

Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht.

Von

A. Remane.

Inhaltsübersicht.

- A. Einleitung. S. 163.
- B. Zur Fangmethode. S. 164.
- C. Methode der ökologischen Morphologie und Physiologie. S. 166.
- D. Artendichte und Verteilung der Tierstämme auf die Biotope. S. 170.
- E. Größen- und Formunterschiede der Mikrofauna. S. 173.
- F. Die regionale Verteilung der sessilen Lebensweise und der Bewegungstypen. S. 181.
- G. Ökologische Verteilung der Ernährungstypen. S. 198.
- H. Übersicht über die einzelnen Biocoenosen. S. 205.
- I. Zusammenfassung. S. 220.
- K. Literatur. S. 221.

A. Einleitung.

Einige besondere Funde im Jahre 1923 ließen in mir den Plan auftauchen, die seinerzeit von Möbius begonnenen faunistischen Untersuchungen in der Kieler Bucht fortzuführen und womöglich bis zur annähernden Vollständigkeit durchzuführen, da eine solche Vollständigkeit unbedingtes Erfordernis zur Lösung vieler oekologischer Fragen ist. Naturgemäß konzentrierte sich mein Interesse dabei auf die benthonische Fauna, da ja das viel artenärmere Pelagial schon intensiver durchforscht worden ist. Das Ergebnis der faunistischen Untersuchungen überstieg alle Erwartungen bei weitem, wurden dabei in den letzten 10 Jahren doch über 300 novae species gefunden, die vielfach neue Gattungen, ja in etwa 15 Fällen neue Familien repräsentierten, in manchen Fällen sogar die Schaffung noch höherer Kategorien erforderten. Die neuen Arten gehören zu den Foraminiferen (2 Arten), Ciliaten (sehr zahlreich), Suctorien, Hydrozoen (1 Art), Turbellarien (ca. 80), Nemertinen (2), Rotatorien (10), Gastrotrichen (19), Kinorhynchen (2), Nematoden (41), Archianneliden (3), Polychaeten (3), Oligochaeten (7), Copepoden (6) und Ostracoden (5). Daß es sich bei diesen neuen Arten um Endemismen der Kieler Bucht handelt, ist ganz ausgeschlossen. Es kann aus diesem Resultat nur gefolgert werden, daß die faunistische Durcharbeitung aller Meeresgebiete extrem lückenhaft ist. Die obige Liste zeigt, daß fast alle Neuentdeckungen der Mikrofauna angehören, und mustert man die Literatur über die marine Mikrofauna der europäischen Küsten durch, so erkennt man, daß dieses Gebiet bisher nur sehr cursorisch behandelt wurde (eine Ausnahme bilden die Untersuchungen von Sars über die Crustaceen der norwegischen Küsten). Diese Tatsache hebt die faunistische Untersuchung der Kieler Bucht über das Niveau einer Lokalstudie hinaus.

Die vorliegende Arbeit kann und soll noch keinen abschließenden Bericht über die Fauna der Kieler Bucht geben: ein solcher wird erst in einigen Jahren möglich sein. Ich habe aus diesem Grunde auch von der Publikation von Artenlisten abgesehen, die vielleicht schon bei vollendetem Druck überholt wären; sondern ich will hauptsächlich die größeren oekologischen Ergebnisse, die sich vorläufig erkennen lassen, darstellen. In diesem Sinne soll die Arbeit ein kurzer Rückblick und zugleich ein Ausblick auf das Ziel der im Gange befindlichen Arbeiten sein, also eine vorläufige Mitteilung. Ich habe dabei hier als Hauptthema die Unterschiede in der Organisation der Tiere in den drei Hauptbiotopen Vegetationszone (Phytal), Sand und Schlamm gewählt, weil die hier gewonnenen Resultate sicher nicht nur für den engen Raum der Kieler Bucht Gültigkeit haben, sondern auf weite marine Gebiete verallgemeinert werden dürfen. Davon haben mich gelegentliche Studien auf Helgoland und in Neapel überzeugt. Die oekologischen und faunistischen Verhältnisse der Strandtümpel, Brackwässer und des marinen Küstengrundwassers habe ich vorläufig ganz beiseite gelassen und mich auf die rein marinen Bezirke beschränkt. Wie die Grenze zwischen diesen Biotopen gezogen ist, läßt Kapitel H erkennen.

Eine kurze Erläuterung bedarf noch das neu eingeführte Wort: „Phytal“. Wie ich an anderer Stelle darlegen werde, führt es zu unmöglichen Konsequenzen, wenn man die Vegetationszone zusammen

Inhaltsübersicht.

- A. Einleitung. S. 163.
- B. Zur Fangmethode. S. 164.
- C. Methode der ökologischen Morphologie und Physiologie. S. 166.
- D. Artendichte und Verteilung der Tierstämme auf die Biotope. S. 170.
- E. Größen- und Formunterschiede der Mikrofauna. S. 173.
- F. Die regionale Verteilung der sessilen Lebensweise und der Bewegungstypen. S. 181.
- G. Ökologische Verteilung der Ernährungstypen. S. 198.
- H. Übersicht über die einzelnen Biocoenosen. S. 205.
- I. Zusammenfassung. S. 220.
- K. Literatur. S. 221.

A. Einleitung.

Einige besondere Funde im Jahre 1923 ließen in mir den Plan auftauchen, die seinerzeit von Möbius begonnenen faunistischen Untersuchungen in der Kieler Bucht fortzuführen und womöglich bis zur annähernden Vollständigkeit durchzuführen, da eine solche Vollständigkeit unbedingtes Erfordernis zur Lösung vieler oekologischer Fragen ist. Naturgemäß konzentrierte sich mein Interesse dabei auf die benthonische Fauna, da ja das viel artenärmere Pelagial schon intensiver durchforscht worden ist. Das Ergebnis der faunistischen Untersuchungen überstieg alle Erwartungen bei weitem, wurden dabei in den letzten 10 Jahren doch über 300 novae species gefunden, die vielfach neue Gattungen, ja in etwa 15 Fällen neue Familien repräsentierten, in manchen Fällen sogar die Schaffung noch höherer Kategorien erforderten. Die neuen Arten gehören zu den Foraminiferen (2 Arten), Ciliaten (sehr zahlreich), Suctorien, Hydrozoen (1 Art), Turbellarien (ca. 80), Nemertinen (2), Rotatorien (10), Gastrotrichen (19), Kinorhynchen (2), Nematoden (41), Archianneliden (3), Polychaeten (3), Oligochaeten (7), Copepoden (6) und Ostracoden (5). Daß es sich bei diesen neuen Arten um Endemismen der Kieler Bucht handelt, ist ganz ausgeschlossen. Es kann aus diesem Resultat nur gefolgert werden, daß die faunistische Durcharbeitung aller Meeresgebiete extrem lückenhaft ist. Die obige Liste zeigt, daß fast alle Neuentdeckungen der Mikrofauna angehören, und mustert man die Literatur über die marine Mikrofauna der europäischen Küsten durch, so erkennt man, daß dieses Gebiet bisher nur sehr cursorisch behandelt wurde (eine Ausnahme bilden die Untersuchungen von Sars über die Crustaceen der norwegischen Küsten). Diese Tatsache hebt die faunistische Untersuchung der Kieler Bucht über das Niveau einer Lokalstudie hinaus.

Die vorliegende Arbeit kann und soll noch keinen abschließenden Bericht über die Fauna der Kieler Bucht geben: ein solcher wird erst in einigen Jahren möglich sein. Ich habe aus diesem Grunde auch von der Publikation von Artenlisten abgesehen, die vielleicht schon bei vollendetem Druck überholt wären; sondern ich will hauptsächlich die größeren oekologischen Ergebnisse, die sich vorläufig erkennen lassen, darstellen. In diesem Sinne soll die Arbeit ein kurzer Rückblick und zugleich ein Ausblick auf das Ziel der im Gange befindlichen Arbeiten sein, also eine vorläufige Mitteilung. Ich habe dabei hier als Hauptthema die Unterschiede in der Organisation der Tiere in den drei Hauptbiotopen Vegetationszone (Phytal), Sand und Schlamm gewählt, weil die hier gewonnenen Resultate sicher nicht nur für den engen Raum der Kieler Bucht Gültigkeit haben, sondern auf weite marine Gebiete verallgemeinert werden dürfen. Davon haben mich gelegentliche Studien auf Helgoland und in Neapel überzeugt. Die oekologischen und faunistischen Verhältnisse der Strandtümpel, Brackwässer und des marinen Küstengrundwassers habe ich vorläufig ganz beiseite gelassen und mich auf die rein marinen Bezirke beschränkt. Wie die Grenze zwischen diesen Biotopen gezogen ist, läßt Kapitel H erkennen.

Eine kurze Erläuterung bedarf noch das neu eingeführte Wort: „Phytal“. Wie ich an anderer Stelle darlegen werde, führt es zu unmöglichen Konsequenzen, wenn man die Vegetationszone zusammen

mit den Bodengrundformationen als Benthos bezeichnet. Ich habe deshalb den Namen Benthos auf den wirklichen Bodengrund (Sand, Schlamm, Fels) beschränkt und die Bewuchszone, die ja weit entfernt vom Grund liegen kann (Lemna-Gebiet, Sargassum-Tang), „Phytal“ genannt.

Die Bestimmung und Bearbeitung der Tiere zahlreicher Gruppen ist von anderen Zoologen durchgeführt worden, so die der Rhizopoda von L. Rumbler, der Ciliata von A. Kahl, Hamburg, der Porifera von W. Arndt und K. Breitfuß, Berlin, der Turbellaria von J. Meixner, Graz, der auch während eines Aufenthalts in Kiel selbst die hiesige Turbellarienfauuna studierte, der Nematoden und Halacariden von E. Schulz, Kiel, der Polychaeten von Augener, Hamburg, der Oligochaeten von H. Knöllner, Kiel, der Entomostraken von W. Klie, Bremerhaven, der Amphipoda und Isopoda von A. Schellenberg, Berlin, und der Cumacea und Mysidacea von C. Zimmer, Berlin. Ihnen allen spreche ich für ihre mühevollen Arbeit und große Hilfsbereitschaft meinen Dank aus.

Über das durchgearbeitete Material sind bereits einzelne Publikationen erschienen (Klie 1929, a—c, 1930, Meixner 1928, 1929, Schellenberg 1932, E. Schulz 1932, Remane 1926 a, b, 1927 a, b, c, 1929 a, b). Weitere Einzelpublikationen erscheinen demnächst.

Da die Nomenklatur bei den meisten Tiergruppen nunmehr geregelt ist, habe ich aus Platzrücksichten den Autornamen überall dort fortgelassen, wo eine neuere Bearbeitung der Gruppe in Dahls Tierwelt Deutschlands oder Grimpes Tierwelt der Nord- und Ostsee vorliegt.

B. Zur Fangmethode.

Eine vollständige Erfassung der Mikrofauna bietet im Gegensatz zur einfachen Fangweise pelagischer Organismen erhebliche Schwierigkeiten und läßt sich vielfach nur durch kombinierte Methoden erreichen.

Das übliche Bodenfängergerät, die einfache Dredge, versagt auf Schlammboden fast vollkommen. Bei der rohen Einschaufelung des Schlammes in den Dredgebeutel werden natürlich eventuelle, auf der Schlammoberfläche lebende Mikroformen in den Schlamm eingebettet. Dick beschaltete Formen wie manche Ostracoden und manche Foraminiferen, lassen sich zwar dann durch Auswaschen gewinnen, aber über den Gesamtbestand kann ein derartiger Fang nichts besagen. Tatsächlich hat sich durch Vergleiche ergeben, daß derartige Ausbeuten nur einen Bruchteil der Mikrofauna enthalten; alle Wimperorganismen, einzelne Copepoden, die Foraminiferen mit Sandgehäuse, werden zerstört, selbst manche Ostracodenformen fehlten in derartigen Proben. Zudem umfaßt das von der Dredge gefaßte Material einen zu geringen Bodenbezirk, um bei der spärlichen Besiedelung des Schlammes mit Kleintieren eine reichere Ausbeute zu bringen. Das gilt natürlich in erhöhtem Maße vom Bodengreifer, der zwar die Kleintiere der Schlammoberfläche nicht in gleicher Weise in den Schlamm einbettet wie die Dredge, andererseits aber durch die Wasserwirbel und -ströme vor und beim Aufschlag auf dem Boden Kleintiere fortreiben und so dem Fang entziehen kann. Ausgezeichnete Resultate liefert dagegen die von Mortensen (1926) beschriebene Schlittendredge. Ein Metallstab wird quer vor einer flachen, auf der Schlammoberfläche gleitenden Dredge hergezogen. Dadurch werden die oberflächlichen Schlammschichten aufgewirbelt und dann von der folgenden Dredge erfaßt. Derartige Fänge ergeben meist einen erstaunlichen Reichtum an Kleintieren aller Organisationsstufen (Ostracoden, Copepoden, Hydroiden, Kinorhynchen, Nematoden,

Turbellarien, Foraminiferen). Wie aus den von Klie 1929 b publizierten Fangergebnissen zu entnehmen ist, scheint das Helgoländer Bodeneiernetz ähnliche Resultate zu liefern; ich selbst habe es nicht verwendet. Ein hier im Institut befindlicher Apparat, der aus zwei hintereinander gleitenden Dredgen besteht — einer vorderen mit groben Netzmaschen und einer hinteren mit feinem Netz zum Abfangen der aufgewirbelten Kleinorganismen — lieferte bedeutend schlechtere Ergebnisse als die Mortensensche Schlittendredge. Ein Einwand läßt sich aber gegen die Schlittendredgeerfänge erheben: sie erfassen nur die Mikrofauna der Schlammoberfläche, nicht aber die der tieferen Schlammschichten¹⁾. Nicht wenige Arten der Mikrofauna führen ja eine wühlende Lebensweise, z. B. Ostracoden (vergl. Klie 1929 b) und Kinorhynchen. Merkwürdigerweise wurden aber auch diese Formen stets von der Schlittendredge erfaßt, und es ist mir auch durch die anderen Fangmethoden nicht gelungen, einen Mikroorganismus nachzuweisen, der nicht im Schlittendredgenfang enthalten war. Die Konsequenzen, die sich daraus für die Besiedelung des Schlammbiotops ergeben, sollen später (S. 176) gezogen werden. Aus diesem Grunde werden weitere Methoden zur Isolierung einzelner Arten am besten erst an dem Fangmaterial der Schlittendredge vorgenommen, etwa das Durchlüften, das Müller für den Ostracoden- und Zelinka 1928 für den Kinorhynchenfang empfiehlt. Es wird durch eine große Pipette das Material so durchspült, daß es ständig von zahlreichen feinen Luftbläschen durchströmt wird. Tiere mit unbenetzbarem Panzer werden von anhaftenden Luftbläschen an die Oberfläche geführt und können dort leicht abgelesen werden. Das trifft für alle Kinorhynchen, viele Nematoden, manche Amphipoden, Copepoden und Ostracoden (besonders *Macrocythere simplex*) zu, niemals wird aber dadurch eine volle Erfassung der Gesamtfauuna möglich.

Die Mikrofauna des Sandes ist einfach zu erfassen. Wie ich schon anderwärts berichtet habe (Remane 1927 c) wird der Sand in hohe Standgläser gefüllt, mit Wasser überschichtet und nach einigen oder vielen Tagen werden die oberflächlichen Sandschichten untersucht. Die Schlittendredge ist auch auf Sandboden anwendbar, sie ergibt natürlich nur die Oberflächenformen, die hier nur einen Bruchteil der Gesamtfauuna ausmachen. Bei der Verteilung des Phytals in der Kieler Bucht werden leider bei der Benutzung der Schlittendredge auf Sand fast stets Tiere der Algenzone mitgefangen, die sich schwerer (meist nur durch Vergleich mit reinen Fängen aus der Algenzone) von den Sandformen scheiden lassen als die Arten des Pelagials. Das Auswaschen des Sandes (auch nach vorheriger Fixierung) ergibt nur einzelne, dickschalige oder größere Arten des Biotops (Ostracoden, Polychaeten, diese aber nicht selten in größerer Anzahl).

Die Mikrofauna des Phytals bietet in doppelter Hinsicht schwierige Aufgaben. 1. Ein Entweichen schnell beweglicher Formen (und das sind im Phytal nicht wenige Arten) zu verhindern; 2. die an den Pflanzen festhaftenden, jedoch nicht sessilen Arten und die in Spalträumen der Pflanzen lebenden Arten zu erfassen. Die erste Schwierigkeit läßt sich durch Anwendung größerer Netze (am besten Kurren von 1 bis 1,5 m Öffnungsbreite) verhindern; die zweite muß durch verschiedene Methoden überwunden werden. Am zartesten verfährt man, wenn man Algen- oder Seegrasbüsche in Standgläser füllt. Bei der nun eintretenden O₂-Armut oder allgemeiner gesagt, bei Verschlechterung des Wassers, sammeln sich zahlreiche Tiere an der Lichtseite an. Diese geben aber kein genaues Bild der Gesamtfauuna, sei es,

¹⁾ Ein weiterer möglicher Einwand braucht wohl kaum ernsthaft diskutiert zu werden; nämlich der, dass die Schlittendredge ja auch die über dem Schlamm liegenden Wasserschichten durchzieht und beim Hochholen Strecken des Pelagials mitnimmt, mithin der Fang einen Mischfang aus Benthos- und Pelagialformen darstelle. Das ist in der Tat der Fall, aber bei der gut bekannten Pelagialfauuna wird wohl selbst der Anfänger nicht Gefahr laufen, einen Calaniden, Podon oder *Sagitta* dem Schlammbiotop zuzuzählen, weil diese Tiere im Schlittendredgenfang auftauchen.

daß manche Arten nicht positiv phototaktisch werden oder durch ihre Bewegungsart nicht rechtzeitig oder gar nicht die Wasseroberfläche erreichen können. Gut geeignet ist diese Methode für den Fang der Rotatoria und Turbellarien, während Ostracoden und Copepoden nur z. T. gewonnen werden. Etwas weiter kommt man mit kräftigem Auswaschen (Reiben, nicht nur Schütteln) der Algen und Konzentrieren des Rückstandes durch Gießen durch ein feines Netz. Auf diese Weise gewinnt man weitere Copepoden und Ostracoden, verliert aber an Rotatorien, Turbellarien und Protozoen. Einen letzten Rest von Formen (besonders Copepoden, Ostracoden, Nematoden, Foraminiferen) erfaßt man erst, wenn man die Algen unmittelbar nach dem Hochbringen in schwache Fixierflüssigkeit ($1/2$ —1 % Formalinlösung oder 70 % Alkohol) legt und nach einiger Zeit abschüttelt. Nur auf diese Weise erhielt ich z. B. den großen Copepoden *Bradyopontius papillatus* und viele Nematoden, andere Arten, die nach den übrigen Fangmethoden sehr selten zu sein scheinen, erhält man dadurch häufig (z. B. *Sclerochilus contortus*). Daß zur Gewinnung der sessilen Arten lebende und fixierte Pflanzen unter dem Binokular durchmustert werden müssen, bedarf wohl keiner weiteren Erwähnung.

C. Methode der oekologischen Morphologie und Physiologie.

Die ökologische Untersuchung einer Biocoenose kann, wenn sie das Vorstadium der Bestandsaufnahme der Fauna hinter sich hat, zwei Wege gehen. Sie kann entweder das Problem der Besiedlungsdichte in Angriff nehmen oder die Form- und Funktionsunterschiede der Tierwelt verschiedener Biocoenosen untersuchen und begründen. Das Problem der Besiedlungsdichte des marinen Benthals und Phytals steht noch in den allerersten Anfängen und muß sich vorläufig lediglich auf Fundregistrierungen beschränken. Irgendwelche Schlüsse sind hier noch sehr verfrüht, da die Bedingungen für die verschiedene Besiedlungsdichte viel schwerer zu erfassen sind als im Pelagial. Übrigens sind vorläufig auch noch die Methoden zur Feststellung der Besiedlungsdichte sehr unvollkommen und versagen vorläufig für die Mikrofauna noch gänzlich. Wie ich schon in der Einleitung betonte, will ich in dieser Arbeit die Untersuchung der Form- und Funktionsunterschiede der Biocönos in den Vordergrund stellen, ein Gebiet, das man auch oekologische Morphologie und Physiologie bezeichnen könnte. Das Untersuchungsobjekt ist dabei nicht ein Individuum oder eine Art, sondern eine ganze Biocönose.

Die Biocönos unterscheiden sich ja nicht nur durch Artenzahl und Artenbestand, sondern auch in Form- und Funktionsmerkmalen. Es ist ja allgemein bekannt, daß Organismen gleicher Biotope vielfach auffallende Ähnlichkeiten zeigen, die sich bei Angehörigen der verschiedensten systematischen Gruppen wiederfinden. Zahlreiches Tatsachenmaterial ist ja über diesen Punkt schon zusammengetragen. Die bisherigen Beschreibungen basieren aber meist nur auf der Betrachtung eines Teils der Arten der Biocönos. Daß sich auf diesem primitiven Wege wichtige Erkenntnisse gewinnen lassen, ist zweifellos, und viele Angaben über Charaktere der Planktonorganismen oder der Biocönose der rasch fließenden Gebirgsbäche dürfen als gesichert gelten. Viel tiefere Einblicke in die morphologischen und biologischen Unterschiede ließen sich aber gewinnen, wenn die Eigenarten genau metrisch erfaßt würden. Das läßt sich in der Tat leicht durchführen. Ebenso wie die Körperlänge eines Individuums kann irgendein Körpermaß der Tierarten einer Biocönose gemessen werden. Man mißt den betreffenden Wert bei jeder Tierart der Biocönose, und aus diesen Einzelwerten ergibt sich dann eine für die Biocönose charakteristische Kurve.

Eine so gewonnene Kurve der „Körperlänge“ im Sandbiotop unterscheidet sich z. B. tiefgreifend von der entsprechenden Kurve der Arten des Schlammbiotops. Von anderen Merkmalen, etwa „Vorkommen der Statozyste“, „Wimperbewegung“, kann der prozentuale Anteil im Artenbestand der Biocönosen berechnet werden. Auf diese Weise läßt sich ein exakter Vergleich für alle morphologischen, biologischen und auch physiologischen Charaktere durchführen. Solche Vergleiche ergeben, daß bestimmte Form- und Funktionsmerkmale mit bestimmten Biotopen in Korrelation stehen oder, was dasselbe bedeutet, daß oekologische Regeln existieren. Bei einem Versuch, diesen Tatbestand zu erklären, wird man selbstverständlich in den Milieubedingungen des Biotops die Ursachen für diese oekologischen Regeln suchen; man erklärt also die Sonderbildungen der Tiere als Anpassungen an die Biotopverhältnisse, wobei dem Wort „Anpassung“ zunächst nichts historisch-phylogenetisches anhaftet, sondern nur „das Angepaßtsein“ als Zustand konstatiert werden soll. Das Erkennen derartiger Zusammenhänge zwischen dem Biotop und den Sondercharakteren seiner Bewohner ist oft leicht, und ohne experimentelle Analyse durchführbar, ebenso leicht, etwa wie die Angabe über Gelenkfunktionen aus der Struktur der Gelenkteile. Immerhin muß diskutiert werden, welche Möglichkeiten für die Nachprüfung der „Anpassungshypothesen“ zur Verfügung stehen; diesem Zwecke dienen vergleichende und experimentelle Oekologie. Am naheliegendsten erscheint die experimentelle Nachprüfung, doch sind dieser aus praktischen und theoretischen Gründen Grenzen gezogen. Überall, wo die Anpassungshypothese die Funktion eines morphologisch abgrenzbaren Körperteils behauptet, ist eine experimentelle Nachprüfung möglich: also z. B. wenn aus allgemeinen Erwägungen als Funktion der bei Sandtieren so häufigen Statozyste positive Geotaxis angegeben wird; oder wenn für bestimmte Tentakel eine besondere Art der Nahrungsaufnahme postuliert wird. Auf große Schwierigkeiten stößt jedoch die experimentelle Analyse, wenn es sich um physiologische Allgemeincharaktere, wie Widerstandsfähigkeit gegen hohen oder niederen Salzgehalt, hohe oder niedere Temperaturen, Einwirkung von H_2S usw. handelt. Derartige Charaktere sind offenbar oft im Laufe der individuellen Entwicklung starken Schwankungen unterworfen, so daß verschiedene Altersstadien geprüft werden müssen, um ein für die Oekologie verwertbares Tatsachenmaterial zu bieten. Weiterhin scheinen derartige Charaktere innerhalb der Art sehr stark zu variieren. Dafür ein Beispiel: Bei einer Arbeit über Osmoregulation bei Hydroidea fand Palmhert (noch nicht publiziert) für *Pelmatohydra oligactis* einen Existenzbereich in Wasser von 0—3 ‰ Salzgehalt. Höhere Konzentrationen wurden nicht ertragen. Die Tiere stammten aus Süßwassertümpeln bei Kiel. Gelegentlich einer Untersuchung der Brackgebiete der inneren Schlei fand ich jedoch *Pelmatohydra oligactis* in großen Mengen in Gebieten mit 5—8 ‰ Salzgehalt. Eine Prüfung der Existenzfähigkeit dieser Individuen durch Palmhert ergab einen Wert von 3—8 ‰. Mithin verhielten sich Populationen derselben Art in ihrer Reaktion auf Salzgehalt vollkommen verschieden; und eine Verallgemeinerung von den experimentellen Befunden an einer Population auf die gesamte Art hätte ein durchaus falsches Bild ergeben. Soweit meine Erfahrungen reichen, steht ein solcher Fall nicht vereinzelt da, wohl die Mehrzahl der Arten dürfte aus einer größeren Zahl derartiger physiologischen Rassen bestehen; dem Oekologen kommt es aber hauptsächlich auf die Reaktionsfähigkeit der Gesamt-Art an, er verwendet ebenso wie die meisten Gebiete der Biologie die Art als Grundeinheit. Der Reaktionsbereich der Art setzt sich aber mosaikartig aus den kleineren Reaktionsbezirken einzelner Rassen oder Populationen zusammen. In unseren Experimenten sind wir meist aus praktischen Gründen an die Untersuchung

einer oder einiger Populationen gebunden; die Verallgemeinerung dieser Befunde auf die Gesamtart, wie sie z. Zt. in der Literatur verbreitet ist, ist aus den oben angegebenen Gründen unstatthaft. Die Situation liegt bei der Funktion morphologisch abgegrenzter Organe anders, hier läßt schnell ein morphologischer Überblick über große Individuengruppen aus mehreren Populationen die Artkonstanz oder die Variabilität des Organs feststellen. Der betreffenden Funktion kann dann derselbe Gültigkeitsbereich zugesprochen werden wie ihrem morphologischen Substrat; kennt man, um das oben erwähnte Beispiel aufzugreifen, die Statocyste eines Sandbewohners als konstantes Merkmal der ganzen Art, so kann die an einzelnen Individuen einer Population im Experiment erschlossene Funktion der Statocyste auf die gesamte Art verallgemeinert werden.

Noch eine andere experimentelle Methode ist in der Oekologie verwandt worden, man könnte sie die oekologische Transplantation nennen. Ist statistisch die enge Bindung eines Merkmales oder einer Art an ein bestimmtes Biotop festgestellt worden, oder umgekehrt das Fehlen eines Merkmales in einem Biotop, so kann durch Überpflanzung der betreffenden Art in ein anderes Biotop festgestellt werden, ob die statistische Bindung gleichzeitig eine physiologische ist. Natürlich besagen in diesem Falle negative Resultate nichts, sondern nur positive, bei denen es gelingt, eine Art in dem neuen Biotop anzusiedeln. Unter Ansiedeln ist dabei nicht die Existenz einiger Individuen auf beschränkte Zeit, sondern die Existenz mehrerer Generationen im neuen Biotop zu verstehen, erst dann ist erwiesen, daß das Transplantat im neuen Biotop nicht nur vegetieren, sondern auch „anheilen“ kann. Diese Methode ist ja von Thienemann bei seinen Planarienstudien angewandt worden, allerdings mehr mit tiergeographischer als mit oekologischer Fragestellung. Prinzipiell ist sie natürlich auch bei speziell oekologischen Problemen anwendbar. Die Methode gibt natürlich nur eine Bestätigung, daß eine statisch ermittelte Korrelation zwischen Art oder Merkmal und Biotop tatsächlich physiologisch bzw. funktionell bedingt ist; auf welche Weise dieser Zusammenhang zustande kommt, darüber kann diese Methode nichts aussagen.

An diesem Punkte kann aber die vergleichende Oekologie ansetzen. Der Vergleich der Biocönosen ergibt zunächst nur die Bindung bestimmter Merkmale an bestimmte Biotope. In einem Biotop wirken aber eine große Anzahl verschiedener Milieufaktoren auf die Organismen ein. Zwei verglichene Biotope werden also zahlreiche Milieuunterschiede aufweisen, Biotop I etwa die Faktoren a_1, b_1, c_1, d_1, e_1 , das Biotop II die Faktoren a_2, b_2, c_2, d_2, e_2 . Nun müssen andere Biotope gesucht werden, die etwa die Faktorenverhältnisse a_1, b_1, c_2, d_2, e_2 oder a_2, b_1, c_2, d_2, e_1 aufweisen. Durch genauen Verfolg des fraglichen Merkmals in diesen verschiedenen Biotopvarianten läßt sich dann durch Elimination genau der Einzelfaktor oder der Faktorenkomplex herauserkennen, der im Biotop für das Auftreten des betreffenden Merkmals allein in Betracht kommt. Durch die Erkenntnis des Einzelfaktors ist aber auch die Erkenntnis des Funktionszusammenhangs, also der Anpassung, erleichtert.

Wir sehen also, daß für eine Oekologie der Biocönosen folgende Etappen in Betracht kommen.

1. Bestandaufnahme der Arten.
2. Metrische Darstellung der Merkmale und Funktionen der Arten der Biocönose.
3. Aufstellung oekologischer Regeln durch Feststellung der Korrelation bestimmter morphologischer oder physiologischer Charaktere mit bestimmten Biotopen.
4. Feststellung des im Biotop wirksamen Einzelfaktors durch vergleichende Untersuchung ähnlicher Biotope.
5. Erklärung der oekologischen Regel als „Anpassungscharakter“.
6. Experimentelle Nachprüfung der Anpassung.

Die geringe Anwendbarkeit der experimentellen Nachprüfung ist gerade für die vergleichende Oekologie der Biocönosen von geringer Bedeutung, während sie bei einer Erforschung der Oekologie der Einzelarten viel störender wirkt. Sind doch das Interessengebiet der vergleichenden Biocönosenforschung in erster Linie Organisationsunterschiede des Artenbestandes, also das Gebiet, auf dem das Experiment am ehesten Anwendungsmöglichkeit findet. Bei der Frage nach der oekologischen Bedingtheit der Verbreitungsgrenze einer Art spielen die schwer faßbaren allgemeinen Reaktionen auf Umweltfaktoren wie O_2 , pH, H_2S , Temperatur usw. eine viel größere Rolle.

Diese Ausführungen über die notwendige Methodik sind keineswegs in ihrer Gesamtheit neu, vielmehr ist sie schon von vielen Autoren angewandt, wenn auch Punkt 1 und 2 nur unvollkommen. In den vielen Kritiken über die Behandlung oekologischer Anpassungsprobleme ist aber die Existenz dieser Methodik nur zu oft übersehen worden. Es darf nie vergessen werden, daß mit einer Ablehnung eines Merkmals als Anpassungscharakter das Tatsachenmaterial auf dem diese Anschauung basierte, nicht verschwindet, sondern daß die Korrelation zwischen Merkmal und Biotop oder Milieufaktor nach wie vor als Tatsache bestehen bleibt und eine Erklärung fordert. Da ich einige Arbeiten über Biocönosen des Meeres plane, schien es mir geboten, schon zu Beginn die angewandte Methodik darzulegen, da dadurch so manche unnötige Diskussion vermieden werden kann.

