

Ökologie, Systematik und Verbreitung zweier in Norddeutschland sympatrisch lebender Bathynella-Arten (Crustacea, Syncarida)*

VON SIEGFRIED HUSMANN¹⁾

Mit Tafeln 24 (1)–36 (13) und 5 Abbildungen sowie 4 Tabellen im Text²⁾

Einleitung

Im Verlaufe von intensiven Untersuchungen des Grundwassers konnte in den nördlichen Randgebieten der deutschen Mittelgebirge, die während des Diluviums vom Eis bedeckt waren, eine artenreiche stygobionte Grundwasserfauna nachgewiesen werden (vgl. S. Husmann 1956, R. Wegelin 1966).

Die Befunde im Harz-Weser-Gebiet (S. Husmann 1956) ließen es besonders aufschlußreich erscheinen, nun auch festzustellen, ob und inwieweit ebenfalls die dem Weser-Grundwasserstrom tributären Subterrangewässer der Norddeutschen Tiefebene einer echten Stygofauna Lebensraum bieten.

Die in jüngerer Zeit noch allgemein verbreitete Auffassung, daß die von Inlandeis bedeckt gewesenen geographischen Regionen nicht oder nur spärlich von stygobionten Faunenelementen besiedelt werden (vgl. A. Thienemann 1932, p. 75), erwies sich dann auch für den norddeutschen Raum zwischen Harz und Nordseeküste als nicht zutreffend (vgl. p. 136). Es konnte vielmehr die Annahme Bestätigung finden, daß gerade die in Gletscherrandgebieten erfolgte weiträumige glaziale und fluvioglaziale Aufschüttung sandigkiesiger Substrate insbesondere der interstitiellen Grundwasserfauna günstige Lebens- und Verbreitungsräume darbot (vgl. S. Husmann 1956, p. 164); denn es gelang,

* Herrn Prof. Dr. W. E. ANKEL in Verehrung zum 70. Geburtstag gewidmet.

¹⁾ Limnologische Flußstation des Max-Planck-Institutes für Limnologie, 6407 Schlitz/Hessen (Westdeutschland).

²⁾ Anfertigung nach Präparaten beziehungsweise Entwürfen des Verfassers: Uta Schnell, Schlitz.

eine ganze Reihe von stygobionten Grundwassertieren sowohl im Eustygon als auch im Stygopotamon³⁾ des Norddeutschen Tieflandes nachzuweisen⁴⁾.

Unter den Biotopen dieser subterranean Wasserfauna kommt einer einzigen Fundstelle eine ganz besondere Bedeutung zu, und zwar aus dem einen Grunde, weil darin zwei Formen der Gattung *Bathynella* Vejdvsky 1882 vorkommen: *natans* und *stammeri*, die beide von H. Jakobi (1954) als „geographische Rassen“ der *Bathynella natans* Vejdvsky systematisch eingeordnet werden.

Der gerade an dieser Untersuchungsstelle so überaus deutlich in Erscheinung tretende zöologische Kontakt dieser beiden wohl nur vermeintlichen „Rassen“ gibt Anlaß, sowohl die systematische Position dieser *Bathynellen* eingehend zu beurteilen als auch den Versuch zu unternehmen, das Zustandekommen dieser sympatrischen Existenz zu deuten und hierbei ökologische und verbreitungsgeschichtliche Probleme und Zusammenhänge mit in Betracht zu ziehen. Der Lebensraum und seine Besiedler mögen als Ausgangsbasis für unsere Erörterungen hierzu herangezogen werden.

Der Biotop und seine Biozönose

Innerhalb der überaus vielgestaltigen grundwasserführenden Lebensbereiche ist der hier im Mittelpunkt stehende gemeinsame Biotop der beiden genannten *Bathynella*-Formen ganz eindeutig der subterranean-aquatischen Ökoregion Eustygon (vgl. Fußnote 4, p. 112) zuzurechnen.

Die für diese Bioregion charakteristische „zöologische Isolation“ (Husmann) gegenüber Einflüssen aus Oberflächengewässern ist auf Grund einer ausreichenden Entfernung dieser Lebensstätte (geographische Lage siehe Karten 1, 2 auf Taf. 1, 2) von zwei benachbarten Flüssen gegeben (Karte 2), außerdem aber auch dadurch, daß beide *Bathynella*-Formen in ca. 450 cm Tiefe unter der Erdoberfläche leben.

³⁾ Als Ökoregion Eustygon können innerhalb des subterranean-aquatischen Gesamtlebensraumes – Ökoregnum Stygon – jene grundwasserführenden Interstitialbereiche hervorgehoben werden, die gegenüber zöologischen Einflüssen aus Oberflächengewässern isoliert sind. Als Stygopotamon kann der vom Ökosystem „Potamon“ (Illies 1961) her zöologisch beeinflusste interstitielle Grundwasserstrom in sandigkiesigen Flußbetten gekennzeichnet werden (vgl. Husmann 1966).

⁴⁾ Die Ausführung der Freilandarbeiten hierzu wurde in den Jahren 1955–1959 durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft finanziert, wofür auch an dieser Stelle mein Dank zum Ausdruck gebracht sei.

Dieser unterirdische Biotop konnte durch ein Peilrohr ($\varnothing$ 3,5 cm) erfaßt werden (Abb. 1), das dem Wasserwerk Liebenau zur Ausführung von regelmäßigen Messungen der Tiefenlage des Grundwasserspiegels dient. Mit Hilfe einer diesem Beobachtungsrohr aufgesetzten Handpumpe wurde aus der angegebenen Tiefe Grundwasser zutage gefördert. Zur Anreicherung der heraufgepumpten Grundwassertiere diente ein Planktonnetz.

Probeentnahmen wurden an folgenden Daten ausgeführt: 20. 7. 1955, 1. 12. 1964, 21. 7. 1965, 6. 10. 1965, 31. 1. 1966, 1. 2. 1966⁵⁾.

Nach Angaben von Herrn Dr. Lüttig, Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung, Hannover, steht das zur Grundwasserförderung benutzte Peilrohr in ca. 0,5 m Mutterboden und Flugdecksand, 2,5 m Mittelsand der Niederterrasse, die von sandigkiesigen Substraten der Niederterrasse bis in eine Tiefe von mindestens 12 m unterlagert sind. Das Liegende dieser Schichten ist unbekannt.

Da unser Entnahmerohr Grundwasser aus einer Tiefe von ca. 4,50 m fördert, kann auf Grund obigen Profils (vgl. Abb. 1) geschlußfolgert werden, daß das hier erfaßte Grundwasser durchweg in mesopsammalen Lückensystemen strömt, zumal da ja naturgemäß in derart hochgradig versandeten Kiesen „die Psephite überhaupt ihre Funktion als Kavernenbildner“ verlieren, „weil ja die Interstitialräume ausschließlich von der Korngrößenverteilung der eingelagerten Psammite gebildet werden, die dabei ihrerseits zwischen den größeren Geröllen ein raumnetzartiges Gefüge von Sandlückensystemen bilden: ein „endopsephitisches Mesopsammal“ (S. Humann 1966, p. 234).

Aber auch ohne ein Vorliegen von Angaben über die geologische Beschaffenheit des grundwasserführenden Untergrundes ließe sich – auf zöologischer Grundlage (vgl. S. Husmann 1966, p. 234–235) – eindeutig der hier untersuchte grundwassererfüllte Biotop als Mesopsammal und ganz speziell als Eustygopsammal (vgl. Fußnote 3, p. 112) kennzeichnen, denn aus unserem Beobachtungsrohr wurden neben den für diesen Lückenbiotop charakteristischen Bathynellen durchweg ebenso typische Elemente der „Sandlückenfauna“ (Remane) zutage gepumpt⁶⁾:

⁵⁾ Den Harzwasserwerken des Landes Niedersachsen danke ich für die Erlaubnis zur Durchführung dieser Untersuchungen, Herrn Betriebsleiter W. Kassebaum, Liebenau, für wiederholte Hilfe bei den Freilandarbeiten.

⁶⁾ Bei den 4 Probeentnahmen in den Jahren 1955, 1964, 1965 (vgl. p. 113) wurden ausschließlich stygobionte Arten festgestellt; in einer Probenserie (4mal 300 l) fanden sich (vgl. Tab. 1) neben insgesamt 313 stygobionten Sandlückenorganismen ganze 8 Exemplare von stygophilen Nematoden.

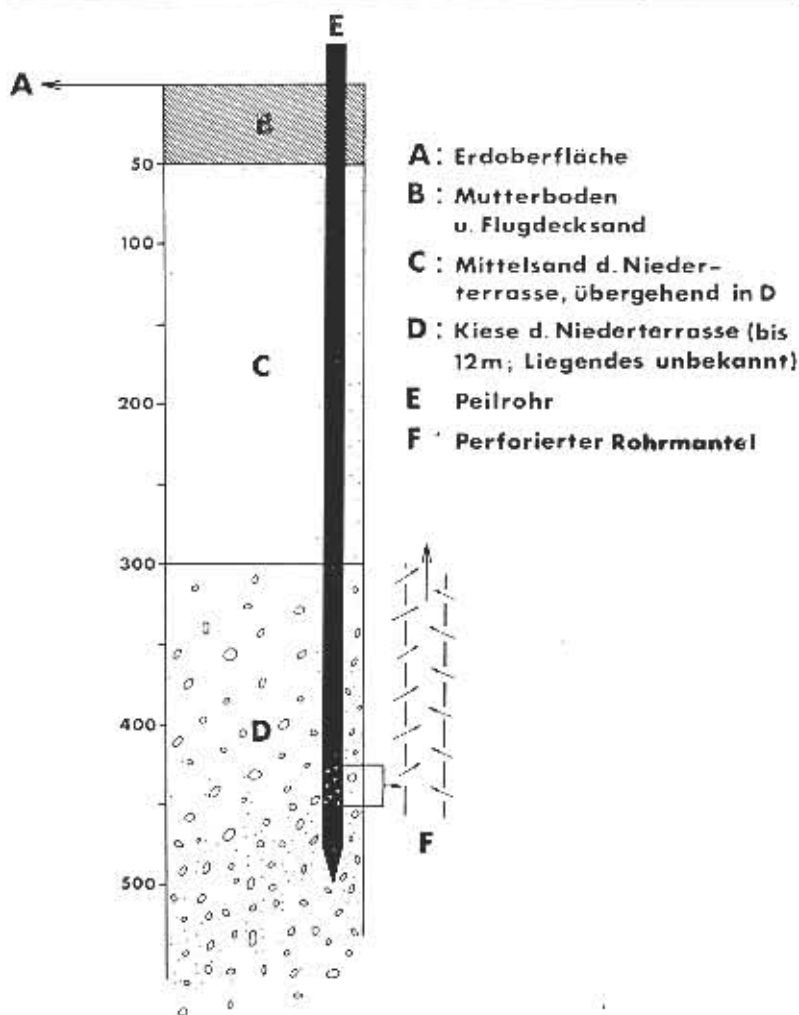


Abb. 1. Schichtenfolge an der Untersuchungsstelle mit Darstellung des Peilrohres XIIId bei Lichenau/Weser.

Archiannelida

Troglochaetus beranecki Delachaux 1920

Oligochaeta

Trichodrilus tenuis Hrabě 1960

Harpacticoida

Chappuisius singeri Chappuis 1939*Parastenocaris fontinalis borea* Kiefer 1960*Parastenocaris phyllara* Kiefer 1938*Parastenocaris nolli* Kiefer 1938

Cyclopoida

Diacyclops-lunguidoides-Gruppe*Graeteriella unisetigera* (E. Graeter 1908)

Diese Grundwassertiere gehören ausschließlich der „*Parastenocaris-Bathynella*-Biozönose“ (S. Husmann 1962, p. 414) an. Die „lebensformtypisch“ (Remane) gestalteten und namensgebenden Elemente dieser Lebensgemeinschaft zeichnen sich durch eine hochgradige lokomotorische Aktivität innerhalb ihres engräumigen Biotops aus, bei der die fortbewegende Tätigkeit der Extremitäten noch durch schlängelnde Stemmbewegungen des wurmförmig langgestreckten Körpers unterstützt wird, wodurch es diesen charakteristischen Sandlückenorganismen ermöglicht wird, sich überaus behende in ihrem engen Lebensraumlabyrinth fortzubewegen.

Auf diese außerordentlich biotopgemäße Bewegungsweise deutet nicht nur allein die mikroskopische Lebendbeobachtung dieser Tiere hin, sie zeigte sich auch in einem Feldversuch, der erste Aufschlüsse über die lokomotorische Aktivität dieser Sandlückenbewohner innerhalb des natürlichen Biotops geben sollte, um damit unter Umständen einen Faktor zu erfassen, der zu einer Deutung des Zustandekommens der hier in den Mittelpunkt gestellten sympatrischen Existenz zweier oder mehrerer Arten einer Gattung mit von wesentlicher Bedeutung sein dürfte (vgl. hierzu p. 123).

Dieser Versuch wurde mit Hilfe unseres *Bathynella*-Peilrohres XII d (vgl. p. 113; Abb. 1) ausgeführt. Hierzu wurden am 31. 1. 1966 direkt hintereinander jeweils ca. 300 l Grundwasser durch ein Planktonnetz hindurchgepumpt (Proben A, B, C). Etwa 16 Stunden nach der letzten Entnahme dieser Serie wurden am 1. 2. 1966 wiederum 300 l filtriert (Probe D). Als Ergebnis hinsichtlich der obengenannten Fragestellung zeigte es sich auf Grund einer qualitativen und quantitativen Auswertung dieser Probenreihe (vgl. Tab. 1; Abb. 2), daß die nach der Entnahme der Proben A, B, C herbeigeführte Biozönosenverdünnung in Hinblick auf die *Parastenocariden* und *Bathynellen* nach der angegebenen Zwischenzeit wieder ausgeglichen war; mehr noch: die Probe D lieferte sogar eine größere Anzahl von Exemplaren dieser beiden Gattungen als Probe A; mit anderen Worten: Für die im Umkreis der ausgepumpten Region lebenden *Bathynellen* und *Paraste-*

Tabelle I

Die qualitative und quantitative Organismenverteilung in jeweils 300 l Grundwasser aus Peilrohr XIII d. A, B, C; Entnahme direkt hintereinander, D: Entnahme 16 Stunden nach Zeitpunkt der Entnahme C, Datum 31. 1./I. 12. 1966. — Oligochaeta: (+) = geschlechtsreif, (—) = juvenil

	A		B		C		D	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
	juv.	juv.	juv.	juv.	juv.	juv.	juv.	juv.
Nematoda								
<i>Eucephalobus elongatus</i> (DE MAN)		1						
<i>Hemicylophora</i> spec.							2	
<i>Plectus parvus</i> BASTIAN	1					1		
<i>Plectus granulosus</i> BASTIAN	1							
<i>Pronchulus muscorum</i> DUJARDIN				4				
Archannelida								
<i>Troglochaetus beranechi</i> DELACHAUX		5 Expl.		22 Expl.	11			47 Expl.
Oligochaeta								
<i>Dorydritus michaelsoni</i> PIGUET (emend. HRADE 1936)				2 Expl. (+)				
<i>Trichodritus tenuis</i> HRADE		1 (—)		16 (+), 20 (—)		6 (—)		6 (—)
Harpacticoida								
<i>Chappuisius singeri</i> CHAPPUIS			3	1				
<i>Parastenocaris fontinalis borea</i> KIEFER	1							
<i>Parastenocaris phyllura</i> KIEFER	3	3	1		1		1	5
<i>Parastenocaris noli</i> KIEFER			1	2				
Cyclopoida								
<i>Diacyclops languidoides</i> — Gruppe		3						
<i>Graeteriella unisetigera</i> (QUAETEN)			2		3			2
Copepodid, indet.				4				4
Synsarcida								
<i>Bathynella natans</i> VEJDovsky	21	9	3	20	6	4	13	18
<i>Bathynella stammeri</i> (KAKOBI)	3	3	2	4	1		6	5

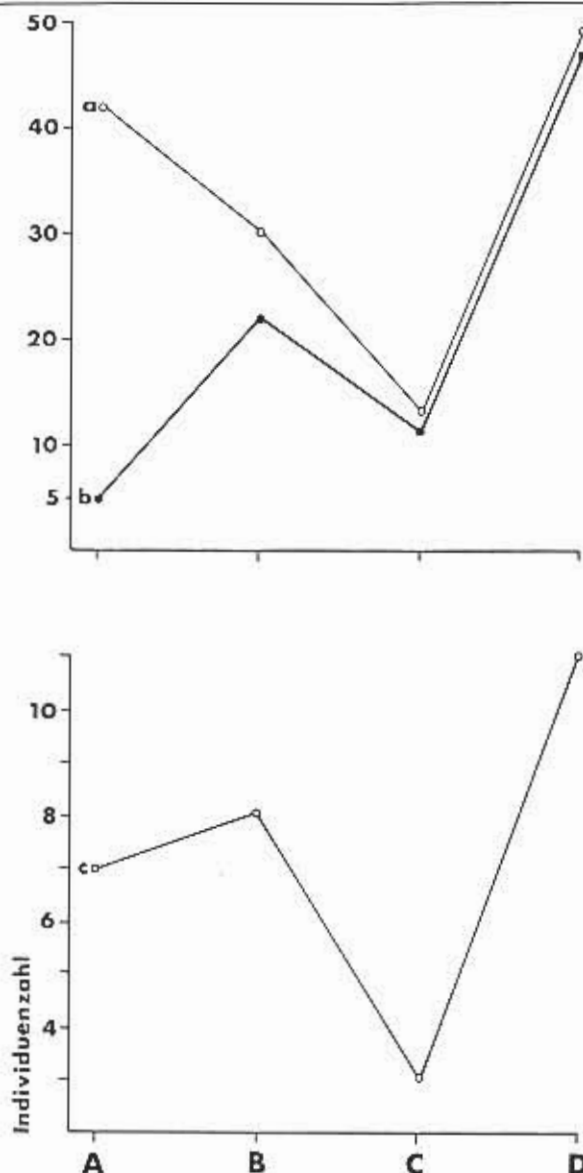


Abb. 2. Die Individuenzahlen von *Bathynella natans* Vejdovsky plus *Bathynella stammeri* (Jakohi) (a), *Troglodactylus beranecki* Delachaux (b) und des Genus *Parastenocaris* Kessler (c) in jeweils 300 l Grundwasser aus Peilrohr XII d bei Liebenau/Weser. A, B, C: Entnahme direkt hintereinander, D: Entnahme 16 Stunden nach Zeitpunkt der Entnahme C. Datum: 31. 1./1. 2. 1966.

nocariden reichte die Zeit von 15–16 Stunden aus, um den vom Sog der Pumpe erfaßten zöologisch erheblich verdünnten Interstitialbereich wieder zu besiedeln; und wenn damit sogar eine deutliche Zunahme der Individuendichte verbunden war (Abb. 2; Tab. 1), so ist das offenbar auch darauf zurückzuführen, daß unser Herauspumpen von ca. 1000 l Grundwasser zugleich im Sogbereich des Peilrohres (vgl. Abb. 1) die Intergranularräume von lehmigen Partikeln⁷⁾ und organischem Detritus⁸⁾ säuberte. Diese subterranean-aquatile Staubsaugerwirkung gab sozusagen die interstitielle Bahn frei zur Immigration in das künstlich geschaffene zöologische Vakuum.

