

Beiträge  
zur naturkundlichen  
Forschung in  
Südwestdeutschland

023 20, 44. 1976

**carolinea 44**

Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe 29. 12. 1986

# Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland

HERMANN SCHUBERT: Vorläufige Mitteilungen über die  
Zerlegung der fossilen Schildkröten der Eocene  
von Megg.

JANG R. MÖLLER-STOLL: Der Cypriditen- und  
Pechon- oder Hirnsteeine des Borengau.

HERMANN NEUBERT & KARL WILHELM: Die  
Tierwelt der Bundesrepublik Deutschland. I. Land  
wirbeltiere.

PHILIPP: Die Moosvegetation der Buntsandstein-  
region im östlichen Odenwald und südlichen Spessart.

FRITZ RIGGEN: Wanzen aus Mittelland (Hemiptera).

HERMANN ZELL: Nematoden eines Buchtgebietes  
in der Dorylaimen (Nematoda, Dorylaimidae).

HERMANN ZELL: Nematoden eines Buchtgebietes  
in der Teratoccephaliden (Nematoda, Teratoccephalidae).



# carolinea 44

Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe 29. 12. 1986

carolinea, 44	184 S.	109 Abb.	1 Taf.	7 Farbtaf.	29 Tab.	Karlsruhe, 29. 12. 1986
---------------	--------	----------	--------	------------	---------	-------------------------

02B 20, 44 - 1986



ISSN 0176-3997

Herausgeber: Prof. Dr. S. RIETSCHEL, Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe

Dipl.-Ing. Günther MÜLLER, Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Karlsruhe

Priv.-Doz. Dr. G. PHILIPPI, Naturwissenschaftlicher Verein Karlsruhe

Redaktion: Prof. Dr. L. BECK, Priv.-Doz. Dr. G. PHILIPPI, Dipl.-Ing. G. MÜLLER, Prof. Dr. S. RIETSCHEL

Schriftleitung des Bandes: L. BECK, G. PHILIPPI

Layout: C. LANG, J. SCHREIBER, J. WIRTH

Gesamtherstellung: Badenia Verlag und Druckerei GmbH, Karlsruhe

© Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe

Postfach 39 49. D-7500 Karlsruhe 1

Gedruckt mit Unterstützung der Aktionsgemeinschaft Natur- und Umweltschutz Baden-Württemberg e. V.

SIEGFRIED RIETSCHEL: 1785–1985: Das Museum am Friedrichsplatz begeht sein 200jähriges Bestehen . . . . .	5
HEINZ TOBIEN: Die jungtertiäre Fossilgrabungsstätte Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). Ein Statusbericht . . . . .	9
GÉRARD DE BEAUMONT: Les Carnivores (Mammifères) du Néogène de Höwenegg/Hegau, Baden-Württemberg . . .	35
HANS HERMANN SCHLEICH: Vorläufige Mitteilungen zur Bearbeitung der fossilen Schildkröten der Fundstelle Höwenegg . . . . .	47
WOLFGANG R. MÜLLER-STOLL: Der Cyanophyceen-Bewuchs der Furchen- oder Hirnsteine des Bodensees . . . . .	51
HERMANN NEUBERT & KARLHEINZ BAUMANN: Myxomyceten aus der Bundesrepublik Deutschland, III. Liste der bislang bekannten Arten . . . . .	61
GEORG PHILIPPI: Die Moosvegetation auf Buntsandsteinblöcken im östlichen Odenwald und südlichen Spessart . .	67
CHRISTIAN RIEGER: Wanzen aus Malta (Insecta, Heteroptera) . . . . .	87
HERBERT ZELL: Nematoden eines Buchenwaldbodens. 6. Die Dorylaimen (Nematoda, Dorylaimida) . . . . .	91
HERBERT ZELL: Nematoden eines Buchenwaldbodens. 7. Die Teratocephaliden (Nematoda, Rhabditida) . . . . .	119
WOLFGANG SCHÖNBORN & KLAUS DUMPERT: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 8. Die Mikroflora . . . . .	129
MONIKA BRAUN & LUDWIG BECK: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 9. Die Pseudoskorpione . . . . .	139

VOLKER STORCH & PATRICIA BURKHARDT: Die Reaktion der Mitteldarmdrüse des Süßwasserstrandfloh <i>s</i> <i>Orchestia cavimana</i> auf verschiedene Nahrung . . . . .	149
INGRID HOPP: Benthalfauna und Steinbesiedlung in einem Schwarzwaldbach . . . . .	153
Wissenschaftliche Mitteilungen	
MARKUS PEINTINGER: <i>Ceratophyllum submersum</i> L., das Zarte Hornkraut, im westlichen Bodensee und Hegau . . .	163
SIEGFRIED RIETSCHEL: Algenbewachsene Federn – eine aktuopaläontologische Beobachtung . . . . .	165
MONIKA BRAUN: Funde der Zweifarbfledermaus <i>Vespertilio murinus</i> LINNAEUS, 1758 (Mammalia, Chiroptera) in Nordbaden . . . . .	169
RUDOLF MARTINI & KARL-FRIEDRICH RAQUÉ: Zwei bedrohte Roßameisen-Arten in Heidelberg . . . . .	171
Museum am Friedrichsplatz	
RALF ANGST: Das Gemälde „Elefanten flüchten vor einem Steppenbrand“ von Wilhelm Kuhnert im Museum am Friedrichsplatz in Karlsruhe . . . . .	173
SIEGFRIED RIETSCHEL: Eine große <i>Seirocrinus</i> -Platte im Museum am Friedrichsplatz . . . . .	176
LASZLO TRUNKO: Geologische Aufschlußgrabung am Höwenegg . . . . .	179
ULRICH EINSLE: FRIEDRICH KIEFER † . . . . .	182
GEORG PHILIPPI: JOSEF SCHMITHÜSEN † . . . . .	183

SIEGFRIED RIETSCHEL

## 1785–1985: Das Museum am Friedrichsplatz begeht sein 200jähriges Bestehen

Die Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe feierten im Jahre 1985 ein Jahrhundertjubiläum: 200 Jahre eigenständige wissenschaftliche Sammlungs- und Museumsarbeit waren seit der Berufung des ersten Direktors im Jahre 1785 vergangen.

Bereits 1784, ein Jahr nach dem Tode der Markgräfin CAROLINE LUISE, war der junge Doctor der Medizin CARL CHRISTIAN GMELIN an den markgräflichen Hof seiner Vaterstadt gerufen worden, um das Naturalienkabinett der Verstorbenen vor dem schnell drohenden Verfall zu retten und zu leiten. Das Naturalienkabinett der Markgräfin – die u. a. eine Naturwissenschaftlerin von großem Format war – gehörte zu ihrem Familienvermögen und ging

so in das Fideikommiß des Erbprinzen über. Nach ihrem Tode wurde es 1783 aus Privatgemächern des Schlosses in Räume der Hofapotheke überführt, wo es zunächst nur provisorisch aufbewahrt war.

GMELIN trat seinen Dienst jedoch erst 1785 endgültig an. Vorher reiste er noch einmal zu ergänzenden naturwissenschaftlichen Studien nach Erlangen, wo er 1784 bei Prof. SCHREBER promoviert hatte. Das genaue Datum seiner Ernennung zum Direktor des Naturalienkabinettes kennen wir allerdings nicht, entnehmen aber einer kurzen Lebensbeschreibung von seiner eigenen Hand, daß er mit der Arbeit im Naturalienkabinett in der zweiten Hälfte des Jahres 1785 begann. Daneben war er



Abbildung 1. Prof. Dr. HELMUT ENGLER, Minister für Wissenschaft und Kunst Baden-Württemberg, bei der Festansprache am 5. Juni 1985; Foto: V. GRIENER.

Professor am markgräflichen Lyzeum. Auch wurde ihm 1785 die Direktion des Botanischen Gartens übertragen, was u. a. die große Rolle der Botanik in der weiteren Geschichte des Museums erklären kann. Ausführlich läßt sich die Museumsgeschichte in der kleinen Chronik „Vom Naturalienkabinett zum Naturkundemuseum, 1785–1985“ nachlesen, die anlässlich des Jubiläums herausgegeben wurde.

Wer die Geschichte des Markgräflichen, später Großherzoglichen Badischen Naturalienkabinettes kennt, mag verwundert festgestellt haben, daß bereits 1951 ein 200jähriges Jubiläum der Landessammlungen registriert wurde (OBERDORFER 1951). Dem damaligen Direktor war es Anlaß zu einer historischen Rückschau, deren letzter Satz mit den Worten beginnt „Indem wir heute aus Trümmern wieder neu beginnen müssen – Damals war allerdings das vermeintliche Alter der Sammlung Angelpunkt des Jubiläums. Inzwischen wissen wir, daß die Naturaliensammlung des badischen Herrscherhauses in ihren Anfängen sogar noch älter ist (MAYER 1978).

Für das der Öffentlichkeit zugängliche, naturkundliche Schaumuseum in Karlsruhe, seine Geschichte, seine Aufgaben, seine Bedeutung und die Erschließung seiner Sammlungen waren – wie sich später erweisen sollte – die Ereignisse und Entscheidungen der Jahre 1783 (Tod der Markgräfin CAROLINE LUISE) bis 1785 (Amtsantritt des ersten Museumsdirektors) für die Zukunft richtungweisend. Man kann mit Fug und Recht 1785 als das Geburtsjahr des heutigen Museum am Friedrichsplatz ansehen. Nach Kassel, wo 1779 das Ottoneum eingerichtet wurde, kann sich Karlsruhe rühmen, Geburtsort eines der ältesten deutschen Naturkundemuseen zu sein.

Das 200jährige Jubiläum des Museums, für das der Ministerpräsident des Landes Baden-Württemberg, Dr. h. c. LOTHAR SPÄTH die Schirmherrschaft übernahm, wurde am 5. Juni 1985 mit einem Festakt offiziell begangen. Mit dem Festakt war die Eröffnung der Dauerausstellung „Südbadische Fossilfundstätten – Öhningen und Höwenegg“ verbunden. Für die etwa 300 Gäste aus dem In- und Ausland wurde im Erdgeschoß des Ostflügels der „Lange Saal“ als Festsaal hergerichtet. Die große, ursprünglich den Saal teilende, große Ceratiten-Platte von Bruchsal war hierzu bereits 1984 abgebaut und in wochenlanger Arbeit neu präpariert worden. Sie ist nun gemeinsam mit einer zweiten Platte – beide zusammen überspannen insgesamt ca. 10 qm – an der Ostwand des Lichthofes im Obergeschoß montiert. Auch der große Stammbaum der Lebewesen und die Orthoceren-Platte mußten jeweils einen neuen Platz erhalten. Die Vitrinen, die sonst mit ihren Fossilien in stratigraphischer Ordnung dem Besucher Einblicke in die Erdgeschichte geben, wurden an die Außenwände des Saales gerückt. So verfügte – nach ausreichender Bestuhlung – das Museum am Friedrichsplatz vorübergehend über einen großen Festsaal, in dem die zahlreichen Gäste einer würdigen Feier beiwohnen konnten.

Als freundliche Festgabe hatte das Kulturreferat der Stadt Karlsruhe für die Feier den musikalischen Rahmen gestiftet: Das Neue Lašlav-Quartett spielte zum Auftakt, als Zwischenmusik und zum Ausklang das Concerto Pastorale für Streicher, G-Dur, des Karlsruher Hofkapellmeisters JOHANN MELCHIOR MOLTER (1695–1765).

Die Begrüßungsrede des Museumsdirektors ist in ihren Grundgedanken im Vorwort der Chronik festgehalten. An sie schloß sich die Festansprache des Ministers für Wissenschaft und Kunst des Landes Baden-Württemberg, Prof. Dr. HELMUT ENGLER, an. Er überbrachte die Grüße der Landesregierung und würdigte die Leistungen des Museums. Ausgehend vom Naturalienkabinett der Markgräfin CAROLINE LUISE habe es sich in seiner zweihundertjährigen Geschichte zu einem der wichtigsten Naturkundemuseen in Europa entwickelt, das zwar einen regionalen Schwerpunkt habe, in einigen Bereichen, besonders der Forschung, jedoch internationalen Rang besitze. Der Minister wies insbesondere auf die enge Beziehung des Museums zum Naturschutz hin und betonte, die Dokumentation der bestehenden Flora und Fauna sei, wie der Bildungsauftrag, eine verantwortungsvolle Aufgabe des Museums im Interesse künftiger Generationen.

Nach der Festansprache überbrachte Stadtrat CLEMENS GRIMM die guten Wünsche der Stadt Karlsruhe, verbunden mit der Hoffnung, daß das Gebäude seine alte Kuppel wiedererhalte. Es schlossen sich mit Grußadressen WALTER DÜRR als Vorsitzender des Museumsverbandes Baden-Württemberg und Prof. Dr. WOLFGANG KLAUSEWITZ für den Vorstand des Deutschen Museumsbundes an.

Der wissenschaftliche Festvortrag der Jubiläumsveranstaltung stand unmittelbar in Zusammenhang mit der Eröffnung einer neuen Dauerausstellung über die Fossilfunde von Öhningen und Höwenegg. Prof. Dr. HEINZ TOBIEN, der in den 50er Jahren gemeinsam mit Dr. ERWIN JÖRG die Höwenegg-Grabungen durchgeführt hatte, sprach über „Das Höwenegg, eine bedeutende Fossilgrabungsstätte in Südbaden“. Sein Diavortrag zeigte Reichtum und Besonderheiten der Fundstelle und zog zugleich eine wissenschaftliche Bilanz des Forschungsstandes. – In erweiterter Form wird der Vortrag im vorliegenden Band der *Carolinea* abgedruckt. Er leitet zugleich eine Serie von Veröffentlichungen über die fossile Fauna des Höwenegg ein, von der zwei kürzere Beiträge über die Raubtiere (BEAUMONT) und die Schildkröten (SCHLEICH) ebenfalls in diesem Band zu finden sind. Umfangreichere Arbeiten werden im nächsten Heft der Zeitschrift *Andrias* veröffentlicht.

Im Anschluß an den wissenschaftlichen Festvortrag stellte Prof. WERNER WEISSBRODT seine grundlegenden Gedanken bei Gestaltung des großen Höwenegg-Wandbildes in einem Kurzvortrag der Festversammlung vor. Auf diese Weise wurde zugleich eine erste Einführung in die neue Ausstellung gegeben, die nach dem Ausklang von Molters Concerto Pastorale besichtigt



Abbildung 2. Dr. ERWIN JÖRG mit dem Schädel eines Urnashornes (*Aceratherium incisivum* KAUP 1832) aus den Höwenegg-Grabungen; Foto: R. UEBERALL, ca. 1956.

werden konnte. Im Ausstellungsführer Nr. 6 (RIETSCHEL, TRUNKO & WEISSBRODT 1985) ist inhaltlich ein Teil des Vortrages von Prof. WEISSBRODT noch einmal festgehalten.

Mit der anschließenden Eröffnung der völlig neu eingerichteten Dauerausstellung „Südbadische Fossilfundstätten – Öhningen und Höwenegg“ endete die Feier zum 200jährigen Jubiläum des Museums. Schon 1983 war am 28. April – dem 200. Todestag der Markgräfin – der Saal dem Publikum in der ersten Einrichtungsphase zugänglich gemacht worden. So konnten die Besucher durch zwei Jahre hinweg verfolgen, wie die neue Ausstellung entstand. Insbesondere die Arbeit von Prof. WEISSBRODT am 13,50 x 2,85 m großen Höwenegg-Wandbild, das am 28. 4. 1983 nur als Kohlevorzeichnung zu sehen war, ließ sowohl den Fortschritt wie die Mühsal der Arbeiten in der Entstehungsphase erkennen. Mit der Eröffnung des „Höwenegg-Saales“ sollten

auch die großen Leistungen des vormaligen Direktors der Landessammlungen für Naturkunde Dr. ERWIN JÖRG (\* 10. 1. 1917, † 11. 2. 1977), wie auch die seiner Kollegen und Mitarbeiter gewürdigt und in Erinnerung gehalten werden. Dr. JÖRG hat als Leiter der Geologischen Abteilung (1953–1970), Baubeauftragter und von 1970 bis 1977 Museumsdirektor, in schwierigen Zeiten und unter widrigen äußeren Bedingungen entscheidend zum Wiederaufbau des Museums beigetragen; der Höwenegg war seine wissenschaftliche Heimat.

Der Saal „Südbadische Fossilfundstätten – Öhningen und Höwenegg“ ist sicher in besonderer Weise geeignet, die Tradition der Landessammlungen für Naturkunde sichtbar zu machen. Zeigt er doch die kostbaren Fossilien von Öhningen, von denen einige noch im 18. Jahrhundert gefunden sind und infolge der Säkularisierung aus der fürstbischöflichen Meersburger Sammlung 1806 nach Karlsruhe gebracht wurden. Durch die Be-



Abbildung 3. Blick in den neu eingerichteten Saal „Südbadische Fossilfundstätten – Öhningen und Höwenegg“ mit Höwenegg-Skeletten in der zentralen Grube, dem über der Grube stehenden Przewalski-Pferd und der großen Öhningen-Vitrine links im Hintergrund; Foto: V. GRIENER.

schreibung eines Öhninger Riesensalamanders als „*Homo diluvii testis*“ (SCHEUCHZER 1726) ist Öhningen auch zu einem Markstein der Wissenschaftsgeschichte geworden. Drei der im Besitz des Museums befindlichen Riesensalamander sind in der neuen Ausstellung zu sehen, vis-à-vis zu einem Großaquarium mit zwei lebenden Chinesischen Riesensalamandern. Die etwa 13 Mio. Jahre alten Öhninger Fossilien selbst sind nach ihren Lebensbereichen vor der schematischen Silhouette des ehemaligen Sees von Öhningen geordnet. Einer palökologischen Darstellung wurde hier der Vorzug vor einer systematischen gegeben.

Als Ergebnis neuer Forschungsgrabungen zeigt der „Höwenegg-Saal“ aber auch die Höwenegg-Funde. Sie sind in einer Grube in der Raummitte durch besonders schöne und interessante Exemplare eines *Hipparion*-Pferdes, einer *Miotragocerus*-Antilope und eines Muntjak-Hirsches so gezeigt, wie sie bei der Grabung als zusammenhängende Skelette freigelegt wurden. Kleinere Funde sind unter dem großen Wandgemälde in Vitrinen zusammengestellt; hinzu kommen Schulterblatt, Oberarm und Oberschenkel eines *Deinotherium*, die an der Wand die Größe dieser ausgestorbenen Elefanten-Gattung erahnen lassen. Über der Grube in der Mitte des Saales erhebt sich stolz der Hengst eines Przewalski-Pferdes; mit ihm wird auf die Bedeutung hingewiesen, die das *Hipparion* für die Entwicklungsgeschichte der Pferde hat. Eine Reihe von Pferdeahnen verdeutlichen denn auch den Stammbaum der Pferde, über den die wichtigsten Informationen auf Wandtafeln zusammengestellt sind. Besondere Kostbarkeiten sind dabei das Originalskelett eines *Mesohippus* aus Nordamerika und die beiden Messeler Pferdearten. Letztere sind frei als naturgetreue Abgüsse ausgestellt, wobei

sich die Originale in der Sammlung des Museums befinden. Es war ein überraschendes Geburtstagsgeschenk, als kurz vor der Jubiläumsfeier ein vollständiges und sehr wertvolles Exemplar des seltenen Großen Messeler Urpferdes *Propalaeotherium hassiacum* mit Mitteln des Ministerium für Wissenschaft und Kunst aus Privat-hand erworben werden konnte. Sein Abguß hing damals bereits im „Höwenegg-Saal“.

Der zum Jubiläum eröffnete Höwenegg-Saal soll so ein langfristiges Zeichen der großen Tradition des heutigen Museums am Friedrichsplatz sein. Die 200jährige Geschichte des Museums verpflichtet es zum Bewahren solcher Traditionen und zum Bemühen um beste Leistungen in der Sammlungs- und Ausstellungsarbeit, wie auch in der Forschung. Für seine Mitarbeiter war das Jubeljahr eine willkommene Gelegenheit fröhlich zu feiern; zugleich war es aber auch Ansporn für die zukünftige Arbeit.

#### Literatur

- MAYER, G. (1978): Beiträge zur Geschichte der Badischen Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe. X. Das Naturalienkabinett des Erbprinzen Friedrich (1708–1732). Die älteste markgräfliche Naturaliensammlung in Karlsruhe. – Beitr. naturkd. Forsch. SüdwDtl., **37**: 29–34; Karlsruhe.
- OBERDORFER, E. (1951): Zweihundert Jahre Landessammlungen für Naturkunde. – Beitr. naturkd. Forsch. SüdwDtl., **10**: 69–74; Karlsruhe.
- RIETSCHEL, S. & TRUNKO, L. & WEISSBRODT, W. (1985): Südbadische Fossilfunde. Fundstätten Öhningen und Höwenegg. – Mus. Friedrichspl., Führer zu Ausst., **6**: 46 S., 76 Abb., 1 Falttaf.; Karlsruhe.

#### Autor

Prof. Dr. SIEGFRIED RIETSCHEL, Direktor der Landessammlungen für Naturkunde, Erbprinzenstraße 13, D-7500 Karlsruhe 1.

HEINZ TOBIEN

# Die jungtertiäre Fossilgrabungsstätte Höwenegg im Hegau (Südwestdeutschland). Ein Statusbericht

## Kurzfassung

Zur Fossilgrabungsstätte Höwenegg (Obermiozän, Vallesium, Hegau/SW-Deutschland) wird ein Statusbericht gegeben. Vorgeschichte, Verlauf der Grabungen 1950–1963, Entstehung der Höwenegg-Schichten, Organischer Inhalt (Pflanzenreste, Evertebraten, Fische, Schildkröten, ein Squamate, Säugetiere), stratigraphische und radiometrische Altersstellung, Taphonomie, Biogeographie und Ökologie werden – nach dem gegenwärtigen Stand der Kenntnisse – in kurzen Übersichten behandelt.

## Abstract

A state of the art is delivered for the excavation site Höwenegg (Upper Miocene, Vallesian, Hegau area/SW-Germany). Case history, excavations 1950–1963, origin of the Höwenegg-beds, organic contents (plant remains, evertebrates, fishes, turtles, a squamate, mammals), stratigraphic and radiometric age, taphonomy, biogeography and ecology are reported in brief reviews, based on the present state of knowledge.

## Résumé

L'auteur fait le point sur les connaissances des fouilles du gîte fossilifère de Höwenegg (Miocène supérieur, Vallésien) dans le Hegau, S. W. de l'Allemagne. Sont brièvement discutés, d'après les connaissances actuelles: l'historique du site, les fouilles effectuées entre 1950 et 1963, la genèse des Couches de Höwenegg, l'inventaire paléontologique (végétaux, invertébrés, poissons, tortues, un squamate et les mammifères) de même que les datations (stratigraphie et radiométrie), la taphonomie, la biogéographie et l'écologie.

## Autor

Prof. Dr. H. TOBIEN, Johannes-Gutenberg-Universität, Institut für Geowissenschaften, Postfach 39 80, D-6500 Mainz 1.

## Inhalt

1. Die Vorgeschichte	9
2. Die Grabungen	10
3. Die Höwenegg-Schichten und ihre Entstehung	16
4. Zum organischen Inhalt	17
4.1 Die Pflanzenreste	17
4.2 Die Tiere des Sees	18
4.3 Die Tiere des Umlandes	20
4.4 Die Liste der Taxa	25
5. Zur Altersstellung	25
6. Zur Taphonomie – Biostratinomie	28
7. Zur Biogeographie	30
8. Zur Ökologie	31
9. Schlußbemerkungen	32
Literatur	32

## 1. Die Vorgeschichte

Im Jahr 1936 fand der um die Naturerforschung und den Naturschutz hochverdiente Apotheker A. FUNK (1887–1979) in Singen (Hohentwiel) an der Südostseite der Vulkanruine des Höwenegg in den dort anstehenden Mergeln und Tuffiten des Jungtertiärs einige Säugerreste. Sie wurden dem Geologischen Institut der Universität Freiburg zugeleitet. Die nähere Untersuchung dieser Funde ergab den durch drei Oberkiefer- und zwei Unterkieferzähne belegten Nachweis des dreihufigen, jungtertiären Pferdeverwandten *Hipparion* (TOBIEN 1938).

Das überraschende Vorkommen von *Hipparion* war aus den entsprechenden Ablagerungen im Hegau und aus den Molasse-Sedimenten des schwäbischen und bayerischen Alpenvorlandes damals nicht bekannt (und ist es heute auch noch nicht). Die nächst benachbarten Fundplätze liegen in der Westschweiz (Charmoille), auf der Schwäbischen Alb (Spaltenfüllungen von Salmendingen/Melchingen), in Rheinhessen (Eppelsheim und weitere Lokalitäten) und in Oberösterreich (Hausruck-Gebiet).

Dieser Fund und weitere Knochenreste von Nashörnern und Antilopen, sowie von Land- und Süßwasserschnecken, welche gleichzeitig, früher und in den Jahren nach Weltkrieg II bis 1950 als Oberflächenfunde getätigt wurden (Übersicht bei JÖRG 1953: 68–69), sowie die da-

durch begründete Hoffnung nach reichen und besser erhaltenen Funden, ferner die Frage der Altersstellung der durch den *Hipparion*-Fund auffällig gewordenen Sediment-Folge am Höwenegg ließen den Wunsch nach planmäßigen Ausgrabungen aufkommen.

## 2. Die Grabungen

Es war Prof. Dr. MAX PFANNENSTIEL (1902–1976), weiland Direktor des Geologischen Institutes der Universität Freiburg, dessen immer lebhaftes Interesse an der Fossilfundstätte Höwenegg den entscheidenden Anstoß zum Zustandekommen der Grabungen gab. Durch seine Vermittlung und jene von Prof. Dr. FRANZ KIRCHHEIMER (1911–1984), weiland Präsident des Geologischen Landesamtes in Baden-Württemberg zu Freiburg i. Br., stellte Seine Durchlaucht Prinz MAX ZU FÜRSTENBERG (1896–1959), Donaueschingen, nicht nur das Gelände als Eigner, sondern auch die Mittel für die ersten Grabungen 1950–1953 zur Verfügung.

Diesen Persönlichkeiten und ihrer fortdauernden Anteilnahme an Ausbau und Entwicklung der Fossilgrabungsstätte Höwenegg gebührt immerwährender Dank. Die Grabungen fanden in den Jahren 1950–1963 statt. Über die eine Frühjahrs- und 5 Herbst-Kampagnen 1950–1954 – mit zusammen 24 Grabungswochen – wurde durch JÖRG, REST & TOBIEN (1955) berichtet. Für die Auswahl der Grabungsstelle lag der SE-Hang der Höwenegg-Vulkanruine fest (Abb. 1, Geolog. Skizze). Hier waren die fossilführenden Schichten – eine Wechselfolge von Mergeln, Kalkmergeln und vulkanischen Tuffiten – in nach SE geneigter, ungestörter Lagerung vorhanden. Sie wurden in diesen und den späteren Grabungen in einer Mächtigkeit von 12 m aufgegraben (Abb. 2) und auf ihre Fossilführung untersucht.

Bereits die Herbstgrabung 1950 erfüllte die Erwartungen an die Fossilhäufigkeit. Dazu gehören zahlreiche weitere *Hipparion*-Funde, darunter auch ein weitgehend vollständiger Unterkiefer und im Verband erhaltene Fußskelette mit den drei Zehen.

Das Nashorn konnte durch Einzelzähne, ein Milchgebiß und mehrere Extremitätenreste weiterhin nachgewiesen werden.

Die Tierliste wurde ergänzt durch spärliche Reste von 2 Raubtierarten (ein Machairodontine = „Säbeltiger“ und eine *Ictitherium*-artige, primitive Hyäne), durch *Chalicotherium*, ein ausgestorbener, großer Unpaarhufer mit krallenförmigen Endphalangen. Dazu kam die Antilope *Miotragocerus* mit zahlreichen Gebiß- und Extremitäten-Resten, sowie einem fast vollständig erhaltenen Schädel.

Seltenerer Funde konnten auf den geweihlosen Zwergshirsch *Dorcatherium* und einen Mastodonten (einem Elefanten-ähnlichen Rüssel tier) bezogen werden.

An weiteren Wirbeltieren wurden Panzerbruchstücke mehrerer Schildkröten-Gattungen und Skelettelemente von kleinen, karpfenartigen Weißfischen angetroffen.

Wirbellose Tiere sind durch eingeschwemmte Landschnecken, darunter Verwandte der heutigen Weinbergsschnecke, durch süßwasserbewohnende Kleinkrebse der Ostracoden-Gruppe, Panzerreste einer Süßwasserkrabbe und einige Insektenreste vertreten. F. KIRCHHEIMER (1957: 480) und TOBIEN (1951, Fußnote S. 74) wiesen schlecht erhaltene, nicht bestimmbare Pollen-Exine, sowie zahlreiche Steinkerne der Früchte von *Celtis* (Zürgelbaum) nach.

Diese Funde, vor allem die Auffindung zusammengehöriger Skeletteile des *Hipparion*, sowie die gegenüber früheren vollständigeren Belege zum Nashorn und zur Antilope, bestärkten den Wunsch nach Fortsetzung der Grabungen.

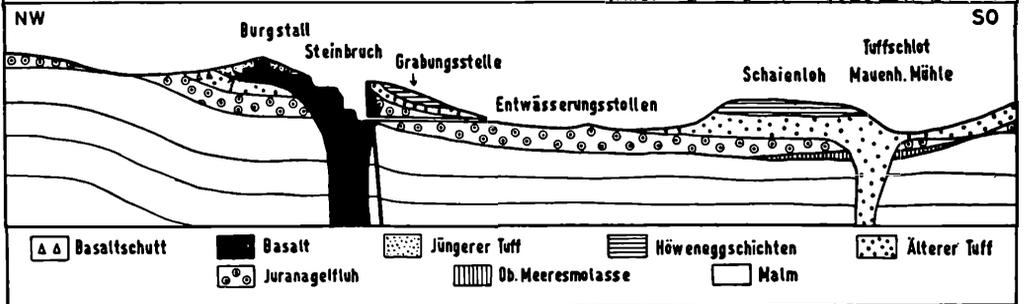
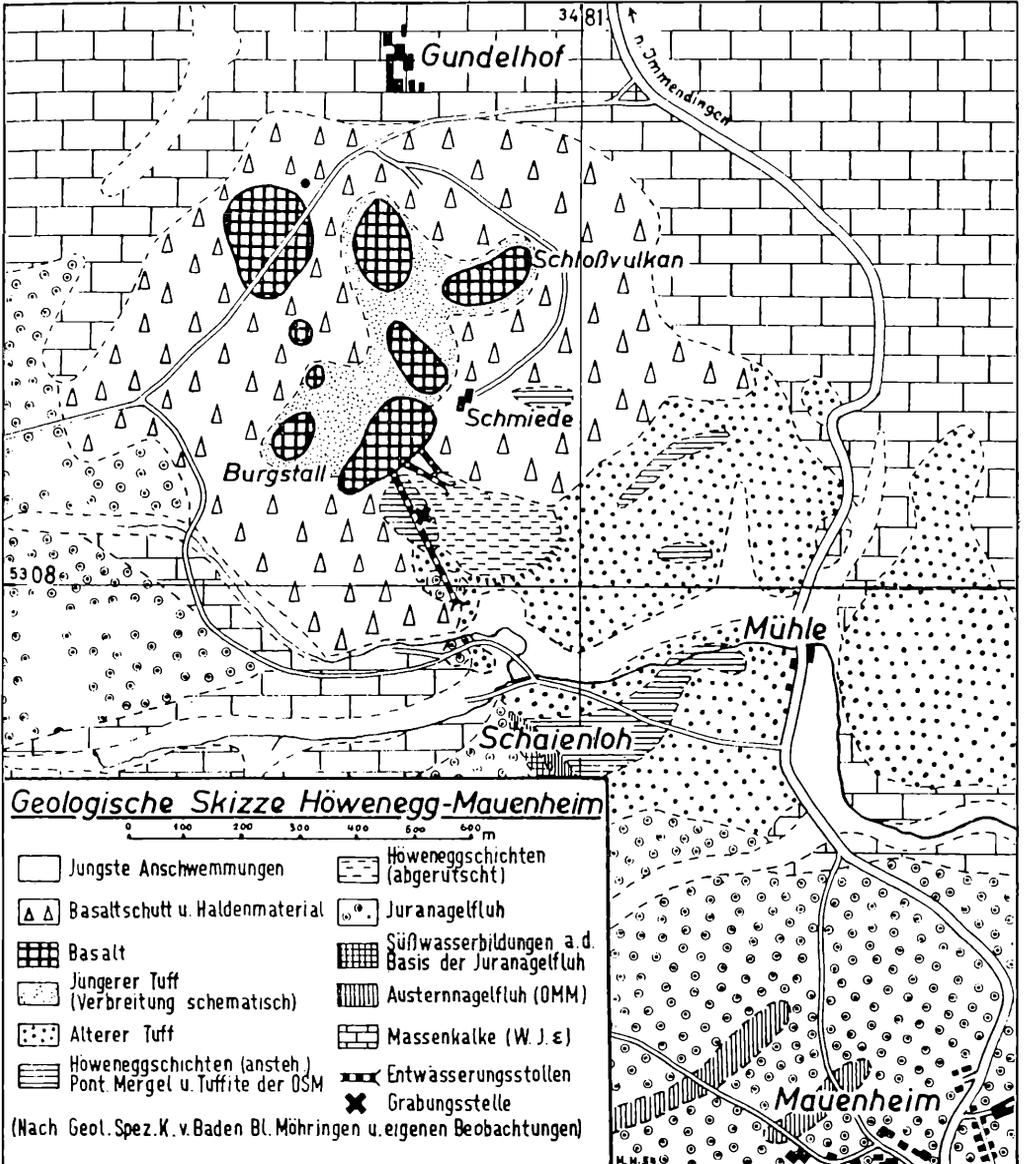
Die Grabung Herbst 1951 übertraf durchaus die Erwartungen, um so mehr als gegen Ende der Grabung Knochen des *Deinotherium* (einer mit den Mastodonten und Elefanten zu den Rüsselträgern gehörigen Gattung: das größte Landsäugetier der damaligen Zeit) angefahren wurden.

Die Schicht mit den *Deinotherium*-Knochen wurde im Profil (Abb. 2) von einer an Fischen besonders reichen Lage überdeckt. Um eventuell vorhandene weitere Skelettelemente des *Deinotherium* bergen zu können, mußten zunächst die Fischschichten abgetragen werden. Dies geschah im Frühjahr 1952. Neben Einzelskeletten von Welsen und Barschen (Gattung *Tinca*) und kleinen *Leuciscus*-Exemplaren, z. T. mit Körperruß, fanden sich die kleinen Weißfische der letzteren Gattung so gehäuft auf den Schichtflächen (165 Exemplare auf 8,5 qm), daß ein Massensterben angenommen werden mußte. Die einzelnen Skelette wurden vermessen und ein Plan dazu angelegt (Abb. 8, JÖRG 1956: Klapptafel). Die Herbstgrabung 1952 ergab neben weiteren Einzelteilen von *Hipparion*, einen Rhinoceren- und einen *Miotragocerus*-Schädel. Die Aufdeckung weiterer Skeletteile des *Deinotherium*, darunter beide Schulterblätter, die meisten Langknochen der Extremitäten, und deren Hand- und Fußskelette in den wichtigsten Teilen, sowie einige Wirbel und Rippen: alles in wirrer Lagerung, ohne Schädel, Unterkiefer und Becken. Sie wurden auch in den folgenden Grabungen nicht angetroffen: Offensichtlich ein in stark zerfallenem Zustand eingebetteter Kadaver-Rest.

Der weitere Vortrieb der Abbauwand während der Herbstgrabung 1953 nach Westen zeitigte kaum erwartete Ergebnisse: Es kamen mehrere, mehr oder weniger vollständige, aber im Verband befindliche Skelette von *Hipparion* – darunter eine Stute mit geburtsreifem Fohlen –, von *Miotragocerus*, sowie ein Nashorn-Skelett zum Vorschein.

Aus diesen Entdeckungen ergab sich die Fortsetzung der Grabungstätigkeit in 1954. Neben zahlreichen Einzelfunden von Säugern, Schildkröten- und Fischresten, die sich wie bisher in unterschiedlicher Weise auf die

Abbildung 1. Geologische Skizze und Profil der näheren Umgebung des Höwenegg nach JÖRG et al. 1955.



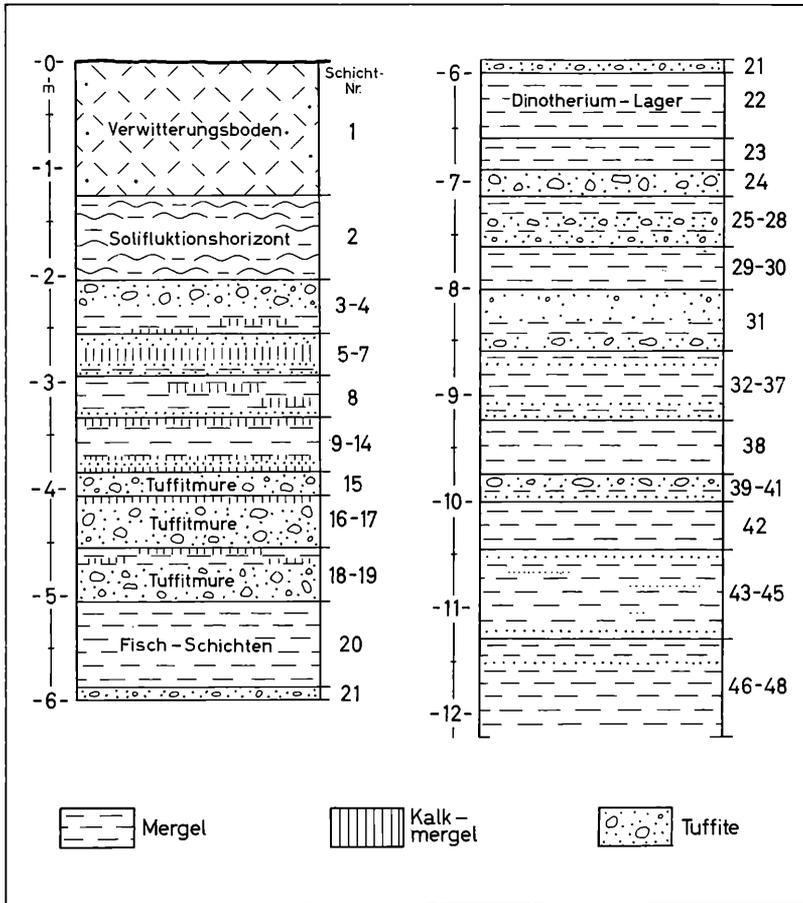


Abbildung 2. Idealprofil der Höwenegg-Schichten im Südtteil der Grabungsstelle. Nach JÖRG, REST & TOBIEN, 1955.

verschiedenen Profilschichten verteilen, konnten auch wiederum ganze Skelette von *Hipparion*, *Miotragocerus*, von Rhinocerotiden, sowie das Skelett eines kleinen Hirsch-artigen Paarhufers geborgen werden. Die Berichte zu den Herbst-Grabungen 1955–1959 (insgesamt 17 Wochen: TOBIEN & JÖRG 1959) ergaben – zusammengefaßt – folgende Resultate: 1955 brachte auf engstem Raume in den Schichten 20 und 27 (Tab. 2) 6 *Hipparion*- und 2 Antilopenskelette. Ein Teil dieser Skelette befindet sich in schlechtem Erhaltungszustand, weil Schicht 20 bei fortschreitendem Abbau in den Bereich einer Bodenfließzone (JÖRG 1953: 79) geriet, und die darin enthaltenen Skelette teils zusammengeschoben, teils auseinander gezerrt wurden. Dazu kamen wieder zahlreiche Einzelfunde von Säugern, Schildkröten und einige Schnecken. Die Grabung 1956 erbrachte nur ein juveniles Antilopen-Skelett, und von einem *Hipparion* (T 56 [32]) nur die Vorder- und Hinterextremitäten, aber in der ursprünglichen Einbettungslage. Die übrigen Skelettelemente (Schädel, Unterkiefer, Wirbelsäule) wurden vor

der endgültigen Eindeckung mit Sediment abgedrückt (Tafel 1). Die Einzelfunde hielten in unverminderter Häufigkeit, verteilt auf die verschiedenen Profiglieder, an. Die Grabung 1957 diente nur der Freilegung und anschließenden Bergung eines Antilopenskelettes, das den Teilnehmern an Exkursionen anlässlich der Tagungen der Paläontologischen Gesellschaft und der Deutschen Geologischen Gesellschaft gezeigt worden ist. 1958 wurde einerseits an der eigentlichen Grabungsstelle, jetzt in südlicher Richtung, gearbeitet, wobei die Einzelfunddichte unvermindert anhielt. Dazu kamen noch 1 *Hipparion*- und 1 *Miotragocerus*-Skelett. Weitere Arbeiten wurden auf die Anlage von Schurföchern in der näheren Umgebung der Grabungsstelle verwendet, um Aufschlüsse über die Ausdehnung der Höwenegg-Schichten und ihrer lithologischen Ausbildung in NE-, E- und SE-Richtung zu erhalten (Eichenwäldle, Schaienloh, Dachsmiet 1 und 2: TOBIEN & JÖRG 1959: Abb. 2).

Die Grabung 1959 war als vorläufiger Abschluß gedacht, um eine übermäßige Häufung noch nicht präparierten Fundgutes zu vermeiden.

Der weitere Abbau in südlicher Richtung erbrachte auffallende Änderungen im Profil der Höwenegg-Schichten, einmal durch Einlagerung mächtiger Tuffitlinsen, zum anderen durch Mächtigkeits-Schwankungen und Auskeilen von Mergellagen. Dennoch hielt die Funddichte auch hier an. Zwei Antilopen- und ein *Hipparion*-Skelett, alle in schlechtem Erhaltungszustand, da die Fundschicht von der durchwurzelten Bodenzone erfaßt war, kamen hinzu.

Über die Aktivitäten am Höwenegg in den Jahren 1960–1963 ist bisher nicht berichtet worden. Dies soll hiermit nachgeholt werden. Wie oben erwähnt, sollte mit der Grabung 1959 zunächst die Geländetätigkeit eingestellt werden, um Zeit und Gelegenheit für die Präparation des seither angefallenen Grabungsgutes zu haben. Dies erfolgte in den Jahren 1960 und 1961 in den Laboratorien der geologisch-paläontologischen Abteilungen der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe und des Hessischen Landesmuseum Darmstadt.

Die nächste Grabung fand dann vom 3. 9. bis 22. 9. 1962 statt. Das Areal der Grabungsfläche wurde dabei, wie in 1958 und 1959, nur nach Süden erweitert. Die in 1959 und in den Vorjahren beim Abbau nach Süden beobachteten Veränderungen im Profil-Aufbau hielten auch in 1962 an. Um sie festzuhalten und mit dem von JÖRG (1953) beschriebenen, mehr im Norden der Grabungsstelle gelegenen Profilen zu vergleichen, wurden entlang der West- und an der Südwand 5 Profile aufgenommen. Ihre Beschreibung, ihr Vergleich mit den 1953er-Profilen, sowie mit den 1958 aus den Schurföchern im Umland der Grabungsstelle ermittelten Daten soll durch ROTHAUSEN an anderer Stelle erfolgen.

Die Fundschichten wurden bis auf die Nr. 34 abgegraben. Tiefere Sondierungen ergaben nur 2 Einzelfunde, sie erwiesen sich – im Rahmen der gesetzten Zeit – als zu spärlich, um weiter verfolgt zu werden.

Funde (Einzelfunde, ohne und mit Gips): 107 Säugerreste, 22 Schildkrötenreste, 6 Fischreste, ca. 70 Schnecken, 1 Platte mit Ostracoden, 2 Krabben-Fragmente, 6 Pflanzenreste.

Skelette oder zusammenhängende Teile davon wurden – im Gegensatz zu den vorhergehenden Grabungen – nicht angetroffen.

Die Grabungen wurden in diesem Jahr von den Landessammlungen für Naturkunde und dem Geologischen und Paläontologischen Institut der Universität Mainz veranstaltet. Teilnehmer: BERG – Mainz, JÖRG – Karlsruhe, ROTHAUSEN – Mainz, TOBIEN – Mainz, Präp. MAYER – Karlsruhe, Präp. SCHUCHMANN – Mainz, Präp. SCHUPPISER – Karlsruhe.

Die Grabung 1963 hatte als Termin 26. 8. bis 19. 9. Hierzu liegt ein Bericht (23. 9. 1963) von Dr. ERWIN JÖRG † (1917–1977), dem damaligen Grabungsleiter, vor. Er lautet wie folgt:

„Die Grabung 1963 setzte sich zum Ziel, neben der Bergung von Funden, das Profil der Höwenegg-Schichten in der ufernahen Zone an der Grabungsstelle weiter zu erforschen. Ferner die Profilwände zu bereinigen, da beabsichtigt ist, in den kommenden Jahren mit den Geländearbeiten am Höwenegg zu pausieren um sich vermehrt der wissenschaftlichen Bearbeitung des bisherigen Fundmaterials widmen zu können.

Zu diesem Zweck wurde die Südwand der Grabungsstelle in einer Breite von maximal 2 Meter flächenhaft auf die alte Grabungssohle abgetragen. Was schon in den Vorjahren im Süden deutlich wurde, bestätigte sich auch dabei. Die Tuffite in Form von Muren treten gegenüber den Mergeln stark hervor. In den tieferen Schichten sind hier auch Abweichungen gegenüber dem im Jahre 1953 angelegten Einschnitt zu verzeichnen.

Am Fuß der Grabungswand wurde in der SW-Ecke ein 2 x 2 m im Quadrat messendes und 2 m tiefes Schurfloch angelegt. Nach 70 cm Tiefe wurden hier bis zur Sohle Tuffe angefahren, deren Habitus den am Stollenmundloch und in den unmittelbar darüber befindlichen im Erdfall anstehenden Deckentuffen („ältere Tuffe“, JÖRG 1953) nicht unähnlich war. Die Vermutung, daß damit zum erstenmal das Liegende der Höwenegg-Schichten an der Grabungsstelle erreicht wurde, bestätigte sich in einer von den Südd. Basaltwerken, auf unsere Veranlassung, durchgeführten Bohrung. Diese wurde bis zu einer Tiefe von 13,10 m unter die Sohle der Grabungsstelle niedergebracht, wo sie in einer wasserdurchtränkten Schmierschicht steckenblieb. Die alle 50 cm entnommenen Bohrproben bestanden nur aus tuffitischem Material ohne Beimengungen von Mergel. Das Liegende der „älteren Tuffe“, die Juranagelfluh, konnte nicht erreicht werden. Es besteht aber die Vermutung, daß die Bohrung unmittelbar über dieser Grenze steckenblieb, wobei die Juranagelfluh als Wasserstauer in Frage kommt.

Durch die immer mehr murenartig zunehmenden Tuffite im südlichen Bereich der Grabungsstelle und die dadurch bedingte Abnahme der zwischengelagerten Mergel, war die Funddichte an dieser Stelle geringer als in den vorangegangenen Jahren.

Die im Bereich der Grabungsstelle in dieser Kampagne beabsichtigten Arbeiten konnten am 6. 9. 1963 im wesentlichen abgeschlossen werden. Schon einige Tage vorher wurde durch 2 Ausgräber ca. 40 m nördlich des Festpunktes ein Schurf in einer abgerutschten Scholle der Höwenegg-Schichten angelegt. Die Durchmusterung der Schichten wurde dort nun intensiviert. Es konnten dort bis zum Ende der Grabung zahlreiche Einzelfunde, z. T. in guter Erhaltung geborgen werden. Bemerkenswert ist der Fund eines zwar dislozierten, aber sonst wohl erhaltenen Kleinsäugerskelettes aus der Gruppe der Lagomorphen. Es sind alle Zahnreihen und ein großer Teil des Extremitätenskelettes vorhanden. Die gesamte Wirbelsäule, Scapulae und Becken sind weggedriftet. Es ist dies der erste, bestimmbare Kleinsäugerfund aus den Höwenegg-Schichten.



Abbildung 3. Grabungsstelle Höwenegg eine Woche nach Beginn der Grabungen, 9. 8. 1950. – Foto: JÖRG.

Eine Anhängung an das Profil der alten Grabungsstelle war bisher nicht möglich.

Während der Grabungskampagne 1963 wurden geborgen:

115 Einzelfunde (Bergung ohne Gipsschalen)

50 Einzelfunde (Bergung in Gipsschalen)

Profilaufnahmen beschlossen die Ausgrabungsarbeiten.“

Säugerskelette oder zusammenhängende Teile davon wurden auch dieses Mal nicht angetroffen.

Die Grabungen wurden auch in diesem Jahr von den Landessammlungen für Naturkunde (Geologisch-Mineralogische Abteilung) und dem Geologischen und Paläontologischen Institut der Universität Mainz veranstaltet.

Teilnehmer: BERG – Mainz, JÖRG – Karlsruhe, ROTHAUSEN – Mainz, Pröp. MAYER – Karlsruhe, Pröp. SCHUCHMANN – Mainz, Pröp. SCHUPPISER – Karlsruhe.

Das Ausbleiben vollständiger Skelette, die Veränderungen des Schichtenaufbaues an der Grabungsstelle unter zunehmender Verminderung von Anzahl und Dichte der Funde, und der Wunsch nach einer wissenschaftlichen Bearbeitung des bisher geborgenen Fundgutes war die Veranlassung – wie auch oben erwähnt – zu einer vorläufigen Beendigung der Grabungstätigkeit. Die

Abbildungen 3, 4 und 10 zeigen die Grabungsstellen zu Anfang und in der Mitte der Arbeiten.

Ich möchte auch an dieser Stelle allen wissenschaftlichen, technischen und studentischen Mitarbeitern, die an den 13 Kampagnen von 1950–1963 teilgenommen haben, für ihre Einsatzbereitschaft und Hingabe an die Sache herzlich danken. Dieser Dank richtet sich ferner an Seine Durchlaucht Erbprinz JOACHIM VON FÜRSTENBERG, der die letzten Grabungen wohlwollend förderte, und an die Mitarbeiter der Fürstl. Fürstenbergischen Sammlungen, der Forstverwaltung, sowie der Basaltwerke Immendingen, deren technische Hilfen und Arbeitskraft uns stets unentbehrlich war. In den Grabungsberichten 1950–1954 und 1955–1959 sind sie auch namentlich aufgeführt.

Aber eines Mannes aus dieser Schar von Helfern und Mitarbeitern muß ganz besondere Erwähnung getan werden: Es ist Dr. ERWIN JÖRG †. Seit 1953 als Leiter der Geologisch-Mineralogischen Abteilung, seit 1970 als Direktor, war er den Landessammlungen in Karlsruhe aufs engste verbunden (TOBIEN 1977, ROESLER & TOBIEN 1977. S. Titelbild).

Nicht zuletzt ist diese Institution dadurch zu einem Vorort der Höwenegg-Aktivitäten geworden. Sie sind in ihrer bisherigen Phase durch die Grabungstätigkeiten ge-



Abbildung 4. Ansicht der Grabungsstelle im Jahre 1954. – Foto: JÖRG.

kennzeichnet. Ihre erfolgreiche Durchführung ist im Grunde einzig und allein ERWIN JÖRG zu danken. Seine Umsicht, seine Organisationsgabe, seine Energie, auch was physische Leistungen z. B. beim Transport der eingegipsten Skeletteile betraf, sein praktischer Verstand, seine technische Begabung, seine scharfe Beobachtungsgabe und seine wissenschaftlichen Kapazitäten bei der Beurteilung von Grabungsfunden, von Profilveränderungen und bei der Planung der nächsten Grabungen haben stets die Anerkennung und Hochachtung seiner Mitarbeiter und Freunde hervorgerufen. So wird er auch in ihrer Erinnerung fortleben. Das Schicksal hat es nicht gewollt, daß ERWIN JÖRG auch die von ihm geplante wissenschaftliche Auswertung von Höwenegg-Funden weiterführen und abschließen konnte.

Der Höwenegg-Saal, der am 5. Juni 1985 im Rahmen der 200-Jahr-Feier der Badischen Landessammlungen eröffnet wurde, geht letztlich auf seine Initiativen zurück, mit seinem Namen wird diese Ausstellung und damit die durch ihn an das Tageslicht gebrachte vergangene Lebensgemeinschaft am Höwenegg verbunden bleiben (RIETSCHEL et al. 1985: 18–46).

Außerhalb des Rahmens der vorstehend skizzierten Grabungen erfolgten 1966/1967 in zwei Kampagnen

unternommene Untersuchungen von Ob.-Reg.-Rat a. D. Dr. phil. G. H. BRÜCKNER – Hamburg (1901–1984) am Höwenegg. Sie wurden angeregt durch Hinweise und Vorschläge von Prof. Dr. U. LEHMANN – Hamburg, Dr. h. c. A. RUST – Ahrensburg und Prof. Dr. H. SCHWABEDISEN – Köln. Die mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft, der Fürstl. Fürstenbergischen Verwaltung und weiterer Helfer durchgeführten Arbeiten hatten die Klärung der Frage zum Ziel, „ob nicht vielleicht als Artefakte anmutende Gebilde aus Stein dort vorkommen könnten, die im Falle der Bestätigung als echte Geräte erlauben würden, die Hersteller im allgemeinen Genus-Begriff anthropologisch als Menschen zu bezeichnen . . . und ihr Auftreten damit zeitlich in das untere Jungtertiär einzuordnen“ (BRÜCKNER 1968: 1). Die Grabungen durchsuchten den Abraum sowie in einem Schurf das Anstehende, wobei E. JÖRG das Profil aufnahm, in dem die Schichtenfolge des Standardprofils von Nr. 25–39 freigelegt wurde (BRÜCKNER 1968: 2). Die von BRÜCKNER ausgelesenen 280 Fundstücke, von ihm als Artefakte bewertet, bestehen ausschließlich aus z. T. kieselhaltigem Weißjurakalk, der als Auswürflings-Material in den Tuffitbänken der Höwenegg-Schichten an der Grabungsstelle vorkommt. Der Autor benennt diese Artefakt-Industrie „Höwenegg-Stufe, da sie einen

mehrgerätigen Typus einmaliger Prägung und ohne Vorläufer darstellt, die hier erstmals als solche und zeitlich mit Abstand älter als alles, was sonst an primären Frühindustrien bekannt ist, nachgewiesen worden ist.“ Hervorzuheben ist, daß am Höwenegg bisher keine körperlichen Reste von menschenähnlichen Primaten oder in die Verwandtschaft der heutigen Menschenaffen zu stellende Skeletteile gefunden wurden. Menschenähnliche Reste sind auch aus Fundplätzen gleichen Alters (10–11 Millionen Jahre) in der Alten Welt nicht bekannt. Zwar gibt es Lokalitäten mit Primaten aus der Verwandtschaft heutiger Menschenaffen gleichen Alters wie das Höwenegg an mehreren Stellen in der Alten Welt, aber Geräte dieser Art, wie von BRÜCKNER beschrieben und gedeutet, sind von dort nicht bekannt.

Die zuständige Fachwelt hat bisher zu den BRÜCKNERschen Ansichten keine Resonanz gezeigt (u. a. RUST 1965; JELINEK 1972; SCHWABEDISSEN 1975, 1985; MÜLLER-KARPE 1974; FEUSTEL 1978)<sup>1</sup>

### 3. Die Höwenegg-Schichten und ihre Entstehung

Über die ersten Nachrichten zu den Sedimenten und Fossilien der Grabungsstelle und ihrer nächsten Umgebung informiert JÖRG (1953: 6). Es sind Oberflächenfunde von Ostracoden, Land- und Süßwasserschnecken, von einem Nashorn-Tibia-Fragment und von Pflanzenresten (Spreu, *Chara*, *Potamogeton*-Samen), vornehmlich aus dem Gewinn Schaienloh stammend (Abb. 1). Erst die Anlage der aus der Basaltbruch-Sohle nach SE hinausführenden drei Entwässerungstollen, deren oberes und mittleres Profil durch WITTMANN (1937: 2–9) beschrieben wurden, gab Aufschluß über Aufbau und Lagerungsverband der Sedimente an der SE-Seite des Höweneggs, in denen später die Grabungsstelle angelegt wurde. Die Folge wurde mit Molasse-Ablagerungen im südlichen Hegau und im Bodensee-Gebiet verglichen und von den damaligen Autoren in die obermiozänen Öhninger Schichten eingestuft.

Durch die *Hipparion*-Funde kamen jedoch gewisse Zweifel an dieser Zuordnung auf, wengleich sie zunächst beibehalten wurde (TOBIEN 1938, v. KOENIGSWALD 1939: 231). Erst die Grabung von 1950 und die dabei entdeckten weiteren *Hipparion*-Reste und deren Begleitfauna erbrachten die Gewißheit, daß es sich gegenüber den Öhninger Schichten um eine entschieden jüngere Schichtfolge handelt. Die darin vorkommende Säugergesellschaft ist ein Teil der in Europa und Asien weitverbreiteten sogenannten *Hipparion*-Fauna (TOBIEN 1951). Sie gehört in das Unterpliozän. Für diese Schichtfolge, welche ab 1950 durch die Grabungen aufgeschlossen wurde, und die mit den Öhninger Schich-

ten aus mehreren paläontologischen Gründen, vor allem auch im Hinblick auf die dortige Säugerfauna, nicht identisch ist, wurde von JÖRG (1953: 72) der neue Name „Höwenegg-Schichten“ vorgeschlagen.

Durch die Grabungen bis 1953 wurden die durchweg fossilführenden Höwenegg-Schichten in einer Mächtigkeit von rund 12 m aufgeschlossen (Abb. 2). Dieses Hauptprofil – aus einer Wechselfolge von Mergeln, Kalkmergeln und Tuffiten bestehend – wurde von JÖRG (1953: 72–79) detailliert beschrieben. Es diene als Grundlage für die nach Schichtgliedern orientierte Bergung und Entnahme der Fossilreste.

Mit der Ausweitung der Grabungsstelle nach Süden traten im Verlauf der letzten Grabungen Änderungen in diesem Standardprofil durch Zunahme der Tuffite und Ausdünnen und Auskeilen der zwischengeschalteten Mergellagen ein. Diese Änderungen wurden durch Profilaufnahmen an den Grabungswänden der letzten Kampagnen festgehalten. Zusammen mit den oben genannten Profilen aus den Schurfen der weiteren Umgebung sollen sie, wie erwähnt (S. 13), in einer gesonderten Darstellung, ein Bild von der faziellen Entwicklung und Veränderung der Höwenegg-Schichten an der Grabungsstelle und ihrer Nachbarschaft ergeben.

Bereits die Nachrichten der älteren Autoren ließen klar erkennen, daß es sich am Südrande der Höwenegg-Vulkanruine um Ablagerungen in einem Süßwassersee handelt. Dies ist durch die Ausgrabungen bestätigt und gesichert worden. Alle Fische, wie die *Leuciscus*-artigen kleinen Weißfische, die Weise, die Schnecken aus dem Formenkreis *Planorbis*, die Lymnaeen, die Gattungen *Gyraulus* und *Pseudancylus*, die Ostracoden, die Krebse sind Bewohner des Süßwassers.

Die älteren Autoren, noch bestärkt durch die faziellen Ähnlichkeiten der Höwenegg-Schichten mit den Öhninger Ablagerungen im eigentlichen südlicheren Molassebecken, sahen in ihnen Ablagerungen vergleichbar denen der Oberen Süßwassermolasse. Auch TOBIEN (1957a: 201) hat sich dieser Ansicht im Prinzip angeschlossen, wobei die Ablagerung Molasse-artiger Sedimente am Höwenegg bis in das Unterpliozän, hier am N-Rand des Molasse-Beckens, weitergegangen sei.

Demgegenüber hat SCHREINER (1963: 410, 1970: 111), und vorher bereits H. A. HAUS 1956 in einem Vortrag, die Höwenegg-Schichten als Ablagerungen eines Maar-sees gedeutet. Der Maarsee erfüllte dabei einen vulkanischen Krater von etwa 1 km Durchmesser, der durch die Explosion der älteren Hornblendetuffe geschaffen wurde.

Die paläontologischen Befunde aus den Höwenegg-Schichten an der Grabungsstelle dürften dieser Deutung nicht entgegenstehen. Mehr ins Gewicht fallen bei der Deutung – ob Maarsee oder nicht – die geologischen und vulkanologischen Befunde.

Den Herren Dr. W. HENKE, Mainz, Anthropologisches Institut der Univ. Mainz, und Prof. Dr. H. SCHWABEDISSEN, 2422 Bosau, bin ich für liebenswürdige, einschlägige Hinweise zu Dank verbunden.

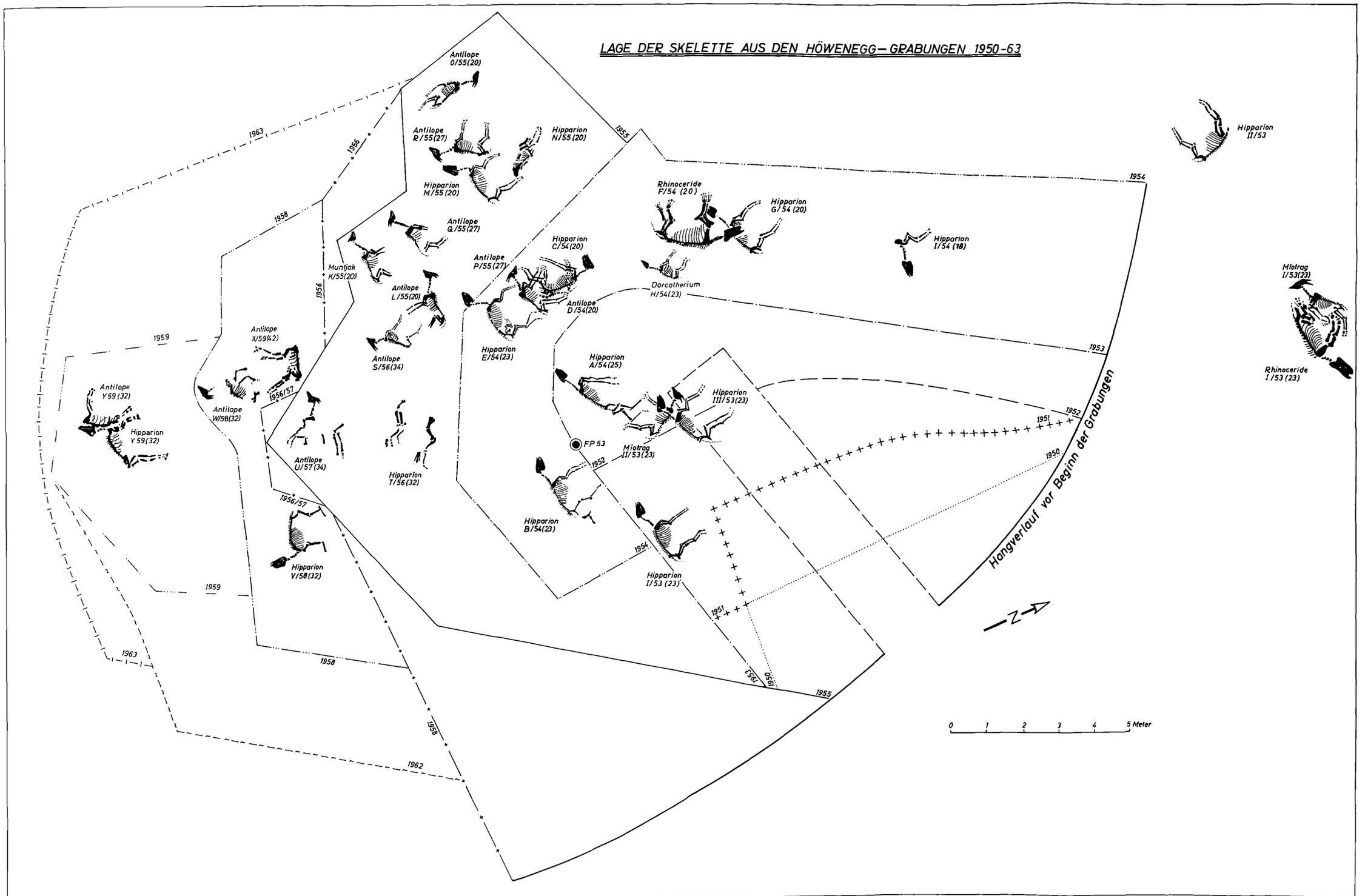






Abbildung 5. Profil der Höwenegg-Schichten jünger als *Deinotherium*-Lager mit Tuffit-Mure. – Foto: JÖRG 1953.

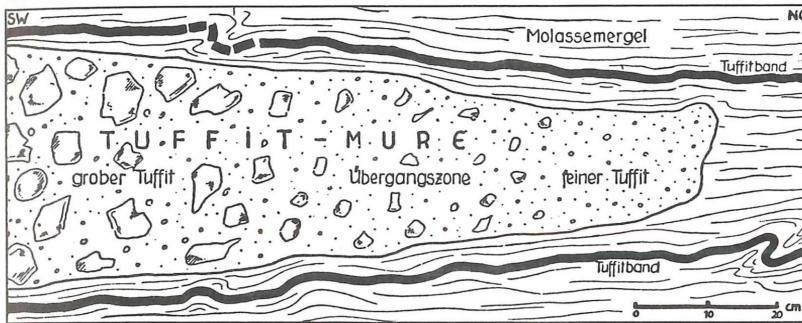


Abbildung 6.  
Stirn der Tuffit-Mure.  
Größe des Maßbalkens 20 cm.  
Aus JÖRG 1956.

#### 4. Zum organischen Inhalt

Die in den Höwenegg-Schichten angetroffenen pflanzlichen und tierischen Überreste stellen, ökologisch gesehen, keine Lebensgemeinschaft (Biozönose), sondern eine Grabgemeinschaft (Taphozönose), dar. Sie enthält einmal Arten, deren Lebensort der See selbst war, in dem sie auch verendeten, dazu aber Komponenten des umgebenden Festlandes, die in den See – unter welchen Umständen auch immer – eingebracht worden sind und hier ihr Grab fanden. Dazu gehören auch Arten, die – in amphibischer Lebensweise – trotz ihrer festländischen Existenz auf das Vorhandensein von Süßwasser angewiesen waren. Auch sie fanden auf dem Seeboden ihre Grabstätte.

Nachstehend sollen die bisher aus den Höwenegg-Grabungen bekanntgewordenen pflanzlichen und tierischen Organismen, soweit provisorisch untersucht oder auch eingehender beschrieben, aufgeführt werden. Abbildungen der meisten nachstehend behandelten tierischen Reste finden sich in RIETSCHEL et al. 1985: Abb. 41, 47–56).

##### 4.1 Die Pflanzenreste

Gut erhaltene pflanzliche Reste sind in den Höwenegg-Schichten selten. An Makroflora bestimmte GREGOR (1982: 27) in der Karlsruher Sammlung:

*Celtis lacunosa* (Kategorie: 11–100 Exemplare)

*Cladium* sp. (*Cl. palaeomariscus*: S. 272) (Kategorie 11–100 Exemplare)

*Vitis* sp. (1 Exemplar)

und gibt (S. 251) die Verteilung von Pflanzenhäcksel, Frucht- und Samenfunden im Höwenegg-Profil (nach JÖRG 1954) an. Nach GREGOR (1982: 150, Tab. 6, S. 274) gehört das Höwenegg der *Celtis* „*inops*“-Pflanzengesellschaft an. Darunter sind (S. 150) oftmals sehr arme Floren, aber mit typischen Elementen zu verstehen, wobei die Gattung *Celtis* im übrigen mit verschiedenen laubabwerfenden Pflanzengesellschaften, z. T. warm-temperierter Gebiete vergesellschaftet ist.

KIRCHHEIMER (1957: 480) hebt das häufige Vorkommen von *Celtis*-Steinkernen am Höwenegg hervor und schreibt sie *Celtis hyperionis* (= *Celtis lacunosa*: S. 128/29) zu.

JÖRG (1957: 123) erwähnt Weide, Platane und *Laurophyllum* unter den wenigen Blattresten.

LUTZ (1965: 321) beobachtete beim Ausschlämmen von Ostracoden Reste von Characeen-Oogonien.

Wegen des hohen Kalkgehaltes der Höwenegg-Serie (welcher die Erhaltung der *Celtis*-Steinkerne begünstigte) blieb jedoch die Suche nach Pollen und Sporen unergiebig. Zwar fand KIRCHHEIMER (in TOBIEN 1951: 73) zahlreiche Pollenexine, die aber so schlecht erhalten waren, daß sie eine nähere Bestimmung nicht zuließen (mdl.

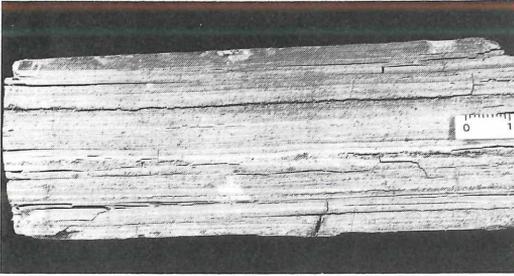


Abbildung 7. Feingeschichtete Höwenegg-Mergel in Stillwasser-Fazies im Schurf „Eichwäldle“, 250 m NE der Grabungsstelle.

Mitteilung an Verfasser).

Einige Schichtflächen sind mit Pflanzenhäcksel bedeckt, an denen ROTHAUSEN Einregelungsmessungen vornahm. Schließlich sind Holzreste nicht selten.

Die wenigen Pflanzenreste belegen den taphozönotischen Charakter der Fundstelle: *Cladium* und die Characeen sind Wasserpflanzen, *Celtis* (Zürgelbaum), *Vitis* (Weinrebe), die Laubbäume und die Pollenexine (zumindest ein Teil) gehören zu Festlandsbewohnern.

#### 4.2 Die Tiere des Sees

Hierher gehören gewisse Schnecken, die Ostracoden, eine Süßwasserkrabbe, die Fische und gewisse Schildkröten.

In der von WITTMANN (1937: 5) aus der Grenzzone zwischen Deckentuff und Höwenegg-Schichten aufgesammelten und von SEEMANN bestimmten Schneckenfauna mit 8 Taxa fanden sich

„*Radix* (*R.*) *socialis socialis* (ZIETEN)

*Gyraulus* (*G.*) *trochiformis kleini* (GOTTSC. & WENZ)

*Coretus cornu mantelli* (DUNCKER?)

*Pseudancylus deperditus deperditus* (DESM.)“

als Wasserbewohner, wobei die lebenden Angehörigen der ersten drei Gattungen Bewohner stehender Gewässer sind. Gleiche und/oder verwandte Formen sind auch während unserer Grabungen angetroffen worden. Sie bedürfen noch näherer Untersuchung.

LUTZ (1965: 275, 299, 321) bearbeitete Ostracoden aus den Höwenegg-Schichten mit den Taxa:

*Iliocypris gibba* (RAMDOHR, 1808), sehr häufig;

*Eucypris* sp., sehr selten;

*Candona* sp., sehr selten (nur Bruchstücke und wenige vollständige juvenile Schalen).

Die rezente *Iliocypris* „hält sich meist in schlammigen, vegetationsreichen, nicht austrocknenden Gewässern auf, die hohe Temperaturen haben (20–32° C). Sie geht nicht in allzu große Tiefen hinab. Die Ostracodenfauna der Höwenegg-Schichten deutet also auf ein nicht sehr tiefes, in der Temperatur ausgeglichenes, warmes Gewässer mit schlammigem Grund hin“ (LUTZ 1965: 322). Während der ersten Grabung 1950 wurden weitere Arthropodenreste, so mehrere Panzerreste einer Süßwasserkrabbe (s. auch JÖRG 1957: 120) aufgefunden.

Fische, teils in mehr oder weniger vollständigen Skeletten, teils in ausgeschlammten Einzelzähnen, gehören zu den häufigeren Funden der aquatischen Komponente der Taphozönose. JÖRG beabsichtigte, die Höwenegg-Fische näher zu untersuchen. Sein früherer Tod verhinderte leider den Abschluß dieser Arbeiten. Seine ersten Ergebnisse seien deshalb in extenso angeführt (JÖRG 1957: 120):

„In mehreren Lagen eines ca. 60 cm mächtigen Schichtkomplexes liegen massenhaft vollständige Skelette von kleinen, bis 10 cm lang werdenden Weißfischen der Gattung *Leuciscus*. Auf einer 1952 abgedeckten Schichtfläche von 8,5 qm lagen 165 Exemplare. Daneben kommt eine Schleie vor. Es ist die auch von den Öhninger Fundstätten bekannte *Tinca furcata* Ag. Neu für Süddeutschland ist das Vorkommen eines Welses von ca. 40 cm Länge. Von ihm konnten bisher neben mehreren Einzelskeletteilen zwei mehr oder minder vollständige Skelette geborgen werden. Schleie und Wels liegen innerhalb des genannten Schichtkomplexes etwas tiefer als die Leuciscen. Sie schließen sich also im Vorkommen ganzer Skelette gegenseitig aus.

Vergleichen wir die Lebensweise der heutigen nächsten Verwandten der pontischen Fischfauna vom Höwenegg, so ergibt sich folgendes: Unsere heutige Plötze (*Leuciscus rutilus*) u. a. sind ausgesprochene Grünweidfische; sie nähren sich fast ausschließlich von pflanzlichen Stoffen und fühlen sich daher in der pflanzenreichen Uferregion der Gewässer am wohlsten. Die in unseren heutigen Gewässern lebende Schleie (*Tinca tinca*) bevorzugt ruhiges Wasser mit schlammigem Grund. Neben tierischer Nahrung nimmt auch sie gerne weiche und modernde Pflanzenreste zu sich. Der Räuber im Höweneggsee war der Wels. Die Welse bilden heute in den Gewässern Asiens, Afrikas und Amerikas eine sehr formenreiche Familie mit über 500 Arten. In Europa ist heute nur noch eine Art – *Silurus glanis* – heimisch<sup>1</sup>. Fast alle Welse lieben ebenfalls ruhige und schlammreiche Gewässer. Von der heutigen Schleie und von vielen Welsen ist bekannt, daß ihr Sauerstoffbedarf sehr gering ist.“

<sup>1</sup> „Der amerikanische Zwergwels (*Amiurus nebulosus*), der in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts in unseren Gewässern Eingang gefunden hat, wurde durch den Menschen eingeführt.“ (Fußnote von JÖRG, S. 120) – Abb. von *Leuciscus*: JÖRG 1957: Abb. 3, vom Wels: JÖRG, REST & TOBIEN 1955: Taf. 6, Fig. 1, 2.

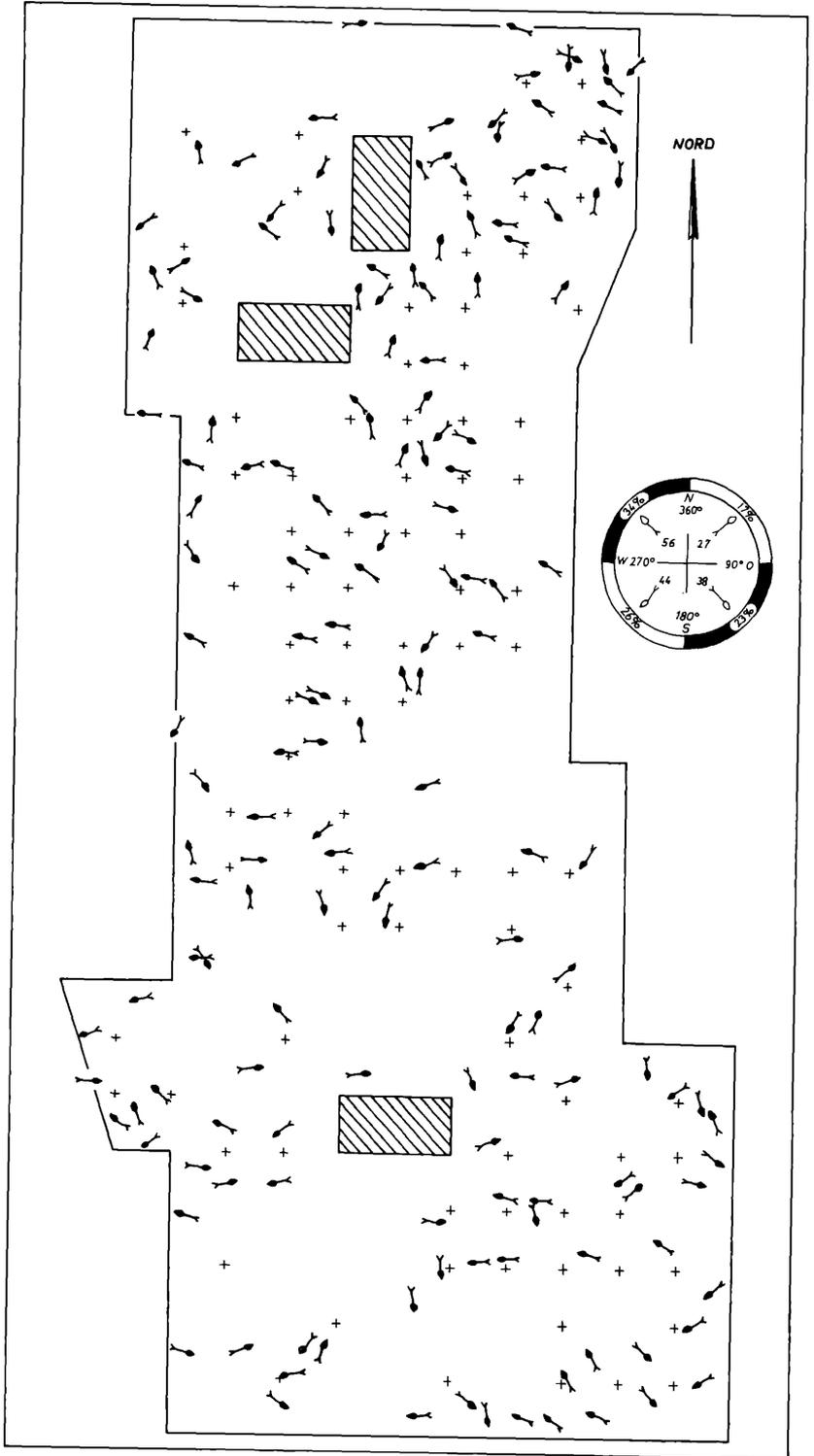


Abbildung 8. Lage der Fische-skelette. Schraffierte Flächen: Bei Freilegung der Schichten entstandene Lücken. Abstand der Gitterlinien 20 cm. Nach JÖRG 1956.

RUTTE (1962) untersuchte die aus Schlämrrückständen der Höwenegg-Schichten ausgelesenen Schlundzähne von Süßwasserfischen. Er erkannte (S. 196, Taf. 18, Fig. 8 d, Taf. 21, Fig. 15) die Karpfen-artigen Gattungen:

*Leuciscus* KLEIN, 1792  
*Scardinius* BONAPARTE, 1840  
*Alburnus* RAFINESQUE, 1820  
*Tinca* CUVIER, 1817  
*Rhodeus* AGASSIZ, 1832  
*Gobio* WALBAUM, 1792.

*Leuciscus*, *Scardinius*, *Alburnus*, *Gobio* sind „Allerweltfische, die im einzelnen den Biotop scharf zu charakterisieren kaum in der Lage sind“; *Tinca* und *Rhodeus* bevorzugen dagegen flache, ruhige und stehende Gewässer. Eigentliche Leitfossilien sind unter den genannten Gattungen nicht vertreten (RUTTE 1962: 204, 205).

Unter den von H. H. SCHLEICH – München in Untersuchung befindlichen Schildkröten (s. diesen Band) finden sich die Gattungen:

*Chelydropsis* PETERS, 1868 (Schnappschildkröte)  
*Trionyx* GEOFFROY, 1809 (Weichschildkröte).

Die Schnappschildkröten, heute von Nordamerika bis zum nördlichen Südamerika verbreitet, und im Jungtertiär auch aus Europa und aus der UdSSR bekannt, sind reine Wassertiere, meist am Grunde relativ tiefer Seen und langsam fließender Gewässer lebend (SCHLEICH 1981: 190). Die heutigen Weichschildkröten sind mit 4 Arten in der neuen Welt bekannt, im Vorderen Orient und in Afrika kommen 2 bzw. 1 Art, in Asien 9 Arten vor. In Europa sind sie seit dem Alttertiär nachgewiesen. Sie sind ebenfalls reine Wasserbewohner, und leben in Tümpeln, Seen und Flüssen (SCHLEICH 1981: 203).

#### 4.3 Die Tiere des Umlandes

Zu den in der näheren und weiteren Umgebung des Höwenegg-Sees lebenden Tieren, unter ihnen auch solche, die durch Teilabschnitte ihres Lebensablaufes auf das Seewasser angewiesen waren, gehören die Landschnecken, die wenigen Insektenreste, vor allem aber die höheren Wirbeltiere, zu der die Klassen der Reptilien, der Vögel und der Säugetiere zu rechnen sind. In der oben erwähnten SEEMANNschen Gastropoden-Liste (s. WITTMANN 1937: 5) finden sich die Landschnecken:

„*Cepaea silvana silvana* (KLEIN)  
*Tropidomphalus (Pseudochloritis) cf. zelli* (KURR)  
*Trichia (Leucochroopsis) kleini kleini* (KLEIN)  
*Abida antiqua grossecostata* (GOTTSCH. & WENZ).“

Landschnecken, vor allem Formen aus der Verwandtschaft der heutigen Weinbergschnecken sind die häufigsten Wirbellosen-Funde in den Höwenegg-Schichten.

Bei der ersten Grabung 1950 wurden auch einige Insektenreste gefunden (TOBIEN 1951: 73). Sie haben sich in den späteren Grabungen leider nicht wiederholt. Ihre nähere Bestimmung steht noch aus.

Die paläontologische Bedeutung der Lagerstätte und die damit verbundenen biostratigraphischen, paläoökologischen und biogeographischen Implikationen beruhen auf den tetrapoden Wirbeltieren (wobei allerdings Amphibien am Höwenegg bisher noch nicht nachgewiesen werden konnten).

Die Bestimmungen der Schildkröten als *Testudo*, *Emys* und *Trionyx* (TOBIEN 1951: 73) waren provisorisch gedacht. SCHLEICH (S. 47 in diesem Band) erkannte neben den oben (S. 20) erwähnten Wasserbewohnern auch die Landformen:

*Testudo* LINNAEUS, 1758 (Landschildkröte)  
*Cheirogaster* BERGOUNIOUX, 1935 (die kleine Riesenschildkröte).

Die heutigen Landschildkröten der Gattung *Testudo* sind Bewohner des Mittelmeerraumes und ausgesprochene Landformen. *Cheirogaster*, zur Familie der Testudiniden gehörend und ausgestorben, ist ebenfalls eine Landform und war bisher nur aus dem Alttertiär bekannt (SCHLEICH, im Druck). Sein Vorkommen am Höwenegg erweitert die stratigraphische Verbreitung der Gattung bis in das höhere Jungtertiär.

Ein weiterer Vertreter der Reptilien ist die von JÖRG (1965) als

*Ophisaurus acuminatus* nov. sp.

beschriebene Panzerschleiche. Es handelt sich um einen weitgehend zerfallenen, unvollständigen Schädel, Reste beider Unterkieferhälften und einige knöcherne Hautschuppen des Rumpfes. Fossile Reste von Panzerschleichen (Fam. Anguidae) lassen sich in Europa bis in das Eozän (z. B. Geiseltal bei Halle) zurückverfolgen. Der Fund vom Höwenegg<sup>2</sup> gehört zu den geologisch jüngeren Nachweisen in Europa. Dort und gegenwärtig ist die Familie durch den Scheltopisik *Ophisaurus apodus* (PALLAS, 1775) im Balkan und Südrussland sowie in Vorderasien vertreten.

Ganz außerordentlich selten – wie an vielen tertiären Wirbeltierfundstellen – sind Vogelreste. JÖRG (1957: 120) erwähnt einen Enten- oder Gans-großen Vogel, der durch ein Röhrenknochenbruchstück belegt ist.

Die besondere Bedeutung des Höwenegg liegt im Vorkommen der Säugetiere. Gegenüber vielen anderen Fundstellen sind nicht nur Bruchstücke und sonstige Skeletteile angetroffen worden, sondern von mehreren Vertretern konnten auch mehr oder weniger vollständige, noch im Verband befindliche Skelette geborgen werden.

Dabei handelt es sich im wesentlichen um Vorkommen von Großsäugern. Kleinsäuger sind – trotz intensiver Beobachtung und nach Schlämmversuchen während aller Grabungskampagnen in dem freigelegten Areal – von einigen Einzelzähnen abgesehen, nur in 2 Exem-

<sup>2</sup> JÖRG (1965) schreibt – aus sprachhistorischen Gründen – „Hewenegg“ Nachdem der Name des Fundortes Höwenegg jedoch weithin, auch international, eingebürgert ist, empfiehlt sich, zwecks Vermeidung von Verwirrungen, es bei der bisherigen Bezeichnung zu belassen.

plaren zum Vorschein gekommen. Dieser Sachverhalt ist offenbar ein taphonomisches Charakteristikum der Fundstelle.

Die Säugerfunde verteilen sich auf folgende Gruppen:

- Kleinsäuger
  - Nagetiere
  - Lagomorphen (Hasenartige)
- Großsäuger
  - Raubtiere
  - Rüsseltiere
  - Huftiere
    - Unpaarhufer
    - Paarhufer.

#### Kleinsäuger

1958 (TOBIEN & JÖRG 1959: 177) wurde das Skelett eines etwa Eichhorn-großen Nagers – leider ohne Schädel und Unterkiefer – geborgen: ein taxonomisch nicht gesicherter Fund.

Die Grabung 1963 lieferte das unvollständige, im Rest aber noch im Verband erhaltene Skelett eines Lagomorphen (s. S. 13). Nach den überlieferten Zahnreihen handelt es sich um einen Angehörigen der Gattung

*Prolagus* POMEL, 1853.

Während einer Studentenexkursion unter Leitung von Prof. DEHM, München, am 20. 5. 1964 zum Höwenegg, wurden aus dem anstehenden Tuffit mehrere Schlämmpromen entnommen. Dabei wurde ein weiterer Beleg zu *Prolagus*, ein vorderster oberer Prämolare, gefunden.

Die Vorfahren dieser Gattung wanderten im Untermiozän in Westeuropa ein und waren der Beginn einer langen, bodenständigen Entwicklung bis in das Quartär. Die letzten Angehörigen erloschen erst in historischer Zeit auf Korsika und Sardinien.

*Prolagus* ist ein Mitglied der Familie Ochotonidae (Pfeifhasen). Die heutige etwa meerschweinchengroße *Ochotona* lebt in mehreren Arten mit Schwerpunkt in Zentralasien nebst Ausläufern im westlichen Nordamerika und Südosteuropa, im Pleistozän kam sie auch in Westeuropa vor. Im Tertiär hatte sie mehrere ausgestorbene Verwandte, darunter auch die genannte Gattung *Prolagus*. Die Pfeifhasen sind, gegenüber den eigentlichen Hasen (Familie Leporidae), in vielen Merkmalen weniger spezialisiert.

#### Großsäuger

Unter den Großsäugern bilden die Raubtiere in der Höwenegg-Taphozönose, was auch ihrer Rolle innerhalb einer Biozönose entspricht, eine zahlenmäßig geringe Komponente. DE BEAUMONT (s. diesen Band) erkannte die nachstehenden Taxa:

„*Amphicyoninae* gen. et sp. indet.

*Thalassictis robusta* (NORDMANN, 1858)

*Thalassictis wongii* (ZDANSKY, 1924)

*Sansanosmilus jourdani* (FILHOL, 1881)

*Machairodus* cf. *aphanistus* (KAUP, 1832).“

Der Amphicyonine gehört zur ausgestorbenen, im Oligozän und Miozän verbreiteten Familie der Amphicyoni-

dae („Bärenhunde“), in der Merkmale der Bären- und der Hunde-artigen in besonderer Weise kombiniert waren. *Thalassictis* ist ein früherer Hyaenen-Verwandter, mit Beziehungen zu den Sleichkatzen. *Machairodus*, ein Säbelzahniger, mit riesigen oberen und kleineren unteren Eckzähnen, *Sansanosmilus* eine ihm verwandte Form. Die Rüsseltiere (Proboscidea), gegenwärtig durch die Elefanten vertreten, lieferten auch im Jungtertiär die größten Landbewohner.

Die größten Dimensionen erreichte dabei das *Deinotherium*. Neuerdings nur mit Vorbehalt zu den Proboscidiern gestellt, und eher wohl eine eigene, ausgestorbene Gruppe repräsentierend, besaß es zwar einen kräftigen Rüssel, aber, im Gegensatz zu den Elefanten, keine oberen Stoßzähne, dagegen im Unterkiefer große, nach unten abgebogene Hauer.

Am Höwenegg sind große Teile eines zusammengehörigen Skelettes, u. a. mit beiden Schulterblättern, den meisten Langknochen der Extremitäten, wesentlichen Elementen beider Hand- und Fußskelette, sowie einige Wirbel und Rippen, in wirrer Lagerung, aber ohne Schädel und Unterkiefer, ausgegraben worden. Der Fund stammt aus Schicht 22a (TOBIEN 1962). Nach den Abmessungen der Knochen (Länge des Oberschenkelknochens: 1,5 m) scheiden die kleineren Deinotherien aus. Es handelt sich um die Spezies

*Deinotherium giganteum* KAUP, 1829.

Die Art dürfte etwa zwischen 3 und 4 m an der Schulter gemessen haben, die größte Art, *D. gigantissimum* aus Rumänien und Bulgarien erreichte wohl 4 m und etwas mehr. Die Deinotherien erscheinen im Mittelmiozän Europas, Westasiens und Indiens als afrikanische Zuwanderer (bisher noch unbekanntes Ursprungs), persistierten in Afrika bis in das Altpleistozän, erloschen in Europa und Westasien im Pliozän, ohne jemals – nach bisheriger Kenntnis – Mittelasien, Ostasien und N-Amerika erreicht zu haben.

Diese Wanderfähigkeit ist auch durch den Fußbau, soweit er am Höwenegg-Skelett studiert werden konnte, dokumentiert (TOBIEN 1962): Hand und Fuß waren – trotz beträchtlicher Größe – relativ schlank gebaut und steil aufgerichtet. Das Mittelhandskelett war gegenüber anderen Proboscidiern, Mastodonten und Elefanten, geschlossener, nicht so stark gespreizt wie bei diesen. Dieser Fußbau weist auf die Fähigkeit zu rascher Lokomotion auf festen Böden (Savannen, offene Parklandschaften) hin.

Die Mastodonten, unter denen sich die Ahnen der heutigen Elefanten befinden, und ständige Begleiter der Deinotherien, sind am Höwenegg nur in wenigen, generisch und artlich nicht bestimmbar Resten, darunter auch ein Zahnfragment, das auf einen Angehörigen der bunodonten Mastodontengruppe hinweist, nachweisbar. Sie wären taxonomisch als

*Gomphotheriidarum* gen. et sp. indet. zu bezeichnen.

Unter den Huftieren sind sowohl Unpaarhufer wie Paarhufer vertreten.

Zu den Unpaarhufern sind die Nashörner, die Hipparionen und die Chalicotherien zu stellen.

Das hornlose Nashorn

*Aceratherium incisivum* KAUP, 1832

ist durch zwei Skelette (I/53, F/54, s. Lageplan) und zahlreiche Einzelfunde belegt. Die Skelette wurden von HÜNERMANN (1982 und unveröffentlichtes Ms.) gründlich untersucht, die Osteologie von Schädel und postcranialem Skelett im einzelnen beschrieben, danach das Skelett und das Gesamtbild des Tieres rekonstruiert. Es sind die einzigen, derart vollständigen Skelettfunde von Nashörnern aus dem jüngeren Tertiär Europas überhaupt. Weitere Einzelfunde von *A. incisivum* sind ferner durch GUÉRIN (1981: 362) aus den Beständen des Karlsruher Museums bekanntgemacht worden.

Die Aceratherien sind wegen ihrer Hornlosigkeit als alttümliche Formen zu bewerten. Sie waren im jüngeren Tertiär in Europa weit verbreitet, sind aber gegen Ende dieses Zeitabschnittes ausgestorben.

Neben *A. incisivum* ist durch GUÉRIN (1981: 256, 311, 317, 327, 337, 342, 348, 362) ein weiteres hornloses Nashorn:

*Aceratherium simorrense* (LARTET, 1851)

an isolierten Extremitätenknochen des Karlsruher Museums nachgewiesen worden. Die Spezies ist kleiner als *A. incisivum* und hat etwas kürzere Extremitäten. Sie ist noch vor dem Erlöschen von *A. incisivum* ausgestorben.

Zu den seltsamsten Unpaarhufern der Alten und Neuen Welt gehören die Chalicotherien. Das Gebiß ist huftierartig, die Endphalangen sind aber nicht als breite Hufe ausgebildet, sondern stellen kräftige, seitlich komprimierte Krallen („Hufkrallen“) dar. Ferner waren die Vorderextremitäten länger als die hinteren, die etwa pferdegroßen Tiere waren „überbaut“. Die altweltlichen, so auch die europäischen Vertreter werden zur Familie Chalicotheriidae zusammengefaßt. Eine nähere Untersuchung der wenigen Höwenegg-Funde steht noch aus. Sie sollen daher hier zunächst als

*Chalicotheriidarum* gen. et sp. indet.

angeführt werden.

Die wohl bekanntesten Funde vom Höwenegg sind die Angehörigen der Gattung *Hipparion*, oft als „dreizehige Urpferde“ bezeichnet (Abb. 9). Neben zahlreichen Einzelfunden von Unterkieferresten, Zähnen und postcranialen Skelettelementen wurden in den Grabungskampagnen 1953–1959 insgesamt 14 Skelette, oder Teile davon, diese dann aber noch im Verband, angetroffen (siehe Lageplan). Nach den Fundschichten (Tabelle 2) geordnet, sind dies:

J/54: Nur Schädel und Vorderextremitäten; Schicht 18;

C/54: ± vollständig; mit unreifem Foetus; Sch. 20;

G/54: ± vollständig; Sch. 20;

M/55: ± vollständig; Sch. 20;

N/55: ± vollständig; durch periglaziales Bodenfließen zusammengeschoben; Sch. 20;

I/53: ± vollständig; Sch. 23;

III/53: ± vollständig; Sch. 23;

B/54: ± vollständig; bis auf Teile der Hinterextremität; Sch. 23;

E/54: vollständig, mit geburtsreifem Fohlen; Sch. 23 (JÖRG, REST & TOBIEN 1955: Taf. 3, Fig. 2; JÖRG 1957: Abb. 5; TOBIEN 1959: Taf. 27, 28).

A/54: vollständig; Sch. 25 (TOBIEN & JÖRG 1959: Taf. 10, TOBIEN 1959: Taf. 26) (Abb. 9).

T/56: Nur Vorder- und Hinterextremitäten, nicht vollständig, aber in Einbettungslage überliefert, Rest des Skelettes durch Bodenströmung ausgewaschen; Sch. 32;

V/58: In den Extremitäten unvollständig; Sch. 32;

Y/59: Schlecht erhalten, da in der obersten durchwurzelten Bodenschicht zusammen mit einem dicht dabei gelegenen Antilopenskelett geborgen; Sch. 32;

II/53: ± vollständig, aber ohne Halswirbelsäule und Schädel; außerhalb des Grabungsareals geborgen. Ohne Schicht-Nr.

Die beiden abschließenden Grabungen Herbst 1962 und Herbst 1963 (S. 13) erbrachten keine weiteren *Hipparion*- und sonstige Großsäugerskelette mehr.

Wie aus vorstehender Zusammenstellung ersichtlich, verteilen sich die 14 *Hipparion*-Skelette auf die Schichten 18–32 (Ausnahme II/53, dessen Stratifikation nicht bekannt ist) des Grabungsprofils (JÖRG 1953: 72–76; JÖRG, REST & TOBIEN 1955: Abb. 3), d. h. auf einen Schichtstoß von ca. 4,6 m (Abb. 2). Dabei lieferten die Schichten 20 und 23 je 4, 32: 3 Skelette, 18 und 25 je 1 Skelett. Lithologisch handelt es sich dabei um Mergellagen und -bänke, mit teilweise eingelagerten wenigen feinkörnigen Tuffiten oder Tufftschmitzen Sch. 18, 23. Von einem Massensterben, das alle 14 *Hipparion*-Individuen ergriffen hätte, kann somit keine Rede sein. Über die absolute Zeitdauer der Sedimentation des 4,6 m mächtigen Schichtkomplexes, in dem die *Hipparion*-Skelette unregelmäßig verteilt sind, gibt es zur Zeit keine sicheren Daten.

Die bisherige Literatur über die *Hipparion*-Funde vom Höwenegg wurde inzwischen auch von auswärtigen Autoren in verschiedener Hinsicht zur Kenntnis genommen. Die Untersuchungen betreffen u. a. die systematische Stellung, die Funktion der Seitenzehen bei verschiedenen Fortbewegungsarten, die geographische Verbreitung der am Höwenegg vertretenen Spezies und deren Altersstellung. Ohne auf Einzelheiten einzugehen, seien hier nur die Arbeiten von BERNOR et al. (1980), FORSTEN (1968, 1973, 1978, 1986), HUSSAIN (1975), MAC FADDEN (1982, 1984), SONDAAR (1968), WOODBURN & BERNOR (1980), ZHEGALLO (1978) und anderen erwähnt.

Die vertiefte Kenntnis der *Hipparion*-Skelette vom Höwenegg (ihre Bearbeitung durch Prof. Dr. R. L. BERNOR, Howard University, Washington D.C., USA, und den Verf. ist im Gange) dürfte Ergebnisse liefern, die in manchen Fällen weiterreichen, als Daten, die an isolierten, von verschiedenen Individuen stammenden Skelettei-

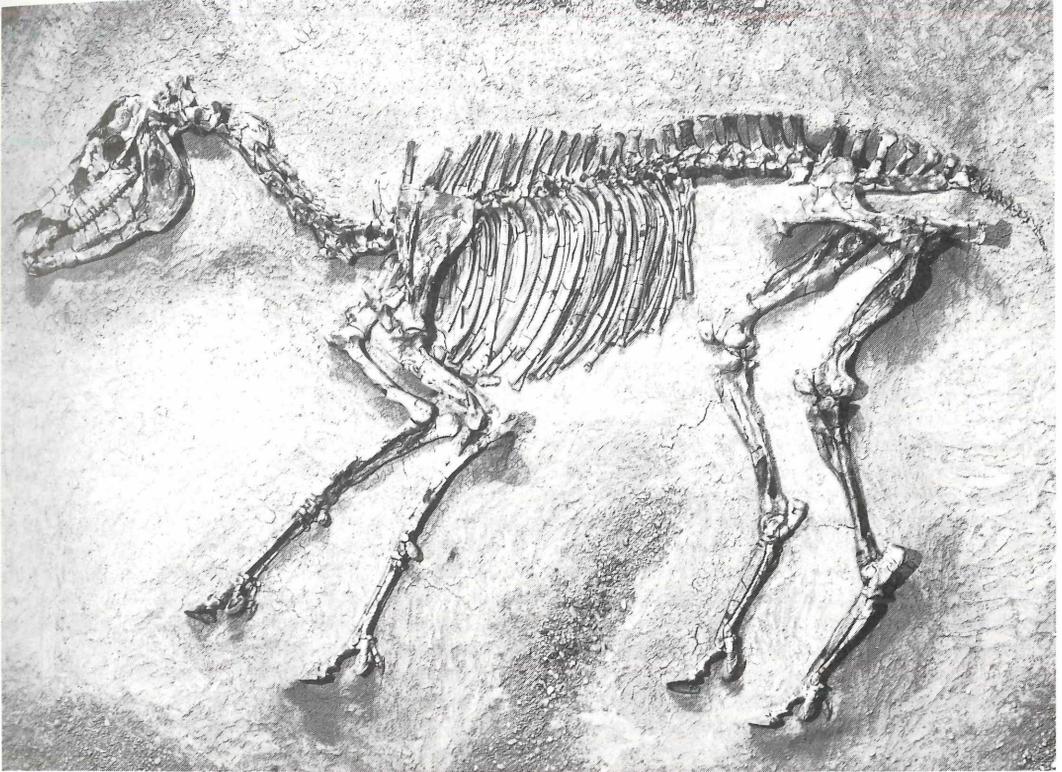


Abbildung 9. *Hipparion cf. primigenium*. Nahezu vollständiges Skelett eines Hengstes, geborgen 1954, aus der Ausstellung des Museums am Friedrichsplatz. – Foto: HECKEL.

len ermittelt wurden. So ergaben sich Unterschiede im Bau der dreihufigen Vorder- und Hinterfüße und den damit verbundenen biomechanischen Anpassungen bzw. ererbten Strukturen, die nur aus der Kenntnis kompletter Skelette erkennbar waren (TOBIEN 1982).

Das Höwenegg-*Hipparion* wurde von uns (TOBIEN & JÖRG 1959: 181, Taf. 10) zunächst als „*Hipparion gracile* (KAUP)“ benannt. Später stellte sich heraus (SONDAAR 1961: 268, FORSTEN 1968: 15), daß dieser Name in die Synonymie von *Hipparion primigenium* (v. MEYER, 1829) fällt. Die Typuslokalität dieser Art ist Eppelsheim in Rheinhessen. Der dort vertretenen Population steht das Höwenegg-*Hipparion* nach bisheriger Kenntnis sehr nahe. Weiteres soll die erwähnte Bearbeitung bringen.

Die taxonomische Bezeichnung hätte daher, vorbehaltlich eingehender Begründung, zu lauten:

*Hipparion cf. primigenium* (v. MEYER, 1829).

Es handelt sich um eine mittelgroße bis große Art, mit relativ kurzen und gedungenen Extremitäten. Der Schmelz der Oberkiefer-Backenzähne ist stark gefaltet. *H. primigenium* ist die stratigraphisch älteste *Hipparion*-Art in Europa. Es stellt die erste Einwanderungswelle der *Hipparionen* in der Alten Welt dar. Sie ist von vielen

Lokalitäten in Europa, außerdem aus Vorderasien und Nordafrika bekannt.

Zu den Paarhufern gehören 2 Hirsch-artige und die Antilope *Miotragocerus*.

Das wegen seines jugendlichen Alters schlecht erhaltene, in den meisten Knochen stark zertrümmerte Skelett eines Zwerghirsches aus der Familie der Traguliden ist der Gattung

*Dorcatherium* KAUP, 1833

zuzuweisen. Dazu kommen verschiedene Gebißreste als Einzelfunde. Das fragmentarische Skelett stammt aus Schicht 23.

Die *Dorcatherien* sind im Jungtertiär Eurasiens und Afrikas verbreitet. Ihre lebenden Nachkommen finden sich in Süd- und Südostasien (Gattung *Tragulus* BRISSON, 1762) und in Westafrika (Gattung *Hyemoschus* GRAY, 1845). Letztere ist im Skelett kaum von *Dorcatherium* verschieden und kann deswegen als ein „lebendes Fossil“ gelten. Die heutigen kaninchengroßen Zwerghirsche sind Waldbewohner und Schlüpfer in den Dickungen des Urwaldes. Eine ähnliche Lebensweise kann man auch den tertiären *Dorcatherien* unterstellen.

Da der Höwenegg-Fund bei der Bergung als Vorsichtsmaßnahme nicht völlig freigelegt, sondern nur in seiner

Ausdehnung angegraben und dann eingegipst wurde, (JÖRG, REST & TOBIEN 1955:14) ist er auf dem Lageplan zunächst als „kl. Cervide H/54 (23)“ bezeichnet worden. Erst die Präparation erwies die Traguliden-Zugehörigkeit. – Als weiterer Paarhufer ist ein kleiner Geweih-tragender Hirsch-artiger zu nennen. Das ziemlich vollständige Skelett zeigt am Schädel einen großen säbelförmigen oberen Eckzahn (es handelt sich danach um ein Männchen) und lange Rosenstöcke, denen aber ein eigentliches Geweih nicht aufsitzt. Wie bei den lebenden Verwandten, ist auch hier ein Geweihwechsel vorhanden gewesen. In dieser geweihlosen Lebensphase ist das Tier auf dem Boden des Höwenegg-Sees begraben worden.

Die gegenwärtigen Vertreter haben ein einfaches Gabelgeweih auf hohen Rosenstöcken und dolchförmige obere Eckzähne im männlichen Geschlecht. Es sind in Südostasien lebende Waldbewohner. Der bekannteste dieser 40–65 cm hohen Hirsche ist der Muntjak (Gattung *Muntiacus* RAFINESQUE, 1815). Er ist sicher ein in einem Restareal lebender Abkömmling seiner im Jungtertiär Eurasiens vorkommenden Verwandten. Sie bilden zusammen die Unterfamilie der Muntiacinae innerhalb der Familie Cervidae. Zu einer dieser europäischen Fossilformen gehört auch das Höwenegg-Skelett. Da seine nähere Untersuchung noch aussteht, ist es zunächst als

*Muntiacinarum* gen. et sp. indet.

zu bezeichnen. Das Skelett stammt aus Schicht 20. Auch dieses Skelett ist nur angegraben und ohne nähere Untersuchung im Gelände in drei Gipshüllen geborgen worden. Es wurde auf dem 1959 erstellten Lageplan als „Antilope K/55 (20)“ dargestellt. Erst die spätere Präparation erbrachte den Cerviden-Charakter des Fundes.

Die Antilope *Miotragocerus* (von BERG 1970, ausführlich untersucht) steht hinsichtlich der Zahl der Skelette und der Einzelfunde dem *Hipparion* nur wenig nach. In den Grabungskampagnen 1953–1959 wurden insgesamt 13 Skelette, oder Teile davon, aber dann noch im Verband, angetroffen (siehe Lageplan). Nach Fundschichten geordnet sind dies:

- D/54: ± vollständig, juvenil; Schicht 20;
- L/55: ± vollständig; Sch. 20;
- O/55: ± vollständig; aber durch Bodenfließen zusammengeschieben; Sch. 20;
- I/53: ± vollständig; Sch. 23, Lage außerhalb der eigentlichen Grabungsstelle;
- II/53: ± vollständig; Sch. 23;
- P/55: ± vollständig juvenil; Sch. 27;
- Q/55: ± vollständig; Sch. 27 (JÖRG 1957: Abb. 6);
- R/55: ± vollständig, juvenil; Sch. 27;
- W/58: unvollständig, Rest des Skelettes in Einbettungslage mit Foetus; Sch. 32;
- Y/59: ± vollständig; aber schlecht erhalten, mit *Hipparion* Y/59 zusammen geborgen; Sch. 32;
- S/56: ± vollständig, juvenil; Sch. 34;
- U/57: unvollständig; Rumpfwirbelsäule, Becken und

Teile des Extremitätenskelettes durch Bodenströmung ausgeschwemmt, Rest des Skelettes in Einbettungslage; Sch. 34 (TOBIEN & JÖRG 1959: Taf. 11); X/59: unvollständig, ohne Schädel, mit Embryo; Sch. 42.

Wie S. 13 erwähnt, sind 1962 und 1963 keine weiteren *Miotragocerus*-Skelette gefunden worden.

Wie aus vorstehender Zusammenstellung (s. auch BERG 1970: 10) ersichtlich, verteilen sich die 13 *Miotragocerus*-Skelette, ähnlich denen der *Hipparionen*, auf die Schichten 20–42 des Grabungsprofils (Abb. 2), d. h. auf einen Schichtkomplex von ca. 5,4 m (JÖRG 1953: 72–76; JÖRG, REST & TOBIEN 1955: Abb. 3). Dabei lieferten Sch. 20 und 27 je 3, Sch. 23, 32, 34 je 2 Skelette, Sch. 42 ein Skelett. Lithologisch handelt es sich auch hier um Mergellagen und -bänke, mit teilweise eingelagerten wenigen feinkörnigen Tuffiten oder Tuffitschmitzen. Ein Massensterben, das alle 13 *Miotragocerus*-Individuen zugleich betroffen hätte, kommt auch hier nicht in Betracht.

*Miotragocerus* ist ein etwa Damhirsch-großer ausgestorbener Paarhufer (Schulterhöhe ca. 1 m). Auffallendstes Merkmal sind die 2–3 stufenförmigen Absätze an den Vorderkanten der knöchernen Hornzapfen bei erwachsenen und alten Individuen. Die Gattung gehört in die Unterfamilie Tragocerinae, die ihrerseits zur Familie Bovidae gestellt wird. Zu ihr werden außer den Antilopen auch die Wildrinder, -schafe und -ziegen, nebst ihren domestizierten Abkömmlingen gezählt. Die Höwenegg-Funde gehören zur Spezies

*Miotragocerus pannoniae* (KRETZOI, 1941).

Diese Art ist aus gleichaltrigen Schichten u. a. Österreichs, Ungarns, Spaniens und der Schweiz bekannt und wird ökologisch als Waldbewohner gewertet. Die Gattung ist mit anderen Arten aus dem Jungtertiär Europas, Asiens und Afrikas nachgewiesen. Ein noch lebender Verwandter ist die Nilgauantilope (*Boselaphus*) Indiens (weitere Einzelheiten bei BERG 1970 und dieser Band).

Mehrfach ist in der Spezialliteratur auf den *Miotragocerus* vom Höwenegg hingewiesen und sind Daten von ihm ausgewertet worden, so u. a. bei COPPENS (1978), GENTRY (1974, 1978), HEINTZ et al. (1978), HÜRZELER & ENGESSER (1976), MOYÀ-SOLÁ (1983), THOMAS (1979), VASISHAT et al. (1978).

Die vorstehend erwähnten 30 ± vollständig überlieferten und aus dem Schichtverband geborgenen Säugerskelette verteilen sich, wie folgt, auf die betreffenden Schichten:

- Sch. 18: 1 Skelett (*Hipparion*)
- Sch. 20: 9 Skelette (1 *Aceratherium*, 4 *Hipparion*, 1 *Muntiacine*, 3 *Miotragocerus*)
- Sch. 22: 1 Skelett (*Deinotherium*)
- Sch. 23: 7 Skelette (4 *Hipparion*, 1 *Dorcatherium*, 3 *Miotragocerus*)
- Sch. 25: 1 Skelett (*Hipparion*)
- Sch. 27: 3 Skelette (*Miotragocerus*)

Sch. 32: 5 Skelette (3 *Hipparion*, 2 *Miotragocerus*)

Sch. 34: 2 Skelette (*Miotragocerus*)

Sch. 42: 1 Skelett (*Miotragocerus*)

Dazu kommt ein außerhalb des Grabungsareals geborgenes

*Hipparion*-Skelett:

Insgesamt 31 Skelette.

Die Übersicht zeigt, daß die Skelette vorwiegend aus der Mitte des Gesamtprofils (Abb. 2) stammen.

#### 4.4 Die Liste der Taxa

##### 4.4.1 Pflanzen

Characeen-Oogonien

*Laurophyllum* sp.

*Platanus* sp.

*Celtis lacunosa*

*Vitis* sp.

*Salix* sp.

*Cladium* sp.

Pollenexine

Pflanzenhäcksel

Holzreste

##### 4.4.2 Tiere

Evertebrata

Gastropoda

*Cepaea silvana silvana* (KLEIN)

*Tropidomphalus (Pseudochloritis) cf. zelli* (KURR)

*Trichia (Leucochroopsis) kleini kleini* (KLEIN)

*Abida antiqua grossecostata* (GOTTSC. & WENZ)

*Radix (R.) socialis socialis* (ZIETEN)

*Gyraulus (G.) trochiformis kleini* (GOTTSC. & WENZ)

*Coretus (cornu mantelli) DUNCK.?*

*Pseudancylus deperditus deperditus* (DESM.)

Ostracoda

*Iliocypris gibba* (RAMDOHR, 1808),

*Eucypris* sp.

*Candona* sp.

Crustacea

Süßwasserkrabbe

Insecta

unbestimmte Reste

Vertebrata

Pisces

*Leuciscus* sp.

*Scardinus* sp.

*Alburnus* sp.

*Rhodeus* sp.

*Gobio* sp.

*Tinca furcata* AGASSIZ

„Wels“

Reptilia

*Chelydropsis* sp.

*Trionyx* sp.

*Testudo* sp.

*Cheirogaster* sp.

*Ophisaurus acuminatus* (JÖRG, 1965)

Aves

Enten- oder Gans-großer Vogel

Mammalia

*Amphicyoninarum* gen. et sp. indet.

*Thalassictis robusta* (NORDMANN, 1858)

*Thalassictis wongii* (ZDANSKY, 1924)

*Machairodus* cf. *aphanistus* (KAUP, 1832)

*Sansanosmilus jourdani* (FILHOL, 1881)

*Rodens* indet. (Eichhorn-groß)

*Prolagus* sp.

*Deinotherium giganteum* (KAUP, 1829)

*Gomphotheriidarum* gen. et sp. indet.

*Aceratherium incisivum* (KAUP, 1832)

*Aceratherium simorrense* (LARTET, 1851)

*Chalicotheriidarum* gen. et sp. indet.

*Hipparion* cf. *primigenium* (v. MEYER, 1829)

*Dorcatherium* sp.

*Muntiacinarum* gen. et sp. indet.

*Miotragocerus pannoniae* (KRETZOI, 1941).

#### 5. Zur Altersstellung

In den bisherigen Publikationen wurden die Höwenegg-Schichten und ihr organischer Inhalt in das Unterpliozän, d. h. an den Beginn des Pliozäns, des letzten Abschnittes des Tertiärs, gestellt. Dies war in erster Linie durch die Anwesenheit des *Hipparion* und einiger charakteristischer Begleiter, wie *Machairodus aphanistus*, *Deinotherium giganteum*, *Aceratherium incisivum*, *Miotragocerus pannoniae* veranlaßt. Sie charakterisieren die sog. „*Hipparion*-Fauna“, vor allem in Mitteleuropa. Diese Fauna und ihr Äquivalente im kontinentalen Tertiär in Eurasien und Nordamerika wurde von deutschen und auch anglophonen Autoren in das Unterpliozän gestellt. Die Grenze gegen das nächst ältere Miozän lag damit unterhalb der Schichten mit der *Hipparion*-Fauna. Das Faunenbild dieses Obermiozäns ist auch in der Tat ein anderes.

Demgegenüber brachten schweizerische, französische, iberische und italienische Autoren den gleichen *Hipparion*-Faunenkomplex und ihre marinen Äquivalente im Mittelmeerraum aus im einzelnen hier nicht näher zu erörternden Prioritätsgründen (FAHLBUSCH 1981) im Obermiozän unter. Sie ließen damit das Pliozän mit Schichten (und deren faunistischem Inhalt) beginnen, die jünger waren, als der *Hipparion*-Faunenkomplex. Mit anderen Worten: Die Grenze Miozän/Pliozän war bei diesen Autoren damit höher gelegt, der Umfang des Miozäns vergrößert, jener des Pliozäns verkleinert. Diese Regelung ist inzwischen durch internationale Abmachungen und Kongresse sanktioniert worden (Näheres s. FAHLBUSCH 1981) (Tab. 1).

Danach ist das, was bisher z. B. in Süddeutschland „Unterpliozän“ benannt wurde, jetzt „Obermiozän“, und das dortige „Obermiozän“ ist jetzt als „Mittelmio-

Tabelle 1. Im Text erwähnte Säuger-Lokalfaunen, ihre stratigraphische Stellung, ihre alte und neue Nomenklatur.

Fundplätze	alte Nomenklatur	neue Nomenklatur (seit ca. 1975)	nicht verwendbare Stufennamen	Säugerfaunen- Stufennamen	MN-Zonen	radiometrische Alter (in Mio. Jahren)
	Oberpliozän	jüngeres Pliozän		Villafranchium	16–17	
Gundersheim 1, Wölfersheim	Mittelpliozän	älteres Pliozän		Ruscium	14–15	± 5
Dorn-Dürkheim, Höwenegg, Eppelsheim	Unterpliozän	Obermiozän	„Pontium“	Turolium Vallesium	9–10	
Öhningen	Obermiozän	Mittelmiozän	„Tortonium“	Astaracium	6–8	± 11

zän“ zu bezeichnen. Das seitherige Mittel- und Oberpliozän ist jetzt „Pliozän“, mit Unterteilung in älteres und jüngeres Pliozän. Die Gleichaltrigkeit und Identität der *Hipparion*-Fauna nördlich der Alpen, im Mittelmeerraum, in Eurasien und in Nordafrika wird durch diesen nomenklatorischen Formalismus in keiner Weise betroffen.

Demzufolge sind jetzt – aus Gründen der internationalen Verständlichkeit – die *Hipparion*-Fauna führenden Höwenegg-Schichten, ihre Flora und sonstige Fauna, als Obermiozän zu bezeichnen. Die frühere Benennung Unterpliozän ist aufzugeben (Tabelle 1).

Vor der Auffindung der *Hipparion*-Reste in den Höwenegg-Schichten 1936 und ihrer Bekanntgabe 1938 wurden sie mit den Öhningen-Schichten am Bodensee (damals Obermiozän, nach der heutigen Nomenklatur: Mittelmiozän) parallelisiert (WITTMANN 1937 und die dort zitierten älteren Autoren). Die erste Bekanntgabe (TOBIEN 1938) ließ gewisse Zweifel an dieser Zuordnung (wenigstens zunächst akzeptiert) aufkommen. Bereits die erste Grabung ergab die Existenz einer typischen *Hipparion*-Fauna am Höwenegg und ihre Versetzung in die pontische Stufe (= Pontium), damals ein Teilabschnitt des Unterpliozäns, heute des Obermiozäns. In der Tat enthalten die Öhningen-Schichten eine andere und ältere Säugerfauna (TOBIEN 1977).

Die weiteren Grabungen erbrachten vor allem noch andere, typische Begleiter des *Hipparion*, wie die oben genannten *Thalassictis robusta*, *Machairodus* cf. *aphanistus*, *Deinotherium giganteum*, *Aceratherium incisivum*, *Miotragocerus pannoniae*. Nach dem derzeitigen Kenntnisstand dürften sie zur Charakteristik als eine Lokalfauna des *Hipparion*-Faunenkomplexes hinreichen. Wie weit die nähere Untersuchung der übrigen Säugerfauna und eventuell auch der Schildkröten dazu beiträgt, bleibt abzuwarten.

Inzwischen hat die Erforschung der zahlreichen in Europa seit langem vorhandenen, oder auch neuentdeckten, zum *Hipparion*-Faunenkomplex zu stellenden Lokalfaunen große Fortschritte gemacht. Dies betrifft einmal die Unterteilung des (jetzigen) Obermiozäns im Hinblick auf die kontinentalen Ablagerungen und die in ihnen enthaltenen Landsäugerfaunen. Danach ist die Benennung

Pontium (oder pontische Stufe) aufzugeben, da sie ein marin-brackisches Schichtpaket in der Schwarzmeer-Umrandung betrifft, das für Parallelisierungen mit kontinentalen Säugerfaunen nicht sehr geeignet ist, aber mangels Besserem zunächst übernommen wurde. Demgegenüber hat sich – vor allem auch im Hinblick auf die überaus komplizierte stratigraphische Parallelisierung einerseits der marinen, brackischen und der ausgedehnten Restsee-Sedimente im weiteren Umkreis des tertiären Mittelmeeres und andererseits der weit nach Mittel- und Westeuropa eingreifenden Ablagerungen der tertiären Nordsee – die Auffassung durchgesetzt, jene tertiären Vorkommen, die Säugetiere enthalten, mit einer eigenen, von den herkömmlichen Stufen-Namen (wie z. B. Pontium, Tortonium) unabhängigen Definition und Nomenklatur zu versehen. Diese Stufen-Namen sind durch bestimmte Säuger-Lokalfaunen charakterisiert. Für das (neue) Obermiozän sind die Stufen-Namen Vallesium, für dessen älteren Abschnitt und Turolium, für dessen jüngeren Abschnitt vorgeschlagen und international akzeptiert worden (Tab. 1). (Die Namen beziehen sich auf spanische Fundorte im Valles-Penedes-Becken, südl. Barcelona, und in der Umgebung von Teruel, die besonders artenreiche Lokalfaunen der beiden Stufen des Obermiozäns geliefert haben.) Nach den bisherigen Erkenntnissen über die Säugerfauna am Höwenegg, speziell über die dort vertretene *Hipparion*-Art, wird das Höwenegg in das Vallesium, d. h. in das ältere Obermiozän eingestuft. Die Höwenegg-Lokalfauna gilt sogar als besonders charakteristisch für die genannte Stufe. Von der Darlegung der Einzelheiten dieser biostratigraphischen Datierung soll hier – bis zur Publikation der Altersaussagen der übrigen Säugerarten – abgesehen werden. Das gleiche Vallesium-Alter hat u. a. auch die bekannte, klassische Lokalfauna von Eppelsheim nördl. Worms in Rheinhessen geliefert.

Eine weitere Untergliederung des Jungtertiärs (= Miozän + Pliozän), die zugleich eine Verfeinerung bedeutet, ist die Aufgliederung in Zonen. Diese sind kleinste biostratigraphische Einheiten, die innerhalb der Stufen erkennbar sind. Eine Gruppe europäischer Säugetierpaläontologen unter der Initiative von Dr. P. MEIN-Lyon



Abbildung 10. Grabungsstelle 1954: Wechsel von hellen Mergelbänken und dunklen Tuffitlagern. – Foto: RITZI.

hat auf Grund der Abfolge der Säugetier-Lokalfaunen in Europa und Kleinasien eine Folge von 17 Zonen (MN 1–17, wobei das Kürzel MN für Mammalia-Neogen steht) erkannt, wobei MN 1 die älteste, an das Alttertiär anschließende, MN 17 die jüngste, vor dem Beginn des Pleistozän liegende Zone ist. Diese Zonierung beruht auf der Erfassung: von charakteristischen Arten in phylogenetischen Abfolgen von z. B. Nagetier-Gruppen; von für die jeweilige Zone typischen Gattungs- oder Arten-Assoziationen; und von neuen Einwanderern, meist aus dem Osten (MEIN 1975). So umfaßt das Vallesium die MN-Zonen 9 und 10, wobei die Lokalfaunen des Höwenegg und von Eppelsheim der MN-Zone 9 zugeordnet werden. Das auf das Vallesium folgende Turolium enthält die Zonen 11–13, wobei das Eppelsheim benachbarte, aber nach Artenzusammensetzung deutlich jüngere Dorn-Dürkheim zur Zone 11 gerechnet wird (FRANZEN & STORCH 1976).

