

## Neue Untersuchungen über die Wohnröhren-Bauweise von *Lanice conchilega* (Polychaeta, Sedentaria)<sup>1</sup>

E. ZIEGELMEIER

*Biologische Anstalt Helgoland, Litoralstation, List/Sylt*

**ABSTRACT:** New investigations on the mode of tube-building of *Lanice conchilega* (Polychaeta, Sedentaria). According to references in paleontological literature, the tubicolous polychaete *Lanice conchilega* PALLAS arranges its burrows in a direction corresponding to the water current. The fan-shaped branches of the small tree-like upper end of the tube, which extends over the surface of the ground, lie transverse to the main direction of the water current. This fact is verified by aquarium experiments. The new investigations expand our knowledge on feeding habits of *Lanice conchilega* and the mode of tube-building hitherto described neither adequately nor correctly.

### EINLEITUNG

Die beiden häufigsten Wohnbauformen bei marinen Benthos-Evertebraten, insbesondere bei Polychäten, sind Gänge und Röhren, für welche die folgende Definition gelten kann: Gänge bilden schachtartige Wohnanlagen, deren Wandungen im lockeren Boden mit Schleim zur Festigung tapeziert sind und im Durchmesser der Dicke des Wurmkörpers entsprechen. Die Röhren entstehen durch eine vom Tier ausgeschiedene, im Seewasser erhärtende Schleim-Grundsicht, die in und auf die Elemente des jeweiligen Sedimentes gekittet sind. Im Gegensatz zu den Gängen können Röhren in sich aus dem Substrat herausgelöst werden. Übergänge sind vorhanden, auch Formen, bei denen beide Bauarten Anwendung finden (z. B. *Teredo*: in den Holzgängen werden von den Muscheln Kalkröhren als Wandverkleidung ausgeschieden).

Diese Wohnbauten bieten den Tieren hauptsächlich Schutz; bei einer Reihe von Arten stehen sie auch im Dienst des Nahrungserwerbs. Mit zu den auffälligsten Wohnbauformen, die dem Schutz und der Ernährung dienen, gehören die mit einer Fransenkrone am oberen Ende versehenen Röhren von *Lanice conchilega* PALLAS (Bäumchenröhrenwurm) aus der Polychäten-Familie der Terebellidae. Die Würmer sind typische Bewohner der eulitoral und der sich anschließenden sublitoral flachen Küstengebiete, wo sie häufig in Flecken dichter Besiedlung vorkommen und, besonders während der Trockenliegezeit, durch die meist 10 bis 20 mm aus dem Wattenboden herausragenden kleinen Ästchenbüschel auffallen. Die flexiblen, nicht selten 30 bis 40 cm langen Röhren enden entweder blind im Boden (häufigste, normale Form) oder biegen

<sup>1</sup> Herrn Dr. A. KORTHAUS zum 60. Geburtstag gewidmet.

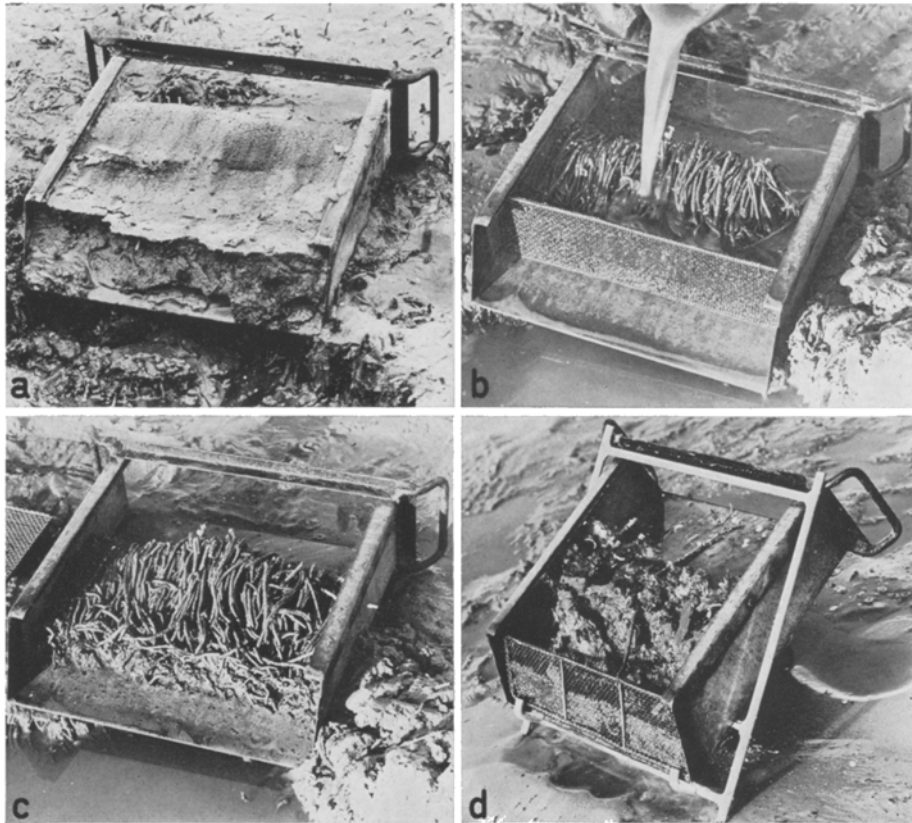


Abb. 1: Entnahme von *Lanice*-Proben mit dem Stechkasten. (a) Ausgestochener Sedimentblock aus einem *Lanice*-Polster im Königshafen-Watt bei List/Sylt. (b) Ausspülen der Probe. Durch Befestigung eines Siebes an der unteren Kastenöffnung werden die Wohnröhren beim Spülen zurückgehalten und in ihrer ursprünglichen Lage einigermaßen fixiert. (c) Freigespülte Wohnröhren. (d) Probe aus einem *Lanice*-Rasen mit geringerer Abundanz. Ein Rahmengerüst, in das der Stechkasten eingesetzt werden kann, gestattet verschiedene Neigungen des Kastens während des Spülens

U-förmig zu einer zweiten oberen Röhrenöffnung um, die ebenfalls mit einer Fransenkronen über der Sedimentoberfläche ausgestattet ist (bedingte Form).

Durch frühere Untersuchungen (ZIEGELMEIER 1952) am natürlichen Standort und im Laboratorium konnte, obwohl unter sehr primitiven Versuchsbedingungen, einiges zur Kenntnis über die Lebensweise von *Lanice* beigetragen werden. Mit neueren Methoden jedoch ließen sich die damaligen Ergebnisse wesentlich ergänzen.