Zwei Punkte der Methodik bedürfen noch einer Ergänzung. Zur Feststellung der Größenkurve der Arten einer Biocönose oder sonst eines Merkmals, genügen nicht wie bei anderen Messungen 50 oder 100 Einzelwerte. Der Einzelwert wird ja hier durch den Wert (z. B. Körperlänge) einer Tierart repräsentiert. Wollte man nun 50 Arten der Biocönose herausgreifen, so besteht die Gefahr, daß diese Auswahl nur die auffälligen, häufigen Arten umfaßt und kleinere übersieht. Die Auswahl wäre also einseitig und gäbe ein falsches Bild. Aus diesem Grunde ist möglichste Erfassung des gesamten Artenbestandes erforderlich, am ehesten dürfen einzelne systematische Gruppen unberücksichtigt bleiben.

Der zweite Punkt betrifft die Feststellung der Korrelation zwischen einem Merkmal und einem bestimmten Biotop. Mathematisch liegt der Fall natürlich klar, ergänzend sei nur hinzugefügt, daß es natürlich nicht zum Wesen der Korrelation gehört, daß alle Arten des betreffenden Biotops das Merkmal aufweisen oder daß das betreffende Merkmal einzig und allein in dem einen Biotop vorkomme, wie das von manchen Autoren für oekologische Anpassungen gefordert wurde. Ausschlaggebend ist nur die Existenz der Korrelation, die natürlich verschiedene Intensität aufweisen kann. Aber eine mathematische Korrelation braucht noch nicht eine oekologische Korrelation zu sein, d. h. auf einer Einwirkung des Biotops auf seine Bewohner zu beruhen. Es gibt auch Zufallskorrelationen. Es kann z. B. vorkommen, daß aus historischen Gründen eine systematische Gruppe (Ordnung, Familie etc.) ein bestimmtes Biotop dicht besiedelt hat oder sich ihm besonders stark in Arten differenziert hat. Dann treten natürlich alle Merkmale der systematischen Gruppe im Biotop gehäuft auf; etwa in gleicher Weise wie der Beutelknochen eine Häufung des Vorkommens in Australien zeigt. Ebenso wenig, wie in diesem Falle an eine Einwirkung des Klimas von Australien auf die Produktion von Beutelknochen gedacht werden kann, braucht im ersteren Falle eine direkte Beziehung zwischen Milieu und Merkmal zu bestehen. Um derartig historisch oder zufällig bedingte Korrelationen ausschalten zu können, empfiehlt es sich, jede einzelne systematische Gruppe für sich, etwa Nematoden, Ostracoden, Polychaeten, daraufhin zu prüfen, ob

innerhalb der Gruppe die Korrelation Gültigkeit besitzt. Trifft das für eine Anzahl von Gruppen zu, so kann die Existenz einer Zufallskorrelation als ausgeschlossen gelten.

D. Artendichte und Verteilung der Tierstämme auf die Biotope.

Die Verteilung der Hauptgruppen des Tierreichs auf die Biotope zeigt die Tabelle 1. Diese ergibt eine maximale Artendichte für das Phytal. Das war nach unseren bisherigen Kenntnissen auch durchaus zu erwarten. Überraschend ist jedoch, daß im Benthal die Sandregion an Artenzahl die Schlammregion weit übertrifft, wurde doch bis vor kurzem die Sandregion für weitgehend steril gehalten. Die Unterschiede werden sich wahrscheinlich bei fortschreitender Durchforschung des Gebietes noch verstärken. Während für die Schlammregion nur noch mit einem geringen Artenzuwachs zu rechnen ist, kann in der Sandregion von einer vollständigen Erfassung der Turbellarien und Nematoden noch keine Rede sein, und im Phytal übertrifft die Zahl der existierenden Arten die in der Tabelle vorläufig angegebene Zahl sicher um ein Vielfaches.

Auch die Protozoen und Fische, die ja in der Tabelle nicht angeführt sind, zeigen deutlich eine Häufung der Arten im Phytal oder in der Sandregion. Die Ciliaten z. B. bewohnen die Sandregion mit ca. 150 Arten, das Phytal vielleicht mit 100, die echte Schlammregion jedoch nur mit einigen wenigen Arten. Die dadurch bedingte Überlegenheit des Phytals und Sandgebietes als Wohnstätte der Protozoen kann auch nicht durch das entgegengesetzte Verhalten der Foraminiferen ausgeglichen werden. Aus dieser Gruppe leben in der Schlammregion ca. 25—30, im Phytal ca. 6, in der Sandregion nur 2 Arten; Amoebozoen und Heliozoen schließlich wurden bisher nur im Phytal beobachtet.

Tabelle 1. Artenzahl der Hauptbiotope.

	Phytal	Sand	Schlamm		Phytal	Sand	Schlamm
Porifera	11	0	[3]	Copepoda	46	18	13
Hydrozoa	ca. 20	2	[3]	Ostracoda	17	8	13
Scyphozoa	4	0	0	Cirripedia	0	0	[1]
Anthozoa	3	1	1 + [1]	Amphipoda	17	8	7
Turbellaria	ca. 20	ca. 72	ca. 6	Isopoda	5	1	4
Nemertini	7	3	5	Mysidacea	3	2	(1)
Rotatoria	12	9	0	Cumacea	0	2	4
Gastrotricha	1	21	0	Decapoda	3	1	0
Kinorhyncha	1	0	6	Halacarida	ca. 12	ca. 3	ca. 7
Nematoda	15	27	18	Tardigrada	1	2	0
Polychaeta	19	13	31	Pantopoda	3	0	0
Oligochaeta	0	ca. 4	1	Camptozoa	1	0	1
Archannelida	2	4	0	Bryozoa	ca. 20	0	[2]
Priapulida	0	0	2	Echinodermata	3	1	3
Prosobranchii	11	3	4	Tunicata	4	0	[1]
Opisthobranchii	19	0	4	Pisces	14	3	6
Lamellibranchiata	2	4	18				
					ca. 296	ca. 212	ca. 167

Die Tabelle zeigt fernerhin, daß manche Tiergruppe wie Copepoden, Ostracoden, Nematoden, Polychaeten, in allen drei Biotopen eine größere Artenzahl aufweisen, andere Gruppe jedoch in der Mehrzahl ihren Vertreter eng an ein Biotop gebunden sind. Hierher gehören z. B. die marinen Gastrotrichen, die eine enge Bindung an das Sandbiotop zeigen, eine Bindung, die interessanterweise nicht nur für die Kieler Bucht, sondern für alle bisher untersuchten Gebiete gilt; unter Berücksichtigung der Untersuchungen in anderen Meeren können auch die Archianneliden als typische Sandbewohner gelten; vorwiegende Schlambewohner sind unter der Mikrofauna außer den Foraminiferen die Kinorhynchen und zwar die Ordnung der Homalorhagen. Auch hier gilt diese Bindung für alle untersuchten Regionen. Schließlich zeigen die ganz oder vorwiegend sessilen Tiergruppen eine auffallende Affinität zum Phytal. Es zeigen also nicht nur einzelne Arten, sondern bisweilen sogar Familien und Ordnungen enge Beschränkung auf Biotope.

Umgekehrt fehlt es auch in der Kieler Bucht nicht an eurytopen Arten, die in mehreren Biotopen vorkommen. Die erste Stelle gebührt dabei den beiden Polychaeten *Fabricia sabella* und *Exogone gemmifera* (*E. naidina*). Ich habe beide Arten sowohl im Sand als auch im Phytal und im Schlamm der tieferen Regionen gefunden und zwar nicht in Einzelexemplaren, sondern überall nicht selten. Unter der Makrofauna könnten hier *Asterias rubens*, *Macoma baltica* und *Carcinus maenas* angeschlossen werden, doch erreicht ihre Eurytopie nicht den gleichen Grad wie bei den genannten Polychaeten. Nicht selten ist ein Übergreifen von Schlambewohnern auf die Region des detritusreichen Feinsandes (*Nephtys* sp., *Sphaerodorum balticum* Reimers, *Harmothoe sarsi*, *Eudorellopsis deformis*, *Leptochelia danica*, *Hydrobia ulvae*), meist handelt es sich hierbei jedoch nicht um Bewohner des dunklen Tiefenschlammes, sondern um Tiere des gelbgrauen, mit Feinsand durchmischten Schlammes. Phytalbewohner können sich in der Schlammregion ansiedeln, wenn diese in „Fremdkörpern“ (Muschelschalen, Schlacken) Ansiedlungsmöglichkeit bietet.

Eine andere Verbindung von Schlammregion und Phytal stellen manche eurytopen Arten dar, die im Schlamm und gleichzeitig im Grund zwischen den Seegrassbüschen oder zwischen Seegraswurzelgeflecht leben. Der Opisthobranchier *Acera bullata*, der Polychaet *Scoloplos armiger* und die Priapuliden *Halicryptus spinulosus* und *Priapulus caudatus* zählen hierher, auch der Oligochaet *Peloscolex benedeni* gehört hierher, er umfaßt nur einen noch weiteren Lebensraum, da er gelegentlich auch in der Feinsandregion anzutreffen ist (Knöllner). Sand und Wurzelwerk des Seegrases sind auch die Lebensbezirke der Nemertine *Cephalothrix linearis*. Gleichzeitige Besiedelung des echten Phytals und der Sandregion findet sich mehrfach in der Mikrofauna, und zwar besonders bei Diatomeenfressern, die ja ihre Nahrung in gleicher Weise in beiden Biotopen finden. Als Beispiele nenne ich die Rädertiere *Proales reinhardti*, *Pr. globulifera halophilus*, *Encentrum marinum*, *E. simillimum*, *Colurella colurus*, *C. adriatica*, das Acöl *Aphanostoma diversicolor* und das Gastrotrich *Heterolepidoderma marinum*. Einige eurytope Arten zeigen einen merkwürdigen oekologischen Dimorphismus, der vorläufig noch jeder Erklärung spottet. Das Gastrotrich *Macrodasys buddenbrocki* lebt in großer Zahl einerseits im groben reinen Sand, andererseits in den Massen abgestorbener Seegrasblätter, die sich stellenweise auf Schlamböden anhäufen. In oekologisch verbindenden Gebieten, etwa in detritusreichem Sand oder gelbgrauem Schlamm, fehlt diese Art! Einen anderen Dimorphismus zeigt der Hydroidpolyp *Protohydra leuckarti*. Auch er zeigt eine Häufung des Vorkommens in grobem

Sand, die andere aber in den oberflächennahen Schlammgebieten und Algenwatten der brackigen Strandtümpel und stillen Strandgebiete. Daß in diesem Fall doch ein oekologischer Zusammenhang zwischen den anscheinend so verschiedenen Biotopen bestehen muß, lehren einige Parallelbeispiele. Von den beiden nahe verwandten Arten *Lindia gravitata* und *L. tecusa* lebt erstere im groben Sand, letztere in Schlamm und Algenwatten der Strandtümpel. Ferner haben die Untersuchungen Knöllners gezeigt, daß manche Oligochaeten, die in den Schlammgebieten der Strandgebiete eine dominierende Rolle spielen, gleichfalls gelegentlich sich im marinen Sandgebiet finden. Das gilt von *Pachydrilus lineatus*, *Rhizodrilus pilosus*, *Nais elinguis*; diese Arten wurden sogar zusammen mit *Paranais litoralis* und dem spezifischen Sandoligochaet *Michaelsena postelitellochaeta* Knöllner im Sand vom Stoller Grund (8 m Tiefe) gefunden. Derartige Eurytopien erschweren natürlich die Verteilung mancher Arten auf die Biotope. Das gilt besonders von Oligochaeten und Decapoden, deren Einordnung in der Tabelle daher unvollkommen ist.

Im Vergleich zur Gesamtartenzahl spielen aber die eurytopen Arten nur eine geringe Rolle. Weitaus die Mehrzahl der Arten sind streng an ein engeres Biotop gebunden. Das gilt von der Mikrofauna in noch höherem Maße als von der Makrofauna.

Die Individuendichte des Benthals und Phytals kann vorläufig, wie S. 166 begründet wurde, nur grob geschätzt werden. Sicher ist jedoch, daß die Schlammregion bei weitem die geringste Individuendichte zeigt; der Abstand von den übrigen Biotopen ist dabei noch um ein vielfaches größer als es bei der Artendichte der Fall ist. Wohlgemerkt gilt dies nur für den Schlamm der echten Meeresgebiete, in Strandtümpeln und Strandgräben kann auch der Schlamm gleichzeitig mit einer wohl entwickelten Mikrofauna eine große Individuendichte aufweisen. Die maximale Individuendichte kommt im Sand vor, und zwar im groben, kiesigen Sand und im Feinsand von Sandbänken flacherer Gebiete. Hier wurden einmal in 2 Kubikdezimeter Sand über 100 Individuen von *Turbanella hyalina* und ca. 80 Individuen von *Thaumastoderma heideri* gezählt; die Zahl der Copepoden übertraf dabei die der Gastrotrichen noch bedeutend. In der Otoplanen-Zone (vergl. S. 211) können auf 100 cm Sandfläche mehrere Hundert Otoplana und *Coelogynopora* vorkommen. Diese maximale Entwicklung der Mikrofauna ist für die Ernährung der Makrofauna des Sandes von Wichtigkeit. Bisher hatte man sich meist mit „Detritus“ als Hauptnahrungsquelle der Sandtiere beholfen. Aber im Wesen der Sandformation liegt ja schon eine mangelnde Detritusablagerung eingeschlossen; würde reichlich Detritus abgelagert, so würde ja binnen kurzem die Sandzone in eine Schlammzone verwandelt sein. Nicht Detritus, sondern die reiche Mikrofauna ist die Hauptnahrung, für die Ernährung der Mikrofauna wiederum kommt letzten Endes die reiche Diatomeenfauna der oberflächlich gelagerten Sandkörner in Betracht (vergl. S. 200). Innerhalb der Sandregion ist die Individuendichte jedoch nicht überall groß, vielmehr sind die lokalen Verschiedenheiten innerhalb der Sandzone sehr beträchtlich; so ist sie z. B. auf dem ganz harten Sandboden, der streckenweise den Boden der freien Kieler Bucht bedeckt, sehr arm.

Eine gleiche lokale Variabilität der Individuendichte findet sich im Phytal; hier sind z. B. die *Chorda-filum*-Gebiete und in geringerem Maße die *Fucus-vesiculosus*-Zone arm, während die *Laminaria-Delesseria*-Region fast stets reich besetzt ist. Außer den lokalen Differenzen kommen im Phytal noch starke jahreszeitliche Schwankungen des Individuenbestandes hinzu. Das gilt besonders von den Seegrasswiesen; hier ist dieser in der kalten Jahreszeit mittelgroß, steigt im Frühsommer (Mai-Juni) durch

eine enorme Entwicklung der Mikrofauna (Rädertiere, Turbellarien) zum Maximum, um im Spätsommer und Herbst (VIII-X) auf sein Minimum herabzusinken.

Zum Schluß dieses Kapitels möchte ich noch einmal darauf hinweisen, daß in der Tabelle nur die Fauna der echt marinen Gebiete berücksichtigt ist, die faunistisch recht eigenartigen und reichen Gebiete der marinen Strandtümpel und Brackwässer sind vorläufig beiseite gelassen. Ihnen hoffe ich später eine eingehende Bearbeitung widmen zu können. Von Fischen habe ich in der Tabelle nur die häufigeren Standfische aufgenommen.

E. Größen- und Formunterschiede der Mikrofauna.

In dem einfachen Maß der Körperlänge ergeben sich überraschende Unterschiede zwischen den Biotopen. Als Maß habe ich die maximale Länge der Art genommen, bei Sexualdimorphismus die Länge des größeren Geschlechtes. Tentakel, Antennen oder Endborsten wie an der Furca der Copepoden und bei den Kinorhynchen wurden nicht mitgemessen. Bei koloniebildenden Tieren, wie Hydroiden, Bryozoen, Schwämmen, habe ich die Größe der Kolonie, nicht die des Einzelindividuums berücksichtigt. Da es in dieser Arbeit im wesentlichen auf die Verteilung der Mikrofauna ankommt, habe ich die Einteilung in Größenklassen nur bis 15 mm durchgeführt und alle größeren Tiere in der Größenklasse >15 vereinigt. Die Messungen ergaben folgende Verteilung der Körperlänge in den Hauptbiotopen.

Tabelle 2. Körperlänge in den Hauptbiotopen.

a) Absolute Zahlen.

	0—0,5 mm	0,51—1 mm	1,1—2 mm	2,1—4 mm	4,1—8 mm	8,1—15 mm	>15 mm	
Sand	45	55	36	29	15	7	17	Arten
Phytal	28	53	20	17	24	47	89	„
Schlamm	0	31	12	20	16	14	72	„

b) Prozentuale Verteilung der Größenklassen.

	0—0,5 mm	0,51—1 mm	1,1—2 mm	2,1—4 mm	4,1—8 mm	8,1—15 mm	>15 mm	
Sand	22,1	27	17,6	14,2	7,4	3,4	8,3	%
Phytal	10,1	19,1	7,2	6,1	8,6	16,9	32,0	%
Schlamm	0	18,8	7,3	12,1	9,7	8,5	43,6	%

Die Tabelle zeigt ein starkes Überwiegen der Kleintiere und eine Armut der großen Tiere in der Sandregion, das Phytal zeigt eine gleichmäßigere Besetzung der Größenklassen, die Schlammregion ist mit seiner Armut an kleinen und seinem Reichtum an großen Tieren das diametrale Gegenteil der Sandregion. Auf die Größenspanne 0-2 mm entfallen in der Sandregion 66,7 %, das sind genau $\frac{2}{3}$ der Metazoenarten, im Phytal nur 36,4 % und in der Schlammzone nur 26 %. Umgekehrt entfallen

auf die Rubrik der großen Tiere über 8 mm Körperlänge im Sand nur 11,7 %, im Phytal aber 48,9 % und in der Schlammregion sogar 52,1 % der Metazoenarten.

Die Tabelle gilt wiederum nur für die Metazoen. Zur Ergänzung der Angaben sei noch kurz hingewiesen, welche Abänderungen eine Einbeziehung der Protozoen ergeben würde. Wie schon bei Besprechung der Artendichte erwähnt wurde, zeigen die Protozoen ihre maximale Entwicklung in der Sandregion, ihre minimale in der Schlammregion. Ihre Berücksichtigung würde also den Gegensatz zwischen Sand- und Schlammregion noch verschärfen!

Wie aber auf S. 169 dargelegt wurde, muß dem allgemeinen Vergleich noch ein spezieller innerhalb einzelner Tiergruppen folgen. Dieser sei an Turbellarien, Nematoden, Copepoden und Ostracoden durchgeführt, Gruppen, die in allen drei Biotopen eine genügende Artenzahl aufweisen. In Tabelle 3 ist von jeder Gruppe Durchschnittslänge und Variationsbreite der Sand-, Phytal- und Schlammtiere angegeben.

Tabelle 3. Körperlänge einzelner Tiergruppen in den Hauptbiotopen.

		α Sand	β Phytal	γ Schlamm	n
Turbellarien	Mittelwert	1,64 mm	3,99 mm	4,83 mm	} α 72, β 20, γ 6
	Variationsbreite	0,3—15 mm	0,6—17 mm	1,5—20 mm	
Nematoden	Mittelwert	2,64 mm	3,63 mm	4,20 mm	} α 27, β 14, γ 17
	Variationsbreite	0,49—4,3 mm	0,49—20 mm	1,8—20 mm	
Copepoden	Mittelwert	0,57 mm	0,72 mm	0,80 mm	} α 18, β 42, γ 13
	Variationsbreite	0,32—0,96 mm	0,25—1,6 mm	0,52—1,3 mm	
Ostracoden	Mittelwert	0,47 mm	0,63 mm	0,84 mm	} α 7, β 17, γ 12
	Variationsbreite	0,34—0,6 mm	0,43—0,8 mm	0,6—1,3 mm	

Diese Tabelle ergibt klar, daß auch innerhalb einer bestimmten Tiergruppe die durchschnittliche Länge bei den Sandbewohnern am geringsten und bei den Schlammbewohnern am größten ist. Es kann also diese Beziehung zwischen Körpergröße und Biotop als oekologische Regel gelten. Zur weiteren Bestätigung sei noch auf einige andere Tiergruppen hingewiesen, bei denen infolge geringer Artenzahl in einem der Biotope eine Erhebung von Durchschnittswerten nicht lohnte. Unter den Hydrozoen ist die Meduse der Sandregion *Halammohydra octopodides* bei weitem die kleinste Meduse; desgleichen ist die im Sand vorkommende *Protohydra* eine der kleinsten Polypenarten, besonders wenn man sie, wie es ja bei oekologischen Betrachtungen notwendig ist, nicht mit dem Hydranth anderer Arten, sondern mit der gesamten Kolonie vergleicht. Unter den Nemertinen lebt im Sand die bei weitem kleinste Art (2-3 mm!), ebenso unter den Anneliden (*Diurodrilus minimus* mit 0,3 mm); auch die meisten anderen Sandanneliden (*Protodrillus*, *Microphthalmus*, *Ophelia* sp., *Streptosyllis bidentata*) sind viel kleiner als der Durchschnitt der Anneliden. Selbst unter den Prosobranchiern sind die im Sand verbreiteten Arten *Homalogyra atomus* (ca. 1 mm!) und *Eulimella nitidissima* extrem klein und von der euryoeken Schnecke *Hydrobia ulvae* bewohnt den Sand eine kleine Zwerg-rasse. In diesem Zusammenhang sei noch auf einige Funde außerhalb der Kieler Bucht hingewiesen. Im Schell und Grobsand bei Helgoland fand ich gleichfalls extrem kleine Anneliden (*Nerillidium* mit 0,3-0,4 mm Länge) und aus den gleichen Regionen beschrieb erst unlängst Hertling 1932 einen nur 1,5 mm langen Opisthobranchier (*Philinoglossa helgolandica* Hertling).

Zur weiteren Bestätigung der Regel sei noch auf die spezifischen Tiergruppen der Sandregion hingewiesen. Für diese läßt sich zwar mangels Vorkommen in anderen Biotopen kein direktes Vergleichsmaß gewinnen, gleichwohl ist offensichtlich, daß diese Ordnungen bzw. Familien sich durch geringe Körpergröße auszeichnen wie die Gastrotricha *Macrodasypoidea*, die Protodrilidae, Schizorhynchia, Cicerinidae und Gnathorhynchidae. Die einzige Tiergruppe, für die diese oekologische Regel innerhalb der Kieler Bucht nicht gilt, sind die Muscheln mit den beiden großen Arten *Mya arenaria* und *Cardium edule* in der Sandregion.

Eine Erklärung dieser Regel gibt ohne weiteres die Betrachtung der Raumverhältnisse in den einzelnen Biotopen. Der Sand bietet als Lebensraum: 1. die Oberfläche der Sandschicht; 2. ein natürliches labyrinthisches Hohlraumssystem zwischen den einzelnen Sandkörnern; 3. künstliche, d. h. von Tieren selbstgebaute Wohnräume in den oberen Sandschichten. Am intensivsten ist das 2. Raumgebiet besiedelt, und schon aus der Größenordnung dieses Wohnraumes ergibt sich, daß seine Bewohner geringe Dimensionen haben müssen. Das gilt nicht nur für die Tierarten, die vollkommen auf diesen Lebensbezirk angewiesen sind, sondern auch für solche, die ihn wie manche Otoplaniden lediglich als „Flucht- und Bergeraum“ benutzen. Die übrigen beiden Lebensbezirke des Sandes sind für eine Besiedelung ungünstig, die Oberflächenschicht wegen ihrer Unbeständigkeit und häufigen Umlagerung bei stärkerer Wasserbewegung, der Bezirk der künstlichen Wohnräume wegen des großen mechanischen Widerstandes, den der Sand dem Einbohren entgegensetzt. Diese Faktoren erklären leicht das starke Überwiegen der Mikrofauna und die Armut der Makrofauna. Interessant ist es, wie gut sich die Variationen der Besiedelung innerhalb der feineren Abstufungen des Sandbiotops mit der Abänderung der drei oben genannten Lebensbezirke in Parallele setzen lassen. Gehen wir vom kiesigen, groben Sand aus, so ist entsprechend der größeren Ausdehnung der Sandkörner auch das Hohlraumssystem reicher entwickelt, dementsprechend ist die Mikrofauna hier besonders stark entwickelt (bei Nebenfahrwassertonne A und vor Bülk); zahlreiche Arten, wie *Halammohydra*, viele Turbellarien, die meisten Gastrotrichen, *Diurodrilus*, *Protodrilus chaetifer* u. a.) sind überhaupt auf diesen groben Sand beschränkt. Da aber in diesen Regionen infolge der stärkeren Wasserbewegung die Oberflächenschicht häufiger umgelagert wird, ist die Oberflächensfauna arm. *Streptosyllis bidentata* ist die Leitform, daneben kommen noch ebenso wie in Feinsand *Fabricia sabella*, *Exogone gemmifera* sowie Ostracoden aus der Gattung *Leptocythere* vor. Als Vertreter der Makrofauna kommen nur gelegentlich *Gastrosaccus spinifer* und *Eurydice pulchra* vor, Muscheln fehlen, nur junge Tiere kommen gelegentlich vor¹⁾, denen auch der mechanische Widerstand groben Sandes ist relativ groß, so daß die Makrofauna mit selbstgebauten Wohnhöhlen hier vollkommen fortfällt (wenigstens in der Kieler Bucht). — Gehen wir zum Feinsand über, so wird das Hohlraumssystem zwischen den Sandkörnern kleiner und seine Sauerstoffversorgung gleichzeitig ungünstiger, wie die oft bis nahe an die Oberfläche reichende dunkle Faulschicht dokumentiert. Die Oberfläche dagegen ist konstanter und bleibt oft lange Zeit unverändert, so daß sich eine ganze Schicht von Diatomeen und Peridineen auf ihr entwickelt; auch der Widerstand des Sandes beim Bau von Wohnröhren ist geringer. Untersuchen wir nun die Fauna des Feinsandes, so finden wir erwartungsgemäß eine Abnahme der Mikrofauna, ein großer Teil der Mikrofauna (Pro-

¹⁾ Daß hier nur junge Tiere vorkommen, beruht wahrscheinlich darauf, daß früher oder später durch stärkere Wasserbewegung die Muscheln aus dem Sand ausgewaschen und in andere Gebiete abtransportiert werden. Ich sah 1932 auf dem Kniepsand bei Amrum, wie Hunderte von Muscheln auf diese Weise über den Sand gerollt wurden (besonders *Cardium edule*).

tozoen, aber auch Turbellarien, Copepoden) gehört der Oberflächenfauna an. Erst in der Feinsandregion beginnt auch die Makrofauna mit Wohnröhren oder der Fähigkeit, sich in den Sand einzuwühlen, wie bei *Arenicola marina*, *Nereis diversicolor*, *Nephtys*, *Mya arenaria*, *Cardium edule*, *Crangon vulgare*, den *Bathyporeia*- und *Corophium*-Arten, *Gobius microps*-Arten, die nicht ganz mit Recht oft als typische Formen der Sandregion angesehen werden. Die meisten dieser Arten der Makrofauna gehen noch in die benachbarten Bezirke der Schlammregion über.

In der Schlammregion schließen nun die Einzelpartikel so dicht aneinander, daß der Zwischenraum als besonderer Lebensbezirk vollkommen ausscheidet, und dementsprechend fehlt dieser Typ der Mikrofauna. Dafür ist die Oberfläche noch konstanter und reich besiedelt. Der Oberflächenfauna des Schlammes gehören vor allem die Polychaeten *Castalia punctata*, *Sphaerosyllis latipalpis*, *Sphaerodorium balticum*, *Aricidea jeffreysi* und z. T. *Capitella capitata* an, unter den Asseln die Munniden, besonders *Pleurogonium rubicundum*, von Amphipoden *Pariambus typicus* und wohl auch *Amphilochoides odontonyx* und *Ampelisca macrocephala*, sowie die Cumaceen. manche der Krebse mögen z. T. in den Schlamm eingegraben leben und leiten dadurch zu der im Schlamm lebenden Fauna über. Der Oberflächenfauna des Schlammes möchte ich auch die gesamte Mikrofauna des Schlammes zurechnen. Nicht wenige Ostracoden, Copepoden und die Kinorhynchen besitzen zwar Grab- oder Wühlfähigkeit; da ich aber alle diese Formen gerade mit der Schlittendredge und z. T. in großer Zahl gefangen habe, halte ich die Schlammoberfläche für ihren Hauptlebensraum und glaube, daß sie nur bei Fluchtreaktion das Innere des Schlammes aufsuchen. Im Schlamm selbst lebt dann die bekannte ziemlich artenreiche Makrofauna, viele in Röhren wohnend, nicht wenige den Schlamm durchwühlend.

Über den Aufbau der Phytalregion ist wenig zu sagen, sie bietet in ihrer reichen Gliederung für Tiere sowohl der Mikrofauna wie der Makrofauna mannigfache Existenzbedingungen. Entsprechend dieser Vielgestaltigkeit ist auch die Variationsbreite der Phytaltiere bestimmter Ordnungen meist auffallend groß, größer als im Sand und Schlamm, wie aus den Tabellen klar hervorgeht.

Die Formunterschiede der Biocoenosen möchte ich hier nur an einem Beispiel erläutern: am Längenbreitenindex, d. h. größte Breite \times 100: Länge, niedere Werte zeigen schlanke, hohe Werte plumpe Formen an. Als Breite ist dabei nicht stets das Maß von der rechten Körperseite zur linken genommen, sondern der größte, auf der Längsachse senkrecht stehende Durchmesser. Eine Darstellung der Werte aller Arten in einer Tabelle analog der Tabelle 2, ist in diesem Fall wenig instruktiv¹⁾, ich bringe also gleich die Vergleichswerte innerhalb einzelner Ordnungen, und zwar wiederum der Turbellarien, Nematoden, Copepoden und Ostracoden (Tab. 4).

In den Tabellen liegt bei drei Gruppen der niedrigste Index deutlich bei den Tieren der Sandregion, d. h. die Bewohner der Sandregion zeigen innerhalb der Gruppe die schlankste Körperform. Nur die Nematoden verhalten sich in dieser Beziehung indifferent, hier ist der Index im Durchschnitt in den drei Biotopen gleich, das Minimum liegt allerdings auch hier bei Bewohnern der Sandregion (*Monhystera elongata* Bütschli). Daß trotz der Indifferenz der Nematoden hier eine oekologische Regel

¹⁾ Dies beruht darauf, daß die Körperform, soweit sie dieser Index ausdrückt, in viel höherem Maße Charaktereigenschaft ganzer systematischer Gruppen ist, man denke nur an die schlanke Körperform der Nematoden! Ein Plus an Nematodenarten in einer Region kann also das Gesamtbild wesentlich beeinflussen, ohne daß dadurch sichere Aussagen über den oekologischen Formcharakter ermöglicht werden.

Tabelle 4. Längenbreitenindex einiger Tiergruppen.

