

# 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.

# Das Vordringen limnischer Tierarten in das Meeresgebiet der Nord- und Ostsee

Von Adolf REMANE.

## 1. Einleitung.

Das Eindringen mariner Tiere in das Süßwasser hat seit langer Zeit rege Beachtung gefunden und ein umfangreiches Schrifttum hervorgerufen — ich erinnere nur an die Krebse der baltischen Seen, die marinen Relikte der Höhlen- und Grundwassergebiete Europas (vergl. EKMAN, THIENEMANN). Der umgekehrte Wanderungsprozeß, das Vordringen von Süßwassertieren ins Meer ist aber nur wenig untersucht worden. Meines Wissens ist eine übersichtliche Darstellung der dabei erkennbaren Gesetzmäßigkeiten noch nie versucht worden. Diese Lücke will die vorliegende Arbeit schließen, wenigstens für das Gebiet der Nord- und Ostsee, das ich aus eigenen Untersuchungen genauer kenne.

Die Besonderheiten des Themas erfordern einige Einschränkungen und zwar:

a) systematischer Art. Es werden hier die Protozoen und Wirbeltiere fortgelassen. Unter den Protozoen kennen wir ja eine Fülle von Gattungen, die dem Süßwasser und dem Meere gemeinsam sind (*Coleps*, *Stentor*, *Paramaecium*, *Frontonia*, *Euplotes*, *Vorticella*) usw. Es hat also ein reger Artenaustausch zwischen Meer und Süßwasser in dieser Gruppe stattgefunden, in welcher Richtung dieser aber stattgefunden hat, läßt sich vorläufig in den seltensten Fällen ermitteln. Zwar ist es wahrscheinlich, daß z. B. *Paramaecium calkinsi* und *Frontonia marina* von Süßwasser ins Meer vorgedrungen sind, aber das sind Einzelfälle. Von größeren Gruppen der Protozoen sind sicher die Testacea (Thecamoebae) typische Süßwasserbewohner, deren Artenfülle ganz auf das Süßwasser beschränkt ist. Nur wenige Arten überschreiten die 8‰-Salzgehaltsgrenze nach oben in marinen Strandseen und Strandtümpeln. Im Bereich der Kieler Bucht sind es *Cyphoderia margaritacea* (EHRBG.), die wohl eher als *Campascus vulgaris* VALKANOV bezeichnet werden muß und eine *Cochliopodium*-Art. Für den Bereich bulgarischer Brackwässer fand VALKANOV *Campascus vulgaris* im Bereich von 0,3—16‰ S, außerdem aber noch *Diffugia constricta* bis 20‰. Eine weitere vorwiegend limnische Protozoenordnung sind die Heliozoen.

b) ökologischer Art. Es sollen hier nur die Einwanderungsgruppen behandelt werden, die die Grenze Brackwasser-Meer bei ca. 8‰ Salzgehalt überschritten haben; es wird also nicht die geographische Grenze Meer-Festlandsgebiet als Scheide zwischen Süßwasser- und Meeresfauna gewählt, auch nicht die Grenze Süßwasser — Brackwasser. Die Gründe ergeben sich aus den ganz anderen Feststellungsmöglichkeiten für Emigranten und Immigranten des Meeres. Die Flüsse befördern ja ständig eine enorme Menge von Süßwassertieren ins Meer. Sofern diese eine gewisse Resistenz gegen Salz- oder Brackwasser besitzen, können sie regelmäßig in Fängen aus Meeresgebieten erscheinen, ohne daß sie aber in der Lage wären, ihren Bestand im Salzwasser ohne Nachschub aus dem Süßwasser zu halten. Es ist also in Brackgebieten oft nicht leicht, eine echte Existenz limnischer Tiere im Meer von einer dauernden passiven Einschleppung zu unterscheiden. Zwar eignet sich das Ostseegebiet zur Klärung dieser Frage besonders gut, aber zur genaueren Festlegung der Grenzen des Vorkommens sind noch ausgedehnte Forschungen nötig. Bei den Wanderern vom Meer ins Süßwasser ist die Beurteilung viel leichter, sie wandern gegen den Strom oder sind Relikte von Meeresbecken.

## 2. Marine Planktontiere limnischer Herkunft.

Zwei Tiergruppen ist es gelungen, vom Süßwasserpelagial aus das Meerespelagial zu besiedeln, den Phyllopoda unter den Krebsen und den Rotatorien, und zwar jeder dieser Gruppen mit mehreren getrennten Einwanderströmen. Unter den Phyllopoden bilden die Hauptlinie die Onychopoda (Polyphemidae) mit den weltweit im Meer verbreiteten Gattungen *Podon* und *Evadne*. Von den insgesamt ca. 16 Arten dieser Gattungen sind 5 im Gebiet der Nord- und Ostsee weit verbreitet. Sie schließen sich verwandtschaftlich an die Süßwassergattung *Polyphemus* an. Außerhalb unseres Gebietes entsendet dieselbe Familie im Schwarzen Meer, Kaspi- und Aralsee noch Vertreter aus der Verwandtschaft der Süßwassergattung *Bythotrephes* wenigstens ins Brackwasser dieser Gebiete (*Cercopagis* Sars und *Apagis* Sars). Die zweite, sehr dünne Wanderlinie der Phyllopoden entstammt den Bosminidae, von denen eine Art mit einer Salzwasserrasse (*Bosmina coregoni maritima*) in der Ostsee verbreitet ist und gerade noch die 8‰-Salzgehaltszone überschreitet (bis ca. 10‰). In den warmen Meeren einschl. Mittelmeer finden wir noch eine dritte Einwanderung der Phyllopoden ins Meer, aus den Sididae des Süßwassers ist hier die Gattung *Penilia* hervorgegangen (STEUER).

Die Einwanderung der Rotatorien ins Meerespelagial ist noch reicher an Arten und Zahl der Wanderlinien als die der Phyllopoden. Wieder läßt sich eine Hauptlinie erkennen. Sie entstammt der im Süßwasser weit verbreiteten Gattung *Synchaeta*. Mindestens 14 marine Arten dieser Gattung leben im Plankton der Nord- und Ostsee, zwei weitere (*S. atlantica*, *S. johanseni*) im Nordatlantik. Vier oder fünf der genannten Arten sind wohl Brackwasser-Arten im engeren Sinne (*S. monopus*, *S. iennica*, *S. tavina*, *S. bicornis*). Die marinen *Synchaeta* sind morphologisch recht verschieden; ob aber mehrere unabhängige Linien von Süßwasser- zu Meeres-*Synchaeta*en führen, läßt sich vorläufig noch nicht entscheiden, da die Systematik dieser interessanten Gattung noch zu wenig erforscht ist.

Eine zweite Einwanderungslinie gehört der Gattung *Trichocerca* (Fam. Trichocercidae) an, die in großer, noch nicht erschöpfter Artenzahl die verschiedensten Lebensräume des Süßwassers besiedelt; die Mehrzahl der Arten gehört der Vegetationszone, also dem Phytal an, einige leben im Sand, mehrere im Pelagial. Etwa 2—3 Arten dieser Gattung (*Trichocerca marina*, *T. dubia*) sind in Nord- und Ostsee häufig, obwohl sie in den Planktonlisten nur selten erscheinen; auch von dieser Gattung lebt eine Art (*T. henseni*) im Atlantik.

Drei Einwanderungen können bei den Brachionidae verzeichnet werden, also der Familie, die unter den Planktonrotatorien des Süßwassers dominiert. Die Gattung *Brachionus* selbst hat in *B. plicatilis* eine spezifische Art im Salzwasser ausgebildet, einige limnische Arten (*B. calyciflorus*, *B. angularis* u. a.) erreichen oder überschreiten gelegentlich die 8‰-Grenze. Ähnlich verhält sich die bekannte Gattung *Keratella* (= *Anuraea*). *K. cruciformis* ist ins Meer vorgedrungen, *K. eichwaldi* ist im Brackwasser verbreitet, einige limnische Arten nähern sich der 8‰-Grenze, unter ihnen bildet *K. quadrata* gelegentlich in noch salzreicherem Wasser (Nordsee!) Populationen. Der dritte Zweig der marinen Brachionidae entstammt der gleichfalls artenreichen Gattung *Notholca*, die beiden in Nord- und Ostsee verbreiteten Arten *N. striata* und *N. bipalium* können allerdings nur bedingt dem Plankton zugerechnet werden; obwohl sie stets schwimmen (es fehlt ihnen, wie vielen pelagischen Rotatorien, der Fuß mit den Klebdrüsen), halten sie sich dicht über der Bodenfläche flacher Gebiete auf, sind also

benthopelagisch. Ein echter Bewohner des Planktons ist aber *N. japonica* (Marukawa), die aber bisher nur im Pazifik bei Japan und im Barentsmeer (WULFF) gefunden wurde, also nur selten und lokal auftritt.

Schließlich ist unter den Filiniidae eine Art der Gattung *Pedalia* (*P. fennica*) in salzreiches Wasser vorgedrungen; einige limnische Arten der Gattung *Filinia* selbst dringen im Brackwasser bis an die 8<sup>0/00</sup>-Grenze vor.

Anschließend sei noch erwähnt, daß der berühmte Salinenkrebs *Artemia salina*, der aber nicht in das Meer vordringt, sondern auf Salztümpel beschränkt ist, gleichfalls ein Auswanderer aus dem Süßwasser ist, da die gesamte Ordnung der Anostraca, der er angehört, sonst echt limnisch ist. Unsicher ist die Bewertung der Copepodengattung *Halicyclops*, die ihrem oekologischen Vorkommen nach — sie lebt in marinen Strandgewässern — sehr wohl Einwanderer aus dem Süßwasser sein könnte; wo ja Cyclopidae in großer Zahl vorkommen. Auf Grund morphologischer Befunde stellt sie aber V. BREHM zwischen die rein marine Cyclopidengattung *Euryte* und die Süßwassercyclopidae, so daß hiernach eher eine marine Herkunft anzunehmen wäre.

