Int. Revue ges. Hydrobiol.	50	2	1965	281–292

KLAUS RÜTZLER

I. Zoologisches Institut der Universität Wien

Substratstabilität im marinen Benthos als ökologischer Faktor, dargestellt am Beispiel adriatischer Porifera

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung 281
II. Untersuchungsgebiet und Methode 282
III. Charakterisierung und Besiedlungsgrenze 282
IV. Verteilungsverhältnisse 284
a) Verteilung in der 1–3 m Tiefenzone 284
b) Interspezifische Raumkonkurrenz als Kennzeichen sedentärer Höhlenfauna 285
c) Verteilung in der 3–10 m Tiefenzone 290
V. Zusammenfassung, Summary 291
VI. Literatur 292

I. Einleitung

In einer kürzlich erschienenen Arbeit (RÜTZLER 1965) wurden 61 Poriferenarten aus dem istrianischen Felslitoral bei Rovinj (Jugoslawien) beschrieben und die Hauptfaktoren ihrer Verteilung diskutiert: Licht, Tiefe, Wasserbewegung und Sedimentation. Der Einfluß der Faktoren war dabei, vom Faunenbild her, auf die Weise darzustellen, daß Proben qualitativ und quantitativ verglichen wurden, in denen einer der Faktoren isoliert und nach dem Spektrum seiner Wirkungsintensitäten gegliedert werden konnte, die restlichen sich jedoch in ihren Wirkungen möglichst uniform verhielten.

Bei den Sammelarbeiten für die erwähnte Arbeit wurden auch Splitter primären Hartbodens, Steine und Blöcke, aus verschiedenen Tiefen einbezogen. An deren lichtabgewandten Unterseiten, wo die konkurrierenden Algen keinen geeigneten Lebensraum mehr finden, kann beträchtlicher Schwammbewuchs auftreten, sofern durch Hohlliegen genügend Abstand vom Sediment gewährleistet ist. Im oberen Sub- und im Eulitoral ist es evident, daß diese Steine und Blöcke, je nach Eigengewicht und herrschender Wasserbewegung, verschieden stabil sind. Die vorliegende Studie macht es sich zur Aufgabe, den Einfluß der ungleichen Liegezeit dieser Substrate auf Besiedlungsgrenze, Qualität und Quantität der Schwammfauna zu erörtern und, durch Vergleich mit Standorten des gewachsenen Fels (Beweglichkeit 0), zu charakterisieren.

Meinem Kollegen Dr. H. FORSTNER danke ich herzlich für seine Hilfe bei den Aufsammlungen, dem Institut für Meeresbiologie Rovinj, Istrien, für Arbeitsplatz und Laboratoriumsmaterial.

II. Untersuchungsgebiet und Methode

Im Süden des Städtchens Rovinj befinden sich zwei Buchten, in denen die Sammlungen durchgeführt wurden, die eine zwischen den Kaps Montauro und Korrente, etwa 500 m weit und 180 m tief, die andere auf der Insel Sv. Andrija, 150 m weit und 60 m tief. Erstere ist nach Westen gegen das offene Meer, letztere gegen Süden geöffnet und etwas geschützt durch die Eilande Sturago und Ivan na Pučini. Beide stehen unter dem Einfluß der ostadriatischen Süd-Nord-Trift und sind, je nach Jahreszeit und somit herrschender Windrichtung und -stärke, mittlerer bis starker Exposition ausgesetzt. Eulitoral und oberes Sublitoral bestehen aus massiven Platten und Kiesschotter-Halden. Der Grund fällt bis zu 15 m Tiefe mit etwa 16% Neigung ab. Zwischen *Zostera*-Wiesen liegen ausgedehnte Schotter- und Blockfelder (Abb. 1).

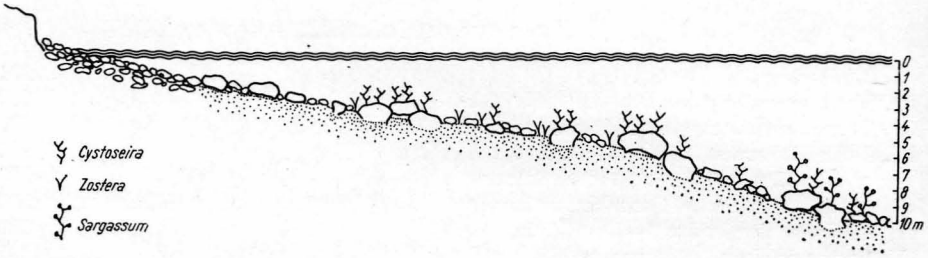

Abb. 1. Typisches Profil durch eine der Buchten des Untersuchungsgebietes. Schotter und Blockfelder auf Sandgrund mit *Zostera*.

Mit Hilfe der Freitauchmethode wurden zwischen 1 und 10 m Tiefe die Unterseiten von 250 hohlliegenden Geröllsteinen und Blöcken untersucht. Ihre Größe bewegte sich von der einer Männerfaust bis zum Durchmesser von etwa 1 m. Sie wurden, sofern ihr Gewicht von zwei Personen zu bewältigen war, an die Wasseroberfläche gebracht, sonst schon unter Wasser abgesammelt.

Die Steinunterfläche wurde als Probenfläche für die quantitativen Berechnungen gemessen, ebenso die Schwamm-Mengen in cm^2 projizierter Fläche ausgedrückt. Bei Bohrschwämmen gilt die Ausdehnung der Papillenfelder als Befallsfläche.