Das oben erwähnte Öhningen mit seiner reichen Flora und Fauna gehört in die zum Mittelmiozän zu stellende Stufe Astaracium (nach Lokalitäten in S-Frankreich benannt). Dieses enthält die MN-Zonen 6–8. Öhningen dürfte – nach seiner Säugetierfauna – vermutlich in die MN-Zone 7 gehören.

Auf das obermiozäne Turolium folgt das in das Pliozän zu stellende Ruscium (nach dem Roussillon in SO-

Frankreich benannt), mit den MN-Zonen 14–15. Unter den dem Höwenegg benachbarten Säugetier-Lokalfaunen, um nur solche hier zu nennen, gehören die Fundstellen Gundersheim 1 (Rheinhausen) und Wölfersheim (Vogelsberg) hierher (MEIN 1975, vergl. Tab. 1, TOBIEN 1977, 1980).

Die vorgenannten Daten zum biostratigraphischen Alter der Höwenegg-Lokalität und benachbarter Fundstellen beinhalten nur relative Altersangaben: „Höwenegg älter als Dorn-Dürkheim, jünger als Öhningen.“ Die in den Höwenegg-Schichten auftretenden vulkanischen Auswurfmassen in Form von Tuffiten erlauben mittels radioaktiver Methoden, hier das Kalium-Argon-Verfahren, auch absolute Altersangaben. Wesentlich sind hierbei Datierungen an Materialien, die aus den Tuffiten selbst entnommen wurden; denn sie enthalten Elemente der Säugetierfauna, oder wechsellagern mit den faunenführenden Mergeln.

Messungen an einer Basaltbombe, die aus den fossilführenden Höwenegg-Schichten stammt, ergaben ein Alter von  $10,8 \pm 0,4$  Mio. Jahren (BARANYI et al. 1976: 54; BECKER-PLATEN et al. 1977: 163–164).

Bestimmungen an Hornblenden aus den Tuffiten an der Grabungsstelle ergaben dagegen ein Alter von  $12,4 \pm 1$  Mio. Jahren (LIPPOLT et al. 1963: 536). Die beiden Daten sind kontrovers, wobei das ältere offenbar kontroverser

als das jüngere ist (LIPPOLT in BECKER-PLATEN et al. 1977: 163–164). Dazu auch VASS (1975: 108): 12,4 ± 0,4 Mio. Jahre „not conform with the radiometric time span“

In der Tat gibt es andere *Hipparion*-Fauna-Lokalitäten, auch solche in Verbindung mit marinen Sedimenten und deren Altersdatierung, die ein größenordnungsmäßiges Alter von ± 11 Mio. Jahren wahrscheinlicher machen, zumindest beim gegenwärtigen Stand der Kenntnisse. In Tab. 1, Spalte „radiometrisches Alter“ markiert der Wert „± 11 Mio. Jahre“ zugleich die Grenze Astaracium (= Mittelmiozän) gegen Vallesium (= Obermiozän); der Wert „± 5 Mio. Jahre“ die Grenze Turolium (= Obermiozän) gegen Ruscinium (= Pliozän). Demnach hatten Vallesium und Turolium zusammen eine Dauer von ca. 6 Mio. Jahren, wobei ersteres wohl weniger als 3, letzteres mehr als 3 Mio. Jahre umfaßt haben dürfte. Nicht nur *Hipparion*, *Miotragocerus* und die Nashörner, sowie die Stellung des Höwenegg in der Säugerbiostratigraphie haben internationales Interesse gefunden. Auch in den Bemühungen um die Korrelation der vielfach ineinander verzahnten, marinen, brackischen, limnischen und kontinentalen Ablagerungen im Jungtertiär Europas, speziell des Mittelmeerraumes, hat das Höwenegg einen Standard-Charakter wegen seiner Säugerfauna und den Möglichkeiten einer absoluten Altersdatierung erlangt. So sind die MN-Stufen der Säugerstratigraphie mit den vollmarinen Bereichen entstammenden Zonierungen und den darauf begründeten marinen Stufen des Mittelmeerraumes Serravallium, Tortonium, Messinium und Zancium (s. Tabelle BERGGREN & VAN COUVERING 1974) in Beziehung gesetzt worden.

## 6. Zur Taphonomie-Biostratonomie

Als bald nach Beginn der Grabungen bei einigen Tiergruppen sich besondere Häufigkeiten zeigten; die Fundstelle als solche sich als besonders reichhaltig herausstellte; 1952 erste Teile des *Deinotherium*-Skelettes und die Fischschichten; 1953 die ersten ± vollständigen *Hipparion*-, *Miotragocerus*- und *Aceratherium*-Skelette angetroffen wurden, kamen Beobachtungen und Überlegungen zum Vorkommen, zu Lagebeziehungen, Einbettungs- und eventuellen Einregelungserscheinungen der Fossilreste im Sediment auf. Nachstehend dazu einige Beispiele:

Innerhalb der durch das Massen-Vorkommen von kleinen, bis 9 cm großen Weißfischen der Gattung *Leuciscus* auffallenden Fischschichten (Nr. 20 des Profils Abb. 2) wurden bei der Grabung Frühjahr 1952 4 Lagen mit starker Anreicherung von wohlerhaltenen, die Otolithen und z. T. noch den Körperumriß aufweisenden *Leuciscen* näher untersucht. Die Fischschichten wurden auf 8,5 qm freigelegt. Die 4 Lagen finden sich in weichen, hellgrauen Mergeln und zwar:

1. Lage: ca. 40 cm unter Oberkante von Schicht 20; Häufigkeit: ca. 20 Exemplare/qm,

2. Lage: 0,3 cm darunter; Häufigkeit: ca. 5 Exemplare/qm,

3. Lage: 0,2 cm darunter; Häufigkeit: ca. 5 Exemplare/qm,

4. Lage: ca. 8 cm darunter; ca. 8 Exemplare/qm. JÖRG (1956: 203) maß 165 Exemplare auf der Oberfläche der freigelegten 1. Lage, wobei sich die in Abb. 8 dargestellte Verteilung und Orientierung der Körperlängsachsen ergab. Bei Einmessung mit dem Kompaß wiesen die Skelette mit ihren Köpfen folgende Anordnung auf (JÖRG 1956: 204):

27 nach NO (17 %)	44 nach SW (26 %)
38 nach SO (23 %)	56 nach NW (34 %).

Diese Werte zeigen keine eindeutige Einregelung durch eine gerichtete Wasserströmung. Immerhin ist der SW-Wert mit 34 % herausragend. Offensichtlich handelt es sich um ein durch Sauerstoffmangel bedingtes Massensterben, wobei sich dieser katastrophale Tod mehrfach wiederholt hat, z. T. wohl in relativ kurzen Zeitabständen, wie die nur wenige mm dicken Zwischenschichten zwischen den ersten drei Fischlagen erweisen. Die Ursachen können durch die Nachbarschaft eines tätigen Vulkanes, die durch gelegentliche Aschen- und Bombenauswürfe in den Höwenegg-Schichten erwiesen ist, bedingt sein, aber auch davon unabhängige Gründe haben. Sowohl faunistische wie auch sedimentologische Gründe weisen auf die Existenz von ruhigem und stehendem Wasser im Höwenegg-See hin. Die oben genannten Wasserbewohner (Gastropoden, Ostracoden, einige Fische) zeigen dies an, und die mergeligen Sedimente besitzen eine ausgesprochen gute Schichtung, z. T. Feinschichtung, wie sie z. B. an den geschilderten Fischlagen zu beobachten ist (Näheres, auch zur Frage ob Todesort und Einbettungsort bei diesem Massensterben identisch oder verschieden waren, bei JÖRG 1956: 205).

Bessere Einregelungserscheinungen zeigen andere Massenvorkommen von organischen Resten in den Höwenegg-Schichten. Hierzu gehört der auf mehreren Schichtoberflächen häufige Pflanzenhäcksel, und die Anreicherung von Gehäusen einer kleinen, turmförmigen, zur Gattung *Abida* gehörenden Landschnecke. Mittels der Methode der Einsteuerungsmessung (deutlich gestreckte oder polare Objekte im Sediment, wie die Häcksel-Fragmente, oder die Turm-Gehäuse der Schnecke lassen sich mit dem Geologenkompaß relativ zur N-Richtung einmessen. Die Werte werden dann über die Polarprojektion als Richtungsrosen dargestellt. Näheres bei ROTHAUSEN 1970); so konnte ROTHAUSEN (1970: Abb. 1, 4) deutliche Einregelungen am Pflanzenhäcksel und an der Turmschnecke nachweisen. Die Längsachsen dieser Objekte sind überwiegend in etwa E-W-Richtung orientiert, wobei das polar strukturierte Schneckengehäuse mit der Spitze nach W weist. (ROTHAUSEN in TOBIEN & JÖRG 1959: 176). Eine ausführliche Publikation durch Prof. ROTHAUSEN in *Carolinea* ist in Vorbereitung.

Diese Daten deuten auf eine in E-W bzw. W-E gerichtete-

Tabelle 2. Vorkommen der Säugerskelette in den Mergelschichten des Höwenegg-Profiles

Schicht-Nr.	<i>Hipparion</i>	<i>Miotragocerus</i>	Rhinoceren	<i>Deinotherium</i>	<i>Dorcatherium</i>	Muntjak
18 (Mergel, 15 cm max.)	J-54		–			
20 (Mergel, 80 cm max. „Fischschichten“)	C-54	D-54	F-54			K-55
	G-54	L-55				
	M-54	O-55				
	N-55					
22a (Mergel, 45 cm „ <i>Deinotherium</i> -Lager“)				<i>Deinotherium</i>	–	–
25 (Mergel, 30 cm)	I-53	I-53	I-53 Rh	–	H-54	
	III-53	II-53				
	B-54					
	E-54					
25 (Mergel, 18 cm)	A-54				–	–
27 (Mergel, 8 cm)		P-55	–	–		
		Q-55				
		R-55				
32 (Mergelbank, 9 cm)	T-56	W-58	–			
	V-58	Y-59				
	Y-59					
34 (Mergel, 36 cm)		S-56				
		U-57				
42 (Mergel, 45 cm)		X-59				

Bem.. Schicht-Nummern und -Mächtigkeiten nach JÖRG (1953: 74–76)

te, angesichts der Sedimentfazies und der eingeregelter Körper nur schwache Bodenströmung hin. Mittels Einsteuerungsmessungen kann ROTHAUSEN zeigen, daß auch die Säugerskelette eine deutliche Einregelung über die Rumpfwirbelsäule ersehen lassen, und daß die Einregelung in den Fischschichten in der Tat nur sehr schwach war.

Für die Existenz dieser Bodenströmung spricht auch die unvollständige Überlieferung einer ganzen Anzahl von Säugerskeletten. Besonders fallen hier die Skelette *Hipparion* T/56, Antilope S/57, deren erhaltene Reste bei der Bergung noch in Einbettungslage angetroffen wurden, auf (Antilope U/57 ist nach BERG 1970: 185 im Rumpfskelett vollständiger, als die vor der Präparation angefertigte Skelettskizze zeigt). Die in diesen und anderen Skeletten fehlenden Knochen wurden aus dem auf dem Seeboden freiliegenden und in mehr oder weniger weit fortgeschrittener Verwesung befindlichen Kadaver durch die schwache Bodenströmung ausgeschwemmt und höchstwahrscheinlich in östlicher Richtung fortgetragen. Für diese Transportrichtung spricht

folgender Sachverhalt: Wie der Lageplan und die Fundberichte (JÖRG, REST & TOBIEN 1955: 6–10) zeigen, wurde das Grabungsareal 1950 am Ostrand angeschnitten und in den Folgejahren nach W und SW erweitert. 1950–1952 wurden keine Skelette, sondern nur Einzel-funde, darunter Schädel von *Miotragocerus* und *Aceratherium*, Unterkiefer mit beiden Ästen von *Hipparion*, sowie – bemerkenswerter Weise – Teile einer *Hipparion*-Wirbelsäule und zwei Handskelette dieses Tieres (JÖRG, REST & TOBIEN 1955: 8, 10) ergraben. Letztere Befunde lehren, daß auch noch im Verband befindliche, durch restliche Bänder und Sehnenmassen zusammengehaltene Skelettpartien aus in Verwesung befindlichen Kadavern durch die Bodenströmung herausgelöst und abtransportiert wurden.

Nachdem der weitere Vortrieb in westlicher Richtung dann ab 1953 bis 1959 die ± vollständigen Skelette zutage brachte, wurde angenommen, daß die vielen Einzel- und die genannten Partialfunde aus dem im Westen gelegenen Areal der vollständigen Skelette stammen, d. h. daß die Bodenströmung einen generellen W→E-

Verlauf hatte, und die im E zunächst angetroffenen Einzelfunde, zumindest zu einem Teil, eine Art Streuzone der aus den etwas weiter westlich gelegenen Kadavern ausgedrifteten Skelettelementen darstellen.

Es lag nahe, mit dem Auftreten der ersten Skelette eine Annäherung an das ehemalige Seeufer zu postulieren, während demgegenüber die „Streuzone“ ein uferferneres Areal sein müßte. In der Tat sprechen einige von JÖRG (1951 und 1953) beschriebene lithologische Phänomene für eine W-E-Strömung und -Materialtransportrichtung: Dies ist einmal die Zunahme der Schichtmächtigkeiten in Richtung Osten, d. h. beckeneinwärts, zum anderen die Ausbildung mancher Tuffitlagen. Die normale Profilfolge ist eine Wechsellagerung von hellen Mergeln und bräunlichen, feinkörnigen, dünnen Tuffiten (d. h. im Wasser transportierten und dort abgelagerten vulkanischen Tuffen). Darin eingeschaltet fanden sich aber im Südtail der Grabungsstelle drei 20 bis 45 cm mächtige Lagen grober Tuffite mit großen Auswürflingen des Untergrundes und z. T. großen vulkanischen Bomben. Diese groben Tuffite endeten abrupt in einem Falle inmitten einer Mergelbank mit einer wulstartigen, gegen NE gerichteten, mehrere Meter breiten „Stirn“ von ca. 20 cm Höhe (Abb. 5, 6). Es handelt sich hier nicht um in das Seebecken gefallene Tuffe, sondern um Muren-artige Schlammströme, die vom Ufer, d. h. von W oder SW in das Seebecken geflossen sind, dabei, in dem genannten Falle, die unterliegenden, noch weichen Mergel stauchten, und auf oder auch z. T. in ihnen endeten (JÖRG 1951: 76, Abb. 1, 1953: 78, Taf. 2, Fig. 1). Der Weg dieser Tuffitmuren verlief somit vom Rande des Seebeckens in E- oder NE-Richtung in sein Inneres hinein. Sie enthalten Landschnecken, Holzreste und Einzelreste von Säugetieren, die sie auf ihrem Weg aufgenommen haben.

Etwa 250 m nordöstlich der Grabungsstelle wurden durch JÖRG (1953: 83) feingeschichtete Mergel (8–9 helle und dunkle Lagen im Wechsel pro 1 mm: Abb. 7) erkannt, die ein bis 110 cm mächtiges Profil, in das feinste Tuffite eingeschaltet sind, aufbauen. Offensichtlich liegen hier innerste Teile des Seebeckens vor. Mehrfach finden sich darin subaquatische Rutschungen, die ein Abgleiten in NW-SE-Richtung und damit eine entsprechende Neigung des Seebodens markieren.

Die am Höwenegg geborgenen Säugerskelette stammen alle aus Mergellagen; die Tuffitmuren z. B. haben keine derart vollständigen Funde geliefert (s. Tabelle 2). Tabelle 2 zeigt die Verteilung der Skelette auf 9 Mergel-, bzw. Kalkmergellagen des Profiles der Grabungen 1950–1963. Offensichtlich waren nur die Zeiten der Mergelsedimentation – aus welchen Gründen auch immer – für die Einlagerung und Anhäufung der Skelette günstig.

Unterschiedlich ist auch die Beschickung der Schichten. Nr. 20 enthielt 9; Nr. 23: acht; die übrigen weniger Skelette, Nr. 18, 25 und 42 je eines. *Hipparion* und *Miotragocerus* überwiegen dabei. Keine sicheren Anzeichen liegen dafür vor, daß es sich bei den gehäuften Vorkom-

men um katastrophale Ereignisse handelte; zwar gibt es einige Fälle (s. Lageplan der Skelette, Anl. 1), in denen zwei Skelette nebeneinander liegen. Mehrfach wurde jedoch beobachtet, daß das eine Skelett das andere teilweise bedeckte, wofür auch ein – z. B. jahreszeitlich bedingter – Unterschied im Antransport des überlagernden Skelettes namhaft gemacht werden könnte.

Nun sind in diesen Mergellagen außer den Skeletten auch noch zahlreiche Einzelknochen (Sch. 32, 34 z. B.) von Säugern geborgen worden, die nicht aus den Skeletten stammen können. Dazu gehören auch Fragmente von Schildkrötenpanzern. Hier muß – verglichen mit den Skeletten – ein anderer Anlieferungsprozeß abgelaufen sein. Die Individuen, welche die Skelette lieferten, sind offensichtlich als komplette Kadaver in den See geraten oder in ihm ertrunken, und ohne Zerlegung und Fragmentation auf dem Seeboden gelandet, wo dann die oben geschilderte Zersetzung mit anschließendem Ausdriften einzelner Skelettpartien erfolgte.

Die Einzelfunde müssen dagegen bereits aus weitgehend fragmentierten Skeletten stammen, deren Zerfall sich in größerer Ufernähe oder auf dem benachbarten Hinterland abgespielt hat.

Um diesen und anderen damit verbundenen Fragen weiter nachzugehen, wurde ab 1953 von einem Festpunkt aus eine in den Boden des Grabungsplanum eingetriebene, mehrere m lange Stahlstange: „F. P 53“ alle Funde, getrennt nach den jeweiligen Schichten, mittels Bandmaß und Geologenkompaß eingemessen, und in Plänen zunächst nur mit den Fundnummern eingetragen. Wo erforderlich, wurde auf dem Fund in situ ein N-Pfeil angebracht. Die Auswertung dieser Fundkarten dürfte die oben aufgeworfene Frage, wie auch jene nach den Ursachen der größeren oder auch geringeren Fundhäufigkeiten in den verschiedenen Schichten, lösen helfen.

Angesichts der Behandlung dieser und anderer Fragen ist darauf hinzuweisen, daß das Höwenegg (wie auch Messel bei Darmstadt und das oben erwähnte Ohningen) innerhalb der tertiären Fossilagerstätten zum Typus „Kleine Seebecken“ gehört. Diese Kategorie ist bei TOBIEN (1968: 559) näher geschildert.

## 7. Zur Biogeographie

Im paläontologischen Sinne handelt es sich hier um Beziehungen, welche die am Höwenegg vertretenen pflanzlichen und tierischen Taxa in bezug auf ihre Herkunft aufweisen: sind sie selbst oder ihre direkten phylogenetischen Vorfahren bereits in dieser Region heimisch gewesen, d. h. sind sie z. B. aus mittelmiozänen Vorkommen schon bekannt, oder sind sie infolge klimatischer, geologischer oder im weitesten Sinne geographischer Faktoren von auswärts zugewandert, und stellen somit Neuerscheinungen im Floren- und Faunenbild des Höwenegg-Paläobiotores dar.

Die wenigen, bisher bekannten Pflanzenreste repräsentieren Vertreter, die offensichtlich bereits vorher in der Region und im älteren Miozän in weiten Teilen Mitteleuropas durch gleiche oder nah verwandte Arten oder Vorläufer-Formen bekannt sind (GREGOR 1982). Gleiches dürfte auch für die Gastropoden gelten, jedoch ist hier wohl eine Revision unter Einbeziehung der während der Grabungen aufgesammelten Materialien nötig. Unter den Ostracoden ist *Iliocypris gibba* im Jungtertiär Süddeutschlands auch rezent verbreitet, die beiden anderen Taxa sind am Höwenegg für nähere Informationen zu wenig belegt (LUTZ 1965: s. oben S. 18).

Der Weißfisch *Leuciscus* ist auch aus älteren Vorkommen in Süddeutschland bekannt, aber ohne Kenntnis seiner Artzugehörigkeit sind weitergehende Schlüsse nicht möglich. Das gilt auch für die durch Schlundzähne nachgewiesenen Cypriniden-Gattungen (S. 20). Die Schleie *Tinca furcata* ist bereits in dem geologisch älteren Öhningen nachgewiesen worden.

Die Schildkröten (S. 20) gehören ebenfalls bodenständigen Formengruppen an. Bemerkenswert ist der Fund der Landschildkröte *Cheirogaster*, deren Existenz bisher nur aus dem Alltertiär Europas bekannt war (SCHLEICH, in diesem Band).

Auch der *Ophisaurus acuminatus* (S. 20) stellt kein fremdartiges Element in der Squamaten-Fauna des damaligen Europas dar.

Anders ist der Sachverhalt bei den Säugetieren (S. 20). Hier finden sich einmal Elemente, die bodenständig und mit gleichen Arten oder phylogenetischen Vorläufern bereits aus dem älteren Miozän bekannt sind. Dazu gehört der Hasenartige *Prolagus*, der Amphicyonine und *Sansanosmilus*, während die beiden *Thalassictis*-Arten und der *Machairodus* offenbar von östlicher Herkunft und Einwanderer sind (DE BEAUMONT, dieser Band). Das *Deinotherium*, der Mastodonte (mit ?, da zu wenig von ihm am Höwenegg bekannt), die beiden Aceratherien, vermutlich auch der Chalicotheriide sind bereits mit Vorgängern aus dem europäischen älteren Miozän nachgewiesen.

Anders verhält es sich mit *Hipparion*. Dieser Pferdeartige ist ein Einwanderer, der, aus Amerika kommend, sich rasch über die damals landfeste und klimatisch günstige Beringstraße nach Asien, Afrika und Europa ausgebreitet hat. Mit Recht ist sein erstmaliges Erscheinen in der europäischen Biostratigraphie als „*Hipparion*-Datum“ bezeichnet worden. Das Höwenegg-*Hipparion* gehört zu den ersten dieser Einwanderer.

Die drei Paarhufer: *Dorcatherium*, der Muntjak-Hirsch und die Antilope *Miotragocerus* sind wieder Abkömmlinge bodenständiger Vorfahren.

Hier soll ausdrücklich darauf hingewiesen werden, daß erst nach der vertieften Kenntnis aller Organismen-Gruppen am Höwenegg definitive biogeographische Aussagen, so auch über das postvallesische Schicksal der dortigen Taxa, möglich sein werden.

## 8. Zur Ökologie

Wie erwähnt (S. 17) ist am Höwenegg nicht eine Biozönose, sondern eine Grabgemeinschaft (Taphozönose) vorhanden. Sie setzt sich aus Seebewohnern, Formen mit teilweise amphibischem Charakter in ihrem Lebensablauf, und Bewohnern des Umlandes zusammen.

Die Wasserpflanzen (*Cladium*, Characeen) sind hinsichtlich Wassertemperaturen und Milieu nicht sehr aussagekräftig, sprechen aber nicht gegen die aus den zoologischen Seebewohnern ableitbaren Daten.

Die Wasserschnecken (S. 18) sind, nach ihren lebenden Verwandten beurteilt, Bewohner stehender Gewässer.

Die Ostracoden (S. 18) indizieren ein nicht sehr tiefes, in der Temperatur ausgeglichenes, warmes Gewässer mit schlammigem Grund.

Die Fische (S. 18) bevorzugen ruhige Gewässer mit schlammigem Grund; dies gilt auch für den Wels als Raubfisch. Auch einige der über Schlundzähne nachgewiesenen kleinen Karpfenartigen sind in flachen, ruhigen und stehenden Gewässern zu Haus.

Ebenso sind die wasserbewohnenden Schildkröten – nach ihren heutigen Verwandten zu urteilen – u. a. Bewohner von Tümpeln und Seen.

Diese, bei klarerer Kenntnis einiger der genannten Taxa noch besser präzisierbaren Angaben deuten, zusammen mit den lithologischen Befunden, auf ein stehendes, ruhiges, flaches Gewässer, mit warmer, gleichmäßiger Temperatur. Vom Sediment und auch von der Fauna her (Feinschichtung, Fisch-Massensterben) bestehen Hinweise auf zumindest zeitweise herrschende Sauerstoffarmut.

Die wenigen Landpflanzen (S. 17) bezeugen durch die Anwesenheit des heute mediterranen Zürgelbaumes (*Celtis*) eine laubabwerfende Pflanzengesellschaft mit warm-temperiertem Charakter.

Von den Landschnecken (S. 20) sind nach deren Revision auch eventuelle ökologische Daten zu erwarten.

Die heutigen Landschildkröten (*Testudo*) (S. 20) sind Bewohner des Mittelmeerraumes zumindest mit den dortigen Temperatur-Verhältnissen. Alle 4 Arten leben auch in bewaldeten oder buschbestandenen Gebieten (SCHLEICH 1981: 79).

Für den *Ophisaurus* dürften ähnliche Lebensansprüche gelten.

Der hasenartige Kleinsäuger (S. 21) liefert wenig ökologische Aufschlüsse. Ähnliches gilt für die Raubtiere.

*Deinotherium giganteum* ist sowohl aus Säugerassoziationen mit vorwiegend Waldcharakter, wie auch aus solchen, die in offeneren Park- oder Savannenlandschaften lebten, nachgewiesen.

Die beiden *Aceratherium*-Arten bevorzugen ein Waldbiotop mit See- oder Sumpfnähe (GUERIN 1981: 377, 378).

Über den Chalicotherier kann ökologisch, wegen seiner unsicheren taxonomischen Position, nichts Genaueres mitgeteilt werden.

Das *Hipparion* gilt wegen seiner Gebißstruktur und seines Extremitätenbaues eher als ein Bewohner von Wäldern mit Park-artigem Habitus, als eine Steppen- oder Savannen-Form.

Die beiden Hirschartigen (S. 24) sind mit lebenden Vertretern so nahe verwandt, daß man ihre Lebensgewohnheiten auch auf die miozänen Verwandten übertragen kann: Sie sind wie jene Waldbewohner. Zwar handelt es sich beim *Miotragocerus* um eine ausgestorbene Gattung, aber seine Anwesenheit, zumindest an anderen europäischen Lokalitäten, weist auch ihm ein Waldbiotop zu.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß der Paläobiotop am Höwenegg durch einen flachen, warmen See mit ruhigem, stehendem, zeitweise auch sauerstoffarmem und schlammigem Grund charakterisiert werden kann. Er war von einem mehr oder weniger dichten laubabwerfenden Wald umstanden, für den ein warm-gemäßigtes Klima anzunehmen ist.

Es liegen keinerlei Anzeichen dafür vor, daß vulkanische Ereignisse in der Nachbarschaft zu katastrophalen Zuständen in der Zusammensetzung dieses Paläobiotopes geführt haben, abgesehen von den Tuffitmuren, die durch heftige Regengüsse in Bewegung gesetzt worden sind, wobei deren Ursachen jedoch im dunkeln bleiben.

## 9. Schlußbemerkungen

Die vorstehenden Zusammenstellungen zum gegenwärtigen Stand der Kenntnisse lassen einmal die Bedeutung, auch im internationalen Niveau, welche die Grabungsstätte in den vergangenen Jahren gewonnen hat, erkennen, zum anderen weisen sie die Lücken auf, die noch zu schließen sind. Diese betreffen nicht nur die Flora, sondern auch eine Reihe von Faunenelementen. Dann erst lassen sich auch die Fragenkomplexe von allgemeiner Bedeutung, wie Biostratigraphie, Taphonomie-Biostratonomie, Biogeographie und Ökologie ausführlicher beantworten, auch im Hinblick auf Vergleiche mit gleichaltrigen, ähnlichen oder verschieden strukturierten Paläobiotopen, oder auch verschiedenaltrigen, aber in der Struktur ähnlichen oder gleichartigen Lebensgemeinschaften.

Zwar sind die Aussichten auf die Auffindung vollständiger Skelette, vor allem solcher, die zu jenen Taxa gehören, die schlecht oder überhaupt noch nicht repräsentiert sind, nach den negativen Ergebnissen der letzten Grabungen 1962 und 1963 nicht sehr hoch, soweit dies die bisher durchsuchten Schichtkomplexe betrifft. Nur wenig ist jedoch bekannt über die tieferen Teile der Höwenegg-Schichten, d. h. über jene, die unterhalb des seitherigen Planums liegen, wie auch über jene Vorkommen, die in der weiteren Umgebung der Grabungsstätte erschürft wurden. Untersuchungen hierzu sind in der nächsten Zeit seitens der Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe (Direktor Prof. Dr. S. RIETSCHEL)

beabsichtigt.

## Literatur

(Die mit \* versehenen Titel behandeln unmittelbare Höwenegg-Themen)

- BARANYI, I. & LIPPOLT, H. J. & TODT, W. (1976): Kalium-Argon-Altersbestimmungen an tertiären Vulkaniten des Oberrheingraben-Gebietes: II. Die Alterstraverse vom Hegau nach Lothringen. – Oberrhein. geol. Abh., **25**: 41–62, 6 Abb., 1 Tab.; Karlsruhe.
- \*DE BEAUMONT, G. (1986): Les Carnivores (Mammifères) du Néogène de Höwenegg/Hegau, Baden-Württemberg. – *Carolinea*, **44**: 35–43; Karlsruhe.
- BECKER-PLATEN, J. D. & BENDA, L. & STEFFENS, P. (1977): Litho- und biostratigraphische Deutung radiometrischer Altersbestimmungen aus dem Jungtertiär der Türkei. – *Geol. Jb. B*, **25**: 139–167, 9 Abb., 2 Tab.; Hannover.
- \*BERG, D. E. (1970): Die jungtertiäre „Antilope“ *Miotragocerus* (ein Beispiel für die Problematik paläontologischer Analyse fossiler Tragocerinen/Bovidae, Mammalia). – *Habil.-Schrift Univ. Mainz*, 198 S., 44 Abb.; Mainz.
- BERGGREN, W. A. & COVERING, J. A. VAN (1974): The Late Neogene. Biostratigraphy, geochronology and paleoclimatology of the last 15 million years in marine and continental sequences. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **16**, no. 1/2: XI+216 S., 15 Abb.; Amsterdam.
- BERNOR, R. L., WOODBURNE, M. O. & VAN COVERING, J. A. (1980): A Contribution to the Chronology of some Old World Miocene Faunas based on Hipparionine Horses. – *Géobios*, **13** (5): 705–739, 9 figs., 2 tabl.; Lyon.
- BRÜCKNER, G. H. (1968): Vorgeschichtliche Grabung im F. F. Gebiet am Höwenegg – Ein Beitrag zur Menschwerdung – Fürstenberger Waldbote, Jg. 1968, Nr. 14: 4 S., 2 Abb.; Donaueschingen.
- COPPENS, Y. (1978): Le Lothagamien et le Shungurien, étages continentaux du Pliocène est-africain. – *Bull. Soc. géol. France*, **20**, no. 1: 39–44, 1 fig.; Paris.
- FAHLBUSCH, V. (1976): Report on the International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary (München, April 11–14, 1975). – *Newsl. Stratigr.*, **5** (2/3): 160–167, 1 Tab.; Berlin–Stuttgart.
- FAHLBUSCH, V. (1981): Miozän und Pliozän – Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. – *Mitt. bayer. Staatsslg. Paläontol. hist. Geol.*, **21**: 121–127, 1 Tab.; München.
- FEUSTEL, R. (1978): Abstammungsgeschichte des Menschen. – Jena (VEB Fischer).
- FORSTÉN, A. (1968): Revision of the Palearctic *Hipparion*. – *Acta Zoologica Fennica*, **119**: 134, 42 Abb., 4 Taf.; Helsinki – Helsingfors.
- FORSTÉN, A. (1973): Evolutionary changes in the metapodials of fossil horses. – *Commentationes Biologicae*, **69**: 18, 7 Abb.; Helsinki – Helsingfors.
- FORSTÉN, A. (1978): *Hipparion primigenium* (v. MEYER, 1829), an early three-toed horse. – *Ann. Zool.*, **15**: 298–313, 12 Abb.; Helsingfors.
- FORSTÉN, A. (1985): *Hipparion primigenium* from Höwenegg/Hegau, FRG. – *Ann. Zool. Fennici*, **22**: 417–422, 4 figs., 3 tab.; Helsingfors.
- FRANZEN, J. L. & STORCH, G. (1976): Die Unterpliozäne Fundstelle von Dorn-Dürkheim – Rhein.-Main. *Forsch.*, **82**: 61–72, 1 Abb.; Frankfurt/Main.

- GENTRY, A. W. (1974): A New Genus and Species of Pliocene Boselaphini (Bovidae, Mammalia) from South Africa. – *Ann. South African Mus.*, **65** (5): 145–188, 28 figs., 4 tab., Cape Town.
- GENTRY, A. W. (1978): Bovidae. – In: *Evolution Afric. Mamm.*, ed. V. I. P. MAGLIO: 540–572; Cambridge, Mass. (Harvard Univ. Press).
- GREGOR, H. J. (1982): Die jungtertiären Floren Süddeutschlands. Paläokarpologie, Phytostratigraphie, Paläoökologie, Paläoklimatologie. – 278 S., 34 Abb., 16 Taf.; Stuttgart (Enke).
- GUERIN, C. (1981): Les Rhinocères (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène Terminal au Pliocène supérieur en Europe Occidentale. Comparaison avec les Espèces Actuelles. – *Docum. Lab. Géol. Lyon*, **79**, fasc. I–III, 1185 pp., 115 figs., 21 pl. 161 tab.; Lyon.
- HAUS, H. A. (1956): Neue Anschauungen über die Geologie und den Vulkanismus des südlichen Hegau auf Grund von Bentonit-Funden am Hohenstoffeln. – Nicht veröff. Vortragsber., Tagung Oberrhein. geol. Ver.; Donaueschingen.
- HEINTZ, E. & GINSBURG, L. & HARTENBERGER, J. L. (1978): Mammifères fossiles en Afghanistan; Etat des Connaissances et Résultat d'une Prospection. – *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (3) **69**: 101–119, 1 pl., 1 fig.; Paris.
- \* HÜNERMANN, K. A. (1982): Rekonstruktion des *Aceratherium* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg (Hegau) (Baden-Württemberg, BRD). – *Z. geol. Wiss. Berlin*, **10** (7): 929–942, 11 Abb.; Berlin.
- \* HÜNERMANN, K. A. (1985): Die Nashornskellette (*Aceratherium incisivum* KAUP, 1832) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg im Hegau/Südwestdeutschland – Ms., 135 S., 104 Abb., 6 Taf.; Zürich.
- HÜRZELER, J. & ENGESSER, B. (1976): Les faunes de mammifères néogènes du Bassin de Baccinello (Grosseto, Italie). – *C. r. Acad. Sc. Paris*, **283**: 333–336; Paris.
- HUSSAIN, S. T. (1975): Evolutionary and Functional Anatomy of the Pelvic Limb in Fossil and Recent Equidae (Perissodactyla, Mammalia). – *Anat., Histol., Embryol.*, **4**: 179–222, 14 figs.; Berlin und Hamburg.
- JELINEK (1972): Das große Bilderlexikon des Menschen in der Vorzeit. – Prag (Artia).
- \* JÖRG, E. (1951): Über einige Beobachtungen in den Öhninger Schichten am Höwenegg. – *Mitt.-Bl. bad. geol. Landesanstalt*, 1950: 75–77, 1 Abb.; Freiburg i. Br.
- \* JÖRG, E. (1953): Die Schichtenfolge der Fossilfundstelle Höwenegg (Hegau). – *Jber. u. Mitt. oberrh. geol. Ver.*, **35**: 67–87, 1 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- \* JÖRG, E. (1951): Über einige Beobachtungen in den Öhninger Schichten am Höwenegg. – *Mitt.-Bl. bad. geol. Landesanstalt*, 1950: 75–77, 1 Abb.; Freiburg i. Br.
- \* JÖRG, E. (1953): Die Schichtenfolge der Fossilfundstelle Höwenegg (Hegau). – *Jber. u. Mitt. oberrh. geol. Ver.*, **35**: 67–87, 1 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- \* JÖRG, E. (1956): Geologische und biostratonomische Beobachtungen an der unterpliozänen Fossilfundstelle Höwenegg (Hegau). – *Schr. Ver. Gesch. u. Naturgesch. d. Baar*, **24**: 198–207, 4 Abb., 2 Taf.; Donaueschingen.
- \* JÖRG, E. (1957): Tierwelt und Landschaft am Höwenegg (Hegau) zur Unterpliozänenzeit. – *Hegau, Z. f. Gesch., Volkskde., Naturgesch.*, **2** (4): 117–125, 6 Abb.; Singen.
- \* JÖRG, E. (1965): *Ophisaurus acuminatus* nov. spec. (Anguillidae, Rept.) von der pontischen Wirbeltier-Fundstätte Höwenegg (Hegau). – *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, **24**: 21–30, 6 Abb., 1 Taf.; Karlsruhe.
- \* JÖRG, E., REST, H. & TOBIEN, H. (1955): Die Ausgrabungen an der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg (Hegau) 1950–1954. – *Beitr. naturkdl. Forsch. SüdwDtl.*, **14**: 3–21, 5 Abb., 6 Taf.; Karlsruhe.
- KIRCHHEIMER, F. (1957): Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. – 783 S., 55 Taf.; Halle/Saale (Knapp).
- KOENIGSWALD, G. H. R. VON (1939): Hipparion und die Grenze zwischen Miozän und Pliozän – *Zentralbl. Min. Geol. Pal. Abt. B* **1939**: 236–245; Stuttgart.
- LIPPOLT, H. J. & GENTNER, W. & WIMMENAUER, W. (1963): Altersbestimmungen nach der Kalium-Argon-Methode an tertiären Eruptivgesteinen Südwestdeutschlands. – *Jh. geol. Landesamt Baden-Württ.*, **6**: 507–538; Freiburg i. Br.
- LUTZ, A. (1965): Jungtertiäre Süßwasserstracoden aus Süddeutschland. – *Geol. Jb.*, **82**: 271–330, 30 Abb., 1 Taf.; Hannover.
- MACFADDEN, B. J. (1982): Systematics of the Neogene Siwalik Hipparions (Mammalia, Equidae) based on cranial and dental Morphology. – *J. Vertebrate Paleontology*, **2** (2): 185–218, 19 Abb., 3 Tab.; Soc. of Vertebrate Paleontology, USA.
- MACFADDEN, B. J. (1984): Systematics and Phylogeny of *Hipparion*, *Neohipparion*, *Nannippus* and *Cormohipparion* (Mammalia, Equidae) from the Miocene and Pliocene of the New World. – *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **179** (1): 1–195, 151 figs.; New York, N. Y.
- MEIN, P. (1975): Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. – In: *Report on Activity of the R. C. M. N. S. Working Groups (1971–1975)*: 78–81, 1 Tab.; Bratislava.
- MOYA SOLÀ, S. (1983): Los Boselaphini (Bovidae, Mammalia) del Neogene de la Peninsula Iberica. – *Univ. Autonoma Barcelona, Publ. Geol.*, **18**: 237 S., 61 figs., 17 pl.; Barcelona.
- MÜLLER-KARPE, H. (1974): Geschichte der Steinzeit. – München (C. H. Beck).
- \* RIETSCHEL, S., TRUNCKO, L. & WEISSBRODT, W. (1985): Südbadische Fossilfunde: Fundstätten Öhningen und Höwenegg. – *Führer zu Ausstellungen*, **6**, Museum am Friedrichsplatz, Karlsruhe, 46 S., 76 Abb., 1 Taf.; Karlsruhe.
- ROTHAUSEN, K. (1970): Methodik und Ausdeutung von Einstreuermessungen. – *Abh. hess. L.Amt Bodenforsch.*, HORST FALKE-Festschrift, **56**: 49–55, 4 Abb.; Wiesbaden.
- RUST, A. (1965): Über Waffen und Werkzeugtechnik des Altmenschen. – Neumünster (Wachholtz).
- RUTTE, E. (1962): Schlundzähne von Süßwasserfischen – *Palaeontographica*, **A 120**: 165–212, 8 Abb., Taf. 13–21, 2 Tab.; Stuttgart.
- SCHAEFER, H. (1961): Die pontische Säugetierfauna von Charmoille (Jura bernois). – *Ecl. geol. Helvet.*, **54** (2): 559–566; Basel.
- SCHLEICH, H. H. (1981): Jungtertiäre Schildkröten Süddeutschlands, unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. – *CFS, Courier Forschungsinst. Senckenberg*, **48**: 372 S., Abb., Taf.; Frankfurt/Main.
- \* SCHLEICH, H. H. (1986): Vorräufige Mitteilung zur Bearbeitung der fossilen Schildkröten der Fundstelle Höwenegg. – *Carolina*, **44**: 47–50; Karlsruhe.
- \* SCHREINER, A. (1963): Geologische Untersuchungen am Höwenegg (Hegau). – *Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg*, **6**: 395–420, Abb. 74–75, Taf. 33–35; Freiburg i. Br.
- SCHREINER, A. (1970): Erläuterungen zur Geologischen Karte des Landkreises Konstanz mit Umgebung 1: 50 000. – Herausgegeben. Geol. Landesamt Baden-Württemberg, 286 Seiten, 28 Abb., 11 Taf., 5 Beil.; Stuttgart.
- SCHWABEDISSEN, H. (1975): Archaeological Research. 1. Palaeolithic and Mesolithic Periods. – *Eiszeitalter und Gegenwart*, **23/24**: 340–359; Öhringen/Württ.
- SCHWABEDISSEN, H. (1985): Fundplätze des Menschen im Eis-

- zeitalter in Ostwestfalen und Lippe. – Führer Tagung Altersverbände Detmold 1985; Detmold.
- SOLOUNIAS, N. (1981): The Turolian Fauna from the Island of Samos, Greece. – Contrib. Vertebrate Evolution (HECHT, M. K. & SZALAY, F. S. ed.), **6**: VIII + 232 S., 67 Abb., 1 Kt., 42 Tab.; Basel, München, Paris, London, New York, Sidney.
- SONDAAR, P. Y. (1961): Les Hipparion de l'Aragonie méridional. – Estudios geol., **17**: 209–305, 56 figs., 27 tab., 10 pl.; Madrid.
- SONDAAR, P. Y. (1968): The Osteology of the Manus of fossil and recent Equidae, with special reference to phylogeny and function. – Verh. koninkl. Nederl. Akad. Wetenschappen, Afd. Natuurkunde, **25** (1): 76, 25 Abb., 18 Tab., 5 Taf.; Amsterdam.
- THOMAS, H. (1979): *Miotragocerus cyrenaicus* sp. nov. (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) du Miocène supérieur de Sahabi (Libye) et ses Rapports avec les Autres *Miotragocerus*. – Géobios, **12** (2): 267–281, 1 pl.; Lyon.
- \* TOBIEN, H. (1938): Über *Hipparion*-Reste aus der obermiozänen Süßwassermolasse Südwestdeutschlands. – Z. deutsch. geol. Ges., **90**: 177–192, 1 Taf.; Berlin.
- \* TOBIEN, H. (1951): Über die Grabungen in der oberen Süßwassermolasse des Höwenegg (Hegau). – Mitt.-Bl. bad. geol. Landesanstalt, 1950: 72–74; Freiburg i. Br.
- TOBIEN, H. (1952): Über die Funktion der Seitenzehen tridactyler Equiden. – N. Jb. Geol. Paläontol., **96**: 137–172, 4 Abb., 2 Tab., 3 Taf.; Stuttgart.
- \* TOBIEN, H. (1954): Jungtertiäre Wirbeltiere vom Höwenegg (Hegau). – Die Umschau, **54**: 559–561, 8 Abb.; Frankfurt/Main.
- \* TOBIEN, H. (1956): Zur Ökologie der jungtertiären Säugetiere vom Höwenegg (Hegau) und zur Biostratigraphie der europäischen *Hipparion*-Fauna. – Schr. Ver. Gesch. u. Naturgesch. Baar usw., **24**: 208–223, 3 Abb.; Donaueschingen.
- TOBIEN, H. (1957): Sobre la Bioestratigrafía de la Fauna de *Hipparion*. – Cursillos Conf. Inst. „Lucas Mallada“, **4**: 121–126, 2 Abb.; Madrid.
- \* TOBIEN, H. (1957a): Die Bedeutung der unterpliozänen Fossilfundstätte Höwenegg für die Geologie des Hegaus. – Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, **2**: 193–208, 1 Tab.; Freiburg i. Br.
- \* TOBIEN, H. (1958): Die jungtertiäre Fossilfundstätte Höwenegg. – Z. deutsch. geol. Ges., **110**: 617–618; Hannover.
- \* TOBIEN, H. (1959): Die Ausgrabungen an der pontischen Fossilfundstätte Höwenegg (Hegau). – Cursillos y Conferencias, Inst. Lucas Mallada, **6**: 59–62, 3 Taf. (spanisch u. deutsch); Madrid.
- \* TOBIEN, H. (1959): *Hipparion*-Funde aus dem Jungtertiär des Höwenegg (Hegau). – Aus der Heimat, **67**: 121–140, 7 Abb., 4 Taf.; Öhringen.
- \* TOBIEN, H. (1962): Über Carpus und Tarsus von *Deinotherium giganteum* KAUP (Mamm., Proboscidea). – Paläont. Z., H. SCHMIDT-Festband: 231–238, 3 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.
- TOBIEN, H. (1968): Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten. – Ecl. geol. Helvet., **61**: 549–575, 2 Abb.; Basel.
- TOBIEN, H. (1970): Subdivision of Pontian Mammalian Faunas (in: Comm. Mediterr. Neogene Stratigr. Proc. IV. Session, Bologna 1967). – Gior. Geol., **35**: 191–195, 2 Abb. (1967); Bologna.
- TOBIEN, H. (1977): 7 Fauna, in: Jungtertiär und Quartär im Horloff-Graben/Vogelsberg: Boenigk, W. et al. – Geol. Abh. Hessen, **75**: 65–68; Wiesbaden.
- TOBIEN, H. (1977): Ein Gewöllrest mit *Megacricetodon* (Rodentia, Mammalia) aus dem Obermiozän von Öhningen (Baden-Württemberg). – Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. (PFANNENSTIEL-Gedenkbund), **67**: 359–369, 1 Abb., 1 Tab.; Freiburg i. Br.
- TOBIEN, H. (1980): Säugerfaunen von der Grenze Pliozän/Pleistozän in Rheinhessen. 1. Die Spaltenfüllungen von Gundersheim bei Worms. – Mainzer geowiss. Mitt. **8**: 209–218, 3 Abb.; Mainz.
- \* TOBIEN, H. (1982): Osteologische Bemerkungen zum Fußbau von *Hipparion* (Equidae, Mammalia) aus der jungtertiären Wirbeltierfundstätte Höwenegg/Hegau (Baden-Württemberg, BRD). – Z. geol. Wiss., Berlin, **10** (7): 1043–1057, 10 Abb., 3 Taf.; Berlin.
- \* TOBIEN, H. & JÖRG, E. (1959): Die Ausgrabungen an der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg (Hegau) 1955–1959 – Beitr. naturkd. Forsch. SüdwDtl., **18**: 175–181, 2 Abb., 3 Taf.; Karlsruhe.
- VASISHAT, R. N., GAUR, R. & CHOPRA, S. R. K. (1978): Geology, Fauna and Palaeoenvironments of Lower Siwalik Deposits around Ramnagar, India – Nature, **275**: 736–737, 1 table, map; London.
- VASS, D. (1975): Report on the Working Group on Radiometric age and Paleomagnetism. – Rep. Activity R. C. M. N. S. Working Groups (1971–1975): 103–117, 1 tab.; Bratislava.
- WAGNER, J. J., DELALOYE, M. & HEDLEY, I. (1975): Données géochronométriques et paléomagnétiques sur l'extension du volcanisme du Hegau en Suisse (Ramsen, Schaffhouse). – C. R. des Séances, SPHN, Genève, N. S. **10** (1): 46–57, 4 Abb., 3 Tab.; Genève.
- \* WITTMANN, O. (1937): Deckentuff und Molasse am Höwenegg. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte eines Hegauvulkanes. – Jber. u. Mitt. oberrh. geol. Ver. N. F., **26**: 1–32, 12 Abb.; Stuttgart.
- WOODBURNE, M. O. & BERNOR, R. L. (1980): On superspecific Groups of some Old World *Hipparionine* Horses. – J. Paleont., **54** (6): 1319–1348, 7 figs.; Tulsa.
- ZHEGALLO, V. I. (1978): The *Hipparions* of Central Asia. – The joint Sov.-Mongol. expedit., Transact., **7**: 155 pp., 80 figs. (in Russian); Moscow.

GÉRARD DE BEAUMONT

# Les Carnivores (Mammifères) du Néogène de Höwenegg / Hegau, Baden-Württemberg

## Kurzfassung

Cinq espèces, un „Palaeofélidé“ (*Sansanosmilus jourdani*), un Félide (*Machairodus* cf. *aphanistus*), deux Hyénidés (*Thalassictis robusta* und *Thalassictis wongii*) und ein Ursidé (*Amphicyonine* gen. und sp. indet.), sind beschrieben und abgebildet. Die taxonomischen und stratigraphischen Beziehungen werden besprochen.

## Résumé

Cinq espèces, soit un „Paléoféliné“ (*Sansanosmilus jourdani*), un Féliné (*Machairodus* cf. *aphanistus*), deux Hyélinés (*Thalassictis robusta* et *Thalassictis wongii*) et un Ursidé (*Amphicyonine* gen. et sp. indet.), sont décrites et figurées. Les implications taxonomiques et stratigraphiques sont discutées.

## Autor

GÉRARD DE BEAUMONT, Muséum d'Histoire naturelle, CH-1211 Genève 6.

## 1. Introduction

C'est à H. TOBIEN, qui voudra bien trouver ici l'expression de ma plus vive reconnaissance, que je dois la possibilité d'étudier les Carnivores de Höwenegg. En effet, mon collègue de Mayence me fit cette proposition à la suite d'une demande que je lui avais présentée, sur la recommandation de K. A. HÜNERMANN de Zürich, concernant le *Machairodus* de cette localité.

J'ai pu obtenir d'étudier les fossiles à Genève grâce à l'amabilité des responsables des Instituts ou Musées où sont déposées les pièces, soit le Docteur L. TRUNKO (Landessammlungen f. Naturkunde, Karlsruhe), le Professeur H. TOBIEN (Paläontologisches Institut der Universität, Mayence) et le Comte ZU LYNAR (Fürstl. Fürstembergische Sammlungen, Donaueschingen). A Uppsala et à Lyon, j'ai pu faire d'utiles comparaisons grâce à l'accueil bienveillant de Mademoiselle S. STUENES et de Monsieur M. PHILIPPE. Toutes les photographies et dessins sont de G. DAJÓZ, Muséum d'Histoire naturelle, Genève. Je leur adresse ici mes plus sincères remerciements.

Si le matériel est peu abondant, il a néanmoins permis, bien que subsistent certaines incertitudes, de décrire cinq espèces de Carnivores dans notre localité. Disons enfin que quelques pièces avaient déjà été signalées JÖRG, REST & TOBIEN 1955, TOBIEN 1957, 1959, TOBIEN & JÖRG 1955).

## 2. Descriptions

### *Sansanosmilus jourdani* (FILHOL) (fig. 1)

Fragment de mandibule gauche (no Hö 834), Collection Mayence.

Portant pour seule dent la canine, cette extrémité antérieure de branche mandibulaire gauche se présente dans un état de conservation moyennement satisfaisant, l'os étant un peu écrasé et fortement fendillé surtout sur la face externe. La zone incisivaire dont les alvéoles n'ont pas pu être préparés individuellement est surélevée par rapport à la région la plus reculée, mais il s'avère délicat de se rendre compte exactement dans quelle mesure, le bord supérieur de l'os n'étant pas complet. Cette région dépasse en tout cas beaucoup la canine en largeur (environ 12 mm). Cette dernière dent, très petite et „incisiviforme“, présente un net aplatissement labiolingual. En vue latérale, elle se recourbe distinctement en direction postérieure. Ses arêtes sont fortement usées, surtout celle qui se situe en position antérointerne, ainsi que le sommet. Toutefois, au niveau du collet où cette dernière se retourne vers l'arrière sur une faible distance, on voit encore quelques perles trahissant une crénulation distincte. Bien que moins atteinte, l'arête postérieure ne laisse que vaguement deviner par endroits les serrations qui la marquaient.

Après la canine vient un diastème descendant en oblique dont la nette concavité en vue latérale et supérieure s'accroît de plus en plus vers l'arrière où il finit par tourner brusquement pour atteindre le premier alvéole visible. Malheureusement, cette zone n'est plus du tout bien conservée et s'avère d'interprétation difficile.

La caractéristique principale de la face externe est de se prolonger vers le bas par une apophyse mentonnière très distincte à limite inférieure décrivant une courbe dont la convexité très accusée en avant décroît vers l'arrière pour se terminer en faible concavité avant l'endroit où elle se fond dans le corps proprement dit de la mandibule. La forme de la surface de ce côté ne peut être décrite exactement car elle a subi des écrasements distincts que trahissent entre autres de très nombreuses fissures; il était en tout cas concave d'avant en arrière, mais moins nettement sur l'apophyse mentonnière.

Une crête très nette et rectiligne faiblissant vers le haut au voisinage de la canine et en continuité en bas avec la limite la plus avancée de l'apophyse, sépare les faces externe et antérieure. Élevée et étroite, cette dernière, de largeur constante sur toute sa hauteur, présente autour de son axe vertical une torsion amenant la limite symphysaire de plus en plus en avant vers le haut,

région où la face devient aussi un peu bombée.

La face interne montre en avant la zone de la symphyse courte, élevée et distinctement saillante, divisée assez nettement en deux parties par une constriction au tiers de la hauteur. Son plan fait un angle très net avec celui de la branche mandibulaire indiquant une forte divergence des deux moitiés de la mâchoire au moins dans leur partie antérieure. De son extrémité inférieure partent deux côtes, une nette et courte orientée vers l'extérieur et le bas et l'autre, plus émoussée et sinuose, dirigée vers l'arrière, constituée par le bord inférieur du flanc interne de la branche horizontale distinctement saillante par suite de la position très externe de la ligne de fixation de l'apophyse mentonnière. Sur cette dernière, les reliefs décrits ci-dessus bordent une nette dépression grossièrement triangulaire et celle-ci est encore parcourue tout en arrière par une ride oblique qui isole la zone la plus reculée de la partie principale.

*Machairodus cf. aphanistus* (KAUP) (fig. 2 et 3)

P<sub>4</sub> gauche (no. Hö 141), Collection Donaueschingen.

Phalange 2 droite (no. Hö 935), Collection Mayence.

Il ne manque qu'une moitié inférieure de racine à cette dent très fraîche qui débute par un denticule accessoire de hauteur moyenne, peu incliné en arrière, à partie supérieure tranchante et oblique en vue occlusale dont l'arête, incomplète dans la zone antérointerne, décrit un arc de cercle en vue latérale. Sous cet angle, la pointe principale a une marge antérieure légèrement convexe et un bord postérieur plus court et plus rectiligne. Séparé de ce dernier par une nette encoche et légèrement déporté du côté externe, le sommet accessoire postérieur est aussi long et un petit peu plus haut que la pointe antérieure. Derrière lui, l'élévation cingulaire assez distincte est nettement rejetée en direction interne. Cette position va de pair avec le débordement vers l'arrière de la moitié externe de la couronne.

La largeur maximum de la dent se situe fort en retrait. Le bord interne est très distinctement sinueux, la marge externe à peu près rectiligne avec de faibles vallonnements. Le cingulum se cantonne à l'extrémité postérieure et sur une petite fraction du bord antéroexterne. Les arêtes n'ont pas de vraie crénelation mais leur fil présente cependant de légères et irrégulières ondulations transverses. En vue latérale, la limite inférieure de la couronne est nettement concave du côté externe et à peu près rectiligne à l'intérieur. Les racines sont de force presque égale.

Une phalange 2, probablement du doigt II du pied droit, indiquant un animal à griffes rétractiles, doit encore se classer ici. L'os est un peu plus trapu que l'élément correspondant chez le Lion, mais de volume comparable; c'est vraiment la seule différence qui existe avec l'os du squelette no 719/18 du Muséum de Genève.

*Thalassictis robusta* (GERVAIS ex NORDMANN) (fig. 4 et 5)

Mandibule droite avec C, P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub>; alvéoles P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> et M<sub>2</sub> (no Hö 27), Collection Karlsruhe.

P<sub>4</sub> droite (no. Hö 43), Collection Mayence.

La mandibule est très complète mais elle se présente sous l'aspect d'une mosaïque de nombreux fragments dont l'ajustement est assez satisfaisant mais pas parfait, de sorte que l'os n'a plus sa planéité originelle, étant trop recourbé vers l'intérieur. Les dents présentes sont très peu usées; seule M<sub>1</sub> a malheureusement subi des dégâts importants dont nous parlerons plus loin.

La zone des alvéoles des incisives n'est pas observable. De faible taille la canine dont manque le sommet est plus large que l'espace qui la sépare de la symphyse. Elle a une arête postérieure et une autre, en position antérointerne, toutes deux relativement peu accusées. Un espace réduit sépare cette dent de l'alvéole unique de P<sub>1</sub> de forme presque circulaire. Ce dernier jouxte le plus avancé de la P<sub>2</sub> qui pour cette dent est le plus faible. La P<sub>3</sub> a ses bords externe et interne parallèles; en vue occlusale l'extrémité antérieure est curviligne et déportée du côté interne alors que le bout postérieur est régulièrement arrondi. Il n'y a pas de denticule antérieur, l'aplomb du sommet principal tombe légèrement devant la mi-longueur et on note une petite pointe postérieure basse. En vue occlusale, l'arête rectiligne qui parcourt la couronne se situe au 2/5 du bord interne en avant et à la même distance par rapport au bord externe en arrière. Le cingulum se voit sur le bord antéroexterne et de part et d'autre de l'extrémité postérieure où il est de hauteur très constante et lisse, ne créant pas de sommet. Les racines sont de force pratiquement égale.

La P<sub>4</sub> diffère de la prémolaire précédente par sa silhouette occlusale à extrémité postérointerne tronquée obliquement, par un faible denticule antérieur, par une pointe principale culminant plus en avant, par un denticule postérieur proportionnellement bien plus volumineux. Le très fort cingulum postérointerne est relevé et tranchant mais lisse.

La M<sub>1</sub> a subi bien des dégâts. On note de nombreuses fissures étroites et plus ou moins bouchées, quelques faibles enfoncements et surtout une grosse lézarde verticale ouverte vers l'intérieur à la limite des deux denticules principaux et qui dévie le paraconide vers l'extérieur et le bas. Enfin, le métaconide manque, ayant été fauché presque verticalement. La largeur maximum de la dent devait se situer assez nettement au niveau du métaconide. Le paraconide et le protoconide sont de longueur assez voisine. L'arête du premier était probablement très peu inclinée vers l'arrière alors que le second sommet est bien redressé. La marge postérieure du trigonide est un peu oblique et sa pente s'atténue vers le bas.

Distinctement moins large que la partie antérieure de la dent, le court talonide a un hypoconide usé, mais dont la hauteur comme la largeur devaient dépasser un peu celles de l'entoconide. Le premier a une arête antérointerne très nette rejoignant la mi-largeur de la face arrière du trigonide et une crête postérointerne moins développée. Culminant plus en arrière et très près du bord interne, l'entoconide, un peu abîmé, n'a pas d'arête antérieure.

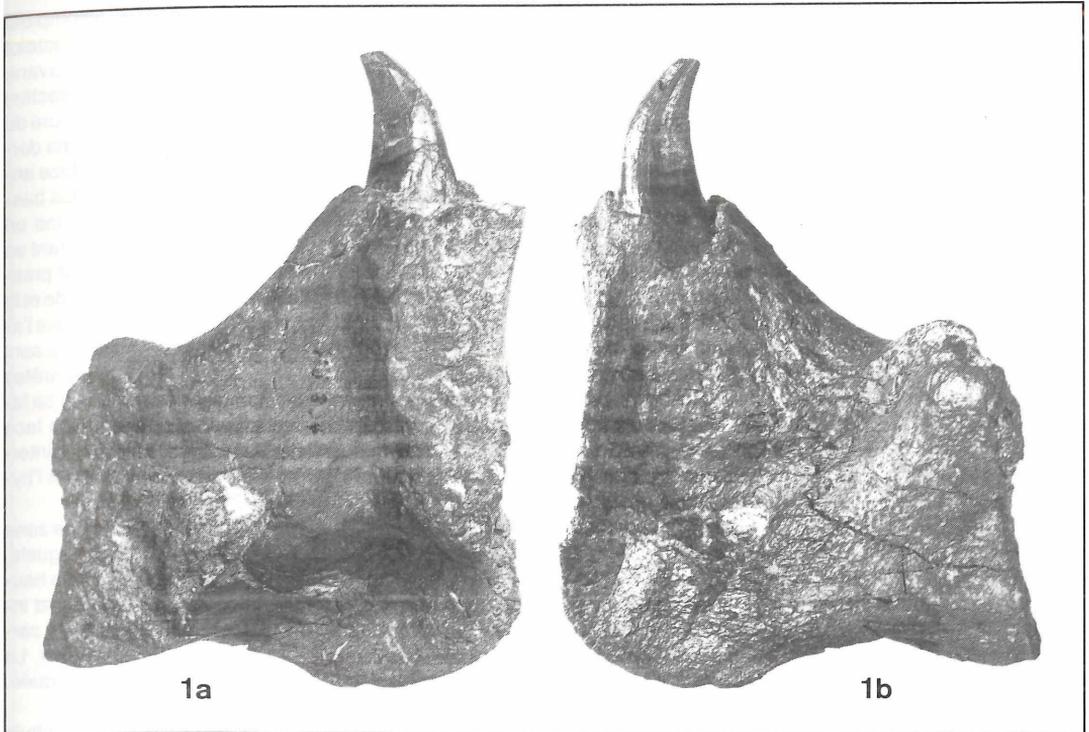


Fig. 1: *Sansanosmilus jourdani* (FILHOL). Mandibule gauche avec C. Collection Mayence (Hö 834). a: vue interne; b: vue externe. Grandeur naturelle.

re et seulement une côte émoussée allant en direction postéroexterne et rejointe par une faible rugosité se dirigeant vers l'hypoconide. Il y a un très petit sommet assez abîmé à l'extrémité arrière de la vallée entre les deux élévations principales. Le cingulum est fort sur le flanc externe du paraconide, bien net du même côté sur le talonide et faible ou absent partout ailleurs. La racine postérieure est distinctement plus faible que l'antérieure. L'usure n'a attaqué que très faiblement les arêtes des sommets principaux et l'hypoconide.

En ce qui concerne les mesures de cette dent, la longueur donnée ne peut être qu'une estimation à cause de la fissure entre le paraconide et le protoconide. Celle-ci pour la seule trigonide vaut  $13,1 \pm 0,3$ . La largeur est aussi incertaine par suite de l'absence du métaconide. L'alvéole unique de  $M_2$ , plus ou moins abîmé, paraît avoir été grossièrement elliptique.

L'os mandibulaire a sa hauteur croissant régulièrement depuis l'avant jusque sous  $M_2$ . La longue symphyse va aussi loin que le milieu de  $P_2$ . Le procès coronoidien, haut et court, débute brusquement peu en retrait de  $M_2$ . Sa marge antérieure est faiblement convexe, son sommet assez arrondi et son bord postérieur légèrement concave. Le procès articulaire se situe très peu au-dessus de la série dentaire. Le procès angulaire dont l'extrémité manque est fort bien dessiné. La fosse masséte-

rique va en avant jusque sous le bord postérieur de  $M_2$ . Les foramens mentonniers se situent à mi-hauteur de la branche mandibulaire, le premier, de peu le plus fort, sous la racine la plus avancée de  $P_2$  et le second sous l'extrémité antérieure de  $P_3$ . La zone du foramen mandibulaire n'est pas visible.

La  $P_4$  isolée de Mayence est un peu plus petite que celle de l'exemplaire décrit ci-dessus, légèrement moins lourde en vue occlusale dans la zone antérieure, avec un denticule postérieur un petit peu plus faible et un cingulum postérointerne moins relevé.

Un cubitus (Hö 116), dont manque une petite partie de l'extrémité inférieure, a été retrouvé après l'achèvement du manuscrit dans les collections de Karlsruhe et appartient à *Thalassictis robusta*. L'os a un bord ventral distinctement concave au niveau de l'incisure trochléaire et une section triangulaire en bas. Sa hauteur est presque égale sous les procès anconé et coronoïde. L'olécrâne, bien développé, a sur son sommet une protubérance fort nette et très ramassée du côté dorso-latéral et, en direction plus ventrale, une crête distinctement plus étendue en hauteur et un peu rabattue vers la face médiale.

Longueur incisive trochléaire:  $\sim 18$ . Distance entre l'extrémité proximale ventrale et le processus anconé: 26. Hauteur au niveau du processus coronoïde: 22.

Hauteur de l'incisure radiale: 14. Longueur conservée: 150.

*Thalassictis wongii* (ZDANSKY) (fig. 6 et 7)

Fragment de mandibule gauche avec P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub>, alvéole M<sub>2</sub> (no Hö 1040), Collection Karlsruhe.

Fragment de mandibule gauche avec P<sub>4</sub>-M<sub>1</sub>, alvéole M<sub>2</sub> (no Hö 146), Collection Donaueschingen.

Un peu plus complète, la pièce de Karlsruhe sera décrite en premier. Les dents sont fissurées mais les fentes parfois remplies de sédiment sont en général étroites. Les couronnes présentent une usure de moyenne à forte.

La P<sub>3</sub> a une silhouette occlusale en parallélogramme assez régulier. Il y a un faible sommet antérieur situé au tiers de la largeur depuis le bord interne. La pointe principale dont l'apex devait se placer un peu en avant de la mi-longueur est très usée. Le sommet postérieur est légèrement plus volumineux que l'antérieur; il se situe au tiers depuis le bord externe. Une arête oblique très rectiligne en vue supérieure parcourt toute la couronne. Tout le côté postérointerne du parallélogramme présente une muraille cingulaire assez tranchante, de hauteur constante et relativement forte, dont la dimension antéro-postérieure croît de part et d'autre de l'extrémité de l'arête longitudinale de la dent. Partout ailleurs le bourrelet est faible ou absent. La racine postérieure est de peu la plus forte.

La P<sub>4</sub> diffère de la précédente par sa taille plus considérable et par sa largeur s'accroissant vers l'arrière. Le sommet antérieur est proportionnellement plus fort et il en va de même pour celui qui suit la pointe principale mais leur rapport de volume vaut à peu près celui de la P<sub>3</sub>. Le cingulum postérieur est plus „agité“; il y a un net denticule à son extrémité antérointerne et un autre, plus petit, au bout de l'arête longitudinale de la couronne. La différence de taille des racines est un peu plus accusée que sur la prémolaire précédente et l'usure un peu plus faible sur la pointe principale mais plus distincte sur les sommets accessoires.

La M<sub>1</sub> a un robuste trigonide de largeur assez constante car la présence du métaconide compense le net renflement au niveau du paraconide. Les deux denticules principaux sont de longueur égale et le protoconide était probablement le plus haut mais l'usure assez forte empêche de se rendre compte avec précision de la silhouette latérale. Le métaconide devait être légèrement plus bas que le paraconide; sans arête antérieure mais avec une crête externe, il vaut un peu moins du tiers de la largeur du protoconide. En arrière, les bords des deux denticules sont exactement au même niveau de sorte que la muraille postérieure du trigonide est perpendiculaire à l'axe longitudinal de la dent; verticale en haut, la paroi s'incline un peu au voisinage de sa base.

Le talonide est légèrement moins large que le trigonide et porte trois sommets. L'entoconide usé domine un peu en longueur, largeur et très vraisemblablement en hauteur. Il n'a pas d'arête antérieure mais une crête oblique

le relie au sommet postérieur et une autre, incomplète en haut, se dirige vers l'hypoconide dont elle n'atteint pas non plus la pointe. Placé légèrement plus en avant, ce sommet a une forte arête oblique allant en direction antérointerne vers le milieu de la muraille postérieure du trigonide, une autre la prolonge vers l'arrière et une dernière, bien plus faible monte sur une partie de la face antéroexterne. La zone postérieure du talonide, plus basse mais néanmoins très bien individualisée, forme un large sommet tranchant, régulièrement arqué autant en vue supérieure que de l'arrière. Le cingulum est pratiquement complet mais faible sauf sur le paraconide et la face externe du talonide où il rejoint et prolonge vers l'avant l'arête du sommet le plus reculé. Les racines sont de taille voisine. L'usure a attaqué fortement les arêtes du trigonide, créant de plus un lobe subvertical sur sa face externe, distinctement marqué le sommet et la face externe du métaconide ainsi que la partie postérointerne de l'entoconide et enfin atteint plus légèrement l'hypoconide et le denticule le plus reculé.

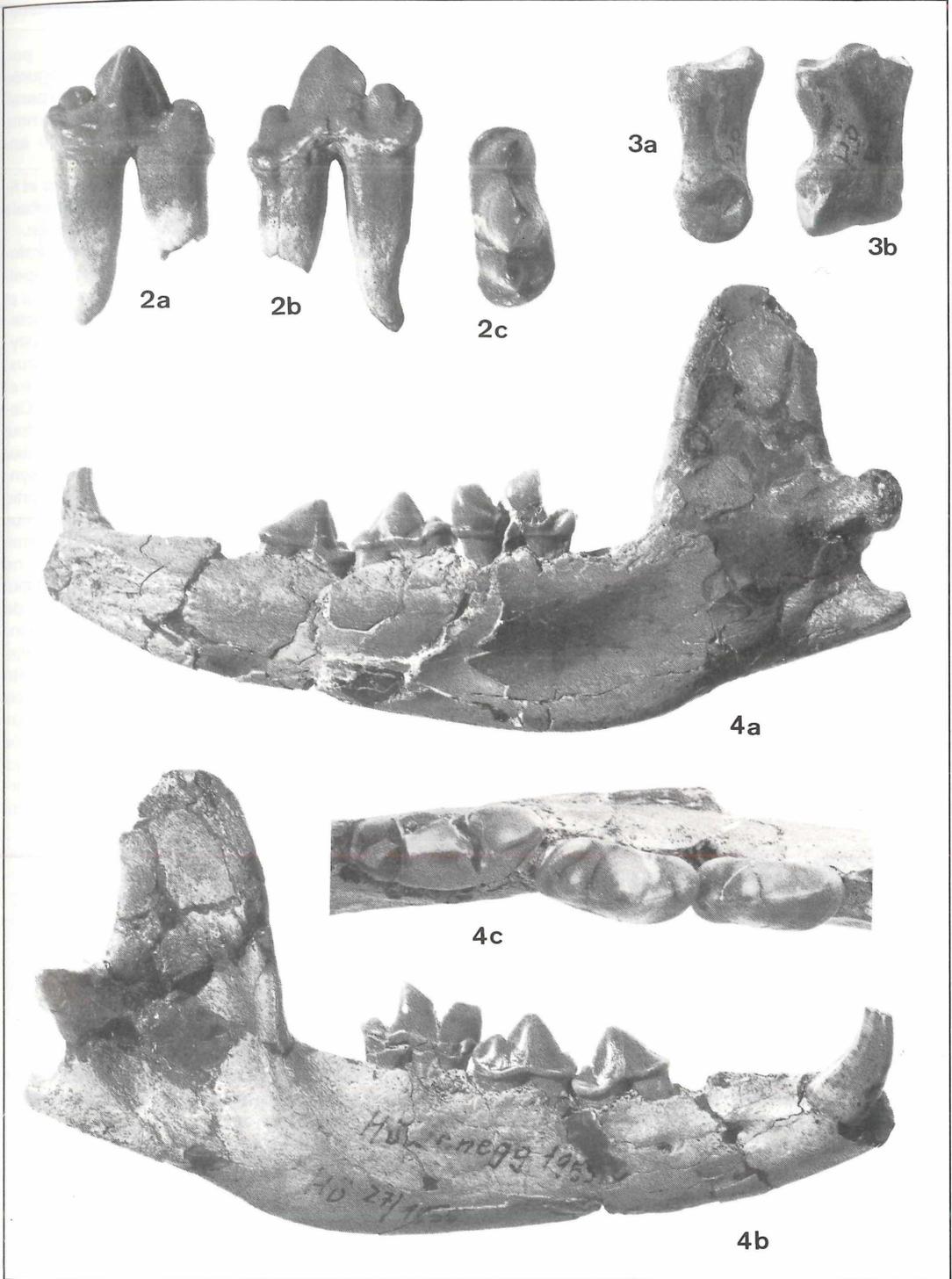
L'alvéole de M<sub>2</sub>, grossièrement elliptique avec une zone externe presque plane, se situe en position très linguale. Il y a peu à dire de la branche mandibulaire dont la hauteur croît régulièrement de P<sub>3</sub> à M<sub>1</sub> et dont le bord inférieur est rectiligne jusque sous le talonide de la carniassière où il s'infléchit distinctement vers le haut. La fosse masséterique, à limite antérieure peu marquée, allait jusque sous la M<sub>2</sub>.

Légèrement plus petite que la précédente, la mandibule de Donaueschingen a une P<sub>4</sub> relativement bien conservée mais à sommet principal passablement usé horizontalement; il n'y a pas de différence notable avec celle de la pièce précédente. On ne peut presque rien dire de M<sub>1</sub> très usée surtout sur le trigonide dont une bonne partie a été enlevé laissant une face subverticale coupant toute la zone antéroexterne. La face postérieure est aussi très atteinte. Le talonide apparaît actuellement fort court mais le net rabotage de sa partie supérieure a certainement contribué à diminuer sa longueur en éliminant la projection postérieure du denticule le plus reculé. L'alvéole de M<sub>2</sub> et la branche mandibulaire n'offrent rien de différent à signaler.

Fig. 2: *Machairodus* cf. *aphanistus* KAUP. P<sub>4</sub> gauche. Collection Donaueschingen (Hö 141). a: vue interne; b: vue externe; c: vue occlusale. Grandeur naturelle.

Fig. 3: *Machairodus* cf. *aphanistus* KAUP. Phalange 2. Collection Mayence (Hö 935). a: vue latérale; b: vue dorsale. Grandeur naturelle.

Fig. 4: *Thalassictis robusta* GERVAIS ex NORDMANN. Mandibule droite avec C, P<sub>3</sub>-M<sub>1</sub>. Collection Karlsruhe (Hö 27). a: vue interne; b: vue externe; c: vue occlusale; a, b: grandeur naturelle; c: 1,5 env.



Amphicyoniné gen. et sp. indet. (fig. 8 et 9)

Métatarsien II gauche (no Hö 414), Collection Karlsruhe.

Phalange 1 (no Hö 35), Collection Karlsruhe.

D'aspect général très trapu, le métatarsien est bien conservé. En vue supérieure l'épiphyse proximale a une silhouette en triangle rectangle dont le petit côté se situe sur le bord dorsal et l'angle droit en position interne. L'extrémité plantaire très étirée est assez mal conservée. La surface d'articulation est faiblement creusée en gouttière dorso-plantaire. En vue dorsale, par rapport à l'axe de l'os, la silhouette est tronquée en oblique descendant vers le bord interne. L'épiphyse montre du côté externe, en bordure de l'extrémité supérieure, deux surfaces articulaires bien distinctes reliées par une faible bande lisse. La plus dorsale, grossièrement elliptique, est nettement divisée en deux pans superposés d'aire presque égale faisant entre eux un angle très ouvert. La partie supérieure s'articule avec l'ectocunéiforme et l'inférieure avec le métatarse III. La surface articulaire la plus plantaire, plus petite, est un peu moins nettement divisée. En vue latérale, le diamètre de la diaphyse diminue asymptotiquement en approchant de l'extrémité distale. En vue dorsale, il a une dimension très constante, ne s'élargissant que tout en bas. Sous cet angle, l'épiphyse distale est relativement symétrique, la poulie d'articulation proprement dite ayant toutefois une carène déplacée du côté externe.

Une phalange; peut, d'après sa taille, se classer sous la même dénomination que le métatarsien. Elle présente, par rapport à son axe longitudinal, une nette asymétrie qui se manifeste aussi bien dans l'épiphyse proximale que dans la partie distale de la diaphyse (l'extrémité inférieure est abîmée). Signalons encore le faible diamètre dorso-plantaire de l'articulation proximale.

### 3. Remarques

*Sansanosmilus*. – Commençons par comparer notre pièce avec la mandibule de Santiga (Vallès) décrite il y a peu (DE BEAUMONT & CRUSAFONT-PAIRÓ 1982). Les points de ressemblance dans l'allure générale et pratiquement tous les reliefs sont fort nombreux. On peut cependant noter quelques différences. A Höwenegg, la zone incisivaire se trouvait probablement plus surélevée, bien que la comparaison soit délicate car la pièce catalane présente aussi des déficiences dans cette région. Le diastème est plus long (~ 33 contre ~ 22) pour un animal certes plus grand mais pas dans une proportion aussi considérable. L'apophyse mentonnière a une forme légèrement différente, plus longue, un peu plus haute et moins régulièrement arrondie dans le bas. L'unique foramen mentonnier est mieux défini. Ces différences n'ont sans doute pas une valeur spécifique mais semblent bien indiquer une séparation d'ordre subsppécifique. Toutefois, les données que l'on peut tirer d'un tel document dans le domaine de la systématique détaillée ne paraissent pas suffisantes pour caractériser

cette éventuelle sous-espèce nouvelle et je ne pousserai pas la précision jusqu'à ce niveau.

Disons encore que la canine est probablement un peu plus recourbée vers l'arrière que celle de la pièce figurée par GINSBURG, MORALES & SORIA (1981). De plus, il paraît difficile de caractériser la face interne de la dent comme réellement „concave“ malgré l'usure de l'arête antérieure et du sommet!

Les différences avec la pièce de Yassiören décrite et figurée par OZANSOY (1965) sont de même nature mais plus distinctes, cette dernière étant plus spécialisée.

Si nous nous tournons maintenant vers les Barbourofelini nordaméricains, ceux qui parmi ces derniers rappellent le plus l'espèce *jourdani* sont *B. lovei*, *B. osborni* et *B. whitfordi*. En ce qui concerne le premier, distinctement plus grand, la P<sup>4</sup> n'a pas l'air d'avoir un préparastyle (?) mais tous les autres reliefs, dentaires et osseux, sont très voisins de *S. jourdani* (BASKIN 1981). Le type et unique exemplaire de *B. osborni*, de New Red Rock Canyon, rappelle aussi bien la pièce de Höwenegg, surtout par l'allongement de l'apophyse mentonnière (MERRIAM 1919). BASKIN (1981) considère cette forme comme synonyme de *whitfordi*. *B. whitfordi*, avec une partie postérieure de la mandibule peut-être légèrement plus courte, est encore plus proche (comparer avec BARBOUR & COOK 1915 et GREGORY 1942) et les différences ne sont probablement même pas d'ordre générique (et tout juste spécifique .) d'après le peu qui a été publié de cette dernière forme (un maxillaire juvénile et deux mandibules, celle de Big Spring Canyon étant un peu plus évoluée que le type de Quinn Canyon). La possibilité d'une synonymie de *B. whitfordi* avec «*M.*» *niobrarenensis* THORPE ne peut être discutée plus avant, mais les deux formes sont en tout cas très voisines (THORPE 1922). Les restes du Black Hawk Ranch ne sont pas utilisables ici (MACDONALD 1948). La systématique de tous les Barbourofelini primitifs pourrait être reprise et simplifiée! (voir aussi BASKIN 1981).

Terminons par quelques remarques en complément ou rectification de travaux précédents. Tout d'abord, la canine de lait représentée et décrite par BASKIN (1981, fig. 1) me paraît actuellement assez proche de la dent fragmentaire considérée peut-être à tort comme appartenant à la dentition définitive par DE BEAUMONT & CRUSAFONT-PAIRÓ (1982, Pl. IV, figure 6; suggestion nouvelle du premier auteur). Ensuite, je ne considère plus qu'il y ait une possibilité même légère que le «*Meganthereon*» *problematicus* de Makapansgat soit placé dans les Barbourofelini (et les «Paléofélidés»). Il doit se ranger dans les Homotheriini et représente une de ces convergences dont il a déjà été question (DE BEAUMONT & CRUSAFONT-PAIRÓ 1982) et sur lesquelles on espère revenir prochainement. Enfin, à propos de ces dernières, il ne faut pas oublier le genre *Meganthereon* et ses ressemblances morphologiques avec les Paléofélidés!

*Machairodus*. – Disons tout d'abord que la P<sub>4</sub> avait été déterminée comme nous l'avons fait par JORG, REST & TOBIEN (1955). Elle est plus primitive que les deux exem-

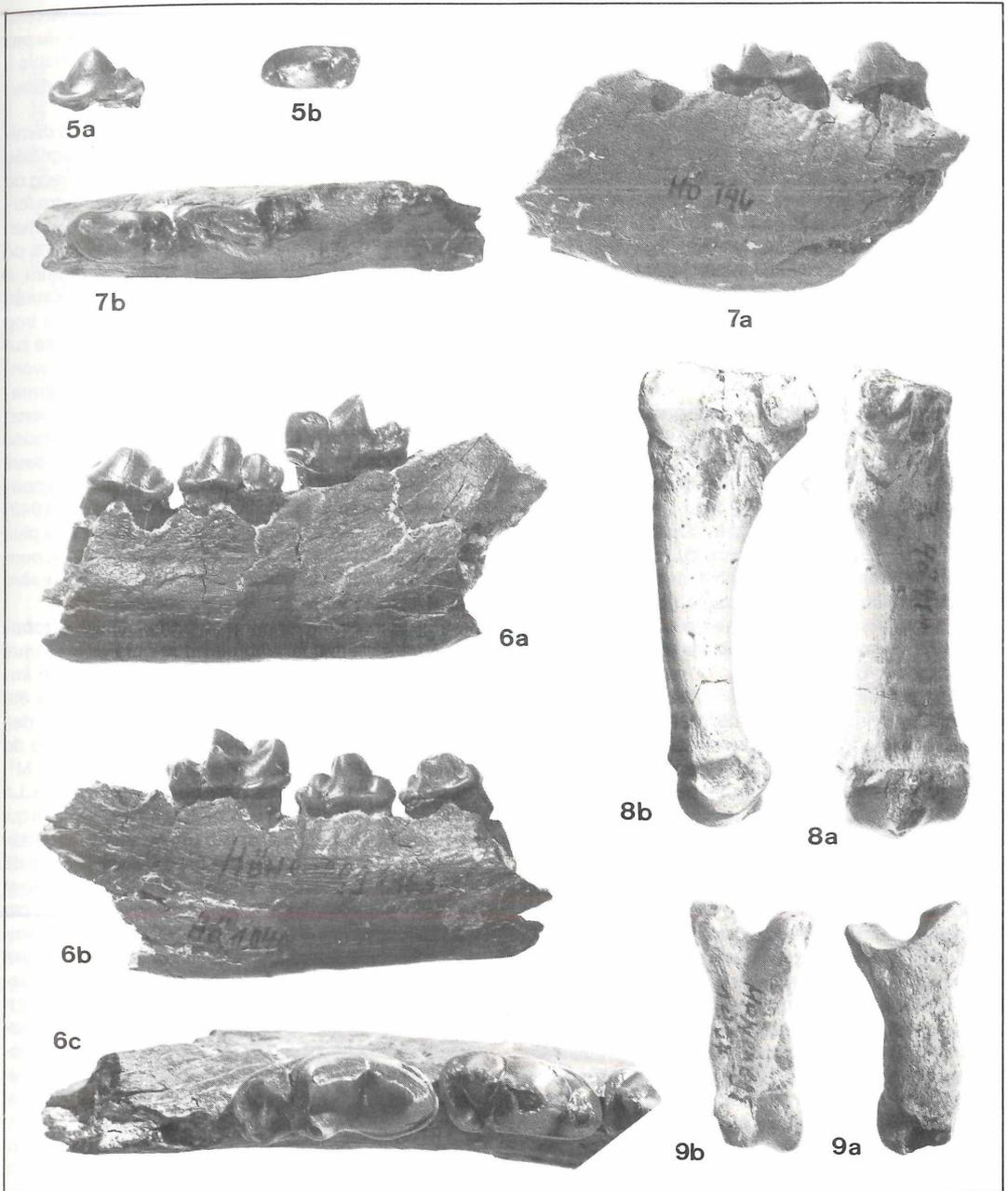


Fig. 5: *Thalassictis robusta* GERVAIS ex NORDMANN. P<sub>4</sub> droite. Collection Mayence (Hö 43). a: vue interne; b: vue occlusale. Grandeur naturelle. – Fig. 6: *Thalassictis wongii* (ZDANSKY). Mandibule gauche avec P<sub>3</sub>–M<sub>1</sub>. Collection Karlsruhe (Hö 1040). a: vue interne; b: vue externe; c: vue occlusale; a, b: grandeur naturelle; c: x 1,5 env. – Fig. 7: *Thalassictis wongii* (ZDANSKY). Mandibule gauche avec P<sub>4</sub> M<sub>1</sub>. Collection Donaueschingen (Hö 146). a: vue interne; b: vue occlusale. Grandeur naturelle env. – Fig. 8: Amphicyonin<sup>e</sup> gen. et sp. indet. Métatarse II gauche. Collection Karlsruhe (Hö 414). a: vue latérale; b: vue plantaire. Grandeur naturelle. – Fig. 9: Amphicyonin<sup>e</sup> gen. et sp. indet. Phalange 1. Collection Karlsruhe (Hö 35). a: vue dorsale; b: vue plantaire. Grandeur naturelle.

plaires d'Eppelsheim surtout par la moindre force du denticule antérieur, particulièrement en hauteur. Par ce même caractère, elle se montre par contre plus évoluée que la pièce de Yeni Eskihisar. Elle est fort voisine d'exemplaires de Los Vallès de Fuentidueña (de grande taille surtout), Can Ponsic et Charmoille (DE BEAUMONT 1975, DE BEAUMONT & CRUSAFONT-PAIRÓ 1982; GINSBURG, MORALES & SORIA 1981; SCHMIDT-KITTLER 1976). Il y a, surtout en vue latérale et en taille, des rapports très nets avec un exemplaire plus récent de Montredon, mais ce dernier a des crénulations fort distinctes sur certaines arêtes, une pointe principale plus inclinée en arrière et une silhouette occlusale différente (DE BEAUMONT, sous presse).

La concavité de la face interne en vue occlusale change suivant les localités. Elle croît de plus en plus si l'on considère les gisements suivants: Yeni Eskihisar, Can Ponsic, Los Vallès de Fuentidueña, Höwenegg, Charmoille et l'élargissement se fait de plus en plus en arrière. Tout compte fait, la ressemblance est la plus forte avec la P<sub>4</sub> de la mandibule de Charmoille qui a cependant un denticule antérieur légèrement plus haut, une largeur plus forte, un cingulum un peu différent. Disons enfin que le maximum de longueur de la dent du côté externe par rapport au sommet cingulaire postérieur constitue une particularité notoire qui se retrouve peut-être aussi à Charmoille mais l'état de la dent empêche d'en être tout à fait sûr. De toute manière, ce trait serait moins net dans la localité du Jura suisse.

En ce qui concerne le nom à donner à cette pièce de Höwenegg, nous nous trouvons une fois de plus devant les mêmes incertitudes (DE BEAUMONT & CRUSAFONT-PAIRÓ 1982) liées à la dispersion, à la rareté et à la variabilité du matériel des autres localités. Il n'est pas possible actuellement de trouver des limites systématiques précises et raisonnées dans l'éventail morphologique qui va des exemplaires de Bled Douarah (voire d'Issaevo) à ceux de Montredon. Comme je le dis ailleurs, je ne pense pas que l'on ait plus d'une forme par localité (DE BEAUMONT, sous presse) et vais donc avec un certain regret être obligé de désigner cette dent comme *Machairodus* cf. *aphanistus*.

On peut encore signaler que la phalange 2 se révèle extrêmement semblable, en forme et en dimensions, à celle du gisement de Montredon conservée du Musée de Bâle (a. Mo. 120) qui a été décrite récemment (DE BEAUMONT, sous presse).

*Thalassictis*. — Disons d'emblée qu'il existe une réelle possibilité que les quatre exemplaires connus de Höwenegg puissent appartenir à la même forme. En effet, sur la fig. 10, on voit l'espace qui sépare les M<sub>1</sub> (1 et 2) n'est pas plus grand que celui qui existe entre les exemplaires extrêmes de *wongii* (= *hipparionum* auct.). Toutefois, nous estimons préférable pour le moment d'attribuer les pièces à des espèces différentes suivant l'exemple de KURTEN (1982) et ce d'autant plus que certains traits morphologiques, des carnassières surtout, contribuent à cette séparation. Il s'agit, outre la taille, de la dimen-

sion du talonide, du volume relatif des racines et de celui de l'hypoconide et de l'entoconide, de la largeur du paraconide, ce dernier trait étant toutefois assez variable à Kischinev (Chisinau) dans la «population type» de *robusta*.

La possibilité d'une mise en synonymie de cette dernière espèce avec *wongii* doit cependant être signalée car la rencontre dans la même localité de Höwenegg de représentants ailleurs attribuables à l'une ou l'autre forme serait un argument dans ce sens, vu la distribution donnée par KURTEN (loc. cit. fig. 2). Il en va de même de la répartition compacte de la taille des P<sub>4</sub>. D'ailleurs, à Kischinev, le problème se pose aussi car la P<sub>4</sub> mesurée et figurée par KURTEN (1954, 1982) paraît un peu trop grande pour les dentitions inférieures si l'on se base sur les résultats de SOLOUNIAS (1981) concernant *Th. wongii*. Par contre, le crâne décrit comme *Ictitherium sarmaticum* (PAVLOW 1908) de la même localité s'associerait mieux avec les mandibules de *robusta*! Enfin, quelques auteurs signalent dans des listes la présence des deux Hyénidés «*Ictitherium robustum*» et «*Ictitherium hipparionum*» pour ce gisement (MACAROVICI & OESCU 1942) ou d'autres très proches et probablement un peu plus récents tel Grossulovo (SINZOW 1900). Cependant, pour le moment, le problème ne peut être résolu de manière satisfaisante.

Pour les pièces no Hö 27 et Hö 43, attribuées à *Th. robusta*, une comparaison avec les formes *tauricum* et *prius* de niveau probablement voisin est pour ainsi dire impossible. Provenant de Sébastopol, la première a été trop peu décrite pour une figuration laissant bien des points dans le doute (BORISSIAK 1915). Il est difficile de se faire une idée du talonide de M<sub>1</sub> et de la forme de M<sup>1</sup>. La P<sub>4</sub> semble avoir un parastyle d'une grande force. La taille se rapproche de celle de la forme d'Eppelsheim qui est plus petite que nos exemplaires de Höwenegg (VON KÖNIGSWALD 1929). En ce qui regarde l'espèce *prius* de In-Onü (Sarilar), je ne pense pas qu'elle ait été figurée et de ce fait on ne peut pas en tenir normalement compte (OZANSOY 1965). Elle est encore plus petite que l'exemplaire d'Eppelsheim, partant que ceux de Höwenegg et ses dimensions paraissent voisines de la forme *crassum* de La Grive et d'Espagne (CRUSAFONT-PAIRÓ & PETER 1969, VIRET 1951). Connue par deux dents du Turolien d'Arquillo, l'espèce *adroveri* diffère de celle de Höwenegg par sa M<sub>1</sub> à protoconide nettement moins dominant et par son talonide à relief moins accentué (CRUSAFONT-PAIRÓ & PETER 1969).

Malgré un léger doute, nous allons, suivant de nouveau ici les conclusions qui se dégagent des études de SOLOUNIAS (loc. cit.) et KURTEN (loc. cit.), attribuer ces pièces à l'espèce *robusta* (GERVAIS ex NORDMANN). En effet, d'après les mesures, figures et descriptions de KURTEN (1954, 1982), nos exemplaires se rapprochent bien de ceux de la «population type» de Kischinev, les prémolaires étant peut-être un peu plus larges, le denticule antérieur de P<sub>4</sub> plus faible et la mandibule moins haute en avant. TOBIEN (1958, 1959) était déjà arrivé à une telle

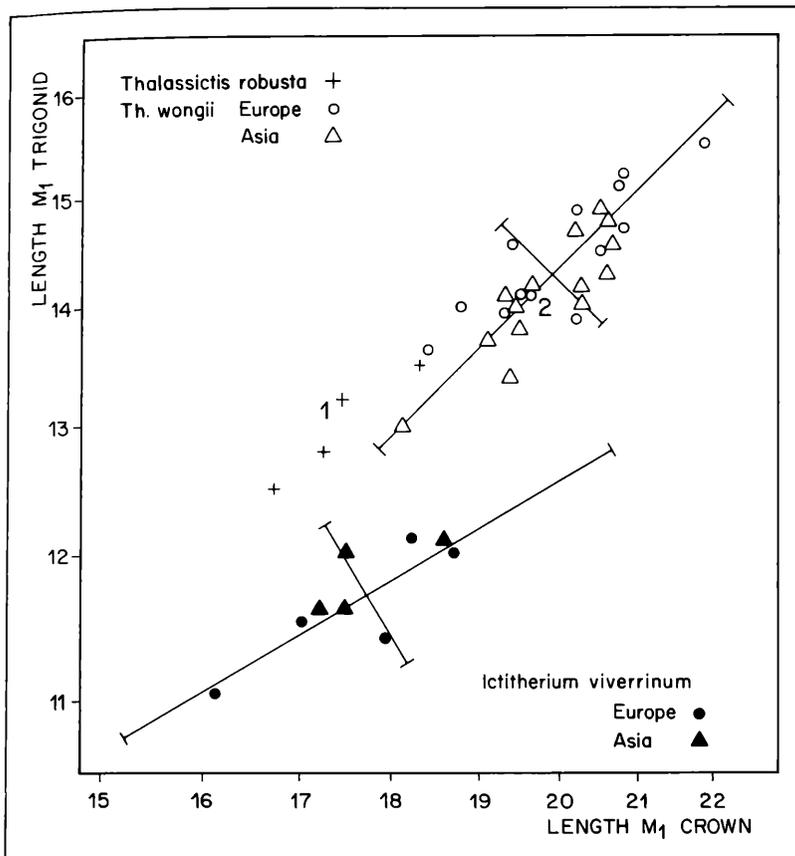


Fig. 10: Rapport longueur totale  $M_1$ /longueur trigonide  $M_1$  chez divers Hyaenidés primitifs. 1: *Thalassictis robusta* de Höwenegg. 2: *Thalassictis wongii* de Höwenegg. Modifié d'après KURTEN (1982, fig. 2).

détermination.

Disons encore que la proche parenté, voire la synonymie, envisagée par KURTEN (1982) entre *Th. robusta* et *Th. certa* de l'Astaracien de La Grive-Saint-Alban a été pleinement confirmée par la  $M_1$  de la pièce no Hö 27 de Höwenegg qui s'avère très voisine des exemplaires figurés par VIRET (1951, Pl. I). Une comparaison faite à Lyon a surtout montré une très forte ressemblance avec la pièce no 1332 de la localité dauphinoise dont les mesures reportées sur la figure 10 du présent travail seraient de 17,8 et 13,3 (largeur 9,0). Il y a aussi une grande similitude dans les  $P_4$ .

Par contre, les mesures et observations morphologiques faites à Uppsala sur quelques exemplaires de «*gaudryi*» (localité 109 surtout, no 7164/7122/? 7163) ne confirment pas certaines conclusions de KURTEN (loc. cit.) et me semblent indiquer que la séparation avec les *robusta* de Kischinev de même taille n'est qu'évolutive et stratigraphique et pas bien tranchée (talonide relativement court et étroit de  $M_1$  avec une dominance plus ou moins nette de l'hypoconide). Ces pièces sont aussi très difficiles à séparer de petits *wongii* et leur détermination, selon les critères proposés, apparaît fort délica-

te. Les mesures des deux premières, reportées sur la figure 1, sont: 17,1; 12,5 et 17,5; 12,9. Signalons enfin que la forme *I. viverrinum atavicum* de Montredon pourrait bien se placer elle aussi entre *robusta* et *viverrinum* mais dans ce cas plus près du second. (Voir DE BEAUMONT, sous presse, et aussi VIRET 1951, fig. 22).

Pour les mandibules de Höwenegg no Hö 1040 et Hö 146, l'attribution à *Th. wongii*, malgré ce qui a été dit ci-dessus et en suivant encore les résultats très concordants de SOLOUNIAS (loc. cit.) et de KURTEN (1982) paraît vraisemblable même si, par rapport aux mesures, descriptions et figures de SOLOUNIAS (loc. cit.) et de ZDANSKY (1924), la  $P_3$  se révèle un peu trop courte et large. Il est fort probable que pour  $M_1$  le protoconide et l'entoconide devaient être légèrement plus hauts à Höwenegg où la  $P_4$  a un denticule antérieur un peu plus faible. La forme de l'os est conforme à celle des exemplaires du «Pontien classique». On peut aussi imaginer que l'on rattacherait un jour ces mandibules (et d'autres) à la «vraie» espèce *hipparionum* telle qu'elle est définie par GERVAIS (1859) et dont le type ne peut être localisé actuellement. Toutes les incertitudes que nous venons d'étaler bien largement ici pour *Th. robusta* et *wongii* tendent surtout

à montrer que ces problèmes, attaqués jusqu'ici beaucoup trop partiellement, ne pourront se résoudre que par une révision vraiment complète de tous les Hyénidés du Miocène moyen et supérieur, travail très considérable et de toute manière en dehors du cadre de cette publication.

Amphicyoniné gen. et sp. indéterminé. – Le métatarsien II rappelle beaucoup celui du Miocène moyen de Steinheim qui est figuré par HEIZMANN (1973, Pl. II, fig. 3). L'os décrit ici est cependant un peu plus grand et un peu plus robuste. Du côté externe, la surface articulaire dorsale sur l'épiphyse proximale est plus distincte et il y a, dans l'extrémité distale, de faibles différences de relief. Pour diverses raisons, des comparaisons précises avec les deux os correspondants connus de Sansan sont délicates, mais la description de GINSBURG (1961) s'adapte bien à notre exemplaire.

La phalange est aussi très proche de celle qui fut figurée par HEIZMANN (1973, Pl. II, fig. 4). Elle présente la même asymétrie par rapport à son axe longitudinal et, de plus, la faible dimension dorso-plantaire de son extrémité proximale ne permet pas de l'attribuer à un Féliidé. Le rapport de longueur avec le métatarsien II correspond assez bien avec celui qui a été mesuré sur le squelette complet de l'*Amphicyon major* de Sansan par BERGOUNIOUX et CROUZEL (1973), mais il faut bien dire que l'attribution des deux os à la même espèce, si elle est fort probable, n'est pas prouvée du tout.

#### 4. Conclusions

La liste des Carnivores de Höwenegg s'établit comme suit:

- Sansanosmilus jourdani* (FILHOL)
- Machairodus cf. aphanistus* (KAUP)
- Thalassictis robusta* (GERVAIS ex NORDMANN)
- Thalassictis wongii* (ZDANSKY)
- Amphicyoniné gen. et sp. indéterminé.

Nous pouvons ainsi recenser un «Paléoféliidé», un Féliidé, deux Hyénidés et un Ursidé. Il est remarquable que ce nombre de formes soit atteint avec neuf pièces seulement, en excluant la possibilité discutée plus haut que les Hyénidés appartiennent à la même espèce. Malheureusement, du point de vue stratigraphique, ces restes donnent des résultats relativement peu précis. Le *Sansanosmilus* contribue bien à placer le gisement dans un Vallésien ancien et il en va de même du *Machairodus*, fort primitif. Il s'agit encore ici d'une des rares localités européennes où les deux formes machairodontes d'origine différente se sont trouvées confrontées. Les Hyénidés sont plus difficiles à utiliser. En effet, *Thalassictis robusta* n'avait pas été retrouvé sûrement en dehors de Kischinev dont la position stratigraphique exacte ne semble pas connue. La très proche parenté, voire l'identité, avec *Thalassictis certa* de l'Astaracien pourrait suggérer un horizon fort bas. Quant à *Thalassictis wongii*, c'est une forme en principe turolienne dont

les ancêtres sont inconnus mais dont rien n'empêche qu'elle soit aussi présente dans un niveau plus ancien. Cette détermination ne tient pas compte d'un éventuel parallélisme hétérochrone! Enfin l'Amphicyoniné est totalement inutilisable dans cette perspective, si ce n'est que la sous-famille ne semble pas atteindre en Europe le «Pontien classique» (MN 12). On peut cependant, d'après les Carnivores, parler d'un niveau fort bas dans le Vallésien pour notre localité. Une comparaison avec la faune de Carnivores pas encore connue dans sa totalité mais déjà bien plus riche du gisement voisin d'Epelsheim n'est pas aisée. En effet, si la seule forme commune, soit le *Machairodus aphanistus*, semble un peu plus primitive à Höwenegg, les Hyénidés diffèrent bien, l'Amphicyoniné n'est pas utilisable ici non plus et l'on a pas signalé de *Sansanosmilus* dans les sables à *Dinotherium*.

L'origine de la faune décrite ici est assez aisée à retrouver en Europe. Il n'existe aucune difficulté dans ce sens pour le *Sansanosmilus*, l'Amphicyoniné et le *Th. robusta*. Le *Machairodus aphanistus* a des prédécesseurs un peu moins évolués en Espagne, mais aussi en Afrique et en Asie. Quand au *Th. wongii*, si la précision s'avère difficile, il provient du stock des Hyénidés primitifs, connu surtout en Europe à l'Astaracien.

#### 5. Mesures

*Sansanosmilus jourdani* (no Hö 834): C 9,4; 5,7

*Machairodus cf. aphanistus* (no Hö 141): P<sub>4</sub> 24,8; 10,8. Phalange 2 (no Hö 935): longueur 27,0; largeur milieu diaphyse 13,0.

*Thalassictis robusta* (no Hö 27): C 9,0; 6,2 P<sub>1</sub> (4,7; –) P<sub>2</sub> (~ 12,0; –) P<sub>3</sub> 14,6; 7,0 P<sub>4</sub> 15,1; 7,9 M<sub>1</sub> 17,2 ± 0,3; 7,8 ± 0,3; long. trig. 13,1 ± 0,3; M<sub>2</sub> (6,3; –) hauteur sous M<sub>1</sub> 25,0. (no Hö 43): P<sub>4</sub>: 14,6; 6,8.

*Thalassictis wongii* (no Hö 1040): P<sub>3</sub> 14,9; 7,6 P<sub>4</sub> 16,7; 8,3 M<sub>1</sub> 19,9; 9,1; long. trig. 14,0 M<sub>2</sub> (6,9; –) hauteur sous M<sub>1</sub> 28,0. (no Hö 146): P<sub>4</sub>: 15,8; 7,9 M<sub>1</sub> –; ~8,5 M<sub>2</sub> (5,6; –) hauteur sous M<sub>1</sub> 28,0.

Amphicyoniné gen. et sp. indéterminé. Métatarsien II (no Hö 414): longueur 68,5; largeur milieu diaphyse 14,0.

Phalange 1 (no Hö 35): longueur 35,0; largeur milieu diaphyse 12,0.

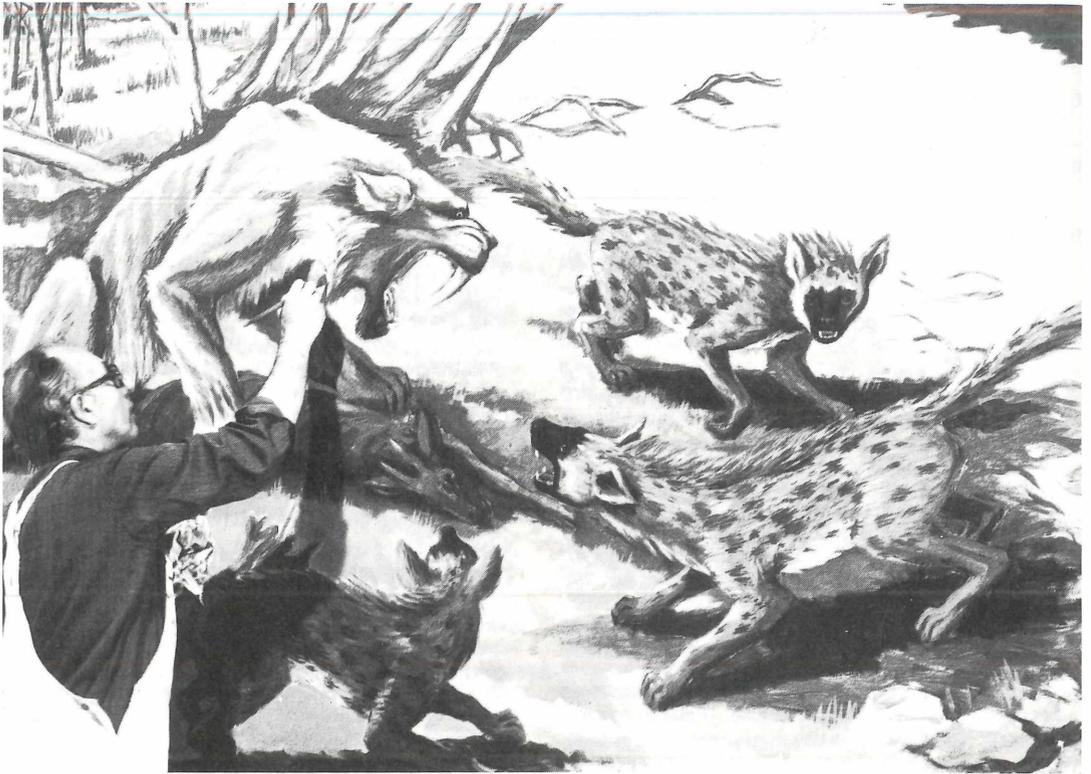
#### Bibliographie

- BARBOUR, E. H. & COOK, H. J. (1915): A new sabertoothed Cat from Nebraska. – Bull. Nebr. Geol. Surv., 4 (17): 235–239; Lincoln.
- BASKIN, J. A. (1981): Barbourifelis (Nimravidae) and Nimravides (Felidae) with a description of two new species from the late Miocene of Florida. – J. Mammal., 62 (1): 122–139; Baltimore.

- BEAUMONT, G. DE (1975): Recherches sur les Félidés (Mammifères, Carnivores) du Pliocène inférieur des sables à *Dinotherium* des environs d'Épelsheim (Rheinhesen). – *Archs. Sci.*, **28**: 369–405; Genève.
- BEAUMONT, G. DE (sous presse): Contribution à l'Étude des Carnivores (Mammifères) du Gisement Miocène supérieur de Montredon (Hérault). – *Palaeovertebrata*, **15**; Montpellier.
- BEAUMONT, G. DE & CRUSAFONT-PAIRÓ, M. (1982): Les Félidés (Mammifères, Carnivores) du Vallésien du Vallès, Catalogne, Espagne. – *Archs. Sci.*, **35**: 41–46; Genève.
- BERGOUNIOUX, F. M. & CROUZEL, F. (1973): Amphicyon major Blainville du Miocène moyen de Sansan (Gers). – *Anns. Paléont. (Vertébr.)*, **59**: 27–76; Paris.
- BORISSIAK, A. (1915): Mammifères fossiles de Sébastopol II. – *Mém. Comit. géol. Petrograd, N. S.*, Livr. 137: 1–47; St. Petersburg.
- CRUSAFONT-PAIRÓ, M. & PETTER, G. (1969): Contribution à l'Étude des Hyenidae. La Sous-Famille des Ictitheriinae. – *Anns. Paléont.*, **55**: 89–127; Paris.
- GERVAIS, F. L. P. (1859): Zoologie et Paléontologie françaises. Vertébrés. – 2nd. Ed. 544 S.; Paris.
- GINSBURG, L. (1961): La faune des Carnivores miocènes de Sansan (Gers). – *Bull. Mus. Hist. nat.*, C. 9: 1–190; Paris.
- GINSBURG, L., MORALES, J. & SORIA, D. (1981): Nuevos Datos sobre los Carnívoros de los Vallés de Fuentidueña (Segovia). – *Estud. geolog. Inst. Invest. geol. Lucas Mallada*, **37**: 384–415; Madrid.
- GREGORY, J. T. (1942): Pliocene Vertebrates from Big Spring Canyon South Dakota. – *Univ. Calif. Publs. Bull. Dep. Geol.*, **26** (4): 307–446; Berkeley.
- HEIZMANN, E. P. J. (1973): Die Carnivoren des Steinheimer Beckens, B. Ursidae, Felidae, Viverridae. – *Palaeontographica Suppl.*, **8**: p. 1–95; Stuttgart.
- JÖRG, E., REST, H. & TOBIEN, H. (1955): Die Ausgrabungen an der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg/Hegau 1950/54. *Beitr. naturkundl. Forsch. SüdwDtl.*, **14**: 3–21; Karlsruhe.
- KÖNIGSWALD, R. VON (1928): *Ictitherium* aus dem Unterpliozän von Eppelsheim und Frohnstetten. – *Zentbl. Miner. Geol. Paläont. B.*, **12**: 646–649; Stuttgart.
- KURTEN, B. (1954): The Type collection of *Ictitherium robustum* (GERVAIS ex NORDMANN) and the radiation of the ictitheres. – *Acta Zool. Fenn.*, **86**: 1–26; Helsingfors.
- KURTEN, B. (1982): Status of the fossil Hyenids *Ictitherium viverrinum* and *Thalassictis robusta* (Mammalia). – *Z. geol. Wiss.*, **10**: 1009–1018; Berlin.
- MACAROVICI, N. & OESCU, V. C. (1942): Les Vertébrés fossiles de Chisinau. – *Anal. Acad. rom. Mém. Sect. Stiint.*, **17** (3): 351–382; Bucaresti.
- MACDONALD, J. R. (1948): The pliocene Carnivores of the Black Hawk Ranch. – *Univ. Calif. Publs. Bull. Depart. Geol.*, **28** (3): 53–80; Berkeley.
- MERRIAM, J. C. (1919): Tertiary mammalian Faunas of the Mohave Desert. – *Univ. Calif. Publs. Bull. Depart. Geol.*, **2** (5): 437–585; Berkeley.
- NORDMANN, A. VON (1858–1860): Paläontologie Suedrusslands I–IV. – 360 S.; Helsingfors.
- OZANSOY, F. (1965): Étude des gisements continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie. – *Mém. Soc. géol. France N. S.*, **44** S.; Paris.
- PAVLOW, M. (1908): Quelques Carnivores fossiles du gouvernement de Kherson et de Bessarabie. – *Mém. Soc. Nat. Nouv. Russie. Odessa*, **32**: 27–48.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1976): Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasien. – *Palaeontographica*, **155** A: 1–131; Stuttgart.
- SCHULTZ, C. B., SCHULTZ, M. R. & MARTIN, L. D. (1970): A new Tribe of Saber-toothed Cats (Barbourofelini) from the Pliocene of North America. – *Bull. Nebr. St. Mus.*, **9** (1): 1–31; Lincoln.
- SINZOV, J. (1900): Geologische und paläontologische Beobachtungen in Südrußland. – *Bull. Univ. imp. Nouv. Russie. Odessa*, **79**: 347–412.
- SOLOUNIAS, N. (1981): The Turolian fauna from the island of Samos, Greece, with special emphasis on the hyaenids and bovids. – *Contr. Vertebr. Evol.*, **6**: 1–232; Bâle (Karger).
- THORPE, M. R. (1922): Some tertiary Carnivora in the Marsh Collection, with Descriptions of new Forms. – *Amer. J. Sci.*, **3**: 423–455; New Haven.
- TOBIEN, H. (1958): Die Ausgrabungen an der unterpliozänen Fossilfundstelle Höwenegg/Hegau. – *Z. dt. geol. Ges.*, **110**: 617–618; Berlin.
- TOBIEN, H. (1959): Die Ausgrabungen an der unterpliozänen Fossilfundstelle Höwenegg (Hegau). – *Curs. Confs. Inst. „Lucas Mallada“ invest. geol.*, **6**: 59–60; Madrid.
- TOBIEN, H. & JÖRG, E. (1959): Die Ausgrabungen an der jungtertiären Fossilfundstelle Höwenegg/Hegau 1955–59. – *Beitr. naturkundl. Forsch. SüdwDtl.*, **18**: 175–181; Karlsruhe.
- VIRET, J. (1951): Catalogue critique de la faune des Mammifères miocènes de La Grive St-Alban. – *Nouv. Archs. Mus. Hist. nat. Lyon*, **3**: 1–102; Lyon.
- ZDANSKY, O. (1924): Jungtertiäre Carnivoren Chinas. – *Paleont. Sinica, C 2*: 1–149; Peking.

#### Addendum

Grâce à H. TOBIEN 4 pièces ont été encote «découvertes» au Muséum de Darmstadt après l'impression de la première épreuve. Il s'agit d'un volumineux calcaneum de *Machairodus cf. aphanistus* en fort mauvais état (longueur estimée ~105), d'une grosse canine très abimée d'Amphicyoninidé, d'une partie proximale de radius (diamètre tête ~20, ~11) vraisemblablement d'un Hyénidé et enfin d'un métatarse 5 d'allure féline (longueur 75, diamètre transverse milieu diaphyse 6) dont la taille pourrait correspondre au *Paramachairodus ogygia* (Kaup) des Sables à Dinotherium.



Der Säbelzahniger *Machairodus* verteidigt seine Beute vor angreifenden Hyänen (*Thalassictis*). Ausschnitt des Wandgemäldes „Höwenegg-Lebensbild“ im Museum am Friedrichsplatz. Links im Vordergrund der Kunstmaler Prof. W. WEISSBRODT, der das Gemälde schuf, bei der Arbeit. – Foto: H. HECKEL.

HANS HERMANN SCHLEICH

# Vorläufige Mitteilungen zur Bearbeitung der fossilen Schildkröten der Fundstelle Höwenegg

## Kurzfassung

Die Fundstelle Höwenegg (Hegau, Südwestdeutschland) liefert eine überraschend artenreiche Schildkrötenfauna. Ihre Bearbeitung wird unsere Kenntnisse der stratigraphischen Reichweite und der Ökologie einzelner Arten bedeutend erweitern.

## Abstract

The Höwenegg locality (Hegau, SW-Germany) yielded a turtle fauna surprisingly rich in species. Scrutinous research work which is still to be done will result in a substantial contribution to the knowledge of the ecology and stratigraphic range of those species.

## Autor

Dr. H. H. SCHLEICH, Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität, Richard-Wagner-Straße 10, D-8000 München 2.

## Einleitung

Die obermiozäne Fossilfundstelle Höwenegg war über viele Jahre hinweg Gegenstand umfangreicher Ausgrabungen (JÖRG et al 1955 und TOBIEN & JÖRG, 1957).

Das stratigraphische Alter der Fundstelle ist nach den mammalogischen Befunden, speziell mit dem *Hipparion primigenium* und der radiometrischen Datierung als Vallesium (MN 9, nach MEIN, 1975) anzusprechen und liefert so bislang eine der jüngsten fossilen Schildkrötenfaunen aus dem Tertiär Süddeutschlands (s. SCHLEICH, 1984, 1985).

Durch das lebenswürdige Engagement von Prof. TOBIEN (Mainz) liegt mir mittlerweile umfangreiches fossiles Schildkrötenmaterial der Fundstelle Höwenegg zur Bearbeitung vor. Prof. TOBIEN arrangierte dankenswerterweise auch die Materialausleihen und -transporte der Aufsammlungen von folgenden Institutionen: Landesmuseum Darmstadt, Geologisch-Paläontologisches Institut Freiburg, Paläontologisches Institut Mainz, Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe.

Den zuständigen Personen und Leitern obig genannter Institutionen danke ich für die entgegenkommende Ausleihe der Materialien.

## Material und Faunenspektrum

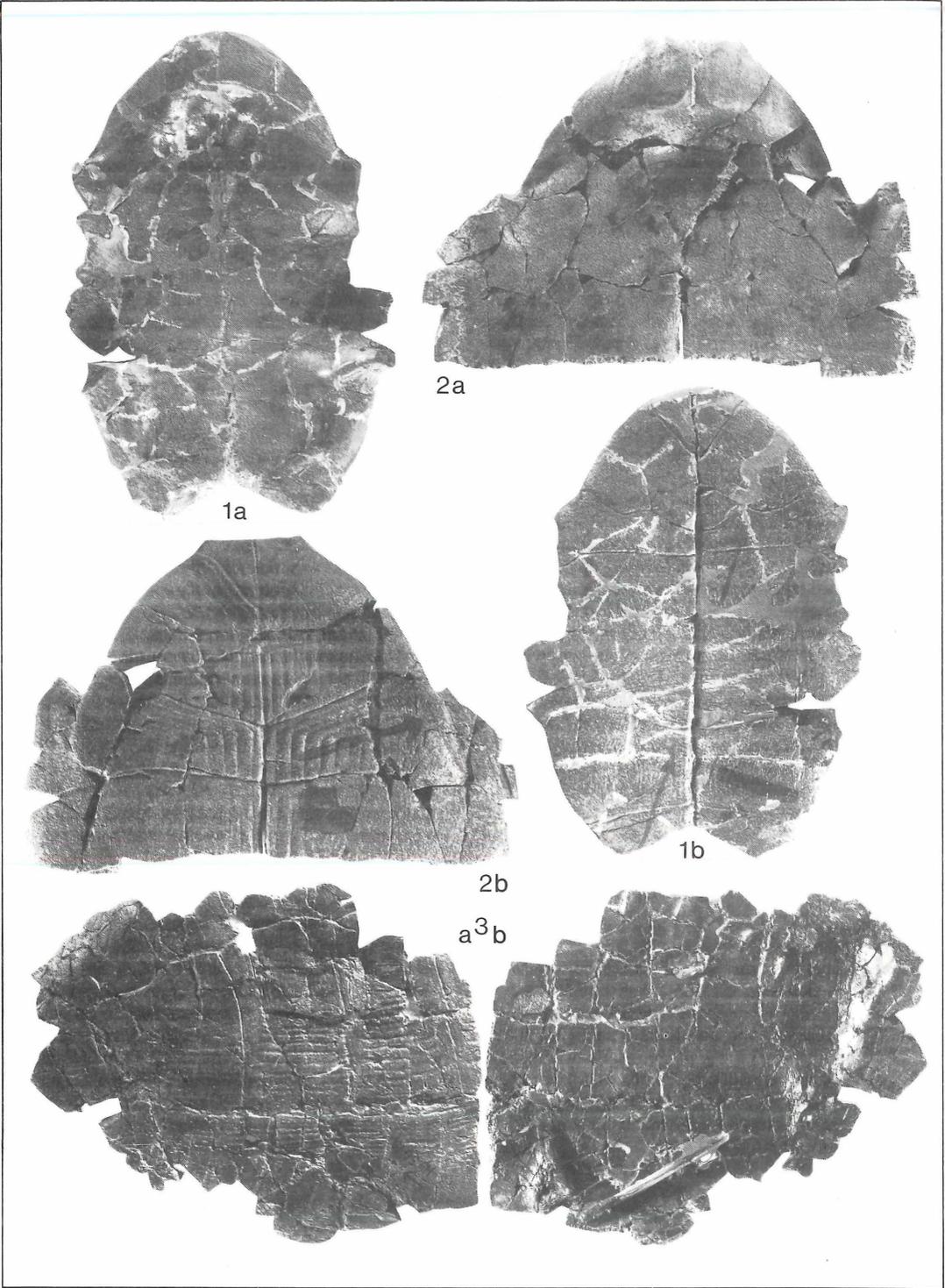
Umfangreichstes Panzer- und Skelettmaterial (letzteres ist für jungtertiäre Schildkrötenfunde Süddeutschlands relativ selten) liegt in den Gattungen *Cheirogaster*, *?Testudo* und *Chelydropsis* vor. Die Gattung *Trionyx* kann anhand der Kallositäten recht weniger, einzelner Plattenfragmente glücklicherweise ebenfalls nachgewiesen werden. Von einer bislang noch nicht näher be-

arbeiteten Sumpfschildkröte (*Emydidae* ind.) liegen leider nur fünf fragmentäre Peripheralia vor.

Bezüglich des stratigraphisch jungen Alters der Fundstelle verwundert das Faunenspektrum, bzw. das gemeinsame Vorkommen der erwähnten Schildkröten-taxa. Dabei konnten bislang folgende Formen vorläufig bestimmt werden: *?Testudo*, *Cheirogaster*, *Chelydropsis*, *Trionyx* und *Emydidae* indet. Bezüglich der Gattungen *?Testudo*, *Trionyx* und *Chelydropsis* erscheint deren Vorkommen mit diesem, bislang stratigraphisch jüngsten Nachweis für Süddeutschland, noch naheliegender, sind doch alle drei Gattungen zusammen noch bis MN 8 nachweisbar (s. SCHLEICH, 1985). Überraschend ist jedoch das Vorkommen von *Cheirogaster* außerhalb der bislang bekannten stratigraphischen Reichweite von „Ludien bis Aquitanien“ (BROIN, 1977: 242), als Obereozän bis Untermiozän. Bestätigt sich nach eingehender Bearbeitung des vorliegenden Materials die generische Zugehörigkeit zu *Cheirogaster* (die Bestimmung erfolgte bislang hauptsächlich nach dem typischen Nuchale, sowie allgemeinen, jedoch weniger charakteristischen Plattenmerkmalen), so stellt dies den bislang jüngsten Nachweis dieser „kleinen Riesenschildkröte“ dar.

Auffallend ist letztlich nicht nur an Materialien dieses Taxons die außerordentliche Dicke, und Massigkeit der Panzerplatten. Ob diese Eigentümlichkeit formenspezifisch oder ökologisch bedingt ist, wird hoffentlich das detaillierte Studium zu der vorgesehenen Bearbeitung dieses interessanten Materials ergeben. Die spezifische Zugehörigkeit der genannten Taxa konnte noch nicht ermittelt werden, läßt aber wahrscheinlich für *?Testudo* und *Cheirogaster* auf noch neu zu beschreibende Arten schließen.

Abbildung 1. 1. *Cheirogaster* sp.; Plastron, teilweise rekonstruiert, a) visceral, b) ventral. Paläontologisches Institut Mainz. 2. *Testudo* sp.; Plastronvorderhälfte, a) visceral, b) ventral. Paläontologisches Institut Mainz. 3. *Testudo* sp.; Linke anterolaterale Carapaxhälfte, a) dorsolateral, b) visceral. Hessisches Landesmuseum Darmstadt.



