

Marionina spicula - ein ökologisch und morphologisch spezialisierter mariner Enchytraeide (Oligochaeta)*

O. GIERE

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg;
Hamburg 13, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: *Marionina spicula* – an ecologically and morphologically specialised marine enchytraeid (Oligochaeta). The marine enchytraeid *Marionina spicula* (LEUCKART), which mainly occurs on sandy shores, shows a peculiar haptic behaviour depending upon specific biological and morphological features, characteristic for many interstitial animals. When discussing the ecological and systematic position of the species it becomes evident that *Marionina spicula* must be regarded as a psammobiontic oligochaete adapted to mesopsammal conditions.

EINLEITUNG

Die typische Fortbewegung der Enchytraeiden ist charakterisiert durch peristaltische, über den Hautmuskelschlauch wandernde Wellen. Für die in den häufig umgelagerten lockeren Sedimenten des marinen Ufersaums lebenden Enchytraeiden-Arten können jedoch abweichende Bewegungsweisen und Strukturen Bedeutung erlangen, durch die der Inkonstanz des Lebensraumes begegnet und eine Verdriftungsgefahr eingeschränkt wird. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß bei psammobionten Enchytraeiden der Genera *Marionina* (sensu NIELSEN & CHRISTENSEN 1959, LASSERRE 1966: *Michaelsena*) und *Fridericia* neben der verbreiteten Einrollbewegung ein Ankleben an das Substrat zu beobachten ist (vgl. KNÖLLNER 1935a und b, v. BÜLOW 1957). Schon bei früheren eigenen Untersuchungen zur Ökologie mariner Enchytraeiden fiel auch *Marionina spicula* (bestimmt nach LASSERRE 1966) durch ein den Beobachtungen KNÖLLNERS entsprechendes Anheftungsvermögen auf (vgl. GIERE 1971).

Die folgende Arbeit hat zum Ziel, die Beziehungen zwischen biologischen und strukturellen Merkmalen dieser Art und darüber hinaus Korrelationen zwischen Lebensraum und spezieller Organisation von *Marionina spicula* (LEUCKART) zu analysieren.

MATERIAL UND METHODEN

Die im Verlauf mehrerer Jahre bei ökologischen Arbeiten erfaßten zahlreichen *Marionina spicula* wurden in ihrer Bewegung unter dem Stereomikroskop untersucht.

* Gefördert durch Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Dz 2/4 und 2/5).

Das Studium des Anheftungsverhaltens und der morphologischen Merkmale basierte zunächst auf der Lebendbeobachtung (z. T. an vital-gefärbten Tieren) und auf laufender fotografischer Auswertung von mehreren hundert Individuen im Fotomikroskop mit Mikroblitz (Fa. Zeiss). Für weitere anatomische Details wurden zahlreiche Längs- und Querschnittserien hinzugezogen. Methodisch jeweils entsprechende Untersuchungen an anderen Enchytraeiden-Arten dienten als Vergleichsgrundlage. Für die im folgenden dargestellten Ergebnisse waren mikroskopische Untersuchungen an lebendem Material und Schnittpräparaten in Kombination mit fotografischer Analyse Voraussetzung (vgl. GIÈRE 1971). Alle Fotografien (Abb. 4–10) stellen Lebendaufnahmen dar.

ERGEBNISSE

Das Lokomotionsverhalten von *Marionina spicula*

Der oft nur 6 mm lange (selten bis 11 mm) und 0,3 mm dicke, relativ steife Körper von *Marionina spicula* bewegt sich in einem leicht gleitenden Schlingeln, das der üblichen Peristaltik des Körpers überlagert zu sein scheint, vorwiegend durch die recht großen Lückenräume mittelsandiger Substrate hindurch. Kleinere lose Sandkörner werden dabei zwar zur Seite geschoben, doch überwiegt die Fortbewegung im

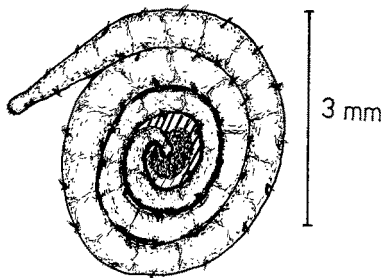


Abb. 1: *Marionina spicula* spiralig aufgewunden und am Substrat angeklebt.
(Von dorsal; Schema)

interstitiellen Porengefüge. Vielfach erinnert diese Bewegung auch an das „Stemmschlingeln“ der Nematoden, was möglicherweise mit der geringen Größe und der recht großen Festigkeit des Hautmuskelschlauchs bei *Marionina spicula* in Beziehung steht. Die Gesamtaktivität des Wurmes ist allerdings relativ gering, die Fortbewegung erscheint daher im allgemeinen recht träge.

