

# Zur Systematik und Ökologie (Lebenszyklen, Populationsdynamik) der Turbellarien-Gattung *Paromalostomum*<sup>1</sup>

Untersuchungen am Sandstrand der Nordseeinsel Sylt

R. PAWLAK

II. Zoologisches Institut und Museum der Universität Göttingen, Göttingen

**ABSTRACT:** On the systematics and ecology (life-cycles, population dynamics) of the turbellarien-genus *Paromalostomum*. Investigations at the sandy beach of the island Sylt. This paper contributes to the systematics, the ecology and the biology of sexual reproduction of psammobiontic macrostomid Turbellaria from a sandy beach on the eastern shore of the island Sylt. The anatomy of a new species, *Paromalostomum proceracauda*, is described. The cuticular structures of the genital apparatus of *Paromalostomum fusculum* Ax, *P. dubium* (DE BEAUCHAMP) and *Haplopharynx rostratus* MEIXNER are analyzed. *P. fusculum* is one of the most frequent turbellarians living in the sandy flats (Sandwatt) in front of the Litoralstation of the Biologische Anstalt Helgoland in List. This species shows obvious seasonal differences in its vertical distribution. In summer, *P. fusculum* lives in the upper 4 cm of the sand while in winter, the animals move to the deeper strata of the sediment, where they are more protected from low temperatures. *P. fusculum* has an annual life-cycle. The period of reproduction lasts from May to July. The new generation hibernates in the state of male maturity and attains female maturity in spring. After the period of egg-shedding, large animals individuals are seldom found; it is supposed that they die after spawning. The mechanism of egg-shedding and the structure of the egg are described. The egg-shells of *P. fusculum* are distinguished from those of *P. dubium* by the presence of opercula.

## EINLEITUNG

Die Ordnung der Macrostomida ist in den letzten zwei Jahrzehnten um zahlreiche neue Organisationstypen bereichert worden, die ganz überwiegend der interstitiellen Fauna des Meeressandes angehören. Ich nenne die Gattung *Dolichomacrostomum* LUTHER (1947) mit drei Arten, die nahe verwandte Gattung *Paromalostomum* Ax (1951, 1952, 1955) mit fünf Arten und die Gattung *Myozona* MARCUS (1949), die heute drei Spezies umfaßt. Die neuesten Beiträge liefern die Beschreibungen der beiden monotypischen Genera *Myozonaria* RIEGER (1968) und *Megamorion* RIEGER & STERRER (1968).

<sup>1</sup> Gefördert durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Schwerpunktprogramm „Litoralforschung – Abwassereinflüsse in Küstennähe“.

Gegenüber diesem reichen Zuwachs an Kenntnissen zur Morphologie und Systematik liegen bisher keinerlei Beobachtungen über die Populationsdynamik oder die Lebenszyklen psammobionter Macrostomida vor. Im Rahmen eines Arbeitsprogramms über die Biologie der Sandmikrofauna (Ax 1966, 1969) werden diese Probleme an Vertretern der Gattung *Paromalostomum* – insbesondere *Paromalostomum fusculum* Ax 1952 – verfolgt. Die über den Jahresverlauf hinweg in regelmäßigen Abständen durchgeführten quantitativen Untersuchungen erstrecken sich auf den Sandstrand am Ostufer der Insel Sylt (vgl. SCHMIDT 1968).

Die vorliegende Arbeit umfaßt drei Teile. In einem systematischen Kapitel wird zuerst eine neu entdeckte Art als *Paromalostomum proceracauda* nov. spec. beschrieben. Es folgen ergänzende Beobachtungen zum Bau von *Paromalostomum fusculum*, *Paromalostomum dubium* (DE BEAUCHAMP 1927) und *Haplopharynx rostratus* MEIXNER 1938.

Im ökologischen Hauptteil werden die quantitative Verteilung, die Populationsdynamik und der Lebenszyklus von *Paromalostomum fusculum* behandelt. Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie bilden den letzten Abschnitt.

## SYSTEMATIK

### Gattung *Paromalostomum* Ax 1951

Die rein psammobionte Gattung *Paromalostomum* umfaßt bis heute die Arten *P. dubium* (DE BEAUCHAMP 1927), *P. notandum* Ax 1951, *P. fusculum* Ax 1952, *P. spiralis* Ax 1952 und *P. mediterraneum* Ax 1955. Am Sandstrand von Sylt leben die drei Arten *P. fusculum*, *P. dubium* und *P. proceracauda* nov. spec.<sup>2</sup>

#### *Paromalostomum proceracauda* nov. spec.

(Abb. 1–4)

Die geschlechtsreifen Tiere werden durchschnittlich 1,5 mm lang. Damit liegt diese Art größenmäßig zwischen *Paromalostomum fusculum* und *P. dubium*. Sie gleicht im Habitus und der grauen Färbung *P. dubium* und ist bei schwacher Vergrößerung am ehesten an dem etwas verlängerten, caudal der Ovarialregion liegenden Körperabschnitt zu erkennen (Abb. 3).

Die Bewegungsweise bietet keine Besonderheiten. Als typischer Bewohner des Mesospammals kann sich das Tier stark strecken und kontrahieren; außerdem verfügt es über ein gutes Haftvermögen. Augen fehlen.

Das Deckepithel ist allseitig bewimpert. Es mißt durchschnittlich 4,3–6  $\mu\text{m}$  und ist damit etwas dicker als das von *P. dubium*. Am Kopfende sind die Wimpern

<sup>2</sup> Herr S. HOXHOLD hat von März bis Mai 1969 drei Exemplare von *Paromalostomum notandum* im Sandwatt gefunden, und zwar in einer Entfernung von 70–290 m vom Strandknick. Möglicherweise handelt es sich hierbei um vereinzelte Ausläufer aus einem sublitoralen Siedlungsgebiet.

verkürzt und stehen dichter als am übrigen Körper. Sie sind steif wie Sinnesborsten des Frontalorgans von *Monocelis fusca* (Proseriata) (GIESA 1966). Caudal sind einige Wimpern zu langen Haaren ausgewachsen (Abb. 1, 3).

Die adenalen Rhabditenbündel (Länge 9–12  $\mu\text{m}$ ) sind locker angeordnet. Die Pakete bestehen meist aus fünf leicht gebogenen und an den Enden zugespitzten schlanken Stäbchen.

Den Hautmuskelschlauch bilden äußere Ringmuskeln (ca. 0,6  $\mu\text{m}$  dick) und eine innere Längsmuskelschicht von 1,6  $\mu\text{m}$  Dicke.

Die caudal des Pharynx liegenden Rhamnitendrüsen bilden zahlreiche Stäbchen aus, die sich dicht an dicht zum Kopfende hinziehen.

Der *Pharynx simplex* (*pb*) liegt im ersten Körperdrittel. In ihn münden zahlreiche Pharynxdrüsen mit körnigem Sekret. Die Drüsen sind rund um den Mundspalt herum lokalisiert. Das Pharynxepithel ist mit kurzen Wimpern (4  $\mu\text{m}$ ) besetzt.

Der *Darm* (*d*) legt sich im letzten Körperdrittel der großen Bursablase an. Das Epithel trägt lange Wimpern und enthält Körnerkolben.

**Männliche Geschlechtsorgane.** Der unpaare Hoden (*t*) liegt lateral etwa in der Körpermitte (Abb. 1). Das Vas deferens (*vd*) erweitert sich im letzten Körperabschnitt zu einer Vesicula seminalis (*vs*). Durch einen kurzen Ductus intervesicularis ist die Samenblase mit der Körnerdrüsenblase (*vg*) verbunden. Die Vesicula granulorum ist lang gestreckt und zeigt den gleichen Aufbau wie jene von *P. dubium* und *P. fusculum*.

Das **Kopulationsorgan** besteht aus zwei Rohren (Abb. 1, 3, 4). Das Spermakornsekretrohr (*spr*) beginnt mit einer bulbösen Erweiterung, verjüngt sich dann sehr schnell und zeigt bei nunmehr gleichbleibendem Durchmesser des spermaleitenden Kanals einen geschlängelten Verlauf. Die artspezifischen Besonderheiten liefert der distale Abschnitt. Das Rohr besitzt hier zwei ungleich große, in eine Richtung weisende beulenförmige Verdickungen. Im Bereich dieser Anschwellungen ist seine Wand feinkörnig strukturiert. Distal der zweiten, schwächeren Erweiterung macht das Rohr einen scharfen Knick und mündet nach kurzem Verlauf in einer kleinen Öffnung aus. Das abgeknickte Rohrende ist meist leicht kaudalwärts gekrümmt; im stark gequetschten Tier erscheint es gerade (Abb. 3). Das **Drüsenrohr** (*dr*) ist wie üblich mit einer accessorischen Drüse verbunden. Das distal stark umgebogene Ende ist charakteristisch für die neue Art. Der Mündungsteil der accessorischen Drüse und der sich anschließende Kanal sind bewimpert. Ähnlich wie *Paromalostomum notandum* wurden im unteren Teil des Drüsenrohrs distalwärts schlagende Wimpern beobachtet (Ax 1951).

**Weibliche Geschlechtsorgane.** Wie bei *Paromalostomum fusculum*, *P. dubium* und *P. spiralis* liegt auch bei *P. proceracauda* das unpaare Ovar (*ov*) hinter dem Hoden. Die Größe der Keimzellen nimmt caudalwärts zu. Bei voll geschlechtsreifen Tieren füllt die letzte Eizelle das Tier in ganzer Breite aus. Die größten Keimzellen sind reich mit Dottermaterial und Schalensubstanztropfen angefüllt. Eine Ovidukt wand scheint zu fehlen.

Die Anatomie der übrigen Teile des Genitalapparates stimmt in den Grundzügen mit den verwandten Formen überein. Eine der letzten Keimzelle anliegende kleine Blase entspricht dem Antrum femininum (*af*) von *P. notandum* und *P. dubium*. Sie ist

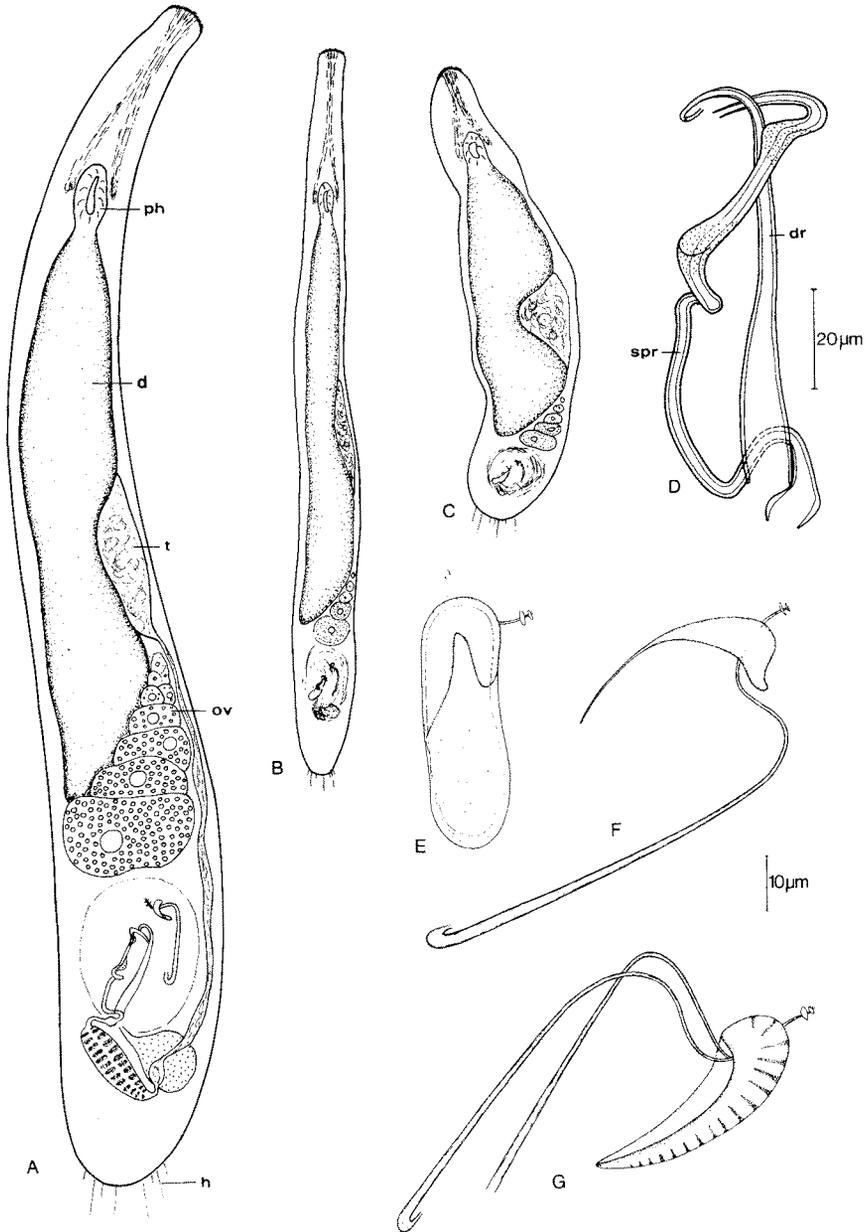


Abb. 1: *Paromalostomum proceracauda*. A Organisationsschema nach Quetschpräparaten. B-C Habitus gestreckt und kontrahiert. D Kopulationsorgan. E-G Kutikularanhänge der Bursa nach verschiedenen Objekten

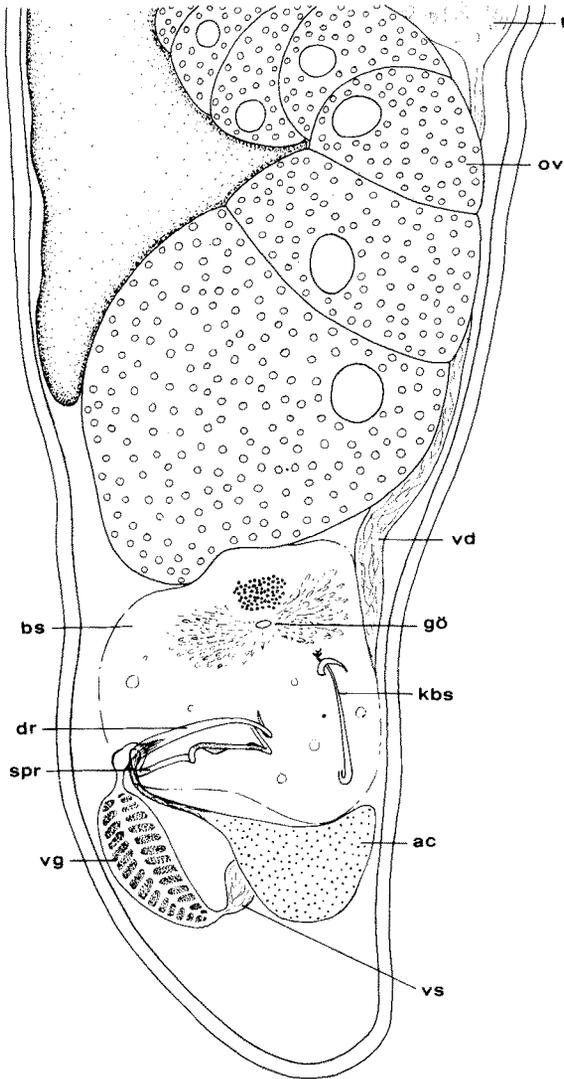


Abb. 2: *Paromalostomum proceracauda*. Hinterende (nach dem Leben)

schon im Quetschpräparat zu erkennen (Abb. 3). Das dorsoventral ausgezogene Antrum mündet in die schräg zur Geschlechtsöffnung verlaufende bewimperte Vagina. Die umfangreichen Kittdrüsen (*kd*), mit feinkörnigen Sekretröpfchen in der Nähe der Geschlechtsöffnung und mit grobkörnigem Sekret im proximalen Teil der Vagina, entsprechen den Verhältnissen bei *P. fusculum* und *P. dubium*. Wie bei *P. notandum* und *P. dubium* erstreckt sich vom Atrium genitale ein Bursastiel (*bst*) in die rundlich geformte Bursa (*bs*) (Abb. 3). Der unbewimperte Stiel ist von Ringmuskulatur