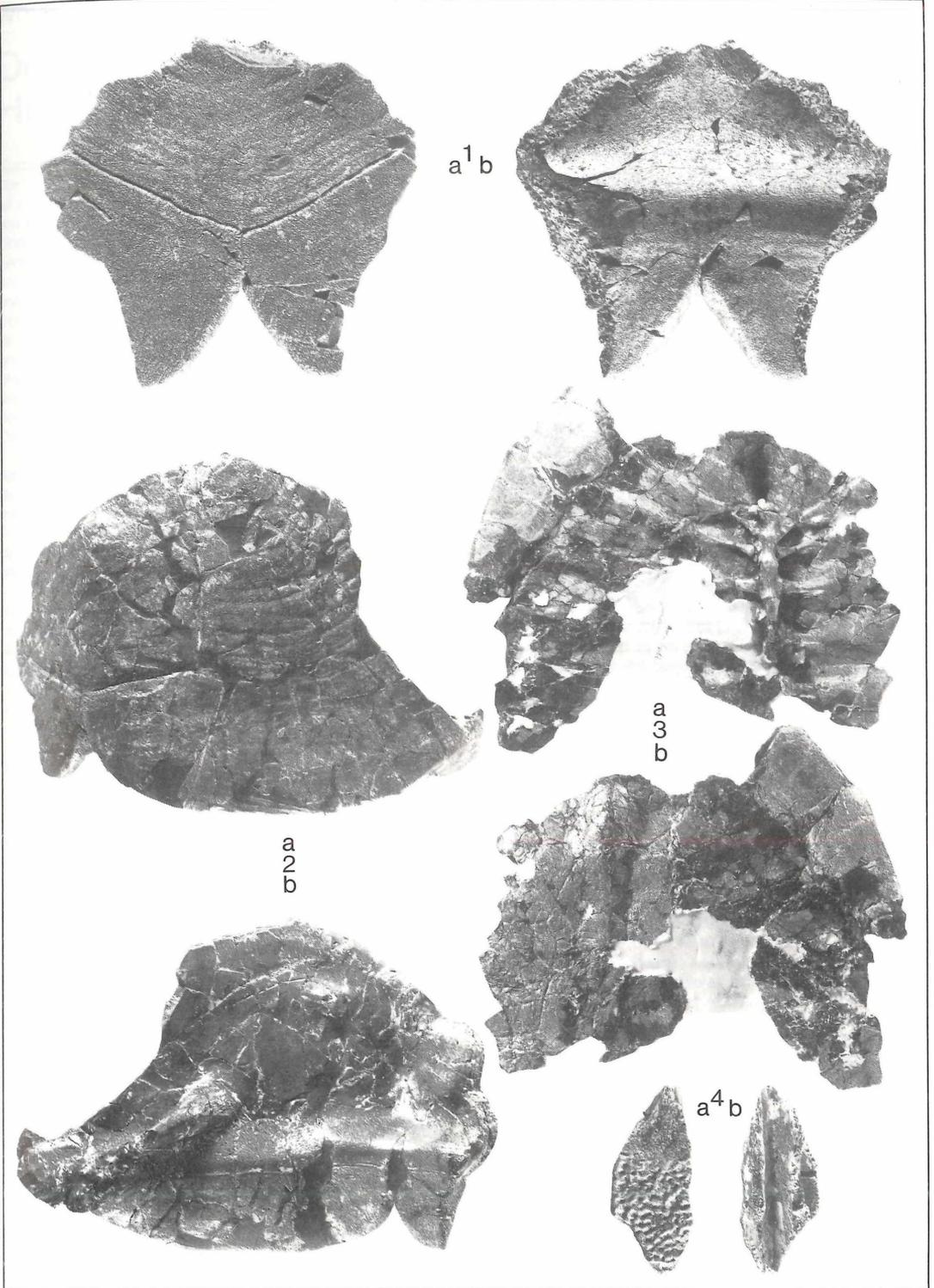


Abbildung 2, S. 49. 1. *Cheirogaster* sp.; Nuchale, a) dorsal, b) visceral. Geol.-Pal. Institut Freiburg. 2. *Cheirogaster* sp.; Linke anterolaterale Carapaxhälfte, a) dorsolateral, b) visceral. Geol.-Pal. Institut Freiburg. 3. *Chelydropsis* sp.; Carapaxfragment, a) visceral, b) dorsal. Hessisches Landesmuseum Darmstadt. 4. *Trionyx* sp.; Fragmentäres Neurale, a) dorsal, b) visceral. Geol.-Pal. Institut Freiburg.

## Literatur

- BROIN, F. DE (1977): Contribution a l'étude des Cheloniens. – Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. Ser. C, **38**: 366 S.; Paris.
- JÖRG, E., REST, H. & TOBIEN, H. (1955): Die Ausgrabungen an der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg (Hegau) 1950–1954. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **14** (1): 3–21; Karlsruhe.
- MEIN, P. (1975): Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. – Report Activ. Reg. Comm. Mediterr. Neogène Stratigr., Working Groups (1971–1975): 78–81; Bratislava.
- SCHLEICH, H. H. (1984a): Neogene Testudines of Germany. Their Stratigraphical and Evological Evaluation. – Studia Geol. Salmanticensia, Vol. Espec. 1, Studia Palaeocheloniologica, **1**: 249–267; Salamanca.
- SCHLEICH, H. H. (1984b): Neue Reptilienfunde aus dem Jungtertiär Süddeutschlands. – Naturwiss. Z. f. Niederbayern, **30**: 63–93; Landshut.
- SCHLEICH, H. H. (1985): Zur Verbreitung tertiärer und quartärer Reptilien und Amphibien. I. Süddeutschland. – Münchner Geowiss. Abh. (A), **4**: 67–149; München.
- TOBIEN, H. (1957): Die Bedeutung der unterpliozänen Fossilfundstätte Höwenegg für die Geologie des Hegaus. – Jh. geol. Landesamt, Bad.-Württ., **2**: 193–208; Freiburg i. Br.
- TOBIEN, H. & JÖRG, E. (1959): Die Ausgrabungen an der jungtertiären Fossilfundstätte Höwenegg (Hegau) 1955–1959. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **18** (1): 175–181; Karlsruhe.

WOLFGANG R. MÜLLER-STOLL

# Der Cyanophyceen-Bewuchs der Furchen- oder Hirnsteine des Bodensees

## Kurzfassung

Die Furchen- oder Hirnsteine sind an kalkreiche Wasserverhältnisse gebunden und kommen nur in größeren Seen vor. Eine Furchenbildung tritt nur auf Kalksteinen auf; sie zeigen einen hellen Überzug, der fast in allen Fällen im Zusammenhang mit dem Algenbewuchs steht. Eine Inkrustation tritt wegen des Lichtgenusses der Algen nur an der Oberseite der Steine auf. Die auf den Furchensteinen vorkommenden Algen lassen sich auch auf anderen Steinen als auf Kalk nachweisen, haben jedoch keine korrodierende Wirkung. Der Algenbewuchs ist auf den Graten viel stärker ausgebildet als in den eingetieften Furchen. Die wichtigsten Cyanophyceen, die wir nachweisen konnten, sind die in den Stein eindringende *Schizothrix fasciculata* sowie *Rivularia haematites*; daneben auch andere Cyanophyceen wie *Schizothrix undulata*, *Dichothrix gypsophila* und *Chroococcus* sp.

## Abstract

### Growth of Cyanophyceae on Furrow or Brain-like Stones in the Lake of Constance

Furrow stones are binded on water proportions rich in lime; these stones occur only in greater lakes. The formation of furrows do only appear at limestones; these stones show a clear cover which nearly in all cases is connected with growth of algae. An incrustation because of light enjoyment of algae only on top side of stones is possible. The algae of furrow stones also could be find at another stones than limestones but without corroding effect. The most essential Cyanophyta, we have been proved are *Schizothrix fasciculata* penetrating the stones and *Rivularia haematites*; besides also other Cyanophyceae occur like *Schizothrix undulata*, *Dichothrix gypsophila* and *Chroococcus* sp.

## Autor

Prof. emerit. Dr. phil. nat. habil. WOLFGANG R. MÜLLER-STOLL, Am Drachenberg 1, DDR-1500 Potsdam.

## 1. Einleitung

Die Furchensteine weisen außer der Korrosion der Oberfläche eine Kalkkruste auf; es ist zweifellos so, daß hierbei Kalklösung und Kalkabscheidung nebeneinander herlaufen. Die Furchensteine zeigen eine hirn förmig korrodierte Oberfläche und es sind ausschließlich Kalksteine, welche diese Erscheinung zeigen. Für Kalklösung und Kalkfällung kommen sowohl Organismen des Pflanzen- und Tierreiches wie anorganische Kräfte in Betracht. Die Entstehungsursache ist bisher immer noch nicht einwandfrei geklärt; es gibt zwar verschiedene Theorien darüber, jedoch als sicher wurde bisher wohl keine angenommen. Abweichende Meinungen bestehen vor allem darüber, ob den organischen oder den rein chemischen Vorgängen die größere Bedeutung beizumessen ist.

Die Furchensteine stammen vom Strand von Kirchberg, östlich von Meersburg am Bodensee; wir haben davon eine ganze Kiste

gesammelt. Die Kalksteine sind meist tertiärer Flysch mit einem geringen Tongehalt; selten kommen auch andere Steine vor, die z. B. aus Quarzit oder Granit bestehen. Diese Abhandlung stützt sich auf eine vom Verfasser angeregte Diplomarbeit von DIETLIND MÜLLER. Die Namen der erwähnten Cyanophyta richten sich nach GEITLER (1925, 1942).

## 2. Beschaffenheit der Furchensteine

Der Bodensee ist trotz seiner Oligotrophie ein kalkreiches Gewässer. Einmal sind es die nördlichen Kalkalpen in der Schweiz, die durch ihre Zuflüsse viel Kalziumkarbonat, meist durch ihren Gehalt an Bikarbonat, in den See einbringen. Außerdem erhält der See auch viel Kalk durch die Donauversickerung oberhalb von Tuttlingen, die im sog. Aach-Topf, einer großen lebhaft sprudelnden Quelle, wieder an die Oberfläche kommt und durch die Aach dem Untersee (Bodensee) zufließt; dabei werden täglich 8,5 m<sup>3</sup> Kalkstein aus dem Jura gelöst und über den Aach-Topf und die Aach dem See zugeführt, wo er auf chemischem und organischem Weg niedergeschlagen wird. Die Furchensteine werden auch Hirnsteine genannt, weil sie in der Anordnung der Furchen dem menschlichen Gehirn ähnlich sehen.

Über die Hydrographie und Hydrobiologie des Bodensees vergleiche z. B. die Schriften von KLEINSCHMIDT (1921), AUERBACH et al. (1924, 1926), ELSTER & GESSNER (1935), ELSTER & EINSELE (1937 a, b), GESSNER (1937), AUERBACH & SCHMALZ (1939), MUCKLE (1942) und KIEFER & MUCKLE (1959).

Am häufigsten sind Steine der ersten Gruppe mit grob-kristalliner Textur mit einem hohen Kalkgehalt von 90–96 % CaCO<sub>3</sub>, die nur wenig Tonbeimengungen enthalten. Sie zeigen die schon mehrfach beschriebenen mäanderartigen Furchen, die keinerlei Regelmäßigkeit in ihrer Anordnung aufweisen und den Furchensteinen den Namen gegeben haben. Meist handelt es sich um etwa faustgroße flache Steine, die einen auffälligen Unterschied in der Ausbildung der Ober- und Unterseite zeigen (Abb. 1). Die Oberseite ist stark korrodiert und mit Algen inkrustiert; an den Seiten geht die Skulpturierung in eine flachere Form über und zeigt an der Unterseite nur flache Vertiefungen, gewissermaßen nur noch Andeutungen der Furchenbildung, die kaum 1–2 mm tief in den Stein eindringen. Neben den flachen Steinen gehören auch stärker gewölbte Stücke zu dieser Gruppe, die an den Seitenflächen ziemlich regelmäßig nach unten gerichtete Furchenbildung erkennen lassen. Mitunter sind beide Seiten der Steine gleichmäßig und stark skulpturiert; hierbei handelt es sich offenbar um Fälle, bei denen der Stein durch den Wellenschlag mehrfach umgewendet wurde (Abb. 2). Betrachtet man die Furchensteine von oben mit der durch Blaualgen hervorgerufenen Inkrustation, so läßt sich unschwer erkennen, wie tief die Furchen sind; im ersten Fall handelt es sich um einen Stein mit tiefen Furchen, im zweiten Fall um einen Stein mit

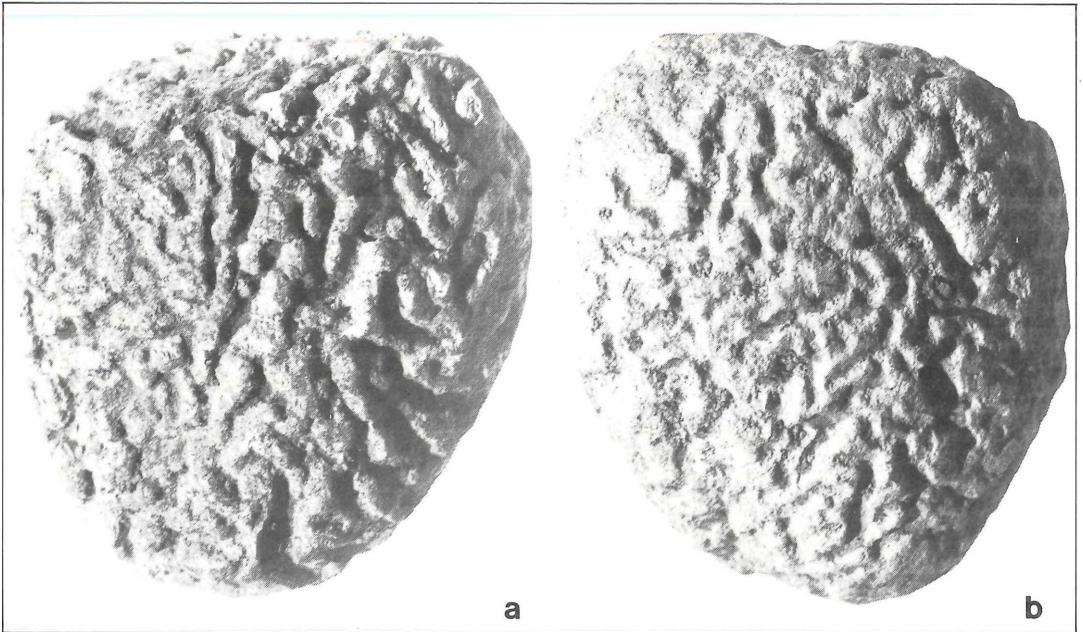


Abbildung 1. Furchenstein (9 cm lang); a) Oberseite, b) Unterseite; auf der heller gefärbten Unterseite sind die Furchen wesentlich schwächer.

ziemlich flachen Furchen (Abb. 3), so daß der Algen-Belag über den Furchen und Graten fast auf gleicher Höhe liegt.

Bei der folgenden Gruppe zeigt der Stein im Inneren eine viel feinere, wenngleich ebenfalls kristalline Textur mit mineralischen Beimengungen, die auch eine verschiedene Färbung hervorrufen, z. B. rostbraun, dunkelgrau oder blaugrau. An einigen Stücken sind feine Quarzschichten zu erkennen, mitunter sogar ein bis zu 3 mm breiter Quarzgang, der sich auch an der Oberfläche des Steins unter dem Algenbelag deutlich als heller Streifen hervorhebt. Durch eine solche Einlagerung bietet offenbar der Stein der Korrosion kein Hindernis; die Furchen folgen vielmehr genau der Skulpturierung des umgebenden Kalksteins. Der Kalkgehalt dieser Gruppe ist geringer als bei der ersten Gruppe und schwankt zwischen 65 und 75 %; die Furchen der Oberseite sind meist gut ausgebildet, aber nicht so stark inkrustiert wie bei der vorigen Gruppe.

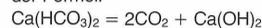
Die in der dritten Gruppe zusammengefaßten Steine sind augenfällig von den beiden vorigen Gruppen unterschieden, und zwar sowohl durch die Art des Gesteins als auch durch die Furchbildung. Der Stein zeigt eine völlig amorphe Textur ohne jegliche größere Kristalleinlagerungen. Der Kalkgehalt liegt etwa bei 80 bis 82 %, also zwischen den beiden vorigen Gruppen; einige Stücke waren schwach eisenhaltig und zeigten besonders in den äußeren Steinschichten eine rostbraune Färbung. Die Oberfläche ist sehr stark erodiert, so daß an einigen Stellen nur eine Anzahl scharfkantiger Höcker übrigbleibt; dadurch geht das übliche Bild der Furchen fast vollständig verloren. Wenn die Gestalt der Furchen erhalten bleibt, sind diese besonders tief und liegen dicht beisammen, so daß nur schmale Grate stehenbleiben; die können nach oben hin wieder etwas breiter werden.

Auf Steinen mit nur geringem Kalkgehalt, wie Granit, Diabas oder Quarzit, zeigen sich keine eingetieften Furchen, sondern nur eine schwache Inkrustation von Algen. Unter unserem Material fanden sich nur drei solche Steine, von denen zwei zu den Quarziten und das dritte Stück offenbar zu Granit gehören.

Uns lag auch ein Furchenstein aus einem See in Mecklenburg vor; die Furchen waren nur ganz flach eingesenkt und von kleinen, dunklen, fast schwarz erscheinenden Algenpolstern bedeckt, die sich napfförmige kleine Vertiefungen schafften. Ob sie der Urheber der Furchenbildung sind, erscheint uns fraglich. Von einer Inkrustation war nichts zu erkennen, wohl aber ist der Stein ganz von einer hellen, dem Farbton des Kalksteins entsprechenden gelblichen Schicht überzogen (Abb. 4). Somit kommen auch Furchensteine vor, die sowohl in der Gestaltung der Furchen wie auch in der Algenbesiedlung völlig vom Material aus dem Bodensee abweichen.

Die Furchensteine kommen in den großen Seen der ganzen nördlichen Halbkugel vor, wenn sie nur kalkreich genug sind. Am bekanntesten sind sie für die Alpenseen, zu denen auch der Bodensee gehört; sie kommen z. B. im Genfer See (Lac Léman, FOREL 1904), im Thuner See, Walensee und Walchensee vor (WASMUND 1930). Furchensteine sind auch in ausgesprochen kalten Seen vertreten, wie es z. B. der hochalpine Lünensee zeigt. Außerhalb des alpinen Gebiets treten sie offenbar spärlicher auf; doch es sind Funde in den Seen Schleswig-Holsteins und Mecklenburgs bekanntgeworden; etwas später wurden Vorkommen von Furchensteinen aus dem Takersee in Schweden beschrieben, und BOYSEN-JENSEN (1909) berichtet über entsprechende Bildungen aus dem Furesee in Dänemark. WASMUND (1930) schreibt, daß nicht nur die großen Alpen-Randseen und schwedischen Seen, sondern auch der Baikalsee in Sibirien, ein Teil der schottischen Seen und die großen nordamerikanisch-kanadischen Seen im Litoral neben den organogenen Kalken und Seekreiden auch die Furchensteine gemeinsam haben.

Wie kommt es zu den Kalkniederschlägen im Wasser? Das  $\text{CO}_2$  für die Photosynthese der Wasserpflanzen stammt aus dem Calciumbikarbonat, wobei zunächst Calciumhydroxid entsteht nach der Formel:



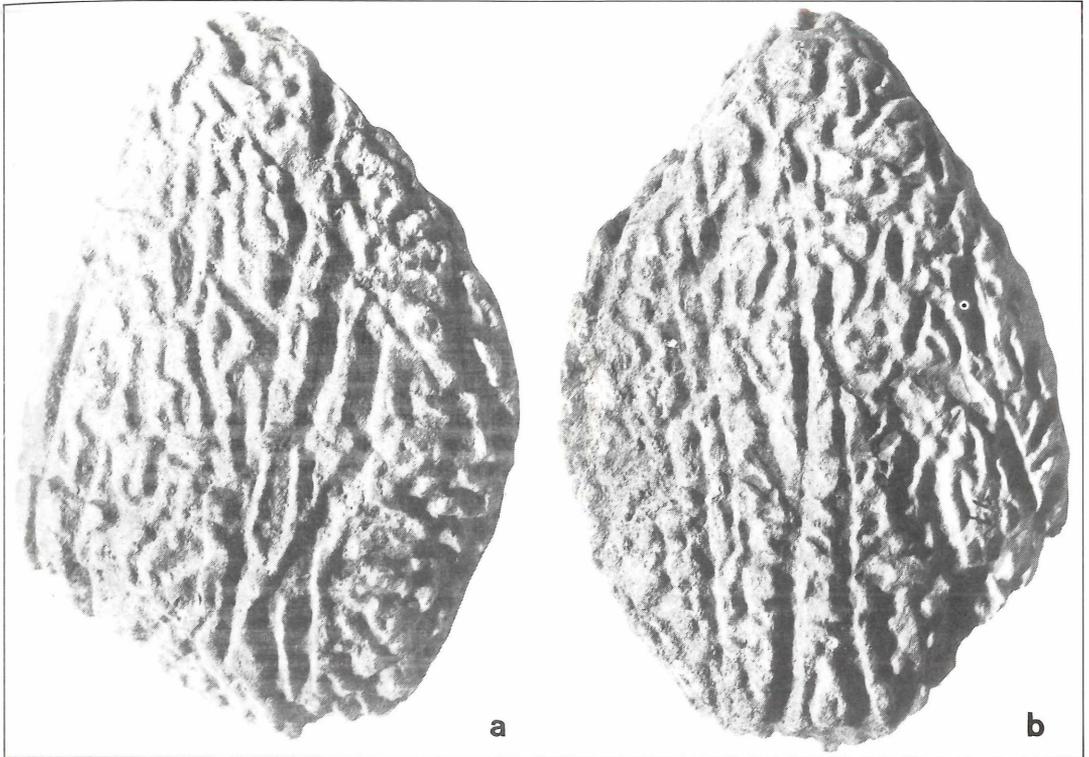


Abbildung 2. Großer Furchenstein (13,5 cm lang; a) Oberseite, b) Unterseite; der Stein wurde durch den Wellenschlag mehrfach umgewandelt, so daß die Tiefe der Furchen auf der Ober- und Unterseite fast gleich stark ist.

Das Calciumhydroxid reichert sich an der Blattoberfläche an und führt zu einer stark alkalischen Reaktion; denn zugeführtes Phenolphthalein färbt das Wasser an der Blattoberfläche rot. Durch die Wasserbewegung wird das  $\text{Ca}(\text{OH})_2$  weggeführt und neues  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  wird dem Blatt zugeleitet. Schließlich wird das Calciumkarbonat ausgefällt, wie man sich leicht z. B. bei *Potamogeton*-Blättern überzeugen kann (über die Biochemie der Kalkfällung vgl. GESSNER 1959, S. 190 ff.); vgl. hierzu auch N. PRINGSHEIM (1888). Das gleiche ist auch bei Furchen- oder Hirnsteinen der Fall, indem sie durch die Kalkausfällung der Blaualgen imprägniert werden. BORNEMANN (1887) schreibt dazu, daß die Gallerthülle der Cyanophyceen nicht am Eindringen (Bohren) in den Stein beteiligt ist, denn nur die freien Enden der Trichome, die frei beweglich hervortreten, lösen den Kalk auf, transportieren die Substanz nach oben, wo er wieder als Calciumkarbonat niederschlagen wird. Über eine mikrobiologische Kalkfällung in der tropischen See berichtet z. B. BAVENDAMM (1932); in verschiedenen Arbeiten hat sich auch WALLNER (1933, 1934, 1936) mit der Kalkabscheidung durch Algen, darunter von der Gattung *Rivularia* (WALLNER 1935) befaßt. Mit kalklösenden Algen beschäftigt sich z. B. BACHMANN (1914). CHARLOTTE JÜRGENSEN (1935) hat sich mit der Algen-Besiedlung des Mains bei Würzburg befaßt. MOLLENHAUER (1985/86) hat in seiner Arbeit über *Nostoc* der Erdalge *N. commune* VAUCHER die beiden in fließenden Bächen vorkommenden Arten *N. verrucosum* VAUCHER und *N. parmelioides* KÜTZ. gegenübergestellt. Er betont dabei, daß ein wesentlicher Unterschied im Vorkommen der beiden zuletzt genannten Sippen im Nährstoffgehalt des Wassers liegt; *N. verrucosum* ist an nährstoffreiches Wasser

angepaßt, wohingegen *N. parmelioides* z. B. im nährstoffarmen Wasser der Buntsandstein-Landschaft des Spessart zu Hause ist.

### 3. Der Algenbewuchs der Furchensteine

Für den Bewuchs der Furchensteine werden von den verschiedenen Autoren eine ganze Reihe von Algen-Gattungen angegeben; übereinstimmend stellten fast alle Verfasser *Rivularia*- und *Schizothrix*-Arten fest. COHN (1883) und SCHRÖTER & KIRCHNER (1896, 1902) geben in erster Linie *Rivularia haematites* (DC.) C. A. AG. und *Schizothrix fasciculata* (NÄGELI) GOMBERT an. FOREL (1904) konnte im Genfer See u. a. folgende Organismen beobachten: *Schizothrix lateritia* (KÜTZ.) GOMONT, *Calothrix*-Arten und *Rivularia haematites*, ferner auch Chroococcaceae. Es können auf den Furchensteinen z. B. folgende Blaualgen vorkommen: *Scytonema*-, *Schizothrix*- und *Rivularia*-Arten, ferner *Oscillatoria* sp. BAUMANN (1911) fand auf den Furchensteinen folgende wichtige Arten: *Scytonema myochrous* (DILLWYN) C. A. AG., *Scytonema infirma* KÜTZ., *Schizothrix lacustris* A. BRAUN, *Sch. lynbyana* SCHMIDLE, *Sch. fasciculata* (NÄGELI) GOMBERT, *Calothrix parietina* A. BRAUN und *Rivularia haematites*; auf den mit den Furchensteinen eng verwandten Schneggli-Sanden

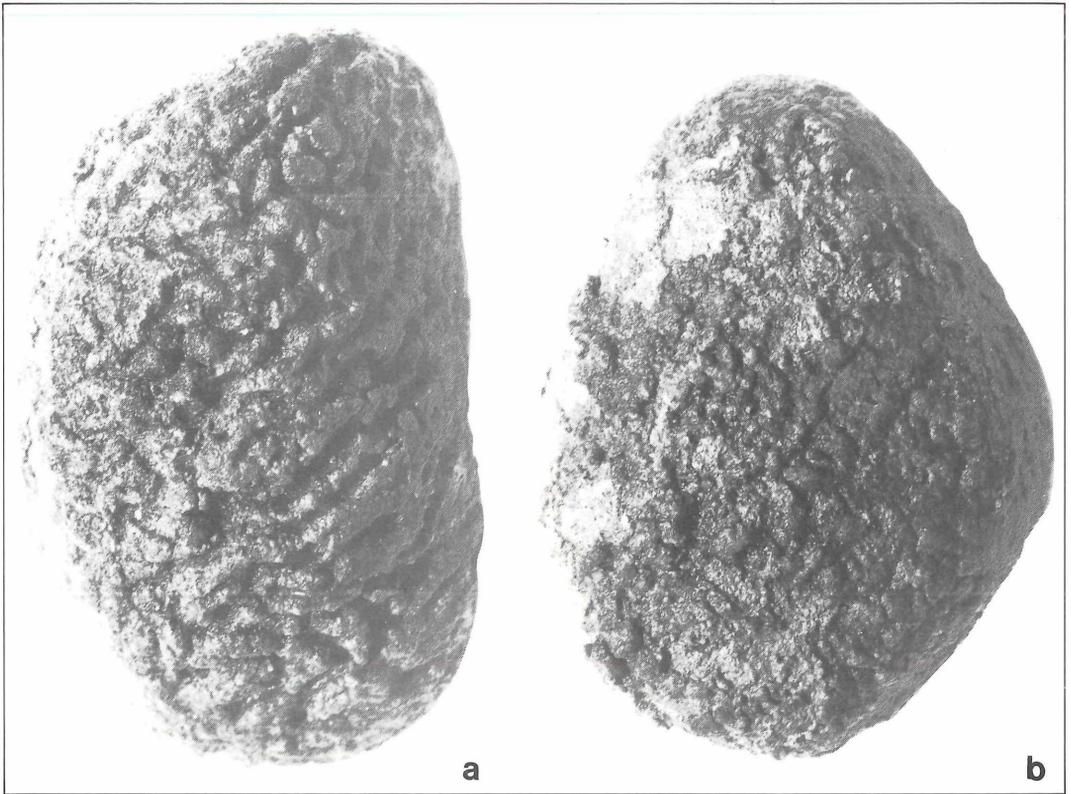


Abbildung 3. Furchensteine mit Algenkruste von der Oberseite; links: Stein 10,5 cm lang, Furchen stark eingetieft, stark kalkhaltig; rechts: Stein 8,8 cm lang, nur schwache Furchenbildung, mäßig kalkhaltig.

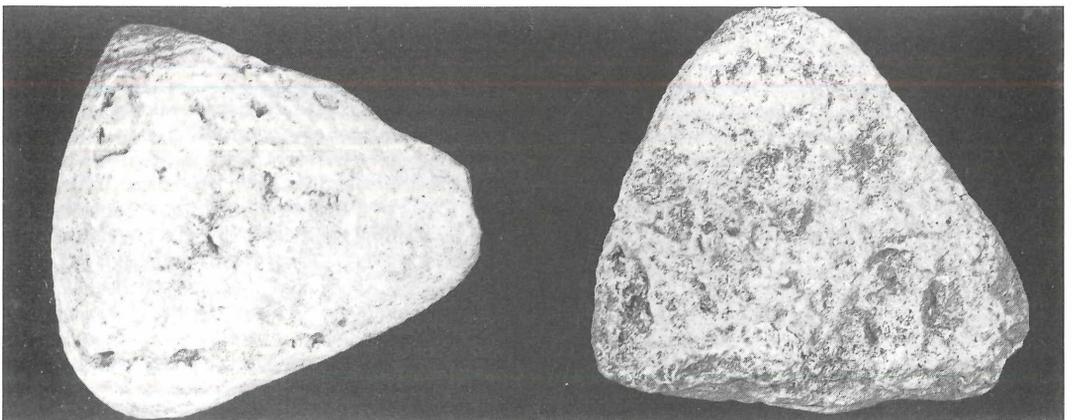


Abbildung 4. Furchenstein aus einem mecklenburgischen See mit Besiedlung durch *Chroococcus* sp. (auf linkem Stein als dunkle Punkte zu erkennen); links: Oberseite, rechts: Unterseite.

nennt derselbe Autor nachstehende Sippen: *Plectonema tenue* THURET var. *crustacea* SCHMIDLE, *P. terrebrans* BORNET & FLAHL., *Schizothrix fucescens* KÜTZ., *Sch. lyngbyana*

(= *Sch. lateritia* var. *lyngbyana*), *Sch. fasciculata*, *Calothrix parietina*, *Rivularia haematites* und *Hyelloccoccus niger* SCHMIDLE.

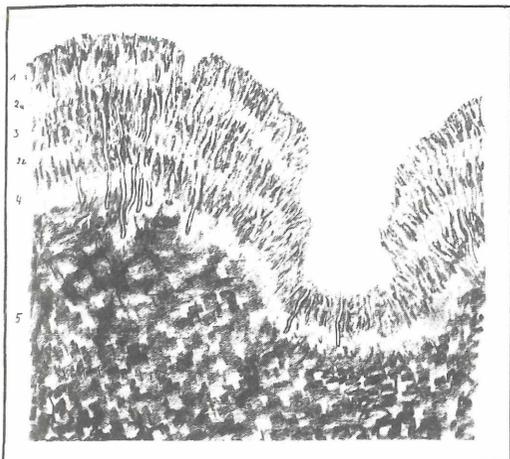


Abbildung 5. Inkrustation durch *Rivularia*, vornehmlich durch *R. haematites*, als dreischichtige Auflage auf den Höckern, in der Furche nur einschichtig.

Nach FOTT (1959, S. 412) werden im Lunzer See in Österreich die aus Kalkstein bestehenden Felsen im Uferbereich von den Blaualgen *Tolypothrix distorta* KÜTZ., *Scytonema myochrous* und *Rivularia haematites* besiedelt; unterhalb der *Tolypothrix*-Zone wächst *Schizothrix lacustris*, die bis in einige Meter Tiefe vorkommt. In einer Tiefe von 10–20 m kommen andere Cyanophyta vor, die den veränderten Lichtbedingungen angepaßt sind; vgl. auch BREHM & RUTTNER (1926). Bei WALTER (1968, S. 879) findet sich ein von KIRCHNER aufgenommenes Bild eines Furchensteins von Langenargen südöstlich von Friedrichshafen am Bodensee.

Wir selbst konnten auf den Furchensteinen *Schizothrix fasciculata* (NAGELI) GOMBERT (Abb. 8 und 9), *Sch. undulata* VIRIEUX (Abb. 10), *Dichothrix gypsophila* (KÜTZ.) BORNET & FLAHL (Abb. 11) und *Rivularia haematites* (DC.) C. A. AG. (Abb. 7, 12) nachweisen. *Sch. fasciculata* ist eine den Stein perforierende Art, wohingegen die Kalkpolster selbst in der Hauptsache von *Rivularia haematites* gebildet werden, in der oberen Zone auch *Dichothrix gypsophila* zu finden ist. Auf mehreren Steinen konnten wir kleine dunkle Polster feststellen, die von einer anderen scheidichotom verzweigten *Rivularia*-Art gebildet werden, die gleichfalls stark mit Kalk inkrustiert war. Hauptsächlich auf den Steinen der dritten Gruppe, jedoch auch auf einigen anderen Steinen erwies sich eine dünne schwärzliche Schicht als Lager einer anderen Cyanophyceae, die oft von einer *Chroococcus*-Art besetzt war, deren nähere Bestimmung jedoch auf Schwierigkeiten stieß.

Bei der ersten Gruppe der Furchensteine sind die Algenbeläge auf den Graten bis zu 3 mm dick; in den Furchen sind sie meist nicht so mächtig, jedoch manchmal ebenfalls stark mit Kalk überkrustet, so daß sie mit den Graten fast eine Ebene bilden. Eine freie Oberfläche des Steins tritt im Grunde der Furche nie auf; stets ist die ganze Außenfläche mit der beschriebenen hellen Schicht überzo-

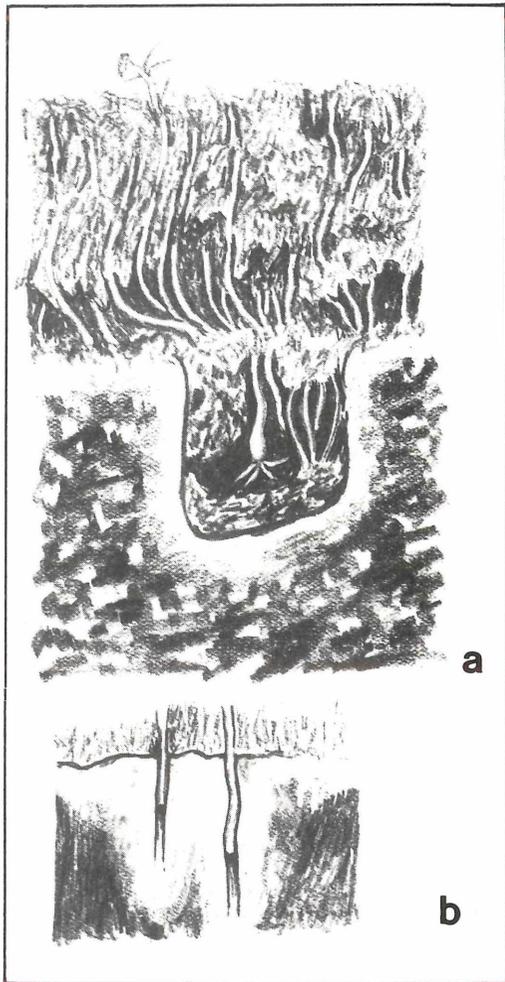


Abbildung 6. Cyanophyceen-Inkrustationen hauptsächlich durch *Schizothrix fasciculata*; a) Die Fäden haben sich eine Höhlung gebohrt, b) *Schizothrix*-Fäden im Gestein selbst, das hell verfärbt ist.

gen, der auch fast überall, nur in verschiedener Stärke, der Algenbelag aufsitzt. Einige Steine zeigen deutlich, daß auch die Unterseite vor nicht allzulanger Zeit ebenfalls inkrustiert war, da die Ränder der Algenkruste abgebrochen sind, anstatt einen fließenden Übergang zur Unterseite zu bilden.

Im trockenen Zustand läßt sich die Kruste leicht abbrechen und die freiwerdende Oberfläche des Steins unterscheidet sich durch nichts von der Unterseite des Steins. Eine Ablösung der Algenkruste tritt häufig auf, wenn bei starkem Wellenschlag die Steine durcheinander geworfen, gegeneinander gedrängt und sogar umgedreht werden, so daß die Unterseite nunmehr nach oben kommt; dadurch wird die Inkrustation gelockert und schließlich ab-

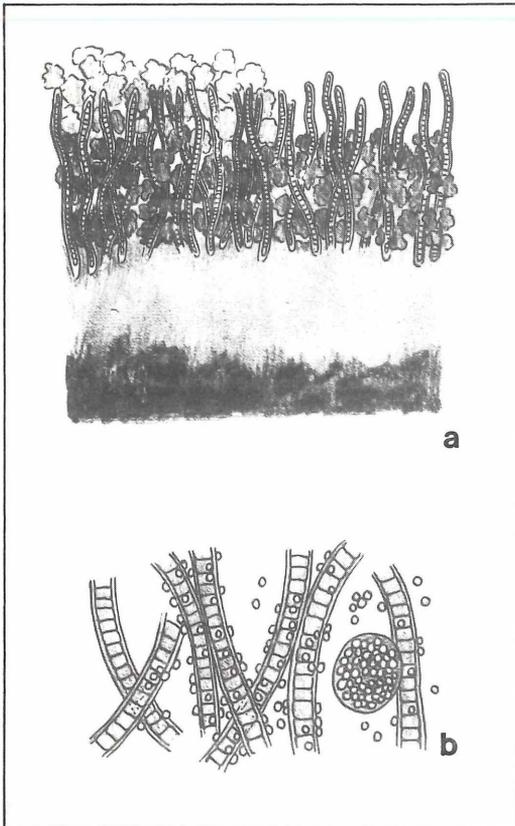


Abbildung 7. Cyanophyceen-Kruste; a) Die Kruste, meist von *Rivularia haematites*, lagert über einer hellen (gebleichten) Schicht des Steins, links: mit Kalk inkrustiert, rechts: Kalk entfernt; b) Die Fäden von *Rivularia haematites* sind mit *Chroococcus* sp. besetzt.

gestoßen. Die losgelöste Algenschicht liegt dann in unregelmäßigen Fetzen und Brocken im Wasser und wird von den Wellen ans Ufer gespült und zu sandartigem Grus zerrieben. Das gleiche tritt ein, wenn bei niedrigem Wasserstand die Steine längere Zeit trocken liegen und Sonne und Wind ausgesetzt sind.

Die Kruste besteht hauptsächlich aus *Rivularia*-Arten, besonders aus *R. haematites*; sie zeigt die für diese Art typische Zonierung (Abb. 5). Die Fäden stehen aufrecht nebeneinander und bestehen aus einer Zellreihe mit einer, manchmal auch mehreren Heterocysten am basalen Ende, mit dem sie dem Stein aufsitzen. Die Zonierung entsteht dadurch, daß die Trichome in einer nur teilweise bräunlich bis grün gefärbten Scheide liegen, denn stets sind beide Enden gefärbt; manchmal zeigt auch die Mitte des Fadens Färbung. Dabei liegen die dunklen und die hellen Zonen aller Fäden eines Lagers jeweils in gleicher Höhe, so daß eine Schichtenbildung entsteht. Auch die Kalkabscheidung erfolgt zonenweise; die *Rivularia*-Arten dringen nicht in das Gestein ein.

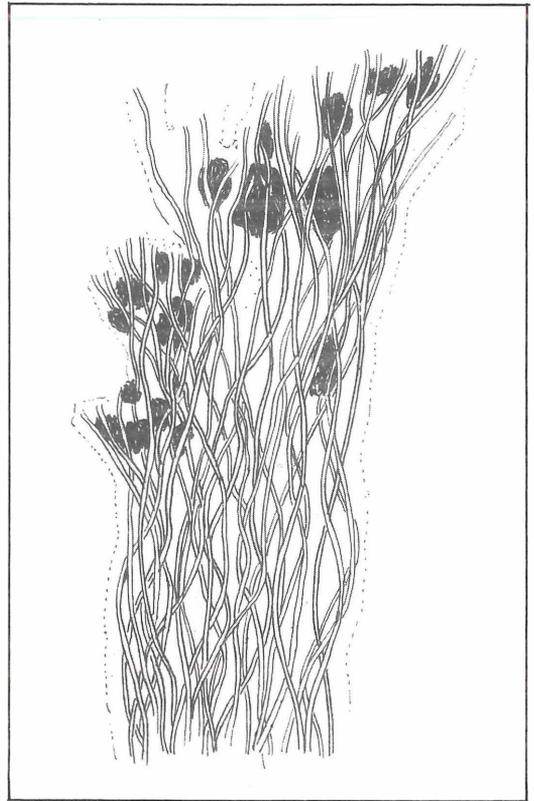


Abbildung 8. *Schizothrix fasciculata* zu einem Bündel vereinigte Fäden, im oberen Teil stark kalkhaltig, im unteren Teil fast nicht.

Die *Schizothrix*-Arten, besonders *Sch. fasciculata* (Abb. 8 und 9) bildet dicke, türkisgrüne Fadenbündel, die über den ganzen Belag auftreten und ein beträchtliches Stück in den Stein selbst eindringen können; mit dem oberen Teil der Faden ragt die Alge über die inkrustierte Schicht hinaus. Rund um das sogenannte „Bohrloch“ der Fäden hat sich eine relativ breite, helle Zone im Stein gebildet, die offensichtlich mit der Tätigkeit der Cyanophyceen im Zusammenhang steht; besonders gut läßt sich das an einzeln liegenden Bohrlochern erkennen (vgl. auch Abb. 6). Die helle Zone, die sich rund um die Einsenkung gebildet hat, stellt einen fließenden Übergang der beschriebenen hellen Schicht zwischen der Algenauflage in dem grauen Innern des Steins her. Die Fäden haben offensichtlich das Bestreben, möglichst tief in den Stein einzudringen, und nutzen dazu jede Höhlung an der Oberfläche des Steins aus. Die Trichome der Umgebung vereinigen sich in einer solchen Eintiefung zu einem dichten Büschel; meist handelt es sich dabei um *Sch. fasciculata*, seltener um *Sch. undulata*. In regelrechten Bündeln sind die *Schizothrix*-Fäden in den Höckern der Algenkruste zu finden; sie heben sich schon bei schwacher Vergrößerung (25fach) als blaugrün erscheinende Flecken und Punkte ab, wenn man die Polster abhebt. Dabei wird meist der obere Teil

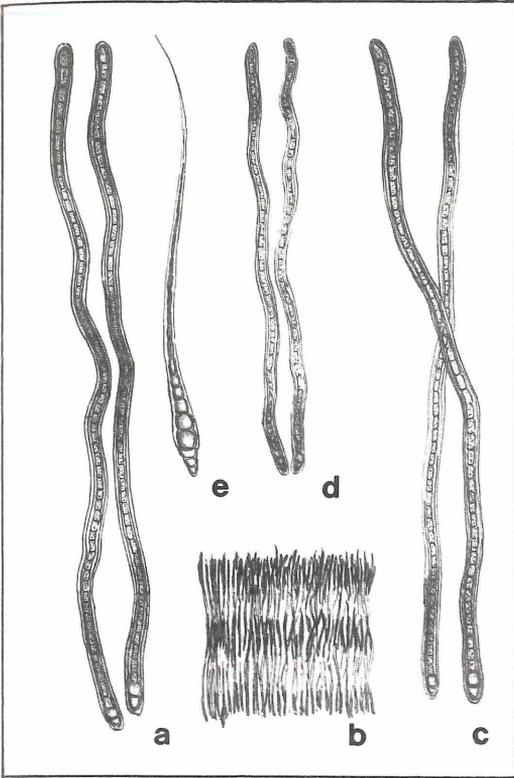


Abbildung 9. *Schizothrix fasciculata*, a–d 1–4, davon b) ein Bild mit einem dreischichtigen Lager der Alge; e) *Rivularia* sp., selten vorkommend.

der Fäden abgerissen, da sie fest mit dem Algenbelag verkrustet sind. In geringem Maß zeigen auch die *Schizothrix*-Fäden Kalkinkrustation; offenbar vermögen die Fäden, nachdem sich eine *Rivularia*-Kruste gebildet hat, von oben her in diese einzudringen und durch sie hindurch zu wachsen; man findet allerdings einen solchen Zustand nur selten. Aus einem Knäuel von Trichomen können Fäden hervorgehen, die mehrere stark undulierte (gewellte) Trichome enthält; hierbei handelt es sich um *Schizothrix undulata* (Abb. 10), die ebenfalls starke Kalkfällungen bewirken; sie sind von einer deutlichen Gallertscheide umgeben. An den Trichom-Enden haften Kalkbrocken, deren Größe und Menge von außen nach der Tiefe hin abnimmt. Besonders zahlreich finden sie sich im Knäuel selbst. Die drei bis vier treten am unteren Ende offenbar aus der Gallerthülle heraus. Eine weitere Algenform ist *Dichothrix gypsumophila* (Abb. 11); sie ist offenbar nur in der oberen Schicht der Kalkkrusten zu finden und hat an der Inkrustierung kaum Anteil.

Die zweite Gruppe der Steine weist ziemliche Unterschiede in der Beschaffenheit der Kalkkruste auf. Manchmal ist sie nur schwach entwickelt; dann unterscheiden sich Ober- und Unterseite der Furchensteine fast gar nicht. Die

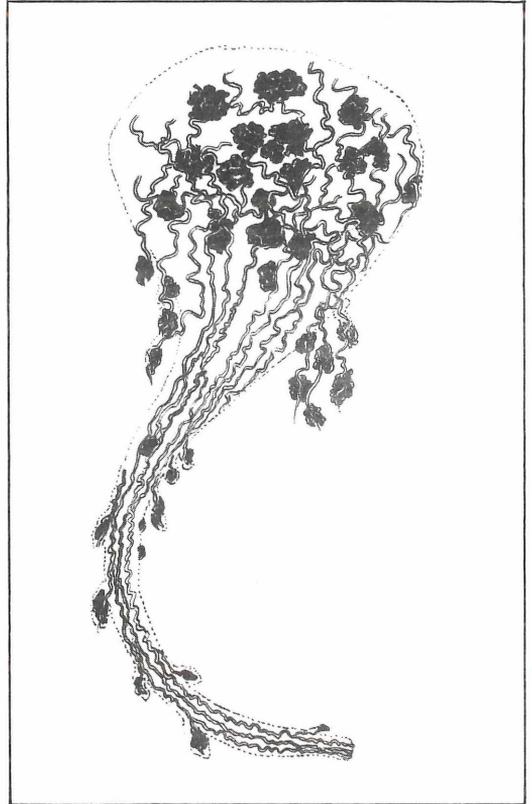


Abbildung 10. *Schizothrix undulata*, im oberen Teil stark verkrustet, in einer Gallert-Scheide liegend; die Fäden dringen von oben hier in einen *Rivularia*-Belag ein.

erwähnten Quarzeinlagerungen sind genauso überkrustet wie der Kalkstein selbst; in manchen Fällen liegen die Furchen enger beisammen, und die Kruste ist stark erodiert und von bröckeliger Beschaffenheit. Man findet Steine, bei denen die Kalkkruste von Gängen durchzogen sind, die offenbar tierischer Herkunft sind; sie können dabei brückenartige Bildungen hinterlassen. Der Bestand an Algen ist der gleiche wie bei der vorigen Gruppe der Hirnsteine.

Bei der dritten Gruppe von Furchensteinen ist die Algenkruste nur in einer schmalen Zone an den Seitenflächen ausgebildet. Die helle Außenschicht, die auch hier die Steine ganz überzieht, ist ziemlich porös und in kleinen Gruben sind in wenigen Fällen noch eingewachsene Algenreste zu finden; sie dringen aber nie in den Stein selbst ein, eine Erscheinung, die sowohl in den Furchen als auch an den abfallenden Flächen der Grate und Höcker eintritt. Nur die unbedeckten Kappen der Höcker zeigen das nackte Gestein; dadurch ist die Unterseite des Hirnsteins hell weißlich gefärbt. Die übrige Oberfläche zeigt eine dünne, dunkelgrau bis schwärzliche Decke aus Algenkalk; sie besteht aus Lagern aufrechtstehender Fäden in

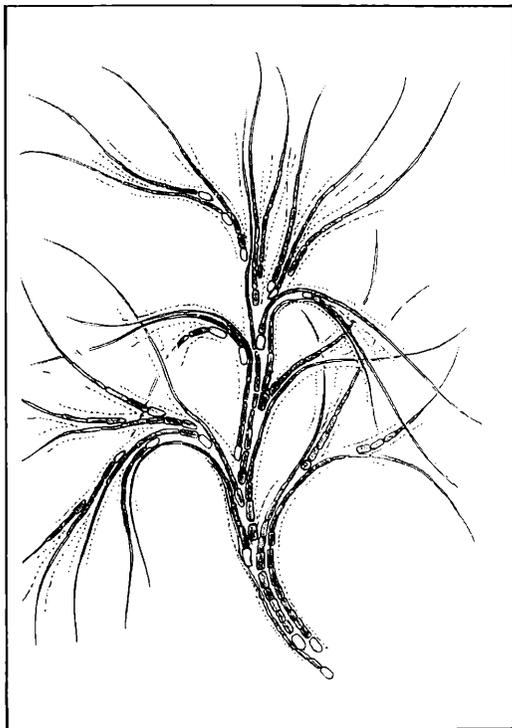


Abbildung 11. *Dichothrix gypsophila*, weist keine Kalkinkrustation auf, kommt in der obersten Schicht der *Rivularia*-Lager vor; man erkennt die Heterocysten am basalen Ende der Trichome.

zwei Schichten. Mit dem basalen Ende sind die *Schizothrix*-Fäden in der hellen Schicht des Steins verankert; ihr unterer Teil ist mit dunklen Kristallen inkrustiert, die jedoch nicht aus Kalk bestehen. Der obere Teil ist mit Kalk überkrustet; bei Behandlung mit Säure lösen sich nur diese auf, während die dunkle Inkrustation erhalten bleibt. Die Lager enthalten die schon von FOREL (1904) und BOYSEN-JENSEN (1909) erwähnten *Chroococcus*-ähnlichen Cyanophytae; sie sitzen meist auf den fädigen Algen auf. Manchmal findet man auch kugelige Kolonien einer blaugrünen Alge; um welche Cyanophyceae es sich hierbei handelt, blieb unklar; es war auch fraglich, ob die Alge irgendwie am Aufbau der Kruste beteiligt ist oder nicht. Die vierte Gruppe von Steinen enthalten nur wenig Kalk; wir fanden in unserem Material nur drei solcher Steine. Trotz ihrer Inkrustation zeigten sie keine Furchenbildung.

#### 4. Die Rolle der Cyanophyta bei der Entstehung der Furchensteine

Daß die Furchenstein-Bildung auf kalkige Gesteine beschränkt ist, weist darauf hin, daß wir es mit einem kalklösenden Vorgang zu tun haben und daß das Gesteinsmaterial selbst von Einfluß auf die Erosionserscheinung sein

muß. Die Struktur und chemische Zusammensetzung der Steine ist jedoch nur für die Form der Furchen, nicht für die Furchenbildung als solche von Bedeutung. Die helle Außenschicht der Steine scheint phytogener Herkunft zu sein. Dafür spricht zunächst die Beobachtung, daß bei in den Stein eingedrungenen Algenfäden eine helle Zone um das Bohrloch auftritt, welche in die Außenschicht übergeht. Daß es sich bei Steinen der drei ersten Gruppen nicht um ein Abscheidungsprodukt der Algen handelt, geht daraus hervor, daß sie auf verschieden gefärbten Gesteinsunterlagen gewisse Unterschiede in der Farbgebung erkennen lassen. Deutlich ist das auch an einem Stein zu sehen, der einen hellen Quarzgang enthält.

Was die Korrosion betrifft, kann es sich in der Hauptsache um drei Entstehungsmöglichkeiten handeln, nämlich um eine anorganische, eine phytogene und eine zoogene Bildung. Die erste, die FOREL (1904) vertritt, ist offenbar unhaltbar; gegen die Ansicht, daß die Inkrustation der Grate auf dem Stein als Schutz gegen einen Angriff auf die Gesteinsoberfläche diene, spricht schon der Umstand, daß die perforierenden *Schizothrix*-Fäden besonders an Stellen mit starker Inkrustation auftritt. WESENBERG-LUND (1908) schreibt, daß es unwahrscheinlich sei, daß Pflanzenüberzüge, die sonst einen zerstörenden Einfluß auf Steine ausüben, in einem solchen Falle eine Schutzfunktion ausüben sollen. BAUMANN (1911) äußert sich im gleichen Sinne. Es tritt auch nie die nackte Stein-Oberfläche zutage, wie es FOREL angibt, außer in der dritten Gruppe auf den Kuppen; gewöhnlich sind auch die Furchen inkrustiert, wenn auch in den meisten Fällen schwächer als die Grate, immer aber sind sie von einer hellen Schicht unterlagert. Falls man, wie FOREL (1904) es tut, die chemische Erosionskraft des CO<sub>2</sub>-haltigen Wassers als Bildungursachen der Furchen annehmen sollte, erhebt sich sofort die Frage, warum dann nur der Kalk im Stein aufgelöst wird, derjenige in der Kruste nicht; denn dieser ist dem Wasser viel leichter zugänglich. Wie mehrfach bestätigt wurde, hält sich in der Kruste das Wasser viel länger als an unbedeckten Stellen; dann ist auch das Wasser in den obersten, wärmsten Schichten meistens am CO<sub>2</sub>-ärmsten.

Die meisten Beobachtungen über die Frage sprechen entschieden für eine phytogene Einwirkung. BOYSEN-JENSEN (1909) gibt eine in den Grundzügen recht einleuchtende Erklärung für die Erosion der Furchensteine; ob sie aber für die Bildung der Furchensteine im Bodensee anwendbar ist, erscheint uns zweifelhaft. Einmal sind die von BOYSEN-JENSEN angegebenen *Chroococcus*-ähnlichen Algen nur in Einzelfällen auf unserem Material anzutreffen und dann nicht auf der Gesteinsoberfläche selbst, sondern den Fäden von *Schizothrix* aufsitzend. Ob diese von uns als *Chroococcus* sp. bezeichnete Cyanophyceae überhaupt an den kalklösenden und kalkbildenden Vorgängen Anteil hat, mußte unentschieden bleiben. Vielleicht handelt es sich in beiden Fällen um völlig verschiedene Algenformen. Über die inkrustierenden Algen macht BOYSEN-JENSEN (1909) keine Angaben, so daß ein Vergleich mit den Cyanophyceen unseres Materials nicht

möglich ist. Daß nach seinen Angaben die Furchenbildung an der Unterseite der Steine vor sich gehen soll, ist ein weiterer Unterschied gegenüber unseren Beobachtungen, doch hat BOYSEN-JENSEN die Ober- und Unterseite vielleicht nur verwechselt. Wie die Furchen eigentlich auftreten können, ist nach seiner Darstellung eigentlich nicht einzusehen; danach „muß eine Furchenbildung entstehen, wenn, wie es nachweislich in der Natur vor sich geht, nicht ein einzelner, sondern mehrere zerstreute, aber einander nahe liegende Infektionsstellen den Beginn des Korrosionsvorganges bilden. Die zuerst gebildeten kreisrunden Vertiefungen müssen nämlich, indem sie weiter wachsen, zusammenstoßen und miteinander verschmelzen und aus dieser Verschmelzung muß eine Furche hervorgehen“.

Nach dieser Darstellung wäre die Furchenbildung reiner Zufall; die Häufigkeit dieser Bildung weist jedoch auf eine Gesetzmäßigkeit hin: An den mit der Oberseite höher herausragenden Steinen mit den parallelen Furchen an den geneigten Seitenflächen hat man den Eindruck, als hätte doch das Wasser eine gewisse korrodierende Gewalt, indem es beim Wellenschlag in den Furchen herunterläuft und den Belag von Algenkalk wegschüpft; am unteren Ende der Furchen ist der Algenkalk als kompakte Masse vorhanden, so als wenn der Kalk aus den Furchen hierher

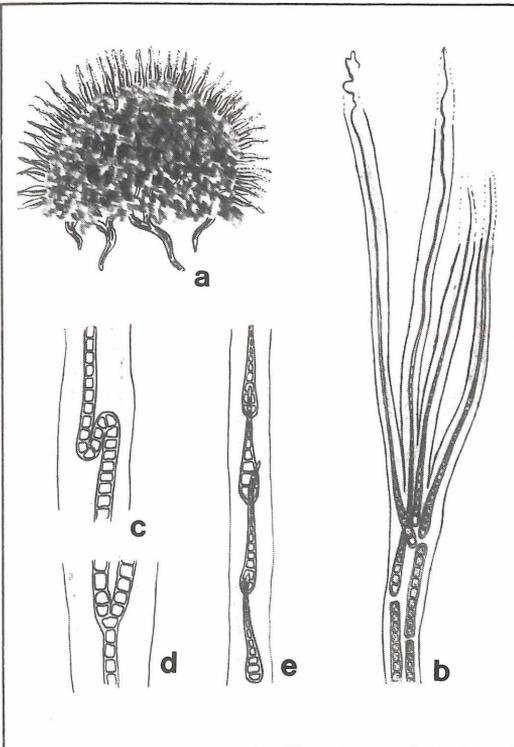


Abbildung 12. *Rivularia haematites*; a) verkaltes Polster im Längsschnitt; b-e) in Schlingen gelegtes Trichom, Verzweigungsstellen und Trichom-Ende.

transportiert wurde und von neuem in den Inkrustationsvorgang einbezogen wird. So kann man sich die Furchenbildung vorstellen, denn auf der Oberfläche jedes Steins zeigt fast jede Stelle eine gewisse Neigung, von der das Wasser bei Wellenschlag wieder herabläuft.

Ein Vertreter zoogener Entstehung der Furchenbildung ist FRAAS (1885), der die Korrosion ausschließlich tierischer Einwirkung zuschrieb. Nach seiner Darstellung siedeln sich in den Tuffinkrustationen Dipteren-Larven an, die eine Säure ausscheiden sollen; diese Säure wirkt dann zerstörend auf den Algenkalk. Er sagt dazu, wenn das Tuffpolster mit den minierenden Insektenlarven auf einem Kalkstein oder auch nur auf ein schwach kalkhaltiges Gestein aufsitzen, so wird die Unterlage der Tuffkruste ebenso wie diese selbst in Mitleidenschaft gezogen; es vertiefen dabei die in den Tuff gewühlten Gänge noch millimeter tief in den Stein selbst hinein. An tierischen Organismen kommen nach BAUMANN (1911 S. 53) auf den Hirnstainen *Gammarus*-, *Asellus*- und *Clepsine*-Arten sowie ihre Eier vor, ferner auch verschiedene Insektenlarven. FOREL (1904) fand auf den Furchensteinen neben Insektenlarven verschiedene Turbellarien, Anneliden, Mollusken und Krustaceen, die sich durch die aufgelagerten Algenmassen bohren. Nach eigenen Beobachtungen findet man in den Furchen gelegentlich kleine Schnecken- und Muschelschalen.

## Literatur

- AUERBACH, M., MAERKER, M. & SCHMALZ, J. (1924): Hydrographisch-Biologische Bodensee-Untersuchungen I. – Arch. Hydrobiol. Suppl., **3**: 597–738; Stuttgart.
- AUERBACH, M., MAERKER, W. & SCHMALZ, J. (1926): Hydrographisch-Biologische Bodensee-Untersuchungen II. – Verh. naturwiss. Ver. Karlsruhe, **30**: 1–128; Karlsruhe.
- AUERBACH, M. & SCHMALZ, J. (1939): Studie über die Hydrographie und Biologie des freien Wassers im Gnadensee (Untersee) 1925–1931. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **4**: 120–162; Karlsruhe.
- BACHMANN, E. (1914): Kalklösende Algen. – Ber. dtsh. bot. Ges., **33**: 45–57; Berlin.
- BAUMANN, E. (1911): Die Vegetation des Untersees (Bodensee). – Arch. Hydrobiol. Suppl., **1**: 1–554; Stuttgart.
- BAVENDAMM, W. (1932): Die mikrobiologische Kalkfällung in der tropischen See. – Arch. Hydrobiol., **3**: 105–276; Stuttgart.
- BORNEMANN, J. G. (1887): Geologische Algenstudien. – Jb. preuß. geol. Landesanst. und Bergakademie f. d. Jahr 1886: 116–134; Berlin.
- BOYSEN-JENSEN, P. (1909): Über Steinkorrosionen an den Ufern des Furesö. – Int. Revue ges. Hydrobiol., **2**: 163–173; Leipzig.
- BREHM, V. & RUTTNER, F. (1926): Die Bioöcnosen der Lunzer Gewässer. – Intern. Revue ges. Hydrobiol., **16**: 283–391; Leipzig.
- COHN, (1893): Über Erosionen von Kalkgestein durch Algen. – Schles. Ges. vaterländ. Kultur, Abt. 2. Jber. 1893; Breslau.
- ELSTER, H. J. & EINSELE, W. (1937a): Beiträge zur Hydrographie des Bodensees (Obersee). – Intern. Revue ges. Hydrobiol., **35**: 520–585; Leipzig.
- ELSTER, H. J. & GESSNER, F. (1935): Limnologische Studien. 1. Die chemische und biologische Sommerschichtung im Bodensee (Ober- und Untersee). – S. 1–22; Greifswald.

- FOREL, F. A. (1904): Le Léman. – Bd. 3; Lausanne.
- FOTT, B. (1959): Algenkunde. – 482 S.; Jena (VEB FISCHER G.).
- FRAAS, E. (1886): Über Furchensteine im Bodensee. – Ber. 38. Versamml. Oberrhein. geol. Ver. Stein am Rhein, f. 1885: 20–23; Freiburg i. Br.
- GEITLER, L. (1925): Cyanophyceae – Süßwasserflora, hrsg. von A. PASCHER, 12: 1–481; Jena (FISCHER G.).
- GEITLER, L. (1942): Schizophyta. – In: ENGLER A. & PRANTL K., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 1–222; Leipzig (ENGELMANN W.).
- GESSNER, F.: (1937): Phytoplanktonverteilung und Vertikalzirkulation im Bodensee. – Ber. dtsh. bot. Ges., 55: 172–184; Berlin-Dahlem.
- GESSNER, F. (1959): Hydrobotanik. – Bd. 2, 701 S.; Berlin (Dtsch. Verl. Wiss.)
- JÜRGENSEN, CHARLOTTE (1935): Die Minalgen bei Würzburg. Vergleichende Phytoplankton- und Benthosuntersuchungen des Mains und seiner Bühnenfelder bei Würzburg. Ein Beitrag zur Ökologie und Soziologie der Algen. – Arch. Hydrobiol., 28: 361–414; Stuttgart.
- KIEFER, F. & MUCKLE, R. (1959): Beobachtungen am Crustaceenplankton des Überlinger Sees (Bodensee) 1952–1957. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., 18: 5–41; Karlsruhe.
- KLEINSCHMIDT, E. (1921): Beiträge zur Limnologie des Bodensees. – Schr. Ver. Gesch. d. Bodensee, 49: 34–69; Konstanz.
- MOLLENHAUER, D. (1985): Blaualgen der Gattung *Nostoc* – ihre Rolle in Forschung und Wissenschaftsgeschichte I. – Natur und Museum, 115: 305–319. – II. Ebenda: 369–379. – (1986) III. Ebenda: 116: 43–59. – IV. Ebenda: 104–120; Frankfurt am Main.
- MUCKLE, R. (1942): Beiträge zur Kenntnis der Uferfauna des Bodensees. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., 7: 5–109; Karlsruhe.
- PRINGSHEIM, N. (1888): Über die Entstehung von Kalkinkrustationen an Süßwasserpflanzen. – Jb. wiss. Bot., 19: 138–154; Leipzig.
- SCHRÖTER, K. & KIRCHNER, O., (1896): Die Vegetation des Bodensees. – 1: 122 S.; (1902): 2, 86 S.; Lindau.
- WALLNER, I. (1933): *Oocardium stratum* NAEG., eine wichtige tuffbildende Alge Südbayerns. – Planta, 20: 287–293; Berlin.
- WALLNER, I. (1934): Zur Kenntnis des unter pflanzlichem Einfluß gebildeten Kalkspats. – Planta 23: 51–95; Berlin.
- WALLNER, J. (1935): Zur Kenntnis der Kalkbildung in der Gattung *Rivularia*. – Beih. bot. Cbl., 54, Abt. A: 151–155; Dresden.
- WALLNER, J. (1936): Eine gesteinsbildende Süßwasseralge Deutschlands. – Natur & Volk, 66: 85–91; Frankfurt a. Main.
- WALTER, H. (1968): Vegetation der Erde. – 2, 1001 S.; Jena (VEB FISCHER, G.).
- WASMUND, E. (1920): Lakustrische Unterwasserböden (Seeablagerungen der nördlichen humiden Breiten). – In: Handbuch der Bodenlehre, 5: 97 ff.; Berlin (SPRINGER).
- WESENBERG-LUND, C. (1908): Die Litoralen Tiergesellschaften unserer größeren Seen I. – Intern. Revue ges. Hydrobiol., 1: 574–609; Leipzig.

HERMANN NEUBERT &amp; KARLHEINZ BAUMANN

# Myxomyceten aus der Bundesrepublik Deutschland, III. Liste der bislang bekannten Arten

## Kurzfassung

Die bis heute für die Bundesrepublik Deutschland aus der Literatur bekannten, durch teilweise Revision der Bestände des Botanischen Museums Berlin-Dahlem und der Botanischen Staatssammlung München sowie durch private Aufsammlungen den Verfassern zugängliche Myxomyceten werden aufgelistet. Der Aufzählung werden die derzeit anerkannten Ordnungen, Familien und Gattungen vorangestellt.

## Abstract

A catalogue of the myxomycetes of the Federal Republic of Germany known by literature, by parts of the collections of „Botanisches Museum Berlin-Dahlem“ and „Botanische Staatssammlung München“ and by private collections is given. The orders, families, and genera of myxomycetes known at present, are enumerated.

## Autoren

Dr. HERMANN NEUBERT, Tullastr. 9, D-7580 Bühl 21,  
KARLHEINZ BAUMANN, Lindenstr. 40, D-7413 Gomaringen.

## Einleitung

Die letzte, umfassende Zusammenstellung der aus Deutschland unter Einschluß des Gebiets der heutigen DDR bekannten Myxomyceten finden wir bei SCHINZ (1920). Die dort aufgelisteten Arten gehen auf Untersuchungen von FÜCKEL, JAAP, E. JAHN, RÖNN und andere zurück. Sie geben demgemäß kein befriedigendes Bild unserer heutigen Artenkenntnis. Nach dem letzten Krieg gab es nur wenige Bestandsaufnahmen, so durch KILLERMANN (1946) für Bayern, GROSSE-BRAUCKMANN (1957) und EISER u. a. (1980) für einen Teil Hessens. Darüber hinaus blieb die Beschäftigung mit dieser faszinierenden Pflanzengruppe, mit der sich bei uns überwiegend botanische Laien abgeben, auf einige Einzelabhandlungen über Neufunde oder Erstbeschreibungen und die Artenauflistung engbegrenzter Regionen beschränkt. Für das Gebiet der DDR, für das kein anderes Artenvorkommen als für die Bundesrepublik zu erwarten ist, sieht die Lage, soweit erkennbar, noch weniger befriedigend aus: Nur SENGE (1975) und DÖRFELT (1977) haben sich regionaler Artensichtung unterzogen. Es erscheint daher notwendig, den derzeitigen Kenntnisstand aufzuzeigen, um eine Grundlage für künftige Untersuchungen zu schaffen und zugleich dem Interessierten mühevollen Suchen in der überwiegend schwer zugänglichen Literatur zu ersparen. Lesern, denen Myxomyceten bislang unbekannt sind, möge durch die Farbtafeln ein erster Eindruck vermittelt werden.

Nomenklatorisch wird der Auffassung von MARTIN, ALEXOPOULOS & FARR (1983) mit den von NANNENGA-BRE-

MEKAMP (1974, ergänzt 1979 und 1983) vertretenen Abweichungen gefolgt. Die Ordnungen, Familien und Gattungen sind ohne Rücksicht auf ihr Vorkommen im Gebiet aufgeführt, die Sippen (265 Arten und 20 Varietäten) werden nur aufgelistet, soweit sie nachgewiesen sind. Mit <sup>+</sup> gekennzeichnete Funde bedeuten erstmals in der Literatur genannte Vorkommen (35), mit <sup>○</sup> versehene Arten (44) lagen den Verfassern nicht vor, ein (!) weist auf besondere Häufigkeit hin. Synonyme sind nur insoweit in Klammern beigefügt, als sie zum Verständnis erst jüngst neu benannter Arten unerlässlich scheinen.

In besonderem Maße sei den Direktionen des Botanischen Museums Berlin-Dahlem und der Botanischen Staatssammlung München für die leihweise Überlassung umfangreichen, wertvollen Materials zur Revision gedankt, sie ist noch lange nicht abgeschlossen. Frau NANNENGA-BREMEKAMP, Doorwerth, Niederlande, sind wir für die seit Jahren hilfreiche Unterstützung bei der Zuordnung schwieriger Funde zu Dank verpflichtet. Herr Professor Dr. OBERWINKLER, Tübingen, hat bereitwillig die Durchsicht seines Herbars gestattet. Von den Sammlern, die seit Jahren Material übermitteln, seien die Herren HEINZ ENGEL, Weidhausen, und LOTHAR KRIEGLSTEINER, Durlangen, dankbar erwähnt. Herrn Prof. Dr. OBERWINKLER und seinen Mitarbeitern danken wir für die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen.

## Übersicht der Ordnungen, Familien und Gattungen der Klasse Myxomycetes LINK

### Unterklasse I Ceratiomyxomycetidae MARTIN ex MARTIN & ALEXOPOULOS

Ordnung Ceratiomyxales MARTIN ex FARR  
& ALEXOPOULOS  
Familie Ceratiomyxaceae SCHROETER  
Gattung *Ceratiomyxa* SCHROETER

### Unterklasse II Myxogastromycetidae MARTIN

Ordnung Echinosteliales MARTIN  
Familie Clastodermataceae ALEXOPOULOS & BROOKS  
Gattungen: *Barbeyella* MEYLAN  
*Clastoderma* BLYTT  
Familie Echinosteliaceae ROST.  
Gattung *Echinostelium* DE BARY  
Ordnung Liceales JAHN  
Familie Cribrariaceae ROST.  
Gattungen: *Cribraria* PERSOON  
*Lindbladia* FRIES  
Familie Dictydiaethaliaceae NANN.-BREM.  
Gattung *Dictydiaethalium* FRIES  
Familie Enteridiaceae FARR

- Gattungen: *Enteridium* EHRENBERG  
*Lycogala* ADANS.  
*Tubifera* J. F. GMELIN  
Familie Liceaceae ROST.  
Gattungen: *Licea* SCHRADER  
*Listerella* JAHN  
Familie Minakatellaceae NANN.-BREM.  
Gattung *Minakatella* G. LISTER  
Ordnung Physarales MACBRIDE  
Familie Didymiaceae ROST.  
Gattungen: *Diachea* FRIES  
*Diderma* PERS.  
*Didymium* SCHRADER  
*Lepidoderma* DE BARY  
*Mucilago* MICHELI ex BATT.  
*Physarina* HÖHNEL  
Familie Elaeomyxaceae HAGELST. ex FARR & KELLER  
Gattung *Elaeomyxa* HAGELST.  
Familie Physaraceae ROST.  
Gattungen: *Badhamia* BERK.  
*Badhamiopsis* KELLER & BROOKS  
*Craterium* TRENT.  
*Erionema* PENZIG  
*Fuligo* HALLER  
*Leocarpus* LINK  
*Physarella* PECK  
*Physarum* PERS.  
*Protophysarum* BLACHW. & ALEXOP.  
*Willkommlangea* KUNTZE  
Ordnung Trichiales MACBRIDE  
Familie Arcyriaceae ROST.  
Gattungen: *Arcyodes* O. F. COOK  
*Arcyria* WIGGERS  
*Metatrichia* ING  
*Perichaena* FRIES  
*Prototrichia* ROST.  
Familie Dianemaceae MACBRIDE  
Gattungen: *Calomyxa* NIEUWL.  
*Dianema* REX  
Familie Trichiaceae ROST.  
Gattungen: *Calonema* MORGAN  
*Cornuvia* ROST.  
*Hemitrichia* ROST.  
*Oligonema* ROST.  
*Trichia* HALLER

### Unterklasse III Stemonitomycetidae Ross

- Ordnung Stemonitales MACBRIDE  
Familie Schenellaceae NANN.-BREM.  
Gattung *Schenella* MACBRIDE  
Familie Stemonitaceae ROST.  
Gattungen: *Amaurochaete* ROST.  
*Brefeldia* ROST.  
*Collaria* NANN.-BREM.  
*Coloderma* G. LISTER  
*Comatricha* PREUSS  
*Diacheopsis* MEYLAN  
*Enerthenema* BOWMAN

- Lamproderma* ROST.  
*Leptoderma* G. LISTER  
*Macbrideola* H. C. GILBERT  
*Paradiacheopsis* HERTEL  
*Stemonaria* NANN.-BREM. & Y. YAMAM.  
*Stemonitis* ROTH  
*Symphytocarpus* B. ING & NANN.-BREM.  
*Stemonitopsis* (NANN.-BREM.) NANN.-BREM. nov.  
comb. of LOCQUIN?

### Artenliste

- Amaurochaete atra* (ALB. & SCHW.) ROST.  
*comata* G. LISTER & BRÄNDZÄ<sup>+</sup>  
*tubulina* (ALB. & SCHW.) MACBR.<sup>○</sup>  
*Arcyodes incarnata* (ALB. & SCHW.) O. F. COOK  
*Arcyria abietina* (WIGAND) NANN.-BREM.  
(Syn.: *Hemitrichia abietina* [WIGAND] G. LISTER)  
*affinis* ROST.  
*cinerea* (BULL.) PERS. (!)  
*denudata* (L.) WETTST. (!)  
*fasciculata* DHILLON & NANN.-BREM.<sup>○</sup>  
*ferruginea* SAUTER  
*globosa* SCHW.  
*incarnata* PERS. var. *incarnata* (!)  
*incarnata* PERS. var. *helvetica* MEYLAN<sup>+</sup>  
*insignis* KALCHBR. & COOKE<sup>○</sup>  
*major* (G. LISTER) ING<sup>+</sup>  
*minuta* BUCHET  
*obvelata* (OEDER) ONSBERG (Syn.: *A. nutans*  
[BULL.] GREV.)  
*oerstedtii* ROST.  
*oerstedtioides* FLATAU & SCHIRMER<sup>○</sup>  
*pomiformis* (LEERS) ROST. (!)  
*stipata* (SCHW.) A. LISTER  
*Badhamia affinis* ROST.<sup>○</sup>  
*capsulifera* (BULL.) BERK.  
*foliicola* A. LISTER  
*lilacina* ROST.  
*macrocarpa* (CES.) ROST.  
*nitens* BERK.<sup>○</sup>  
*orbiculata* REX<sup>○</sup>  
*panicea* (FRIES) ROST.  
*populina* A. & G. LISTER<sup>○</sup> (nur aus der DDR bekannt)  
*semiannulata* RAUB & KELLER<sup>+</sup> (nur aus der DDR u.  
Berlin bekannt)  
*utricularis* (BULL.) BERK. (!)  
*versicolor* A. LISTER (nur aus Berlin bekannt)  
*Barbeyella minutissima* MEYLAN<sup>+</sup>  
*Brefeldia maxima* (FRIES) ROST.  
*Calomyxa metallica* (BERK.) NIEUWL.  
*Ceratiomyxa fruticulosa* (MÜLL.) MACBR. (!)  
*porioides* (ALB. & SCHW.) SCHROET.  
*Clastoderma debaryanum* BLYTT<sup>○</sup>  
*Collaria arcyrionema* (ROST.) NANN.-BREM. (Syn.: *Lamproderma arcyrionema* ROST.)  
*elegans* (RACIB.) DHILLON & NANN.-BREM. (Syn.:

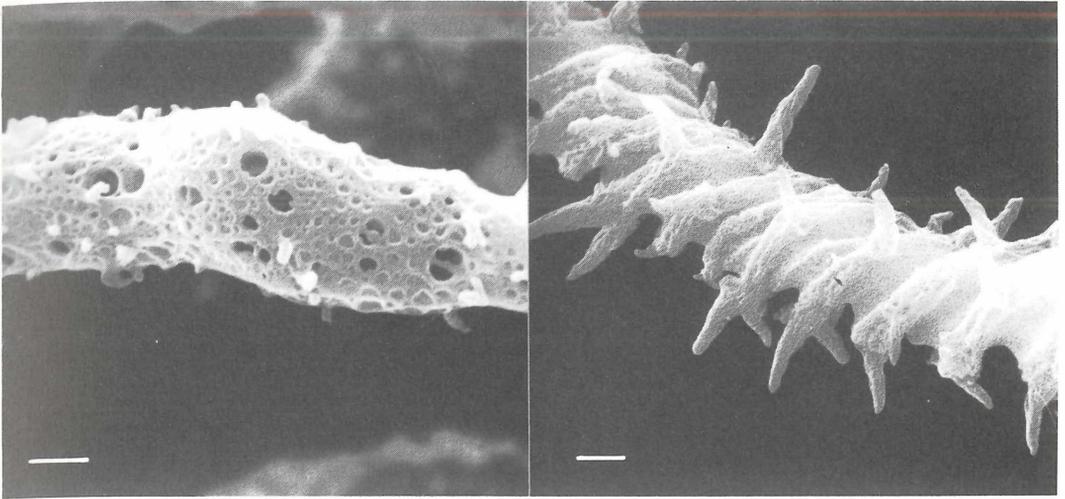
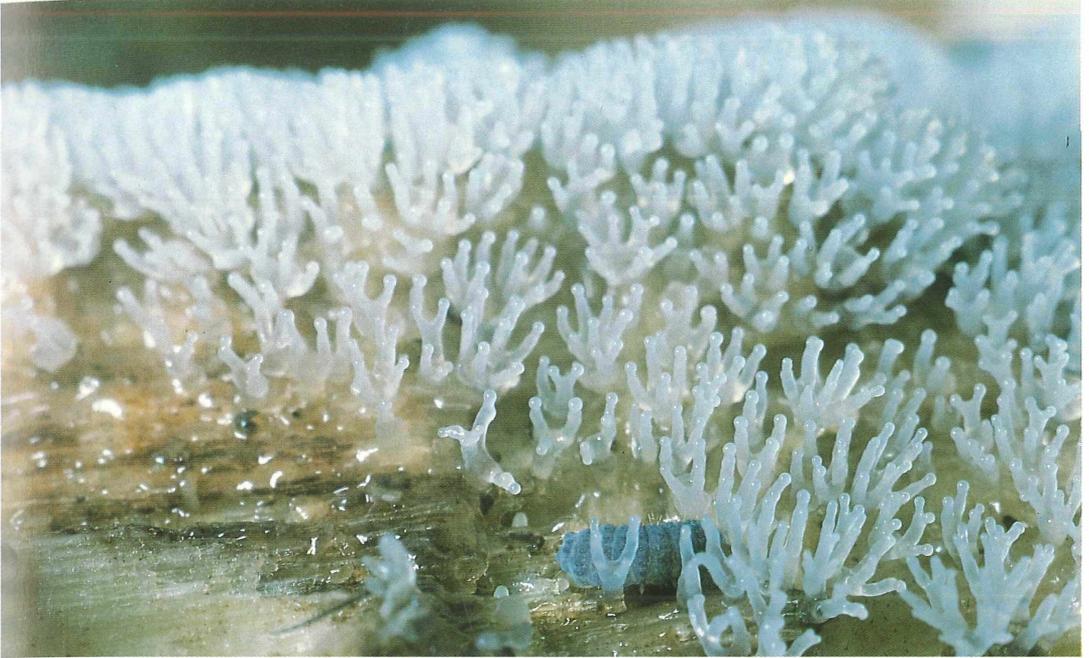


Abbildung 1. Unterschiedliche Kapillitien bei der Familie Arcyriaceae, links *Perichaena pedata*, rechts *Metatrachia vesparium*. – Größe der Teilstriche links 1  $\mu\text{m}$ , rechts 2  $\mu\text{m}$ .

- Comatricha elegans* [RACIB.] G. LISTER  
*lurida* (A. LISTER) NANN.-BREM. (Syn.: *Comatricha lurida* A. LISTER)  
*Colloderma oculatum* (LIPPERT) G. LISTER  
*Comatricha alta* PREUSS  
*alpina* KOWALSKI  
*anomala* RAMMELOO<sup>+</sup>  
*filamentosa* MEYLAN<sup>+</sup>  
*fragilis* MEYLAN  
*laxa* ROST.  
*nigra* (PERS.) SCHROET. (!)  
*pulchella* (RACIB.) ROST. var. *pulchella*  
*pulchella* (RACIB.) ROST. var. *fusca* A. LISTER  
*tenerima* (M. A. CURT.) G. LISTER<sup>+</sup>  
*Cornuvia serpula* (WIGAND) ROST.  
*Craterium aureonucleatum* NANN.-BREM.<sup>+</sup>  
*aureum* (SCHUM.) ROST.  
*brunneum* NANN.-BREM.<sup>○</sup>  
*leucocephalum* (PERS.) DITM. var. *leucocephalum*  
*leucocephalum* (PERS.) DITM. var. *scyphoides*  
 (COOKE & BALF.) A. LISTER  
*minutum* (LEERS) FRIES  
*Cribraria argillacea* (PERS.) PERS. (!)  
*aurantiaca* SCHRAD. (!)  
*cancellata* (BATSCH) NANN.-BREM. var. *cancellata* (!)  
*cancellata* (BATSCH) NANN.-BREM. var. *fusca* (A. LISTER) NANN.-BREM.  
*intricata* SCHRAD.  
*macrocarpa* SCHRAD. var. *macrocarpa*  
*macrocarpa* SCHRAD. var. *tatrica* RACIB.<sup>+</sup>  
*martinii* NANN.-BREM.<sup>+</sup>  
*microcarpa* (SCHRAD.) PERS.  
*mirabilis* (ROST.) MASSEE  
*montana* NANN.-BREM.<sup>+</sup>  
*persoonii* NANN.-BREM.  
*piriformis* SCHRAD. var. *piriformis*  
*piriformis* SCHRAD. var. *notabilis* REX<sup>+</sup>  
*purpurea* SCHRAD.  
*rubiginosa* FRIES  
*rufa* (ROTH) ROST. (!)  
*splendens* (SCHRAD.) PERS.  
*tenella* SCHRAD.  
*violacea* REX  
*vulgaris* SCHRAD. (!)  
*Diachea leucopodia* (BULL.) ROST.  
*subsessilis* PECK  
*Diacheopsis metallica* MEYLAN<sup>○</sup>  
*Dianema corticatum* A. LISTER<sup>○</sup>  
*depressum* (A. LISTER) G. LISTER<sup>+</sup>  
*harveyi* REX  
*Dictydiaethalium plumbeum* (SCHUM.) ROST. (!)  
*Diderma alpinum* MEYLAN  
*asteroides* (A. & G. LISTER) G. LISTER  
*cinereum* MORGAN<sup>○</sup>  
*cingulatum* NANN.-BREM.<sup>+</sup>  
*crustaceum* PECK („cf.“)  
*deplanatum* FRIES  
*donkii* NANN.-BREM.<sup>+</sup>  
*effusum* (SCHW.) MORGAN  
*floriforme* (BULL.) PERS.  
*globosum* PERS.<sup>○</sup>  
*hemisphaericum* (BULL.) HORNEM.  
*lyallii* (MASSEE) MACBR.<sup>○</sup>  
*montanum* (MEYLAN) MEYLAN  
*niveum* (ROST.) MACBR.  
*ochraceum* HOFFM.  
*radiatum* (L.) MORGAN  
*rufum* NANN.-BREM.<sup>○</sup>  
*spumarioides* (FRIES) FRIES (!)  
*testaceum* (SCHRAD.) PERS.

- trevelyani* (GREV.) FRIES  
*umbilicatum* PERS. (!)  
*Didymium anellus* MORGAN  
*bahiense* GOTTSB.<sup>+</sup>  
*clavus* (ALB. & SCHW.) RACIB.  
*crustaceum* FRIES  
*difforme* (PERS.) S. F. GRAY (!)  
*dubium* ROST.  
*iridis* (DITM.) FRIES<sup>○</sup>  
*megalosporum* BERK. & CURT.<sup>○</sup>  
*melanospermum* (PERS.) MACBR. (!)  
*minus* (A. LISTER) MORGAN  
*nigripes* (LINK) FRIES (!)  
*pertussum* BERK.<sup>○</sup>  
*serpula* FRIES  
*squamulosum* (ALB. & SCHW.) FRIES  
*verrucosporum* WELDEN  
*Echinostelium minutum* DE BARY  
*Enerthenema papillatum* (PERS.) ROST.  
*Enteridium lobatum* (A. LISTER) FARR<sup>+</sup>  
*lycoperdon* (BULL.) FARR (!)  
*olivaceum* EHRENB. var. *olivaceum*  
*olivaceum* EHRENB. var. *simulans* (ROST.) NANN.-BREM.  
*splendens* (MORGAN) FARR var. *splendens*<sup>+</sup>  
*splendens* (MORGAN) FARR var. *jurana* (MEYLAN)  
HÄRKÖNEN  
*Fuligo candida* PERS. (!)  
*cinerea* (SCHW.) MORGAN<sup>○</sup>  
*intermedia* MACBR.<sup>+</sup>  
*megaspora* STURGIS<sup>○</sup>  
*muscorum* ALB. & SCHW.  
*rufa* PERS. (!)  
*septica* (L.) WIGGERS var. *septica* (!)  
*septica* (L.) WIGGERS var. *flava* PERS. (!)  
*violacea* PERS.  
*Hemitrichia aurea* NANN.-BREM. & NEUB.  
*calyculata* (SPEGG.) FARR<sup>+</sup> (Syn.: *H. stipitata*  
[MASSE] MACBR.)  
*chryso-spora* A. LISTER  
*clavata* (PERS.) ROST. (!)  
*intorta* (A. LISTER) A. LISTER  
*leiotricha* (A. LISTER) G. LISTER  
*montana* (MORGAN) MACBR.  
*serpula* (SCOP.) ROST. (!)  
*Lamproderma arcyrioides* (SOMMERF. ) ROST. (!)  
*carestiae* (CES. & DE NOT.) MEYLAN var. *carestiae*  
*collinii* LAKH. & MUK.<sup>+</sup>  
*columbinum* (PERS.) ROST. var. *columbinum* (!)  
*columbinum* (PERS.) ROST. var. *brevipes* (G. LISTER)  
MEYLAN („,cf.“)<sup>+</sup>  
*echinulatum* (BERK.) ROST.  
*hieroglyphicum* FLATAU<sup>○</sup>  
*laxa* NEUB.  
*sauteri* ROST.  
*scintillans* (BERK. & BR.) MORGAN (!)  
*carestiae* (CES. & DE NOT.) MEYLAN var. *ovoideum*  
(MEYLAN) KOWALSKI<sup>+</sup>  
*Leocarpus fragilis* (DICKS.) ROST. (!)  
*Lepidoderma chailletii* ROST.  
*tigrinum* (SCHRAD.) ROST.  
*Licea biforis* MORGAN<sup>+</sup>  
*castanea* G. LISTER<sup>+</sup> (!)  
*chelonooides* NANN.-BREM.<sup>+</sup>  
*gloeoderma* DOBB. & NANN.-BREM.<sup>○</sup>  
*minima* FRIES (!)  
*operculata* (WINGATE) MARTIN<sup>○</sup>  
*parasitica* (ZUKAL) MARTIN<sup>○</sup>  
*pusilla* SCHRAD.  
*tenera* JAHN<sup>○</sup>  
*variabilis* SCHRAD. (!)  
*Lindbladia tubulina* FRIES  
*Listerella paradoxa* JAHN  
*Lycogala conicum* PERS. (!)  
*epidendrum* FRIES (!)  
*flavofuscum* (EHRENBR.) ROST.  
*Macbrideola cornea* (G. LISTER & CRAN.) ALEXOPOULOS  
*Metatrachia floriformis* (SCHW.) NANN.-BREM. (Syn.:  
*Trichia floriformis* [SCHW.] G. LISTER) (!)  
*rosea* (FLATAU & NANN.-BREM.) NANN.-BREM. (!)  
*vesparium* (BATSCH) NANN.-BREM. (!)  
*Mucilago crustacea* WIGGERS  
*Oligonema flavidum* (PECK) PECK  
*fulvum* MORGAN<sup>+</sup>  
*schweinitzii* (BERK.) MARTIN  
*Paradiacheopsis fimbriata* (G. LISTER & CRAN.) HERTEL<sup>+</sup>  
(Syn.: *Comatracha fimbriata* G. LISTER & CRAN) (!)  
*solitaria* (NANN.-BREM.) NANN.-BREM.<sup>+</sup>  
*Perichaena chrysosperma* (CURREY) A. LISTER  
*corticalis* (BATSCH) ROST. (!)  
*depressa* LIBERT (!)  
*pedata* (A. & G. LISTER) G. LISTER<sup>○</sup>  
*vermicularis* (SCHW.) ROST.  
*Physarum aeneum* FRIES<sup>○</sup>  
*auriscalpium* COOKE  
*bethelii* MACBR.<sup>○</sup>  
*bitectum* G. LISTER (!)  
*bivalve* PERS. (!)  
*braunianum* DE BARY<sup>+</sup>  
*cinereum* (BATSCH) PERS.  
*citrinum* SCHUM.  
*compressum* ALB. & SCHW.  
*conglomeratum* (FRIES) ROST.  
*contextum* (PERS.) PERS.  
*decipiens* CURTIS  
*didermoides* (PERS.) ROST.  
*famintzinii* ROST.<sup>○</sup>  
*globuliferum* (BULL.) PERS.  
*gyrosum* ROST.<sup>○</sup>  
*leucophaeum* FRIES (!)  
*leucopus* FRIES  
*limonium* NANN.-BREM.<sup>+</sup>  
*listeri* MACBR.<sup>+</sup>  
*lividum* ROST.  
*mucosum* NANN.-BREM.  
*murinum* A. LISTER  
*mutabile* (ROST.) A. LISTER



*Ceratiomyxa fruticulosa* (MÜLL.) MACBR. Natürliche Größe bis 10 mm. – Alle Fotos KH. BAUMANN.



*Ceratiomyxa porioides* (ALB. & SCHW.) SCHROET.



*Badhamia utricularis* (BULL.) BERK. Plasmodium.



*Badhamia utricularis* (BULL.) BERK. Natürliche Größe 1 mm.



*Fuligo violacea* PERS.  
Natürliche Größe.



*Lycogala conicum* PERS.  
Natürliche Größe 3 x 2 mm.



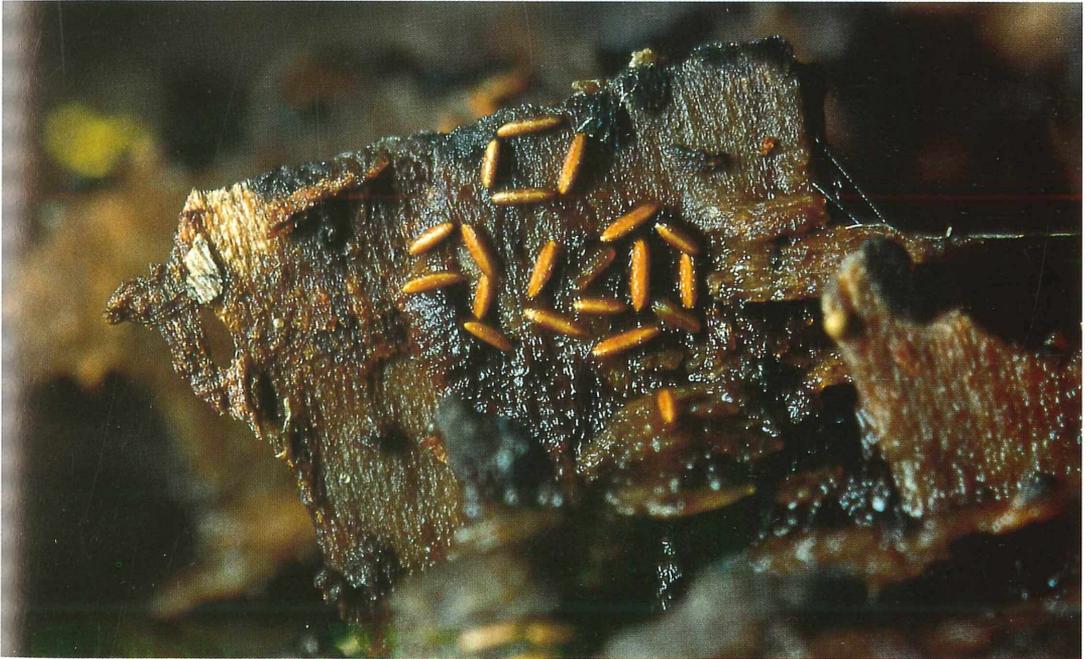
*Lamproderma arcyrioides* (SOMMERF.) ROST. Natürliche Größe ca. 1,5 mm.



*Diderma radiatum* (L.) MORGAN. Natürliche Größe ca. 2 mm.



*Cribraria rufa* (ROTH) ROST. vor und nach der Reife. Natürliche Größe ca. 2 mm.



*Licea biforis* MORGAN. Natürliche Größe ca. 1 x 0,2 mm.



*Arcyria major* (G. LISTER) ING. Natürliche Größe ca. 6 mm.



*Arcyria obvelata* (OEDER) ONSBERG. Natürliche Größe ca. 10 mm.



*Arcyria cinerea* (BULL.) PERS. Natürliche Größe ca. 3–4 mm.



*Entelidium splendens* (Morgan) FARR var. *jurana* (MEYLAN) HÄRKÖNEN. Natürliche Größe ca. 30 mm.

*notabile* MACBR.<sup>○</sup>  
*nudum* MACBR.  
*nutans* PERS. (!)  
*oblatum* MACBR.<sup>○</sup>  
*ovisporum* G. LISTER  
*penetrabile* REX  
*perfectum* PECK  
*pezizoideum* (JUNGH.) PAV. & LAG.<sup>+</sup>  
*psittacinum* DITMAR  
*pulcherripes* PECK<sup>○</sup>  
*pusillum* (BERK & CURT.) G. LISTER  
*robustum* (A. LISTER) NANN.-BREM.  
*rubiginosum* FRIES<sup>○</sup>  
*stellatum* (MASSEE) MARTIN<sup>○</sup>  
*sulphureum* ALB. & SCHW.  
*vernum* SOMM.  
*virescens* DITMAR  
*viride* (BULL.) PERS. var. *viride* (!)  
*viride* (BULL.) PERS. var. *aurantium* (PERS.) A. LISTER  
*Prototrichia metallica* (BERK.) MASSEE  
*Stemonaria longa* (PECK) NANN.-BREM., SHARMA & YAMAM.  
 (Syn.: *Comatricha longa* PECK)<sup>○</sup>  
*Stemonitis axifera* (BULL.) MACBR. (!)  
*flavogenita* JAHN  
*fusca* ROTH var. *fusca* (!)  
*fusca* ROTH var. *rufescens* A. LISTER  
*herbatica* PECK (!)  
*lignicola* NANN.-BREM.  
*nigrescens* REX  
*pallida* WINGATE  
*smithii* MACBR.  
*splendens* ROST. var. *splendens* <sup>○</sup>  
*splendens* ROST. var. *webberi* (REX) A. LISTER  
*virginensis* REX  
*Stemonitopsis amoena* (NANN.-BREM.) NANN.-BREM.<sup>○</sup>  
*gracilis* (G. LISTER) NANN.-BREM.<sup>○</sup>  
*hyperopta* (MEYLAN) NANN.-BREM. (!)  
*typhina* (WIGGERS) NANN.-BREM. (!)  
*microspora* (A. LISTER) NANN.-BREM.<sup>+</sup>  
*Symphytocarpus amaurochaetoides* NANN.-BREM.  
 (Syn.: *Stemonitis fusca* ROTH var. *confluens* A. LISTER)  
*flaccidus* (A. LISTER) ING & NANN.-BREM. (Syn.: *Stemonitis splendens* ROST. var. *flaccida* A. LISTER)  
*herbaticus*  
*impexus* ING & NANN.-BREM.<sup>+</sup>  
*Trichia affinis* DE BARY  
*alpina* (FRIES) MEYLAN  
*botrytis* (J. F. GMEL.) PERS. var. *botrytis* (!)  
*botrytis* (J. F. GMEL.) PERS. var. *cerifera* G. LISTER  
*contorta* (DITMAR) ROST. var. *contorta* (!)  
*contorta* (DITMAR) ROST. var. *attenuata* MEYLAN (!)  
*contorta* (DITMAR) ROST. var. *iowensis* (MACBR.) TORR.  
*contorta* (DITMAR) ROST. var. *karstenii* (ROST.) ING  
*decipiens* (PERS.) MACBR. var. *decipiens* (!)  
*decipiens* (PERS.) MACBR. var. *hemitrichoides* BRANDZA  
*decipiens* (PERS.) MACBR. var. *olivacea* MEYLAN (!)  
*erecta* REX

*favoginea* (BATSCH) PERS. (!)  
*flavicoma* (A. LISTER) ING<sup>○</sup>  
*lutescens* (A. LISTER) A. LISTER  
*munda* (A. LISTER) MEYLAN<sup>○</sup>  
*persimilis* KARST. (!)  
*scabra* ROST. (!)  
*subfusca* REX  
*varia* (PERS.) PERS. (!)  
*verrucosa* BERK.  
*Tubifera ferruginosa* (BATSCH) GMEL. (!)

#### Literatur

- DE BARY, A. (1884): Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien; Leipzig.  
 BATSCH, A. J. G. C. (1783): Elenchus fungorum 1–184, Taf. 1–12; Halle.  
 BATSCH, A. J. G. C. (1786): Continuatio I. – 1–279, Taf. 13–30; Halle.  
 BATSCH, A. J. G. C. (1789): Continuatio II. – XXXIX u. 163, Taf. 31–42; Halle.  
 BAUMANN, KH. (1980): Das Plasmodium ist gut zu Fuß. – Kosmos, **76**: 523–525; Stuttgart.  
 BEHR, L. & KELLING, K. (1981): Das Löwenfrüchtchen *Leocarpus fragilis* Dicks. an Azaleen. – Boletus, **5**: 45–48; Erfurt.  
 BESL, H. (1980): *Mycorrhaphium pusillum* (BROT. ex FR.) MAAS G. und weitere Pilze des Fränkischen Juras bei Regensburg. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges., **39**: 77–100; Regensburg.  
 DIE PILZFLORA NORDWESTOBERFRANKENS (1983): Bd. 7 A. Hrg. von der Pilzkundlichen Arbeitsgemeinschaft Weidhausen bei Coburg; 94 S., Pilzfarbtafeln Nr. 11–20; Weidhausen.  
 DÖBBELER, P. & NANNENGA-BREMEKAMP, N. E. (1979): *Licea gloeoderma*, ein neuer Myxomycet aus Bayern. – Z. Mykol., **45** (2): 235–238; Schwäbisch Gmünd.  
 DORFELT, H. (1977): Die Schleimpilze des Vogtlandes. – Ber. Arbeitsgem. sächs. Bot., N.F. **11**: 57–68; Dresden.  
 EHRENBERG, C. G. (1818): *Silvae Mycologicae Berlinensis*. – Berlin, 32 S. 1 T Unveränderter Nachdruck, Amsterdam 1972.  
 EISER, R., FLATAU, L. & SCHIRMER, P. (1980): Myxomyceten aus Nordhessen. – Z. Mykol., **46** (1): 15–18; Schwäbisch Gmünd.  
 EISER, R. & FOLLMANN, G. (1984): Zur Kryptogamenflora und Kryptogamenvegetation des Naturschutzgebietes Urwald Sababurg im Reinhardswald (Nordhessen). I. Die Schleimpilze (Myxomycophyta). Hess. Flor. Briefe, **33** (4): 51–58; Darmstadt.  
 ENGELKE, C. (1910): Über die Myxomyceten mit besonderer Berücksichtigung der bei Hannover vorkommenden Arten. Mitt. d. Naturhist. Ges. zu Hannover, 1. u. 2. Jahrb. d. Nieders. Bot. Vereins, S. 14–18; Hannover.  
 FEURICH, G. (1932/1935): Beiträge zur Pilzflora der Sächsischen Oberlausitz. Teil I. Myxomycetes. – Isis Budissina, **13**: 117–125.  
 FLATAU, L. & NANNENGA-BREMEKAMP, N. E. (1980): *Hemitrichia rosea* (Myxomycetes) a new species from Germany. – Proc. koninkl. nederl. Akad. Wetensch., Ser. C, **83**: 33–36; Amsterdam. Proceedings Koninklijke nederlandse van Wetenschappen Ser. C. biological and medical Sciences Amsterdam.

- FLATAU, L. (1982): Myxomyceten aus Nordhessen – I. Ein neuer Myxomycet aus dem Reinhardswald bei Kassel. – Z. Mykol., **48** (2): 257–259; Schwäbisch Gmünd.
- FLATAU, L. & SCHIRMER, P. (1983): Myxomyceten aus Nordhessen – II. Ein neuer Myxomycet aus der Umgebung von Kassel. – Z. Mykol., **49** (2): 179–182; Schwäbisch Gmünd.
- FUCKEL, L. (1869/1870): Symbolae mycologicae. Beiträge zur Kenntnis der rheinischen Pilze. – Jahrb. Nass. Ver. Nat., **23**, **24**: 1–459; Wiesbaden.
- FUCKEL, L. (1871): Nachtrag I. – Jahrb. Nass. Ver. Nat., **25**, **26**: 287–346; Wiesbaden.
- FUCKEL, L. (1873): Nachtrag II. – Jahrb. Nass. Ver. Nat., **27**, **28**: 1–99; Wiesbaden.
- FUCKEL, L. (1875): Nachtrag III. – Jahrb. Nass. Ver. Nat., **29**, **30**: 1–39; Wiesbaden.
- GESSNER, E. (1981): Auftreten von saprophytischen Schleimpilzen auf Kulturpflanzen. – Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd., **33** (6): 83–85; Stuttgart.
- GROSS, G. (1971): Zu einigen süddeutschen Funden von *Lycogala flavofuscum*. – Z. f. Pilzk., **37**: 223–224; Schwäbisch Gmünd.
- GROSSE-BRAUCKMANN, G. (1957): Myxomyceten aus der Umgebung von Gießen. – Ber. Oberhess. Ges. f. Nat. u. Heilk. Gießen, **28**: 48–57; Gießen.
- HECHLER, J. (1980): Die Myxoflagellaten von *Brefeldia maxima* ROST. und ihre Nahrungsaufnahme mit Hilfe von Geißelbewegungen. – Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg, **17**: 49–55; Hamburg.
- JAAP, O. (1909): Zur Flora von Glücksburg. – Schr. Naturwiss. Ver. f. Schl.-Holst., **14**: 296–319; Kiel.
- JAAP, O. (1909): Verzeichnis der bei Triglitz in der Prignitz beobachteten Myxomyceten nebst Mitteilung über die in meinem Exsikkatenwerk ausgegebenen Arten. – Verh. Bot. Ver. d. Prov. Brandenb., **51**: 59–68; Berlin.
- JAAP, O. (1907–1917): Myxomycetes exsiccati 1–200.
- JAHN, E. (1904): Vorläufige Übersicht über die bisher in der Mark beobachteten Myxomyceten. – Verh. Bot. Ver. Brandenburg, **45**: 162–167; Berlin.
- JAHN, E. (1906): Myxomycetenstudien. 5. *Listerella paradoxa* nov. gen. nov. spec. – Ber. Deutsch. Bot. Ges., **24**: 538–541; Berlin.
- JAHN, E. (1918): Myxomycetenstudien. 9. Bemerkungen über einige seltene oder neue Arten. – Ber. Deutsch. Bot. Ges., **36**: 660–668; Berlin.
- JAHN, E. (1923): Myxomycetenstudien. 11. Beobachtungen über seltene Arten. – Ber. Deutsch. Bot. Ges., **41**: 390–396; Berlin.
- JAHN, E. (1928): Myxomycetenstudien. 12. Das System der Myxomyceten. – Ber. Deutsch. Bot. Ges., **46**: 8–17; Berlin.
- JAHN, H. (1979): Pilze, die an Holz wachsen. – S. 236–241; Herford.
- KILLERMANN, S. (1946): Die Bayerischen Myxomyceten. Vorkommen, Beschreibung und Kritik. – Denkschr. d. Bayr. Bot. Ges. in Regensburg, **22**, 52 S., 6 Taf.; Regensburg.
- KOPANSKI, L., LI, G., BESL, H. & STEGLICH, W. (1982): Naphthochinon-Farbstoffe aus den Schleimpilzen *Trichia floriformis* und *Metatrachia vesparium* (Myxomycetes). – Liebigs Ann. d. Chemie: 1722–1729; Weinheim.
- KRIEGLSTEINER, L. (1980): Schleimpilze Ostwürtembergs. Lupe, **80** (1): 1–8; Mitt. d. Naturkundever. Schw. Gm.; Schwäbisch Gmünd.
- MARTIN, G. W. & ALEXOPOULOS, C. J. (1969): The Myxomycetes. – IX u. 561 S.; Iowa City.
- MARTIN, G. W., ALEXOPOULOS, C. J. & FARR, M. L. (1983): The Genera of Myxomycetes. – Iowa City; XI u. 201 S. + 41 Pl.; Iowa City.
- MIGULA, W. (1910): Myxogasteres: In: THOMÉ's Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz in Wort und Bild. Bd. VIII. Kryptogamen-Flora, Moose Algen, Flechten und Pilze. **3** (Pilze. 1. Teil): 8–58, pl. B–L; Gera.
- NANNENGA-BREMEKAMP, N. E. (1974): De Nederlandse Myxomyceten, met Aanvullingen (1979) und tweede Aanvulling (1983). – 506 S.; Zutphen.
- NANNENGA-BREMEKAMP, N. E., YAMAMOTO, Y. & SHARMA, R. (1984): *Stemonaria*, a new genus in the Stemonitaceae and two new species of *Stemonitis* (Myxomycetes). – Proc. koninkl. nederl. Akad. Wetensch., Ser. C, **87** (4): 449–469; Amsterdam.
- NANNENGA-BREMEKAMP, N. E. (1985): Notes on Myxomycetes XXII. Three new species, two new families and four new combinations. – Proc. koninkl. nederl. Akad. Wetensch., Ser. C, **88** (1): 121–128; Amsterdam.
- NEUBERT, H. & NANNENGA-BREMEKAMP, N. E. (1976): Bemerkenswerte Schleimpilzfunde aus Südwestdeutschland. – Z. f. Pilzk., **43**: 33–38; Schwäbisch Gmünd.
- NEUBERT, H. (1980): Myxomyceten aus der Bundesrepublik Deutschland I. Ein neuer Myxomycet aus dem nördlichen Schwarzwald. – Z. Mykol., **46** (2): 217–220; Schwäbisch Gmünd.
- NEUBERT, H. (1985): Myxomyceten aus der Bundesrepublik Deutschland II. Erstfund des Myxomyceten *Trichia erecta* Rex. – Carolinea, **43**: 117–119; Karlsruhe.
- PASCHER, A. (1918): Über die Myxomyceten. – Ber. Deutsch. Bot. Ges., **36**: 359–380; Berlin.
- POELT, J. (1956): Schleimpilze aus Südbayern und Tirol. – Ber. Bayer. Bot. Ges., **31**: 69–75; München.
- RÖNN, H. (1913): Die Myxomyceten des nordöstlichen Holsteins. – Schr. d. Naturw. Ver. f. Schleswig-Holst., **15**: 20–76; Kiel.
- SCHINNER, F. (1982): Myxomycetes des Großglockner Gebietes (Hohe Tauern, Österreich). – Z. Mykol., **48** (1): 463–464; Weinheim.
- SCHINZ, H. (1920): Myxogasteres. – In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, 1. Bd. X, Abt., 2. Aufl., 474 S.; Leipzig; autorisierter Neudruck 1963; Weinheim.
- SCHMID-HECKEL, H. (1985): Nationalpark Berchtesgaden. Zur Kenntnis der Pilze in den Nördlichen Kalkalpen. Mykologische Untersuchungen im Nationalpark Berchtesgaden. – Forschungsber. 8, S. 53–56; Berchtesgaden.
- SENGE, W. (1975): Die bisher bekannten Myxomyceten Brandenburgs. – Gleditschia, **3**: 53–83; Berlin.
- STEGELICH, W., STEFFAN, B., KOPANSKI, L. & ECKHARDT, G. (1980): Indolfarbstoffe aus Fruchtkörpern des Schleimpilzes *Arcyria denudata*. – Angew. Chemie, **92** (6): 463–464; Weinheim.

## Nachtrag

### Badhamia:

*goniospora* MEYLAN<sup>+</sup> (nur aus der DDR bekannt)  
*nitens* BERK. var. *reticulata* A. LISTER

### Craterium:

*obovatum* PECK var. *dictyosporum* (ROST.) M. L. FARR  
*obovatum* PECK var. *globosum* (G. & A. LISTER) M. L. FARR

### Lepidoderma:

*stipitatum* FLAT.<sup>○</sup>

### Licea:

*testudinacea* NANN.-BREM.<sup>○</sup>

GEORG PHILIPPI

# Die Moosvegetation auf Buntsandsteinblöcken im östlichen Odenwald und südlichen Spessart

## Kurzfassung

Feuchte bis frische Flächen der Blöcke und Felsen werden von einer Gesellschaft mit *Diplophyllum albicans* (selten weiter mit *Brachydontium trichodes*) und einer mit *Jungermannia leiantha* charakterisiert. Bestände von *Aulacomnium androgynum* sind kennzeichnend für durch Überhänge geschützte Flächen. Eine Gesellschaft mit *Lepidozia reptans* und *Tetraphis pellucida* findet sich von Natur aus bereits in Laubmischwäldern, wurde aber durch das Einbringen von Nadelholz stark gefördert. *Jamesoniella autumnalis*, im Gebiet für Sandsteinblöcke charakteristisch, ist meist mit *Lepidozia reptans* vergesellschaftet. Bemerkenswerte Gesellschaften montaner Verbreitung sind eine mit *Harpanthus scutatus* und eine mit *Bazzania flaccida*. An feuchten Stellen, v. a. an Nordhängen, ist *Mnium hornum* eines der häufigsten Moose und kann hier große Rasen bilden.

Für trockene Blockflächen ist das Dicranetum fulvi (mit *Dicranum fulvum* und *Paraleucobryum longifolium*) kennzeichnend. Weniger geneigte Flächen werden vom Dicrano-Hypnetum (mit *Hypnum cupressiforme*) besiedelt, in luftfeuchten Lagen auch vom Isothecietum myosuroidis. Eine Gesellschaft von *Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum* und *Bazzania trilobata* ist charakteristisch für die Kuppen der Blöcke. *Bazzania trilobata* findet sich als subatlantische Art vor allem an Nordhängen; sie hat sich im Gebiet unter dem Einfluß des Nadelholzanbaus stark ausgebreitet.

Die epilithische Flora auf Sandstein im Odenwald und Spessart wird mit der anderer Gebiete Mitteleuropas verglichen.

## Abstract

The epilithic moss vegetation on sandstone boulders (Buntsandstein) in the eastern part of the Odenwald and the southern part of the Spessart (Germany, Main river area) will be described on the basis of BRAUN-BLANQUETS principles.

Wet surfaces of the boulders are characterized by a *Diplophyllum albicans* community (rarely with *Brachydontium trichodes*) and another with *Jungermannia leiantha*. *Aulacomnium androgynum* common in this sandstone area prefers crevices. A community with *Lepidozia reptans* and *Tetraphis pellucida* growing also in deciduous forests is favored by the occurrence of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* (both introduced by man). *Jamesoniella autumnalis* a characteristic hepatic of sandstone blocks is regularly associated with *Lepidozia reptans*. Remarkable communities of a mountain distribution range are one with *Harpanthus scutatus* and another one with *Bazzania flaccida*. On wet stands *Mnium hornum* is one of the most common mosses, esp. in northern slopes often forming large cushions.

On dry surfaces of the blocks the Dicranetum fulvi (with *Dicranum fulvum* and *Paraleucobryum longifolium*) is an important association. More horizontal stands are occupied by a community of *Hypnum cupressiforme* (Dicrano-Hypnetum) and another with *Isothecium myosuroides*, esp. in areas with a high air humidity. A community of *Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum* and *Bazzania trilobata* (esp. in northern slopes) is characteristic in the tops of the boulders. *Bazzania trilobata* a subatlantic species has spread out after the introduction of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*.

The epilithic moss flora of the Spessart and Odenwald is compared with the moss flora of other sandstone areas of central Europe.

## Autor

Dr. GEORG PHILIPPI, Landessammlungen für Naturkunde, Erbprinzenstr. 13, D-7500 Karlsruhe.

## 1. Einleitung

Der östliche Teil des Odenwaldes und der südliche Teil des Spessarts werden weitgehend aus Buntsandstein aufgebaut. Die Buntsandsteinblöcke des Gebietes, weniger auch die Felsen, zeichnen sich durch eine reiche Moosvegetation aus. Sie ist floristisch gesehen im Odenwald recht gut bekannt (vgl. ROELL 1926, 1927, DÜLL 1968–70, 1969), weniger gut im Spessart (vgl. FAMILLER 1910, 1911, 1913, ADE 1942). Bereits ROELL hat die Moosvegetation des Odenwaldes gut geschildert. Erste soziologische Untersuchungen führte jedoch erst DÜLL-HERMANN (1972) in Blockmeeren bei Heidelberg durch. – Von ähnlichen Standorten Südwestdeutschlands liegen Vegetationsbeschreibungen aus dem Schönbuch bei Tübingen (von Rhätsandstein, EGGER & MATTERN 1959) und aus dem Welzheimer Wald (von Stubensandstein, RODI & al. 1976) vor. Außerhalb Südwestdeutschlands sind die klassischen Arbeiten von SCHADE (1923, 1934) aus dem Elbsandsteingebirge zu nennen, die Darstellungen von BREUER (1962) aus der Eifel (von Liassandstein) und die neueren Untersuchungen von ZITTOVA-KURKOVA (1984) aus der Tschechoslowakei. Vergleiche mit der übrigen Vegetation sonstiger kalkarmer Felsen bieten die Arbeiten von NEUMAYR (1971) aus dem Bayerischen Wald, v. D. DUNK (1972) aus Mittel- und Oberfranken, HERTEL (1974) aus dem Fichtelgebirge und MARSTALLER (1984) aus dem Thüringer Wald.

## 2. Das Untersuchungsgebiet

Die vorliegenden Untersuchungen beschränken sich auf den südlichen Spessart (Hochspessart, Sandstein-Spessart, etwa südlich der Linie Aschaffenburg–Lohr) und auf den östlichen Odenwald, der sich etwa durch die Linie Mosbach–Wertheim vom Tauber- und Bauland abgrenzen läßt, vom westlichen Odenwald durch die Linie Mosbach–Miltenberg. Die meisten Vegetationsaufnahmen stammen dabei aus dem unteren Taubertal

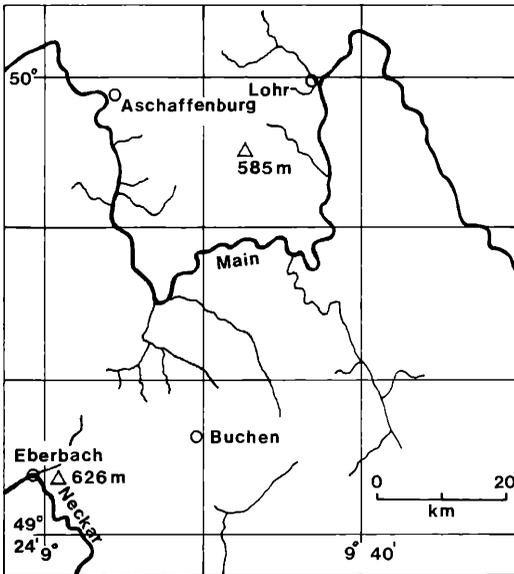


Abbildung 1. Übersichtskarte des Untersuchungsgebietes. Dunkle Flächen: Buntsandsteingebiete.

(unterhalb Niklashausen) und dem Maintal zwischen Wertheim und Miltenberg, weiter auch aus dem Erfatal unterhalb Hardheim. Zum Vergleich wurden einige Aufnahmen aus dem Vorspessart um Aschaffenburg (von Gneisblöcken), vom Katzenbuckel bei Eberbach (Basalt) und aus dem Tal der Fränkischen Saale (Buntsandstein) angefügt. – Der Odenwald reicht von etwa 130–150 m am Main und Neckar bis rund 470 m (Winterberg bei Amorbach) bzw. 626 m (Katzenbuckel). Dabei zeigen die Hänge am Main auf wenigen km Entfernung Höhenunterschiede bis fast 300 m, am Neckar bis über 400 m. Der höchste Punkt des Spessarts ist Breit- sol bei Rohrbrunn (586 m).

Die mittleren Jahrestemperaturen reichen von etwa 9 °C (Wertheim [147 m] 9,1 °C) bis unter 8 °C (Buchen [350 m] 8 °C); die mittleren Jahresniederschläge betragen im Odenwald rund 700–800 mm (Buchen [350 m] 745 mm), sind in Gebieten nahe des Neckars deutlich höher (Eberbach [129 m] 920 mm, Strümpfelbrunn [469 m] 951 mm), tauberaufwärts gegen Tauberbischofsheim unter 700 mm. Der Hochspessart ist deutlich niederschlagsreicher: Rohrbrunn (456 m) erhält 981 mm Jahresniederschlag. (Daten nach Klimakunde des Deutschen Reiches, Periode 1891–1930, Temperatur-Werte nach SCHLENKER & MÜLLER 1973, Periode 1931–1960.)

Die Mächtigkeit des Buntsandsteins im Gebiet erreicht 500–600 m. Die Schichten des Unteren Buntsandsteins sind weich und mürb; Felsen und Blöcke fehlen. Diese Schichten stehen v. a. im westlichen und nordwestlichen Teil des Spessarts an. Im Bereich des Mittleren Buntsandsteins bildet der Felssandstein (sm<sub>3</sub>, quarziti-

scher Hauptbuntsandstein, mit Mächtigkeiten um 20 m) die meisten Blöcke und Felsen. Die tiefer gelegenen Schichten des „Miltenberger Sandsteins“ (über 100 m mächtig) wurden entlang des Mains als Baustein abgebaut; natürliche Felsen oder Blöcke sind kaum zu finden. Im Oberen Buntsandstein, der sich v. a. im Osten des Gebietes erhalten hat, überwiegen mergelige Schichten. Lediglich Plattensandstein, Chirotherien-sandstein und Rötquarzit sind hier als festere Bildungen zu nennen. – Der Buntsandstein ist im Gebiet meist kalkfrei. Leicht kalkhaltige Schichten, wie sie für den Dolomit-Karneol-Horizont und den Bröckelschiefer (beide so<sub>1</sub>) genannt werden, bleiben – von wenigen Ausnahmen abgesehen – ohne deutlichen Einfluß auf die Vegetation.

Wichtiger für die Vegetation auf Buntsandsteinblöcken sind die höher anstehenden Muschelkalkschichten, die sich auf den Höhen des unteren Taubertales und z. T. auch des Erfatales erhalten haben. Durch Erdfließen oder Sickerwässer werden Felsen und Blöcke gerade der Bacheinschnitte gut mit Basen versorgt und können örtlich sogar eine basiphile Vegetation aufweisen.

Die Blöcke und Felsen sind meist in Wälder eingebettet. Artenarme Buchenwälder (Luzulo-Fagetum, an Bacheinschnitten auch mit *Luzula sylvatica*) herrschen vor. An reicheren Stellen der Unterhänge oder an leicht blockigen Stellen überwiegen artenreiche Buchenwälder (Asperulo-Fagetum, im Gebiet meist mit *Melica uniflora*). An mäßig blockreichen Südhängen dürfte immer die Traubeneiche (*Quercus petraea*) eine Rolle spielen, an reicheren Stellen sowie in Nordlage auch die Winterlinde (*Tilia cordata*). Hier sind gelegentlich auch Schluchtwälder (Aceri-Tilietum) zu beobachten, so v. a. an den Hängen zum Main. Blockhalden mit schütterer oder gar fehlender Baumschicht kommen ganz vereinzelt vor, so an den steilen Hängen des Odenwaldes zum Main hin, am Fuß des Katzenbuckels bei Eberbach oder auch westlich Lohr. Umgebende Waldgesellschaft sind hier Birken-Vogelbeer-Bestände.

### 3. Darstellung

Die Aufnahme der Moosbestände erfolgte auf homogenen Flächen, oft nur von wenigen dm<sup>2</sup> Größe. In der Regel wurde jedoch eine Flächengröße von 0,1 m<sup>2</sup> angestrebt. Die Menge der einzelnen Arten wird in (nach der kominierten Abundanz-Dominanz-Schätzung) in der üblichen Skala von r, +, 1 bis 5 dargestellt. Die Nomenklatur der Moose richtet sich nach FRAHM & FREY (1983), die der Flechten nach WIRTH (1980) und die der Gefäßpflanzen nach OBERDORFER (1983).

### 4. Gesellschaften frischer Blockflächen

Steiflächen der Blöcke, die durch den Regen wenig befeuchtet werden, bieten oft Standorte mit guter Wasserversorgung, auch an überhängenden Flächen. Ursache sind Sickerwässer im porösen Buntsandstein. – Zu den

Gesellschaften dieser Stellen zählt v. a. die *Jungermania leiantha*-Gesellschaft, weiter „Rohhumus“-Gesellschaften mit *Lepidozia reptans* und *Tetraphis pellucida*. Die *Mnium hornum*-Bestände, die bereits zur folgenden Gesellschaftsgruppe überleiten, wurden hier eingeschlossen.

