Zur Ökologie sedimentbewohnender *Alpheus*-Garnelen (Decapoda, Natantia) des Roten Meeres

DIETRICH B. E. MAGNUS

Zoologisches Institut der Technischen Hochschule, Darmstadt

ABSTRACT: **On the ecology of sediment-dwelling *Alpheus* shrimps (Decapoda, Natantia) of the Red Sea.** The aim of this investigation was to find out as many details as possible about the ecology and ethology of *Alpheus* shrimps living in association with gobiid fishes. The methods employed were diving and direct observations; the long-term operations in the biotope were intended to serve as preliminary studies for future experimental work under aquarium conditions. The two species observed live in sandy-muddy sediments of lagoon-like, shallow waters between the tidal zone and shore reefs in depths where wave oscillations no longer cause movements of the sediment surface. They live in pairs, occupying tubes, which are burrowed just below and parallel to the sediment surface. Their unpigmented eyes seem to have little or no visual functions. Food is attained by digging in upper sediment layers. Association with the solitary gobiids *Cryptocentrus caeruleopunctatus* and *Vanderhorstia delagoae* affords an optical warning system, enabling the shrimps to take their food outside the hole entrance directly from the sediment surface. Due to erosion at the entrance and burrowing in the opposite direction at the tube end, the living quarters are constantly changing. Between shrimps and fishes exist specific patterns of communication. Intensive movements of the fish function for shrimps as warning stimuli. The shrimps touch the fishes with their antennae, thus maintaining a constant contact. The fishes do not seem to be disturbed at all by this contact. This symbiosis provides gobiids with hiding and sleeping holes and shrimps with a warning system while outside their holes.

EINLEITUNG

Erst seit einem knappen Jahrzehnt sind Fälle enger Vergesellschaftung zwischen *Alpheus*-Garnelen und einigen Arten von Meergrundeln (Gobiidae) aus dem Litoral warmer Meere bekanntgeworden. Den ersten Bericht über diese bis dahin unbekannte Form von Lebensgemeinschaften gaben BAYER & HARRY-ROFEN (1957) aus dem Palau-Gebiet, spätere LUTHER (1958a, b), KLAUSEWITZ (1960, 1964) und ABEL (1960) aus dem Roten Meer und SMITH (1959) aus dem Indischen Ozean. Es handelt sich demnach anscheinend um eine weltweit verbreitete Erscheinung und – darin sind sich alle Autoren einig – wohl um eine echte Symbiose.

Jedoch herrschen bis heute über viele wichtige Einzelheiten des Zusammenlebens, über sein Zustandekommen und seinen Effekt für die Partner noch größte Unklarheiten. Die bisherigen Berichte fußen auf zufälligen und relativ kurzfristigen Gelegenheitsbeobachtungen am natürlichen Standort beziehungsweise während vorübergehen-

der Aquarienhälterung. Immerhin konnten dadurch schon eine Reihe auffälliger Erscheinungen herausgestellt werden. Aber zu einer auch nur oberflächlichen Analyse der spezifischen Verhaltenskontakte bei dieser von den oben genannten Autoren entdeckten neuen Form von Symbiose fehlt es bislang noch an ausführlichen Beobachtungsdaten. Es schien daher wünschenswert und lohnend, möglichst viele weitere und neue Einzelheiten über Ökologie und Verhalten von Arten, die zu solchen Lebensgemeinschaften vereinigt sind, zusammenzutragen. Die Gelegenheit dazu bot sich mir im nördlichen Teil des Roten Meeres während zweier mehrmonatiger Aufenthalte in Al-Ghardaqa.

UNTERSUCHUNGSMETHODE

Die Untersuchungen sind im Spätsommer und Herbst 1962 und 1964 vorgenommen worden, und zwar hauptsächlich im Flachwassergebiet zwischen der Meeresbiologischen Station Al-Ghardaqa und den vor ihr gelegenen Korallenriffen. Dabei wurde besonderer Wert darauf gelegt, schwimmtauchend bestimmte einzelne Gemeinschaften täglich und über jeweils möglichst lange Perioden ununterbrochen in ihrem normalen Verhalten am Standort zu beobachten. Die Tiere sind dabei so wenig wie möglich gestört worden. Sie gewöhnten sich bald an den in einigen Metern Entfernung über oder neben ihnen schwimmenden Beobachter. Gleichzeitig sind die wichtigsten biologischen und abiotischen Bedingungen am Standort registriert worden. Die Strömungsgeschwindigkeiten wurden durch Ausgeben von feuchtem Holzmehl in das Wasser und Zeitnahme der Verdriftung des schwebenden Materials über eine Meßstrecke ermittelt. Alle auffälligen Verhaltensweisen der untersuchten Tierarten sind mit Unterwasserkameras im Einzelbild und auf 16 mm Schmalfilm dokumentiert worden. Von sämtlichen Arten wurden Belegexemplare gefangen und diese vor ihrer Konservierung meist noch für einige Tage in den Aquarien der Station gehalten. Die Untersuchungen sollten gleichzeitig die Voraussetzungen aufzeigen, die für eine zukünftige längere Gefangenhaltung dieser Arten zum Zwecke spezieller Verhaltensanalysen geschaffen und berücksichtigt werden mußten.

ERGEBNISSE

Biotop

Das engere Untersuchungsgebiet ist eine lagunenartige, bis zu 8 m tiefe Flachwasserzone zwischen der Gezeitenplatte und einigen kleineren Saumriffen. Von den Riffen und der zum Teil bis zu etwa 200 m breiten Gezeitenplatte, einer Abrasionsterrasse auf gehobenen pleistozänen Saumriffen, gelangt ständig Feinmaterial in die Lagunen, deren Wasser daher meist getrübt ist (Crossland 1938). Die durch die täglichen Doppelgezeiten und Windstau bedingten Strömungen in diesem Gebiet sind ziemlich gleichbleibend schwach. Ihre Geschwindigkeiten erreichen relativ selten und dann meist nur für kurze Zeit Werte bis zu 5 cm/sec. Die Strömung verläuft entsprechend der Hauptwindrichtung an den meisten Tagen im Jahr von Nord nach Süd. Aus

dem teilweise mit Seegraswiesen bewachsenen Lagunenboden erheben sich vereinzelte, höchstens bis zu 1 m hohe und vorwiegend von der Koralle *Galaxea fascicularis* gebildete Miniaturriffe (ABEL 1960, GOHAR & EISAWY 1961, MAGNUS 1963, 1964a, b).

Das helle Sediment dieser Lagunengebiete ist ein Sandschlick sehr unterschiedlicher Herkunft und Korngröße. Zu einem kleineren Teil ist es vom Wind aus der Wüste herangeführter Sand. Zum anderen ist es Abrieb von dem aus fossilem beziehungsweise subfossilem Korallenkalk bestehenden Uferkliff. Den Hauptanteil bilden der Kalkabfall aus den rezenten Saumriffen und der Gezeitenzone, von letzterer vor allem Skelettreste des dort in außerordentlich individuenreichen Populationen lebenden Schlangensterns *Ophiocoma scolopendrina* (LAMARCK) (MAGNUS 1964b, 1966, 1967).

Häufige und charakteristische Bewohner der offenen Weichbodenflächen sind außer den untersuchten Symbiosepartnern: die Scyphomeduse *Cassiopeia andromeda* (FORSKÅL), die Mollusken *Strombus (Canarium) gibberulus* L., *Strombus tricornis* LAM., *Murex tribulus* L. und *Sepia pharaonis* EHRENBERG, die Echinodermen *Halodeima atra* (JAEGER) und *Clypeaster humilis* (LESKE) und die Fische *Parupeneus barberinus* (LACÉPÈDE) (Mullidae), *Amblygobius albimaculatus* (RÜPPELL) (Gobiidae), *Bothus pantherinus* (RÜPPELL) (Bothidae) und *Torpedo marmorata* RISSO (Torpedinidae).

Alpheus spec.