Die Lokomotionsphase wird wiederholt unterbrochen, indem das Hinterende des Tieres tastend über das Substrat der Umgebung fährt und sich plötzlich mit dem Pygidium an einem Sandkorn o. ä. festheftet. Der übrige Körper wird nun in einer zum Vorderpol hin weiter werdenden Spirale um den Haftpunkt aufgewunden (Abb. 1). In dieser Stellung kann das Tier eine Zeitlang verharren, bis das Vorderende sich

streckt, halbkreisförmige, tastende Suchbewegungen ausführt, bisweilen wieder zurückzuckt zur Spiralform, dann aber endlich lang ausgestreckt in eine Substratlücke dringt und den übrigen Körper nachzieht. Der Kontakt zu dem Substrat wird nicht etwa

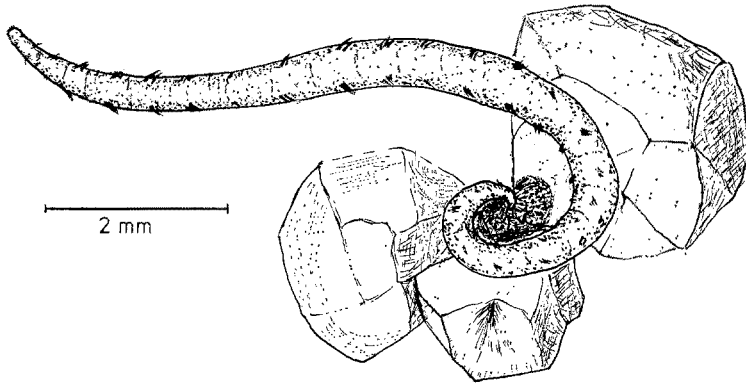


Abb. 2: *Marionina spicula*, an mehreren Sandkörnern angeklebt; der Vorderkörper streckt sich, während das Hinterende noch leicht spiralig gewunden ist. (Von dorsal; Schema)

plötzlich gelöst, er erweist sich vielmehr als äußerst fest. So werden z. B. häufig mehrere den Körperdurchmesser zehnfach übertreffende Sandkörner von knapp der halben Körperlänge am Pygidium zunächst noch mitgeschleppt (Abb. 2). Auch durch die bei der Entrollung des spiraligen Wurmes erfolgenden Körperdrehungen bleiben sie noch haften. Erst beim Vorwärtskriechen im Sediment werden sie an dem umgebenden Substrat abgestreift. Das Tier löst den Kontakt also nicht ab, dieser wird vielmehr mechanisch abgerissen.

Wird schon die ungestörte „Normalbewegung“ von *Marionina spicula* gelegentlich durch das Anheften und Aufrollen des Körpers unterbrochen, so genügt die geringste Störung, etwa eine Umlagerung des Substrats (durch die Präpariernadel), eine starke Strömung des substratbedeckenden oder interstitiellen Wassers oder auch schon ein starker Lichtreiz, um sofort das schnelle Anheften an das Sediment und das Aufrollen auszulösen. Darüber hinaus wurde beobachtet, wie die Tiere fest an den Glaswänden von Petrischalen hafteten oder auch am Oberflächenhäutchen des Wassers angeheftet trieben (Abb. 3) und sich kaum abtrennen ließen.

Die mikroskopische Untersuchung gerade solcher an der Wasseroberfläche „hängender“ Tiere zeigte, daß *Marionina spicula* sich mit Hilfe von Coelomflüssigkeit anklebt, die aus der Leibeshöhle über coelo-rectale Pygidialporen durch den After austritt (vgl. GIÈRE 1971). Im freien Wasser scheint dieses Klebsekret schlagartig zu einer zähen, dehnbaren, leicht granulös-opaken Masse zu erstarren, die von äußerster Klebkraft ist (Abb. 4). Es genügt ein ganz kurzes Berühren der Analgegend mit einer Präpariernadel, um deren festen Klebkontakt herzustellen, so daß der Wurm erst mit einer weiteren Nadel wieder abgestreift werden kann. Ebenso läßt sich beobachten, wie das Hinterende plötzlich geradezu in das umgebende Substrat „eingeschlagen“ wird und augenblicklich durch einen Sekrettropfen festhaftet. Beim erneuten Vorwärts-

kriechen und dem folgenden Entspiralisieren des Körpers vermag sich die Klebmasse zu einem Strang auszudehnen, ohne gleich zu zerreißen (Abb. 5). Nach dem Abreißen behält die klebrige Coelomflüssigkeit an der Wasseroberfläche oder dem Sand-

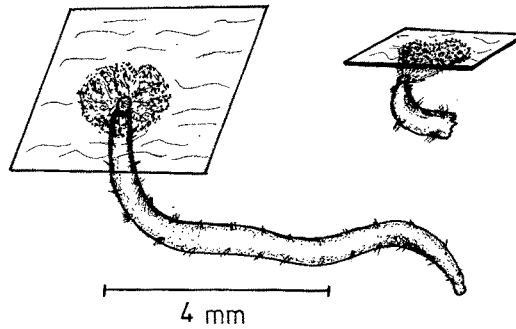


Abb. 3: Am Oberflächenhäutchen des Wassers mit Coelomsekret angeheftete *Marionina spicula*. (Von lateral; Schema)

korn ihr starkes Klebvermögen, wie Betupfen mit der Präpariernadel zeigte. Durch weiteres Auspressen von Coelomflüssigkeit können sich die Tiere sofort nach dem Abreißen eines Klebkontaktes erneut festheften.