Andere Gesellschaften derartiger Stellen wie die *Heterocladium heteropterum*-Gesellschaft oder *Thamnobryum alopecurum*-Bestände sind im Gebiet an Bäche gebunden und lassen sich so als Wassermoosgesellschaften einstufen. Über diese Gesellschaften soll an anderer Stelle berichtet werden.

**4.1 Diplophyllum albicans-Gesellschaft**

(Tabelle 1)

Auf kleinen Buntsandsteinblöcken kommt vereinzelt eine Gesellschaft mit *Diplophyllum albicans* vor, die durch *Scapania nemorea*, *Isopterygium elegans*, *Dicranella heteromalla* und *Cephalozia bicuspidata* charakterisiert wird. Selten findet sich *Heterocladium heteropterum* (in geringer Menge), an wenigen Stellen auch *Brachydontium trichodes*. Die Gesellschaft ist sehr kleinflächig ausgebildet (meist nur wenige dm<sup>2</sup> groß). Die Flächen sind ± geneigt; Steilseiten werden jedoch

gemieden. Regelmäßig sind schöne Bestände in Bachnähe anzutreffen; an trockeneren Stellen wird die Gesellschaft offensichtlich von der *Lepidozia*-Gesellschaft abgelöst (vgl. Aufn. 9, die aus einer Gneisschlucht des Vorspessarts stammt). – Von den Arten der Gesellschaft kommen die meisten auch auf Erdanrissen vor und sind teilweise hier sogar besser entwickelt. Spezifische Feldmoose sind in den Beständen lediglich *Heterocladium heteropterum* und *Brachydontium trichodes*. *Brachydontium trichodes* scheint eine Pionierphase der Gesellschaft zu kennzeichnen. Wo Steine frisch abgerollt und vegetationslos sind, kann sich das Moos einstellen, lockere Herden bilden und sich auch einige Zeit halten. Später wird es anscheinend von anderen Moosen wieder verdrängt. *Brachydontium trichodes* ist als ein „Wandermoos“ anzusprechen. So ist auch verständlich, daß die Art gern entlang der Bäche vorkommt. Hier können bei Hochwasser Blöcke gerollt werden, so daß immer neue Wuchsorte angeboten werden.

Wenn die Gesellschaft auch nur sehr schwach charakterisiert ist, sollte sie als eigene Assoziation angesprochen werden. Ähnliche Bestände wurden aus den Mittelgebirgen als *Diplophyllum albicans* beschrieben (vgl. z. B. NÖRR 1969, NEUMAYR 1971), von MARSTALLER

Tabelle 1. *Diplophyllum albicans*-Bestände

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Fläche (0,01 m <sup>2</sup> )	2	6	1	6	6	6	10	6	3	10
Neigung (°)	0	70	30	30	30	45	60	45	85	120
Vegetationsbedeckung (%)	60	70	40	80	80	80	95	80	80	100
Artenzahl	2	5	8	9	5	3	4	4	8	4
Lokal kennzeichnende Arten:										
<i>Brachydontium trichodes</i>	4	3	2	1						
<i>Diplophyllum albicans</i>	1		1	3	2	3	4	3	3	
<i>Dicranella heteromalla</i>				1	+		2		2	(+)
<i>Cephalozia bicuspidata</i>			+		1	4	2			
<i>Scapania nemorea</i>			1	2				2		3
<i>Isopterygium elegans</i>			2	+	+				2	3 4
<i>Heterocladium heteropterum</i>				+	2			2		
Sonstige:										
<i>Mnium hornum</i>					1	2			1	1 2
<i>Rhizomnium punctatum</i> , Pfl.						+				
<i>Rhizomnium punctatum</i> , Prot.						1	3			

Außerdem: In 5: *Pellia epiphylla* 1, *Scapania undulata* 1. In 9: *Tritomaria exsectiformis* +, *Dicranum fulvum* 2, *Lepidozia reptans* 2, *Cladonia spec.*, Anflug 1. In 10: *Plagiothecium succulentum* 2, *Tetraphis pellucida* +.

- (6022 SW) Aschaffquelle W Weibersbrunn, 325 m.
- (6420 NE) SE Ernstal, Teufelsklinge, 400 m.
- , 4. (6519 SW) S Hirschhorn, Seitelsgrund, 190 m bzw. 150 m.

- (6519 SW) Neckarhäuser Hof, Finsterbächle, 290 m.
- (6022 NW) E Hain i. Sp., nahe der Quellen, 280 m.
- Wie Nr. 5.
- (6420 SE) E Kailbach, W Drehplatz, 350 m.
- (5920 SE) Kleinostheim, Rückersbacher Schlucht, 210 m, Gneis.
- (6222 NE) W Grünenwört, Schlucht, 210 m.

(1974) als *Diplophylo-Scapanietum nemoreae* ŠMARDÁ 1947 gefaßt. Die Aufnahmen mit *Brachydontium trichodes* stehen der *Campylostelium saxicola* – *Brachydontium trichodes*-Gesellschaft nahe, die MARSTALLER aus dem Thüringer Wald als eigene Gesellschaft dargestellt hat. *Campylostelium saxicola* wude im Gebiet bisher nicht beobachtet. – Die Ausbildungen in Silikatgebirgen sind wesentlich artenreicher als die auf Buntsandstein, auch größer flächig ausgebildet und nicht so stark an Bäche gebunden.

#### 4.2 *Jungermannia leiantha*-Gesellschaft

(Tabelle 2)

An Buntsandsteinwänden, die zeitweise sickerfrisch sind oder gar durchsickert werden, kann *Jungermannia leiantha* (*J. lanceolata* auct.) größere Bestände bilden. Die Vorkommen des Moores finden sich in Nischen, die

durch Überhänge geschützt sind, selten auch auf überhängenden Flächen; Bestände an derartigen Wuchsorten sind sehr artenarm (vgl. Aufn. 3 u. 4). In der Leberklinge zwischen Wertheim und Waldenhausen handelt es sich um natürliche Felsabbrüche, die relativ jung sind. Im Neckartal um Eberbach und Hirschhorn sind *Jungermannia leiantha*-Vorkommen von Steinbruchwänden bekannt (vgl. DÜLL 1969). Offensichtlich will das Moos etwas reichere Substrate, wie sie sich gerade an jungen Abbrüchen oder an durch Überhänge geschützten Stellen anbieten. Eine erste pH-Messung unter *Jungermannia leiantha* in der Leberklinge ergab pH 5 (in Wasser), also einen recht hohen Wert.

Weitere Arten der *Jungermannia leiantha*-Bestände sind das auf Buntsandstein fast allgegenwärtige *Mnium hornum*, *Plagiothecium nemorale* oder Jungpflanzen von *Dryopteris carthusiana*. Arten der Erd- und Fels-

Tabelle 2. *Jungermannia leiantha* – Gesellschaft

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8
Fläche (0,1 m <sup>2</sup> )	1	1	0,4	1		1	0,6	1
Neigung (°)	90	90	75	120		85	90	85
Vegetationsbedeckung (%)	100	95	80	70		80		90
Artenzahl	3	5	4	3	8	8	10	8
Kennzeichnende Art:								
<i>Jungermannia leiantha</i>	5	4	4	4	4	4	4	4
Arten der Fels- und Erdmoosgesellschaften:								
<i>Dicranella heteromalla</i>						2	1	+
<i>Cephalozia bicuspidata</i>						1	2	
<i>Diplophyllum albicans</i>						3	+	
Arten der Rohhumusgesellschaften:								
<i>Lepidozia reptans</i>						1	2	2
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>							1	2
Sonstige:								
<i>Mnium hornum</i>	1	2	+					1
<i>Plagiothecium nemorale</i>				1	1			+
<i>Dryopteris carthusiana</i>			2	+				
<i>Rhizomnium punctatum</i>					1			+
<i>Atrichum undulatum</i>							+	1

Außerdem: In 1: *Brachythecium rutabulum* r. In 2: *Pohlia nutans* 1, *Leptobryum pyriforme* +, *Leparia incana* 1. In 3: Einzellige Chlorophyceen (in Gallert-Lagern) 2. In 5: *Plagiochila porelloides* +. In 6: *Polytrichum formosum* r. In 7: *Calypogeia trichomanis* 1, *Eurhynchium striatum* 1. In 8: *Scapania nemorea* +, *Heterocladium heteropterum* r, *Rhytidiadelphus loreus* 1, *Cladonia* spec., Anflüge 1.

1., 2. (6520 SW) Südlich Rockenau bei Eberbach, Steinbruch

oberhalb des Neckarwehres, 140 m.

3. (6521 NW) Klingenberg a. M., Schlucht östlich des Ortes, 160 m. Sickerfrische Wand unter einem Felsüberhang.

4. (6420 SE) E Kailbach bei Eberbach, Wassermüller Wald, 420 m.

5., 6., 7 (6223 SW) Zwischen Wertheim und Waldenhausen, Leberklinge, unterer Teil, 180–200 m. pH in Aufn. 7 5,0 (H<sub>2</sub>O).

8. (6122 SE) Oberhalb der Zwieselmühle bei Bischbrunn, Brückenmauer, 245 m.

moosgesellschaften wie *Dicranella heteromalla* oder *Diplophyllum albicans* oder Arten der Rohhumusgesellschaften wie *Lepidozia reptans* oder *Blepharostoma trichophyllum* finden sich in einer besonderen, artenreichen Ausbildung, die weniger geschützte Stellen einnimmt (Aufn. 5–8).

Insgesamt ist *Jungermannia leiantha* im östlichen Odenwald und im südlichen Spessart selten (weitere Fundstellen im Odenwald um Eberbach: Reisenbacher Grund und Erbelsgrund, bei Hirschhorn und Zwingenberg, vgl. DÜLL 1969); Vorkommen auf morschem Holz wie etwa im Südschwarzwald wurden im Gebiet nicht beobachtet.

Diese *Jungermannia leiantha*-Gesellschaft, die als eine eigene Assoziation anzusehen ist, wurde bereits von RODI et al. (1976) als *Jungermannia lanceolata*-Gesellschaft aus dem Schwäbischen Wald (von Keupersandsteinen) beschrieben. Die Bestände aus dem Schwäbischen Wald sind wesentlich artenreicher als die des Odenwaldes und Spessarts, was jedoch in erster Linie auf größere Aufnahmeflächen zurückzuführen ist.

**4.3 Aulacomnium androgynum-Gesellschaft**  
(Tabelle 3)

An senkrechten bis fast senkrechten, oft durch Überhänge geschützten Stellen der Buntsandsteinblöcke finden sich zerstreut Bestände mit dominierendem *Aulacomnium androgynum*. Sie sind in ihrer Artenzusammensetzung recht unterschiedlich. Oft dringen nur Arten aus Nachbargesellschaften ein, so z. B. aus dem Dicranetum fulvi. Die häufigen Anflüge von *Cladonia* (cf.) *coniocraea* deuten auf zeitweise stärkere Austrocknung hin. *Plagiothecium nemorale*, *Plagiochila porelloides* und *Isothecium alopecuroides* sind Zeiger eines gewissen Sickerwassereinflusses. Arten der Rohhumusgesellschaften wie *Tetraphis pellucida* oder *Lepidozia reptans*, die frischere Stellen verlangen, spielen eine ganz untergeordnete Rolle.

Die soziologische Fassung dieser Bestände ist offen. v. D. DUNK (1972) hat ähnliche Bestände von Erdrainen dargestellt; sie sind floristisch von denen auf Buntsandstein deutlich geschieden. Auch dem Dicrano-Aulacomnietum, das BARKMAN (1958) von morschem Holz aus

Tabelle 3. *Aulacomnium androgynum*-Gesellschaft

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8
Fläche (0,01 m <sup>2</sup> )	10	10	10	4	10	8	3	9
Neigung (°)	90	90	90	95	80	80	90	90
Vegetationsbedeckung (%)	80	90	100	90	80	100	90	95
Artenzahl	8	5	6	6	6	3	5	5
Kennzeichnende Art:								
<i>Aulacomnium androgynum</i>	4	5	5	3	4	5	4	4
Frischeliebende Arten:								
<i>Plagiothecium nemorale</i>	1	2	+	1				
<i>Plagiochila porelloides</i>	2		+					
<i>Isothecium alopecuroides</i>	+							
Sonstige:								
<i>Cladonia</i> (cf.) <i>coniocraea</i> (* Anflüge)	1	+*	2°	1	2	1*		3
<i>Hypnum cupressiforme</i>	+	1		2°	2°		+	
<i>Dicranum fulvum</i>	1°	1		1				2
<i>Orthodicranum montanum</i>			+	3			+	
<i>Dicranum scoparium</i>			2					+
<i>Dicranella heteromalla</i>					+°	+		
<i>Plagiothecium laetum</i>							2	1

Außerdem: In 1: *Lepidozia reptans* 2. In 5: *Pohlia nutans* +. In 7: *Lophocolea heterophylla* 1.

- 1. (6322 SE) Erfatal unterhalb Hardheim, 280 m.
- 2. (6223 SW) S Bronnbach, Bauernwald, 270 m.

- 3. (6322 NW) Umpfenbach, Ochsenstein, 250 m.
- 4. (6323 NW) S Bronnbach, Bauernwald, 190 m.
- 5. (6620 NW) S Güttenbach, oberhalb des Neckarwehres, 140 m.
- 6. (6321 SW) S Schneeberg, Zitterfeldenquelle, 230 m.
- 7., 8. (6223 SW) S Bronnbach, 205 m.

den Niederlanden beschrieben hat, läßt sich die vorliegende Gesellschaft nicht zuordnen. – *Aulacomnium androgynum*-Bestände sind im hinteren Odenwald und südlichen Spessart nicht selten, wenn auch schöne und flächig ausgebildete Bestände nicht leicht zu finden sind. Auf das häufige Vorkommen von *Aulacomnium androgynum* haben bereits RÖLL (1928) und DÜLL (1970) hingewiesen; in den übrigen Sandsteingebieten Südwestdeutschlands ist das Moos selten. – Weiter wurde auch *Aulacomnium androgynum* nicht selten auf morschem Holz beobachtet; es kommt an derartigen Standorten auch im Muschelkalkgebiet des unteren Taubertales vor.

#### 4.4 Tetraphidetum pellucidae

(Tabelle 4)

An steilen Flächen der Buntsandsteinblöcke in Wäldern v. a. nordexponierter Hänge kommt vereinzelt das Tetraphidetum pellucidae vor. Es wird durch *Tetraphis pellucida*, *Lepidozia reptans* und (lokal) *Plagiothecium laetum* charakterisiert. Als weitere Arten finden sich *Mnium hornum* (oft nur in reduzierter Vitalität), *Dicranum fulvum*, *Paraleucobryum longifolium*, *Hypnum cupressiforme* und Anflüge von *Cladonia* (cf.) *coniocraea*. Rohhumus hat sich unter den Moosrasen nicht gebildet oder gesammelt. Zwar kommt die Gesellschaft in Laubholzbeständen vor, ist aber unter Nadelholz deutlich häufiger. Hier wird sie vermutlich durch die höhere Luftfeuchtigkeit und geringere Verdunstung begünstigt. – Kontaktgesellschaft sind oft Bestände von *Mnium hornum*, die offensichtlich frischere, auch weniger geneigte Wuchsstellen verlangen. Nicht selten lösen sich auf engem Raum *Mnium hornum*-Bestände mit solchen des Tetraphidetum ab. – Die Flächengröße liegt oft nur bei wenigen dm<sup>2</sup>.

An besonders steilen, meist 80–90° geneigten Flächen dominiert *Tetraphis pellucida*. Das Moos bleibt im Gebiet meist steril und vermehrt sich durch Brutkörper, was auf das relativ trockene Klima des Gebietes hinweist. Bezeichnend ist in dieser Ausbildung das häufigere Vorkommen von *Orthodicranum montanum*. – Auf weniger steilen (meist 45–70° geneigten) Flächen ist *Lepidozia reptans* die vorherrschende Art. *Dicranum fulvum* oder *Lophocolea heterophylla* sind hier regelmäßiger zu finden.

An trockenen, weil exponierten Flächen können niederwüchsige Rasen von *Blepharostoma trichophyllum* und *Tritomaria exsectiformis* vorherrschen. Homogene Flächen sind hier oft nicht größer als 1 bis 2 dm<sup>2</sup>. Bezeichnend für den offenen Charakter dieser Ausbildung sind die höheren Mengenanteile von *Dicranum fulvum* oder *Paraleucobryum longifolium*. *Lepidozia reptans* kommt regelmäßig vor, auch in größerer Menge, während *Tetraphis pellucida* weitgehend fehlt. Diplophylletalia-Arten wie *Scapania nemorea* oder *Dicranella heteromalla* sind auch hier nur ausnahmsweise enthalten. – *Blepharostoma trichophyllum* ist ganz offensichtlich basenliebender als *Tritomaria exsectiformis*; es wurde auf den

reicherer Keupersandsteinen des Schönbuchs häufiger als im Gebiet beobachtet. Vergleichsaufnahmen aus dem Schönbuch, die der Tabelle angeschlossen wurden, enthalten anspruchsvollere Arten wie *Isoetium alopecuroides* oder *Hylacomium brevirostre*. Ökologisch und soziologisch ganz ähnlich wie *Tritomaria exsectiformis* verhält sich *Tr. exsecta*, die wesentlich seltener als *Tr. exsectiformis* zu finden ist (zu Fundortangaben vgl. DÜLL 1969, weiter eigene Beobachtung: [6420 NE] SE Ernsttal). Im Gelände lassen sich beide Arten nicht trennen.

Das Tetraphidetum pellucidae ist eine weit verbreitete, gut bekannte Gesellschaft, von der insgesamt jedoch wenig Aufnahmematerial vorliegt. Gerade die epipetrischen Bestände wurden selten dargestellt (vgl. NEUMAYR 1971, HERTEL 1974, ferner v. D. DUNK 1972, hier in ähnlicher Form als Tetraphido-Sphenolobetum beschrieben). Die Bestände auf Buntsandstein weichen durch das Vorkommen von *Mnium hornum* oder *Dicranum fulvum* von denen auf Rohhumus ab. *Mnium hornum* bringt eine gewisse subatlantische Note, die gelegentlich auftretenden *Calypogeia neesiana* oder *Cephalozia lunulifolia* sind Zeiger für einen mehr submontanen Charakter der Bestände.

#### 4.5 Jamesoniella autumnalis-Bestände

(Tabelle 5)

Nah verwandt mit dem Tetraphidetum sind Bestände mit *Jamesoniella autumnalis*, die relativ trockene Stand-

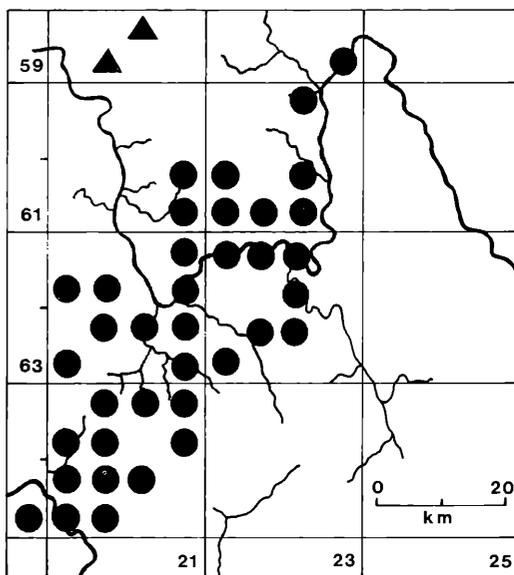


Abbildung 2. Vorkommen von *Jamesoniella autumnalis* im östlichen Odenwald und südlichen Spessart. Rasterkarte auf der Basis von Viertel-Meißtschblättern. Dreiecke: Vorkommen auf Gneis des Vorspessarts, Kreise: Vorkommen auf Buntsandstein.

Tabelle 4. *Tetraphidetur pellucidae*

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
Fläche (0,01 m <sup>2</sup> )	15	10	6	10	8	10	10	4	6	10	10	5	7	2	6	8	5	4	8	5	4	
Neigung (°)	80	90	85	90	90	85	80	70	60	70	45	45	80	60	80	70	80	30	60	60	60	
Vegetationsbedeckung (%)	95	95	100	95	90	80	95	90	90	70	90	90	95	100	95	90	100	90	95	90	80	
Artenzahl	3	9	4	9	9	9	11	7	10	5	9	6	6	10	9	7	8	9	11	9	4	
Kennarten d. Assoziation:																						
<i>Tetraphis pellucida</i>	5	5	4	4	4	4	2	2	2	1							1				+	
<i>Lepidozia reptans</i>		(+)		1	2	2	4	4	4	3	3	4	4	3	2	2				2	3	
<i>Plagiothecium laetum</i>	2	+		+				2	2			2	+	2			1	1				
<i>Cephalozia lunulifolia</i>					2	1																
<i>Calyptogeia neesiana</i>					1		+															
Trennarten der Subassoziation:																						
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>														2	2	4	4	4	3	2		
<i>Tritomaria exsectiformis</i>						1													2	3	3	4
Diplophylletalia-Arten:																						
<i>Dicranella heteromalla</i>							1	2			1										1	
<i>Scapania nemorea</i>							+												2	1	+	
Sonstige:																						
<i>Mnium hornum</i>	2°	1	2	2	2	1	2		3	2	2			+	1	1		1			+	
<i>Cladonia coniocraea</i> (* Anflüge)		2*	2	1	1	2*		2	+	+					+			+		+	2	2
<i>Dicranum fulvum</i>						+			1	1		2	2	3	2			1	2	2	1	
<i>Hypnum cupressiforme</i>									1			2	1	1	+			+	+	1		
<i>Paraleucobryum longifolium</i>					+					2					2	2				2	2	
<i>Dicranum scoparium</i>		1								1					2	1						
<i>Orthodicranum montanum</i>		+	2	1		2												2				
<i>Lophocolea heterophylla</i>									+		+	+		+								
<i>Bazzania trilobata</i>										2			+								2	
<i>Polytrichum formosum</i>															1							
<i>Cladonia digitata</i>					+											1						
<i>Isothecium alopecuroides</i>																		+		+		
<i>Jamesoniella autumnalis</i>																					1	

1.–12. Typische Subassoziation.

13.–21. Subassoziation von *Blepharostoma trichophyllum*.

Außerdem: In 2: *Pohlia nutans* +, *Aulacomnium androgynum* +. In 5: *Cephalozia bicuspidata* +, *Cladonia squamosa* 1. In 7: *Dicranodontium denudatum* 2, *Plagiothecium curvifolium* 1, *Sharpiella seligeri* +, *Campylopus flexuosus* +. In 11: *Isothecium myosuroides* 1, *Isopterygium elegans* 1. In 12: *Diplophyl- lum albicans* +. In 15: *Cladonia squamosa* 2, *Isopterygium elegans* +. In 18: *Thuidium delicatulum* 2, *Plagiochila porelloides* 1. In 19: *Hylocomium brevirostre* r, *Baeomyces rufus* (Anflüge) +, *Plagiochila porelloides* +. In 20: *Campylopus flexuosus* 1.

1. (6221 SW) Mainbullau bei Miltenberg, nahe der Heunesäu-

len, 280 m.

2. (6321 SE) N Rippberg, Südhang, 300 m.

3. (6121 SE) E Eschau, S Flößerbrunnen, 380 m.

3. (6220 SE) S Vielbrunn, Frankfurter Rain, im Fichtenforst, 380 m.

4. (6121 SE) E Eschau, S Flößerbrunnen, 380 m.

5. (6320 SW) Ebersberger Felsenmeer SE Michelstadt, 520 m.

6. (6123 SW) S Schneeberg bei Amorbach, 320 m.

7. (6123 NW) N Steinmark, Schleifthor, unter Fichten, 320 m.

8., 9. (6221 SE) Freudenberg, N der Burg, 200 m.

10. (6321 SW) S Schneeberg bei Amorbach, Müllerbrunn-Klinge, 320 m.

11. (6520 SW) Zwingenberg, Wolfsschlucht, 220 m.

12., 13. (6123 SW) N Hasloch, SW Nickelsmühle, 205 m.

14. (322 SW) Marsbachtal NW Walldürn, NE Sandgrube, 320 m.  
 15. (6321 SE) Rippberg, Finsterklunge, 290 m.  
 16. (6520 SW) Finkenklunge gegenüber Zwingenberg, 310 m.  
 17. (6520 SW) Wolfsklunge gegenüber Zwingenberg, 270 m.  
 18. (7420 NW) S Bebenhausen, Keupersandstein, 430 m.  
 19. (7420 NW) Goldersbachtal bei Bebenhausen, S Teufelsbrücke, 410 m.  
 20. (6519 SW) E Neckarhäuserhof, 200 m.  
 21. (6420 NE) Höllklunge bei Schöllnbach, 330 m.

Tabelle 5. *Jamesoniella autumnalis*-Bestände

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Fläche (0,01 m <sup>2</sup> )	3	3	6	4	6	6	2	4	6	5	4	2	7	3
Neigung (°)	45	70	80	70	90	70	45	30	80	70	70	10	85	30
Vegetationsbedeckung (%)	80	100	100	95	80	100	100	100	100	90	100	100	100	100
Artenzahl	8	5	10	10	7	11	12	6	9	10	9	6	8	5
Kennzeichnende Art:														
<i>Jamesoniella autumnalis</i>	2	2	2	2	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4
Arten des Tetrarhizidietum:														
<i>Lepidozia reptans</i>	4	3	3		2	3			2	+	2			
<i>Plagiothecium laetum</i>	1					1	1		1	1	2	1		
<i>Lophozia ventricosa</i>			2	4										
<i>Tetraphis pellucida</i>							1		1					
Sonstige:														
<i>Dicranum fulvum</i>	2	1		1	3	1	1		1	2		2	2	2
<i>Mnium hornum</i>	+	2	3	2°		1	1	1	2		2	2		
<i>Dicranum scoparium</i>	2		1	1		2	2	1		2	1	1		
<i>Cladonia coniocraea</i> (* Anflüge)			+		2*				1*	2	2		2	
<i>Hypnum cupressiforme</i>	1				2		1		+				1	
<i>Paraleucobryum longifolium</i>					2		3	2	1		2			
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>			+			+	+						2	1
<i>Lophocolea heterophylla</i>	+					+	2				+			
<i>Plagiochila porelloides</i>			+											2
<i>Scapania nemorea</i>		1		2		+								
<i>Bazzania trilobata</i>			1	+							2			
<i>Orthodicranum montanum</i>									2	2	1			
<i>Plagiothecium nemorale</i>														2

Außerdem: In 4: *Dicranella heteromalla* 1, *Campylopus flexuosus* 1, *Cladonia squamosa* 1. In 5: *Cephaloziella divaricata* 2. In 6: *Polytrichum formosum* 1, *Dicranodontium denudatum* +. In 7: *Plagiochila porelloides* r, *Lophocolea bidentata* 1, *Isothecium myosuroides* 3°. In 8: *Pohlia nutans* 1. In 10: *Cladonia digitata* 2. In 13: *Hylocomium brevirostre* 1, *Cladonia squamosa* 1.

1. (6123 SW) N Hasloch, SW Nickelsmühle, 205 m.  
 2. (6421 NE) S Hettigenbeuren bei Buchen, Bahnholz, 300 m.  
 3. (6323 NW) N Uissigheim, Tauberwald, 200 m.  
 4. (6123 NW) Steinmark, am Schleifthor, 310 m.  
 5. (5921 NW) Zwischen Erlenbach und Kaltenberg, Gneis

(Vorspessart), 225 m.

6. (6519 SW) SE Neckarhäuser Hof, 170 m.  
 7. (6222 NE) W Grünenwört, Mittlerer Berg, 270 m.  
 8. (6122 SE) Oberhalb Zwieselmühle bei Schollbrunn, 255 m. Unter Nadelholz.  
 9. (6121 SE) S Eschau, nahe Flößerbrunnen, 370 m.  
 11. (6519 SW) NE Neckarhäuser Hof, lichte Stelle eines Blockmeeres, 200 m.  
 12. (6322 SW) N Walldürn, Marsbachtal NE Sandgrube, 320 m.  
 13., 14. (7420 NW) Bebenhausen, Goldersbachtal, 405 m bzw. 440 m.

orte kennzeichnen. Auch hier sind – ähnlich wie in der *Blepharostoma*-Ausbildung des Tetraphidetum – homogene Flächen nur auf wenigen dm<sup>2</sup> Größe zu finden. Regelmäßig handelt es sich um stärker geneigte Flächen, doch nur selten um senkrechte Flächen. Die Vegetationsbedeckung liegt meist nahe 100%. Als weitere Arten finden sich *Lepidozia reptans* oder *Plagiothecium laetum*, selten auch *Lophozia ventricosa* oder *Tetraphis pellucida*. *Dicranum fulvum* ist regelmäßig vorhanden. Vielfach liegen die Wuchsstellen von *Jamesoniella autumnalis* in Lücken, Nischen oder an Spalten des Dicranetum fulvi, so daß sich zwischen beiden Gesellschaften oft gleitende Übergänge ergeben (vgl. z. B. Aufnahme 5), seltener im Kontakt mit dem Isothecietum myosuroidis (vgl. Aufnahme 7). – *Jamesoniella autumnalis* kann auch als Pioniermoos auf offenen Felsflächen wachsen. Gelegentlich wurde das Moos auch epiphytisch auf alten Buchen beobachtet (6419 SW W Oberschönmattenweg, leg., G. SCHWAB, 6321 SE Rippberg, Finsterklinge). *Jamesoniella autumnalis* ist im Gebiet verbreitet und meist nicht selten, soweit Blöcke vorhanden sind. Selbst in Gebieten mit nur wenigen, isolierten Blöcken ist es zu finden. Neben Vorkommen auf Buntsandstein, wo es in Südwestdeutschland eindeutig den Schwerpunkt des Vorkommens hat, wurden vereinzelt auch solche auf Gneis im Vorspessart beobachtet (Aufn. 5, ferner in der Rückersbacher Schlucht bei Kleinostheim). Die soziologische Einordnung der Bestände ist offen. Deutliche Beziehungen bestehen zum Tetraphidetum, wo die Bestände vielleicht als Subassoziation einzuordnen wären. Nur geringe Beziehungen bestehen zum Jamesonielletum autumnalis, das BARKMAN (1958) skizziert hat.

#### 4.6 *Harpanthus scutatus*-Bestände

(Tabelle 6, 1–4)

*Harpanthus scutatus* bildet ähnlich wie *Blepharostoma trichophyllum* oder *Tritomaria exsectiformis* auf Buntsandsteinblöcken in luftfeuchter Lage niederwüchsige Rasen. Weitere Moose dieser Bestände sind Rohhumus-Arten wie *Lophozia ventricosa* und *Lepidozia reptans*, Pionier-Arten der Erdraine wie *Scapania nemorea* oder *Dicranella heteromalla* und schließlich weitverbreitete Felsmoose wie *Paraleucobryum longifolium* oder *Dicranum fulvum*. Diese *Harpanthus scutatus*-Bestände sind meist nur sehr kleinflächig ausgebildet (oft nur auf wenigen dm<sup>2</sup> Größe); *Harpanthus scutatus* scheint sehr konkurrenzschwach zu sein (v. a. gegenüber *Lepidozia reptans*).

Ähnliche Bestände wurden bisher nicht bekannt. Sie nehmen offensichtlich eine Grenzstellung zwischen Pionier- auf Moosgesellschaften auf Fels und denen auf Rohhumus ein. Die wenigen Aufnahmen lassen eine Einordnung und Fassung dieser *Harpanthus scutatus*-Bestände nicht zu. – *Harpanthus scutatus* wurde im Gebiet vereinzelt beobachtet (vgl. DÜLL 1969). Angaben aus dem Spessart lagen bisher nicht vor.

Tabelle 6. *Harpanthus scutatus*-Bestände, *Bazzania flaccida*-Gesellschaft

Nr.	1	2	3	4	5
Fläche (0,01 m <sup>2</sup> )	8	1	3	1	20
Neigung (°)	85	45	70	30	80
Vegetationsbedeckung (%)	95	100	80	100	100
Artenzahl	9	7	5	7	8
Kennzeichnende Arten:					
<i>Harpanthus scutatus</i>	3	3	3	4	
<i>Bazzania flaccida</i>					4
Arten der Rohhumus-Gesellschaften:					
<i>Lophozia ventricosa</i>	2	3	1		
<i>Lepidozia reptans</i>	1	1			2
<i>Tetraphis pellucida</i>	2				1
<i>Cephalozia lunulifolia</i>	1				
<i>Plagiothecium laetum</i>					1
Arten der Erdrain-Gesellschaften:					
<i>Scapania nemorea</i>		1	2	2	
<i>Dicranella heteromalla</i>					+
Sonstige:					
<i>Mnium hornum</i>		1	2	2	2
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	1		1		
<i>Dicranum scoparium</i>		1			1
<i>Cladonia squamosa</i>	3				

Außerdem: In 1: *Bazzania trilobata* 1, *Omphalina* spec. +. In 2: *Dicranodontium denudatum* 2. In 4: *Lophocolea heterophylla* +, *Dicranum fulvum* 1, *Sharpia seligeri* 1. In 5: *Cladonia coniocraea* 1.

- (6321 NW) E Weckbach, Block in lichtem Kiefernbestand, 195 m.
- (6520 NW) Katzenbuckel, Nordhang, Heiligenwald, mäßig offene Blockhalde, 230 m.
- (6023 NW) Zwischen Lohr und Rechtenbach, ± offene Blockhalde, 310 m.
- (6519 SE) S Eberbach, Bandelsgrund, Buchenwald, 290 m.
- (6321 SE) Rippberg, Finsterklinge, beschatteter Buntsandsteinblock, 290 m.

#### 4.7 *Bazzanietum flaccidae*

(Tabelle 6, 5)

*Bazzania flaccida* (*B. denudata*) gehört im Gebiet zu den Seltenheiten der Flora. DÜLL (1969) nennt mehrere Fundstellen aus dem Reisenbacher Grund bei Eberbach; eigene Beobachtungen stammen aus der Finsterklinge bei Rippberg (SE Amorbach). Aus dem Spessart ist das Moos nicht bekannt. – Bei Rippberg besiedelt *Bazzania flaccida* Steiflächen der Blöcke in luftfeuch-

ter, schattiger Lage. Die Art ist vergesellschaftet mit *Lepidozia reptans* oder *Tetraphis pellucida*; die Bestände, die in die Verwandtschaft des Tetraphidetum gehören, lassen sich als eigene Assoziation fassen. Bemerkenswert ist hier die Größe homogener Probeflächen, die 10–20 dm<sup>2</sup> und mehr erreichen kann. – Eine entsprechende Gesellschaft wurde aus dem Südschwarzwald beschrieben (PHILIPPI 1965); sie ist insgesamt noch wenig bekannt.

#### 4.8 *Mnium hornum*-Bestände

(Tabelle 7)

An steilen Blockflächen in luftfeuchter Lage (v. a. an Nordhängen) kann *Mnium hornum*, eines der häufigsten Moose auf Buntsandstein des Gebietes, größere Bestände bilden, in den nur wenige andere Moose enthalten sind. Regelmäßig sind Gefäßpflanzen als Jungpflanzen beigemischt. Die Pflanzen von *Mnium hornum* sind ± hochwüchsig, stehen locker, weisen aber in den älteren Teilen einen dichten Rhizoidfilz auf, der das Aufkommen anderer Moose erschwert. An senkrechten Flächen wird *Mnium hornum* oft durch *Lepidozia reptans* ersetzt. – Nach trockeneren Sommern oder nach kälteren Wintern können die Rasen von *Mnium hornum* teilweise absterben; sie erholen sich in der Regel rasch wieder.

*Mnium hornum*-Bestände wurden bisher wenig beobachtet. Das Moos kommt in zahlreichen Moosgesellschaften vor, wenn auch meist nur in geringer Menge.

Tabelle 7 *Mnium hornum*-Bestände

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8
Fläche (0,1 m <sup>2</sup> )	3	5	3	1,5	10	2	2	5
Neigung (°)	70	60	60	30	80	80	40	20
Vegetationsbedeck. (%)	100	100	100	100	100	100	90	90
Artenzahl	1	4	3	4	3	2	5	6
<i>Mnium hornum</i>	5	5	5	5	5	5	4	4
<i>Polytrichum formosum</i>				1		2	2	+
<i>Plagiothecium laetum</i>			+					1
<i>Oxalis acetosella</i>		+	1	1	2		+	

Außerdem: In 2: *Festuca altissima* 1, *Dryopteris carthusiana* +. In 4: *Dicranum scoparium* +. In 5: *Rhizomnium punctatum* 1. In 7: *Hypnum cupressiforme* r, *Plagiochila porelloides* 1. In 8: *Paraleucobryum longifolium* 1, *Dicranum fulvum* 1, *Sharpiella seligeri* 2.

- (5924 SW) Gemünden, oberhalb der Klingenmühle, 230 m.
- (6520 SW) Zwingenberg, Finkenklänge, 350 m.
- (6223 SW) Reicholzheim, N Lackenquelle, 180 m.
- (6321 SE) Rippberg, Finsterklänge, 280 m.
- (6520 SW) Zwingenberg, Wolfsschlucht, 220 m.
- (6420 SW) Reisenbacher Grund bei Eberbach, 310 m.
- , 8. (6323 NW) N Uissigheim, Tauberwald, 190 m.

Ob die Fassung dieser Bestände als eigene Assoziation sinnvoll ist, erscheint sehr zweifelhaft. v. D. DUNK (1972) spricht von einer „*Mnium hornum*-Ansammlung“, NÖRR (1969) beschreibt ein *Mnietum horni* von Erdlehen des Harzes als eigene Assoziation. Die vorliegenden Bestände und die des Harzes zeigen – abgesehen von der Dominanz von *Mnium hornum* – kaum eine floristische Ähnlichkeit.

#### 5. Gesellschaften trockener Blockflächen

Hier werden die Gesellschaften auf ebenen bis (schwach) geneigten Blockflächen zusammengefaßt, die bei Regenfällen rasch und stark durchfeuchtet werden, doch danach auch rasch wieder austrocknen. Eine Sonderstellung nimmt hier die Gesellschaft der Blockkuppen ein, wo die Humusdecke Wasser speichern kann; vom Wasserhaushalt sind diese Standorte bereits als mäßig frisch einzustufen.

##### 5.1 *Dicranetum fulvi*

(Tabellen 8, 9)

Kennzeichnende Gesellschaft auf beschatteten Buntsandsteinblöcken des Gebietes ist das *Dicranetum fulvi*, das durch *Dicranum fulvum* und lokal *Paraleucobryum longifolium* gekennzeichnet wird. Beide Arten sind fest am Substrat angewachsen. *Hypnum cupressiforme* (in der typischen Form) kommt regelmäßig in den Beständen vor, doch nur in geringer Menge und oft auch nur in reduzierter Vitalität. In den Rasen der beiden Dicranaceen, weniger auch in denen von *Hypnum cupressiforme*, können gelegentlich *Dicranum scoparium* oder auch *Polytrichum formosum* Fuß fassen. Für *Mnium hornum*, das regelmäßig vorkommt, sind die Standorte insgesamt zu trocken. – Die Neigung der Flächen liegt zwischen 10 und 90°, meist um 30–60°; die Vegetationsbedeckung kann 100% erreichen.

*Dicranum fulvum* und *Paraleucobryum longifolium* sind in fast allen Aufnahmen miteinander vergesellschaftet. An den steileren, etwas trockeneren Flächen dominiert meist *Dicranum fulvum*, an den weniger geneigten, frischeren *Paraleucobryum longifolium*. Nur in wenigen Aufnahmen ist eine der beiden Arten allein enthalten. Innerhalb der Typischen Subassoziation wurde neben einer Typischen Variante auch selten eine mit *Grimmia hartmanii* und *Hedwigia ciliata* beobachtet, die etwas basenreichere Stellen einnimmt. – Einen besonderen Charakter zeigt die Subassoziation von *Orthodicranum montanum*. *Paraleucobryum longifolium* ist hier selten, auch *Dicranum fulvum* nur in relativ geringer Menge und oft nur in kümmerlichen Formen vertreten. Wuchsorte sind Steiflächen, die weniger durchfeuchtet werden und stark austrocknen können. Anflüge von *Cladonia spec.* treten hier verstärkt auf, weiter auch Pioniermoose des Rohhumus wie *Plagiothecium laetum* oder *Lepidozia reptans*. – Diese Ausbildung wurde in besonders armer Ausbildung auch unter Nadelholz beobachtet (vgl. Aufn. 9).

Tabelle 8. *Dicranetum fulvi*, Typische Subassoziation

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26		
Fläche (0,1 m <sup>2</sup> )	3	0,8	1,5	2	2	2	2	3	1	1	3	1,5	1	1	1	2	1,5	2	5	3	2	2	1	0,6	1			
Neigung (°)	30	80	30	45	30	30	5	50	10	80	30	45	45	80	80	50	10	20	45	20	10	10	45	45	20			
Vegetationsbedeckung (%)	100	95	90	95	95	80	100	100	80	90	95	70	100	100	100	95	95	85	90	90	90	70	95	100	100			
Artenzahl	5	5	5	6	6	7	5	7	6	5	4	4	5	4	4	9	5	5	5	2	3	2	3	6	7	3		
Kennarten der Gesellschaft:																												
<i>Dicranum fulvum</i>	5	4	3	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	2	2	2	1	1	1					4	1			
<i>Paraleucobryum longifolium</i>			1	1	1	2	2	2	2	2	3	1	2	3	4	4	3	4	5	4	5	4	3	1	3	3		
Trennarten der Variante:																												
<i>Grimmia hartmanii</i>																									2	3	1	
<i>Hedwigia ciliata</i>																									1	1		
Dicrano-Hypnion-Arten:																												
<i>Hypnum cupressiforme</i>	2	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1	2	3	2	1	3	2	1	1	2	2	3	2	1	3	
<i>Dicranum scoparium</i>			2	+	+	2	2	+	+	+						2	2	+										
<i>Isoetecium myosuroides</i>	1						+						+					+										
Sonstige:																												
<i>Cladonia coniocraea</i>	2		2	+	+								2	2														
<i>Cladonia</i> spec. Anflüge	2							1	1	2°			1									+						
<i>Mnium hornum</i>			3		1	2		1	2	1	2	3																
<i>Polytrichum formosum</i>	(+)															1	+	+	+								+	
<i>Plagiothecium laetum</i>					2			1																				
<i>Lophocolea heterophylla</i>								1	1						1													

Außerdem einmal: In 1: *Aulacomnium androgynum* +. In 2: *Orthodicranum montanum* +. In 4: *Hypogymnia physodes* 2. In 5: *Cladonia squamosa* 2. In 8: *Plagiothecium nemorale* +. In 16: *Jamesoniella autumnalis* +, *Tritomatia exsectiformis* +, *Cladonia furcata* +. In 25: *Thuidium tamariscinum* r, *Isoetecium alopecuroides* +.

1. (6223 SW) S Brombach, 270 m.
2. (5920 SE) Kleinosenheim, Rückesbacher Schlucht, 200 m. Gneis.
3. (6421 NW) N Hettigenbeuren, Katzenklinge, 300 m.
4. Wie Nr. 1.
5. (6223 SE) W Niklashausen, 230 m.
6. (6322 SE) Erfatal unterhalb Hardheim bei der ehem. Lindenmühle, 270 m.
7. (6023 NW) Lohrtal oberhalb Lohr, 310 m.
8. (6322 NE) Katzenbachtal bei Breitenau N Hardheim, 300 m.
9. (6322 SE) Erfatal N Hardheim bei der ehem. Lindenmühle, 270 m.
10. (6224 NW) E Holzkirchen, 350 m.
11. (6223 SE) W Niklashausen, 230 m.
12. (6222 NE) Zwischen Grünenwört und Mondfeld, 160 m.

13. (6222 NW) Lindtal bei Freudenberg, 230 m.
14. (6223 SE) W Niklashausen, 250 m.
15. (6520 NW) Katzenbuckel, in der Nähe des Gipfels, 610 m. Basalt.
16. (6223 NW) SW Rettersheim, Eichwald, 210 m.
17. Wie Nr. 6.
- 18., 19., 20. (6223 SE) Gamburg gegen Niklashausen, 250 m.
21. (6322 SE) N Hardheim, unterhalb Heidenschlag, 260 m.
22. (6122 NW) Rohrberg bei Rohrbrunn, 515 m.
23. (6123 SE) S Marktweidenfeld, Hardt, 160 m.
- 24., 25. (6323 NW) S Eulschirben, 260 m.
26. (6520 NW) Katzenbuckel, in der Nähe des Gipfels, 605 m. Basalt.

Das *Dicranetum fulvi* ist im Gebiet an Nord- wie an Südhängen häufig; es wurde nur unter Laubholz beobachtet. *Dicranum fulvum* und *Paraleucobryum longifolium* kommen auch in isolierten und abgelegenen Buntsandsteingebieten vor, so um Holzkirchen, bei Dertingen-Bettingen oder S Marktweidenfeld. Oft findet sich die Gesellschaft an Hängen mit nur ganz wenigen Blöcken. Da *Dicranum fulvum* und *Paraleucobryum longifolium* im Gebiet nur steril bekannt sind, deutet diese Beobachtung auf eine besondere Ausbreitungsfähigkeit der beiden Arten (etwa über Bruchblätter) oder auf ein besonderes Alter der Bestände hin.

Im nordöstlichen Teil des Odenwaldes um Obernburg und im Hochspessart nördlich der Linie Obernburg–Lohr ist *Dicranum fulvum* deutlich seltener, was sich auch in Lücken auf der Rasterkarte ausdrückt. Zwei

Gründe sind hier zu nennen: Die hier vorkommenden Schichten des Mittleren Buntsandsteins sind überwiegend feinkörnig; Blöcke sind schon von Natur aus selten. Die geringen Höhendifferenzen, gerade in Mainnähe (rund 150 m) verhindern ein Herauswittern von Blöcken und Felsen. Deutlicher als bei *Dicranum fulvum* tritt eine derartige Verbreitungslücke bei *Jamesoniella autumnalis* zutage (vgl. Abb. 2). Auch dieses Moos ist weitgehend an Blöcke gebunden.

Ein Zurücktreten von *Dicranum fulvum* in größeren Höhen, wie es sich etwa im Schwarzwald oder in den Vogesen beobachten läßt, ist im Spessart gerade angedeutet. So wurde das Moos im Naturschutzgebiet Rohrberg (520 m) nur sehr selten gefunden, ist allerdings am benachbarten Breitsol (586 m) etwas häufiger. (Am weiter südlich gelegenen Querberg bei Mönchberg [470 m] ist es recht häufig.) – Nach Osten wird *Dicranum fulvum* offensichtlich etwas seltener. So wurde es auf Buntsandstein zwischen Bad Kissingen und Euerdorf (MTB 5926, 220 m) noch reichlich beobachtet, doch im Gegensatz zum Taubergebiet und südlichen Spessart seltener als *Paraleucobryum longifolium*.

Daneben wurde *Dicranum fulvum* (zusammen mit *Paraleucobryum longifolium*) im Gneisgebiet des Vorspessarts vereinzelt beobachtet (Rückersbacher Schlucht bei Kleinostheim, Erlenbach bei Schöllkrippen, Striethwald N Aschaffenburg). Auf Basalt des Katzenbuckels kommen beide Arten bis 610 m vor (*Dicranum fulvum* ist hier jedoch recht selten). In den Granitgebieten des westlichen Odenwaldes ist *Dicranum fulvum* ziemlich verbreitet; *Grimmia hartmanii* tritt hier häufiger auf als im Buntsandsteingebiet.

Das *Dicranetum fulvi* wurde bisher von EGGER & MATERN (1959) aus dem Schönbuch bei Tübingen beschrieben, später von NEUMAYR (1971) und HERTEL (1974) aus dem östlichen Bayern durch Aufnahmen belegt. BREUER (1962) nennt *Dicranum fulvum* als kennzeichnend für die *Isothecium myosuroides*-Bestände auf Liassandstein der Eifel. – MARSTALLER (1984) ordnet die *Dicranum fulvum*-Bestände als besondere Subassoziation des *Grimmietum hartmanii* (STORMER 1938) unter. Auch hier fehlt *Grimmia hartmanii*, ein Zeichen für die besondere Stellung der Gesellschaft. – *Dicranetum fulvi* und *Grimmietum hartmanii* (bzw. *Paraleucobryum longifolium*) sind nahe verwandt und könnten durchaus in einer Assoziation zusammengefaßt werden, wie es MARSTALLER (1984) durchgeführt hat (vgl. dazu auch die Diskussion bei HERTEL 1974). Dieser Frage soll hier nicht weiter nachgegangen werden. – Insgesamt sind die *Dicranum fulvum*-Bestände sehr gleichartig ausgebildet. In Mitteleuropa werden sie nach Osten und Norden rasch seltener; in östlichen Teilen Mitteleuropas wie im Thüringer Wald sind die Bestände (auf Granit des Ruhlaer Sattels) an luftfeuchte Schluchten und an Bachnähe gebunden (vgl. MARSTALLER 1984). In tieferen Lagen des Schwarzwaldes und der Vogesen ist *Dicranum fulvum* auf Buntsandstein, Gneis und Granit ganz ähnlich vergesellschaftet wie im Odenwald oder Spessart. Im Schönbuch bei Tübingen kommen auch anspruchsvollere Arten wie *Plagiochila porelloides* oder *Isothecium alopecuroides* (in geringer Menge) hinzu.

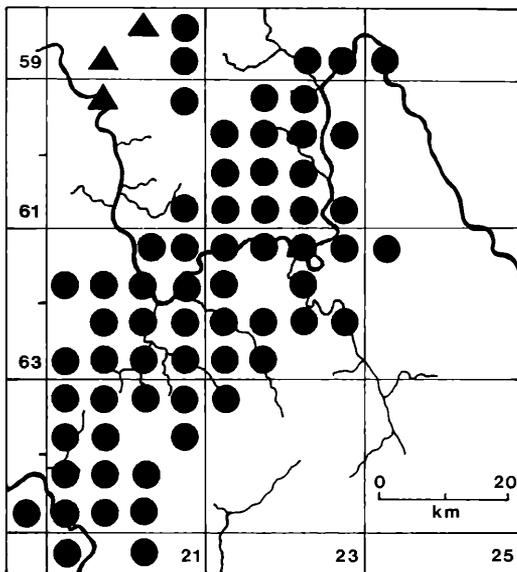


Abbildung 3. Vorkommen von *Dicranum fulvum* im östlichen Odenwald und südlichen Spessart. Rasterkarte auf der Basis von Viertel-Meßtischblättern. Dreiecke: Vorkommen auf Gneis des Vorspessarts, Kreise: Vorkommen auf Buntsandstein.

Tabelle 9. Dicranetum fulvi, Subassoziation von *Orthodicranum montanum*

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Fläche (0,01 m <sup>2</sup> )	8	10	10	6	10	8	20	10	20	6	10
Neigung (°)	90	70	80	80	50	80	90	80	60	75	85
Vegetationsbedeckung (%)	80	95	90	85	90	80	95	95	70	90	90
Artenzahl	7	7	9	7	8	7	5	4	4	5	6
Kennarten der Assoziation:											
<i>Dicranum fulvum</i>	1	3	2	2	2	2	1			3	3
<i>Paraleucobryum longifolium</i>		1		2	1	2		1			
Trennart der Subassoziation:											
<i>Orthodicranum montanum</i>	4	3	3	4	4	4	4	4	4	3	3
Dicrano-Hypnion-Arten:											
<i>Hypnum cupressiforme</i>	2°	2		2	1	1	1		1	2	2
<i>Dicranum scoparium</i>							+		1		+
Sonstige:											
<i>Cladonia coniocraea</i>		2		2	2	2	2				1
<i>Lophocolea heterophylla</i>			+	+	1	+				2	
<i>Plagiothecium laetum</i>			+		+	1		2			
<i>Cladonia spec.</i> , Anflüge	1		1								2
<i>Lepidozia reptans</i>		1	+°					2			
<i>Bazzania trilobata</i>	+		1								
Außerdem: In 1: <i>Isothecium myosuroides</i> 2°, <i>Lepraria incana</i> 1. In 2: <i>Jamesoniella autumnalis</i> 2. In 3: <i>Mnium hornum</i> 2, <i>Tetraphis pellucida</i> +. In 4: <i>Hypogymnia physodes</i> 1. In 5: <i>Aulacomnium androgynum</i> +. In 9: Flechtenanflug, indet. 2. In 10: <i>Plagiothecium nemorale</i> 2.											
1. (6323 NW) S Bronnbach, Tauberwald, 190 m. 2. (6023 NW) SE Rechtenbach bei Lohr, 330 m. 3. (6123 NW) N Steinmark, Schleifthor, 320 m. 4., 5. (6223 SW) SE Bronnbach, Bargaenrain, 205 m. 6. (6323 NW) S Bronnbach, Bauernwald, 190 m. 7. (6521 W) W Rittersbach, 240 m. 8. (6023 NW) E Rechtenbach bei Lohr, 350 m. 9. (6520 NE) Reisenbacher Grund, 395 m. Beschattete Stelle in einem Fichtenbestand. 10. (6518 SW) Heidelberg, W Neuburg, Mausbach, Granit, 180 m. 11. (5920 SE) Kleinostheim, Rückersbacher Schlucht, Gneis, 200 m.											

## 5.2 Dicrano-Hypnetum

(Tabelle 10)

Nah verwandt und auch räumlich meist in engem Kontakt mit dem Dicranetum fulvi ist das Dicrano-Hypnetum cupressiformis. *Hypnum cupressiforme* (in der typischen Form) dominiert; regelmäßig findet sich *Dicranum scoparium*. *Paraleucobryum longifolium* ist vereinzelt anzutreffen. Seltenheit ist *Barbilophozia barbata*. Insgesamt handelt es sich um eine Gesellschaft ohne eigene Kennarten; sie ist jedoch physiognomisch gut charakterisiert, wenn auch Übergänge zum Dicranetum fulvi nicht selten sind. Im Dicrano-Hypnetum herrschen Arten vor, die nur lose dem Substrat aufliegen. So ist die Gesellschaft gerade für die schwach geeigneten Flächen typisch, während das Dicranetum fulvi die Steiflächen bevorzugt. An senkrechten Wänden findet sich das Dicrano-Hypnetum nur vereinzelt (hier dann meist in Form von *Hypnum*-Reinbeständen, wobei das Moos oft lang-

fädige, an die fo. *filiforme* erinnernde Formen ausbildet).

– Die Vegetationsbedeckung liegt meist bei 100 %, die Artenzahl oft nur sehr niedrig bei 2–3 Arten. Unter den Decken von *Hypnum cupressiforme* kann sich auch eine dünne Humusauflage bilden.

Innerhalb der Gesellschaft läßt sich neben der typischen Variante eine mit *Hedwigia ciliata* ausscheiden; sie kennzeichnet lichtreiche, wohl auch etwas basenreichere Stellen und ist eng verwandt mit einer entsprechenden Ausbildung des Dicranetum fulvi. Aufn. 14 könnte fast genauso gut der entsprechenden Ausbildung des Dicranetum fulvi zugeordnet werden.

Das Dicrano-Hypnetum ist im Gebiet eine der häufigsten Moosgesellschaften, ist allerdings oft nur in Form von *Hypnum cupressiforme*-Decken ausgebildet. Die Gesellschaft findet sich in ganz ähnlicher Form auch epiphytisch. – Das Dicrano-Hypnetum ist in Mitteleuropa weit verbreitet und gerade in kalkarmen Gebieten

Tabelle 10. Dicrano-Hypnetum (1-15), Antitrichietum curtispendulae (16-20)

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Fläche (0,1 m <sup>2</sup> )	2	2	2	5	2	3	1	10	4	2	2	0,8	2	2	0,8	1	1,5	2	1	2
Neigung (°)	5	10	80	10	45	30	20	10	15	10	20	20	20	30	60	30	5	30	20	3
Vegetationsbedeckung (%)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	95	100	90	90	90	60	100	70	100	100	100
Artenzahl	2	2	3	3	5	5	6	6	8	7	3	3	5	6	3	3	3	4	3	8

Kenn- und Trennarten der Assoziationen:

<i>Hypnum cupressiforme</i>	5	5	5	5	5	5	5	3	3	2	4	4	3	2	2	2	1	3	3	3	
<i>Dicranum scoparium</i>	2	2	1	2	1	1			2	4	2			+					+	2	2
<i>Barbilophozia barbata</i>											1										2
<i>Antitrichia curtispendula</i>																4	4	3	3	3	

Trennart der Variante:

<i>Hedwigia ciliata</i>											1	2	3	4	3					1	
-------------------------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	---	---	---	---	---	--	--	--	--	---	--

Sonstige:

<i>Polytrichum formosum</i>				1	2	1	1		2	1											+
<i>Paraleucobryum longifolium</i>			2					1	+			1		+							
<i>Dicranum fulvum</i>					2		+							2							
<i>Pleurozium schreberi</i>						1					+										+
<i>Mnium hornum</i>								+	2												
<i>Plagiochila porelloides</i>								+	+												
<i>Hylocomium brevirostre</i>								2	2												
<i>Lophocolea heterophylla</i>									+												+
<i>Cladonia chlorophaea</i>										+				1							

Außerdem einmal: In 5: *Plagiothecium nemorale* 1. In 6: *Rhytidiadelphus loreus* r. In 9: *Avenella flexuosa* r, *Polypodium vulgare* +, *Hypogymnia physodes* 2. In 10: *Poa nemoralis* r, *Frullania tamarisci* +. In 13: *Bryum capillare* +, *Ceratodon purpureus* 1. In 14: *Cladonia* spec., Anflüge, +. In 15: *Grimmia hartmanii* 2. In 17: *Thuidium tamariscinum* 1. In 20: *Cladonia furcata* 1.

- (6322 SE) Erfatal unterhalb Hardheim nahe der ehem. Lindenmühle, 290 m.
- (6223 SW) S Bronnbach, Bauernwald, 180 m.
- (6223 SW) S Reicholzheim, nahe der Lackenquelle, 170 m.
- (6222 NW) S Trennhof bei Freudenberg, 200 m.
- (6222 NE) W Grünenwört, Blockmeer, 260 m.
- (6223 SW) S Bronnbach, Bauernwald, 270 m.
- (6323 NW) S Bronnbach, Tauberwald, 190 m.
- , 9. (6323 NW) N Uissigheim, Tauberwald, 220 m.
- (6223 NW) SW Rettersheim, Eichwald, 210 m.
- (6421 NW) N Hettigenbeuren, Katzenklinge, 300 m.
- (6223 SW) S Reicholzheim, nahe der Lackenquelle, 170 m.
- (6223 NW) Oberhalb Kreuzwertheim, 200 m.
- (6323 NW) S Bronnbach, Bauernwald, 180 m.
- (6223 NE) W Dertingen bei Wertheim, 160 m.
- (6323 NE) S Niklashausen, Hardt, 200 m.
- (6223 NW) SW Rettersheim, Eichwald, 210 m.
- , 19. (6323 NW) S Bronnbach, Bauernwald, 180 m.
- Wie Nr. 17

häufig. Doch scheinen die Artenarmut und das Fehlen besonderer Arten die Bryologen abgehalten haben, sich mit dieser Gesellschaft näher zu befassen (vgl. dazu HERTEL 1974, S. 415).

In den Hypnum cupressiforme-Rasen ist auch vereinzelt *Frullania tamarisci* enthalten (in den Aufnahmen nur einmal in einem nicht typischen Bestand erfaßt, vgl. Aufn. 10). Das Moos kommt im Gebiet zerstreut vor, wobei die schönsten Bestände an alten Stämmen von *Quercus petraea* zu finden sind. Auf Steinen bevorzugt *Frullania tamarisci* Steiflächen mit aufgelockerten *Hypnum cupressiforme*-Rasen. Die Wuchsstellen liegen an aufgelichteten Stellen von Wäldern, meist in unmittelbarer Wegnähe,

nicht selten im Bereich stärker gestörter Waldbestände (auch Fichtenforsten), auch an Blockmauern. So zeigen die epipetrischen Vorkommen von *Frullania tamarisci* einen durchaus synanthropen Charakter. – Aussagen über einen Rückgang lassen sich im Gebiet nur schwer machen.

### 5.3 Antrichietum curtispendulae (Tabelle 10)

*Antitrichia curtispendula* findet sich im Gebiet nur in wenigen Blöckströmen an Südhängen und kann hier auf kleinen Flächen auffallende, recht hochwüchsige Bestände bilden. Begleitmoose sind *Hypnum cupressi-*

forme und *Dicranum scoparium*, so daß sich eine enge Verwandtschaft zum Dicrano-Hypnetum ergibt. Die Wuchsorte sind lichtreich, doch beschattet, die Flächen wenig geneigt. Das Substrat dürfte etwas basenreicher sein (meist unter Einfluß von Muschelkalk, bei Rettersheim auf Oberem Buntsandstein, der reichere Schichten umfaßt).

Die *Antitrichia curtipendula*-Bestände gehören zu einer eigenen Assoziation, die epiphytisch und epipetrisch vorkommt, aus dem Gebiet jedoch nur epipetrisch beobachtet wurde. Diese Gesellschaft, die an luftfeuchte Gebiete gebunden ist, wurde bisher wenig untersucht (vgl. PHILIPPI 1965). – *Antitrichia curtipendula* ist im Odenwald und Spessart insgesamt selten; im Untersuchungsgebiet sind drei Vorkommen bekannt (vgl. auch die Angabe von DÜLL 1970: zerstreut). Die Fundstellen liegen recht tief. Weitere Vorkommen sind aus den Muschelkalkgebieten des oberen Taubertales um Creglingen bekannt. Häufiger ist das Moos im Schwarzwald und in den Vogesen.

Ein Übergangsbstand zum *Mnietum cuspidati*, der die besonderen Basenansprüche von *Antitrichia curtipendula* unterstreicht, wird durch folgende Aufnahme aufgezeigt:

(6223 NW) SW Rettersheim, Eichwald, 210 m. Fläche 0,1 m<sup>2</sup>, Neigung 10°. Vegetationsbedeckung 100 %.

- 3 *Antitrichia curtipendula*
- 3 *Plagiomnium cuspidatum*
- 2 *Isothecium alopecuroides*
- 1 *Hypnum cupressiforme*
- 1 *Thuidium tamariscinum*

#### 5.4 *Isothecium myosuroidis*

(Tabelle 11)

Nah verwandt mit dem Dicrano-Hypnetum ist das *Isothecium myosuroidis*, das auf beschatteten Blöcken in luftfeuchter Lage (meist an Nordhängen, gern auch in Schluchten) im Gebiet zerstreut zu beobachten ist. Die Gesellschaft fehlt auch in trockeneren Gebieten wie im unteren Taubertal nicht. *Isothecium myosuroides* ist in den Beständen die dominierende Art; das Moos bildet lockere, mäßig hochwüchsige Rasen und ist durch den bäumchenartigen Wuchs konkurrenzkräftiger als *Hypnum cupressiforme*. Diese Art spielt so in der Gesellschaft nur eine untergeordnete Rolle. *Dicranum scoparium* als hochwüchsiges, aufrecht wachsendes Moos kann sich in den Beständen gut durchsetzen und ist hier in ähnlicher Menge und Stetigkeit wie im Dicrano-Hypnetum zu finden. Als weitere Arten sind *Paraleucobryum longifolium*, *Dicranum fulvum*, *Mnium hornum* und *Polytrichum formosum* zu erwähnen. Nicht selten handelt es sich bei den Beständen der Gesellschaft um Reinbestände von *Isothecium myosuroides* (Aufnahmen derartiger Bestände fehlen der Tabelle). – Die Flächen sind schwach bis stark geneigt (meist zwischen [10] 30 und 60° Neigung); Steiflächen werden – im Gegensatz zu anderen Gebieten wie dem Schwarzwald –

nur selten eingenommen, was auf das relativ trockene Klima zurückzuführen ist. Wo *Isothecium myosuroides* weniger gut entwickelt ist und auch geringere Dekkungswerte aufweist, spielen *Paraleucobryum longifolium* und *Dicranum fulvum* eine wichtigere Rolle. Die Aufnahmen 16 und 17 zeigen derartige Übergangsbstände zum *Dicranetum fulvi*. *Bazzania trilobata* kennzeichnet eine eigene Variante an Stellen, wo sich unter den Moosrasen etwas Humus gesammelt hat. – Daneben kommt das *Isothecium myosuroidis* auch epiphytisch vor; diese Bestände weichen floristisch kaum von den epipetrischen ab, sind im Gebiet aber wesentlich seltener.

Das *Isothecium myosuroidis* ist eine auffallende, schon lange bekannte Gesellschaft subatlantischer Gebiete. Eine erste komplexe Beschreibung gab ALLORGE (1922). Später erwähnten HERZOG (1943) und EGGER & MATTERN (1958) die Gesellschaft aus dem Schwarzwald und aus dem Schönbuch bei Tübingen. Eine erste Tabelle aus Südwestdeutschland liegt aus dem Odenwald bei Heidelberg vor (DÜLL-HERMANN 1972), weiter aus dem Südschwarzwald (als Subass. des *Grimmio-Isothecium myuri*, vgl. PHILIPPI 1956). Weitere Darstellungen der Gesellschaft aus Süd- und Westdeutschland finden sich bei NEUMAYR (1971, Bayerischer Wald), HERTEL (1974, Oberfranken) und BREUER (1962, Eifel, von Liassandstein). Neuerdings brachte MARSTALLER (1984) anhand umfangreichen Materials aus dem Thüringer Wald und dem Harz eine Neubearbeitung der Gesellschaft. Nach dieser Gliederung lassen sich die Bestände des Gebietes der Typischen Subassoziaton zurechnen. Als Bezeichnung der Gesellschaft wird der von BARKMAN (1958) vorgeschlagene Name „*Mnio horni* – *Isothecium myosuroidis*“ gewählt. Dieser Name – wenn auch vielleicht aufgrund der Nomenklaturregeln zwingend – ist sicher nicht glücklich, da *Mnium hornum* in der *Isothecium myosuroides*-Gesellschaft (außer in den Beständen auf Buntsandstein) selten ist oder fehlt. Ein Vergleich der Standortbedingungen der Gesellschaft im Thüringer Wald mit denen im Gebiet zeigt, daß hier das *Isothecium myosuroidis* weit weniger an Steiflächen oder an extreme Sonderstandorte gebunden ist als im Thüringer Wald. – Das *Isothecium myosuroidis* hat als subatlantische Gesellschaft ihre Hauptverbreitung im westlichen Europa; über Ausbildung oder standörtliche Gliederung in diesem Gebiet ist jedoch kaum etwas bekannt.

#### 5.5 *Polytrichum formosum* – *Dicranum scoparium*-Gesellschaft

(Tabelle 12)

Im Gegensatz zu den Beständen der *Hypnum cupressiforme*-Gesellschaft bestimmen hier hochwüchsige Moose das Bild: *Polytrichum formosum* und *Dicranum scoparium*. Die Rasen beider Arten liegen nur locker dem Substrat auf, ähnlich wie auch die von *Hypnum cupressiforme*. Als weitere Art ist *Pleurozium schreberi* in den Beständen vereinzelt enthalten. *Hypnum cupressi-*

Tabelle 11. Isothecietum myosuroidis

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Fläche (0,01 m <sup>2</sup> )	2	1,2	1,5	2	2	1	1	2	1,5	1	5	1	2	2	5	1	2	2
Neigung (°)	80	40	45	10	80	30	10	60	45	45	45	70	10	80	75	10	45	45
Vegetationsbedeckung (%)	100	100	100	100	100	100	90	100	95	100	95	100	100	100	100	100	100	100
Artenzahl	4	4	5	7	7	3	2	4	4	5	5	7	8	8	6	5	6	10
Kennart:																		
<i>Isothecium myosuroides</i>	5	5	5	5	5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	3
Dicrano-Hypnion-Arten:																		
<i>Hypnum cupressiforme</i>		1	+	1	2			1			2	1	2		3	2		2
<i>Dicranum scoparium</i>			+	+	1	2		1	+	1	3	2	2		2	1	2	2
Arten des Dicranetum fulvi:																		
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	+						2	2		1	2	1	+			3	2	1
<i>Dicranum fulvum</i>					+				2				+		1		2	
Sonstige:																		
<i>Mnium hornum</i>	1	2	2	2	+				2	2		2	1	1			2	+
<i>Polytrichum formosum</i>				+		2			+	2		+	1	1	1			2
<i>Plagiothecium laetum</i>	(+)	+		1														+
<i>Plagiothecium nemorale</i>				2									1					
<i>Polypodium vulgare</i>						+									1			
<i>Plagiochila porelloides</i>														2				+

Außerdem in 4: *Rhytidiadelphus loreus* 1. In 5: *Lophocolea heterophylla* +. In 12: *Cladonia squamosa* +, *Parmelia physodes* 1. In 14: *Lophocolea bidentata* r, *Scapania nemorea* r, *Lepidozia reptans* r. In 18: *Hylocomium brevirostre* 2, *Bazzania trilobata* 3, *Cladonia chlorophaea* r.

- (6023 SW) N Rothenfels, Gaibachtal, 230 m. *Isothecium myosuroides* nur an den steileren Flächen.
- (6023 NE) Pflochsbach bei Lohr, kleine Schlucht, 250 m.
- (6123 NW) Hafenlohrtal NW Bahnbrückenmühle, 210 m.
- (6023 NW) Lohrtal oberhalb Lohr, 300 m.
- (6023 SE) Zellergraben S Pflochsbach bei Lohr, 260 m.
- (6421 NE) S Hettigenbeuren bei Buchen, 270 m.
- (6519 SW) Neckarhausen, Lanzenbachtal, 250 m.
- (6223 SW) S Reicholzheim bei Wertheim, Lackenquelle, 170 m.
- , 10. (6321 SE) Rippberg bei Amorbach, Finsterklinge, 290 m.
- (6323 NW) Tauberwald N Uissigheim bei Tauberbischofsheim, 220 m.

- (6323 NW) Schönernt N Kulsheim, 280 m.
- (6322 SE) Erfatal N Hardheim nahe der ehem. Lindenmühle, 290 m.
- (5920 SE) Kleinostheim bei Aschaffenburg, Rückersbacher Schlucht, Gneis, 220 m.
- (6123 NW) Hubertushöhe NW Hafenlohr, 200 m.
- (6323 NW) N Uissigheim bei Tauberbischofsheim, Tauberwald, 190 m.
- (6123 NW) Klinge zwischen Neue-Wagen-Mühle und Hubertushöhe, bei Hafenlohr, 280 m. Übergangsbstand zum Dicranetum fulvi.
- (6323 NW) N Uissigheim bei Tauberbischofsheim, Tauberwald, 200 m.

*forme* kommt nur in geringer Menge in trockeneren Ausbildungen vor, meist in Lücken. Unter den Moosen hat sich eine Humusdecke gebildet, die für Gefäßpflanzen kaum ausreicht. Die Keimlinge von *Picea abies* können sich nicht weiterentwickeln. *Vaccinium myrtillus* und *Avenella flexuosa* sind nur in Ausbildungen frischerer Stellen zu beobachten. Kennzeichnend für die Bestände ist auch *Polypodium vulgare*; dieser im Gebiet recht häufige Farn ist in den Aufnahmen jedoch nur zweimal enthalten. – Die Flächen sind schwach geneigt; die Grö-

ße homogener Bestände kann 1–2 m<sup>2</sup> erreichen. Eine Ausbildung mit *Hylocomium brevirostre* wurde vereinzelt in wärmeren Lagen und oft an etwas reicheren Stellen beobachtet. Diese meist kleinflächig ausgebildeten Bestände zeigen teilweise eine engere Verwandtschaft zum Dicrano-Hypnetum. In der Typischen Ausbildung kennzeichnen *Hylocomium splendens* und *Thuidium tamariscinum* frischere Standorte an Nordhängen. – Die Ausbildung mit *Bazzania trilobata* ist für stärker geneigte Flächen an Nordhängen charakter-



Zu Tabelle 12:

- 1–3. Ausbildung mit *Hylocomium brevirostre*.  
 4–13. Typische Ausbildung.  
 14–26. Ausbildung mit *Bazzania trilobata*, davon  
 14–23. Reine Ausbildung, 24–26. Ausbildung mit *Campylopus flexuosus*.

Außerdem: In 10: *Cladonia furcata* +, *Tetraphis pellucida* +. In 12: *Plagiochila porelloides* +, *Oxalis acetosella* 1. In 13: *Lophozia ventricosa* 1. In 17: *Pohlia nutans* +. In 18: *Lophocolea bidentata* 1. In 24: *Blepharostoma trichophyllum* +. In 26: *Lophozia ventricosa* 3.

1. (5923 SW) W Lohr gegen Partenstein, Lehnggrund, 230 m.
- 2., 3. (6223 SW) S Bronnbach gegen die Kilsheimer Klinge, 190 m. In 2: Moosrasen 5–10 cm tief.
4. (6123 NW) Steinmark, NW Schleifthor, 320 m.
5. (6420 SW) Reisenbacher Grund bei Eberbach, Gemäß, 310 m.
6. (6322 SE) Erfatal unterhalb Hardheim, Einsiedlerklinge, 260 m.
7. (6321 NE) Oberhalb Mildenberg, W Sebaldsruhe, 390 m.
8. (6122 NE) Schollbrunn, N Zwieselmühle, aufgelichtetes Luzulo-Fagetum eines Südhanges, 270 m.
9. (6023 NW) SE Rechtenbach bei Lohr, 330 m. Offenes Blockmeer.
10. (6121 SE) E Eschau, Nordhang, 350 m.
11. (6023 NW), Lohrtal oberhalb Lohr gegen Rechtenbach, offenes Blockmeer, 310 m. Moosbestand hochwüchsig.
- 12., 13. (6222 NE) W Grünenwört, offenes Blockmeer, 260 m.
- 14., 15. (6222 NW) NW Boxtal, Blockmeer im lichten Eichen-Bestand, 290 m.
16. (6022 NW) E Hain i. Sp., Seeholz, 310 m. Waldboden unter Fichten.
17. (6122 SE) S Kartaus Grünau bei Kreuzwertheim, 230 m. Lichter *Pinus sylvestris*-Bestand.
18. (6420 SW) Reisenbacher Grund bei Eberbach, Nordhang, 310 m.
19. (6023 NW) SE Rechtenbach bei Lohr, offenes Blockmeer, 330 m.
20. (6421 NE) S Hettigenbeuren bei Buchen, 320 m. Unter Fichten.
21. Wie Nr. 20, Waldboden unter Fichten.
22. Wie Nr. 19.
23. (6222 NW) NW Boxtal, N-exponiertes Blockmeer in lichtem Eichen-Bestand, 290 m.
24. (6520 NE) Reisenbacher Grund bei Eberbach, Braunklinge, 440 m. Unter Fichten.
25. (6123 NW) N Steinmark, Schleifthor, 300 m. Unter Fichten und Kiefern.
26. (6519 SW) NE Neckarhäuser Hof, 200 m.

stisch.

Als weitere Trennart kann vereinzelt *Dicranodontium denudatum* hinzukommen. Bezeichnend ist hier das Fehlen von *Hypnum cupressiforme*. An benachbarten Steilflächen spielt *Mnium hornum* eine wichtige Rolle; in den Beständen der vorliegenden Gesellschaft kann sich das Moos gegenüber den hochwüchsigen Arten wie *Polytrichum formosum* oder auch *Bazzania trilobata* nicht durchsetzen.

Die Ausbildung von *Bazzania trilobata* war im Gebiet

schon von Natur aus in Laubwäldern vorhanden, auch in den warm-trockenen Gebieten wie im unteren Taubertal (hier in Eichen-reichen Ausbildungen des Luzulo-Fagetum). Der Anbau von Nadelholz hat *Bazzania trilobata* erheblich gefördert. So finden sich auch auf Waldboden von Fichten-Beständen ausgedehnte *Bazzania trilobata*-Teppiche, die in der floristischen Zusammensetzung nur wenig von den Ausbildungen auf Blöcken abweichen (vgl. Aufn. 16 und 21). Insgesamt zeigt *Bazzania trilobata* von der Verbreitung her eine enge Verknüpfung mit atlantischen und subatlantischen Eichen-reichen Wäldern; in den Fichtenwald-Gebieten des Oberharzes oder des Bayerischen Waldes ist das Moos viel seltener (vgl. auch die Verbreitungskarte von K. MÜLLER 1957).

Nah verwandt mit der *Bazzania trilobata*-Ausbildung ist eine mit *Campylopus flexuosus*, die vorwiegend unter Fichten und Kiefern beobachtet wurde.

Auffallend sind in den Aufnahmen das Fehlen von *Plagiothecium undulatum* und das seltene Vorkommen von *Rhytidiadelphus loreus*. Beide Moose kommen im Gebiet zerstreut vor, in den Tieflagen an Main und Tauber deutlich seltener als höheren Lagen um 300 bis 400 m. Auch hier sind natürliche Vorkommen an Nordhängen unter Laubholz vereinzelt zu beobachten, gerade in waldfreien Blockmeeren. Anbau von Nadelholz hat beide Arten begünstigt; sie finden sich heute vorzugsweise an Wegböschungen unter Nadelholz. Nur ganz selten wurde *Ptilium crista-castrensis* angetroffen (offenes Blockmeer bei Rechtenbach westlich Lohr); in Kiefernforsten über Muschelkalk ist das Moos etwas häufiger. Als eine nah verwandte Gesellschaft seien hier kurz die Bestände von *Sphagnum nemoreum* erwähnt, die vereinzelt an feuchten Stellen in Blockhalden der Nordhänge vorkommen.

Etwas abweichend sind Bestände an Wegböschungen, in denen *Polytrichum commune* hinzukommen kann:

(6122 NW) Tälchen NE Krausenbach (Spessart), N-exponierte Wegböschung, 310 m. Fläche 2 m<sup>2</sup>, Neigung 45°, Vegetationsbedeckung 100%.

- 3 *Rhytidiadelphus loreus*
- 3 *Polytrichum commune*
- 2 *Pleurozium schreberi*
- 1 *Polytrichum formosum*
- 2 *Dicranum scoparium*
- 2 *Hypnum jutlandicum*
- 3 *Vaccinium myrtillus*
- 2 *Avenella flexuosa*

Gesellschaften der Blockkuppen wie die vorliegende *Polytrichum formosum* – *Dicranum scoparium*-Gesellschaft wurden bisher kaum beachtet. Zwar hat bereits HERZOG (1943) aus dem Hochschwarzwald mehrere Vereine von Waldbodenmoosen skizziert, wobei ein der vorliegenden Gesellschaft entsprechenden Verein fehlt. Auch NEUMAYR (1971), der diese Gesellschaften erstmals in Tabellen erfaßt hat, führt keine entsprechenden Bestände auf. Lediglich die *Bazzania trilobata*-Synusie

(mit Aufnahmen von Wegböschungen, nicht von Blöcken) läßt floristische Beziehungen zur *Polytrichum formosum* – *Dicranum scoparium*-Gesellschaft erkennen. NÖRR (1969) beschrieb provisorisch ein Polytricho-Dicranetum von Blockkuppen aus dem Bodetal (Harz), das unserer Gesellschaft (in der typischen Ausbildung) sehr nahe steht (die drei letzten Aufnahmen der Tab. 11 bei NÖRR lassen sich jedoch besser dem Dicrano-Hypnetum zuordnen). Das Sphagnetum nemorei, wie es DÜLL-HERMANN (1972) aus dem westlichen Odenwald mit einer Stetigkeitstabelle darstellte, enthält zahlreiche feuchtigkeitsliebende Arten wie *Aulacomnium palustre*, weiter *Hylocomium splendens* und *Rhytidiadelphus loreus* in höherer Stetigkeit und ist so floristisch deutlich geschieden. – Aus Nordeuropa liegen von v. KRUSENSTJERNA (1945) Beschreibungen mehrerer Sozionen vor, von denen die *Polytrichum formosum*-Sozion (im Ptilio-Hylocomietum, Pleurozion-Verband) den vorliegenden Beständen am nächsten steht, auch wenn die Bestände Südschwedens durch *Dicranum fuscescens* (boreale Art) oder *Ptilium crista-castrensis* artenreicher als die des Gebietes sind.

Ganz offen bleibt die Frage nach der Einstufung der Bestände. Floristisch zeigen sie enge Beziehungen zur Moosschicht bestimmter moosreicher Abbildungen des Luzulo-Fagetum und des Luzulo-Quercetum. Sie kommen jedoch auch außerhalb der Wälder in offenen Blockmeeren vor. Weitere derartige Gesellschaften sind zu erwarten; sie können vielleicht helfen, die Frage nach der Einstufung und Einordnung der Bestände zu beantworten. Vorerst sollen sie hier als (abhängige) Synusien und nicht als eigene Assoziationen gefaßt werden.

## 6. Neutro- und basiphile Moosvegetation

Neutro- und basiphile Moosgesellschaften spielen im Gebiet auf Buntsandsteinblöcken eine ganz untergeordnete Rolle. Von Natur aus kommen sie meist nur dort vor, wo sich über dem Buntsandstein der Muschelkalk erhalten hat, so besonders im unteren Taubertal, hier meist entlang von Bach- oder Sickerrinnen. Sekundär-vorkommen sind v. a. in Umgebung von Burgruinen zu beobachten. Häufigste Gesellschaft ist das Neckero-Anomodontetum viticulosi, das durch *Anomodon viticulosus*, *A. attenuatus* und (seltener) *Leptogium lichenoides* gekennzeichnet wird. An frischeren Stellen sind Bestände von *Isothecium alopecuroides* kennzeichnend, an Bächen auch *Thamnobryum alopecurum*-Bestände. – Floristische Besonderheit ist *Seligeria recurvata* (früher in der Leberklinge bei Wertheim beobachtet, STOLL, ob noch?, neuere Beobachtung in der Schlucht unterhalb Schloß Triefenstein bei Lengfurt). – Diese neutro- und basiphilen Moosgesellschaften sollen hier nicht weiter dargestellt werden.

## 7. Besonderheiten der Vegetation auf Buntsandstein im Odenwald und Spessart

Wenn auch die Moosvegetation auf kalkarmem Gestein in tieferen Lagen Mitteleuropas wenig bekannt ist, so lassen sich doch eine ganze Reihe charakteristischer Züge der Buntsandsteinvegetation des Gebietes herausstellen. Wichtiger Faktor für die Besiedlung der Steine mit Moosen dürfte deren Körnigkeit sein. Gneise, die schiefbrig verwittern und die oft eine glatte Oberfläche haben, bieten den Moosen ein ungünstigeres Substrat. In dieser Hinsicht dürfte sich der Buntsandstein am ehesten mit dem Granit- oder Granitporphyr vergleichen lassen. Hier ist v. a. an das reiche Vorkommen von *Dicranum fulvum* zu denken, das in Südwestdeutschland besonders von Sandsteinen bekannt ist, seltener auch von Graniten und nur ausnahmsweise auch von Gneisen. Der körnige, leicht abwitternde Buntsandstein verhindert auch das Aufkommen von Krustenflechten, die z. B. auf Gneisen oder Graniten eine wichtige Rolle spielen. Offensichtlich kann der Buntsandstein in gewisser Weise Wasser speichern. Nur so ist das regelmäßige Vorkommen von Rohhumus-Arten wie *Tetraphis pellucida*, *Lepidozia reptans*, *Jamesoniella autumnalis* oder auch *Mnium hornum* zu erklären, die hier deutlich häufiger als auf Gneis und Granit auftreten. Ausgesprochen hygrophile Arten wie *Pellia epiphylla*, *Marsupella emarginata*, *Heterocladium heteropterum* oder *Diplophyllum albicans* fehlen den Blöcken zumeist; vielfach beschränken sich diese Arten auf die unmittelbare Nähe kleiner Bachläufe. Sicher ist auch das Fehlen größerer Felsen von Bedeutung; sie weisen ein größeres Wassereinzugsgebiet auf und bieten so feuchtere Standorte. Hierin ist wohl auch die Ursache des Fehlens von *Rhabdoweisia fugax* oder *Tetradontium brownianum* (nur einmal bei Hirschhorn beobachtet) zu suchen, mindestens gebietsweise verstärkt durch das trockene Klima.

Das seltene Auftreten anspruchsvoller Arten deutet auf die Basenarmut des Buntsandsteins. Zu diesen „anspruchsvollen“ Moosen gehören bereits *Grimmia hartmanii* oder *Hedwigia ciliata*, die im ganzen Gebiet vorhanden, aber überall selten sind. Auch das seltene Vorkommen von *Racomitrium heterostichum* könnte dadurch erklärt werden. Besonders selten sind subneutrophile Arten, die noch reichere Substrate verlangen. Dazu zählen im Gebiet *Frullania tamarisci*, *Antitrichia curtipendula* oder *Hylocomium brevirostre*. Auf Keuper-sandsteinen des Schönbuschs sind diese Arten häufiger; sie finden sich dort auch in den azidophytischen Gesellschaften wie dem Dicranetum fulvi oder den Dicrano-Hypnion-Beständen. Die Armut des Gesteins dürfte auch eine der Ursachen sein, daß zu den aus Thüringen dargestellten Gesellschaften der Rhacomitrietalia kaum floristische Beziehungen bestehen (vgl. MARSTALLER 1982). – Das warme Klima des Gebietes wird durch das reichliche Auftreten von *Dicranum fulvum* (temperat verbreitet) unterstrichen. In der Darstellung der Sand-

steinvegetation Böhmens wird diese Art überhaupt nicht erwähnt (vgl. ZITTOVÁ-KURKOVÁ 1984), was vielleicht auf eine subatlantische Verbreitungstendenz hinweist. Montane Arten wurden im Gebiet nur ausnahmsweise gefunden, so etwa *Bazzania flaccida*, *Harpanthus scutatus* oder auch *Cephalozia lunulifolia*.

Pioniergesellschaften des Rohhumus wie das Tetraphidetum spielen in der Moosvegetation der Gebirge im Elbegebiet eine wichtigere Rolle als im Gebiet (vgl. SCHADE 1923, 1934, ZITTOVÁ-KURKOVÁ 1984); sie sind dort auch floristisch reicher, was sich z. B. im Vorkommen von *Mylia taylori* oder *Kurzia sylvatica* ausdrückt. Das subatlantisch verbreitete *Mnium hornum* scheint nur selten vorzukommen; *Jamesoniella autumnalis* (submediterran – temperat verbreitet?) fehlt den Tabellen aus dem Elbegebiet.

## Literatur

- ADE, A. (1942): Die Pflanzenwelt des Kahlgebietes und der Umgebung von Heigenbrücken. – Mitt. naturwiss. Mus. Stadt Aschaffenburg, N. F. 3: 3–57; Aschaffenburg.
- ALLORGE, P. (1921/1922): Les associations végétales du Vexin français. – Rev. gen. Bot., **33/34**, 342 S.; Paris.
- BARKMAN, J. J. (1958): Phytosociology and Ecology of cryptogamic Epiphytes. – 628 S. + 71 Tab.; Assen.
- BREUER, H. (1962): Beitrag zur Moosvegetation und Moosflora der Liassandsteinfelsen und Liassandsteinblöcke im Bereich des Naturparks Südeifel. – Decheniana, **114** (2): 111–123; Bonn.
- DÜLL, R. (1968–1970): Beiträge zur Flora des Odenwaldes. – Hess. flor. Briefe, **17** (203): 57–64 (1968), **19** (217): 1–10 (1970), **19** (224): 37–48 (1970); Darmstadt.
- DÜLL, R. (1969): Moosflora von Südwestdeutschland. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz, N. F. **10**: 39–138; Freiburg i. Br. (1. Teil, enthält nur Lebermoose).
- DÜLL-HERMANN, I. (1972): Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen an Moos- und Flechtengesellschaften im Naturschutzgebiet „Felsenmeer“ am Königstuhl bei Heidelberg. – Veröff. Landesst. Naturschutz u. Landschaftspflege Bad.-Württ., **40**: 9–50; Ludwigsburg.
- V. D. DUNK, K. (1972): Moosgesellschaften im Bereich des Sandsteinkupfers in Mittel- und Oberfranken. – Ber. naturwiss. Ges. Bayreuth, **14**: 7–100; Bayreuth.
- EGGER, K. & MATTERN, H. (1959): Zur Moosvegetation der Rhätsandsteinblockhalden im Schönbuch. – Jahresh. Ver. vaterl. Naturkunde, **114**: 132–137; Stuttgart.
- FAMILLER, I. (1910): Bryologisches aus dem Spessart. – Ber. naturwiss. Ver. Regensburg, **12**: 23–27; Regensburg.
- FAMILLER, I. (1911, 1913): Die Laubmoose Bayerns. Denkschr. kgl. bayer. bot. Ges. Regensburg, **10**: 1–233, **11**: 1–174; Regensburg.
- FRAHM, J. P. & FREY, W. (1983): Moosflora. – 522 S.; Stuttgart.
- GAMS, H. (1927): Von den Foliatères zur Dent de Morcles. – Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz, **15**: 760 S.; Bern.
- HERTEL, E. (1974): Epilithische Moose und Moosgesellschaften im nordöstlichen Bayern. – Ber. naturwiss. Ges. Bayreuth, Beih. **1**, 489 S. + 32 Tab.; Bayreuth.
- HERZOG, TH. (1943): Moosgesellschaften des höheren Schwarzwaldes. – Flora, N. F. **36**: 263–308; Jena.
- V. HÜBSCHMANN, A. (1967): Über die Moosgesellschaften und das Vorkommen der Moose in den übrigen Pflanzengesellschaften des Moseltales. – Schriftenr. Vegetationskunde, **2**: 63–121; Bad Godesberg.
- V. HÜBSCHMANN (1984): Überblick über die epilithischen Moosgesellschaften Zentraleuropas. – Phytocoenologia, **12** (4): 495–538; Stuttgart, Braunschweig.
- V. KRUSENSTJERNA, E. (1945): Bladmossvegetation och Bladmossflora i Uppsala-Trakten. – Acta Phytogeogr. Suec., **19**: 250 S.; Uppsala.
- MARSTALLER, R. (1982): Die Moosgesellschaften der Ordnung Rhacomitrietales heterostichi PHILIPPI 1956. 8. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens. Feddes Repert., **93** (6): 443–479; Berlin.
- MARSTALLER, R. (1984): Azidophile Moosgesellschaften auf Gestein, Erde und in Felsspalten an schattigen Standorten. 15. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens. – Gleditschia, **12** (1): 123–166; Berlin.
- NEUMAYR, L. (1971): Moosgesellschaften der südöstlichen Frankenalb und des vorderen Bayerischen Waldes. – Hoppea, **29**: 1–364 + 100 Tab.; Regensburg.
- NORR, M. (1969): Die Moosvegetation des Naturschutzgebietes Bodetal. – Hercynia, N. F. **6**: 345–435; Leipzig.
- PHILIPPI, G. (1956): Einige Moosgesellschaften des Südschwarzwaldes und der angrenzenden Rheinebene. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **15**: 91–124; Karlsruhe.
- PHILIPPI, G. (1965): Die Moosgesellschaften der Wutachschlucht. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz, N. F. **8**: 625–668; Freiburg i. Br.
- POELT, J. (1954): Moosgesellschaften des Alpenvorlandes. I, II. – Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., **163**: 141–174, 495–539; Wien.
- RODI, D., HENNECKE, G. & HAAS, A. (1976): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in den Klingen des Weizheimer Waldes. – Veröff. Naturschutz Landschaftspf. Bad.-Württ., **43** (1975): 88–131; Ludwigsburg.
- ROLL, J. (1927, 1928): Die Torfmoose und Laubmoose des Odenwaldes und ihre geographische Verbreitung. – Abh. naturwiss. Ver. Bremen, **26** (1): 113–184, **26** (2): 185–254; Bremen.
- SCHADE, A. (1923): Die kryptogamischen Pflanzengesellschaften an den Felswänden der Sächsischen Schweiz. – Ber. deutsch. bot. Ges., **41**: (49)–(59); Berlin.
- SCHADE, A. (1934): Die kryptogamische Pflanzenwelt an den Felswänden des Elbsandsteingebirges und ihre Lebensbedingungen. – Repert. spec. nov. regni veget., Beih., **76**: 12–32; Berlin.
- THYSSEN, P. (1961): Moosfunde bei Amorbach im Odenwald. – Ber. bayer. bot. Ges., **34**: 96–98; München.
- ZITTOVÁ-KURKOVÁ, J. (1984): Bryophyte communities of sandstone rocks in Bohemia. – Preslia, **56**: 125–152; Prag.

CHRISTIAN RIEGER

# Wanzen aus Malta (Insecta, Heteroptera)

## Summary

From the Maltesian Archipelago until now 78 species of Hemipterous Heteroptera are known by the works of TAMANINI (1966) and DE LUCCA (1969). Three further collections of bugs from Malta contained 77 species, 35 of them new for the islands. The pterygopolymorphism of the Mirid bug *Conostethus venustus* FIEB. is described. The abbreviation of wings in subbrachypterous specimens of both sexes from Malta is distinctly more advanced than in specimens from Middle Europe.

## Autor

Dr. CHRISTIAN RIEGER, Helmholtzweg 30, D-7440 Nürtingen.

## Einleitung

Malta liegt am Ostausgang der Straße von Sizilien, 360 km von Libyen, 90 km von Sizilien entfernt. Es bildet einen Archipel, dessen Gesamtfläche von 316 km<sup>2</sup> im wesentlichen auf drei Hauptinseln entfällt: Malta 246 km<sup>2</sup>, Gozo 67 km<sup>2</sup> und Comino 2,6 km<sup>2</sup>. Die übrige Fläche verteilt sich auf Cominetto und einige kleinere vorgelagerte Eilande.

Die Inselgruppe stellt den Rest einer ehemaligen Landverbindung zwischen Europa und Afrika dar. Die Inseln sind gekippte Kalktafeln, diese entspringen dem Meer im SW mit einer Steilküste, fallen nach NO ein, wo sie in ertrunkenen Tälern eine Reihe natürlicher Häfen besitzen. Das Landschaftsbild ist geprägt von der Verkarstung des Untergrundes, dem typischen Mittelmeerklima und der starken Nutzung durch den Menschen. Das ursprüngliche Pflanzenkleid ist eine Hartlaubvegetation, angepaßt an die heißen, trockenen Sommer (Mittel Juli/August 25° C) und kühlen Winter (Januarmittel 11°C). Die stark schwankenden Niederschläge betragen im Mittel 520 mm. Diese fallen fast ausschließlich im Winter. Niederschlagsarmut und hohe Temperaturen im Sommer bedingen 6 aride Monate. Die Hauptinsel war schon immer dicht besiedelt, eine Folge der hohen strategischen Bedeutung Malτας. Die Bevölkerungsdichte beträgt dort z. Z. 1200 Einwohner pro km<sup>2</sup>. Die hohe Bevölkerungszahl bedingte stets eine intensive landwirtschaftliche Nutzung, wodurch die natürliche Vegetation zurückgedrängt wurde. Landschaftsbestimmend sind heute vom Menschen eingeführte Pflanzen.

Die Wanzenfauna Malτας erfuhr nie eine eingehende Bearbeitung. TAMANINI stellte 1966 die verstreuten Daten zusammen und ergänzte diese durch die Ergebnisse einer neuen Aufsammlung. Das Ergebnis war eine Liste von 67 Wanzenarten. Eine dieser Arten muß nach unserem heutigen Wissen gestrichen werden (*Geocoris*

*siculus* FIEB.), schon TAMANINI wies auf den fraglichen Artstatus hin. Eine Erweiterung erfuhr die Liste TAMANINI durch die Arbeit von DE LUCCA (1969), der weitere 12 Arten von Malta meldet. Die Gesamtzahl der von Malta bekannten Wanzenarten beläuft sich damit auf 78.

Durch die Großzügigkeit von vier Sammlern bin ich nun in der Lage, das Wissen um die maltesischen Wanzen wiederum zu erweitern. Herr Prof. Dr. S. RIETSCHEL (Karlsruhe) sammelte im Herbst 1968 und im Frühjahr 1969 auf Malta, Herr F.-T. KRELL (Tübingen) vom 31. 3.–13. 4. 1985 und Frau A. RACHINSKY zusammen mit Herrn Dr. R. GRIMM vom 19. 4.–9. 5. 1985. Die Aufsammlung von Herrn Prof. RIETSCHEL befindet sich im Museum am Friedrichsplatz in Karlsruhe, das restliche Material in der Sammlung des Verfassers. In der folgenden Artenliste habe ich die Namen der Sammler weglassen, die Zuordnung ergibt sich aus den Sammeldaten. Für die Fauna der Insel neue Arten sind durch ein Sternchen hinter dem Artnamen gekennzeichnet.

## Artenliste

Corixidae LEACH

*Sigara lateralis* LEACH\*

Malta: Peters Pool, 26. 3. 1969, 4 ♂ 7 ♀.

Notonectidae LEACH

*Anisops sardea* HERRICH-SCHÄFFER\*

Malta: Peters Pool, 26. 3. 1969, 4 ♂ 3 ♀.

Veliidae DOHRN

*Microvelia pygmaea* DUFOUR\*

Malta: Peters Pool, 26. 3. 1969, 5 ♂ 5 ♀.

Miridae HAHN

*Macrolophus caliginosus* WAGNER\*

Gozo: 27. 3. 1969, 2 ♀.

*Trigonotylus pallidicornis* REUTER\*

Malta: Ghallis Tower, 30. 10. 1968, 3 ♀; Għar Dalam, 24. 3. 1969, 1 Ex.

*Calocoris nemoralis* FABRICIUS

var. *hispanica* GMELIN

Malta: Marsaxlokk, 21. 3. 1969, 5 ♂ 3 ♀; Mnajdra, 25. 3. 1969, 2 ♂ 3 ♀; Għar Dalam, 29. 3. 1969, 2 ♂.

Gozo: 27. 3. 1969, 1 ♂ 2 ♀; Mgarr, 9. 4. 1985, 1 ♂.

var. *rubromarginata* LUCAS

Malta: Mellieħa, 1. und 3. 4. 1985, 2 ♂.

*Calocoris norvegicus* GMELIN

Malta: Marsaxlokk, 21. 3. 1969, 7 ♂ 3 ♀.

*Calocoris trivialis* COSTA\*

Gozo: 27. 3. 1969, 3 ♂ 2 ♀.

*Polymerus cognatus* FIEBER\*

Malta: Marsaxlokk, 23. 10. 1968, 1 ♂; Ghallis Tower, 30. 10. 1968, 1 ♀, 8. 11. 1968, 5 ♂ 2 ♀

*Taylorilygus pallidulus* BLANCHARD

Malta: Marsaxlokk, 21. 3. 1969, 1 ♂.

*Capsodes lineolatus* BRULLE

Malta: Ras il-Mignuna, 22. 3. 1969, 5 ♂ 2 ♀; Mnajdra, 25. 3. 1969, 2 ♂; Festland gegenüber St. Paul's Island, 21. 4.–4. 5. 1985, 1 ♂; Mellieha, 19. 4.–9. 5. 1985, 1 ♂ 2 ♀, 10. 4. 1985, 1 ♀.

*Pachytomella passerinii* COSTA

Malta: Marsaskala, 21. 3. 1969, 2 ♂ 2 ♀ 2 Larven.  
Gozo: 27. 3. 1969, 1 ♂ 9 ♀.

*Macrotylus nigricornis* FIEBER\*

Gozo: 27. 3. 1969, 4 ♂ 3 ♀.

*Conostethus venustus* FIEBER

Gozo: 22. 3. 1969, 1 ♂ 3 ♀.

*Conostethus venustus* weist einen ausgeprägten Flügelpolymorphismus auf. Der Vergleich der Tiere aus Malta mit einer größeren Serie aus Mitteleuropa (Schloßböckelheim/Nahe) zeigt, daß die Stücke von Gozo eine noch weitergehende Verkürzung der Flügeldecken zeigen. In Abb. 1 habe ich die Flügeldecken von makropteren bzw. pseudobrachypteren Stücken von der Nahe den Flügeldecken von Stücken aus Malta gegenübergestellt. Die Tendenz zur Verkürzung beschränkt sich wesentlich auf die apikalen Teile der Flügeldecken, wobei mit zunehmender Verkürzung die Größe der Membran, der Zellen in der

Membran und des Cuneus abnimmt. Besonders bei dem Männchen von Gozo ist die kleine Membranzelle nur mehr schwer zu erkennen, der Cuneus verschmilzt mehr oder weniger mit dem Corium.

## Anthoridae AMYOT &amp; SERVILLE

*Orius pallidicornis* REUTER\*

Malta: Benghisa, 31. 10. 1968, 5 ♂ 14 ♀.

*Orius niger* WOLFF

Malta: Marsaskala, 21. 3. 1969, 1 ♀

*Orius laevigatus* FIEBER\*

Malta: Ghallis Tower, 30. 10. 1968, 1 ♀; Marsaskala, 21. 3. 1969, 1 ♂.

*Lyctocoris campestris* FABRICIUS\*

Malta: Mellieha, 10. 4. 1985, 1 ♀.

## Cimicidae LATREILLE

*Cimex lectularis* LINNÉ\*

Malta: Valetta, 29. 3. 1969, 1 ♀

## Nabidae COSTA

*Nabis pseudoferus ibericus* REMANE\*

Malta: Ghallis Tower, 30. 10. 1968, 3 ♂ 1 ♀.

## Reduviidae LATREILLE

*Ploearia domestica* SCOPOLI

Malta: Għar Lapsi, 22. 4. 1985, 1 ♂; Marfa Ridge, NW Il-Għadira, 3. 5. 1985, 1 ♂.

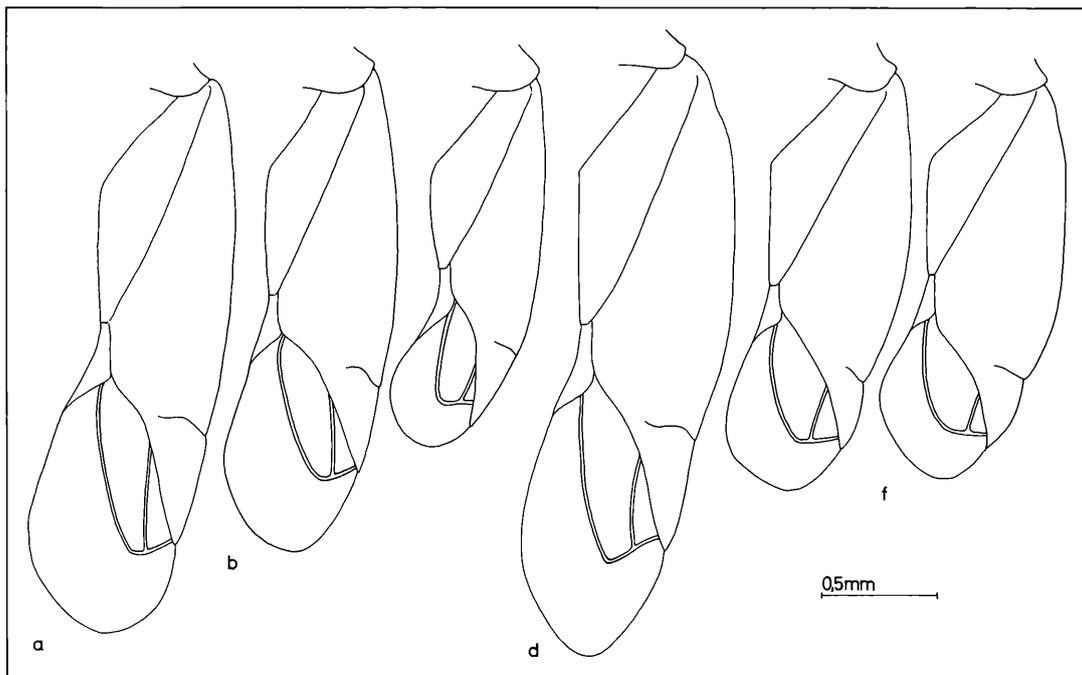
*Coranus aegyptius* FABRICIUS

Abbildung 1. *Conostethus venustus* FIEBER. a–c ♂; d–f ♀; a, b, d, e Schloßböckelheim (Nahe); c, f Malta.

- Gozo: 27. 3. 1969, 1 ♀
- Rhinocoris erythropus* LINNÉ  
Malta: Għar Dalam, 29. 3. 1969, 1 ♀; Mellieħa, 10. 4. 1985, 1 ♂.
- Gozo: 22. 3. 1969, 1 ♂ 2 ♀.
- Reduvius personatus* LINNÉ  
Malta: Qrendi, 22. 10. 1968, 1 erwachsene Larve; Marfa Ridge, S Armier Bay, 27. 4. 1985, 1 ♂.
- Oncocephalus squalidus* ROSSI\*  
Malta: Marfa Ridge, NW Il-Għadira, 3. 5. 1985, 1 ♂.
- Tingidae COSTA
- Tingis cardui* LINNÉ\*  
Gozo: 22. 3. 1969, 1 ♂ 2 ♀.
- Lygaeidae STAL
- Lygaeus creticus* LUCAS\*  
Malta: Mellieħa, 10. 4. 1985, 1 ♂.
- Spilostethus pandurus* SCOPOLI  
Malta: Manjdra, 22. 10. 1968, 1 ♂; Marsaxlokk, 23. 10. 1968, 1 ♂ 3 ♀; Marfa Ridge, 19. 3. 1969, 2 ♂ 1 ♀; Valetta, 11. 4. 1985, 1 ♀, 30. 4.–6. 5. 1985, 1 ♂; Għar Lapsi, 22. 4. 1985, 1 ♂; Dingli Cliffs S Dingli, 24.–29. 4. 1985, 1 ♂.
- Comino: Annunciation Church, 28. 4. 1985, 1 ♀.
- Gozo: 22. 3. 1969, 5 ♂ 3 ♀.
- Horvathiolus superbus* POLLICH  
Gozo: 27. 3. 1969, 1 ♂ 1 ♀.
- Horvathiolus gibbicollis* COSTA  
Malta: Tal-Merħia, W Bahrija, 20. 4. 1985, 2 ♂ 1 ♀; Armier Bay, 27. 4.–4. 5. 1985, 1 ♂ 1 ♀.
- Gozo: 22. 3. 1969, 1 ♂.
- Apterola pedestris* STAL  
Malta: Għar Dalam, 20. 10. 1968, 2 ♀; Qrendi, 22. 10. 1968, 2 ♂; Għallis Tower, 8. 11. 1968, 1 ♀.
- Gozo: 22. 3. 1969, 1 ♂.
- Lygaeosoma sardeum* SPINOLA  
Malta: Ras il-Mignuna, 22. 3. 1969, 1 ♀; Mellieħa Bay, 19. 4.–8. 5. 1985, 1 ♀; Mellieħa, 3. 4. 1985, 1 ♀.
- Gozo: 22. 3. 1969, 1 ♀.
- Nysius cymoides* SPINOLA\*  
Malta: Għallis Tower, 30. 10. 1968, 1 ♀.
- Nysius graminicola* KOLENATI  
Malta: Marsaxlokk, 23. 10. 1968, 1 ♀; Għallis Tower, 30. 10. und 8. 11. 1968, 27. 3. 1969, 4 ♂ 6 ♀.
- Geocoris megacephalus* ROSSI (*siculus* FIEBER)  
Malta: Għallis Tower, 30. 10. 1968, 3 ♂ 2 ♀.
- Heterogaster urticae* FABRICIUS  
Gozo: 22. 3. 1969, 1 ♂.
- Oxycarenus lavaterae* FABRICIUS  
Malta: Mellieħa, 1. 4. 1985, 1 ♀.
- Gozo: Victoria, 5. 5. 1985, 2 ♂ 2 ♀.
- Acompus laticeps* RIBAUT (*australis* HORVATH)\*  
Malta: Tal-Merħia, W Bahrija, 20. 4. 1985, 1 ♀.
- Hyalochilus ovatulus* COSTA\*  
Malta: Mellieħa, 4. 4. 1985, 1 ♀.
- Gozo: 22. 3. 1969, 1 ♂.
- Scolopostethus pictus* SCHILLING\*  
Malta: Marfa Ridge, 19. 3. 1969, 1 ♂.
- Taphropeltus contractus* HERRICH-SCHÄFFER\*  
Malta: Ta'Xbiex, 7. 11. 1968, 1 ♂; Għar Lapsi, 22. 4. 1985, 1 ♂; Mġarr, 1. 5. 1985, 1 ♀.
- Emblethis denticollis* HORVATH\*  
Malta: Mnaidra, 25. 3. 1969, 1 ♀; Mellieħa, 3. 4. 1985, 1 ♀.
- Gozo: Xagħra Għajnsielem, 22. 3. 1969, 1 ♂ 2 ♀.
- Emblethis angustus* MONTANDON  
Malta: Marsaxlokk, 23. 10. 1969, 1 ♂; Mellieħa, 3. 4. 1985, 1 ♂.
- Gozo: 22. 3. und 27. 3. 1969, 2 ♂ 2 ♀.
- Aphanus rolandri* LINNÉ  
Malta: Mellieħa, 3. 4. 1985, 1 ♀, S Gudja, 26. 4. 1985, 1 ♀.
- Gozo: 22. 3. 1969, 2 ♂.
- Lamprodema maurum* FABRICIUS\*  
Malta: Mellieħa, 3. 4. 1985, 1 ♀.
- Aellopus atratus* GOEZE\*  
Malta: Mellieħa, 3. 4. 1985, 1 ♂ 1 ♀; Armier Bay, 27. 4.–4. 5. 1985, 1 ♀.
- Microtomideus leucodermus* FIEBER\*  
Malta: Mellieħa, 3. 4. 1985, 1 ♀, 19. 4.–9. 5. 1985, 1 ♀.
- Liolobus walkeri* SAUNDERS  
Malta: Għar Lapsi, 22. 4. 1985, 1 ♂.
- Xanthochilus saturnius* ROSSI  
Malta: Għar Dalam, 20. 10. 1968, 2 ♂ 1 ♀.
- Gozo: 27. 3. 1969, 1 ♂.
- Beosus maritimus* SCOPOLI\*  
Malta: Mellieħa Bay, 19. 4.–8. 5. 1985, 1 ♀.
- Gozo: 27. 3. 1969, 1 ♀.
- Pyrrhocoridae FIEBER
- Scantius aegyptius* LINNÉ  
Malta: Marfa Ridge, 13. 9. 1969, 1 ♀; Mellieħa Bay, 19. 4.–8. 5. 1985, 1 ♀; St. Thomas Bay, 23. 4. 1985, 1 ♀; Valetta, 30. 4.–6. 5. 1985, 1 ♀.
- Comino: Annunciation Church, 28. 4. 1985, 1 ♀.
- Gozo: Victoria, 5. 5. 1985, 1 ♂ 2 ♀.
- Dicranocephalidae DOUGLAS & SCOTT
- Dicranocephalus setulosus* FERRARI  
Gozo: 27. 3. 1969, 1 ♂.
- Ein Exemplar von hell bräunlicher Grundfärbung. Der Scapus ohne deutlich abtastende Haare. TAMANINI (1966) stellte ebenfalls Abweichungen in der Behaarung der ihm vorliegenden Exemplare fest.
- Dicranocephalus agilis* SCOPOLI  
Malta: Mnaidra, 22. 10. 1968, 2 ♂ 2 ♀, 25. 3. 1969, 2 ♀; Marfa Ridge, 19. 3. 1969, 1 ♂ 1 ♀; Dingli Cliffs S Dingli, 24.–29. 4. 1985, 1 ♂.
- Coreidae STAL
- Strobilotoma typhaecornis* FABRICIUS\*  
Malta: Mnaidra, 25. 3. 1969, 1 ♂ 1 ♀.
- Haploprocta sulcicornis* FABRICIUS  
Malta: Mellieħa, 3. 4. 1985, 1 ♀.
- Arenocoris waltii* HERRICH-SCHÄFFER

Gozo: 22. 3. 1969, 1 ♂.

#### Alydidae STAL

##### *Microlytra fossularum* ROSSI\*

Malta: Mellieħa, 19. 4.–9. 5. 1985, 1 ♀ 1 ♂.

##### *Campotopus lateralis* GERMAR

Malta: Marsaxlokk, 23. 10. 1968, 1 ♂; Ghallis Tower, 30. 10. 1968, 1 ♀; Mnajdra, 25. 3. 1969, 2 ♂; Mellieħa, 3. 4. 1985, 1 ♀.

#### Rhopalidae AMYOT & SERVILLE

##### *Maccevechus corsicus* SIGNORET (*lutheri* WAGNER)

Gozo: 27. 3. 1969, 2 ♂.

Der in TAMANINI (1966) Liste aufgeführte *M. lineola* F. bezieht sich vermutlich auf diese Art (JOSIFOV 1966, GÖLLNER-SCHIEDING 1983: 158).

##### *Corizus hyoscyami* LINNÉ\*

Malta: Birżebbuġa, 31. 10. 1968, 1 ♀.

#### Scutelleridae LEACH

##### *Odontoscelis signata* FIEBER\*

Malta: Mellieħa Bay, 19. 4.–8. 5. 1985, 1 ♀; Ramla Tal-Mixquqa (Golden Bay), 27. 4.–1. 5. 1985, 2 ♀; Cirkewwa (Paradise Bay), 27. 4.–8. 5. 1985, 1 ♀. Comino: Annunciation Church, 28. 4. 1985, 1 ♂.

Die Zugehörigkeit der vier Weibchen von der Hauptinsel zu *O. signata* FIEB. ist nicht ganz sicher.

##### *Odontotarsus caudatus* BURMEISTER

Malta: Ghallis Tower, 8. 11. 1968, 1 ♀; Mellieħa, 4. 4. 1985, 1 ♀.

##### *Psacasta exanthematica* SCOPOLI\*

##### var. *cerinthe* FABRICIUS

Malta: Mellieħa, 3. 4. und 10. 4. 1985, 2 ♂ 1 ♀; Ras il-Bajjada, 6. 4. 1985, 1 ♂.

#### Pentatomidae LEACH

##### *Ventocoris trigonus* KRYNICKI\*

Malta: Marfa Ridge, 2 km SW Dahlet ix-Xilep, 19.–27. 4. 1985, 1 ♂.

##### *Ancyrosoma leucogrammum* GMELIN

Malta: Mellieħa, 3. 4. 1985, 1 ♂.

##### *Graphosoma lineatum* LINNÉ

Malta: Birżebbuġa, 31. 10. 1968, 2 ♂ 3 ♀; Mellieħa, 19. 4.–9. 5. 1985, 3 ♂ 1 ♀.

##### *Sciocoris sideritidis* WOLLASTON

Gozo: Mġarr, 9. 4. 1985, 1 ♀.

##### *Sciocoris helferi* FIEBER\*

Malta: Bengħisa, 31. 10. 1968, 1 ♂; Mellieħa, 1. 4. und 3. 4. 1985, 4 ♂ 12 ♀; Salina Bay, 22. 4. 1985, 1 ♀; Għar Lapsi, 22. 4. 1985, 1 ♂ 1 ♀

##### *Holcostethus albipes* FABRICIUS

Malta: Mellieħa, 3. 4. 1985, 1 ♀.

##### *Carpocoris mediterraneus mediterraneus* TAMANINI

Malta: Mnajdra, 25. 3. 1969, 1 ♂ 1 ♀.

Gozo: 22. 3. und 27. 3. 1969, 1 ♂ 2 ♀.

##### *Codophila varia* FABRICIUS

Malta: Mellieħa, 3. 4. 1985, 1 ♂.

Gozo: 22. 3. 1969, 2 ♂ 3 ♀.

##### *Bagrada hilaris* BURMEISTER

Malta: Vittoriosa, 6. 11. 1968, 2 ♀.

#### Cydnidae BILLBERG

##### *Sehirus morio* LINNÉ

Malta: Mellieħa, 31. 3. 1985, 1 ♀.

##### *Crocistethus wallianus* FIEBER\*

Malta: Mellieħa, 3. und 4. 4. 1984, 1 ♂ 6 ♀.

##### *Byrsinus albipennis* COSTA\*

Malta: Ramla Tal-Mixquqa (Golden Bay), 24. 4.–1. 5. 1985, 1 ♀.

##### *Macroscytus brunneus* FABRICIUS

Malta: Valletta, 7. 4. 1985, 1 ♀.

Gozo: 22. 3. und 27. 3. 1969, 2 ♂; Mġarr, 5. 5. 1985, 1 ♂ 1 ♀.

##### *Cydnus aterrimus* FORSTER

Malta: Għar Dalam, 26. 9. 1968, 1 ♂; Marfa Ridge, 19. 3. 1969, 1 ♂; Mellieħa, 1. 4. und 3. 4. 1985, 8 ♂ 5 ♀; Mellieħa Bay, 19. 4.–8. 5. 1985, 2 ♀; Għar Lapsi, 22. 4. 1985, 1 ♀.

Comino: Annunciation Church, 28. 4. 1985, 1 ♂.

Gozo: 27. 3. 1969, 1 ♂ 2 ♀; Victoria, 5. 5. 1985, 1 ♂.

## Ergebnis

Die Aufsammlungen von Malta enthalten 77 Wanzenarten, 35 davon neu für die Inselgruppe. Die Liste der maltesischen Wanzen umfaßt damit 112 Arten.

Subbrachyptere Stücke der Miride *Conostethus venustus* FIEB. von Malta weisen in beiden Geschlechtern deutlich stärker verkürzte Flügeldecken auf als mitteleuropäische Exemplare. Weitergehende Aussagen dazu sind aber wegen des Mangels an umfänglicherem Material von Malta nicht möglich.

## Dank

Den oben genannten Sammlern sei an dieser Stelle herzlich gedankt für die Überlassung bzw. den Entleih des wertvollen Materials, Herrn G. SEIDENSTÜCKER in Eichstätt für seine Bestimmungshilfe.

## Literatur

- DE LUCCA, C. (1969): Emitteri Eterotteri maltesi. – Boll. Soc. Entomol. Ital. **99–101**: 115–116.  
 GÖLLNER-SCHIEDING, U. (1983): General-Katalog der Familie Rhopalidae (Heteroptera). – Mitt. zool. Mus. Berlin, **59**: 37–189.  
 JOSIFOV, M. (1966): Zur Systematik der Gattung *Maccevechus* Dallas, 1852 (Hemiptera, Heteroptera, Rhopalidae). – Reichenbachia, **8**: 55–61.  
 TAMANINI, L. (1966): Eterotteri delle Isole maltesi (Hemiptera, Heteroptera). – Boll. sed. Accad. Gioenia Sci. nat. Catania., Ser. IV, **8**: 679–697

HERBERT ZELL

# Nematoden eines Buchenwaldbodens

## 6. Die Dorylaimen (Nematoda, Dorylaimida)

### Kurzfassung

In der Laubstreu und Humusschicht eines Buchenwaldes wurden aus der Unterordnung Dorylaimina als Adulttiere nur Vertreter der Gattung *Eudorylaimus* gefunden. In angrenzenden Biotopen (Waldweg, Moos, morsches Holz) konnten zudem Arten der Gattungen *Mesodorylaimus* und *Pungentus* nachgewiesen werden. Insgesamt wurden 14 Arten erfaßt, von denen fünf Arten (*Eudorylaimus badensis*, *E. maritoides*, *E. pseudobokori*, *Mesodorylaimus similibastiani*, *Pungentus porosus*) neu sind. *E. badensis* n. sp. ist charakterisiert durch das relativ kurze Prärektum, die kurze Cardia und den schlanken Stachel, dessen Öffnung etwa  $\frac{1}{2}$  der Stachellänge beträgt. *E. maritoides* n. sp. ähnelt sehr stark *E. maritus* ANDRASSY, 1959, ist jedoch größer und besitzt ein längeres Prärektum. *E. pseudobokori* n. sp. unterscheidet sich von *E. bokori* (ANDRASSY, 1958) durch die Größe, den längeren Ösophagus, den längeren Schwanz und den kürzeren Mundstachel mit größerer Öffnung. *Mesodorylaimus similibastiani* n. sp. besitzt verschmolzene Lippen, einen kurzen Mundstachel und ein kurzes Prärektum. *Pungentus porosus* n. sp. kommt *P. pumilus* ANDRASSY, 1963, sehr nahe, unterscheidet sich aber durch die Körpergröße, den schlankeren Stachel und durch das Vorhandensein von Blasen in der Schwanzkutikula.

### Summary

#### Nematodes of a beech wood soil 6. The Dorylaims (Nematoda, Dorylaimida)

In the litter and humus layer of a beech wood the sub-order Dorylaimina is represented – as adults – only by specimens of the genus *Eudorylaimus*. In adjoining biotopes (woodland path, moss, rotten wood) there could be found, too, species of the genera *Mesodorylaimus* and *Pungentus*. 14 species have been registered all together, out of which five species are new: *Eudorylaimus badensis*, *E. maritoides*, *E. pseudobokori*, *Mesodorylaimus similibastiani* and *Pungentus porosus*.

*E. badensis* n. sp. is characterized by the relatively short prerectum, by the short cardia and the slender spear, the aperture of which occupies about half the length. *E. maritoides* n. sp. is much similar to *E. maritus* ANDRASSY, 1959, but is longer and has a longer prerectum. *E. pseudobokori* n. sp. differs from *E. bokori* (ANDRASSY, 1958) by its size, its longer esophagus, its longer tail and its shorter spear with a larger aperture. *Mesodorylaimus similibastiani* n. sp. has got amalgamated lips, a short spear and a short prerectum. *Pungentus porosus* n. sp. comes close to *P. pumilus* ANDRASSY, 1963, but differs from it by its body size, its slenderer spear and by the presence of „saccate bodies“ in the cuticle of the tail.

Nematoden eines Buchenwaldbodens 5.: *Carolinea* 43: 77–92 (1985).

### Résumé

#### Nématodes du sol d'une forêt de hêtre 6. Les Dorylaimides (Nematoda, Dorylaimida)

Dans la litière et dans la couche de terre végétale d'une forêt de hêtre on a trouvé comme adultes du sous-ordre Dorylaimina seulement des représentants du genre *Eudorylaimus*. Dans des biotopes voisins (un chemin forestier, des mousses, du bois pourri) on a pu enregistrer des espèces des genres *Mesodorylaimus* et *Pungentus* de plus. En somme on a découvert 14 espèces dont cinq sont nouvelles: *Eudorylaimus badensis*, *E. maritoides*, *E. pseudobokori*, *Mesodorylaimus similibastiani* et *Pungentus porosus*.

