

Zur Ökologie der Acoela (Turbellaria) in der Deutschen Bucht¹

J. DÖRJES

II. Zoologisches Institut und Museum der Universität Göttingen und Forschungsanstalt für Meeres-Geologie und Meeres-Biologie „Senckenberg“, Wilhelmshaven

ABSTRACT: On the ecology of Acoela (Turbellaria) in the German Bight. Ecological investigations on the turbellarian order Acoela were carried out from 1962 to 1965 in List (Sylt), Helgoland, Wilhelmshaven and Juist. The sediments in the eulittoral of the Frisian Islands (Juist) and the Jade are structurally rather similar; sediment mobility or muddy components prevent establishment of an interstitial fauna. Helgoland possesses a great variety of different biotopes; this island harbors the highest number of species in the southern North Sea. In contrast to Juist, Sylt offers predominantly sandy biotopes; in addition to the mud-living species of the epifauna, a number of typical interstitial species was recorded. Of 82 species of Turbellaria Acoela identified, only 1 lives in greater sediment depths; all others are confined to the uppermost centimeters or millimeters of the sediment. Besides the sediment boundaries, the low water line forms an important population barrier. The differences in the sediments can be related to specific morphological and habitual adaptations of their inhabitants. Acoela living in interstitial spaces possess mostly a long and slender body form, which, in turn is correlated to internal organization. Most Acoela species which exist in the spaces between sand grains have an unpaired ovary, shifted from near the statocyst to the area behind the mouth opening. Big vacuoles in the peripheral parenchym counteract mechanical deformation by the sediment. Fixation mechanisms occur in form of tail plates, adhesive glands or caudal organs. The body of mud-living Acoela is usually short and stout. Special structural adaptations are absent. The determining factors in the colonization of mesopsammal biotopes are structure and composition of the sediment. Quantitative investigations at List on Sylt reveal the Acoela species *Haplogonaria syltensis* and *Pseudaphanostoma psammophilum* as being stenotope and stenobath. *H. syltensis* reaches population densities under favorable circumstances of up to 1500 individuals per 2.5 cm³. In *Haplogonaria syltensis* and *Pseudaphanostoma psammophilum* annual population fluctuations are not attributable to their reproductive phases which depend upon the season; population decline during summer and displacement from optimal living spaces is due to the vigorous development of competing oligochaetes and archiannelides.

EINLEITUNG

Die morphologisch-systematische Bearbeitung der acoelen Turbellarien im Bereich der deutschen Nordseeküste ergab 82 Arten. Mit der Beschreibung von 64 Arten, der Errichtung zahlreicher neuer Gattungen und mehrerer Familien wurde das von WESTBLAD (1948) vorgeschlagene System der Acoela revidiert (DÖRJES 1968).

¹ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Die in dieser Arbeit vorgelegten Daten zur Ökologie der Acoela beziehen sich auf Untersuchungen in den Gebieten um Juist, Sylt und Helgoland von 1962 bis 1965. Qualitative Befunde über die differenzielle Verteilung der einzelnen Arten auf die unterschiedlichen Lebensräume der Nordseeküste werden im ersten Teil abgehandelt. Sie bilden die Grundlage für eine vergleichende Lebensformanalyse und für allgemeine Aussagen über die Biotopbindung der Acoela. Gegenstand des dritten Teiles sind quantitative Untersuchungen zur Populationsdynamik einiger psammobionter Arten im Sandhang von Sylt.

ARTENVERZEICHNIS

Von den folgenden 82 Arten wurden 66 bei Helgoland (H), 17 bei Juist (J) und im Jagdgebiet (W) sowie 27 bei Sylt (S) nachgewiesen: *Achoerus pachycaudatus* DÖRJES 1968 (S, J), *Actinoposthia haplovata* DÖRJES 1968 (H), *Adenocauda helgolandica* DÖRJES 1968 (H), *Anaperus tvaerminnensis* (LUTHER 1912) (H, S, J), *Antigonaria arenaria* DÖRJES 1968 (H), *Aphanostoma album* DÖRJES 1968 (H, S, W), *Archaphanostoma agile* (JENSEN 1878) (H, S, J, W), *Archaphanostoma histobursalium* DÖRJES 1968 (H, S, W), *Archaphanostoma macrospiriferum* (WESTBLAD 1946) (H), *Archactinoposthia pelophila* DÖRJES 1968 (H), *Archocelis macrorhabditis* DÖRJES 1968 (H), *Atriofronta polyvacuola* DÖRJES 1968 (H, S), *Bursosaphia baltalimaniaformis* DÖRJES 1968 (H), *Convoluta convoluta* (ABILDGAARD 1806) (H), *Convoluta helgolandica* DÖRJES 1968 (H, S), *Convoluta norvegica* WESTBLAD 1946 (H), *Convoluta variomorphia* DÖRJES 1968 (H, S), *Diopisthoporus brachypharyngeus* DÖRJES 1968 (H), *Diopisthoporus psammophilus* DÖRJES 1968 (H), *Haplogonaria glandulifera* DÖRJES 1968 (H), *Haplogonaria macrobursalia* DÖRJES 1968 (H, S), *Haplogonaria simplex* DÖRJES 1968 (H, S), *Haplogonaria sinubursalia* DÖRJES 1968 (H), *Haplogonaria sylvensis* DÖRJES 1968 (H, S), *Haplogonaria viridis* DÖRJES 1968 (H), *Haplotestis curvatus* DÖRJES 1968 (H), *Mecynostomum auritum* (M. S. SCHULTZE 1851) (S, J, W), *Mecynostomum haplovarium* DÖRJES 1968 (H, S), *Nemertoderma spec.* (H), *Notocelis gullmarensis* (WESTBLAD 1946) (J), *Otocelis rubropunctata* O. SCHMIDT 1852 (H), *Otocelis westbladi* AX 1959 (H), *Paedomecynostomum bruneum* DÖRJES 1968 (H, S), *Parahaplogonaria maxima* DÖRJES 1968 (H), *Parahaploposthia avesicula* DÖRJES 1968 (H), *Parahaploposthia cerebroepitheliata* DÖRJES 1968 (H), *Paraphanostoma brachyposthium* WESTBLAD 1942 (H), *Paraphanostoma cycloposthium* WESTBLAD 1942 (H), *Paraphanostoma gracilis* WESTBLAD 1945 (H, S), *Paraphanostoma macroposthium* STEINBÖCK 1931 (H, W), *Paraphanostoma submaculatum* WESTBLAD 1942 (H), *Paraphanostoma trianguliferum* WESTBLAD 1942 (H), *Paraproporus diovatus* DÖRJES 1968 (H), *Paratomella unichaeta* DÖRJES 1967 (H), *Pelophila cavernosa* DÖRJES 1968 (H), *Pelophila pachymorpha* DÖRJES 1968 (H), *Philachoerus johanni* DÖRJES 1968 (S, J, W), *Philactinoposthia adenogonaria* DÖRJES 1968 (H), *Philactinoposthia diploposthia* DÖRJES 1968 (H), *Philactinoposthia helgolandica* DÖRJES 1968 (H), *Philactinoposthia saliens* (GRAFF 1882) (S, J, W), *Philactinoposthia viridis* DÖRJES 1968 (J), *Philactinoposthia viridorhabditis* DÖRJES 1968 (H), *Philocelis cellata* DÖRJES 1968 (S, W), *Philomecynostomum lapillum* DÖRJES 1968 (S), *Postaphanostoma atriomagnum* DÖRJES

1968 (H), *Postaphanostoma filum* DÖRJES 1968 (H), *Postaphanostoma glandulosum* DÖRJES 1968 (H), *Postmecynostomum pictum* DÖRJES 1968 (H, S, J), *Praeaphanostoma brevifrons* DÖRJES 1968 (H), *Praeaphanostoma chaetocaudatum* DÖRJES 1968 (S), *Praeaphanostoma longum* DÖRJES 1968 (H), *Praeaphanostoma rubrum* DÖRJES 1968 (H), *Praeconvoluta karinae* DÖRJES 1968 (H), *Proconvoluta primitiva* DÖRJES 1968 (S), *Pseudactinoposthia granaria* DÖRJES 1968 (H), *Pseudactinoposthia saltans* DÖRJES 1968 (J), *Pseudaphanostoma brevicaudatum* DÖRJES 1968 (S, J, W), *Pseudaphanostoma pelophilum* DÖRJES 1968 (S, J, W), *Pseudaphanostoma psammophilum* DÖRJES 1968 (H, S), *Pseudmecynostomum bruneum* DÖRJES 1968 (H), *Pseudmecynostomum fragilis* DÖRJES 1968 (H), *Pseudmecynostomum granulum* DÖRJES 1968 (H), *Pseudmecynostomum juistensis* DÖRJES 1968 (J), *Pseudmecynostomum maritimum* DÖRJES 1968 (H), *Pseudmecynostomum pelophilum* DÖRJES 1968 (H, J), *Pseudmecynostomum flavescens* DÖRJES 1968 (W), *Pseudmecynostomum westbladi* DÖRJES 1968 (H), *Pseudohaplogonaria vacua* DÖRJES 1968 (H), *Pseudoposthia macrogonopora* WESTBLAD 1946 (H, S), *Simplicomorpha gigantorhabditis* DÖRJES 1968 (S) und *Solenofilomorpha longissima* DÖRJES 1968 (H).

QUANTITATIVE UNTERSUCHUNGEN

Juist, Jadebusen und Mellum

Die Insel Juist erstreckt sich parallel zur Festlandsküste am Übergang vom Wattbereich zum tieferen Wasser. Sie ist eine typische Düneninsel alluvialer Bildung. Die Nordküste repräsentiert einen extrem lotischen Lebensbereich. Starke Strömungen, Sand- und Riffwanderungen sowie extrem harte und porenarme Feinsande verhindern oder beeinträchtigen eine tierische Besiedlung. Der im Süden angrenzende Salzwiesen- und Wattbereich ist inhomogen. In geschützten, meist ufernahen Stillwasserbereichen kommt es zu stärkeren Schlickablagerungen. Die Sedimente der Prielsysteme weisen dagegen als Folge der größeren Wasserströmungen nur geringe Siltbeimengungen auf. In Übergangsbereichen erstrecken sich Zonen mit unterschiedlichen Feinsubstratanteilen. Der feinporige und festgefügte Feinsand, untermischt mit wechselnden Mengen terrigenen Materials verhindert auch hier das Aufkommen einer mesopsammalen Fauna. Es dominieren oberflächen- und schlickbewohnende Formen.

Der Jadebusen hat einen Umfang von 56 km (LINKE 1939). Er stellt einen von Deichen umgebenen Meereseinbruch dar, dem sich im Norden die Innen- und Außenjade trichterförmig anschließen. Die Entfernung zum offenen Meer beträgt 40 km.

Die ufernahen lenitischen Bereiche des Jadebusens sind überwiegend Sedimentationsgebiete. Starke Verlandungstendenzen treten bevorzugt im Windschutz der westlichen Küstenlinie auf. In zentraler Richtung nehmen als Folge der stärkeren Wasserbewegung und der Gezeitenströme die lehmig-tonigen Komponenten ab, die feinsandigen Beimengungen zu. In diesem Gebiet können Sedimentationsphasen mit Erosionserscheinungen abwechseln. Die Stromrinnen, Baljen und Priele führen wechselnde Sedimente. Unterbrechungen in der gleichförmigen Bodenstruktur bilden der diluviale Geestrücken bei Dangast, der sich mit gröberen Sedimenten buckelartig in den

Die Auswahl der Probestationen (Abb. 1 und 2) erfolgte nach dem Prinzip, möglichst alle Lebensräume mit unterschiedlichen ökologischen Bedingungen in die Untersuchung einzubeziehen. Gleichartige Biotope werden im folgenden zu übergeordneten Gruppen zusammengefaßt (Tabelle 1, I–VIII).

Salzwiesenpriele: (1a) Juist, Ostende; (1b) Juist, Westende; (1c) Voslapper Groden, Wilhelmshaven; (1d) Cäciliengroden, Jadebusen.

Den eingehenden Untersuchungen von AX (1960) und BILIO (1963, 1964, 1966) über die aquatische Bodenfauna der Salzwiesen möchte ich eine ökologische Erfassung der Turbellaria Acoela der Entwässerungspriele anschließen.

Maritime Stillwassergebiete, denen die Salzwiesenpriele zuzurechnen sind, haben eine hohe Sedimentationsrate. Die stetigen Ablagerungen von terrigenem Feinmaterial führen lokal zu lehmigen Tonen, oberflächlich auch zu „sappigen“ Sedimenten. In

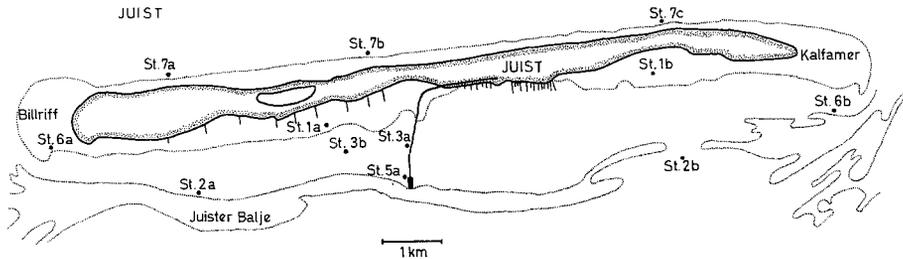


Abb. 1: Juist, Untersuchungsstationen

ihrem ökologischen Faktorengefüge (Temperatur, Salinität, H_2S - und O_2 -Gehalt u. a.) stellen die Grodenpriele Extrembiotope dar. Trotzdem bilden gerade sie den Hauptlebensraum der meisten im Gebiet nachgewiesenen Formen.

Von den in Tabelle 1 aufgeführten 10 Arten leben *Philocelis cellata* und *Pseudomecynostomum pelophilum* ausschließlich im Bereich der Salzwiesenpriele. Individuenmäßig dominieren *Pseudaphanostoma brevicaudatum*, *P. pelophilum*, *Archaphanostoma agile* und *Philactinoposthia saliens*. Zahlenmäßig schwächer sind *Achoerus pachycaudatus*, *Philachorus johanni* und *Anaperus tvaerminnensis* vertreten.

Miesmuschelbänke: (2a) Juist, Westende; (2b) Juist, südlich der Juister Balje, Ostende; (2c) Mellum, Südwest; (2d) Mellum, Südostwest.

Miesmuschelbänke, die bevorzugt im Übergangsbereich vom Eu- zum Sublitoral entstehen, stellen Kleinbiotope dar. Zwischen den einzelnen Individuen einer Kolonie werden Feinmaterialien abgelagert. Ihre Faunenspektren sind deshalb mit denen der Salzwiesenpriele vergleichbar, obgleich sie – ihrer Lage entsprechend – besser mit Frischwasser versorgt werden und H_2S -Bildungen oder Schwefelausscheidungen in den oberflächlichen Schichten sehr stark herabgesetzt sind.

