

übergeordnete Systematik**Animalia** (Reich) Linneaus 1758**Annelida** (Stamm) Lamarck, 1809**Polychaeta** (Klasse) Grube, 1850**Aciculata** (Unterklasse) Rouse & Fauchald, 1997**Phyllodocida** (Ordnung) Dales, 1962**Phyllodociformia** (Unterordnung) Fauchald, 1977**Phyllodocidae** (Familie) Williams, 1851**Phyllodocinae** (Unterfamilie) Fauchald, 1977***Phyllodoce*** (Gattung) Lamarck, 1818*Phyllodoce groenlandica* Örsted, 1842*Phyllodoce laminosa* Lamarck, 1818*Phyllodoce longipes* (Kingberg, 1866)*Phyllodoce maculata* (Linnaeus, 1767)→ ***Phyllodoce mucosa* Örsted, 1843***Phyllodoce rosea* (McIntosh, 1877)***Anaitides*** (Untergattung) Czerniavsky, 1882*Anaitides citrina* (Malmgren, 1865)**Eteoninae** (Unterfamilie) Bergström, 1914***Eteone*** (Gattung) Savigny, 1820*Eteone barbata* Malmgren, 1865*Eteone flava* (Fabricius, 1780)*Eteone foliosa* Quatrefages, 1866*Eteone longa* (Fabricius, 1780)*Eteone pusilla* Örsted, 1843***Eulalia*** (Gattung) Savigny, 1822*Eulalia bilineata* (Johnston, 1840)*Eulalia viridis* (Johnston, 1829)***Eumida*** (Gattung) Malmgren, 1865*Eumida bahusiensis* Bergström, 1914*Eumida sanguinea* (Örsted, 1843)***Mystides*** (Gattung) Theel, 1879*Mystides southerni* (Banse, 1954)

Die aufgelisteten Spezies und Gattungen sind Vertreter der Familie der Phyllodocidae, welche man bisher in der Ostsee gefunden hat. Die Informationen wurden aus der durch das Institut für Ostseeforschung, Warnemünde bereitgestellten Datenbank (2010) entnommen.

***Phyllodoce mucosa* Örsted, 1843**
Taxonomie und Systematik

Phyllodoce mucosa Örsted, 1843, Annulorum danicorum conspectus. Fasc. 1. Maricolae: (Quaestio ab universitate Hafniensi ad solvendum proposita et proemio ornata) 31, pl. 1, fig. 25, pl. 5, figs. 79, 83, 89

Locus typicus: Dänemark

Typenmaterial: nicht bekannt

Etymologie: Das Wort „mucus, i, m“ kommt aus dem Lateinischen und bedeutet übersetzt „der Nasenschleim“. Örsted erwähnte in seiner Arbeit nicht die charakteristische Absonderung von Schleim des *Phyllodoce mucosa*, jedoch berichten spätere Autoren, u.a. Hartmann-Schröder (1996) darüber. Der den Wurm umgebende Schleim ist vermutlich der Grund für den Artnamen „*mucosa*“.

Synonyme: *Phyllodoce citrina* partim Malmgren, 1865; *Phyllodoce (Anaitides) mucosa* Örsted, 1843; *Anaitides mucosa* (Örsted, 1843), *Phyllodoce maculata* partim (Linneaus, 1767)

Phyllodoce mucosa wurde erstmals von Örsted im Jahr 1843 in seiner Publikation „Annulorum danicorum conspectus“ beschrieben. Laut Pleijel (1988) handelt es sich zweifelslos um einen *Phyllodoce*, auch wenn die Originalbeschreibung nicht sehr detailliert ist. Da jedoch kein Typenmaterial vorliegt, ist es nicht sicher, dass es sich bei Örsteds Exemplar wirklich um einen *P. mucosa* gehandelt hat. Dennoch ist Pleijel (1988) der Meinung, dass Örsted entweder einen *Phyllodoce groenlandica* oder einen *Phyllodoce mucosa* vorliegen hatte. *Phyllodoce mucosa* wird sehr häufig mit *P. maculata* (Linneaus, 1767) verwechselt (Pleijel, 1988). Nachdem Hartmann-Schröder (1971) die beiden Arten anhand eines Unterscheidungsmerkmals (Fehlen oder Vorhandensein der Rinne auf den Dorsalcirren) voneinander trennte, fanden Gillandt (1979a) und Bick & Gosselck (1985) diese Merkmale kombiniert vor, wodurch sie annahmen, dass es sich um Synonyme handelt. Pleijel (1988) gelang es, die beiden Arten sicher anhand der unterschiedlichen Pigmentierung zu trennen: Das Postomium des *P. mucosa* ist im Vergleich zu *P. maculata* stark pigmentiert. Zudem ist bei der erstgenannten Art das erste Segment ventral pigmentiert. Die hinteren Segmente sind vergleichsweise schwach oder gar nicht pigmentiert. Außerdem weisen die Tentakelcirren des *P. mucosa* keine Pigmentierung auf.

Morphologie***Phyllodoce mucosa* Örsted.****Fig. 25. 79. 83. 89.**

Corpore 3½—4" longo 1'" lato depresso viridi-flavescente, tribus maculis fuscis in singulis segmentis 160, capite cordato, tentaculis parvulis acuminatis, cirrorum tentacularium pari primo ad basin capitis, secundo et tertio in segmento primo et tertio in secundo, branchia superiore subrectangulari subverticali, inferiore elliptica acuminata deorsum oblique versa, lamellis caudalibus lineari lanceolatis acuminatis.

In omnibus Daniae maribus sat frequens.

Abbildung 1: Erstbeschreibung des *Phyllodoce mucosa* von Örsted in „Annulorum danicorum conspectus, 1843“

Phyllodoce mucosa wurde von Örsted im Jahr 1843 wie folgt beschrieben: Der Körper ist 3 ½ bis 4 Zoll (≈ 9 - 10 cm) lang, 1 Linie (≈ 2 mm) breit, in der Erde versunken und grün gefärbt. Auf jedem einzelnen Segment, 160 in der Anzahl, befinden sich dunkle Flecken. Der Kopf ist deutlich ausgeprägt. Die Tenakeln haben sehr kleine/undeutliche Stacheln. Gelockte Tentakeln erscheinen zuerst an der Basis des Kopfes. Die ersten drei Segmente sind miteinander verschmolzen. Die Kiemen ragen rechteckig und vertikal hervor. Unten bewegen sich die elliptischen Stacheln auf und nieder und seitlich hin und her. Die Blättchen am Schwanz haben lanzettförmige Stacheln (vgl. Abb. 1 - 5).

