

Halacaridae (Acari) von der Atlantikküste des borealen Nordamerikas

Ökologische und tiergeographische Faunenanalyse

I. Bartsch

Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale);
Notkestraße 31, D-2000 Hamburg 52, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: Halacaridae (Acari) from the Atlantic coast of boreal North America. Ecological and zoogeographical analysis. 38 halacarid species from the coasts of the boreal West Atlantic Ocean have been recorded. In a wide-spread net of stations, samples were taken from different substrata in marine and brackish waters in order to obtain information on the biology and ecology of halacarid species. Several habitats with their flora, fauna and halacarid species are described. In intertidal areas on the coasts of boreal North America fewer species were found than known from European coasts. Similar habitats on the west and east coasts of the North Atlantic Ocean are compared with respect to their halacarid population. In the rhombognathine and the genus *Halacarellus*, most species found in the West Atlantic Ocean are known in the East Atlantic too, living in similar habitats. The genera *Anomalohalacarus* and *Copidognathus* are common both in North American and European waters, but comparable biotopes are inhabited by different species, though often related or very similar in their appearance. 45 % of the halacarid species found in the boreal West Atlantic Ocean are also known in the East Atlantic. Hypotheses as to the dispersal and geographical distribution of halacarid genera and species are discussed. It is supposed, that many of the amphiatlantic species invaded biotopes on the American and European coasts, shortly after these continental plates drifted apart.

EINLEITUNG

Die ersten umfassenden Kenntnisse der Halacariden-Fauna Nordamerikas brachte die Arbeit von Newell (1947). In dieser Arbeit werden für die Ostküste Nordamerikas 39 Arten genannt; davon treten 18 im borealen Gebiet zwischen Kap Hatteras und Neufundland auf. Erst drei Jahrzehnte später wurde erneut die Halacariden-Fauna an der Ostküste der USA untersucht (Bartsch, 1979b). Inzwischen sind aus dem Eulitoral und flachen Sublitoral der borealen Zone 38 Arten bekannt (Newell, 1947; Bartsch, 1976a, 1979b, 1980, 1981a) (vgl. Tab. 1).

Newell (1947) geht nur wenig auf Biologie und Ökologie der Halacariden-Arten ein. Bei eigenen Untersuchungen während eines sechswöchigen Aufenthalts in Rhode Island (vom 24. 4.–31. 5. 1978) wurde durch Probenentnahme aus verschiedenen Lebensräumen, Gezeitenbereichen, Salinitätszonen und Substrattypen versucht, einen Einblick in die ökologischen Ansprüche der einzelnen Arten zu erhalten.

Tab. 1. Boreal-atlantische Halacariden und ihre Verbreitung an der Küste Nordamerikas

| Species | New Brunswick | Maine | Massachusetts | Rhode Island | Connecticut | New York | Delaware | Maryland | North Carolina | South Carolina | Georgia | Florida | Autoren |
|-------------------------------------|---------------|-------|---------------|--------------|-------------|----------|----------|----------|----------------|----------------|---------|---------|--|
| <i>Rhombognathus notopsooides</i> | | | | + | | | | + | | | | + | Bartsch (1979) Newell (1947) |
| <i>Rhombognathus</i> sp. | | | | | | | | | | | | | Bartsch (1979) |
| <i>Isobactrus hartmanni</i> | | | | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979) |
| <i>Isobactrus hutchinsoni</i> | | | | + | + | | | | | + | | | Newell (1947), Bartsch (1979) |
| <i>Isobactrus levis</i> | | | | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Haq (1965), Bartsch (1979, 1980) |
| <i>Isobactrus setosus</i> | | | + | + | + | + | | | | | | | Newell (1947) |
| <i>Rhombognathides merrimani</i> | + | | | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979) |
| <i>Rhombognathides mucronatus</i> | + | | | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979, 1980) |
| <i>Rhombognathides pascens</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979, 1980) |
| <i>Rhombognathides seahami</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979) |
| <i>Metarhombognathus armatus</i> | + | | | + | + | | | | + | | | | Newell (1947), Bartsch (1979) |
| <i>Metarhombognathus nudus</i> | | | | + | + | | | | | | | | Bartsch (1979) |
| <i>Halacarus frontiporus</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979, 1980) |
| <i>Halacarellus arenarius</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Bartsch (1979) |
| <i>Halacarellus balticus</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979, 1980) |
| <i>Halacarellus basleri</i> | + | | + | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979, 1980) |
| <i>Halacarellus capuzinus</i> | + | + | + | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979, 1980) |
| <i>Halacarellus dissimilis</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Bartsch (1979) |
| <i>Halacarellus longipes</i> | | | | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979) |
| <i>Halacarellus procerus</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Bartsch (1976) |
| <i>Halacarellus subterraneus</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979) |
| <i>Agauopsis borealis</i> | | | | + | + | | | + | + | | | | Newell (1947), Bartsch (1979) |
| <i>Arhodooporus arenarius</i> | | | | + | + | | | + | + | | | | Newell (1947), Bartsch (1979) |
| <i>Arhodooporus submarginus</i> | | | | + | + | | | + | + | | | | Newell (1947), Bartsch (1979) |
| <i>Anomalohalacarus** litoralis</i> | | | + | + | + | | | + | + | | | | Newell (1947), Bartsch (1979, 1980) |
| <i>Anomalohalacarus tenellus</i> | | | + | + | + | | | + | + | | | | Bartsch (1979, 1980) |
| <i>Anomalohalacarus tenuis</i> | | | + | + | + | | | | | + | | | Bartsch (1979) |
| <i>Copidognathus americanus</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Bartsch (1979) |
| <i>Copidognathus celatus</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Bartsch (1979) |
| <i>Copidognathus hylandi</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Bartsch (1979) |
| <i>Copidognathus maculatus</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Bartsch (1979) |
| <i>Copidognathus novus</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979, 1980) |
| <i>Copidognathus poriferus</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Bartsch (1979) |
| <i>Copidognathus punctatissimus</i> | | | + | + | + | | | | + | + | | | Gimbel (1919), Newell (1947) Bartsch (1979, 1980) |
| <i>Copidognathus pygmaeus</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Bartsch (1980) |
| <i>Lohmannella faicata</i> | + | | | + | + | | | | | | | | Newell (1947), Bartsch (1979) |
| <i>Simognathus minor</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Bartsch (1979) |
| <i>Acaromantis arenarius</i> | | | + | + | + | | | | | | | | Bartsch (1980) |

* Bisher unveröffentlichte Fundorte.

** Newell (1947, 1949) fand Vertreter der Gattung *Anomalohalacarus* in North Carolina, Maryland, Connecticut und New Brunswick, Haq (1965) eine *Anomalohalacarus*-Art in Massachusetts.

PROBENENTNAHME UND -BEARBEITUNG

Die Probenentnahme erfolgte stets zur Niedrigwasserzeit. Auf Harts substrat wurde der tierische und pflanzliche Bewuchs abgekratzt, bei Weichsubstrat wurden die oberen Schichten von 1 bis 5 cm abgetragen. Bei quantitativ auszuwertenden Proben wurde je nach Substrat eine abgesteckte Fläche oder ein bestimmtes Volumen eingesammelt. Parallel hierzu wurden Proben zur Bestimmung abiotischer Umweltfaktoren genommen.

Zur Anreicherung der Meiofauna wurden große Algenhalli unter kräftigem Wasserstrahl gespült und das Spülwasser durch ein Sieb (60 μm Maschenweite) gegossen. Sedimentproben wurden mehrmals – bis 20mal – mit reichlich Wasser aufgeschlemmt, anschließend dekantiert. Aufwuchsproben und Salzwiesenböden wurden in einen Siebsatz gebracht und mit kräftigem Wasserstrahl umspült. Das obere Sieb des Siebsatzes hatte eine Maschenweite von 1000 μm , das untere eine von 60 μm . Halacariden und andere Hartfauna-Gruppen überstehen den Spülvorgang ohne Schäden; bei der Weichtierfauna dagegen muß mit Verlusten gerechnet werden.

Ein Teil der Proben wurde sofort, unfixiert, durchgemustert, die Abundanz der einzelnen Tiergruppen und Halacariden-Arten geschätzt. Die Mehrzahl der Proben wurde in 70 % Alkohol fixiert und je nach Fragestellung qualitativ oder quantitativ ausgewertet.

Der Inhalt im oberen Siebsatz wurde ebenfalls durchgemustert und Repräsentanten der Makrofauna zur Bestimmung dieser herausgesammelt. Da in der Fauna der Ostküste der USA viele Tiergruppen nur unzulänglich bearbeitet sind, wurde bei der Charakterisierung der Biotope oft auf die Art-Nennung verzichtet.

Der Salzgehalt wurde mittels Leitfähigkeitsmessung bestimmt, Temperatur mit einem Quecksilberthermometer ($\pm 0,5^\circ\text{C}$). Der Gehalt organischer Substanz in den Sedimentproben wurde durch Glühen, 5 h bei 560°C , erhalten. Das Bestimmen der Korngrößenfraktionen erfolgte mit einem Siebsatz mit den Maschenweiten 0, 63, 90, 125, 180, 250, 355, 500, 700, 1000 und 2000 μm .

DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

Das Untersuchungsgebiet liegt im Bereich von 41°N und 71°W . Es erstreckt sich entlang der Küste Rhode Islands von Wickford am Narragansett Bay über Point Judith zu Stränden am Block Island Sound und schließt die dem Festland vorgelagerte Insel Block Island ein (Abb. 1). In diesem Gebiet finden sich exponierte Felsküsten, Strände bedeckt mit Kies, Geröll und Felsbrocken, Buchten mit sortierten, mittelfeinen Sanden, Brackwassertümpel mit nur schmalen Verbindungsgräben zum Meer, Aestuarie und Salzwiesen. Der mittlere Gezeitenhub im Narragansett Bay beträgt je nach Lage 1,1 bis 1,4 m (Kremer & Nixon, 1978). Die Wassertemperaturen im Narragansett Bay steigen im allgemeinen von $-0,5^\circ\text{C}$ im Winter (Februar) bis 24°C in den Sommermonaten (Juli, August) (Kremer & Nixon, 1978); in flachen Küstenabschnitten aber treten erheblich höhere Temperaturen auf. Der Salzgehalt am Eingang des Narragansett Bay schwankt zwischen 29 und 33 ‰ (Hicks, 1963); in Höhe der Station A 6 wurden 1957/58 Werte von 27,5 bis 32,4 ‰ S erhalten (Hicks, 1963). In Buchten und Aestuaren, im Mündungsbebereich kleiner Bäche herrschten periodisch Süßwasserbedingungen. Einen Überblick über Geologie, Hydrographie, Meeresfauna und -flora der Küste des borealen Nordame-

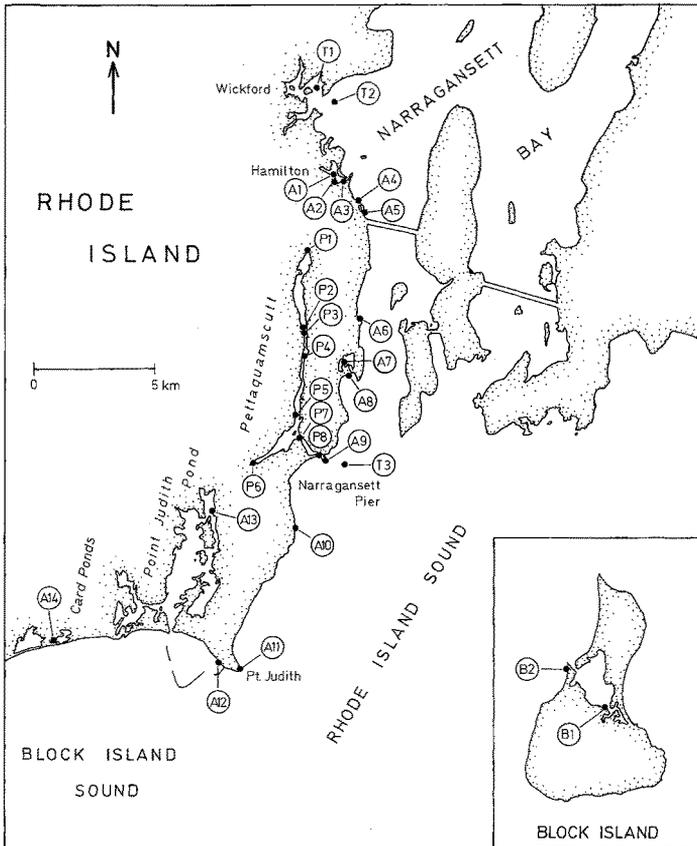


Abb. 1. Lage des Untersuchungsgebietes und der Stationen

rikas geben Milliman (1973), Pratt (1973) und Halvorson & Dawson (1973). Über Strömungsverhältnisse, Bodenbeschaffenheit und Bodenfauna im Bereich des Narragansett Bay informieren Stickney & Stringer (1957), Collins (1976) und McCaffrey et al. (1980) Einer der Zuflüsse des Narragansett Bay, nämlich der Pettaquamscutt, und seine Meiofauna wurde von Kraus (1980) untersucht.

Hydrographie und Substrate

Pettaquamscutt – Stationen P 1 bis P 8

Der Pettaquamscutt ist ein fördeähnlicher Fluß mit nur schmaler Mündung in der Narragansett Bay. Der tidebeeinflusste Bereich reicht fast 8 km landeinwärts. Zahlreiche Bäche und Rinnsale ergießen sich auf dieser Strecke in den Fluß.

Station P 1. Der schmale Fluß geht über in die tidebeeinflusste Förde. Zur Zeit der Probenentnahmen wurden Salzgehaltswerte von maximal 0,6 ‰ gemessen, doch deutlicher

Aufwuchs und Fauna darauf hin, daß auch höhere Werte auftreten. Das Sediment im Bereich der Wasserlinie war mit einer feinen Schicht flockigen Detritus bedeckt. Auf Steinen wuchsen in und unterhalb der Wasserlinie Balaniden (*Balanus improvisus*).

Station P 2. An der Mündung eines kleinen Rinnsales am Westufer des Pettaquamscutt. Das Ufer des Pettaquamscutt war sandig, im Hochwasserbereich von einzelnen Grasbüscheln durchwurzelt. Hier wurden Salzgehalte von 11,3–14,6 ‰ gemessen. Das Sediment am Ufer des kleinen Nebenflusses war wesentlich detritusreicher (19,4 % organische Substanz), im Bereich der Wasserlinie dicht mit Grassoden bewachsen. Der Salzgehalt in den stets wassergesättigten Grasbüscheln lag unter 0,5 ‰.

Station P 3. Ufer des Pettaquamscutt bei Bridgetown. Im Bereich und unterhalb der Niedrigwasserlinie siedelten auf Steinen und Felsbrocken der Uferbefestigung Balaniden (*Balanus eburneus*), Bryozoen (*Membranipora*) und Grünalgen (*Enteromorpha*, *Monostroma*). Im mittleren und oberen Gezeitenbereich fehlte ein Aufwuchs fast völlig. In einer Bucht südlich der Brücke liegt ein Salzwiesengebiet. Das Sediment des Puccinellietums bestand bis zu 60 % aus organischer Substanz. An den Salzwiesenkanten wuchs *Enteromorpha*. Im Bereich der Brücke betrug der Salzgehalt, je nach Wasserführung, 6,6–17,2 ‰. Am Ufer des Salzwiesenareals herrschten Salinitätsbedingungen von 11,1–16,3 ‰.

Station P 4. Kleiner Sandstrand an der Ostseite des Pettaquamscutt. Im mittleren und oberen Hang war der Strand mit grobem bis mittelfeinem, detritusarmen (0,6 % organische Substanz) Sand bedeckt; im unteren Hang hatte sich feines, detritusreiches Sediment abgelagert. Im mittleren Hang trat Grundwasser aus. Im Bereich der grundwasserführenden Schicht betrug der Salzgehalt 1,9 ‰; im Pettaquamscutt dagegen wurden 12,7–14,6 ‰ gemessen.

Station P 5. Pettaquamscutt bei Middle Bridge. An Steinen der Uferbefestigung und des Brückendamms wuchsen Balaniden, *Enteromorpha*, *Monostroma* und *Fucus vesiculosus*. In Stromnähe lag am Fuße des Brückendamms unsortiertes, recht grobes Sediment. Nördlich und südlich der Brücke bildeten schmale Salzwiesenstreifen das Ufer des Pettaquamscutt. Im Bereich der Brücke wurden Salzgehalte von 16,0–26,3 ‰ gemessen.