Dominierende Formen sind *Archaphanostoma agile* und die beiden *Pseudaphanostoma*-Arten *P. pelophilum* und *P. brevicaudatum*. Spezifische Charakterarten fehlen.

Wattflächen: (3a) Juist, Inselmitte, (3b) Juist, Anleger; (3c) Wilhelmshaven, 3. Hafeneinfahrt; (3d) Wilhelmshaven, 2. Hafeneinfahrt; (3e) Mellum, Südseite.

Die untersuchten Wattflächen der ostfriesischen Küste und der Jade gehören durchweg zum Mischwatttyp. Die extrem feinsandige Komponente und der hohe Anteil

toniger Bestandteile in den Sedimenten verhindern das Aufkommen einer spezifischen Interstitialfauna. Im Artenspektrum treten uns erneut die bekannten schlackliebenden Oberflächenbewohner entgegen, aber mit wesentlich geringerer Abundanz als in den Stillwasserbiotopen.

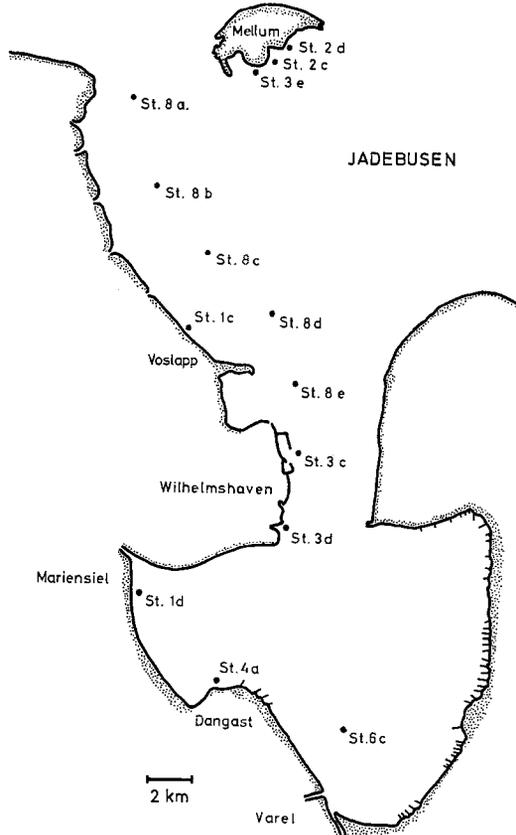


Abb. 2: Jadebusen, Innenjade und Mellum, Untersuchungsstationen

Vorherrschende Faunenelemente dieser Gebiete sind neben den *Pseudaphanostoma*-Arten *Mecynostomum auritum* und *Anaperus tvoerminensis*. *Pseudmecynostomum juistensis* und *Postmecynostomum flavescens* besitzen im Gegensatz zu den vorgenannten Arten — trotz geringerer Populationsstärken — engere Bindungen an den Lebensraum.

Grobsandgebiet: (4a) Dangast, Jadebusen. Das klippenartig anstehende Pleistozän bei Dangast schiebt sich buckelartig in den Jadebusen vor. Reine Sande liegen nur im unmittelbaren Uferbereich vor; der Vorstrand besitzt bereits Mischwattcharakter. Trotz lokal auftretender Lückenträume fehlen Interstitialformen unter den acoelen Turbellarien. Die Besiedlungsmöglichkeit von See her scheint als Folge des Fehlens planktischer Larven unmöglich. Mit zunehmendem Feinmaterialanteil im Sediment ließen sich die beiden *Pseudaphanostoma*-Arten *P. pelophilum* und *P. brevicaudatum* nachweisen.

Phytal: (5a) Juist, Bewuchs eines Schiffwracks.

Ein ausgedehntes Phytal ist nicht ausgebildet. Fleckenweise treten auf sandigen Böden spärliche Siedlungen von Seegras (*Zostera nana*) auf. Uferbefestigungen und sekundäre Hartböden wie Miesmuschelkolonien weisen Bewuchs von Hydroidpolypen und Blasantang (*Fucus vesiculosus*) auf. Ihre Untersuchung verlief negativ. Allein im Anwuchs eines vor der Brandung geschützten Schiffwracks konnten die drei Arten *Otocelis gullmarensis*, *Philactinoposthia viridis* und *Pseudactinoposthia saltans* nachgewiesen werden. Sie fehlen im weiteren Untersuchungsgebiet.

Inselköpfe, Brandungsküsten, Strömungsrinnen: (6a) Juist, Westkopf, Billriff; (6b) Juist, Ostende, Kalfamer; (6c) Jadebusen, Strömungsrinne des Vareler Tiefs; (7a) Brandungsküste, Juist, Westende; (7b) Brandungsküste, Juist, Inselmitte; (7c) Brandungsküste, Juist, Ostende; (8a) Innenjade, Rinne, Höhe Mellum; (8b) Innenjade, Rinne, Höhe Horumersiel; (8c) Innenjade, Rinne, Höhe Hocksiel; (8d) Innenjade, Rinne, Höhe Geniusbank; (8e) Innenjade, Rinne, Höhe Ölhafen.

Die Untersuchung der Sedimente im Hinblick auf eine Acoelenbesiedlung verlief an allen Stationen negativ. Die Strömungsverhältnisse an den Inselköpfen und in den Rinnen sowie die Brandungseinwirkung an der Nordküste der Insel Juist, die allgemein mit einer hohen Umlagerungsrate der engporigen Sedimente gekoppelt ist, verhindert das Aufkommen von Acoelen-Populationen. Lokal konnten nur Ciliaten und Nematoden festgestellt werden.

Diskussion

Aufgrund ihrer Biotop- und Substratspezifität lassen sich die 17 aufgefundenen Arten in 5 ökologische Gruppen (Tab. 1, I–V) einteilen.

In Salzwiesengraben wurden als spezifische Formen *Philocelis cellata* und *Pseudmecynostomum pelophilum* (I) gefunden. *Archaphanostoma agile* und *Achoerus pachycaudatus* können allgemein als Charakterarten schlickreicher Stillwassergebiete angesehen werden (II). Ihre maximale Populationsentwicklung erreichen auf Mischwattflächen *Aphanostoma album* und *Mecynostomum auritum* sowie *Pseudmecynostomum juistensis* und *Postmecynostomum flavescens* (IV). Steigende Schlickbeimengungen führen bei ihnen offenbar zur Herabsetzung der optimalen Lebensbedingungen. *Otocelis gullmarensis*, *Philactinoposthia viridis* und *Pseudactinoposthia saltans* gehören wahrscheinlich nicht dem reinen Phytal an (V). Ihr lokales Auftreten am Grunde von frei im Wasser flottierenden Hydroidpolypen- und Algenbeständen deutet auf eine Lebensweise in nahrungs- und sauerstoffreichen Detritusansammlungen hin. Indifferent verhalten sich gegenüber den untersuchten Sedimenttypen *Philactinoposthia saliens*, *Postmecynostomum pictum*, *Philachorus johanni*, *Anaperus tvaerminnensis*, *Pseudaphanostoma brevicaudatum* und *Pseudaphanostoma pelophilum* (IIIa, b).

Die Artenzahlen weisen für gleich strukturierte Lebensräume mit zunehmender Entfernung vom offenen Meer eine rückläufige Tendenz auf. In den Salzwiesengraben von Juist wurden 9 Spezies, in denen von Voslapp 7 und im südlichen Jadebusen bei Mariensiel nur noch drei Arten aufgefunden. Ein Vergleich der freien Wattflächen führt zu entsprechenden Resultaten.

Helgoland

Die Felsinsel Helgoland liegt ca. 40 km vor dem Festland. Ihr heutiger Kern wird aus Schichten des mittleren Buntsandsteins gebildet. Ein großer Teil dieses Schichtpaketes setzt sich unter der Hochwasserlinie als Abrasionsterrasse in die See fort. Westlich der Insel schließen sich im Unterwasserbereich Schichten des unteren Buntsandsteins an. Im Klippenbereich des Skitt-Gatts, nordwestlich der Helgoländer Düne, stehen Schichten des unteren, mittleren und oberen Muschelkalkes sowie der unteren und mittleren Kreide an. Das hier erodierte Material bildet den Hauptanteil der in den Klippenrinnen abgelagerten und zusammengeführten Sedimente.

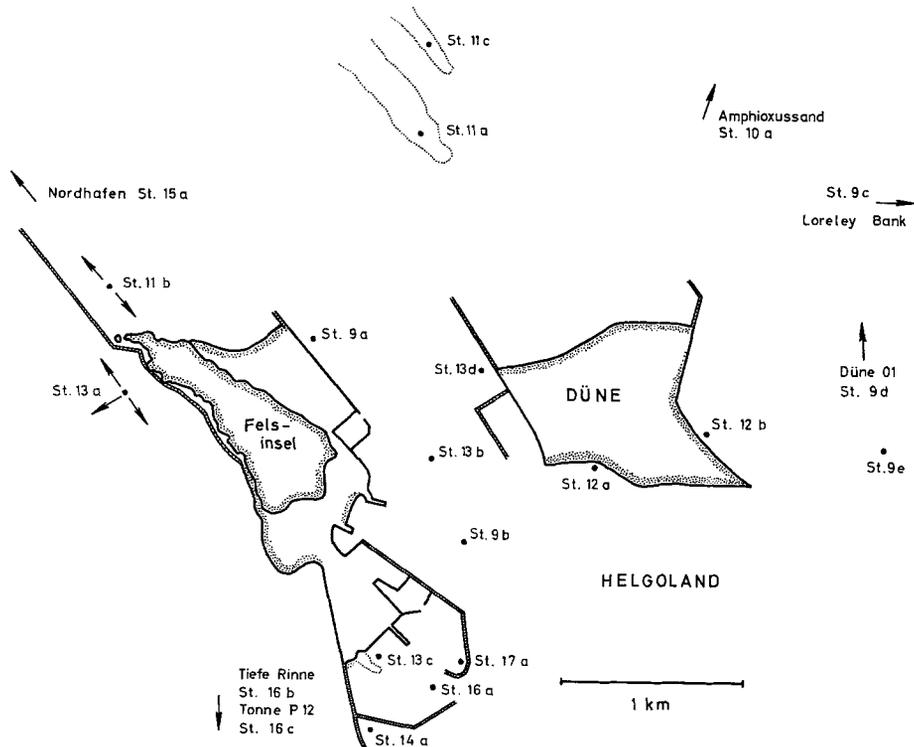


Abb. 3: Helgoland, Untersuchungsstationen

Stationen

Als Felsinsel bietet Helgoland (Abb. 3) eine Vielzahl charakteristischer und für den deutschen Küstenbereich einmaliger Lebensräume. Neben dem Aufwuchs des Felsuntergrundes treten in den von Brandung und Strömung geschaffenen Ab- und Zuflußrinnen der Abrasionsterrasse Biotope mit unterschiedlichen Sedimenten auf. Im Nordwatt (St. 11b) und im westlichen Teil des Skitt-Gatts (St. 11a) liegen zum Teil mächtige Lagen von Bruchschill (Polygordiuschill) vor. Das Westwatt und Teile des östlichen

Skitt-Gatts (St. 11c) führen fein- bis grobkörnige Kiese aus Buntsandstein- und Muschelkalkmaterial. Die Küstenabschnitte der Düne (St. 12a, b) und sublitorale Randbereiche zwischen Düne und Insel (St. 9a, b) bestehen aus einem locker gefügten und nährstoffreichen Feinsandgrund. Nordwestlich und nördlich von Helgoland erstrecken sich begrenzte Grobsandareale (St. 10a, 15a) mit mehr oder weniger gut ausgeprägtem Lückensystem (Nordhafen, Amphioxusgrund). Südlich der Insel bietet die „Tiefe Rinne“ (St. 16b) reine Schlick- und Schlicksandbiotope mit eingestreuten Schillagen in Tiefen bis zu 57 m (PRATJE 1931, CASPERS 1938). Weniger tief gelegene Schlickablagerungen treten im Südhafen (St. 16a) auf.

Der außerordentliche Reichtum verschieden strukturierter Lebensräume ist Hauptgrund für die Formenvielfalt der auftretenden Acoelen-Arten. Von den 82 im deutschen Küstengebiet nachgewiesenen Spezies leben 66 Arten in der näheren Umgebung der Insel Helgoland (Tab. 2).

Sublitorale Feinsandgebiete: Als Untersuchungsstationen (9a–e) wurden zwei ufernahe, zwischen Düne und Insel gelegene sowie drei der freien See angehörende Feinsandareale mit ausgeprägtem Interstitium ausgewählt. Die Korngrößenanalysen (Abb. 4) ergeben eine nahezu identische Sedimentzusammensetzung. Gravierende Unterschiede, die sich deutlich in der Artenzahl ausdrücken, bestehen in bodenmechanischen Faktoren (Porosität und Sedimenthärte) sowie in der strömungsbedingten Zufuhr von Nahrung und Frischwasser. Die verstärkte Sedimentumlagerung durch erhöhte Wasserströmungen greift offenbar positiv in das ökologische Faktorenggefüge des Standortes ein.

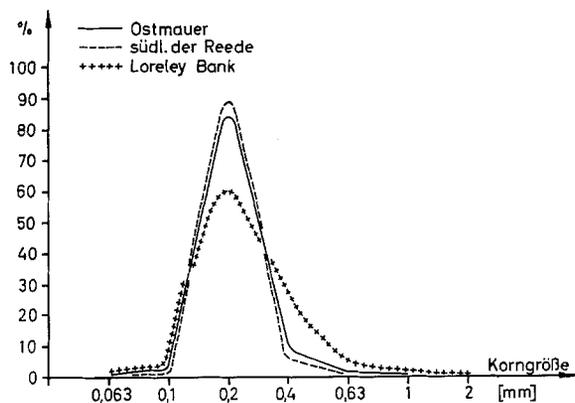


Abb. 4: Korngrößendarstellung vergleichbarer Feinsande aus dem Sublitoral der Insel Helgoland

Das Gebiet der Nordostmauer (St. 9a) unterliegt speziellen hydrographischen Bedingungen. Zwischen der Helgoländer Felsinsel und der ostwärts gelegenen Düne bestand bis zum Jahre 1721 ein Verbindungsdamm. An gleicher Stelle liegt heute ein Felsrücken in einer durchschnittlichen Wassertiefe von 5 m. In nordwestlicher und südöstlicher Richtung fällt diese Buntsandsteinbarre gleichmäßig zur Nord- und Südreede ab. Der Wasserkörper erweitert sich in beiden Richtungen trichterartig.

