

Über ökologische und biogeographische Trends innerhalb der Harpacticoiden (Copepoda – Crustacea)

von

Hans JAKOBI*

SUMMARY

Ecological and biogeographical trends in Harpacticoids

The majority of harpacticoids show a great dependence on the peculiarities of their habitat. This research attempted to detect the possible existence of biogeographical and ecological trends.

The limited biogeographical data is discussed, to this is applied the method of analysis of morpho-ecological correlation (Jakobi, 1962) developed to determine ecological trends. This way, all characteristics of the harpacticoid body selected were studied to check their adaptative value. Based on those results it was possible to establish and to define ecological units. Data were then subjected to statistical tests of homogeneity for variance and significance.

Graphs are used to demonstrate the natural adaptation process. Diagrams permit one to recognize the general tendencies as well as degrees of specific evolution.

Nevertheless, quite different principles such as type formation and atomic orbit model analogy, were applied to understand biogeographic trends. The change of the endopodites of the 4th leg of adult males (Enp. P₄ ♂) is utilized as an example.

Als ich mich im Jahre 1951 von meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. J. Stammer verabschiedete, um nach Brasilien zu gehen, riet er mir an, mich den Harpacticiden, eine der interessantesten und noch vielversprechenden Krebsgruppen zu widmen, da ich dort in den Tropen kaum Bathynellen finden wurde.

Während meiner nun fast 25jährigen Tätigkeit an der Universität Paraná, hatte ich Gelegenheit u.a. auch zahlreiche Harpacticoidenarbeiten zu veröffentlichen. Zahlreiche Exkursionen, die sich vom Amazonasbecken bis an die Grenze Uruguays erstreckten, ermöglichten es, nicht nur eine ansehnliche mikrofaunistische Sammlung anzulegen, sondern auch reichliche ökologische Erfahrung zu sammeln. Laborexperimente ergänzen laufend die Feldarbeiten.

Die Harpacticoiden eignen sich nun von Natur aus gut für ökologische Stu-

* Universität Paraná — Curitiba — Brasil.

dien. Rund 99% aller Arten sind als ausgesprochen nischentreu zu bezeichnen. Nur ca. 1% kommt regelmässig im Plankton vor. Andererseits kennen wir aber auch keine echten Parasiten.

Innerhalb dieser nicht parasitären Substratabhängigkeit zeigen nun die Harpacticoiden eine ausserordentliche Anpassungsfähigkeit an die verschiedensten Umweltbedingungen. Wir finden sie im Meere, im Brackwasser der Buchten und Ästuarien, im interstitiellen System des Küstengrundwassers, in seichten und tiefen Brunnen, in Wasserleitungen aller Art, in Höhlengewässern, in lenticischen und lotischen Wässern, sowie auch in den sog. Phytohelmen, hauptsächlich tropischer und subtropischer Pflanzen.

Dank den Arbeiten Husmanns (1958, 1959 u.a.) wurden die Harpacticoiden auch als charakteristische Faunenanteile künstlicher Sandaufschüttungen einschliesslich Grundwasseranreicherungsanlagen nachgewiesen. So ist *Parasthenocaris* im Grundwasser der helgoländer "Düne" relativ häufig. *Attheyella derelicta* Brian, 1927, welche bisher nur aus limnischem Algensubstrat Südamerikas gefunden wurde, lässt sich im Laboratorium in Sandsubstrat von einer Korngrösse $d=1,01-1,41$, sowie $d=2,84-4,0$ sehr gut züchten (Jakobi, H. & Marinoni, R. C., 1965). Versuchsreihen zeigten, dass je nach Änderung der physikalisch-chemischen Wasserfaktoren kombiniert mit dem Wechsel der granulometrischen Werte (Korngrösse) der Populationsanpassungswert verschieden ist.

Es ist wahrscheinlich, dass wir auf Grund der hier bei Harpacticoiden gefundenen Beziehungen, zu allgemein gültigen qualitativen und quantitativen Aussagen kommen können, wenigstens hinsichtlich nischentreuer, nichtparasitärer Wasserinvertebraten.

Wer mit Harpacticoiden arbeitet weiss, dass z.B. eine aus Meeresalgen (*Laminaria*, *Ulva*) gewonnene Probe völlig anders gestaltete Exemplare enthält als eine aus Grundwasser gewonnene. Im ersten Falle finden wir neben der aerodynamischen und birnförmigen immer auch die stark abgeplattete, schabenartige Körperform, welche sich für das Leben zwischen den Algenbändern ganz besonders eignet. Solche Formen findet man jedoch nicht im eucavalen Mesopsammal, auch nicht im Mesobryophytal. Hier ist der Lebensformtyp äusserst schlank und meist transparenter Natur.

Hatte nun bereits Klie (1929) auf diese einfachen morpho-ökologischen Beziehungen hingewiesen, so erfasste Remane (1934) die Gesamtkörperform der Mesofauna durch die Anwendung des Längenbreitenindex. Kunz folgte ihm unter Einführung eines Furkalindex. So liessen sich schon damals die Harpacticiden interstitieller Systeme durch reduzierte Indexwerte charakterisieren.

Schon Lang (1948) versuchte in seiner Monographie der Harpacticiden die bis dahin vorhandenen Daten über Körperbau und Substrateigenheiten ökologisch sinnvoll zusammenzustellen. Indem er für die verschiedenen Substrate die nach seiner Meinung typischen Harpacticiden vereint, kommt er zu sechs Gruppen, welche jedoch fast ausschliesslich durch die Substratbeschreibung der Fundorte charakterisiert werden.