Station P 6. Salzwiesengebiet (Puccinellietum) durchflossen von einem kleinen Bach. Im Bach nimmt der Salzgehalt von der Mündung in den Pettaquamscutt zum Land hin rasch ab; im Laufe von wenigen Metern sank er von 22,6 auf 0,6 ‰. Auch innerhalb einer Tide sind die Salzgehaltsänderungen erheblich; an der Mündung herrschten je nach Tide Salzgehalte von 2,8–22,6 ‰.

Station P 7. Brücke über den Pettaquamscutt. An den Brückenwänden fand sich kurz unterhalb der Niedrigwasserlinie ein schmaler Aufwuchsstreifen, bestehend aus kleinen, büscheligen Algen, Hydrozoen-Stöcken, Polychaeten- (*Fabricia*-) und Amphipoden- (*Corophium*-)Röhren und kleinen Muscheln (*Mytilus*). Auf Steinen der Uferbefestigung wuchsen Grünalgen (*Enteromorpha*), Braunalgen (*Fucus vesiculosus*) und Balaniden (*Semibalanus balanoides*). Zwischen den Steinpackungen war das Ufer mit detritusreichen, groben, unsortierten Sedimenten bedeckt. In einer Bucht südlich der Brücke erstreckt sich ein Salzwiesengebiet (Puccinellietum), durchzogen von kleinen, vom Land her mit Süßwasser gespeisten Prielen. Im Brückenbereich wurden Salzgehaltswerte von 23,0–28,7 ‰ gemessen. In den Prielen der Salzwiesen herrschten je nach Tide und Wasserführung Süß- oder Brackwasserbedingungen (< 0,5–18,7 ‰).

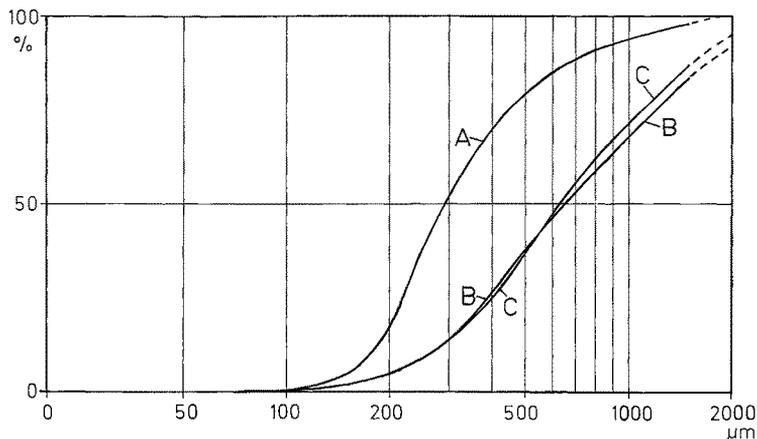


Abb. 2. Korngrößenverteilung, Station P 8. (A) Sediment unterhalb des Spülsaumes; (B) Sediment aus dem mittleren Hang; (C) Sediment aus dem unteren Hang

Station P 8. Sandstrand am nördlichen Ufer des Pettaquamscutt, daneben eine Steinpackung. Im Pettaquamscutt wurden Salzgehalte von 23,0–30,4 ‰ gemessen; im Sediment herrschten oft niedrigere Werte. Der Gehalt an organischer Substanz im Sediment war mit 0,57–0,66 ‰ niedrig. Das Sediment am Hang war schwach sortiert (Abb. 2). Die Steinpackung war mit Balaniden überkrustet.

Bucht bei Hamilton – Stationen A 1 bis A 3

In der Bucht dehnt sich ein flacher Brackwassersee aus, mit nur schmaler Verbindung zum Narragansett Bay. In der Bucht herrscht, bedingt durch Süßwasserzuflüsse, ein wesentlich niedrigerer Salzgehalt als im Narragansett Bay.

Station A 1. Flacher Sandstrand und Salzwiesengebiet. Das Sediment am Strand enthielt in und unterhalb der Niedrigwasserlinie 1,2 ‰ organische Substanz. Die oberste Sedimentschicht war oxidiert, erst in zwei bis drei Zentimeter Tiefe begann eine schwarze H_2S -haltige Schicht. Im mittleren und oberen Strandbereich war das Sediment gröber, unsortiert (Abb. 3), es enthielt 0,9–1,1 ‰ organische Substanz. Kiesel und Steine waren von *Enteromorpha* überwuchert. Im Salzwiesengebiet wuchs *Spartina*, dazwischen saßen *Modiolus demissus*, *Enteromorpha*- und *Fucus vesiculosus*-Büschel. Im oberen, sandigen Gezeitenbereich stand Queller (*Salicornia*) und *Spergularia*. An Station A 1 wurde zur Hochwasserzeit 18,9 ‰ S gemessen, zur Niedrigwasserzeit 5,5–14,0 ‰ S.

Station A 2. In der Ecke der Bucht mündet ein zur Niedrigwasserzeit zwei bis drei Meter breiter, schnellfließender Bach in den Brackwassersee. Im Bachbett liegen Steine und Felsbrocken. Im Mündungsbereich des Baches waren Steine in und oberhalb der Niedrigwasserlinie mit Balaniden (*Semibalanus balanoides*, *Balanus eburneus*) und Grünalgen bewachsen. In einem Übergangsbereich von nur wenigen Dezimetern verschwanden Brackwasseralgen und wurden durch eine Süßwasserflora ersetzt. Zur Hochwasserzeit wurden in Höhe der Brackwasserflora und -fauna Salzgehaltswerte von 15,5 ‰ gemessen; zur Niedrigwasserzeit waren Balaniden und Grünalgenpolster von Süßwasser (< 0,5 ‰) umspült; in den Algenpolstern aber herrschten noch oligohaline

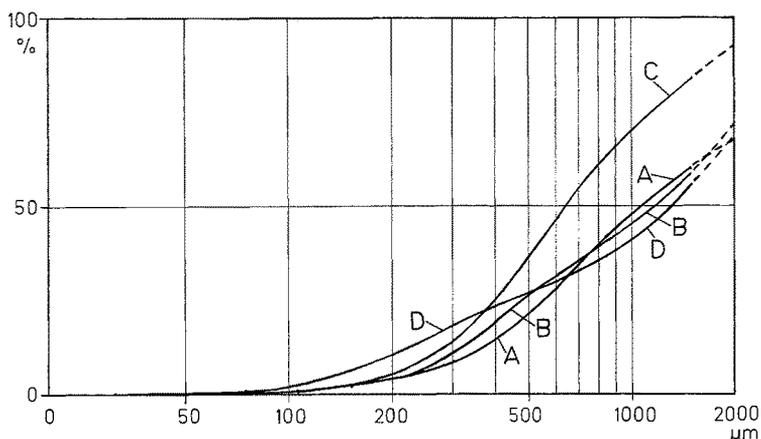


Abb. 3. Korngrößenverteilung, Stationen A 1 und A 2. (A) Station A 1, Sediment aus dem oberen Hang; (B) Station A 1, Sediment aus dem mittleren Hang; (C) Station A 1, Sediment aus dem Sandwatt; (D) Station A 2, Sediment aus dem oberen Hang

Bedingungen (0,5–0,6 ‰ S). Am nördlichen Ufer grenzte ein geschlossenes Salzwiesengebiet (*Puccinellietum*) an, am Südufer ein mit einzelnen *Spartina*-Pflanzen bewachsener und mit grobem (Abb. 3 D), detritusreichem (2,1 % organische Bestandteile) Sediment bedeckter Sandhang. Zur Hochwasserzeit stand mesohalines Brackwasser (bis 22,8 ‰ S) über dem Hang, zur Niedrigwasserzeit sickerte oligohalines Brackwasser (0,9 ‰ S) aus dem mittleren Hang aus.

Station A 3. Langgestreckter, flacher Strand. Im unteren Tidenbereich war der Strand mit feinem, sehr detritusreichem Sediment bedeckt; im mittleren und oberen Hang wuchsen *Spartina* und *Salicornia* im detritusreichen, aber groben Sediment. Einzelne am Strand und im flachen Wasser liegende Felsbrocken waren mit Balaniden (*Semibalanus balanoides*) überzogen. Zur Niedrigwasserzeit herrschte ein Salzgehalt von 21,0 ‰. Im Sediment aber wurden 12,6 ‰ S gemessen.

Ostküste Rhode Islands – Stationen A 4 bis A 11

Station A 4. Sandstrand nördlich der Brücke nach Jamestown. Den mittleren Hang bedeckt sortiertes, mittelfeines Sediment mit 0,7 % organischen Bestandteilen. Im Bereich der Niedrigwasserlinie war das Sediment etwas feiner. Das Wasser im Narragansett Bay hatte zur Zeit der Probenentnahmen 25,6–27,9 ‰ S.

Station A 5. Strand nördlich der Brücke nach Jamestown. Der Strand war mit unsortierten Sedimenten bedeckt. Im unteren und mittleren Gezeitenbereich hatte sich, in Flecken, *Spartina* ausgebreitet. Zwischen den *Spartina*-Wurzeln saßen Muscheln (*Modiolus demissus*); auf dem durchwurzelten Sediment wuchsen Balaniden, Grünalgen und *Fucus vesiculosus*. Auf größeren Felsbrocken bildeten Balaniden (*Semibalanus balanoides*) dichte Kolonien. Im Küstenwasser wurden Salzgehaltswerte von 25–28 ‰ gemessen. Das Porenwasser im Sediment stand unter Süßwassereinfluß; hier herrschten Werte von 14–15 ‰.

Station A 6. Strand unterhalb des Marine Laboratory der Universität Rhode Islands. Zwischen Abschnitten mit Sandstrand bieten Steinpackungen Algen und Balaniden ein

Substrat zum Siedeln. Ablaufendes Wasser hatte einen Salzgehalt von 25,6–26,3 ‰; auflaufendes einen von 30,9 ‰.

Station A 7. Wesquage Pond, ein Brackwassersee der nur über einen schmalen Graben mit dem Narragansett Bay in Verbindung steht. Zur Zeit der Probenentnahmen betrug der Salzgehalt 4–5 ‰.

Station A 8. Bucht mit Sandhang, mit mittleren, sortierten Sedimenten. Im Wasser der Bucht wurden 28,6 ‰ S gemessen.

Station A 9. Felsecke bei der Mündung des Pettaquamscutt. Zwischen Felsen liegen Strandabschnitte mit Felsbrocken, Geröll, Kies und Sand; daneben finden sich Fels- und Strandbecken, in denen während der Niedrigwasserphase Wasser stehen bleibt. Auf Felsen und in Felstümpeln standen Balaniden (*Semibalanus balanoides*), Grün-, Braun- und Rotalgen (*Enteromorpha*, *Chaetomorpha*, *Fucus spiralis*, *F. vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Chondrus crispus*, *Gigartina*). Das Wasser im Narragansett Bay hatte 29,4 ‰ S. Im Sandhang war durch austretendes Brackwasser der Salzgehalt in den oberflächlichen Sedimentschichten etwas geringer; 24 ‰ S wurden gemessen.

Station A 10. Wellenexponierter Felsen südlich von Narragansett Pier. Die Felsen waren im unteren und mittleren Eulitoral mit Balaniden-Krusten (*Semibalanus balanoides*) bedeckt. Im oberen Gezeitenbereich wuchsen kleine, wenig-zellige Grünalgen; zwischen schützenden Felsen auch *Enteromorpha*. In tiefen Rockpools standen *Cladophora*, *Codium*, *Chondrus*, *Corallina* und in dichten Klumpen *Mytilus*. Im Narragansett Bay und in den regelmäßig überspülten Felsbecken wurden 30,1 ‰ S gemessen, in den höher gelegenen Felsbecken 25,5 ‰ S.

Station A 11. Point Judith. Am Strand liegen Geröll und Felsbrocken mit einer reichen Aufwuchsflora und -fauna. Im oberen Litoral hatten sich kurze Grünalgen, darunter *Fucus spiralis* angesiedelt; im mittleren Gezeitenbereich wuchsen *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum* und Balaniden (*Semibalanus balanoides*), in der unteren Zone *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Porphyra* und *Semibalanus balanoides*; an der Niedrigwasserlinie standen *Laminaria*, *Chondrus*, *Gigartina*, *Corallina*, *Monostroma* und *Domantia*. Zwischen den Felsbrocken lag Kies und Sand. Es wurden Salzgehaltswerte von 29,4–30,9 ‰ erhalten.

Südküste Rhode Islands – Stationen A 12 bis A 14

Station A 12. Steiler Sandstrand mit detritus-armem Sediment, daneben eine Steinpackung mit einem dichten *Enteromorpha*-Streifen im oberen Gezeitenbereich. Der Salzgehalt im Sediment war mit 22,8 ‰ etwas geringer als im freien Wasser (30–31 ‰).

Station A 13. Salzwiesenstück im Nordteil des Point Judith Pond. Zur Zeit der Probenentnahme herrschte ein Salzgehalt von 16,7 ‰. Im mittleren Gezeitenbereich wuchs *Spartina*, dazwischen standen *Modiolus demissus* und *Enteromorpha*.

Station A 14. Ein durch einen breiten Strandwall vom Meer getrenntes Seensystem. Bei den an mehreren Stellen durchgeführten Salzgehaltsmessungen wurden Werte von 0,7–2,8 ‰ ermittelt.

Block Island – Stationen B 1 und B 2

Station B 1. Strand an der Westseite der Insel, bedeckt mit Sand, Kies und einzelnen Felsblöcken. Auf den Felsblöcken saßen Balaniden; an der Niedrigwasserlinie

standen Algenpolster (*Monostroma*, *Chondrus*, *Corallina*) und *Mytilus*. Im flachen Wasser wurden 29,4 ‰ S gemessen.

Station B 2. Hafenanlage im inneren Teil des Great Salt Pond. Ein mit Kies und Geröll bedecktes Wattgebiet, dessen Steine mit Balaniden (*Semibalanus balanoides*), *Mytilus*, *Fucus vesiculosus*, *F. distichus* und *Chondrus* überwuchert waren. Daneben liegt ein kurzer Sandhang mit sortiertem Sediment mittlerer Korngröße; zwischen den Sandpartikeln fand sich ein hoher Anteil zerriebener Holzteile. Im Inneren der Bucht grenzte ein kleines Salzwiesengebiet an. In der Bucht wurden 29,4 ‰ S gemessen, im Salzwiesengebiet 19,8 ‰ S; das Sediment am Sandhang stand unter Einfluß stark ausgesüßten Brackwassers.

Sublitoral – Stationen T 1 bis T 3

Station T 1. Bucht bei Wickford. In einer flachen, nur 3 m tiefen Bucht, fand sich mittelfeines, detritusreiches Sediment. Die Oberflächenschicht war oxidiert.

Station T 2. Narragansett Bay abseits Wickford. Im feinen Sediment in 6–7 m Tiefe war nur die Oberfläche oxidiert. Größere über das Sediment hinausragende Gegenstände waren bedeckt mit Hydrozoen-, Bryozoen- und Balaniden-Kolonien.

Station T 3. Narragansett Bay in Höhe der Mündung des Pettaquamscutt. Das Sediment in 20 m Tiefe war mittelfein, detritusreich, die Oberfläche war oxidiert. In Schleppnetzfangen trat unter anderem in großen Mengen der Dekapode *Libinia emarginata* auf.

Faunenübersicht

Zur Charakterisierung der untersuchten Lebensräume wird im folgenden die jeweils angetroffene Fauna kurz skizziert. Die erhaltenen prozentualen Anteile der einzelnen Tiergruppen an der Gesamtf fauna spiegeln dabei die Frühjahrssituation wider.

Salzwiesen

Im unbewachsenen Sediment der Salzwiesenpriele (Stationen P 3, P 7) änderte sich – je nach Salzgehalt – die Faunenzusammensetzung innerhalb weniger Meter. In einer quantitativ ausgewerteten Probe von Station P 3 wurden 1340 Individuen/100 cm³ gezählt. Die Nematoden stellten 83 % der Meiofauna; daneben wurden Turbellarien, Oligochaeten (Énchytraeiden), Copepoden, Ostracoden (*Cyprideis* u. a. Cytheraceen, Cypridaceen) und Milben der Gruppen Oribatei (*Ameronothrus*), Acaroiden, Mesostigmata und Halacariden gesehen. An Station P 7 traten zudem große Mengen an Foraminiferen auf.

Im stets feuchten Puccinellietum (Stationen P 3, P 6, P 7, A 1) erschien eine der der Salzwiesenpriele ähnliche Fauna, jedoch mit anderen Abundanzen. In einer Probe von Station P 7 nahmen die Nematoden nur 44 % der Fauna ein, die Foraminiferen 33 % und die Halacariden 11 %.