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Arten	Stationen Helgoland																					
	Sublitoraler Feinsand				Sublitoraler Grobsand		Polygordiuschill		Eulitoraler Feinsand		Detritusreiches Grobsand-Kies-Gemisch			Schlickiger Feinsand		Schlickiger Grobsand		Schlick	Phytal			
	9a	9b	9c	9d	9e	10a	11a	11b	11c	12a	12b	13a	13b	13c	13d	14a	15a	16a	16b	16c	17a	
<i>Postmecynostomum pictum</i>						VI	+					++			+							
<i>Pseudmecynostomum maritimum</i>							+															+
<i>Pelophila pachymorpha</i>							+					++										+
<i>Philactinoposthia helgolandica</i>								+														+
<i>Pseudmecynostomum bruneum</i>							+							+								+
<i>Bursosaphia baltalimaniaformis</i>							+	+				+										+
<i>Pseudmecynostomum westbladi</i>									VII	+												
<i>Paedomecynostomum bruneum</i>										+			+									
<i>Praeconvoluta karinae</i>												+										
<i>Pseudmecynostomum pelophilum</i>												+										+
<i>Pseudoposthia macrogonopora</i>												+										+
<i>Philactinoposthia diploposthia</i>														+								+
<i>Parahaplogonaria maxima</i>														+	+							+
<i>Archaphanostoma histobursalium</i>														+								+
<i>Otocelis rubropunctata</i>											VIII			+								+
<i>Paraphanostoma cycloposthium</i>																	+					
<i>Solenofilomorpha longissima</i>																	+					
<i>Archactinoposthia pelophila</i>																	+					+
<i>Haplogonaria simplex</i>																	+					+
<i>Haplotestis curvicutus</i>																	+					+
<i>Nemertoderma spec.</i>																	+					+
<i>Archaphanostoma macrospiriferum</i>																	+					+
<i>Paraphanostoma submaculatum</i>																						+
<i>Paraphanostoma brachyosthium</i>																						+
<i>Paraphanostoma macroposthium</i>																						+
<i>Pelophila cavernosa</i>																	+	+	+	+		+
<i>Convoluta norvegica</i>																						++
<i>Pseudmecynostomum granulum</i>																						+
<i>Convoluta convoluta</i>																						X

Infolge der geomorphologischen Verhältnisse und des dadurch bedingten starken Gezeitenstromes (Trichterwirkung) gelangen im periodischen Wechsel auf der jeweiligen Leeseite der Felsstufe nach Abschwächung der Transportkraft des Wassers feinkörnige Sande zur Ablagerung. In diesen Sedimentations- und Erosionsgebieten führt der wechselnde Strom zu starken Umlagerungen. Positiv wirkt sich hierbei offenbar die Einschwemmung von organogenem Detritus und planktischen Diatomeen in das Sediment aus. Die Sande sind locker geschichtet und besitzen ein gut ausgeprägtes, allerdings räumlich eingegrenztes Interstitium.

Auffällig ist der Formenreichtum der mesopsammalen Acoela. Mit 28 Arten stellt dieses ca. 5 m tief gelegene Feinsandareal das artenreichste Siedlungsgebiet im Untersuchungsraum dar. 11 Spezies können als spezifische Bewohner dieses Lebensraumes angesprochen werden. Individuenreiche Populationen entwickeln *Philactinoposthia adenogonaria*, *P. viridorhabditis* und *Praeaphanostoma rubrum*. *Anaperus tvaerminensis* und *Archaphanostoma agile* sind atypische Siedlungselemente.

Für das Gebiet der Südreede (St. 9b), südlich der Buntsandsteinbarre, gelten ähnliche Bedingungen. Der verminderte Formenreichtum von nur 9 Arten deutet auf eine Abschwächung der siedlungsfördernden Bedingungen hin. Mit *Haplogonaria macrobursalia* tritt eine neue, individuenreiche Spezies auf.

Der der freien See angehörende Loreley-Grund (St. 9c) östlich von Helgoland erstreckt sich in einer durchschnittlichen Wassertiefe von 15 m. Das Sediment wirkt durchgehend härter geschichtet und ist prinzipiell mit den litoralen Sanden der ostfriesischen Küste vergleichbar. Der Diatomeen- und Detritusgehalt liegt erheblich niedriger als der der Helgoländer Reede. Als einzige Art wurde *Postaphanostoma filum* nachgewiesen.

Die Stationen Düne Ost I (9d) und Düne Ost II (9e) sind in ihren ökologischen Verhältnissen mit denen des Loreley-Grundes vergleichbar. Als individuenarme Arten treten *Postaphanostoma filum* und *Convoluta variomorpha* auf.

Sublitoraler Grobsand: Der Amphioxussand (St. 10a) nordöstlich von Helgoland liegt in einer durchschnittlichen Wassertiefe von 20 m. Die Korngrößenanalyse zeigt neben der vorherrschenden Grobsandfraktion erhebliche Beimengungen von Detritus und Feinsand. Die relativ niedrige Artenzahl scheint eine Folge der Verfüllung des Sandlückensystems durch Feinsubstrate zu sein. Mit nur fünf Arten ist der Amphioxussand gegenüber den Sanden der Nordostmauer schwach besiedelt.

Polygordiuschill: Das Helgoländer Nordwatt (St. 11b) sowie der 1. (St. 11a) und 2. „Görtel“ (St. 11c) des Skitt-Gatts sind Teile der felsigen Abrasionsterrasse der Insel. Die von Strömung und Brandung geschaffenen Felspriele verlaufen in nord-südlicher Richtung, d. h. land-seewärts. Ihre Tiefe nimmt in gleicher Richtung zu. Sowohl die eulitoralen als auch die sublitoralen Abschnitte enthalten das gleiche kiesige Schillsediment mit einem großräumigen Interstitium. Der grobkörnige Schill gibt allgemein Tieren mit größeren Körperabmessungen Raum. Seine Gleichförmigkeit in den einzelnen Tiefenbereichen gestattet den Schluß, daß Besiedlungsänderungen anderen Faktoren zugeordnet werden müssen.

Eine auffällige Siedlungsscheide bildet die Niedrigwasserlinie als Grenze zwischen Eu- und Sublitoral. Von den 14 im Nordwatt nachgewiesenen Arten gehören *Archaphanostoma agile*, *Mecynostomum haplovarium*, *Paraproporus diovatus* und *Postmecynostomum pictum* dem Eulitoral an; sie fehlen im tiefer gelegenen Skitt-Gatt (Tab. 2).

Spezifische Charakterarten sind nicht vorhanden. Das lücken- und detritusreiche Sediment bietet sowohl psammobionten als auch schlickliebenden Formen Siedlungsmöglichkeiten. Aufgrund des Sedimentcharakters überwiegen die Interstitialarten und stellen mit 17 von 25 Species das größte Artenkontingent. Größere Populationsstärken erreichen *Haplogonaria viridis*, *Archocelis macrorhabditis*, *Haplogonaria macrobursalia*, *Pseudohaplogonaria vacua* und *Postaphanostoma atriomagnum*.

Eulitorale Feinsande: Die feinkörnigen Küstensande der Düne (St. 12a, b) sind nur spärlich besiedelt, obgleich geringe Detritusbeimengungen eine allzu starke Verfestigung des Sedimentes verhindern. *Pseudmecynostomum westbladi* und *Paedomecynostomum bruneum* sind typische Arten dieser Standorte.

Detritusreiche Kiese und Gerölle: Durch Erosion der anstehenden Gesteine treten wiederholt kiesige Sedimente auf. Der Anteil grober Felsbrocken und terrigenen Feinmaterials schwankt in weiten Grenzen. Die Faunenspektren der einzelnen Standorte beinhalten deshalb sowohl Interstitial- als auch Oberflächenformen.

Die feinkörnigen Kiese der Felsrinnen des Westwattes (St. 13a) sind keine autochthonen Bildungen. Ihr Abrundungsgrad und ihre relativ gleiche Größe weisen auf lokale Zusammenschwemmungen hin. 9 Arten mit individuenreichen Populationen zeugen von idealen Siedlungsmöglichkeiten. Dominierende und spezifische Form ist *Convoluta karinae*.

Die Buntsandsteinbarre (St. 13b) zwischen Düne und Insel besteht überwiegend aus freien Felsflächen. In kraterförmigen Vertiefungen sind Gemische aus Sand, Kies und Geröll mit schwankenden Anteilen von Feinmaterialien abgelagert. Die Inhomogenität des Sedimentes ist offensichtlich der Grund für die geringe Artenzahl und die von Standort zu Standort stark schwankende Artenzusammensetzung. Dominierende Formen sind *Convoluta variomorpha* und *Pelophila pachymorpha*.

Die Sedimente im Südhafen (St. 13c), im Bereich des alten Dockes, und außerhalb des Dünenhafens (St. 13d) schwanken in weiten Grenzen. Neben Sanden verschiedener Körnung treten Kiese und Gerölle auf. Der Anteil terrigener Feinsubstrate liegt relativ niedrig. *Paratomella unichaeta*, *Philactinoposthia diploposthia* und *Pseudoposthia macrogonopora* sind die vorherrschenden Siedlungselemente.

Schlickiger Feinsand: Der „Garten“ (St. 14a) stellt einen einmaligen Sedimentationsbereich in der unmittelbaren Nähe Helgolands dar. Im Winkel der Süd- und Westmole gelangen hier auf Grund der Strömungsverhältnisse Feinsande, feinste Schillteilchen und terrigene Materialien zur Ablagerung. Der Sand stellt ein Gemisch aus Buntsandstein, Quarziten und Muschelkalk dar, dem eine zarte Detritusschicht abgelagert ist. Spezifische Charakterarten dieses Siedlungsraumes sind *Paraphanostoma cycloposthium* und *Solenofilomorpha longissima*. Größere Populationsstärken erreichen *Pseudoposthia macrogonopora* und *Pseudmecynostomum pelophilum*.

Schlickiger Grobsand: Das Nordhafensediment (St. 15a) ist strukturmäßig mit dem Amphioxussand vergleichbar. Der hohe Prozentsatz terrigener und organogener Feinmaterialien verhindert jedoch das Aufkommen einer spezifischen Interstitialfauna. Die Artenspektren differieren aus diesem Grunde erheblich (Tab. 2). Von den 9 aufgefundenen Spezies sind *Haplogonaria simplex*, *Haplotestis curvicutus* und *Nemertoderma spec.* für den Fundort charakteristisch. *Archaphanostoma macrospiriferum* und *Pelophila pachymorpha* entwickeln individuenreiche Populationen.

Schlickgebiete: Zur Erfassung der limicolen Acoela wurden 3 Stationen näher untersucht. Zwei Gebiete gehören der freien See an, ein Gebiet liegt im Schutze von Uferbefestigungen.

Die Schlick- und Tonsedimente im Südhafen (St. 16a) besitzen nur eine zarte Oxydationsschicht an der Oberfläche. Die angetroffenen 11 Arten müssen demnach als

reine Oberflächenformen angesprochen werden. Ihre Vielzahl deutet sowohl auf ein reichhaltiges Nahrungsangebot als auch auf geringe Sedimentbewegungen hin.

Neben den Charakterarten *Paraphanostoma brachyposthium*, *P. macroposthium* und *P. submaculatum* ist *Pelophila cavernosa* die individuenreichste Form des Gebietes.

Die Tiefe Rinne (St. 16b) südlich der Insel weist vorwiegend schlickreiche Sedimente in Tiefen von durchschnittlich 50 bis 60 m auf. Die verschiedenen Untersuchungsstationen sollen aufgrund der konstanten Artenspektren gemeinsam abgehandelt werden.

Südlich der Tiefen Rinne erstreckt sich ein ausgedehntes Schlickgebiet, das das Seezeichen P 12 (St. 16c) als ungefähren Mittelpunkt besitzt. Im Hinblick auf die acoelen Turbellarien weist es gegenüber der Tiefen Rinne keine wesentlichen Unterschiede auf.

Die vorherrschende Art im Rinnengebiet und auf den Schlicksedimenten der südlichen Nordsee ist *Convoluta norvegica*. *Pelophila cavernosa* und *Archaphanostoma histobursarium* erreichen lokal größere Populationen.

Phytal: Die felsige Abrasionsterrasse der Insel Helgoland trägt eine ausgedehnte und nahezu geschlossene Algenbedeckung. Die Weiträumigkeit des Phytals (St. 17a) steht im gegensätzlichen Verhältnis zur vorgefundenen Artenzahl. Allein *Convoluta convoluta*, als individuenreiche Bewohnerin der Rotalgen *Ceramium rubrum* (HUDS.) und *Rhodomela subfusca* (WOODW.), repräsentiert eine typische augen- und symbiontenträgende Phytalform. Die aus Bühnen- und Hafenumauerbewuchs isolierte Art *Pseudomecynostomum granulum* gehört wie die Juister Spezies *Notocelis gullmarensis*, *Philactinoposthia viridis* und *Pseudactinoposthia saltans* zu den Besiedlern der Detritusansammlungen am Grunde von frei flottierenden Algen- und Hydroidpolyphenbeständen.

Diskussion

Die Substratspezifität der einzelnen Arten verdeutlicht Tabelle 2. Hiernach lassen sich 10 Gruppen (I–X) voneinander abgrenzen, die teils enge, teils weitere Beziehungen zum Lebensraum besitzen.

Die in Gruppe I aufgeführten 17 Arten weisen sich als charakteristische psammobionte Vertreter sublitoraler Feinsandböden aus. Die wenigen juvenilen Exemplare von *Anaperus tvaerminnensis* können schon habituell als atypisch für dieses Gebiet angesehen werden.

Eine zweite Gruppe psammobionter Spezies bilden *Postaphanostoma filum*, *Paraphanostoma trianguliferum*, *Convoluta helgolandica*, *Haplogonaria viridis*, *Archocelis macrorhabditis* und *Pseudaphanostoma psammophila*. Aufgrund ihrer Körpergröße und Körperform bevorzugen die Tiere großlumige Interstitialräume sublitoraler Schill- und Sandböden, treten jedoch sporadisch auch in feinsandigeren Sedimenten auf.

Haplogonaria macrobursalia und *Paratomella unichaeta* (Gruppe III) besiedeln neben reinen Feinsanden auch detritusreiche Grobsande und Schille. *Archaphanostoma agile* tritt in großer Populationsstärke allgemein auf schlickhaltigen Böden des Eulitorals auf. Ihr Vorkommen im Sublitoral ist sehr eingeschränkt.

Die in Gruppe IV zusammengefaßten indifferenten Arten *Convoluta variomorpha*, *Philactinoposthia adenogonaria* und *Otocelis westbladi* lassen keine näheren Be-

ziehungen zum Sediment erkennen. Genauere Beobachtungen der Verhaltensweise von *Otocelis westbladi* zeigen, daß die Art sich bevorzugt schwimmend über der Bodenoberfläche aufhält.

Die psammobionten Formen der Gruppe V kommen mit Ausnahme der eulitoralen Spezies *Mecynostomum haplovarium* in grobkörnigen Sedimenten des Sublitorals vor.

In der Gruppe VI treten uns erstmals mit *Postmecynostomum pictum*, *Pseudmecynostomum maritimum* und *Pelophila pachymorpha* sowie *Philactinoposthia helgolandica*, *Pseudmecynostomum bruneum* und *Bursosaphia baltalimaniaformis* schlickliebende Oberflächenbesiedler entgegen. Nur *Philactinoposthia helgolandica* muß schon habituell zu den Sandlückenformen gerechnet werden.