Bereits während meiner ersten Arbeiten hier in Brasilien fiel mir auf, dass gewisse Körpereigenschaften, wie Rostrumgrösse, Antennenglieder-

zahl, Segmentproportionen u.s.w. auch in Beziehungen zum jeweiligen Substrat stehen müssen.

Ich konnte zunächst jedoch nicht klar sehen und nahm an — der herrschenden wissenschaftlichen Meinung folgend — dass physikalisch-chemische Unterschiede, wie Salzgehalt, pH des Wassers sehr auslesend wirken und der Kleinf fauna ihren Stempel aufdrücken dürften. Ich untersuchte die Harpacticoiden also zunächst in diesem Sinne: eine möglichst grosse Zahl typischer Salz- und Süsswasserarten wurden auf die Häufigkeit gewisser morphologischer Charaktere hin überprüft. Es ergab sich, dass die für beide Bioregionen gefundenen Gruppendiagramme keine statistisch bedeutsamen Unterschiede aufwiesen, was besagt, dass der Übergang vom Meer ins Süsswasser offenbar keine signifikanten morphologischen Änderungen im Sinne der Untersuchungsreihe mit sich bringt.

Diese zunächst ernüchternd wirkenden Ergebnisse waren umso bedeutender für das Verstehen adaptativer Prozesse als Lang (1948) in seiner Monographie ein Sonderkapitel über die Abhängigkeit vom Salzgehalt dem Abschnitt über Körperbau und Substrat anschliesst. Jedenfalls dürfte sich Lang übereilt haben gleich von "Abhängigkeit" zu sprechen, da sich die für die verschiedensten hyalinen Bereiche zusammengestellten Gruppen lediglich auf Fangdaten beziehen. Es wäre wohl wünschenswert gewesen, die jeweiligen Arten auf ihre osmotische Resistenz hin getestet zu haben.

A. — ÖKOLOGISCHE TRENDS

Wenngleich gerade in den letzten Jahren zahlreiche Daten über morphologische, ökologische, phylogenetische und auch physiologische Fragen der Harpacticoiden angereichert wurden, kann man doch sagen, dass hinsichtlich der Adaptationsprozesse nur sehr wenig Konkretes bekannt ist.

All diese vielen Fragen, angefangen beim Selektionsprozess gewöhnlicher Biotope im Vergleich zur Konstanz von Extrembiotopen bis zum Adaptationswert bestimmter Organe, bewegten uns, einen Weg zu finden, welcher es uns erlaube das Adaptationsgeschehen schärfer zu sehen. Hierfür war vor allem notwendig, eine neue und wirksame Arbeitsmethode herauszufinden, welche es unter Anwendung analytischer Kriterien ermögliche, morpho-ökologische Zusammenhänge auch quantitativ zu erfassen und ihre statistische Signifikanz zu berechnen. Wie könnte man z.B. die allgemein bekannte Tatsache mathematisch erfassen und graphisch klar demonstrieren, dass gewisse Körpereigenschaften positive bzw. negative Entwicklungstendenz zeigen, je nach dem charakteristischen Biotop? Auf welche Weise könnte man die zwischen morphologischer Veränderung und Biotop Anpassungsgrad bestehenden Beziehungen mathematisch präzisieren? Welcher Biotop kommt denn z.B. für die troglobionten Harpacticoiden als ursprünglich in Frage? Das Phytal oder das Mesopsammal? Eine gewissenhaft durchgeführte Korrelationsanalyse dürfte geeignet sein, mehr Licht in diesen Fragenkomplex zu bringen.

Die morpho-ökologische Korrelationsanalyse:

Es war also Grundbedingung, geeignete Charakteristika auszuwählen. Diese sind natürlich je nach zu untersuchender Tiergruppe verschieden, obgleich einige immer zu berücksichtigen sind. Bei der Auswahl der analytischen Charakteristika wurden folgende Kriterien zugrundegelegt:

1. Das Charakteristikum muss wenigstens innerhalb der Art konstant sein. So sind von vorne herein z. B. alle Abdominalornamente, obgleich gut sichtbar, ausgeschlossen.

2. Es muss gut beschrieben sein (so würde z. B. der Sexualapparat sehr gute Bezugscharakteristika geben, jedoch fehlen im allg. eingehende Beschreibungen desselben).

3. Das dem jeweiligen Charakteristikum entsprechende Organ darf der Präparation nicht allzugrosse Schwierigkeiten entgegenstellen. So sind meines Erachtens die Mandibeln, gleich anderen nischentreuen Kleintieren, auch bei den Harpacticoiden von relativ hohem diagnostischem Wert. Sie werden jedoch nur selten gut reproduziert.

4. Unerlässlich ist auch, das Charakteristikum klar zu definieren, bevor man zur Analyse schreitet. Oft findet man in der Literatur die Ausdrücke "gross" bzw. "klein". Ganz abgesehen davon, dass verschiedene Autoren ganz verschiedene Vorstellungen darunter haben, sind sie für unsere Korrelationsanalyse völlig unbrauchbar. Es ist vielmehr notwendig, das Rostrum in Beziehung zu anderen Charakteren zu setzen. Gross ist definiert als "gleich oder länger als das 1. Antennulglied".

