

Zur Morphologie und Ökologie von *Polydora ciliata* und *P. ligni* (Polychaeta, Spionidae)

H. MICHAELIS

*Forschungsstelle für Insel- und Küstenschutz;
D-2982 Norderney, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: Contribution to the morphology and ecology of *Polydora ciliata* and *P. ligni* (Polychaeta, Spionidae). The polychaete worms *Polydora ciliata* and *P. ligni* were investigated with regard to the morphology of their fifth chaetigerous segment, bearing bundles of modified bristles in a special arrangement. The development of these chaetae from late larval to adult stages is described, considering the loss of provisional bristles, the variation of shape caused by the wear and the shedding of old chaetae after losing their function. In addition an epidemic shell disease of the mussel, *Mytilus edulis*, induced by infestation with *P. ciliata* is reported. *P. ligni* was observed to regularly inhabit the inflorescences of the eelgrass, *Zostera marina*. The relationships between this plant and *P. ligni* are discussed.

EINLEITUNG

In der Gattung *Polydora* Bosc, 1802, zur sedentären Polychaetenfamilie der Spionidae gehörig, stehen die beiden Arten *Polydora ciliata* (Johnston, 1838) und *Polydora ligni* Webster, 1879, einander sehr nahe. Das die Gattung kennzeichnende modifizierte 5. Segment bietet in Form und Anordnung seiner Borsten zugleich wesentliche Merkmale zur Artunterscheidung. Nun unterliegen gerade diese Borsten einer starken Abnutzung und damit erheblichen nachträglichen Formveränderungen. Derartige Verschleißerscheinungen an Annelidenborsten sind selten – ein glücklicher Umstand für die Taxonomie – und deuten auf einen sehr spezialisierten und intensiven Gebrauch hin. So diente denn die Abnutzung in dem ein Jahrhundert lang währenden Meinungsstreit um die Bohrweise von *Polydora* als eines der Argumente, die für mechanisches oder zumindest teilweise mechanisches Bohren sprachen (historische Übersichten vgl. Carazzi, 1895; Söderström, 1920; Lamy & André, 1937; Hempel, 1957a; Blake & Evans, 1973). Inzwischen haben die Beobachtungen von Schäfer (1962) und besonders die Experimente von Haigler (1969) sowie Zottoli & Carriker (1974) zugunsten der Hypothese des chemischen Bohrens entschieden. Die Bündel der modifizierten Borsten sind keine Bohrwerkzeuge, sondern stellen Organe dar, die zum Graben im Boden, zum Bau von Sedimentröhren und zur Auskleidung von Bohrgängen eingesetzt werden (Schäfer, 1962; Daro & Polk, 1973) und ferner vielleicht zum Feststemmen des Körpers in der Wohnröhre dienen (Söderström, 1923). Zottoli & Carriker (1974) sehen die wichtigste

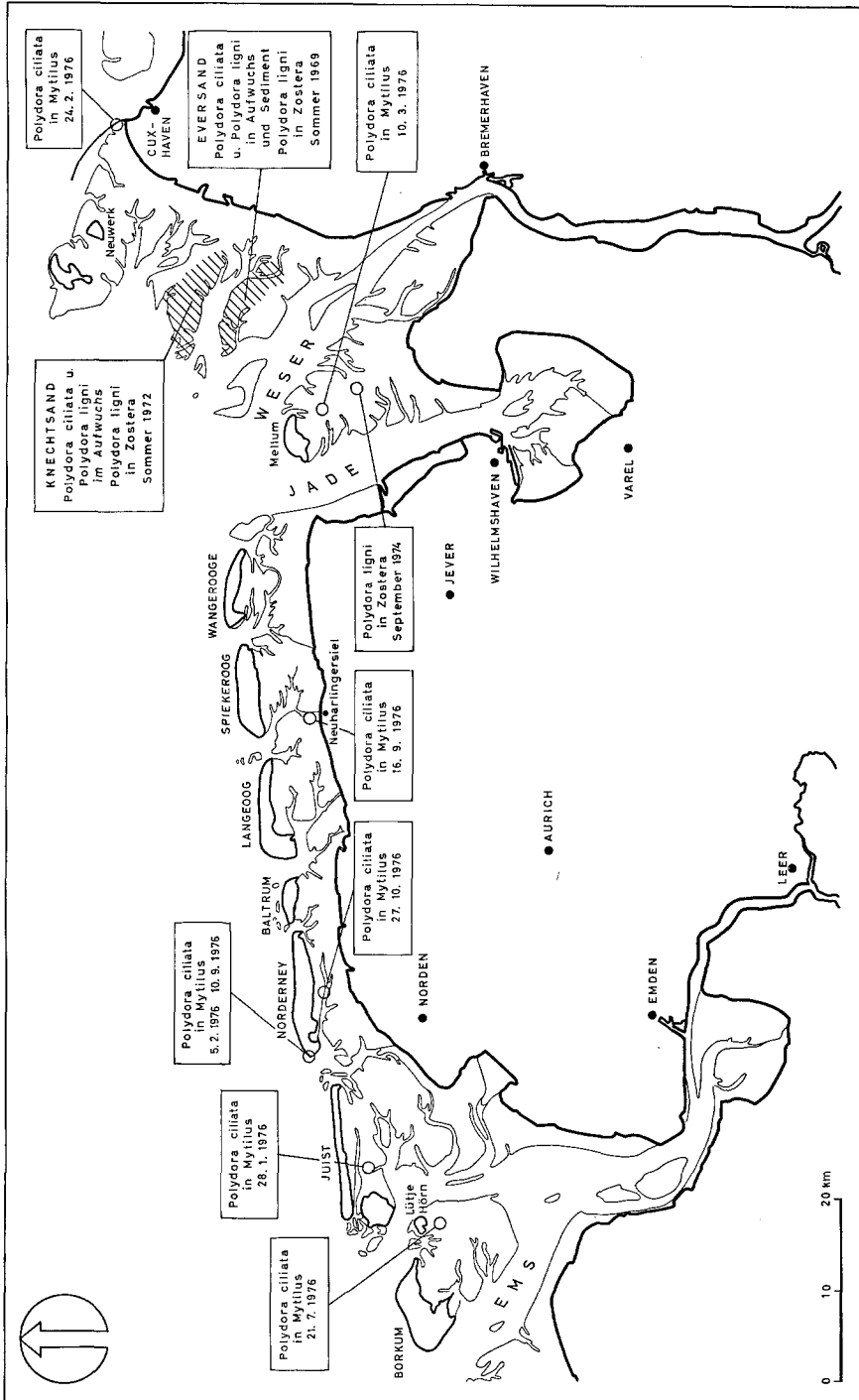


Abb. 1: Lage der untersuchten Stationen (Kreise) und Gebiete (schraffiert) an der niedersächsischen Küste

Funktion dieser Borsten darin, den Durchmesser des Ganges in ganzer Länge konstant zu halten.