*E. badensis* n. sp. est caractérisé par le prerectum relativement court, la courte cardia et l'aiguillon élancé, dont l'ouverture occupe environ la moitié de la longueur de l'aiguillon. *E. maritoides* n. sp. ressemble beaucoup à *E. maritus* ANDRASSY, 1959, mais il est plus grand et a un prerectum plus long. *E. pseudobokori* n. sp. se diffère de *E. bokori* (ANDRASSY, 1958) par la grandeur, l'oesophage plus long, une queue plus longue et par l'aiguillon plus court à ouverture plus grande. *Mesodorylaimus similibastiani* n. sp. a des lèvres amalgamées, un court aiguillon et un court prerectum. *Pungentus porosus* approche de *P. pumilus* ANDRASSY, 1963, mais se diffère par la grandeur du corps, l'aiguillon plus élancé et par la présence des „soufflures cuticulaires“ dans la région de la queue.

### Autor

Dr. HERBERT ZELL, Institut für Biologie II, RWTH Aachen, Kerpenerstr. 16, D-5100 Aachen.

### 1. Einleitung

Die überwiegende Anzahl der ökologischen Bestandsaufnahmen von Nematoden wurde auf Wiesen und Feldern durchgeführt, wobei in vielen Fällen das Hauptaugenmerk auf die ökonomisch bedeutsamen Pflanzenparasiten gerichtet war. Relativ wenige Autoren beschäftigten sich mit der Nematodenfauna der Wälder, wobei hier bevorzugt Nadelwälder untersucht wurden. Über die Fauna der Buchenwälder liegen nur die Arbeiten von VOLZ (1951), BASSUS (1962), YEATES (1972) und POPOVICI (1984) vor. Von diesen geben YEATES und POPOVICI nur Artenlisten an. Allein bei VOLZ und BASSUS finden sich auch Angaben über die Vertikalverteilung der Arten, während über die Siedlungsdichte der einzelnen Arten von keinem der Autoren genauere Angaben gemacht werden.

Ein Vergleich der Artenlisten zeigt, daß das Arten- und Gattungsspektrum der Dorylaimen wahrscheinlich durch den pH-Wert des Bodens beeinflusst wird. Dieser liegt im dänischen Buchenwald (YEATES) in der Nähe des Neutralpunktes (pH 6,0–7,0), der des rumänischen (POPOVICI) nur geringfügig darunter (pH 5,2–6,4). Der Buchenstandort bei Eisenach (BASSUS) weist einen pH-Wert von 3,8–5,0 auf, ähnliche Werte dürften auch im Buchenwald von Steinweiler (VOLZ) erreicht werden. Die beiden Letztgenannten entsprechen damit in etwa dem Untersuchungsgebiet von Schluttenbach, in dem der pH-Wert 3,8–4,7 beträgt (MITTMANN 1980). Der Artenbestand der freilebenden Nematoden läßt sich

auf dem Niveau der Arten nur schwer vergleichen, zeigt jedoch in vielen Fällen Übereinstimmung auf Gattungsebene. Es wird deutlich, daß die schwach sauren bis neutralen Buchenwaldböden eine weit größere Vielfalt an Gattungen beherbergen als die sauren. Besonders stark zeigen sich diese Unterschiede bei den Dorylaimen. Neben den auch in den sauren Böden vertretenen Gattungen treten in schwach sauren bis neutralen Böden noch zusätzlich die Gattungen *Leptonchus*, *Nygodolaimus*, *Sectonema*, *Pungentus* und *Longidorella* auf. Da diese neben dem von VOLZ untersuchten Biotop auch bei BASSUS fehlen, ist für das Vorkommen dieser Gattungen nicht so sehr der Unterwuchs als vielmehr

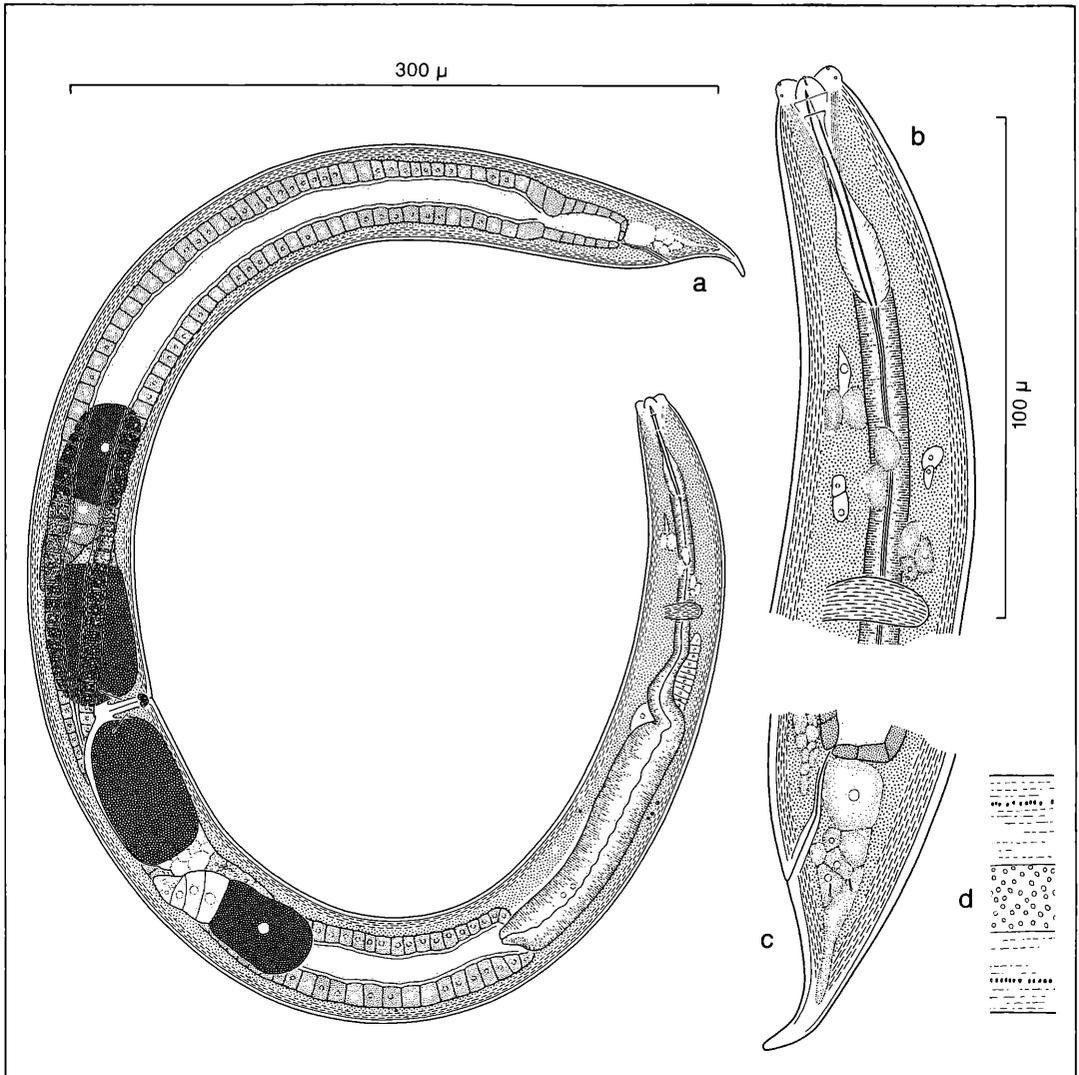


Abbildung 1. *Eudorylaimus badensis* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermislente und Muskeln.

der pH des Bodens verantwortlich. Besonders interessant erscheint in dieser Hinsicht *Mesodorylaimus bastiani*. Diese Art wurde von YEATES und POPOVICI gefunden, nicht jedoch von VOLZ und BASSUS. In der Laubstreu des Untersuchungsgebietes von Schluttenbach fehlt diese Art ebenfalls. Sie lebt jedoch nur einige Meter vom eigentlichen Untersuchungsgebiet entfernt am Rande eines Waldweges. Dies ist besonders aufschlußreich, da sich in unmittelbarer Nähe des Waldweges, der mit Muschelkalk geschottert ist, die pH-Werte in Richtung des Neutralpunktes verschieben. Hierdurch gewinnt der Waldboden mehr Ähnlichkeit mit den höchstens schwach sauren Buchenwaldböden Dänemarks und Rumäniens, was sich auch in der Verschiebung des Artbestandes und in der höheren Zahl an Gattungen ausdrückt. Es ist daher verständlich, daß im eigentlichen Untersuchungsgebiet nur die Gattung *Eudorylaimus* mit Adulttieren vertreten ist, am Rande des Waldweges jedoch auch Vertreter der Gattungen *Mesodorylaimus* und *Pungentus* gefunden wurden.

Das Material entstammt in der Hauptsache einer über dreijährigen kontinuierlichen Aufsammlung im Untersuchungsgebiet im Stadtwald Ettlingen bei Schluttenbach, ca. 15 km südlich von Karlsruhe im nördlichen Schwarzwaldvorland (vgl. BECK & MITTMANN 1982). Stichprobenartig wurde daneben (April und November 1982) die Fauna von Moospolstern auf Steinen, morschem Holz sowie am Rand eines in der Nähe verlaufenden Waldweges überprüft. Das gesamte Material befindet sich in den Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe.

## 2. Gattung *Eudorylaimus* ANDRASSY, 1959

### 2.1 *Eudorylaimus badensis* n. sp. (Abb. 1)

Typus ♀: L = 1,011 mm, a = 20,6, b = 3,7, c = 24,7, V = 52,1 %

♀ ♀: n = 12, L = 0,768–1,072 mm, a = 20,0–28,1, b = 2,9–3,8, c = 21,2–29,3, V = 49,1–52,6 %

Körper mäßig schlank. Lippen abgesetzt, getrennt. Schwanz konisch, nach ventral gebogen, Ende gerundet. Kutikula glatt, 1,5 µm dick. Längsmuskeln und Epidermisleisten durchscheinend. Laterale Epidermisleiste

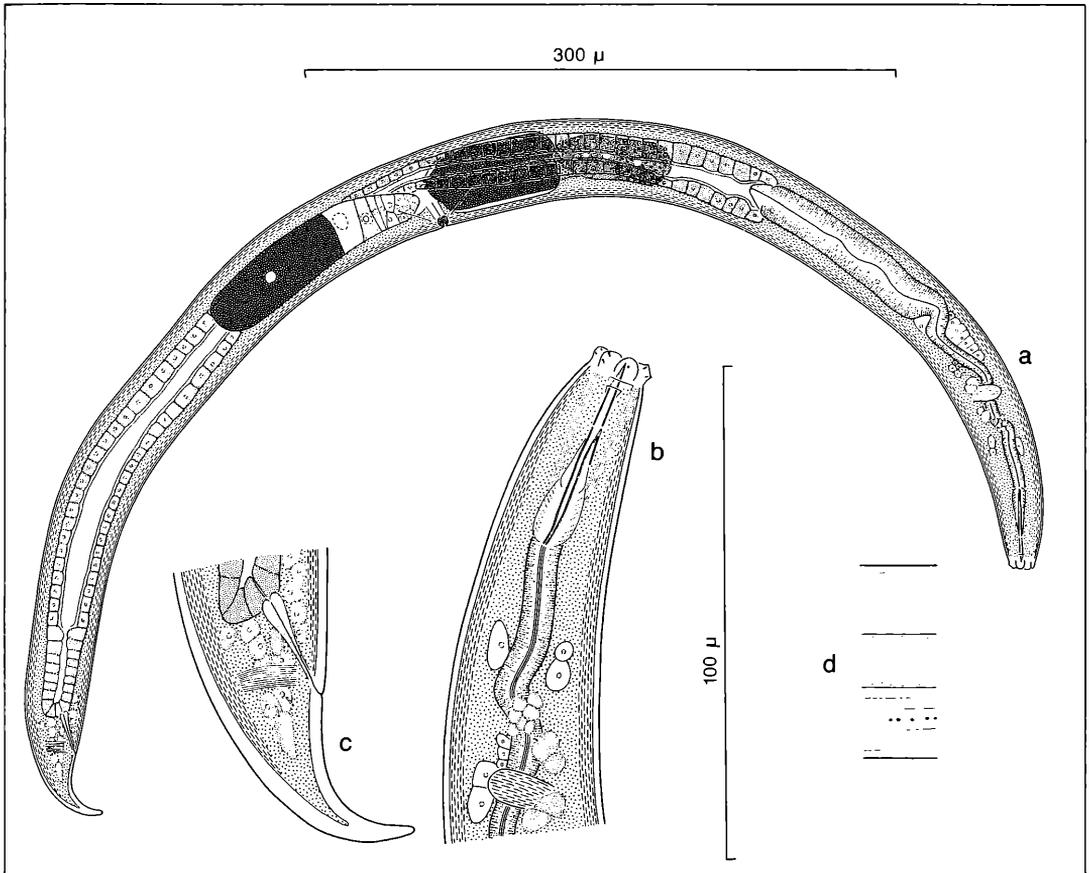


Abbildung 2. *Eudorylaimus discolaimioideus* I, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

etwa  $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$  der korrespondierenden Körperbreite. Seitenorgan 50 % der korrespondierenden Breite. Odontostyl 13–15  $\mu$ m lang, schlank, Stachelöffnung etwa  $\frac{1}{2}$  der Stachellänge. Odontophor 30–35  $\mu$ m lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös. Ösophagus bei 52–57 % erweitert. Cardia kurz. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum. Prärektum 33–50  $\mu$ m lang (etwa 1,5 Rektallängen).

Vulva kutikularisiert. Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, antidrom umgeschlagen. Maximal 1 reifes Ei in jedem Uterusast. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 4–5 Oozyten einzellig stehend. Lage der Gonadenäste variabel, meist vorderer rechts, hinterer links des Darms liegend (83 %), seltener vorderer links, hinterer rechts (17 %).

Diagnose: Eine relativ kleine, mäßig schlanke *Eudorylaimus*-Art mit abgesetzten Lippen, schlankem Stachel mit langer Öffnung, kurzem, ventral gebogenem Schwanz und kurzem Prärektum von etwa 1,5 Rektallängen.

*Eudorylaimus badensis* unterscheidet sich von *E. pira-*

*cicabensis* (LORDELLO, 1955: 214) durch die weniger stark abgesetzten Lippen, das kürzere Prärektum und die etwas schlankere Gestalt, von *E. arcus* (THORNE & SWANGER, 1936: 87) durch den schlankeren Stachel, den geringeren c-Wert und die abweichende Schwanzform. *E. productus* (THORNE & SWANGER, 1936: 95) besitzt einen plumperen Stachel, eine abweichende Schwanzform sowie einen längeren Gonadenumschlag, *E. acuticauda* (DE MAN, 1880 sensu DE MAN, 1880: 91) ist größer, besitzt einen kürzeren Schwanz und unterscheidet sich in der Vulvaposition, *E. acuticauda* (DE MAN, 1880 sensu THORNE & SWANGER, 1936: 85) ebenfalls in der Körpergröße sowie durch den kürzeren Ösophagus.

Typus: Nr. QHA-L 1179,1 (38,8/97,7), Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe.

Locus typicus: Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (Luzulo-Fagetum), unter *Fagus sylvatica*, Laubstreu.

Vorkommen im Gebiet: Laubstreu (L-, F- und Humus-schicht).

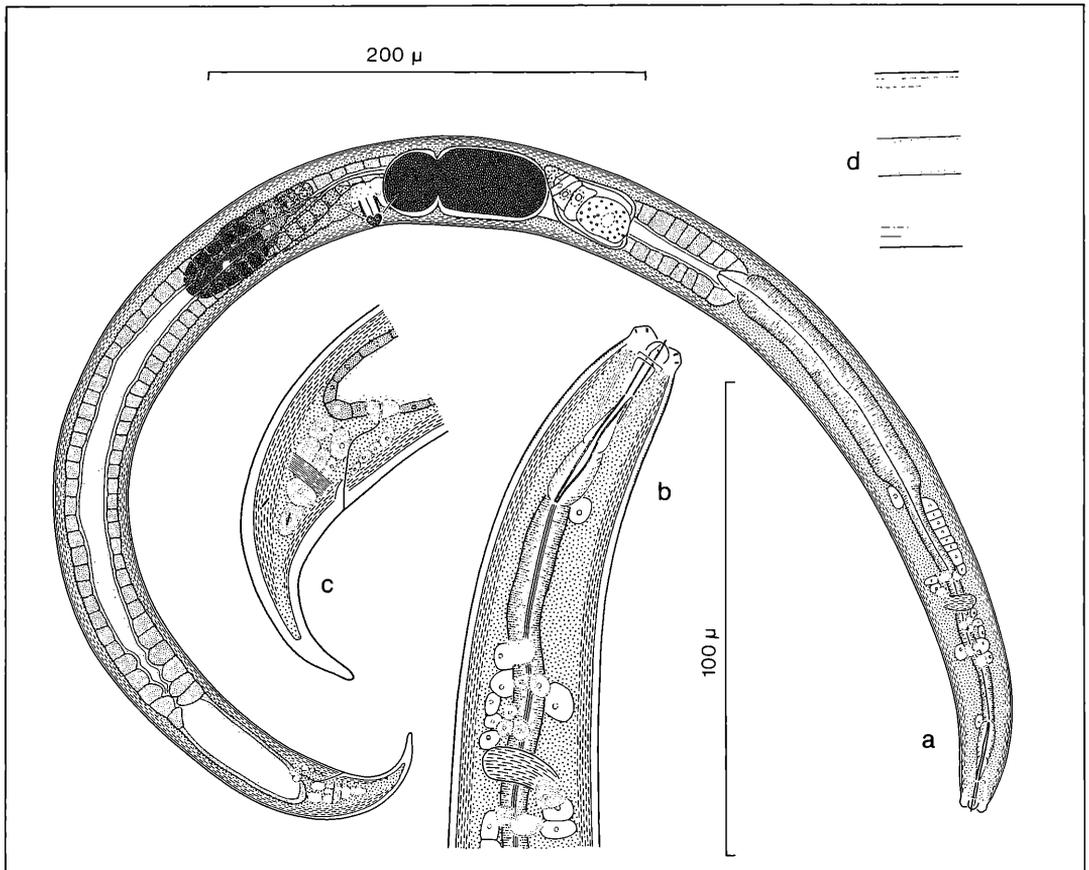


Abbildung 3. *Eudorylaimus discolaimioideus* II, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

**2.2 *Eudorylaimus discolaimioideus* (ANDRASSY, 1958)  
ANDRASSY, 1959 (Abb. 2–5)**

1959 *Dorylaimus discolaimioideus* – ANDRASSY, Acta Zool. Hung. 4: 64.

1983 *Dorylaimus discolaimioideus* – MATEO & CAMPOY, Publ. Biol. Univ. Navarra (Zool) 9: 23.

**nec**

1971 *Discolaimium discolaimioideum* – ANDRASSY, Mem. Mus. Civ. St. Nat. Verona 19: 200.

♀: n = 253, L = 0,607–1,094 mm, a = 13,8–36,1, b = 2,8–4,0, c = 13,0–23,8, V = 45,5–56,3 %

♂: n = 1, L = 0,829 mm, a = 23,7, b = 3,3, c = 15,4

Körper plump bis mäßig schlank. Lippen abgesetzt, getrennt. Schwanz konisch, mehr oder weniger gleichmäßig nach ventral gebogen, Ende gerundet. Kutikula 1,4 µm dick (bis 3,6 µm im Schwanzbereich), glatt, bei einigen Tieren am Vorderkörper schwache Querstreifung der Subkutikula erkennbar. Längsmuskeln und Epidermisleisten durchscheinend. Epidermisleiste  $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{5}$  der korrespondierenden Körperbreite, keine lateralen Drüsenzellen.

Seitenorgan etwas über 50 % der korrespondierenden Breite. Odontostyl 14–16 µm lang, Stachelöffnung etwa  $\frac{1}{3}$  der Stachellänge. Odontophor 27–29 µm lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös.

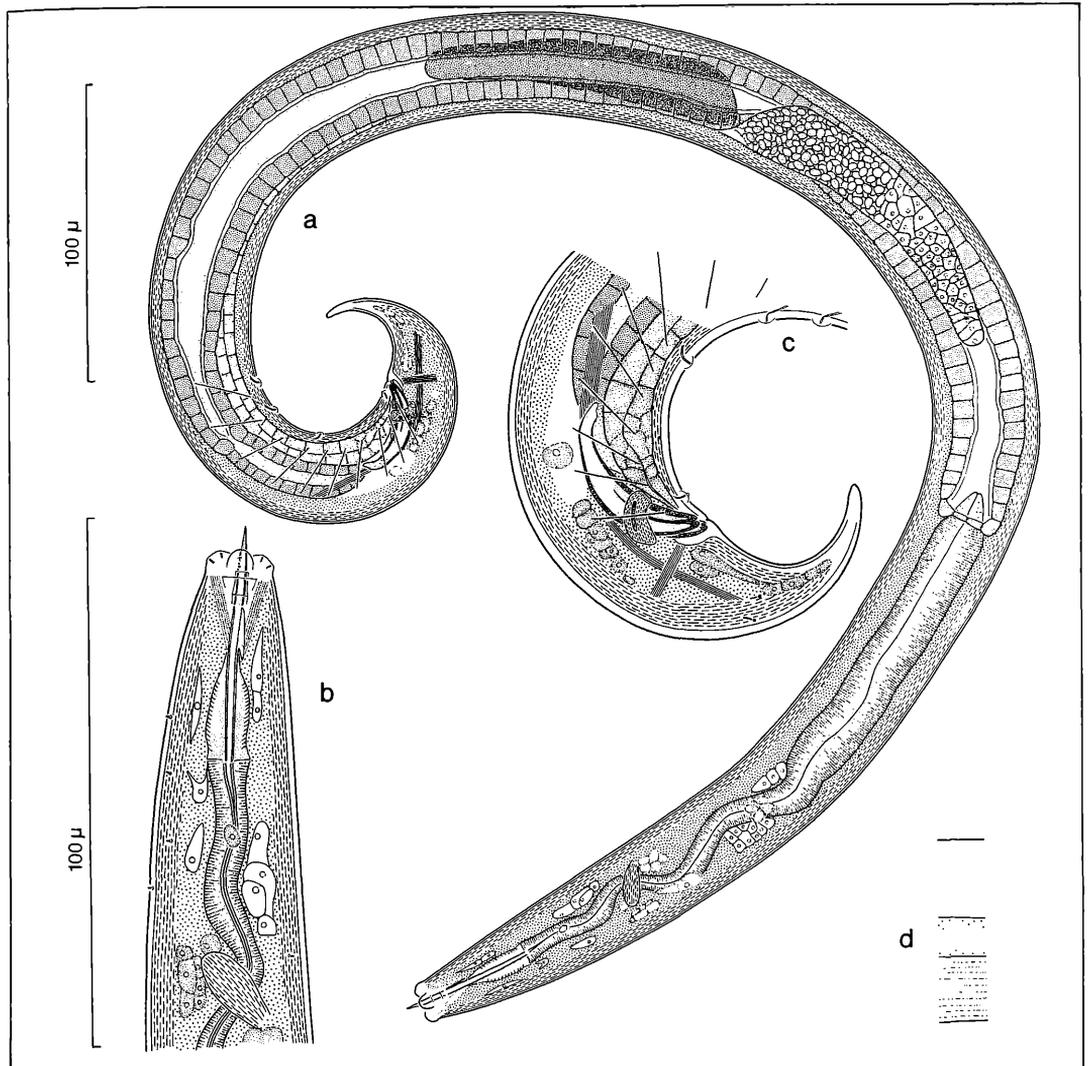


Abbildung 4. *Eudorylaimus discolaimioideus* (ANDRASSY, 1958) ANDRASSY, 1959, Männchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

Ösophagus bei 54–60 % erweitert. Cardia etwa so lang wie breit. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum. Weibchen (Abb. 2 und 3): Vulva kutikularisiert. Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, antiodrom umgeschlagen. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 5 Oozyten einzeilig stehend. Lage der Gonadenäste variabel, vorderer rechts, hinterer links oder vorderer links und hinterer rechts des Darms liegend, nur äußerst selten beide rechts oder beide links des Darms (je etwa 3 % der Tiere).

Männchen (Abb. 4): Prärektum 46  $\mu\text{m}$  lang. Gonaden diorchisch, beim vorliegenden Tier vordere Testis rechts, hintere links des Darms liegend. Spermien rundlich oval, 3  $\mu\text{m}$  lang. Spicula 37  $\mu\text{m}$  (Mediallinie) bzw. 29  $\mu\text{m}$  (über Sehne) lang. Präkloakal ventral ein Paar Adanalpapillen und 3 Präanalpapillen. Erste Präanalpapille etwa 1,5 Spiculalängen vor der Kloake.

Die Tiere im Untersuchungsgebiet weisen eine ungewöhnliche Variabilität in der Länge des Prärektums auf, die etwa dem doppelten Wert der anderen häufiger aufgefundenen Arten entspricht (Abb. 5). Die Verteilung zeigt zwei deutliche Maxima, eines bei 40–45  $\mu\text{m}$ , ein weiteres bei 65–70  $\mu\text{m}$ , getrennt durch ein Minimum bei 55–60  $\mu\text{m}$ . Es lassen sich daher zwei Formen unterscheiden: *E. discolaimioideus* I mit kurzem Prärektum (27–54  $\mu\text{m}$ ) und *E. discolaimioideus* II mit langem Prärektum (57–89  $\mu\text{m}$ ), wobei letztere der Beschreibung von ANDRASSY (1958: 64) entspricht.

Die Beschreibungen der Art von ANDRASSY (1958) und ANDRASSY (1971) weisen Unstimmigkeiten auf. Nach ANDRASSY (1958) ist die Art terrestrisch, die Stachelänge beträgt etwa 16  $\mu\text{m}$ , die Vulva ist kutikularisiert, die Länge der Vagina beträgt  $\frac{1}{2}$  des Körperdurchmessers, der Schwanz ist stark ventral eingebogen (90°) und im Seitenfeldbereich sind keine Drüsen ausgebildet.

Demgegenüber leben die von ANDRASSY (1971) beschriebenen Tiere limnisch, die Stachelänge beträgt 18–20  $\mu\text{m}$ , die Vulva ist nicht kutikularisiert, die Länge der Vagina beträgt  $\frac{1}{3}$  des Körperdurchmessers, der Schwanz ist nur schwach ventral gebogen und im Seitenfeldbereich sind 25–29 Drüsen ausgebildet. Aufgrund dieser Lateraldrüsen versetzte ANDRASSY die Art in die Gattung *Discolaimium*.

Es erscheint jedoch unwahrscheinlich, daß es sich bei den beiden Beschreibungen um dieselbe Art handelt. Die Tiere aus Schluttenbach entsprechen der Beschreibung von ANDRASSY (1958), nicht aber derjenigen von ANDRASSY (1971). Da ihnen die Seitenfeldrücken fehlen, der Ösophagus in seiner Gesamtlänge muskulös und die Vulva kutikularisiert ist, kann die Art nicht in die Gattung *Discolaimium* THORNE & SWANGER, 1939, eingereiht werden, sondern muß in die Gattung *Eudorylaimus* ANDRASSY, 1959, zurückversetzt werden.

Demgegenüber können die von ANDRASSY (1971) beschriebenen Tiere mit Seitenfeldrücken und nichtkutikularisierter Vulva in der Gattung *Discolaimium* verbleiben. *Eudorylaimus discolaimioideus* (ANDRASSY, 1958) ANDRASSY, 1959, und *Discolaimium discolaimioideum*

ANDRASSY, 1971, können daher nicht synonymisiert werden.

Vorkommen im Gebiet: Laubstreu (L-, F- und Humusschicht); Bewuchs aus *Hypnum cupressiforme* und *Plagiothecium* spec. auf Buntsandstein; Holz und Mulm eines ca. 10 Jahre alten Buchenstrunkes.

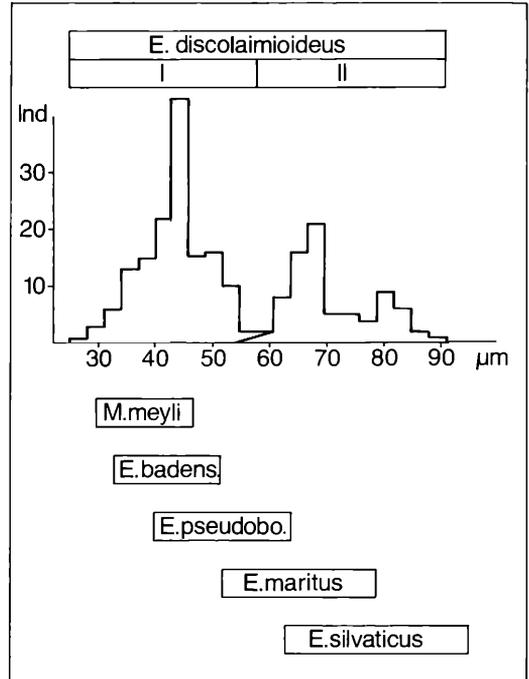


Abbildung 5. Absolute Variabilität der Prärektallängen im Biotop häufiger Arten: *Eudorylaimus discolaimioideus*, *Mesodorylaimus meylli*, *Eudorylaimus badensis*, *Eudorylaimus pseudoboko*, *Eudorylaimus maritus*, *Eudorylaimus silvaticus*. Die Variabilität bei *E. discolaimioideus* ist um das zwei- bis dreifache höher als bei den anderen Arten und zeigt zwei deutliche Maxima. Hier wie auch bei den anderen Arten besteht keine Korrelation zwischen der Körpergröße und der Prärektallänge. Auch eine mögliche Kontraktion des Prärektums kann ausgeschlossen werden, da auch die Dicke der Zellen, die die Wand des Prärektums bilden, nicht mit der Länge des Prärektums korreliert ist.

### 2.3 *Eudorylaimus maritus* ANDRASSY, 1959

(Abb. 6 und 7)

♀ ♀: n = 20, L = 1,600–2,300 mm, a = 20,2–31,2, b = 3,7–5,0, c = 23,1–39,5, V = 46,3–55,3 %

♂ ♂: n = 21, L = 1,639 mm, a = 16,9–33,0, b = 3,8–4,7, c = 23,7–42,1

Körper mäßig schlank. Lippen etwas abgesetzt, getrennt. Schwanz konisch-spitz, nach ventral gebogen. Kutikula glatt, 3,6  $\mu\text{m}$  (Ösophagusbereich) bis 6  $\mu\text{m}$  (Schwanzbereich) dick. Längsmuskeln und Epidermisleisten durchscheinend. Epidermisleiste  $\frac{1}{5}$ – $\frac{1}{7}$  der korrespondierenden Breite.

Seitenorgan 60 % der korrespondierenden Breite. Odontostyl um 24  $\mu\text{m}$  lang, Stachelöffnung etwa  $\frac{1}{3}$  der Stachellänge. Odontophor 50–55  $\mu\text{m}$  lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös.

Ösophagus bei 48–56 % erweitert. Cardia etwa ebenso lang wie breit. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum.

Weibchen: Prärektum 52–79  $\mu\text{m}$  (etwa 1–1,5 Rektallängen) lang. Vulva kutikularisiert. Vorderer und hinterer

Gonadenast ausgebildet, antidrom umgeschlagen, bis zu 2 Eiern in jedem Uterusast. Im umgeschlagenen Teil der Gonade über 10 Oozyten einzeilig stehend. Lage der Gonadenäste äußerst variabel, entweder beide links, beide rechts des Darms liegend oder vorderer rechts, hinterer links bzw. vorderer links, hinterer rechts. Männchen: Prärektum um 130  $\mu\text{m}$  lang. Gonaden diorchisch, Lage der Testes ebenso variabel wie die Gonaden der Weibchen. Spermien länglich oval, 9  $\mu\text{m}$  lang.

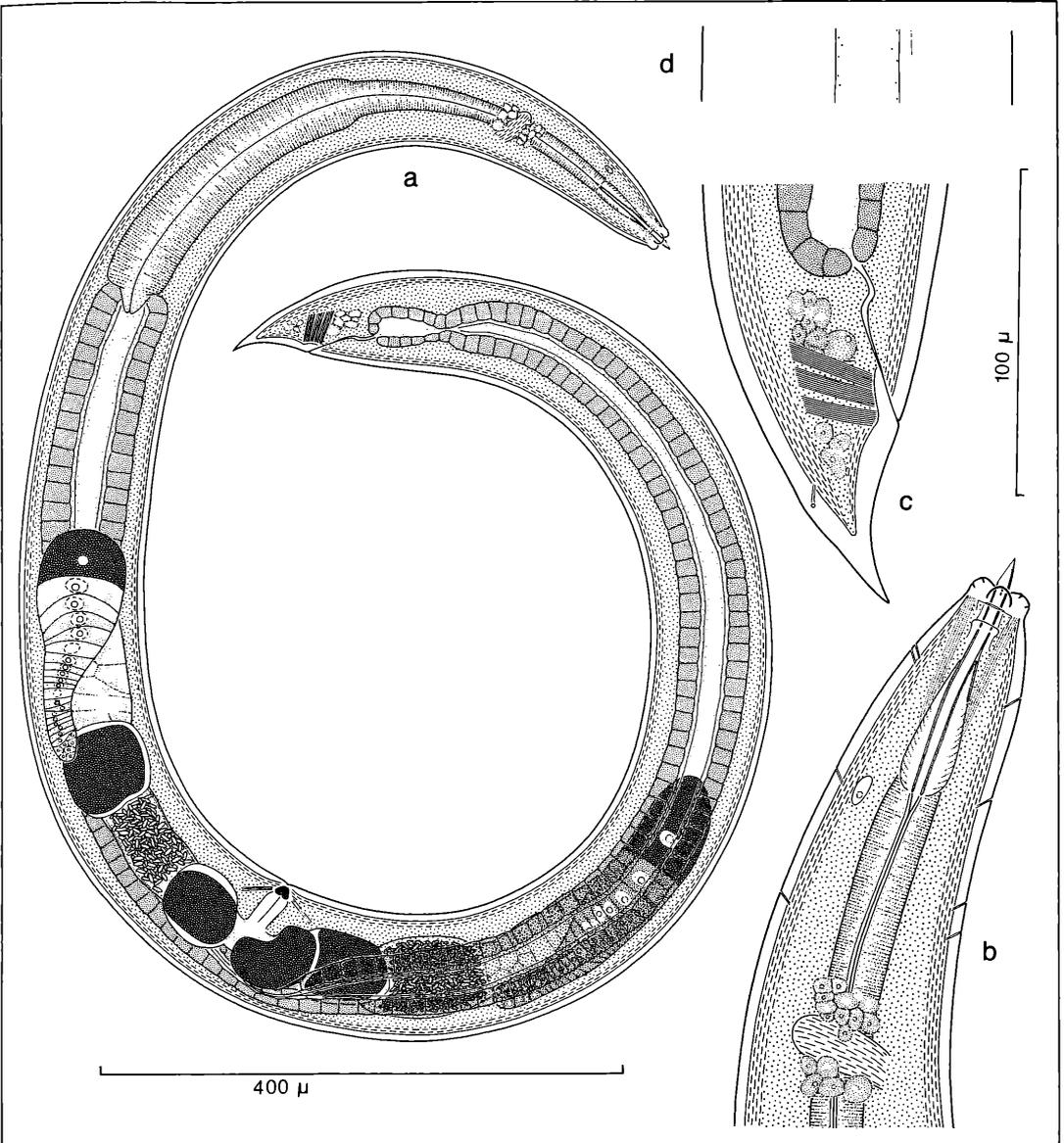


Abbildung 6. *Eudorylaimus maritus* ANDRASSY, 1959, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

Spicula 78–89  $\mu\text{m}$  (Mediallinie) bzw. 66–75  $\mu\text{m}$  (über Sehne) lang. Präkloakal ventral ein Paar Adanalpapillen, in der Regel 8–10 Präanalpapillen, bei einem Tier 13. Erste Präanalpapille etwa 2 Spiculalängen vor der Kloake.

Vorkommen im Gebiet: Laubstreu (L-, F- und Humusschicht)

#### 2.4 *Eudorylaimus maritoides* n. sp. (Abb. 8 und 9)

Typus ♀: L = 2,694 mm, a = 24,5, b = 5,0, c = 33,3, V = 48,5 %

♀ ♀: n = 4, L = 2,556–2,725 mm, a = 24,5–29,0, b = 4,1–5,0, c = 29,9–37,6, V = 48,5–51,3 %

♂: n = 1, L = 2,722 mm, a = 26,1, b = 5,0, c = 41,2  
Körper mäßig schlank. Lippen abgesetzt, getrennt.

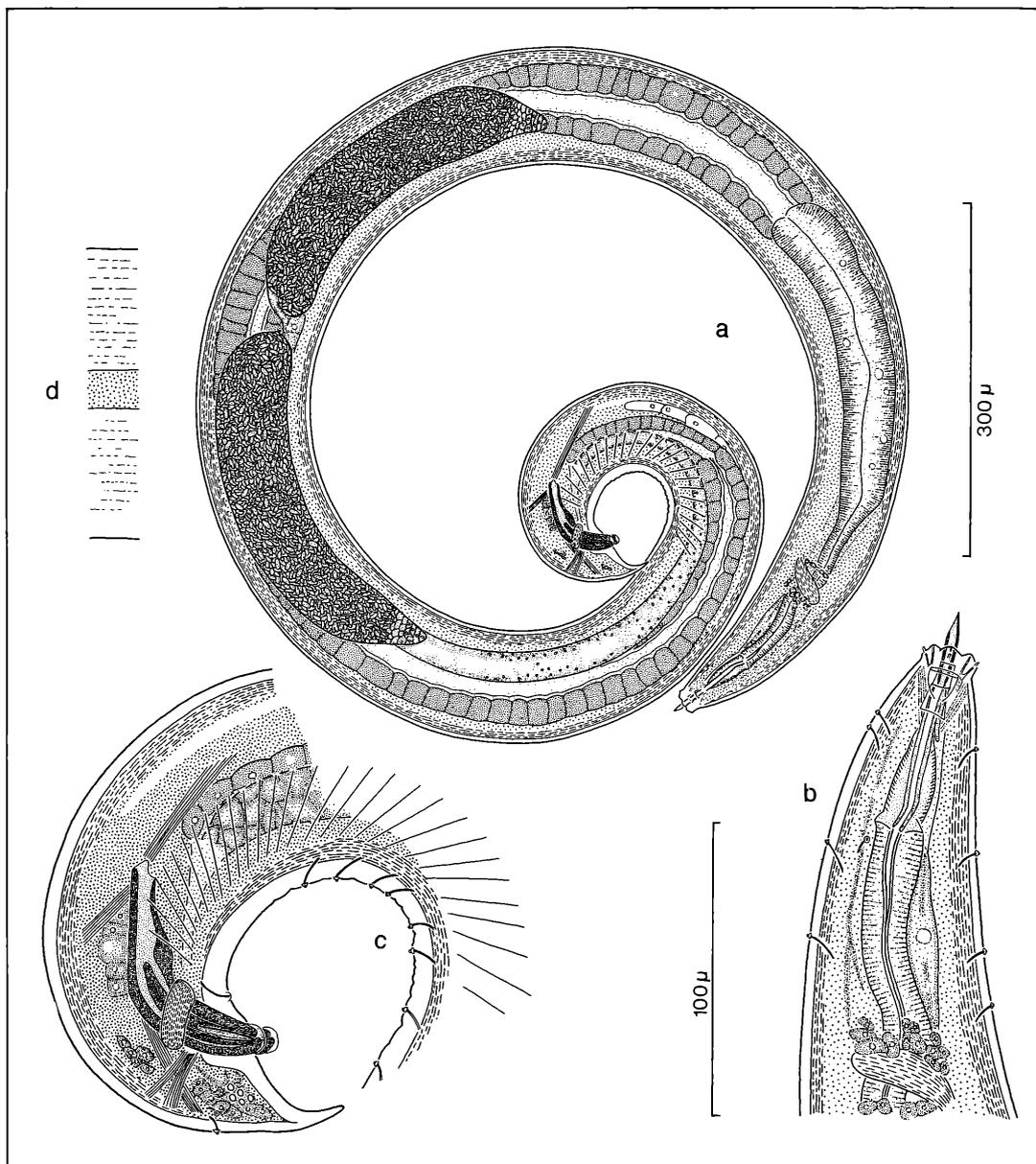


Abbildung 7. *Eudorylaimus maritus* ANDRASSY, 1959, Männchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

Schwanz konisch-spitz, nach ventral gebogen. Kutikula glatt, 3,7  $\mu\text{m}$  (Ösophagusbereich) bis 6  $\mu\text{m}$  (Schwanzbereich) dick. Längsmuskeln und Epidermisleisten durchscheinend. Laterale Epidermisleiste  $\frac{1}{5}$ – $\frac{1}{7}$  der korrespondierenden Breite.

Seitenorgan 60 % der korrespondierenden Breite. Odontostyl um 26  $\mu\text{m}$  lang, Stachelöffnung etwa  $\frac{1}{3}$  der Stachellänge. Odontophor 55–60  $\mu\text{m}$  lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös.

Ösophagus kurz hinter der Mitte erweitert. Cardia kurz. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum.

Weibchen: Ösophagus bei 54–58 % erweitert. Prärektum 114–123  $\mu\text{m}$  (etwa 2,5 Rektallängen) lang. Vulva kutikularisiert. Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, antidrom umgeschlagen, maximal 1 reifes Ei in jedem Uterusast. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 10 Oozyten einzeilig stehend. Lage der Gonadenäste variabel, entweder vorderer rechts, hinterer links oder vorderer links, hinterer rechts des Darms liegend.

Männchen: Ösophagus bei 53 % erweitert. Prärektum 160  $\mu\text{m}$  lang. Gonaden diorchisch, beim vorliegenden Tier vordere Testis rechts, hintere links des Darms lie-

gend. Spermien länglich-oval, 8  $\mu\text{m}$  lang. Spicula 85  $\mu\text{m}$  (Mediallinie) bzw. 69  $\mu\text{m}$  (über Sehne) lang. Laterale Führungsstücke basal mit parallelen Seiten. Präkloakal ventral ein Paar Adanalpapillen und 8 Präanalpapillen. Erste Präanalpapille etwa 2 Spiculalängen vor der Kloake.

Diagnose: Eine relativ große, mäßig schlanke *Eudorylaimus*-Art mit abgesetzten Lippen, kurzem, spitzem, ventral gebogenem Schwanz, amphidelphischen Gonaden mit je 10 einzeilig stehenden Oozyten. Männchen mit 8 Präanalpapillen.

*Eudorylaimus maritoides* ist *Eudorylaimus maritus* (ANDRASSY, 1959: 224) äußerst ähnlich, mit dem er in den DE MAN'schen Werten übereinstimmt. *E. maritoides* unterscheidet sich jedoch durch die Länge des Prärektums und die Körpergröße, die etwa derjenigen von *E. similis* (DE MAN, 1876: 107) entspricht. *E. similis* ist jedoch kurzschwänziger und besitzt eine größere Stachelöffnung. *E. similis* sensu KREIS, 1924: 48 stimmt in der Schwanzlänge mit *E. maritoides* überein, ist jedoch bedeutend schlanker.

Typus: Nr. QHA-L 579,3 (41,4/101,8), Landessamm-

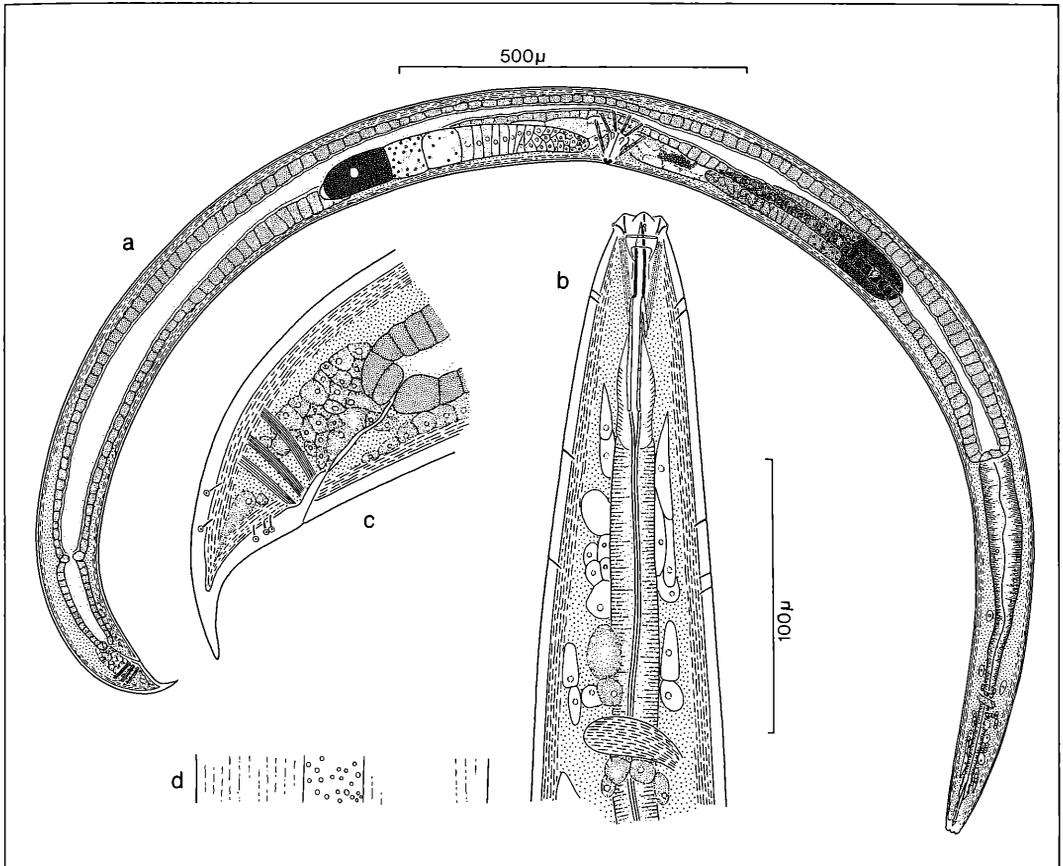


Abbildung 8. *Eudorylaimus maritoides* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

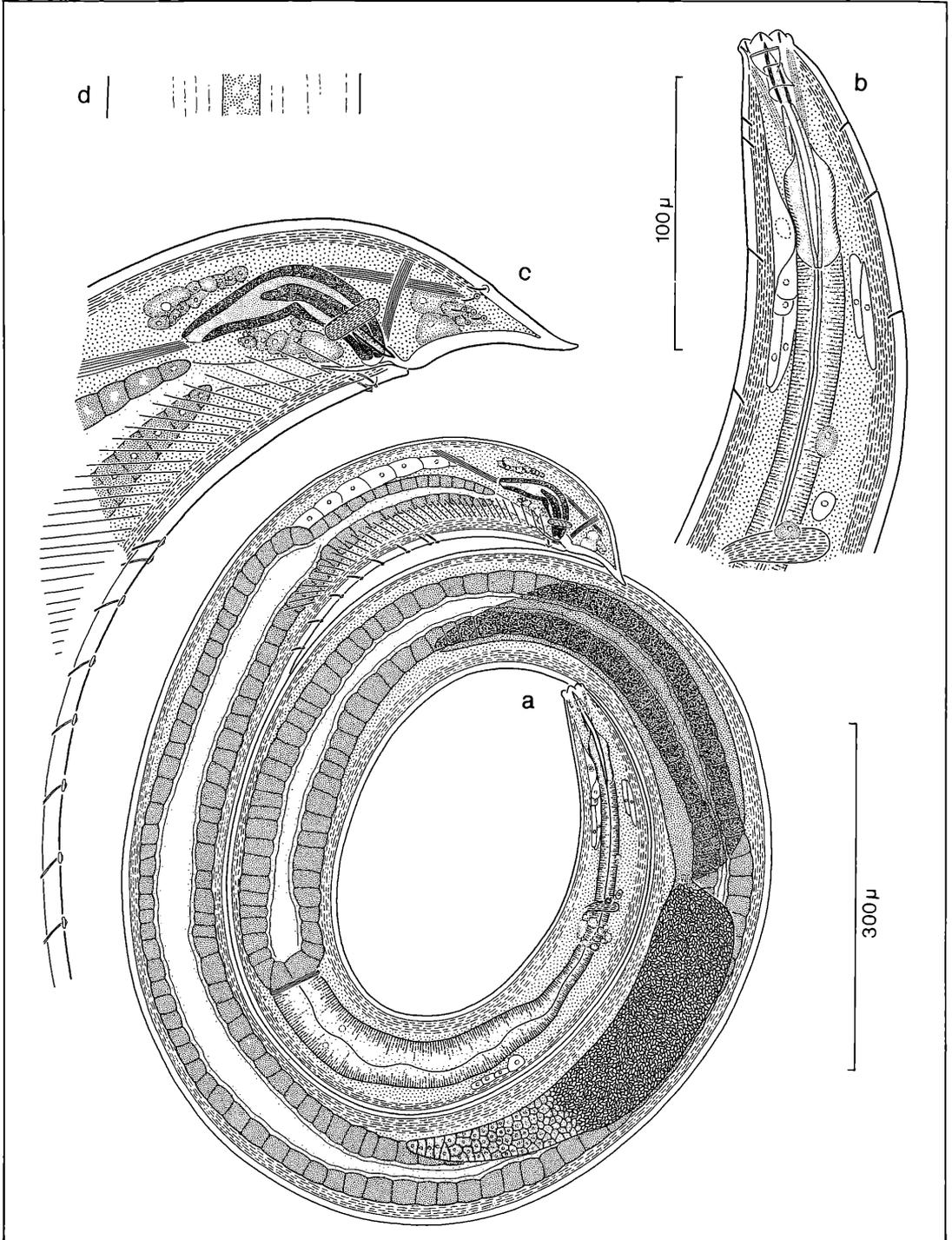


Abbildung 9. *Eudorylaimus maritoides* n. sp., Männchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

lungen für Naturkunde Karlsruhe.  
Locus typicus: Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (Luzulo-Fagetum), unter *Fagus sylvatica*, Laubstreu.  
Vorkommen im Gebiet: Laubstreu (L-Schicht)

## 2.5 *Eudorylaimus minutus* (BÜTSCHLI, 1873)

ANDRASSY, 1959 (Abb. 10)

1873 *Dorylaimus minutus* – BÜTSCHLI, Nova Acta Leopold. 36: 30

nec

1893 *Dorylaimus minutus* – COBB, Mac Leay Mem. Vol. Linn. Soc. NSW: 258

1930 *Dorylaimus carteri* var. *brevicaudatus* f. *minutus* sf. *pratensis* – DE CONINCK, Natuurwet. Tijdschr. 12: 127

1936 *Dorylaimus minutus* BÜTSCHLI, 1873 – THORNE & SWAN-GER, Capita Zool. 6: 93

1959 *Eudorylaimus minutus* (BÜTSCHLI, 1873) – ANDRASSY, Acta Zool. Hung. 5: 228

1964 *Dorylaimus* cf. *minutus* – LOOF, Nematologica 10: 258

♀♀: n = 2, L = 1,191–1,219 mm, a = 18,6–21,4, b = 3,8–4,0, c = 30,5–38,0, V = 51,6–52,3 %

Körper mäßig schlank. Lippen schwach abgesetzt, verschmolzen. Schwanz keilförmig, dorsal gerundet, Ende abgerundet. Kutikula glatt, 2,7 µm dick. Längsmuskeln

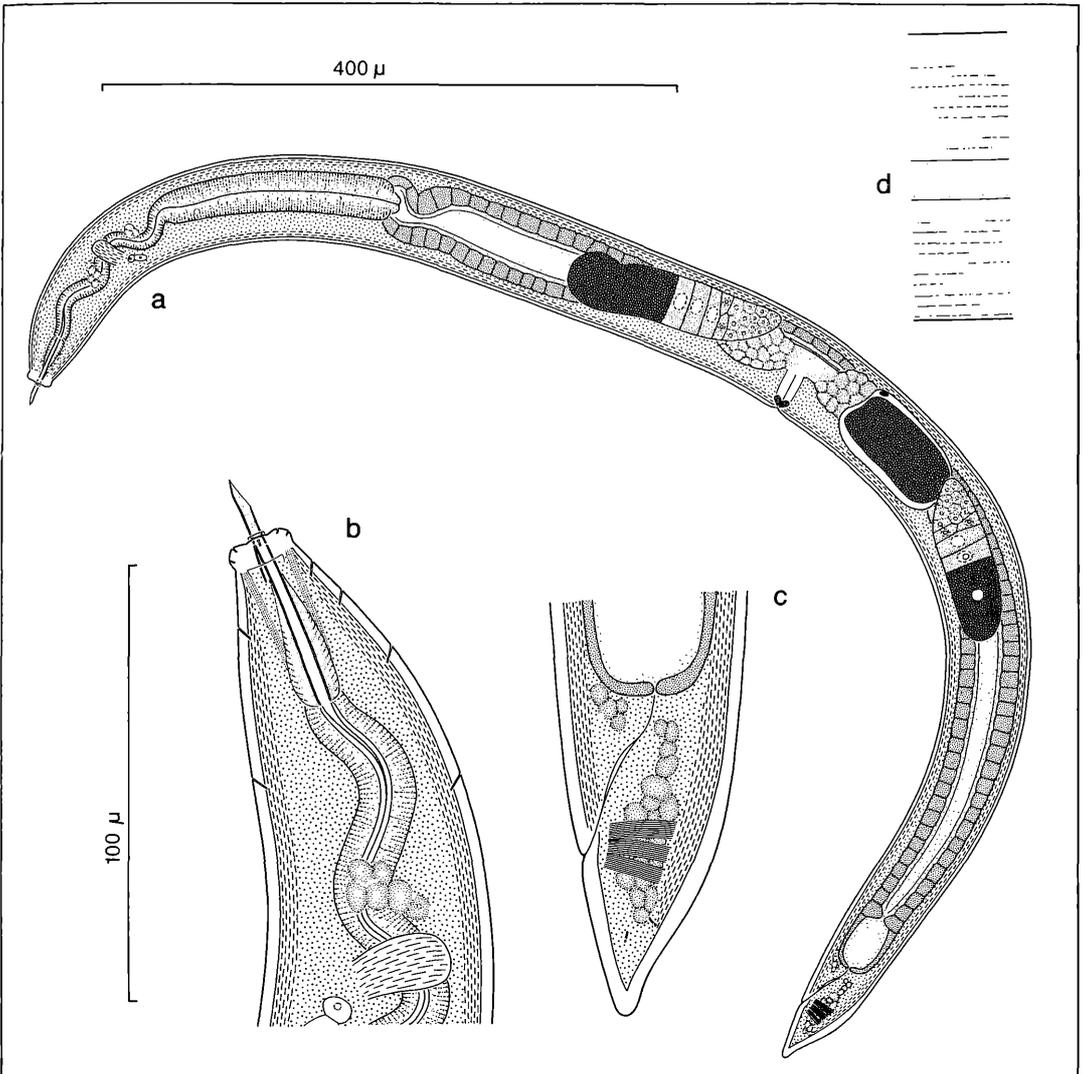


Abbildung 10. *Eudorylaimus minutus* (BÜTSCHLI, 1873) ANDRASSY, 1959, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisreste und Muskeln.

und Epidermisleisten durchscheinend. Epidermisleiste etwa  $\frac{1}{7}$  der korrespondierenden Breite.

Seitenorgan etwas mehr als 50 % der korrespondierenden Breite. Odontostyl um 16  $\mu\text{m}$  lang, Stachelöffnung 40–50 % der Gesamtlänge. Ventralseite im Bereich der Öffnung ausgebuchtet. Odontophor etwa 40  $\mu\text{m}$  lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös. Ösophagus bei 49–50 % erweitert. Cardia kurz. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum. Prärektum etwa 40  $\mu\text{m}$  (1 Rektallänge) lang.

Vulva kutikularisiert. Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, antidrom umgeschlagen, jeweils nur 1 reifes Ei im Uterus. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 3–4 Oozyten einzeilig stehend. Gonadenäste entweder beide rechts oder beide links des Darms liegend.

*Eudorylaimus minutus* wurde erstmals von BÜTSCHLI (1873: 30) beschrieben. Als Abbildung wird nur der Schwanz dargestellt. Eine genaue Fundortangabe fehlt, das Tier dürfte jedoch aus Deutschland stammen.

1893 beschrieb COBB aus Australien ebenfalls eine Art unter dem Namen *minutus*. Da dieser Name von BÜTSCHLI präokkupiert war, wurde diese Art von STEINER (1914) in *Dorylaimus minimus* umbenannt.

THORNE & SWANGER (1936: 93) beschrieben *Dorylaimus minutus* neu, basierend auf Exemplaren, die COBB in Jamaika gesammelt hatte. Die Tiere besitzen einen Stachel mit einer Öffnung von  $\frac{3}{4}$  der Stachelventralseite. Dasselbe Merkmal weisen die Tiere auf, die von LOOF (1964: 258) in Venezuela (Tucacas, Kokoswald) gesammelt wurden. ANDRASSY (1959) bezieht sich in seinem Bestimmungsschlüssel der *Eudorylaimus*-Arten auf die Angaben von THORNE & SWANGER (1936). Die Tiere aus Schluttenbach besitzen dagegen eine kürzere Stachelöffnung (maximal  $\frac{1}{2}$  der Länge) sowie eine ventrale Stachelausbuchtung. Mit diesen Tieren stimmen die von MONREAL & CAMPOY (1982: 20) aus Spanien beschriebenen Tiere überein. Man muß somit zwischen einer mittelamerikanischen Form (große Stachelöffnung, Stachel gerade) und einer europäischen Form (kürzere Stachelöffnung, Stachel ventral ausgebuchtet), zu der wahrscheinlich auch die BÜTSCHLI'sche Form gehört, unterscheiden. Auf Grund der genannten Unterschiede handelt es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit um 2 getrennte Arten.

Vorkommen im Gebiet: Grasbewuchs und Streu am Rande eines Muschelkalk-geschotterten Waldweges.

## 2.6 *Eudorylaimus pratensis* (DE MAN, 1880)

### ANDRASSY, 1959 (Abb. 11)

1880 *Dorylaimus pratensis* – DE MAN, Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. 5: 84

♀: n = 1, L = 1,838 mm, a = 23,9, b = 4,4, c = 40,0, V = 49,3 %

Körper mäßig schlank. Lippen schwach abgesetzt, basal verschmolzen. Schwanz konisch mit abgesetztem, gerundetem Ende. Kutikula glatt, 2  $\mu\text{m}$  (Ösophagusbereich) bis 3  $\mu\text{m}$  (Schwanzbereich) dick. Längsmuskeln

und Epidermisleisten durchscheinend. Laterale Epidermisleiste  $\frac{1}{6}$ – $\frac{1}{7}$  der korrespondierenden Körperbreite. Seitenorgan etwa 50 % der korrespondierenden Breite. Odontostyl 22  $\mu\text{m}$  lang, Stachelöffnung etwa  $\frac{1}{3}$  der Stachellänge. Odontophor 42  $\mu\text{m}$  lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös.

Ösophagus bei 54 % erweitert. Cardia etwa so breit wie lang. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum. Prärektum 55  $\mu\text{m}$  (etwa 1,5 Rektallängen) lang.

Vulva kutikularisiert. Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, antidrom umgeschlagen. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 5 Oozyten einzeilig stehend. Beim vorliegenden Tier vorderer Gonadenast links, hinterer rechts des Darms liegend.

Das Tier aus dem Untersuchungsgebiet stimmt sehr gut mit den Angaben von DE MAN (1880: 84 und 1884: 171 und Abb. 114) überein. *Dorylaimus pratensis* sensu THORNE & SWANGER, 1936: 92 unterscheidet sich durch den plumperen Stachel, die vollständig getrennten Lippen, die längere Cardia und das etwas längere Prärektum, *Dorylaimus pratensis* sensu ALTHERR, 1953: 452 durch die Körpergröße, die größere Stachelöffnung, die abweichende Vulvaposition sowie das längere Prärektum und *Dorylaimus pratensis* sensu ANDRASSY, 1958: 72 durch den kürzeren Mundstachel.

Vorkommen im Gebiet: Laubstreu (L-Schicht)

## 2.7 *Eudorylaimus pseudobokori* n. sp. (Abb. 12–14)

Typus ♀: L = 1,540 mm, a = 22,0, b = 4,4, c = 24,1, V = 46,2 %

♀♀: n = 64, L = 1,040–1,613 mm, a = 17,5–35,7, b = 3,3–4,5, c = 15,0–27,8, V = 41,6–53,3 %

♂: n = 1, L = 1,478 mm, a = 29,6, b = 3,9, c = 20,8  
Körper mäßig schlank. Lippen abgesetzt, getrennt. Schwanz in der Form etwas variabel, konisch, ventral gebogen, mit (Abb. 12) oder ohne (Abb. 13) dorsale Einbuchtung. Kutikula 2–3  $\mu\text{m}$  dick. Längsmuskeln und Epidermisleisten durchscheinend. Laterale Epidermisleisten  $\frac{1}{5}$ – $\frac{1}{8}$  der korrespondierenden Breite.

Seitenorgan etwas mehr als  $\frac{1}{3}$  der korrespondierenden Breite. Odontostyl 20–21  $\mu\text{m}$  lang, Stachelöffnung etwa  $\frac{1}{3}$  der Stachellänge. Odontophor 38–44  $\mu\text{m}$  lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös.

Ösophagus hinter der Mitte erweitert. Cardia kurz. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum.

Weibchen: Ösophagus bei 54–60 % erweitert. Prärektum 40–64  $\mu\text{m}$  lang (etwa 1,2–1,5 Rektallängen). Vulva kutikularisiert. Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, antidrom umgeschlagen. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 5–6 Oozyten einzeilig stehend. Lage der Gonadenäste variabel, vorderer rechts, hinterer links oder vorderer links, hinterer rechts des Darms liegend, seltener beide links (12 %) oder beide rechts (5 %).

Männchen: Nur 1 schlecht erhaltenes Tier. Länge des Prärektums und laterale Führungsstücke nicht feststellbar. Gonaden diorchisch, beim vorliegenden Tier vordere Testis links, hintere rechts des Darms liegend. Spicu-

1a 49  $\mu\text{m}$  (Mediallinie) bzw. 42  $\mu\text{m}$  (über Sehne) lang. Präkloakal 1 Paar Adanalpapillen und 5 Präanalpapillen. Erste Präanalpapille etwa 1 Spiculalänge vor der Kloake.

Diagnose: Eine mäßig große *Eudorylaimus*-Art mit abgesetzten Lippen, ventral gebogenem Schwanz, amphidelphischen Gonaden mit je 5–6 einzeilig stehenden Oozyten und einem Prärektum von etwas mehr als einer Rektallänge. Männchen mit 5 Präanalpapillen.

*Eudorylaimus pseudobokori* kommt *E. bokori* (ANDRASSY, 1958: 263) sehr nahe, bleibt aber etwas kleiner, besitzt einen längeren Ösophagus und einen längeren Schwanz (Männchen), die Lippen sind nicht so stark ab-

gesetzt, der Mundstachel ist etwas kürzer, besitzt eine größere Öffnung und der Ösophagus erweitert sich hinter der Mitte. Von *E. iners* (BASTIAN, 1865: 109) unterscheidet sich die Art durch die stärker abgesetzten Lippen, die längere Stachelöffnung sowie die Position der Präanalpapillen des Männchens.

Typus: Nr. QHA-F 180,2 (35,3/102,5), Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe.

Locus typicus: Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (Luzulo-Fagetum), unter *Fagus sylvatica*, Laubstreu.

Vorkommen im Gebiet: Laubstreu (L-, F- und Humusschicht)

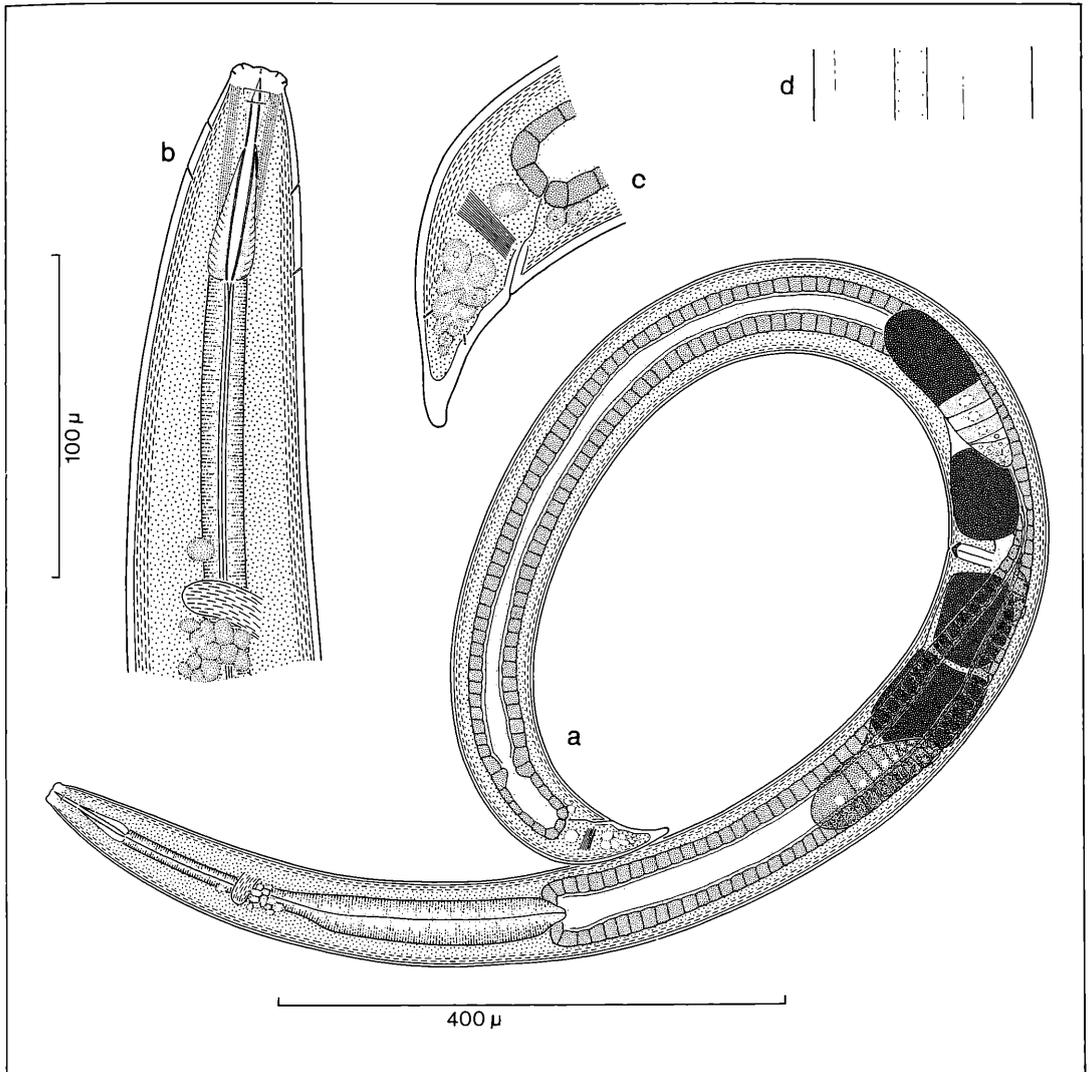


Abbildung 11. *Eudorylaimus pratensis* (DE MAN, 1880) ANDRASSY, 1959, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

### 2.8 *Eudorylaimus silvaticus* BRZESKI, 1960

(Abb. 15 und 16)

Körper relativ schlank. Lippen abgesetzt, getrennt. Schwanz konisch, mehr oder weniger stark nach ventral gebogen. Kutikula glatt, dünn, etwa 1  $\mu\text{m}$  dick im Ösophagusbereich, bis 2  $\mu\text{m}$  im Schwanzbereich. Längsmuskeln und Epidermisleisten durchscheinend. Epidermisleiste etwa  $\frac{1}{3}$  der korrespondierenden Breite.

Seitenorgan 35–40 % der korrespondierenden Breite. Odontostyl 14  $\mu\text{m}$  lang, Stachelöffnung etwa  $\frac{1}{4}$  der Stachellänge. Odontophor 30  $\mu\text{m}$  lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös, nicht bis zum Vorderende des Odontophors reichend.

Ösophagus bei 50–53 % erweitert. Cardia etwa so lang

wie breit. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum. Prärektum 64–95  $\mu\text{m}$  lang (etwa 4–5 Rektallängen). Vulva kutikularisiert. Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, antidrom umgeschlagen. Uterus „eingedreht“ Deutlicher Sphincter zwischen Uterus und Ovidukt. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 5–6 Oozyten einzellig stehend.

Von den 4 aufgefundenen Tieren weicht eines von den restlichen 3 etwas ab. Ich unterscheide daher zwischen zwei Formen:

*Eudorylaimus silvaticus* I (Abb. 15):

♀ ♀: n = 3, L = 0,840–0,929 mm, a = 24,0–30,0, b = 3,2–4,2, c = 18,7–19,1, V = 52,3–52,4 %

Schwanz 44–49  $\mu\text{m}$  lang, dies entspricht der doppelten

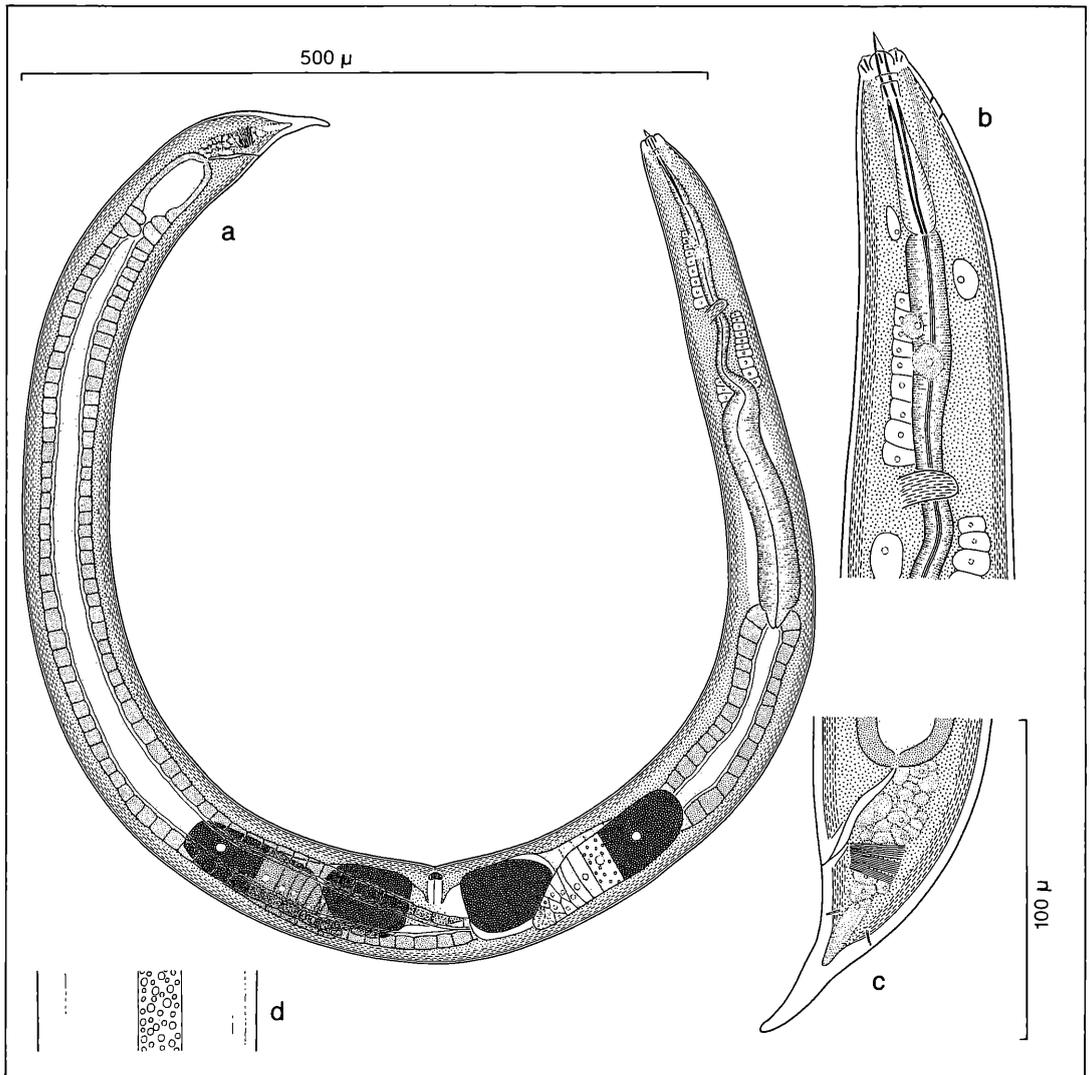


Abbildung 12. *Eudorylaimus pseudobokori* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

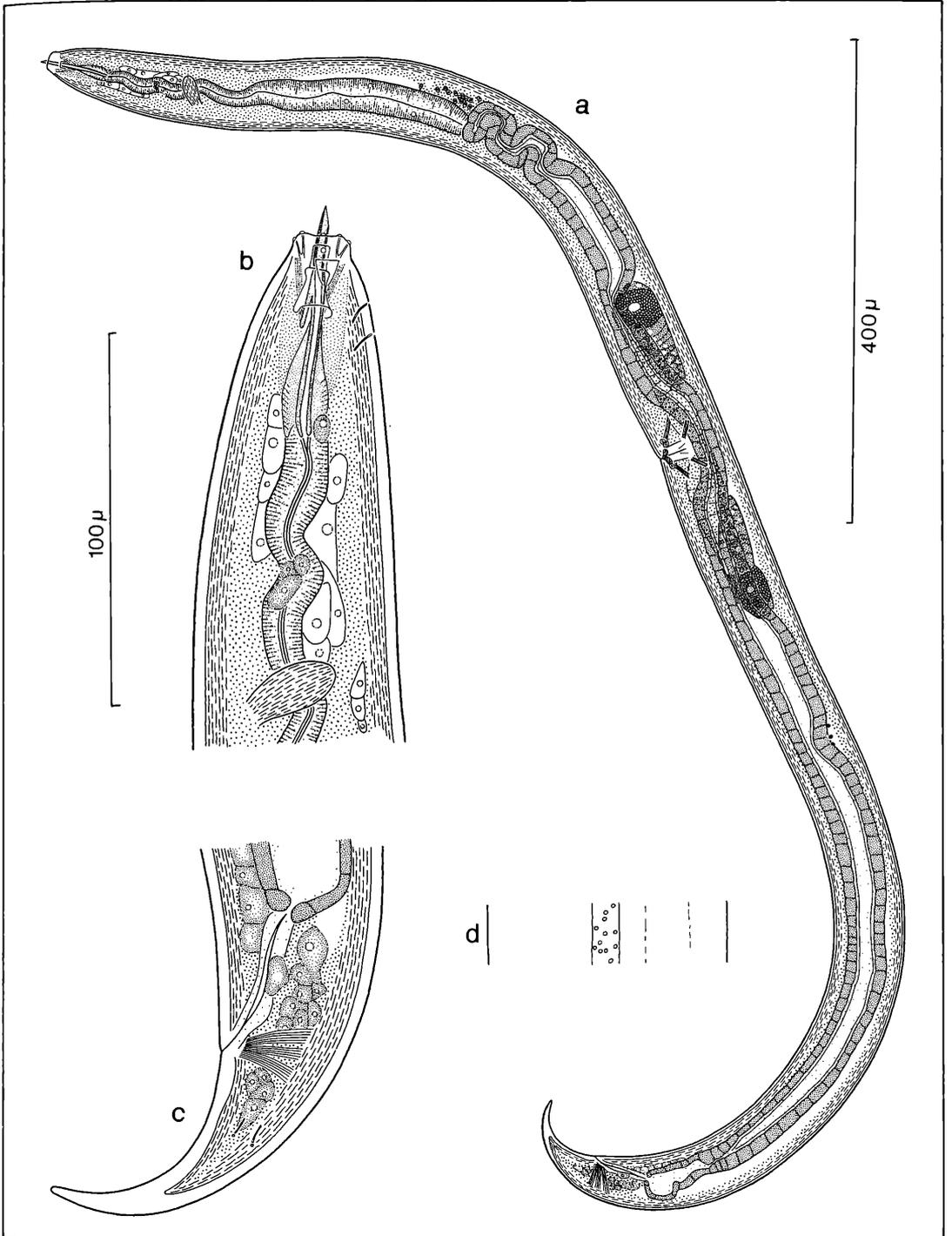


Abbildung 13. *Eudorylaimus pseudobokori* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

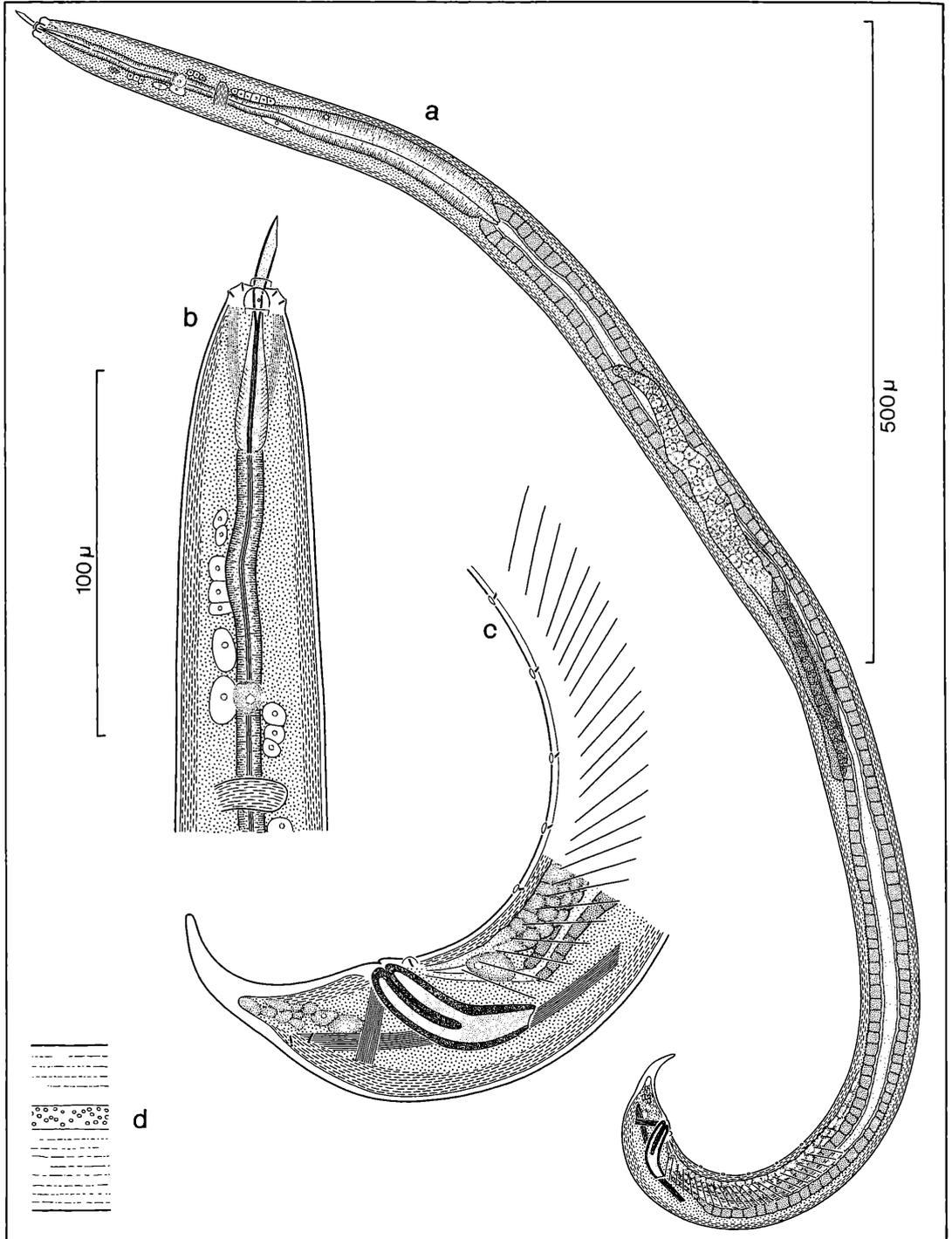


Abbildung 14. *Eudorylaimus pseudobokori* n. sp., Männchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

analen Breite. Vorderer Gonadenast rechts, hinterer links des Darms liegend.

*Eudorylaimus silvaticus* II (Abb. 16):

♀: n = 1, L = 0,954 mm, a = 29,8, b = 3,3, c = 17,3, V = 50,9 %

Schwanz 63 µm lang, dies entspricht etwa 3 Analbreiten. Vorderer Gonadenast links hinterer rechts des Darms liegend.

Die von BRZESKI (1960) geschilderte kutikuläre Verdickung des Stachels konnte ich nicht feststellen, und auch in der Beschreibung von BRZESKI (1963) ist sie weder erwähnt noch auf der Abbildung zu erkennen. In allen an-

deren Merkmalen, soweit von BRZESKI angeführt, stimmt zumindest *E. silvaticus* II gut überein.

Vorkommen im Gebiet: Laubstreu (F-Schicht)

## 2.9 *Eudorylaimus simus* (ANDRASSY, 1958)

ANDRASSY, 1959 (Abb. 17)

1958 *Dorylaimus simus* – ANDRASSY, Acta Zool. Hung. 4: 71

♀: n = 1, L = 1,926 mm, a = 22,6, b = 3,8, c = 33,8, V = 49,3 %

Von dieser Art wurde nur ein schlecht erhaltenes, in sich verdrehtes Weibchen gefunden. Das Tier weicht in eini-

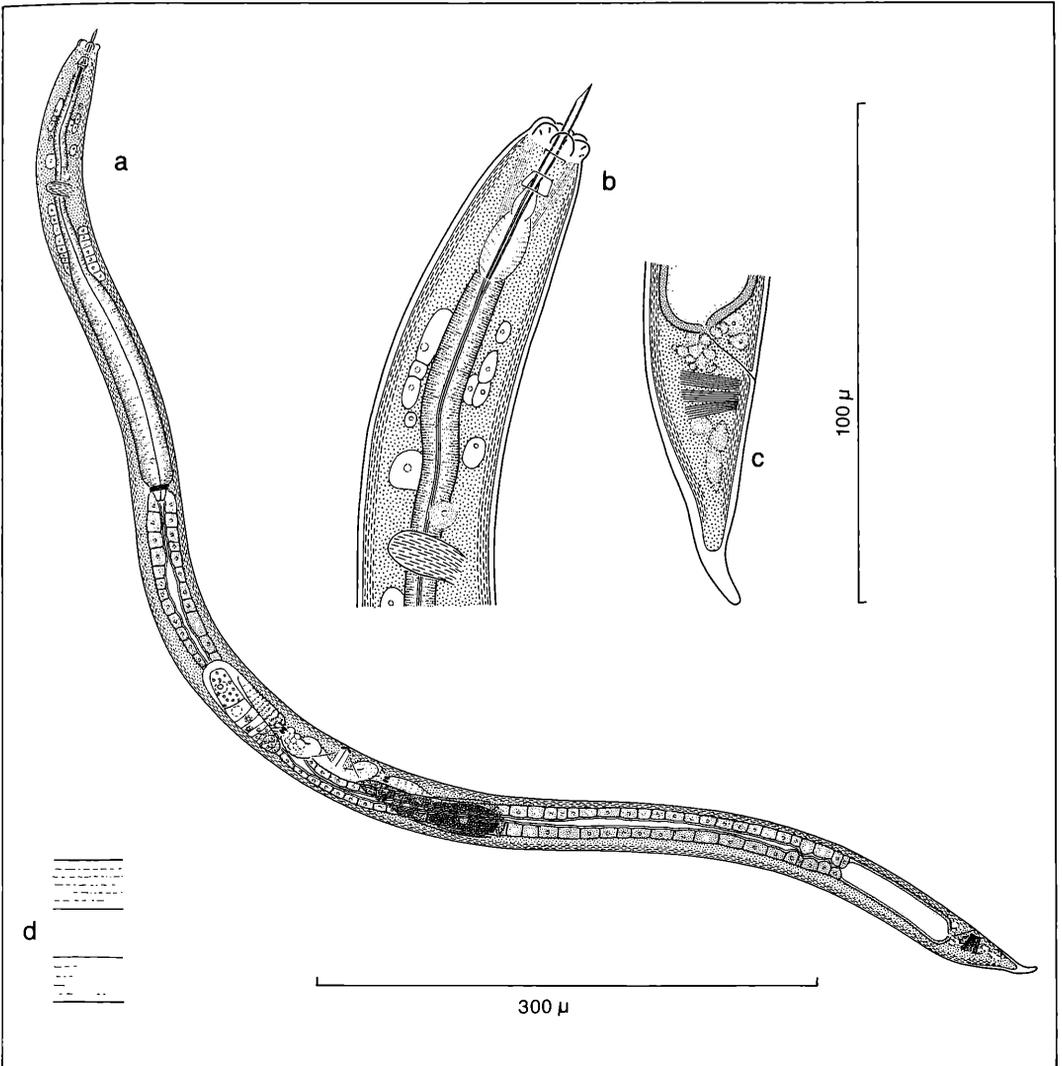


Abbildung 15. *Eudorylaimus silvaticus* I, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

gen Punkten von der Beschreibung ANDRASSY'S ab, wobei aber nicht ausgeschlossen werden kann, daß diese Abweichungen durch die schlechte Erhaltung und eine mögliche Kontraktion des Tieres ( $a = 22,6$  anstatt  $43,9$  wie bei ANDRASSY angegeben) bedingt sind. So erscheinen die Lippen etwas abgesetzt, die Ösophaguserweiterung liegt bei  $40\%$ , das Prärektum ist etwas kürzer und der Schwanz relativ länger.

Sehr gute Übereinstimmung zeigt dagegen der Gesamthabitus, die Länge des Mundstachels und die Größe der Stachelöffnung.

Lage, Form und Ausdehnung der Gonaden waren nicht feststellbar.

Vorkommen im Gebiet: Laubstreu (Humusschicht)

**2.10 *Eudorylaimus subacutus* (ALTHERR, 1952) ANDRASSY, 1959 (Abb. 18)**

1952 *Dorylaimus subacutus* – ALTHERR, Res. Rech. Parc. Nat. Suisse **26**: 336

♀♀:  $n = 2$ ,  $L = 2,343-2,580$  mm,  $a = 37,2-41,6$ ,  $b = 4,2-4,5$ ,  $c = 40,4-47,8$ ,  $V = 51,2-51,4\%$

Körper schlank. Lippen durch Konstriktion abgesetzt, getrennt, rund. Schwanz annähernd gerade konisch, mit mehr oder weniger deutlich abgesetztem, abgerundetem bis stumpfem Ende. Kutikula glatt,  $2,5\ \mu\text{m}$  (Ösophagusbereich) bis  $3,5\ \mu\text{m}$  (Schwanzbereich) dick. Längsmuskeln und Epidermisleisten durchscheinend. Epidermisleiste  $\frac{1}{3}-\frac{1}{4}$  der korrespondierenden Breite.

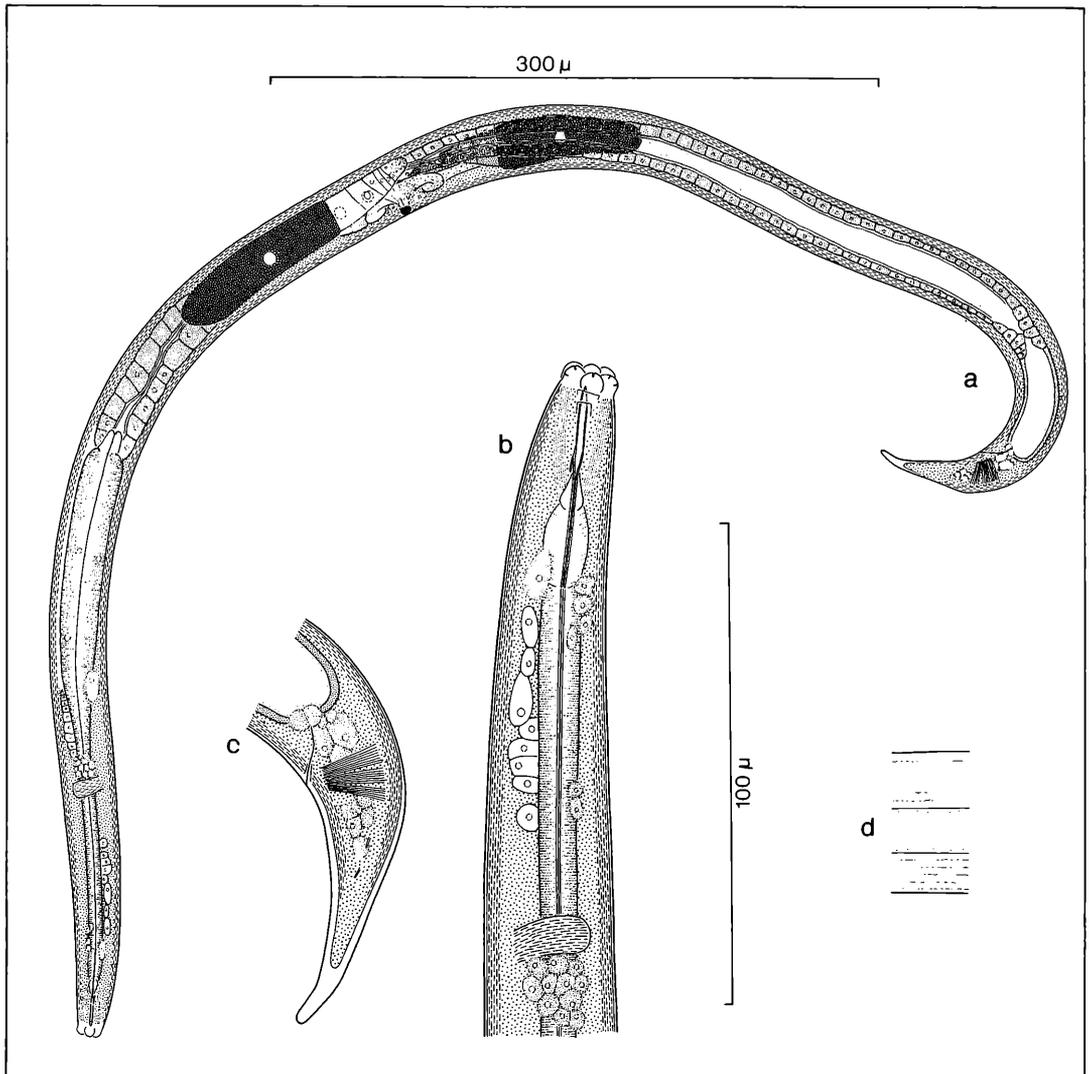


Abbildung 16. *Eudorylaimus silvaticus* II, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

Seitenorgan etwas mehr als 50 % der korrespondierenden Breite. Odontostyl 16  $\mu$ m lang, Stachelöffnung über 60 % der Stachellänge. Odontophor um 60  $\mu$ m lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös. Ösophagus bei 41–43 % erweitert. Cardia etwa so lang wie breit. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum, Prärektum 100–130  $\mu$ m lang (etwa 2 Rektallängen). Vulva kutikularisiert. Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, antidrom umgeschlagen. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 5–6 Oozyten einzeilig stehend. Bei einem Tier vorderer Gonadenast rechts, hinterer links des Darms liegend, beim anderen Tier vorderer links, hinterer rechts.

Nach ANDRASSY (1959: 228) ist *E. subacutus* synonym zu *E. acutus*, denn „*Dorylaimus subacutus* stimmt mit *Eudorylaimus acutus* in jeder Beziehung (...) völlig überein. Die von ALTHERR erwähnte eigenartige Struktur des Oviduktes ist von keiner besonderen Bedeutung, da sämtliche Dorylaimen eine ähnliche Struktur besitzen.“ Dieser Auffassung kann nicht zugestimmt werden, da *E. subacutus* in mehreren Merkmalen von *E. acutus* abweicht:

1. Der Schwanz von *E. acutus* ist keilförmig, der Schwanz von *E. subacutus* zumindest auf der Dorsal-seite gewölbt.
2. *E. subacutus* besitzt runde Lippen, bei *E. acutus* sind diese winklig.
3. Bei *E. acutus* sind die Lippen nach THORNE & SWAN-

GER (1936: 101) „set off by a deep depression“ (vgl. auch THORNE & SWANGER 1936: Abb. 130). Die Art, wie die Lippen bei *E. subacutus* abgesetzt sind, wird dagegen bei THORNE & SWANGER immer mit „set off by a distinct (deep) constriction“ bezeichnet.

4. Die Länge der Stachelöffnung beträgt bei *E. acutus* 45 % der Stachellänge, bei *E. subacutus* dagegen 60 %.

5. Die „eigenartige Struktur des Oviduktes“ ist zwar bei allen Dorylaimen vorhanden, aber nur schwer zu erkennen. Bei *E. subacutus* ist sie aber bereits bei schwacher Vergrößerung gut sichtbar.

Vorkommen im Gebiet: Laubstreu (L-Schicht)

### 3. Gattung *Mesodorylaimus* ANDRASSY, 1959

#### 3.1 *Mesodorylaimus bastiani* (BÜTSCHLI, 1873)

ANDRASSY, 1959 (Abb. 19)

? 1888 *Dorylaimus langii* – COBB, Jena. Z. Naturw. **23**: 69  
nec

1907 *Dorylaimus bastiani* – DE MAN, Ann. Biol. Lacustre **2**: 24

1912 *Dorylaimus bastiani* – MENZEL, Rev. Suisse. Zool. **20**: 539

1914 *Dorylaimus bastiani* – MICOLETZKY, Zool. Jb. (Syst) **36**: 513 partim

1915 *Dorylaimus bastiani* – MICOLETZKY, Zool. Jb. (Syst) **38**: 269

1916 *Dorylaimus bastiani* – STEINER, Zool. Anz. **46**: 326

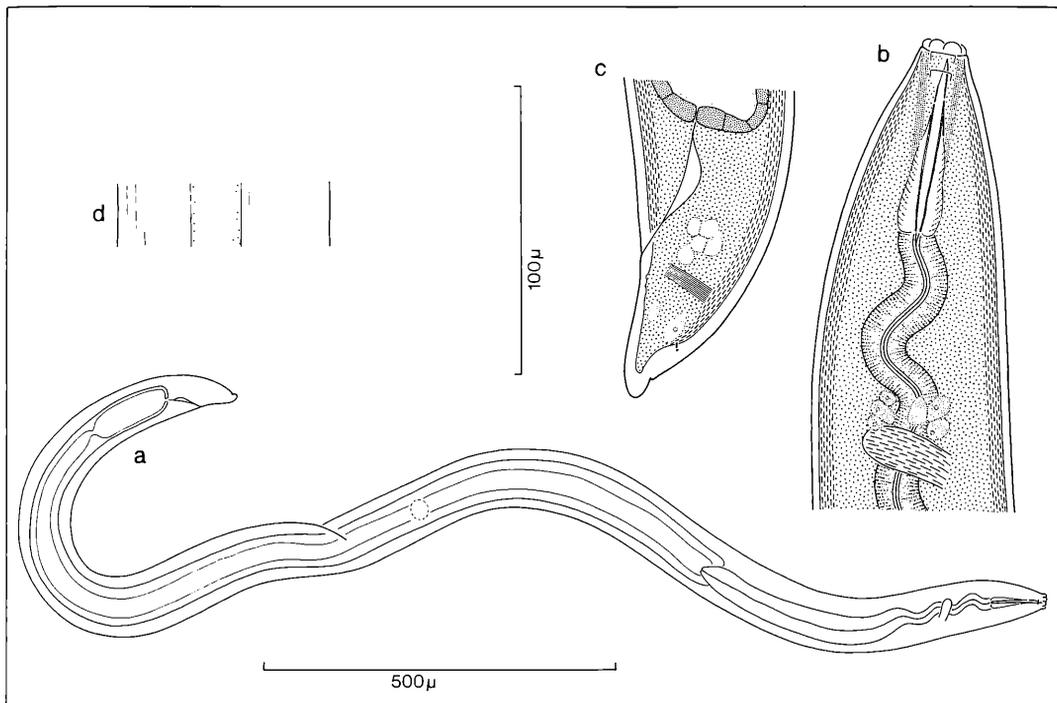


Abbildung 17. *Eudorylaimus simus* (ANDRASSY, 1958) ANDRASSY, 1959, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

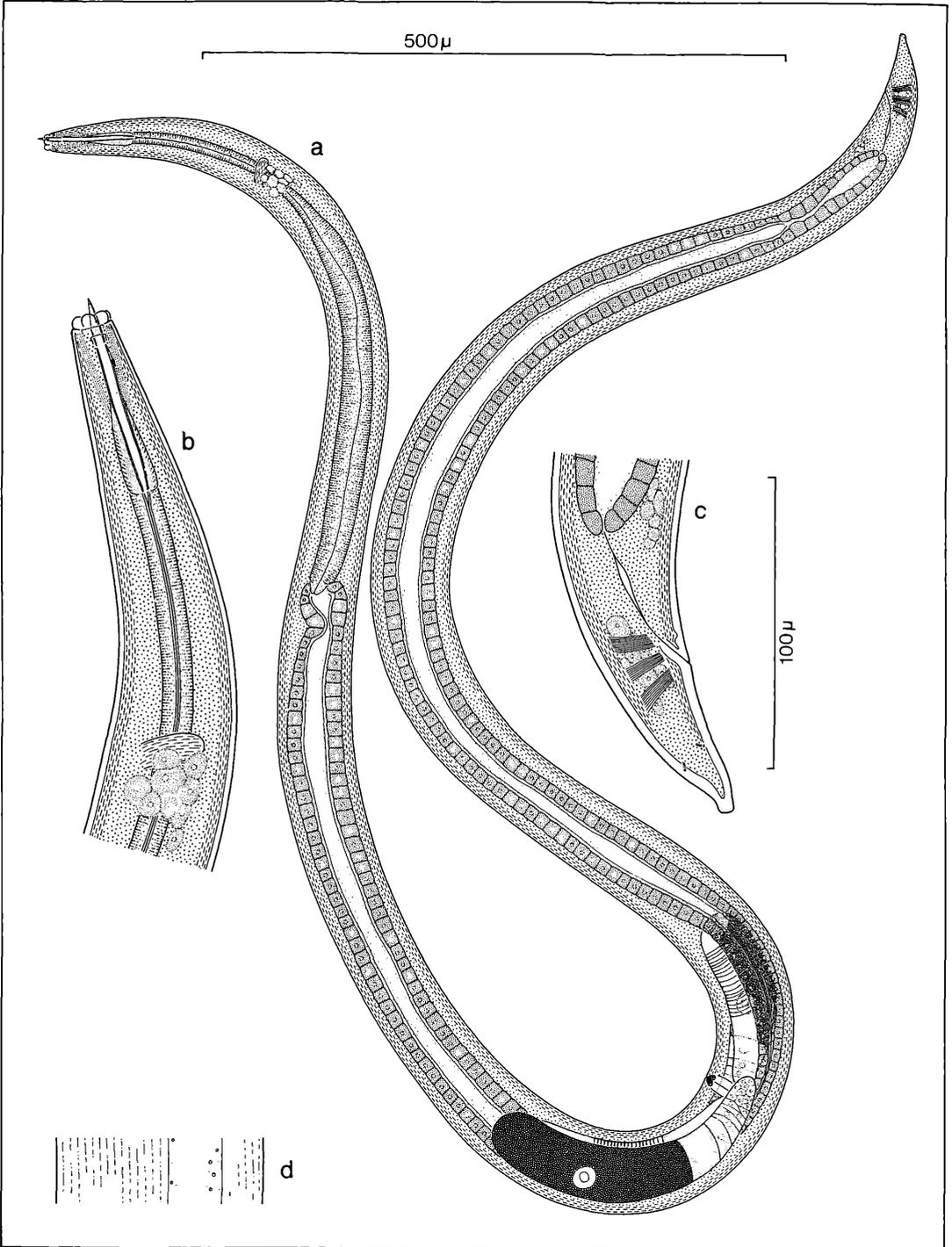


Abbildung 18. *Eudorylaimus subacutus* (ALTHERR, 1952) ANDRASSY, 1959, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

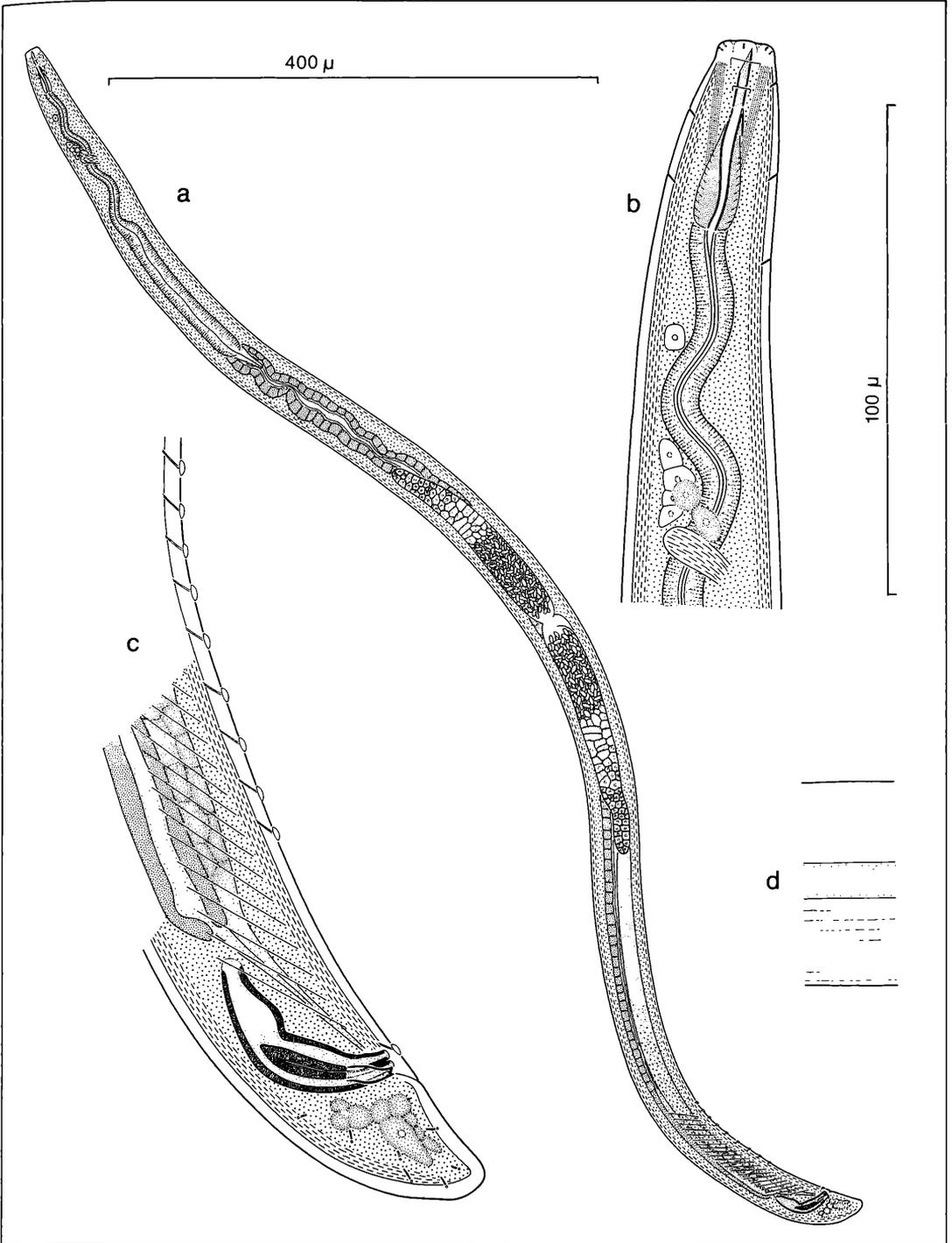


Abbildung 19. *Mesodorylaimus bastiani* (BÜTSCHLI, 1873) ANDRASSY, 1959, Männchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

- 1936 *Dorylaimus bastiani* – THORNE & SWANGER, *Capita Zoologica* **6**: 64  
 1938 *Dorylaimus bastiani* – SCHNEIDER, *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **15**: 56  
 1953 *Dorylaimus bastiani* – MEYL, *Z. Morph. Ökol. Tiere* **42**: 186  
 1959 *Dorylaimus bastiani* – WILLIAMS, *Occ. Pap. Maurit. Sug. Ind. Res. Inst.* **3**: 25  
 ? 1983 *Mesodorylaimus bastiani* – MATEO & CAMPOY, *Publ. Biol. Univ. Navarra (Zool)* **9**: 22 (partim)

♂ ♂: n = 2, L = 1,169–1,244 mm, a = 24,9–29,6, b = 4,1–4,2, c = 41,8–46,1

Körper mäßig schlank. Lippen schwach abgesetzt. Kutikula glatt, etwa 2 µm dick, nur im Bereich der Präanalpapillen dicker (3 µm). Längsmuskeln und Epidermisleisten durchscheinend. Epidermisleiste  $\frac{1}{6}$  der Körperbreite.

Seitenorgan etwa 50 % der korrespondierenden Breite. Odontostyl 14 µm lang, Stachelöffnung  $\frac{1}{3}$  der Stachellänge. Odontophor etwa 25 µm lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös.

Ösophagus bei 60–62 % erweitert. Cardia doppelt so lang wie breit, 24 µm lang. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum. Prärektum 130–140 µm lang, etwas weniger als eine Körperbreite vor der vordersten Präanalpapille beginnend.

Gonaden diorchisch, beide Testes rechts vom Darm liegend. Spermien oval, 5–6 µm lang. Spicula 39–48 µm (Mediallinie) bzw. 31–42 µm (über Sehne) lang. Seiten der lateralen Führungsstücke geschwungen, Spitze der Führungsstücke gekerbt. Prækloakal ventral ein Paar Adanalpapillen und 9 Präanalpapillen. Erste Präanalpapille etwa 1,5 Spiculalängen vor der Kloake.

Die Tiere stimmen mit der Neubeschreibung von LOOF, (1969) gut überein. Sie sind jedoch etwas kleiner und plumper. Hierdurch ergeben sich die etwas abweichenden DE MAN'schen Werte. Da sich diese Werte auch nach der Häutung zum Adultus noch ändern können, ist anzunehmen, daß die vorliegenden Tiere junge Männchen darstellen, während sich die Beschreibung von LOOF auf ausgewachsene Männchen bezieht.

Vorkommen im Gebiet: Grasbewuchs und Streu am Rande eines mit Muschelkalk geschotterten Waldweges.

### 3.2 *Mesodorylaimus similibastiani* n. sp. (Abb. 20)

Typus ♀: L = 1,484 mm, a = 31,6, b = 4,5, c = 17,1, V = 52,0 %

Körper relativ schlank. Lippen nicht abgesetzt, verschmolzen. Kutikula glatt, mit Ausnahme des postanal Bereichs etwa 2 µm dick, postanal bis 4 µm. Längsmuskeln und Epidermisleisten durchscheinend. Epidermisleiste  $\frac{1}{4}$  der korrespondierenden Breite.

Seitenorgan etwa 50 % der korrespondierenden Körperbreite. Odontostyl 14 µm lang, Stachelöffnung  $\frac{1}{4}$  der Stachellänge. Odontophor 26 µm lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös.

Ösophagus bei 50 % erweitert. Cardia kurz, breiter als

lang. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum. Prärektum 45 µm lang (etwa 1 Rektallänge).

Vulva kutikularisiert. Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, antidrom umgeschlagen. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 4–6 Oozyten einzellig stehend. Beim vorliegenden Tier beide Gonadenäste rechts liegend. Uterus mit etwa 4 µm großen Spermien.

Schwanz 84 µm (etwa 3 Analbreiten) lang.

Diagnose: Eine relativ schlanke *Mesodorylaimus*-Art mit verschmolzenen Lippen, kurzem Mundstachel, didelphischen Gonaden mit wenigen Oozyten und kurzem Prärektum.

Die Art unterscheidet sich von *M. bastiani* (BÜTSCHLI, 1873: 29) durch die nicht abgesetzten Lippen, die kürzere Cardia und das kürzere Prärektum, von *M. bastianoides* (MEYL, 1960: 131) durch den kürzeren Schwanz und die Länge des Prärektums, von *M. pseudobastiani* (LOOF, 1969: 265) durch die Länge der Cardia, die Lage der Ösophaguserweiterung sowie die Länge des Prärektums und von *M. parabastiani* (PAETZOLD, 1958: 41) durch die Länge der Cardia, die Lage der Ösophaguserweiterung und die Länge des Prärektums.

Typus: Nr. WF 12–4–82, 2 (37,1/101,1), Landes-

sammlungen für Naturkunde Karlsruhe

Locus typicus: Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (Luzulo-Fagetum), Grasbewuchs und Streu am Rande eines mit Muschelkalk geschotterten Waldweges.

Vorkommen im Gebiet: am Locus typicus

### 3.3 *Mesodorylaimus meylli* (ANDRASSY, 1958)

ANDRASSY, 1959 (Abb. 21)

1958 *Dorylaimus meylli* – ANDRASSY, *Acta Zool. Hung.* **4**: 56

? 1969 *Mesodorylaimus aberrans* – LOOF, *Nematologica* **15**: 263

necc

1958 *Dorylaimus meylli* – PAETZOLD, *Wiss. Z. Univ. Halle* **8**: 40

♀ ♀: n = 28, L = 1,281–1,650 mm, a = 21,2–32,7, b = 3,9–5,0, c = 8,1–12,0, V = 44,8–51,6 %

Körper mäßig schlank. Lippen nicht abgesetzt, verschmolzen. Kutikula glatt, mit Ausnahme des postanal Bereichs 2 µm dick. Längsmuskeln und Epidermisleisten durchscheinend. Epidermisleiste 10–15 % der korrespondierenden Breite.

Seitenorgan etwa 50 % der korrespondierenden Breite. Odontostyl 18–20 µm lang, im Bereich der Stachelöffnung ventral ausgebaucht, Stachelöffnung etwa  $\frac{1}{3}$  der Stachellänge. Odontophor 30–35 µm lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös.

Ösophagus bei 47–54 % erweitert. Cardia etwa so lang wie breit. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum. Prärektum 30–47 µm (etwa 1 Rektallänge) lang. Schwanz 4–6 Analbreiten lang (111–168 µm).

Vulva kutikularisiert. Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, antidrom umgeschlagen. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 4–5 Oozyten einzellig stehend.

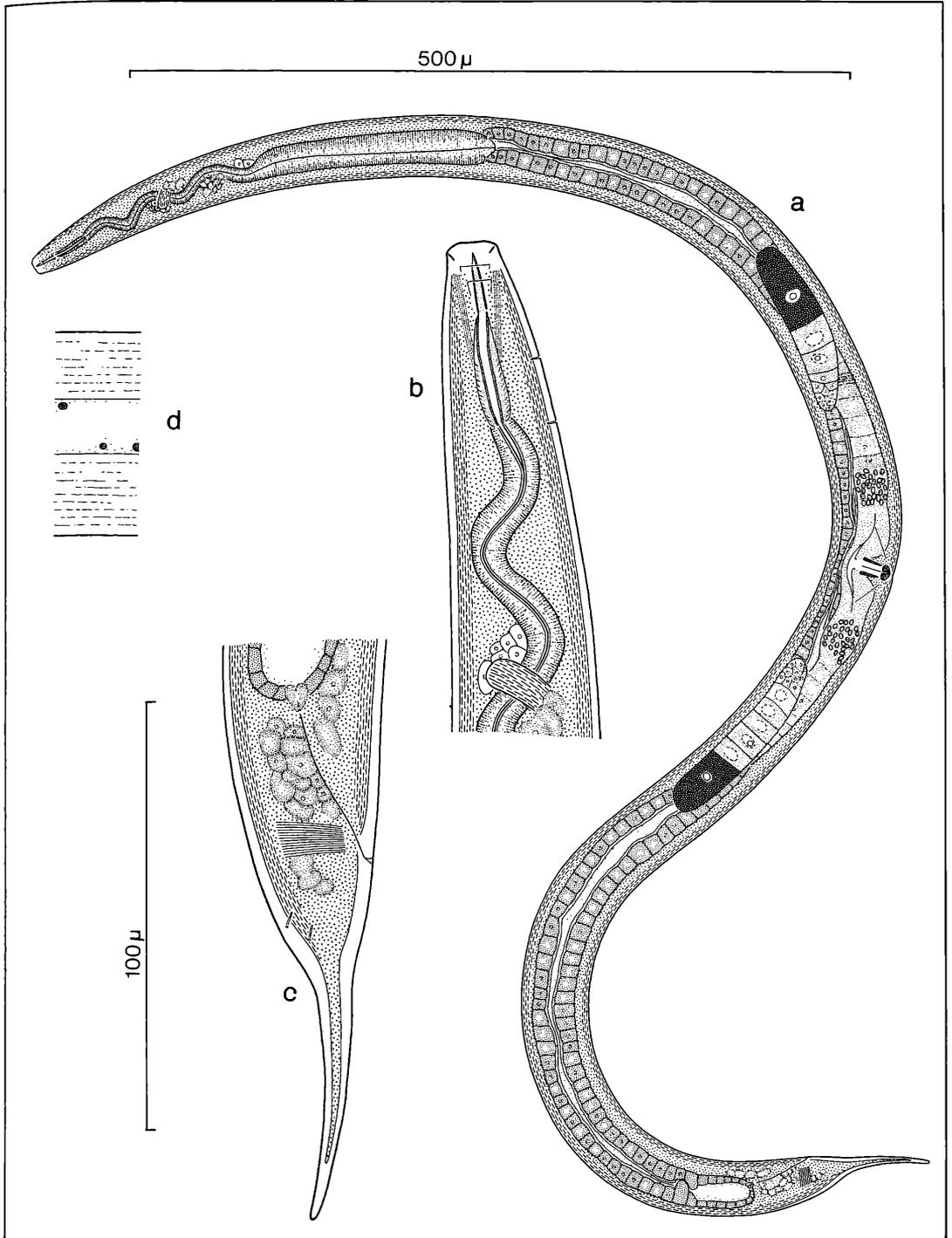


Abbildung 20. *Mesodorylaimus similibastiani* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

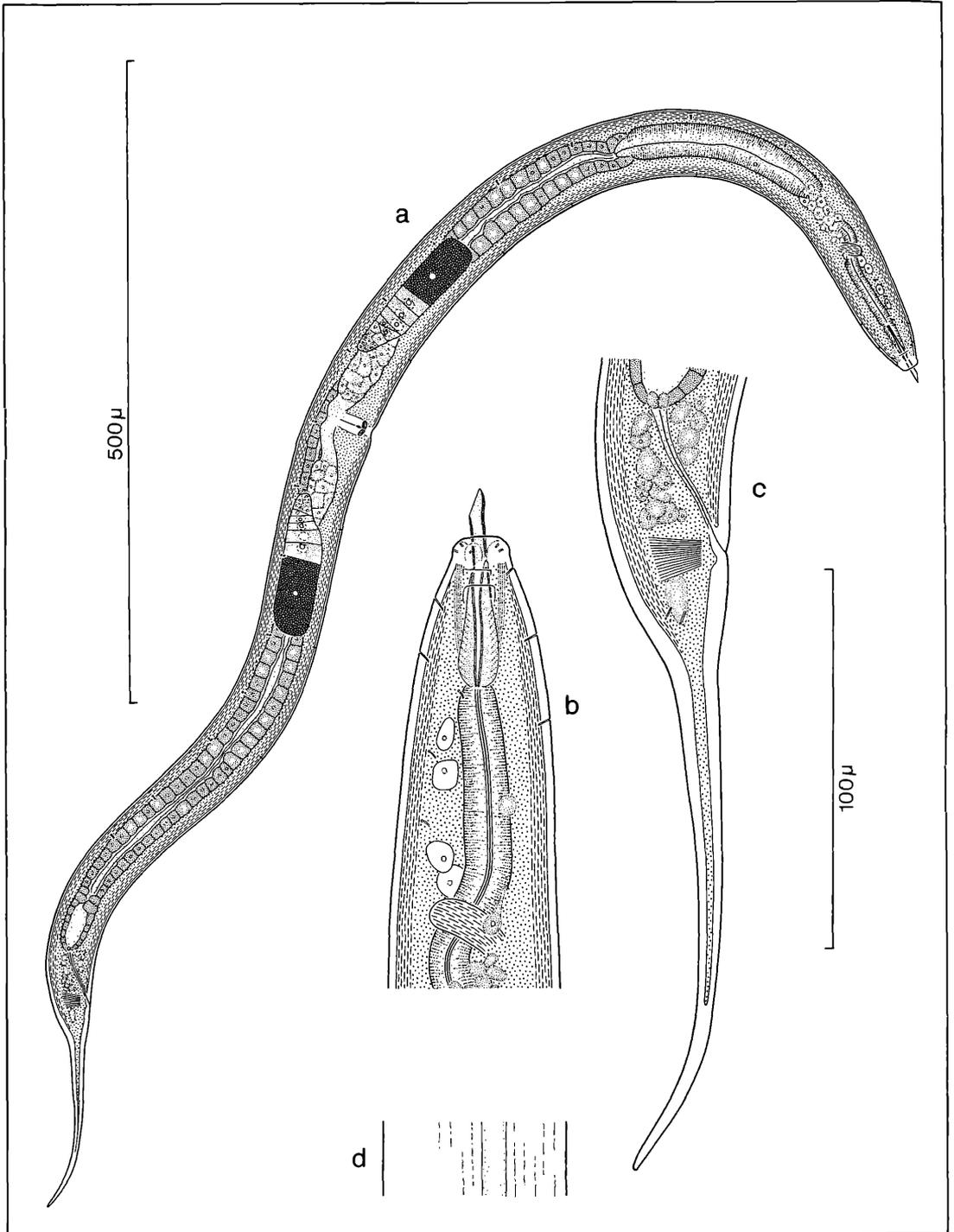


Abbildung 21. *Mesodorylaimus meylli* (ANDRASSY, 1958) ANDRASSY, 1959, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermis-  
leiste und Muskeln.

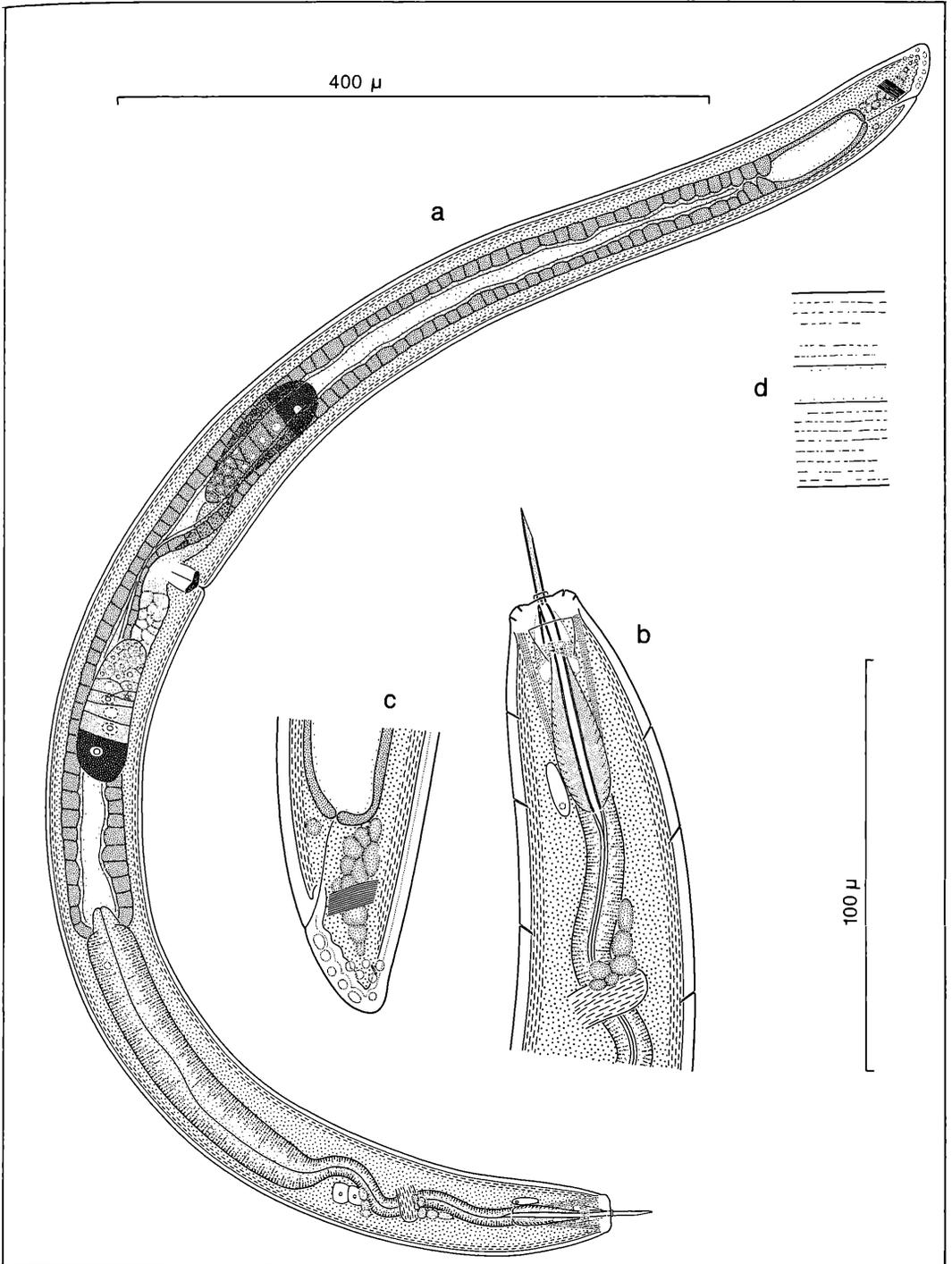


Abbildung 22. *Pungentus porosus* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

Gonadenäste entweder beide rechts oder beide links des Darms liegend.

Bemerkung: Obwohl von dieser Art die Weibchen häufig waren, konnte kein Männchen gefunden werden. Nach ANDRASSY sind die Spiculae des Männchens nur 18 µm lang, der Schwanz wäre demnach (vgl. ANDRASSY 1958: Abb. 21 b) nur 9 µm lang. Sowohl die Spiculae als auch der Schwanz wären demnach ungewöhnlich klein. Nach dem angegebenen Maßstab ergibt sich jedoch aus der Abbildung von ANDRASSY eine Spiculalänge von 55–60 µm und dementsprechend auch eine größere Schwanzlänge, der c-Wert beträgt daher nicht 83,5, wie von ANDRASSY angegeben, sondern etwa 41.

Vorkommen im Gebiet: Grasbewuchs und Streu am Rande eines mit Muschelkalk geschotterten Waldweges.

