

# Copyright ©

---

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

## Zur Oekologie der Ciliaten des marinen Sandgrundes der Kieler Bucht II

Von Karl Jürgen BOCK

In einer Umwelt mit so stark wechselnden Faktoren wie sie z. B. in der Kieler Bucht gegeben ist, finden sich natürlicherweise deutliche Beziehungen zwischen Tierwelt und Lebensraum. Einige dieser Faktoren und ihre Einwirkung auf die Ciliatenlebewelt des marinen Sandes sind im ersten Teil dieser Arbeit untersucht worden (BOCK 1952 b). Im folgenden soll auf die Reaktion der Ciliaten auf einige Gegebenheiten und die Ausnutzung des Lebensraumes eingegangen werden.

Betrachtet man eine ciliatenreiche Sandprobe, so fallen sofort drei Fortbewegungstypen auf, nämlich das Kriechen, das Laufen und das Schwimmen. Festsitzende Ciliaten sind in den Sandgebieten des Meeres kaum zu finden. Gelegentlich trifft man in länger stehenden Proben einige Vorticelliden, besonders *Vorticella patellina* und *V. striata*. Gehäusebauende Formen der Peritrichen habe ich auch in den älteren Proben nicht beobachtet.

Die kriechenden Formen stellen den größten Teil der Sandciliaten. Ich schätze ihren Anteil an der Ciliatenfauna des Meeressandes nach meinen Erfahrungen aus der Kieler Bucht und der schleswig-holsteinischen Nordseeküste auf etwa 60%. Eine Ausnahme macht das Küstengrundwasser, über dessen Ciliatenfauna in späteren Arbeiten zu berichten sein wird.

Man kann bei der kriechenden Bewegungsweise drei Typen unterscheiden, einmal das Kriechen mit Anklang an das Stemm-schlängeln, dann das egelartige Kriechen und schließlich das Gleiten. Das Laufen der Ciliaten ist von dem Kriechen durch Ausbildung besonderer Cirren an der Unterseite des Tieres unterschieden.

Die kriechenden Tiere sind vielfach schlechte Schwimmer. REMANE (1933) hat ähnliches für entsprechende Metazoen festgestellt. Gerade bei den Ciliaten ist aber eine klare Unterscheidung zwischen schwimmenden und nicht schwimmenden Arten nicht immer möglich. Meist vermögen sich kriechende Arten auch schwimmend fortzubewegen, wenn auch nur sehr unbeholfen. Oft ist das Schwimmen von Tieren dieser Gruppe auf Störungen zurückzuführen, z. B. auf plötzliches Aufwirbeln des Sandes.

Einige Beispiele mögen diese Einteilung erläutern. Man kann für den kriechenden Bewegungstyp im engeren Sinne die Arten *Pseudoprorodon arenicola*, *Helicoprurodon gigas*, die im Sande gefundenen Arten der Gattungen *Trachelocerca*, *Loxophyllum*, *Remanella*, *Cardiostoma*, *Blepharisma* und *Condylostoma* anführen (vgl. BOCK 1952 b).

Besonders deutlich ist dieser Fortbewegungstyp bei *Pseudoprorodon arenicola* zu erkennen. Der 800  $\mu$  lange Körper läßt bei oberflächlicher Betrachtung keinen Wimperschlag erkennen. Ein wurmartiges Schlängeln, sehr entfernt an das „Stemm-Schlängeln“ der Nematoden (REMANE 1933, p. 195) erinnernd, scheint die einzige Fortbewegungsweise zu sein. Bei genauerer Untersuchung findet man aber einen regen Schlag der im Verhältnis zur Größe des Körpers sehr kleinen und zarten Wimpern, die über das ganze Tier dicht verteilt sind. Das Infusor schiebt bei seiner Fortbewegung vielfach kleine Sandkörner aus dem Wege anstatt sich um sie herum zu schlängeln, wie man es bei den meisten anderen kriechenden Ciliaten

des Sandes beobachtet. Besonders bei den großen wurmförmigen Ciliaten des Sandes kann man diesen Fortbewegungstyp feststellen. Auch *Trachelocerca margaritata*, wie sie in der Schlei bei Kappeln verbreitet ist, gehört zu diesem Bewegungstyp. Diese Art leitet aber schon über zu den Formen, die sich um die Sandkörner herumschlängeln bzw. über sie hinweggleiten.

