

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.

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie (Laboratorium Strenzke),
Wilhelmshaven¹⁾ und der Station Marin d'Endoume, Marseille²⁾)

Die terrestrische Kleinarthropodenfauna in den *Tenarea*-Trottoirs des Westmediterranen Litorals

Von Reinhart SCHUSTER
(Zoologisches Institut, Universität Graz)

1. Einleitung

In der Gezeitenzone mancher Felsküsten des Mittelmeeres bildet *Tenarea tortuosa* (ESPER) Lemoine, u. a. synonym *Lithophyllum tortuosum* ESPER und *L. cristatum* MENEGH, eine Rotalge aus der Familie Corallinaceae, einen kalkigen Aufwuchs verschiedener Stärke. Häufig ist dieser Aufwuchs als mächtige, manchmal über einen Meter breite, vom Felsen abstehende und auf längere Strecken hin durchlaufende Kalkbank ausgebildet, für die sich in der marin-biologischen Literatur bereits der treffende Ausdruck „Trottoir“ eingebürgert hat (DELAMARE et BOUGIS 1951, PERES et PICARD 1955, u. a.). In diesem sehr porösen und hohlraumreichen Kalkaufwuchs, der vom Meerwasser stark durchspült und bei stärkerem Wellengang rhythmisch vollständig unter Wasser gesetzt wird, lebt eine artenarme, aber überraschend individuenreiche charakteristische terrestrische Kleinarthropodenfauna, wie ich bereits bei meinen ersten vorläufigen Trottoir-Untersuchungen an der französischen Ostpyrenäenküste, der Côte des Albères, feststellte (SCHUSTER 1956). Im Spätsommer 1956 konnte ich die Untersuchungen an der Küste der Provence in größerem Umfange vergleichend fortsetzen. Die vorliegende Arbeit gibt, basierend auf den bisherigen Untersuchungsergebnissen, eine zusammenfassende Darstellung über die Ökologie der terrestrischen Kleinarthropodenfauna in den westmediterranen Trottoirs. Die Untersuchungen sollen vergleichend fortgesetzt werden.

Herrn Prof. J. M. PERES, Direktor der Station Marin d'Endoume, möchte ich hiermit für die großzügige Förderung meiner Untersuchungen bestens danken. Ebenso gilt mein aufrichtiger Dank Herrn Dr. K. STRENZKE, Wilhelmshaven, für die vielseitige Unterstützung meiner Arbeit an seinem Laboratorium.

2) Das Untersuchungsgebiet

a) Charakterisierung des Trottoirs

Das *Tenarea*-Trottoir ist, da es zwischen Meer und Festland einen schmalen Grenzstreifen bildet, stark dem Einfluß des Meerwassers unterworfen. Diese für Terricolitiere sehr exponierte Lage des Trottoirs macht es verständlich, daß sich die bisherigen Untersuchungen vorwiegend mit der marinen Faunenbesiedlung des Trottoirs befassen.

FELDMANN (1938) hat das *Tenarea*-Trottoir in seine algensoziologischen Untersuchungen einbezogen. Er stellte fest, daß noch andere Kalkalgen — z. B. *Lithophyllum* — im Trottoir vorkommen, jedoch in so geringer Menge, daß sie für den Aufbau des Trottoirs keine wesentliche Bedeutung haben. DELAMARE et BOUGIS (1951) beschäftigten sich vorwiegend mit der tierischen Besiedlung des Trottoirs; ihre Untersuchungen dienten in erster Linie einer Bestandaufnahme der marinen Trottoir-Fauna, obgleich sie auch

¹⁾ Forschungsstipendium des Deutschen Akademischen Austauschdienstes, Bonn.

²⁾ Ermöglicht aus den Mitteln des österreichischen „Theodor-Körner-Stiftungsfonds zur Unterstützung von Wissenschaft und Kunst 1956“, durch ein vom Institut Français de Vienne vermitteltes kurzfristiges französisches Stipendium und durch eine Subvention seitens der Station Marin d'Endoume.

die nebenbei gefundenen Tiere terrestrischer Herkunft anführen. Die beiden Autoren fanden eine außerordentlich reichhaltige marine Fauna, was auf die starke Durchspülung des Trottoirs zurückzuführen ist; das Trottoir ist viel stärker vom marinen als vom terrestrischen Milieu her beeinflußt. In den letzten Jahren hat man sich besonders an der Station Marin d'Endoume mit den marin-ökologischen Verhältnissen der mediterranen *Tenarea*-Trottoirs beschäftigt; das Hauptgewicht dieser Untersuchungen liegt dabei auf der Morphologie, Entwicklung und Dynamik des Trottoirs (u. a. PERES et PICARD 1952 und 1955, HUVE 1954, PICARD 1954).

Tenarea tortuosa ist eine für die Gezeitenzone — nach der Litoralaufgliederung von PERES et PICARD (1955) für das „Mésolittoral inferieur“ — typische Kalkalge, die sich besonders an Stellen mit bewegtem Wasser gut entwickelt (vergl. Fotos). Das Mittelwasser bedeckt gerade noch den unteren Rand eines gut entwickelten Trottoirs; im gezeitenarmen westmediterranen Litoral entspricht dies zugleich dem normalen Meeresspiegel. Von unten her wird das Trottoir meist durch einen massiven, dem Fels ansitzenden Kalksockel gestützt („raccord coralligène“ in PERES et PICARD 1952). Die einzelnen Entwicklungsstadien eines Trottoirs führen über anfangs kleine halbkugelige Kalkkissen zu bereits größeren, zusammenhängenden und längs des Wasserspiegels am Felsen durchlaufenden Kalkstreifen und weiter bis zum gut entwickelten Trottoir, das durchschnittlich 50 bis 60 cm breit und 20 bis 50 cm dick ist. Das mächtigste westmediterrane Trottoir findet sich in einer Bucht von Grand Langoustier auf der Insel Porquerolles; es ist rund 2 m breit und an den frei abstehenden Randpartien durchschnittlich 25 bis 40 cm dick.

Die Oberfläche des Trottoirs ist unregelmäßig buckelig und durch die senkrecht aufstehenden, in Windungen verlaufenden Kalklamellen zusätzlich fein gefurcht. Die Lamellenzwischenräume setzen sich größtenteils nach innen zu in ein äußerst hohlraumreiches Poren- und Lakunensystem fort, das durch die verkalkten Reste der bereits abgestorbenen *Tenarea* gebildet wird. In dieser, meist einige cm dicken, hohlraumreichen peripheren Schicht des Trottoirs konzentriert sich die terrestrische Kleinarthropodenfauna. Weiter nach innen zu wird das Hohlraumssystem rasch verkleinert, da die Poren und Kanäle mit Sedimenten allmählich verstopft werden. Der innere Kern und damit größte Teil eines gut entwickelten Trottoirs besteht aus einer zementartig-harten, kompakten Masse, die infolge ihrer Armut an Hohlräumen für eine tierische Besiedlung nur noch in geringem Grade geeignet ist (Abb. 6). Nähere Einzelheiten über die Morphologie des Trottoirs finden sich in PERES et PICARD (1952).

b) Probenentnahme

Tenarea-Trottoirs finden sich an vielen Stellen des Felslitorals der Provence. Die der vorliegenden Untersuchung zugrundeliegenden Proben wurden an folgenden Küstenabschnitten entnommen:

- I. Insel Porquerolles, Iles d'Hyères; Schiefergestein; insgesamt 7 Proben von 3 verschiedenen Stellen am Grand Langoustier: a) westlichste Landspitze, Trottoir gut entwickelt, Probe M 25; b) Riesentrottoir (2 m breit) in einer südwestlichen Bucht, M 26—M 30; c) 50 m davon südöstlich, schwacher, flächig entwickelter Aufwuchs, z. T. bloß als getrennte Kalkkissen, M 31.
- II. Insel Riou, südöstlich von Cap Croisette, bei Marseille; Kalk; 6 Proben an 3 Stellen; sehr gut entwickeltes Trottoir (teilweise über 1 m breit) an den Steilwänden der Nordküste, M 10—M 12; M 13 und M 14 ungefähr 30 m östlich; M 15 weitere 12 m östlich.
- III. Zwischen Cap Croisette und Cal. de Callegongue; Kalk; 5 Proben von 5 Stellen auf einem Küstenstreifen von rund 80 m; mittelmäßiges Trottoir, M 1—M 5.
- IV. Ostseite der Bucht von Marseille, zwischen Mt. Rose (einschließlich) und Les Gaudes; Kalk; 7 Proben von 6 Stellen; Probestellen teilweise mehrere 100 m voneinander entfernt; mäßig (M 6—M 9) bis gut (Mt. Rose M 32, M 33, M 36) entwickeltes Trottoir.
- V. Insel Jarre, zwischen Cap Croisette und Riou; Kalk; mittelmäßig entwickeltes Trottoir an der NO-Küste; M 16, M 17, ungefähr 15 m voneinander entfernt.

VI. Westliche Landzunge der Hafencüste von Carro, westlich von Marseille; Kalk; dieses Trottoir ist auf weite Strecken hin völlig isoliert und auf eine kurze Strecke dieses flachen Felsküstenbereiches beschränkt. 7 Proben von 3 verschiedenen Stellen; mäßig bis mittelmäßig entwickelt, M 18—M 20, M 24; dünner, flächiger Aufwuchs M 21—M 23.

3. Methodik

Die Aufsammlungen erfolgten im September 1956 und in gleicher Weise, wie bei den vorjährigen Untersuchungen an der Côte des Albères. Vorwiegend wurden die äußeren, hohlraumreichen Schichten des Trottoirs abgebrochen oder abgeklopft und in Plastiksäckchen transportiert. Das in den größeren Hohlräumen angesammelte Wasser ließ ich ausrinnen, so daß im wesentlichen nur mehr das kapillar gebundene zurückblieb. Anschließend wurden die Proben gewogen (s. Frischgewicht in Tabelle 1) und in Berlese-Trichter, wie sie in der Bodenzologie allgemein üblich sind, eingehängt. Die Einhängungsdauer war je nach Feuchtigkeitsgehalt des Materials verschieden (72 bis 88 Stunden). Die Netzmaschenweite wurde mit 3 mm so groß gewählt, daß auch die Spinne *Desidiopsis*, die größte Spezies der Terricolfauna durchkriechen konnte. Die vollständig ausgetrockneten Proben — als Kriterium wurde die versuchsweise ermittelte Zeit von mindestens 3 Stunden betrachtet, in der kein Tier mehr durchfiel — wurden zu Vergleichszwecken nochmals gewogen. Alle in der vorliegenden Arbeit gemachten quantitativen Aussagen beruhen auf direkter individuenmäßiger Auszählung der Proben.

Die Aufsammlungen an der Côte des Albères (SCHUSTER 1956) wurden Ende August/Anfang September 1955 durchgeführt und bieten daher eine gute Vergleichsmöglichkeit mit den diesjährigen Untersuchungsergebnissen.

