Helgoländer wiss. Meeresunters. 28, 352–400 (1976)

Zur Ökologie von *Pomatoceros triqueter* (Serpulidae, Polychaeta)

I. Reproduktionsablauf, Substratwahl, Wachstum und Mortalität

K. Klöckner

Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale); Hamburg 50, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: **On the ecology of *Pomatoceros triqueter* (Serpulidae, Polychaeta). I. Breeding season, choice of substratum, growth and mortality.** The sessile, filter-feeding tube worm *Pomatoceros triqueter* (L.), which occurs on solid substrata such as rocks or shells, is eurybathic in Helgoland waters (southern North Sea). The paper presents data from 1970 to 1972 on the season of larval settlement, settlement behaviour of larvae, as well as on growth and mortality rates of adults. It compares results of fouling experiments at two shallow sites on the rocky base (each 7 m deep) and of dredging samples in a local depression southwest of the island Helgoland (30 to 60 m deep). In all three habitats, larval settlement occurred from late summer to autumn. Settling larvae on exposed panels were found to be negatively phototactic; surface structure and material of substratum, however, had no significant effect on abundance. Secondary settlers showed gregarious behaviour, often settling near or upon adults. Monthly growth rates of tubes were significantly higher at the shallow sites, this obviously being due to higher temperatures and greater phytoplankton levels in surface waters in spring and summer. Tube growth was probably also influenced by the season of settlement, and by sexual maturity. Natural mortality of juvenile worms, which was high at all sites, varied with season. It reached a maximum in late autumn, when phytoplankton supply was approaching a minimum and water temperatures were declining. The data presented here are compared with the findings of other authors on breeding, settlement, growth and mortality within the boreal-mediterranean range of the species.

EINLEITUNG

Unter den Polychaeten der Deutschen Bucht wurde den Serpuliden bisher wenig mehr als taxonomische Aufmerksamkeit gewidmet. Diese sedentäre Polychaetenfamilie gehört zu den Filtrierern und bewohnt mit ihren charakteristischen Kalkröhren in der Regel feste Substrate. In der Deutschen Bucht sind geeignete Hartböden jedoch nur vereinzelt anzutreffen und für Untersuchungen oft schwer zugänglich. Sie beschränken sich im wesentlichen auf Steine, Felsgeröll, Muschelschalen oder Tange sowie Uferbestigungen und Hafenanlagen. Besonders günstige Lebensbedingungen für Serpuliden bietet das Felsmassiv der Insel Helgoland. Hier fand ich vom Sommer 1969 bis zum Sommer 1973 fünf Serpulidenarten: *Pomatoceros triqueter, Hydroides norvegica, Spi-*

rorbis pagenstecheri, S. spirorbis und *S. spirillum.* Unter ihnen kommt *P. triqueter* bei Helgoland eine besondere ökologische Bedeutung zu: Unterhalb der Niedrigwasserlinie ist die Art in allen Tiefen häufig. Sie besiedelt alle festen Substrate – hauptsächlich Fels und Geröll, ferner Molluskenschalen und gelegentlich große Decapoden oder Laminarienrhizoide. Hohe Besiedlungsdichten werden vor allem auf Gestein erreicht; vielfach findet man die bis etwa 90 mm langen Kalkröhren mehrerer Generationen zentimeterdick übereinander angeordnet.

Pomatoceros triqueter (L.) ist eine ostatlantisch-boreal-mediterrane Art. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich im östlichen Atlantik von der norwegischen Küste südwärts bis Madeira und Rio de Oro; einbezogen sind der Kanal, die gesamte Nordsee, das Skagerrak, westliche Teile der Ostsee bis zur Kieler Bucht, ferner das Mittelmeer und das Schwarze Meer (HARTMAN, 1959; ZIBROWIUS, 1968, 1973; HARTMANN-SCHRÖDER, 1971; weitere Angaben zur Verbreitung in KLÖCKNER, 1976). Die Art toleriert euhaline bis polyhaline Salzgehalte (HARTMANN-SCHRÖDER, 1971) und ist vertikal vom Eulitoral bis in etwa 300 m Tiefe verbreitet (briefliche Mitteilung von Dr. H. ZIBROWIUS, Marseille).

Bei hohen Abundanzen kommt *Pomatoceros triqueter* und einigen anderen Serpuliden vor allem aus drei Gründen ökologische Bedeutung zu: (a) Als Vertilger von Plankton, Detritus und Bakterien (HUNT, 1925) dürften diese Filtrierer auf Grund ihrer relativ hohen Filtrierleistung (DALES, 1957; KLÖCKNER, 1976) maßgeblich am Stoffwechselumsatz in bestimmten Hartbödenarealen beteiligt sein. (b) Dicht gewachsene Serpulidenröhrchen können eine nachhaltige Strukturveränderung des Primärsubstrats mit Konsequenzen für die Zusammensetzung des Epilithions herbeiführen. (c) Serpuliden zählen zu den wichtigsten Fouling-Organismen (NELSON-SMITH, 1967, in: Catalogue of main marine fouling organisms: Serpulids), weil manche Arten innerhalb kurzer Zeit mit ihren Kalkröhren Schiffswände, Hafenanlagen oder Uferbestigungen in dicken, lästigen Krusten überziehen können. Derartige Erscheinungen sind vor allem aus tropischen und subtropischen Gewässern, aus der Deutschen Bucht allerdings weniger bekannt geworden.

Eine Analyse des ökologischen Faktorengefüges, welches das Verhalten einer Art bestimmt, kann mit Hilfe von Untersuchungen sowohl im Freiland als auch im Laboratorium erfolgen: Standort- und Lebensraumbeobachtungen bei gleichzeitiger Analyse der exogenen Bedingungen führen uns die ökologische Gesamtsituation vor Augen und vermitteln ein Bild von der ökologischen Existenz der Art; demgegenüber gestatten gezielte Laborexperimente die quantitative Differenzierung einzelner Umweltfaktoren und vermitteln Einblicke in die physiologische Potenz der Spezies. Sollen ursächliche ökologische Zusammenhänge aufgedeckt werden, so müssen kombinierte Untersuchungen im Biotop und Laboratorium durchgeführt werden (z. B. KINNE, 1956). Zur Ökologie von *Pomatoceros triqueter* liegen – neben einer Anzahl rein deskriptiver Beobachtungen – einige experimentelle In-situ-Untersuchungen aus dem nordatlantischen und westatlantisch-mediterranen Lebensraum vor (DONS, 1927, 1943; BERNER, 1944; THORSON, 1946; PYEFINCH, 1950; ALVARINO, 1951, FØYN & GJØEN, 1954; NAIR, 1962; SENTZ-BRACONNOT, 1966, 1968; RELINI et al., 1970; RELINI & SARA, 1971); physiologisch-ökologische Laboruntersuchungen wurden hingegen kaum durchgeführt.

Grundlage der vorliegenden Arbeit ist die Dissertation des Verfassers (KLÖCKNER, 1976). Der erste Teil beschreibt Bewuchsstudien und andere populationsdynamische Freilanduntersuchungen, welche Einblicke in den Reproduktionsablauf, das Verhalten der Larven beim Festsetzen sowie in das Wachstum und die Mortalität von *Pomatoceros triqueter* bei Helgoland vermitteln. Der zweite Teil wird sich mit Laboruntersuchungen über den Einfluß natürlicher Umweltfaktoren, insbesondere der Temperatur auf Toleranz, Stoffwechsel und Aktivität befassen; als Kriterien dienten dabei Tubusregeneration, Sauerstoffverbrauch und Filtrierleistung der Würmer.

Für langfristige Freilanduntersuchungen an vielen meroplanktischen Organismen eignen sich Bewuchsstudien oder Fouling-Experimente* auf eigens zu diesem Zweck exponierten Substratflächen. Gegenüber der routinemäßigen Probennahme in situ bietet diese Methode bei experimenteller Differenzierung durch gezielte Exposition ausgewählter Besiedlungssubstrate den Vorteil, Besiedlungsdynamik und Wachstum einer Art oder Artengemeinschaft unmittelbar überwachen und in Abhängigkeit von Umweltfaktoren analysieren zu können. An zwei Orten im Sublitoral des Helgoländer Felssockels wurden deshalb Testplatten verschiedener Qualität und Orientierung exponiert, deren Bewuchs mit *Pomatoceros triqueter* jeweils ein Jahr lang im monatlichen Abstand kontrolliert wurde. Ziel der Untersuchungen war, den Reproduktionsablauf an Hand der Besiedlungsdynamik, das Verhalten der Larven beim Festsetzen in Abhängigkeit von der Tiefenexposition und der Substratqualität, jahreszeitliche Wachstumsraten und Mortalität der Primärsiedler zu ermitteln und Abhängigkeiten vom Jahresgang wichtiger Umweltfaktoren (Salzgehalt, Temperatur und Phytoplankton) zu erkennen.

Pomatoceros triqueter ist bei Helgoland unterhalb der Niedrigwasserlinie in allen Tiefen häufig. Es war deshalb von Interesse, zu untersuchen, inwieweit sich Reproduktionsablauf, Wachstum und Mortalität der Art im flachen Felssockelgebiet einerseits und in der "Tiefen Rinne" – einer bis 60 m tiefen Depression südwestlich der Insel – andererseits auf Grund differenzierter hydrographischer Verhältnisse voneinander unterscheiden. Zu diesem Zweck wurden im Verlauf eines Jahres im Abstand von jeweils zwei Monaten in verschiedenen Positionen der Rinne Austernschillproben mit *P. triqueter* entnommen und vermessen.

FOULINGSTUDIE IN DER NORDREEDE VON HELGOLAND

Die erste Foulingstudie im Gebiet des Felssockels wurde am Rande der Abrasionsterrasse (Formation des Mittleren Buntsandsteins) in der Nordreede zwischen Insel und Düne Helgoland durchgeführt (Abb. 1). Dieser Teil der Reede ist zwischen 6 m und 10 m tief. Im Sediment herrschen toniger Sand und *Polygordius*-Bruchschill vor. Der Terrassenhang und das Geröll der Randzonen zur Reede hin sind reich mit *Pomatoceros triqueter* besiedelt. Nach Angaben von HAGMEIER (1930) besteht der für die

* "Fouling" bezeichnet ursprünglich den Bewuchs auf Schiffskörpern oder anderen Unterwasserstrukturen; in der marinen Biologie wird unter dem Begriff allgemein die Besiedlung exponierter, künstlicher Substrate mit meroplanktischen Organismen verstanden.

Terrassenzone charakteristische *Polygordius*-Bruchschill zu mehr als 1/4 aus den zerbrochenen Kalkröhren dieser Serpulide. Möglicherweise hängt die hohe Abundanz von *P. triqueter* mit dem starken Gezeitenstrom zusammen, welcher durch Zufuhr von Plankton und Detritus für ein günstiges Nahrungsangebot sorgt. Der Strom fließt wechselweise in nordwestlich-südöstlicher Richtung und erreicht an der Oberfläche Geschwindigkeiten bis etwa 1 m s^{-1}.

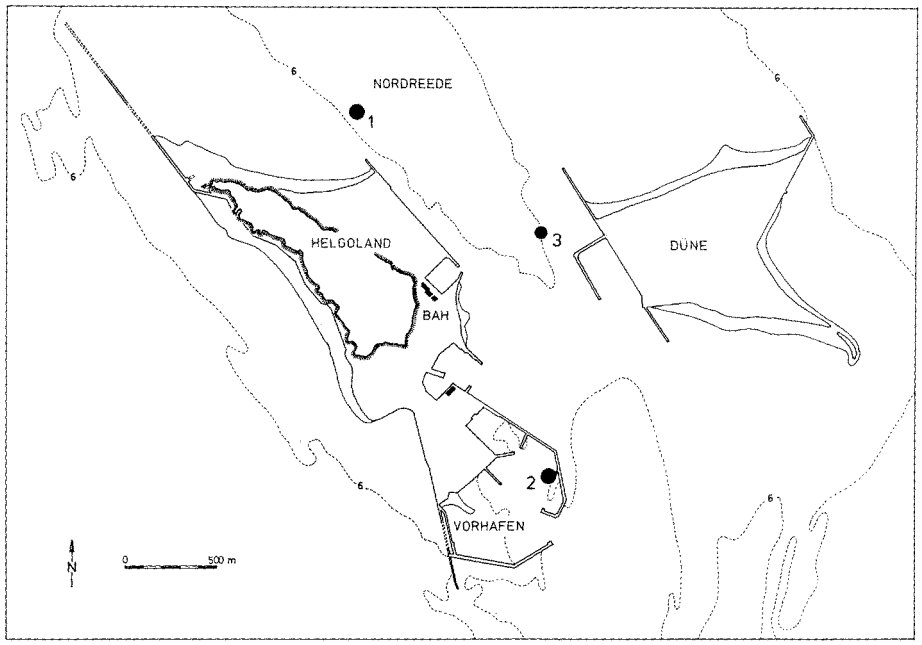

Abb. 1: Helgoland und Düne. Positionen der Foulingstationen im Felssockelgebiet. 1: Station Nordreede, 2: Station Vorhafen, 3: Hydrographische Station Reede. BAH: Meeresstation der Biologischen Anstalt Helgoland am Nordosthafen

Hydrographie

In einer Dauerstation auf der Reede (Abb. 1) werden von Mitarbeitern der Biologischen Anstalt Helgoland routinemäßig täglich Salzgehalt, Temperatur und Phytoplanktondichte des Oberflächenwassers gemessen. Diese Werte wurden zur Erfassung der hydrographischen Verhältnisse im Gebiet des Felssockels herangezogen. Weil keine direkten Bestimmungen über die Höhe des Nahrungsangebotes für Filtrierer im Seston durchgeführt werden konnten, diente der Kohlenstoffgehalt im Phytoplankton als Schätzwert für die Minimalgröße des Nahrungsangebots. Abbildung 2 zeigt den Verlauf der dekadischen Mittelwerte von Salzgehalt und Temperatur (Jahresbericht der Biologischen Anstalt Helgoland, 1970, 1971, 1972) sowie des C-Gehalts im Phytoplankton (HAGMEIER, unpubliziert) während der Dauer beider Foulingstudien (August 1970 bis Juni 1972).

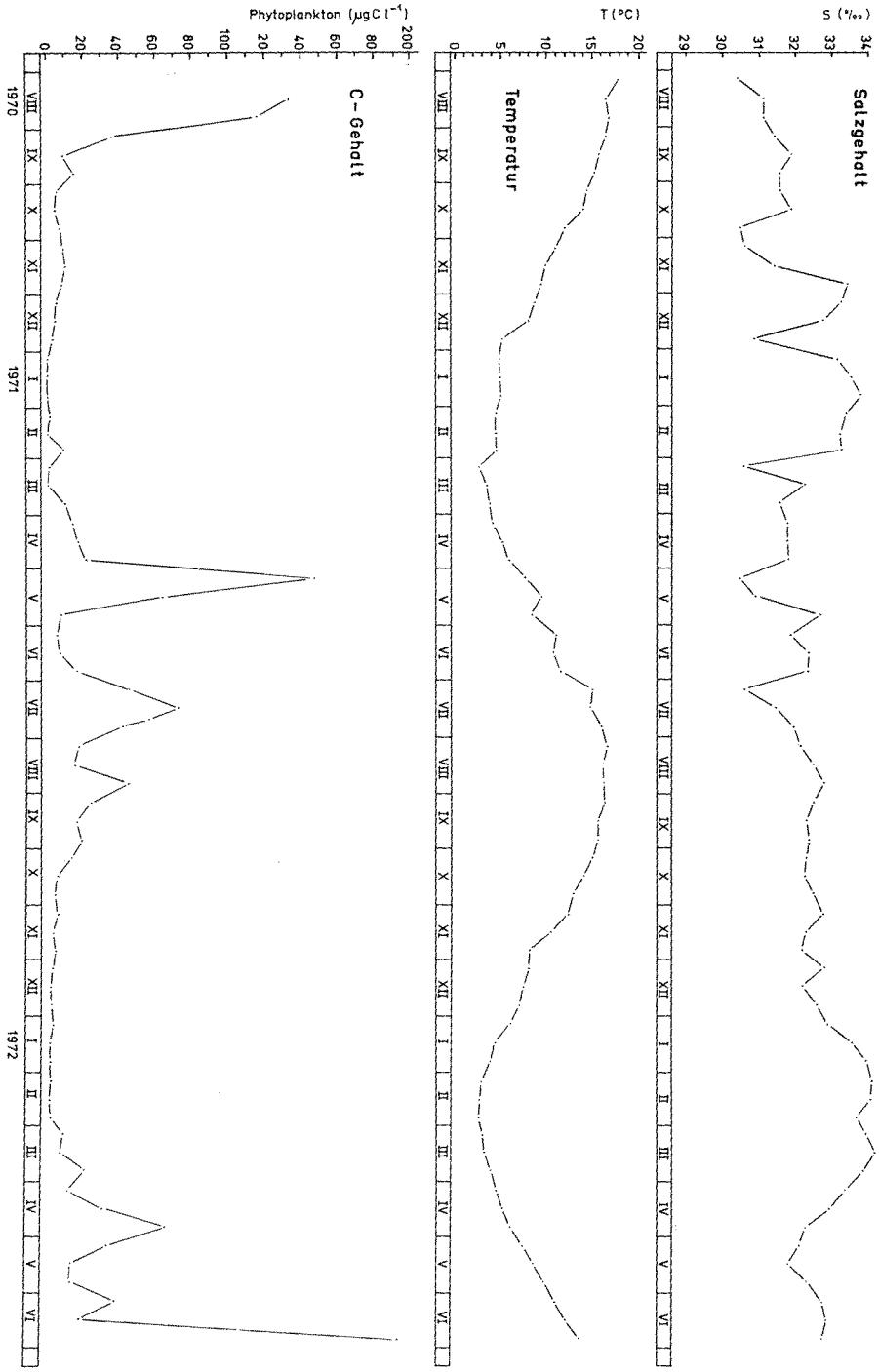

Abb. 2: Helgoland Reede: dekadische Mittelwerte von Salzgehalt, Temperatur und Kohlenstoffgehalt des Phytoplanktons im Oberflächenwasser; August 1970 bis Juni 1972. (Jahresberichte der Biologischen Anstalt Helgoland, 1970, 1971, 1972 sowie nach Hagmeier, unveröff.)

Anordnung und Kontrolle der Testplatten

Das Gestell mit Bewuchsplatten war 50 m von der Abrasionsterrasse in 7 m Wassertiefe fest im Meeresboden verankert (Abb. 3). Etwa 0,7 m über Grund waren insgesamt 420 horizontal orientierte Platten (23 × 60 × 1 mm) so angebracht, daß sie von beiden Seiten für die Besiedlung mit Foulingorganismen zugänglich waren. Jeweils 28 dieser Platten waren zusammen in eine von insgesamt 15 Trägerschienen aus PVC auswechselbar eingespannt. Die Trägerschienen waren durch Knebelgriffe am Gestell befestigt und konnten zur Untersuchung des Plattenbewuchses entfernt werden. Zur Erforschung möglicher Besiedlungspräferenzen von *Pomatoceros triqueter* unterschieden sich die Platten voneinander (a) durch ihr Herstellungsmaterial (PVC, Plexiglas oder Glas), (b) durch ihren Helligkeitsgrad (schwarz, rot oder transparent) sowie (c) durch ihre Oberflächenstruktur (glatt oder rauh). Kunststoffplatten wurden mit feinkörnigem Sandpapier, Glasplatten mit Hilfe von Flußsäure aufgerauht.

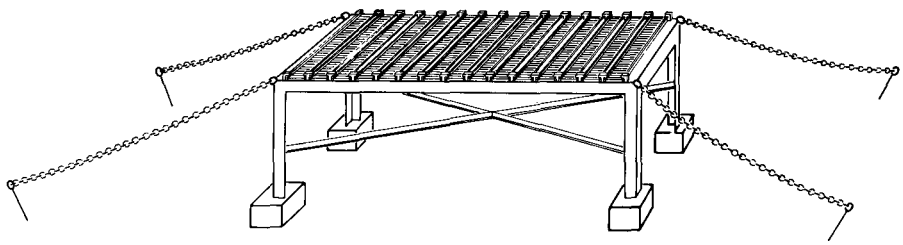

Abb. 3: Foulingstudie in der Nordreede: Anordnung der Bewuchsplatten auf dem Unterwassergestell. Das Gestell ist in 7 m Tiefe bis zur Querverstrebung im Boden verankert; es trägt 15 auswechselbare Schienen mit jeweils 28 Testplatten (23 × 60 mm) unterschiedlicher Substratqualität

Nach der Immersion des Gestells Ende August 1970 wurde der Bewuchs der Testplatten in etwa monatlichem Abstand bis Mitte Oktober 1971 im Labor untersucht. Zu diesem Zweck wurden die Trägerschienen jeweils durch Schwimmtaucher an die Oberfläche geholt, mit einem Boot in die Meeresstation der Biologischen Anstalt transportiert und nach wenigen Tagen wieder an ihren ehemaligen Platz auf dem Trägergestell im Meer zurückgebracht. Im Labor wurden die Kalktuben von *Pomatoceros triqueter* unter dem Binokular sorgfältig von anderen Foulingorganismen befreit, ausgezählt und vermessen.