Die von Süßwasser umspülten Grassoden am Nebenfluß der Station P 2 beherbergten Nematoden, Copepoden, Oribatei (*Trimaloconothrus*) und Halacariden.

Im groben Sediment der *Spartina*-Salzwiesen (Stationen A 2, A 5, A 13) dominierten oft die Copepoden. In einer an Station A 5 gesammelten quantitativ ausgewerteten

Probe hatten sie einen Anteil von 49 % an der Gesamtfaua; Halacariden stellten 24 %, Nematoden 18 %, Oligochaeten (Enchytraeiden, Tubificiden) 7 %. In unbedeutender Anzahl wurden Turbellarien, Tardigraden, Insekten-Larven, Foraminiferen, Collembolen und Trombidiiden registriert.

Detritusreiche, wassergesättigte Sedimente

In oligohalinen Brackwasserregionen (Stationen P 1, P 6, A 7, A 14) enthielt das flockige stets wasserbedeckte Sediment sowohl Süß- als auch Brackwasserelemente. Turbellarien, Nematoden, Kinorhynchen, Oligochaeten (Naididen – *Nais*, *Amphichaeta* –, Tubificiden, Tardigraden (Macrobotiden), Copepoden, Ostracoden (Cytheraceen, Cypridaceen), Cumaceen (*Almyracumi proximoculi*), Oribatei (*Trimaloconothrus*), Hydrachnellen, Limnohalacariden und marine Halacariden traten auf.

An den nur bei extremem Niedrigwasser freiliegenden Wattgebieten der Stationen A 1 und A 3 herrschte eine hohe Siedlungsdichte. Eine ausgezählte Probe von der Station A 1 enthielt 44 556 Tiere/1000 cm³. Die zahlenmäßig wichtigste Gruppe, die Nematoden, nahmen 81 % der Meiofauna ein; in weit geringerer Abundanz erschienen Copepoden, Oligochaeten, Halacariden, Turbellarien, Ostracoden, Polychaeten, Archianneliden und Foraminiferen.

Im Sublitoral (Stationen T 1, T 3) lebte in oberflächlichen Detritusschichten und in dem Sediment, das sich im Körperfilz des Dekapoden *Libinia emarginata* verfangen hatte, eine artenreiche Meiofauna. Foraminiferen, Nematoden, Kinorhynchen, Polychaeten, Copepoden, Amphipoden (*Paraphoxus*) und Halacariden wurden registriert.

Sortierte Sedimente

Detritusarme Gezeitenstrände wurden an den Stationen P 4, P 8, A 4, A 5, A 6, A 8, A 12 und B 2 untersucht. An Station P 4 wurden Halacariden nur im mittleren Hang in der grundwasser-führenden Schicht angetroffen; sie waren begleitet von Nematoden und Copepoden.

In Proben aus dem oberen und mittleren Hang der Station P 8 wurden 3200–7200 Individuen/1000 cm³ gezählt. Foraminiferen, Turbellarien, Nematoden, Polychaeten (*Stygocapitella*), Oligochaeten (Enchytraeiden, Tubificiden), Copepoden, Ostracoden, Collembolen, Mesostigmata und Halacariden waren vertreten (Abb. 4 A, 4 B). Im unteren Hang fanden sich außer den oben genannten Tiergruppen viel Tardigraden (*Batillipes*) (Abb. 4 C).

In den Sedimenten der weiten Strände entlang des Narragansett Bay (Stationen A 4, A 5, A 6, A 8) war die Fauna meist artenreicher. Eine quantitativ ausgewertete Probe aus dem unteren Hang der Station A 4 enthielt 14 675 Individuen/1000 cm³. Die Nematoden stellten 58 % der Fauna; Oligochaeten (Enchytraeiden) und Copepoden traten ebenfalls in hoher Abundanz auf (20 bzw. 18 %). Daneben beherbergte das Sediment Foraminiferen, Turbellarien, Archianneliden, Polychaeten (*Scoloplos*), Tardigraden, Collembolen. Im Sediment der Station A 8 fiel der Dekapode *Emerita* auf. Im Sand aus dem oberen Hang der Station A 4 wurden 10 053 Tiere/1000 cm³ gezählt. Die wichtigsten Gruppen waren die Nematoden (34 %), Enchytraeiden (29 %) und Copepoden (19 %). Sehr hoch war auch der Anteil der Turbellarien und Archianneliden an der Gesamtfaua; daneben fanden sich Polychaeten (*Stygocapitella*), Collembolen und die Milbengruppen Mesostigmata, Trombidiiden, Halacariden. Die Fauna im mittleren Hang der Station B 2

unterschied sich von der eben genannten vor allem durch die in Abundanz auftretenden *Mystacocariden* (*Derocheilocaris*). Im unteren Hang fielen die Archianneliden (*Protodriloides*) besonders auf.

An dem wellenexponierten Strand der Station A 12 war die Mesopsammalfauna zahlenmäßig etwas ärmer. In einer dem oberen Hang entnommenen und quantitativ ausgewerteten Probe wurden 7990 Individuen/1000 cm³ gezählt. Nematoden stellten 47 % der Fauna. Auffällig war die große Menge an Oligochaeten (Enchytraeiden), die 33 % ausmachten. Copepoden hatten einen Anteil von 12 %, Turbellarien einen von

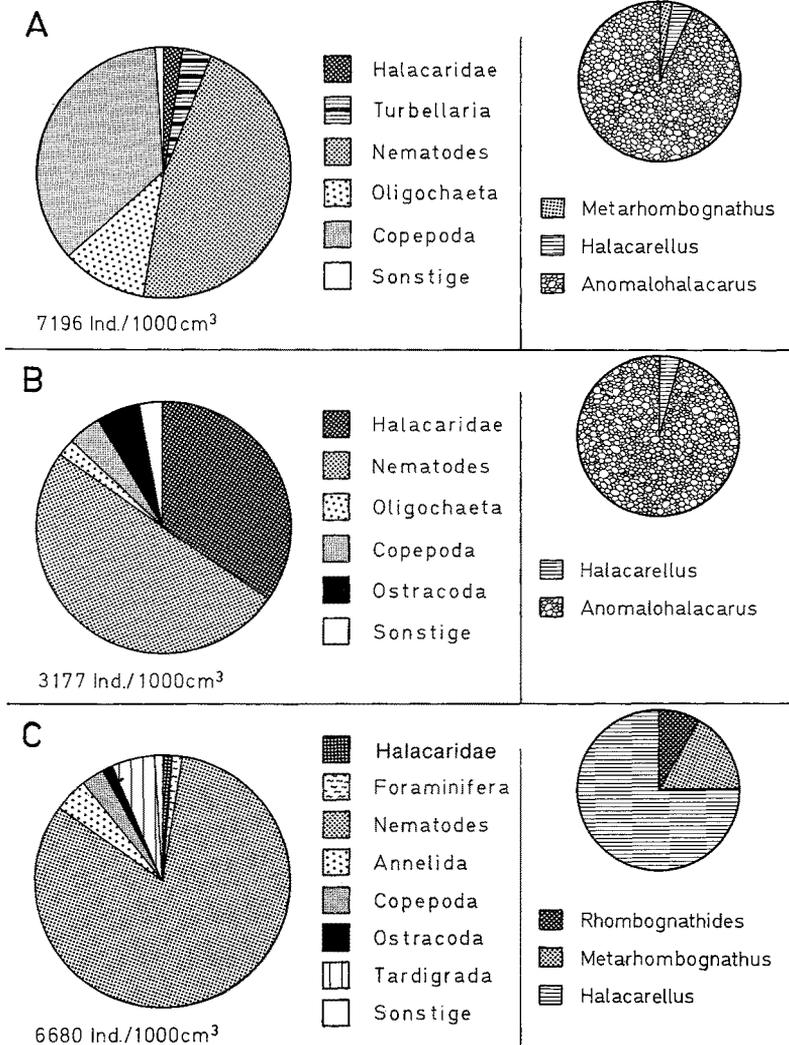


Abb. 4. Prozentualer Anteil der Tiergruppen an der Gesamt-Meiofauna und Prozentualer Anteil der Gattungen an der Halacariden-Fauna, Station P 8. (A) Sediment aus dem oberen Hang; (B) Sediment aus dem mittleren Hang; (C) Sediment aus dem unteren Hang

6 %; daneben wurden Collembolen und Halacariden angetroffen. Eine quantitativ ausgewertete Probe aus dem mittleren Hang enthielt 9988 Tiere/1000 cm³. Wiederum dominierten die Nematoden (40 %), gefolgt von Copepoden (33 %), Oligochaeten (Enchytraeiden), (22 %), einigen Turbellarien, Gastropoden, Ostracoden, Amphipoden (*Talorchestia*), Collembolen und Halacariden. Im Niedrigwasserbereich waren die zahlenmäßig wichtigsten Gruppen die Archianneliden und Turbellarien; daneben wurden Nematoden, Oligochaeten, Ostracoden, Amphipoden, Tardigraden, Collembolen und Halacariden erkannt.

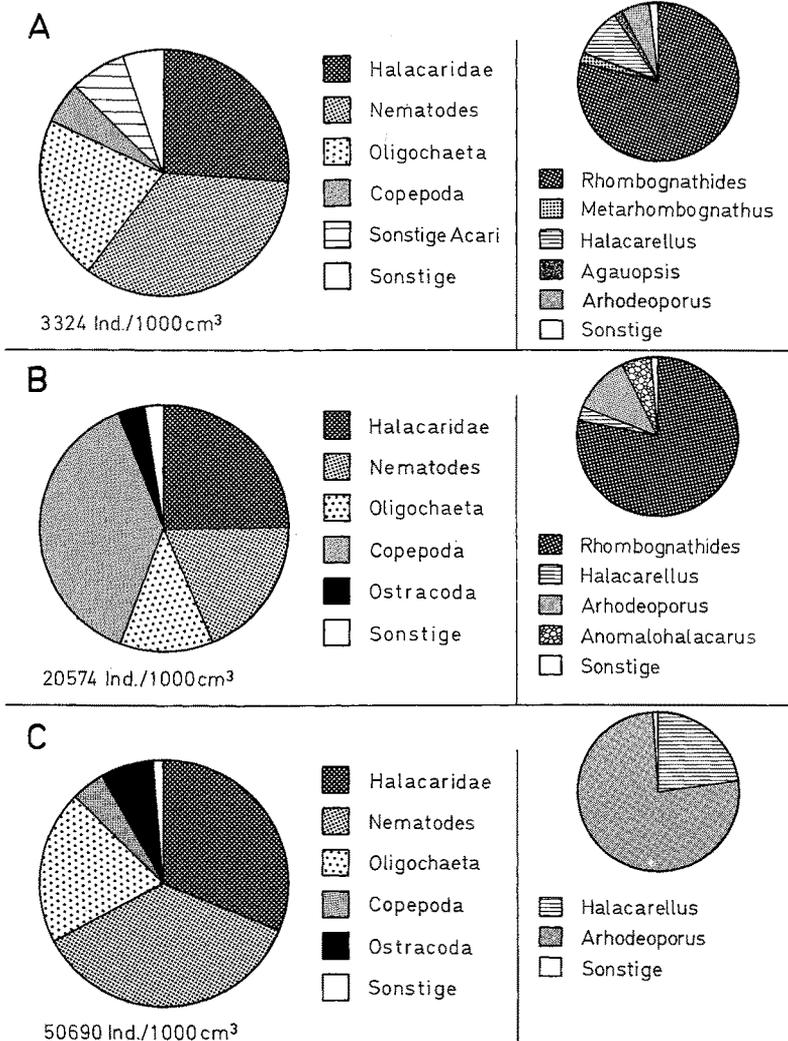


Abb. 5. Prozentualer Anteil der Tiergruppen an der Gesamt-Meiofauna und prozentualer Anteil der Gattungen an der Halacariden-Fauna, Station A 1. (A) Sediment aus dem oberen Hang; (B) Sediment aus dem mittleren Hang; (C) Sediment aus dem Sandwatt

Unsortierte Sedimente

An Station P 2 war die Fauna im durchwurzeltten Sediment, gesammelt im Bereich der Hochwasserlinie, äußerst arm; einzelne Nematoden, Copepoden, Ostracoden und Insekten-Larven traten auf, dazwischen lebten terrestrische Milben (Mesostigmata, Rhodacariiden, Trombidiiden) und Halacariden.

Einige der an den Sandstränden der Bucht bei Hamilton entnommenen Proben wurden quantitativ ausgewertet. Im Sandwatt der Station A 1 wurden 50 690 Individuen/1000 cm³ gezählt. Die individuenreichste Gruppe waren die Nematoden, die 36 % der Meiofauna stellten (Abb. 5 C), gefolgt von Halacariden (31 %) und Oligochaeten (Tubificiden) (20 %); in geringer Abundanz traten Foraminiferen, Turbellarien, Polychaeten, Copepoden, Ostracoden (Cytheraceen) und Cladoceren auf. Im mittleren Hang, bei einer Gesamtbesiedlung von 20 574 Tieren/1000 cm³, dominierten die Copepoden (39 %) (Abb. 5 B); es folgten mit 25 % die Halacariden, mit 19 % die Nematoden und mit 11 % die Oligochaeten (in erster Linie Enchytraeiden), zudem Ostracoden, Polychaeten (*Stygocapitella*), Insekten-Larven, Collembolen, Foraminiferen, Turbellarien und terrestrische Milben. In einer Probe aus dem oberen Hang wurden 3324 Individuen/1000 cm³ gezählt. Die drei wichtigsten Tiergruppen waren Nematoden (34 %), Halacariden (26 %) und Enchytraeiden (20 %) (Abb. 5 A). In geringerer Abundanz erschienen Copepoden, terrestrische Milben, Polychaeten (*Stygocapitella*), Collembolen, Pseudoscorpionen und Insekten-Larven. Auch kiesige, mit Queller bewachsene Strandabschnitte (Stationen A 1, A 3) beherbergten eine Fauna, wie in Abb. 5 A dargestellt.

Am Rhode Island und Block Island Sound (Stationen A 9, A 11, B 1) lebten in den groben Sedimenten im mittleren und unteren Gezeitenbereich Foraminiferen, Nematoden, Kinorhynchen, Nemertinen, kleine *Mytilus*, Polychaeten (Nereiden, Capitelliden), Oligochaeten (Tubificiden), Copepoden, Ostracoden, Isopoden (*Jaera*), Amphipoden (*Elasmopus*, *Corophium*, *Unciola*, *Jassa*), Ophiuroiden (*Amphipholis*) und Halacariden.

Grünalgen-Thalli

In den bei Ebbe von Süßwasser, bei Flut von Brackwasser umströmten *Enteromorpha*- und *Monostroma*-Polster an Station A 2 dominierten die Copepoden; sie hatten einen Anteil von 78–92 % an der Meiofauna. In den stark von Süßwasser beeinflussten

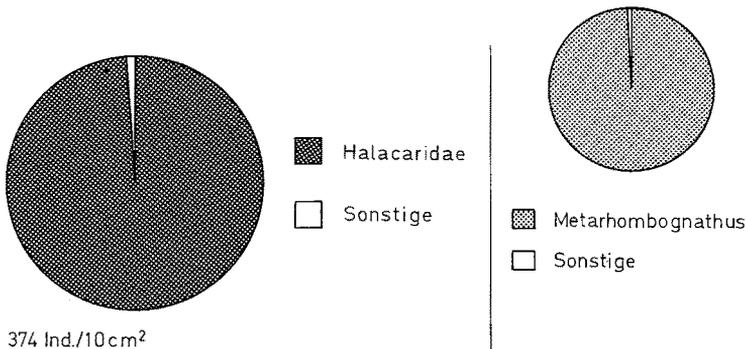


Abb. 6. Prozentualer Anteil der Halacariden an der Gesamtf fauna und prozentualer Anteil der Gattung *Metarhombognathus* an der Halacariden-Fauna, Station A 12. *Enteromorpha* aus dem oberen Gezeitenbereich

Algenpolstern (< 0,5 ‰ S) stellten die Halacariden nur 0,4 % der Fauna, in Proben mit höherer Salinität (0,5 ‰ S) dagegen 18 %. Neben Copepoden und Halacariden bewohnten Oligochaeten (*Nais*), Ostracoden (Cytheraceen, Cypridaceen), Amphipoden (*Gammarus*), Chironomiden-Larven, Hyadesiiden (*Hyadesia*) und Oribatei die Algenpolster. Zwischen den *Monostroma*-Thalli der Stationen P 1 und P 3 hatten die Copepoden keine solch große Bedeutung wie an Station A 2.