Ein für die Beobachtungen bei *Arenicola marina* konstruierter Stechkasten (ZIEGELMEIER 1964) ermöglichte gleichfalls das einwandfreie Ausstechen und Freilegen von *Lanice conchilega* in Röhren aus Einzelsiedlungen und dichten Polstern (Abb. 1). Diese Methode gestattet (1) die präzise Analyse der quantitativen Verteilung von einfachen Röhren und U-förmigen Wohnbauten bei Besiedlung verschiedener Bodenbeschaffen-

heiten und Größen- sowie Altersgruppen; dabei könnte auch geklärt werden, ob speziell in den U-förmigen *Lanice*-Röhren wie auch in den bewetterten U-Gängen bei verschiedenen anderen benthalen Wirbellosenarten Kommensalen zu finden sind (Beispiele: *Arenicola*, *Amphitrite*, *Echiurus* u. a.); (2) lassen sich mit Hilfe der Stechkasten-Probe Lage und Richtungen der einzelnen U-Röhren-Ebenen ermitteln, da wegen Vermeidung der gegenseitigen Behinderung in einer dichten Polstersiedlung eine Orientierung in der Anlage der U-Röhren vermutet werden kann; vor allem aber eignen sich (3) die mit dem Stechkasten ausgegrabenen, völlig unbeschädigten Bäumchenröhrenwürmer besonders gut für experimentelle Untersuchungen und für die Haltung im Aquarium.

Angeregt wurden die Laboratoriumsversuche durch die Annahme von SEILACHER (1951), nach der die beiden Fransenfächer der über die Bodenoberfläche ragenden Ästchenkrone vom Tier so auf den oberen Rand der Röhre gesetzt werden, daß sie „im Watt stets quer zu der Stromrichtung, die an der betreffenden Stelle vorherrscht“, stehen. Am natürlichen Standort deutete SEILACHER die Strömungsorientierung nach den mehr oder weniger parallel zu den Rippelmarken gerichteten Fransenkronen der einzelnen Würmer. Die Untersuchungen über den im Experiment erzeugten strömungs-

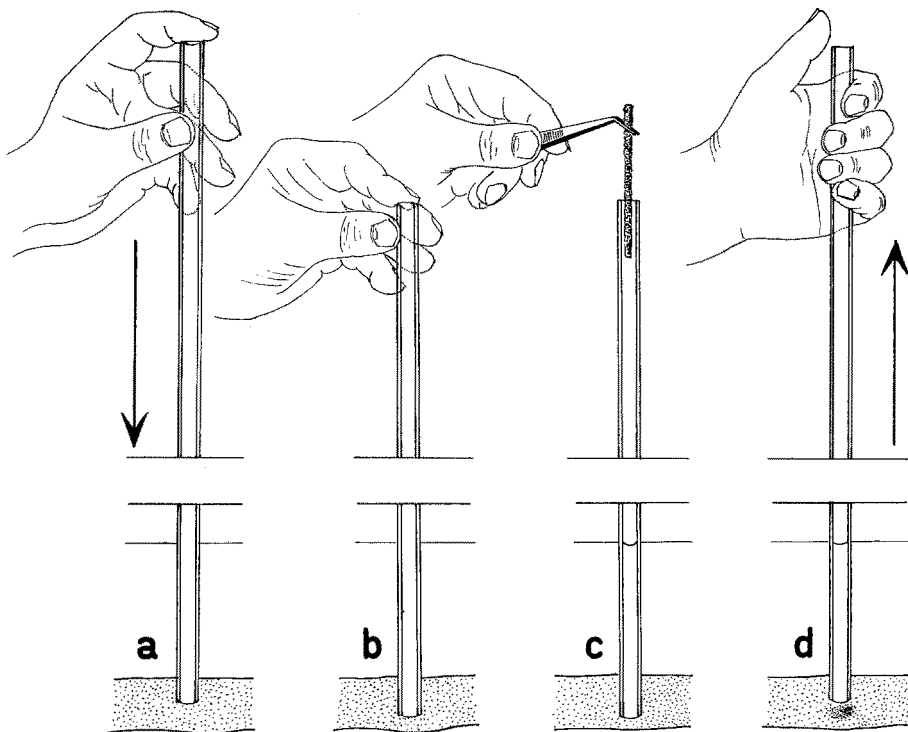


Abb. 2: Einsetzen von *Lanice conchilega* in ein Aquarium. (a) und (b) Einstoßen des Glasrohres bis zum Aquariumsboden. (c) Einbringen einer *Lanice* mit Wohnröhre. (d) Durch ständiges Drehen des Glasrohres beim Herausziehen wird der Wurm an der gewünschten Stelle eingespült

orientierten Ästchenbau bei *Lanice* konnten darüber hinaus unsere Kenntnisse über den Nahrungserwerb erweitern und sie führten schließlich zur direkten Beobachtung der von den Würmern bei der Herstellung der typischen Bäumchen angewandten Technik.

## METHODEN

Für die Haltung von *Lanice conchilega* im Laboratoriumsversuch sind möglichst größere Aquarien zu benutzen. Die Maße des für die hier durchgeführten Untersuchungen aufgestellten Beckens betragen  $89,5 \times 42 \times 33$  cm. Um die Würmer an die für die Beobachtung geeignetsten Stellen einzusetzen, wurde folgendes Verfahren angewandt (Abb. 2): Ein dickwandiges und stabiles Glasrohr (innerer Durchmesser = 12 mm) wird bei Verschluss der oberen Öffnung in die Sedimentschicht (hier = 20 cm) bis zum Aquariumsboden gestoßen. Durch die komprimierte Luft im Glasrohr wird das Wasser und der Sand vor der unteren Öffnung des Rohres weggedrückt, so daß der größte Teil des Glasrohrlumens leer ist. Nach vorsichtigem Ablassen der Luft aus der oberen Öffnung steigt das Wasser bis zum Spiegel im Aquarium; dabei soll möglichst wenig Sand mit nach oben gelangen. Mit einer Pinzette kann jetzt eine *Lanice* in der Röhre, die entsprechend der Länge des kontrahierten Tieres verkürzt wird, eingebracht werden. Durch langsames Hochziehen des Glasrohres wird der Wurm an der gewünschten Stelle eingegraben. Es bleibt sich völlig gleich, wie die *Lanice*-Röhre in das Glasrohr getan wird, da die Tiere die Fähigkeit besitzen, sich in ihrer Wohnröhre umzudrehen. Nach einiger Zeit, die abhängig ist von der Tiefe der im Sand eingespülten *Lanice*, läßt sich an der Bodenoberfläche das obere Wohnröhrenende erkennen, auf das dann, meist in der darauffolgenden Nacht bei Dunkelheit, die typischen Fransenfächer von *Lanice* gesetzt werden.

