amphithoe rubricata* (Helgoland: unteres Felswatt) submergent 2. Grades.

Unter den Isopoden fehlt Submergenz bei *Idotea baltica* und *Jaera marina*, bei *Eurydice pulchra* ist sie etwa 1. Grades vorhanden, in stärkerem Grade bei der seltenen *Janira maculosa*. Die Tanaide des Eulitorals der Nordsee: *Tanaissus lilljeborgi* ist stark submergent (Stufe 3 oder 4), die Cumacee *Pseudocuma longicorne* schwach (Stufe 1).

Von den wenigen auch eulitoralen Decapoda der Nordsee, die in die Kieler Bucht vordringen, fehlt Submergenz bei *Carcinus maenas*, *Crangon crangon*, *Leander squilla*, *L. adpersus*, *Palaemonetes varians*, sie ist stark (4) bei *Eupagurus bernhardus*, *Athanas nitescens*. Über Submergenz im Gebiet des Öresundes berichtet Björck 1915.

Mollusca. Auf Grund der Arbeiten von S. Jaeckel jun. (1952) und eigener Beobachtungen ergeben sich folgende Daten.

Polyplacophora. Submergenz 2. Grades. *Lepidochiton cinereus*.

Gastropoda Prosobranchia: Oe *Litorina litorea*, *L. saxatilis rudis*. *Hydrobia ulvae*. — 1. *Zippora membranacea*. — 2. *Lacuna divaricata*, *Litorina obtusata* (Übergang zu 1) *Rissoa inconspicua*. — 3. *Homalogyra atomus*, *Skeneopsis planorbis*, *Buccinum undatum*, ? *Bittium reticulatum*, *Nassa reticulata*, *Acmaea testudinalis* (Übergang zu 2). Die bekannte Schnecke des Felswattes *Gibbula cineraria* erreicht nicht mehr die Kieler Bucht, zeigt aber vorher deutliche Submergenz. Opisthobranchia: Die Mehrzahl der Arten zeigen Submergenz, (vergl. Jaeckel 1952), allerdings leben viele im Eulitoral der Nordsee bereits in Resttümpeln der Gezeitenzone, also in Biotopen mit ganz oder nahezu konstanter Wasserbedeckung. Oe *Alderia modesta*, *Limapontia capitata*. — 1. *Palio nothus* — 2. *Stiliger bellulus*, *Onchidorus muricata*, *Dendronotus frondosus*, *Elysia viridis*, *Coryphella verrucosa rufibranchialis*, *Polycera quadrilineata*, *Eubrancheus pallidus*, *Eu. exiguus*, *Facelina auriculata*, *Acera bullata* (Übergang zu 3) — 3. *Retusa truncatula*, *R. obtusa*, *Diaphana minuta*, *Acanthodoris pilosa*. — 4. *Aeolidia papillosa*.

Bivalvia. Oe *Mytilus edulis*, *Cardium edule*, *Macoma baltica*, *Mya arenaria*, *Scrobicularia plana* (?). — 2. *Teredo navalis*. 3. *Musculus marmoratus*, 4. *Saxicava arctica rugosa*, *Anomia ephippium*.

Echinodermata. Oe *Asterias rubens*. 3. *Echinocyamus pusillus*. 4. *Psammechinus miliaris*. Brattström (1941 S. 262) führt in seinen ausführlichen Untersuchungen über die Echinodermen des Öresundes *Astropecten irregularis*, *Psammechinus miliaris*, *Strongylocentrotus dröbachiensis*, *Echinocardium cordatum*, *Ophiocoma nigra*, *Echinus esculentus* und auch *Asterias rubens* an.

Bryozoa. Über Bryozoa fehlen mir genügende Vergleichsangaben über die eulitoralen Bryozoen der Nordsee, sicher ist *Crisia eburnea* submergent 2—3. Grades. Die hohe Zunahme der Artenzahl in den tieferen, salzreichen Gebieten der Kieler Bucht, die Bock festgestellt hat, lassen vermuten, daß in dieser Gruppe Submergenz nicht seltener ist als in den anderen sessilen Tiergruppen.

Tunicata. Alle Arten zeigen Submergenz, am schwächsten ist sie bei *Ciona intestinalis*, die bereits in 3—4 m Tiefe auftritt, stärker (3) bei *Dendrodoa grossularia*, am stärksten (4) bei *Corella parallelogramma*, die als Seltenheit auf Laminarien der Tiefenregion anzutreffen ist.

b) Beispiele für Submergenz im Bereich der Kieler Bucht — östliche Ostsee

Viele Arten, die im Bereich Nordsee—Kieler Bucht keine oder schwache Submergenz zeigen, können diese bei weiterem Vordringen aufweisen. Das geht aus den Angaben Brattströms für *Asterias rubens* und *Litorina litorea* hervor. Seifert meldet das letzte Vorkommen von *Zippora membranacea* im Greifswalder Bodden aus 4 m Tiefe. *Mya arenaria* senkt ihre obere Vorkommensgrenze im Brackwasser, desgleichen *Balanus crenatus* nach Buchholz und im geringen Maße *Pygospio elegans* (Purasjoki 1948, cf. Karling 1954). Häufiger als bei Tieren des Eulitorals ist Submergenz bei Tieren, die schon in der Kieler Bucht dem Sublitoral angehören, z. B. bei den *Astarte*-Arten, *Terebellides stroemii*, *Halichondria panicea*, *Scoloplos armiger* u. a.

Soweit die Mikrofauna bisher bekannt ist, fehlt die Submergenz im Gebiet des Eulitorals in hohem Prozentsatz. Nach Mitteilung von P. Ax ist dies unter den Grobsandbewohnern bei *Ceologynopora biarmata* und *Bothriomolus balticus* der Fall. *Baltoplana magna* lebt im Frischen Haff bis zur Grenze seines Vorkommens noch im Eulitoral, zeigt aber in Finnland trotz höheren Salzgehaltes eine schwache Submergenz. Nicht submergent sind ferner die zahlreichen Turbellarien, die marine Strandtümpel und die Schlick- und Feinsandgebiete ruhiger Buchten besiedeln, z. B. *Archimonotresis limophila*, *Promonotus schulzei*, *Monocelis fusca*, *Bresslauilla relicta*, *Provortex balticus*, *Placorhynchus octaculeatus* u. a.

Ein Fall echter Submergenz scheint unter den Turbellarien in diesem Gebiet noch nicht nachgewiesen zu sein.