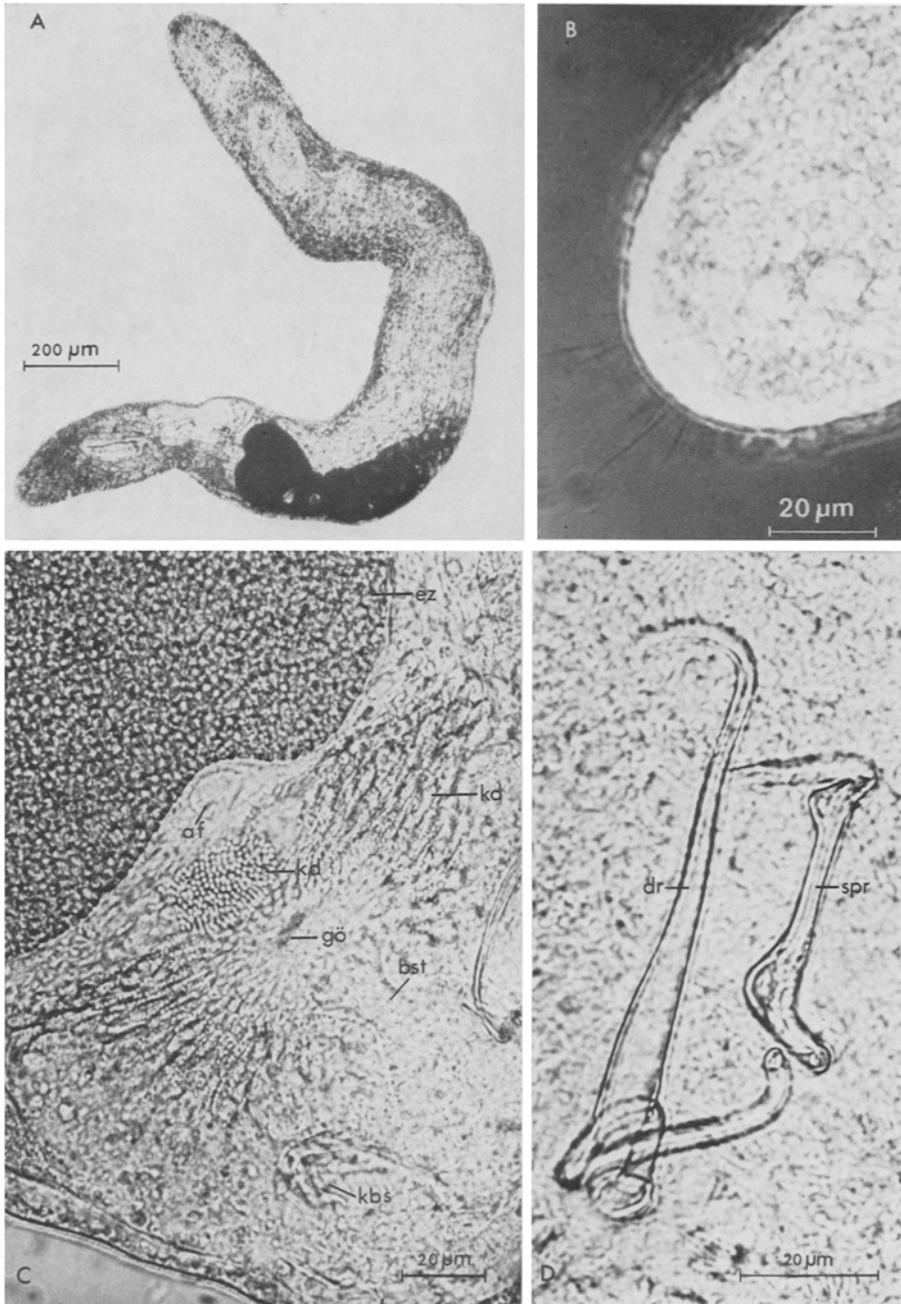


Abb. 3: *Paromalostomum proceracauda*. A Habitus. B Hinterende mit Tasthaaren. C Region der Geschlechtsöffnung (gequetscht). D Kopulationsorgan (gequetscht)

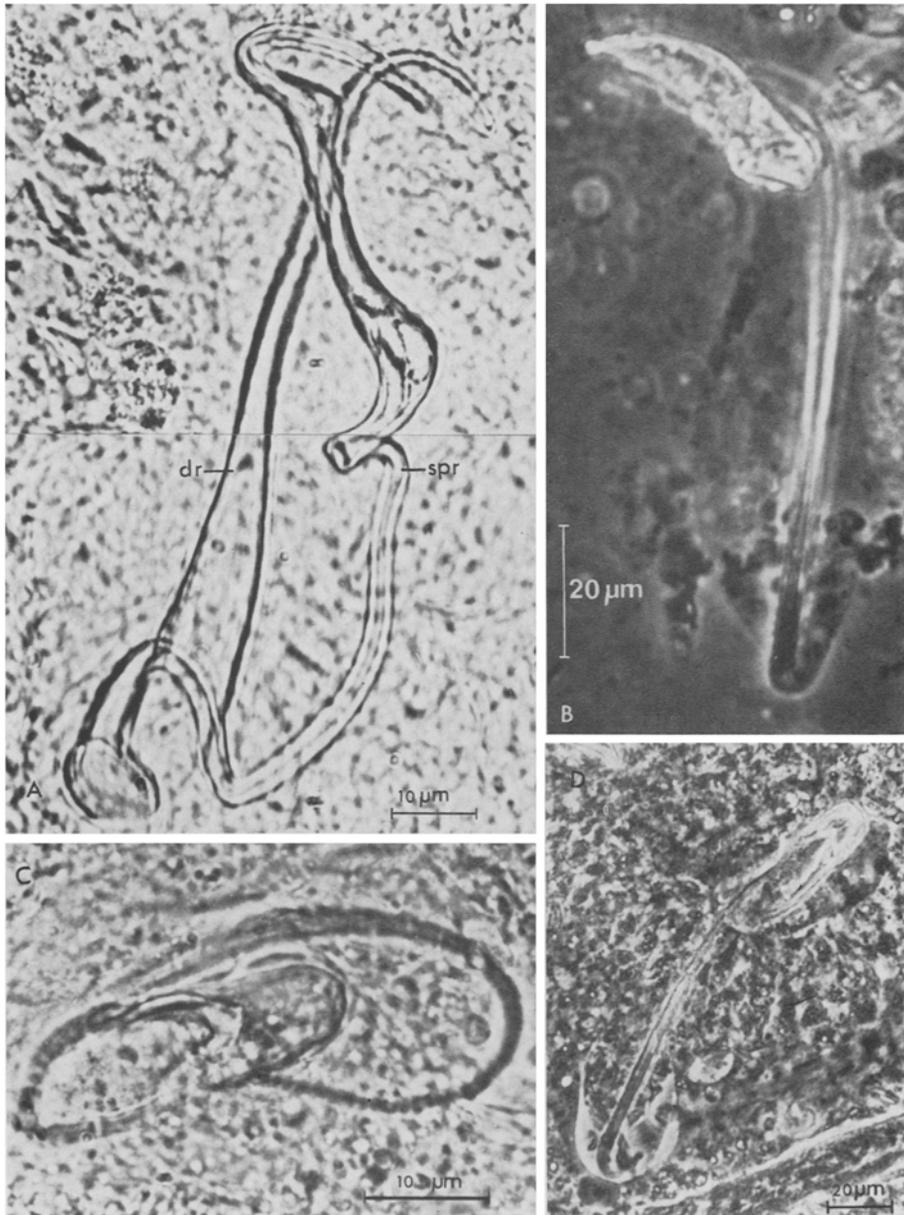


Abb. 4: *Paromalostomum proceracauda*. A Kopulationsorgan. B–D Kutikularanhänge der Bursa

umgeben und biegt im oberen Teil zur Seite oder nach vorne um. An seiner Mündung liegen die Kutikularstrukturen (*kbs*) der Bursa (Abb. 1, 3, 4). Wie üblich, besteht dieser Komplex aus zwei Teilen, (1) einem artspezifischen schiffähnlichen Gebilde, in das (2) ein weit geschwungenes, mit feiner Längsstreifung versehenes Rohr hineinläuft. An seinem erweiterten Ende macht das Rohr einen scharfen Bogen von 180°. Auf der anderen Seite durchsetzt es, sich verjüngend, das kutikulare Schiffchen und endet mit zwei tellerförmigen Verbreiterungen. Der zweiten Verbreiterung sitzen meist zwei Häkchen auf.

Die Wände des Schiffchens sind an einem Ende nach oben umgebogen und bilden einen nach einer Seite geöffneten Hohlraum. Die schräg stehenden seitlichen Begrenzungen laufen zum anderen Ende spitz zu. Die nicht in jedem Präparat deutlich erscheinenden Querstreifen werden als Versteifungsleisten gedeutet.

Ein als Ductus spermaticus interpretierter Gang hat seinen Ursprung in der Verlängerung des Bursastiels und mündet nach kurzem Verlauf in das Antrum femininum ein.

Bemerkenswerterweise zeigt der Kutikularanhang der Bursa eine starke Variabilität. Das geschwungene Rohr kann fehlen oder auch doppelt vorhanden sein. Bei einer Verdoppelung ist das zusätzliche Rohr in der Regel nicht mit dem Kutikularschiffchen verbunden. Nur bei einem Tier wurden zwei äußerlich gleichwertige in das Schiffchen eintretende Rohre beobachtet (Abb. 1).

Bei drei Tieren wird ein blasenförmig erweiterter Gang beobachtet, in den das freie Ende des kutikularen Rohres zu münden scheint (Abb. 4). Bei einem Exemplar erstreckt sich der Gang parallel zum Rohr und läuft am kutikularen Schiffchen aus. Dieser Gang war noch im völlig zerquetschten Tier zu erkennen. In den beiden anderen Fällen verschwammen seine Grenzen schon weit unterhalb des Schiffchens.

F u n d o r t. Insel Sylt, Sandwatt vor der Litoralstation der Biologischen Anstalt Helgoland in List (*Locus typicus*).

Holotypus: 1 Schnittserie.

#### *Paromalostomum fusculum* Ax 1952

(Abb. 5–6)

*P. fusculum* wird maximal 1,3 mm lang. Mit ihrem gestutzten Hinterende unterscheidet sich diese Art schon oberflächlich deutlich von *P. proceracauda* und *P. dubium* (Abb. 5). Als weiteres Unterscheidungsmerkmal dient die braune, durch Diatomeen-nahrung hervorgerufene Körperfarbe. Wie *P. proceracauda* besitzt *P. fusculum* an der Vorderspitze einen dichten Besatz kurzer steifer Borsten und am Caudalende eine Reihe langer Tastaare.

Zur Struktur der kutikularen Bildungen des Genitalapparates können folgende ergänzende Angaben gemacht werden.

Spermakornsekretrohr und Drüsenrohr unterscheiden sich proximal nicht von den entsprechenden Bildungen bei *P. proceracauda* (Abb. 5, 6). Das Drüsenrohr ist im ganzen leicht gebogen und läuft distal gerade aus. Das Spermakornsekretrohr zeigt einen geschlängelten Verlauf und ist am Ende spiralförmig aufgewunden.

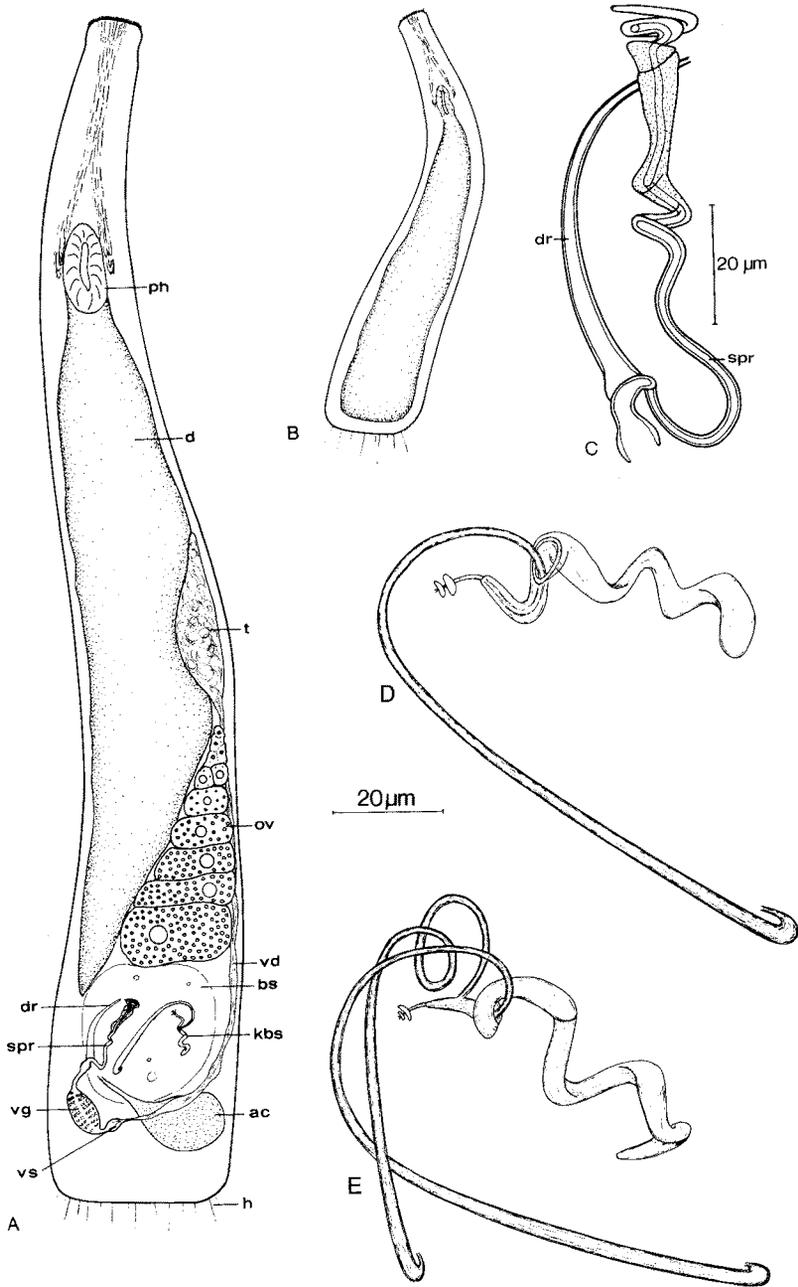


Abb. 5: *Paromalostomum fusculum*. A Organisationsschema (nach Quetschpräparaten), B Jungtier. C Kopulationsorgan. D–E Kutikularanhänge der Bursa