4. Ökologischer Teil

Die vorhergegangene Beschreibung des Trottoirs zeigt, daß es sich um einen stark vom Meerwasser beeinflussten Lebensraum handelt; dadurch entstehen für terricole Tiere extreme Lebensbedingungen. Bei den ersten orientierenden Untersuchungen an der Côte des Albères fand sich in den Trottoirs eine artenarme, jedoch individuenreiche terrestrische Kleinarthropodenfauna (SCHUSTER 1956). Die Artenarmut bei gleichzeitigem Individuenreichtum kennzeichnet das Trottoir auch biozönotisch als extremen Lebensraum. Die für das felsige Eulitoral überraschend individuenreiche Besiedlung durch terrestrische Kleinarthropoden ist ohne Zweifel darauf zurückzuführen, daß es sich um ein hohlraumreiches Substrat handelt, wodurch für entsprechend salzwasserresistente Arten trotz der extremen Lage des Trottoirs eine günstige Besiedlungsmöglichkeit gegeben ist.

a. Die Zusammensetzung der Terricolfauna

Die in den Provence-Trottoirs gefundene Kleinarthropodenfauna umfaßt die in der folgenden Liste angegebenen Arten, wobei die Dipteren-Larven¹⁾, infolge der herrschenden Bestimmungsschwierigkeiten nicht vollständig artmäßig erfaßt werden konnten. Eine eingehende Besprechung aller gefundenen Arten erfolgt im systematischen Teil.

¹⁾ Die Dipterenlarven wurden trotz ihrer aquatischen Lebensweise in die Untersuchungen miteinbezogen, da sie sich auch in die terrestrische Biozönose gut eingliedern lassen.

Legenden zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 20)

Abb. 1. Abgebrochenes Trottoir-Stück, schräg von innen gesehen; gut entwickeltes Hohlraum-system. Links die senkrecht abstehenden Kalklamellen der äußersten Schicht in Seitenansicht. Weißer Strich = 1 cm.

Abb. 2. Gut entwickeltes Trottoir am Cap l'Abeille, Côte des Albères. Durchschnittsbreite 45 cm.

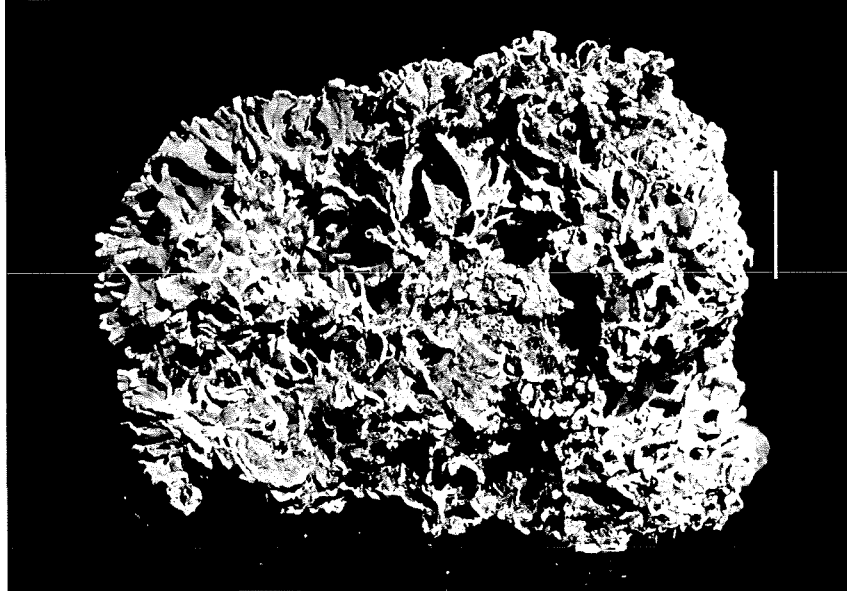


Abb. 1

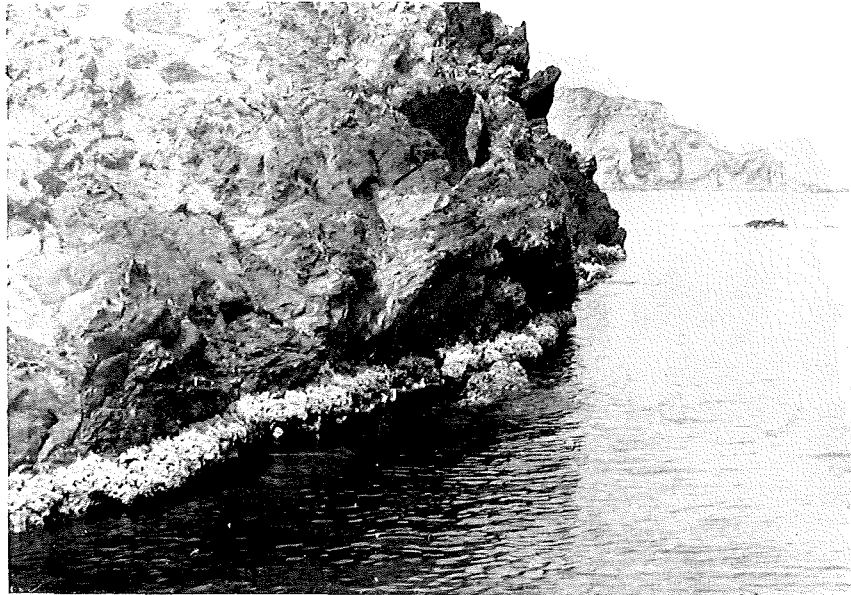


Abb. 2



Abb. 3



Abb. 4

<i>Acari:</i>	* <i>Hydrogamasus giardi</i> (BERL. et TROUËSS.)
	* <i>H. salinus</i> (LABOULB.)
	<i>Rhodacaropsis inexpectatus</i> WILLMANN
	<i>Urosternella</i> (<i>Neoseius</i> ?) <i>neptuni</i> SCHUSTER 1957
	* <i>Halotydeus hydrodromus albolineatus</i> HALBERT
	<i>Rhagidia fragosa</i> SCHUSTER 1957
	* <i>Pachygnathus marinus</i> SCHUSTER 1957
	* <i>Nanorchestes amphibius</i> TOPS. et TROUËSS.
	* <i>N. pseudocollinus</i> SCHUSTER 1957
	* <i>Haloribatula tenareae</i> SCHUSTER 1957 a
<i>Aranea:</i>	* <i>Desidiopsis racovitzai</i> FAGE
<i>Pseudoscorpionidea:</i>	* <i>Pselaphochernes litoralis</i> BEIER
<i>Chilopoda:</i>	* <i>Hydroschendyla submarina</i> (GRUBE)
<i>Collembola:</i>	<i>Friesea cf. bodenheimeri</i> BÖRNER
	* <i>Axelsonia littoralis</i> (MONIEZ)
<i>Coleoptera:</i>	<i>Trogophloeus alutaceus</i> FAUV.
<i>Diptera-Larven:</i>	* Fam. <i>Dolichopodidae</i>
	* Fam. <i>Chironomidae</i>

In einigen Proben wurde *Lepidocyrtinus domesticus* (NIC.) — det. Dr. Delamare-Deboutteville, Banyuls — ein in Häusern lebender, gut springender Collembole vereinzelt gefunden. Ohne Zweifel ist er im Laboratorium in die Berlesetrichter gelangt. Ein Einzelexemplar einer juvenilen und daher unbestimmbaren *Entomobrya* sp. dürfte vermutlich auch auf diese Weise in die Probe gelangt sein. Außerdem traten noch vereinzelt andere, eindeutig im Labor eingeflogene Arten (Ipiden, Thysanopteren, div. Diptera) auf.

Die mit * gekennzeichneten Arten wurden auch in den Trottoirs der Côte des Albères festgestellt; bezüglich *Haloribatula tenareae*, *Nanorchestes pseudocollinus*, *Halotydeus hydrodromus albolineatus* und *Pachygnathus marinus* verweise ich auf die Ausführungen im systematischen Teil. Mit Ausnahme des seltenen Pseudoskorpions *Paraliochthonius singularis* (MENOZZI), kommen alle an der Côte des Albères gefundenen Arten auch in den Trottoirs der Provence vor. Wie aus der Gegenüberstellung hervorgeht, sind die Provence-Trottoirs als Gesamtheit betrachtet artenreicher; es kommen insgesamt 5 Arten — ohne Berücksichtigung der Dipteren — hinzu. Von diesen zusätzlichen Arten traten *Rhagidia fragosa* und der Staphylinide *Trogophloeus* nur in vereinzelt Exemplaren auf, während *Rhodacaropsis inexpectatus*, *Friesea cf. bodenheimeri* und ganz besonders *Urosternella* in größeren Mengen gefunden wurden. Die zuletzt genannte Art stellte sich als häufiger und regelmäßiger (mit noch ungeklärter Ausnahme in den Trottoirs IV) Bewohner der Provence-Trottoirs heraus, sodaß man *Urosternella* (*Neoseius*?) *neptuni* geradezu als Charakterart der provencionalen Trottoirs bezeichnen kann. Das Vorkommen (Provence), bzw. Fehlen (Albères) dieser Spezies ist der auffälligste Unterschied im Artenbestand der beiden Küstengebiete, die durch eine tenarelose Flachküste weit voneinander geschieden sind.

Vergleicht man die Faunenzusammensetzung der einzelnen Provence-Trottoirs, so ergeben sich zum Teil Unterschiede in qualitativer und auch quantitativer Hinsicht (Tab. 1). *Rhodacaropsis* kommt beispielsweise nur auf Riou häufig vor, während die

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Taf. 21)

Abb. 3. Teilansicht des Trottoirs. Zonenabgrenzung eingetragen; in Zone III eine Streichholzsachtel als Größenvergleich; unterster Strich = Normales Wasserniveau (phot. bei Dünungs-Tal).

Abb. 4. Großtrottoir auf Porquerolles. Starker Wogengang; phot. bei Wellen-Tal.