Auf die mit Hilfe dieses Feldversuches grob nachgewiesene erhebliche lokomotorische Aktivität der Parastenocariden und Bathyneliden wird – wie gesagt (p. 115) – in Zusammenhang mit besiedlungsgeschichtlichen Problemen und insbesondere zur Deutung der Herausbildung einer sympatrischen Existenz zweier Spezies eines Genus noch ausführlich zurückzukommen sein (vgl. p. 123).

Von der mit Hilfe unseres Entnahmerohres erbeuteten Lebensgemeinschaft kann mit Sicherheit behauptet werden, daß alle ihre Faunenelemente in enger Vergesellschaftung leben, denn das in die grundwasserführenden Sande eingerammte Peilrohr ist nur in einem Längsbereich von 30 cm mit dicht nebeneinander liegenden Öffnungen (≈ 3 mm) versehen (Abb. 1), durch die das vom Sog der Pumpe erfaßte interstitielle Grundwasser mit darin befindlichen Tieren einströmt. Die uns hier immer wieder begegnende sympatrische Existenz der beiden *Bathynella*-Formen steht daher ganz sicher außer Zweifel. Bevor jedoch eine Deutung ihres Entstehens vorgenommen wird, sollen erst noch die zum Teil dafür bedeutsamen, für unseren Biotop bezeichnenden und auf die darin lebende Biozönose einwirkenden interstitial-hydrologischen Gegebenheiten Erwähnung finden.

Innerhalb des Bereiches unserer Untersuchungsstelle zeigt der Grundwasserspiegel infolge der recht durchlässigen Geröllablagerungen (Abb. 1) eine entsprechend erhebliche Schwankungstendenz, zumal da dort, wo Psammite und Psephite nicht von Mutterboden oder Lehmablagerungen usw. überlagert sind, Geschiebesand, Flugsand und fluviatiler Sand eine überaus intensive Niederschlagsversickerung ermöglichen (vgl. Karte 2, Taf. 2; Abb. 3, A).

Neben dieser vertikalen Speisung des Grundwasservorrates kommt es nicht weniger wirksam auch noch zu einer horizontalen: die Fund-

⁷⁾ Die Wasserfarbe der Probe A war lehmig-braun.

⁸⁾ Der organische Detritus setzte sich aus fadenförmigen, nicht näher untersuchten Bestandteilen zusammen.

stelle liegt nämlich im Mündungswinkel zwischen den Flüssen Weser und Aue, und zwar ca. 820 m von der Weser und etwa 760 m von der Aue entfernt, so daß ganz naturgemäß die Schwankungsweise des dortigen Grundwasserspiegels eine eindrucksvolle hydrogeologische Verknüpfung mit den jeweiligen Mengen der örtlichen Niederschläge und den Schwankungen der Pegelstände von Weser und Aue zeigt (vgl. Abb. 3, A, B, C, D).

Der Chemismus des aus dem untersuchten Peilrohr heraufgepumpten Grundwassers läßt erkennen, wie deutlich sich die rings um das Pumprohr liegende, von Abfällen verunstaltete Landschaft in der Grundwasserbeschaffenheit spiegelt (vgl. Tab. 2), denn das Peilrohr steht hart am Rande einer Sandgrube, die von ihrem Besitzer – wenn auch erst in geringem Maße – als Schuttabladeplatz benutzt wird.

Tabelle 2

Die chemisch-physikalische Beschaffenheit des aus Peilrohr XII d geförderten Grundwassers (nach einer Analyse von Herrn Dr. K. Höll, Hameln/Weser, Datum: 17. 11. 1959).

Wasser-Temp. °C	pH-Wert	Gesamt-Härte °dH	Karbonat-Härte °dH	Bleibende Härte °dH	KMnO ₄ -Verbrauch
10,5	5,6	9,2	1,2	8,0	4,5
CO ₂ , frei mg/l	O ₂ mg/l	NH ₄ mg/l	NO ₂ mg/l	NO ₃ mg/l	SO ₄ mg/l
60,0	3,6	0	0	75,0	76,0
Cl mg/l	SiO ₂ mg/l	Ca mg/l	Mg mg/l	Fe mg/l	Mn mg/l
40,5	9,0	44,5	35,0	0,85	0,3

Der im Vergleich zu anderen Grundwässern hohe Gehalt an Nitraten (75 mg/l) deutet – bei Fehlen von Ammoniak und Nitrit – offensichtlich auf eine Infiltration von organischen Müllanteilen hin, die am Tage der Analyse wohl sicher im Zuge der hier naturgegebenen biologischen Sandfiltration (vgl. S. Husmann 1966, p. 103) bereits weitgehend – bis auf den „Nitratrest“ – verkraftet worden waren, während im übrigen jedoch diese Einflüsse von Abbauvorgängen organischer Substanzen

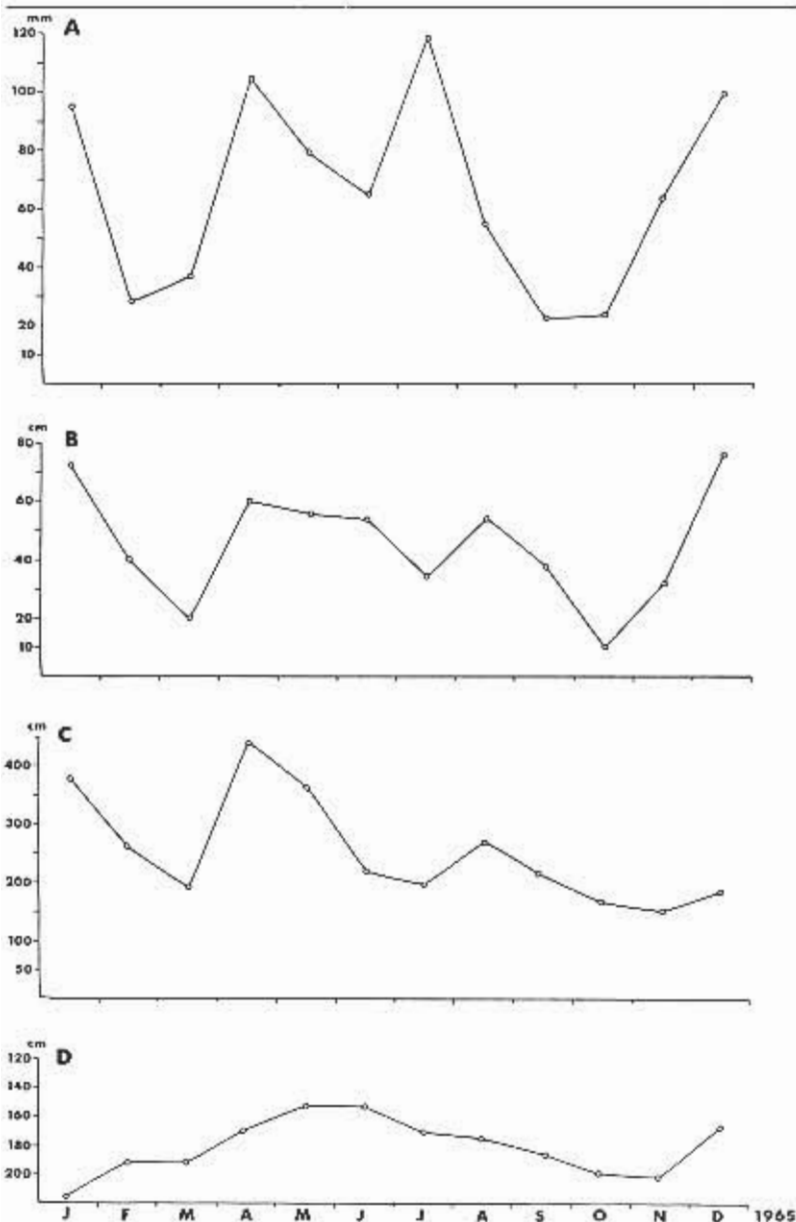


Abb. 3. Hydrologische Gegebenheiten im Jahreslauf 1965 in der Umgebung des Peilrohres XIIId bei Liebenau/Weser. A: Niederschlagsmengen, B: Wasserstände der Aue, C: Wasserstände der Weser, D: Grundwasserstände im Peilrohr XIIId (nach Messungen des Wasserwerkes Liebenau/Weser).

offenbar zeitweise das dortige Grundwasser auch durch Ammoniak- und Nitritbildung beeinflussen dürften, und das jeweils nach Hochwasserüberflutungen der Abfallgrube beziehungsweise schon nach starken Regenfällen.

Die unnatürlichen Verhältnisse im unmittelbar benachbarten Infiltrationsbereich des Saugrohres lassen unsere Fundstelle geradezu im Lichte eines naturgegebenen experimental-ökologischen Versuches erscheinen, insofern als die hier erfaßten *Bathynellen* mit ihrer Begleitfauna (vgl. p. 114; Tab. 1) einen erheblichen Erträglichkeitsgrad gegenüber den genannten chemischen Einflüssen erkennen lassen⁹⁾. Der sich hier zeigende Erträglichkeitsgrad gegenüber Wasserverunreinigungen, die ja auch durch naturgegebene Abbauvorgänge im Grundwasser auftreten können, weist auf eine physiologische Bereitschaft dieser Syncariden hin, die sich unter Umständen sogar schon über geologische Zeiten hinweg – neben anderen Faktoren – günstig für die Tatsache auswirken konnte, daß *Bathynellen* zu „archaischen Elementen der Grundwasserfauna“ (vgl. A. Thienemann 1950) werden konnten, womit im Grunde auch die hier im Mittelpunkt stehende Herausbildung der sympatrischen Existenz zweier Formen dieser Gattung günstig beeinflußt worden sein könnte; beides insofern, als im Laufe der Besiedlungsgeschichte der weiträumigen Wohnareale (vgl. Karte 1) chemisch entsprechend bedingte „ökologische Barrieren“ für diese Tiere – im Gegensatz zu weniger in diesem Sinne widerstandsfähigen Grundwassertieren – immerhin zu überwinden waren.

Aber noch in weiterer Hinsicht vollzieht sich in dem von unserem Peilrohr erfaßten Grundwasser ein überaus exaktes biotopgegebenes Experiment: ein über große Zeiträume hinweg sich abspielendes Geschehen von genetischer Aussagefähigkeit, auf dessen Ablauf das uns hier besonders interessierende sympatrische Vorkommen zweier *Bathynella*-Formen deutlich hinweist. Diese sympatrische Existenz von *natans* und *stammeri* gibt bedeutsame Hinweise in Hinblick auf den noch problematischen systematischen Rang dieser beiden Syncariden

⁹⁾ Eine deutliche Resistenz gegenüber Wasserverunreinigungen geht schon – jedenfalls *Bathynella* betreffend – aus einer Notiz hervor, die P. A. Chappuis (1927, p. 52) in Hinblick auf „seinen *Bathynella*-Brunnen“ vermerkt: „Der Brunnen war schlecht verschlossen, und von außen eingeschleppte oder heruntergefallene organische Substanzen ermöglichten einer individuenreichen Protozoenfauna das Dasein.“ – Es sind ergänzende Untersuchungen vorgesehen, die im Anschluß an Hochwässer durchgeführt werden sollen, um festzustellen, wie die gesamte vom Peilrohr XII d erfaßte *Bathynella*-Biozönose mit ihren einzelnen Arten auf die nach Überschwemmungen zu erwartenden Veränderungen der chemischen Wasserbeschaffenheit reagiert.

(vgl. p. 112), insbesondere, wenn man beim Eingehen auf diese Fragestellung die geographische Verbreitung dieser beiden vermeintlichen Rassen mit heranzieht.

Geographische Verbreitung und sympatrische Existenz in ihrer Bedeutung für Probleme der Bathynellen-Systematik

Auf Grund des Feinbaues der Mandibel-Kauschneide beschreibt H. Jakobi (1954, p. 48) vier *Bathynella*-Formen, die als „geographische Rassen“ von *Bathynella natans* Vejdovsky gekennzeichnet werden: *Bathynella natans stammeri*, *nolli*, *haineae* und *freiburgensis*.

Jakobi geht hier von der Annahme aus, diese *Bathynella-natans*-„Rassen“ seien nur über mehr oder weniger engbegrenzte geographische Bereiche verbreitet.

Das Auffinden von *Bathynella natans stammeri* Jakobi 1954 in Südtirol (C. Delamare-Deboutteville 1960), in der Tschechoslowakei (V. Kulhavy 1961, O. Štěrba 1963) und auch im Niederrheingebiet (S. Husmann 1964) gab Anlaß zu der Feststellung, daß die von Jakobi als „geographische Rassen“ angesehenen *Bathynella*-Formen „über eine viel größere besiedlungsgeschichtliche Expansionskraft verfügen können, als zunächst bei den Befunden von Jakobi (1954, p. 51, 52) anzunehmen war“ (S. Husmann 1964, p. 47).

Aber noch eindrucksvoller zeigt sich die Weiträumigkeit des Siedlungsgebietes dadurch, daß *Bathynella natans stammeri* nun auch in England und Rumänien nachgewiesen werden konnte (E. Serban und T. Gledhill 1965).

Auch die im Anschluß an die Beschreibung der *Bathynella natans natans* (vgl. V. Kulhavy 1961, p. 300) bekannt gewordene Verbreitung dieser Rasse läßt erkennen, daß die geographische Weite der von dieser Form besiedelten Region (vgl. Karte 1, Taf. 1) erheblich über das Ausmaß hinausreicht, das man gewöhnlich der Ausdehnung des Siedlungsgebietes einer geographischen Rasse zugestehen kann.

Die Großräumigkeit des Siedlungsgebietes, insbesondere der *stammeri*-Form, ließ bereits Zweifel an der Behauptung aufkommen, daß es sich bei den von Jakobi (1954) beschriebenen Formen tatsächlich um Rassen handelt; und es wurde der Frage nachgegangen, ob es nicht doch zutreffender sein könne, diese zunächst nur auf Grund des Feinbaues der Mandibel gegenübergestellten Formen als Arten anzusprechen (vgl. S. Husmann 1964, p. 48).

Aber dennoch würde es meines Erachtens – heute wie damals (Husmann 1964) – keineswegs überzeugend sein, wenn man einzig und allein in der extremen Weiträumigkeit der Siedlungsareale (Karte 1)

einen Beweis dafür sehen wollte, daß es sich bei diesen Formen der Gattung *Bathynella* nicht um geographische Rassen handeln kann. Denn zu einer solchen Schlußfolgerung muß ja immerhin in Betracht gezogen werden, daß sich bekanntermaßen die Gattung *Bathynella* aus phylogenetisch alten, morphologisch konservativen Faunenelementen zusammensetzt: eine Tatsache, die es immerhin durchaus denkbar erscheinen läßt, die obengenannten *Bathynella*-Formen trotz der außergewöhnlichen Weite ihrer Verbreitungsgebiete als Rassen einer Art aufzufassen, weil nämlich diese Formen auf Grund ihres schon erwähnten „phylogenetischen Beharrungsvermögens“ (S. Husmann 1962, p. 415) und ihrer – in geologischen Zeiträumen gesehen – lange währenden Verbreitungsgeschichte ein solches systematisches Verfahren rechtfertigen könnten. Denn das außerordentlich extreme zeitliche Ausmaß ihrer Siedlungsgeschichte könnte es unter Umständen diesen „Lebenden Fossilien“ (R. Jeannel 1943) ermöglichen haben, bei der diesen Grundwassertieren eigenen lokomotorischen Aktivität (vgl. p. 415) derart ungewöhnlich weite Areale zu besiedeln (Karte 1), ohne sich dabei jedoch auf Artendistanz voneinander entfernt zu haben.

Wenn nun also bei diesen urtümlichen, phylogenetisch stabilen Faunenelementen die so sehr enorme Größe des Siedlungsgebietes offenbar kein unbedingt gültiges Argument gegen die von Jakobi (1954) vertretene Auffassung ist, daß es sich bei unseren *Bathynella*-Formen um geographische Rassen der *Bathynella natans* Vejdovsky handle, so könnte meines Erachtens eigentlich nur noch die Ausführung eines genetischen Experimentes – ein Kreuzungsversuch – eindeutigen Aufschluß über den systematischen Rang der *Bathynella*-Formen *natans* beziehungsweise *stammeri* geben.