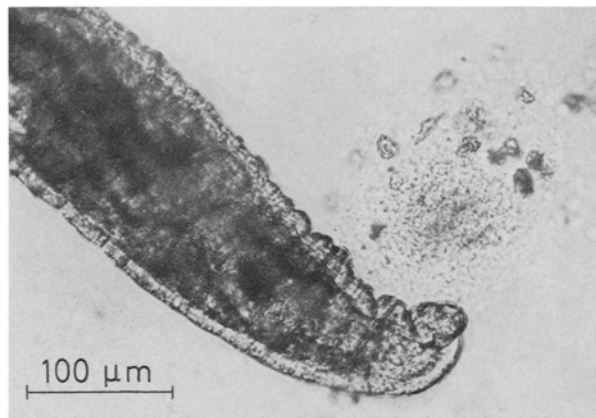


Abb. 4: Klebsekret an dem festgehefteten Hinterende von *Marionina spicula*. Wurmkörper von ventral, Pygidium aus der dorso-ventralen Lage nach ventral übergebogen

Auch in Süßwasser versetzte *Marionina spicula* zeigten noch nach 24 Stunden den geschilderten eigenartigen Anheftungsvorgang, was die extreme Euryhalinität der Art unterstreicht (vgl. LASSERRE 1970). Tiere allerdings, die im Originalsubstrat monatelang gehältert waren, hefteten sich oft nicht mehr an und wiesen dann auch bei stärkeren Störungen nicht mehr die Spiralbewegung auf.

Charakteristische morphologische Strukturen

Die folgenden, zunächst deskriptiv aufgeführten Merkmale werden in ihrer Beziehung zum Lokomotionsverhalten der Art und in ihrer allgemeinen Bedeutung in der Diskussion erörtert.

Die durch ihre Anheftungsbewegungen auffallende Analregion von *Marionina spicula* ist ausgezeichnet durch die Form und Position der Afteröffnung. Das Rectum mündet bei dieser Art nämlich in einer weiten, länglich-ovalen Öffnung aus, die

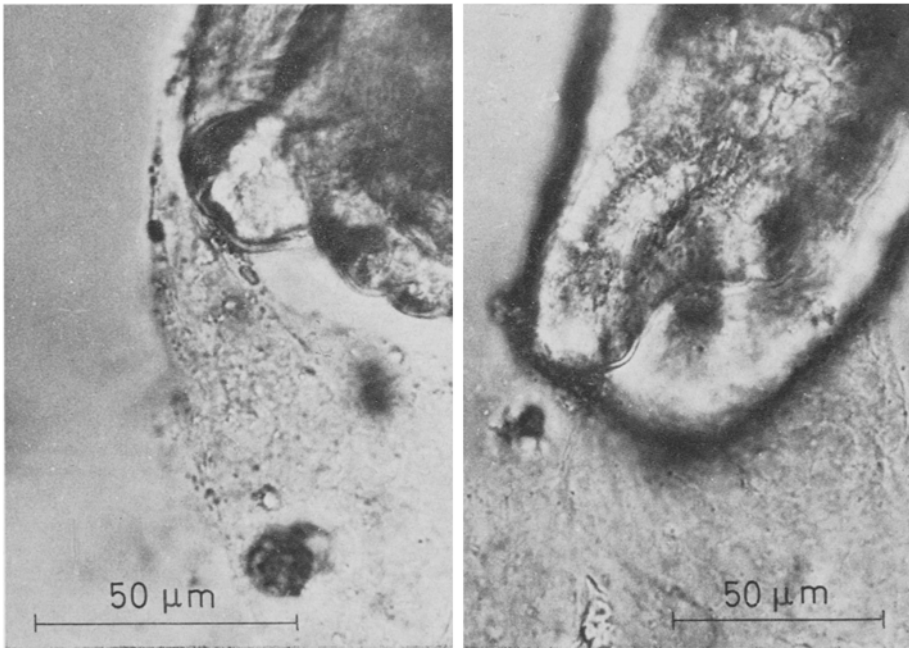


Abb. 5

Abb. 6

Abb. 5: Elastisch gedehnter Klebstrang am After einer fortkriechenden *Marionina spicula*.
(Von lateral)

Abb. 6: Länglich-ovaler, ventrad verschobener Afterspalt von *Marionina spicula*.
(Nur Vorderseite im Schärfenbereich; von ventro-lateral)

medio-ventrad verschoben ist und mit ganzer Fläche über das Substrat zu gleiten vermag (Abb. 6). Darüber hinaus zeichnet sich das Hinterende durch seine große Beweglichkeit aus: Es erscheint oft geradezu konusförmig gegen den übrigen Körper abgesetzt (Abb. 7) und erinnert in vielen Bewegungsphasen an einen terminalen, leicht gestielten Saugnapf, dessen Haftplatte die Umgebung abtastet und sich dann abgewinkelt zur Körper-Längsachse mit der Afteröffnung ansetzt (Abb. 8).

