

# Die Nahrung der Heringslarven.

Von ERNST HENTSCHEL, Hamburg.

Mit 7 Abbildungen im Text.

Das der Arbeit zugrunde liegende Material wurde auf Forschungsfahrten der Deutschen wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung mit Mitteln des Reichsernährungsministeriums gesammelt.

---

## Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	59
1. Allgemeines über den Darminhalt . . . . .	61
2. Parasiten . . . . .	63
3. Die Nahrung qualitativ . . . . .	64
a) Primäre und sekundäre Nahrung . . . . .	64
b) Zusammensetzung des Darminhalts . . . . .	65
c) Die Größe der Nahrungskörper . . . . .	66
4. Die Nahrung quantitativ . . . . .	68
a) Allgemeines . . . . .	68
b) Darminhalt und Tageszeiten . . . . .	69
c) Darminhalt und Larvengröße . . . . .	71
d) Darminhalt und Plankton . . . . .	74
5. Die Nahrung in ihrer räumlichen und zeitlichen Verteilung . . . . .	76
a) Südliche Nordsee im Januar 1935 . . . . .	76
b) Andere Zeiten und andere Gebiete . . . . .	77
6. Schlußbetrachtungen . . . . .	79
a) Mengen und Geschwindigkeiten der Zehrung . . . . .	79
b) Einzellarven und Larvenvolk . . . . .	80

---

## Einleitung.

Die Absicht dieser Arbeit ist, die Ausnutzung des Planktons als Nahrung zu beschreiben an einem Beispiel, das im Leben des Meeres von großer Bedeutung ist und außerdem zur menschlichen Ernährung in wichtiger Beziehung steht. Ich wollte zugleich versuchen, an Hand dieses Beispiels Gesichtspunkte zu gewinnen für die Betrachtung des Planktons als Nahrung überhaupt.

Die Nahrung des Herings ist planktisch sein ganzes Leben hindurch. Sie ist auf Grund der Darminhalte bei erwachsenen Tieren wiederholt untersucht worden, nur gelegentlich und an geringer Ausdehnung an den Larven. Arbeiten dieser Art am erwachsenen Hering, dessen Gedeihen und Aufenthaltsorte ja vielfach durch die Nahrung bedingt sind, haben eine unmittelbare Bedeutung für die Fischerei. Untersuchungen an den Larven werden erst in den größeren Zusammenhängen der fischereibiologischen Aufgaben, bei dem Aufbau eines Gesamtbildes vom Leben dieses wichtigsten Nutzfisches, zur Geltung kommen. Doch liegen diese letzteren dem Planktonforscher näher. Die Larven sind mehr oder weniger selbst noch Plankton und unterliegen den Verbreitungsregeln des Planktons. Während für die Erwachsenen die aktive Zusammen-

scharung und Wanderung mit örtlichen Verdichtungen bei ausgeprägter Tiefenschichtung bezeichnend ist, findet hier eine weite passive Zerstreung statt. Während dort die „Suche“ nach der Nahrung entscheidende Bedeutung hat, kommt hier eigentlich nur der „Fund“ der Nahrung in der zufälligen, schicksalgegebenen Umgebung des Tieres in Frage. Der planktische Hering ernährt sich also unter wesentlich anderen Bedingungen als der nektische. Die wissenschaftliche Aufgabe liegt somit hier beträchtlich anders, als sie etwa bei meiner früheren Arbeit (1937) über die Heringe im Norden von Island lag.

Eine befriedigende Unterlage für eine Untersuchung, wie sie hier geplant war, besteht eigentlich nur dann, wenn neben dem Fang der Heringslarven, und zwar möglichst einem quantitativen Fang, auch quantitative Planktonfänge der entsprechenden Größenordnung mit sorgfältig für den Zweck ausgewählten Fanggeräten gemacht worden sind. Manche ungelöste Frage wurde sich wohl lösen lassen, wenn außer dem Plankton im Darm der Larve auch das in ihrer Umgebung wenigstens in einigen Fällen genau, d. h. vor allem auch quantitativ, bekannt wäre. Das ist, wie gewöhnlich, auch hier nicht der Fall. Nur eine Reihe qualitativer Oberflächenfänge konnte untersucht werden, die immerhin einige Aufschlüsse geben. Man wird also nach dieser wichtigen Richtung hin keinen wesentlichen Fortschritt erwarten dürfen. Der Fortschritt, den die Arbeit gegen die früheren Untersuchungen auf diesem Gebiete darstellt, dürfte vor allem in der Förderung der quantitativen Seite der Probleme zu suchen sein. Aber gerade deswegen ist es so bedauerlich, daß der Mutterboden der Nahrung sich nur sehr unvollkommen quantitativ erfassen ließ.

In der Tat war es mein Hauptbemühen, die Vorgänge um die Nahrung in ihren Ausmaßen zu bestimmen, Zahlen in die Untersuchung hineinzubringen und aus ihr herauszuholen. Es war zu erwarten, daß man auf Grund einer quantitativen Untersuchung sowohl zu einer deutlicheren Beschreibung der Befunde am Darminhalt und ihrer Abwandlungen in Raum und Zeit, als auch zu einigen brauchbaren allgemeinen Schlüssen über die Nahrung und ihr Verhalten im Ernährungsvorgang wurde gelangen können.

Nur ein reiches und planmäßig gesammeltes Material konnte eine derartige Untersuchung ermöglichen. Ich verdanke ein solches der Biologischen Anstalt auf Helgoland. Es entstammt der südlichen Nordsee. Dazu kommen einige wenige Proben aus der nördlichen Nordsee von Herrn Professor SCHNAKENBECK in Altona und eine Anzahl Ostseefänge, die mir Herr Dr. KANDLER in Kitzberg zur Verfügung stellte. Den freundlichen Spendern sowie meinem stets hilfsbereiten Berater bei der Bearbeitung, Herrn Dr. BUCKMANN auf Helgoland, sei auch hier noch einmal herzlich gedankt.

Die Anzahl der untersuchten Larven war 2530, davon etwa 1789 unter 18 mm, 741 über 18 mm groß. 324 entstammten der Ostsee (1938/39), alle übrigen der Nordsee (1925—1936). Die Hauptmasse davon, nämlich 1461 Stück, wurden im Januar 1935 in den Hoofden und ihrer näheren Umgebung gefangen. Diese werden naturgemäß im Mittelpunkt der Untersuchungen stehen<sup>1)</sup>.

Das technische Verfahren war sehr einfach und, insbesondere auch wegen der auf das Quantitative hinzielenden Fragestellung, anders als bei früheren Bearbeitern (HARDY 1924, JESPERSEN 1928). Das in Formalin konservierte Material wurde ungefarbt in Kanadabalsam überführt, und zwar die Larven von einer Länge bis zu 18 mm als ganze Tiere, von denen über 18 mm die herauspräparierten Darne. Das Messen der Larven geschah immer nur gruppenweise, wobei die Spannweite der Gruppen meist etwa 3—5 mm betrug. Waren in einem Fang starke Größenunterschiede der Larven vorhanden, so wurde gewöhnlich eine Gruppe unter 18 mm und eine oder zwei über 18 mm untersucht.

Das Untersuchen der Präparate hat bei den kleinen Larven manchmal Schwierigkeiten, wenn Muskulatur den Darm teilweise überlagert oder die Larve so ungünstig liegt, daß der Darm durch den Körper zugedeckt wird. Manchmal kommt man auch dann noch zum Ziel, wenn man das Präparat, nachdem es getrocknet ist, umdreht und von der Unterseite betrachtet. Ein weiteres Bedenken gegen das Verfahren soll nicht unerwähnt bleiben: Es ist denkbar, daß manche zarten Organismen im Kanadabalsam bei der ohnehin schlechten Sicht im Darm unerkennbar werden. Da ich niemals Nauplien gefunden habe, lag die Befürchtung nahe, daß sie auf diese Weise verschwinden konnten, obwohl sich ihr Fehlen wahrscheinlicher anders erklären läßt.

Die Bestimmung der gefressenen Organismen ist natürlich nur in beschränktem Maße möglich. Immerhin sind viele von den Copepoden — die die Hauptmasse der Nahrung ausmachen — noch erkennbar, wenigstens der Gattung nach. Die Merkmale, auf die die Bestimmung sich stützt, müssen dabei z. T. andere sein als die gebräuchlichen, da insbesondere die Gliedmaßen, noch mehr die Borsten unerkennbar zu sein pflegen. Sehr nützlich erwies sich

<sup>1)</sup> Eine Stationenkarte dieser Reise findet sich bei KALLE: Nährstoff-Untersuchungen als hydrographisches Hilfsmittel zur Unterscheidung von Wasserkörpern. Ann. d. Hydrographie u. Maritimen Meteorologie. 1937.

bei geschlechtsreifen Weibchen der feinere Bau der Genitalsegmente, von denen leider nur selten (vgl. STEUER, 1923) genauere Abbildungen in verschiedenen Lagen existieren. Wahrscheinlich würden sich auch die Mandibeln bei eingehenderem Studium verwenden lassen. Diese Teile sind, wenn der Körper ausverdaut ist, viel besser erkennbar als am unverdauten Tier. Auch die „sekundäre Nahrung“, der Darminhalt der gefressenen Copepoden u. dgl., in der Hauptsache aus Diatomeen bestehend, ist noch einigermaßen bestimmbar.

Beträchtliche Schwierigkeiten hat naturgemäß auch die Zählung der im Darm enthaltenen Beutetiere. Bei dichter Packung in älteren Därmen ist die Anzahl der gefressenen Tiere nur annähernd zu bestimmen. Ferner kommt man oft in Verlegenheit, ob man bei fortgeschrittener Verdauung einen Komplex von Chitinteilen noch als Copepoden betrachten und zählen oder ihn als „Chitinrest“ bei der Zählung vernachlässigen soll. Immerhin wird man durch die Zählungen wichtige Aufschlüsse bekommen.

### 1. Allgemeines über den Darminhalt.

Der Darm der Heringslarve erscheint stets als ein gerades Rohr, das sich am Hinterende etwas vom Körper abbiegt (SCHNAKENBECK, 1930, Taf. I—VII). Er hat in dem ganzen Abschnitt hinter der Leberanlage gleichförmigen Bau, zeigt nur nahe vor dem After eine Ringfalte, die einen kurzen „Enddarm“ absetzt, der etwa 3—4mal so lang wie breit ist. Bei älteren Larven verschwindet die Ringfalte. Die Wand ist zunächst einigermaßen glatt, bildet aber bald und mit dem Älterwerden in zunehmendem Maße Schleimhautfalten, die in der Hauptsache als querliegende, später unregelmäßigere Wülste erscheinen (Abb. 1). Ist der Darm leer, so ist

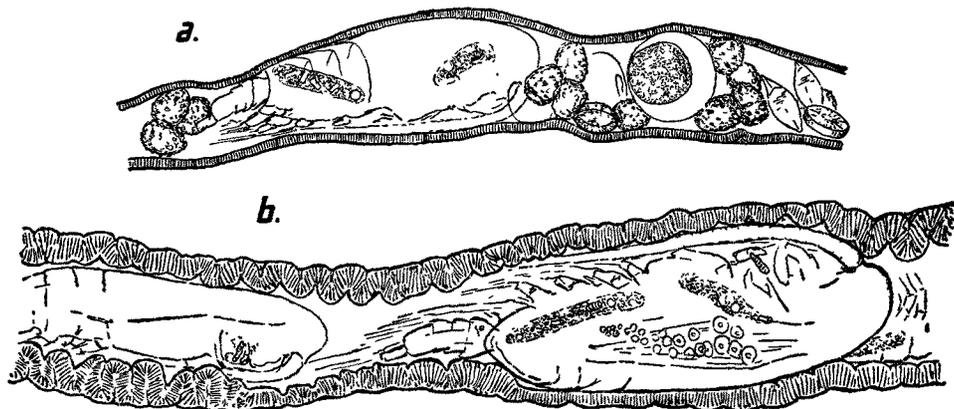


Abb. 1. Därme zweier Heringslarven aus den Hoofden, Januar 1935. a) Larvenlänge 11—13 mm. Inhalt: Copepodit mit Darminhalt, *Tintinnopsis* (11), *Coscinodiscus* (2), Ei, Muschellarven (2) u. a. b) Larvenlänge 19—20 mm. Inhalt: links Copepodit, rechts *Paracalanus*-Weibchen mit Geweberesten und Darminhalt.

sein Lumen in jungen Stadien oft nicht weiter als der Wandquerschnitt. Er ist aber sehr dehnbar und kann durch gefressene Copepoden beträchtlich aufgetrieben werden.

Die Füllung des Darmes ist sehr wechselnd. Man kann vielleicht vier Hauptfälle unterscheiden: Leere Därme, solche mit leeren Stellen zwischen den Nahrungskörpern, solche mit Füllung nur etwa der hinteren Hälfte und solche, die der ganzen Länge nach, außer am Anfang und Ende, gefüllt sind. Ganz junge Larven, die noch den Dottersack tragen, pflegen nichts im Darm zu haben (vgl. jedoch LEBOUR, 1921, S. 459, und JESPERSEN, 1928, S. 12). Aber auch in allen späteren Stadien kommen leere Därme vor, oft zu 50% oder mehr. Wenn jüngere Larven Copepoden gefressen haben, pflegen diese einzeln hintereinander zu liegen, mit dem Kopfende gewöhnlich in der Beförderungsrichtung, d. h. dem After zugewendet. Bei älteren Larven schieben sie sich mehr oder weniger nebeneinander, auch schräg zur Darmachse, z. T. gekrümmt und gepreßt. Copepoden mittlerer Körpergröße, d. h. von etwa 1—1,5 mm Länge, pflegen den Darm jüngerer Larven aufzutreiben, während kleine Formen (0,5—0,75 mm Länge) frei darin liegen. Die Füllung der verschiedenen Darmteile ist nicht gleichmäßig; sie nimmt im allgemeinen von vorn bis zu der Falte, die den „Enddarm“ abgrenzt, zu.

Der Inhalt kann sich aus drei Bestandteilen zusammensetzen, nämlich aus Nahrung, Parasiten und Fremdkörpern. Diese letzten, hauptsächlich Sandkörner, sind im allgemeinen

auf bestimmte Fanggebiete beschränkt. Parasiten, nämlich Cestodenlarven, sind in einem großen Teil des von mir untersuchten Materials sehr zahlreich, oft reichlicher als die Nahrung vorhanden. Außer den Nährtieren, wie gesagt insbesondere Copepoden, beobachtet man regelmäßig „sekundäre Nahrung“, nämlich den Darminhalt der gefressenen Tiere, der hauptsächlich aus Diatomeen besteht und nach Verdauung des Gewebes der Copepoden sehr deutlich zu erkennen ist.

Der Zustand des Darminhalts kann naturgemäß alle Übergänge zeigen von guter Erhaltung der Nährkörper bis zu völligem Zerfall. Allerdings ist der erstere Grenzfall außerordentlich selten, streng genommen überhaupt nicht beobachtet. In der Tat sieht man von Copepoden fast immer nur leere Häute, ganz ausnahmsweise einmal Reste von Muskulatur und vom Eierstock darin. Chitin, Kieselsäure und gelegentlich Zellulose bilden eigentlich den ganzen mikroskopisch erkennbaren Darminhalt. Die Verdauung scheint also sehr schnell vonstatten zu gehen. Somit müssen sich skelettlose oder skelettschwache Organismen, die gefressen worden sind, so gut wie ganz der Beobachtung entziehen. Das ist zweifellos eine sehr beachtenswerte Erfahrung.

