

Biotopstruktur und Besiedlungsstruktur^{1,2)}

WOLFGANG WIESER

II. Zoologisches Institut der Universität Wien, Österreich

ABSTRACT: Habitat structure and distribution structure. This paper offers a discussion of the following approaches which are considered important for an understanding of the structure of marine benthic communities. 1. **Patterns of horizontal distribution.** By applying statistical methods, e. g. the calculation of a coefficient of dispersion, the pattern of horizontal distribution of species within a habitat can be represented more realistically than by the usual schematic illustrations. Particularly the distribution patterns of closely related, apparently sympatric, species should yield information concerning the "fragmentation" of a habitat into niches. 2. **Meiofauna and Macrofauna.** The meiofauna should be included in community classifications. This might conceivably throw some additional light on THORSON's "parallel level bottom community" concept. 3. **The "specific area of activity".** By calculating for dominant species or feeding types the ratio: surface area of substrate per dry weight of animal, we arrive at an expression which is ecologically a more meaningful measure of population density than, for example, specimens per m². It can be shown that this "specific area of activity" is indirectly related to the weight and probably proportional to the rate of metabolism of the animals. The area of activity also provides a measure of the food potential of the habitat. In the few habitats investigated, predators occupied a weight specific area about four times as large as that occupied by deposit-feeders. 4. **Patterns of vertical distribution.** By means of core samples which are sectioned and studied quantitatively, it can be shown that different species of nematodes, polychaetes and other small animals may have their zones of maximum abundance in different layers of the substrate. The redox potential of the substrate is likely to be one of the factors governing the total number of specimens in each layer. 5. **Physiological investigations,** even simple measurements of oxygen consumption, can lead to important conclusions regarding the various modes of feeding and metabolism employed by different, or even seemingly similar, feeding types. Thus, amongst nematodes, deposit feeder species with low, medium and high Q_{O2} can be distinguished.

EINLEITUNG

Wie in allen Wissenschaften wollen wir uns in der Meeresbiologie aus Indizien ein Bild über die Wirklichkeit machen. Es entspricht der Natur des Lebensraumes, daß diese Indizien oft besonders lückenhaft sind.

Bei der Erforschung der Besiedlung sublitoraler Böden verschaffen wir uns die ersten Daten durch Aufsammlungen mit Bodengreifern, Dredgen oder Stoßröhren. Wir analysieren das Substrat – meist allerdings auf recht grobe Weise –, zählen, wiegen

¹ Herrn Professor Dr. A. REMANE zum 65. Geburtstag.

² Contribution No. 1444 from the Woods Hole Oceanographic Institution.

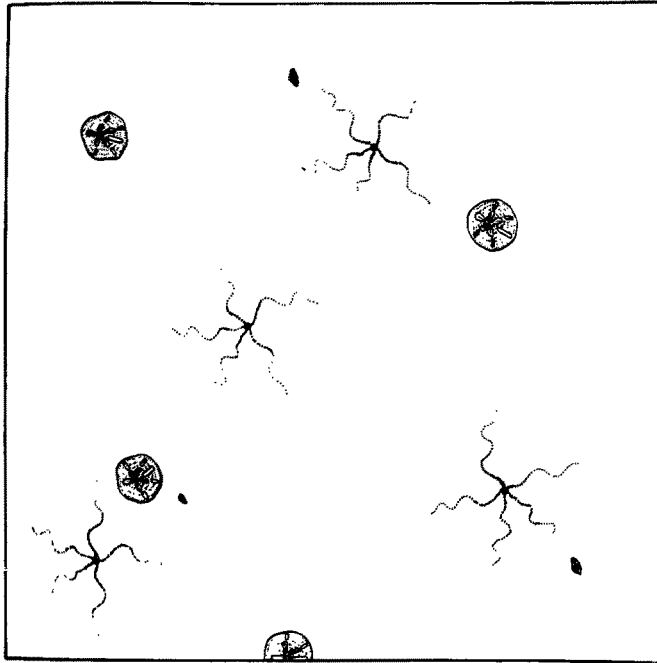


Abb. 1a

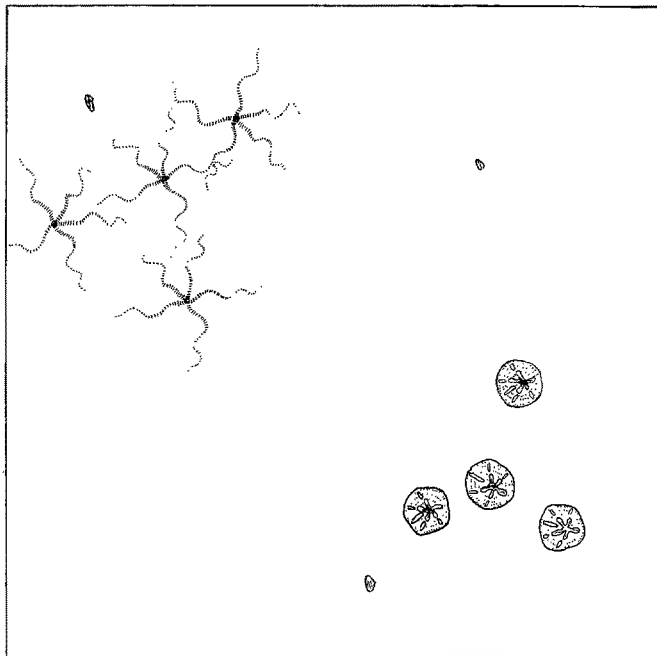


Abb. 1b

Abb. 1: *a* Schema der *Mellita-Tellina*-Gemeinschaft bei Fort Myers, Florida. Die dargestellte Fläche repräsentiert 2 m² (aus McNULTY, WORK & MOORE 1962). *b* Umzeichnung des in *a* dargestellten Schemas unter der Annahme eines stark aggregierten Verteilungsmodus für *Mellita quinquiesperforata* und *Ophiopragmus wurdemannii*

und bestimmen die Tiere. Das Bild der Wirklichkeit, das auf Grund dieser Indizien entworfen wird, hat meist die in Abbildung 1a dargestellte Form. Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, daß dieses Bild die wahre Struktur einer benthischen Lebensgemeinschaft nur sehr ungenau vermittelt. Ich möchte in meinem Vortrag kurz einige Möglichkeiten aufzeigen, auf welche Weise wir unser Wissen über diese Struktur vertiefen können.

HORIZONTALE STRUKTUR

Verteilungsmuster

Die Annahme, daß die Organismen immer so schön regelmäßig über den Meeresboden verteilt sind, wie Abbildung 1a – und fast alle anderen veröffentlichten Abbildungen dieser Art – vermuten lassen, ist natürlich ungerechtfertigt. Wird innerhalb eines begrenzten Areals eine Anzahl von Proben genommen, dann zeigen die häufigeren Tierarten entweder ein regelmäßiges oder ein zufälliges oder ein aggregiertes Verteilungsmuster. Die Art des Musters läßt sich durch verschiedene „Dispersionskoeffizienten“ ausdrücken, deren einfachster dann verwendet werden kann, wenn als Null-Hypothese eine Poisson-Verteilung der Individuen angenommen wird. Da bei der Poisson-Verteilung der Quotient aus Varianz und Mittelwert 1 wird ($\frac{s^2}{x} \sim 1$), kann die Abweichung von diesem Wert als Ausdruck des Verteilungsmusters angesehen werden. Je stärker aggregiert die jeweilige Art, desto höher, je regelmäßiger verteilt, desto geringer wird der Dispersionskoeffizient $\frac{s^2}{x}$ sein (HOLME 1953, JONES 1961). Als Ergebnis einer derartigen Analyse hätten wir dann etwa Abbildung 1a in 1b umzuzeichnen.