Da das Messen von Verdrängungsvolumen oder Gewicht, besonders der größeren Blöcke, nur schwer durchführbar gewesen wäre, wurde das Volumen durch Multiplikation von projizierter Grundfläche mit durchschnittlicher Höhe, das Gewicht hierauf durch Multiplikation dieser Werte mit dem Gewicht von repräsentativen, gewogenen Steinen von 1 Liter Verdrängungsvolumen annähernd errechnet.

Die Beschreibung der Arten erfolgte in der eingangs zitierten Arbeit, auch stand Probenmaterial von unbeweglichen Substraten zum Vergleich zur Verfügung. Von diesem wurden jene Proben (Probenfläche: 250 cm^2) verwendet, die durch ihre Lage an wenig bewegungsexponierten Höhlenwänden und -decken hinsichtlich Wasserbewegung und Sediment neutral und nicht von Algenkonkurrenz beeinflußt sind.

III. Charakterisierung und Besiedlungsgrenze

Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Substrate gehören dem primären Hartboden an oder lassen sich auf diesen zurückführen. Es handelt sich um anstehenden Fels oder um davon abgelöste Teile verschiedener Größe, von Blöcken

über Schotter bis zum Sediment. Man kann daher von beweglichen und unbeweglichen Substraten sprechen. Die Grenze zwischen diesen, sowie die Abgrenzung zum Sediment ist vorerst nicht bekannt.

Unter den Bewegungsarten des Küstenwassers ist der Seegang in den Blockhalden des Brandungsgürtels am wirkungsvollsten. Es handelt sich um kurzzeitige periodische Schwingungen (Zeitamplitude 2—10 sek.), wobei die Geschwindigkeit der Wasserteilchen um eine bis zwei Dezimalen über der durch Strömung erzeugten liegen kann (RIEDL 1964a). Die Richtung der Wellen ist meist senkrecht auf die Küste; auch wenn sie in offener See parallel zum Strand fortschreiten, werden sie durch Abbremsung ihrer küstennahen Teile im flacheren Wasser umgelenkt (Refraktion: DIETRICH u. KALLE 1957). Der Grad der Beweglichkeit mobiler Substrate hängt von der „Korn"-Größe und der Wechselwirkung der Staudrucke von heranbrandender Welle und Brandungsrückströmung ab.

Wenn die Unterflächen von Blöcken und Geröllstücken durch Aufbockung auf anderen festen Substratsstücken zureichenden Abstand vom Sediment des Bodens

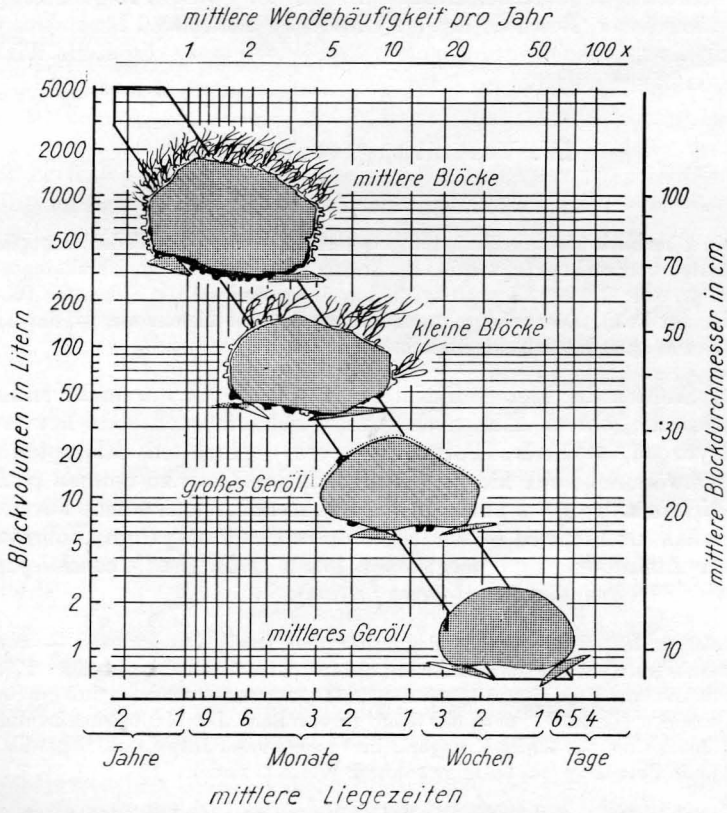

Abb. 2. Abhängigkeit der Ausbildung von Sedentarier-Beständen von der Substratfestigkeit. Bei gleichbleibender Exposition steigt mit zunehmender Blockgröße die Stabilität und somit die Liegezeit. Phytal: ausgezogen, Phytal-Schattenformation: weiß, Höhlenbesiedler: schwarz (nach eigenen unveröffentlichten Werten aus RIEDL 1964b).

halten, können Schwämme und andere Sedentarier eine echte Höhlenfauna entwickeln. Der Spaltraum erlaubt den Durchstrom des Wassers mit damit verbundener Zutrift von Nahrungspartikeln und Abtransport von Abfallsprodukten; der Schlagschatten des Steines verhindert das Überhandnehmen von Algen, die Deckenposition der Besiedler die erstickende Wirkung von Feinsedimenten. Bei geringer bis mäßiger örtlicher Wasserbewegung (im Untersuchungsgebiet ab 1 m Tiefe) erlauben Blöcke ab der $^1/_{10}$ m³ Dimension die Entwicklung von Beständen, die jenen des massiven Fels vergleichbar sind. Die Blockoberseiten zeigen dabei typisches Phytal, die Flanken — ähnlich der Halbschatten-Region gewisser Höhlen-Eingangszonen — einen Phytal-Schattenbewuchs (Melobesien). Man kann schätzen, daß zur Erreichung dieses Zustandes eine unbewegte Liegezeit des Substrats von zumindest einem knappen Jahr nötig ist (RIEDL 1964b) (Abb. 2).

