

Beobachtungen über Verhalten und Lebensweise des im Sand lebenden Schlangensterne *Amphioplus* sp.

H. W. FRICKE

*Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie (Abteilung Lorenz);
Seewiesen und Erling-Andechs, Deutschland (BRD)*

und

Centre ORSTOM; Nosy Bé, Madagaskar

ABSTRACT: Observations on the behaviour and way of life of the sand-dwelling brittle-star *Amphioplus* sp. Off the coast of Madagascar, a community of the brittle-star *Amphioplus* sp. was observed under water by SCUBA-diving at a depth of 14 m. *Amphioplus* sp. lives 20–35 cm under clean, shelly sand in burrows which are connected to the sediment surface by tubes. Feeding behaviour, building and function of the tubes and burrows are described. The behaviour of *Amphioplus* sp. as an adaptation to a specific type of sediment is discussed and compared with other species.

EINLEITUNG

Vor der Insel Nosy Iranja an der NW-Küste von Madagaskar fand ich in 14 m Tiefe eine Massenansammlung des Schlangensterne *Amphioplus* sp. Diese Gattung unterscheidet sich von den meisten typischen Schlangenternen durch extrem lange Arme und durch einen unproportional kleinen Körper. Die in Madagaskar beobachteten Tiere gehören einer neuen Art an, die durch Dr. CHERBONNIER vom Museum National d'Histoire Naturelle in Paris identifiziert und in Kürze beschrieben wird.

Amphioplus sp. lebt in selbsterbauten Höhlen unter dem Sand. Von der Höhle führen Röhren nach außen, die das Tier mit Hilfe der Arme und Podien baut. In der Nähe der Röhren liegen Sandwürste, die denen des Pierwurmes *Arenicola marina* gleichen.

Es war nicht möglich, die Tiere mit der Hand auszugraben, weil sie sich stets bei Zerstörung der Höhlen und Röhren tiefer in den Sand eingruben. Erst mit einem Sauggerät und unter Mithilfe von Dr. PLANTE (Centre ORSTOM) erhielt ich meist zerbrochene Tiere mit 160–340 mm langen, nur 1 mm dicken Armfragmenten und einem Körperscheibendurchmesser von nur 2–3 mm (Abb. 1). Die durch Bewuchs grau bis graugrünen Arme sind in Abständen rötlichbraun gebändert, während die Armspitzen bis zu 70 mm Länge deutlich heller sind. Sie ragen bei aktiven Tieren bis zu dieser Länge aus der Röhre.

Massensammlungen von *Amphioplus*-Arten wurden in Japan, dem Persischen Golf, Guinea und Senegal, Kalifornien und Florida gefunden (Zusammenfassung bei THORSON 1957, 1966, BARNARD & ZIESENHENNE 1961) und mit ökologischen Metho-