Für Artdiagnosen sollten von den Borsten des 5. Segmentes nur solche in unverbrauchtem Zustand herangezogen werden, da sich mit fortschreitender Abnutzung die spezifischen Unterschiede verwischen. Dieser bereits von Mesnil (1896) ausgesprochenen Empfehlung ist später wenig gefolgt worden, und hierin liegt wohl einer der Gründe für die häufigen Verwechslungen von *Polydora ciliata* und *P. ligni*. Hierzu hat ferner beigetragen, daß ein wichtiges Merkmal von *P. ligni*, der Occipitaltentakel, unscheinbar und leicht zu übersehen ist (Friedrich, 1937).

Neuerdings hat nun Rasmussen (1973) festgestellt, daß in dänischen Gewässern neben den typischen auch Zwischenformen von *P. ciliata* und *P. ligni* vorkommen, die Merkmale beider Arten in verschiedenen Kombinationen vereinen. Er schlägt deshalb vor, die Trennung aufzugeben und beide Formen als Varietäten unter der Art *Polydora ciliata* (Johnston) zusammenzufassen. Für die niedersächsische Küste kann dieser Befund nicht bestätigt werden. Das umfangreiche, zum Teil aus Mischpopulationen stammende Material enthält keine Exemplare, die auf eine Bastardierung hindeuten. In der vorliegenden Studie werden deshalb *P. ciliata* und *P. ligni* im herkömmlichen Sinne als eigenständige Arten betrachtet. Für beide wird dargestellt, wie die Borstenausstattung des 5. Segmentes sich von der Metamorphose bis zum adulten Zustand entwickelt und welche Änderungen durch den Verschleiß herbeigeführt werden.

In ökologischer Hinsicht sind *P. ciliata* und *P. ligni* von einer erstaunlichen Vielseitigkeit. Beide haben die Fähigkeit zu grabender und aufwuchsbildender Lebensweise, und *P. ciliata* kann zusätzlich Wohngänge in Kalkgestein und Molluskenschalen bohren. Den vielen in der Literatur beschriebenen Beispielen, die u. a. von Hempel (1957a, 1957b, 1961), Schäfer (1962) und Blake & Evans (1973) zusammenfassend betrachtet wurden, können hier einige weitere hinzugefügt werden.

MATERIAL UND METHODE

Das Material wurde in der Gezeitenzone der niedersächsischen Küste gesammelt (vgl. Abb. 1). Die Proben von *Polydora ligni* stammen vom Eversand in der äußeren Wesermündung, wo im Sommer 1969 ein Massenaufreten dieser Art stattfand, ferner vom benachbarten Knechtsand (1972) und von den Watten östlich der Jade (1974). Die Proben von *Polydora ciliata* sind zum Teil gleicher Herkunft – aus Mischpopulationen mit *P. ligni* –, überwiegend stammen sie aber aus *Mytilus*-Bänken von sieben anderen Stellen der Küste zwischen Borkum und Cuxhaven. Die Miesmuscheln leiden hier seit 1973 an stärkerem Befall durch den Polychaeten, der Mißbildungen an der Innenseite ihrer Schalen verursacht.

Für die morphologische Untersuchung wurden rund 450 Würmer herangezogen, teils in Formalin konservierte, teils lebendfrische, mit Alkohol oder Magnesiumchlorid narkotisierte Tiere. Zur Gewinnung von *P. ciliata* aus *Mytilus*-Schalen wurden die Muscheln entfleischt; wenn Mißbildungen an der Innenseite der Schalen das Vorhandensein von Bohrgängen anzeigten, wurden diese mit einer Kneifzange aufgesprengt und die Würmer unter dem Präpariermikroskop ausgelesen. Nachdem die Untersu-

chung der ersten drei Proben (Juister Watt, Westkopf Norderney, Cuxhaven) ergeben hatte, daß die Schalen ausschließlich *P. ciliata* enthalten, wurden vom Material der weiteren Entnahmen nur noch Stichproben durchbestimmt. Der größere Teil der Muscheln wurde gekocht, das Fleisch entfernt und der Befall an Hand der Mißbildungen festgestellt.

MORPHOLOGIE DES FÜNFTEN BORSTENSEGMENTES

Allgemeines

In der Regel besitzt das abgewandelte 5. Segment der *Polydora*-Arten, wenn man dem Schema von Söderström (1920) folgt, jederseits 4 Borstengruppen. *Polydora ciliata* verkörpert den Typus mit vollständiger, *P. ligni* eine Ausnahme mit reduzierter Borstenausstattung. Die Homologien zur Grundform eines Parapodiums deutet Söderström, übereinstimmend mit Mesnil (1896), in folgender Weise: Das vornstehende dorsale Bündel von Haarborsten entspricht den dorsalen notopodialen Borsten. Die horizontale dorsale Borstenreihe, die in Seitenansicht weit zur Mitte gerückt ist und in welcher abwechselnd kräftige Haken und schlanke Lanzettborsten stehen, vereinigt in sich zwei Borstengruppen: Die Haken sollen der hinteren notopodialen, die Lanzettborsten der vorderen notopodialen Gruppe entsprechen. In Söderströms Abbildung 164a ist die "vordere notopodiale" Gruppe im Widerspruch zum Text als "vordere neuropodiale" beschriftet. Rasmussen (1973) greift das Schema in diesem Sinne auf und rechnet die Haken zum Noto-, die Lanzettborsten zum Neuropodium.

