

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien.)

## Quantitativ ökologische Methoden mariner Turbellarienforschung. \*)

Von

**R. Riedl.**

Mit 8 Textabbildungen.

Die vorliegende Schrift macht es sich zur Aufgabe, die Möglichkeiten quantitativer Methoden zur Erforschung von Art und Ursache der Verteilung der Turbellarien im marinen Lebensraum näher zu beleuchten. Die Berechtigung einer solchen Darstellung sehe ich in der Tatsache, daß sich gerade die Turbellarien als eine ökologisch höchst aufschlußreiche Gruppe darbieten, die aus Gründen großer methodischer und systematischer Schwierigkeiten bis dato exakt quantitativen Untersuchungen vorenthalten blieb. Die Überwindung der systematischen Probleme für die ökologische Forschung wird heute bereits angebahnt, die der methodischen soll durch die folgenden Zeilen gefördert werden.

Die Situation der quantitativen Methoden mariner Turbellarienforschung historisch zu betrachten, wird nur insofern notwendig sein, als frühere Ergebnisse als Grundlage, Charakteristik oder Quelle von Mißverständnissen eine kritische Untersuchung verdienen (Punkt A). Bei der Behandlung der neuen Methoden selbst wird die Gewinnung der Proben (Punkt B) von der Gewinnung der Individuen aus den Proben zu unterscheiden sein. Diese Probleme quantitativer Materialgewinnung (Punkt C) werden das Zentrum unserer Untersuchungen bilden, zu bewältigen durch die Methoden der Klimaverschlechterung (C 1), der Lebend-Determination (C 2), der Einschaltung (C 3) und der Kontroll-Beobachtung

---

\*) Die vorliegende meeresbiologische Arbeit erlaube ich mir, Herrn Professor Dr. Franz Ruttner, einem der Begründer eines hydrobiologischen Forschungszweiges, der Limnologie, anlässlich seines 70. Geburtstages zu widmen.

(C 4). Einige Methoden der Auswertung (Punkt D) sind angegliedert, um die neuen Möglichkeiten, die sich für die Erforschung der vorliegenden Tiergruppe ergeben, darzulegen und den Bericht zu rechtfertigen. Je ein Beispiel aus den Problemkreisen der Chorologie (D 1), der Synökologie (D 2) und der Autökologie (D 3) wird geeignet sein, die geübte Kritik zu begründen, die Art der Aufschließung ökologischer Probleme aufzuzeigen und den bestimmten Aussageinhalt rein messender Erfassung klarzustellen.

Ich werde es vermeiden, statistische, ökologische und physiologische Fragen selbst zu behandeln, jedoch jede der sich ergebenden Tangenten anmerken, um die vorliegende Methode — wie fruchtbar sie auch immer sein mag — als ein Verfahren metrischer Beschreibung im Auge zu behalten. Die geschilderten Methoden wurden in den Jahren 1948—52 im Laufe einiger Forschungsreisen im westlichen Mittelmeer und in der Nordsee entwickelt, und ich stütze mich vor allem auf Untersuchungen des Felslitorales, vergleichsweise auf die Bearbeitung litoraler Sandgebiete und tiefer Schlammböden<sup>1)</sup>.

### A. Zur Geschichte der Methode.

Wie weit die Erforschung der marinen Turbellarienfauna auch immer gediehen sein mag, unsere Kenntnisse über die Gesetze ihrer Verteilung im Lebensraum liegen noch sehr im argen. Das betrifft zum Teil den tiergeographischen Aspekt der Verteilungsfragen, vor allem aber jenen Problemkreis, den man schlechthin als ökologisch bezeichnet.

Noch in den Berichten, die in den ersten Jahrzehnten unseres Jahrhunderts erschienen sind, finden wir als Fundortangaben Meeresgebiete oder benachbarte Küstenpunkte angegeben, die uns über die Lokalisation der Art im Lebensraum ganz im unklaren lassen. Wenn man die geringe Bedeutung ins Auge faßt, die vor dieser Zeit eine genauere Lokalisation für den Beschreiber haben mußte, so wird man diese Vergrößerung verständlich, historisch gesehen sogar als vorteilhaft empfinden können. In der Zwischenzeit hat jedoch die Ökologie ein immer breiteres Aufgabengebiet gewonnen und Methoden entwickelt, die sich bereits bei einer großen Zahl von Tiergruppen bewährt haben.

<sup>1)</sup> Die in dieser Arbeit aufscheinenden neuen Arten und Genera (i. I.) werden von mir zur Zeit an anderer Stelle beschrieben.

Wenn man hingegen die Fortschritte der marinen Turbellarienforschung betrachtet, so bleiben sie verhältnismäßig sehr zurück.

Eingehendere Untersuchungen zeigten, daß in zweifacher Hinsicht eine Erhöhung der Genauigkeit erreicht werden muß: eine engere Bezeichnung der Fundorte und eine präzisere Fassung des quantitativen Vorkommens.

Was die Bezeichnung des Fundortes anlangt, so beschränkte man sich in letzter Zeit darauf, die ungefähre Tiefe und grob die Art des Bodengrundes anzugeben. Damit war ein Maß der Genauigkeit erreicht, das mit den üblichen Methoden schwer zu erhöhen war. Alle tieferen Proben wurden mit der Dredge an Bord gebracht, und bei der Funktionsweise dieses Gerätes mußte es unangebracht erscheinen, die Genauigkeit der Fundortangaben noch weiterzutreiben. Nur wenn große, einheitliche Vegetationsgebiete vorlagen, schien es zulässig, die bestandsbildende Meeresalge zu verzeichnen. Nachdem die Methode auch keine genaueren Einsichten in die Verteilungsverhältnisse zu liefern vermochte, zeichnete sich die Notwendigkeit, feinere Unterscheidungen gewinnen zu müssen, weiter auch noch nicht ab.

Ganz analog zeigen sich die Verhältnisse einer quantitativen Bezeichnung der Funde. Man wählte qualitative Werte, die den Begriff „häufig“ variieren, ohne sich dabei auf ein bestimmtes Maß festzulegen. Die Verwirrung wurde weiters noch dadurch vergrößert, daß man unter „häufig“ wiederholtes Vorkommen (1.) einer Art in den Proben, sowie zahlenmäßig großes Auftreten in einer Probe im absoluten (2.) und im relativen Sinne (3.) verstehen konnte.

Ein Beispiel wird genügen, um die Sachlage zu illustrieren. Ich wähle dazu die Art *Aphanostoma diversicolor* Örsted, eine Acoele, die, seit 1845 bekannt, 24mal bearbeitet wurde. 9 dieser Arbeiten beinhalten gewisse quantitative Aussagen, die chronologisch folgendes Bild ergeben:

„zahlreich beisammen“ (Jensen 1878),

„selten“ (Graff 1882),

„ziemlich häufig“ (Pereyaslawzewa 1892),

„häufig“ (Graff 1904),

„vereinzelt“ (Mikoletzky 1910),

nicht selten (?) „einige Individuen“ (Steinböck 1931),

„häufig“ (Steinböck 1933),  
 selten (?) „2 Individuen“ (Steinböck 1938) und  
 „selten — und seitdem nicht mehr angetroffen“ (Westblad  
 1946).

In Wahrheit ist jedoch das Vorkommen der Art im bestimmten Lebensraum des Verbreitungsgebietes ausgesprochen gleichartig. Nur die Tiergeographie wird daher auf diese Aussagen bauen können, nicht jedoch die Ökologie, denn soweit ich heute sehe, handelt es sich mehr um Angaben, die zeigen, ob der Lebensraum der Art zufällig mehr oder minder günstig getroffen wurde, die also nichts Sicheres über die Vorkommensweise im Biotop selbst festlegen.

Ökologische Daten lieferten bisher zwei Arbeiten. Die ältere stammt von Gamble und Keeble (1903) und befaßt sich mit der Biologie von *Convoluta roscoffensis*. Sie zeigt uns in dieser Hinsicht die Bindung der Art an ein bestimmtes Areal und ihre gesetzmäßigen Wanderungen in ihm (vgl. Taf. 30, Fig. 1 u. 2). Einen ganz wesentlichen Fortschritt in der Richtung quantitativer Erfassung der Bestände liefert die Arbeit von Ax, mit einer Untersuchung litoraler Sandbiotope. Der Fortschritt besteht darin, daß Ax die Tiere einer Probe quantitativ erfaßt und den gewonnenen Individuenzahlen bereits einen Aussagewert beimißt, wenn die Proben solange durchgemustert wurden, „bis der Eindruck entstand, alle in ihnen befindlichen Arten erfaßt zu haben“ (p. 334). Ax ist jedoch der Ansicht, auch mit dieser Methode keine absoluten Werte, sondern Verhältniszahlen gewonnen zu haben, und reduziert seine Aussagegenauigkeit auf eine sechsstufige Skala. Dieser Maßnahme ist gewiß beizupflichten, spiegelt sie doch eine Unsicherheit, welche die übliche Sammelmethode notwendig mit sich bringt. Die oberflächlichen Sandschichten wurden mit einem Planktonkäscher abgetragen und es ist ungemein schwierig, Ausmaß und Dicke der abgehobenen Schichte unter Kontrolle zu halten.

Soweit unsere Kenntnis benthonischer Turbellarien-Verbreitung<sup>2)</sup> reicht, scheinen sich drei große Bezirke durch verschiedene, ökologische Formenkreise abzugrenzen: Sandgebiete, tiefe

<sup>2)</sup> Auf eine Darstellung der Bearbeitungsmethoden des Pelagiales wird hier verzichtet, weil diese unmittelbar nichts Neues bieten, und die im Plankton zumeist untergeordneten Turbellarien ökologisch noch wenig aussagen. In diesem Zusammenhange siehe Löhner und Mikoletzky 1911, p. 382.

Weichböden und das Felslitoral. Wie wenig erhärtet und unvollkommen diese Einteilung auch immer sein mag, wir werden sie allein aus methodischen Gründen zu berücksichtigen haben. In den beiden folgenden Abschnitten werde ich mich vor allem mit den Methoden im marinen Felslitoral auseinandersetzen und die übrigen zu Vergleichszwecken heranziehen.

## B. Quantitative Probengewinnung.

Untersuchungen im Tauchgerät ermöglichten es mir, zahlreiche Stellen des mediterranen Felslitorales direkt vor Augen zu bekommen. Die reiche und gedrängte Gliederung dieses Lebensraumes in scharf begrenzte und verzahnte Bewuchs- und Klimabezirke, ließ mir die Verwendung von Dredge und Bodengreifer höchst problematisch erscheinen. Die unmittelbare Beobachtung der Arbeitsweise dieser Geräte als Taucher im bezeichneten Lebensraum zeigte mir in sehr eindringlicher Weise ihre Unbrauchbarkeit für quantitativ ökologische Forschungen. Die Zerlegung des Bodengrundes in Abbrüche, Stollen, Spalten, Gesimse und Felstürme allein ist für die Leistungsfähigkeit der Instrumente zu groß.

Es lag nun nahe, die Tauchmethode selbst bei den Aufsammlungen zu verwenden<sup>3)</sup>. Sie bietet drei wesentliche Vorteile: 1. die Möglichkeit der Auswahl, der Lagebeschreibung und der wiederholten Prüfung des Untersuchungspunktes, 2. Abtragung und quantitative Bestimmung der gewählten Probeneinheit mit wünschenswerter Genauigkeit und 3. die Montage von Klimastationen am Probenort. Ohne auf die verschiedenen technischen Möglichkeiten in diesem Zusammenhange näher einzugehen, sei hervorgehoben, daß autonome, kleine Sauerstoff- oder Preßluftgeräte zu empfehlen sind, die dem Untersucher eine schwimmende Fortbewegung ermöglichen. Dadurch werden die räumlich angeordneten Lebensräume leichter aufgesucht und durch den Sammler nicht gestört (s. Abb. 1).

Es stellte sich heraus, daß die Turbellarien des marinen Felslitorales ausschließlich den Algenbewuchs der Felsen und die Sedimentschichten bewohnen, die sich unter dichten Beständen anzusammeln pflegen. Dieser Lebensraum wird nur selten verlassen.

<sup>3)</sup> Die letzte Übersicht über das Forschungsgebiet und die bisherige Literatur besitzen wir von Pierr Drach (1952).

Die Larven einiger Polycladida verbringen einen Abschnitt ihres Lebens im Pelagial und manche Kalyptorhynchia dringen bei starker Wasserbewegung tiefer in verlassene sedimentgefüllte Bohrlöcher im Felsen. Gemessen am Stand unserer Kenntnisse ist es jedoch zulässig, diese Fälle vorläufig zu vernachlässigen.

In der Praxis genügte es, den Algenbestand und das darunter befindliche Sediment sorgfältig mit Schaber und Meißel bis auf



Abb. 1. Der Autor bei der Entnahme einer Turbellarien-Probe von einem Felsüberhang. Vier Quadrat-Dezimeter eines Bestandes von *Vidalia volubilis* in 8 m Tiefe werden abgetragen und unmittelbar in der Sammeltonne versorgt. Südsizilianische Küste, Maltakanal, typische niedere Schattenvegetation unter einem Felsdach. — Das Bild wird deutlich machen, daß Bodengreifer und Dredge uns aus dem Felslitoral keine Proben zu liefern vermögen, die den Anforderungen quantitativer Untersuchungen genügen können.