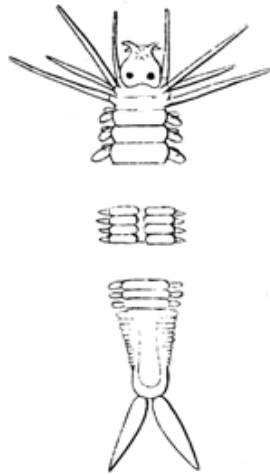


Abbildung 2: vorderes, mittleres und hinteres Körperteil des *Phyllodoce mucosa* aus Örsted (1843)



Abbildung 3: siebter Stachel des *Phyllodoce mucosa* von der Seite aus Örsted (1843)



Abbildung 4: Flosse eines Jungtiers des *Phyllodoce mucosa* aus Örsted (1843)



Abbildung 5: seitlicher Anhang eines adulten *Phyllodoce mucosa* aus Örsted (1843)

Phyllodoce mucosa wird bis 150 mm lang, 3 mm breit (Pettibone, 1963), bildet bis zu 200 **Segmente** aus (Pettibone, 1963) und hat einen langen, schmalen sowie hinten stark verjüngten Körper (Hartmann-Schröder, 1996). Laut Hartmann-Schröder (1996) entwickelt die Art bis 275 Segmente. Lee & Huettel (2004) postulieren, dass *P. mucosa* in der Nordsee gewöhnlich 70 mm lang wird und somit ein Gewicht von 18 mg aufweist. 105 mm lange Tiere haben dagegen ein Gewicht von 31 mg. Die **Augen** sind mäßig groß (Hartmann-Schröder, 1996). *P. mucosa* verfügt über vier Paar **Tentakelcirren** und vier distale Antennen (Böggemann, 1997). Die längsten Tentakelcirren reichen, wenn nach hinten gelegt, bis zum zehnten oder

zwölften Segment. Die Antennen sind spindelförmig und etwas länger als die vordere Prostomiumbreite. (Hartmann-Schröder, 1996) Das erste Segment ist nicht mit dem Zweiten verschmolzen, jedoch vom hinteren Teil des Prostomiums überdeckt (Böggemann, 1997). Das dritte Segment weist relativ kleine **Parapodiallappen** und kleine Ventralcirren auf. Die **Ventralcirren** sind viel länger als der Parapodiallappen, lanzettförmig, leicht zugespitzt und reichen manchmal weiter als der Dorsalcirrus heraus. Die **Dorsalcirren** sind am Vorderkörper lanzettförmig und werden im Mittelkörper unregelmäßig rechteckig bis rhomboid, wobei sie anderthalb mal so lang wie breit sind. Im hinteren Körperteil werden die Dorsalcirren schmaler. Die **Borstenschäfte**, distal breit, und die Endglieder der Borsten, lang und schmal, sind fein gezähnt. Der Rüsseleingang ist mit 16-17 Papillen versehen. Der subdistale Teil des Rüssels ist sechseckig, meist mit undeutlichen Querwülsten oder glatt (Hartmann-Schröder, 1996). Dagegen ist der proximale Teil des **Proboscis** mit zwölf Längsreihen von Papillen, sechs auf jeder Seite und seitlich neun bis zehn Papillen (Böggemann, 1997) bzw. acht bis zwölf Papillen (Pettibone, 1963) pro Längsreihe versehen. Die Ventralcirren, welche distal leicht zugespitzt sind (Böggemann, 1997), weisen die für *P. mucosa* charakteristische Punktierung auf (Rasmussen, 1973). Lebendig sind die Tiere weiß, mit einem braunen Band in der Mitte auf der Körperoberfläche (Pettibone, 1963). Rasmussen (1973) berichtet von grell türkis- grünen Weibchen und weiß-gelben Männchen.

Der vordere Teil des Prostomiums und die ventrale Seite des ersten Segmentes sind pigmentiert (Böggemann, 1997). Zudem berichtet Hartmann-Schröder (1996) von einem dunkelbraunen Pigment auf dem vorderen Teil des Prostomiums vor den Augen. Das zweite und dritte Segment ist ventral unpigmentiert (Böggemann, 1997). Zudem sind laut Hartmann-Schröder (1996) das zweite und dritte Segment, sowie der hintere Teil des Prostomiums dorsal gelb. Ab dem dritten Segment sind dorsal große dunkle Flecken vorhanden (Böggemann, 1997), welche oft zu Längsbändern verschmelzen (Hartmann-Schröder, 1996). Außerdem sind auf der Mitte der Segmente (Hartmann-Schröder, 1996) sowie an der Basis der Parapodien dunkle Pigmente als drei längliche Bänder zu sehen. Die Dorsalcirren zeigen einen großen, braunen Fleck in der Mitte und haben manchmal zusätzlich gelbe, gepaarte Punkte an der Basis der Parapodien (Pettibone, 1963) (vgl. Abb. 6 - 8).