Die Epidermis der Analregion von *Marionina spicula* ist ebenso wie die des Kopfendes dicht besetzt mit kegelförmig vorgewölbten, 4–5 μm hohen Papillen, aus denen starre, ca. 3 μm lange Haare ragen (Abb. 9). Diese in den anschließenden Segmenten

seltener werdenden Strukturen erinnern an die schon früh bei verschiedenen Enchytraeiden gefundenen retractilen Sinnespapillen (vgl. LEYDIG 1864, 1865, VEJDOVSKÝ 1884) und werden als Tastsinnesorgane gedeutet (vgl. STEPHENSON 1930, p. 307 ff.), worauf auch die intensive Anfärbung des Vorder- und Hinterendes von vitalgefärbten *Marionina spicula* (Methylenblau) hinweist.

Nicht mit den Sinneshaaren dieser Tastpapillen zu verwechseln sind feine, ca. 8–10 μm lange, von der Cuticula abstehende Haare, die vor allem bei den Jungtieren von *Marionina spicula* am ganzen Körper einen dichten, auffälligen Epidermisbesatz

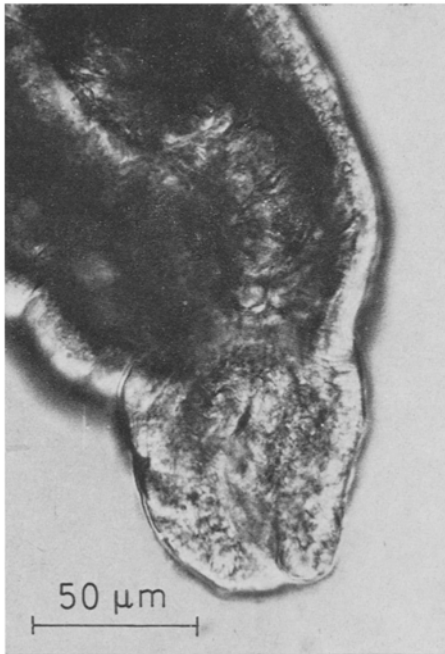


Abb. 7



Abb. 8

Abb. 7: Analregion von *Marionina spicula*, konusförmig gegen den Körper abgesetzt. (Von ventral)

Abb. 8: Analregion von *Marionina spicula*, durch Muskelkontraktion eine abgewinkelte, Saugscheiben-ähnliche Haftplatte bildend. (Von ventral)

bilden (Abb. 10). Beim Heranwachsen scheinen diese Haare allmählich zu schwinden, doch bleiben auch bei vielen reifen Individuen das Pygidium und die anschließenden sechs bis sieben Segmente besonders ventral dicht „behaart“, während der Haarbesatz dorsal schon vor dem drittletzten Segment deutlich dünner und niedriger wird. Zur Körpermitte hin bleiben bei adulten Tieren noch Gruppen relativ kurzer Haare besonders in den Segmentfurchen erhalten.



Abb. 9



Abb. 10

Abb. 9: Tastorgane am abgewinkelten Pygidium von *Marionina spicula* (Pfeile); Tastaare auf den vorgewölbten Papillen nicht erkennbar. (Von ventral)

Abb. 10: Hinterende einer juvenilen *Marionina spicula*, mit Cuticularhaaren dicht besetzt. (Von ventro-lateral)

DISKUSSION

Durch einen Vergleich von *Marionina spicula* mit anderen marinen Enchytraeiden, der die Eigentümlichkeiten des Biotops, des Verhaltens und der Körperstruktur berücksichtigt, soll die hier diskutierte Art zunächst innerhalb ihres Verwandtschaftskreises abgegrenzt werden. Diesen systematischen Vergleich soll eine Gegenüberstellung mit konvergenten Lebensformtypen ergänzen, um dadurch die Bedeutung der hier beschriebenen Verhaltens- und Strukturmerkmale von *Marionina spicula* zu klären und die ökologische Beurteilung der Art zu ermöglichen (vgl. REMANE 1952a, AX 1963, 1966).

Beziehungen zwischen *Marionina spicula* und anderen Küsten-Enchytraeiden

Nach ökologischen Untersuchungen der Oligochaeten-Fauna des sandigen, z. T. schllickigen Spülsaums der Watten vor Sylt lebt *Marionina spicula* in größeren Populationen in nahrungsreichem Mittelsand, wogegen *Lumbricillus lineatus* und *Enchy-*

traeus albidus besonders häufig in Schichten von grob zerriebenem Zostera-Detritus und sandigem Detritus gefunden werden (vgl. GIERE 1970). Die Präferenz sandiger Substrate schließt bei der euryöken *Marionina spicula* allerdings auch ein gelegentliches Vorkommen in Detritus-Schichten nicht aus.