(Foto Arbeitsgemeinschaft für Unterwasserforschung.)

den Felsgrund abzutragen (Abb. 2) und an Ort und Stelle in großen Glasflaschen oder Gummisäcken zu versorgen. Es bewährte sich, die gewünschte Fläche vorher quadratisch — mit 10 bis 50 cm Seitenlänge — abzustecken.

Bei der Untersuchung dem Felslitoral benachbarter Sandgebiete bewegte ich ein Sammelgerät, das dem Karlingschen Bodenhobel gleicht (Karling 1937), über den Grund. Bei bekann-

ter Öffnungsbreite, abgesteckter Schürflänge und eingestellter Schürfdicke waren die Ausmaße des abgehobenen Substrates leicht festzulegen. Erschwert wird die Berechnung lediglich durch die in bestimmter Wassertiefe zumeist hohe und kurze Riefelung der Sandoberfläche.

Für die Bearbeitung tiefer Schlammböden ist die Tauchmethode natürlich ungeeignet und es empfiehlt sich, an den bewährten



Abb. 2. Meeresboden in 12 Meter Tiefe, nach Abtragung der Pflanzenbestände und Sedimente einer 1 Quadratmeter großen Fläche. Zwei Taucher bei der Aufnahme der restlichen, endolithischen Fauna. Capo di Sorrento, Golf von Neapel.

(Foto Arbeitsgemeinschaft für Unterwasserforschung.)

Methoden (Westblad 1940, p. 3) festzuhalten, so lange nicht Schließdredgen eine genauere Bestimmung der abgeschöpften Fläche ermöglichen.

### C. Quantitative Materialgewinnung.

Am sichersten wirkte die Methode, eine kleine Probe in flachen Schalen erschöpfend durchzumustern. Sie ist jedoch allein ungenügend, denn 1. ermöglicht das zeitraubende Verfahren in einem Tage nur die Auswertung einer Fläche von wenigen Quadrat-

zentimetern Meeresboden und die Gewinnung von etwa 3 bis 25 Tieren, 2. sind die Tiere so hinfällig, daß es schwer gelingt, in den Proben über größere Zeiträume zu grobe Klimaveränderungen zu vermeiden, 3. ist mit Artenzahlen bis zu 50, und Häufigkeitsunterschieden zwischen 1 und 200 zu rechnen. Keine solche Probe kann also einen Artenbestand mit genügender Genauigkeit wiedergeben.

Vergiften und Ausschütteln von Proben hat sich aus mehreren Gründen nicht bewährt. Konservierte Turbellarien sind in ihrer Masse nur mehr nach Schnittuntersuchung determinierbar, was ökologischen Untersuchungen ernstliche Schranken auferlegen dürfte. Vielfach ist es jedoch ohne Lebenduntersuchung auch mit Hilfe der Sektion nicht mehr möglich, die Determination mit Sicherheit bis zur Art vorzutreiben, weil es bei manchen Gattungen auf Feinheiten im Bau der chitinösen Teile ankommt, die sich kaum mehr rekonstruieren lassen. Ferner verkleben viele der getöteten Tiere mit Teilen des Substrates und werden dadurch nicht mehr gefunden. Endlich muß hervorgehoben werden, daß es oft nur an Schnitten möglich ist, konservierte Prolecithophora, besonders *Separata*, von juvenilen Nemertinen (Genus *Tetrastemma*) und Opisthobranchiern (Genus *Doris*) zu unterscheiden.

Erst die Kombination von vier Verfahren hat diese Schwierigkeiten hinlänglich überwinden lassen. 1. Material-Konzentration durch Klimaverschlechterung, 2. Lebenddetermination, 3. Einschaltung von Formengruppen, 4. Kontrollbeobachtung.

### 1. Methode der Klimaverschlechterung.

Grundsätzlich unterscheidet sie sich nicht vom Berlese-Trichter oder von Remanes Sand-Zylinder. Die Probe wird in einer geräumigen Glaswanne versorgt und sich selbst überlassen. Nachdem die Atmung fortgesetzt oder durch steigende Temperatur noch erhöht wird, hingegen die Assimilation durch Abschirmung und der Gasaustausch durch die einsetzende Stagnation weitgehend unterbrochen wird, verschlechtern sich die wichtigsten Klimabedingungen, der Gehalt an Sauerstoff und Kohlendioxyd.

Folgende Zahlen <sup>4)</sup> sollen die eintretenden Verschiebungen der beiden Gasspiegel verdeutlichen.

<sup>4)</sup> Die angeführten Zahlen verdanke ich Herrn Dr. Kurt Russ, meinem Kollegen und Mitarbeiter, der die chemischen Untersuchungen im Zuge der Tyrrenhia-Expedition durchführte.



Probe Nr. CST 33 (Tyrrhenia) 6. 9. 1952 (*Balanus-Ostrea-Halichondria*-Assoziation) usf.

Ort	Zeit	Temperatur	O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>
Fundort	11 <sup>h</sup>	25,6 <sup>o</sup> C	7,55 mg/L	0,8 mg/L
Labor	12 <sup>h</sup>	25,9 <sup>o</sup> C	4,94 mg/L	0,96 mg/L
Labor	14 <sup>h</sup>	26,3 <sup>o</sup> C	4,45 mg/L	2,12 mg/L
Labor	15 <sup>h</sup>	27,8 <sup>o</sup> C	0,63 mg/L	2,86 mg/L
Labor	17 <sup>h</sup>	27,8 <sup>o</sup> C	0,0 mg/L	3,1 mg/L

Probe Nr. CSC 23 (Tyrrhenia) 26. 8. 1952 (*Peyssonelia-Lithophyllum*-Assoziation) usf.

Ort	Zeit	Temperatur	O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>
Fundort	11 <sup>30h</sup>	23,2 <sup>o</sup> C	7,86 mg/L	0,75 mg/L
Labor	12 <sup>h</sup>	23,2 <sup>o</sup> C	7,44 mg/L	0,46 mg/L
Labor	15 <sup>h</sup>	26 <sup>o</sup> C	3,23 mg/L	1,34 mg/L

In einer Zeitspanne von 1 bis 5 Stunden treten die Tiere auf, meist unmittelbar nach dem Einsetzen der Probe. Durch die eintretende Sauerstoffschichtung im Becken wandern die Tiere gegen die Oberfläche, sammeln sich an der dem Lichteinfall zugewandten Kante der Glaswanne an und können hier scharenweise aufgesammelt werden. Es empfiehlt sich, sie rasch aufzupipettieren und in kleinen Schalen von den übrigen auftretenden Tiergruppen zu isolieren, da sie sich leicht im Schneckenschleim verfangen oder von größeren Polychaeten verletzt werden können. Läßt man die Tiere zu lange an der Lichtecke schwimmen, so ersticken sie, sinken ab und können verloren gehen. Weiters ist es günstig, die Probenmasse so dicht zu halten, daß auch den schlechten Schwimern ein Aufsteigen ermöglicht wird, sowie gegen Ende der Aufsammlungszeit die ganze Wasserkante zu kontrollieren, um etwaige Nachzügler nicht zu übersehen.

Wichtig für eine vollständige Bearbeitung der Proben ist allein, daß die Klimaverschlechterung der Aufarbeitung nicht vorseilt. Die Verschiebung der Gasspiegel wird am besten durch erhöhte Temperatur beschleunigt, durch Zugabe von Frischwasser verzögert. Gewöhnlich wird man jedoch durch eine entsprechende Dosierung von Bestandmasse und Ortswasser den gewünschten Ablauf im voraus richtig einstellen können. In der Regel gibt man einem abgetragenen Bestand soviel Seewasser, wie er am Fundort

räumlich umfaßte. (Ein Beispiel: abgetragen wurde eine 4 dm<sup>2</sup> große Fläche, bestanden von *Cystosira* mit einer durchschnittlichen Bewuchsfläche von 25 cm. Man wird eine kubische 15 Liter-Wanne wählen und die Probe mit 10 Liter Ortswasser einsetzen.) Die angegebene lockere, aber doch vollständige Füllung des Probenwassers ist für die Herabsetzung der Zirkulation und damit für eine günstige Einstellung der Gasschichtung von Bedeutung.

Eine Reihe von Taxien sind für die Turbellarien festgestellt worden. Sie hier zu besprechen, würde zu weit führen. Es sei nur hervorgehoben, daß im Freileben der Tiere positive Geotaxis und Thigmotaxis eine überaus dominierende Rolle zu spielen scheinen. Es ist daher bemerkenswert, daß die Praxis eine Änderung des Verhaltens zeigt, deren Ursache im Sauerstoffmangel oder Überschuß an Kohlendioxyd zu suchen ist.

Als erster dürfte Naumann (1921) darauf hingewiesen haben, daß Sauerstoffmangel einen direkten Einfluß auf die Vorzeichen anderer Taxien zu nehmen scheint. Gerade die Wirkung des Sauerstoff- und Kohlendioxydgehaltes auf die Umstellung der übrigen Taxien wurde in letzter Zeit von Ubrig (1952) bestätigt gefunden. „Geotaxis und Phototaxis sind weitgehend vom Sauerstoff- und Kohlendioxydgehalt des Biotops beeinflusst“, heißt es zusammenfassend, nach der Untersuchung von *Paramecium caudatum*, *Daphnia magna*, *Limnaea stagnalis* und *Phoxinus laevis* (Ubrig, 1952, p. 505). Die beobachteten Zusammenhänge dürften für das Verhalten der Turbellarien im marinen Felslitoral von großer biologischer Bedeutung sein, sie sind jedoch bis dato nicht befriedigend untersucht.

Man kann gegen die geschilderte Methode Bedenken haben, weil geringe Verluste an Individuen gewiß unvermeidlich sein müssen. Ich werde jedoch später zeigen, daß sie durchaus vernachlässigt, bzw. hinreichend korrigiert werden können.

## 2. Lebenddeterrmination.

Die eingehenderen anatomischen Untersuchungen mariner Turbellarien haben immer mehr feine innere Bauunterschiede zu diagnostischen Zwecken herangezogen, und da eine ökologische Bearbeitung der Tiergruppe vorerst nicht in Frage zu kommen schien, wurde von manchen Morphologen die Meinung ausgespro-

chen, Turbellarien könnten in ihrer großen Masse nur nach Schnittuntersuchungen determiniert werden. Ich habe darauf hingewiesen, daß ein solches Faktum größere ökologische Bearbeitungen überhaupt in Frage stellen könnte. In Wahrheit ist die große Masse mariner Turbellarien lebend, d. h. zumeist im Quetschpräparat betrachtet, durchaus zu unterscheiden, so sehr die bisher angegebenen diagnostischen Merkmale für eine solche Determination unzureichend sein mögen. Die Beschreibung der Turbellarien der großen Meeresexpeditionen erfolgte lediglich nach konserviertem Material. Ich habe daher mit einer Formenkartei gearbeitet, in welcher ich für jede anfallende neue Form ein Maximum an äußeren diagnostischen Merkmalen zu gewinnen und laufend zu vervollständigen suchte. Unter „Form“ verstehe ich in der Feldarbeit Art, Varietät oder Jugendform bekannter oder neuer Species, deren Determination sich erst langsam abzeichnet oder erst nach Schnittuntersuchungen festgelegt werden kann.

Unabhängig davon haben meinen Freund Peter Ax ökologische Untersuchungen zu einer Einstellung geführt, die der meinen so sehr entspricht, daß ich sie wörtlich wiederholen will. Auch bei der Beschreibung seiner neuen Arten wurde „auf möglichst genaue Wiedergabe der Körperform und der Organisation der lebenden Tiere nach Quetschpräparaten Wert gelegt. Nach Habitusbildern und vor allem nach der spezifischen Ausbildung der chitinösen Gebilde ist eine große Zahl der Turbellarien auch ohne Schnitttechnik leicht zu unterscheiden. Umso bedauerlicher ist es, daß diese Merkmale von vielen Turbellarienarten ungenügend bekannt sind, und dadurch eine Identifizierung erschwert oder unmöglich gemacht wird (p. 278)“.

Einige Zahlen werden geeignet sein, unsere Behauptung weiter unter Beweis zu stellen. In den Jahren 1948 bis 1950 umfassen die Register meiner ökologischen Untersuchungen im Mittelmeer 5742 Turbellarien. Davon konnten 5381 determiniert werden, das sind mehr als 93% aller gefundenen Individuen. Von den ca. 80 sicheren Arten meiner Proben mußten 25 schnittechnisch bearbeitet werden. Davon waren 13 Überprüfungen bekannter Arten, eine wurde revidiert und 11 neu beschrieben. Weitere 9 neue Arten wurden von einer Beschreibung zurückgestellt, da mir das vorliegende konservierte Material unzureichend erschien.