In diesem Zusammenhang gewinnt das sympatrische Vorkommen der *Bathynella*-Formen *natans* und *stammeri* eine ganz besondere Bedeutung, denn wie oben schon vorweggenommen wurde, erscheint es berechtigt, die individuenreiche Existenz dieser beiden Formen in durchmischten Populationen als ein naturgegebenes ökologisch-genetisches Experiment hinsichtlich unserer Fragestellung auszuwerten. Denn in der direkten subterranean Umgebung der perforierten Grundwassereintrittszone des Peilrohres XII d (Abb. 1) finden sich die vermeintlichen Rassen *natans* und *stammeri*, wie schon gesagt, im natürlichen Biotop vergesellschaftet, und sie sind darin über eine Kette von Generationen hinweg, wie in einem Kreuzungsversuch miteinander lebend, einander gegenübergestellt.

Da sich unter den insgesamt untersuchten 143 *Bathynellen*, die in den Jahren 1955, 1964, 1965 und 1966 aus dem Grundwasserpeilrohr XII d zutage gepumpt wurden, keine Hybriden, sondern ausschließlich

typische Exemplare entweder der *natans*- oder aber der *stammeri*-Form nachweisen ließen, dürfte damit schon der experimental-genetische Nachweis vorliegen, daß keine Berechtigung besteht, diese Formen weiterhin noch als „Rassen“ von *Bathynella natans* Vejd. anzusehen. Es kann sich vielmehr, wie das biotopgegebene Kreuzungsexperiment auf Grund seines negativen Ausganges besagt, zweifellos nur um selbständige Arten handeln:

Bathynella natans Vejdovsky,

Bathynella stammeri (Jakobi).

Herrn Prof. Dr. J. Illies, Schlitz, danke ich für aufschlußreiche Stellungnahmen hierzu. Seine Auffassung, es handele sich vermutlich sogar um verschiedene Untergattungen oder gar Gattungen, werden zunächst abwartend in Betracht gehalten, bis für die hier behandelten *Bathynella*-Formen ein umfangreicheres morphologisches Vergleichsmaterial von möglichst vielen Fundstellen vorliegt, auf Grund dessen sich neben dem Feinbau der Mandibel fraglos weitere Merkmale herausarbeiten lassen werden (vgl. S. Husmann 1964, p. 48), die dann unter Umständen – im Sinne von J. Illies – durchaus eine Trennung der hier genannten Formen auf höherer systematischer Ebene erforderlich machen könnten¹⁰⁾.

Die folgenden morphologischen Untersuchungen zielen daher insbesondere auch auf das Herausfinden von solchen systematisch brauchbaren Merkmalen, die neben dem Feinbau der Mandibel-Kauschneide zur Trennung der beiden Arten *Bathynella natans* und *Bathynella stammeri* herangezogen werden können.

Vergleichend-morphologische Untersuchungen an *Bathynella natans* und *Bathynella stammeri*

Eine Gegenüberstellung der bei *B. natans* und *B. stammeri* festgestellten morphologischen Befunde soll – in einer anschließenden Dis-

¹⁰⁾ Nach Fertigstellung des systematischen Abschnittes der vorliegenden Arbeit (vgl. p. 124–130) erhielt ich die außerordentlich bedeutsamen Veröffentlichungen von E. Serban (1966, 1966 a), in denen das Auffinden sowohl der *natans*- als auch der *stammeri*-Form in einer rumänischen Höhle besonders gründlich aus systematischen Fragestellungen heraus behandelt wird. Serban kommt hier auf Grund morphologischer Befunde (vgl. Fußnote 12 p. 129) zu der Auffassung, daß die hier behandelten *Bathynella*-Formen *natans* und *stammeri* zwei verschiedenen Untergattungen angehören, was dem genannten Autoren zu folgenden beiden Artbezeichnungen Anlaß gibt: *Bathynella (Bathynella) natans* Vejdovsky, *Bathynella (Antrobathynella) stammeri* (Jakobi).

kussion – dem Versuch dienen, neben der von H. Jakobi (1954, p. 51) als einziges systematisch brauchbares Merkmal hervorgehobenen Mandibelform auch noch andere morphologische Eigentümlichkeiten herauszufinden, auf Grund deren die Trennung beider Arten auf eine breitere Basis gestellt werden könnte (vgl. S. Husmann 1964, p. 51).

Körperlänge (Höchstmaße): *Bathynella natans*: 1,2032 mm (♀♀), 1,1648 (♂♂); *Bathynella stammeri*: 1,4840 mm (♀♀), 1,2800 (♂♂).

Antennula und Antenna: *Bathynella natans* (Taf. 3, Abb. 1, 2): Längenmaße der 1. zur 2. Antenne verhalten sich zueinander wie 1:0,84 bis 0,98; *Bathynella stammeri* (Taf. 3, Abb. 3, 4): Längenmaße der 1. zur 2. Antenne = 1:0,85 bis 0,88.

Exopodit der Antenna: Bei *Bathynella natans* und *B. stammeri* mit *B. stammeri* vom Niederrhein übereinstimmend (Taf. 3, Abb. 2: *natans*; Abb. 4: *stammeri*). „Basalteil daumenförmig, mit einer in mittlerer Höhe – an der von der Antenna abgewandten Seite – inserierenden Borste; ferner mit einer endständig sitzenden Borste sowie einem gegenüber dieser Endborste ansetzenden sensorischen Organ, das dem Basalteil des Exopoditen stabförmig aufsitzt, hyalin aussieht und etwa in mittlerer Höhe oder darüber blasenförmig aufgebläht erscheint, um sich dann endwärts zweimal bifurkationsartig in vier Abzweigungen aufzuteilen, von denen jeweils ‚Sinneshaare‘(?) strahlenförmig ausgehen“ (S. Husmann 1964, p. 51–52; Fig. 3).

Mandibel-Kauschneide: Bei *Bathynella natans* mit 7 Zähnen (Taf. 4, Abb. 4, 5, 6). Pars incisiva: Zähne 1–3; Pars molaris: Zähne 4–7. Der Feinbau entspricht der Zeichnung, die von V. Kulhavý (1961, p. 300) nach der Mandibel des von Vejdovsky präparierten Typusexemplars der *Bathynella natans* Vejdovsky angefertigt wurde. *Bathynella stammeri*: Kauschneide mit nur 6 Zähnen (Taf. 4, Abb. 1, 2, 3). Pars incisiva: Zähne 1–3; Pars molaris: Zähne 3–6. Der Feinbau entspricht der von H. Jakobi (1954, p. 51; Abb. 20) gegebenen Darstellung.

Maxillula (*Bathynella natans*: Taf. 5, Abb. 4, 5; *Bathynella stammeri*: Taf. 5, Abb. 3): Bei beiden Arten treten mehrere Borstenformeln (vgl. S. Husmann, 1964, Abb. 8) auf:

$$\begin{array}{c} 3 - 6 - 4 \\ 3 - 5 - 4 \end{array}$$

Maxilla (*Bathynella natans*: Taf. 6, Abb. 1, 1a; *Bathynella stammeri*: Taf. 6, Abb. 2, 2a): Die 2. Maxille weist sowohl bei *B. natans* als

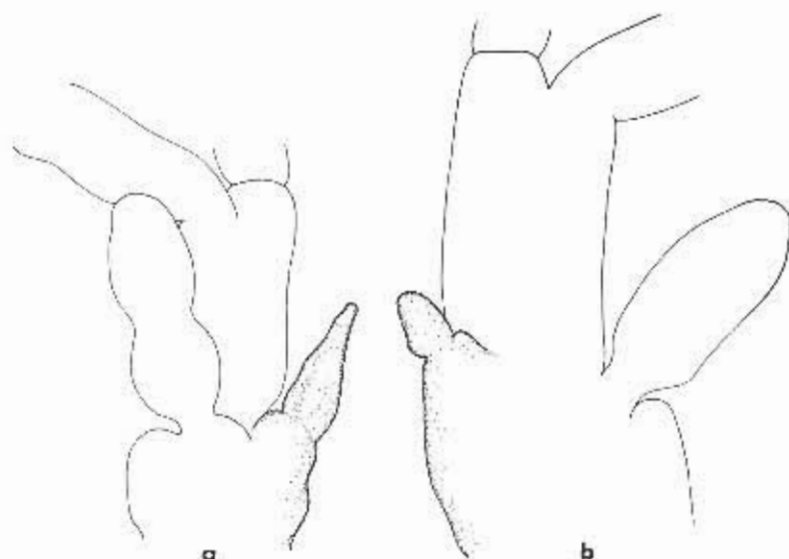


Abb. 4. VII. Thorakopode (♂) mit Hyalinzapfen. a: *Bathynella stammeri* (Jakobi), b: *Bathynella natans* Vejdovsky.

auch bei *B. stammeri* folgende Borstenformeln (vgl. S. Husmann 1964, p. 52; Abb. 9) auf:

$$\begin{array}{r} 5 - 6 - 3 - 6 \\ 5 - 6 - 3 - 7 \\ 3 - 7 - 3 - 7 \\ 5 - 5 - 3 - 5 \end{array}$$

Thorakopoden I-V (*Bathynella natans*: Taf. 7, Abb. 1, 2, 3; *Bathynella stammeri*: Taf. 8, Abb. 2, 3; Taf. 9, Abb. 2; Taf. 10, Abb. 1, 2): Bei beiden Arten erwies sich die für *B. stammeri* vom Niederrhein gegebene Diagnose (vgl. S. Husmann 1964, p. 52) als zutreffend: „Zweites Glied des viergliedrigen Endopoditen mit 1 Langborste an der dem Exopoditen zugewandten Seite. Endglied des Endopoditen mit 3 Borsten. Exopodit an der dem Endopoditen zugewandten Seite: 2 Langborsten, an der zur Kieme hin gerichteten Seite: 1 Langborste, ferner 2 endständige Langborsten.“¹¹⁾

¹¹⁾ Als einzige Ausnahme wies ein Exemplar von insgesamt 143 untersuchten Tieren der *B. natans* (Jakobi) (UW 65/5 - 3/9; Körperlänge: 1,2160 mm) an der zur Kieme hin gerichteten Seite und am Ende des Exopoditen 3 Langborsten auf.

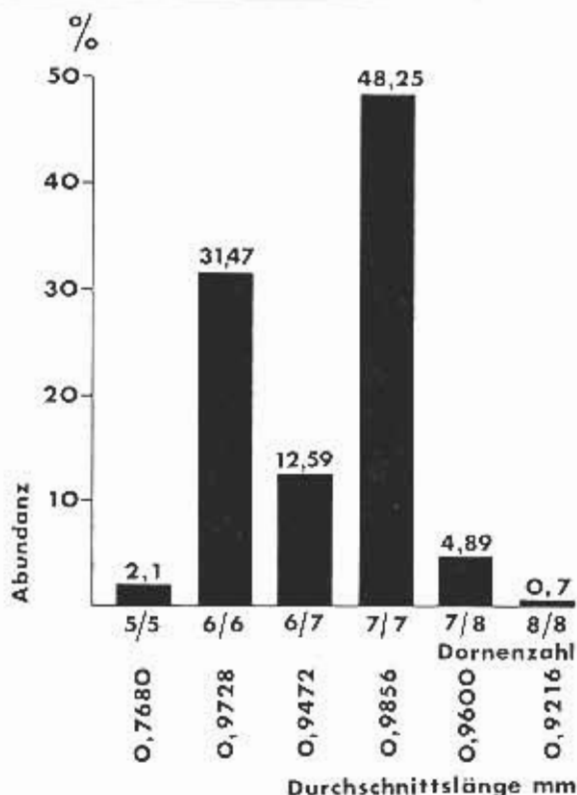


Abb. 5. Die Verteilung der Anzahlen von Basipoditdornen am Uropoden der *Bathynella natans* Vejdovsky unter Berücksichtigung von Durchschnittslänge und Abundanz (nach Befunden an 148 Individuen).

Thorakopode VI (*B. natans*: Taf. 7, Abb. 4; *B. stammeri*: Taf. 10, Abb. 3): Bei beiden Formen – *B. natans* und *stammeri* – zweites Glied des Endopoditen mit 1 Langborste am Ende der dem Exopoditen zugewandten Seite. Endglied des Endopoditen mit 2 endständigen Borsten (mit einer kräftigen und einer dünnen, nadelförmigen). Exopodit: An der dem Endopoditen zugewandten Seite: 2 Langborsten, an der zur Kieme hin gerichteten Seite: 1 Langborste, ferner am letzten Glied 2 endständige Langborsten. Übereinstimmung mit *B. stammeri* vom Niederrhein (vgl. S. Husmann 1964, p. 52).

Thorakopode VII (*B. natans*: Taf. 11, Abb. 1, 2, 3, 4; *B. stammeri*: Taf. 9, Abb. 1): Unterscheidet sich bei *B. natans* und *B. stammeri* nur

durch die Ausbildung sekundärer Geschlechtsmerkmale vom VI. Thorakopoden. Das Grundglied des VII. Thorakopoden trägt bei den ♂♂ beider Arten an der dem Körper zugewandten Seite ein hyalines Anhängsel, das zuerst von H. Jakobi (1954, p. 38) festgestellt wurde, und zwar bei den ♂♂ seiner *B. stammeri* (Jakobi). Die ♀♀ beider Arten zeigen an der entsprechenden Körperstelle eine Vertiefung, von der Jakobi (1954, p. 38) – wohl mit Recht – annimmt, daß der hyaline Zapfen darin während der Kopulation aufgenommen wird.

Bei *Bathynella natans* ist dieses chitinartig aussehende, durchsichtige Anhängsel bohnenförmig gestaltet, bei *B. stammeri* dagegen zapfenförmig (vgl. Abb. 4).

Thorakopode VIII – ♀ (*Bathynella natans*: Taf. 12, Abb. 1; *Bathynella stammeri*: Taf. 12, Abb. 3): Dem distalen Ende des Coxopoditen sitzt – zur Innenseite hin – vor dem Ansatz des Basipoditen bei *B. natans*, wie auch bei *B. stammeri*, ein warzenförmiges, beborstetes Gebilde auf, dessen Bedeutung noch unbekannt ist. Die Existenz dieses Merkmales (vgl. Taf. 12, Abb. 1, 3) wurde zuerst von H. Jakobi (1954, p. 40) erkannt; und nach Ansicht dieses Autors wurde es bisher von anderen Untersuchern übersehen. Der borstentragende „Grundkörper“ dieses „rasierpinselförmigen Gebildes“ (Jakobi) ist bei *B. natans* distal zu einer dornartig erscheinenden Spitze verlängert (Taf. 12, Abb. 1), während er bei *B. stammeri* kuppelförmig abgerundet erscheint (Taf. 12, Abb. 3).

Der Basipodit des ♀ VIII. Thorakopoden trägt sowohl bei *B. natans* als auch bei *B. stammeri* an der Vorderseite eine gekrümmte Borste (Taf. 12, Abb. 1, 3), wohingegen die Rückseite bei beiden Arten unbeborstet ist. Endopodit und Exopodit verhalten sich hinsichtlich ihrer Länge bei *B. natans* etwa wie 1:5, bei *B. stammeri* wie 1:4. Bei beiden Arten trägt der Endopodit 2 endständige Borsten. Der Ektopodit ist bei beiden Formen ebenfalls mit 2 kräftigen, am distalen Ende inserierenden Borsten versehen. Der Ektopodit von *B. natans* trägt außerdem noch 2 weitere Borsten, die sich etwa in der Mitte dieses Poditen gegenüberstehen: (vgl. Taf. 12, Abb. 1). Der Ektopodit von *B. stammeri* trägt dagegen außer der angegebenen Endbeborstung keine weiteren Borsten (Taf. 12, Abb. 3).

Der dem distalen Ende des Coxopoditen – zur Außenseite hin – neben dem Ansatz des Basipoditen anhängende Epipodit, die Kieme, ist bei *B. natans* deutlich kürzer als die Gesamtlänge von Basipodit plus Ektopodit (vgl. Taf. 12, Abb. 1); die Kieme von *B. stammeri* erreicht hingegen eine größere Länge als Basipodit und Ektopodit zusammengenommen (vgl. Taf. 12, Abb. 3). Für das Verhältnis der

Längenmaße von Basipodit plus Ektopodit zu Epipodit ergaben sich bei den genannten Arten folgende Grenzwerte: *Bathynella natans* – 1:0,54 bis 0,74, *Bathynella stammeri* 1:1,07 bis 1,38.

Thorakopode VIII – ♂ (*Bathynella natans*: Taf. 12, Abb. 2; *Bathynella stammeri*: Taf. 12, Abb. 4): Basipodit²²⁾ beider Arten an der Vorderseite – proximal der Basis des Endopoditen – mit 1 Borste, die den bei *B. natans* und *stammeri* mit 2 distalen Borsten versehenen Endopoditen an Länge übertrifft (Taf. 12, Abb. 2, 4). Der Exopodit des VIII. Thorakopoden der ♂♂ trägt bei *Bathynella natans* wie auch bei *Bathynella stammeri* am distalen Ende 2 Borsten, zu denen bei *B. natans* beiderseits noch 1 Borste hinzukommt (Taf. 12, Abb. 2), während *B. stammeri* sogar über 3 weitere Borsten verfügt: 1 an der dem Endopoditen zugewandten Seite und 2 an der anderen (vgl. Taf. 12, Abb. 4).

Uropode (*Bathynella natans*: Taf. 13, Abb. 3, 4, 5; *Bathynella stammeri*: Taf. 10, Abb. 4): Die Dornenreihe am Basipoditen besteht bei *B. natans* aus 5–8 Einzeldornen, bei *Bathynella stammeri* nur aus 4 Dornen.