Klarer, als es der Biotopvergleich zu erkennen gibt, weicht *Marionina spicula* im Lokomotionsverhalten von den übrigen im Küstensaum häufigen Enchytraeiden ab. Die Spezifität der Bewegungen und des haptischen Verhaltens dieser Art wird durch den Vergleich mit der für viele Enchytraeiden typischen Bewegung von *Lumbricillus lineatus*, dem häufigsten Strand-Oligochaeten, verdeutlicht: Bei Störungen ringelt sich *Lumbricillus lineatus* blitzschnell zu einer walzenförmigen Rolle auf, sofort danach „krepelt“ er sich mit großer Geschwindigkeit zu einer gegenläufigen Rolle um. Dieses Auf- und Ab- und gegenläufige Wiederaufwinden verläuft so schnell, daß die Körperenden hin- und herschlagen und der Wurm im lockeren Sediment förmlich zu tanzen scheint und nur schwer mit einer Pinzette zu fassen ist. Erst nach einiger Zeit geht er dann wieder in die normale Kriechbewegung über. Die „Suchbewegungen“, die für *Marionina spicula* so charakteristisch sind, fehlen bei *Lumbricillus* gänzlich.

Ein Festheften mit dem Pygidium konnte weder bei *Lumbricillus lineatus* noch bei *Enchytraeus albidus* beobachtet werden, obwohl auch diese Arten Pygidialporen besitzen und Coelomflüssigkeit abgeben (vgl. GIERE 1971). So strömte bei ihnen schon auf geringen Deckglasdruck eine dünnflüssige, oft zahlreiche geklumpte Coelomocyten enthaltende Sekretmasse in großer Menge aus, die jedoch keinerlei Klebvermögen besaß. Zwar hafteten bisweilen bei juvenilen *Lumbricillus* und *Enchytraeus* ebenfalls Sandkörner am Körper, doch klebten sie an der Epidermis des gesamten Körpers, was offensichtlich auf Schleimabsonderung der zahlreichen Hautdrüsen beruhte. Demgegenüber unterscheidet sich die klebrige, nur wenige Lymphocyten enthaltende Coelomflüssigkeit von *Marionina spicula* in ihrer zähflüssig-dehnbaren Konsistenz wesentlich (Abb. 5). Auch ist das wiederholte portionsweise Absetzen von „Klebtropfen“ kaum mit dem unter Druck erfolgenden Ausströmen von Coelomflüssigkeit bei *Lumbricillus lineatus* zu vergleichen, sondern wird in Zusammenhang mit dem Anheftungsvorgang gebracht. Es waren in Schnittserien allerdings keinerlei Drüsen bei *Marionina spicula* zu finden, die dieses Sekret abscheiden, was mit entsprechenden Untersuchungen KNÖLLNERS (1935b) an *Michaelsena subterranea* übereinstimmt. Parallelen zu den Borstendrüsen, die v. BÜLOW (1957) bei einer unbekanntnen *Michaelsena*-Art fand und die für lateralen Klebkontakt mit dem Substrat sorgten, ließen sich bei *Marionina spicula* nicht auffinden.

Damit stellen offensichtlich die spezifische Konsistenz der Coelomflüssigkeit von *Marionina spicula* und der unterschiedliche Modus ihrer Abscheidung – bei gleichartiger Struktur der Pygidialporen (vgl. GIERE 1971) – Spezialisierungen gegenüber den Befunden bei „typischen“ marinen Enchytraeiden wie *Lumbricillus lineatus* und *Enchytraeus albidus* dar.

So spezialisiert also die Haftfunktion von *Marionina spicula* erscheint, so tritt sie nach KNÖLLNER (1935a, b) und v. BÜLOW (1957) doch auch bei anderen, z. T. gattungsgleichen Enchytraeiden auf: Von *Marionina* (= *Michaelsena*) *subterranea* und *Friederica bulbosa* wird erwähnt, daß Coelomflüssigkeit „am After in großer Menge ausgeschieden“ werde, allerdings, ohne daß geklärt wurde, wie das Klebsekret nach außen

gelangen konnte (bei *Fridericia* sollen nach KNÖLLNER die Dorsalporen als Passage dienen). Im Gegensatz zu den vorliegenden Beobachtungen betont KNÖLLNER (1935b) jedoch, daß die ausgestoßene Leibeshöhlenflüssigkeit von *M. subterranea* nach Abreißen des Klebkontakts keine erneute Haftfähigkeit besitzt.

Bei diesen und einigen weiteren Arten ist auch das bei *Marionina spicula* beobachtete spiralförmige Aufrollen zu finden. Von *Marionina postclitellochaeta* wie dem psammobionten *Akteredrilus monospermathecus* wird außerdem die gleiche, leicht gleitende, oft schlängelnde Bewegung beschrieben, die *Marionina spicula* auszeichnet. Diese Gemeinsamkeiten zwischen den von KNÖLLNER erwähnten Enchytraeiden und *Marionina spicula* lassen ökologische Ähnlichkeiten zwischen den Arten erwarten, die im einzelnen noch zu diskutieren sein werden.