Die größten Schwierigkeiten machen bei der Lebenddeterrnination Plagiostomidae und Cylindrostomidae, weil sie sich gewöhnlich durch sehr ähnliche Körpergestalt, Undurchsichtigkeit und den Mangel von Hartteilen auszeichnen. Andere Schwierigkeiten bereiten Acoela, deren Organisation nur bei starker Quetschung und Anwendung verschiedenen Lichteinfallcs erkannt wird, eine Prozedur, die manche der zarten Tiere schlecht vertragen. Den geringsten Widerstand bieten die meisten Typhloplanoida, die gewöhnlich sehr durchsichtig und mit höchst charakteristischen Hartteilen ausgestattet sind.

### 3. Methode der Einschaltung.

Juvenile Exemplare der Gattung *Trigonostomum* sind zumeist undeterminierbar. Hingegen sind schon die jüngsten Tiere z. B. von *Convoluta convoluta* (an Statozyste und Zooxanthellen), und *Vorticeros auriculatum* (an der roten Pigmentbinde) eindeutig als Vertreter ihrer Art zu erkennen. Würde man zur Charakterisierung eines Biotopes lediglich die unmittelbar determinierten Individuen heranziehen, so würde sich das gewonnene Bild stets zu Gunsten jener Arten verzerren, deren Jungformen zufällig leicht zu erkennen sind. Da eine Abtrennung der Jungformen aus der Liste zumeist nicht sauber möglich ist, vor allem aber gar nicht wünschenswert erscheint, habe ich zur Methode der Einschaltung gegriffen. Ein Beispiel soll den Vorgang erläutern.

Banyuls sur mer, 5. 9. 1951, *Halopteris scoparia*, 4 dm<sup>2</sup>, Tiefe 5 m usf.

Arten	Individuenzahlen	
	(davon juvenil)	Ind.% e
<i>Allostoma pallidum</i> Bened.	11 (1)	17,8
! <i>Promesostoma marmoratum</i> (M. Schultze)	8 (2)	12,9
<i>Proporus venenosus venenosus</i> (O. Schm.)	6 (2)	9,7
<i>Convoluta schultzei</i> (O. Schm.)	5 (2)	8,05
<i>Pseudostomum quadrioculatum</i> (Leuck.)	4 (1)	6,45
<i>Convoluta hipparchia</i> Pereyasl.	3 (1)	4,85
<i>Vorticeros auriculaum</i> (Müller)	2	3,22
<i>Trigonostomum setigerum</i> O. Schm.	2	3,22
<i>Monoophorum striatum</i> (Graff)	2	3,22
<i>Lioniella petiti</i> n. g. n. sp. i. l.	2	3,22
! <i>Promesostoma solea solea</i> (O. Schm.)	2	3,22
<i>Proporus venenosus violaceus</i> Graff	2	3,22

Arten	Individuenzahlen	
	davon juvenil)	Ind.% e
<i>Phonorhynchus mamartinus</i> (Graff)	2	3,22
<i>Vejdovskya adriatica</i> (Dörler)	1	1,62
<i>Convoluta sordida</i> Graff	1	1,62
<i>Plagiostomum girardi</i> (O. Schm.)	1	1,62
<i>Vorticeros luetum</i> Hallez	1	1,62
<i>Trigonostomum penicillatum</i> (O. Schm.)	1	1,62
18	56	90,05
Eukalyptorhynchia	3	4,85
<i>Promesostoma</i> spp.	2	3,22
<i>Proxenetes</i> sp.	1	1,62
	62	100%

Aus der Probe geht hervor, daß ein bestimmter Bestand von *Halopteris scoparia* auf einer Fläche von 20 cm im Quadrat 62 Turbellarien beherbergte, von welchen 18 Arten erkannt wurden. Ein juveniles Tier der Gattung *Proxenetes* wurde gefunden, dessen Artzugehörigkeit jedoch nicht ermittelt werden konnte. Ferner traten 3 juvenile Eukalyptorhynchia und zwei Tiere der Gattung *Promesostoma* auf, deren Artzugehörigkeit jedoch nach der Liste der determinierten Arten ermittelt werden kann. Nach den Gesetzen der Statistik ist es wahrscheinlich, daß die drei jungen Eukalyptorhynchia am ehesten zu *Phonorhynchus mamartinus* gezählt werden müssen. Von der Gattung *Promesostoma* wurden die Arten *P. marmoratum* und *P. solea solea* gefunden. Nach denselben Gesetzen sind die beiden Individuen mit zusammen 3,22% des Individuenbestandes im Zahlenverhältnis 8 (*P. marmoratum*) : 2 (*P. solea solea*) aufzuteilen.

Die Methode gewährt wohl keine Vergrößerung der Genauigkeit, denn diese ist durch die 56 determinierten Individuen bereits festgelegt. Sie läßt jedoch eine geringfügige Verzerrung vermeiden, die durch ihr gerichtetes, immer auf wenige bestimmte Arten bezogenes, Auftreten bei größerem Material immer fühlbarer ins Gewicht fällt. Für die vergleichende Arbeit mit Verhältniswerten wird das Faunenfeld der Proben damit vollständiger erfaßt. Im vorliegenden Beispiel steigt der Prozentsatz des verwertbaren Materiales von 90 auf über 98%.

Arten	Ind.% e
<i>Allostoma pallidum</i> Bened.	17,8
! <i>Promesostoma marmoratum</i> (M. Schultze)	15,5
<i>Proporus venenosus venenosus</i> (O. Schm.)	9,7
<i>Convoluta schultzei</i> O. Schm.	8,05
! <i>Phonorhynchus mamertinus</i> (Graff)	8,05
<i>Pseudostomum quadrioculatum</i> (Leuck.)	6,45
<i>Convoluta hipparchia</i> Pereyasl.	4,85
! <i>Promesostoma solea solea</i> (O. Schm.)	3,86
<i>Vorticeros auriculatum</i> (Müller)	3,22
<i>Trigonostomum setigerum</i> O. Schm.	3,22
<i>Monoophorum striatum</i> (Graff)	3,22
<i>Lioniella petiti</i> n. g. n. sp. i. l.	3,22
<i>Proporus venenosus violaceus</i> Graff	3,22
<i>Vejdovskya adriatica</i> (Dörler)	1,62
<i>Convoluta sordida</i> Graff	1,62
<i>Plagiostomum girardi</i> (O. Schm.)	1,62
<i>Vorticeros luteum</i> Hallez	1,62
<i>Trigonostomum penicillatum</i> (O. Schm.)	1,62
18	98,12

Wie schon gezeigt, ist der Grad der gewonnenen Genauigkeit durch die primären Zahlen festgelegt. In unserem Falle z. B. die Werte 11 (Individuen), 62 (Individuen) oder 18 (Arten). Artenzahlen bleiben gewöhnlich zweistellig, Individuenzahlen werden bei vielen Proben dreistellig, selten vierstellig. Es genügt jedoch die Einhaltung einer zwei- bis dreistelligen Genauigkeit, um die Befunde nicht vor einer Zusammenfassung zu vergrößern.

#### 4. Kontrollbeobachtung.

Wir haben bereits gesehen, daß der Methode der Materialgewinnung selbst Mängel anhaften, da Zweifel entstehen können, ob die einzelne Probe quantitativ erschöpft, bzw. das qualitative Bild (gegeben durch das Artengefälle) korrekt erfaßt wurde.

Die quantitative Kontrolle ist die einfachere. Für das oben gewählte Beispiel stellt sie die Frage, ob 62 Individuen tatsächlich die Gesamtmasse der auf 4 dm<sup>2</sup> des bestimmten Biotopes vorkommenden Turbellarien darstellt. Man entnimmt zu diesem Zwecke eine möglichst große, im Binokular noch durchmusterbare Kleinprobe, bestimmt die gewöhnlich sehr geringe, aber zahlenmäßig sichere Individuenmenge, und vergrößert sie rechnerisch auf die Flächengröße der zu prüfenden Probe. Unter ganz unbekanntem Untersuchungsbedingungen ist es ratsam, den Test zu wiederholen,

da die kleinen Werte, so sicher sie auch sind, doch einer zu großen Variation unterworfen sein können.

Die Qualitativkontrolle stellt die Frage, ob die gefundene Gefällereihe der Arten den Verhältnissen in der Wirklichkeit entspricht. Nachdem — wie eben gezeigt — die absolut gewonnenen Summenzahlen für die Quantitativ-Kontrolle gerade noch ausreichen, können die für die Qualitativ-Kontrolle heranzuziehenden kleineren absoluten Zahlen der Individuen der Einzelart gewöhnlich nicht mehr ausreichen. Untersuchte man auch ein Zehntel der Fläche unserer als Beispiel gewählten Probe, so könnte man nur mit dem Auftreten von 1 bis 6 Arten mit 1 bis 3 Individuen rechnen, und dem Zufall wäre zu freie Hand gelassen. Man muß daher eine Kontrolle in der Hauptprobe selbst finden.

Mit großer Regelmäßigkeit zeigt sich bei der Methode der Klimaverschlechterung, daß das Feld der Arten nicht gleichmäßig anfällt, sondern daß einzelne Artengruppen nacheinander das Maximum ihres Auftretens erreichen. Zum Beispiel:

Südsizilien (Sampieri), 30. 8. 1949, *Corallina rubens*, 4 dm<sup>2</sup>, 0,5 m usf. (bei einer Bewuchshöhe von maximal 10 cm, wurden die dichten, epiphytischen Bestände in eine 10 Liter-Wanne mit vier Liter Ortswasser eingebracht). Die Aufsammlungen wurden in sieben Zeitgruppen (A bis G) zu je 45 Minuten festgehalten.

Arten	A	B	C	D	E	F	G	
<i>Convoluta convoluta</i> (Abild.)	5	8	34	23	3	3	—	76
<i>Westbladiella falcifera</i> n. sp. i. l.	2	9	3	1	1	—	—	16
<i>Trigonostomum quadrifolium</i> n. sp. i. l.	4	3	2	3	1	—	1	14
<i>Phonorhynchus</i> (?) spec.	1	—	5	—	1	—	1	8
<i>Plagiostomum girardi</i> (O. Schm.)	5	2	—	—	—	—	—	7
<i>Allostoma austriacum</i> (Graff)	2	3	1	—	—	1	—	7
<i>Trigonostoma setigerum</i> O. Schm.	4	1	—	1	—	—	—	6
<i>Trigonostomum venenosum</i> (Uljanin)	3	—	—	1	—	—	—	4
<i>Vorticeros auriculatum</i> (Müller)	3	—	—	—	—	—	—	3
<i>Trigonostomum penicillatum</i> (O. Schm.)	—	—	2	—	1	—	—	3
<i>Promesostoma solea solea</i> (O. Schm.)	1	—	1	—	—	—	—	2
<i>Myostoma</i> n. g. <i>pulchellum</i> (Ulj.) emend. i. l.	—	1	—	—	—	—	—	1
<i>Lioniella petiti</i> n. g. n. sp. i. l.	—	—	1	—	—	—	—	1
<i>Gyratrix hermaphroditus</i> Ehrenb.	—	—	—	—	1	—	—	1
<i>Leptoplana pallida</i> (Quatr.)	—	—	—	—	—	1	—	1
<i>Proxenetes gracilis</i> Graff	—	—	—	—	—	1	—	1
	30	27	49	29	8	6	2	151

(die unsicheren Formen sind hier weggelassen)

Als erstes ist aus diesem Beispiel zu ersehen, daß auch die qualitative Richtigkeit des Ergebnisses von der quantitativ vollständigen Erfassung der Probe abhängt. Es schien zuerst naheliegend, anzunehmen, das Auftreten der Artengruppen hänge von ihrer verschiedenen Lokomotionsweise ab. Die besten Schwimmer (im vorliegenden Falle *Convoluta convoluta*, dann *Promesostoma solea* und *Myostoma pulchellum*) müßten demnach zuerst an der Oberfläche erscheinen. Dieser Gesichtspunkt hat sich als unrichtig oder doch als sehr untergeordnet erwiesen. In erster Linie machten die gewonnenen Zahlen wahrscheinlich, daß es sich um ökologische Typen handelt, die ja nach dem gruppen-spezifischen Sauerstoff-Minimum und Kohlendioxyd-Maximum zu verschiedenen Zeiten zum Verlassen der Probe getrieben werden. Im vorliegenden Beispiel muß es auffallen, daß alle Prolecithophora (sensu Karling 1940, Cumulata sensu Reisinger 1924, Steinböck 1925) der Probe, *Plagiostomum girardi*, *Allostoma austriacum* und *Vorticeros auriculatum* nur in den ersten Zeitgruppen, also noch bei relativ hohem Sauerstoff-Spiegel austreten. Ganz verschieden verhalten sich die Arten der Gattung *Trigonostomum*. Die Arten *Trigonostomum quadrifolium* und *T. penicillatum* verteilen sich ziemlich gleichmäßig über die ganze Periode, wohingegen *T. setigerum* und *T. venenosum* schon in den ersten Zeitgruppen auswandern.