Eine Untersuchung der Uropoden von 148 Individuen der *Bathynella natans* (vgl. Abb. 5) ergab, daß die Mindest- sowie die Höchst-dornenzahl nur bei einem ganz verschwindend kleinen Anteil der Gesamtzahl der untersuchten Tiere in Erscheinung treten (5 Dornen: 2,1%; 8 Dornen: 0,7%). Die Masse (ca. 80%) ist am rechten und linken Uropoden übereinstimmend mit entweder 6 oder aber 7 Dornen bestückt. Tiere, deren Uropoden mit unterschiedlichen Dornenzahlen versehen sind (6/7:12,6%; 7/8:4,89%), deuten an, daß die Erwachsenenhäutungen nicht – oder nicht immer – zu einer links und rechts gleichwertigen Dornenvermehrung führen (vgl. Abb. 5).

Endopodit und Exopodit des Uropoden weisen bei *Bathynella natans* und *Bathynella stammeri* übereinstimmende Beborstung auf (Endopodit: 7, Exopodit: 5 Borsten) (vgl. Taf. 10, Abb. 4; Taf. 13, Abb. 3, 4, 5).

Furka (*Bathynella natans*: Taf. 13, Abb. 2; *B. stammeri*: Taf. 10, Abb. 5): Die Furka trägt bei *B. natans*, wie auch bei *B. stammeri*, insgesamt 5 Borsten. Die von H. Jakobi (1954, Abb. 8) in bezug auf seine

²²⁾ Der nach E. Serban (1966, 1966 a) als systematisch besonders bedeutsam anzusehende Feinbau der Basalregion des VIII. (?) Thorakopoden konnte im Rahmen dieser Arbeit noch nicht berücksichtigt werden, da der morphologische Abschnitt der vorliegenden Publikation bereits abgeschlossen war, bevor ich Kenntnis von den betreffenden Befunden des genannten Autors erhielt.

stammeri-Form als „Furkalangborste“ bezeichnete „Borste 2“ entspricht bei *Bathynella natans* nicht dieser Bezeichnung. Die letztgenannte Art verfügt vielmehr über eine Borste 2 (vgl. H. Jakobi 1954, Abb. 18), die kürzer oder nur annähernd so lang ist wie die von Jakobi mit „Nr. 4“ gekennzeichnete Furkaborste. *Bathynella stammeri* hingegen ist durch eine Borste 2 ausgezeichnet, die 1,5mal bis über doppelt so lang sein kann wie Borste 4.

Diskussion über die systematischen Befunde

Die Ergebnisse der vorstehenden vergleichend-morphologischen Untersuchungen an *B. natans* und *B. stammeri* enthalten insgesamt 8 Merkmale, durch die sich diese beiden in der Norddeutschen Tiefebene sympatrisch lebenden Formen unterscheiden. Damit wird die Vermutung bestätigt (S. Husmann 1964, p. 50), daß neben der von H. Jakobi (1954) als einziges systematisch brauchbares Merkmal bezeichneten Mandibelform noch weitere morphologische Gegebenheiten existieren, auf Grund deren sich die einzelnen Formen der Gattung *Bathynella* in systematischer Hinsicht trennen lassen.

Von den in Tab. 3 dargestellten Unterscheidungsmerkmalen kann mit Sicherheit angenommen werden, daß einige dieser morphologischen Kennzeichen – nach Vorliegen weiterer Befunde aus anderen Untersuchungsgebieten – zur systematischen Abgrenzung von geographischen Rassen sowohl der *Bathynella natans* Vejdovsky als auch der *Bathynella stammeri* (Jakobi 1954) herangezogen werden muß.

So ist nach L. Cvetkov, A. Angelov u. A. Petrova (1965, p. 323, Abb. 3) bei der bulgarischen *Bathynella natans* der Exopodit des VIII. ♀ Thorakopoden nicht – wie bei der *natans*-Form des Wesergebietes – mit 4, sondern nur mit 2 Borsten versehen; und auch der Exopodit des VIII. ♂ Thorakopoden der bulgarischen *B. natans* unterscheidet sich durch die Borstenzahl von dem der norddeutschen Artvertreter: 5 Borsten anstatt 4!

Das in der vorstehenden Beschreibung von *B. natans* und *B. stammeri* als „rasierpinselförmiges Gebilde“ (Jakobi) bezeichnete Merkmal weist bei der *Bathynella stammeri* aus England eine gänzlich andere Bauweise auf, die auch andeutungsweise nichts mehr mit der Jakobi'schen Benennung zu eigen hat (vgl. E. Serban und T. Gledhill, 1965, p. 519, Fig. 4, A). Es hat also durchaus den Anschein, daß die bisher als „geographische Rassen“ (Jakobi) der *Bathynella natans* Vejdovsky angesehenen Formen *natans* und *stammeri* eindeutig verschiedenen Arten angehören, die ihrerseits in Rassen aufgedgliedert sind, eine Er-

Tabelle 3

Systematische Kennzeichen von *Bathynella natans* Vejd. und *Bathynella stammeri* (Jakobi) aus dem Grundwasser des Raumes Liebenau/Weser (Peilrohr XII d).

	<i>Bathynella natans</i>	<i>Bathynella stammeri</i>
1. Mandibel-Kauschneide	Typus-Form (KULHAVY 1961) – 7 Zähne.	Typus-Form (JAKOBI 1954) 6 Zähne.
2. Hyalines Anhängsel am 7. Thorakopoden (♂)	bolnenförmig	zapfenförmig
3. „Borsten-Zapfen“ am distalen Ende des Protopoditen vom 8. Thorakopoden (♀)	Grundkörper distal zu einer dornartigen Spitze verlängert.	Grundkörper distal kuppelförmig abgerundet.
4. Exopodit des 8. Thorakopoden (♀)	4 Borsten	2 Borsten
5. Epipodit des 8. Thorakopoden (♀)	deutlich kürzer als Basipodit plus Exopodit.	deutlich länger als Basipodit plus Exopodit.
6. Exopodit des 8. Thorakopoden (♂)	4 Borsten	5 Borsten
7. Uropode	Basipodit mit 4 Borsten	Basipodit mit 5–7 Borsten
8. Furka	Borste „Nr. 2“ (n. JAKOBI 1954, p. 31, Abb. 8) kürzer bis nur annähernd so lang wie Borste Nr. 4	Borste Nr. 2 ist 1,5-mal bis über doppelt so lang wie Borste 4

scheinung, auf die in anderem Zusammenhang noch näher einzugehen sein wird (vgl. p. 134).

Wenn auch (vgl. Tab. 3) bei den hier im Mittelpunkt stehenden norddeutschen Bathynellen neben der Mandibelform immerhin noch 7 weitere offenbar systematisch brauchbare Merkmale herausgefunden werden konnten, so können doch bisher nur die Merkmale 1, 7 und 8 – Mandibel-Kauschneide, Beborstung des Uropoden-Basipoditen und Furkabeborstung – als sichere Art-Merkmale bezeichnet werden. Diese 3 morphologischen Eigentümlichkeiten finden sich in der Literatur – neben dem VIII. Thorakopoden (♂ und ♀) – als bevorzugt dargestellte Merkmale; und auf Grund dieser obengenannten Artkenn-

zeichen lassen sich daher auch folgende bisher beschriebenen *Bathynella*-Formen zu *Bothynella natans* Vejdovsky beziehungsweise *Bathynella stammeri* (Jakobi) stellen:

A. *BATHYNELLA NATANS* Vejdovsky 1882

1. *Bathynella natans skopljensis* St. Karaman 1954
(St. Karaman 1954, Abb. 1, 3).
2. *Bathynella natans slovenica* St. Karaman 1954
(St. Karaman 1954, Abb. 15).
3. *Bathynella natans hrabei* O. Sterba 1956
(O. Sterba 1956, Abb. 41, 42).
4. *Bathynella natans scythica* L. Botosaneanu u. A. Damian 1956
(L. Botosaneanu u. A. Damian 1956, Fig. 1, Abb. I, J; Fig. 5, A).
5. *Bathynella natans natans* Vejdovsky 1882
(V. Kulhavy 1961, Abb. III, Fig. 4: Redeskription der Mandibel nach dem Originalpräparat der „Vejdovsky-Sammlung“).
6. *Bathynella hungarica* E. Ponyi 1957
(E. Ponyi 1957, Abb. 2, 5, 6).
7. *Bathynella hungarica baratlana* E. Ponyi 1957
(E. Ponyi 1957, Abb. 9, 11).
8. *Bathynella natans natans* Vejdovsky 1882
(V. Kulhavy 1957, Abb. 1; Furka, Uropode; Abb. 2, Fig. 2).
9. *Bathynella natans natans* Vejdovsky 1882
(Cl. Delamare Deboutteville 1961, Fig. 2, Abb. s, t, u, v, w).
10. *Bathynella natans natans* Vejdovsky 1882
(L. Cvetkov, A. Angelov u. A. Petrova 1965).

B. *BATHYNELLA STAMMERI* (H. Jakobi 1954)

1. *Bathynella natans stammeri* H. Jakobi 1954
(Cl. Delamare Deboutteville 1960, Abb. C, J).
2. *Bathynella natans stammeri* H. Jakobi 1954
(V. Kulhavy 1961, Abb. III, Fig. 1, 2, Uropode u. Furka).
3. *Bathynella natans stammeri* H. Jakobi 1954
(S. Husmann 1964, Abb. 6, 7, 17, 18, 22, 23).
4. *Bathynella natans stammeri* H. Jakobi 1954
(E. Serban u. T. Gledhill 1965, Fig. 1, C, D; Fig. 4, A, B, D, E).

Auf Grund der Zuordnung zu *Bathynella natans* Vejdovsky ergeben sich für die beiden *Bathynella*-Formen:

Bathynella hungarica E. Ponyi 1957,
Bathynella hungarica baradlana E. Ponyi 1957,

die Subspeziesnamen:

Bathynella natans hungarica (E. Ponyi 1957),
Bathynella natans baradlana (E. Ponyi 1957).

Andererseits sind folgende bisher zu *Bathynella natans* Vejdovský gestellten *Bathynella*-Formen aus dieser Spezies auszuschließen:

Bathynella natans nollii Jakobi 1954,
Bathynella natans haincae H. Jakobi 1954,
Bathynella natans freiburgensis H. Jakobi 1954,
Bathynella natans gallica Cl. Delamare Deb. u. P. A. Chapp. 1954,
Bathynella natans coiffaiti Cl. Delamare 1953,
Bathynella natans pyrenaica Cl. Delamare Deb. u. P. A. Chapp. 1954.

Wenn auch in Hinblick auf die meisten in Tab. 3 genannten Merkmale für diese Formen nur recht unvollständige Befunde vorliegen, so ermutigt die für alle diese meines Erachtens zu Unrecht zu *B. natans* Vejdovsky gestellten *Bathynellen* bekannte, deutlich unterschiedliche, charakteristische Mandibelform (vgl. H. Jakobi 1954 u. Cl. Delamare Deboutteville 1961) doch dazu, diese Formen als selbständige Arten der Gattung *Bathynella* anzusehen:

Bathynella nollii (Jakobi 1954),
Bathynella haincae (Jakobi 1954),
Bathynella freiburgensis (Jakobi 1954),
Bathynella gallica (Delamare Deboutteville u. Chappuis 1954),
Bathynella coiffaiti (Cl. Delamare Deboutteville 1953),
Bathynella pyrenaica (Cl. Del. Deb. u. P. A. Chappuis 1954).

Zu einem solchen Verfahren fordern gerade die vorliegenden Befunde an *Bathynella natans* und *Bathynella stammeri* heraus, deren sympatrisches Vorkommen in der Norddeutschen Tiefebene den Anlaß gab, die wirkliche systematische Stellung dieser bisher für geographische Rassen der *Bathynella natans* Vejdovsky gehaltenen *Bathynella*-Formen herauszufinden; denn wenn es sich dabei zeigte, daß diese vermeintlichen Rassen einer Art in Wirklichkeit zwei ganz verschiedenen Spezies angehören¹³⁾, die sich – als Arten – mit Sicherheit

¹³⁾ E. Serban (1966, 1966a) ist auf Grund bisher nicht berücksichtigter Merkmale der Auffassung, daß es sich bei *B. natans* und bei *B. stammeri* sogar um eigenständige Untergattungen handelt (vgl. Fußnote 10, p. 124).

schon allein auf Grund ihrer Mandibelform wie auch ihrer Basipoditbeborstung sicher trennen lassen, so erscheint es durchaus berechtigt, *Bathynella*-Formen mit typischem Mandibelfeinbau als selbständige Arten anzusehen. Und wenn also bisher nur die Mandibelform ausreichte, um *Bathynella*-Arten zu erkennen, so machen die in Tab. 3 zusammengestellten Merkmale der *Bathynellen* *natans* und *stammeri* es deutlich, wie sehr zu erwarten ist, daß auch für die hier in den Art-Rang erhobenen *Bathynella*-Formen zweifellos neben der Mandibel noch weitere arttypische Merkmale herauszufinden sein werden.

Daß bei derartigen zukünftigen Befunden sich die eine oder andere Art unter Umständen sogar als Vertreterin einer besonderen Unter-gattung entpuppen könnte oder daß sich andererseits die Notwendigkeit ergeben könnte, Subspezies einzuziehen, kann nur als Zeichen der für die Gattung *Bathynella* im Gange befindlichen Ausgärung unserer Kenntnisse gewertet werden¹⁴⁾.

Für das Kreisen unserer Fragestellungen um das Problem der sympatrischen Existenz zweier *Bathynella*-Formen sind diese noch nicht bis ins einzelne zu übersehenden Fragen der Systematik belanglos, sofern nur feststeht – und das ist der Fall –, daß es sich bei den im Grundwasser der Norddeutschen Tiefebene sympatrisch angelroffenen *Bathynellen* um Vertreter zweier „Arten“ ein und derselben Gattung handelt, deren Weg zueinander uns nunmehr beschäftigen soll.

Das Zustandekommen der sympatrischen Existenz von Grundwassertieren in der Norddeutschen Tiefebene

Außer der Gattung *Bathynella* gibt es noch weitere stygobionte Grundwassertiere, die hinsichtlich ihres phylogenetischen Alters wohl-berechtigt als „archaische Typen“ (A. Thienemann 1950, p. 166) der limnischen Grundwasserfauna hervorgehoben werden können (vgl. S. Husmann, 1960, p. 430; 1964, p. 190, 191) und von denen ebenfalls die sympatrische Existenz zweier oder noch mehrerer Formen einer Gattung nachgewiesen werden konnte.

Das trifft für zwei Arten der Gattung *Chappuisius* Kiefer zu und ferner für eine ganze Reihe von Formen der Gattung *Parastenocaris* Kessler. So konnten beide bisher bekannten *Chappuisius*-Arten, ver-

¹⁴⁾ In diesem Zusammenhang wird erneut die Notwendigkeit deutlich, bei der systematischen Bearbeitung von *Bathynellen* mindestens die in Tab. 3 hervorgehobenen Merkmale eingehend zu berücksichtigen und nach weiteren systematisch brauchbaren morphologischen Eigentümlichkeiten zu suchen.

gesellschaftet im eustygonalen Grundwasser (vgl. Fußnote 3) des Maintales (W. Noll u. H. J. Stammer 1953, p. 14) sowie im „Eustygopsammal“ (S. Husmann 1966) des Ruhrtales (S. Husmann 1964, p. 182), angetroffen werden.

Unter den Beispielen für ganz eindeutige sympatrische Lebensweise von *Parastenocariden* sei unser Peilrohr XII d (vgl. p. 113) besonders hervorgehoben, weil hieraus neben den beiden *Syncariden*:

Bathynella natans,
Bathynella stammeri,

sogar 3 *Parastenocaris*-Formen (vgl. Tab. 1) zutage gefördert werden konnten:

Parastenocaris phyllura Kiefer,
Parastenocaris noll Kiefer,
Parastenocaris fontinalis borea Kiefer.

Die Voraussetzungen zu einem solchen Nebeneinander mehrerer Spezies eines Genus sind offenbar im interstitiellen Grundwasser der Norddeutschen Tiefebene in besonders günstiger Weise gegeben, denn der hier erwähnte Fall einer sympatrischen Existenz verschiedener *Parastenocaris*-Arten ist in diesem Raum durchaus kein Einzelfund; konnten doch im eustygonalen Grundwasser, das aus einem anderen Peilrohr bei Liebenau/Weser (UW 3 – 19. 7. 1955) gewonnen wurde, Vertreter zweier *Parastenocaris*-Arten als sympatrisch lebend nachgewiesen werden:

Parastenocaris noll Kiefer (4 ♀♀, 3 ♂♂),
Parastenocaris fontinalis borea Kiefer (3 ♀♀, 2 ♂♂);

und im „Potamo-Stygopsammal“ (Husmann 1966) der Unterweser gelang es sogar, eine ganze Reihe von Fundstellen auszumachen, in denen zwei oder sogar drei *Parastenocaris*-Formen in stellenweise eindrucksvoller Individuenzahl vergesellschaftet angetroffen werden konnten (vgl. die in Tab. 4 zusammengestellten Beispiele).

Diese Befunde deuten schon an, wie erheblich die Feststellung einzuschränken ist, daß in der Norddeutschen Tiefebene „nur ganz einzelne echte Grundwassertiere“ anzutreffen seien und daß solch eine „extrem arme Subterrana fauna“ zwangsläufig „in den Gebieten Europas“ zu erwarten sei, „deren Grundwasser erst nach Rückzug der eiszeitlichen Gletscher der Besiedlung zugänglich oder wieder zugänglich wurde“ (A. Thienemann 1932, p. 75).

Tabelle 4

Die sympatrische Existenz mehrerer Arten des Genus *Parastenocaris* Kessler im Potamostygopsammal des Weser-Ufers.