Tabelle 1

	Porquerolles (I)						Riou (II)						u. a. Croisette (III)					u. a. Mt. Rose (IV)						Jarre (V)						Carro (VI)					
	25	26	27	28	29	30	31	10	11	12	13	14	15	1	2	3	4	5	6	7	8	9	32	33	36	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
Probc: M —	950	800	950	800	800	510	800	950	950	950	950	950	1025	820	1230	840	1360	970	970	940	970	750	750	950	950	950	950	950	950	950	950	950	950		
Frischgewicht (g):	7	8	8	7	8	6	7	7	8	8	8	7	8	8	8	8	8	8	8	8	8	7	8	8	8	7	8	7	4	8	6	—	—	7	
<i>Hydrogamusus giardi</i>	—	3	5	—	4	4	—	—	6	5	3	3	5	5	4	2	3	3	—	—	—	—	—	—	1	2	3	4	2	5	—	—	—	1	
<i>Urosternella (Neoseius?) neptuni</i>	2	3	3	3	3	1	1	—	1	3	2	2	2	1	3	1	—	2	—	—	—	1	—	—	—	3	2	1	—	1	—	—	—	—	
<i>Pselaphochernes litoralis</i>	—	5	5	4	5	4	—	1	2	—	2	2	2	1	1	—	2	2	1	2	—	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Halotydeus hydrodromus albolineatus</i>	2	5	—	5	4	3	—	1	6	6	3	5	4	8	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	1	1	—	—	—	—	
<i>Pachygnathus marinus</i>	—	2	—	—	—	—	4	8	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	4	2	5	6	5	—	2	
<i>Hydrogamusus salinus</i>	1	1	—	4	—	2	1	—	2	4	1	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Nanorchestes amphibiis</i>	—	—	2	—	—	—	—	—	5	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Friesea cf. bodenheimeri</i>	1	5	1	4	4	3	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Axelsonia littoralis</i>	—	5	2	5	5	3	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Nanorchestes pseudocollymus</i>	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Desidiopsis racovitzai</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Rhodacropsis inexpectatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Hydrochendyla submarina</i>	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Rhagidia fragosa</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Haloribatula tenareae</i>	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Trogophloeus alutaceus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Fam. Dolichopodidae	2	3	3	2	2	—	2	1	1	2	3	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	1	2	1	2	3	—	—	—	—	—	—	—	3
Fam. Chironomidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

I—VI = Küstenabschnitte; Näheres im Text; Probestellen.
 Auf Grund des vorliegenden Materials schien es am günstigsten, folgende 8 Abundanzklassen einzuführen:

- 1 1—3 Individuen
- 2 4—10 Individuen
- 3 11—25 Individuen
- 4 26—50 Individuen
- 5 51—100 Individuen
- 6 101—200 Individuen
- 7 201—500 Individuen
- 8 über 500 Individuen

Oribatide *Haloribatula* nur im Großtrottoir von Porquerolles gefunden wurde. Auffällige Beziehungen bestehen ferner zwischen der Individuendichte beider Collembolen-Arten. Findet sich eine dieser Arten in einem Trottoir relativ häufig, dann tritt die andere im selben Trottoir sehr stark zurück oder fehlt. Ob es sich dabei um regelmäßig gegenseitig beeinflusste Abundanzschwankungen, die auf eine interspezifische Konkurrenz hinweisen würden, handelt, kann erst durch weitere Untersuchungen eindeutig geklärt werden. Gegen eine probenmäßig erfaßte zufällige Individuenverteilung spricht, daß die Unterschiede in der Individuendichte beider Arten an den verschiedenen Entnahmestellen innerhalb eines Trottoirs annähernd gleichmäßig ausgeprägt sind. Auch die beiden *Nanorchestes*-Arten zeigen untereinander auffällige Abundanzbeziehungen. In den Trottoirs der Ostpyrenäenküste dominiert *N. pseudocollinus* eindeutig über *N. amphibius*, der in wenigen, meist vereinzelt Exemplaren an den verschiedenen Probestellen vorkommt. Dagegen ist in den Trottoirs der Provence *N. amphibius* die häufigere und regelmäßig vorkommende Art, während *N. pseudocollinus* in manchen Trottoirs überhaupt nicht angetroffen wurde. Lediglich im Großtrottoir von Porquerolles tritt *N. pseudocollinus* wieder sehr häufig auf und übertrifft hier in der Abundanz sogar die andere Spezies. Die Terricolfauna dieses Trottoirs weist noch weitere Parallelen mit jener der Albères-Trottoirs auf; auch hier ist *Axelsonia littoralis* der dominierende Collembole und *Haloribatula tenareae* ein seltener, aber ziemlich regelmäßiger Bestandteil der Fauna.

Die vereinzelt Funde von *Hydroschendyla* und *Desidiopsis*, den größten Arten unter den Terricolbewohnern, könnten leicht ein beschränktes und seltenes Vorkommen vertauschen. Einzelfunde dieser beiden Arten sind jedoch Einzelfunden der restlichen, kleineren Trottoir-Arten nicht gleichwertig, da die Größe der Proben auf die Individuendichte der letztgenannten Gruppe abgestimmt war. Es kann daher mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden, daß die beiden größeren Arten auch in den meisten Trottoirs vorkommen. Dagegen ist das aus Tabelle 1 ablesbare Fehlen oder vereinzelt Vorkommen gewisser Milben und Collembolen in manchen Trottoirs sehr auffällig und wesentlich höher zu bewerten, wenn es auch schwierig ist, das Fehlen einer Art in einem Biotop wirklich eindeutig nachzuweisen, da man aus dem Substrat nur Stichproben entnehmen kann (vergl. REMANE 1940, p. 38).

Es kann im Trottoir manchmal auch auf kleinem Raum zu noch ungeklärten starken Schwankungen in der Individuendichte einer Spezies kommen. Solche Schwankungen treten in der Kleinarthropoden-Besiedlung regulärer Landböden sehr häufig, im Trottoir jedoch ungleich seltener auf. Ein Beispiel dieser Art ist das Fehlen von *Urosternella* in Probe M 28, obwohl sie an den nur wenige Meter entfernten Probestellen M 26, M 27, M 29 u. M. 30 regelmäßig auftrat (Tab. 1). Noch auffälliger ist das Fehlen des sonst im Großtrottoir sehr häufigen *Pachygnathus marinus* in M 27. Dabei lagen diese beiden Entnahmestellen in keiner Weise exponiert und zeigen in der übrigen Faunenzusammensetzung keine tiefgreifenden Unterschiede. In kommenden Untersuchungen soll besonders auf diese Frage näher eingegangen werden.

b. Vertikalverteilung

Bei den vorjährigen Untersuchungen an der Côte des Albères wurde eine gleichmäßige 3-teilige Zonation der Trottoir-Oberfläche angenommen: Zone I — unterste, vom Meeresspiegel ansteigende Zone; Zone II — daran nach oben hin anschließende, mittlere Zone; Zone III — oberster, bis zum Felsen reichender Trottoirbereich (SCHUSTER 1956, fig. 2). Diese willkürlich abgegrenzten 3 Zonen eines mittelmäßig oder gut entwickelten Trottoirs (vergl. auch Abb. 3 u. 6) unterscheiden sich vor allem durch ihren verschieden hohen Gehalt an Meerwasser, d. h. durch die von I nach III hin abnehmende Intensität der Durchspülung. Eine schwache Wellenbewegung bewirkt schon eine starke Durch-

tränkung der Hohlräume von Zone I, während II u. III erst bei stärkerem Wellengang überspült werden. Um Einblick in die Vertikalverteilung und damit in die Salzwasser-Resistenz der einzelnen Arten zu bekommen, wurden aus den 3 Zonen Proben entnommen und so vom Meeresspiegel bis zum Fels hin Kurzprofile gelegt. Es ergaben sich deutliche Unterschiede in der qualitativen und quantitativen Besiedlung dieser 3 Zonen (SCHUSTER 1956, fig. 3—5; in fig. 5 wurde irrtümlich die Kurvenbezeichnung vertauscht!). Zone I war nur von den beiden *Hydrogamasus*-Arten und Dipterenlarven bewohnt, während die restlichen Arten auf die oberen Trottoirbereiche beschränkt waren. Außer den Profilproben wurden noch weitere Einzelproben aus den verschiedenen Zonen entnommen; die Verteilung der Arten glich darin den entsprechenden Profilproben. Da die Untersuchungen an den Trottoirs der Provence gleichsinnige Ergebnisse brachten, gelten die im folgenden gemachten allgemeinen Ausführungen für beide Küstengebiete.

In der Provence wurden an 3 verschiedenen Trottoirs Profile gelegt (Tab. 2). Alle anderen Proben stammen größtenteils aus Zone II und III, nur wenige aus Zone I, und Mischproben (I+II+III) sind lediglich M 1, M 20, M 24. An allen Proben wurden die Lageverhältnisse genau beachtet, um Vergleiche mit der aus den Profilproben ablesbaren Artenverteilung ziehen zu können.

Tabelle 2

	Zone	Probe	Frischgewicht	Gewichtsverlust	Amphipoden	Hydrogamasus		Dipteren-Larven	Restfauna	Gesamtfauna
						giardi	salinus			
Riou-A	III	M 12	950 g	26%	vereinzelt	537	—	5	357	899
	II	11	950 g	33%	wenige	708	—	2	259	969
	I	10	950 g	39%	schr viele	442	756	3	3	1204
Riou-B	III	M 12	950 g	26%	vereinzelt	537	—	5	357	899
	II	11	950 g	26%	(mehrere)	(781)	—	(2)	(312)	(1095)
	I	10	950 g	26%	(sehr viele)	(536)	(920)	(3)	(3)	(1466)
Carro	B	M 21	320 g	36%	—	125	156	3	—	284
	A	22	320 g	43%	viele	—	52	16	—	68
	submers	23	320 g	44%	viele	—	—	14	—	14
Mt. Rose	III	M 32	750 g	31%	—	544	—	2	373	919
	I	33	750 g	41%	viele	867	6	8	3	884

Von jeder Probe wurde Frisch- und Trockengewicht festgestellt (s. Methodik); der beim Trocknen auftretende Wasserverlust wird in Prozenten des Frischgewichtes angegeben. Der Wassergehalt der Probestellen hängt in erster Linie von der Entfernung vom Wasserspiegel und damit von der Überspülungs-Intensität ab, andererseits auch vom Hohlraumvolumen des Substrates. Dennoch erwies sich eine gewichtsmaßige Proben-

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Taf. 22)

Abb. 5. Teilansicht, 2 m breit; Trottoiroberfläche (zum Fels hin etwas absinkend), noch größtenteils mit Wasser bedeckt.

Abb. 6. Schematischer Trottoir-Querschnitt mit Artenverteilung; schraffiert = Hohlraumssystem; schwarz = Kern.