Abbildung 6: Phyllodoce mucosa, Foto: Claudia Morys

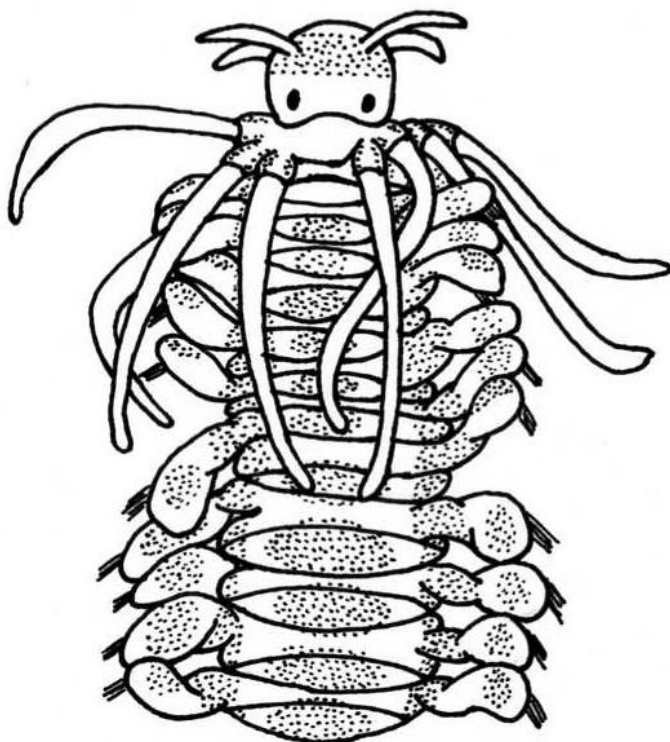


Abbildung 7: vorderer Teil des Phyllodoce mucosa, von dorsal (von Claudia Morys)

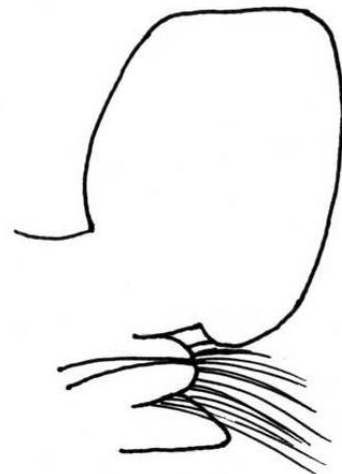


Abbildung 8: mittlerer Parapodial-lappen (von Claudia Morys)

Larven

Die erste planktonische Entwicklungsstufe ist die Trochophoralarve (Plate & Husemann, 1994), in welcher sich die Larven noch vor der Metamorphose befinden (Bhaud, 1987). In diesem Stadium sind die Larven kugelförmig, blau- grün gefärbt und verfügen über einen gelb-pigmentierten Ring hinter dem Prototroch, mit einem an der Spitze befindlichen Büschel (Plate & Husemann, 1994). Sie weisen eine Länge bis 255 μm auf und haben zwei Paar Augen. In dem nächsten Stadium, der Metatrochophora, sind die Larven 550 μm lang und beginnen die Metamorphose. (Bhaud, 1987) Die letzte Entwicklungsstufe ist das Nectochaetastadium, in welcher die Larven 13 Segmente ausgebildet haben und 1100 μm (Plate & Husemann, 1994) bis 1450 μm (Bhaud, 1987) lang sind. Die Zwischenstufe Metatrochophora und das Nectochaetastadium verfügen über ein dreieckiges Prostomium, vier Antennen und ein Paar rote Auge (Plate & Husemann, 1994). Bhaud (1987) berichtet dagegen von zwei Paar Augen in allen drei Larvenstufen. Der Prototroch ist vorhanden, das erste Segment dorsal reduziert und das zweite ist mit dem dritten Segment dorsal verschmolzen. Des Weiteren verfügen die Larven über vier verschiedene Formen von Cirri: Tentakeln in den vordersten Segmenten, Borsten vom zweiten Segment aufwärts, Ventralcirri vom dritten Segment aufwärts und Dorsalcirri vom vierten Segment aufwärts. Außerdem befinden sich anal ein Paar Cirri. Bei den Nectochaeta sind die Dorsalcirri ungefähr rechteckig, die Ventralcirri sind punktiert und etwas länger als die Borstenlappen. Hinter dem Prototroch bedeckt eine Falte dorsal die Segmente 1-3. Der distale Teil des Proboscis ist von weichen Papillen bedeckt, welche in dem Nectochaetastadium sichtbar werden. Die Larven haben eine schwach grüne Farbe, wobei das zweite und dritte Segment gelb pigmentiert ist. Außerdem treten zwei Reihen von gelb pigmentierten Flecken zwischen den Segmenten hinter dem fünften Segment auf (Plate & Husemann 1994) (vgl. Abb. 9).

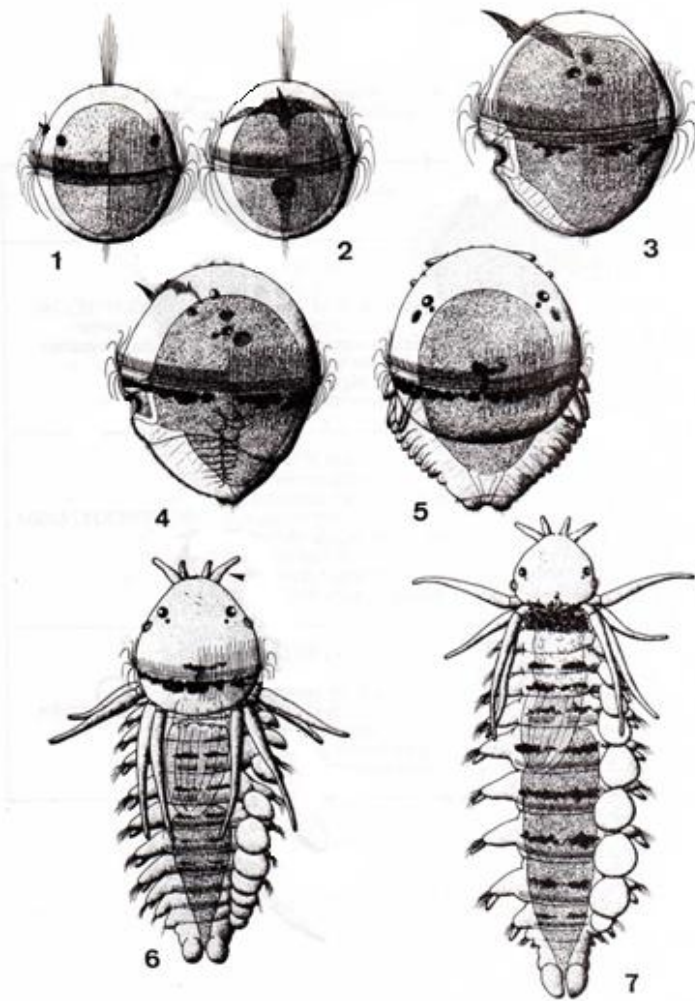


Abbildung 9: Larvenentwicklung des *Phyllodoce mucosa*: **1** gerade geschlüpfte Trochophoralarve von der Seite $d = 100 \mu\text{m}$; **2** ventrale Seite der selben Larve; **3** 20 Tage alte Trochophoralarve, $L = 230 \mu\text{m}$; **4** 1 Monat alter Metatrochophora I, $L = 325 \mu\text{m}$; **5** 5 Wochen alter Metatrochophora I, $L = 550 \mu\text{m}$; **6** 6 Wochen alter Metatrochophora II, $L = 900 \mu\text{m}$; **7** 2 Monate alter Nectochaeta, 13 Segmente, $L = 1450 \mu\text{m}$ (aus Bhaud, 1987)