Für die Erzeugung eines gerichteten Wasserstromes im Aquarium diente ein von LUTHER & MAIER (1963) für Strömungsversuche an dekapoden Krebsen konstruiertes Becken aus Plexiglas, das für die Beobachtungen an epibenthalen Lebensspuren etwas abgeändert wurde (Abb. 3). Als Antrieb für das Schaufelrad zur Wasserstromerzeugung wurde ein Plattenspieler-Motor benutzt, der über längere Zeit mit ziemlich konstanter Geschwindigkeit lief. Bei den Versuchen im Strömungsbecken konnten durch verschiedene Untersetzungsmöglichkeiten mit Hilfe der auswechselbaren Transmissionsrädchen hauptsächlich 3 Geschwindigkeiten erzeugt werden, die mit einem Schwimmer (Abb. 4) in einer abgesteckten Laufstrecke nach jeweils 60 Einzelmessungen ermittelt wurden: (a) 15 mm/sec, (b) 27 mm/sec und (c) 60 mm/sec. Durch Einstecken von Glasplatten verschiedener Breite ließ sich die Strömungsrichtung für die einzelnen Versuchsbedingungen entsprechend ändern.

Um *Lanice* im Aquarium immer wieder zum Bauen eines neuen Bäumchens zu veranlassen, wurden die aus dem Sand ragenden oberen Wohnröhrenteile mit der Fransenkrone nicht wie bei früheren Versuchen (ZIEGELMEIER 1952) mit Sediment zugeschüttet, sondern jedesmal dicht über der Bodenoberfläche abgeschnitten. Auf weitere methodische Einzelheiten wird bei der Darstellung der Untersuchungsbefunde kurz hingewiesen.

## ERGEBNISSE

Nach den zahlreichen Versuchen mit *Lanice* verschiedener Größen, die in allen Jahreszeiten im Königshafen-Watt (bei List auf Sylt) ausgegraben und im Aquarium beobachtet wurden, legen die Tiere die beiden Fransenfächer so an, daß sie quer bis senkrecht zur Strömung stehen. Der Winkel, den sie mit der Strömungsrichtung bilden, beträgt im günstigsten Fall  $90^\circ$ . Er weicht in der Schrägstellung nur ausnahmsweise

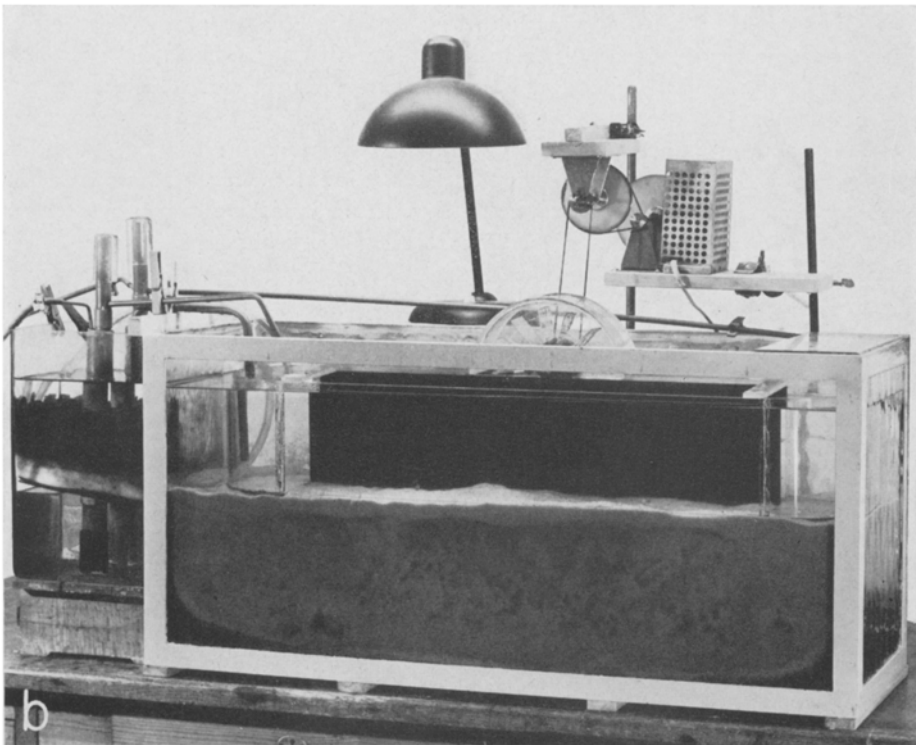
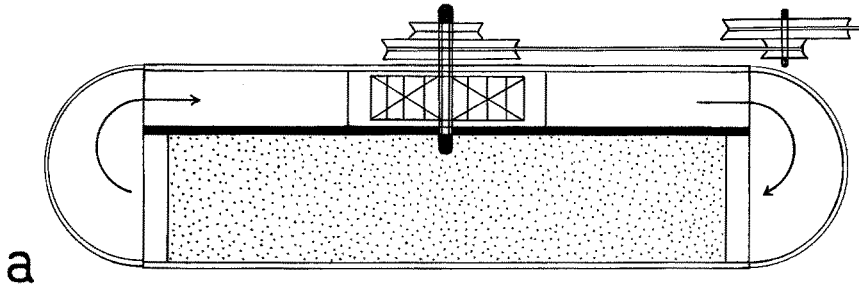


Abb. 3: Aquariumeinrichtung für die Versuche zur Strömungsorientierung. (a) Schematischer Grundriß des Strömungsgerätes nach LUTHER & MAIER (1963). Der in der Zeichnung punktierte Teil des Bodens ist herausgenommen worden. (b) Aquarium mit einer 20 cm hohen Sandschicht, auf der das Strömungsgerät steht. Filterung in einem geschlossenen Kreislauf (Filter links neben dem Aquarium). Über dem Becken: Antriebsmotor, Transmission, Beleuchtung

mehr als 30° ab. Die besten Ergebnisse, nämlich senkrecht zum Stromverlauf stehende Ästchen-Fächer, konnten nur bei höherer Strömungsgeschwindigkeit erzielt werden, bei den der vorliegenden Darstellung zugrunde liegenden Experimenten = 60 mm/sec. Auf das Zustandekommen der strömungsorientierten Anlage der Ästchenkrone wird nach der Schilderung der Bauweise näher eingegangen.