Pseudmecynostomum westbladi und *Paedomecynostomum bruneum* besiedeln vorwiegend die eulitoralen Küstensande der Düne (Gruppe VII).

Während die in der Gruppe VI vereinigten Arten ihre optimalen Lebensbedingungen in detritus- und schlickführenden Sedimenten finden, tolerieren die Arten der Gruppe VIII in weit geringerem Maße schlicksartige Biotope. Mit *Praeconvolvata karinae* tritt allerdings auch hier noch eine psammobionte Form auf.

Die 12 Spezies der Gruppe IX zählen mit Ausnahme von *Solenofilomorpha longissima* zu den typischen Schlicksand- und Schlickbesiedlern.

Auffallend niedrig liegt trotz ausgedehnter Phytalbiotope die Zahl der hier lebenden Arten. Die Hauptmenge der aufgeführten Formen (Tab. 2) besiedelt die von frei flottierenden Algen- und Hydroidpolypenbeständen eingefangenen und an ihrem Grunde abgelagerten Detritusansammlungen. Allein *Convolvata convoluta* repräsentiert eine typische Phytalform.

Faunistisch bestehen gravierende Unterschiede zu den Verhältnissen auf Juist. Von den 17 im Eulitoral dieser Insel siedelnden Arten ließen sich nur 5 Spezies für Helgoland nachweisen. *Aphanostoma album*, *Archaphanostoma agile*, *Postmecynostomum pictum* und *Pseudmecynostomum pelophilum* bewohnen auch bei Helgoland ufernahe, dem Wechsel von Ebbe und Flut ausgesetzte Regionen. *Anaperus tvaerminnensis* wurde auf Helgoland nur in wenigen juvenilen Exemplaren angetroffen.

Die Untersuchungen auf Juist wurden aus technischen Gründen ausschließlich im Eulitoral durchgeführt. Sublitorale Funde bei Helgoland erbrachten den Nachweis, daß die Niedrigwasserlinie eine markante Siedlungsscheide für acoele Turbellarien darstellt.

Sylt

Der Kern der Insel Sylt besteht im Unterschied zu den ostfriesischen Inseln aus pliozänen Glimmertonen, Limonitsanden und fluviatilen Kaolinsanden (BUBNOFF 1956), die kliffartig anstehen und zum Teil in den marinen Bereich austreichen.

Die Mittel- und Grobsande im Küstenbereich sind allgemein locker gefügt und besitzen ein gut ausgebildetes Interstitium mit einer reichhaltigen Mikrofauna. Feinere Sande treten nur sporadisch im Küstenverlauf, jedoch vorwiegend im Sublitoral auf. Die Westküste der Insel repräsentiert typische lotische Lebensbereiche mit starker Brandung und Sedimentumlagerung, die stellenweise zu reinen Kiesbildungen führen. Acoele Turbellarien leben in diesem Milieu nur vereinzelt. Hauptsiedlungsgebiete bil-

den die wattseitigen Inselköpfe mit lotisch-lenitischen Übergangsarealen. An diesen Stellen besitzt die Brandung noch ausreichend Kraft, um Strände mit steiler abfallenden Sandhängen zu erzeugen. Die Umlagerung der Sedimente ist aber hier wesentlich geringer als an der Westküste. Zur wattseitigen Inselmitte schließen sich lenitische Strandabschnitte an, deren schlickige Sedimentkomponente zunehmend höher wird; der reinsandige Prallhang verliert in gleicher Richtung an Höhe. Durch Ausfall der mesopsamalen Formen nimmt die Artenzahl deutlich ab. Reine Schlicke, lehmige Tone und schlickreiche Sande, die stellenweise in Verlandungszonen übergehen, stehen im Königshafen an (vgl. WOHLBERG 1937). Hier fehlt ein Lückensystem völlig; es dominieren limicole Arten.

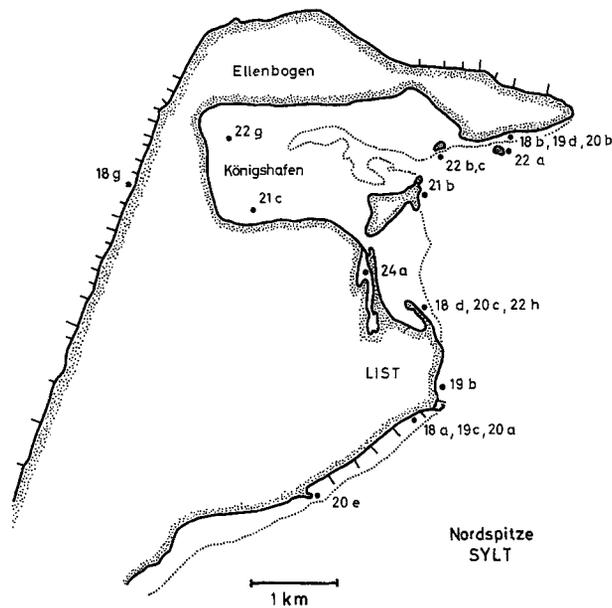


Abb. 5: Sylt, Untersuchungsstationen, Nordteil der Insel

Stationen

Das Sedimentspektrum der bearbeiteten Probenorte reicht von grob- bis mittelsandigen Wattstränden über Mischwatten mit zunehmenden terrigenen Beimengungen bis zu stark schlickigen Stillwasserbereichen. Nach SCHMIDT (1968) können wir die Küstenstrände der Insel Sylt im Bereich des Supra- und Eulitorals in zwei morphologische Abschnitte gliedern. Dem seeseitigen Watt schließt sich landwärts ein steiler abfallender Sandhang an, der sich in einen unteren Hang (Quellhorizont), mittleren Hang (Prallhang) und in einen oberen Hang (Supralitoral) aufgliedern läßt.

Mittlerer Sandhang: (18a) List, Litoralstation; (18b) Ellenbogen; (18c) Hörnum; (18d) Lister Haken; (18e) Röm, Hafen; (18f) Buhne List-Süd; (18g) Weststrand, List; (18h) Puan Klent.

Die wattseitig gelegenen, von der Brandung aufgeworfenen Sandhänge bestehen vorwiegend aus reinen Grobsanden mit einem gut ausgeprägten Lückensystem. Die überwiegende Mehrzahl der hier siedelnden Arten sind psammobionte Organismen mit typischen Lebensformmerkmalen.

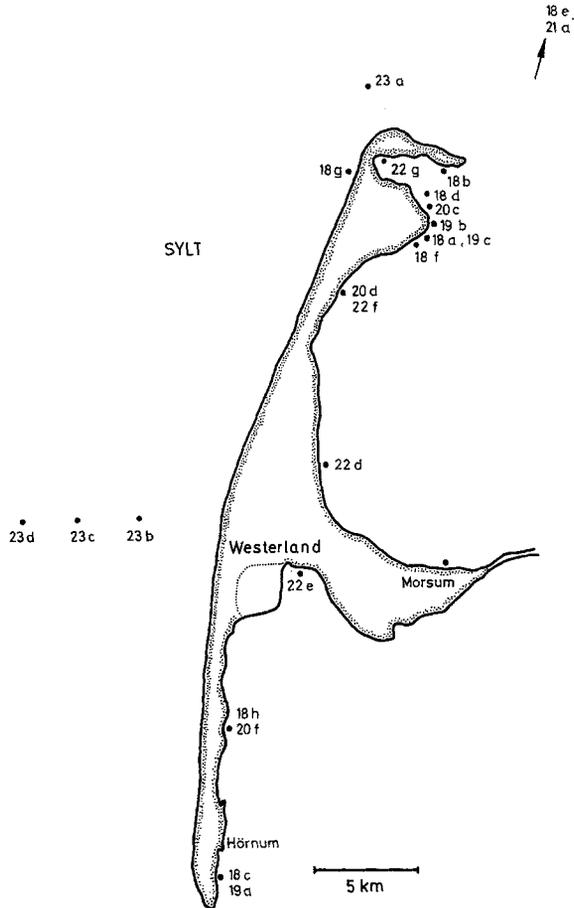


Abb. 6: Sylt, Untersuchungsstationen

Auffällig hoch ist die Zahl spezifischer Arten wie *Pseudaphanostoma psammophilum*, *Haplogonaria simplex*, *Philomecynostomum lapillum*, *Atriofronta polyvacuola*, *Paraphanostoma gracilis* und *Praeaphanostoma chaetocaudatum*. *Haplogonaria syltensis* reicht je nach Jahreszeit bis über den Strandknick in das Watt hinaus.

Unterer Sandhang: (19a) Hörnum; (19b) List, Ablaufbahn; (19c) List, Litoralstation; (19d) Ellenbogen.

Der untere Hang stößt in Abhängigkeit von der Brandungsstärke mehr oder weniger winklig auf die schwach geneigte Wattfläche. Im Übergangsbereich oder Strand-

knick erreichen viele ökologische Faktoren ihren optimalen Wert (SCHMIDT 1968). Durch stetig ausfließendes Speicherwasser aus dem Hang (Quellhorizont) wird hier eine immerfeuchte, sauerstoffreiche Zone geschaffen, die über ein reichliches Nahrungsangebot (Diatomeen) verfügt und nur geringen Temperaturschwankungen unterliegt. Charakterart dieses Siedlungsraumes ist *Simplicomorpha gigantorhabditis*.

Sandwatt: (20a) List, Litoralstation; (20b) Ellenbogen; (20c) Lister Haken; (20d) Blidsehbucht; (20e) Bühne List-Süd; (20f) Puan Klent.

Die aufgeführten Stationen besitzen durchweg Sandwattcharakter. Aufgrund der engen Verzahnung von Zonen mit verschieden hohen Anteilen von organogenen und terrigenen Feinmaterialien (Lister Haken) können neben den psammobionten Arten auch sandtolerierende Oberflächenformen auftreten.

Spezifische Arten dieser Gebiete sind *Paedomecynostomum bruneum*, *Proconvoluta primitiva*, *Haplogonaria macrobursalia*, *Archaphanostoma histobursalium*, *Philocelis cellata* und *Convoluta helgolandica*. Größere Populationen erreichen aber auch *Aphanostoma album* und *Mecynostomum haplovarium*.

Mischwatt: (21a) Röm; (21b) Uthörn; (21c) Königshafen Süd.

Das Mischwatt beherbergt im Gegensatz zum reinen Schlick- und Sandwatt keine Charakterarten. Mit Zunahme der Feinsubstrate im Sediment erhöht sich die Anzahl der schlickliebenden Formen; eine Abnahme der terrigenen Beimengungen ermöglicht das Eindringen von Sandwattarten (Tab. 3).

Schlickwatt und Miesmuschelbänke: (22a) Miesmuschelbank M3, Königshafen; (22b) Miesmuschelbank M2, Königshafen; (22c) Miesmuschelbank M1, Königshafen; (22d) Munkmarsch; (22e) Rantum; (22f) Blidsehbucht; (22g) Königshafen West; (22h) Lister Haken.

Reine Schlickablagerungen treten bevorzugt an Orten mit geringer Wasserbewegung auf. Diese Voraussetzung ist auf Sylt besonders in den wattseitigen Buchten des Königshafens und beiderseits des Hindenburgdammes gegeben. Trotz ausgedehnter Schlickwatten fehlen großflächige Salzwiesen mit charakteristischen Prielsystemen. Analog zu Juist haben sich an den Rändern der Tiefs und Baljen des Königshafens Miesmuschelbänke angesiedelt.

Vorherrschende Faunenelemente sind neben *Philactinoposthia saliens* und *Archaphanostoma agile* die Arten *Philachoerus johanni* und *Achoerus pachycaudatus* sowie die beiden *Pseudaphanostoma*-Arten *P. pelophilum* und *P. brevicaudatum*. 9 der 10 Arten leben in gleichen oder ähnlichen Biotopen auch um Juist.

Sublitorale Mischsedimente: (23a) Schiffahrtstonne „Lister Tief“; (23b) Westerland III, 15 m Tiefe; (23c) Westerland II, 18 m Tiefe; (23d) Westerland I, 20 m Tiefe.

Die Untersuchung des Sublitorals ließ sich aus technischen Gründen nur begrenzt durchführen. Die nachgewiesenen Arten *Aphanostoma album*, *Convoluta variomorpha* und *Pseudoposthia macrogonopora* stellen sicherlich nur wenige Formen der dort siedelnden Acoela dar. Charakterart der wenigen Untersuchungsstationen ist *Aphanostoma album*.

Ausgesüßtes Altwasser: Der kleine Hafen (St. 24a), der vor seiner Durchdeichung mit der freien See in Verbindung stand, stellt heute ein ausgesüßtes Altwasser ohne große Wasserbewegung dar. Die Untersuchung der Salinität am 10. Oktober 1962

ergab 8 ‰. Auf dem grobsandigen Sediment ließ sich in mehreren Exemplaren *Mecynostomum auritum* nachweisen.

Diskussion

Anstehende Grob- und Mittelsande im Küstenbereich der Insel Sylt erweitern gegenüber Juist das Spektrum der Bodenarten und ermöglichen das Auftreten psammobionter Acoela. Ein Vergleich der Artenzahlen beider Inseln hebt diese Tatsache klar hervor. Den 17 um Juist, Mellum und im Jadebusen nachgewiesenen Arten stehen 27 Spezies um Sylt gegenüber (Tab. 3). Aufgrund der Substratspezifität der Arten lassen sich die Acoela von Sylt in 7 Gruppen einteilen.

Anaperus waermimmsis (Gruppe I) besitzt, wie auch aus der Tabelle 1 ersichtlich, die geringste Sedimentbindung, meidet als eulitorale Art jedoch größere Tiefen. Die wenigen juvenilen Tiere am Helgoländer Fundort dürften dorthin verdriftet sein.

Charakteristische Interstitialbewohner sind *Haplogonaria syltensis*, *Pseudaphanostoma psammophilum*, *Haplogonaria simplex*, *Philomecynostomum lapillum*, *Atriofronta polyvacuola* und *Praeaphanostoma chaetocaudatum* (Gruppe II). *Paraphanostoma gracilis* tritt im Gegensatz zu den Befunden WESTBLADS (1945, p. 3) auch hier im reinen Sand auf.

Simplicomorpha gigantorhabditis (Gruppe III) siedelt vorwiegend im Strandknick. Sie stellt die einzige Art dar, die tiefer in das Sediment eindringt; es konnten Siedlungstiefen von 20 bis 25 cm registriert werden.

Die in Gruppe IV zusammengeführten Arten bewohnen mittelsandige Sedimente mit hohen organogenen, jedoch geringen terrigenen Beimengungen. Mit Ausnahme von *Philocelis cellata*, die mehr schlickreiche Böden bevorzugt, fehlen die übrigen hier nachgewiesenen Spezies auf Juist und Mellum völlig.

Mit *Aphanostoma album* tritt uns in Gruppe V eine Art entgegen, deren Verbreitung über die Niedrigwasserlinie bis in größere Tiefen hinausreicht.