Riesenlarven

Die Larven sind aus zwei Regionen aufgebaut: der Region des Trochophoras, welcher bis zu zwei Millimeter im Durchmesser misst und der hinteren Region, bis zu zehn Millimeter lang und mit bis zu 120 Segmenten. Sie weisen eine seltene Kombination von Larven- und Adultmerkmalen auf (s. Abb. 10). So ist z.B. ein sehr komplexes, gutentwickeltes Gehirn mit Ganglien im ventralen Nervenstrang bereits vorhanden, aber auf der anderen Seite ist der Pharynx noch nicht entwickelt (Tzetlin, 1998). Normalerweise weisen die Larven im fortgeschrittenen Entwicklungsstadium 25 Segmente auf (Agassiz, 1867). Tzetlin (1998)

jedoch fand im nordwestlichen Teil des Indischen Ozeans pelagische Larven mit mehr als 100 Segmenten. Diese wiesen gut entwickelte Organe auf, welche zuvor nur in ausgewachsenen Phyllocidae gefunden wurden. Diese sehr ungewöhnliche Größe und das unübliche Muster der Entwicklung der Larven zu einem Adulten könnten infolge einer Anpassung an ein ausgedehntes pelagisches Leben und somit an eine zügige Niederlassung auf dem Boden bei Arten, welche die Gefälle von Inseln und Unterwasserbergen bewohnen, entstanden sein. Es ist durchaus auch möglich, dass die verzögerte Entstehung der prostomischen Anhänge und des Proboscis, beides lebenswichtige Strukturen für das Leben im Benthos, mit der langen pelagischen Periode als aktive Filtrierer einhergeht.

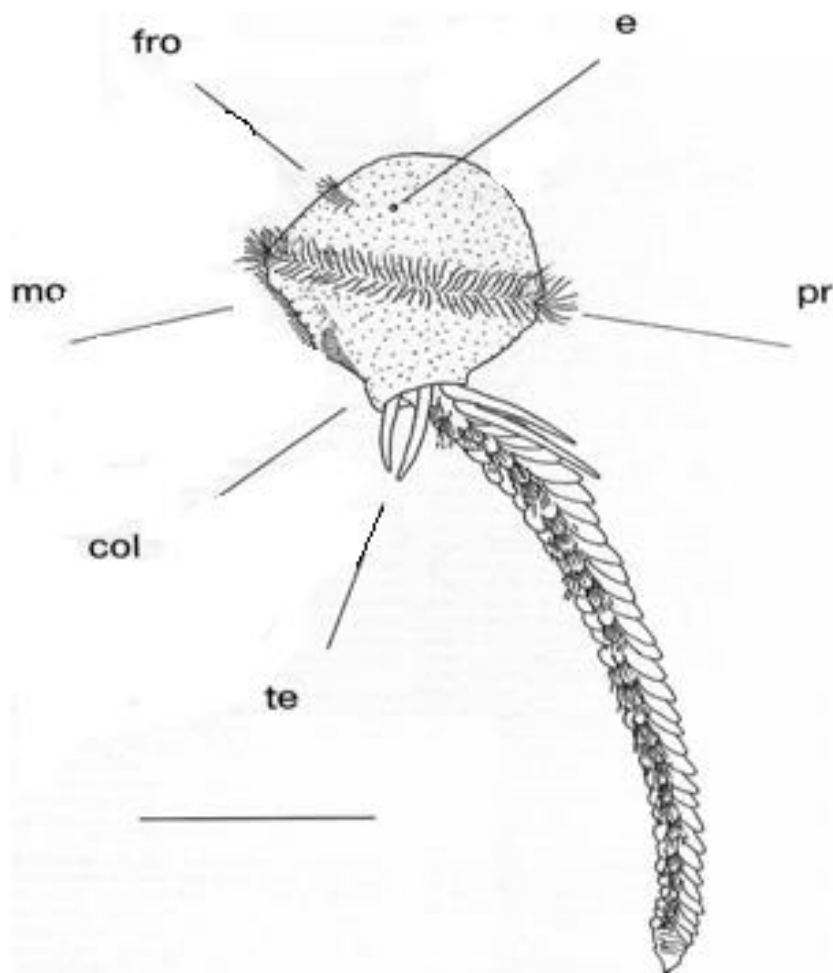


Abbildung 10: Riesenlarve eines Phyllocidae mit 36 Segmenten, von der Seite. Col- mehrschichtiger Ring; te- Tentakelcirren; e- Augen; fro- Fontalorgan; mo- Mund, 1:500 μm aus Tzetlin, A. (1998)

3.2.2 Ökologie

Salinität

P. mucosa ist eine marine Art, welche eine Salinitätstoleranz im mesohalinen Bereich hat (Zettler & Röhner, 2004). In der deutschen Ostsee kommt die Art zwischen 8,1 ‰ und 28,5 ‰ vor (IOW Datenbank).