Bei diesen Aquariumsversuchen waren neben der Strömung zwei weitere Faktoren von entscheidender Bedeutung: die Fütterung und die Beleuchtung. Zu Beginn der Untersuchungen wurde lebendfrisches Plankton verfüttert, jedoch ohne Erfolg. Nie konnte beobachtet werden, daß die Würmer nach der Zugabe einer Plankton-Portion irgendwelche Reaktionen erkennen ließen. Die zum Nahrungserwerb als Hauptwerkzeug dienenden Tentakeln führten nach der „Fütterung“ die gleichen langsamen Bewegungen aus, und niemals war festzustellen, daß sie sich, auch an kleinen, durch „Lichtfallen“ in unmittelbarer Nähe der Ästchenkronen erzeugten Plankton-Wolken ausstreckten, um pelagische Organismen einzufangen; *Lanice* ist Detritus-Verzehrer. Im

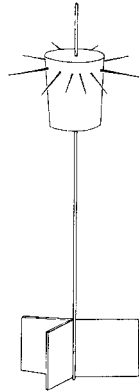


Abb. 4: Schwimmer für die Bestimmung der Strömungsgeschwindigkeiten. Gesamthöhe = 13 cm. Die im Kork eingesteckten spitzen Nadeln verhindern die Adhäsion an der Aquariumswand während des Schwimmens

Watt ernähren sich die Würmer von der durch die Gezeitenströmung aufgewühlten und meist dicht über die Bodenoberfläche transportierten Bodentrübe, die einen mehr oder weniger großen Anteil an auswertbarer Nahrung enthält.

Gefüttert wurde später mit frischem Fleisch der Miesmuschel (*Mytilus edulis*), das zuerst in kleinen Stücken in die *Lanice*-Bäumchenkronen gelegt, bald danach aber als Brei (mit einem Mixquirl fein gerührt) verabreicht worden war. Die Reaktion der Tiere bei der Fütterung mit *Mytilus*-Fleischbrei war auffallend. Abbildung 5 zeigt 5 Phasen während der Futterzugabe, die in einer Zeitfolge von wenigen Sekunden hintereinander aufgenommen wurden. Wenn die ersten Spuren des Miesmuschelfutters die Ästchenkrone erreicht haben, beginnen die Tentakeln sofort mit krümmenden, schlängelnden, fast zuckenden Bewegungen, die allmählich übergehen in ständiges Gleiten und Streichen entlang der Ästchen, um die im Gewirr der Fransenkronen hängengebliebenen Nahrungspartikel einzusammeln. Deutlich ist bei stärkerer Vergrößerung zu erkennen, wie die in der Tentakelrinne aufgenommenen Teilchen durch peristal-

tische und wohl auch Cilienbewegungen zusammengeschoben (Abb. 5f) und entweder durch plötzliches und ruckartiges oder auch langsames Einziehen der Tentakeln in das Röhreninnere an die Mundöffnung befördert werden.

Die Beantwortung der Frage, ob die Tentakeln hierbei als Chemoreceptoren fungieren, muß einer gesonderten Untersuchung vorbehalten bleiben. Für die Annahme aber sprechen häufige Beobachtungen, nach denen bei der Fütterung die Tiere mitunter längere Zeit nicht reagierten, die mit eingezogenen Tentakeln tiefer in der Röhre saßen. Erst wenn die Tentakeln, über die obere Röhrenöffnung ausgestreckt, mit der Futter-Emulsion unmittelbar in Berührung kommen, setzten die typischen Schlängelbewegungen ein. Ein in das Röhreninnere gezogener Wasserstrom ist demnach nicht vorhanden, was als weitere Bestätigung der bereits früher geäußerten Meinung gelten kann, nach der die U-förmige Wohnröhre für *Lanice* nicht unbedingt lebensnotwendig ist (ZIEGELMEIER 1952).

Durch die Fütterung mit dem Miesmuschel-Fleischsaft wird die Bautätigkeit sehr stark angeregt. Tiere, die vorher nur mit wenigen ausgestreckten Tentakeln langsam in der Bäumchenkrone hin- und herpendeln, fangen bereits während der Futtergabe an, von der Bodenoberfläche Sandkörnchen zu sammeln und sie in die Röhre zu verfrachten, wobei ein Teil von der Mundöffnung aufgenommen, ein anderer zum Ausbau der Ästchenverzweigungen verwandt wird. Läßt man regelmäßig gefütterte Würmer dann längere Zeit hungern, werden die Stammteile der Bäumchen nach oben weitergebaut, häufig ohne Ästchenkrone. Verstärkt wird diese Bauweise, wenn nicht nur die Nahrung, sondern auch die Beleuchtung fortfällt.

Für die Untersuchungen war die Dosierung und Intensität des Lichtes von entscheidender Bedeutung. Unter 3 Bedingungen wurden die Würmer während der Aquariumsversuche getestet: (a) bei konstanter Dunkelheit, (b) unter Einfluß des Tag-Nacht-Rhythmus und (c) bei ständiger Helligkeit. Während die dunkel- und die Tag-Nacht-adaptierten Tiere sich wegen der sehr starken Lichtempfindlichkeit nicht für die Beobachtungen der verschiedenen Tätigkeiten beim Röhrenbau eigneten, konnten die ständig im Aquarium beleuchteten Würmer jederzeit, z. T. mit starken Lichtquellen, gut beobachtet, fotografiert und gefilmt werden, ohne daß sich die Tiere in ihren Lebensgewohnheiten stören ließen. Dieser Zustand trat bei *Lanice* ein, nachdem sie zuerst an eine konstante schwächere Beleuchtung (15- bis 25-Watt-Lampe) gewöhnt, um später bei Anwendung von 40 bis 60 Watt nach ca. 3 Wochen lichtunempfindlich zu werden. So ergab sich erstmalig die Möglichkeit, *Lanice* bei der Herstellung ihres Bäumchens kontinuierlich und direkt zu beobachten.

Die erste zusammenfassende Darstellung der Vorgänge beim *Lanice*-Röhrenbau stammt von WATSON (1890). Permanent beobachtete er die einfach in die Aquarien eingesetzten Tiere; über Hälterung, wie auch Fütterung, Beleuchtung, Strömung machte WATSON keine Angaben. Während das Bauen des über die Sandoberfläche ragenden Röhrenteiles von WATSON nur ungenau beobachtet werden konnte, bereitete ihm das Erkennen der meist in der Dunkelheit ablaufenden Vorgänge bei der Herstellung der Ästchen noch größere Schwierigkeiten; die Schilderung der Bauweise mußte deshalb lückenhaft bleiben. Trotzdem wurde die Darstellung von WATSON bei früheren Untersuchungen so übernommen, da mit den damaligen Hälterungsmethoden nicht erwartet werden konnte, mehr oder etwas anderes, als bis dahin bekannt war, über die *Lanice*-