Im mesomixo-, polymixo- und euhalinen Bereich fand sich in der oberen und mittleren Gezeitenzone oft ein breites *Enteromorpha*-Band (Stationen P 5, P 7, A 6, A 9, A 10, A 12). In den Proben dominierten stets die Halacariden. In quantitativ ausgewerte-

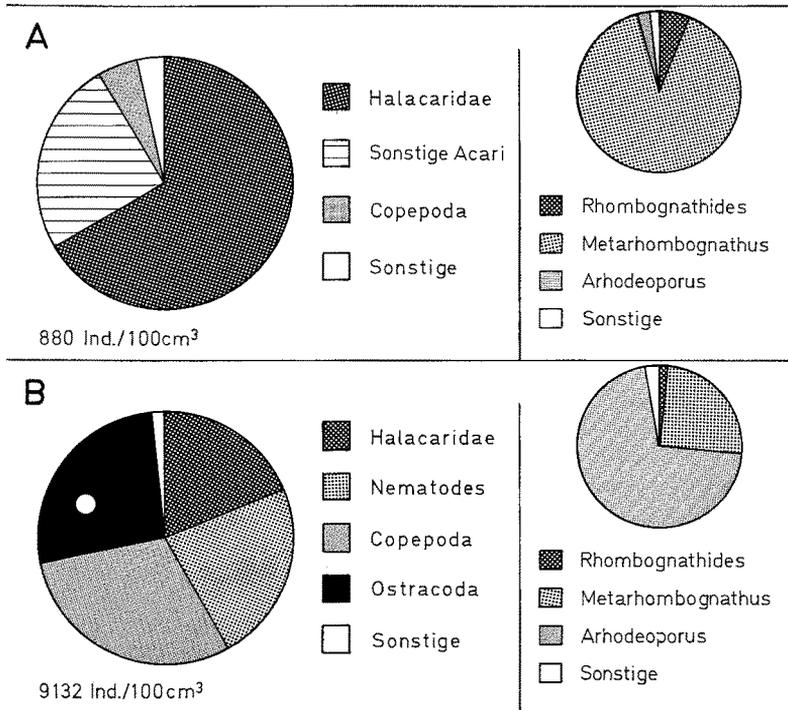


Abb. 7. Prozentualer Anteil der Tiergruppen an der Gesamt-Meiofauna und prozentualer Anteil der Gattungen an der Halacariden-Fauna, Station A 1. (A) *Enteromorpha* auf Sediment vom oberen Hang; (B) *Enteromorpha* auf Sediment vom unteren Hang

ten Proben von den Stationen A 6 und A 12 hatten sie einen Anteil von 73–99 % der Gesamtmeiofauna (vgl. Abb. 6). Die Begleitfauna setzte sich zusammen aus Foraminiferen, Nematoden, kleinen Muscheln (*Mytilus*), Gastropoden, juvenilen Balaniden, Copepoden, Ostracoden, Tardigraden (*Echiniscoides*), Insekten-Larven und Hyadesiiden (*Hyadesia*). Zwischen sehr groben *Enteromorpha*-Strängen, gesammelt im unteren Eulitoral, erschienen außer den bereits erwähnten Meiofaunagruppen auch Isopoden (*Jaera*) und Amphipoden (*Gammarus*). *Enteromorpha*-Proben aus flachen Felstümpeln enthielten in hoher Abundanz Hyadesiiden (*Hyadesia*) und in geringen Mengen Oribatei (*Hermannia*, *Ameronothrus*) und Halacariden.

Eine andere Fauna wurde zwischen *Enteromorpha*-Polster auf Salzwiesenböden angetroffen. An den Salzwiesenkanten der Stationen P 3 und P 6 lebten in dem Substrat aus *Enteromorpha* und Sediment Nematoden, Enchytraeiden, Copepoden, Ostracoden (Cytheraceen), Dipteren-Larven, Oribatei (*Ameronothrus*, *Trimalonothrus*) und Halacariden. In meso- und polyhalinen Gewässerabschnitten (Stationen P 5, P 7, A 1) standen an den Salzwiesenkanten außer *Enteromorpha* auch *Fucus vesiculosus*, Muscheln (*Modiolus demissus*) und Polychaeten (*Fabricia sabella*). In den oberflächlichen Salzwiesenschichten wurden außer den bereits genannten Gruppen auch Foraminiferen, Gastropoden, Tubificiden, Tanaidaceen (*Leptocheilia*), Isopoden (*Jaera*), Amphipoden (*Gammarus*), Trombidiiden und Mesostigmata angetroffen.

Der *Enteromorpha*-Bewuchs der Steine und Kiesel, gesammelt am Gezeitenstrand der Station A 1, enthielt viele Sedimentbewohner. In einer Probe aus dem oberen Hang wurden 8800 Tiere/1000 cm³ gezählt. Die Halacariden stellten 66 % der Gesamtfaua (Abb. 7 A). Semiterrestrisch lebende Milben der Gruppen Trombidiiden, Hyadesiiden (*Hyadesia*) und Oribatei (*Ameronothrus*) nahmen 25 % der Fauna ein. Daneben wurden einige Copepoden und Oligochaeten (Enchytraeiden) gefunden. Im unteren Hang war die Siedlungsdichte im *Enteromorpha*-Sediment wesentlich höher; 91 320 Individuen/1000 cm³ wurden festgestellt. Die Halacariden, mit 17 180 Tieren/1000 cm³, entsprechend 19 % der Meiofauna, standen an vierter Stelle nach Copepoden, Ostracoden und Nematoden (Abb. 7 B).

Auf treibenden *Ulva*-Thalli (Station P 5) wurden Copepoden, Ostracoden (Cytheraceen), Isopoden (*Idotea baltica*), große Mengen von Gastropoden (*Hydrobia*) und Halacariden angetroffen.

Braunalgentange

Die Besiedlung der *Fucus vesiculosus*-Thalli in Salzwiesengebieten (Stationen P 5, A 1) war spärlich. In den Proben dominierten die Halacariden (Abb. 8), gefolgt von Gastropoden, Isopoden (*Jaera*), Oribatei (*Ameronothrus*), Oligochaeten, Dipteren-Larven und Copepoden.

In lenitischen Brackwasserregionen (Stationen P 5, P 7) wurde auf den im mittleren und unteren Eulitoral gesammelten *Fucus vesiculosus*-Büschel vor allem kleine Nematoden gefunden. In einer quantitativ ausgewerteten Probe (Station P 5) stellten sie mit

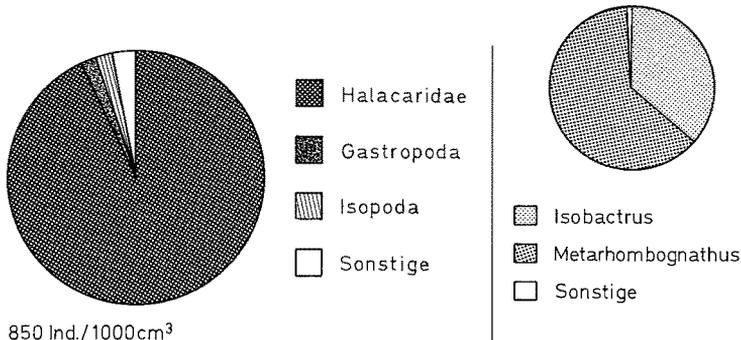


Abb. 8. Prozentualer Anteil der Tiergruppen an der Gesamt-Meiofauna und prozentualer Anteil der Gattungen an der Halacariden-Fauna, Station A 1. *Fucus vesiculosus* aus dem Salzwiesengebiet

3162 Individuen/1000 cm³ 50 % der Fauna; die Copepoden machten 34 % aus; daneben erschienen Foraminiferen, Ostracoden (Cytheraceen), Isopoden (*Jaera*), Amphipoden (*Gammarus*), Insekten-Larven und die Milben Mesostigmata, Hyadesiiden, Halacariden. An Station P 7 waren zudem die Foraminiferen in hoher Abundanz vertreten.

Auf den im oberen Litoral (Station A 11) gesammelten *Fucus spiralis* dominierten die Halacariden. In einer Probe wurden 1413 Halacariden/1000 cm³ gezählt (Abb. 9 A). Unter den Büscheln hielten sich große Mengen Amphipoden (*Hyale*) auf. Außerdem

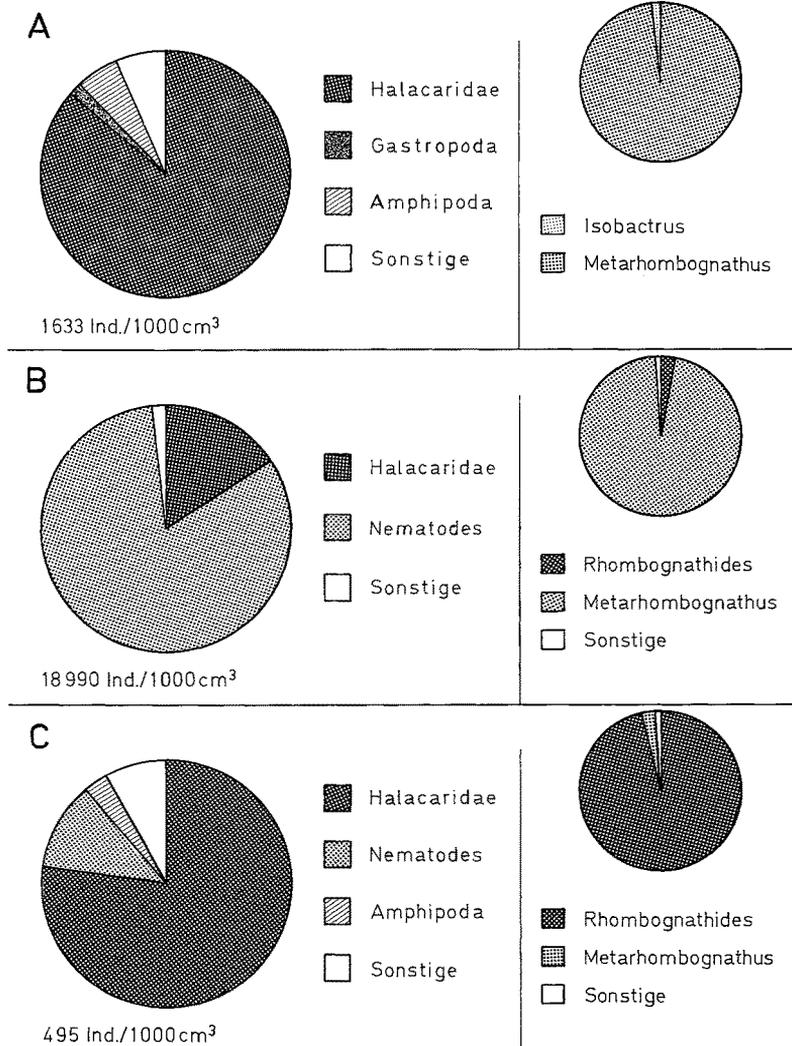


Abb. 9. Prozentualer Anteil der Tiergruppen an der Gesamtfaua und Prozentualer Anteil der Gattungen an der Halacariden-Fauna, Station A 11. (A) *Fucus serratus* aus dem Hochwasserbereich; (B) *Fucus vesiculosus* aus dem mittleren Gezeitenbereich; (C) *Ascophyllum nodosum* aus dem unteren Gezeitenbereich

wurden Foraminiferen, Nematoden, Polychaeten, Oligochaeten (Enchytraeiden), Copepoden, Tardigraden und Hyadesiiden in den Proben gefunden.

Die im mittleren und unteren Eulitoral (Stationen A 6, A 9, A 11, B 2) gesammelten, mit Epiphyten bewachsenen *Fucus vesiculosus*-Thalli enthielten eine wesentlich reichere Fauna. Die dominierende Tiergruppe waren stets die Nematoden. In den Proben von Station A 6 nahmen sie 81 %, von Station A 11 83 % der Fauna ein (Abb. 9 B). Die Halacariden stellten nur 16 % der Fauna. Auf *Fucus vesiculosus*-Büschel mit geringem Epiphyten-Besatz wurden nur wenige Tiere gesehen; der Anteil der Nematoden war auf 50 % und weniger gesunken.

Auf *Ascophyllum*-Thalli (Stationen A 9, A 11) war die Fauna spärlich. An Station A 11 dominierten die Halacariden; auf Thalli mit geringem Bewuchs stellten sie 77 % der Fauna (Abb. 9 C), auf Thalli mit dichtem Bewuchs 70 %. Es folgten Nematoden, Amphipoden (*Hyale*, *Gammarellus*, *Luconacia*, *Jassa*), Bivalvier (*Mytilus*), Copepoden, Oligochaeten, Ostracoden, Isopoden (*Idotea baltica*), Foraminiferen, Chironomiden-Larven, Hyadesiiden und Oribatei.

Laminaria-Thalli waren kaum besiedelt; nur einzelne Copepoden, Gastropoden, Amphipoden und Halacariden wurden gesehen.

Kleine, verzweigte Algen und Tierkolonien

An den Stationen A 6, A 9, A 11, B 1, B 2 fand sich in und unterhalb der Niedrigwasserzone, in Felstümpeln im Bereich der Wasserlinie, zwischen dichten Algenpolster (*Monostroma*, *Enteromorpha*, *Chaetomorpha*, *Ulva*, *Chondrus*, *Gigartina*, *Ceramium*, *Corallina*) und *Laminaria*-Rhizoiden stets ein dichter Bewuchs von Polychaeten (*Fabricia*-) und Amphipoden (*Corophium*-)Wohnröhren, Hydrozoen- und Bryozoen-Kolonien und *Mytilus*. Die Fauna in diesem Spaltensystem war stets arten- und individuenreich, so wurden an Station A 11 bis zu 114 080 Tiere/1000 cm³ gezählt. In den im Niedrigwasserbereich gesammelten Proben stellten Halacariden 16–32 % der Fauna, im Sublitoral dagegen war ihr Anteil unbedeutend. Neben Halacariden fanden sich Foraminiferen, Turbellarien, Nemertinen (*Lineus*), Nematoden, Polychaeten (Phyllodociden, Sylliden, Nereiden, Fabriciinen), Oligochaeten (Tubificiden), Gastropoden (*Littorina*), Bivalvier, Copepoden, Ostracoden, Tanaidaceen (*Tanais*), Isopoden (*Idotea*, *Erichsonella*, *Jaera*), Amphipoden (*Gammarus*, *Gammarellus*, *Calliopius*, *Amphithoe*, *Corophium*, *Jassa*, *Luconacia*), Insekten-Larven (Chironomiden, Clunioniden), Trombidiiden und Mesostigmata. In Brackwasser-beeinflußten Regionen (Station P 7) waren Flora und Fauna bedeutend artenärmer.

Balaniden- und Muschel-Kolonien

Die Fauna zwischen *Balanus improvisus* (Station P 1) war stark geprägt durch Süßwasserformen. Es traten die Tiergruppen Turbellarien, Nematoden, Copepoden, Ostracoden (Cypridaceen), Amphipoden (*Gammarus*), Chironomiden und Halacariden auf. An den erheblichen Salinitätsschwankungen ausgesetzten Krusten an Station A 2 lebten vor allem Halacariden, Hyadesiiden (*Hyadesia*), Oribatei (*Ameronothrus*), Chironomiden-Larven und Amphipoden (*Gammarus*).

Zwischen den Kolonien von *Balanus eburneus* und Bryozoen an Station P 3 war die Fauna artenreicher; angetroffen wurden viele Nematoden, einzelne Polychaeten (*Nereis succinea*), Oligochaeten (Naididen, Enchytraeiden, Tubificiden), Copepoden, wenig Ostracoden (Cytheraceen), Tanaidaceen (*Leptochelia*) und Halacariden.

Semibalanus balanoides-Krusten (Stationen P 7, P 8, A 5) waren in erster Linie von Hyadesiiden (*Hyadesia*) bewohnt; daneben wurden einige Tardigraden (*Echiniscoides*) und Halacariden angetroffen. An den Stationen A 6, A 9, A 10, A 11 und B 2 fielen in den Balaniden-Proben (*Semibalanus balanoides*, *Chthamalus fragilis*), gesammelt im oberen und mittleren Gezeitenbereich, die großen Mengen an Turbellarien auf. In quantitativ ausgewerteten Proben stellten sie bis zu 44 % der Fauna; die Halacariden dagegen nahmen nur 19 % und die Nematoden 15 % ein. Außerdem erschienen Gastropoden (*Littorina*), Oligochaeten (Enchytraeiden), Tardigraden und Hyadesiiden. Im unteren Eulitoral traten zudem Polychaeten (*Fabricia*), kleine *Mytilus*, Copepoden und Amphipoden (*Corophium*, *Jassa*) auf.