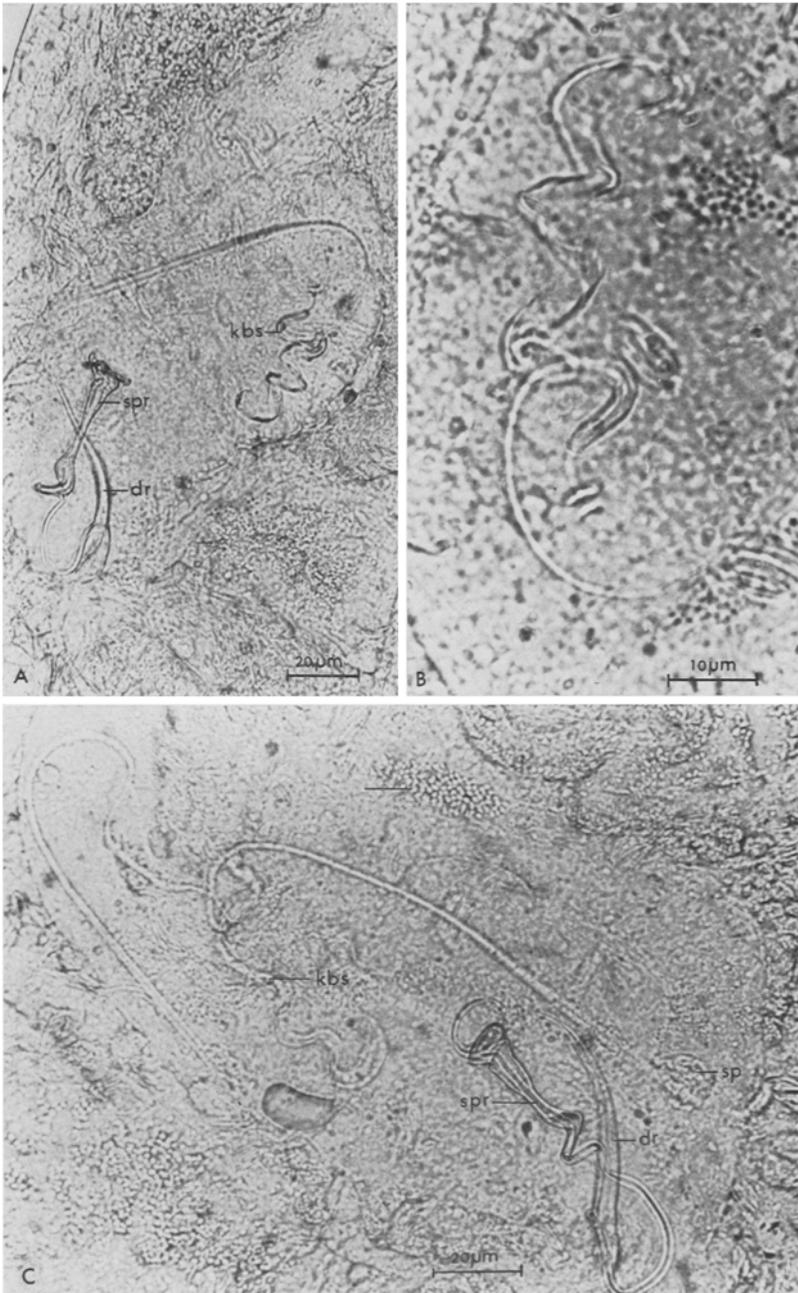


Abb. 6: *Paromalostomum fusculum*. A Kopulationsorgan und Kutikularanhang der Bursa in natürlicher Lage. B Kutikularanhang der Bursa. C Kutikularanhang mit 2 Röhren

Mit Ausnahme der Endspirale hat sich im distalen Abschnitt des Rohres die kutikularisierte Wand zu einer feinkörnig strukturierten Manschette differenziert, die basal beulenförmig anschwillt. Der Sperma leitende Kanal durchläuft diesen Teil des Rohres mit gleichbleibendem Durchmesser.

Die Kutikularanhänge der Bursa sind sehr groß. Der von Ax (1952) als Lappen bezeichnete Teil wird 40–45  $\mu\text{m}$  lang und erweist sich als ein spiralig gewundenes Rohr, das durch eine ovale Öffnung in zwei Abschnitte gegliedert werden kann. Ein kurzer, einmal gekrümmter, sich zum Ende schwach verjüngender Teil sitzt einem etwas breiteren, am Ende sackförmig geschlossenen Stück an. Ein dünnes, über 100  $\mu\text{m}$  langes Rohr tritt durch die Öffnung in den kurzen Abschnitt des Lappens ein, durchbricht dessen Spitze und endet mit zwei hintereinander liegenden scheibenförmigen Verbreiterungen. Diese und alle weiteren Differenzierungen des Rohres entsprechen den Verhältnissen bei *P. proceracauda*. Das Rohr kann auch fehlen, es ist selten verdoppelt. Eine Verdoppelung des gesamten Bursaanhangs wurde bei einem Tier beobachtet. Dieses Exemplar besaß außerdem noch ein zweites Drüsenrohr. Bei einem anderen Individuum war das Spermakornsekretrohr verdoppelt. Gleichzeitig fehlten die Kornsekretdrüse und die Samenblase.

*Paromalostomum dubium* (DE BEAUCHAMP 1927)

(Abb. 7–10)

*P. dubium* hebt sich durch seine Größe (2 mm) aus einer Population von *P. fusculum* und *P. proceracauda* deutlich heraus (Abb. 7). Die kutikularen Teile des Genitalapparates von *P. dubium* sind in charakteristischer Weise geformt. So besitzt das Drüsenrohr als Besonderheit eine erweiterte Öffnung. Das Spermakornsekretrohr schwillt in seinem distalen Abschnitt zunächst blasenartig an, verjüngt sich wieder für ein Stück und endet mit einer zweiten Verdickung, die in komplizierter Weise spiralig gewunden zu sein scheint (Abb. 7, 8).

Die Kutikularanhänge der Bursa bestehen wie gewöhnlich aus einem mit einem Lappen verbundenen Rohr. Der Lappen setzt sich aus einem mondsichelartigen, manchmal quergestreiften Teil und einem mehrfach eingebuchteten Gebilde zusammen (Abb. 8, 9). Das Kutikularrohr kann bei *P. dubium* verdoppelt und dreifach sein, aber auch ganz fehlen. Im Fall einer Vervielfachung liegen die Rohre häufig frei in der Bursa (Abb. 10). Über die Funktion der kutikularen Anhänge lassen sich nur Vermutungen äußern. Wahrscheinlich sind sie an der Aufnahme oder der Weiterleitung von Sperma beteiligt. Beobachtungen von Sperma im Kutikularrohr von *P. dubium* (Ax 1951) und in der Nähe des Lappens weisen in diese Richtung.

Schwieriger ist es, die Existenz von weiteren Rohren zu deuten. Es ist möglich, daß es sich um Eigenbildungen des Individuums handelt. Andererseits können die Rohre während der Kopulation von einem Partner auf den anderen übertragen worden sein. Da jedoch die Zahl der Tiere mit zusätzlichen Rohren wesentlich größer ist als die Zahl derer, denen das Rohr ganz fehlt, halte ich die zweite Möglichkeit für wenig wahrscheinlich.

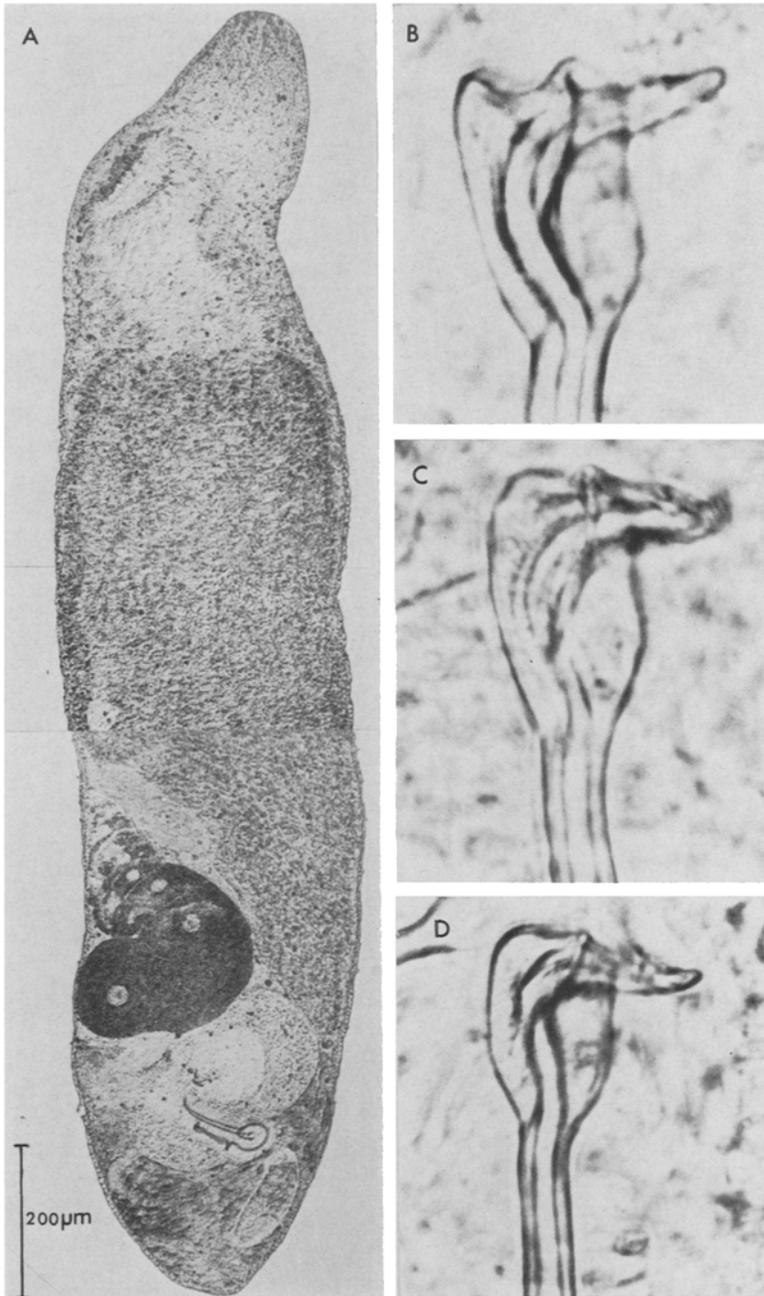


Abb. 7: *Paromalostomum dubium*. A Habitus eines etwas kontrahierten Tieres. B-D Distales Ende des Spermakornsekretrohres

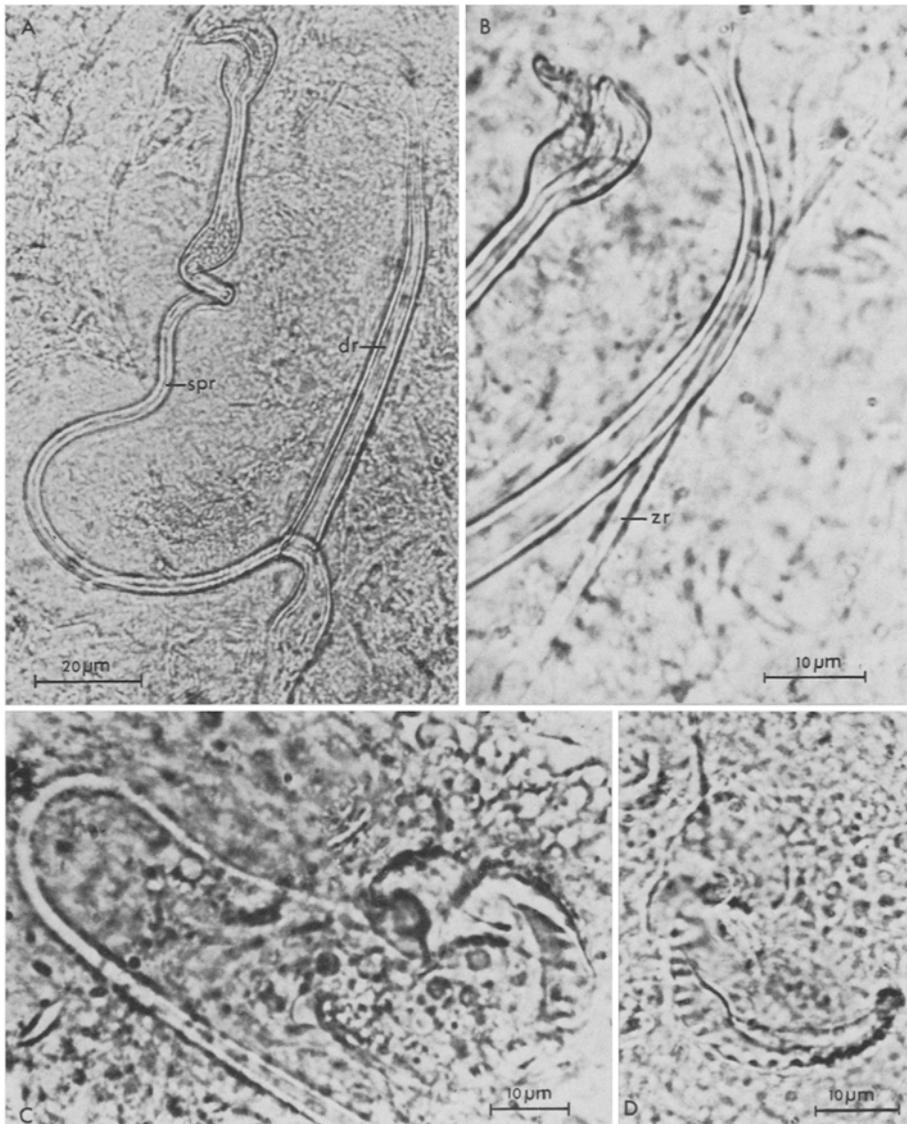


Abb. 8: *Paromalostomum dubium*. A Kopulationsorgan. B Kopulationsorgan mit zusätzlichem Rohr. C–D Kutikularanhänge der Bursa

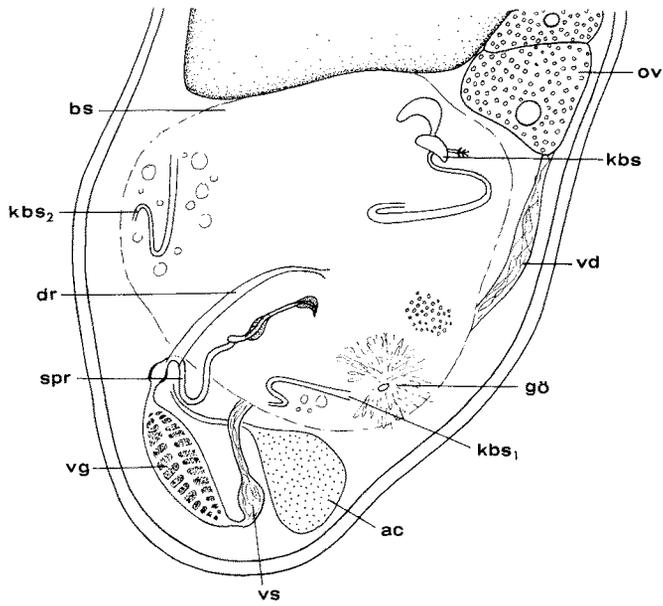


Abb. 9: *Paromalostomum dubium*. Hinterende mit zusätzlichen kutikularen Röhren (nach Quetschpräparaten)

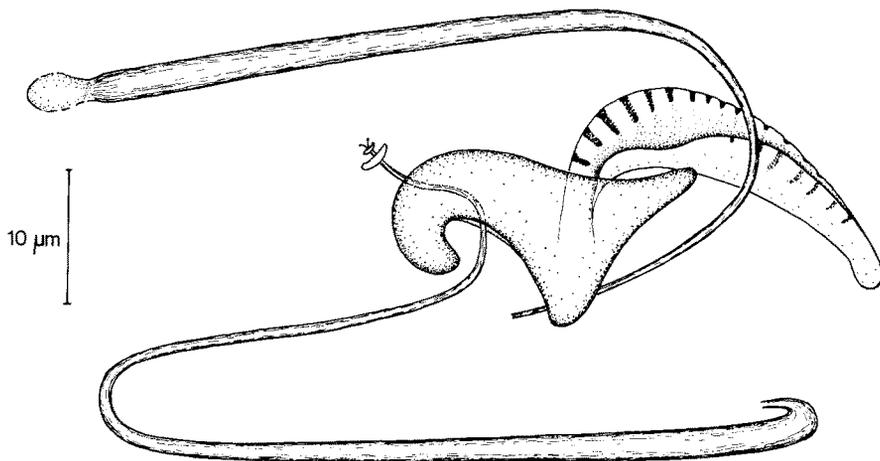


Abb. 10: *Paromalostomum dubium*. Kutikularanhang der Bursa mit 2 Röhren

Gattung *Haplopharynx* MEIXNER 1938*Haplopharynx rostratus* MEIXNER 1938

(Abb. 11)

*Haplopharynx rostratus* wurde bisher in der Kieler Bucht (MEIXNER 1938), im Skagerrak an der Biologischen Station Kristineberg (Schweden) und an der Station Espegrend in Westnorwegen gefunden (KARLING 1965). Da die Art zwar selten, aber wiederholt in Sandproben aus dem Sylter Untersuchungsgebiet angetroffen wurde, habe ich einige Beobachtungen – insbesondere über den männlichen Genitalapparat – zusammengestellt.