Die gleitenden Formen zeichnen sich vielfach durch einen abgeflachten Körper oder durch geringe Größe aus. Sie können die kleinsten Lücken im Sande geschickt ausnutzen und hindurchgleiten. Besonders der abgeflachte Rand mancher Arten wie etwa *Loxophyllum* paßt sich dabei der Struktur der Umgebung hervorragend an; manchmal kann man direkt ein Faltenschlagen dieses abgeflachten Saumes beobachten, wenn Sandkörner im Wege liegen.

Auch die spanner- und egelartige Fortbewegung wurde bei einer Art, *Helicoprordon minutus*, beobachtet (BOCK 1952 a). Das Tier heftet sich mit dem einen Ende fest, streckt das andere aus, zieht dann das eine Ende nach. Neben dieser egelartigen Bewegungsweise wurde auch normales schlängelndes Gleiten zwischen den Sandkörnern festgestellt.

Es liegen also insgesamt drei Typen des Kriechens vor: einmal das „wühlende Kriechen“, dann das „gleitende Kriechen“ unter Ausnutzung des natürlichen Sandlückensystemes und schließlich die „egelartige Fortbewegung“, die wohl in der Hauptsache auf der Sandoberfläche stattfindet.

Beispiele der mit Lauforganellen versehenen Ciliaten sind hauptsächlich unter den Hypotrichen zu finden. Am besten kann man diesen Typ bei den Euplotiden und den Aspidisciden beobachten, aber auch viele andere Hypotrichen zeigen ihn sehr schön. Man muß allerdings beachten, daß manche Euplotiden auch sehr wohl zu schwimmen vermögen und so zu der nächsten Fortbewegungsweise überleiten. Meist aber laufen sie mittels ihrer an der Unterseite befindlichen, oft recht stattlichen Cirren auf und zwischen den Sandkörnern umher.

Unter den kriechenden und laufenden Ciliaten sind praktisch alle Größenklassen vertreten. Größte Formen der Gattungen *Trachelocerca* und *Pseudoprordon*, die oft weit über 1 mm messen, stehen neben den kleinsten Formen der Gattung *Aspidisca*, die vielfach nicht einmal 50  $\mu$  erreichen.

Erwähnenswert mag noch sein, daß sich Ciliaten der bisher besprochenen Fortbewegungstypen auch sehr wohl außerhalb des Sandlückensystemes zu bewegen vermögen, im Gegensatz zu den ungerichteten Bewegungen der Nematoden beispielsweise.

Den dritten Hauptbewegungstyp stellen die Schwimmer, die im Lückensystem des Sandes ebenfalls eine große Rolle spielen. Im Unterschied zu den bisher behandelten Formen erkennt man meist schon bei oberflächlicher Betrachtung den recht schnellen Schlag ihrer Wimpern, die verhältnismäßig kräftig und lang sind. Die Bewegungen der Tiere dieses Types sind vielfach schnell, oft ruckartig. Im Extrem sind bei den Oligotrichen die Wimpern um den oralen Pol herum zu Wimperplättchen verklebt, die eine enorme Steigerung der Kraft des Wimper-schlages ermöglichen. Mittels dieser oralen Wimperplättchen ist es den zu dieser Unterordnung gehörenden Tintinnen sogar möglich, sich mit ihren großen Gehäusen als Holoplankter im freien Wasser zu halten.

Eine Eigentümlichkeit vieler schwimmender Formen des Sandlückensystemes ist die verhärtete Pellicula, die bei manchen Arten zum starren Panzer wird. Die Arten der Gattungen *Coleps* und *Pseudoplatynematum* seien hier genannt. Gehäusebauende Formen sind unter den schwimmenden Sandciliaten ebensowenig

zu finden wie unter den kriechenden und laufenden. Die gelegentlich aufgetretenen Tintinnen sind Irrgäste aus dem Plankton. Sie wurden auch nie im eigentlichen Lückensystem des Sandes beobachtet.