Besonders instruktiv ist es, wenn wir die Verteilung nahe verwandter, also vor allem congenerischer Arten in einem begrenzten Biotop untersuchen. Ihre Dispersionskoeffizienten und der Grad, in dem die Anwesenheit einer Art die der anderen Arten ausschließt bzw. nicht ausschließt, läßt Rückschlüsse auf die Feinstruktur des Biotops zu.

In Abbildung 2 ist die prozentuale Häufigkeit von je drei congenerischen Nematodenarten in mehreren Stoßröhrenproben von 10 cm² Querschnitt aus benachbarten Substraten verschiedener Zusammensetzung angegeben (WIESER 1960a). Es ist deutlich, daß zwischen den drei *Odontophora*-Arten des Sandes nur wenig Konkurrenz besteht. Die Arten *O. pugilator* und *O. papusi* kommen fast gleichhäufig nebeneinander vor, während sich die *Sabatiera*-Arten des Schlammes, *S. hilarula* und *S. ornata*, auszuschließen scheinen. Dementsprechend sind die Dispersionskoeffizienten der *Sabatiera*-Arten höher als die der *Odontophora*-Arten. Falls wir das „Exklusionsprinzip“ von GAUSE (1934) akzeptieren, müssen wir den Schluß ziehen, daß der Sandbiotop heterogener als der Schlammbiotop ist und daß die beiden häufigeren *Odontophora*-Arten verschiedene Nischen dieses Biotops besiedeln. Die faunistische Analyse hat uns damit auf die Existenz dieser Nischen geführt.

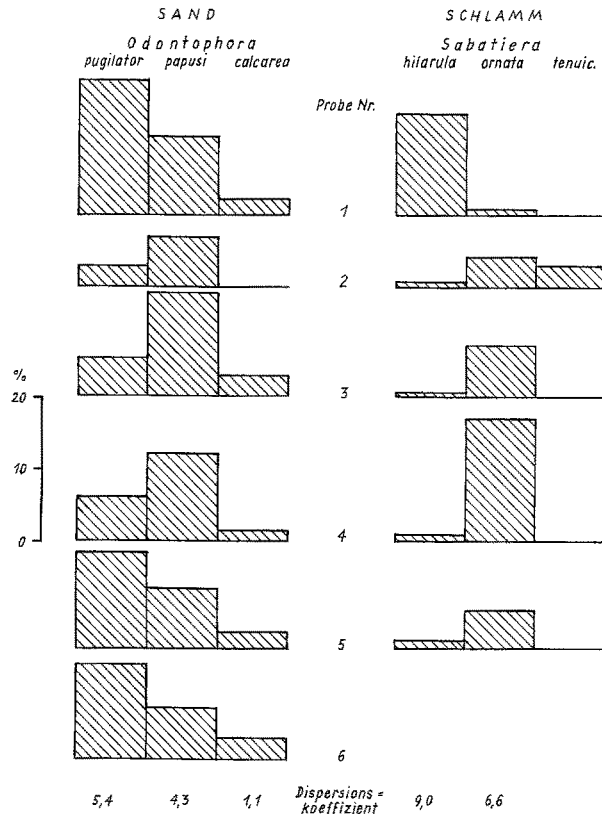


Abb. 2: Prozentueller Anteil von je drei congenerischen Nematodenarten an den Nematodenfaunen zweier Biotope in Buzzards Bay, Massachusetts, USA. (Nach WIESER 1960a)

Makro- und Meiofauna

Mit der Erwähnung der Nematoden haben wir eine Klasse mariner Bodentiere eingeführt, die bei der Charakteristik von Lebensgemeinschaften nur selten berücksichtigt wird: die Kleinf fauna, die wir in Anschluß an MARE (1942) „Meiofauna“ nennen.

Es gibt natürlich keinen Grund, warum eine Biocönose nicht auch durch ihre dominanten Meiofauna-Arten charakterisiert werden kann, ja, es ist zu erwarten, daß die Meiofauna auf Grund ihrer großen Zahl und geringen Größe manchmal ein feineres Schema der Biotopstruktur und damit eine bessere Charakteristik der Siedlungsstruktur zuläßt, als das unter ausschließlicher Berücksichtigung der Makrofauna möglich wäre. Hinweise darauf finden sich bereits in den Pionierarbeiten von REMANE und seiner Schule (REMANE 1940, GERLACH 1953) über die Besiedlung litoraler Biotope.

Die parallele Untersuchung von Makrofauna und Meiofauna einer Lokalität, wie sie von SANDERS (1960) und WIESER (1960a) in den Weichböden der Buzzards Bay (USA) durchgeführt wurde, kann in Form eines summarischen Diagramms dargestellt

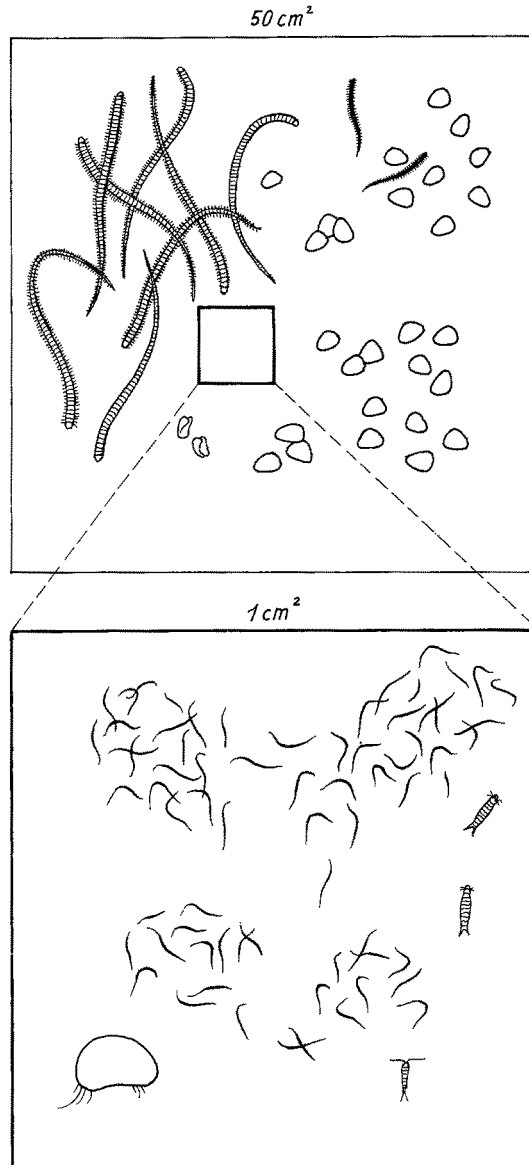


Abb. 3: Schema der Makrofauna- und der Meiofauna-Gemeinschaft im sublitoralen Schlamm von Buzzards Bay, Massachusetts, unter der Annahme aggregierter Verteilung von *Nephthys*, *Nucula* und den dominierenden Nematodenarten. Die Ausschnitte repräsentieren bei der Makrofauna 50 cm^2 , bei der Meiofauna 1 cm^2 . (Nach SANDERS 1960, WIESER 1960a)

werden (Abb. 3). Das „Makrofauna-Bild“ wird in diesem Fall durch den Polychaeten *Nephthys incisa* und die Muschel *Nucula proxima* beherrscht, das „Meiofauna-Bild“ durch Nematoden, vor allem *Terschellingia communis* und *Sabatiera*-Arten sowie durch die zwar nicht sehr zahlreichen, aber konstant vorkommenden Kinorhynchen

Trachydemus mainensis und *Pycnophyes frequens*. Hätten die Meiofaunaforscher stärkeres Gewicht im Rat der Meeresbiologen, dann würden sie vielleicht darauf bestehen, obige faunistische Konstellation als die *Nephtys incisa-Nucula proxima-Terschellinia communis-Trachydemus mainensis*-Gemeinschaft zu bezeichnen. Wenn nun auch eine derartige Überbürdung der biozönotischen Nomenklatur nicht gerade wünschenswert ist, so können wir aus der Einbeziehung der Meiofauna doch eine Erweiterung unserer Kenntnisse über die Strukturen mariner Lebensgemeinschaften erwarten. Von besonderem Interesse wird es sein zu erfahren, wie sich in angeblich „parallelen“ Lebensgemeinschaften im Sinne von THORSON (1957 und früher) die Meiofauna-Komponenten verhalten. Falls die geographische Verbreitung der Meiofauna – über die wir ja noch viel zu wenig wissen – etwas anderen Gesetzen folgt als die der Makrofauna, dann könnte es Tiergemeinschaften geben, die auf Grund ihrer Makrofaunakomponenten als „parallel“, auf Grund ihrer Meiofaunakomponenten jedoch als „nicht-parallel“ angesprochen werden müßten.