Im gestreckten Zustand können adulte Tiere eine Länge von gut 6 mm erreichen. Die Tiere bewegen sich sehr träge; freies Schwimmen wurde nicht beobachtet. Am Hinterende trägt *Haplopharynx rostratus* eine Reihe etwa 20  $\mu\text{m}$  langer Tastaare. Am Vorderende werden die Tastaare nur halb so lang.

Die männlichen Organe liegen etwa in der Mitte des Tieres. Vom unpaaren Hoden verläuft das Vas deferens in die langgestreckte Vesicula seminalis. Der Ductus seminalis entspringt direkt neben der Einmündung des Vas deferens und tritt von oben in die rundlich geformte Kornsekretblase ein. Diese steht mit dem leicht gebogenen Stilett (*st*) in Verbindung. Während diese Beobachtungen mit den Darstellungen MEIXNERS im wesentlichen übereinstimmen, decken sie sich nicht mit der Beschreibung KARLINGS. Nach KARLING liegt die Ausmündung des Ductus seminalis der Einmündung des Vas deferens gegenüber. Er beschreibt außerdem eine halb-kreisförmige Kornsekretdrüse, in die der Ductus seminalis von unten her eintritt (KARLING 1965, Fig. 3, p. 7).

Das Stilett ist 80–89  $\mu\text{m}$  lang (KARLING 1965, 87  $\mu\text{m}$ ) und distal schräg abgeschnitten. Neben dem Stilett liegt das accessorische Reizorgan (*ro*) mit 9 (nach MEIXNER mit 8, nach KARLING mit 7) 60–69  $\mu\text{m}$  langen Kutikularstäbchen (*kst*) (Abb. 11). Diese sind proximal verbreitert, verlaufen dann ein Stück völlig gerade und biegen sich distal stark einwärts. Von ihren Spitzen gehen zu beiden Seiten schmale, sich verjüngende Kutikularleisten ab, die mit dem proximalen Teil der Stäbchen wieder verschmelzen. Zwischen den Stäbchen und den Leisten scheinen dünne Häutchen zu liegen.

In ihrer kreisförmigen Anordnung umgeben die einzelnen Stacheln ein von MEIXNER erwähntes „Drüsenorgan“, das in Quetschpräparaten nur sehr schwach zu erkennen ist. KARLING spricht hier von einem „sekretspeichernden, zylindrischen Bulbus“, dessen distaler Teil vom Reizorgan umschlossen ist. Ein aus dem Reizorgan heraustretender Bulbus ist nach eigenen Beobachtungen nicht vorhanden.

*Haplopharynx rostratus* besitzt lange, 60–70  $\mu\text{m}$  messende, spindelförmige Spermien. Bei der Kopulation wird das Reizorgan vermutlich von dem sich umstülpenden Antrum masculinum nach außen gezogen. Einige leicht gequetschte Tiere zeigen diesen Vorgang. Das Epithel des ausgestülpten Antrums ist mit langen Wimpern besetzt.

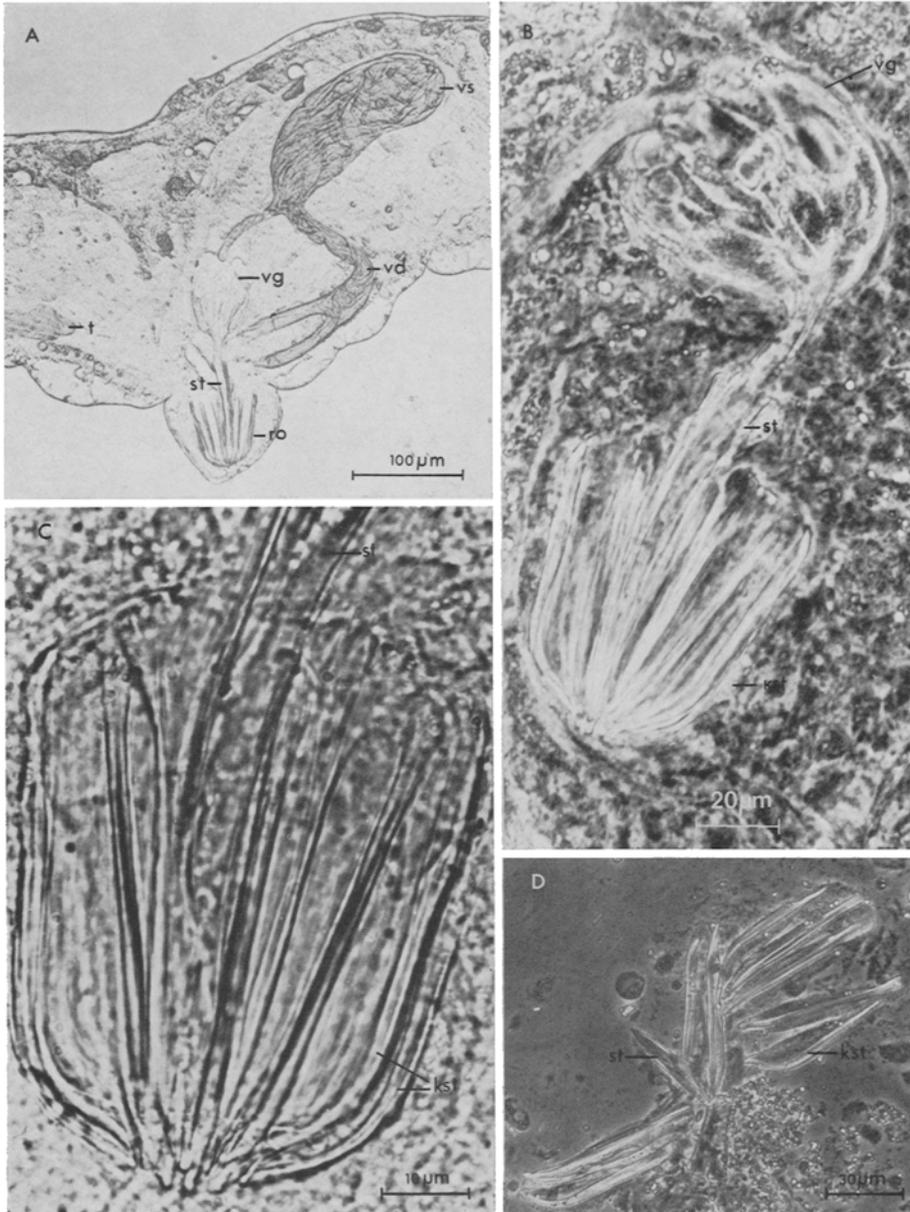


Abb. 11: *Haplopharynx rostratus*. A Mit ausgestülptem Reizorgan. B Reizorgan und Kornsekretdrüse. C Reizorgan mit Stilet. D Zerquetschtes Reizorgan

## ÖKOLOGIE

## Lebensraum und Methodik

Mit dem Hinweis auf das von Ax (1969) und SCHMIDT (1968) entwickelte allgemeine Schema eines Gezeitensandstrandes sei der Lebensraum der im systematischen Teil behandelten Arten kurz gekennzeichnet. Der Strand vor der Litoralstation List läßt sich als ein mittellotischer Biotop charakterisieren. Der Sandhang ist etwa 20–30 m breit und gliedert sich in den unteren, mittleren und oberen Hang. Er hat einen Anstiegswinkel von ca. 5–6°. Landeinwärts geht er in die Düne über, zur



Abb. 12: Sandstrand am Ostufer von List/Sylt vor der Litoralstation der Biologischen Anstalt Helgoland

Seeseite läßt er sich durch den „Strandknick“ (SCHMIDT 1968) vom Sandwatt abgrenzen. Das Watt fällt bei Niedrigwasser unterschiedlich weit frei. Die mittlere Niedrigwasserlinie liegt etwa bei 30 m (Abb. 12).

Mehrere negative Stichproben aus einem stark lotischen Biotop an der Westküste der Insel und aus dem Watt der Blißelbucht weisen darauf hin, daß die vier genannten Arten Extrem-Biotope wahrscheinlich nicht besiedeln.

Zur Erfassung der Populationsdynamik und der Lebenszyklen wurden monatliche Profile senkrecht zur Wasserlinie gelegt. Der Strandknick dient als Bezugspunkt und bildet die Nullmarke. Vom Knick ausgehend, wurden die Proben im Watt bis zur 10-m-Marke in Meterabständen entnommen. Von 10–30 m habe ich die Proben alle 5 m, darüber hinaus alle 10 m ausgestochen. Im Hang lagen die Probenorte bei 1 m, 4 m, 7 m und 10 m. Stichprobenartig wurde der Hang außerdem bei 15 und 18 m

untersucht. Der Sand wurde mit den von SCHMIDT (1968) verwendeten Glasröhrchen (Länge 11 cm,  $\phi$  36 mm) und der aufklappbaren Metallröhre ausgestochen.

Von April bis November besiedeln die Tiere nur die obersten 10 cm des Wattbodens, weil schon dicht unter der Oberfläche eine schwarze, abiotische FeS-Schicht liegt. In den Monaten Dezember bis März mußte ich in bestimmten Zonen des Wats mit der Metallröhre tiefer stechen, um alle Tiere zu erfassen.

Die entnommenen Substratzylinder wurden im Freien sofort in 2 cm lange Abschnitte zerlegt und in Gefäße gefüllt. Damit war gewährleistet, daß Unterschiede in der vertikalen Verteilung exakt erfaßt werden konnten.

Im Hang wurden von der Oberfläche bis zum Grundwasser Substratzylinder von 5 cm Höhe ausgestochen. Im Grundwasserbereich wurde die Metallröhre in den Sand getrieben und der gewonnene Sedimentkern in Säulen von ebenfalls 5 cm Länge zerlegt. Die Proben wurden anschließend mit der modifizierten Methode nach UHLIG (UHLIG 1964, SCHMIDT 1968) extrahiert und die Tiere unter dem Binokular ausgezählt.

### Verteilungsmuster und Populationsdynamik von *Paromalostomum fusculum*

*P. fusculum* ist eine ausgesprochene Wattform. Die Art ist über die gesamte Wattfläche vom Strandknick bis zum Beginn des Sublitorals verbreitet, ohne bestimmte Zonen zu bevorzugen. Zum Hang ist das Siedlungsareal allerdings nicht scharf abgegrenzt. Darin ähnelt *P. fusculum* einer Reihe weiterer Formen, wie z. B. *Halammophydra schulzi* REMANE und *Tricoma spec.* (SCHMIDT).

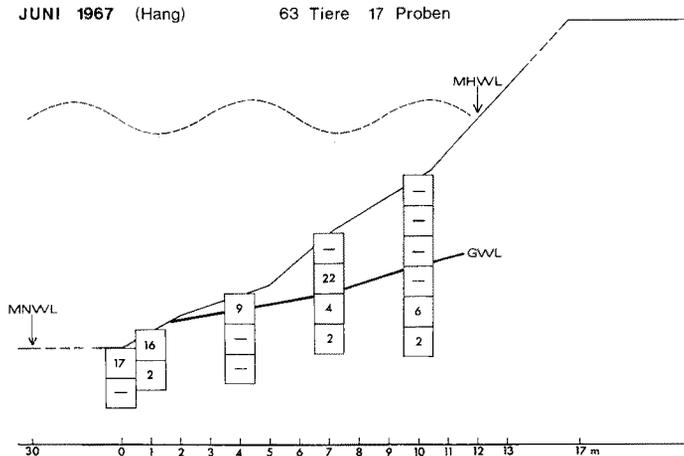


Abb. 13: *Paromalostomum fusculum*. Verteilungsmuster im Hang. Jedes Kästchen entspricht einer Probe von 10 cm Höhe

Die Besiedlungsverhältnisse im Hang sind am Beispiel vom Juni 1967 graphisch dargestellt (Abb. 13). Die übrigen Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammen-

mengefaßt. Aus 29 Proben zu je 50 cm<sup>3</sup> wurden 63 Tiere extrahiert. Die Besiedlungsdichte liegt im Juni mit 43 450 Tieren pro m<sup>3</sup> relativ hoch. Das sind etwa 7% der Wattpopulation von *P. fusculum*. In anderen Monaten liegen die Zahlen wesentlich niedriger. Die Besiedlungsdichte im Februar 1968 beträgt nur 1300 Tiere pro m<sup>3</sup>. Der Anteil am Gesamtprofil ist damit nicht größer als 0,3%.

Aus den gewonnenen Daten läßt sich folgendes Verteilungsmuster von *P. fusculum* im Hang ablesen (Tab. 2). In der periodischen Feuchtsandzone werden 49,2% aller Tiere gefunden. Dieser Hangabschnitt wird von *P. fusculum* gegenüber der permanenten Feuchtsandzone (28,3% der Hangtiere) und des gezeitenperiodischen Küstengrundwassers (22,5%) deutlich bevorzugt.