Zu den Schwimmern sind außer den schon genannten Gattungen *Coleps* und *Pseudoplatynematum* noch die Arten der Gattungen *Mesodinium*, *Cristigera*, *Cyclidium* als typische Vertreter zu rechnen. Die Gattung *Didinium* ist wohl nicht zu den Sandciliaten, sondern zum Plankton zu stellen.

Eine Überleitung von den schwimmenden Ciliaten zu den kriechenden stellen die beiden Vertreter der Gattung *Strombidium*, *Str. sauerbreyae* und *Str. latum* dar. Sie bewegen sich im Lückensystem des Grob- und Feinsandes meist nach Art der kriechenden Formen, obwohl sie ihrer Anlage und Möglichkeit nach zu den Schwimmern zu rechnen sind. Es zeigt sich also wieder, daß eine klare Trennung zwischen den Hauptgruppen nicht möglich ist.

Die Schwimmer sind im Verhältnis zu den vielfach sehr großen kriechenden Formen fast ausschließlich sehr klein. Vielfach ist ihr Körper mehr oder weniger tonnenförmig, sehr kurz und plump (*Mesodinium*, *Coleps*). Arten der Gattungen *Cyclidium* und *Cristigera* sind etwas schlanker, aber längst nicht so langgestreckt wie die Mehrzahl der kriechenden Formen. Dieser Körperbau ermöglicht den schwimmenden Infusorien ein sehr gewandtes Bewegen im Sandlückensystem, das durch seine Schnelligkeit oft überrascht.

Zusammenfassend kann man also folgende Bewegungstypen unter den Ciliaten des marinen Sandgrundes unterscheiden:

- I. Kriechende Formen
  - a) Wühlende Tiere
  - b) Egelartig sich bewegende Tiere
  - c) Gleitende Tiere
- II. Laufende Formen
- III. Schwimmende Formen

In frisch entnommenen oder stark umgeschüttelten Proben findet man an der Oberfläche des Sandes nur sehr vereinzelt Ciliaten. Man muß schon mehrere Tage warten, bis sie sich in nennenswerter Menge an der Sandoberfläche gesammelt haben (vgl. SAUERBREY 1928; REMANE 1933). Diese Tatsache beruht zu einem Teil auf den Taxien der Ciliaten. Auffällig ist, daß die Tiere sich im Untersuchungsschälchen nicht zum Licht hin bewegen. Man findet vielmehr die meisten Arten im „Dämmern“ des Sandlückensystemes. REMANE (1933, p. 209) weist auf die sehr verbreitete negative Phototaxis bei den Metazoen der Sandmikrofauna hin, die sich besonders nach Störungen und Erschütterungen sehr stark auswirkt. Die Ciliaten machen von dieser allgemeinen Regel keine Ausnahme. Die Gattung *Ophryoglena* kann allerdings auch positiv phototaktisch reagieren.

Weiterhin typisch für viele Infusorien des Sandes ist die starke Thigmotaxis, auf die bereits viele Autoren hingewiesen haben (KAHL 1933, 1935; FAURÉ-FREMIET 1950 u. a.). REMANE (1933) prägte für Tiere, „die zwar im ‚normalen‘ Lebenslauf vagil sind, bei Beunruhigung oder irgendeiner intensiven Störung jedoch sich an der Unterlage fixieren“, den Ausdruck „haptische Tiere“. Zu diesen haptischen Tieren sind viele Ciliaten des kriechenden und laufenden Fortbewegungstypes zu rechnen. Normalerweise bewegen sich diese Tiere gleichmäßig über den Boden hin. Erzeugt man jedoch mit einer Pipette einen Wasserstrom oder er-

schüttert man das Untersuchungsgefäß, so heften sich diese Tiere unter Kontraktion an der Unterlage bzw. auf oder zwischen den Sandkörnern fest. Versucht man diese so festgehefteten Tiere vom Boden des Untersuchungsgefäßes abzulösen, so ist meist Verletzung oder Zerstörung die Folge. Man findet dieses haptische Verhalten bei vielen Gattungen (vgl. auch KAHL 1935; FAURÉ-FREMIET 1950): *Pseudoprorodon*, *Helicoprorodon*, *Trachelocerca*, *Centrophorella*, *Remanella*, *Geleia*, *Peritromus*. Besonders stark ist das haptische Verhalten bei einigen Hypotrichen ausgeprägt, so bei den Gattungen *Epiclintes*, *Holosticha*, *Amphisiella*, *Trachelostyla* und *Aspidisca*.