In gleicher Weise zeigen die Copepoden in hohem Maße Fehlen der Submergenz (*Remanea arenicola*, *Paraleptastacus spinicauda* u. a.), eine schwache Submergenz ergibt sich für einige Arten bei einem Vergleich Kieler Bucht—Finnland (aber weniger bei dem Vergleich Kieler Bucht—Frische Nehrung und Frisches Haff). Es sind dies *Schizopera ornata* (Kiel: brackiges Küstengrundwasser, Finnland sublitoral, ferner *Stenhelia palustris*, *Nitocra typica*, *Huntemannia jadensis*, *Paronychocamptus nanus* nach Angaben von Noodt.

Submergenz fehlt auch in dem Bereich Kiel—Kurische Nehrung für *Turbanella cornuta*.

Es darf nicht vergessen werden, daß die Submergenz seit langer Zeit aus dem Pflanzenreich bekannt ist (vergl. Kylin 1907). Sie ist ja auch bei den Großtangen wie *Laminaria*-Arten und *Fucus serratus* ganz auffällig.

Aus dem eben gegebenen Material sollen einige allgemeinere Fragen beantwortet werden.

Die Submergenz der oberen Vorkommensgrenze tritt fast in allen Tiergruppen auf. Sie fehlt jedoch bei den Oligochaeten und Rotatorien. Die Oligochaeten des Gebietes sind oekologisch neuerdings von G. Hagen (unpubliziert) bearbeitet worden. Es ergab sich wohl, daß eine Art des Eulitorals der Nordsee nicht mehr in der Kieler Bucht festgestellt wurde; in keinem Fall war aber eine Submergenz im ganzen Gebiet bis in das Süßwasser hinein nachweisbar. Die Erklärung für diese Sonderstellung ist leicht zu geben. Beide Gruppen sind Einwanderer aus dem Süßwasser, also aus flachen, salzlosen, bzw. salzarmen Gewässern mit relativ hohen Temperaturschwankungen. Diese abiotischen Faktoren ändern sich im Bereich wenig, und der Salzgehalt als abweichender Faktor ist in den oberen Zonen immerhin noch geringer als in den tieferen. Die gleiche Erklärung trifft für die Rotatorien zu, für die Gastrotricha Chaetonotoidea gilt nach den bisherigen Beobachtungen das gleiche. So könnte man den Satz aufstellen, daß die Gruppen, die als Immigranten aus dem Süßwasser zu betrachten sind, Submergenz im obigen Sinne nicht zeigen, auch wenn es sich um spezifisch marine Arten oder Gattungen handelt. Eine halbe Ausnahme existiert aber doch. Unter den Dipterenlarven

zeigt *Clunio marinus* L. eine deutliche Submergenz ihrer Vorkommensdichte. In der Nordsee ist *Clunio marinus* wie in den anderen Meeren Massensiedler im Eulitoral. Über ihr Vorkommen in der Kieler Bucht berichtet zuerst Thienemann (1915). Bei anderen Untersuchungen stellten wir die Larve dieser Art in großer Zahl in der Rotalgenregion und in Sanden in 8—15 m Tiefe fest. G. Sarnighausen fand sie bei ihren vergleichenden Untersuchungen der Fucus-Besiedlung (unpubliziert) zwar mehrfach an strandnahe *Fucus vesiculosus*, betont aber auch die viel größere Häufigkeit in der Rotalgenzone.

Vielleicht ergibt das genauere Studium der Halacaridae, die vom Land her ins Meer eingewandert sind, sich aber vollkommen wie marine Organismen verhalten, ein Fehlen der Submergenz in dieser Tiergruppe. Die häufigen Arten der eulitoral Vegetationszone und der Balanidenregion zeigen jedenfalls im Bereich Nordsee—Kieler Bucht und soweit dorthin vordringend auch im Bereich Kieler Bucht—Finnland keine Submergenz. So sind in der eulitoral Fucus-vesiculosus-Zone und der Enteromorpha-Zone der Kieler Bucht noch vorhanden: *Rhombognathus setosus*, *Rhombognathides pascens*, *Rhombognathopsis falcata* (E. Schulz, G. Sarnighausen).

Von den sandbewohnenden Arten des Eulitorals war *Halacarus anomalus* noch in großer Zahl am Strand der Kurischen und der Frischen Nehrung (südöstliche Ostsee) vorhanden.

Es wäre natürlich wünschenswert, für die einzelnen systematischen Gruppen den Vergleich zwischen Nordsee—Kieler Bucht—östliche Ostsee so durchzuführen, daß jeweils die Prozentzahl der speziellen Arten, die einem oder zwei der anderen Gebiete fehlen, sowie die Prozentzahl der submergierenden und der nichtsubmergierenden Arten für jede Tiergruppe errechnet würde. Aber das läßt sich vorläufig noch nicht durchführen, da in der Nordsee die eulitorale Felsbodenfauna noch zu ungenügend bekannt ist, und in der Mikrofauna die Besiedlung auch der anderen Gebiete sicher noch nicht vollzählig erfaßt ist. Trotz der provisorischen Geltung solcher Prozentangaben sei mitgeteilt: Die Polychaetenfauna des eulitoral Wattenmeeres der Nordsee umfaßt einschließlich der Archianneliden 46 Arten, hiervon fehlen in der Kieler Bucht 10 = 22%, deutliche Submergenz zeigen von den restlichen 36 Arten 21 = 64%, fehlende oder schwache Submergenz der Rest, also 36%. Zu diesen gehören *Nereis diversicolor*, *N. virens* (noch im eulitoral Flachsand der Wendtorfer Bucht), *N. pelagica* [schwache Submergenz], *Stygocapitella subterranea*, *Eteone longa*, *Pygospio elegans*, *Polydora ciliata*, *P. ligni*, *Harmotheo imbricata* [schwache Submergenz], *Arenicola marina*, u. a.. Unter 33 Mollusken des Eulitorals der Nordsee fehlten in der Kieler Bucht 21%, von den restlichen zeigten 50% Submergenz, für die höheren Krebs (Malacostraca) lauten die gleichen Zahlen 39, Fehlen 28%, Submergenz 36%. Noordt teilte mir mit, daß von 87 Copepoda Harpacticoidea des eulitoral Wattenmeeres der Nordsee in der Kieler Bucht 20 Arten = 23% fehlen, für 11 = 16% gibt er Submergenz an. P. Ax teilt mit, daß von ca. 80 Turbellarien-Arten, die im eulitoral Prallhanggebiet auf Sylt und Amrum leben, 23 = 29% in der Kieler Bucht fehlen, dagegen von den Arten des Sand- und Schlickwattes nur eine Art, so daß der Prozentsatz der fehlenden Arten etwa bei 20% liegen dürfte. Die Zahlen für das Fehlen eulitoral Tiere der Nordsee in der Kieler Bucht liegen ziemlich nahe beieinander (22%, 21%, 28%, 23%, 20%), die Zahlen für die Submergenz streuen stärker (64%, 50%, 36%, 16%). Tatsächlich bestehen hier sicher große Unterschiede von Tiergruppe zu Tiergruppe. Für Porifera, Aktinien und Tunicata ergibt der Vergleich z. B. nur die beiden Fälle: Fehlen in der Kieler Bucht, und zwar in allen Gruppen über 50%, oder Submergenz. Umgekehrt ist das Fehlen von Eulitoraltieren der Nordsee in der Kieler Bucht relativ gering bei Amphipoden, Isopoden, eine geringe Submergenz zeigen sicher die Nematoden, im Durchschnitt ist sie bei der Mikrofauna geringer als bei der Makrofauna.