		Phytal	Schlamm	Sand
Turbellarien	Durchschnitt	24,7	29,2	18,6
	Variationsbreite	7—38	10—60	1—50
	Zahl der Arten	20	6	72
Nematoden	Durchschnitt	4,0	3,8	3,9
	Variationsbreite	1,9—11,3	1,5—6,4	1,2—11,3
	Zahl der Arten	15	15	26
Copepoden	Durchschnitt	30,4	24,3	20,2
	Variationsbreite	20—58,8	18—33	10—34,5
	Zahl der Arten	40	13	10
Ostracoden	Durchschnitt	57,8	54,1	51,0
	Variationsbreite	42—68	43—62	42—61
	Zahl der Arten	14	11	7

vorliegt, in dem Sinne, daß Bewohner der Sandregion eine Tendenz zu fadenförmigem Körperbautyp aufweisen, zeigt ein Blick auf andere, z. T. artenärmere Tiergruppen. Unter den Gastrotrichen zeigen die Gattungen *Lepidodasys*, *Macrodasys*, *Urodasys* und *Cephalodasys* starke Annäherung an die Faden- oder Bandform; diese Erscheinung wird besonders auffällig, wenn man diese Arten mit den

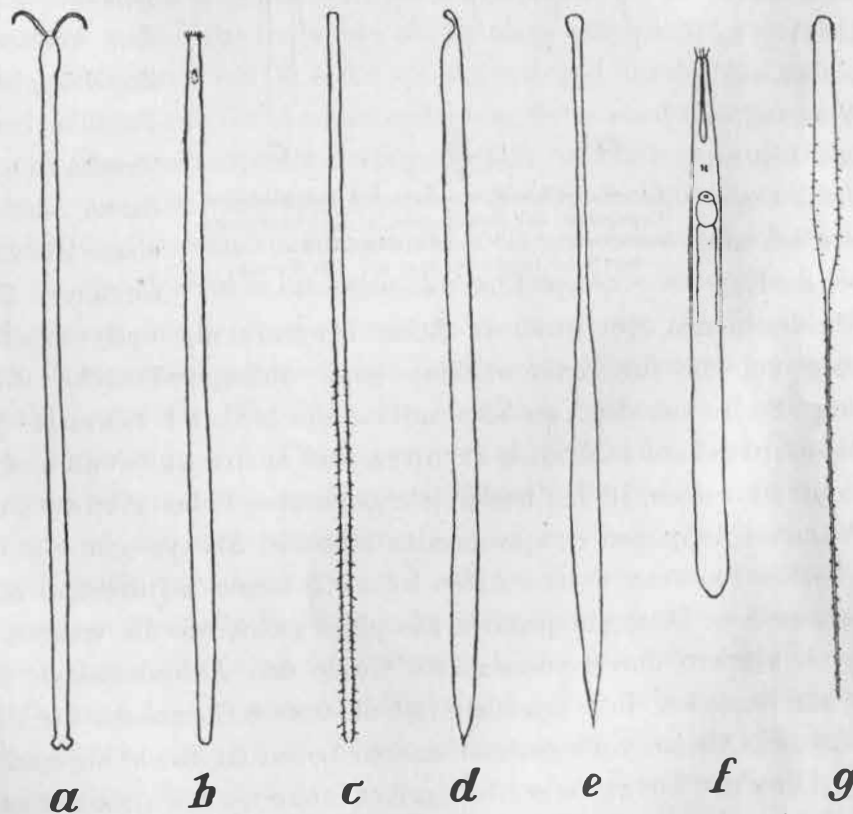


Fig. 1. Starke Streckung der Körperform bei verschiedenen Sandbewohnern. a) *Protodrilus chaetifer* (Archiannelide); b) *Coelognopora* sp. (lithophores Turbellar); c) *Michaelsena* sp. (Oligochaet); d) Ciliat; e) *Trachelocerca* sp. (Ciliat); f) *Proschizorhynchus oculatus* (rhabdocoeles Turbellar); g) *Urodasys mirabilis* (Gastrotrich). Vergrößerung nicht gleich.

Gastrotrichen des limnischen Phytals und Schlammes vergleicht. Unter den Polychaeten-Archianneliden zeigt die sandbewohnende Gattung *Protodrilus*, besonders *Pr. chaetifer*, einen extremen Fadentypus und das gleiche gilt von der der Sandregion angehörenden Gattung *Michaelsena* unter den Oligochaeten des Wassers. Nach Knöllner zeigt *M. postclitellochaeta* Knöllner nur einen Körperdurchmesser von 90—130 μ bei einer Körperlänge von 5—10 mm, also einen Längenbreitenindex von nur 1,3, ein Maß, das an das Minimum der Nematoden heranreicht, für Oligochaeten aber ganz außergewöhnlich ist (Fig. 1), besonders in Verbindung mit so geringer Körperlänge.

Auch innerhalb der in den Tabellen angeführten Tiergruppen wird das Bestehen einer derartigen oekologischen Regel dadurch besonders klar, daß mehrere Familien oder Untergruppen gerade bei dem Sandbewohner maximal gestreckte Arten zeigen, so die Lithophoren mit den fadenförmigen *Coelogynopora*-Arten, die Schizorhynchier mit dem schlanken *Proschorhynchus oculatus* Meixner, auch ein fadenförmiger Verwandter von *Macrostomum*, lebt in der Sandregion. Für die Copepoden (Fig. 2) zitiere ich am besten Klie, der über die Har-

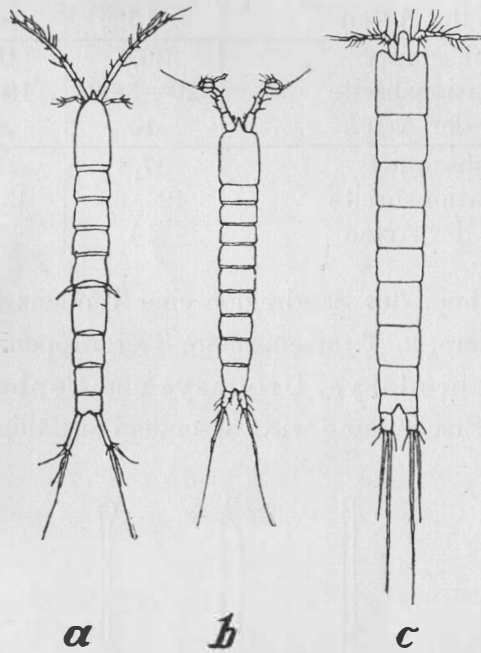


Fig. 2.
Langgestreckte Körperform bei verschiedenen Copepoden der Sandregion. a) *Leptastacus macronyx*; b) *Evansula incerta* c) *Ectinosoma leptoderma*. a b aus Pesta, c nach Klie, etwas abgeändert.

wird. Neben den beiden neuen *Ectinosoma*-Arten *leptoderma* und *tenuissima*, bei denen die Speziesbezeichnung auf die für *Ectinosomidae* ganz außergewöhnliche Zartheit des Baues hinweist, sind an dieser Stelle von den *Canthocamptidae* die beiden *Evansula*-Arten *incerta* und *pygmaea*, die beiden *Leptastacus*-Arten *macronyx* und *spinicaudatus* und außerdem *Leptomesochra macintoshi* zu nennen. In den beiden letztgenannten Fällen gibt die Gattungsbezeichnung einen den vorhin erwähnten Artnamen entsprechenden Hinweis. Als typische Sandbewohner sind den 7 vorgenannten die beiden *Paramesochra*-Arten *holsatica* und *minor* und außerdem noch *Remanea arenicola* anzureihen. Diese entsprechen allerdings nicht, wie die vorigen, durch wurmartige Streckung des Körpers, sondern durch verminderte Größe den Anforderungen ihrer Umwelt; ihre zwischen 0,3 und 0,4 mm liegenden Maße erreichen fast die untere Grenze der für Harpacticoiden überhaupt festgestellten Längen. Als am vollkommensten dem Leben im Sande angepaßt hätte bei Verbindung dieses Gesichtspunktes mit den zuvor erörterten *Ectinosoma tenuissima* zu gelten, deren stabförmiger, außerordentlich zarter Körper nur eine Länge von 0,35 mm erreicht“. Unter den Schnecken gehört die hohe schlanke *Eulimella nitidissima* zu diesem Formtyp.

pacticiden der Kieler Bucht 1929 eine erste Arbeit veröffentlicht hat: „Schwächere Formen, denen das Verschieben der Sandkörnchen nicht möglich ist, gleichen diesen Mangel durch Schlankheit und Biegsamkeit des Körpers aus, und gerade diese, die außerdem vermöge ihrer Kleinheit sich auch durch die Zwischenräume des feineren Sandes hindurchwinden können, sind trotz ihrer Zugehörigkeit zu verschiedenen Familien bzw. Gattungen in der Tracht so einheitlich, daß schon daran die Zugehörigkeit zu einer Biocönose von ganz besonderer Eigenart erkennbar

Als weitere ökologische Regel ergibt sich also: „Häufiger als im Phytal und Schlamm Boden finden sich im Sand langgestreckte, fadenartige Formtypen“. Die Erklärung für diese Regel ist auch die gleiche wie für die Größenregel; die Raumverhältnisse des Lückensystems zwischen den Sandkörnern erfordern in erster Linie eine geringe Körperbreite, ohne die eine Existenz in ihm nicht möglich ist. Größere Dimensionen der Tiere können also nur durch Streckung des Körpers erzielt werden. Trifft diese einfache Erklärung zu, so muß innerhalb jeder Gruppe die schlankere Form, also der geringere Längenbreitenindex eng mit absoluter Körpergröße korreliert ist.

Die folgenden Beispiele zeigen, in wie hohem Maße diese Voraussetzung erfüllt ist. Natürlich ist dabei den Berechnungen nicht die gesamte Sandfauna, sondern nur die des Lückensystems zu Grunde gelegt (Tab. 5).

Tabelle 5.

Turbellarien	Körperlänge	0,1—1 mm	1,1—3 mm	> 3 mm	
	Index (Mittelwert)	21	17,8	3,7	
Nematoden	Körperlänge	0,1—1 mm	1,1—3 mm	> 3 mm	
	Index	11,3	4,1	3,0	
Gastrotrichen	Körperlänge	0,07—0,2 mm	0,2—0,5 mm	0,5—1 mm	> 1 mm
	Index	27,9	19,3	10,2	3,5

Weiterhin sei noch zur Bestätigung auf die Archianneliden mit dem extrem kleinen, aber plumpen *Diurodrilus* und dem größeren, aber extrem schlanken *Protodrilus* hingewiesen. Die Copepoden eignen sich weniger zur Demonstration dieses Zusammenhanges, da die Bewohner der Sandlücken nur geringe Größendifferenzen aufweisen; immerhin zeigen auch hier die Arten unter 0,5 mm Körperlänge (4 Arten) einen Index (Mittelwert) von 20,4, die von 0,5 mm und darüber (6 Arten) einen Index von 13!

Ich muß noch einmal auf die Ausnahmestellung der Nematoden zurückkommen, die sich in der Tabelle S. 177 zeigte. Das Lückensystem des Sandes stellt natürlich nur Anforderungen an die absolute Breite seiner Bewohner, nicht an die relative. Liegt die Durchschnittsbreite einer Tiergruppe über diesem Maß, so sind die Sandbewohner innerhalb dieser Gruppe besonders schlanke Formen, fügen sich also der Regel. Ist aber die Durchschnittsbreite dieser Tiergruppe schon an und für sich so gering, daß sie dem Lückensystem der Sandregion entspricht, so nehmen die Sandbewohner keine Sonderstellung ein. Zu diesen Formen zählen Nematoden, Tardigraden, chaetonotoide Gastrotrichen und manche Ciliatengruppen. Exakt lautet also die durch den Vergleich gewonnene Regel: Im Lückensystem der Sandregion besitzen Vertreter solcher Tiergruppen, deren durchschnittliche Breite größer ist als der Zwischenraum der Sandkörner, einen niedrigeren Längenbreitenindex als die Vertreter dieser Tiergruppen im Phytal und in der Schlammregion.

Es bedarf wohl kaum eines Hinweises, daß mit der Korrelation zwischen schmaler Körperform und Sandbiotop keineswegs eine volle Beschränkung dieser Körperform auf das Sandbiotop gegeben ist. Die gleiche Körperform kann sich überall dort entwickeln, wo irgend ein enges Lückensystem als Wohnraum dient, wie das für manche fein zerteilten Algen u. a. gilt. In diesem Zusammenhang sei noch auf einen Copepoden des Pytals hingewiesen, der in seiner wurmförmigen Körpergestalt durchaus mit spezifischen Sandcopepoden übereinstimmt. Ich meine den Brackwasserharpacticoiden *Horsicella brevicornis*, der meist zwischen den Blattscheiden von Schilfstengeln lebt (vergl. Klie 1929); ich fand ihn in Mengen in den Ritzen eines im Wasser liegenden Baumstammes.

In der Schlammregion läßt sich nicht in gleicher Weise ein spezifischer Formtyp der Mikrofauna erkennen wie in der Sandregion, was z. T. durch die geringe Zahl der hier vertretenen Tiergruppen bedingt sein mag. Immerhin ist eine auffallende Analogie in der Körperform der schlammbewohnenden Copepoden und Kinorhynchen erwähnenswert; die analogen Ähnlichkeiten erstrecken sich auf die kurze, wurmförmige Gestalt mit fast parallelen Seitenrändern, die scharfe Abgrenzung der Segmente durch weite Intersegmenthäute, die häufige Bedornung der Segmentränder und die Stellung der Endstacheln. Besser als alle Beschreibungen zeigt dies wohl Fig. 3, die allerdings nicht Arten der Kieler Bucht darstellt. Unter den Harpacticoiden sind besonders die Vertreter der Cletodidae kinorhynchenähnlich, aber auch die schlammbewohnenden Laophonte-Arten zeigen eine deutliche Annäherung an diesen Typ. Er ist wohl durch einen Bewegungstyp, das mit Verkürzung und Streckung arbeitende Vorwärtsschieben durch den Schlamm, bedingt und findet sich auch bei in der Erde sich ähnlich fortbewegenden Nematoden (*Hoplolaimus*) wieder.

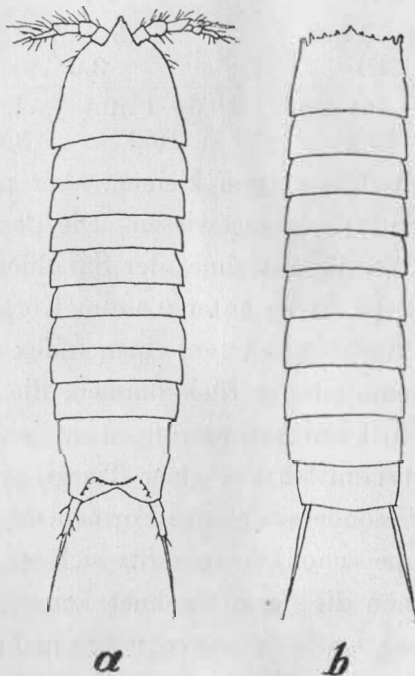


Fig. 3. Ähnliche Körperform bei einem Copepoden a (*Eurycletodes laticaudatus*, nach Sars) und einem Kinorhynch b (*Pycnophyes rugosus*, nach Zelinka) der Schlammregion.

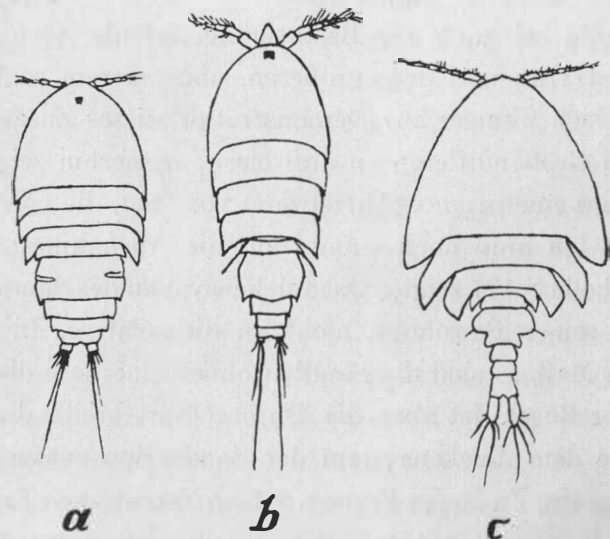


Fig. 4. Einige Copepoden mit der speziellen breiten Körperform der Phytalbewohner. a) *Amenophia peltata*; b) *Rhynchothalestris helgolandica*; c) *Bradypontius papillatus*; aus Sars.

Die Mikrofauna des Phytals zeigt entsprechend den mannigfaltigen Raumverhältnissen des Wohngebietes eine Fülle von Formtypen. Eine Besonderheit liegt nur darin, daß mehrere Tiergruppen trotz großer Variabilität zur Ausbildung einer breiten Schildform neigen, wie sie in noch stärkerem Maße für die Makrofauna freier Gesteinsflächen in Regionen mit starker Wasserbewegung charakteristisch ist. Wiederum ist dieser Typ unter den Copepoden gut zu erkennen (Fig. 4), wo er sich in den verschiedensten Familien herausgebildet hat, wie ein Durchblättern der Monographien von Sars 1911 und 1918 schon zeigt. Unter den Arten der Kieler Bucht (Fig. 4) gehören hierher der Cyclopoide *Bradypontius papillatus* Brady, die Harpacticoiden *Amenophia peltata*, *Idyaea furcata* und in geringerem Maße *Dactylopusia*. Unter der Makrofauna gehören z. B. die Dorididen hierher.

Über die Färbung der Mikrofauna seien nur einige kurze Angaben gemacht. Im Sand ist über 95 % der Mikrofauna farblos, oft gleichzeitig durchsichtig. Nicht mitgerechnet ist dabei allerdings die Färbung der Darmwand, die infolge der Diatomeennahrung oft intensiv braunrot getönt ist. Vereinzelt treten in der Sandregion auch an der Körperoberfläche braune oder rötliche Töne auf, so bei dem Nematoden *Southernia rubra* Schulz, dem Turbellar *Euxinia* sp., etwas häufiger werden derartige Formen bei der Oberflächenfauna des Sandes, z. B. bei dem Copepoden *Ectinosoma elongatum*, der Ostracodengattung *Leptocythere* u. a. Für die bei der Makrofauna des Sandes so stark entwickelte Farbwechselfähigkeit (*Pleuronectiden*, *Gobius microps*, *Crangon vulgare*, *Paramysis spiritus*) bietet die Mikrofauna nichts Vergleichbares. In ähnlicher Weise ist die Mikrofauna des Schlammes meist farblos, aber nicht durchsichtig, sondern meist leuchtend milchweiß, wie man an Turbellarien, Copepoden und Ostracoden leicht beobachten kann, daneben kommen auch hier bräunliche oder rötliche Färbungen vor. Ein ganz anderes Bild bietet aber die Mikrofauna des Phytals; hier treten rote bis violette Farben, oft in Farbbändern und -mustern verteilt in einem unvergleichlich höheren Prozentsatz auf, so unter den Copepoden (*Thalestris longimana*, *Parategastes sphaericus*, *Amenophia peltata* u. a.), Ostracoden, Archianneliden (*Dinophilus vorticoides*!) und Turbellarien (*Polycystis crocea*, *Plagiostomum vittatum*, *Promesostoma marmoratum*). Im Phytal stimmt also im groben Durchschnitt der Färbungstypus bei Mikro- und Makrofauna überein.

F. Die regionale Verteilung der sessilen Lebensweise und der Bewegungstypen.

Sessile Tiere sind ja, sowohl was die Arten- als auch was die Individuenzahl anbetrifft, im Meer unvergleichlich zahlreicher als im Süßwasser. Ihre ökologische Verteilung auf Einzelbiotope ist im Meer sehr ungleichmäßig. Um dies ziffernmäßig erfassen zu können, ist eine genaue Abgrenzung des Begriffes Sessilität unbedingt erforderlich. Ich verstehe darunter alle Tiere, die nach einmal erfolgter Festheftung sich selbsttätig nicht mehr von der Unterlage lösen und dabei als Ansatzfläche nicht ausschließlich ein anderes Tier wählen, d. h. unter Ausschluß aller echten Epizoen und Parasiten.

Tabelle 6. Verteilung der sessilen Metazoen.

	Phytal	Schlamm	Sand
Zahl der Arten	62	8	0
dasselbe in % der Gesamtf fauna	21,2 %	4,8 %	0 %

Die Tabelle zeigt, daß die sessilen Tiere fast vollkommen auf das Phytal beschränkt sind, eine Tatsache, die keine Theorie über die Entstehung der sessilen Lebensweise außer Acht lassen sollte. Auch im Süßwasser sind ja die Tiergruppen, die in limnischen Bezirken sessil geworden sind, die Flosculariacea und Collothecacea unter den Rädertieren, fast ausschließlich Phytalbewohner. Im Meere gehören die Mehrzahl der sessilen Tiere des Phytals der Makrofauna an; hierher gehören in der Kieler Bucht 11 Poriferen (5 *Leucosolenia*-Arten, *Sycon ciliatum*, *Reniera*, *Halichondria panicea*, *Pachychalina limbata*, *Mycale ovulum*, *Halisarca dujardini*), ca. 20 Hydroiden, 2 Scyphopolypen, 4 Poly-

chaeten (3 *Spirorbis*-Arten und *Pomatoceros triqueter*), ca. 20 Bryozon, 1 Camptozoon (*Pedicecellina glabra*), 4 Tunicaten. Die Protozoen, die ja in der Tabelle nicht berücksichtigt sind, sind im Phytal durch einige echt sessile Foraminiferen (*Crithionina*-Arten, *Dendrophrya*), die Spirotrichengattung *Folliculina*, zahlreiche Peritrichen aus den Gattungen *Vorticella*, *Zoothamnium*, *Cothurnia* vertreten.

Eine Erklärung für die Beschränkung der sessilen Formen auf das Phytal ergibt sich aus den Bedingungen für die Haftmöglichkeit der sessilen Arten. Alle sessilen Tiere der litoralen Regionen bilden ja Haftflächen oder Haftstiele aus, andere Verankerungsmethoden wie Ausbildung von Wurzelwerk oder Eimpfählen (vergl. Hesse 1924) sind auf die Stillwasserregionen beschränkt und kommen für unser Gebiet nicht in Betracht. Haftmöglichkeit ist aber, abgesehen von großen Steinen, hauptsächlich im Phytal gegeben, besonders an den breit thallösen Formen wie *Laminaria*, *Fucus serratus*, *Delesseria*, *Phyllophora*, die auch einen viel größeren Reichtum an sessilen Formen aufweisen als die fein zerteilten Algen *Ceramium*, *Polysiphonia* usw. Nach dieser Erklärung sollte man erwarten, daß den Sand, dessen Einzelteile ja noch relativ groß sind, noch ein höherer Prozentsatz sessiler Formen besiedeln könnte als den feinen Schlamm. Die Tabelle zeigt jedoch das Gegenteil. Streng genommen fehlen der echten Schlammregion allerdings gleichfalls sessile Arten; wo solche in der Schlammregion zu finden sind, besiedeln sie „Fremdkörper“ der Schlammzone, in erster Linie Kohlenschlacken, dann Schalenüberreste von Muscheln und Schnecken. Hierher gehören die Schwämme *Ficulina ficus*, *Halichondria panicea*, *Reniera cinerea*, die Hydroiden *Halecium halecinum*, *Perigonimus* sp., die Bryozoe *Eucratea loricata*, das Kamptozoon *Barentsia gracilis*, *Balanus porcatus* und die Tunikate *Styela coriacea*. Noch in anderer Hinsicht verdienen die genannten Tiere nur mit Einschränkung die Bezeichnung „sessile Tiere der Schlammregion“. Bei vielen handelt es sich um euryoekische Arten, die keineswegs auf die Schlammzone beschränkt sind, *Reniera cinerea* z. B. hat ja schon in der Kieler Bucht seine Hauptverbreitung im Phytal, *Eucratea loricata* wächst gelegentlich an Laminarien, die anderen Arten sind zwar in der Kieler Bucht auf die tieferen Schlammregionen beschränkt, dringen aber in anderen Meeren ins Phytal vor. Von *Ficulina ficus* z. B. schreibt Arndt 1928: „Von der Zone der Nippebbe an abwärts bis 400 m gefunden, bevorzugt aber geringe Tiefen. Auf Steinen, Algen, besonders häufig aber auf Schalen toter — selten lebender — Mollusken, dabei auch auf Schlick vorkommend“. In der Kieler Bucht ist dieser Schwamm nur in den tiefsten Zonen auf *Cyprina islandica*-Schalen gefunden worden, ähnlich verhält sich *Halecium halecinum*. Es gilt diese ökologische Beschränkung sonst euryoekischer Tiere in der Kieler Bucht nicht nur für die genannten sessilen Tiere, sie findet sich auch bei *Buccinum undatum*, *Mya truncata* und dem Amphipoden *Pariambustypicus*. Diese Arten sind vor Kiel gleichfalls echte Tiere der tieferen Schlammregion, während sie in der Nordsee verbreitet sind, *Buccinum* und *Mya truncata* sind ja in der Nordsee im Sand häufig, sogar in küstennahen Flachgebieten. Diese Ausbildung ökologischer Varianten in der Kieler Bucht ist auf den Salzgehalt zurückzuführen, der ja in den Tiefenzonen höher und weniger variabel ist, schwach euryhalinen Arten also hier nur die Besiedelung der tieferen Zonen, d. h. also praktisch die Besiedelung der Schlammregion gestattet.

Ich muß noch einmal auf die Verteilung der sessilen Arten zurückkommen. Das Auftreten sessiler Tiere in der Schlammregion ließ sich ebenso wie das Auftreten von Algen (*Laminaria*, *Delesseria*)

in der gleichen Zone noch mit den reinen Flächenverhältnissen des Substrates in Einklang bringen. Das gleiche gilt aber nicht für die Sandregion. Zwar sind auch hier infolge geringer Flächen die Ansiedlungsbedingungen für sessile Tiere ungünstig. Das trifft aber auch für manche fein zerteilten Algen zu, so entspricht der Durchmesser der Stiele von *Furcellaria* etwa dem Korndurchmesser groben Sandes, und *Ceramium*zweige sind noch schmalere als die meisten Sandkörner. Gleichwohl lebt auf diesen Algen noch eine ziemlich reiche Fauna sessiler Tiere; auf *Furcellaria* z. B. leben noch, abgesehen von krustenartig wachsenden Arten wie *Reniera*, *Membranipora* u. a., *Leucosolenia*, *Halisarca dujardini*, *Coryne decipiens*, *Grammaria serpens*, *Sertularia rugosa*, *Campanularia johnstoni*, *Crisia eburnea*, *Alcyonidium gelatinosum*, *Valkeria uva*, *Pedicellina glabra*, *Styelopsis grossularia*, kleine *Ciona intestinalis* und *Spirorbis*, letztere allerdings mit meist verbogenem Gehäuse, außerdem sessile Protozoen; selbst auf *Ceramium* kommen noch zahlreiche sessile Protozoen, *Valkeria uva*, *Coryne decipiens*, *Campanularia johnstoni* u. a. vor. Im Sand fehlen aber vollkommen sessile Formen einschließlich aller Protozoen. Nur als Epizoen konnte ich zwei Protozoen beobachten, eine Suktorienart lebt auf Hydracarin, und eine *Scyphidium spec.* lebt im Feinsand auf Tentakeln und Vorderrumpf von *Pygospio elegans* (im Schlamm sind derartige Epizoen weit verbreitet und häufig auf Copepoden, Ostracoden, Kinorhynchen und Nematoden). Daß tatsächlich nicht die geringe Flächengröße der Sandkörner als Erklärungsgrund ausreicht, zeigt auch die Beobachtung, daß sich in Aquarien und in Glashafen mit Sand, die lange ohne Durchlüftung stehen, eine Fauna sessiler Protozoen auf Sandkörnern ansiedeln kann, und selbst Polypenstolonen auf Sandböden entlang wachsen. Was den Sandboden dieser Behälter aber vom natürlichen Sandbiotop unterscheidet, ist die konstante, ruhige Lagerung der Sandkörner mangels intensiver Wasserbewegung. Wir müssen also die häufige Umlagerung der oberflächlichen Sandschichten als zweiten Faktor für eine ökologische Erklärung des Fehlens sessiler Tiere im Sandbiotop in Anspruch nehmen.

Wesentlich anders ist die ökologische Verteilung der halbsessilen Tiere. Auch hier muß zunächst eine exakte Definition des Begriffes „halbsessil“ versucht werden. Ich verstehe darunter alle Tiere, die durch eine Haftfläche, durch Spinn- und Klammerorgane, oder durch eine Wohnröhre längere Zeit an einen Ort gebunden sind, in dieser Lage Nahrung aufnehmen, ohne vorher die Nahrung durch Ortsbewegung aufgesucht zu haben. Im Gegensatz zu den sessilen Tieren haben die halbsessilen noch die Fähigkeit zu freier Fortbewegung, betätigen diese aber nur als Fluchtreaktion (hierher ist auch die Entfernung aus ungünstigen Milieuverhältnissen wie O_2 -Mangel zu zählen) und eventuell zur Fortpflanzungsperiode beim Aufsuchen der Geschlechter. Natürlich stößt in manchen Fällen eine Abgrenzung der halbsessilen Tiere von den vagilen auf Schwierigkeiten, z. B. unter den Amphipoden. Hier gehören einige Filtrierer wie die *Corophium*-Arten mit ihren Wohnröhren zweifellos zu den halbsessilen Tieren, auch die Caprelliden können ihnen noch ohne weiteres zugerechnet werden, die *Bathyporeia*-Arten u. a. nehmen jedoch oft ähnlich den meisten benthonischen Filtrierern ihre Nahrung auf „ohne vorher die Nahrung durch Ortsbewegung aufgesucht zu haben“, besitzen aber gleichzeitig eine so hohe Beweglichkeit, daß eine Zuordnung zu halbsessilen Tieren untunlich erscheint. Zudem ist mir bei mehreren Amphipoden die Biologie zu wenig bekannt, um eine sichere Einordnung vornehmen zu können. Ich habe daher nur *Corophium* und die Caprelliden den halbsessilen Tieren zugezählt.

Eine zahlenmäßige Verteilung der halbsessilen Tiere auf die Hauptbiotope ergibt folgendes (Tab. 7).

Tabelle 7.

	Phytal	Schlamm	Sand
Zahl der Arten	14	37	8
Anteil in % der Gesamtf fauna	4,8 %	22,2 %	4,8 %

Die Zahlen zeigen ein klares Überwiegen der halbsessilen Tiere in der Schlammregion. Noch deutlicher tritt diese Tatsache bei einer näheren Betrachtung der einzelnen Arten hervor; während nämlich die halbsessilen Schlammbewohner typische und weitverbreitete Arten sind, sind in den anderen Biotopen z. T. seltene, ökologisch atypische oder einzelne euryöke Arten an der Zahl der halbsessilen Arten beteiligt. So finden sich unter den 14 Arten des Phytals eigentlich nur 7 echte Phytalbewohner, nämlich die beiden Lucernariden (*Lucernaria quadricornis* und *Haliclystus octoradiatus*), zwei Caprelliden (*Caprella linearis* und *Phthisica marina*), zwei Muscheln (*Musculus marmoratus* u. *M. discors*) und ein Polychaet (*Nicolea zostericola*), die übrigen sind fast alle euryöke Tiere, die z. T. mehr oder weniger häufig auch im Schlamm vorkommen (*Metridium dianthus*, *Urticina crassicornis*, *Fabricia sabella*, eine Spionide, die Rädertiere *Testudinella clypeata* und *T. patina*). Dasselbe Bild zeigen die halbsessilen Tiere der Sandregion, zu ihnen gehören die beiden Muscheln der Feinsandregion (*Mya arenaria* und *Cardium edule*), *Arenicola marina* vom gleichen Biotop, die Aktinie *Edwardsia*, und als euryöke Mitbewohner des Sandes *Fabricia sabella*, *Pygospio elegans*, *Corophium volutator* und *C. bonelli*. Im Schlamm werden die halbsessilen Tiere durch Muscheln, Polychaeten (*Pectinaria koreni*, *Euchone*, *Laonome*, *Terabellides strömi*, *Amphitrite figulus*, Spioniden u. a.) Aktinien (*Halcampa duodecim cirrata*), Amphipoden (*Corophium*, *Pariambus typicus*) repräsentiert.

Auffallend ist die geringe Beteiligung der Mikrofauna an den halbsessilen Arten. Diese Tatsache wird besonders bei einem Vergleich mit der Süßwasserfauna deutlich, die im Phytal eine große Anzahl halbsessiler Rädertiere (*Bdelloidea*, *Testudinella*, manche *Brachionus*-Arten), halbsessile Oligochaeten (*Ripistes* u. a.) und Ciliaten (*Stentor*!) aufweist. Im Meer können nur einige Kleinpolychaeten (*Fabricia sabella*), und die beiden *Testudinella*-Arten der Mikrofauna zugerechnet werden und von diesen ist *T. patina* nur ein Gast aus der Süßwasserfauna und auch *T. clypeata* ist sicher erst in jüngerer Zeit Meeresbewohner geworden, noch jetzt liegt seine Hauptverbreitung in den Strandtümpeln. Auch unter den marinen Ciliaten findet man nichts dem *Stentor*-Typus des Süßwassers Entsprechendes, nur die Foraminiferen können unter den marinen Protozoen der halbsessilen Fauna zugerechnet werden, und diese zeigen wiederum, wie schon erwähnt wurde, wie die halbsessile Makrofauna eine besonders starke Entfaltung in der Schlammregion! Eine oekologische Analyse der halbsessilen Lebensweise ist bedeutend komplizierter als die der sessilen. Zuvor seien kurz die verschiedenen Typen der Halbsessilität gekennzeichnet. 1. Fixierung durch Haftscheibe: Aktinien und Lucernariden. Die Festsetzung ist bei diesem Typ so intensiv, daß nur selten Ortsveränderung stattfindet. Da bei diesem Typ eine flächenhafte, feste Unterlage für die Anheftung erforderlich ist, ähnelt seine oekologische Verbreitung der der echt sessilen Arten; die betreffenden Arten überwiegen daher in der Kieler Bucht

im Phytal, und gehen nur z. T. (*Metridium dianthus*) auf Muschelschalen und andere Festkörper der Schlammregion über.