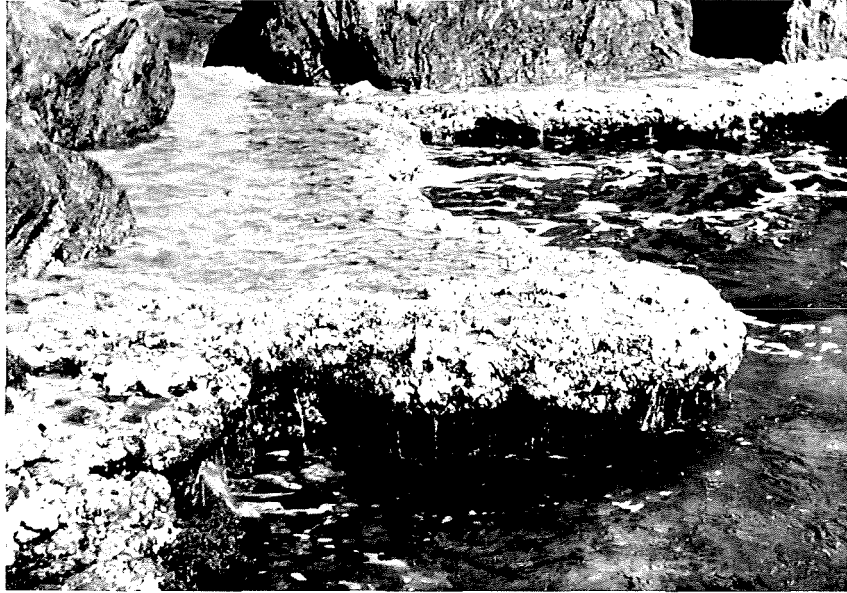


Abb. 5

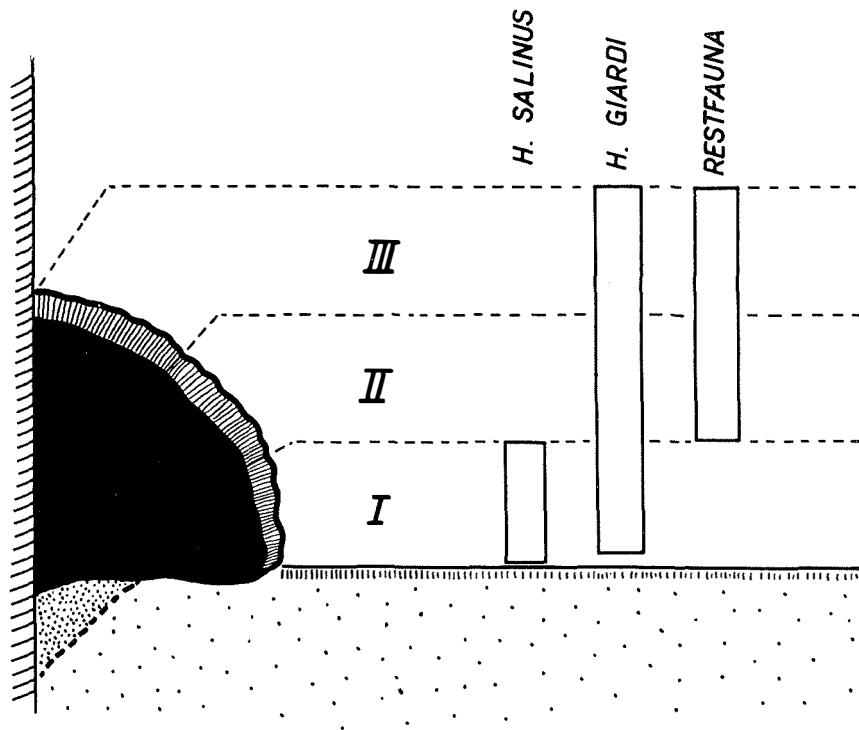


Abb. 6

abgrenzung unter Beobachtung des ungefähren Flächenumfanges noch am günstigsten, wenn es auch noch keine ideale methodische Lösung darstellt. Der alleinige Bezug auf die Flächeneinheit ist infolge der unregelmäßigen Trottoiroberfläche nicht durchführbar; die Probentiefe schwankte substratbedingt zwischen 1 und 6 cm. Die gewichtsmäßige Erfassung der Proben ergibt entsprechend dem unterschiedlichen kapillaren Wassergehalt (vergl. prozentualen Gewichtsverlust) etwas verfälschte Werte. Durch den von I nach II hin abnehmenden Wassergehalt umfassen Proben aus den beiden unteren Bereichen im Vergleich zu jenen aus Zone III etwas weniger Substrat und erscheinen daher relativ tierärmer. In Tabelle 2 ist in Rubrik Riou-B dieser Faktor durch Umrechnung der absoluten Individuenzahlen aus Zone I und II auf einen Gewichtsverlust von 26% (= Zone III) vergleichsweise korrigiert; die errechneten Zahlenwerte stehen in Klammer (). Wesentliche Änderungen der aus den unkorrigierten Zahlen ableitbaren allgemeinen Schlüsse treten dadurch nicht ein.

Als ein guter Indikator für den Wassergehalt einer Probe hat sich die Zahl der den Terricoltieren beigemengten marinen Amphipoden erwiesen. Es handelt sich dabei um eine Spezies (*Hyale sp.?*, vergl. DELAMARE et BOUGIS), die mit den Berleseapparaten mit-erfaßt wurde. Die Zahl der in einer Probe gefundenen Amphipoden ist mit dem Wassergehalt der betreffenden Probe gut korreliert (vergl. auch Tab. 2), wie angestellte Vergleiche ergaben. Bei länger anhaltendem stärkeren Wellengang, wodurch das gesamte Trottoir rhythmisch unter Wasser gesetzt wird, treten die Amphipoden auch in den oberen Trottoir-Zonen zahlreich auf, während die Vertikalschichtung der Terricoltiere noch unverändert ist. Es finden also bei länger andauernden Überflutungen des Trottoirs Vertikalwanderungen dieser sehr vagilen Amphipoden statt. Bei sehr langer Überflutungsdauer scheint es auch innerhalb der Terricolfauna zu leichten Verschiebungen in der Vertikalschichtung — allmähliches Eindringen von *H. salinus* in die oberen Trottoirbereiche — zu kommen; es liegt jedoch darüber noch zu wenig Material vor, um eine eindeutige Aussage machen zu können.

Alle besprochenen Faktoren (Lage, Wasserverlust, Amphipodenmenge) wurden auch bei den Nicht-Profilproben genau registriert, um entsprechendes Vergleichsmaterial zu haben. Die Befunde decken sich erwartungsgemäß mit der Verteilung der Terricoltiere in den Profilproben.

Die Terricolfauna konzentriert sich auf die äußere, einige cm dicken Schicht des Trottoirs. Gleichzeitig mit der anschließend nach innen zu stattfindenden Verminderung des Hohlraumsystems (s. Trottoirbeschreibung) nimmt auch die Individuendichte der Kleinarthropoden rasch ab, um schließlich im kompakten Trottoirkern völlig abzusinken. Als typisches Beispiel seien hier die Proben M 18 (äußere hohlraumreiche Schicht) und M 19 (darunter liegende, an Hohlräumen stark verminderte, dem massiven Trottoirkern aufsitzende Schicht) angeführt (Tab. 1). Die Besiedlungsdichte nimmt von 365 Individuen in M 18 auf 49 in M 19 ab. Auffallenderweise sind in der tieferen Probe fast nur Juvenilstadien vertreten.

Die beiden *Hydrogamasus*-Arten unterscheiden sich in ihrem ökologischen Verhalten, was bei vergleichender Betrachtung der Vertikalverteilung deutlich in Erscheinung tritt. Während *H. giardi* in allen Trottoir-Bereichen in hoher Individuendichte vorkommt, ist *H. salinus* — abgesehen von vereinzelt gefundenen Individuen in II — auf die unterste, stark durchspülte Zone I beschränkt. Dieser auffallende Unterschied in der kleinräumigen Besiedlung wurde auch in den Trottoirs der Côte des Albères festgestellt (SCHUSTER 1956, p. 251; fig. 5 = vertauschte Kurvenbezeichnung!). In diesem Zusammenhang sei auf HALBERT (1920) verwiesen, der beide Arten an der Küste Irlands feststellte. Aus seiner Tabelle (p. 111) geht hervor, daß *H. salinus* (= *H. littoralis* in HALBERT) auch an der irischen Küste nur in den beiden tiefsten Zonen des Gezeitenbereiches, den HALBERT in 5 Zonen unterteilt, verbreitet ist — „... a species of the lower area ...“ (p. 121).

H. giardi fand sich hingegen in allen 5 Zonen. HALBERT vermutet allerdings, daß es sich dabei um ein zufällig erfaßtes Verteilungsbild handle, wie aus seinem Hinweis auf p. 110 hervorgeht. „No doubt these species“ gemeint sind auch noch andere auf die unteren Zonen beschränkte Arten “. . . will be found to have a wider range when additional localities have been examined.“ In Hinblick auf meine Untersuchungsergebnisse kann diese von HALBERT auch an der irischen Küste festgestellte Verschiedenheit im kleinräumigen Vorkommen beider Arten nicht als Zufälligkeit, sondern muß als charakteristisch angesehen werden. Das Verhältnis der Individuenzahlen beider Arten kann in den einzelnen Trottoirbereichen schwanken. Meist überwiegt in Zone I *Hydrogamasus salinus* deutlich gegenüber *H. giardi*; ferner kann Zone I wesentlich individuenärmer an *giardi* sein als die beiden oberen Bereiche, trotz Berücksichtigung der rechnerisch korrigierten Wasserverlust-Werte. Wie sich an den Trottoirs der Provence herausstellte, kann *giardi* jedoch auch in Zone I häufig, sogar häufiger sein als in Zone III (z. B. Tab. 2, Mt. Rose; Profilprobe II fiel leider aus); völlig abweichend und ungeklärt ist das Zahlenverhältnis beider Arten in Profilprobe M 33. Im mittleren Trottoir-Bereich scheint *H. giardi* allgemein ein Besiedlungsoptimum, das zahlenmäßig meist gut ausgeprägt ist, zu besitzen. Die untere, dem Meere zugewandte Grenze des Vorkommens ist für beide Arten nicht gleich, sie liegt bei *salinus* etwas tiefer. Unter den terricolen Trottoirbewohnern vermag diese Art am weitesten zum Meer hin vorzudringen, wie beispielsweise aus Tabelle 2, Carro (über die Sonderstellung dieses Trottoirs s. unten) gut hervorgeht; bei der üblichen Zoneinteilung liegen die unteren Verbreitungsgrenzen beider Arten in Zone I. Wesentlich auffallender ist die Begrenzung des Vorkommens beider Arten nach oben hin, indem das regelmäßige und gehäufte Vorkommen von *H. giardi* weit über jenes von *H. salinus* hinausreicht und alle 3 Trottoir-Bereiche umfaßt (Tab. 3 und Taf. 22, Abb. 6).

Die Dipteren-Larven wurden trotz ihrer aquatischen Lebensweise im Rahmen der terricolen Trottoir-Biozönose berücksichtigt. Sie treten je Probe meist nur in wenigen Exemplaren auf, besiedeln jedoch alle drei Zonen ziemlich regelmäßig. Das Vorkommen der Dolichopodiden reicht bis in die tiefste, bereits unter dem normalen Wasserspiegel liegende Trottoir-Region, die in Tab. 2 / Carro und Tab. 3 als „submers“ bezeichnet wird. Chironomiden traten in dieser Region bisher nicht auf. Die nur unvollständig durchführbare artliche Trennung der Larven macht eine Aussage über eine eventuell vorhandene artverschiedene Vertikalgliederung derzeit noch unmöglich.