Bei der Untersuchung von Geröllsteinen des oberen Sublitorals stellte es sich heraus, daß in einer mittel exponierten Bucht Steine unter 0,5 kg niemals von Schwämmen bewachsen sind, wenn sie seichter als 1 m liegen. Die Besiedlung beginnt in 1 m Tiefe an Steinen mit etwa 50 cm² Unterfläche, was ungefähr einem Gewicht von 0,5 kg entspricht. Größere Blöcke der gleichen Region können zwar schon beträchtlichen Bewuchs an der Unterseite aufweisen, besonders wenn sie gut verkeilt sind, Oberseite wie Flanken sind jedoch meist durch die Wirkung der Brandung kahlgescheuert.

IV. Verteilungsverhältnisse

a) Verteilung in der 1—3 m-Tiefenzone

Damit ein Überblick über die Besiedlungsunterschiede auf verschieden beweglichen Substraten erhalten werden konnte, wurden die Steine und Blöcke in Gewichtskategorien eingeordnet und gereiht: 0,5 kg, 3 kg, 10 kg, 30 kg, 50 kg und stabile Substrate (über 100 kg und anstehender Fels). Dies erfolgte vorerst in der 1—3 m-Tiefenzone, wo der Einfluß der anbrandenden Wogen die charakteristischsten Resultate versprach.

Auf den Steinen der kleinsten Kategorie halten sich nur mehr endolithische Schwammformen, obwohl sich noch gewisse schnell wachsende bzw. robustere Algen, Bryozoen, sedentäre Polychaeten etc. epilithisch behaupten können. Von den Schwämmen sind hier die Bohrer als dominant zu nennen (z. B. *Cliona celata*, *C. viridis*, *C. vastifica* und *Cliothoosa hancocki*), ferner solche Formen, die — gewissermaßen als Pioniere — vorzugsweise in Gesteinsspalten, Bohrlöchern abgestorbener *Lithodomus* und dergleichen leben (z. B. *Geodia conchilega*, *Erylus discophorus*, *Dercitus plicatus*, *Holoxea furtiva*).

VOLZ (1939, p. 48), der — auf Bodengreifer und Dredge angewiesen — vornehmlich bewegliche Substrate auf Borschwämme hin untersuchte, vermerkt am steilen Küstenabfall der Insel Banjole (vor Rovinj) nur spärlichen Befall, woraus er schließt, daß die Steine nicht festliegen, sondern allmählich nach der Tiefe zu abrollen. Die Exposition ist dort auch so stark, daß Blöcke bis zur 30-kg-Kategorie im Seichtwasser fast dauernd gewälzt werden. Der anstehende Fels hingegen ist in gewohnter Weise besiedelt.

Mit zunehmendem Substratgewicht (d. h. zunehmender Liegezeit) steigt die Anzahl der siedelnden Arten; sie erreicht schließlich am anstehenden Fels (Beweglichkeit B = 0), die Summe von 40. Um die Besiedlung an den Blöcken der verschiedenen Kategorien vergleichen zu können, wurde sowohl die durchschnittliche

Anzahl der Arten pro Block, als auch pro Flächeneinheit 1000 cm² in jeder Substrat-Größengruppe ermittelt. Auch die Schwamm-Mengen wurden aufgezeichnet und in Prozenten des besiedelbaren Raumes ausgedrückt:

Gewichtskategorie des Substrats in kg	0,5	3	10	30	50	B=0
Durchschnittliche Fläche des besiedelbaren Raums pro Kategorie in cm²	53	139	383	766	1270	
Durchschnittliche Anzahl der Arten pro Block und Kategorie	2,3	4,8	6,1	8,7	10,1	40[1])
Durchschnittliche Anzahl der Arten pro Flächeneinheit (1000 cm²) und Kategorie	12	19,2	13,2	10	9,8	9,6
Durchschnittliche Schwamm-Mengen in % des besiedelbaren Raums pro Kategorie	25	47	55	55	65	75

[1]) Gesamtzahl der Arten auf gewachsenem Fels.

Die Tabelle zeigt, daß erwartungsgemäß bei zunehmender Substratfläche die Anzahl der Arten steigt. Sie erreicht am gewachsenen Fels die Gesamtzahl von 40. Vergleicht man hingegen gleiche Flächen (je 1000 cm²) von verschieden großen Steinen und Blöcken bis zum anstehenden Fels, so ergibt sich ein Anstieg der durchschnittlichen Artenzahl von 12 (0,5 kg Substrate) auf 19,2 (3 kg Substrate), hierauf ein deutliches Abnehmen auf 10 (30 kg Substrate). Dieser Wert bleibt über die 50 kg-Kategorie bis zum anstehenden Fels annähernd gleich. Die Flächenausdehnung der Schwammbesiedlung nimmt in derselben Reihe kontinuierlich zu.