Die gefangenen *Alpheus*-Belegexemplare gehören nach schriftlicher Mitteilung von HOLTHUIS der *Alpheus brevirostris*-Gruppe an und repräsentieren zwei verschiedene Arten, von denen die eine *A. rapacida* DE MAN, die andere *A. rapax* FABR. nahesteht. Ob man sie als neue Arten oder nur bislang unbekannte Varianten der bekannten Arten anzusehen hat, ist im Augenblick noch nicht zu entscheiden (Abb. 1, 2). Jedenfalls sehen sich beide Arten so ähnlich, daß es im Biotop für den Beobachter nicht möglich ist, sie zu unterscheiden. Sie leben dort nebeneinander im gleichen Wohngebiet. Ihr Verhalten scheint sich ebenfalls nicht zu unterscheiden. Deutlich sind sie jedoch durch ihre unauffällige graugrüne Färbung und verwaschene Fleckung unterschieden gegenüber der von LUTHER (1958a, b) im südlichen Roten Meer beobachteten und ebenfalls der *Alpheus brevirostris*-Gruppe zugehörigen lebhaft gezeichneten Art *A. djiboutensis*, die ich bei Al-Ghardaqa nicht fand. Nach den Angaben LUTHERS unterscheidet sich *A. djiboutensis* offenbar auch in seinen ökologischen Ansprüchen (wellenbewegter Korallensand) und in seinem Verhalten von diesen beiden Arten.

Die *Alpheus*-Wohnröhren finden sich verstreut überall am Grunde dieser Lagunenzonen, wo er frei von Seegraswiesen und Miniaturriffen ist, und keine Wellenoszillationen so weit zum Boden hinabreichen können, daß sie dort Rippeln entstehen lassen. Diese Arten vermeiden ganz offenbar solche Stellen, an denen oberflächliche Sedimentverlagerungen durch Wasserbewegungen stattfinden. An besonders wellengeschützten Stellen, wie beispielsweise innerhalb der großen ummauerten Freiwasserbecken der Station kommen sie daher bis dicht unter die Niedrigwasserlinie hinauf vor. Im freien Lagunengebiet, dem eigentlichen Untersuchungsraum, liegen die höchsten *Alpheus*-Wohnröhren jedoch in mindestens etwa 1,20 m Tiefe unter MW. An diesen Stellen bilden sich bei Springniedrigwasser und stärkerem Wind trotz des Schutzes

durch die Saumriffe schon genügend tiefe Wellen, um Rippeln zu verursachen. Der Tidenhub beträgt hier maximal etwa 90 cm.

Die Wohndichte, soweit sie sich durch mit Gobiiden vergesellschaftete und dann außerhalb der Wohnröhre sichtbare Garnelen darstellt, beträgt an günstigen Habitaten etwa 1 Paar *Alpheus*/m² Bodenfläche. Beide Arten leben anscheinend schon von einem

Abb. 1: Die Garnele *Alpheus* spec. und der Fisch *Cryptocentrus caeruleopunctatus*. Die Garnele schiebt Sediment aus der gemeinsamen Wohnhöhle (Aquarium)

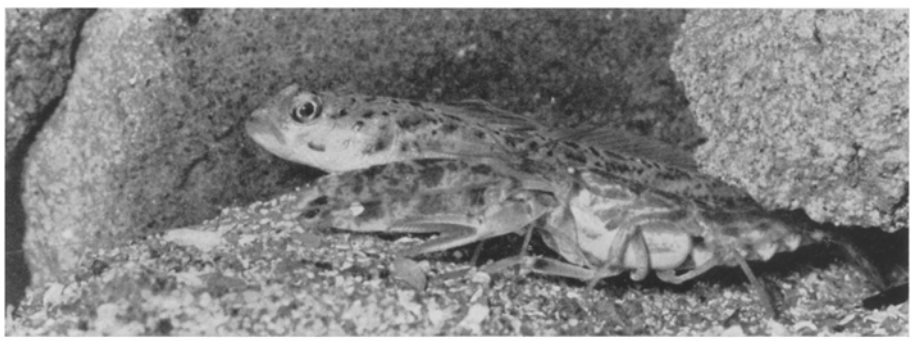

Abb. 2: *Alpheus* spec. und *Vanderhorstia delagoae*. Die Scheren dieses *Alpheus*-Exemplares differieren besonders stark. An der kleinen Schere (linke Seite) sind die seitlichen Borstenhaar-Reihen erkennbar (Aquarium)

frühen Entwicklungsstadium an paarweise in einer gemeinsamen Wohnröhre. Ich habe, allerdings oft erst nach längerer, bis zu mehrstündiger Beobachtungszeit, stets zwei Garnelen als Bewohner einer solchen Röhre feststellen können. Die Partner sind immer von annähernd gleicher Größe. Bei dem kleinsten beobachteten Paar maßen beide höchstens 25 mm. Die größten Tiere erreichten etwa 7 cm Körperlänge. Die beiden Partner sind an ihren dimorphen Scheren, die individuell in ihrer Größe sehr variieren, während solcher Beobachtungsperioden leicht zu unterscheiden (Abb. 2).

Ihre Wohngänge verlaufen annähernd parallel zur Bodenoberfläche und durchschnittlich etwa 7 cm unter ihr. Die Tiefe kann jedoch infolge örtlich unterschiedlicher Bodenbeschaffenheit stark variieren. Noch stärker variiert aus den gleichen Gründen

vermutlich auch die Länge des Gangsystems. Genauere Angaben darüber sind nicht möglich, weil in dem weichen Sediment die Gänge weder durch Aufgraben noch anderweitig vollständig sichtbar gemacht werden konnten. Ich fand Gänge, die zumindest bis 70 cm lang und gelegentlich gegabelt beziehungsweise mit mehreren Querstollen versehen waren. Sie verlaufen in der Regel nicht in gerader Richtung, sondern verschieden stark gekrümmt. Man kann über den Verlauf der Gänge wenigstens ungefähr dadurch eine Vorstellung gewinnen, daß man mittels eines Gummiballs oder auch schon durch einfaches Drücken mit der Hand einen Wasserstrom in die Eingangsöffnung führt. Dann steigen überall, wo der Wohngang ziemlich dicht unter der Bodenoberfläche verläuft, oder nach oben gerichtete Querstollen sie erreichen oder sich manchmal auch nach außen ein wenig öffnen, Schlammwölkchen aus dem Boden auf. Auf keinen Fall dürfte es sich um sehr umfangreiche und weitverzweigte Gangsysteme handeln. Gegen eine solche Annahme spricht schon die Tatsache, daß diese Garnelen Weidegänger beziehungsweise Weidegräber sind. Ihre Wohn- und Freßgänge können deshalb nicht stationär sein. Die Röhren müssen ständig weitergegraben werden, und ihre alten Abschnitte stürzen bald zusammen.

Beide Arten sind tagaktiv beziehungsweise nur am Tage außerhalb ihrer Röhren zu sehen. Sie verbringen die Nacht im Inneren der Gänge, deren Eingangsöffnung während dieser Zeit durch nachrutschendes Sediment verschüttet wird. Morgens erscheinen sie erstmalig kurz nach Sonnenaufgang außerhalb der Röhre. Dabei schieben sie sogleich eine Portion Sandschlick auf der Oberseite der nach vorn gestreckten und dicht aneinandergelegten Scheren vor sich her (Abb. 1, 3a, 5, 6). Die Scherenaußenkanten werden dabei ein wenig aufwärts gewinkelt, so daß beide Scheren zusammen eine flache V-förmige Rinne darstellen. Das herausgetragene Material wird in einer Entfernung von ungefähr einer Körperlänge vor dem Eingang mit einer oder mehreren kurzen und kräftigen Vorwärtsbewegungen abgelegt beziehungsweise fortgeschaufelt. Sie verhalten sich bei dieser Tätigkeit genauso wie es LUTHER (1958a, b) für *A. djiboutensis* geschildert hat. Danach laufen sie meist sofort wieder rückwärts in die Röhre. Im allgemeinen arbeiten die beiden Partner abwechselnd, das heißt während der eine draußen ablädt, ist der andere im Inneren der Röhre tätig, und umgekehrt. Aber gelegentlich kommen auch beide dicht hintereinander heraus und laden dann nebeneinander ab, oder es ist nur einer über längere Zeit allein mit Sedimentabtransport beschäftigt. Loses Sediment wird außerhalb der Röhre je nach Menge entweder nur auf den erhobenen Scheren getragen oder auch eine größere Portion noch zusätzlich vor ihnen hergeschoben. Beide Scheren sind seitlich mit je einer Reihe langer, schräg apicad gerichteter Borstenhaare besetzt, die die Trage- beziehungsweise Schiebefläche vergrößern helfen (Abb. 2). So entsteht durch diese, gelegentlich bis über 30 min lang in ununterbrochener Folge anhaltende Transporttätigkeit der Tiere bald eine auffällige Auswurfhalde vor dem Röhrenausgang (Abb. 3a, 5, 6). Da das herausgeschaffte Material meist dunkler als die helle Sedimentoberfläche ist, kontrastiert die Halde gegen die Umgebung und fällt daher dem Beobachter sofort auf.

