

# Messungen der Pumptätigkeit von *Arenicola marina* L. im Watt

FRIEDRICH KRÜGER

*Biologische Anstalt Helgoland, Zentrale, Hamburg-Altona*

**ABSTRACT:** Measurement of the pumping activity of *Arenicola marina* L. in mud flats. When *Arenicola marina* pumps water through its burrow, fine particulate matter suspended in the surrounding water is retained in the headshaft acting as a filter (KRÜGER 1959). In order to assess the extent to which such filtration is likely to account for the worm's food and oxygen requirements, the rate of water flow was measured under natural conditions in the field. Registrations of water flow over extended periods of time in mud flats near List on the island Sylt were made possible by using a flow meter constructed on the basis of the „Thermostromuhr“ described by REIN (1935). Worms at about 10 to 15 g dry weight pumped water through their burrows at a rate of some 120 to 200 ml/h (water temperature: 17° to 18° C). Such values are rather low if compared to the water pumping activity of mussels. It is believed, however, that filtration will cover at least a considerable portion of the food requirements, particularly since suspended food material appears to be rather abundant in typical *Arenicola* habitats. The pumping activity shows rhythmical fluctuations with marked intervals of about 25 minutes. During rising tides the normal direction of the water flow in the burrow may sometimes be reversed for periods of up to several hours. Periods of reversed water flow are possibly indicative of a change in the worm's behaviour; it seems that it may rearrange and “work up” certain parts of his burrow during such periods.

## EINLEITUNG

Ohne Zweifel ist der Wattwurm *Arenicola marina* durch seine Grabtätigkeit und sein massenhaftes Vorkommen wesentlich an der Gestaltung und Umbildung seiner Wohngebiete beteiligt, wie auch schon frühere Autoren vermutet haben (WESENBERG-LUND 1905, RICHTER 1924, VAN STRAATEN 1952). Hier liegen Probleme vor, die über ein rein wissenschaftliches Interesse hinausgehen und praktische Bedeutung erlangen können. Um so erstaunlicher ist es, daß wir nur sehr mangelhaft über die Lebensweise des Wurmes unterrichtet sind, obwohl er zu den am meisten ins Auge fallenden Bewohnern der Küsten des Nordatlantik gehört, die er an geeigneten Biotopen in unzählbaren Mengen bevölkert.

Bis in die neueste Zeit hinein finden sich in der Literatur die widersprechendsten Angaben über die Biologie des Wattwurmes. In dem Gewirr unzutreffender Angaben verloren sich vollkommen die durchaus richtigen älteren Beobachtungen von BOHN (1903), der als erster eine zutreffende Beschreibung der Gestalt des Wohnbaues von *Arenicola* gab und auch schon Versuche über das Verhalten des Wurmes in Glasrohren

angestellt zu haben scheint, wenn dies auch aus seiner Beschreibung nicht ganz klar hervorgeht. Die Beobachtung der Lebensäußerungen der Wattwürmer in Glasrohren, die ihnen ihren natürlichen Wohngang ersetzen sollen, ist bis heute ein unentbehrliches Hilfsmittel für die Untersuchung ihres Verhaltens geblieben, da die Würmer im Sand des Biotops jeder direkten Beobachtung entzogen sind. Nach BOHN (1903) konnten JUST (1924), VAN DAM (1938) und vor allem WELLS (1945) wichtige Beiträge zur Biologie des Wattwurmes liefern.

Das Studium der Ökologie des Wattwurmes wird dadurch erschwert, daß er seine Bauten in Sand errichtet, der mit Wasser übersättigt ist und sich deshalb nahezu wie



Abb. 1: Mit einem Stechkasten ausgehobener und freigelegter *Arenicola*-Bau. Man erkennt deutlich den hellen Oberflächenrand über dem dunklen Schlicksand. Rechts sieht man den senkrecht nach unten verlaufenden Teil des Wohnganges. Im horizontalen Teil ist der freigelegte Wurm sichtbar, der aber – während der Vorbereitungen – zur Aufnahme begonnen hat, sich wieder einzugraben; sein Vorderende liegt deshalb außerhalb des Ganges. Über dem Vorderende des Wurmes durchzieht der aus hellem Oberflächensand bestehende Sandstrang den dunklen Schlicksand. Zwischen den beiden Schenkeln des Wohnbaues ist der Sandstrang eines benachbarten Wurm-Baues angeschnitten

eine Flüssigkeit verhält. Hierdurch zerfallen die Wohnbauten außerordentlich schnell, wenn man sie auszugraben versucht, und es bedarf schon einiger Erfahrungen und Mühe, wenn man sie im Watt untersuchen will. Aus diesem Grunde existieren in der Literatur auch nur Skizzen der sehr hinfälligen Wohnbauten. Nachdem ZIEGELMEIER (KRÜGER & ZIEGELMEIER 1962, 1963) die Stechkastenmethode zur Anwendung brachte, bereitet es heute keine Schwierigkeit mehr, die Wohnbauten von *Arenicola* unzerstört freizulegen, auszumessen und zu photographieren (Abb. 1). Die Befunde mit dem Stechkasten bestätigen die Darstellung, welche WELLS (1945) auf Grund seiner experimentellen Untersuchungen gab und die sich mit der älteren Darstellung von BOHN (1903) deckt.