Die marinen Einwanderer ins Süßwasser lassen sich bekanntlich in bestimmte regionale-oekologische Gruppen ordnen (vergl. EKMAN, THIENEMANN). 1. Eine Gruppe bilden die marinen Elemente der nördlichen diluvialen Eisrand- und Vereisungsgebiete mit ihren charakteristischen Krebsen (*Mysis oculata relicta*, *Pontoporeia affinis*, *Mesidotea entomon*, *Limnocalanus macrurus*) und Fischen (*Cottus quadricornis*). Sie sind auch in Nordamerika zum Teil vorhanden und sind zum Teil in den Kaspisee vorgedrungen. Oekologisch sind sie Bewohner großer, meist sauerstoffreicher Seen. 2. Eine zweite Gruppe stellen die Einwanderer aus dem ponto-kaspischen Raum dar. Sie enthalten besonders viele Mysideen (vergl. M. BACESCO 1940), Asseln (*Jaera sarsi*), Fische (*Gobius marmoratus*, *G. kessleri* u. a.) und bevorzugten oekologisch Flüsse. 3. Eine dritte Gruppe bilden die marinen Elemente echter Höhlengewässer. Von ihnen sind als 4. Gruppe die marinen Elemente des Grundwassers zu trennen. Sie enthalten besonders viele Tiere mariner Herkunft in ihrer Mikrofauna (*Troglochaetus*, Copepoden wie *Nitrocrella*, Ostracoda), aber auch höhere Krebse wie *Niphargus* und Verwandte.

Es taucht nun die Frage auf, ob die limnischen Einwanderer ins Meerespelagial gleichfalls eine Gruppenbildung erkennen lassen. Das ist in der Tat der Fall. Zwei oekologisch verschiedene Einwanderströme heben sich deutlich hervor. Der eine dringt nur in Salztümpel und seenartige Buchten des Meeres vor, meidet aber die offene See, nicht nur etwa das Hochseepelagial, sondern schon alle größeren Meeresflächen, wie den freien Raum der Kieler Bucht, die Ostsee usw. Ich nenne sie litoralkontinentale Gruppe. Hierher gehören die Rotatorien *Brachionus plicatilis*, *Pedalia fennica*, annähernd auch *Keratella eichwaldi*, und wenn man *Notholca bipalium* und *N. striata* dem Plankton zurechnen will, auch diese. Unter den Krebsen wäre hier die Sididengattung *Penilia* zu nennen. Bei Untersuchungen am Meeresstrand könnte man leicht diese Arten für Brackwassertiere halten, da ja Strandtümpel und ruhige Buchten von seenartigem Charakter im Nord- und Ostseeraum Wasser mit herabgesetzten Salzgehalten enthalten. Sie leben hier auch, meist in Wasser unter 12<sup>0/00</sup> Salzgehalt mit euryhalinen Süßwassertieren wie *Keratella quadrata*, *K. tecta*, *Brachionus calyciflorus*, *B. capsuliflorus*, *B. angularis*, *Filinia limnetica* usw. zusammen, fehlen aber im salzreichen Wasser der freieren Meeresteile. Erst die Beobachtung ihres Vorkommens in Binnensalzstellen, in die die meisten dieser Arten vordringen (excl. *Keratella*

*eichwaldi*) zeigt, daß es sich um extrem euryhaline Arten handelt, da *Pedalia fennica* und *Brachionus plicatilis* bis 70<sup>0/00</sup> Salzgehalt gefunden wurden. Auch die Cladocere *Penilia avirostris* erträgt einen Salzgehalt von 37<sup>0/00</sup>. An diese Gruppe schließt sich der Salinenkrebs *Artemia salina* an. — Die zweite Gruppe (thalassische Gruppe) dringt gerade in das Plankton des offenen Meeres vor, die Mehrzahl der Arten gehört allerdings vorwiegend dem neritischen Plankton an, doch dringen einzelne Arten in ozeanische Gebiete vor, z. B. *Synchaeta atlantica*, *Trichocerca henseni*, *Evadne spinifera*, *Podon intermedius*. Zu dieser Gruppe gehören die meisten *Synchaeta*-Arten des Meeres, die *Trichocerca*-Arten, *Notholca japonica* und die Gattungen *Podon* und *Evadne* an. Sie meiden bis auf einige *Synchaeta*-Arten (*S. tavina*, *S. litoralis*, *S. cecilia*) die Strandtümpel. — auch die eben genannten Arten kommen nur in Strandtümpeln, die mit dem Meer in Verbindung stehen, vor. In seenartigen Meeresbuchten können Arten beider Gruppen gemeinsam vorkommen, z. B. *Brachionus plicatilis*, *Pedalia fennica* zusammen mit *Synchaeta baltica*, *Podon* und *Evadne*.

Wenn wir nach den Ursachen fragen, die zur Bildung dieser recht scharf geschiedenen beiden Gruppen geführt haben, so scheiden historisch-geographische Gründe, wie sie für die nordisch-glaziale und die ponto-kaspische (sarmatische) Immigration vom Meer ins Süßwasser entscheidend waren, aus. Die Mehrzahl beider Gruppen haben ja weltweite Verbreitung, das gilt von den Arten der Gattung *Podon* und *Evadne* (mit Ausnahme der pontokaspischen Arten), *Brachionus*, *Pedalia*, *Notholca*, *Keratella*, viele *Synchaeta*-Arten. Zwar gibt es einige *Synchaeta*-Arten, die vorläufig auf den Nord-Ostseeraum beschränkt zu sein scheinen (*S. monopus*, *S. fennica*, *S. grimpei*), doch ist gerade für diese Gattung geographische Grenzsetzung vorläufig ganz unsicher, da selbst planktologisch sonst gut untersuchte Gebiete für Arten dieser Gattung noch immer Neufunde bringen.

Prüfen wir die oekologischen Gegebenheiten, so scheidet der Salzgehalt als bestimmender Faktor aus. Zwar verhalten sich im Meer die meisten Arten der Gruppe 1 (Strand- und Binnentümpel) wie echte Brackwassertiere, da sie sowohl gegen das Süßwasser wie gegen das Meer eine Vorkommensgrenze zeigen, die Befunde an Binnensalzstellen zeigen aber, daß gerade diese Strandgruppen in der Mehrzahl ihrer Arten Salzgehalte erträgt, die sogar über dem des ozeanischen Meerwassers liegen (s. oben). Das gleiche gilt für den Temperaturfaktor. Zweifellos ist die Durchschnitts- und Extremtemperatur der Strandgewässer und Binnensalzstellen höher als die der benachbarten Meeresteile der Nord- und Ostsee, aber viele der Meerestiere der Gruppe 2 kommen auch in wärmeren Meeren vor, so *Podon polyphemoides* im Mittelmeer, Schwarzem Meer, Südafrika, *Podon leuckarti* im Mittelmeer, *Evadne nordmanni* in Süd-Afrika, *Evadne spinifera* im Mittelmeer, Indik und an der westaustralischen Küste, *Synchaeta neapolitana* im Mittelmeer usw.

Am weitesten führt eine Betrachtung der Lebensformtypen. Fast alle Vertreter der litoral-kontinentalen Gruppe sind Mikrophagen, entweder Strudler (*Pedalia*, *Brachionus*, *Notholca*), deren Nahrungsbereich von Detritus bis zu einzelligen Algen des Mikroplanktons reicht, oder Filtrierer (*Artemia*, *Penilia*). Umgekehrt sind die meisten Angehörigen der thalassischen Gruppe Räuber. *Podon* und *Evadne* nennt Rammner „Räuber“, die mit ihren kräftigen Raubfüßen kleinere Organismen packen und mit ihren starkbewehrten Mandibeln zermalmen; daneben nehmen sie möglicherweise auch organischen Detritus auf. Räuber sind auch die Rotatorien der Gattung *Synchaeta* und *Trichocerca*. Die *Synchaeta* ergreifen mit ihren Kiefern Tiere, Planktonalgen oder Eier und befördern sie durch

die Saugwirkung ihres mächtigen Mastax in den Magen, die *Trichocerca*-Arten fallen kleinere Planktonorganismen an, durchbohren ihre Wand und saugen sie aus. Nur *Bosmina coregoni maritima* und vielleicht *Notholca japonica* machen eine Ausnahme, da sie der thalassischen Gruppe angehören und Mikrophage sind, gerade ihr Vorkommen ist aber beschränkt.

Diese starken Unterschiede in der Ernährungsart beider Gruppen erklären die oekologischen Besonderheiten in doppelter Weise. Es ist bekannt, daß die Kleingewässer des Meeresstrandes in der Regel stark eutroph sind und daher oft Massenentwicklung an Bakterien (Spirillen, Purpurbakterien), Protozoen u. a. zeigen. Auch die seenartigen flachen Meeresbuchten neigen zu starker Eutrophierung (vergl. GESSNER). Infolgedessen liegen hier Lebensräume vor, die für Mikrophagen optimale Entwicklungsmöglichkeiten bieten. Diese Abhängigkeit von Arten der litoral-kontinentalen Arten von einer starken Entwicklung der Mikroorganismen zeigt auch die Tatsache, daß viele von ihnen in von Abwässern beeinflussten Meeresbuchten Massenentwicklung zeigen. So bezeichnet VÄLIKANGAS in seinen planktologischen Untersuchungen im Hafengebiet von Helsingfors *Pedalia tennica* und *Brachionus*-Arten direkt als mesosaprob. Außer der geringer werdenden Nahrungsgrundlage kommt aber noch der Konkurrenzfaktor als Hindernis für die Ausbreitung der litoral-kontinentalen Gruppe ins freie Meeresgebiet in Betracht. Mikrophagen existieren auch im Meerespelagial in großer Zahl, als Makroplanktonen wären Pteropoden zu nennen, unter den Meso- und Mikroplanktonen sind Trochophoren-Larven, sowohl von Anneliden wie von Mollusken, sowie die Tintinnen Strudler, Filtrierer sind offenbar eine Anzahl Arten unter den Copepoden. Bekanntlich treten aber die Larvenformen (Trochophoren) in ihrem prozentualen wie absoluten Anteil im Brackwasser der Ostsee und in seenartigen Meeresbuchten sehr zurück, in den Binnenlandsalzstellen fehlen sie ganz, so daß hier Gebiete vorliegen, in denen sich vom Süßwasser eindringende Mikrophagen ohne oder gegen verminderte Konkurrenz entfalten können. Diese Tatsache erklärt auch, daß im brackigen Teil der Ostsee sich im freien Wasser (also zur thalassischen Gruppe gehörig) der Mikrophage *Bosmina coregoni maritima* entfalten konnte, da ja diese brackigen Ostseeteile auch Gebiete mit herabgesetzter Konkurrenz durch entsprechende marine Lebensformtypen sind. Es ist interessant, daß diese Meeresgebiete auch von Keratella-Formen besiedelt werden (also auch Mikrophagen im weiteren Sinne), die so sehr das freie Meereswasser bevorzugen, daß sie VÄLIKANGAS zu den  $\beta$ -Oligosaprobien zählt (*K. quadrata* v. *Platei* und *K. cochlearis* var. *recurvispina*).