Muschelschalen und ähnliche gröbere Partikel, auf die die Garnelen beim Graben in der Röhre stoßen, packen sie mit einer Schere und tragen sie einzeln nach außen. Manchmal benutzen sie ein solches Objekt allerdings auch wie ein Werkzeug und halten

es beim Herausbringen derart quer, daß sie damit eine bedeutend größere Menge Schlick vor sich her auf die Halde schieben können, als mit den Scheren allein.

Perioden solchen Materialtransportes aus dem Höhleninneren wechseln, auch ohne daß inzwischen eine Störung von außen erfolgte, in unregelmäßigen Abständen mit längeren Phasen scheinbarer Inaktivität, in denen die Tiere nicht außerhalb ihrer Röhren zu sehen sind. Ich vermute, daß sie dann in der Höhle minieren und das dabei abgestochene Sediment nach Nahrung durchsuchen.

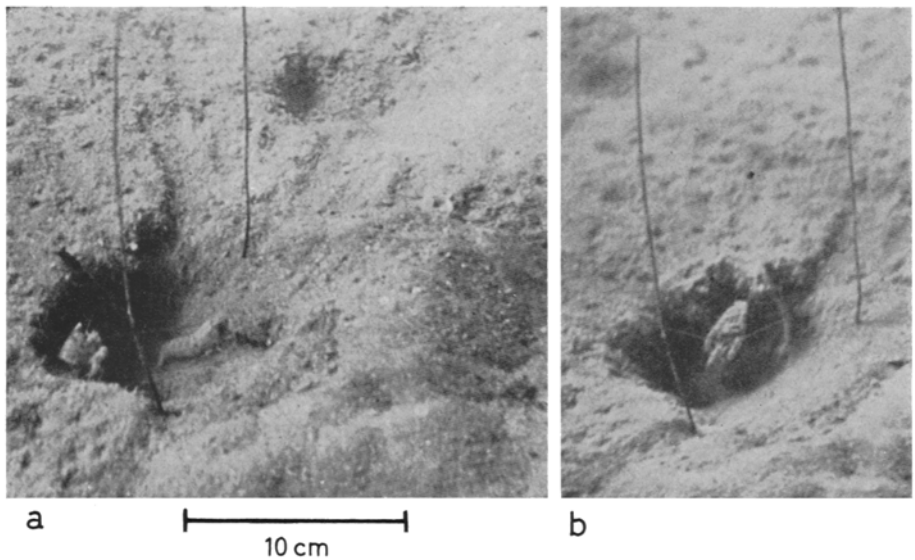

Abb. 3: Eingang zur Wohnhöhle eines *Alpheus*-Paares und eines sehr kleinen *Cryptocentrus caeruleopunctatus*. Davor Markierungs-Drahtstäbchen. Auf dem Sediment kleine Saugtrichter von *Parupeneus barberinus*. Lagunengebiet vor Al-Ghardaqa, 2 m tief. (a) Der Fisch sitzt, infolge morpholytischer Zeichnung schwer erkennbar, in typischer Lauerstellung an der Böschung über dem Eingang. Eine Garnele schiebt Auswurf auf die Halde, die andere hat soeben eine Portion Oberflächensediment aus der Böschung abgestochen. (b) Eine Garnele trägt eine Portion Oberflächensediment auf den Scheren rückwärts in die Höhle ein, ihre rechte große Antenne hält dabei Kontakt mit dem Fisch. Die Abstichstelle am oberen Böschungsrand ist deutlich erkennbar

Eine andere Form der Sedimentbewegung durch diese Garnelen besteht darin, daß sie durch schnelles Schlagen der Pleopoden einen nach hinten gerichteten Wasserstrom erzeugen und das lockere Material damit unter sich fortwirbeln. LUTHER (1958a, b) berichtet, daß *A. djiboutensis* das Sediment sowohl in dieser wie in jener Weise aus der Höhle hinausschleuderte. Die beiden von mir untersuchten *Alpheus*-Arten wenden diese „Schwemm"-Technik zwar ebenfalls an, am natürlichen Standort jedoch prinzipiell nur im Höhleninneren und ganz selten im vorderen Teil der Höhle. Man sieht in solchen seltenen Fällen dann zwar einige Schlammwölkchen ins Freie hervortreten, aber keinen nennenswerten sedimentierenden Auswurf. Diese beiden Arten vermeiden es offensichtlich, sich im vorderen Höhlenteil so einzustellen, daß ihr Abdomen nach außen gerichtet ist, wodurch beispielsweise eine schnelle Flucht nach innen ohne vor-

heriges Umdrehen unmöglich wäre. Dagegen ist das „Schwemmen" eine bei Haltung im Aquarium auch bei diesen beiden Arten sehr häufige und auch ohne Vorhandensein einer Wohnröhre über längere Zeit manchmal fast ausschließlich angewandte Verhaltensweise. Sie ist am Standort sicher bei der laufenden Röhrenverlängerung von großer Bedeutung, um das im Gangende mit den Scheren abgestochene Sediment, ohne sich dazu umdrehen zu müssen, in den freien Höhlenteil nach vorn zu befördern. Später dreht das Tier sich dann um und schiebt das Material zusammen und vor sich her nach außen. Abgesehen von seiner Bedeutung zum Materialtransport dient das Schlagen

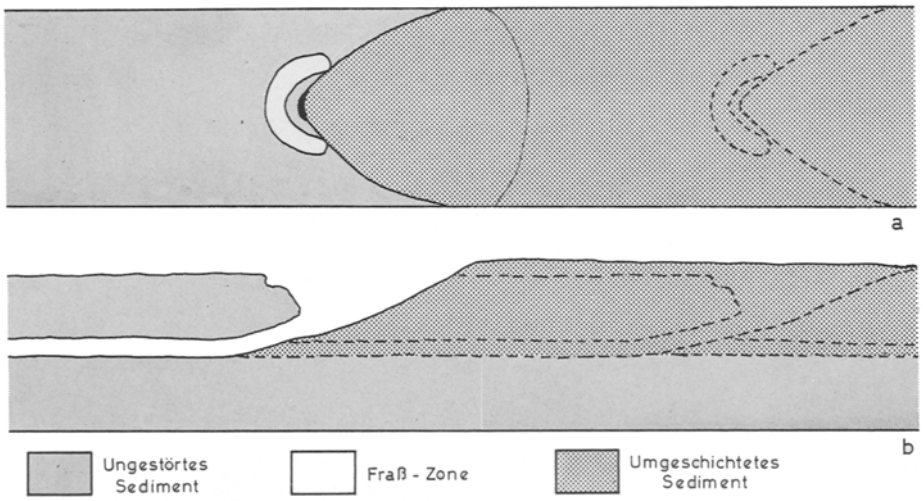

Abb. 4: Schematische Darstellung der Rückverlagerung des Wohnhöhleneinganges eines mit Gobiiden in Symbiose lebenden *Alpheus*-Paares im Verlauf einiger Stunden durch Abtragen (Nahrungserwerb) und Abtreten (Hinauf- und Hinunterlaufen) der Höhlendecke. Von links nach rechts: Ungestörtes Sediment, halbkreisförmige Fraßzone, Böschung, Höhleneingang, umgeschichtetes Sediment der Auswurfhalde, Konturen des ehemaligen Einganges. (a) Aufsicht; (b) Längsschnitt

der Pleopoden zur Durchströmung und Lüftung der Höhle. Sein Auftreten auch außerhalb einer Höhle im Aquarium dürfte zum Teil als Übersprung- beziehungsweise Leerlauf-Verhalten aufzufassen sein.

