

## **Biozönotische Interaktionen zwischen boden-, regen- und meerwasser-gespeisten Lithotelmen der südschwedischen Ostseeküste**

AUGUST WILHELM STEFFAN

Steffan, A. W.: Biozönotische Interaktionen zwischen boden-, regen- und meerwasser-gespeisten Lithotelmen der südschwedischen Ostseeküste. [Biocoenotic interactions between rock pools fed from soil-, rain-, and sea-water at the southern Swedish coast of the Baltic Sea.] – Ent. Tidskr. 100:241–244. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

Investigations during the summers of 1978/9 at Stenshuvud (Kivik/Skåne) proved that there are three main types of rock pools. Their different physiography and ecology evidenced to depend on whether they are primarily fed by soil water ( $400 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ), rain ( $20 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ) or brackish seawater ( $11000 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ). Members of the types 1. edapholithotelmon ( $350\text{--}500 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ), 2. pluvio-l.t. ( $30\text{--}200 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ), and halo-l.t. ( $11000\text{--}15000 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ) can remain in existence only some days, several weeks, or even more than two months, just depending on weather-conditions. They are each inhabited by another animal community, consisting of a few species only, but in large individual numbers. Their short food chains, the rather missing biocoenotic interactions, and their short span of existence evidence them as extreme biocoenoses. An overflow of saline water from a halo-l.t. into a pluvio-l.t. will cause an interference of the different water bodies and lead to the temporary connection of the previously independent biocoenoids, the food chains of which can be extended from primary to the secondary consumer level. Likewise, a connection and interference of rockpools of all three types will lead to a prolongation of the food chain up to the tertiary consumer level. Only when rain water is piled up above saline water, this will lead to a physiographic and biocoenotic stratification of such pools: The previous halobiotic biocoenoid will continue in the lower saline stratum (hypotelmal), and by a chemical barrier (mesotelmal) be permanently delimited from the previous pluvio-l.t. -inhabitants, invading into the upper freshwater stratum (epitelmal).

A. W. Steffan, Fachrichtung Zoologie, Fachbereich Naturwissenschaften 11, Bergische Universität (GHS), Gaustrasse 20, D-5600 Wuppertal 1, Bundesrepublik Deutschland.

Die am Stenshuvud (Kivik/Skåne) in die Ostsee ESE ausstreichenden und nahezu parallel zur Küstenlinie etwa  $35^\circ$  landwärts einfallenden Klippen aus kristallinem Urgestein bilden aufgrund der verschieden stark angewitterten und schräg terrassenförmig ansteigenden Felsschichten flach-trichterförmige Becken. Diese werden entsprechend ihrer Lage am Rande des anschließenden humus-bildenden Laubmischwaldes bzw. in Abhängigkeit ihrer Entfernung (0–60 m) zur Strandlinie und ihrer Höhe (0–6 m) über dem Meeresspiegel in unterschiedlichen Verhältnissen von Boden- [ $400 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ], Regen- [ $20 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ] und brackigem Meer-Wasser [ $11.000 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ] gespeist (Abb. 1). Die dabei

entstehenden, meist voneinander völlig getrennten und Wochen oder Monate lang beständigen Wasseransammlungen mit Tiefen von 5–50 cm und Oberflächen von  $5 \times 10$  cm bis  $100 \times 250$  cm stimmen nach physiographischen Eigenheiten und fehlendem bis spärlichem uferbegleitenden Pflanzenbewuchs mit den durch Berggren (1971) für den Karlshamn Archipelago (Blekinge) ebenso wie mit den bereits durch Levander (1900) und Lindberg (1944) für die südfinnische Schärenküste beschriebenen Lithotelmen-Typen überein. Die in den Sommermonaten August und September der Jahre 1978 und 1979 am Stenshuvud untersuchten und zahlreiche Übergangsformen umfassenden Tümpel werden ausführlich