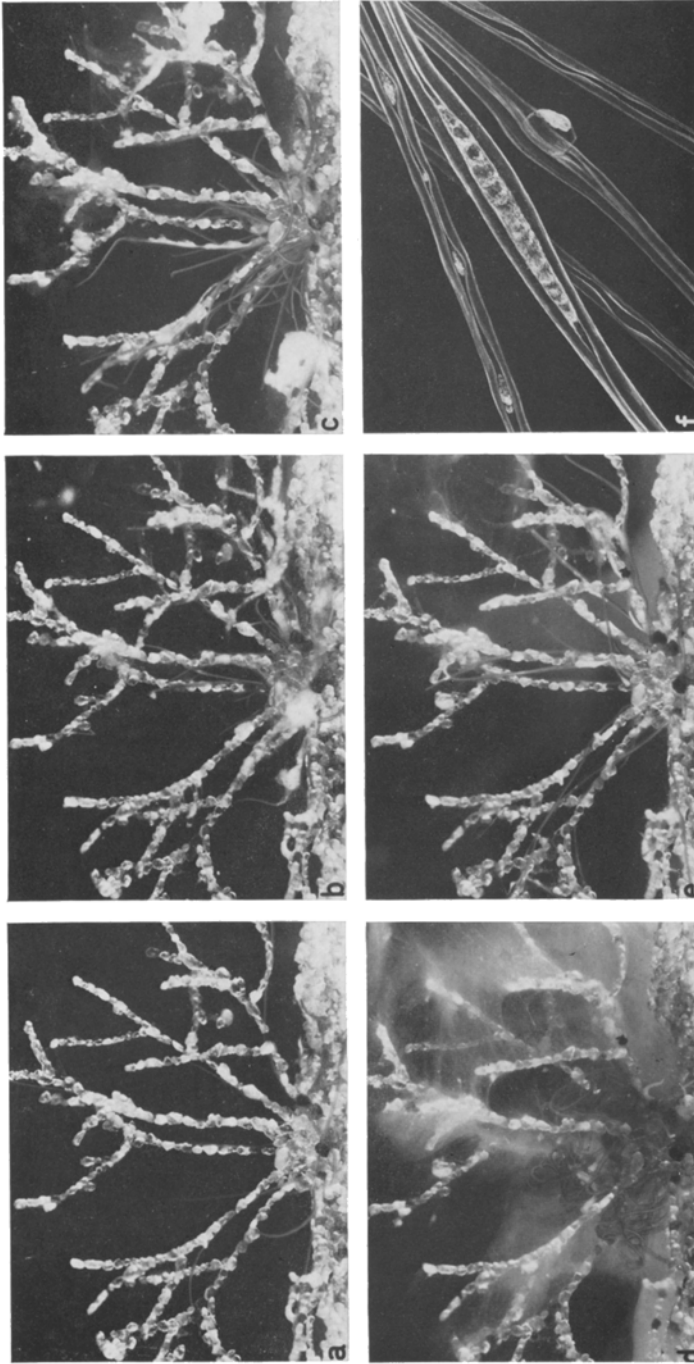


Abb. 5: Fütterung mit Miesmuschelfleisch-Brei. Die Aufnahmen (b) bis (e) erfolgten in Abständen von ca. 5 Sekunden. (a) *Lanice*, weit in die Wohnröhre zurückgezogen, unmittelbar vor der Futterzugabe. Die wenigen ausgestreckten Tentakeln führen langsame Bewegungen an den Ästchen und im freien Wasser aus. (b) Die ersten Spuren des Futterbreies haben die Ästchenkrone erreicht, die Tentakeln beginnen sich schlängelnd und windend zu bewegen. (c) Die Tentakel-Bewegungen werden intensiver. (d) Die Wirkung der Fransenkronen als Auffang-Reuse, in der ein großer Teil des Nahrungsbreies zurückgehalten wird, ist deutlich zu erkennen. (e) Die Tentakeln gleiten an den Ästchen entlang, um die hangengebliebenen Partikel einzusammeln. (f) Transport von Nahrungs- und Bauteilchen (nach Lebendbeobachtungen gezeichnet)



Röhrenbauweise zu erfahren. Mit Hilfe der jetzt angewandten Hälterungstechnik lassen sich die Untersuchungsergebnisse von WATSON wesentlich ergänzen und berichtigen.

Die wichtigsten Funktionen beim Bau des *Lanice*-Bäumchens üben (a) die Tentakeln, (b) die zu den Bauchschildern verschmolzenen ventralen Schleimdrüsenpolster der 15 bis 20 thorakalen Segmente und (c) die Oberlippe aus. Während die Tentakeln den Transport der Bauteilchen (meist Sandkörnchen) zur Kopfregion des Wurmes übernehmen, die Bauchschilder für die Produktion des „Mörtel“-Schleimes sorgen, werden die eigentlichen „Maurer“-Tätigkeiten von der Oberlippe ausgeführt. Dieser Kopfteil, früher als Prostomium bezeichnet (ZIEGELMEIER 1952), stellt aber nach KESSLER (1963) einen „kapuzenförmigen Lappen“ dar, „der nicht zum Prostomium gehört, sondern als Zellvermehrung des Vorderdarmdaches anzusehen ist“. Die für den Bauvorgang wichtigste Eigenschaft der Oberlippe ist deren Vermögen, die Form stark verändern zu können: vom kugel- über ein kapuzenartiges bis zum spitzzulaufenden Gebilde, dessen Hauptaufgabe darin besteht, Bodenpartikel zu übernehmen und weiterzuleiten, entweder als Nahrung zur Mundöffnung oder als Baumaterial für die Röhrenwandung, sowie die Ästchenkrone festzuhalten und an der entsprechenden Stelle einzusetzen, aber nicht als Behälter zu dienen, in dem die Bauteilchen mit Schleim als Mörtel vermischt werden, wie bisher nach WATSON angenommen worden ist. Daraus ergibt sich, daß die bei der Herstellung der *Lanice*-Wohnröhre früher (ZIEGELMEIER 1952) getroffene Einteilung in 3 Bauvorgänge mit verschiedenen Techniken nicht mehr aufrechterhalten werden kann, sondern die vom Wurm dabei angewandten Methoden unterscheiden sich nicht wesentlich voneinander.