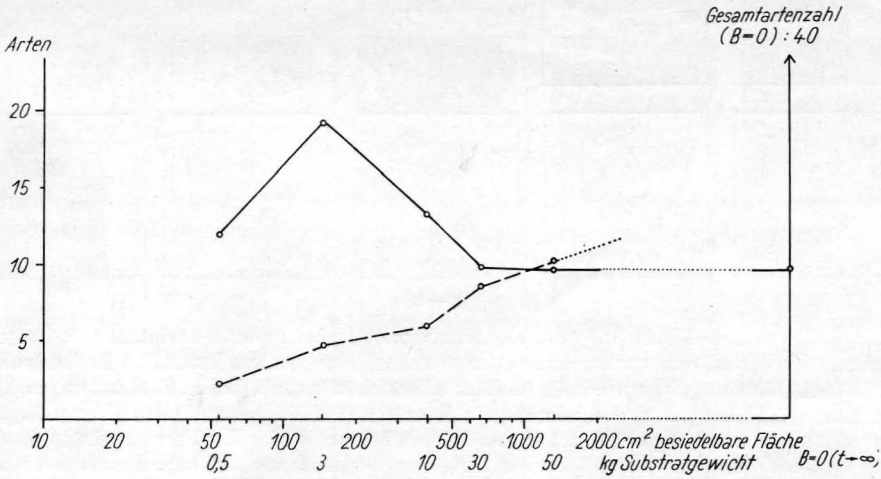

Abb. 3. Abhängigkeit der Anzahl siedelnder Arten vom Substratgewicht. In der 30-kg-Zone sind, bei Betrachtung der durchschnittlichen Artenzahl pro 1000 cm² Substratfläche (ausgezogene Linie), die Gegebenheiten des anstehenden Fels (Beweglichkeit B = 0, Liegezeit t gegen unendlich) erreicht. Bei zunehmender Probenfläche (d. h. Blockgröße) dagegen steigt die durchschnittliche Artenzahl pro Block (unterbrochene Linie) und erreicht am gewachsenen Fels den Wert 40.

b) Interspezifische Raumkonkurrenz als Kennzeichen sedentärer Höhlenfauna

Bei der Untersuchung einer ausreichenden Anzahl gleich großer, möglichst unter dem gleichen ökologischen Einfluß stehender Substrateinheiten eines faunistisch einheitlichen Gebiets ist zu erwarten, daß diese durchschnittlich von der gleichen Artenzahl in gleichen Flächenanteilen besiedelt sind. Unter Außerachtlassung des Einflusses der Substratbeweglichkeit, müssen gleiche Flächen statistisch die Chance haben von, in Anzahl und artspektraler Zusammensetzung, gleichen Larven der im Gebiet abundanten Arten getroffen und besiedelt zu werden.

Die graphische Darstellung (Abb. 3) veranschaulicht unter Verwendung der oben gegebenen Werte die tatsächliche Situation. Das anfängliche Ansteigen der durchschnittlichen Artenzahl pro 1000 cm² Probenfläche (ausgezogene Linie) ist einleuchtend, da mit zunehmender Liegezeit des Substrats immer weniger Spezialisation seiner Besiedler erforderlich ist; zu den bohrenden und lückenbewohnenden Arten kommen epilithisch lebende hinzu. Das durch längere Liegezeit der Substrate immer weniger gestörte Wachstum der Schwämme führt zwischen der 3 kg- und 10 kg-Kategorie zur Raumkonkurrenz, bei der die jeweils schnellerwüchsigen oder robusteren Arten über ihre Nachbarn die Oberhand bekommen. Zahlreiche fremde Schwammskelette in lebenden Exemplaren zeugen von solchen Ereignissen. Etwa ab der 30 kg-Kategorie ist dann jener Zustand erreicht, der dem festen Substrat entspricht. Die weitere Zunahme der Schwammengen ist auf Überwachsungsvorgänge zurückzuführen.