Umgekehrt treffen die Räuber des Meso- und Mikroplanktons, also *Podon*, *Evadne*, *Synchaeta*, *Trichocerca*, bei ihrer Einwanderung ins Meer auf ein Gebiet, das mit „ihrem“ Lebensformtyp kaum besetzt ist. Wir kennen zwar pelagische Räuber des Großplanktons im Meer (Sagitta, Medusen), im Meso- und Mikroplankton treten sie aber meines Wissens ganz zurück, so daß in dieser Lücke der Lebensformtypen Süßwasserbewohner in der genannten Größenordnung und Nahrungsweise leicht eindringen konnten.

### 3. Die Einwanderung limnischer Tiere ins Benthal und Phytal des Meeres.

#### a. Systematische Übersicht.

Entsprechend der größeren Artenfülle der Benthal- und Phytalfauna ist die Zahl der Einwanderungslinien bedeutend größer als im Pelagial. Es sei zunächst eine systematische Übersicht der Einwanderungslinie gegeben.

Unter den *Cnidariern* hat aus der Familie Hydridae nur *Pelmatohydra oligactis* eine Brackwasserform herausgebildet, die im Meere (Greifswalder Bodden, Schlei) z. T. auf Meerespflanzen (*Zostera*, *Furcellaria*) lebt (SEIFERT 1938). Sie erreicht etwa die 8‰-S-Grenze und unterscheidet sich physiologisch in ihrem Verhalten gegenüber dem Salzgehalt von der Süßwasserform (GRESENS).

Die Turbellarien sind zwar eine vorwiegend marine Tierklasse, doch haben einzelne Gruppen im Süßwasser eine reiche Sonderentwicklung erfahren. Das gilt besonders für die Ordnung Catenulida, die bis jetzt als rein limnisch galt. Neuerdings hat E. SCHULZ eine marine Form im Meeressande der Kieler Bucht gefunden (noch unveröffentlicht). Unter den Rhabdocölen haben die meisten Gruppen der Dalyellidae und Typhloplanidae eine reiche Entwicklung im Süßwasser erfahren, merkwürdigerweise dringt von dieser reichen Süßwasserfauna der Gattungen *Dalyellia*, *Castrada*, *Typhloplana*, *Mesostoma* keine einzige in Meerwasser über 8‰ vor, ja es scheinen alle limnischen Turbellarien der genannten Gruppen schon die Brackwasserregion von 3—4‰ Salzgehalt nicht zu überschreiten. Die ausgezeichneten Untersuchungen A. LUTHERS und KARLINGS über die Turbellarienfauna der finnischen Küste ergaben in diesen Brackwassergebieten eine artenreiche Turbellarienfauna durchaus mariner Herkunft. Untersuchungen im Bereich der Kieler Bucht, die P. AX durchführte, ergaben für die Brackwasser dieser Region die gleiche Fauna, auch hier fehlten die Süßwasserformen der Dalyellidae und Typhloplanidae in Bracktümpeln und den Brackwässern der Schlei, die sonst in großer Zahl limnische Arten aufwiesen. Es läßt sich auch keine stammesgeschichtliche Entwicklungslinie nachweisen, die von diesen limnischen Gattungen ins Meer führt. VALKANOV gibt für die bulgarischen Brackwässer eine Art (*Dalyellia expedita*) an, die einen Salzgehalt von 12‰ erträgt. —

Die Tricladen verhalten sich ebenso, nur dringen einzelne Arten in echtes Brackwasser vor. *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria torva* sind hier in der Ostsee sogar häufig (SEIFERT, REMANE 1934), die Grenze ihres Vorkommens liegt aber ungefähr bei 8‰.

Unsicher ist die Beurteilung bei den Macrostomiden. Zwar ist hier eine Art (*Macrostomum appendiculatum*) in Meer und Süßwasser verbreitet (0—50‰ S), die Gattung enthält zahlreiche Arten, sowohl im Süß-, wie im Brack- und Meerwasser. In welcher Richtung aber die Wanderungen erfolgten, kann ich nicht entscheiden. Die größere Artenzahl lebt im Süßwasser, die Mehrzahl der Organisationstypen aber im Meer.

Mit Ausnahme der unsicheren Macrostomida und eines Einzelfalls bei den Catenulida erweisen sich also die limnischen Turbellarien als „salzfeindliche Gruppe“.

Völlig anders verhalten sich die Rotatorien, die ja bereits als wichtige Immigranten im Meerespelagial genannt wurden. Aus einer beträchtlichen Zahl limnischer Gattungen sind hier Vertreter in echte Meeresgebiete (Phytal und Boden) vorgedrungen. Ich nenne *Proales* (*P. reinhardti*, *P. globulifera halophila* *P. similis*, *P. gonothyraeae*), *Pleurotrocha* (*P. atlantica*, Amerikanische Küste und Mittelmeer), *Cephalodella*, *Lindia* (*L. tecusa*, *L. gravitata*), *Encentrum* (zahlreiche Arten verschiedener Gruppen), *Wigrella* (*W. amphora*), *Wierzejskiella* (*W. marina*, *W. subterranea*), *Aspelta* (*A. clydona*, *A. haringi*, *A. baltica*, *A. reibischi*), *Erignatha* (*E. sagitta*, *E. thienemanni*), *Trichocerca* (*T. pediculus*, *T. taurocephala*), *Euchlanis plicata*, *Colurella* (*C. colurus*, *C. adriatica*, *C. dicentra*, *C. halophila*, *C. bicuspidata*), *Lecane* (*L. grandis*), *Testudinella* (*T. clypeata*). Von der Ordnung Bdelloidea

sind Arten der Gattung *Philodina*, *Mniobia*, *Rotaria* aus Meeresgebieten bekannt. Außerdem dringen noch einzelne Vertreter anderer Gattungen lokal über die 8°/00-Grenze (*Collotheca ornata*, *Ptygura spec. ù. a.*).

Da alle oben angeführten Gattungen im Süßwasser und Meer vertreten sind, ergeben sich aus ihrer Zahl schon 17 getrennte Einwanderungslinien. Nun sind die Vertreter mehrerer dieser Gattungen (*Proales*, *Trichocerca*, *Colurella*) offenbar getrennt voneinander vom Süßwasser ins Meer gewandert, andere enthalten mehrere Linien (*Encentrum*, *Aspelta*), so daß mindestens 25 Einwanderlinien limnischer Rotatorien in marine Gebiete angenommen werden müssen. Diese Linien sind nicht gleichmäßig über das System verteilt, richten sich auch nicht nach der Artenzahl der Familien, sondern lassen eine besondere Disposition einzelner Familien und Gattungen erkennen (*Dicranophoridae*, *Proales*, *Colurella*).

Ähnlich verhalten sich die Gastrotrichen. Sie sind zweifellos marinen Ursprungs, denn die primitive Ordnung der Macrodasyoidea ist rein marin, von der anderen Ordnung (*Chaetonotoidea*) sind es die beiden ursprünglichen Familien (*Neodasyidae*, *Xenotrichulidae*). Aber die *Chaetonotidae* und *Dasydytidae* haben sich im Süßwasser reich entfaltet und von der erstgenannten Familie sind Rückwanderungen ins Meer erfolgt und zwar aus 4 Gattungen: *Aspidiophorus* (*A. marinus*), *Chaetonotus* (7 Arten), *Heterolepidoderma* (*H. marinum*) und *Dichaetura* (1 Art, unpubliziert). Im Mittelmeer sind noch marine *Ichthydium*-Arten bekannt (GRÜNSPAN 1907). Da innerhalb der Gattung *Chaetonotus* mindestens 3 unabhängige Wanderlinien zu erkennen sind, 1. das Subgenus *Halichaetonotus*, 2. *Ch. balticus*, *Ch. marinus*, 3. eine Art mit dreispitzigen Stacheln, sind von der Familie der *Chaetonotidae* 7 Einwanderungen ins Meer erfolgt.

Schwer ist die Wanderrichtung wieder bei den Nematoden festzustellen, die in reicher Artenfülle die beiden Lebensbezirke Meer und Süßwasser besiedeln. Gruppen, die ihre Entfaltung im Süßwasser vollzogen haben, sind nach frdl. Mitteilung von S. Gerlach die *Dorylaiminae*, *Trilobinae*, *Plectinae*, *Cylindrolaiminae*, *Anguillulidae*. Mit Ausnahme der kleinen Gruppe der *Cylindrolaiminae* haben alle Gruppen Einwanderer ins Meer entsandt, besonders die *Dorylaiminae* und *Anguillulidae*. *Dorylaiminae* sind besonders im marinen Küstengrundwasser verbreitet (*Syringolaimus benepapillosus*, *Dorylaimus batticus*, *D. obtusicaudatus* u. a.), doch dringen sie auch bis ins eigentliche Meeresgebiet vor, *S. striatocaudatus* bis 25 m Tiefe; *Dolicholaimus marioni* bis 21 m Tiefe; von den *Dorylaimus*-Arten *D. maritimus*: Grönland: „bottom material“, *D. marinus*: marine Algen bei Lorient, „beach mud“ Küste Nordamerikas, *D. filipjevi*: Algen der Spülzone: Schwarzes Meer. Von den *Anguilluliden* sind mehrere *Rhabditis*-Arten im direkten Küstengebiet des Meeres gefunden worden (*Rh. marinus*), *Tylenchus* wurde freilebend und gallenbildend (*T. fucicola*) im Meer beobachtet. Sehr wahrscheinlich müssen auch mehrere der in feuchten Süßwasserböden verbreiteten Arten der Gattungen *Monhystra* und *Plectus*, wie sie besonders in der Enteromorpha-Zone vorkommen (vergl. OTTO) als Einwanderer ins Meer betrachtet werden.

Im Verhältnis zur Artenfülle ist die Zahl der Einwanderlinien offenbar nicht ganz so hoch wie bei den Rotatorien, immerhin dürfte sie etwa 10 betragen.

Die Annelidengruppe der *Oligochaeta* ist im Meere reich vertreten. Merkwürdigerweise sind es aber nur die Familien der *Plesiopora* (*Archioligochaeta*), die die Einwanderung vollzogen haben, die Familien der anderen Gruppen, darunter so reich im Süßwasser entwickelte wie die *Lumbriculidae* fehlen im Meer, von



den Haplotaxidae wird *Haplotaxis gordioides* für Binnensalzstellen angegeben (R. SCHMIDT, Westfalen 9—14%), im Meer wurde er noch nicht gefunden, auch nicht in schwachsalzigen Gebieten. In den Tropen dringen allerdings auch von den Megascoleciden die Gattungen *Pontodrilus*, *Microscolex* und *Hoplochaetella* an den Meeresstrand vor (cf. STEPHENSON 1930). Die 4 Oligochaetenfamilien, die in die Nord- und Ostsee vordringen, verhalten sich verschieden. Die Aeolosomatiden treten nur mit einer im Süßwasser verbreiteten Art (*Aeolosoma hemprichi*) im Küstengrundwasser und in temporären Strandlachen über 8 ‰ S auf. Die drei übrigen Familien kommen mit mehreren und z. T. spezifischen Arten im Meer vor. Unter den Naididae leben *Paranais*-Arten (*P. littoralis*, *P. uncinatus*) auch in tieferen Sandgebieten; *Nais elinguis* ist in Strandtümpeln und Binnensalzstellen bis zu hohen Salzgehalten gemein, von *Pristina* wurde eine Art (*P. ? lutea*) in der Kieler Bucht gefunden, eine der Süßwasserart *Amphichaeta leydigi* nahestehende Art (*A. sannio*) bewohnt schlammige flache Ufergewässer, auch noch in der Kieler Bucht; von *Chaetogaster* dringt die Süßwasserart *Ch. diastrophus* lokal über die 8 ‰-Grenze (VALKANOV gibt für *Ch. crystallinus* auf dem Balkan Vorkommen bis 10 ‰ an).