Als Kriterium für das Wachstum der Würmer diente die Verlängerung der Röhren. Die Vermessung erfolgte polygonal entsprechend dem Krümmungsverlauf der Röhre entlang dem Kiel einschließlich des frei nach vorn ragenden dornartigen Fortsatzes. Bis zu einer mittleren Länge von etwa 9 mm (Kontrolle Ende April 1971) wurden die Röhren unter dem Binokular mit Hilfe eines Okularmikrometers vermessen. Als Orientierungshilfen dienten Skizzen mit Position und Krümmungsverlauf der Tuben angesiedelter Tiere. Die Meßgenauigkeit betrug hier etwa ± 0,1 mm. Bei längeren Tuben gingen gelegentlich unbewohnte ältere Teile verloren. Deswegen wurden in späteren Kontrollen (ab Ende Mai 1971) zur Ermittlung des Tubenzuwachses von

jeder Plattenseite maßstabsgerechte Fotografien angefertigt, auf denen die Tubuslängen mit Hilfe eines Stechzirkels erfaßt werden konnten (Meßgenauigkeit etwa ± 0,5 mm).

Besiedlung der Testplatten

Eine Übersicht der Testplattenbesiedlung mit *Pomatoceros triqueter* für die Immersionsperiode vom 26. August bis 23. Oktober 1970 vermittelt Tabelle 1. Um mögliche Präferenzen für die Besiedlung der angebotenen Substrate und deren Orientierung aufzudecken, wurde die mittlere Besiedlungsdichte aller Substratqualitäten in

Tabelle 1

Pomatoceros triqueter. Besiedlung horizontaler Testplatten (23 × 60 mm) verschiedener Qualität hinsichtlich Material, Helligkeit und Oberflächenstruktur nach Immersion vom 26. VIII. bis 23. X. 1970 in der Nordreede (6,3 m Tiefe). O = Oberseite, U = Unterseite der Platten; n = Summe Plattenseiten; Σx = Summe Individuen; $\bar{x}$ = mittlere Anzahl Individuen pro Plattenseite; s = Standardabweichung vom Mittelwert

Substratqualität			n	Σx	$\bar{x}$	s
PVC – schwarz	glatt	O	28	25	0,89	1,13
		U	28	202	7,21	4,30
	rauh	O	92	46	0,50	1,09
		U	92	557	6,05	3,15
PVC – rot	glatt	O	28	16	0,57	0,63
		U	28	137	4,89	3,58
	rauh	O	75	50	0,67	1,14
		U	75	376	5,01	2,82
Plexiglas	glatt	O	28	7	0,25	0,52
		U	28	13	0,46	0,92
	rauh	O	85	21	0,25	0,46
		U	85	23	0,27	0,52
Glas	glatt	O	28	7	0,25	0,65
		U	28	8	0,29	0,60
	rauh	O	56	16	0,29	0,56
		U	56	25	0,45	0,74

beiden Orientierungen auf signifikante Unterschiede überprüft (Tab. 2). Dieser Vergleich der mittleren Besiedlungsdichte zeigte folgendes: (a) Glatte und rauhe Testplatten wurden zu etwa gleichen Teilen besiedelt (1,9 bzw. 1,8 Individuen pro Plattenseite). (b) Bei der Wahl zwischen Plexiglas und Glas waren ebenfalls keine Präferenzen zu erkennen (jeweils 0,3 Individuen pro Plattenseite). (c) Schwarze Testplatten waren gegenüber den helleren roten schwach signifikant bevorzugt, beide wiesen jedoch gegenüber transparentem Substrat eine hochsignifikant dichtere Besiedlung auf (schwarz: 3,5; rot: 2,8; transparent: 0,3 Individuen pro Plattenseite). (d) Bezogen auf alle untersuchten Bewuchsplatten war die nach unten, zum Meeresboden weisende Plattenseite signifikant dichter besiedelt als die obere Seite (unten: 3,2; oben: 0,4 Individuen pro

Tabelle 2

Pomatoceros triqueter. Besiedlungsdichte horizontaler Bewuchsplatten in der Nordreede in Abhängigkeit von Helligkeitsgrad, Orientierung, Oberflächenstruktur und Material. n = Summe Plattenseiten; Σx = Summe Individuen; $\bar{x}$ = mittlere Anzahl Individuen pro Plattenseite; Signifikanz: — nicht signifikant ($F \leqq 0{,}9$), + schwach signifikant ($F = 0{,}9 - 0{,}95$), ++ signifikant ($F = 0{,}95 - 0{,}99$), +++ hochsignifikant ($F \geqq 0{,}99$) nach t-Verteilung von Student, (zusammengefaßte Daten aus Tabelle 1)

Substratqualität		n	Σx	$\bar{x}$	t	Signifikanz
Helligkeit	schwarz	240	830	3,46	1,93	+
	rot	206	579	2,81	15,36	+++
	transparent	394	120	0,30		
Orientierung (schwarz + rot + transparent)	Oberseite	420	188	0,45	15,03	+++
	Unterseite	420	1341	3,19		
Orientierung (nur transparent)	Oberseite	197	51	0,26	1,51	—
	Unterseite	197	69	0,35		
Oberflächenstruktur	glatt	224	415	1,85	0,19	—
	rauh	616	1114	1,81		
Material	Glas	168	56	0,33	0,82	—
	Plexiglas	226	64	0,28		

Plattenseite). Bei transparentem Substrat (Glas, Plexiglas) wurde jedoch keine signifikante Präferenz der unteren Seite bescheinigt (unten: 0,4; oben: 0,3 Individuen pro Plattenseite).

Der auf den Testplatten registrierte Larvenbefall beschränkte sich 1970 und 1971 jeweils auf den späten Sommer und den Herbst. Die Besiedlungsdichte, berechnet aus den Neuzugängen auf der Unterseite schwarzer PVC-Testplatten innerhalb einer Immersionsperiode, ist aus Tabelle 3 und Abbildung 4a ersichtlich. Im Herbst 1971 (3. IX. bis 15. X.) wurde die höchste Besiedlungsdichte festgestellt (etwa 229 Individuen dm^{-2}).

Tabelle 3

Pomatoceros triqueter. Larvenbefallsdichte 1970 und 1971 auf der Unterseite schwarzer PVC-Testplatten in der Nordreede

Larvenbefall	Immersionsperioden				
	26. VIII. bis 22. IX. 1970	22. IX. bis 23. X. 1970	23. X. bis 26. XI. 1970	9. VIII. bis 3. IX. 1971	3. IX. bis 15. X. 1971
Gesamtfläche Testplatten (dm^{-2})	7,73	7,73	7,73	15,94	15,94
Summe Individuen (Anzahl)	235	152	1	337	3643
Befallsdichte (Individuen dm^{-2})	30,4	19,7	0,1	21,1	228,6

Bemerkenswert ist der dichtere Larvenbefall der Testplatten im Herbst 1971, die bereits mit Zugängen aus dem Vorjahr besiedelt waren. Die Niederlassung der Larven fand hier verstärkt in nächster Umgebung oder auf den Röhren adulter Artgenossen selbst statt. Offensichtlich übten diese eine anziehende Wirkung auf siedelnde Larven aus (Klöckner, 1976; Abb. 4). Ein solches Aggregationsverhalten ist auch von anderen marinen Wirbellosen bekannt (p. 391).

Röhrenzuwachs

Auf 56 schwarzen PVC-Platten wurde die Tubuslänge einer Anzahl Primärsiedler vom Herbst 1970 bis Mitte Oktober 1971 in etwa monatlichem Abstand vermessen. Abbildung 4b zeigt die Verteilung nach Längenklassen zu 0,5 mm und die durchschnittliche Röhrenlänge am jeweiligen Kontrolltag. Nicht berücksichtigt wurde die erhebliche Zahl junger Würmer, die bereits kurz nach der Niederlassung abgestorben waren (s. u.). Die sich mit fortschreitender Zeit verringernde Individuenzahl ist auf natürliche Mortalität und zu einem sehr geringen Teil auf versehentliche Beschädigung der Röhren während der Kontrolle zurückzuführen. Aus der individuellen Längendifferenz der Tuben zwischen 2 Kontrolltagen errechnete sich jeweils eine mittlere monatliche Zuwachsrate (Abb. 4c).

Aus Abbildung 4b und c geht hervor, daß die Ende September 1970 angesiedelten Würmer eine durchschnittlich 0,9 mm lange Primärröhre besaßen. Bis Mitte Oktober

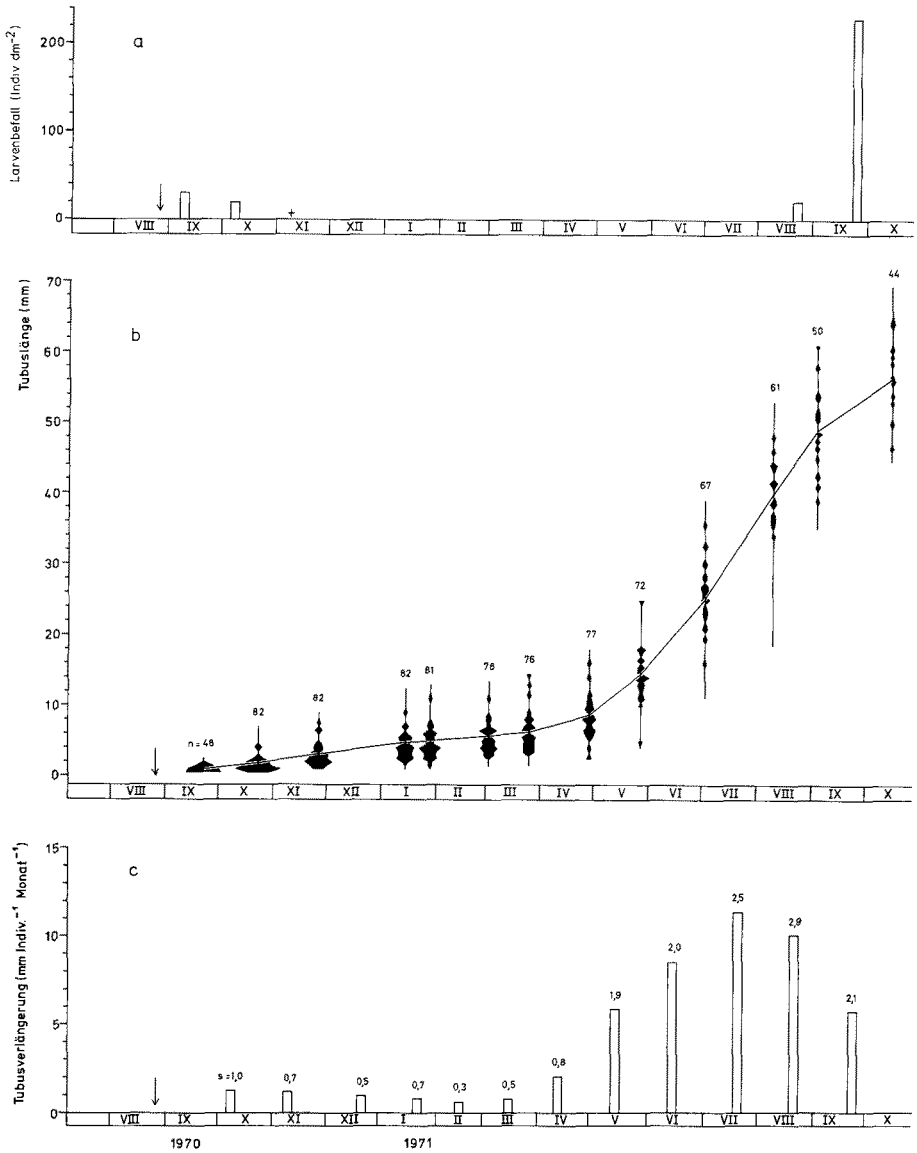

Abb. 4: *Pomatoceros triqueter*. Foulingstudie in der Nordreede (26. VIII. 1970 bis 15. X. 1971). (a) Dichte des Larvenbefalls (Individuen dm^{-2} auf der Unterseite schwarzer PVC-Testplatten). (b) Tubuslängen der Primärsiedler von 1970 (Klassen zu 0,5 mm und mittlere Länge in mm). (c) Monatliche Tubuszuwachsraten (mittlerer Zuwachs pro Individuum und Monat) und Standardabweichung vom Mittel: s). Pfeile: Immersionsdatum; + = Ansiedlung vereinzelter Larven; n = Individuenzahl

1971, also nach etwa 13 Monaten, verlängerten sie ihren Tubus auf durchschnittlich 56,4 mm, wobei allerdings die individuellen Zuwachsraten erheblich variierten. Die mittlere Zuwachsrate war von der Jahreszeit abhängig: Von Oktober bis Februar sank der Zuwachs beständig (1,3 mm bzw. 0,6 mm pro Individuum und Monat). In dieser Zeit wurden jedoch nur wenige Röhren gefunden, die zwischen 2 Kontrolltagen gar keine Zuwachszonen aufwiesen. Ab März setzte dann eine verstärkte Bautätigkeit ein, deren Tendenz bis zum Juli mit maximalen Zuwachsraten (11,4 mm pro Individuum und Monat) andauerte. Danach fiel der Zuwachs bis Ende September auf monatlich 5,7 mm pro Individuum zurück.

Mortalität

Der Zugang vom Herbst 1970 wies bis zur Kontrolle am 26. November desselben Jahres eine außerordentlich hohe Sterblichkeit auf. Diese ging dann jedoch bis zum 15. Oktober des folgendes Jahres stark zurück. Abbildung 5 erteilt Auskunft über das Schicksal von 2 Gruppen dieser Primärsiedler. Korreliert man in einer gleichaltrigen

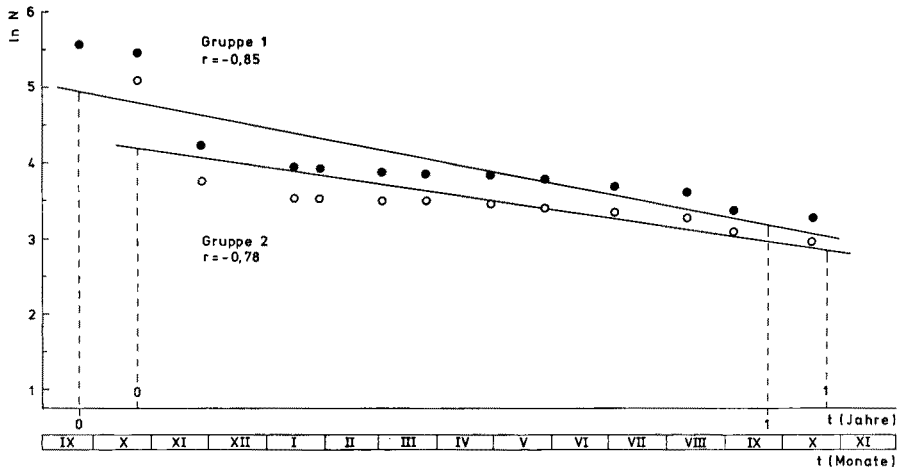

Abb. 5: *Pomatoceros triqueter*. Mortalität von Primärsiedlern auf Bewuchsplatten in der Nordreede. Gruppe 1: Zugänge vom 26. VIII. bis 22. IX. (N_{to} = 261); 2: Zugänge vom 22. IX. bis 23. X. 1970 (N_{to} = 165). Für die Mortalität gilt: $y = a - bx$; Gruppe 1: a = 4,96; b = — 1,78. Gruppe 2: a = 4,18; b = — 1,35. N_{to} = Anzahl Individuen zur Kontrollzeit $_{to}$; a = ln N_{to}; b = Sterblichkeit; t = Zeit in Jahren; r = Korrelationskoeffizient

Population den natürlichen Logarithmus der Anzahl Überlebender mit der Zeit, so ergibt sich in der Regel eine lineare Abhängigkeit, deren Steigung der Mortalität entspricht. Hierbei errechnete sich eine Jahresmortalität von 83,1 % (Gruppe 1) bzw. 74,0 % (Gruppe 2). Eine überdurchschnittlich hohe Sterblichkeitsrate für Ende November bescheinigte die stark negative Abweichung der Überlebendenzahl von der Regressionsgeraden.

FOULINGSTUDIE IM HELGOLÄNDER VORHAFEN

Die zweite Foulingstudie im Gebiet des Helgoländer Felssockels wurde im Vorhafen durchgeführt (Abb. 1). Dieser Hafenteil ist zwischen 6 m und 10 m tief und wird durch Steinmolen gegen das offene Meer abgeschirmt. Das Sediment besteht überwiegend aus Ton oder sandigem Ton mit vereinzelten Betontrümmern. Die Schiffsanlegeplätze befinden sich in weiter innen gelegenen Hafenteilen. Über den Verschmutzungszustand des Vorhafens lagen mir keine quantitativen Informationen vor. Die artenreiche Zusammensetzung des pflanzlichen und tierischen Bewuchses an der Innenseite der Molen, wo auch *Pomatoceros triqueter* häufig zu finden ist, spricht allenfalls für eine geringfügige Verunreinigung. Die Studie erfolgte in Zusammenarbeit mit Dr. N. R. MENON (Mangalore, Indien), welcher das Konzept entwarf. Als Ort für die Exposition der Bewuchsplatten wurde ein nicht mehr genutzter und dem Schiffsverkehr unzugänglicher Anlegesteg ausgewählt. Dieser Steg diente als Befestigung für ein frei in das Wasser herabhängendes Gestell aus Aluminiumträgern, die in verschiedenen Tiefenhorizonten mit vertikal aufgesetzten, auswechselbaren PVC-Platten versehen waren.

Anordnung und Kontrolle der Testplatten

Die Anordnung der Bewuchsplatten aus rotem PVC (100 × 150 × 4 mm) geht aus Abbildung 6 hervor. Die 4 Metallträger waren vertikal verbunden und in Abständen von 1,5 m, 3 m, 4,5 m bzw. 6 m von der Oberfläche (Niedrigwasser) angebracht. Bei einer Wassertiefe von insgesamt 7 m war jeder Träger beidseitig mit insgesamt 12 Testplatten bestückt. Jede Platte war durch Schrauben im Abstand von 10 mm vom Träger so befestigt, daß die Besiedlung von Foulingorganismen sowohl von der äußeren, dem Meer zugewendeten Seite, als auch von der inneren, dem Träger zugekehrten Seite aus erfolgen konnte.

Während der einjährigen Untersuchungsperiode (Juli 1971 bis Juni 1972) wurden die Testplatten monatlich kontrolliert. Die Expositionszeit der Platten war so festgesetzt, daß sowohl der Bewuchs jedes einzelnen Monats als auch der summierte Bewuchs in fortlaufenden Monaten erfaßt werden konnte (NAIR, 1962; MENON & NAIR, 1971). Für jeden der 4 Tiefenhorizonte ergaben sich somit 2 Serien mit jeweils 12 Testplatten, im folgenden mit "A-Serie" (Kurzzeitexposition) und „B-Serie" (Langzeitexposition) benannt. Platten der A-Serie waren jeweils für die Dauer eines Monats bei fortlaufenden Monatsabständen exponiert; Platten der B-Serie durchliefen eine zunehmend längere Exposition von 2, 3, 4 ... bis zu 11 Monaten. 4 Platten einer B_{12}-Serie gingen verloren.

Die Auszählung der Foulingorganismen auf den Bewuchsplatten erfolgte getrennt nach *Pomatoceros triqueter*, weiteren Serpuliden (*Spirorbis pagenstecheri* und *S. spirorbis*) und Gruppen von anderen Foulern (MENON, in Vorbereitung). Nach Entfernung und Auszählung großer Organismen (Monascidien und Actinien) wurde der restliche Bewuchs mit Formol fixiert und getrocknet. Anschließend wurden die Serpuliden-

tuben mittels einer selbstgefertigten Zählplatte unter dem Binokular ausgezählt und – sofern es ihr Erhaltungszustand erlaubte – mit Hilfe eines Okularmikrometers vermessen (Genauigkeit ± 0,1 mm).

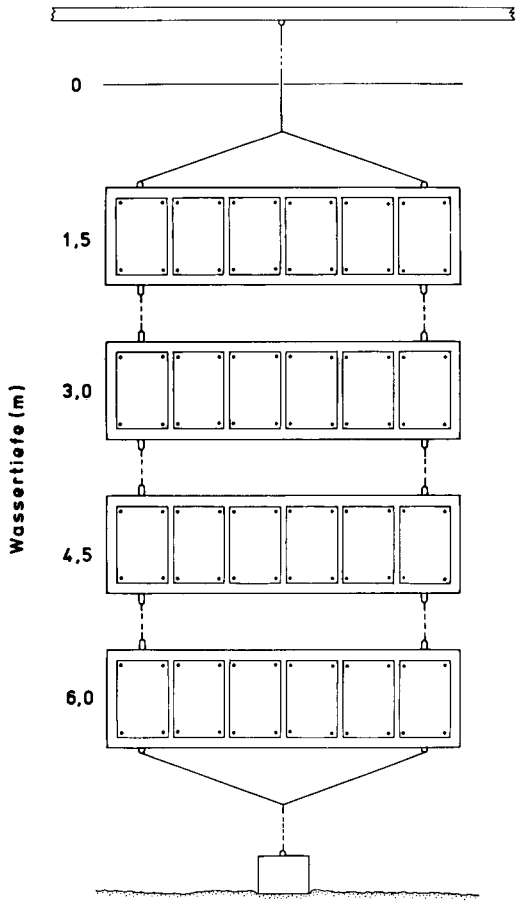

Abb. 6: Foulingstudie im Vorhafen: Anordnung der Bewuchsplatten auf dem Unterwassergestell. Das Gestell hängt von einem Trägerbalken herab und ist durch ein Bodengewicht stabilisiert. In 4 Tiefenhorizonten sind jeweils 2 × 6 auswechselbare PVC-Platten (100 × 150 mm) auf Aluminiumträgern im Abstand von 10 mm angebracht (in der Abbildung ist nur die Vorderseite einer Plattenreihe zu sehen), so daß die Besiedlung mit Foulingorganismen beidseitig erfolgen konnte

Bei *Pomatoceros*-Röhren wurden neben der Länge auch der äußere Durchmesser der Tubusöffnung bestimmt. Die Vermessung erfolgte getrennt nach bewohnten und mutmaßlich unbewohnten Tuben. Eine Röhre galt dann als bewohnt, wenn der dazugehörige Wurm aufzufinden war.