Vor allem vormittags und dann wieder vermehrt am späteren Nachmittag sieht man die Tiere nicht nur Schlick vor die Höhle, sondern auch in sie hineintragen, ein Verhalten, das bisher noch nicht bekannt war. Sie laufen dann, nachdem sie entweder vorher Schlick abgeladen haben oder auch ohne solchen herausgekommen waren, an der Böschung über oder neben dem Höhleneingang hinauf. Oben stechen sie die beiden Scheren wie eine Schaufel mit einigen kräftigen Stößen fast parallel zur Schlickoberfläche und 5 bis 10 mm unter ihr in die Abbruchkante ein, heben anschließend die abgeschnittene Platte ungestörten Oberflächensediments an und tragen diese im Rückwärtsgang wie auf einem Tablett in die Höhle ein (Abb. 3a, b). Wenn im Boden enthaltene Hartteile den Abstich hindern, versucht die Garnele es daneben aufs neue, jedoch stets nur im anstehenden ungestörten Sediment. Niemals wird Material wieder

von der Auswurfhalde entnommen. Es kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß die Garnelen diese eingetragenen Portionen der wahrscheinlich an Nahrungsstoffen besonders reichen obersten Sedimentschicht im Höhleninneren durchfressen beziehungsweise aus ihm die verwertbaren Teile abseihen. Die Folge dieser Tätigkeit ist eine oft relativ rasche Zurückverlagerung des Höhleneinganges, dessen Decke und Seitenböschung sowohl durch das Abstechen der oberflächlichen Schichten wie durch das Hinauf- und Hinunterlaufen der Garnelen immer wieder zum teilweisen Einsturz gebracht werden (Abb. 4). Die durch das ständige Zurückverlagern des Einganges bedingte Verkürzung der Wohnröhre wird durch Weitergraben des Ganges im Boden kompensiert.

Abb. 5: Grabenförmiger Eingang zur Wohnhöhle eines mit *Vanderhorstia delagoae* zusammenlebenden *Alpheus*-Paares mit langgestreckter Auswurfhalde, typisch für relativ schnelles Rückverlagern der Öffnung in lockerem und von gröberen Hartgebilden freiem Sandschlick. Lagunengebiet vor Al-Ghardaqa, 3 m tief. (Nach Photographie)

Mittels Drahtstäbchen, die in mehrstündigen Abständen neben die Eingänge verschiedener Röhren in den Boden gestochen wurden, konnten die Geschwindigkeit und der Verlauf dieser Verlagerung der Eingänge über Tage hin registriert werden (Abb. 3). Sie erfolgen naturgemäß von Röhre zu Röhre sehr unterschiedlich, und zwar in Abhängigkeit von der Größe der Bewohner, der Bodenbeschaffenheit, der Häufigkeit von Störungen und wohl auch von dem Gehalt an verwertbarer Nahrung in den durchgegrabenen Bodenteilen. Im engeren Beobachtungsgebiet wurde in einem von größeren störenden Hartteilen freien Sediment der Eingang einer solchen Röhre im Lauf des Tages meist bis zu etwa 40 cm weit versetzt. Bei relativ schneller Verlagerung in lockerem Sandschlick entsteht in der Regel eine langgestreckte Halde, und der Höhleneingang ist grabenförmig (Abb. 5). An einzelnen Seegraspflanzen oder an auf Steinchen sitzenden *Padina pavonia*-Algen, die die Tiere beim Abstechen von Nahrungssediment oder seinem Abtransport hindern, zerren und beißen sie unter Umständen außerordentlich energisch so lange mit den Scheren herum, bis die Störung beseitigt ist. Handgroße Korallenbruchstücke etc. können das Einstürzen eines Röh-

renabschnittes zwar zeitweilig hemmen, aber meist nicht verhindern. Früher oder später werden sie doch so weit unterminiert, daß sie nachrutschen. Vor einem solchen, über längere Zeit stationär bleibenden Eingang errichten die Tiere infolge ihrer unvermindert weiter anhaltenden Grabtätigkeit eine große kreisförmige Auswurfhalde (Abb. 6).

Die Freß-, Grab- und Transport-Aktivität außerhalb der Röhre endet abends spätestens etwa 20 min nach Sonnenuntergang. Danach kommen die Tiere während der Nacht nicht mehr aus ihren Höhlen hervor.

In gleicher Weise, jedoch weniger weit in die Tiefe reichend, wirken sich die Freßwanderungen der mehr oberflächlich grabenden beziehungsweise wühlenden See-

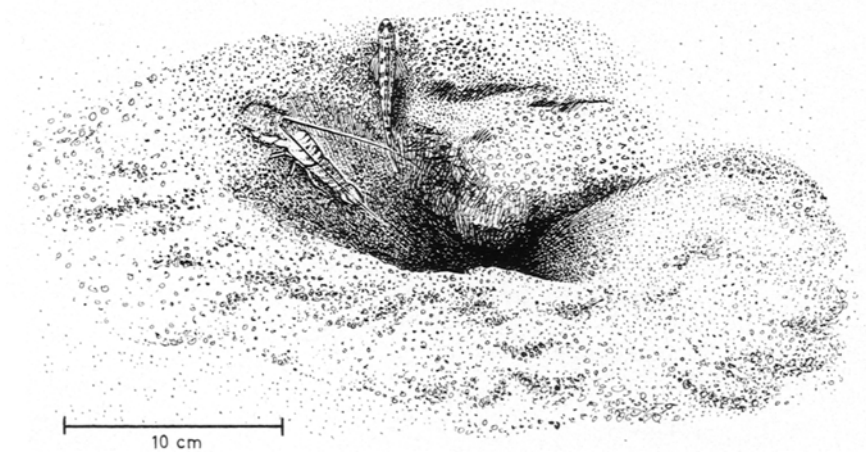

Abb. 6: Trichterförmiger Eingang zur Wohnhöhle eines mit *Vanderhorstia delagoae* zusammenlebenden *Alpheus*-Paares mit fast kreisförmiger Auswurfhalde. Ein Korallenfelsstück verhinderte seit einigen Stunden die weitere Rückverlagerung der Öffnung. Lagunengebiet vor Al-Ghardaqa, 1,50 m tief. (Nach Photographie)

walze *Halodeima atra* und des Seeigels *Clypeaster humilis* auf das Sediment aus. Da alle diese im Sediment wühlenden Arten als Weidegänger nicht stationär sind, kreuzen sich ihre Wege oft. An den Kreuzungsstellen bringen selbstverständlich die großen Seewalzen die Wohnröhren der Garnelen zum Einsturz. Aber dieses Geschehen spielt sich langsam ab, und die Garnelen werden dadurch nicht ernstlich in ihrer Freßtätigkeit gestört. *Clypeaster humilis* ist nur von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang oberflächlich im Sediment eingegraben. Nachts kriecht er auf der Sedimentoberfläche umher und kommt daher dann nicht mit den Garnelen-Wohnröhren in Berührung. Als weitere, allerdings nur ganz oberflächliche „Sedimentumschichter" streifen am Tage Gruppen der Mulliden *Parupeneus barberinus* über die aufwuchsfreien Sedimentflächen und zersieben bei ihrer Freßtätigkeit die obersten Schichten mit vielen kleinen, bis zu etwa 2 cm tiefen Saugtrichtern (Abb. 3, 7).