Habitat

P. mucosa lebt ausschließlich im marinen oder ästuaren Bereich. Das Leben in Gewässern mit geringen Salzgehalten scheint durch die Absonderung des schützenden Schleimes möglich zu sein (Uschakov, 1972 in Beesley, 2001). Laut Rasmussen (1973) tritt *P. mucosa* in den Isefjord quantitativ auf feinem Sand und weicheren Böden in 0,5 Metern Tiefe auf. Man findet die Art jedoch auch auf steinigem Untergrund. In der deutschen Nord- und Ostsee besiedelt *P. mucosa* dagegen hauptsächlich strukturierte Untergründe und Hartböden und ist deutlich an Substrat gebunden. Des Weiteren sucht er sich Buhnen und Seetonnen, *Mytilus*-Bänke und Steinfelder als Lebensraum auf. Zudem findet man die Art auf Schlickfeldern (Zettler & Röhner, 2004) mit einem Gemisch aus Sand, Schill und Steinen (Hartmann-Schröder, 1996). In der Ostsee besiedelt er Wassertiefen zwischen 5 und 47 Metern. Dort beträgt die durchschnittliche Abundanz 10 bis 50 Ind./m² (Zettler & Röhner, 2004). Lee et. al. (2004) schreiben von einer höchsten Abundanz der Art in der niedrigen Gezeitenzone und im Winter, wo die Sandröhren des *Lanice conchilega* besonders häufig vorzufinden sind, da diese gern von den Jungtieren und Adulten besiedelt werden (Herández- Guervara, 2005). Laut Hartmann-Schröder (1996) ist *P. mucosa* vom Eulitoral bis ins obere Bathyal bis 527 Metern vertikal verteilt. Er gräbt sich in das Substrat ein und baut Röhren, welche jedoch nicht permanent von ihm bewohnt werden (Rasmussen, 1973). Revkov und Nikolaenko (2002) berichten von einer Biozönose des *P. mucosa* mit *Chamelea gallina* und *Mytilus galloprovincialis*.

Ernährung

P. mucosa lebt räuberisch (Hartmann-Schröder, 1996) und ernährt sich von einer großen Anzahl von kleineren Invertebraten (Rasmussen, 1973). Rasmussen (1973) gibt an, dass die Art ebenso oft Würmer seiner eigenen Art verschlingt, wohingegen Lee et. al (2004) keinen Beweis für Kannibalismus findet. Laut Reise (1979) ist die Art ein karnivorer Aasfresser, welcher sich von Aas, Krebsen und Muscheln entlang der Küsten ernährt. *P. mucosa* weist das typische Räuberverhalten auf, indem es sich schnell der Beute nähert, ein paar Mal an

seinem Gewebe saugt und sich dann schnell wieder von der Nahrungsquelle zurückzieht (Lee et. al., 2004). Verletzte oder tote Infaunabewohner ziehen *P. mucosa* an (Schubert & Reise, 1986). Innerhalb von zehn Sekunden erscheint die Art an der Sedimentoberfläche, spreizt ihre Tentakeln, hebt sich leicht vom Boden ab und wedelt ihr Hinterteil umher. Dieses Verhalten hilft ihnen womöglich, die Beute aufzuspüren. Nun verfolgt sie eine schleimige Spur der Beute auf dem Boden. Dabei spürt sie die Beute, die bis 15 Meter bzw. 200 Mal ihre Körperlänge entfernt ist (Lee et. al., 2004), durch den Geruchssinn auf (Beesley, 2001). Während sie auf dem Weg zum Kadaver auf der Sedimentoberfläche entlang kriecht, produziert sie enorm viel Schleim. Manchmal folgt sie bereits vorhandenen Spuren oder formt zueinander parallele „Straßen“ zur Beute (s. Abb. 11). Sobald sie den Kadaver erreicht, stülpt sie ihren muskulösen Pharynx hervor und entreißt ihm Gewebe bis zu einem Drittel ihres eigenen Körpergewichtes, wobei sie weiter viel Schleim produziert (Lee et. al., 2004). Jedoch besitzt die Art keine Kauwerkzeuge (Beesley et al., 2000). Danach verschwindet *P. mucosa* sehr schnell wieder im Sediment, um zu verhindern, selbst Beute größerer Karnivoren, z.B. Seevögel, zu werden (Lee et. al., 2004). Lee et. al. (2004) berichten von 447 Würmern, die sich um eine einzige zerdrückte Muschel innerhalb von 20 Minuten sammelten. Jedoch ist zwischen ihnen keine Wechselwirkung bekannt. *P. mucosa* ernährt sich auch von Invertebraten, die sich ebenfalls im Sediment ansiedeln. Die Autoren nehmen an, dass sich die Art nicht von lebender Beute ernährt.

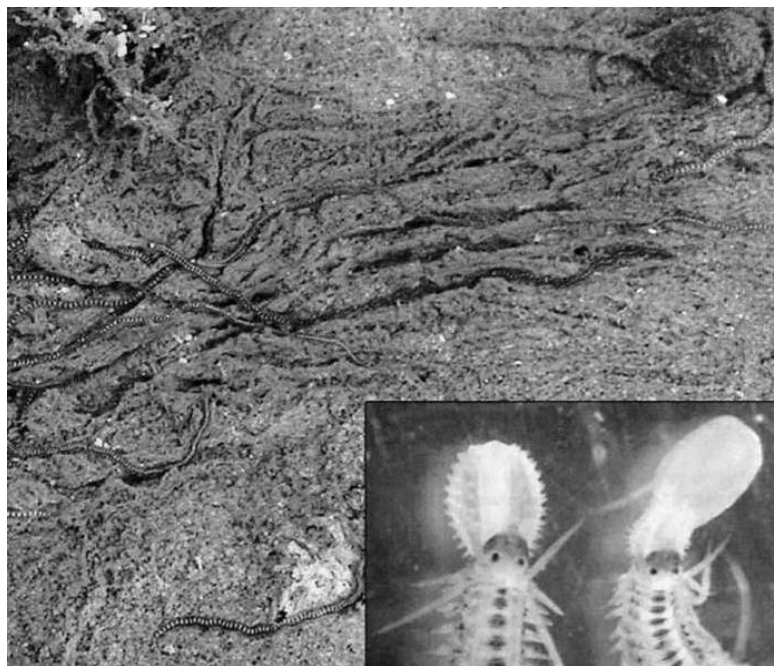


Abbildung 11: *Phyllodoce mucosa* beim Formen paralleler „Straßen“ in Richtung eines Muschelkadavers (*Mytilus edulis*); eingefügtes Bild: ausgestülpter Pharynx aus Lee et. al. (2004)

Lee et. al. (2004) berichten, dass *P. mucosa* hauptsächlich in der Nacht jagt. Die Autoren beobachteten zwar das Jagdverhalten auch bei Tag, jedoch nur sehr selten und nie bei starkem Sonnenschein. Die Art verlässt das Sediment bei Sonnenuntergang während Ebbe und kriecht, bis bei Sonnenaufgang die nächste Flut ankommt, über den Meeresboden. Dann gräbt sie sich im Sediment ein. Studien zeigten, dass sich *P. mucosa* während der Flut nicht von Aas anziehen lässt, wohingegen (Beesley, 2001) das Jagen des *P. mucosa* auch während der Flut beobachtet wurde. Dennoch weist die Art höhere Aktivität auf der Sedimentoberfläche während Ebbe auf (Lee et. al., 2004).