Von der vierten Borstengruppe, die aus einem Bündel ventral gelegener Haarborsten besteht, bleibt unsicher, ob sie der ventralen oder einer anderen Gruppe des Neuropodiums homolog ist, und Söderström bezeichnet sie deshalb nur als neuropodiale Borsten.

Der Einfachheit halber werden im Folgenden nicht die Bezeichnungen Söderströms verwendet, sondern es wird entsprechend den modifizierten Verhältnissen nur von drei Gruppen unter folgenden Benennungen gesprochen: (1) Vorderes dorsales Bündel (Haarborsten); (2) Hinteres dorsales Bündel (Reihe von Haken und Lanzettborsten); (3) Ventrals Bündel (Haarborsten).

Polydora ciliata

Carazzi (1895) und Mesnil (1896) geben vollständige Beschreibungen der Borstenformen und -zahlen des 5. Segmentes. Mesnil bemerkt, daß dieses sich bereits während der Larvenentwicklung durch den Besitz von Haken zu differenzieren beginnt, was später Leschke (1903), Wilson (1928), Banse (1955) und Hannerz (1956) bestätigen. Auf einem Stadium von 12 bis 13 Segmenten werden die ersten modifizierten Borsten sichtbar. Doch trägt das Segment zugleich noch dorsale Bündel provisorischer Larvalborsten, die erst vor der Metamorphose abgeworfen werden.

Die jüngste hier erfaßte Gruppe besteht aus Tieren von 16 bis 19 (bei einigen Nach-

züglern bis 23) Segmenten, die ihre provisorischen Haarborsten bereits verloren haben. Sie tragen im 5. Segment ein ventrales Bündel mit 2 bis 5 und ein vorderes dorsales Bündel mit 1 bis 2 Haarborsten. Die Borstenreihe des hinteren dorsalen Bündels (Abb. 2a) besteht aus 3 bis 5 Haken, die bereits aus dem Integument hervorragen und 1 bis 2 Anlagen. Vor dem 1. und 2. Haken stehen noch keine Lanzettborsten, dagegen befindet sich zwischen dem 1. und 2. Haken eine Borste von abweichender Form, in der Stärke zwischen einem Haken und einer Lanzettborste liegend mit einer bajonettartig gewinkelten Spitze ohne Nebenzahn. Wilson (1928) hat sie für die metamorphosereifen Larven sowohl von *Polydora ciliata* als auch von *P. hoplura* beschrieben und abgebildet; in übereinstimmender Weise stellt sie auch Banse (1955) dar. Von Mesnil (1896) wird sie ebenfalls abgebildet, jedoch in anderer Stellung als vorderste vor dem ersten Haken. Dieser zeichnet sich dadurch aus, daß der Nebenzahn fehlt, wie auch Mesnil, Wilson und Banse angeben, und daß er in seiner distalen Hälfte einen Längsspalt besitzt, der in Mesnils und Banges, nicht jedoch in Wilsons Zeichnung zu erkennen ist. Haken und Lanzettborsten können auf dem hier beschriebenen Stadium bereits Spuren einer gewissen Abnutzung aufweisen. Die larvalen Merkmale (fehlender Nebenzahn und Spalte des ersten Hakens, bajonettförmige Borste) verlieren sich auf dem Stadium zwischen 20 und 23 Segmenten. Da eine Umwandlung unwahrscheinlich ist, muß es sich wohl – auch nach Mesnils Ansicht – um provisorische larvale Borsten handeln, die mit Abschluß der Metamorphose abgestoßen werden. Gleichzeitig beginnen sich an den verbleibenden Borsten der hinteren dorsalen Reihe Abnutzungen deutlicher bemerkbar zu machen, die darauf hinweisen, daß die Tiere bauend tätig geworden sind.

Die endgültig umgewandelten und die adulten Tiere mit Längen von 24 bis zu 96 Segmenten zeigen folgende Verhältnisse im 5. Segment: Das ventrale Bündel enthält 4 bis 7, das vordere dorsale Bündel 3 bis 5 Haarborsten. Die Reihe des hinteren dorsalen Bündels (Abb. 2b) besteht aus 4 bis 8 ausgebildeten Haken und 2 bis 3 Anlagen. Zu jedem Haken gehört eine Lanzettborste, die ihm vorangestellt ist, deren Wurzel jedoch der Ventralseite seines Schaftes anliegt. Nur vor dem ersten Haken kann diese auf einer oder beiden Seiten fehlen oder aber – in fortgeschrittenem Alter – in Mehrzahl auftreten, worauf weiter unten noch zurückzukommen ist.

Die vornstehenden Haken und Lanzettborsten sind die ältesten und deshalb am stärksten abgenutzten, wie es Mesnil (1896) bereits für die Haken von *Polydora giardi* beschreibt mit dem Hinweis auf ähnliche Verhältnisse bei *P. ciliata*. Die Anlagen wachsen hinter den in Gebrauch befindlichen Borsten heran, sich von der distalen Spitze her bildend. Ihre Hauptspitze trägt – wie auch Mesnil bemerkt – noch einen dünnen Fortsatz, der später verlorengeht. Nur der hinterste, gerade aus dem Integument hervorgetretene Haken zeigt die ursprüngliche Form, so daß Mesnil empfiehlt: "J'estime donc que pour caractériser ces soies, il faut considérer la dernière fonctionnelle". Bei den weiter vorn stehenden sind Spitze und Nebenzahn zunehmend abgeschliffen, und die vordersten schließlich können bis zum Ansatz des Nebenzahns und darüber hinaus gestutzt sein.

Auch für die Lanzettborsten gilt, daß nur die hintersten, frisch hervorgetretenen noch unversehrt und mit langen, haarförmigen Spitzen versehen sind (Abb. 2b). Weiter nach vorn folgen Borsten ohne Spitzen, dann solche mit pinselartig zerschlissenen Blättern und schließlich kann die vorderste zu einem blattlosen Schaft verstümmelt sein.