#### 4. Gattung *Pungentus* THORNE & SWANGER, 1936

##### 4.1 *Pungentus porosus* n. sp. (Abb. 22)

Typus ♀: L = 1,053 mm, a = 19,9, b = 3,1, c = 39,0, V = 50,9 %

Körper mäßig schlank. Lippen nicht abgesetzt, verschmolzen. Schwanz konisch, breit gerundet, etwas nach dorsal gebogen. Kutikula glatt, 3,3 µm dick, am Hinterkörper deutlich zweischichtig, im hinteren Schwanzbereich kutikuläre Blasen in der äußeren Schicht. Ventral reichen die Blasen bis zum Anus. Längsmuskeln und Epidermisleisten durchscheinend. Epidermisleiste etwa  $\frac{1}{5}$  der korrespondierenden Körperbreite.

Seitenorgan etwas mehr als 50 % der korrespondierenden Körperbreite. Odontostyl 23 µm lang, Stachelöffnung etwas weniger als  $\frac{1}{3}$  der Stachellänge. Odontophor etwa 50 µm lang, Ösophagus in diesem Bereich nur schwach muskulös. Kutikularisierung des Vestibulums beim vorliegenden Tier kaum erkennbar.

Ösophagus bei 50 % erweitert. Cardia etwa so lang wie breit. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum. Prärektum 61 µm lang (etwa 2 Rektallängen).

Vulva kutikularisiert. Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, antidrom umgeschlagen. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 4 Oozyten einzeilig stehend. Beim vorliegenden Tier vordere Gonade links, hintere rechts des Darms liegend.

Diagnose: Eine kleine, etwas plumpe *Pungentus*-Art mit relativ langer Stachelöffnung, amphidelphischen Gonaden, einem Prärektum von doppelter Rektallänge und Kutikularblasen im Schwanzbereich.

*Pungentus porosus* unterscheidet sich von *Pungentus pungens* (THORNE & SWANGER, 1936: 135) durch die Körpergröße, die längere Stachelöffnung, das kürzere Prärektum und die Schwanzform, von *Pungentus marietani* (ALTHERR, 1950: 93) durch die längere Stachelöffnung, die Schwanzform und den Besitz von Kutikularblasen, von „*Enchodelus vestibulifer*“ (ALTHERR 1952: 340) durch die Größe sowie die abweichende Schwanzform und von *Pungentus pumilus* (ANDRASSY, 1963: 3) durch die Körpergröße, den schlankeren Stachel und durch das Vorhandensein von Blasen in der Schwanzkutikula.

Typus: Nr. WF 28-11-82, 2 (29,8/102,1), Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe

Locus typicus: Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (Luzulo-Fagetum), Grasbewuchs und Streu am Rande eines mit Muschelkalk geschotterten Waldweges.

Vorkommen im Gebiet: am Locus typicus

#### 5. Jungtiere

Von zwei weiteren Arten wurde in der Laubstreu im Verlauf der Untersuchung je ein Jungtier gefunden.

##### 5.1 *Eudorylaimus labiatus* (DE MAN, 1880) ANDRASSY, 1959 (Abb. 23)

Das Jungtier von 1618 µm Länge zeigt alle für *Eudorylaimus labiatus* typischen Merkmale: Die stark abgesetzten, runden, nicht verschmolzenen Lippen, der im Stachelbereich verschmälerte Hals und der konische Schwanz. Wie aus der Abbildung zu ersehen ist, wird die Stachelöffnung bei jeder Häutung vergrößert. Die Stachelöffnung beim Adultus dürfte demnach über 50 % der Gesamtlänge betragen.

Vorkommen im Gebiet: Laubstreu (Humusschicht)

##### 5.2 aff. *Aporcelaimellus obtusicaudatus* (BASTIAN, 1865) (Abb. 24)

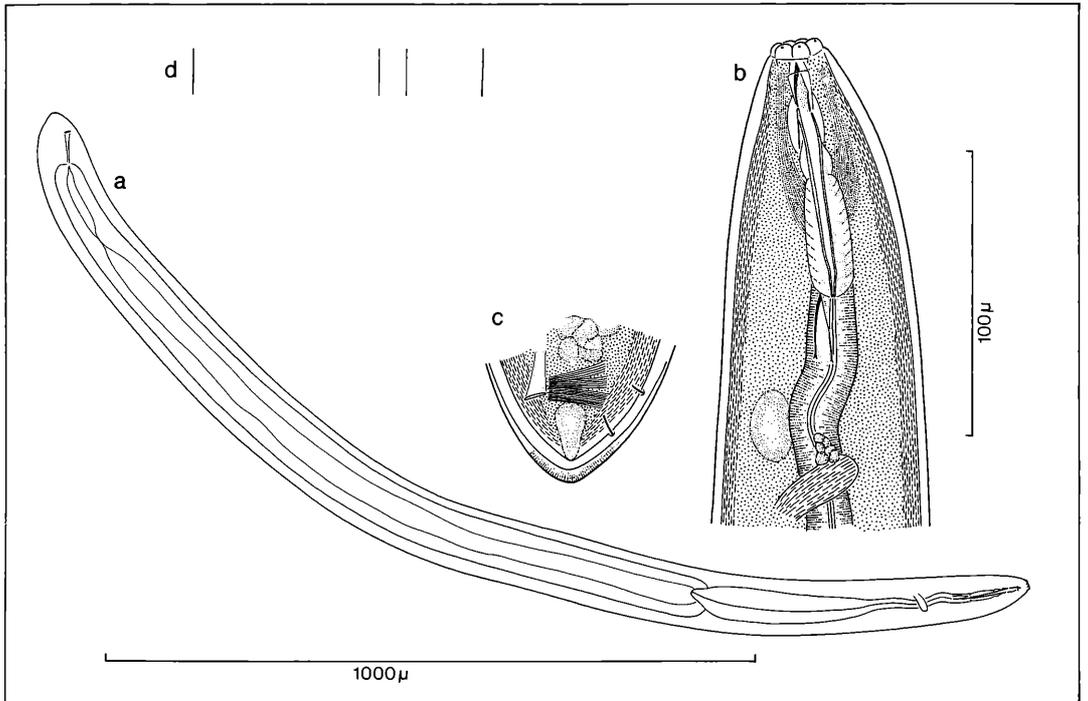
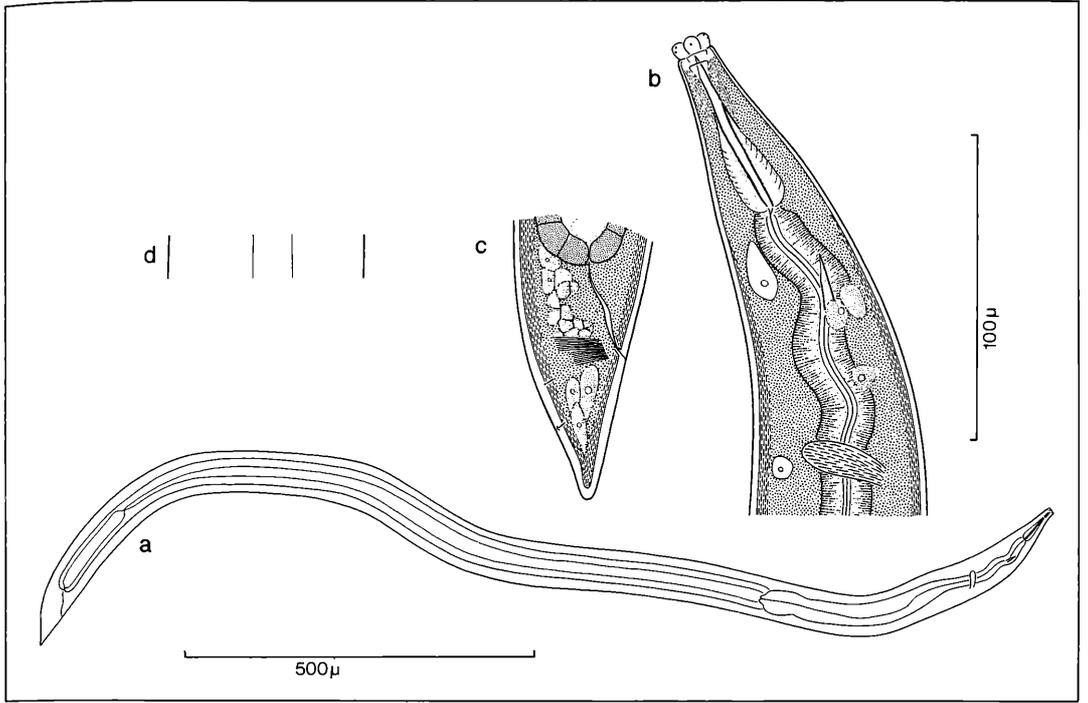
*Aporcelaimellus obtusicaudatus* gehört einer Gruppe von Arten an (*obtusicaudatus*, *paraobtusicaudatus*, *obscurus*, *obscuroides*, *intermedius*), die selbst als Adulti nur schwer zu trennen sind und des öfteren verwechselt wurden.

Eine genaue Zuordnung des Jungtieres ist daher nicht möglich.

Vorkommen im Gebiet: Laubstreu (Humusschicht)

Abbildung 23. *Eudorylaimus labiatus* (DE MAN, 1880) ANDRASSY, 1959, Jungtier: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

Abbildung 24 aff. *Aporcelaimellus obtusicaudatus* (BASTIAN, 1865), Jungtier: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.



## 6. Literatur

- ALTHERR, E. (1950): De quelques Nématodes des garides valaisannes. – Bull. murithienne Soc. valais. Sc. nat., **67**: 90–103; Genf.
- ALTHERR, E. (1952): Les Nématodes du Parc National Suisse (Nématodes libres du sol). – Res. Rech. Parc Nat. Suisse, **26**: 315–356; Neuchâtel.
- ALTHERR, E. (1953): Nématodes du sol du Jura vaudois et français (I). – Bull. Soc. vaud. Sc. nat., **65**: 429–460; Lausanne.
- ANDRASSY, I. (1958): Erd- und Süßwassernematoden aus Bulgarien. – Acta Zool. Hung. **4**: 1–88; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1958): Nematoden aus der Tropfsteinhöhle „Baradla“ bei Aggtelek (Ungarn), nebst einer Übersicht der bisher aus Höhlen bekannten freilebenden Nematoden-Arten. – Acta Zool. Hung., **4**: 253–277; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1959): Taxonomische Übersicht der Dorylaimen (Nematoda) I. – Acta Zool. Hung., **5**: 191–240; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1960): Taxonomische Übersicht der Dorylaimen (Nematoda) II. – Acta Zool. Hung., **6**: 1–28; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1963): Nematologische Notizen, 12. – Ann. Univ. Sci. Bpest. R. Eötvös (Biol.) **6**: 3–12; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1971): Nematoden aus dem Pssammon des Oglio-Flusses. – Mem. Mus. civ. Stor. nat. Verona, **19**: 191–202; Verona.
- BASSUS, W. (1962): Untersuchungen über die Nematodenfauna mitteldeutscher Waldböden. – Wiss. Z. Humboldt-Universität. Math.-Nat. R., **11**: 145–177; Berlin
- BASTIAN, C. H. (1865): Monograph on the Anguillulidae, or Free Nematoids, Marine, Land, and Freshwater; with Descriptions of 100 New Species. – Trans. Linn. Soc., **25**: 73–184; London.
- BECK, L. & MITTMANN, H.-W. (1982): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. – Carolinea, **40**: 65–90; Karlsruhe.
- BRZESKI, M. (1960): Drei neue freilebende Nematoden aus Polen. – Bull. Acad. polon. Sci. Ser. biol., **8**: 261–264; Warschau.
- BRZESKI, M. (1963): Morphological studies on *Eudorylaimus silvaticus* BRZESKI (Nematoda, Dorylaimidae). – Bull. Acad. polon. Sci. Ser. biol., **11**: 133–136; Warschau.
- BÜTSCHLI, O. (1873): Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. – Nova Acta Leop., **36**: 1–144; Dresden.
- COBB, N. A. (1888): Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden. – Jena. Z. Naturw., **23**: 41–76; Jena.
- COBB, N. A. (1893): Nematodes, mostly Australian and Fijian. – Mac Leay Mem. Vol. Linn. Soc. NSW: 252–303; Sydney.
- CONINCK, L. A. P. DE (1930): Bijdrage tot de kennis der vrijlevende Nematoden van België. – Natuurwet. Tijdschr., **12**: 106–140; Groningen.
- KREIS, H. A. (1924): Die Seen im Aela- und Tinzenhorngebiet. II. Nematodes. – Jahrb. Naturf. Ges. Graubünden, **63**: 23–68; Chur.
- LOOF, P. A. A. (1964): Free-living and Plant-parasitic Nematodes from Venezuela. – Nematologica, **10**: 201–300; Leiden.
- LOOF, P. A. A. (1969): Taxonomy of some species of the genus *Mesodorylaimus* ANDRASSY, 1959 (Dorylaimoidea). – Nematologica, **15**: 253–274; Leiden.
- LORDELLO, L. G. E. (1955): Three new soil Nematodes from Piracicaba (State of S. Paulo), with a key to the species of the genus „*Aporcelaimus*“ (Dorylaimidae). – Rev. Brasil. Biol., **15**: 211–218; Rio de Janeiro.
- MAN, J. G. DE (1876): Onderzoekingen over vrij in de aarde levende Nematoden. – Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen., **2**: 78–196; Leiden.
- MAN, J. G. DE (1880): Die einheimischen frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden. – Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen., **5**: 1–104; Leiden.
- MAN, J. G. DE (1884): Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der niederländischen Fauna. – 206 S., Leiden (E. J. Brill).
- MAN, J. G. DE (1907): Contribution à la connaissance des Nématodes libres de la Seine et des environs de Paris. – Ann. Biol. lac., **2**: 9–29; Leipzig.
- MATEO, D. & CAMPOY, A. (1983): Estudio de los Nematodos libres de las Peñas de Echauri (Navarra). – Publ. Biol. Univ. Navarra, **9**: 1–64; Pamplona.
- MENZEL, R. (1912): Über freilebende Nematoden aus der Umgebung von Triest. – Rev. Suisse Zool., **20**: 535–542; Lausanne.
- MEYL, A. H. (1953): Beiträge zur Kenntnis der Nematodenfauna vulkanisch erhitzter Biotope. II. Die in Thermalgewässern der Insel Ischia vorkommenden Nematoden. – Z. Morph. Ökol. Tiere, **42**: 159–208; Berlin.
- MEYL, A. H. (1960): Die freilebenden Erd- und Süßwassernematoden. – (In:) BROHMER, P., EHRMANN, P., ULMER, G. (Hrsg.): Die Tierwelt Mitteleuropas, 1. Lief. 5a: 164 S., Leipzig (Quelle & Meyer).
- MICOLETZKY, H. (1914): Freilebende Süßwasser-Nematoden der Ost-Alpen mit besonderer Berücksichtigung des Lunzer Seengebiets. – Zool. Jb. (Syst.), **36**: 331–546; Jena.
- MICOLETZKY, H. (1915): Freilebende Süßwasser-Nematoden der Ost-Alpen. Nachtrag. Die Nematodenfauna des Grundl-, Hallstätter-, Ossiacher- und Millstätter Sees. – Zool. Jb. (Syst.), **38**: 245–274; Jena.
- MITTMANN, H.-W. (1980): Zum Abbau der Laubstreu und zur Rolle der Oribatiden (Acari) in einem Buchenwaldboden. Diss. Univ. Karlsruhe, 117 S.
- MONREAL, J. I. & CAMPOY, A. (1982): Estudio faunístico del macizo de Quinto Real. VI. Nematodos. – Publ. Biol. Univ. Navarra, **8**: 1–92; Pamplona.
- PAETZOLD, D. (1958): Beiträge zur Nematodenfauna mitteldeutscher Salzstellen im Raum von Halle. – Wiss. Z. Univ. Halle, **8**: 17–48; Halle.
- POPOVICI, I. (1984): Nematode abundance, biomass and production in a beech forest ecosystem. – Pedobiologia, **26**: 205–219; Jena.
- SCHNEIDER, W. (1938): Freilebende Nematoden der Deutschen Limnologischen Sundaexpedition nach Sumatra, Java und Bali. – Arch. Hydrobiol. Suppl., **15**: 30–108; Stuttgart.
- STEINER, G. (1914): Freilebende Nematoden aus der Schweiz. – Arch. Hydrobiol., **9**: 259–276; Stuttgart.
- STEINER, G. (1916): Beiträge zur geographischen Verbreitung freilebender Nematoden. – Zool. Anz., **46**: 311–335; Jena.
- THORNE, G. & SWANGER, H. H. (1936): A monograph of the Nematode genera *Dorylaimus* DUJARDIN, *Aporcelaimus* n. g., *Dorylaimoides* n. g. and *Pungentus* n. g. – Capita Zool., **6**: 1–223; Den Haag.
- VOLZ, P. (1951): Untersuchungen über die Mikrofauna des Waldbodens. – Zool. Jb. (Syst.), **79**: 514–566; Jena.
- WILLIAMS, J. R. (1959): Studies on the Nematode soil fauna of sugar cane fields in Mauritius. 3. Dorylaimidae (Dorylaimoidea, Enopliida). – Occ. Pap. Maurit. Sug. Ind. Res. Inst., **3**: 1–28; Port Louis.
- YEATES, G. W. (1972): Nematoda of a Danish beech forest. I. Methods and general analysis. – Oikos, **23**: 178–189; Copenhagen.

HERBERT ZELL

# Nematoden eines Buchenwaldbodens

## 7. Die Teratocephaliden (Nematoda, Rhabditida)

### Kurzfassung

Ein Vergleich der Literatur läßt vermuten, daß mit den Namen *Metateratocephalus crassidens* und *Teratocephalus terrestris* auch Populationen anderer Arten bezeichnet wurden, was die Abschätzung der ökologischen Ansprüche und der geographischen Verbreitung äußerst schwierig gestaltet. Die folgenden Arten werden beschrieben: *Metateratocephalus crassidens* (DE MAN, 1880) EROSHENKO, 1973, *Teratocephalus paratenuis* EROSHENKO, 1973 und *Teratocephalus terrestris* (BÜTSCHLI, 1873) DE MAN, 1876 aus Schluttenbach, sowie *Teratocephalus costatus* ANDRASSY, 1958, eine Art, die wahrscheinlich besonders häufig mit *T. terrestris* verwechselt wurde.

### Summary

#### Nematodes of a beech wood soil 8. The Teratocephalids (Nematoda, Rhabditida)

A comparison of data from literature permits the supposition that populations of different species have been reported as *Metateratocephalus crassidens* and *Teratocephalus terrestris*. Therefore it is very difficult to appraise the ecological pretension and the geographical distribution of these two species. The following species are being described: *Metateratocephalus crassidens* (DE MAN, 1880) EROSHENKO, 1973, *Teratocephalus paratenuis* EROSHENKO, 1973, *T. terrestris* (BÜTSCHLI, 1873) DE MAN, 1876 from the Schluttenbach research area, and *T. costatus* ANDRASSY, 1958, a species which probably often has been mistaken for *T. terrestris*.

### Résumé

#### Nématodes du sol d'une forêt de hêtre 8. Les Teratocephalidés (Nematoda, Rhabditida)

Une comparaison de la littérature mène à la supposition que dans les noms *Metateratocephalus crassidens* et *Teratocephalus terrestris* sont comprises aussi des populations des autres espèces. Pour cela, l'écologie et la distribution géographique de ces espèces sont très difficile à élucider. Les espèces suivantes sont décrites: *Metateratocephalus crassidens* (DE MAN, 1880) EROSHENKO, 1973, *T. paratenuis* EROSHENKO, 1973, *T. terrestris* (BÜTSCHLI, 1873) DE MAN, 1876, de la région expérimentale de Schluttenbach, et *T. costatus* ANDRASSY, 1958, une espèce, qui peut-être souvent a été prise pour *T. terrestris*.

### Autor

DR. HERBERT ZELL, Institut für Biologie II, RWTH Aachen, Kopenikusstraße 16, D-5100 Aachen.

### 1. Einleitung

Die Teratocephaliden sind im Untersuchungsgebiet von Schluttenbach mit zwei Gattungen vertreten, die sich in ihrer Jahresdynamik deutlich unterscheiden. *Metateratocephalus crassidens* (DE MAN, 1880) EROSHENKO, 1973, ist eine typische Winterform, die als Adultus nur von November bis März gefunden wurde, wobei die Individuendichte im Januar am höchsten war. Jungtiere konnten dagegen das ganze Jahr über nachgewiesen werden, die höchsten Individuendichten wurden bei ihnen im März, im Anschluß an das Maximum der Adulten erreicht.

Die beiden Arten der Gattung *Teratocephalus*, *T. terrestris* (BÜTSCHLI, 1873) DE MAN, 1876 und *T. paratenuis* EROSHENKO, 1973, sind im Gegensatz dazu als Adulti während des ganzen Jahres zu finden, *T. terrestris* bedeutend häufiger als *T. paratenuis*, allerdings treten auch hier saisonale Veränderungen der Individuendichte auf. Sie ist im Juli am geringsten und erreicht im November ihr Maximum.

### 2. Literaturvergleich

Obwohl *Metateratocephalus crassidens* und *Teratocephalus terrestris* als lange bekannte Arten gelten, sind bei diesen die geographische Verbreitung und die ökologischen Ansprüche nur äußerst schwierig abzuschätzen.

Betrachtet man zunächst *M. crassidens*, so wird deutlich, daß Tiere, die aus rein terrestrischen Biotopen stammen, wie z. B. Laubstreu, Humus, Grasflächen und Moos, eine Körpergröße von 300–400 µm, äußerst selten bis 450 µm, besitzen (u. a. ALTHERR, 1950: 38, ANDRASSY, 1952: 42, ANDRASSY, 1958: 20, ANDRASSY, 1959: 5, DE CONINCK, 1932: 21, GADEA, 1961: 14, diese Arbeit). Es liegen zwar aus terrestrischen Biotopen Angaben über größere Tiere vor, was aber darin begründet liegt, daß diese Autoren keine eigenen Messungen durchgeführt haben. So weisen HOFMÄNNER & MENZEL (1915: 167) ausdrücklich darauf hin, daß sie die Werte DE MANS übernommen haben, und die Größenangaben von MONREAL & CAMPOY (1982: 8) sind die Werte, die MEYL (1960) in seinem Bestimmungsschlüssel angibt.

Wird *M. crassidens* dagegen aus limnischen Biotopen gemeldet – aus sehr feuchten Böden, von Wasser überflutetem Moos, aus Mooren, Flüssen und Seen –, so sind die Tiere zwischen 430 und 550 µm groß (u. a. DADAY, 1897: 117, DE MAN, 1884: 102, MICOLETZKY, 1921:

229, MICOLETZKY, 1925: 236, RAHM, 1924: 168, STEFANSKI, 1914: 34). Dies ließe an einen Biotopeinfluß auf die Körpergröße denken. Nicht erklärbar wäre dann jedoch, warum die „limnische Form“ nördlich des Polarkreises, in Novaja Semlja (STEINER, 1916) und Spitzbergen (LOOF, 1971) terrestrisch auftritt.

Handelt es sich bei *M. crassidens* nur um eine Art mit großer Variationsbreite, um drei Arten oder um zwei, eine größere und eine kleinere, wobei die größere im Norden terrestrisch lebt, südlicher nur limnisch? Die letztgenannte Möglichkeit wird gestützt durch folgende Tatsache:

Vergleicht man die Abbildungen der „limnischen“ und „terrestrischen Formen“, so zeigt sich, daß diese konstante morphologische Unterschiede aufweisen. Bei der „limnischen Form“ (vgl. DE MAN, 1884: Abb. 63, MICOLETZKY, 1914: Abb. 19 b, LOOF, 1971: Abb. 7) ist der Schwanz etwa 5- bis 6mal so lang wie die anale Breite, bei der terrestrischen Form (vgl. ANDRASSY, 1958: Abb. 7 d; diese Arbeit) nur etwa 3mal so lang; der Durchmesser des Seitenorgans beträgt bei der terrestrischen Form etwa 3,5 µm, bei der limnischen 5–6 µm. Zwar gibt MICOLETZKY (1914: 452) 3,2 µm an, aus den übrigen Angaben – Punktreihenabstand 0,8 µm, Mundhöhlendurchmesser 8 µm – ergibt sich jedoch nach der Abbildung ein Seitenorgandurchmesser von 5–6 µm. Ebenso ist bei der „limnischen Form“ (vgl. DE MAN, 1884: Abb. 63 c) im Seitenfeldbereich die Punktierung unterbrochen, wogegen bei der „terrestrischen Form“ die Punkte lateral auf einer Breite von etwa  $\frac{1}{5}$ – $\frac{1}{3}$  des Körperdurchmessers vergrößert sind.

Damit entspricht die „limnische Form“ eher der Beschreibung von *T. crassidens* sensu DE CONINCK (1935: 277) aus den Quellsümpfen des Nyamuamba, der nach ANDRASSY (1984: 156) eine eigenständige Art, *Metateratocephalus deconincki*, darstellt. Da die Form der Schwanzspitze auch bei der „terrestrischen Form“ variabel ist – mit oder ohne deutlich abgesetzte Spitze –, fällt dieser Unterschied nicht ins Gewicht.

Ist *M. deconincki* jedoch die „limnische Form“ von *M. crassidens*, wäre *M. deconincki* jüngerer Synonym zu *spiralis* MICOLETZKY, 1913: 116, *spiralis* selbst aber wiederum synonym zu *crassidens* sensu DE MAN, 1884: Abb. 63, nicht aber synonym zu *M. crassidens* sensu ANDRASSY, 1958: 18.

DE MAN gibt in seinen Artbeschreibungen nur die Maximalgröße an, so daß es wahrscheinlich ist, daß ihm sowohl die „terrestrische“ wie auch die „limnische Form“ vorlagen, die Artbeschreibung also auf zwei Arten beruht. Da von ANDRASSY (1958) in seiner Neubeschreibung der Name *M. crassidens* für die „terrestrische Form“ festgelegt wurde, *M. spiralis* bereits 1921 wieder von MICOLETZKY eingezogen wurde und demnach als „nomen oblitum“ zu behandeln ist, ist *M. deconincki* ANDRASSY, 1984, als gültiger Name für die „limnische Form“ zu betrachten.

Es ist fraglich, ob *Euteratocephalus minor* MUCHINA, 1981, und der heterogame *Metateratocephalus typicus*

EROSHENKO, 1973, synonym zu *M. crassidens* sind, wie bei ANDRASSY (1984: 157) angegeben. Die erstgenannte Art besitzt eine Kutikularringelung mit Punktreihen und ein monodelphisches, prodelphisches Ovar (Merkmale der Gattung *Teratocephalus*), jedoch eine weit hinter der Körpermitte liegende Vulva. Nach der Größe des Seitenorgans und der fehlenden Cervicalanschwellung wäre die Art in die Gattung *Metateratocephalus* zu stellen. *Euteratocephalus minor* ist somit keiner bekannten Teratocephaliden-Gattung zuzuordnen.

*Metateratocephalus typicus* EROSHENKO, 1973, stimmt zwar in der Körpergröße mit *M. crassidens* sensu ANDRASSY, 1958, überein, besitzt jedoch stärker abgesetzte Lippen, ein größeres Seitenorgan, die Kutikularpunktierung entspricht derjenigen von *M. deconincki*, die ventrale postanale Einbuchtung fehlt und der Schwanz verjüngt sich im ersten Drittel seiner Länge um etwa die Hälfte. Zudem treten Männchen auf, die bei *M. crassidens* bisher nicht bekannt sind.

Ebenso problematisch ist die Beurteilung der Nachweise von *Teratocephalus terrestris*. Nach BÜTSCHLI (1873: 63) erreicht die Art eine Maximallänge von etwa 400 µm, ein Wert, der durch die Neubeschreibung von ANDRASSY (1958: 10) sowie durch weitere Angaben (u. a. ALTHERR, 1938: 642, ANDRASSY, 1952: 42, ANDRASSY, 1959: 4, CAYROL, 1967: 304, COOMANS, 1961: 97, STEFANSKI, 1916: 178, diese Arbeit) bestätigt wird. Wie bei *M. crassidens* läßt sich der „terrestrischen Form“ eine größere „limnische Form“ gegenüberstellen, die bis 600 µm erreicht (MICOLETZKY, 1914: 449, MICOLETZKY, 1917: 525, MICOLETZKY, 1921: 301, MICOLETZKY, 1925: 237, SCHNEIDER, 1925: 560, STEFANSKI, 1914: 34), die ebenfalls in Novaja Semlja terrestrisch lebt (STEINER, 1916: 54). Als dritte Form sei *T. terrestris* sensu RÜHM, 1956: 314, erwähnt, die wahrscheinlich, wie von ANDRASSY (1958: 14) festgestellt, mit *T. tenuis* ANDRASSY, 1958, identisch ist. Bei *T. terrestris* sensu ANDRASSY, 1977: 12 aus der Mongolei dürfte es sich um *Teratocephalus stratumus* EROSHENKO, 1973, handeln und *T. terrestris* sensu MUCHINA, 1981: 46, ähnelt sehr stark *T. rugosus* MASLEN, 1979, wenn man berücksichtigt, daß nach der Abb. 47 das Männchen etwa 20 µm dick ist, also bedeutend plumper ( $a = 28$ ) als im Text angegeben ( $a = 55$ ).

Besonders häufig wurde *T. terrestris* wahrscheinlich mit einer weiteren Art, *T. costatus* ANDRASSY, 1958 (= *T. decarinus* ANDERSON, 1969) verwechselt, denn es ist nicht auszuschließen, daß es sich bei *T. terrestris* – Populationen, bei denen die Tiere zwischen 400 und 500 µm groß sind (GADEA, 1961: 14; DE MAN, 1884: 102 partim, PAETZOLD, 1955: 1080, STEINER, 1920: 18) um *T. costatus* – Populationen handelt. Eines der wichtigsten Unterscheidungsmerkmale, die Längsrippen von *T. costatus*, sind nur bei den Larven (Abb. 5 e) deutlich zu erkennen, bei den Adulten dagegen nur mit größten Schwierigkeiten und oft nur im Vulvarbereich (Abb. 5 d). Die verdickten, nach hinten gerichteten Ringel am vorderen Körperbereich sind nur dann zu sehen, wenn das Tier im Präparat absolut eben liegt. Sobald der Kopf et-

was zum Betrachter hin oder von ihm weg geneigt ist, erscheint das Vorderende wie bei *T. terrestris*. ANDRASSY (1984) nennt als weiteres Merkmal den stets eingerollten Schwanz. Auch dies gilt nur mit Einschränkungen: So war zwar bei allen Tieren aus den Dolomiten der Schwanz typisch eingerollt, bei den südamerikanischen dagegen nur in einem Fall, bei zwei Tieren war er schwächer eingerollt und bei den übrigen nur schwach gebogen bis fast gerade. Damit verbleibt als sicheres Merkmal nur die bei *T. costatus* stärker eingesenkte Vulva und die etwas gröbere Ringelung, während die bei *T. costatus* etwas kürzere Laterallippe und der unterschiedliche Winkel bei Lippenneigung – bei *T. costatus* etwa 30° zur Körperlängsachse, bei *T. terrestris* etwa 45° – ebenfalls nur zu erkennen sind, wenn die Tiere im Präparat eben liegen.

Die Zusammenfassung von *T. costatus* und *T. terrestris* geschieht bereits bei DE MAN (1876, 1884). Er gibt, im Gegensatz zu BÜTSCHLI (1873), für das Weibchen nicht 0,4, sondern 0,5 mm an. Bei dem von ihm abgebildeten Tier (DE MAN, 1884: Abb. 62) handelt es sich auch tatsächlich um *T. terrestris*, wie aus der nicht eingesenkten Vulva, dem kurzen Rektum und dem Lippenwinkel hervorgeht. Zudem beschreibt DE MAN (1876) auch das Männchen von *T. terrestris*, das bisher nicht mehr aufgefunden wurde. Das Männchen von *T. costatus* gilt dagegen als unbekannt, denn „die von NOVIKOVA (1971) aus der Sowjetunion als das bisher unbekannte Männchen beschriebene Form ist keineswegs *Teratocephalus*, sondern gehört zur Gattung *Cylindrolaimus*“ (ANDRASSY, 1977: 13, vgl. auch ANDRASSY, 1984: 152).

Aus der Lage des Seitenorgans, der Länge der Kopfborsten sowie aus den deutlich ausgeprägten Lippen des von NOVIKOVA (1971) abgebildeten Tieres geht jedoch eindeutig hervor, daß sich die Abbildung nicht auf einen *Cylindrolaimus*, sondern auf eine *Plectus*-Art bezieht, und zwar auf die in der selben Zeitschrift einige Seiten vorher von NOVIKOVA & GAGARIN (1971: 1097) neu beschriebene Art *Plectus minor*. In dieser Arbeit finden sich dagegen die Abbildungen zu NOVIKOVA (1971: 1400), die Männchen von *Plectus armatus* und von *T. costatus*. Der Lippenwinkel, die kleinere Laterallippe und die grobe Ringelung bestätigen, daß es sich um *T. costatus* handelt.

Diese Abbildung und Beschreibung von NOVIKOVA entspricht nun genau dem von DE MAN (1876: 138 und Abb. 25) beschriebenen Männchen von *T. terrestris*, das ebenfalls einen Lippenwinkel von 30° besitzt, wie er für *T. costatus* typisch ist; die Spiculae sind sehr schlank und halbkreisförmig gebogen. Bei einem Analdurchmesser von  $2/255$  mm, wie von DE MAN angegeben, ergibt sich eine Spiculalänge von 13–14 µm, was den Angaben von NOVIKOVA (1971) von 12,6 µm etwa entspricht. Ebenso stimmen auch weitere Werte gut überein: L = 0,4 mm, c = 5–6 (*T. terrestris* sensu DE MAN, 1876), L = 0,37 mm, c = 6,7 (*T. costatus* sensu NOVIKOVA, 1971). Damit muß davon ausgegangen werden, daß das Männchen von *T. terrestris* bislang unbekannt ist, das

von *T. costatus* dagegen bekannt, und daß die beiden Arten von verschiedenen Autoren unter dem Namen *T. terrestris* zusammengefaßt wurden.

Aus diesem Grunde wird im Folgenden auch *T. costatus* beschrieben, obwohl diese Art nicht im Untersuchungsgebiet aufgefunden wurde.

### 3. Beschreibung der Arten

#### 3.1. *Metateratocephalus crassidens* (DE MAN, 1880) EROSHENKO, 1973 (Abb. 1)

1880 *Teratocephalus crassidens* – DE MAN, Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. 5: 46 (partim)

1958 *Euteratocephalus crassidens* (DE MAN) – ANDRASSY, Acta Zool. Hung. 4: 20

♀ ♀: n = 82, L = 0,309–0,437 mm, a = 18,7–25,2, b = 3,7–4,6, c = 9,7–12,8, V = 50,1–55,9 %

Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (Luzulo-Fagetum), unter *Fagus sylvatica*, Laubstreu.

♀ ♀: n = 5, L = 0,353–0,370 mm, a = 22,1–24,0, b = 3,5–4,4, c = 9,5–11,6, V = 50,3–57,3 %

Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (Luzulo-Fagetum), Holz und Mulm eines ca. 10 Jahre alten Buchenstrunkes, 28. 11. 1982.

♀ ♀: n = 4, L = 0,345–0,377 mm, a = 16,4–20,8, b = 3,6–3,9, c = 8,0–9,3, V = 53,1–56,8 %

Italien, Dolomiten, Sexten Helm, Moospolster, 2400 m ü. M., 15. 8. 1983, leg. GMEINER.

Körper relativ plump. Kutikula dünn, 0,6 µm dick, sehr fein geringelt, Ringelung nur im Schwanzbereich deutlicher, Ringelbreite etwa 0,7 µm, bei starker Vergrößerung in Punktreihen auflösbar. Seitenfeld nicht ausgebildet, statt dessen lateral die Punktierung gröber werdend.

Seitenorgan etwa eineinhalb Kopfbreiten hinter dem Vorderende liegend, kreisrund, sein Durchmesser beträgt etwa 3,5 µm, dies entspricht etwa  $1/3$  der korrespondierenden Körperbreite.

Kopf stark abgesetzt, etwa doppelt so breit wie hoch. Lippen etwa gleich lang, jede Lippenspitze trägt einen stiftförmigen Fortsatz. Einschnitte zwischen den Lippen gerundet, hintere Hälfte der Einschnitte mit einer halbmondförmigen Randkutikularisierung.

Mundhöhle weit, Pro- und Mesorhabdion etwa gleich lang, Metarhabdion etwas kürzer. Ösophagus bis zum Bulbus gleich breit bleibend. Nervenring etwa in Ösophagusmitte, Exkretionsporus hinter dem Nervenring mündend. Bulbus rundlich mit kräftig entwickeltem Klappenapparat, Cardia sehr klein. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum.

Vulva relativ unscheinbar, Vagina sehr kurz. Gonaden didelphisch, antiodrom umgeschlagen, Gonadenäste entweder beide rechts oder beide links des Darms liegend. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 3–5 Oozyten einzellig stehend.

Rektum etwa 1 Analbreite lang. Schwanz unmittelbar

hinter dem After eingebuchtet, keilförmig spitz, nach dorsal gebogen. Am Schwanz kleben fast immer Detritus- und Humuspartikel. Schwanzpapillen ventrolateral kurz hinter dem After liegend.

**3.2 *Teratocephalus paratenus* EROSHENKO, 1973 (Abb. 2)**

♀ ♀: n = 8, L = 0,305–0,370 mm, a = 25,4–37,0, b = 3,4–4,1, c = 6,6–8,4, V = 59,0–61,6 %

Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (Luzulo-Fagetum), unter *Fagus sylvatica*, Laubstreu.

Körper relativ schlank. Kutikula 0,5 µm dick, geringelt, Ringelung am Schwanzende nicht erkennbar. Ringelbreite etwa 1,2 µm. Seitenfeld sehr schmal, einfach, 0,8 µm breit. Seitenorgan sehr klein, am Vorderende des

Mesorhabdions liegend.

Kopf stark abgesetzt, etwa doppelt so breit wie hoch. Lippen etwa gleich lang, die lateralen geringfügig kürzer als die ventro- und dorsolateralen. Jede Lippe trägt einen papillenähnlichen Fortsatz. Einschnitte zwischen den Lippen gerundet, Randkutikularisierung der Einschnitte fast bis zu den Lippenspitzen reichend.

Mundhöhle weit, Pro- und Mesorhabdion etwa gleich lang, Metarhabdion etwas kürzer. Ösophagus bis zum Bulbus etwa gleich breit bleibend. Nervenring etwas hinter der Ösophagusmitte (55–60 %) liegend, Exkretionsporus am Vorderrand des Nervenrings mündend. Bulbus oval mit kräftigem Klappenapparat im vorderen Bulbusdrittel, Cardia etwas breiter als lang. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum.

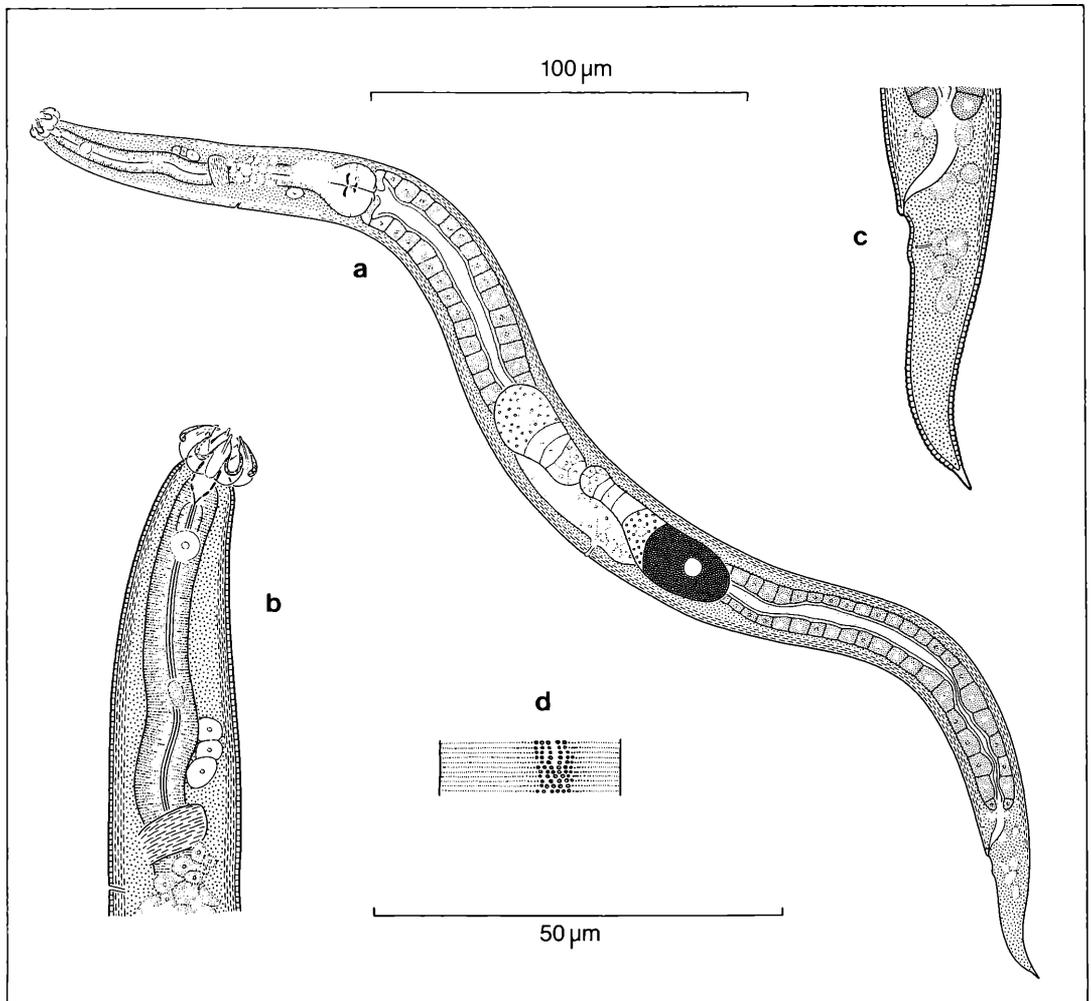


Abbildung 1. *Metateratocephalus crassidens* (DE MAN, 1880) EROSHENKO, 1973, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Kutikulaornamentierung.

Vulva schwach eingesenkt, Vagina etwa  $\frac{1}{4}$  der korrespondierenden Breite. Gonade mono- und prodelfisch, immer rechts des Darms liegend, antidrom umgeschlagen. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 6–7 Oozyten einzeilig stehend. Uterussack kürzer als die korrespondierende Körperbreite.

Rektum etwa 3 Analbreiten lang. Schwanz konisch, Ende gerundet mit aufgesetzter Spitze.

Die Tiere aus Schluttenbach stimmen mit der Beschreibung von EROSHENKO (1973: 1771) gut überein, einzig die Gabelung der Schwanzspitze (Berechnungseffekt bei Ölimmersion?) und die Mittellinie des Seitenfeldes, das bei EROSHENKO breiter dargestellt ist, konnte ich nicht feststellen.

### 3.3 *Teratocephalus terrestris* (BÜTSCHLI, 1873) DE MAN, 1876 (Abb. 3)

1873 *Anguillula terrestris* – BÜTSCHLI, Nova Acta Leop. 36: 69

1880 *Teratocephalus terrestris* (BTSLI) – DE MAN, Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. 5: 45 (partim)

nec

1876 *Teratocephalus terrestris* BTSLI – DE MAN, Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. 2: 138

♀: n = 22, L = 0,345–0,417 mm, a = 24,9–32,5, b = 3,9–4,8, c = 3,4–5,0, V = 48,4–56,1 %

Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (Luzulo-Fagetum), unter *Fagus sylvatica*, Laubstreu.

♀: n = 1, L = 0,356 mm, a = 20,9, b = 4,5, c = 4,1, V = 50,0

Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (Luzulo-Fagetum), Grasbewuchs und Streu am Rande eines mit Muschelkalk geschotterten Waldweges.

Körper mäßig schlank. Kutikula dünn, 0,5 µm dick, geringelt, Ringelung am Schwanzende nicht erkennbar. Ringelbreite 1,1–1,6 µm. Seitenfeld schmal, einfach, etwa 2 µm breit. Seitenorgan sehr klein, im Bereich des Metarhabdions liegend.

Kopf abgesetzt mit deutlicher Cervicalanschwellung. Laterale Lippen etwas kürzer als die dorso- und ventrolateralen, spitz zulaufend mit einer papillenförmigen Spitze. Einschnitte zwischen den Lippen gerundet, Randkutikularisierung der Einschnitte fast bis zu den Lippenspitzen reichend. Lippen um 45° nach innen geneigt. Kopf etwa so breit wie der Körper an der Stomabasis.

Mundhöhle weit, Prorhabdion kurz, Metarhabdion länger als Mesorhabdion. Ösophagus bis zum Bulbus etwa

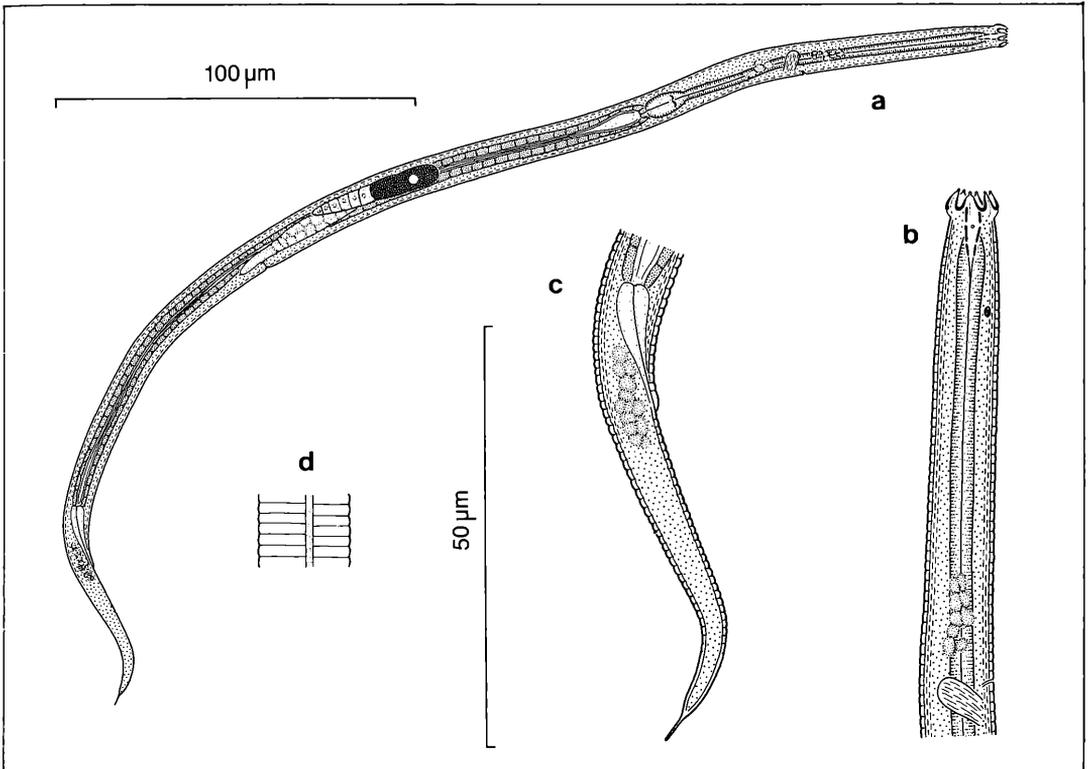


Abbildung 2. *Teratocephalus paratenuis* EROSHENKO, 1973, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Seitenfeld.

gleich breit bleibend. Nervenring etwa in Ösophagusmitte liegend, Exkretionsporus am Vorderrand des Nervenrings mündend. Bulbus rundlich-oval mit kräftigem Klappenapparat im vorderen Bulbusdrittel, Cardia etwa doppelt so breit wie lang. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum.

Vulva nicht eingesenkt, Vagina etwa  $\frac{1}{4}$  der korrespondierenden Breite. Gonaden mono- und prodelphisch, antidrom umgeschlagen, immer rechts des Darms liegend. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 8–9 Oozyten einzeilig stehend. Uterussack kurz, weniger als die Hälfte der korrespondierenden Körperbreite.

Rektum etwa 1,5 Analtbreiten lang. Schwanz lang-konisch, meist ventral gebogen, gelegentlich die Schwanzspitze dorsal.

### 3.4 *Teratocephalus costatus* ANDRASSY, 1958 (Abb. 4 und 5)

1876 *Teratocephalus terrestris* BÜTSCHLI – DE MAN, Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. 2: 138

1969 *Teratocephalus decarinus* – ANDERSON, Canad. J. Zool. 47: 833

♀ ♀: n = 3, L = 0,469–0,494 mm, a = 24,7–29,0, b = 3,6–3,7, c = 4,0–5,4, V = 54,0–55,8 %  
Italien, Dolomiten, Sexten Helm, Moospolster, 2400 m ü. M., 15. 8. 1983, leg. GMEINER.

♀ ♀: n = 3, L = 0,434–0,496 mm, a = 22,8–29,2, b = 3,4–3,8, c = 4,3–5,8, V = 52,0–55,2 %

Peru, Depto. Junin, Seitental westlich San Ramon, Streu an Felsen in trockenem Bachbett, 1150 m ü. M.,

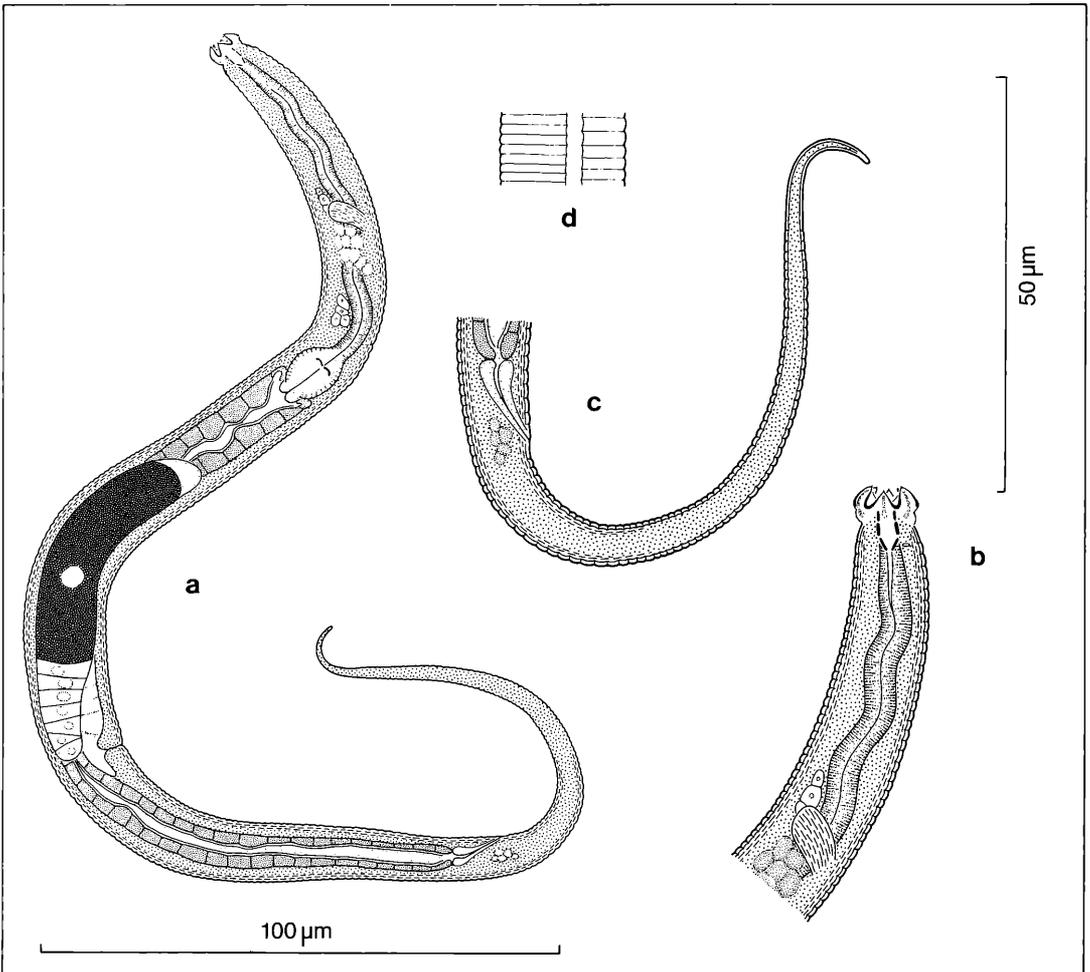


Abbildung 3. *Teratocephalus terrestris* (BÜTSCHLI, 1873) DE MAN, 1876, Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Seitenfeld.

23. 10. 1980, leg. BECK & MITTMANN.

♀ ♀: n = 2, L = 0,447–0,489 mm, a = 23,5–28,8, b = 3,5–4,0, c = 4,3–4,4, V = 51,3–51,7 %

Bolivien, Depto. La Paz, Seitental an der Straße Coroico nach Unduavi, 5 km vor Sacramento, 2390 m ü. M., reine Baumfarnstreu, 15. 2. 1985, leg. MITTMANN.

♀ ♀: n = 5, L = 0,451–0,517 mm, a = 25,1–29,5, b = 3,6–4,0, c = 4,1–4,4, V = 49,8–53,4 %

Fundort wie oben, Mischstreu, 15. 2. 1985, leg. MITTMANN.

Körper mäßig schlank. Kutikula dick, grob geringelt, Ringelbreite 1,7–2,0 µm. Ringelung an der Schwanzspitze nicht erkennbar. Seitenfeld sehr schmal, Breite von der Körperbiegung an der jeweiligen Stelle abhängig, maximal 2 µm breit.

Hals glatt, 1. Körperringel sehr eng, 2. Ringel breiter,

dessen Hinterrand schräg nach innen laufend, etwas verdickt. Die folgenden vier Ringel stark verdickt, ebenfalls nach hinten gerichtet. Neben dem Seitenfeld noch 8 Längsleisten ausgebildet, die nur bei den Larven deutlich hervortreten. Seitenorgan sehr klein, am Vorder- rand des Mesorhabdions liegend.

Kopf abgesetzt, ohne deutliche Cervicalanschwellung. Laterale Lippen deutlich kürzer als die dorso- und ventrolateralen, spitz zulaufend mit einer papillenförmigen Spitze. Einschnitte zwischen den Lippen gerundet, Randkutikularisierung dieser Einschnitte fast bis zu den Lippenspitzen reichend. Lippen um 30° nach innen geneigt. Kopf schmaler als der Körper an der Stomabasis. Mundhöhle weit, Prothabdion länger als Meso- und Metarhabdion, diese etwa gleich lang. Ösophagus bis zum Bulbus etwa gleich breit bleibend. Nervenring hinter der

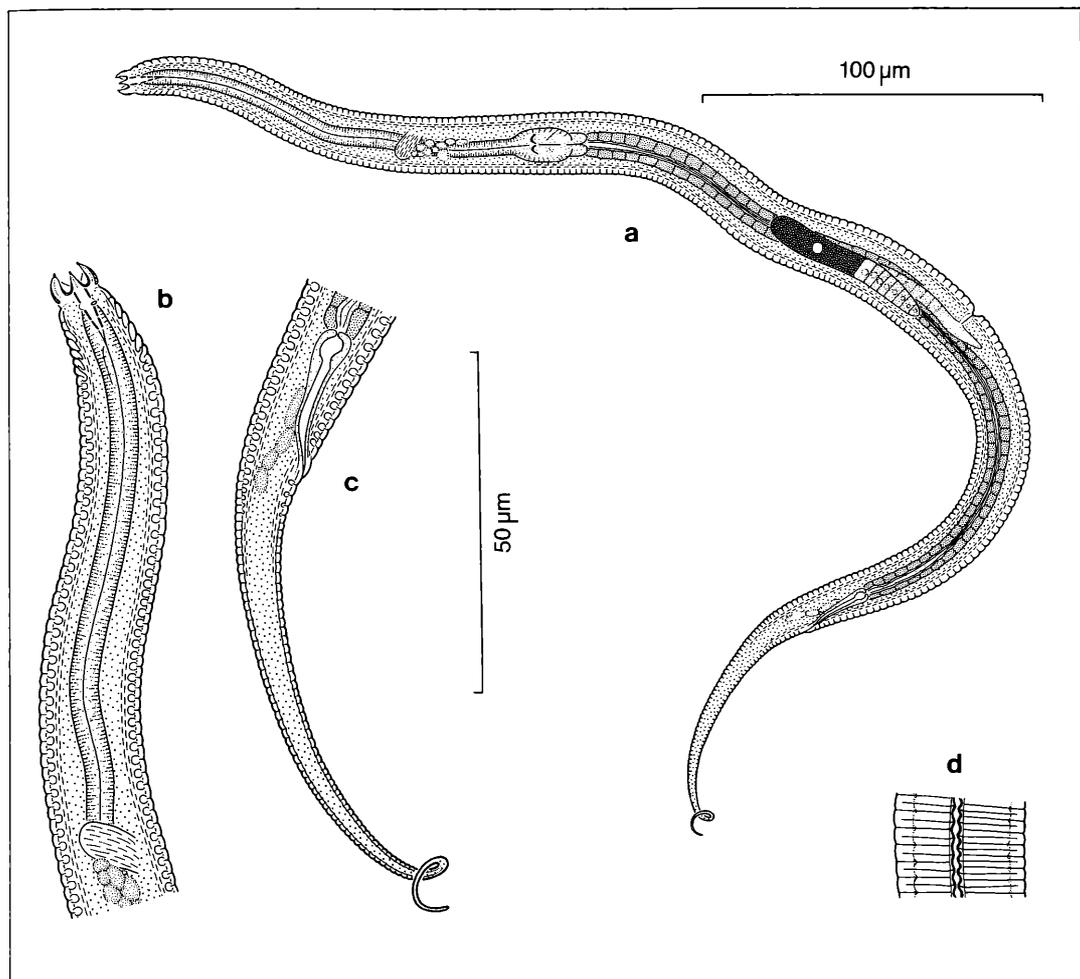


Abbildung 4. *Teratocephalus costatus* ANDRASSY, 1958, Weibchen aus den Dolomiten: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Seitenfeld und Längsleisten.

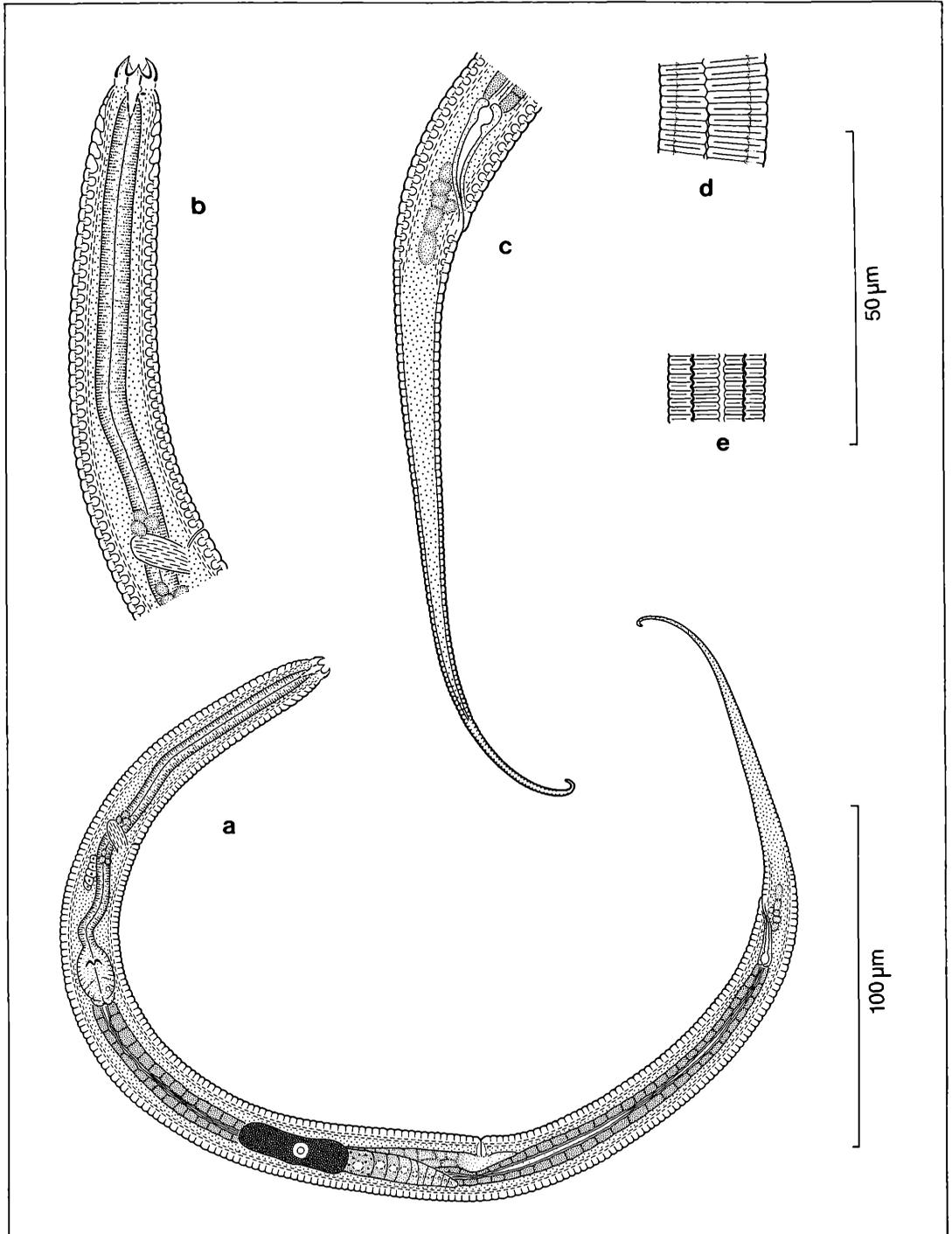


Abbildung 5. *Teratocephalus costatus* ANDRASSY, 1958, Weibchen aus Peru: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Seitenfeld und Längsleisten, e) Seitenfeld und Längsleisten der Larve.

Ösophagusmitte liegend (etwa 62 %). Exkretionsporus im Nervenringbereich oder kurz davor mündend. Ösophagusbulbus oval mit kräftigem Klappenapparat im vorderen Bulbusdrittel, Cardia breiter als lang. Darm weitlumig mit deutlichem Mikrovillisaum. Vulva eingesenkt, Vagina etwa  $\frac{1}{4}$  der korrespondierenden Breite. Gonaden mono- und prodelphisch, antidrom umgeschlagen, immer rechts des Darms liegend. Im umgeschlagenen Teil der Gonade 9–11 Oozyten einzellig stehend. Uterussack kurz, etwa die Hälfte der korrespondierenden Körperbreite. Rektum 2–2,5 Analfreiten lang. Schwanz lang-konisch, Ende fast gerade, ventral eingebogen oder korkenzieherartig eingerollt.

#### 4. Literatur

- ALTHERR, E. (1938): La faune des mines de Bex, avec étude speciale des Nématodes. – Rev. Suisse Zool., **45**: 567–720; Lausanne.
- ALTHERR, E. (1950): Les Nématodes du Parc National Suisse (Nématodes libres du sol). – Res. Rech. Parc Nat. Suisse, **22**: 1–46; Neuchâtel.
- ANDERSON, R. V. (1969): Comparative morphology and descriptions of three new species of *Teratocephalus* from Canada. – Canad. J. Zool., **47**: 829–840; Ottawa.
- ANDRASSY, I. (1952): Freilebende Nematoden aus dem Bükk-Gebirge. – Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hungar., **2**: 13–65; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1958): Erd- und Südwassernematoden aus Bulgarien. – Acta Zool. Hung., **4**: 1–88; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1959): Freilebende Nematoden aus Rumänien. – Ann. Univ. Scient. Bpest., **2**: 3–27; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1977): Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. KASZAB in der Mongolei. 356. Süßwasser- und Bodennematoden aus den Jahren 1967 und 1968. – Opusc. zool., **13**: 3–24; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1984): Klasse Nematoda (Ordnungen Monhysterida, Desmoscolecida, Araeolaimida, Chromadorida, Rhabditida). – [In:] FRANZ, H. (Hrsg.): Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas; 509 S.; Stuttgart (Gustav Fischer).
- BÜTSCHLI, O. (1873): Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. – Nova Acta Leop., **36**: 1–144; Dresden.
- CAYROL, J. C. (1967): Contribution à l'étude de la faune nématologique de quelques grottes du sud de la France. – Ann. Spé-léol., **22**: 297–309; Paris.
- CONINCK, L. A. P. DE (1932): Nieuwe Bijdrage tot de Kennis der vrijlevende Nematoden van België. – Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, **8**: 1–30; Bruxelles.
- CONINCK, L. A. P. DE (1935): Contribution à la connaissance des Nématodes libres du Congo Belge. – Rev. Zool. Bot. Afr., **26**: 211–232, 249–326; Bruxelles.
- COOMANS, A. (1961): Systematisch-ecologisch onderzoek van de vrijlevende Bodennematoden in België. De vrijlevende nematodenfauna van weideland, I. – Natuurwet. Tijdschr., **43**: 87–132; Groningen.
- DADAY, E. V. (1897): Die freilebenden Süßwasser-Nematoden Ungarns. – Zool. Jb. Syst., **10**: 91–134; Jena.
- EROSHENKO, A. S. (1973): Novye dannye po taksonomii semejstva Teratocephalidae ANDRASSY (Nematoda). – Zool. Zhurn., **52**: 1768–1776; Moskau.
- GADEA, E. (1961): Nota sobre algunos nematodos muscicolos de Tenerife. – Misc. zool., **1**: 9–16; Barcelona.
- HOFMÄNNER, B. & MENZEL, R. (1915): Die freilebenden Nematoden der Schweiz. – Rev. Suisse Zool., **23**: 109–244; Lausanne.
- LOOF, P. A. A. (1971): Freelifving and plant parasitic nematodes from Spitzbergen, collected by Mr. H. VAN ROSSEN. – Meded. Landbhoogsch. Wageningen, **71**: 1–86; Wageningen.
- MAN, J. G. DE (1876): Onderzoekingen over vrij in de aarde levende Nematoden. – Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen., **2**: 78–196; Leiden.
- MAN, J. G. DE (1880): Die einheimischen frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden. – Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen., **5**: 1–104; Leiden.
- MAN, J. G. DE (1884): Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der niederländischen Fauna. – 206 S.; Leiden (E. J. Brill).
- MEYL, A. H. (1960): Die freilebenden Erd- und Süßwassernematoden. – [In:] BROHMER, P., EHRMANN, P. & ULMER, G. (Hrsg.): Die Tierwelt Mitteleuropas, **1**, Lief. 5a: 1–164; Leipzig (Quelle & Meyer).
- MICOLETZKY, H. (1914): Freilebende Süßwasser-Nematoden der Ost-Alpen mit besonderer Berücksichtigung des Lunzer Seengebiets. – Zool. Jb. Syst., **36**: 331–546; Jena.
- MICOLETZKY, H. (1917): Freilebende Süßwasser-Nematoden der Bukowina. – Zool. Jb. Syst., **40**: 441–586; Jena.
- MICOLETZKY, H. (1921): Die freilebenden Erdnematoden. Arch. Naturgesch., **87** (A): 1–650; Leipzig.
- MICOLETZKY, H. (1925): Die freilebenden Süßwasser- und Moornematoden Dänemarks nebst Anhang über Amöbospodien und andere Parasiten bei freilebenden Nematoden. – D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 8 Ser., **10**: 57–310; Kopenhagen.
- MONREAL, J. I. & CAMPOY, A. (1982): Estudio faunístico del macizo de Quinto Real. VI. Nematodos. – Publ. Biol. Univ. Navarra, S. Zool., **8**: 1–92; Pamplona.
- MUCHINA, T. I. (1981): Fauna nematod zamanichi primorskogo kraja. – Svobod. fitopat. Nem. Fauny Vostoka: 41–62; Vladivostok.
- NOVIKOVA, S. I. (1971): Opisanie samthov *Plectus armatus* BÜTSCHLI i *Teratocephalus costatus* ANDRASSY (Nematoda, Plectidae, Teratocephalidae). – Zool. Zhurn., **50**: 1400–1402; Moskau.
- NOVIKOVA, S. I. & GAGARIN, V. G. (1971): Novyj vid roda *Plectus* (Nematoda, Plectidae). – Zool. Zhurn., **50**: 1097–1099; Moskau.
- PAETZOLD, D. (1955): Untersuchungen an freilebenden Nematoden der Salzweie bei Aseleben. – Wiss. Z. Univ. Halle, **4**: 1057–1090; Halle.
- RAHM, G. (1924): Beitrag zur Kenntnis der Moostierwelt der preußischen Rheinlande. Arch. Naturgesch., **90** (A): 153–214; Leipzig.
- RÜHM, W. (1956): Die Nematoden der Ipiden. – Parasit. Schr.-Reihe, **6**: 1–437; Jena.
- SCHNEIDER, W. (1925): Freilebende Süßwassernematoden aus ostholsteinischen Seen. Nebst Bemerkungen über die Nematodenfauna des Madü- und Schaalsees. – Arch. Hydrobiol., **15**: 536–584; Stuttgart.
- STEFANSKI, W. (1914): Recherches sur la faune des Nématodes libres du Bassin du Léman. – 72 S.; Genf.
- STEINER, G. (1916): Freilebende Nematoden aus Novaja Semlja. – Zool. Anz., **47**: 50–74; Jena.
- STEINER, G. (1920): Freilebende Süßwassernematoden aus peruanischen Hochgebirgsseen. – Rev. Suisse Zool., **28**: 11–44; Lausanne.

**Nachtrag**

Nematoden eines Buchenwaldbodens 6.: *Carolinea*, **44**: 91–118.

Nach Drucklegung erhielt ich von Dr. I. ANDRASSY einen Sonderdruck der Arbeit „The Genus *Eudorylaimus* ANDRASSY, 1959 and the Present Status of Its Species (Nematoda: Qudsianematidae)“, *Opusc. Zool. Budapest*, **22** (1986): 3–42. Daraus ergeben sich folgende nomenklatorische Änderungen: *Eudorylaimus minutus* wird in die Gattung *Thonus* versetzt: *T. minutus* (BÜTSCHLI, 1873) ANDRASSY, 1986, *Eudorylaimus pratensis* in die Gattung *Dorydorella*: *D. pratensis* (DE MAN, 1880) ANDRASSY, 1986, *Eudorylaimus simus* in die Gattung *Aporcelaimellus*: *A. simus* (ANDRASSY, 1958) ANDRASSY, 1986 und *Eudorylaimus labiatus* in die Gattung *Aporcelaimium*: *A. labiatus* DE MAN (1880) LOOF & COOMANS, 1970.

WOLFGANG SCHÖNBORN &amp; KLAUS DUMPERT

# Zur Biologie eines Buchenwaldbodens

## 8. Die Mikroflora

### Kurzfassung

Im Rahmen eines Forschungsprogramms „Zur Biologie eines Buchenwaldbodens“ wurden Biomasse und Basalrespiration der Mikroflora über einen Zeitraum von vier Jahren (1982–1985) aus Netzbeuteln verschiedener Maschenweite und aus Quadratproben der Streuschicht bestimmt.

Die Basis für die Entwicklung der Mikroorganismen bildet der jährliche Streufall, der im Durchschnitt etwas über 500 g Trockensubstanz pro Quadratmeter beträgt. Die durchschnittlichen Biomassekonzentrationen betragen in der L-, F- und H-Schicht 3160, 2230 und 740 mg Bio-C je 100 g Streu (Bio-C: in mikrobieller Biomasse gebundener Kohlenstoff) und summierte sich in der L-, F- und H-Schicht zu 15, 39 und 13 g Bio-C je m<sup>2</sup>, das sind jeweils 5,9, 5,5 und 3,6 % des durchschnittlichen C-Gehaltes dieser Schichten. Im Jahre 1983 erreichten die Biomassen ihr Maximum. Die Bio-C-Konzentration korreliert schwach mit den Niederschlägen der letzten zwei Wochen vor der Probenahme, nicht aber mit der Temperatur. Die Atmungsintensität der Biomasse in der L- und F-Schicht beträgt durchschnittlich 6,7 bzw. 6,0 ml CO<sub>2</sub>/g Bio-C h und in der H-Schicht 4,2 ml/g h (22°), das sind 27, 24 und 17 % der maximalen Kapazität.

Versuche in Netzbeuteln, die eine Portion Streu von der Freifläche abgrenzen bzw. durch sehr feinmaschigen Stoff den Zutritt der Bodenfauna verhindern, wiesen eine verzögerte Biomassebildung auf. Dieser geringeren Biomasse stand jedoch ein größeres Nährsubstrat-Angebot gegenüber, so daß die Atmungsintensität während der Jahre 1983 und 1984 erhöht war.

### Abstract

#### Studies on the biology of a beech wood soil.

#### 8. Microorganisms

As a part of a research program, entitled „Studies on the biology of a beech wood soil“ the microbial biomass and respiration was measured in forest floor substrate directly taken or exposed in litterbags during a period of four years (1982–1985). The research area is located in the north of the Black Forest about 15 km south of Karlsruhe in the Stadtwald Ettlingen.

The yearly litter-fall mainly by leaf-fall in autumn amounts to about 500 g dry matter per square meter and constitutes the base of microbial growth. The mean concentrations of biomass amount to 3160, 2230 and 740 mg bio-C per 100 g litter (bio-C: microbial biomass carbon) in the L-, F- and H-layer, respectively, summing up to 15, 39 and 13 g bio-C per m<sup>2</sup> in the respective layers. These amounts correspond to 5.9, 5.5 and 3.6 % of the carbon content of the L-, F- and H-layer, respectively. The biomasses had their maximum in 1983.

The bio-C concentration correlates slightly with the amount of the rain, fallen in the last two weeks before sampling. The temperature effecting a drying of the litter substrate shows no influence on the bio-C concentration.

Die Untersuchungen wurden durch Mittel des Bundesministeriums für Forschung und Technologie finanziert.

Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 7 Carolinea, 43: 105–112.

The respiration rate of the biomass was 6.7, 6.0 and 4.2 ml CO<sub>2</sub> per g bio-C per hour (22°C) in the mean for the L-, F- and H-layer, respectively, resulting in 27, 24 and 17 % of the maximum respiration capacity. Therefore, the nutrient supply is sufficient merely for the maintenance metabolism and dormant states, respectively, of the largest part of the biomass.

Litter mash bags were used to separate a given amount of leaf litter from the surroundings and the hindrance of entry of the soil fauna, respectively. The biomass growth was reduced in the litter bags. Therefore a larger nutrient supply was available to the reduced biomass resulting in an increase of the respiration rate during 1983 and 1984.

### Autoren

Dr. WOLFGANG SCHÖNBORN & Dr. KLAUS DUMPERT, Battelle-Institut e. V., Postfach 900160, Am Römerhof 35, D-6000 Frankfurt am Main 90

### 1. Einleitung

Unsere heimischen Wälder sind – unter dem Gesichtspunkt der Nährstoffversorgung betrachtet – naturnahe und weitgehend selbständige Pflanzenbestände, deren Nährstoffe letztlich zwei Quellen entstammen, der Atmosphäre und der Lithosphäre. Während aus der Atmosphäre hauptsächlich Sauerstoff, Wasserstoff, Kohlenstoff und Stickstoff kommen, liefert die Lithosphäre im wesentlichen mineralische Nährstoffe, die, wie die Alkali-, Erdalkali- und sonstigen Metalle, durch Verwitterung freigesetzt werden. Zusätzlich spielt der interne Nährstoffumsatz, insbesondere die Rückführung der im Bestandesabfall gebundenen Nährstoffe in pflanzenverfügbare Form für den Stoff- und Energiehaushalt der Wälder eine außerordentlich große Rolle (BECK 1984). Zu dieser Rückführung des im wesentlichen pflanzlichen Bestandesabfalls, die ihren Abschluß in der Remineralisierung findet, tragen hauptsächlich zwei Gruppen von Organismen bei, die Mikroflora und die Bodenfauna. Die Rolle der Bodenfauna beim Abbau des Bestandesabfalls wird seit 1976 in einem Moder-Buchenwald auf dem Mittleren Buntsandstein des nördlichen Schwarzwaldvorlandes bei Ettlingen untersucht (BECK 1978, 1983, 1984). Parallel dazu wurde seit 1982 die Biomasse der Bakterien und Pilze und damit der wesentlichen Gruppen der Mikroflora aus der Bodenstreu bis einschließlich 1985 erfaßt. Die Erkenntnisse, die sich daraus für die Rolle der Mikroflora beim Abbau des Bestandesabfalls ableiten lassen, sind im folgenden dargestellt.

## 2. Untersuchungsgebiet und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt im Stadtwald Ettlingen, ca. 15 km südlich von Karlsruhe im nördlichen Schwarzwaldvorland, 310–340 m über NN. Das langjährige Jahresmittel der Temperatur beträgt 8,3 °C, das der Niederschläge 1040 mm für die Jahre 1979–1984. Die Versuchsfläche liegt in einem Sauerhumus- oder Moder-Buchenwald (Luzulo-Fagetum) auf einem NO-Hang mit einer Hangneigung von 10–15°. Der Boden ist eine vom Geröll des Mittleren Buntsandsteins durchsetzte oligotrophe Braunerde mit etwa 10 cm A-Horizont auf einem 60–90 cm mächtigen B-Horizont und einem pH-Wert von 3,1–4,2 (CaCl<sub>2</sub>) (SCHWEIKLE, briefl. Mitt.). Die Streuauflage mit einem pH-Wert zwischen 3,8 und 4,7 (H<sub>2</sub>O) ist deutlich in L-Schicht mit weitgehend unzersetztem Fallaub, F-Schicht als hauptsächlichem Ort des Abbaus und H-Schicht als Ort der Umwandlung und Speicherung von Humus gegliedert. Aufbau und Zusammensetzung der Streuauflage in ihrer Wechselwirkung mit der Streuproduktion, dem Niederschlag und der Temperatur wurden eingehend von BECK & MITTMANN (1982) dargestellt.

### 2.2 Methoden

Die Mikroflora wurde sowohl in Quadratproben wie in Netzbeuteln untersucht. Die Netzbeutel wurden mit etwa 40 g Laub des Streujahrgangs 1981 gefüllt, zugenäht, bis zur Gewichtskonstanz bei Raumtemperatur getrocknet, ausgewogen und auf dem Waldboden ausgelegt. Die Beutel bestanden aus schwer zersetzbarem Kunststoff und hatten unterschiedliche Maschenweiten, um verschiedene Tiergruppen aus den Beuteln auszuschließen. Die feine Maschenweite betrug 21 µm und die grobe

10 mm. Mit 21 µm Maschenweite wurde nahezu die gesamte Bodenfauna vom Inneren der Beutel ferngehalten, während die Maschenweite von 10 mm auch der Makro- und Megafauna gestattete, in die Beutel einzudringen. Insgesamt wurden so viele Netzbeutel ausgelegt, daß über einen Zeitraum von fünf Jahren alle zwei Monate je ein Beutel mit verschiedenen Maschenweiten ins Labor geholt und untersucht werden konnte. In den Monaten, in denen keine Netzbeuteluntersuchungen vorgesehen waren, wurden Quadratproben (3 x 1/9 m<sup>2</sup> von verschiedenen Stellen der Versuchsfläche, die zu einer Mischprobe vereint wurden) ins Labor geholt und ebenso wie die Netzbeutelproben untersucht.

Die Untersuchungen der Netzbeutel- und Quadratproben umfaßten die Bestimmung der mikrobiologischen Biomasse und der Basalatmung. Zur Bestimmung der mikrobiologischen Biomasse wurde die Methode von ANDERSON & DOMSCH (1978) verwendet. Hierzu wurden die Proben mit einer optimalen Glucosemenge versetzt, die eine unmittelbare CO<sub>2</sub>-Produktion unter standardisierten Bedingungen ergab. Nach dem Schneiden des Bodenmaterials (soweit für L- und F-Schicht-Material erforderlich) wurde der Feuchtegehalt der L-Schicht auf 150 % und der Feuchtegehalt der F- und H-Schicht auf 200 %, bezogen auf die Trockensubstanz, eingestellt. Als optimale Glucosezusätze erwiesen sich für die L-Schicht 90 mg/g TS, für die F-Schicht 75 mg/g TS und für die H-Schicht 60 mg/g TS. Durch eine automatische Steuervorrichtung konnten 16 vorbereitete Proben und eine Leerkontrolle wiederholt nacheinander in einem Turnus von ca. 1,5 h gemessen werden. Nach der von ANDERSON & DOMSCH (1978) angegebenen empirischen Beziehung: 1 ml CO<sub>2</sub> x h<sup>-1</sup> (22 °C) = 40 mg Bio-C (mikrobiell gebundener Kohlenstoff) wurde aus der bei konstantem Luftstrom ge-

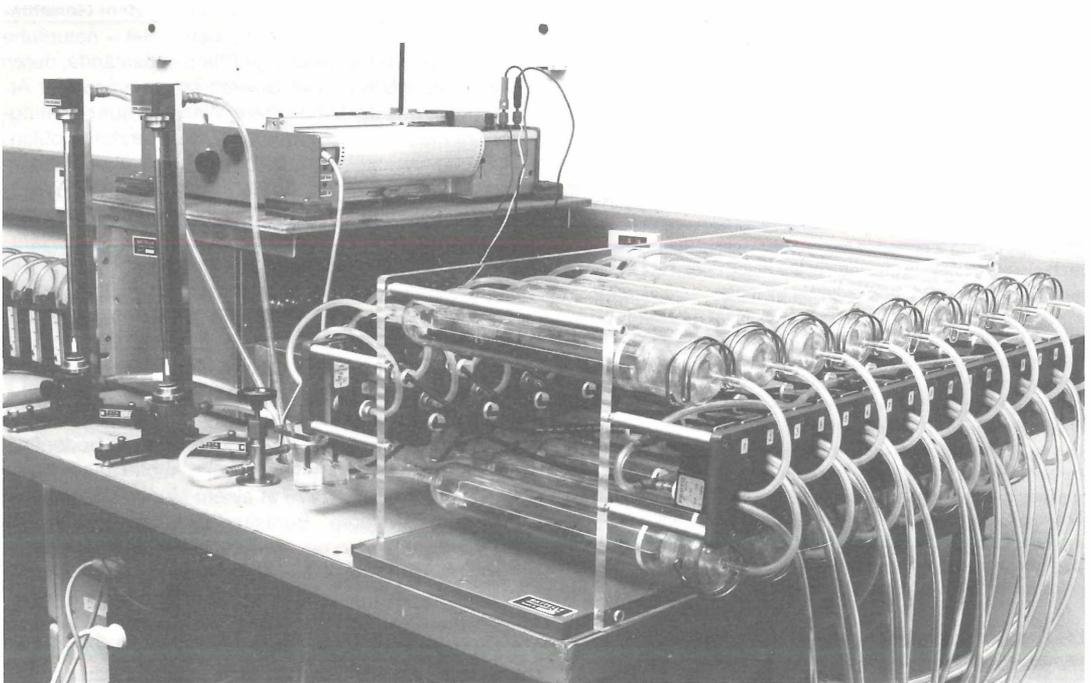


Abbildung 1. Bodenatmungs-Meßgerät mit Glasröhren zur Probenaufnahme, Rotametern zur Messung des Luftdurchsatzes, URAS 2 T zur CO<sub>2</sub>-Messung, Steuerschrank und Schreiber.

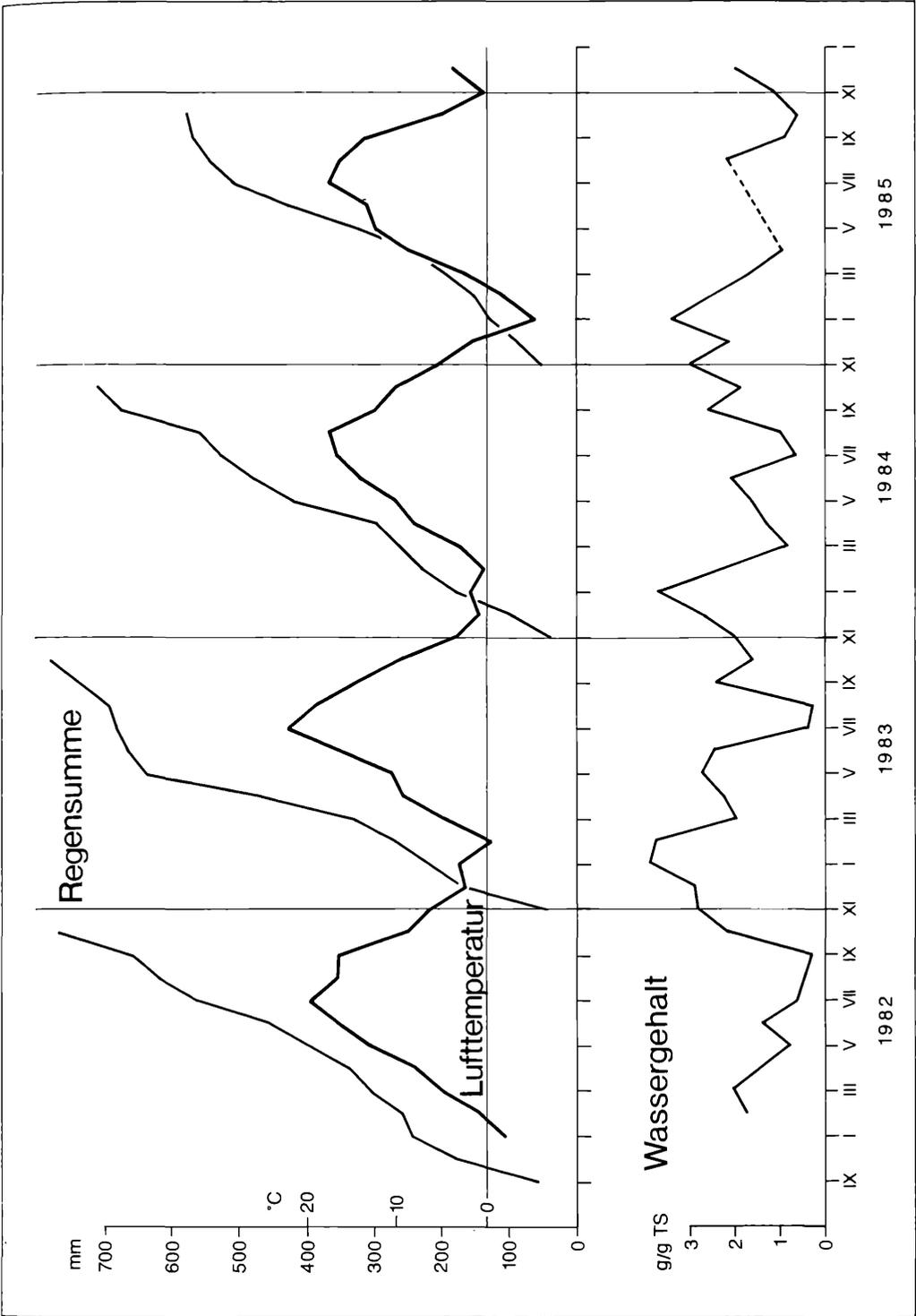


Abbildung 2. Regensumme des Bestandesniederschlags (Kronentrauf) für die Perioden November bis Oktober in mm, Lufttemperatur im Bestand 0,5 m über dem Boden in °C und mittlerer Wassergehalt der Streuproben bei Entnahme in g Wasser je g Wasser je g Trockensubstanz, auf der Versuchsfläche im Stadtwald Ettlingen.

messenen CO<sub>2</sub>-Produktion (Uras 2 T) der mikrobielle Biomasse-C errechnet.

Das Verfahren der selektiven Hemmung (ANDERSON & DOMSCH 1973) wurde zur Differenzierung der mikrobiellen Biomasse in Pilze und Bakterien herangezogen (Abb. 1).

Außer der Biomasse wurde auch die Basalrespiration der Streu bestimmt, d. i. die CO<sub>2</sub>-Produktion bei 22 °C ohne Glucosezusatz, 24 Stunden nach Versuchsbeginn, in der Phase stabiler Respirationsrate (PARKINSON et al. 1978).

Für die Hilfe bei den Freilandarbeiten danken wir den Mitarbeitern der Zoologischen Abteilung der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe sehr herzlich; ihnen und insbesondere Herrn Professor Dr. L. BECK danken wir außerdem für die Überlassung von Streu- und Klimadaten und die wertvollen Diskussionen.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Klimadaten

Die mikrobielle Aktivität in der Bodenstreu ist in vielfältiger Weise von Klima und Witterungsverlauf abhängig. Daher werden hier einige der wichtigsten Klimadaten zusammengestellt, die im Rahmen des Forschungsprogramms von den Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe gemessen wurden (Tab. 1, Abb. 2).

Der Anstieg der jährlichen Regensumme ist 1982/83 in den Frühjahrsmonaten bis Ende Mai deutlich kräftiger als 1981/82 und in den folgenden Jahren. Dazu kommen die mittleren Monatstemperaturen bis zum Mai 1983 nicht über 10 °C hinaus, so daß die Bodenfeuchte bis zum Juni hoch bleibt, während der gleichmäßigere Temperaturanstieg 1982 zu einem schnelleren Austrocknen führt, wie der aktuelle Wassergehalt der Proben erkennen läßt. Die z. T. kräftigen Regengaben in der warmen Jahreszeit verdunsten offenbar schnell und schlagen sich nicht im Wassergehalt der Proben nieder, können aber, wie im September/Oktober 1982 für gute Voraussetzungen eines Besiedlungsschubes der Mikroflora sorgen, der mit einem milden Winter 1982/83 einsetzt. Auch die herbstliche Regenverteilung Ende 1983 sorgt für einen guten Start in den Zyklus 1983/84. Die drohende Austrocknung im Frühjahr wird hier gerade noch durch Regen im Mai und Juni bei insgesamt zurückhaltendem Temperaturgang vermieden. 1985 ist bis Mai erheblich weniger Regen gefallen als in den drei vorangegangenen Zyklen. Der Fehlbetrag gegenüber dem jährlichen Durchschnitt über einen Zeitraum von vier Jahren und dem ersten Jahreszyklus beträgt schließlich rund 90 mm, das sind knappe 15 %.

#### 3.2 Die Mikroflora der organischen Auflage (Quadratproben)

Die Versuche zur Differenzierung der Biomasse in Pilze und Bakterien ergaben keine Hemmung durch Streptomycin, so daß davon ausgegangen werden muß, daß der Anteil der Bakterienflora zu klein war, um mit der Methode nachgewiesen werden zu können. Diese Fest-

stellung ergab sich für die gesamte Auflage, so daß der mikrobielle Abbau in der Streuschicht im wesentlichen auf Pilze zurückzuführen ist.

#### 3.2.1 Konzentration der Biomasse

Die jährlich erneuerte L-Schicht läßt in den vier Untersuchungs Jahren keinen Jahresgang der Konzentration der mikrobiellen Biomasse erkennen; hierzu fehlen insbesondere auch Daten aus den ersten Monaten der Jahre 1982 und 1984 (Abb. 3). Auffällig ist das Anwachsen der Biomasse aus dem Herbst 1982 heraus zu einem Maximum im Juni 1983 auf fast 7000 mg Biomasse-Kohlenstoff (Bio-C) je 100 g Streu. Dieser Anstieg läßt sich mit dem Witterungsverlauf (höhere Feuchtigkeit) erklären. Der Abfall zum August 1983 auf 2500 mg Bio-C/100 g ist auf Trockenheit zurückzuführen. Die niedrige Biomassekonzentration im Winter 1984/85 ist in Parallele zu den niedrigen Streuumsätzen in dieser Zeit als Folge von Winterkälte und knappen Niederschlägen zu sehen (Abb. 2). In den Mittelwerten für die Jahre 1982, 1983, 1984 und 1985 von 2900, 4360, 2450 und 2530 mg Bio-C/100 g fällt das Jahr 1983 deutlich heraus (Tab. 2).

Eine Untersuchung über Zusammenhänge der Biomassekonzentration mit Daten zu Feuchte und Temperatur

Tabelle 1. Mittelwerte von Temperatur, Niederschlag und Wassergehalt der Streuproben in den Jahreszyklen 1981/82 bis 1984/85 und Durchschnitt aller 4 Zyklen, gemessen jeweils von November bis Oktober.

	1981/82	1982/83	1983/84	1984/85	1981-85
Luft-Temperatur °C (50 cm über Boden)	8,7	9,7	7,9	8,0	8,6
Bestandes- Niederschlag mm (Kronentrauf)	656	734	676	569	659
Wassergehalt g/g (Ø aller Schichten)	1,59	2,12	1,78	1,61	1,78

Tabelle 2. Mikrobielle Biomasse in den Streuschichten als Konzentration und als flächenbezogene Menge.

	1982	1983	1984	1985	Ø 1982-85
Konzentration in mg Bio-C/100 g TS					
L-Schicht	2902	4363	2452	2531	3158
F-Schicht	1590	3716	1642	1680	2231
H-Schicht	605	1006	546	675	737
flächenbezogene Menge in g Bio-C/m <sup>2</sup>					
L-Schicht	14,2	20,4	9,8	12,1	14,7
F-Schicht	27,5	64,3	28,4	29,0	38,6
H-Schicht	10,4	17,4	9,4	11,7	12,5
Streu gesamt	52,2	102,1	47,6	52,8	65,8

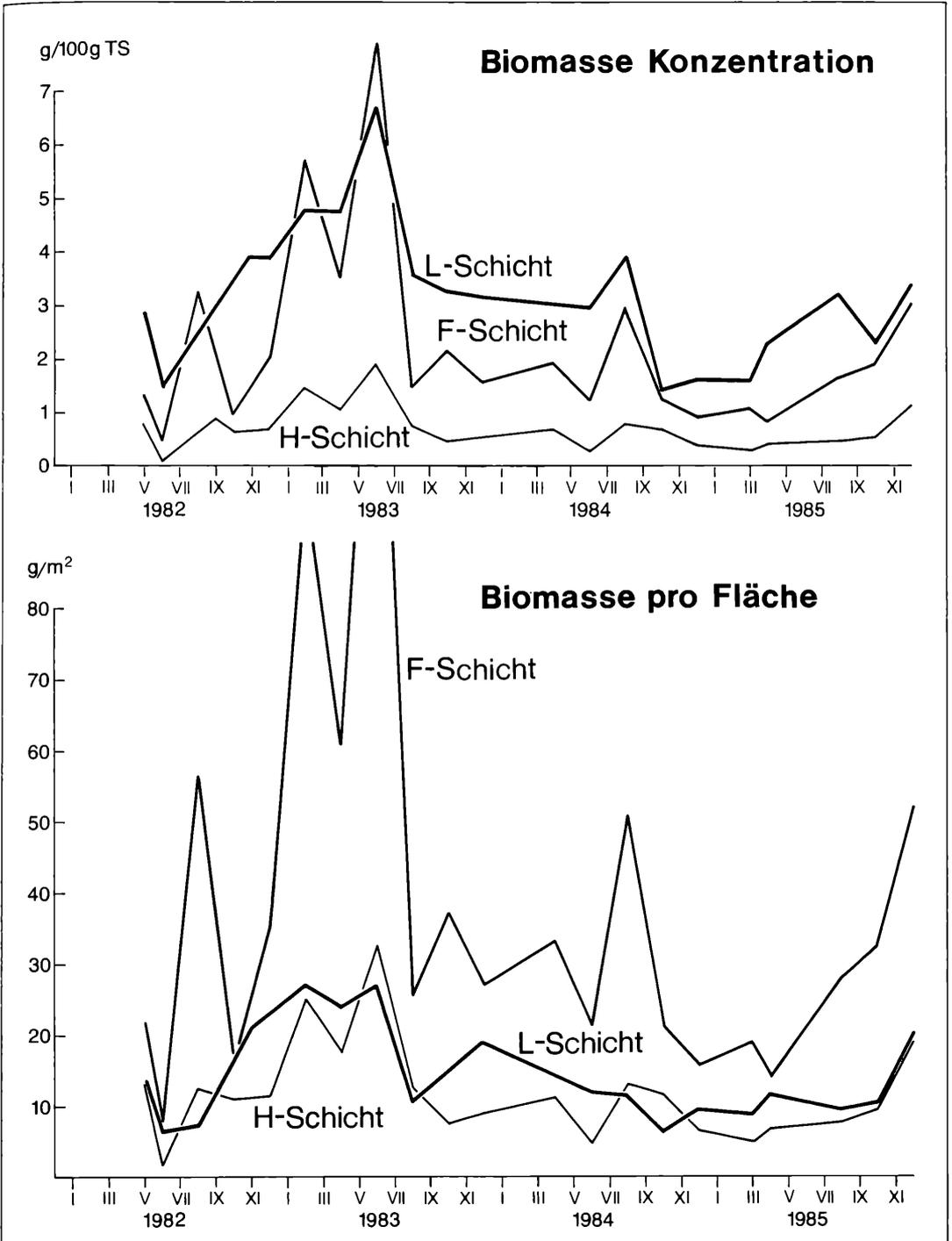


Abbildung 3. Konzentration (oben) und flächenbezogene Menge (unten) der mikrobiellen Biomasse in den drei Streuschichten der Versuchsfläche im Stadtwald Ettlingen.

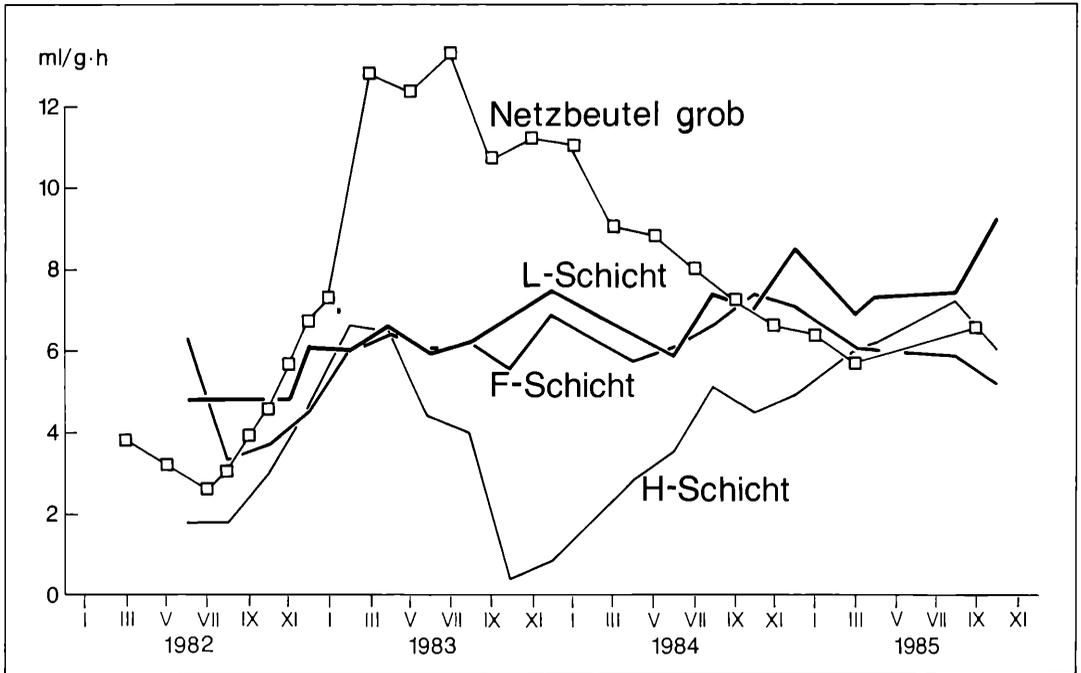


Abbildung 4. Atmungsintensität der mikrobiellen Biomasse bei 22 °C in den drei Streuschichten und in den grobmaschigen Netzbeuteln in der Versuchsfläche im Stadtwald Ettlingen, dargestellt als über 3 Werte gleitendes Mittel.

ergab keine Korrelation zum aktuellen Wassergehalt bei Probenahme, da dieser offenbar von dem Zufall des letzten Regenfalls abhängt. Eine schwache Korrelation (Regressionskoeffizient  $R = 0,625$ ) ergab sich jedoch mit den Niederschlägen der letzten zwei Wochen vor Probenahme. Wurde dagegen nur der Niederschlag der letzten Woche eingesetzt, so war kein Zusammenhang mehr ersichtlich ( $R = 0,355$ ). Die Temperatur der Streu in 2 cm Tiefe, d. h. an der Grenze zwischen L- und F-Schicht, zeigte dagegen keine Korrelation mit der Bio-

massekonzentration. Es hat eher den Anschein, daß Temperaturerhöhungen zu schnellerem Austrocknen führen und damit eine zu erwartende positive Wirkung kompensieren.

Die Bio-C-Konzentrationen in der F-Schicht sind im Mittel niedriger als in der L-Schicht, doch verläuft ihr Jahresgang dynamischer in einem zwei- bis mehrgipfligen Verlauf mit Maxima im Frühjahr und Sommer bis Spätsommer (Abb. 3); diese Maxima sind möglicherweise mit einem Übergang von L- in F-Schicht-Material zu erklären. Auch die F-Schicht weist mit 3710 mg Bio-C/100 g im Mittel des Jahres 1983 deutlich höhere Werte auf als in den Jahren 1982, 1984 und 1985 (1590, 1640 und 1680 Bio-C/100 g Streu), was sicher mit dem günstigeren Feuchtigkeitsverlauf des ersten Halbjahres 1983 zusammenhängt (Tab. 2).

Die starke Mikroorganismenentwicklung des Jahres 1983 findet sich auch in der H-Schicht wieder mit 1000 mg Bio-C/100 g gegenüber 600, 550 und 740 mg/100 g in den Jahren 1982, 1984 und 1985 (Abb. 3, Tab. 2). Die Konzentration an Bio-C ist aber deutlich niedriger als in der L- und auch in der F-Schicht, was einerseits mit dem hohen Mineralanteil und andererseits mit der weitgehenden Humusbildung erklärt werden kann.

### 3.2.2 Flächenbezogene Biomasse

Den Umrechnungen der Biomasse-Konzentrationen auf Mengen/m<sup>2</sup> wurden die von BECK & MITTMANN für die

Tabelle 3. Spezifische Atmung der Biomasse und Basalatumung der Mikroorganismen der Bodenstreu, gemessen jeweils bei 22 °C.

	1982	1983	1984	1985	Ø1982-85
spezifische Atmung in ml CO <sub>2</sub> /g Bio-C · h					
L-Schicht	4,9	6,4	6,8	8,7	6,7
F-Schicht	5,3	6,0	6,9	5,6	6,0
H-Schicht	2,4	3,5	4,4	6,3	4,2
Basalatumung in ml CO <sub>2</sub> /m <sup>2</sup> · h					
L-Schicht	85,8	141,2	62,0	109,0	99,5
F-Schicht	143,6	402,2	196,2	156,7	224,7
H-Schicht	25,3	83,9	38,4	63,3	52,5
Streu gesamt	254,7	627,3	296,6	328,0	376,7

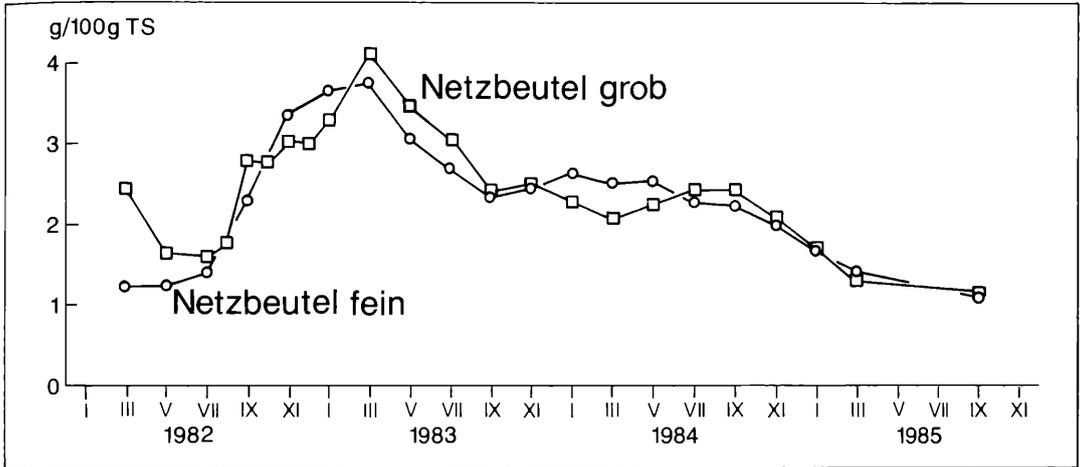


Abbildung 5. Konzentration der mikrobiellen Biomasse der Laubstreu in den grob- und feinmaschigen Netzbeuteln in der Versuchsfäche im Stadtwald Ettlingen.

Jahre 1977–1979 angegebenen Streumengen/m<sup>2</sup> zugrunde gelegt (vgl. Tab. 5).

Bezieht man die Biomasse auf die jeweilige Streumenge/m<sup>2</sup> (Tab. 2), so fallen für alle drei Schichten, insbesondere aber für die F-Schicht, die hohen Werte des Jahres 1983 auf, die im Vergleich zum vorangegangenen und den folgenden Jahren um etwa den Faktor 2 höher liegen. Der Biomassegehalt der H-Schicht entspricht etwa dem der L-Schicht. Die meiste Biomasse findet sich jedoch in der F-Schicht.

Der Jahresverlauf der flächenbezogenen Biomasse in der L-Schicht läßt erkennen, daß die frische Laubstreu unter den Bedingungen der im Herbst bzw. Winter ansteigenden Feuchtigkeit rasch durch Mikroorganismen – bis zu 26 g Bio-C/m<sup>2</sup> – besiedelt wird (Abb. 3). Die höchsten Biomassemengen in der F-Schicht erreichten im Juni 1983 137 g/m<sup>2</sup>; das entspricht fast 20 % der durchschnittlichen Kohlenstoffmenge in dieser Schicht (vgl. Tab. 5). Der mikrobiell gebundene Kohlenstoff liegt jedoch allgemein deutlich unter diesem Höchstwert und beträgt, in % der Kohlenstoffmenge der entsprechenden Schicht, im Mittel der 4 Jahre in der

- L-Schicht 5,9 %
- F-Schicht 5,5 %
- H-Schicht 3,6 %.

### 3.2.3 Respiration

Die Atmungsintensität der Biomasse bei 22 °C beträgt in der L- und in der F-Schicht je etwa 6 ml CO<sub>2</sub>/g Bio-C h. Besonders gut stimmen die vier Jahresmittelwerte der F-Schicht überein (Tab. 3). Dies spricht für eine Pilzflora mit gleichbleibendem physiologischem Status. Die spezifische Atmung in der H-Schicht ist mit ca. 4,2 ml/g Bio-C h geringer, was für einen niedrigeren Aktivitätsstatus spricht. Die physiologische Aktivität in der L-Schicht

dürfte besonders von den jeweiligen äußeren Bedingungen beeinflusst werden.

Im Jahresgang, als gleitendes Mittel dargestellt (Abb. 4), läßt sich die weitgehend übereinstimmende Biomasseatmung von F- und L-Schicht ebenfalls erkennen; lediglich im Jahre 1982 zeigt die Biomasse der F-Schicht größere Schwankungen der Atmungsaktivität. Einen langfristigen Gang der Atmung mit Minima im Sommer 1982 und im Winter 1983 sowie Maxima im Februar/April 1983 und im Sommer 1985 zeigt die Pilzflora der H-Schicht. Dieser Gang deutet möglicherweise auf Änderungen der Ernährungssituation, d. h. der zur Verfügung stehenden Nährstoffe, hin.

### 3.3 Die Mikroflora der Netzbeutel

Die Laubstreu in den Netzbeuteln ist gegen eine Vermischung mit vorausgegangenen oder nachfolgenden Laubjahrgängen weitgehend geschützt. Die Proben bis X/XI 1982 bestanden daher aus frischem L-Schicht-Material, das dann durch die nachfolgende Laubstreu abgedeckt wurde. Ab V/VI 1983 ist die Streu der Netzbeutel als F-Schicht-Material zu betrachten. Dabei ist die Streu der grobmaschigen Beutel besser als die der feinmaschigen Beutel mit der L- bzw. der F-Schicht der Quadratproben zu vergleichen, weil die groben Maschen keine Sperre für die Bodenfauna darstellen.

Die Konzentration der mikrobiellen Biomasse in den grobmaschigen Netzbeuteln erreichte im Jahre 1982 ca. 83 %, im Jahre 1983 ca. 75 % der Biomassekonzentration der L-Schicht aus den Quadratproben (Tab. 4 und 2). Im Vergleich zur F-Schicht betragen die Konzentrationen 1983, 1984 und 1985 88 %, 138 % und 79 %. Das Jahr 1984 bildet somit möglicherweise eine Kompensation für eine in den ersten zwei Jahren verzögerte Biomassebildung.

In den feinmaschigen Netzbeuteln war die mikrobielle Biomasse zu Beginn des Versuches im Jahre 1982 um etwa  $\frac{1}{4}$  niedriger als in den grobmaschigen Netzbeuteln; möglicherweise ist dafür ein gewisser Raumwiderstand verantwortlich zu machen, den die Maschenweite von 21  $\mu\text{m}$  der Erstbesiedlung durch die ganz überwiegend aus Pilzen bestehende Mikroflora entgegensetzen könnte. Der Rückstand an mikrobieller Biomasse verringert sich im zweiten Jahr und wird im dritten und vierten Jahr ausgeglichen (Tab. 4). Von den Abweichungen zu Beginn des Abbaus abgesehen, besteht zwischen den beiden Maschenweiten kein großer Unterschied in der Besiedlung durch die Mikroflora (Abb. 5).

Tabelle 4. Mikrobielle Biomasse und spezifische Atmung der Biomasse der Laubstreu in fein- und grobmaschigen Netzbeuteln.

Maschenweite	1982	1983	1984	1985
Biomasse in mg Bio-C/100 g TS				
0,021 mm	1777	3051	2366	1327
10,0 mm	2420	3268	2258	1323
spezifische Atmung in ml $\text{CO}_2/\text{g Bio-C} \cdot \text{h}$				
0,021 mm	4,0	11,3	9,0	7,6
10,0 mm	4,2	11,8	8,2	6,2

Die spezifische Atmung der Biomasse zeigt in den Netzbeuteln beider Maschenweiten einen übereinstimmenden Gang über die Untersuchungsjahre. Im ersten Jahr ist sie etwa so gering wie in der L-Schicht der Quadratproben 1982 (Tab. 4 und 3). Im zweiten Jahr beträgt sie fast das Doppelte der Quadratproben (L- und F-Schicht) und sinkt über das Jahr 1984 schließlich im Jahre 1985 wieder auf das Niveau der Quadratproben herab. Das gleitende Mittel läßt den Unterschied zur spezifischen Biomasseatmung der L- und F-Schicht deutlich erkennen (Abb. 4).

#### 4. Diskussion

Die starken Änderungen in den Meßwerten im Untersuchungsverlauf spiegeln die natürlichen Schwankungen wider. Anhand von Bakterienzahlen in Kiefernwaldböden zeigen LUNDGREN & SÖDERSTRÖM (1983), daß die Keimzahlen nicht mit der Konzentration organischer Substanz oder der Temperatur korreliert waren, sondern mit der Feuchte des Bodens und der Zahl bakterienfressender Nematoden bzw. mit der Regensumme der letzten sieben Tage vor der Keimzählung. Die Autoren weisen in diesem Zusammenhang besonders darauf hin, wie rasch – insbesondere im Sommer – Bodenfeuchte und Keimzahlen abnehmen.

Der Streuabbau in Eukalyptuswäldern war zu 63–83 % mit der Zahl der Tage im Jahr korreliert, die eine Min-

destfeuchtigkeit der Streu von 60 % aufwiesen; wurden diese Tage noch mit der jeweiligen Tagestemperatur multipliziert, so konnten 80–90 % der Abbauschwankungen damit erklärt werden (WOODS & RAISON 1983). Klimatisch bedingte kurzfristige Veränderungen der Biomasse beobachteten auch PARKINSON et al. (1978). Nach BOTTNER (1985) wird ein Drittel bis ein Viertel der Mikroflora beim Austrocknen vernichtet, es handelt sich dabei um den aktiven Anteil der Mikroorganismen. Nach Wiederbefeuchten wächst jedoch aus den ruhenden und geschützten Formen in Kürze wieder eine Mikroflora annähernd gleicher Konzentration heran. Wenn auch bei Bakterien und Pilzen im Freiland Generationszeiten von wenigen Stunden oder Tagen selten sein dürften, so lassen sich mit diesen schnellen Vermehrungsraten doch gerade feuchtigkeitsbedingte Schwankungen der Biomasse verstehen. Solche Unregelmäßigkeiten können saisonale Veränderungen bei seltenen Probenahmen verdecken (LUNDGREN & SÖDERSTRÖM 1983).

Die relativ langsam wachsenden Pilze, die in unserem Buchenwald bestimmend sind, korrelierten in ihrer Biomassekonzentration mit einer vierzehntägigen Regenspende, während die Temperatur keinen Einfluß erkennen ließ. Diese verstärkte eher die durch die Hanglage bereits begünstigte, aber negativ wirkende Austrocknung. Da Pilzstränge den Waldboden über viele Meter durchziehen können (THOMPSON 1984), besteht sicher eine gewisse Unabhängigkeit von den lokalen Versorgungsbedingungen. Pilzstränge durchziehen auch unseren Waldboden; bei der Entnahme der Beutelproben fiel insbesondere auf, daß Mycelien aus dem Untergrund durch die Maschen eingewachsen waren.

Die Feinstreuproduktion betrug im Mittel der Jahre 1977–1979 505 g TS/m<sup>2</sup> (BECK & MITTMANN 1982), was 258,6 g C/m<sup>2</sup> entspricht (Tab. 5). Rechnet man einen Anteil von einem Drittel Wurzelstreu an der Gesamtstreu hinzu, so ergibt das eine jährliche Streumenge, die etwa 390 g C/m<sup>2</sup> entspricht (RUNGE 1973). Hiervon gelten rund 10 bis 20 % als mit Wasser leicht eluierbar, aber auch als schnell abbaubar, so daß diese Anteile nur in geringerem Maße versickern werden (WOODS & RAISON 1983, BERG & WESSEN 1984). Diese Werte korrespondieren mit dem Abbau von etwa 25 % der Laubstreu im ersten Jahre des Ettlinger Stadtwaldes (BECK & DUMPERT 1985).

Die Bestimmung der pilzlichen Biomasse in der Aufлагeschicht ergab in Taiga-Laubwäldern 2–9 g/m<sup>2</sup> bzw. 0,1 % der organischen Substanz (FLANAGAN & VAN CLEVE 1983), 0,6–1,4 % der Birkenlaubstreu eines Kiefern-Birkenwaldes (BERG & WESSEN 1984) und in einem Fichtenwald 1,8, 4,6 und 2,4 g/m<sup>2</sup> (L-, F- und H-Schicht) bzw. 1,1, 0,6 und 0,3 % des Kohlenstoffs (PARKINSON et al. 1978). Damit verglichen sind die in der vorliegenden Arbeit ermittelten Werte von 14,7, 38,6 und 12,5 g/m<sup>2</sup> (L-, F- und H-Schicht) bzw. 5,9, 5,5 und 3,6 % des Streukohlenstoffs (Tab. 2) wesentlich höher.

Die Laubstreu bringt nach BERG & WESSEN (1984) 0,5 mg Pilzmycel pro g in die L-Schicht ein. Dort erfolgt zu-

Tabelle 5. Energie- und Elementmengen der Feinstreuproduktion und der Bodenaufgabe (Mittel der Jahre 1977–79 nach BECK & MITTMANN 1982).

	g TS · m <sup>-2</sup>	Kcal · m <sup>-2</sup>	Asche · g · m <sup>-2</sup>	g C · m <sup>-2</sup>	g N · m <sup>-2</sup>	g P · m <sup>-2</sup>	C:N:P
Feinstreuproduktion	505	2448	13,7	258,6	3,91	0,30	862:13:1
L-Schicht	503	2323	32,0	248,7	6,43	0,56	444:11:1
F-Schicht	1762	6883	417,4	701,4	26,10	1,85	379:14:1
H-Schicht	1864	3415	1245,5	342,8	13,24	1,77	194: 7:1
Bodenaufgabe gesamt	4129	12621	1694,9	1292,9	45,77	4,18	309:11:1

nächst eine von der Feuchtigkeit abhängige dichtere Besiedlung durch diese Phylloflora, die nach und nach von aus tieferen Schichten einwachsenden Pilzhyphen verdrängt wird. Feuchtigkeit mobilisiert die leicht abbaubaren wasserlöslichen Stoffe und stellt sie den einwachsenden Hyphen zur Verfügung, die ein Feuchte- und Energiedepot aus tieferen Schichten, möglicherweise sogar aus der Mykorrhizazone der Wurzeln, nutzen. Die Menge lebenden Pilzmycels ist jedoch nicht konstant, sondern dynamisch: Absterben bei Trockenheit und kräftiger Zuwachs bei entsprechender Witterung lösen sich ab.

Bereits in der L-Schicht findet eine starke Reduktion des C-Gehaltes statt, die sich in der F-Schicht fortsetzt, wie aus dem C:N:P-Verhältnis deutlich wird (Tab. 5). Ein großer Sprung erfolgt noch einmal beim Übergang in die H-Schicht. Erstaunlicherweise ist in der H-Schicht das Stickstoff-Phosphor-Verhältnis auf die Hälfte reduziert, während das C:N-Verhältnis annähernd gleichbleibt. Somit ist in der H-Schicht eine Verminderung des Stickstoffs offensichtlich, die wahrscheinlich auf die Aufnahme durch die Feinwurzeln der Bäume, und das wohl nicht ohne Hilfe durch Mykorrhizapilze, zurückzuführen ist.

Die stark in Zersetzung begriffene L-Schicht wird zur F-Schicht, und damit geht auch die Pilzflora in diese Schicht über. Sie erreicht in der F-Schicht nicht die Konzentration der L-Schicht, doch sammelt sich in der F-Schicht absolut die größte Pilzbiomasse an, die dann in der H-Schicht deutlich abnimmt.

Nach BABEL & CHRISTMANN (1983) sind in Buchenaltbeständen in der unteren F-Schicht bereits deutlich Feinwurzeln mit einem Durchmesser von 80–1000 µm zu erkennen, die in der H-Schicht kräftig ausgebildet sind und in ihrem Bodenprofil in der obersten 15-mm-Schicht eine Länge von 103,6 cm/cm<sup>3</sup> bzw. ein Volumen von 2,66 % des Gesamtbodens einnehmen. Auch in dem von uns untersuchten Buchenwald ist ein beträchtlicher Wurzelanteil in der Streuschicht erkennbar. Nach BABEL & CHRISTMANN (1983) sterben in häufig austrocknenden oberflächennahen Bodenbereichen sehr viele Feinwurzeln bei Trockenheit ab und werden nach Niederschlägen neu gebildet. Die abgestorbenen Wurzeln sind somit ein wichtiger Teil der Streuproduktion, der zur Erklärung unserer hohen Biomassewerte beitragen kann. Le-

bende Feinwurzeln haben eine intensive Atmung, die beträchtlich in die gesamte Kohlendioxidproduktion eingehen kann (HENDRIKSON & ROBINSON 1984).

In den Netzbeutelproben ist die Biomassebildung gegenüber der Freifläche während der ersten zwei Jahre vermindert. Im dritten Jahr, wenn die Netzbeutel bereits inmitten der F-Schicht lagern, ist ihr Biomassegehalt größer als in der Freifläche, sinkt im vierten Jahr aber wieder unter das Niveau in der Freifläche.

Die Atmung, die bei voller Aktivität der Mikroflora 25 ml CO<sub>2</sub>/g Bio-C h (22 °C) beträgt (ANDERSON & DOMSCH 1978) erreicht in unseren Freiflächenproben im Durchschnitt etwa 25 % dieses Wertes (6,0 bis 6,7 ml/g h) und in den Beutelproben des zweiten und dritten Jahres 46 und 35 %. Eine Versorgung der Mikroflora mit einer Nährstoffmenge, die gerade eine Atmung von 25 ml/g · h aber noch keine Vermehrung zuläßt, deckt den Erhaltungsstoffwechsel der Organismen. Er beträgt, in Kohlenstoff ausgedrückt, etwa 0,012 bis 0,03 mg Glucose-C/mg Biomasse-C h (ANDERSON & DOMSCH 1985a). Ein Teil der Mikroflora liegt jedoch in Ruhestadien vor. Um die Biomasse-Konzentration auf gleichem Niveau zu erhalten, genügt ein wesentlich kleinerer Erhaltungsstoffwechsel von 0,000016 bis 0,000043 mg Glucose-C/mg Biomasse-C h (15 °C) (ANDERSON & DOMSCH 1985b). Aufgrund der gemessenen Atmungswerte kann sich nur ein geringer Teil der mikrobiologischen Biomasse in aktivem Wachstumszustand befunden haben. Das Nahrungsangebot dürfte für den größten Teil der Biomasse lediglich für den Erhaltungsstoffwechsel bzw. für Ruheformen ausreichen. Die Dynamik des Streubaus, die der besprochenen Biomassebildung gegenübersteht, wird in einer weiteren Veröffentlichung behandelt.

## 5. Literatur

- ANDERSON, J. P. E. & DOMSCH, K. H. (1973): Quantification of bacterial and fungal contributions to soil respiration. – Arch. Microbiol., **93**: 113–127; Heidelberg.
- ANDERSON, J. P. E. & DOMSCH, K. H. (1975): Measurements of bacterial and fungal contributions to respiration of selected agricultural and forest soils. – Can. J. Microbiol., **21**: 314–322; Ottawa.