Die wenigen Fälle, in denen noch unverdaute Eingeweide beobachtet wurden, sind sehr lehrreich. Es handelt sich um 4 Copepoden in 4 Larven. Man erkennt den Eierstock und Langmuskulatur, nur unsicher Gliedmaßenmuskulatur. In allen vier Fällen sind es Weibchen von *Paracalanus*, um die es sich handelt. Einer der Därme enthält nur einen, ein zweiter zwei, der dritte 7, der vierte 8 Copepoden. In dem zweiten und dritten Fall ist es der letzte Copepode, bei dem Eingeweide erhalten sind, bei dem vierten Fall der vorletzte. Hier ist aber (Abb. 1b) der letzte, schon weiter verdaute Copepode ein Copepodit, ganz ausgesprochen dünnschaliger als das zu vorletzt gefressene *Paracalanus*-Weibchen. So gewinnt man den Eindruck, daß die Widerstandskraft des Chitinpanzers die Verdauungsgeschwindigkeit bestimmt. Nach derselben Richtung hin deutet auch die wiederholt gemachte Beobachtung, daß die Eingeweide der Muschellarven gut gegen die Verdauung geschützt sind. Alles dies macht es vielleicht verständlich, daß Copepoditen unverhältnismäßig selten und Nauplien gar nicht in den Larvendärmen beobachtet worden sind.

Die Verdauungsstufen eines Copepoden lassen sich recht gut aus der Fülle der Beobachtungen ablesen. Der gesamte Weichkörper schwindet, wie gesagt, so schnell, daß nur in Ausnahmefällen noch etwas davon zu beobachten ist. Der Eierstock ist vielleicht widerstandsfähiger als der ganze übrige Weichkörper. Die Skeletteile bleiben während des Zerfalls der inneren Organe im allgemeinen zunächst noch in ihrer natürlichen Lage. Das beruht wohl weniger auf dem Zusammenhalt durch die chitinschwachen Verbindungen zwischen den Segmenten als auf der gleichmäßigen Verschiebung des Copepoden mit seinem verflüssigten Inhalt durch das Darmrohr. Denn auch der Darminhalt des Copepoden behält noch eine Zeitlang seine ursprüngliche Lage und andererseits werden zarte Teile der Körperhülle schnell zerstört. Borsten gehen offenbar bald zugrunde. Die Enden der Antennen scheinen schneller zu zerfallen als die Gliedmaßen. Die Mandibeln treten wegen ihrer kraftigen Chitinisierung besonders lange deutlich hervor. Sie behalten längere Zeit ihre natürliche Lage. Manchmal scheint es, als ob der Körper durch den peripheren Druck zusammengepreßt ist, häufiger aber erweist sich der Darm der Larve als gedehnt durch den standhaltenden Copepodenpanzer. Eine Verschiebung von dessen Teilen erfolgt gewöhnlich zuerst in der Weise, daß das Abdomen sich verlagert und die letzten Thoraxsegmente etwas nach vorn ineinander und in den Cephalothorax hinein verschoben werden. Das Verschwinden der Körperumrisse beginnt meist im Bereich der Mundwerkzeuge. Am langsten pflegt der dorsale Panzer des Cephalothorax erhalten zu bleiben. Schließlich erkennt man nur noch formlose, offenbar verdünnte und zusammengedruckte Reste von Chitinlamellen. Doch geht dieser Vorgang nicht immer bis zu seinem Endstadium im Darm vonstatten, denn man findet nicht selten noch in dem Endabschnitt des Darmes, zuweilen aus dem After hervorragend, Copepoden, deren Skelett in den Hauptteilen gut erhalten ist.

Andere Organismen widerstehen offenbar teils mehr, teils weniger als die Copepoden der Verdauung. Muschellarven z. B. zeigen gewöhnlich noch gut den Weichkörper. Unter den wenigen großen Individuen von *Coscinodiscus*, welche die Därme enthielten, waren einige mit unverdaulichem Inhalt. Andererseits habe ich von Chaetognathen nur die Kiefer, von Polychaeten die Borsten, beides jedoch noch mehr oder weniger zu Buscheln verbunden, beobachtet.

Bei älteren Larven mit reichlich gefülltem Darm findet naturgemäß leichter durch Pressung, Durcheinanderschiebung, Zerdrückung und Zerreißen eine Vernichtung der Nahrungskörper statt, als bei der geradlinigen Hindurchschiebung durch ein enges Darmrohr. Bei ihnen scheint es außerdem manchmal, als ginge der Verdauungsvorgang langsamer vonstatten als bei den Jungen. Das könnte daran liegen, daß das Verhältnis der Darmwand zum Rauminhalt des Darmes mit zunehmender Größe ungünstiger wird, die Verdauungssäfte also schwächer werden. In der Tat pflegen auch bei erwachsenen Heringen die gefressenen Copepoden im Darm viel besser

erhalten zu sein als bei jungen Larven. Daß der Zusatz von Sandkörnern einen Einfluß auf den Verdauungsvorgang hat, ist wohl wenig wahrscheinlich. Es dürfte sich da nur um Aufnahme von Fremdkörpern handeln, die zufällig in den Bereich der Larve gekommen sind.

Von größter Bedeutung für das Verständnis der verschiedenen Zustände des Darminhalts würde es sein, wenn man wüßte, mit welcher *Geschwindigkeit* die hier besprochenen Vorgänge, wie überhaupt die ganzen Zehrprozesse ablaufen. Es wirken ja drei Teilvorgänge zusammen: Die Aufnahme der Nahrungskörper, der Durchgang durch den Darm und die Verwitterung im Darm, wobei man noch die des Weichkörpers von der der Chitinhülle scheiden kann. Gewisse vorläufige Anhalte für die Geschwindigkeiten, mit denen diese Vorgänge ablaufen, bieten uns schon die vorstehend beschriebenen Beobachtungen tatsächlich dar. Wenn ein Darm mehrere Copepoden enthält, deren Weichkörper völlig verdaut ist — und das ist ja eine sehr häufige Beobachtung —, so zeigt das,

1. daß die Durchgangszeit größer ist als das „Fraßintervall“, d. h. als die Zeitspanne zwischen der Aufnahme eines Copepoden und des nächsten,
2. daß die Verdauungszeit für den Weichkörper geringer ist als das Fraßintervall und viel geringer als die Durchgangszeit,
3. daß die Dauer der Zerstörung des Chitinpanzers größer ist als das Fraßintervall und nicht oder nicht viel kleiner als die Durchgangszeit.

Aber das wäre nur das Ergebnis einer allerdings häufigen Einzelbeobachtung. Faßt man viele zusammen, berechnet Mittelwerte, so ergibt sich, daß in mehr als 50% aller Larvenproben die Zahl der gefressenen Copepoden je Larve kleiner als 1 ist. Das ändert offenbar den ersten der drei obigen Sätze in sein Gegenteil um. Die Verdauungsgeschwindigkeit des Weichkörpers ist abhängig von seiner Zugänglichkeit, wie das oben (S. 62) gegebene Beispiel des „vierten Falles“ und die Muschellarven beweisen. Daher kommt der obige zweite Satz in gewissen Fällen ebenfalls ins Schwanken, und derselbe „vierte Fall“ deutet hin auf die Unsicherheit des Begriffes „Dauer der Zerstörung des Chitinpanzers“ im dritten Satz.

Diese wenigen Hinweise sollen nur zeigen, wie das Verhältnis der Geschwindigkeiten sich modifizieren kann. Immerhin ändert das nichts daran, daß doch gewisse Urteile über sie möglich sind und man bei besonders darauf gerichteten Untersuchungen auch Bestimmteres über sie wird feststellen können.

## 2. Parasiten.

Bevor im folgenden die Ergebnisse der Nahrungsuntersuchungen besprochen werden, soll hier einiges über sehr auffallende Nebenbeobachtungen bei der Untersuchung des Darminhalts gesagt werden, nämlich über Parasiten, die in großer Zahl in den Därmen vorkommen. Es handelt sich um Larven von Cestoden, Procercoide (?) und Plerocercocide (vgl. die Abbildungen bei WUNDSCH, 1912). Bei den größeren sind deutlich zu unterscheiden ein Stirnsaugnapf und vier seitliche Saugnapfe, bei den kleineren nur ein Saugnapf, augenscheinlich der terminale. Die Gestalt der Larven ist kugelig, seltener gestreckt, doch oft etwas durch Druck entstellt. Sie dürften fast immer der Darmwand angeheftet sein. Die seitlichen Saugnapfe scheinen des öfteren noch nicht fertig ausgebildet zu sein, so daß man sie bei der schlechten Sicht im Darm leicht übersieht und den Eindruck gewinnt, daß es sich um ein Procercoide handelt, während doch vielleicht ein Plerocercocid vorliegt.

Über das mengenmäßige Vorkommen dieser Cestodenlarven mögen folgende Zahlen Auskunft geben. Unter den Heringslarven von bis zu 18 mm Länge, welche im Januar 1935 hauptsächlich in den Hoofden gefangen wurden, sind sie sehr zahlreich. 75% der Fänge enthalten Cestoden. Der Mittelwert je Larve, berechnet auf Grund von 68 Einzelproben, beträgt 0,62. Es kommen Probenmittel von 0—4,53 je Larve vor, doch sind unter den 68 nur drei mit mehr als 2 Cestodenlarven je Heringslarve. Die Verteilung der Cestoden auf die Heringslarven ist also eine sehr gleichmäßige. Berücksichtigt man das gesamte Material dieser Reise, auch die größeren Larven, so ergibt sich folgendes:

Larvengröße	bis 18 mm	18—30 mm	> 30 mm
Infiziert . . . . .	75%	68%	62%
Cestoden je Larve . . .	0,62	0,52	(1,1)

Die letzte Reihe dieser Übersicht ist nicht recht brauchbar, da der dritte Wert durch einen Einzelfall stark verzerrt wird. Die vorletzte legt die Vermutung nahe, daß ein Teil der Larven entweder die Parasiten wieder verliert oder infolge der Infektion frühzeitig abstirbt.

Auch von den Fangen aus der südlichen Nordsee vom März 1935, deren 11 vorhanden sind, zeigen die meisten Cestodenlarven. Ihre Anzahlen je Heringslarve sind bei 10—18 mm Länge 0—1,75, bei 17—30 mm 0—3,0, bei mehr als 30 mm 0—1,7. Sieben Fänge vom Februar 1936, größtenteils nordwestlich von Helder gewonner, ergeben bei 10—18 mm Larvenlänge 0,6—1,6, bei 21—37 mm 0,1—0,4. Schließlich wurden im Februar 1926 und 1927 in ein paar ganz vereinzelt Fangen aus der Deutschen Bucht (Larvenlänge 11—38 mm) Werte von 0,5—1,0 Cestodenlarven festgestellt. Diese letzten Fänge sind deswegen besonders beachtenswert, weil sie zeigen, daß diese Infektion der Heringslarven nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich eine weitverbreitete Erscheinung ist. Um so auffallender ist es, daß im Dezember 1938 in 256 Larven

von 8—11 mm Länge aus der Gegend des Nord-Hinder-Feuerschiffes keine einzige Cestodenlarve gefunden wurde, während im Januar desselben Jahres Larven dieser Größe häufig schon infiziert waren. Das scheint darauf hinzudeuten, daß die Infektion erst etwa um die Jahreswende stattfindet. Daß auch die Fänge aus der nördlichen Nordsee und aus der Ostsee ganz davon frei sind, bedeutet wohl nur, daß diese Gebiete jenseits der Grenzen des Infektionsbereiches liegen.

Sehr lehrreich ist die kartenmäßige Darstellung des Vorkommens der Cestodenlarven unter Berücksichtigung ihrer Häufigkeit im Monat Januar (Abb. 2). Sie haben ein wohlausgeprägtes Hauptvorkommen inmitten der Hoofden, halten sich dabei den Küsten einigermaßen fern und zeigen ihrer Häufigkeit nach eine deutliche Kernbildung in der Gegend zwischen Yarmouth und Helder. Das Gedeihgebiet hat eine gewisse südwest-nordöstliche Streckung, offenbar unter dem Einfluß des durch den Kanal in die Nordsee einströmenden atlantischen Wassers. Auch diese Karte ist also ein deutlicher Beweis dafür, daß die besprochene Parasiteninfektion nicht etwas Zufälliges, Gelegentliches, sondern etwas Regelmäßiges, einem umfangreichen Raum Eigentümliches, dabei innerhalb dieses Raumes gesetzmäßig Geordnetes ist.

Man wird also, wenn man die Ernährung der Heringslarven nicht nur im all-

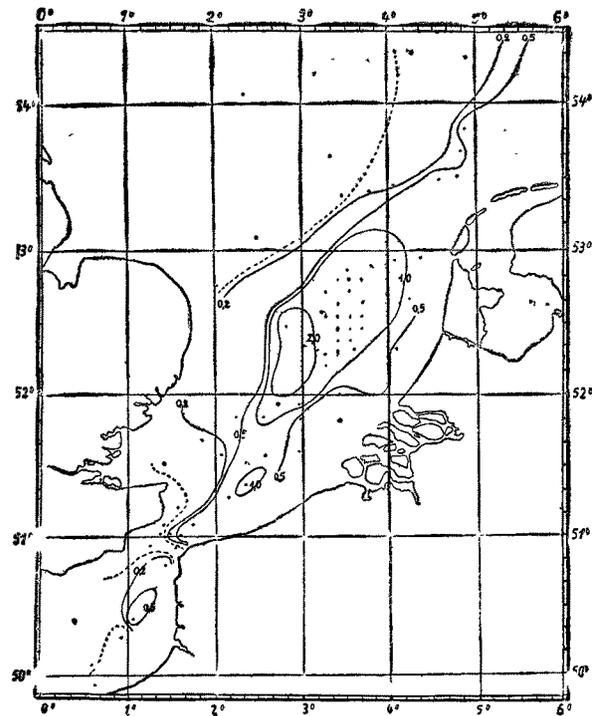


Abb. 2. Verteilung der Cestodenlarven (Plerocercoiden) in den Därmen der Heringslarven von bis zu 18 mm Länge in den Hoofden im Januar 1935. Die Zahlen geben die mittlere Anzahl je Heringslarve an. Gestrichelte Linie: Grenze des Vorkommens.

gemeinen Hergang, sondern auch als eine großräumige Erscheinung betrachtet, auch diesen Parasitismus sowohl seiner Entstehung nach (es dürfte sich wohl um Infektion durch Copepoden handeln) als auch in bezug auf seine Bedeutung im Stoffwechsel und der Entwicklung der Heringslarvenbevölkerung als räumlich ausgedehnt wirksamen Faktor berücksichtigen müssen.

### 3. Die Nahrung qualitativ.

#### a) Primäre und sekundäre Nahrung.

Wir wollen als primäre Nahrung das bezeichnen (vgl. MESCHKAT, 1936), was unmittelbar von einer Heringslarve gefressen wird, wie z. B. ein Copepode, als sekundäre Nahrung das, was dieses gefressene Tier gefressen hat und weiter auf die Heringslarve überträgt, wie z. B. die Diatomeen im Darm des Copepoden. Sekundäre Nahrung wäre also sozusagen Nahrung aus zweiter Hand, doppelt gefressene Nahrung, solche, die (zum wenigsten in ihren Resten) zweimal in den Körper eines fremden Tieres überführt worden ist. Man mochte, ähnlich wie beim Parasitismus, von einem Wirtswechsel sprechen, dem die Nahrung unterliegt, doch ist es ja eigentlich ein Gastwechsel. Offenbar könnte man auch eine umgekehrte Bezeichnungswegweise verteidigen, als primäre Nahrung z. B. die Nährstoffe der Diatomeen, als sekundäre die Diatomeen selbst, als tertiäre die Copepoden bezeichnen, doch würde eine solche Betrachtungsweise leicht

mit unsicheren Annahmen belastet werden und in vielen Fällen eine zuverlässige Einstufung der Befunde nicht gestatten.