Wie bereits erwähnt, sind die *Lanice*-Bäumchen im Aquarium, meist nach kurz vorher erfolgter Fütterung, mit einer Pinzette oder mit einer Schere an der Bodenoberfläche oder häufig einige mm darunter abgeschnitten worden. Dabei wird die obere Röhrenöffnung mit Sand verschüttet. Fast immer erscheinen nach kurzer Zeit, mitunter nach wenigen Sekunden, die ersten Tentakeln, sich durch die Sandlücken zwängend, an der Sedimentoberfläche und bewegen sich schlängelnd im freien Wasser oder führen tastende Bewegungen auf dem Sand aus. Bald danach taucht der Wurm mit seinem Tentakelschopf auf und drückt den beim Abschneiden in die Röhrenöffnung gefallen Sand heraus. Mitunter werden einzelne Sandkörnchen in kleinen Fontänen aus dem Röhreninneren geschleudert. Nachdem der obere Röhreneingang wieder frei ist, beginnt *Lanice* sofort mit dem Einsammeln von Bodenmaterial, das in dieser Phase wohl hauptsächlich als Nahrung aufgenommen wird, worauf die häufigere Kotausscheidung hindeutet. Bei ruhigem Wasser liegen die Tentakeln strahlenförmig um die Röhrenöffnung auf dem Boden und ziehen ständig Sandkörnchen heran. Das plötzliche Auftauchen des Kopfteiles mit dem Tentakelbüschel kann sich drei- bis viermal wiederholen. Damit werden vermutlich die restlichen Sandkörnchen, die tiefer gefallen sind, aus dem Röhreninneren entfernt, denn *Lanice* zieht sich dabei soweit zurück, daß sämtliche Tentakeln verschwunden sind. Nach dieser „Säuberungsaktion“, die bei den hell-adaptierten und vorher gefütterten Würmern ca. 5 bis 10 Minuten dauert, fangen sie sofort an, die Röhre über die Bodenoberfläche zu verlängern, d. h. den Stammteil des neuen Bäumchens zu bauen (Abb. 6 und 7). Der Beginn der Bautätigkeit ist meist daran zu erkennen, daß *Lanice* für kurze Zeit soweit aufsteigt, daß die Kiemenbüschel

zu sehen sind. Das höhere Aufsteigen aus der Röhre hängt unmittelbar mit der Bauweise zusammen: Die langen Tentakeln transportieren, wie beschrieben, ständig Sandkörnchen zur Röhrenöffnung; dort werden sie von kurzen Tentakeln übernommen und in unmittelbarer Nähe der Oberlippe gesammelt. Die Oberlippe ergreift mit dem oberen, etwa löffelförmig gefalteten Teil das nächstliegende Sandkorn, mitunter können je nach der Größe auch 2 oder 3 aufgenommen werden. Kapuzenartig wölbt sich dann die Oberlippe über das Bauteilchen und setzt es auf den oberen Rand der Röhre. Noch während *Lanice* das einzubauende Material mit der Oberlippe noch einen Augenblick festhält, steigt sie langsam etwas höher und streicht erst mit der Unterlippe, schließlich mit der oberen Region der Bauchschilder so von innen an dem aufgesetzten Sandkorn entlang, daß der ausgeschiedene, im Seewasser sofort erhärtende Schleim das Bauteilchen an der Stelle in den Verband der Röhrenwandung einkittet. Meist zieht

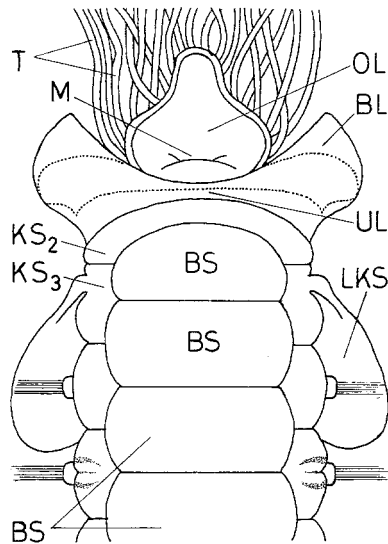
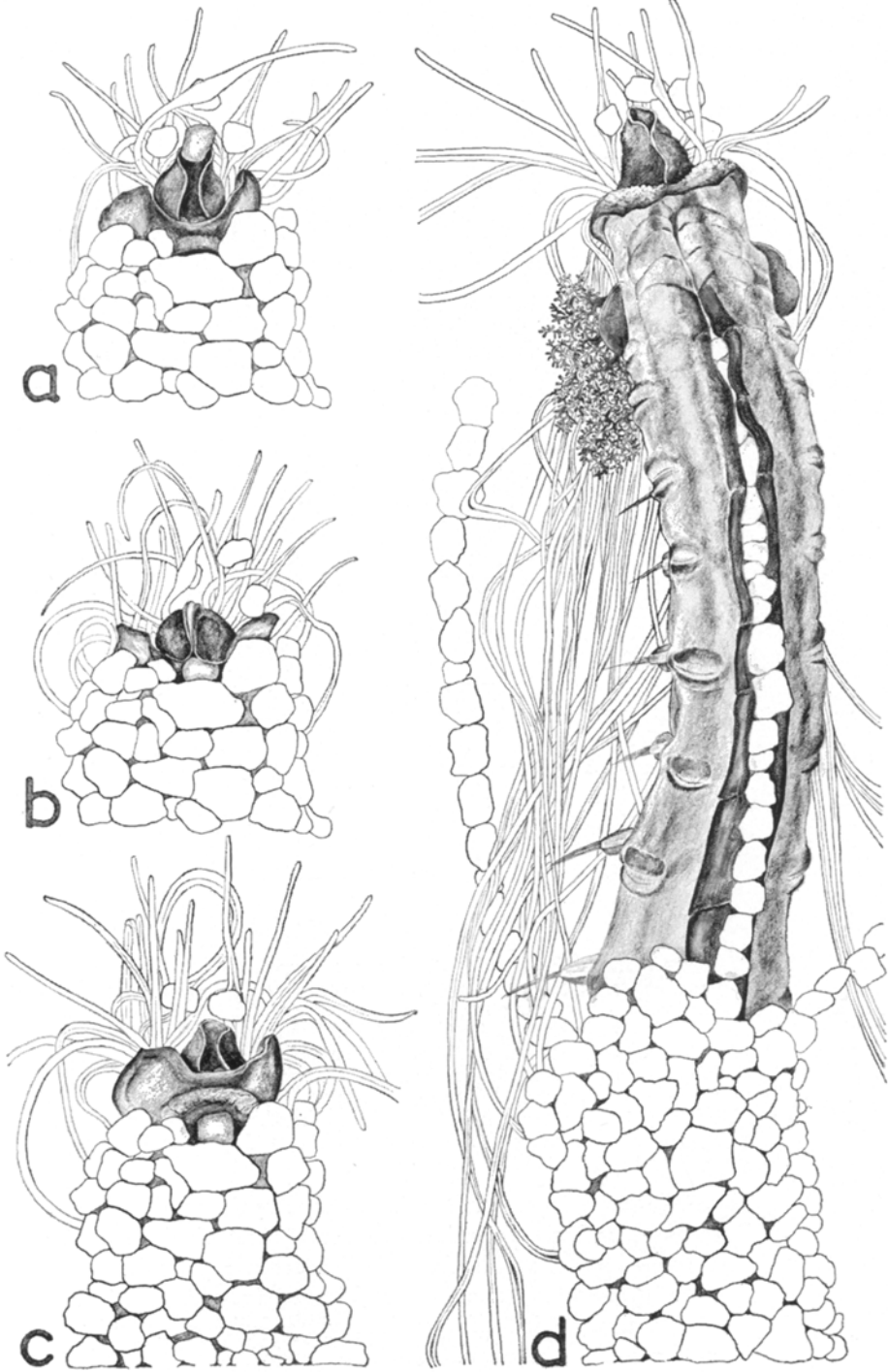