Die Gruppe VI repräsentiert schlickliebende Oberflächenformen, die sich mit Ausnahme von *Mecynostomum haplovarium* auch für den Juister Raum nachweisen ließen.

Convoluta variomorpha und *Pseudoposthia macrogonopora* (Gruppe VII) besiedeln sublitorale Mischböden.

Alle für Sylt allein gemeldeten Formen gehören dem eulitoral Mesopsammal an und fehlen dementsprechend auf Juist und Helgoland. *Praeaphanostoma chaetocaudatum*, *Philomecynostomum lapillum* und *Simplicomorpha gigantorhabditis* sind zudem Bewohner grobsandiger Prallhänge. Die schlickliebenden Arten des Eulitorals sind mit den Juister Arten, die des Sublitorals mit den Helgoländer Spezies identisch.

BIOTOPBINDUNG UND LEBENSFORMANALYSE

Acoele Turbellarien mit unterschiedlicher Substratspezifität weisen eine Reihe habitueller und anatomischer Unterschiede auf. Die wichtigsten Lebensformmerkmale der sand- und schlickliebenden Arten sind in den Tabellen 4 und 5 vergleichend zusammengestellt.

Tabelle 4

Lebensformmerkmale von sand- und schillbewohnenden Arten

Arten	Lange und schlanke Form	Körper stark kontraktile	Bewegungsweise schlangelnd	Haftorgane	Unpaares Ovar	Beginn des Ovars hinter dem Mund	Körper vakuolisiert
Mesopsammale Arten des Feinsandes							
<i>Actinoposthia haplovata</i>	+	+	+	-	+	+	-
<i>Adenocauda helgolandica</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Antigonaria arenaria</i>	+	+	+	-	+	+	-
<i>Atriofronta polyvacuola</i>	+	+	+	-	+	-	+
<i>Convoluta variomorpha</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>Diopisthoporus brachypharyngeus</i>	+	+	+	-	+	-	-
<i>Diopisthoporus psammophilus</i>	+	+	+	-	+	-	-
<i>Haplogonaria glandulifera</i>	+	+	+	-	+	+	-
<i>Haplogonaria sinubursalia</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Haplogonaria viridis</i>	+	+	+	-	+	+	-
<i>Parahaploposthia avescicula</i>	+	+	+	-	+	+	-
<i>Paraphanostoma gracilis</i>	+	+	+	-	-	-	+
<i>Philactinoposthia viridorhabditis</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>Postaphanostoma filum</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>Praeaphanostoma brevifrons</i>	+	+	+	-	+	+	+
<i>Praeaphanostoma longum</i>	+	+	+	-	+	+	-
<i>Praeaphanostoma rubrum</i>	+	+	+	-	+	+	+
<i>Pseudactinoposthia granaria</i>	+	+	+	-	+	+	-
<i>Pseudmecynostomum fragilis</i>	+	+	+	-	+	+	-
<i>Solenofilomorpha longissima</i>	+	+	+	-	+	+	-
Mesopsammale Arten des Grobsandes							
<i>Haplogonaria macrobursalia</i>	+	+	+	-	+	-	+
<i>Haplogonaria syltensis</i>	+	+	+	-	+	-	-
<i>Haplotestis curvicutubus</i>	+	+	+	-	+	-	+
<i>Paedomecynostomum bruneum</i>	+	+	+	-	-	-	-
<i>Paratomeella unichaeta</i>	+	+	+	-	diffus	-	-
<i>Philomecynostomum lapillum</i>	+	+	+	-	+	+	-
<i>Praeaphanostoma chaetocaudatum</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>Praeconvoluta karinae</i>	+	+	+	-	-	-	+
<i>Proconvoluta primitiva</i>	+	+	+	-	-	-	+
<i>Pseudaphanostoma psammophilum</i>	+	-	+	-	+	+	-
<i>Pseudmecynostomum westbladi</i>	-	+	+	-	-	-	-
<i>Simplicomorpha gigantorhabditis</i>	+	+	+	-	-	-	-
Schillbewohner							
<i>Archocelis macrorhabditis</i>	+	+	+	-	+	+	-
<i>Bursosaphia baltimaniiformis</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Convoluta helgolandica</i>	+	+	+	-	+	+	+
<i>Haplogonaria simplex</i>	+	+	-	-	+	+	-
<i>Parahaploposthia cerebroepitheliata</i>	+	+	-	-	+	+	-
<i>Paraphanostoma trianguliferum</i>	+	+	+	-	-	+	-
<i>Paraproporus diovatus</i>	+	-	-	-	-	+	-
<i>Philactinoposthia helgolandica</i>	+	+	+	-	-	-	-
<i>Postaphanostoma atriomagnum</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>Postaphanostoma glandulosum</i>	+	+	+	+	+	-	-
<i>Pseudmecynostomum bruneum</i>	-	+	+	-	-	-	-
<i>Pseudmecynostomum maritimum</i>	-	+	+	-	-	-	-
<i>Pseudohaplogonaria vacua</i>	+	+	+	-	-	-	+

Tabelle 5
Lebensformmerkmale von schllick- und phytalbewohnenden Arten

Arten	Lange und schlanke Form	Körper stark kontraktil	Bewegungsweise schlängelnd	Haftorgane	Unpaares Ovar	Beginn des Ovars hinter dem Mund	Körper vakuolisiert
Limicole Arten der Epifauna							
<i>Achoerus pachycaudatus</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anaperus waermimmensis</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aphanostoma album</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Archaphanostoma agile</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Archaphanostoma histobursalium</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Archaphanostoma macrospiriferum</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Archactinoposthia pelophila</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Convolvata norvegica</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Mecynostomum auritum</i>	—	+	+	—	—	—	—
<i>Mecynostomum haplovarium</i>	—	—	—	—	+	+	—
<i>Nemertoderma spec.</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Otocelis rubropunctata</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Otocelis westbladi</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Parahaplogonaria maxima</i>	—	—	—	—	—	—	+
<i>Paraphanostoma brachyposthium</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Paraphanostoma cycloposthium</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Paraphanostoma macroposthium</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Paraphanostoma submaculatum</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pelophila cavernosa</i>	—	—	—	—	—	—	+
<i>Pelophila pachymorpha</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Philachoerus johanni</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Philactinoposthia adenogonaria</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Philactinoposthia diploposthia</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Philactinoposthia saliens</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Philocelis cellata</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Postmecynostomum pictum</i>	—	+	—	—	—	—	—
<i>Pseudactinoposthia saltans</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pseudaphanostoma brevicaudatum</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pseudaphanostoma pelophilum</i>	+	+	+	—	—	+	+
<i>Pseudmecynostomum juistensis</i>	—	—	+	—	—	—	—
<i>Pseudmecynostomum pelophilum</i>	—	+	+	—	—	—	—
<i>Pseudmecynostomum flavescens</i>	—	+	+	—	—	—	—
<i>Pseudoposthia macrogonopora</i>	—	—	—	—	—	—	—
Phytalarten							
<i>Convolvata convoluta</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Notocelis gullmarensis</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Philactinoposthia viridis</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pseudmecynostomum granulum</i>	—	—	—	—	—	—	—

Arten des Feinsandes

Die Acoela des Feinsandes sind durch einen schlanken, oft fadenförmigen Habitus gekennzeichnet. Ihre Bewegung ist schlängelnd, der Körper stark kontraktile. In ihm

treten lokal oder allgemein peripher Vakuolenpolster auf, die den Tieren eine federnde Elastizität beim Passieren scharfkantiger Hindernisse verleihen.

Die maximale Körperbreite mesopsammaler Formen ist von der Lückengröße abhängig. Feinsandarten werden durchschnittlich 0,1 bis 0,15 mm breit, Grobsandbewohner 0,15 bis 0,25 mm. Zur Körperlänge besteht keine Beziehung, wie der Vergleich von *Praeaphanostoma longum* (3,5 mm) und *Solenofilomorpha longissima* (1,9 mm) einerseits und *Diopisthoporus brachypharyngeus* (0,5 mm) und *Praeaphanostoma brevifrons* (0,9 mm) andererseits zeigen.

Mit dem schlanken Habitus sind gewisse morphologisch-anatomische Änderungen verknüpft. Die bei Arten der Endo- und Epifauna sowie des Phytals allgemein paarig angelegten weiblichen Keimzonen und die davon ausgehenden Eizüge verschmelzen bei den mesopsammalen Spezies zentral zu einem medianen Strang. Die Keimzonen werden vom Vorderende hinter die Mundöffnung zurückverlagert. Eine Ausnahme bildet hier nur *Paraphanostoma gracilis*. *Atriofronta polyvacuola* besitzt zwar ein bis zur Statocyste reichendes, jedoch unpaarig angelegtes Ovar. Die Gattung *Diopisthoporus* mit endständiger Mundöffnung fällt für diesen Vergleich aus.

Die bisher aufgeführten Erscheinungen stellen Anpassungen an das feinkörnige Sediment dar. Die Lebensweise im stark bewegten Milieu erfordert zusätzliche strukturelle Differenzierungen, wie sie u. a. in Form von Haftröhrchen bei den Gastrotricha, Haftpapillen bei den Otoplanidae und Haftplatten bei den psammobionten Polychaeta errantia und Archiannelida bekannt sind. Bei den Sandformen der Acoela treten zwar keine hochdifferenzierten Haftapparaturen auf, doch beruht die Mechanik auf einem vergleichbaren Funktionsprinzip. Das Haftvermögen wird durch Ansammlungen von Drüsen auf der Ventralseite gewährleistet, zusätzlich können Kaudalorgane und schleimdrüsentragende Haftplatten mit und ohne terminaler Tastborste auftreten. Genannt seien hier *Adenocauda helgolandica*, *Convoluta variomorpha* und *Postaphanostoma filum*. In Sedimenten mit geringer Umlagerungstendenz fehlen den Tieren diese Einrichtungen allgemein oder sind bei ihnen weniger gut entwickelt.

Die Rhabditendrüsen dienen ganz offenbar nur der Verteidigung. Extrem träge und unbewegliche Arten wie *Haplogonaria viridis* und die im Grobsand siedelnde *Simplicomorpha gigantorhabditis* besitzen große, den halben Körperdurchmesser und mehr erreichende Rhabditen.

Arten des Grobsandes

Mesopsammale Arten des Grobsandes haben allgemein vergleichbare, jedoch teilweise dem großlumigeren Interstitialsystem angepasste Merkmale. Mit *Pseudomecynostomum westbladi*, *Paedomecynostomum bruneum* und *Haplotestis curvitubus* treten kürzere und gedrungene Formen auf. *Pseudaphanostoma psammophilum* führt bei der Fortbewegung noch charakteristische Schlangelbewegungen durch, vermag sich jedoch nur schwach zu kontrahieren.

Infolge des breiteren Körpers bleibt bei *Paedomecynostomum bruneum*, *Praeconvoluta karinae*, *Proconvoluta primitiva*, *Pseudaphanostoma psammophilum* und *Pseudomecynostomum westbladi* die primäre Paarigkeit des Ovars erhalten. Die ovariale Keimzone liegt nur bei *Philomecynostomum lapillum*, *Praeaphanostoma chaetocauda*

tum und *Pseudaphanostoma psammophilum* hinter der Mundöffnung. Starke Körpervakuolisierungen und der Besitz von Haftorganen treten im gleichen Verhältnis wie bei den Feinsandformen auf. *Haplogonaria syltensis* und *Praeaphanostoma chaetocaudatum* sind charakteristische Arten.

Schillbewohner

Spezifische Schillbesiedler fehlen. Neben Arten des Mesopsammons wie *Archocelis macrorhabditis*, *Convoluta helgolandica*, *Parahaploposthia cerebroepitheliata*, *Paraphanostoma trianguliferum*, *Postaphanostoma atriomagnum* und *P. glandulosum* treten auch typische oberflächenbewohnende Formen auf. Im einzelnen seien hier *Bursosaphia baltalimaniaformis*, *Paraproporus diovatus*, *Philactinoposthia helgolandica* sowie *Pseudmecynostomum bruneum* und *P. maritimum* genannt. Die Tiere sind im allgemeinen weniger oder gar nicht kontraktile. Die Mehrzahl der Arten besitzt ein paariges Ovar, obgleich bei *Paraphanostoma trianguliferum* und *Paraproporus diovatus* das Keimlager des Ovars noch hinter der Mundöffnung liegt. *Postaphanostoma atriomagnum* und *P. glandulosum* besitzen gut entwickelte Haftorgane, *Bursosaphia baltalimaniaformis*, *Convoluta helgolandica* und *Pseudohaplogonaria vacua* eine stärkere Vakuolisierung des Körpers.

Limicole Arten

Die limicolen Vertreter der Acoela sind habituell durch einen kurzgedrungenen Körperbau charakterisiert. Ihre Bewegung erfolgt – mit Ausnahme der 3 *Pseudmecynostomum*-Arten *P. juistensis*, *P. pelophilum* und *P. flavescens* – allein durch den Cilienschlag. Habituelle Verformungen treten abgesehen von einfachen Körperkontraktionen ebenfalls nur in dieser Gattung auf. Die Körperbreite erlaubt allgemein eine paarige Anlage der weiblichen Gonaden; ihre Bildungszentren liegen gleich hinter der Statocyste. Haftorgane, spezielle Drüseneinrichtungen sowie eine allseitige Vakuolisierung fehlen.

Ein Vergleich der Tabellen 4 und 5 verdeutlicht die starken habituellen und anatomischen Unterschiede zwischen den Vertretern der Epifauna und den Besiedlern der Interstitialsysteme von Sand- und Schillböden. Typisch für schlickreiche Gebiete sind neben vielen anderen Formen *Achoerus pachycaudatus* und *Philachoerus johanni*.

Phytalbewohner

Die aufgeführten Arten (Tab. 5) wurden mit Ausnahme von *Convoluta convoluta* aus Bühnen- und Schiffsbewuchs isoliert. Aufgrund ihres Vorkommens in den Detritusansammlungen am Grunde von Pflanzen- und Hydroidpolypenbeständen und ihrer Lebensformmerkmale besteht der Verdacht, daß es sich um limicole Formen handelt. Allein *Convoluta convoluta* zeichnet sich durch Symbionten und wohlentwickelte Augen als typische Phytalart aus.

Verwandtschaft und Lebensraum

Ein Vergleich der 12 Gattungen, die mit mehr als einer Art im Helgoländer Gebiet vorkommen, zeigt, daß neben den morphologischen Übereinstimmungen auch engere ökologische Beziehungen zwischen den Arten der einzelnen Gattungen vorliegen. Die 5 Genera *Haplogonaria* (6 Arten), *Diopisthoporus* (2 Arten), *Praeaphanostoma* (3 Arten), *Parahaploposthia* (2 Arten) und *Postaphanostoma* (3 Arten) umfassen ausnahmslos Interstitialformen. Die 5 Genera *Otocelis* (2 Arten), *Pseudmecynostomum* (6 Arten), *Pelophila* (2 Arten), *Archaphanostoma* (3 Arten) und *Paraphanostoma* (6 Arten) beschränken sich in ihrer Verbreitung auf die oberflächlichen Oxydationshorizonte schlickreicher Böden. *Paraphanostoma gracilis* wurde in der südlichen Nordsee zwar auf sandigen Sedimenten angetroffen, doch berichtet WESTBLAD (1945, p. 3) von allgemeinem Vorkommen der Art auf Schlamm-Lehmböden. Die beiden Gattungen *Convoluta* (3 Arten) und *Philactinoposthia* (4 Arten) besitzen sowohl Vertreter auf Sand- als auch auf Schlickböden.