Hingewiesen sei noch auf das unterschiedliche Verhalten nahe verwandter Arten: Die Polyclade *Stylochoplana maculata* bewahrt ihre obere Höhengrenze im obersten Sublitoral (Zostera-marina-Zone) bis zu ihrer Grenze in der Beltsee (Wismarer Bucht); die nahe verwandte *Leptoplana tremellaris* lebt in der Nordsee noch in eulitoralischen Mytilusbänken, in der Kieler Bucht aber erst in tiefen Mytilusbänken von 8 m Tiefe. Hier ist sogar eine Inversion der oberen Grenze der beiden Arten erfolgt — in der Nordsee liegt sie bei *Leptoplana* höher als bei *Stylochoplana*, in der Kieler Bucht ist es umgekehrt. Die Schnecke *Skeneopsis planorbis* geht bei Helgoland höher ins Eulitoral als *Lacuna divaricata*, in der Kieler Bucht bleibt sie unter dieser. Häufiger als solche Inversionen ist ein Auseinanderrücken in der Nordsee im Eulitoral eng benachbart lebender Arten. Das gilt z. B. für die Bathyporeia-Arten, die Mya-Arten u. a.

3. Oekologische Verschiedenheiten der Submergenz

Mußte schon bei einem Vergleich systematischer Gruppen eine Verschiedenheit der Submergenz in ihrem prozentualen Anteil bejaht werden, so gilt dies noch in viel höherem Grade für die einzelnen oekologischen Regionen bzw. die Biotope. Am deutlichsten zeigen dies die subterranean Gebiete des Meeresstrandes. In der Nordsee ist das eigentliche Küstengrundwasser eine Region, dessen Wasser dem dauernden Wechsel durch den Gezeitenein- und -ausstrom entzogen ist. Seine Bewohner sind im Nordsee- und Beltbereich nicht identisch, jeweils fehlen eine Anzahl Arten dem anderen Gebiet, aber eine Submergenz der in die Beltsee und Ostsee vordringenden Arten ist nicht festzustellen, *Stygocapitella subterranea*, *Halacarus subterraneus*, *Paradasys subterraneus* sowie eine Anzahl Nematoden leben hier wie dort in gleicher Region. Bei einem Vergleich Kieler Bucht—Finnland wäre als submergent nur die in beiden Gebieten gleichzeitig entdeckte *Schizopera ornata* Noodt und Purasjoki zu nennen, die bei Kiel Bewohner des Küstengrundwassers ist, in Finnland aber im Sublitoral vorkommt. Ganz anders ist das Verhalten der dem Wasserwechsel ausgesetzten subterranean Zonen des Prallhangs mit der Quellregion. Hier verlegt die Mehrzahl der dieses Gebiet in der Nordsee bewohnenden Arten ihre obere Grenze in der Kieler Bucht ins Sublitoral. Ich erwähnte S. 60 schon die zahlreichen Turbellarien und Anneliden, die in der Nordsee den Prallhang, in der Kieler Bucht aber die Sande der Halammohydra-Coenose in 5—10 m Tiefe bewohnen. Nicht ganz so auffällig wie bei den Turbellarien, bei denen die Submergenz über 50% der vordringenden Arten betrifft, ist sie bei den Copepoden dieser Region. Noodt gibt für dieses Gebiet auf Sylt und Amrum 35 Copepoda Harpacticoidea an, nach Abzug der Irrgäste und Nachbarn bleiben 26, von ihnen leben noch 7 in der Otoplanenzone der Kieler Bucht, 4 zeigen Submergenz, 5 weitere angenähert. Diese starke Submergenz der eulitoralischen Bewohner des Prallhangs konnte ja auch zu der Formulierung führen, daß eine ganze Gemeinschaft in der Nordsee einen Wohnraum mit vielfach anderen Umweltfaktoren inne hat als in der Beltsee. Die eulitoralischen Weichbodengebiete — also die Schlickwatten — die ja hauptsächlich von einer zersprengten *Macoma* Gemeinschaft besiedelt wird, zeigt in ihren dominierenden Hauptvertretern keine obere Submergenz, soweit sie in die Kieler Bucht vordringen, wohl aber eine beträchtliche basale Submergenz. Soweit sie nicht völlig in der Kieler Bucht fehlen, wie z. B. *Lanice conchilega*, *Heteromastus filiformis* leben sie noch in den Wattengebieten der Wendtorfer Bucht und an anderen Stellen des Eulitorals der Kieler Bucht. Ganz deutlich zeigen die Turbellarien des Sand- und Schlickwattes die viel geringere Submergenz dieses Lebensraumes. Es bleiben fast alle Arten des Wattenmeeres der Nordsee in der Kieler Bucht, in einem ähnlichen Bereich z. B. *Archimonotresis limophila*, *Promonotus schultzei*, *Monocelis fusca*, *Bresslauilla relicta*, *Pseudograffilla arenicola*, *Provortex balticus*, *P. affinis*, *Brinkmaniella macrostomoides*, *Promesostoma rostratum*, *Proxenetes flabellifer*, *P. westbladi*, *Pr.*