	<i>P. phyllura</i>			<i>P. vicesima</i>			<i>P. font. borra</i>		
	♀♀	♂♂	♀♂	♀♀	♂♂	♀♂	♀♀	♂♂	♀♂
Aller – Mündung (UW 34 – 6. 6. 1956)			2				10	2	
Hutbergen/Weser (UW 36 – 9. 6. 1956)	84	22	82				18	52	95
Hutbergen/Weser (UW 37 – 10. 6. 1956)	31	35	36				9	30	67
Bremen-Blumenthal (UW 17 – 14. 8. 1955)	4	5	2	6	4	1	3	3	1
Bremen-Blumenthal (UW 44 – 6. 8. 1956)	25	8	4	11	8	7	4	11	7

Diese bisher geltende verbreitungsgeschichtliche Auffassung mußte ganz folgerichtig daraus resultieren, daß bis zur Formulierung der hier zitierten Ansicht tatsächlich ja auch einzig und allein nur *Niphargus aquilex aquilex* Schiödte in wenigen Exemplaren – als einziges Element der stygobionten Grundwasserfauna – aus der Norddeutschen Tiefebene bekanntgeworden war.

Nach den neueren, vorstehend behandelten Untersuchungen sowie auch nach den Befunden von W. Noodt (1952), S. Husmann (1956), R. Wegelin (1966), F. Riemann (1966) und noch nicht veröffentlichten eigenen Ergebnissen muß dem Norddeutschen Tieflande meines Erachtens eine ganz andere subterrannlimnologische Beurteilung – auch in limnogeohistorischer Hinsicht – zuerkannt werden, aus der dann auch das sympatrische Vorkommen zweier oder mehrerer Formen eines Genus verständlich werden kann.

Das Rückwanderungsgebiet der diluvialen Gletscher dürfte sich ganz zweifellos speziell im Raume des Norddeutschen Tieflandes den unter und neben nordwärts strömenden Fließgewässern einherziehenden Grundwasserströmen wie ein weiträumig von glazialen und fluvio-glazialen sandigkiesigen Aufschüttungen erfülltes Sammelbecken dargeboten haben, dessen Labyrinth von interstitiellen Lückensystemen sich geradezu dem unterirdischen Wasser sowie der darin lebenden

Fauna als subterranean Durchfluß-, Lebens- und Verbreitungsraum auftrat; denn die in ihrer ersten Wirkungsphase so überaus lebensfeindlich in Erscheinung tretenden Eismassen hinterließen beim Zurückschmelzen sandigkiesige Substrate, deren Komponenten zu Lebensraum-Bausteinen für aquatile Subterrantiere werden konnten, sobald die dem nordwärts weichenden Eise nachdrängenden Fließgewässer aus südlichen noch erhaltenen Vegetationsgebieten den Zustrom von infiltrierendem organischem Detritus – als Nahrungsgrundlage für Grundwassertiere – sicherten (vgl. S. Husmann 1966, p. 236).

Diese Lebensraum und Verbreitungswege bietenden Mikrokavernen standen im Untergrund der Norddeutschen Tiefebene vornehmlich Sandlückenorganismen offen; denn die glazial und fluvioglazial aufgeschütteten psephitischen Gerölle weisen im Untergrund dieses Flachlandes durchweg eine erhebliche Versandung auf (vgl. p. 113).

Die geschilderten verbreitungsgeschichtlichen Expansionswege verliefen nicht nur im Untergrund des Weser-Stromgebietes, sondern ebenso auch in den westwärts und östlich benachbarten Flußgebieten. Da alle diese sich nordwärts dem weichenden Eise nach vorschiebbenden Besiedlungs- und Nahrungszufuhrwege in die etwa von Osten nach Westen verlaufenden Urstromtalgewässer beziehungsweise Grundwässer einmündeten, konnte es auf diese Weise zu verbreitungsgeschichtlich bedeutsamen Querverbindungen zwischen den verschiedenen von Süden nach Norden ziehenden oberirdischen und unterirdischen Gewässern kommen (vgl. S. Husmann 1964, p. 74, 75) und damit zum Zusammenführen von Organismen verschiedener Herkunftsgebiete. Daher konnten auch die phylogenetischen Ursprungsgebiete der heute in den Sandlückensystemen der Norddeutschen Tiefebene lebenden stygobionten Grundwassertiere durch außerordentlich weiträumige geographische Bereiche voneinander getrennt sein; denn wenn man beispielsweise bei den zahlreichen vorübergehenden Flußsystemverbindungen nur berücksichtigt, daß die altpliozäne Urmoldau als einstiger linker Nebenfluß der Urdonau (vgl. P. Dorn 1951, p. 338) eine zweifellos besiedlungsgeschichtlich bedeutsame Verbindung zwischen Donau und Elbe schuf (vgl. S. Husmann 1964, p. 193), während die Uralbn eine sicher verbreitungsgeschichtlich nicht minder wirksame Faunenkontaktregion zwischen Main- und Weser-System darstellte (vgl. C. R. Boettger 1912, p. 153; M. Blanckenhorn u. E. Kurtz 1929, p. 41–47; S. Husmann 1956, p. 166–167), so wird schon damit die Weiträumigkeit des fluviolhistorischen Einzugsgebietes der norddeutschen Grundwasserbereiche deutlich gekennzeichnet und damit auch das entsprechende Verbreitungsbild der beiden im Weser-Grundwasser sympatrisch lebenden Bathynellen (Taf. 24 [1]) verständlich.

Denn diese gewässerhistorischen Zusammenhänge brachten im weit-räumigen Einzugsgebiet dieses norddeutschen subterranean Sammelbeckens ohne Zweifel auch die Möglichkeit mit sich, daß im Zuge von Gebirgsaufaltungen und den damit verbundenen Verschiebungen von Wasserscheiden die Siedlungsgebiete von bestimmten Grundwassertieren zerteilt, aber bei späteren orogenen Bewegungen der Erdoberfläche über fließgewässergeschichtlich entstehende Faunenbrücken hinweg wieder zusammengeführt wurden; und wenn bei derartigem Geschehen die Teile des ursprünglichen Verbreitungsgebietes einer Art über ausreichend lange geologische Zeiten hinweg voneinander isoliert blieben, so konnten sich nach überdauerter, orogen bedingter „geomorphologischer Isolation“ (vgl. J. Illies 1952, p. 595, 603) und anschließender erneuter verbreitungsgeschichtlicher Expansion neue Arten oder Unterarten als Abkömmlinge einer Ausgangsform nebeneinander im gleichen Biotop – sympatrisch – „wiederfinden“ (vgl. S. Husmann 1964, p. 191); und das um so mehr, wenn es sich hierbei um archaische Lebensformtypen handelt, die einen archaischen extremen Biotop (vgl. S. Husmann 1962, p. 414–415) – das Stygopsammal – besiedeln, wie unsere *Bathynella natans* und *stammeri* sowie *Parastenocaris fontinalis*, *phyllura* und *nolli* im intergranularen Grundwasser der Norddeutschen Tiefebene.

ZUSAMMENFASSUNG

Das sympatrische Vorkommen der bisher als Rassen der *Bathynella natans* geltenden Formen *natans* und *stammeri* wird als naturgegebenes ökologisch-genetisches Experiment ausgewertet. Da in den Mischpopulationen keine Hybriden auftraten, erweisen sich die genannten Bathynellen als Arten: *Bathynella natans* Vejdovsky, *Bathynella stammeri* (Jakobi).

Neben der Mandibelform, die bisher als einziges systematisch brauchbares Unterscheidungsmerkmal innerhalb der Gattung *Bathynella* galt, konnten 7 weitere entsprechend verwendbare morphologische Kennzeichen herausgefunden werden (Tab. 3).

Der untersuchte *Bathynella*-Biotop wird dem subterranean Lebensbereich „Eustygopsammal“ (Husmann 1966) zugeteilt, die Lebensgemeinschaft der „*Parastenocaris*-*Bathynella*-Biozönose“ (Husmann 1962) zugeordnet.

Die *Parastenocaris*-*Bathynella*-Biozönose erweist sich als auffallend resistent gegenüber organischen Verunreinigungen des Grundwassers.

Das Zustandekommen der sympatrischen Existenz von *Bathynella natans* und *B. stammeri* findet eine Erklärung in der geolinnologischen Entstehungsgeschichte des Interstitialbereiches dieses Tieflandes; die nach Norden zurückweichenden Gletscher füllten weite Bereiche des Norddeutschen Beckens mit sandig-kiesigen Substraten. Sie schufen damit Lebensraum und Verbreitungskavernen für die Interstitialfauna. Diese wurde durch

Grundwasserströme, die neben und unter nordwärts fließenden Gewässern einherzogen, herangeführt.

Von Ost nach West ziehende Urstromtal-Grundwässer stellten verbreitungsgeschichtliche Querverbindungen zwischen diesen Süd-Nord-Verbreitungswegen her.

Die enorme Weiträumigkeit des damit gegebenen fluviobehistorischen Einzugsgebietes konnte die Voraussetzung dafür bieten, daß Verbreitungsgebiete von Grundwassertieren infolge orogener Bewegungen der Erdoberfläche vorübergehend geteilt und dann wieder zusammengeführt wurden. Sofern eine solche orogen bedingte geomorphologische Isolation über ausreichend lange geologische Zeiten hinweg andauerte, konnte es geschehen, daß sich neue Arten als Abkömmlinge einer Ausgangsform im gleichen Biotop wiederfanden. Das gilt insbesondere für Bathynellen, die als archaische Lebensformtypen des archaischen extremen Biotopes „Mesopsammal“ (Remane) die besten Voraussetzungen mitbringen, auf solche Weise zu einer sympatrischen Existenz zusammengeführt zu werden.

SUMMARY

The sympatric occurrence of two bathynellids previously considered races of *Bathynella natans* - *natans* and *stammeri* - is evaluated as a natural ecological-genetic experiment. Since no hybrids appear in mixed populations, these forms are proven to be full species: *Bathynella natans* Vejdvösky and *Bathynella stammeri* (Jakobi).

Besides the form of the mandibles, which until now was the only taxonomically useful diagnostic character in the genus *Bathynella*, 7 additional, suitably applicable morphological character have been found (Table 3).

The *Bathynella* biotope investigated is assigned to the „euslygopsammal“ subterranean life province (Husmann 1966), which is associated with the „*Parastenocaris-Bathynella*“ biocenose (Husmann 1962). This particular biocenose is evidently resistant to organic pollution of ground water.

The sympatric existence of *Bathynella natans* and *B. stammeri* can be explained by consideration of the geo-limnological developmental history of the interstitial zone of the North German low plain. Sands and gravels were widely deposited in the North German Basin by northward-retreating glaciers, creating microcavernous living space and passages for the interstitial fauna. This microfauna could find passages in layers of sand under and along the northward-flowing streams. Primitive Ice-Age streams („Urstromtäler“ of Keilhack) formed east-to-west cross-connections between the south-north distributional corridors. The great geographical expansion of the tributary river courses which reached the north German plain before, during, and after the Ice Age suggests that ground water habitats were temporarily separated and later rejoined by orogenic movements of the earth's surface. Such an orogenically caused, geomorphological isolation lasting for a sufficiently long geological period could have led to the result that species, originating in isolation from the same phylogenetic stock, subsequently were brought together again in the same biotope. This is particularly true for bathynellids, which as archaic types (Lebensformtypen) of the ancient, extreme, „mesopsammal“ biotope (Remane) are quite likely to have become sympatric in such a manner.

LITERATUR

- ANTEVS, E. (1929) — Maps of the pleistocene glaciations. — Bull. geol. soc. Amer. 40: 631-720.
- BARTOK, P. A. (1944) — A. *Bathynella chappuisi* fejlődés morphologiaja. Acta Sci. Math. Nat. Univ. Francisco-Josephina, Koloszar, XXI: 1-46.
- BIRSTEIN, J. A., und LJOVUSCHKIN, S. I. (1964) — A new subspecies of *Bathynella natans* Vejd. (Crustacea, Bathynellacea) from subterranean waters of the Ciscaucasia. Zool. Jur., XLIII, 11: 1719-1722.
- BLASCKENHORN, M., und KURTZ, E. (1929) — Die Flußläufe der Tertiärzeit in der Umgebung von Marburg a. d. Lahn. Sitzungsber. Ges. z. Bef. d. ges. Naturw., Marburg 64: 9-47.
- BOETTGER, C. R. (1912) — Die Molluskenfauna der preußischen Rheinprovinz. Arch. f. Naturgesch., 78. Jg., Abt. A.: 149-310.
- BOTOŞANEANU, L., (1959) — Bathynellacea. Fauna R. P. R., IV, 5: 1-34.
- BOTOŞANEANU, L., und DAMIAN, A. (1956) — *Bathynella* (Crust. Syncarida) dans l'eau des conduites de Bucarest et de Constanza. Acta Soc. Zool. Bohemoslovenicae, XX, 4: 358-363.
- BRTEK, J. (1964) — Funde von *Bathynella natans* Vejd. und *Parabathynella stygia* Chapp. im Gebiet von Hurna Nitra (Mittelslowakei). Ac. Rer. Natur. Mus. Nat. Slov. Bratislava, X: 34-44.
- CHAPPUIS, P. A. (1914) — Über die systematische Stellung von *Bathynella natans* Vejdovsky. Zool. Anz., XLIV: 45-46.
- (1915) — *Bathynella natans* und ihre Stellung im System. Zool. Jahrb., XI: 147-176.
- CYETKOV, L., ANGELOV, A., und PETROVA, A. (1955) — Bathynellidae (Crustacea, Syncarida) de la Trace. Izv. Zoolog. it pri B.N.A.: 320-327.
- DELAHAUX, TH. (1919) — *Bathynella chappuisi* n.sp. une nouvelle espèce de Crustacé cavernicole. Bull. Soc. Neuchâtoise Sci. Nat., XLIV: 1-20.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, CL. (1953) — Au sujet des *Bathynella* de France. Vie et Milieu, IV: 4.
- (1960) — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales: 1-740. Hermann, Paris.
- (1960a) — Présence d'un Syncaride, *Bathynella natans* Vejdovsky forma *stammeri* Jakobi, dans les milieux interstitiels de la vallée de l'adige. Estratto dalle Memorie del Museo Civico di Storia Naturale. Verona. Vol. VIII: 279-299.
- (1961) — Nouvelles récoltes de Syncarides et complément systématiques. Ann. spéléol., XVI: 2.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, CL., und CHAPPUIS, P. A. (1954) — Les Bathynelles de France et d'Espagne avec diagnoses d'espèces et de formes nouvelles. Arch. de Zool. exp. et gén., XCI, I: 51-73.
- DORN, P. (1951) — Geologie von Mitteleuropa. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Erwin Nägele), 1-474, Stuttgart.
- GLEDHILL, T., und DRIVER, D. B. (1964) — *Bathynella natans* Vejdovsky (Crustacea, Syncarida) and its occurrence in Yorkshire. The Naturalist, July-September: 104-106.

- HUSMANN, S. (1956) – Untersuchungen über die Grundwasserfauna zwischen Harz und Weser. Arch. Hydrobiol. 52: 1–184.
- (1962) – Ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über limnische Grundwassertiere aus dem künstlichen Mesopsammal der Helgoländer Düneninsel. Arch. Hydrobiol. 58: 405–422.
- (1964) – Morphologische, ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über die Bathynellen (*Crustacea, Syncarida*) des Niederrhein-Grundwasserstromes bei Krefeld. Gewässer und Abwässer 37: 46–76.
- (1966) – Versuch einer ökologischen Gliederung des interstitiellen Grundwassers in Lebensbereiche eigener Prägung. Arch. Hydrobiol. 62: 231–268.
- ILLIES, J. (1952) – Die Mölle. Faunistisch-ökologische Untersuchungen an einem Forellengbach im Lärper Bergland. Arch. Hydrobiol. 46: 424–612.
- (1961) – Versuch einer allgemeinen biozoologischen Gliederung der Fließgewässer. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 46: 205–213.
- JAKOBI, H. (1954) – Biologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik von *Bathynella natans* Vejd. Zool. Jb. System. 83: 1–184.
- JANKOWSKAJA, A. I. (1964) – Relict crustaceans of coastal bottom waters of the Lake Issyk-Kul (North Tien-Shan). Zool. Jur. XLIII, 7: 975–986.
- JEANNEL, R. (1943) – Les Fossiles Vivants des Cavernes. Nouvelle Série No. 1. L'Avenir de la Science Gallimard: 1–321.
- KARAMAN, S. (1934) – Die Bathynelliden von Skopje. Mitt. Höhlen u. Karstforsch.: 26–30.
- (1954) – Über die Bathynelliden Jugoslawiens. Fragm. Balcan. Mus. Maced. scient. natur., I, 8: 70–78.
- KULHAVY, V. (1957) – Der zweite Fund von einer *Bathynella* in Böhmen und einige Bemerkungen zur Systematik der tschechoslowakischen Bathynellen. Acta Soc. Zool. Bohemoslovenicae, XXI, 3: 284–287.
- (1961) – Über das Vorkommen der west- und osteuropäischen Elemente in der Crustaceenfauna der böhmischen unterirdischen Gewässer. Vestník Cs. spol., zool., XXV: 297–301.
- MESTHOV, M. (1957) – Bathynellacea aus dem Grundwasser von Zagreb. Biol. Glasnik 10: 127–136.
- NOODT, W. (1952) – Subterrane Copepoden aus Norddeutschland. Zool. Anz. 148: 331–343, Leipzig.
- PONYI, E. (1957) – Neue Bathynelliden aus Ungarn. Acta Zool. Acad. Scient. Hung., III, 1–2: 171–177.
- PRATJE, O. (1940) – Einführung in die Geologie der Nord- und Ostsee. In: Grimpe u. Wagler: Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. 1–44, Leipzig.
- RIEMANN, FR. (1966) – Die interstitielle Fauna im Elbe-Aestuar, Verbreitung und Systematik. Arch. Hydrobiol., Suppl. XXXI (Elbe-Aestuar III) 1/2: 1–279, Stuttgart.
- SERBAN, E. (1966) – Contribution à l'étude de *Bathynella* d'Europe; *Bathynella natans* Vejdovsky, un dilemme à résoudre. International Journal Speleology: 115–132.
- (1966a) – Nouvelles contributions à l'étude de *Bathynella* (*Bathynella*) *natans* Vejd. et *Bathynella* (*Antrobathynella*) *stammeri* (Jakobi). International Journal of Speleology: 207–221.