So wurden schliesslich folgende Charakteristica als analytisch brauchbar gefunden:

- A. Rostrum gross (g) oder klein (k). Kriterium: gleich gross oder länger als das erste Glied der ersten Antenne.
- B. Vielgliedrigkeit der ersten Antenne. Kriterium: Zahl der Glieder A_1 gleich oder länger als 7. Die Wahl fiel auf die Zahl 7, weil sie bei den Harpacticoiden das Mittel zwischen Minimum (4) und Maximum (10) darstellt.
- C. Vielgliedrigkeit des Exopoditen der 2. Antenne. Kriterium: Gliederzahl gleich oder grösser als 2.
- D. Vielborstigkeit des Exopoditen der 2. Antenne (letztes Glied): Zahl der Borsten gleich oder grösser als 3.
- E. Die 2. Antenne mit oder ohne Allobase. Kriterium: Fusion des Basipoditen mit dem 1. Glied des Endopoditen.
- F. Endopodit P_1 drei- oder wenigergliedrig. Meines Wissens kennt man bis heute keine Harpacticoiden mit 4-gliedrigem Endopoditen P_1 .
- G. Vielborstigkeit des letzten Gliedes des Enp. P_1 . Kriterium: Borstenzahl am letzten Glied gleich oder grösser als 3.
- H. Enp. P_3 drei- oder wenigergliedrig. Analog dem P_1 kennt man keinen viergliedrigen Enp. P_3 .
- I. Fusionsgrad des 5. Thorakopodenpaares. Kriterium (nach Jakobi 1960): a - Fusion des Basiendopoditen nur in der Mittellinie, wobei die Exopoditen von den Basiendopoditen getrennt bleiben (Yyp B), b - Fusion der Exopoditen mit den Basiendopoditen, wobei das Paar durch die Mittel-

linie getrennt bleibt, c - Bildung einer einheitlichen Platte, wobei keine Trennungslinie mehr sichtbar ist. Es kann auch noch das Geschlecht, in welchem sich die Fusion vollzogen hat, berücksichtigt werden.

- J. Letztes Abdominalsegment gross oder klein. Kriterium: gross = gleich oder länger als das vorletzte Segment.
- L. Furka gross oder klein. Kriterium: Furkalanhänge gleich oder länger als das letzte Abdominalsegment.
- M. Existenz eines furkalen Geschlechtsdimorphismus. Kriterium: klar sichtbarer und auch messbarer Form- und Grössenunterschied der Furkalanhänge.
- N. Längen-Breiten-Indexwerte hoch oder niedrig. Kriterium: hoch bedeutet gleich oder höher als zwanzig.

Nach Formulierung der oben genannten Charakteristika und Kriterien gingen wir dazu über, sämtliche bisher beschriebenen Harpacticoiden-Arten auf ihre analytische Verwendbarkeit zu prüfen. Bei der Wahl wurde bewusst streng verfahren; zweifelhafte oder schlecht beschriebene Arten wurden nicht berücksichtigt.

Hinsichtlich der Definition der ökologischen Gruppen wurde analog verfahren; es konnten folgende Gruppen unterschieden werden:

1. Phytalbewohner (fi): Marine phytobionte Harpacticoiden, die nur auf Meeresalgen leben.
2. Epipsammonharpacticoiden (ep): auf Sandoberflächen zu Hause.
3. Troglophile Arten (tf): leben in oberirdischen wie auch unterirdischen Nischen.
4. Eukavale Troglobionte (tb): An echt unterirdische Lebensräume angepasste H.

Es sei bemerkt, dass angesichts der Auslesekriterien gewisse Arten ausgeschlossen werden mussten, obgleich sie vorher von massgeblichen Autoren als biotopspezifisch erklärt worden waren. So zitiert z.B. Delamare-Deboutteville 1960, S. 229, Zeile 41, *Parastenocaris phyllura* Noodt zusammen mit *Nannopus palustris* Brady als Beispiele troglobionter Arten, was versehentlich geschehen sein dürfte.

So wurden also zunächst Tabellen aufgestellt. Anschliessend konnten die relative Häufigkeit der verschiedenen analytischen Charaktere berechnet und die entsprechenden Diagramme gezeichnet werden (Fig. 1).

Um die Resultate dann noch auf eine feste mathematische Grundlage zu stellen, wurden die gefundenen Werte dann noch der statistischen Analyse unterworfen.

Als Endresultat lassen sich folgende statistisch gesicherte Aussagen machen:

1 — Nur 8,4% aller troglobionter Harpacticoiden haben ein als gross zu bezeichnendes Rostrum (siehe Definition der Charakteristika). Ausgehend von den reinen Phytalbewohnern (79,7%) ist ein gradatives Absinken dieses Wertes über die Epipsammobionten (20%) und Troglophilen (18,0%) bis zu den echten Grundwasserbewohnern zu verzeichnen, das statistisch sehr bedeutend ist ($\chi^2 = 127,926$; $p = <0,001$). Besonders hebt sich die Differenz zwischen