Vergesellschaftung mit Fischen

Bei einem jeden *Alpheus*-Paar, vor dessen Wohnröhre eine Auswurfhalde errichtet wird, kann man einen einzelnen Gobiiden beobachten, der nicht nur am Besitz der Höhle teilhat, sondern auch mit den Garnelen in spezifischen wechselseitigen Verhaltenskontakten steht. Bei Al-Ghardaqa fand ich zwei Arten als Symbiose-Partner: *Cryptocentrus caeruleopunctatus* (RÜPPELL) (Abb. 1, 3) und *Vanderhorstia delagoae* (BARNARD) (Abb. 2, 5, 6, 7) (MAGNUS 1963). Die letztere, bis dahin im Roten Meer noch nicht nachgewiesene Art kommt mindestens etwa fünfmal so häufig vor wie *C. caeruleopunctatus* (KLAUSEWITZ 1964). Die beiden Arten zeigen im einzelnen eine unterschiedlich enge Bindung an ein bestimmtes Garnelen-Paar beziehungsweise dessen Wohnröhre.

Auf den dichtbesiedelten offenen Sedimentflächen ist es wegen der ständigen Verlagerungen der Garnelenbaue erschwert, bestimmte Symbiose-Partner ohne individuelle Markierung der Fische über längere Zeit einwandfrei zu identifizieren und zu kontrollieren. Es kann aber kein Zweifel darüber bestehen, daß ein einzelner *C. caeruleopunctatus* über viel längere Zeitspannen in festem Symbiosekontakt zu einem einmal gewählten Garnelenpaar stehen bleibt als ein *V. delagoae*. Ich konnte in zwei Fällen etwa 3 Wochen lang die gleichen *C. caeruleopunctatus* bei ihren Garnelenpaaren bleiben sehen. Allerdings handelte es sich dabei um Wohnröhrenanlagen, die etwas abseits und isoliert vom Hauptsiedlungsgebiet in Buchten eines angrenzenden Seegrasbestandes lagen.

Cryptocentrus caeruleopunctatus

Der Fisch kommt morgens als erster der Partner aus der gemeinsamen Röhre hervor. Ziemlich genau zu Sonnenaufgang durchstößt sein Kopf den über Nacht verschütteten Höhleneingang. In dieser Stellung sichert der Fisch einige Minuten und schiebt sich dann sehr langsam weiter hervor, bis er einen freien Ausblick über die Umgebung hat. Er nimmt bevorzugt einen Platz seitlich vom Eingang oder über ihm auf der Böschung ein, von dem aus er seinen Schwanz möglichst dicht vor oder in den Höhleneingang halten kann. Kleine Individuen müssen ihren Körper oft fast senkrecht aufstellen, um aus solcher Position noch einen freien Umblick zu gewinnen (Abb. 3a, b). Später am Tage legen sich die Fische dann auch vielfach mit dem Vorderkörper auf die Kuppe der inzwischen von den Garnelen vor dem Eingang aufgeschichteten Auswurfhalde. Sie überragt in der Regel die Umgebung ein wenig. In dieser Lauerstellung dicht vor der Wohnröhre verbringt *C. caeruleopunctatus* den ganzen Tag. Da der Fisch das Bestreben hat, seine Schwanzflosse dicht an oder in den Röhreneingang zu halten, können nur mittelgroße und große auf der Kuppe einer solchen größeren Auswurfhalde Lauerstellung beziehen, denn nur sie erreichen von dort aus noch mit dem Körperende den Raum dicht vor dem Eingang. Je kleiner die Fische sind, um so mehr ist ihr normaler Lauerplatz über dem Eingangsloch gelegen.

Ihre Nahrung besteht vorwiegend aus lebenden Kleintieren, die sich auf der Sedimentoberfläche aufhalten und von dort in schnellem Vorstoßen erbeutet werden.

Nur ganz selten werden frei im Wasser treibende Planktonorganismen ergriffen. Nach einem solchen Vorstoß schwimmt der Fisch sofort zurück und nimmt seine frühere Position, die Schwanzflosse auf den Höhleneingang gerichtet, wieder ein. Von der Auswurfhalde selbst beziehungsweise aus dem Auswurfmaterial sah ich sie im Gegensatz zu ABEL (1960) nie etwas aufnehmen. Ich nehme an, daß in meinem Untersuchungsgebiet die von den Garnelen ausgegrabenen Sedimentschichten zu wenig attraktive Beute für die Fische enthalten haben. Allerdings jagte das von den *Alpheus* abgeladene und dabei die Halde hinunterrutschende Sediment an deren unteren Rand manchmal kleine Beutetiere auf, die sich die Fische holten.

Auf plötzliche Gefahrreize, zum Beispiel Beschattung oder den sich direkt nähernden Beobachter, reagieren die Fische mit schneller Flucht, Kopf voran, in die Röhre. Es dauert danach oft 5 bis 10 min oder noch länger, ehe der Fisch vorsichtig sichernd wieder am Eingang erscheint. Vorüberschwimmende kleinere Objekte, wie einzelne Raubfische oder Mulliden-Gruppen, veranlassen ihn dagegen, wenn sie näher herankommen, höchstens zu einem langsamen, unauffälligen Zurückziehen, den Schwanz voran, in den Röhreneingang. Ist die Gefahr vorüber, rutscht er in diesem Fall sofort wieder auf seinen Lauerplatz vor. Während des bewegungslosen Lauerns und Sicherns paßt sich vor allem sein Vorderkörper erstaunlich gut und schnell der Umgebungsfarbe an. Starke morpholytische Wirkung hat dabei eine unregelmäßige schwarze Querbinde, die den plumpen großen Kopf in der Augengegend wie ein Schattenstrich überläuft (Abb. 3a).

C. caeruleopunctatus beteiligt sich nicht am Bau oder der Instandhaltung der Wohnröhre. Er verursacht im Gegenteil beim schnellen und heftigen Einschwimmen häufig einen teilweisen Einsturz der Eingangsdecke und -böschung. Die Körpergröße des Garnelenpaares und des bei ihnen lebenden Fisches sind gelegentlich auffallend ungleich (Abb. 3). Ein nur 15 oder 20 mm langer Fisch kann mit 5 cm großen Garnelen vergesellschaftet sein oder auch umgekehrt ein beispielsweise 15 cm langer mit relativ kleinen Garnelen. Es bestehen hier anscheinend keine festen Größenbeziehungen. Für den Fisch ist ganz offenbar allein die Tatsache maßgeblich, daß sein Körperquerschnitt noch in die Röhre hineinpaßt. Nun sind tatsächlich selbst die Gänge, die sich kleine Garnelen anlegen, relativ weit und können, da das Substrat weich und nachgiebig ist, gut einen größeren Fisch beherbergen.

Von besonderem Interesse sind nun diejenigen Verhaltensweisen der so verschiedenartigen Partner, die dieses Zusammenleben kennzeichnen und als ein nicht zufälliges Geschehen, sondern als eine aktiv angestrebte echte Symbiose ausweisen. *C. caeruleopunctatus* gräbt sich im Gegensatz zu verwandten Arten anscheinend nie selbst seine Wohnröhre, sondern sucht eine schon vorhandene auf, und zwar, jedenfalls außerhalb der Paarungsperiode, und soweit ich es im Roten Meer beobachten konnte, ausschließlich eine solche, die von *Alpheus*-Arten bewohnt wird. LUTHER (1958a, b) beobachtete, daß *Cryptocentrus octofasciatus* sogar im Aquarium seinen Ruheplatz grundsätzlich so neben einem *A. djiboutensis* wählte, „daß er den Krebs hinter sich fühlen konnte", und zwar ohne daß eine Höhle vorhanden war. Ich konnte ein solches Verhalten auch bei *C. caeruleopunctatus* gegenüber den von mir untersuchten beiden *Alpheus*-Arten beobachten. Allerdings sind die Gründe dafür bisher noch rätselhaft. Man hat als Beobachter den Eindruck, daß gewisse streichelnde Berührungsreize, die der Fisch von

den Garnelen empfängt, vor allem solche durch ihre Antennen, von ihm offenbar positiv gewertet werden. Wie wenig der Fisch sogar heftige Bewegungen der oftmals sehr lebhaften Garnelen und Berührungen durch sie als Belästigungen empfindet, geht daraus hervor, daß er keine Reaktion zeigt, wenn sie sich beim Sedimenttransport oft gewaltsam unter ihm hindurchzwängen und ihn dabei anheben oder ihn sogar einige cm weit zur Seite stoßen.