Es fragt sich nun hier, wie weit durch gefressene Tiere, insbesondere Copepoden, deren Nahrungsbestandteile mit in den Darm der Heringslarven überführt werden, und welcher Art diese Nahrungsbestandteile sind.

Die Nahrungsreste im Innern eines Copepoden pflegen, wie erwähnt, besonders deutlich erkennbar zu werden, nachdem seine Weichteile einschließlich des Darmes verdaut sind. Was dann zurückbleibt, dürfte unbedingt Unverdauliches sein. Oft erscheint es als formloser Detritus, in anderen Fällen ist es mit Diatomeen durchsetzt, oft auch fast ausschließlich aus Diatomeenschalen bestehend. Die sekundäre Heringsnahrung besteht also nicht allein, oft nicht einmal vorwiegend aus Diatomeen, aber diese sind es doch gewöhnlich allein, die in dem Darminhalt noch mehr oder weniger erkennbar sind.

Natürgemäß ist eine annähernde Bestimmung dieser Nahrungsbestandteile, zumal wenn ihre Untersuchung nicht von einem genaueren Studium des umgebenden Planktons begleitet ist, nur sehr unvollkommen möglich.

Die in Frage kommenden Gattungen und Arten sind unten genannt. Es sei hier nur noch Einiges über ihre Häufigkeit mitgeteilt, wobei allerdings den anzugebenden Zahlen nur ein gewisser Annäherungs- und Vergleichswert zukommt, denn eine sorgfältige Durcharbeitung der sekundären Nahrung lag nicht im Plan der Untersuchung. In den insgesamt 125 untersuchten Larvenfangen fanden sich:

*Paralia* 36mal, *Coscinodiscus* 32mal, *Biddulphia rhombus* 11mal, *Thalassiosira* 5mal, *Ditylium* 3mal, *Actinoptychus* 2mal, *Melosira* 1mal, Silicoflagellaten 6mal, Tintinnen 14mal.

Daß alle diese Organismen tatsächlich als sekundäre Nahrung vorkommen, kann (abgesehen vielleicht von *Actinoptychus*) mit Bestimmtheit behauptet werden. Aber nicht behauptet werden kann, daß alle beobachteten Vorkommnisse so zu beurteilen sind, daß nicht in manchen Fällen insbesondere die großen *Coscinodiscus* und die Tintinnen unmittelbar gefressen worden sind, also primäre Nahrung darstellen. In der Tat lassen manche Fälle darüber kaum einen Zweifel zu. Die Größe der Zellen, ihre selbständige Lage im Darm der Heringslarve deutet darauf hin. *Coscinodiscus granii* kommt in diesem Sinne in erster Linie in Betracht. Andererseits dürften die kleinsten Diatomeen, insbesondere *Paralia* als primäre Nahrung wohl kaum ins Gewicht fallen.

Ein etwas tieferer Einblick in die Bedeutung des pflanzlichen Planktons für die Ernährung der Heringslarven wird später bei der Untersuchung einiger Planktonfänge (S. 75) noch gegeben werden können. Doch geben diese Fänge, ausgeführt mit feinsten Müllergaze, gerade über die sekundäre Nahrung, d. h. also über die Nahrung der Copepoden keine brauchbare Auskunft. Die Paralien dürften fast ausnahmslos durch die Maschen des Netzes gegangen sein, und manches andere, was von den Copepoden gefressen sein mag, aber keine Reste im Darm hinterläßt, entzieht sich auf beiden Untersuchungswegen der Beobachtung.

#### b) Zusammensetzung des Darminhalts.

Über die Zusammensetzung der in den Därmen vorgefundenen Nahrung mag eine kurze allgemeine Übersicht Auskunft geben. Folgende Organismen wurden beobachtet:

- |                                       |                                             |
|---------------------------------------|---------------------------------------------|
| 1. Copepoden                          | <i>Cypris</i> -Larven                       |
| <i>Pseudocalanus</i>                  | Cumacee (?)                                 |
| <i>Paracalanus</i>                    | 3. Andere Metazoen                          |
| <i>Centropages</i>                    | (Cestodenlarven)                            |
| <i>Temora</i>                         | Polychaeten                                 |
| <i>Eurytemora</i> (nur in der Ostsee) | Muschellarven                               |
| <i>Acartia</i>                        | Gastropoden (meist <i>Limacina</i> )        |
| <i>Oithona</i>                        | Chaetognathen                               |
| <i>Cyclopina</i> (nur in der Ostsee)  | 4. Protozoen                                |
| <i>Oncaea</i>                         | <i>Tintinnopsis</i> ( <i>beroidea</i> ?)    |
| <i>Corycaeus</i>                      | 5. Pflanzen                                 |
| <i>Longipedia</i>                     | <i>Paralia</i>                              |
| <i>Euterpina</i>                      | <i>Coscinodiscus</i> ( <i>granii</i> u. a.) |
| Calaniden, unbestimmt                 | <i>Biddulphia</i> ( <i>rhombus</i> )        |
| Copepoditen, unbestimmt               | <i>Thalassiosira</i>                        |
| 2. Andere Crustaceen                  | <i>Ditylium</i>                             |
| <i>Bosmina</i> (nur in der Ostsee)    | <i>Actinoptychus</i>                        |
| <i>Chydorus</i> (nur in der Ostsee)   | <i>Melosira</i>                             |
| <i>Balanus</i> -Nauplien              | Silicoflagellaten                           |

Zu dieser Liste sei noch folgendes bemerkt. *Pseudocalanus* und *Paracalanus* waren oft an ihrer Segmentierung und die Weibchen am Genitalsegment leicht erkennbar. Im Zweifelsfalle wurden sie als *P.-calanus* zusammengefaßt. Die übrigen Copepodengattungen waren mehr oder weniger gut bestimmbar, doch mußte auf die Bestimmung der Männchen oft verzichtet werden. *Oithona* ist nur einmal, vielleicht nicht ganz sicher, beobachtet. *Euterpina acutifrons* (DANA) ist so charakteristisch und steht so allein unter den Copepoden, daß sie fast immer bestimmt werden konnte, was für die folgenden Untersuchungen sehr wertvoll war. Der einzige Fall der Beobachtung einer Cumacee ist zweifelhaft. Von Polychaeten wurden nur zweimal Borstenbüschel, das eine Mal durch den ganzen Darm verteilt und z. T. noch paarig gelagert, beobachtet. Ob die Gastropoden z. T. Schneckenlarven waren, wurde nicht sicher festgestellt, die genauer untersuchten erwiesen sich als *Limacina*. Von den Chaetognathen waren nur die Kiefer erhalten, doch meist noch im Zusammenhang. Die *Tintinnopsis*-Art dürfte ziemlich sicher *beroidea* sein. Bei *Paralia* handelt es sich um *P. sulcata*, die nach HUSTEDT zu *Melosira* gehört. *Coscinodiscus granii* trat nicht selten auf, andere Arten gelegentlich als sekundäre, und — vor allem große — als primäre Nahrung. *Biddulphia rhombus* war als sekundäre Nahrung häufig. In einem Falle wurde *B. mobiliensis* beobachtet. *Actinoptychus* kam nur zweimal vor, wohl als primäre Nahrung, alle sonstigen Pflanzen wohl nur als sekundäre Nahrung (über die Cestodenlarven s. oben S. 63).

Gänzlich unerkennbare Nahrungskörper waren im Bereich der primären Nahrung selten. Von Eiern waren die von *Euterpina* an ihrer geklumpten Lage und der Nähe des Muttertieres oft erkennbar. Andere Eier, einzeln vorkommende, habe ich anderen Copepoden zuschreiben zu sollen geglaubt. Mehrfach kamen größere Eier mit abstehender Schale, 180  $\mu$  im Durchmesser, vor. Andere, nicht unterzubringende Eier waren selten. Größere eiförmige Körper, augenscheinlich Darminhalte einer fein verteilte Nahrung fressenden Tierform, kamen in einer Reihe von Därmen häufig vor. Es ist sehr möglich, daß sie von *Oikopleura* stammen.

Um dies Bild der Nahrungszusammensetzung etwas anschaulicher zu machen, will ich ihm noch eine kurze quantitative Übersicht anfügen. Sie gibt prozentual an, in wie vielen Fällen die wichtigeren Organismen der primären Nahrung in den Fängen aus dem Hoofdengebiet im Januar 1935 vorkamen. Es handelt sich um 76 Proben; von jeder sind wenigstens 8 Tiere untersucht, im ganzen 1461 Larven.

Cestodenlarven (Plerocercidae) . . . . .	67%
Copepoden: <i>Pseudocalanus</i> . . . . .	45%
<i>Euterpina</i> . . . . .	41%
<i>Paracalanus</i> . . . . .	22%
Calanide, unbestimmt . . . . .	17%
<i>Temora</i> . . . . .	9,2%
<i>Acartia</i> . . . . .	(7,9%)
<i>Oncaca</i> . . . . .	6,6%
<i>Calanus</i> juv. (?) . . . . .	(2,6%)
<i>Centropages</i> . . . . .	1,3%
<i>Corycaeus</i> . . . . .	1,3%
<i>Longipedia</i> . . . . .	1,3%
Andere Organismen: <i>Coscinodiscus</i> . . . . .	17%
Muschellarven . . . . .	12%
<i>Oikopleura</i> (?) . . . . .	11%
<i>Tintinnopsis</i> . . . . .	6,6%
Chaetognathen . . . . .	5,3%
Gastropoden . . . . .	4,0%
Polychaeten . . . . .	2,6%
Cirripedienlarven . . . . .	2,6%
Sandkörner . . . . .	22%

### e) Die Größe der Nahrungskörper.

Unabhängig von der systematischen Zusammensetzung der Nahrung ist für ihre Beurteilung die Größe der einzelnen Nahrungskörper von Bedeutung. Vieles ist zu groß, um überhaupt gefressen werden zu können, anderes zu klein, um einen Fraß zu lohnen. Naturgemäß hängt es von der Größe der Larven ab, welche Größe der Beute für sie als optimal, welche als maximal und minimal betrachtet werden muß. Die Dimensionen des Darmapparates setzen

eine obere Grenze für die freißbaren Gegenstände, doch ist sie bei der Dehnbarkeit des Darmes und bei der unverhältnismäßigen Weite des Maules junger Larven schwer zu bestimmen. Beispielsweise können Copepoden von 1,5 mm Körperlänge und entsprechender Dicke (*Pseudocalanus* u. dgl.) schon von Larven gefressen werden, die kürzer als 18 mm sind; wesentlich größere findet man aber auch in den größten untersuchten Larven (von 40 mm und mehr) nicht. Und andererseits beobachtet man in diesen oft beträchtlich kleinere. In einem Falle (bei Rügen) hatten sogar die großen Larven kleine, die kleinen Larven große Copepoden gefressen. Der zweite entscheidende Faktor für die Nahrungskörpergröße ist eben das „Angebot“. Die späteren Stadien von *Calanus finmarchicus* dürften wohl von den großen Larven gern gefressen worden sein, aber sie sind offenbar in den untersuchten Gebieten zu selten gewesen, um öfter in den Därmen vorzukommen. So kommt es, daß der Zusammenhang zwischen Larvengröße und Nahrungskörpergröße nicht sehr auffallend ist.

Die Größe der gefressenen Copepoden ist im folgenden durch die Rumpflänge (also ohne Abdomen) angegeben. Deren Grenzwerte waren nach den Messungen etwa 300 und 2000  $\mu$ . Über die Häufigkeit der verschiedenen Rumpflängen gefressener Copepoden bei der Hauptuntersuchung (Hoofdengebiet, Januar 1935) und den Zusammenhang zwischen Larvengröße und Nahrungskörpergröße mag folgende Aufstellung Auskunft geben. Sie beruht auf je 56 Messungen in jeder der beiden Gruppen der Larvenlänge.

Larvenlänge	Rumpflänge gefressener Copepoden									
	bis 326 $\mu$		326—603 $\mu$		603—880 $\mu$		880—1141 $\mu$		über 1141 $\mu$	
9—18 mm . . . . .	4	7%	34	61%	18	32%	—	0%	—	0%
18—40 mm . . . . .	1	2%	10	18%	42	75%	1	2%	2	4%

Man sieht hieraus, daß die Larven unter 18 mm Länge meist Copepoden von weniger als 600  $\mu$  Rumpflänge gefressen haben, die über 18 mm solche über 600  $\mu$ . Erstere gehen über 900  $\mu$  nicht hinauf, bei letzteren kommen noch solche über 1100  $\mu$  vor. Die kleineren Larven greifen in den Bereich der großen mit 32% ein, die großen in den der kleinen nur mit 20%. Das heißt: Die kleinen, die vorwiegend *Euterpina* (und kleinere Copepoditen) gefressen haben, gehen leichter auch zu größerer Nahrung über, als die großen zu kleinerer. Tatsächlich haben, was die Aufstellung nicht erkennen läßt, die kleineren Larven einen Höhepunkt des Fraßes bei etwa 360  $\mu$  und einen zweiten bei etwa 680  $\mu$ . Zusammengekommen deuten diese Zahlenwerte wohl darauf hin, daß es für jede Larvengröße eine Optimalgröße der Nahrungscopepoden gibt, um die herum der Fraß in ziemlich weiten Grenzen schwankt.

Einige Beobachtungen zeigen, daß langgestreckte Organismen, Sagitten und Polychaeten, von größerem Körpervolumen als die Copepoden gefressen werden können, was ja bei der gewandten Fangweise der Heringslarven (vgl. SCHACH, 1937—1939, S. 368) nichts Auffallendes hat.

Die untere Grenze der von mir beobachteten Nahrungskörper wird wohl durch die Tintinnen (*Tintinnopsis*) dargestellt. Diese sind etwa 80  $\mu$  lang und 70  $\mu$  breit. Sie kamen nur in Larven bis zu 18 mm Länge vor. Das beweist allerdings nicht, daß sie nur von kleinen Larven gefressen werden, denn sie finden sich überhaupt nur in 11 von 72 Fängen solcher kleineren Larven, treten also nur an wenigen Stellen auf. Immerhin aber macht es den Eindruck, als ob die großen Larven sie verschmähten. Zwei besondere Umstände erschweren die Feststellung der unteren Nahrungsgrößengrenze; einerseits, daß viele kleinere Organismen keine oder nur sehr vergängliche Skeletteile haben, andererseits, daß bei den Diatomeen, die sich im Larvendarm finden, manchmal nicht zu entscheiden ist, ob sie als Nahrung von Copepoden mit aufgenommen oder selbständig gefressen worden sind. Sehr beachtenswert ist, daß Nauplien in den Därmen niemals gefunden wurden. Doch ist es unwahrscheinlich, daß das an ihrer geringen Größe liegt. Ich komme auf diese Frage später zurück.