angustus, *Acrorhynchus robustus*, *Placorhynchus octaculeatus*, nur eine Art fehlt (Mitteilung Dr. P. Ax). Als submergent könnte lediglich der Polychaet *Scoploporus armiger* hier genannt werden, sowie einige lokal an einzelnen Stellen des Wattes nachgewiesene Arten, die allerdings kaum zur *Macoma*-Gemeinschaft gerechnet werden können. Hierher gehören besonders Bewohner lockeren Muddwatts von oft faulschlammartigen Charakter, wie er sich zwischen *Zostera*-, seltener *Fucus*-Beständen und zwischen Mytilussiedlungen ansammelt, wie z. B. *Capitella capitata*, *Colobranthus ciliatus*, *Ampharete grubei* und *Neomphitrite figulus* (vergl. Wohlenberg 1937). Hierher gehören ferner einige in der Beltsee im O₂-reicheren Weichboden häufige, aber im Nordsee-Eulitoral nur lokal auftretende Arten wie z. B. *Harmothoe sarsi* und *Pholoe minuta* (vergl. O. Linke 1939). Wieder reicher wird der Prozentsatz der oberen Submergenz in den Sandwatten, speziell der *Bathyporeia*-*Haustorius*-Gemeinschaft. Verglichen mit der *Macoma*-Gesellschaft im weiteren Sinne, wird sie in ihrer oberen Grenze insgesamt etwas tiefer verlagert in die Brandungsregionen, die nur seltener unbedeckt sind, also vor allem in die oft bewegten Feinsandgebiete an Sandbänken. Sie kann ihre „morphologische“ Lage, unterhalb der Otoplanenzone, Prallhang, beibehalten, liegt aber nach dem Wasserbedeckungsgrad entschieden in Regionen mit höherer dauernder Wasserbedeckung. Sie ist also insgesamt durch schwache Submergenz gekennzeichnet, obwohl einzelne Repräsentanten z. B. *Haustorius arenarius*, *Bathyporeia guilliamsoniana*, *B. pelagica*, *Protodrilus symbioticus*, mittlere Submergenz aufweisen.

Eine Sonderstellung nimmt das Felswatt, das allerdings zusammen mit dem eulitoraligen Algenphytal behandelt werden muß, ein. Zunächst ist der Prozentsatz der Arten, die noch bei Helgoland vorhanden sind, aber in der Kieler Bucht fehlen größer als in den anderen Biotopen. Dieser Unterschied wird noch viel markanter, wenn man die Besiedlung umfangreicher Felsgebiete z. B. den Gullmarfjord oder die englische Küste heranzieht. Für diese besonders starke Verringerung des Artenbestandes ist sicher die historische und verbreitungsoekologische Situation ein Teilfaktor, da im Vorfeld der Kieler Bucht und in der Nordsee Felsgebiete inselartig auftreten, so daß schon an ihnen nur ein Teil der existenzmöglichen Arten vorhanden ist. Der historische Faktor ist also für die Artenabnahme dieser Gebiete besonders groß. Hoch ist ferner der Anteil der oberen Submergenz, z. B. *Skeneopsis planorbis*, *Litorina obtusata*, *Metridium senile*, *Urticina felina*, *Dynamena pumila*, *Campanularia johnstoni*, *Styelopsis grossularia* u. a., hoch ist er auch für die Arten, die im Aufwuchs der Felsgebiete, vor allem in den Algenmassen der Grenze—Sublitoral—Eulitoral, (Laminarienzone, besonders die reiche Fauna der Rhizoiden) leben.

Die Tatsache, daß den Arten des Felsbodeneulitorals bei ihrer Ausbreitung in die felsarme Beltsee und das Wattenmeer sozusagen das angestammte Biotop verschwindet, bringt eine merkwürdige Zerstreung der indigenen Felsbewohner in diesen Regionen mit sich. Ein Teil kann noch auf kleinen Steinen, vor allem den erraticen Blöcken, Fuß fassen und selbst noch weniger als faustgroße Steine besiedeln. So leben in der Kieler Bucht *Urticina felina* (nicht *Metridium*), *Lepidochiton cinereus*, *Acmaea testudinalis*, und im Eulitoral noch *Balanus balanoides* sowie *Haliclystus octoradiatus* auf solchen Steinen. Die Mehrzahl der Arten geht aber auf Ersatzsubstrate über. Nur zum Teil können als solche die festeren Teile größerer Algen genannt werden, da für viele bereits im eulitoraligen und sublitoraligen Felsgebiet der Nordsee die konsistenteren Algen, vor allem die Rhizoide von *Laminaria* und *Fucus* als Haftsubstrat für viele sessile Tiere dienen. Es ist selbstverständlich, daß mit dem Übergewicht dieser Algen als Ansatzstelle auch der ökologische Schwerpunkt des Vorkommens vieler festsitzender Tiere auf die Algen verlagert wird. So sind die Tunicaten *Ciona intestinalis*, *Dendrodoa grossularia*, *Corella parallelogramma*, die Kalkschwämme der Kieler Bucht reine Phytalbewohner (Rotalgen und *Laminaria*), die Serpulidae sind es ganz überwiegend einschließlich *Pomatoceros*, nur lokal finden sie sich an größeren Steinen; von den Bryozoenarten der Kieler Bucht

meldet K. J. Bock 23 von Laminarien, 28 von Algen insgesamt und nur 10 von Steinen, die aber bis auf eine (*Flustra foliacea*) auch auf Algen vorkommen und dort viel höhere Häufigkeitsstufen erreichen. Es kann auf diesem Wege die Abänderung eines überwiegenden Felsbewohners zu einem reinen Phytalbewohner vollzogen werden wie es bei *Dendrodoa grossularia* und annähernd bei *Pomatoceros triquetus* der Fall ist.

Ein zweites Ersatzsubstrat für Felsbodenbewohner sind die Schalen lebender oder toter Mollusken, seltener die Panzer lebender Krebse. Diese Erscheinung des fakultativen Epizoismus ist allgemein bekannt, sie kann aber zu einer regionalen oekologischen Verschiebung des Habitats vieler Arten führen. Bekannt sind die Fucus-Siedlungen auf dem Weichboden des Wattenmeeres, die durch Verbindung mit Muscheln (*Mytilus*) entstehen, wie sie Nienburg so eindrucksvoll geschildert hat und die sich mit *Fucus serratus* auf den Weichböden der Kieler Bucht wiederholen. Bekannt ist auch die Tatsache, daß der primäre Felsbodenbewohner *Mytilus edulis* durch Benutzung von Muschelschalen als erstes Ansatzsubstrat auf Sand und Weichböden umfangreiche Massensiedlungen bilden. Auch auf diesem Wege kann es zu einem Wechsel des Habitat, also des „oekologischen Ortes“ einer Art kommen. In einem Restteil des ehemaligen Kniephafens der Insel Amrum lebt das sonst auf verschiedenem Substrat wachsende Bryozoon *Alcyonidium polyomum* nur auf Schalen lebender *Litorina litorea*, *L. obtusa* und *Zippora membranacea*, die es völlig umhüllt; im Brackwasser siedelt der Polyp *Clava multicornis*, wie Stammer zuerst von der Rykmündung bei Greifswald berichtet, auf *Theodoxus fluviatilis*, er lebt in der Kieler Bucht auf verschiedenen Substraten in verschiedenen Biotopen: 1. an *Fucus vesiculosus* neben den Blasen entsprechend dem häufigen Vorkommen an Brauntangen (*Fucus*, *Ascophyllum*) in salzreichen Meeren. 2. An Pfählen als dichte Schicht oberhalb der Mytiluszone, vielfach noch auf *Mytilus* selbst. 3. an der Unterseite von Feuersteinen in Hohlräumen, in eulitoralem Geröll.