2. Fixierung durch eine Fremdkörperhülle oder Schale. Dieser Typ ist bei weitem die häufigste Form der Halbsessilität. Zu ihm gehören nicht nur alle halbsessilen Polychaeten und Muscheln, sondern auch Aktinien (*Halcompa duodecimcirrata*) und Amphipoden (*Corophium*, *Ampelisca*, *Eriethonius*). Die Hülle ist oft periodisch, d. h. sie wird bei Beunruhigung verlassen (Amphipoden, Aktinien, *Terebellides*, weniger *Euchone*, *Laonome*) und nachher wieder neu gebaut, oder konstant (*Pectinaria Koreni*, Muscheln). Der Sessilitätsgrad ist mittelmäßig bis stark (*Mya arenaria*). Von Protozoen müssen natürlich auch die Foraminiferen hierher gezählt werden. Dieser Typ zeigt besonders enge Bindung an die Schlammzone und er ist es, der durch seine zahlenmäßige Überlegenheit eine Häufung der Halbsessilität insgesamt in der Schlammregion herbeiführt.

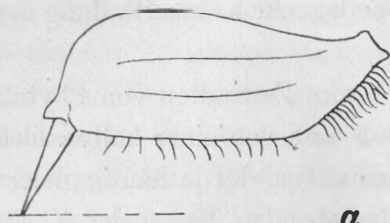
3. Fixierung durch Klammerorgane. So häufig Klammerorgane auch zum Festhalten von Phytalieren dienen, fast nie ist der Grad der Festheftung dabei so intensiv, daß man von einer halbsessilen Lebensweise sprechen könnte. Das ist um so erstaunlicher, als beim Parasitismus, der ja häufig gleichfalls „halbsessil“ ist, dieser Befestigungstyp häufig auftritt. Unter den freilebenden Tieren der Kieler Bucht können nur manche Amphipoden hierher gezählt werden, besonders die Caprelliden. Vielleicht kommen noch einige Copepoden aus der Gruppe der Cyclopoidea Siphonostomata hinzu. Viele Arten dieser Gruppe sind ja Parasiten, einige scheinen aber nur halbsessile Algenbewohner zu sein. Dahin gehört wohl auch die in der Kieler Bucht kürzlich am Laminarien gefundene *Bradypontius*-Art, übrigens der erste Fund eines Siphonostomen an deutschen Küsten. Die Art der Anheftung läßt eine enge Bindung dieses Typs an das Phytal vermuten, soweit das spärliche Material der Kieler Bucht dies zuläßt, wird diese Vermutung durch es bestätigt. Die einzige Form der Schlammzone, *Pariambus typicus*, lebt auf größeren Gegenständen der Schlammoberfläche, wie Seegras- und Algenresten.

4. Fixierung durch Klebdrüsen auf engem Haftgebiet. Auch dieser Typ tritt im Meer bei halbsessilen Formen nur selten auf, ganz im Gegensatz zu den haptischen Tieren, wo dieser Anheftungsmodus häufig ist (vergl. S. 186) und auch im Gegensatz zum Süßwasser, wo er z. B. unter halbsessilen Rädertieren weit verbreitet ist. Im Bereich der Kieler Bucht gehören hierher zwei Rädertiere, die schon vorhin erwähnten Einwanderer aus dem Süßwasser *Testudinella patina* und *T. clypeata*, und das Hydrozoon *Protohydra leuckarti*. Erstere gehören dem Phytal, letztere dem Sand und der Schlamm- und Algenwattenregion der Strandtümpel an.

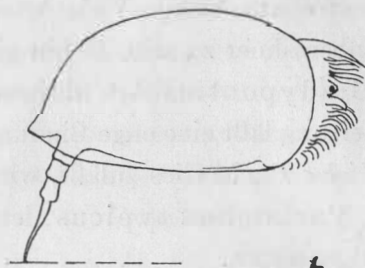
Wie aus dieser Übersicht hervorgeht, ist die Verteilung der einzelnen Typen auf die Hauptbiotope recht verschieden; diese läßt sich wiederum in erster Linie auf die groben Strukturverschiedenheiten der Biotope zurückführen. Nicht auf diese Weise erklärbar ist jedoch das an Arten und Individuen so starke Überwiegen des Typs 2. Hier spielen meiner Meinung nach die Ernährungsbedingungen eine ausschlaggebende Rolle. Über diese wird erst S. 198 berichtet werden.

Von den vagilen Tieren möchte ich hier die Unterkategorie der haptischen Tiere besonders besprechen. Den Terminus „haptische Tiere“ präge ich an dieser Stelle neu. Ich verstehe darunter Tiere, die zwar im „normalen“ Lebenslauf vagil sind, bei Beunruhigung oder irgendeiner intensiven Störung jedoch sich an der Unterlage fixieren, sei es durch Klebdrüsen, Klammerhaken, Saugnäpfe oder andere Haftvorrichtungen. Ich wurde auf diese Tiere als „oekologischen Formtyp“ besonders bei der Beschäf-

tigung mit der Mikrofauna des Sandes aufmerksam, wo er ganz auffällig in den Vordergrund tritt. Auch in anderen Regionen, z. B. in den rasch fließenden Gebirgsbächen treten ja haptische Tiere stark hervor. Sie verhalten sich in gewissem Sinne umgekehrt wie die halbsessilen Tiere. Diese sind bei der Nahrungsaufnahme sessil, nach einer Störung vagil, jene bei der Nahrungssuche vagil, nach einer Störung aber sessil. Auch beim haptischen Typ ergeben sich einige Abgrenzungsschwierigkeiten. Von geringer Bedeutung ist dabei die Tatsache, daß viele haptische Sandtiere auf geringe Störung mit positiver Geotaxis oder negativer Phototaxis reagieren und erst bei stärkerer Störung sich anheften. Schwieriger sind Tiere zu beurteilen, die oft längere Zeit angeheftet sind und dabei ihre Umgebung abgrasen, wie es manche Rädertiere, besonders die Colurella-Arten, aber auch Proales reinhardti, Encentrum



a



b

Fig. 5.

a) *Trochilia sigmoides* (Ciliat) und
b) *Colurella colurus* (Rotator) in
Seitenansicht.

marinum (sowie viele Süßwasser-Rädertiere) tun. Unter den Ciliaten wären hier die Gattungen *Trochilia* und *Ervilia* zu nennen, die übrigens in ihrer Körperform viel Konvergenzähnlichkeit mit *Colurella* zeigen (Fig. 5). Daneben können aber dieselben Tiere ganz nach Art vagiler Tiere ihre Nahrung aufsuchen, es handelt sich also um Zwischenstadien zwischen haptischen und halbsessilen Tieren. Da aber die Ähnlichkeit mit ersteren größer ist, habe ich sie hier zu den haptischen Tieren gezählt. In ähnlicher Weise gibt es unter der Mikrofauna einige Zwischenformen zwischen echt vagilen und haptischen Tieren; ich denke an die großen Turbellarien wie *Procerodes* und die Polycladen und an manche Mollusken, vor allem an die Dorididen. Es sind dies Arten, die beim Kriechen am Substrat eine Schleimfläche als Kontakt produzieren, bei Beunruhigung können sich diese Tiere bei gleichzeitiger starker Schleimsekretion fest mit der Unterlage verbinden. Da aber in diesem Fall spezielle Anheftungsorgane fehlen, habe ich diese Arten den vagilen Formen zugezählt.

Die zahlenmäßige Verteilung der haptischen Tiere zeigt folgende Tabelle:

Tabelle 8.

	Phytal	Schlamm	Sand
Zahl der Arten	ca. 70	0 oder ca. 30	115
desgl. in % der Gesamtfaua	23,9 %	0 oder ca. 18 %	54,2 %

Die Tabelle ergibt eine auffällige Häufung haptischer Tiere in der Sandregion. Noch schärfer tritt die Sonderstellung der Sandregion in dieser Beziehung hervor, wenn man auch Art und Zahl der Haftorgane berücksichtigt. Als solche kommen vor: Haftröhrchen und Haftpapillen, Haftgürtel und -felder, Klammerhaken, Haft- und Saugscheiben, Wickel.

1. Haftröhrchen und Haftpapillen. Die Anheftung wird durch ein Drüsensekret bedingt, das auf einem kleinen zapfenförmigen Vorsprung der Körperoberfläche austritt (Haftpapille), ist die Wand dieses Vorsprunges noch durch besondere kutikuläre Verdickungen versteift, so wird das Gebilde als

Haftröhren bezeichnet. Dieser Typ der Anheftung ist in der Sandfauna sehr verbreitet und gibt ihr ein so charakteristisches Gepräge, wie auch die Fig. 6 zeigt. Haftröhren besitzen in der Sandfauna

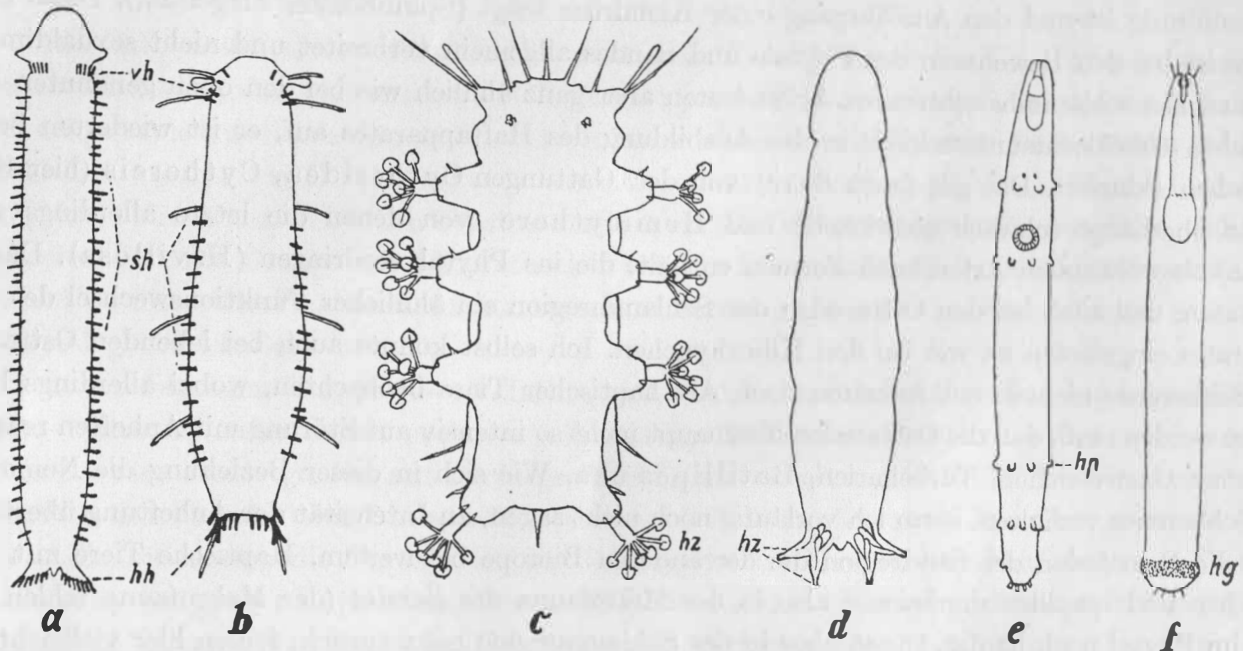


Fig. 6. Verschiedene Tiere der Sandregion mit Haftorganen. a) *Turbanella cornuta* (Gastrotrich); b) *Thaumastoderma heideri* (Gastrotrich); c) *Batillipes mirus* (Tardigrade, nach Marcus); d) *Diurodrilus minimus* (Archannelid); e) *Cicerina remanei* (Eukalyptorhynchier, nach Meixner); f) *Rhinepera remanei* (Schizorhynchier, nach Meixner). Vergrößerung nicht gleichmäßig. — hg Haftgürtel; hh hintere Haftröhren; hp Haftpapillen; hz zehenartige Haftröhren; sh seitliche Haftröhren; vh vordere Haftröhren.

alle Gastrotrichen und Rädertiere, manche Turbellarien, alle Nematoden, die Ostracoden (Spinnborste!), der Archannelide *Diurodrilus* und der Tardigrade *Batillipes mirus*; Haftpapillen kommen bei sehr vielen Turbellarien und dem Archanneliden *Protodrilus* vor. In den anderen Biotopen kommen Haftröhren und -papillen seltener vor, relativ häufig noch im Phytal, so bei Rädertieren, Nematoden, Ostracoden, den hier seltenen Gastrotrichen und Kinorhynchen und einigen Turbellarien (*Monocelis*); ob sie auch in der Schlammregion auftreten ist fraglich, in rein morphologischem Sinne sind sie fraglos vorhanden bei den Ostracoden (*Cytheriden*), Kinorhynchen und Nematoden; ob sie aber im Sinne haptischer Organe fungieren, ist sehr fraglich. Ich habe deswegen auch für die Schlammregion auf der Tabelle als Zahl für die haptischen Tiere 0 oder ca. 30 angegeben. Wahrscheinlich ist hier ein Wechsel in der biologischen Funktion eingetreten. Am deutlichsten ist dies bei den Kinorhynchen erkennbar; die beiden Haftröhren, die hier an der vorderen Ventralfläche vorhanden sind, treten bei den vorwiegend phytalbewohnenden *Cyclorhagen* in beiden Geschlechtern und bei den Jugendformen auf, sie dienen zum Anheften an das Substrat. Bei den schlammbewohnenden *Homalorhagen* sind sie nur beim Männchen vorhanden und nur beim erwachsenen Tier. Aus diesem Tatbestand vermutet Zelinka 1927 mit Recht, daß hier die Haftröhren bei der Kopulation eine Rolle spielen.

Für eine Festheftung am Untergrund kommen sie jedenfalls nicht in Betracht, wie ich mich selbst in zahlreichen Fällen überzeugen konnte. Es sind also die homalorhagen Kinorhynchen des Schlammes trotz dem Besitz zweier Haftröhren keine haptischen Tiere in oben formuliertem Sinne. Dasselbe scheint bei den schlammbewohnenden Ostracoden der Fall zu sein. Hier besitzt ja die Familie

der Cytheridae, die allein die marine Ostracodenfauna der Kieler Bucht bildet, an der zweiten Antenne je ein Haftröhrchen (vergl. Klie 1929, Sars 1928). Es handelt sich dabei um den Exopodit, der dünn, borstenförmig ist und den Ausführungsgang einer Klebdrüse trägt (Spinnborste, Flagellum). Diese Spinnborste ist bei den Bewohnern des Phytals und Sandes allgemein verbreitet und nicht sexualdimorph; bei manchen schlammbewohnenden Arten treten aber ganz ähnlich wie bei den oben genannten Kinorhynchen Geschlechtsunterschiede in der Ausbildung des Haftapparates auf, er ist wiederum bei den Weibchen reduziert. Das gilt (nach Sars) von den Gattungen *Cytheridea*, *Cythereis* (hier Spinnborste überhaupt schwach entwickelt) und *Hemicythere*, von denen die letzte allerdings neben schlammbewohnenden Arten auch Formen enthält, die ins Phytal vordringen (*H. villosa*). Das läßt vermuten, daß auch bei den Ostracoden der Schlammregion ein ähnlicher Funktionswechsel des Haftapparates eingetreten ist wie bei den Kinorhynchen. Ich selbst konnte auch bei lebenden Ostracoden des Schlammes niemals ein Anheften nach Art haptischer Tiere beobachten, wobei allerdings hinzugefügt werden muß, daß die Ostracoden überhaupt nicht so intensiv auf Störung mit Anheften reagieren wie etwa Gastrotrichen, Turbellarien, *Batillipes* u. a. Wie sich in dieser Beziehung die Nematoden des Schlammes verhalten, kann ich vorläufig noch nicht sagen, an Intensität der Anheftung übertreffen aber die Nematoden der Sandregion die der anderen Biotope bei weitem. Haptische Tiere mit Haftröhrchen und -papillen dominieren also in der Mikrofauna des Sandes (der Makrofauna fehlen sie!), sind im Phytal noch häufig, treten aber in der Schlammregion ganz zurück, fehlen hier vielleicht vollkommen. Daß dieser oekologische Tatbestand wiederum in erster Linie durch die Struktur des Biotops bedingt ist, bedarf wohl kaum noch der Erwähnung. Die feinen Partikel des Schlammes bieten selbst für feine Haftröhrchen keine Ansatzfläche, und würden sie es tun, so wäre damit noch keinerlei Fixierung des Tieres in seinem Lebensraum gegeben. Überführt man z. B. ein Gastrotrich in Schlamm, so sind binnen kurzem die Mündungen der Haftröhrchen mit Schlammpartikeln verstopft und das Tier bildet einen bewegungsunfähiges Knäuel.

Aber nicht nur die Häufigkeit der haftröhrchentragenden Arten zeigt starke oekologische Unterschiede, sondern auch die Zahl und Verteilung der Haftröhrchen. Erst diese Merkmale lassen die Besonderheit der Mikrofauna des Sandes klar erkennen. Folgende Tabelle ergibt eine Übersicht über die Zahl der Haftröhren oder -papillen pro Individuum.

Tabelle 9.

Arten mit	1	2	3—10	10—40	40—250 Haftorganen
Sand	25	28	7	14	16
Phytal	15	28	—	2	—
Sand	27,8 %	31,1 %	7,8 %	15,5 %	17,8 %
Phytal	33,3 %	62 %	0 %	4,5 %	0 %

Die Tabelle zeigt, daß die Sandbewohner durchschnittlich mit mehr Haftröhrchen ausgestattet sind als die Phytalbewohner, dieser Unterschied wird sich wahrscheinlich mit zunehmender Durcharbeitung der Fauna noch mehr verschärfen, da einerseits bei manchen Turbellarien der Sandfauna der Haft-

apparat erst ungenau bekannt ist, andererseits in der Phytalfauna die Nematodenfauna noch besonders stark anwachsen wird, also die Gruppe mit 1 Haftröhrchen, die wahrscheinlich im Phytal schließlich das Übergewicht erhalten wird.

Die Gruppe mit einem Haftröhrchen wird ausschließlich durch die Nematoden repräsentiert, aber nicht alle Nematoden besitzen nur 1 Haftröhrchen; so fand E. Schulz z. B. bei den sandbewohnenden *Monhystera buelkiensis* am Schwanz 2 lange sezernierende Borsten. Eine größere Zahl von Haftröhrchen kommt bei *Rhabdogaster* vor, der sowohl im Sand als auch im Phytal vorkommt. Recht hohe Zahlen kommen bei den *Chaetosomatidae* vor, die aber in unserem Faunengebiet noch nicht aufgefunden sind. Die Gruppe mit 2 Haftröhrchen nehmen fast ausschließlich die Rädertiere und Ostracoden ein, wo dieses Merkmal ja fast systematischer Charakter geworden ist. Diese Gruppe ist in Sand und Phytal gleich häufig.

In der folgenden Gruppe (4—10 Haftorgane), die nur im Sand vorkommt, sind besonders Turbellarien vertreten, außer diesen noch der merkwürdige Archiannelide *Diurodrilus minimus*, der sich durch seine 4 relativ großen, mit mächtigen Klebdrüsen versehenen Haftröhrchen scharf von seinem Verwandten des Phytals, dem *Dinophilus vorticoides* unterscheidet. — Zur Gruppe 10—40 Haftorgane stellen wiederum die Turbellarien der Sandregion das Hauptkontingent, und zwar Vertreter verschiedener Gruppen (*Otoplaniden*, *Monoceliden*, *Cicerinidae*, *Schizorhynchia*), außerdem einzelne Gastrotrichen (*Dactylopodalia baltica*) und der Archiannelide *Protodrillus chaetifer*. Zwei Repräsentanten dieser Gruppen finden sich auch im Phytal, es ist der schon erwähnte Nematode *Rhabdogaster cygnoides* und ein lithophores Turbellar (*Monocelis* sp.), die eine Art kommt gleichzeitig im Sand vor, die andere gehört einer Gruppe an, die ihre Hauptverbreitung im Sand besitzt. Vollkommen auf die Sandregion beschränkt ist die letzte Gruppe mit 40—250 Haftröhrchen. In ihr finden sich außer einigen Turbellarien (*Otoplaniden*), vorwiegend Gastrotrichen. Die meisten dieser Formen haben sogar weit über 100 Haftröhrchen, so *Urodasys* (Fig. 1), *Cephalodasys*, *Macrodasys*, *Tetranchyroderna*, *Turbanella* (Fig. 6). Außerdem gehört hierher noch der Tardigrade *Batillipes mirus* (Fig. 6), dessen 8 Extremitäten je 6 Haftröhrchen tragen, die durch ein bewegliches, abgesetztes Endplättchen noch eine besondere Befestigung des Haftsekretes ermöglichen. Die Tardigraden des Phytals tragen bekanntlich Klammerhaken und nicht Haftröhrchen an ihren Extremitäten. Auch in der Zahl der Haftröhrchen tritt also klar die stärkere Ausbildung der Haftorgane in der Mikrofauna des Sandes hervor.

Die wenigen Haftröhrchen der Phytaltiere sitzen fast stets am Hinterende, nur bei den Ostracoden liegen die Haftorgane vorne (2. Antenne); mit der größeren Zahl der Haftorgane bei den Sandtieren geht eine weitere Verteilung dieser Organe über die Körperregionen einher. Besonders die Körperseiten sind meist reich besetzt, aber auch an der Dorsalseite finden sich häufig Haftorgane, eine Lage, die außerhalb der Sandtiere nirgends vorkommt! Bei Gastrotrichen bilden die dorsalen Haftröhrchen meist dorsolaterale Längsreihen, bei den Turbellarien sind mehrfach Ringe von Haftpapillen ausgebildet. Besonders schön zeigen dies die Eukalyptorhynchier-Gattungen *Cicerina* und *Paracicerina* (vergl. Meixner 1927), bei denen 5 Gürtel von Haftpapillen den Rumpf umgeben. Diese Verteilung ermöglicht es den Tieren, sich momentan mit jeder Körperregion festzuheften. Nebenbei sei darauf hingewiesen, daß durch diese Anordnung der Haftorgane in der Mikrofauna des Sandes bewegliche Organismen

eine radiärsymmetrische Gestaltung eines Organsystems ausbilden können. Weitere Beispiele hierfür finden sich in der Ausbildung der Mundregion und der Sinnesborsten des Vorderendes bei manchen Arten.

2. Haftgürtel und Haftfelder. Haftgürtel unterscheiden sich nur graduell von den Haftpapillen, und bei manchen Turbellarien ist es schwer, die Haftorgane der einen oder der anderen Kategorie zuzuweisen. Am ruhig gleitenden Tier glaubt man Haftringe vor sich zu haben, erst der Moment der Anheftung läßt zapfenförmige Papillen hervortreten. Bei dieser Sachlage ist es nicht erstaunlich, wenn sich diese Haftorgane oekologisch ganz gleich den Haftröhrchen und -papillen verhalten, vielleicht ist die Bindung an das Sandbiotop noch stärker. Von einer Angabe der zahlenmäßigen Verteilung möchte ich vorläufig absehen, da infolge des oft schwierigen Erkennens dieses Haftorgantyps sich die Fälle wohl noch ziemlich stark vermehren werden. Am verbreitetsten sind derartige Gebilde bei Turbellarien. Häufig bildet der Hinterkörper eine Klebfläche; das gilt besonders für die Eukalyptorhynchier, kommt in der Sandregion aber auch bei einer neuen Gattung der Macrostomida und einem neuen „alithophoren“ Alloeoecöl vor. Haftgürtel sind bei den Schizorhynchiern verbreitet. *Diascorhynchus* Meixner trägt etwa 4 Gürtel aus mehreren Haftfeldern, *Proschizorhynchus oculatus* Meixner 3 Gürtel (einen in der Mundregion, einen hinter dem Pharynx und einen vor dem Hinterende), die Gattungen *Thylacorhynchus* Beauchamp und *Karkinorhynchus* Meixner 2 und die meisten übrigen Arten 1 Haftring. Ich erinnere hierbei an die gleichartige Anordnung der Haftpapillen bei den Cicerinidae (vergl. oben und Fig. 6). Außerhalb der Turbellarien kommen Haftflächen noch bei der Sandmeduse *Halammohydra*, den Sandoligochaeten *Michaelsena postclitellochaeta* Knöllner und *Fridericia bulbosa* und dem Archanneliden *Protodrilus chaetifer* vor. *Halammohydra* kann sich mit ihren reich mit Glutinantzen besetzten Tentakeln intensiv an den Sandkörnern festheften, für eine Meduse eine sehr ungewöhnliche Erscheinung. Bei *Fridericia* dürfte nach Knöllner die aus den Rückenporen austretende Leibeshöhlenflüssigkeit die Haftfähigkeit weiter Körperregionen ermöglichen, bei *Protodrilus* sind Klebdrüsen weit über den Rumpf verteilt. Fast alle aufgeführten Fälle derartiger Haftorgane finden sich bei Angehörigen der Sandmikrofauna, nur einige Eukalyptorhynchier des Phytals (*Polycystis crocea* O. Fabr., *Phonorhynchus helgolandicus* Meixner) zeigen am Hinterende dasselbe Klebdrüsenpolster wie die übrigen Vertreter dieser Gruppe.

3. Klammerhaken. Ein wesentlich anderes Bild der oekologischen Verteilung zeigen die Klammerhaken. Ihr Häufigkeitsmaximum fällt in das Phytal, sie sind ferner nicht auf die Mikrofauna beschränkt sondern kommen auch bei der Makrofauna vor. Sie treten am häufigsten bei den Krustaceen auf, und zwar in der Mikrofauna bei Harpacticoiden. Hier diente ja Sars 1911 Existenz und Lage der Klammerhaken tragenden Extremitäten als Grundlage für das System der Harpacticoiden; sowohl Maxillarfuß als auch 1. Thorakalfuß können hier zu Greiforganen umgewandelt sein. Wiederum bei Phytalbewohnern finden wir die stärkste Entwicklung und komplizierteste Ausgestaltung dieser Greiforgane, wie z. B. die Gattungen *Harpacticus*, *Thalestris*, *Parategastes* zeigen. Allerdings ist noch keineswegs sicher, ob alle diese Greiforgane spezielle haptische Funktion besitzen; möglicherweise dienen sie auch dem Nahrungserwerb. Daß aber die Fähigkeiten zu intensiver Anklammerung bei Harpacticoiden des Phytals verbreitet ist, geht aus der Tatsache hervor, daß noch an Algen, die mit der Dredge hochgeholt und mit Wasser abgespült waren, Harpacticoiden in großer Zahl anhaften

(Thalestris, Parategastes u. a.). Derartige Klammerorgane kommen auch bei den Harpacticoiden der anderen Regionen vor, sind aber durchschnittlich geringer entwickelt. Manche Arten der Sandregion zeigen ähnlich den Formen des Phytals intensive Haftfähigkeit, leider ist die morphologische Grundlage dieser Fähigkeit noch nicht genau ermittelt. Klie 1929a schreibt darüber: „Ob die verlängerten und säbelförmig gekrümmten Außenäste des 4. Beinpaars bei *Evansula incerta* oder die mächtig entwickelten 2. Maxillarfüße bei *Leptastacus macronyx* den betreffenden Arten das von Remane beobachtete Festhalten an den Sandkörnchen ermöglichen, kann ich nur vermuten, da ich über Beobachtungen am lebenden Material nicht verfüge, andere als Haftwerkzeuge zu deutende Organe aber nicht aufgefunden werden konnten.“ Außerhalb der Harpacticoiden kommen Klammerhaken als haptische Organe noch an den Extremitäten der Halacariden vor, die häufig im Phytal und auf der Oberfläche des Schlammes, selten im Sand vorkommen. Unter den Anneliden sind merkwürdigerweise nur bei einer Art Klammerorgane gut entwickelt, nämlich bei *Flabelligera affinis*, die im Rhizoidengeflecht der Laminarien nicht selten ist, also zu den Phytalbewohnern zu zählen ist. Hier bilden die Borsten Klammerhaken. Die höheren Krebse mit ihren vielfach entwickelten Klammerextremitäten (Isopoden, Amphipoden wie *Gammarus*, Decapoden) rechne ich nicht zu den haptischen Tieren.

Die beiden letzten Kategorien der Haftorgane haptischer Tiere: 4. Haft- und Saugscheiben und 5. Wickel können ganz kurz erledigt werden, da sie nur ganz vereinzelt in den hier behandelten Regionen auftreten. Beide Typen kommen bei Fischen vor, die Haftscheibe bei den im Phytal und Feinsand verbreiteten *Gobius*arten, sowie den gelegentlich im Phytal der Kieler Bucht vorkommenden *Cyclopterus lumpus*. Wickel kennzeichnen die Schlangennadel *Nerophis ophidion*, die in Ruhestellung ihren Schwanz um Seegrashalme oder dünnere Algen wickelt. Bei den genannten Arten dient allerdings die Haftvorrichtung nur zur Festheftung in der Ruhestellung (*Gobius flavescens* schläft z. B. angeheftet durch seine Haftscheibe), ebenso wie bei den oben erwähnten malacostraken Krebsen, so daß die genannten Fische kaum den haptischen Tieren zugezählt werden dürfen. Unter den Wirbellosen ist nur ein Fall einer Haftscheibe bekannt, die zudem nur schwach und atypisch ausgebildet ist. Ein Vertreter der *Macrostomida* (neues Genus), der in grobem Sand gefunden wurde, trägt am Hinterende eine kleine Haftscheibe, die aber noch stark an ein Haftpolster erinnert.

Diese Übersicht hat ergeben, daß von den verschiedenen Haftorganen haptischer Tiere die Haftröhrchen, Haftpapillen, Haftgürtel und Haftfelder in der Sandregion ihre stärkste Entwicklung und Ausprägung zeigen. Die Klammerhaken dominieren im Phytal; Haftscheiben und Saugnäpfe fehlen fast vollkommen in den untersuchten Regionen, sind aber in den schnell strömenden Regionen des Süßwassers (vergl. Hesse 1924, Hora 1928) und wohl auch in der Felsbrandungszone verbreitet. Der Grund für diese verschiedene Verteilung der Haftorgane liegt ganz offensichtlich in der Beschaffenheit des Substrates des Biotops; die Beziehungen etwa zwischen Sandkorn und Haftröhrchen, Algenthallus, Algenzweig und Klammerhaken, Gesteinsfläche und Saugscheibe sind so einfach, daß ich auf eine nähere Begründung verzichten kann.

Es bleibt noch die S. 186 statistisch dargelegte Häufung haptischer Tiere in der Sandregion zu besprechen. Haptische Tiere insgesamt sind ja für lotische Biotope charakteristisch, deren Bewohner infolge der starken Wasserbewegung der Gefahr der Entfernung aus dem Biotop ausgesetzt sind. In der Kieler Bucht sind aber die Sandregionen die am meisten lotischen Biotope, besonders die Region

des groben Sandes und die Otoplanenzone, so daß hierdurch ein Überwiegen haptischer Tiere in dieser Region gegeben ist. Ich halte es für keineswegs ausgeschlossen, daß in manchen Regionen des Phytals, etwa in der Tangzone brandungsreicher Küsten, ein gleich hoher Prozentsatz haptischer Tiere nachgewiesen werden kann. In der Kieler Bucht sind jedoch die Phytalzone, besonders die artenreiche *Laminaria-Delesseria-Zone* auf Schlammgrund, durchschnittlich weniger bewegt als die Sandregionen.