Wichtiger sind die marinen Tubificidae. Während unter den Naididae nur vereinzelt spezifische Arten im Meer oder Brackwasser auftreten (*Amphichaeta sannio*), sonst nur stark euryhalinlimnische Arten im Meer vorkommen (*Paranais littoralis*, *Nais elinguis*), sind bei den Tubificidae zahlreiche auf Brackwasser oder Meer beschränkte Arten und sogar Gattungen vorhanden. Zunächst entsenden die meisten im Süßwasser Europas verbreiteten Gattungen Vertreter ins Meer; die Gattung *Tubifex* die Art *T. nerthus* bis zu ca. 18 ‰, und die sehr euryhalin marine Art *T. costatus*, *Peloscoclex* die gleichfalls stark euryhalin marine Art *Peloscoclex benedeni*, *Rhyacodrilus* die marine Art *Rh. prostatum* im Küstengrundwasser der Kieler Bucht; *Limnodrilus* den *L. heterochaetus* im Brack- und Meerwasser (ca. 6—25 ‰), *Rhizodrilus* die extrem euryhalinen Bewohner des Meeresstrandes *Rh. pilosus*. Eigene Gattungen dieser Familie wurden im Küstengrundwasser der Kieler Bucht von KNOLLNER nachgewiesen (*Aktedrilus monospermathecus*, *Spiridion insigne*); die Gattung *Postiodrilus* (mit der Art *P. sonderi*) lebt in Binnensalzstellen (Oldesloe, BOLDT) und wohl an der Küste der Beltsee, *Clitellio* ist mit 3 Arten im Meere weltweit verbreitet, von ihnen lebt *C. arenarius* in Nord- und Ostsee. *Limnodriloides* PIERANTONI wurde mit 4 Arten im Mittelmeer und an der Südwestafrikanischen Küste gefunden, schließlich fand PIERANTONI bei Neapel noch die beiden monotypischen Gattungen *Phaliodrilus* und *Heterodrilus*. Insgesamt sind also 7 marine bzw. Brackwasser Tubificidengenera bekannt.

Ähnlich verhalten sich die Enchytraeidae, doch ist die Zahl der Einwanderungslinien geringer. Auch in dieser Familie entsenden einige limnisch (terrestrische) Gattungen einzelne stark euryhaline (0—ca. 35 ‰) und einige spezifische Arten ins Meer, so *Enchytraeus* den am Strand weltweit verbreiteten *E. albidus* und *E. spiculus* (Nordsee), *Lumbricillus (Pachydrius)*, die ebenso verbreitete Art *L. lineatus*, die auch in Binnensalzgewässern vorkommt (bis 62 ‰), die ins Brackwasser (10 ‰) vordringende *L. pagenstecheri* und die vielleicht euryhaline Meeressart *L. helgolandicus*, *Fridericia* die Arten *F. bulbosa* (Otoplanenzone der Nord- und Ostsee, auch Süßwasser) und *F. pseudoargentea* (Brackwässer der Kieler Bucht), *Enchytraeoides* den euryhalin limnischen *E. arenarius* (0—18 ‰), den euryhalin marinen *E. spiculus* (14 ?—35 ‰, Nordsee) und *E. immotus* (Küsten-

grundwasser Kieler Bucht). Eigene marine Enchytraeidengattungen sind *Michael-sena*<sup>1)</sup> und *Litorea*. Letztere ist nur aus der Adria bekannt (*L. Krumbachi* CEJKA), *Michael-sena* ist jedoch im Küstengrundwasser der Nord- und Ostsee durch *M. subterranea* und im Sande der Kieler Bucht durch *M. postclitellochaeta* vertreten, andere Arten leben im Mittelmeer, Atlantik.

Die Zahl der Einwanderlinien der Oligochaeten ins Meer beträgt also ca. 25—28, im Nordostseegebiet ca. 21—24! Diagrammatische, aber z. T. etwas überholte Darstellungen der „halinen Fähigkeiten“ der Oligochaeten finden sich bei MICHAELSEN und KNÖLLNER.

Ein eigenartiges, aber nicht alleinstehendes Verhalten zeigen die Hirudinea. Obwohl ihre Herleitung aus dem Süßwasser nicht bezweifelt werden kann, verhalten sie sich im Meer wie eine echt marine Tiergruppe. Es ist allerdings nur eine Familie ins Meer vorgedrungen, die parasitischen Piscicolidae. Hier sind sie aber in einer Anzahl spezifischer Gattungen vertreten, *Branchellion*, *Pontobdella*, *Oxytonostoma*, *Callobdella*, *Scorpaenobdella*, *Platybdella*, *Ottonia* usw., die mit 11—12 Arten in Kattegatt und Nordseeraum vertreten sind (weitere in den nördlichen Meeresgebieten). Alle diese Gattungen enthalten nur marine Vertreter; keine einzige Gattung enthält limnische und marine Arten gleichzeitig. Allerdings dringt auch eine limnische Art häufig und ziemlich weit ins Brackwasser vor, es ist der gemeine Fischegel *Piscicola geometra*. Er ist im Brackwasser bis ca. 8‰ verbreitet, darüber hinaus wohl meist durch seine Wirte verschleppt. Im Gebiet der Ost- und Beltsee besteht nun offenbar eine Verbreitungslücke zwischen limnischen und marinen Hirudinea. Obwohl letztere an der schwedischen Kattegatküste (Bohuslän) noch häufig sind, fehlen sie nach all unserer bisherigen Kenntnis bereits in der deutschen Beltsee, aus der nur ein offenbar mit seinem Wirt, dem Rochen, eingewandertes Exemplar von *Pontobdella muricata* bekannt ist, und in der westlichen und südlichen Ostsee (bis auf offenbar eingeschleppte *Piscicola geometra*). Eine ähnliche Erscheinung — also eine Brackwasserlücke — kennen wir außerdem bei der Ostracodenfamilie Cypridae und bei den Schwämmen. Die marinen Schwämme besiedeln allerdings noch in einer gewissen Artenzahl (ca. 20) die Beltsee, bald ostwärts der Darsser Schwelle, bei ca. 8‰ beginnt aber eine schwammlose Zone, bis in Brackwässern (Greifswalder Bodden) die limnische *Ephydatia fluviatilis* erscheint.

Bei den Tardigrada finden wir wieder die Situation, daß die Hauptmasse der Arten im Süßwasser, besonders in Moosrasen lebt, einige spezifische Gattungen aber das Meer aufweist. Da diese (*Batillipes*, *Actinarctus*, *Tetrakentron* u. a.) aber viele primitive Charaktere aufweisen, kann es sich leicht um ursprüngliche Meeresbewohner handeln. Eine Art aus der artenreichen limnischen Gattung *Hypsibius*, *H. stenostomus* ist sicher Rückwanderer, er lebt in der Kieler Bucht vom Küstengrundwasser bis in die Rotalgenzone.

Die Mollusken verhalten sich gegenüber einer Einwanderung bzw. Rückwanderung ins Meer sehr negativ. Die Süßwassermuscheln sind stark salzempfindlich und überschreiten die 2—4‰-Salzgehaltsgrenze kaum, nur die pontische *Dreissensia polymorpha*, die ja dem Brackwasser entstammt, ist bis ca. 6—7‰ vorhanden. Die Schnecken, besonders die Planorbien, verhalten sich ähnlich, immerhin nähern sich einige Arten der 8‰-Grenze oder überschreiten sie lokal.

<sup>1)</sup> Michael-sen bezeichnet die Gattung als marin, Stephenson gibt an: "Littoral and marine, also freshwater".

(*Radix ovata* bzw. *neglecta* bis ca. 8‰, *Theodoxus iluviatilis* bis 14‰, *Bithynia tentaculata* bis 12‰. Spezifische Arten des Brack- oder Meerwassers, die von Süßwasserarten abzuleiten wären, sind im Gebiet nicht vorhanden.

Die Crustaceen verhielten sich im Plankton verschieden, da die Phyllopoda mehrere, die Copepoda gar keine Einwanderlinien zeigten; in der Bodenfauna sind sie viel einheitlicher, da sie hier ebenso wie die Mollusken keine nennenswerte Einwanderung und Entwicklung neuer Arten zeigen. Auch die benthonischen Phyllopoden machen hiervon keine Ausnahme, da von den zahlreichen Cladoceren nur *Chydorus sphaericus* lokal die hier gesetzte Grenze überschreitet. Von limnischen Copepoden sind nur wenige im Brackwasser vorhanden (*Canthocamptus staphylinus*, einige *Cyclops*-Arten). Vielleicht zeigt die interessante Gattung *Parastenocaris* eine Einwanderung ins Meer an. Die Gattung selbst gehört der ursprünglich marinen Familie der Stenocaridae an, sie hat sich mit ca. 40 Arten im Süßwasser, besonders in Grundwassergebieten ausgebreitet und ist ein bevorzugtes Studienobjekt der Limnologen. Nun lebt eine Art, die im Grundwasser Süddeutschlands entdeckt wurde (*P. phyllura*), auch im Küstengrundwasser der Ostsee (Kurische Nehrung, Geifswald) und Beltsee (Schlei) allerdings nur in Wasser bis ca. 5—6‰; eine Art der Gattung jedoch (*P. vicesima*) ist bisher nur aus dem salzreicheren Küstengrundwasser der Kieler Bucht bekannt. Vielleicht ist sie ein limnischer Immigrant im Meer unter den Copepoden.