Insgesamt sind also Tierarten, die im eulitoralen Felsbodengebiet miteinander nur zonenweise mit verschiedenen Häufigkeitsmaxima auftreten, in der Beltsee über die verschiedensten Biotope zerstreut, *L. litorea* wird fast Ubiquist bis ins Sublitoral, *L. obtusa* submergiert in die sublitoralen Algenzonen, *L. saxatilis* (f. *tenebrosa*) lebt ebenso wie *Idotea viridis* in brackigen Strandtümpeln usw.

Die Erscheinung der Biotopverschiebung von der Nordsee zur Ostsee findet sich mehrfach auch bei Bewohnern feiner Sande, und zwar der Sande, die sich der Grenze Sand—Weichboden nähern. Brattström 1941 nennt den Übergang von *Echinocardium cordatum* von Sand auf Gytjtjeboden. Das gleiche gilt für *Pectinaria koreni*, die in der Kieler Bucht ihre größte Vorkommensdichte im „gelbgrauen Schlick“ besitzt, also in einem Sediment, das biologisch bereits zu den Weichböden zählt, und hineinreicht in echte Muddgebiete. Noch intensiver ist diese Verschiedenheit des Habitats von Sandböden zu Weichböden bei *Mya truncata* und *Buccinum undatum*, ihr folgt im Brackwasser auch *Mya arenaria*.

Zusammenfassend können wir die bisher gefundenen oekologischen Unterschiede oberer Submergenz folgendermaßen formulieren: Das echte Küstengrundwasser läßt im Bereich Nordsee—Kieler Bucht keine Submergenz erkennen, im Gebiet Kieler Bucht—östliche Ostsee bisher nur bei *Schizopera ornata*. Im Gegensatz dazu ist die Submergenz der „Mesopsammon“-Fauna des Prallhangs sehr hoch, es verlagert sich fast die ganze Gesellschaft vom Eulitoral ins Sublitoral. Ganz schwach ist wieder die Submergenz der eulitoralen Weichbodenfauna, also des Arenicola-Corophium-Nereis diversicolor-Wattes bzw. der Macoma-baltica-Gemeinschaft im Sinne Petersens. Die Fauna der Brandungssande, also die Tellina tenuis- bzw. die Bathyporeia-Haustorius-Gemeinschaft bleibt größtenteils „morphologisch“ am gleichen Ort, verlegt aber die obere Grenze etwas in länger überflutete Gebiete. Die Gemeinschaften des Felsbodens zeigen eine Aufsplitterung auf verschiedene Biotope, ihre Submergenz ist durchschnittlich stark.

4. Faktorenanalyse der Submergenz

Die für die Submergenz bestimmenden Faktoren lassen sich zunächst nur durch Vergleich zwischen Verhalten der Organismen und Veränderung bestimmter Umweltfaktoren ermitteln. Für die typische basale Submergenz, also die Verlagerung der unteren Tiefengrenze von Tieren besonders der *Macoma*-Gemeinschaft bleibt als vorläufige einzige Annahme der Konkurrenzfaktor. Er nimmt mit der Artenabnahme bei Verminderung des Salzgehaltes gleichfalls ab und der nachlassende Druck infolge Verminderung der Feinde und Konkurrenten ermöglicht es diesen euryhalinen Formen, in salzreichen Gebieten nur im Eulitoral, im Brackwasser aber auch in weiten Gebieten des Sublitorals zu existieren. Für die obere Submergenz bietet sich als naheliegender Faktor der Salzgehalt an; Beltsee und Ostsee sind stark geschichtete Meere mit meist salzarmer Oberflächenschicht und salzreicherer Tiefenschicht. Alle erreichbaren Daten bestätigen die allgemein geteilte Auffassung, daß die Submergenz zum großen Teil auf der Tatsache beruht, daß viele Tiere nicht mehr in der salzarmen Oberflächenschicht und nur noch in der salzreicheren Tiefenschicht existieren können. Aus diesem Grunde wurde auch der Name Brackwasser-Submergenz gewählt. Aber nicht alle Erscheinungen sind so erklärbar. Die Bewohner der bewegten Feinsande der eulitoralen *Bathyporeia*-*Haustorius* bzw. der *Tellina tenuis*-Gemeinschaft z. B. *Bathyporeia pilosa*, *Eurydice pulchra*, *Pseudocuma longicorne*, *Thompsonula hyaenae*, *Turbanella cornuta*, zeigen vielfach nur eine geringfügige Submergenz. Für dieses schaltet der Salzgehalt als Erklärung aus, da mehrere der Arten ohne weitere Submergenz diese Zone von der Kieler Bucht bis in die östliche Ostsee bewohnen. Dagegen dürfte die andersartige Überflutung des Eulitorals in Nord- und Ostsee für diese schwache Submergenz entscheidend sein. Überflutung und Trockenlage wechselt im Gezeitenbereich der Nordsee regelmäßig, in der Ostsee unregelmäßig. Selbst bei gleicher durchschnittlicher Überflutungsdauer wirkt aber der unregelmäßige Wechsel stärker lebensbehindernd als der regelmäßige und wird so bei gleicher Quantität der Umweltfaktoren lediglich durch andere zeitliche Verteilung zu einem *Pejus*-Gebiet. Es ist ja allgemein bekannt, daß gleiche durchschnittliche Niederschlagsmengen bei verschiedener zeitlicher Verteilung ganz verschiedene Wirkung auf die Vegetation haben, auch hier wirkt Unregelmäßigkeit im Sinne der Verschlechterung der Existenzbedingungen. Bei dieser Annahme ist es verständlich, daß die Arten des Feinsandes — also die *Bathyporeia*-Gemeinschaft — sich etwas stärker aus dem Eulitoral zurückziehen als die *Macoma*- bzw. *Nereis*-, *Corophium*gebiete, da diese in viel stärker wasserhaltenden Böden leben und so im Boden Zeiten der Trockenlage besser überdauern als die Bewohner der reinen Sande.