Tabelle 4

Pomatoceros triqueter. Besiedlung vertikaler Testplatten aus PVC (100 × 150 mm) in verschiedenen Tiefen des Vorhafens (Individuenzahl pro Plattenseite). A-Serie: Kurzzeitexposition von 1 Monat; B-Serie: Langzeitexposition von 1, 2, 3 ... bis 11 Monaten. a = Außenseite (meerwärts), i = Innenseite der Platten (trägerwärts); Σx = Summe Individuen einer Plattenserie

A-Serie	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11	
	Immersionsperiode																					
Wassertiefe (m)	6. VII.–7. VIII. 1971		7. VIII.–2. IX. 1971		2. IX.–5. X. 1971		5. X.–2. XI. 1971		2. XI.–1. XII. 1971		1. XII.–4. I. 1972		4. I.–3. II. 1972		3. II.–3. III. 1972		3. III.–7. IV. 1972		7. IV.–2. V. 1972		2. V.–16. VI. 1972	
	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i
1,5	–	–	–	–	11	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	1	–	–	–	54	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4,5	–	–	2	–	113	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
6	–	–	14	–	293	9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Σx	1	–	16	–	471	18	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	1		16		489		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

B-Serie	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11	
	Immersionsperiode																					
Wassertiefe (m)	6. VII.–7. VIII. 1971		6. VII.–2. IX. 1971		6. VII.–5. X. 1971		6. VII.–2. XI. 1971		6. VII.–1. XII. 1971		6. VII.–4. I. 1972		6. VII.–3. II. 1972		6. VII.–3. III. 1972		6. VII.–7. IV. 1972		6. VII.–2. V. 1972		6. VII.–16. VI. 1972	
	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i
1,5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
3	1	–	–	–	–	2	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4,5	–	–	2	–	24	–	6	–	1	–	2	–	1	–	7	–	–	–	–	–	8	–
6	–	–	5	1	121	–	24	–	87	–	98	4	131	–	106	6	84	–	218	–	1	59
Σx	1	–	7	1	145	2	30	–	88	–	102	4	132	–	113	7	84	–	218	–	9	59
	1		8		147		30		88		106		132		120		84		218		68	

Besiedlung der Testplatten

Eine Übersicht der Testplattenbesiedlung mit *Pomatoceros triqueter* während der gesamten Immersionsperiode von Juli 1971 bis Juni 1972 gibt Tabelle 4. Aus der Tabelle geht hervor, daß die äußere, dem Meer zugewendete Plattenseite ungeachtet der Tiefenstufe mit durchschnittlich etwa 27 Individuen erheblich dichter besiedelt war als die innere, dem Aluminiumträger zugekehrte Seite (durchschnittlich etwa 2 Individuen). Ferner ergab sich eine deutliche Besiedlungspräferenz der Tiefenstufe 4 in 6 m Wassertiefe (durchschnittlich etwa 97 Individuen pro Platte). In den übrigen Stufen wurde eine mit der Tiefe zunehmende mittlere Besiedlungsdichte errechnet. Diese Zunahme erwies sich im t-Test jedoch als nicht signifikant (Tab. 5).

Die Besiedlungszeit mit *Pomatoceros-triqueter*-Larven erstreckte sich auf die Monate Juli bis September 1971 (Abb. 7a). Wie zur selben Zeit in der Nordreede (Abb. 4a) war der Larvenbefall im Sommer zunächst sehr spärlich und erreichte erst im Herbst sein Maximum (195 Individuen dm^{-2} im September; Außenseite der Testplatte im 6-m-Niveau, A-Serie; Tab. 4).

Während *Pomatoceros triqueter* fast ausschließlich in 6 m Tiefe siedelte, wurde dieses Niveau von anderen Foulingorganismen mit Ausnahme weniger Gruppen wie Bryozoen und Folliculiniden sowie *Spirorbis* spp. in der Regel gemieden. In Tiefen bis 4,5 m hingegen setzte sich der Bewuchs hauptsächlich aus Chlorophyceen, Balaniden, Ascidien, Actinien, Hydrozoen, Bryozoen und Tuben von Amphipoden (Menon, in Vorbereitung) zusammen.

Tabelle 5

Pomatoceros triqueter. Besiedlungsdichte vertikaler Bewuchsplatten im Vorhafen in Abhängigkeit von der Orientierung der Platten und der Wassertiefe. n = Summe Platten oder Plattenseiten; Σx = Summe Individuen; $\bar{x}$ = mittlere Anzahl Individuen pro Platte oder Plattenseite. Signifikanzsymbole wie in Tabelle 2 (Daten aus Tabelle 4)

Substratqualität		n	Σx	$\bar{x}$	t	Signifikanz
Orientierung (alle Tiefenstufen)	Außenseite	52	1416	27,23	3,07	+++
	Innenseite	52	91	1,75		
Tiefe (m) (beide Orientierungen)	1,5	13	17	1,31	0,76	—
	3	13	61	4,69	0,85	—
	4,5	13	168	12,92	3,29	+++
	6	13	1262	97,08		

Wie *Pomatoceros triqueter* siedelten *Spirorbis* spp. bevorzugt auf den Außenseiten der Testplatten in 6 m Tiefe. Der Larvenbefall fand von Juli bis Oktober *(S. spirorbis)* bzw. von Juli bis November *(S. pagenstecheri)* statt. Während sich der Befall mit *S. spirorbis* jeweils auf vereinzelte Individuen beschränkte, erreichte *S. pagenstecheri* höhere Abundanzen (maximal etwa 23 Primärsiedler dm^{-2} im September).

Röhrenzuwachs

Das Tubenwachstum der Primärsiedler im Vorhafen von Ende August 1971 bis Mitte Juni 1972 geht aus Abbildung 7b hervor. Das Diagramm zeigt die Verteilung bewohnter Röhren in Längenklassen zu 0,5 mm und die durchschnittliche Röhrenlänge am jeweiligen Kontrolltag (Testplatten der B-Serie, Tab. 4). Auf vielen Platten war allerdings oft ein erheblicher Teil der bewohnten Röhren beschädigt, so daß ihre Länge nicht mehr genau zu ermitteln war. Deshalb war es nicht möglich, für die Immersionsperiode ein vollständiges Bild der Längenverteilung zu erhalten.

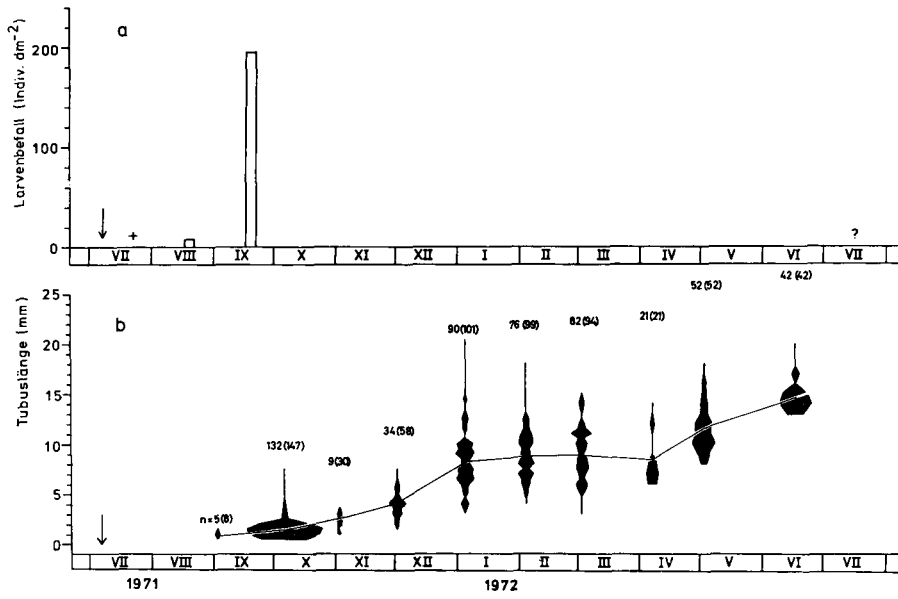

Abb. 7: *Pomatoceros triqueter*. Foulingstudie im Vorhafen (6. VII. 1971 bis 16. VI. 1972). (a) Dichte des Larvenbefalls (Individuen dm^{-2} auf der Außenseite roter PVC-Testplatten in 6 m Tiefe). (b) Tubuslängen der Primärsiedler (Klassen zu 0,5 mm und mittlere Länge in mm). Pfeile: Immersionsdatum; + = Ansiedlung vereinzelter Larven; n = Individuenzahl; Werte in Klammern: Probenumfang einschließlich nicht vermeßbarer Röhren; ? = Keine Daten des Larvenbefalls vorhanden

Von August bis Dezember verlängerten die Primärsiedler ihre Röhren von durchschnittlich 0,9 mm auf 8,2 mm. In dieser Zeit stieg die monatliche Zuwachsrate bis 3,7 mm pro Individuum beständig. Der Wachstumsphase folgte eine Periode sehr geringer Bautätigkeit; die bis Anfang April gebildeten Röhren waren im Mittel sogar geringfügig kürzer als die der Vorkontrolle (B_9: 8,4 mm; B_8: 8,9 mm). Ab April erfolgte dann ein deutlicher Zuwachs; und bis Mitte Juni waren die Röhren auf durchschnittlich 14,6 mm Länge herangewachsen (Abb. 7b).

Mortalität

Während die Mortalität der Primärsiedler in der Nordreede bei monatlicher Kontrolle der Bewuchsplatten genau verfolgt werden konnte, war von der Sterblichkeit im Vorhafen kein vollständiges Bild zu erhalten. Bei Immersionsperioden von 2 bis 11 Monaten blieb nämlich die Zahl der inzwischen abgetragenen Röhren unbekannt. Wie rasch eine solche Zerstörung im Meer erfolgen kann, zeigten Beobachtungen auf den Bewuchsplatten in der Nordreede, wo insbesondere verlassene Primärröhren oftmals bereits nach einem Monat vollständig abgetragen worden waren.

Tabelle 6

Pomatoceros triqueter. Mortalität der Primärsiedler vom Herbst 1971 auf Testplatten im Vorhafen (Verhältnis bewohnter und unbewohnter Röhren auf Platten der B-Serie; Daten aus Tabelle 4)

Platten-Serie	Immersionsperiode	Anzahl Röhren (n)	davon unbewohnt (% n)
B_2	6. VII. 1971 – 2. IX. 1971	8	0,0
B_3	6. VII. 1971 – 5. X. 1971	147	0,0
B_4	6. VII. 1971 – 2. XI. 1971	30	0,0
B_5	6. VII. 1971 – 1. XII. 1971	88	34,1
B_6	6. VII. 1971 – 4. I. 1972	106	4,7
B_7	6. VII. 1971 – 3. II. 1972	132	25,0
B_8	6. VII. 1971 – 3. III. 1972	120	21,7
B_9	6. VII. 1971 – 7. IV. 1972	84	75,0
B_{10}	6. VII. 1971 – 2. V. 1972	218	76,2
B_{11}	6. VII. 1971 – 16. VI. 1972	68	38,2

Aus dem Zahlenverhältnis zwischen unbewohnten und bewohnten Tuben auf den Testplatten der B-Serie ergaben sich dennoch einige Hinweise auf die Mortalität der Primärsiedler (Tab. 6): Wahrscheinlich trat bis einschließlich Oktober (B_2 bis B_4) keine nennenswerte Sterblichkeit auf, während im November mindestens $^1/_3$ der Population abstarb (B_5). Da die höchsten Mortalitätsraten bei Immersion bis April bzw. Mai zu verzeichnen waren (B_9: 75,0 % bzw. B_{10}: 76,2 % verlassene Röhren), ist anzunehmen, daß die Jahresmortalität hier ähnlich hoch war wie die der Primärsiedler im Vorjahr in der Nordreede (Abb. 5).

POPULATIONSDYNAMIK IN DER HELGOLÄNDER TIEFEN RINNE

In der südlichen Nordsee herrschen Meerestiefen von 20 bis 40 m vor. Südwestlich des Helgoländer Felssockels befindet sich jedoch eine etwa 10 sm lange und 2 bis 3 sm breite Depression, deren tiefste Stelle etwa 60 m mißt – die Helgoländer "Tiefe Rinne". *Pomatoceros triqueter* siedelt am Boden der Rinne auf Schill und Steinen häufig. Es war deshalb von Interesse, Einblicke in die Reproduktions- und Wachstumsverhältnisse der Art zu erlangen, um sie mit jenen aus dem Gebiet des Felssockels zu vergleichen.

Sediment und Hydrographie

Während im westlichen Teil der Rinne sandige Böden vorherrschen, werden in ihrem südöstlichen, tiefer gelegenen Teil überwiegend tonige Böden angetroffen. Von lebenswichtiger Bedeutung für die sessile Epifauna ist der Schillreichtum des gesamten Gebiets (Abb. 8). Nach CASPERS (1939) ist der Schill auf autochthone Ablagerung einer ehemaligen Austern-*Chlamys*-Gemeinschaft zurückzuführen. Eine Sedimentbedeckung des Schills wird hier vermutlich durch zeitweilig auftretende westliche "Ausräumströme" vermieden.

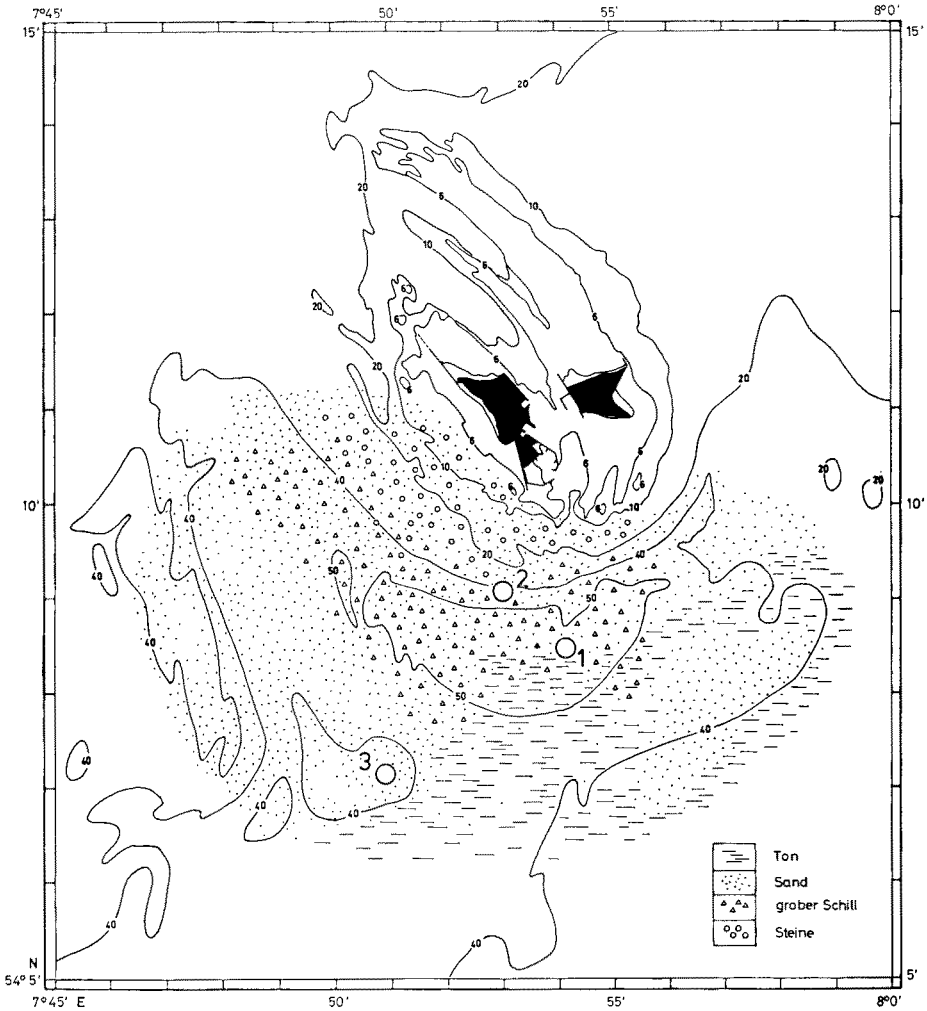

Abb. 8: Gebiet der Helgoländer Tiefen Rinne mit Angaben über Siedlungsmöglichkeiten der Epifauna auf Hartsubstraten. 1, 2, 3: Dredgepositionen. (Sedimentverteilung nach CASPERS, 1939, sowie nach Angaben des Deutschen Hydrographischen Instituts, Hamburg, und eigenen Beobachtungen)

Bereits Untersuchungen von Caspers (1939) über die Bodenfauna des Gebiets hatten gezeigt, daß in den tieferen Schichten der Rinne ein beständiger Wasserkörper hoher Salinität anzutreffen ist, welcher nur durch die Gezeiten bewegt wird. Seine Rekrutierung erfolgt aus salzreichem ozeanischen Wasser, das von Westen und Norden her einströmt und auf salzarmes kontinentales Wasser stößt, das vor allem nach Norden abgedrängt wird. Dadurch verzögert sich die sommerliche Erwärmung des bodennahen Wasserkörpers gegenüber der Oberfläche.

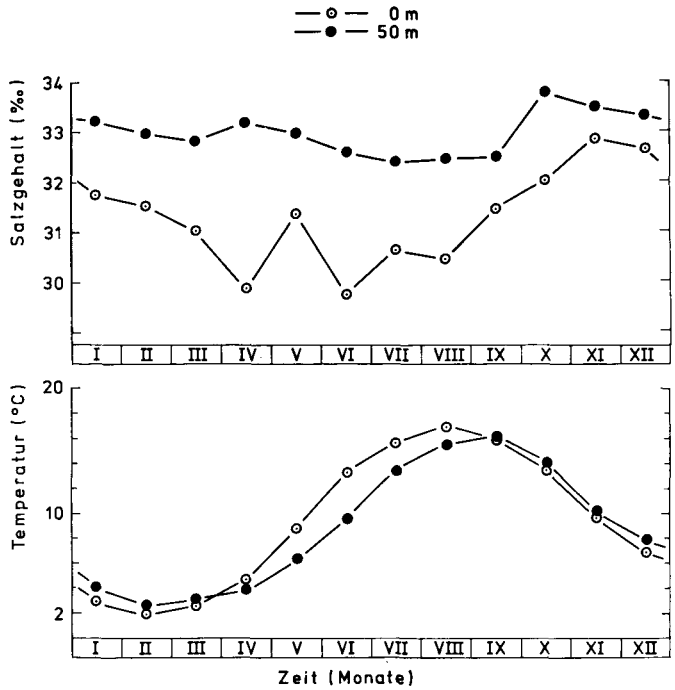

Abb. 9: Tiefe Rinne bei Helgoland: Jahresgang von Salinität und Temperatur in 0 m und 50 m Tiefe (54° 09′ N/007° 54′ E). (Monatsmittel von Mai 1960 bis April 1969; zusammengestellt nach Angaben des Deutschen Ozeanographischen Datenzentrums, Hamburg)

Zur Charakterisierung der hydrographischen Sonderstellung der Rinne waren mir ferner Messungen des Deutschen Ozeanographischen Datenzentrums aus neuerer Zeit (1960 bis 1969) zugänglich, nach denen der Jahresgang von Salzgehalt und Temperatur an der Oberfläche und am Boden der Rinne (50 m) in monatlichen Mittelwerten zusammengestellt werden konnte (Abb. 9). Aus diesen Werten ging folgendes hervor: (a) Am Boden waren ganzjährig von + 0,62 S ‰ (November) bis + 3,31 S ‰ (April) höhere Salinitäten als an der Oberfläche anzutreffen. Zudem traten am Boden geringere Salzgehaltsschwankungen auf (32,40 ‰ S im Juli bis 33,80 ‰ S im Oktober) als an der Oberfläche (29,75 ‰ S im Juni bis 32,88 ‰ S im November). (b) Mit einer Jahresamplitude von 13,5 C° wies der bodennahe Wasserkörper einen ausgeglicheneren Jahresgang der Temperatur auf als das Oberflächenwasser (15,1 C°). Von April bis August

war das Bodenwasser bis 3,7 C° (Juni) kälter, während der übrigen Monate hingegen geringfügig bis 1,2 C° (Januar) wärmer als das Oberflächenwasser. Hierbei verzögerte sich die sommerliche Erwärmung des Bodens um etwa einen Monat: an der Oberfläche war das Maximum im August (17,0° C), am Boden erst im September (16,1° C) erreicht. Die Temperaturminima beider Horizonte traten im Februar auf und unterschieden sich wenig voneinander (0 m: 1,9° C; 50 m: 2,6° C).

Über das Nahrungsangebot für filtrierende Organismen am Boden der Rinne ist nur wenig bekannt. CASPERS (1939) wies auf den Detritusreichtum im Sediment der Rinne hin, der auf die Ansammlung von Tangmassen aus dem Felssockelbereich zurückzuführen ist. Inwieweit dieser Detritus für Filtrierer eine Nahrungsquelle darstellt, ist jedoch ungeklärt. Nach unveröffentlichten Daten von GILLBRICHT nimmt die Phytoplanktondichte in der Rinne mit zunehmender Tiefe schnell ab und sinkt in 50 m auf etwa 1/4 des Oberflächenwertes (9 Proben zwischen März 1962 und Februar 1963 aus verschiedenen Tiefen in Position 54°09′ N/007°54′ E). Niedrigste Werte für 0 m und 50 m wurden im März (1,0 bzw. 0,2 μg C l^{-1}) und höchste Werte im Juli (124,9 bzw. 23,2 μg C l^{-1}) gemessen. Von der Verteilung des Phytoplanktons aus betrachtet scheinen die Bodenorganismen demnach im Nahrungsangebot benachteiligt zu sein.