Etwas meeresfreundlicher sind die limnischen Ostracoden. Zwar überschreiten auch sie mit der Masse der Arten nicht die 5‰-Grenze; einzelne Arten der Gattung *Candona*, die halophile *C. angulata* und *Darwinula stephensoni* sind für ufernahe Schlammgebiete bis ca. 8‰ charakteristisch. *C. neglecta* ist in der eigentlichen Ostsee verbreitet, erreicht nach VALKANOV in bulgarischen Gewässern 15‰ S. Zwei schwimmende Arten sind für kleine, sogar periodische Strandgewässer charakteristisch: *Cypridopsis aculeata* und *Heterocypris (Cyprinotus) salinus*; letztere ist in den Salzwässern von Oldesloe noch bei 25‰ vorhanden. Außerhalb des Gebietes treten in Südwesteuropa noch *Cypris bispinosa* und in Südeuropa *Eucypris inilata* als Brackwasserorganismen limnischer Herkunft auf (KLIE 1929). Unter den Malacostraken überschreitet nur *Asellus aquaticus* lokal die 8‰-Grenze.

Die genannten limnischen Crustaceen des Benthals und Phytals entsenden also streng genommen nur 1 Einwanderungslinie in salzreiches Wasser, den Ostracoden *Heterocypris salinus*; *Parastenocaris* ist als Immigrant im Meer nicht ganz sicher, die anderen Überschreitungen sind lokal (*Chydorus sphaericus*).

Die Arachnida sind typische Landtiere, die Milben (Acarina) haben aber auch den Lebensraum des Süßwassers und des Meeres besiedelt. Die Hydracarinae treten in Hunderten von Arten in den verschiedensten Lebensräumen des Süßwassers auf, in Salzwasser dringen nur wenige Arten vor. K. VIETS hat eine Zusammenstellung der Süßwasserhydracarinaefunde aus salzhaltigem Wasser gegeben; von den insgesamt 44 Arten entfallen 19 auf Deutschland, 38 auf Europa. Meist handelt es sich um Einzelfunde, nur *Diplodontus despiciens* ist von 7 Fundorten registriert. Gerade die Verschiedenheit der Fauna an einzelnen Stellen dokumentiert den Zufallscharakter dieser Vorkommnisse. Alle sind limnische Arten, fast alle erreichen bei 3—5‰ ihre Grenze, über 8‰ ist mir aus dem Meeresgebiet kein Fund bekannt, in den Binnensalzstellen Westfalens, wo manche Arten bei besonders hohen Konzentrationen vorkommen, fand R. SCHMIDT *Hydryphantes ruber* bei 10‰. Die Hydracarinae haben also

in unserem Gebiet keine Einwanderung ins Meer vollzogen, wohl aber in warmen Meeren (Mittelmeer, Ostasien, Australien), wo die Gattungen *Pontarachna* und *Litarachna* spezifische marine Bewohner salzreicher Küsten sind. Für die geringe Neigung der Hydracarin zu Besiedelung des Meeres dürfte mitentscheidend die Tatsache sein, daß viele Arten in der Jugend an Wasserinsekten und Insektenlarven parasitieren. Allerdings fehlten Hydracarin in den Salzwässern, die reichlich Insekten (*Sigara*) und Larven enthielten. Im vollen Gegensatz zu diesem Verhalten der Hydracarin steht das der Halacariden. Wie schon der Name besagt, handelt es sich um Meeressmilben. Obwohl keine Art schwimmen kann, sind sie in noch unerschöpfter Artenzahl in den verschiedensten Lebensräumen aller Meere vertreten. Ihre Artenzahl nimmt mit fallendem Salzgehalt ab, sie beträgt in der Nordsee ca. 40, in der Kieler Bucht 22—25, sinkt in der Ostsee auf 5—6, für den Finnischen Meerbusen (Tvärminne) gibt PURASKOJI 2 Arten (*Halacarellus basteri*, *Rhombognathus seehami*) an. Sie fehlen offenbar dem nördlichsten Teil der Ostsee, sie fehlen auch meist in brackigen Buchten und in Strandtümpeln, nur in der Otoplanenzone und im Küstengrundwasser sind sie mit spezifischen Arten vertreten. Sie dringen auch ins Süßwasser vor. Die echten Halacaridae allerdings vorwiegend in unterirdische Gewässer, die Porohalacariidae, eine besondere Familie der Gruppe, sind im Süßwasser verbreitet. Es ist jedoch sehr zweifelhaft, ob man die Halacariden als Einwanderer aus dem Süßwasser bezeichnen darf. Nach den Darlegungen von VITZTHUM ist vielmehr als sicher anzunehmen, daß die Halacaridae von landbewohnenden Milben abstammen, sie wären also ebenso wie die Meeresreptilien und -säuger terrigene Immigranten.

Die z. T. amphibisch lebenden Milben des Meeresstrandes *Hyadesia lusca*, *Hermannia scraba*, *Rhodacaropsis inexpectatus* u. a. seien hier übergangen (vergl. WILLMANN, HALBERT u. a.).

Insekten fehlen dem Meer nicht in dem Maße, wie oft angenommen wird. Von vornherein sollte man allerdings bei dieser Gruppe besondere Schwierigkeiten in der Besiedelung des Meeresraumes erwarten. Die wasserlebenden Imagines (Wasserkäfer, Wasserwanzen) sind zum größten Teil in ihrer Atmung von der Wasseroberfläche abhängig und zwar von einer ruhigen Wasseroberfläche. Infolgedessen ist ihre Artenzahl schon im Süßwasser in kleinen, flachen Gewässern bedeutend größer als in wellenbewegten Seen. Auch für alle Insekten mit wasserlebenden Larven, die an der Wasseroberfläche schlüpfen, erscheint der Meeresraum als ungünstiges Milieu. Von den wasserlebenden Imagines (in beiden Geschlechtern) dringen sowohl Käfer wie Wanzen in salzreiche Gebiete vor, allerdings nur in Strandtümpel, unter den Wanzen sind es *Sigara*-Arten, die z. T. sogar in salzhaltigen Strandgewässern ihr Optimum besitzen (*S. lugubris*, *S. hieroglyphica*), noch nicht artlich bestimmte *Sigara*-Larven wurden in Binnensalzstellen bei Staßfurt in 70 ‰ S gefunden. Von Wasserkäfern finden wir Dytiscidae, Haliplidae und Hydrophilidae in salzhaltigen Kleingewässern bis oder über 8 ‰ S; allerdings in relativ geringer Artenzahl; meist handelt es sich um verbreitete limnische Arten, so *Dytiscus marginalis*, *Noterus*-Arten, *Haliplus ruficollis* (alle incl. Larven). Daneben gibt es auch unter den Käfern halophile bzw. halobionte Arten (vgl. LINGERKEN), die vielfach bis zu hohen Salzgehalten vordringen. Es handelt sich um *Ochthebius*-Arten (der mediterrane *O. quadriocollis* nach HASE bis über 100 ‰ Na Cl-Gehalt!), *Enochrus bicolor*, *Berosus spinosus*, *Paracymus aeneus* u. a. — Mit seinen Nährpflanzen, den Potamogetonaceen incl. *Zostera*

dringt der Chrysomelide *Haemonia mutica* in flache Buchten des eigentlichen Meeresraumes vor.

Komplizierter liegen die Verhältnisse bei den Insekten, die nur als Larven (+ Puppen) und z. T. als flugunfähige Weibchen im Wasser leben. Daß die Insektenlarven dieses Typs, also die Odonata, Ephemera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera, weniger Lepidoptera und Neuroptera, im Süßwasser eine große Rolle spielen, ist allbekannt. Gegenüber dem Meerwasser verhalten sich diese Ordnungen ganz verschieden. Eine Gruppe meidet das Salzwasser (über 3 ‰) völlig, zu ihr gehören die Plecoptera, die Ephemera und die Neuroptera. Eine zweite ist mit einzelnen Arten im Brackwasser von 3—7 ‰ noch verbreitet, überschreitet in Strandtümpeln lokal auch die 8 ‰ Grenze. Hierher gehören die Odonata (*Ischnura elegans*) und die Trichopteren, von denen *SILFVENIUS* im Finnischen Meerbusen bei 5—6,4 ‰ Salzgehalt noch 33 Arten feststellt. Unter den wasserlebenden Lepidopterenraupen erreicht *Acentropus niveus*, auf *Zostera* lebend, Salzgehalte von über 15 ‰. Die Vertreter dieser zweiten Gruppe bilden im Salzwasser keine spezifischen Arten aus, es leben hier nur euryhalin-limnische Arten. Nur aus Australien und Neuseeland ist eine spezifische marine Trichoptere (*Phikanisus plebejus* WALK) bekannt. — Eine dritte Gruppe bilden die Dipterenlarven, die spezifische halophile und halobionte Arten ausbilden und in erstaunlicher Individuenzahl in Meeresgebiete vordringen. Auch hier bevorzugen allerdings die meisten Arten Strandtümpel und Strandseen. Unter den Fliegen stellen die Ephydridae ganz charakteristische Vertreter der Salinengewässer und salzhaltigen Strandgewässern dar. (*E. riparia*, *E. micans*, *E. macellaria*, *Caenia tumosa*, u. a., in Nordamerika im extrem salzreichen Salzsee von Utah *E. gracilis*). Für sie ist das Ertragen hoher Salzgehalte besonders charakteristisch. A. BEYER fand *E. riparia* und *E. macellaria* bei Staßfurt in Wasser von 70 ‰ S, *E. gracilis* lebt nach ALDRICH im Salzsee noch an Stellen, wo das Salz in Kristallen auszufallen beginnt. Auch die Gattung *Scatella* entsendet Arten ins Salzwasser, *S. stagnalis* lebt in Tümpeln bis 70 ‰, *S. subguttata* im Strandgebiet der Nord- und Beltsee in Massen (Farbstreifenwatt, vergl. E. SCHULZ). Auch andere Fliegenfamilien sind im Salzwasser über 8 ‰ vertreten, die Syrphiden mit *Tubifera* (bis 70 ‰) und *Eristalis*, die Dolichopodidae mit *Hydrophorus praecox* (häufig im Farbstreifensandwatt der Nordsee), die Stratomyiden mit *Stratiomys*, die Muscidae mit *Lispa* (im Wattenmeer der Nordsee cf. WOHLBERG) und *Fucellia* usw.

Noch reicher ist die Fauna der Salzwassermücken (Nematocera). Aus der Familie der Ceratopogonidae zählt K. MEYER 1934 über 30 Arten aus den Gattungen *Dasyhelia*, *Bezzia*, *Culicoides*, *Leptoconops* auf, die halobiont oder halophil sind oder am Meeresstrand Kleintümpel der Gezeitenzone bewohnen. Eine Übersicht über die Salzwasser Chironomiden gibt THIENEMANN 1936. Unter diesen sind besonders die *Chironomus*-Larven der Arten *salinarius* und *halophilus* wichtig, von denen erstere den Salzgehalt von 60—70 ‰ erreichen kann, (SUWOROW 1908 fand in einem Salzsee Asiens Chironomiden-Larven bei 285 ‰). Aber auch *Ch. plumosus* dringt in schlammreiche Meeresgebiete vor. Unter den Orthocladiariae sind die im Meer an vielen Biotopen verbreiteten *Clunio marinus* und *Trichocladius vitripennis* bekannt. Die berühmteste Chironomide ist ja *Pontomyia natans* EDWARDS 1926 von Samoa, deren Imagines wasserlebend sind; das Weibchen ist madenförmig ohne Flügel und Antennen, das Männchen hat verkümmerte Flügel und schwimmt mit den Beinen rudierend im Meerwasser. Insgesamt sind die Dipteren-Larven in über 20 Linien von Süßwasser in Salzwasser über 8 ‰ vorgedrungen.