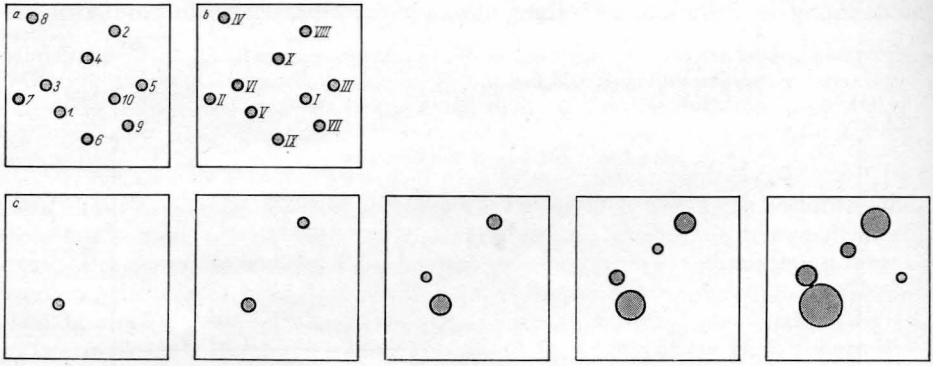

Abb. 4. Graphische Darstellung der Konkurrenzmöglichkeiten bei Schwämmen. *a* Ort und Reihenfolge der angenommenen Larvenfestsetzung (keine gereihte Potenz), *b* Reihung nach der Potenz, Siedlungsfolge wie bei *a* (die Art mit der höheren römischen Zahl ist, ungeachtet der Größe, „stärker", d. h. dominierend). *c* die ersten fünf Siedlungsschritte bis zum Beginn der Konkurrenzvorgänge. Die folgenden Reihen führen je ein Konkurrenzprinzip durch: *d* der größere Schwamm überwächst den kleineren, der kleinere überlebt; *e* der größere überwächst den kleineren, der kleinere stirbt; *f* die Arten gehen sich aus dem Weg solange es geht (Hilfsannahme für die Konstruktion: wenn Ausweichen nicht mehr möglich, wird der kleinste (vierte) überwachsen); *g* der größere begrenzt den kleineren (an den Kontaktstellen Wachstum eingestellt); *h* der in der Potenzreihe „stärkere" wächst auf und wird getötet; *i* der in der Potenzreihe „stärkere" wächst auf und tötet den überwachsenen. Dicke Kreise: lebende Schwämme, dünne Kreise: überwachsene lebende Schwämme, strichlierte Kreise: tote Schwämme (Tod erfolgt bei Berührung des Mittelpunktes).

In diesem Zusammenhang sei kurz auf die Möglichkeiten und Grenzen interspezifischer Konkurrenz bei Schwämmen eingegangen. Nicht unbedingt führt die Überwachsung einer Kolonie durch die einer anderen Art zum Absterben der überwachsenen.

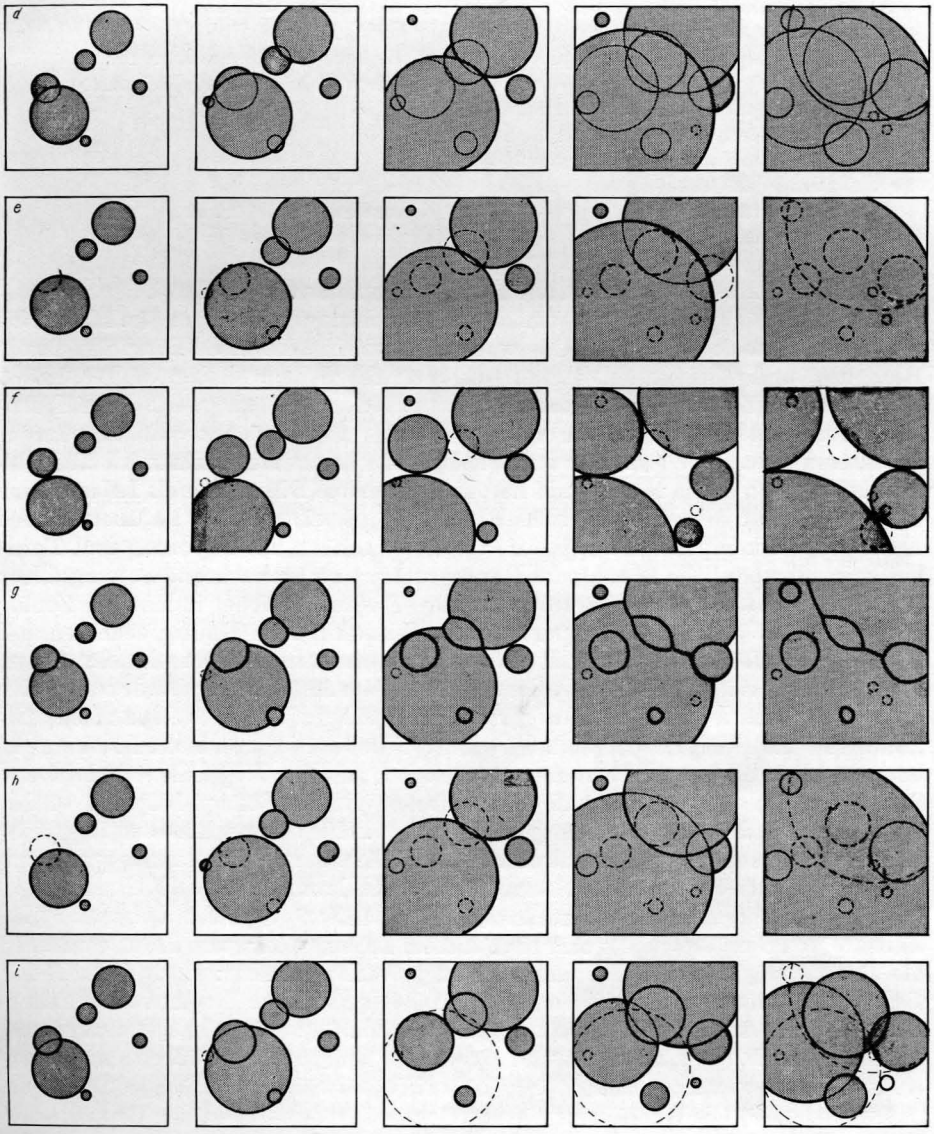

Abb. 4. d—i

Erfahrungsgemäß können folgende Möglichkeiten eintreten:

Ereignis	Folgen
1. Die in Raumkonkurrenz tretenden Arten unterscheiden sich höchstens durch die Größe (keine gereihte Potenz)	
A) Die größere überwächst die kleinere	a) die kleinere überlebt b) die kleinere stirbt
B) Die Arten gehen sich aus dem Weg	a) sie breiten sich anderswo aus b) die größere begrenzt die kleinere
C) Die Arten siedeln aufeinander ohne sich zu stören	
2. Die Arten sind von gereihter Potenz (ungeachtet der Größe)	
A) Überwachsung:	die aufwachsende stirbt
B) Überwachsung:	die überwachsene stirbt

Die Fälle 1Aa und 1C kommen bei Schwämmen vor, die das Überwachsenwerden mittels spezieller anatomischer Einrichtungen ertragen (z. B. *Fasciospongia cavernosa*). Tod durch Überwachsung, wie in 1Ab und 2B, erfolgt durch Beengung und Erstickung. Arten, die sich die Waage halten (1Ba, 1Bb), grenzen aneinander und wachsen nach einer anderen Richtung weiter. Bei Platzmangel schließt die Kolonie mit der besseren Ausgangsbasis oder mit schnellerem Wachstum die andere ein. Der auf solche Weise begrenzte Konkurrent überlebt nur dann, wenn er die Möglichkeit hat, sich die dritte Dimension als Lebensraum zu erobern und so seine „kritische Situation" (SCHÄFER 1956) zu überwinden. Auch bei viel komplizierter organisierten Sedentariern wie Bryozoen und Tunikaten ist eine ähnliche Lösung des Raumproblems zu beobachten. So vergrößert z. B. die Synascidie *Botryllus schlosseri* ihre Siedlungsfläche indem die Zooidgruppen basal aneinander emporwachsen (YONGE 1949). Häufig scheinen bei Schwämmen Mechanismen vorzukommen, die aufwachsende Raumkonkurrenten abtöten (2A). Wieviele Larven in der empfindlichen Ansetzungsperiode zum Opfer fallen, läßt sich nur ahnen. Oft gelingt noch ein gewisses Wachstum, bis das „Substrat" endgültig die Oberhand gewinnt. Unter den Hydroiden z. B. vermögen hauptsächlich solche auf Poriferen zu überleben, die die Möglichkeit haben, das Substrat mittels langer Rhizoide einzuspinnen (RIEDL 1959, p. 143) und so der Abwehr durch den Schwamm entgegenzuwirken. Die anatomischen und physiologischen Einrichtungen der Schwämme bezüglich des Überwachsungsproblems werden anderswo noch ausführlich zur Diskussion kommen.

In Abb. 4 sind sechs der diskutierten Möglichkeiten graphisch dargestellt (die siebente = 1C unterscheidet sich nach diesem Schema nicht von 1Aa), wobei für die Darstellung folgende Grundannahmen getroffen wurden: (1) in jeder Reihe siedeln die Arten (jeder Kreis eine Art) in gleicher Reihenfolge und am gleichen Ort (dieser zu Anfang willkürlich gewählt = Abb. 4a). (2) Jedes Quadrat repräsentiert einen Probenausschnitt und eine Zeiteinheit (in der Größenordnung von einem Monat), von einem zum anderen läßt sich eine weitere der 10 angenommenen Arten nieder. (3) Die Wachstumsrate von Quadrat zu Quadrat ist das Doppelte der Fläche, Tod erfolgt gegebenenfalls bei Berühren des Kreismittelpunktes. (4) In Abb. 4b ist eine Reihung nach der Potenz festgelegt, die in Abb. 4h, i durchge-

führt wird. (5) In jeder Reihe ist ein Konkurrenzprinzip konsequent durchgeführt, d. h. die Verhältnisse in der Natur sind in ihre Komponenten aufgelöst.

Das optische Ergebnis aller sechs Möglichkeiten der Darstellung (die in der Natur in beliebiger Kombination auftreten) ist das gleiche: beim Einsetzen der Konkurrenz fällt die vorerst steigende Artenzahl unter Zunahme der Flächenausdehnung zurück. Abb. 5 und 6 zeigen Ausschnitte (je 250 cm²) von den Unterseiten eines 10 kg und eines 30 kg Blockes, die das Prinzip illustrieren.

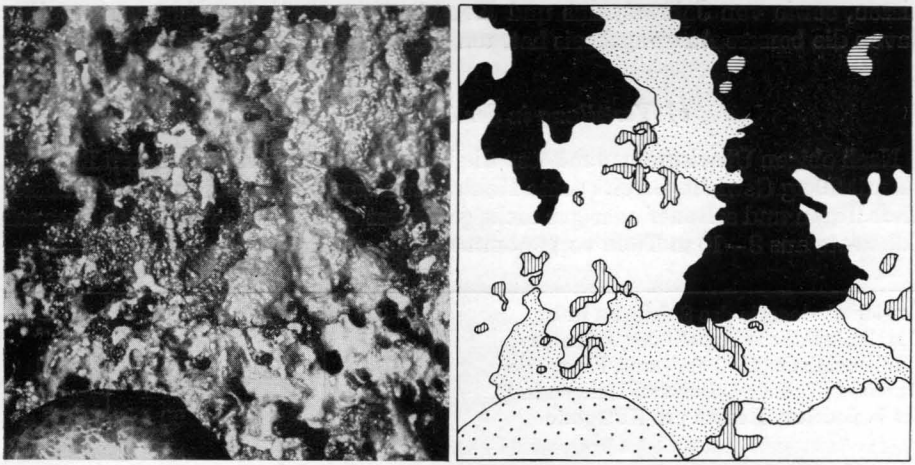

Abb. 5. Unterseite eines 10-kg-Blockes (Ausschnitt 250 cm²), die Schwammgrenzen sind herausgezeichnet. Folgende Arten sind vertreten: *Crambe crambe* (schwarz), *Anchinoë tenacior* (fein punktiert), *Chondrosia reniformis* (grob punktiert), *Aplysilla sulfurea* (vertikal strichliert), *Ircinia fasciculata* (horizontal strichliert). Von Schwämmen nicht besiedelt: weiß.