Bei älteren Tieren ab etwa 60 Segmenten kommt es häufig vor, daß sich vor dem ersten Haken zwei oder mehrere – gezählt bis zu fünf – stark abgenutzte Lanzettborsten befinden oder nur noch deren in die Tiefe abgesunkene Schäfte (Abb. 2b). Es muß wohl angenommen werden, daß die ehemals zu diesen Lanzettborsten gehörigen Haken abgestoßen wurden und daß hintere, unverbrauchte die vorderen Stellungen eingenommen haben. Tatsächlich machen bei manchen der betreffenden Tiere die vorderen Haken einen erstaunlich wenig abgenutzten Eindruck.

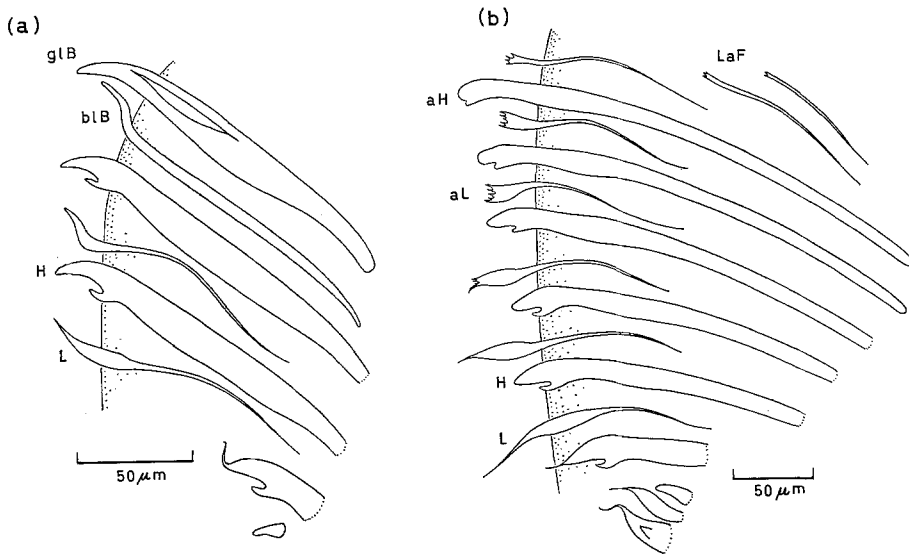


Abb. 2: *Polydora ciliata*. (a) Das hintere dorsale Borstenbündel des 5. Segmentes einer Larve in der Metamorphose. (b) Das hintere dorsale Borstenbündel des 5. Segmentes eines adulten Tieres. Die Abstände zwischen den Borsten sind mehr als maßstäblich vergrößert dargestellt. aH: abgenutzter Haken; aL: abgenutzte Lanzettborste; blB: bajonettförmige larvale Borste; glB: gespaltene larvale Borste; H: Haken; L: Lanzettborste; LaF: Lanzettborste außer Funktion

Zu den Haarborsten des vorderen dorsalen und des ventralen Bündels ist zu bemerken, daß auch an ihnen Spuren der Abnutzung unverkennbar sind. Während junge, nachwachsende Borsten lang ausgezogene Spitzen besitzen, haben die älteren oft stumpfe und manchmal zerfaserte Enden. An der Borstentasche des vorderen dorsalen Bündels fällt ihre intensive gelbliche Färbung auf. Sie enthält mitunter stab- oder bogenförmige Einschlüsse, die teils als Reste verbrauchter, teils als Anlagen neuer Borsten gedeutet werden können.

Polydora ligni

Die Originalbeschreibung der Art von Webster (1879) ist später durch Webster & Benedict (1884), Söderström (1920) und Friedrich (1937) ergänzt worden. Außerdem hat Blake (1969) die Frühentwicklung und Hannerz (1956) die pelagische Larvalent-

wicklung bis hin zum jungen Bodenstadium dargestellt. Die Verhältnisse des 5. Segmentes sind dennoch etwas unklar geblieben.

Die jüngste Gruppe des hier bearbeiteten Materials umfaßt Bodenstadien von 18 bis 23 Segmenten. Sie haben ihre langen Larvalborsten abgeworfen, das 5. Segment hat diese nach Blake (1969) ohnehin bereits auf dem Stadium von 13 Segmenten verloren. Es besitzt jederseits eine dorsale Reihe von Haken und spezifisch gestalteten "Lanzettborsten" (der terminus sei hier beibehalten) ohne die für *Polydora ciliata* angegebenen larvalen Merkmale (zahnloser erster Haken mit Spalt, bajonettförmige Borste). Es sind 4 ausgebildete und 1 bis 3 embryonale Haken vorhanden. Den Tieren dieser Gruppe

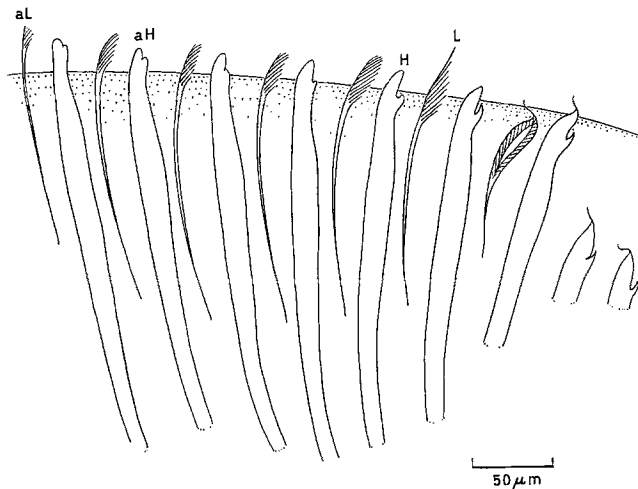


Abb. 3: *Polydora ligni* (adult). Das hintere dorsale Borstenbündel des 5. Segmentes. Die Abstände zwischen den Borsten sind mehr als maßstäblich vergrößert dargestellt. aH: abgenutzter Haken; aL: abgenutzte Lanzettborste; H: Haken; L: Lanzettborste

ist noch ein larvales Merkmal gemeinsam: zwei unscheinbare ventrale Haarborsten auf jeder Seite, die auch Blake (1969, Abb. 3b) für eine Larve von 17 Segmenten deutlich abbildet. Diese Borsten sind spätestens im Stadium von 24 Segmenten abgeworfen. Den adulten Tieren bleibt somit nur eine, die hintere dorsale Borstengruppe (Abb. 3). Sie besteht aus 4 bis 8 Haken und 2 bis 4 Hakenanlagen. Jedem Haken steht eine Lanzettborste voran. Das Wachstum der Haken und ihre durch Abnutzung bedingten Formveränderungen verlaufen wie für *Polydora ciliata* dargestellt.

