

VERBREITUNG DER HALACARIDAE (ACARI) IM GEZEITENBEREICH DER BRETAGNE-KÜSTE, EINE ÖKOLOGISCHE ANALYSE.

II. QUANTITATIVE UNTERSUCHUNGEN UND FAUNENANALYSE (1)

von

Ilse Bartsch

Sonderforschungsbereich 94 — Meeresforschung (2)

Résumé

Répartition des Halacarides (Acariens) de la zone des marées des côtes bretonnes. II. Recherches quantitatives et analyse de la faune.

Dans la plupart des biotopes étudiés, les Rhombognathinae dominent numériquement la faune d'halacariens.

Sur les algues, dans l'étage supralittoral et mésolittoral supérieur, les halacariens sont souvent le groupe dominant de la méiofaune marine. Dans le supralittoral, les espèces d'*Isobactrus* prédominent. Dans le mésolittoral supérieur, les genres les plus importants sont : *Rhombognathus*, *Isobactrus*, *Rhombognathides*, et *Metarhombognathus*. Au fur et à mesure que l'on descend sur la grève, la méiofaune devient plus riche, le nombre d'espèces d'halacariens augmente mais la part des halacariens dans la méiofaune totale diminue.

La colonisation par les halacariens et la composition spécifique sont en relation avec le niveau de la marée, la densité de la population d'algues, leurs formes et la densité de leurs épiphytes. L'espèce à laquelle appartient l'algue ne joue qu'un rôle mineur ou nul. Au niveau de la basse mer, la faune d'halacariens a numériquement un plus grand rôle sur les frondes en forme de feuille que sur les petites algues en buisson serré et que sur celles qui sont couvertes d'épiphytes.

Dans les sédiments, les halacariens n'atteignent jamais un aussi haut pourcentage de la méiofaune totale que sur les algues. Dans les sables moyens, bien classés, les halacariens représentent moins de 10 p. 100 de la méiofaune totale. Dans les sédiments influencés par l'eau saumâtre, le pourcentage des acariens marins est plus élevé que dans les zones côtières. Dans les sables assez grossiers, mal classés, les halacariens dépassent 15 p. 100 de la méiofaune totale. Dans les sédiments fins, riches en matière organique, la proportion des acariens marins est insignifiante. Dans les prés salés, c'est seulement dans le sol de Puccinellietum que les halacariens sont abondants. Dans ce cas, ils forment plus de 10 p. 100 de la méiofaune.

La liste des espèces rencontrées et leurs habitats particuliers sont donnés.

Einleitung

Im ersten Teil der Arbeit wurden die untersuchten Lebensräume charakterisiert und die gefundenen Halacariden-Arten

(1) I - Verbreitung der Halacaridae, *Cah. Biol. Mar.* 19, pp. 363-383.

(2) Universität Hamburg Bundestr. 55 D 2000 Hamburg 13.

genannt. Der zweite Teil befaßt sich mit einigen ausgewählten Substrattypen, die quantitativ bearbeitet wurden. Der Anteil der einzelnen Tiergruppen an der Gesamt-Meiofauna und der Anteil der einzelnen Halacariden-Gattungen an der Meeresmilben-Fauna wird dargestellt. Der Einfluß der Umweltfaktoren auf die Faunenzusammensetzung und die Rolle der Halacariden wird diskutiert. Anschließend werden die im Gezeitenbereich angetroffenen Halacariden-Arten und ihre ökologischen Ansprüche genannt.

QUANTITATIVE UNTERSUCHUNG DER MEIOFAUNA

Salzwiesen-Fauna

In Salzwiesen sind zwei Lebensräume zu unterscheiden. Der erste ist der durchwurzelte Salzwiesenboden, der zweite umfaßt die oft als Film den Salzwiesenboden und die Pflanzen bedeckende Algenfäden.

In dem zuletzt genannten Biotop sind die Schwankungen der Umweltfaktoren besonders groß. Während der Trockenphase sinkt der Wassergehalt in dem Algen-Filz (*Enteromorpha*) unter 10 %, der Salzgehalt steigt entsprechend weit über 100 ‰. In diesem extrem den Umwelteinflüssen ausgesetzten Lebensraum werden fast nur Halacariden gefunden. In 40 cm³ *Enteromorpha* wurden 1385 Tiere gezählt; 1356 Tiere, also 98 % der Gesamtf fauna, stellten die Halacariden (Abb. 1). Die anderen Tiergruppen, es waren Foraminiferen, Copepoden, Hemipteren-Larven und die Milbengruppen Oribatiden und Sarcotiformes, machten zusammen nur 2 % der Fauna aus. Unter den Halacariden war *Isobactrus uniscutatus* die dominierende Art, sie allein stellte 99 % der Halacariden-Fauna. Nur vereinzelt traten *Rhombognathides spinipes* und *Agauopsis tricuspis* auf.

Im Salzwiesenboden sind die Einwirkungen der Umweltfaktoren gedämpft, die austrocknende Wirkung von Wind und Sonne wird durch die Vegetationsdecke herabgesetzt (vgl. Steinführer, 1945). Der Boden dient als Feuchtigkeitsreservoir, die Temperaturschwankungen sind nicht so extrem wie in der *Enteromorpha*-Schicht (Scheffer und Schachtschabel, 1966). Entsprechend ist im Salzwiesenboden die Besiedlung wesentlich arten- und individuenreicher. In einer Probe aus dem oberen Puccinellietum wurden auf 100 cm² 12915 Tiere gezählt. Die dominierende Tiergruppe waren die Nematoden (Abb. 1), sie stellten 71,3 % der Gesamtf fauna. Es folgten die Oligochaeten mit 11,2 %, die Halacariden mit 10,8 % und, in absteigender Häufigkeit die Foraminiferen, Copepoden, Ostracoden, Hemipteren-Larven, Polychaeten, Turbellarien und Oribatiden. In dieser Probe aus dem oberen Puccinellietum dominierte unter den Halacariden *Rhombognathides spinipes*; sie stellte 68,8 % der Halacariden-Fauna. Es folgten *Isobactrus uniscutatus* mit 18,3 % und *Copidognathus brevis* mit 12,9 %.

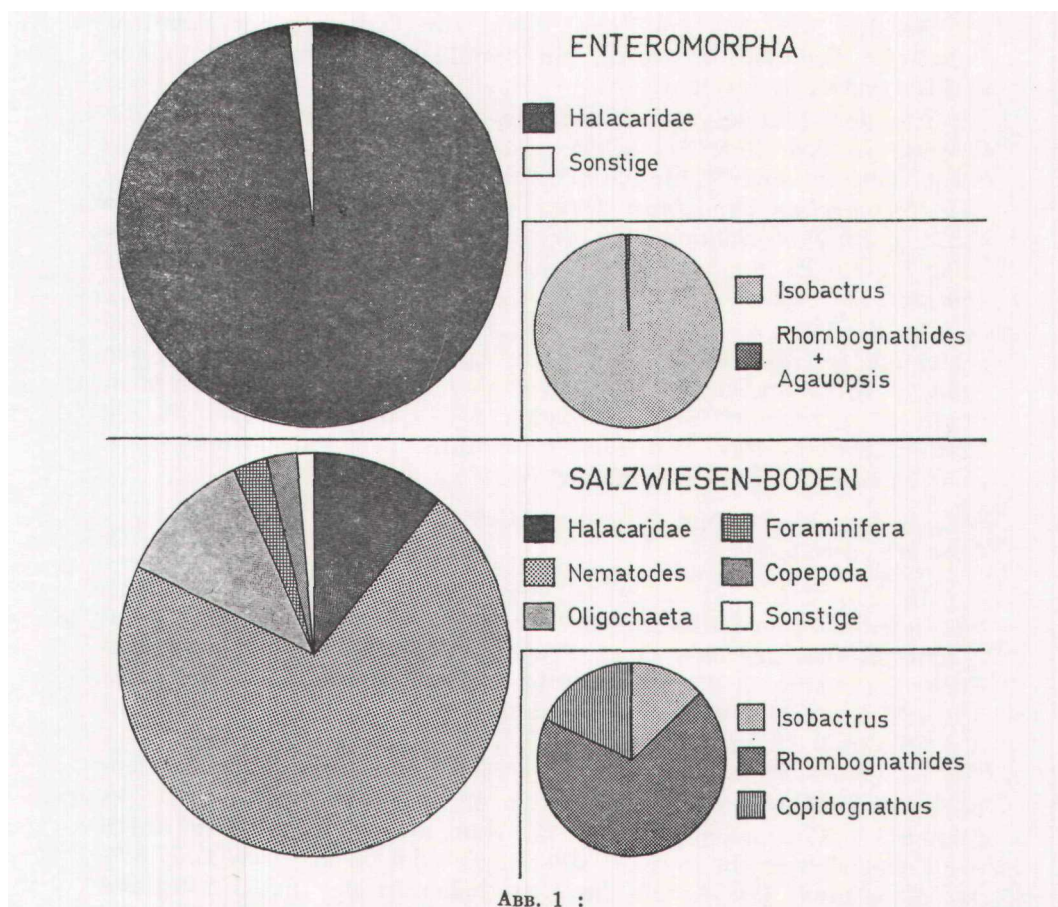


ABB. 1 :

Prozentualer Anteil der Tiergruppen an der Gesamt-Meiofauna und prozentualer Anteil der Gattungen an der Halacariden-Fauna ; Station P1 ; Salzwiese. oben *Enteromorpha*; unten Salzwiesenboden.

Sandlückensystem-Fauna

Fauna in brackwasserbeeinflussten Stränden

In den sandigen Uferregionen des Penzé wurden an den Stationen P4 und P5 im oberen Gezeitenbereich 8000-10000 Ind./1000 cm³ Sediment gezählt.

Die wichtigste Tiergruppe im oberen Strandbereich waren die Oligochaeten mit einem Anteil von 10-55 %. Es folgten die Nematoden mit 21-50 % und die Copepoden mit 5-22 %. Die Halacariden traten in bezug auf Häufigkeit mit 16-17 % and dritter Stelle auf.

In den uferfernen Proben der Station P5 spielten die Oligochaeten eine untergeordnete Rolle. Die dominanten Tiergruppen waren die Copepoden mit 32-43 % und die Nematoden mit 26-35 %. Auch in diesen Proben standen die Halacariden mit 22-28 % an dritter Stelle.

An den Stationen am Penzé nahm zur Tiefe hin der Detritusgehalt im Sediment rasch zu, ein Sandlückensystem fehlte; Halacariden waren hier selten.

An der Station P4 dominierte unter den Halacariden die Gattung *Halacarellus*. Sie allein machte 51-56 % der Halacariden-Fauna aus. In erster Linie handelte es sich um die kleine karnivore Art *Halacarellus capuzinus*. Unter den Rhombognathinen trat die Gattung *Rhombognathides* hervor; sie stellte 27-28 % der Halacariden-Fauna. Es handelte sich dabei um die Art *Rhombognathides spinipes*.

An Station P5 war im Vergleich zu P4 eine leichte Faunenverschiebung festzustellen. Es herrschte zahlenmäßig mit 51-52 % die Gattung *Rhombognathides* vor; hier aber in erster Linie vertreten durch *R. merrimani*. Erst an zweiter Stelle stand mit 47-48 % die Gattung *Halacarellus*. Wiederum war unter den Halacarinen *Halacarellus capuzinus* die dominante Art.

Fauna in marinen Stränden

In Abb. 2 A-G ist der Anteil der Tiergruppen in einem sortierten, detritusarmen Mittelsand an der Küste (Station S1) eingetragen. A spiegelt das Ergebnis einer Probe entnommen 1,5 m unter dem Hochwassersaum, B das einer Probe aus 2,5 m und C das einer aus 3,2 m Tiefe. Zur Zeit der Probennahme betrug der Wassergehalt in A 8,3 %, in B 18,9 % und in C 23,7 %.

Im oberen Gezeitenbereich beherrschten die Nematoden zahlenmäßig das Faunenbild; sie stellten 49,7 % der Gesamtf fauna; es folgten die Copepoden mit 37,2 %. Hangabwärts nahm der Anteil der Copepoden zu, in Probe B stellten sie 48,0 %, in Probe C 77,8 % der Meiofauna. Der Anteil der Nematoden in der Feuchtsandzone (Probe C) war gering. In allen drei Strandabschnitten traten die Halacariden zahlenmäßig an dritter Stelle auf. In Probe A waren es 7,1 %, in Probe B 8,9 % und in Probe C 4,4 %.

Auch innerhalb der Halacariden trat mit dem Vordringen ins untere Eulitoral ein Faunenwechsel ein. In allen drei Stationen dominierten die Rhombognathinen. Im oberen Hang war es die Gattung *Rhombognathides*, die 56,1 % der Gesamt-Halacaridenfauna stellte. Es entfielen 48,8 % auf *R. merrimani* und 7,3 % auf andere *Rhombognathides*-Arten. An zweiter Stelle unter den Rhombognathinen stand die Gattung *Rhombognathus* mit *R. intermedius*, der 5,7 % der Halacariden-Fauna einnahm. Als zweithäufigste Gattung trat im oberen Hang *Acaromantis* mit *Acaromantis minutus* auf. Diese Art stellte 17,1 % der Halacariden. Es folgte die Gattung *Halacarellus*; *H. capuzinus* stellte 15,4 %, weitere *Halacarellus*-Arten 0,8 %.