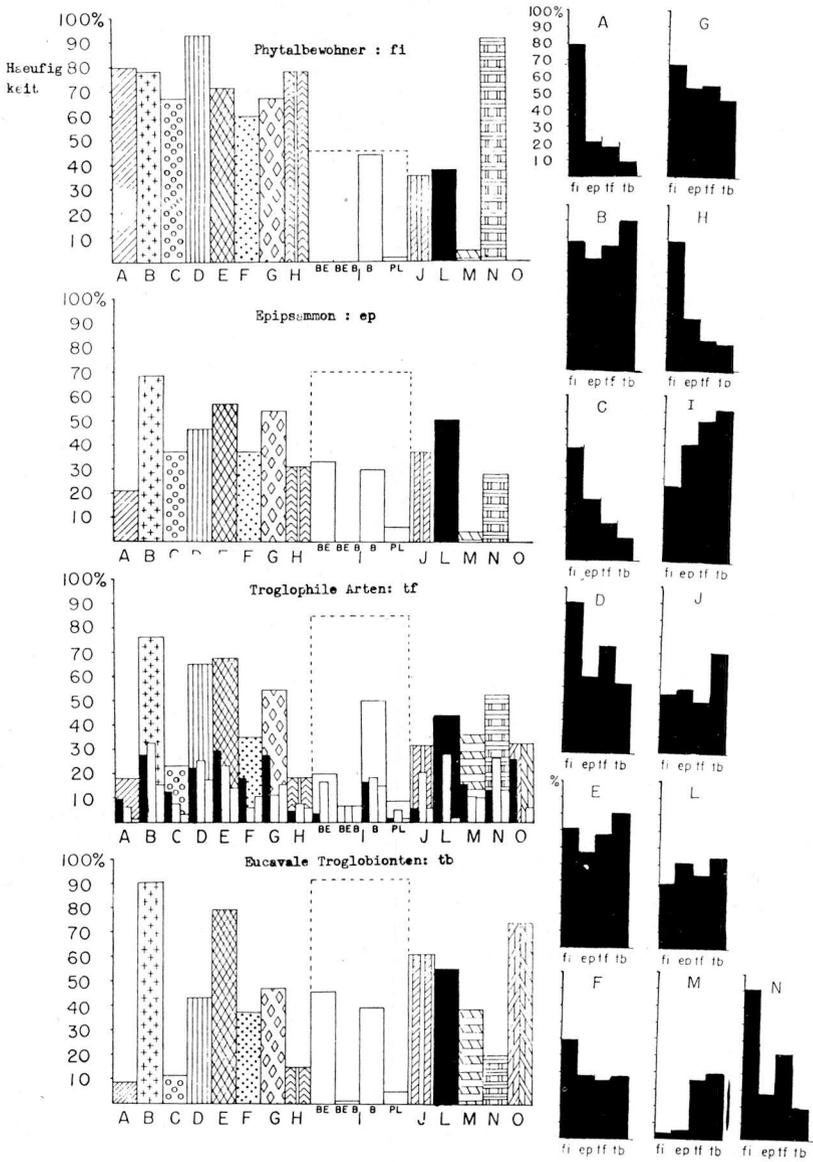


Fig. 1. Ökologische Einheiten fi, ep, tf und tb mit den Adaptationsdiagrammen A-N.

Phytal- und Epipsammalbewohnern hervor ($X^2 = 35,523$; $p < 0,001$), während der zwischen Epipsammal und Trogliphilen bestehende Häufigkeitsunterschied nur unbedeutend ist ($X^2 = 0,306$; $p < 0,05$). Für den Übergangsbereich tf-tb erhielten wir immerhin $X^2 = 3,708$; $p > 0,05$.

2 — Im Gegensatz zu Charakteristikum A hat die grosse Mehrzahl der Grundwasserharpacticoida hohe Frequenzwerte für die Gliederzahl ≥ 7 der 1. Antenne (A_1): 90,8%. Obgleich für sämtliche hier berücksichtigte Gruppen der Häufigkeitswert für B nicht unter 68,5% fällt (Epipsammobionte), ist im ganzen doch eine statistisch bezeichnende Zunahme der Arten mit hoher A_1 — Gliederzahl beim Übergang fi-tb ($X^2 = 15,254$; $p < 0,001$) bzw. ep-tb ($X^2 = 10,471$; $p < 0,01$) festgestellt.

3 — Ähnlich wie A verhält sich Charakteristikum C (Exp. $A_2 > 2$ -gliedrig): Während unter den Phytalbewohnern noch 67,5% die 2. Antenne mit einem zwei-oder mehrgliedrigen Exopoditen versehen haben, reduzieren die echten Troglobionten diesen Wert auf 11,4% ($X^2 = 77,967$; $p < 0,001$) in ständigem Fall über Epipsammobionte (37,1%) und Trogliphile (23,0%).

4 — Beachtlich ist auch die Reduktionstendenz der Borstenzahl des letzten Exopoditengliedes der 2. Antenne ("D"): 93,1% aller Phytalbewohner haben noch 3 oder mehr Borsten am Endglied des Exp. A_2 . Bei den Troglobionten sind es nur noch 43,2% ($X^2 = 49,097$; $p < 0,001$). Allerdings erfährt diese Borstenreduktion eine Unterbrechung durch Frequenzerhöhung bei den Trogliphilen (65,2%).

5 — Auch das Auftreten einer Allobase (Lang 1948) bei der 2. Antenne ("E") ist mit einem Anpassungsprozess verbunden und zwar in Ähnlichkeit zu Charakteristikum B. Allerdings ergab die statistische Auswertung für X^2 (ep-tb) nur 6,668; $p < 0,001$. Auf jeden Fall ist anzunehmen, dass beide Charakteristika demselben Reaktionssystem gehorchen.

6 — Sehr interessant ergab sich das Verhalten des Enp. P_1 : Für das Phytal dominieren Arten mit einem 3-gliedrigen Enp. (59,7%). Das Epipsammal weist nur noch 37,1% auf (fi-ep: $X^2 = 4,432$; $p < 0,05$). Dieses Niveau wird dann für die Trogliphilen (35,3%) und Troglobionten (37,6%) praktisch aufrechterhalten, was auf die phyletische Resistenz des P_1 hinweist.

7 — Hinsichtlich der Beborstung des Enp. P_1 ("G") ist lediglich der Übergang fi-tb: $X^2 = 7,981$; $p < 0,01$ statistisch bedeutsam. Immerhin erscheint auf Grund der für ep und tf gefundenen Häufigkeitswerte die Stellung des Charakteristikums G zwischen D und F durchaus gerechtfertigt.

8 — Charakteristikum H zeigt wieder ausgesprochene Verwandtschaft mit A und C: Die Zahl der Arten mit 3-gliedrigem Enp. P_3 fällt schon beim Übergang fi-ep stark ($X^2 = 23,999$; $p < 0,001$), also wesentlich schärfer als für Enp. P_1 . Auch gibt es für den Enp. P_3 offenbar keine Niveaunkonstanz beim Gruppenübergang ep-tf-tb: die reinen Troglobionten weisen vielmehr nur noch 18,4% Arten auf, die noch einen 3-gliedrigen Enp. P_3 besitzen, gegenüber 77,9% für die Phytalbewohner.