Für die Beschreibung der Lanzettborsten hat Söderström (1920, Abb. 174, S. 266) ein stark abgenutztes Exemplar als Vorlage verwendet, das "gegen die Spitze gabelförmig gespalten und pinselartig ausgefasert" war. Die von Abnutzung noch unberührte Form ist nur bei der letzten, gelegentlich auch der vorletzten der aus dem Integument herausragenden Borsten erhalten. Das Endblatt ist gefiedert, zur Form eines hohlen Löffels gewölbt und mit einer haarfeinen Spitze versehen (Abb. 3). Bei den weiter vorn stehenden Borsten sind die Endblätter zunehmend gestutzt, die vordersten mitunter bis fast auf den Schaft (Abb. 3).

Eine Abstoßung verbrauchter Haken, wie sie für *Polydora ciliata* angenommen

wird, scheint bei *P. ligni* selten vorzukommen. Nur wenige ältere Tiere von über 80 Segmenten besaßen vor dem 1. Haken zwei Lanzettborsten, was auf den Verlust eines Hakens hindeuten könnte.

BEMERKUNGEN ZUR ÖKOLOGIE

Polydora ciliata

In der Literatur wird eine große Zahl von Molluskenarten genannt, deren Schalen und Gehäuse schon bei Lebzeiten von *Polydora ciliata* befallen werden. Tauber (1944) hat die ökologischen Voraussetzungen des Befalls an rezenten und fossilen Arten untersucht. Hempel (1957b), Schäfer (1962) und Blake & Evans (1973) stellten zahlreiche frühere Angaben zusammen und erweiterten sie durch eigene Studien. Von manchen Arten werden ganze Populationen in besonders starkem Maße heimgesucht, so z. B. *Littorina littorea* (Dollfus, 1932; Thorson, 1946; Rasmussen, 1973), *Gibbula cinerea* (Ankel, 1937), *Mercenaria mercenaria* (Landers, 1967), *Ostrea edulis* (Carazzi, 1895; Korringa, 1954) und gelegentlich auch *Cardium edule* (Hertweck, 1971). Einer der häufigen Wirte ist auch *Mytilus edulis*; so spricht z. B. Hempel (1957b) von hohen Siedlungsdichten endolithischer *Polydora*-Populationen in Miesmuschelbänken des Wattenmeeres.

Im Winter 1973/74 machten gewohnheitsmäßig Muscheln essende Einwohner der Insel Norderney darauf aufmerksam, daß sich in vielen *Mytilus*-Schalen eigenartige, ihnen aus früherer Zeit unbekannte Wucherungen befänden. Die Nachprüfung ergab, daß *Polydora ciliata* Urheber dieser Erscheinung ist. Die Muschel reagiert auf die Bohrtätigkeit des Wurmes mit Ablagerungen an der Innenseite der Schale, wodurch beulen-, höcker- und mitunter dornartige Mißbildungen entstehen, die bei starkem Befall die Schalenfläche weitgehend bedecken (Abb. 4). Dieses Schadbild hat bereits Jacobi (1883) an Material aus der Kieler Bucht zutreffend beschrieben.

Im Jahre 1976 wurde der Grad des Befalls an sieben *Mytilus*-Bänken der niedersächsischen Küste näher untersucht (Abb. 1 und Tab. 1) und eine Nachprüfung des Rijksinstituut voor Zuivering van Afvalwater in Sappemeer ergab, daß die *Polydora*-Epidemie auch im niederländischen Wattenmeer zwischen Emsmündung und Terschelling verbreitet ist (Tab. 2). Die Anteile befallener Muscheln sind, auch in nahe benachbarten Gebieten, sehr unterschiedlich. Der Paapsand im Mesohalinicum der Emsmündung mit 0% befindet sich außerhalb des Verbreitungsgebietes von *P. ciliata*. Sonst liegt der Befall zwischen 6% (Norderneyer Watt) und 80% (Juister Watt). Innerhalb einer Population steigt er mit zunehmender Größe der Muscheln deutlich an. Junge Tiere unter 30 mm Länge sind noch frei von *Polydora*, da sie ihr noch unversehrtes Periostracum wohl unangreifbar macht. Zwar kann der Wurm nach Haigler (1969, bezogen auf *P. websteri*) das Conchiolin auflösen, braucht dafür aber wesentlich längere Zeit als für Kalk. Bei den älteren Größengruppen wird das Periostracum durch Risse an den Wachstumsringen, Abstoßung und Balanidenbewuchs zerstört und dort, wo die blaue Calzitschicht bloßliegt, kann *Polydora* eindringen. Aus den Tabellen 1 und 2 ist ersichtlich, daß die Größengruppen von 45 bis 85 mm am stärksten betroffen

Tabelle 2

Häufigkeit von *Polydora ciliata* befallener Miesmuscheln (*Mytilus edulis*) im niederländischen Wattenmeer. (Nach einer Untersuchung des Rijksinstitoot voor Zuivering van Afvalwater, Laboratorium Sappemeer, Holland)

Schalenlänge mm	Watt bei Terschelling 4. 11. 1976		Watt bei Schiermonnikoog 1. 11. 1976		Watt östlich des Eemshavens 19. 11. 1976		Paapsand in der Emsmündung 2. 12. 1976	
	Anzahl der Tiere	Befallene Tiere Anzahl Tiere %	Anzahl der Tiere	Befallene Tiere Anzahl Tiere %	Anzahl der Tiere	Befallene Tiere Anzahl Tiere %	Anzahl der Tiere	Befallene Tiere Anzahl Tiere %
15-24	19	0	0	0				
25-34	22	0	0	0			70	0
35-44	31	0	0	0	78	6		8
45-54	7	0			46	6		13
55-64	38	24	143	87				
65-74	15	11	152	101				
75-84			17	14				
Σ	53	35	312	202	124	12	70	0
				65		10		0

sind mit stellenweise 30 bis 80 % befallener Muscheln. An Standorten mit hohem Prozentsatz infizierter Tiere ist auch der Befall der einzelnen Individuen schwerwiegender, ein Zusammenhang, der von Rasmussen (1973) bereits an Populationen von *Littorina littorea* aufgezeigt wurde.