Die obige Übersicht (S. 65) der in den Därmen der Heringslarven gefundenen Organismen sowie die früheren Veröffentlichungen über den Gegenstand (insbesondere die von M. LEBOUR) zeigen, wie mannigfaltig die Nahrung ist. Die Larven sind also nicht sehr wählerisch und werden fast alles dargebotene Plankton fressen, soweit es nicht durch irgendwelche Schutzmittel den Fraß verhindert, und soweit es eben die angemessene Größe hat. Die Nahrungsauswahl scheint doch zu allermeist eine Größenfrage zu sein. Dem Gemisch von vielerlei Körpern verschiedener Größe, das im Plankton dargeboten wird, stehen die Larven in einer Reihe verschiedener Größenstufen, etwa von 7—45 mm Länge, gegenüber. Auch beim Plankton, insbesondere bei den Copepoden, ist der Aufstieg von den geringen Größen der Jugendstadien zu den beträchtlichen der Erwachsenen für die Beteiligung an der Nahrungszusammensetzung der Heringslarven von maßgeblicher Bedeutung. Andererseits aber hat ja das Plankton

niederer Größenordnungen bis zum Nannoplankton hinab als sekundäre Nahrung aller Larven beträchtlichen Einfluß auf ihre Entwicklung. Und schließlich wird auch in bezug auf ihre Feinde, die sie fressen, die vorwiegend größenmäßige Betrachtung eine gewisse Berechtigung haben.

Das Verhältnis der Heringslarven zu ihrer lebenden Umgebung ist also ganz vorwiegend durch körperliche Größenverhältnisse innerhalb des Pelagials mitbestimmt. Offenbar hängt das ja damit zusammen, daß bei jeder Planktonernährung durch Einzelfang der „Bissen“ eine entscheidende Rolle spielt. Die Nahrung wird von vornherein bissenweise dargeboten, ein Umstand, welcher der Ernährung im Meer ein ganz anderes Gesicht gibt, als derjenigen auf dem Lande. Dort gibt es zwar auch Tiere, welche sich bissenweise ernähren, wie etwa korner- und insektenfressende Vögel, aber die Hauptmasse der Landtiere trennt doch erst den Bissen aus dem verhältnismäßig großen Nahrungskörper heraus. Dessen Größe hat daher keine so entscheidende Bedeutung wie hier.

#### 4. Die Nahrung quantitativ.

##### a) Allgemeines.

Einer mengenmäßigen Bestimmung nicht des Darminhalts, sondern der wirklich aufgenommenen Nahrung stehen naturgemäß außerordentliche Schwierigkeiten entgegen. Die Menge des nachweisbaren Darminhalts gibt einen nur sehr unbestimmten Ausdruck dafür. Es fehlen vor allem Anhaltspunkte für die zeitliche Beurteilung. Wir wissen nicht, wie schnell der einzelne Nahrungskörper den Darm durchläuft, wie lange es dauert, bis der Darminhalt vollständig erneuert ist, welche Bedeutung tageszeitliche Unterschiede in dieser Beziehung haben, wie der Planktonreichtum der Umgebung und der Verlauf der Planktonproduktion auf die Reichhaltigkeit des Darminhalts einwirkt, wie groß die Geschwindigkeit der Verdauung ist, wie sie mit der Menge des Darminhalts in Zusammenhang steht, ob der Zerfall der Nahrung die Entleerung beeinflusst, ob die Entleerung durch den Nahrungsnachschub bestimmt wird u. dgl. mehr. Man wird manchen dieser Fragen nur experimentell nähertreten können, manchen durch genauere Untersuchung planmäßig ausgeführter Serienfänge.

Auch die einfache mengenmäßige Bestimmung des Darminhalts hat schon große Schwierigkeiten. Eine Volumbestimmung, wie sie bei erwachsenen Tieren das nachstliegende ist, könnte höchstens bei sehr alten Larven mit sehr reicher Darmfüllung in Frage kommen. Bei jüngeren pflegt der Darm nur mehr oder weniger vereinzelt liegende Nahrungskörper (z. B. Copepoden) zu enthalten. Daher ist Zählung dann das Gegebene. Eine solche wird aber sogleich durch zwei Umstände in ihrem Wert beschränkt, einerseits durch den verschiedenen Nahrungswert der verschiedenen Körper je nach Artzugehörigkeit, Alter, Geschlecht und Geschlechtsreife andererseits durch den verschiedenen Erhaltungszustand der Nährkörper. Es kommen, wie oben besprochen, alle Übergänge vor zwischen der noch gut erhaltenen Skeletthülle eines Copepoden und einem wirren Haufen von Chitinresten. Wenn die Umrisse des Rumpfes noch einigermaßen zu erkennen sind, wird man geneigt sein, den Copepoden als solchen zu zählen, im anderen Falle nicht. Oft geschieht es, daß bei dichter Lagerung der Körper ihre Umrisse kaum mehr eine Zählung gestatten, doch geben dann manchmal die sich stets lange erhaltenden Darminhalte der Copepoden einen ziemlich sicheren Anhalt über ihre Anzahl. Die gefundenen Zahlenwerte werden immer an einer beträchtlichen Unsicherheit leiden. Bis zu einem gewissen Grade läßt sich dieser Mangel durch Zusammenfassung vieler Zahlungen, durch Mittelwertberechnungen wieder gutmachen, die das Allgemeingültige doch mehr oder weniger erkennbar zum Ausdruck bringen. Praktisch gelingt das allerdings nur bei den häufigsten Organismen, den Copepoden.

Im folgenden soll zunächst das Zahlenmaterial vom Januar 1935 aus dem Hoofdengebiete, von dem schon mehrfach die Rede war, unabhängig von der Lage der Fangstationen untersucht werden, mit der Absicht, allgemeine Regeln für das Verhalten der Fresser zur Nahrung herauszubringen.

Vorausgeschickt seien noch ein paar Bemerkungen über die Anzahl der völlig leeren Därme. Es liegt ja nahe, die Menge des Darminhalts negativ bestimmen zu wollen, indem man den Prozentsatz der leeren Därme angibt, die sich in den verschiedenen Proben finden. Das ist aber keineswegs einfach. Der Begriff eines „leeren“ Darmes ist schwer bestimmt zu umreißen. Wenn ein Darm nur Cestodenlarven oder nur Sandkörner enthält, muß er als leer gelten. Wenn er jedoch Chitinreste oder Reste des Darminhalts gefressener Copepoden enthält, wobei die Erhaltung schwanken kann zwischen noch nahezu vollständigen Copepoden und kaum noch erkennbaren Spuren, so wird es einigermaßen unsicher, ob man ihn als voll oder als leer bezeichnen soll. Ferner ist die Zahl der leeren Därme abhängig von der Größe der Larven. Die kleinsten zeigen im allgemeinen gar keinen Darminhalt. Noch viel mehr ist sie abhängig von der Tageszeit des Fanges. So sind alle angebbaren Zahlen nur bedingungsweise brauchbar.

Ich will mich daher auf eine einzige Wertangabe beschränken. In der Übersicht S. 72 ist in den drei ersten waagerechten Zahlenreihen angegeben, wieviele Proben von Larven der drei unterschiedenen Großengruppen weniger als einen Copepoden je Larve enthielten. Man kann nun annehmen, daß, während in der ersten Reihe alle Einzellarven leer waren, in der zweiten drei Viertel, in der dritten ein Viertel leer waren (wie es ja nach den Zahlen der beiden ersten senkrechten Reihen wahrscheinlich ist), in den folgenden Zahlenreihen aber keine leeren Larven mehr vorkamen. Dann würde das auf dasselbe hinauskommen, als wenn von den 129 untersuchten Proben  $38 + 26,25 + 4,5 = 68,75$  Proben leer gewesen wären, d. h. 53,3%. (Diese Zahl stimmt merkwürdig gut überein mit einer unten S. 77 für den Dezember 1935 angegebenen.) Da in den Unterlagen zu dieser Zusammenstellung die Tagesfänge zahlreicher sind als die Nachtfänge, diese letzteren aber häufiger leere Därme aufweisen (wie sogleich nachgewiesen werden soll), darf man schließen, daß bei gleichmäßiger Berücksichtigung aller Tageszeiten und aller Larvengrößen die angegebene Zahl von etwa 50% einen Minimalwert darstellen würde. Andererseits fällt aber stark ins Gewicht, daß hier nur die „zählbaren“, d. h. individuell einigermaßen erhaltenen Copepoden berücksichtigt sind. In vielen Därmen dieser 50% finden sich eben noch Reste. Dadurch wird die ganze Berechnung etwas illusorisch. Die Frage der Anzahl der leeren Därme läßt sich eben nicht zuverlässig beantworten.

### b) Darminhalt und Tageszeiten.

Es ergab sich nach langen Bemühungen, daß der Darminhalt in höchstem Grade von der Tageszeit des Fanges abhängig zu sein pflegt. Alle Berechnungen, die diese vernachlässigen, führen zu keinem brauchbaren Ergebnis. Daher soll hier zunächst diese Seite der Sache untersucht werden.

Es liegen mir aus dem Januar 1935 im ganzen 68 Fänge vor, deren Tageszeit bekannt ist, davon 61, die Larven von nicht mehr als 18 mm Körperlänge enthalten. Diese Fänge habe ich nach der Fangzeit angeordnet und die Copepodenwerte je Larve untersucht. Dann habe ich sie nach Zeiträumen von 2 Stunden zusammengefaßt und den Mittelwert der Copepoden je Larve für die 2 Stunden berechnet. Folgende Übersicht bezieht sich auf die Larven von bis zu 18 mm Körperlänge und gibt die Stundenpaare mit ihrer mittleren Zeit, also 1 Uhr, 3 Uhr usw., an.

Stunde . . . . .	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23
Copepoden . . . .	0,09	0,05	0,03	0,02	0,17	0,51	0,77	0,43	1,10	1,36	0,67	0,37

Diese Übersicht und die beigelegte Kurve (Abb. 3) zeigen offenbar, abgesehen von einer Störung bei 15 Uhr, einen sehr regelmäßigen und ausdrucksvollen Tagesverlauf. Man muß bei der Bewertung dieses Ergebnisses bedenken, daß Larven von ziemlich verschiedener Größe, 7—18 mm lang, und aus weit getrennten Gebieten bei dieser Aufstellung zur Verwertung kamen.

Was ergibt sich nun aus der Kurve?

Das Maximum der Darmfüllung mit 1,36 Copepoden je Larve liegt bei etwa 19 Uhr. (Die Höchstwerte, die überhaupt als Fangmittelwerte auftreten, sind 2,21 um 19.15 Uhr bei Stat. 49 und 2,3 um 16.25 Uhr bei Stat. 84.) Das Minimum liegt bei 7 Uhr. Die Darmfüllung steigt also von 7—19 Uhr, d. h. 12 Stunden lang, und fällt dann von 19—7 Uhr, also ebenfalls 12 Stunden lang. Zwischen 3 und 7 Uhr sind allerdings die Därme schon so gut wie leer — es wurde in dieser Zeit nach der Mittelwertberechnung erst in 20—50 Därmen ein Copepode gefunden — während bis 1 Uhr die Kurve sehr steil abfällt, nähert sie sich von da ab nur ganz allmählich dem Minimalwert. Man sagt daher wohl richtiger, daß die Darmentleerung im wesentlichen nach 6 Stunden abgeschlossen ist.

Merkwürdig ist der tiefe Einschnitt, den die Kurve bei 15 Uhr hat. Er liegt an dem Zusammentreffen mehrerer sehr niedrigwertiger Proben. Eine davon besteht nur aus Larven mit Dottersack, diese und zwei andere nur aus Larven von höchstens 11 mm Länge, die noch nicht oder nur sehr wenig fressen dürften, aber auch die größeren Larven der acht in dieser Zweistundenfrist gemachten Fänge zeigen sehr niedrige Werte, so daß dieser Einschnitt doch sich nicht einfach als Zufallsstörung auffassen läßt.

Ich werde sogleich auf diese Kurve ausführlich eingehen, möchte nur erst noch die Frage beantworten, wie sich die Larven von mehr als 18 mm Länge tageszeitlich verhalten. Folgende Übersicht gibt darüber Auskunft, zunächst in bezug auf die Copepoden allgemein, danach auch noch in bezug auf die Harpacticiden, d. h. im wesentlichen die Gattung *Euterpina*. Diese Gattung kommt so zahlreich vor und ist im allgemeinen so gut zu erkennen, daß bei ihr eine genauere Untersuchung als bei den anderen Copepoden möglich ist.

Stunde	Copepoden je Larve der Längen			Harpacticiden je Larve der Längen		
	7—18 mm	19—30 mm	30—45 mm	7—18 mm	19—30 mm	30—45 mm
1	0,09	0,07	0,6	—	—	—
3	0,05	0,2	0,5	0,03	—	—
5	0,03	—	?	0,03	—	—
7	0,02	—	(—)	0,01	—	—
9	0,17	0,9	(1)	0,07	—	—
11	0,51	4,1	(1)	0,2	—	—
13	0,77	7,7	0,3	0,1	—	—
15	0,43	3,4	2,9	0,2	0,38	0,4
17	1,10	7,9	13	0,2	3,2	6,1
19	1,36	5,5	17	0,6	2,4	7,3
21	0,67	0,98	0,8	0,37	—	—
23	0,37	0,31	0,53	0,10	—	—

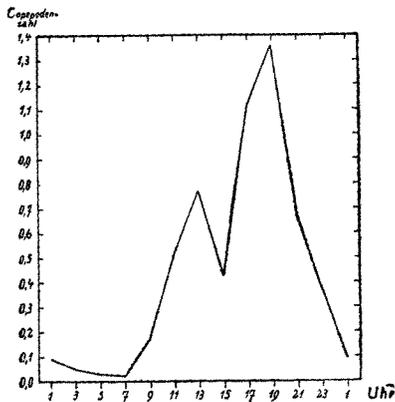


Abb. 3. Tageskreislauf der Darmfüllung bei Larven von bis zu 18 mm Länge. Zahlen unten: die Stunden; Zahlen links: mittlere Copepodenzahl je Heringslarve.

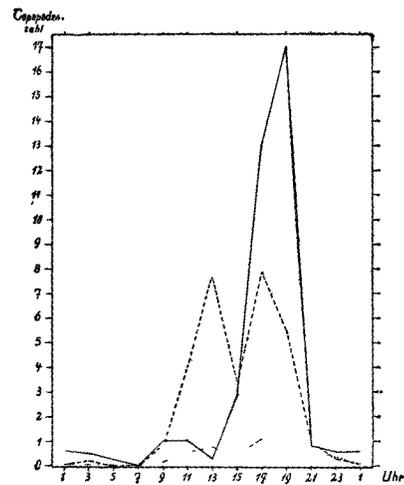


Abb. 4. Tageskreislauf der Darmfüllung bei Larven bis zu 18 mm Länge (punktiert), von 18—30 mm Länge (gestrichelt) und von mehr als 30 mm Länge (ausgezogen). Zahlen wie in Abb. 3.

Man erkennt nun hier, insbesondere auch vermittelt der beigefügten Kurvendarstellung (Abb. 4), folgendes:

1. Der Unterschied zwischen Tag und Nacht besteht auch bei beiden Gruppen größerer Larven.

2. Die Gipfel der Kurven liegen ungefähr gleich.

3. Die Minimalzeit in der zweiten Hälfte der Nacht ist ebenfalls wieder vorhanden, beginnt aber schon um 21 Uhr.

4. Im allgemeinen ist die zweite Wertreihe (für Larven von 19—30 mm Länge) höher gelegen als die erste, und die dritte (Larven > 30 mm) höher als die zweite.

5. Eine auffallende Ausnahme macht nur die Zeit von 11—15 Uhr mit sehr hohen Werten in der zweiten Larvengruppe. Diese Werte bewirken auch, daß der Einschnitt in der vorigen Kurve (Abb. 3) bei 15 Uhr hier wiederkehrt.