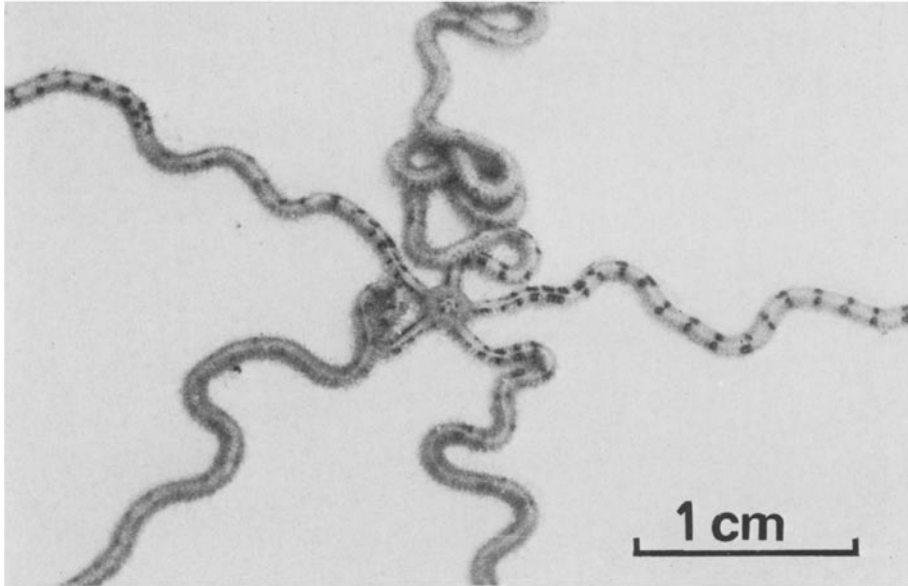


Abb. 1: Körperausschnitt von *Amphioplus* sp. Die Arme sind ca. 40 cm lang

den untersucht. Über Verhalten und Lebensweise ist wenig bekannt, weil die Populationen teilweise in tiefem Wasser vorkamen. Die geringe Tiefe der bisher ökologisch noch nicht determinierten *Amphioplus*-Ansammlung in Madagaskar ermöglichte eine direkte Unterwasserbeobachtung.

BIOTOP UND BESIEDLUNG

Die *Amphioplus*-Population vor der NW-Küste von Nosy Iranja hat eine Längenausdehnung von ca. 200–300 m bei unterschiedlicher Breite und folgt einem Gebiet, in dem durch wirbelnde bis pendelnde Strömungen bei Geschwindigkeiten bis zu 60 cm/sec (Oberflächenmessung) viel Detritus vom Boden abgehoben wird. Auf dicht besiedelten Stellen fand ich bis zu 130 Individuen/m²; die durchschnittliche Besiedlungsdichte liegt bei 41 ± 14 Individuen/m² (n = 20).

Das Sediment besteht aus lockerem, feincorallinem Sand. BARNARD & ZIESENHENNE (1961) fanden *A. hexacanthus* am südkalifornischen Schelf auf feinen Sandböden ("fine sand with little feeling of stickiness"). Auch andere *Amphioplus*-Arten sind Bewohner des "soft bottom" und kommen aber scheinbar nicht nur auf sandigen, sondern auch auf schlammigen Böden vor.

Daß *Amphioplus* sp. in Madagaskar feinen, weichen Sand bevorzugt, zeigen neue Beobachtungen von Dr. PLANTE (briefliche Mitteilung). Er fand weitere Ansammlungen dieser Art von der Insel Nosy Tanikely und auf der „Banc de Parcel“ vor der Westküste von Madagaskar bis in 45 m Tiefe wieder auf feinkörnigen, weichen Sandböden, die in der Strömung liegen.

BAU UND FUNKTION DER RÖHREN UND HÖHLEN

Amphioplus sp. hält die Armspitzen zum Nahrungsfang aus den Röhren heraus. Schwimmt ein Taucher über die Population hinweg, ziehen sich die Armspitzen der aktiven Tiere ruckartig zurück. Die Röhre wird aber erst sichtbar, wenn man den Sand aus der Umgebung mit der Hand vorsichtig wegfächelt (Abb. 2).

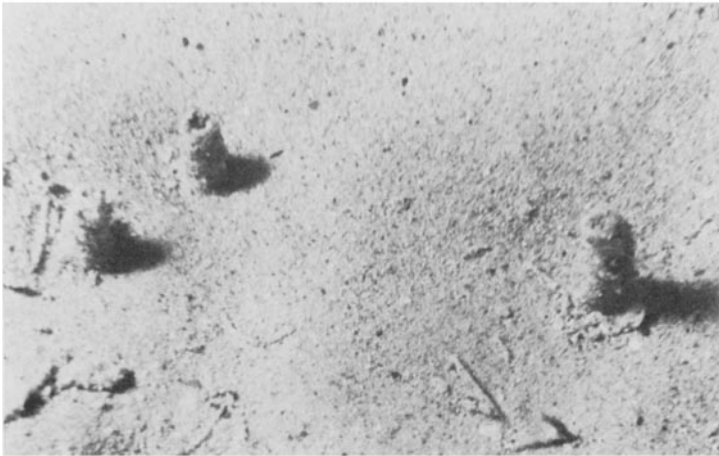


Abb. 2: Die Röhre von *Amphioplus* sp. kann leicht sichtbar gemacht werden, wenn man den weichen, lockeren Sand aus der Umgebung mit der Hand wegfächelt. Die Röhrenwand ist durch Schleim verfestigt