Zu den Feinden des *P. mucosa* gehören Grundeln (*Potamoschistus microps*), Schrimps (*Crangon crangon*), der Einsiedlerkrebs (*Pagurus bernhardus*) und andere Polychaeten wie *Capitella capitata*, *Scoloplos armiger* und *Eteone longa* (Lee et. al., 2004). *P. mucosa* wird von *Nephtys hombergii* gefressen. *Nephtys hombergii* ist eine dominante Art des Benthos und senkt die Erfolgsquote des *P. mucosa* beim Fangen der Beute (Schubert & Reise, 1986). Lee et. al. (2004) hingegen sind der Auffassung, dass *P. mucosa* zu den dominanten Aasfressern unter den Polychaeten gehört.

Die hohe Kriechgeschwindigkeit, die Absonderung von Schleim und die Fähigkeit, Kadaver über weite Entfernungen aufzuspüren, machen *P. mucosa* zu einem erfolgreichen Aasfresser (Lee et. al., 2004).

Reproduktion

Alle bisher bekannten Phyllodocidae sind getrenntgeschlechtlich (Beesley, 2001). Die geschlechtsreifen Individuen findet man von Februar bis März, dennoch beginnt das Laichen nicht vor April (Rasmussen, 1973). Die Adulten formen Brutschwärme, entwickeln jedoch keine somatischen Modifikationen für die Geschlechtsreife (Sach, 1975). Die Weibchen sind während der Fortpflanzungszeit, vor dem Laichen, von den durchscheinenden grünen Eiern vollständig oder teilweise intensiv grün gefärbt (Abele-Oeschger & Oeschger, 1995; Sach, 1975). Die Männchen können laut Sach (1975) jedoch ebenfalls ventral grün erscheinen, wenngleich viel schwächer als die Weibchen. In flachen Gewässern (unter 0,5 Metern) verlassen die geschlechtsreifen Adulten den Boden und setzen sich auf die Vegetation, wo sie die Eier ablegen (Rasmussen, 1973). In tieferen Gewässern ohne Vegetation heften die Adulten die Eier mit einem gelartigen Band an die Bodenoberfläche. In der Nordsee

rscheinen sie während des Niedrigwassers in großer Anzahl auf der Wattoberfläche (bis 148 Individuen/ m²) und halten sich in Lachen und Prielen auf. Die Männchen liegen dort massenhaft, langgestreckt und bewegungslos auf dem Boden und werden von einem Weibchen aufgespürt. Wenn sie den Schwanz des Männchens erreicht hat, krümmt sich dieser und das Männchen beginnt, heftig und unregelmäßig seinen Schwanz wippend zu schlagen. Nun kriecht das Weibchen auf das Männchen, wobei das Männchen sich noch wilder bewegt und den Kopf in den Boden eingräbt. Auch das Weibchen verschwindet kurze Zeit später im Sediment. Durch dieses Verhalten schaffen sie wahrscheinlich die Verankerungsstelle für den späteren Laich. Beide tauchen einige Zentimeter weiter wieder auf, richten ihre Körper ein Stück auf und schaukeln ihre Köpfe mit einer Pendelbewegung hin und her. Es gesellen sich nun noch mehr Männchen um das Paar (s. Abb. 12). Sach (1975) berichtet von einem Fall, bei welchem neun weitere Männchen hinzukamen und gemeinsam mit dem Paar ein Knäuel bildeten. In diesem Moment werden die Spermien und Eier entlassen. Das Weibchen durchläuft das Knäuel achtförmig und wird dabei von einem Männchen begleitet, während die anderen außen herum kriechen. Manchmal kriecht sie jedoch auch allein durch den Laichballen, seltener mit mehreren Männchen anliegend. In einem Laichballen sind zwischen fünf und 18 Würmer anzutreffen. Es kommt zu einer reichlichen Schleimabsonderung des Weibchens und eventuell auch der Männchen, wodurch eine zwei Zentimeter dicke Schleimschicht um die Eier gebildet wird. Kurze Zeit später verlassen einige Männchen das Knäuel und andere kommen hinzu. Das Weibchen verlässt den Laich, wenn fast alle Männchen bereits verschwunden sind. Sind mehrere zur Eiablage bereite Weibchen an einem Ort, entstehen mehrere Laichballen nebeneinander. Das Laichverhalten in der Nordsee beginnt mit Einbruch der Abenddämmerung und dauert bis zur Morgendämmerung, d.h. die laichbereiten Würmer finden sich ca. drei Stunden vor Niedrigwasser bis ungefähr anderthalb Stunden vor der erneuten Überflutung zusammen. Daraus resultiert die Annahme, dass das Fortpflanzungsverhalten von *P. mucosa* endogen, tidenabhängig gesteuert wird. Jedoch ist diese Vermutung bisher ohne Beweis. Nach einem milden Winter wurden die ersten Laichballen in der Deutschen Bucht bereits im Februar gefunden und fanden ihre Abundanz Ende März. Anfang April waren keine frischen Laichballen mehr vertreten. Nach einem strengen Winter wurden keine laichbereiten Würmer gefunden (Sach, 1975). Daraus kann man schließen, dass das Laichverhalten von *P. mucosa* stark temperaturabhängig ist. Sach (1975) fand Laichballen bei Temperaturen von 4-5°C. Laut Husemann (1999) sind die Larven von März bis Juni vertreten.