Auch „echt vagile“ Tiere (REMANE 1933) sind unter den Sandciliaten zu finden. Sie sind nicht so häufig wie die haptischen Formen, wenn auch keineswegs selten. Die Gattung *Euplotes* als eine mit Lauforganellen ausgestattete Form sei hier als Beispiel erwähnt. Diese Infusorien laufen meist auf dem Boden umher und heften sich auch bei Störungen nicht wesentlich fest. Einige Arten kann man gelegentlich sogar am Oberflächenhäutchen des Wassers erbeuten, das von den haptischen Formen gemieden wird. Bei Massenentwicklungen kann man *Euplotes*-Arten auch im freien Wasser über dem Boden finden.

Im engen Zusammenhang mit dem haptischen bzw. vagilen Verhalten der Sandciliaten muß die Kontraktion und die Art der Kontraktilität erwähnt werden. Man findet zahlreiche starre Formen, die völlig inkontraktile sind, manche mit panzerartiger Pellicula. Sie gehören ihrer Bewegungsart nach meist zum Typ der Schwimmer oder aber es sind kleinere Formen der laufenden Ciliaten. Sie können sich infolge ihrer geringen Körpergröße ohne Schwierigkeiten im Sandlückensystem bewegen. Man findet sie in allen Biotopen. Die kleineren Arten der Gattung *Coleps*, die im Feinsand leben (microporale Fauna nach FAURÉ-FREMIET) sind hier ebenso hinzustellen wie die größeren Arten *C. pulcher* und *C. remanei*, die in Mittel- und Grobsanden leben, wo das Lückensystem weitporiger ist (mesoporale Fauna nach FAURÉ-FREMIET 1950).

Weitere inkontraktile Arten gehören den Gattungen *Placus*, *Mesodinium*, *Platynematum*, *Cristigera*, *Strombidium*, *Strobilidium* an. Unter den laufenden Ciliaten sind akontraktile Formen z. B. *Holosticha discocephalus* und die Gattung *Aspidisca*.

Die größeren Infusorien des Sandes sind alle mehr oder weniger kontraktile. Wenig kontraktile sind z. B. die Gattungen *Geleia*, *Blepharisma* und *Condylostoma*. Sehr stark kontraktile Formen der Gattungen *Trachelocerca* und *Helicoprorodon* vermögen sich bis auf ein Viertel ihrer normalen Körperlänge zusammenzuziehen. Als Musterbeispiel kann man *Helicoprorodon gigas* nennen. Das Tier kann sich bei intensiver Reizung von normalerweise 1200  $\mu$  auf 290  $\mu$  zusammenziehen. Nicht so stark ist die Kontraktion bei den meisten Oxytrichiden ausgebildet. Hier übersteigt sie im allgemeinen nicht ein Drittel der normalen Länge.

REMANE (1933) unterscheidet eine „direkte Kontraktion“ von einer „Aufknäuelung“ und einem „Zusammenfallen“. Als Beispiel für die erste Art der Kontraktion führt er die Gattung *Trachelocerca* an. Die Tiere können sich bei intensiver Reizung zu einem ovalen Häufchen zusammenziehen, an dem gerade noch das „Köpfchen“ erkennbar ist. Ähnlich sieht es bei *Helicoprorodon gigas* aus, nur bleiben diese Tiere immer wurmförmig. Den zweiten Typ, die Aufknäuelung, habe ich bei Ciliaten des Sandes nicht angetroffen, wohl aber den dritten, das Zusammenfallen, für das die Arten der Gattung *Loxophyllum* die besten Beispiele sind.