Das „spezifische Aktivitätsareal“

Die Meiofauna eines marinen Biotops übertrifft die Makrofauna zahlenmäßig im allgemeinen um das 50- bis 100fache (WIESER 1960b), andererseits ist die Makrofauna meist um wesentlich mehr als zwei Zehnerpotenzen schwerer als die Meiofauna. Aus diesen Verhältniszahlen lassen sich die echten Besiedlungsdichten der verschiedenen Faunenkomponenten einer Biozönose bereits abschätzen. Wird die besiedelte Fläche durch die Biomasse einer der dominierenden Arten dividiert, dann erhalten wir eine Maßzahl, die angibt, wieviel Bodenfläche von jener Tierart pro Gewichtseinheit beansprucht wird. Diese Zahl nenne ich das „spezifische Aktivitätsareal“. Ein Vergleich zwischen den Aktivitätsarealen der dominierenden Arten und Ernährungstypen kann zu Einsichten sowohl in die Struktur der Biotope, als auch in die Ökologie der verglichenen Arten führen.

In Abbildungen 4 und 5 ist das Material dreier Untersuchungen verwertet worden: Erstens der von SANDERS, GOUDSMIT, MILLS & HAMPSON (1962, Probe B, da in dieser die Dominanz wohldefinierter Ernährungstypen am ausgesprochensten war) in den Wattgebieten von Barnstable, Massachusetts, USA; zweitens der von SANDERS (1960) und WIESER (1960a) im schlammigen Sublitoral von Buzzards Bay; drittens der von DAWSON & JONES (unpubl.) in den sublitoralen Sandböden von Redondo Beach, California, USA. Die Daten der letzteren Untersuchung sind mir von meinen Freunden CAROLYN DAWSON und GILBERT F. JONES in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt worden. In allen drei Fällen waren die Individuenzahlen pro Flächeneinheit und die Trockengewichte der wichtigsten Arten bekannt. Ich errechnete daraus, wieviel mm² Bodenfläche von einem µg Trockengewicht der jeweiligen Art (oder des jeweiligen Ernährungstyps) beansprucht wird, und trug den erhaltenen Wert in einem doppeltlogarithmischen Koordinatensystem gegen das absolute Körpergewicht der Arten ein. In Abbildung 4 wurden die dominierenden Sinkstoffresser der drei Untersuchungsgebiete miteinander verglichen, und zwar in Barnstable Ostracoden, *Streblospio benedicti* und eine Gruppe etwa gleich großer Polychaeten, die *Eteone*

heteropoda, *Lumbrinereis tenuis* und *Heteromastus fliiformis* umfaßt, in Buzzards Bay Nematoden, *Nucula proxima* und *Nephtys incisa*, in Redondo Beach Nematoden und die dort sehr zahlreichen kleinen Polychaeten (vor allem *Prionospio pygmaeus*, *Magelona sacculata*, *Tharyx* sp.). Für alle Gebiete gilt, daß das spezifische Aktivitäts-

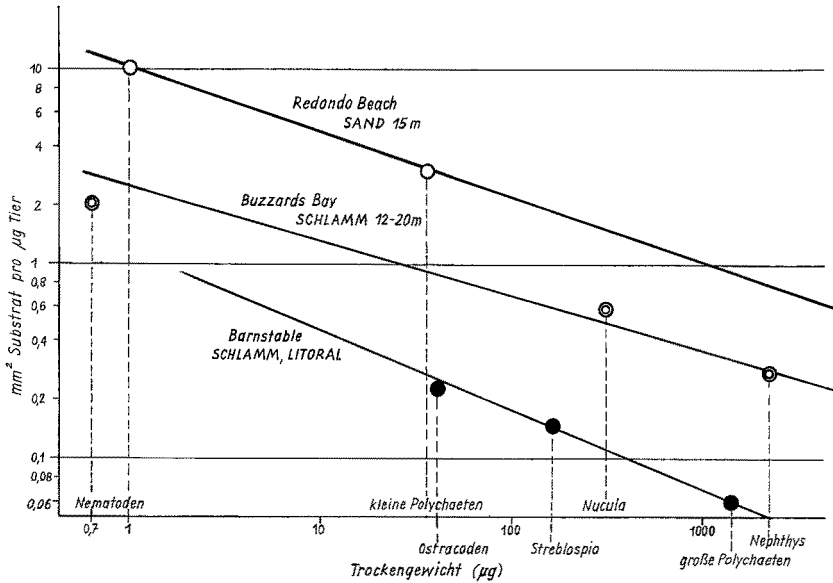


Abb. 4: Doppeltlogarithmische Darstellung des spezifischen Aktivitätsareals (mm² Substrat pro µg Tier) im Verhältnis zum Trockengewicht der Tiere, unter Verwendung der Daten dreier Untersuchungen (s. Text). Die Regressionsgeraden sind nach dem Augenmaß eingezeichnet

areal um so größer ist, je kleiner die Tiere sind. Das heißt, die relative Siedlungsdichte der Meiofauna ist geringer als die der Makrofauna. Die Beziehung zwischen Aktivitätsareal und Körpergewicht läßt sich annäherungsweise durch eine Gleichung von der Form

$$y = a \cdot x^b$$

beschreiben, wobei y das Aktivitätsareal, x das Körpergewicht, a und b Konstante darstellen. Eine analoge exponentielle Beziehung besteht zwischen dem Körpergewicht und der relativen Stoffwechselintensität von Tieren (z. B. ZEUTHEN 1953). Die in Abbildung 4 eingetragenen Regressionsgeraden für die Beziehung Aktivitätsareal/Körpergewicht haben die Koeffizienten $b = -0,28, -0,34$ und $-0,41$. Diese Werte streuen um den Koeffizienten des „Oberflächengesetzes“ ($-0,34$) und fügen sich damit gut in den für die Stoffwechselregression wirbelloser Tiere ermittelten Bereich ein. Es ist somit möglich, daß das spezifische Aktivitätsareal ein Ausdruck der Stoffwechselintensität der jeweiligen Tierart ist. Falls diese Interpretation zutrifft, dann müßte das Aktivitätsareal auch vom Nahrungspotential des jeweiligen Biotops abhängen, denn je nahrungärmer ein Substrat, eine desto größere Fläche müssen die Tiere bestreichen, um ihre Nahrungsbedürfnisse zu befriedigen. Dies wird durch Abbildung 4 bestätigt, da die Sedimentfresser des an organischen Substanzen armen sublitoralen Sandbiotops von

Redondo Beach ein 3–5mal so großes Aktivitätsareal beanspruchen als die Sedimentfresser des sublitoralen Schlammbiotops von Buzzards Bay und diese wieder ein 4–5mal so großes Areal als die Sedimentfresser des litoralen Schlammwatts von Barnstable, das sicher das nahrungsreichste der drei untersuchten Biotope repräsentiert. Diese Beziehung ist natürlich nichts anderes als ein Ausdruck der seit den Arbeiten PETERSENS oftmals untersuchten Beziehung zwischen der Biomasse der Fauna und dem Gehalt des Biotops an organischer Substanz. Wenn nun auch das Aktivitätsareal eine brauchbare Maßzahl zur Charakterisierung der Beziehungen zwischen Organismen und Lebensraum sein dürfte, so ist doch vor einigen Fehlermöglichkeiten und Unsicherheiten zu warnen. Folgende seien erwähnt:

1. Die Aktivität der Tiere erstreckt sich natürlich nicht nur über die Fläche des Substrates, sondern auch in die Tiefe. Man müßte also eigentlich von einem Aktivitätsvolumen sprechen. Diese dritte Dimension wurde hier jedoch vernachlässigt. Durch sie würde der Unterschied zwischen Nematoden und Polychaeten wahrscheinlich noch deutlicher werden, da Nematoden tiefer in das Substrat eindringen als Polychaeten und die meisten anderen Tiere (MOORE 1931, WIESER & KANWISHER 1961).