Das Watt bietet ein differenzierteres Bild (Abb. 14–25, Tab. 3). Die Anzahl der Tiere ist durchweg erheblich höher. Innerhalb eines Jahres schwankte die Besiedlungs-

Tabelle 1  
Ergebnisse der gelegten Profile im Hang (1967–1968)

Monat	Gesamtzahl	Jungtiere und ♂ ♂	♀♀	Probenzahl à 50 cm <sup>3</sup>	Tiere pro 50 cm <sup>3</sup>
April	69	26	43	38	1,8
Mai	10	5	5	31	0,3
Juni	63	30	33	29	2,2
Juli	34	29	5	38	0,9
August	41	41	—	70	0,6
September	19	17	2	42	0,5
Oktober	62	22	40	34	1,8
November	14	4	10	34	0,4
Dezember	9	1	8	34	0,3
Januar	—	—	—	48	—
Februar	3	—	3	52	0,06
März	3	—	3	43	0,07

Tabelle 2  
Verteilung von *Paromalostomum fusculum* im Hang

Monat	Tiere im Grundwasser	Tiere im periodischen Feuchtsand	Tiere im permanenten Feuchtsand	Gesamtzahl
April	11	16	42	69
Mai	5	2	3	10
Juni	14	31	18	63
Juli	9	23	2	34
August	6	35	—	41
September	3	16	—	19
Oktober	15	40	7	62
November	1	5	8	14
Dezember	1	—	8	9
Januar	—	—	—	—
Februar	3	—	—	3
März	2	1	—	3

Tabelle 3  
Ergebnisse der gelegten Profile im Watt (1967–1968)

Jahr Monat	1967					
Gesamtzahl	April 1043	Mai 652	Juni 845	Juli 900	August 613	September 1248
Altersgruppen	%		%		%	
♂ ♀ Tiere	376 36	448 69	337 40	230 26	22 4	40 3
♂ Tiere	} 667 64	204 31	508 60	670 74	591 96	1208 97
Jungtiere						
Probenzahl	17	17	17	17	17	17
Tiere pro 50 ccm	31	19	25	27	18	37
Luft-Temperatur	5,9 <sup>0</sup> C	11,1 <sup>0</sup> C	13,5 <sup>0</sup> C	16,9 <sup>0</sup> C	16,1 <sup>0</sup> C	14,6 <sup>0</sup> C
Wasser-Temperatur	7,1 <sup>0</sup> C	12,1 <sup>0</sup> C	15,3 <sup>0</sup> C	18,3 <sup>0</sup> C	17,5 <sup>0</sup> C	15,3 <sup>0</sup> C
Wind	SW	SSW	SW	SW	SW	S

Jahr Monat	1967			1968		
Gesamtzahl	Oktober 1963	November 720	Dezember 621	Januar 315	Februar 463	März 436
Altersgruppen	%		%		%	
♂ ♀ Tiere	53 3	— —	— —	— —	— —	— —
♂ Tiere	1499 76	591 82	589 95	310 98	389 86	362 83
Jungtiere						
Probenzahl	17	17	17	17	17	17
Tiere pro 50 ccm	58	21	18	9	14	13
Luft-Temperatur	11,9 <sup>0</sup> C	6,6 <sup>0</sup> C	3,5 <sup>0</sup> C	0,7 <sup>0</sup> C	0,4 <sup>0</sup> C	3,9 <sup>0</sup> C
Wasser-Temperatur	11,9 <sup>0</sup> C	6,3 <sup>0</sup> C	3,4 <sup>0</sup> C	0,5 <sup>0</sup> C	1,2 <sup>0</sup> C	2,9 <sup>0</sup> C
Wind	SW	SW	SW	SW	S	SW

Tabelle 4  
Zahlenmäßiger Vergleich der Population von *Paromalostomum fusculum*  
mit der Gesamtmetazoenfauna

Monat	Anzahl der Tiere	Proben- zahl	Tiere pro m <sup>2</sup>	Prozent
GMF* März/April 1966	18 098	34	2 486 000	100
<i>P. fusculum</i> April 1967	1 121	20	56 050	2,3
GMF Juni 1966	20 108	25	3 216 000	100
<i>P. fusculum</i> Juni 1967	845	17	44 700	1,5
GMF August 1966	23 119	24	3 852 000	100
<i>P. fusculum</i> August 1967	613	17	36 000	0,9

\* GMF = Gesamtmetazoenfauna (Angaben nach SCHMIDT 1968)

dichte zwischen 20 100 (Januar 1968) und 115 500 (Oktober 1967) Individuen pro m<sup>2</sup> Fläche und 10 cm Tiefe. Dieser Berechnung liegen jeweils sämtlich in den Profilen genommenen Proben zugrunde.

Lokal können Massentwicklungen auftreten. Im Oktober 1967 wurden bei 0 m, 7 m, 8 m 352, 361 bzw. 306 Tiere gefunden. Besonders hoch lagen die Werte zweier Proben im Februar 1968 (414 Tiere bei 70 m und 542 Tiere bei 85 m).

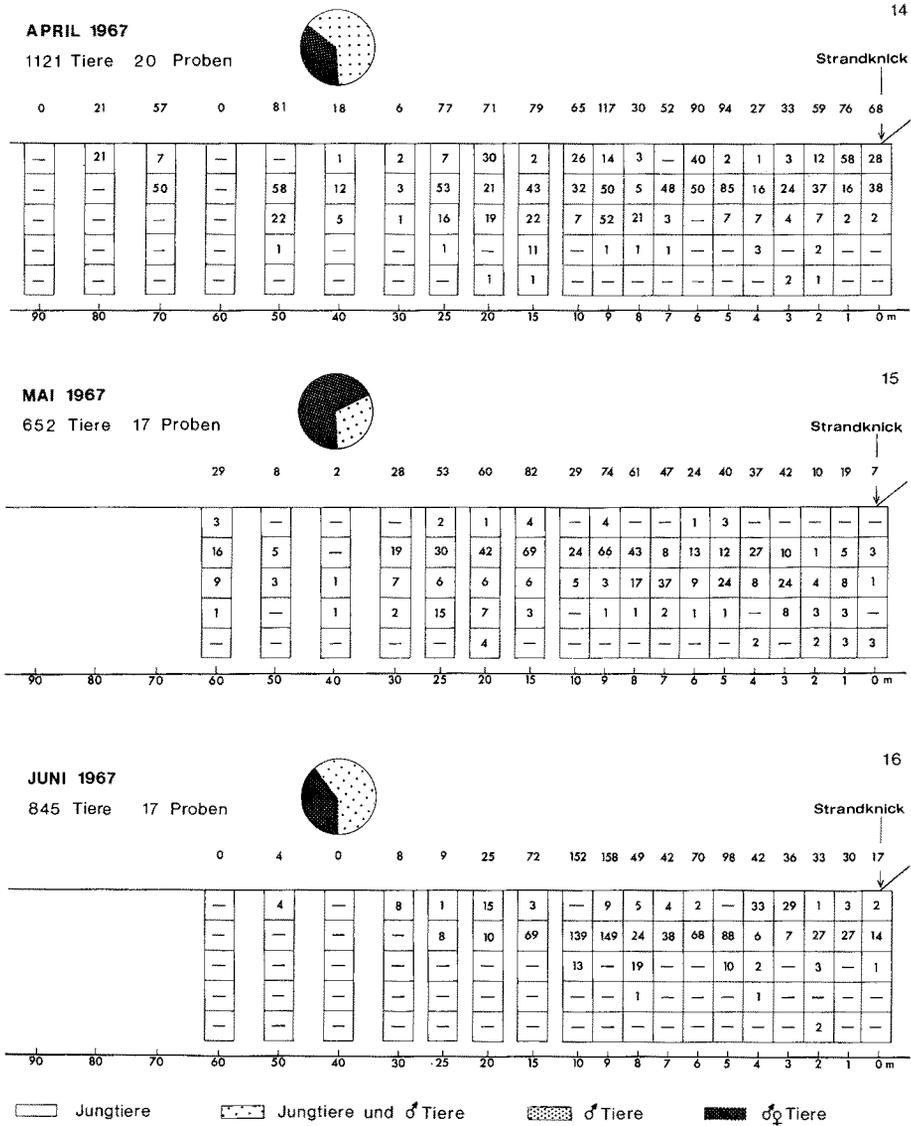
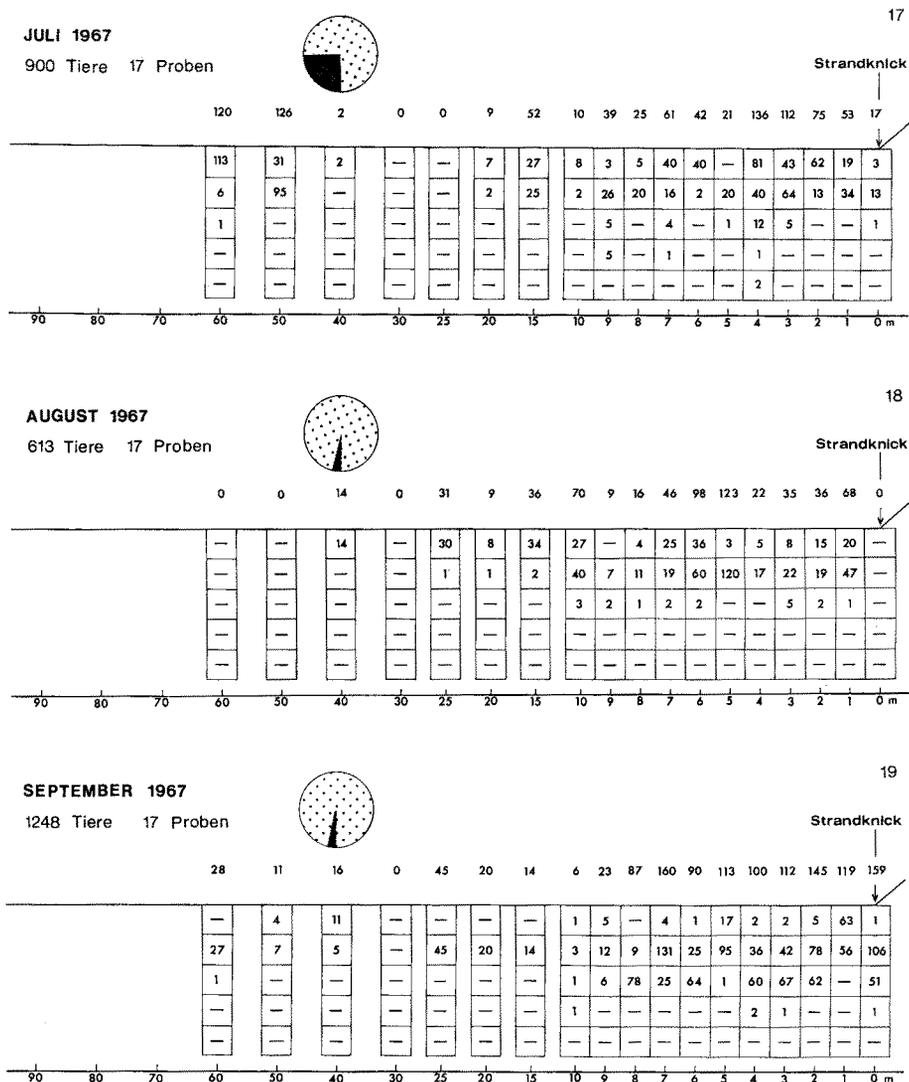


Abb. 14–16: *Paromalostomum fusculum*. Verteilung im Watt. Jedes Kästchen entspricht einer Sandsäule von 2 cm Höhe. Die Zeichenerklärung gilt für die Abbildungen 14–25

Obwohl die Besiedlungsdichte der Gesamtf fauna des Watts von Jahr zu Jahr schwankt, ist es doch aufschlußreich, die von SCHMIDT (1968) gefundenen Werte für die Gesamtmetazoenfauna vor der Litoralstation mit denen von *P. fusculum* zu vergleichen (Tab. 4). Auf diese Weise gewinnt man einen Eindruck von den Größenordnungen des Anteils von *P. fusculum* an der Gesamtmetazoenfauna. Bedenkt man, daß

Abb. 17–19: *Paromalostomum fusculum*. Verteilung im Watt

in dieser Tabelle die Maximalwerte von *P. fusculum* nicht berücksichtigt sind (September und Oktober 1967), läßt sich ein durchschnittlicher Wert von etwa 2% angeben. Damit ist *P. fusculum* eine der häufigsten Arten unter den Turbellarien. Nach SCHMIDT liegt der Anteil aller Turbellarien im Watt vor der Litoralstation zwischen 9,2 und 10,7%.

Verschiedene Autoren haben eine enge Korrelation zwischen der Vertikalverteilung der interstitiellen Fauna und der Temperatur nachgewiesen (SWEDMARK 1955,

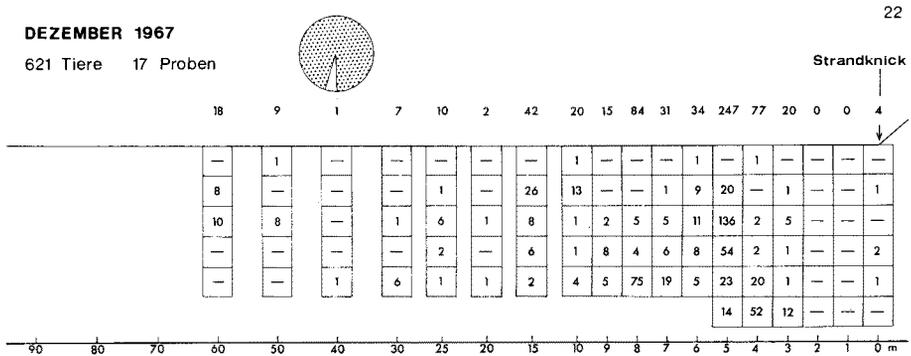
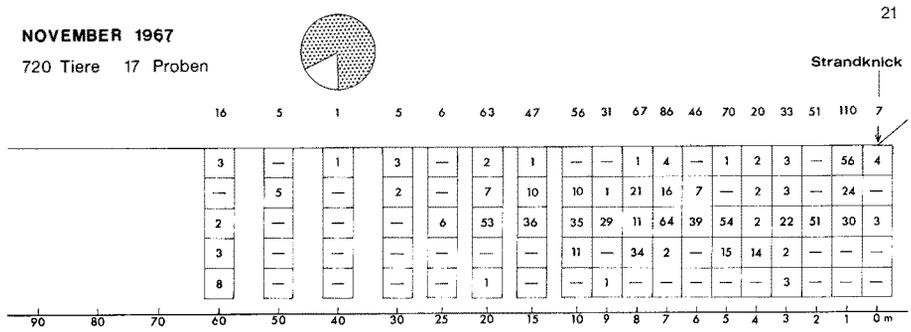
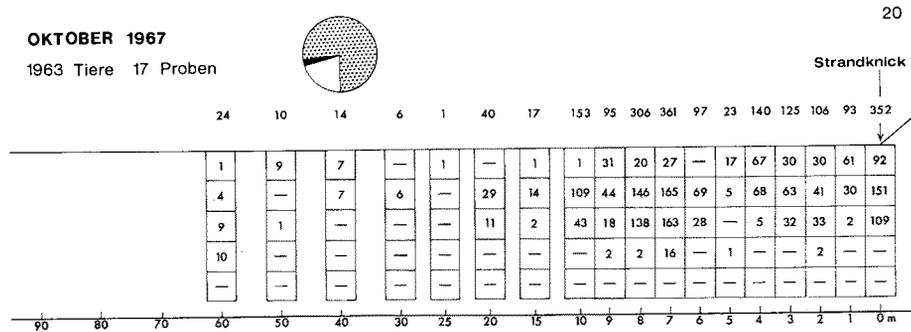


Abb. 20-22: *Paromalostomum fusculum*. Verteilung im Watt

RENAUD-DEBYSER 1963, GRAY 1965, FENCHEL & JANSSON 1966, JANSSON 1966a, SCHMIDT 1968). Die Ergebnisse basieren auf Untersuchungen im Sandhang oder wurden auf experimenteller Grundlage gewonnen. Mit *P. fusculum* können wir nunmehr auch für einen typischen Wattbewohner klare jahreszeitliche Unterschiede in der vertikalen Verteilung aufweisen (Abb. 26). Die Anzahl der in den vertikalen Zonen gefundenen Tiere ist in Prozenten aufgetragen. In der