Man muß bei der Beurteilung dieser Kurven berücksichtigen, daß die zweite und dritte Larvengruppe nur durch ein sehr spärliches Material vertreten sind. In der ersten Gruppe lagen 61 Proben, in der zweiten 29, in der dritten 19 zugrunde. Man kann daher auf die unter 5 angegebenen Ausnahmeseiten keinen sehr großen Wert legen.

Sehr merkwürdig sind die Ergebnisse über *Euterpina*. Die Grundreihe für die Larven von 7—18 mm wiederholt einigermaßen diejenige der Copepoden insgesamt. Daß sie weniger regelmäßig verläuft, liegt wohl an den sehr niedrigen Werten, auf denen sie beruht. Die beiden höheren Gruppen zeigen nur in den Stunden von 15—19 Uhr positive Werte, die in allen drei Zweistundenfristen stufenweise höher werden. In allen übrigen Zeiten finden sich nur Nullwerte und damit im allgemeinen niedrigere Werte als bei den Larven der ersten Gruppe. So macht es den Eindruck, als ob das Angebot an *Euterpinen* im größten Teil des Tages von den größeren Larven nicht ausgenutzt wird. Der gesteigerte Fraß an Gesamcopepoden beruht

größtenteils auf größeren Arten. Erst in den Nachmittagsstunden und bis zum Schluß der Fraßperiode treten die Euterpinen als wesentlicher Bestandteil mit in den Nahrungsbereich ein. Die Erscheinung ist so auffallend, daß man eine bestimmte biologische Ursache dafür wird annehmen müssen. Es könnte sein, daß die Euterpinen gefressen werden, wenn die größeren Copepoden ihre Abwanderung in die Tiefe beginnen, oder auch, daß sie nach Erreichen einer gewissen Sättigungsstufe bevorzugt werden.

Die hier dargebotenen Zahlenreihen und Kurven leisten nun, wie mir scheint, wesentlich mehr als daß sie nur den Tageslauf der Freßtätigkeit veranschaulichen. Insbesondere die Grundkurve (Abb. 3) ist geeignet, einige vorläufige Feststellungen zu machen über die *Geschwindigkeiten der Vorgänge bei der Ernährung der Larven*. Es handelt sich dabei hauptsächlich, wie schon früher erwähnt, um das Fraßintervall, die Durchgangszeit und die Verdauungsgeschwindigkeit einerseits des Weichkörpers, andererseits der Hartteile der Copepoden. Aus der Betrachtung jener Grundkurve ergibt sich, wie mir scheint, folgendes:

Für die Darmfüllung stehen etwa 12 Stunden, von 7—19 Uhr, zur Verfügung. Innerhalb der 6 Stunden von 19—1 Uhr findet fast vollständige Entleerung der Därme statt.

Da die letzten um 19 Uhr aufgenommenen Copepoden ungefähr um 1 Uhr den Darm wieder verlassen haben, scheint die Durchgangszeit durch den Darm ungefähr 6 Stunden zu betragen. Viel kürzer kann sie nicht sein, da nach 2 Stunden erst etwa die Hälfte des Darminhalts, nach 4 Stunden drei Viertel davon verschwunden ist und der Abstieg gleichmäßig stattfinden dürfte.

Wenn die Durchgangszeit 6 Stunden beträgt, so muß während der 12 Stunden des Anwachsens des Darminhalts auch zugleich Entleerung stattfinden, der Fraß aber die Entleerung übertreffen. Denkt man sich 100 Larven, die mit Tagesanbruch anfangen zu fressen und nach 6 Stunden 77 Copepoden enthalten (vgl. Übersicht S. 49), und nimmt man an, daß mit jedem nun austretenden Copepoden ein neuer in einen der 100 Därme eintritt, so würde sich ein Konstantbleiben der Darmfüllung ergeben. Da aber tatsächlich die Füllung noch 6 Stunden lang weiter steigt, so muß das Fraßintervall während des Tages kleiner sein als 6 Stunden. Übrigens sind seine Werte als schwankend zu betrachten, da es von dem Planktonangebot abhängig ist.

Von den gefressenen Copepoden enthalten nur ganz wenige noch Reste der Weichteile. Selbst wenn man berücksichtigt, daß einige Eingeweidereste übersehen sein mögen, kann man annehmen, daß die unfertig Verdauten nicht mehr als 1% aller in den Därmen enthaltenen Copepoden betragen. Sie werden die zuletzt in der betreffenden Darmfüllungsperiode gefressenen sein. Denkt man sich den Fraß gleichmäßig über die 6 Stunden = 360 Minuten verteilt, so würde dies eine Prozent in den letzten 3,6 Minuten gefressen sein, die Verdauungszeit also nicht wesentlich mehr als 3,6 Minuten betragen. Die Zeit für die Vernichtung der Chitinhülle schwankt wohl mit der Stärke dieser Hülle um die Durchgangszeit (6 Stunden) herum. Diese Berechnung hat jedoch den Mangel, daß (nach Mitteilung von Dr. BÜCKMANN) zwischen dem Fang und der Konservierung der Larven mindestens 15 Minuten, unter Umständen bis 30 Minuten vergangen sind, innerhalb deren die Larven nicht mehr unter normalen Lebensbedingungen standen. Es kann sein, daß sie nicht mehr fraßen, aber noch verdauten. Dann wäre die Zahl 3,6 Minuten zu klein. Nach gewissen Angaben von HARDY (1924, S. 10) muß außerdem die Möglichkeit starker Darmentleerung nach dem Fang in Betracht gezogen werden.

Die mittlere Darmfüllung der Larven von bis 18 mm Länge je 2 Stundenperiode steigt nicht über 1,36 Copepoden, diejenige einer Einzelprobe nicht über 2,3 (die einer Einzel-Larve nicht über 7). Die *Tagesration* einer Larve muß aber größer sein, da die Durchgangszeit (6 Stunden) viel kleiner ist als die Fraßdauer. Sie mag etwa doppelt so groß sein, da im Augenblick, wo der Höchstwert erreicht wird, etwa die Hälfte der tatsächlich Gefressenen den Darm bereits wieder verlassen hat.

Die Art des Ansteigens der Mittelwertkurve scheint darauf hinzudeuten, daß die *Fraßintensität* mit dem Fortschreiten des Tages abnimmt.

Alle diese Berechnungen und Überlegungen beanspruchen nicht mehr zu sein als ein Versuch erster Annäherung an die Feststellung der Geschwindigkeiten im Bereich des Nahrungsvorganges. Es kam mir dabei weniger auf die Zahlenergebnisse an als auf die Eröffnung eines Weges zu solchen Ergebnissen mittels der statistischen Methode.

### c) Darminhalt und Larvengröße.

Es ist ja eine Selbstverständlichkeit, daß die Menge des Darminhalts mit der Larvengröße steigt. Man wird im allgemeinen in größeren Larven mehr Copepoden finden als in kleineren. Daß aber der zahlenmäßige Nachweis dafür nicht so ganz einfach zu führen ist, ergibt sich aus dem Vorhergehenden. Kleine Larven, die bei Tage gefangen sind, mögen mehr enthalten als große, die bei Nacht gefangen sind.

Ich habe zunächst den Versuch gemacht, ohne Rücksicht auf diese Schwierigkeit den Zusammenhang zwischen Larvengröße und Darminhalt zahlenmäßig festzustellen, indem ich das ganze Material nach der (für die Einzelprobe maximalen) Larvengröße ordnete und von Millimeter zu Millimeter der Larvengröße den Copepodenwert berechnete. Es ergab sich eine sehr zackige Kurve, die jedoch den allmählichen Aufstieg zum Ausdruck brachte.

Sinnvoller ist naturgemäß eine Darstellung, welche möglichst nur tageszeitlich Entsprechendes miteinander vergleicht. Eine solche ist oben (Abb. 4) bereits für die drei Größen- gruppen der Larven gegeben worden, die trotz einiger, z. T. sicherlich in der Dürftigkeit des Materials an größeren Larven gelegenen Schwierigkeiten das Wesentliche deutlich erkennen läßt. Um das Ergebnis noch etwas greifbarer zu machen, seien aus den der Kurvenzeichnung zugrunde liegenden Zahlenreihen noch folgende Mittelwerte der Copepoden je Larve für Tag und Nacht gegeben:

Großengruppe	7—18 mm	18—30 mm	30—45 mm
21— 7 Uhr . . . . .	0,21	0,26	0,41
9—19 Uhr . . . . .	0,72	4,9	5,9

Diese Zahlen dürften einstweilen den besten Ausdruck für den Zusammenhang von Larvenlänge und Copepodengehalt geben. Sie geben auch einen gewissen Eindruck von der Art und Weise des Nahrungsanstieges mit dem Größerwerden der Larven bei Tag und Nacht, das auch die Kurven schon einigermaßen erkennen ließen.

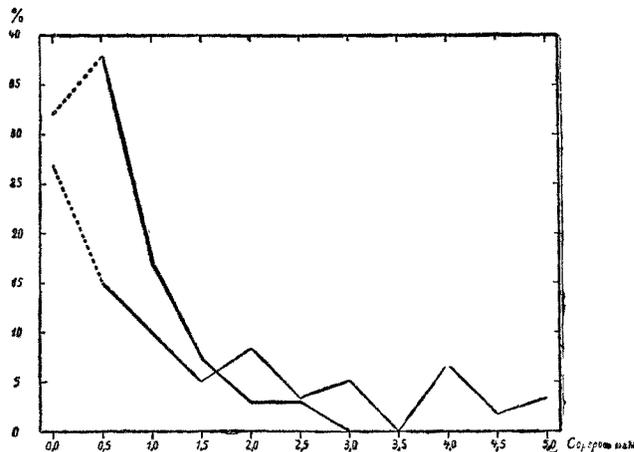


Abb. 5. Larvenlänge und Copepodenhaufigkeit in den Darmen. Starke Kurve: Larven < 18 mm; schwache Kurve: Larven > 18 mm. Zahlen unten: Copepodenzahl je Larve (obere Grenzwerte der Intervalle). Zahlen links: Häufigkeit des Vorkommens in Proz.

Auf einem anderen Wege kann man sich dem gleichen Ziele nähern, indem man das Vorkommen der verschiedenen Häufigkeitsgrade der Copepoden in den drei Größenstufen untersucht. Man macht sich dadurch von den Tagesschwankungen unabhängig. Allerdings setzt das Verfahren eigentlich voraus, daß die Fänge sich über alle Tageszeiten gleichmäßig verteilen. Solange die Tagesfänge überwiegen, werden die niedrigen Werte des Darminhalts nicht so häufig erscheinen, wie sie in Wirklichkeit sind.

Folgende Übersicht zeigt das Ergebnis einer solchen Zusammenstellung für die Copepoden insgesamt. In den darauf gegründeten Kurven (Abb. 5) sind die zweite und dritte Gruppe zusammengenommen der ersten gegenübergestellt und nicht die absoluten, sondern die prozentualen Werte benutzt. Die

in der Übersicht nicht einzeln angeführten Werte über 5 waren folgende: In der Gruppe 18—30 mm 6, 7, 14, 18, 19, in der Gruppe über 30 mm 11, 15, 26 und 33. Bei der ersten Gruppe lagen Werte von 68 Stationen, bei der zweiten von 36, bei der dritten von 25 Stationen vor.

Copepodenzahl je Larve	Häufigkeit des Vorkommens in Larvenproben der Längen					
	7—18 mm		18—30 mm		30—45 mm	
0,0 . . . . .	22	32%	7	20%	9	36%
0,1—0,5 . . . . .	26	38%	6	17%	3	12%
0,6—1,0 . . . . .	12	17%	3	8,6%	3	12%
1,1—1,5 . . . . .	5	7,2%	2	5,7%	1	4%
1,6—2,0 . . . . .	2	2,9%	3	8,6%	2	8%
2,1—2,5 . . . . .	2	2,9%	1	2,9%	1	4%
2,6—3,0 . . . . .	—	—	2	5,7%	1	4%
3,1—3,5 . . . . .	—	—	—	—	—	—
3,6—4,0 . . . . .	—	—	4	11%	—	—
4,1—4,5 . . . . .	—	—	1	2,9%	—	—
4,6—5,0 . . . . .	—	—	1	2,9%	1	4%
> 5	—	—	5	14%	4	16%

Tabelle und Kurven zeigen:

1. daß größere Larven auch größere Mengen von Copepoden aufnehmen können. In der Figur kommt das durch die Durchschneidung der beiden Kurven zum Ausdruck;
2. daß die Größe der Larve für die Menge der aufgenommenen Nahrung weniger Bedeutung hat als das Nahrungsangebot. Das scheint insbesondere aus der übereinstimmenden Lage des Maximums am Anfang der Kurven (wobei man von den Nullwerten absehen muß) hervorzugehen. Die Werte 0,1—0,5 je Larve sind in beiden Fällen die häufigsten. Die größeren Larven nehmen also im allgemeinen nicht mehr Copepoden auf als die kleineren, was sie doch wohl tun würden, wenn sie es könnten. Es dürfte also das Angebot an Copepoden aus dem umgebenden Plankton sein, was die gefressene Copepodenmenge vorwiegend bestimmt. Ein höheres Angebot kann von den größeren Larven auch ausgenutzt werden, nicht aber von den kleinen, die mehr als 2,5 Copepoden (im Mittel der Probe) nicht gleichzeitig im Darm zu haben pflegen.

Eine Prüfung des Copepodengehalts bei den verschiedenen Larvengrößen kann auch wieder in bezug auf die Teilgruppe der Harpacticiden, d. h. also eigentlich in bezug auf die Art *Euterpina acutifrons* vorgenommen werden, die in etwa 41% aller Proben vorkommt. Wieder wurde die Anzahl je Heringslarve für jede Station berechnet, getrennt nach den drei Größengruppen der Larven. Das Material der ersten Gruppe ist bei weitem am reichlichsten und zeigt, daß die Anzahl *Euterpina* je Larve von 0—1,3 steigt. Nullwerte kommen auch in den anderen beiden Gruppen vor, aber die höchsten Mittelwerte der einzelnen Stationen steigen bis 9,4 bzw. 18, die höchsten Einzelwerte bis 16 bzw. 32 (Stationen 17 und 77).

Die Häufigkeit des Vorkommens der einzelnen Wertgruppen zeigt folgende Übersicht.

Anzahl <i>Euterpina</i> je Larve	Häufigkeit des Vorkommens in Proben von Larven der Längen		
	bis 18 mm	19—30 mm	über 30 mm
0,0	38	24	17
0,1	12	1	—
0,2	4	1	—
0,3	4	—	—
0,4	2	2	1
0,5	3	—	—
0,6	1	—	1
0,7	2	1	—
0,8	1	1	—
0,9	—	—	—
1,0	1	—	—
> 1,0	2	3	4

Hieraus ergibt sich nun folgendes:

1. Auf allen drei Größenstufen sind mehr als 50% der Larvenproben frei von *Euterpina*.
2. Die Anzahl der Euterpinen je Larve liegt (von den Nullfängen abgesehen) bei der niedersten Größenstufe meist unter 1, bei der der höchsten meist über 1, bei der mittleren mehr unter als über 1.
3. Bei der niedersten Größenstufe (die allein für diese Beobachtung reichlich genug vertreten war) ist die niederste Mengenstufe von *Euterpina* (0,1) die häufigste und es findet von ihr aus zu den höheren eine einigermaßen stetige Abnahme der Häufigkeit des Vorkommens statt.
4. Hinzugefügt sei noch, daß die Mengenwerte  $> 1$  der zweiten und dritten Stufe größtenteils sehr hoch liegen, wie oben schon für die Höchstfälle der Stat. 17 und 77 (neben denen Stat. 85 dafür in Betracht kommt) angeführt wurde.