2. Bei einem Vergleich wie dem in Abbildung 4 angestellten, muß vorausgesetzt werden, daß zwischen den verschiedenen faunistischen Gruppen keine interspezifischen Beziehungen bestehen. Bei Nahrungskonkurrenz würde das Aktivitätsareal einer Art natürlich nicht mehr deren Nahrungsbedürfnissen, sondern viel eher dem auf sie wirkenden Konkurrenzdruck proportional sein. Aus diesem Grund dürfen auch nur stark dominierende Arten oder Ernährungstypen als Ganzheit miteinander verglichen werden. Allerdings wurde von HAIRSTON (1959) wahrscheinlich gemacht, daß zwischen den größeren taxonomischen Gruppen eines Biotops sowieso keine Nahrungskonkurrenz besteht.

Ein Vergleich verschiedener Ernährungstypen, nämlich Sinkstofffresser und Räuber, wurde in Abbildung 5 versucht. Als Räuber wurden bei Nematoden die Gattungen *Sphaerolaimus*, *Halichoanolaimus* und *Siphonolaimus* aufgefaßt, da unter allen Nematoden nur bei den ersten beiden Gattungen häufig tierische Reste im Darm zu finden sind, während für die Vertreter von *Siphonolaimus* ziemlich sicher ist, daß sie tierische Beute mit ihrem Speer anstechen. Vertreter anderer Gattungen mit starker Mundhöhlenbewaffnung können nicht – wie von mir früher versucht wurde (WIESER 1953) – ohne weiteres als Räuber bezeichnet werden. Sie sind wahrscheinlich omnivor, aber vorwiegend Sinkstofffresser, worauf schon einmal hingewiesen wurde (WIESER 1960a). Dies steht in Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei Polychaeten (SANDERS 1960, SANDERS et al. 1962). Für das Makrofaunamaterial von Buzzards Bay wurden die häufigeren Arten nach Tabelle 4 bei SANDERS (1960) in Sinkstofffresser und Räuber getrennt. Das etwas unerwartete Ergebnis ist, daß zwischen den Aktivitätsarealen von Sinkstofffressern und Räubern, unabhängig von der Größe und absoluten Häufigkeit der Tiere, ein ziemlich konstantes Verhältnis besteht, indem die Räuber stets ein etwa 4mal so großes Areal wie die Sinkstofffresser beanspruchen.

Die Einfachheit dieser Beziehung mag durch die geringe Zahl der verwerteten Untersuchungen bloß vorgetäuscht sein, andererseits besteht die Möglichkeit, daß durch sie ein zusätzliches Licht auf die Strukturen mariner Tiergemeinschaften geworfen wird. Die Hauptschwierigkeit bei der Aufstellung von Nahrungsschemata dürfte darin

bestehen, daß es nicht immer leicht ist, eine bestimmte Art zweifelsfrei einem bestimmten Ernährungstypus einzuordnen. Hierauf haben vor allem SANDERS et al. (1962) hingewiesen.

Ähnlichen Beziehungen könnte auch in anderen Lebensräumen nachgespürt werden, und da wir – wie uns die Philosophen immer zureden – alle Probleme auch ‚sub specie hominis‘ betrachten sollen, sei in Abbildung 5 das spezifische Aktivitätsareal für

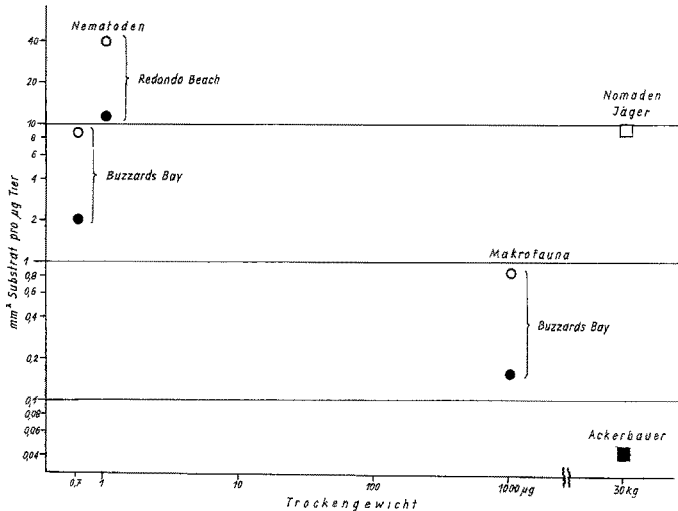


Abb. 5: Doppeltlogarithmische Darstellung des spezifischen Aktivitätsareals im Verhältnis zum Trockengewicht der Tiere für Sinkstoffresser (volle Kreise) und Räuber (offene Kreise) aus zwei Untersuchungen (s. Text). Die Daten für den Menschen beruhen auf Angaben von GABOR (1963).

zwei menschliche Ernährungstypen, den nomadischen Jäger und den Ackerbauer, eingetragen, wobei als Berechnungsgrundlagen die von GABOR (1963) gemachten Annahmen dienten.

Aus der Berechnung der Aktivitätsareale geht hervor, daß sich der Mensch den für Nematoden, Polychaeten und andere Wirbellose geltenden Gesetze nicht fügt – woraus man alles Mögliche ableiten könnte. Ich verzichte jedoch auf eine weitere Diskussion der zweifellos interessanten Implikationen dieser Umstimmigkeit, da sie unweigerlich zu Mißverständnissen Anlaß geben würde.

VERTIKALE STRUKTUR

Die Fauna mariner Böden ist in der Horizontalen zweifellos nicht gleichmäßig verteilt. Es erhebt sich die Frage, ob nicht manchmal auch eine vertikale Strukturierung auftritt, indem verschiedene Arten in verschiedenen Tiefen des Substrates ihre Zonen maximaler Häufigkeit besitzen. Mehrere schöne Beispiele für die Existenz derartiger Schichtungen finden sich in den Arbeiten von RENAUD-DEBYSER (1959, 1961) für Lük-