Es wäre interessant zu überprüfen, ob sich die ins Eulitoral vordringenden terrestrischen Arten in der Beltsee und Ostsee in entsprechender Weise aus dem Eulitoral zurückziehen. In diesem Sinne spricht die Tatsache, daß in den Gezeitenmeeren die Landmilben bis in die Region der Brauntange vordringen und z. T. sogar bevorzugen (*Cyrtidrolaelaps hirtus*, *Halolaelaps grabiusculus* u. a. nach Halbert 1920), in der Belt- und Ostsee aber in der *Fucus*-Zone fehlen.

Aber auch der Einsatz dieses zweiten Faktors läßt noch manche Erscheinungen der Submergenz ungeklärt. In nicht wenigen Fällen zeigen Tiere innerhalb der Belt- und Ostsee keine Submergenz und bewohnen hier sogar bevorzugt brackige Gebiete. In der Nordsee erscheinen sie — meist nur sporadisch — im oberen Eulitoral, in der obersten noch von Meerestieren besiedelten Zone. Hierher gehören besonders Vertreter der *Cyprideis litoralis* — *Manayunkia aestuarina*-Gemeinschaft. Viele dieser Arten sind echte Brackwasserorganismen. In der Nordsee fand ich von ihnen im oberen Weichboden-Eulitoral der Insel Amrum (Ostküste nördlich von Norddorf) *Cyprideis litoralis*, *Manayunkia aestuarina*, *Cytheroïs fisheri*, *Protohydra leuckarti* später noch *Leptocythere castanea* und *Loxoconcha elliptica*. Unter der Makrofauna wäre hier *Idotea viridis* zu nennen, ein typischer

Bewohner von Brackseen, der aber auch im oberen Eulitoral der Helgoländer Felsküste lebt (det. Schellenberg). Nur bedingt ist hier *Litorina saxatilis* anzureihen, die zwar auch Bewohner von Brackseen ist und zugleich in der obersten Gezeitenzone lebt, in beiden Gebieten jedoch in verschiedenen Rassen. Zu diesem Typ gehört auch das Vorkommen des in der Ostsee bis nach Finnland verbreiteten Polychaeten *Harmothoe sarsi*. In der Belt- und Ostsee gehört er durchaus dem Sublitoral an, in der Nordsee fand Meunier (1930) zuerst einzelne Tiere im Pelagial, bis Lincke 1939 ihn im Watt des Jadebusens stellenweise in einer Wohndichte von 12/qm feststellte. In allen diesen Fällen könnte man eher von einer Emergenz von Brackwassertieren in das Eulitoral mariner Gebiete sprechen. Rein äußerlich gleicht diese natürlich der bisher behandelten Submergenz da — wenn man von den marinen Gebieten ausgeht — eine Tiefenverlagerung der oberen Vorkommensgrenze eintritt. Diese äußere Gleichheit besteht aber nur im Vergleichsbereich Meer—Brackwasser bzw. Nordsee—Beltsee, innerhalb des Brackwasserbereichs fehlt den Brackwassertieren natürlich eine weitere Submergenz, während sie bei marinen Tieren fort dauert. Für diesen Typ der Emergenz der Brackwassertiere sind aber selbst wieder zwei Wege einer Erklärung gegeben. Die eine ergibt sich aus der Tatsache, daß im oberen Eulitoral der flachen Gezeitenzone durch Regen und Süßwassereinstrom salzärmere Gebiete entstehen, die Brackwasserorganismen nur hier eine Existenzmöglichkeit geben. Daß dieser Gedankengang für manche Organismen die richtige Erklärung gibt, wird durch ein ähnliches lokales Auftreten von euryhalinen Süßwasserorganismen im gleichen Gebiet demonstriert. Die bekannte Süßwasser-Cladocere *Chydorus sphaericus* wurde z. B. in einer Population im oberen Watt westlich Hooge zwischen *Zostera nana* angetroffen. Daß diese Erklärung dieser Emergenz durch die speziellen Salzgehaltsverhältnisse nicht für alle Arten zutrifft, zeigt *Cyprideis littoralis*. Dieser Ostracode ist im Salzgebiet von 6 bis über 60‰ anzutreffen, also auch in hochsalzigen Gewässern durchaus lebensfähig. Hier können wir vorläufig nur die biotischen Faktoren als Erklärung einsetzen, also die Konkurrenz. Die Ausbreitung mariner Tiere ins Brackwasser trifft auf einen artenarmen und daher konkurrenzärmeren Lebensraum, der vielen Organismen aus diesem Grunde eine Biotoperweiterung ermöglicht. Umgekehrt müssen konkurrenzschwache Organismen beim Vordringen in artenreichere und daher konkurrenzreichere Gebiete sich auf die artenarmen Extrembiotope dieses Gebietes beschränken. Das Vorkommen solcher Brackwasserorganismen im Eulitoral der Gezeiten hat also den gleichen doppelten Grund wie das Vorkommen der „Halophyten“ am Meeresstrand; die einen sind an den Salzgehalt gebunden (echte Halophyten), die anderen existieren hier, weil sie durch Konkurrenz von den anderen Biotopen ferngehalten werden.

Ein weiterer Faktor wäre in Betracht zu ziehen, wenn sich die Fälle einer Submergenz im Raume ostpreußische Küste bzw. Frischer Nehrung und Frisches Haff einerseits und Finnland (Tvaerminne) andererseits bestätigen sollten z. B. bei *Baltoplana magna*, *Balanus improvisus*. Der Salzgehalt käme hier nicht in Betracht, wohl aber die Temperatur, die eine stärkere Vereisung der eulitoralischen Gebiete mit all ihren Folgeerscheinungen bewirkt.

Eine Faktorenanalyse auf vergleichendem Wege, bedarf — eben weil ein äußerlich einheitliches oekologisches Phänomen durch verschiedene Faktoren bedingt sein kann — möglichst der Ergänzung durch autökologische Untersuchungen, die erst gestatten werden, die Faktoren, die die Submergenz bedingen, für die einzelnen Arten exakt zu ermitteln.