So unzureichend die Größe der gewonnenen Zahlen auch sein mag, es spiegelt sich in diesen Verhältnissen bereits mit Sicherheit die verschiedene Abhängigkeit der Arten von Klimafaktoren. Wir wissen über die Sauerstoff-Minima der einzelnen Arten und von den Gesetzmäßigkeiten, die ökologische Typen werden fassen lassen, gar nichts. Die angewendete Methode ist wohl zur Klarstellung dieser Verhältnisse zu grob, aber sie hat uns auf das Faktum hingewiesen. Es ist daher möglich, das vollständige Auftreten der Arten unter Kontrolle zu halten.

Der Anfall der Tiere, gegliedert in Zeitabschnitte, zeigt uns eine Binomialkurve, deren Gipfel in den ersten Intervallen liegt, und deren fallender Schenkel sich nur allmählich der Null-Linie nähert. Diese Summenkurve ist jedoch aus den Einzelkurven der Arten zusammengesetzt, deren Gipfel sich nicht decken. Erst dann haben wir Gewißheit über eine vollständige Erfassung der Probe, wenn die Schenkel aller Artenkurven allmählich ausgelaufen sind. Wird die Kurve einer Art oder die Summenkurve rechtsgipfelig,



so haben wir einen sicheren Hinweis dafür, daß die Klimaverschlechterung rascher vor sich ging, als die eine Art oder das ganze Feld auszutreten vermochte. Vorsichtiges Durchmischen und Zusetzen von sauerstoffreichem Frischwasser mag eine solche Probe noch retten können.

Methodisch verschieden liegen die Verhältnisse bei der Aufarbeitung von Sand und Schlammproben. Wenn die Turbellarien der marinen Algenzonen kaum länger als einige Stunden im gestörten Biotop zu existieren vermögen, gelingt es, die Individuen aus detritusfreien Grobsanden wochenlang in ihrem Substrat am Leben zu erhalten. Als Beispiel hierfür sei der durch *Bothriomolus balticus* Meixner charakterisierte Biotop erwähnt<sup>5)</sup>.

Es zeigt sich, daß die Tiere wohl die oberen Sandschichten aufsuchen, diese aber tagelang nicht verlassen. Dieser Umstand ist gewiß auf den in der Zeiteinheit viel geringeren Sauerstoffverbrauch dieses Probeinhaltes zurückzuführen. Vergleichende Untersuchungen an Sandbiotopen des Skagerrak und des Malta-Kanals haben erwiesen, daß für das Austreten der Tiere aus dem Substrat grundsätzlich dieselben Ursachen anzunehmen sind, wie eben für die Algenproben nachgewiesen wurde. Um die Unterschiede der Methode, die allein die veränderte Form des Substrates mit sich bringen muß, aufzuzeigen, wird ein Beispiel genügen.

Bei sorgfältiger Abtragung der obersten, ca. 1 cm starken Schichte der der Felsküste Südsiziliens unmittelbar vorgelagerten Feinsandgebiete, mit Hilfe des Tauchgerätes, fanden sich ca. 60 Individuen pro Quadratmeter. Die beiden führenden Arten waren (vom 3. bis 12. 8. 1949) *Paromalostomum notandum* Ax<sup>6)</sup> mit über 40% und *Prorogonophora perspicua* n. g. n. sp. i. l. mit über 20% der Individualdichte. Es folgen weiters einige Acoela, Proxenetidae<sup>7)</sup> und Kalyptorhynchia, durchwegs neue Arten, von welchen bisher erst eine (*Mecynostomum sizilianum* n. sp. i. l.) bearbeitet wurde. Bei Abtragung der gleichen Fläche, aber der

5) Den Hinweis verdanke ich Herrn Harry Kinnander, Stockholm.

6) Die Art wurde unabhängig von mir, 1950 von Peter Ax in Sanden der norddeutschen Küste entdeckt und inzwischen (Ax 1951 b) beschrieben.

7) Eine Art der Gattung *Proxenetes* wurde ebenfalls von Peter Ax in Sanden vor Bülk (Ostsee) gefunden, bisher aber noch nicht beschrieben. Auf die zoogeographische Bedeutung unserer übereinstimmenden Funde hat dieser Autor bereits kurz hingewiesen (s. Ax 1952, p. 106).

mehrfachen Schichtdicke, traten gewöhnlich nur 20 bis 30 Individuen auf, unter welchen die robusten Arten von *Proxenetes*, *Kalyptorhynchia* und *Paromalostomum notandum* stark in den Vordergrund traten. Es ist wahrscheinlich, daß durch die größeren Sandmassen in den Glaswannen die übrigen Individuen, besonders aber die empfindlichen Acoela verschüttet wurden und zugrunde gingen. Damit zeigt sich, daß die Schichtung des bei der Abwanderung zu durchdringenden Substrates bei den Sandproben einen unvergleichlich wichtigeren Faktor darstellt, als bei den besprochenen Algenproben.

Vergleichende Untersuchungen an tiefen Weichböden (Mudder) im Gulmarfjord zeigten ähnliche, vielleicht noch extremere Schwierigkeiten. Die meist sehr empfindlichen Acoela dieses Lebensraumes vermögen größere Schlammmassen nicht zu durchdringen. Es empfiehlt sich daher, den Tiefsee-Lehm in großen Wannen nur wenige Zentimeter hoch zu schichten. Nach Klärung des überschichteten Wassers läßt sich die oberste, nur wenige Millimeter starke Schichte, die die Tiere enthält, abhebern und auf diese Weise in kleineren Gefäßen fortschreitend verdichten. Wichtig ist dabei die Tatsache, daß die meisten Arten das Sediment niemals ganz verlassen. Besonders charakteristisch ist dieses Verhalten für *Nemertoderma Steinböck*, worauf schon Westblad (1937, p. 50) hingewiesen hat. In großen Mengen ist das Tier zu gewinnen, indem die oberste Zone des Konzentrates mit reinem Ortswasser verdünnt, in durchleuchtbarer Schichte, in flachen Schalen unter dem Binokular beobachtet wird. Nur die größten Formen dieses Lebensraumes, *Haploposthia viridis* (An der Lahn), *Dio-pisthoporus longitubus* Westblad, vor allem aber *Paraphanostoma brachyosthium* Westblad und *P. cycloposthium* Westblad, Tiere, die stets eine Länge von 1 mm überschreiten, ja Längen von 3 und 4 mm erreichen können, habe ich aktiv aus dem Lehm austreten sehen. Abgesehen davon, daß die Tiere dieses Lebensraumes wohl nie schwimmen, gewinnt man den Eindruck, daß die kleineren Formen schon aus statischen Gründen nicht in der Lage wären, den in ihrer Größenordnung flockigen, leicht tragenden Mudder zu verlassen.

Es wird nicht überraschen, daß die Probleme quantitativer Materialgewinnung mehr offene Fragen als Lösungen boten. Aber hier wollen wir über die Methode als Problem nicht hinausgehen,

sosehr sie auch mit übergeordneten atem- und bewegungsphysiologischen Fragen und den physikalischen Elementen der Lebensräume zwingend verknüpft ist, wie viele wertvollere ökologische Probleme sie auch immer mit sich bringt. Von der vorliegenden Methodologie allein ist ihre Beantwortung nicht zu erwarten.

## D. Methoden der Auswertung.

Der kurze Überblick über die quantitativen Methoden mariner Turbellarienforschung wäre unvollständig, ohne einige Ausblicke auf die Möglichkeiten der Auswertung anzuführen, die sich aus ihnen ergeben. Wir treten damit direkt an das Gebiet der Ökologie heran. Aufgabe der vorliegenden Studie soll es jedoch sein, es nur soweit zu berühren, als es der unmittelbare Zusammenhang mit den gewonnenen Zahlen verlangt. Je ein Beispiel aus dem tiergeographisch-faunistischen Problembereich (die Art des Materiales ermöglicht eine Orientierung, die von der großen Zahl ihren Ausgang nimmt), aus dem Gebiete der Synökologie, sowie eines der Autökologie wird genügen, um aus der Ebene dieser Zusammenhänge typische Punkte herauszustellen.

### 1. Chorographic.

Die Frage, wieviele Turbellarienarten irgend ein mariner Lebensraum tatsächlich beherbergt, ist bis dato nicht beantwortet worden. Wir verfügen über eine Zahl wertvoller faunistischer Beiträge, die Artenlisten bestimmter Meeresteile oder Fundorte geben (siehe vor allem Meixner 1938, p. 114). Da die Frage aber aufs engste mit dem Grad der Untersuchungsgenauigkeit, selbst mit dem bloßen Quantum der untersuchten Individuen verknüpft ist, lassen sich naturgemäß nur die größten Zusammenhänge abzeichnen.

Selbst wenn der gleiche Autor Faunenlisten verschiedener Meeresgebiete gibt, etwa die Untersuchungen von Steinböck in Rovigno (Adria) (1933) und später in Island (1938), so kann aus den Zahlen der jeweils gefundenen Arten kaum etwas Sicheres abgelesen werden. Steinböck verzeichnet für Rovigno 43, für Island 32 sichere Arten. Es ist zumindestens noch ungerechtfertigt, anzunehmen, daß die isländischen Gewässer die artenärmeren wären. Ich verweise lediglich auf die Tatsache, daß sich die Untersuchungen des genannten Forschers in Rovigno auf die doppelte Zeit erstreckten als die in Island. Nach Steinböck (1938, p. 22) sind 13 der 32 isländischen Formen in der Adria, jedoch nur 5 im übrigen Mittelmeer gefunden worden. Dieses Mißverhältnis ist auf unsere geringere Kenntnis der Mittelmeerfauna zurückzuführen. Allein meine Funde im Felslitoral lassen die Zahl 5 auf 11—12 steigen

(*Aphanostoma diversicolor*, *Microstomum papillosum*, *Maerenthalia agilis*, *Trigonostomum venosum*, — *Phoronhynchus helgolandicus* ist unsicher).

Die Anzahl der gewonnenen Arten ist abhängig von der Menge der untersuchten Individuen, von der Zusammensetzung der Fauna und der Größe des Untersuchungsgebietes. Abb. 3 soll diese Zusammenhänge erläutern (vgl. den Text der Abb.).

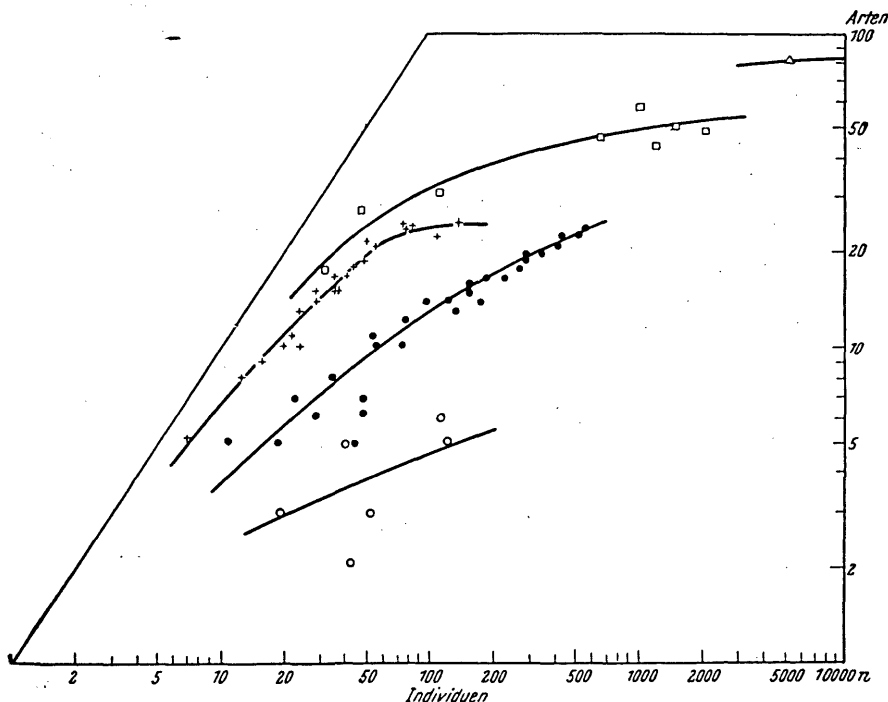


Abb. 3. Beziehung zwischen Individuen- (Abszisse) und Artenzahlen (Ordinate) verschiedener Turbellarien-Proben im mediterranen Felslitoral. + bedeutet Proben aus *Posidonia oceanica* (Capo di Sorrento, Golf von Neapel), ● aus den obersten Beständen von *Corallina rubens* (Sampieri, Südsizilien), ○ Kronenregion von *Cystosira mediterranea* (Capo di Sorrento), □ Probensummen einzelner Litoralprofile und △ Probensumme meiner Untersuchungen im Felslitoral des westlichen Mittelmeeres.