Gefangene Tiere graben sich – wieder auf den Sand gesetzt – sofort mit Hilfe der Podien ein, bis Arme und Körperscheibe völlig bedeckt sind. Ähnliches Verhalten beschrieb DES ARTS (in HYMAN 1955) bei *Amphiura chiajei*. Es scheint auch bei anderen Amphiuriden aufzutreten (MORTENSEN 1927).

Aus einer Bodentiefe von 20–35 cm graben sich ein oder zwei Arme zurück zur Oberfläche. Die dabei entstehenden Hohlräume werden mit den Podien gleichmäßig überstrichen, die in diesem Moment wahrscheinlich Schleim aus den papillenförmigen Drüsen der Podien sezernieren. Der Schleim verfestigt die Wandflächen der Hohlräume.

Im Aquarium baute *Amphioplus* sp. mehrere Röhren von ca. 1 mm Durchmesser; im Freiland nach den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen vermutlich nur eine von 3–6 mm. Die Körperscheibe befindet sich in der 10–20 mm großen Höhle, deren Wandflächen ebenfalls durch Schleim verfestigt sind. In der Höhle wird der Körper von den

Armen knäuelartig umschlungen. Die Position der Höhle wechselte im Aquarium durch ständiges Graben, obwohl die einmal gebauten Röhren öfter benutzt wurden. Der Schlangensterne hielt sich aber trotzdem in einem bestimmten Areal auf. Ob das Tier im Freiland ortstreu ist, konnte nicht kontrolliert werden, muß aber in Anbetracht der hohen Besiedlungsdichte angenommen werden.

Der beim Bau neuer Röhren und Höhlen freiwerdende Sand wird nach außen transportiert. Die paarweise mit der oralen Armseite aneinandergelegten Arme formen mit den Podien eine zusammenhängende Sandwurst (Abb. 3), die durch Schleim

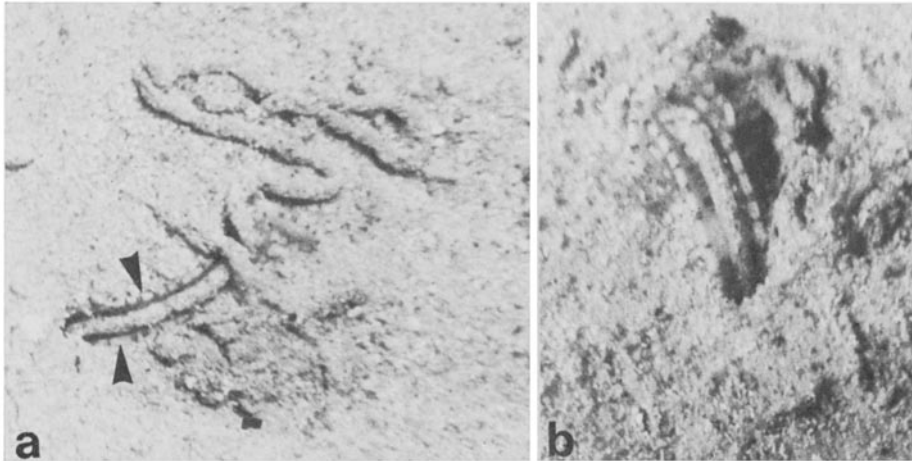


Abb. 3: *Amphioplus* sp. beim Bau der Röhre. Der freiwerdende Sand wird außerhalb der Röhre in Form einer Sandwurst abgelegt (a), die durch Schleim zusammengehalten und mit Hilfe der Podien geformt und zwischen zwei Armen nach außen transportiert wird (b). Pfeile in (a) geben die Stellung der Arme an, die in (b) noch einmal gezeigt wird

verfestigt und dann langsam mit Hilfe der Podien an die Oberfläche geschoben wird. Die Wurst türmt sich neben der Röhre auf und bricht auseinander, wenn die durch den Schleim hervorgerufene Elastizität nicht mehr ausreicht. Auch der Kot wird zusammen mit Sand auf diese Weise aus der Höhle entfernt.