## 6. Oekologisches Verhalten der benthonischen Einwanderer.

Die pelagischen Einwanderer ins Meer ließen zwei Hauptströme erkennen, 1. eine litoral-kontinentale Gruppe, 2. eine thalassische Gruppe. Die Bindung der benthonischen Einwanderer an die Litoral-Regionen ist noch enger. Im Bereich der Nord- und Ostsee leben die limnischen Tiere fast ausnahmslos in 0—20 m. Größere Tiefen (über 200 m) erreichen die Halacariden — aber diese sind von Land aus ins Meer gewandert — und die Hirudinea, diese werden als Ektoparasiten passiv von ihren Wirtstieren transportiert. MICHAELSEN gibt für die Oligochaeten *Clitellio arenarius* ein Tiefenvorkommen bis 46 m in der offenen Ostsee (!) an, für *Pelosclex benedeni* in der Beltsee bis 22 bzw. ? 36 m. Auch der Ostracode *Candona neglecta* bewohnt im Ostseebecken tiefere Regionen, aber im Brackwasser. Es ist natürlich auch nicht die 20-m-Tiefenlinie, die die limnischen Einwanderer so eng an das Litoral bindet, sondern die besondere Biotopstruktur und z. T. wieder der Konkurrenzfaktor.

Die Biotope des Litorals und Eulitorals sind ja entsprechend der hier herrschenden Vielfalt der physikalischen Bedingungen sehr verschiedenartig. Die Beteiligung limnischer Einwanderer von der Fauna der einzelnen Biotope ist nicht gleichartig, so daß diese einzeln behandelt werden müssen. Am besten wäre eine Angabe des prozentualen Anteils der limnischen und marinen Komponente in jedem Biotop; hierfür wäre eine vollständige Kenntnis der Faunen dieser Biotope notwendig, die z. Z. noch nicht erreicht ist. Immerhin kennen wir den Artenbestand so weitgehend, daß ziemlich sichere Annäherungswerte gegeben werden können.

1. Strandtümpel. Den höchsten Anteil limnischer Einwanderer finden wir in salzhaltigen Strandtümpeln, aber nur in solchen, die keine Verbindung mit dem Meer besitzen, sondern höchstens gelegentlichen Einstrom von Meerwasser erhalten. Hier beträgt der Anteil limnischer Elemente ca. 90%, da hier das Reich der salztoleranten und salzliebenden Insekten ist, die Oligochaeten und Rotatorien reich entfaltet sind; Polychaeten, Hydroiden, Echinodermen völlig fehlen. Marine Elemente in solchen Tümpeln sind vorwiegend Copepoden (*Laophonte mohammed*, *Cletocamptus confluens*, *Nitocra simplex*, *Mesochra rapiens*, *Schizopera clandestina*), Ostracoden (*Cyprideis littoralis*, *Cytheromorpha fuscata*), Amphipoden (*Gammarus duebenii*) und Turbellarien (z. B. das Acöl *Avagina aurita*). Die marinen Elemente dieser Strandtümpel dringen bekanntlich auch in Binnensalzstellen vor (vergl. REMANE 1940).

Wesentlich anders wird die Situation sofort, wenn die Salztümpel regen Zufluß vom Meere aus erhalten. Während der Anteil der limnischen Elemente sinkt, steigt der Anteil der marinen stark an durch das Auftreten von Polychaeten (*Nereis diversicolor*, *Manayunkia aestuarina*, *Streblospio strubsoi*, *Alcmaria romijni*), Crustaceen (*Neomysis vulgaris*, *Sphaeroma rugicaudum*, *Idotea viridis*, *Leptocythere*-Arten usw.), Turbellarien, so daß der Prozentsatz der limnischen Elemente z. B. im marinen Strandgraben des Bottsandes bei Kiel auf ca. 45% sinkt.

Über die marinen Felsbodentümpel habe ich nicht genügend Kenntnisse, um sie beurteilen zu können. Dagegen muß noch ein Typ der Strandtümpel erwähnt werden, auf den wir erst neuerdings aufmerksam wurden. Es handelt sich um periodische Strandtümpel, die auf sandigem Meeresstrand entstehen. Die Bran-

dung schüttet ja hier einen sandigen Prallhang auf, unter dem sich landwärts das Niveau zu wechselnden Hochwannen senkt. Diese werden mit Seewasser gefüllt, wenn die Wellen den Prallhang überfluten, so daß bei Rückkehr zum normalen Wasserstand in den Hochwannen ein Resttümpel bleibt, dessen Wasser durch Einsinken in den Sand und Verdunstung rasch vermindert, durch Regenwasser vermehrt wird. Die Tümpel sind meist von kurzer Dauer, doch gestattet der feuchtbleibende Sand vielen Bewohnern eine Weiterexistenz im Lückensystem. Der Salzgehalt ist gering, aber stark wechselnd und kann die Konzentration des Meereswassers weit übersteigen. Diese Tümpel beherbergen eine reiche Kleinfau-  
 na, besonders an Rotatorien (*Eccentrum diglandula*, *E. villosum*, *E. rousseleti*, *Cephalodella megalcephala*, *C. gibba*, *Philodina roseola*, *Rotaria*-Arten), einige Kleinkrebse (*Mesochra aestuarii*, *Heterocypris salina* usw.) den Oligochaeten *Aeolosoma hemprichi*. Durch den hohen Anteil der Rotatorien an der Gesamtfau-  
 na — sie treten hier in z. T. weit verbreiteten Arten des Süßwassers auf (*Philodina*, *Cephalodella*) — wird der Anteil der limnischen Elemente<sup>1)</sup> in diesen Bezirken wieder hoch.

2. Enteromorpha-Zone. Das obere Eulitoral des Meeres wird an festen Gegenständen meist von dichten Grünalgenmassen der Gattung *Enteromorpha* besetzt. Diese Algenpolster halten schwammartig Wasser in sich, wenn das Gebiet trockenfällt. Dieses Lückensystem ist Wohnraum einer reichen Fauna (vergl. OTTO 1936), obwohl die physikalischen Faktoren extrem schwanken und der Salzgehalt den des benachbarten Meerwassers weit übertreffen kann (auf Helgoland 68,2‰, bei Kiel 28,2‰ gemessen). Trotz dieser oft erreichten hohen Salzkonzentration ist die Anzahl der limnischen Elemente hoch; sie beträgt in der Kieler Bucht ca. 45‰ (die dem Land entstammenden Tiere dieser Zone nicht eingerechnet).

3. Küstengrundwasser. Der subterrane Küstenbezirk beherbergt in sandigen bis kiesigen Böden im unterirdischen Lückensystem eine reiche Fauna (vergl. A. REMANE und E. SCHULZ 1934). Das Wasser zeigt wechselnden Salzgehalt. Im Vergleich zu den bisher genannten Biotopen ist der Anteil limnischer Elemente gering. Die Rotatorien treten sehr zurück (*Wierzejskjella subterranea*, *Proales globulifera halophila*). Die Turbellarien und Gastrotrichen sind rein marin, nur die Oligochaeten sind mit einer Reihe spezifischer Arten (*Michaelsena subterranea*, *Aktedrilus monospermathecus*, *Rhyacodrilus prostatus*, *Enchytraeoides immotus* KNOLLNER 1935) limnische Einwanderer, desgleichen einige Nematoden (*Dorylaimus*-Arten) und der Tardigrade *Hypsibius stenostomus*. Insgesamt dürfte in der Kieler Bucht die Prozentzahl limnischer Elemente kaum über 10‰ liegen. In der Nordsee, wo auf Sylt eine entsprechende Küstengrundwasserfauna vorhanden ist, wird der Anteil durch neue marine Elemente (*Polycopo*, *Protodrilus*-Arten, *Trilobodrilus*, Copepoden) noch verringert.

4. Die küstennahen Weichbodengebiete flacher Meeresgebiete enthalten gleichfalls limnische Elemente. Es sind aber wohl ausschließlich Oligochaeten (*Amphichaeta sannio*, *Tubifex costatus*, *Paranais litoralis*, z. T. *Nais elinguis*), höchstens lokal das Rädertier *Lindia gravitata*. Infolgedessen beträgt hier der Gesamtanteil limnischer Elemente nur wenige Prozent.

5. Sandgebiete. Auffallenderweise ist die Zahl limnischer Einwanderer in Sandgebieten wieder größer. Es kommt hier im wesentlichen auf Rechnung der

<sup>1)</sup> Als limnische Elemente werden limnische Arten + die aus limnischen Formen entstandenen marinen Arten bezeichnet.

Rotatorien und Gastrotrichen (Chaetonotidae !) die hier recht artenreich sind, aber auch die Oligochaeten sind hier vertreten (*Michaelsena postclitellochaeta*, *Pristina* ? *lutea*, *Paranis litoralis*). Da aber der Gesamtartenbestand der Sandfauna sehr hoch ist, liegt der Prozentsatz limnischer Elemente hier sicher unter 15%. Im kiesigen Uferstreifen der Otoplanenzone lebt nur der Oligochaet *Fridericia bulbosa* als limnischer Vertreter. Die limnischen Elemente des Sandes treten übrigens nicht nur in der Beltsee, sondern auch in der Nordsee auf.