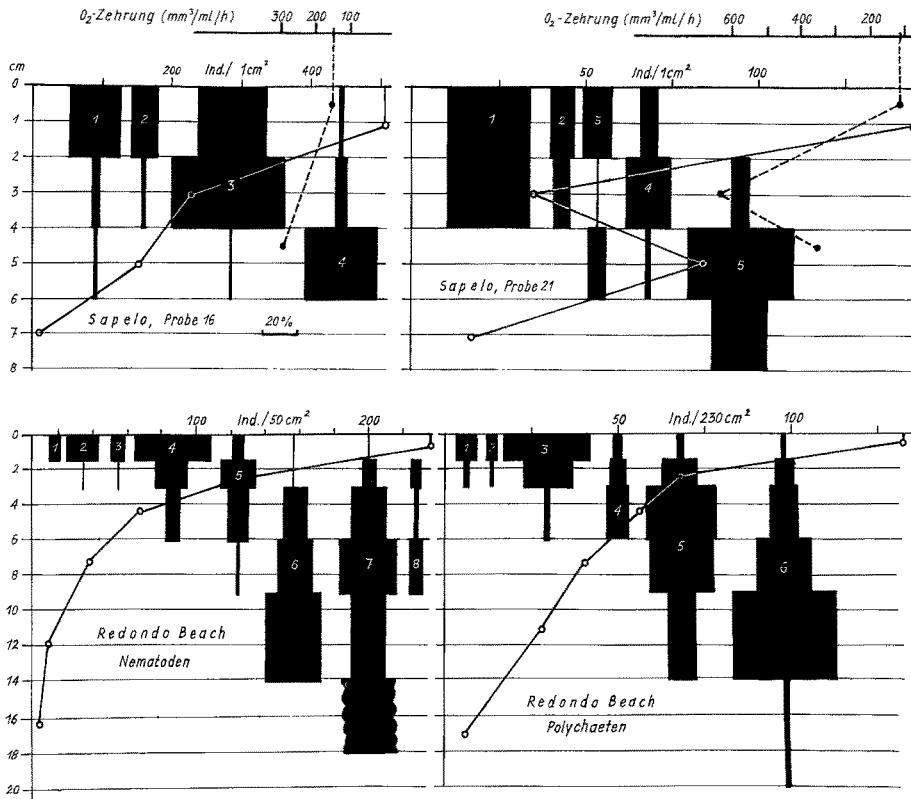


Abb. 6: Die Vertikalverteilung (in Prozent der jeweiligen Nematodenpopulation) dominierender Nematodenarten in zwei Proben von Sapelo Island, Georgia, USA (TEAL & WIESER, unpubliziert), sowie der Nematoden (Mittelwert aus 5 Proben) und der Polychaeten (Mittelwert aus 23 Proben) von Redondo Beach, California, USA (DAWSON & JONES, unpubliziert). Außerdem sind dargestellt die Individuenzahlen pro Flächeneinheit (ausgezogene Linie) und – in den Sapelo-Proben – die Sauerstoff-Zehrung einzelner Tiefenzonen (gestrichelte Linie). Die Ziffern in den schwarzen Säulen charakterisieren die verschiedenen Arten, die in späteren Arbeiten bekanntgemacht werden

kenbewohner des Gezeitengebietes. Für die Makrofauna von Buzzards Bay gibt SANDERS (1960) an, daß sich von den beiden dominierenden Polychaeten *Ninoe nigripes* vom flockigen Detritus der obersten Substratschicht ernährt, während *Nephtlys incisa* tiefere Schichten bevorzugt.

Diesen Fällen von Vertikalzonierung im marinen Substrat können einige weitere Beispiele hinzugefügt werden. Sie betreffen Nematoden in einem Salzmarschgebiet auf Sapelo Island, Georgia (TEAL & WIESER, unpubliziert), sowie Nematoden und Polychaeten aus den schon erwähnten Proben von Redondo Beach, California (DAWSON & JONES, unpubliziert). Die Bestimmung der Polychaeten in letzterem Material wurde von C. DAWSON unter Anleitung von Dr. OLGA HARTMAN durchgeführt – der auch an dieser Stelle herzlichster Dank gesagt sei.

Abbildung 6 macht deutlich, daß sowohl Nematoden- wie Polychaetenarten ihre

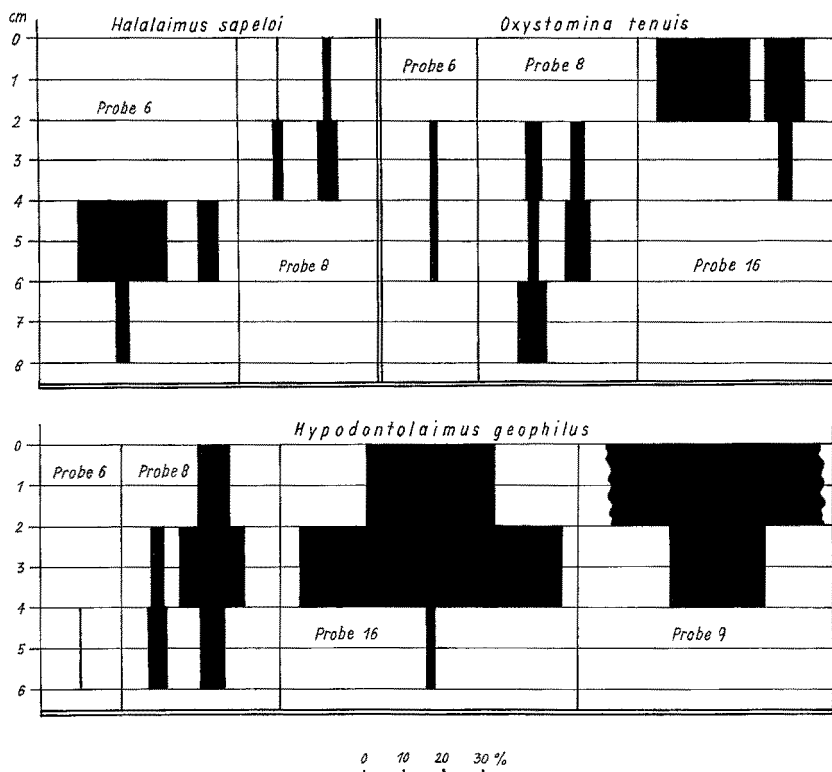


Abb. 7: Prozentuelle Vertikalverteilung dreier charakteristischer Nematodenarten in verschiedenen Proben des Salzmarschgebietes von Sapelo Island. Für jede Art sind die Proben so angeordnet, daß ganz links die meernächste, ganz rechts die landnächste Probe zu finden ist. (Nach TEAL & WIESER, unpubliziert)

Verbreitungsmaxima in verschiedenen Tiefenzonen des Substrates haben können. Besonders instruktiv ist das Material aus Redondo Beach, in dem vier Arten der Nematodengattung *Theristus* mit relativer Häufigkeit vorkamen; zwei Arten waren auf die obersten 2 cm beschränkt (Nr. 1, 2 in Abb. 6, links unten), eine Art kam in den obersten 6 cm vor (Nr. 4), während die vierte Art (Nr. 6) erst ab 3 cm auftrat und gegen die Tiefe an relativer Häufigkeit zunahm.

Vorläufig haben wir noch keine wirkliche Handhabe, um derartige Muster der Vertikalverteilung mit Umweltfaktoren in Beziehung setzen zu können. Bei der quantitativen Verteilung der Fauna dürften Sauerstoffgehalt und Redoxpotential des Bodens eine beträchtliche Rolle spielen. So stehen uns für die in Abbildung 6 dargestellten Proben von Sapelo parallele Messungen der O₂-Zehrung verschiedener Tiefenschichten des Bodens durch TEAL & KANWISHER (1961, Tab. 1) zur Verfügung. Die O₂-Zehrung wurde definiert als der Sauerstoff, den eine quantitative Bodenprobe in den ersten 15 Minuten nach Beginn aktiver Durchmischung verbraucht. Je größer diese Zehrung, desto höher muß der Vorrat an reduzierten Verbindungen in der jeweiligen Tiefenzone gewesen sein. Es zeigt sich, daß die Individuenzahlen der Nematoden

in den beiden Proben 16 und 21 etwa der O_2 -Zehrung parallel verlaufen. Besonders deutlich ist dies in Probe 21, wo zwischen 2 und 4 cm Tiefe sowohl die Individuenzahl geringer als auch die O_2 -Zehrung größer waren als in 4–5 cm Tiefe.

Auch in Sandböden kann eine Beziehung zwischen Individuenreichtum und Sauerstoffgehalt des Lückenwassers vermutet werden, da selbst im Gezeitengebiet in mehr als 5 cm Tiefe fast anaerobe Bedingungen herrschen können (GORDON 1960).