Die zwischen April bis Juni abgelegten Eiermassen sind grell türkis- grün und 1,5 Zentimeter (Rasmussen, 1973) bis 2 cm (Sach, 1975) im Durchmesser. Es werden zwischen 10.000 und 14.000 Eier abgelegt, welche ungefähr 109-118 μm im Durchmesser messen. Die abgelegten Laichballen sind gleichmäßig mit flaschenförmigen, 60-90 μm großen Spermien durchsetzt (Sach, 1975). Die Larven schlüpfen, je nach Temperaturbedingungen, zwei bis 14 Tage später als Trochophora und durchlaufen eine komplett pelagische Entwicklung, einschließlich der Metatrochophorastadien I-II und des Nectochaetastadium, bevor sie sich der Metamorphose unterziehen (Rasmussen, 1973). Die maximale Abundanz der Jungtiere ist von Juli bis August (Herández- Guevara, 2005).



Abbildung 12: Laich des *Phyllodoce mucosa*
Foto: D. Fischer

Wechselwirkung mit der Umwelt

Phyllodoce mucosa schützt sich vor Feinden durch die Absonderung eines abstoßenden, schleimigen Sekretes. Dieser Schleim wird von großen, drüsenartigen Regionen der Dorsal- und Ventralcirren abgestoßen und verhindert sofort die Aufnahme des Wurmes von vielen kleinen oder jungen Fischen. Sobald *P. mucosa* von einem Fisch attackiert wird und zurückweicht, produziert er soviel Schleim, dass er mit einer dicken Schicht überzogen ist.

Außerdem bringt er sich in eine zusammengeknottete Position. Die Fische agieren jedoch meist so schnell, dass es der Art nicht möglich ist, sich zwischen den Attacken zu verstecken, wodurch sie am Ende häufig doch gefressen wird. Die Feinde des *P. mucosa* zeigen zudem eine Reaktion des „Hustens“. Sobald der Wurm gefressen wird, zieht der Fisch seinen Kiefer schnell vor und zurück, wobei er in heftigen Bewegungen Wasser aufnimmt und wieder ausstößt. Es wurde außerdem beobachtet, dass kleinere Fische öfter attackieren müssen als große. Studien zeigten bei einer Entfernung des schützenden Schleimes den sofortigen Konsum des *P. mucosa* durch einen Fisch (Prezant, 1980). Lee et. al. (2004) berichten ebenfalls von der Schutzfunktion des Schleimes gegenüber anderen Benthosbewohnern. So wurde *P. mucosa* zwar von dem Krebs *Carcinus maenas* gefangen, jedoch sofort wieder freigelassen, während andere Polychaeten gefressen wurden. Es handelte sich dabei um eine interessante Beobachtung, da der Krebs ebenso nur bei Nacht und Ebbe aktiv ist. Es ist nicht bekannt, ob sich auch Vögel von *P. mucosa* ernähren. Dennoch schützt sich die Art vor Feinden, indem sie nachts aktiv ist und sich schnell nach der Mahlzeit ins Sediment zurückzieht, wodurch sie sich visuellen Jägern entzieht.

Der Vorteil des Jagens bei Ebbe liegt vermutlich darin, dass die Tiere schneller zu der Beute finden. Während der Flut kommt es zu einer Verdünnung und Verteilung der Gerüche, wodurch die Orientierung entlang eines Geruchsgradienten nicht mehr gegeben ist. Demnach hat sich die Art höchstwahrscheinlich an die Ebbekonditionen angepasst. Der Grund für das Jagen bei Nacht mag vermutlich darin liegen, dass sich die Würmer der UV-Strahlung entziehen. Wie im übernächsten Abschnitt noch genau erläutert wird, ist es für die Tiere unentbehrlich, während starker Sonneneinstrahlung im Sediment zu verweilen, da die Bildung von antioxidischen Enzymen Energie kostet. Dies erklärt auch, warum *P. mucosa* an manchen bewölkten Tagen zwischen Herbst und Frühling und während Flut aktiv wird. Bisher wurde noch nicht geklärt, ob das Nahrungsangebot auf der Sedimentoberfläche von quantitativer Bedeutung ist (Lee et. al., 2004).

In Jahren mit starkem Frost, in welchen kältesensitive Populationen sterben, erhält *P. mucosa* ihnen gegenüber einen Vorteil, da die Art an kalte Temperaturen angepasst ist. Die toten Populationen hinterlassen Futter für *P. mucosa* auf den Wattflächen der Nordsee. Diese Winterressource erlaubt es der Art, viel Energie für die Reproduktion zu sammeln. Es wurde beobachtet, wie *P. mucosa* zwischen Eisschollen und bei Wassertemperaturen von -1°C umherkroch (Lee et. al., 2004).

Der benthische Organismus *P. mucosa* weist einen adaptiven Mechanismus auf, um sich an die extreme Variabilität der abiotischen Faktoren, z.B. Temperatur, Ebbe und Flut, Windgeschwindigkeit und Menge an vorhandenem Sauerstoff, anzupassen. Bereits der Laich, sobald er ins Wasser abgegeben wird, ist Stress ausgesetzt, da nun erhöhte Strahlung und Wasserstoffperoxidkonzentration auf ihn einwirken. Die Larven entwickeln sich in der Wassersäule, während die Adulten am Boden nicht direkter Strahlung ausgesetzt sind. Aus diesem Grund produziert *P. mucosa* Biliverdin, ein Hämderivat mit antioxidativen Eigenschaften während der Laichsaison. Das Vorhandensein von Biliverdin in den Eiern und in kleinerem Ausmaße auch in den Larven deutet auf einen Transfer von den Adulten zu den Eiern hin, wahrscheinlich mit Hilfe des Dotterproteins. Solarstrahlung führt zu Sauerstoffradikalen und Peroxiden, welche mit der Entwicklung des Laichs wechselwirken. Die SOD (Superoxid-Dismutase)-Aktivität schützt den Laich gegen die photochemisch verursachten Sauerstoffradikale. Der Schleim, welcher die Eier umgibt, verhindert höchstwahrscheinlich das Eindringen von Wasserstoffperoxid. Da die Adulten dem Wasserstoffperoxid direkt ausgesetzt sind, finden sie Schutz durch die Katalaseaktivität. (Abele-Oeschger & Oeschger, 1995)

Die Larven des *P. mucosa* haben eine gut entwickelte morphologische Struktur, welche ihnen das Leben im Wasser vereinfacht (Mathivat-Lallier & Cazaux, 1990). Die Geißeln der Larven dienen als Motoren, wodurch sie sich schnell an der Wasseroberfläche bewegen können (Bhaud, 1987). Da die Larven, wie bereits erwähnt, planktonisch existieren, weisen sie zudem eine positive Phototaxis auf. Dies hilft den Larven, sich in der oberen Wasserschicht zurechtzufinden und erleichtert ihre Verteilung. (Mathivat-Lallier & Cazaux, 1990) Die Autoren postulieren, dass die Larven des *P. mucosa* ein Verhalten adaptiert haben, mit welchem sie ihre vertikale Position kontrollieren und somit einer groben Zerstreuung in der Wassersäule entgegenzuwirken.