Diese Problemstellung hat Anregung zur Entwicklung einer neuen Methode der Statistik gegeben, der sogenannten „Klassenstatistik“. Im folgenden zitiere ich einen Bericht des Institutes für Statistik an der Universität Wien, der die mathematische Formulierung unserer Fragestellung, des Zusammenhanges zwischen dem Stichprobenumfang (= Individuenzahl der Probe) und dem

Anfall der Klassen (= Auftreten der Arten) bietet (ferner siehe A. Adam 1953).

„Der Erwartungswert  $E$  der Artenanzahl  $a$  in einer Stichprobe vom Umfang  $n$  aus einer unbeschränkt angenommenen und gut durchmischten Population, welche  $A$  verschiedene Arten  $j = 1, 2, \dots, A$  mit den relativen Häufigkeiten  $p_j$ ,  $\sum_{j=1}^A p_j = 1$  enthält, wäre

$$E_n(a) = A - \sum_{j=1}^A q_j^n \equiv \sum_{j=1}^A (1 - q_j^n),$$

wobei  $q_j = 1 - p_j$  ist. Die dazugehörige mittlere quadratische Abweichung schreibt sich  $\sigma = \sqrt{\sum_{j=1}^A q_j^n (1 - q_j^n) - e}$

Das Ergänzungsglied  $e = \sum_{i \neq j} \{ (q_{i1} \cdot q_{i2})^n - (q_{i1} \cdot q_{i2} - p_{i1} \cdot p_{i2})^n \}$  wird in der Regel zu vernachlässigen sein.

Die Funktion  $E_n(a)$  — der Erwartungswert von  $a$  als Funktion von  $n$  — möchte ich zu Ehren des Initiators „Riedl'scher Erwartungswert“ nennen. Im Falle der Gleichverteilung aller Arten, also  $p_j = A^{-1}$  für alle  $j$ , wäre  $E_n(a) = A \{ 1 - (1 - A^{-1})^n \}$ ; dieser Sonderfall zeichnet sich durch bestimmte Extremaleigenschaften aus.“

Im folgenden Beispiel wird ein Lebensraum gewählt, dessen Turbellarienbestand von nur 4 Arten, mit einem prozentuellen Gefüge von 40, 30, 20 und 10% gebildet wird. „Gegeben ist eine Population, welche 4 verschiedene Arten ( $A = 4$ ) mit den relativen Häufigkeiten:  $p_1 = 0,2$ ;  $p_2 = 0,3$ ;  $p_3 = 0,1$ ;  $p_4 = 0,4$  enthält.

Die Erwartungswerte von  $a$  als Funktion der Stichprobenumfänge sind nach obiger Formel zu berechnen.

$$E_n(a) = 4 - 0,8^n - 0,7^n - 0,9^n - 0,6^n.$$

$n$	$E_n(a)$
1	1
2	1,7
3	2,2
4	2,56
·	·
·	·
10	3,51
·	·
·	·
100	3,99997
·	·

Im Anschluß unsere empirischen Werte: 28 Proben und deren Summen aus dem oberen Verbreitungsgürtel von *Corallina rubens* (Sampieri, Südsizilien) zeigen uns, daß die Zahl der im Gebiete aufgefundenen Arten mit der Individuenzahl in einem bestimmten Verhältnis wächst (Punkt a). Der Verlauf der Kurve läßt z. B. voraussagen, daß man 30 Arten aus diesem Gebiete erst nach einer Untersuchung von 1000 bis 1500 Individuen gewinnen wird. Die Untersuchung von 50 Individuen wird uns 8 bis 10 Arten in die Hände spielen. Exakt bestimmbar durch den Erwartungswert  $E_n(a)$ .

Vergleichen wir den Verlauf der Kurve des *Corallina*-Biotopes mit jener, die das Mittel von 22 Proben und Probensummen aus *Posidonia oceanica* (Capo di Sorrento, Neapel) darstellt, so zeigt sich bei dieser eine geringere Neigung. Diese ist ein Indicator für ein mengenmäßig gleichmäßigeres Artengefüge (Punkt b). Die Neigung läßt — solange das Artengefüge noch nicht annähernd durch die Untersuchung erschöpft wurde — bei gleichen Probenumfängen größere Artenzahlen erwarten. Die weiteren Beziehungen, die sich aus der Lage dieser Kurve ergeben, haben nur bedingte Geltung.

Die erste wird uns durch den Verlauf der übrigen Kurven verdeutlicht. Die Resultante aus Proben, die lediglich die Kronenregion von *Cystosira mediterranea* umfassen, liegt sehr flach. Mit anderen Worten, es wurde ein kleiner und einheitlicher Lebensraum getroffen, in welchem einige, wenige Spezialisten weitaus dominieren. Es ist der Fall denkbar, die Lebensorte einer Art so scharf herauszuschälen, daß diese allein das Feld bestreitet. Man spricht dann gewöhnlich nicht mehr von einem Biotop. Die Resultante, die sich aus den Probensummen ganzer Litoralprofile aufbaut, ist die steilste. Nachdem auf diese Weise verschiedene Biotope eines Litoralquerschnittes getroffen sind, wird das Gefälle der Arten eingeebnet. Es bildet sich damit die Regel — nun quantitativ und bezogen auf die Turbellarien des mediterranen Felslitorales —, daß, bei gleicher Individuenzahl, die gewonnenen Artenzahlen mit der Größe des Untersuchungsgebietes steigen. Dieser Umstand wird für unsere Tiergruppe durch die Lage des Summenpunktes „Felslitoral des westlichen Mittelmeeres“ weiter unterstrichen. Die Steilheit unserer Kurven kann somit auch ein Zeichen dafür sein, daß das Untersuchungsgebiet bereits mehrere Biotope, ja sogar Faunengebiete

umfaßt (Punkt b 1). Wie aber eingangs gezeigt, ist das nicht zwingend, sondern nur ein mögliches Faktum, eine der Ursachen, die das Mengengefüge von Artenbeständen bestimmen.

Die zweite bedingte Beziehung macht wahrscheinlich, daß Bestände, die sich durch ein geringeres Artengefälle auszeichnen, verhältnismäßig früher einen bestimmten Grad qualitativer Erfassung erreichen lassen (Punkt b 2). Die dritte, daß sich bei diesen eine Erschöpfung des biotopeigenen Artenbestandes — durch die Änderung der Charakteristik der Kurve — klarer abzeichnen wird (Punkt b 3). Diese Beziehungen setzen voraus, daß man es mit Biotopen annähernd gleicher Artenzahlen zu tun hat, bzw. überhaupt Lebensräume getroffen hat, die sich durch ein zahlenmäßig limitiertes Artengefüge bezeichnen lassen.

Die wesentlichste Aussage, nämlich über den Umfang und die Faßlichkeit des Artengefüges eines untersuchten Raumes, liefert jedoch die Änderung des Kurvenverlaufes selbst (Punkt c). Das Einsetzen einer neuen Charakteristik im Ablauf der Kurve bedeutet statistisch den Eintritt in eine neue Gefälleordnung des Artengefüges, ökologisch den Übergang in die nächst untergeordnete Gruppe quantitativer Beteiligung am Aufbau der Biocoenose (Remane 1940). Remane unterscheidet vier Grade der Zugehörigkeit (p. 36): biotopeigene —, biotopverwandte Arten, Nachbarn und Irrgäste. Diese Einteilung gewinnt ihren hohen ökologischen Aussagewert nicht durch eine bloße quantitative, sondern vor allem durch eine biologische Charakteristik der Gruppen. Die Nachteile unserer Methode bestehen darin, daß über den bloßen Zahlen-Zusammenhang hinaus keine kausale Verknüpfung, sondern nur Wahrscheinlichkeit wechselnder Größe gewonnen wird; ihr Vorteil, daß noch vor einer Kenntnis der biologischen Beziehungen der Arten zum untersuchten Raum Hinweise auf die annähernde artliche Begrenzung der Biozönose gewonnen werden können.

Die Lage des Knickes (des Ortes stärkster Krümmung) gibt einen Hinweis auf den Umfang des Artenbestandes (Punkt c 1). Wir erkennen im *Posidonia*-Beispiel der Abb. 3 einen sehr deutlichen Wendepunkt. Er macht wahrscheinlich, daß mit knapp 25 Arten, bzw. mit 80 untersuchten Individuen die biotopeigenen Formen bereits erfaßt wurden, gib jedoch unmittelbar keinen Aufschluß darüber, ob sich die Zahl der folgenden Arten tatsächlich

nur aus Nachbarn und Irrgästen zusammensetzen. Mehr Unsicherheit bietet das *Corallina*-Beispiel.

Die verschiedene Deutlichkeit des Knickes selbst ist ein Indikator für die artliche Geschlossenheit des untersuchten Raumes (Punkt c 2). Sie gibt einen wertvollen Hinweis auf das Vorliegen eines bestimmbar begrenzten Artenbestandes.

Endlich macht sich die Streuung als eine Abhängige von Probenumfang und Bestands-Homogenität geltend (Punkt d), jedoch nur ganz grob. Die bloße Berücksichtigung des Individuen-Arten-Verhältnisses vermag nicht mehr herzugeben.

## 2. Der Biotop.

Im folgenden Beispiel soll die Homogenität des Arten- und Individuenbestandes von Lebensräumen untersucht werden. Ich wähle dazu den von *Cystosira mediterranea* bestandenen Raum des Felslitorales des Golfes von Neapel in den Monaten April und Mai.

In der Praxis bewährte es sich, quantitative und qualitative Vergleichsuntersuchungen zu trennen, da die Resultate verschiedene Inhalte besitzen. Die quantitativen bestimmen die Individuenzahlen pro Flächeneinheit oder Raumgröße und zeigen nur geringe, meist von der Bewuchsdichte der bestandsbildenden Pflanzenarten abhängige Variation. Da Mengenbestimmungen allein nur selten genügen, um die Einheitlichkeit und die Grenzen von Turbellariengesellschaften klarzustellen, selbst zu Fehlschlüssen Anlaß geben können, empfiehlt es sich, die Individuenzahlen einheitlicher Proben auf 100% zu relativieren. Es bietet sich damit die Möglichkeit den Vergleich, bezogen auf jede Art und ihre jeweilige prozentuelle Beteiligung am Aufbau des realen Gesamtbestandes, mit geringsten Fehlern durchzuführen.

Bereits der Vergleich zweier Proben eines bestimmten Gebietes ist aufschlußreich. Die gewonnene Sicherheit wird aber durch eine größere Zahl von Proben, die das zu untersuchende Gebiet gleichmäßig sondieren, erhöht, vor allem aber durch die Kombinatorik, die Vergleichsmöglichkeit jeder Probe zu allen übrigen. Wir verwenden im vorliegenden Falle 5 räumlich und zeitlich auseinanderliegende Untersuchungen (Proben A—E) und gewinnen damit 10 Vergleiche.

Rechnerisch ist der Vorgang folgender: als gemeinsame Basis wird die Individuensumme der Proben ( $\Sigma I$ ), relativiert auf 100% ( $\Sigma\%$ , Abszisse der Abb. 4—6) verwendet. Jede Art wird den kombinatorisch möglichen Vergleichen unterzogen, wobei der Deckungsgrad des Anteiles der Art einer Probe mit ihren Anteilen am Aufbau der übrigen Artengefüge in Prozenten berechnet wird



(AB%, AC% usf.). Daraus ergeben sich die Mittelwerte, Maxima und Minima (MW%, Ma% und Mi%, Ordinate der Abb. 4—6) der Übereinstimmung je Art. Ein Hundertstel des Mittelwertes einer Art, mit ihrer Basis multipliziert, liefert den artlichen Differenz-Wert (DW%), ihren Anteil an der Deckungsgleichheit der untersuchten Faunenbestände. Die Summe der Differenz-Werte

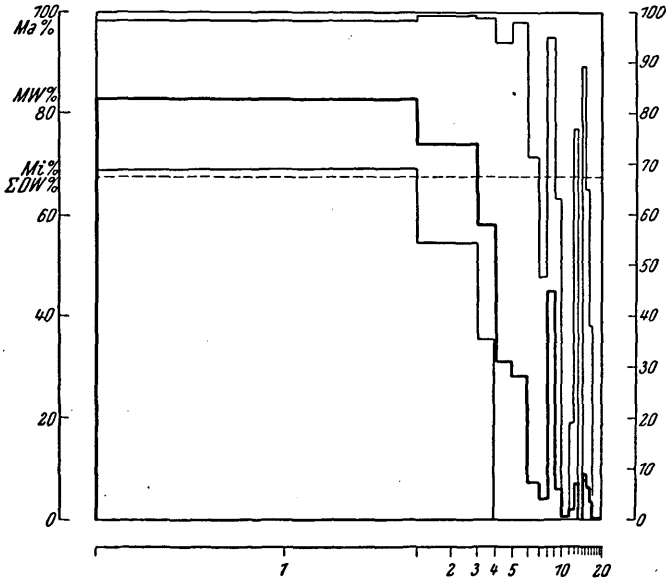


Abb. 4. Diagramm der Homogenitätsuntersuchung im Raume von *Cystosira mediterranea* des Golfes von Neapel in den Monaten April und Mai. Entlang der Abszisse sind die Individuensummen der Arten, nach der Häufigkeit, geordnet in Prozenten aufgetragen (Basis, siehe Text;  $\Sigma\%$ , siehe Tabelle). Entlang der Ordinate ist der Grad der Deckungsgleichheit, im Mittel und in den Extremwerten, je Art wiedergegeben (Ma%, MW% und Mi%). Der Deckungsgrad des Schaubildes entspricht der Homogenität des untersuchten Raumes.

aller beteiligten Arten ergibt den Grad der gesuchten Homogenitätsgröße ( $\Sigma DW\%$ ).