Die folgende Erörterung der geschilderten morphologischen Eigentümlichkeiten von *Marionina spicula* soll zunächst die Bedeutung der weiten, länglich-ovalen Afteröffnung durch die Beobachtung des Anheftungsvorgangs klären: Durch die abgewinkelte Haltung des Hinterendes und die zusätzlich ventrad verschobene Lage des Afters gewinnt das Tier beim Ausstoßen des Coelomsekrets leicht auf breiter Fläche Kontakt mit dem Substrat, was den Klebeffekt erheblich steigert. Der Vergleich mit den sich nicht anheftenden Enchytraeiden *Lumbricillus lineatus* oder *Enchytraeus albidus*, deren runde, relativ kleine Afteröffnung zentral-terminal im Pygidium liegt (vgl. GIERE 1971) und in der Bewegung auch in apikaler Position verbleibt, unterstreicht die Bedeutung dieser aberranten Analstruktur bei *Marionina spicula*. In diesem Zusammenhang muß auch auf die ebenfalls ventral-endständige Afterposition bei der psammobionten *Marionina postclitellochaeta* (vgl. KNÖLLNER 1935b) verwiesen werden.

Der auffallend ausgeprägte Besatz des Hinterendes von *Marionina spicula* mit Tastpapillen legt die Vermutung nahe, daß auch diese Strukturen in Beziehung zum eigentümlichen Verhalten dieser Art stehen. Nach AX (1963) ist die Anheftung im Substrat bei interstitiellen Tieren häufig mit einer Tastfunktion des Körperendes verbunden. Zwar ist der Besitz von Tastorganen generell für aquatische Oligochaeten typisch, doch sind sie bei Enchytraeiden retraktile, vor allem in der Kopffregion gehäuft (vgl. BUCHHOLZ 1862, LEYDIG 1864, 1865, VEJDOVSKÝ 1884, STEPHENSON 1930), besitzen im allgemeinen relativ kurze Tastborsten und ragen gewöhnlich wenig über die Epidermis-Oberfläche empor (vgl. VEJDOVSKÝ 1884, p. 97). Damit weist bei *Marionina spicula* der terminale Besatz ungewöhnlich hoher, mit langen Sinneshaaren ausgestatteter, nicht retractiler Papillen, die an die Tastpapillen des Naididen *Slavina* erinnern (vgl. VEJDOVSKÝ 1884, Taf. III, Fig. 21), auf eine spezielle Aufgabe der Analregion hin. Sie wird mit den Such- und Tastbewegungen des Hinterendes in Zusammenhang gebracht, die häufig dem Klebkontakt vorausgehen. Vergleichbare Suchbewegungen führt bei den meisten anderen Enchytraeiden nur das Vorderende aus, das bei diesen entsprechend reich mit Tastpapillen besetzt ist.

Weitaus unklarer ist die Bedeutung des bei *Marionina spicula* so stark ausgeprägten Besatzes mit Cuticularhaaren. Nur bei frühen Jugendstadien von *Lumbricillus lineatus* und *Enchytraeus albidus* war eine ähnliche „Behaarung“ des Körpers nachzuweisen. Sie scheint für die Embryonal- und Juvenilstadien vieler Oligochaeten typisch zu sein (VEJDOVSKÝ 1884, STEPHENSON 1930), doch schwindet dieser Haarbesatz gewöhnlich schnell. Eine Tastfunktion kommt den feinen Cuticularhaaren offensichtlich

nicht zu. Das Beibehalten dieses Juvenilmerkmals oft bis in das adulte Stadium ist zwar ein auffälliges Charakteristikum von *Marionina spicula*, kann vorerst jedoch biologisch nicht gedeutet werden.

Marionina spicula als psammobionter Enchytraeide

Marionina spicula gilt als weitverbreiteter, extrem euryhaliner Enchytraeide. Die Eurytopie dieser Art wird allerdings eingeschränkt durch die deutliche Bevorzugung der Lückenräume sandiger Sedimente im Gezeitensaum (vgl. LASSERRE 1967, GIÈRE 1970). Wenn das Interstitium den charakteristischen Lebensraum dieser Art darstellt, so werden bei ihr biologische und morphologische Adaptationen an diesen Extrembiotop zu erwarten sein. Nachdem gezeigt werden konnte, daß die Bewegungs- und Baueigentümlichkeiten von *Marionina spicula* häufig miteinander in Beziehung stehen, soll deren Bedeutung für ein Leben im Interstitial geprüft werden. Grundlage dafür sind vor allem die Arbeiten von REMANE (1933, 1940, 1952a), REMANE & SCHULZ (1934) und AX (1963, 1966).