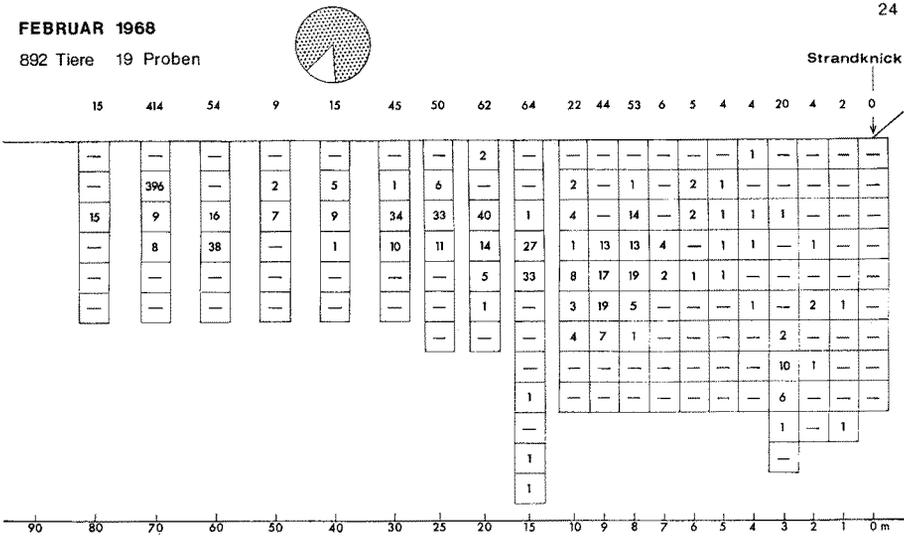
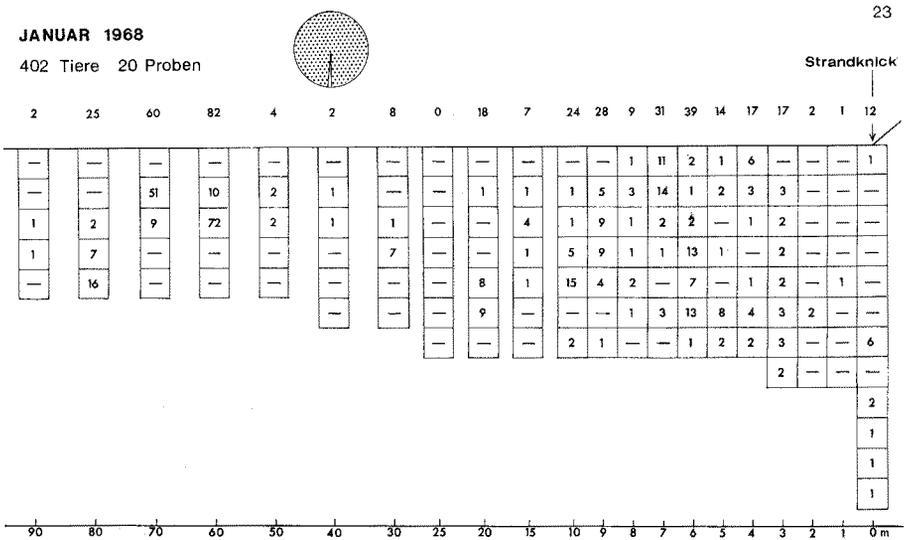


Abb. 23 und 24: *Paromalostomum fuscum*. Verteilung im Watt

Darstellung wurden auch jene Proben berücksichtigt, die – bedingt durch die wechselnde Niedrigwasserlinie – nur selten eingeholt werden konnten.

Zur Vereinfachung der folgenden Beschreibung werden die vertikalen Zonen von oben nach unten fortlaufend numeriert: Zone I = 0–2 cm, Zone II = 2–4 cm, Zone III = 4–6 cm, Zone IV = 6–8 cm, Zone V = 8–10 cm, Zone VI = 10–12 cm, Zone VII = 12–14 cm, Zone VIII = 14–16 cm, Zone IX = 16–18 cm, Zone X = 18–20 cm, Zone XI = 20–22 cm, Zone XII = 22–24 cm.



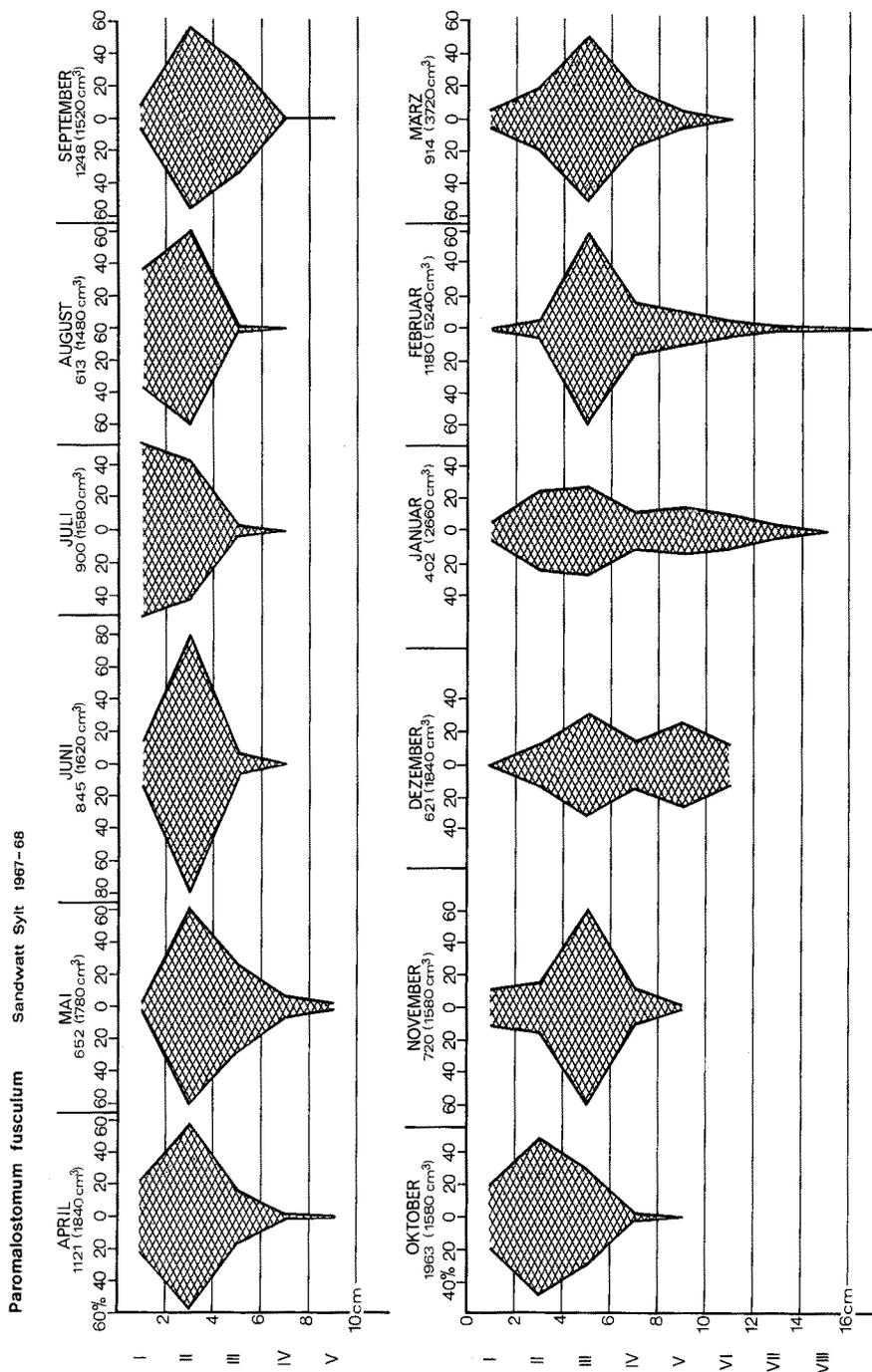


Abb. 26: Vertikalverteilung von *Paromalostomum fusculum*

Februar kann die Art noch in 24 cm Tiefe nachgewiesen werden. Wahrscheinlich weichen die Tiere den oft unter den Gefrierpunkt absinkenden Temperaturen aus, indem sie tiefergelegene Zonen aufsuchen. Dieses Verhalten weist darauf hin, daß im Winter der Sauerstoffgehalt des Porenwassers auch in größeren Tiefen des Wattbodens für die Existenz von *P. fusculum* ausreicht.

Die Populationsdynamik von *P. fusculum* ist in Abbildung 27 dargestellt. Der Kurvenverlauf fügt sich gut in das Bild ein, das SCHMIDT (1968) für die Gesamtf fauna dieses Strandes ermittelt hat. Das Minimum der Besiedlung liegt im Frühjahr. Nach schwachem Anstieg in den folgenden Monaten sinkt die Individuenzahl im Sommer noch einmal ab. Danach setzt ein intensives Wachstum der Population ein. Es findet in einem ausgeprägten Oktobermaximum seinen Höhepunkt. Bis zum darauffolgenden Frühjahr nimmt die Individuendichte stetig ab. Deutlich zeigt sich die Abhängigkeit vom Jahresgang der Temperatur. Während des steilen Anstiegs der Wassertemperaturen im Frühjahr bleibt die Zahl der Tiere noch ziemlich konstant. Sie nimmt erst drei Monate nach Überschreitung des Temperaturmaximums stark zu. Der von SCHMIDT herausgestellte „kritische Temperaturbereich zwischen 5 und 10° C, oberhalb dessen eine Fortpflanzungsaktivität des Mesopsammals allgemein so stark gefördert ist, daß die Gesamtindividuenzahl deutlich zunimmt“, gilt auch für *P. fusculum*.

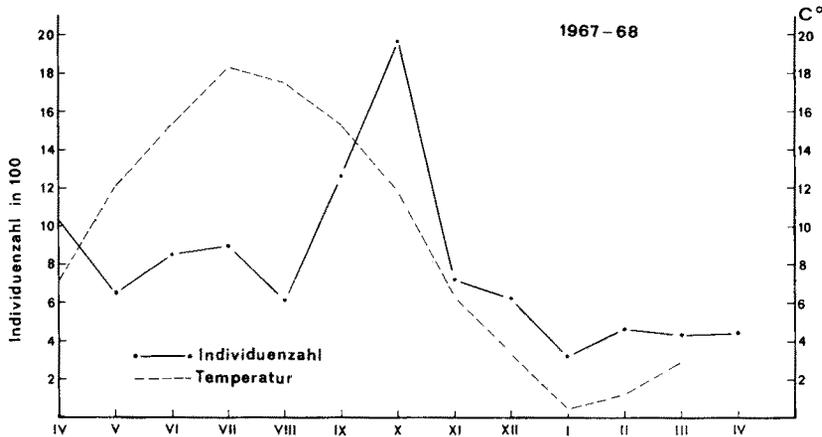


Abb. 27: Populationsdynamik von *Paromalostomum fusculum*

### Lebenszyklus von *Paromalostomum fusculum*

Beim Auszählen ließen sich zunächst zwei, später drei Altersgruppen unterscheiden. (1) Zu den Jungtieren gehören alle Individuen, bei denen Geschlechtsorgane noch fehlen oder nur in ersten Anlagen vorhanden sind. (2) Die zweite Gruppe umfaßt alle ♂ reifen Tiere und solche, welche die ♀ Reife schon überschritten haben. Letztere lassen sich von den Individuen der ♂ Phase meist nur mikroskopisch unterscheiden. (3) Zur dritten Gruppe gehören ♂♀ reife Tiere mit voll ausgebildeten Eizellen.

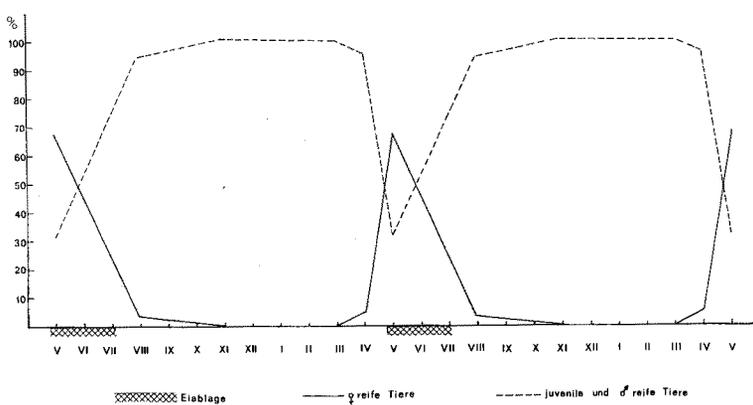


Abb. 28: Lebenszyklus von *Paromalostomum fusculum*. Die Ergebnisse eines Jahres sind schematisiert und zweimal hintereinander aufgetragen

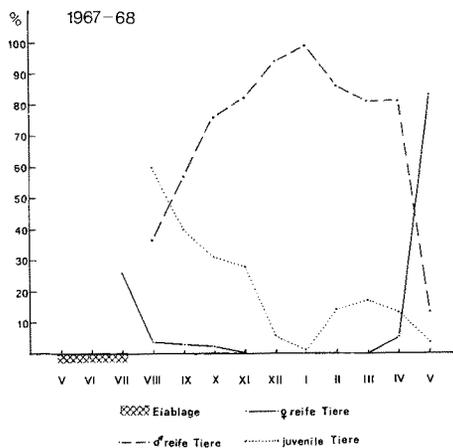


Abb. 29: *Paromalostomum fusculum*. Prozentualer Anteil der Altersgruppen von Juli 1967 bis Mai 1968

*P. fusculum* besitzt einen einjährigen Lebenszyklus (Abb. 28, 29). Das Maximum der weiblich reifen Tiere liegt im Mai und nimmt in den folgenden Monaten stetig ab. Die Hauptzeit der Eiablage erstreckt sich über die Monate Mai–Juli. Ein Teil der aus den Proben stammenden Tiere wurde regelmäßig einige Zeit in Petrischalen gehalten. Bei diesen konnte die Eiablage bis August beobachtet werden.

Von November 1967 bis März 1968 fehlen weiblich reife Tiere vollkommen. Die meisten sind wahrscheinlich gestorben. Tiere, die erst im Herbst die weibliche Reife erlangen (ihre Herkunft wird unten besprochen), bauen die ungelegten Eier und sehr häufig auch die Ovarien ab. Oft folgt noch eine Reduktion der männlichen Organe. Solche Individuen werden in geringer Anzahl während des ganzen Winters und im

darauffolgenden Frühjahr gefunden. Ob sie in den nächsten Zyklus mit eintreten oder zugrunde gehen, läßt sich aus vorliegenden Beobachtungen nicht erschließen.

Im Frühjahr 1968 steigt die Kurve der ♂♀ reifen Tiere zunächst schwächer an als 1967. Wahrscheinlich ist dieser Unterschied auf die niedrigen Wassertemperaturen zurückzuführen. In den ersten drei Monaten 1968 lagen die Werte durchschnittlich um 1° C niedriger als im Vorjahr.

Die neue Generation entwickelt sich von Juni bis September. Das Maximum der Gesamtpopulation findet dadurch seine Erklärung. Bis zum Schlüpfen dauert die Entwicklung etwa 1–2 Monate. Die Jungtiere haben nach etwa vier Wochen die männlichen Geschlechtsorgane. Zunächst werden die Hoden angelegt. Danach erfolgt die Ausbildung des Spermakornsekretrohres, indem zuerst das distale Ende entsteht. Zu diesem Zeitpunkt fehlen noch die Vesicula granulorum, die Vesicula seminalis und das Vas deferens. Diese Teile werden etwa gleichzeitig mit dem Drüsenrohr gebildet. Die accessorische Drüse und die Kutikularanhänge der Bursa folgen zuletzt. Die Tiere erreichen im Herbst die volle männliche Reife. Die Ovarien werden im Winter angelegt.

Wie bei *Macrodasys buddenbrocki* REMANE und *Thaumastoderma heideri* REMANE (TEUCHERT 1968) liegt also Proterandrie mit späterem Übergang zur Simultangeschlechtlichkeit vor.