5. Die Umkomposition der Assoziationen

Eine Übersicht über die Veränderungen der Gemeinschaften oder allgemeiner: der oekologischen Einheiten im Bereich der Nord- und Ostsee ergibt folgende Erscheinungen:

Beziehung zwischen Einzelart und Milieu. Die Einzelart kann den in der Nordsee eingenommenen Milieubezirk erweitern, sie kann das Schwergewicht ihrer Existenz auf einen anderen Milieubereich verlagern: Sandboden—Weichboden (Gyttja), Eulitoral—Sublitoral, sie kann aber auch einen Biotopwechsel vollziehen: vom Felsbodentier zum Phytalbewohner oder Epizoon, vom Felsbewohner zum Bracktümpelbewohner, sie kann auch eine Biotopaufspaltung zeigen wie z. B. *Nematoplana coelogyneporoides* und *Clava multicornis*.

Beziehung zwischen Einzelart und Assoziation. Eine Assoziation besteht in der statistisch nachweisbaren Koexistenz verschiedener Arten. Die statistisch berechenbare Korrelation des Zusammenvorkommens reicht von der völligen Bindung einer Art an eine andere (vorwiegend bei Monophagen und Parasiten) über den Null-Wert bis zur Ausschließung einer Art durch eine andere vom gleichen Lebensraum. Eine Gruppe korrelativ auftretender Arten bezeichnet man als Assoziation, sie bezieht sich aber in praxi stets nur auf einen Teil des Artenbestandes, der als „treu“ bezeichnet wird. Dieser Korrelationswert ist aber im Gebiet Nordsee—Ostsee keine konstante Größe, die überall für die Koexistenz zweier Arten gilt. *Litorina saxatilis* und *Balanus balanoides* treten im Felsgebiet der Nordsee eng korreliert auf, in der Beltsee durchaus getrennt. Dasselbe ist bei *Pseudocuma longicornis*-*Tanaissus lilljeborgi* u. a. der Fall. Wie stark ein Wechsel der Arten sein kann, beweist eine Verfolgung der Besiedlung eines gleichen Substrates von der Nordsee zur Ostsee. Die Besiedlung von *Fucus vesiculosus* z. B. verändert sich graduell und zeigt beim Vergleich Nordsee—östliche Ostsee nur einen Bruchteil identischer Arten.

Beziehungen zwischen Assoziation und Milieu. Jede Assoziation erscheint an eine Auswahl abiotischer Umweltfaktoren gebunden. Infolgedessen kann sich ihr Vorkommen in bezug auf einzelne Faktoren verändern, die nicht zu den grenzsetzenden Faktoren gehören. So finden wir eine Verlagerung der Hauptmasse der Halammohydra-Coenose vom Eulitoral ins Sublitoral. Wirkt die Faktorenveränderung nur für einen Teil der Arten grenzsetzend, so verarmt die Assoziation oder es kommt zu einer Aufspaltung in verschieden biotopmäßig getrennte Assoziationen. Das geschieht z. B. mit der Felsboden-Assoziation des Eulitorals, das geschieht auch mit der *Macoma baltica* Assoziation beim Vordringen ins Eulitoral des Wattmeers (Mitteilung Wohlenberg, Thorson). Auf Grund dieser Erscheinungen können die Veränderungen unter folgendem Gesichtspunkt betrachtet werden. Das Ausgangsgebiet — die Nordsee — ist ein artenreiches Gebiet, deren abiotische Faktoren innerhalb der Einzelbiotope nicht dem Existenzminimum vieler Arten naheliegen. Infolgedessen wirkt das gegenseitige Zueinanderpassen der Arten mit all seinen biotischen Faktoren entscheidend für die Koexistenz der zusammenlebenden Arten. Mit dem Übergang zur Ostsee (und auch zum Wattenmeer) geraten nun abiotische Faktoren in den Bereich des Existenzminimums vieler Arten und überschreiten es schließlich. Im vorliegenden Falle ist es der Salzgehalt, er schaltet zunehmend die stenohalinen Meerestiere aus. In der Belt- und Ostsee tritt aber der Salzgehalt geschichtet auf; infolgedessen ist für viele Arten das Minimum zwar in den oberen, nicht aber in den tieferen Schichten überschritten. Die salzgehaltsempfindlichen können also nur in den tieferen Regionen existieren. Da das ertragbare Salzgehaltsminimum bei den Arten einer Nordseeassoziation ganz verschieden liegt und verschieden liegen kann, erfolgt eine Zerstreung der oberen Grenze dieser Arten, je nach ihrer Salzverminderungstoleranz. Die Euryhalinen können im Eulitoral bleiben, die Stenohalinen verlagern ihre Existenz zunehmend ins Sublitoral. Mit der zunehmenden Verarmung an Arten sinkt aber die begrenzende Wirkung biotischer Arten. Über allgemeine Vermutungen hinaus haben neuere Untersuchungen von Thorson 1953 gezeigt, wie schon die Einschaltung von Hungerperioden d. h. das Aufhören der Nahrungsaufnahmen in der Fortpflanzungsperiode von Schlangensteinern anderen Arten

das Eindringen in einen Lebensraum gestattet, so daß sie neben dem Schlangensterne in der gleichen Assoziation existieren können, was ohne die Hungerperiode nicht möglich wäre. Das Ausfallen einer Art kann also auf die verschiedenste Weise anderen Arten Existenzmöglichkeiten in einem Biotop eröffnen, von dem sie vorher ausgeschlossen waren. Das hat nun zur Folge, daß alle Arten der Stammesassoziation nunmehr mit anderen vergesellschaftet auftreten, die vorher ihrer Gemeinschaft fremd waren. Auf diesem Weg kommt es zu den tiefgreifenden Abweichungen der Belt- und Ostsee-Vergesellschaftung gegenüber der Nordsee. Diese Tatsache wirkt erstaunlich, seit wir wissen, daß gleichartige Biotope in den verschiedensten Meeren von relativ ähnlichen Assoziationen besiedelt werden (Thorson 1952). Hier liegen aber überall Gebiete ohne extreme abiotische Faktoren vor. Sobald diese entscheidend werden, setzen Umkompositionen ein, wie ich sie oben angeführt habe.