Durch den Bau fester Röhren und Höhlen kann *Amphioplus* sp. besonderes lockeres Sediment besiedeln. Er gräbt sich im Vergleich zu anderen Schlangenternen sehr tief ein, was vermutlich eine Anpassung im Dienst der Feindvermeidung ist. Drückerrische (*Balistes*), Schnapper (*Lutianus*), Meerbarben (*Upeneus*) und ein großer Rochen (*Raja*) durchwühlten beim Fressen regelmäßig den Sand des Beobachtungsgebietes. Viele Sandflächenbewohner haben daher oft ein spezialisiertes Fluchtverhalten entwickelt, weil sie auf den offenen, deckungslosen Flächen von Feinden leicht gesehen werden. *Amphioplus* sp. zieht sich bei Störungen blitzschnell in die Röhre zurück. Diese Fluchtbewegung kann durch einige Außenreize (z. B. Beschattung, Erschütterung des Bodens, Berührung) ausgelöst werden. Auch die sandflächenbewohnenden Röhren-aale (Heterocongridae) ziehen sich bei Gefahr rückwärts in eine selbstgebaute Röhre zurück.

Die Röhre hat also für den Schlangensterne mehrfache Funktion. Sie ermöglicht den Transport von Sand und Kot von innen nach außen und schnelle Fluchtbewegungen der Arme; ferner Nahrungstransport und Zirkulation des Atemwassers. Im Aquarium wurde die ca. 30 cm starke Sandschicht nicht ausreichend belüftet, so daß sich bald im Sand schwarze Reduktionszonen bildeten. Nur die von den Röhren durchzogenen Schichten zeigten keine Zonen, weil hier genügend Sauerstoff von der Röhre aus in die Umgebung diffundieren konnte. Aktive Atembewegungen habe ich bei *Amphioplus* sp. nicht beobachtet, weil die Körperscheibe ständig von den Armen verdeckt war.

Das spezialisierte Verhalten, das im Zusammenhang mit dem Bau der Röhren und Höhlen auftritt, wird vermutlich auch bei anderen in weichen Böden siedelnden Schlangensternen vorkommen. Ein fünfstrahliges, wassergefülltes Höhlensystem wurde auch bei *Amphiura chiajei* beobachtet. Wie oben bereits erwähnt, zeigte auch dieser Schlangensterne ein ähnliches Grabverhalten, so daß wir die Verhaltensweisen als eine Anpassung an den besiedelten Sedimenttyp deuten können.

NAHRUNGSERWERB

Amphioplus sp. ist Strömungsfiltrierer und fängt mit der oralen Armseite der Armspitzen vom Boden durch die Strömung abgehobenen Detritus und größeres Zoo- und Phytoplankton. Die Strömung war während der Beobachtungszeit meist so stark, daß die Armspitzen abgebogen wurden (Abb. 4). Da der Schlangensterne nur mit 5–7 cm Armlänge filtriert, werden also bei einer Gesamtarmlänge von ca. 40 cm nur 10–20 % des Armes zum Nahrungsfang ausgenutzt. Der Rest des Armes erscheint nicht außerhalb der Röhre und ist daher durch Bewuchs anders gefärbt als die Armspitzen.