Der Schluß, daß Tiere, die in verschiedenen Tiefenzonen des Meeresbodens ihre Verbreitungsmaxima besitzen, an verschiedene Sauerstoff-Werte des Mediums angepaßt sein müssen, scheint zwingend, bedarf jedoch der experimentellen Sicherung. Andererseits muß vermutet werden, daß bloße Messungen der Toleranz anaerober Bedingungen die wahren Ursachen für die Vertikalverteilung von Bodentieren nur höchst unvollkommen darstellen können. Zweifellos spielen auch andere Faktoren eine Rolle. Dies deutet Abbildung 7 an, in der die Vertikalverteilung einiger häufigerer Nematodenarten in verschiedenen Proben des Marschgebietes von Sapelo Island dargestellt ist. Innerhalb jeder Art entspricht die Anordnung der Proben der Linie Meer → Land, wobei ganz links die meernächste, ganz rechts die landnächste Probe zu finden ist. Jede der dargestellten drei Arten ist in Meernähe auf tiefere Substratschichten beschränkt, konzentriert sich jedoch gegen das Land zu immer stärker auf die Oberflächenschichten. Es liegen keine Anzeichen vor, daß diese Verschiebungen auf parallele Änderungen im Sauerstoff-Gehalt des Bodens zurückgeführt werden könnten.

Die Vertikalzonierung mariner Bodentiere hängt nicht nur von räumlich verschiedenen Faktoren ab, sondern auch von zeitlich verschiedenen. Zu diesem sehr interessanten Problem habe ich nichts Eigenes beizutragen, möchte aber auf die von REAUD-DEBYSER (1961) so schön analysierten gezeitenabhängigen und jahreszeitlichen Veränderungen in der Vertikalverteilung einiger litoraler Sandlückenbewohner hinweisen.

TROPHISCHE STRUKTUR

In den Abbildungen 4 und 5 wurde der Ernährungstyp der Sinkstofffresser als funktionelle Einheit aufgefaßt. Dies ist in gewisser Hinsicht berechtigt, denn das lockere Sediment mit seinen organischen Bestandteilen stellt in manchen Biotopen sicher ein umfassendes Nahrungsreservoir für einen Großteil der zugehörigen Fauna dar (DARNELL 1961, HARRINGTON & HARRINGTON 1961, SANDERS et al. 1962). Andererseits beweist die Tatsache, daß zahlreiche Arten von ein und derselben Nahrungsquelle zehren, noch nicht, daß der Ernährungstyp des Sinkstofffressers nicht weiter differenziert werden könne. So mögen verschiedene Arten an verschiedene Komponenten oder an verschiedene Partikelgrößen der Sinkstoffe angepaßt sein, sie mögen ihre Nahrung auf verschiedene Weise erwerben, oder sie mögen zu verschiedenen Zeiten fressen. Derartige Differenzierungen in der Ernährungsweise lassen sich durch Darminhaltsuntersuchungen, Fütterungs- und Haltungsexperimente, Stoffwechseluntersuchungen usw. belegen. Bei hinreichender Kenntnis müßten wir imstande sein, ein detailliertes Bild von der „trophischen Struktur“ (WIESER 1962) einer Lebensgemeinschaft zu entwerfen.

Besonders vielversprechend in dieser Hinsicht dürften Stoffwechseluntersuchungen

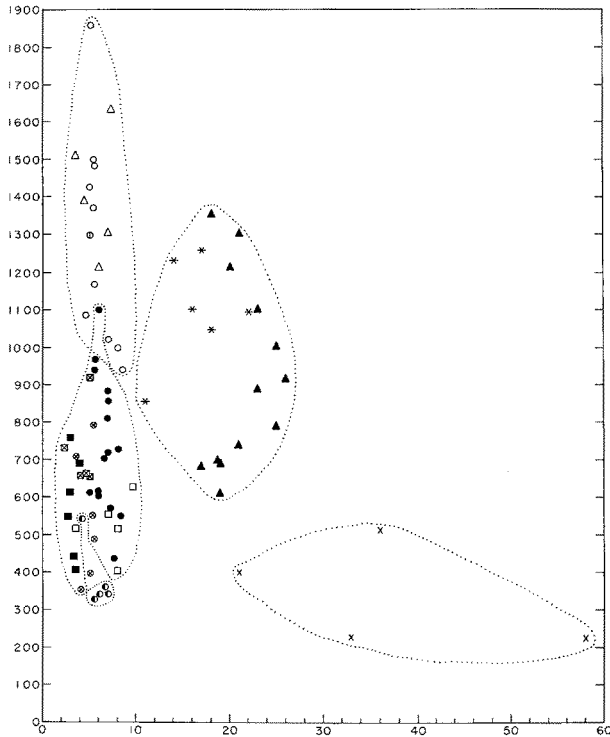


Abb. 8: Sauerstoffverbrauch und Körpergewicht der wichtigsten Nematodenarten von Penzanze Point, einer kleinen Salzmarsch bei Woods Hole, Massachusetts, USA. Die schwerste Art ist ein Räuber, alle anderen sind als Sinkstofffresser oder Epistratefresser aufzufassen. Jedes Symbol repräsentiert die Messung eines Einzeltieres mit dem Cartesianischen Taucher. (Nach WIESER & KANWISHER 1961)

an den dominierenden Formen einer Tiergemeinschaft sein. Schon die Messung des Q_{O_2} macht klar, daß sich unter den Sedimentfressern, etwa der Nematodenfauna, eines Biotops Arten mit sehr unterschiedlichem Energieverbrauch, dementsprechend wohl auch mit sehr unterschiedlichen Anforderungen an den Lebensraum, finden. In den Abbildungen 8 und 9 ist der Q_{O_2} der wichtigsten Nematodenarten in zwei Salzmarschgebieten der amerikanischen Ostküste dargestellt. In jedem Gebiet kommt eine räuberische Gattung vor (*Halichoanolaimus* in Woods Hole, *Sphaerolaimus* in Sapelo), repräsentiert durch relativ große Tiere mit niederem Q_{O_2} . Alle anderen in Abbildungen 8 und 9 vertretenen Arten wiegen zwischen 2 und 25 (Woods Hole) und 2 und 12 (Sapelo) μg und sind entweder Sinkstoff- oder Epistratefresser. Es lassen sich Arten mit hohem, mittlerem und niederem Sauerstoffverbrauch unterscheiden. Die Stoffwechselintensität ist weitgehend mit der Ausbildung der Mundhöhle korreliert, indem Arten mit großer Mundhöhle einen hohen, Arten mit kleiner Mundhöhle einen niederen Q_{O_2} aufweisen (WIESER & KANWISHER 1961). Dieses Prinzip gilt für beide untersuchte Lokalitäten, obwohl sich die Nematodenfauna aus jeweils verschiedenen Arten, teilweise auch aus verschiedenen Gattungen zusammensetzt.

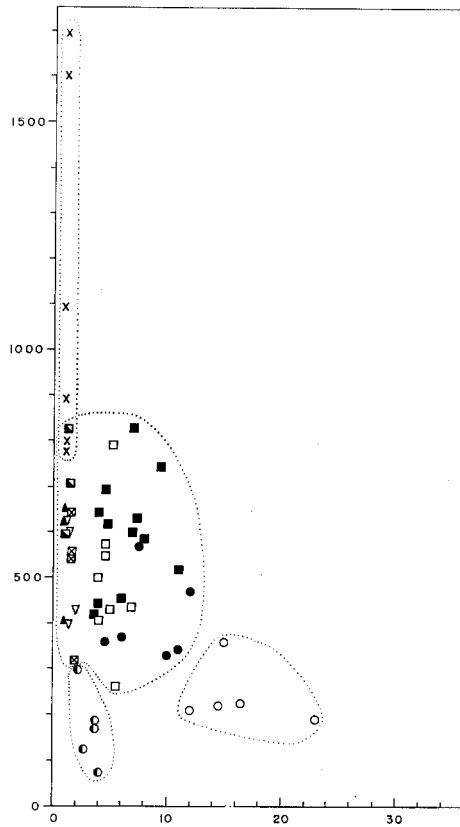


Abb. 9: Wie Abbildung 8, aber aus einer Salzmarsch auf Sapelo Island, Georgia. (Nach TEAL & WIESER, unpubliziert)

Eine derartige Aufteilung des Nahrungsraumes in „Nischen“, die durch physiologische Eigenschaften der Fauna definierbar sind, trägt zweifellos zur besseren Ausnützung der Nahrung sowie zur größeren Stabilität der gesamten Biozönose bei. Ähnliches gilt natürlich auch für die Makrofauna, nur daß bei dieser das Prinzip der Nahrungsspezialisierung viel leichter als bei Nematoden durch direkte Beobachtung und Untersuchung des Darminhaltes bewiesen werden kann (SANDERS et al. 1962). Aber es dürfte sicher sein, daß auch in diesem Fall detaillierte Stoffwechseluntersuchungen weitere Einsichten in die Anpassungen der Fauna an die Nahrungssituation ihres Lebensraumes vermitteln würden.