Laut Uschakov (1972, in Beersley, 2001) besitzt *P. mucosa* keine Organe für den Gasaustausch. Bewegungen des Körpers und der Dorsalcirri bewirken einen Austausch über die Körperoberfläche, um ihren Sauerstoffbedarf zu decken.

3.2.4 Verbreitung

P. mucosa hat seine Verbreitungsgrenze in der östlichen Ostsee in der Arkonasee (IOW Datenbank). Am zahlreichsten ist *P. mucosa* in der Mecklenburger Bucht und in salzreicheren Außenbereichen des Traveästuars, der Wismarbucht und des Warnowästuars anzutreffen (Zettler & Röhner, 2004) (vgl. Abb. 13). Die Art kommt in allen Weltmeeren vor. Man findet sie im nördlichen Atlantik in der Arktis (Hartmann-Schröder, 1996), im Weißen Meer, entlang der schwedischen, norwegischen und dänischen Westküste, in der Nordsee sowie bei den Britischen Inseln (Pleijel, 1993) und in Nord- Ost Schottland (Mendonça et al., 2007). Zudem existiert *P. mucosa* entlang der französischen und portugiesischen Küste (Pleijel, 1993) bis Westafrika und bis zum Golf von Mexiko (Hartmann-Schröder, 1996). Des Weiteren tritt sie am kompletten Mittelatlantischen Rücken (Maurer & Leathem, 1980) und im Golf von Alaska (Feder et al., 1977 in Maurer & Leathem, 1980) auf. Im Pazifik ist ihre Verbreitung auf den nördlichen Teil begrenzt (Hartmann-Schröder, 1996). Im Indischen Ozean taucht sie im nordwestlichen Teil, von den Seychellen bis zum Golf von Anden auf (Tzetlin, 1998). Des Weiteren kommt *P. mucosa* im Mittelmeer (Hartmann-Schröder, 1996), an der südadratischen Küste (Giangrande et al., 2003), im Tyrrhenischen Meer (Tomassetti & Porrello, 2005) und in der Straße von Gibraltar (Sánchez-Moyano et al., 2002) vor. Laut Hartmann-Schröder (1996) ist sie auch im Schwarzen Meer vertreten. Da die Art jedoch häufig mit *P. maculata* verwechselt wurde, sind nicht alle Angaben gesichert (Hartmann-Schröder, 1996).

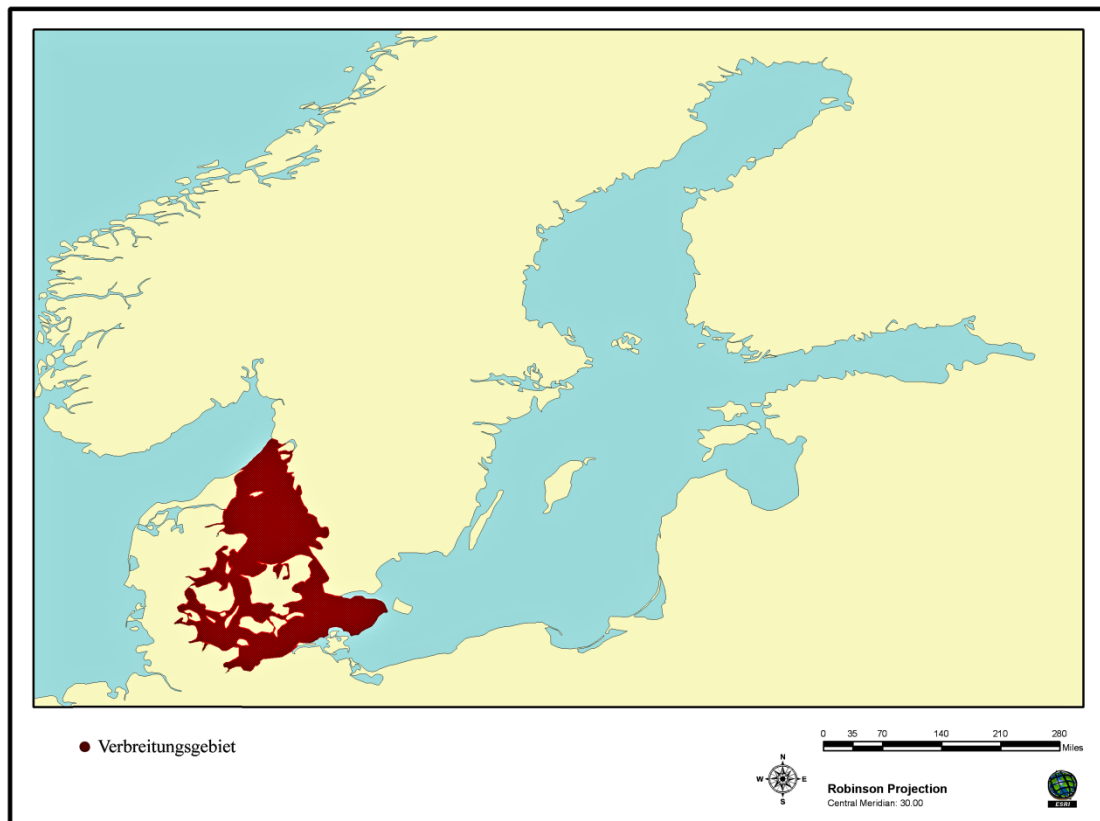


Abbildung 13: *Phyllococe mucosa* - Verbreitung in der Ostsee