Die Berechnung ergibt eine Deckungsgleichheit von über 67%, d. h., daß die immer verschiedenen Mosaik aus Arten und Individuen, die das bezeichnete *Cystosira*-Gebiet an verschiedenen Stellen besiedeln, einander im Durchschnitt mit über  $\frac{2}{3}$  ihrer Bauelemente entsprechen.

Arten	A	B <sup>1)</sup>	C	D	E	Σ I	Σ%
<i>Convoluta convoluta</i> (Abild.)	28	99	28	53	26	234	63,2
<i>Paramesostoma neapolitanum</i> (Graff)	5	20	8	11	4	48	13
<i>Vorticeros auriculatum</i> (Müller)	1	4	3	4	1	13	3,51
<i>Polycystis naegeli</i> Köll.	4	—	4	3	1	12	3,25
<i>Pseudostomum klostermani</i> (Graff)	4	5	2	1	—	12	3,25
<i>Trigonostomum venenosum</i> (Ulj.)	—	—	4	—	5	9	2,44
<i>Acmostomum dioicum</i> Meczn.	4	—	2	—	—	6	1,62
<i>Trigonostomum setigerum lunulatum</i> Graff	1	2	—	2	1	6	1,62
<i>Myostoma</i> n. gen. <i>pulchellum</i> (Ulj.) emend. i. l.	2	—	—	—	3	5	1,35
<i>Haploplanella multifida</i> n. sp. i. l.	—	—	—	—	5	5	1,35
<i>Amphiscolops cinereus</i> (Graff)	2	1	—	—	—	3	0,81
<i>Proxenetes axi</i> n. sp. i. l.	1	2	—	—	—	3	0,81
<i>Trigonostomum penicillatum</i> (O. Schm.)	—	—	2	—	—	2	0,54
<i>Monoophorum striatum</i> (Graff)	—	—	1	—	1	2	0,54
<i>Microstomum papillosum</i> (Graff)	—	—	—	1	1	2	0,54
<i>Pseudostomum quadrioculatum</i> (Leuck.)	1	1	—	—	—	2	0,54
<i>Zonorhynchus</i> (?) sp. <sup>2)</sup>	—	—	—	—	2	2	0,54
<i>Leptoplana</i> sp. (juvenil) <sup>2)</sup>	—	—	2	—	—	2	0,54
<i>Promesostoma solea</i> (O. Schm.)	—	1	—	—	—	1	0,27
<i>Amphiscolops langerhansii</i> (Graff)	—	1	—	—	—	1	0,27
20	53	136	56	75	50	370	

<sup>1)</sup> Die Probe B bezieht sich auf eine Untersuchung der doppelten Testfläche.

<sup>2)</sup> Die unsicheren Formen müssen hier mit in die Tabelle aufgenommen werden, da nur dadurch die für die Berechnung notwendige Basis von 100% erreicht wird.

Aus dem Diagramm (Abb. 4) sind noch weitere quantitative Beziehungen zu entnehmen, die jedoch im einzelnen wieder in die Gebiete der Variationsstatistik und der Ökologie leiten. Nur wenige von ihnen seien daher hier erwähnt. Der allgemeine Abfall der Staffeln gegen den Bereich der seltenen Arten folgt vor allem den Gesetzen der Statistik. Arten, die nur mit wenigen Individuen in den Proben aufscheinen, bei welchen es bereits dem Zufall überlassen bleibt, ob eines ihrer Individuen in der Probe aufgegriffen wurde oder nicht, haben naturgemäß geringere Chance, hohe Übereinstimmungsgrößen zu erreichen. Dieser Zusammenhang spiegelt sich ebenso in der Vergrößerung des Feldes, welches sich bei den Einzelarten zwischen den Maximal- und Minimalwerten ausbreitet. Weiters wird damit von neuer Seite die Tatsache beleuchtet, daß die Homogenitätsgröße in einer zwingenden Abhängigkeit steht von der Relation zwischen Probenumfang und den Ausdehnungen (damit immer wieder den Gliederungen) des untersuchten Raumes.

A%	B%	C%	D%	E%	AB%	AC%	AD%	AE%	BC%	BD%	BE%	CD%	CE%	DE%	Ma% MW%	Mi%	DW%	
53	72,7	50	70,6	52	73,6	94,5	75	98,6	69	97,2	71,7	70,9	96	73,8	98,1	83	69	52,2
9,5	14,7	15,3	14,6	8	64,7	66,5	65,1	84,2	97,2	93,3	54,4	98	56	60,4	99,3	74,6	54,5	9,7
1,9	2,94	5,35	5,3	2	64,5	35,5	35,9	95	55	005,5	68	9	37,4	37,7	99	58,3	35,5	2,05
1,9	2,94	5,35	5,3	2	64,5	35,5	35,9	95	00	55,5	68	99	37,4	37,7	90	58,3	35,5	2,00
7,5	—	7,15	4	2	—	94	35,3	26,7	—	—	—	56	28	50	94	31,2	—	1,01
7,5	3,68	3,57	1,3	—	49,2	47,7	17,4	—	98	35,4	—	36,3	—	—	98	28,4	—	0,92
—	—	7,15	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	71,5	—	71,5	7,1	—	0,173
7,5	—	3,57	—	—	—	47,6	—	—	—	—	—	—	—	—	47,6	4,8	—	0,076
1,9	1,47	—	2,6	2	77,3	—	73	95	—	56,5	73,5	—	—	77	95	45,2	—	0,732
3,8	—	—	—	6	—	—	—	63,3	—	—	—	—	—	—	63,3	6,3	—	0,085
—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3,8	0,73	—	—	—	19,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19,2	1,9	—	0,0154
1,9	1,47	—	—	—	77,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	77,3	7,7	—	0,0625
—	—	3,57	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	1,79	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	89,5	—	89,5	9	—	0,0485
—	—	—	1,3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	65	—	6,5	—	0,035
1,9	0,735	—	—	—	38,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	38,8	3,8	—	0,0205
—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	3,75	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	0,735	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	0,735	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ΣDW 67,43%

Ökologische Hinweise bieten uns jene Arten, die aus dem allgemeinen Gefälle herausfallen. Im vorliegenden Falle die achte Art unserer Häufigkeitsreihe, *Trigonostomum setigerum lunulatum*, die, obwohl nur mehr mit 1,6% am Aufbau des Artengefüges beteiligt, einen Deckungsgrad von im Mittel 45% erreicht. Es ist damit

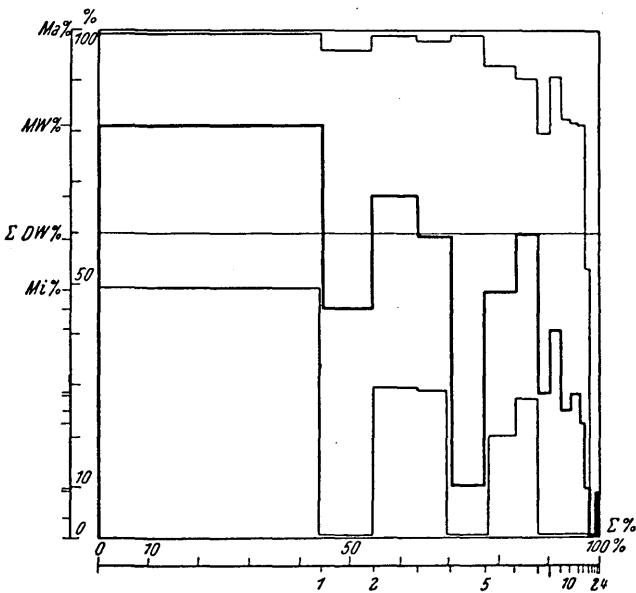


Abb. 5. Diagramm der Homogenitätsuntersuchung im Raume des eulitoral Verbreitungsgebietes von *Corallina rubens* an der Küste von Südsizilien, in den Monaten Juli und August. (Bezeichnungen wie in Abb. 4).

wahrscheinlich gemacht, daß diese Art für die Zusammensetzung der Biozönose typischer ist, als die häufigeren Arten *Trigonostomum venenosum* und *Acmostomum dioicum*. Ich habe schon früher darauf verwiesen, daß sich aus Zahlenverhältnissen biologische Beziehungen nicht zwingend ableiten lassen, jedoch Hinweise unmittelbar abzeichnen. Hinsichtlich der Diskussion, ob Biotope durch die gesamte Artenreihe oder durch die seltenen Arten genauer zu bezeichnen wären, konnten wir bereits sehen, daß die Artenreihe vom Untersuchungsumfang, dem Artengefälle und der relativen Größe des untersuchten Raumes abhängt. Die verschiedenen zahlenmäßigen Bindungen der seltenen Arten an den Biotop stehen in keinem notwendigen Zusammenhang mit dem durchschnittlichen

Quantum ihres Auftretens. Ihre Charakteristik zeigt das Homogenitätsdiagramm.

Die Größe des Deckungswertes  $\Sigma MW\%$  bezeichnet den Grad der Homogenität des Lebensraumes, die Qualität des Gefüges ist jedoch aus der Art des Gefälles zu entnehmen. Dazu ein weiteres Beispiel: Homogenitätsuntersuchungen von 6 Proben im oberen Bewuchsstreifen von *Corallina rubens*, in den Monaten Juli und August in Südsizilien ergaben den ganz ähnlichen Deckungsgrad von ca. 60%. Dennoch zeigt das Diagramm (Abb. 5) ein wesentlich anderes Gefüge.

Arten	$\Sigma\%$	MW%	DW%
<i>Convoluta convoluta</i> (Abild.)	44,5	81,2	36,2
<i>Trigonostomum quadrifolium</i> n. sp. i. l.	9,85	45,1	4,44
<i>Phonorhynchus</i> sp.	8,95	67,5	6,05
<i>Trigonostoma venenosum</i> (Uljanin)	6,8	59,5	4,05
<i>Westbladiella falcifera</i> n. sp. i. l.	6,62	10,6	0,74
<i>Plagiostomum girardi</i> (O. Schm.)	6,25	48,7	3,05
<i>Allostoma austriacum</i> (Graff)	4,1	60,5	2,48
<i>Trigonostomum setigerum</i> O. Schm.	2,5	28,7	0,72
<i>Promesostoma solea solea</i> (O. Schm.)	2,14	41	0,88
<i>Trigonostomum penicillatum</i> (O. Schm.)	1,98	25,2	0,5
<i>Vorticeros auriculatum</i> (Müller)	1,61	28,2	0,455
<i>Gyatrix hermaphroditus</i> Ehrenb.	1,25	22,6	0,285
<i>Macrostomum appendiculatum</i> (O. Fabr.)	0,89	9,6	0,085
<i>Marinellia lingulifera</i> n. g. n. sp. i. l.	0,535	—	—
<i>Paramesostoma neapolitanum</i> (Graff)	0,356	—	—
<i>Stylochus plessisii</i> Lang	0,356	9,15	0,035
<i>Lioniella petiti</i> n. g. n. sp. i. l.	0,178	—	—
<i>Proxenetes gracilis</i> Graff	0,178	—	—
<i>Promesostoma marmoratum</i> (M. Schultze)	0,178	—	—
<i>Myostoma</i> n. g. <i>pulchellum</i> (Ulj.) emend. i. l.	0,178	—	—
<i>Zonorhynchus</i> (?) sp.	0,178	—	—
<i>Sopharynx oculatus</i> (Pereyasl.)	0,178	—	—
<i>Haploplanella multifida</i> n. sp. i. l.	0,178	—	—
<i>Microstomum papillosum</i> (Graff)	0,178	—	—

24

 $\Sigma DW$  59,97%

Das Diagramm zeigt, daß eine Gruppe von Formen eine wesentlich geringere Konstanz des Auftretens zeigt. Das ist vor allem *Westbladiella falcifera*, aber auch die Arten *Trigonostomum quadrifolium*, *T. setigerum* und *T. penicillatum* folgen dieser Tendenz. Ebenso weist die ungleich größere Streuung darauf hin, daß wir es mit anderen Verhältnissen zu tun haben als im Falle des *Cysto-*

*sira*-Gebietes. Es lag nahe, daß es sich um einen Lebensraum handle, in welchem sich unterschiedliche Gesellschaften durchdringen, oder daß als innere Ursache der Unregelmäßigkeit z. B. Konkurrenz von Arten einzusetzen wäre. In der Tat zeigte sich, daß die obersten Gebiete von *Corallina rubens* nach der Gestalt der Felsen von *Enteromorpha*- und *Polysiphonia*-Beständen unterlagert werden, die mit ihrem Reichtum an weichem Sediment eine für das Gebiet ungewöhnliche Fauna mit sich bringen. *Macrostomum appendiculatum* ist ein typischer Vertreter dieses Lebensraumes.