In der Probe B hatte der Anteil von *Rhombognathus intermedius* stark zugenommen; er nahm nun 46,5 % ein. An zweiter Stelle folgte *Rhombognathides merrimani* mit 17,7 %. Die *Rhombognathides*-Arten *R. seahami* und *R. pascens* stellten zusammen nur 7,8 % der Halacariden-Fauna. Ein großer Anteil, nämlich 21,0 % kam der Gattung *Anomahalacarus* zu. Die Gattung *Halacarellus* war mit 6,2 % vertreten. Es entfielen hiervon fast zwei Drittel auf

H. capuzinus und ein Drittel auf *H. balticus* und *H. basteri*. Von *Acaromantis minutus* und *Actacarus pygmaeus* wurden nur wenige Exemplare gezählt; ihr Anteil an der Halacariden-Fauna lag weit unter 1 %.

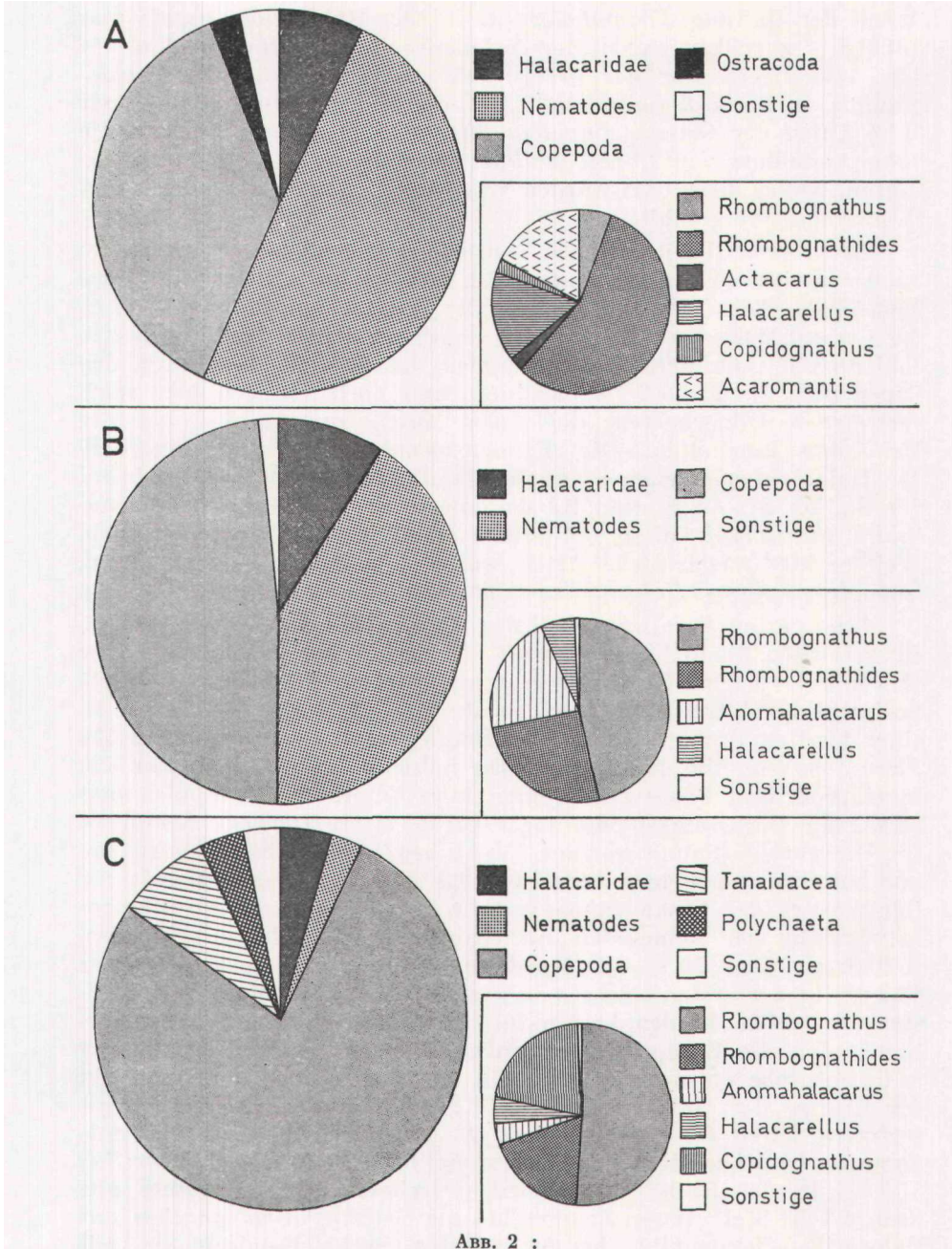


ABB. 2 :

Prozentualer Anteil der Tiergruppen an der Gesamt-Meiofauna und prozentualer Anteil der Gattungen an der Halacariden-Fauna; Station S1; Sediment.

A : 1,5 m unterhalb der Hochwasserlinie; B : 2,5 m unterhalb der Hochwasserlinie; C : 3,5 m unterhalb der Hochwasserlinie.

An der Station S1-C war der Anteil von *Rhombognathus intermedius* an der Halacariden-Gesamtfauna weiter gestiegen. Die Art stellte nun 51,1 %. Die Arten der Gattung *Rhombognathides* nahmen nur noch 18,8 % ein; *R. merrimani* war selten; es dominierte *R. seahami* aber auch *R. pascens* wurde mehrmals angetroffen. Der Anteil der Gattung *Anomahalacarus* an der Halacariden-Fauna war auf 3,8 % zurückgegangen, der Anteil der Gattung *Halacarellus* auf 4,6 %. Gestiegen war der prozentuale Anteil der Gattung *Copidognathus*. In Probe C stellte sie 21,0 % der Halacariden-Fauna. Dieser hohe Anteil der Gattung *Copidognathus* war in erster Linie auf die hohe Abundanz von *Copidognathus rhodostigma rondus* zurückzuführen. Außer dieser Art wurden vereinzelt *C. gibbus*, *C. fabricii* und *C. pseudofigeus* gezählt.

In groben, detritusreichen, unsortierten Sedimenttypen, so im Sand zwischen Felsen der Station R2, wurden im mittleren Eulitoral 9500-14600 Tiere/1000 cm³ gezählt. Die Halacariden stellten 15-21 % der Gesamt-Meiofauna. Sie standen damit an dritter Stelle nach den zahlenmäßig dominierenden Nematoden, die 38-41 % einnahmen, den Copepoden, die 21-25 % ausmachten, und noch vor den hier reich vertretenen Oligochaeten, die einen Anteil von 11-14 % an der Meiofauna innehatten. Die Faunenzusammensetzung innerhalb der Halacariden war eine andere als die im sortierten Mittelsand der Station S1. An Station R2 dominierte der euryöke *Rhombognathides merrimani*; diese Art stellte 95 % der Halacariden-Fauna. Weitere hier angetroffene Arten waren *Rhombognathides seahami*, *Isobactrus setosus*, *Halacarellus capuzinus* und *Lohmannella falcata*.

Sehr gering war der Anteil der Halacariden an der Station R4, einer flachen Bucht hinter Roscoff. In einer Probe entnommen kurz oberhalb des letzten Hochwassersaumes wurden 11592 Tiere/1000 cm³ Sediment gezählt. Die Halacariden stellten 7,2 % der Meiofauna. In einer zweiten Probe aus dem Spülsaum waren es insgesamt 20510 Tiere/1000 cm³; die 450 Halacariden nahmen 2,2 % der Fauna ein. In einer dritten Probe entnommen kurz unterhalb des Spülsaumes betrug die Besiedlungsdichte sogar 101780 Tiere/1000 cm³ Sediment. Die Halacariden-Fauna war auf 350 Milben/1000 cm³ zurückgegangen und hatte nur noch einen Anteil von 0,3 % an der Gesamt-Meiofauna. Der Anstieg der Gesamtfauna war in erster Linie auf die Massentwicklung der Nematoden zurückzuführen. In allen drei Proben stellten sie über 50 % der Meiofauna, in der dritten Probe sogar 65,7 %. In der ersten Probe waren auch die Oligochaeten mit 34 % stark vertreten. In den beiden folgenden Proben waren außer den Nematoden die Copepoden in großen Mengen anzutreffen. In der Sedimentprobe entnommen oberhalb des Spülsaumes dominierte in der Gruppe der Halacariden mit 93,2 % die Gattung *Halacarellus*, vertreten durch *H. capuzinus* und *H. procerus*. In der Probe entnommen in Höhe des Spülsaumes stellte das Genus *Halacarellus* 57,8 %, in der Probe entnommen unterhalb des Spülsaumes nur noch 4,4 %. Statt dessen beherrschte die Gattung *Copidognathus* das Halacariden-Faunenbild. In der zweiten Probe rangierte sie mit 130 Ind./1000 cm³ (28,9%) an zweiter Stelle, in der dritten Probe mit 260 Ind./1000 cm³ (81,2 %) an erster Stelle in der Halacariden-Fauna. Die wichtigste Art war *Copidognathus brevirostris*.

Phytal-Fauna

Die Fauna zwischen Enteromorpha

Im Phytal dominierten unter den Halacariden stets die algivoren Rhombognathinen. Innerhalb der Rhombognathinen jedoch herrschte je nach Standort und Algenart mal die eine mal die andere Art vor.

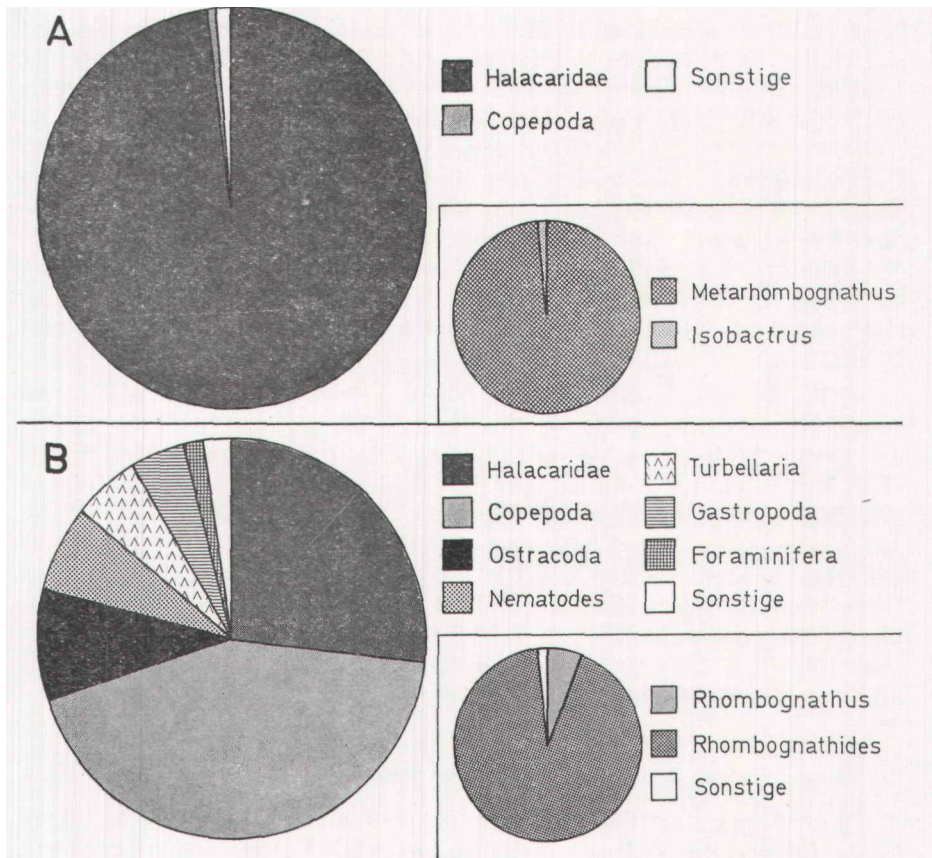


ABB. 3 :

Prozentualer Anteil der Tiergruppen an der Gesamt-Meiofauna und prozentualer Anteil der Gattungen an der Halacariden-Fauna; Station R3; Phytal.

A : *Enteromorpha*, 1 m unterhalb der Hochwasserlinie; B : *Enteromorpha*, 4 m unterhalb der Hochwasserlinie.

Besonders im oberen Litoral war das zahlenmäßige Überwiegen einer Art deutlich ausgeprägt. Im mittleren und unteren Gezeitenbereich war der Artenreichtum größer, den einzelnen Arten kam keine so beherrschende Stellung zu.

Im Bereich der Hochwasserlinie war der Anteil der Halacariden an der Gesamtf fauna meist wesentlich höher als in den Sedimentproben. Bereits genannt wurde der Filz von *Enteromorpha*-Fäden zwischen Salzwiesenpflanzen, in dem die Halacariden 98 % der

Gesamtfauna stellten. Ähnlich hoch war der Anteil der Halacariden an Station P1 im *Enteromorpha*-Saum auf Hartsubstrat. Auch hier war *Isobactrus uniscutatus* die dominante Art. Sie machte 85 % der Gesamtfauna aus. Von den Arten *Rhombognathides spinipes* und *Agauopsis tricuspis* wurden nur wenige Exemplare gesehen. Außer Halacariden wurden im *Enteromorpha*-Saum Insekten-Larven, Oribatiden und Copepoden gefunden.