Als echt vagil bezeichne ich die bei Fortbewegung, Nahrungssuche und Fluchtreaktion sich fortbewegenden Tiere, eine feste „Bindung“ an das Substrat ihres Lebensraums kommt bei ihnen meist nur in Ruhestellung vor. Daß in manchen Fällen eine Abgrenzung echt vagiler Tiere von haptischen schwer ist, habe ich bereits S. 186 hervorgehoben. Aus diesem Grunde sei im folgenden nur ein kurzer Überblick über Art und Verteilung der vagilen Tiere gegeben. Im Sand sind echt vagile Tiere unter den Metazoen der Mikrofauna nur in relativ geringem Prozentsatz vertreten; nur die meisten acölen Turbellarien und ein Teil der Copepoden können hierher gezählt werden, insbesondere Mikrotiere der Sandoberfläche; zahlreicher sind sie unter den Ciliaten. Auch unter der Makrofauna sind vagile Tiere nicht häufig; einige Polychaeten wie *Streptosyllis bidentata*, *Eteone longa*, *Exogone gemmifera*, *Nephtys* sp., einige Krebse (*Crangon vulgare*, *Eurydice pulchra*, wohl auch *Paramysis spiritus*) und Fische (*Gobius microps*, junge Pleuronectiden, *Ammodytes*) wären hier zu nennen. Sofern die vagilen Arten der Makrofauna eine Ruhestellung einnehmen, graben sie sich in den Sand ein (*Crangon*, *Gobius* z. T., *Eurydice*) oder befördern durch Rütteln Sand auf ihre obere Fläche, wie es ja an Plattfischen ganz allgemein bekannt ist.

Im Phytal sind echt vagile Tiere absolut und relativ zahlreicher, sowohl in der Mikrofauna als in der Makrofauna. Außer acölen Turbellarien sind auch vagile Alloecoelen (*Pseudostomum quadrioculatum*), Rhabdocoele (*Provortex*, *Trigonostomum*, *Promesostoma*, *Proxenetes*) vorhanden, ferner mehrere Polychaeten (*Harmothoe imbricata*, *Platynereis dumerili*, *Phyllodociden*), *Harpacticiden* und *Malacostraken*.

In der Schlammregion nimmt die absolute wie relative Zahl der echt vagilen Tiere in der Makrofauna gegenüber dem Phytal etwas ab. In ihr überwiegen die Polychaeten (*Nephtys*-Arten, *Harmothoe sarsi*, *Lepidonotus squamatus*, *Pholoe minuta*, *Aricidea jeffreysi*, *Sphaerodorum balticum*, *Castalia punctata* u. a.), während vagile Krebse stark zurücktreten. Die an sich nicht artenreiche Mikrofauna zeigt aber prozentual bei weitem den größten Anteil vagiler Tiere an ihrem Gesamtbestand. Alle Turbellarien, Kinorhynchen, wohl fast alle Copepoden und wahrscheinlich auch die Ostracoden (vergl. S. 188) gehören hierher, so daß der Prozentsatz wohl nicht viel von 100 % entfernt bleibt, während die gleiche Prozentzahl (excl. Ciliaten) im Sand höchstens 5—10 % beträgt.

Anschließend möchte ich einige Bemerkungen über die ökologische Verteilung der Bewegungstypen geben.

Den auffälligsten Gegensatz zwischen den Hauptbiotopen bietet die verschiedene Häufigkeit der „Wimperorganismen“ und damit der Wimperbewegung. Das zeigt die folgende Tabelle über das Vorkommen der Wimpertiere bei Metazoen.

Tabelle 10.

	Phytal	Schlamm	Sand
Artenzahl der Wimperorganismen	45	11	114
Prozentuale Verteilung der Wimperorganismen	26,6 %	5,9 %	67,5 %
Prozentualer Anteil d. Wimperorganismen an d. Gesamtfaua des Biotops	15,3 %	6,6 %	53,8 %

Die Wimpertiere überwiegen also in sehr starkem Maße in der Sandregion, die Hälfte aller wirbellosen Metazoen sind hier Wimperorganismen. Noch stärker würden diese Unterschiede werden, wenn die Protozoen mitberücksichtigt werden. In der echten Schlammregion habe ich überhaupt nur zweimal Ciliaten gesehen, die Artenzahl ist also extrem gering, aus der Sandregion sind jedoch bereits ca. 50 Ciliatenarten beschrieben, die Gesamtzahl der Ciliaten beträgt hier sicher über 150, im Phytal vielleicht 80!; der prozentuale Anteil der Wimperorganismen beträgt also für die Sandregion sicher zwischen 80—90 %, für die Schlammregion sicher unter 5 %.

Bevor ich einen Erklärungsversuch für diese auffallende Erscheinung gebe, möchte ich einen Überblick über die Hauptgruppen der Wimperorganismen und eine genauere Definition des hier verwandten Begriffes „Wimperorganismen“ geben. Daß hierzu alle Tiere gehören, deren sämtliche Bewegungsarten auf reiner Wimpertätigkeit beruhen, bedarf wohl kaum der Erwähnung. Hierher gehören alle Turbellarien mit Ausnahme der Tricladen und Polycladen, alle in Betracht kommenden marinen Rädertiere, die chaetonotoiden Gastrotrichen, die Archianneliden excl. *Nerilla* und die Meduse *Halammohydra*: Weiterhin sind alle Tiere hierher zu rechnen, deren normaler Bewegungsmodus auf Wimpertätigkeit beruht, deren Fluchtbewegung jedoch durch Muskelaktion bedingt wird; das ist bei *Nerilla* und den macrodasyoiden Gastrotrichen der Fall. Zweifel können nur bei der Beurteilung der Tiere bestehen, die gleichzeitig ein Wimperfeld, eine intensive Schleimproduktion und die Fähigkeit zur Fortbewegung durch Muskelaktion besitzen, wie die Groß-Turbellarien, Schnecken und Nemertinen. Ich habe hier die Nemertinen und Groß-Turbellarien den Wimperorganismen zugerechnet, desgleichen die kleinen Schnecken der Gattungen *Homalogyra*, *Hydrobia*, *Rissoa*, bei denen ich mich von der großen Bedeutung des Wimperfeldes der Sohle für die Lokomotion selbst überzeugt habe. Der Anteil dieser Gruppe an der Zahl der Wimpertiere ist nur gering, er beträgt für das Phytal 14, für die Schlammregion 5, für die Sandregion 6. Eliminiert man diese Kategorie als zweifelhafte Wimpertiere, so werden dadurch die oben gekennzeichneten Gegensätze zwischen den Hauptbiotopen noch schärfer, da der prozentuale Anteil dieser Gruppe an den Wimperorganismen im Phytal (31 %) und in der Schlammregion (50 %) viel größer ist als in der Sandregion (5,3 %).

Ein Erklärungsversuch dieser Tatsache kann von beiden Seiten ausgehen; von der Häufung der Wimpertiere in der Sandregion oder von dem Mangel der Wimpertiere in der Schlammregion. Betrachten wir zunächst die erste Seite. Sofort drängt sich der Verdacht auf, daß in diesem Falle keine direkte, sondern nur eine indirekte Beziehung zum Biotop bestehe. Oben (S. 173) habe ich ja dargelegt, daß die Sandregion durch ein starkes Überwiegen der Mikrofauna gekennzeichnet ist, Wimperbewegung ist aber nur bei kleinen Organismen möglich, das läßt sich vergleichend an zahlreichen Tiergruppen konstatieren, z. B. den Turbellarien (vergl. Bewegung der Rhabdocölen und Tricladen), den Schnecken

(Homalogyra-Buccinum!). Auch ontogenetisch ist vielfach mit zunehmender Größe ein Übergang von Wimperbewegung zu Bewegungstypen durch Muskelaktion zu konstatieren (Anneliden, Mollusken), besonders klar ist dies bei manchen Muscheln, die 1. ein Stadium mit Schwimmbewegung durch Wimpern; 2. ein Stadium der Kriechbewegung durch die Wimperfläche des Fußes und 3. ein Stadium der Kriechbewegung durch Muskelaktion des Fußes durchlaufen. Gegen diese Auffassung könnte zunächst angeführt werden, daß unter den Wimperorganismen der Sandregion nicht nur die Tiergruppen vertreten sind, bei denen Wimperbewegung zum Charakteristikum der ganzen Tiergruppe gehört, wie z. B. bei Turbellarien, Rädertieren und Gastrotrichen, sondern auch Tiere, deren Verwandte in anderen Regionen keine Wimperbewegung zeigen. Hierher gehört Halammohydra, mit ihrer für Medusen ganz ungewöhnlichen Fortbewegung durch Wimpern; hier wären ferner die meisten Archianneliden der Sandregion zu nennen. Unter den Hydrozoen und Anneliden tritt jedoch Wimperbewegung als Larvalcharakter auf, und so könnte man jene Sandtiere einfach als neotenische Formen betrachten, die gleichzeitig mit anderen Larvencharakteren auch das Wimperkleid bewahrt haben. Für eine derartige Auffassung spricht viel. — Schwerwiegender ist der Einwand, daß der Wimperapparat in der Sandregion spezifische Umbildungen erfahren hat, die den anderen Biotopen fehlen. So ist das vordere ventrale Wimperfeld sowohl bei dem Archianneliden Diurodrilus wie bei der Gastrotrichengattung Xenotrichula zu einem Feld echter Cirren nach Art der Cirren hypotricher Ciliaten umgestellt, die ebenso wie bei den genannten Protozoen als „Lauforganellen“ dienen. Weiterhin erreicht die Geschwindigkeit des Kriechens durch Wimpern (nur um ein solches handelt es sich meist in der Sandregion, nicht um Schwimmen!) bei Sandtieren einen so hohen Grad, wie ihn Wimpertiere anderer Regionen niemals zeigen. Ich erinnere nur an die unglaubliche Geschwindigkeit mancher Otoplaniden und der Gattung Xenotrichula.

Eine direkte Prüfung der Frage nach der Bedeutung der Mikrofauna für das Überwiegen der Wimpertiere in der Sandregion läßt sich einfach dadurch erzielen, daß man nicht wie in Tabelle S. 193 den prozentualen Anteil der Wimpertiere an der Gesamtf fauna jedes Biotops berechnet, sondern nur den Prozentsatz der Wimpertiere unter der Mikrofauna jeder Region. Verschwindet dann der Unterschied der Biotope, so war das Überwiegen in der Sandregion indirekt bedingt, bleibt er bestehen, so ist das Überwiegen der Mikrofauna in der Sandregion nicht für die Häufung der Wimpertiere verantwortlich zu machen. Die Berechnungen ergeben: Prozentualer Anteil der Wimpertiere an der Mikrofauna a) in der Sandregion 63,5 %, b) im Phytal 25,8 %, c) im Schlamm 10 %. Der Unterschied bleibt also bestehen! Wir müssen also nach einem direkten Zusammenhang zwischen Sandregion und Wimperbewegung suchen. Zum näheren Verständnis muß ich nochmals darauf hinweisen, daß es sich bei den Metazoen der Sandregion nur um ein Kriechen mit den Wimpern handelt, der Körper bleibt also stets in Kontakt mit der Unterlage. Die Fähigkeit, sich mit ihren Wimpern frei durchs Wasser zu bewegen, also zu schwimmen, ist den meisten Sandtieren vollkommen verloren gegangen. So können fast alle Gastrotrichen des Sandes im Gegensatz zu ihren Verwandten im Phytal des Süßwassers nicht schwimmen. Das gilt nicht nur für die Macrodasyoidea, sondern auch für die Chaetonotoidea (Xenotrichula). Dasselbe gilt von den Turbellarien; während ich in der Phytalregion nur 3 Arten kenne, die unfähig sind zu schwimmen, also ca. 15 %, fehlt in der Sandregion vielen Gruppen diese Fähigkeit, so den Lithophoren und den meisten Kalyptorhynchiern. Obwohl ich naturgemäß über eine exakte Statistik über diesen Punkt nicht verfüge, kann ich mit Sicherheit den Prozentsatz der nichtschwimmenden

Turbellarien auf mindestens 60 % ansetzen (wahrscheinlich 80—90 %). Das gleiche gilt von den Archianneliden, die Dinophiliden des Sandes sind unfähig zu schwimmen, der *Dinophilus* des Phytals kann es intensiv, ebenso ist die Wimperbewegung der Protodriliden stets ein Kriechen. Auch von den im übrigen so wenig typischen Rädertieren können 3, d. s. 30 %, nicht frei schwimmen (*Lindia gravitata*, *Encentrum reibischi*, *Wigrya amphora*), während dies für keine Art des Phytals gilt. Diese Übersicht zeigt klar die einseitige Entwicklung der Wimperbewegung im Sand. Für diese gleitende Kriechbewegung steht aber nicht eine einheitlich glatte Unterlage zur Verfügung, sondern ein vielfach aufgeteiltes Lückensystem, so daß mit Ausnahme sehr kleiner Tiere immer nur einzelne und ständig wechselnde Teile der Körperoberfläche mit der Unterlage bzw. dem „festen Milieu“ in Kontakt sind. Daß diesen Milieubedingungen gerade die Wimperbewegung gut gerecht wird, ist wohl leicht ersichtlich. Die Wimpern agieren dabei als zahlreiche kleine Extremitäten. Klein müssen die Extremitäten infolge der Raumverhältnisse sein, und zahlreich, weil oft nur bestimmte Teile der Körperoberfläche die Fortbewegung besorgen müssen (vergl. Chilopoden, z. B. *Geophilus* und *Diplopoden* in der Lückenregion der Laub- und Erdschichten!). Natürlich ist die Wimperbewegung nicht der einzige Bewegungsmodus, der den Milieubedingungen der Sandformation gerecht wird; ein zweiter ist das Stemm-Schlängeln. Die Schlängelbewegung ist ja über fast alle Biotope verbreitet und tritt ebenso wie die Wimperbewegung sowohl als Schwimm- wie als Kriechbewegung auf. Als Stemm-Schlängeln bezeichne ich nun die Schlängelbewegung, bei der der Körper auf mindestens zwei gegenüberliegenden Seiten mit festen Gegenständen Kontakt gewinnt (während beim einfachen Kriechschlängeln, wie z. B. bei den Schlangen, nur eine Körperseite in Kontakt mit der Unterlage steht). In voller Ausbildung zeigen uns die Bodennematoden dieses Stemm-Schlängeln. Eine statistische Untersuchung zeigt diesen Bewegungstyp in ziemlich gleicher Weise auf Sand, Schlamm und Phytal verteilt, wie ja auch die Nematoden in allen drei Biotopen zahlreich sind. Wenn ich trotzdem die Sandregion als ein günstiges Biotop zur Ausbildung des Stemm-Schlängeln bezeichne, so tue ich es, weil mehrere andere Tiergruppen in Einzelvertretern im Sandbiotop einen mehr oder weniger deutlichen Uebergang zum Stemmschlängeln zeigen. In erster Linie wäre hier *Polygordius* zu nennen, der allerdings nicht zur Fauna der Kieler Bucht gehört, weiterhin die Oligochaeten *Fridericia bulbosa* und *Michaelsena*. Knöllner betont in der Bearbeitung der Oligochaeten der Kieler Bucht besonders die nematodenartige Bewegung von *Michaelsena postclitellochaeta* Knöllner. Schließlich zeigt auch unter den Gastrotrichen die drehrunde *Lepidodasys* (Wimperkleid stark reduziert!) und unter den Turbellarien manche Schizorhynchier (*Proschizorhynchus oculatus* Meixner) deutliche Anklänge an die Stemmschlängelbewegung. Mit Ausnahme der Turbellarien sind alle diese Arten durch besondere Verstärkung der Cuticula ausgezeichnet (*Polygordius*, *Lepidodasys*, *Michaelsena*). Übrigens ist trotz der Funktion der Extremitäten auch die Fortbewegung der schlanken Harpacticoiden ein Stemmschlängeln. Wie wenig bei diesen Formen die Extremitätenbewegung allein vermag, zeigt ihre weitgehende Unbehilflichkeit — d. h. langsame und ungerichtete Fortbewegung — im freien Wasser; während zwischen den Sandkörnern, wo der Körper auch an der Dorsalseite gegen die Körner gestemmt wird, die Bewegung um ein vielfaches an Geschwindigkeit zunimmt. Die Schlängelung des Körpers erfolgt dabei in dorsoventraler Ebene! Gegenüber den beiden positiven Charakteren der Sandfauna: Wimperbewegung und Stemmschlängeln steht als negatives Merkmal die Seltenheit echter Extremitätenbewegung. Die Archianneliden der Sandregion mit

ihren reduzierten oder fehlenden Parapodien sind ja ein deutliches Beispiel hierfür. Bei den Copepoden ist die Extremitätenbewegung meist zu einer Teilphase in der Gesamtbewegung (Schlängeln!) geworden. Nur bei sehr kleinen Tieren wie dem Tardigraden *Batillipes mirus*, bei den Tieren der Oberflächenschicht (*Streptosyllis bidentata*!) und den Ostracoden sind auch bei Sandtieren die Extremitäten voll entwickelt.

Ich kann die Bewegungsformen der Sandtiere nicht verlassen, ohne auf eine Merkwürdigkeit hinzuweisen, deren Existenz man nicht erwartet hätte. Mehrere Tierformen haben die Fähigkeit, sich mit ganz überraschender Geschwindigkeit durch die oberflächlichen Sandschichten zu wühlen. Die Bewegung ist so rasch, daß man versucht ist, von einem „durch den Sand schwimmen“ zu reden. Die Sandkörner werden dabei schnell und mit Wucht beiseite geschoben. Unter der Makrofauna zeigt ja *Amphioxus* schon Anklänge an diesen Bewegungstyp, der hier allerdings mit Schlängeln kombiniert ist. Klarer ist er bei der Assel *Eurydice pulchra* erkennbar; er fehlt auch in der Mikrofauna nicht. Hier zeigen ihn manche Copepoden aus der Gattung *Ectinosoma* (z. B. *E. elongatum*) und selbst so zarte Organismen wie acöle Turbellarien (mehrere Arten). Gerade bei diesen wirkt die intensive Beseitigung der Sandkörner im höchsten Grade überraschend! Ich möchte diese Tiere als „Wälzer“ bezeichnen. Für sie ist eine ziemlich gedrungene, dorsal gewölbte Körperform charakteristisch, sie fügen sich weder der Größen- noch der Formregel der Sandtiere, die ja auch nur für die Bewohner des Lückensystems gilt.

Die Phytalfauna ist in den Bewegungsarten ebenso wie in den anderen Charakteren sehr mannigfaltig. Das gilt auch für die einzelne Tierart. Während die Tiere der Sandregion wie oben erwähnt in der Mehrzahl der Fälle nur eine einzige Fortbewegungsart zeigen, sind in der Phytalregion Arten mit 2 oder 3 Bewegungsmodi häufig, und zwar ist in diesem Falle Kriechbewegung an dem Pflanzensubstrat und Schwimffähigkeit vorhanden. In wie hohem Maße das für die Wimpertiere gilt, habe ich bereits S. 194 erwähnt, hier sei noch hinzugefügt, daß auch bei Nematoden und Copepoden viel häufiger als in der Sandregion neben der Kriechbewegung die Schwimffähigkeit wohl entwickelt ist. Für die Makrofauna gilt dies weniger, da hier bei den Tiergruppen mit Kriechsohle wie Schnecken und Groß-Turbellarien meist volle Beschränkung auf die gleitende Kriechbewegung eingetreten ist; selbst unter den kletternden Arten gibt es Formen, die jede Schwimffähigkeit verloren haben, wie die Assel *Jaera marina*. Immerhin kommen auch hier Fälle starker Bewegungsvielgestaltigkeit vor, wie z. B. bei der Polyclade *Stylochoplana maculata* Quatrefages, die gleitendes Kriechen, ruckartiges Kriechen (ditakte Bewegung) und Schwimffähigkeit durch intensives Schlagen des Körpers in der Dorsoventralrichtung zeigt.

Die Schlammregion zeigt in dieser Hinsicht wieder Ähnlichkeit mit der Sandregion. Die Mikrofauna weist in der Regel nur einen Bewegungsmodus auf. Wenn man allerdings den Blick hauptsächlich auf das Milieu der Bewegung richtet, könnte man meist eine Kriechbewegung an der Schlammoberfläche und eine Wühlbewegung in der Schlammschicht unterscheiden. Im Bewegungstyp sind aber diese beiden Formen identisch, d. h. sie werden durch dieselben Körperaktionen des Tieres bewerkstelligt. Die Kinorhynchen, Ostracoden, die meisten Nematoden, Copepoden wie *Laophonte horrida* sind Beispiele hierfür. Der Modus der Wühlbewegung ist von Tiergruppe zu Tiergruppe sehr verschiedenartig, bei Nematoden natürlich ein Stemmschlängeln, bei Ostracoden eine Extremitätenbewegung usw. Als Spezialtyp der Bewegung im Schlamm muß noch die Bohrbewegung durch Erweitern und Umstülpen

eines haken- oder papillenbesetzten Vorderendes hervorgehoben werden. Der Vorderkörper ist beim Vorstoßen durch den Schlamm schmal, erweitert sich dann oft bei gleichzeitiger Umstülpung des Vorderendes und verankert dadurch den Körper bei der darauf folgenden Kontraktion. Der Prototyp dieser Bewegung findet sich bei Kinorhynchen und Priapuliden, unter den Polychaeten ist er für *Nephtys* kennzeichnend (Vorstülpfen des Pharynx), und setzt man statt Vorderende des Körpers — Vorderende des Fußes, so können auch die Muscheln *Cultellus pellucidus* und *Nucula nucleus* hierher gezählt werden. In schwächerem Maße zeigen diesen Typ noch die übrigen Muscheln und die Capitelliden. Bekanntlich findet sich diese Bewegung auch im Feinsand (*Arenicola!*), ist aber im Gegensatz zur Schlammregion hier auf die Makrofauna beschränkt.

Ich muß noch auf die schon früher erwähnte Seltenheit der Fortbewegung durch Wimpern in der Schlammzone zurückkommen. Hier liegt eine Erscheinung vor, deren Erklärung große Schwierigkeiten bereitet. Zur Ergänzung des Tatbestandes sei noch hervorgehoben, daß die wenigen beobachteten Turbellarien und Ciliaten der Schlammregion im gelbgrauen Schlamm gefunden wurden, der in mehr als einer Hinsicht eine Übergangsregion zwischen Feinsand und Schlamm ist; im schwarzen Schlamm fehlten freie Wimperorganismen in der Mikrofauna vollkommen. Der erste Gedanke, daß vielleicht die chemischen Bedingungen des tieferen Wassers oberhalb der Schlammschicht, O_2 -Armut oder H_2S -Reichtum, die Wimperaktion ungünstig beeinflussen, läßt sich nicht zur Begründung heranziehen. Als Epizoen kommen nämlich Wimperorganismen auch in der Region des schwarzen Schlammes in großer Individuenzahl vor. In der Fauna der Kieler Bucht sind es lediglich Ciliaten, aber an anderen europäischen Küsten kommen auch epizoische Rädertiere in der Schlammregion vor [*Zelinkiella synaptae* (Zelinka) auf *Nebalia*], während freilebende Rädertiere nirgends in der marinen Schlammregion auftreten. Weiterhin kommt in der extrem O_2 -armen und H_2S -reichen Schlammregion der marinen Strandtümpel eine individuen- und artenreiche Fauna von Ciliaten, Turbellarien und Rädertieren vor, andererseits sind die O_2 -reichen Gebiete des Schlicks in den Wattenmeeren anscheinend ebenso arm an Wimperorganismen als der schwarze Schlamm. Da sich in den meisten anderen Fällen die Struktur des Biotops einschließlich der Beweglichkeit der Partikel als Schlüssel zum Verständnis vieler oekologischer Sondercharaktere erwiesen hat, war in zweiter Linie diese Möglichkeit zu prüfen. Sie ließe folgende Konstruktion zu: Die Schlammzone erfordert eine Bohr- bzw. Wühlbewegung. Die Wimperaktion ist zu schwach, um diese Wühlbewegung durchzuführen. Dafür spricht, daß selbst bei so starken Extremitäten wie es die Gliedmaßen der Copepoden und Ostracoden sind, die im Schlamm wühlenden Arten durch besonders kräftige Gliedmaßen gekennzeichnet sind; die mechanische Anforderung an die Wühl Extremitäten im Schlamm also offenbar groß ist, viel größer als daß ihr Wimpern genüge leisten könnten. Gegen diese Auffassung kann angeführt werden, daß ja die Schlammregion der Strandtümpel eine reiche Fauna an Wimperorganismen aufweist. Allerdings unterscheiden sich die Lebensbedingungen im Schlamm der Strandtümpel in mehr als einer Hinsicht von der Schlammregion der Tiefenzonen: 1. ist der Schlamm der Tümpel meist grobflockig und vielfach mit größeren Pflanzentrümmern reich durchmischt, so daß das Gesamtgefüge lockerer wird und ähnlich wie im Sand die obere Schicht von einem Lückensystem von Hohlräumen durchsetzt ist. 2. wird der Schlamm der Strandtümpel offenbar seltener umgelagert als der Schlamm der Tiefenzone. Oft wird die Oberflächenzone durch eine Lage von Purpurbakterien oder Beggiatoen gefestigt. Das Leben in dieser Region erstreckt sich auch nicht auf die Schlammschicht

selbst, sondern auf und dicht über der Schlammschicht leben zahlreiche schwimmende Wimperorganismen, besonders Ciliaten (*Frontonia marina*, *Paramaecium calkinsi*, *Cristigera spec.*, *Condylostoma spec.*, *Prorodon* u. a.) und Rädertiere (*Encentrum*-Arten, *Testudinella clypeata*, *Notholca bipalium* und *N. striata*), also eine Faunenschicht, für die der Tiefenschlamm keinerlei Vergleichspunkte bietet und die auf eine extrem ruhige Zone schließen läßt. Es würde demnach in dem Tiefenschlamm der Kieler Bucht die Feinheit und der dichte Zusammenschluß der Partikel wühlende Wimperorganismen nicht zulassen, andererseits aber eine gelegentlich auftretende Bewegung der Oberflächenschicht die Entwicklung einer Schlamm-Oberflächenfauna verhindern. Trifft diese Erklärung zu, so wäre in den echten Stillwassergebieten der Tiefsee wieder mit einer Zunahme der Wimperorganismen zu rechnen, da hier die Entwicklung einer Oberflächenfauna möglich ist. Die Angabe Steinböcks 1931, daß ein Dredgezug in 250—(300?) m Tiefe in der Diskobai 19 Turbellarienarten lieferte, scheint für diese Annahme zu sprechen. Die Schlammfauna der Strandtümpel ließe sich also noch mit der oben versuchten Erklärung vereinbaren, viel schwerer ist ein zweiter Einwand, nämlich, daß es zweifellos einzelne Wimperorganismen gibt, die mit Hilfe ihres Wimperkleides sich im Schlamm einbohren können. Hierher gehören eine oder einige *Monocelis*-Arten, die im Brackwasserschlamm leben. Dann muß an die S. 196 erwähnten Acölen erinnert werden, die sich mit großer Schnelligkeit durch den Sand bohren und dabei die im Verhältnis zum Körper auffällig großen Sandkörner mit großer Wucht beiseite räumen. Hier wird also von einem Wimperkleid eine Arbeit geleistet, die wohl weit größer ist als die, die in der Schlammregion für untragbar erklärt wurde. Auf welchem Wege eine Lösung des Problems zu suchen ist, können erst weitere vergleichend-oekologische und physiologische Untersuchungen lehren.

G. Oekologische Verteilung der Ernährungstypen.

Die Frage nach dem Stoffumsatz im Benthos und Phytal des Meeres ist so kompliziert, daß eine Lösung erst durch kombinierte Arbeit vieler Autoren und Disziplinen zu erreichen ist. Ein erster Hinweis ist jedoch schon aus der Verteilung und Häufigkeit der einzelnen Ernährungstypen zu gewinnen.

Am einfachsten scheint die Situation in der Sandregion zu liegen. Pflanzenwuchs scheint in nennenswertem Maße zu fehlen und somit auch autochthone Produzenten. Das Nährmaterial muß also von außen zugeführt werden, und da kommt natürlich als Hauptquelle der aus dem Wasser niedersinkende tierische und pflanzliche Detritus in Betracht. Derartige Überlegungen haben wohl auch dazu geführt, daß überall, wo in der Literatur dieses Problem berührt wird, in der Sandbiocoenose von Detritus als Hauptnahrung gesprochen wird. Man sollte demnach einen Reichtum von Strudlern, Filtrierern und anderen Mikrophagen in der Sandregion erwarten. Gerade das Gegenteil ist aber der Fall, diese Ernährungstypen sind gerade in der Sandregion besonders selten.

Bevor ich diese Behauptung mit Tatsachen belege, muß ich kurz angeben, wie ich die einzelnen Ernährungstypen abgrenze, und mich dabei zunächst auf die Typen beschränken, die für eine Aufnahme feiner Partikel in Betracht kommen.

1. Strudler: Durch Wimpern wird im umgebenden Wasser ein Strudel erzeugt, in dem durch Wimpern, eventuell unterstützt durch Schleimsekretion die Partikel abgefangen und der Verdauungsstätte zugeleitet werden. Der Strudelapparat kann entweder außen auf Tentakeln oder Kopfklappen sitzen (Sabelliden, Bryozoen, Rotatorien) oder im Innern des Körpers liegen (Schwämme, Tunicaten, Muscheln).

2. Filtrierer¹⁾ nenne ich Tiere, bei denen ein Wasserstrom Borstenkämme oder ein starres Netzwerk passiert. Wimpern sind weder als Erzeuger des Wasserstroms noch als Abfänger der Partikel tätig. Der Borstenkamm kann entweder aktiv durch das Wasser bewegt werden (Cirripedier) oder stillstehend einen von anderen Extremitäten erzeugten Wasserstrom abfiltern.

3. Taster. Diesen Namen gebe ich den Organismen, die mit langen Tentakeln, Fangfäden oder Plasmanetzen die Oberfläche ihrer Umgebung absuchen und durch sie Nahrungspartikel dem Körper zuführen. Dieser Ernährungstyp ist besonders unter den Polychaeten verbreitet, wo er bei Terebelliden, Ampharetidae z. T., bei Pectinaria, Stylarioides, Disoma und wohl auch anderen Spioniden vorkommt. Ihm gehören ferner die Foraminiferen und einige Muscheln wie *Nucula* an. Andere Muscheln (*Scrobicularia plana*, *Macoma baltica* und Verwandte) nehmen eine Mittelstellung zwischen Strudlern und Tastern ein. Ihr langer Ingestionssipho krümmt sich zur Schlammoberfläche zurück, und unter stetiger Bewegung des Sipho werden z. T. ziemlich große Partikel von der Schlammoberfläche abgesaugt. Ich habe hier diese Arten den Tastern zugerechnet, da ebenso wie bei diesen die Nahrung von der festen Oberfläche entnommen wird und nicht, wie bei echten Strudlern, aus dem freien Wasser.

4. Sedimentierer. Das auf ausgestreckten Tentakeln oder langen Borsten sedimentierte Material wird in den Mund befördert, meist durch Ablecken. Eine Heranbeförderung von Partikeln durch Erzeugung eines Wasserstroms unterbleibt also in diesem Falle, es werden nur zufällig auf den vorgestreckten Fortsätzen deponierte Partikel aufgenommen. Der Typ ist selten, im Süßwasser hat ja Cori 1923 in dem Oligochaeten *Ripistes* einen typischen Fall aufgezeigt, für uns kommen die Holothurie *Thyonidium* und einige Amphipoden in Betracht. Die Cnidarier werden besser in einen besonderen Typ gestellt, wenn auch große Ähnlichkeiten mit den Sedimentierern bestehen, am ehesten könnte die weitgehend mikrophage Aktinie *Metridium dianthus* hierher gerechnet werden. Die genannten vier Typen sind die Hauptkategorien, bei denen der Erscheinungstyp schon eine mikrophage Ernährung erfordert. Am kleinsten müssen nach der Mechanik der Nahrungsaufnahme die Partikel bei den typischen Strudlern sein, während bei den anderen Typen eine stärkere Variabilität in der Größe der Nahrungspartikel möglich ist. Die Aufnahme der Partikel erfolgt bei Strudlern und Sedimentierern direkt aus dem freien Wasser, bei den Filtrierern ist es meist so, doch können auch schon auf dem Grund deponierte Partikel in Betracht kommen, die Taster nehmen auf dem Boden lagernde Nahrungsteile auf.