6. Phytal. Wider Erwarten ist das Phytal des Meeres (ausschließlich der Strandtümpel) nur wenig von limnischen Elementen besetzt. Den Tangen (*Fucus-Laminaria*) fehlen sie im Meeresgebiet über 8‰ bis auf einzelne Mückenlarven meines Wissens ganz; sie sind jedoch in den Rotalgen- und Zosterawiesen vorhanden. In beiden kommen eine Anzahl Rotatorien vor, besonders *Proales*-Arten (*Pr. reinhardtii*, *P. longipes*, *P. globulifera halophila*, *Aspelta harringi*, *Encentrum*-Arten, *Colurella*-Arten), die Mückenlarven *Trichocladus vitripennis* und *Clunio marinus* (letztere auch in Laminariarhizoiden); in Rotalgen ist ferner der Tardigrade *Hypsibius stenostomus* vorhanden. Alle diese Arten kommen auch in anderen Biotopen vor. Spezifische Potamogetonaceen-Bewohner, die auch *Zostera* befallen, sind die phytophagen Insekten *Haemonia mutica* (Coleopt.) und *Acetrotropus niveus* (Lepidopt.). Oligochaeten fehlen dem echt marinen Phytal völlig. Infolgedessen bleibt der Anteil limnischer Elemente sicher unter 10%. Diese geringe Rate ist auffallend, da ja im Süßwasser das Phytal ein artenreicher bevorzugter Lebensraum ist. Sie ist auch nicht mit der völlig andersartigen Vegetation mit ihren Tangen und Rotalgen zu erklären, denn im Brackwasser unter 8‰ ist limnischen Tieren sehr wohl der Übergang auf *Fucus* (Trichopteren-Larven, *Theodoxus fluviatilis*, *Limnaea ovata*, *Dendrocoelum lacteum* u. a. und Rotalgen wie *Furcellaria* (der Schwamm *Ephydatia fluviatilis*) geglückt. Der unterschiedliche Anteil der limnischen Elemente an der Besiedelung der Brauntange einerseits, den Rotalgen- und Zosterabeständen andererseits läßt sich leicht aus der Struktur dieser Pflanzen erklären. Die Mehrzahl dieser Tiere gehören ja der Mikrofauna an (Rotatorien und Tardigraden), die in dem dichten Bestand von buschigen Rotalgen und *Zostera* bessere Existenzbedingungen finden als an den thallosen Großtangen, denen ja an den Thalli eine Mikrofauna fast völlig fehlt.

7. Weichbodengebiete der tieferen Zone. Ein nahezu völliges Verschwinden limnischer Elemente tritt ein, wenn wir die Weichbodengebiete jenseits der „Schorre“ betrachten. Sie beginnen in der Kieler Bucht schon bei 10–15 m, in der Nordsee liegen sie wesentlich tiefer, auch dort wo geeignete Rinnensysteme vorhanden sind. In den meisten Fängen vermißt man hier limnische Tiere völlig, in der Kieler Bucht kommen gelegentlich noch einige Oligochaeten (*Peloscoclex benedeni*, *Limnodrilus heterochaetus*) hier vor, in sapropelartigen Gebieten der Förden *Chironomus*-Larven. Insgesamt bleibt aber hier der Anteil der limnischen Elemente sicher unter 2‰ und wird in den tieferen Gebieten der Nordsee 0‰.

Zur Erklärung der unterschiedlichen Beteiligung limnischer Elemente an der Besiedelung ergeben sich folgende Möglichkeiten. 1. der Biotopfaktor: in den Strandtümpeln mit schwankenden Temperaturen und gelegentlicher Vereisung finden Süßwassertiere Biotopbedingungen vor, die ihrem Stammbiotop entsprechen mit Ausnahme des Salzgehaltes.

2. der Konkurrenzfaktor, den wir für die pelagischen Tiere schon S. 9 herangezogen. Eine gleiche genaue Analyse läßt sich für die Tiere des Benthos und Phytals nicht durchführen, nur für die phytophagen Insektenlarven ergibt sich



ein deutlicher Konkurrenzausfall im Meer, da die Großpflanzen von Meerestieren nur selten direkt verzehrt werden (*Echinus*, *Aplysia*). Auch das Vorkommen der *Chironomus*-Larven gerade in den artenarmen Sapropelgebieten des Tiefenschlammes fordert zur Deutung durch Konkurrenzangel heraus.

Nicht erklärbar ist auf diesem Wege die relativ geringe Anzahl limnischer Elemente in dem konkurrenzarmen Küstengrundwasser und der im Vergleich zu gleich tiefen Algenbeständen hohe Anteil an der Fauna des Meeressandes.

#### 4. Allgemeine Probleme.

##### a. Die Verteilung der limnischen Einwanderungslinien und die Halophilie und Halophobie der einzelnen Tiergruppen.

Die Einwanderungslinien, deren Zahl über 100 beträgt, verteilen sich nicht gleichmäßig über die Gruppen des Systems und sind auch nicht der Artenzahl der einzelnen Gruppen proportional. In drei ganz entfernt stehenden Tiergruppen treten eng nebeneinander zahlreiche Einwanderungslinien auf, in anderen fehlen sie ganz. Diese Tatsache läßt sich schlechterdings nicht anders deuten, als daß bestimmte Tiergruppen eine physiologische Disposition besitzen, die Schranke Süßwasser — Meerwasser zu überwinden. Dieselbe Tatsache können wir — wenn auch nicht in gleicher Deutlichkeit — beim Eindringen mariner Organismen ins Süßwasser feststellen. Die bevorzugten Gruppen sind die Rotatorien, die Oligochaeten und die Dipterenlarven, die alle über 20 parallele Wanderströme erkennen lassen. Im Vergleich zur Artenzahl reihen sich die Chaetontidae ihnen an. Auch für diese Gruppe gilt im Kleinen dasselbe, was vorhin für das Gesamtsystem ausgeführt wurde. Einzelne Familien dieser Gruppen zeigen eine höhere Einwanderungstendenz als andere. Die Nematoden scheinen eine mittlere Stellung einzunehmen, ganz schwache Einwanderung zeigen die Crustaceen, Hydracarinen, Mollusken.

Es ergibt sich also, daß ganze systematische Gruppen sich in ihrer Halophilie bzw. Halophobie unterscheiden. Der Unterschied kann einerseits die Zahl der Einwanderungslinien, andererseits der Grad des erreichten Salzgehaltes sein. Was die Einwanderungslinien anbetrifft, so erweisen sich im Verhältnis zur Artenzahl die Hydracarinen, Ephemera, Plecoptera, Tardigrada und in etwas weiterem Sinne die Crustaceen, Trichopteren, Mollusca als typisch halophob. Von den artenarmen Gruppen müssen noch die Lophopoda unter den Bryozoen genannt werden. Die Gründe für dieses Verhalten sind unbekannt, es kann nur der negative Entscheid getroffen werden, daß die geologische Dauer des Aufenthalts der Gruppe im Süßwasser nicht dafür maßgebend ist. Alte Gruppen, die sicher seit dem Palaeozoicum Süßwasserbewohner sind, entsenden doch Einwanderungslinien ins Meer, wie z. B. die Rotatorien, unter den Crustaceen die Phyllozoa und Anostraca, auch die Dipteren sind in ihrer Ahnenkette sicher seit dem Palaeozoicum Land- und später als Larven, Süßwasserbewohner. Umgekehrt verhalten sich Tiergruppen, die bis in die jüngste Vergangenheit Wanderlinien vom Meer ins Süßwasser entsenden wie z. B. Copepoden und Malacostraken, trotzdem in ihren Süßwasserformen halophob. Unter den Copepoden haben wir ja mehrere Gattungen, die noch in dichter Artenkette ihre junge Einwanderung ins Meer dokumentieren (*Erytemora*, *Nitocra* u. a.) wie überhaupt viele Süßwassercopepoden Familien angehören, die noch im Meere vertreten sind, gleichwohl erweist sich die Gruppe in der Beziehung Süßwasser-Meer als deutlich halophob,

da außer dem im Brackwasser häufigen *Cyclops bicus* höchstens *Parastencaris*-Arten (*P. vicesima* im Küstengrundwasser) Rückwanderer sind. Ähnlich verhalten sich die Turbellarien und z.T. Mollusken, mit ihren deutlichen Einwanderungslinien Meer—Süßwasser, aber ihrer geringen Rückwanderung.

Was die erreichten Salinitätsgrade anbetrifft, so können wir gleichfalls merkwürdige Unterschiede feststellen. Daß die halophoben Süßwassertiere nur schwache Salzkonzentrationen erreichen und auch bei Artenreichtum im allgemeinen die 8‰-Grenze nicht überschreiten, ist selbstverständlich (Mollusken, Turbellarien). Es gibt aber Fälle, bei denen nach Übertritt ins Brackwasser die Artenzahl nicht oder nur wenig abnimmt, so daß eine dichtbesetzte Linie vom Brackwasser bis zu hohen Salzgehaltsgraden reicht. Hierher gehören die Rotatorien, die in Beltsee und Nordsee noch eine beträchtliche Artenzahl behalten, ferner die Polyphemidae im Gegensatz zu allen anderen Crustaceen; ihre marinen Vertreter sind wie erwähnt weltweit verbreitet. Hierher gehören ferner die Oligochaeten und Chaetodontidae. Vielleicht müssen dieser Gruppe auch die Dipteren-Larven zugezählt werden, wenn man ihr Verhalten gegen den Salzgehalt, nicht ihr Auftreten in echten Meeresbiotopen in Betracht zieht. Gibt es nun Gruppen, die nach Überwindung der Brackwassergrenze im marinen Gebiet einen Artenanstieg verzeichnen? Hierher gehören mit Sicherheit nur die Hirudineen oder genauer die Piscicolidae. Die Halacaridae, die wie erwähnt eine starke Entfaltung im Meer erfahren haben, sind vom Land aus ins Meer gewandert.

Es sei noch auf zwei Erscheinungen hingewiesen. 1. Bei der Einwanderung limnischer Tiere ins Meer bedeuten die Regionen mit starker Salinitätsschwankung keine besondere Schranke. Die Regionen größter Salzgehaltsamplitude sind ja die Biotope der Uferzonen, wo im Boden oder in Kleingewässern der Salzgehalt durch Regen oder Zuflüsse erheblich herabgesetzt wird, durch die Verdunstung bei starker Sonneneinstrahlung aber stark gesteigert werden kann (lokal bis über 100‰). So betrug die Schwankung in der Enteromorphazone der Kieler Bucht 2—28‰ (OTTO 1936), ohne daß hierbei die Extremwerte erfaßt wurden, im Küstengrundwasser der Kieler Bucht bei nur 12 Messungen 2,2 bis 20,1‰ (REMANE und SCHULZ). Trotz derartiger, vom Standpunkt biologischer Wirkungen enormen Schwankungen haben die limnischen Elemente gerade derartige Lebensräume in hohem Prozentsatz besiedelt. Auch für die marinen, zum Brackwasser vordringenden Tiere konnte ja festgestellt werden, daß die Regionen starker Schwankungen keine besonderen Hinderungszone für euryhaline Meerestiere sind (REMANE 1934). 2. Den limnischen Elementen gelingt es in auffallend großer Zahl Biotope mit extrem hohen Salzgehalten zu besiedeln. Bei Werten von 70‰ S leben noch die Rotatorien *Pedalia tennica*, *Brachionus plicatilis*, der Phyllopede *Artemia salina*, die Dipterenlarven *Ephydra riparia*, *E. macellaria*, *E. gracilis*, *Scatella stagnalis*, *Trichocladus vitripennis*, *Chironomus salinarius* u. a., Coleopteren (*Ochthebius*) usw. Viele dieser Arten ertragen noch weit höhere Konzentrationen. Wenn es also Süßwassertieren gelingt, die Brackwasserschranke zu überwinden, so ist in vielen Fällen sofort ein Vordringen in extreme Salzgehaltswerte gegeben.