## LITHOTELMATA OF DIFFERENT PHYSIOGRAPHY

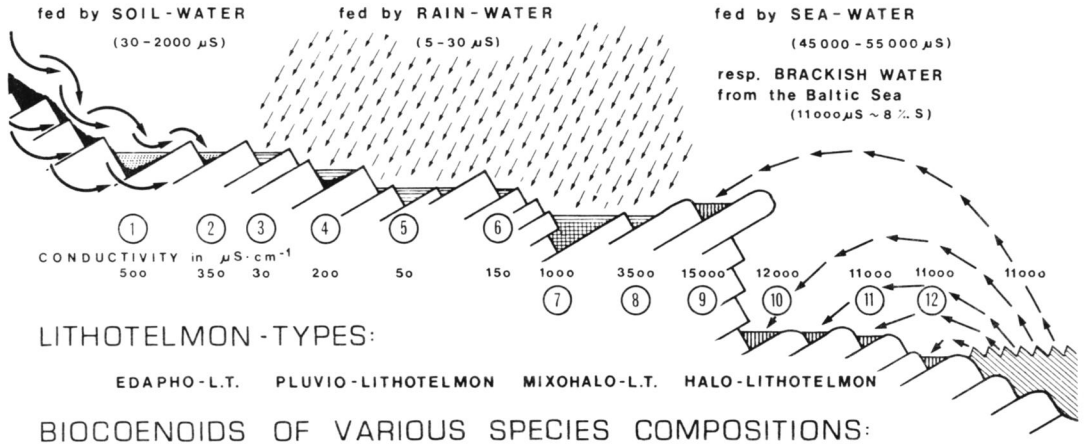


Fig. 1. Schematic cross section through the coastal ridge at Stenshuvud/Skåne: position of the different types of rock pools, indication of their water provenance and lists of the main members of the biocoenoids inhabiting them.

- |  |  |   |
|--|--|---|
| (1) <i>Fontinalis antipyretica</i><br><i>Chironomus annularius</i><br><i>Aeshna cyanea</i><br><i>Agabus</i> (spec.div.)<br><i>Hydroporus</i> (spec.div.)<br><i>Asellus aquaticus</i> | <i>Culex pipiens pipiens</i><br><i>Chaoborus</i> (spec.indet.)<br><i>Rotatoria</i> (gen.spec.)<br><i>Cladocera</i> (gen.spec.)<br><i>Ostracoda</i> (gen.spec.) | <i>Triturus vulgaris</i>  |
| (2) <i>Chironomus</i> (spec.indet.)<br><i>Culex pipiens pipiens</i><br><i>Anacaena limbata</i>   | (5) <i>Chironomus pseudothummi</i><br><i>Culex pipiens pipiens</i><br><i>Corixidae</i> (spec.div.)   | (8) <i>Chironomus halophilus</i>  |
| (3) <i>Chironomus pseudothummi</i><br><i>Culex pipiens pipiens</i>   | (6) <i>Chironomus pseudothummi</i><br><i>Culex pipiens pipiens</i>   | (9) <i>Enteromorpha intestinalis</i><br>(10) <i>Halocladus fucicola</i><br><i>Gammarus duebeni</i>                      |
| (4) <i>Chironomus pseudothummi</i>   | (7) <i>Notonecta glauca</i><br><i>Corixidae</i> (spec.div.)  | (11) <i>Halocladus fucicola</i>   |
|  |  | (12) <i>Gammarus duebeni</i><br><i>Mytilus edulis</i> (juv.)<br><i>Theodoxus fluviatilis</i><br>(Polychaeta, Crustacea) |

und in größerem Zusammenhang mit allen ermittelten physiographischen und biozönotischen Daten an anderer Stelle beschrieben.

Von den untersuchten Tümpeln werden der hier anzustellenden produktionsökologischen Betrachtung nur physiographische und biozönotische Befunde an Vertretern der vier wichtigsten Lithotelmen-Typen zugrundegelegt: (I) Bodenwasser-Tümpel mit meist dicker Schlammschicht am Grund. Leitfähigkeit  $350\text{--}500 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ,  $\text{Cl}^-$  mg/l 35. Bewuchs mit *Fontinalis antipyretica*. Nahrungskette: Detritus  $\rightarrow$  *Chironomus annularius* + *Culex pipiens pipiens*  $\rightarrow$  *Aeshna cyanea*. (II) Regenwasser-Tümpel mit keiner oder nur sehr geringer Schlammschicht am Grund. Leitfähigkeit  $30\text{--}200 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ,  $\text{Cl}^-$

mg/l 35. Bewuchs oft mit *Carex* species. Nahrungskette: *Chironomus pseudothummi* + *Culex pipiens pipiens*  $\rightarrow$  Larven und Imagines mehrerer kleiner karnivorer Dytiscidae-Species. – (III) Regen-Brackwasser-Tümpel (subsalin, oligomixohalin) mit geringer Schlammschicht. Leitfähigkeit  $1000\text{--}3500 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ,  $\text{Cl}^-$  mg/l:  $1200\text{--}2500$ , entspr.  $2.5\text{--}5.0\%$  S. Bewuchs fehlt. Nahrungskette: Detritus  $\rightarrow$  *Chironomus halophilus* + *Culex pipiens pipiens*  $\rightarrow$  *Notonecta lutea*. (IV) Brackwasser-Tümpel (mesomixohalin) mit meist geringer Schlammschicht am Grund. Leitfähigkeit:  $11.000\text{--}15.000 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ ,  $\text{Cl}^-$  mg/l:  $3.700\text{--}5.000$ , entspr.  $9.3\text{--}12.7\%$  S. Meist mit Bewuchs von *Enteromorpha intestinalis*. Nahrungsketten: (a) *Enteromorpha* und/oder Detritus  $\rightarrow$  *Halocla-*