Die relative Gleichförmigkeit der um Juist, Mellum und Wilhelmshaven vorliegenden Sedimente erlaubt nur bedingt einen Vergleich zwischen den morphologischen Übereinstimmungen der Arten und ihren Beziehungen zum Lebensraum. 4 Gattungen sind mit je 2 Arten vertreten. Hiervon weist *Philactinoposthia* – wie auf Helgoland – Arten mit verschiedener Sedimentspezifizierung auf.

Um Sylt leben 5 Gattungen mit mehreren Arten. *Haplogonaria* (3 Arten), *Archaphanostoma* (2 Arten) und *Mecynostomum* (2 Arten) weisen neben den verwandtschaftlichen auch biotopmäßige Beziehungen auf. Die Gattung *Convoluta* ist wie bei Helgoland mit je einer Sand- und einer Oberflächenform vertreten. *Pseudaphanostoma* besitzt 2 schlickliebende und eine sandliebende Art.

QUANTITATIVE UNTERSUCHUNGEN

Die vorgenannten Untersuchungen galten im wesentlichen qualitativen Aspekten. Quantitative Untersuchungen wurden an den wattseitigen Sandstränden in List auf Sylt durchgeführt und sollen Aufschluß über Populationsdynamik, jahreszeitliche Vermehrung und Fluktuation im Faunenbestand geben.

Methodik und Lebensraum

Zur genauen Faunenanalyse und Artenzonierung wurden Profile senkrecht zum Küstenverlauf gelegt, entlang denen alle 0,5 bis 1,0 m mit Hilfe von Glasröhrchen (\varnothing 2,7 cm) definierte Mengen des Sedimentes (2,5–3,0 cm³) von der Oberfläche entnommen wurden. Jede Probe schließt eine Fläche von 5,5 cm² bei einer Sedimenttiefe von 0,5 cm ein. Der Organismengehalt wurde ausgezählt und in Diagrammform dargestellt (Abb. 8–16).

Im Mittelpunkt der Untersuchung steht ein wattseitiger Küstenabschnitt unterhalb der Lister Litoralstation. Zu Vergleichszwecken dienen ähnlich strukturierte Gebiete bei Puan Klent, südlich der Buhne List-Süd und am Ellenbogen.

Sandstrände sind allgemein im Übergangsbereich Land-See durch steiler abfallende Prallhänge charakterisiert. Auf Sylt zeichnen sich die Hauptbrandungsbereiche der Westküste aufgrund der überaus starken Umlagerung des Sedimentes durch eine geringe Besiedlung in den oberflächlichen Schichten aus. Verminderte Brandungskräfte an den wattseitigen Inselenden bauen auch hier noch typische Sandhänge auf, die zur Inselmitte allmählich an Steigung und Höhe verlieren. Die herabgesetzten Sedimentumlagerungen schaffen ideale Siedlungsräume für psammobionte Organismen.

Der Prallhang wird in seinem oberen Teil durch die Hochwasserlinie markiert. Seine untere Grenze bildet der Strandknick, der seeseitig in die schwach geneigte Wattfläche übergeht. Diese Grenzlinie, Prallhang-Watt, wird im folgenden als Bezugspunkt für Entfernungsangaben gewählt, da ihre Lage von den verschiedenen hoch auflaufenden Gezeiten am geringsten beeinflusst wird. Oberhalb des Knickes kommt es zur Ausbildung eines Quellhorizontes. Hier tritt das bei Flut in den Hang eingedrungene Wasser bei Ebbe in kleinen Rinnsalen wieder aus und schafft dadurch eine stets wassergesättigte Zone (WESTHEIDE 1967, SCHMIDT 1968).

Reine Sande gelangen dort zur Ablagerung, wo die Wasserbewegung und die Strömungsverhältnisse die Sedimentation von feinerem Material verhindert. Durch die Abnahme der Transportkraft des Wassers ergibt sich eine zonale Gliederung der Sandkörner nach Größe und Gewicht, denen zunehmende Mengen feineren Materials beigemischt sein können. Am Untersuchungsort trifft die Hauptkraft der Brandung auf den Prallhang; die Sortierfähigkeit des Wassers ist demgemäß hier am größten. In den vorgelagerten Sandwatten verliert sie an Heftigkeit, so daß die durchschnittliche

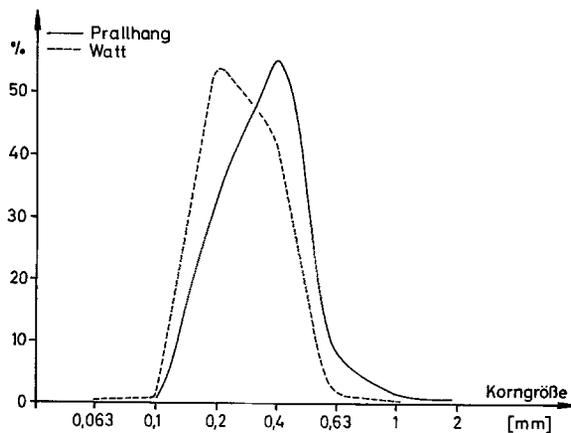


Abb. 7: Korngrößenverteilungen der Prallhang- und Wattensande unterhalb der Litoralstation (List, Sylt)

Korngröße niedriger, der Feinmaterial- bzw. Detritusanteil höher liegt. Dem mittelsandigen Feinsand (DIN 4188) des Wattes steht im Prallhang ein grobsandiger Mittelsand gegenüber (Abb. 7).

Im Eulitoral variiert die Zeit der Wasserbedeckung sehr stark. Damit zeigen auch die ökologischen Faktoren wie Wassersättigung, Temperatur, Salzgehalt, Sauerstoff,

pH-Wert, Licht und Nahrungsangebot beträchtliche Abstufungen, die zu einer zonalen Gliederung des Sandstrandes führen (SCHMIDT 1968).

Die Hauptmenge der psammobionten Acoela siedelt im oder am Quellhorizont, wo das ausfließende Wasser mildernd auf siedlungsfeindliche abiotische Faktoren einwirkt.

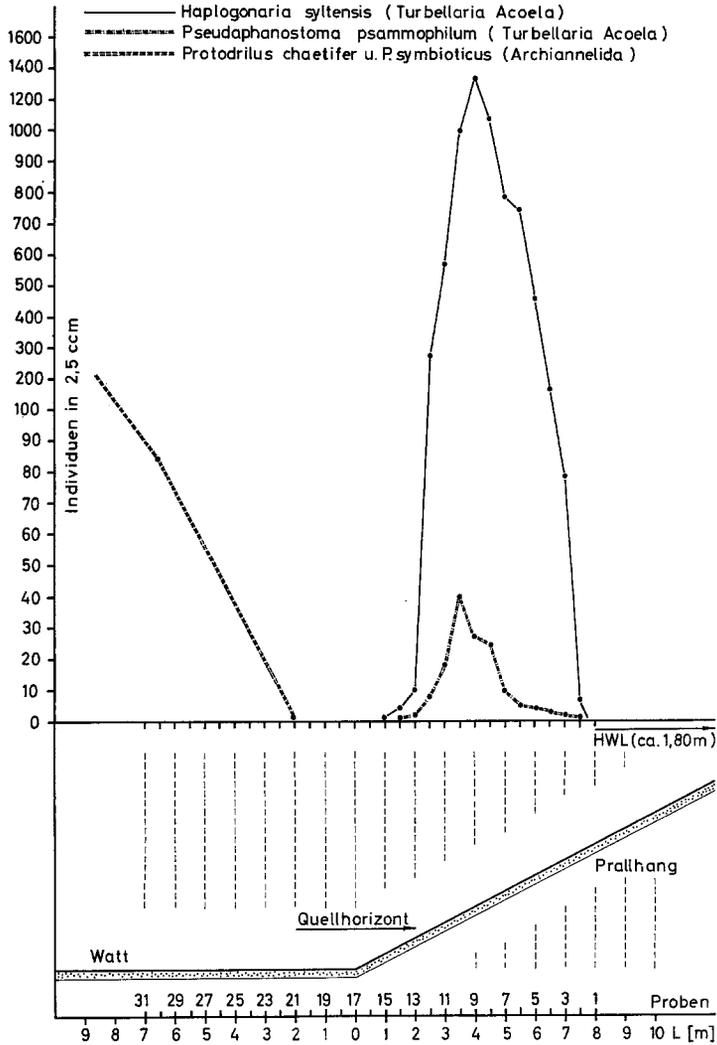


Abb. 8: Verteilung und Populationsstärken psammobionter Arten im Prallhang und Wattbereich. Litoralstation List, Januar 1965

Verteilung und Populationsdynamik

Die Individuenauszählung am Standort unterhalb der Litoralstation in List erbrachte eine Reihe von Hinweisen über die Verteilung und die Populationsdynamik einiger acoeler Turbellarien.

Haplogonaria sylvensis und *Pseudaphanostoma psammophilum* erreichten im Januar 1965 (Abb. 8) auf einem 6 m breiten, küstenparallelen Streifen des Prallhanges ihre maximale Populationsentfaltung. Unbeeinflusst von konkurrierenden Arten entwickeln sie ihre optimale Siedlungsdichte 4,5 bzw. 3,5 m oberhalb des Quellhorizontes und sind hier mit 1300 bzw. 40 Individuen pro 2,5 cm³ Sand in den obersten

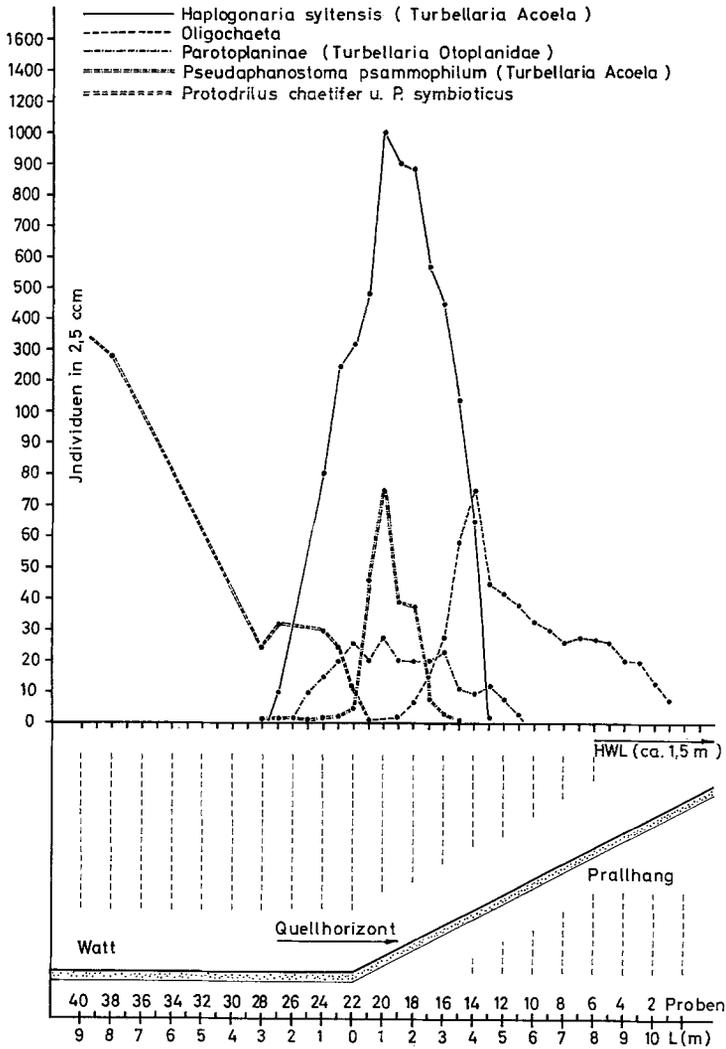


Abb. 9: Litoralstation List, April 1965

Millimetern des Sedimentes vertreten. Neben einigen sporadisch vorkommenden Begleitarten lassen sich auf der Wattfläche größere Ansammlungen von *Protodrilus symbioticus* GIARD neben wenigen Individuen von *P. chaetifer* REMANE nachweisen.

Im April 1965 (Abb. 9) fallen die Individuenmaxima von *H. sylvensis* und *P. psammophilum* beide nahezu mit dem Beginn des Quellhorizontes zusammen. Wäh-

rend die absolute Individuenzahl von *P. psammophilum* gegenüber dem Januarwert bei verminderter Siedlungsbreite ansteigt, läßt sich für *H. sylvensis* bei einer auf 7 m vergrößerten Siedlungsbreite eine fallende Tendenz beobachten. Eine hangabwärts gerichtete Wanderung beider Arten um volle 3 m und eine wattseitige Überschreitung des Strandknickes um 2,5 m tritt eindeutig hervor. Die im Januar an der Oberfläche

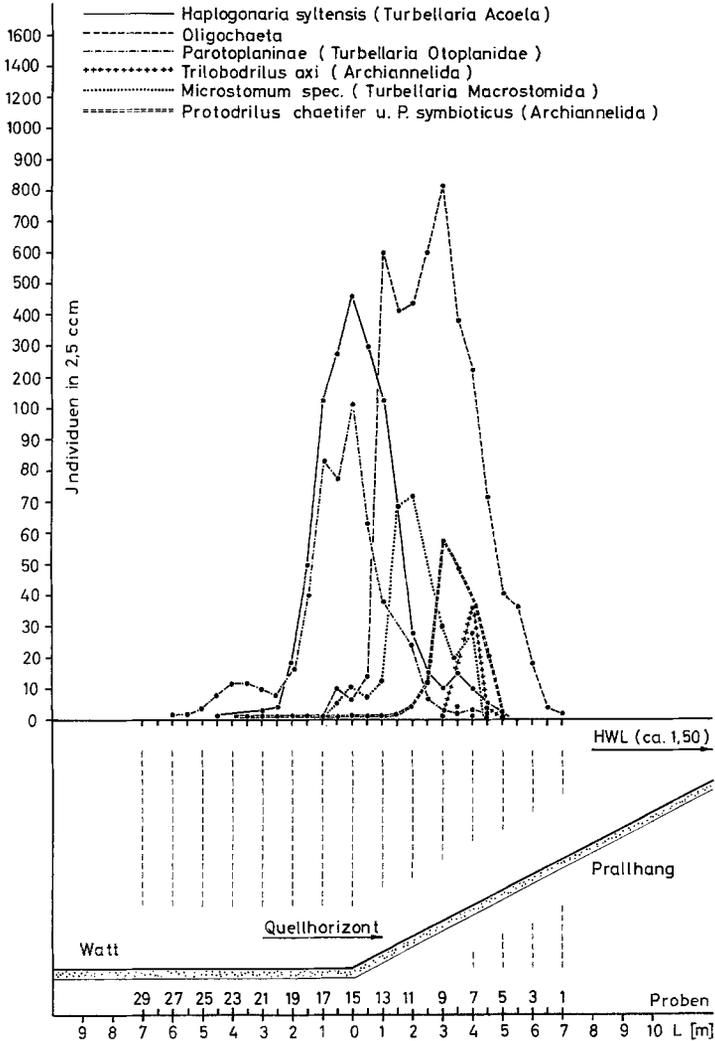


Abb. 10: Litoralstation List, Juli 1964

noch fehlenden Oligochaeten verbreiten sich zu dieser Jahreszeit über den ganzen Prallhang und üben offenbar einen Populationsdruck auf die vorgenannten Arten aus. Ihr lokales Individuenmaximum fällt mit dem Januarwert von *H. sylvensis* zusammen. Im Watt bleiben die Verhältnisse nahezu unverändert. *Protodrilus symbioticus* und *P. chaetifer* dringen in den Quellhorizont ein. Im unteren Hang und auf den ersten

zwei Metern des Wattes treten im Siedlungsgebiet der Acoela verschiedene Arten von Parotoplaninae (Turbellaria, Otoplanidae) auf.