SCHLUSSBETRACHTUNG UND ZUSAMMENFASSUNG

Damit habe ich einige Möglichkeiten aufgezeigt, wie wir uns zusätzliche Kenntnisse über die Einfügung der Tiere in den Lebensraum des marinen Substrates verschaffen können. Eine Verfeinerung der Aufsammlungstechnik, die Anwendung stati-

stischer Methoden sowie eine Ausdehnung unserer Untersuchungen auf eine möglichst große Zahl morphologischer und physiologischer Eigenheiten der Tiere muß zu einer parallelen Verfeinerung unserer Vorstellungen von den Strukturen mariner Lebensgemeinschaften führen.

Wir müssen uns nun allerdings die Frage stellen, ob dieser erhöhten Einsicht in die Besiedlungsstruktur auch eine erhöhte Einsicht in die Biotopstruktur entspricht. Oder anders ausgedrückt: Lassen sich die ökologisch wichtigen Faktoren mariner Substrate soweit differenzieren, daß die Biotopstruktur mit der nachweisbaren Besiedlungsstruktur zur Deckung gebracht werden kann?

Die Antwort hierauf ist, daß ein derartiges Aufeinanderbeziehen von Biotop- und Besiedlungsmustern bis jetzt nur auf höchst unvollkommene Weise möglich ist. Unsere Einsichten in die Eigenheiten der marinen Fauna dürften trotz aller Mängel den Einsichten in die Lebensbedingungen mariner Biotope noch immer überlegen sein. Wohl ist es richtig, daß die Verteilung der Fauna ganz allgemein mit der Natur des Substrates, dem Sauerstoffgehalt des Mediums, der Salinität, Temperatur, Tiefe oder Lichtintensität verknüpft werden kann, aber durch welche Faktorenkombinationen das genaue Verteilungsmuster einer Lebensgemeinschaft von Fall zu Fall bedingt wird, ist nur höchst beiläufig darstellbar. Am größten ist unsere Unwissenheit wohl in bezug auf die genaue Verteilung und Zusammensetzung der Nahrungsquellen der verschiedenen Tiere. Hinzu kommt, daß die Besiedlungsstruktur eines Biotops natürlich nicht bloß von physiographischen, sondern auch von biologischen Faktoren abhängt, und um diese abschätzen zu können, müßten wir in das Dickicht der Funktionsanalyse interorganismischer Beziehungen treten.

Es ist also der Schluß zu ziehen, daß die Erforschung mariner Lebensgemeinschaften noch mitten in ihrer deskriptiven Phase steckt. Wir können nur hoffen, daß sich die Zahl der durchschaubaren ökologischen Korrelationen mit der Zeit so vermehren wird, daß schließlich doch einmal detaillierte, umweltgerechte Bilder von den Strukturen mariner Lebensgemeinschaften entworfen werden können.

ZITIERTE LITERATUR

- DARNELL, R. M., 1961. Trophic spectrum of an estuarine community, based on studies of Lake Pontchartrain, Louisiana. *Ecology* **42**, 553–568.
- GABOR, D., 1963. *Inventing the future*. Secker & Warburg, London, 231 pp.
- GAUSE, G. F., 1934. *The struggle for existence*. Williams & Wilkins Co. Baltimore, 163 pp.
- GERLACH, S., 1953. Die biozönotische Gliederung der Nematodenfauna an den deutschen Küsten. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **41**, 411–512.
- GORDON, M. S., 1960. Anaerobiosis in marine sandy beaches. *Science* **132**, 616–617.
- HAIRSTON, N. G., 1959. Species abundance and community organization. *Ecology* **40**, 404–416.
- HARRINGTON, R. W. & HARRINGTON, E. S., 1961. Food selection among fishes invading a high subtropical salt marsh. *Ecology* **42**, 646–665.
- HOLME, N. A., 1953. The biomass of the bottom fauna in the English Channel off Plymouth. *J. Mar. biol. Ass. U. K.* **32**, 1–49.
- JONES, M. L., 1961. A quantitative evaluation of the benthic fauna off Point Richmond, California. *Univ. Calif. Publ. Zool.* **67**, 219–320.
- MARE, M., 1942. A study of a marine benthic community with special reference to the microorganisms. *J. Mar. biol. Ass. U. K.* **25**, 517–554.

- McNULTY, J. K., WORK, R. C. & MOORE, H. B., 1962. Level sea bottom communities in Biscayne Bay and neighboring areas. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* **12**, 204–233.
- MOORE, H. B., 1931. The muds of the Clyde Sea area. *J. Mar. biol. Ass. U. K.* **17**, 325–358.
- REMANE, A., 1940. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. *In: Tierwelt der Nord- u. Ostsee*. Grimpe & Wagner, Leipzig Ia, 1–238.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1959. Sur quelques Tardigrades du Bassin d'Arcachon. *Vie et Milieu* **10**, 135–146.
- 1961. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon, ile de Bimini, Bahamas). Thèse, Sér A no. 3800, Fac. Sci. Univ. Paris, 175 pp.
- SANDERS, H. L., 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. III. The structure of the soft bottom community. *Limnol. Oceanogr.* **5**, 138–153.
- GOUDSMIT, E. M., MILLS, E. L. & HAMPSON, G. E., 1962. A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts. *Limnol. Oceanogr.* **7**, 63–79.
- TEAL, J. M. & J. KANWISHER, 1961. Gas exchange in a Georgia salt marsh. *Limnol. Oceanogr.* **6**, 388–399.
- THORSON, G., 1957. Bottom communities. *In: Treatise on marine ecology and paleoecology*. Ed. by J. W. Hedgpeth. Mem. geol. Soc. Am. **67**, Vol. 1, 461–534.
- WIESER, W., 1953. Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Ark. Zool. Ser. 2*, **4**, 439–484.
- 1960a. Benthic studies in Buzzards Bay. II. The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.* **5**, 121–137.
- 1960b. Populationsdichte und Vertikalverteilung der Meiofauna mariner Böden. *Int. Rev. Hydrobiol.* **45**, 487–492.
- 1962. Die trophische Struktur mariner Kleintiergemeinschaften. *Naturw. Rdsch.* **15**, 99–105.
- & KANWISHER, J., 1961. Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachusetts. *Limnol. Oceanogr.* **6**, 262–270.
- ZEUTHEN, E., 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Quart. Rev. Biol.* **28**, 1–12.

Diskussion im Anschluß an den Vortrag WIESER

KRÜGER: Der Gedanke einer doppellogarithmischen Darstellung von Besiedlungsdichten erscheint mir sehr gut. Die allometrische Funktion läßt sich, wie ich gezeigt habe, aus der von mir vorgeschlagenen Wachstumsfunktion ableiten. Auch die Besiedlung eines Biotops ist in gewissem Sinne ein Wachstumsprozeß, so daß es wahrscheinlich ist, daß sie den gleichen mathematischen Funktionen folgt wie das organische Wachstum. Ich möchte vermuten, daß es sich bei meiner Wachstumsformel um einen mathematischen Ausdruck des Fließgewichts handelt, das auch bei der Besiedlung eines Biotops vorliegt.