Kehren wir nun zum Problem der Nahrungsverwertung in der Sandregion zurück. Die Häufigkeit der genannten Ernährungstypen ist folgende. Strudler sind im Sand 3, im Phytal 45 und in der Schlammregion ca. 25 Arten, das sind in Prozent der Gesamtfaua: im Sand 1,5 %, im Phytal 17 % und in der Schlammregion gleichfalls ca. 17 % der Arten. Diese Zahlen zeigen klar die Armut der Sandregion an Strudlern. Die drei Arten sind die beiden Muscheln *Mya arenaria* und *Cardium edule* und der stark

¹⁾ Zwischenformen zwischen Strudlern und Filtrierern gibt es unter Süßwasserrotatorien, kommen aber für unser Gebiet nicht in Betracht.

euryoekische Polychaet *Fabricia sabella*. Die beiden Muscheln sind auf die Feinsandregion beschränkt, im Grobsand kommen als Strudler nur wenige Individuen einer kleinen euryoekischen Art vor, spezifische Arten dieses Ernährungstyp fehlen dem Grobsand der Kieler Bucht also vollkommen. (Daß solche jedoch vorkommen können, zeigt in anderen Meeren *Amphioxus*!) Das gilt zunächst natürlich nur für die Metazoen, aber auch unter den Ciliaten sind Strudler im Grobsand zum mindesten sehr selten.

Ein ganz ähnliches Verbreitungsbild zeigen die Filtrierer. Leider ist die Ernährungsweise mancher Malacostraken noch zu wenig bekannt, um definitive Zahlenangaben machen zu können. Sicher ist aber eine Armut des Sandgebietes an Filtrierern. Im Grobsand wäre nur die Oberflächenform *Gastrosaccus spinifer* hierher zu rechnen; im Feinsand, besonders im Übergangsbereich von Feinsand und Schlick, kommen *Corophium*-Arten vor, am häufigsten *C. volutator*. Das Phytal zeigt nicht den gleichen Reichtum an Filtrierern wie an Strudlern, das Hauptkontingent bilden hier die Schizopoden *Praunus inermis* und *P. flexuosus*, zu denen vielleicht noch einige Amphipoden kommen. Der Artenzahl nach zeigt zweifellos die Schlammregion den größten Bestand an Filtrierern.

Noch auffälliger ist die Bevorzugung der Schlammregion in der Verteilung der Taster. Fast alle oben angeführten Beispiele gehörten ja zu Bewohnern der Schlammregion. In der Sandfauna kommt nur 1 hierher gehöriges Metazoon in Betracht (*Pygospio elegans*), das sind 0,5 % der Gesamtfauuna, von Protozoen kommen noch zwei Foraminiferen hinzu, die aber, wie gleich betont sein möge, nicht Detritus, sondern Diatomeen fressen. Die Sandmeduse *Halammohydra*, die man auf Grund ihrer langen Tentakel für einen Taster halten könnte, fängt Ostracoden und Copepoden. Im Phytal gehören hierher unter den Metazoen nur *Nicolea zostericola* (0,4 %!), sowie gleichfalls einige Foraminiferen (ca. 5 Arten). Die Schlammregion enthält aber nicht weniger als 12 Taster unter den Metazoen (8 %) und etwa 20—30 Foraminiferen. Sedimentierer fehlen im Sand vollkommen.

Dieses Tatsachenmaterial läßt an einer Rolle der niedersinkenden Stoffe des Pelagials als wichtigste Nahrungsquelle der Sandfauna zweifeln. Bevor dieser Punkt näher diskutiert werden soll, müssen noch kurz zwei andere Ernährungstypen betrachtet werden, die zwar nicht als Mikro⁸⁴organen betrachtet werden können, aber als Verwerter von Sinkstoffen in Betracht kommen. Ich meine 1. die Arten, die Tentakel ins freie Wasser strecken, an denen Beutetiere festhaften, also den von den Polypen her allgemein bekannten Typ. Er tritt wiederum im Sand sehr selten auf, nur die seltene Aktinie *Edwardsia* ist ihm zuzuzählen, er dominiert mit ca. 27 Arten (ca. 10 % der Gesamtarten) im Phytal, ist in der Schlammregion seltener, jedoch immerhin mit 4 Arten vertreten. Schwieriger ist der zweite Typ zu beurteilen. Es sind diejenigen Arten, die nach Art der Packer niedergesunkene Detritusstoffe aufnehmen. In erster Linie kommen dabei Nematoden in Betracht. Die Schwierigkeiten liegen darin, daß hier die Art der Nahrungsaufnahme sich morphologisch viel weniger ausprägt als bei den anderen Ernährungsgruppen; Detritusfresser, Räuber und Pflanzenfresser haben hier alle den gleichen Pharynx, keine Kopfanhänge, und nur ein detaillierteres Studium der Mundhöhle kann einigen Aufschluß geben. Die Bedeutung der Nematoden für die eventuelle Verarbeitung von Sinkstoffen aus dem Pelagial ist aber um so wichtiger, da man den Mangel an Strudlern, Tastern usw. in der Sandregion folgendermaßen erklären könnte. Der Ernährungstyp des Strudlers, Tasters usw. ist an eine sessile oder halbsessile Lebensweise gebunden. Aus mechanischen Gründen sind aber sessile und halbsessile Tiere in der Sandregion schwer möglich (vergl. vorher!), infolgedessen müssen natürlich auch die mit dieser Lebensweise korrelierten

Ernährungstypen im Sand selten sein. Die Verwertung der Sinkstoffe wird daher von einem anderen Ernährungstyp übernommen, der in seiner Organisation den Lebensbedingungen in der Sandregion entspricht, und das wären Nematoden und eventuell Ciliaten. Wie stehen nun die Befunde an Sandnematoden zur Annahme einer solchen „Funktion“ der Nematodenfauna? Als sichere Nahrung sind bei Nematoden, wie mir Herr Dr. E. Schulz freundlichst mitteilte, Diatomeen beobachtet worden. Zahlreiche Nematoden der Sandregion besitzen jene gelbbraune Färbung der Darmwand, die sonst für Diatomeenfresser charakteristisch ist. Die Mundhöhle zeigt bei der Mehrzahl der Arten nicht jenen einfachen Bau, wie er für einfache Detritusfresser charakteristisch ist, sondern komplizierte Mundhöhlen mit starken Zahnbildungen. Ich verweise hier nur auf die Arbeit von E. Schulz 1932 und seine Abbildungen der Mundregion von *Enoploides spiculohamatus* Schulz, *Paroncholaimus balticus* Schulz, *Polydontus marinus* Schulz u. a. Diese komplizierten Mundbildungen weisen deutlich auf eine räuberische Ernährung zahlreicher Sandbewohner hin. Schließlich sei hier noch eine ökologische Beobachtung angeführt. Nördlich Bülk mündet die Kieler Kanalisation ins Meer, die Mündung ist natürlich infolge der ungeheuren Anhäufung von organischen Stoffen von einer Faulregion umgeben, anschließend tritt aber eine Sandzone auf, die selbst etwas stärker sauerstoffbedürftigen Tieren, z. B. dem Polychaeten *Fabricia sabella* die Existenz gestattet, aber noch große Mengen an Bakterien und feinstem Detritus zugeführt erhält. Hier leben in großen Mengen Capitelliden, ferner *Fabricia sabella* (Strudler) in besonders großen und dunkel pigmentierten Exemplaren und eine sehr individuenreiche, aber artenarme Nematodenfauna, die hauptsächlich aus 2 Monhystera-Arten besteht (einfache Mundregion!), aber die typischen Sandnematoden vermissen läßt. Das angeführte Tatsachenmaterial spricht gegen eine besonders starke Rolle der Nematoden als Konsumenten des Detritus in der Sandzone, vielmehr ist die Mehrzahl der Sandnematoden Räuber und Diatomeenfresser! Das gilt nicht nur für die Artenzahl, sondern auch für die Individuenzahl. Die Ciliaten scheinen sich ähnlich zu verhalten.

Damit sind wir bereits zu dem Ernährungstyp gelangt, der für die Sandfauna höchst kennzeichnend ist: die Diatomeenfresser! Ich kenne schon gegen 40 Metazoenarten (ca. 20 %), die sich von Diatomeen ernähren, es sind die Gastrotrichen, Rotatorien, Aelöen, manche Nematoden, Copepoden (*Ectinosoma elongatum*!) und der Tardigrade *Batillipes mirus*. Ihre Zahl wird sich sicher noch beträchtlich vermehren. In der Tat liegt in den Diatomeen eine Nahrungsquelle vor, deren Bedeutung für die Mikrofauna nicht hoch genug eingeschätzt werden kann. Selbst in der Region des groben Sandes ist meist jedes Sandkorn der oberflächlichen Schicht mit mehreren Diatomeen bedeckt, und in den Feinsandgebieten des Flachwassers bilden ja Diatomeen, z. T. zusammen mit Peridineen, eine braune Schicht, die diesen Gebieten die Bezeichnung „Diatomeensande“ eingetragen hat. Außer den Diatomeenfressern sind Räuber in der Mikrofauna des Sandes sehr verbreitet. Sie nähren sich von anderen Tieren der Mikrofauna, z. B. einige Turbellarien von Nematoden. Auffallend ist dabei die hohe Komplikation der Greiforgane, die sich bei mehreren Gruppen findet. In diesem Zusammenhang sind besonders die Kalyptorhynchier interessant (vergl. Meixner 1929), bei denen der Rüssel mehrfach erstaunliche Umbildungen erfahren hat. In zwei Gruppen, den Schizorhynchiern und den Gnathorhynchiden, haben sich bei Sandbewohnern am Rüssel starke kutikuläre Greifhaken entwickelt, bei einem noch unbeschriebenen Vertreter der Catenulida sind im Pharynx hakenbesetzte Fortsätze entwickelt. Die z. T. starke Mundhöhlenbewaffnung mancher Sandnematoden hatte ich ja bereits erwähnt.

Wir kommen also auf Grund der Ernährungstypen zu folgender Anschauung von den Ernährungsverhältnissen in der Sandregion. Im groben Sand sind die Diatomeen bei weitem die Hauptnahrungsquelle; niedersinkender Detritus, der ja auch infolge der Wasserbewegung in der Grobsandregion kaum in nennenswertem Maße abgelagert werden dürfte, spielt als Nahrung eine ganz untergeordnete Rolle. Die Diatomeenfresser dienen den Räubern der Mikrofauna als Nahrungsquelle. Im groben Sand dient diese Mikrofauna nur in beschränktem Maße einer Makrofauna als Nahrungsquelle, eine solche ist ja, wenigstens in der Kieler Bucht, im Grobsand kaum vorhanden, nur einige Malacostraken kommen als Konsumenten der Mikroorganismen in Betracht. Die Region des groben Sandes ist eine stark autarkische Lebensgemeinschaft.

Im Feinsandgebiet bleibt die Diatomeenflora als wichtige Nahrungsquelle bestehen, daneben kommt niedersinkender Detritus in größerem Maße in Betracht, der aber in erster Linie von Strudlern und Filtrieren der Makrofauna verarbeitet wird. Allerdings wäre noch zu klären, in wieweit tatsächlich die Nahrung dieser Strudler aus dem Pelagial stammt. Die betreffenden Arten (*Mya arenaria*, *Cardium edule*, *Corophium volutator*) sind besonders häufig in den Flachwasserzonen, die z. T. bei starkem Westwind trocken liegen. In dieser Region kann natürlich bei jedem Wellenschlag ein Teil der oberflächlichen Sandmikroflora aufgewirbelt und den Strudlern zugeführt werden; in der Tat fand Rauschenplat 1901 im Darm von *Cardium edule* und *Mya arenaria* vorwiegend Bodendiatomeen und Sand. In umfangreichem Maße wird also die Mikroorganismenwelt des Feinsandes von einer Makrofauna ausgenutzt, besonders von Sandfressern (*Arenicola*). Daneben sind auch hier in der Makrofauna Räuber und Aasfresser vertreten (*Crangon vulgare*, Plattfische). Eine Sonderstellung schließlich nimmt eine schmale, oft nur 30 cm breite Zone sehr groben, kiesigen Sandes ein, die streckenweise den Küstensaum begleitet, die Otoplanen-Zone (vergl. S. 211). Ihre reiche Lebewelt nährt sich fast ausschließlich von den angespülten Tierleichen.

Die Vegetationszone ist wie in allen anderen Charakteren so auch in den Ernährungstypen ihrer Bewohner sehr vielgestaltig. Die großen Pflanzenmengen scheinen hier ohne weiteres ein reiches Nahrungsmaterial zu liefern. Eine nähere Betrachtung zeigt jedoch, daß dieses in potentia vorhandene Nährmaterial nur zum Teil von seinen Bewohnern ausgenutzt wird. Schon bei einer flüchtigen Betrachtung fällt auf, daß man an Großalgen wie *Laminaria*, *Fucus*, *Furcellaria* sowie an *Zostera* nur sehr selten Fraßspuren findet, ganz im Gegensatz zum Phytal des Landes. Kurze Ausführungen über Fraßvorkommen an Algen bei Helgoland hat G. Kunze 1923 publiziert, der auch das regionale Vorkommen dieser Fraßspuren betont. Nach meinen Befunden in der Kieler Bucht kommen sie am häufigsten an *Ulva* und an *Delesseria* vor. Die an *Laminaria* nicht selten auftretenden Löcher sind keine primären Fraßstellen. Diesem Befund entspricht auch die Verteilung der Ernährungstypen im Phytal. Wie schon vorhin erwähnt wurde, erreichen die Strudler im Phytal eine hohe Artenzahl (17%). Das gilt in gleicher Weise von Metazoen und Protozoen; unter letzteren sind ja die Arten der Gattung *Folliculina* und die Vorticelliden zahlreich vertreten. Der hohen Artenzahl entspricht auch eine hohe Individuenzahl, wie die von *Spirorbis*, Bryozoen, Tunikaten, Schwämmen und *Fabricia sabella* förmlich bedeckten Algenbüsche zeigen. Alle diese Arten entnehmen aber ihre Nahrung dem Bezirk des freien Wassers, der die Pflanzen umgibt. Das gleiche gilt von den Tentakelfängern nach Art der Hydroidpolypen, diese Gruppe ist mit 27 Arten (= ca. 10%) im Phytal besonders reich vertreten, gleichfalls

mit großen Individuenzahlen. Die beiden Gruppen zusammen (Strudler und Tentakelfänger), denen also die Pflanzen nur als Haftsubstrat dienen, die zu ihrer Ernährung aber im freien Wasser suspendierte Partikel verwenden, machen zusammen über $\frac{1}{4}$ (ca. 27 %) der Phytalfauna aus. Ihnen reihen sich noch einige Filtrierer (Praunus!) an.

Demgegenüber treten die Arten, die für eine direkte Ausnutzung der großen Pflanzen in Betracht kommen, an Arten- und Individuenzahl weit zurück. Makrofauna und Mikrofauna seien hierbei getrennt betrachtet. Unter der Makrofauna können Kauer, Sauger und Schaber die Großpflanzen angreifen. Kauer finden sich in unserer Phytalregion nur unter den Amphipoden und Isopoden¹⁾, vor allem in den Gattungen *Idothea*, *Gammarus*, *Amphitoe* und unter den Echinodermen (*Echinus miliaris*). Für diese Arten ist auch Pflanzennahrung angegeben (Kuntze). Bei keiner der Arten handelt es sich jedoch um einen speziellen Phytophagen, sondern um Allesfresser. Nach meinen weit reichenden Erfahrungen mit *Idothea baltica* zieht diese Art tierische Nahrung jederzeit pflanzlicher vor, kann allerdings auch rein mit Pflanzen ernährt werden; sie bevorzugt dabei *Ulva*, frißt aber auch *Furcellaria* und *Zostera*. Auch im Darm von *Echinus miliaris* fand Eichelbaum 1909 vorwiegend tierische Reste. Alle diese Arten können sich also von Pflanzen nähren, ob und wie weit sie dies tun, wird von lokalen Verhältnissen abhängen. Die Zahl der streng an Pflanzen gebundenen Kauer beträgt also wahrscheinlich 0. Echte Sauger nach Art der Rhynchoten der Landfauna fehlen vollkommen in der Makrofauna des Phytals. Dagegen finden sich eine Reihe Kratzer, die natürlich durch die Schnecken repräsentiert werden. Ihre Nahrung ist sehr verschiedenartig. Die nudibranchiaten Opisthobranchier sind carnivor, und zwar fressen die *Aeolis*-Arten bekanntlich Hydroiden, die Dorididen weiden die Bryozoenrasen ab. Die Prosobranchier sind z.T. Pflanzenfresser oder genauer Omnivoren. Im Darm von *Litorina littorea* fand Rauschenplat 1901 sehr viel Grunddiatomeen, Algen- und Seegrasstücke sowie gelegentlich Schwammstücke. Ähnlich dürfte die Nahrung von *Lacuna* sein, sie verzehrt jedenfalls auch Seegras und Rotalgen; aber schon bei den Kleinschnecken *Rissoa* und *Cerithium* spielen Pflanzenstücke nur eine untergeordnete Rolle und die Nahrung besteht fast ganz aus Grunddiatomeen, also aus der epiphytischen Mikroflora, die weiter unten erwähnt werden soll. Die Sachlage ist also bei den Kratzern des Phytals die gleiche wie bei den Kauern; es fehlen unter ihnen spezielle Phytophagen, nur wenige Arten nehmen fakultativ Großpflanzen als Nahrung auf und von diesen sind nur 2 Arten häufig und in der Phytalzone verbreitet.

In der Mikrofauna finden sich Kauer unter Harpacticoiden und Ostracoden; auch sie verwerten aber in erster Linie die Mikroflora. Als Besonderheit enthält aber die Mikrofauna noch einige Tiere mit saugenden bzw. stechenden Mundwerkzeugen. Wie die Befunde an Süßwassertieren (*Notommatidae*, *Trichocercidae* unter den Rädertieren, Tardigraden) zeigen, sind derartige Mundwerkzeuge selbst bei kleinen Tieren fähig, die Zellen größerer Pflanzen zu eröffnen. Im Meer besitzen vier Arten der Ostracodengruppe der *Paradoxostominae*, einige siphonostome Cyclopoidea, die Halacariden und der Tardigrade *Hypsibius stenostomus* derartige Mundgliedmaßen. Da alle siphonostomen Cyclopoidea und Halacariden, deren Nahrung bekannt ist, an Tieren saugen, scheiden sie hier aus. Es bleiben also nur

¹⁾ Die im Meer vorkommenden Mückenlarven und Schmetterlingsraupen sind hierbei nicht berücksichtigt. Die Raupe des Kleinschmetterlings *Acentropus niveus* kommt an Seegrasblättern der Flachwasserzone nicht selten vor, geht aber nur gelegentlich in die etwas tiefer gelegenen Hauptbestände von *Zostera*.

5 Arten (ca. 1,7 %), die als Sauger Pflanzennahrung aufnehmen können und auch diese Arten leben weniger an Großalgen und *Zostera* als an den fein zerteilten epiphytischen Kleinalgen.

Intensiver scheint die Verwertung abgestorbener Teile der Großpflanzen zu sein. Ich erwähnte schon vorher die an *Laminaria* nicht selten auftretenden Löcher und Flecken. Eine nähere Betrachtung zeigt an diesen Stellen abgestorbenes Gewebe und in diesem zahlreiche Individuen von Nematoden, außerdem sammeln sich hier einige Ciliaten in größerer Zahl an. Wieviele Tierarten des Phytals auf die Ausnutzung abgestorbener Pflanzenteile angewiesen sind, kann ich vorläufig auch nicht annähernd angeben, wahrscheinlich ist die Zahl unter Nematoden und Ciliaten nicht gering. Weiterhin zeigt die Fauna der Region des toten Seegrases gleichfalls eine Ausnutzung der Großpflanzen in dieser Form. Allerdings werden diese Nährmengen nur zum geringen Teil in dem sie produzierenden Biotop selbst ausgenutzt. Große Mengen werden in Mulden auf Schlamm deponiert, die Hauptmenge von *Zostera* und *Fucus* (nicht aber *Laminaria* und *Furcellaria*) wird jedoch an den Strand geworfen und erst hier von einer enorm artenreichen Küstenfauna verarbeitet.

Wenn ich bisher von einer direkten Ausnutzung pflanzlicher Nahrung sprach, so waren damit stets die großen Leitpflanzen des Biotops gemeint. Auf diesen wächst aber eine reiche epiphytische Flora von Diatomeen und anderen Algen. Diese Kleinflora dient nach meinen Beobachtungen für zahlreiche Arten der Mikrofauna als Nahrung, so z. B. den Rädertieren, wahrscheinlich der Mehrzahl der Ostracoden; auch die Kleinschnecken, wie *Rissoa*, *Homalogyra*, *Cerithium*, beziehen ihre Nahrung aus dieser Region, vor allem von Diatomeen (vergl. Rauschenplat 1901).

Dieser Überblick ergibt also für das Phytal folgende Nahrungswege. 1. Vom freien Wasser zu Strudlern, Filtrierern (*Praunus!*), Tentakelfängern; von diesen zu Hydroidenfressern (*Opisthobranchier*, *Pantopoden*) und Bryozoenfressern (*Opisthobranchiern*) und z. T. zu Fischen (Verzehren von *Praunus!*)¹⁾. In diesen gesamten Weg sind nirgends die Pflanzen des Phytals eingeschaltet, höchstens von den Pflanzen abgeriebene kleinste Partikel könnten gelegentlich einbezogen werden. Diesem Nahrungsweg gehören im Phytal der Kieler Bucht über $\frac{1}{3}$ des Artenbestandes an, am größten ist der Prozentsatz in der *Laminaria*- und tiefen *Fucus*region, gering im *Zosteragebiet*, am kleinsten in der *Ulvazone*.

2. Von der Makroflora des Phytals (*Zostera*, *Laminaria*, *Fucus* u. a.)

- a) durch direktes Verzehren pflanzlicher Substanz hauptsächlich zu Makroformen (*Littorina*, *Lacuna*, *Idothea*, *Gammarus*) und z. T. weiter zu Fischen. Dieser Weg wird nur von wenigen Arten benutzt (höchstens 8—10 %), prozentual ist der Anteil am geringsten in der *Laminaria*-, *Fucus*- und *Rotalgenregion*, stärker ist er in der *Zostera*- und *Ulvazone*.
- b) durch Verzehren abgestorbener pflanzlicher Substanz bzw. der daran sitzenden Bakterien. Hierfür kommt besonders ein Teil der Mikrofauna (Nematoden, Ciliaten) in Betracht.

3. Von der epiphytischen Kleinflora zu Arten der Mikrofauna (Nematoden, Rotatorien, Ostracoden, wohl auch Copepoden) und auch der Makrofauna (Kleinschnecken) und von dort zu verschiedenen räuberischen Tierarten (*Turbellarien*, *Nemertinen*, *Fische*). Dieser letzte Weg scheint eine größere Artenzahl zu umfassen als der zweite, die hierher gehörenden Arten sind nicht immer von denen des zweiten

¹⁾ *Gobius flavescens* verzehrt nach Rauschenplat 1901 häufig direkt die in das Phytal abgesunkenen pelagischen Entomostriken.

Weges abzugrenzen, da ein und dieselben Arten sich sowohl von der Makroflora und Mikroflora des Phytals ernähren können, wie ja vor allem Schnecken (*Littorina*, *Lacuna* u. a.) zeigen.

Weitere Untersuchungen über die Nahrung der einzelnen Phytaltiere werden es mir hoffentlich ermöglichen, diese hier skizzierten „Nahrungswege“ genau auszuarbeiten.

Der Schlammregion fehlen autochtone Produzenten fast völlig.¹⁾ Die Nährstoffe stammen also aus dem Wasser. In diesem Sinne ist die Schlammregion der Antipode der Sandregion. Die auf den Schlamm niedersinkenden Stoffe stammen übrigens in der Kieler Bucht keineswegs allein aus dem Pelagial, auf der Oberfläche des Schlammes lassen sich vielfach Seegrasreste und andere Bestandteile des Phytals nachweisen, sogar Reste der Luftfauna. Vor allem Chitintteile von Dipteren und Coleopteren gehören keineswegs zu den Seltenheiten, eine Erscheinung, die wohl aber durch die besondere Lage der Kieler Bucht bedingt ist. Die hauptsächlichsten Ernährungstypen wurden schon oben kurz skizziert. Es wurde gezeigt, daß die „Taster“, die mit ihren Fangorganen die Oberfläche des Schlammes abtasten, eine führende Rolle spielen und sowohl in der Makro- wie in der Mikrofauna (Foraminiferen) in großer Arten- und Individuenzahl vorkommen. An zweiter Stelle stehen Strudler und Filtrierer, die aber fast vollkommen auf die Makrofauna beschränkt sind. Hier ist ihr prozentualer Anteil sogar größer als der der Taster. Allerdings sind diese typische Schlammbewohner, während die Strudler z. T. Bewohner der „Fremdkörper“ der Schlammregion sind (Schwämme, Tunikaten, Bryozoen). Im Schlamm selbst lebende Strudler sind nur die Polychaeten *Euchone*, *Laonome*, *Fabricia* und die Muscheln. Unter der Mikrofauna habe ich bisher nur einen filtrierenden Harpacticoiden beobachtet; berücksichtigt man allerdings auch die Epizoen, so kommen noch einige Vorticelliden als Strudler der Mikrofauna hinzu. Tentakelfänger nach Art der Hydroidpolypen kommen im Schlamm gleichfalls vereinzelt vor, mit Ausnahme der Aktinie *Halcampa duodecimcirrata* sind sie Epizoen oder Bewohner der Fremdkörper. Es schließen sich natürlich noch eine Reihe von Räubern an (*Priapulida*, *Nephtys* u. a.).

Über die Ernährungsweise der Mikrofauna des Schlammes ist noch sehr wenig bekannt. Die Kinorhynchen sind, wie Zelinka 1928 gezeigt hat, sicher Schlammfresser. Für die Mehrzahl der Ostracoden ist die gleiche Ernährung höchstwahrscheinlich.

Ein Gesamtüberblick zeigt also, daß in der Schlammregion der Kieler Bucht eine direkte Nahrungsaufnahme aus dem freien Wasser nur bei der Minderzahl der Arten vorkommt, die Mehrzahl entnehmen sie direkt den oberflächlichen Schlammsschichten.

H. Übersicht über die einzelnen Biozoenosen.

In den vorigen Kapiteln habe ich schon mehrfach auf Unterschiede innerhalb der Hauptbiozoenosen hingewiesen. Ich möchte nunmehr diese regionalen Differenzen näher behandeln, soweit sie sich aus meinen bisherigen Untersuchungen ergeben. Dabei sollen die Unterbiozoenosen und die Standortsgemeinschaften berücksichtigt werden. Unterbiozoenosen unterscheiden sich nur graduell von den

¹⁾ Diese Aussage bezieht sich natürlich nur auf den Schlamm der tieferen Regionen, nicht auf die Schlammgebiete der Strandgebiete mit ihrem Reichtum an Purpurbakterien.

Hauptbiozosen, zeigen also deren wesentlichstes Charakteristikum: gleichmäßige Entwicklung über einen größeren Raum. Standortsgemeinschaften nenne ich in Anlehnung an Ökland die Lebewelt kleiner, sich mosaikartig in einer Biozonose wiederholender Spezialbezirke. Solche Standortsgemeinschaften kommen ja im Meere wie auf dem Lande in erster Linie in Phytalbiotopen in Betracht, die sich auf einer Anzahl verschiedener Pflanzenarten zusammensetzen; aber auch Vertikalschichten innerhalb des Biotops möchte ich als Standortsgemeinschaften werten. Solche kommen sowohl im Phytal wie im Benthal vor. In der Phytalzone der Kieler Bucht bietet *Laminaria* ein gutes Beispiel, deren Besiedelung an Thallusspreite und Rhizoidengeflecht manche Differenzen aufweist, im Benthal wären die Oberflächenfauna und die Lückenfauna solche Standortsgemeinschaften.

Die Grundlage der Biozosenforschung mitteleuropäischer Meeresgebiete bilden die bekannten Untersuchungen von Joh. Petersen in dänischen Gewässern. Er unterschied acht „Communitys“ (Zusammenfassung bei Petersen 1924). Petersen hat auch das Gebiet der Kieler Bucht im Rahmen dieser Biozosen kurz charakterisiert, er findet in ihr nur zwei der acht Biozosen, die *Macoma*-Gemeinschaft und die *Abra*-Gemeinschaft; ersterer wird hauptsächlich der Südteil der Kieler Bucht zugeteilt, letzterer der Nordteil.

Für unsere Zwecke ist aber diese Einteilung aus mehreren Gründen nicht verwendbar. Erstens untersuchte Petersen nur die Makrofauna, wir wollen besonders die Mikrofauna berücksichtigen. Da die Mikrofauna an Artenzahl bei weitem die Makrofauna übertrifft, ist schon aus diesem Grunde eine reichere biozootische Gliederung bei ihrer Berücksichtigung zu erwarten. Zweitens sind die Leitformen der beiden genannten Gemeinschaften, *Macoma baltica* und *Abra* (*Syndosmya*) *alba*, in unserem Gebiet keine Leitformen. Leitformen müssen bekanntlich stenoeke Arten sein; beide Arten, besonders aber *Macoma baltica*, sind in unserem Bezirk euryoek. Petersen selbst berichtet, daß diese Art in der Ostsee vom Sand der Küste bis zum schwarzen Schlamm der Tiefenregionen vorkommt und dort schließlich die einzige Art der nach ihr benannten Gemeinschaft ist. In diesem Falle wäre eine *Macoma*-„Gemeinschaft“ noch berechtigt, wenn innerhalb dieses großen Areals der Leitform die übrige Fauna in ihrem Artenbestand zwar quantitative Unterschiede aufwiese, nicht aber qualitative. In Wirklichkeit bestehen aber sehr starke qualitative Unterschiede, d. h. die Region des schwarzen Schlammes zeigt nicht nur eine verarmte Begleitfauna der echten *Macoma*-Gemeinschaft, sondern sie zeigt eine vollkommen andere Begleitfauna als die *Macoma*-Zone des Sandgebietes. Im Sandgebiet z. B. lebt *Macoma baltica* gemeinsam mit *Arenicola marina*, *Cardium edule*, *Mya arenaria*, *Cranion vulgare*, mehreren Acölen, *Encentrum marinum*, *Colurella* usw. usw., alle diese Arten sind aber verschwunden in der „*Macoma*-Zone“ des gelb-grauen Schlicks, dafür begleitet diese Art hier eine vollkommen andere Fauna, mit *Corbula gibba*, *Cultellus pellucidus*, *Eucythere undulata*, *Syndosmya alba*, *Sphaerodorum balticum*, *Procarinina remanei* u. a.; in dem schwarzen Schlamm tritt neben *Macoma* wieder eine vollkommen andere Begleitfauna, z. T. mit *Cyprina*, *Astarte*, *Ophiura albida* u. a. — *Macoma baltica* ist also eine euryoeke Art, die mit ihrem Wohnraum sonst total verschiedene Biozosen umspannt, aus diesem Grunde muß ich eine *Macoma*-Gemeinschaft im Sinne Petersens für unser Gebiet ablehnen. Eine „*Abra*-Gemeinschaft“ ließe sich eher präzisieren (siehe unten), nur ist *Abra alba* in der Kieler Bucht eine sehr unregelmäßig auftretende Art, wie ja auch Hagmeier 1930 hervorgehoben hat, und bisweilen fehlt sie der nach ihr benannten

Gemeinschaft vollkommen, während *Macoma baltica* gleichzeitig in ihr dominiert! Dies sind die Gründe, weshalb ich hier nicht auf den Befunden Petersens aufbaue, sondern eine vollkommen neue Biozoenoseinteilung versuche.

Die reichste Gliederung in Unterbiozoosen zeigt die Sandregion. Ich unterscheide in ihr:

1. Halammohydra-Biozoenose. Diese Tiergemeinschaft ist in der Kieler Bucht an groben, fast kiesigen, reinen Sand gebunden; sie meidet die direkten Küstenbezirke und findet sich hauptsächlich in 4 bis ca. 12 m Tiefe. Ich kenne sie aus der Region vor Bülk, wo sie einen ausgedehnten Bezirk vom Kleverberg bis über die Nebenfahrwassertonne A hinaus einnimmt. Weiterhin traf ich sie einmal in der Strander Bucht südöstlich von Schilksee, verbreitet ist sie auf dem Stoller Grund, ferner konnte ich sie im Fehmarn-Belt nördlich von Fehmarn feststellen.