Zwischen *Modiolus*-Klumpen in Salzwiesen (Stationen A 1, A 5, A 13) siedelten Foraminiferen, Nematoden, Polychaeten (*Fabricia sabella*), Copepoden, Isopoden (*Jaera*), Amphipoden (*Allorchestes*) und Halacariden.

Dichte *Mytilus*-Bestände fanden sich in Felstümpeln der Station A 10. In diesem Habitat lebten außer den oben genannten Gruppen auch Nemertinen (*Lineus*), Ostracoden, Amphipoden (*Gammarus*, *Hyale*, *Corophium*), Ophiuroiden und ebenfalls Halacariden.

DIE HALACARIDEN DER UNTERSUCHTEN LEBENSÄRÄUME

Zur Beschreibung der Halacariden-Fauna wird die in Bartsch (1978) verwendete Unterteilung der Biotope übernommen. Untersuchungen an den Küsten Europas (Bartsch, 1972, 1974a) haben gezeigt, daß juvenile und adulte Halacariden denselben Lebensraum besiedeln; ein auf 6 Wochen begrenzter Untersuchungs-Zeitraum ist somit ausreichend, um einen repräsentativen Überblick über die Halacariden-Fauna zu erhalten.

Weichböden

Salzwiesen

In Grassoden, umspült von oligohalinem Brackwasser und Süßwasser war *Copidognathus poriferus* zu finden.

Im höhergelegenen, lange Zeiten trockenliegenden Puccinellietum wurden nur selten Halacariden angetroffen; eine an diesen Lebensraum angepaßte Fauna fehlte.

Tab. 2. Halacariden-Arten im Sediment von *Puccinellium*- bzw. *Spartina*- und *Salicornia*-Salzwiesen

| <i>Puccinellium</i> -Salzwiesen | <i>Spartina</i> - und <i>Salicornia</i> -Salzwiesen |
|---------------------------------|---|
| <i>Halacarellus balticus</i> | <i>Isobactrus setosus</i> |
| <i>Copidognathus hylandi</i> | <i>Rhombognathides mucronatus</i> |
| | <i>Metarhombognathus armatus</i> |
| | <i>Halacarellus balticus</i> |
| | <i>Halacarellus basteri</i> |
| | <i>Halacarellus subterraneus</i> |
| | <i>Agauopsis borealis</i> |
| | <i>Copidognathus americanus</i> |
| | <i>Copidognathus hylandi</i> |

Im unteren, stets feuchten Puccinellietum und in detritusreichen Sedimenten kleiner Salzwiesenpriele trat in großen Mengen *Copidognathus hylandi* auf, daneben erschienen einige *Halacarellus balticus*. *Copidognathus hylandi* stellte 97 % und mehr der Halacariden-Fauna.

Spartina-Salzwiesen, mit teils groben, kiesigen, teils feinen Sedimenten beherbergten in den obersten Sedimentschichten (0–2 mm Tiefe) eine artenreiche Fauna (Tab. 2). In der Mehrzahl der untersuchten Biotope war die Sedimentoberfläche von feinen Algen überwuchert; entsprechend dominierten dann die Rhombognathinen. Die wichtigste Art in diesen Sedimenten war meist *Rhombognathides mucronatus*, der einen Anteil von 18–64 % der Halacariden-Fauna einnahm; *Metarhombognathus armatus* und *Isobactrus setosus*, ebenfalls häufig angetroffen, stellten 8–45 bzw. 0,2–62 % der Fauna.

Wassergesättigte, detritusreiche Sedimente

In Zonen mit oligomixohalinen Bedingungen lebten *Copidognathus hylandi* und *C. poriferus*. *C. poriferus* war selbst in schwach salzigem Süßwasser noch anzutreffen.

Im mesomixohalinen Bereich war die Halacariden-Fauna meist artenreicher. In hohen Abundanzen erschienen *Arhodeoporus arenarius* und *Halacarellus capuzinus*; zusammen stellten sie 83–100 % der Halacariden-Fauna, dabei entfielen auf *A. arenarius* 58–79 % und auf *H. capuzinus* 21–27 %. In einer quantitativ ausgewerteten Probe wurde von diesen zwei Arten 1581 Individuen/100 cm³ gezählt. In geringen Zahlen erschienen zudem *Rhombognathus notopsoides*, *Isobactrus setosus*, *Rhombognathides mucronatus*, *Metarhombognathus armatus*, *Halacarellus subterraneus*, *Anomalohalacarus tenellus* und *Acaromantis arenarius*.

In den sublitoralen Sedimenten dominierte *Arhodeoporus submarinus*. Daneben traten *Copidognathus punctatissimus*, *C. novus*, *C. maculatus*, *C. celatus*, *Halacarellus dissimilis*, *H. basteri*, *H. longipes* und *Lohmannella falcata* auf.

Sandlückensystem

In mittelfeinen, detritusarmen Sedimenten trat im oberen und mittleren Hang vor allem *Anomalohalacarus tenellus* auf, in geringen Mengen auch *A. tenuis*. Die *Anomalohalacarus*-Arten stellten oft 77–96 % der Halacariden-Fauna (vgl. Abb. 4); bis zu 106

Tab. 3. Halacariden-Arten des Sandlückensystems im Gezeitenstrand

| Euzöne und tychozöne Arten | Azöne und xenozöne Arten |
|----------------------------------|-------------------------------------|
| <i>Halacarellus capuzinus</i> | <i>Isobactrus setosus</i> |
| <i>Halacarellus subterraneus</i> | <i>Rhombognathides mucronatus</i> |
| <i>Anomalohalacarus tenellus</i> | <i>Rhombognathides pascens</i> |
| <i>Anomalohalacarus tenuis</i> | <i>Rhombognathus seahami</i> |
| <i>Simognathus minor</i> | <i>Halacarellus basteri</i> |
| | <i>Halacarellus longipes</i> |
| | <i>Agauopsis borealis</i> |
| | <i>Arhodeoporus submarinus</i> |
| | <i>Copidognathus hylandi</i> |
| | <i>Copidognathus novus</i> |
| | <i>Copidognathus punctatissimus</i> |

Anomalohalacarus/100 cm³ wurden gezählt. Weitere Charakter-Arten des oberen und mittleren Gezeitenhanges waren *Halacarellus capuzinus*, *H. subterraneus* und *Simo-gnathus minor*. Vereinzelt wurden auch Rhombognathinen gesehen.

Im unteren Hang war der Anteil der *Anomalohalacarus*-Arten unbedeutend, statt dessen dominierte *Halacarellus capuzinus*, der oft 20–75 % der Halacariden-Fauna einnahm (vgl. Abb. 4 C). Von den übrigen, im unteren Hang angetroffenen Arten – *Halacarellus subterraneus*, *H. basteri*, *H. longipes*, *Arhodeoporus submarinus*, *Agauopsis borealis*, *Copidognathus novus*, *C. punctatissimus*, *Isobactrus setosus*, *Rhombognathides mucronatus*, *Rh. seahami*, *Metarhombognathus armatus* – sind viele als Gäste in diesem Biotop zu bewerten.

Unsortierte, grobe Sedimente

In unsortierten, groben Sedimenten war die Halacariden-Fauna meist heterogen. Proben mit durchwurzeltem Sediment, entnommen im Hochwasserbereich eines oligo-bis mesomixohalinen Gewässers (Station P 2), enthielten, in jeweils geringen Zahlen, *Isobactrus levis*, *I. setosus*, *Rhombognathides mucronatus*, *Metarhombognathus armatus*, *Halacarellus arenarius*, *H. balticus*, *H. capuzinus*, *Agauopsis borealis* und *Copidognathus hylandi*. *Halacarellus arenarius* war meist die dominierende Art.

In Stränden, umspült von mesomixo- und polymixohalinem Wasser, stellte im oberen Hang *Halacarellus subterraneus* oft 50–90 % der Halacariden-Fauna. Starker Algen(*Enteromorpha*)-Bewuchs der Sedimentoberfläche jedoch führte zu einem hohen Anteil an Rhombognathinen, bedingt durch das Massenaufreten von *Rhombognathides mucronatus*. Auch im mittleren und unteren Hang, in dem Kiesel und Sandkörner einen reichen Algenbewuchs aufwiesen, herrschten die Rhombognathinen vor. In meso- und polyhalinen, erheblichen Salinitätsschwankungen ausgesetzten Strandabschnitten stellte *Rhombognathides mucronatus* oft 70–80 % der Halacariden-Fauna. In geringen Mengen erschienen *Halacarellus balticus*, *H. basteri*, *H. capuzinus*, *Agauopsis borealis*, *Anomalohalacarus tenellus*, *Copidognathus americanus* und *C. hylandi*.

In polymixohalinen und euhalinen Gewässerabschnitten wurden im groben, unsortierten Sediment ebenfalls viele Rhombognathinen gefunden, hier jedoch in erster Linie vertreten durch *Rhombognathides pascens*. An Stränden mit reichem Algenbewuchs stellte *Rh. pascens* fast 83 % der Halacariden-Fauna. Bei geringem Algenbewuchs betrug der Anteil der Rhombognathinen nur 20–30 %; *Copidognathus*-Arten, in erster Linie *C. novus*, und *Arhodeoporus submarinus* waren die wichtigsten Arten. In geringer Abundanz traten zudem *Rhombognathides seahami*, *Halacarellus balticus*, *H. basteri*, *H. capuzinus*, *Copidognathus celatus*, *C. maculatus*, *C. punctatissimus* und *Lohmannella falcata* auf.

Phytal

Grünalgenpolster

Im *Enteromorpha*-Band im oberen Gezeitenbereich dominierte stets *Metarhombognathus armatus*; diese Art stellte meist über 95 % der Gesamtfau-na und über 99 % der Halacariden-Fauna (Abb. 6). An Station A 12 wurde in drei quantitativ ausgewerteter Proben 384–1573 Halacariden/10 cm² gezählt. Die Diskrepanzen in der Siedlungsdichte wurden durch die unterschiedlichen Sandmengen, die sich zwischen den *Enteromorpha*-Thalli abgelagert hatten, verursacht. Neben *M. armatus* wurden vereinzelt *Isobac*

trus setosus, *Rhombognathides pascens*, *Halacarellus capuzinus*, *Arhodeoporus submarinus*, *Copidognathus hylandi* und *C. novus* angetroffen, wobei die *Halacarellus*-, *Arhodeoporus*- und *Copidognathus*-Arten wahrscheinlich eingeschwemmt worden waren.

In *Enteromorpha*-Proben, gesammelt im mittleren Gezeitenbereich, war die Halacariden-Fauna heterogener. Doch auch in diesem Habitat stellte *Metarhombognathus armatus* oft noch 73–90 % der Halacariden. In lenitischen Brackwasserregionen trat *Isobacetrus setosus* in hoher Abundanz auf; er hatte einen Anteil von 25 % an der Halacariden-Fauna. Weitere wichtige Arten der *Enteromorpha*-Polster waren *Rhombognathides mucronatus* und *Halacarellus balticus*.

Zwischen *Enteromorpha*-Thalli sedimentnaher Habitats wurde außer den Rhombognathinen auch Halacarinen – *Arhodeoporus arenarius*, *Agauopsis borealis*, *Copidognathus americanus* – gefunden. Unter den Rhombognathinen waren *Metarhombognathus armatus* und *Rhombognathides mucronatus* die dominanten Arten (vgl. Abb. 7A); *Isobacetrus setosus* dagegen war selten.

Im unteren Gezeitenbereich wurde großflächiger *Enteromorpha*-Bewuchs nur in der Bucht bei Hamilton (Station A 1) gefunden. Am Strand wurde zwischen *Enteromorpha* auf Steinen und Kiesel in hoher Abundanz *Arhodeoporus arenarius* angetroffen (Abb. 7B), gefolgt von *Metarhombognathus armatus*, und, in weit geringeren Mengen, *Isobacetrus setosus*, *Rhombognathides mucronatus*, *Halacarellus capuzinus*, *Copidognathus americanus* und *Agauopsis borealis*.

Ein *Enteromorpha*-Biotop, der regelmäßig erheblichen Salzgehaltsänderungen ausgesetzt ist, wurde an Station A 2 untersucht. Auch hier war *Metarhombognathus armatus* die dominante Art; in großen Mengen trat auch *Isobacetrus setosus* auf; in geringen Zahlen erschienen *Isobacetrus hutchinsoni*, *Rhombognathides mucronatus*, *Halacarellus balticus* und *Copidognathus hylandi*.

Zwischen den oft dichten *Enteromorpha*-Geflechten in Felstümpeln wurden Halacariden nur selten angetroffen.

Gering war die Halacariden-Fauna zwischen fädigen Grünalgen der Gattungen *Cladophora* und *Chaetomorpha*. Die wenigen vorgefundenen Exemplare von *Metarhombognathus armatus*, *M. nudus* und *Rhombognathides pascens* waren wahrscheinlich von benachbarten Biotopen eingeschwemmt worden.

Zwischen *Monostroma*, gesammelt in mesohalinen Brackwasserabschnitten an der Niedrigwasserlinie, waren *Isobacetrus setosus*, *Metarhombognathus armatus* und *Rhombognathides mucronatus* die wichtigsten Halacariden-Arten. Im polyhalinen Brackwasserbereich fehlten meist *Isobacetrus setosus* und *Metarhombognathus armatus*; in großen Mengen trat *Rhombognathides pascens* auf; daneben wurden *Rh. mucronatus*, *Rh. seahami* und *Halacarellus basteri* registriert.

Auf den in flachen Brackwasserbuchten angeschwemmten *Ulva*-Thalli dominierte *Rhombognathides pascens*; nur vereinzelt erschienen *Rh. mucronatus*, *Rh. seahami*, *Metarhombognathus armatus* und *Copidognathus punctatissimus*.

Großthallige Braunalgen

Im oberen Narragansett Bay und im Pettaquamscutt war die Halacariden-Fauna der *Fucus*-Thalli (*F. spiralis*, *F. vesiculosus*), gesammelt im oberen Gezeitenbereich, oft individuenarm, lediglich *Metarhombognathus armatus* wurde in einigen Proben in

hoher Abundanz registriert (vgl. Abb. 8). *Isobactrus hartmanni* war regelmäßig aber in geringen Mengen vertreten; vereinzelt erschienen auch *Isobactrus setosus*, *Rhombognathides mucronatus*, *Rh. pascens* und *Halacarellus balticus*. Im mittleren und unteren Gezeitenbereich war die Halacariden-Fauna reicher, sowohl an Arten- als auch Individuenzahlen; bis zu 790 Halacariden in 1000 cm³ locker gepackten *Fucus*-Thalli wurden gezählt. Im mesohalinen Brackwasserbereich dominierte auf *Fucus vesiculosus* teils *Metarhombognathus armatus* – 30–96 % der Halacariden –, teils *Isobactrus setosus* – bis zu 54 % der Halacariden; in geringen Mengen traten *Rhombognathides mucronatus*, *Rh. pascens*, *Isobactrus levis*, *Halacarellus balticus*, *H. capuzinus* und *Lohmannella falcata*

Tab. 4. Halacariden-Arten auf *Fucus*- und *Ascophyllum*-Thalli gesammelt im Eulitoral

| | |
|-----------------------------------|-------------------------------------|
| <i>Isobactrus hartmanni</i> | <i>Halacarellus basteri</i> |
| <i>Isobactrus levis</i> | <i>Halacarellus capuzinus</i> |
| <i>Isobactrus setosus</i> | <i>Halacarellus longipes</i> |
| <i>Rhombognathides mucronatus</i> | <i>Arhodeoporus submarinus</i> |
| <i>Rhombognathides pascens</i> | <i>Copidognathus maculatus</i> |
| <i>Rhombognathides seahami</i> | <i>Copidognathus novus</i> |
| <i>Metarhombognathus armatus</i> | <i>Copidognathus punctatissimus</i> |
| <i>Metarhombognathus nudus</i> | <i>Lohmannella falcata</i> |
| <i>Halacarellus balticus</i> | |

auf. Auf *Fucus*-Thalli, die auf sandig-kiesigen, von *Spartina* durchwurzelten Strandabschnitten wuchsen, dominierte *Rhombognathides mucronatus*; doch auch *Isobactrus setosus* trat in hoher Abundanz auf; *Metarhombognathus armatus* war mit nur wenigen Exemplaren vertreten.