Ein sehr breiter Enteromorpha-Streifen war an Station R3 an den Mauern des Wasserreservoirs ausgebildet. Im oberen Eulitoral beherrschte die Halacaride *Metarhombognathus armatus* die Fauna; sie stellte 96,8 % der Meiofauna (Abb. 3, A). Außer *M. armatus* wurden einzelne Exemplare von *Isobactrus hartmanni* und *I. ungu-latus* gezählt. Neben den Halacariden wurden weitere Milben, so *Hyadesia fusca* und Vertreter der Parasitiformes, ferner Copepoden, Foraminiferen, Tardigraden und Gastropoden gesehen. Im unteren Teil dieses mächtigen Enteromorpha-Streifens, 1,8 m unterhalb der Spritzwasserzone, war die Fauna wesentlich artenreicher. Außer *M. armatus* traten *Rhombognathides seahami*, *Isobactrus setosus*, *Halacarellus balticus* und Juvenile der Gattung *Copidognathus* auf. Ostracoden, Isopoden und Amphipoden waren ebenfalls arten- und individuenreich vertreten.

Eine andere Fauna wurde auf den breiten, großflächigen *Enteromorpha*-Thalli im mittleren Gezeitenbereich gefunden (Abb. 3, B). An erster Stelle standen mit 43,3 % die Copepoden; unter ihnen viele Vertreter der Familie der Porcelliden. Die Halacariden folgten mit 26,8 %, die Ostracoden mit 8,8 %, die Nematoden mit 7,2 %, die Turbellarien mit 5,3 % und die Gastropoden mit 4,6 %. Unter den Halacariden stellten die Rhombognathinen 98,2 %. Die Gattung *Rhombognathides*, vertreten durch *R. merrimani* und wenigen Exemplaren von *R. seahami*, nahm 92,2 % ein, die Gattung *Rhombognathus* mit *R. notops* 6 %. Auf die Gattungen *Halacarellus*, *Halacarus* und *Copidognathus* entfielen 1,8 %.

Die Fauna zwischen Braunalgen im mittleren und oberen Gezeitenbereich

Im oberen Gezeitenbereich traten von den Braun- und Rotalgen *Catenella repens*, *Pelvetia canaliculata* und *Fucus vesiculosus* auf. Auf und zwischen diesen drei Algenarten wurde jeweils eine andere Halacariden-Fauna beobachtet.

In Abb. 4 ist die Besiedlung der *Fucus vesiculosus*-Thalli aus zwei Tide-Niveaus eingetragen. A gibt das Ergebnis der quantitativen Auswertung einer Probe aus dem oberen Gezeitenbereich wieder, einer Probe kleiner Thalli gesammelt 1-1,5 m unterhalb der Hochwasserlinie. Die wenigen einzeln stehenden Thalli waren während der Niedrigwasserperiode der Austrocknung ausgesetzt. In 1000 cm³ locker gelagerten Thalli wurden 1105 Tiere gezählt. Die dominierende Tiergruppe waren mit 70,0 % die Halacariden. Es folgten die Gastropoden mit 22,0 %, die Nematoden mit 3,8 %, die Copepoden mit 2,2 % und die Ostracoden mit 0,8 %. Unter den Halacariden dominierten die Rhombognathinen mit 99,2 %. Allein 94,2 % entfielen auf die Gattung *Isobactrus*, die in erster Linie mit der Art. /.

setosus vertreten war. Nur 4,6 % stellte *Rhombognathides seahami*. Bei den in dieser Probe gefundenen *Copidognathus*- und *Halacarellus*-Arten handelte es sich stets um juvenile Stadien.

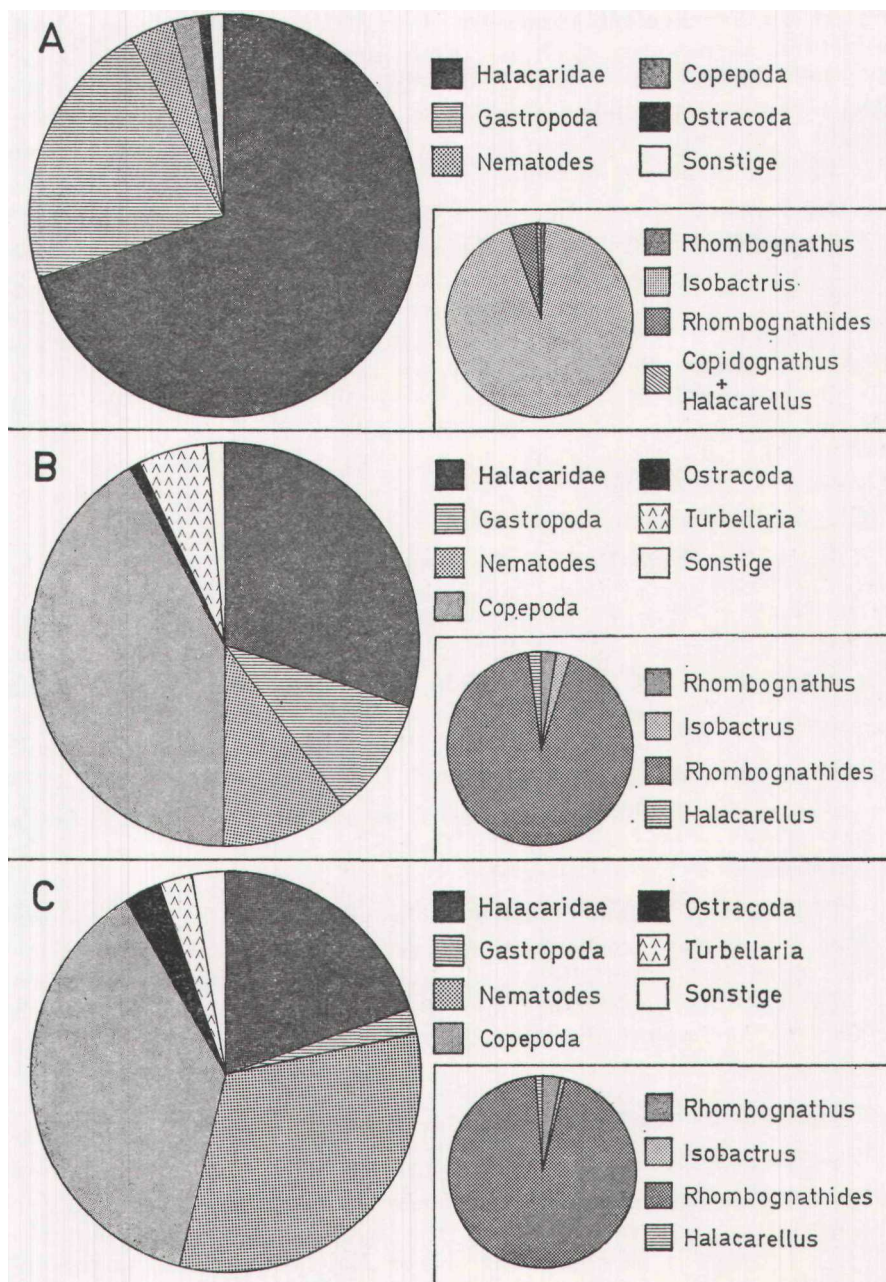


ABB. 4 :

Prozentualer Anteil der Tiergruppen an der Gesamt-Meiofauna und prozentualer Anteil der Gattungen an der Halacariden-Fauna; Station R3; Phytal.

A : *Fucus vesiculosus*, 1-1,5 m unterhalb der Hochwasserlinie; B : *Fucus vesiculosus*, 2-2,5 m unterhalb der Hochwasserlinie; C : *Fucus vesiculosus*, mit Epiphyten, 2-2,5 m unterhalb der Hochwasserlinie.

Probe B und C stammten aus dem dichten *Fucus vesiculosus*-Gürtel aus dem mittleren Eulitoral, 2-2,5 m unterhalb der Hochwasserlinie. In diesem Fucus-Gürtel lagen die Thalli während der Niedrigwasserphase dicht gepackt. Nur die oberflächlichen Schichten waren der Trockenheit ausgesetzt, die mittleren und unteren Algen-schichten aber waren noch am Ende der Niedrigwasserperiode mit Wasser benetzt. Abb. 4 B zeigt das Ergebnis einer Probe in der die Algen-Thalli kaum oder nicht mit Epiphyten bewachsen waren, Abb. 4 C das einer Probe in der die Fucus-Thalli dicht mit kleinen Algenbüscheln besetzt waren.

In Probe B wurde in dem Fucus-Volumen von 1000 cm³ 1143 Tiere gezählt. Der Anteil der Halacariden an der Gesamtfau-na war auf 29,8 % zurückgegangen. Die dominierende Tiergruppe waren die Copepoden, die 41,9 % der Meiofauna stellten. Die Halacariden standen an zweiter Stelle und an dritter folgten die Nematoden mit 10,4 %. Auf den dicht mit Epiphyten bewachsenen Fucus-Thalli war die Besiedlungsdichte mit 3060 Tieren/1000 cm³ wesentlich höher als auf den bisher untersuchten Braunalgen. Auch in dieser Probe dominierten die Copepoden; sie machten 37,7 % der Fauna aus. An zweiter Stelle folgten die Nematoden mit 32,2 % und an dritter Stelle die Halacariden mit 19,6 %.

In beiden Fucus-Proben aus dem mittleren Eulitoral beherrschten die Rhombognathinen das Halacariden-Faunenbild. An erster Stelle stand die Gattung *Rhombognathides*; in der Probe B nahm sie 92,7 % ein, in der Probe C 95,0 %. In der «bewuchslosen» **Fucus**-Probe waren es fast ausschließlich *Rhombognathides seahami*; auf *Fucus* mit Aufwuchs dominierte ebenfalls *R. seahami*, daneben trat aber auch *R. merrimani* auf. Die Gattung *Rhombognathus* war mit *R. notops*, die Gattung *Isobactrus* mit *I. setosus* vertreten.

Als zweite Braunalgenart aus dem oberen Litoral ist *Pelvetia canaliculata* zu nennen. Dichte Bestände fanden sich im Hochwasserbereich auf den Felsen der Station S1.

Die kleinen Büschel bieten während der Niedrigwasserphase keinen Schutz vor Trockenheit. Auf den an Station S1 gesammelten Phalli dominierte ebenfalls — wie in den *Fucus vesiculosus*-Proben — die Gattung *Isobactrus*; auf *P. canaliculata* war es jedoch *Isobactrus hartmanni*, die über 90 % der Halacariden-Fauna stellte.

Die Fauna zwischen Balaniden im oberen Gezeitenbereich

Eine weitere im Hochwasserbereich die Halacariden-Fauna beherrschende *Isobactrus*-Art war *Isobactrus rugosus*. Diese Art war besonders auf und zwischen den von winzigen Grünalgen bewachsenen *Chthamalus montagui* im oberen Balaniden-Gürtel zu finden. Sie stellte hier, neben den massenhaft auftretenden terrestrischen Milben, einen großen Teil der Meiofauna.

An der im Brackwasserbereich liegenden Station P5 dominierte auf den dichten *Elminius*-Beständen *Isobactrus unguatus*; aber auch *I. rugosus* war stark vertreten.

Die Fauna zwischen Catenella-Polstern

Eine dritte für den oberen Gezeitenbereich charakteristische Alge ist *Catenella repens*. Oft waren große Flächen der Felsen mit dieser kleinen, stark verzweigten Alge bedeckt. In den *Catenella*-Polstern war die Fauna artenreicher als auf den *Pelvetia*- und *Fucus*-Thalli. Auch hier standen die Halacariden der Häufigkeit nach an der ersten Stelle. In einer quantitativ ausgewerteten Probe stellten sie 28,4 % der Meiofauna. An zweiter Stelle rangierten die Polstern war die Fauna artenreicher als auf den *Pelvetia*- und den Ostracoden mit 10,4 % (Abb. 5). Unter den Halacariden dominierten wiederum die Rhombognathinen. Von der Gattung *Rhombognathus* trat *R. procerus* auf, von der Gattung *Isobactrus* *I. pulchellus*

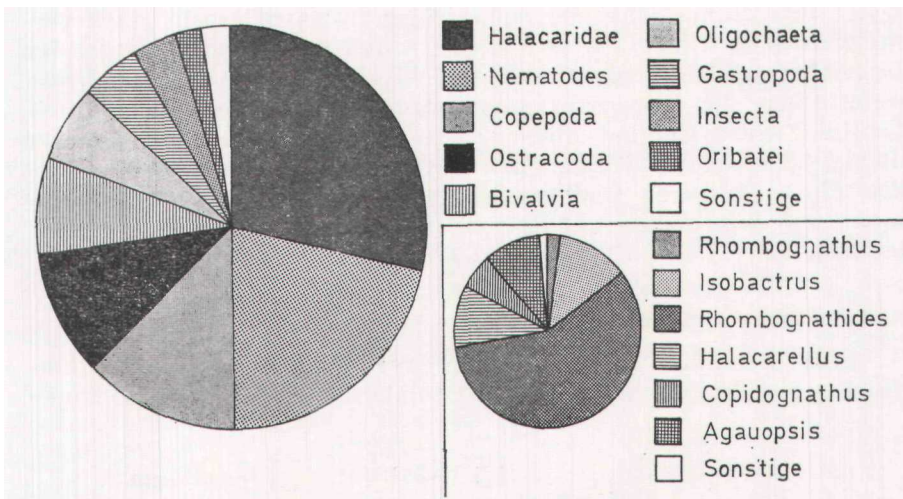


ABB. 5 :

Prozentualer Anteil der Tiergruppen an der Gesamt-Meiofauna und prozentualer Anteil der Gattungen an der Halacariden-Fauna; Station R3, *Catenella repens*; 0,5 m unterhalb der Hochwasserlinie.

und *I. rugosus*. In der Gattung *Rhombognathides* dominierte in einigen *Catenella*-Büscheln *R. merrimani*, in anderen *R. brevipes*. Die Halacarinen waren durch die Arten *Halacarellus balticus*, *Copidognathus figeus* und *Agauopsis tricuspis* vertreten.