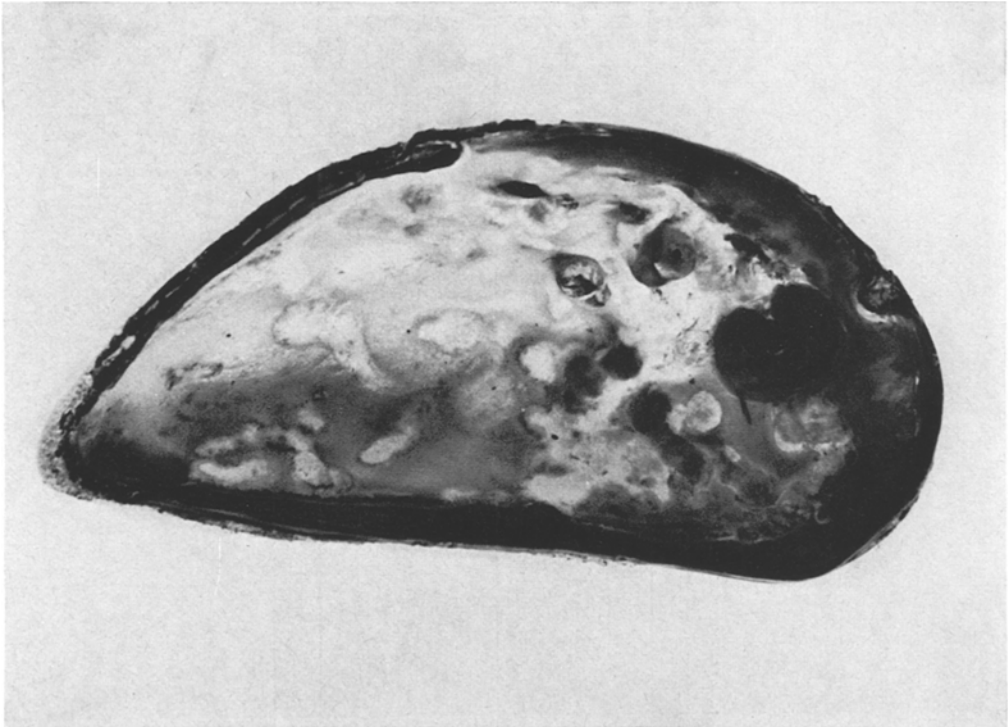


Abb. 4: Mißbildungen an einer Schale von *Mytilus edulis*, verursacht durch *Polydora ciliata*

Gewöhnlich dringt der junge, sich auf der Miesmuschel ansiedelnde Wurm senkrecht in die Schale ein (Abb. 5a, 5b). Wenn er nach der blauen Calzitschicht auch die aus Aragonit bestehende Perlmutterchicht (Aufbau der Schale vgl. Bøggild, 1930) durchbohrt hat, versucht die Muschel zunächst, den Eindringling mit einer das Bohrloch abschließenden Conchiolinhaut aufzuhalten (Abb. 5a). Das gleiche Verhalten berichten Carazzi (1885) und Korringa (1954) von der Auster. Die Miesmuschel verstärkt die Absperrung weiter durch eine linsenförmig gewölbte Calzitlage und überzieht diese schließlich wieder mit Perlmutter. In der Regel ist damit einem weiteren senkrechten Vordringen Einhalt geboten. Mitunter gelingt es einem Wurm, seinen Gang in der ursprünglichen Richtung weiter vorzutreiben. Die Muschel wird dadurch gezwungen, ihn mit Kalk einzuschließen und einen dornartig in ihren Mantel ragenden Fortsatz hinzunehmen. In den meisten Fällen zieht sich *Polydora* aus dem senkrechten Primärgang zurück und legt einen parallel zu den Schichten der Schale geführten Sekundärgang an (Abb. 5b). Dieser muß mit fortschreitendem Wachstum nicht nur in der Länge,