Der Aussagewert unserer Homogenitäts-Untersuchungen wird sehr erhärtet, wenn die Methode zum Vergleich zweier, schon äußerlich unterschiedlicher Biotope herangezogen wird. Im Folgenden der Vergleich eines Bestandes von *Cyosira mediterranea* mit einem unmittelbar benachbarten Bestand von *Posidonia oceanica* (Capo di Sorrento):

Arten	DW%
<i>Convoluta convoluta</i> (A bild.)	—
<i>Polycystis naegeli</i> Köll.	1,84
<i>Trigonostomum penicillatum</i> (O. Schm.)	1,25
<i>Paramesostoma neapolitanum</i> (Graff)	—
<i>Trigonostomum venenosum</i> (Uljanin)	1,68
<i>Gyratrix hermaphroditus</i> Ehrenb.	—
<i>Promesostoma solea solea</i> (O. Schm.)	0,142
<i>Microstomum rubromaculatum</i> (Graff)	—
<i>Plagiostomum girardi</i> (O. Schm.)	—
<i>Vorticeros auriculatum</i> (Müller)	—
<i>Trigonostomum setigerum</i> O. Schm.	1,14
<i>Sopharynx oculatus</i> (Pereyasl.)	—
<i>Lioniella petiti</i> n. g. n. sp. i. l.	—
<i>Pseudostomum klostermanni</i> (Graff)	—
<i>Proxenetes axi</i> n. sp. i. l.	0,665
<i>Monophorum striatum</i> (Graff)	0,386
<i>Zonorhynchus</i> (?) sp.	0,386
<i>Acmostomum dioicum</i> Meczn.	—
<i>Myostoma</i> n. g. <i>pulchellum</i> (Ulj.) emend. i. l.	—
<i>Haploplanella multifida</i> n. sp. i. l.	—
<i>Promesostoma marmoratum</i> (M. Schultze)	—
<i>Aphanostoma diversicolor</i> Örst.	—
<i>Convoluta hipparchia</i> Pereyasl.	—
<i>Prothiostomum siphunculuss</i> D.-Chiaje	—
<i>Amphiscolops cinereus</i> (Graff)	—
<i>Microstomum papillosum</i> (Graff)	—
<i>Pseudostomum quadrioculatum</i> (Leuck.)	—
<i>Amphiscolops langerhansii</i> (Graff)	—

Daraus ergibt sich ein Diagramm (Abb. 6), dessen Charakteristik jenen (Abb. 4 und 5) homogener Gebiete spiegelbildlich entgegengesetzt ist. Die dominanten Arten zeigen wenig oder überhaupt keine Übereinstimmung, und die Streuung im Bereiche der seltenen Arten breitet sich gegen den Abschnitt größerer Deckungsgleichheit aus. Quantitativ ist die mangelnde Übereinstimmung

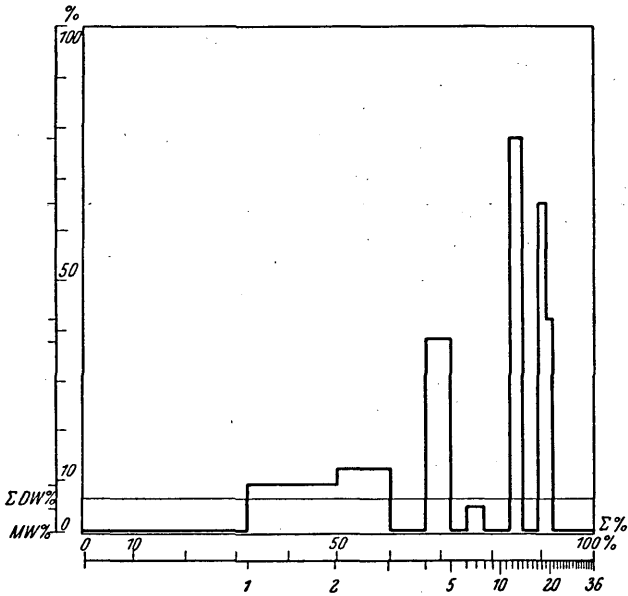


Abb. 6. Homogenitätsvergleich zweier benachbarter Pflanzenbestände (*Cystosira mediterranea* und *Posidonia oceanica*) des Golfes von Neapel. Capo di Sorrento, in den Monaten Mai und Juni, (Bezeichnungen wie in Abb. 4.)

durch unseren Wert  $\Sigma DW\%$  ausgedrückt, der den geringen Ausagewert der Streuung im seltenen Bereich, in Abhängigkeit vom Gewicht der Individuenzahlen, berücksichtigt, und da die Deckungsgleichheit der beiden Lebensräume nicht mehr als 7,5% beträgt, sind wir gewiß berechtigt, von zwei verschiedenen Biotopen zu sprechen, obwohl es sich um aneinandergrenzende Pflanzenbestände derselben Tiefenlage handelt. Die Übereinstimmung zwischen *Posidonia*-Gesellschaften und solchen der angrenzenden Sandgebiete ist noch geringer. Dieses Ergebnis ist jedoch nicht so überraschend, da man bereits im voraus mit verschiedenen Lebensformen rechnen durfte (s. Remane 1943). Die Untersuchung der

Homogenität von Turbellarienbeständen versetzt uns damit in die Lage, noch vor einer Kenntnis der klimatischen Bedingungen und biologischen Zusammenhänge Aussagen zu treffen über die Gliederung der benthonischen Lebensräume. Aussagen, gefaßt in Prozenten der Faunengleichheit je Art und Individuum, die uns ein objektives Vergleichen ermöglichen, nach Untersuchungsgenauigkeit und der Dimension des geprüften Raumes. Diese metrische Erfassung von Artenbeständen ermöglichte es, bei meinen Untersuchungen sich der dynamischen Seite des komplexen Gefüges zu nähern, indem nicht die Grenzen zwischen den Tiergesellschaften festgelegt werden müssen, sondern die Gesetze der Gefälle zwischen ihnen.

Im einzelnen verweist uns das Ergebnis wieder auf bestimmte Artengruppen. Im vorliegenden Falle auf das etwas andere Verhalten der Kalyptorhynchier und der drei Arten der Gattung *Trigonostomum* der beiden Lebensräume. Man möchte annehmen, daß es sich um euryöke Formen handle, die in verschiedenen Artengefügen gleichmäßig vorzukommen vermögen. Soweit meine Untersuchungen bisher Material lieferten, ist das nicht der Fall. Horizontale Zerlegung von Pflanzenbeständen des Felslitorales in Kronen-, Stamm- und Sedimentregion erläuterten den schichtenweisen Aufbau der Besiedlung und die Art der Vergöberung, der wir mit der projizierenden Zusammenfassung solcher Zonen unterworfen sind. Der Besiedlungswechsel in den grünen Abschnitten von Pflanzengesellschaften zieht gewöhnlich noch keinen Besiedlungswechsel in der Sedimentregion nach sich, die sich unverändert unter einer Reihe von Faunenbezirken durchzuziehen vermag. Die Kleinräumigkeit solcher Betrachtung läßt die Einzelart in den Vordergrund treten.

### 3. Die Art.

Die Schwierigkeit autökologischer Probleme liegt in der Komplexität rein biologischer Fragestellung, die diese mit sich bringen. In unserer methodisch quantitativen Untersuchung treten sie nicht in den Vordergrund. Das quantitativ gewonnene Material eignet sich in derselben Weise zur Verfolgung der Verteilungsprofile der einzelnen Arten, wie zur Absteckung ihrer Verbreitungsgrenzen.

Als Beispiel sei hier der Anteil von haptischen Formen (*Macrostomum appendiculatum* [O. Farb.] und *Monocelis longiceps*



[A nt. Dug.] und einer ausgesprochenen Schwimmform (*Convoluta convoluta* [Abild.]) an der Faunenzusammensetzung eines

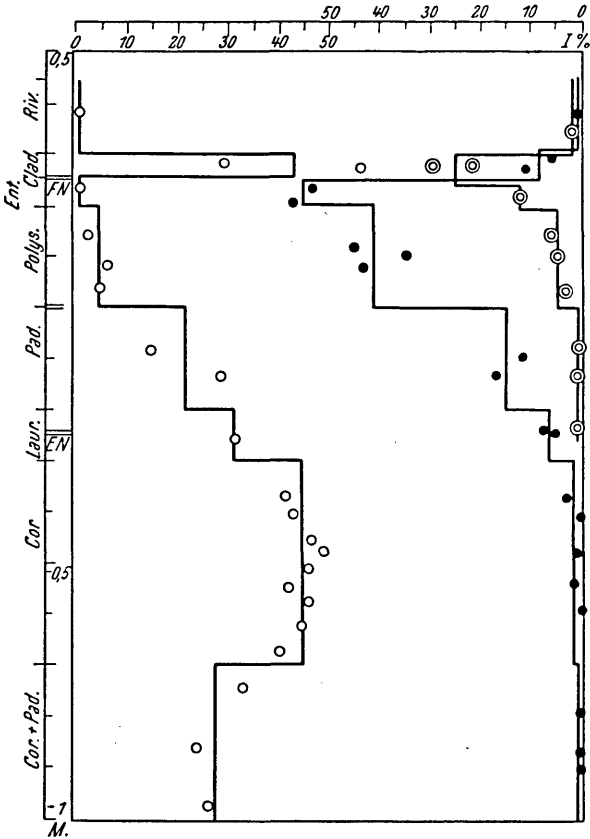


Abb. 7. Profil durch das Eulitoral der Hartbodengebiete in Südsizilien, bei Punta Regiolione, für die Monate Juli, August und September. Es umfaßt den Bereich von 0,5 m über dem Gezeiten-Mittelniveau bis zu einer Tiefe von 1 m. Die Proben geben den prozentuellen Anteil dreier Arten an der Zusammensetzung der Turbellarienbestände an: O *Convoluta convoluta* (von links aufgetragen), ● *Macrostomum appendiculatum* und ⊙ *Monocelis longiceps* (die haptischen Formen von rechts aufgetragen). Die Probenwerte wurden in den einzelnen Algengebieten zu Mittelwertstafeln zusammengefaßt; *Rivularia* (?) sp., *Cladophora* spp., *Enteromorpha compressa*, *Polysiphonia* spp., *Padina pavonia*, *Laurencia papillosa*, *Corallina rubens* (oberes Gebiet), *Corallina rubens* und *Padina pavonia* (mittleres Gebiet).

Litoralprofile herangezogen (Abb. 7). Das Diagramm zeigt einen Querschnitt durch einen Teil des Eulitorales der südsizilianischen

Felsküste. Man erkennt die Gipfel der Bodenformen in der Höhe des Flutniveaus, in den Preß-Schlamm-Gebieten der oft nur zentimeterbreiten *Enteromorpha*- und *Polysiphonia*-Gürtel (Macrostromum), sowie noch höher in der *Cladophora*-Zone der Flut-Tümpel (*Monocelis*). *Convoluta* wird hingegen in den Austrocknungsgebieten deutlich verdrängt, gewinnt noch eine zahlenmäßig

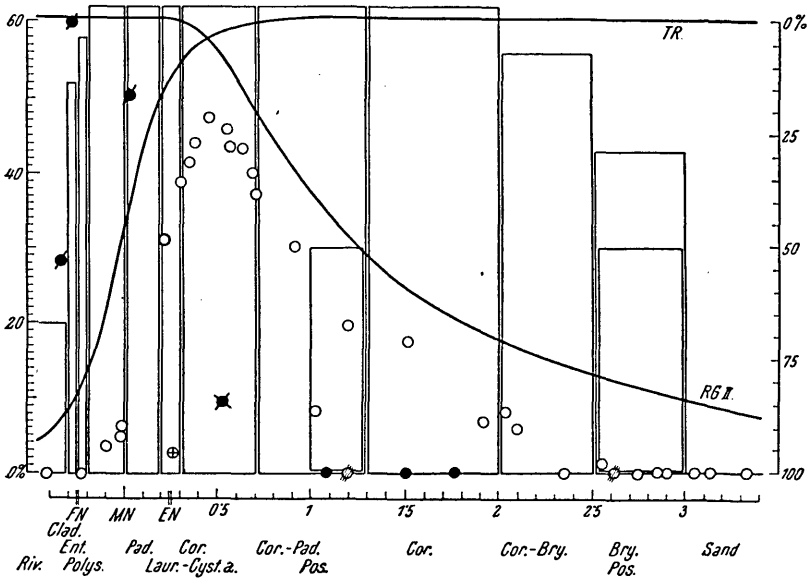


Abb. 8. Die vertikale Verbreitung von *Convoluta convoluta* (Abildg.) im Felslitoral von Südsizilien, im Hochsommer. Die Werte sind in Prozenten des Anteiles am jeweiligen Artengefüge angegeben und nach Tiefen (Flutniveau bis 3 m Tiefe) geordnet. ○ bedeutet Proben aus normal exponierten Gebieten, ⊕ aus *Cystosira abrotanifolia*, ⊗ aus *Posidonia oceanica*, ⊗ aus Flutseen, ⊗ aus Sedimentschichten und ● aus Schatten-Gesellschaften. Die Höhe der Algenfelder gibt den geschätzten Deckungsgrad auf den Felsflächen an. Unter den Pflanzengebieten (siehe Text zu Abb. 7) bedeutet ferner: CYST. A. *Cystosira abrotanifolia*, BRY. *Bryopsis* sp. TR. die Kurve der Austrocknungshäufigkeit, RG-II den Rotlichtabfall (bezogen auf 100% Oberlicht).

größere Bedeutung in den abflußlosen Flutseen, ihr Hauptverbreitungsgebiet liegt jedoch im seichten, nicht mehr trockenfallenden Wasser. Es wird damit das Vorkommen verschiedener Verteilungstendenzen im projiziert gleichen Lebensraum belegt.