Ich nenne die Gemeinschaft nach der merkwürdigen Sandmeduse *Halammohydra octopodides*. Sie ist durch zahlreiche stenöke Arten charakterisiert. Als stark stenöke Arten nenne ich folgende Arten: *Halammohydra octopodides*, die Archianneliden *Protodrilus chaetifer* und *Diurodrilus minimus*, zahlreiche Gastrotrichen (*Cephalodasys maximus*, *Thaumastoderma heideri*, *Tetranchyroderma hystrix*, *Ptychostomella pectinata* und *P. ommatophora*), Turbellarien (*Prognathorhynchus dubius* Meixner, *Gnathorhynchus hastatus* Meixner, *Gyratrix proavus* Meixner, *Rhinepera remanei* Meixner u. a.), die Polychaeten *Streptosyllis bidentata* Southern und *Ophelia* nov. spec., den Copepoden *Remanea arenicola* u. a. Die stark stenöken Arten machen in dieser Biozoenose einen ungewöhnlich hohen Prozentsatz aus. Unter den schwach stenöken Arten treten natürlich vor allem solche auf, die gleichzeitig die anschließende Feinsand-biozoenose (*Turbanella hyalina*-Biozoenose) besiedeln. dort aber meist seltener sind. Hierher gehören z. B. die Gastrotrichen *Turbanella cornuta*, *Dactylopodalia baltica* und *Chaetonotus pleuracanthus*, die Turbellarien *Proschizorhynchus oculatus* - Meixner, *Cicerina remanei* Meixner u. a., die Copepoden *Ectinosoma leptoderma*, *Leptastacus macronyx*, *Evansula pygmaea*, *Leptomesochra macintoshi*, der Oligochaet *Michaelsena postclitellochaeta* Knöllner usw. Die Zahl der mit dem Feinsand gemeinsamen Arten ist also relativ hoch, was ja bei der Ähnlichkeit der Biotope nicht verwunderlich ist. Euryoöke Arten sind dagegen selten (*Macrodasys buddenbrocki* und *Protohydra leuckarti*, vergl. S. 171, sowie *Fabricia sabella*, *Exogone gemmifera*, *Paranais littoralis*). Hier sei übrigens darauf aufmerksam gemacht, daß auch zur Region ganz grober Bestandteile, wie ihn der *Polygordius*-Schell bei Helgoland darstellt, Beziehungen bestehen. Auch in diesem lebt ja eine *Halammohydra*-Art (*H. schulzei*), mehrere *Protodriliden* und einige Arten sind sogar dem *Polygordius*-Schell und der *Halammohydra*-Biozoenose gemeinsam, z. B. der Polychaet *Praegeria remota* Southern und die Gastrotrichen *Dactylopodalia baltica*, *Cephalodasys maximus* und *Thaumastoderma heideri*. In der Kieler Bucht habe ich dieses Biotop jedoch nicht gefunden, weshalb es hier außer Betracht bleibe.

Auffallend ist das Fehlen einer spezifischen, stenöken Makrofauna in der *Halammohydra*-Biozoenose. Die größte stenöke Art dieser Region ist der Polychaet *Streptosyllis bidentata* mit durchschnittlich 5—7 mm Länge. Was an größeren Formen hier vorkommt wie die Mysidee *Gastrosaccus spinifer*, die Assel *Eurydice pulchra* kommt auch in anderen Gebieten vor. Ich glaube aber, daß dieses Charakteristikum nicht für das gleiche Biotop anderer Meeresgebiete gilt. Meiner Meinung nach muß

Amphioxus dieser Biozönose zugerechnet werden und Halammohydra-Biotop und Amphioxus-Sand sind wahrscheinlich identisch. Über die Lebensbedingungen von Amphioxus in der Nordsee hat ja Hagmeier kürzlich berichtet (Hagmeier und Hinrichs 1931), ich kenne hier die Begleitfauna nicht näher, wohl aber in Neapel. Hier entspricht der Amphioxus-Sand durchaus dem groben Sand unserer Biozönose, er wird z. T. von den gleichen Arten (*Diurodrilus minimus*), z. T. von nahe verwandten Arten (*Lepidodasys platyurus*, *Macrodasys caudatus* usw.) besiedelt.

Standortsgemeinschaften bestehen in vertikaler Richtung in der Halammohydra-Biozönose. Es läßt sich eine Oberflächenfauna von einer „Tiefenschicht“-Fauna sondern. Die Oberflächenfauna ist artenarmer und setzt sich aus durchschnittlich größeren Arten zusammen als die Tiefen- oder Lückenfauna. Sie besteht aus *Streptosyllis bidentata*, *Exogone gemmifera*, *Fabricia sabella*, einige Ostracoden (*Leptocythere pellucida*, *Cytherura cochlearis*). Die Fauna der Tiefenschicht, die sich natürlich nicht nur in den tieferen Schichten aufhält, sondern sich dort aufhalten kann, besteht aus der Fauna der Lückengebiete zwischen den Sandkörnern. Diese Fauna erreicht hier in der Halammohydra-Biozönose ihre stärkste Entwicklung und bestimmt vollkommen das Bild der Fauna. Sie ist es, die die in den vorigen Kapiteln dargestellten Größen- und Formcharaktere der Sandtiere in reinster Ausprägung zeigt.

Ich möchte an dieser Stelle noch einige weitere Besonderheiten dieser interessanten Fauna kurz skizzieren. Ich hatte auf S. 181 auf die auffallende Pigmentarmut dieser Fauna hingewiesen, die sowohl an die Fauna des Pelagials als an die der Höhlengewässer erinnert. Mit dieser letzteren Fauna bestehen aber noch einige weitere Analogien, vor allem in einer Häufung augenloser Tiere oder wenigstens von Tieren mit reduzierten Augen. Diese Besonderheit wird besonders bei einem Vergleich mit der Phytal-fauna deutlich; sie ist erstaunlich, da ja gerade die Sandregion eine starke Durchleuchtung zeigt. Als Beispiel möchte ich zuerst die Turbellarien erwähnen und dabei einige Sätze aus der Arbeit von J. Meixner 1929 über die Turbellarien dieser Biozönose der Kieler Bucht zitieren: „Unter den 19 mir bekannten Schizorhynchierarten sind 12 augenlos, unter den 22 Eukalyptorhynchiern des Sandes immerhin 7; bisher war von Eukalyptorhynchiern aber allein für *Gyratrix hermaphroditus* gelegentliches Fehlen der Augen bekannt“. Die augentragenden Turbellarien der Sandfauna sind nun obendrein durch geringe Ausbildung der Augen charakterisiert; „tatsächlich finden wir bei jenen Eukalyptorhynchiern mit Doppelaugen, die der echten Sandbiozönose angehören (z. B. *Gnathorhynchidae*, *Psammorhynchus*), deutliche Verkleinerung und vereinfachten Bau der Sehzellen, während im detritusreichen Sande Arten mit Doppelaugen von gewöhnlicher Größe vorkommen (*Pseudopoly-cystis*)“. Letztgenannte Gattung gehört übrigens nicht der Lücken- sondern der Oberflächenfauna an! Weitere Beispiele bieten die Archianneliden. Der *Dinophilus* des Phytals besitzt zwei wohlentwickelte Augen, den *Dinophiliden* der Sandlückenfauna fehlen Augen; die *Protodriliden* besitzen im Larvalleben Augen, verlieren sie aber beim Übergang zum Leben im Sande. Auch die Copepoden dieser Sandregion sind in abnorm hohem Prozentsatz augenlos. Eine Erklärung für diese Erscheinung ist schwer zu geben, ich vermute sie in der großen Mannigfaltigkeit der Strahlenrichtung, die durch die zahlreichen Reflektionsflächen der Quarzkörner bedingt ist und die Bedeutung des Lichtes als Orientierungsmittel stark herabsetzen muß. Bei den augentragenden Arten läßt sich eine Reaktion auf Licht klar erkennen, diese Arten zeigen bei Störung negative Phototaxis; das würde im natürlichen Lebensraum bedeuten:

Arten, die sich auf der Sandoberfläche aufhalten, werden durch diese Reaktion in das Lückensystem der tieferen Schichten geführt. Es ist erstaunlich, in wie hohem Maße diese Reaktion im Schälchen eine räumliche Sonderung der augentragenden und der augenlosen Tiere vollzieht; die augentragenden Gastrotrichen *Thaumastoderma heideri*, *Dactylopodalia baltica* und *Ptychostomella ommatophora* sammeln sich bald nach der Beunruhigung an der lichtabgewandten Seite des Schälchens, die augenlosen Gastrotrichen aber nicht. Dasselbe Bild zeigen die Turbellarien. In dieser negativen Phototaxis nach Störung liegt natürlich keine Besonderheit der Sandtiere, sie ist im Phytal noch weiter verbreitet. Was aber auffällt, ist die Tatsache, daß die augentragenden Tiere der Sandlückenregion keinerlei positive Phototaxis zeigen, weder bei O₂ Mangel, noch bei CO₂ oder H₂S-Reichtum. Hier besteht ein Gegensatz zur Phytalfauna, deren Mikrotiere sich bald in großer Zahl an der Lichtseite ansammeln, ein Phaenomen, das auch ohne Kenntnis der Herkunft gestatten würde, ein Schälchen mit Tieren des Phytals von einem mit Tieren der Sandlückenregion zu sondern. Bei mehreren Oberflächenarten der Sandregion tritt übrigens positive Phototaxis auf, z. B. bei dem Turbellar *Pseudopolycystis*.

Dieselbe Funktion wie die Augen der augentragenden Sandtiere zeigen die Statorysten derselben Fauna, d. h. sie führen die Tiere von der Oberfläche in das Lückensystem des Sandes, wirken also positiv geotaktisch. Das gilt von den Acölen und Lithophoren unter den Turbellarien, der Sandmeduse *Halamphora* und dem Archianneliden *Protodrilus*. Ähnliche positive Geotaxis findet sich auch in anderen Biotopen, doch bei der Mikrofauna nicht in solcher Häufung wie in der Sandregion.

Eine weitere Parallele zur Höhlenfauna zeigt übrigens die starke Ausbildung von Tastorganen bei mehreren Gruppen der Sandlückentiere. Durch extrem lange und zahlreiche Tasthaare ist der Archiannelide *Diurodrilus* von dem verwandten *Dinophilus* des Phytals unterschieden, noch schärfer tritt dieser Unterschied bei einem Vergleich der mit einem Wald von Tasthaaren bedeckten macrodasyoiden Gastrotrichen des Sandes mit den nur 4—6 kurze Tasthaare tragenden chaetonotoiden Gastrotrichen des Phytals hervor. Auch unter den Turbellarien findet sich, soweit mir bekannt, die maximale Entwicklung von Tasthaaren bei den sandbewohnenden Otoplaniden. Die biologische Bedeutung dieser Tasthaare dürfte jedoch bei den Sandtieren in wesentlich anderer Richtung liegen als bei den Höhlentieren. Durch direkte Beobachtung läßt sich feststellen, daß diese Tiere auf Reizung durch Berührung mit sofortiger Anheftung an den Untergrund und durch starke Kontraktion reagieren. Die Kontraktionsfähigkeit ist besonders bei den langgestreckten Arten der Mikrofauna (vergl. Fig. 1) ausgebildet, erreicht hier aber wiederum einen so hohen Grad und eine Mannigfaltigkeit, wie ich sie aus anderen Biotopen nicht kenne. Ich werde später genaue Messungen über diesen Punkt publizieren. Die Verkürzung der Tiere wird dabei auf verschiedene Weise erreicht. 1. Durch direkte Kontraktion; das gilt für die meisten Turbellarien, Gastrotrichen und viele Ciliaten wie *Trachelocerca*. 2. Durch Aufknäuelung; das Tier bildet dann einen unregelmäßigen oder wie ein Vorticellenstiel eng spiralg aufgerollten Klumpen. Diese Reaktion findet sich bei Nematoden, und zwar bei den Sandnematoden in einem viel höheren Maße als bei denen des Phytals und Schlamms, ferner bei dem Oligochaeten *Michaelsena postclitellochaeta*, dem Archianneliden *Protodrilus chaetifer* und in der Turbellariengattung *Coelogynopora*. 3. Durch Zusammenfaltung; das Tier legt den abgeplatteten Körper in eng aneinanderschließende Zickzackwindungen. Diese Verkürzungsart beobachtete ich bei mehreren Ciliaten vom Aussehen der Gattung *Loxophyllum* sowie bei einem Acöl. Beide Erscheinungen, hohe Ausbildung der Tasthaare und des

Kontraktionsvermögens, sind wohl durch die Beweglichkeit der Sandkörner und die sich daraus ergebenden Gefahren für die Bewohner des Lückensystems bedingt.

Scheinbar im Gegensatz zu dieser Reaktion steht eine sehr starke positive Thigmotaxis aller Kleintiere der Sandregion. Ohne Sand sind die Tiere in dauernder Bewegung, wird aber ein kleines Häufchen Sandkörner hinzugetan, so findet man nach einiger Zeit sämtliche Tiere der verschiedensten Art zwischen den Körnern des Häufchens, meist in Ruhe.

Als letztes Charakteristikum der Fauna der Sandlücken möchte ich die geringe Eizahl und die geringe Zahl der Gonaden erwähnen. Für die Eizahlen bieten die Copepoden mit ihren Eiersäckchen einen guten Vergleich. Während die durchschnittliche Zahl der Eier bei den Harpacticoiden des Phytals mindestens 30 beträgt, steigt sie in der Sandlückenregion nicht über 10—15, mehrere Gattungen (*Paramesochra*, *Evansula*, *Remanea*) tragen sogar nur 3—5 Eier. Mit dieser Erscheinung hängt wohl die geringe Zahl der Gonaden zusammen. Diese fiel bereits Meixner bei der Bearbeitung der Sand-Turbellarien auf. Er schreibt darüber (1929 p. 769): „Diese Reduktion betrifft relativ selten die Hoden: *Gyratricidae*, *Gnathorhynchidae*, *Psammorhynchus* u. a. Eukalyptorhynchier, sowie das Genus *Rhinepera* unter den Schizorhynchiern“; „Sie betrifft selten die Vitellarien, z. B. bei den *Gnathorhynchidae*, *Psammorhynchus*, *Rhinepera*, vielleicht auch *Gyratricidae* (wenn hier nicht ein Verschmelzungsprodukt vorliegt). Häufig aber beobachten wir ein unpaares Germar, so bei allen 15 genauer bekannten Schizorhynchiern und unter den Eukalyptorhynchiern bei den *Gyratricidae*, *Gnathorhynchidae*, *Psammorhynchus*, *Neophonorhynchus* und mehreren anderen. *Pseudopolycystis inermis* und *Acrorhynchus heinckei* Attems hingegen, die vornehmlich in uncharakteristischen, stark mit Detritus untermischten Sandformationen leben, in denen auch jene Gastrotriche fehlen, sind gleich allen *Polycystididae* und *Koinocystididae* des Bewuchsgürtels mit paarigen Germarien und überhaupt Gonaden versehen.“ Unter den anderen Tiergruppen wären hier die Gastrotrichen zu nennen. Die Phytalbewohner zeigen, soweit bekannt, stets paarige Ovarien, in der Sandregion haben 6, vielleicht 7 Arten (*Thaumastodermatidae*, *Cephalodasys*), das sind ca. 25—30 %, ein unpaares Ovar. Weiterhin zeigen in der Sandregion *Halammohydra* und *Protohydra* die für Cnidarier ganz ungewöhnliche Einzahl der Ovarien. Die Vermehrungsintensität der Tiere ist im wesentlichen von der Vernichtungsziffer bestimmt. Im Sandgebiet ist entsprechend der geringen Vermehrung eine geringe Vernichtungsziffer zu erwarten, und in der Tat sind die Sandbewohner in ungewöhnlicher Weise durch ihre Haftfähigkeit und andere Reaktionen in ihrem Biotop verankert. Während Kleintiere der Schlammregion und des Phytals nicht selten nach Stürmen ins Pelagial abgetrieben werden, ist noch niemals eine Tierart der Sandlückenregion mit dem Planktonnetz erbeutet worden, ein Umstand, der wohl für die späte Entdeckung dieser Biozönose mit verantwortlich ist. Weiterhin kenne ich kein Tier dieser Fauna, das ein Larvalstadium im Pelagial durchmacht. Vielmehr haben alle Arten direkte Entwicklung oder die Larven leben wie z. B. bei den Harpacticoiden im gleichen Biotop wie die erwachsenen Tiere. Schließlich mag das völlige oder fast völlige Fehlen einer Makrofauna eine geringe Vernichtungsziffer bedingen.

2. *Turbanella-hyalina* Biozönose. Diese Biozönose bewohnt die Gebiete des feinkörnigen, reinen Sandes. Sie findet sich in der Kieler Bucht von ca. $\frac{1}{2}$ m bis mehrere m Tiefe. Ich kenne sie besonders von Sandbänken, wie sie stellenweise in einiger Entfernung der Küste gebildet werden, so vor Strände, weiterhin im ganzen Sandgebiet von Laboe bis nördlich der Kolberger Heide. Ihre Leitart ist das

Gastrotrich *Turbanella hyalina*, das diese Zone in großen Mengen bewohnt, während andere Gastrotrichen (*T. cornuta*, *Dactylopodalia baltica*) nur selten in sie eindringen. Weitere stenöke Arten dieser Region finden sich unter den Turbellarien, ich nenne *Cicerina brevicirrus* Meixner, *Paracicerina laboeica* Meixner, *Schizorynchoides diplorchis* Meixner, *Thylacorhynchus caudatus* Meixner, *Th. conglobatus* Meixner, *Diascorhynchus borealis*, weitere finden sich unter den Acölen. Auch der Tardigrade *Batillipes mirus* gehört hierher, obwohl er nicht an allen Stellen der Biozönose nachweisbar ist. Die Copepoden *Ectinosoma tenuissima* und *Paramesochra holsatica* haben hier ihren Hauptlebensraum. Insgesamt ist aber die Zahl der echt stenöken Arten geringer als in der Halammohydra-Biozönose. Die Makrofauna ist reicher entwickelt, gestattet aber ziemlich schlecht eine Charakterisierung der Region. Am engsten gebunden an diese ist die kleine Cumacee *Pseudocuma longicorne*. Weiterhin leben hier in großer Zahl *Cardium edule*, *Mya arenaria*, *Crangon vulgare* und die *Bathyporeia*-Arten, während *Arenicola marina*, *Macoma balthica* und *Corophium volutator* nur als gelegentliche Gäste in geringer Zahl auftreten. Die vertikale Gliederung ist hier weniger ausgeprägt. Zur Oberflächenfauna gehören besonders Ostracoden der Gattung *Leptocythere* und einige Copepoden, z. B. *Ectinosoma curticorne* und *E. elongatum*, einige *Laophonte*-Arten und *Huntemannia jadensis*, alles atypische Arten, die zum Teil bis in die Region des gelbgrauen Schlickes reichen. Auch die Acoelen sind hier reich vertreten. Zur Fauna des Lückensystems gehören die vorhin angeführten Gastrotrichen, Turbellarien und Tardigraden.

3. *Arenicola*-Biozönose. Der küstennahe und gelegentlich trocken liegende detritusreiche Sand wird von einer anderen Lebensgemeinschaft bewohnt. Die Sandlückenfauna verschwindet allmählich, während die Oberflächenfauna noch reich entwickelt ist, aber keine Gastrotrichen und nur wenige Turbellarien enthält. Die Hauptmasse der Mikrofauna bilden Ciliaten. In der Makrofauna zeigen *Arenicola marina* und *Corophium volutator* hier ihre Hauptentwicklung, daneben kommen in mehr oder minder großer Zahl *Eteone longa*, *Cardium edule*, *Macoma baltica*, *Mya arenaria*, *Nereis diversicolor* und *Hydrobia ulvae* vor; die meisten dieser Arten reichen in ihrem Lebensraum über die *Arenicola*-Biozönose hinaus, *Eteone longa* und *Macoma baltica* in den gelbgrauen Schlick, *Mya arenaria* und *Cardium edule* in die *Turbanella-hyalina* Biozönose, *Hydrobia ulvae* nach beiden Seiten.

4. *Otoplana*-Biozönose. Während die vorigen Biotopie eine allmähliche Annäherung an die Schlammregion erkennen ließen, steht das *Otoplana*-Biotop in mehr als einer Hinsicht abseits. Es besteht aus sehr grobem Kiesmaterial, das in der Korngröße an den *Polygordius*-Schell erinnert. Dieses Material liegt in einem schmalen Streifen von ca. 30—70 cm Breite direkt am Küstensaum, und zwar in den Regionen stärkerer Wellenbewegung, wo nicht vorgelagerte Sandbänke den Wellenstoß auffangen. Ich kenne in der Kieler Bucht derartige Zonen an der Küste von Schilksee, zwischen Bottsand und Schönberg, sowie nördlich von Bülk. Das Material dieser Zone liegt selten ruhig, sondern wird von jedem leisen Wellenschlag umhergewirbelt, außerdem verschiebt sich die Zone selbst mit dem Stande des Wassers. In dieser merkwürdigen Region, in der man keinerlei Lebewesen vermuten würde, lebt nun eine artenarme, aber streckenweise extrem individuenreiche Mikrofauna. Dominierend sind die lithophoren Turbellarien und zwar *Coelogynopora biarmata* Steinböck sowie zwei noch unbeschriebene *Oto-*

plana-Arten. Daneben leben hier einige Kalyptorhynchier, z. B. *Diascorhynchus brevicaudatus* Meixner, außerdem haben die Arten der Gattung *Xenotrichula* (Gastrotrichen) hier ihren Hauptlebensraum. Weiterhin finden sich noch einzelne ziemlich euryoekische Arten hier vor, z. B. der Oligochaet *Fridericia bulbosa*, das Rädertier *Encentrum marinum*, der Copepode *Leptastacus spinicaudatus* sowie einige Nematoden. Alle Arten müssen als „Lückenfauna“ angesprochen werden; einige ihrer Arten erreichen dabei eine beträchtlichere Größe als es in der Lückenfauna der Halammohydra-Biozönose der Fall ist. Die „Korngröße“ des Biotops ist ja auch beträchtlich größer und demnach auch das Lückensystem. Auch in dieser Beziehung besteht ja Übereinstimmung mit dem *Polygordius*-Schell, in dem ja noch Arten wie *Polygordius* zur Lückenfauna gehören. Ein auffallendes Merkmal der Otoplanen-Zone ist die unglaublich schnelle Bewegung mehrerer ihrer Vertreter (*Otoplana*, *Xenotrichula* u. a.). Um Mißverständnisse zu vermeiden, möchte ich betonen, daß natürlich nicht alle Otoplaniden der Kieler Bucht an die Otoplanen-Biozönose gebunden sind, sie dominieren hier nur individuenmäßig. Andere Otoplaniden-Arten besiedeln die Halammohydra- und *Turbanella-hyalina*-Biozönose.

5. *Corbula*-Biozönose. Mit diesem Biotop beginnen wir die Unterbiozönosen der Schlammregion. Sie bewohnt in erster Linie gelbgrauen Schlamm und schließt sich an die Feinsandregion an. Auch tiefenmäßig schließt sie sich an den Sand an und findet sich meist in 6—15, gelegentlich bis 20 m Tiefe. Besonders gut kenne ich sie zwischen Schilksee und Strande, ferner nördlich der Kolberger Heide und in weiten Zonen zwischen Stoller-Grund, Gabelsflach und Langeland. Das Material des Biotops macht bei erster Betrachtung den Eindruck von toniger Konsistenz, es besteht aus fein flockigem Material, durchmischt mit einer wechselnden Menge feiner Sandkörnchen. Der Sand wird aber meist erst beim Auswaschen erkennbar. Ist er in größerer Menge vorhanden, so wird die Zone sehr artenarm. Da also das Feinmaterial bei weitem überwiegt, rechne ich dieses Biotop zur Schlammregion. Die Oberfläche wird meist von kleinen Kotklümpchen bedeckt und ist streckenweise mit Trümmern abgestorbener Seegrasblätter durchsetzt. Besonders charakteristisch für diese Region sind meiner Erfahrung nach die Muschel *Corbula gibba*, die Polychaeten *Pectinaria Koreni* und *Sphaerodorum balticum*, der Amphipode *Pariambus typicus*, die Schnecke *Nassa reticulata* und an selteneren Tieren *Cultellus pellucidus*, *Philine aperta* und *Procarinina remanei*. Diese Arten werden aber häufig an Individuenzahl von mehr euryoekischen Arten übertroffen, und zwar ergeben sich dabei Beziehungen zur Schlamm- und zur Feinsandregion. Mit letzterer sind *Huntemannia jadensis* (Copepode), *Leptocythere*-Arten (Ostracoden), *Hydrobia ulvae* sowie in der freien Bucht *Eudorellopsis deformis* (Cumacee) und *Leptochelia danica* (Tanaide) gemeinsam, doch überwiegen die beiden letztgenannten in der *Corbula*-Biozönose. Mit der Fauna des schwarzen Schlammes gemeinsam sind *Ophiura albida*, *Scrobicularia plana*, *Syndosmya alba*, *Cyprina islandica* (seltener), *Terebellides stroemii* (sehr häufig), *Euchone papillosa*, *Nephtys spec.* (häufig), *Cardium fasciatum* (häufig), *Montacuta bidentata* (sehr häufig). Weitere nicht seltene Tiere dieser Zone sind die Priapuliden, *Microdeutopus gryllotalpa* (Amphipode), *Pontoporeia femorata* (Amphipode), *Pleurogonium rubicundum* (Assel), *Eteone longa*, *Exogone gemmifera*, *Fabricia sabella*, *Scoloplos armiger*, *Polydora quadrilobata*, *Harmothoe sarsi* und andere Polychaeten. Dominierend tritt streckenweise *Macoma baltica*, *Diastylis rathkei* und *Acera bullata* auf.

Die Mikrofauna dieser Region variiert regional beträchtlich, und zwar mit dem Grad der Beimengung von pflanzlichem Detritus. Besonders die Nematoden nehmen bei Anreicherung mit Seegrasteilen stark zu. Auch die Turbellarien der Schlammregion treten in derartigen Zonen auf. Gleichmäßiger verteilt sind die Kinorhynchen, deren Arten (*Pycnophyes* und *Trachydemus*) hier ihre Hauptfaltung zeigen. Als typischer Ostrakode sei noch *Eucythere undulata* genannt. Foraminiferen sind vorhanden ohne jedoch die Arten- und Individuenzahl zu erreichen wie in dem folgenden Biotop.

In mehr als einer Hinsicht erinnert diese Biozönose an die „*Abra*-community“ Petersens, aber die Tatsache, daß streckenweise nicht *Abra*, sondern gerade *Macoma baltica* dominiert, hielt mich von einer Identifikation ab, zumal, da die Mikrofauna der „*Abra* community“ nicht angeführt ist und daher nicht verglichen werden konnte.

6. *Laophonte-horrída*-Biozönose. Die tiefen Rinnen in den Förden und zwischen den Flachs werden meist von einem dunklen Schlamm eingenommen. Ihre Makrofauna läßt sich gegen die vorige Gemeinschaft nur schlecht abgrenzen. Ihr fehlen natürlich die typischen Arten jener Biozönose wie *Sphaerodorum balticum*, *Corbula gibba* (meist) usw., sie selbst besitzt jedoch kaum typische Großarten, *Cyprina islandica* und die *Astarte*-Arten sind durchschnittlich häufiger. *Ophiura albida*, *Terebellides stroemii*, *Nephtys* sind häufig, *Macoma baltica*, *Syndosmya alba*, *Tellina calcarea*, *Buccinum undatum* treten unregelmäßiger auf. Am ehesten scheinen mir *Rissoa striata* und in der freien Bucht *Ampelisca macrocephala* zur Kennzeichnung heranziehbar zu sein. Anders steht es mit der Mikrofauna. Hier sind unter den Copepoden *Laophonte horrida* führend, sowie einige *Amphiascus*-Arten und *Cletodidae*, Ostracoden aus den Gattungen *Cytheridea*, *Cythereis*, *Kyphocythere*, *Paracyprideis*, *Cytheropteron* und *Macrocythere*¹⁾ sind sehr häufig, ferner ist hier der Hauptlebensraum der Foraminiferen, von denen in den Förden *Rheophax*-Arten, in den Gebieten der freien Bucht aber *Textulariden* dominieren. Kinorhynchen sind seltener, Nematoden treten stark zurück, Turbellarien fehlen.

In der freien Kieler Bucht scheinen weite Uebergangsregionen zwischen den beiden Biozönosen des Schlammes zu bestehen, in der Kieler Förde ist die Grenzlinie jedoch ziemlich scharf. Die stärker H_2S -reichen Schlammgebiete der Kieler Innenförde seien hier außer Acht gelassen, ebenso wie die Schlammgebiete der Strandtümpel.

Standortsgemeinschaften treten im Gebiet der beiden Schlammzönosen nur in geringem Maße hervor. Am schärfsten ist die Fauna der „Fremdkörper“ gekennzeichnet. Es sind größere Gegenstände, die längere Zeit über die Schlammoberfläche herausragen oder ihr aufliegen; in den Gebieten der Schiffsfahrtswege sind es hauptsächlich Kohlschlacken, die oft in großen Mengen den schwarzen Schlamm bedecken, in den anderen Gebieten Schalen und Schalenrümpfer von *Cyprina*, schließlich kleinere der Schlammoberfläche aufliegende Seegras- und Algenstücke. Die Fauna der Kohlschlacken und *Cyprinaschalen* ist nahezu identisch. Leitform ist die Tunikate *Styela coriacea*, die überall in großer Zahl auftritt. In der freien Kieler Bucht sind hier noch *Halecium halecinum* und *Sertularia cupressina* häufig, außerdem gehören hierher *Metridium dianthus*, *Halichondria panicea*, *Ficulina ficus*, *Barentsia gracilis*, *Eucratea loricata*. Nur wenige Arten sind dem Schlamm

¹⁾ Über diese Arten wird demnächst Herr W. Klie eine genauere Darstellung veröffentlichen. Ihm verdanke ich auch die Bestimmung dieser Formen.

und seinen Fremdkörpern gemeinsam, es sind die Polychaeten *Stylarioides plumosus*, *Terebellides stroemii* und *Amphitrite figulus*, sie bevorzugen die Kohlschlacken, deren Spalten und Nischen sie besiedeln.

Wesentlich anders ist natürlich die Besiedelung der kleinen Pflanzentrümmer, oft sind es ja nur $\frac{1}{2}$ —1 cm lange Stückchen von Seegrassblättern. Sie werden hauptsächlich von dem Amphipoden *Pariambus typicus* sowie Hydroidpolypen der Gattung *Perigonimus* besiedelt, außerdem sitzen ihnen zahlreich sessile Foraminiferen der Gattung *Crithionina* und *Dendrophrya* auf, deren Hauptverbreitung im Phytal liegt. Übrigens lebt im Schlamm eine nicht sessile, noch unbeschriebene Art der Gattung *Crithionina*.

Interessant ist, daß gerade diese „Fremdkörperfauna“ des Schlammes ganz enge Beziehung zu den echten Epizoen zeigt. Es finden sich hier alle Übergänge von euryoeken Fremdkörperbewohnern, die sowohl lebloses Material als auch lebende Tiere als Substrat benutzen, bis zu eng an bestimmte Lebewesen gebundenen Epizoen. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß auf Halacariden eine *Perigonimus*-Art gefunden wurde, daß das Bryozoen *Vesicularia familiaris* in der Kieler Bucht nur als echtes Epizoon austritt, daß *Pariambus typicus* in anderen Regionen als Epizoon von *Asterias rubens* gilt.