9 — Um die ökologische Bedeutung des Charakteristikums "I" zu verstehen, ist es notwendig, meine Arbeit über die Reduktionstendenz des 5. Thorakopodenpaares bei Harpacticoiden (Rev. Brasil. Biol. 20 (3), 1960) zu Rate zu zie-

hen. Erstaunliche Beziehungen ergeben sich auch hinsichtlich der eucavalen Grundwasserharpacticiden: Vom Phytal (45,9%) über das Epipsammal (70,0%) und den Trogliphilen (85,0%) bis zu den Troglobiontes (91,6%) ist eine kontinuierliche Verschmelzungstendenz zu verzeichnen (fi-tb: $\chi^2 = 55,21$; $p < 0,001$). Besonders eindrucksvoll ergeben sich die dem Anpassungsprozess entsprechenden Häufigkeitsverschiebungen der Verschmelzungstypen B-BE und PL.

10 — Um ein ebenfalls bisher nicht in ökologische Beziehungen gebrachtes Charakteristikum handelt es sich beim Verhältnis "Grösse des letzten Abdominalsegmentes/vorletztes Abdominalsegment" (Charakteristikum "J"). Während die Frequenzen für fi-ep-tf nur unwesentliche Unterschiede aufweisen, erhebt sich der entsprechende Wert für tb auf ein statistisch bezeichnendes Niveau ($\chi^2 = 9,779$; $p < 0,001$), verhält sich also phyletisch gerade umgekehrt wie F.

11 — Ähnlich dem Charakteristikum J verhält sich L (Furca gleich lang oder länger als das letzte Abdominalsegment): fi-tb: $\chi^2 = 6,076$; $\bar{p} < 0,01$, was eine Zunahme der relativen Furcagrösse mit Anpassung an Grundwasserbiotope beweist.

12 — Sehr aufschlussreich sind auch die Werte für M (Furkaler Geschlechtsdimorphismus), wobei die Phytalbewohner (4,2%) und Epipsammobionten (4,3%) einerseits gegenüber den Trogliphilen (36,2%) und Troglobionten (39,1) andererseits einen beachtlichen Niveauunterschied aufweisen.

13 — Auch das Verhalten des Längenbreitenindex (Remane) geht mit der allgemeinen Adaptationstendenz trogliphiler und troglobionter Harpacticoiden Hand in Hand. Als Definitionsgrenze wurde der Wert 20 gesetzt. Bei den Phytalbewohnern sind es 91,5% mit einem Längen-Breitenindex gleich oder grösser als 20, während dieser Wert für die echten Grundwasserbewohner auf 20% fällt (fi-tb: $\chi^2 = 49,313$; $p < 0,001$) womit nun also die bereits bekannte Tatsache, dass mit der Anpassung an das Grundwasser (Mesopsammal) eine bedeutende Verlängerung des Körpers verbunden ist, auch statistisch signifikant ist.

14 — Eine Erweiterung unseres morpho-ökologischen Verstehens bedeutet zweifellos die graphische Darstellung eines jeden hier analysierten Charakteristikums (Häufigkeit als Funktion der Übergänge fi-ep-tf-tb). Auf Grund dieser Gradientenfolge lassen sich ihrer Ähnlichkeit nach die Charakteristika in 5 Gruppen teilen.

Es erweist sich, dass die Anordnung der den ökologischen Gruppen entsprechenden Häufigkeitsgradienten, im Hinblick auf die Gesamtheit der Figur in parabelförmigem Sinne erfolgt, was besagt, dass die der linken (oberen) Seite entsprechenden Charaktere (hauptsächlich die Charakteristika A, C und H) sich beim Übergang zur subterranean Lebensweise stark reduzieren (= negative Charakteristika), während die auf der rechten Seite (unten) angeführten (L, J, M e I) sich bei diesem Anpassungsprozess stark entwickeln (= positive Charakteristika). Diese parabelähnliche Form kommt erst klar zum Ausdruck wenn man sämtliche Diagramme ihrer Basis entzieht, wobei man den für den Charakter M geltenden Tiefstwert (fi) zu Grund legt.