Tabelle 3

Zone	Dipteren-Larven	<i>Hydrogamasus salinus</i>	<i>Hydrogamasus giardi</i>	Restfauna	Arten-Abundanz
III	+	—	+	+	15 + D + C
II	+	—	+	+	15 + D + C
I	+	+	+	—	2 + D + C
submers	+	—	—	—	D

Als Restfauna fasse ich mit Ausnahme der beiden *Hydrogamasus*-Arten und der Dipterenlarven alle übrigen Terricolbewohner des Trottoirs zusammen. Abgesehen von nur selten gefundenen Einzelexemplaren in Zone I bewohnt die Restfauna ausschließlich die beiden oberen Bereiche des Trottoirs (Tab. 3). Zone III ist dabei im Durchschnitt

dichter besiedelt als die mittlere Zone. Innerhalb der Restfauna ist keine weitere artmäßige Vertikalgliederung erkennbar. Manche Probenresultate, z. B. M 18, deuten darauf hin, daß die Milbe *Urosternella* von den Arten der Restfauna noch am ehesten eine stärkere Überspülung verträgt. Das bisher darüber vorliegende Material gestattet aber nicht, derzeit mehr als eine bloße Vermutung auszusprechen. Die Spinne *Desidiopsis racovitzai*, die größte und vagilste terricole Art, ist auf größere Hohlräume beschränkt (Körpergröße). Sie tritt zwar auch in der unteren Zone auf, was auf ihre erhebliche Vagilität (Beutesuche, Fluchtreaktion bei Probenentnahme) zurückzuführen ist, sucht aber nach FAGE (1920) möglichst trockene Hohlräume des Trottoirs als Wohn- und Kokonhöhle auf. Der Chilopode *Hydroschendyla submarina*, die zweitgrößte Art, verträgt mehrstündige Überflutungen ohne Schaden (HENNING 1903), fand sich aber bisher nur in den beiden oberen Zonen des Trottoirs; zufälliges Eindringen in Zone I wäre bei dieser ebenfalls vagilen Spezies durchaus denkbar.

Die besprochene Zoneneinteilung ist im allgemeinen nur bei einem gut oder mittelmäßig entwickelten Trottoir durchführbar. Wenn *Tenarea* hingegen als dünner flächiger Aufwuchs, schmaler Kalksims (mäßig ausgebildetes Trottoir) oder bloß in Form einzelner Kalkkissen vorhanden ist, so ist es meist nicht mehr möglich, die übliche Zoneneinteilung vorzunehmen (Ausnahme Carro, s. unten). Die Zonen sind dann verschmälert und dadurch verwischen sich die bisher gut ausgeprägten Verbreitungsgrenzen unter gleichzeitiger Reduktion der Restfauna-Arten (z. B. M 17). Derartig frühe Entwicklungsstadien des Trottoirs bieten terricolen Kleinarthropoden wesentlich verschärfte Lebensbedingungen im Vergleich zu jenen in den oberen Zonen eines gut entwickelten Trottoirs herrschenden günstigeren Verhältnissen.

Die Trottoir-Entwicklung nimmt ja ihren Ausgang von der Ausbildung eines durchlaufenden schmalen Kalksimses, dessen oberer Rand nicht weit vom Meeres- (Mittelwasser-) Niveau entfernt ist. Ein solcher Kalksims ist daher einer Überspülung stark ausgesetzt; außerdem fehlt noch ein reichlich entwickeltes Hohlräumensystem. Die relativ wenigen Hohlräume werden stark durchnäßt und es bleiben der Terricolf fauna im Gegensatz zu einem gut ausgebildeten Porensystem vermutlich nur wenige Refugien, die der Durchnässung nicht so stark ausgesetzt sind. Solche primären Trottoir-Stadien werden nur von den beiden *Hydrogamasus*-Arten in relativ hoher Individuendichte bewohnt (vergl. auch SCHUSTER 1956, p. 251 ff.); daneben finden sich ziemlich regelmäßig mehrere *Dipteren*-Larven je Probe. Vereinzelt können auch Tiere der Restfauna darin auftreten (z. B. M 31), eine regelmäßige Besiedlung durch diese Arten ist aber nicht vorhanden! Ein schwach ausgebildeter *Tenarea*-Aufwuchs zeigt somit eine gleichartige Besiedlung durch terricole Kleinarthropoden, wie Zone I eines gut entwickelten Trottoirs. Beide Bereiche sind sehr stark vom Meerwasser beeinflusst und stellen dadurch an die Resistenz terrestrischer Bewohner hohe Ansprüche, denen unter den Trottoir-Arthropoden nur die beiden *Hydrogamasus*-Arten gerecht werden. In besser entwickelten Trottoir-Stadien treten allmählich die Tiere der Restfauna regelmäßig und häufiger auf, zuerst meist *Urosternella* in größerer Abundanz (z. B. M 3, M 1).

Die Profilproben aus Carro (Tab. 2) stammen von einem flächig entwickelten *Tenarea*-Aufwuchs, der in Form eines durchschnittlich 1—2 cm dicken und 50 cm breiten Kalkbelages an einer senkrechten Felsfläche auf mehrere Meter hin entwickelt ist. Für die Probenentnahme wurde der Aufwuchs in 3 gleichbreite Zonen unterteilt, die jedoch nicht mit den 3 Zonen eines gut entwickelten Trottoirs unmittelbar gleichgestellt werden können, weshalb dafür eine andere Bezeichnung gewählt wurde. Probe „submers“ stammt aus dem schmalen, ständig unter Wasser liegenden tiefsten Trottoir-Bereich und enthält keine terricolen Kleinarthropoden mehr, sondern nur Dolichopodiden-Larven. Die beiden nach oben hin anschließenden Proben A und B zeigen die für sehr starken Meerwasser-Einfluß typische Besiedlung durch die beiden *Hydrogamasus*-

Arten. Der dünne flächige Aufwuchs erlaubt infolge seiner annähernd senkrechten Lage eine gute Vertikalgliederung, aus der deutlich hervorgeht, daß die untere Verbreitungsgrenze von *H. salinus* unter jener von *H. giardi* liegt.

c. Besiedlungsdichte

Die Besiedlungsdichte der Terricolfauna ist je nach Zone und Entwicklungsstadium eines Trottoirs verschieden. In einem gut entwickelten Trottoir ist sie in allen 3 Zonen relativ hoch und beträgt durchschnittlich 800 bis 1500 Individuen in 950 g Substrat-Frischgewicht; (über zonenabhängige Schwankungen s. Vertikalverteilung). Der Anteil der einzelnen Arten an der Gesamt-Besiedlungsdichte ist ebenfalls nach Zone und Entwicklungsstadium verschieden. Mit zunehmender Entfernung vom Wasserspiegel (Zone I bis Zone III) nimmt die Artenzahl zu, besonders sprunghaft von Zone I nach Zone II hin (Tab. 3, absolute Zahlen ohne Dipteren! D = Dolichopodidae, C = Chironomidae). In schwach entwickelten Trottoirs, z. B. M 18, kann die Besiedlungsdichte stark absinken.

Die terrestrische Trottoirfauna setzt sich zum überwiegenden Teil aus Milben zusammen. Während in Zone II und III eines gut entwickelten Trottoirs 90 bis 92% der Individuen Milben sind, erhöht sich deren prozentualer Anteil in Zone I oder in einem schwach entwickelten Aufwuchs auf rund 99 bis 100%. Von allen Arten der Terricolfauna hat *Hydrogamasus giardi* die absolut höchste Abundanz (Tab. 1). Diese Art dominiert fast in sämtlichen Proben deutlich über die gesamte übrige Terricolfauna und erreicht dabei eine Dominanz von durchschnittlich 75%. Lediglich in Zone I und in schwach entwickelten Trottoirs wird sie meist von *H. salinus* übertroffen.

Unter den „Nicht-Milben“ findet sich der charakteristische Trottoir-Pseudoskorpion *Pselaphochernes litoralis* ziemlich regelmäßig in mehreren Individuen. Die Collembolen übertreffen bei einer summarischen Zusammenfassung aller Funde die Zahl der Pseudoskorpione zwar beträchtlich (Tab. 1 und SCHUSTER 1956, fig. 1), sind jedoch viel stärkeren Abundanzschwankungen unterworfen. Die aus Tabelle 1 weiterhin ablesbare geringe Individuendichte von *Desidiopsis* (Aranea), *Hydroschendyla* (Chilopoda) und *Trogophloeus* (Coleoptera) ist jener mancher kleinen Milbenarten, z. B. *Haloribatula* und *Rhagidia* nicht gleichwertig, wie bereits bei Besprechung der artmäßigen Faunenzusammensetzung näher erläutert wurde. Eine Summierung aller vorliegenden Individuenzahlen aus den bisher untersuchten westmediterranen Trottoirs ergibt folgende Reihung der Tiergruppen:

Milben >>> Collembolen > Dipterenlarven > Pseudoskorpione > Spinnen >
Chilopoden > Käfer

In Tabelle 1 wurden die Arten nach abnehmender Präsenz gereiht; dabei wurden als „getrennte Biotopbestände“ (TISCHLER 1949, p. 8) die Trottoirs der 6 Küstengebiete (I—VI) aufgefaßt. Die Reihung jener Arten, die in allen 6 Trottoir-Beständen vorkommen (*H. giardi* bis *N. amphibius*, s. Tab. 1), erfolgt nach abnehmender Frequenz. Die Dipterenlarven wurden als aquatische Formen trotz ihrer hohen Präsenz und Frequenz an das Ende der Tabelle gerückt, da sie infolge der unvollständigen Artentrennung nicht mit Einzelarten verglichen werden können.