Schon durch die geringe Körpergröße und extreme Euryhalinität erscheint die Art generell an das Mesopsammal einerseits und an die Bedingungen im Ufersaum eines Tidemeeres andererseits prädisponiert. Ihre hohe Formveränderlichkeit und Biegsamkeit, besonders auffällig in der rüsselartig beweglichen Analregion manifestiert, stellt ein weiteres wichtiges Grundmerkmal psammobionter Tiere dar (Anpassung an die Engräumigkeit des Lebensraumes) und muß als Hinweis für eine spezifische Anpassung von *Marionina spicula* an diesen Biotop gewertet werden. In gleichem Maße kann die ausgeprägte Haftfähigkeit der Art als typisches und weitverbreitetes Verhalten von Interstitialbewohnern gelten, die dadurch in dem bewegten Substrat Halt gewinnen. Dem mechanischen Schutz gegen Sedimentumlagerungen dient wahrscheinlich die Einrollung des Körpers, die bei *Marionina spicula* und den von KNÖLLNER (1935b) untersuchten Arten *Fridericia bulbosa* und *Marionina subterranea* meist mit dem Anheften an Sandkörner gekoppelt ist, aber darüber hinaus bei Interstitialtieren allgemein häufig vorkommt.

Auch in der Fortbewegung zeigt *Marionina spicula* für das Mesopsammal charakteristische Verhaltenseigentümlichkeiten: Das gleitende „Stemmschlängeln“, das bei Enchytraeiden bisher nur bei der psammobionten *Marionina postclitellochaeta* beobachtet wurde (KNÖLLNER 1935b), bedingt geradezu die Bewegung in engen Räumen und fordert den Substratkontakt. Die geschilderte Form und Position der Afteröffnung bei *Marionina spicula* und die Bewegungseigentümlichkeiten der Analregion zeigen auffallende Parallelen zu Verhältnissen bei Interstitialtieren. Außerdem können wohlentwickelte Tastsinnesorgane, besonders an den Körperpolen allgemein als charakteristisch für Bewohner des Mesopsammals gelten (vgl. MEIXNER 1938, AX 1960, 1963).

Die Wertung der beschriebenen funktionellen und morphologischen Merkmale von *Marionina spicula* als Idioadaptationen an den interstitiellen Lebensraum wird unterstrichen durch analoge Verhaltens- und Lokomotionsweisen bei dem nicht näher verwandten, jedoch ebenfalls psammobionten Enchytraeiden *Fridericia bulbosa* aus dem marinen Prallhang. Dennoch kann *Marionina spicula* durch ihr Vorkommen in unterschiedlichen Substraten des Ufersaums nicht als einseitig an das Mesopsammal adaptiert

angesehen werden (vgl. KNÖLLNER 1935b). (*Marionina postclitellochaeta* gilt demgegenüber nach REMANE 1933 als typischer Vertreter der Oligochaeten im Mesopsammon.)

Die Diskussion dieser „Spezialisations-Analogien“ (REMANE 1952b, p. 96) der Fauna des Mesopsammals zeigt, daß *Marionina spicula* spezifische Merkmale besitzt, die die Art an ein Leben im Interstitium vor allem sandiger Substrate anpassen und ihr somit innerhalb der Enchytraeiden eine Sonderstellung geben. Das dabei besonders auffällige haptische Verhalten ist wohl aus dem bei Enchytraeiden offenbar verbreiteten Ausstoßen von Coelomflüssigkeit entstanden (vgl. GIERE 1971): Im Sinne eines Funktionswechsels bzw. einer Erweiterung der Funktion (vgl. SEWERTZOFF 1931) wurde unter Reduzierung der alten Hauptfunktion (wahrscheinlich Verringerung des Coelomturgors) eine bis dahin eventuell als Nebenfunktion vorhandene adhaesive Wirkung der Coelomflüssigkeit zur neuen Hauptfunktion eines hochwirksamen Klebmechanismus gesteigert, eine Änderung, die, wie erwähnt, mit morphologischen und biologischen Spezialisierungen Hand in Hand ging. Durch die bei *Marionina spicula* aufgezeigte Verbindung der Haftfunktion mit dem Lokomotionsverhalten und einem gut entwickelten Tastvermögen läßt sich eine für Interstitialtiere typische Adaptationsreihe (vgl. AX 1963) auch bei einer marinen Oligochaeten-Art nachweisen.

An weiteren Arten der Gattung *Marionina* selbst (sensu NIELSEN & CHRISTENSEN 1959, LASSERRE 1966) sind Verhaltens- und Baueigentümlichkeiten gefunden worden (KNÖLLNER 1935b, v. BÜLOW 1957), die sich gut in die hier geschilderten Beobachtungen einfügen und diesem Genus eine besondere, eventuell präadaptive Bedeutung für das Leben im marinen Interstitial zukommen lassen. Die beschriebenen „Spezialisations-Analogien“ gewinnen somit auf der taxonomisch niedrigen Ebene des Genus zusätzlich zu ihrer ökologischen Bedeutung auch systematische Relevanz (vgl. AX 1963). Eine Studie des Verhaltens und der Morphologie weiterer mariner Arten dieser heterogenen Gattung, vergleichbar etwa der systematischen Arbeit von LASSERRE (1966), wäre daher von besonderem Interesse.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Der im sandigen Gezeitsaum häufige marine Enchytraeide *Marionina spicula* (LEUCKART) ist gekennzeichnet durch eine schlängelnd-gleitende Bewegung, die häufig unterbrochen wird durch ein charakteristisches haptisches Verhalten, das auf spezifischen biologischen und morphologischen Merkmalen beruht: Das Anheften an das Substrat geschieht durch Ausstoßen von klebrigem Coelomsekret durch Pygidialporen. Es wird unterstützt durch die Ventralverlagerung und ovale Form der Afteröffnung und durch die gute Ansatzfähigkeit des mit Muskeln abzuplattenden Pygidiums, das reich mit Tastpapillen besetzt ist.
2. Damit erweist sich *Marionina spicula* als psammobionter Enchytraeide, der biologisch und morphologisch an die Bedingungen des Interstitials adaptiert ist. Das häufige Vorkommen entsprechender Adaptationen beim Mesopsammon einerseits, ihre Beschränkung auf wenige andere marine Enchytraeiden andererseits unterstreichen diese Charakterisierung.