Eine Vertikalschichtung in Oberflächenbewohner und Innenbewohner der Schlammschicht ist vorhanden, ohne daß die Grenzen jedoch scharf wären. Die Oberflächenfauna setzt sich sowohl aus vagilen wie aus hemisessilen Tieren zusammen. Sie besteht hauptsächlich aus Tieren, die der Mikrofauna angehören oder aus kleineren Repräsentanten der Makrofauna. Ihr gehören an unter den Polychaeten: *Castalia punctata*, *Aricidea jeffreysi*, *Exogone gemmifera*, sowie Phyllocociden, unter den Malacostraken *Pleurogonium rubicundum* und wohl einige Amphipoden (*Amphilochoides odontonyx*), die Schnecken *Rissoa striata* und *Hydrobia ulvae*, Halacariden, die Turbellarien, Ostrocoden (besonders *Kyphocythere*, *Cythereis*, *Cytheropteron*). Soweit sich diese Formen auf der Schlammoberfläche bewegen, sind sie mit langen Extremitäten ausgestattet, der Rumpf ist abgeplattet und oft mit Dornen und Stacheln besetzt, wie es besonders deutlich die Ostrocoden der Gattung *Cythereis* zeigen. Die hemisessile Oberflächenfauna wird hauptsächlich durch die Foraminiferen repräsentiert, hinzukommen einige Polychaeten, deren Gehäuse der Schlammfläche aufliegen wie *Fabricia sabella*, *Polydora quadrilobata* und z. T. *Terebellides strömi*. Diese letzten Formen leiten aber bereits zur hemisessilen „Innenfauna“ des Schlammes über, die aus den im Schlamm steckenden Muscheln, Polychaeten und Aktinien (*Halocampa*) besteht. Von der Oberflächenfauna führt auch ein Weg zu einer vagilen „Innenfauna“. Ein ökologisches Zwischenglied stellen alle jene Formen dar, die sich zwar häufig an der Oberfläche aufhalten, aber sich auch im Schlamm wühlend fortbewegen können, also die Kinorhynchen. Die Mehrzahl der Schlammcopepoden, Ostrakoden wie *Cytheridea* und von Mitgliedern der Makrofauna dürfen wohl *Capitella capitata*, die *Nephtys*-Arten und *Acera bullata* hierher gehören. Die vagile Innenfauna schließlich besteht nur aus wenigen Arten der Makrofauna, wie *Philine aperta*, den Priapuliden und den Prosobranchiern *Nassa reticulata*, *Buccinum undatum* und *Neptunea antiqua*. Eine diesen Arten biologisch entsprechende Mikrofauna habe ich nicht gefunden. Daß diese Innenfauna in ihrem Aufenthalt auf eine schmale Zone unterhalb

der Oberfläche beschränkt ist und gelegentlich an die Oberfläche kommt, bedarf wohl keiner besonderen Erwähnung.

Dieser Überblick über das Benthos hat eine ungewöhnlich reiche Gliederung in Biozosen ergeben. Dabei war es stets die Mikrofauna, die sich besser zur Charakterisierung eignete als die Makrofauna. Sie beherbergt also offenbar einen größeren Reichtum stenöker Arten.

Das Phytal bietet zwar gleichfalls recht verschiedene Biotope, zeigt aber eine viel geringere Gliederung in Biozosen. Daß es in der Kieler Bucht Seegraswiesen und Algenregionen gibt, ist lange bekannt. Die bisherigen Arbeiten (Möbius, Reinke) haben auch ein Bild von der regionalen Verteilung von Seegras- und Rotalgenregionen zu geben versucht, eine detaillierte Schilderung der „Struktur“ dieser Regionen, wie sie gerade die Oekologie braucht, vermißt man jedoch noch. Dieser Mangel ist um so fühlbarer, als gerade in der Ostsee viele Gebiete einen wesentlich anderen Aufbau zeigen als Gebiete von ähnlichen Algenarten in der Nordsee. Laminarien- und Fucusregion z. B. sind in Nord- und Ostsee vollkommen verschieden. Ich werde deshalb hier eine kurze Schilderung der Phytalregionen geben, wie ich sie auf meinen mehr als 150 Fahrten kennen gelernt habe. Ich kenne dadurch in erster Linie die Kieler Förde, in zweiter die Eckernförde, den Stoller Grund, Gabelsflach, die Regionen südlich von Langeland und vor Fehmarn. Herr Privatdozent Dr. K. Hoffmann, Kiel, teilte mir auch seine eigenen Erfahrungen über dieses Gebiet mit, wofür ich ihm vielmals danke.

Fast der ganze Boden der Kieler Bucht ist mit einem Phytal bedeckt, nur die tiefen Rinnen sind vegetationsfrei. Innerhalb der Vegetationszone unterscheidet sich eine Laminaria-Delesseria-Region, eine Furcellaria-Region, eine tiefe Fucuszone, eine Strandfucuszone, die Zosterawiesen und die Ulva-Region.

Flächenmäßig nimmt die Laminaria-Delesseria-Region den Hauptteil ein. Sie gedeiht überall in den tieferen Zonen, hauptsächlich zwischen 10 und 20 m, und meidet die Flachzonen oberhalb 5 m vollkommen. Nur selten steht sie daher auf steinigem und sandigem Gebieten (z. B. bei Tonne C), in der Regel bedeckt sie den Schlamm Boden. Hier ist natürlich ein Anhaften der Algen nur an Festkörpern auf der Schlammoberfläche möglich und das sind lebende und tote Muscheln der Gattungen *Cyprina* und *Astarte*. Auf der Muschel sitzt meist eine, selten mehrere Laminarien, ihre Basis ist umgeben von einem Buschwerk kleinerer Algen, vor allem *Delesseria*, *Phyllophora*, *Polyides*, aber auch *Furcellaria* u. a. Daneben können auch bis 15 cm hohe Büsche der Bryozoe *Eucratea loricata* wachsen. Nicht selten sitzen nur diese kleineren Formen auf Muschelschalen und die Laminarien fehlen. Diese Buschgesellschaften bilden aber keine einheitliche Vegetationsdecke, im Gegenteil, die Einzelbüsche dürften meist meterweit voneinander entfernt stehen. Ich hatte deshalb zuerst beim Arbeiten mit der einfachen Dredge und dem Bodengreifer diese Zone übersehen. Nur an den wenigen Stellen, wo Steine in mehreren Metern Tiefe dicht liegen, kann diese Algendecke dichter werden. Dieses Verhalten sowie die Beschränkung auf größere Tiefen unterscheidet die Laminarienregion der Kieler Bucht scharf von der Laminarienzone um Helgoland.

Die Furcellaria-Region schließt sich meist an die Laminarienzone in etwas flacheren Gebieten an. Sie bedeckt meist die ca. 5—10 m tiefen Sandregionen der freien Bucht, so ist sie auf dem Kleverberg, auf dem Stoller Grund, auf Gabelsflach, Gulstavflach und anderen Orten verbreitet; in die Kieler Förde dringt sie ebenso wie die Laminarienregion nur bei Tonne C und in der Strander Bucht vor. In ihr sind die Büsche von *Furcellaria* dominierend, während *Phyllophora* und besonders *Delesseria*

mehr zurücktreten; *Ceramium* kommt wie fast überall dazwischen vor. Großalgen wie *Laminaria* fehlen, nur *Fucus serratus* tritt stellenweise in diesem Gebiet auf. Auch hier ist die Vegetation überaus locker, so daß man von keiner Pflanzendecke sprechen kann, nur an Stellen mit größeren Steinblöcken kann sie diese mit dichtem Rasen überziehen.

Fucus kommt in der Kieler Bucht sehr weit zerstreut, aber nur selten führend in einem Bestand vor. Am leichtesten läßt sich noch die Strandfucuszone charakterisieren. Sie tritt überall dort auf, wo vor einem Kliff Steine über eine flache Uferzone verteilt sind, so bei Möltenort, zwischen Labö und Stein, bei Altenhof usw. Die Verteilung ist locker bis mäßig dicht, niemals jedoch so dicht wie an Felsenküsten. Meist reichen die Fucuspflanzen — es handelt sich um *Fucus vesiculosus* — bis an die Wasseroberfläche. Ist gleichzeitig eine Seegraszone vorhanden, so liegt diese tiefer als die Strandfucuszone.

Die tiefe Fucusregion, die sich faunistisch scharf von der Strandfucuszone unterscheidet, kenne ich nur von wenigen Stellen, vom Südstrand der Eckernförder und in der Hohwachter Bucht. Sie muß, nach den oft zahlreich angetriebenen Büschen zu urteilen, jedoch weiter verbreitet sein. Sie besteht aus *F. vesiculosus* und *F. serratus*, die in 3—6 m Tiefe wachsen, z. T. auf steinigem Sandboden, z. T. aber auch auf Schlamm Boden. Auf diesem sind sie durch zahlreiche Miesmuscheln verankert, die zusammen mit angespannten Seegrasblättern, Rotalgenstücken dichte Bänke bilden, die auch den *Fucus* halten, also ein Lebensbezirk, der an die von Nienburg beschriebenen *Fucus*bestände im Königshafen auf Sylt erinnert. Der Name „tiefe“ Fucuszone ist natürlich nur relativ zu nehmen. Außer in den beiden genannten Regionen findet sich *Fucus serratus* vereinzelt im Gebiet der *Furcellaria*region und in den Seegraswiesen.

Die *Zostera*-Wiesen bilden einen dichten geschlossenen Bestand, der in Streifen, nur unterbrochen von kleineren oder größeren Feinsandgebieten, die flachen Küstenregionen der Förden und Buchten besiedelt. In diesen Wiesen wächst natürlich nicht *Zostera* allein, außer feinen epiphytischen Rotalgen kommen hier *Ceramium*, vereinzelt auch *Furcellaria*, *Fucus* und gelegentlich in großer Zahl und streckenweise sogar dominierend *Chorda filum* vor.

Die *Ulva*-Bestände sind räumlich eng begrenzt. Sie bilden sich in flachen, ruhigen Buchten auf „unreinem“ Grund, der häufig mit *Mytilus*bänken bedeckt ist, so z. B. in der Heikendorfer Bucht, z. T. in der Wendtorfer Bucht usw. Die *Ulva*-Bestände sind nur selten rein, sie sind häufig von einzelnen *Zoster*aflecken durchsetzt und gehen kontinuierlich in die *Zoster*wiesen über.

Die Unterschiede dieser Phytalbiotope sind recht beträchtlich, so daß man eine scharfe Gliederung der Phytalfauna in Biozosen erwarten sollte. Wie ich aber schon vorhin betonte, trifft diese Annahme nicht zu, die Faunen-Differenzen sind erstaunlich gering. In der Artenzahl finden sich allerdings wesentliche Unterschiede, diese ist in der *Laminaria*-*Delesseri*region bei weitem am größten und nimmt über die *Furcellaria*- und tiefe *Fucus*region zu den *Zostera*-Wiesen und schließlich zu den *Ulva*-Beständen und der Strandfucuszone ab. Aber das sind nur quantitative Unterschiede, qualitative, wie sie gerade für eine Biozosencharakterisierung besonders wichtig sind, fehlen fast vollkommen. Es finden sich also nur in der artenreichsten Zone stenöke Arten, während die artenärmeren Regionen nur von mehr oder minder euryoeken Phytaltieren bewohnt werden. Das gilt nach den bisherigen Untersuchungen sowohl für die Makro- wie für die Mikrofauna, nur für die Harpacticoiden erscheinen noch geringe und für die Nematoden stärkere qualitative Differenzen der Phytalzone möglich; auf diesen Gruppen

beruht also noch die Hoffnung, einmal zu einer exakteren Charakterisierung der Phytalregionen durch stenöke Tierarten zu gelangen.

Wenn auch das Artenmaximum bei weitem in der Laminaria-Delesseria-Zone liegt und die übrigen Phytalfaunen nur als verarmte Zweige dieser „Stammfauna“ erscheinen, so liegt doch nicht die maximale Individuenhäufigkeit aller Arten in dieser Zone und dies veranlaßt mich, noch eine etwas genauere Schilderung der einzelnen Phytalfaunen zu geben.

Die Laminaria-Delesseria-Region enthält über 80 % aller Phytalarten. Sie zeigt eine ziemlich deutliche Gliederung in Standortsgemeinschaften, und zwar in eine Fauna der Thallusspreite von Laminaria, in eine Fauna der Rotalgenbüsche und eine Fauna der Laminarienrhizoiden.

Die Thallusspreite ist besonders von sessilen Arten besiedelt; weitgehend stenöke Arten sind dabei besonders Bryozoen wie die Tubulipora-Arten, Hippothoa hyalina, Lichenopora, einige Membranipora-Arten, die Polychaeten Spirorbis pagenstecheri und Pomatoceros triqueter, sowie das Hydrozoen Obelia geniculata. Sehr häufige, aber weiter verbreitete Bewohner der Laminarienspreite sind Alcyonidium polyoum, Crisia eburnea, Membranipora aurita, M. pilosa, die Scyphopolypen von Aurelia aurita und Cyanea capillata, Nicolea zostericola, Spirorbis borealis, Halichondria panicea, seltener kommen Pachychalina limbata, Sycon ciliatum, Crisiella producta vor. Die Mikrofauna wird, abgesehen von Crithionina- und Folliculina-Arten, im wesentlichen von Nematoden und Copepoden gestellt, inwieweit sich unter diesen spezifische Arten finden, werden künftige Untersuchungen zeigen. Die vagile Makrofauna besteht aus Dorididen und den weit verbreiteten Prosobranchiern Lacuna divaricata, L. pallidula, Rissoa octona und R. inconspicua.

Den Rotalgenbüschen an der Basis von Laminaria fehlen natürlich die oben genannten fast stenöken Arten weitgehend, häufig sind dagegen Crisia eburnea, Nicolea zostericola u. a., noch bedeutend häufiger als an der Spreite die Crithionina-Arten und Reniera cinerea. Typische Bewohner dieses Standortes sind jedoch mehrere Hydroiden (Sertularella rugosa, Calyccella syringa, Grammaria serpens), Leucosolenia blanca, einige Bryozoen (Valkeria uva, Bowerbankia imbricata), Kamptozoen (Pedicellina glabra), sowie die Mehrzahl der Amphipoden (Amphitoe rubricata, Dexamine spinosa, Apherusa bispinosa, Caprella linearis, Phthisica marina) usw. In der Mikrofauna sind hier die Ostracoden, Copepoden und Rotatoria unvergleichlich viel häufiger als auf der Laminarienspreite und auch die Nematoden treten keinesfalls in geringerer Artenzahl auf. Es sind also gerade diese Büsche der Laminaria-Delesseria-Region, die die maximale Entwicklung der Mikrofauna im Phytal zeigen. Die Besiedelung der Bryozoenbüsche von Eucratea loricata ähnelt der der Rotalgenbüsche.

Die Fauna der Furcellaria-Region ist nur ein verarmtes Abbild der Rotalgenfauna der Laminaria-Delesseria-Zone. Ihr fehlen natürlich alle Tiere der Laminarien, aber auch unter den Rotalgenbewohnern im engeren Sinne fehlen manche oder sind selten, so die Polypen Sertularella rugosa, Calyccella syringa, Grammaria serpens, mehrere Bryozoen, die Leucosolenia-Arten excl. L. complicata, Pedicellina glabra u. a. Dagegen wüßte ich vorläufig keine Art zu nennen, die hier ihr Häufigkeitsmaximum aufweist. Zwar sind nach meinen Notizen Dinophilus taeniatus, Dendronotus arboreus, Lucernaria quadricornis, Palio lessoni u. a. hier häufiger gefunden worden als in der Laminaria-

Delesseria-Region, doch kann dies bei dem jahreszeitlich eng begrenzten oder stark fluktuierendem Auftreten dieser Arten auf Zufall beruhen.

Anders liegt die Sache bei den Tieren der Fucusregion. Die Artenzahl ist hier allerdings noch geringer als in der Furcellariaregion, besonders die Mikrofauna mit Ausnahme der Nematoden ist stark verarmt, an Harpacticoiden kommen nur noch wenige Arten vor und an Ostracoden nur eine relativ geringe Individuenzahl der stark euryoeken Phytalbewohner wie *Cythere lutea*, *C. viridis*, *Cytherura nigrescens*, *Xestoleberis aurantia*, *Paradoxostoma variabile*. Andererseits gibt es zweifellos Arten, die hier ihre maximale Entwicklung erreichen. Fast als stenöker Fucusbewohner darf der Hydroidpolyp *Dynamena pumila* angesprochen werden, der fast stets *Fucus serratus* in großer Zahl überzieht. Ihnen schließen sich mit einem etwas schwächeren Grad von Stenökie die Bryozoen *Flustrella hispida* und *Alcyonidium hirsutum* sowie der Schwamm *Pachychalina limbata* an. Euryöke Arten mit sehr großer Individuenmenge sind die Tunikaten *Ciona intestinalis* und *Dendrodoa grossularia*, die oft die Fucusbüsche dicht bedecken, die Polychaeten *Spirorbis borealis* und *Fabricia sabella* und die Hydroidpolypen *Campanularia johnstoni* und *Laomedea loveni* sowie junge Tiere von *Mytilus edulis*. Läßt man das sekundäre Vorkommen an Brückenpfählen außer acht, so liegt auch für *Clava multicornis* der Hauptlebensraum in der tiefen Fucuszone; diese Art bevorzugt die Furchen um die Blasen von *Fucus vesiculosus*.

Wenn auch die Artenzahl dieser Region höchstens mittelmäßig genannt werden darf, so kommen doch in ihr die größten Individuendichten vor, die ich im Phytal kenne. Eine nur durchschnittlich besetzte kleine Pflanze von *Fucus vesiculosus* war mit 2993 Individuen von *Spirorbis borealis* besetzt, auf den Quadratmeter Fucusoberfläche berechnet waren es 16000. Auf einer stark besetzten Pflanze von *Fucus serratus* zählte ich 6642 Exemplare der Tunikate *Dendrodoa grossularia*, das sind auf den Quadratmeter Fucusoberfläche berechnet 60000. Gleichzeitig war dieser Busch mit 2 Aktinien, 6 Exemplaren von *Ciona intestinalis* und Kolonien von *Dynamena pumila*, *Flustrella hispida*, *Alcyonidium hirsutum*, *Halisarca dujardini*, *Leucosolenia* sp. besiedelt. Die Fucusbüsche sind oft mit einer kontinuierlichen Schicht sessiler Tiere überzogen, nur die Zweigenden sind frei. Auffallend ist, daß es gerade Mikroorganismen, vor allem Strudler sind, die hier einen so großen Individuenreichtum entfalten. Von den S. 204 skizzierten Nahrungswegen dominiert also bei weitem derjenige, der ohne Einschaltung der Großpflanzen von den Partikeln des freien Wassers zu einer Mikro- und Makrofauna führt. Ihm gehören hier mindestens 60 % der Arten und über 80 % der Individuen an. Die Pflanzen selbst fungieren in dieser Region also fast allein als Siedelungssubstrat für Mikroorganismen und nur in minimalem Maße als direkte Nahrungsquelle für seine tierischen Bewohner. Es nähert sich also die tiefe Fucusregion sowohl in der Besiedelungsdichte als auch im Nahrungsweg dem Pfahlbewuchs.

Die Seegraswiesen zeigen ebenso wie die tiefe Fucusregion Anklänge an ein Pejusgebiet, d. h. Artenarmut bei starkem Individuenreichtum einzelner Arten. Höchstens 25 % der Arten der Phytalzone kommen in der Seegrasregion vor, und nur wenige von diesen sind häufig. Am meisten den Charakter eines stenöken Seegrastieres zeigt die Polyclade *Stylochoplana maculata*. Wie ich aber gezeigt habe (Remane 1929b) gilt diese Bindung nicht für alle Meere, in der Nordsee lebt diese Art zahlreich am Schotentang (*Halidrys siliquosa*) und nur die konforme Breite der Blätter scheint der Faktor zu sein, der diese Art in der Kieler Bucht an die Seegrasregion bindet. Nur in der Seegrasregion gefunden

habe ich bisher auch die Nemertine *Prostoma melanocephalum*, doch sind die Funde zu vereinzelt, um den Schluß auf ein stenökes Seegrastier zu gestatten.

In der Seegrasregion dominierende euryöke Arten sind die Malakostraken *Gammarus locusta*, *Idothea baltica*, *Jaera marina*, *Praunus inermis*, *Praunus flexuosus*, *Leander adpersus*, die Nemertinen *Lineus ruber* und *Amphiporus lactifloreus*, die Prosobranchier *Lacuna divaricata*, *L. pallidula*, *Rissoa octona*, *R. inconspicua*, weniger *Littorina litorea* und *L. obtusata*. Auffallend ist der Reichtum an Fischen, der leicht zu einem voreiligen Schluß auf Artenreichtum der Seegraswiesen führen könnte. *Nerophis ophidion*, *Syngnathus typhle*, *Spinachia vulgaris*, *Centronotus gunellus*, *Zoarces vivipara*, *Gobius flavescens* erreichen hier ihr Häufigkeitsmaximum.

Viel stärker als in der Makrofauna macht sich eine Artenabnahme in der Mikrofauna der Seegraswiesen bemerkbar; nur die Rotatorien machen insofern eine Ausnahme, als die euryöken Arten im Frühsommer hier extrem häufig sind und einige euryhaline Arten in die Seegrasregion vordringen, die den anderen Phytalregionen fehlen. An Ostracoden kommen nur dieselben verbreiteten Arten vor, die ich für die tiefe Fucusregion genannt habe, unter den Harpacticoiden bevorzugen nach Klie 1929 *Mesochra pygmaea* und vielleicht auch *Harpacticus uniremis* die Seegraswiesen und Fucusbestände. Wie sich in dieser Beziehung die mäßig häufigen Nematoden verhalten, können erst künftige Untersuchungen lehren.

Auffallend ist weiterhin die Armut der Seegraswiesen an sedentären und überhaupt an mikrophagen Tieren. *Spirorbis* ist nur selten, desgleichen treten Bryozoen spärlich und in geringer Artenzahl auf, von Polypen ist nur *Laomedea loveni* häufiger. Durch diese Erscheinung steht die Zosteraregion in scharfem Gegensatz zur tiefen Fucusregion; der durch Mikrophagen vermittelte Nahrungsweg von Partikeln des freien Wassers zur Makrofauna ist also in der Seegrasregion recht gering; immerhin zeigt die Häufigkeit der als Fischnahrung wichtigen *Praunus*arten, daß er keinesfalls fehlt. Dafür treten in der Seegrasregion die omnivoren Tiere, die für ein direktes Verzehren der Großpflanzen in Betracht kommen, stärker hervor (Prosobranchier, *Idothea*, *Gammarus*), ohne aber auch nur im entferntesten die zur Verfügung stehenden Pflanzenmassen voll auszuwerten. Immerhin dürfte nur die *Ulva*-Region in dieser Beziehung die Seegrasregion noch übertreffen.

Eine vertikale Schichtung besteht in der Zosteraregion insofern, als eine Fauna der Seegrasblätter, der Detritusschicht zwischen den Seegrasbüschen und des Wurzelwerks unterschieden werden kann. Das Wurzelwerk wird hauptsächlich von Benthalthieren besiedelt, die gegen O_2 Mangel und H_2S Reichtum besonders widerstandsfähig sind, z. B. von *Cephalothrix linearis*, *Halicryptus spinulosus*, *Capitella capitata*, *Scoloplos armiger*, *Acera bullata*, *Oncholaimus spec.* und anderen Nematoden.

Eine Mischung von Benthalthieren und Phytaltieren charakterisiert auch die *Ulva*-Region und die *Mytilus*bänke, Regionen über die ich ebenso wie über die Strandfucusregionen in späteren Arbeiten berichten werde.

Die in dieser kurzen Übersicht so scharf hervortretende Artenabnahme von der *Laminaria-Delesseria* zur *Zostera*-Region dürfte meiner Meinung nach keine für alle Meere gültige Erscheinung sein. In der Ostsee und auch in der Kieler Bucht herrscht ja eine abnorm starke Tiefenschichtung im Salz-

gehalt, und die Differenz zwischen durchschnittlichem Salzgehalt des Oberflächen- und des Tiefenwassers ist stärker als in „normalen“ Meeren. Die artenreichste Phytalzone ist aber die der tieferen und die artenarme die der flachen Wasserschichten, so daß ich in den verschiedenen Salzgehaltsverhältnissen der Phytalzone die primäre Ursache für die starke Differenz in der Artenzahl erblicke. Eine Bestätigung für diese Annahme ergibt die Tatsache, daß Arten, die in der Kieler Bucht auf die *Laminaria-Delesseria*-Region beschränkt sind, wie *Echinus miliaris*, *Spirorbis pagenstecheri* u. a. in anderen Meeren auch für *Zostera* angegeben werden. Selbst innerhalb der Kieler Bucht besiedelt das Bryozoon *Cribrella punctata* in den salzreicheren Gebieten noch *Zostera*, fehlt aber hier in den salzärmeren Förden.

J. Zusammenfassung.

Da die gesamte Arbeit nur einen vorläufigen Überblick über das bearbeitete Gebiet gibt, können nur wenige Punkte hier herausgegriffen werden.

Die Artendichte ist in der Kieler Bucht in der Vegetationszone (=Phytal) am größten, es folgt die Sandregion, am geringsten ist sie in der Schlammzone.

Die Tiere des Phytals, der Sandregion und der Schlammregion zeigen in ihrer Organisation wesentliche Unterschiede. Im Sand ist die Mikrofauna stark, die Makrofauna gering entwickelt, in der Schlammregion umgekehrt.

Die Verteilung der sessilen, der hemisessilen und der haptischen Tiere mit ihren Haftorganen auf die drei Hauptbiotope wird untersucht. Die Sandregion ist durch Fehlen der sessilen Tiere, Armut an hemisessilen, aber großer Reichtum an haptischen Tieren ausgezeichnet. Die haptischen Tiere des Sandes besitzen besonders Haftröhrchen, Haftpapillen und Haftringe als Haftorgane und diese in großer Zahl und weit über den Körper verteilt. Im Phytal erreichen die sessilen Tiere ihre maximale Arten- und Individuenzahl, in der Schlammregion dominieren die hemisessilen Arten.

Die Lokomotion durch Wimperbewegung ist in der Sandregion am reichsten entwickelt (Kriechen auf Wimpern), wird im Phytal geringer und tritt in der Schlammregion ganz zurück.

Eine Übersicht über die Ernährungstypen ergibt, daß im groben Sand die Diatomeenflora der Sandoberfläche als wichtigste Nahrungsquelle der Mikrofauna zu betrachten ist. Im Phytal existieren drei Nahrungswege: 1. Ein Weg von den Partikeln des freien Wassers über Mikroorganismen zu einer Mikrofauna und Makrofauna ohne Einschaltung der Nährstoffe der Pflanzen des Phytals. Diesem Weg gehören im gesamten Phytal über ein Drittel der Arten an, im Extremfalle (tiefe *Fucus*-Region) weitaus die Mehrzahl. 2. Ein Weg von der epiphytischen Mikroflora zu einer Mikro- und Makrofauna. 3. Ein Weg von den Teilen der Großpflanzen (*Laminaria*, *Fucus*, *Zostera*, *Delesseria*) zu einer Mikrofauna und Makrofauna. Diesem letzten Nahrungsweg gehören auffallend wenige Tierarten an, relativ am größten ist der Anteil in der Seegras- und der Ulvaregion.

Eine Gliederung in Biozoosen mit besonderer Berücksichtigung der Mikrofauna ergibt für das Benthos 6 Unterbiozoosen, 4 davon (die *Halammohydra*-Biozoose, die *Turbanella-hyalina*-B., die *Arenicola*-B. und die *Otoplanen*-B.) gehören der Sandregion, 2 (*Corbula*-B. und *Laophonte-horrida*-B.) gehören der Schlammregion an. Das Phytal zeigt trotz der starken Biotopunterschiede nur geringe qualitative Unterschiede seiner Fauna, jedoch starke Verschiedenheiten in der Artenzahl, die wohl in erster Linie auf den verschiedenen durchschnittlichen Salzgehalt der Biotope zurückzuführen sind. Die maximale Besiedelungsdichte zeigt die tiefe *Fucus*-Region.

Literaturverzeichnis.

- Arndt, W., 1928: Porifera in Dahl. Die Tierwelt Deutschlands. 4. Teil.
- Cori, J. J., 1923: Nahrungsaufnahme bei Nais, Stylaria und Ripistes. — Lotos, Prag. Bd. 71.
- Eichelbaum, E., 1909: Über Nahrung und Ernährungsorgane von Echinodermen. — Dissertation. Kiel. 1909.
- Hagmeier, A., 1930: Die Bodenfauna der Ostsee im April 1929 nebst einigen Vergleichen mit April 1925 und Juli 1926. — Berichte d. deutsch. wiss. Kommission für Meeresforschung. N.F. Bd. V. Heft 3.
- Hagmeier, A. u. Hinrichs, J., 1931: Bemerkungen über die Ökologie von Branchiostoma lanceolatum (Palls) und das Sediment seines Wohnorts. — Senckenbergiana. Bd. 13.
- Hesse, R., 1924: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.
- Klie, W., 1929a: Die Copepoda Harpacticoida der südlichen und westlichen Ostsee mit besonderer Berücksichtigung der Sandfauna der Kieler Bucht. — Zool. Jahrb. Syst. Bd. 57.
- 1929b: Beiträge zur Kenntnis der Ostracoden der südlichen und westlichen Ostsee, der festländischen Nordseeküste und der Insel Helgoland. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 134.
- 1929c: Ostracoda in G. Grimpe. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lief. 16.
- 1929d: Cytherura cochlearis nov. spec. Zool. Anz. Bd. 84.
- Kunze, G., 1923: Helgoländer Meeressalgen und die Assel Idothea. — Wiss. Meeresunters. N.F. Abt. Helgoland. Bd. 14.
- Meixner, J., 1928: Aberrante Kalyptorhynchia (Turbellaria Rhabdocoela) aus dem Sande der Kieler Bucht. I. — Zool. Anz. Bd. 77.
- 1929: Morphologisch-ökologische Studien an neuen Turbellarien aus dem Meeressande der Kieler Bucht. — Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. der Tiere. Bd. 14.
- Meyer, H. A. u. Möbius, K., 1871-72: Fauna der Kieler Bucht. Bd. 1 u. 2.
- Möbius, K., 1873: Die wirbellosen Thiere der Ostsee. — Bericht Comm. wiss. Unters. d. deutsch. Meere. Kiel. 1873.
- Mortensen, Th., 1925: An Apparatus for catching the Micro-Fauna of the Sea-Bottom.-Publ. Univ.Zool.Mus., Köbenhavn. Nr. 42.
- Nienburg, W., 1927: Zur Ökologie der Flora des Wattenmeeres. I. — Wiss. Meeresunters. Bd. 20. Abt. Kiel.
- Petersen, C. G. J., 1924: A brief summary of the Animal Communities in Danish Waters, based upon quantitative samples taken with the bottom sampler. — Amer. Journ. Science. vol. 7.
- Rauschenplat, E., 1901: Über die Nahrung von Tieren aus der Kieler Bucht. — Dissertation. Kiel. 1901.
- Reinke, J., 1893: Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Antheils. — 6. Bericht. Komm. wiss. Unters. deutsch. Meere in Kiel. 1887-91.
- Remane, A., 1926a: Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen der aberranten Gastrotrichen. I. — Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 5.
- 1926b: Marine Gastrotrichen aus der Ordnung der Chaetonotoidea. — Zool. Anz. Bd. 69.
- 1927a: Xenotrichula velox nov. gen. nov. spec., ein chaetonotoides Gastrotrich mit männlichen Geschlechtsorganen. — Zool. Bd. 71.
- 1927b: Halammohydra, ein eigenartiges Hydrozoon der Nord- und Ostsee. — Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 7.
- 1927c: Gastrotricha in G. Grimpe: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lief. 10.
- 1929a: Rotatoria. ibidem. Lief. 16.
- 1929b: Die Polycladen der Kieler Bucht. — Schriftl. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein. Bd. 19.
- Sars, G. O., 1911-1928: An Account of the Crustacea of Norway. 5-8. Bergen.
- Schellenberg, A., 1932: Neue Crustaceen der deutschen Küste. — Zool. Anz. Bd. 101.
- Schulz, Erich, 1932: Beiträge zur Kenntnis mariner Nematoden aus der Kieler Bucht. — Dissertation Kiel (auch in Zool. Jahrb. Syst. Bd. 62).
- Steinböck, O., 1931: Nemertoderma bathycola nov. gen. spec. — Vidensk. Medd. Dansk. Naturh., Forening. Bd. 90. 1930-31.
- Zelinka, K., 1927: Monographie der Echinodera. Leipzig.