d. Faktoreinfluß und Bindung an das Trottoir

Tenarea-Aufwuchs findet sich nur an Felsküsten und stellt für diese eine spezielle eulitorale Ausgestaltung dar. Unter der Voraussetzung, daß man das „marine Fels-litoral“ als Biotop ansieht, wäre das *Tenarea*-Trottoir als zonenförmig entwickeltes Biochorion dieses Saumbiotopes definierbar. Das besondere Charakteristikum dieses strukturell gut abgegrenzten Bezirkes liegt in dem außerordentlich gut entwickelten und völlig stabilen Hohlraumssystem. Dadurch ist terrestrischen Kleinarthropoden ein für

die Besiedlung sehr günstiges Wohnsubstrat primär gegeben. Manche der im Eulitoral einer tenarealosen Felsküste stark wirksamen Faktoren werden durch die morphologische Struktur des Trottoirs weitgehend gemindert, vor allem die mechanische Wirkung des Wellenschlages. Die Wellen brechen sich an der Trottoir-Oberfläche und strömen oberflächlich, sowie durch großlumige Trottoirhöhlungen wieder ab, während das dabei in die kleineren Hohlräume eindringende Wasser nur ganz langsam nach unten hin abrinnt. Die Gefahr des Weggespültwerdens, die im tenarealosen Felslitoral durch die dort besonders starke Wucht des Wellenschlages sehr groß ist, ist für Trottoir-Bewohner hingegen weitgehend beseitigt. Die an Felsküsten allgemein stark wirksame Insolation bewirkt starke Temperaturschwankungen der Trottoir-Oberfläche, während im darunterliegenden Hohlraumssystem ein einigermaßen gleichmäßiges Mikroklima herrscht, was auf die ständigen kapillaren Wasserstömungen zurückgeführt werden kann (DELAMARE et BOUGIS). In den von der Terricolfauna bewohnten Hohlräumen herrscht ständig eine starke Luftfeuchtigkeit, selbst in Zone III bei ruhiger See und starker Insolation. Während die Trottoir-Oberfläche sich dann stark erwärmt und austrocknet, ist in den Hohlräumen noch immer eine ziemlich gleichmäßige Durchfeuchtung vorhanden. Zone II und III weisen allgemein eine hohe Luftfeuchtigkeit auf, hingegen sind die Hohlräume von Zone I bereits ständig stark durchnäßt, was auf den dauernden und unmittelbaren Meerwassereinfluß zurückzuführen ist. Tenarealosen Felsküsten fehlt ein solches ausgedehntes Lückensystem im Eulitoral. Die kleinen Risse und Felsspalten bieten nur einen geringen Ersatz dafür und ermöglichen keine annähernd so hohe Besiedlungsdichte durch terrestrische Kleinarthropoden. An Flachküsten ist hingegen auch ein ausgedehntes Lückensystem entwickelt — die „Unterirdische Feuchtzone“ des Litorals, die ebenfalls von terrestrischen Kleinarthropoden besiedelt wird (REMANE 1940); sie enthält einige Charakterarten, z. B. *Rhodacaropsis inexpectatus*, der nun auch in manchen Trottoirs gefunden wurde. Es ist derzeit noch verfrüht, über eventuell vorhandene Korrelationen in der Besiedlung beider Lückensysteme konkrete Aussagen zu machen und Schlußfolgerungen zu ziehen, obwohl einige Ansatzpunkte bereits vorhanden sind.

Der Besiedlungscharakter des marinen Litorals entspricht dem einer typischen Saumbiozönose (TISCHLER 1955). Das Trottoir umfaßt einen charakteristischen Teil dieser Zönose, nämlich die äußersten Vorposten der Festlandfauna. Neben diesen wenigen, z. T. individuenreichen Terricolarten treten die marinen Tiere mit außerordentlich hoher Arten- und Individuenabundanz auf (vergl. DELAMARE et BOUGIS), sie bilden das Hauptkontingent der gesamten Trottoir-Fauna. Das für einen Saumbiotop charakteristische Faktorengefälle ist in der Verteilung der terrestrischen Arten deutlich ausgeprägt (s. Vertikalverteilung). Allgemein wird im Litoral das Faktorengefälle vor allem durch den zum Supralitoral hinauf abnehmenden Einfluß des Meerwassers hervorgerufen. Das „Meerwasser“ ist jedoch nicht als Einzelfaktor, sondern als Faktorenkomplex zu werten. Für die Verteilung der einzelnen Arten können jeweils verschiedene Faktoren dieses Komplexes limitierend wirken. Für terricole Arten dürften vor allem die Dauer der Wasser-Bedeckung, die mechanische Wasserwirkung durch Wellenschlag, sowie die Feuchtigkeit ausschlaggebend sein. Auf die primäre Bedeutung des stabilen Hohlraumsystems als außerordentlich günstiges Wohnsubstrat wurde bereits hingewiesen. Es ist verlockend, die unterschiedliche Vertikalverteilung der einzelnen Arten mit verschiedener Salzwasser-Resistenz zu begründen und eine Einteilung in entsprechende Plastizitätstypen (STRENZKE 1951, fig. 1) vorzunehmen. Zweifellos nimmt der Salzwassereinfluß — meßbar als Wassergehalt des Substrates — von Zone I (Poly-) über Zone II (Meso-) nach Zone III (Oligobereich) hin deutlich ab und sicherlich spielt auch die Salzwasser-Resistenz der einzelnen Arten für deren Habitatabgrenzung eine wichtige Rolle. Die komplexe Wirkung des Meerwassers gestattet jedoch derzeit für die einzelnen Arten noch keine kausale Festlegung der primär verteilungsregulierenden Faktoren. Da aber

die ökologische Potenz (= Valenz n. THIENEMANN, in STRENZKE 1951) jeweils nur auf einen Einzelfaktor bezogen werden kann (PEUS 1954), ist in diesem Fall eine Abgrenzung von Plastizitätstypen derzeit noch nicht realisierbar. Immerhin korrespondiert die charakteristische Vertikalverteilung der terrestrischen Kleinarthropoden gut mit einer verschiedenen starken Wasserdurchtränkung des Substrates. Es ergibt sich somit aus dem vorliegenden Material hinsichtlich der abgrenzbaren Habitats eine natürliche Gruppierung der terricolen Arten in 3 Verteilungstypen (Habitattypen*):

Typus A: Beschränkt auf jene Bereiche, die dem Meerwasser stark ausgesetzt sind:
Hydrogamasus salinus.

Typus B: Beschränkt auf die dem Meerwasser weniger stark ausgesetzten Bereiche (Zone II u. III); das Habitat dieser Arten schließt an das von *H. salinus* nach oben hin an: Arten der Restfauna.

Typus C: In allen Bereichen, mit z. T. merkbarem Optimum im Mesobereich:
Hydrogamasus giardi.

Innerhalb der Thalassobionten, die unter den Terricoltieren schon als ökologische Spezialisten charakterisiert sind, ist also eine weitere ökologische Gruppierung eindeutig vorhanden; sie ist durch das artmäßig scharf abgestufte Vordringen zum Meeresniveau hin ausgeprägt. Diese an Hand der Proben erfaßbare Korrelation zwischen der Habitatspezialisierung und der Intensität der Durchspülung des Substrates gibt jedoch noch keine kausale Erklärung für das unterschiedliche ökologische Verhalten der einzelnen Arten. In den weiterhin geplanten Untersuchungen soll nach Möglichkeit versucht werden festzustellen, welche Faktoren des Komplexes „Meerwasser“ für die einzelnen Arten ausschlaggebend, d. h. limitierend sind. In einem so „extremen“ Lebensraum können auch biotische Faktoren eine wichtige verteilungsregulierende Rolle spielen. Dabei ist vor allem an den allgemein schwer exakt faßbaren interspezifischen Konkurrenzfaktor zu denken. Es wäre durchaus möglich, daß vor allem zwischen den beiden *Hydrogamasus*-Arten eine Konkurrenz besteht. Allerdings erscheint es noch verfrüht, hierüber konkrete Aussagen zu machen.

Für die Landfauna stellt das *Tenarea*-Trottoir eine exponiert gelegene Lebensstätte dar. Es fehlt, infolge der Lage auf kahlen, meist sehr steilen Felswänden, der kontinuierliche Übergang zu einer normalen Landbodenfauna. Es ist anzunehmen, daß das Trottoir nur von entsprechend salzwasserresistenten Arten regelmäßig besiedelt werden kann. Soweit es sich bei den bisher gefundenen Trottoir-Kleinarthropoden um bereits bekannte Arten handelt, sind diese in ihrem übrigen Vorkommen tatsächlich auf das marine Litoral beschränkt, also thalassobiont. Für die neu beschriebenen Arten muß diese Frage noch offengelassen werden; es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß es sich auch bei ihnen um stenotope Formen handelt. Das Problem der Bindung an das marine Litoral ist derzeit noch immer als ungelöst anzusehen. Es ist bisher erst in ganz wenigen Fällen gelungen, eine litorale Stenotopie kausal zu erklären (z. B. REMMERT 1956).

Die terricolen Bewohner machen ihre gesamte Entwicklung im Trottoir durch, Dipterenlarven bis zum Schlüpfen der Imagines. Dies geht aus den regelmäßig und meist in größeren Mengen gefundenen Juvenilstadien hervor. In manchen Proben überwiegen sogar die Jungtiere über die Adulti derselben Spezies. Lediglich von der seltenen Milbe *Haloribatula* und *Rhagidia*, sowie von dem Staphyliniden wurden bisher nur adulte Exemplare gefunden. Während für die beiden Milben mit größter Wahrscheinlichkeit angenommen werden kann, daß die Entwicklung im Trottoir abläuft, läßt der Einzelfund des vagilen Käfers noch keinerlei Schlußfolgerungen zu. Alle terricolenTrottoir-Arten, eventuell mit Ausnahme des Käfers, sind somit für das Trottoir als Biotopeigene (REMANE 194●) anzusprechen.

*) Siehe Tafel 22, Abb. 6.

Die hohe Besiedlungsdichte des Trottoirs wirft die Frage nach einem weiteren biotischen Faktor, der Nahrung auf. Genügende Nahrungsmengen bilden die Grundlage für eine hohe Individuenabundanz der einzelnen terricolen Arten. Autochthone pflanzliche Nahrung tritt im Trottoir weitgehend zurück. An den Kalklamellen der äußeren Trottoirschichten findet sich meist ein mikroskopischer Grünalgen- und Blaualgenbewuchs, der für Phythophage eine Nahrungsquelle darstellen könnte. Die exponierte Lage an kahlen Felswänden schließt eine Zufuhr an pflanzlichem Bestandesabfall von terrestrischer Seite her aus. Äußerst reichhaltig ist dagegen ein Nahrungsangebot an Detritus mariner Herkunft (pflanzliche und tierische Reste). Er wird durch Wellenbewegung angeschwemmt und bleibt beim allmählichen Abrinnen des Meerwassers im Hohlraumssystem, das gleichsam als Sieb wirkt, größtenteils zurück. Außerdem bilden die marinen Bewohner des Trottoirs nach ihrem Absterben eine reichhaltige Nahrungsquelle (vergl. Fütterungsversuche mit den *Hydrogamasus*-Arten in SCHUSTER 1956). Den Räubern stehen als Beute sowohl marine Bewohner, bes. div. Würmer und Crustaceen, als auch Tiere der Terricolfauna, vor allem deren Jugendstadien zur Verfügung. Räuberisch, teils auch aasfressend leben *Desidiopsis*, *Hydrochendyla*, *Pselaphochernes*, *Paraliochthonius*, *Hydrogomasus* sp. und die *Dolichopodiden*. Rein detritivor wären *Chironomiden*, *Friesea*, *Axelsonia*, *Haloribatula* und vermutlich auch *Pachygnathus*. Die Nahrung der übrigen Arten ist noch unbekannt, doch dürfte es sich vermutlich um detritivore, bevorzugt Aas fressende Formen handeln.