Die Fauna im mittleren und unteren Eulitoral

Ähnlich wie an den untersuchten Sandstränden nahm auch im Phytal mit zunehmender Tiefe im Gezeitengürtel der Anteil der Halacariden an der Gesamtf fauna ab. Ein Beispiel der Besiedlung von *Fucus vesiculosus* aus zwei Tidebereichen ist in der Abb. 4 dargestellt. Der Anteil der Halacariden auf *Fucus vesiculosus* aus dem oberen Gezeitenbereich betrug 70,0 %, der in einer 2 m tiefer entnommenen Probe 29,8 %. Noch spärlicher war die Halacariden-Besiedlung auf *Fucus serratus*. In einer Probe von 1000 cm³ locker gepackten *Fucus serratus*-Thalli wurden 2083 Tiere gefunden. Die Halacariden waren mit 252 Tieren, also 12,1 % vertreten. Die

dominante Tiergruppe in der *Fucus serratus*-Probe waren die Nematoden, die 54,9 % der Meiofauna stellten. Es folgten die Foraminiferen mit 13,9 % und die Copepoden mit 12,5 %.

Ein zweites Beispiel der Besiedlung einer Algengattung aus zwei Tidebereichen ist in Abb. 3 dargestellt.

Die geringste Halacariden-Besiedlung wurde in einem *Gelidium latifolium*-Büschel aus einem Priel im unteren Eulitoral angetroffen. Die Halacariden stellten nur 2,6 % der Gesamtfaua. Unter den Halacariden dominierte die Gattung *Copidognathus* mit 51,9 %. In erster Linie handelte es sich um eine Art, nämlich *C. oculus*. Es folgten die *Rhombognathides*-Arten *R. seahami* und *R. pascens* mit 37,0 % und *Rhombognathus notops* mit 11,1 %.

Auch innerhalb eines Tideniveaus waren deutliche Unterschiede in der Besiedlungsdichte der Halacariden festzustellen. In stark verzweigten, büscheligen Algen war der Anteil der Halacariden an der Gesamtfaua kleiner als auf großflächigen Thalli. Auch Epiphyten beeinflussten die Faunenzusammensetzung. Der prozentuale Anteil der Halacariden war auf Algen mit starkem Bewuchs stets niedriger als auf benachbarten Thalli ohne Bewuchs. Auf *Ascophyllum nodosum* ohne Aufwuchs stellten die Halacariden 27,0 % der Gesamtfaua, auf *A. nodosum* mit dichtem Besatz von *Polysiphonia* betrug der Anteil der Halacariden nur 12,9 %.

Die Fauna zwischen Kalkalgen-Krusten

Eine besondere Fauna wurde zwischen den *Lithophyllum*-Krusten angetroffen (Abb. 6). Es dominierten mit 26,5 % die Cope-

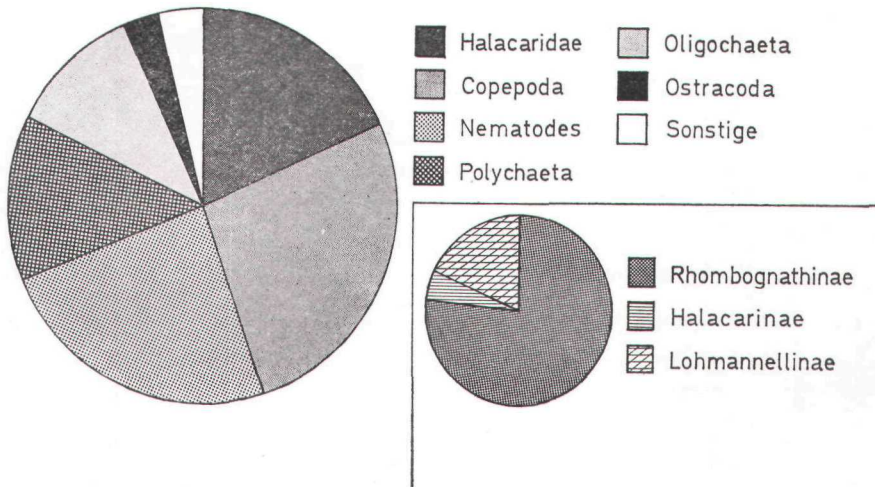


ABB. 6 :

Prozentualer Anteil der Tiergruppen an der Gesamt-Meiofauna und prozentualer Anteil der Unterfamilien an der Halacariden-Fauna, Station R3; *Lithophyllum*; 4 m unterhalb der Hochwasserlinie.

poden; dann folgten mit 24,1 % die Nematoden, mit 18,3 % die Halacariden, mit 13,5 % die Polychaeten und mit 11,0 % die Oligochaeten. Unter den Halacariden dominierten wiederum die

Rhombognathinen. Sie stellten 77,0 % der Halacariden-Fauna. Sehr hoch in diesem Lebensraum war der Anteil der Lohmannellinae mit den Arten *Lohmanella kervillei*, *L. rustica* und *L. falcata*.

FAUNENANALYSE

Phytal

Einfluß der Jahreszeiten

Die Proben in der Umgebung von Roscoff wurden zwischen dem 15.5 und 13.6 1974 genommen. Die vorgefundene Faunen-Zusammensetzung entspricht einem Übergang von Frühjahrs- zu Sommerverhältnissen. Wie die über ein Jahr durchgeführten Untersuchungen von Sarnighausen (1955), Hagerman (1966) und auch Colman (1940) zeigen, ändert sich im borealen Klimagebiet der Anteil der Halacariden an der Gesamtfaua im Laufe eines Jahres. Nach Sarnighausen erreichen in den Wintermonaten die Halacariden den höchsten prozentualen Anteil an der Gesamtfaua; sie stellen dann 72-94 % der Meiofauna. In den Frühjahrsmonaten nimmt der Anteil der Halacariden ab. Im Herbst werden mit einem zahlenmäßigen Anteil von 24 % an der Gesamtfaua die niedrigsten Werte erhalten. Hagerman (1966) nennt von *Fucus serratus* aus dem Öresund die höchsten Halacariden-Werte, nämlich 39 %, in den Frühjahrsmonaten, die niedrigsten Werte (im August 7 %) im Spätsommer. In den Wintermonaten steigt der Anteil der Halacariden wieder an. Auch auf Algen an der englischen Südküste, auf *Fucus vesiculosus*, *F. serratus* und *Ascophyllum nodosum*, ist nach Colman (1940) der prozentuale Anteil der Halacariden in den Wintermonaten weit höher als im Sommer.

Der jahreszeitlich bedingte Wechsel des Anteils der Halacariden an der Fauna ist nur zu einem geringen Teil auf wechselnde Abundanz der Halacariden zurückzuführen; in erster Linie beruht er auf der starken Zunahme der anderen Tiergruppen in den Frühjahrsmonaten. Diese Zunahme ist einmal dadurch bedingt, daß in den Frühjahrs- und Sommermonaten die vagile Fauna aus dem Sublitoral das Eulitoral besiedeln, zum anderen dadurch, daß die Reproduktionsrate der anderen Tiergruppen wesentlich höher als die der Halacariden ist. Bei der Mehrzahl der Halacariden tritt nur eine Generation im Jahr auf (Straarup, 1968; Kirchner, 1969; Bartsch, 1972); nur bei den *Isobactrus*-Arten können unter günstigen Bedingungen weitere Generationen erscheinen (Bartsch, 1972). Bei anderen Meiofauna-Gruppen aber sind mehrere Generationen im Jahr bekannt (vgl. Gerlach, 1971). Die Anzahl der Eier bei den Halacariden ist mit nur 10-20 pro Weibchen gering, weit geringer als bei anderen Arthropoden des Literals (vgl. Gerlach, 1971). Durch die wesentlich höhere Vermehrungsrate anderer Phytalbewohner werden die Algen von diesen Tieren überschwemmt. Auch bei den Halacariden steigt mit Beginn der Fortpflanzungsphase in den Frühjahrsmonaten die Besiedlungsdichte, aber in weit geringerem Ausmaße.

Der prozentual hohe Anteil der Halacariden in den Wintermonaten ist zum einen bedingt durch das aktive Zurückweichen der vagilen Fauna ins Sublitoral, zum anderen auf die im Vergleich zu Halacariden hohe Mortalität. Eisüberkrusteten *Enteromorpha*-, Fucus-Büscheln und Sedimentbrocken, die während der Niedrigwasserperiode dem Frost ausgesetzt waren, wurden nach dem Auftauen lebende Halacariden entnommen; Vertreter anderer Tiergruppen dagegen waren oft irreversibel geschädigt (Lohmann, 1889, 1893; Sarnighausen, 1955; Dahl, 1948; Jansson, 1968; Lorenzen, 1968; Bartsch, 1974).

Einfluss des Tideniveaus

Die Probenentnahme erfolgte stets zur Niedrigwasserzeit. Dies bedeutet, daß der Teil der vagilen Fauna, der mit ablaufendem Wasser die Algenbüschel verläßt, sich entweder in tiefere Regionen oder ins wassergefüllte Lückensystem zurückzieht, nicht erfaßt wurde. Halacariden sind meist träge Tiere; größere tideperiodische Wanderungen sind auszuschließen.

Im Mittelmeerraum fand Wieser (1959), daß bei zunehmender Austrocknung des Habitats, die Halacariden eine der ersten Tiergruppen ist, die aus dem Faunenbild verschwinden. In der Umgebung von Roscoff jedoch wurde im oberen Gezeitenbereich, in einem extrem den Umweltfaktoren ausgesetzten Lebensraum, eine arten- und individuenreiche Halacariden-Fauna gefunden. An der Grenze zum Supralitoral und im oberen Eulitoral überwiegen oft die Halacariden; meist ist es je eine Art, die mit sehr hohen Dominanzwerten die Gesamtfaua beherrscht. Viele Halacariden-Arten sind speziell an diesen Lebensraum angepaßt; sie sind in tieferen Regionen nicht oder nur in wenigen Exemplaren anzutreffen. Charakterarten der Habitate im Hochwasserbereich sind *Isobactrus hartmanni*, *I. pulchellus*, *I. rugosus*, *I. uniscutatus*, *Rhombognathides brevipes* und *Agauopsis tricuspis*. Im oberen Eulitoral sind es *Isobactrus setosus*, *I. ungulatus*, *Metarhombognathus armatus*, *Rhombognathus procerus* und — in erster Linie jedoch auf Salzwiesenbiotope beschränkt — *Rhombognathides spinipes*.

Vergleichbare Untersuchungen liegen von der Deutschen Bucht vor. Das Artenspektrum ist dort weit geringer, doch zeigen die dort gefundenen Arten eine ähnliche Verbreitung. *Isobactrus uniscutatus* bewohnt, zusammen mit dem Tardigraden *Echiniscoides sigismundi*, das Supralitoral der mesohalinen Küstenabschnitte (Bartsch, 1974). *Isobactrus hartmanni* ist auf Helgoland und Sylt im oberen Eulitoral im *Enteromorpha*-Streifen und auf Balaniden verbreitet. *Metarhombognathus armatus* lebt ebenfalls in der Grünalgen-Zone, jedoch in einem Algen-Streifen, der nicht so der Trockenheit ausgesetzt ist, wie der von *Isobactrus hartmanni* besiedelte. *Isobactrus setosus* tritt in großen Mengen in den stets feuchten *Fucus vesiculosus*-Beständen auf (Bartsch, 1972, 1974).

Toleranzversuche haben gezeigt, daß die Rhombognathinen des oberen Eulitorals Trockenperioden von einem Tag, ja sogar mehreren Tagen überdauern und ebenso hohe Salinitätswerte vertragen können (Bartsch, 1974). Von *Isobactrus uniscutatus* weiden selbst

Trockenperioden über einen Zeitraum von 14 Tagen von fast der Hälfte der beim Versuch eingesetzten Tiere überlebt.