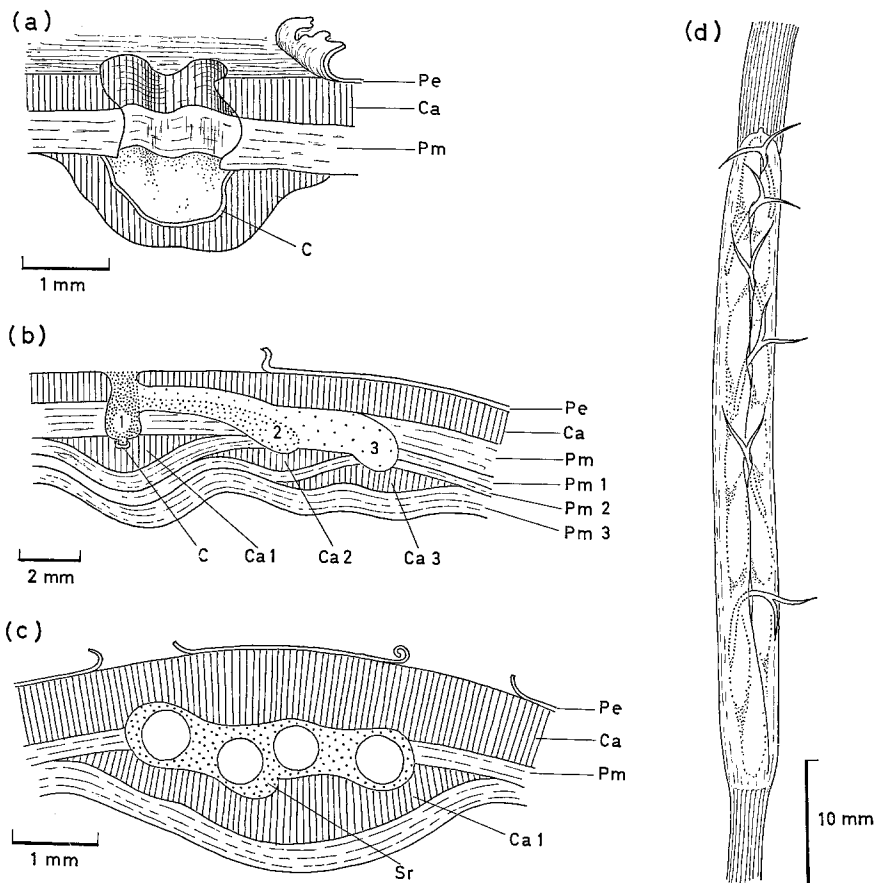


Abb. 5 (a-c): Schnitte durch von *Polydora ciliata* verursachte Mißbildungen an *Mytilus*-Schalen. (a) Senkrechter Primärgang eines Jungtieres. Nachdem der Durchbruch zunächst mit einer Conchiolin-Haut verschlossen wurde, befindet sich eine blaue Calzitlage gerade in Absonderung. (b) Der senkrechte Primärgang (1) konnte wegen erfolgreicher Abschließung nicht erweitert werden. *Polydora* legte einen neuen, waagrechten Gang (2) an, der später vergrößert wurde (3). Über jedem Durchbruch in der Perlmutter-schicht lagerte die Muschel eine Linse aus Calzitmaterial ab. Die Conchiolin-Haut von Gang 1 ist erhalten, am Ende von Gang 2 und 3 wurde sie durch Bohrtätigkeit entfernt. (c) Querschnitt durch miteinander verbundene Gänge von zwei benachbarten Tieren. Die Auskleidung mit Sediment schafft Trennwände. C: Conchiolin-Haut; Pe: Periostracum; Ca: Blaue Calzitschicht; Ca 1, 2, 3: von *Polydora* induzierte Calzitablagerungen; Pm: Perlmutter-schicht; Pm 1, 2, 3: von *Polydora* induzierte Perlmutter-schichten; Sr: Gang auskleidende Sedimentröhre. (d) Blütenstand des Seegrases *Zostera marina* in der weiblichen Phase. Wirken die Narben als optisches Signal wie Artgenossen auf Larven von *Polydora ligni* und veranlassen sie dadurch zur Ansiedlung?

sondern auch in seinem Durchmesser erweitert werden. Das geschieht stets in Richtung der Perlmutter-schicht, und sowie diese durchbrochen ist, wird bei der Muschel wieder die oben beschriebene Folge von Abwehrreaktionen ausgelöst: Bildung einer Conchiolin-haut, Auflagerung einer blauen Calzitschicht, Abdeckung mit einer Perlmutter-

schicht. Was die zur Anlage der Gänge bevorzugte Schicht betrifft, stellt Hempel (1957a) gerade das Gegenteil fest: Die Calzitschicht, welche zwar härter, aber von Säuren leichter lösbar sei als die Aragonitschicht, werde am stärksten durchbohrt. In dichtbesiedelten *Mytilus*-Schalen entfernen benachbarte Würmer vielfach die Trennwände zwischen ihren Gängen und grenzen sich gegeneinander nur durch die Wandungen ihrer Sedimentröhren ab, mit denen alle Gänge ausgekleidet sind (Abb. 5c). Während Prell (1926) auf Grund von Analysen an Kalksteinen und Austernschalen feststellte, daß neue Bohrgänge den schon vorhandenen ausweichen und somit Durchbrüche vermieden werden, trifft das für die hier untersuchten Populationen also nicht grundsätzlich zu.

Die Frage nach den Ursachen des plötzlichen Massenauftretens von *P. ciliata* in *Mytilus* kann vorläufig nicht beantwortet werden.

Polydora ligni

Polydora ligni hat, wie schon früher beschrieben (Hauser & Michaelis, 1975; Michaelis, 1976) eine besondere Neigung, die Blüten- und Fruchtstände des Seegrases *Zostera marina* zu besiedeln. Das Verhältnis scheint im Wattenmeer von einer fast obligatorischen Regelmäßigkeit zu sein. Die Möglichkeit einer Erklärung könnte in der Morphologie der *Zostera*-Blüte liegen: Das Seegras ist einhäusig und protogyn. In der weiblichen Phase entfalten sich die doppelzüngigen Narben, die, aus der Blattscheide hervorragend, in auffälliger Weise an das Vorderende einer *Polydora* mit ausgebreitetem Tentakelpaar erinnern (Abb. 5d). Es wäre somit denkbar, daß die Narben als optisches Signal anziehend auf die Larven von *Polydora ligni* wirken und sie, eine schon angesiedelte Kolonie von Artgenossen vortäuschend, zum Eindringen in den Blütenstand veranlassen. Daß Larven sich gern in der Nähe erwachsener Tiere ansiedeln, hat Hempel (1957a) für *Polydora ciliata* feststellen können.

Wie schon früher erläutert (Hauser & Michaelis, 1975), bringt der Aufenthalt im Blütenstand die Würmer später in ziemliche Bedrängnis. Zwar vergrößert sich zunächst, da in der männlichen Phase die Pollen ausgeschüttet werden, der zur Verfügung stehende Raum. Wenn jedoch die reifenden Samen anschwellen, werden die Würmer mehr und mehr eingeengt und schließlich stark deformiert. *Polydora* kann aber auch, wenn sie sich in sehr großer Zahl eingestet hat, die Fruchtstände zum Absterben bringen. In diesem Fall pflegen sich später noch andere Epibionten anzusiedeln, z. B. *Polydora ciliata*, *Laomedea dichotoma*, *Balanus improvisus* und *Elminius modestus*.