Abb. 6: Vorderer Körperabschnitt von *Lanice conchilega*, schematische Ventralansicht als Zeichenerklärung für Abbildung 7: BL = seitliche Fortsätze der Unterlippe (Buccallappen), punktierte Linie deutet die Verlagerung nach Umschlagen der dorsalen Seiten der Lappen nach vorn und ventral beim Ästchenbau an (vgl. Abb. 7d). BS = Bauchschilder. KS<sub>2</sub> = 2. Körpersegment, an dem dorsal das erste der 3 Paar dichotom-verzweigten Kiemenbüschel sitzt. KS<sub>3</sub> = 3. Körpersegment, ohne Borsten, dafür seitliche Lappen LKS, die dem Tier sehr wahrscheinlich nur als Ruder zur Unterstützung bei den mitunter sehr schnellen Abwärtsbewegungen in der Röhre dienen. M = Mundöffnung. OL = Oberlippe. UL = Unterlippe. T = Tentakeln

sich das Tier nach dieser einige Sekunden dauernden Bauphase nur wenig in die Röhre zurück. Zuweilen konnte beobachtet werden, daß der Wurm, sich drehend, 2 oder 3 Sandkörnchen nacheinander an verschiedenen Stellen des Röhrenrandes einzementierte. Bemerkenswert ist auch das Einhalten der gleichen Niveauhöhe beim Bau des oberen Röhrenrandes, was sich mit Hilfe von Zeitrafferaufnahmen gut zeigen ließ. Nach kurzem Verweilen in der Röhre taucht das Vorderende bald wieder auf, um die



Maurertätigkeit fortzusetzen. Bei diesem Bauvorgang ist die ständige periodische Farbänderung der dichotom-verzweigten Kiemenbüschel von hellgrün bis fast dunkelrot deutlich zu erkennen, verursacht durch die rhythmischen Kontraktionen der Gefäßwände für den Bluttransport.

Häufig behindert während der Beobachtungen das Gewirr der sich ständig bewegenden zahlreichen Tentakeln die Sicht, die Tätigkeiten der am Bau unmittelbar beteiligten Organe der Kopfregion waren daher nicht deutlich genug zu erkennen. Hier bewährte sich sehr gut das bereits erwähnte Verfahren, mit eingesteckten Glasplatten die Strömung im Aquarium so umzuleiten, daß der Wasserstrom in Blickrichtung nach hinten läuft, den Tentakelschopf ebenfalls nach hinten drückt und so die dem Betrachter zugewandte Seite der im Bau befindlichen Wohnröhre mit allen Details der *Lanice*-Kopfregion gut sichtbar macht. Die Höhe des Stammteiles der Bäumchen ist nicht nur von Ernährungsbedingungen abhängig, wie früher angenommen wurde (ZIEGELMEIER 1952). Die zahlreichen neueren Versuche deuten auf einen Faktoren-Komplex hin, bei dem weitere Bedingungen, wie Beleuchtung, Tag-Nacht-Rhythmus, Strömungen, Sandkorngrößen, Temperaturen, Erschütterungen des Untergrundes auch eine Rolle zu spielen scheinen. Eine Abgrenzung und Koordination konnte mit den bisherigen Experimenten nicht erreicht werden.

Besonders günstig wirkte sich die erwähnte Methode der Strömungsumleitung für die direkte Beobachtung während der Herstellung der Bäumchenkrone aus. Wenn der Stammteil eine bestimmte Höhe erreicht hat, beginnt *Lanice* bei ruhigstehendem Wasser an irgendeiner Stelle des oberen Röhrenrandes mit der Herstellung der Ästchen. In der Strömung werden als Basen für die Fransen die der Richtung zu- und abgekehrten Randteile bevorzugt, worauf im Zusammenhang mit der Strömungsorientierung noch näher einzugehen sein wird.

Der Antransport des Baumaterials mit Hilfe der Tentakeln ist immer der gleiche Vorgang. Ohne vorherige Präparation des oberen Röhrenrandes, auch nicht wie WATSON beschreibt, nach Auflegen eines größeren Sandkörnchens als „Grundstein“ an der betreffenden Stelle, steigt *Lanice* langsam aus der Röhre mit dem Kopfteil stetig nach links und rechts wippend. Aus dem Reservoir von Bauteilchen im Schopf der kurzen Tentakeln greift die Oberlippe ein Sandkörnchen nach dem anderen, umfaßt sie jetzt nicht kapuzenförmig, sondern läßt sie nacheinander bei gleichzeitigem Höhersteigen in einen Kanal „gleiten“, der von der Oberlippe gebildet wird und sich nach unten durch die mediad eingefalteten Außenränder der oberen Bauchschilder fortsetzt. In diesem „Schlauch“ werden die Sandkörnchen, etwa rosenkranzartig aneinandergereiht, mit dem von den Drüsen der Bauchschilder ausgeschiedenen Schleim verkittet. So klimmt sich *Lanice* an den immer länger werdenden Ästchen hoch, bis der Vorrat an

---

Abb. 7: *Lanice conchilega* beim Bauen des Bäumchens. (a) Die Oberlippe hat eines der Sandkörnchen ergriffen, die von den kurzen Tentakeln bereitgehalten werden, (b) umhüllt es kapuzenförmig und setzt es auf den oberen Röhrenrand, (c) der Wurm steigt gleichzeitig etwas aus der Röhre und kittet es mit dem von den Drüsen der Bauchschilder ausgeschiedenen Schleim fest. (d) *Lanice* beim Ästchenbau. Das langsam aus der Röhre aufsteigende Tier „schluckt“ mit der Oberlippe Sandkorn auf Sandkorn hinunter, reiht und zementiert sie rosenkranzartig in dem von Ober- und Unterlippe sowie von den mediad umgeschlagenen Bauchschilder-Außenrändern gebildeten Gang aneinander

Sandkörnern in den kurzen Tentakeln erschöpft ist. Dann löst plötzlich das Tier die Umklammerung, das soeben fertiggestellte Ästchen schnell in die ihr nach Größe und Anzahl der Sandkörnchen gegebene Stellung zurück, und *Lanice* verschwindet blitzartig in der Röhre. Bis 20 Sandkörnchen können bei einem Bauvorgang aneinandergesetzt werden. Die dazu benötigte Zeit schwankt zwischen 10 bis 20 Sekunden. Verlängerungen der einzelnen Ästchen und die Verzweigungen werden mit derselben Technik ausgeführt. *Lanice* steigt zu dem Zweck an einem Ast hoch, diesen mit der Unterlippe und der oberen Bauchschilder-Region umklammernd, wobei das Vorderende, wie erwähnt, hin- und herwippt, und setzt weitere Sandkörnchen auf den bereits vorhandenen Fransen teil, oder biegt an einer Stelle nach einer Seite aus, um eine Verzweigung anzubringen.