Entnahme und Bearbeitung der Proben

Von Mai 1971 bis April 1972 wurden im Abstand von jeweils zwei Monaten in drei Positionen der Tiefen Rinne (Abb. 8) insgesamt 18 Proben Austernschill entnommen, dessen Bewuchs mit *Pomatoceros triqueter* und anderen Serpuliden ausgezählt und teilweise vermessen wurde. Die Probennahme erfolgte mit einer Hydroidendredge (Öffnungsweite: 70 cm; Maschenweite des inneren Netzbeutels: 1 cm). Die Dredgezuglängen variierten zwischen 525 m und 725 m bei Schleppzeiten von 15 min bis 20 min über Grund. Gleichmäßiges Streichen der Dredge über den Meeresboden wurde von Bord aus mit der Hand am ausgelassenen Seil kontrolliert. Dredgezüge mit ungleichmäßig streichendem Netz wurden abgebrochen und wiederholt. Der Dredgeninhalt wurde an Bord von Ton und Sand freigespült und sortiert: Sediment mit Serpulidenbewuchs wurde quantitativ ausgesondert und im Labor nach Fixierung mit 4 % Formalin in 70 %igem Äthanol konserviert. Bei einem Teil der Proben handelte es sich um ungewöhnlich umfangreiches Material, so daß nur die Hälfte des Dredgeninhaltes bearbeitet wurde.

Position 1 lag in 60 bis 50 m Tiefe. Mit der Dredge wurde vor allem Austernschill mit großem Schalendurchmesser (bis etwa 11 cm), zu einem geringeren Teil auch Geröll, erfaßt. Serpulidenbewuchs (*Pomatoceros triqueter* und *Hydroides norvegica**) fand sich auf Austernschill, leeren Gehäusen von *Buccinum undatum*, Schalen von *Modiolus modiolus, Pecten varians, Cyprina islandica, Venerupis pullastra, Mytilus edulis* und anderen Muschelschalen. Die Serpuliden lebten ferner häufig epizoisch auf *B. undatum, M. modiolus, C. islandica, Balanus crenatus* und anderen Wirten. Steine

* Selten wurde *Spirorbis spirillum* gefunden. Es handelte sich stets um Aggregationen von bis zu 50 Röhren auf den Innenwänden leerer *Buccinum*-Gehäuse.

(Buntsandstein-, Feuerstein- und Kreidegeröll) waren ebenfalls mit Serpuliden bewachsen. Für Position 2 (45 bis 30 m tief) ergab sich eine ähnliche Zusammensetzung des mit der Dredge erfaßten Sediments. Im Unterschied zu Position 1 herrschte Austernschill geringerer Schalengröße (bis etwa 5 cm Durchmesser) vor. Position 3 lag im südwestlichen Randbereich der Rinne in Tiefen zwischen 40 und 30 m. Das umgebende Gebiet war ausgesprochen sandig mit vereinzelten Geröllsteinen und nur wenig grobem Schill, der für Serpuliden ein geeignetes Siedlungssubstrat darstellte. Reichlich mit Epifauna besetzt waren leere wie bewohnte Gehäuse von *Buccinum undatum*.

Im konservierten Probenmaterial wurden bewohnte und unbewohnte Röhren von *Pomatoceros triqueter* quantitativ ausgezählt. Ob eine Röhre bewohnt war oder nicht, ließ sich gelegentlich nur schwer oder gar nicht entscheiden, weil einzelne Würmer nach der Fixierung aus ihren Röhren gefallen waren. Neben Röhren, aus denen der Wurm herausragte oder leicht freizulegen war, galten Tuben trotz fehlenden Bewohners auch dann als besetzt, wenn an Hand einer charakteristischen weißen Zuwachszone an der Mündung zu erkennen war, daß die Röhre zur Zeit der Erbeutung oder kurz zuvor noch bewohnt gewesen war.

Aus dem Probenmaterial von Position 1 und 2 wurden darüber hinaus für jede Entnahmezeit Stichproben von jeweils etwa 300 bewohnten sowie unbewohnten *Pomatoceros-triqueter*-Röhren vermessen (Länge und Öffnungsdurchmesser). Auf Grund der geringen Abundanz wurde eine entsprechende Vermessung für Position 3 nicht vorgenommen. Die Längenbestimmung erfolgte für Exemplare bis 10 mm unter dem Binokular; größere Röhren wurden mit einem Stechzirkel polygonal abgesteckt und in Teilstrecken auf Millimeterpapier übertragen. Erfaßt wurden jeweils Größenklassen von 1 mm. Es stellte sich heraus, daß über die Längenvermessung je nach Erhaltungszustand und Verflechtungsgrad der hinteren Röhrenteile jeweils nur ein Teil der Stichprobe zu erfassen war; zudem erwies sich die Methode als sehr mühsam und zeitaufwendig. Als zusätzlicher Parameter für eine nahezu vollständige Erfassung aller Größenklassen wurde deshalb der äußere Durchmesser der Tubusöffnung herangezogen. Die Bestimmung des Durchmessers erfolgte unter dem Binokular in Klassen zu 0,1 mm.

Abundanz, Größenverteilung und Zuwachs der Röhren

Die Anzahl der mit einer Probe erfaßten Serpulidenröhren (*Pomatoceros triqueter* und *Hydroides norvegica*; jeweils bewohnt oder unbewohnt) sowie die Abundanz der beiden Arten sind in Tabelle 7 zusammengestellt worden. Da eine quantitative Bestandsaufnahme mit Hilfe der Dredgeproben nicht möglich war, vermitteln die Abundanzen allerdings ein recht ungenaues Bild der tatsächlichen Besiedlungsdichte in ihren jahreszeitlichen Schwankungen. Aus einem Vergleich der mittleren relativen Dichte bewohnter Tuben wurde dennoch folgendes deutlich: (a) Die Besiedlungsdichte von *P. triqueter* war im Jahresmittel in allen Positionen um ein Vielfaches (5- bis 25fach) höher als die von *H. norvegica*. (b) Offenbar auf Grund ihrer Sedimentstruktur waren die Positionen unterschiedlich hoch mit beiden Arten besiedelt. Die höchste

Tabelle 7

Dredgezüge in 3 Positionen der Tiefen Rinne bei Helgoland (Abb. 8). Anzahl und Abundanz erbeuteter Serpulidenröhren (*Pomatoceros triqueter* und *Hydroides norvegica*) pro Dredgezug in den Positionen. (*: geschätzte Werte nach Auszählung der Hälfte einer Probe)

Datum	Position Nr.	Bestrichene Fläche (m^2)	*Pomatoceros-triqueter*-Röhren				*Hydroides-norvegica*-Röhren			
			Anzahl pro Probe		Abundanz (Anzahl m^{-2})		Anzahl pro Probe		Abundanz (Anzahl m^{-2})	
			bewohnt	unbewohnt	bewohnt	unbewohnt	bewohnt	unbewohnt	bewohnt	unbewohnt
27. V. 1971	1	368	807	873	2,2	2,4	45	32	0,12	0,09
	2	403	1829	2051	4,5	5,1	58	42	0,14	0,10
	3	403	17	12	0,04	0,03	1	1	0,002	0,002
27. VII. 1971	1	368	1197	996	3,3	2,7	138	87	0,38	0,24
	2	473	994	1338	2,1	2,8	113	69	0,24	0,15
	3	385	53	42	0,1	0,1	25	10	0,06	0,03
23. IX. 1971	1	368	4266*	2476*	11,6	6,7	172*	182*	0,47	0,50
	2	473	588*	620*	1,2	1,3	14*	26*	0,03	0,06
	3	385	71	68	0,2	0,2	13	15	0,03	0,04
26. XI. 1971	1	368	798*	362*	2,2	1,0	102*	70*	0,28	0,19
	2	473	1897	1251	4,0	2,7	71	62	0,15	0,13
	3	385	47	25	0,1	0,1	10	13	0,03	0,03
31. I. 1972	1	508	1689	1018	3,3	2,0	64	62	0,13	0,12
	2	473	679	673	1,4	1,4	15	22	0,03	0,05
	3	385	14	9	0,04	0,02	6	4	0,02	0,01
21. IV. 1972	1	385	700*	384*	1,8	1,0	94*	92*	0,24	0,24
	2	385	1318*	1248*	3,4	3,2	34*	50*	0,09	0,13
	3	420	20*	30*	0,1	0,1	2*	10*	0,005	0,02

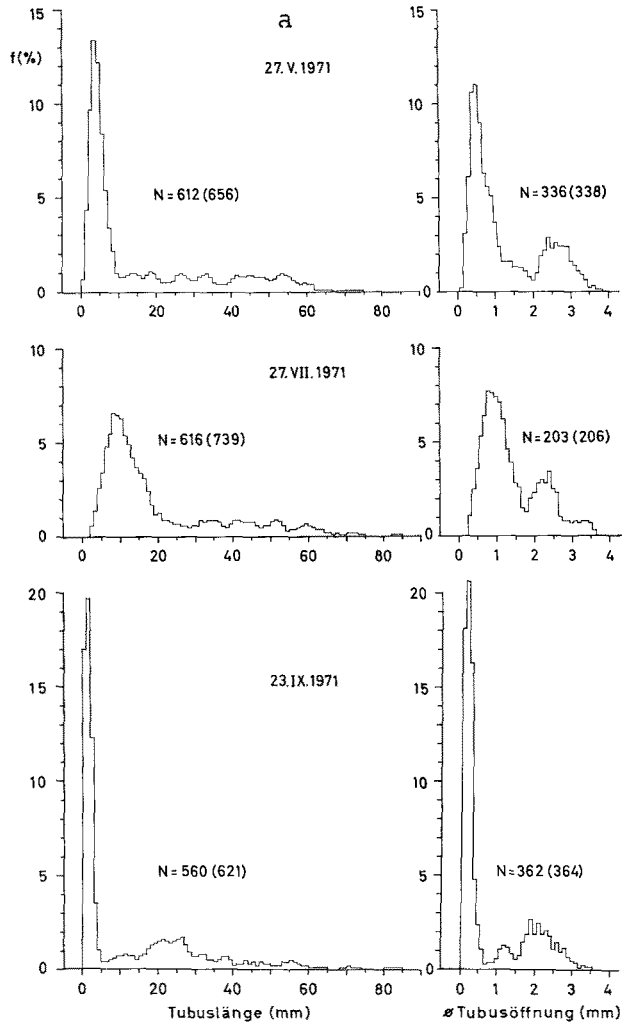

Abb. 10: *Pomatoceros triqueter*. Relative Größenverteilung der Tuben (Länge und Öffnungsdurchmesser) aus Dredgefängen in der Tiefen Rinne (Position 1 und 2; Abb. 8) zwischen Mai 1971 und April 1972. a und b: Verteilung bewohnter Röhren; c und d: Verteilung unbewohnter Röhren. N = Anzahl vermessener Röhren; (N) = Probenumfang einschließlich nicht vermeßbarer Röhren; f = relativer Anteil von N (%). (3fach überlappendes Mittel von Größenklassen zu 1 mm Länge und 0,1 mm Ø)

Abundanz (Jahresmittel) wurde jeweils in Position 1, die niedrigste jeweils in Position 3 festgestellt (*P. triqueter:* 4,1 bzw. 0,1 Individuen m^{-2}; *H. norvegica:* 0,27 bzw. 0,02 Individuen m^{-2}). (c) Bei einem Jahresdurchschnitt für alle Positionen von 2,3 Individuen m^{-2} stieg die geschätzte Besiedlungsdichte von *P. triqueter* Ende September auf 4,3 Individuen m^{-2}. In dieser Zeit war also wahrscheinlich ein Populationszugang erfolgt.

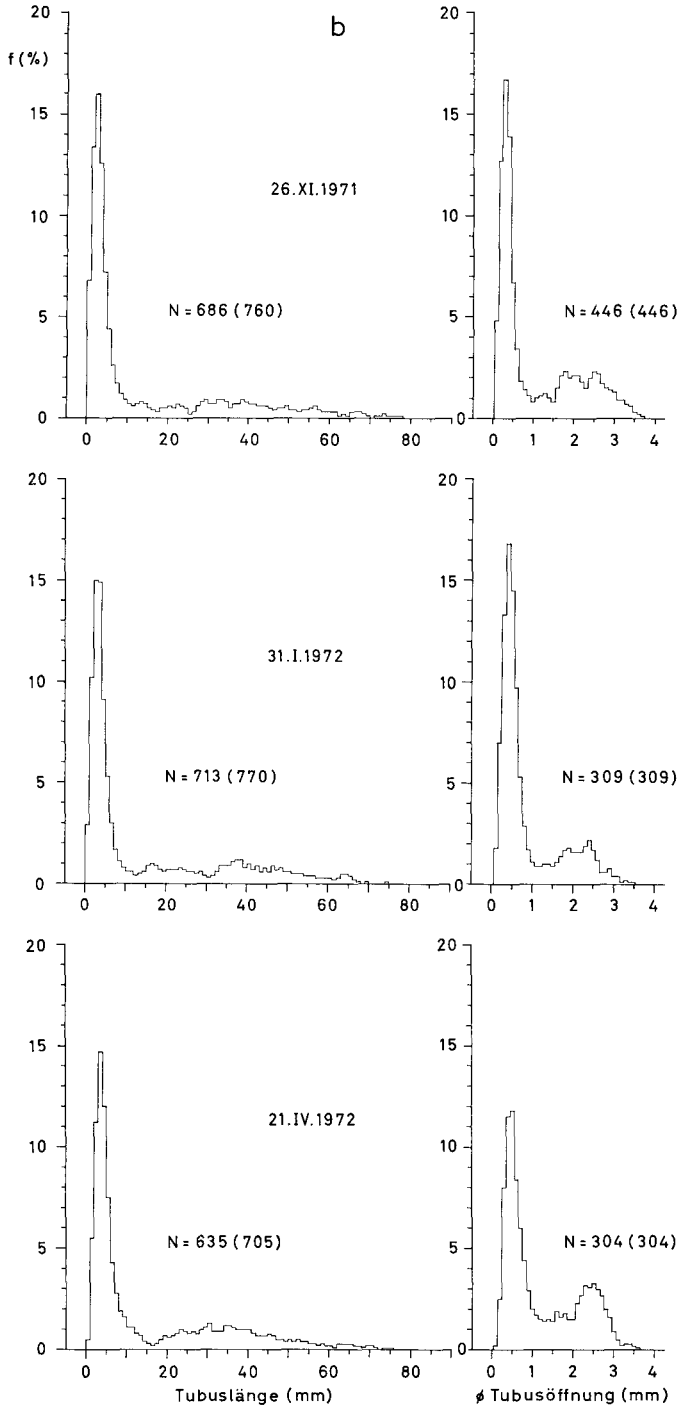
b
f (%)
26.XI.1971
N = 686 (760)
N = 446 (446)
31.I.1972
N = 713 (770)
N = 309 (309)
21.IV.1972
N = 635 (705)
N = 304 (304)
Tubuslänge (mm)
ø Tubusöffnung (mm)

Abb. 10b

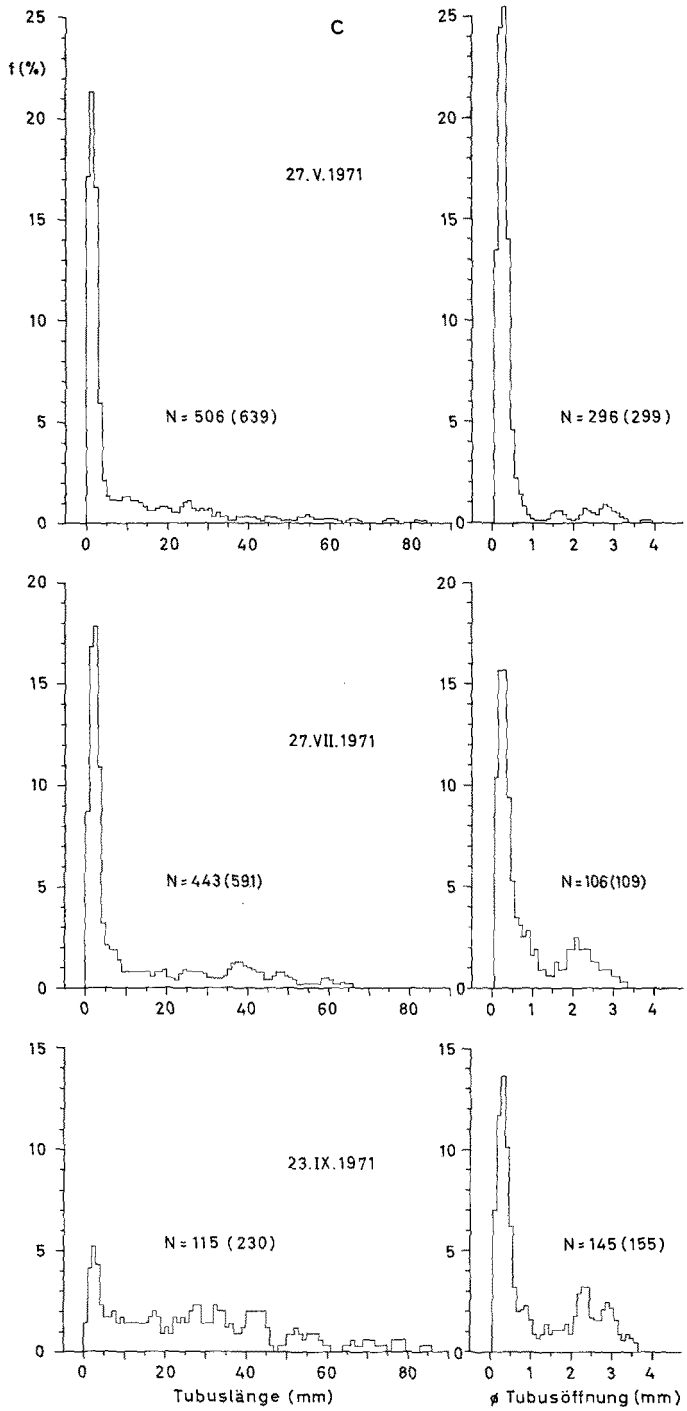
C
f (%)
27.V.1971
N = 506 (639)
N = 296 (299)
27.VII.1971
N = 443 (591)
N = 106 (109)
23.IX.1971
N = 115 (230)
N = 145 (155)
Tubuslänge (mm)
ø Tubusöffnung (mm)

Abb. 10c

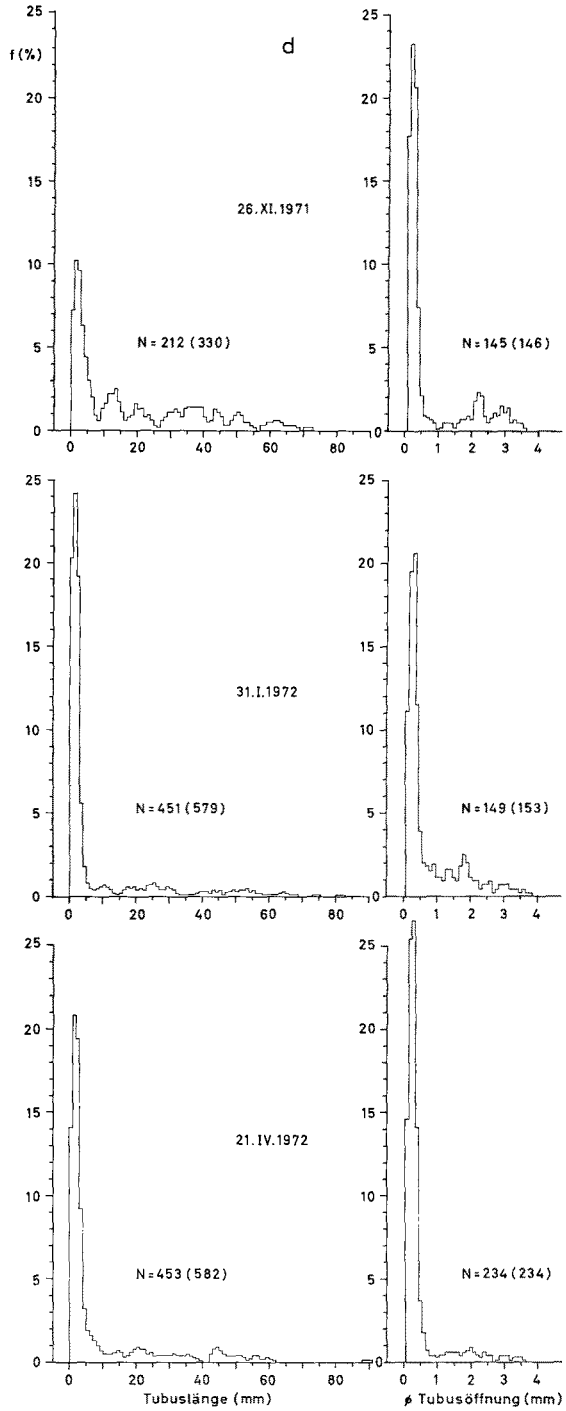
d
f (%)
26.XI.1971
N = 212 (330)
N = 145 (146)
31.I.1972
N = 451 (579)
N = 149 (153)
21.IV.1972
N = 453 (582)
N = 234 (234)
Tubuslänge (mm)
ϕ Tubusöffnung (mm)

Abb. 10d

Weil sich die Größenzusammensetzung bewohnter *Pomatoceros-triqueter*-Tuben aus Position 1 und 2 zu keiner Entnahmezeit signifikant unterschied (t-Tests der mittleren Tubusgrößen der Juvenilenanteile, ermittelt nach der Größenverteilung im Wahrscheinlichkeitsnetz), wurden die Meßergebnisse der Proben beider Positionen jeweils zusammengefaßt. Abbildung 10a–d stellen Diagramme der Größenverteilung bewohnter bzw. unbewohnter Tuben nach Längen- bzw. Durchmesserklassen gegenüber. Bei der Interpretation der Verteilungen ist stets ein Anteil nicht erfaßbarer Röhren zu berücksichtigen: Während in einer Probe der Röhrendurchmesser fast quantitativ zu ermitteln war, konnte die Tubuslänge in Anteilen bis 16,6 % der bewohnten bzw. bis 50,0 % der unbewohnten Röhren nicht vermessen werden. Diese Anteile setzten sich vor allem aus großen Längenklassen zusammen.