Die Podien der Arme sind beim Filtrieren kammförmig abgestreckt (Abb. 5), wie es auch MAGNUS (1963, 1965a, b) bei *Ophiocoma scolopendrina* beobachtete, d. h. die filterwirksame Fläche wird nicht durch die der Strömung ausgesetzten Armflächen gebildet, sondern durch die Fläche der rechtwinklig abgespreizten Podien, die bei *Amphioplus* sp. besonders lang sind. Treffen Nahrungsbrocken auf den Arm auf, werden sie von den Podien umklammert. Unverdauliche Nahrung gibt der Schlangensterne in die Strömung zurück.

Amphioplus sp. filtriert gewöhnlich mit zwei, seltener mit drei Armen, die alle aus einer Röhre herausstehen. Die Arme bewegen sich aber trotzdem unabhängig voneinander. Manchmal traten Pendelströmungen über dem Boden auf, die zu Riffelbildungen im Sand führten. Die Tiere orientierten stets die orale Armseite zur Strömungsrichtung und verdrehten daher die Arme im Takt der schwappenden Wellen um 180°. Diese positiv rheotaktische Bewegung ermöglicht das Filtrieren von Nahrung selbst unter schwierigen Strömungsbedingungen.

Die große Armlänge begünstigt vermutlich das Strömungsfiltrieren bei wechselnden, starken Strömungen. Da nur 10–20 % der Armlänge zum Filtrieren benutzt werden, der Rest in der Röhre bleibt, wird die Armspitze ständig verdrillt. Die Verdrillung kann aber durch die Reserve des ungenutzten Armteiles leicht abgefangen wer-

den. Viele Schlangensterne drehen sich beim Filtrieren gewöhnlich auf den Rücken (z. B. CZIHAK 1959). Ob sie bei inhomogenen, wirbelnden Strömungen die Armstellung schnell verdrehen, wurde bisher nicht berichtet. Nur MAGNUS (1965a) schreibt, daß der von ihm in der Gezeitenzone beobachtete Schlangens Stern *Ophiocoma scolopendrina* bei Wirbelbildung mit unregelmäßigen oder schraubig verdrehten Armhal-

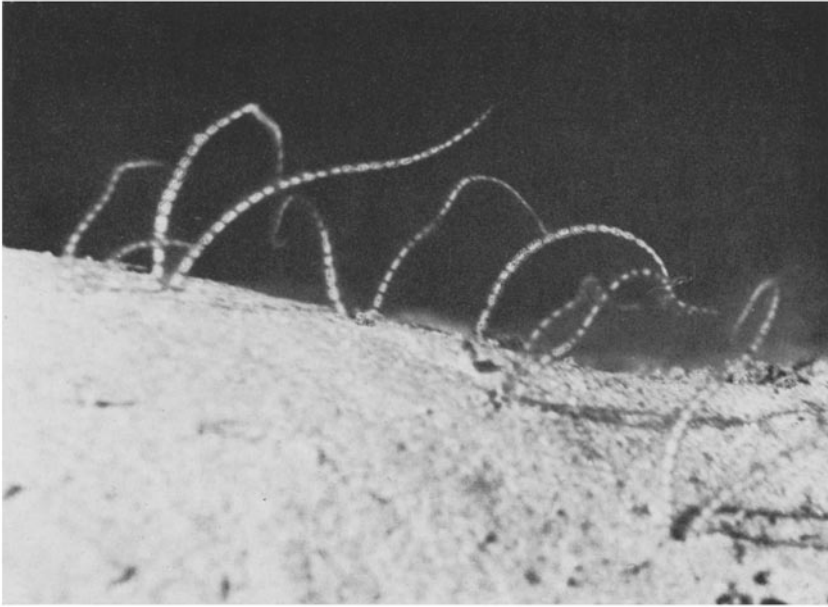


Abb. 4: *Amphioplus* sp. beim Strömungsfiltrieren. Je zwei Arme werden aus einer Röhre mit den Spitzen in die Strömung gehalten. Die Armspitzen sind durch die starke Strömung abgebogen

tungen reagiert. Zum Filtrieren benötigt aber auch dieser Schlangens Stern „eine mehr oder weniger konstante und nicht zu starke Laminarströmung“ und ist deshalb bei Flut inaktiv.