ZITIERTE LITERATUR

- AX, P., 1960. Die Entdeckung neuer Organisationstypen im Tierreich. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt, 116 pp. (Die neue Brehm-Bücherei 258.)
- 1963. Die Ausbildung eines Schwanzfadens in der interstitiellen Sandfauna und die Verwertbarkeit von Lebensformcharakteren für die Verwandtschaftsforschung. (Mit Beschreibungen zweier neuer Turbellarien aus den Ordnungen Acoela und Seriata.) Zool. Anz. **171**, 51–76.
- 1966. Die Bedeutung der interstitiellen Sandfauna für allgemeine Probleme der Systematik, Ökologie und Biologie. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. (Sonderbd) **2**, 15–65.
- BUCHHOLZ, R., 1863. Beiträge zur Anatomie der Gattung *Enchytraeus*, nebst Angabe der im Königsberg vorkommenden Formen derselben. Schr. phys.-ökon. Ges. Königsb. **3**, 93–132.
- BÜLOW, T. VON, 1957. Systematisch-autökologische Studien an eulitoralischen Oligochaeten der Kimbrischen Halbinsel. Kieler Meeresforsch. **13**, 69–116.
- GIERE, O., 1970. Untersuchungen zur Mikrozonierung und Ökologie mariner Oligochaeten im Sylter Watt. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **12**, 491–529.
- 1971. Pygidialporen bei marinen Enchytraeidae (Oligochaeta). Struktur und Funktion einer coelo-rectalen Verbindung. Z. Morph. Tiere **69**, 273–282.
- KNÖLLNER, F., 1935a. Die Oligochaeten des Küstengrundwassers. Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst. **21**, 135–139.
- 1935b. Ökologische und systematische Untersuchungen über litorale und marine Oligochaeten der Kieler Bucht. Zool. Jb. (Syst. Ökol. Geogr. Tiere) **66**, 425–512.
- LASSERRE, P., 1966. Oligochètes marins des côtes de France. I. Bassin d'Arcachon: Systématique. Cah. Biol. mar. **7**, 295–317.
- 1967. Oligochètes marins des côtes de France. II. Roscoff, Penpoull, Etangs saumâtres de Concarneau: Systématique, Écologie. Cah. Biol. mar. **8**, 273–293.
- 1970. Action des variations de salinité sur le métabolisme respiratoire d'oligochètes euryhalins du genre *Marionina* MICHAELSEN. J. exp. mar. Biol. Ecol. **4**, 150–155.
- LEYDIG, F., 1864. Tafeln zur vergleichenden Anatomie. I. Zum Nervensystem und den Sinnesorganen der Würmer und Gliederfüßler. Laupp & Siebeck, Tübingen, 24 pp.
- 1865. Ueber *Phreoryctes Menkeanus* HOFM. nebst Bemerkungen über den Bau anderer Anneliden. Arch. mikrosk. Anat. EntwMech. **1**, 249–294.
- MEIXNER, J., 1938. Turbellaria (Strudelwürmer). I. Tierwelt N.- u. Ostsee **4b**, 1–146.
- NIELSEN, C. O. & CHRISTENSEN, B., 1959. The Enchytraeidae. Critical revision and taxonomy of European species. (Studies on Enchytraeidae **7**) Natura jutl. **8–9**, 1–160.
- REMANE, A., 1933. Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel) **21**, 161–221.
- 1940. Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. Tierwelt N.- u. Ostsee **1a**, 1–238.
- 1952a. Die Besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Zool. Anz. (Suppl. Bd) **16**, 327–359.
- 1952b. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I. Geest & Portig, Leipzig, 400 pp.
- & SCHULZ, E., 1934. Das Küstengrundwasser als Lebensraum. Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst. **20**, 399–408.
- SEWERTZOFF, A. N., 1931. Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Fischer, Jena, 371 pp.
- STEPHENSON, J., 1930. The Oligochaeta. Oxford Univ. Press, London, 978 pp.
- VEJDOVSKÝ, F., 1884. System und Morphologie der Oligochaeten. Rivnáč, Prag [in Komm.], 166 pp.

Anschrift des Autors: Dr. O. GIERE
 Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg
 2 Hamburg 13
 Von-Melle-Park 10
 Bundesrepublik Deutschland