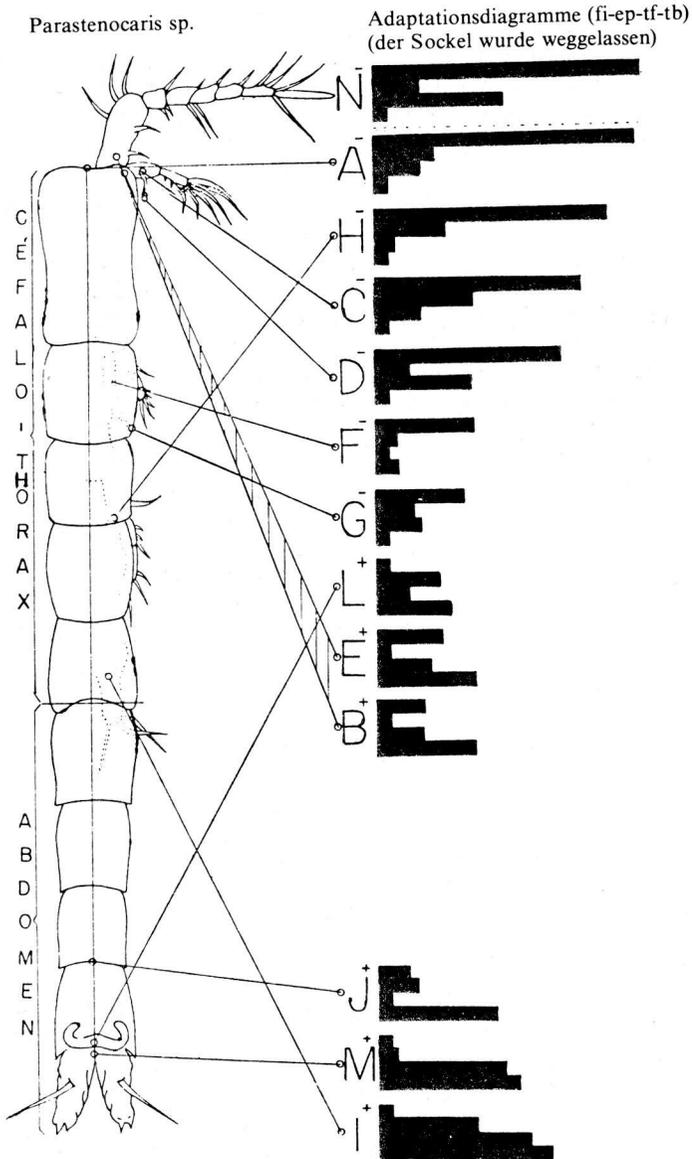


Fig. 2. Lokalisation der analytischen Charakteristica in Beziehung zu den Adaptationsdiagrammen der ökologischen Übergangsreihe, angeordnet in Serie nach abfallenden fi-Werten.

Lokalisiert man nun noch graphisch die hier analysierten Charakteristica durch Parallellegen eines halbschematisch gezeichneten Harpacticoiden (*Parastenocaris brasilibathynellae*), so kommt die Bedeutung der morpho-ökologischen Korrelationsanalyse für die Interpretation ökologischer Trends noch besser zur Geltung, wobei die sich ergebenden Verbindungslinien, Winkel und Vielecke deutungsfähig sind. (Fig. 2).

Es sei noch hervorgehoben, dass die hier angewandte Methode trotz äusserer Ähnlichkeit sehr verschieden von der graphischen Form- und Korrelations-Analyse im Sinne Kuhls ist, welche sich umgekehrt gerade auf sehr variationsfreudige morphologische Charakteristika stützt, die nicht zu ökologischen Daten in Beziehung gesetzt werden (Kuhl, 1960). Immerhin dürfte eine nähere Untersuchung der Harpacticoiden im Sinne Kuhls, in Zukunft gerade auch für isolierte Populationen des Grundwassers (Brunnen) sehr aufschlussreich sein.

Dank der morpho-ökologischen Korrelationsanalyse ist es möglich, die innerhalb der Harpacticoiden bestehenden Haupttrends herauszuarbeiten. Das für jedes Charakteristikum erhaltene Adaptationsdiagramm lässt sich nur die allgemeinen Tendenzen des Anpassungsprozesses erkennen, sondern erlaubt es auch, spezifische Entwicklungsgradienten abzulesen.

B. BIOGEOGRAPHISCHE TRENDS

Die Harpacticoiden, heute durch 33 Familien vertreten, sind die am nischen-treuesten freilebenden Copepoden. Trotz freier Lebensweise sind ihre Populationen sehr substratgebunden und temperaturabhängig. Ihre Mehrheit besitzt daher, wie wir im vorigen Kapitel zeigen konnten, typische Adaptationscharakteristika, hauptsächlich im ökologischen Übergangsbereich Phytal (fi) — Epipsammal (ep), einerseits und Epipsammal (ep) — Troglophile (tf) und Troglobionten (tb) andererseits. Ernährungsmässig sind fast alle Detritusfresser, echte räuberische Tätigkeit ist selten. Als schlechte Schwimmer fühlen sie sich offenbar nur im interstitiellen Raum phytaler oder psammaler Natur wohl. Sie "kleben" dort an flachen oder runden Oberflächen. Ihre Verbreitungsgeschwindigkeit ist minimal, in 100 ml Grobsand können hunderte von Exemplaren einer Art vorkommen. Ähnliches gilt für nasses Algen- und Moosgeflecht. Lehmschichten und Steinlagen isolieren oft ihre interstitiellen Nischen. Erdkatastrophen lassen daher am Wandlungsort immer genügend Refugialsubstrat mit Harpacticidenpopulationen zur Neubesiedlung vorübergehend zerstörter Biotope zurück. Katastrophenzeiten sind im allg. ungleich kürzer als Ruheperioden, was wesentlich zur Erhaltung der Einzugsgebiete der verschiedensten Harpacticoidenpopulationen beigetragen haben dürfte. Es ist daher verständlich, dass orthogenetische Trends biogeographischer Natur sich relativ gut unter den Harpacticoiden erhalten konnten. Ihre geographische Fixierung konnte sich allen erdgeschichtlichen Gewalten zum "Trotz" erhalten.