Amphioplus sp. filtriert selbst unter ungünstigen Strömungsbedingungen. Er kann deshalb vermutlich auch Habitate besiedeln, die für andere filtrierende Arten unzugänglich sind. Leider liegen zu wenige Beobachtungen – besonders auch über die Strömungsverhältnisse – bei anderen Schlangens Stern-Populationen vor.

Nahrungserwerb durch Strömungsfiltrieren ist unter Schlangens ternen weit verbreitet (Zusammenfassung bei FELL in BOOLOOTIAN 1966). BUCHANAN (1964) untersuchte im Labor das Nahrungsfangverhalten von *Amphiura filiformis* und *Amphiura chiajei*. Er fand u. a. auch Unterschiede in der Ausbildung der mit Drüsen versehenen Podien, die er auf die Art des Nahrungserwerbes zurückführt (*A. filiformis* ist Filtrierer; *A. chiajei* Absammler der Sedimentoberfläche). Die Podien von *Amphioplus* sp. gleichen denen des filtrierenden Typus.

Obwohl *Amphioplus* sp. vorwiegend filtriert, kann er auch gelegentlich die Sedi-

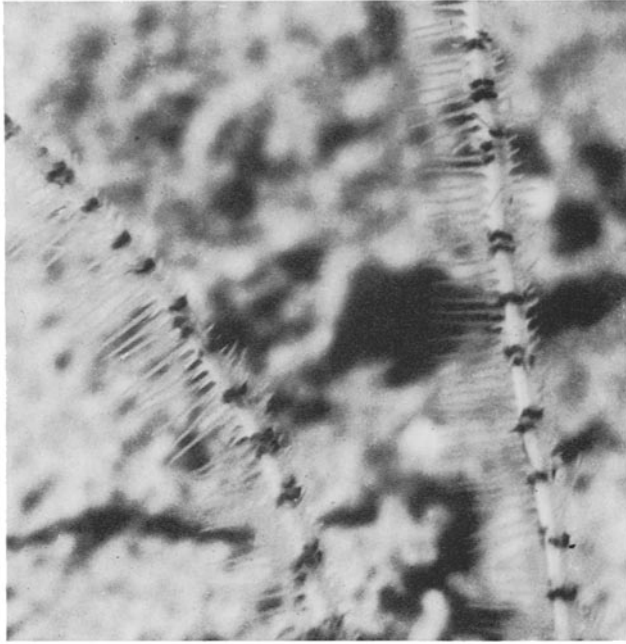


Abb. 5: Die Podien der Arme werden rechtwinklig abgespreizt und bilden je zwei Filterkämme. Die orale Armseite ist der Strömung zugekehrt



Abb. 6: *Amphioplus* sp. weidet auch gelegentlich die Substratoberfläche ab. Der rechte Arm tastet über den Grund, während der linke sich in Filterstellung befindet

mentoberfläche absammeln (Abb. 6). Die Arme tasten dabei mit den Podien über den Boden. Berühren die Podien freißbare Partikel, werden diese umklammert; danach zieht sich der Arm langgestreckt in die Röhre zurück. Auf Geschmacksreize, z. B. zerriebenes Muschelfleisch, reagiert der Arm mit Hinwendung zur Reizquelle.

Die beim Filtrieren eingefangene Nahrung wird mit Hilfe der Podien auf dem Arm zum Mund transportiert, wie es MAGNUS (1965b) für *Ophiocoma scolopendrina* im Film zeigte. Bei *Amphioplus* sp. tritt aber der Unterschied auf, daß der Nahrungsbrocken bei Erreichen des Röhreneinganges von den Podien beider Arme weitergereicht wird.

Die Arme liegen in den Rundungen der ovalen Öffnung und transportieren die Nahrung im Zentrum zwischen beiden Armen nach „unten“ zum Mund.