- SERBAN, E., und GLEDHILL, T. (1965) – Concerning the presence of *Bathynella natans stammeri* Jakobi (Crustacea, Syncarida) in England. Ann. Mag. natur. Hist. 8: 513–522.
- ŠTĚRBA, O. (1954) – Über *Bathynella chappuisi* Delachaux und andere Krebstiere der Brünner Brunnen. Casop. Moravskén. Musea Brne. Vedeí prirod, XXXIX: 164–173.
- (1955) – Beitrag zur Kenntnis der Krebstierfauna einiger Karstgewässer in der Slowakei. Spisy vydavane Prir. fak. Masarykovy Univ. v. Brne, CCCLXIV: 1–6.
- (1956) – Einige seltene und neue Krustentiere in den Karstgewässern der Tschechoslowakei. Biologia, Bratislava, XI: 385–402.
- (1963) – Bemerkung über zwei bemerkenswerte Funde von Bathynellidae (Crustacea, Anaspidacea) in der Tschechoslowakei. Zoolog. listy XII: 261–262.
- THIENEMANN, A. (1932) – Die Bedeutung des Zeitfaktors für die Besiedelung extremer Lebensstätten. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. 67: 70–79.
- (1950) – Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. In: A. Thienemann, Die Binnengewässer 18: 1–809. Schweizerbart, Stuttgart.
- TÖRÖK, P. (1947) – The occurrence of *Bathynella* in the Budapest aqueduct. Fragm. Faunistica. Hung., X.
- VEJDovsky, FR. (1882) – Thierische Organismen der Brunnenwässer von Prag. Prag: 1–70.
- WEGELIN, R. (1961) – Über zwei eucavale Crustaceen aus dem interstitiellen Grundwasser der Leipziger Umgebung. Int. Revue ges. Hydrobiol., XII, 1: 162–172.
- (1966) – Beitrag zur Kenntnis der Grundwasserfauna des Saale-Elbe-Einzugsgebietes. Zool. Jb. Syst. 93: 1–117.

ERKLÄRUNGEN DER TAFELN 24 (1)–36 (13)

TAFEL 24 (1)

Karte 1: Die geographische Lage des untersuchten Peilrohres XII d und die bisher bekannte Verbreitung von *Bathynella natans* Vejdovsky und *Bathynella stammeri* (Jakobi).

TAFEL 25 (2)

Karte 2: Geologische Karte der Umgebung des Peilrohres XII d. Nach einer Manuskriptkarte des Blattes Stolzenau (1:25 000); Kartierung: Dr. W. Straute, Niedersächsisches Amt für Bodenforschung, Hannover.

Kode der Legendensignaturen:

- 17) noch nicht kartiert.
- 16) $\frac{\text{hm}}{(2), S}$ Anmoor über fluvialen Sand der zweiten Holozänstufe (Marklohe-Komplex).

- 15) $\frac{hm}{\{1\}, L}$ Anmoor über Auelehm des Estorfer Komplexes.
- 14) $\{2\}, L$ Auelehm der zweiten Holozänstufe.
- 13) $\frac{\{1\}, L}{\{1\}, S}$ Auelehm über Flußsand der ersten Holozänstufe (Estorfer Komplex).
- 12) $\{1\}, L$ Auelehm der ersten Holozänstufe (Estorfer Komplex).
- 11) $\frac{,, a + \{1\} S}{N, S + G}$ Flußsand der ersten Holozänstufe über Sand und Kies der Niederterrasse.
- 10) $,, a$ Flugsand.
- 9) $\frac{,, a}{N, S + G}$ Flugsand über Sand und Kies der Niederterrasse.
- 8) $\frac{,, a}{D, G}$ Flugsand in flächenhafter Verbreitung über Kies (Drenthe).
- 7) $\frac{N, L}{N, S}$ Hochflutlehm der Niederterrasse über Sand der Niederterrasse.
- 6) $N, S + G$ Sand und Kies der Niederterrasse.
- 5) N, S Sand der Niederterrasse.
- 4) $\frac{W, S, p}{D, Lg^*)}$ Geschiebedecksand über Geschiebelehm (Drenthe).
- 3) $\frac{W, S, p}{D, S, gf}$ Geschiebedecksand über glazifluvialen Sand (+ Kies) des Drenthe-Stadiums.
- 2) D, S, gf glazifluviatiler Sand (Drenthe-Stadium).
- 1) D, G, gf glazifluviatiler Kies (Drenthe-Stadium).

TAFEL 26 (3)

Bathynella notans Vejdovsky

Abb. 1: 1. Antenne (UW/55/5/24 – ♂ 1,049 mm)

Abb. 2: 2. Antenne (UW/55/5/24 – ♂ 1,049 mm)

Bathynella stammeri (Jakobi)

Abb. 3: 1. Antenne (UW/55/5/1 – ♀ 1,382 mm)

Abb. 4: 2. Antenne (UW/7/4 – ♀ 1,280 mm)

TAFEL 27 (4)

Bathynella stammeri (Jakobi)

Abb. 1: Mandibel (UW/16/2 – ♀ 1,267 mm)

*) Liegendes: D, S, gf = Flugsand über glazifluvialen Sand (Drenthe).

Abb. 2: Kauschneide der Mandibel (UW/16/2 - ♀ 1,267 mm)

Abb. 3: Kauschneide der Mandibel (UW/16/2 - ♀ 1,267 mm)

Bathynella natans Vejdovsky

Abb. 4: Mandibel (UW/55/5/13 - ♀ 1,203 mm)

Abb. 5: Kauschneide der Mandibel (UW/64/5/8 - ♀ 0,947 mm)

Abb. 6: Kauschneide der Mandibel (UW/64/5/8 - ♀ 0,947 mm)

TAFEL 28 (5)

Bathynella stammeri (Jakobi)

Abb. 1: Unterlippe, links (UW/7/1 - ♀ 1,830 mm)

Abb. 2: Unterlippe, links (UW/7/1 - ♀ 1,830 mm)

Abb. 3: I. Maxille, links (UW/16/9 - ♀ 1,228 mm)

Bathynella natans Vejdovsky

Abb. 4: I. Maxille, rechts (UW/55/5/14 - ♀ 1,331 mm)

Abb. 5: I. Maxille, rechts (UW/55/5/14 - ♀ 1,331 mm)

TAFEL 29 (6)

Bathynella natans Vejdovsky

Abb. 1: II. Maxille, links (UW/55/5/14 - ♀ 1,331 mm)

Abb. 1a: II. Maxille, links (UW/55/5/14 - ♀ 1,331 mm)

Bathynella stammeri (Jakobi)

Abb. 2: II. Maxille, rechts (UW/7/1 - ♀ 1,830 mm)

Abb. 2a: II. Maxille, rechts (UW/7/1 - ♀ 1,830 mm)

TAFEL 30 (7)

Bathynella natans Vejdovsky

Abb. 1: III. Thorakopode (UW/55/5/20 - 1,203 mm)

Abb. 2: IV. Thorakopode; Endglied des Endopoditen
(UW/65/5/3 - ♀ 1,216 mm)

Abb. 3: V. Thorakopode; Endglied des Endopoditen
(UW/65/5/3 - ♀ 1,216 mm)

Abb. 4: VI. Thorakopode; Endglied des Endopoditen
(UW/65/5/5 - ♀ 1,152 mm)

TAFEL 31 (8)

Bathynella stammeri (Jakobi)

Abb. 1: Pleopode, rechts (UW/7/1 - ♀ 1,830 mm)

Abb. 2: I. Thorakopode (UW/65/7/5 - ♂ 1,382 mm)

Abb. 3: II. Thorakopode, rechts (UW/55/5/12 - ♀ 1,254 mm)

TAFEL 32 (9)

Bathynella stammeri (Jakobi)

Abb. 1: VII. Thorakopode (UW/7/4 - ♀ 1,280 mm)

Abb. 2: III. Thorakopode (UW/7/4 - ♀ 1,280 mm)

TAFEL 33 (10)

Bathynella stammeri (Jakobi)Abb. 1: IV. Thorakopode; Endglied des Endopoditen
(UW/7/4 - ♀ 1,280 mm)Abb. 2: V. Thorakopode; Endglied des Endopoditen
(UW/7/4 - ♀ 1,280 mm)Abb. 3: VI. Thorakopode; Endglied des Endopoditen
(UW/7/4 - ♀ 1,280 mm)

Abb. 4: Uropode (UW/7/1 - ♀ 1,830 mm)

Abb. 5: Furka (UW/5/1 - ♀ 1,382 mm)

TAFEL 34 (11)

Bathynella natans Vejdovsky

Abb. 1: VII. Thorakopode (UW/65/5/10 - ♂ 1,049 mm)

Abb. 2: VII. Thorakopode (UW/65/5/10 - ♂ 1,049 mm)

Abb. 3: VII. Thorakopode (UW/64/5/20 - ♀ 0,960 mm)

Abb. 4: VII. Thorakopode (UW/55/5/13 - ♀ 1,203 mm)

TAFEL 35 (12)

Bathynella natans Vejdovsky

Abb. 1: VIII. Thorakopode (UW/55/5/13 - ♀ 1,203 mm)

Abb. 2: VIII. Thorakopode (UW/55/5/24 - ♂ 1,049 mm)

Bathynella stammeri (Jakobi)

Abb. 3: VIII. Thorakopode (UW/55/5/1 - ♀ 1,382 mm)

Abb. 4: VIII. Thorakopode (UW/7/2 - ♂ 1,382 mm)

TAFEL 36 (13)

Bathynella natans Vejdovsky

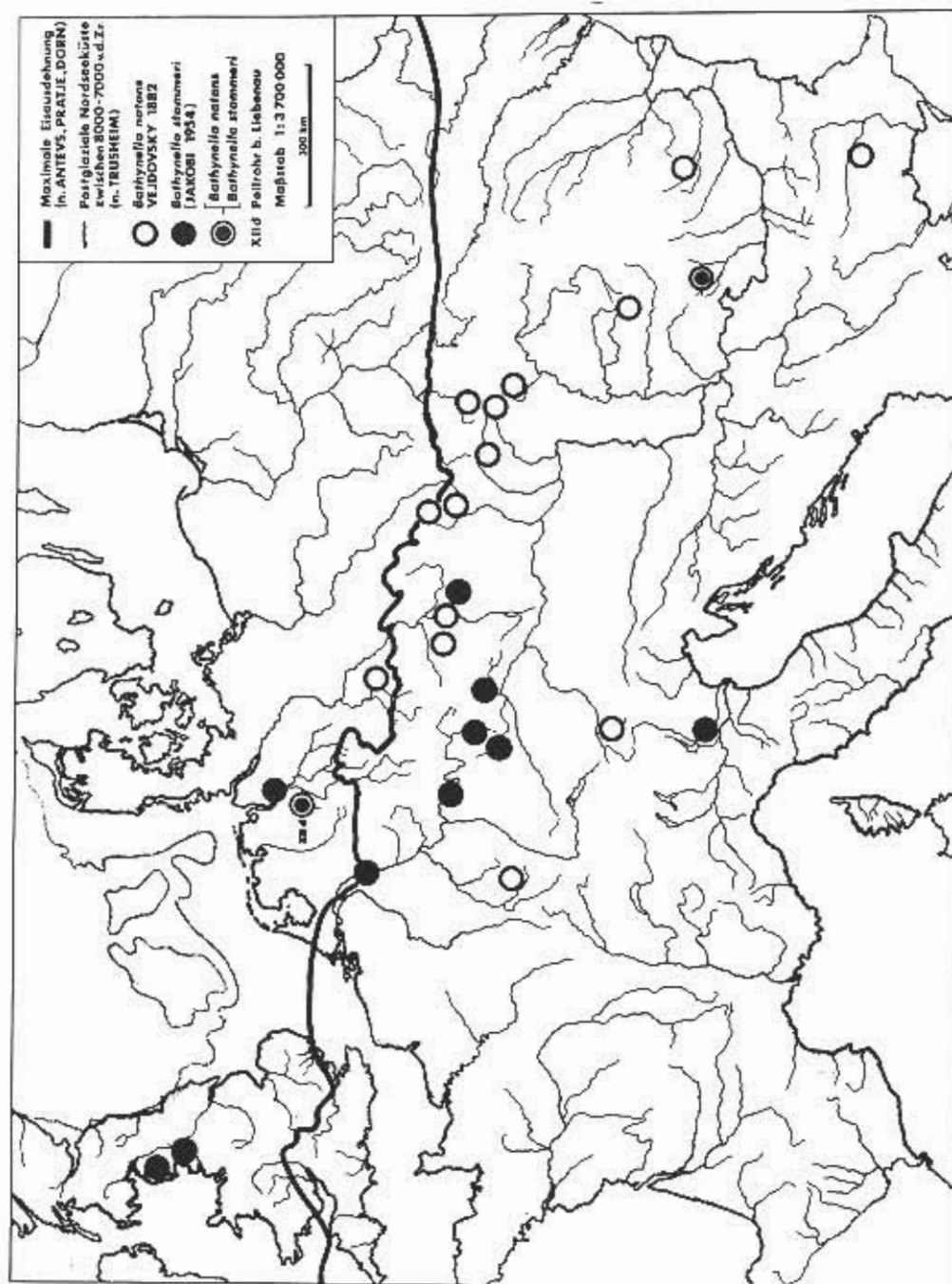
Abb. 1: Pleopode (UW/65/I/5/10 - ♂ 1,049 mm)

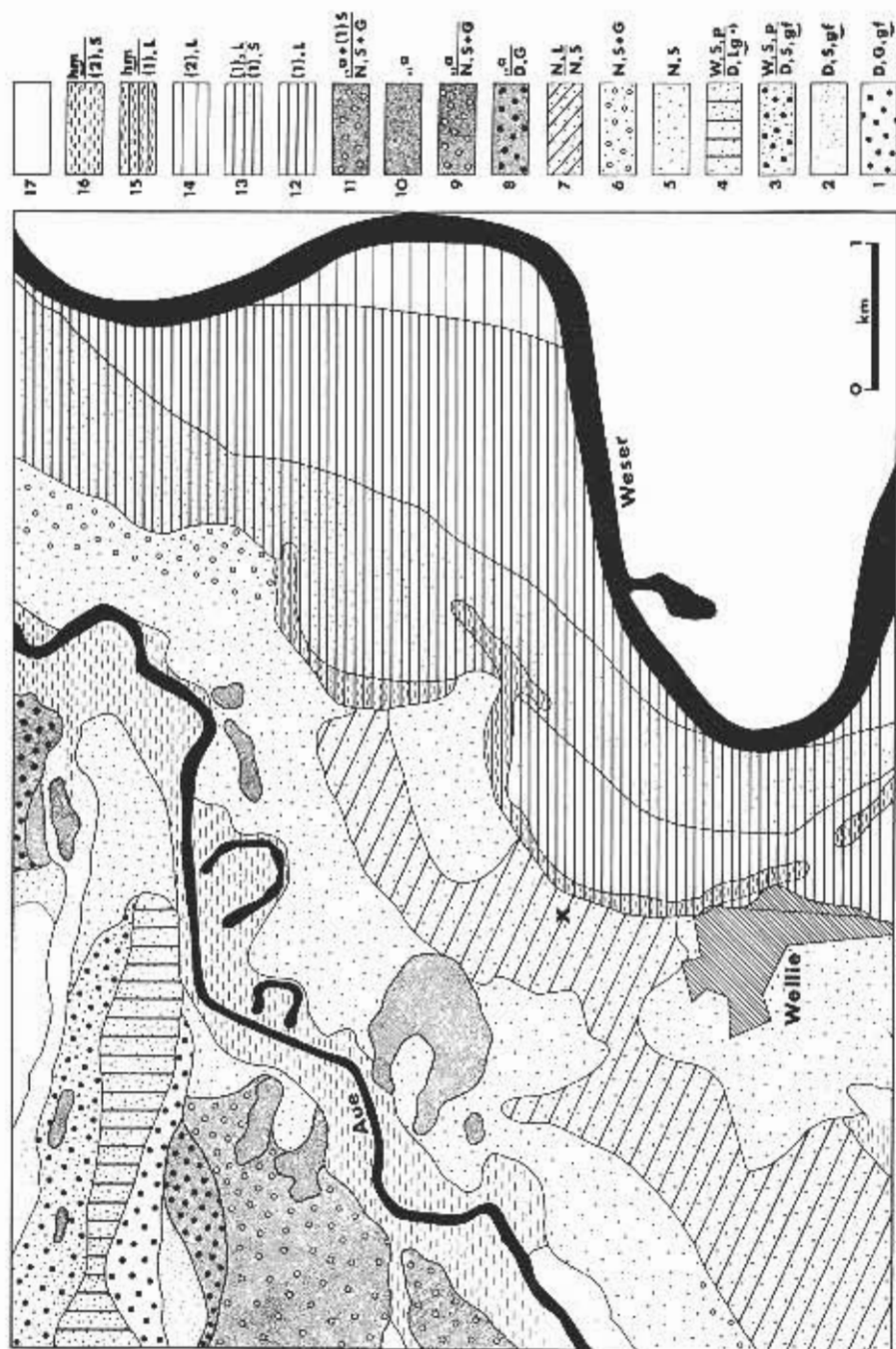
Abb. 2: Furka (UW/65/I/5/7 - ♂ 1,100 mm)