Im Hinblick auf die Anlage und die Bauweise der Fransenfächer ließen sich nach zahlreichen Versuchen folgende Verhaltensweisen immer wieder beobachten: (1) Die Verteilung der Ästchen mit ihren Verzweigungen ist stets verschieden, aber doch so angeordnet, daß die ausgespannte „Reuse“ im Strom mit dem größten Nutzeffekt filtern kann. (2) Mit dem Ansetzen der Verzweigungen beginnt *Lanice* erst, wenn mindestens 7 bis 8 Ästchen auf dem oberen Röhrenrand stehen. (3) Jeder Ast wird nur einmal verlängert, bis er die endgültige Länge erreicht hat, nur ganz selten sind drei Bauabschnitte bei der Fertigstellung eines Ästchens beobachtet worden. (4) Mit wenigen Ausnahmen werden nur bei „fertigen“ Ästchen Verzweigungen angebaut. (5) Das Verhalten, niemals „fertige“ Ästchen noch weiter zu verlängern, läßt einen Orientierungssinn vermuten, der die Fähigkeit von *Lanice* voraussetzt, die Anzahl der beim Hochklettern passierten und verkitteten Sandkörnchen abzuschätzen. Hierbei könnte die Unterlippe, der ventrale Abschnitt des Buccalsegmentes, das bilateral lappenförmig ausgeweitet ist, eine Rolle spielen (Abb. 6). Diese beiden seitlichen Fortsätze, die „Buccallappen“, stehen möglicherweise im Zusammenhang mit der Anlage der strömungsorientierten Fransenfächer. Bei der Herstellung des Röhrenschafes über der Bodenoberfläche muß sich *Lanice* beim Einsetzen der einzelnen Bausteine auf dem Röhrenrand mehrere Male um  $360^{\circ}$  drehen. Hierbei besteht für das Tier die Möglichkeit, mit den im Augenblick des Festkittens eines Sandkörnchens über den Röhrenrand ragenden Buccallappen (Abb. 7c), die wie zwei Stabilisierungsflächen wirken können, als Druckkompensatoren die Strömungsrichtung auszumachen und danach die Ansatzstellen für die einzelnen Ästchen entsprechend zu wählen. Eingehende histologische Untersuchungen über die Innervierung der *Lanice*-Kopfregeion könnten zur Klärung wesentlich beitragen. Beim Hochsteigen während des Fransenbaues ist außerdem die Standfestigkeit des Wurmes und die Linienführung für das zwischen den eingefalteten Bauchschilderaußenrändern entstehende Ästchen bei ventral oder dorsal auftretender Strömung sicherer, als wenn der Strom seitlich drückt.

Die für den Bau eines Bäumchens mit einer Stammhöhe von 5 bis 10 mm und mit 8 bis 10 verzweigten Ästchen benötigte Zeit beträgt bei hell-adaptierten *Lanice* 4 bis 6 Stunden. Bei Versuchen mit normal gehälterten Tieren, die in der Dunkelheit bauten, ließ sich ungefähr die gleiche Zeit ermitteln.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. Frühere, von 1950 bis 1951 durchgeführte Untersuchungen über die Lebensweise und speziell über den Röhrenbau von *Lanice conchilega* PALLAS sind mit neueren Hälterungs- und Versuchsmethoden fortgesetzt worden. Für die Freilandbeobachtungen im Eulitoral konnte der für Untersuchungen bei *Arenicola marina* entwickelte Stechkasten mit Erfolg benutzt werden. Auf verschiedene Anwendungsmöglichkeiten des Stechkasten-Verfahrens für weitere *Lanice*-Untersuchungen am natürlichen Standort wird hingewiesen.
2. Anhand von Aquariumsversuchen konnte die Annahme der Paläontologen bestätigt werden, nach der *Lanice* ihre Fransenfächer am oberen Rand der Wohnröhre stets quer zur Hauptrichtung des Wasserstromes anlegt. Der Winkel – im günstigsten Falle stehen die beiden Fächer senkrecht zum Strom – weicht in der Schrägstellung nur ausnahmsweise um mehr als 30° ab. Die besten Ergebnisse ließen sich mit einer Strömungsgeschwindigkeit von 60 mm/sec erzielen.
3. Neben der Strömung spielte für die Schaffung der günstigsten Hälterungs- und Versuchsbedingungen die Fütterung und die Beleuchtung eine sehr wichtige Rolle. Die Wirkung der Ästchenkrone beim Nahrungserwerb und die Funktion der Tentakeln bei der Nahrungsaufnahme konnten beobachtet und illustrativ dargestellt werden.
4. Die Experimente wurden (a) bei normalem Tag-Nacht-Rhythmus sowie (b) mit dunkel- und (c) mit hell-adaptierten *Lanice* durchgeführt.
5. Bei den hell-adaptierten Würmern gelang die direkte Beobachtung der bisher nur fragmentartig und ungenau beschriebenen Tätigkeiten beim Bau des gesamten über die Bodenoberfläche ragenden Wohnröhrenabschnittes (*Lanice*-Bäumchen).
6. Es wird versucht, die strömungsorientierte Anlage der Fransenfächer im Zusammenhang mit der Bauweise zu interpretieren.

## ZITIERTE LITERATUR

- KESSLER, M., 1963. Die Entwicklung von *Lanice conchilega* (PALLAS) mit besonderer Berücksichtigung der Lebensweise. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **8**, 425–476.
- LUTHER, W. & MAIER, C., 1963. Versuche über die Funktion der 1. Antenne von dekapoden Krebsen als Strömungssinnesorgan. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **8**, 321–332.
- SEILACHER, A., 1951. Der Röhrenbau von *Lanice conchilega* (Polychaeta). *Senckenbergiana* **32**, 267–280.
- WATSON, A. T., 1890. The tube-building habits of *Terebella littoralis*. *Jl R. microsc. Soc.* **1890**, 685–689.
- ZIEGELMEIER, E., 1952. Beobachtungen über den Röhrenbau von *Lanice conchilega* (PALLAS) im Experiment und am natürlichen Standort. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **4**, 107–129.
- 1964. Über die Wohnbau-Form von *Arenicola marina* L. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **11**, 157–160.

Anschrift des Autors: Dr. E. ZIEGELMEIER  
Biologische Anstalt Helgoland  
Litoralstation  
2282 List/Sylt