ERÖRTERUNG UND VERGLEICH ZU ANDEREN ARTEN

Einige Verhaltensweisen dieses im Sand lebenden Schlangensterne sind offenbar als Anpassung an einen bestimmten Sedimenttyp entstanden. Es ist deshalb interessant, das Verhalten von *Amphioplus* mit dem anderer „soft bottom“ besiedelnder Arten zu vergleichen. THORSON (1957, 1966) betont, daß die *Amphioplus*-Arten im pazifischen Raum in anderen geographischen Breiten von den dort siedelnden *Amphiura*-Arten ersetzt werden. *Amphiura chiajei* hat als Anpassung an das gleiche Habitat ähnliches Höhlenbau- und Grabe-Verhalten entwickelt. Leider liegen aber noch zu wenige vergleichbare Beobachtungen für diesen Verhaltensbereich bei anderen Arten vor.

Daß Verhaltensweisen bei sympatrischen Arten mit gleichen Habitatansprüchen das Nebeneinander ohne zwischenartliche Konkurrenz ermöglichen, zeigen die von den Ökologen beschriebenen *A.-filiformis*-*A.-chiajei*-Gemeinschaften (THORSON 1957). Wie vorn erwähnt, zeigte BUCHANAN (1964) an diesen beiden Arten, daß sie unterschiedliches Nahrungsfangverhalten haben und nicht in Konkurrenz stehen. Wenn beide gleichzeitig vorkommen, muß die Strömung schwach genug sein, damit sich genug Detritus für die substratsammelnde Art absetzen kann. *Amphioplus* als vorwiegender Strömungsfiltrierer tritt als dominante oder subdominante Art in Gemeinschaften mit anderen Schlangensternen (meistens *Amphiodia*-Arten) auf. Vermutlich beruht auch hier das Nebeneinander der Arten auf Unterschieden im Nahrungsfangverhalten. Die meist kleinen *Amphiodia*-Arten fressen am Substrat. In der *Amphioplus*-Ansammlung in Madagaskar fand ich ebenfalls eine kleine, die Sedimentoberfläche absammelnde *Ophiactis*-Art, die nicht in Konkurrenz mit dem filtrierenden *Amphioplus* steht.

Es entwickeln sich also nicht nur Verhaltensanpassungen in bezug auf Reaktionen an das Substrat, sondern auch Modifikationen im Funktionskreis des Nahrungserwerbes. Besonders hervorzuheben ist *Ophiocoma scolopendrina*. Er ist in bezug auf den Nahrungserwerb ein Nichtspezialist und weidet nicht nur die Bodenoberfläche der von ihm bewohnten Gezeitentümpel ab, sondern filtriert außerdem Plankton aus der Strömung und frißt zusätzlich den Staubfilm von der Flutwasseroberfläche, ein neues Verhalten, was als direkte Anpassung an den Lebensraum zu deuten ist (MAGNUS

1963, 1965a, b). Daß Schlangensterne gleichzeitig über mehrere Methoden des Nahrungsfanges verfügen, beschrieb bereits FONTAINE (1964) an *Ophiocomina nigra*.

Die Methode des Nahrungsfanges wird also den besonderen ökologischen Gegebenheiten des Habitates angeglichen und, wenn nötig, spezialisiert weiterentwickelt. So sind Gorgonenhäupter (Gorgonocephalidae) hochspezialisierte Filtrierer (DAVIS 1966, FRICKE 1966, TSURNAMAL und MARDER 1966), die zum Zweck des Nahrungserwerbes ihre Arme zu mächtigen Filtrationsschirmen aufzweigten und sogar besondere Hakenapparate zum Festklammern der Beute entwickelten (FRICKE 1968). Trotz ihrer Spezialisierung können aber auch Gorgonenhäupter in Streßsituationen (z. B. Aquarienhälterung) die Boden- oder Wasseroberfläche nach Nahrung absammeln.