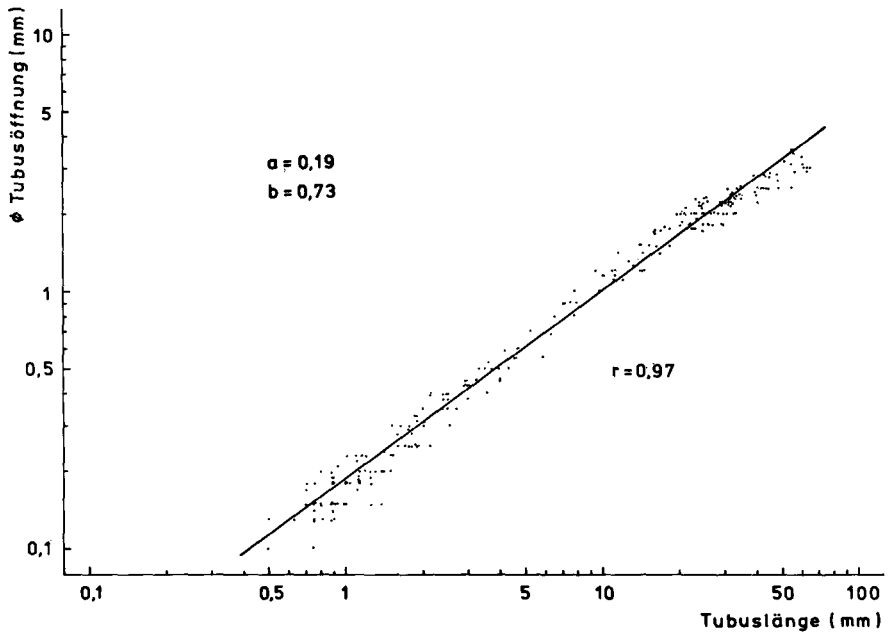

Abb. 11: *Pomatoceros triqueter*. Korrelation zwischen Länge und Durchmesser der Tubusöffnung. Es gilt die Beziehung $y = ax^b$; y = Öffnungsdurchmesser, x = Tubuslänge (mm); a, b = allometrische Parameter; r = Korrelationskoeffizient. (Röhren aus der Tiefen Rinne [Abb. 8]; Anzahl Wertepaare: n = 318)

Eine jahreszeitliche Analyse der Größenverteilung bewohnter Tuben (Abb. 10a und b) ergab folgendes: (a) Bei unterschiedlicher Größenzusammensetzung war in der Population stets eine zahlenmäßig dominierende Gruppe juveniler Würmer mit Röhrenlängen von unter 1 mm bis etwa 20 mm bzw. mit Tubusöffnungen von unter 0,1 mm bis etwa 1,5 mm anzutreffen. (b) Aus veränderten Größenverteilungen ging das Röhrenwachstum der Juvenilenanteile hervor. Im Verlauf der Untersuchung waren dabei offensichtlich 2 Populationszugänge erfaßt worden: Das Juvenilenkollektiv der Proben von Mai und Juli repräsentierte wahrscheinlich den Zugang des Vorjahres (Herbst

Tabelle 8

Pomatoceros triqueter. Tubusgrößen (Länge und Öffnungsdurchmesser) juveniler Populationsanteile aus Dredgefängen in der Tiefen Rinne zwischen Mai 1971 und April 1972 (Position 1 und 2; Abb. 8). N = Stichprobe vermessener Röhren (nach Abb. 10a und b); Werte in Klammern: Probenumfang einschließlich nicht vermeßbarer Röhren. n = Anzahl juveniler Röhren; $\bar{x}$ = durchschnittliche Tubusgröße; s = Standardabweichung vom Mittel (mm); korr. $\bar{x}$ = komplementäre Tubusgröße nach Korrelation (Abb. 11). (Die Verteilung von n wurde gemäß der Verteilung von N im Wahrscheinlichkeitsnetz ermittelt)

Datum	Tubuslänge L (mm)						Tubusdurchmesser ∅ (mm)				
	$\%N_L$	n_L	$\bar{x}_L$	s_L	korr. $\bar{x}_\phi$	$\%N_\phi$	n_ϕ	$\bar{x}_\phi$	s_ϕ	korr. $\bar{x}_L$
27. V. 1971	61,0 (56,9)	373,4	4,4	1,8	0,55	61,4 (61,0)	206,1	0,59	0,22	4,9
27. VII. 1971	63,9 (53,2)	393,3	10,4	3,7	1,04	70,7 (69,7)	143,6	1,00	0,34	10,0
23. IX. 1971	59,6 (53,7)	333,6	1,2	0,7	0,22	66,3 (66,0)	240,1	0,20	0,08	1,1
26. XI. 1971	54,5 (49,2)	373,8	2,4	1,0	0,36	59,7 (59,7)	266,4	0,34	0,12	2,3
31. I. 1972	58,8 (54,4)	419,2	3,2	1,2	0,44	73,0 (73,0)	225,6	0,45	0,16	3,3
21. IV. 1972	59,1 (53,2)	375,3	4,0	1,5	0,52	56,6 (56,6)	172,0	0,52	0,18	4,0

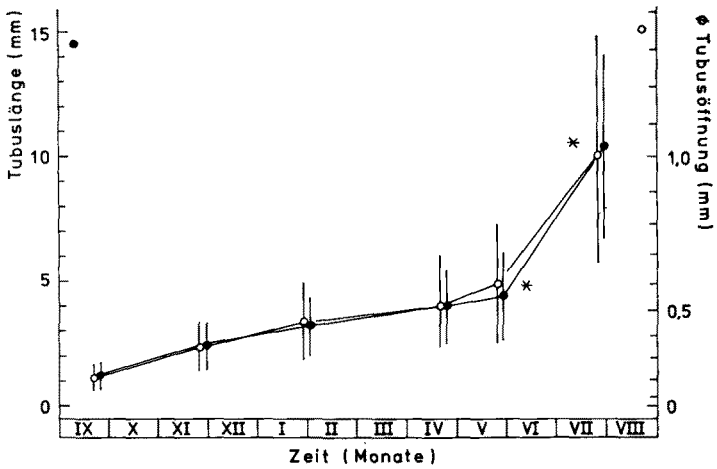

Abb. 12: *Pomatoceros triqueter.* Geschätztes Tubenwachstum der Zugänge vom Herbst 1971 und 1970 (*) in der Tiefen Rinne (Dredgefänge aus Position 1 und 2; Abb. 8): mittlere Tubusgrößen (Länge und Öffnungsdurchmesser) und Standardabweichung vom Mittel (mm) zwischen Mai 1971 und April 1972. (Daten aus Tab. 8)

1970). Vor allem zwischen den Probennahmen Ende Juli und Ende September 1971 war dann ein neuer Zugang erfolgt, dessen Röhrenwachstum bis April 1972 zu verfolgen war. Inwieweit die Larvenansiedlung auch später im Jahr erfolgte, blieb allerdings ungewiß. (c) Obwohl die Proben nahezu quantitativ vermessen worden waren, konnte selbst die Größenverteilung der Tubendurchmesser kein eindeutiges Bild über Aufbau und Zuwachs der älteren Populationsteile vermitteln.

Das Röhrenwachstum der beiden Zugänge ging aus den mittleren Röhrengrößen der Juvenilkollektive hervor (Tab. 8). Die Bestimmung dieser Größen erfolgte nach Aufgliederung der Gesamtkollektive im Wahrscheinlichkeitsnetz. Obwohl bei Anwendung dieser semigraphischen Methode teilweise Ungenauigkeiten in Kauf genommen werden mußten, weil nicht in jedem Fall die Voraussetzung der Normalverteilung des Juvenilkollektivs exakt erfüllt war, wichen die ermittlten Durchschnittswerte von Länge und Durchmesser laut Korrelation (Abb. 11) nur wenig voneinander ab. Die Durchschnittsgrößen aus Tabelle 8 sind in Abbildung 12 zu einem Kurvenzug zusammengestellt worden, der das geschätzte Röhrenwachstum von *Pomatoceros triqueter* in der Tiefen Rinne wiedergibt. Die Größe des herangewachsenen vorjährigen Zugangs wurde dabei als repräsentativ für das künftige Wachstum der Neusiedler vom Herbst 1971 angesehen und in die Kurve einbezogen. Von Ende September bis Ende Juli verlängerten die Primärsiedler ihre Röhren von durchschnittlich 1,2 mm auf 10,0 mm. Wie in der Nordreede war das Tubenwachstum im Herbst und Winter gering: Bis Ende April sank die mittlere monatliche Zuwachsrate von 0,6 mm auf 0,3 mm pro Individuum ab. Erst Ende Mai setzte eine sommerliche Wachstumsphase ein, die bis Ende Juli höchste Zuwachsraten von durchschnittlich 3,0 mm pro Individuum und Monat hervorbrachte. In gleichen Zeitabschnitten wurde unter den Primärsiedlern in der Nordreede und im Vorhafen ein bedeutend schnelleres Wachstum beobachtet (Abb. 4b, 7b).

Mortalität

Die Gesamtauszählung der *Pomatoceros-triqueter*-Röhren der drei untersuchten Positionen im Gebiet der Rinne erbrachte ein Verhältnis bewohnter zu unbewohnten Tuben von 1,2 (N = 24 055). Dieses Verhältnis macht wahrscheinlich, daß verlassene Röhren durch natürliche Zerstörung rasch abgebaut werden. Die Geschwindigkeit des Abbaus ist vermutlich vor allem von der Größe der Röhren und ferner von ihrer Exposition gegenüber mechanischen, chemischen und biogenen (Bohrorganismen) Zerstörungskräften abhängig und ist daher unterschiedlich hoch. Diagramme der Größenverteilung unbewohnter Röhren (Abb. 10c und d) gaben deshalb nur wenig Auskunft über die Dynamik der Abgänge in der untersuchten Population. Aus dem starken Zuwachs sehr kleiner verlassener Röhren zwischen Ende September und Ende November ging immerhin hervor, daß die Primärsiedler wie im Felssockelgebiet schon bald nach ihrer Fixierung eine erhebliche Mortalität erlitten hatten.

ORIENTIERUNG DER RÖHRE

Der Tubus von *Pomatoceros triqueter* besitzt in der Regel einen jochbogenartigen Querschnitt und liegt dem Substrat flach auf. Gelegentlich ist dieser Bogen zu einem geschlossenen Ring verbunden, so daß der Wurm in seiner Röhre keinen Kontakt mehr mit der Unterlage besitzt. Seltener findet man auch Röhren, die sich frei vom Substrat abheben und dann einen kreisförmigen Querschnitt aufweisen. Diese Röhrenformen wurden erstmals von HEDLEY (1958) an Exemplaren aus Plymouth beschrieben. Auch aus vielen anderen Gebieten ist aufrechter Röhrenwuchs von *P. triqueter* und anderen Serpulinenarten bekannt (*P. triqueter:* ZIBROWIUS & BELLAN, 1969, Marseille; *Mercierella enigmatica:* HARTMANN-SCHRÖDER, 1967, verschiedene Fundorte; STRAUGHAN, 1968, Glenelg-River, Australien; *Hydroides norvegica:* PAUL, 1942, Madras; EDMONDSON, 1944, Pearl Harbor; WOOD, 1955, Sydney; RELINI, 1964, Genua; KAWAHARA, 1969, Nagasaki und andere Angaben).

Pomatoceros triqueter bei Helgoland wies auf natürlichem Substrat verschiedene Übergangsformen von der liegenden zur aufrechten Röhrenorientierung auf (Abb. 13). Ferner war auf den Bewuchsplatten in der Reede zu beobachten, daß sich die Röhren mit zunehmender Besiedlungsdichte durch Artgenossen und andere Foulingorganismen (vor allem Balaniden, Bryozoen und Ascidien) aus ihrer substratverhafteten Lage aufrichteten und der Unterlage frei oder im Kontakt mit anderen Röhren entwuchsen. Dieses Verhalten war nicht immer an die soziale Lebensweise gebunden: Solitär lebende Exemplare, deren liegender Tubusteil durch offensichtlich rasche Sedimentation verschüttet oder durch schneller wachsende Organismen (in der Reede z. B. *Ascidiella* sp., in der Rinne z. B. *Alcyonium* sp.) verdeckt worden war, besaßen gelegentlich sehr dünnwandige apikale Röhrenzuwachszonen, die etwa 2 bis 3 cm aus dem Hindernis frei herausragten.

Der aufrechte Wuchs ist also offenbar ein Resultat von "Platzmangel", welcher vor allem innerhalb des dichtgedrängten arteigenen Verbandes – der "Kolonie" – und seltener unter andersartigen Behinderungen der zunächst substratverhafteten Röhren

entsteht. HARTMANN-SCHRÖDER (1967) wies darauf hin, daß der aufgerichtete Röhrenwuchs von *Mercierella enigmatica*-Kolonien wahrscheinlich hauptsächlich von der Dichte des Primärbefalls mit Trochophoren abhängig sei. Dem wird für *Pomatoceros triqueter* hinzugefügt, daß wahrscheinlich die Befallsdichte und folglich der aufrechte Wuchs bei zunehmendem Platzmangel auf das Aggregationsverhalten der Larven zurückzuführen ist. Dieses Verhalten bestimmt nicht allein die Dichte des Primärbefalls, sondern bewirkt auch die fortdauernde Ansiedlung weiterer Larvengenerationen, die von den Adulten angezogen werden.

DISKUSSION

Die Untersuchungen des ersten Teils der vorliegenden Arbeit beziehen sich vor allem auf den Reproduktionsablauf, die Substratwahl der Larven, jahreszeitliche Zuwachsraten der Tuben und die natürliche Mortalität von *Pomatoceros triqueter* bei Helgoland. Grundlage der Ergebnisse sind zwei Foulingstudien im Gebiet des Felssockels von August 1970 bis Juni 1972 sowie eine populationsdynamische Untersuchung in der Tiefen Rinne von Mai 1971 bis April 1972. Über Reproduktionszeiten, Substratwahl der Larven und Tubenwachstum von *Pomatoceros triqueter* im nordatlantisch-westeuropäischen und im mittelatlantisch-mediterranen Lebensraum liegen Beobachtungen verschiedener Autoren vor, welche in Tabelle 9 den eigenen Ergebnissen gegenübergestellt werden*.

Reproduktionsablauf

Unter den exogenen Faktoren, welche den jährlichen Reproduktionszyklus mariner Evertebraten steuern, kommen dem Nahrungsangebot und der Temperatur bedeutende Rollen zu (LO BIANCO, 1909; APPELLÖF, 1912; ORTON, 1920; RUNNSTRÖM, 1927, 1936; THORSON, 1946; KORRINGA, 1957; GIESE, 1959; KINNE, 1963, 1970; BHAUD, 1972), wobei die Temperatur nach Ansicht der meisten Autoren als auslösender Faktor für den Beginn der Brutzeit angesehen wird.

Zur Erfassung der natürlichen Reproduktionsaktivität mariner Evertebraten können oft Reifezustand oder relative Größe der Gonaden oder die Abundanz der Larven im Plankton als Kriterien herangezogen werden (GIESE, 1959). Die Larven vieler Serpuliden, darunter *Pomatoceros triqueter*, wurden jedoch – wahrscheinlich auf Grund ihres kurzen pelagischen Lebens in unmittelbarer Bodennähe – nur sehr selten im Plankton gefunden (v. DRASCHE, 1884; RULLIER, 1955; SENTZ-BRACONNOT, 1967); sie eignen sich daher nicht zur Erfassung der Reproduktionszyklen. Zieht man den Reifezustand der Gonaden als Kriterium heran, so wird nur ein ungenaues Bild der Reproduktionsaktivität vermittelt, da Individuen mit reifen Gonaden ganzjährig zu finden sind (s. u.). Als indirektes Kriterium für den Beginn der Brutzeit von *P. triqueter*

---

* Da sich im mittelatlantisch-mediterranen Lebensraum die Verbreitungsgebiete von *Pomatoceros triqueter* s. str. (LINNE, 1767) und *P. lamarckii* (QUATREFAGES, 1865) überschneiden, bleibt es bei einigen früheren Angaben unsicher, ob nicht Verwechslungen der beiden Arten vorliegen (vgl. ZIBROWIUS, 1968).

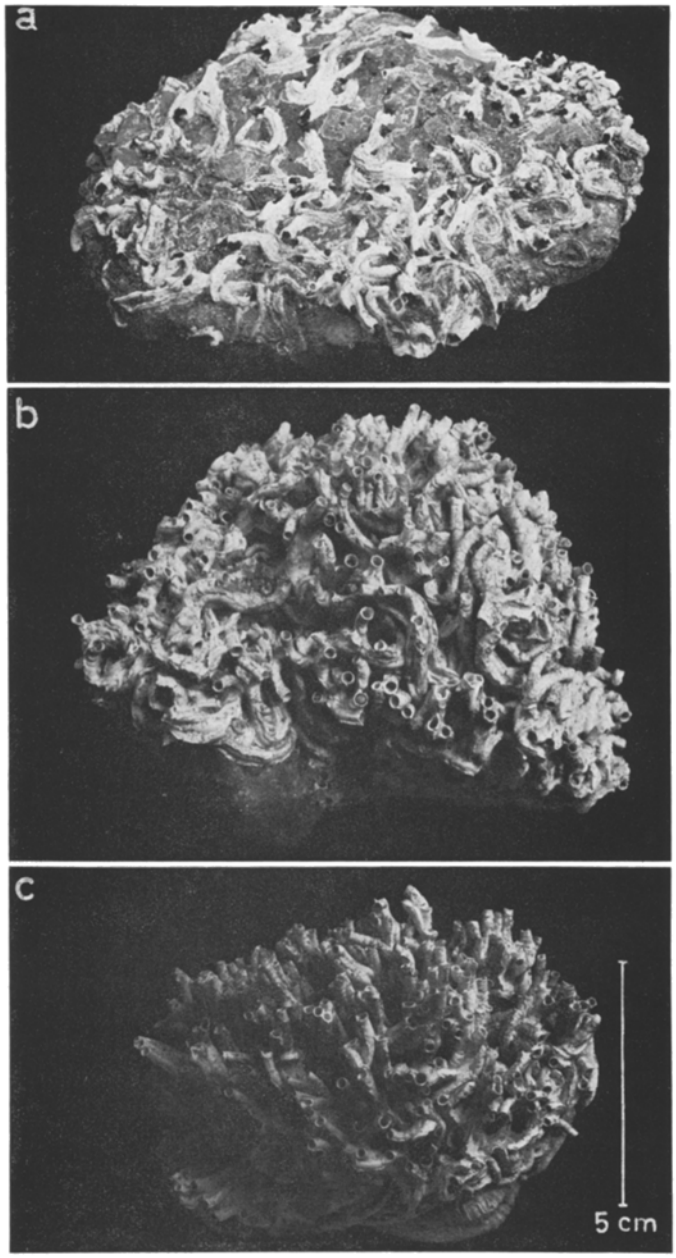

Abb. 13: *Pomatoceros triqueter*. Übergangsformen von substratverhaftetem zu substratabgewendetem Röhrenwuchs. (a) und (b) auf Buntsandstein, (c) epizoisch auf *Buccinum undatum*

Tabelle 9

Pomatoceros triqueter. Reproduktionszeit, Substratwahl der Larven und Tubenwachstum im Verbreitungsgebiet, zusammengestellt nach Angaben verschiedener Autoren. Reproduktionszeit: (a) = Funde geschlechtsreifer Individuen, deren Gameten sich für die künstliche Befruchtung eigneten; (b) = Larvenfunde im Plankton; (c) = Larvenbefall; (?) = unbestimmte Angaben