Zusammenfassung

1. Eine Tiefenverlagerung der oberen Vorkommensgrenze von der Nordsee zur Ostsee kommt in den meisten Tiergruppen, stets aber nur bei einem Teil der Arten vor. Sie fehlt den Oligochaeten, Rotatorien und anscheinend auch den Halacariden, also den vom Süßwasser und Land ins Meer vorgedrungenen Tiergruppen.
2. Diese Tiefenverlagerung (Brackwassersubmergenz) ist in den einzelnen Lebensräumen sehr verschieden. Stark ist sie bei den Bewohnern des Prallhanges, der in der Nordsee von der Halammohydra-Coenose bewohnt wird. Schwach ist sie bei den Gemeinschaften der eulitoralischen Weichböden (Feinsand- und Schlickwatten). Die eulitorale Felsbodenfauna erfährt eine Zerspaltung auf verschiedenen Habitats und Gemeinschaften.
3. Der Salzgehalt ist der Hauptfaktor für die Brackwassersubmergenz. Es kommt aber auch eine Emergenz von Brackwasserorganismen von der Ostsee zur Nordsee vor.
4. In der Belt- und Ostsee findet eine weitgehende Umkomposition der Tierassoziationen statt.

Literaturverzeichnis

- Ax, P. (1951): Die Turbellarien des Eulitorals in der Kieler Bucht. Zool. Jahrb. Syst. 80. — Ax, P. (1954): *Thalassochaetus palpifoliaceus*, ein mariner Verwandter von *Troglochaetus beranecki*. Zool. Anz. Bd. 153. — Banse, K. u. Lefevre, S. (1954): Funde von *Branchiostoma lanceolatum* in der Kieler Bucht. Kieler Meeresforsch. X, 1. — Björck, W. (1915): Crustacea Malacostraca och Pantopoda. Biol.-faunist. Undersökn. över Öresund 2. Lunds Univ. Arsskr. N. F. Afd. 2. Bd. 11. — Bock, K. J. (1950): Über die Bryozoen und Kamptozoen der Kieler Bucht. — Kieler Meeresforsch. VII, 2. — Brattström, H. (1941): Undersökningas över Öresund XXVII. Studien über die Echinodermen. Lund. — Buchholz, H. u. Schütz, L. (1953): Zur Kenntnis der im Litoral der Kieler Förde vorkommenden Seepocken. Kieler Meeresforsch. IX, 2. — Dahl, E. (1948): On the smaller Arthropoda of marine Algae. Undersökningas över Öresund XXXV. — Gerlach, S. A. (1953): Die biocoenotische Gliederung der Nematodenfauna an den deutschen Küsten. Zeitschr. Morph. Oekol. 41. — Ford, E. (1923): Animal communities of the level sea-bottom in the waters adjacent to Plymouth. Journ. Marine Biol. Assoc. Plymouth. 13. — Hagen, G. (1951): Vergleichend ökologische und systematische Untersuchungen der eulitoralischen Oligochaetenfauna in Süßwasser-Brackwasser- und Meeresgebieten Schleswig-Holsteins. Dissertation Kiel (unpubliziert). — Halbert, J. N. (1920): The Acarina of the Seashore. Proc. Roy. Irisjh. Ac. Dublin. 25. — Jaeckel, jun. S. (1952a): Zur Oekologie der Molluskenfauna in der westlichen Ostsee. Schrift. Naturw. Verein Schleswig-Holstein. XXXVI. — Jaeckel, jun. S. (1952b): Zur Verbreitung und Lebensweise der Opisthobranchier in der Nordsee. Kieler Meeresforsch. VIII, 2. — Karling, T. G. (1954): Über einige Kleintiere des Meeressandes des Nordsee-Ostsee-Gebietes. Arkiv f. Zoologi, ser. 2. Bd. 7. — Krüger, K. und Meyer, P. F. (1938): Biologische Untersuchungen in der Wismarischen Bucht. Zeitschr. f. Fischerei. XXXV. — Kylin, H. (1907): Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Upsala. — Lang, K. (1948): Monographie der Harpacticiden. Lund. — Linke, O. (1939): Die Biota des Jadebusenwattes. Helgoländer Wissensch. Meeresunters. Bd. 1. Heft 3. — Lönnberg, E. (1898):

Undersökningar rörande Öresunds djurlif. Medd. Kgl. Landtbruksstyr. Nr. 43. — Meunier, K. (1930): Zur Verbreitung, Formbildung und Oekologie von *Harmothoe sarsi*. Wissensch. Meeresunters. Helgoland. — Möbius, K. (1865): Die Fauna der Kieler Bucht. Bd. 1. — Mulicki, Z. (1938): Note on the quantitative distribution of the bottomfauna near the Polish Coast of the Baltic. Bull. Stat. Marit. Hel. 2. (1954): Quantitative Investigations on the biological bottom productivity of the South Baltic. — Rep. Sea Fish. Inst. Gdynia 7. — Nienburg, W. (1925): Eine eigenartige Lebensgemeinschaft zwischen *Fucus* und *Mytilus*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 43. — Noodt, W. (1953): Zur Oekologie der Harpacticoida des Eulitorals der deutschen Meeresküste und der angrenzenden Brackgewässer. Dissertation Kiel (unpubliziert). — Noodt, W. u. Purasjoki, K. J. (1953): *Schizopera ornata* n. sp., ein neuer Copepode aus Brackwasserbiotopen der deutschen und finnischen Ostseeküste. Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol. 13. — Petersen, C. G. (1924): A brief survey of animal communities in Danish waters. Amer. Journ. Sci. 7. (Zusammenfassung der früheren umfangreichen Arbeiten.) — Purasjoki, K. (1948): *Pygospio elegans* Claparède (Polychaeta) belongs to our fauna. Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo I. — Remane, A. (1933): Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. Wissenschaftl. Meeresunters. Kiel 21. — Remane, A. (1940): Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In: Grimpe: Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. I, Leipzig. — Sarnighausen, G. (1955): Die Besiedlung der Fucuszone. Dissertation Kiel (unpubliziert). — Segerstrate, S. (1928): Quantitative Studien über den Tierbestand der Fucus-Vegetation in den Schären von Pelling. Comment. Biol. Soc. Sci. Fenn. 3. 2. — Segerstrate, S. (1933): Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern I. II. 1. c. 4, 8 und 9. — Seifert, R. (1938): Die Bodenfauna des Greifswalder Boddens. Zeitschr. Morph. Oekol. 34. — Stammer, H. J. (1928): Die Fauna der Ryckmündung, eine Brackwasserstudie. Zeitschr. Morph. Oekol. 11. — Thienemann, A. (1915): Zur Kenntnis der Salzwasser-Chironomiden. Arch. f. Hydrobiol. Suppl. Bd. 2. — Thorson, G. (1952): Zur jetzigen Lage der marinen Bodentier-Ökologie. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1951. Wilhelmshaven. (1953): Larval settlement and its influence upon the composition of marine level bottom communities. XIV. Internat. Congr. of Zoology. Copenhagen. — Wohlenberg, E. (1937): Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 1.