Zur Erforschung der Verteilungstendenzen selbst kann die quantitative Methode nur einen Teil beitragen, nämlich die mög-

lichst exakte Determination der quantitativen Verteilungszustände. Ein solches Beispiel ist in Abb. 8 wiedergegeben, das sommerliche Bild der Tiefenverbreitung von *Convoluta convoluta* (Abildg.). Die Werte sind in Prozenten des Anteiles an der Turbellarienfauna der 40 Proben eingetragen. Es zeigt sich dabei, daß das Vorkommen einer Binomialkurve entspricht, die in einer Tiefe von 0,5 m ihren Gipfel hat. Die Verbreitungsgrenzen liegen im Flutniveau und in einer Tiefe von 2,5 m. Drei Punkte (●) liegen außerhalb des Verteilungsbildes. Es handelt sich dabei sämtlich um Proben aus Flutseen, die der Austrocknung nicht ausgesetzt sind. Damit wird wahrscheinlich gemacht, daß die obere Verbreitungsgrenze der Art durch den Faktor der Austrocknung bestimmt wird. Sieben Punkte befinden sich deutlich innerhalb der generellen Verteilungskurve. Sie stammen aus drei verschiedenen Biotopen: Erstens aus Pflanzen, deren Gestalt den vorliegenden kleinen Schwämmern das Bestehen gegen die Wasserbewegung nicht gestattet ( $\oplus$  *Cystosira abrotanifolia* und  $\otimes$  *Posidonia oceanica*). In diesem Zusammenhange verweise ich auf die Untersuchungen meines Freundes v. Wieser (Ruffo S. und W. v. Wieser 1952), der im Zuge unserer Arbeiten an diesem Fundort ein umgekehrtes Verhalten der Amphipoden nachweisen konnte. Zweitens handelt es sich um eine Probe, die nur die Substratschichten unter den *Corallina*-Beständen herausgriff. Ich habe schon weiter oben auf die Schichtung dieser Lebensräume verwiesen. Drittens handelt es sich um die Untersuchung schattenliebender Bestände (●), *Halimeda tuna*, *Udotea desfontainii* und *Vidalia volubilis* senkrechter Abbrüche oder Überhänge. Diese Räume unterscheiden sich von den besonnten *Corallina*-Gebieten generell durch eine beträchtliche Verminderung der aufgestrahlten Gesamthelligkeit, besonders der langwelligen Anteile. Da ich die Tiere niemals in Spalten oder größeren Tiefen angetroffen habe und die Physiologie der Art wesentlich von der Symbiose mit ihren Zooxanthellen bestimmt sein wird, könnte die untere Verbreitungsgrenze durch die auf den Biotop treffende Lichtmenge limitiert sein.

Abb. 8 zeigt die versuchsweise Zuordnung der Kurven der prozentuellen Austrocknungshäufigkeit (TR.) und den Abfall des roten Spektralbereiches (RG II.), im Maßstabe dem maximalen Auftreten der Art zugeordnet. Die Übereinstimmung der Gefälle macht eine Abhängigkeit unserer *Convoluta convoluta* von der Aus-

trocknung und dem Lichtgenuß sehr wahrscheinlich, wenngleich diese beiden Faktoren zur Erklärung ihrer Gesamtverbreitung unzureichend sein mögen. Wieder gelangen wir zu physiologischen Problemen, die jedoch jenseits unserer methodischen Fragestellung liegen. Das läßt erkennen, daß uns die geschilderten Methoden auch im Bereiche der Autökologie kausale Zusammenhänge nicht zwingend festlegen lassen, jedoch vor jeder Kenntnis der komplexen biologischen Zusammenhänge Zahlen liefern, die solchen Zusammenhängen einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit verleihen.

### Zusammenfassung.

Die vorliegende Arbeit liefert aus dem marinen Raum konkrete Beispiele zur ökologischen Bearbeitung benthonischer Turbellarienbestände mit quantitativen Methoden, besonders zur Überwindung des unbefriedigenden Standes unserer Kenntnisse der Verteilungsgesetzmäßigkeiten im Felslitoral (A).

Die angegebenen Methoden betreffen sowohl die quantitative Gewinnung der Proben (B), als auch der Turbellariengesellschaften aus diesen (C). Sie zeigen eine regionale Gliederung in Sandgebiete, tiefe Weichböden und das Felslitoral, sowie eine Auffassung der Pflanzenbestände als Substrat.

Die Tauchmethode ermöglicht selbst im Felslitoral die Auswahl der Biotope, quantitative Aufsammlung und mikroklimatische Untersuchungen. Sie ließ die Arbeitsweise von Dredge und Bodengreifer als unzureichend erkennen.

Die Materialgewinnung beruht vor allem auf dem selbständigen Auswandern der Tiere aus dem Substrat durch Steuerung der Taxien mit Hilfe der Verschiebung der natürlichen Klimaten  $O_2$  und  $CO_2$  gegen 0, bzw. 3,1 mg/L (C 1). Ferner auf der Determination der Arten, nach ausschließlich am lebenden Tiere kenntlichen diagnostischen Merkmalen (C 2). Die im großen Durchschnitt erreichte Determinationsrate von 93% wird weiter durch Einschaltung der juvenilen Formen nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit auf nahezu 100% erhöht und korrigiert (C 3). Unter den Kontrollverfahren zeigt besonders die Prüfung des Artenanfalles, durch Gewinnung ökologischer Typen in ihren Beziehungen zur Lokomotionsweise und den Gasspiegeln, eine statistisch wertvolle Kontrolle (C 4). Der Vergleich mit den Methoden der Sand- und

Schlammbearbeitung zeigt deren allgemeine Abhängigkeit von der physikalischen Wirkung des Substrates und der Biologie der regionalen Formengruppen.

Die Möglichkeiten der Methode werden in drei Beispielen erläutert (D). Sie alle liefern Ergebnisse vor einer Kenntnis der kausal-ökologischen Zusammenhänge, selbst Hinweise auf diese von großer statistischer Wahrscheinlichkeit.

Ein chorographisches Beispiel zeigt die gewonnenen Artenzahlen in ihrer Abhängigkeit von der Menge determinierter Individuen, der Faunenzusammensetzung und der Größe des Untersuchungsgebietes: Erwartungswert  $E_n(a)$  der Klassenstatistik. Gefällekurven geben den Umfang der relativen Erfassung und der erreichten Genauigkeit an, bedingt auch den Grad der Einheitlichkeit des Probengebietes und das Stadium vollständiger Bearbeitung (D 1). Der wahre Umfang und die Geschlossenheit des untersuchten Faunengebietes ist an der Änderung der Charakteristik des Gefälles abzulesen, nach dem Grade der gewonnenen Wahrscheinlichkeit. Synökologisch bietet die Homogenitätsuntersuchung einen absoluten Vergleich der Faunenbestände (D 2). Sie zeigt die große Einheitlichkeit der Turbellariengesellschaften innerhalb bestimmter Vegetationsbezirke, die Art der Grenzen zwischen diesen, quantitativ als Gefälleordnungen, ferner Schichtenbau und Verzahnung. Damit wird auch die dynamische Seite der Gefügebeschreibung durch die stufenlosen Werte des Deckungsgrades und der Gefällegrößen objektiv faßbar. Autökologisch (D 3) liefern quantitative Profile durch die Artenverteilung deren relative Grenzen und äußeren Gesetzmäßigkeiten, und damit die sichere Grundlage ökologischer Kausalitätsfragen.

#### Literatur.

- Adam, A., 1953. Klassenstatistik. Mitteilungsblatt für mathematische Statistik (München). Heft 1, 5. Jahrg. — Ax, P., 1951. Die Turbellarien des Eulitorals der Kieler Bucht. Zool. Jahrb. Syst. 80. — Ders., 1951 b. Über zwei marine Macrostomida (Turbellaria) der Gattung *Paromalostomum*, Vertreter eines bemerkenswerten Organisationstyps. Kieler Meeresforschungen VIII, 1. — Ders., 1952. Neue psammobionte Turbellaria Macrostomida aus der Verwandtschaft von *Paromalostomum*. Zool. Anz. 149, 5/6. — Drach, P., 1925. Lacunes dans la connaissance du peuplement des mers et utilisation des scaphandres autonomes. Les Extraits de la Revue Scientifique 90, Fasc. 1. — Gamble, F. und F. Keeble, 1903. The Bionomics of *Convoluta roscoffensis*, with special Reference to its green Cells. Quart. Journ.

Micr. Soc., Tom *XLVII*. — Graff, L. v., 1882. Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoela. Leipzig. — Ders., 1904. Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas. Zeitschr. wiss. Zool. 78. — Jensen, O., 1878. Turbellaria ad litora norvegiae occidentalia. Turbellarier ved Norges Vestkyst. Bergen. — Karling, T., 1937. Ein Apparat zum Auffangen von Kleintieren des Meeresandes. Acta. Soc. pro Fauna et Flora Fenn. 60. — Ders., 1940. Zur Morphologie und Systematik der Alleocoela Cumulata und Rhabdocoela Lecithophora (Turbellaria). Acta Zool. Fenn. 26. — Löhner, L. und H. Micoletzky, 1911. Über zwei neue pelagische Acölen des Golfes von Triest (*Convoluta pelagica* und *Monochoerus illardatus*). Zeitschr. wiss. Zool. 98. — Meixner, J., 1938. Turbellaria (Strudelwürmer) I. — in: D. Tierw. d. Nord- und Ostsee IV b. Leipzig. — Micoletzky, H., 1910. Die Turbellarienfauna des Golfes von Triest. Arb. d. Zool. Inst. Wien 18. — Naumann, E., 1921. Untersuchungen über das Verteilungsproblem des limnischen Biosestons. Kgl. Sv. Vetenskapskad. Hdl. 61, 6. — Pereyaslawzewa, S., 1892. Monographie des Turbellariés de la mer noir. Odessa. — Reisinger, E., 1924. Zur Anatomie von *Hypotrichina* (= *Genostoma*) *tergestina* Cal. nebst einem Beitrag zur Systematik der Alleocoelen. Zool. Anz. 60. — Remane, A., 1940. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. — in: Die Tierw. d. Nord- und Ostsee. I a. Leipzig. — Ders., Die Bedeutung der Lebensformentypen für die Ökologie. Biol. generalis 17. — Ruffo, S. und W. v. Wieser, 1952. Osservazioni sistematiche ed ecologiche su alcuni Anfipodi delle coste mediterranee italiane. Estr. d. Mem. Mus. Civico St. Nat. Verona. Vol. III. Steinböck, O., 1925. Zur Systematik der Turbellaria metamerata, zugleich ein Beitrag zur Morphologie des Tricladen-Nervensystemes. Zool. Anz. 64. — Ders., 1931. Marine Turbellaria; Zoologie of the Faroes, VIII. Copenhagen. — Ders., 1933. Die Turbellarienfauna der Umgebung von Rovigno. Thalassia 1, Nr. 5. — Ders., 1938. Marine Turbellaria. — in: The Zoology of Iceland. Vol. II, 9. — Ubrig, H., 1952. Der Einfluß von Sauerstoff und Kohlendioxyd auf die taktischen Bewegungen einiger Wassertiere. Zeitschr. f. vergl. Physiologie 34. — Westblad, E., 1937. Die Turbellarien-Gattung *Nemertoderma* Steinböck. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fenn. 60. — Ders., 1940. Studien über skandinavische Turbellaria Acoela. I. Arkiv f. Zoologi 32 A, No. 20. — Ders., 1946. Studien über skandinavische Turbellaria Acoela. IV. Ibid. 38 A, No. 1.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Zoologische Zeitschrift](#)

Jahr/Year: 1954

Band/Volume: [04](#)

Autor(en)/Author(s): Riedl Rupert

Artikel/Article: [Quantitativ ökologische Methoden mariner Turbellarienforschung. 108-145](#)