#### b. Die Entfaltung limnischer Tiergruppen im Meeresraum.

Es ist eine oft festgestellte phylogenetische Erscheinung, daß Tier- oder Pflanzengruppen, wenn sie einen neuen Lebensraum besiedeln, oft eine explosive Aufspaltung in zahlreiche Arten und bisweilen auch in zahlreiche Spezialisations-

und Organisationstypen erfahren. Das ist bei der ersten Besiedelung des Landes durch Tier- und Pflanzenstämme bekannt, es ist ebenso bekannt nach Besiedelung des Süßwassers und des Meeres durch Landtiere. Wie verhalten sich nun die limnischen Tiere beim Vordringen ins Meer. Die fossilen Fische der Actinopterygier und Crossopterygier-Reihe folgen der oben genannten Regel; sowohl die Holostei, wie die Teleostei und die Actinistia haben im Meere eine reiche Entwicklung erfahren. Bei den Wirbellosen ist diese Erscheinung auffallend gering. Am stärksten ist sie bei den Hirudineen, bei denen offenbar einer einzigen Einwanderung ins Meer eine Aufspaltung in zahlreiche Gattungen folgte. Aber diese Hirudineen sind Parasiten, die sowieso zu starker Artspaltung neigen. Eine ähnliche aber geringe Aufspaltung zeigen die Polyphemidae unter den Crustaceen. Die Oligochaeten und Dipteren-Larven haben zwar zahlreiche Einwanderungslinien ins Meer entsandt, die Ausbildung neuer Arten im Meer ist aber gering, immerhin haben sich im Meer einzelne Gattungen herausgebildet. Das fehlt aber bei den Rotatorien und Gastrotrichen, bei denen die marinen Arten entweder mit Süßwasserarten identisch sind oder denselben Gattungen angehören. Es hat also bei Oligochaeten, Rotatorien, Gastrotrichen, noch eine gewisse artliche Aufspaltung stattgefunden, neue Organisations- und Spezialisationsbildungen blieben aber gering. Es mag dies damit zusammenhängen, daß den limnischen Tieren fast nur die Randgebiete des Meeres zur Verfügung standen. Die Halacariden, die vom Land in den wirklichen Meeresraum vorgestoßen sind, haben sofort wieder eine reiche Art- und Gattungsbildung im neuen Lebensraum erfahren.

#### Zusammenfassung.

1. Das Eindringen limnischer Tierarten (excl. Protozoen und Wirbeltiere) in die salzreichen Gewässer (über 8‰) der Nord- und Ostsee wird verfolgt.
2. Ins Pelagial dringen nur wenige Linien ein (Polyphemidae, Rotatoria). Diese sondern sich in eine litoral-kontinentale und eine thalassische Gruppe. Für das Verständnis des Vordringens dieser Gruppen ist die Berücksichtigung der Lebensformtypen und des Konkurrenzfaktors erforderlich.
3. Die benthonischen Arten besiedeln fast ausschließlich die direkten Küstenbiotope (Strandtümpel, Küstengrundwasser, Enteromorpha-Zone, ufernahe Weichbodengebiete, Sandbiotope); sie treten in diesen in wechselndem Prozentsatz auf. Die tieferen Weichbodengebiete werden nur selten erreicht (einige Oligochaeten).
4. Die Verteilung der Einwanderungslinien ist nicht gleichmäßig. Zahlreiche Linien entsenden die Oligochaeten, Rotatorien, Dipterenlarven, Chaetonotidae. Stark halophob verhalten sich die limnischen Crustaceen, Hydracarinae, Mollusken, Ephemera, Plecoptera.
5. Die Regionen starker Salzgehaltsschwankungen bilden kein Hindernis für das Vordringen euryhaliner limnischer Tiere, im Gegenteil, diese Regionen sind dicht besiedelt. Nach Überwindung der Brackwasserschwelle erreichen limnische Elemente oft Biotope mit extremen Salzgehaltswerten.
6. Die Art- und Organisationsumbildung ist bei den limnischen Einwanderern auffallend gering (excl. Hirudinea).

Literaturverzeichnis.

- ALDRICH, M. J.: 1912. — The biology of some western species of the dipterous genus Ephyridae. J. New York Entom. Soc. Zool. XX.
- BACESCO, M.: 1940. — Les mysidacés des eaux roumaines. Ann. Scientif. de l'Université de Jassy.
- BEYER, A.: 1934. — Morphologische, oekologische und physiologische Studien an den Larven der Fliege *Ephydra riparia* FALLEN, *E. micans* HALIDAY und *Caenia fumosa*, Kieler Meeresf. 3.
- BOLDT, W.: 1926. — Vorläufige Mitteilung über die Oligochaeten des Oldesloer Salzgebietes. Mitt. Geogr. Ges. und Naturhist. Mus. II, R. Heft 30 (Oldesloe Bd. 2) Lübeck.
- EKMAN, S.: 1935. — Tiergeographie des Meeres, Leipzig.
- GESSNER, F.: 1933. — Die Planktonproduktion der Brackwässer in ihrer Beziehung zur Produktion der offenen See. — Verhdlg. intern. Ver. Limnol. 6.
- GESSNER, F.: 1938. — Hydrographie und Hydrobiologie der Brackwässer Rügens und des Darss. Kieler Meeresf. 2.
- GRESENS, J.: 1928. — Versuche über die Widerstandsfähigkeit einiger Süßwassertiere gegenüber Salzlösungen. Zeitschr. Morph. Oekol. 12.
- GRUNSPAN, TH.: 1907. — Beiträge zur Systematik der Gastrotrichen. Zool. Jhb. Syst. 26.
- HALBERT, J. N.: 1920. — The acarina of the Seashore. Proc. Roy. Irish Ac. Dublin 25.
- HASE, A.: 1926. — Zur Kenntnis der Lebensgewohnheiten und der Umwelt des marinen Käfers *Odythebius quadricollis* MULS. — Rev. Ges. Hydrob. u. Hydrogr. 16.
- KARLING, T. G.: 1931. — Untersuchungen über *Kalyptorhynchia* (Turbell.-Rhabdocoela) aus dem Brackwasser des Finnisch. Meerbusens. — Acta Zool. Fenn.: 11.
- KLIE, W.: 1929. — Ostracoda in TNO, Teil X. b.
- KLIE, W.: 1934. — Die Harpacticiden des Küstengrundwassers bei Schilksee (Kieler Förde) Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. 20.
- KNOLLNER, F.: 1935. — Die Oligochaeten des Küstengrundwassers. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. 20.
- KNOLLNER, F.: 1935. — Ökologische und systematische Untersuchungen über litorale und marine Oligochaeten der Kieler Bucht. Zool. Jhb. Syst. 66.
- LENGERKEN, H. v.: 1929. — Die Salzkäfer der Nord- und Ostseeküste. Ztschr. Wiss. Zool. 135.
- LUTHER, A.: 1936—48. — Untersuchungen an Rhabdocoelen Turbellarien III—VIII. Acta Zool. Fenn. 18—55.
- MAYER, K.: 1934. — Die Metamorphose der Ceratopogonidae (Dipt.) Arch. Naturgesch. N. F. 3.
- MICHAELSEN, W.: 1927. — Oligochaeta in TNO, Teil VI. 1.
- OTTO, G.: 1936. — Die Fauna der Entomorpho-Zone der Kieler Bucht. Kieler Meeresf. 1.
- PIERANTONI, U.: 1902. — Due nuovi generi di Oligocheti marini rinvenuti nel Golfo di Napoli Boll. Soc. Nat. Napoli (1) 16.
- PURASJOKI, K. J.: 1945. — Quantitative Untersuchungen über die Mikrofauna des Meeresbodens in der Umgebung der Zool. Stat. Tvärminne an der Südküste Finnlands. Soc. scient. Fenn. comm. biol. IX.
- RAMNER, W.: 1930. — Phyllozoa in TNO, Teil X. a.
- REMANE, A.: 1934. — Die Brackwasserfauna. Verh. Deutsch. Zool. Ges.
- REMANE, A.: 1940. — Einführung in die Zoologische Oekologie der Nord- und Ostsee. TNO Teil I. a.
- REMANE u. SCHULZ, E.: 1934. — Das Küstengrundwasser als Lebensraum. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. 20.
- SCHMIDT, R.: 1913. — Die Salzwasserfauna Westfalens. Münster.
- SCHULZ, E.: 1937. — Das Farbstreifensandwatt und seine Fauna. Kieler Meeresf. 1.
- SEIFERT, R.: 1938. — Die Bodenfauna des Greifswalder Boddens. Ein Beitrag zur Oekologie der Brackwasserfauna. Ztschr. Morph. Oekol. 34.
- SILFVENIUS, A. J.: 1906. — Über den Laich der Trichopteren. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 28.
- STEPHENSON, J.: 1930. — The Oligochaeta. Oxford.
- STEUER, A.: 1933. — Zur Fauna des Canal di Leme bei Rovigno, Thalamia, Vol. I. No. 4.
- SUWOROW, E. K.: 1908. — Zur Beurteilung der Lebensbedingungen in gesättigten Salzseen. Zool. Anz. 32.
- THIENEMANN, A.: 1937. — Haffmücken und andere Salzwasser-Chironomiden. — Kieler Meeresf. 1.
- THIENEMANN, A.: 1950. — Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. Stuttgart.
- VALIKANGAS, J.: 1926. — Planktologische Untersuchungen im Hafengebiet von Helsingfors. Acta Zool. Fennica 1.
- VALIKANGAS, J.: 1933. — Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. — Verhdlg. intern. Ver. Limnol. 6.
- VALKANOV, A.: 1936. — Notizen über die Brackwässer Bulgariens. II. Jahrb. Univers. Sofia. Phys.-Math. Fak. 32.
- VIETS, K.: 1925. — Süßwasser-Hydracarinae aus salzhaltigem Wasser. — Mitt. Geogr. Ges. u. Naturhist. Mus. II R., Heft 30. (Oldesloe — Bd. 1) Lübeck.
- VITZTHUM, Graf H.: 1940—41. — Acarina in Bronns Klassen und Ordnungen d. Tierreichs.
- WILLMANN, C.: 1945. — Über eine eigenartige Milbenfauna im Küstengrundwasser der Kieler Bucht. Schrift. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst. 20.
- WOHLENBERG, E.: 1937. — Die Wattenmeerlebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 1.