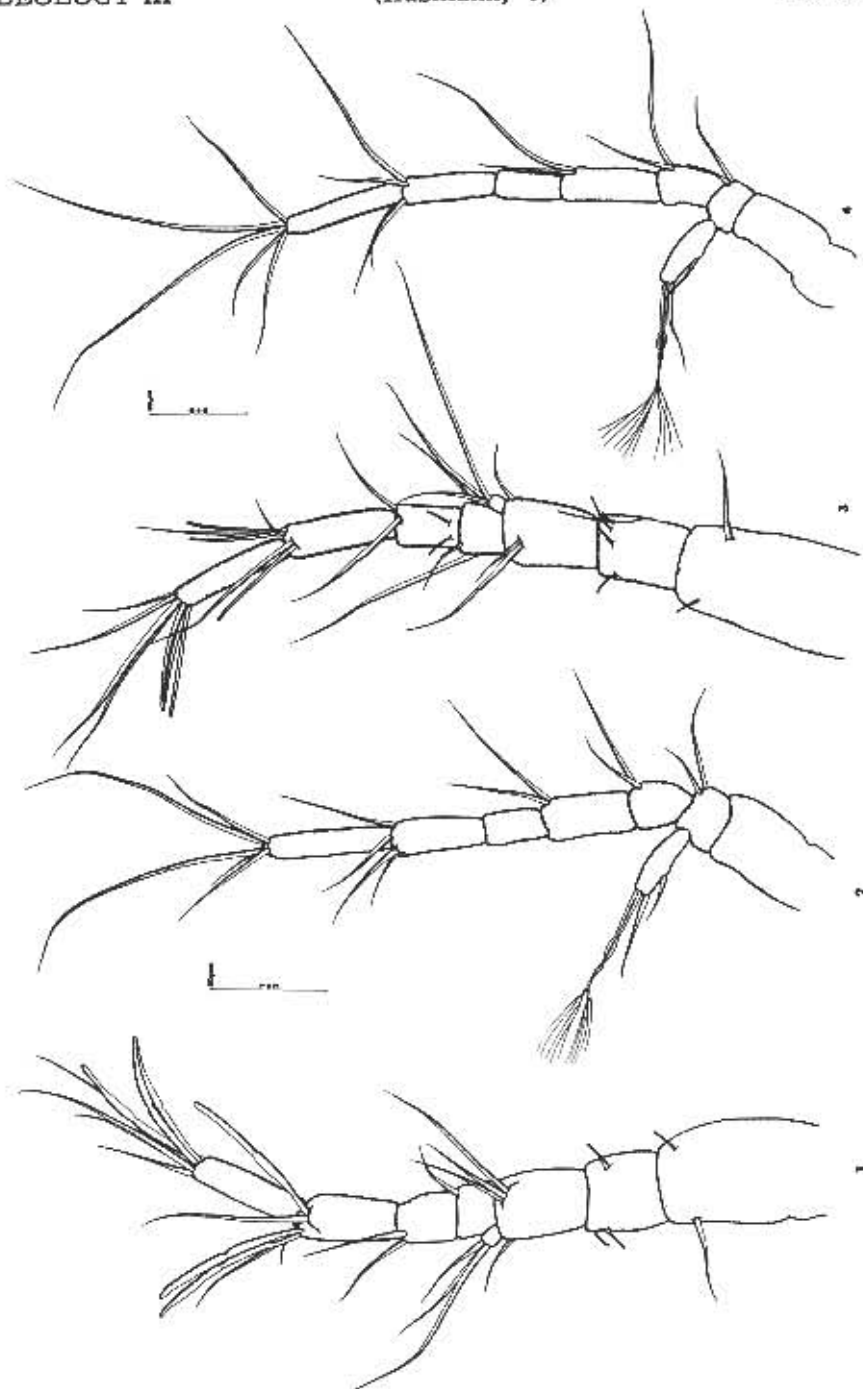
Abb. 3: Uropode (UW/55/5/5 - ♂ 1,153 mm)

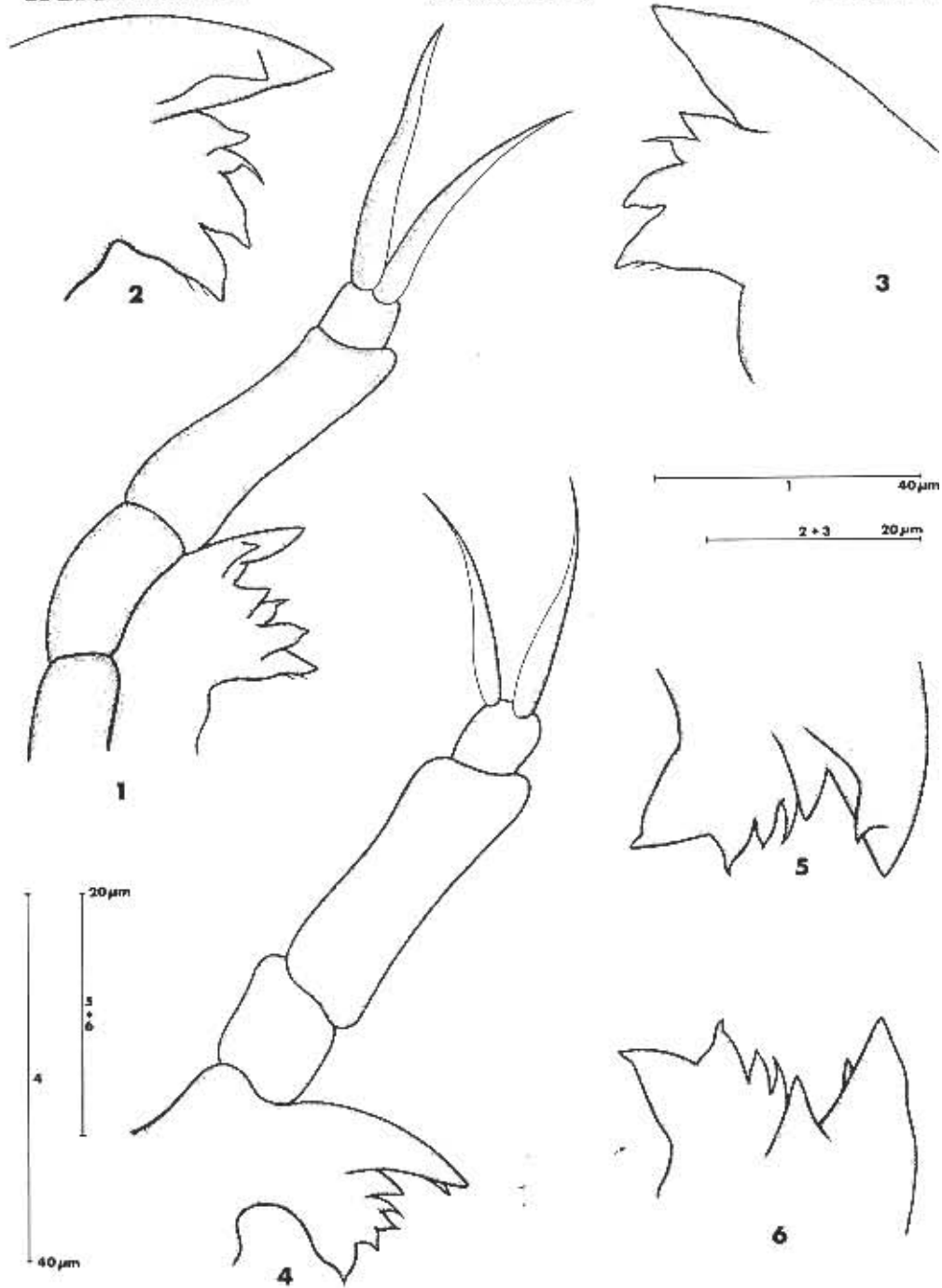
Abb. 4: Uropode (UW/55/5/4 - ♂ 1,152 mm)

Abb. 5: Uropode (UW/55/5/5 - ♂ 1,153 mm)







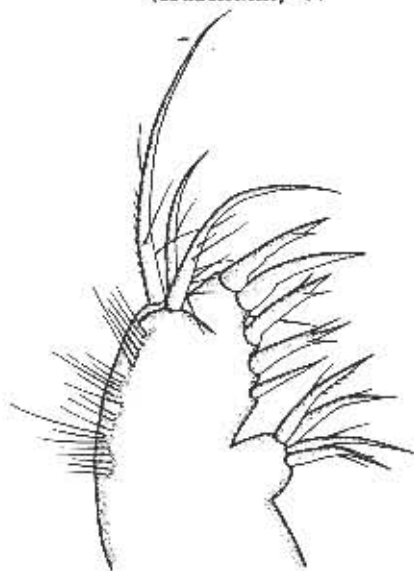




1

30 μ m

1
•
2



3



2

50 μ m

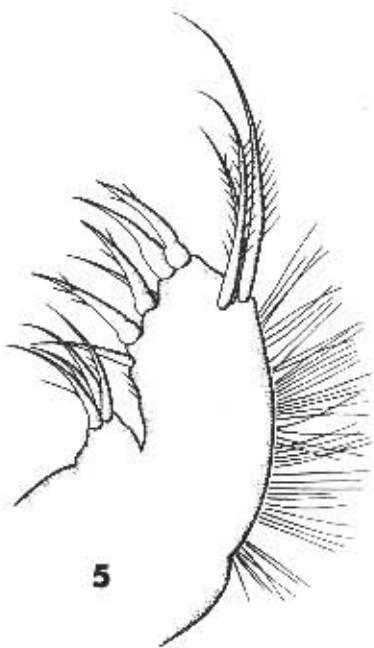
3



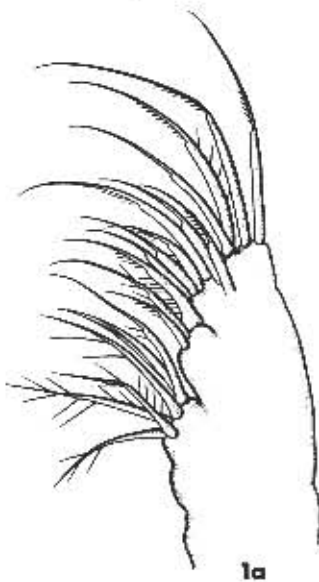
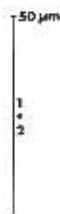
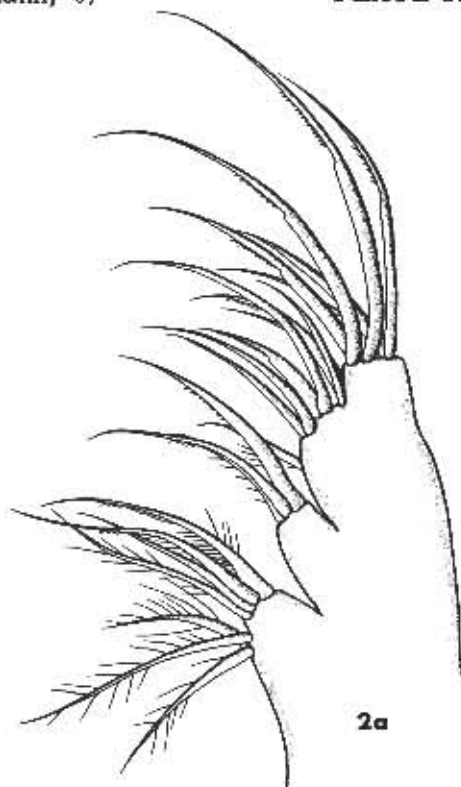
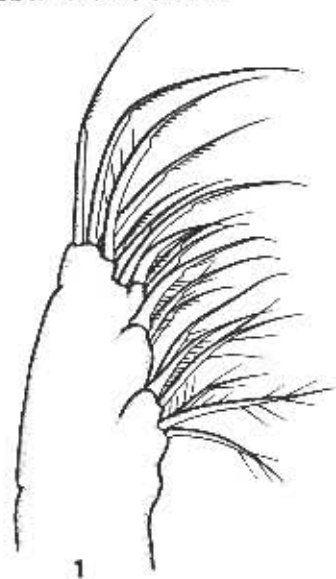
4