Die Beobachtungen an *Amphioplus* sp. und der Vergleich zu anderen Arten sollte zeigen, daß auch bei „niederen“ Tieren einige Verhaltensweisen eine bestimmte Variationsbreite haben und daß solche Verhaltensvarianten zur Evolution neuer, spezialisierterer Merkmale führen können.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Vor der Küste von Madagaskar wurde in 14 m Tiefe eine Massenansammlung des Schlangensterne *Amphioplus* sp. schwimmtauchend beobachtet.
2. *Amphioplus* sp. lebt 20–35 cm tief in feinen Sandböden in Höhlen, die durch Röhren mit der Oberfläche verbunden sind.
3. Das Nahrungsfangverhalten, Bau und Funktion der Röhren und Höhlen werden beschrieben.
4. Das Verhalten des Schlangensterne wird als eine Anpassung an einen bestimmten Sedimenttyp diskutiert und mit anderen Arten verglichen.

ZITIERTE LITERATUR

- BARNARD, J. L. & ZIESENHENNE, F. C., 1961. Ophiuroid communities of southern Californian coastal bottoms. *Pacif. Nat.* **2**, 131–152.
- BOOLOOTIAN, R. A. (Ed.), 1966. *Physiology of Echinodermata*. Wiley, New York, 822 pp.
- BUCHANAN, J. B., 1964. A comparative study of the features of the biology of *Amphiura filiformis* and *Amphiura chiajei* (Ophiuroidea) considered in relation to their distribution. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **44**, 565–575.
- CZIHAK, G., 1959. Vorkommen und Lebensweise der *Ophiothrix quinquemaculata* in der nördlichen Adria bei Rovinj. *Thalassia jugosl.* **1** (6/10), 19–27.
- DAVIS, W., 1966. Observations on the biology of the ophiuroid *Astrophyton muricatum*. *Bull. mar. Sci.* **16**, 435–444.
- FONTAINE, A. R., 1965. The feeding mechanisms of the ophiuroid *Ophiocomina nigra*. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **45**, 373–385.
- FRICKE, H. W., 1966. Der Nahrungserwerb des Gorgonenhauptes *Astroboa nuda*. *Natur Mus., Frankf.* **96** (12), 501–510.
- 1968. Beiträge zur Biologie der Gorgonenhäupter *Astrophyton muricatum* und *Astroboa nuda* (Ophiuroidea, Gorgonocephalidae). *Math. nat. Diss., FU Berlin*.
- HYMAN, L. H., 1955. *The invertebrates. 4. Echinodermata*. McGraw-Hill, New York, 763 pp.

- MAGNUS, D. B. E., 1963. Über das „Abweiden“ der Flutwasseroberfläche durch den Schlangenstern *Ophiocoma scolopendrina* (LAMARCK). Zool. Anz. (Suppl. Bd) **26**, 471–481.
- 1965a. Wasserströmung und Nahrungserwerb bei Stachelhäutern des Roten Meeres. (Untersuchungen an Schlangensternen und Federsternen.) Ber. phys.-med. Ges. Würzb. **71**, 128–141. 1962–1964.
- 1965b. *Ophiocoma scolopendrina* (Ophiuroidea). Nahrungserwerb. Inst. f. d. wiss. Film, Göttingen. Encyclopaedia Cinematographica Film E 554.
- MORTENSEN, T., 1927. Echinoderms of the British Isles. Univ. Press, Oxford.
- THORSON, G., 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). Mem. geol. Soc. Am. **67** (1), 461–534.
- 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. Neth. J. Sea Res. **3**, 267–293.
- TSURNAMAL, M. & MARDER, J., 1966. Observations on the basket star *Astroboa nuda* on coral reefs at Eilat (Gulf of Aquaba). Israel J. Zool. **15**, 9–17.

Anschrift des Autors: Dr. H. W. FRICKE
Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
8131 Seewiesen (Obb.)
Deutschland (BRD)