In polymixohalinen und euhalinen Abschnitten, an den Stationen im unteren Narragansett Bay und am Rhode Island Sound, war die Fauna auf *Fucus* und *Ascophyllum* wesentlich individuen- und artenreicher. Im oberen Litoral wurden bis zu 1413 Halacariden, im mittleren bis zu 3023 Halacariden auf 1000 cm³ Algenthali gefunden. Auch an diesen Stationen dominierte im mittleren Gezeitenbereich meist noch *Metarhombognathus armatus* (vgl. Abb. 9A, 9B); in großen Mengen traten ebenfalls *Rhombognathides pascens* und *Rh. seahami* auf; daneben erschienen einzelne *Isobactrus hartmanni*, *Rhombognathides mucronatus*, *Halacarellus basteri*, *H. balticus*, *H. longipes*, *Arhodeoporus submarinus*, *Copidognathus punctatissimus* und *C. novus*. Im unteren Gezeitenbereich waren *Rh. pascens* und *Rh. seahami*, die dominanten Arten. An Station A 6 stellte *Rh. pascens* 87 % der Meeresmilben, an Station A 11 nahm *Rh. seahami* 62 % ein, *Rh. pascens* 33–34 %. Neben diesen zwei Arten, die über 90 % der Halacariden-Fauna ausmachten (vgl. Abb. 9C), waren vereinzelt *Isobactrus hartmanni*, *Isobactrus setosus*, *Metarhombognathus armatus*, *M. nudus*, *Halacarellus basteri*, *H. longipes*, *Arhodeoporus submarinus*, *Copidognathus maculatus*, *C. novus* und *Lohmannella falcata* vertreten.

Die wenigen an der Niedrigwasserlinie gefundenen *Laminaria*-Tange waren offenbar eingeschwemmt. Die Fauna auf den Thalli war unbedeutend; zwischen den Rhizoiden aber lebte eine reiche Fauna mit *Rhombognathides pascens*, *Rh. seahami*, *Halacarellus basteri*, *Arhodeoporus submarinus*, *Copidognathus celatus*, *C. maculatus*, *C. novus*, *C. punctatissimus* und *Lohmannella falcata*.

Braun- und Rotalgenpolster im Bereich der Niedrigwasserlinie

An Station P 7, im Übergangsbereich von polyhalinem zu mesohalinem Brackwasser, dominierte *Halacarellus basteri*, neben *Rhombognathides pascens*, *Halacarellus balticus*, *Agauopsis borealis* und *Copidognathus punctatissimus*.

An den Stationen am Narragansett Bay und Rhode Island Sound stellten die Rhombognathinen den größten Teil der Fauna. Auf *Rh. pascens* und *Rh. seahami* entfielen oft 73–96 % der Fauna; meist war *Rh. pascens* die dominante Art. Im Brackwasserbereich allerdings trat in flachen Strand- und Felstümpeln auch *Rh. mucronatus* in hohen Zahlen auf. *Metarhombognathus* war selten zu sehen. Die Halacarinen und Lohmannellinen waren vertreten durch die Arten *Halacarus frontiporus*, *Halacarellus balticus*, *H. basteri*, *H. capuzinus*, *H. longipes*, *Arhodeoporus submarinus*, *Copidognathus maculatus*, *C. novus*, *C. punctatissimus* und *Lohmannella falcata*.

Spaltensysteme in Tierkolonien

Balaniden-Krusten

In den von Süßwasser und oligohalinem Brackwasser umspülten *Balanus imroviusus* (Station P 1) wurden viele Individuen von *Copidognathus hylandi* beobachtet; vereinzelt trat auch *C. poriferus* auf.

Im mesohalinen Brackwasserbereich war die Halacariden-Fauna zwischen den an und unterhalb der Niedrigwasserlinie wachsenden *Balanus eburneus* artenreicher. *Rhombognathus notopsoides* stellte 3–16 % der Fauna, *Halacarellus balticus* 1–82 %, *Agauopsis borealis* 5–49 % und *Copidognathus hylandi* 10–76 %; in geringer Abundanz erschienen *Metarhombognathus armatus*, *Rhombognathides mucronatus*, *Rh. pascens*, *Copidognathus novus* und *C. punctatissimus*.

Zwischen den täglich erheblichen Salinitätsveränderungen ausgesetzten Balaniden der Station A 2 dominierte zahlenmäßig *Halacarellus balticus* (48 %), gefolgt von *Metarhombognathus armatus* (21 %) und *Rhombognathides mucronatus* (20 %); daneben wurden einzelne Exemplare von *Isobactrus setosus* und *I. hutchinsoni* den Proben entnommen.

Tab. 5. Halacariden-Arten der Balaniden-Krusten

| Oligo-mesohaline Brackgewässer (0,5–25 ‰ S) | Meso- bis polyhaline Brackgewässer (26–33 ‰ S) |
|--|---|
| <i>Rhombognathus notopsoides</i> | <i>Isobactrus hartmanni</i> |
| <i>Isobactrus hutchinsoni</i> | <i>Isobactrus setosus</i> |
| <i>Isobactrus setosus</i> | <i>Rhombognathides mucronatus</i> |
| <i>Rhombognathides mucronatus</i> | <i>Rhombognathides pascens</i> |
| <i>Metarhombognathus armatus</i> | <i>Metarhombognathus armatus</i> |
| <i>Halacarellus balticus</i> | <i>Metarhombognathus nudus</i> |
| <i>Agauopsis borealis</i> | <i>Halacarellus balticus</i> |
| <i>Copidognathus hylandi</i> | <i>Arhodeoporus submarinus</i> |
| <i>Copidognathus novus</i> | <i>Copidognathus maculatus</i> |
| <i>Copidognathus punctatissimus</i> | <i>Copidognathus novus</i> |
| | <i>Lohmannella falcata</i> |

Zwischen Balaniden (vorwiegend *Semibalanus balanoides*), gesammelt im oberen Gezeitenbereich in meso- und polyhalinen Brackwässern, war die Halacariden-Fauna meist spärlich; *Isobactrus hartmanni*, *I. setosus*, *Metarhombognathus armatus*, *Rhombognathides mucronatus*, *Rh. pascens* und *Halacarellus balticus* wurden in geringer Anzahl angetroffen. Nur auf wellenexponierten Felsflächen erschien *Metarhombognathus nudus* in großen Mengen.

Zwischen *Semibalanus balanoides*-Kolonien, gesammelt im mittleren und unteren Gezeitenbereich aus meso-, poly- und euhalinen Gewässern, dominierte meist *Halacarellus balticus*; einen nur geringen Anteil an der Fauna hatten *Isobactrus hartmanni*, *I. setosus*, *Rhombognathides mucronatus*, *Metarhombognathus armatus*, *M. nudus*, *Halacarellus basteri*, *Agauopsis borealis*, *Copidognathus americanus*, *C. maculatus*, *C. novus* und *Lohmannella falcata*. Vereinzelt erschienen auch *Rhombognathides pascens* und *Rh. seahami* in den Proben. Zwischen Balaniden allerdings, entnommen aus dem *Enteromorpha*-Streifen, beherrschte *Metarhombognathus armatus* zahlenmäßig die Halacariden-Fauna.

Auf einigen aus dem Sublitoral stammenden Balaniden dominierte *Copidognathus punctatissimus*; in geringer Abundanz traten *Arhodeoporus submarinus* und *Copidognathus maculatus* auf.

Mytilus-Klumpen

Zwischen dichten *Mytilus*-Klumpen, gesammelt am Narragansett Bay und Rhode Island Sound, lebten nur wenige Halacariden. Es waren einige *Rhombognathides pascens*, *Rh. mucronatus*, *Metarhombognathus nudus*, *Halacarellus balticus* und *H. basteri*.

VERGLEICH DER HALACARIDEN-FAUNA AN OST- UND WESTKÜSTE DES NORDATLANTIKS

Salzwiesen

Im oberen Puccinellietum werden im Becken von Arcachon, an der Bretagne-Küste und in der südlichen Nordsee an der Sedimentoberfläche *Rhombognathides spinipes* gefunden, auf den Sediment und Salzwiesenpflanzen überwuchernden Grünalgen *Isobactrus uniscutatus* (Bartsch, 1974a, 1976b, 1978). An der Bretagneküste und im Becken von Arcachon tritt im oberen Puccinellietum auch *Agauopsis tricuspis* auf (Bartsch, 1976b, 1978). In den stets feuchten Zonen im unteren Andelrasen und im Sediment flacher Gräben und Priele lebt – meist in hoher Abundanz – *Copidognathus brevirostris*; in geringen Mengen werden *Rhombognathides spinipes*, *Agauopsis tricuspis* und *Halacarellus micropectinatus* angetroffen (Bartsch, 1974a, 1976b, 1978). Die Charakterarten der Ostseesalzwiesen sind *Halacarellus capuzinus* und *H. subterraneus*; daneben erscheinen *Copidognathus brevirostris*, *Rhombognathides spinipes* und *Rh. mucronatus* (Bartsch, 1974a).

An den Küsten Rhode Islands ist die Fauna des Puccinellietums wesentlich artenärmer als an den Küsten Europas. Es fehlt eine an ein Leben im Hochwasserbereich spezialisierte Halacariden-Fauna. Im stets feuchten Puccinellietum und im Detritus flacher Priele dominiert beiderseits des Atlantiks eine *Copidognathus*-Art, nämlich

C. brevisrostris an den Küsten Europas und *C. hylandi* an den Küsten Rhode Islands. Die zwei Arten sind von kleiner, gedrungener Gestalt, sie sind sich im äußeren Erscheinungsbild äußerst ähnlich.

Spartina-Bestände wurden an der Nordseeküste nur in Schlicksand-Watten angetroffen. Die Halacariden-Fauna ist individuenarm; gefunden werden *Isobactus setosus*, *I. uniscutatus*, *Rhombognathides spinipes*, *Metarhombognathus armatus*, *Halacarellus balticus* und vor allem *Copidognathus brevisrostris*.

An den Küsten Rhode Islands fand sich *Spartina* vorwiegend in detritusreichen, aber sandigen Küstenabschnitten. Während an den Nordseeküsten die Halacariden-Fauna der *Spartina*-Felder der des unteren Puccinellietum ähnlich ist, tritt an den Küsten Rhode Islands eine im Vergleich zum Puccinellietum andere, wesentlich arten- und individuenreichere Halacariden-Fauna auf (vgl. Tab. 2). Da die Sedimentbeschaffenheiten der *Spartina*-Wiesen an Ost- und Westküste des Atlantiks sehr unterschiedlich sind, ist ein direkter Vergleich nicht gegeben.

Die Abbruchkanten der Salzwiesen zu Prielen und flachen Buchten sind oft dicht mit *Enteromorpha* bewachsen. An den Ostseesalzwiesen leben hier vor allem *Rhombognathides mucronatus* und *Halacarellus balticus* (Bartsch, 1974a). An den Küsten Rhode Islands siedeln im *Enteromorpha*-Überzug ebenfalls *Rh. mucronatus* und *H. balticus*, außerdem wird oft *Metarhombognathus armatus* in großen Mengen registriert.

Sandstrände polymixohaliner und euhaliner Gewässer

Ergebnisse qualitativer und quantitativer Untersuchungen liegen von Sandstränden vor Roscoff (Bartsch, 1978, 1979a) und Sylt (Bartsch & Schmidt, 1979) vor. In mittellotischen Stränden auf Sylt sind die wichtigsten Arten *Rhombognathus intermedius*, *Actacarus pygmaeus*, *Halacarellus capuzinus*, *H. procerus*, *H. subterraneus*, *Anomalohalacarus minutus* und *A. arenarius*. Die *Anomalohalacarus*-Arten sind im gesamten Hang verbreitet; *Actacarus pygmaeus* dominiert in der Feuchtsandzone im mittleren Hang; *Halacarellus procerus* bevorzugt meist den mittleren Hang und *H. capuzinus* den unteren Hang; *Rhombognathus intermedius* wird in großen Mengen im stets wassergesättigten Sandwatt gefunden. An der Bretagne-Küste leben in sortierten Mittelsanden *Rhombognathus intermedius*, *Rhombognathides merrimani*, *Actacarus pygmaeus*, *Halacarellus capuzinus* und *Acaromantis minutus*; in groben Sedimenten treten *Anomalohalacarus*-Arten (*arenarius*, *intermedius*, *minutus*), *Halacarellus capuzinus*, *H. procerus* und *Copidognathus rhodostigma* auf. Im oberen Hang dominiert *Rh. merrimani*, an zweiter Stelle steht *Anomalohalacarus minutus*. Im mittleren und unteren Hang herrscht *Rhombognathus intermedius* vor, daneben erscheinen *Rhombognathides merrimani*, *Halacarellus procerus*, *H. capuzinus*, die *Anomalohalacarus*-Arten und *Copidognathus rhodostigma*. In Brackwasser-beeinflußten Stränden des Penzé-Aestuars sind *Rhombognathides spinipes* und *Halacarellus capuzinus* die wichtigsten Arten (Bartsch, 1978, 1979a).

Vertreter der Gattung *Actacarus* sind bisher an Gezeitenstränden Nordostamerikas nicht nachgewiesen. Auch eine psammobionte *Rhombognathus*-Art, entsprechend der europäischen *Rh. intermedius*, ist nicht bekannt. In unsortierten Sedimenten an Brackwasserstränden erscheinen unter den Rhombognathinen an den Küsten Nordostamerikas vor allem *Rhombognathides mucronatus*, an den Küsten Nordeuropas *Rhombogna-*

thides merrimani und *Rh. spinipes*. *Rh. merrimani* ist vom Norden der amerikanischen Ostküste, von New Brunswick gemeldet (Newell, 1947), doch ist nicht bekannt, welche Biotope die Art dort besiedelt. Die Gattung *Acaromantis* ist an den beiden Küsten mit je einer Art vertreten. An den Küsten Rhode Islands tritt zudem eine *Simognathus*-Art auf; an den Küsten Nordeuropas leben Arten dieser Gattung vorwiegend an und unterhalb der Niedrigwasserlinie. An beiden Seiten des Atlantiks siedeln *Halacarellus capuzinus* und *H. subterraneus*; es werden jeweils vergleichbare Abschnitte im Hang bevorzugt. Eine dritte an den Küsten Europas im Mesopsammal verbreitete *Halacarellus*-Art, *H. procerus*, wurde nicht in den untersuchten Stränden Rhode Islands angetroffen; die Art ist jedoch von Stränden Massachusetts gemeldet (Bartsch, 1976a). In Gezeitenstränden Nordamerikas treten von der Gattung *Anomalohalacarus* zwei Arten auf, an den Küsten des borealen Europas drei Arten. Die Gattung *Copidognathus* ist erst im unteren Hang und in Sandwatten präsent. An der Bretagneküste sind vor allem *C. rhodostigma* und *C. venustus*, vereinzelt auch *C. brevirostris* zu finden; von den Küsten Rhode Islands sind *C. americanus* und – seltener beobachtet – *C. hylandi* zu nennen. *C. americanus* ist *C. rhodostigma* im Habitus äußerst ähnlich; die zwei Arten nehmen jeweils auf ihrer Seite des Atlantiks einen entsprechenden Lebensraum ein. In wesentlich höherer Abundanz als an den Küsten Europas ist an den Rhode Islands die Gattung *Arhodeoporus* vertreten. Die amerikanischen Arten *A. arenarius* und *A. submarinus* besiedeln feuchte Sandwatten und das Sublitoral; die europäische Art *A. gracilipes* aber ist in erster Linie ein Bewohner sublitoral Sedimente.

Die Halacariden-Fauna der Gezeitenstrände Nordostamerikas ist – nach den jetzigen Kenntnissen – etwas artenärmer als die Nordeuropas.

Grünalgenzone

Zwischen *Enteromorpha* im oberen und mittleren Gezeitenbereich polymixohaliner und euhaliner Küstenabschnitte dominiert an den Küsten Europas meist *Metarhombognathus armatus*, wiederholt wird auch *Halacarellus balticus* angetroffen (Bartsch, 1974a, 1978); an einigen Orten tritt *Isobactrus setosus* und *I. hartmanni* in großen Mengen auf.

An den Küsten Rhode Islands war nur an wenigen Stellen ein breiter *Enteromorpha*-Streifen entwickelt. Auch hier dominiert *Metarhombognathus armatus*; in stets feuchten Polstern ist auch *Halacarellus balticus* zu sehen. Die Halacariden-Fauna der *Enteromorpha*-Zone ist also beiderseits des Atlantiks sehr ähnlich.