Während der Fisch vor der Höhle auf der Lauer liegt, halten die Garnelen mit ihren mehr als körperlangen Antennen ständig Kontakt mit ihm, eine Verhaltensweise, die bislang unerkannt blieb. Solange die Tiere sich im Inneren der Höhle befinden, sieht man nur in kurzen Zeitabständen die Spitzen ihrer Antennen immer wieder nach draußen zur Schwanzflosse des Fisches tasten. Halten sie sich während ihrer An- und Abtransporttätigkeit außerhalb der Höhle auf, so suchen sie mit mindestens einer Antenne Dauerkontakt zu ihrem Fisch zu haben (Abb. 3). Offenbar sind ihre hellen, unpigmentierten Augen kaum oder nicht funktionstüchtig, wie übrigens schon LUTHER (1958a, b) für *A. djiboutensis* vermutete (Abb. 1, 2).

Infolge des fast ständigen Antennenkontaktes mit dem Fisch sind die Garnelen die meiste Zeit direkt über dessen Bewegungen informiert. Darüber hinaus reagieren sie anscheinend auch spezifisch auf von ihm erzeugte Wasserbewegungen. Bestimmte Bewegungsweisen der Flossen oder des Körperstammes können daher direkt oder indirekt über Wasserströmungen als Ausdruck bestimmter Verhaltensintensionen des Fisches für die Garnelen eine Bedeutung als „warnende" oder „beruhigende" Informationen gewinnen. Alle für die normale Lauerstellung und langsame Ortsveränderung des Fisches typischen Bewegungen, besonders aber ein weiches Undulieren von Rücken- und Schwanzflosse, dienen als Signale für die Garnelen, außerhalb der Röhre gefahrlos ihren Beschäftigungen nachgehen zu können. Sie verschwinden jedoch blitzschnell in ihrer Röhre, wenn der Fisch entweder auf eine Beute vorschnellt oder sich bei Gefahr zum schnellen oder langsamen Rückzug in die Höhle bereitmacht. In allen solchen Fällen „warnt" er die Garnelen vorher mit kurzen schnellen Schwanzflossenausschlägen. Diese sicher primär reinen Intentionsbewegungen des Fisches sind für die Garnelen das Signal, sofort rückwärts in die Röhre zu fliehen. Von sich aus können sie nun ihre Röhre nicht verlassen, solange sie nicht vom Fisch die für sie spezifischen Entwarn- beziehungsweise Beruhigungssignale empfangen haben. Daher sieht man diese Tiere niemals außerhalb ihrer Röhre, wenn der Fisch sich ebenfalls noch in der Röhre aufhält, oder aber zwar außen davor sitzt, sich jedoch noch nicht ganz sicher fühlt, beispielsweise wenn er nach einer Flucht oder auch nach einem Beutefang in der Wohnlochumgebung soeben erst wieder seine Lauerposition eingenommen hat. Erst wenn er ganz beruhigt ist, führt er charakteristische weiche Schlängelbewegungen mit dem Schwanz aus. Auf dieses Signal hin kommen dann meist beide Garnelen oder zumindest die eine sofort wieder vor die Höhle hinaus.

Spätestens 20 min nach Sonnenuntergang zieht sich der letzte *C. caeruleopunctatus* zum Schlafen in die Röhre zurück und beendet damit zugleich auch die Aktivität seiner *Alpheus*-Partner vor der Höhle.

Vanderhorstia delagoae

Der zweite, bei Al-Ghardaqa mit den *Alpheus*-Arten vergesellschaftete und bedeutend häufigere Gobiide ist *Vanderhorstia delagoae*. Seine Körpergestalt ist langgestreckt und schlank. In Lauerstellung wird die Grundfarbe der fein schwarzbraun gefleckten Fische kalkweiß und daher homochrom mit der hellen Sedimentoberfläche. Das Verhalten der Art gegenüber den *Alpheus*-Garnelen ist grundsätzlich ähnlich dem von *C. caeruleopunctatus*. Die Fische leben einzeln bei einem Garnelenpaar und übernachten auch in dessen Höhle. Sie geben den Garnelen in gleicher Weise wie *C. caeruleopunctatus* Signale, und die Garnelen halten Antennenkontakt zu ihnen (Abb. 2, 5, 6).

Ihr Freßverhalten unterscheidet sich dagegen deutlich von dem der anderen Art. Das Areal, in dem sie Beute machen, ist viel weiter. Während *C. caeruleopunctatus* sich dazu höchstens über wenige Körperlängen weit von seinem Lauerplatz entfernt und in der Regel nur solche Beute fängt, die er von seinem Platz aus vorher erspäht hat, unternimmt *V. delagoae* zuweilen, nachdem er eine Zeitlang wie *C. caeruleopunctatus* vor der Höhle gelauert hatte, weitere und vor allem auch längerdauernde Streifzüge in die Umgebung auf der aktiven Suche nach Beute. Diese Suchwanderungen führen zwar meist nicht weiter als etwa 1 bis 2 m vom Wohnloch fort, die Fische schwimmen dabei nur wenig und sitzen häufig nicht weit vom Wohnloch entfernt längere Zeit frei auf der Schlickoberfläche in Lauerstellung, unter Umständen sogar über 1 Std lang, aber sie bleiben währenddessen ohne jeden Kontakt mit ihren Garnelen. Es ist nun sehr interessant, daß während dieser ganzen Zeit der Abwesenheit des Fisches das zu ihm gehörende Garnelenpaar nicht in der Lage ist, außerhalb seiner Wohnröhre tätig zu sein. Ehe der Fisch sie verläßt, gibt er ihnen regelmäßig ein entsprechendes Signal mit seiner Schwanzspitze. Er führt also vor seinem Abschwimmen eine Intentionsbewegung aus, auf die die Garnelen wie auf ein Signal reagieren. Wenn der Fisch wieder zu der Höhle zurückkehrt, dreht er sich vor ihr um, führt rückwärts schwimmend die Spitze seiner Schwanzflosse tastend in die Eingangsöffnung ein und gibt durch diese weichen undulierenden Schwanzausschläge den Garnelen das Signal zum Herauskommen. Seinen Lauerplatz an der Höhle nimmt *V. delagoae* dann auch meist nicht so dicht am Eingang ein wie *C. caeruleopunctatus*. Er sitzt bevorzugt oben auf der Auswurfhalde und dabei oft über eine Körperlänge weit vom Eingang entfernt (Abb. 6). Mit den Garnelen besteht hier dann anscheinend häufiger lediglich ein indirekter Kontakt über von ihm erzeugte Strömungen.