Auf Grund des von Jakobi (1972) erarbeiteten Schalenmodells lässt sich schliessen, dass gewisse Entwicklungsgrundtendenzen charakteristisch für die verschiedenen biogeographischen Zonen der Erde sind. Die Zonentreue geht

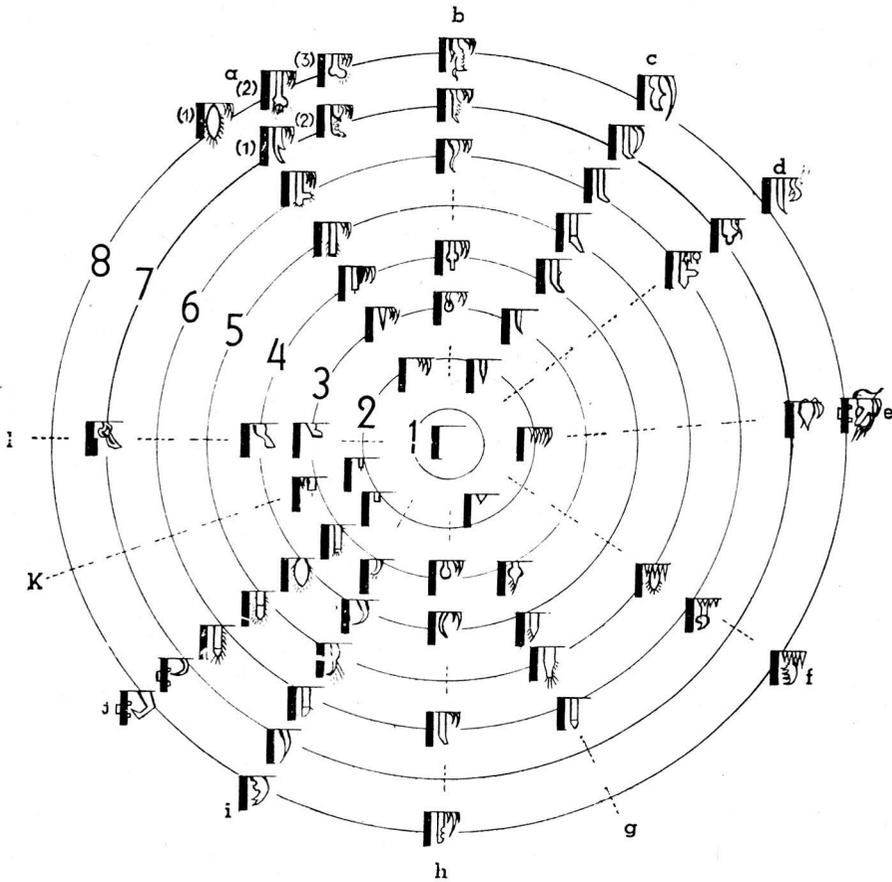


Fig. 3. Schalenmodell der Enp. $P_4 \delta$. Trendreihen: 1-8, Schalenhöhen entsprechend den Differenzierungsgraden; a-1, die biogeographischen Trendreihen (12); a-d, Neo-Arktis und Palä-Arktis (östlich und westlich); e, Orientalis-Region; f-h, Aethiopia; i-l, Neotropis (Jakobi, 1972).

soweit, dass wir, in Analogie zum Periodischen System der Elemente, die mögliche Existenz noch fehlender Arten innerhalb einer Reihe sozusagen voraussagen können. So stellten sich die durch Enckell (1970) aus Ceylon beschriebenen Arten *Parastenocaris noodti*, *P. brincki*, *P. lanceolata* und *P. irenae* in Wirklichkeit als Vertreter einer biogeographischen Typeneinheit dar. Diese fehlte gerade noch, als die "e" — Reihe im Schalenmodell aufgestellt wurde. Ihre Existenz war bereits theoretisch gefordert worden. Andererseits sind immer noch 4 weitere Grundtypen für die Orientalis-Region zu erwarten (Jakobi 1972). Die Typenbildung (Enp. $P_4 \delta$) ist also bei Harpacticoiden streng biogeographisch

bedingt und offenbar ziemlich unabhängig von der natürlichen Selektionsarbeit der in allen Bioregionen vorkommenden Substrate (Phytal, Psammal, Ecaval, etc.).

Soweit man verallgemeinern darf, sind es gerade die alteingprägten formkonstanten Charakteristika, welche Schlüsse über die Existenz biogeographischer Trendreihen erlauben. Variable Charakteristika, wie allgemeine Körperformverhältnisse, Längenbreitenindex, Furkallänge, Glieder- und Borstengrösse, zeigen offenbar keine biogeographische Signifikanz für Trendbildung.

Ein Paradebeispiel stellt der Enp. $P_4 \delta$, dessen biogeographische Trendbildung eingehend von Jakobi (1972) untersucht wurde. Voraussetzung ist, dass man zunächst zur Typisierung der Formen schreitet. Durch diese typisierende Abstraktion kommt man unter Anwendung des Schalenmodells zu einem periodischen Trendsystem biogeographischer Essenz. Man wird dazu geführt, Haupt- und Nebenreihen zu unterscheiden. Beide können bereits "gesättigt" (= komplett) oder noch "ungesättigt" sein. Auf jeden Fall herrscht aber biogeographische Gebundenheit.

Als eine weitere Wesensgrundlage gilt für die bisher gefundenen biogeographischen Trendreihen die ursprüngliche Existenz einfacher Trendreihengrundformen innerhalb einer gewissen Gleichgewichtslage, welche im Modell der 4. bzw. 5. Schale entspricht.

Offenbar entwickelten sich von diesen Gleichgewichtslagen aus die charakteristischen Trendtypen unter Realisierung der beiden phylogenetischen Haupttendenzen: Reduktion und Differenzierung.

1 — Differenzierung: bedeutet Spezialisierung, im Falle des Enp. $P_4 \delta$ die Entwicklung des Haptischen Leistungsmechanismus. Die hierbei verwirklichten Formungstendenzen lassen sich folgendermassen klassifizieren:

a — haptische Enddifferenzierung unter Einwärtsbiegen entgegen den konstanten Basisborsten. Dieses Prinzip finden wir verwirklicht bei allen paläarktischen Arten, sowie der Afrika-Trendreihe "h".

b — haptische Enddifferenzierung unter Auswärtsbiegen. Die bei "a" stets vorhandene Basalborste wird nicht mehr gebildet (Totalreduktion), da sie durch den Realisationswechsel überflüssig ist.

c — haptische Enddifferenzierung unter Auswärtsbiegung. Formation einer Basalstachelreihe, welche die Basis des Endopoditen überlagert. Dieser Mechanismus ist für die Afrika-Reihe "f" charakteristisch.

d — haptische Differenzierung des Enp. $P_4 \delta$ unter Aufrechterhaltung seiner breiten Basis. Die Entwicklung von sekundären Gebilden wie Membranen und Stacheln sind artcharakteristisch.