REMANE: Unsere beiden Vorträge über ein zum Teil ähnliches Thema waren total verschieden im Aufbau. Das beruht, glaube ich, auf einem Generationsunterschied. Ich begrüße es, daß eine neue Generation auf neuen Wegen den ganz gleichen Problemen zu Leibe geht. Ich bekenne allerdings, daß ich vielleicht etwas in meiner Forschung gehemmt war durch einen Ausspruch meines Mathematik-Lehrers. Er sagte: „Die Mathematisierung wissenschaftlicher Ergebnisse ist das Endziel der Forschung, aber wehe, wenn sie mathematisiert, bevor die Komponenten genau erforscht sind.“ Das hat auf mich etwas hemmend gewirkt, so daß Sie mir vielleicht gestatten, wenn ich in einiger Beziehung wieder als Skeptiker auftrete. Wenn Sie die Tiefenverteilung gegeben haben und die Proben mit der Stoßröhre genommen sind, dann bekommen Sie natürlich die Tiefe des Fluchtraums, aber wohl nicht unbedingt auch die Tiefe des Lebensraumes.

WIESER: Die Untersuchungen mit Stoßröhren sind der momentan beste Weg, über die Vertikalverteilung der Tiere im Meeresboden Aufschluß zu erhalten. Sie führen zu eindeutigen Verteilungsmustern; ob diese Muster nun Unterschiede in der „Fluchtdistanz“ der Tiere oder irgendwelche andere Variable wiedergeben, ist erst sekundär von Bedeutung und muß ermittelt werden. Diese Form der Quantifizierung ist ja nichts anderes als ein etwas genaueres statisti-

sches Instrument als das von Ihnen selbst zur Feststellung von Korrelationen verwendete. Erst auf Grund der Einsicht in derartige Korrelationen können wir zu ökologischen Schlüssen kommen. Hier kann von einer unzulässigen „Mathematisierung“ der Biologie noch nicht die Rede sein.

REMANE: Noch etwas anderes: Es tauchten in Ihrem Vortrag bestimmte Ausdrücke auf, die einen als „Allgemein-Ökologe“ etwas stören. In der Pflanzensoziologie existiert ja schon eine ganze Reihe Ausdrücke, die wir vielleicht übernehmen könnten. Gerade was die Verteilung von Organismen anbetrifft, hat die Pflanzensoziologie eine ganze Reihe brauchbarer Begriffe eingeführt.

WIESER: Der Ausdruck Dispersionskoeffizient stammt ja aus der Pflanzensoziologie.

REMANE: Ja, aber es kommen dann solche Ausdrücke, die gleich sind und doch verschieden, wie Aktivität. Bakteriologen haben die Aktivität im Sinne von Sauerstoffzehrung verwandt, Landökologen – das kann Herr HEYDEMANN bestätigen – haben wieder andere Definitionen. Sie erwähnten das Exklusionsprinzip. Nach welchem Autor?

WIESER: Nach GAUSE. Das ist wirklich nur ein Schlagwort. Es wird in der Literatur manchmal so geführt.

REMANE: Viele Dinge werden hundertmal und mehr unabhängig entdeckt und oftmals mit verschiedenen Namen belegt. In der Limnologie arbeitet man schon seit langem mit dem Monarschen Prinzip, das von der Tatsache ausgeht, daß nächstverwandte Arten verschiedene Nischen oder Lebensräume besiedeln. Das entspräche ungefähr dem Exklusionsprinzip.

WIESER: Genau.

REMANE: Das Prinzip der Nische und der Exklusion hat LINNEUS vor nunmehr über 200 Jahren schon genau ausgearbeitet. Es gilt aber, wie wir heute wissen, nicht für alle Fälle. Denn Konkurrenz zwischen benachbarten Arten tritt nur in voll besiedelten Gebieten ein. Wenn zwei nächstverwandte Arten ihren Lebensraum nicht voll ausfüllen, können sie durchaus in demselben Lebensraum ohne Nischenbildung koexistieren.

WIESER: Der wichtigste Einwand gegen das „Exklusionsprinzip“ ist wohl der, daß es so leicht in Form eines Zirkelschlusses verwendet werden kann – und auch verwendet wird. Findet man nahe verwandte Arten im selben Biotop, dann wird gesagt, diese Koexistenz sei nur eine scheinbare, in Wirklichkeit lebten die verschiedenen Arten in verschiedenen „Nischen“ des Biotops, da ihnen ja die Koexistenz auf Grund des Exklusionsprinzips verwehrt sei. Hier wird also als Prämisse eingeführt, was erst in der Konklusion herauskommen soll.

REMANE: Aber meine Kritik begann mit der Korrelation und den Schlüssen aus der Korrelation. Nicht bei Zahlen an und für sich beginnt es, sondern da beginnt es. Wenn man Korrelationen aufstellt, so sind sie eine angegebene Tatsache. Aber wenn man Schlüsse aus diesen Korrelationen zieht, da beginnt es gefährlich zu werden.

WIESER: Ich habe ja selbst ein Beispiel gegeben, wie die *Interpretation* von festgestellten Korrelationen zu Irrtümern führen kann, indem ich das „Aktivitätsareal“ menschlicher Ernährungstypen errechnete und andeutete, daß aus einer kritiklosen Verwertung dieser Zahlenangaben sicherlich völlig falsche Schlüsse gezogen werden könnten.

KRÜGER (zu REMANE): Die mathematische Darstellung irgendwelcher biologischer Gegebenheiten setzt gar keine Deutung voraus. Wenn Sie gesagt haben, daß man richtige Ansätze machen muß, dann ist das ohne Zweifel korrekt. Aber die Mathematik, wie sie Herr WIESER hier auf seine Probleme anwendet und wie ich sie anzuwenden versuche, beschränkt sich zunächst einmal darauf, das Zahlenmaterial, das uns vorliegt, in mathematisch einwandfreier Weise darzustellen. Es zeigt sich dabei immer wieder, daß wir bei biologischen Vorgängen nicht mehr mit dem Einmaleins auskommen, sondern daß wir es mit Exponential-Funktionen zu tun haben und daher mit Logarithmen arbeiten müssen. In vielen Fällen erreicht man ein wesentlich klareres Bild, wenn man an die Stelle der linearen Werte Logarithmen einsetzt. Ich höre das Scharren Herrn CASPERS; ich persönlich gehöre ja auch zur alten Generation, aber die Zukunft gehört Herrn WIESER und den anderen jüngeren Kollegen.

REMANE: Wir sehen hier, wie die Sprache zu Mißverständnissen führt. Die mathematische Formulierung verführt viele Leute, hierin das Endresultat des wissenschaftlichen Ergebnisses zu sehen, zumal wenn die Korrelationen, die ja ohne weiteres Tatsachen, also nicht bestreitbar sind, eben nun biologisch interpretiert werden. Ich erinnere an die v. BERTALANFFYSchen Wachstumskurven, die ein Idealfall sind, wo man sofort so und so viele Fälle konstatieren kann, in denen sie nicht passen.

KRÜGER: Haben Sie schon mal mit den v. BERTALANFFYSchen Formeln gearbeitet?

REMANE: Ich habe v. BERTALANFFY gehört.

KRÜGER: Ich persönlich habe nun verschiedene Beispiele durchgerechnet und kann nur sagen, daß die v. BERTALANFFY-Formel ganz hervorragend geeignet ist, die Zahlenreihen, wie wir sie in der Beobachtung des Wachstums bekommen, wiederzugeben. Ich habe eine Konkurrenzformel aufgestellt, aber die v. BERTALANFFYSche Formel ist ebenso gut geeignet.