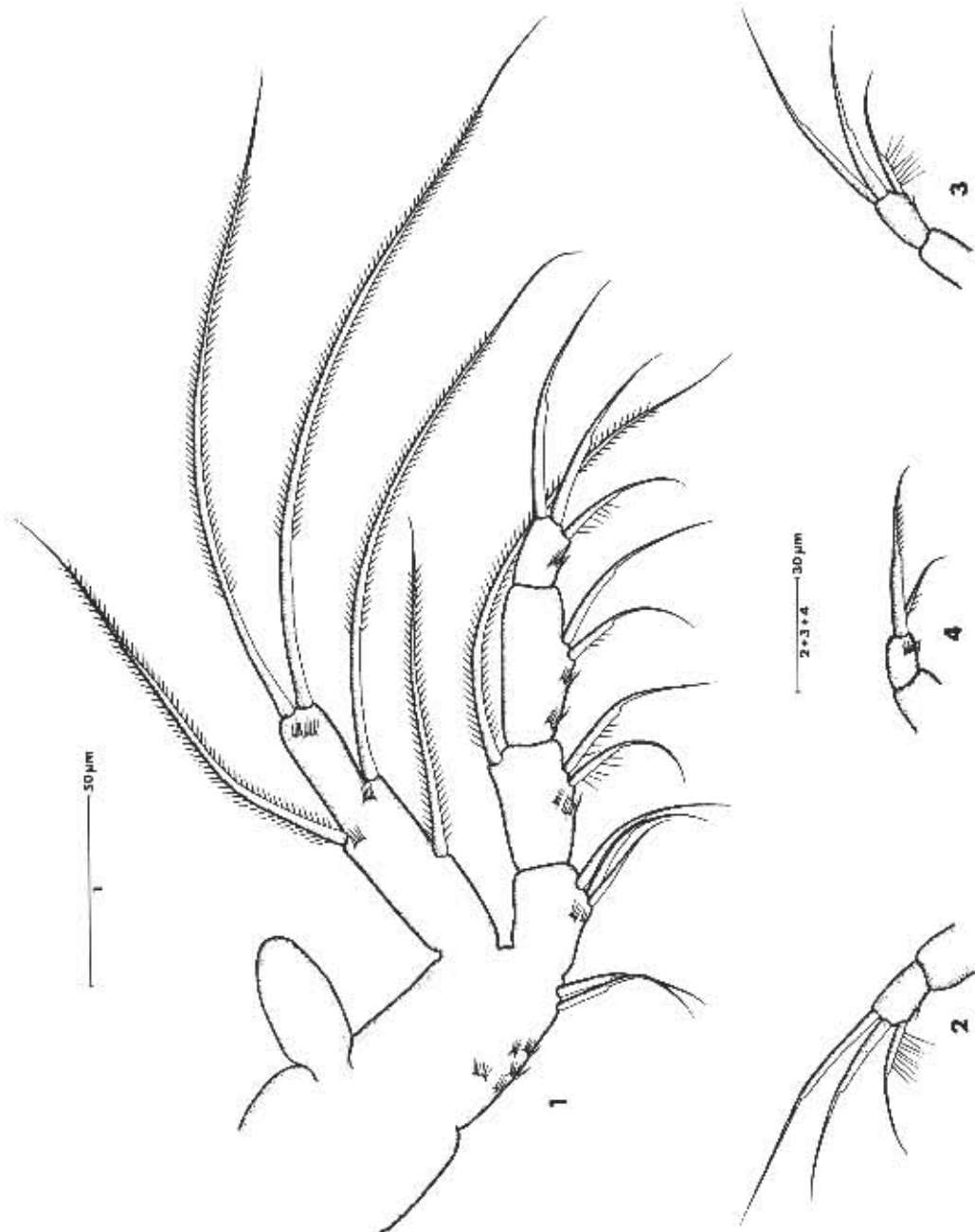
30 μ m

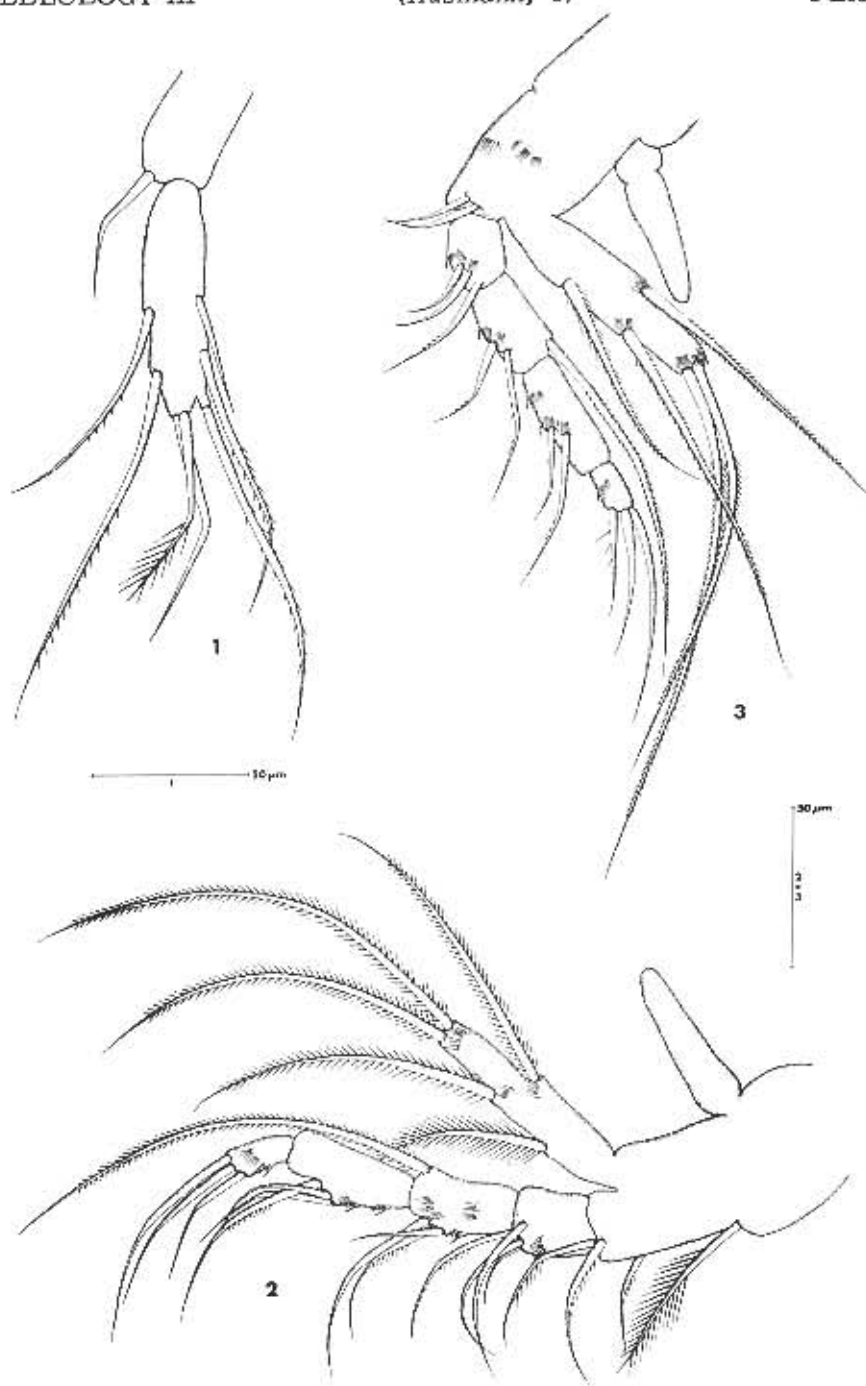
4
•
5

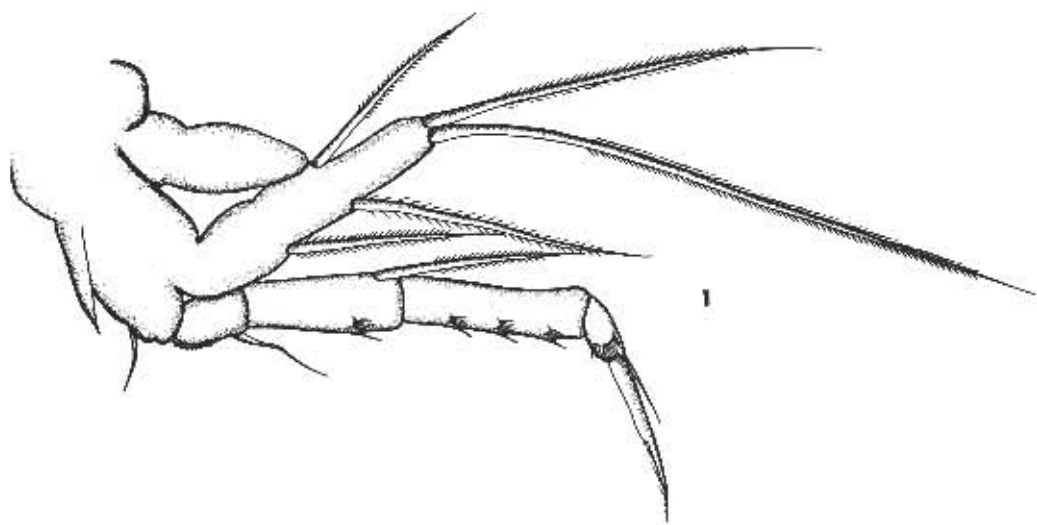


5

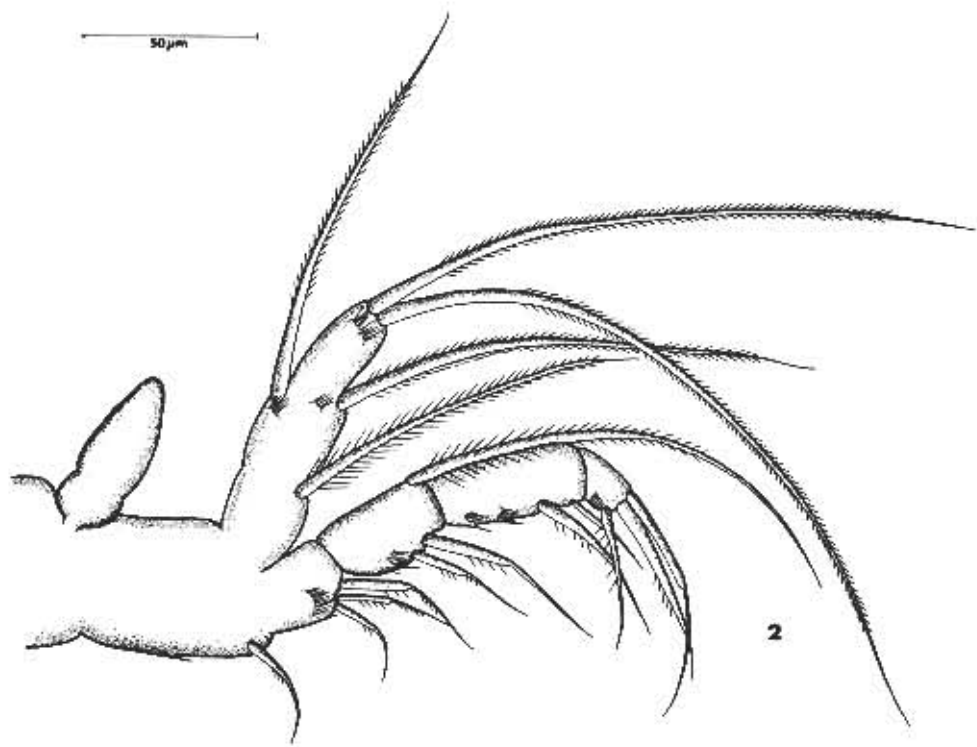


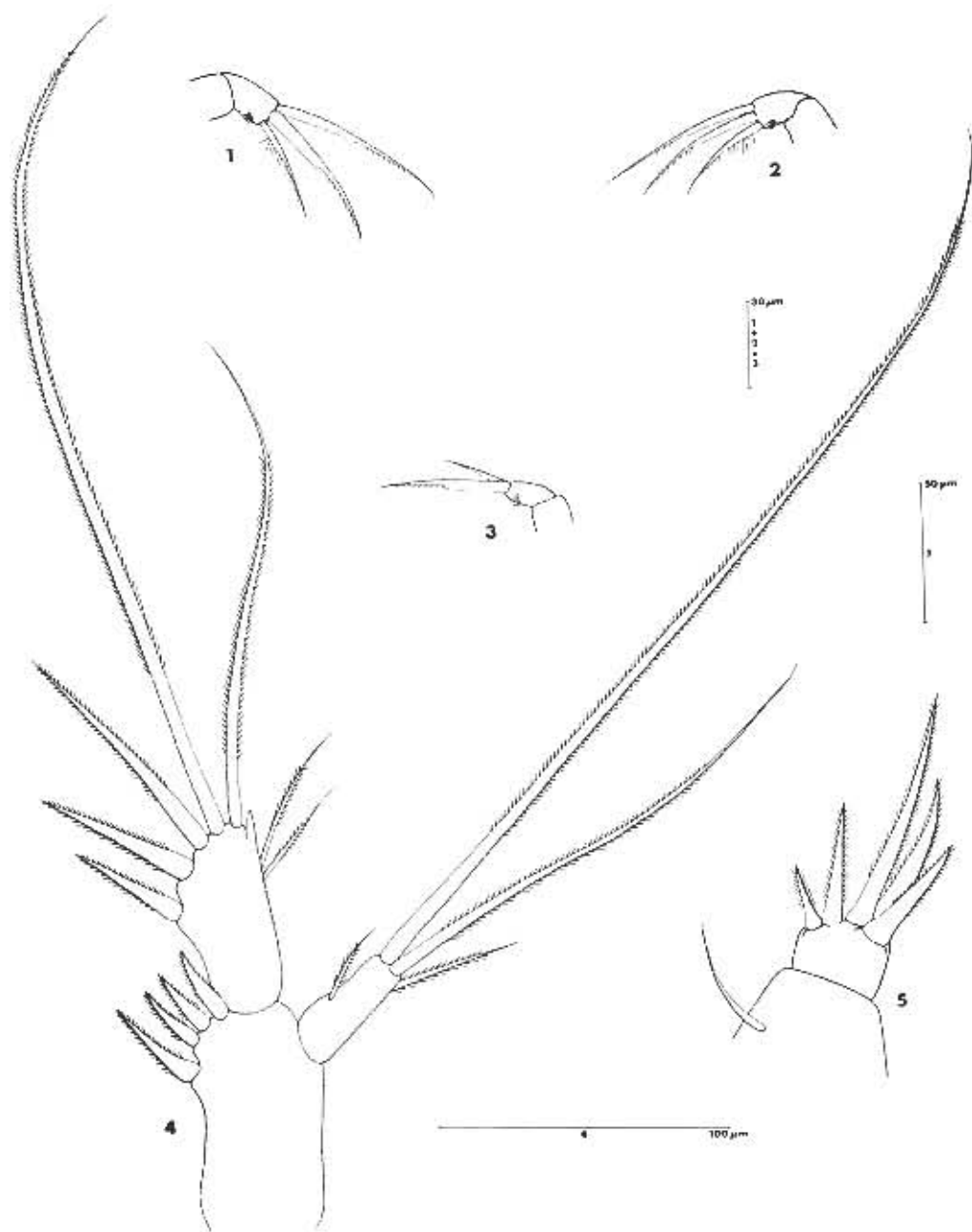


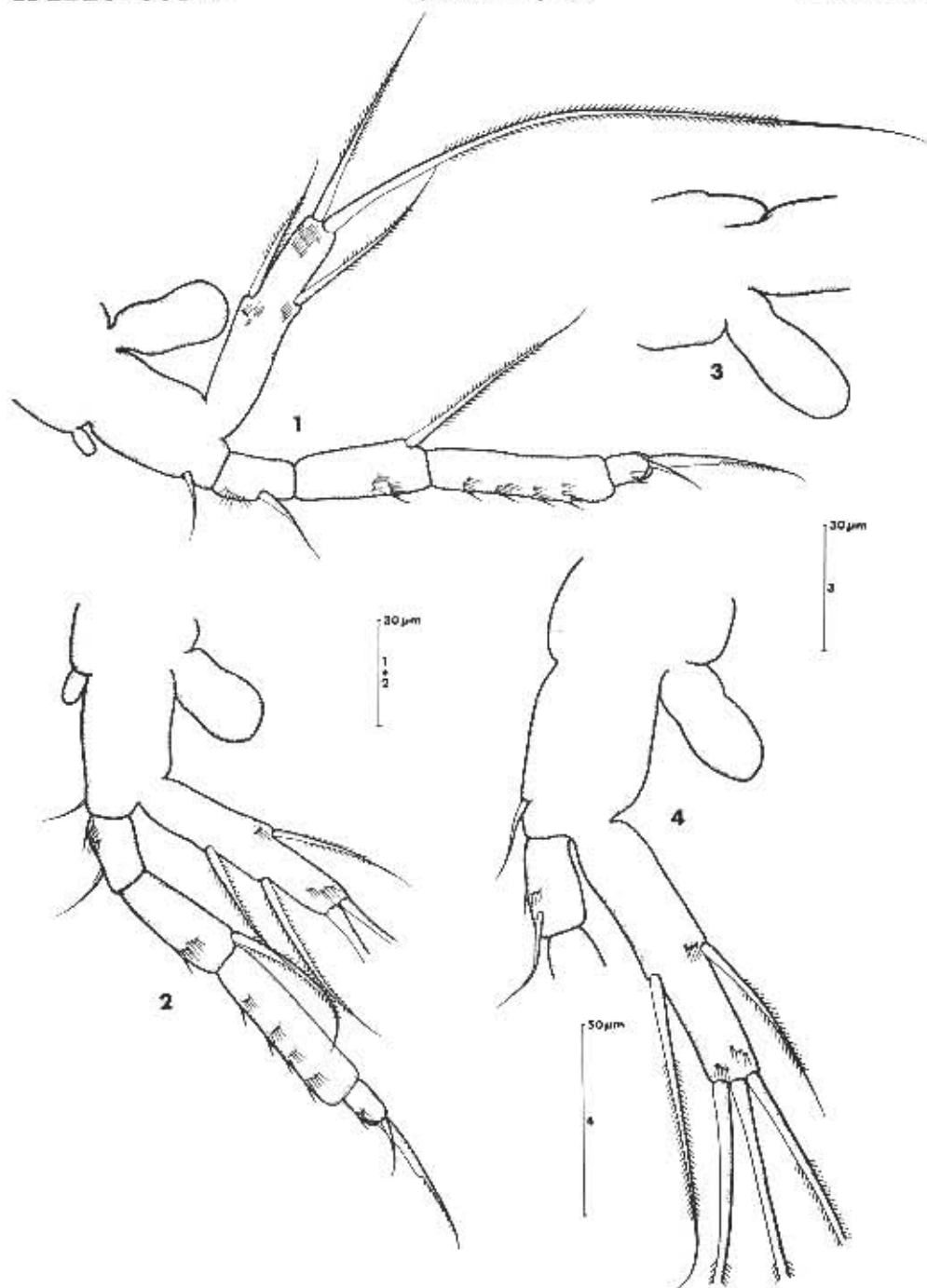


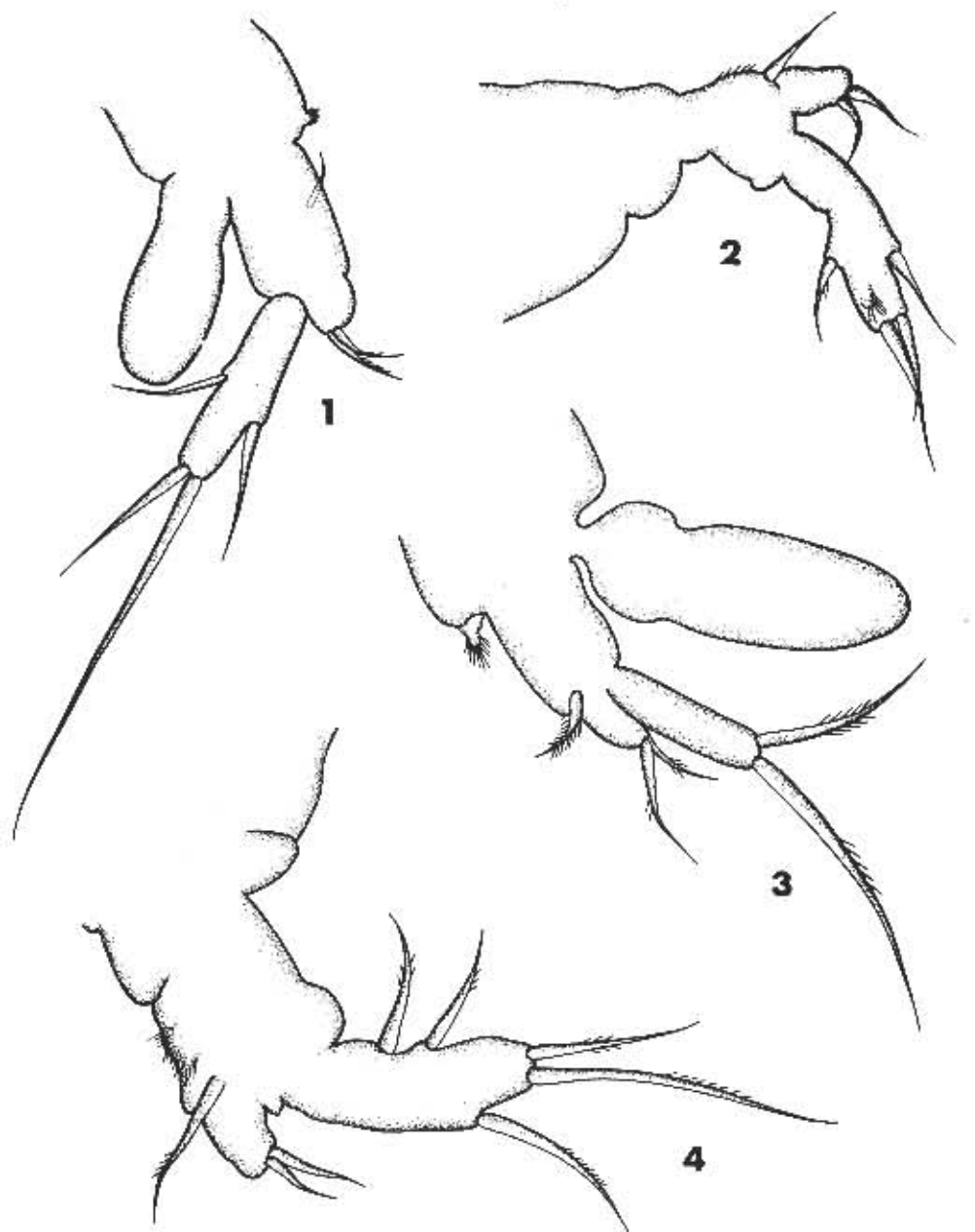


50 μ m









3+4 50 μ m

1 30 μ m

2 50 μ m