Bei den Streifzügen der *V. delagoae* in der weiteren Umgebung ihres Wohnloches geraten sie zwangsläufig in die Reviere anderer Artgenossen. Dabei entwickeln sich oft Streitigkeiten, die jedoch nur selten ernsteren Charakter annehmen. Im allgemeinen bedrohen sich die Tiere nur aus der Ferne durch Imponieren, worauf der eine dann wieder näher in das Zentrum seines Revieres zurückschwimmt. Es geschieht anscheinend nicht selten, daß ein Fisch, der sich zu weit von seinem Wohnloch entfernt hatte, dieses nicht mehr findet oder von Nachbarn daran gehindert wird, dorthin zurückzuschwimmen. Die Folge ist, daß *V. delagoae* unter Umständen mehrmals am Tage oder wenigstens im Laufe mehrerer Tage seine Wohnröhre wechselt. Auf der Suche nach einer neuen Höhle versuchen solche Tiere dann auch, schwächeren Artgenossen

deren Höhle streitig zu machen. Die Auseinandersetzungen werden mit den für Gobiiden typischen Kampfverhaltensweisen durchgeführt (KINZER 1960). Die Gegner stellen sich so nebeneinander, daß der Kopf des einen dem Schwanz des anderen gegenübersteht. Mit gespreizten Flossen imponieren sie einander an und schlagen schließlich mit den Schwänzen gegeneinander. *V. delagoae* versucht anscheinend nie, eine Höhle zu erobern, die von einem *C. caeruleopunctatus* besetzt ist, selbst wenn es sich bei dem Besitzer nur um ein kleines Tier handelt.

V. delagoae, die entweder gerade ohne ein Wohnloch sind oder sich nur zufällig weiter von ihrem Loch entfernt haben, können leicht in ausgelegte künstliche Verstecke, zum Beispiel Gipsrohre, getrieben und auf diese Weise gefangen werden. Sie schwimmen gejagt stets mit dem Kopf voran in sie ein.

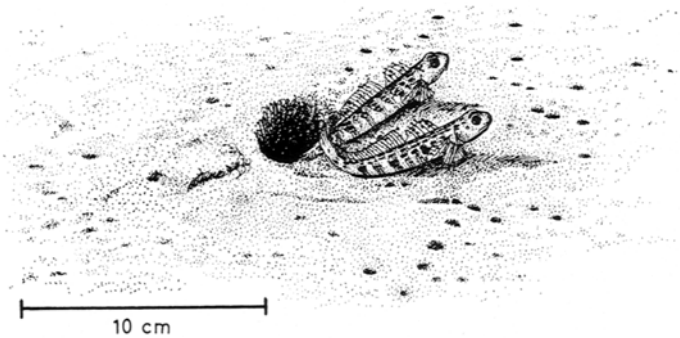

Abb. 7: *Vanderhorstia delagoae*-Paar vor dem Eingang zu einer unbewohnten *Alpheus*-Höhle. Keine Auswurfhalde. Auf der Sedimentoberfläche viele kleine Saugtrichter von *Parupeneus barberinus*. Lagunengebiet vor Al-Ghardaqa, 2 m tief. (Nach Photographie)

Meine Beobachtungen fanden außerhalb der Fortpflanzungsperiode der Fische statt. Nur ein einziges Mal, und zwar am späten Nachmittag des 12. September 1962, beobachtete ich ein *V. delagoae*-Paar, das am Eingang einer *Alpheus*-Röhre saß (Abb. 7). Die Fische saßen Kopf an Kopf nebeneinander und hielten ihre Schwanzflossen auf den Eingang gerichtet. Die Röhre wurde anscheinend nicht mehr von den Garnelen bewohnt, und es befand sich daher auch keinerlei Auswurfhalde davor. Wahrscheinlich handelte es sich in diesem Fall um eine speziell zur Laichabgabe gewählte leere Höhle. In einer von Garnelen bewohnten Röhre würde deren Grabtätigkeit eine ungestörte Entwicklung der Fischeier vermutlich unmöglich machen.

DISKUSSION

Infolge der nicht so engen und langdauernden Gebundenheit eines *V. delagoae* an ein bestimmtes Garnelenpaar sind die mit ihm vergesellschafteten Garnelen nicht selten längere Zeit im Lauf des Tages ohne Fisch und können sich solange nicht außerhalb ihrer Höhle aufhalten. Auf der Suche nach einer neuen Höhle tasten die Fische optisch aufgefundene Löcher mit der Schwanzflosse ab und finden dabei gelegentlich Eingang

in eingestürzte, nach oben führende Querstollen bewohnter *Alpheus*-Bauten, deren Inhaber dann an dieser Stelle sogleich mit der Anlage einer Auswurfhalde beginnen. Die Beobachtung, daß irgendwann und irgendwo im Lauf des Tages eine frische Auswurfhalde von *Alpheus*-Garnelen mit einem dazugehörigen Fisch zu sehen ist, wo vorher keine vorhanden war, während an anderen Halden plötzlich keine Garnelen mehr tätig sind, und daß andererseits jeder dieser Gobiiden sich bei Tagesanbruch als mit einem *Alpheus*-Paar vergesellschaftet zeigte, legt die Annahme nahe, daß die *Alpheus*-Paare in größerer Anzahl als die Fische in diesen Habitaten vorkommen. Es müßten demnach stets einige *Alpheus*-Paare ohne Fische und daher für den Beobachter unsichtbar im Boden leben. Sie können ja, ohne daß ein Fisch sie durch seine spezifischen Verhaltensweisen dazu veranlaßt, ihren unterirdischen Lebensraum nicht aus eigener Initiative verlassen. Die direkte Nahrungsaufnahme der mit Fischen vergesellschafteten *Alpheus*-Garnelen von der Sedimentoberfläche wäre, wenn obige Hypothese zutrifft, dann nur eine Sonderform ihres sich normalerweise unterirdisch abspielenden Nahrungserwerbsverhaltens, und zwar eine vermutlich recht ergiebige. Sie würden daher durch die Symbiose mit Fischen eine Erweiterung ihres Nahrungshabitats erfahren.

Als Vorteile dieser neu entdeckten Symbioseform könnten demnach folgende Erscheinungen verstanden werden: Der Fisch gewinnt auf den offenen und versteckfreien Weichböden in Gestalt der *Alpheus*-Röhre eine ihre Lage langsam aber stetig wechselnde Versteck- und Schlafhöhle, die er nicht selbst ausgraben und instandhalten muß und in deren Umgebung er relativ wenige Nahrungskonkurrenten vorfindet. Die vermutlich kaum sehtüchtigen *Alpheus*-Garnelen gewinnen mit dem Fisch ein zuverlässiges optisches Warnsystem und damit die Möglichkeit, ihren unterirdischen Lebensraum zeitweilig zu verlassen und das nährstoffreiche Oberflächensediment direkt von oben her aufzunehmen, also eine Erweiterung und Verbesserung ihres Nahrungshabitats.

Die entscheidenden Verhaltenseigentümlichkeiten der Partner, die das Eingehen dieser Vergesellschaftung möglich und sie zu einer Symbiose machen, sind einmal das neutrale beziehungsweise anscheinend manchmal auch positive Reagieren des Fisches auf Berührungsreize der Garnelen, und zum anderen das eindeutig positive Reagieren der Garnelen auf die Gegenwart des Fisches, das heißt ihre Appetenz, mit ihm dauernden Antennenkontakt zu halten. Sie durch Experimente und vergleichende Untersuchungen an diesen und verwandten Arten näher zu analysieren, muß wohl als die vordringlichste weitere Aufgabe in diesem Problemkreis angesehen werden.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die untersuchten beiden *Alpheus*-Arten der *A. brevirostris*-Gruppe leben paarweise in selbstgegrabenen Röhren im Sandschlick ruhiger Lagunenböden, an denen keine oberflächlichen Sedimentverlagerungen durch Wellenoszillationen stattfinden. Als Weidegräber, die ihre Nahrung aus den obersten Sedimentlagen gewinnen, verlagern sie durch Weitergraben ihre Röhren ständig.
2. Die Anlage einer Auswurfhalde aus abgegrabenem Sediment, das direkte Abnehmen von Oberflächensediment sowie jeder andere Aufenthalt außerhalb der Röhre, wodurch erst diese Garnelen ihre Gegenwart im Biotop dem Beobachter anzeigen,

ist an die Vergesellschaftung mit je einem solitär lebenden Gobiiden gebunden. Bei Al-Ghardaqa sind *Vanderhorstia delagoae,* der bis dahin für das Rote Meer noch nicht nachgewiesen war, und *Cryptocentrus caeruleopunctatus* die Symbiosepartner. Ihre Bindung an die Garnelenpaare beziehungsweise deren Wohnröhren differiert geringfügig infolge des unterschiedlichen artspezifischen Beuteerwerbsverhaltens.