Die Juli auswertung (Abb. 10) verstärkt den Eindruck einer echten Konkurrenz der Arten im Bereich des unteren Hanges. Von den aufgeführten Acoela tritt *P. psammophilum* nur noch in wenigen Exemplaren auf, die sich graphisch nicht mehr erfassen

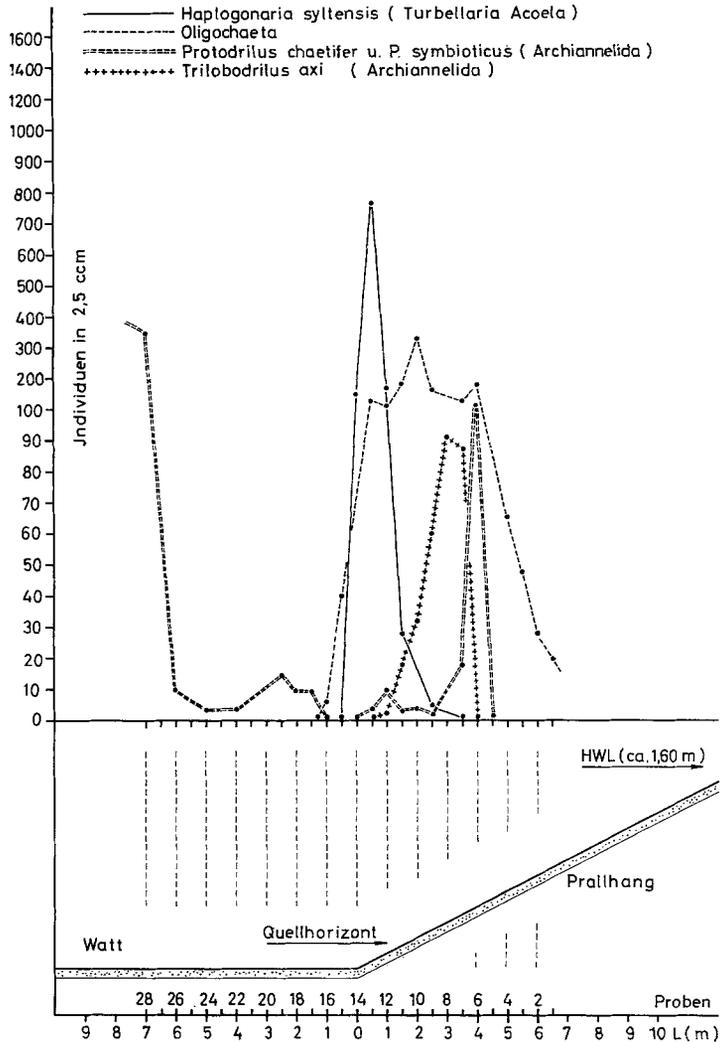


Abb. 11: Litoralstation List, August 1964

lassen. Das Individuenmaximum von *H. sylvensis* weist sowohl in seiner Lage als auch in seinem Zahlenwert deutliche Veränderungen auf. Die hangabwärts gerichtete Wanderungstendenz der Art, die als Verdrängung aus dem ursprünglichen Siedlungsgebiet aufgefaßt werden muß, setzt sich fort. Das Individuenmaximum fällt in den Strandknick. Mit 480 Individuen pro 2,5 cm³ Sediment macht sich ein starker Rückgang in

der Populationsentwicklung bemerkbar. Die Oligochaeten zeigen dagegen eine positive Entfaltung. Mit 850 Individuen erreichen sie ein absolutes, jahresperiodisches Maximum. Zugleich treten oberhalb des Quellhorizontes, dem ursprünglichen Siedlungshorizonte,

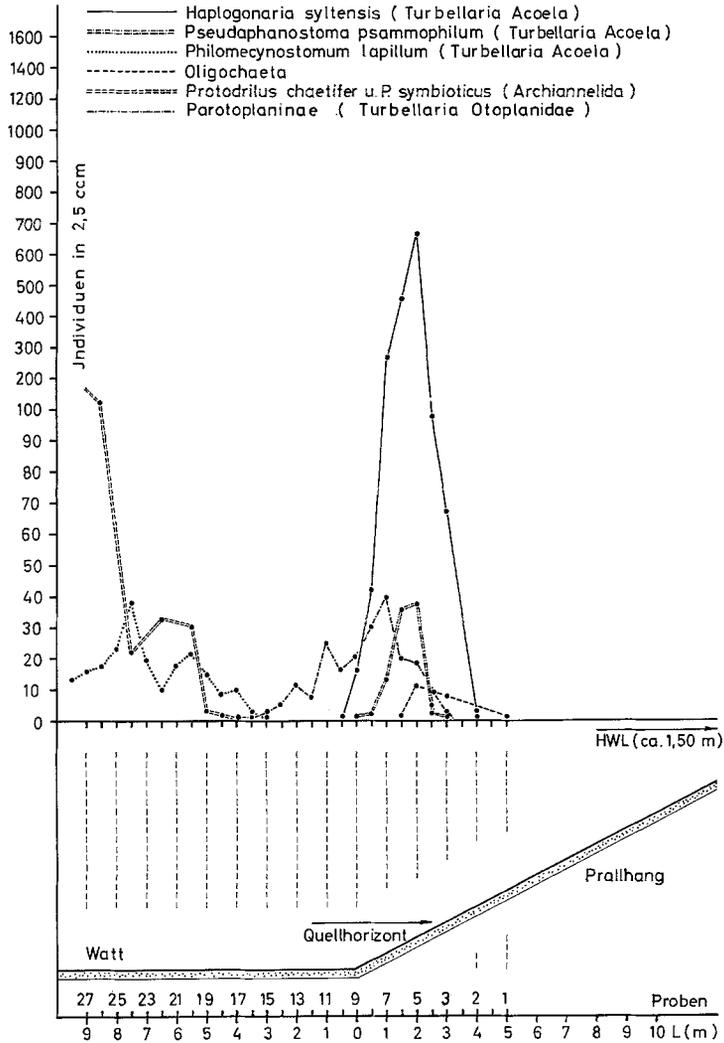


Abb. 12: Litoralstation List, September 1963

gebiet der Acoela, neue Arten auf. Bei 4 m erreichen *Trilobodrilus axi* WESTHEIDE, bei 3 m *Protodrilus chaetifer* und bei 2 m *Microstomum* spec. ihre lokalen Maxima.

Die Augustwerte (Abb. 11) verdeutlichen erneut die gegenseitige Beeinflussung der psammobionten Arten des Prallhanges. Obgleich sich bei den Oligochaeten noch eine Zunahme und bei den Acoela eine Abnahme der Siedlungsbreite feststellen läßt, weisen ihre Populationsmaxima in diesem Monat bereits entgegengerichtete Ten-

denzen auf. Mit maximal 780 Individuen pro Raumeinheit liegt die Zahl von *H. sylvensis* bereits wieder 300 über dem Juliminimum. Im gleichen Zeitraum sank die Zahl der Oligochaeta um 500 auf 350. Aufgrund des abgeschwächten Populationsdruckes

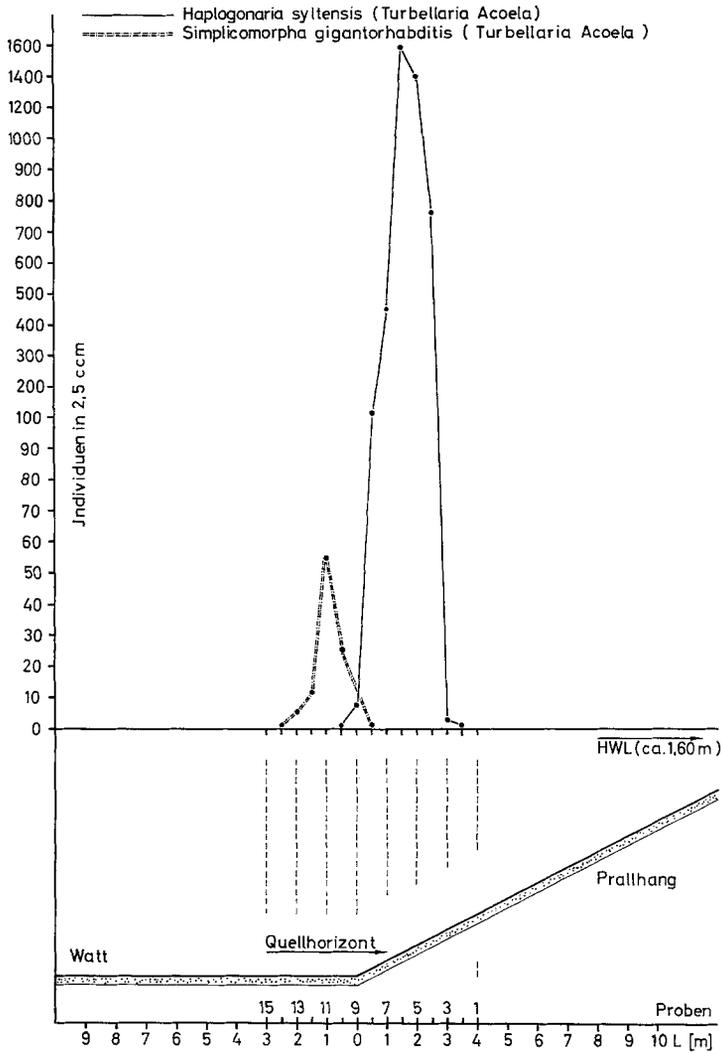


Abb. 13: Litoralstation List, Oktober 1962

der Oligochaeta kehrt sich offenbar die hangabwärts gerichtete Verdrängung der Acoela um; ihr Populationsmaximum liegt wieder 0,5 m über dem Strandknick. Die erst geringe, hangaufwärts gerichtete Verschiebung hängt offenbar mit der noch wachsenden Zahl von *Protodrilus chaetifer* und *Trilobodrilus axi* zusammen, die mit ca. 100 Individuen pro Raumeinheit zu dieser Zeit ihre größte Populationsstärke an der

Oberfläche erreichen. Im Watt lassen sich wieder ansteigende Zahlen von *Protodrilus symbioticus* feststellen.

Die im September des Jahres 1963 durchgeführte Zählung (Abb. 12) vervollständigt das Bild über die Populationsdynamik und die damit eng korrelierte Fluktuation im Faunenbestand der einzelnen psammobionten Prallhangbewohner. Während die Oligochaeten und Archianneliden bis auf wenige Exemplare aus den oberflächlichen Schichten verschwunden sind, erobern die Acoelen-Arten *H. sylvensis* und *P. psammophilum* ihr ursprüngliches Siedlungsgebiet zurück. Ihre Populationsmaxima liegen wieder am Beginn des Quellhorizontes. Im Watt tritt neben *Protodrilus* die Acoelenart *Philomecynostomum lapillum* in größerer Zahl auf.

Die Oktoberaufnahme (Abb. 13) zeigt nur die Auszählungsergebnisse der Acoela. Hierbei sind *H. sylvensis* mit ca. 1500 und *P. psammophilum* mit ca. 100 Individuen zu einer Kurve vereinigt. Ihr Populationsmaximum liegt wie bei der Januarausählung oberhalb des Quellhorizontes. Die Archiannelida und Oligochaeta des Prallhanges sind restlos von der Oberfläche verschwunden. Im Strandknick führte eine Auszählung der obersten 10 cm des Sedimentes zum Auffinden einer Population von *Simplicomorpha gigantorhabditis*.

Diskussion

Haplogonaria sylvensis und *Pseudaphanostoma psammophilum* sind stenotope und stenobathe Organismen mit ganzjähriger Geschlechtsreife. Ihr Siedlungsgebiet liegt etwas oberhalb des Quellhorizontes. Die hier lebende Population von *H. sylvensis* entwickelt unter günstigen Umständen eine Individuendichte bis zu 1500 Tieren pro 2,5 cm³. Im Strandknick erreicht *Simplicomorpha gigantorhabditis* ihre optimale Populationsstärke. Sporadisch treten *Atriofronta polyvacuola* und *Philomecynostomum lapillum* auf. Als Wattformen können *Anaperus tvaerminnensis* und *Paedomecynostomum bruneum* angesprochen werden. *Anaperus t.* dringt als eurytope Art auch in den Prallhang ein. Sie ernährt sich ausschließlich zoophag und gehört rein habituell nicht zu den psammobionten Spezies.

Im Gegensatz zu den ganzjährig an der Sedimentoberfläche siedelnden Acoelenarten treten in den Sommermonaten Oligochaeten- und Archiannelidenpopulationen auf, die die Acoela hangabwärts in weniger günstige Siedlungsgebiete verdrängen. Als Folge läßt sich eindeutig eine zahlenmäßige Schwächung der Acoelenpopulation registrieren. Beide Tatsachen, die hangabwärtsgerichtete Verdrängung und die damit eng korrelierte Schwächung der Populationen in den Sommermonaten, verdeutlicht die Gegenüberstellung der jeweiligen Monatskurven in Abbildung 14. Eine Verbindung ihrer Maxima (Abb. 15) zeigt den jahresperiodischen Wanderweg und die Fluktuationen im Individuenbestand von *H. sylvensis*.