Ort	Reproduktionszeit	Substratwahl der Larven: Substrat-Art	-Orientierung	-Helligkeit	-Tiefe
Trondheimfjord 64° N/10° E	VI–XI (c) (1930—1940)	schwarze und weiße Holzklötze	u = 1 * v = 0,4 u = 0,3	schwarz = 1 * weiß = 0,2	—
Bergen 60° N/5° E	VII–IX (c)	Holzklötze (150×150×150 mm)	Präferenz der Unterseite	—	Präferenz in 4 m (Wassertiefe = 4,5 m)
Oslofjord 60° N/11° E	ganzjährig (a) VI–VIII (c?)	—	—	—	—
Gullmarfjord 58° N/11° E	VI–VIII (c?)	—	—	—	—
Öresund 56° N/13° E	V–X (c) (1936–1945)	„bottle collectors"	—	—	—
Firth of Clyde 56° N/5° W	Maximum VI–VIII (c)	—	—	—	—
Cullercoats Bay 56° N/1° W	ganzjährig (a) VI–VII (c?)	—	—	—	—
Helgoland 54° N/8° E	bis VIII (b) VII (c?)	—	—	—	—
Helgoland 54° N/8° E	ganzjährig (a)	—	—	—	—
Plymouth 50° N/4° W	—	—	—	—	—
Plymouth 50° N/4° W	ganzjährig (a?, c?) Maximum III–IV (c?)	—	—	—	—
Französische Kanalküste	—	—	—	—	—
Atlantische Küste Spaniens 43° N/8° W	V–XII (c)	—	—	—	—
Golf von Genua 44° N/8° E	ganzjährig; Maximum eher im Winter (c) (1967–1969)	Asbestplatten (300×200×4 mm)	Präferenz der Unterseite	—	Keine Präferenz zwischen 4 bzw. 7 m (Wassertiefe: 4 bzw. 7 m); geringere Besiedlung in 20 m (20 m)
Villefranche-sur-Mer 44° N/7° E	ganzjährig; Maximum Sommer bis Herbst (c) (1959–1961)	Platten und Zylinder aus Divinyl und Glas (orange und grau)	u = 1 * o = 0,22	grau = 1 * orange = 0,5	Präferenz in 6 bzw. 11 m (Wassertiefe: 10 bzw. 30 m)
Marseille 43° N/5° E	Frühjahr bis Sommer (c)	—	—	—	—
Neapel 41° N/14° E	III–IV (a)	—	—	—	—
Helgoland 54° N/8° E	ganzjährig (a) VII–XI (c) (1970-1971)	schwarze, rote transparente Platten aus PVC, Glas, Plexiglas (60×23×1 mm bzw. 100×150×4 mm)	u = 1 * o = 0,14	schwarz = 1 * rot = 0,8 transparent = 0,1	Präferenz in 6 m (Wassertiefe: 7 m)

zur Geschlechtsreife. Substratwahl der Larven: * = relative Besiedlungsdichte der Substratflächen; o = Oberseite, v = vertikale Seite, u = Unterseite der Substrate. Römische Ziffern geben Monate der Reproduktion bzw. des Larvenbefalls, Jahreszahlen die Untersuchungsperiode an

Tubenwachstum								Autoren
Alter (Monate):	0	1	2	3	4	6	12	Dons
Tubuslänge (mm):	0,8–1,2	6–9	20	30	40	—	—	(1927, 1943)
max. Tubuslänge (mm):	—	12	25	36	48	55	80	
Jahreszeit (Monat):	VIII		IX		X		XI	Nair
Alter (Monate):	1		2		3		4	(1962)
Tubuslänge (mm):	11–12		17–18		28–31		47–53	
Tubuslänge 3 Monate nach der Fixierung (a) in situ (25. VIII.–25. XI.): 11–21 mm (b) Laborzucht (14. VIII.–14. XI.): 28–42 mm								Føyn & Gjøen (1954)
—								Hörstadius (1923)
Tubuslänge nach 6 Wochen Immersion: 2–4 mm								Thorson (1946)
Maximale Tubuslänge 1 Jahr nach der Fixierung: 70 mm Maximale Zuwachsraten: 0,3–0,4 mm d^{-1}								Pyefinch (1950)
—								Cragg (1939)
—								v. Drasche (1884)
—								Kuhl (1941)
"vollständige Tubuslänge und Geschlechtsreife innerhalb 4 Monaten erreicht" (p. 316)								Orton (1914)
—								Orton, Oshima & Lebour (1931) (in: Segrove, 1941)
Alter (Monate):	2	8	9					Fischer-Piette
Tubuslänge (mm):	26	40–48	50					(1932) (in Sentz-Braconnot, 1968)
—								Alvarino (1951)
Jahreszeit (Monat):	V		V		VII		VI bzw. XI	Relini et al.
Immersion (Monate):	3 bzw. 6		3		6		1 bzw. 3	(1970), Relini
max. Tubuslänge (mm):	20		30		30		12	& Sara
Tiefe (m):	4		7		7		20	(1971)
Jahreszeit:	Frühjahr		Sommer		Herbst		Winter	Sentz-
Immersion (d):	25	26	39	28	48	45	75	Braconnot
Tubuslänge (mm)	20–30	24–28	30–34	25–30	30–40	0,2–10	0,2–12	(1966, 1968)
—								Berner (1944)
—								Lo Bianco (1909)
Abb. 4, 7, 12 und 14								vorliegende Arbeit

dient deswegen darüber hinaus die Abundanz neuangesiedelter Larven auf eigens zu diesem Zweck exponierten Bewuchsflächen. Da die Dauer des pelagischen Larvenstadiums nicht genau bekannt ist, kann die exakte Zeit des Ablaichens auf diese Weise allerdings nicht ermittelt werden.

Die in Tabelle 9 zusammengestellten Angaben über Reproduktionszeiten im Verbreitungsgebiet der Art von Norden nach Süden zeigen folgendes: (a) Im gesamten Verbreitungsgebiet werden zu jeder Jahreszeit Individuen mit reifen Geschlechtsprodukten gefunden, welche sich zur erfolgreichen künstlichen Befruchtung eignen (Oslofjord: FØYN & GJØEN, 1954; Helgoland: KUHL, 1941; KLÖCKNER, unveröffentl.; Cullercoats Bay, Northumberland: CRAGG, 1939; Plymouth: SEGROVE, 1941). Fast alle Autoren betonen, daß der Anteil geschlechtsreifer Individuen jahreszeitlich bedingt sei. Maximalwerte für reife Individuen und erfolgreiche künstliche Befruchtung scheinen dabei zeitlich mit dem In-situ-Larvenbefall aufzutreten (CRAGG). (b) Im Norden des Verbreitungsgebietes beschränkt sich die Festsetzung von *Pomatoceros-triqueter*-Larven auf die Sommer- und Herbstmonate (Gullmarfjord: HÖRSTADIUS, 1923; Trondheimfjord: DONS, 1927, 1943; Oslofjord: FØYN & GJØEN, 1954; Bergen: NAIR, 1962; Öresund: THORSON, 1946; Helgoland: KLÖCKNER, 1976; Firth of Clyde: PYEFINCH, 1950). Im mittleren und südlichen Teil des Verbreitungsgebietes der Art wird hingegen unregelmäßig ganzjähriger Larvenbefall beobachtet, dessen Maxima meist im Sommerhalbjahr bis in den Herbst hinein auftreten (Plymouth: ORTON, OHSHIMA & LEBOUR, 1931 [in: SEGROVE, 1941]; atlantische Küste Spaniens: ALVARINO, 1951; Villefranche-sur-Mer: SENTZ-BRACONNOT, 1968; Ligurisches Meer: RELINI et al., 1970; RELINI & SARA, 1971; Marseille: BERNER, 1944).

Die eigenen Beobachtungen über die Reproduktion von *Pomatoceros triqueter* fügen sich in dieses Bild ein: Im Gebiet des Helgoländer Felssockels war die Primärbesiedlung von Testplatten 1970 auf die Monate August bis November mit maximalen Zugängen im September und Oktober beschränkt; 1971 erfolgte die Besiedlung von Juli bis Oktober mit Maxima im August und September (Abb. 4a und 7a). Im gleichen Jahr siedelten auch die Larven in der Tiefen Rinne vor allem zwischen Ende Juli und Ende September (Abb. 10a).

Korreliert man die Zeiten des Larvenbefalls bei Helgoland mit der Temperatur im Habitat, so zeigt sich, daß die Festsetzung im Felssockelgebiet nach Erreichen des sommerlichen Temperaturmaximums einsetzte: Wärmster Monat war mit einem Mittel von 17,0° C (1970) und 16,5° C (1971) der August (Abb. 2). Eine maximale Besiedlung der Bewuchsplatten wurde in beiden Jahren im September bei mittleren Monatstemperaturen von 15,8° C (1970) und 16,0° C (1971) beobachtet. Spärliche Besiedlung der Testplatten im November 1970 (10,1° C) und im Oktober 1971 (14,0° C) zeigten jeweils das Ende der Reproduktionszeit an. Am Boden der Rinne wurden 1971 bis Ende Juli keine, Ende September dann starke Populationszugänge vermerkt, welche einen Anteil von fast 60 % des Gesamtbestandes stellten. Hier fand die Festsetzung ebenfalls nach Erreichen des sommerlichen Temperaturmaximums statt. Wärmster Monat war mit einem Mittel von 16,1° C der September (Abb. 9).

Eine Korrelation zwischen der Höhe des Nahrungsangebotes und der Reproduktionszeit von *Pomatoceros triqueter* konnte bei Helgoland nicht aufgestellt werden: 1970 und 1971 wurden in der Reede maximale Phytoplanktonabundanzen,

von etwa Mai bis August, also vor der Larvenfestsetzung, gemessen (Abb. 2). Dieser Befund stützt eine Hypothese von THORSON (1946), nach der das Nahrungsangebot wohl für Körperwachstum und Gonadenreifung vieler Arten von fundamentaler Bedeutung ist, den zeitlichen Ablauf der Laichzeit hingegen kaum direkt beeinflußt.

An Hand von jahreszeitlichen Abundanzverschiebungen meroplanktischer Larven aus nordatlantisch-westeuropäischen, mittelatlantisch-mediterranen und indo-westpazifischen Gewässern untersuchte BHAUD (1972) die Reproduktionszyklen verschiedener Polychaetenarten. Er zog die Schlußfolgerung, daß es in jedem der untersuchten Gebiete (Mittelskandinavien, östliches Mittelmeer und Madagaskar) offenbar "Kontingente" von Arten mit gleicher Reproduktionszeit gibt. Im skandinavischen Gebiet war ein "boreales Kontingent" mit einer Reproduktionszeit von Januar bis April von einem "contingent tempéré" mit einer Reproduktion zwischen Juli und November zu unterscheiden. Das "contingent tempéré" zeigte im östlichen Mittelmeer bei derselben Artenzusammensetzung eine ganzjährige Brutzeit mit maximalen Aktivitäten von Dezember bis Mai. Daneben bestand in diesem Gebiet ein weiteres Kontingent mit "subtropischen" Arten, welche im Winter (Oktober bis April) reproduzierten. Dieses "contingent subtropical" reproduzierte jedoch im Indischen Ozean während des Südsommers (ebenfalls Oktober bis April). Die um sechs Monate verschobene Brutzeit des "contingent tempéré" in Skandinavien und im Mittelmeer wird von BHAUD auf die Existenz von artspezifischen Temperaturoptima der Reproduktion zurückgeführt; die vom Mittelmeer abweichende Reproduktionszeit des "contingent subtropical" im Indischen Ozean scheint jedoch mit der Abundanz des Phytoplanktons und nicht mit der Temperatur korreliert zu sein.

Im nördlichen Teil seines Verbreitungsgebiets südwärts bis zum Kanal gehört *Pomatoceros triqueter* offensichtlich einer Gruppe von ausschließlich im Sommer und Herbst brütenden Evertebraten an – THORSON (1946) reiht die Art im Öresund unter "autumn spawning" ein – und könnte somit in diesem Gebiet nach BHAUD (1972) zum "contingent tempéré" zählen. Im Süden seines Verbreitungsgebietes weist *P. triqueter* jedoch Brutzeiten auf, die eine Einordnung in dieses Kontingent nicht eindeutig zulassen. Im Mittelmeer erstreckt sich nämlich die Zeit der Larvenfestsetzung auf das ganze Jahr, wobei die Hauptfestsetzungszeit oft in den Sommer fällt und sich bis in den Herbst ausdehnen kann (SENTZ-BRACONNOT, 1968).

Innerhalb einer zehnjährigen Beobachtungszeit wurde in manchen Jahren im Öresund keine *Pomatoceros-triqueter*-Brut registriert (THORSON, 1946). Daraus folgert SENTZ-BRACONNOT (1968), THORSON zufolge, daß für die Reproduktion der Art definierte Mindesttemperaturen erforderlich seien, welche im Mittelmeer ganzjährig herrschen, aber in kälteren Gewässern in manchen Jahren nicht erreicht werden. Ungeklärt bleibt, weshalb die Art auch im westlichen Mittelmeer ihre maximale Brutaktivität im Sommer und Herbst entfalten kann. Möglicherweise liegt deshalb das thermische Optimum der Reproduktion in südlicheren Teilen des Verbreitungsgebiets (p. 353; beachte dazu Fußnote p. 382).

Um weitere Einblicke in den Reproduktionszyklus von *Pomatoceros triqueter* zu erlangen, sind Beobachtungen über die Brutzeiten in den nördlichen und südlichen Randzonen des Verbreitungsgebiets und Laboruntersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Gametogenese erforderlich.

Substratwahl

Die 2 Foulingstudien im Gebiet des Helgoländer Felssockels erbrachten folgende Ergebnisse, die Rückschlüsse auf die Substratwahl der Larven von *Pomatoceros triqueter* zulassen:

(a) Material (PVC, Glas, Plexiglas) und Oberflächenstruktur (glatt, rauh) der Testplatten hatten keinen Einfluß auf die Primärbesiedlung (Tab. 2). (b) Von entscheidender Bedeutung für die Besiedlungsdichte der Testplatten war deren Helligkeitsgrad (Farbe) und Illumination. Schwarze Platten wurden gegenüber roten, diese gegenüber transparenten Platten bevorzugt. Bei horizontaler Orientierung zeigten ferner opake, nicht aber transparente Platten eine Besiedlungspräferenz der unteren gegenüber der oberen Seite (Tab. 2). (c) Bei in unterschiedlicher Wassertiefe exponierten Testplatten (1,5; 3; 4,5; 6 m Abstand zur Oberfläche; insgesamt 7 m Wassertiefe) wurde bevorzugt die unterste, dem Meeresboden am nächsten gelegene Tiefenstufe besiedelt (Tab. 5). (d) Sekundärsiedler ließen sich bevorzugt in der Nähe arteigener Wohnröhren nieder.

Material und Oberflächenstruktur der Testplatten

Aus der annähernd gleich niedrigen Besiedlungsdichte von Glas- und Plexiglasplatten und der nur unbedeutend höheren Besiedlungsdichte der Oberseiten von schwarzen und roten PVC-Platten wird gefolgert, daß das Material aller verwendeten Testplatten allenfalls geringen Einfluß auf die Dichte der Primärbesiedlung hatte, sobald diese mit einem Bakterienfilm überzogen waren (Zobell & Allen, 1935). Aufgerauhte und glatte Testplatten waren ferner zu etwa gleichen Teilen mit *Pomatoceros triqueter* besiedelt. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit Befunden von Sentz-Braconnot (1966) an Bewuchs mit *P. triqueter* und anderen Foulingorganismen auf glatten und aufgerauhten Divinylplatten sowie mit Ergebnissen von Menon & Nair (1971) über Bryozoen-Besiedlung glatter und rauher Glasplatten. Abweichende Beobachtungen liegen allerdings von Wisely (1959) und Straughan (1972) vor. Diese Autoren fanden auf aufgerauhten schwarzen Bakelitplatten eine höhere Primärbesiedlung verschiedener Serpulidenarten und anderer Fouler als auf entsprechendem glatten Bewuchssubstrat. Da über Art und Umfang der Aufrauhung keine genauen Angaben vorliegen, können die unterschiedlichen Befunde jedoch nur bedingt miteinander verglichen werden.

Helligkeitsgrad und Illumination der Testplatten

Unter den ökologischen Faktoren, welche Verbreitung und Niederlassungsverhalten der Larven mariner Wirbelloser beeinflussen, spielt das Licht eine dominierende Rolle (Thorson, 1964; Segal, 1970; Creutzberg, 1975). Nach Thorson verhält sich die Mehrzahl meroplanktischer Larven im frühen pelagischen Stadium dem natürlichen Licht gegenüber positiv und steigt zur Meeresoberfläche auf. Am Ende des pelagischen Lebens findet dann gewöhnlich eine Umkehr der Phototaxie statt, so daß die späten Larvenstadien sich vom Licht abwenden, zur Niederlassung geeignete Substrate am

Meeresboden aufsuchen ("swimming-crawling stage") und danach die Metamorphose einleiten. Ein davon abweichendes Verhalten zeigen kleinere Gruppen von Evertebratenlarven, welche entweder auf Lichtreize indifferent reagieren oder bereits im frühen pelagischen Stadium ein photonegatives Verhalten aufweisen oder welche während ihres gesamten pelagischen Lebens photopositiv bleiben.

Aus einigen Beobachtungen bei der Laborzucht von *Pomatoceros triqueter* geht hervor, daß die mit zwei Pigmentbecheraugen ausgestatteten Trochophorae zunächst positiv phototaktisch reagieren (SEGROVE, 1941; FØYN & GJØEN, 1954; KLÖCKNER, unveröffentl.). Entsprechende Befunde wurden bei den Trochophorae weiterer Serpulinae erhoben: *Hydroides norvegica* (WISELY, 1958; SENTZ-BRACONNOT, 1964; VUILLEMIN, 1968), *Hydroides dianthus* (ZELENY, 1905; VUILLEMIN, 1968), *Mercierella enigmatica* (VUILLEMIN, 1968) und *Serpula concharum* (SENTZ-BRACONNOT, 1964). Fast alle Autoren stimmen darin überein, daß die Metatrochophorae dieser Arten in der Regel nach kurzem pelagischen Dasein (etwa 8 bis 21 Tage*) von der Wasseroberfläche absinken und sich zumeist in Gruppen, bevorzugt in abgedunkelten Orten, am Boden der Kulturgefäße niederlassen.

Aus den eigenen In-situ-Ergebnissen (Tab. 2) ist zu folgern, daß Metatrochophorae von *Pomatoceros triqueter* bei der Wahl des Niederlassungsortes dunklen Substraten gegenüber helleren bzw. opaken Substraten gegenüber transparenten den Vorzug geben. Entscheidend ist hier wahrscheinlich die Illumination bzw. die Beschattung des Substrats: Bevorzugt in der Besiedlung werden die Unterseiten horizontaler opaker, nicht jedoch transparenter Testplatten. Diese Ergebnisse bestätigen auch Befunde anderer Autoren aus Foulingexperimenten und anderen In-situ-Beobachtungen über die lichtabhängige Substratwahl von *P. triqueter* und weiterer Serpulinae (DONS, 1927, 1943; WISELY, 1959; NAIR, 1962; SENTZ-BRACONNOT, 1966, 1968; RELINI et al., 1970; RELINI & SARA, 1971; STRAUGHAN, 1972; Tab. 9).

Viele Laboratoriums- und In-situ-Beobachtungen weisen also darauf hin, daß sich die Larven der genannten Serpulinenarten wie die Mehrzahl meroplanktischer Evertebratenlarven verhalten (Umkehr der positiven Phototaxie vor der Niederlassung).

Es gibt jedoch auch Hinweise darauf, daß sich Serpulinenlarven Lichtreizen gegenüber anders verhalten können. Larven von *Hydroides dianthus* (ZELENY, 1905) und *Pomatoceros triqueter* (SEGROVE, 1941) siedelten bei Zuchtversuchen im Laboratorium zum großen Teil *(H. dianthus)* oder sämtlich *(P. triqueter)* dicht unter der Wasseroberfläche in dem Tageslicht exponierten Kulturgefäßen. SEGROVE schrieb daher auch siedelnden Larven ein positiv phototaktisches Verhalten zu, und THORSON (1964) ordnete die Art – wohl SEGROVES Beobachtungen zufolge – in die kleine Gruppe meroplanktischer Larven ein, welche während des gesamten pelagischen Lebens photopositiv bleiben (s. o.). Ferner beobachtete BERNER (1944) in Marseille, daß die Besiedlung von Bootsrümpfen mit *P. triqueter* und *H. norvegica* vorwiegend auf der Sonnenseite der Schiffe erfolgte. Die Beobachtungen SEGROVES sind bisher nicht bestätigt worden. Möglicherweise ist das positiv phototaktische Verhalten jener Metatrochophorae von *P. triqueter* auf "ungünstige Kulturbedingungen" (FØYN & GJØEN, 1954; in: VUILLE-

---

* Unter ungünstigen Kulturbedingungen kann das pelagische Stadium allerdings bis zu 8 Wochen oder länger dauern (*Pomatoceros triqueter;* SEGROVE, 1941).

min, 1968) zurückzuführen, welche die Metamorphose der Larven verzögert hatten. Vielleicht fand die Serpulinenbesiedlung auf der Sonnenseite der Bootsrümpfe bei Berners Beobachtung im Schatten der Algenvegetation statt, wo zudem günstigere Temperaturbedingungen herrschten (Sentz-Braconnot, 1968). Im Widerspruch zur eigenen Deutung, daß beim Festsetzen der Larven stets eine Umkehr der Phototaxie stattfindet, steht ferner die Tatsache, daß *Pomatoceros triqueter* in Schottland an zweifelsfrei lichtexponierten Orten in der Gezeitenregion zuweilen häufig anzutreffen ist (Hedley, 1956; Dr. H. A. ten Hove, Utrecht, briefliche Mitteilung).

Nach Thorson (1964) können neben der Qualität und Quantität des Lichts weitere Faktoren wie z. B. Temperatur, Salinität, Schwerkraft, Strömung und artspezifisch chemotaktisch wirkende Substanzen sowie intra- und interspezifische Konkurrenz das Niederlassungsverhalten meroplanktischer Larven beeinflussen. Es bleibt zu erforschen, in welchem Ausmaß einzelne oder mehrere dieser Faktoren beim Festsetzen der *Pomatoceros*-Larven zur Wirkung kommen.