Man erkennt also, daß *Euterpina* nur von den kleinsten Larven regelmäßig gefressen wird, gewöhnlich (wenn überhaupt) nur in so geringen Mengen, daß auf 10 Larven etwa ein Copepode dieser Art kommt, selten mehr. Die älteren Larven fressen Euterpinen nur ausnahmsweise, dann aber oft in größeren Mengen. Solcher Massenfraß wird wieder auf ein großes „Angebot“ zurückzuführen sein. Das scheint insbesondere aus den Befunden an Stat. 17 erweislich, denn bei Stat. 77 und 85 gibt es keine Werte der Stufe I. Stat. 17 hat die drei etwas unsicheren Werte: I 1,3, II 9,4, III 17. Der Wert der niedersten Größenstufe liegt also über 1,0 und ist der größte, der überhaupt auf dieser Stufe vorkommt. Alle drei Größenstufen sind also gleichmäßig gut

ernährt. Daß die Larven der höheren Stufen hier auch reichlich Euterpinen gefressen haben, läßt sich nicht etwa aus einem Mangel an größeren Copepoden erklären, denn auch diese finden sich genug in den Därmen. Beachtenswert ist vielleicht, daß in den Fällen jenes Massenfraßes ziemlich viel Weibchen mit Eiersäcken unter den Euterpinen gefunden wurden.

Schließlich habe ich noch festzustellen gesucht, ob das Verhältnis der Euterpinen zu den anderen Copepoden mit der Larvengröße sich gesetzmäßig ändert. Dabei wurden wieder die Größenstufen der Larven wie in der letzten Übersicht zugrunde gelegt und jeweils die Zahl der anderen Copepoden durch die der Euterpinen dividiert. Im allgemeinen sind die letzteren weniger zahlreich, der Quotient also größer als 1, nur bei den kleinsten Larven kommt Überlegenheit der Euterpinen zweimal vor (dazu noch einmal bei der Größenstufe  $> 30$  unter dem Einfluß der Stat. 77), wie denn überhaupt bei den Larven bis 13 mm der Quotient nicht größer als 2 wird. Es scheint also nur bei den aller kleinsten Larven eine Bevorzugung von *Euterpina* stattzufinden. Das ist wohl verständlich, da die meisten anderen gefressenen Copepoden größer, aber wohl nur für die kleinsten Larven zu groß sind, und da wohl alle Larven im allgemeinen größere Bissen den kleinen vorziehen.

Zusammengenommen zeigen diese verschiedenen Prüfungen, daß die Zahl der gefressenen Copepoden abhängig ist von der Größe der Larven, von der Größe der Copepoden und von dem Angebot an Copepoden aus dem Plankton. Das sind nun keine überraschenden, sondern vielmehr einigermaßen selbstverständliche Ergebnisse. Immerhin ist ihre zahlenmäßige Festlegung und Veranschaulichung in Zahlenreihen und Kurven wohl von Wert. Die Frage des Angebots soll im folgenden zunächst noch weiter untersucht werden.

#### d) Darminhalt und Plankton.

Für eine Beurteilung des Darminhalts von seinem Ursprung her, d. h. vom gleichzeitigen Plankton des umgebenden Wassers, liegt, wie gesagt, nur unvollkommenes Material vor. Es wurde mit dem Oberflächennetz (Maschenweite 60—70  $\mu$ ) an jeder Station ein Fang gemacht, der jedoch nicht quantitativ war. Von diesen Fängen stand mir eine Anzahl zur Verfügung. Ich zählte in einem Teil eines jeden von ihnen die Metazoen, gewöhnlich 100 Stück, und bestimmte so die prozentuale Zusammensetzung des Metazoenbestandes, wie sie beifolgende Tabelle angibt.

Planktonfänge mit Gaze 20 im Januar 1935.  
Prozentualwerte der Metazoen.

Station . . . . .	9	11	14	18	19	20	46	47	49	50	51	57	63	73	74	75	77	87	90	94	95	97
Uhrzeit (volle Std.)	10	16	14	18	20	23	11	12	19	21	23	18	18	10	12	14	19	3	23	17	19	22
Nauplien . . . . .	49	22	8	58	52	55	53	65	47	39	79	69	63	60	41	59	45	24	33	46	48	68
Copepoditen . . . . .	27	15	34	33	38	38	24	23	30	45	16	25	27	27	43	28	30	7	13	28	28	20
<i>Euterpina</i> . . . . .	—	—	—	3,4	4	2	4,8	2	5,4	5	1,6	—	0,75	2,5	—	1	4,5	—	—	—	4	—
<i>Oithona</i> . . . . .	2,25	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Corycaeus</i> . . . . .	8	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	—	—	—
<i>Pseudocalanus</i> . . . . .	1,3	—	2	1,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,25	—	—	—	1,5	—	—	—	—
<i>P.-calanus</i> . . . . .	0,5	—	—	(0,6)	—	—	—	1	—	—	0,2	—	0,25	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Centropages</i> . . . . .	—	—	—	0,3	—	—	0,4	—	—	—	0,2	—	0,25	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Temora</i> . . . . .	0,25	—	—	—	1,3	—	—	—	2,7	1	—	—	1,25	—	1	—	—	—	—	—	—	1
<i>Acartia</i> . . . . .	0,5	—	—	(1,2)	1,3	1	—	—	—	4	0,2	—	3,0	3,75	6	4	2	—	—	2	—	6
Copepoden, andere . . . . .	0,25	—	—	—	—	—	0,8	—	—	—	0,2	—	0,25	1,25	—	—	—	—	—	—	—	—
Andere Crustaceen . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	0,25	1,25	—	—	—	—	—	—	—	1
Spionidenlarven . . . . .	1	2	52	0,9	—	—	—	—	2,7	—	0,6	1	—	—	—	2	16	10	11	20	8	—
Cyphonautes . . . . .	—	—	—	—	—	—	1,2	—	—	—	—	—	0,25	—	—	1	—	—	—	2	—	1
Muschellarven . . . . .	9,5	43	—	—	2,7	3	6,4	2	—	3	0,4	—	0,25	—	3	—	—	56	12	—	6	—
Gastropoden . . . . .	1,75	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	3	17	—	—	—
Echinodermenlarven . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	1,8	—	0,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Andere Larven . . . . .	0,5	—	2	—	—	—	—	—	(0,9)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(4)	—
<i>Sagitta</i> . . . . .	0,25	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,5	—	2	—	—	—
<i>Oikopleura</i> . . . . .	0,5	—	2	0,9	—	1	7,6	7	5,4	3	1,6	3	1,5	1,25	4	3	1,5	—	—	2	2	1
<i>Fritillaria</i> . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	4,5	—	0,2	3	—	2,5	—	—	—	—	—	—	—	—
Fischeier . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—

Der Umstand, daß die Fänge sich nur auf die obersten Wasserschichten beziehen, die Nahrung der Larven aber auch aus tieferen Schichten stammen könnte, ist vielleicht kein ernstlicher Einwand gegen die Brauchbarkeit dieser Zahlen. LEBOUR gibt an (1924, S. 326), daß der Fraß hauptsächlich in den obersten Wasserschichten stattfindet. In manchen der untersuchten

Planktonfänge fanden sich in der Tat auch kleine Heringslarven und außerdem enthielten die meisten so viel Sand, daß eine gute Durchmischung des Planktons bis zum Boden anzunehmen ist.

Der Vergleich der Tabelle mit den Darminhalten ergibt nun folgendes:

Die Nauplien bilden unter den Planktonmetazoen die Hauptmasse, im Mittel fast 50%. Sie wurden in den Därmen nie beobachtet. Danach sind die Copepoditen am häufigsten; sie betragen etwa 27%. Von ihnen sind die verhältnismäßig spärlichen größeren in den Därmen wiederzufinden, kleinere nicht. Die erwachsenen Copepoden erreichen im Plankton nur sehr niedrige Prozentsätze, z. B. *Euterpina* 1,8%, *P.-calanus* 0,6%, *Acartia* 1,5%, die anderen noch weniger. Alle erwachsenen Copepoden zusammen ergeben 6,2%. Diese bilden aber in den Darminhalten die Hauptmasse. Planktonfänge und Darminhalte erscheinen also bei dieser Betrachtungsweise recht verschiedenartig.

Etwas deutlicher stellt sich die gegenseitige Beziehung heraus, wenn man mehr auf die einzelnen Fänge und die einzelnen Formen eingeht. Zunächst treten ja natürlich die gleichen Copepodengattungen im Plankton und in den Därmen auf. Von den 7 Fällen, in denen *Euterpina* im Plankton häufig ist (> 3%), haben sechs sie auch in den Därmen häufig. Der siebente Fall (Stat. 50) ist ziemlich auffallend, da die Zahl der Euterpinen im Plankton recht erheblich ist. In zwei anderen Fällen (Stat. 75 u. 94) kommen verhältnismäßig viel Euterpinen in den Larven vor, obwohl nur wenige oder gar keine im Plankton gezählt sind. *Corycaeus* wurde im Plankton nur an drei Stationen (9, 11 und 90) beobachtet. Davon haben zwei die Gattung auch im Darminhalt, und zwar nur diese zwei unter allen Stationen. Die Muschellarven zeigen im Plankton außerordentlich hohe Zahlen an den Stationen 11 und 87. An diesen beiden haben sie auch die bei weitem höchsten Werte in den Därmen. Gastropoden treten in einem Falle (Stat. 90) im Plankton auffallend stark auf. Ein Entsprechen in den Darminhalten findet nicht statt.

Es sind also immerhin einige auffallende Züge in der Planktonübersicht vorhanden, die in den Darminhalten ihr Echo finden, wenn schon auch schwer erklärbare Dissonanzen bestehen bleiben. Von den Zügen, in denen man eine Übereinstimmung vermißt, ist der auffallendste das Fehlen der Nauplien und kleinen Copepoditen in den Darminhalten. Daß junge Heringslarven Nauplien fressen, unterliegt nach MEYER, LÉBOUR (1918, S. 458; 1921, S. 459; 1924, S. 326), MIELCK (1923, S. 224), HARDY (1924, S. 5 ff.), JESPERSEN (1928, S. 13) und KOTTHAUS (1939, S. 353) keinem Zweifel. Die Nauplien und kleinen Copepoditen dürften also trotz meiner negativen Befunde doch einen wesentlichen Beitrag zur Nahrung der untersuchten Heringslarven geliefert haben. Ihr Fehlen im Darminhalt erklärt sich wohl am einleuchtendsten durch die Annahme, daß sie sehr schnell vollständig der Verdauung zum Opfer fallen. Ich habe oben (S. 62) bereits auf eine Beobachtung hingewiesen, die zeigt, daß Copepoditen schneller im Darm vergehen als erwachsene Copepoden.

Auch andere Formen des Planktons fehlen wohl aus dem gleichen Grunde in den Därmen, so z. B. die Appendicularien (vgl. oben S. 66). Von den stellenweise (insbesondere Stat. 14) im Plankton häufigen Spionidenlarven fanden sich in den entsprechenden Därmen keine Rückstände. Die ziemlich zarten Borsten mögen ebenso schnell wie der Weichkörper zerstört werden. Aber es ist auch möglich, daß die Heringslarven durch diesen Borstenbesatz zurückgeschreckt werden. Dieselbe Betrachtung liegt nahe bei den Biddulphien, die den Hauptbestandteil des pflanzlichen Planktons in den untersuchten Fängen bilden. Man findet sie fast nie in den Därmen, während die oft ebenso häufigen *Coscinodiscus* nicht selten beobachtet werden. Weiter stellen die oft zahlreichen Ceratien dasselbe Problem. Daß die in den Darminhalten unbedingt vorherrschende *Paralia* in den Planktonfängen gar nicht beobachtet wurde, mag teils an der nicht eigentlich planktischen Lebensweise dieser Diatomee, teils daran liegen, daß sie zu klein ist, um mit der verwendeten Gaze gefangen zu werden.

Um wenigstens an einem Beispiel den Zustand des Pflanzenplanktons, unter dem die Heringslarven lebten, zu kennzeichnen, gebe ich hier die prozentuale Zusammensetzung des Protistenplanktons der Stat. 94 an, geordnet nach der Höhe der Prozentsätze:

*Eucampia* 29%, *Biddulphia sinensis* 22%, *Coscinodiscus* 9,25%, *Stephanopyxis* 8,5%, *Guinardia* 8%, *Ceratium horridum* 5,75%, *Thalassiothrix* 2,5%, *Phaeoceros* und *Ceratium furca* 1,75%, *Rhizosolenia*, *Cerat. tripos* und *Cer. macroceros* 1,5%, *Thalassiosira*, *Melosira* und *Cer. fusus* 1,25%, *Biddulphia granulata* (+ *regia*) 1%, *Ditylium*, *Navicula*, *Cer. longipes* und *Noctiluca* < 1%. Sicherlich wird ein Teil dieser Pflanzen primäre oder sekundäre Nahrung der Heringslarven sein, doch in den Darminhalten von Stat. 94 wurden außer einer zweifelhaften *Melosira* nur eine Anzahl *Paralia* beobachtet.

Die Hauptmasse der Darminhalte und die Hauptmasse des Planktons stimmen unlegbar schlecht zusammen. In der Tat führt die Untersuchung der Planktonproben zu Ergebnissen, die uns sehr skeptisch machen müssen in bezug auf einen Versuch, aus den Darminhalten die

Nahrung zu rekonstruieren. Fast möchte man glauben, daß sich bei einiger Erfahrung eher aus dem Planktonfang als aus dem Darminhalt die wahre Zusammensetzung der Nahrung der Heringslarven ablesen lassen würde.

## 5. Die Nahrung in ihrer räumlichen und zeitlichen Verteilung.

### a) Südliche Nordsee im Januar 1935.

Da die bisher besprochenen Larvenfänge sich sehr gleichmäßig über die Hoofden und die angrenzenden Teile der südlichen Nordsee und des Kanals verteilen, lag es nahe, die gefundenen Darminhaltswerte in bezug auf ihre räumliche Verteilung zu untersuchen. Aber nach den obigen Auseinandersetzungen über die tageszeitlichen Schwankungen des Darminhalts mußte ein Erfolg dieses Versuches sehr zweifelhaft bleiben. In der Tat haben sich Karten über die Anzahl der Copepoden und über die Anzahl der Harparticiden je Larve als unbrauchbar erwiesen. Es wurde zur Prüfung dieser Karten eine solche über die Tageszeiten der einzelnen Stationen hergestellt und das Ergebnis war, daß jene Karten im wesentlichen nur die Verteilung der Fangzeiten auf Tag und Nacht zum Ausdruck bringen, während die obige Karte über die parasitischen Cestoden ja wirklich ein biologisches Ergebnis zeigt, da ihre Werte vom Wechsel von Tag und Nacht unabhängig sind.