In Abbildung 16 ist die gegenläufige Tendenz der Populationsentwicklungen der Oligochaeta und Acoela graphisch dargestellt. Im Januar konnte außer den ebenfalls ganzjährig im Gebiet siedelnden Archianneliden *Protodrilus symbioticus* und wenigen Exemplaren von *P. chaetifer* keine um den Lebensraum konkurrierenden Arten festgestellt werden. Im April ließen sich allgemein oberhalb des Quellhorizontes

Oligochaeta nachweisen. Ihre untere Siedlungsgrenze überlappt bereits die obere der Acoela. Im Juli und August überziehen die Oligochaetenpopulationen u. a. den ganzen Quellhorizont. Vom August an nehmen die Zahlenwerte der Oligochaeta wieder stark

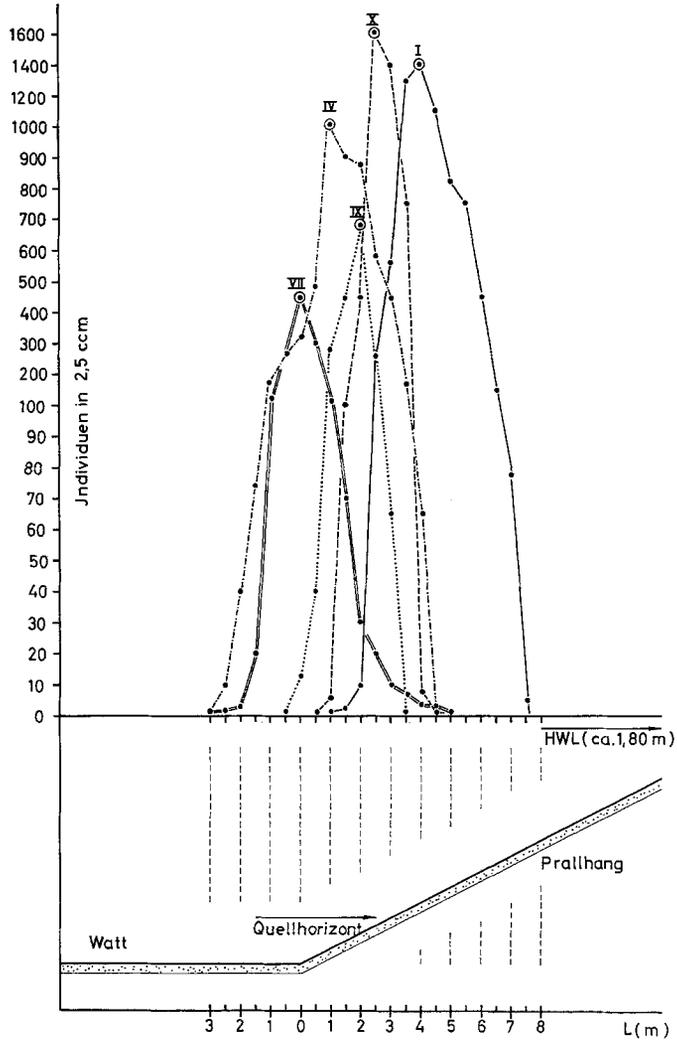


Abb. 14: Siedlungsorte und Populationsstärken von *Haplogonaria sylvensis*. Die römischen Zahlen geben die Monate der jeweiligen Auszählung an

ab; im September lassen sich nur noch geringe Spuren ihrer Besiedlung nachweisen. Nach einer gewissen Refraktärzeit nimmt die Zahl der Acoela wieder stark zu und erreicht in den Herbst- und Wintermonaten ihre absolute Höhe.

Parallel durchgeführte Untersuchungen an ähnlich exponierten Standorten am Ellenbogen, bei Puan Klent und an der Buhne List-Süd bestätigen das gewonnene Bild.

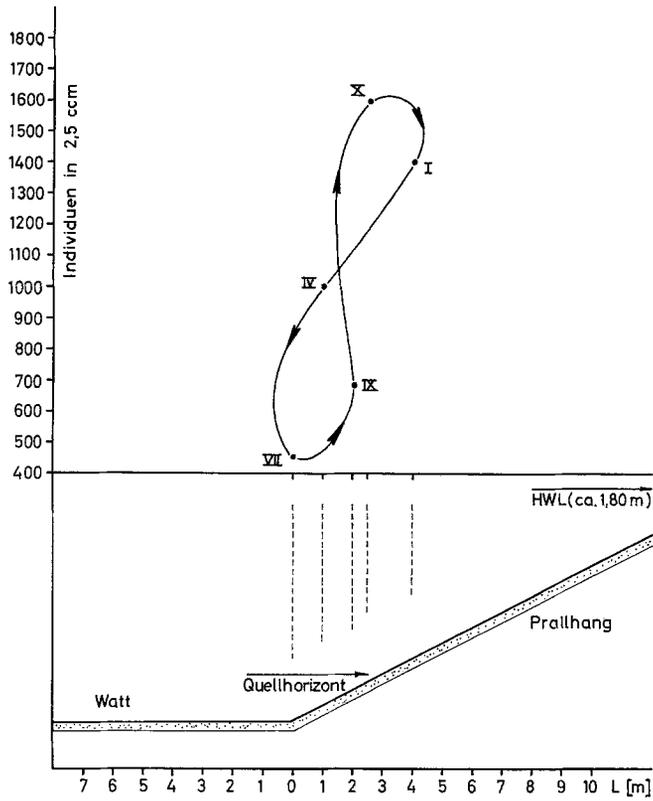


Abb. 15: Jahresperiodischer Wanderweg von *Haplogonaria sylvensis* im Prallhang. Die römischen Zahlen geben die Monatsmaxima der Einzelkurven an

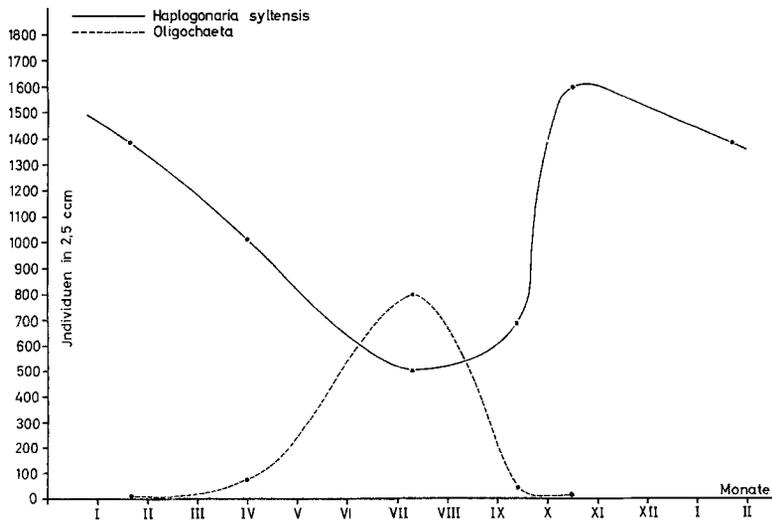


Abb. 16: Gegenläufige Tendenz der Populationsentwicklungen von *Haplogonaria sylvensis* und der *Oligochaeta* in den oberflächlichen Schichten des Prallhanges

ZUSAMMENFASSUNG

1. Über die Turbellarien-Ordnung Acoela wurden ökologische Untersuchungen in List (Sylt), Helgoland, Wilhelmshaven und Juist von 1962 bis 1965 durchgeführt.
2. Die geographischen und geomorphologischen Verhältnisse sowie die Sedimente der Probenorte werden beschrieben, die ausgewählten Stationen kartenmäßig dargestellt.
3. Die Untersuchungsgebiete umfassen das Eulitoral und das Sublitoral. Das Spektrum der bearbeiteten Sedimente reicht von Kies- und Schillböden, Sand verschiedener Korngröße über detritusreiche und schlickhaltige Böden bis zu typischem Schlick und lehmigen Tonen. Hierzu werden die charakteristischen und dominierenden Arten der Acoela angegeben.
4. Die Sedimente im Eulitoral der ostfriesischen Inselkette und der Jade besitzen strukturell nur eine geringe Variationsbreite. Stark umgelagerte Feinsande oder hohe terrigene Beimengungen im Sediment verhindern das Aufkommen einer Interstitialfauna. Die 17 nachgewiesenen Arten gehören der Epifauna an.
5. Helgoland ist durch den Reichtum verschieden strukturierter Lebensräume charakterisiert. Mit 66 Acoelenarten stellt es im Untersuchungsraum das artenreichste Gebiet dar.
6. Sylt besitzt im Gegensatz zu Juist eine größere Zahl von Sandbiotopen. Neben den limicolen Arten der Epifauna treten eine Reihe von spezifischen Sandlückenbesiedlern auf.
7. Von den 82 nachgewiesenen Arten lebt nur *Simplicomorpha gigantorhabditis* in tieferen Sedimentschichten. Im übrigen konzentrieren sich die Acoela auf die obersten Zentimeter oder Millimeter des Substrates.
8. Neben den Sedimentgrenzen bildet die Niedrigwasserlinie allgemein eine markante Siedlungsbarriere.
9. Die Verschiedenartigkeit der Sedimentstruktur bedingt spezifische morphologische und habituelle Adaptationen seiner Bewohner. Bei den Interstitialformen überwiegen lange und schlanke Arten. In enger Korrelation hierzu lassen sich Veränderungen in der inneren Organisation nachweisen. Die Mehrzahl der sandlückenbewohnenden Acoela besitzen ein unpaares Ovar, dessen Keimzone durchweg von der Region der Statocyste hinter die Mundöffnung verlagert ist. Umfangreiche Vakuolen im peripheren Parenchym wirken antagonistisch gegenüber den mechanischen Verformungen durch das Sediment. Hafteinrichtungen treten in Form von Schwanzplatten, Klebdrüsen und Kaudalorganen auf. Schlickbewohnende Spezies zeichnen sich durch einen kurzgedrungenen Habitus aus. Spezielle Anpassungsmerkmale fehlen ihnen.
10. Ausschlaggebender Faktor bei der Besiedlung mesopsammaler Biotope ist die Struktur und Beschaffenheit des Sedimentes. Locker geschichtete Sande sind überaus reich, porenarme und harte gar nicht bewohnt. Mit zunehmender Korngröße verlieren sich die spezifischen Adaptationen. In kiesigen Substraten treten neben typischen Interstitialarten auch Oberflächenformen auf.
11. Für den leicht zugänglichen Prallhang vor der Litoralstation List werden genaue quantitative Untersuchungen vorgelegt. Diese weisen die Acoelenarten *Haplo-*

gonaria sylvensis und *Pseudaphanostoma psammophilum* als stenotope und stenobathe Organismen mit ganzjähriger Geschlechtsreife aus. *H. sylvensis* entwickelt unter günstigen Bedingungen eine Individuendichte bis zu 1500 Tieren pro Untersuchungseinheit (2,5 cm³).

12. Am Beispiel von *Haplogonaria sylvensis* und *Pseudaphanostoma psammophilum* wird der Nachweis erbracht, daß jahresperiodische Schwankungen ihrer Populationsstärken nicht auf jahreszeitlich bedingte Vermehrungsphasen zurückzuführen sind. Ihr zahlenmäßiger Rückgang in den Sommermonaten und ihre Verdrängung aus dem optimalen Lebensraum wird durch die starke Entfaltung und Konkurrenz der Oligochaeten und Archanneliden bedingt. Die Gegenläufigkeit der jahreszeitlichen Lebenszyklen von *Haplogonaria sylvensis* und den Oligochaeten wird als ein gutes Beispiel einer echten Artenkonkurrenz herausgestellt.

Für die Anregung zu dieser Arbeit möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. P. Ax, meinen herzlichsten Dank aussprechen. Für die Gewährung von Arbeitsplätzen danke ich den Herren Professor Dr. O. KINNE, Direktor der Biologischen Anstalt Helgoland, Professor Dr. W. SCHÄFER, Direktor des Natur-Museums und Forschungs-Institutes „Senckenberg“ in Frankfurt a. M., und Dr. A. W. LANG, Direktor des Küstenmuseums auf Juist.

ZITIERTE LITERATUR

- Ax, P., 1951. Die Turbellarien des Eulitorals der Kieler Bucht. *Zool. Jb. (Abt. Syst. Ökol. Tiere)* **80**, 277–378.
- 1960. Turbellarien aus salzdurchtränkten Wiesenböden der deutschen Meeresküsten. *Z. wiss. Zool.* **163**, 210–235.
- 1963. Die Ausbildung eines Schwanzfadens in der interstitiellen Sandfauna und die Verwertbarkeit von Lebensformmerkmalen für die Verwandtschaftsforschung. *Zool. Anz.* **171**, 51–76.
- 1966. Die Bedeutung der interstitiellen Sandfauna für allgemeine Probleme der Systematik, Ökologie und Biologie. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* (Sonderbd) **2**, 15–66.
- BILIO, M., 1963a. Die Zonierung der aquatischen Bodenfauna in den Küstensalzwiesen Schleswig-Holsteins. *Zool. Anz.* **171**, 328–337.
- 1963b. Die biozönotische Stellung der Salzwiesen unter den Strandbiotopen. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **27**, 417–425.
- 1964. Die aquatische Bodenfauna von Salzwiesen der Nord- und Ostsee. I. Biotop und ökologische Faunenanalyse: Turbellaria. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **49**, 509–562.
- BUBNOFF, S. von, 1956. Einführung in die Erdgeschichte. Akademie Verl., Berlin, 808 pp.
- DÖRJES, J., 1966. *Paratomella unichaeta* nov. gen. nov. spec. Vertreter einer neuen Familie der Turbellaria Acoela mit asexueller Fortpflanzung durch Paratomie. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* (Sonderbd) **2**, 187–200.
- 1967. Die Acoela (Turbellaria) der deutschen Nordseeküste und ein neues System der Ordnung. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* **6** (im Druck).
- KÖSTER, E., 1964. Granulometrische und morphometrische Meßmethoden an Mineralkörnern, Steinen und sonstigen Stoffen. Enke, Stuttgart, 336 p.
- LINKE, O., 1939: Die Biota des Jadebusenwattes. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **1**, 201–348.
- REMANE, A., 1933. Verteilung und Organisation der benthontischen Mikrofauna der Kieler Bucht. *Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel)* **21**, 161–221.
- & SCHULZ, E., 1934. Das Küstengrundwasser als Lebensraum. *Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst.* **20**, 399–408.

- RIEDL, R., 1956. Zur Kenntnis der Turbellarien adriatischer Schlammböden sowie ihre geographische und faunistische Beziehung. *Thalassia jugosl.* **1**, 69–184.
- SCHMIDT, P., 1968. Quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeiten-Sandstrand der Nordsee-Insel Sylt. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **52** (im Druck).
- SCHWERDTFEGER, F., 1963. Ökologie der Tiere. Bd 1. Autökologie. Parey, Hamburg, 461 pp.
- WESTBLAD, E., 1942. Studien über skandinavische Turbellarien. Acoela II. *Ark. Zool.* **33 A**, 1–48.
- 1948. Studien über skandinavische Turbellarien. Acoela V. *Ark. Zool.* **41 A**, 1–82.
- WESTHEIDE, W., 1967. Monographie der Gattung *Hesionides* FRIEDRICH und *Microphthalmus* MECZNIKOW (Polychaeta, Hesionidae). *Z. Morph. Ökol. Tiere* **61**, 1–159.
- WOHLENBERG, E., 1937. Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **1**, 1–92.