Bathymetrische Verteilung der Besiedlungsdichte

Pomatoceros triqueter ist eurybath (Hartmann-Schröder, 1971). Angaben über die vertikale Zonierung der Spezies im Litoralbereich liegen vor für den Trondheimfjord (Dons, 1927), für den Gullmarfjord (Gislen, 1930) und für den Golf von Marseille (Zibrowius, 1968). Im Trondheimfjord ist *P. triqueter* nach Dons als "Flachwasserspezies" anzusehen, welche ihre obere Verbreitungsgrenze in der Niedrigwasserlinie hat, dicht unterhalb der Balanidenzone häufig ist und tiefenwärts ab 4 m zahlenmäßig gegenüber anderen Serpuliden wie *Hydroides, Serpula* und *Placostegus* spp. allmählich zurücktritt. Im Gullmarfjord wird die Art nach Gislen zwischen 1 m und 25 m Tiefe häufig angetroffen und entfaltet ihre höchste Abundanz in der "Oberen Ascidien-Assoziation" (9 bis 25 m). Nach Zibrowius tritt *P. triqueter* bei Marseille in der oberflächennahen Wasserzone gegenüber *P. lamarckii* zurück und wird meist erst ab etwa 6 m Tiefe auf Steinen häufig angetroffen. Die vertikale Verbreitung reicht hier bis in Tiefen von 100 m; auf Testplatten vor Nizza wurde die Art sogar bis in 300 m Tiefe gefunden (briefliche Mitteilung von Dr. H. Zibrowius, Marseille).

Im Eulitoral des Helgoländer Felswatts ist *Pomatoceros triqueter* nur sehr selten anzutreffen. Die Art wird erst unterhalb der Laminarienwälder (4 bis 5 m) und bis hin zur Tiefen Rinne (60 m) häufig. Die vertikale Zonierung dieses Bereichs wurde nicht näher untersucht. Die Ergebnisse der Foulingstudie im Vorhafen ließen jedoch bathymetrische Präferenzen der Primärsiedler innerhalb eines Tiefenbereichs von 7 m deutlich erkennen: Vertikal exponierte Testplatten im Abstand von 1,5 m, 3 m, 4,5 m und 6 m zur Oberfläche (Niedrigwasser) wurden signifikant in der tiefsten Stufe, also 1 m über dem Meeresboden, bevorzugt (Tab. 5).

Ähnliche Resultate erbrachte ein Foulingexperiment von Nair (1962) im Raunefjord bei Bergen. Nair fand, daß ein zu diesem Zweck exponierter Holzstamm von *P. triqueter* vor allem in unmittelbarer Nähe des Meeresbodens (Wassertiefe 4,5 m) besiedelt wurde; mit zunehmendem Abstand vom Boden verringerte sich die Besiedlungsdichte stark, und 0,5 m unter der Wasseroberfläche blieb der Stamm unbesiedelt.

Daß bei der vertikalen Verbreitung von *P. triqueter* und anderen Serpuliden nicht nur der Abstand vom Meeresboden, sondern auch die absolute Wassertiefe von Bedeutung ist, zeigten Ergebnisse aus Foulingexperimenten von SENTZ-BRACONNOT (1966, 1968) in der Reede von Villefranche-sur-Mer. Testplatten einer Station mit 30 m Wassertiefe, die in 10 m, 20 m und 30 m Abstand zur Oberfläche angebracht waren, wiesen Besiedlungspräferenzen in 10 m auf; Tiefenhorizonte von 6 m, 7 m, 8 m, 9 m und 10 m Wassertiefe eines flacheren Ortes in der Reede (10 bis 11 m Wassertiefe) wurden hingegen bevorzugt auf dem 6-m-Niveau besiedelt. Beide Stationen wiesen auch in den übrigen Horizonten eine dichte Serpulidenbesiedlung auf.

Aggregationsverhalten

Auf Bewuchsplatten in der Helgoländer Nordreede, welche bereits mit adulten *Pomatoceros triqueter* aus dem Vorjahr besiedelt waren, fand die Sekundärbesiedlung bevorzugt in unmittelbarer Nähe der Adultentuben, oft auch auf ihnen selbst und besonders auf ihrem vorderen Teil statt. Dieselbe Beobachtung machte ich auch bei Austernschillbewuchs in der Tiefen Rinne. In einigen Fällen war es offensichtlich, daß unbewohnte Adultenröhren und Tuben anderer Serpuliden (*Hydroides norvegica* und *Spirorbis spirillum*) keine Attraktion für Sekundärsiedler darstellten. Dieser Befund unterstützt Angaben von SENTZ-BRACONNOT (1968) aus Foulingexperimenten bei Villefranche-sur-Mer, wo ein ganzjähriger Larvenbefall von Serpuliden zu verzeichnen ist. Testplatten, die bereits mit *P. triqueter* und anderen Serpuliden besiedelt waren, übten eine artspezifische Attraktion auf weitere Siedler aus. Leere Kalktuben, auf die Bewuchsplatten geklebt, hatten jedoch keinen Einfluß auf die weitere Besiedlungsdichte. Aus Kulturexperimenten mit *P. triqueter* ist weiterhin bekannt, daß sich die Larven in den Zuchtgefäßen meist in Gruppen dichtgedrängter Individuen niederlassen (SEGROVE, 1941; FØYN & GJØEN, 1954).

Ein solches Verhalten ist in der marinen Zoologie unter dem Namen "gregariousness" bekannt und wurde bereits bei anderen Serpuliden (KNIGHT-JONES, 1951; WILLIAMS, 1964; STRAUGHAN, 1972; NOTT, 1973) wie überhaupt bei den Larven zahlreicher Wirbelloser beobachtet (THORSON, 1964; MEADOWS & CAMPBELL, 1972; CREUTZBERG, 1975). Nach KNIGHT-JONES ist das "Gregariousness"-Phänomen als generelle Erscheinung bei der Festsetzung meroplanktischer Larven anzusehen, welches aus biologischer Sicht das Auffinden geeigneter Habitate gewährleistet und der Aufrechterhaltung und Neubildung von artspezifischen Aggregationen dient. In einigen Fällen konnte dieses Phänomen auf bestimmte chemische Stimuli zurückgeführt werden, welche von arteigenen Individuen produziert werden. So wurden z. B. in der Epicuticula und in den Basalplatten von Balanidenarten (CRISP & MEADOWS, 1962, 1963) und in der Wohnröhre von *Sabellaria* spp. (WILSON, 1968, 1970) bestimmte organische Substanzen nachgewiesen, die artspezifisches Aggregationsverhalten verursachten; und zurückgelassene Haftfäden der Larven von *Spirorbis spirorbis* wirkten als Stimuli für die Niederlassung weiterer Primärsiedler (NOTT, 1973). Es wäre von Interesse, zu untersuchen, welche Faktoren das Aggregationsverhalten von *Pomatoceros triqueter* steuern. Vermutlich ist auch der aufrechte Röhrenwuchs (Platzmangel mit zunehmender Besiedlungsdichte) ein Resultat des Aggregationsverhaltens.

Röhrenzuwachs

Der bei *Pomatoceros triqueter* im Gebiet des Felssockels und der Tiefen Rinne beobachtete Röhrenzuwachs ist in Abbildung 14 wiedergegeben. Den eigenen Ergebnissen werden aus anderen Orten des Verbreitungsgebietes Angaben gegenübergestellt

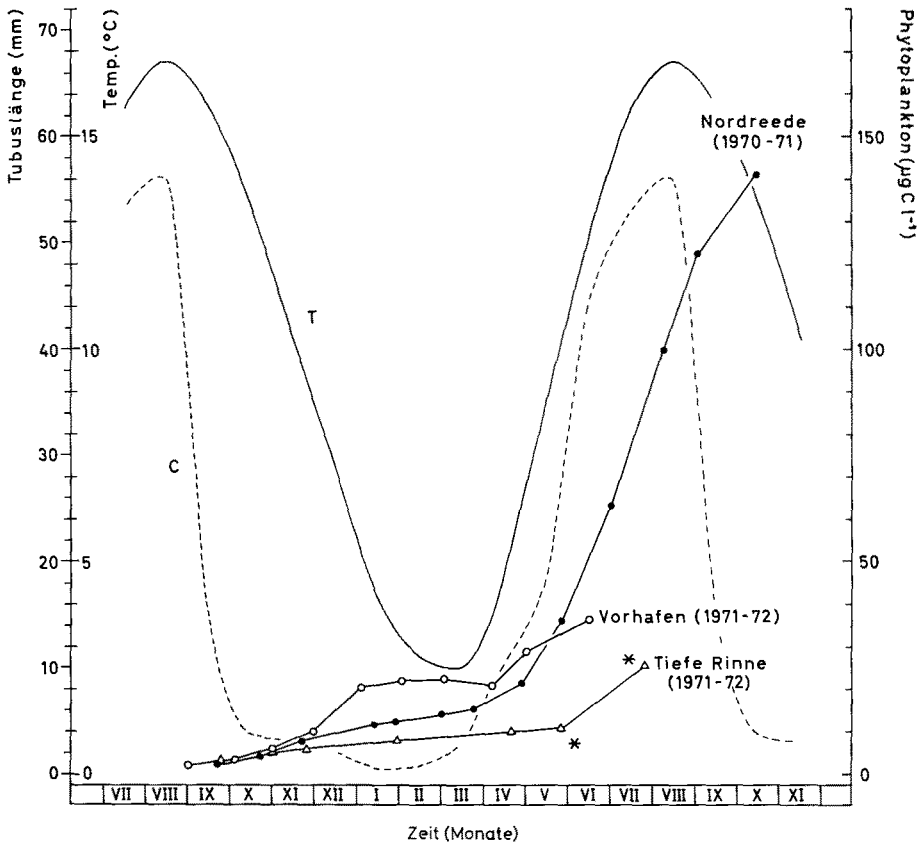

Abb. 14: *Pomatoceros triqueter*. Mittlere Tubuslängen von Primärsiedlern im Felssockelgebiet (Vorhafen und Nordreede) und in der Tiefen Rinne; Jahresgang von Temperatur (T) und Phytoplankton (C) Helgoland Reede (Oberfläche). Tubuslängen: Daten aus Abbildungen 4, 7 und 12; hydrographische Daten: Monatsmittel 1970 bis 1972 nach Werten aus den Jahresberichten der Biologischen Anstalt Helgoland, 1970, 1971, 1972 (T) sowie nach Hagmeier, unveröffentlicht (C) (*: Tubuslänge des Zugangs von 1970)

(Orton, 1914; Fischer-Piette, 1932; Dons, 1943; Thorson, 1946; Pyefinch, 1950; Føyn & Gjøen, 1954; Nair, 1962; Sentz-Braconnot, 1968; Relini et al. 1970; vgl. Tab. 9).

Röhrenwachstum bei Helgoland

Die Besiedlung der Testplatten in Nordreede und Vorhafen und die Larvenfixierung auf Austernschill in der Tiefen Rinne erfolgte 1970 und 1971 im Sommer und Herbst (August bis Oktober). In der Nordreede wuchsen die Röhren von Ende September bis Mitte Oktober (13 Monate nach der Fixierung) auf durchschnittlich 56,4 mm und im Vorhafen von Anfang September bis Mitte Juni (9,5 Monate nach der Fixierung) auf eine mittlere Länge von 14,6 mm heran. In der Tiefen Rinne erfolgte ein langsameres Tubenwachstum als im Felssockelgebiet. Hier maßen die Röhren des Zugangs 1971 Ende April (7 Monate nach der Fixierung) im Mittel erst 4,0 mm und diejenigen des vorjährigen Zugangs Ende Juli 1971 (wahrscheinlich etwa 10 Monate nach der Fixierung) durchschnittlich nur 10,4 mm.

Ein Vergleich der jahreszeitlichen Zuwachsraten an den 3 untersuchten Orten zeigt folgendes: In den Wintermonaten war überall nur ein geringer Röhrenzuwachs zu beobachten. An 2 Orten nahmen dabei die monatlichen Verlängerungsraten unmittelbar nach der Larvenniederlassung bis zum Frühjahr konstant ab: in der Nordreede von Ende September bis Anfang März von 1,3 mm auf 0,6 mm pro Individuum und Monat (Abb. 4c) und in der Tiefen Rinne zwischen Ende September und Ende April von 0,6 mm auf 0,3 mm pro Individuum und Monat (Tab. 8). Im Vorhafen hingegen stiegen die Zuwachsraten in den ersten 4 Monaten nach der Fixierung zunächst an (September: 0,4 mm; Dezember: 3,7 mm pro Individuum und Monat) und fielen erst in den Wintermonaten zurück (Januar: 0,6 mm pro Individuum und Monat; März: kein Zuwachs; Abb. 7b). Im Frühjahr setzte in allen 3 Orten ein anhaltend beschleunigtes Röhrenwachstum ein (Nordreede: ab März, Vorhafen: ab April, Tiefe Rinne: ab Mai). Das weitere Wachstum bis zum Herbst konnte nur in der Nordreede verfolgt werden. Hier wurden zwischen März und Juli zunehmende Verlängerungsraten von 0,7 mm bis maximal 11,4 mm pro Individuum und Monat gemessen; von August bis Oktober verringerte sich dann der Zuwachs von 10,1 mm auf 5,7 mm pro Individuum und Monat.

Aus dem jahreszeitlichen Verlauf der Wachstumsraten wird gefolgert, daß für das Röhrenwachstum von *Pomatoceros triqueter* wahrscheinlich 3 Faktoren von besonderer Bedeutung waren, nämlich zunächst der Zeitpunkt der Larvenfixierung, ferner der Jahresgang von Temperatur und Phytoplankton und im Sommer nach der Fixierung der Beginn der Geschlechtsreife:

(a) Die jahreszeitlich frühere Festsetzung der Larven im Vorhafen brachte wahrscheinlich einen "Startvorteil" mit sich und ermöglichte ein schnelleres Anfangswachstum dieser Primärsiedler gegenüber den durchschnittlich etwa einen Monat später niedergelassenen Larven in der Nordreede (s. u.).

(b) In der Nordreede fielen Zeiten geringer und rückläufiger Zuwachsraten mit Zeiten sinkender Temperatur und sinkendem Phytoplanktongehalt zusammen; und beschleunigtes Tubenwachstum setzte im Frühjahr mit beginnender Erwärmung und steigender Phytoplanktondichte im Habitat ein. Weil dabei Beginn der Wachstumsphase und Planktonblüte (Anstieg jeweils ab März) zeitlich übereinstimmten und der Erwärmung des Habitats um etwa einen Monat vorangingen, übte das Nahrungsangebot unter diesen beiden Faktoren wahrscheinlich einen primären Einfluß auf das Frühjahrs-

wachstum aus. Diese Folgerung unterstützt eine von Pyefinch (1950) geäußerte Vermutung, daß für das Röhrenwachstum von *P. triqueter* (Firth of Clyde, Schottland) die Diatomeenabundanz von entscheidender Bedeutung, der Einfluß der Temperatur hingegen nur unbedeutend sei.

(c) Im Sommer nach der Larvenfixierung wurden in der Nordreede bereits im Juli (11,4 mm pro Individuum und Monat) maximale Zuwachsraten gemessen, während die Jahresmaxima von Temperatur und Phytoplankton erst einen Monat später im August (16,8° C; 141,0 μg C l^{-1}; Abb. 14) auftraten. Das verlangsamte Wachstum unter anhaltend günstigen Bedingungen ist deshalb wahrscheinlich auf einen endogenen Faktor, den Beginn der Geschlechtsreife, zurückzuführen. Hinweise auf die einsetzende Geschlechtsreife der Würmer zu dieser Zeit gaben Beobachtungen über spontane Spermaentleerungen einzelner Individuen im Laboratorium während der Augustkontrolle. Die Gametogenese konnte jedoch nicht eingehend untersucht werden, weil dazu die Zerstörung der Tuben erforderlich gewesen wäre.

Das Röhrenwachstum von *Pomatoceros triqueter* war in der Tiefen Rinne zu jeder Jahreszeit deutlich geringer als im Felssockelgebiet (Abb. 12). Zudem setzte hier in 50 m Tiefe erst Ende Mai ein mäßig beschleunigtes Wachstum nach den Wintermonaten ein. Dieses verspätete Frühjahrswachstum ist wahrscheinlich auf die verzögerte sommerliche Erwärmung am Boden der Rinne zurückzuführen (Abb. 9). Darüber hinaus ist anzunehmen, daß in diesem Biotop für filtrierende Organismen ein gegenüber der Oberfläche generell ungünstigeres Nahrungsangebot vorhanden ist. Diese Vermutung stützt sich auf die erwähnten hydrographischen Daten von Gillbricht (unveröffentlicht), wonach in der Rinne die Abundanz des Phytoplanktons mit der Tiefe rapide abnimmt (p. 371).

Röhrenwachstum an anderen Orten

Aus dem nördlichen Teil des Verbreitungsgebietes der Art ist folgendes bekannt: Nach Pyefinch (1950) erreicht der Tubus von *Pomatoceros triqueter* im Firth of Clyde (Schottland) unter günstigen Bedingungen bei extremen Zuwachsraten von 0,3 bis 0,4 mm d^{-1} innerhalb des ersten Lebensjahres eine Höchstlänge von 70 mm. Nach Dons (1943) kann der Tubus dieser Serpulide im Trondheimfjord nach einem Jahr sogar bis 80 mm lang werden. Aus den Wachstumsraten nach Dons (Tab. 9) geht hervor, daß die Röhren der Primärsiedler innerhalb der ersten 4 Monate rapide und nahezu linear von 1 mm auf 40 mm (maximal 48 mm) heranwuchsen und erst in den folgenden Monaten ihr Wachstum verlangsamen. Dons erteilt keine genaue Auskunft, wann die Fixierung dieser Individuen erfolgt war. Nimmt man den Juni als die (nach Dons) frühestmögliche Niederlassungszeit an, so fiele der Beginn des verlangsamten Wachstums in den späten Herbst (November). Weitere Beobachtungen über das Wachstum juveniler *P. triqueter* werden von Føyn & Gjøen (1954) und von Nair (1962) aus dem Oslofjord und aus dem Raunefjord bei Bergen beschrieben. Auch diese Autoren fanden jeweils hohe Zuwachsraten in den ersten Monaten nach der Niederlassung: Im Oslofjord besaßen im August niedergelassene Zugänge nach 3 Monaten bereits 11 bis 21 mm lange Röhren, und im Raunefjord waren die Tuben von Primärsiedlern vom August nach 4 Monaten sogar auf 47 bis 53 mm Länge herangewachsen. Føyn & Gjøen

beobachteten ferner, daß einzelne Würmer bereits im Herbst desselben Jahres nach der Niederlassung im Sommer geschlechtsreif waren, während die Mehrzahl von ihnen jedoch erst im folgenden Sommer die Geschlechtsreife erlangte.

Über das Röhrenwachstum von *Pomatoceros triqueter* im mittleren und südlichen Teil des Verbreitungsgebiets ist nur wenig bekannt: ORTON (1914) beobachtete bei Plymouth, daß die Art innerhalb von 4 Monaten zur "nahezu vollständigen Größe und zur Geschlechtsreife" heranwachsen kann. Nach FISCHER-PIETTE (1932; in: SENTZ-BRACONNOT, 1968) wurden an der französischen Kanalküste 9 Monate nach der Festsetzung 50 mm lange Tuben gefunden. Von Bedeutung für die Interpretation der eigenen Ergebnisse hingegen sind Foulingexperimente über Zeitspannen von 25 bis 75 Tagen in Villefranche-sur-Mer von SENTZ-BRACONNOT (1968) und RELINI et al. (1970) aus dem Golf von Genua, aus denen eine Abhängigkeit zwischen der Jahreszeit der Larvenfixierung und den Wachstumsraten juveniler *P. triqueter* zu ersehen war: Würmer, die sich im Frühjahr, Sommer oder Herbst niedergelassen hatten, wuchsen erheblich schneller als im Winter angesiedelte Exemplare (Daten von SENTZ-BRACONNOT sowie RELINI et al. in Tab. 9).

Eine vergleichende Interpretation des bei Helgoland und an anderen Orten beobachteten und gemessenen Tubenwachstums muß unvollständig bleiben, weil oft nur ungenaue oder gar keine Daten über Ort und Zeit der Niederlassung sowie über Temperatur- und Nahrungsverhältnisse im Habitat vorhanden sind. Der Vergleich beschränkt sich deshalb auf Daten über jahreszeitliche Zuwachsraten und maximal nach 1 Jahr erreichte Tubuslängen:

(a) Hinsichtlich des jahreszeitlichen Verlaufs des Röhrenwachstums juveniler *Pomatoceros triqueter* ergaben sich starke Abweichungen zwischen den Beobachtungen aus Norwegen (DONS, 1943; FØYN & GJØEN, 1954; NAIR, 1962) und den eigenen aus Helgoland: Das Tubenwachstum der ersten 3 bis 4 Monate nach der Larvenfixierung war dort erheblich schneller als bei Helgoland. Als wahrscheinliche Ursache für dieses schnelle Anfangswachstum ist die früher im Jahr erfolgte Niederlassung anzusehen (Norwegen: Juni bis August; Helgoland-Nordreede: August bis Oktober). Diese Vermutung stützt sich auf die bereits genannten Beobachtungen von SENTZ-BRACONNOT (1968) in Villefranche-sur-Mer, wonach das Tubenwachstum von *P. triqueter* offensichtlich von der Jahreszeit der Fixierung beeinflußt wird und zudem auf die eigenen Ergebnisse (frühe Niederlassung und schnelles Anfangswachstum im Vorhafen, spätere Niederlassung und langsameres Anfangswachstum in der Nordreede; Abb. 14).