Während des ganzen Jahres, auch im Winter, treten Jungtiere auf. Es wird angenommen, daß ein Teil der sich in der Reproduktionszeit entwickelten Individuen nicht schlüpft, sondern im Ei überwintert. Einige Jungtiere schlüpfen bereits gegen Ende des Jahres, ein Großteil nach dem ersten leichten Anstieg der Wassertemperaturen im Frühjahr. Vermutlich erlangen diese Nachzügler der vergangenen Fortpflanzungsperiode erst gegen Ende des Sommers ihre weibliche Reife und legen bei den schon wieder abgesunkenen Temperaturen ihre Eier nicht mehr ab, sondern resorbieren sie. Über ihren weiteren Verbleib können keine Aussagen gemacht werden.

### Beobachtungen an *Paromalostomum dubium* und *Paromalostomum proceracauda*

Im Gegensatz zu *P. fusculum* sind diese Arten ziemlich selten. Während der gesamten Untersuchungszeit wurden von *P. dubium* 117 und von *P. proceracauda* 33 Exemplare gefunden. Beide Arten kommen in der Regel im Watt vor; vereinzelt leben sie auch im unteren Hang. Populationsdynamische Betrachtungen entfallen wegen des geringen Zahlenmaterials.

Die Lebenszyklen beider Arten scheinen dem von *P. fusculum* zu entsprechen. Im Frühjahr und zum Sommeranfang fällt ein hoher Prozentsatz der weiblichen Tiere auf. Von Juli bis September wurden von *P. dubium* nur 2, von *P. proceracauda* nur 1 Tier gefunden. Die deutlich größere Anzahl juveniler und männlich reifer Tiere im Oktober erinnert an den Zyklus von *P. fusculum*.

Von *Haplopharynx rostratus* wurden nur 24 Exemplare gefangen. Wegen der unregelmäßigen Funde sind keine Angaben über den Lebenszyklus möglich.

## Nahrung

*Paromalostomum fusculum* gehört zu der großen Gruppe der Detritus- und Diatomeenfresser. Ein gutes Indiz für Diatomeennahrung ist der gelbbraune Darminhalt. Neben Diatomeen werden häufig Foraminiferen gefressen. Hin und wieder enthielten die Tiere Reste von Tardigraden, Copepoden, Ostracoden und Nematoden. Der Versuch von *P. fusculum*, ein abgerissenes Stück eines noch lebenden Organismus zu verschlingen, wurde direkt beobachtet (Abb. 30).

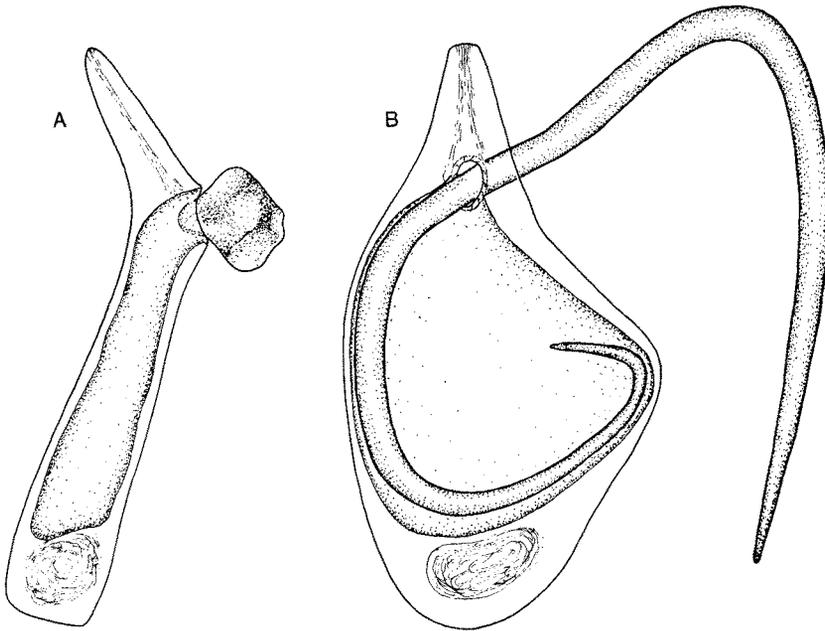


Abb. 30: A *Paromalostomum fusculum* bei der Nahrungsaufnahme. B *Paromalostomum dubium* beim Verschlingen eines Nematoden

*Paromalostomum dubium* und *P. proceracauda* fressen vorwiegend tierische Organismen. Der Darminhalt erscheint grau, selten bräunlich. Nematoden werden offenbar bevorzugt aufgenommen. Die Nahrungsaufnahme wurde bei *P. dubium* mehrmals beobachtet. Der erbeutete Nematode kann die mehrfache Länge von *P. dubium* aufweisen; er wird dann unter heftiger Gegenwehr verschlungen und im Darm aufgerollt (Abb. 31).

Der Rüssel von *Haplopharynx rostratus* weist auf eine räuberische Lebensweise. Beobachtungen liegen nicht vor.

## FORTPFLANZUNGSBIOLOGIE

In diesem Abschnitt werden einige Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Paromalostomum fusculum* und *P. dubium* wiedergegeben. Die Tiere wurden

dazu in Petri- und Boverischalen gehalten. Der Boden einiger Schalen wurde mit einer Schicht Sandkörner zu etwa 50% bedeckt. Die Wassertemperatur entsprach der des Wattbodens. Futter wurde nicht beigegeben.

Die frisch eingesammelten Tiere begannen nach 1–2 Tagen mit der Eiablage. Sie wird für beide Arten gemeinsam beschrieben. Die Eier werden bevorzugt auf den beigegebenen Sandkörnern abgelegt, aber auch auf die glatten Schalenflächen geklebt.

Während der Eiablage verharret das Tier an einer Stelle, die Ventralseite dem Schalenboden zugewandt. Zunächst wird die Hinterspitze des Körpers so weit kontrahiert, daß sie nur noch als kleiner Zipfel erscheint. Mit diesem verengten Teil heftet sich das Tier am Boden fest und hebt den Hinterkörper an. Auf diese Weise wird

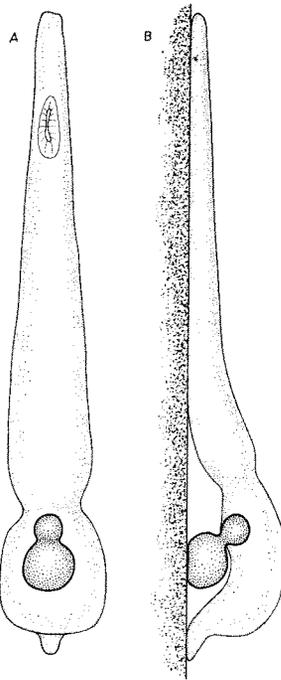


Abb. 31: Eiablage von *Paromalostomum fusculum*. A Aufsicht. B Ansicht von der Seite

zwischen Körper und Untergrund Raum für ein Ei geschaffen. Vor dem reifen Ei schnürt sich das Tier nun ein und drückt es allmählich durch die Geschlechtsöffnung, indem es sich an der Einschnürung mehrmals kontrahiert. Das Ei wird beim Passieren der relativ engen Geschlechtsöffnung stark zusammengedrückt (Abb. 31).

Wenn das Ei den Körper verlassen hat, bleibt das Tier noch 1–2 Minuten in der Ausgangsstellung liegen, ohne sich zu bewegen (*P. dubium*) oder führt gleitende Bewegungen mit dem Hinterende aus (*P. fusculum*). Die Eischale vergrößert sich währenddessen um das Doppelte. Anschließend kriecht der Wurm fort. Bis zu diesem Zeitpunkt sind ca. 4 Minuten vergangen. Nach einer weiteren Minute verdichtet sich der Eidotter und es entsteht ein Spaltraum zwischen Eizelle und Schale.

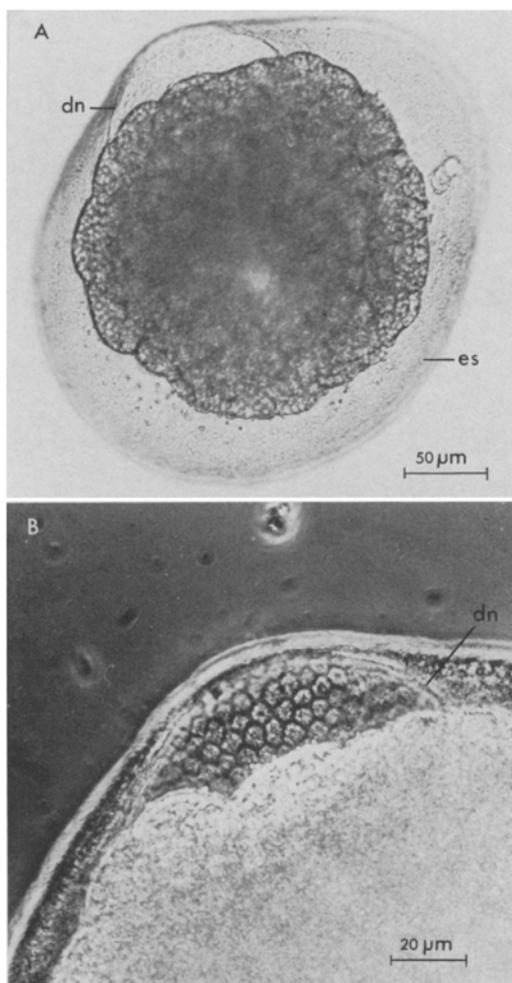


Abb. 32: Ei von *Paromalostomum fusculum*. A Hellfeld. B Deckelregion (Phasenkontrast)

Die Eischalen von *P. fusculum* sind gelblich-weiß gefärbt und haben einen Durchmesser von durchschnittlich  $159 \mu\text{m}$ . Die Eizelle ist mit einem Durchmesser von  $119 \mu\text{m}$  wesentlich kleiner.

Die Schalen sind mit breiter Basis dem Substrat angeklebt. Man kann sie nicht vom Untergrund ablösen, ohne sie dabei zu zerreißen. Beim Quetschen wird der Dotter an den Rand der Schale gedrückt und füllt die Schale ganz aus.

Die Schalen besitzen einen präformierten, ovalen Deckel (Länge  $50\text{--}65 \mu\text{m}$ , Breite  $38 \mu\text{m}$ ), der durch eine Naht vom übrigen Teil der Schale abgesetzt ist. Der Deckel ist mehr oder weniger gleichmäßig hexagonal gefeldert und unterscheidet sich dadurch deutlich von der feinstrukturierten Schale (Abb. 33).

Bei einer Temperatur von 20–22° C wurden nach 5 Tagen Entwicklungsdauer erstmals Bewegungen der Embryonen beobachtet. Bereits nach 7 Tagen schlüpfen die Tiere. Beobachtungen über den Schlüpfakt liegen nicht vor. Die jungen Würmer sind zwischen 280 und 400  $\mu\text{m}$  lang und haben schon die endgültige Gestalt. Dennoch unterscheiden sich die Jungtiere von den erwachsenen Exemplaren, abgesehen vom Mangel der Geschlechtsorgane, in einigen Punkten. Der Darm erstreckt sich bis an das Hinterende des Individuums und enthält noch Dottermaterial. Die Anzahl der Rhabditen ist gering, die Stäbchenstraßen am Vorderende sind erst schwach entwickelt. Beiden Stadien gemeinsam ist die Differenzierung kurzer Cilien am Vorder- und langer Wimpern am Hinterende. Letztere sind bei den Jungtieren meist zahlreicher vorhanden. Das Haftvermögen ist schon voll entwickelt.

Die Ränder der Öffnungen einiger verlassener Schalen waren leicht gezackt (Abb. 33). Es ist daher zu vermuten, daß der Deckel nicht immer im Ganzen herausbricht. Ähnliche Verhältnisse scheinen bei *Pseudogرافilla arenicola* MEIXNER (Dalyelloidea) vorzuliegen (GIESA 1966, p. 150).

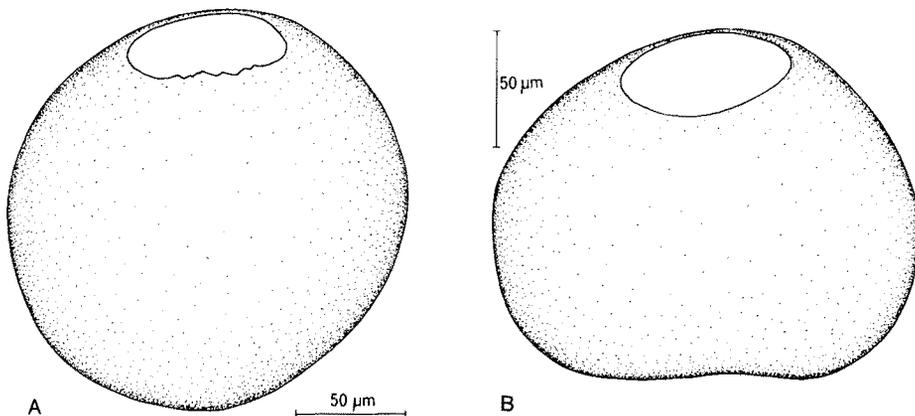


Abb. 33: A und B Leere Eischalen von *Paromalostomum fusculum*

Die Eischalen von *P. dubium* sind ebenfalls gelblich-weiß gefärbt. Mit einem Durchmesser von 139  $\mu\text{m}$  sind sie kleiner als die von *P. fusculum*. Die Eizelle hat hingegen etwa die gleiche Größe ( $\Phi$  116  $\mu\text{m}$ ), sie liegt der Schale oft direkt an.

Die mit breiter Basis am Untergrund befestigten Eischalen lassen sich mit einer Nadel vorsichtig lösen, ohne zu zerreißen. Die grob granulierte Schale besitzt offenbar eine größere Festigkeit als die von *P. fusculum*. Ein scharf umgrenzter Schalendeckel ist nicht ausgebildet, jedoch ist die Schale in der Deckelregion über eine große Fläche hinweg polygonal gefeldert (Abb. 34).

Wenn die Embryonen herangereift sind, brechen wahrscheinlich die Täfelchen einzeln oder in Verbänden heraus, bis ein ausreichend großes Loch zum Durchschlüpfen vorhanden ist.