Mit zunehmender Tiefe im Gezeitenbereich wird die während der Niedrigwasserperiode die Algen besiedelnde Fauna artenreicher; die Bedeutung der Halacariden an der Gesamtfaua nimmt ab. Im mittleren Eulitoral, auf *Ascophyllum nodosum* und *Fucus serratus*, betrug der Anteil der Halacariden 12-27 %. Die dominierenden Tiergruppen waren oft Copepoden und Nematoden.

Im Niedrigwasserbereich und auf ständig überfluteten Algen in Prielen wurde eine sehr unterschiedliche Besiedlungsdichte angetroffen. Auf *Chondrus crispus*-Büscheln stellten die Halacariden noch 19,9 % der Meiofauna. Unter den Halacariden dominierte die Gattung *Rhombognathides* mit *R. seahami*. Auf *Gelidium latifolium* dagegen betrug der Anteil der Halacariden nur noch 2,6 %. Dominant war hier die Gattung *Copidognathus* mit *C. oculatus*.

Dieser im Vergleich zum mittleren und oberen Eulitoral geringe prozentuale Anteil der Halacariden an der Gesamtfaua ist z. T. auch darauf zurückzuführen, daß bei den in Prielen entnommenen Proben die gesamte die Algen besiedelnde Meiofauna, also auch die vagile Fauna gesammelt und ausgewertet wurde. So fand Wieser (1952) in den im Algengürtel bei Plymouth während Hochwasser entnommenen Algen im mittleren und unteren Eulitoral für Halacariden nur geringe Besiedlungsdichten; sie stellten nur 1-5 % der Gesamtfaua.

Colman (1940) dagegen registrierte auf der Rotalge *Gigartina stellata*, gesammelt im Niedrigwasserbereich, sehr hohe Abundanzwerte für die Halacariden-Arten *Rhombognathides seahami* und *R. pascens*. Diese zwei Arten stellten über 50 % der Meiofauna.

Einfluß der Algen und deren Wuchsform

Nicht nur die Höhe im Gezeitenbereich, auch die Wuchsform beeinflußt erheblich die die Alge besiedelnde Fauna. Auf großflächigen Algen ist der prozentuale Anteil der Halacariden meist höher als auf strauchartigen, büscheligen Algen. Abb. 4 zeigt den Einfluß von Epiphyten auf die Faunenzusammensetzung. Die mit dichten Aufwuchs besetzten Thalli weisen eine wesentlich höhere Besiedlungsdichte auf als benachbarte, unbewachsene Algenthalli. Die Besiedlungsdichte der Halacariden nimmt nur gering zu. Durch die Epiphyten aber werden Tiergruppen wie Copepoden, Ostracoden, Foraminiferen, Gastropoden und Insekten-Larven begünstigt. Die Tiere finden zwischen dem Bewuchs zahlreiche Mikrohabitate, in denen sie vor Verdriftung und Austrocknung geschützt sind. Der prozentuale Anteil der Halacariden nimmt entsprechend auf bewachsenen im Vergleich zu unbewachsenen Algen ab. Einen solchen Rückgang vermerkt auch Colman (1940) auf *Fucus serratus* mit und ohne den Epiphyten *Elachistea fucicola*.

Einfluß des Brackwassers

Mit dem Vordringen ins obere Litoral und mit der Entfernung von statischen marinen Bedingungen nimmt der Anteil der Halacariden an der Gesamtfaua zu. Ein ähnlicher Anstieg der Hala-

cariden ist oft auch beim Vordringen ins Brackwasser festzustellen. Auch Dahl (1948) erwähnt einen Faunenwechsel zugunsten der Halacariden parallel mit dem Eindringen in Regionen niedriger Salinität. Viele Halacariden-Arten zeichnen sich durch große Euryhalinität aus (vgl. Bartsch, 1974). Selbst in Randgebieten der Ostsee, in Regionen mit einem Salzgehalt unter 15 ‰, ist die Halacariden-Fauna im Vergleich zu der der Nordsee kaum verarmt (vgl. Dahl, 1948; Bartsch, 1974). Auch der hohe Anteil der Halacariden von durchschnittlich 13 % auf sublitoralen Algen in der Umgebung von Asko (Kautsky, 1974) ist wohl auf die hier niedrige Salinität von 6-7 ‰ zurückzuführen.

Zusammenfassender Überblick

Die Besiedlung des Phytals ist abhängig von der Höhe im Gezeitenbereich, von der Wuchsform der Algen und dem Brackwassereinfluß. Geringe Überflutungsdauer, hohe Schwankungen der abiotischen Umweltfaktoren und Lebensbedingungen die von den statischen marinen abweichen, lassen den Anteil der Halacariden ansteigen. Je verzweigter und verästelter die Algen sind, desto mehr Mikrocavernen und geschützte Nischen stehen der Meiofauna zur Verfügung; der Artenreichtum ist entsprechend hoch, der Anteil der Halacariden an der Gesamtf fauna aber gering. Süßwassereinfluß wiederum läßt den Anteil der Halacariden ansteigen.

Weichboden

Salzwiesen

Die wichtigste Tiergruppe in durchwurzeltten Salzwiesenböden ist die der Nematoden. In einem Andelrasen-Stück der Station P1 wurden $0,9 \times 10^6$ Nematoden/m² gezählt. Dies entspricht noch der Größenordnung der von Wieser und Kanwisher (1961) ermittelten Zahlen von $1,4 - 2,1 \times 10^6$ Nematoden/m². Der Anteil der Halacariden in Salzwiesenböden ist stets hoch. In der quantitativ ausgewerteten Probe waren es 139 500 Ind./m². Der Anteil der Halacariden und die Artenzusammensetzung ist abhängig von der Oberflutungsdauer.

Sandlückensystem

Im oberen Eulitoral stellen in den untersuchten Proben die Nematoden den größten Teil der Fauna. Besonders im Bereich des Spülsaumes kommt es zur Massenansammlung der Nematoden. Oberhalb des Spülsaumes sind oft die Oligochaeten stark vertreten. Im unteren Gezeitenbereich steigt der Anteil der Copepoden; sie können über 50 % der Fauna ausmachen. Ähnliche Faunenzusammensetzungen sind auch von anderen Gezeitenstränden bekannt, so von der Nordseeinsel Sylt (Schmidt, 1968), von Norwegen (Tromsö) (Schmidt, 1972), von den Küsten Englands (Gray und Rieger, 1971; Harris, 1972 a), von der nordamerikanischen Ostküste (Martinez, 1975) und von tropischen Stränden vom Golf von Bengalen (McIntyre, 1968).

Der Anteil der Halacariden im Sandlückensystem erreicht nicht die hohen Zahlenwerte, die im oberen Phytal auftreten können. Den höchsten Prozentsatz aus einem Gezeitenstrand, nämlich 68,2 %, nennt Schmidt (1968) von der Nordseeinsel Sylt. Den mit 72,1 % höchsten Wert an einem gezeitenfreien Strand erhielt Hulings (1974) an der Küste Libanons. An der Küste vor Roscoff und Santec standen die Halacariden, geordnet nach der Abundanz der Meiofauna-Gruppen, zwar oft an dritter Stelle, sie nahmen aber unter 10 % der Gesamtfaua ein. Nur in sehr heterogenen Sedimenttypen stellten die Halacariden über 20 % der Fauna.

Auch vom Sandlückensystem ist ein regelmäßiger jahreszeitlich bedingter Wechsel der Faundichte bekannt. Vom Herbst bis zum Frühjahr geht die Besiedlung zurück. Erst in den letzten Frühjahrs- und ersten Sommermonaten ist wieder ein Faunenanstieg festzustellen (Schmidt, 1968; Harris, 1972 b; Clasing, 1976). Der Faunenrückgang in den oberflächlichen Sedimentschichten ist z.T. auf Wanderungen im Gezeitenstrand, z.T. auf Mortalität zurückzuführen.

Die quantitativ ausgewerteten Sedimentproben aus der Umgebung von Roscoff wurden Anfang Juni genommen. Sie geben die Übergangsphase von Frühjahrs- zu Sommerverhältnissen wieder. Die Halacariden standen mit einem Anteil von 0,3-8,9 % an der Gesamtmeiofauna an dritter bis sechster Stelle aller Tiergruppen.

In Sandstränden sind Halacariden regelmäßig zu finden, auch wenn ihr Anteil — abgesehen von einigen lokalen Massenvorkommen — gering ist. An einem Strand an der amerikanischen Ostküste fand Martinez (1975) einen Anteil von höchstens 1 %. In Sandstränden der Nordseeinsel Sylt betrug der Anteil der Acari 1-5 % (Schmidt, 1968), auf Tromsö 1,5-4 %, ausnahmsweise aber auch 11,4 % (Schmidt, 1972). Ähnliche Werte wurden auf den Galapagos-Inseln erhalten. In vielen Stränden lag der Anteil der Halacariden an der Meiofauna unter 1 %. Nur in wenigen der Sandstrände wurden höhere Werte gefunden, in Teilproben stieg der Anteil sogar bis auf 39 % an. Bei Untersuchungen von Challis (1969) auf den Salomon-Inseln wurden Halacariden regelmäßig und in großen Zahlen in den Gezeitenstränden angetroffen. In einem Strandabschnitt rangierten die Halacariden sogar an zweiter Stelle in der Skala der Tiergruppen.

Ähnlich wie bei der Phytalfaua werden auch im Sandlückensystem mit dem Vordringen ins Brackwasser höhere Anteile von Halacariden an der Gesamtfaua ermittelt. Im Fluß Penzé stellten die Halacariden stets über 15 % der Meiofauna. Wie die Halacariden des Phytals so zeichnen sich auch die Arten des Sandlückensystems durch Euryhalinität aus. *Halacarellus capuzinus* und *H. subterraneus* werden an der Küste Schwedens im Küstengrundwasser bei Salzgehalten von 1,1 ‰ und darunter gefunden (Brinck, Dahl und Wieser, 1955). Toleranzversuche mit diesen beiden Arten zeigten, daß einerseits tagelanger Aufenthalt in Süßwasser vertragen wird, andererseits auch hohe Salinitätswerte von 50-80 ‰ für Tage in einem Starrezustand überdauert werden. Die Tiere werden, sobald die Umweltbedingungen wieder günstiger sind, erneut aktiv (Bartsch, 1974).

Biomasse

Bisher ist **der** zahlenmäßige Anteil **der** Halacariden **an** der Gesamtfaua erortert worden. Geringer ist meist die Bedeutung der Halacariden an der Meiofauna-Biomasse. Bisher **liegen** Bestimmungen der Halacariden-Biomasse nur aus dem Sublitoral vor. Die höchsten Werte nennen Ankar und Elmgren (1976). Bei ihren Untersuchungen der Bodenfauna der Ostsee in der Nähe von Askö wurden zwar meist weniger als **0,1 g** Naßgewicht/m² für Halacariden gefunden, in einer Probe aber ein Wert von **1,6 g/m²** ermittelt. In dieser Probe standen die Halacariden zahlenmäßig an zweiter, der Biomasse nach jedoch an erster Stelle unter den Meiofauna-Gruppen. Bei Untersuchungen der Tierwelt vor der französischen Mittelmeerküste erhielt Soyer (1971) für Halacariden in der Mehrzahl der Stationen Werte unter 10µg Trockengewicht/10 cm²; doch wurden auch solche von 56,0 µg/10 cm², ja sogar 255,0µg/10 cm² bestimmt. **0,02** und **0,05 g/m²** nennen Kisseleva und Slavina (1973) aus dem Schwarzen Meer. Die Halacariden stehen hier nach ihrem Gewicht an dritter und vierter Stelle aller Meiofauna-Gruppen.

Rolle der Halacariden in einer Coenose

In den untersuchten Biotopen waren die Halacariden durch die Unterfamilien Rhombognathinae, Actacarinae, Halacarinae, Simognathinae und Lohmannellinae vertreten.

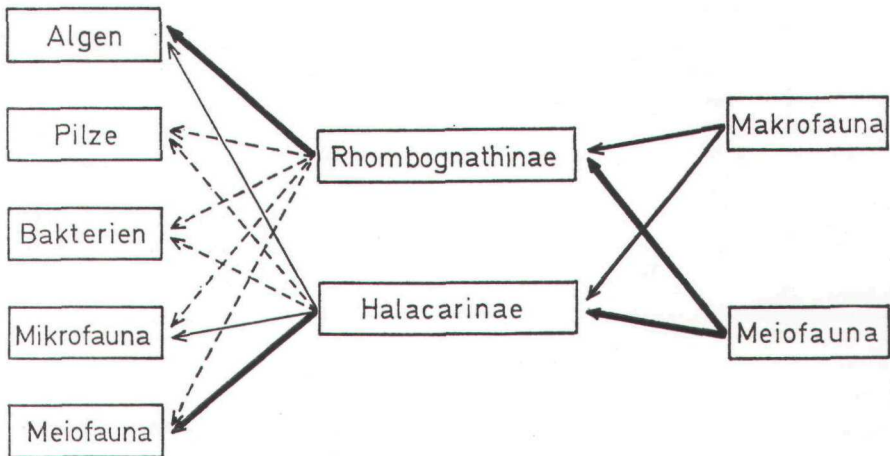


ABB. 7 :

Nahrungsbeziehungen zwischen Rhombognathinae und Halacarinae und Umwelt.
 durchgezogene Pfeile Nahrungsaufnahme beobachtet;
 gestrichelte Pfeile Nahrungsbeziehungen nicht gesichert.