- ANDERSON, J. P. E. & DOMSCH, K. H. (1978): A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. – *Soil Biol. Biochem.*, **10**: 215–221; London.
- ANDERSON, T.-H. & DOMSCH, K. H. (1985a): Maintenance carbon requirements of actively metabolizing microbial populations under in situ conditions. – *Soil Biol. Biochem.*, **17**: 197–203; London.
- ANDERSON, T.-H. & DOMSCH, K. H. (1985b): Determination of ecophysiological maintenance carbon requirements of soil microorganisms in a dormant state. – *Biol. Fert. Soils*, **1**: 81–89; Heidelberg.
- BABEL, U. & CHRISTMANN, A. (1983): Vergleichende mikromorphometrische Untersuchungen der Humusprofile in zwei Buchenbeständen. – *Geoderma*, **31**: 239–264; Amsterdam.
- BECK, L. (1978): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 1. Einleitender Überblick und Forschungsprogramm. – *Beitr. naturkd. Forsch. SüdwDtl.*, **37**: 93–101; Karlsruhe.
- BECK, L. (1983): Zur Bodenbiologie des Laubwaldes. – *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1983: 37–54; Stuttgart.
- BECK, L. (1984): Bodentiere im Laub des Buchenwaldes. Entscheidende Rolle im Naturhaushalt. – *Forsch. Mitt. DFG.*, **2/84**: 15–18; Bonn.
- BECK, L. & DUMPERT, K. (1985): Vergleichende ökologische Untersuchungen in einem Buchenwald nach Einwirkung von Umweltchemikalien. In B. SCHEELE, F. FÜHR & E. STÜTTGEN (Hrsg.): Auffinden von Indikatoren zur prospektiven Bewertung der Belastbarkeit von Ökosystemen, Bd. 7, Jül. Spez., **296**: 12–30; Jülich.
- BECK, L. & MITTMANN, H. W. (1982): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. *Carolinea*, **40**: 65–90; Karlsruhe.
- BERG, B. & WESSEN, B. (1984): Changes in organic-chemical components and ingrowth of fungal mycelium in decomposing birch leaf litter as compared to pine needles. – *Pedobiologia*, **26**: 285–298; Jena.
- BOTTNER, P. (1985): Response of microbial biomass to alternate moist and dry conditions in a soil incubated with 14-C- and 15-N-labelled plant material. – *Soil Biol. Biochem.*, **17**: 329–337; London.
- FLANAGAN, P. W. & VAN CLEVE, K. (1983): Nutrient cycling in relation to decomposition and organic matter quality in taiga ecosystems. – *Can. J. Forest Res.*, **13**: 795–817; Ottawa.
- HENDRIKSON, O. R. & ROBINSON, J. B. (1984): Effects of roots and litter on mineralization processes in forest soil. – *Plant & Soil*, **80**: 391–405; Den Haag.
- LUNDGREN, B. & SÖDERSTRÖM, B. (1983): Bacterial numbers in a pine forest soil in relation to environmental factors. – *Soil Biol. Biochem.*, **15**: 625–630; London.
- PARKINSON, D., DOMSCH, K. H. & ANDERSON, J. P. E. (1978): Die Entwicklung mikrobieller Biomassen im organischen Horizont eines Fichtenstandortes. – *Acta Oecol. Plant.*, **13**: 355–366; Montreux.
- RUNGE, M. (1973): Der biologische Energieumsatz in Landökosystemen unter Einfluß des Menschen. – In: ELLENBERG, H., (Hrsg.) *Ökosystemforschung*: 123–141; Heidelberg.
- THOMPSON, W. (1984): Distribution, development and functioning of mycelial cord systems of decomposer basidiomycetes of the deciduous woodland floor. In: D. H. JENNINGS & A. D. RAYNER (eds.), *Symposium of British Mycological Society. The Ecology & Physiology of the Fungal Mycelium*; Cambridge.
- WOODS, P. V. & RAISON, R. J. (1983): Decomposition of litter in subalpine forests of *Eucalyptus delegatensis*, *E. pauciflora* & *E. dives*. – *Austr. J. Ecol.*, **8**: 287–299; Carlton.

MONIKA BRAUN &amp; LUDWIG BECK

# Zur Biologie eines Buchenwaldbodens

## 9. Die Pseudoskorpione

### Kurzfassung

Im Rahmen des Forschungsprogramms „Zur Biologie eines Buchenwaldbodens“ wurden in einem Moder-Buchenwald des Stadtwaldes Ettlingen im nördlichen Schwarzwald auch die Pseudoskorpione erfaßt. Von 1977–1984 wurden insgesamt 3777 Pseudoskorpione gefangen, 68 % durch Handauslese von Quadratproben, 25 % mit Boden-Fotoelekktoren und 7 % mit Barberfallen. 95 % aller gefangenen Pseudoskorpione gehören zur Art *Neobisium carcinoides* (syn. *N. muscorum*), 5 % zu *Chthonius tetrachelatus*.

Die durchschnittliche monatliche Siedlungsdichte der Pseudoskorpione läßt sich auf 45 (1–153) Ind/m<sup>2</sup> schätzen, die durchschnittliche monatliche Biomasse auf 27,5 mg/m<sup>2</sup> (Lebendgewicht). Im 8-jährigen Beobachtungszeitraum war eine deutliche Fluktuation der Populationsstärken um den Faktor 6 zu registrieren.

Bei *Neobisium carcinoides* war das Verhältnis Adulti: Nymphen in den Quadratproben etwa 1:1. Anhand des jahreszeitlichen Auftretens der einzelnen Nymphenstadien und der Adulti lassen sich 2 Fortpflanzungsperioden für diese Art nachweisen: Eine sommerliche Hauptfortpflanzungsperiode zwischen März und Oktober mit einer durchschnittlichen Entwicklungszeit von 6–8 Wochen für jedes Nymphenstadium und eine zweite Fortpflanzungsperiode, die im Juli/August beginnt, den ganzen Winter einschließt und etwa im Mai/Juni endet.

In einer parallelen Untersuchung über die Wirkung der Umweltchemikalien PCP und 2, 4, 5-T auf das Teilökosystem Buchenwaldboden ließ sich eine deutliche Reduzierung der Aktivitätsdichte der Pseudoskorpione durch die Chemikalien feststellen, die wahrscheinlich auf eine ähnlich große Verminderung der Populationsstärke bzw. Siedlungsdichte zurückzuführen ist.

### Abstract

#### On the biology of a beech wood soil 9. The pseudoscorpions

As part of a research program entitled „Studies on the biology of a beech wood soil“ the pseudoscorpions were investigated in a moder beech wood of the municipal forest of Ettlingen („Stadtwald Ettlingen“) on the northern piedmont of the Black Forest, West Germany. Between 1977 and 1984 a total of 3777 pseudoscorpions were caught, 68 % of them by handsorting from square samples („Quadratproben“), 25 % by ground-photoelectrodes and 7 % by pitfall traps. 95 % of the collected specimens belong to the species *Neobisium carcinoides* (syn. *N. muscorum* following BEIER 1963), and 5 % belong to the species *Chthonius tetrachelatus*.

The monthly average of population density of all pseudoscorpions can be estimated at 45 individuals/m<sup>2</sup>, the mean monthly biomass at 27.5 mg/m<sup>2</sup> (fresh weight). During the observation

period of 8 years a pronounced fluctuation of population density was registered (by a factor of 6).

In the square-samples the relation between adults: nymphs in *Neobisium carcinoides* was about 1:1. The seasonal occurrence of the different nymphal stages and of the adults leads to the conclusion, that there are 2 reproduction periods per year, a first one between march and october with a developmental time of 6–8 weeks for each nymphal stage, and a second one beginning in july/august and extending through winter, in which period the development of nymphs takes more time.

Additionally, the reaction of the ecosystem, especially of the soil animal population to stress due to chemicals such as pentachlorophenol (PCP) and trichlorophenoxyacetic acid (2, 4, 5-T) was analysed by using pitfall traps and ground-photoelectrodes. The activity density of the pseudoscorpions was found to be significantly reduced by these chemicals and there are reasons to believe that this reduction is due not only to a reduced activity, but mainly to a reduced population density.

### Autoren

MONIKA BRAUN, Prof. Dr. LUDWIG BECK, Landessammlungen für Naturkunde, Erbprinzenstraße 13, Postfach 3949, D-7500 Karlsruhe 1.

## 1. Einleitung

Im Rahmen eines Projektes zur Untersuchung der Rolle der Bodenfauna in einem Buchenwald werden seit 1977 Proben der Bodenfauna mit verschiedenen Methoden genommen und ausgewertet. Das Untersuchungsmaterial mehrerer Tiergruppen wie Käfer, Spinnen, Weberknechte, Ohrwürmer, Regenwürmer und Nematoden wurde bereits für eine unterschiedliche Anzahl von Jahren aufgearbeitet (FRIEBE 1983, DUMPERT & PLATEN 1985, FRANKE 1985 a & b, RÖMBKE 1985, ZELL 1985). Gegenüber mengen- und artenmäßig zahlreich auftretenden Gruppen der Meso- und Makroarthropodenfauna treten Pseudoskorpione im Buchenwaldboden zurück; auch produktionsbiologisch ist die Bedeutung dieser Tiergruppe eher gering einzustufen. Trotzdem nehmen die Pseudoskorpione als Räuber einen wichtigen Platz im Nahrungsgefüge der Bodenbiozönose ein.

Die vorwiegend tropisch-subtropisch verbreiteten Pseudoskorpione leben recht verborgen. BEIER (1963) unterscheidet 3 ökologische Gruppen von Arten, nämlich (1) solche mit mehr oder weniger hohen Feuchtigkeitsansprüchen, (2) eine xero-thermophile Gruppe und (3) trockenheitsliebende Arten, die an die Temperatur keine besonderen Anforderungen stellen.

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bundesministers für Forschung und Technologie.

Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 8.: Carolinea, 44: 129–138 (1986).

Die mitteleuropäischen Arten gehören überwiegend zur ersten Gruppe; sie leben am Boden in Grashorsten, in der Streuschicht oder unter Moos und Steinen. Dort jagen sie kleinere Arthropoden wie Springschwänze, Milben oder Larven anderer Gliederfüßer. Pseudoskorpione nehmen ihre Beute über einen gut ausgebildeten Erschütterungssinn wahr. Entsprechend ihrer räuberischen Lebensweise sind Pseudoskorpione meist einzeln aufzufinden.

Die Fortpflanzung der Pseudoskorpione beginnt wie bei vielen anderen bodenlebenden Arthropoden mit indirekter Samenübertragung mittels Spermatophoren, ohne oder mit einer Paarbildung. Die Eier werden vom Weibchen in einen Brutbeutel abgelegt, der am Körper getragen wird; die Embryonen werden über ein sog. Pumporgan von der Mutter ernährt. Die Aufzucht der Jungen übernimmt ausschließlich das Weibchen. Während dieser Zeit lebt das Weibchen in einem Brutnest, das es mit Hilfe der Spinndrüsen der Scherenspitzen aus Steinchen, Blattresten etc. selbst herstellt (WEYGOLDT 1966).

Einheimische Pseudoskorpione können ein Alter von 2–3 Jahren erreichen, wie bei verschiedenen Arten nachgewiesen wurde, der Bücherskorpion *Chelifer canroides* sogar bis zu 5 Jahren (STREBEL 1937, SCHLOTTEKE 1940). Nach GABBUTT (1970) lassen sich je nach Untersuchungsgebiet 1–2 Generationen pro Jahr feststellen.

## 2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Das Untersuchungsgebiet ist ein Sauerhumus- oder Moder-Buchenwald (Luzulo-Fagetum) ohne Kraut- oder Strauchschicht im Stadtwald Ettlingen, ca. 15 km südlich von Karlsruhe im nördlichen Schwarzwaldvorland. Der Untergrund besteht aus Buntsandstein, der pH-Wert ( $H_2O$ ) des Bodens liegt zwischen 3,2 und 4,7. Die mittlere Jahrestemperatur beträgt  $8,3^\circ C$  (50 cm über dem Grund gemessen), der jährliche Niederschlag betrug 1977–1984 durchschnittlich 1040 mm pro Jahr. Weitere Angaben zu Klima und zur Bodenstreu siehe BECK & MITTMANN (1982).

Die Pseudoskorpione wurden wie die übrige Makrofauna mit Quadratproben, Barberfallen und Bodenfotoklektoren erfaßt (vgl. FRIEBE 1983). Für die Quadratproben werden monatlich an drei Stellen des Untersuchungsgebietes je  $\frac{1}{9} m^2$  mit einem Stechrahmen abgegrenzt. Die organische Bodenaufgabe wird nach L-, F- und H-Schicht getrennt abgehoben. Im Labor werden die Tiere von Hand ausgelesen und in 75%igem Alkohol fixiert.

Pro Monat werden außerdem 1 Woche lang 12 Barberfallen im Gebiet ausgebracht. Plastikbecher mit 7 cm Öffnungsdurchmesser und 9 cm Tiefe werden bündig mit der Bodenoberfläche eingegraben und zu  $\frac{1}{3}$  mit 4%igem Formol als Fixierflüssigkeit gefüllt.

Als Boden-Fotoklektoren verwenden wir Geräte mit  $1 m^2$  und  $0,2 m^2$  Grundfläche, die mit denen von FUNKE, Ulm im Solling verwendeten identisch sind (vgl. FUNKE, 1971). Die Fangbehälter werden mit einem Gemisch aus Pikrinsäure und Salpetersäure gefüllt und alle 4 Wochen geleert. Nach dem Austauschen der Fangbehälter werden die Eklektoren jeweils auf eine be-

nachbarte Stelle versetzt.

Angaben zur Effektivität und Repräsentanz der Quadratproben-Handauslese und kritische Anmerkungen zur Barberfallen- und Fotoklektorenmethode sind bei FRANKE, FRIEBE & BECK (im Druck) zu finden. Die aus den Quadratproben stammenden Tierzahlen werden zur Berechnung der Siedlungsdichte mit dem dort angegebenen Effektivitätswert von 0,73 korrigiert; da die monatlichen Streuproben in Abhängigkeit von der Inhomogenität der Streuschicht im Freiland stets eine unterschiedliche Streumenge umfassen, werden die so korrigierten Fangzahlen auf die durchschnittliche Menge eines  $m^2$  an Bodenstreu  $1 m^2$  („Standardquadratmeter“) umgerechnet. Die Daten der Barberfallen werden im Standardprogramm auf 10 Fallen und 1 Woche Fangzeit umgerechnet, die der Fotoklektoren auf  $1 m^2$  Stellfläche und 4 Wochen Fangzeit.

Zur Bestimmung der Biomasse wurden Tiere der Handauslese und aus getrennten Aufsammlungen mit einer Mikrowaage (Genauigkeit  $0,1 \mu g$ ) gewogen. Die Tiere wurden dabei aus feuchtem Milieu in geschlossenen Wägeschälchen auf die Waage gebracht; das Gewicht wurde nach 20 sec. abgelesen.

Parallel zu dem geschilderten „Standardprogramm“ wurde seit 1982 ein „Chemikalienprogramm“ durchgeführt, in dem die Auswirkungen von Umwelchemikalien auf das Teillökosystem Boden geprüft werden; verwendet wurden Pentachlorphenol (PCP) und Trichlorphenoxyessigsäure (2, 4, 5-T) in Dosen von jeweils 1 und  $5 g/m^2$ , die in zweimonatigem Abstand über 2 Jahre von Januar 1982 bis Januar 1984 ausgebracht wurden. Weitere Angaben hierzu siehe BECK & DUMPERT (1985). Die Makrofauna wurde hierbei nur mit Barberfallen und Fotoklektoren erfaßt.

Das in 75%igem Alkohol fixierte Tiermaterial wurde nach BEIER (1963) bestimmt.

Für die Nachprüfung der Artbestimmungen und für die fruchtbare Diskussion über weitere Fragen möchten wir Herrn Dr. MAHNERT, Genf recht herzlich danken.

## 3. Fangergebnisse

Im untersuchten Buchenwald konnten 2 Pseudoskorpion-Arten nachgewiesen werden: *Neobisium carcinoides* (HERMANN, 1804) = *Neobisium muscorum* (LEACH, 1817) und *Chthonius tetrachelatus* (PREYSSLER, 1790). *Neobisium muscorum* wird von BEIER (1963) als Synonym von *Neobisium carcinoides* aufgeführt. Nach der derzeitigen Bestimmungsliteratur (BEIER 1963) handelt es sich bei den untersuchten Tieren trotz Farb- und Größenvarianten um *Neobisium carcinoides*, was von Dr. MAHNERT durch Nachuntersuchung von Stichproben bestätigt wurde.

Im Untersuchungszeitraum von 1977–1984 wurden insgesamt 3777 Pseudoskorpione gefangen; ihre Verteilung auf die beiden Arten und verschiedenen Methoden geht aus Tab. 1 hervor.

Am ergiebigsten war mit 68 % die Quadratproben-Handauslese, gefolgt von Fotoklektoren mit 25 % und Barberfallen mit 7 %, wobei natürlich der jeweilige Probenumfang und unterschiedliche Zeiträume eine Rolle spielen. Dennoch läßt sich feststellen, daß Pseudoskorpione mit der Handauslese aus Quadratproben verhältnismäßig effektiv erfaßt werden, wenngleich die Probengröße von  $3 \times \frac{1}{9} m^2$  an der Untergrenze des Pro-

benumfangs liegt, der bei dieser Tiergruppe für das Untersuchungsgebiet repräsentative Werte erbringt (vgl. Kap. 4).

Die Unterscheidung der Geschlechter, die besonders bei der Berechnung der Biomasse wichtig ist, ist bei gut fixiertem Material einfach: Beim Männchen von *Neobisium carcinoides* ist die durch die Cuticula durchscheinende Querspange im Genitalbereich gut zu erkennen (VON HELVERSEN, schriftl. Mitt.); bei *Chthonius tetrachelatus* sind die Geschlechter durch den von außen unterscheidbaren Geschlechtsapparat zu trennen (MAHNERT, mündl. Mitt.).

Das Verhältnis Männchen:Weibchen war bei *Neobisium carcinoides*

- in den Quadratproben 1,3:1
- in den Barberfallen 1,2:1
- in den Fotoektoren 2,7:1.

Der stark erhöhte Anteil der Männchen in den Fotoektorfängen läßt darauf schließen, daß die Männchen häufiger am Fuß der Baumstämme oberhalb des Bodens klettern als die Weibchen; sie scheinen dabei aber nicht über den Fuß der Bäume hinauszuklettern, denn bisher wurden keine Pseudoskorpione in zusätzlich eingesetzten Baumektoren gefangen.

Nicht nur Individuendominanz und Geschlechterverhältnis der Tiere in den untersuchten Proben sind methodenabhängig, sondern auch der Anteil der Entwicklungsstadien. Die Entwicklungsstadien – Proto-, Deuto- und Tritonymphe, eine freilebende Larve gibt es bei Pseudoskorpionen nicht – lassen sich durch die Anzahl der Trichobothrien am beweglichen Pedipalpenfinger unterscheiden: nach VACHON (1934) und GABBUTT & VACHON (1965) tragen die Nymphen von *Neobisium carcinoides* und *Chthonius tetrachelatus* im Stadium der Protonymphe 1 Trichobothrium, als Deutonymphe 2 und als Tritonymphe 3 Trichobothrien auf dem beweglichen Pedipalpenfinger.

Unseren Fangzahlen zufolge (Tab. 1) werden mit den auf der Laufaktivität der Tiere beruhenden Fangmethoden, Barberfallen und Fotoektoren, wesentlich mehr Adulti als Juvenilstadien erbeutet, während das Verhältnis dieser Stadien zueinander bei der Handauslese von Quadratproben etwa 1:1 ist, ja sich bei *Chthonius* sogar zugunsten der Juvenilstadien umkehrt.

Im Vergleich verschiedener mittel- und westeuropäi-

scher Laubwald-Standorte (Tab. 3) scheint die Zahl der Arten in Abhängigkeit sowohl von den Bodenverhältnissen, ausgedrückt durch den pH-Wert, als auch von den großklimatischen Bedingungen zu variieren. Die beiden Kalkbuchenwälder, Lambridge Wood und Göttingen, mit pH > 5 weisen bei völlig verschiedenen Siedlungsdichten der Pseudoskorpione beide 3 Arten auf, saure Standorte mit pH < 5 maximal 2 Arten. An den atlantisch geprägten, in geringer Höhe über NN gelegenen südenglischen Standorten kommen durchschnittlich 3 Arten vor, in den Übergangsbereichen zu kontinentalerem Klima bzw. zum montanen und alpinen Bereich – Standorte am Schwarzwaldrand (Stadtwald Ettligen) und im Inntal (Stams) – 2 Arten, während im deutlich rauheren submontanen Solling und im alpinen Bereich bei Obergurgl im oberen Ötztal meist nur noch 1 Art gefunden wird mit allenfalls seltenen Beifängen einer weiteren Art. Der Standort in Holland fügt sich allerdings nicht in dieses Erklärungsschema.

Die Art *Neobisium carcinoides* (syn. *muscorum*) erweist sich nicht nur als allgegenwärtig, sie ist meist auch die absolut häufigste Art. Neben ihr gibt es in Laubwäldern ein offenbar sehr variables Spektrum weiterer Arten, wengleich in einem Biotop selten mehr als 3 Arten gefunden werden.

Dies wird auch durch weitere, nicht quantitativ orientierte Aufsammlungen bestätigt. Bei Untersuchungen in Kiefern-Eichen-Beständen des Gonsenheimer Waldes bei Mainz fanden HÖREGOTT (1963) und VON HELVERSEN (1966) ebenfalls 3 Arten, in der Dominanzfolge *Neobisium carcinoides*, *Chthonius tetrachelatus* und *Chelifer cancroides*. In der Bodenstreu mehrerer, sehr verschiedener Waldbiotope der Wutachschlucht im südlichen Schwarzwald fanden VON HELVERSEN & MARTENS (1971) zwar 2 *Chthonius*- und 3 *Neobisium*-Arten, aber auch hier dürfte die Zahl von 3 Arten pro Biotop kaum überschritten werden; *N. carcinoides* und *C. tetrachelatus* scheinen dabei die dominanten Arten zu sein.

Allen Angaben zufolge ist *Neobisium carcinoides* als häufigste Pseudoskorpionart in Mitteleuropa ein ausgesprochen euryökes Tier. Es besiedelt trockene wie auch sehr feuchte Örtlichkeiten, wohingegen *Chthonius tetrachelatus* eher an trockenen bis schwach feuchten und wärmeren Standorten zu finden ist (BEIER 1963, VON HELVERSEN & MARTENS 1971).

Tabelle 1. Anzahl der im Stadtwald Ettligen gefangenen Pseudoskorpione, aufgeschlüsselt nach Fangmethoden, Arten und Entwicklungsstadien.

Jahr	Pseudosk.		Neobisium		Chthonius		Neobisium		Chthonius	
	Ind	Ind %	Ind	%	Ind	%	Ad.%	Ny.%	Ad.%	Ny.%
QH 77-84	2580		2477	96	103	4	50	50	23	77
BF 77-84	263		263	76	63	24	79	21	87	13
FE 79, 80, 82, 83	934		915	98	19	2	91	9	67	33
gesamt	3777		3592	95	185	5	63	37	49	51

Für die weitere Auswertung (Kap. 4–6) wurden die Fangergebnisse umgerechnet und normiert, wie in Kap. 2 angegeben, und zwar:

Die Siedlungsdichte, berechnet aus Quadratproben, wird bezogen auf  $1 \text{ m}^2$  und multipliziert mit dem Effektivitätswert  $1/0,73$ ;

die Aktivitätsdichte, berechnet aus Barberfallen, wird auf 10 Fallen und 1 Woche bezogen,

die aus Fotoektoren berechnete Aktivitätsdichte auf  $1 \text{ m}^2$  und 4 Wochen.

#### 4. Räumliche Verteilung

Die Pseudoskorpione unseres Untersuchungsgebietes sind ziemlich unregelmäßig über die Fläche verteilt. Bei einem Versuch zur Prüfung der Verteilung der Makrofauna wurde in 3 Parallelproben 13, 20 und 8 Pseudoskorpione pro  $1/3 \text{ m}^2$  ausgelesen, woraus sich ein Wert von  $R = 0,56$  für die Flächenrepräsentanz unserer Quadratproben errechnet (FRANKE et al., im Druck). Hieraus erklärt sich ein Teil der beträchtlichen Schwankungen unserer Ausleseergebnisse, die wiederum verdeutlichen, daß jeder Monatswert für sich allein als in weitem Rahmen zufällig angesehen werden muß. Im Zusammenhang mit den zeitlich benachbarten Werten als Gewichtetes Gleitendes Mittel oder als Mittelwert über mehrere Jahre hinweg erlauben die Abundanzzahlen dennoch eine einigermaßen gute Abschätzung der Siedlungsdichte und deren zeitlicher Änderung. Die durchschnittliche jährliche Siedlungsdichte geht aus Tab. 2 hervor. Im Durchschnitt aller 8 ausgewerteten Jahre berechnet sich die mittlere monatliche Siedlungsdichte aller Stadien zusammen auf  $41 \text{ Ind./m}^2$ , davon 39 *Neobisium* und 2 *Chthonius*. Berücksichtigt man die Tatsache, daß Protonymphen in den Fängen wahrscheinlich unterrepräsentiert sind, andererseits die Protonymphen das kürzestlebige freilebende Stadium darstellen, dann läßt sich die durchschnittliche Siedlungsdichte der Pseudoskorpione insgesamt für den

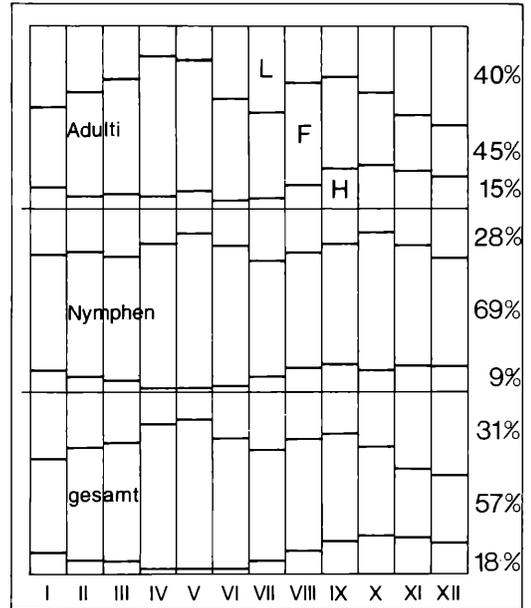


Abbildung 1. Vertikalverteilung von *Neobisium carcinoides* in der Bodenstreu des Stadtwaldes Ettligen, angegeben in Prozent der Siedlungsdichte der Adulti, der Nymphenstadien und beider zusammen in der Bodenstreu.

Untersuchungszeitraum 1977–1984 auf durchschnittlich  $45 \text{ Ind./m}^2$  schätzen.

Im Vergleich mit anderen mittel- und westeuropäischen Laubwäldern (Tab. 3) liegt die Siedlungsdichte im Stadtwald Ettligen im unteren Bereich. Dabei sind allerdings die von GABBUTT (1969) angegebenen Werte nach Einschätzung von GODDARD (1976) in jedem Fall Extremwerte; nach ihren Angaben sammelte GABBUTT außer auf dem „normalen“ Waldboden auch in laubgefüllten Gräben, deren dicke Streulagen eine große Menge an boden- und streubewohnenden Arthropoden beherber-

Tabelle 2. Siedlungsdichte aller Pseudoskorpione im Stadtwald Ettligen in  $\text{Ind./m}^2$ , ermittelt aus den Quadratproben.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Ø
1977	21	19	9	16	4	34	13	21	32	24	79	37	25,8
1978	38	47	41	16	22	37	51	49	30	80	59	47	43,1
1979	50	51	26	39	26	67	59	86	18	81	36	75	51,2
1980	20	54	44	48	16	110	68	48	47	153	57	121	65,5
1981	54	67	60	39	120	38	37	101	35	91	42	45	60,8
1982	16	37	52	17	7	26	30	37	45	28	91	38	35,3
1983	52	54	39	39	4	4	60	65	17	18	24	24	33,3
1984	6	5	14	14	2	2	17	15	3	5	1	40	10,3
77–84	32,1	41,8	35,6	28,5	25,1	39,8	41,9	52,8	28,4	60,0	48,6	53,4	40,7

gen. GODDARD selbst gibt leider keine Durchschnittswerte für die Siedlungsdichten an, doch läßt sich aus allen Abundanzzahlen in ihrer Arbeit eine durchschnittliche Siedlungsdichte zwischen 35–40 Ind./m<sup>2</sup> ableiten. Über den Standort Pond Woods ist der Arbeit von GODDARD lediglich zu entnehmen, daß im Unterwuchs Brombeere vorkommt, was auf einen relativ nährstoffreichen und nicht besonders sauren Boden schließen läßt. Damit scheint die Siedlungsdichte weitgehend unabhängig von den grob zu klassifizierenden Standortbedingungen zu variieren; sie dürfte in mitteleuropäischen Laubwäldern im jährlichen Durchschnitt zwischen 20 und 120 Ind./m<sup>2</sup> schwanken, wahrscheinlich in Abhängigkeit von kleinräumigen Unterschieden von Klima, Boden, Streuauflage und den davon mitbestimmten Bestandszahlen an Beutetieren, Konkurrenten und Räubern.

Die Vertikalverteilung läßt sich aufgrund der Unterschiede in den Fangergebnissen der verschiedenen angewandten Methoden, mit denen die beiden vorkommenden Arten erfaßt werden, recht differenziert beurteilen. Obwohl *Chthonius tetrachelatus* in den Barberfallen 24 % der Individuen stellt, ist er in den Fotoelektoren nur mit 2 % vertreten. Der Lebensraum dieser Art, die allgemein eher etwas trockenere Waldstandorte bevorzugt, scheint vertikal eng begrenzt zu sein auf die oberflächennahe Schicht der Bodenstreu.

*Neobisium carcinoides* dagegen dürfte, wie die häufigen Funde in Boden-Fotoelektoren zeigen, durchaus auch den Boden verlassen und den Fuß der Bäume erklimmen, wo man ihn in der Tat im Winter auf Jagd nach dem zu dieser Zeit dort häufigen Kugelspringer *Dicyrtoma ornata* finden kann (BECK 1983). Wie bereits erwähnt, scheinen sich die Pseudoskorpione aber nicht

weiter über den Fußbereich der Bäume hinaus zu bewegen, denn in keinem von einigen zusätzlichen, in etwa 1,8 m Höhe an Baumstämmen angebrachten Baum-Fotoelektoren wurden Pseudoskorpione gefangen. Ansonsten besiedelt *N. carcinoides* vor allem die beiden oberen hohlraumreichen Schichten der Bodenstreu, wobei sich die Schichtenpräferenz der Jugendstadien von der der Adulten unterscheidet (Abb. 1): Die Nymphen bevorzugen ganz deutlich die F-Schicht, während die Adulti das ganze Streuprofil nutzen, vor allem aber auch die L-Schicht und dies außer im Frühsommer besonders im Winter, was sich mit den Befunden aus den Boden-Fotoelektoren deckt.

**5. Zeitliche Verteilung**

Die jährlichen Durchschnittswerte der Siedlungsdichte offenbaren eine beträchtliche Fluktuation (Tab. 2, Abb. 3). Vom Beginn der Untersuchungen im Jahre 1977 an steigt die Siedlungsdichte von 26 Ind./m<sup>2</sup> stetig, bis sie 1980 mit 66 Ind./m<sup>2</sup> über das 2,5fache des Ausgangswertes erreicht hat; bis 1984 fällt sie dann von diesem Maximum ebenso kontinuierlich auf 10 Ind./m<sup>2</sup> und damit auf weniger als 1/6 ab.

Diese Werte werden von der Populationsentwicklung von *Neobisium* bestimmt, der 96 % aller in Quadratproben gefangenen Tiere stellt; aber auch bei *Chthonius* verläuft die Entwicklung prinzipiell gleich, was auf eine gemeinsame Steuerung beider Populationsfluktuationen durch Außenfaktoren schließen läßt, ohne daß diese derzeit angegeben werden können. Die Wirkung klimatischer Faktoren dürfte 1983/1984 sichtbar werden:

Tabelle 3. Arten- und Individuenzahlen der Pseudoskorpione in verschiedenen mittel- und westeuropäischen Laubwäldern.

Standort	Vegetation	pH	Arten- zahl	Arten	Individuen Ø Min-Max	Methode	Autor
Lambridge Wood Südengland	Buchenwald	7,6–7,8	3	<i>Roncus lubricus</i> <i>Neobisium muscorum</i> <i>Chthonius ischnocheles</i>	500 225–900	Tullgren	GABBUTT (1969)
Stams/Tirol Österreich	Eichenmischwald	5,1	2	<i>Neobisium carcinoides</i> <i>Neobisium sylvaticum</i>	114 34–262	Kempson	MEYER et al. (1985)
Solling Deutschland	Buchenwald (Luzulo-Fagetum)	3,2–4,2	1	<i>Neobisium carcinoides</i>	89 32–141	Kempson	SCHAUERMANN (briefl. Mitt.)
Stadtwald Ettlingen Deutschland	Buchenwald (Luzulo-Fagetum)	3,2–4,7	2	<i>Neobisium carcinoides</i> <i>Chthonius tetrachelatus</i>	45 1–153	Handauslese	diese Arbeit
Pond Wood Südengland	Buchenwald		3	<i>Neobisium muscorum</i> <i>Chthonius orthodactylus</i> <i>Allochernes dubius</i>	4– 97	Heat Extractor	GODDARD (1976)
Göttingen Deutschland	Buchenwald (Melico-Fagetum)	5,0–6,7	3*	<i>Neobisium carcinoides</i>	24	Kempson	SCHÄFER (briefl. Mitt.)
De Hooge Veluwe Holland	Buchenwald	4,0–4,3	1	<i>Neobisium muscorum</i>	8	Handauslese	VAN DER DRIFT & Tullgren (1951)

\* nach SCHAUERMANN (mdl. Mitt.) geschätzte Artenzahl, nur *N. carcinoides* als hochdominante Art ist bisher determiniert

Im extrem trockenen Sommer 1983 kommt zwar noch das häufige Sommermaximum der Abundanz wie in den Jahren 1979–1981 zum Vorschein; es wird von den Nymphenstadien verursacht, die zu dieser Jahreszeit am zahlreichsten sind, von denen 1983 aber offenbar nur wenige überlebt haben und geschlechtsreif wurden, wie sich aus dem Niedergang der Pseudoskorpione-Zönose im Jahr 1984 ableiten läßt (Abb. 2).

Die jahreszeitlichen Abundanzschwankungen werden ebenfalls ganz vom Massenwechsel von *Neobisium carcinoides* bestimmt. Er zeigt ein Maximum der Siedlungsdichte im Herbst und ein Minimum im Frühjahr (Abb. 3). GODDARD (1976) stellte bei Untersuchungen in Großbritannien mit dem synonymen *Neobisium muscorum* ebenfalls in einem Buchenwald eine vergleichbare Jahresschwankung der Tierabundanz mit einem Maximum im Herbst/Winter und einem Minimum im Frühjahr fest.

Die Populationsentwicklung, die diesem Massenwechsel zugrunde liegt, läßt sich bereits aus der durchschnittlichen monatlichen Häufigkeit der Adulti und Nymphen ableiten. Ab August sinkt die Zahl der Nymphen rasch ab, während die der Adulti ebenso deutlich ansteigt: Die Tritonymphen häuten sich zu adulten Pseudoskorpionen, die dadurch im Oktober–November am zahlreichsten sind. Die freilebenden Nymphenstadien werden im späten Frühjahr wieder häufiger in der Bodenstreu; ihre Zahl erreicht im Juli das Maximum. Demnach liegt die Hauptentwicklungsperiode im Sommer (Abb. 3).

Dennoch sind zu allen Jahreszeiten sowohl Jungtiere wie Adulti da. Die Funde zweier Eipakete-tragender Weibchen bei der Handauslese im April und Juli 1979 machen ebenso wie das ganzjährige Auftreten von Nymphen wahrscheinlich, daß es neben der sommerli-

chen Hauptentwicklungsperiode eine zweite Fortpflanzungsperiode gibt. Betrachtet man die zeitliche Verteilung der Proto-, Deuto-, Tritonymphen und Adulti von *Neobisium carcinoides* im einzelnen (Abb. 4), dann bestätigt die Abfolge der Abundanzmaxima – trotz der geringen Fundzahlen – die Annahme einer Hauptentwicklungsperiode im Sommer. Sie scheint sogar zeitlich ziemlich genau festgelegt zu sein: Die beiden Hauptfunde an Protonymphen liegen im Mai und Juni, die 4 Maxima der Tritonymphen sämtlich im August und die der Adulti von Oktober bis Dezember. 1980 und 1982 findet man auch korrespondierende Maxima der Deutonymphen im Juli, so daß sich Jahr für Jahr eine deutliche Entwicklungslinie abzeichnet, die mit dem Schlüpfen der Protonymphen etwa im Mai beginnt. Die 3 Häutungen zum Deutonymphen-, Tritonymphen- und Adultstadium folgen offenbar in 6–8wöchigem Abstand aufeinander. Die längere Lebensdauer der Adulti führt dann dazu, daß diese stets bis Jahresende noch zahlreich in den Proben zu finden sind.

Die sommerliche Hauptfortpflanzungsperiode dürfte mit der Eiablage im zeitigen Frühjahr beginnen, wie sie WEYGOLDT (1966) gerade im Zusammenhang mit *Neobisium muscorum* (= *N. carcinoides*) diskutiert. Mit Sicherheit pflanzt sich *N. carcinoides* im Stadtwald Ettlinsgen aber auch außerhalb dieser Periode fort. In jedem Monat des Jahres sind stets einige oder alle Entwicklungsstadien zu finden; Tritonymphen treten beispielsweise nach ihrem Abundanzmaximum im August während des ganzen Herbstes und Winters auf. Da auch Proto- und Deutonymphen stets zu dieser Jahreszeit anzutreffen sind, ist anzunehmen, daß es eine zweite, mengenmäßig kleinere und zeitlich nicht so scharf begrenzte Entwicklungsperiode im Winter gibt, die mit ei-

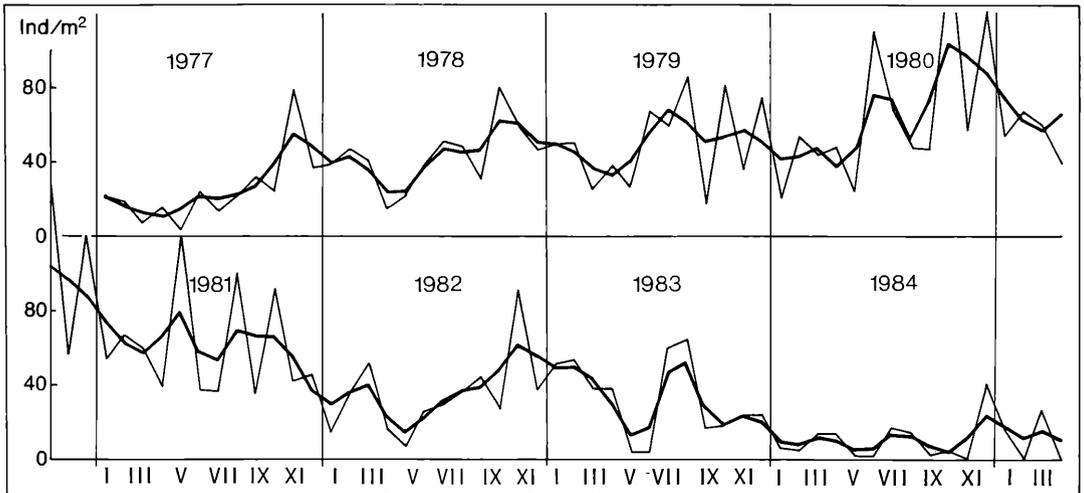


Abbildung 2. Verlauf der monatlichen Siedlungsdichte der Pseudoskorpione im Stadtwald Ettlinsgen von 1977 bis in die ersten Monate des Jahres 1985. Dünne Linie: Monatswerte; dicke Linie: Gewichtetes Gleitendes Mittel (der mittlere von jeweils 3 Monatswerten wird doppelt gezählt und zu den beiden benachbarten Werten addiert; die Summe wird durch 4 dividiert).

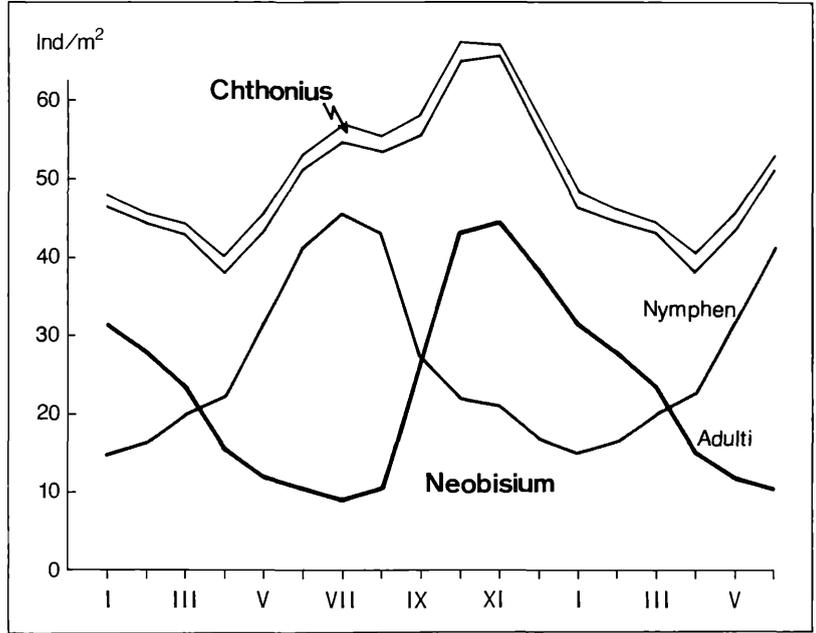


Abbildung 3. Durchschnittliche monatliche Siedlungsdichte der Pseudoskorpione im Stadtwald Ettlingen während der Jahre 1977–1984; aufgeführt sind die Gesamtzahlen der beiden Arten *Neobisium carcinoides* und *Chthonius tetrachelatus* sowie die Anzahl der Adulti und Jungtiere von *N. carcinoides*.

ner spätsommerlichen Eiablage beginnt. Bei den niedrigeren Umgebungstemperaturen im Herbst und Winter dürften sich die einzelnen Stadien langsamer entwickeln als im Sommer, wodurch sich diese Periode nicht in deutlichen Maxima der Fundzahlen niederschlägt.

MEYER et al. (1985) fanden in ihrem Untersuchungsgebiet bei Stams in Tirol 2 distinkte Fortpflanzungsperioden bei *Neobisium carcinoides*. Bei der sommerlichen Fortpflanzungsperiode treten die Protonymphen im Mai/Juni und die Adulti im September/Oktobre auf; die winterliche Fortpflanzungsperiode erstreckt sich in Stams von August bis Mai/Juni; die Phänologie von *N. carcinoides* im Stadtwald Ettlingen stimmt sehr gut mit diesen Befunden überein. MEYER et al. (1985) diskutieren die Fortpflanzungszyklen von *Neobisium carcinoides* in Zusammenhang mit dessen großer ökologischen Valenz, wobei sich aber hinter dem Namen *Neobisium carcinoides* (syn. *muscorum*) nach MAHNERT (mdl. Mitt.) möglicherweise eine Gruppe von Arten verbirgt.

In den Barberfallen finden sich Nymphen von *Neobisium carcinoides* hauptsächlich in den Monaten Juli, August und September; diese Funde bestätigen die Annahme einer Hauptfortpflanzungsperiode im Sommer. Es handelt sich zum allergrößten Teil um Deuto- und Tritonymphen; vermutlich sind Protonymphen noch nicht in dem Maß laufaktiv wie Deuto- und Tritonymphen. Daß auch in der Handauslese Protonymphen unterrepräsentiert sind, liegt möglicherweise nicht nur an ihrer geringeren Körpergröße, sondern auch an ihrer mutmaßlich extrem geklumpten Verteilung, da sie nach dem Schlüpfen aus dem Brutbeutel erst nach und nach das Brutnest verlassen.

Tabelle 4. Individualgewicht (Lebendgewicht) der Geschlechter und Entwicklungsstadien von *Neobisium carcinoides*.

	Stadtwald Ettlingen		Stams/Tirol			
	n	mg	n	mg		
Weibchen	13	1,50+/-0,49	86	1,342+/-0,088		
Männchen	6	0,96	0,10	83	0,820	0,028
Tritonymphe	1	0,31		38	0,408	0,020
Deutonymphe	4	0,20	0,06	62	0,180	0,008
Protonymphe*		0,1		27	0,063	0,004

\* angenommener Wert

Tabelle 5. Biomasse der Pseudoskorpione im Stadtwald Ettlingen in mg/m², berechnet aus der Siedlungsdichte.

Jahr	gesamt	<i>Neobisium</i>		<i>Chthonius</i>
		Adult	Juv.	
1977	17,9	15,3	2,5	0,2
1978	34,5	31,0	2,7	0,8
1979	33,3	27,7	5,4	0,2
1980	44,6	37,8	6,3	0,5
1981	37,8	30,8	6,5	0,5
1982	23,8	20,1	3,5	0,2
1983	20,1	16,1	3,9	0,1
1984	8,2	7,3	0,9	
Ø 77–84	27,5	23,3	3,9	0,3

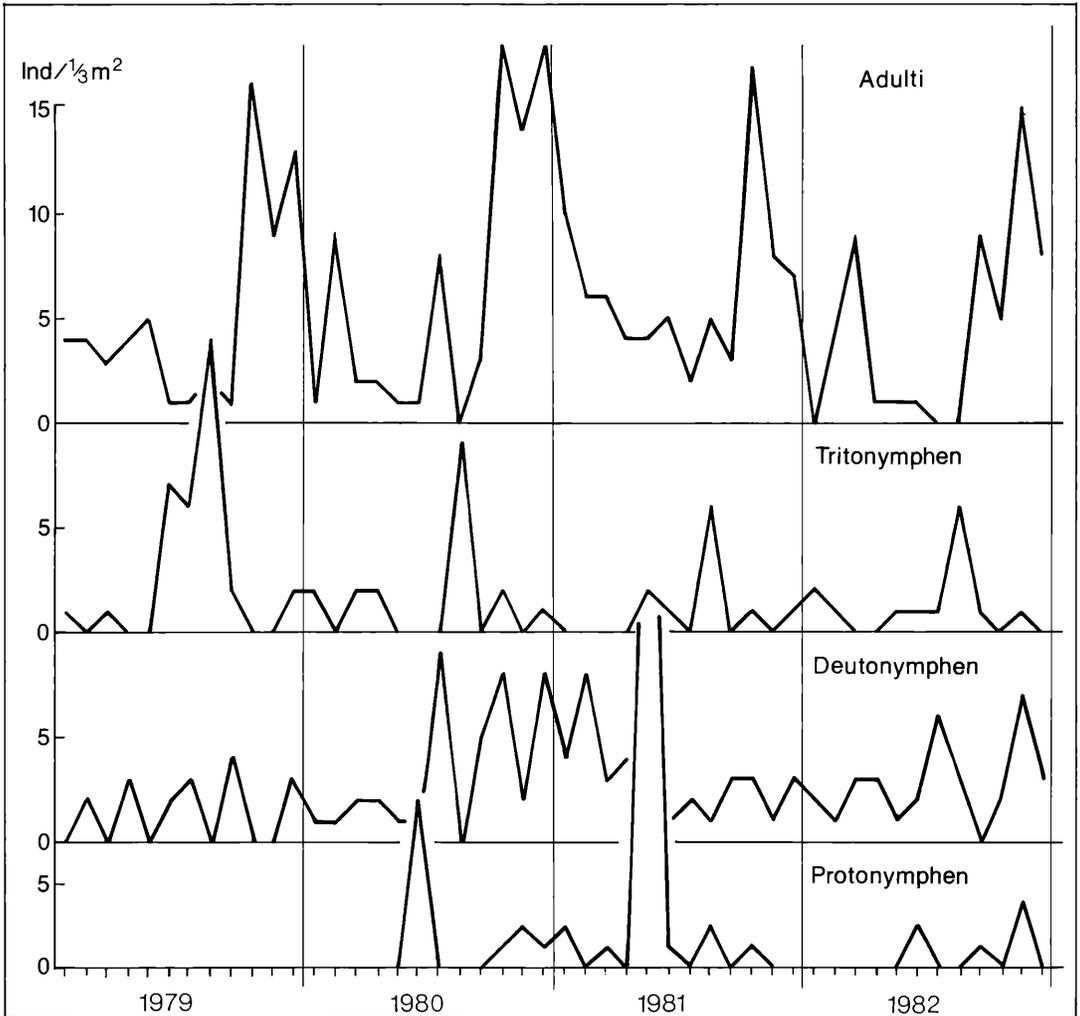


Abbildung 4. Entwicklung der Population von *Neobisium carcinoides* im Stadtwald Ettlingen während der Jahre 1979–82, abgeleitet aus der monatlichen Siedlungsdichte der Proto-, Deuto-, Tritonymphen und der Adulti.

## 6. Biomasse

Der Berechnung der Biomasse liegen Wägungen lebender Individuen von *Neobisium carcinoides* zugrunde. Aus ihnen ergeben sich die in Tab. 4 aufgeführten durchschnittlichen Lebendgewichte für die einzelnen Stadien.

Da das Verhältnis von Männchen zu Weibchen im untersuchten Material der Quadratproben ca. 1:1 ist (vgl. Kap. 3), kann das Durchschnittsgewicht eines adulten *Neobisium carcinoides* mit 1,2 mg angenommen werden. Bei der Berechnung der Biomasse der Nymphen wurde ein Durchschnittswert der 3 Nymphenstadien von 0,2 mg zugrunde gelegt, wobei der Wert für das Gewicht

einer Protonympe mit 0,1 mg angenommen wurde. Da die Gewichte der Pseudoskorpione jahreszeitlich verschieden sind – unterschiedlicher Entwicklungs- und Ernährungsstand, trüchtige Weibchen mit höherem Gewicht überwiegend im zeitigen Frühjahr –, können die Angaben zur Biomasse nur als Schätzungen betrachtet werden. Für die bedeutend kleineren Tiere der Art *Chthonius tetrachelatus* liegen keine Wägungsergebnisse vor. Ihr Vorkommen schlägt bei der Berechnung der Biomasse jedoch kaum zu Buche, da ihre Siedlungsdichte nur 4 % der gesamten Pseudoskorpione-Zönose beträgt. Ihr Durchschnittsgewicht wurde demjenigen der *Neobisium*-Nymphen von 0,2 mg gleichgesetzt.

Insgesamt ergibt sich für die Jahre 1977–1984 eine durchschnittliche monatliche Biomasse der Pseudoskorpione von 27,5 mg Lebendgewicht/ $\bar{m}^2$  (Tab. 5). Die jahreszeitliche Schwankung dieser Werte folgt ebenso wie die mehrjährige Fluktuation ziemlich genau den Abundanzzahlen der adulten *Neobisium carcinoides*, da diese stets mindestens  $3/4$  der Biomasse stellen.

**7. Die Wirkung von Umweltchemikalien auf die Pseudoskorpione-Zönose**

Im „Chemikalienprogramm“ können Tiergruppen wie die Pseudoskorpione, die normalerweise hauptsächlich mittels Handauslese aus Quadratproben erfaßt werden, nur eingeschränkt berücksichtigt werden, da aus dem Chemikalienprogramm keine Quadratproben vorliegen; vielstündige routinemäßige Handauslesen ließen sich aus Gründen der Gesundheitsvorsorge nicht durchführen.

Die beiden eingesetzten Methoden, Barberfallen und Fotoelektoren, liefern grundsätzlich Werte der Aktivitätsdichte; diese ist das Produkt aus der tatsächlichen Siedlungsdichte und der Aktivität, hier der Laufaktivität. Selbst diese Definition der Aktivitätsdichte stellt eine grobe Vereinfachung dar, da zu den Parametern Dichte

und Aktivität noch eine unbestimmte Zahl weiterer physiologischer, individualentwicklungsgeschichtlicher und genetischer Faktoren kommen, die nicht in diese beiden Parameter eingehen. Nimmt man dann noch einen experimentellen Faktor wie den Einsatz von Chemikalien hinzu, dann beeinflußt man das Gesamtgefüge der Faktoren, die die Aktivitätsdichte bestimmen, ohne die Wirkungen auf einzelne Faktoren voneinander trennen zu können.

Daraus ergibt sich, daß eine kausale Interpretation von Änderungen der Aktivitätsdichte sehr schwierig ist. Dient die Untersuchung lediglich der Beschreibung des Phänomens, fällt dies nicht ins Gewicht, wohl aber dann, wenn eine Bewertung damit verbunden werden soll. Denn für die Beurteilung der Wirkung einer Chemikalie oder allgemein eines Streßfaktors in einem Ökosystem kommt es entscheidend darauf an, ob die tatsächliche Siedlungsdichte oder die Aktivität oder sonst eine physiologische Reaktion betroffen ist; davon hängt letztlich die Bewertung der beiden wesentlichen Wirkungskriterien ab, nämlich der Intensität und der Nachhaltigkeit.

Eine Wirkung der von uns eingesetzten Chemikalien auf die Aktivitätsdichte ist trotz der insgesamt geringen Fangzahlen sowohl in den Barberfallen wie in den Fotoelektoren eindeutig zu belegen. Ermittelt man die

Tabelle 6. Fangzahlen und Aktivitätsdichte der Pseudoskorpione in Barberfallen und Boden-Fotoelektoren und ihre Beeinflussung durch Umweltchemikalien im Stadtwald Ettingen.

	PC <sup>2</sup> (5)	PCP (1)	2,4,5-T (5)	2,4,5-T (1)	Kontr.
Barberfallen, Gesamt-Fangzahlen					
1982–1984	7	11	9	28	59
In % der Kontrolle	12	19	15	47	100
Männchen : Weibchen	1,7 : 1	2,0 : 1	1,8 : 1	1,4 : 1	1,0 : 1
davon in % : <i>Neobisium carcinoides</i>	50	25	82	88	93
<i>Chthonius tetrachelatus</i>	50	75	18	12	7
Fotoelektoren, Gesamt-Fangzahlen					
1982–1984	17	36	76	60	305
In % der Kontrolle	6	12	25	20	100
Männchen : Weibchen	5,3 : 1	5,1 : 1	4,9 : 1	1,9 : 1	2,3 : 1
davon in % : <i>Neobisium carcinoides</i>	74	86	97	90	95
<i>Chthonius tetrachelatus</i>	26	14	3	10	5
Barberfallen, durchschnittliche Aktivitätsdichte in Ind/10BF · 2Wo					
Belastungsphase (1982–1983)	0,23	0,35	0,31	0,81	1,50
Erholungsphase (1984)	0,11	0,22	0,11	0,78	2,22
Fotoelektoren, durchschnittliche Aktivitätsdichte in Ind/2m <sup>2</sup> · 4Wo					
Belastungsphase (1982–1983)	0,32	1,28	2,40	2,00	8,96
Erholungsphase (1984)	0,90	0,40	1,60	1,00	8,10

durchschnittliche Aktivitätsdichte pro Versuchsserie während der zweijährigen Belastungsphase und für das erste Jahr der Erholungsphase, dann zeichnet sich keine Erholung der Aktivitätsdichte ab (Tab. 6). Unbeschadet der geschilderten grundsätzlichen Interpretationsprobleme macht dies wahrscheinlich, daß hier tatsächlich die Anzahl der Pseudoskorpione pro Fläche, also die Siedlungsdichte, durch die Chemikalie reduziert wurde. Denn würde lediglich die Aktivität gesenkt bei gleichbleibender Populationsstärke, dann müßte sich jene nach Absetzen der Chemikalie wieder normalisieren.

Die Reduzierung der Aktivitätsdichte fällt in allen Flächen deutlich aus: In den 2,4,5-T-Fächen geht sie auf 47–15 %, in den PCP-Flächen auf 19–6 % zurück. Ausmaß und Abstufung der Reaktion stimmen sehr gut mit den Ergebnissen von FRANKE (1985a) an den Weberknechten aus dem gleichen Versuch überein.

Geben die Fangzahlen tatsächlich relative Siedlungsdichten wieder, dann müßten die Weibchen empfindlicher auf die Chemikalienanwendung reagieren als die Männchen; denn in der Kontrollfläche liegt das Verhältnis Männchen:Weibchen auch im langjährigen Mittel bei 1,3–1,0:1, in den Chemikalienflächen dagegen bei 1,4–2,0:1. Möglicherweise ist der höhere Männchenanteil aber nur auf eine gesteigerte Laufaktivität zurückzuführen; dies würde zumindest durch die Feststellung gestützt, daß in den Fotoelektoren, deren Fänge auf einer im Vergleich zu den Barberfallen höheren Laufaktivität beruhen, die Männchen auch in der Kontrollfläche im Verhältnis 1,7:1 überrepräsentiert sind. Letztlich würde sich damit bestätigen, daß die Trennung zwischen Aktivität und Siedlungsdichte bei der Interpretation von Barberfallen- und Fotoelektorzahlen ohne ergänzende Proben mit anderen Methoden schwierig ist.

## 8. Literatur

- BECK, L. (1983): Zur Bodenbiologie des Laubwaldes. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1983: 37–54; Stuttgart.
- BECK, L. & DUMPERT, K. (1985): Vergleichende ökologische Untersuchungen in einem Buchenwald nach Einwirkung von Umweltchemikalien. – In: SCHEELE, B., FÜHR, F. & STÜTTGEN, E. (Hrsg.): Auffindung von Indikatoren zur prospektiven Bewertung der Belastbarkeit von Ökosystemen, Bd. 6. Spez. Ber. KFA Jülich, 296: 12–30; Jülich.
- BECK, L. & MITTMANN, H.-W. (1982): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. *Carolinea*, 40: 65–90; Karlsruhe.
- BEIER, M. (1963): Ordnung Pseudoskorpionidea. Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas, Bd. 1. – 313 S.; Berlin (Akademie-Verlag).
- DRIFF, J. VAN DER (1951): Analysis of the animal community in a beech forest floor. – Tijdschr. Ent., 94: 1–168; Amsterdam.
- DUMPERT, K. & PLATEN, R. (1985): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 4. Die Spinnenfauna. – *Carolinea*, 42: 75–106; Karlsruhe.
- DUNGER, W. (1983): Tiere im Boden. – 3. Aufl., 280 S.; Wittenberg Lutherstadt (A. Ziemsen).
- FRANKE, U. (1985a): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 5. Die Weberknechte. – *Carolinea*, 42: 107–114; Karlsruhe.
- FRANKE, U. (1985b): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 7. Der Waldohrwurm. – *Carolinea*, 43: 105–112; Karlsruhe.
- FRANKE, U., FRIEBE, B. & BECK, L. (in Vorb.): Ermittlung der Siedlungsdichte von Bodentieren aus Quadratproben und Barberfallen.
- FRIEBE, B. (1983): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 3. Die Käferfauna. – *Carolinea*, 41: 45–81; Karlsruhe.
- FUNKE, W. (1971): Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. – *Ecol. Stud.*, 2: 81–93; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- GABBUTT, P. (1969): Life-Histories of some British Pseudoscorpions inhabiting Leaf Litter. In: SHEALS, J. G. (Ed.): The Soil Ecosystem. – *Syst. Ass. Publ.*, 8: 229–235; London.
- GABBUTT, P. (1970): Sampling problems and the validity of life history analyses of pseudoscorpions. – *J. nat. Hist.*, 4: 1–15; London.
- GABBUTT, P. & VACHON, M. (1965): The external morphology and life history of the pseudoscorpion *Neobisium muscorum*. – *Proc. Zool. Soc. London*, 145: 335–358; London.
- GODDARD, S. (1976): Population dynamics, distribution patterns and life cycles of *Neobisium muscorum* and *Chelifer orthodactylus* (Pseudosc., Arachnida). – *J. Zool.*, 178: 295–304; London.
- HÖREGOTT, H. (1963): Zur Ökologie und Phänologie einiger Chelonethi und Opiliones (Arachn.) des Gonsenheimer Waldes und Sandes bei Mainz. *Senckenberg. biol.*, 44: 545–551; Frankfurt am Main.
- HELVERSEN, O. VON (1966): Pseudoskorpione aus dem Rhein-Main-Gebiet. – *Senckenberg. biol.*, 47: 131–150; Frankfurt am Main.
- HELVERSEN, O. VON & MARTENS, J. (1971): Pseudoskorpione und Weberknechte. – In: Die Wutach: 377–385; Freiburg im Breisgau.
- MEYER, E., WÄGER, H. & THALER, K. (1985): Struktur und jahreszeitliche Dynamik von Neobisium-Populationen in zwei Höhenstufen in Nordtirol (Österreich) (Arachnida: Pseudoscorpiones). – *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 22: 221–232; Paris.
- RESSL, F. & BEIER, M. (1958): Zur Ökologie, Biologie und Phänologie der heimischen Pseudoskorpione. – *Zool. Jb. Syst.*, 86: 1–26; Jena.
- RÖMBKE, J. (1985): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 6. Die Regenwürmer. – *Carolinea*, 43: 93–104; Karlsruhe.
- STREBEL, O. (1937): Beobachtungen am einheimischen Bücherskorpion *Chelifer cancroides* L. (Pseudoscorpiones). – *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, 2: 143–155; Karlsruhe.
- SCHLOTKE, E. (1940): Zur Biologie des Bücherskorpions (*Chelifer cancroides* L.). – *Ber. west-preuss. bot.-zool. Ver.*, 62: 1–32; Danzig.
- VACHON, M. (1934): Sur le développement post-embryonnaire des pseudoscorpionides (1 ère note). – *Bull. Soc. Zool. France*, 59: 150–160; Paris.
- WEYGOLDT, P. (1966): Moos- und Bücherskorpione. – 84 S.; Wittenberg Lutherstadt (A. Ziemsen).
- ZELL, H. (1985): Die Nematodenfauna eines Buchenwaldbodens. – *Diss. Karlsruhe*, 382 S.

VOLKER STORCH &amp; PATRICIA BURKHARDT

# Die Reaktion der Mitteldarmdrüse des Süßwasserstrandfloh*Orchestia cavimana* auf verschiedene Nahrung

## Kurzfassung

Der Amphipode *Orchestia cavimana* hat sich in Mitteleuropa stark ausgebreitet. Diese Dynamik hängt möglicherweise mit einer besonderen Plastizität in der Nahrungswahl zusammen. Einzel gehaltenen Tieren wurde nach kurzer Hungerzeit unterschiedliche Nahrung angeboten, deren Metabolisierung sich in Veränderungen der Ultrastruktur der R-Zellen der Mitteldarmdrüsen widerspiegelt. Eine reiche Entwicklung vieler Zellorganellen sowie ein ausgewogenes Verhältnis von Reservestoffen zu Organellen wurden nach Bakterien- und Algen-Fütterung festgestellt. Cellulase-Aktivität wird durch massive Glycogen-Einlagerung nach Cellulose-Fütterung dokumentiert. Glycogen findet man auch nach Sucrose-Diät, während bei Quark-Angebot ribosomenbesetztes endoplasmatisches Reticulum und Golgi-Apparate dominierten. Die Aufnahme von Butter hat ein von Lipideinschlüssen bestimmtes Bild zur Folge.

## Summary

The Amphipod, *Orchestia cavimana*, has proliferated in central Europe. The success of its dispersion in this region is possibly a consequence of its adaptability to a wide array of nutritional conditions. Isolated specimens of this species were offered different feeds after a short starvation period, and their metabolism, as this can be reflected through ultrastructural modifications of the R-cells of the midgut glands, was studied by means of electron microscopy. Bacteria and algae feeding resulted in optimal structural integration of the cell organelles as well as a balanced proportion between the amounts of reserves and organelles. The activity of cellulase, an enzyme found in their digestive tract, was demonstrated by a massive build-up of glycogen after cellulose feeding. Glycogen was also found in the sucrose-fed specimens, while the RER and Golgi bodies were dominant features in those fed milkcurds. Butter feeding resulted in the development of lipid vacuoles.

## Autoren

Prof. Dr. VOLKER STORCH, PATRICIA BURKHARDT, Zoologisches Institut der Universität, Morphologie/Ökologie, Im Neuenheimer Feld 230, D-6900 Heidelberg.

## Einleitung

Der semiterrestrische Amphipode *Orchestia cavimana* ist wohl ein ostmediterranean-pontisches Faunenelement, das sich in letzter Zeit in Zentraleuropa rasch ausgebreitet hat (KINZELBACH 1972). Er gehört zu den wenigen Talitridae, die Ufer von limnischen Gewässern besiedeln, zum Beispiel am Rhein. Auf Kiesbänken und zwischen den großen Steinen der Uferbefestigungen kann *Orchestia cavimana* die dominierende größere Tierart sein. Je nach Wasserstand unternehmen die Populationen erhebliche Wanderungen, um in Regionen zu gelangen, die vom Wasser nicht mehr erreicht werden. Je nach Körpergröße suchen sie ihnen gemäße Lückensysteme auf, in denen sie sich seitlich abstützen können (FISCHENICH 1979).

Mit dem Ortswechsel sind vermutlich ein rasch sich veränderndes Nahrungsangebot und eine erhebliche Plastizität in der Nahrungsaufnahme verbunden. Letztere ist vielleicht der Schlüssel zum Verständnis der raschen Ausbreitung dieser Art. Um diese Vermutung zu untermauern, haben wir gehungerten *Orchestia cavimana* verschiedene Nahrung angeboten und durch ultrastrukturelle Untersuchung der Mitteldarmdrüsen gezeigt, ob diese metabolisiert wurde.

Die Mitteldarmdrüse der Crustaceen ist zur Sekretion von Verdauungsenzymen und zur Resorption und Speicherung von Nährstoffen befähigt (AGRAWAL 1964, MARTIN 1964, 1966, MUSKÓ 1984, SCHMITZ 1967, SCHULTZ 1976). Das unterschiedliche Futterangebot der Tiere spiegelt sich in Zellen dieses Organs wider, wie es bereits für Isopoden (STORCH 1982), Decapoden (VOGT et al. 1985) und Amphipoden (STORCH & BURKHARDT 1984) beschrieben wurde.

Die Mitteldarmdrüse besteht aus 2 Paar tubulärer Schläuche mit einschichtigem Epithel, das aus 4 Zelltypen aufgebaut ist, die den gleichnamigen Zellen des Decapoden-Hepatopancreas sehr ähneln. Diese Darmanhänge zeigen nach SCHULTZ (1976) drei deutliche Regionen: Distal befinden sich undifferenzierte, embryonale und sich differenzierende Zellen keilförmiger Gestalt, die sich auch unter Nahrungseinflüssen nur geringfügig verändern (STORCH & BURKHARDT 1984). In proximaler Richtung differenzieren sie sich in einer Übergangszone zu R- und F-Zellen. Anschließend folgt der längste Abschnitt, die Sekretionszone mit reifen B-Zellen, die mit ihren großen Vakuolen der Region ein charakteristisches Bild verleihen. Über Ultrastruktur und

vermutliche Funktion dieser Zellen wurde verschiedentlich berichtet (Literatur bei VOGT et al. 1985). In diesem Zusammenhang ist wichtig, daß die R-Zellen hauptsächlich für die Resorption und Speicherung von Nährstoffen zuständig sind. An *Talitrus* und *Penaeus* konnte gezeigt werden, daß besonders sie sich in ihrer Ultrastruktur in typischer Weise mit der Nahrung verändern (STORCH & BURKHARDT 1984, VOGT et al. 1985), deshalb beziehen sich die hier beschriebenen Befunde weitgehend auf diesen Zelltyp, soweit es nicht anders hervorgehoben ist.

## Material und Methode

Im Mai und im November des Jahres 1984 wurden in der Umgebung von Ketsch am Rhein adulte Individuen von *Orchestia cavimana* gesammelt. Sie wurden einzeln bei 15° C in Plastikgefäßen gehalten, deren Boden mit feuchtem Gips bedeckt war. Die Tiere hungerten 7 und 9 Tage, danach wurde ihnen 2 Tage lang folgende Diät angeboten: Sucrose, Magerquark, Butter, Bakterien (*Escherichia coli*) und mit Süßwasser gewaschene *Fucus*-Stücke. Alle Tiere nahmen Nahrung zu sich, wenn auch zum Teil erst nach Abdunkeln. Zum Vergleich wurden Tiere aus dem Biotop direkt nach Ankunft im Labor (1–2 h später) fixiert sowie Tiere, denen für 9 und 11 Tage die Nahrung entzogen war. Kleine Stücke der Mitteldarmdrüsen wurden in 2,5 % Glutaraldehyd (in Sörensen-Phosphatpuffer bei pH 7,4) für 2 Stunden bei 4° C fixiert, anschließend gewaschen, in 1 % OsO<sub>4</sub> für weitere 2 Stunden nachfixiert, in Ethanol entwässert und in Araldit eingebettet. Die Dünnschnitte wurden 5 Minuten mit Uranylacetat (gesättigte Lösung in 70 % Methanol) und weitere 5 Minuten mit Bleicitrat kontrastiert. Die Auswertung wurde mit einem Zeiss EM 9 S2 durchgeführt.

Die beschriebenen Zellstrukturen nach den verschiedenen Fütterungen traten übereinstimmend bei mehreren Tieren eines Versuchsansatzes auf, deren Mitteldarmdrüsen im Bereich der lichtmikroskopisch hervortretenden B-Zellen geschnitten wurden.

## Ergebnisse

Auf die Ultrastruktur der Amphipoden-Mitteldarmdrüse von Biotoptieren wird hier nur insoweit eingegangen, wie bei der untersuchten Art Abweichungen zu den bisher bekannten Ergebnissen von MORITZ et al. (1973) und SCHULTZ (1976) auftreten.

Die Biotoptiere zeigen eine Mitteldarmdrüse, deren elektronenmikroskopisches Bild dem schwach mangelernährter Amphipoden gleicht. Glycogen fehlt weitgehend, Lipidvakuolen sind in unterschiedlicher Menge, je nach Individuum und Zelltyp, ausschließlich im basalen Zellteil vorhanden. Größere, helle Vakuolen unregelmäßiger Gestalt finden sich hin und wieder, die Golgi-Apparate sind als Stapel dichtgepackter Zisternen ausgebildet. Die Mitochondrien erscheinen relativ dunkel und sind oft langgestreckt.

Die Unterschiede zwischen Biotop- und Hungertieren sind nicht sehr stark ausgeprägt. Auffällig ist bei letzteren der Kern, der oft Vorwölbungen zeigt, in denen sich

in einigen Fällen Heterochromatin kondensiert. Subapikale Pinocytosevesikel sind seltener als bei Biotoptieren, Lysosomen finden sich einzeln in der apikalen Zellhälfte.

Nach der Fütterung mit Sucrose wird das Bild der Zelle von Glycogenfeldern dominiert, in denen sich meist große Vakuolen unregelmäßiger Gestalt und feinflockigen Inhaltes bilden. Die Glycogenbereiche erstrecken sich vom Apex bis in die Region des basalen Labyrinthes, sind aber in ihrem Umfang geringer als bei entsprechenden Versuchen mit *Talitrus* (STORCH & BURKHARDT 1984). Die Lysosomen sind heterogen und oft elektronendicht, das endoplasmatische Reticulum liegt in einzelnen Zisternen vor, die Golgi-Felder erscheinen als enggepackte Stapel.

Ähnliche Befunde ergeben sich nach der Aufnahme von Cellulose (Filterpapier). Hierbei nehmen die Glycogenfelder noch mehr Platz ein. Im Unterschied zu den mit Sucrose gefütterten Tieren findet man Aggregationen von Lysosomen. Die Mitochondrien sind oft, besonders apikal und an den seitlichen Zellmembranen, sehr langgestreckt (Abb. 1a).

Beiden Fütterungen gemeinsam ist die Ausbildung von Glycogen-Ansammlungen auch in B- und F-Zellen.

Die Ernährung mit Butter resultiert in einer Zellstruktur, die durch sehr große Lipidvakuolen im apikalen Bereich bestimmt ist. Viele Einschlüsse, die wohl Peroxisomen darstellen, und rauhes endoplasmatisches Reticulum kommen vor und sind an den Lipidtropfen aggregiert. Die Mitochondrien sind leicht geschwollen und teilweise ringförmig.

Auf eine Magerquark-Fütterung reagieren die Zellen wiederum anders: Kleine Felder und einzelne Rosetten von Glycogen sind im Cytoplasma verstreut. Auch Golgi-Felder finden sich in reichem Maß, viel häufiger als nach anderen Diäten, die Zisternen sind oftmals alle erweitert (Abb. 1b). Besonders in der Nähe des relativ hellen Kerns läßt sich ein stark entwickeltes endoplasmatisches Reticulum in Form von Zisternen und Vesikeln beobachten. Lysosomen treten charakteristisch in größeren Gruppen auch in der basalen Zellregion auf. Sie sind unregelmäßig gestaltet, oft elektronendicht oder heterogen.

Auch die Aufnahme von *Escherichia coli* verändert die Zellen kennzeichnend. Kleine Aggregationen von Glycogenpartikeln und einige, auch apikal lokalisierte Lipidvakuolen sind das erste Indiz für die erfolgte Annahme der Nahrung (Abb. 1c). Besonders auffallend ist die Häufigkeit der Golgi-Apparate, die von vielen kleinen kondensierten Vakuolen umgeben sind. Kristalline Einschlüsse der konkaven Seite wurden nur nach Verabreichen dieser Nahrung beobachtet (Abb. 1d). Unregelmäßig gestaltete Lysosomen treten in größeren Gruppen in der supranukleären Zone hervor. Häufig finden sich subapikal Pinocytosevesikel unterschiedlicher Größe.

Nach Wiederfütterung mit *Fucus* ist die Ausbildung von Glycogenfeldern und von apikal auftretenden Fetttropfen massiver als bei der vorigen Diät. Wie bei Quark sind

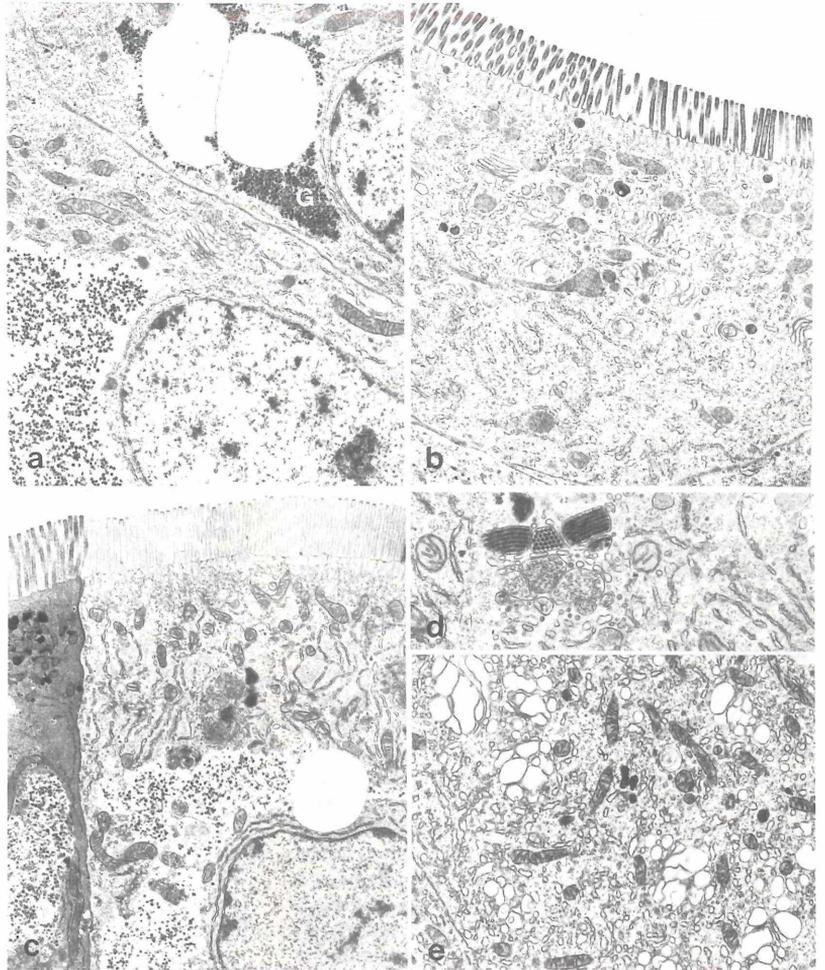


Abbildung 1. R-Zelle der Mitteldarmdrüse von *Orchestia cavimana*, 2tägige Fütterung nach 7 und 9 Tagen Nahrungsentzug. a) Filterpapier-Diät, Glycogenfelder (G) mit großen Vakuolen, b) Quarknahrung, Golgi-Felder mit erweiterten Zisternen, c), d) *E. coli*-Diät, Glycogen und Lipidvakuolen, Golgi-Vesikel mit kristallinen Einschlüssen, e) *Fucus*nahrung, Golgi-Apparate mit großen Vesikeln (Vergr. d: 14200x, alle anderen: 7100x).

die Zisternen der Golgi-Felder häufig erweitert und schnüren große, geschwollene Vesikel ab. Das den hellen Kern umgebende endoplasmatische Reticulum ist oft bläschenartig erweitert. Lysosomen treten nur selten hervor.

## Diskussion

Die Nahrungsansprüche von Amphipoden sind für Arten des marinen Strandanwurfes sowie für limnische Vertreter untersucht (BARLOCHER & KENDRICK 1975, HAECKEL et al. 1973). Die von uns gewählte Art lebt am Ufer von Süß- und Brackwasser unter Steinen, sie ist omnivor und ernährt sich von dort angeschwemmten Algen, Tierleichen und abgestorbenen Teilen von Uferpflanzen (FISCHENICH 1979, BLISS 1983). Viele Tiere, die sich von Pflanzenmaterial ernähren, sind auf die Aufnahme gro-

ßer Nahrungsmengen angewiesen, beispielsweise die saprophagen Oniscoidea. Sie bereiten so einer Zersetzung durch Mikroorganismen den Weg, oder ernähren sich von den das Substrat besiedelnden Bakterien und Pilzrasen (REMMERT 1982). Auch die von *Spartina*-Laub lebende *O. grillus* nimmt vermutlich die den Pflanzenteilen aufsitzenden Mikroorganismen zu sich, wie LOPEZ et al. (1977) zeigen konnten. Damit übereinstimmend zeigt sich ein ultrastrukturell sehr vielfältiges Zellbild nach Fütterung mit *Escherichia coli*. Das entspricht etwa den Befunden guter, ausgewogener Mischdiäten wie Insektenfutter für Isopoden (STORCH 1982) oder der Aquakultur-Diät für *Penaeus* (VOGT et al. 1985).

Als natürliche Nahrung kommen weiterhin verschiedene Algen in Betracht. *Marinogammarus* bevorzugt verrottende Algen und nimmt gelegentlich auch frische auf, wenn diese eine weiche Konsistenz besitzen (MARTIN 1966). REMMERT (1982) beschreibt für marine Amphipo-

den ebenfalls eine Bevorzugung von verrottenden Braunalgen gegenüber Rotalgen und Seegras. Deshalb wurden unseren Versuchstieren *Fucus*-Stücke angeboten, deren Aufnahme sich in einer vielfältigen Zellstruktur niederschlägt und ähnlich der Bakterien-Diät auf Ausgewogenheit schließen läßt.

Wie verwandte Arten (AGRAWAL 1964, HALCROW 1971) besitzt *Orchestia cavimana* eine Cellulaseaktivität, so daß auf die Aufnahme von Filterpapier mit einer reichen Ausbildung von Glycogenfeldern reagiert wird.

Abweichend von den Befunden an *Orchestia platensis* (MORITZ et al. 1973) und *Talitrus* (STORCH & BURKHARDT 1984) weist die Mitteldarmdrüse von *O. cavimana* aus dem Biotop sehr wenig oder kein Glycogen auf.

Die schwachen Differenzen zwischen den Biotop- und Hungertieren lassen sich vermutlich auf die kurze Dauer des Nahrungsentzuges zurückführen. Die maximal mögliche Hungerzeit ist von *O. cavimana* unseres Wissens nicht beschrieben, *O. platensis* übersteht mehrwöchigen Hunger.

Die Wiederfütterung erfolgte für die Dauer von 2 Tagen, da nach MARTIN (1966) *Marinogammarus* zumindest 5 Stunden für eine vollständige Verdauung benötigt und wir außerdem eine diskontinuierliche Nahrungsaufnahme beobachten konnten, wie sie auch ausführlich von RÜPPELL (1967) für *O. platensis* beschrieben wurde. Um einen Vergleich und eine Absicherung der Ergebnisse bisher untersuchter Krabben zu gestatten (STORCH 1985, VOGT et al. 1985), wurde mit den Grundnährstoffen wiedergefüttert, die im Prinzip auch bei den zitierten Arbeiten verwendet wurden. Dabei zeigt sich weitgehende Übereinstimmung und für *Orchestia cavimana* eine breite Palette von metabolisierter Nahrung. Bezüglich des intensiven Cellulose-Aufschlusses sind sie selbst den erfolgreichen Landbesiedlern unter den Crustaceen, den Oniscoidea, überlegen (vgl. BECK & FRIEBE 1981). Der Befund, daß Bakterien- und Algennahrung besonders differenzierte Zellultrastruktur hervorruft, zeigt, daß sie zudem bezüglich ihres Nahrungs-Optimums sehr anspruchslos sind. Die mit ihrem Sprungvermögen verbundene Möglichkeit, den Siedlungsraum rasch zu wechseln, macht sie im Bereich der Steinansammlungen unserer Flußufer praktisch allen anderen tierischen Besiedlern überlegen.

## Literatur

- AGRAWAL, V. P. (1964): Studies on the physiology of digestion in *Orchestia gammarella*. Proc. zool. Soc. Lond., **143**: 133–141; London.
- BÄRLOCHER, F. & KENDRICK, B. (1975): Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves. – Oikos, **26**: 55–59; Kopenhagen.
- BECK, L. & FRIEBE, B. (1981): Verwertung von Kohlenhydraten bei *Oniscus asellus* (Isopoda) und *Polydesmus angustus* (Diplopoda). – Pedobiologia, **21**: 19–29; Jena.
- BLISS, D. E. (1983) (ed.): The Biology of Crustacea, Vol. 5: Internal anatomy and physiological regulation. – London, New

- York/Academic Press.
- FISCHENICH, R. (1979): Zur Biologie des Süßwasserstrandfloh *Orchestia cavimana*. HELLER, 1865 (Crustacea: Amphipoda). – Mainzer Naturw. Archiv, **17**: 159–164; Mainz.
- HAECKEL, J. W., MEIJERING, M. P. D. & RUSSETZKI, H. (1973): *Gammarus fossarum* als Fallaubzersetzer in Waldbächen. – Freshwater Biol., **3**: 241–249; Oxford.
- HALCROW, K. (1971): Cellulase activity in *Gammarus oceanicus* SEGERSTRALE (Amphipoda). – Crustaceana, **21**: 121–124; Leiden.
- KINZELBACH, R. (1972): Zur Verbreitung und Ökologie des Süßwasser-Strandfloh *Orchestia cavimana* HELLER, 1865 (Crustacea: Amphipoda: Talitridae). – Bonn. Zool. Beitr., **23**: 267–282; Bonn.
- LOPEZ, G. R., LEVINTON, J. S. & SLOBODKIN, L. B. (1977): The effect of grazing by the detritivore *Orchestia grillus* on *Spartina* litter and its associated microbial community. – Oecologia, **30**: 111–127; Berlin, Heidelberg, New York.
- MARTIN, A. L. (1964): The alimentary canal of *Marinogammarus obtusatus* (Crustacea, Amphipoda). – Proc. zool. Soc. Lond., **143**: 525–544; London.
- MARTIN, A. L. (1966): Feeding and digestion in two intertidal gammarids: *Marinogammarus obtusatus* and *M. pirloti*. – J. Zool., **148**: 512–525; London.
- MORITZ, K., STORCH, V. & BUCHHEIM, W. (1973): Zur Feinstruktur der Mitteldarmanhänge von Peracarida (Mysidacea, Amphipoda, Isopoda). – Cytobiologie, **8**: 39–54; Stuttgart.
- MUSKÓ, I. B. (1984): Influence of the insecticide K-othrine on the midgut glands of *Gammarus roeseli*. [In Russian]. – Dokl. Acad. Nauk SSSR, **276**: 504–507; Moskau.
- REMMERT, H. (1982): The wrack-beds and their fauna. – In: SMIT, C. J., DEN HOLLANDER, J., VAN WINGERDEN, W. K. R. E. & WOLFF, W. J. (ed.): Terrestrial and freshwater fauna of the Wadden sea area; Rotterdam.
- RÜPPELL, G. (1967): Zur Lokomotionsaktivität des Amphipoden *Orchestia platensis* im Freiland und im Laboratorium. – Helgoländer wiss. Meeresunters., **15**: 172–180; Kiel, List (Sylt).
- SCHMITZ, E. H. (1967): Visceral anatomy of *Gammarus lacustris lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda). – Am. Midl. Nat., **78**: 1–151; Notre Dame (Ind.).
- SCHULTZ, T. W. (1976): The ultrastructure of the hepatopancreatic caeca of *Gammarus minus* (Crustacea Amphipoda). – J. Morph., **149**: 383–400; Philadelphia.
- STORCH, V. (1982): Der Einfluß der Ernährung auf die Ultrastruktur der großen Zellen in den Mitteldarmdrüsen terrestrischer Isopoda (*Armadillidium vulgare*, *Porcellio scaber*). Zoomorphology, **100**: 131–142; Berlin, Heidelberg, New York.
- STORCH, V. (1985): Die Zelle als Spiegel der Umwelt. – Umschau, **1**: 21–23; Frankfurt a. M.
- STORCH, V. & BURKHARDT, P. (1984): Influence of nutritional stress on the hepatopancreas of *Talitrus saltator* (Peracarida, Amphipoda). – Helgol. Meeresunters., **38**: 65–73; Kiel, List (Sylt).
- VOGT, G., STORCH, V., QUINITIO, E. T. & PASCUAL, F. P. (1985): Midgut gland as monitor organ for the nutritional value of diets in *Penaeus monodon* (Decapoda). – Aquacult., **48**: 1–12; Amsterdam.

INGRID HOPP

# Benthalfauna und Steinbesiedlung in einem Schwarzwaldbach

## Kurzfassung

Von April bis Oktober 1983 wurde die Tierwelt des Attenbaches bei Freiburg i. Br. an zehn Stellen von der Quelle bis zur Mündung untersucht. Dabei wurden 125 Makroinvertebraten-Taxa gefunden.

Zusätzlich wurde von Juni bis Oktober 1983 an drei Stellen, je einer im Ober-, Mittel- und Unterlauf, die Oberfläche von 173 Steinen bestimmt, in 3 Größenklassen eingeteilt und die zugehörige Fauna registriert. Die kleinräumige Verteilung der Heptageniidae (Ephemeroptera), Elmidae und Hydraenidae (Coleoptera) als der häufigsten steinbesiedelnden Gruppen auf den Steingrößen wurde untersucht.

## Abstract

### The benthic fauna and colonisation of stones in a rivulet of the Black Forest

The macrozoobenthos was investigated at 10 sites of the Attenbach near Freiburg i. Br. (Südbaden) from July to October 1983. A stock of 125 invertebrate taxa was found.

At 3 sites of the Attenbach (upper, middle and lower course) the surfaces of totally 173 stones were determined. At each of these courses one site was chosen and its stones were classified into three sizeclasses. The data of four months (July to October 1983) of the families Heptageniidae (Ephemeroptera) and the most common Elmidae and Hydraenidae (Coleoptera) were chosen to determine their micro-distribution.

## Résumé

### La faune benthique et la colonisation des pierres dans un ruisseau de la Forêt Noire

Dans l'Attenbach près de Fribourg en Br. (Südbaden) 125 taxons d'invertébrés ont été constatés entre le mois d'avril et le mois d'octobre 1983. Quelques espèces d'intérêt faunistique y ont été trouvées. En outre j'ai examiné la colonisation des pierres de différente taille par les Heptageniidae (Ephemeroptera), les Elmidae et les Hydraenidae (Coleoptera).

On trouve des différences à propos de la choix des pierres. D'une part on peut expliquer ces différences par des phénomènes de concurrence. D'autre part les conditions du courant sont d'une certaine importance pour la colonisation des pierres.

## Autor

INGRID HOPP, Institut für Biologie I (Zoologie), Albertstraße 21 a, D-7800 Freiburg i. Br.

## 1. Einleitung

Gegenüber einem Wiesenbach oder Fluß nimmt der Bergbach eine Sonderstellung ein, weil hier durch das größere Gefälle höhere Strömungsgeschwindigkeiten erreicht werden können. Darüber hinaus stellt der Bergbach keinen einheitlichen Lebensraum dar, sondern ist durch die stärkere Strukturierung des Bachbettes in viele Habitate gegliedert. Eines der wichtigsten Kleinhabitate sind die Steine des Bachgrundes. In der vorliegenden Untersuchung wurde daher zunächst versucht, ein möglichst vollständiges Bild der Steinfauna, aber auch der Sedimentbewohner des Untersuchungsbaches zu erhalten.

Das Hauptinteresse galt der kleinräumigen Verteilung der Steinbewohner, die zum Großteil der ökologischen Gilde der Algenabweider angehören. Es darf angenommen werden, daß diese Algennahrung im Fließgewässer eine limitierte Ressource ist, da infolge der Strömungsgeschwindigkeit nur eine begrenzte Steinfläche als Algenwuchsort zur Verfügung steht. Insofern ist zu erwarten, daß sich die algenfressenden Steinbesiedler um diese Nahrung und damit um den Wuchsort Stein Konkurrenz machen. Eine Besiedlung von Steinen unterschiedlicher Größe kann als ein Ausdruck der Konkurrenzverminderung um die Nahrung Alge interpretiert werden.

In der vorliegenden Arbeit wurden daher qualitative und quantitative Unterschiede in der Besiedlung von Steinen untersucht.

## 2. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

Das Untersuchungsgebiet ist das Attental etwa 7 km östlich von Freiburg i. Br. (Südbaden), welches in Nord-Süd-Richtung verläuft und sich ins Zartener Becken öffnet. Der Attenbach entspringt auf ca. 700 m NN mit einer Helokrenen und mündet nach 3,9 km Fließstrecke auf einer Höhe von ca. 345 m NN in den Eschbach.

Die Gemeinde Attental, welche den Attenbach von seiner Mündung bis auf eine Höhe von 490 m NN säumt, besteht größtenteils aus Einzelgehöften. Oberhalb des Dorfes durchfließt der Bach einen Tannen-Buchen-Mischwald (Abieti-Fagetum sylvaticae).

Von der Quelle bis zur Mündung wurden 10 Probestellen gelegt und mit A<sub>1</sub> (Quellenbereich) bis A<sub>10</sub> (Mündungsbereich) bezeichnet. Zur Erhebung des Artenbestandes wurden diese 10 Probestellen einmal monatlich nach der Zeitsammelmethode bzw. mit einem Bodensammler besammelt. Die Probenahmen erfolgten von April bis August 1983, wobei die Entnahme im Mai wegen Hochwassers entfallen mußte.

Die Untersuchungen zur Steinbesiedlung erfolgten von Juli bis Oktober 1983. Hierzu wurden nur drei der 10 Probestellen ausgewählt, nämlich A<sub>3</sub> im Oberlauf, A<sub>5</sub> im Mittellauf und A<sub>10</sub> im Unterlauf, da nur hier genügend Material für eine quantitative Auswertung gewonnen werden konnte.

Die Bestimmung der Steinoberfläche erfolgte nach der von EHRENBURG (1957) angewendeten Methode durch Messung der Wasserverdrängung. Hierbei wird die vereinfachte Annahme gemacht, der Stein sei eine Kugel. Über das gemessene Steinvolumen läßt sich nach der Formel  $V = \frac{4}{3} \pi r^3$  der Radius  $r$  berechnen. Aus diesem wiederum ergibt sich nach  $F = 4 \pi r^2$  die Oberfläche des Steines.

EHRENBURG folgend wurden die Steine in drei Größenklassen eingeteilt:

- I: kleine Steine mit einer Oberfläche von 27–145 cm<sup>2</sup>
- II: mittlere Steine mit einer Oberfläche von 154–310 cm<sup>2</sup>
- III: große Steine mit einer Oberfläche von 312–755 cm<sup>2</sup>.

Um den Fehler, der durch die Annahme entsteht, es handle sich um eine Kugel, geringzuhalten, wurden möglichst rundliche Steine entnommen. Insgesamt wurden in den vier Monaten Juli bis Oktober 1983 58 kleine, 56 mittlere und 59 große Steine vermessen.

Zu Gewinnung der Steinbewohner wurden die Steine in einer weißen Schale von Hand abgelesen. Bei der Steinentnahme wurden abdriftende Tiere mit einem Gazenetz gefangen. Die Tiere wurden in 70%igem Ethanol fixiert.

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. J. SCHWOERBEL, der die Anregung zu dieser Untersuchung gab. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. H. F. PAULUS für viele Diskussionen sowie die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Mein Dank gilt auch all denen, die mir bei der Bestimmung der Tiere behilflich waren, nämlich Dr. P. ZWICK (Plecoptera), Dr. M. P. D. MEIJERING (Gammariidae), Frau U. MAYER (Ephemeroptera), Frau E. MEYER (Hydracarina) und Herrn Dr. P. SCHRÖDER (Simuliidae, Trichoptera).

### 3. Benthalfauna des Attenbaches

Im folgenden werden die im Attenbach gefundenen Tiergruppen aufgelistet. Für jede Art oder Gruppe sind die Zahl der gefangenen Tiere sowie der Bachabschnitt angegeben, an dem sie auftraten. Ferner werden bei den meisten Gruppen kurze Angaben zu ihrer Ökologie und Biologie gemacht. Auf einige faunistisch bemerkenswerte Arten wird an anderer Stelle näher eingegangen (HOPP 1986).

#### Plathelminthes:

- Crenobia alpina* (DANA) 32 Tiere, quellnaher Oberlauf
- Polycelis felina* (DALYELL) 685 Tiere, überall
- Dugesia gonocephala* (DUGES) 195 Tiere überall unterhalb der Quellregion.

Die drei klassischen Bergbachplanarien kommen im Attenbach mehr oder weniger in ihrer typischen Abfolge vor, wobei die Temperatur als für diese Zonierung entscheidender Faktor angesehen wird (VOIGT 1904, THIENEMANN 1912). Die kalsthenotherme *Crenobia* tritt nur in der Quellregion auf. Zwischen *Polycelis* und *Dugesia* sind die Grenzen zwar etwas verwischt, der Schwerpunkt des Vorkommens liegt bei *Polycelis* jedoch deut-

lich höher als bei *Dugesia*. Es sind aber auch Inversionen der klassischen Abfolge bekannt (FLÖSSNER 1958), so daß vermutlich auch andere Faktoren als die Temperatur die Zonierung der Planarien beeinflussen.

#### Nematomorpha:

*Gordius spec.* 3 Tiere, Ober- und Mittellauf  
*Gordius* gleicht von seinem Habitus einer Violinensaiten, was in seinem Namen Saitenwurm zum Ausdruck kommt. Er bewegt sich nur sehr langsam, wodurch er leicht übersehen wird. Die Entwicklung der Saitenwürmer verläuft über eine parasitische Phase. Die Larven dringen in den Körper einer Insektenlarve und kapseln sich in deren Muskeln ein. Wird diese infizierte Insektenlarve von einer räuberischen Insektenlarve gefressen, so entwickelt sich in deren Magen der geschlechtsreife Wurm, der die Insektenlarve über die Afteröffnung verläßt und als Adultus frei lebt (ILLIES 1961).

#### Oligochaeta:

26 Tiere, überall  
 Die Oligochaeten konnten nicht weiter bestimmt werden, so daß Angaben zu ihrer Ökologie und Biologie hier nicht möglich sind.

#### Hirudinea:

*Erpobdella octocculata* (L.) 4 Tiere, Unterlauf  
*Glossiphonia heteroclita* (L.) 1 Tier, Unterlauf  
 Nach ILLIES (1961) gehören die Egel eher zur Fauna stehender Gewässer, so daß sie nur im unteren Abschnitt des Bergbaches gelegentlich gefunden werden. *Erpobdella octocculata* gilt ökologisch als sehr anpassungsfähig, wodurch sie auch in organisch belasteten Gewässern (bis  $\alpha$ -mesosaprob) vorkommt.

#### Gastropoda:

*Bythinella cf. dunkeri* (FRAUENFELD) 129 Tiere, Oberlauf  
*Ancylus fluviatilis* (MÜLLER) 2 Tiere, Unterlauf  
 Die *Bythinella*-Arten gelten als Bewohner der Quellregion, die nur hier und da in weiter abwärts gelegene Bachabschnitte gespült werden. Obwohl *Ancylus fluviatilis* im Attenbach nur selten gefangen wurde, ist sie ein typischer Fließwasserbewohner. ILLIES (1952) gibt für kalkreiche Bäche eine Dichte von 8 Tieren/m<sup>2</sup> an. Nach DITTMAR (1955) erreicht *Ancylus* in kalkarmen Bächen sogar eine Dichte von 30 Tieren/m<sup>2</sup>.

#### Hydracarina:

*Sperchon clupeiifer* PIERS 1 Tier, Unterlauf  
*Lebertia spec.* 1 Imago, 1 Nymphe, Mittellauf  
*Atractides nodipalpis* (THOR) 2 Tiere, Mittellauf  
*Atractides spinipes* KOCH 2 Tiere, Mittellauf  
*Atractides spec.* 8 Tiere, Mittel- und Unterlauf  
 Nach ILLIES (1978) gehören die im Attenbach gefundenen Milben zu den Bewohnern des Rhithrals. Daß ihre Individuendichte nicht hoch ist, liegt zum einen an der Moosarmut des Attenbaches, zum anderen an der nicht

speziell auf Milben abgestimmten Sammeltechnik.

#### Decapoda:

*Austropotamobius torrentium* (SCHR.) 1 lebendes, 1 totes Tier, 1 Carapax, Unterlauf

Die Astaciden sind als Vertreter der Süßwasserkrebse im Bergbach zu erwarten, jedoch nur an Stellen, wo durch hohl liegende Steine oder Wurzelwerk bachbegleitender Bäume Unterschlupfmöglichkeiten bestehen. Weitere Angaben zur Faunistik siehe HOPP (1986).

#### Amphipoda:

*Gammarus fossarum* (KOCH) 1320 Tiere, überall

Die Gammariden gehören zu den wichtigsten Fallaubzerkleinerern im Fließgewässer. Im Attenbach sind sie zwar überall häufig, kommen jedoch an Stellen mit wenig Fallaubeintrag in etwas geringerer Zahl vor.

#### Ephemeroptera:

##### Baetidae

*Baetis alpinus* PICT 91 Larven, Unterlauf

*Baetis lutheri* M.-L. 1 Larve, Unterlauf

*Baetis melanonyx* PICT. 18 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Baetis muticus* L. 25 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Baetis niger* L. 1 Larve, Unterlauf

*Baetis rhodani* PICT. 313 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Baetis vernus* CURT 4 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Centroptilum luteolum* (MÜLLER) 5 Larven, Mittel- und Unterlauf

372 weitere Larven der Gattung *Baetis* waren nicht näher bestimmbar, da es sich um sehr frühe Larvenstadien handelte. Die Baetiden sind im Bergbach in hoher Individuendichte vorhanden und stellen eine wichtige Nahrungsquelle für räuberische Insektenlarven und Fische dar.

##### Heptageniidae

*Epeorus sylvicola* PICT 426 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Rhithrogena semicolorata* CURT. 236 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Ecdyonurus venosus* F. 220 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Heptagenia spec.* 46 Larven, Mittel- und Unterlauf

Die im Attenbach vertretenen Heptageniiden gelten nach ILLIES (1978) als Bewohner des Rhithrals, wobei *Ecdyonurus venosus* noch auf das obere Potamal übergeht.

##### Ephemerellidae

*Ephemerella ignita* PODA 95 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Ephemerella krieghoffi* ULM. 1 Larve, Unterlauf

*Ephemerella notata* ETN. 16 Larven, Mittel- und Unterlauf

Die Ephemerelliden sind Bewohner des Rhithrals und Potamals. Sie leben zwischen Wasserpflanzen und Steinen in strömungsarmen Bereichen.

##### Leptophlebiidae

*Habroleptoides modesta* HAG. 221 Larven, überall unterhalb der Quellregion

*Habrophlebia lauta* ETN. 6 Larven, Mittel- und Unterlauf

Diese beiden Vertreter der Leptophlebiiden besiedeln ein ähnliches Habitat wie die Ephemerella-Arten. Auch sie sind nur selten auf Steinen anzutreffen.

##### Ephemeridae

*Ephemerella danica* MÜLL. 42 Larven, Mittel- und Unterlauf

Da die Ephemeriden grabende Formen sind, können sie nur an Stellen des Baches vorkommen, wo der Untergrund sandig oder schlammig ist und ein Graben zuläßt. Nach SANDER (1981) ist *Ephemerella danica* perennierend, d. h. es treten das ganze Jahr über alle Larvenstadien auf.

#### Plecoptera:

##### a) Perlodidae

*Isoperla grammatica* PODA 2 Larven, Ober- und Unterlauf

*Isoperla oxylepis* DESPAX 25 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Perloides spec.* 1 Larve, Unterlauf

Die Larve von *Perloides* konnte nicht bis zur Art bestimmt werden, da es sich um ein zu frühes Larvenstadium handelte.

##### b) Perlidae

*Dinocras cephalotes* CURT. 1 Larve, Unterlauf

*Perla marginata* Pz. 9 Larven, Unterlauf

##### c) Chloroperlidae

*Chloroperla tripunctata* SCOP. 3 Larven, überall

Die Chloroperliden leben nicht wie Perlodiden und Perliden rein räuberisch, sondern nehmen etwa zur Hälfte auch pflanzliche Kost. Sie vermitteln in ihrer Lebensweise gewissermaßen zu den drei folgenden Familien der Gruppe der Filopalpia, die sich rein pflanzlich ernähren.

##### d) Taeniopterygidae

*Brachyptera risi* MORTON 7 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Brachyptera seticornis* KLP 4 Larven, Unterlauf

##### e) Nemouridae

*Amphinemoura sulcicollis* STEPH. bzw. *triangularis* RIS 11 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Nemoura mortoni* RIS 90 Larven, überall

*Nemoura spec.* 62 Larven, überall

*Protonemoura spec.* 200 Larven, überall unterhalb der Quellregion

Da die Arten der Gattungen *Nemoura* und *Protonemoura* als Larven nahezu nicht bestimmbar sind, können keine Angaben über die im Attenbach vorkommenden Artenzahlen gemacht werden. Da aber ILLIES (1961) angibt, daß in der Fulda mehrere Arten dieser Gattungen nebeneinander vorkommen, die durch ihre Flugzeiten streng getrennt sind, liegt nahe, daß auch im Attenbach mehrere Arten vertreten sind.

##### f) Leuctridae

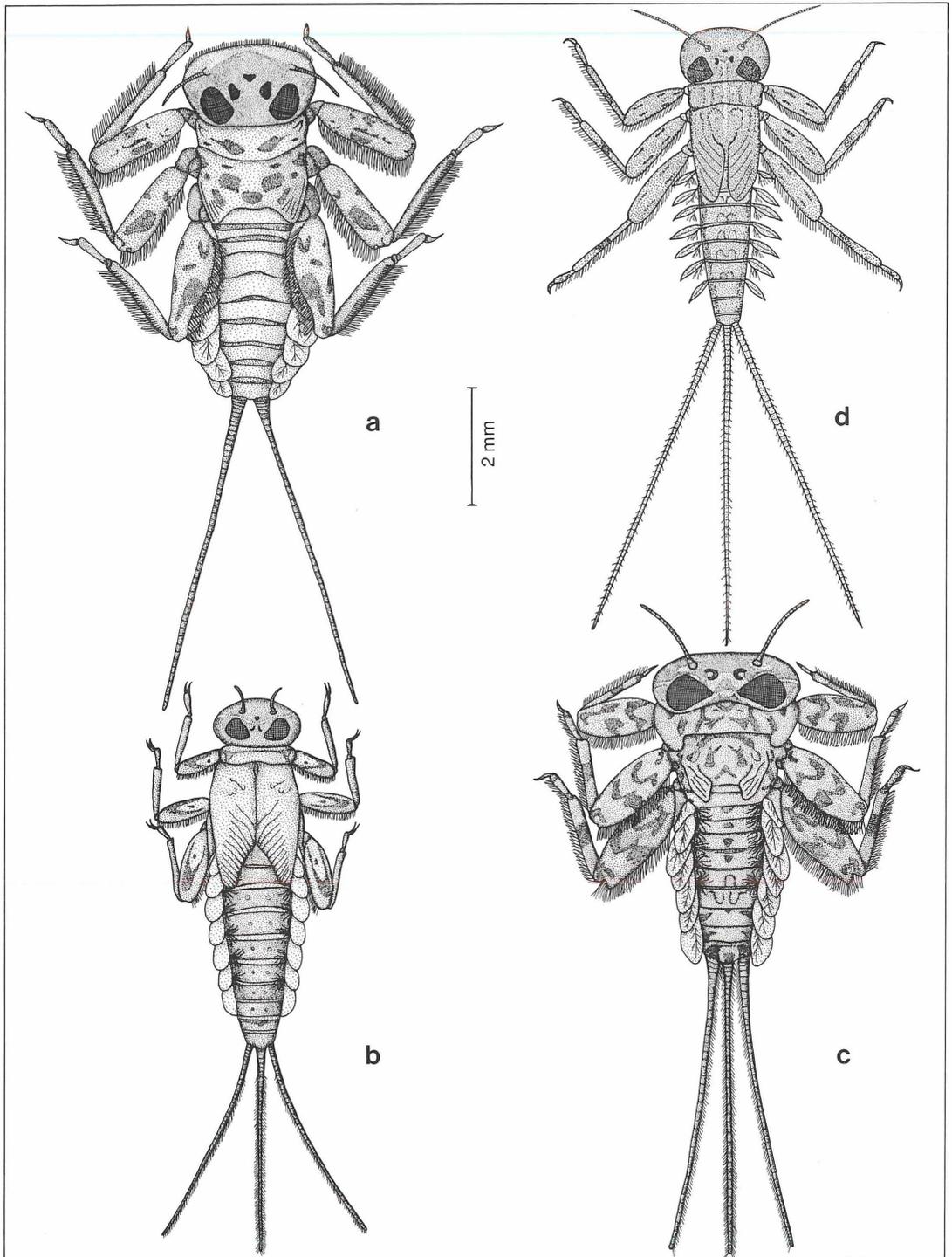


Abbildung 1. Heptageniiden-Larven (Ephemeroptera) aus dem Attenbach; a) *Epeorus sylvicola*; b) *Rhithrogena semicolorata*; c) *Ecdyonurus venosus*; d) *Heptagenia lateralis*, nach SCHOENEMUND (1930), verändert.

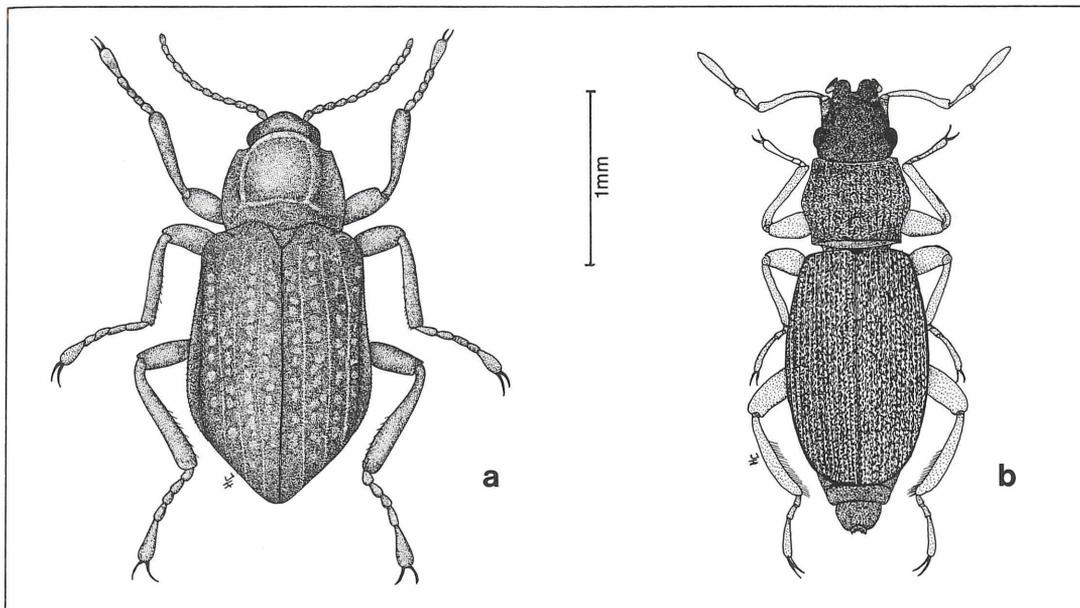


Abbildung 2. Zwei der häufigsten Käfer aus dem Attenbach; a) *Elmis maugetii* (Elmidae); b) *Hydraena spec.* (Hydraenidae).

*Leuctra braueri* KMP. 1 Larve, Mittellauf  
*Leuctra nigra* OL. 10 Larven, Ober- und Mittellauf

#### Odonata:

*Cordulegaster bidentatus* SELYS 1 Larve, Oberlauf  
*Cordulegaster boltoni* (DONOVAN) 1 Larve, Mittellauf  
 Unter den Großlibellen sind die Cordulegasteriden die einzigen, die an den Bergbach gebunden sind. Von den beiden bei uns vorkommenden Arten ist *C. boltoni* die häufigere. Sie kommt bis etwa 1400 m Höhe vor (HOPP 1986).

#### Heteroptera:

*Velia caprai* TAM. 3 Imagines, 1 Larve Mittellauf  
 Die Wanzen sind im Bergbach nur sehr spärlich vertreten. Die einzig regelmäßig anzutreffende Familie ist die der Veliidae. In Mitteleuropa ist deren häufigster Vertreter *Velia caprai*.

#### Coleptera:

Elmidae  
*Elmis aenea* PH. MÜLL. 1 Tier, Unterlauf  
*Elmis maugetii* LATR. 363 Tiere, überall unterhalb der Quellregion  
*Elmis rietscheli* STEFFAN 157 Tiere, überall unterhalb der Quellregion  
*Elmis rioloides* KUWERT 287 Tiere, Mittel- und Unterlauf  
*Elmis-Larven* 262, überall unterhalb der Quellregion  
*Esolus angustatus* PH. MÜLL. 7 Tiere, Mittel- und Unterlauf

*Esolus parallelepipedus* MÜLL. 1 Tier, Unterlauf  
*Limnius perrisi* DUFOUR 180 Tiere, überall unterhalb der Quellregion  
*Limnius volckmari* PANZER 34 Tiere, Mittel- und Unterlauf  
*Limnius-Larven* 53, überall unterhalb der Quellregion  
 Die Elmidae sind die am stärksten vertretene Käferfamilie des Bergbaches. DITTMAR (1955) gibt eine Dichte von bis zu 1151 Tieren/m<sup>2</sup> an, was jedoch nicht als Regelfall angesehen werden kann. In kalkreichen Bächen sind die Elmidae weniger stark vertreten, da hier weniger Moose vorkommen, in denen sich die Käfer gerne verkriechen. HEBAUER (1980) hält *Esolus angustatus* für eine krenophil-rheobionte Art. Im Attenbach wurde diese Art jedoch bis in den Unterlauf gefunden. Ebenfalls HEBAUER (1980) gibt an, daß *Limnius perrisi* in der oberen Salmoniden-Region mit *L. volckmari* in der unteren Salmoniden-Region vikariiert. Im Attenbach haben beide Arten einen breiten Überlappungsbereich, wobei *L. perrisi* höher hinauf reicht.

#### Hydraenidae

*Hydraena (Hydraena) nigrita* GERM. 1 Tier, Unterlauf  
*Hydraena (Hadrenya) minutissima* STEPH. 11 Tiere, Unterlauf  
*Hydraena (Hadrenya) pygmaea* WATERH. 9 Tiere, Oberlauf bis Unterlauf  
*Hydraena (Haenydra) dentipes* GERM. 19 Tiere, überall unterhalb der Quellregion  
*Hydraena (Haenydra) gracilis* GERM. 132 Tiere, überall unterhalb der Quellregion  
*Hydraena (Haenydra) lapidicola* KIESW. 4 Tiere, Mit-

tellauf

*Hydraena (Haenydra) truncata* REY 1 Tier, Unterlauf  
*Limnebius truncatellus* THUNBG. 14 Tiere, Ober- und Unterlauf

*Hydraena nigrita* gilt als krenophile, kaltstenotherme Art (HEBAUER 1980). Im Attenbach trat sie jedoch im Unterlauf auf. Ähnliches gilt auch für *H. pygmaea* und *H. minutissima*.

Hydrophilidae

*Anacaena globulus* PAYK. 1 Tier, Unterlauf

*Coelostoma orbiculare* FABR. 6 Tiere, Quellregion und Oberlauf

Helodidae

*Helodes spec.* 118 Larven, überall unterhalb der Quellregion

*Hydrocyphon deflexicollis* MÜLLER 6 Larven, Mittel- und Unterlauf

Die Gattung *Helodes* ist im Attenbach mit Sicherheit mit zwei Arten vertreten, die zum einen der *H. marginata*-Gruppe, zum anderen der *H. minuta*-Gruppe angehört (HANNAPPEL, Diplomarbeit, Freiburg 1984).

Dytiscidae

*Hydroporus longulus* MULS. 1 Tier, Quellregion

*Oreodytes rivalis* (GYLL.) 8 Imagines, 1 Larve, Mittel- und Unterlauf

*Deronectes cf. latus* (STEPH.) 2 Tiere, Mittellauf

Die Mehrzahl der Dytisciden bewohnt stehende Gewässer. Die wenigen im Bergbach vorkommenden Arten leben in ruhigeren Buchten oder im Strömungsschatten großer Steine.

Planipennia:

*Osmylus fulvicephalus* SCOP 5 Larven, Ober- und Mittellauf

Die Larven von *Osmylus* gehören nicht zu den echten Wasserinsekten. Sie leben vielmehr am Gewässerrand in der hygropetrischen Zone und gehen nur zum Jagen von z. B. Chironomiden-Larven ins Wasser. Durch Luftblasen im Vorderdarm wird ein Ertrinken verhindert (ILLIES 1978).

Trichoptera:

Rhyacophilidae

*Rhyacophila dorsalis* CURTIS 31 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Rhyacophila fasciata* HAGEN 15 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Rhyacophila obliterata* Mc. L. 1 Larve, Mittellauf

*Rhyacophila spec.* 11 Larven, 20 Puppen, 1 Exuvie, Mittel- und Unterlauf

Die Rhyacophiliden gehören zu den freibeweglichen Köcherfliegen, die als Larven keinen Köcher tragen und als Räuber hauptsächlich von Eintagsfliegen-Larven leben.

Philopotamidae

*Philopotamus cf. montanus* DON. 24 Larven, 2 Puppen, 1 Exuvie, Mittel- und Unterlauf

Auch die Philopotamiden tragen als Larve keinen Kö-

cher, sondern leben in einem Gespinst.

Hydropsychidae

*Hydropsyche angustipennis* CURT 128 Larven, 2 Puppen, 1 Exuvie, Mittel- und Unterlauf

*Hydropsyche cf. fulvipes* CURT. 9 Larven, Ober- und Mittellauf

*Hydropsyche instabilis* CURT 192 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Hydropsyche pellucidula* CURT. 24 Larven, 1 Puppe, Mittel- und Unterlauf

*Hydropsyche cf. saxonica* Mc. L. 4 Larven, Mittellauf

*Hydropsyche siltalai* DÖHLER 45 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Hydropsyche cf. tenuis* NAVAS 80 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Hydropsyche spec.* 56 Larven, 8 Puppen, Mittel- und Unterlauf

Glossosomatidae

*Glossosoma cf. conformis* NEBOISS 36 Larven, 11 Puppen, Mittel- und Unterlauf

*Agapetus fuscipes* CURTIS 161 Larven, 36 Puppen, 32 Exuvien, Ober- und Mittellauf

Polycentropidae

*Plectrocnemia cf. conspersa* CURT. 4 Larven, 2 Puppen, Ober- und Mittellauf

Limnephilidae

*Drusus cf. annulatus* STEPH. 1 Larve, Mittellauf

*Limnephilus cf. lunatus* CURT. 1 Larve, Oberlauf

*Limnephilus spec.* 1 Larve, Unterlauf

*Potamophylax cf. latipennis* CURT 28 Larven, 2 Puppen, 3 Exuvien, Mittel- und Unterlauf

*Halesus cf. radiatus* CURT. 11 Larven, Mittel- und Unterlauf

*Chaetopteryx cf. villosa* FABR. 11 Larven, überall unterhalb der Quellregion

Goeridae

*Silo pallipes* FABR. 62 Larven, 28 Puppen, 89 Exuvien, überall unterhalb der Quellregion

*Silo piceus* BRAUER 21 Larven, 1 Puppe, 2 Exuvien, Ober- und Mittellauf

Lepidostomatidae

*Lepidostoma hirtum* FABR. 10 Larven, 1 Puppe, Quellregion bis Mittellauf

*Crunoecia cf. irrorata* CURT. 7 Larven, Quellregion bis Oberlauf

Lepidoceridae

30 Larven, die nicht weiter bestimmt werden konnten, überall

Sericostomatidae

*Sericostoma cf. personatum* K. & SP 136 Larven, 5 Exuvien, überall

Odontoceridae

*Odontocerum albicorne* SCOP 4 Larven, Mittel- und Unterlauf

Diptera:

a) Blephariceridae

*Liponeura spec.* 6 Larven, 3 Puppen, Mittel- und Un-

terlauf

Die Larven der Blephariceridae leben ausschließlich im Bergbach. Die Larve von *Liponeura* kann mit ihren 6 Saugnäpfen verankert nachweislich Strömungsgeschwindigkeiten von mindestens 1 m/s aushalten (ILLIES 1961).

Tipulidae

15 Larven, überall

Die Larven der Tipuliden leben häufig mehr am Gewässerrand. Sie wurden nicht näher bestimmt.

Limoniidae

*Dicranota spec.* 5 Larven, Quellregion und Mittellauf

Die Larven von *Dicranota* leben räuberisch am Bachgrund.

Psychodidae

*Pericoma spec.* 1 Larve, Mittellauf

Viele Arten der Gattung *Pericoma* leben in der hygrope-trischen Zone am Gewässerrand.

Dixiidae

*Dixa maculata*-Gruppe 33 Larven, überall

*Dixa nebulosa* MEIG. 15 Larven, Unterlauf

*Dixa puberula* LOEW 10 Larven, Ober- und Mittellauf

Auch die Dixiden sind Bewohner der hygrope-trischen Zone. Ihr Kopf ist unter Wasser, das Stigmen tragende Abdomen ragt aus dem Wasser, wobei der Körper u-förmig gekrümmt ist.

Simuliidae

*Prosimulium hirtipes* (FRIES) 20 Larven, Mittellauf

*Prosimulium tomosvaryi* (END.) 45 Larven, Mittel- bis Unterlauf

*Prosimulium spec.* 1 Larve, Mittellauf

*Eusimulium costatum* (FRIED.) 4 Larven, Unterlauf

*Eusimulium cryophilum* RZ. 117 Larven, 13 Puppen, 29 Exuvien, überall

*Eusimulium spec.* 1 Larve, Quellregion

*Odagmia ornata* (MG.) 747 Larven, 16 Puppen, 5 Exuvien, Mittel- und Unterlauf

*Simulium monticola* FRIED. 688 Larven, 89 Puppen, 2 Exuvien, Mittel- und Unterlauf

Die Larven der Kriebelmücken können unter günstigen Bedingungen sehr hohe Individuendichten erreichen (DITTMAR 1955, ILLIES 1956). Einige Arten besiedeln auch organisch belastete Gewässer in hoher Dichte.

Chironomidae

169 Larven, überall

Da die Chironomiden-Larven sich in ihrem Habitus zu-meist sehr ähnlich sind, ist ihre Bestimmung oft nur mit Chromosomenpräparaten möglich und mußte im Rah-men dieser Arbeit unterbleiben.

Stratiomyidae

Im Unterlauf wurde eine Larve gefunden.

Tabanidae

*Tabanus spec.* 10 Larven, Mittel- und Unterlauf

Die Larven der Tabaniden sind mehr am Gewässerrand oder in feuchter Erde als im Fließgewässer selbst zu fin-den.

Athericidae

*Atherix ibis* F. 42 Larven, Ober- und Mittellauf

ILLIES (1978) stellt die Ibisfliege in eine eigene Familie. Die Larven leben räuberisch im Sand und Kies von Bä-chen.

#### 4. Besiedlung unterschiedlich großer Steine

Zur Untersuchung der Besiedlung unterschiedlicher Steingrößen wurden die häufigsten Vertreter unter den Ephemeropteren bzw. Coleopteren ausgewählt. Bei den Ephemeropteren sind dies vier Gattungen der Heptageniidae: *Epeorus sylvicola* PICT., *Rhithrogena semicolorata* CURT., *Ecdyonurus venosus* F. und *Heptagenia spec.* (Abb. 1 a–d). Bei den Coleopteren handelt es sich um Vertreter der Elmidae bzw. Hydraenidae, näm-lich *Elmis maugetii* LATR. und *Elmis rioloides* KUWERT so-wie *Hydraena (Haenydra) gracilis* GERM. (Abb. 2 a–b).

##### 4.1 Verteilung der Heptageniiden-Larven

Im September und Oktober 1983 wurden insgesamt 314 Heptageniiden gefangen. Tabelle 1 zeigt die Verteilung der vier Gattungen auf die 3 Steingrößenklassen. Wie aus den Fangzahlen ersichtlich, bestehen Unterschiede in der Besiedlung der verschiedenen Steingrößen durch die Heptageniiden. Im folgenden sollen einige Überle-gungen zur Deutung dieser Besiedlungsunterschiede an-gestellt werden.

Zwischen *Epeorus*, *Rhithrogena* und *Ecdyonurus* liegt eine räumliche Einnischung vor, da jede Art ihr Maxi-mum auf einer anderen Steingrößenklasse hat. Die Hy-pothese ist nun, daß es sich hierbei um eine Strategie der Konkurrenzvermeidung handelt. Nach STRENGER (1953) sind sich nämlich zumindest *Rhithrogena semicolorata* und *Ecdyonurus venosus* im Bau ihrer Mund-werkzeuge so ähnlich, daß sie dieselbe Nahrung nutzen dürften und sich so Konkurrenz machen sollten. Eine naheliegende Lösung, diese Konkurrenz zu mindern, ist eine kleinräumige Sonderung.

Um festzustellen, ob auch die verschiedenen Larven-stadien unterschiedliche Steingrößen bevorzugen, wur-den im September und Oktober die Kopfkapselbreiten der Heptageniiden-Larven vermessen. Anhand der Meßwerte kann man die Larvenstadien grob zuordnen.

Tabelle 1. Verteilung der Larven der 4 im Attenbach vorkom-menden Heptageniiden-Arten auf den Steinen der 3 Größen-klassen; angegeben sind die absoluten Fangzahlen und die auf 1 m<sup>2</sup> Steinoberfläche umgerechneten Werte (in Klammern).