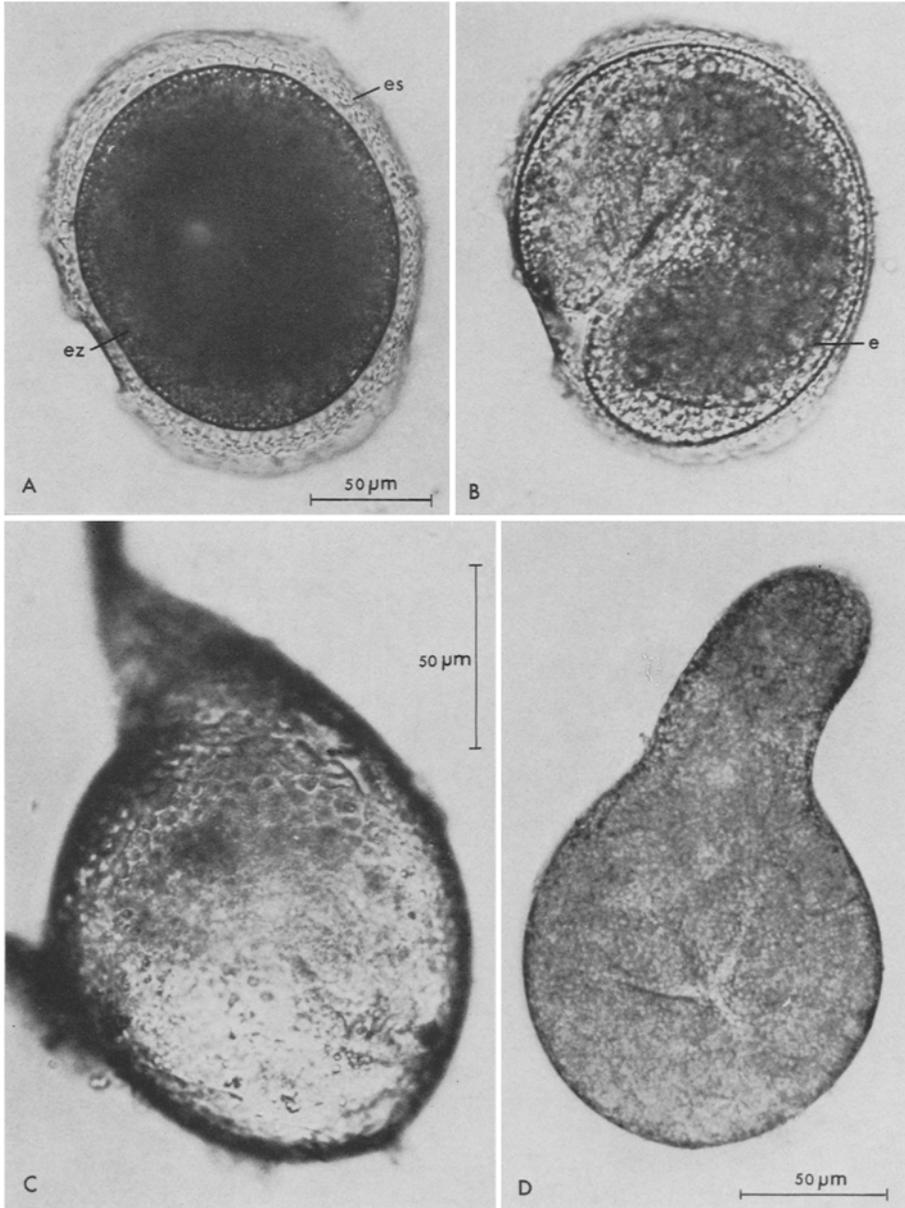


Abb. 34: Eier von *Paromalostomum dubium*. A Ei gerade abgelegt. B Ei mit Embryo. C und D Eier mit verformter Eischale

## DISKUSSION

*Paromalostomum fusculum* ist als Wattform bis an die Grenze des Sublitorals verbreitet. Die vertikale Verteilung ist nicht konstant, sondern ändert sich mit den Jahreszeiten. Bei niedrigen Temperaturen werden die obersten 2 cm des Wattbodens gemieden. Parallel dazu besteht die Tendenz, tiefer in das Sediment einzudringen.

Die Art besitzt einen einjährigen Lebenszyklus mit der Hauptreproduktionszeit von Mai bis Juli. Das Individuenmaximum fällt in den Herbst.

Obwohl im Winter keine weiblichen Tiere vorkommen, werden doch regelmäßig Jungtiere gefunden. Die Zahl dieser Nachzügler steigt zum Frühjahr sogar leicht an. Während der Lebenszyklus der im Sommer geschlüpften Tiere geklärt ist, kann über den vollständigen Entwicklungsverlauf der Jungtiere des Frühjahrs keine definitive Aussage gemacht werden.

Die Untersuchungen von WESTHEIDE (1967) und SCHMIDT (1968) haben gezeigt, daß viele Arten der interstitiellen Fauna des Watts eine einmalige, zeitlich begrenzte Vermehrungsperiode haben. Diese kann im Frühsommer (*Protodrilus symbioticus* GIARD) oder auch im Herbst (*Protodrilus chaetifer* REMANE) ihr Maximum haben (SCHMIDT 1968). Die Reproduktionszeit von *Microphthalmus listensis* WESTHEIDE erstreckt sich sogar bis in den Winter (WESTHEIDE 1967).

Die Populationsdynamik zweier acoeler Turbellarien aus der Knickregion des Lister Oststrandes bietet ein ganz anderes Bild. *Haplogonaria syltensis* DÖRJES und *Pseudaphanostoma psammophilus* DÖRJES sind das ganze Jahr über geschlechtsreif. Die jahresperiodischen Schwankungen ihrer Populationsstärken werden allein aus der Konkurrenz zu den Oligochaeten und Archanneliden hergeleitet (DÖRJES 1968).

In diesen Betrachtungen sind die räumlichen Veränderungen, die manche Formen während ihrer Entwicklung aufweisen, nicht berücksichtigt. Als zwei ausgesprochen gegensätzliche Beispiele seien in diesem Zusammenhang der Polychaet *Hesionides arenaria* FRIEDRICH und *Haplogonaria syltensis* erwähnt. Beide Formen werden während des Jahres in verschiedenen Regionen des Hangs gefunden. Während die Populationsdynamik von *Hesionides* und die räumliche Verteilung im Hang eng mit seiner Fortpflanzungsperiode verknüpft sind (WESTHEIDE), führt DÖRJES die räumliche Verschiebung von *Haplogonaria* wiederum auf die Konkurrenz mit den Oligochaeten zurück.

Diese Beispiele sollen andeuten, daß Verteilungsmuster, Populationsdynamik, Fortpflanzung und Entwicklung der einzelnen Mitglieder der interstitiellen Biozönose selbst in einem eng umgrenzten Strandabschnitt räumlich und zeitlich stark differieren können.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. Die vorliegende Arbeit liefert Beiträge zur Systematik, Ökologie und Fortpflanzungsbiologie psammobionter Macrostomida vom Sandstrand der Insel Sylt (Ostufener vor der Litoralstation der Biologischen Anstalt Helgoland in List). Der systematische Teil erstreckt sich auf einige Vertreter der Gattung *Paromalostomum* und *Haplopharynx rostratus*.
2. Die Organisation der neuen Art *Paromalostomum proceracauda* wird nach Unter-

- suchungen an Quetschpräparaten und Schnittserien wiedergegeben.
3. Die kutikularen Bildungen des Genitalapparates von *Paromalostomum fuscum* Ax, *P. dubium* (DE BEAUCHAMP) und *Haplopharynx rostratus* MEIXNER werden eingehend beschrieben.
  4. Im ökologischen Hauptteil sind die quantitative Verteilung, Populationsdynamik und der Lebenszyklus von *P. fuscum* behandelt.
  5. Mit nahezu 2% Anteil an der Gesamtmetazoenfauna erweist sich *P. fuscum* als eines der häufigsten Turbellarien im Watt vor der Litoralstation List. Die Besiedlungsdichte in den Profilen schwankt zwischen 20 100 Individuen im Januar 1968 und 115 500 im Oktober 1967 pro m<sup>2</sup>-Fläche und 10 cm Tiefe. Lokal treten Massenentwicklungen auf.
  6. Zum erstenmal sind für einen typischen Wattbewohner klare jahreszeitliche Unterschiede in der vertikalen Verteilung nachgewiesen. Im Sommer besiedelt *P. fuscum* die obersten 4 cm des Watts, da hier das Nahrungsangebot (Diatomeen) besonders groß ist. Tiefere Zonen werden gemieden. Im Winter ist die Reduktionszone in der Regel nicht so stark ausgebildet und fehlt stellenweise ganz. *P. fuscum* kann daher bei sinkenden Temperaturen in tiefer gelegene Zonen ausweichen. Das Aufenthaltspräferenzendum liegt von November 1967 bis März 1968 in 4–6 cm Tiefe. Vereinzelt kommt *P. fuscum* noch in 24 cm Tiefe vor.
  7. Die Hauptproduktionszeit von *P. fuscum* erstreckt sich über die Monate Mai bis Juli. Die im Sommer geschlüpfte Population erreicht bis zum Winter die männliche Reife und überwintert in diesem Stadium. Im darauffolgenden Frühjahr schließt die Entwicklung mit Erreichen der weiblichen Reife ab. Während des ganzen Jahres treten Jungtiere auf. Vermutlich überwintert ein Teil der in der Reproduktionszeit sich entwickelnden Tiere im Eistadium. Diese schlüpfen größtenteils im Frühjahr. Der Entwicklungsverlauf dieser Nachzügler ließ sich nicht eindeutig bestimmen.
  8. Die Nahrung von *P. fuscum* besteht hauptsächlich aus Diatomeen und Foraminiferen; es werden aber auch psammobionte Crustaceen, Nematoden und Tardigraden aufgenommen. *P. dubium* ernährt sich fast ausschließlich von Nematoden.
  9. Die Eiablage von *P. fuscum* und *P. dubium* wird beschrieben. Die Eischalen werden mit breiter Basis an Sandkörnern befestigt. Sie weisen artspezifische Unterschiede auf. Schalen mit Deckel stammen von *P. fuscum*, Eischalen ohne Deckel von *P. dubium*.

*Danksagungen.* Herrn Prof. Dr. P. Ax danke ich für die Themenstellung, für die zahlreichen Anregungen und Hinweise und für die großzügige Förderung der Untersuchungen. Dem Direktor der Biologischen Anstalt Helgoland, Herrn Prof. Dr. O. KINNE, gilt mein Dank für die Gewährung eines Arbeitsplatzes in der Litoralstation List/Sylt. Herrn Dr. H. J. AURICH und allen Mitarbeitern danke ich für die freundliche Aufnahme. Für die Überlassung zahlreicher Daten danke ich der Meteorologischen Station in List.

#### Abkürzungen in den Abbildungen

<i>ac</i> :	accessorisches Drüsenorgan	<i>d</i> :	Darm
<i>af</i> :	Antrum femininum	<i>dn</i> :	Deckelnaht
<i>bs</i> :	Bursa	<i>dr</i> :	Drüsenrohr
<i>bst</i> :	Bursastiel	<i>e</i> :	Embryo

<i>es</i> : Eischale	<i>ro</i> : Reizorgan
<i>ez</i> : Eizelle	<i>sp</i> : Sperma
<i>gö</i> : Geschlechtsöffnung	<i>spr</i> : Spermakornsekretrohr
<i>b</i> : Tasthaare	<i>st</i> : Stilet
<i>kbs</i> : Kutikularanhang der Bursa	<i>t</i> : Hoden
<i>kd</i> : Kittdrüsen	<i>vd</i> : Vas deferens
<i>kst</i> : Kutikularstäbchen des Reizorgans	<i>vg</i> : Vesicula granulorum
<i>ov</i> : Ovar	<i>vs</i> : Vesicula seminalis
<i>ph</i> : Pharynx	<i>zr</i> : zusätzliches Rohr

## ZITIERTE LITERATUR

- AX, P., 1951a. Über zwei marine Macrostromida (Turbellaria) der Gattung *Paromalostomum*, Vertreter eines bemerkenswerten Organisationstyps. *Kieler Meeresforsch.* **8**, 30–48.
- 1951b. Die Turbellarien des Eulitorals der Kieler Bucht. *Zool. Jb. (Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere)* **80**, 277–378.
- 1952. Neue psammobionte Turbellaria Macrostromida aus der Verwandtschaft von *Paromalostomum*. *Zool. Anz.* **149**, 99–107.
- 1955. Studien über psammobionte Turbellaria Macrostromida. III. *Paromalostomum mediterraneum* nov. spec. *Vie Milieu* **6**, 67–73.
- 1956. Studien über psammobionte Turbellaria Macrostromida. IV. *Myozona stylifera* nov. spec. *Zool. Anz.* **157**, 251–260.
- 1959. Zur Systematik, Ökologie und Tiergeographie der Turbellarienfauna in den pontokaspischen Brackwassermeeren. *Zool. Jb. (Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere)* **87**, 43–184.
- 1966. Die Bedeutung der interstitiellen Sandfauna für allgemeine Probleme der Systematik, Ökologie und Biologie. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, Sonderbd **2**, 15–66.
- 1969. Populationsdynamik, Lebenszyklen und Fortpflanzungsbiologie der Mikrofauna des Meeressandes. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **32**, 65–113.
- BEAUCHAMP, P. DE, 1927. Rhabdocoeles des sables à Diatomées d'Arcachon. *Bull. Soc. zool. Fr.* **52**, 351–359; 386–392.
- DÖRJES, J., 1968. Zur Ökologie der Acoela (Turbellaria) in der Deutschen Bucht. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **18**, 78–115.
- FENCHEL, T. & JANSSON, B.-O., 1966. On the vertical distribution of the microfauna in the sediments of a brackish-water beach. *Ophelia* **3**, 161–177.
- FERGUSON, F. F., 1954. Monograph of the macrostomine worms of Turbellaria. *Trans. Am. microsc. Soc.* **73**, 137–164.
- GIESA, S., 1966. Zur Embryonalentwicklung von *Monocelis fusca* OERSTEDT (Turbellaria, Proseriata). *Z. Morph. Ökol. Tiere* **57**, 137–230.
- 1968. Die Eikapseln der Proseriaten (Turbellaria, Neophora). *Z. Morph. Tiere* **61**, 338–346.
- GRAY, J. S., 1965. The behavior of *Protodrilus symbioticus* GIARD in temperature gradients. *J. Anim. Ecol.* **34**, 455–461.
- JANSSON, B. O., 1966a. Microdistribution of factors and fauna in marine sandy beaches. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, Sonderbd **2**, 77–86.
- KARLING, T. G., 1965. *Haplopharynx rostratus* MEIXNER (Turbellaria) mit den Nemertinen verglichen. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* **3**, 1–18.
- LUTHER, A., 1947. Untersuchungen an rhabdocoele Turbellarien. VI. Macrostromiden aus Finnland. *Acta zool. fenn.* **49**, 1–40.
- MEIXNER, J., 1938. Turbellaria (Strudelwürmer). I. *Tierwelt N.- u. Ostsee* **4b**, 1–146.
- PAPI, F., 1953. Beiträge zur Kenntnis der Macrostromiden (Turbellarien). *Acta zool. fenn.* **78**, 1–32.
- REMANE, A., 1927. *Halammohydra*, ein eigenartiges Hydrozoon der Nord- und Ostsee. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **7**, 643–677.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon; Ile de Bimini, Bahamas). *Vie Milieu (Suppl.)* **15**, 1–157.

- & SALVAT, B., 1963. Éléments de prospérité des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. *Vie Milieu* **14**, 463–550.
- RIEGER, R., 1968. *Myozonaria bistylifera* nov. gen. nov. spec.: Ein Vertreter der Turbellarienordnung Macrostromida aus dem Verwandtschaftskreis von *Dolichomacrostomum* LUTHER mit einem Muskeldarm. *Zool. Anz.* **180**, 1–22.
- & STERRER, W., 1968. *Megamorion brevicauda* gen. nov., spec. nov., ein Vertreter der Turbellarienordnung Macrostromida aus dem Tiefschlamm eines norwegischen Fjords. *Sarsia* **31**, 75–100.
- SCHMIDT, P., 1968. Die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeitenstrand der Nordseeinsel Sylt. I. Faktorengefüge und biologische Gliederung des Lebensraumes. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **53**, 723–779.
- TEUCHERT, U., 1968. Zur Fortpflanzung und Entwicklung der Macrodasyoidea (Gastrotricha). *Z. Morph. Tiere* **63**, 343–418.
- UHLIG, G., 1964. Eine einfache Methode zur Extraktion der vagilen mesopsammalen Mikrofauna. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **11**, 178–185.
- WESTHEIDE, W., 1967. Monographie der Gattungen *Hesionides* FRIEDRICH und *Microphthalmus* MECZNIKOW (Polychaeta, Hesionidae). *Z. Morph. Ökol. Tiere* **61**, 1–159.

Anschrift des Autors: R. PAWLAK  
II. Zoologisches Institut und Museum  
der Universität Göttingen  
34 Göttingen  
Berliner Str. 28