Der Darminhalt von *Friesea* und *Axelsonia* besteht aus griesigem, detritusähnlichem Material, das bei *Axelsonia* vereinzelte tierische Borsten eingestreut enthielt. Rundliche hyaline Zellreste (?), deren Deutung sehr erschwert ist (Algenreste?), fanden sich bei *Pachygnathus*. Die ernährungsbiologische Einreihung dieser Spezies erfolgt derzeit noch mit ganz besonderem Vorbehalt. In meiner ersten Trottoir-Mitteilung habe ich die regelmäßige Besiedlung durch Oribatei aus ernährungsbiologischen Gründen als unwahrscheinlich (1956, p. 256) und 3 gefundene Exemplare von *Haloribatula* als zufällig angesehen und sie deshalb nicht besonders angeführt. Erst die neuerlichen Funde haben das Vorkommen dieser Oribatide im Trottoir gesichert. Die Untersuchung des Darminhaltes von insgesamt 3 Tieren erbrachte in 2 Fällen bloß schwer deutbares grießiges Material; das dritte Tier enthielt neben diesem Grieß noch zahlreiche Cuticularreste. Diese tierischen Reste, die eindeutig von *Nanorchestes pseudocollinus* waren, bieten somit einen weiteren Beweis, daß *Haloribatula* aus dem Trottoir stammt. Es läßt sich jetzt noch nicht entscheiden, ob *Haloribatula* ein fakultativer oder obligater Aasfresser ist. Das grießige Material könnte durchaus als Aas-Substanz gedeutet werden. Ein solcherart von der üblichen Oribatiden-Ernährungsweise abweichender Typus würde das unerwartete Vorkommen einer charakteristischen Trottoir-Oribatide nicht mehr so abwegig erscheinen lassen. Die noch unvollständige Kenntnis der Ernährung einiger Arten soll in den kommenden Untersuchungen geklärt werden.

5. Systematischer Teil

Bezüglich der systematischen Einordnung der hier besprochenen Arten verweise ich auf Seite 245.

Für Unterstützung bei der Klärung div. systematischer Fragen danke ich Herrn Dr. M. BEIER, Wien, Dr. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Banyuls, Dr. O. KRAUS, Frankfurt, Dr. O. SCHEERPELTZ, Wien, Dr. M. SELLNICK, Hoisdorf b. Hamburg, Dr. K. STRENZKE, Wilhelmshaven, Dr. C. WILLMANN, Bremen, sowie Frau Dr. ZIRNGIEBL, Nürnberg.

Hydrogamasus giardi (BERL. et TROUËSS.)

Eine auf das marine Litoral beschränkte Spezies. Auch von mehreren Stellen der europäischen Atlantik-Küste bekannt.

Hydrogamasus salinus (LABOULB.)

Ebenfalls thalassobiot; gleicht habituell der vorigen Art, ist aber deutlich größer (s. auch SCHUSTER 1956). Die ansonsten noch unklare morphologische Abgrenzung beider Arten (HALBERT 1920) soll durch bereits begonnene Untersuchungen geklärt werden.

Urosternella (*Neoseius*?) *neptuni* SCHUSTER 1957

Eine neue Uropodinen-Spezies, die sich bisher in den in Tab. 1 angegebenen Trottoirs fand. Zur eingehenden morphologischen Differenzierung verweise ich auf die Neubeschreibung.

Rhodacaropsis inexpectatus WILLMANN

Ursprünglich in einigen Exemplaren aus dem Küstengrundwasser der Kieler Bucht beschrieben (WILLMANN 1935), wurden weitere Funde aus der unterirdischen Feuchtzone des Litorals der Kurischen Nehrung (WILLMANN 1939) und von Sylt (STRENZKE 1951a) gemeldet. Diese thalassobionte Art aus der Fam. Rhodacaridae konnte hiermit erstmalig für das mediterrane Litoral nachgewiesen werden. Besonders charakteristisch für diese überaus schlanke Spezies sind 2 Paar Jugularia, sowie der Besitz von 2 Krallen am Bein I. Eine geringe Abweichung bei im übrigen morphologischer Übereinstimmung mit der Diagnose WILLMANNs besteht bloß in der Körperlänge. Die Bezahnung der Epistombasis erweist sich als variabel; auch STRENZKE weist darauf hin.

Durchschnittslänge von je 8 Exemplaren: ♂—450 μ (Einzelwert WILLMANNs 390 μ), ♀—540 μ (525 μ). Die Bezahnung der Epistombasis variiert folgendermaßen: ♂ — Übergänge von „fast keine kenntlichen Spitzen“ bis zu „eine Seite mit 1 deutlicher Spitze, Gegenseite mit 1 großen u. 1 kleinen Spitze“; ♀ — variieren weniger und haben durchwegs größere Zähne, bei denen folgende Variabilität gefunden wurde: „Je 1 Zahn“ und „je 2, meist ungleiche Zähne“.

Halotydeus hydrodromus albolineatus HALBERT

(= „*Protereunetes* sp.“ in SCHUSTER 1956)

Diese Spezies wurde von HALBERT (1915) als *var. albolineatus* von der irischen Küste (Mulranny, Malahide) beschrieben. Eine detaillierte Wiederbeschreibung findet sich in SCHUSTER 1957. Bisherige Funde: Irische Küste (s. oben); in den mediterranen Trottoirs der Côte des Albères (Cap du Troc, Cap l'Abeille, b. Cerbère) und der Provence (s. Tab. 1).

Rhagidia fragosa SCHUSTER 1957

Nur in einigen Trottoirs gefunden (Tab. 1); mit *R. halophilus* nicht identifizierbar (WILLMANN in litt.), nähere Einzelheiten in der Neubeschreibung.

Pachygnathus marinus SCHUSTER 1957

Eine weiße (im Alkohol) Spezies, die durch das Fehlen von Hysterosomalfurchen charakterisiert ist; weitere Details in der zitierten Arbeit. Mehrere Exemplare wurden nachträglich in den Albères-Proben unter den habituell ähnlichen *Halotydeus*-Jugendstadien gefunden (vergl. den Nachtrag zu SCHUSTER 1956 in Vie et Milieu 1957, p. 109). Bisherige Funde: Trottoirs der Côte des Albères (Cap du Troc, Cap l'Abeille, b. Cerbère) und der Provence (Tab. 1).

Nanorchestes amphibius T \bullet PS. et TROUËSS.

Ein charakteristischer Bewohner des marinen Litorals europäischer Küsten. Eine nähere Besprechung und Darstellung morphologischer Details in SCHUSTER 1957. In den Trottoirs der Provence (Tab. 1) und vereinzelt auch in den Albères-Proben unter *N. pseudocollinus* nachträglich gefunden (Cap du Troc, Cap l'Abeille).

Nanorchestes pseudocollinus SCHUSTER 1957
(= „*N. collinus* HIRST“ in SCHUSTER 1956)

Unterscheidet sich habituell von *amphibius* durch die fehlende Hysterosomal-Einschnürung und die mehr kugelige Gestalt; morphologische Details in der Neubeschreibung.

Haloribatula tenareae SCHUSTER 1957a

Eine charakteristische Trottoir-Oribatide, die ein neues Genus repräsentiert; Fam. Oribatulidae. Habituell auffallend sind die relativ langen Notogaster-Borsten; eine eingehende Beschreibung findet sich in der zitierten Arbeit.

Desidiopsis racovitzai FAGE

Diese nur wenige Millimeter lange Spinne, Fam. Agelenidae, ist für die westmediterranen Trottoirs charakteristisch und macht ihre gesamte Entwicklung im Trottoir durch (FAGE 1924). Nähere Angaben über die Ökologie dieser „mediterranen Riffspinne“ finden sich in der angeführten Originalarbeit.

Pselaphochernes litoralis BEIER

Diese Art wurde von BEIER (1956) anhand des Probenmaterials von der Côte des Albères neu beschrieben. Unter den über 100 Tieren wurde damals nur ein einziges Adulttier (β) gefunden, was auf ein verstärktes Auftreten von Adulttieren gegen Mitte September schließen ließ. Die Untersuchungen in der Provence, die sich über Mitte September erstreckten, brachten tatsächlich schon rund 60% adulte Exemplare (det. BEIER). Anscheinend kommt es also alljährlich zu einem solchen herbstlichen Massenaufreten von Adulttieren dieser Spezies.

Der in den Albères-Trottoirs nur in einem Exemplar gefundene thalassobionte *Paraliochthonius singularis* (MENOZZI) trat in den Provence-Trottoirs nicht auf. Dies spricht auch dafür, daß es sich um eine seltene Spezies handelt.

Hydroschendyla submarina (GRUBE)

Schon in meinen vorjährigen Trottoir-Untersuchungen habe ich die Funde eines Chilopoden, dessen systematische Eingliederung damals noch nicht möglich war, diskutiert. Inzwischen wurden diese Tiere, gleichzeitig mit den in den Provence-Trottoirs gefundenen Exemplaren von Dr. O. KRAUS bestimmt. Es handelt sich um *Hydroschendyla submarina* (GRUBE) 1872; (Belegexemplare im Senckenbergmuseum SMF 2728—2730). Es ist eine thalassobionte Art, die bisher von mehreren Stellen der europäischen Atlantikküste, von der Ost- u. Nordseeküste, sowie von den Bermudas bekannt wurde. Ältere Angaben über Funde dieser Spezies im mediterranen Litoral wurden jedoch von ATTEMS in ihrer Artzugehörigkeit bezweifelt. Durch die Bestimmung der Trottoir-Tiere ist das Vorkommen dieser Spezies im Mittelmeer-Litoral nun sicher nachgewiesen.

Fundstellen im Trottoir von: Côte des Albères (Cap du Troc, Cap l'Abeille), Provence (Mt. Rose, Porquerolles). Zweifellos gehört diese Art zu den charakteristischen Trottoirbewohnern und ist weiter verbreitet, als die bisherigen Funde anzeigen, worauf bereits im allgemeinen Teil hingewiesen wurde. Interessant ist in diesem Zusammenhang eine ältere Fundmeldung von BRÖLEMANN (zit. nach SCHUBART 1929, p. 4), nach der diese Spezies an der „Rivieraküste, am Strande in den Gehängen von *Lithothamnion*“ gefunden wurde. Vermutlich ist mit den „*Lithothamnion*-Gehängen“ das *Tenarea*-Trottoir gemeint. Dieser Hinweis spricht auch dafür, daß *H. submarina* in den Trottoirs der Provence allgemein verbreitet sein dürfte.

Bereits in der vorjährigen Arbeit wurde die Vermutung ausgesprochen, daß die Artbezeichnung — „*Henia bicarinata* (MEIN.)“ — des von DELAMARE et BOUGIS (1951) gefundenen Trottoir-Chilopoden, von dem keine Belegexemplare mehr vorhanden sind, auf eine irrtümliche Bestimmung zurückgehen dürfte. Diese Annahme wird nun dadurch erhärtet, daß sich unter den von Dr. KRAUS bestimmten Tieren auch solche vom Cap l'Abeille, dem Fundort von „*Henia bicarinata*“ befanden. Es sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß PERES et PICARD (1955) unter Bezugnahme auf die Arbeit von DELAMARE et BOUGIS den charakteristischen Trottoir-Chilopoden ebenfalls als *Henia bicarinata* bezeichnen.