Andererseits liegt aber vielleicht in dem Umstande, daß die tageszeitlichen Schwankungen sehr regelmäßig verlaufen, eine Möglichkeit, doch zu quantitativen Karten zu kommen. Wenn, wie es scheint (vgl. Abb. 3), etwa zwischen 12 und 14 Uhr mittags der Darminhalt auf einer mittleren Höhe angelangt ist, zu allen früheren und späteren Zeiten aber die Werte infolge der Regelmäßigkeit des Verlaufs in bestimmtem Verhältnis höher oder tiefer liegen, so kann man, zum wenigsten für die Tageszeiten, die einigermaßen reichlichen Darminhalt aufweisen, eine Umrechnung auf den „Mittagswert“ vornehmen. Ich habe das für die Zeiten von 10 Uhr bis 24 Uhr getan, indem ich auf Grund der Zahlentafel S. 69 Multiplikatoren berechnete, mit denen die Werte der einzelnen Stationen (für Larven von 7—18 mm) vervielfacht werden mußten, um den wahrscheinlichen Mittagswert zu ergeben. So ließ sich auf Grund der betreffenden Stationen eine Karte zeichnen, die trotz aller Dürftigkeit doch vielleicht überzeugen würde, daß auf diesem Wege etwas zu erreichen ist. Sie zeigt ein deutliches Hauptnährgebiet etwa in der Gegend zwischen Yarmouth und Helder, das augenscheinlich recht regelmäßig gebaut ist. Es scheint, wie auch sonst die Bereiche besserer Ernährung, sich an die Kontinentalküste einigermaßen anzuschließen, wie denn überhaupt der Westen weniger Nahrung aufweist als der Osten. Alle Nullwerte liegen mehr oder weniger westlich.

Wertvoller sind einstweilen wohl die Karten, welche über die qualitative Nahrungsverteilung im Untersuchungsgebiet Auskunft geben, eine über die Copepoden (Abb. 6), die andere über andere Organismen (Abb. 7). Bei ihrer Aufstellung sind die Larven aller Größenstufen gemeinsam benutzt. Folgendes sind die wichtigsten Ergebnisse aus ihnen.

*Euterpina* findet sich auf einem südwest-nordöstlich gerichteten Hauptstreifen durch das ganze Gebiet, vielleicht unter Meidung der Küstennähe. *Pseudocalanus* ist fast überall im Bereich der Hoofden in den Därmen nachweisbar bis hinab zu einer Linie etwa von Ostende nach dem Nordrand der Themsemündung. *Paracalanus* beschränkt sich in der Südhälfte der Karte auf einen östlichen Küstenstreifen, dringt aber weiter nördlich mehr zur Mitte vor. *Temora* tritt ziemlich zerstreut im ganzen Gebiet auf, doch nicht am Nordrande. *Oncaea* findet sich in einer kleinen geschlossenen Gruppe küstenferner Stationen gegenüber der Themsemündung. Auch *Corycaeus* kommt örtlich ganz beschränkt, nur am Nordrande des Gebiets, vor. *Longipedia* fand ich nur an einer einzigen Stelle vor der Yarmouthküste. *Acartia* wurde nicht eingetragen, weil die Bestimmungen oft unsicher waren.

Die übrigen Organismen der Darminhalte (die Nicht-Copepoden) zeigen eine starke Bevorzugung des Nordens. Tintinnen und Muschellarven treten in einem breiten Gebiet im Bereich der nördlichsten Stationen auf und entsenden zungenformige Ausläufer nach Süden, wie es scheint, unter Meidung küstennaher Gewässer. *Limacina* beschränkt sich ganz auf den Nordrand. Auch die Chaetognathen zeigen eine etwas ähnliche Verbreitung. Ferner treten in einem auffallend geschlossenen Gebiet nördlich der Linie Yarmouth-Helder jene großen eiförmigen Nahrungskörper auf, die (vgl. S. 66) wahrscheinlich auf *Orkopleura* zurückzuführen sind. Südlich der genannten Linie kommen nur noch stellenweise Tintinnen und *Coscinodiscus* vor, beide hauptsächlich zwischen Rhein- und Themsemündung.

Wenn man hierzu die hydrographische Karte für den Februar vergleicht (Deutsche Seewarte, 1927), etwa die des Salzgehaltes und der Dichte, so gewinnt man den Eindruck, daß der Einstrom atlantischen Wassers in die Nordsee von Südwesten und von Norden her bei

der Verteilung von Bedeutung ist, doch sind die Beziehungen keine sehr zwingenden. Ferner scheint die Nähe der Festlandsküste einen Einfluß auszuüben, wie ja das östliche Küstenwasser auch auf den hydrographischen Karten (KALLE, Abb. 5, Abb. 2 u. a.) seine besonderen Kennzeichen hat. Das Auftreten der selteneren Nahrungskörper in mehr oder weniger geschlossenen Gebieten deutet vielleicht darauf hin, daß die Zusammensetzung der Darminhalte eben ganz vorwiegend durch das örtliche Angebot bestimmt wird. Das Aufhören von *Pseudocalanus* gegen Süden dürfte ebenso zu deuten sein, nicht anders eine augenscheinliche Verminderung von *Euterpina* gegen Norden.

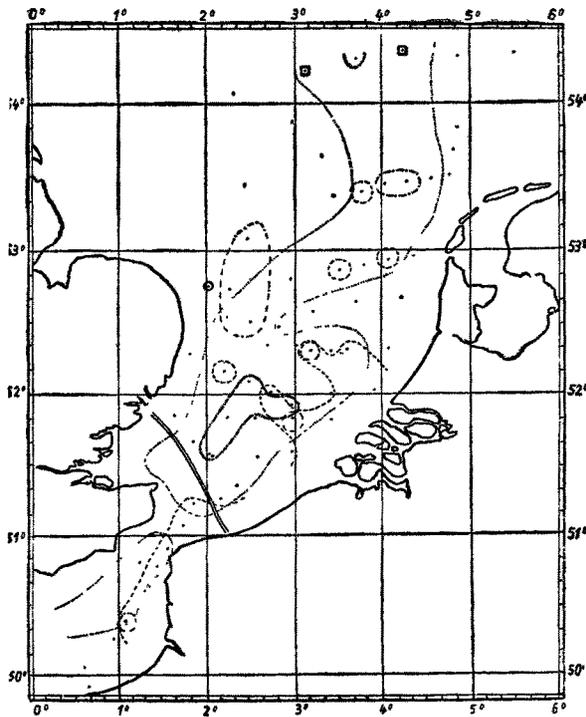


Abb. 6. Vorkommen von Copepodengattungen in den Larvendärmen aus den Hoofden im Januar 1935. ——— *Pseudocalanus* (Sudgrenze), - - - - *Paracalanus* (Westgrenze und Einzelstellen), ····· *Temora*, - · - · *Euterpina*, ||||| *Oncaea*, □ *Corycaeus*, ○ *Longipedia*.

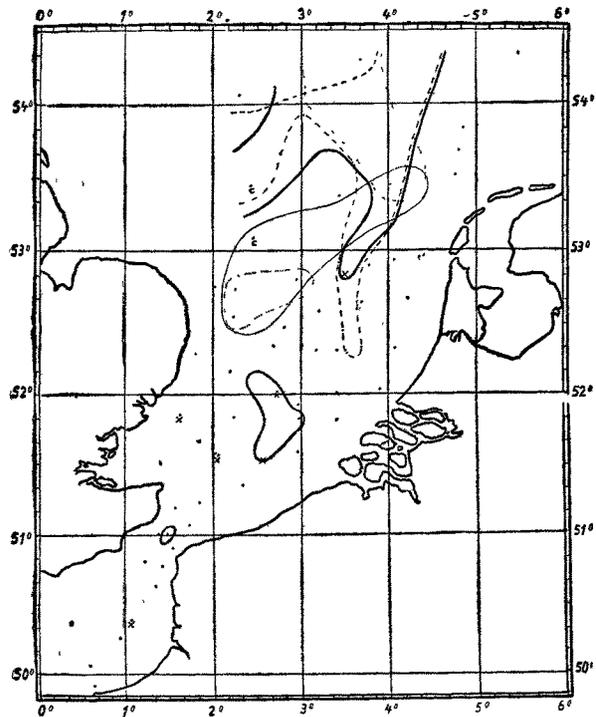


Abb. 7. Vorkommen verschiedener Organismen in den Larvendärmen aus den Hoofden im Januar 1935. ——— *Tintinnopsis*, - - - - *Oskopleura* (vermutlich, auf Grund von Nahrungsbällen), ····· Muschellarven, - · - · Gastropoden, ||||| Chaetognathen, × *Coscinodiscus granii*, c *Cypris*-Larven.

### b) Andere Zeiten und andere Gebiete.

Alles bisher Besprochenes bezog sich auf ein einheitliches Material aus der Zeit vom 4. bis 25. Januar 1935. Zum Vergleich soll noch in Kürze Larvenmaterial aus anderen Zeiten geprüft werden. Zunächst solches, das jahreszeitlich und mehr oder weniger auch räumlich ähnlich gelagert ist.

Im Dezember 1935 wurden in der Nähe des Nord-Hinder-Feuerschiffes (Stat. 22), also in dem Gebiet der Hauptuntersuchung, Hunderte von Larven der Größen 8—11 mm gefangen. Davon habe ich 256 untersucht, also viel mehr von dieser Stelle als sonst gewöhnlich. Den Zahlen, welche sich dabei ergeben haben, ist daher wohl ein größerer Wert beizulegen. Ich stelle die wichtigsten im folgenden zusammen.

53% der Därme sind leer, 47% irgendwie gefüllt. Der Dottersack ist nirgends mehr vorhanden. 13% enthalten Copepoden, 11% *Euterpina*, nur 2% andere Copepoden (Calaniden, wohl meist *Pseudocalanus*). Die Gesamtzahl der beobachteten Euterpinen betrug 40, also je Larve nur 0,16, die der anderen Copepoden 5, d. h. je Larve 0,02. 14% enthalten Tintinen (*Tintinnopsis*).

Von Diatomeen kommen vor *Coscinodiscus granii* in 10%, andere *Coscinodiscus* in 2%, *Paralia* in 4%, *Biddulphia rhombus* in 3% der Därme, je einmal *Chaetoceros* und *Biddulphia mobiliensis*.

In 4,7% der Därme finden sich Sandkörner, in 1,6% Bruchstücke von Spongienspicula. Cestodenlarven wurden nicht beobachtet.

Das Ergebnis erinnert also an das Bisherige. Tintinnen wurden auch im Januar in dieser Gegend gefunden, ebenso *Coscinodiscus granii*. Die Copepoden haben ähnliche Werte wie früher. Damals fanden sich *Euterpina* in dieser Gegend (Stat. 22 und 23) 0,0—0,3 je Larve und einmal (bei insgesamt nur 38 Larven von übrigens etwas höher gehender Größe) ein *Pseudocalanus*; das ist also ein recht ähnlicher Befund. Ein wesentlicher Unterschied besteht nur in bezug auf die Infektion mit Cestodenlarven, die damals etwa 0,5 Individuen je Larve betrug.

Ein Satz von 11 Proben liegt ferner vom März 1935 vor, leider nicht aus dem gleichen Gebiet, sondern nordöstlich in der südlichen Nordsee gefangen. Folgende Übersicht mag darüber Auskunft geben.

Larvenlänge	10—18 mm	19—30 mm	mehr als 30 mm
Cestoden je Larve . .	0 —1,75	0 —2,5	0 —1,7
Copepoden je Larve . .	0,5—2,0	0,5—6,5	(0)—27,5
Gattungen d. Copepoden	<i>Temora</i> , <i>Pseudocalanus</i> , <i>Acartia</i>	<i>Temora</i> , <i>Pseudocalanus</i> , <i>Paracalanus</i> , <i>Acartia</i> , Calanide	<i>Temora</i> , <i>Pseudocalanus</i>

Dies Ergebnis kann wohl nur insofern als wesentlich abweichend bezeichnet werden, als *Euterpina* ganz fehlt. Aber sie fehlte ja auch an den nördlichsten Stationen des Januar 1935, die ungefähr im gleichen Gebiet lagen.

Neun Fänge vom Februar 1936 hauptsächlich um 53° n. Br., 4° w. L. gemacht, also räumlich und jahreszeitlich etwa zwischen den beiden vorigen liegend, zeigen in 7 Proben der Larven von 10—18 mm Länge Cestoden je Larve 0,6—1,6, Copepoden je Larve 0—0,7, Copepodengattungen: *Pseudocalanus* und *Euterpina*. In 4 Proben größerer Larven kommen weniger Cestoden und mehr (bis 11) Copepoden vor, darunter außer *Pseudocalanus* auch *Paracalanus*, ferner gelegentlich Muschellarven. Auch dies Ergebnis hat also nichts Auffallendes an sich. Doch verdient vielleicht ein Vergleich mit der großen Probe vom Dezember 1935 (S. 77) Beachtung: Da hier Cestodenlarven regelmäßig vorkommen, könnte ihr Fehlen zwei Monate früher beim Nord-Hinder-Feuerschiff eine Folge davon sein, daß die Infektion erst im Januar stattfindet.

Eine Probe aus dem Februar 1926, also 10 Jahre weiter zurückliegend, aus der Deutschen Bucht, mit 52 Tieren zwischen 11 und 30 mm Länge, zeigt eigentlich gar keine Nahrung, nur in 46% aller Fälle Cestodenlarven. Im Durchschnitt kommt etwa eine auf jede Larve des Fanges. Aus diesem Fange auf einen beträchtlichen Nahrungsmangel an jenem Orte (Breite von Husum, 40-m-Linie) zu schließen, möchte ich nach den sonstigen Erfahrungen doch nicht wagen. Die Cestoden befinden sich hier weit entfernt von dem bisher angenommenen Infektionsgebiet.

Eine Probe vom Mai 1929, 18 große Larven aus dem Lister Tief, zeigt 0,9 Copepoden je Larve, darunter viele Harpacticiden, z. T. mit Eiern und als Besonderheit zahlreiche Cirripedienlarven, nämlich im Durchschnitt 3,6 Nauplien von *Balanus* und 0,5 Cypris-Larven je Heringslarve. Augenscheinlich macht sich hier der Einfluß des Litorals deutlich geltend (vgl. unten S. 79).

Einige wenige Proben liegen schließlich aus der nördlichen Nordsee aus den Monaten August, September und Oktober vor, kleine Tiere mit 0,0—0,5 Copepoden je Larve, darunter *Pseudocalanus* und Harpacticiden, ohne Cestodenlarven.

Vergleichen wir alle diese Proben mit denen vom Januar 1935 aus dem Gebiet der Hoofden, so finden wir die Abweichungen größtenteils unbedeutend; soweit sie aber auffallend sind, scheinen sie sich aus abweichenden Bedingungen leicht zu erklären, aus der Jahreszeit bei den parasitischen Cestoden, aus der nordlicheren Lage bei *Euterpina*, aus dem litoralen Einfluß bei den Cirripedienlarven. Wir werden also unser Grundbeispiel als typisch für die südlichsten Teile der Nordsee zur Winterzeit ansehen können.

Von besonderem Wert wird es schließlich sein, Larven aus der Ostsee mit denen aus der Nordsee zu vergleichen. Es liegen aus den Jahren 1937—1939 eine Anzahl Proben aus der westlichen Ostsee, aus der Umgebung von Rugen und aus dem Bornholmbecken vor, die aus sehr verschiedenen Monaten (II, III, VI, VIII, X) stammen. Während einige von ihnen Ergebnisse zeigen, die auch in der Nordsee vorkommen könnten (Copepodenzahlen nicht über 1,4 je Larve, Vorkommen von *Pseudocalanus*, *Paracalanus* [?], *Acartia* [?]), fällt bei anderen ein bedeutender qualitativer und quantitativer Unterschied auf.