(b) Trotz ihres schnelleren Anfangswachstums erreichten die von DONS aus dem Trondheimfjord beschriebenen Tiere 1 Jahr nach ihrer Fixierung nur unbedeutend längere Tuben als die bei Helgoland herangewachsenen Würmer (maximal 80 mm gegenüber maximal 67 mm; Abb. 4b). Daraus geht hervor, daß die von mir beobachteten Primärsiedler nach anfänglich sehr langsamem Zuwachs im Frühjahr und Sommer dann ein vergleichsweise rapides Wachstum zeigten. Höchste Zuwachsraten ergaben sich bei Helgoland im Juli (11,4 ± 2,4 mm pro Individuum und Monat; Abb. 4c). Diese Maximalraten unterscheiden sich nur wenig von PYEFINCHS (1950) Angaben aus dem Firth of Clyde (0,3 bis 0,4 mm pro Individuum und Tag, d. h. 9 bis 12 mm pro Individuum und Monat).

Mortalität

Das natürliche Lebensalter von *Pomatoceros triqueter* (Trondheimfjord) wird von Dons (1943) auf etwa 1 Jahr geschätzt. Nach Føyn & Gjøen (1954) ist das Lebensalter der Art vom Erreichen der Geschlechtsreife abhängig. Im Oslofjord wurden die Würmer gewöhnlich im Sommer nach der Fixierung geschlechtsreif und gingen dann im folgenden Winter im Alter von etwa 1½ Jahren zugrunde. Einige Individuen mit verzögerter Geschlechtsreife erlebten einen weiteren Sommer. Im Laboratorium wurden von Føyn & Gjøen einzelne Exemplare sogar über 4 Jahre am Leben erhalten.

Die eigenen Ergebnisse beschränken sich auf die natürliche Mortalität juveniler Würmer innerhalb Jahresfrist nach der Larvenfixierung. Beobachtungen über die Sterblichkeit und das Lebensalter adulter *Pomatoceros triqueter* liegen nicht vor. Unter den Primärsiedlern vom Herbst 1970 wurde eine Jahresmortalität von etwa 74 bis 83 % bei höchsten Sterblichkeitsraten im November, kurz nach der Larvenfixierung, festgestellt (Abb. 5). Auch 1971 erlitten die Populationszugänge auf künstlichem Substrat im Vorhafen und natürlichem Substrat in der Tiefen Rinne im späten Herbst (November oder später) eine offensichtlich erhebliche Mortalität: Die Bewuchsplatten im Vorhafen wiesen bei Exposition von Juli bis einschließlich Oktober nur bewohnte Primärsiedlerröhren auf, während auf bis in den November exponierten Platten ⅓ der Tuben verlassen war (Tab. 6). Ferner stieg Ende November der Anteil juveniler unbewohnter Röhren in der Tiefen Rinne gegenüber Ende September deutlich an (Abb. 10c und d).

Neben ungeklärten anderen Ursachen ist die hohe Sterblichkeit der juvenilen Würmer im späten Herbst, kurz nach ihrer Niederlassung (August bis Oktober), vermutlich auf eine jahreszeitlich bedingte Verringerung des Nahrungsangebotes bei sinkenden Wassertemperaturen zurückzuführen: 1970 und 1971 sank der Kohlenstoffgehalt im Phytoplankton (Oberflächenwasser, Helgoland Reede) von Oktober bis März bzw. November bis Februar auf Minimalkonzentrationen unter 10 μg C l^{-1}. Die sinkende Wassertemperatur ist hier wohl nicht als primäre Ursache der Mortalität anzusehen, weil das Temperaturminimum erst im März (2,5° C) erreicht wurde (Abb. 2 und 14).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Im Gebiet des Helgoländer Felssockels einschließlich der "Tiefen Rinne" (bis 60 m Tiefe) wurden fünf Serpuliden-Arten gefunden: *Pomatoceros triqueter, Hydroides norvegica* (Serpulinae) sowie *Spirorbis pagenstecheri, S. spirorbis, S. spirillum* (Spirorbinae). Unter diesen war *P. triqueter* in allen Tiefen häufig. Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit populationsdynamischen In-situ-Studien, welche Einblicke in Reproduktionsablauf, Substratwahl der Larven, Wachstum und Mortalität von *P. triqueter* bei Helgoland vermitteln.
2. An zwei Orten des Felssockels in 7 m Tiefe (Foulingstationen "Nordreede" und "Vorhafen") wurde von August 1970 bis Juni 1972 in monatlichen Abständen der *Pomatoceros-triqueter*-Bewuchs exponierter Testplatten (23 × 60 mm bzw. 100 × 150 mm) untersucht: (a) Die Primärbesiedlung erfolgte 1970 und 1971 jeweils vom späten Sommer bis zum Herbst (maximale Zugänge im September

1971: 229 Individuen dm^{-2}). Die Besiedlungsdichte war von Helligkeit, Orientierung und Tiefe der Bewuchsplatten abhängig, während Material und Oberflächenstruktur ("glatt" bzw. "rauh") keinen Einfluß hatten. Bevorzugt waren schwarze gegenüber roten PVC-Platten, diese gegenüber transparenten Platten aus Glas bzw. Plexiglas. Bei horizontaler Orientierung war die Unterseite opaker Platten, nicht jedoch die Unterseite transparenter Platten präferiert (Nordreede). Bewuchsplatten in 1,5 m, 3 m, 4,5 m bzw. 6 m Abstand zur Oberfläche wurden bevorzugt in 6 m Tiefe besiedelt (Vorhafen). Bei Sekundärsiedlern wurde ein Aggregationsverhalten beobachtet; die Larven ließen sich oft neben oder auf den Adultentuben nieder. (b) Das Tubenwachstum der Primärsiedler in der Nordreede war im Herbst und Winter gering (niedrigste Zuwachsrate im Februar: 0,6 mm pro Individuum), nahm im Frühjahr und Sommer rapide zu (höchste Zuwachsrate im Juli: 11,4 mm pro Individuum) und im Herbst wieder ab (Zuwachs im September: 5,7 mm pro Individuum). Insgesamt wuchsen die Röhren innerhalb etwa 13 Monaten (Ende September bis Mitte Oktober) von durchschnittlich 0,9 mm auf 56,4 mm Länge heran. Im Vorhafen war die Larvenfestsetzung früher im Jahr erfolgt. Hier wurden im Herbst zunächst steigende Zuwachsraten gemessen (höchste Zuwachsrate im Dezember: 3,7 mm pro Individuum). Das weitere Tubenwachstum im Winter und Frühjahr war dann ähnlich hoch wie in der Nordreede. (c) Die natürliche Mortalität der juvenilen Würmer war hoch: Unter den Zugängen traten Jahressterblichkeiten von 74 % bis 83 % mit Maximalwerten im November auf.

3. In drei Positionen der "Tiefen Rinne" (30 bis 60 m Tiefe) wurden von Mai 1971 bis April 1972 im Abstand von jeweils zwei Monaten Austernschillproben mit *Pomatoceros triqueter* entnommen. Aus der Dynamik der Größenverteilung (Länge und Öffnungsdurchmesser) bewohnter und verlassener Röhren ergab sich: (a) Zu allen Probeentnahmezeiten dominierten juvenile Würmer (bis etwa 20 mm Tubuslänge) gegenüber den adulten. (b) Juvenilenanteile im Mai und Juli repräsentierten offensichtlich die Zugänge des Vorjahres; vor allem zwischen Juli und September waren dann neue Zugänge erfolgt. (c) In beiden Untersuchungsjahren war das Tubenwachstum der Zugänge (Schätzwerte) deutlich geringer als das der Primärsiedler im Felssockelgebiet: Ende Juli maßen die Juvenilen durchschnittlich 10,4 mm (Rinne) bzw. etwa 35 mm (Nordreede). Das unterschiedliche Wachstum wird auf die differenzierten hydrographischen Bedingungen des Felssockels und der Rinne zurückgeführt (Jahresgang von Temperatur und Phytoplankton). (d) Im späten Herbst setzte auch in der Tiefen Rinne unter den Neusiedlern eine hohe Mortalität ein.
4. Auf natürlichen Substraten und Bewuchsplatten wurden bei *Pomatoceros triqueter* Übergangsformen von der liegenden zur aufrechten Röhrenbauweise gefunden. Aufrechter Wuchs kam nicht nur in arteigenen Aggregationen ("Kolonien"), sondern auch gelegentlich bei solitär lebenden Exemplaren vor. Der substratabgewendete Wuchs wird auf Aggregationsverhalten und Platzmangel mit zunehmender Besiedlungsdichte zurückgeführt.

Danksagungen. Herrn Prof. Dr. O. KINNE, Leitender Direktor der Biologischen Anstalt Helgoland, danke ich herzlich für Arbeitsmöglichkeiten, Anregung und Unterstützung. Herzlicher Dank gilt Frau D. MARTIN, Hamburg, für die liebevolle Anfertigung der Textabbildun-

gen. Herr Dr. N. R. MENON, Mangalore (Indien), stellte mir freundlicherweise sein Testplattengerüst für Bewuchsstudien im Helgoländer Vorhafen zur Verfügung; Herr Prof. Dr. M. GILLBRICHT, Hamburg, und Herr Dr. E. HAGMEIER, Helgoland, überließen mir unveröffentlichte hydrographische Daten. Bedanken möchte ich mich ebenfalls bei Frau Dr. G. HARTMANN-SCHRÖDER, Hamburg, für die Bestimmung von *Spirorbis* spp., sowie herzlich bei Herrn Dr. H. ZIBROWIUS, Marseille, und Herrn Dr. H. A. TEN HOVE, Utrecht, für wertvolle kritische Hinweise im Text. Den Mitarbeitern der Biologischen Anstalt Helgoland danke ich für Unterstützung und Entgegenkommen; besonderer Dank gilt den Schiffsbesatzungen von FK "Uthörn", MB "Ellenbogen" und FK "Friedrich Heincke", der Schwimmtauchergruppe (Materialversorgung) sowie Herrn J. MARSCHALL (Fotografien).

ZITIERTE LITERATUR

ALVARINO, A., 1951. Incrustaciones marinas. Boln Inst. esp. Oceanogr. **45**, 1–12.

APPELLÖF, A., 1912. Über die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Verbreitung mariner Tierformen. Verh. Int. Zool. Kongr. **8**, 303–311.

BERNER, L., 1944. Le peuplement des coques de bateaux à Marseille. Bull. Inst. océanogr. Monaco **858**, 1–44.

BHAUD, M., 1972. Quelques données sur le déterminisme écologique de la reproduction des annélides polychètes. Mar. Biol. **17**, 115–136.

CASPERS, H., 1939. Die Bodenfauna der Helgoländer Tiefen Rinne. Helgoländer wiss. Meeresunters. **2**, 1–112.

CRAGG, J. B., 1939. The physiology of maturation and fertilization in *Pomatoceros triqueter* (L.). I. The nature of the material. J. mar. biol. Ass. U.K. **23**, 483–497.

CREUTZBERG, F., 1975. Orientation in space: Animals: Invertebrates. In: Marine ecology. Ed. by O. KINNE. Wiley-Interscience, London **2** (2), 555–655.

CRISP, D. J. & MEADOWS, P. S., 1962. The chemical basis of gregariousness in cirripedes. Proc. R. Soc. (B) **156**, 500–520.

— — 1963. Adsorbed layers: the stimulus to settlement in barnacles. Proc. R. Soc. (B) **158**, 364–387.

DALES, R. P., 1957. Some quantitative aspects of feeding in sabellid and serpulid fan worms. J. mar. biol. Ass. U.K. **36**, 309–316.

DONS, C., 1927. Om vekst og voksemaate hos *Pomatoceros triqueter*. Nytt Mag. Naturvid. **65**, 111–126.

— 1943. Zoologische Notizen XL. Das Wachstum der Serpulide *Pomatoceros triqueter*. K. norske Vidensk. Selsk. Forh. **15**, 143–146.

DRASCHE, R. VON, 1884. Beiträge zur Entwicklung der Polychaeten. Entwicklung von *Pomatoceros triqueter* L. Gerold, Wien, **1**, 1–10.

EDMONDSON, C. H., 1944. Incidence of fouling in Pearl Harbor. Occ. Pap. Bernice P. Bishop Mus. **18**, 1–34.

FISCHER-PIETTE, E., 1932: Vitesse de croissance de quelques organismes marins. Bull. Lab. Mus. St-Servan, **9**, 17.

FØYN, B. & GJØEN, I., 1954. Studies on the serpulid *Pomatoceros triqueter* L. I. Observation on the life history. II. The colour pattern of the branchial crown and its inheritance. Nytt Mag. Zool. **2**, 73–81; 85–90.

GIESE, A. C., 1959. Comparative physiology: Annual reproductive cycles of marine invertebrates. A. Rev. Physiol. **21**, 547–576.

GISLEN, T., 1930. Epibioses of the Gullmar Fjord. 2: A study in marine sociology. SkrSer. K. Svenska Vetensk Akad. **1930** (4), 1–380.

HAGMEIER, A., 1930. Die Besiedlung des Felsstrandes und der Klippen von Helgoland. Wiss. Meeresunters. (Helgoland) **15** (4), 1–35.

HARTMAN, O., 1959. Catalogue of polychaetous annelids of the world, Part II. Occ. Pap. Allan Hancock Fdn. **23**, 355–628.

HARTMANN-SCHRÖDER, G., 1967. Zur Morphologie, Ökologie und Biologie von *Mercierella enigmatica* (Serpulidae, Polychaeta) und ihrer Röhre. Zool. Anz. **179**, 421–456.

— 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. Tierwelt Dtl. **58**, 1–594.

HEDLEY, R. H., 1956. Studies of serpulid tube formation. I. The secretion of the calcareous and organic components of the tube by *Pomatoceros triqueter*. Q. Jl. microsc. Sci. **97**, 411–419.

— 1958. Tube formation by *Pomatoceros triqueter* (Polychaeta). J. mar. biol. Ass. U.K. **37**. 315–322.

HÖRSTADIUS, S., 1923. Physiologische Untersuchungen über die Eireifung bei *Pomatoceros triqueter* L. Arch. mikrosk. Anat. EntwMech. **98**, 1–9.

HUNT, O. D., 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. J. mar. biol. Ass. U.K. **13**, 560–599.

JAHRESBERICHT Biologische Anstalt Helgoland, **1970**, Ca 44–Ca 45.

— Biologische Anstalt Helgoland, **1971**, 40–41.

— Biologische Anstalt Helgoland, **1972**, 27–28.

KAWAHARA, T., 1969. Studies on the marine fouling communities. IV. Differences in the constitution according to localities. a. Nagasaki Harbor. Rep. Fac. Fish. prefect. Univ. Mie **6** (3), 109–125.

KINNE, O., 1956. Über den Wert kombinierter Untersuchungen (im Biotop und im Zuchtversuch) für die ökologische Analyse. Naturwissenschaften **43**, 8–9.

— 1963. The effects of temperature an salinity on marine and brackish water animals. I. Temperature. Oceanogr. mar. Biol. **1**, 301–340.

— 1970. Temperature: Animals: Invertebrates. In: Marine Ecology. Ed. by O. KINNE. Wiley–Interscience, London, **1** (1), 407–514

KLÖCKNER, K., 1976. Zur Ökologie von *Pomatoceros triqueter* (LINNE, 1758) (Serpulidae, Polychaeta). Diss., Tübingen, 168 pp.

KNIGHT-JONES, E. W., 1951. Gregariousness and some other aspects of the setting behaviour of *Spirorbis*. J. mar. biol. Ass. U.K. **30**, 201–222.

KORRINGA, P., 1957. Water temperature and breeding throughout the geographical range of *Ostrea edulis*. Année biol. (Sér. 3.) **33**, 1–17.

KUHL, W., 1941. Die Entwicklung des marinen Anneliden *Pomatoceros triqueter* L. Reichsanstalt für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht. Hochschulfilm C 383/1941, Begleittext, 1–20.

LO BIANCO, S., 1909. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitt. zool. Stn Neapel **19**, 513–761.

MEADOWS, P. S. & CAMPBELL, J. I., 1972. Habitat selection by aquatic invertebrates. Adv. mar. Biol. **10**, 271–382.

MENON, N. R. & NAIR, N. B., 1971. Ecology of fouling bryozoans in Cochin waters. Mar. Biol. **8**, 280–307.

NAIR, N. B., 1962. Ecology of marine fouling and wood-boring organisms of western Norway. Sarsia **8**, 1–88.

NELSON-SMITH, A., 1967. Catalogue of main marine fouling organisms: Serpulids. O.E.C.D., Paris, **3**, 1–79. (O.E.C.D. Publications No. 21669.)

NOTT, J. A., 1973. Settlement of the larvae of *Spirorbis spirorbis* L. J. mar. biol. Ass. U.K. **53**, 437–453.

ORTON, J. H., 1914. Preliminary account of a contribution to an evaluation of the sea. J. mar. biol. Ass. U.K. **10**, 312–326.

— 1920. Sea temperature, breeding and distribution in marine animals. J. mar. biol. Ass. U.K. **12**, 339–366.

PAUL, M. D., 1942. Studies on the growth and breeding of certain sedentary organisms in the Madras Harbour. Proc. Indian Acad. Sci. (B) **15**, 1–42.

PYEFINCH, K. A., 1950. Studies on marine fouling organism. J. Iron Steel Inst. **165**, 214–220.

RELINI, G., 1964. Andamento stagionale degli organismi sessili del porto di Genova. Archo Oceanogr. Limnol. **13**, 281–296.

— BAZZICAPULPO, G. & MONTANARI, M., 1970. Insediamento su panelli atossici immersi nella Rada di Vado Ligure (Savona): I. Serpulidi. Pubbl. Staz. zool. Napoli (Suppl.), **38**, 71–95.

— & SARA, M., 1971. Seasonal fluctuations and successions in benthic communities on asbestos panels immersed in the Ligurian Sea. Thalassia jugosl. **7**, 313–320.

RULLIER, F., 1955. Développement du serpulien *Mercierella enigmatica*. Vie Milieu **6**, 225–240.
RUNNSTRÖM, S., 1927. Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. Bergens Mus. Årb. (Naturv. R.) **2**, 1–67.
— 1936. Die Anpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere an die Temperaturverhältnisse verschiedener Verbreitungsgebiete. Bergens Mus. Årb. (Naturv. R.) **3**, 1–36.
SEGAL, E., 1970. Light: Invertebrates. In: Marine ecology, Ed. by O. KINNE. Wiley-Interscience, London, **1** (1), 159–211.
SEGROVE, F., 1941. The development of the serpulid *Pomatoceros triqueter* L. Q. Jl microsc. Sci. **82**, 467–540.
SENTZ-BRACONNOT, E., 1964. Sur la développement des Serpulidae *Hydroides norvegica* (GUNNERUS) et *Serpula concharum* LANGERHANS. Cah. Biol. mar. **5**, 385–389.
— 1966. Données écologiques sur la fixation d'invertébrés sur des plaques immergées dans la rade de Villefranche-sur-Mer. Int. Revue ges. Hydrobiol. **51**, 461–484.
— 1967. Sur un filet permettant la récolte des animaux semi-pélagiques des herbiers de Posidonies. Vie Milieu **18** (B), 453–455.
— 1968. Données écologiques et biologiques sur la fixation des Serpulidae, dans la rade de Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes). Vie Milieu **19** (B), 109–132.
STRAUGHAN, D., 1968. Ecological aspects of serpulid fouling. Aust. nat. Hist. **16**, 59–64.
— 1972. Ecological studies of *Mercierella enigmatica* FAUVEL (Annelida: Polychaeta) in the Brisbane river. J. Anim. Ecol. **41**, 93–136.
THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. With special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). Meddr Kommn Danm. Fisk.- og Havunders. (Plankton) **4** (1), 1–523.
— 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. Ophelia **1**, 167–208.
VUILLEMIN, S., 1968. Elevage de serpulinés (Annélides Polychètes). Vie Milieu **19** (A), 195–199.
WILLIAMS, G. B., 1964. The effect of extracts of *Fucus serratus* promoting the settlement of larvae of *Spirorbis borealis* (Polychaeta). J. mar. biol. Ass. U.K. **44**, 397–414.
WILSON, D. P., 1968. The settlement behaviour of the larvae of *Sabellaria alveolata* (L.). J. mar. biol. Ass. U.K. **48**, 387–435.
— 1970. The larvae of *Sabellaria spinulosa* and their settlement behaviour. J. mar. biol. Ass. U.K. **50**, 33–52.
WISELY, B., 1958. The development and settling of a serpulid worm *Hydroides norvegica* (GUNNERUS) (Polychaeta). Aust. J. mar. Freshwat. Res. **9**, 351–361.
— 1959. Factors influencing the settling of the principal fouling organisms in Sidney Harbour. Aust. J. mar. Freshwat. Res. **10**, 30–44.
WOOD, E. J., 1955. Effect of temperature and rate of flow on some marine fouling organisms. Aust. J. Sci. **18**, 34–37.
ZELENY, C., 1905. The rearing of serpulid larvae. With notes on the behaviour of the young animals. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **8**, 308–312.
ZIBROWIUS, H., 1968. Étude morphologique, systématique et écologique des Serpulidae (Annelida Polychaeta) de la région de Marseille. Recl Trav. Stn mar. Endoume **59** (43), 81–252.
— 1973. Serpulidae (Annelida Polychaeta) des côtes ouest de l'Afrique et des archipels voisins. Annls Mus. r. Afr. cent. (Sér. 8) **207**, 1–93.
— & BELLAN, G., 1969. Sur un nouveau cas de salissures biologiques favorisées par le chlore. Téthys **1**, 375–382.
ZOBELL, C. E. & ALLEN, E. C., 1935. The significance of marine bacteria in the fouling of submerged surfaces. J. Bact. **29**, 239–251.

Anschrift des Autors: Dr. K. KLÖCKNER
Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale)
Palmaille 9
D-2000 Hamburg 50
Bundesrepublik Deutschland