Im oligohalinen Brackwasserbereich siedelt an den Küsten Nordeuropas im *Enteromorpha*-Streifen *Isobactrus uniscutatus*, eine Art, die nicht nur an niedrige Salinität, sondern auch an langanhaltende Trockenphasen angepaßt ist (Bartsch, 1974a). An den Küsten Nordostamerikas tritt die *I. uniscutatus* nahverwandte Art *I. hutchinsoni* auf. *I. hutchinsoni* hat, wie *I. uniscutatus*, den oligohalinen Brackwasserbereich erobert, er verfügt aber nicht über die für *I. uniscutatus* so charakteristische Austrocknungsresistenz.

An den europäischen Küsten ist in der *Monostroma*-Zone *Isobactrus setosus* in hoher Individuendichte vorhanden. Auch an den Küsten Rhode Islands steht im mesohalinen Brackwasserbereich *Isobactrus setosus* an erster Stelle; im polyhalinen Bereich ist vor allem *Metarhombognathus armatus* stark vertreten.

Braunalgen-Tange

An den Küsten der südlichen Nordsee werden von *Fucus vesiculosus* aus lenitischen Lebensräumen große Mengen an *Isobactrus setosus*, aus mittellotischen Zonen *Metarhombognathus armatus* und aus lotischen Küstenabschnitten *Rhombognathides seahami* und *Rh. pascens* gemeldet; auf *Fucus* an Faschinen von Lahnungsfeldern erscheint auch *Rhombognathides spinipes* (Bartsch, 1974a). Im unteren Eulitoral werden regelmäßig auch *Halacarellus basteri* und *H. balticus* angetroffen. An der Bretagneküste besiedeln wesentlich mehr Arten die Braunalgen-Tange (*Fucus*, *Ascophyllum*) (vgl. Bartsch, 1978, 1979a), viele aber nur als Gäste. Außer den für den Nordseeraum genannten Arten treten regelmäßig *Rhombognathides merrimani* und *Rhombognathus notops* auf. Auf den langen Trockenzeiten ausgesetzten Thalli im oberen Gezeitenbereich dominiert oft *Isobactrus hartmanni* (Bartsch, 1978).

Die Halacariden-Fauna der *Fucus*- und *Ascophyllum*-Thalli ist auf beiden Seiten des Atlantiks ähnlich, meist sind dieselben Arten dominant, doch ist die Artenzahl an den Küsten Rhode Islands deutlich geringer als an der Bretagneküste.

Büschelige, reich-verzweigte Algen an der Niedrigwasserlinie

An der Bretagneküste leben zwischen Kleinalgen (*Chondrus*, *Cystoseira*, *Corallina*) an der Niedrigwassergrenze *Rhombognathus notops*, *Rhombognathides pascens*, *Rh. seahami*, *Copidognathus oculatus*, daneben erscheinen in geringer Abundanz *Halacarellus basteri*, *H. striatus*, *Halacarus actenos*, *Arhodeoporus gracilipes*, *Agauopsis brevipalpus*, *Copidognathus fabricii*, *C. figeus*, *C. remipes*, *C. pseudofigeus* und *Lohmannella kervillei* (Bartsch, 1978).

Zwei der wichtigsten Arten sowohl im Ost- als auch Westatlantik sind *Rh. pascens* und *Rh. seahami*. Im Ostatlantik aber dominiert im Gezeitenbereich stets *Rh. seahami*; *Rh. pascens* wird in großen Mengen nur auf ständig wasserbedeckten Thalli gefunden. An den Küsten Rhode Islands aber wurden nur in wenigen Proben mehr *Rh. seahami* als *Rh. pascens* gezählt; *Rh. pascens* besiedelte ein weit größeres Areal als *Rh. seahami*, war regelmäßig im Eulitoral präsent und übertraf zahlenmäßig meist *Rh. seahami*. Eine *Rhombognathus*-Art, die die Stelle von *Rh. notops* einnehmen könnte, ist im untersuchten Raum der USA nicht gefunden worden. *Halacarellus basteri*, *H. balticus* und einzelne *H. capuzinus* werden an beiden Küsten angetroffen. Zwischen den büscheligen Algen der Niedrigwasserlinie treten stets mehrere *Copidognathus*-Arten auf, doch hat jede Küste ihre eigenen Arten. *Lohmannella kervillei* wird an den Küsten Rhode Islands durch *L. falcata* ersetzt.

Balaniden-Krusten

Die Halacariden-Fauna der Balaniden-Krusten ist von Standort und Algenbewuchs abhängig. In der südlichen Nordsee wird im meso- und polyhalinen Brackwasserbereich *Halacarellus balticus* in großer Individuendichte angetroffen (Bartsch, 1974a). Auf dem Grünalgenbewuchs der Balaniden treten Rhombognathinen auf; auf sonnenexponierten Stellen im oberen und mittleren Gezeitenbereich dominieren *Isobactrus uniscutatus* und *I. hartmanni*, in stets feuchten, ruhigen Zonen *Isobactrus setosus*, an wellen-exponierten Flächen *Metarhombognathus armatus* (Bartsch, 1974a und unveröff. Ergebnisse). An der

Bretagneküste sind im Fluß Penzé im mesohalinen Bereich *Isobacterus uniscutatus*, *I. setosus* und *Metarhombognathus armatus* verbreitet; im polyhalinen Bereich leben auf *Elminius modestus* *Isobacterus unguatus*, *I. rugosus*, *I. setosus*, *Copidognathus figeus* und *Agauopsis tricuspis*; in marinen Gewässern an der Küste werden im oberen Gezeitenbereich *Isobacterus rugosus*, einzelne *I. pulchellus* und *Agauopsis tricuspis* beobachtet.

Die Fauna der Balaniden-Krusten wird beiderseits des Atlantiks im meso- und polyhalinen Bereich bestimmt durch die Arten *Metarhombognathus armatus*, *Isobacterus setosus*, *I. hartmanni* und *Halacarellus balticus*. Nicht von der südlichen Nordsee, wohl aber von deren nördlichen Teil ist *Metarhombognathus nudus* bekannt. Eine an oligohaline Bedingungen angepaßte Balaniden-Fauna, wie sie im borealen Westatlantik verbreitet ist (vgl. Poirrier & Partridge, 1979) fehlt in den bisher untersuchten Aestuaren der Nordsee und der Ostsee.

VERBREITUNG DER HALACARIDEN IN DER ATLANTISCH-BOREALEN ZONE

Bisher sind etwa 500 Halacariden-Arten beschrieben. Aus dem Nordostatlantik, vom Englischen Kanal bis nach Nordnorwegen, die Ostsee eingeschlossen, sind 91 Arten gemeldet, aus dem Bereich des Englischen Kanals 74 Arten, aus dem Nordseeraum 51 Arten. Dagegen sind vom Nordostatlantik, nördlich von Kap Hatteras, nur 38 Arten bekannt (Tab. 1). Allerdings muß berücksichtigt werden, daß die Halacariden-Fauna an den Küsten der USA bei weitem weniger untersucht ist als die der europäischen Küsten. Ob die Zahl der Arten an den Küsten des Nordwestatlantiks wirklich unter der des Nordostatlantiks liegt (vgl. Briggs, 1974), kann erst nach weiteren Probenentnahmen beurteilt werden.

Tabelle 6 gibt eine Übersicht über die an der Küste Nordamerikas, nördlich von Kap Hatteras, gefundenen Arten; die Tabelle gibt auch Auskunft über Vorkommen bzw. Fehlen der Arten an den Küsten Europas. Von den 38 Arten sind 17, also 45 %, auch an den Küsten Europas beheimatet. Der prozentuale Anteil amphiatlantischer Arten ist somit etwas geringer als von Newell (1947) angenommen.

Wie ist die amphiatlantische Verbreitung zu erklären? Halacariden sind Benthosorganismen. Planktonformen oder im Plankton lebende Entwicklungsstadien fehlen; die Jugendstadien leben ähnlich wie die Adulten, sie besiedeln denselben Lebensraum. Größere Strecken über Meeresarme oder Meere hinweg können nur durch passiven Transport bewältigt werden, durch Wanderung oder Verdriftung der besiedelten Tiere und Algen und durch Verschleppung durch den Menschen. Ein passiver Transport mit dem besiedelten Substrat – über den Atlantik hinweg – wäre von Amerika nach Europa auf dem Golfstrom möglich, von Europa nach Amerika – besonders im Jungtertiär oder Pleistozän – entlang einer Kette von Inseln im Bereich des Färöer-Island-Grönland-Rückens (Lindroth, 1957, 1963; Donn et al. 1962; Strauch, 1970). Eine passive Verschleppung mit Schiffen wäre in erster Linie durch Ballast (Steine, Sand, Wasser), außerdem auch im Bewuchs der Schiffe denkbar.

Beeinflußt oder begünstigt die Lebensweise eine amphiatlantische Verbreitung? Es wäre zu erwarten, daß für Arten, die im Bereich der Niedrigwasserlinie oder im flachen Sublitoral leben, ohne strenge Bindung an ein bestimmtes Substrat, die Chancen groß

sind, einen Wochen oder Monate dauernden Transport zu überstehen und an neuen Küsten einen Siedlungsraum zu finden. Arten dagegen, die sich an die besonderen Lebensbedingungen der Biotope Brackwasser, oberes und mittleres Eulitoral oder Sand-

Tab. 6. Halacariden-Arten gefunden an der Ostküste Amerikas nördlich von Kap Hatteras, mit Hinweisen zum Vorkommen (+) oder Fehlen (-) an den Küsten Europas

| Species | USA | Europa |
|-------------------------------------|-----|--------|
| <i>Rhombognathus notopsoides</i> | + | - |
| <i>Rhombognathus</i> sp. | + | - |
| <i>Isobactus hartmanni</i> | + | + |
| <i>Isobactus hutchinsoni</i> | + | - |
| <i>Isobactus levis</i> | + | + |
| <i>Isobactus setosus</i> | + | + |
| <i>Rhombognathides merrimani</i> | + | + |
| <i>Rhombognathides mucronatus</i> | + | + |
| <i>Rhombognathides pascens</i> | + | + |
| <i>Rhombognathides seahami</i> | + | + |
| <i>Metarhombognathus armatus</i> | + | + |
| <i>Metarhombognathus nudus</i> | + | + |
| <i>Halacarus frontiporus</i> | + | - |
| <i>Halacarellus arenarius</i> | + | - |
| <i>Halacarellus balticus</i> | + | + |
| <i>Halacarellus basteri</i> | + | + |
| <i>Halacarellus capuzinus</i> | + | + |
| <i>Halacarellus dissimilis</i> | + | - |
| <i>Halacarellus longipes</i> | + | + |
| <i>Halacarellus procerus</i> | + | + |
| <i>Halacarellus subterraneus</i> | + | + |
| <i>Agauopsis borealis</i> | + | - |
| <i>Arhodeoporus arenarius</i> | + | - |
| <i>Arhodeoporus submarinus</i> | + | - |
| <i>Anomalohalacarus litoralis</i> | + | - |
| <i>Anomalohalacarus tenellus</i> | + | - |
| <i>Anomalohalacarus tenuis</i> | + | - |
| <i>Copidognathus americanus</i> | + | - |
| <i>Copidognathus celatus</i> | + | - |
| <i>Copidognathus hylandi</i> | + | - |
| <i>Copidognathus maculatus</i> | + | - |
| <i>Copidognathus novus</i> | + | - |
| <i>Copidognathus poriferus</i> | + | - |
| <i>Copidognathus punctatissimus</i> | + | - |
| <i>Copidognathus pygmaeus</i> | + | - |
| <i>Lohmannella falcata</i> | + | + |
| <i>Simognathus minor</i> | + | - |
| <i>Acaromantis arenarius</i> | + | - |

lückensystem angepaßt haben, werden kaum Aussichten haben, einen längeren Transport bei hoher Salinität, ständiger Überflutung bzw. dem Fehlen eines geeigneten Mesopsammals zu überleben und in einen geeigneten Lebensraum gespült zu werden.

Tabelle 7 gibt eine Liste der an der Ostküste Nordamerikas gefundenen Arten

Tab. 7. Halacariden-Arten im borealen Nordostamerika mit Hinweisen zu Biotopbedingungen und amphiatlantischer Verbreitung; + regelmäßig, meist in großen Mengen, in diesem Lebensraum gefunden; a amphiatlantische Art; - nur vom amerikanischen Kontinent bekannt

| Species | Algen | | Spalten-system | Salz-wiesen | Sediment | | Un-sortierte Sande | Salinität (%) | Hoch-wasser-bereich | Gezeitenbereich | | | Ver-breitung |
|-------------------------------------|----------------------|---------------------------|----------------|-------------|---------------------------|-----------------------|--------------------|---------------|---------------------|------------------------|-------------|---|--------------|
| | Groß-flächige Thalli | Kleine, büschelige Thalli | | | Mittlere, sortierte Sande | Mittlere Wasser-linie | | | | Niedrig-wasser-bereich | Sub-litoral | | |
| <i>Rhombognathus notopsoides</i> | | | + | | | | | 7-19 | | | | + | - |
| <i>Rhombognathus</i> sp. | | | | | | | | | | | | | - |
| <i>Isobacetrus hartmanni</i> | + | + | + | | | | | 8-35 | + | + | | | a |
| <i>Isobacetrus hutchinsoni</i> | + | + | + | | | | | 0,5-15 | | | | + | - |
| <i>Isobacetrus levis</i> | + | + | + | | | | | 6-34 | + | | | + | a |
| <i>Isobacetrus setosus</i> | + | + | + | | | | | 5-35 | + | | | + | a |
| <i>Rhombognathides merrimani</i> | + | + | + | | | | | 15-35 | + | | | + | a |
| <i>Rhombognathides mucronatus</i> | + | + | + | | | | | 6-31 | + | | | + | a |
| <i>Rhombognathides pascens</i> | + | + | + | | | | | 4-35 | + | | | + | a |
| <i>Rhombognathides seahamii</i> | + | + | + | | | | | 3-35 | + | | | + | a |
| <i>Metarhombognathus armatus</i> | + | + | + | | | | | 6-35 | + | | | + | a |
| <i>Metarhombognathus nudus</i> | + | + | + | | | | | 29-35 | + | | | + | a |
| <i>Halacarus frontiporus</i> | | | | | | | | 29-33 | | | | + | - |
| <i>Halacarellus arenarius</i> | | | | | | | | 6-14 | + | | | | - |
| <i>Halacarellus balticus</i> | + | + | + | | | | | 6-35 | | | | + | a |
| <i>Halacarellus basteri</i> | | | + | | | | | 2-35 | + | | | + | a |
| <i>Halacarellus capuzinus</i> | | | + | | | | | 2-35 | | | | + | a |
| <i>Halacarellus dissimilis</i> | | | + | | | | | 29-31 | | | | + | - |
| <i>Halacarellus longipes</i> | + | | + | | | | | 13-35 | | | | + | a |
| <i>Halacarellus procerus</i> | | | + | | | | | 1-35 | | | | + | a |
| <i>Halacarellus subterraneus</i> | | | + | | | | | 1-30 | + | | | + | a |
| <i>Agauopsis borealis</i> | | | + | | | | | 12-34 | | | | + | - |
| <i>Arhodeoporus arenarius</i> | | | + | | | | | 6-33 | | | | + | - |
| <i>Arhodeoporus submarinus</i> | | | + | | | | | 23-33 | | | | + | - |
| <i>Anomalohalacarus litoralis</i> | | | + | | | | | 32 | | | | + | - |
| <i>Anomalohalacarus tenellus</i> | | | + | | | | | 23-33 | | | | + | - |
| <i>Anomalohalacarus tenuis</i> | | | + | | | | | 23-32 | | | | + | - |
| <i>Copidognathus americanus</i> | | | + | | | | | 10-33 | | | | + | - |
| <i>Copidognathus celatus</i> | | | + | | | | | 29-31 | | | | + | - |
| <i>Copidognathus hylandi</i> | | | + | | | | | 0,5-2,3 | | | | + | - |
| <i>Copidognathus maculatus</i> | | | + | | | | | 23-31 | | | | + | - |
| <i>Copidognathus novus</i> | | | + | | | | | 6-33 | | | | + | - |
| <i>Copidognathus poriferus</i> | | | + | | | | | 0,2-2 | | | | + | - |
| <i>Copidognathus punctatissimus</i> | | | + | | | | | 6-33 | | | | + | - |
| <i>Copidognathus pygmaeus</i> | | | + | | | | | 32 | | | | + | - |
| <i>Lohmannella falcata</i> | | | + | | | | | 3-35 | | | | + | a |
| <i>Simognathus minor</i> | | | + | | | | | 20-28 | | | | + | - |
| <i>Acaromantis arenarius</i> | | | + | | | | | 13-21 | | | | + | - |

wieder mit Hinweisen zu den Lebensräumen, in denen sie an den Küsten Nordostamerikas und Europas angetroffen werden. Faktoren, die die Besiedlung der Halacariden beeinflussen, sind Substrat, Salinität und Dauer der Überflutung (Tidenbereich). In der Rubrik Substrat wird unterschieden zwischen Algen (kleinflächige, büschelige Algen und *Laminaria*-Rhizoide; großthallige Algen), Spaltensystemen zwischen Tierkolonien (Bryozoen, Balaniden, *Mytilus*) und Sedimenten (Salzwiesenböden; sortierte, mittel-feine Sande; unsortierte Sande). In der Liste werden in erster Linie die Biotope genannt, in denen die Arten regelmäßig, oft in großen Mengen, gefunden werden; Einwanderer aus benachbarten Lebensräumen werden nicht berücksichtigt. Bei Arten, von denen bisher nur wenige Exemplare bekannt sind, mußte allerdings auf diese wenigen Fundorte verwiesen werden.