Die Rhombognathinen sind in erster Linie algivor. Sie saugen die Zellen der Epiphyten und der bewohnten Algen aus. Lohmann (1889, 1893) berichtet, daß sie sich auch von Tierleichen ernähren.

Von den Halacarinen liegen Beobachtungen über Nahrungsfang und Aufnahme von den Gattungen *Halacarellus* und *Agauopsis* vor (Lohmann, 1889; Kirchner, 1969; Krantz, 1970; Bartsch, 1974). Die Arten dieser Gattungen sind karnivor; Oligochaeten, andere Halacariden und Nematoden werden angegriffen und ausgesaugt. Doch wird bei *Halacarellus balticus* auch die Aufnahme von Algenzellen beobachtet (Bartsch, 1974; Pahncke, 1974).

Von den Actacarinen, Simognathinen und Lohmannellinen liegen keine direkten Beobachtungen über Nahrungsaufnahme vor. Es ist zu vermuten, daß die Arten dieser Unterfamilien ebenfalls karnivor sind. Wieweit Pilzhypen und Bakterien als Nahrungsquelle ausgenutzt werden, ist unbekannt. *Lohmannella falcata* ist eine sehr eurytope Art, sie wird aber besonders häufig auf Hydrozoen-Rasen beobachtet. Es ist zu vermuten, daß diese Art Hydrozoen-Theken aussaugt, somit das lange Rostrum mit den stilettartigen Cheliceren als Anpassung an diese Ernährungsweise zu bewerten ist.

Die Halacarinen ihrerseits werden von räuberischen karnivoren Faunenelementen angegriffen und als Nahrungsquelle ausgenutzt. Halacariden dienen sowohl Invertebraten als auch kleinen Fischen (Green, 1956; Zander und Bartsch, 1972) als Beute.

VERBREITUNG DER HALACARIDEN-ARTEN

Rhombognathus intermedius ist eine psammophile Art. Im oberen, während der Niedrigwasserperiode stark austrocknenden Bereich ist die Art nur in wenigen Exemplaren zu finden; im mittleren und unteren Hang tritt sie als Massenform auf. *R. intermedius* wurde nur an der Küste vor Roscoff und Santec gefunden, nicht aber in Sedimenten der benachbarten Aestuar.

Rhombognathus notops besiedelt Grün-, Braun- und Rotalgen, lebt aber auch im Spaltensystem zwischen *Lithophyllum* und Schwämmen, daneben im algendurchsetzten Sediment. Auf verzweigten Thalli werden größere Individuenzahlen erhalten als auf den glatten Thalli von *Ulva* und *Ascophyllum*.

Im oberen Litoral ist *R. notops* selten, mit zunehmender Tiefe und der damit zunehmenden Wasserbedeckungszeit ist ein Anstieg der Individuenzahlen zu verzeichnen. Im Aestuar des Penzé werden nur vereinzelt Vertreter dieser Art gefunden.

Rhombognathus procerus lebt zwischen schattig gelegenen, dichten Algenpolstern im oberen Gezeitenbereich, oft an der Grenze zur Hochwasserlinie. Sehr stark austrocknende Habitate werden gemieden. Im Brackwasser, im Aestuar des Penzé, wurde die Art bisher nicht gefunden.

Rhombognathus subtilis ist sowohl an der Küste als auch im Aestuar des Penzé verbreitet. Die Art wird häufig in Spalten-

räumen in Sedimenten und zwischen *Corallina* und *Lithophyllum* angetroffen, selten dagegen auf Algen. *R. subtilis* ist im mittleren und unteren Gezeitenbereich verbreitet.

Isobactrus hartmanni wird regelmäßig in stark austrocknenden Habitaten zwischen *Enteromorpha*, *Pelvetia* und vereinzelt auch im Sediment im Bereich der Hochwasserlinie registriert. In den untersuchten Biotopen tritt die Art selten als Massenform auf. Sie lebt sowohl an der Küste vor Roscoff und Santec als auch im Penzé.

Von *Isobactrus levis* wurden nur wenige Exemplare gefunden. Alle Tiere stammen aus der Hochwasserlinie, aber aus Substrat, das auch während der Niedrigwasserphase einen stets hohen Wassergehalt hat, so aus *Enteromorpha* in wasserführenden Spalten und Resttumpeln. Die Fundorte von *I. levis* liegen alle im Brackwasserbereich. Im Penzé tritt die Art noch an Station P1, im Fluß Morlaix im Hafen von Morlaix auf.

Isobactrus pulchellus ist eine an lange Trockenperioden adaptierte Art. Das Hauptverbreitungsgebiet liegt im oberen Gezeitenbereich wo sie in großen Mengen zwischen *Catenella repens* und *Chthamalus montagui* lebt. Im Penzé wurde die Art nicht gefunden.

Isobactrus rugosus ist ebenfalls eine gegen Austrocknen weitgehend resistente Art. Das Verbreitungsgebiet liegt im Bereich der Hochwasserlinie. Hier lebt die Art zwischen *Enteromorpha*, *Catenella* und Balaniden. Auf *Chthamalus montagui* ist *I. rugosus* zahlenmäßig stärker vertreten als *I. pulchellus*. *I. rugosus* dringt auch in den Brackwasserbereich ein; im Penzé besiedelt er in großer Anzahl die mit *Elminius modestus* überwachsenen Felsen.

Isobactrus setosus hat sein Hauptverbreitungsgebiet in und kurz oberhalb der Mittelwasserlinie. In großen Mengen ist die Art *Enteromorpha* und *Fucus vesiculosus* aus geschützten Regionen zu entnehmen. Sie ist an der Küste und im Brackwasser der Aestuarie, so an Station P1 und im Hafen von Morlaix, in großer Anzahl im Algengürtel zu finden. An Station P7, einem statischen, stark ausgesüßtes Wasser führenden Teich, ist im *Enteromorpha*-Streifen *I. setosus* die dominante Art.

Isobactrus unguilatus wird an der Küste vor Roscoff nur vereinzelt gefunden. Als Massenform tritt die Art zwischen den von Balaniden (*Elminius modestus*) überwucherten Felsen im Penzé (Station P5) auf. Einzelne Exemplare wurden auch Algen- und Sediment-Proben entnommen.

Isobactrus uniscutatus ist eine Brackwasserart. Die höchsten Individuenzahlen werden in stark austrocknendem Substrat an der Grenze zum Supralitoral festgestellt. In Salzwiesen, in denen *I. uniscutatus* regelmäßig zu finden ist, besiedelt die Art in erster Linie Salzwiesenpflanzen überwuchernde Grünalgenfäden.

Rhombognathides brevipes lebt im Grenzbereich zum Supralitoral. Die Art wird regelmäßig in den dichten *Catenella*-Polstern an der Küste vor Roscoff gesehen. Aus dem Brackwasser der Aestuarie ist die Art bisher nicht bekannt.

Rhombognathides merrimani tritt in zwei Unterarten auf, *R. merrimani merrimani* und *R. merrimani needleri*. In der Verbreitung der beiden Unterarten in verschiedenen Habitaten und in ihren ökologischen Ansprüchen konnte kein wesentlicher Unterschied festgestellt werden. Beide Unterarten sind sehr eurytop. Sie sind auf Algen, im Spaltensystem und im Sediment zu finden. Sie besiedeln den gesamten Gezeitenbereich, sie leben sowohl in *Catenella*-Polstern als auch nahe der Niedrigwassergrenze. Beide Unterarten sind im marinen Bereich vor Roscoff und im Brackwasser im Penzé verbreitet. Großflächige Algen wie *Fucus vesiculosus* und *Ulva* sind spärlicher besiedelt als stark verzweigte Algenbüschel. In einigen Sedimentproben entnommen im mittleren und oberen Eulitoral stellt *R. merrimani* die zahlenmäßig dominante Halacariden-Gruppe. *R. merrimani* scheint ein Spaltensystembewohner zu sein, der sowohl das Interstitial zwischen stark verzweigten Algen wie *Catenella* und *Lithophyllum* als auch die Zwischenräume zwischen Sandkörnern besiedelt.

Von *Rhombognathides mucronatus* wurden nur einzelne Exemplare gefunden, einige im Brackwasser des Penzé, andere an der Küste vor Roscoff. Alle Tiere stammen aus dem oberen Eulitoral, nicht aber aus dem Hochwassersaum.

Rhombognathides pascens bewohnt das Phytal im unteren Eulitoral und Sublitoral. Oft tritt die Art vergesellschaftet mit *R. seahami* auf. Im mittleren Eulitoral ist *R. seahami* zahlenmäßig häufiger als *R. pascens*, an der Niedrigwassergrenze dagegen dominiert *R. pascens*. An der Küste vor Roscoff aber wird in dem sehr zerklüfteten Felswatt bereits vier Meter unterhalb der Hochwasserlinie mehr *R. pascens* als *R. seahami* gezählt. Auf glatten Thalli wie *Ulva*, *Ascophyllum* und auch *Enteromorpha* ist jedoch auch unterhalb der 4-Meter-Grenze *R. seahami* noch häufiger als *R. pascens*.

Rhombognathides seahami hat sein Verbreitungsgebiet im mittleren Eulitoral. Vor Roscoff ist die Art in diesem Tideniveau auf allen untersuchten Algenthalli (*Fucus*, *Laminaria*, *Lomentaria*, *Chondrus*, *Corallina*) die dominante Halacariden-Art. Mit steigender Höhe im Gezeitenbereich nimmt die Individuenzahl ab, doch wird *R. seahami* in wenigen Exemplaren auch noch in den *Catenella*-Polstern kurz unterhalb der mittleren Hochwasserlinie beobachtet. *R. seahami* dringt auch ins Brackwasser ein; im Penzé findet sich die Art noch im *Fucus* der Station P1.

Rhombognathides spinipes ist eine Charakterart der Salzwiesen. Die Art lebt in großen Mengen im mittleren und oberen Puccinellietum. Auch in angrenzenden Lebensräumen, auf *Enteromorpha*-Polster, auf *Fucus*-Thalli und auch im Sandlückensystem ist *R. spinipes* zu finden. Selten aber ist *R. spinipes* in entsprechenden Lebensräumen an der Küste ohne Brackwassereinfluß. Im Fluß von Morlaix dringt *R. spinipes* bis in den Hafen von Morlaix vor.

Metarhombognathus armatus lebt im mittleren und oberen Eulitoral, insbesondere zwischen *Enteromorpha* und *Fucus*. Die höchsten Abundanz-Werte wurden im *Enteromorpha*-Streifen an einer Betonmauer vor der Biologischen Station von Roscoff erreicht.

M. armatus dringt weit ins Brackwasser ein; im Hafen von Morlaix ist die Art noch individuenreich auf *Fucus vesiculosus* und *Enteromorpha* zu finden.

Actacarus pygmaeus ist ein Mesopsammal-Bewohner. Im Untersuchungsgebiet ist er am Strand vor Santec im sortierten Mittelsand verbreitet.

Halacarus actenos und *H. bisulcus* sind Bewohner ständig überfluteter Habitats. *H. actenos* wurde an der Niedrigwasserlinie und vereinzelt im mittleren Eulitoral, *H. bisulcus* nur an der Niedrigwasserlinie angetroffen.

Halacarellus balticus lebt sowohl im Küstenbereich vor Roscoff und Santec als auch im Brackwasser im Penzé. Das Hauptverbreitungsareal befindet sich in und kurz oberhalb der Mittelwasserlinie. In diesem Tidebereich ist *H. balticus* eurytop; er besiedelt Sedimente, verschiedenen Algen (*Enteromorpha*, *Fucus vesiculosus*, *F. serratus*, *Ascophyllum nodosum*, *Catenella repens*, *Laminaria* und *Himantalia-Rhizoide*), Hydrozoenkolonien und vereinzelt den unteren Andelrasen.

Halacarellus basteri ist ebenfalls in sehr vielen Lebensräumen zu finden, im Phytal und auch in Spaltensystemen zwischen *Lithophyllum* und Sandkörnern, allerdings selten in großen Mengen. Wie *H. balticus* dringt *H. basteri* weit ins Brackwasser vor. An Station P1 tritt *H. basteri* noch in großen Individuendichten im Hydrozoenbewuchs auf.

Halacarellus capuzinus ist ein Lückensystem-Bewohner. Die Art tritt im Sandlückensystem in feinem und grobem Sediment auf. Einzelne Exemplare leben auch im Spaltensystem zwischen *Lithophyllum*-Krusten. *H. capuzinus* besiedelt die Küstenbereiche vor Roscoff und Santec, aber auch die Ufer des Penzé sofern ein Sandlückensystem ausgebildet ist. Die größte Abundanz ist im Bereich des oberen Hangs und an der Hochwasserlinie zu beobachten. Sogar in Sedimenten, in denen am Ende der Niedrigwasserperiode der Wassergehalt nur 7 % beträgt, ist *H. capuzinus* noch individuenreich vertreten.

Von *Halacarellus litoralis* wurden nur zwei Exemplare im unteren Eulitoral vor Roscoff gefunden. Über die ökologischen Ansprüche dieser Art kann nichts gesagt werden.