2. Sukzessive Reduktion des Enp. $P_4 \delta$ bis zur völligen Rückbildung einschliesslich seiner Akzessorien (Basisstacheln, Membranen u.s.w.). Die Trendfolge ist natürlich konvergent und bisher vollständig nur für die Paläarktis und Neotropis bekannt. Es besteht aber kein Zweifel, dass Paralleltypen auch in den übrigen Erdregionen vorkommen. Endresultat ist, unabhängig von der jeweiligen biogeographischen Trendreihe, stets der für die Schale 1 charakter-

istische nur den Exopoditen bewahrende P_4 . Wie bei den Differenzierungsreihen lassen sich auch hier wieder verschiedene Wege erkennen:

a — Eliminierung des Enp. unter Beibehalten der Basisstachelreihe oder wenigstens eines Vertreters derselben: die paläarktische Reihe "a" und wahrscheinlich auch "b" sowie die Orientalisreihe "e" gehören hierher.

b — Gradative Eliminierung der Basisstachelreihe, welche bei den meisten Vertretern dieses Prinzips überhaupt nicht mehr gebildet werden, bei den Typen der differenziertesten Formen aber noch als haptische Gebilde erhalten bleiben.

c — Paralleliminierung des Enp. P_4 zusammen mit der Basisstachelreihe.

Die Trendreihenanalyse zeigt nun, dass es nicht zugänglich ist, Harpacticoiden zu Gruppen zusammenzustellen, nur weil sie in dieser oder jener Richtung (Thorakopoden) ähnliche Formen entwickelten (Reduktionsanalogie). Sollte auf Grund jener scheinbaren Identität oder Ähnlichkeit dann noch auf das ehemalige Bestehen von Kontinentalzusammenhängen geschlossen werden, so besteht die dringende Gefahr eines doppelten Kurzschlusses.

ZUSAMMENFASSUNG

Dank dem nischentreuen Verhalten der grossen Mehrheit der Harpacticoiden war es möglich, an die Herausarbeitung ökologischer und biogeographischer Trends zu gehen. Nach Besprechen der in der Literatur auffindbaren spärlichen Daten wird versucht, unter Anwendung der sog. morpho-ökologischen Korrelationsanalyse evidente ökologische Trends zu charakterisieren. Es werden die für die Harpacticoiden als brauchbare Charakteristica befundenen Formen eingehend auf ihren Anpassungswert hin untersucht. Dann wird zur Definition der ökologischen Gruppen geschritten. Um die Analysenergebnisse auf eine kritikresistente Grundlage zu stellen, wurden die gefundenen Werte noch der statistischen Analyse unterworfen. Mehrere graphische Darstellungen versuchen den Anpassungsprozess klarzustellen. Einschlägige Adaptationsdiagramme lassen allgemeine Anpassungstendenzen sowie spezifische Entwicklungsgradienten eindeutig erkennen.

Parallel zur ökologischen Trendbildung werden die Eigenheiten biogeographischer Trends am Beispiel der Enp. P_4 ♂ - Abwandlung diskutiert.

LITERATUR

- Delamare-Deboutteville, C. 1960: Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Actualité scientifiques et industrielles* 1280, 740 S. Paris.
- Enckell, P. H. 1965: New harpacticoids from Spain. *Acta Univ. Lundensis* 2 (19): 3-9.
- 1970: Parastenocarididae from Ceylon. *Arkiv Zool.* 22: 545-556.
- Husmann, S. 1958: Untersuchungen über die Sandlückenfauna der bremischen Langsamfilter. *Abhdl. Braunschweig. Wiss. Ges.* X: 93-116.
- 1959: Neuere Ergebnisse der Grundwasserbiologie und ihre Bedeutung für die Praxis der Trinkwasserversorgung. *Gewässer und Abwässer* 24: 33-48.
- Jakobi, H. 1960: Sobre a tendência de fusão do 5º par de toracópodos em Harpacticoidea (Copepoda-Crustacea). *Rev. Brasil. de Biologia*, 20 (3): 327-358.
- Jakobi, H. 1962: Harpacticoidea e Syncarida troglobiontes (Crustacea). *Bol. Univ. do Paraná. Zool.* - 21: 1-92.
- Jakobi, H. 1972: Trends innerhalb der Parastenocarididen (Copepoda-Harpacticoidea). *Crustaceana* (22) 2: 127-146.
- Jakobi, H. & Marinoni R. C. 1965: Über die Züchtung von *Attheyella* (*Chappuisiella*) *derelicta*, Brian 1927 in granulometrietem Mesopsammal.

- Klie, W. 1929: Die Copepoda Harpacticoidea der südlichen und westlichen Ostsee mit bes. Berücksichtigung der Sandfauna der Kieler Hafen. Zool. Jb. Syst. 57.
- Kunz, W. 1960: Die graphische Form- und Korrelationsanalyse bei zahlenmässig geringem Material. Zool. Jb. Syst. 88 (2): 165-194.
- Lang, K. 1948: Monographie der Harpacticiden. 1688 S. - A. B. Nordiska Bokhandeln, Haken Ohlsson, Lund, 2 Bd.
- Remane, A. & Schulz, E. 1934: Das Küstengrundwasser als Lebensraum. Schrift. Naturw. Vereins Schleswig Holsteins XX (2): 399-408.