Für die Bewohner der drei Lebensräume Brackwasser, oberer und mittlerer Gezeitenbereich und Sandlückensystem könnte angenommen werden, daß der Atlantik eine unüberbrückbare Barriere darstellt.

Zu den Brackwassertieren werden Arten gezählt, die ausschließlich in Brackwasser unter 25 ‰ S vorkommen, in Gewässern mit höherer Salinität aber fehlen. Brackwasserarten sind – nach den bisherigen Kenntnissen – *Rhombognathus notopsoides*, *Isobactrus hutchinsoni*, *Halacarellus arenarius*, *Copidognathus hylandi* und *C. poriferus*. Diese Arten sind ausschließlich in Amerika beheimatet. An den Küsten Europas sind vergleichbare Biotope durch andere Arten besetzt. Im Elbe-Aestuar lebt im stark ausgesüßten Bereich *Rhombognathus cetratus*. Statt *Isobactrus hutchinsoni* wird in den Tidegewässern Europas *I. uniscutatus* gefunden. *Halacarellus arenarius* ist verwandt mit *H. subterraneus*. In einem Lebensraum wie er von *Copidognathus hylandi* besiedelt wird, ist an den Küsten Europas *Copidognathus brevirostris* verbreitet. *C. poriferus* ist an ein Leben in sehr stark ausgesüßtem Brackwasser angepaßt, was sich morphologisch durch die stark vergrößerten Epimeralporen, dem Ort der Ionenregulation bei *Copidognathus*-Arten (vgl. Bartsch, 1974a, 1974b), bemerkbar macht. Von den Küsten Nordeuropas ist aus der oligohalinen Brackwasserzone keine *Copidognathus*-Art bekannt; in Gewässern Bulgariens und Jugoslawiens aber lebt *C. tectiporus*, ebenfalls ausgerüstet mit stark vergrößerten Epimeralporen (Viets, 1935).

An den Küsten Rhode Islands wurde im oberen Tidenbereich auf Hartsubstrat nur an wenigen Orten ein als Siedlungsraum für Halacariden geeigneter Bewuchs gefunden; so sind auch keine Halacariden-Arten bekannt, die ausschließlich oder vorwiegend in der Hochwasserzone beheimatet sind. Die in Tabelle 7 genannten Arten sind stets auch in tiefer liegenden Regionen zu finden. Charakterarten des mittleren Gezeitenbereichs sind *Isobactrus hartmanni*, *I. setosus*, *Metarhombognathus armatus* und *M. nudus*. Diese Arten sind auch von Küsten Europas gemeldet.

Charakterarten sortierter Sande im Gezeitenbereich sind *Halacarellus capuzinus*, *H. procerus*, *H. subterraneus*, *Anomalohalacarus tenellus*, *A. tenuis* und *Simognathus minor*. Die drei *Halacarellus*-Arten sind auch an den Küsten Europas verbreitet. Von der Gattung *Anomalohalacarus* treten in Gezeitenstränden Nordeuropas drei nahverwandte Arten auf (*A. arenarius*, *A. intermedius*, *A. minutus*). Die Gattung *Simognathus* ist aus dem Ostatlantik nur aus stets überfluteten Lebensräumen bekannt; doch entsendet die ebenfalls zur Unterfamilie der Simognathinae gehörende Gattung *Acaromantis* einen Vertreter in Gezeitenstrände.

Für Bewohner vieler Lebensräume im unteren Eulitoral und flachen Sublitoral

beständen Aussichten, mit dem Substrat losgerissen und verdriftet zu werden, dann einen langen Transport zu überdauern und einen neuen Lebensraum zu finden. Tabelle 7 zeigt, daß mehrere Arten (*Halacarellus basteri*, *H. longipes*, *Lohmannella falcata*) aus dem unteren Eulitoral amphiatlantisch leben, andere Arten dagegen, so die der Gattungen *Arhodeoporus* und *Copidognathus* ausschließlich von der amerikanischen Küste bekannt sind.

Die Untersuchungen der Halacariden-Fauna beiderseits des Atlantiks weisen darauf hin, daß – abgesehen vom Biotop ausgesüßtes Brackwasser – keine direkten Beziehungen zwischen Lebensraum und amphiatlantischer Verbreitung bestehen. Auswertungen von Planktonproben und treibenden Algen ergaben, daß Halacariden wohl in Küstennähe, kaum aber küstenfern gefunden werden (Lohmann, 1893); bisher ist nur ein Exemplar weit entfernt von der nächsten Küste aus Tiefenwasser bekannt geworden (Lohmann, 1893). Auf treibenden *Sargassum*-Tangen wurden keine Halacariden registriert (Lohmann, 1893; eigene Untersuchungen). Die bisherigen Untersuchungen zeigen, daß über weite Wasserflächen hinweg ein passiver Transport auf treibenden Algen-Flößen sehr unwahrscheinlich ist.

Eine amphiatlantische, ja sogar weltweite Verbreitung ist auch von anderen Milben bekannt, für die eine aktive Wanderung oder passive Verbreitung selbst über enge Meeresarme hinweg fast auszuschließen ist. Die in der Nähe kalter Quellen lebende Oribatei *Mucronothrus nasalis* ist von Grönland, Südamerika und Neuseeland gemeldet (Hammer, 1965). Mehrere der in Süßwasser lebenden und auf diesen Lebensraum angewiesenen Halacariden sind in Europa, Asien, Afrika und Amerika verbreitet (Bartsch, im Druck). Von einigen Gattungen der Oribatei sind jeweils zu einer Verwandtschaftsgruppe gehörende Arten auf mehreren Kontinenten nachgewiesen (Hammer & Wallwork, 1979). Die Verbreitungsbilder deuten darauf hin, daß viele dieser weltweit verbreiteten Arten oder Verwandtschaftsgruppen Relikte einer Fauna sind, die im Mesozoikum die große Kontinentalplatte Pangäa besiedelten (Hammer & Wallwork, 1979; Bartsch, im Druck).

Wie Tabelle 6 zu entnehmen ist, sind unter den marinen Halacariden amphiatlantische Arten auf wenige Gattungen beschränkt, nämlich auf die Gattungen *Isobactus*, *Rhombognathides*, *Metarhombognathus* und *Halacarellus*. Innerhalb der Gattungen *Arhodeoporus*, *Anomalohalacarus* und *Copidognathus* dagegen tritt keine Art beiderseits des Atlantiks auf. Viele der amphiatlantischen Arten der Gattungen *Isobactus*, *Rhombognathides*, *Metarhombognathus* und *Halacarellus* sind offenbar in die Gruppe jener Milben einzureihen, die ein geologisch hohes Alter haben. Es ist zu vermuten, daß diese Arten bereits zur Zeit der letzten Trennung der amerikanischen und europäischen Kontinentalplatten, also vor rund 100 und mehr Millionen Jahren, die Küsten des Atlantischen Ozeans besiedelten. Tabelle 7 zeigt, daß amphiatlantische Arten ein weites Salinitätsspektrum einnehmen. Hinweise auf Vorkommen dieser Arten außerhalb der borealen Klimazone weisen darauf hin, daß Populationen dieser Arten auch gegenüber hohen und niedrigen Temperaturen unempfindlich sind. Die amphiatlantischen Arten haben offenbar – dank hoher Euryvalenz – die wechselnden Umweltbedingungen während vieler Millionen Jahre unverändert überdauert. Auch die Gattungen *Rhombognathus*, *Halacarus*, *Arhodeoporus*, *Agauopsis* und *Anomalohalacarus* sind weltweit verbreitet (vgl. Bartsch & Schmidt, 1978; Bartsch, im Druck), auch diesen Gattungen kommt sicherlich ein hohes Alter zu. Das geographisch geringe Ausbreitungsareal der

einzelnen Arten aber weist darauf hin, daß Änderungen der Umweltbedingungen, ökologische Nischen und geographische Barrieren zur Speziation führten.

Danksagung. Der Aufenthalt an der University of Rhode Island wurde durch ein Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Ba 615/1) finanziert, das Auswerten der gesammelten Proben unterstützt durch eine Sachbeihilfe (Ba 615/2). Prof. K. E. Hyland und Dr. M. G. Kraus danke ich für die unermüdliche Hilfe und Unterstützung in Rhode Island.

ZITIERTE LITERATUR

- Bartsch, I., 1972. Ein Beitrag zur Systematik, Biologie und Ökologie der Halacaridae (Acari) aus dem Litoral der Nord- und Ostsee. I. Systematik und Biologie. – Abh. Verh. naturw. Ver. Hamburg 16, 155–230.
- Bartsch, I., 1974a. Ein Beitrag zur Systematik, Biologie und Ökologie der Halacaridae (Acari) aus dem Litoral der Nord- und Ostsee. II. Ökologische Analyse der Halacaridenfauna. – Abh. Verh. naturw. Ver. Hamburg 17, 9–53.
- Bartsch, I., 1974b. Über das Auftreten von Epimeralporen besonders bei den Rhombognathinen (Halacaridae, Acari). – Zool. Anz. 193, 266–268.
- Bartsch, I., 1976a. Zur Systematik und Verbreitung der *Halacarellus*-Arten (Halacaridae, Acari) an der Bretagne-Küste. – Ent. Mitt. zool. Mus. Hamburg 5 (94), 97–109.
- Bartsch, I., 1976b. Ergänzungen zur Halacariden-Fauna (Halacaridae, Acari) im Becken von Arcachon. – Vie Milieu, 26 (A) 31–46.
- Bartsch, I., 1978. Verbreitung der Halacaridae (Acari) im Gezeitenbereich der Bretagne-Küste, eine ökologische Analyse. I. Verbreitung der Halacariden. – Cah. Biol. mar. 19, 363–383.
- Bartsch, I., 1979a. Verbreitung der Halacaridae (Acari) im Gezeitenbereich der Bretagne-Küste, eine ökologische Analyse. II. Quantitative Untersuchungen und Faunenanalyse. – Cah. Biol. mar. 20, 1–28.
- Bartsch, I., 1979b. Halacaridae (Acari) von der Atlantikküste Nordamerikas. Beschreibung der Arten. – Mikrofauna Meeresboden 79, 1–62.
- Bartsch, I., 1980. Halacaridae (Acari) im marinen Mesopsammal der Ostküste Nordamerikas. – Ent. Mitt. zool. Mus. Hamburg 6 (110), 393–407.
- Bartsch, I., 1981a. Die Gattungen *Anomalohalacarus* und *Halacaroides* (Halacaridae, Acari), geographische Verbreitung, Bestimmungstabelle und Beschreibung drei neuer Arten. – Zool. Beitr. 27, 67–84.
- Bartsch, I., 1981b. Halacaridae (Acari) im Süßwasser von Rhode Island, USA, mit einer Diskussion über Verbreitung und Abstammung der Halacaridae. – Gewäss. Abwäss. (im Druck).
- Bartsch, I. & Schmidt, P., 1978. Interstitielle Fauna von Galapagos. XXII. Zur Ökologie der Halacaridae (Acari). – Mikrofauna Meeresboden 69, 1–37.
- Bartsch, I. & Schmidt, P., 1979. Zur Verbreitung und Ökologie einiger Halacaridae (Acari) in Sandstränden der Ostsee (Kieler Bucht), der Nordsee (Sylt) und des Europäischen Nordmeeres (Tromsö). – Mikrofauna Meeresboden 74, 1–37.
- Briggs, J. C., 1974. Marine zoogeography. McGraw-Hill, New York, 475 pp.
- Collins, B. P., 1976. Suspended material transport: Narragansett Bay Area, Rhode Island. – Estuar. coast. mar. Sci. 4, 33–44.
- Donn, W. L., Farrand, W. R. & Ewing, M., 1962. Pleistocene ice volumes and sea-level lowering. – J. Geol. 70, 206–214.
- Halvorson, W. L. & Dawson, C. G., 1973. Coastal vegetation. In: Coastal and offshore environmental inventory Cape Hatteras to Nantucket Shoals. – Univ. Rhode Island mar. Publ. Ser. 3 (9), 1–92.
- Hammer, M., 1965. Are low temperatures a species-preserving factor? Illustrated by the oribatid mite *Mucronothrus nasalis* (Willm.) – Acta Univ. lund. (Sect. 2) 1965 (2), 1–10.
- Hammer, M. & Wallwork, J. A., 1979. A review of the world distribution of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) in relation to continental drift. – Biol. Skr. 22 (4), 1–31.
- Haq, J., 1965. Records on some interstitial mites from Nobska Beach together with a description of the genus and species *Psammonsella nobskae*, of the family Rhodacaridae (Acari, Mesostigmata). – Acarologia 7, 411–419.

- Hicks, S. D., 1963. Physical oceanographic studies of Narragansett Bay 1957 and 1958. – Spec. scient. Rep. U. S. Fish Wildl. Serv. (Fisheries) 457, 1–30.
- Kraus, M. G., 1980. Factors correlated with intertidal distribution of meiofauna along a Rhode Island estuary. Ph. D. Diss., University of Rhode Island, Kingston, R. I.
- Kremer, J. N. & Nixon, S. W., 1978. A coastal marine ecosystem. Simulation and analysis. – Ecol. Stud. 24, 1–217.
- Lindroth, C. H., 1957. The faunal connections between Europe and North America. – Almquist & Wiksell, Stockholm, 344 pp.
- Lindroth, C. H., 1963. The problem of late land connections in the North Atlantic area. In: North Atlantic and their history. Ed. by A. Löve & D. Löve. Pergamon Press, Oxford, 73–85.
- Lohmann, H., 1893. Die Halacarinen der Plankton-Expedition. – Ergebn. Atlant. Ozean Plankton-exped. Humboldt-Stift. 2 G. a. B, 11–95.
- McCaffrey, R. J., Myers, A. C., Davey, E., Morrison, G., Bender, K., Luedtke, N., Cullen, D., Froelich, P. & Klinkhammer, G., 1980. The relation between the pore water chemistry and benthic fluxes of nutrients and manganese in Narragansett Bay, Rhode Island. – Limnol. Oceanogr. 25, 31–44.
- Milliman, J. D., 1973. Marine Geology. – In: Coastal and offshore environmental inventory Cape Hatteras to Nantucket shoals. – Univ. Rhode Island mar. Publ. Ser. 3 (10), 1–91.
- Newell, I. M., 1947. A systematic and ecological study of Halacaridae of eastern North America. – Bull. Bingham oceanogr. Coll. 10, 1–232.
- Newell, I. M., 1949. New genera and species of Halacaridae (Acari). – Am. Mus. Novit. 1411, 1–22.
- Poirrier, M. A. & Partridge, M. R., 1979. The barnacle, *Balanus subalbidus*, as a salinity bioindicator in the oligohaline estuarine zone. – Estuaries 2, 204–206.
- Pratt, S. D., 1973. Benthic fauna. In: Coastal and offshore environmental inventory Cape Hatteras to Nantucket Shoals. – Univ. Rhode Island mar. Publ. Ser. 2 (5), 1–70.
- Stickney, A. P. & Stricker, L. D., 1957. A study of the invertebrate bottom fauna of Greenwich Bay, Rhode Island. – Ecology 38, 111–122.
- Strauch, F., 1970. Die Thule-Landbrücke als Wanderweg und Faunenscheide zwischen Atlantik und Skandik im Tertiär. – Geol. Rdsch. 60, 381–417.
- Viets, K., 1935. Wassermilben aus Bulgarien. – Zool. Anz. 109, 33–39.