Halacarellus petiti ist eine Brackwasserart. Im Untersuchungsgebiet lebt *H. petiti* in sehr ausgesüßten und mit Detritus durchsetzten Sedimenten im Bett kleiner Flüsse, so in einem Nebenflüßchen des Penzé (Station P3) und im Guillec (Station S3). In großen Mengen findet sich *H. petiti* auch im *Enteromorpha*-Streifen des ausgesüßten, statischen Teiches der Station P7.

Halacarellus procerus ist wie *H. capuzinus* ein Lückensystembewohner, der in erster Linie das Sandlückensystem besiedelt. *H. procerus* tritt in den untersuchten Biotopen meist vergesellschaftet mit *H. capuzinus* auf. An der Küste dominiert *H. procerus* zahlenmäßig über *H. capuzinus*. Im Penzé wird *H. procerus* noch in großen Mengen an Station P5 angetroffen, an P4 aber ist er selten.

Halacarellus striatus lebt im unteren Eulitoral. Die Art ist in der Umgebung von Roscoff selten. In den Aestuaren des Untersuchungsgebietes wurde *H. striatus* nicht beobachtet.

Von *Halacarellus subterraneus* liegen nur wenige Exemplare vor. Wie *H. capuzinus* und *H. procerus* ist *H. subterraneus* ein Lückensystem-Bewohner. *H. subterraneus* dringt weit in die Flußmündungen ein.

Copidognathus brevirostris wird zwar auch unter euhalinen Bedingungen vor der Küste gefunden, eine Massenentwicklung zeigt die Art aber in Brackwasserarealen. *C. brevirostris* tritt in Weichböden auf. Er besiedelt das untere Puccinellietum und detritusreichen Sand in Resttümpeln im oberen Eulitoral and Supralitoral.

Copidognathus fabricii lebt im unteren Eulitoral und im Sublitoral zwischen Algen, Rhizoiden und auf dem Sediment. Im Bereich der Niedrigwasserlinie und in Resttümpeln ist *C. fabricii* oft die dominierende Halacariden-Art.

Copidognathus figeus besiedelt das obere Litoral. In großen Mengen wird er in der Sediment-Algen-Kontaktzone von *Enteromorpha* und *Catenella* gefunden; es sind Lebensräume, die auch während der Niedrigwasserphase feucht bleiben. Im mittleren Eulitoral werden nur vereinzelt Exemplare von *C. figeus* registriert. Auch im Brackwasser im Aestuar des Penzé tritt *C. figeus* auf.

Die Arten *Copidognathus gibbus*, *graveolus*, *lamellosus* und *latisetus* sind Arten des Sublitorals. Einzelne Exemplare werden auch im unteren Eulitoral angetroffen.

Auch *Copidognathus oculatus* hat sein Verbreitungsgebiet im Sublitoral, er lebt aber auch im unteren Eulitoral, an der Sedimentoberfläche und zwischen Rhizoiden, daneben auf stark verzweigten Algenbüscheln. Im Brackwasser wird die Art nicht angetroffen.

Copidognathus pseudofigeus lebt an der Küste im mittleren und unteren Eulitoral in stets feuchtem Substrat. Die Art wird regelmäßig in Spalten zwischen *Lithophyllum* und *Corallina* gesehen.

Copidognathus remipes besiedelt das Sub- und untere Eulitoral; die Art dringt sogar bis ins obere Eulitoral vor und wird in einzelnen Exemplaren noch in *Catenella*-Polstern und im Sediment im Bereich der Hochwasserlinie beobachtet. *C. remipes* lebt auch im Brackwasser; im Penzé ist er noch in Station P5 zu finden.

Copidognathus rhodostigma tritt mit zwei Unterarten auf, *C. rhodostigma typicus* und *C. rhodostigma rondus*. *C. rhodostigma typicus* ist in erster Linie ein Bewohner des Sublitorals; nur einzelne Exemplare dringen über die Niedrigwassergrenze ins Eulitoral ein. *C. rhodostigma rondus* ist auch im Eulitoral individuenreich vertreten. Die höchsten Abundanz-Werte werden vor Roscoff und Santec am mittleren Hang in oberflächlichen Sedimentschichten erhalten. In tieferen Schichten, in 2-3 cm Tiefe, werden kaum noch Exemplare dieser Art gefunden. Auch mit zunehmender Höhe am Strand nimmt die Besiedlung rasch ab.

Copidognathus venustus ist ein Lückensystem-Bewohner. Im Untersuchungsgebiet ist die Art besonders häufig in groben, unsortierten Sedimenten, wie sie in den Stationen R2 und R3 zu finden sind. Austrocknende Habitate werden gemieden. Die größten Individuenzahlen werden im mittleren Eulitoral registriert.

Copidognathides minutirostris lebt in brackwasserbeeinflussten Sedimenten im Hochwasserbereich. Im Untersuchungsgebiet ist die Art regelmäßig in den Stationen P4 und R4 zu finden.

Arhodeoporus gracilipes hat sein Verbreitungsareal im Sublitoral und an der Niedrigwassergrenze; nur vereinzelt dringen die Tiere ins untere Eulitoral ein und werden dort zwischen Rhizoiden, im Sediment und auf Algen angetroffen.

Von der Gattung *Coloboceras* wurde nur eine Larve gefunden. Über die Verbreitung kann daher nichts gesagt werden.

Die *Anomalacarus*-Arten leben im Mesopsammal. *A. minutus* wurde bisher nur an der Küste, *A. arenarius* und *A. intermedius* sowohl an der Küste als auch im Sediment des Penzé beobachtet.

Von *Agauopsis brevipalpus* liegen nur wenige Exemplare aus einigen Sedimentproben von der Küste vor.

Agauopsis tricuspis ist im oberen Eulitoral verbreitet. In großen Mengen lebt die Art nahe der Hochwasserlinie, sowohl in Algenpolstern an der Felsküste vor Roscoff als auch in Salzwiesen des Penzé. Im mittleren Eulitoral ist die Besiedlung bedeutend geringer.

Von *Agauopsis pontica* wurde nur ein Exemplar im Sediment im mittleren Eulitoral gefunden.

Agauopsis chevreuxi ist ein Bewohner des sublitoralen Phytals. Im Untersuchungsgebiet dringen einzelne Exemplare auch ins untere Eulitoral vor.

Die *Lohmannella*-Arten sind Spaltenbewohner. *Lohmannella falcata* ist sehr eurytop. Die Art dringt weit ins Brackwasser ein, im Untersuchungsgebiet bis zur Station P1. Austrocknende Habitate werden gemieden.

Lohmannella kervillei lebt in großen Mengen in dichten Algenpolstern, in *Lithophyllum*, *Corallina* und *Lomentaria*-Büscheln.

Lohmannella nudipes ist nur einmal in einer Sedimentprobe aus dem Penzé erhalten worden.

Lohmannella rustica besiedelt, zusammen mit *L. kervillei*, das Spaltensystem zwischen *Lithophyllum*.

Simognathus leiomerus ist ein Sublitoral-Bewohner, der vereinzelt auch im unteren Eulitoral im Sediment anzutreffen ist.

Acaromantis minutus ist ein Mesopsammal-Bewohner. Im Untersuchungsgebiet wurde die Art häufig in sortierten Mittelsanden der Station S1 im mittleren und oberen Hang angetroffen.

Danksagung

Der Aufenthalt an der Biologischen Station von Roscoff wurde durch ein Stipendium der französischen Regierung (Nr. 750 DC/E), die Auswertung des Materials durch ein Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Ba 615/1) unterstützt. Für die Unterstützung und für die gastfreundliche Aufnahme in Roscoff möchte ich mich hier bedanken. Mein Dank gilt auch dem Sonderforschungsbereich 94 - Meeresforschung an der Universität Hamburg, in dessen Räumen mir ein Arbeitsplatz zur Verfügung gestellt wurde.

Zusammenfassung

In der Mehrzahl der untersuchten Habitate dominierten in der Gruppe der Halacariden die Rhombognathinen.

Im Phytal stellten im Hochwassersaum und im oberen Gezeitenbereich die Halacariden den größten Anteil an der Meiofauna. Im Hochwassersaum dominierten Arten der Gattung *Isobactrus*; im oberen Eulitoral waren es Arten der Gattungen *Rhombognathus*, *Isobactrus*, *Rhombognathides* und *Metarhombognathus*.

Mit zunehmender Tiefe im Gezeitenbereich wurde die Fauna artenreicher, der Anteil der Halacariden an der Gesamt-Meiofauna nahm ab.

Die Halacariden-Besiedlung der Algen erwies sich als abhängig von dem Bewuchs der Algen mit Epiphyten. Sie war nicht oder nur geringfügig abhängig von der Algenart. Auf großflächigen Algen wurde während der Niedrigwasserzeit ein höherer Anteil an Halacariden gefunden als auf büscheligen, reich verzweigten oder mit Epiphyten besetzten Algen. Innerhalb der Halacariden wurde eine andere Artenszusammenstellung angetroffen.

In Sedimenten hatten die Halacariden nie einen ähnlich hohen zahlenmäßigen Anteil an der Gesamtfauuna wie im Phytal. In sortierten Mittelsanden stellten die Halacariden weniger als 10 % der Gesamt-Meiofauna. In brackwasserbeeinflussten Sedimenten war der Anteil der Halacariden im Sandlückensystem höher als an der Küste. In unsortierten, groben Sanden stellten die Halacariden über 15 % der Gesamt-Meiofauna. In Sedimenten mit einem hohen Gehalt an Schlack und Feinsand war der Anteil der Halacariden an der Gesamtfauuna unbedeutend. Nur im durchwurzelten Boden der Salzwiesen traten Halacariden regelmäßig auf. Sie stellten über 10 % der Meiofauna.

Die ökologischen Ansprüche der im Gezeitenbereich gefundenen Arten wurden dargestellt.

Summary

Distribution of Halacaridae (Acari) on the coast of Brittany. II. Quantitative investigations and faunistic analysis.

In most of all habitats investigated, the halacarid fauna is numerically dominated by the Rhombognathinae.

On algae in the littoral fringe and in the upper eulittoral zone, the halacarids often are the dominant marine meiofauna group. In the littoral fringe, the *Isobactrus* species are predominant. In the upper eulittoral zone the most important genera are *Rhombognathus*, *Isobactrus*, *Rhombognathides*, and *Metarhombognathus*.

Downshore the meiofauna is richer, the number of halacarid species increases, but the part of halacarids in the total meiofauna decreases.

Mite colonization and species composition correlate with tidal level, density of algal growth, shape of algae and amount of epiphytes. The algal species plays no or only a minor role. At low tide halacarid fauna plays a greater role on leaf-like fronds than on small, clustered, densely branched seaweeds or on algae covered by tufts of epiphytes.

In sediments the halacarids never formed a similar high percentage in numbers of the total meiofauna as in the phytal. In well sorted medium-grained sand, the halacarids comprised less than 10 % of the total meiofauna. In sediments influenced by brackish water, the percentage of marine mites was higher than in coastal areas. In unsorted rather coarse sand, the halacarids had more than 15 % of the total meiofauna. In fine sediments, rich in organic material, the part of marine mites was insignificant. In salt marshes only, in the soil of the Puccinellietum halacarids were abundant. Here they formed up to 10 % of the meiofauna.

The halacarid species found and their special habitats are mentioned.