	Steingrößenklassen		
	I = 27–145 cm <sup>2</sup>	II = 154–310 cm <sup>2</sup>	III = 312–755 cm <sup>2</sup>
<i>Epeorus sylvicola</i>	10 (40)	19 (36)	89 (54)
<i>Rhithrogena semicolorata</i>	12 (48)	29 (55)	39 (23)
<i>Ecdyonurus venosus</i>	8 (32)	17 (32)	53 (32)
<i>Heptagenia spec.</i>	1 (4)	6 (11)	31 (19)

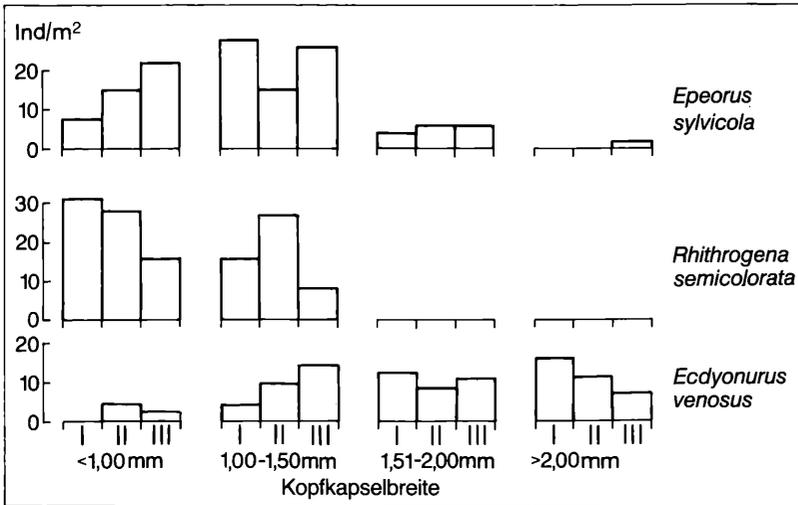


Abbildung 3. Verteilung der Heptageniiden-Larven (Ephemeroptera), getrennt nach Kopfkapselbreitenklassen, auf die Steingrößenklassen I = 27–145 cm<sup>2</sup>, II = 154–310 cm<sup>2</sup>, III = 312–755 cm<sup>2</sup> Steinoberfläche.

Das Ergebnis für die drei häufigeren Arten ist in Abbildung 3 wiedergegeben: Gleich große Larven der drei Arten verteilen sich in unterschiedlicher Weise auf die Steingrößen. Ich gehe davon aus, daß es sich hier um unterschiedliche Strategien der einzelnen Arten handelt. *Epeorus* und *Rhithrogena* vermindern die Konkurrenz durch räumliche Sonderung. *Ecdyonurus* dagegen unterscheidet sich in seiner Phänologie von den beiden anderen Arten, was sich darin äußert, daß im Untersuchungszeitraum nur von *Ecdyonurus* sehr große Larven in höherer Individuenzahl gefunden wurden.

In der Gruppe mit 1,00 bis 1,50 mm Kopfkapselbreite kommen zwar alle drei Arten mit relativ vielen Individuen vor, aber auch hier zeigt sich eine gewisse Einnischung. *Epeorus* und *Rhithrogena* haben getrennte Maxima; auch *Ecdyonurus* fügt sich gut ins Bild, indem er just auf großen Steinen sein Maximum hat, wo *Rhithrogena* ihr Minimum hat. Eine Konkurrenz um Nahrung tritt zwischen *Epeorus* und *Ecdyonurus* infolge stärker verschiedener Mundwerkzeuge vermutlich nicht in dem Maße auf, so daß eine räumliche Trennung nicht der einzige Weg einer ökologischen Sonderung ist.

Da es denkbar ist, daß sich die Heptageniiden-Larven in verschiedenen Bachabschnitten bezüglich der Steinbesiedlung unterschiedlich verhalten, wurden die Probestellen A<sub>5</sub> (Mittellauf) und A<sub>10</sub> (Unterlauf) für Oktober getrennt betrachtet. Abbildung 4 zeigt das Ergebnis für die drei häufigeren Arten:

Die Verteilung ändert sich für *Epeorus* und *Rhithrogena* im Bachverlauf. Für *Ecdyonurus* dagegen liegt das Maximum jeweils auf großen Steinen. Sein Verhalten entspricht der Erwartung, da große Steine mehr Nahrung und Sitzplätze bieten und außerdem weniger leicht verdriftet werden als kleine. Bei *Epeorus* läßt sich der Wechsel von kleinen Steinen im Mittellauf zu großen Steinen im Unterlauf mit der im Unterlauf höheren Fließ-

geschwindigkeit erklären, die ein Weiden auf großen Steinen sicherer macht als auf kleinen. Entgegen dieser Hypothese verhält sich *Rhithrogena*, die bei der höheren Fließgeschwindigkeit die kleineren Steine besiedelt. Möglicherweise entgeht sie aber so eher der Konkurrenz durch die beiden anderen Arten. Als Anpassung in diese Richtung kann dann auch die Tatsache gesehen

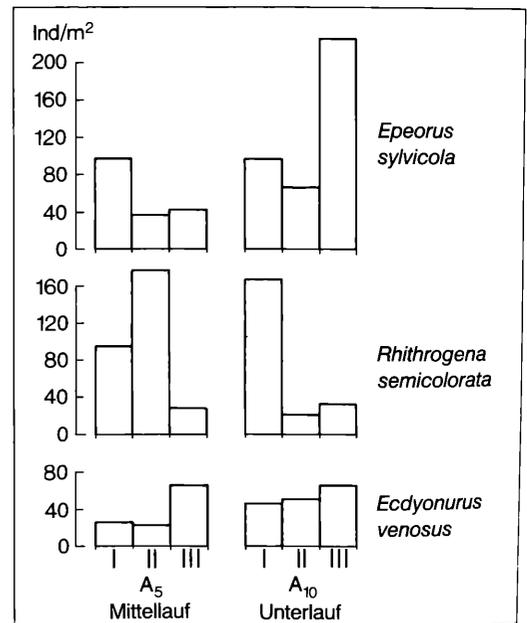


Abbildung 4. Verteilung der Heptageniiden-Larven (Ephemeroptera) auf die Steingrößenklassen an zwei Probestellen: Steingrößenklassen siehe Abb. 3.

werden, daß *Rhithrogena* in der Lage ist, ihre Abdominalkiemen saugnapfartig zusammenzulagern, wodurch ihre Haftung am Untergrund verbessert wird. Dies ermöglicht es dieser Art auch bei höherer Fließgeschwindigkeit auf kleinen Steinen zu leben.

**4.2 Verteilung der häufigsten Käferarten**

Von Juli bis Oktober 1983 wurden insgesamt 270 Käfer der drei Arten *Elmis maugetii*, *Elmis rioloides* und *Hydraena gracilis* gefangen; ihre Verteilung auf die Steingrößenklassen zeigt Tabelle 2. Aus diesen Zahlen geht hervor, daß die beiden *Elmis*-Arten zwar getrennte Maxima haben, *Elmis maugetii* aber auf den großen Steinen, wo *E. rioloides* sein Maximum hat, ebenfalls stark vertreten ist. *Hydraena* wird auf kleinen Steinen etwas häufiger gefunden als auf den beiden anderen Größen-

Tabelle 2. Verteilung der Käfer der häufigsten Elmiden- und Hydraeniden-Arten auf den Steinen der 3 Größenklassen; angegeben sind die absoluten Fangzahlen und die auf 1 m<sup>2</sup> Steinoberfläche umgerechneten Werte (in Klammern).

	Steingrößenklassen		
	I = 27–145 cm <sup>2</sup>	II = 154–310 cm <sup>2</sup>	III = 312–755 cm <sup>2</sup>
<i>Elmis maugetii</i>	20 (40)	18 (13)	77 (26)
<i>Elmis rioloides</i>	5 (10)	2 (1)	118 (39)
<i>Hydraena gracilis</i>	7 (14)	5 (4)	18 (6)

klassen. Eine räumliche Sonderung dieser Art von den beiden *Elmis*-Arten läßt sich so jedoch nicht feststellen. Daß alle drei Käferarten auf der mittleren Steingrößenklasse am seltensten angetroffen werden, könnte mit der Besiedlung durch andere Algenabweider, wie z. B. den Eintagsfliegen, zusammenhängen.

Da keine deutliche Einnischung der drei Käferarten bezüglich der Steingröße gezeigt werden kann, liegt es nahe, nach einer zeitlichen Trennung zu suchen. Hierzu wurden im Unterlauf an der Probenstelle A<sub>10</sub> die Untersuchungsmonate getrennt betrachtet.

Wie die Werte in Tabelle 3 zeigen, sind die beiden *Elmis*-Arten zeitlich getrennt, d. h. wenn viele Individuen von *E. maugetii* gefunden werden (z. B. Juli), tritt *E. rioloides* in geringerer Dichte auf und umgekehrt. *Hydraena* kommt über den gesamten Zeitraum in relativ geringer Dichte vor. Im Oktober, wenn von beiden *Elmis*-Arten viele Tiere auftreten, liegen die Maxima deutlich getrennt. Bei *E. maugetii* liegt es auf kleinen, bei *E. rioloides* auf großen Steinen. Es zeigt sich also, daß die beiden *Elmis*-Arten zunächst in ihrer Phänologie unterschieden sind. Im Untersuchungszeitraum erreicht *E. maugetii* das Dichtemaximum bereits im Juli, während dieses bei *E. rioloides* erst im Oktober liegt. Dies bestätigt übrigens auch den getrennten Artstatus beider Taxa, die wegen ihrer großen Ähnlichkeit erst vor wenigen Jahren als getrennte Spezies akzeptiert wurden. Erst

Tabelle 3. Zeitliche Änderung der Verteilung der Käfer der häufigsten Elmiden- und Hydraeniden-Arten auf den Steinen der 3 Größenklassen an der Probenstelle A<sub>10</sub> im Unterlauf; Angaben wie in Tab. 1 und 2.

Steingrößenkl.	Juli 1983			August 1983		
	I	II	III	I	II	III
<i>E. maugetii</i>	9(182)		28(73)	–	–	6(23)
<i>E. rioloides</i>	1( 20)			3(77)	2(17)	2( 8)
<i>H. gracilis</i>	1( 20)	–	–	4(10)		3(12)
Steingrößenkl.	September 1983			Oktober 1983		
	I	II	III	I	II	III
<i>E. maugetii</i>	2(46)	5(78)	20(51)	8(190)	4(28)	15(70)
<i>E. rioloides</i>	–	–	–	37(94)	1( 24)	–
<i>H. gracilis</i>	–	–	1(16)	8(20)	–	1( 7)

wenn beide Arten in höherer Dichte auftreten, gehen sie sich aus dem Weg.

Daß sich *Hydraena* in ihrer Steingrößenwahl nicht von den beiden *Elmis*-Arten unterscheidet, läßt sich auf zwei Weisen deuten: 1. Zwischen *Hydraena gracilis* und den beiden *Elmis*-Arten tritt keine Konkurrenz bezüglich Nahrung oder Sitzplätzen auf. 2. Konkurrenzvermeidung erfolgt nicht über eine unterschiedliche Steingrößenwahl. Nach SCHRÖDER & STREIT (1983) fressen sowohl die *Elmis*-Arten wie auch *Hydraena* epilithische Pflanzen. Daher ist Konkurrenz zu erwarten. Die Untersuchung der Mundwerkzeuge könnte näheren Aufschluß geben, ob vielleicht eine Nutzung unterschiedlich dicker Algenrasen vorliegt, vergleichbar den Steppentieren, die unterschiedliche Grashöhen nutzen. Auch dies wäre ein denkbarer Mechanismus zur Konkurrenzverminderung.

Eine weitere Überlegung zur Erklärung der unterschiedlichen Steingrößenwahl ist die intraspezifische Konkurrenz zwischen Larven und Imagines der *Elmis*-Arten. Soweit bekannt, nutzen Larven und Imagines dieselbe Nahrung. Nähere Aussagen hierzu sind jedoch im Moment nicht möglich, da die Larven der *Elmis*-Arten nicht sicher bestimmt werden können, was aber für eine solche Untersuchung unabdingbar ist.

**5. Schlußbemerkung**

Da das Hauptanliegen dieser Arbeit in der Bestandsaufnahme der Benthalfauna des Attenbaches lag, konnte von den Heptageniidae und Käfern nicht so viel Material gesammelt werden. Daher ist eine statistische Absicherung bezüglich der zur Steinbesiedlung gemachten Aussagen nicht möglich. Die aber dennoch deutlich auftretenden Tendenzen können als Hinweise und Grundlage für weitere Untersuchungen in dieser Richtung dienen.

## 6. Literatur

- CALOW, P. (1972): A method of determining the surface areas of stones to enable quantitative density estimates of littoral stone-dwelling organisms to be made. – *Hydrobiologia*, **40**: 37–50; Den Haag.
- CUMMINS, K. W. (1979): Feeding ecology of stream invertebrates. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **10**: 147–172; Palo Alto (Kalifornien).
- DITTMAR, H. (1955): Ein Sauerlandbach. Untersuchungen an einem Wiesen-Mittelgebirgsbach. *Arch. Hydrobiol.*, **50**: 305–552; Stuttgart.
- EHRENBERG, H. (1947): Die Steinfauuna der Brandungsufer ostholsteinischer Seen. – *Arch. Hydrobiol.*, **53**: 87–159; Stuttgart.
- HANNAPPEL, U. (1984): Licht- und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen der Nahrungserwerbsstrukturen der Helodiden-Larven. – Unveröff. Diplomarbeit; Freiburg i. Br.
- HEBAUER, F. (1980): Beitrag zur Faunistik und Ökologie der Elminthidae und Hydraenidae in Ostbayern. – *Mitt. Münch. Ent. Ges.*, **69**: 29–80; München.
- HOPP, I. (1986): Faunistisch bemerkenswerte Funde in einem Schwarzwaldbach. – *Mitt. Bad. Landesver. Naturk. & Naturschutz (im Druck)*; Freiburg i. Br.
- ILLIES, J. (1952): Die Mölle. Faunistisch-ökolog. Untersuchungen an einem Forellenbach im Lipper Bergland. – *Arch. Hydrobiol.*, **46**: 424–612; Stuttgart.
- ILLIES, J. (1956): Seeausflußbiozönoten lappländischer Waldtäle. – *Ent. Tidskr.*, **77**: 138–153; Uppsala.
- ILLIES, J. (1978): *Limnofauna Europaea*. – 2. Aufl.: 532 S.; Stuttgart (G. Fischer).
- ILLIES, J. (1961): Die Lebensgemeinschaft des Bergbaches. – 106 S.; Wittenberg-Lutherstadt (A. Ziemsen).
- PANKOW, W. (1979): Beitrag zur Kenntnis der mitteleuropäischen Arten der Gattung *Elmis* LATREILLE (Coleoptera, Elminthidae). – *Ent. Z.*, **89**: 182–191; Frankfurt am Main.
- RABENI, C. & MINSHALL, G. (1971): Factors affecting microdistribution of stream benthic insects. – *Oikos*, **29**: 33–43; Kopenhagen.
- SANDER, U. (1981): Faunistisch-ökologische Untersuchungen über die Ephemeropteren des südl. Schwarzwaldes unter besonderer Berücksichtigung der Donauquellflüsse Brigach und Breg bis zur Versickerung bei Immendingen. – *Arch. Hydrobiol., Suppl.* **52**: 409–461; Stuttgart.
- SCHOENEMUND, E. (1930): Ephemeroptera. – In: DAHL: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, **19**; Jena.
- SCHRÖDER, P. & STREIT, B. (1983): Ernährungstypen einer Fließwasserzoozönose unter Berücksichtigung saisonaler und kleinräumiger Änderungen. – *Arch. Hydrobiol., Suppl.* **66**: 83–108; Stuttgart.
- STEFFAN, A. W. (1958): Die deutschen Arten der Gattungen *Elmis*, *Esolus*, *Oulimnius*, *Riolus*, *Aptyktophallus*. – *Beitr. Ent.*, **8**: 122–178; Berlin.
- STRENGER, A. (1953): Zur Kopfmorphologie der Ephemeridenlarven *Ecdyonurus* und *Rhithrogena*. – *Osterr. Zool. Z.*, **4**: 191–228; Wien.
- STRENGER, A. (1973): Die Mandibelgestalt der Ephemeridenlarven als funktionsmorphologisches Problem. – *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **66**: 75–79; Stuttgart.
- THIENEMANN, A. (1912): Der Bergbach des Sauerlandes. – *Ind. Rev. ges. Hydrobiol., Suppl.* **4**: 1–125; Stuttgart.
- VOIGT, W. (1904): Über die Wanderung der Strudelwürmer in unseren Gebirgsbächen. *Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf.*, **61**: 24–31; Köln.

# Wissenschaftliche Mitteilungen

MARKUS PEINTINGER

## *Ceratophyllum submersum* L., das Zarte Hornkraut, im westlichen Bodenseegebiet und Hegau

*Ceratophyllum submersum* L., das Zarte Hornkraut, ähnelt dem weitverbreiteten Gewöhnlichen Hornkraut (*Ceratophyllum demersum* L.). Erst beim genaueren Betrachten der Pflanze erkennt man die 3–4mal gegabelten, spärlich gezähnelten Blätter, die bei *C. demersum* 1–2mal gegabelt sind.

Aus Baden-Württemberg liegen nur sehr wenige Angaben vor. Es könnte jedoch sein, daß die Art das ein oder andere Mal übersehen worden ist.

Im westlichen Bodenseegebiet wurde *Ceratophyllum submersum* 1984 in einem Altarm der Stockacher Aach nordwestlich Bodman (bei der Mündung in den Überlinger See) gefunden (MTB 8120 SW, 395 m NN). Die Art kommt in dichten Beständen zusammen mit *Lemna minor*, *Lemna trisulca* und *Riccia fluitans* s. l. vor. Der Altarm mit geringer Wassertiefe ist sehr nährstoffreich. Es hat sich Saprobien gebildet, weshalb es zuweilen nach Schwefelwasserstoff riecht. Gegen das Ufer stehen die *Ceratophyllum submersum*-Bestände im Kontakt zum *Glycerietum maximae* HUECK 1931. Eine Vegetationskarte des Altarms findet sich bei LANG (1967).

Aus dem Bodenseegebiet lagen bisher keine Angaben von dieser Art vor, obwohl das Gebiet floristisch recht gründlich untersucht wurde (BAUMANN 1911, JACK 1901, BARTSCH 1925, LANG 1967).

Im Hegau ist *Ceratophyllum submersum* im Allensee nordwestlich Gottmadingen (MTB 8218 SO, 435 m NN) in einem kleinen und flachen Waldsee zu finden. Die Art kommt ebenfalls in Massenbeständen im ganzen See von 0,1 bis 1 Meter Wassertiefe vor. Die *Ceratophyllum submersum*-Pflanzen waren teilweise rot gefärbt.

Am Rande des Sees wächst das Zarte Hornkraut auch im Röhricht, wie folgende Aufnahme zeigt:

Allensee 30. 7. 1985, 10 m<sup>2</sup>, 70 cm Wassertiefe, Krautschicht (zweischichtig): 70 % Vegetationsbedeckung.

4 *Sparganium erectum* s. str.

1 *Phragmites australis*

3 *Ceratophyllum submersum*

Der Bestand gehört dem *Sparganietum erecti* PHIL. 1973 an.

Ein weiteres Vorkommen ist von einem kleinen Teich

südlich Arlen/Rielasingen (MTB 8219 SW, 430 m NN) bekannt (freundliche Mitteilung der Herren SCHERBARTH und BREYER). Es handelt sich um ein sekundäres, aus einer Bauschuttdeponie, entstandenes Gewässer. Es ist nur wenige Quadratmeter groß und sehr flach, weshalb der Teich 1985 völlig ausgetrocknet war (BREYER, mdl. Mitt.). Im Juni 1986 konnten trotzdem Einzelpflanzen von *Ceratophyllum submersum* gefunden werden. Im Gegensatz zum westlichen Bodenseegebiet liegen aus dem Hegau ältere Angaben vor. GLÜCK (1936) erwähnt einen Fundort bei „Bietingen im Hegau“ KUMMER (1941) nennt neben zwei Fundorten in der Schweiz (Kanton Schaffhausen) Vorkommen im Hardtsee und im Vogelbuckweiher. Der Fundort „Hardtsee“ ist wohl mit dem in dieser Arbeit genannten identisch. Hardt- und Allensee sind nur durch eine Bahnlinie getrennt. Merkwürdigerweise konnte *Ceratophyllum submersum* im Hardtsee nicht beobachtet werden.

Das Vorkommen am Vogelbuckweiher und Hardtsee südöstlich Bietingen (MTB 8218 SW) wurde dann von Prof. K. HENN, Radolfzell, Ende der 60er Jahre wieder gefunden (mdl. Mitt.). Der Vogelbuckweiher ist mittlerweile zugeschüttet worden.

An den genannten Fundorten verhält sich *Ceratophyllum submersum* ähnlich wie von WOLLERT & BOLBRINKER (1980) aus Mittelmecklenburg geschildert. Die artenarmen Bestände, die vorwiegend in flachen, sich leicht erwärmenden Gewässern vorkommen, sind als *Ceratophyllum submersum* DEN HARTOG, 1964, beschrieben worden. Ob eine Aufstellung als eigene Assoziation sinnvoll ist, kann erst beim Vorhandensein von mehr Aufnahmen entschieden werden.

In Baden-Württemberg gilt *Ceratophyllum submersum* als „vom Aussterben bedroht“ (HARMS, PHILIPPI & SEY-

Tabelle 1. *Ceratophyllum submersum*-Bestände

Spalte Nr.	1	2	3	4
Fläche (m <sup>2</sup> )	5	10	10	30
Wassertiefe (m)	0,7	0,5	0,4	0,8
Vegetationsbedeckung (%)	100	95	100	100
Artenzahl	3	4	1	1
<i>Ceratophyllum submersum</i>	5	5	5	5
<i>Lemna trisulca</i>	1	1		
<i>Lemna minor</i>			2m	
<i>Riccia fluitans</i> s. l.	+	1		

1–2. 15. 9. 1984. Stockacher Aachmündung, 1: Unbeschattet im Kontakt zum *Glycerietum maximae*. 2. Fundort durch *Salix alba* beschattet.

3–4. 30. 7. 1985. Allensee/Gottmadingen.

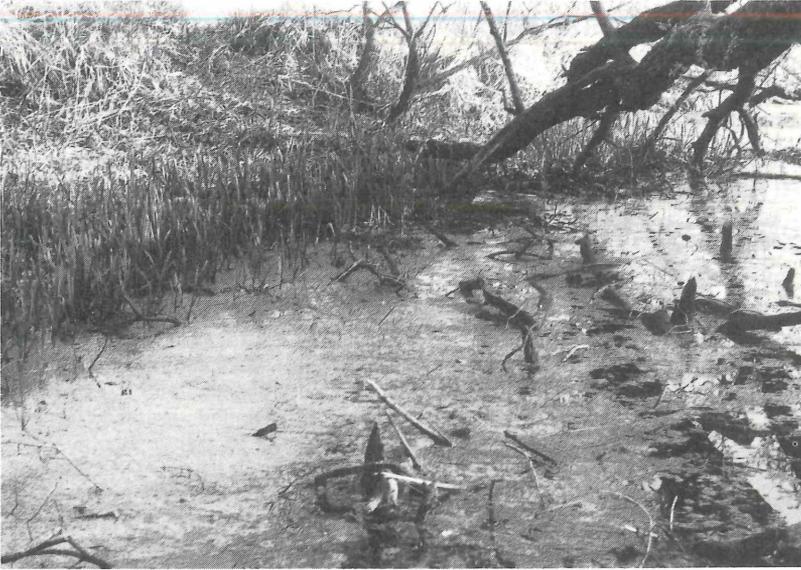


Abbildung 1. Altarm der Stockacher Aachmündung mit *Ceratophyllum demersum*, von Silberweide beschattet, im Kontakt mit zum *Glycerietum maximae*. – Foto M. PEINTINGER.

BOLD 1983), in der Roten Liste der Bundesrepublik Deutschland als „stark gefährdet“ (KORNECK et al. 1984), was wohl auf die wenigen bekannten Fundorte zurückzuführen ist. In Baden gibt es nur wenige alte Angaben, z. B. von DÖLL (1862) aus der „Carlsruher Gegend“.

Im Verbreitungsatlas der Schweiz (WELTEN & SUTTER 1982) ist *Ceratophyllum submersum* nur von 8 Kartierflächen vermerkt (alle in der Nordschweiz).

Es ist erstaunlich, daß *Ceratophyllum submersum* so selten ist, wenn man sieht, wie üppig die Pflanzenart an den zwei zuerst genannten Fundorten unter eutrophen Bedingungen wächst. Eine schnelle Besiedlung von Teichen ist wohl möglich (s. Teich südlich Arlen), da *Ceratophyllum submersum* als „ornithochor“ gilt (vgl. JÄGER 1984). Vor allem Stockenten besuchen diese kleinen Gewässer.

Für Hinweise danke ich den Herren Prof. HENN, BREYER und SCHERBARTH sehr herzlich.

## Literatur

- BARTSCH, J. (1925): Die Pflanzenwelt im Hegau und nordwestlichen Bodensee-Gebiete. – Schrift. Ver. Gesch. Bodensees: 1–194; Überlingen am Bodensee.
- BAUMANN, E. (1911): Die Vegetation des Untersees (Bodensee). – Arch. Hydrobiol./Suppl., 1: 1–554; Stuttgart.
- DÖLL, J. CH. (1862): Flora des Großherzogtums Baden. – Bd. 3, S. 963–1429; Karlsruhe.
- GLÜCK, H. (1936): Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas. Heft 15: Pteridophyta und Phanerogamen. – 486 S.; Jena.
- HARMS, K. H., PHILIPPI, G. & SEYBOLD, S. (1983): Verschollene und gefährdete Pflanzen in Baden-Württemberg. Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta). – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-

- Württ., 32: 1–160; Karlsruhe.
- JACK, J. B. (1901): Flora des Badischen Kreises Konstanz. – 132 S.; Karlsruhe.
- JÄGER, E. (1964): Zur Deutung des Arealbildes von *Wolffia arrhiza* (L.) WIMM. und einiger anderer ornithochorer Wasserpflanzen. – Ber. Dtsch. Bot. Ges., 77: 101–111; Berlin.
- KORNECK, D. et al. (1984): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta). – In: J. BLAB, E. NOWAK, W. TRAUTMANN & H. SUKOPP: Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. – 270 S.; Greven.
- KUMMER, G. (1941): Die Flora des Kantons Schaffhausen. 3. Lieferung. – Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffh., 17: 123–260; Schaffhausen.
- LANG, G. (1967): Die Ufervegetation des westlichen Bodenseegebietes. – Arch. Hydrobiol./Suppl., 32(4): 437–574; Stuttgart.
- WELTEN, M. & SUTTER, R. (1982): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz. – Vol. 1, 716 S.; Basel.
- WOLLERT, H. & BOLBRINKER, P. (1980): Zur Verbreitung sowie zum ökologischen und soziologischen Verhalten von *Ceratophyllum submersum* L. im Mittelmecklenburg. – Arch. Freunde Naturg. Mecklenb., 20: 35–46; Rostock.

## Autor

MARKUS PEINTINGER, Güttinger Straße 8/1, D-7760 Radolfzell.

SIEGFRIED RIETSCHEL

## Algenbewachsene Federn – eine aktuopaläontologische Beobachtung

Über die Erhaltungsweisen von Federn als Fossilien ist nicht viel im paläontologischen Schrifttum zu finden. Insbesondere fehlen aktualistische Beobachtungen im Hinblick auf mögliche Fossilisationsvorgänge. Fossil sind die meisten Federn aus Süßwasserablagerungen des Tertiärs überliefert, wo sie in Sauerwasserkalken (z. B. Bad Cannstatt), feinplattigen Kalksteinen und Diatomen (z. B. Green River Shale/USA, Beuern b. Gießen) sowie in Ölschiefern (z. B. Messel) vorkommen. Ihre beste Erhaltung zeigen sie naturgemäß in Bernstein. In marinen Gesteinen sind sie selten; eine berühmte Ausnahme stellen die Urvogel-Funde (*Archaeopteryx lithographica* v. MEYER) in den oberjurassischen Solnhofener Plattenkalksteinen des Altmühltals in Bayern dar. Bei ihnen sind sowohl Skelette im Verband mit Gefieder erhalten, als auch eine einzelne Feder.

Auch die Fossilisation von Federn unterliegt u. a. zwei Grundbedingungen: 1. die Federn müssen zu einem geeigneten Fossilisationsort gelangen, und 2. sie müssen dort materiell oder strukturell erhalten bleiben. In manchen Situationen werden diese Bedingungen unschwer erfüllt. So sind z. B. Quellsümpfe häufig bevorzugte Nist- und Aufenthaltsorte von Wasservögeln. Dort verlorene oder als Nistmaterial benutzte Vogelfedern können leicht von Quellsintern überwachsen und auf diese Weise fossil erhalten werden. Anders liegen die Verhältnisse bei Fließgewässern und auch bei Gewässern mit großen offenen Wasserflächen, wie z. B. Seen und Lagunen. Zwar werden dort Federn ebenfalls verloren oder eingeweht, sie sinken aber i. d. R. nur langsam oder gar nicht zum Grund. Ob sie absinken ist u. a. von Art und Herkunft der jeweiligen Feder abhängig. So fällt auf, daß die bisher aus subaquatischen Seesedimenten bekanntgewordenen fossilen Federn überwiegend zum Kleingefieder gehören. Vom Konturfieder sind Deckfedern relativ selten, und Schwungfedern, insbesondere einzelne Hand- und Armschwingen, fehlen fast gänzlich. Dies muß nicht nur ein Ergebnis der relativen Häufigkeit einzelner Federtypen im Vogelgefieder sein. Wir können davon ausgehen, daß bei der Erhaltung die Stärke der Feder eine Rolle spielt und, daß beim Finden ihre Größe ein Auswahlkriterium darstellt. Demnach sollten große Federn häufiger gefunden werden, als dies tatsächlich der Fall ist.

Der Grund dafür, daß Federn des Kleingefieders unter den Funden isolierter fossiler Federn überwiegen, liegt wohl in ihrer geringeren Schwimmfähigkeit. Sie gelangen in einem Gewässer verhältnismäßig schnell zum Grund. Konturfedern sinken dagegen wegen ihres lan-

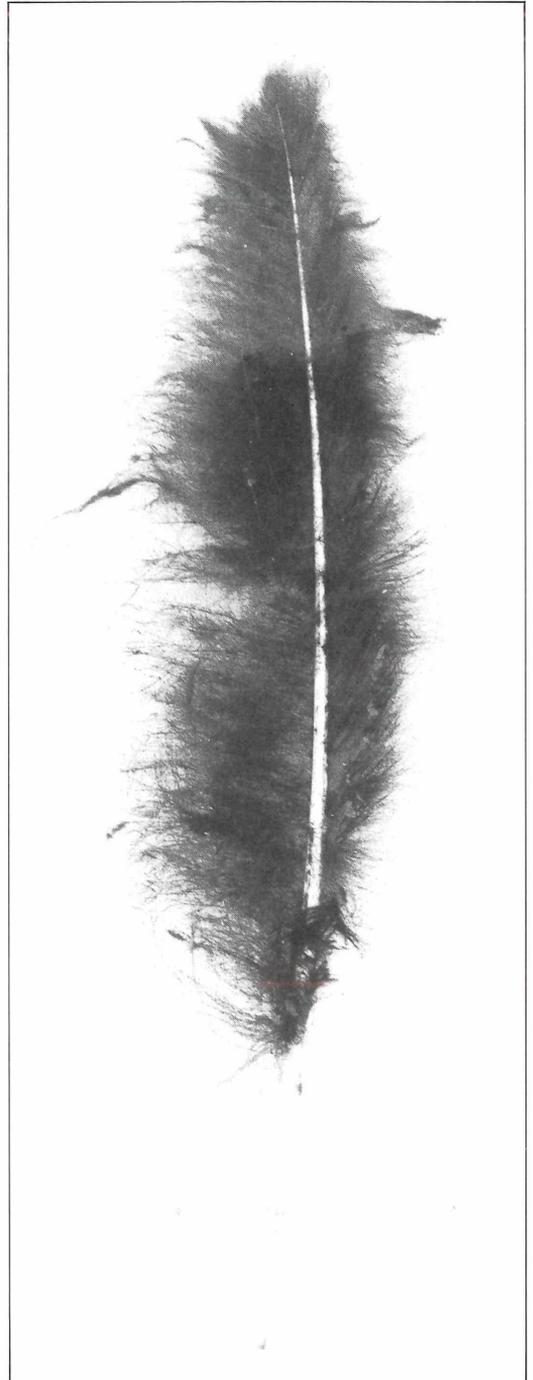


Abbildung 1. Dicht mit Algen bewachsene Schwungfeder (vermutlich Möve). Gesamtlänge der Feder 23 cm.



Abbildung 2. Mit Algen bewachsene Schwungfeder (vermutlich Silbermöve). Gesamtlänge der Feder 30 cm. Ausschnitt der hinteren Fahne, etwa 2fach vergrößert.

gen, luftgefüllten Kieles und ihrer großen, steifen, schwer durchdräbigen Fahne nicht oder erst sehr spät ab. Demnach gelangen sie selten, wenn überhaupt, zum Gewässergrund. Eine Ausnahme scheint hier wiederum die einzelne *Archaeopteryx*-Feder zu sein, die H. v. MEYER 1861 beschrieb. Bei ihr handelt es sich offensichtlich um eine Deckfeder und nicht um eine Schwungfeder (Auffassung FEDUCCIA & TORDOFF 1979) oder Schwanzfeder (STEPHAN 1974). An dieser Feder fällt auf, daß der proximale Abschnitt ihres Kieles nur unvollständig erhalten und aufgefasert ist. Deshalb liegt die Vermutung nahe, daß sie erhalten blieb, weil vor ihrer Einbettung ihr basales Kielende beschädigt war, so daß sie durch in den Kiel eingedrungenes Wasser ihre Schwimmfähigkeit einbüßte. In anderer Hinsicht stellt diese Feder jedoch keine Ausnahme dar: Wie fast alle subaquatisch eingebetteten Federn liegt sie nur in umgewandelter organischer Restsubstanz im Gestein vor

und nicht als körperliche Struktur. Letzteres ist hingegen beim Gefieder der im gleichen Gestein überlieferten Skelettexemplare von *Archaeopteryx* der Fall; sie sind als dreidimensionale Abformungen erhalten.

Der Fossilisationsprozeß war bei der kohlig gegenüber den körperlich erhaltenen *Archaeopteryx*-Federn sicherlich verschieden. Die Einzelfeder konnte, nachdem sie zum Grund gesunken war, auf diesem verhältnismäßig rasch von Sediment überdeckt werden. Für das Gefieder der Skelettexemplare von *Archaeopteryx* müssen wir annehmen, daß der überwiegende Teil der Federn nicht mit dem Boden in Berührung kam, als der Vogelkadaver abgesunken war (RIETSCHEL 1976). Die Flügel dürften sogar noch längere Zeit so frei gelegen haben, daß sie nicht allseits von Sediment umschlossen wurden. Um so erstaunlicher ist, daß sich bei ihnen gerade die Federstrukturen auf den Flügeln (d. h. der zur Wasserfläche gerichteten Flügelseite) am deutlichsten

erhalten haben. Das läßt sich durch ein Modell veranschaulichen, das die Erhaltung der Federstrukturen bei den Skelettexemplaren von *Archaeopteryx* erklärt (RIETSCHEL 1985). Es geht davon aus, daß bei den zum Gewässergrund abgesunkenen *Archaeopteryx*-Kadavern das zum freien Wasser hin exponierte Gefieder durch kalkiges Material abgeformt wurde. Bei dem Material kann es sich sowohl um Sinkstoffe aus dem Wasser – d. h. feinste Sedimentpartikel und tote Planktonreste – handeln, als auch um Karbonat, das durch organische Vorgänge – d. h. die Lebensvorgänge von Algen, Bakterien oder Pilzen – ausgefällt wurde. Die Natur dieses „Niederschlags“ („precipitation“ RIETSCHEL 1985) läßt sich derzeit qualitativ und, bezogen auf organische und anorganische Anteile, auch quantitativ nicht mit Sicherheit klären. Selbst wenn geeignete Untersuchungsmethoden zur Verfügung stünden, wäre es fraglich, ob sie auf die kostbaren Originale angewendet werden dürften. Auch wäre die Aussagekraft von möglichen Untersuchungsergebnissen eingeschränkt, da die Originale schon mehrfach mit Chemikalien behandelt wurden. Unabhängig von *Archaeopteryx* kam jedoch KEUPP (1977) bei seinen Untersuchungen zur Entstehungsweise der Solnhofener Plattenkalksteine zu dem Ergebnis, daß eine von Algen verursachte Karbonatfällung und Sedimentfestigung in der Solnhofener Lagune eine größere Rolle gespielt hat als bisher angenommen. Während taphonomischer Studien, die ich im Zusammenhang mit der Untersuchung von *Archaeopteryx* durchführte, war neben einer rein mechanischen Sedimentation immer auch die Beteiligung von Bakterien sowie von grünen und blaugrünen Algen in Erwägung zu ziehen. Aktualistische Beobachtungen an in Süßwasser ertrunkenen kleinen Wirbeltieren zeigen immer wieder, wie schnell sich, namentlich bei höheren Wassertemperaturen, um die Kadaver ein dicker, wenngleich lockerer Mantel von Bakterien, Pilzhyphen und Algen bildet. Er läßt die Kadaver, bei einem sonst oft unveränderten Zustand, unförmig und unnatürlich groß erscheinen. Versuche an ertrunkenen Vögeln mit aktuopaläontologischer Zielrichtung fehlen bisher. Dies ist bedauerlich, weil insbesondere Versuche in einem marinen Milieu unter Verhältnissen, die jenen der jurassischen Lagune von Solnhofen entsprechen, manches zur Fossilisation in den Solnhofener Plattenkalken aussagen könnten. Diese Lücke in unserem Wissen kann derzeit nur stückweise durch aktualistische Einzelbeobachtungen gefüllt werden.

Es erscheint mir deshalb wichtig, eine Beobachtung festzuhalten und mit Fotos zu belegen, nach der Vogelfedern im marinen Milieu tatsächlich von Algen besiedelt werden können. Das Beispiel stammt sogar aus der klimatisch wenig begünstigten Nordsee.

Mitte Juli 1980 fand ich an den langen Sandstränden der Westküste der Insel Texel/Holland im Spülsaum häufig Federn von Wasservögeln. Unter diesen waren Konturfedern, d. h. Schwung- und Deckfedern, besonders häufig. Das beruht gewiß auf ihrer guten Schwimmfä-

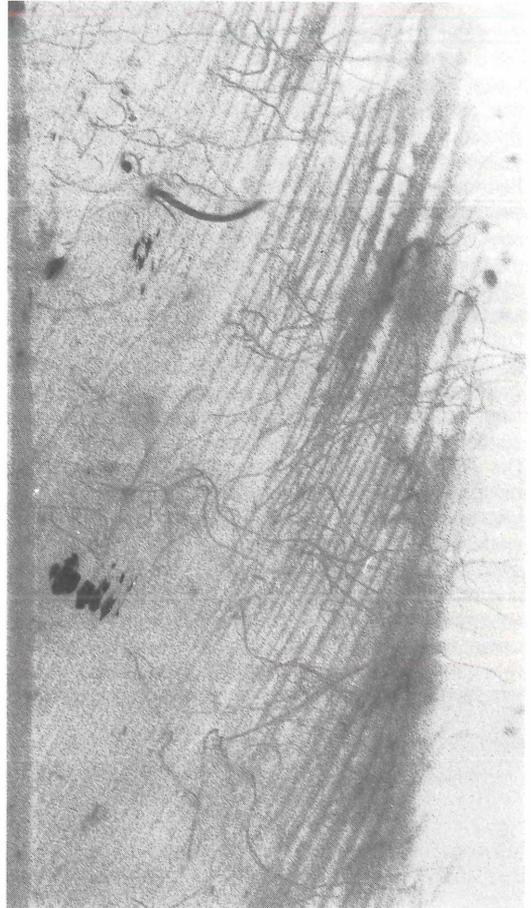


Abbildung 3. Mit Algen bewachsene Deckfeder (vermutlich Möve). Gesamtlänge der Feder 9,6 cm. Ausschnitt der vorderen Fahne mit erster Algenansiedelung nahe dem Außenrand, etwa 8fach vergrößert.

Alle Fotos: Federn in Wasser schwimmend; Aufn. Verf., 19. 7. 1980. Belegmaterial in den Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe.

higkeit (s. o.), die zu einer Anreicherung im Spülsaum führte. Die Federn – von denen die mit Schwerölrückständen verkrusteten hier außer Betracht bleiben müssen – zeigten unterschiedlichste Stadien von Zersetzung und Zerfall. Die Zerstörung der Federn setzt offensichtlich zuerst an den äußeren Rändern der Fahne, und hier wiederum an deren distalem Ende ein. Das läßt sich aus der Reihe von Zerfallsstadien ablesen, die teils eine fast unversehrte Fahne, teils nur die inneren Bereiche der Fahne, teils bloß geringfügige Reste der Fahne nahe der Spule aufweisen. Die Zwischenstadien ähneln einer lockeren zwei- oder einzeiligen Bürste. Dabei erweist sich bei den stark asymmetrischen Schwungfe-

dern die fester gefügte vordere Fahne als der gegen Zersetzung resistenter Bereich. Am Ende der Zerfallsreihe stehen Federn, von denen nur noch die schwimmfähige Federspule ohne Fahne übriggeblieben ist. Solche, völlig der Fahne beraubte Federspulen waren im Spülsaum keineswegs selten, stammten jedoch fast ausschließlich von Schwungfedern. Wie lange sich die Federn im Wasser befanden, läßt sich aus dem Spülsaummaterial nicht ableiten. Es wäre jedoch interessant, in Versuchen die unterschiedlichen Zerfallstadien mit der jeweiligen Verweildauer im Wasser unter verschiedenen und wechselnden Bedingungen (Temperatur, Salzgehalt etc.) zu klären.

Daß Federn nach mitunter recht langen Verweilzeiten im Wasser erhalten bleiben, zeigen einige im Spülsaum gefundene Federn, die mit grünen Algen bewachsen sind. Auch diese von Algen besiedelten Federn sind bezüglich ihres Erhaltungszustandes recht verschieden. Die Algenbesiedelung war in allen Fällen jedoch so frisch, daß anzunehmen ist, die Algen besiedelten unterschiedlich stark zersetzte Federn. Die üppigste Besiedelung wies eine nahezu unversehrte Feder auf. Bei allen Federn wuchsen die Algen nicht auf der glatten und relativ stabilen Federspule. Vielmehr sind sie bevorzugt im äußeren Drittel auf der Fahne – und zwar auf deren Oberseite in ganzer Länge – angeheftet. Sie wuchsen auf der recht gleichmäßigen und dichten Oberseite und weniger auf der stark strukturierten Unterseite der Federn, die durch tiefe Furchen zwischen den Federästen (Ramii) keine zusammenhängende Ansatzfläche bietet. Die Ansatzpunkte liegen unmittelbar auf den Federästen. Die diese verbindenden Nebenäste (Radii) sind nicht unmittelbar bewachsen und haben teilweise ihren Zusammenhang untereinander verloren. Trotzdem hält die Fahne durch das dichte, fädige Algengewirr zusammen. Federn mit jungem Algenbewuchs lassen deutlich erkennen, daß der äußere Bereich der Fahne zuerst besiedelt wird. Das innere Drittel der Fahne bleibt nahe der Spule frei von Bewuchs. Die Wachstumsrichtung der Algen orientiert sich bevorzugt nach außen hin. Die Algen haben sich wohl nach der jeweiligen Schwimmlage der Feder orientiert. Zwischen den Algen hatte sich bei einigen Federn kleinste Muschelbrut angesiedelt. Sediment findet sich hingegen nur sehr spärlich im Algenfilz. Dies kann als Anzeichen dafür genommen werden, daß die Federn schwammen und nicht am Meeresgrund lagen. Die in geringer Anzahl im Algenbewuchs der Federn liegenden Sandkörner sind mit großer Wahrscheinlichkeit erst dort hängengeblieben, als die Feder am Strande angespült wurde. Alles spricht dafür, daß die Federn Treibgut waren, obwohl das angespülte Strandgut nicht nur aus dem Treibgut der Wasseroberfläche stammt. Denn starker Wellengang nimmt auch noch in mehreren Metern Tiefe Material vom Boden auf und verfrachtet es strandwärts.

Bei der Alge handelt es sich, nach einer Bestimmung von Dr. GEORG PHILIPPI, Karlsruhe, um zarte, locker verzweigte Rhodophyceen aus dem Verwandtschaftskreis

von *Hypnea* (Ordnung Gigartinales). Die einzelnen Thalli haben bei einem Durchmesser von ca. 0,2 mm eine Länge von 60–70 mm; sie reichen somit über die Federfahne hinaus und umschließen sie bei älterer Besiedelung im Wasser wie ein Pelz. Die Federn bilden offensichtlich einen guten Siedlungsgrund für die Algenthalli und waren, trotz Bewuchs, noch schwimmfähig. In gut durchlichteten Bereichen des Wassers könnten, bei geringer Sedimentationsrate, die Algen auch auf einer abgesunkenen Feder weitergewachsen sein. In den küstennahen Zonen mit starker Einwirkung von Gezeiten und Wasserbewegung, wie sie vor einem seewärtigen Nordsee-Sandstrand gegeben sind, läßt sich dies ausschließen. Dort im Spülsaum gefundene Federn müssen, da sie noch schwimmfähig sind, auch während des Algenwachstums flotiert sein.

Von den hier geschilderten Beobachtungen erscheint für aktuopaläontologische Studien bedeutungsvoll:

Manche Algen nutzen auch Federn als Anheftungsgrund und wachsen auf diesen. Die Besiedelung kann schon im freien Wasser stattfinden, bevor eine Feder zu Boden sinkt. Es ist denkbar, daß der Algenbewuchs bei der Fossilisation eine Rolle spielt. Im Algenfilz kann sich Sediment fangen. Es ist auch zu bedenken, daß zahlreiche Algen unterschiedlicher systematischer Zugehörigkeit verkalken oder in erheblichem Umfang zur Karbonatfällung beitragen können (Übersicht in JOHNSON 1961). Eine mit Algen bewachsene Feder kann jedenfalls in einer vom Normalfall abweichenden Weise fossil werden. Ein Fossil, das auf eine algenbewachsene Feder zurückgeht, wird einerseits sehr schwierig zu interpretieren sein, könnte andererseits aber auch zusätzliche Informationen über den Einbettungsraum liefern. Aktualistische Beobachtungen und Versuche über das Schicksal von Vogelfedern vor und bei der Einbettung sollten im Einzelfall helfen, besser abgesicherte Schlußfolgerungen bei der Deutung fossiler Federn zu ziehen.

#### Literatur

- FEDUCCIA, A. & TORDOFF, H. B. (1979): Feathers of *Archaeopteryx*: asymmetric vanes indicate aerodynamic function. – *Science*, **203**: 1021; New York.
- JOHNSON, J. H. (1961): Limestone-building algae and algal limestones. – 11 + 297 S., 139 Taf.; Denver/Colorado (Colorado School of Mines).
- KEUPP, H. (1977): Ultrafazies und Genese der Solnhofener Plattenkalke. *Abh. naturhist. Ges.*, **37**: 128 S.; Nürnberg.
- RIETSCHEL, S. (1976): *Archaeopteryx* – Tod und Einbettung. – *Natur & Mus.*, **106**: 280–286; Frankfurt am Main.
- RIETSCHEL, S. (1985): Feathers and wings of *Archaeopteryx*, and the question of her flight ability. – In: HECHT, OSTROM, VIOHL & WELLNHOFER, The beginnings of birds: 251–260; Eichstätt.
- STEPHAN, B. (1974): Urvogel. – *Neue Brehm-Bücherei*, **465**: 167 S.; Wittenberg Lutherstadt (Ziemsen).

#### Autor

Prof. Dr. SIEGFRIED RIETSCHEL, Landessammlungen für Naturkunde, Erbprinzenstraße 13, D-7500 Karlsruhe 1.

MONIKA BRAUN

## Funde der Zweifarbfledermaus *Vespertilio murinus* LINNAEUS, 1758 (Mammalia, Chiroptera) in Nordbaden

Nach BAUER (1954), ROER (1971) und STEBBINGS (1982) sollte die Zweifarbfledermaus in Deutschland vorkommen. Als Spaltenbewohner verbringt sie den Sommer in und an Gebäuden, meist in Mauerritzen oder hinter Fensterläden. Ihr Verbreitungsgebiet umfaßt Zentraleuropa mit Südsandinavien und reicht bis ins südliche Sibirien. Aus der Bundesrepublik Deutschland liegen derzeit keine Fortpflanzungsnachweise für die Zweifarbfledermaus vor; insgesamt sind Nachweise dieser in ihrer Lebensweise wenig bekannten Fledermausart selten. Auch im Rahmen einer 4jährigen Kartierung der Fledermausfauna in Nordbaden (Reg.-Bezirk Karlsruhe, Baden-Württemberg) konnten keine Quartiere von *Vespertilio murinus* entdeckt werden (BRAUN 1982); durch Zufälle gelangen jedoch mittlerweile 7 Lebendnachweise.

In Nußloch blieb am 15. 8. 1981 eine männliche Zweifarbfledermaus (Unterarmlänge UA 44,3 mm) in einem aufgeklappten Fenster hängen und verletzte sich dabei die Flughaut am rechten Unterarm. Das Tier konnte am 24. 8. 1981 wieder gesund freigelassen werden.

Im Keller eines Wohnhauses in Walldorf wurde am 13. 10. 1982 eine männliche Zweifarbfledermaus beim Aufräumen aufgestöbert (UA 44,0 mm).

Aus Bretten, Ortsteil Rinklingen, stammt ein weibliches Tier vom 26. 8. 1983. Es hatte sich in einem auf dem Balkon eines Wohnhauses stehenden Eimer verfangen. Der vierte Nachweis kommt aus Karlsruhe. Eine weibliche Zweifarbfledermaus wurde am 6. 6. 1984 im Dachstuhl eines Wohnhauses im Stadtkern gefunden.

Das fünfte Tier war wiederum ein Weibchen, das in ein unbewohntes Zimmer eines Hauses in Heidelberg-Handschuhsheim eingeflogen war und nicht mehr herausfand. Es wurde am 17. 6. 1984 durch Zufall entdeckt und starb am 20. 6. 1984 (UA 45,7 mm).

Am 13. 1. 1985 hatte sich eine weibliche Zweifarbfledermaus in Mannheim in ein Zimmer eines Wohnhauses verfliegen. Das Tier wurde überwintert und am 3. 4. 1985 wieder freigelassen (vgl. BRAUN 1985). Die Unterarmlänge (UA) dieses Tieres betrug 42,3 mm.

Ebenfalls in Mannheim wurde am 5. 3. 1986 eine Zweifarbfledermaus (UA 45,5 mm) in einem Raum eines Bü-



Abbildung 1. Die silbern glänzenden Haarspitzen des braunen Rückenfells geben der Zweifarbfledermaus ihren Namen. Diese Fledermausart lebt tagsüber versteckt in Spalten.

Foto Dr. E. GRIMMBERGER



Abbildung 2. Zweifarbfledermaus (*Vespertilio murinus*) mit dem typischen Insektenfressergebiß.

Foto Dr. G. RIETSCHEL

rohauses gefunden. Das Weibchen konnte überwintert und Ende April 1986 wieder freigelassen werden. Herrn Dr. G. RIETSCHEL, Mannheim, danke ich herzlich für die Pflege des Tieres.

Damit liegen derzeit 7 Nachweise neueren Datums aus dem nordbadischen Raum vor. Da in den Naturkundemuseen in Karlsruhe, Stuttgart und Frankfurt/Main bisher keine früheren Funddaten dieser Fledermausart aus Nordbaden vorhanden sind, sind die jetzigen Lebendfunde die einzigen für diesen Bereich. Auch für den weiteren süddeutschen Raum sind Hinweise auf Funde der Zweifarbfledermaus selten. LÖHRL (1955) fand in Süddeutschland zwei Männchengesellschaften von *Vespertilio murinus* hinter Fensterläden; RÖBEN (1966) konnte die Art in Heidelberg beobachten und VON HELVERSEN (1967) wies sie in Freiburg nach. ISSEL & MARSTALLER (1977) konnten ein Sommerquartier der Zweifarbfledermaus in Bayern nachweisen.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß unter den Funden 5 weibliche Tiere waren. STUTZ & HAFFNER (1983–1984) konnten in der Schweiz 3 Sommerkolonien von *Vespertilio murinus* nachweisen, wobei es sich in allen Fällen um Männchenkolonien handelte. Die Verfasser vermuten, daß sich *Vespertilio murinus* in der Schweiz nicht fortpflanzt, da bisher noch nie weibliche Tiere in den Monaten Juni–August in der Schweiz nachgewiesen werden konnten.

#### Literatur

BAUER, K. (1954): Zur Ökologie und Verbreitung der Zweifarbfledermaus (*Vespertilio discolor*) in Österreich. – Zool. Anz., **152**: 274–279; Jena.

BRAUN, M. (1982): Fledermausschutz-Programm Nordbaden. Durchgeführt im Auftrag der Landesanstalt f. Umweltschutz Bad.-Württemberg. – Unveröff. Abschlußbericht Karlsruhe.

BRAUN, M. (1985): Fledermäuse als Überwinterungsgäste im Museum am Friedrichsplatz. – *Carolinea*, **43**: 129–132; Karlsruhe.

HELVERSEN, O. VON (1967): *Vespertilio discolor* im Stadtgebiet von Freiburg i. Br. – *Myotis*, **5**: 24–25; Bonn.

ISSEL, B. & W. & MARSTALLER, M. (1977): Zur Verbreitung und Lebensweise der Fledermäuse in Bayern. – *Myotis*, **15**: 103–104; Bonn.

LÖHRL, H. (1955): Männchengesellschaften und Quartierwechsel bei Fledermäusen. – *Säugetierkd. Mittl.*, **3**: 103–104; München.

ROER, H. (1971): Zwei wiederentdeckte rheinische Fledermäuse. – *Rheinische Heimatpflege. Neue Folge IV*: 343–344; Pulheim.

RÖBEN, P. (1966): Die Säugetiere (Mammalia) der Heidelberger Umgebung. – Diss. Univ. Heidelberg.

STEBBINGS, R. (1982): Distribution and status of bats in Europe. – Report to the EEC consumer protection department, 83 pp.

STUTZ, H. & HAFFNER, M. (1983–84): Summer colonies of *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758 (Mammalia: Chiroptera) in Switzerland. – *Myotis*, **21–22**: 109–112; Bonn.

#### Autor

MONIKA BRAUN, Koordinationsstelle für Fledermausschutz Nordbaden, c/o Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 3949, D-7500 Karlsruhe.

RUDOLF MARTINI &amp; KARL-FRIEDRICH RAQUE

## Zwei bedrohte Roßameisen-Arten in Heidelberg

Während die beiden durch ihre Größe auffälligen „Roßameisen“ *Camponotus herculeanus* und *Camponotus ligniperda* relativ gut untersucht sind (GOSSWALD 1985), fehlen von den „kleineren“ und darüber hinaus wesentlich selteneren Arten *Camponotus fallax* und *Camponotus truncatus* noch viele Daten zu Verbreitung, Ökologie und Lebensweise. Die vorliegende Arbeit soll diese Lücke teilweise schließen helfen.

Die Beobachtungen zum Vorkommen von *Camponotus fallax* und *Camponotus truncatus* wurden im Sommer 1985 im Neuenheimer Feld im Stadtgebiet Heidelberg gemacht. Die flächenhafte Erstreckung dieses Gebietes mißt rund 1 km<sup>2</sup>. Im südlichen Teil befinden sich verschiedene Einrichtungen und Institute der Universitätsklinik und der Universität, wie auch das Deutsche Krebsforschungszentrum und die Pädagogische Hochschule. Zwischen den Gebäuden befinden sich hauptsächlich Grünanlagen. Der weitgehend noch unbebaute nördliche Teil wird von Kleingärten geprägt. Im sich anschließenden Handschuhsheimer Feld wird intensive Landwirtschaft (Gemüsesonderkulturen) betrieben. Im Bereich der Gärten, aber auch teilweise noch zwischen den Gebäuden der Universität finden sich Überreste einiger zwischen 50 und 70 Jahre alter hochstämmiger Obstbestände (Apfel-, Birn-, Kirsch- und Zwetschenbäume) – Reste der früheren „Nutzung“ des Neuenheimer Feldes.

Insgesamt wurden 70 Bäume untersucht. In 14 Bäumen (7 Birn-, 5 absterbende Kirsch- und 2 Apfelbäume) wurden Nester von *Camponotus truncatus* beobachtet. Nester von *Camponotus fallax* wurden in 2 absterbenden Kirschbäumen festgestellt. Auf 2 Birnbäumen, 1 Apfel- und 1 Kirschbaum wurden nur laufende Arbeiterinnen beobachtet. Aufgrund der großen Distanz von den eindeutig identifizierten Nestanlagen (mindestens 30 m) kann davon ausgegangen werden, daß in diesen Bäumen (möglicherweise im Gipfelbereich) ebenfalls Kolonien angelegt sind. In allen Bäumen, in denen *C. fallax* festgestellt wurde, kam gleichzeitig auch *C. truncatus* vor. Von beiden Arten waren die Arbeiterinnen nur bei sonnigem, windstillen Wetter auffindbar, wobei *C. fallax* oft beim Heraus-schaffen von „Bohrmehl“ aus dem Nesteingang (Käferbohrlöcher) angetroffen wurde (Abb. 1).

Die im Mittelmeerraum relativ häufig vorkommenden Arten *Camponotus fallax* und *Camponotus truncatus* können in der Bundesrepublik Deutschland als Wärmeanzeiger angesehen werden (KUTTER 1977; BUSCHINGER 1979). Nach bisherigem Wissensstand besiedeln sie ausschließlich Altholzbestände, wobei Obst- und Wal-

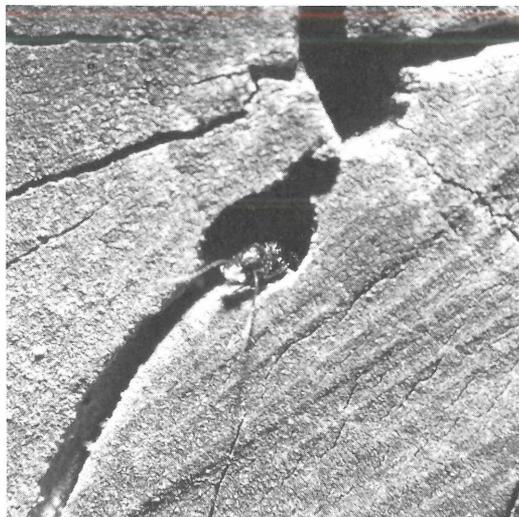


Abbildung 1. Eine Arbeiterin von *Camponotus fallax* bringt frisches „Bohrmehl“ aus dem Stamminneren ans Tageslicht.

Foto: M. SCHUBERT

nußbäume bevorzugt werden. In unserem Untersuchungsgebiet sind die Kolonien in Bäumen angelegt, die bereits Bohrgänge von anderen holzbewohnenden Insektenarten aufweisen. Offenbar ist *C. fallax* dabei die ökologisch anspruchsvollere Art. PREUSS (mündliche Mitteilung) beobachtete in der Vorderpfalz zahlreiche Nester von *C. truncatus* in Walnußbäumen. Derzeit sind ihm jedoch keine Vorkommen von *C. fallax* in seinen Untersuchungsgebieten bekannt. Auch im Neuenheimer Feld ist *C. fallax* sehr wahrscheinlich die seltener Art, jedoch muß davon ausgegangen werden, daß aufgrund der Kleinheit der Kolonien (COLLINGWOOD 1979) und der Unzugänglichkeit der hochstämmigen Obstbäume eventuell einige Nestanlagen übersehen wurden. Das nächste aktuelle Vorkommen von *C. fallax* beschreibt BUSCHINGER (1979; mündliche Mitteilung 1986) für den Großraum Darmstadt.

Exemplare von *Camponotus fallax* sind vorhanden in der Collection NOWOTNY aus Karlsruhe (1946), vom Michelsberg bei Untergrombach (1951), aus Stutensee/Baden (1948–1963), vom Weingartener Moor (ohne Datum), aus Markgröningen (1948) und in der Collection LEININGER aus Jöhlingen (1931). Beide Sammlungen werden in den Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe aufbewahrt.

Aufgrund des ständigen Rückgangs von Altholzbeständen werden beide Ameisenarten sowohl in der Roten Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland (BLAB et al. 1984) als auch in der Roten Liste der Stechimmen Baden-Württembergs (WESTRICH & SCHMIDT 1985) in die Gefährdungskategorie 1 (vom Aussterben bedroht) eingruppiert.

Als weitere auf Altholz angewiesene und deshalb gefährdete Arten konnten in unserem Untersuchungsgebiet *Xylocopa violacea* (Apidae) und *Valgus hemipterus* (Scarabaeidae) nachgewiesen werden.

Zweifelsohne sind die alten hochstämmigen Obstbäume des Neuenheimer Feldes aufgrund der darin vorkommenden seltenen Arten schützenswert. Über Maßnahmen zur Erhaltung solcher Bestände berichten PREUSS (1980), SCHMIDT (1980), WESTRICH & SCHMIDT (1985). Unter anderem hält es PREUSS (1980) für erforderlich, abgestorbenes Holz nicht zu verbrennen, sondern am Standort zu lagern. Wie wenig solche arterhaltenden Maßnahmen bekannt sind, zeigte sich im Januar 1986, als ein starker Hauptast mit der wahrscheinlich größten *Camponotus fallax*-Kolonie unmittelbar nach dem Herunterbrechen von Mitarbeitern der zuständigen Behörde zersägt wurde. Durch die sofortige Sicherstellung der Aststücke konnte dieser Teil der Kolonie, der zahlreiche Arbeiterinnen und geflügelte Geschlechtstiere enthielt, erhalten werden. Ob die Kolonien in der genannten Baumruine bzw. in den Aststücken überlebensfähig sind, soll Gegenstand weiterer Untersuchungen sein. Ein Antrag auf Unterschutzstellung der betreffenden Bäume als Naturdenkmal wurde abgelehnt.

Herrn Prof. Dr. A. BUSCHINGER (TH Darmstadt) und Herrn Prof. Dr. G. PREUSS (EWH Landau) danken wir für wertvolle Hinweise und Diskussionsbereitschaft, Herrn Prof. Dr. U. ROESLER (Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe) für den Zugang zu den Sammlungen. Herrn M. SCHUBERT (Heidelberg) sind wir für seine Unterstützung bei der Geländearbeit zu Dank verpflichtet. Der Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg dankt der Zweitautor für die finanzielle Unterstützung des Forschungsvorhabens „Untersuchungen zur Ameisenfauna und ihrer Bedrohung in Baden-Württemberg“, ebenso Herrn Prof. Dr. H. W. LUDWIG (Univ. Heidelberg) für anregende Diskussion.

## Literatur

- BLAB, J., NOWAK, E., TRAUTMANN, W. & SUKOPP, H. (Hrsg.) (1984): Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. – 4. Aufl.; Greven (Kilda).
- BUSCHINGER, A. (1979): Zur Ameisenfauna von Südhessen unter besonderer Berücksichtigung von geschützten und schutzwürdigen Gebieten. – Naturwiss. Ver. Darmstadt Ber. N. F., **3**: 7–31; Darmstadt.
- COLLINGWOOD, C. A. (1979): The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. – Fauna Entom. Scandinavica, **8**: Klampenborg, Denmark.
- GÖSSWALD, K. (1985): Organisation und Leben der Ameisen. – Stuttgart (Wiss. Verlagsges.)
- KUTTER, H. (1977): Hymenoptera, Formicidae. – Insecta Helvetica, Fauna, **6**: Zürich.
- PREUSS, G. (1980): Voraussetzungen und Möglichkeiten für Hilfsmaßnahmen zur Erhaltung und Förderung von Stechimmen in der Bundesrepublik Deutschland. – Natur Landschaft, **55**: 20–26; Bonn.
- SCHMIDT, K. (1980): Materialien zur Aufstellung einer Roten Liste der Sphecidae (Grabwespen) Baden-Württembergs. II. Crabronini. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **51/52**: 309–398; Karlsruhe.

WESTRICH, P. & SCHMIDT, K. (1985): Rote Liste der Stechimmen Baden-Württembergs (Hymenoptera Aculeata außer Chrysididae) (Stand 1. 1. 1985). – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **59/60**: 93–120; Karlsruhe.

## Autoren

Dr. RUDOLF MARTINI, Hauptstraße 38, 6903 Neckargemünd; KARL-FRIEDRICH RAQUÉ, Zoologisches Institut I, Im Neuenheimer Feld 230, 6900 Heidelberg.

# Museum am Friedrichsplatz

RALF ANGST

## Das Gemälde „Elefanten flüchten vor einem Steppenbrand“ von WILHELM KUHNERT im Museum am Friedrichsplatz in Karlsruhe

### Summary

A painting by WILHELM KUHNERT (1865–1926) entitled „Elephants escaping a bush fire“ is preserved in the Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe. This is one of the biggest paintings created by the artist, originating between 1896 and 1898. Reference is given to details of the painting.

### Autor

Dr. RALF ANGST, Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 3949, Erbprinzenstraße 13, D-7500 Karlsruhe 1.

Zu den bevorzugten Modellen des Tiermalers WILHELM KUHNERT (1865–1926) zählte afrikanisches Großwild, vor allem Löwen und Elefanten. Ein monumentales Ölgemälde mit der vom Künstler mehrfach aufgegriffenen Thematik „Elefanten flüchten vor einem Steppenbrand“ wird von den Landessammlungen für Naturkunde aufbewahrt. Das Bild war jahrelang im Lichthof des Museums gegenüber der „Holzmadenwand“ ausgestellt. Trotzdem ist seine Existenz außerhalb Karlsruhes kaum bekannt, und auch GRETTMANN-WERNER (1979) hat es nicht ins Werkverzeichnis KUHNERTS aufgenommen.

Nach der Rückkehr von seiner ersten Ostafrikareise im April 1892 wertete KUHNERTS die Erfahrungen der Expedition aus. Ausstellungen seiner Afrikabilder in Berlin und Düsseldorf 1893 brachten ihm Anerkennung. 1903 fand in Karlsruhe die Deutsch-Koloniale Jagdausstellung statt, in der der Künstler Raum 2, einen Hauptsaal im Gebäude der Jubiläums-Kunstaussstellung von 1902 mit seinen Arbeiten und mit Jagdtrophäen ausstattete



Abbildung 1. Das Gemälde „Elefanten flüchten vor einem Steppenbrand“ im Museum am Friedrichsplatz, Karlsruhe. – Foto V. GRIENER.

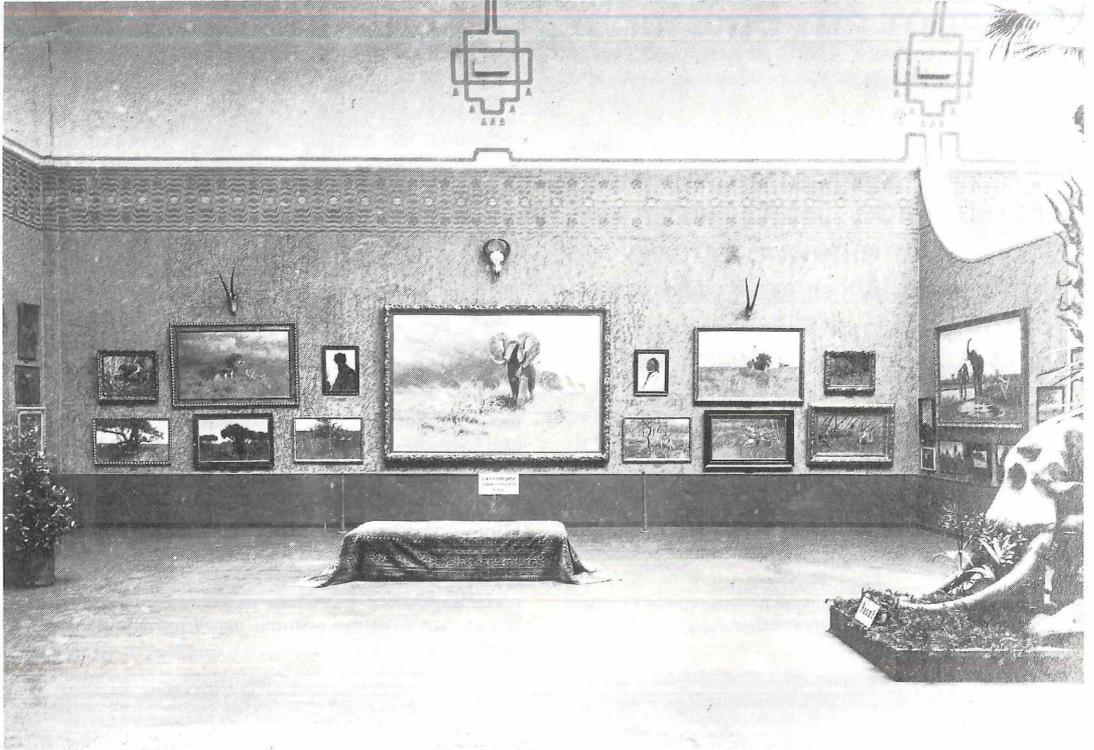


Abbildung 2. Ausstellung von Gemälden, Zeichnungen und Jagdtrophäen des Malers WILHELM KUNERT anlässlich der Deutschen Kolonialen Jagdausstellung in Karlsruhe 1903. – Foto W. KRATT.

(Abb. 2). Der Ausstellungskatalog nennt 84 Ölbilder und 3 „Rahmen mit Illustrationen“, in denen jeweils bis zu 10 Studien zusammengefaßt waren. Ungefähr die Hälfte der Bilder wurde zum Verkauf angeboten. An erster Stelle der Liste stand das Karlsruher Elefantengemälde. KUNERT machte es am 8. 6. 1904 dem Großherzoglichen Naturalienkabinett zum Geschenk. Am 25. 8. des gleichen Jahres verlieh Großherzog FRIEDRICH VON BADEN I. dem Künstler das Ritterkreuz II. Klasse des Ordens vom Zähringer Löwen.

Auf dem Gemälde (Abb. 1) dominiert rechts im Mittelgrund ein dem Betrachter entgegenschreitender Elefantenbulle mit witternd erhobenerm Rüssel und vorgeklappten Ohren. Der Körper des Elefanten steht über der Horizontlinie, die wenig unterhalb der Bildmitte verläuft und durch die verunsicherte Herde belebt wird. Der leuchtend blaue Himmel mit drohend düsteren Rauchschwaden kontrastiert zur hellverstaubten, trockenen Steppenvegetation des Vordergrundes, die durch Dornengestrüpp aufgelockert wird. Eine ähnliche Konzeption liegt auch später entstandenen Ölbildern mit der gleichen Thematik zugrunde.

Der Rahmenausschnitt des Gemäldes ist ca. 205 cm hoch und 311 cm breit. Das Format übertrifft alle in GRETTMANN-WERNERS Werkverzeichnis aufgenomme-

nen Arbeiten KUNERTS.

Die Entstehungszeit des Gemäldes ist nicht vermerkt, doch weist das Schriftbild der Signatur KUNERTS Charakteristika auf, die sich in bestimmten Zeitabschnitten ändern. Nach den von GRETTMANN-WERNER erarbeiteten Unterlagen muß das Bild zwischen 1896 und 1898 geschaffen worden sein. Der Malstil KUNERTS, der verschiedene Entwicklungsstufen durchmachte, steht jedoch nicht in vollem Einklang mit der Zeit des Schriftzuges der Signatur. Der Bildhintergrund ist fein gemalt mit glatter Oberfläche, wie bei früheren Arbeiten. Im Mittel- und Vordergrund mit dem Bullen und der Vegetation der Landschaft wird der Farbauftrag pastos und man erkennt die Pinselstriche. Diese Entwicklung läßt sich nach GRETTMANN-WERNER normalerweise erst von ca. 1900 bis 1912 beobachten. Das Gemälde kann deshalb als eine fortschrittliche Darstellung der Malperiode eingestuft werden, die der stilistischen Entwicklung vorgeht.

Auf einige Besonderheiten des Bildes sei hingewiesen. Sie betreffen vor allem den Bullen als zentrale Figur, dessen Ohren auffällig über den Kopf nach oben gerundet sind und über ihrem Ansatz oberhalb des Kopfes zipfelartig auslaufen (Abb. 3).

Bei erwachsenen afrikanischen Savannenelefanten Lo-

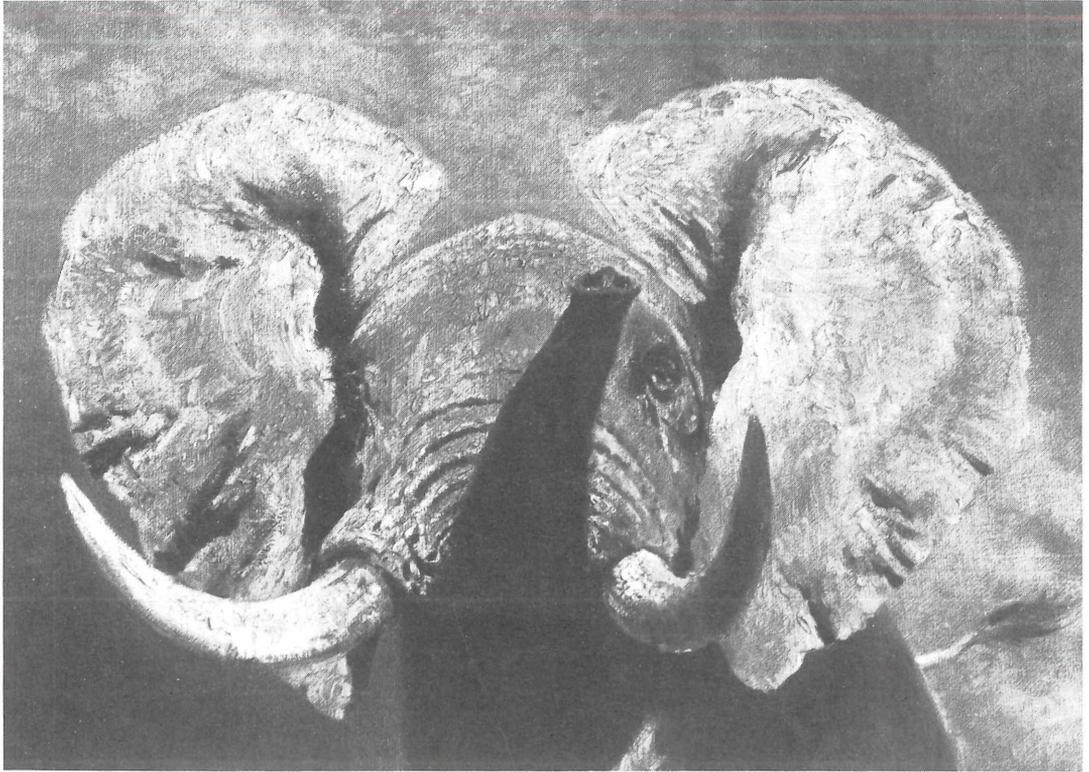


Abbildung 3. Ausschnitt des Karlsruher Elefantengemäldes. – Foto V. GRIENER.

*xodonta africana africana* (BLUMENBACH, 1797) klappt sich der obere Ohrtrand nach hinten um. Ein Aufrichten dieses Randes, so daß die volle Ohrgröße sichtbar wird, ist möglich, wenn die Tiere den Kopf rasch senken, nicht aber bei erhobenem Haupt wie im Gemälde. Dies kann man auch an zahllosen später veröffentlichten Fotos aus freier Wildbahn erkennen (z. B. BERG 1926 oder BEARD 1965). Die „Zipfel“ über dem Kopf lassen sich als Fehldeutung des nach hinten umgeschlagenen Ohrandes erklären. Außerdem erinnern die gerundeten Konturen im Vor- und Überaugenbereich wie auch der Stirnregion an ein Jungtier.

Die Darstellung des Elefanten steht im Widerspruch zur Gewohnheit KUHNERTS, seine Modelle porträtartig exakt zu skizzieren und ebenso sorgfältig in die Gemälde zu übertragen. Es liegt daher auf der Hand, daß der Künstler bis zur Arbeit am Gemälde keine Gelegenheit gehabt hatte, einen ausgewachsenen männlichen afrikanischen Elefanten aus der Nähe zu studieren. Das Ölbild wurde zwar zeitlich nach KUHNERTS erster Ostafrika-reise (1891/92) gemalt, doch war es dem Künstler auf dieser Expedition wahrscheinlich noch nicht möglich gewesen, umfassende Kenntnisse über Elefanten zu sammeln. Erst 1885 war durch die „Berliner Konferenz“ der Besitz deutscher Kolonien in Afrika geregelt worden

(CORNEVIN 1966). So zeigte sich während KUHNERTS Expedition das Gebiet noch unerschlossen und unsicher. Deshalb hatte der Maler im Gegensatz zu seinen nachfolgenden Reisen nur in einem verhältnismäßig kleinen Gebiet im Norden Deutsch-Ost-Afrikas (Tanga, Lake Jipe, Moshi, Kilimandjaro) von Missionsstationen aus agiert. Seine in späteren Jahren geschaffenen Elefantenarbeiten sind anatomisch korrekt.

In zoologischen Gärten gab es offenbar zur Entstehungszeit des Gemäldes keine erwachsenen afrikanischen Elefantenbullen. Auch der berühmte „Jumbo“ vom Londoner Zoo war schon 1885 in Amerika verunglückt (CARRINGTON 1962). Es liegt aber die Vermutung nahe, daß Elefantenbeobachtungen aus dem Berliner Zoo ins Ölbild einfließen. Dort lebten die afrikanische Elefantenkuh „Mary“ und Jungtiere, deren Fotos HECK (1899) veröffentlichte. Bezeichnenderweise sind die Ohren von „Mary“, die nicht gerade einen konstitutionell optimalen Eindruck macht, in unüblicher Weise anstatt nach hinten schwach nach vorn umgekrempelt. Auf „Mary“ deutet auch die Elefantenkuh im Gemäldehintergrund rechts vom großen Bullen hin. Die Einzeltiere der Herde sind jedoch wesentlich als dramatisierendes Element des Hintergrundes für den großen Bullen dargestellt. Das Riesenformat des Bildes erzwingt vom Be-

trachter einen größeren Abstand, der die detaillierte Ausarbeitung der Herdenindividuen sinnlos macht und zu vereinfachter Darstellung zwingt.

Als weitere Eigentümlichkeit fällt die Beleuchtung auf. KUHNERT beachtete die täglichen Lichterscheinungen sehr genau und gab darüber viele Hinweise in seinen Expeditionstagebüchern (GRETSMANN-WERNER). Um so auffälliger zeigt sich im Karlsruher Gemälde, daß die Herde im Hintergrund von vorn rechts durch die Sonne bestrahlt wird, während auf den großen Bullen als wichtigste Figur die Lichtstrahlen von vorn und hauptsächlich von oben fallen, so daß sich der Schatten links, d. h. unter der rechten Seite des Tieres, am Boden abzeichnet.

Vor allem die Besonderheiten der Lichtverteilung, aber auch die überhöht gemalten Ohren sind wahrscheinlich zur Steigerung der Dramatik der Situation eingesetzt. Aus der Masse des durch harte Schlagschatten verdunkelten Elefantenkörpers hebt sich die linke Vorderextremität ins volle Sonnenlicht und verstärkt beim Beschauer die Vision der Bewegung des auf ihn zukommenden Riesentieres. Die überragend großen Ohren steigern den überwältigenden Eindruck. Die Position des Elefanten in der Bildmittelebene gestattet einerseits die Darstellung der kargen ostafrikanischen Landschaft im Vordergrund, schafft aber zugleich einen wichtigen „psychologischen Sicherheitsabstand“ für den Betrachter. Dieser Abstand bleibt durch die schreitende Vorwärtsbewegung des Giganten gewahrt und wird nicht durch stürmendes Voraneilen zerstört. Nach gleichen Prinzipien baute KUHNERT auch nachfolgende Elefantenbilder auf. Man kann sich vorstellen, daß das Karlsruher Gemälde in einer Zeit, als die Kenntnis der afrikanischen Tierwelt bei der Bevölkerung noch gering war, jedoch der Kolonialismus das Interesse auf die Überseegebiete richtete, Aufsehen erregte.

Das Ölbild überdauerte die Zerstörung des Museumsgebäudes im Jahre 1942. Es wurde nach Kriegsende von Angehörigen der Besatzungsmacht durch Bajonettstiche beschädigt (RITZI mündl.), schließlich aber vom Präparator SILBER meisterhaft restauriert. Viele Jahre hing das Gemälde mit modernem Rahmen an der Nordwand des Lichthofes. 1982 erhielt es einen neuen Platz im MAX-AUERBACH-Saal, dem Vortragsraum des Museums. Dazu wurde es wieder mit dem Originalrahmen versehen. Das ist auch aus historischer Sicht begrüßenswert, denn WILHELM KUHNERT pflegte die Rahmen für seine Gemälde selbst auszusuchen.

Mein Dank für die Unterstützung mit Daten gilt Herrn G. MAYER, Karlsruhe.

#### Literatur

- ANONYM & AUERBACH, M. (1903): Offizieller Katalog der Deutsch-Kolonialen Jagdtausstellung. – 2. Aufl., 150 S.; Karlsruhe.
- BERG, B. (1926): Abu Markúb. Mit der Filmkamera unter Elefanten und Riesenstörchen. – 187 S., 63 Tafeln; Berlin (Dietrich Reimer).
- BEARD, P. H. (1965): Die letzte Jagd. – 256 S.; Luzern u. Frankfurt (Bucher).
- CARRINGTON, R. (1962): Elefanten. Ein kurzer biologischer, entwicklungsgeschichtlicher und kulturhistorischer Überblick. – 343 S., 24 Bildtafeln; Zürich (Diana).
- CORNEVIN, R. & M. (1966): Geschichte Afrikas, von den Anfängen bis zur Gegenwart. – 476 S.; Stuttgart (Klett).
- GRETSMANN-WERNER, A. (1979): WILHELM KUHNERT (1865–1926). Tierdarstellungen zwischen Wissenschaft und Kunst. – Dissertation Universität Hamburg; gedruckt erschienen 1981: 246 S., 143 Abb.; Hamburg (Toro).
- HECK, L. (1899): Lebende Bilder aus dem Reiche der Tiere. Augenblicksaufnahmen nach dem lebenden Tierbestande des Berliner Zoologischen Gartens. – 200 S., 196 Abb.; Berlin, Wien, London, Paris, Chicago (Werner).
- KUHNERT, W. (1923): Im Lande meiner Modelle. – 3. Aufl., 281 S., 24 Steinzeichnungen, 8 Farbtafeln; Leipzig (Klinkhardt & Bierhammer).
- KUHNERT, W. (1925): Meine Tiere. – 125 Bildtafeln; Berlin (Reimar Hobbing).
- SIEGFRIED RIETSCHEL

## Eine große *Seiocrinus*-Platte im Museum am Friedrichsplatz

Zweifellos ist die große Holzmadenwand – beim Wiederaufbau nach den Kriegszerstörungen im Lichthof des Obergeschosses errichtet – ein herausragender Anziehungspunkt des Museums am Friedrichsplatz. Die Größe der Schauwand trägt hierzu ebenso bei, wie Schönheit und Anordnung der Fossilien: zwei Ichthyosaurier, ein Meereskrokodil, Ammoniten, Fische und eine kleine *Pentacrinus*-Gruppe. Die Besucher wissen es auch zu schätzen, daß jene Fossilien, die in greifbarer Höhe angebracht sind (*Dapedius*, *Lepidotes*, *Pachycormus*, Ammoniten und die *Pentacrinus*-Gruppe), betastet werden dürfen. Über nunmehr 20 Jahre hinweg haben zwar die „angreifbaren“ Fossilien Gebrauchsspuren davongetragen, man muß jedoch den sich über viele Jahrzehnte fortsetzenden Substanzverlust im Verhältnis zum didaktischen Gewinn sehen. So sind die Abnutzungerscheinungen an den Fischen Ammoniten und der, ohnehin auf Treibholz zusammenmontierten, kleinen *Pentacrinus*-Gruppe durchaus zu verschmerzen.

Die Holzmadenwand nimmt freilich auch eine zentrale Stellung in der Ausstellung ein. Von der Eingangshalle aus erahnt man ihre Schönheit schon, wenn man in das

Abbildung 1. *Seiocrinus subangularis* (MILLER), Lias Epsilon II, Ohmden, Stbr. J. Fischer OHG. Gruppe von ca. 10 Exemplaren ohne Anheftungsrund. Durchmesser der Kronen ca. 70 cm (Nebenkronen ca. 40 cm), Länge einzelner Stiele mehr als 3 m. Größe der Platte: 2,65 x 1,74 m. Erworben mit Landesmitteln 1985. – Foto V. GRIENER, LNK.



Museum gerade erst hereingekommen ist. So zieht sie manchen Besucher aus der Eingangshalle in das Obergeschoß. Leider hat der Treppenaufgang selbst nicht mehr die alte Architektur, die ihm der großherzogliche Oberbaurat KARL JOSEF BERCKMÜLLER einst gab. Der Wiederaufbau verlieh dem Oktogon der Treppe eine kühle, schmucklose Atmosphäre, die durch eine nüchterne Uhr an der mittleren Wand nicht gefälliger wurde. Wir haben lange nach attraktiven Lösungen für eine Belebung des Treppenaufganges gesucht. Dabei wurde u. a. diskutiert, ob nicht auf einem in Höhe des ersten Treppenabsatzes einzufügenden Podest ein größeres Schauobjekt (Mammut-Rekonstruktion, Dinosaurier) aufgestellt werden könnte – früher stand dort auf einer Säule ein Gutenberg-Denkmal; dieses hatte zwar die Kriegszerstörung überdauert, wurde aber Mitte der 50er Jahre zusammen mit den damals noch erhaltenen kunstgeschmiedeten Brüstungen abgerissen. Der beengte Raum innerhalb des Oktogons ließ es dann aber doch günstiger erscheinen, die aufstrebende Rückwand durch ein großes Wandfossil attraktiver zu gestalten. Dafür kam aus verschiedenen, insbesondere aber thematischen Gründen – gewissermaßen als Vorbereitung auf die Holzmadenwand – nur ein Großfossil aus dem süddeutschen Lias Epsilon in Frage. Der Architektur folgend sollte es ein Hochformat von maximal 1,90 m Breite, aber möglichst großer Höhe sein. Erst 1984/85 konnten wir dann ein passendes Objekt zum Erwerb ausfindig machen.

Die 1985 aufgehängte Platte stammt aus dem „Dicken Fleins“ (Lias Epsilon II) des Schieferbruches Ohmden (am Schlierbacher Wald) der Fa. Jürgen Fischer OHG, von der sie auch 1984 geborgen, präpariert und montiert wurde. Sie zeigt die ursprüngliche Schichtebene von der Schicht-Unterseite her präpariert. Ihre Größe beträgt 2,65 x 1,74 m, und deckt mithin ca. 4,6 qm Fläche. Das bedeutet freilich bei einer Stärke von ca. 10 cm auch ein Gewicht von etwa einer Tonne (einschl. Eisenrahmen). Die Platte ist nur geringfügig an der jetzt rechts oben liegenden Ecke mit einem ca. 30 cm langen Stielstück ergänzt und sonst vollständig.

Richten wir uns bei einer kurzen Beschreibung nach der jetzigen Aufhängung, so sehen wir oben eine frei liegende, voll entfaltete, große Krone von ca. 70 cm Durchmesser, die teilweise von einer nicht voll entfalteten Krone geringeren Durchmessers (ca. 40 cm) überlagert wird. Im Zentrum der Platte befindet sich ein Gewirr von Stielen und Kronen, das nur schwer durchschaut werden kann. Von der Mitte zieht sich nach links unten ein Bereich, in dem 9–10 Stiele seilartig miteinander verdreht sind. Diese Zahl entspricht auch der Anzahl der großen Kronen. Die Stiele sind überwiegend im Zusammenhang, meist gebogen und nur stellenweise abgknickt oder abgerissen. Die Knicke der Stiele sprechen für begrenzte Flexibilität der Stiele im Zustand der Einbettung, und die abgebrochenen Stielenden finden teils keine Fortsetzung. Dort, wo die Stiele sich seilartig miteinander verwinden, sind einige von ihnen in Einzelglie-

der zerfallen. Der Zerfall fand erst am Ort der Einbettung statt. Die Stiele sind arm an Cirren und mindestens 2–3 m lang. An keiner Stelle lassen sich Wurzelabschnitte erkennen, die der Anheftung gedient haben könnten. Die Seelilien sind demnach frei im Wasser getrieben, bevor sie zum Grund sanken und eingebettet wurden; es ist jedoch wahrscheinlich, daß sie ursprünglich, wie viele andere *Seirocrinus*-Funde, an einem treibenden Baumstamm wuchsen. Von diesem könnten sie bei stark bewegter See gemeinsam losgerissen worden sein, wobei sich ihre Stiele untereinander verdrehten und die Gruppe beisammen hielten.

Die Kronen der Seelilien haben zwei Größen. Die großen Kronen weisen, soweit sichtbar, alle etwa gleiche Durchmesser (ca. 70 cm) auf. Ihre Zahl läßt sich nur schwer ermitteln, da sich viele Strukturen überlagern. Nahezu frei liegen je eine Krone nahe der Ober- und Unterkante der Platte, zwei weitere im oberen Drittel; der rechten fehlen die äußeren Teile der Arme, die offensichtlich schon vor der Einbettung abbrechen. Im unteren Mittelfeld dürften 5–6 Kronen liegen, von denen drei gut im Zusammenhang zu sehen sind. Die kleineren Kronen von ca. 40 cm Durchmesser liegen bei einigen der großen Kronen dicht unterhalb des Kelches. Ohne genaue Untersuchung läßt sich nicht feststellen, ob sie aus Verzweigungen eines Hauptstieles hervorgehen oder an diesem angeheftet sind.

Unsere Museumsbesuchern empfehlen wir den Versuch, einmal die Kronen zu zählen, den Stielen zuzuordnen und deren Gordischen Knoten zu entwirren. Mit den prächtigen, riesigen *Seirocrinus*-Platten in Stuttgart, Tübingen und Holzmaden kann sich unsere neue Platte zwar nicht hinsichtlich der Größe messen, wohl aber in der Schönheit.

LASZLO TRUNKO

## Geologische Aufschlußgrabung am Höwenegg

Der Höwenegg im Hegau, nahe der Stadt Immendingen gelegen, ist als Fundstätte jungtertiärer Wirbeltiere in einzigartiger Erhaltung bekannt. Mehrere mehr oder weniger komplett erhaltene Skelette von großen Huftieren, vor allem dem dreizehigen Urpferd *Hipparion* und der Antilope *Miotragocerus* wurden dort ergraben.

Diese Grabungen fanden dort zwischen 1950 und 1963 statt. Sie wurden zunächst von der Universität Freiburg aus begonnen, aber bald von den Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe (Dr. E. JÖRG) und dem Hessischen Landesmuseum in Darmstadt (Prof. Dr. H. TOBIEN) gemeinsam weitergeführt. Ein Teil der besten Funde liegt in den Landessammlungen für Naturkunde; auch sind wir das einzige Museum, wo sie in größerem Rahmen gezeigt werden – seit 1985 im neugestalteten Saal „Badische Fossilfundstätten“

Über diesen Saal – welcher auch die wissenschaftlich wie wissenschafts-geschichtlich gleichermaßen berühmten Funde von Öhningen am Bodensee enthält – informiert der 1985 erschienene Ausstellungsführer „Südbadische Fossilfunde“ aus der Feder von S. RIETSCHEL, L. TRUNKO und W. WEISSBRODT. In ihm ist auch die Reproduktion des 13,50 m breiten Lebensbildes der Höwenegg-Landschaft vor 11 Millionen Jahren, geschaffen von W. WEISSBRODT, abgedruckt. Dieser Führer ist an der Pforte des Museums erhältlich.

Die Fundstätte wurde mit Verordnung vom 25. 2. 1982 nach § 22 Denkmalschutzgesetz als Grabungsschutzgebiet ausgewiesen. Über die Einhaltung dieser Vorschrift wacht im Auftrag des Landesdenkmalamtes das Forstamt Immendingen. Dem Leiter des Forstamtes, Herrn Forstdirektor Dr. HIRNER, sowie seinen Mitarbeitern und Kollegen, danken wir für stetes Interesse und konkrete Hilfe, so die Bereitstellung eines Bauwagens und Abschlagen vom Gehölz in der Fundstätte. Wir freuen uns auch über das wache Interesse und die Aufgeschlossenheit, die Herr Bürgermeister MAHLER und der Gemeinderat Immendingen unserem Vorhaben und damit auch der Geschichte ihrer Heimat gegenüber wiederholt zum Ausdruck gebracht haben. Über den beträchtlichen Schauwert hinaus besitzen die Höwenegg-Funde auch große wissenschaftliche Bedeutung. Die dort vorkommenden Urpferde markieren das erste Auftreten der Gattung *Hipparion* in Europa und sind damit eine wesentliche Zeitmarke der Wirbeltierpaläontologie. Es ist also verständlich, daß trotz der Ruhe, die in den letzten Jahrzehnten an der Fundstelle eingekehrt war, das Interesse an ihr nicht erlahmte. Ganz im Gegenteil: Gerade jetzt kam die wissenschaftliche Bearbeitung der Fossilfunde voll in Gang, unter Beteiligung in- und ausländischer Spezialisten.

Im Zusammenhang damit ist auch das Interesse an der Geologie der Fundstätte neu erwacht. Gerade wegen der paläontologischen Bedeutung der Funde ist es nun sehr wichtig festzustellen, welche der sich widersprechenden absoluten Altersdatierungen (zwischen 7 und

13 Millionen Jahre) richtig ist. Neben der Isotopenuntersuchung wurden seit Abschluß der seinerzeitigen Grabungen auch neue Methoden der absoluten Chronologie – z. B. Paläomagnetismus – entwickelt, für die neues Material benötigt wird. Des weiteren stehen sedimentologische Untersuchungen der Fundschichten – Ablagerungen eines ehemaligen Süßwassersees – noch aus. Wir sind noch nicht einmal sicher, ob der benachbarte Höwenegg-Vulkan während der Ablagerung der Höwenegg-Schichten tätig war, oder auch nur, ob er älter oder jünger ist als die Fundschichten.

Diese Fülle unbeantworteter Fragen war die Veranlassung für eine erneute Aufschließung der Schichtfolge. Da in den 23 Jahren seit der letzten Grabung die Grabungsstätte verfallen und zugewachsen ist, wurde dafür eine regelrechte Grabung notwendig. Diese Grabung fand nun zwischen dem 12. und 30. Mai 1986 statt, nahm also drei Wochen in Anspruch. Teilnehmer waren Prof. H. TOBIEN aus Mainz, der schon an den früheren Grabungen regelmäßig mitwirkte, Prof. R. BERNOR aus Washington/D. C., ein *Hipparion*-Spezialist, von den Landessammlungen für Naturkunde Prof. TRUNKO, dem Organisation und Grabungsleitung oblag, ferner Dr. BARANYI, M. LEOPOLD, W. MERX und W. MUNK. Da nicht alle Teilnehmer ständig dabei sein konnten, halfen unser ehemaliger Volontär H. KÖNIG aus Freiburg und der städtische Arbeiter B. WETZEL, den die Stadt Tuttlingen freundlicherweise für zwei Wochen abgeordnet hatte, mit. Wir haben annähernd in der Richtung des Einfallens der Schichten einen ca. 27 m langen Schurf mit Breiten zwischen 80 und 300 cm gezogen. Das Profil wurde feldgeologisch aufgenommen, und jede Schicht der aus einer Wechsellagerung von hellen Seetonen und rotbraunen Tuffiten bestehenden Folge getrennt beprobt. Es zeigte sich, daß wir nur die untere Hälfte des von JÖRG 1954 veröffentlichten Profils erfassen konnten. Die höheren Schichten sind im ehemaligen Grabungsareal nicht mehr vorhanden, sie wurden wahrscheinlich während der Grabungen seinerzeit vollständig abgetragen. Es besteht nur die Hoffnung, sie bei späteren Flächengrabungen in noch unverritzten Schollen wiederzufinden.

Allerdings wird ihre Identifizierung möglicherweise schwierig. Wir haben nämlich etwa 30 m nördlich und 15 m südlich von unserem Graben noch weitere kleinere Schürfe angelegt, die jeweils vollkommen abweichende Profile erschlossen, obwohl wir uns in den gleichen Niveaus bewegten, die auch im Hauptschurf anstanden. Ja noch mehr: Selbst im West- bzw. Ostteil unseres Grabens waren die Profile sehr unterschiedlich, und wir hatten Mühe, wenigstens einen Horizont durchgehend zu verfolgen. Ähnliche Erfahrungen hatte seinerzeit schon JÖRG machen müssen: Er konnte das Profil eines ca. 40 m nördlich gelegenen Probeschurfes ebenfalls nicht „einhängen“

Die Ursache dafür ist, daß wir uns im Uferbereich des ehemaligen Sees befinden, wo die Sedimente zeitlich und räumlich sehr schnell wechselten. Möglicherweise



Abbildung 1. Blick in den östlichen und zugleich tieferen Teil des Grabungsschurfes von 1986. – Foto L. TRUNKO.

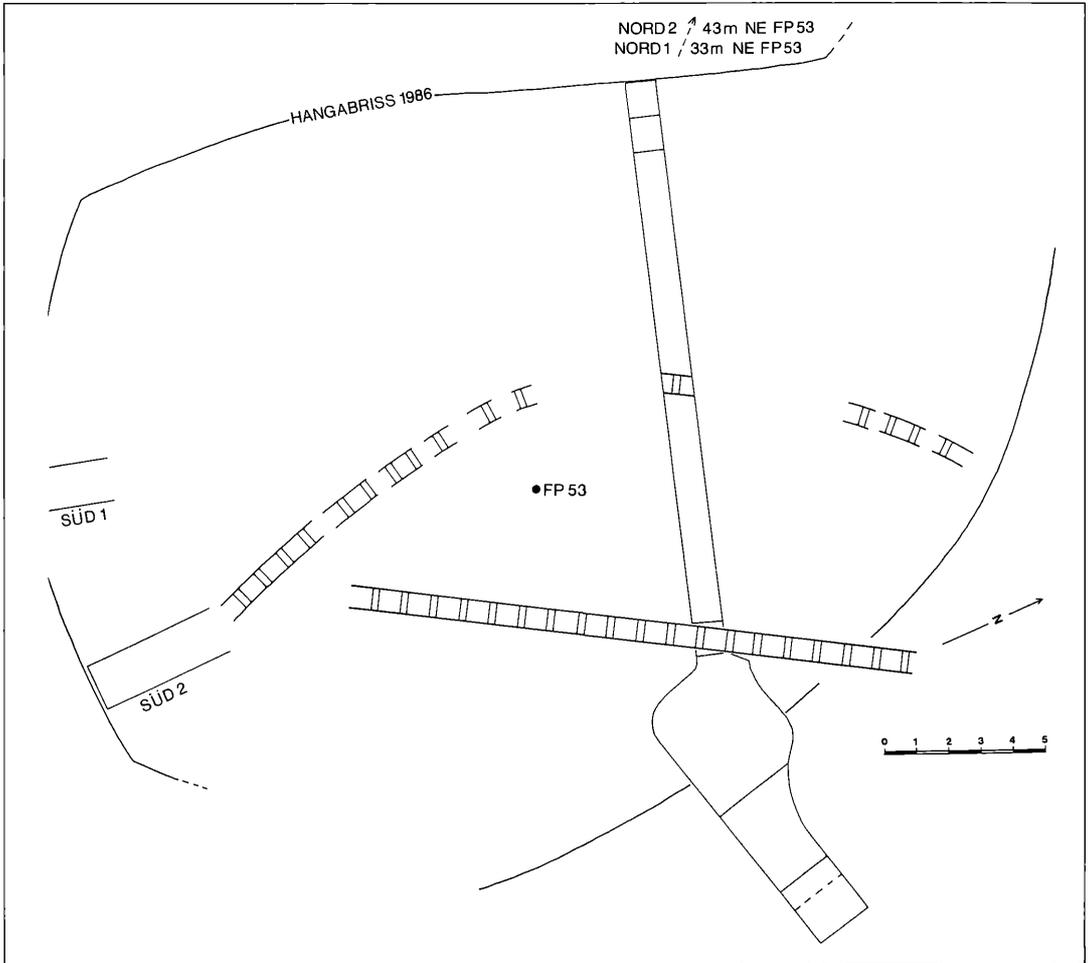


Abbildung 2. Lageskizze des Schurfes von 1986 in bezug zum Plan der früheren Grabungen. Aufnahme H. KÖNIG.

sind wir hier im Vorfeld einer ehemaligen Landzunge, die etwa aus südwestlicher Richtung in den See hineinragte; im „Nordschurf“ fanden sich keine Tuffite mehr, im „Südschurf“ dagegen nahmen sie über die Hälfte der Schichtenfolge ein. Während der fünfziger Jahre angelegte Schürfe in der weiteren Umgebung der Grabungsstätte (Eichwäldle in östlicher und Schaienloh in süd-südöstlicher Richtung), haben auch keine Tuffite, sondern nur feinkörnige und feingeschichtete Seetone erschlossen. Von diesem Ufer aus wurden – vermutlich bei starken Regenfällen – die Tuffmuren in den See geschüttet. Möglicherweise verfrachten sich die treibenden Kadaver im Strömungsschatten einer solchen Landzunge.

Natürlich fanden sich auch paläontologische Objekte. Es waren vor allem Wirbellose, wie Schnecken und Ost-rakoden, auch *Celtis*-Früchte und sonstige Pflanzenreste. An Wirbeltieren fanden wir im Nordschurf einige Fische, im Hauptgrabungsbereich Einzelknochen von *Miotragocerus* und *Hipparion* und ein Femur von *Aceratherium*. Es besteht also gute Aussicht, bei späteren Flächengrabungen, die in einigen Jahren folgen sollen, weiterhin gute Funde zu machen.

**Autor**

Prof. Dr. LASZLO TRUNKO, Landessammlungen für Naturkunde, Erbprinzenstraße 13, Postfach 3949, D-7500 Karlsruhe 1.

## FRIEDRICH KIEFER † 1897–1985

Mit FRIEDRICH KIEFER verstarb am 18. 4. 1985 ein lebenswürdiger Kollege und ein Wissenschaftler, dessen persönlicher Werdegang und Wirken in der heutigen Zeit kaum noch vorstellbar erscheinen.

Geboren am 6. September 1897 in Karlsruhe, trat KIEFER nach dem Besuch des humanistischen Gymnasiums in Bruchsal und der anschließenden Ausbildung in den Volksschuldienst ein, der ihn in folgende Orte des Landes Baden führte: Oberbaldingen (Kreis Donaueschingen), Büsingen (Kreis Konstanz), Mönchweiler (Kreis Villingen), Öfingen (Kreis Donaueschingen), Dilsberg (Kreis Heidelberg) und 1934 nach Karlsruhe. 1941 wurde er in den Höheren Schuldienst übernommen und gleichzeitig nach Bad Rippoldsau an die Lehrerbildungsanstalt versetzt; hier wurde er 1943 zum Studienrat befördert.

Während seiner Tätigkeit in Karlsruhe war er zum ehrenamtlichen Kustos der Landessammlungen für Naturkunde ernannt worden, wo er neben JOSEPH HAUER einen Arbeitsplatz eingeräumt bekam und sich hier ganz seinen Studien widmen konnte.

Die Aufgaben in Bad Rippoldsau verlagerten seine Tätigkeiten dann mehr auf die Unterrichtsgestaltung. Er verfaßte ein „Handbuch für den lebenskundlichen Unterricht an Volks- und Hauptschulen“, das kurz vor der Fertigstellung den Bombenangriffen in Leipzig zum Opfer fiel.

Nach den Kriegswirren, die Landessammlungen sowie seine Wohnung in Karlsruhe waren weitgehend zerstört, kam er 1946 auf Antrag von MAX AUERBACH an das Alexander-von-Humboldt-Gymnasium nach Konstanz, wurde 1959 zum Gymnasialprofessor ernannt und 1962 als Lehrer in den Ruhestand verabschiedet.

Schon 1920 hatte ihm sein Freund JOSEPH HAUER die Bekanntschaft mit ROBERT LAUTERBORN vermittelt; LAUTERBORN empfahl dem begeisterungsfähigen Junglehrer, sich mit den Ruderfußkrebsen zu beschäftigen, deren taxonomische Behandlung damals noch in den Anfängen steckte. KIEFER wandte sich deshalb 1922 an OTTO SCHMEL, der ihm weitere Hilfe und auch Zugang zur Spezialliteratur gewähren konnte. Schnell wuchs so die Zahl der Veröffentlichungen, und schon bald erhielt er zunehmend Aufsammlungen aus aller Welt, die etwa im Material der Sunda-Expeditionen, Wallacea-Expedition, aus dem Kongo und vielen anderen Gebieten zu umfassenden Bearbeitungen führten. Insgesamt weist das Verzeichnis seiner wissenschaftlichen Veröffentlichungen 287 Titel auf, wobei er 45 neue Gattungen, 253 neue Arten und 76 Unterarten beschrieb.

Seit 1924 ehrenamtlicher Mitarbeiter der damaligen Anstalt für Bodenseeforschung der Stadt Konstanz, konnte er hier nach 1946 seine Beschäftigung auch mit den Problemen des Bodensees selbst vertiefen. Sein be-



sonderes Interesse fanden dabei die aktuellen Fragen des Gewässers, insbesondere die zunehmende Eutrophierung, die technischen Großprojekte wie Regulierung, Schiffbarmachung des Hochrheins und Neckarstollen, zu einer Zeit also, als das Wort „Umweltschutz“ noch weitgehend fachintern gebraucht wurde. 1955 erschien sein Buch „Naturkunde des Bodensees“, das zusammen mit vielen Vorträgen zur sachlichen Information der Öffentlichkeit beitrug.

Als Nachfolger des altershalber ausscheidenden MAX AUERBACH übernahm er 1963 die ehrenamtliche Leitung des Konstanzer Institutes, die er bis zu dessen Übernahme durch das Land Baden-Württemberg (1970) innehatte. Gerade in dieser Eigenschaft war sein Eintreten für die öffentlichen Belange von besonderem Gewicht.

Schon sehr früh hatte sich FRIEDRICH KIEFER auch für den Naturschutz eingesetzt, als Berater des Landratsamtes Heidelberg (1928–1932), als Naturschutzbeauftragter für den Stadtkreis Karlsruhe (1936–1939) und später als Mitglied der Kreisnaturschutzstelle beim Landratsamt Konstanz (1955–1972). Zur weiteren naturkundlichen Erforschung Südwestdeutschlands sowie für Naturschutzzwecke stiftete er einen größeren Betrag, der als Professor-FRIEDRICH-KIEFER-Fonds vom Badischen Landesverein für Naturkunde und Naturschutz in Freiburg i. Br. verwaltet wird.

Die wissenschaftliche Arbeit von FRIEDRICH KIEFER konzentrierte sich in Konstanz auf umfassende Gattungsrevisionen, die als Grundlagen für die Behandlung der Copepoden in der „Limnofauna Europaea“ (1977) sowie in der Reihe „Das Zooplankton der Binnengewässer“ (1978) dienten. Großer Beliebtheit und Nachfrage erfreute sich auch sein Bestimmungsbuch „Ruderfußkrebse, Copepoda“ (1960), erschienen im Kosmos-Verlag. – Die wissenschaftlichen Sammlungen und die Bibliothek kamen nach seinem Tod in die Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe, also dorthin, wo FRIEDRICH KIEFER vor über 60 Jahren seine wissenschaftlichen Arbeiten begonnen hatte. Sie stehen hier für die weitere Forschung zur Verfügung.

Dem Lehrer und Wissenschaftler wurden mancherlei Ehrungen zuteil: Der Ehrenpromotion durch die Universität Freiburg 1951 und nach mehreren Ehrenmitgliedschaften naturwissenschaftlicher Vereine folgte schließlich 1976 die Verleihung des Bundesverdienstkreuzes, das die Breite seiner Verdienste „um Volk und Staat“ würdigte.

FRIEDRICH KIEFER wollte kein bequemes Leben führen. Sein breitgefächertes Interesse, seine fast besessene Arbeitsfreude bescherten ihm eine Fülle von Wissen, das er weiterzugeben mußte.

U. EINSLE

Mit Prof. Dr. FRIEDRICH KIEFER verstarb 1985 ein Forscher, der sich zeit seines Lebens eng mit seiner Geburtsstadt Karlsruhe und dort den (Badischen) Landessammlungen für Naturkunde verbunden fühlte. Dies gilt besonders für die Jahre von 1934 bis 1942, in denen Direktor Prof. Dr. MAX AUERBACH zahlreiche ehrenamtliche Mitarbeiter mit wissenschaftlichen Aufgaben an das Museum binden konnte. Unter ihnen sind neben F. KIEFER der Rotatorien-Spezialist H. HAUER und der Botaniker A. KNEUCKER zu nennen. Als eine späte Frucht dieser wissenschaftlichen Blütezeit fiel nun das wissenschaftliche Erbe und Arbeitsmaterial FRIEDRICH KIEFERS – Sammlungen, Bibliothek, Forschungsmikroskop – seinem ausdrücklichen Wunsche gemäß an seine frühere Wirkungsstätte in Karlsruhe. Dieses Erbe ist nicht nur der Zoologischen Abteilung eine kostbare Bereicherung ihrer Arbeitsgrundlagen, es erlegt den Landessammlungen für Naturkunde auch eine Verpflichtung auf, dies ihr Anvertraute weiter zu pflegen und als Forschungsrichtung zu fördern.

FRIEDRICH KIEFER ging ganz in seiner Wissenschaft auf. Seinen letzten Willen, vorher mehrfach ausgesprochen, hat er erst auf dem Krankenbett diktiert. So haben die Landessammlungen vornehmlich Herrn Präsident i. R. Dr. HELMUT PRASSLER (Landesanstalt für Umweltschutz) als Testamentsvollstrecker und den Erben von FRIEDRICH KIEFER zu danken, daß der Wunsch des Verstorbenen bereitwillig, rasch und unbürokratisch in die Tat umgesetzt wurde.

Herausgeber und Redaktion

## JOSEF SCHMITHÜSEN †



Am 2. 9. 1984 verstarb JOSEF SCHMITHÜSEN im Alter von über 75 Jahren. Sein Lebensweg sei kurz skizziert: Geboren am 30. 1. 1909 in Aachen, Studium an der TH Aachen (1927–1929), anschließend an der Universität Bonn, 1934 Promotion bei LEO WAIBEL in Bonn mit einer Arbeit über den Niederwald des linksrheinischen Schiefergebirges, 1939 Habilitation an der Universität Bonn, Kriegsteilnahme und anschließend zweijährige Gefangenschaft, 1949 Ernennung zum Diätendozent an der TH Karlsruhe, 1959 Ernennung zum Ordentlichen Professor, nach 1962 bis zur Emeritierung (1977) Ordentlicher Professor an der Universität des Saarlandes in Saarbrücken.

Hier soll nur die vegetationskundliche Seite des Wirkens von J. SCHMITHÜSEN dargestellt werden. Seine Bedeutung für die Geographie und seine Verdienste um die Universität des Saarlandes, hier vor allem um den Ausbau der Biogeographie wurden an anderer Stelle gewürdigt (RATHJENS & MÜLLER 1979, 1984). SCHMITHÜSEN hat selbst eine Darstellung seines Lebens und seiner Arbeit gegeben (SCHMITHÜSEN 1979). Ein Schriftenverzeichnis der bis 1974 erschienenen Aufsätze findet sich im Sammelband „Landschaft und Vegetation“.

Die biologischen Interessen von J. SCHMITHÜSEN wurden bereits auf der Schule durch seinen Lehrer M. SCHWICKERATH geweckt. Die vegetationskundliche Arbeitsweise lernte er auf jenem legendären Lehrgang

kennen, der 1928 von W. SCHOENICHEN organisiert und von J. BRAUN-BLANQUET geleitet wurde. Bei dieser „Geburtsstunde“ der Pflanzensoziologie in Deutschland waren neben J. SCHMITHÜSEN als junger Student J. BARTSCH, K. HUECK, M. SCHWICKERATH und R. TÜXEN (um nur einige zu nennen) dabei.

Studienweg und Laufbahn an der Universität von J. SCHMITHÜSEN verliefen in der Geographie, doch war SCHMITHÜSEN in gleicher Weise Geograph und Vegetationskundler. Schon früh hat er die Bedeutung der pflanzensoziologischen Arbeitsweise bei der Landschaftsforschung erkannt und immer wieder herausgestellt. Die Vegetation war für ihn ein wichtiges Glied im Gefüge der Landschaft. Dabei strebte er auf der einen Seite eine sorgfältige Analyse der Vegetation an, weit über Verbände und Assoziationen hinausgehend, bis hin zu Varianten und Subvarianten, auf der anderen Seite forderte er, als Synthese den landschaftlichen Bezug der ausgedehnten Vegetationsheiten herzustellen. Seine Vorstellungen einer Synthese zwischen Geographie, Pflanzengeographie und Pflanzensoziologie mündeten in der „Vegetationsgeographie“, die er in einem Band des Lehrbuchs der „Allgemeinen Geographie“ darstellte (1. Aufl. 1959, 2. Aufl. 1961, 3. Aufl. 1969, englische, russische und japanische Übersetzungen), wie im „Atlas zur Biogeographie“ (1976). Auch im „Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands“, das von J. SCHMITHÜSEN zusammen mit E. MEYNER u. a. herausgegeben wurde (1962 abgeschlossen), erhielt die Vegetation einen besonderen Stellenwert. Bei diesen Arbeiten mag auch der Einfluß seines früheren Lehrers M. SCHWICKERATH mitgewirkt haben, der bei seinen vegetationskundlichen Untersuchungen ebenfalls „Gestaltungswahrnehmung und wissenschaftliche Analyse“ verband und immer den Bezug zur Landschaft herausarbeitete. Die mediterrane Vegetation, die er auf einem Studienaufenthalt bei BRAUN-BLANQUET in Montpellier bereits vor dem Kriege kennenlernte, begeisterte ihn. Hierher hat er immer wieder Studentenexkursionen geführt und auch mehrere Dissertationen angeregt. Das besondere Interesse SCHMITHÜSENS galt der Vegetation Chiles. Auf einer ersten Forschungsreise (1952/1953) konnten die Grundlagen der Vegetationsgliederung Chiles erarbeitet werden, eine zweite Reise, zusammen mit E. OBERDORFER und H. KÜHLWEIN (1957/1958) brachte als Ergebnis eine gründliche vegetationskundliche Bearbeitung (OBERDORFER 1958). In den südamerikanischen Lorbeerwäldern wurde SCHMITHÜSEN mit dem Epiphytenreichtum dieser Waldbestände konfrontiert; umfangreiche Aufsammlungen von Moosen und Flechten zeigen, daß er ihre Bedeutung für diese Biocoenosen erkannte und in seiner gründlichen Art auch zu erfassen versuchte. Den Reisen nach Chile folgten weitere, wobei gerade den Lorbeerwaldgebieten etwa in Neuseeland oder in Japan besonderes Interesse entgegengebracht wurde.

Zum 65. Geburtstag von J. SCHMITHÜSEN wurde eine Reihe wichtiger Arbeiten in einem besonderen Band un-

ter dem beziehungsreichen Titel „Landschaft und Vegetation“ nachgedruckt. Neben seiner auch heute noch aktuellen Dissertation sind hier z. B. die Arbeiten über Anfänge und Ziele der Vegetationsgeographie (1957) oder über die Rolle der Nadelhölzer in Waldgesellschaften der südlichen Anden (1960) zu finden. Zum 70. Geburtstag wurde er mit einem Festband mit dem Titel „Landschaftsforschung und Ökologie“ geehrt, zu dem zahlreiche Forscher des In- und Auslandes beigetragen haben.

Nach dem Tode von J. SCHMITHÜSEN gelangten Herbar und die Sonderdrucksammlung durch Stiftung der Erben an die Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe. Die botanischen Aufsammlungen, von denen ein großer Teil von seinen Chile-Reisen stammt, ergänzen hier bestens das von E. OBERDORFER gesammelte Material. Die umfangreiche Sonderdruck-Sammlung, die durch mehrere Karteien musterergütig erschlossen ist, steht hier weiterhin der wissenschaftlichen Arbeit zur Verfügung.

#### Schriften

- RATHJENS, C. & MÜLLER, P. (1979): Lieber JOSEF SCHMITHÜSEN. In: Landscape Ecology. Biogeographica **16**: 1–4; The Hague – Boston – London.
- RATHJENS, C. & MÜLLER, P. (1984): Früh erkannt: Landschaft als Umwelt. Zum Tode von Prof. Dr. J. SCHMITHÜSEN. – Saarbrücker Zeitung, Januar 1984.
- SCHMITHÜSEN, J. (1974): Landschaft und Vegetation. Gesammelte Aufsätze von 1934 bis 1971. – Arb. Geogr. Inst. Univers. Saarbrücken, **18**: 543 S.; Saarbrücken. (Hier: S. 23–29 Verzeichnis der Schriften bis 1974.)
- SCHMITHÜSEN, J. (1979): Von der Heimat zur Welt. Rückblick auf Studium, Forschung und Lehre. – 21 S.; Saarbrücken.

G. PHILIPPI

## Publikationen der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe

### andrias

unregelmäßig erscheinende Einzelbände zu Themen aus naturkundlichen Forschungsgebieten.

1. Taxonomie und Phylogenie von Arthropoden. – 102 S., 37 Abb., 37 Tab.; Karlsruhe 1981 . . . . . DM 34,–
2. Vegetationskunde und Lichenologie. – 64 S., 17 Abb., 23 Tab.; Karlsruhe 1983 . . . . . DM 28,–
3. Morphologie und Taxonomie von Insekten. – 104 S., 172 Abb., 3 Tab.; Karlsruhe 1983 . . . . . DM 40,–
4. Fossilfundstätte Messel. – 171 S., 49 Abb., 17 Taf.; Karlsruhe 1985 . . . . . DM 60,–
5. Taxonomie und Phylogenie von Arthropoden. – 224 S., 114 Abb., 13 Tab.; Karlsruhe 1986 . . . . . DM 65,–

### carolinea

setzt mit Band 40 die von 1936 bis 1980 mit 39 Bänden erschienenen „Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland“ fort. Jahresbände mit naturkundlichen Arbeiten und Mitteilungen aus dem südwestdeutschen Raum und aus dem Museum am Friedrichsplatz in allgemeinverständlicher Form.

- Band 40: 128 S., 96 Abb., 38 Tab.; Karlsruhe 1982 . . . . . DM 43,–  
Band 41: 152 S., 96 Abb., 24 Tab., 1 Taf.; Karlsruhe 1983 . . . . . DM 48,–  
Band 42: 148 S., 67 Abb., 24 Tab., 2 Taf.; Karlsruhe 1985 . . . . . DM 48,–  
Band 43: 132 S., 105 Abb., 15 Tab., 1 Farbtaf.; Karlsruhe 1985 . . . . . DM 48,–  
Band 44: 184 S., 109 Abb., 29 Tab., 1 Taf., 7 Farbtaf.; Karlsruhe 1986 . . . . . DM 48,–

### Beihefte

der Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland.

Monografische Arbeiten, in unregelmäßiger Folge.

1. H. HÖLZEL: Die Neuropteren Vorderasiens, 4. Myrmeleonidae. – 103 S., 197 Abb.; Karlsruhe 1972 . . . . . DM 30,–
2. G. FUCHS: Das Unterdevon am Ostrand der Eifeler Nordsüd-Zone. – 163 S., 18 Abb., 9 Taf., 2 Karten; Karlsruhe 1974 . . . . . DM 51,–
3. R. U. ROESLER & P. V. KÜPPERS: Die Phycitinae (Lepidoptera: Pyralidae) von Sumatra; Taxonomie Teil A. – 249 S., 7 Abb., 36 Taf.; Karlsruhe 1979. . . . . DM 48,–
4. R. U. ROESLER & P. V. KÜPPERS: Die Phycitinae (Lepidoptera: Pyralidae) von Sumatra; Taxonomie Teil B, Ökologie und Geobiologie. – 282 S., 4 Abb., 42 Taf.; Karlsruhe 1981 . . . . . DM 48,–

### Führer zu Ausstellungen

1. Das Vivarium (L. BECK) – 3. Aufl., 46 S., 65 Abb., 8 Farbaufnahmen; Karlsruhe 1983 . . . . . DM 3,–
2. Kriechtiere und Lurche – Sonderausstellung 40 Jahre Vivarium (L. BECK) . . . . . vergriffen
3. Ursprung des Menschen (R. ANGST) – 3. Aufl., 56 S., 100 Abb.; Karlsruhe 1982 . . . . . DM 3,–
4. Drachen (Sonderausstellung gemeinsam mit der Badischen Landesbibliothek und der Staatlichen Kunsthalle Karlsruhe) – 143 S., 120 Abb. (davon 11 farbige); Karlsruhe 1980 . . . . . DM 5,–
5. Waldsterben (L. TRUNKO & B. GALL) – 47 S., 47 Abb.; Karlsruhe 1984 . . . . . DM 2,50
6. Südbadische Fossilfunde – Fundstätten Öhningen und Höwenegg (S. RIETSCHEL, L. TRUNKO, W. WEISSBRODT) – 46 S., 76 Abb. (davon 13 farbige und 1 Falttafel); Karlsruhe 1985 . . . . . DM 7,50

### Vom Naturalienkabinett zum Naturkundemuseum 1785–1985 – Geschichte der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe; Karlsruhe 1985 . . . . . DM 5,–

Bestellungen an die Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 39 49, D-7500 Karlsruhe 1.

Zu den angegebenen Preisen wird bei Versand ein Betrag von DM 2,50 für Porto und Verpackung in Rechnung gestellt. Bestellungen unter DM 20,– nur gegen Vorkasse.

Mitglieder des Naturwissenschaftlichen Vereins Karlsruhe e. V. erhalten auf die Zeitschriften andrias, carolinea und die Beihefte sowie auf ältere Bände der „Beiträge“ einen Rabatt von 30 %.