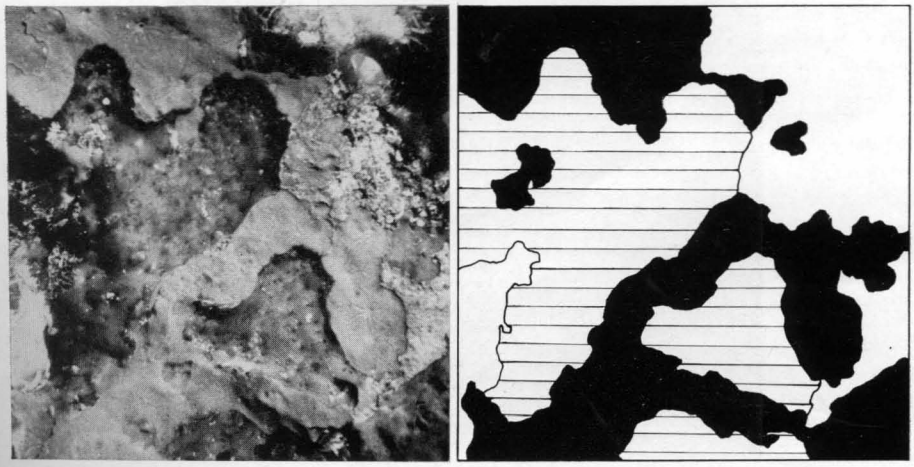

Abb. 6. Unterseite eines 30-kg-Blockes (Ausschnitt 250 cm²): *Crambe crambe* (schwarz), *Fasciospongia cavernosa* (quer gestreift).

Natürlich spielt die Raumkonkurrenz auch schon bei den ersten Besiedlungsvorgängen eines frisch gewendeten Blocks eine gewisse Rolle, doch nimmt sie noch unbedeutenden Einfluß auf die Artenzahl, da genügend Platz vorhanden ist.

Es kann also festgestellt werden, daß in 1—3 m Wassertiefe für Schwämme das Substratgewicht über 30 kg betragen muß (die Expositionsbedingungen des Untersuchungsgebietes vorausgesetzt), um als stabil zu gelten, das heißt an der lichtabgewandten Seite Schwammbewuchs mit echtem Höhlencharakter zu ermöglichen. Ab dieser Kategorie wird es dann von den mikroklimatischen Verhältnissen, sowie von Jahreszyklus und Kombination der Arten abhängen, welche davon die bessere Ausgangsbasis hat, um dominant werden zu können.

c) Verteilung in der 3—10 m-Tiefenzone

Nach obigen Überlegungen müßten die Unterseiten von weit kleineren Blöcken, als mit 30 kg Gewicht, bereits echte Höhlenfauna aufweisen, sofern sie in größerer Tiefe liegen und seltener oder gar nicht gewendet werden. Es wurden daher auch Substrate aus 3—10 m Tiefe vorgenommen und gereiht:

Gewichtskategorie des Substrats in kg	0,5	3	25	B = 0
Durchschnittliche Anzahl der Arten pro Flächeneinheit (1000 cm²) und Kategorie	15	10,1	10,8	11,1
Durchschnittliche Schwamm-Mengen in % des besiedelten Raums pro Kategorie	65	85	90	88

Abb. 7. *Ircinia oros* als Substratverfestiger. Der zähe Schwamm verbindet zwei Steine zu einem stabilen Ganzen.

Aus der Tabelle geht hervor, daß bereits ab der 3 kg Kategorie Verhältnisse wie am gewachsenen Fels herrschen. Die Liegezeiten im tieferen ruhigen Wasser sind viel länger, Störungen sind nur durch die lange Dünung besonders starker Stürme zu erwarten, da die Orbitalbewegung der Wasserteilchen bereits in einer Tiefe verschwindet, die annähernd der Wellenlänge entspricht (nach Werten aus SVERDRUP et al. 1954).

Die Festigkeit des Substrats in dieser Zone ist weiters noch durch „Kitt"-Schwämme gefördert. Ab etwa 3 m Wassertiefe kam es im Untersuchungsgebiet häufig vor, daß Geröllsteine mittlerer und sehr kleiner Kategorie von zähen Schwämmen brückenartig verbunden und zusammengekittet wurden. Als solchermaßen substratverfestigende „Kitt"-Schwämme traten die Arten *Geodia cydonium*, *Ircinia fasciculata*, *I. oros* und *I.* (*Sarcotragus*) *spinosula* auf (Abb. 7).

V. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird in zwei Buchten nahe Rovinj (Istrien) der Einfluß der Substratbeweglichkeit — bei sonst möglichst gleichen ökologischen Bedingungen (Ausschluß des Licht- und Sedimentfaktors, gleichartige Wasserbewegung) — auf Besiedlungsgrenze, Qualität und Quantität der Schwammfauna untersucht.

1. Die Beweglichkeit von Steinen und Blöcken des Brandungsgürtels ist abhängig von der „Korn"-Größe und den Maxima der durch Seegang verursachten Staudrucke. Wenn diese Substrate hohlliegen, sind an ihren Unterflächen Sedentarierbestände entwickelt, die an solche von Höhlen erinnern. In den mittel exponierten Buchten des Untersuchungsgebiets sind, bis in 1 m Tiefe, Geröllsteine von weniger als 0,5 kg Gewicht nicht mit Schwämmen besiedelt.

2. In der 1—3 m-Tiefenzone beginnt die Besiedlung an 0,5 kg Steinen mit bohrenden Schwammformen und sekundären Bohrlochbewohnern. Auf großem Geröll (3—10 kg) und kleinen Blöcken (30 kg) erscheint die Schwammfauna bereits im vollen Artenspektrum.

3. Vergleicht man die Artenzahl pro Substrat-Flächeneinheit (1000 cm²) zwischen den einzelnen Gewichtskategorien, so ist ab dem Maximum im 3-kg-Bereich eine deutliche Abnahme bis zur 30-kg-Kategorie zu erkennen; von hier bis zum gewachsenen Fels (Beweglichkeit 0) bleibt der Wert konstant. Es wird geschlossen, daß zwischen dem 3-kg- und 30-kg-Bereich interspezifische Raumkonkurrenz einsetzt, bei der die jeweils schneller wachsenden oder robusteren Arten über ihre Nachbarn die Oberhand bekommen. Das Auftreten dieser Erscheinung bei Schwämmen litoraler Schattengebiete wird als Kennzeichen echter Höhlenfauna gewertet. In diesem Zusammenhang werden auch die Möglichkeiten und Grenzen zwischenartlicher Raumkonkurrenz bei Schwämmen diskutiert.

4. Im viel ruhigeren Wasser der zum Vergleich studierten 3—10 m-Tiefenzone sind bereits 3 kg Steine dem festen Substrat zuzuordnen. Sogenannte „Kitt"-Schwämme fördern häufig die Stabilität des Substrats.

Summary

The author studies the influence of substrate mobility on distribution limits, quality and quantity of the sponge fauna in two bays near Rovinj (Yugoslavia). All other important physical factors of the environment (light, water-turbidity, sedimentation) have been eliminated.

1. Within the surf region the mobility of stones and boulders depends on "grain"-size and maximum forces of wave action. Unless those substrates are buried in sediment, sedentary fauna reminding of caves may develop on their lower surfaces. In moderately exposed bays, stones of less than 0.5 kg down to 1 m of depth are not colonized by sponges.

2. In 1—3 m of depth colonization starts in 0.5 kg stones with boring sponges and those inhabiting hollows produced by other organisms. On bigger stones (3—10 kg) and small boulders (30 kg) the sponge fauna is already well developed.

3. Comparing the number of species per 1000 cm² within different weight-categories it is dropping between 3 and 30 kg; from there to stable rock it remains constant. It is concluded that interspecific competition for space starts between 3 and 30 kg: the faster growing or more resistant species are overwhelming their neighbours. This occurence is considered significant for cave populations indicating the boundary between the shadowed part of (mobile) rock and a "true" cave (from the sponge's point of view). Interspecific competition for space is discussed also theoretically.

4. In comparison the 3—10 m region is studied as well. 3 kg stones are already stable enough to develope cave fauna; they are often stabilized by "cement"-sponges.

VI. Literatur

DIETRICH, G., und K. KALLE, 1957: Allgemeine Meereskunde. Eine Einführung in die Ozeanographie. Berlin-Nikolassee, 492 pp.

RIEDL, R., 1959: Die Hydroiden des Golfes von Neapel und ihr Anteil an der Fauna unterseeischer Höhlen. Ergebn. d. Österr. Tyrrhenia-Expedition 1952, Teil XVI. — Publ. Staz. Napoli **30** Suppl.: 591—755.

— 1964a: 100 Jahre Litoralgliederung seit JOSEF LORENZ, neue und vergessene Gesichtspunkte. Int. Revue ges. Hydrobiol. **49**: 281—305.

— 1964b: Die Erscheinungen der Wasserbewegung und ihre Wirkung auf Sedentarier im mediterranen Felslitoral. Helgol. Wiss. Meeresunters. **10**: 155—186.

RÜTZLER, K., 1965: Systematik und Ökologie der Poriferen aus Litoral-Schattengebieten der Nordadria. Z. Morphol. Ökol. d. Tiere **55**: 1—82.

SCHÄFER, W., 1956: Der kritische Raum und die kritische Situation in der tierischen Sozietät. Aufsätze u. Red. Senckenb. Naturf. Ges. **9**: 1—38.

SVERDRUP, H., M. JOHNSON and R. FLEMING, 1954: The Oceans, their physics, chemistry and general biology. Prentice-Hall. New York (5. ed.), 1060 pp.

YONGE, C. M., 1949: The sea shore. Collins, London 311 pp.

Dr. KLAUS RÜTZLER,
I. Zoologisches Institut der Universität,
Wien I, Dr. Karl-Lueger-Ring 1