So kann man Individuen von *Loxophyllum vermitorme* oft mehrfach gefaltet und verschlungen im Sande finden. Ähnliches läßt sich bei der Gattung *Centrophorella* beobachten (vgl. auch FAURÉ-FREMIET 1950).

Im Ganzen herrscht bei den Ciliaten des Sandes der Typ der direkten Kontraktion vor. Sie ist besonders bei den schlanken Formen unter den Holo- und Spirotrichen zu finden. Nur einige abgeflachte Gattungen wie *Loxophyllum* und *Centrophorella* zeigen das Zusammenfallen als Kontraktionstyp.

Wie REMANE (1933) bereits betont, liegt die Bedeutung der starken Kontraktionsmöglichkeit in einem Schutz vor der Beweglichkeit der Sandkörner, wie sie durch Wasserbewegung hervorgerufen wird. Bei langsam eintretenden Bewegungen des Sandes, wie sie normalerweise im tieferen Wasser durch die Wasserbewegung hervorgerufen werden, mag eine positive Geotaxis die Ciliaten in tiefere Schichten des Sandes führen. Damit wäre eine Erklärungsmöglichkeit für das Verschwinden der Ciliaten von der Oberfläche frisch eingebrachter Proben gegeben, an der sie nach ihrer Häufigkeit im Biotop zu urteilen, oft zahlreich sein müßten.

Bei plötzlich einsetzenden Störungen bieten das haptische Verhalten und die Thigmotaxis den Ciliaten nicht nur Schutz, sondern ermöglichen im freien Wasser auch eine Verbreitung durch aufgewirbelte Sandkörner, an denen sich die Tiere festgeheftet haben.

Neben dem Zurückziehen der Tiere in tiefere Schichten des Sandlückensystemes ist bei ständigen Umweltreizen auch noch eine Encystierung möglich. Damit ist auch wieder eine Möglichkeit der Verbreitung gegeben, die wohl vielfach durch Strömungen vor sich geht. An der Oberfläche des Wassers wird durch Wind und Wellen eine weitere Verbreitung der Cysten möglich sein, etwa in der Art wie ZOBELL (1946) es für Bakterien angibt. Es sind aber auch Dauerstadien von Infusorien an Trägertieren gefunden worden. So beobachtete KAHL (1935, p. 120 f) Cysten von *Trachelocerca laevis* an Copepoden. Diese Art der Verbreitung dürfte aber sicher nicht die häufigste bei den Ciliaten des Sandes sein. Im allgemeinen wird wohl die Verbreitung der Cysten durch Wind und Wellen geleistet.

#### Zusammenfassung

1. Bei den Ciliaten der marinen Sandgebiete lassen sich mehrere Fortbewegungsarten unterscheiden: Kriechen, Laufen und Schwimmen.
2. Stark ausgebildet, besonders bei den kriechenden Formen, sind die Thigmotaxis und das haptische Verhalten.
3. Die Verbreitung der Ciliaten des marinen Sandgebietes geschieht wohl in der Hauptsache durch Cysten, die von Wind, Wellen und Strömungen verschleppt werden.

#### Literaturverzeichnis.

- BOCK, K. J., 1952 a. Über einige holo- und spirotriche Ciliaten aus den marinen Sandgebieten der Kieler Bucht. Zool. Anz. 149, 5/6.
- BOCK, K. J., 1952 b. Zur Ökologie der Ciliaten des marinen Sandgrundes der Kieler Bucht I. Kieler Meeresf. 9.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1950. The Sand-dwelling Ciliates of Cape Cod. Biol. Bull. 100.
- KAHL, A., 1933. Ciliata, in: Tierwelt der Nord- und Ostsee II c 3.
- : 1935. Ciliata, in: DAHL, Tierwelt, I.
- REMANE, A., 1933. Verbreitung und Organisation der benthonischen Tierwelt der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. N. F. 21.
- : 1940. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. Tierwelt der Nord- und Ostsee I a.
- : 1952. Die Besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Verhdlg. dt. Zool. Ges. Wilhelmshaven 1951.
- ZOBELL, C. E., 1946. Marine Microbiology. Waltham.