LITERATUR

- ANKAR, s. and ELMGREN, 1976. — The benthic macro- and meiofauna of the Askö Landsort area (Northern Baltic Proper). A stratified random sampling survey. *Contr. Askö Lab.*, 11, pp. 115.
- 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 (NF)* 16, pp. 155-230.
- BARTSCH, I., 1974. — 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 (NF)* 17, pp. 9-53.
- BARTSCH, I., 1975 a. — Ein Beitrag zur Rhombognathinen-Fauna (Halacaridae, Acari) der Bretagne-Küste. *Acarologia* 17, pp. 53-80.
- BARTSCH, I., 1975 b. — Beitrag zur Halacaridenfauna des Eulitorals bei Banyuls-sur-Mer (Mittelmeer) (Halacaridae, Acari). *Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst.* 72, pp. 137-155.
- BARTSCH, I., 1976 a. — Zur Systematik und Verbreitung der *Halacarellus*-Arten (Halacaridae, Acari) an der Bretagne-Küste. *Ent. Mitt. Zool. Mus. Hamburg* 5 (94), pp. 97-109.
- BARTSCH, I., 1976 b. — Ergänzungen zur Halacariden-Fauna (Halacaridae, Acari) im Becken von Arcachon. *Vie Milieu (A)* 26, pp. 31-46.
- BARTSCH, I., 1978. — Verbreitung der Halacaridae (Acari) in Gezeitenbereich der Bretagne-Küste, eine Ökologische Analyse. I. Verbreitung der Halacariden. *Cah. Biol. Mar.*, 19, pp. 363-383.
- BÉNARD, F., 1960. — La faunule associée au *Lithophyllum incrustans* PHIL des cuvettes de la région de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.* 1, pp. 89-102.
- BILIO, M., 1966. — Die aquatische Bodenfauna von Salzwiesen der Nord- und Ostsee. II. Ökologische Faunenanalyse : Hydrozoa, Nematodes, Rotatoria, Gastrotricha, Nemertini, Polychaeta, Oligochaeta, Halacaridae, Ostracoda, Copepoda. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 51, pp. 147-195.
- BRAUD, J.P., 1974. — Etude de quelques paramètres écologiques, biologiques et biochimiques chez une Phéophycée des côtes bretonnes, *Laminaria ochroleuca*. *Revue Trav. Inst. Pêch. marit.* 38, pp. 115-204.
- BRINCK, P., DAHL, E. and WIESER, w., 1955. — On the littoral subsoil fauna of the Simrishamn Beach in Eastern Scania. *K. fysiogr. Sällsk. Lund Förh.* 25, pp. 1-21.
- CHALLIS, D.A., 1969. — An interstitial fauna transect of Solomon Islands sandy beach. *Phil. Trans. Soc.* 255, pp. 517-526.
- CHAPMAN, G., 1955. — Aspect of the fauna and flora of the Azores. VI. The density of animal life in the *Corallina* algae zone. *Ann. Mag. nat. Hist. Ser.* 12, 8, pp. 801-805.
- CLASING, E., 1976. — Fluctuations anuales de la meiofauna en la marisma de Chinquihue (Puerto Montt, Chile). *Stud. neotrop. Fauna Environ.* 11, pp. 179-198.
- COLMAN, J.S., 1940. — On the faunas inhabiting intertidal seaweeds. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 24, pp. 129-184.
- DAHL, E., 1948. — On the smaller Arthropoda of marine algae especially in the polyhaline waters of the Swedish West Coast. *Unders. Öresund (Lund)* 35, pp. 1-193.
- DAHL, E. and WIESER, w., 1955. — Two marine Halacaridae (Acari) new to the Swedish fauna, and remarks on the taxonomic status of a third species. *K. fysiogr. Sällsk. Lund Förh.* 25, pp. 66-72.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1953. — La faune des eaux souterraines littorales d'Algérie. *Vie Milieu* 4, pp. 470-503.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1954. — Eaux souterraines littorales de la côte catalane française (mise au point faunistique). *Vie Milieu* 5, pp. 408-451.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. et BOUGIS, p., 1951. — Recherches sur le trottoir d'algues calcaires effectuées à Banyuls pendant le stage d'été 1950. *Vie Milieu* 2, pp. 161-181.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., GERLACH, s. et SIEWING, R., 1954. — Recherches sur la faune des eaux souterraines littorales du Golfe de Gascogne. Littoral des Landes. *Vie Milieu* 5, pp. 373-407.

- DOMMASNES, A., 1969. — On the fauna of *Corallina officinales* L. in Western Norway. *Sarsia* 38, pp. 71-86.
- FAURE, L., 1959. — Variations de la température et de la salinité de l'eau de mer aux environs de Roscoff. *Revue Trav. Off. Pêch. marit.* 23, pp. 153-160.
- FOUNTAIN, B.C., 1949. — Notes on the Plymouth marine fauna. Halacaridae (Arachnida : Acari). *J. mar. biol. Ass. U.K.* 28, pp. 808-809.
- GERLACH, S.A., 1971. — On the importance of marine meiofauna for benthic communities. *Oecologia* (Berl.) 6, pp. 176-190.
- GRAY, J.S. and RIEGER, R.M., 1971. — A quantitative study of the meiofauna of an exposed sandy beach at Robin Hood's Bay, Yorkshire. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 51, pp. 1-19.
- GREEN, J., 1956. — Additions to the British Halacaridae (Acari). *Entomologist's mon. Mag.* 92, pp. 334.
- GREEN, J., 1960. — A check-list of British marine Halacaridae (Acari), with notes on two species of the sub-family Rhombognathinae. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 39, pp. 63-69.
- HAGERMAN, L., 1966. — The macro- and meiofauna associated with *Fucus serratus* L., with some ecological remarks. *Ophelia* 3, pp. 1-43.
- HALBERT, J.H., 1915. — Acarinida : II. Terrestrial and marine acarina. *Proc. R. Ir. Acad.* 31, Sect. 2, (39 i), pp. 45-136.
- HARRIS, R.P., 1972 a. — The distribution and ecology of the interstitial meiofauna of a sandy beach at Whitsand Bay, East Cornwall. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 52, pp. 1-18.
- HARRIS, R.P., 1972 a. — Seasonal changes in the meiofauna population of an intertidal sand beach. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 52, pp. 389-404.
- HULINGS, N.C., 1974. — A temporal study of Lebanese sand beach meiofauna. *Cah. Biol. Mar.* 15, pp. 319-335.
- JANSSON, B.O., 1968. — Quantitative and experimental studies of the interstitial fauna in four Swedish sandy beaches. *Ophelia* 5, pp. 1-71.
- KAUTSKY, N., 1974. — Quantitative investigations of the red algal belt in the Askö area, Northern Baltic Proper. *Contr. Askö Lab.* 3, pp. 1-29.
- KIRCHNER, W.-P., 1969. — Zur Biologie und Ökologie von *Halacarus basteri* Johnston 1836 (Acari, Trombidiformes). *Oecologia* (Berl.) 3, pp. 56-69.
- KISSELEVA, M.I. et SLAVINA, O.Y., 1973. — Répartition quantitative dans les régions de la Mer Noire. *Rapp. P.-v. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer Méditerran.* 21 (9), pp. 647-649.
- KONNERTH-IONESCU, A., 1970. — Nouvelles données sur les Halacarides de la zone psammicole du littoral roumain de la Mer Noire. *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa* 10, pp. 19-23.
- KRANTZ, G.W., 1970. — *Agauopsis vidae*, a new species of Halacaridae (Acari : Prostigmata) from the Northern Adriatic Sea, with notes on its behavior. *Arch. Oceanogr. Limnol.* 16, pp. 247-261.
- LOHMANN, H., 1889. — Die Unterfamilie der Halacaridae Murr, und die Meeresmilben der Ostsee. *Zool. Jb. (Syst.)* 4, pp. 269-408.
- LOHMANN, H., 1893. — Die Halacarinen der Plankton-Expedition. *Ergebn. Atlant. Ozean. Planktonexped. Humboldt Stift.* 2, a, B, pp. 11-95.
- LORENZEN, S., 1968. — Die Meiofauna an der Grenze Watt Salzwiese im Bereich der deutschen Nordseeküste. Diss. Kiel 191, pp.
- MARINOV, T. 1964. — Sur la faune du microzoobenthos de la Mer Noire, *Izv. inst. Ribn. Varna* 4, pp. 61-71.
- MARINOV, T., 1975. — Peculiarities of the meiobenthos from the sandy pseudolittoral and the groundwater of a sandy beach. *Izv. Inst. Ribn. Varna* 14, pp. 103-135.
- MARTINEZ, E.A., 1975. — Marine meiofauna of a New York City beach, with particular reference to Tardigrada. *Est. Coast, mar. Sci.* 3, pp. 337-348.
- MCINTYRE, A.D., 1968. — The meiofauna and macrofauna of some tropical beaches. *J. Zool., Lond.* 156, pp. 377-392.
- MONNIOT, F., 1964. — Sur deux espèces du genre *Scaptognathus* présentes à Roscoff. *Acarologia* 8, pp. 491-498.
- MONNIOT, F., 1967. — Deux halacariens endopsammiques : *Halacarus anomalus* Trouessart 1894 et *Halacarus marcandrei* n. sp. *Cah. Biol. Mar.* 8, pp. 89-98.
- MORSELLI, I., 1970. — Ricerche sugli Alacaridi della costa livornese II. *Acaromantis monnioti*, una nuova specie raccolta sui fondi sabbiosi delle Secche délia Meloria (Livorno). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* 38, pp. 109-119.
- NEWELL, I.M., 1947. — A systematic and ecological study of the Halacaridae of Eastern North America. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.* 10, pp. 1-232.
- OTTO, G., 1936. — Die Fauna der Enteromorphazone der Kieler Bucht. *Kieler Meeresforsch.* 1, pp. 1-48.

- PAHNCKE, A., 1974. — Zur Biologie, Ökologie und Anatomie einheimischer Halacariidae (Acari). Diss. Kiel 109, pp.
- PAULMIBR, G., 1969. — Le microplancton des rivières de Morlaix et de la Penzé. *Revue Trav. Inst. Pêch. marit.* 33, pp. 311-332.
- PETROVA, A., 1972 a. — Sur la présence d'*Halacarellus subterraneus* Schulz, 1933 et *Halacarellus phreaticus* n. sp. (Halacaridae, Acari) en Bulgarie. *Acarologia* 13, pp. 367-373.
- PETROVA, A., 1972 b. — Sur quelques Halacariens trouvés dans le littoral de la Mer Noire. *Acarologia* 14, pp. 581-590.
- RAO, E.G., 1969. — The marine interstitial fauna inhabiting the beach sands of Orissa coast. *J. zool. Soc. India* 21, pp. 89-104.
- RAO, C.G. and GANAPATI, P.N., 1968. — The interstitial fauna inhabiting the beach sands of Waltair coast. *Proc. nat. Inst. Sci. India*, B 34, pp. 82-125.
- REMANE, A., 1952. — Die Besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. *Zool. Anz. Suppl.* 16, pp. 327-359.
- RULLIER, F., 1959. — Étude bionomique de l'Aber de Roseoff. *Trau. St. biol. Roseoff* n.s. 10, p. 1-350.
- SARNIGHAUSEN, G., 1955. — Die Besiedlung der *Fucus*-Zone der Kieler Bucht und westlichen Ostsee. Diss. Kiel 1955, 143 pp.
- SCHEFFER, F. und SCHACHTSCHABEL, P., 1966. — Lehrbuch der Bodenkunde. 6. Aufl. 473 pp.
- SCHMIDT, p., 1968. — Die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammon am Gezeiten-Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. I. Faktorengefüge und biologische Gliederung des Lebensraumes. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 53, pp. 723-779.
- SCHMIDT, p., 1972. — Zonierung und jahreszeitliche Fluktuationen der interstitiellen Fauna in Sandstränden des Gebietes von Tromsø (Norwegen). *Mikrofauna Meeresboden* 12, pp. 1-86.
- SCHUSTER, R., 1957. — Die terrestrische Kleinarthropodenfauna in den *Tenarea*-Trottoirs des westmediterranen Litorals. *Kieler Meeresforsch.* 13, pp. 244-262.
- SOUTHWARD, A.J., 1976. — On the taxonomic status and distribution of *Chthamalus stellatus* (Cirripedia) in the North-East Atlantic region : with a key to the common intertidal barnacles of Britain. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 56, pp. 1007-1028.
- SOYER, J., 1971. — Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. V. Densités et biomasses du méiobenthos. *Vie Milieu* 22, B, pp. 351-424.
- STEINFÜHRER, A., 1945. — Die Pflanzengesellschaften der Schleiufer und ihre Beziehungen zum Salzgehalt des Bodens. Diss. Kiel.
- STRAARUP, J.O., 1968. — On the life cycles of halacarids (Acari) from the Öresund. *Ophelia* 5, pp. 255-271.
- TISCHLER, w., 1949. — Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. Braunschweig, 220 pp.
- TRAVE, J., 1972. — Premières données sur les Halacariens (Acariens) interstitiels de Grèce. *Biologia Gallo-Hellen.* 4, pp. 61-70.
- TROUESSART, E.L., 1894. — Note sur les Acariens marins (Halacaridae). *Bull. Soc. Amis Sei. nat. Rouen* 1894, pp. 139-175.
- TROUESSART, E.L., 1901. — Note sur les Acariens marins (Halacaridae) récoltés par M. Henri Gadeau de Kerville dans la région d'Omonville-la-Rouge (Manche) et dans la fosse de la Hague. *Bull. Soc. Amis Sei. nat. Rouen* 14, pp. 247-266.
- VIETS, z., 1927. — Die Halacaridae der Nordsee. *Z. wiss. Zool.* 130, pp. 83-173.
- VIETS, z., 1939/40. — Meeresmilben aus der Adria (Halacaridae und Hydrachnellae, Acari). *Arch. Naturgesch.* N.F. 8, pp. 518-550; 9, pp. 1-135.
- WIESER, w., 1952. — Investigations on the microfauna inhabiting seaweeds on rocky coasts. IV. Studies on the vertical distribution of the fauna inhabiting seaweeds below the Plymouth Laboratory. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 31, pp. 145-174.
- WIESER, w., 1959. — Zur Ökologie der Fauna mariner Algen mit besonderer Berücksichtigung des Mittelmeeres. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 44, pp. 137-179.
- WIESER, w., 1960. — Benthic studies in Buzzard Bay. II. The Meiofauna. *Limnol. Oceanogr.* 5, pp. 121-137.
- WIESER, w. and KANWISHER, J., 1959. — Respiration and anaerobic survival in some sea weeds-inhabiting invertebrates. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 117, pp. 594-600.
- ZANDER, CD. und BARTSCH, I., 1972. — In situ Beziehungen zwischen Nahrungsangebot und aufgenommenen Nahrung bei 5 *Blennius*-Arten (Pisces) des Mittelmeeres. *Mar. Biol.* 17, pp. 77-81.