Friesea cf. bodenheimeri BÖRNER

Die Art wurde von BÖRNER (1927) nach einem Einzelexemplar aus Palästina beschrieben. Sie wurde im Landesinneren „auf einem kleinen Tümpel“ gefunden. Den Zeichnungen und der Beschreibung nach zu schließen haben meine Tiere große Ähnlichkeit mit *F. bodenheimeri*: Typischer *Friesea*-Habitus; graublau, etwas fleckig; Furca scheinbar fehlend, erst bei mikroskopischer Betrachtung als Rudiment sichtbar; Analsegment mit 5 leicht gekrümmten, auf kleinen Integumenterhöhungen stehenden Dornen, von denen 4 in einer Querreihe stehen und 1 Dorn dahinter angeordnet ist; ferner trägt das letzte Abdominalsegment einige distal knopfartig verdickte Borsten (bei BÖRNERs Exemplar unklar, da diese Borsten abgebrochen waren); Tibiotarsus ebenfalls mit einigen an der Spitze knopfartig verdickten Borsten; Krallen zahnlos; 8+8 Ommen; distales Antennenende dorsal mit 4 in rhombischer Anordnung inserierenden schlauchförmigen, etwas gebogenen Sinnesborsten; 2 weitere derartige Sinnesborsten stehen schräg davor, lateral; retraktiler Endkolben annähernd birnenförmig. Diese kurze Charakterisierung der Trottoir-Exemplare ergibt bei einem Vergleich mit der Beschreibung und den Abbildungen von *F. bodenheimeri* eine morphologische Übereinstimmung mit Ausnahme der antennalen Sinnesborsten, soweit man der Antennen-Abbildung und Beschreibung entnehmen kann — „... 3 gekrümmte dicke Sinneskegel oberseits an Ant. IV, ein großer Sinneskegel unterhalb und ein kleiner stark gebogener etwas weiter oberhalb von Antennalorgan III an Ant. III ...“ (p. 191). Aus diesen Gründen werden die Trottoir-Tiere vorläufig als *Friesea cf. bodenheimeri* angeführt. *) Auffallend ist der Binnenland-Fund von *F. bodenheimeri*; leider geht es aus den Fundorten nicht hervor, ob es sich um einen Süßwasser- oder Salzwassertümpel gehandelt hat.

Verbreitung der Trottoir-Exemplare: s. Tab. 1. Belegstücke in meiner Sammlung, sowie in den Coll. DELAMARE und STRENZKE.

Axelsonia littoralis (MONIEZ)

Ein thalassobionter Collembole, der in der Gezeitenzone der atlantischen und mediterranen Küsten, aber auch außerhalb Europas schon mehrfach nachgewiesen wurde (STRENZKE 1955).

Trogophloeus alutaceus FAUV.

Eine haloresistente Spezies, Fam. Staphylinidae, die nur in einem Exemplar gefunden wurde, aber „sicher aus Tenarea stammt“ (in litt., det. Dr. SCHEERPELTZ). Bestimmte Arten der Gattung *Trogophloeus* zählen zu den charakteristischen Bewohnern des marinen Litorals (vergl. TISCHLER 1955, p. 202). Auffällig ist der vereinzelte Fund im Trottoir. Larven wurden nicht gefunden.

*) Zum selben Ergebnis kommt auch Dr. DELAMARE, der inzwischen meine Tiere überprüfte.

Dipteren-Larven

Fam Dolichopodidae: Larven und einige Puppen lagen zur Bestimmung (det. Dr. STRENZKE) vor. Unter den Larven wurden 2 Typen festgestellt, eine davon gehört vermutlich zu *Aphrosylus*. Beide Larven-Formen traten in den meisten Proben gemeinsam auf.

Fam. Chironomidae: Außer Larven fanden sich noch einzelne Puppen und Imagines. Die Tiere konnten unter *Trichocladius sp.* und *Clunio cf. marinus* eingereiht werden. Gleichlautende Ergebnisse erbrachte das Albères-Material (1956, p. 247).

6. Zusammenfassung

Vorliegende Arbeit gibt — basierend auf Trottoir-Untersuchungen in der Provence und unter Berücksichtigung jener an der Côte des Albères (SCHUSTER 1956) — eine zusammenfassende Übersicht über die terrestrische Kleinarthropodenfauna der westmediterranen Trottoirs.

Die von der Rotalge *Tenarea tortuosa* gebildeten Kalk-, „Trottoirs“ werden von einer artenarmen, aber individuenreichen terrestrischen Kleinarthropodenfauna (Biotopeigene Arten) bewohnt. Als Wohnsubstrat dienen die äußeren, hohlraumreichen Trottoirschichten. Die Fauna setzt sich aus salzwasserresistenten Milben (10 Arten), Collem-bolen (2), Pseudoskorpionen (2), Chilopoden (1) und Spinnen (1) zusammen; Dipterenlarven wurden in die Untersuchungen miteinbezogen. Die Milben bilden durchschnittlich 90%—92%, stellenweise 100% der Gesamt-Individuendichte.

Unterschiede in den ökologischen Ansprüchen der einzelnen Arten manifestieren sich in der kleinräumigen Vertikalverteilung. Es wurde eine 3-teilige Zonation des Trottoirs (verschieden starker Meerwassereinfluß) angenommen. Milben (*Hydrogamasus*-Arten) dringen am weitesten zum Meer hin vor. Das Besiedlungsoptimum der übrigen Arten liegt hingegen in den oberen Trottoir-Bereichen. Schwach entwickelter *Tenarea*-Aufwuchs und die unterste Zone eines gut ausgebildeten Trottoirs zeigen ein übereinstimmendes Besiedlungsbild.

Einige der im *tenarea*-losen Felslitoral besonders stark wirksamen Faktoren (u. a. Wellenschlag, Insolation, Mikroklimatische Schwankungen) sind im Trottoir, durch dessen Struktur bedingt, in ihrer Wirkung weitgehend abgeschwächt. Die überraschend hohe Besiedlungsdichte ist darauf zurückzuführen.

Abschließend wird eine detaillierte systematische Besprechung der Terricolfauna gegeben; auf einige Neubeschreibungen wird hingewiesen.

Literaturverzeichnis

- BEIER, M.: Ein neuer *Blothrus* (Pseudosc.) aus Sardinien, und über zwei Pseudoskorpione des westmediterranen Litorals. *Fragm. Ent. Roma*, **2**, 7, 55—63, 1956. — BÖRNER, C.: Achorutiden (Collembola) aus Palaestina. *Agric. Rec. Tel-Aviv*, No. 2, 187—197, 1927. — DELAMARE-DEBOUDEVILLE, C. et BOUGIS, P.: Recherches sur le trottoir d'algues calcaires effectuées à Banyuls. *Vie et Milieu* **5**, 161—181, 1951. — EAGE, L.: Remarques sur la distribution géographique des Araignées marines (*Desis*, *Desidiopsis*). *Congr. Ass. Fr. Av. Sci. Liège*, 977—982, 1924. — FELDMANN, J.: Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La Côte des Albères. *Rev. Algologique*, **10**, 1—139, 1937. — HALBERT, J. N.: Clare Island Survey. *Arachnida*, Sect. II. Terrestrial and marine *acarini*. *Proc. R. Irish Acad.*, **31**, 45—136, 1915. — HALBERT, J. N.: The *acarina* of the seashore. *ibid.*, **35**, B, 106—152, 1920. — HENNIG, W.: Diptera Nematocera. In: *Die Tierw. d. Nord- u. Ostsee*. **XI**, e3, 85—102, 1935. — HENNINGS, C.: Zur Biologie der Myriapoden. I. Marine Myriapoden. *Biol. Zentralbl.* **23**, 720—730, 1903. — HUVÉ, P.: Étude expérimentale de la réinstallation d'un „trottoir à *Tenarea*“, en Méditerranée occidentale. *Compt. Rend. d. Séanc. Acad. Sci.* **239**, 323—325, 1954. — PERES, J. M. et PICARD, J.: Les corniches calcaires d'origine biologique en Méditerranée. *Rec. Trav. Station Mar. Endoume, Marseille*, **4**, 2—34, 1952. — PERES, J. M. et PICARD, J.: Biotopes et biocoenoses de la Méditerranée Occidentale comparés à ceux de la Manche et de l'Atlantique Nord-Oriental. *Arch. Zool. Exp. et Gen.* **92**, 1—70, 1955. — PICARD, J.: Les formations organogènes benthiques méditerranéennes et leur importance géomorphologique. *Rec. Trav. Station Mar. Endoume, Marseille*,

13, 55—76, 1954. — PEUS, F.: Auflösung der Begriffe „Biotop“ und „Biozönose“. Dtsch. Ent. Z., NF 1, 273—308, 1954. — REMANE, A.: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In: Die Tierw. d. Nord- u. Ostsee. I. a, 1—238, 1940. — REMMERT, H.: Der Strandanwurf als Lebensraum für *Thinoseius fucicola* (HALB.) (Acarina). Z. Morph. u. Ökol. Tiere, 45, 146—156, 1956. — SCHUBART, O.: *Myriapoda*. In: Die Tierw. d. Nord- u. Ostsee, XI, f1, 1—20, 1929. — SCHUSTER, R.: Das Kalkalgen-Trottoir an der Côte des Albères als Lebensraum terricoler Kleintiere. Vie et Milieu, 7, 242—257, 1956 (+ Nachtrag ibid. 8, p. 109, 1957). — SCHUSTER, R.: Neue terrestrische Milben aus dem mediterranen Litoral. Vie et Milieu 1957 (in Druck). — SCHUSTER, R.: *Haloribatula tenareae* nov. gen., nov. spec., eine neue Oribatide aus dem mediterranen Eulitoral; (Acari). Zool. Anz. 1957a (in Druck). — STRENZKE, K.: Grundfragen der Autökologie. Acta Biotheor. 9, 163—184, 1951. — STRENZKE, K.: Notizen über die Milben und Collembolen der unterirdischen Feuchtzone des Nord- und Ostseestrandes. Kieler Meeresforsch. 8, 82—85, 1951a. — STRENZKE, K.: *Collembola*. In: Die Tierw. d. Nord- u. Ostsee. XI, f2, 1—52, 1955. — TISCHLER, W.: Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. Braunschweig, pp. 220, 1949. — TISCHLER, W.: Synökologie der Landtiere. Stuttgart, pp. 414, 1955. — WILLMANN, C.: Über eine eigenartige Milbenfauna im Küstengrundwasser der Kieler Bucht. Schriften des Nat. Vereins f. Schleswig-Holstein, 20, 422—434, 1935. — WILLMANN, C.: Terrestrische Acari der Nord- und Ostseeküste. Abh. Nat. Ver. Bremen, 31, 521—550, 1939.