*dius fucicola*; (b) Detritus und/oder Aas (tote Artgenossen, eigespülte Meerestiere) → *Gammarus duebeni*. –

Die durch direkte Freilandbeobachtung, durch Laborexperiment (Futterangebot) oder z.T. auch durch Darmuntersuchungen ermittelten Nahrungsketten in den aufgezeigten Lithotelmen-Typen erweisen sich bei gleichbleibenden Witterungsverhältnissen über Beobachtungszeiträume von nur wenigen Tagen oder aber bis zu mehreren Wochen hin als beständig und für die Angehörigen der einzelnen Typen als charakteristisch. Abgänge erfolgen nur durch Emergenz. Rezedente oder in Einzelfällen auch dominante Mitbesiedler, vor allem Planktonten (Rotatoria, Cladocera, Hydracarina, Hemiptera, Coleoptera, Brachycera), können hier unberücksichtigt bleiben. – Die räumlich voneinander isolierten Tümpel der verschiedenen Typen beinhalten jeweils in sich geschlossene Kleinlebensgemeinschaften. Ihre Mitglieder bilden einfache, meist auf Detritophagie fußende Nahrungsketten und sind aufgrund von Artenarmut und Individuenreichtum (Thienemann 1956) sowie geringer intrabiozönotischer Konnexen (Steffan 1974) als Extrembiozöosen oder Biozönoide aufzufassen.

Längere Trockenperioden führen bei allen Lithotelmen-Typen infolge direkter Insolation zu Verdunstung und Verringerung der Wassermenge. Nur bei teilweise oder überwiegend meerwasser-beeinflußten Tümpeln ergeben sich physiographische Änderungen (Ansteigen der Salinität: III → 3.000 mg/l Cl<sup>-</sup>, IV → 6.900 mg/l Cl<sup>-</sup>), die jedoch keine wesentlichen Populationsumschichtungen bedingen. Längere Regenperioden dagegen führen zum Ansteigen des Wasserstandes und in den Typen III und IV zur Verdünnung der Salzkonzentration.

Wesentliche biozönotische Auswirkungen ergeben sich bei Überlaufen und Inverbindungtreten zweier Tümpel mit zuvor unterschiedlicher Physiographie und Besiedlung, z.B. der Typen III + IV: In windgeschützten Brackwassertümpeln wird das aus anderen Tümpeln einfließende oder direkt durch Regen auftreffende Regenwasser aufgrund geringeren spezifischen Gewichtes über das schwerere Brackwasser aufgeschichtet (Abb. 2). Derartige Schichttümpel mit 6.000–15.000  $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$  L im 10–40 cm mächtigen Hypotelmon und mit 200–800  $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$  L im 10–40 cm mächtigen Epitelmon können mit einer

nur 1–2 cm dicken Sprungschicht über mehrere Wochen bestehen. Im salinen Hypotelmon bleibt dann die vorhandene Lebensgemeinschaft mit allen intrabiozönotischen Beziehungen ihrer Mitglieder erhalten. In das nicht-saline Epitelmon dringen aus benachbarten, nun direkt verbundenen Tümpeln des Typus II oder III Larven und Puppen der dort lebenden Culicidae-Species ein. Sie besiedeln allein den Bereich des Epitelmon und wandern bei natürlicher oder auch experimentell vorgenommener heftiger Störung (nicht wie im Süßwassertümpel bis zum Boden, sondern) nur bis zur Sprungschicht abwärts. Sie verweilen dann immer wieder ausschließlich in einer schmalen Zone ringsum an den Beckenwänden genau oberhalb der durch Leitfähigkeitsmeßgerät mit Mikrosonde ermittelten Sprungschicht. Das zwischen beiden Wassersichten gelegene Mesotelmon stellt mithin eine natürliche chemische Barriere zwischen den beiden zuvor nicht nur chemisch, sondern auch territorial getrennten Lebensgemeinschaften dar.