3. Der Fisch übernimmt als Partner der anscheinend nicht oder kaum sehtüchtigen Garnelen die Funktion eines optischen Warn- beziehungsweise Entwarnsystems und gewinnt eine Versteck- und Schlafhöhle. Seine Intentionsbewegungen dienen den Garnelen als Signalreize. Die Perzeption kann sowohl direkt über Antennenkontakt wie indirekt über Wasserbewegungen erfolgen.
4. Die Tendenz des Fisches, in Lauerstellung vor der Höhle seine Schwanzspitze auf den Eingang zu richten, sowie einerseits seine Unempfindlichkeit, vielleicht sogar Appetenz für Berührungen durch die Garnelen, und andererseits die Appetenz der Garnelen, den Fisch ständig zu betasten und bei sich zu dulden, sind die entscheidenden Faktoren, die das Eingehen der Symbiose ermöglichen.
5. Es muß wohl angenommen werden, daß die Garnelenarten primär ausschließlich unterirdisch leben und sich ohne Fisch nicht außerhalb ihrer Röhren zeigen können.

Für Unterstützung bei der Durchführung der Reisen habe ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft, der Technischen Hochschule Darmstadt sowie dem Oceanographic and Fisheries Research Centre der VAR Ägypten zu danken, für Mithilfe bei den Untersuchungen meinen Mitarbeitern cand. rer. nat. U. Haacker und Dr. L. Völker und für seine stete Hilfsbereitschaft dem Direktor der Meeresbiologischen Station Al-Ghardaqa, Prof. Dr. A. A. Al Kholy. Die Bestimmung der Fische übernahm dankenswerterweise Dr. W. Klausewitz, Natur-Museum und Forschungsinstitut Senckenberg in Frankfurt. Prof. Dr. L. B. Holthuis, Rijksmuseum van Naturlijke Historie in Leiden, danke ich für seine Auskünfte zur systematischen Einordnung der untersuchten Alpheus-Arten. Fr. E. Althaus zeichnete die Vorlagen der Abbildungen 5, 6 und 7.

ZITIERTE LITERATUR

Abel, E. F., 1960. Zur Kenntnis des Verhaltens und der Ökologie von Fischen an Korallenriffen bei Ghardaqa (Rotes Meer). *Z. Morph. Ökol. Tiere* **49**, 430–503.

Bayer, F. M. & Harry-Rofen, R. P., 1957. Project coral fish looks at Palau. *Rep. Smithson. Instn* **1956** (4287), 481–508.

Crossland, C., 1938. The coral reefs at Ghardaqa, Red Sea. *Proc. zool. Soc. Lond. (Ser. A)* **108**, 513–523.

Gohar, A. A. F. & Eisawy, A. M., 1961. The biology of *Cassiopeia Andromeda* (from the Red Sea) (With a note on the species problem). *Publs mar. biol. Stn Ghardaqa* **11**, 3–42.

Kinzer, J., 1960. Zur Ethologie und Biologie der Gobiiden, unter besonderer Berücksichtigung der Schwarzgrundel *Gobius jozo* L. *Zool. Beitr.* (N.F.) **6**, 207–290.

Klausewitz, W., 1960. Fische aus dem Roten Meer. 4. Einige systematisch und ökologisch bemerkenswerte Meergrundeln (Pisces, Gobiidae). *Senckenberg. biol.* **41**, 149–162.

— 1964. Fische aus dem Roten Meer. 6. Taxionomische und ökologische Untersuchungen an einigen Fischarten der Küstenzone. *Senckenberg. biol.* **45**, 123–144.

Luther, W., 1958a. Symbiose von Fischen (Gobiidae) mit einem Krebs *(Alpheus djiboutensis)* im Roten Meer. *Z. Tierpsychol.* **15**, 175–177.

— 1958b. Symbiose von Fischen mit Korallentieren und Krebsen im Roten Meer. *Natur Volk* **88**, 141–146.

MAGNUS, D. B. E., 1963. Der Federstern *Heterometra savignyi* im Roten Meer. *Natur Mus., Frankf.* **93**, 355–368.
— 1964a. Zum Problem der Partnerschaften mit Diadem-Seeigeln. *Zool. Anz.* (Suppl. Bd) **27**, 404–417.
— 1964b. Gezeitenströmung und Nahrungsfiltration bei Ophiuren und Crinoiden. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **10**, 104–117.
— 1966. Zur Ökologie einer nachtaktiven Flachwasser-Seefeder (Octocorallia, Pennatularia) im Roten Meer. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* Sonderbd **2**, 369–380.
— 1967. Ecological and ethological studies and experiments on the echinoderms of the Red Sea. *Int. Conf. trop. Oceanogr., Miami 1965* (in press).
SMITH, J. L. B., 1959. Gobioid fishes of the families Gobiidae, Periophthalmidae, Tryptauchenidae, Taenioididae, and Kraemeriidae of the Western Indian Ocean. *Ichthyol. Bull. Rhodes Univ.* **13**, 185–225.

Diskussion im Anschluß an den Vortrag MAGNUS

ADELUNG: Sie haben angenommen, daß der Vorteil für die Fische bei der Symbiose mit den Krebsen darin liegt, daß die Fische keine Höhle selbst anlegen müssen, sondern die Krebshöhlen mitbenutzen. Kann man die Symbiose dadurch stören, daß man den Fischen genügend viele künstlich angelegte Höhlen bietet?

MAGNUS: Ja und nein. Unter gewissen Umständen kann man die Symbiosen zwischen *Vanderhorstia-delagoae*-Fischen und Garnelen in einem gewissen Maße „stören", indem man eine größere Zahl künstlicher Höhlen anlegt bzw. auslegt. Ich hatte mir 20 cm lange Gipsröhren hergestellt, deren eines Ende verschlossen war. Die Röhren wurden im Biotop auf das Sediment ausgelegt. Wenn man durch schnelles Antauchen Fischen, die sich gerade relativ weit von ihrer Krebshöhle entfernt haben, den Rückweg verlegt, fliehen sie kopfvoran in das nächstgelegene Loch, das sich ihnen anbietet, und dabei auch oft in solche künstlichen Röhren. Ich habe auf diese Weise *V. delagoae* oft gefangen. Die Fische bleiben jedoch niemals länger bei diesen Notquartieren, als der akute Gefahrreiz anhält. Bei freier Wahl bevorzugen sie stets eine von Krebsen bewohnte Röhre. Durch das Anbieten künstlicher Höhlen allein wird demnach die Symbiose nicht gestört. *Cryptocentrus caeruleopunctatus* kann durch Scheuchen kaum zum Einschwimmen in künstliche Höhlen gezwungen werden, weil er sich meist nicht so weit von seiner Höhle entfernt, daß ihm der Rückweg verlegt werden kann.

KINZER: Wie verhielten sich die von Ihnen beobachteten Gobiiden gegenüber Tieren, die sich der Wohnröhre von *Alpheus* nähern? Von *Gobius jozo* zum Beispiel wissen wir, daß sie kleinere Krebse, etwa den Einsiedlerkrebs *Clibanarius*, mit dem Maul aufnehmen und forttragen. Oder reagieren beide Gobiiden-Arten nur mit Fluchtverhalten?

MAGNUS: Vor direkt heranschwimmenden größeren Fischen fliehen sie kopfvoran in die Röhre, gegenüber vorbeischwimmenden größeren Fischen verhalten sie sich abwartend und inferior, u. U. rutschen sie mit dem Hinterkörper in die Röhre zurück. Gleich große oder kleinere Fische, die sich der Höhle nähern, werden häufig, Artgenossen stets angedroht. Über ihr Verhalten gegen näherkommende Einsiedler oder andere auf dem Sediment wandernde Tiere vermag ich vorläufig nichts vorauszusagen, weil ich an den von mir untersuchten Habitaten keine derartigen Begegnungen bemerkte.