Im Bornholmbecken waren im Oktober die Därme außerordentlich arm an Nahrung. Auf insgesamt 123 Larven verschiedener Größe (9—28 mm) und verschiedener Stationen kamen insgesamt nur 8 Copepoden. Im Gegensatz dazu traten im August bei Rügen bei großen Tieren (33—40 mm) 40 Individuen je Larve auf, in anderen Fällen noch mehr, so daß sie nicht mehr zählbar waren. — Ein Zweites kommt hinzu: Andere Nahrungstiere. So im Juni 1937 bei Rügen *Eurytemora*, im Juni und August 1939 bei Rügen *Eurytemora*, *Cyclopina*, ferner *Bosmina* und recht häufig *Chydorus*.

Die Ostsee zeigt also, nach diesen wenigen Proben zu urteilen, in mancher Beziehung wesentlich andere Eigentümlichkeiten als die Nordsee. Zum Teil allerdings, besonders was das Auftreten der zuletzt genannten Crustaceenformen betrifft, dürfte das eine Wirkung ausgesprochen litoraler Fangplätze sein.

Daß in diesem Sinne beträchtliche Unterschiede der Heringslarvennahrung bestehen, deutete schon soeben ein Beispiel aus der Deutschen Bucht an. Es geht außerdem wohl aus den Untersuchungen von LÉBOUR (1921 u. a.), die sich auf den Plymouth-Sund bezogen, hervor. Dort fanden sich Gastropodenlarven als Hauptnahrung, daneben gelegentlich *Balanus*-Nauplien und Harpacticiden, während anderes gut zu meinen Nordseeergebnissen stimmt (Häufigkeit von *Pseudocalanus*, *Euterpina*, Vorkommen von Cestodenlarven, große Bedeutung von *Paralia*).

## 6. Schlussbetrachtungen.

Abschließend soll hier noch von zwei Hauptgegenständen der Untersuchung gesprochen werden, deren Bearbeitung bei der gegenwertigen Lage der Dinge besonders erwünscht erscheint.

### a) Mengen und Geschwindigkeiten der Zehrung.

Wenn man den Darminhalt einer Heringslarve untersucht, so lernt man einen Teil ihrer Nahrung kennen, doch bei weitem nicht alles. Wenn man das eine Heringslarve umgebende Plankton untersucht, so lernt man ihre gesamte Nahrung kennen, doch bei weitem zu viel. Die wirkliche Zusammensetzung der Nahrung liegt zwischen diesen beiden Bestimmungen. Von jeder der beiden aus läßt sich eine Beurteilung der Nahrung vornehmen, von denen es die eine mehr an Vollständigkeit, die andere mehr an Sicherheit wird fehlen lassen.

Beide Bestimmungen können auch quantitativ ausgeführt werden, aber eine quantitative Beurteilung der Nahrung gestatten sie nur in sehr unvollkommener Weise. Denn sie führen nur zur Kenntnis eines augenblicklichen Zustandes. Nahrung läßt sich aber quantitativ nur als Leistung innerhalb einer Zeiteinheit betrachten. Sowohl im Plankton wie im Darminhalt finden unablässig Veränderungen statt, die mit gewissen Geschwindigkeiten ablaufen. Beim Plankton handelt es sich, soweit die Ergebnisse dieser Vorgänge sichtbar sind, um Werden und Vergehen, beim Darminhalt um Kommen und Gehen und gleichzeitig um Vergehen, um Verschwinden innerhalb des Darmes. Die Geschwindigkeiten dieser Vorgänge festzustellen, wird eine unumgängliche Vorbedingung für die quantitative Beurteilung der Nahrung sein.

Betrachtet man die ganze Untersuchung von ihrem letzten praktischen Zweck aus, nämlich von der Frage aus, wie das Plankton als Nahrung die Heringsproduktion beeinflusst, so wird man nicht im Zweifel darüber bleiben können, daß ohne die quantitativen Bestimmungen, bezogen auf die Zeiteinheit, die Untersuchungen von Darminhalt und Plankton nur recht beschränkten Wert haben. Die hier vorgenommenen Zustandsbestimmungen können nur zu einer vorläufigen Orientierung dienen. Sie können nur über gewisse allgemeine Vorfragen Auskunft geben, wie die Frage der Auswahl, die des Angebots und der Nachfrage, die der primären und sekundären Nahrung, die der örtlichen und zeitlichen Unterschiede usw.

Wie kann man darüber hinaus an die eigentliche Aufgabe herankommen?

Wahrscheinlich wird der Leser bei manchen Punkten, wo im Vorhergehenden Fragezeichen stehengeblieben sind, von selbst auf den Gedanken gekommen sein, hier müßten Experimente einsetzen. Sollten solche ausführbar sein (vgl. KOTTHAUS, 1937/39, SCHACH, 1937/39), so würden sie über eine Anzahl wichtiger Fragen Auskunft geben können. Man würde das Verhalten der Larven bei bestimmten Darbietungen von Plankton feststellen und von da aus die Befunde im Freien beurteilen können. Aber wird man nicht auch da eigentlich nur Vorfragen lösen? Der Versuch, mit dem Experiment in den Kernpunkt des Problems einzudringen, etwa in einem Aquarium einer bestimmten Anzahl von Heringslarven bestimmter Größe ein bestimmtes Plankton vorzusetzen und dann die aus der stattfindenden Zehrung sich ergebenden Zahlen auf das offene Meer zu übertragen, dürfte doch wohl kaum zum Erfolg führen.

Vielleicht eröffnen jedoch die Ergebnisse meiner Untersuchungen einen anderen gangbaren Weg zum erstrebten Ziel. Es hat sich gezeigt, daß die Nahrungsaufnahme der Larven eine tägliche Periode hat, die ausgeprägt genug ist, um deutliche Unterschiede der Darmfüllung zu bewirken. Und es hat sich weiter gezeigt, daß die Darmfüllungskurven wesentliche Schlüsse über den zeitlichen Ablauf des Verhaltens der Larven zu ihrer Nahrung zulassen. Man würde vermutlich bei geeigneter Methodik auf diesem Wege wesentlich weiter kommen können, als das oben auf Grund eines nicht für diesen Zweck gesammelten Materials möglich war, und würde so das Ziel erreichen, die Vorgänge um die Nahrung, wie sie innerhalb eines Zeitraums von 24 Stunden ablaufen, in bezug auf Mengen und Geschwindigkeiten quantitativ sicher zu bestimmen.

Ich würde es zur Erreichung dieses Zieles für zweckmäßig halten, wenn man an einer festen Station, etwa von einem Feuerschiff aus, eine Reihe von Tagen hindurch in Abständen von wenigen Stunden Larvenfänge ausführt, die von quantitativen Planktonfängen begleitet sein müßten. Das wäre eine verhältnismäßig einfache Arbeit, durch die man bei sorgfältiger Durchführung eines wohlüberlegten Arbeitsplanes wenigstens eine Gruppe von Werten der Geschwindigkeiten als Beispiele in die Hand bekommen würde. Überhaupt dürfte die Ausnutzung einer solchen Station mancherlei Möglichkeiten bieten, diese Angelegenheit zu fördern.

### b) Einzellarven und Larvenvolk.

Kurzfristige quantitative Untersuchungen an einem festen Punkt werden gewisse Hauptfragen auf unserem Gebiet der Lösung näherbringen. Andererseits ist aber auch, wie gerade die vorliegende Arbeit gezeigt haben dürfte, die Ausdehnung der Untersuchungen auf viele planmäßig über ein Meeresgebiet angeordnete Stationen besonders aufschlußreich. Sie wird vor einseitiger Beurteilung bewahren. Sie wird aber auch — und das ist wohl wesentlich wichtiger — den Gedankengängen eine Richtung auf den großen Raum geben, in dem das Heringsleben abläuft. Sie wird die Aufmerksamkeit über die Einzellarven hinaus auf das ganze „Larvenvolk“ lenken, welches den Mutterboden der nutzbaren Heringsschwärme darstellt. Die Befunde an Einzellarven oder Einzelfängen sind, wie sich gezeigt hat, äußerst wechselnd. Erst die Erfassung der Gesamterscheinung einer im Raum ausgebreiteten Larvenmasse und ihre Beziehungen zu dem denselben Raum erfüllenden Plankton unter Berücksichtigung des zeitlichen Ablaufs der Vorgänge um die Nahrung wird allgemein gültige Schlüsse und eine wirklich fruchtbare Verwertung der Untersuchungen für das Gesamtbild des Heringslebens ermöglichen.

Ein Larvenvolk scheint meist ein aus mehreren Laichbeständen her stammendes Gemisch verschiedener Altersstufen zu sein, die ihrer Größe entsprechend einen qualitativ und quantitativ verschiedenen Nahrungsbedarf haben. Frühere Bearbeiter haben diesen Nahrungsbedarf von der qualitativen Seite her gewissermaßen von Millimeter zu Millimeter der Larvenlänge, insbesondere bei den jüngeren Stadien, genau verfolgt. Bei meinen mehr auf die Quantität der Nahrung und auf das ganze Larvenvolk gerichteten Untersuchungen hat sich eine Einteilung der Larvenvolksmasse in drei Größenstufen mehrfach gut bewährt. Sie ermöglicht die Berechnung von Mittelwerten für einigermaßen einheitliche Larvenbestände. Das Larvenvolk wird sozusagen in drei Altersschichten aufgeteilt, von denen jede auf ihre Art der Ernährungsgrundlage gegenüber eingestellt ist. Dem Nahrungsangebot der Planktonweide steht eine stufenweise verschiedene Nachfragenachfrage gegenüber. Die Beziehungen von Angebot und Nachfrage aufeinander, welche hier stattfinden, sind wohl das Kernproblem der ganzen Aufgabe. Wenn das aber so ist, so wird zweierlei für die Untersuchung eines Larvenvolkes in bezug auf seine Nahrung unumgänglich notwendig sein: Die planmäßige Mitberücksichtigung des Planktons und quantitative Methoden.

Wenn man die Ernährung der Heringslarven in dieser Weise als eine großräumige Erscheinung betrachtet, so wird man immer das Bedürfnis haben, die Nahrungsverhältnisse auch kartenmäßig darzustellen. In bezug auf die qualitative Zusammensetzung der Nahrung sind oben (Abb. 6 u. 7) solche Karten dargeboten worden. Quantitative Karten haben wegen der starken tageszeitlichen Schwankungen des Darminhalts große Schwierigkeiten. Aber der Versuch, in bezug auf eine Copepodenkarte, der oben (S. 76) beschrieben worden ist, gibt doch wohl Hoffnung, daß auch solche herstellbar sind. Außerdem werden aber Karten der quantitativen Planktonverteilung in den von den Larven bewohnten Meeresgebieten zweifellos für das Studium ihrer Ernährungsbedingungen von großem Nutzen sein.

Überhaupt rückt durch die Einstellung der Aufmerksamkeit auf das Larvenvolk auch das Plankton in ein wesentlich anderes Licht. Während bei der Betrachtung der Einzellarve, der Einzelprobe, der Einzelstation immer die Vorstellung eines Punktes in seiner Beziehung zu seiner Umgebung vorherrscht, wobei die Beachtung dieser Umgebung mit der Entfernung

schnell abnimmt, entsteht bei der großräumigen Betrachtung etwa die Vorstellung der Beziehungen zwischen einem Positiv und einem Negativ. Es findet überall ein Entsprechen statt. Die Nahrung bedingt Verknüpfung in unzähligen Punktpaaren. Sie wird bestimmt durch die Beziehungen zwischen je einem Punkt der Planktonbevölkerung und je einem Punkt der Larvenbevölkerung. Die Aufmerksamkeit wird dabei abgelenkt von der Vorstellung, daß der Zehrer die Nahrung (durch Auswahl) bestimmt, und hingelenkt auf die *Zweiseitigkeit* im *Nahrungsbegriff*. Die Larve als Zehrer und das Plankton als Zehrung erstellen in ihrem Zusammenwirken die Nahrung an jedem Punkte.

Daher erscheint dann auch die Betrachtung der Nahrung von der Planktonseite aus als ebenso berechtigt, wie die von der Larvenseite her. Ein Vergleich mit den Verhältnissen auf dem Lande mag das veranschaulichen. Ein Bauer wird den Wert einer Weide nicht sowohl nach dem Milchertrag der darauf grasenden Kühe, als vielmehr aus der Weide selbst heraus beurteilen, nach der Bodenart, der Bodenfeuchtigkeit, dem Klima, hauptsächlich aber dem Pflanzenwuchs. Da auch in unserem Falle schließlich Werturteile über die Planktonweide angestrebt werden, hat es wohl einen guten Sinn, zu fragen, welchen *Nahrungswert* das ein Meeresgebiet erfüllende Plankton hat, ganz gleichgültig, ob es oder wie weit es zur Nahrungsbildung ausgenutzt wird, wie weit die Umstände eine „Verzehrung“ des Planktons mit sich bringen. Es wäre ja gerade beim Hering sogar denkbar, daß eine gründliche Kenntnis der Planktonweide unmittelbar nutzbar gemacht werden könnte, daß man eines Tages lernte, die Eier in ein nahrungsreiches und qualitativ günstiges Plankton hinein auszusäen und so die Weide auf die beste Weise auszunutzen.

#### Schriftenverzeichnis.

- Deutsche Seewarte, 1927. Atlas für Temperatur, Salzgehalt und Dichte der Nordsee und Ostsee. Hamburg 1927.
- HARDY, A. C., 1924. The Food and Feeding Habits of the Herring. Fish. Invest., (II), Ed. 7.
- HENTSCHEL, E., 1937. Der Ursprung der Heringsnahrung im Norden von Island. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforschung, N. F., Bd. 8.
- JESPERSEN, O., 1928. Investigations on the Food of the Herring. Medd. Comm. Havunders. Ser. Plankton, Bd. 2.
- KALLE, K., 1937. Nährstoffuntersuchungen als hydrographisches Hilfsmittel zur Unterscheidung von Wasserkörpern. Ann. d. Hydrographie, 1937.
- KOTTHAUS, A., 1939. Zuchtversuche mit Heringslarven (*Clupea harengus* L.). Helgolander Wiss. Meeresuntersuchungen, Bd. 1, S. 349.
- LEBOUR, M. V., 1918. The Food of post-larval Fish. Journ. Mar. Biol. Assoc., Bd. 11, S. 433.
- , 1920. The Food of young Fish. III. Ebenda, Bd. 12, S. 261.
- , 1921. The Food of young Clupeoids. Ebenda, Bd. 12, S. 458.
- , 1924. The Food of young Herring. Ebenda, Bd. 13, S. 325.
- MESCHKAT, A., 1936. Untersuchungen über den Aufbau der Kabeljaunahrung im Bereich der Vestmanna-Inseln. Rapp. Prov. Verb. Cons. Int. Expl. Mer, Bd. 99.
- MIELCK, W., 1923. Heringslarven, Eier und Larven anderer Fische und Nahrung der Larven in der westlichen Nordsee im Oktober 1922. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforschung, N. F., Bd. 1.
- SCHACH, H., 1939. Die künstliche Aufzucht von *Clupea harengus* L. Helgolander Wiss. Meeresuntersuchungen, Bd. 1, S. 359.
- SCHNAKENBECK, W., 1930. Entwicklungsgeschichtliche und morphologische Untersuchungen am Hering. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforschung, N. F., Bd. 5.
- STEUER, A., 1923. Bausteine zu einer Monographie der Copepodengattung *Acartia*. Arb. Zool. Inst. Innsbruck, Bd. 1.
- WUNSCH, H. H., 1912. Neue Pleroceroide aus marinen Copepoden. Arch. Naturg., Bd. 78 A, Heft 9.