Andere physiographische und biozönotische Verhältnisse ergeben sich, wenn Tümpel der Lithotelmen-Typen III + IV infolge landwärts gerichteter Sturmböen durch erhöhten Spritzwassereinfluß oder Sturmfluten miteinander in Verbindung treten: Das aus IV in III überfließende oder direkt aus dem Meer eingetragene Brackwasser vermischt sich aufgrund seines höheren spezifischen Gewichtes schnell mit dem leichteren Süßwasser, so daß infolge Salinitätsausgleich dann Mischwassertümpel mit 3.000–6.000  $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$  L entstehen. Dieser Zustand ermöglicht das Eindringen von *Gammarus duebeni* in die zuvor von ihm nicht besiedelten Tümpel des Typus III oder sogar II. Er schließt sich hier als Sekundärkonsument an die zuvor meist mit den Primärkonsumenten *Chironomus* sp. und *Culex* sp. endenden Nahrungsketten an. Dies ist vor allem deshalb bemerkenswert, weil sich dieser Krebs in seiner nahrungsreichen Ausgangsbiozönose in der Regel nicht von den viel kleineren Larven der dort lebenden Chironomidae-Species *Halocladius fucicola* ernährt.

Noch weitergehende biozönotische Interaktionen werden ermöglicht, wenn durch gleichzeitige oder aufeinanderfolgende Speisung sowohl durch Brackwasser als auch durch Regenwasser Tümpel aller Lithotelmen-Typen wenigstens zeitweise miteinander in Verbindung treten.

Eine allmähliche Durchmischung der süßen und verschieden stark brackigen Wasserschichten führt dann zu Mischwassertümpeln mit  $1.000\text{--}3.000 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  S, in denen viele der sonst unter unterschiedlichen Salinitätsverhältnissen vorkommenden Arten zumindest zeitweise gemeinsam lebensfähig sind. Die zuvor allein in Lithotelmen-Typus I auftretende Larve von *Aeshna cyanea* vermag dann in Tümpeln der Typen II und III einzudringen. Hier schließt sie sich ebenso wie zuvor in Tümpeln des Typus I als Sekundärkonsument an die zumeist mit den Primärkonsumenten *Chironomus* sp. und *Culex* sp. endende Nahrungskette an. Ist dort aber bereits *Gammarus duebeni* aus Tümpeln des Typus IV eingewandert, entsteht ein komplizierteres Nahrungsnetz: Die Larven der dort lebenden *Chironomus*-Species werden dann nicht allein von *Gammarus duebeni*, sondern auch von *Aeshna cyanea* dezimiert. Darüber hinaus aber schließt sich *Aeshna cyanea* auch als Tertiärkonsument an die zuvor mit dem Sekundärkonsumenten *Gammarus duebeni* endende Nahrungskette an.

Die zuerst durch Freilandbeobachtungen ermittelten „normalen“ und temporär abweichenden Nahrungsbeziehungen wurden im Labor durch Hälterung und Futterangebot sowie teilweise durch Darminhalts-Kontrolle überprüft und bestätigt. *Gammarus duebeni* als Brackwasser-Art vermag sich von süßwasser-bewohnen-

den *Chironomus*-Larven, und *Aeshna cyanea* als Süßwasser-Art auch von brackwasser-bewohnenden Amphipoda zu ernähren. Mit der vorübergehenden Aufhebung der räumlichen Isolierung zwischen unterschiedlich zusammengesetzten artenarmen Kleinlebensgemeinschaften kommt es zu Änderungen im Nahrungserwerb ihrer Mitglieder, zur Verflechtung zuvor getrennter Nahrungsketten und zur Neugestaltung biozönotischer Beziehungsgefüge.

#### Literatur

- Berggren, F. 1971. Ecological investigations on the insect fauna in rock-pools in Blekinge, Sweden. – Dissertation (vervielfältigtes Manuskript), Department of Entomology, University of Lund, Lund.
- Levander, K. M. 1900. Zur Kenntnis des Lebens in den stehenden Kleingewässern auf den Skäreninseln. – Acta Soc. F. Fl. Fenn. 18:1–107.
- Lindberg, H. 1944. Ökologisch-Geographische Untersuchungen zur Insektenfauna der Felsentümpel an den Küsten Finnlands. – Acta Soc. F. Fl. Fenn. 41:1–178.
- Steffan, A. W. 1974. Die Lebensgemeinschaft der Gletscherbach-Zuckmücken (Diptera: Chironomidae) – eine Extrembiozönose. – Entomologisk Tidskrift 95 (Suppl.):225–232.
- Thienemann, A. F. 1956. Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur. – Hamburg (Rowohlt-Verlag).