ZITIERTE LITERATUR

- Ankel, W. E., 1937. Prosobranchia. Tierwelt Nord- u. Ostsee **9b1**, 1–240.
 Banse, K., 1955. Über das Verhalten von meroplanktischen Larven in geschichtetem Wasser. Kieler Meeresforsch. **11**, 188–200.
 Blake, J. A., 1969. Reproduction and larval development of *Polydora* from northern New England (Polychaeta: Spionidae). Ophelia **7**, 1–63.

- & Evans, J. W., 1973. *Polydora* and related genera as borers in mollusc shells and other calcareous substrates (Polychaeta: Spionidae). *Veliger* **15**, 235–242.
- Bøggild, O. B., 1930. The shell structure of the molluscs. K. danske Vidensk. Selsk. Skr. (Naturv. og mathem. Afd. 9. Raekke 2) **2**, 231–326.
- Carazzi, D., 1895. Revisione del genere *Polydora* Bosc e cenni su due specie che vivono sulle ostriche. *Mitt. zool. Stn Neapel* **11**, 4–45.
- Daro, M. H. & Polk, P., 1973. The autecology of *Polydora ciliata* along the Belgian coast. *Neth. J. Sea Res.* **6** (1–2), 130–140.
- Dollfuss, R.-Ph., 1932. Sur l'attaque de la coquille des bigorneaux *Littorina littorea* (L.) de Hollande par *Polydora*. *Revue Trav. Inst. scient. tech. Pêch. marit.* **5** (18), 273–277.
- Friedrich, H., 1937. Polychaetenstudien. I–III. *Kieler Meeresforsch.* **1** (2), 343–351.
- Haigler, S. A., 1969. Boring mechanism of *Polydora websteri* inhabiting *Crassostrea virginica*. *Am. Zool.* **9**, 821–828.
- Hannerz, L., 1956. Larval development of the polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil, and Poecilochaetidae n. fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). *Zool. Bidr. Uppsala* **31**, 1–204.
- Hauser, B. & Michaelis, H., 1975. Die Makrofauna der Watten, Strände, Riffe und Wracks um den Hohen Knechtsand in der Wesermündung. *Jber. Forschungsstelle Norderney* **26**, 85–119.
- Hempel, C., 1957a. Über den Röhrenbau und die Nahrungsaufnahme einiger Spioniden (Polychaeta sedentaria) der deutschen Küsten. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **6**, 100–135.
- 1957b. Zur Ökologie einiger Spioniden (Polychaeta sedentaria) der deutschen Küsten. *Kieler Meeresforsch.* **13**, 275–288.
- 1961. Über das Festsetzen der Larven und die Bohrtätigkeit der Jugendstadien von *Polydora ciliata* (Polychaeta sedentaria). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **7**, 80–92.
- Hertweck, G., 1971. Aktuopaläontologische Urkunden, 1. *Polydora ciliata* auf lebenden Herzmuscheln. *Natur Mus., Frankf.* **101**, 458–466.
- Jacobi, R., 1883. Anatomisch-histologische Untersuchung der Polydoren der Kieler Bucht. *Diss. Kiel*, 37 pp.
- Korringa, P., 1954. The shell of *Ostrea edulis* as a habitat. Observations on the epifauna of oysters living in the Oosterschelde, Holland, with some notes on polychaete worms occurring there in other habitats. *Archs néerl. Zool.* **10**, 32–135.
- Lamy, E. & André, M., 1937. Annelides perforant les Coquilles des Mollusques. *Int. Congr. Zool.* **12**, 946–968.
- Landers, W. S., 1967. Infestation of the hard clam, *Mercenaria mercenaria*, by the boring polychaete worm *Polydora ciliata*. *Proc. natn. Shellfish. Ass.* **57**, 63–66.
- Leschke, M., 1903. Beiträge zur Kenntniss der pelagischen Polychaetenlarven der Kieler Fördr. *Wiss. Meeresunters. (Abt. Kiel)* **7**, 113–134.
- Mesnil, F., 1896. Etudes de morphologie externe chez les Annélides I. Les Spionidiens des côtes de la Manche. *Bull. scient. Fr. Belg.* **29**, 110–287.
- Michaelis, H., 1976. Die Makrofauna des nördlichen Eversandes (Wesermündung). *Jber. Forschungsstelle Norderney* **27**, 167–179.
- Prell, H., 1926. Fossile Wurmröhren. Beiträge zur paläobiologischen Beurteilung der Polydorinen-Horizonte. *Neues Jb. Miner. Geol. Paläont.* **53** (Beil.-Bd), 325–396.
- Rasmussen, E., 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia* **11**, 1–507.
- Schäfer, W., 1962. *Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee*. Kramer, Frankfurt a. M., 666 pp.
- Söderström, A., 1920. Studien über die Polychaetenfamilie Spionidae. *Diss. Uppsala*, 286 pp.
- 1923. Über das Bohren der *Polydora ciliata*. *Zool. Bidr. Uppsala* **8**, 319–326.
- Tauber, A. F., 1944. Über prä-mortalen Befall von rezenten und fossilen Molluskenschalen durch tubicole Polychaeten (Spionidae). *Palaeobiol.* **8**, 154–172.
- Thorson, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planctonic larvae in the Sound (Øresund). *Meddr Komn Danm. Fisk.- og Havunders. (Plankton)* **4**, 1–523.

- Webster, H. E., 1879. Annelida Chaetopoda of New Jersey. Rep. N.Y. St. Mus. nat. Hist. **32**, 101-128.
- & Benedict, J. E., 1884. The Annelida Chaetopoda from Princetown and Wellfleet, Mass. Rep. U.S. Commn Fish. **1884**, 699-747.
- Wilson, D. P., 1928. The larvae of *Polydora ciliata* Johnston and *Polydora hoplura* Claparède. J. mar. biol. Ass. U. K. **15**, 567-603.
- Zottoli, R. A. & Carriker, M. R., 1974. Burrow Morphology, Tube Formation and Micro-architecture of Shell Dissolution by the Spionid Polychaete *Polydora websteri*. Mar. Biol. **27**, 307-316.