Das besondere Verdienst von WELLS ist es, durch eine Kombination von Freilandbeobachtungen und Laboratoriumsversuchen Klarheit über die Wasserbewegungen und Sandwanderung im Wohnbau von *Arenicola* verschafft zu haben. Da die Anlage des Wohnbaues von *Arenicola*, so wie sie WELLS (1945) beschrieb, nicht als allgemein bekannt vorausgesetzt werden kann, soll sie hier kurz besprochen werden. Ihre Kenntnis ist eine unerläßliche Voraussetzung für das Verständnis unserer Experimente.

Der Wohnbau von *Arenicola* wird in der Literatur im allgemeinen als U-förmig beschrieben. Diese Darstellung ist aber zu einfach und irreführend, da der Bau kein durchgehendes Lumen besitzt, sondern die U-Gestalt aus der Zusammenlagerung von zwei strukturell und funktionell verschiedenen Teilen resultiert. Man muß unterscheiden: 1. den unter dem Kothaufen in die Tiefe eindringenden L-förmigen Wohngang und 2. den an ihn anschließenden Sandstrang, der kein Lumen besitzt, sondern mit Oberflächensand gefüllt ist und dessen Lage an der Oberfläche durch den Trichter gekennzeichnet ist (Abb. 1). Der Wurm lebt in dem mit einer dünnen Schleimtapete ausgekleideten L-förmigen Wohngang, und zwar im allgemeinen in dem horizontal verlaufenden Abschnitt ("gallery" nach WELLS). Sein Kopf liegt an der Grenze zwischen Wohngang und Sandstrang. Hier frißt er den im Sandstrang nach unten absinkenden Oberflächensand. Das Schwanzende des Wurmes ist auf die unter dem Kothaufen liegende Öffnung des Wohnanges gerichtet. Diesen etwas engeren senkrecht aufsteigenden Teil des Wohnanges bezeichnet WELLS als "tail shaft". Den von mir als Sandstrang benannten Teil nennt WELLS "head shaft". Bei der Kotabgabe kriecht der Wurm rückwärts in dem senkrecht aufsteigenden Teil hoch, bis seine Schwanzspitze die Oberfläche erreicht hat. Der Sandstrang läßt keine besondere Abgrenzung gegen den umgebenden Schlicksand erkennen, hebt sich von ihm aber zumeist durch seine helle Färbung deutlich ab. Hierdurch dokumentiert er seine Herkunft aus der Oberflächenschicht. THAMDRUP (1935) hat mit Hilfe von gefärbten Sandkörnern die Wanderung des Oberflächensandes experimentell erhärten können.

Kontraktionswellen, die an der Grenze zwischen Schwanz und Körper des Wurmes einsetzen und von hier aus über den Körper in Richtung auf den Kopf wandern, legen sich ringsum an die Wandung des Wohnanges an und saugen auf diese Weise Wasser durch Poren in dem Kothaufen an, das in dem Raum zwischen Wurmkörper und Wandung des Ganges in das blinde Ende des Wohnanges gedrückt wird und von hier aus durch den Sandstrang wieder an die Oberfläche zurückkehrt. Im Sandstrang werden im Wasser verteilte feinste Partikel durch die Filterwirkung zurückgehalten und von *Arenicola* zusammen mit dem Sand gefressen (KRÜGER 1959). Durch Schleimabscheidung scheint die Filterwirkung des Sandstranges noch verstärkt zu werden (KRÜGER 1962).

Der Wasserstrom, den der Wurm durch seinen Wohngang treibt, dient also nicht nur dazu, ihm den für seine Atmung notwendigen Sauerstoff zuzuführen, sondern er steht auch im Dienste seiner Ernährung. Eine genaue Kenntnis der pro Zeiteinheit geförderten Wassermenge ist daher für die Beurteilung der Nahrungszufuhr von grundlegender Wichtigkeit. Hierüber liegen Angaben von VAN DAM (1938) und WELLS (1949) vor. Diese beziehen sich aber auf Laboratoriumsbeobachtungen in einfachen Glasrohren. Da die Angaben unter künstlichen Bedingungen erhalten wurden, ist nicht zu übersehen, ob sie den wirklichen Verhältnissen im Biotop entsprechen. Ich selbst

habe ebenfalls solche Messungen in großem Umfange im Laboratorium durchgeführt, worüber an anderer Stelle berichtet werden soll. Die Bedingungen in meinen Versuchen dürften den natürlichen Verhältnissen aber dadurch nähergekommen sein, daß in den von mir beschriebenen Kunstbauten die Würmer Sand zu fressen erhielten und sie das Wasser durch eine Sandsäule treiben mußten. Unter diesen Bedingungen verhielten sich die Würmer anders als in einfachen Glasrohren ohne Sandfüllung. Während in den einfachen Glasrohren die Pumptätigkeit regelmäßig von längeren Pausen unterbrochen wurde, zeigten die Versuchstiere in meinen Rohren eine nahezu ununterbrochene Pumptätigkeit; erst nach einigen Wochen traten längere Pausen auf.

Alle diese Versuche ergaben im Vergleich zu anderen Filterfressern nur relativ geringe Pumpleistungen. Aus diesem Grund erschien es mir notwendig, die Pumptätigkeit von *Arenicola* im natürlichen Standort zu messen. Erste Versuche mit provisorischen Mitteln erwiesen, daß solche Messungen technisch durchführbar sind und lieferten wichtige Erfahrungen für die neuen Experimente.

Die Freilandmessungen erfolgten im Juni 1963 am Ost-Ufer von List auf Sylt am Strand direkt unterhalb der Litoralstation der Biologischen Anstalt Helgoland.

## METHODIK

### *Direkter Strömungsnachweis mit Farbstofflösung*

Die ersten Versuche zum Nachweis und zur Messung der Wasserbewegung durch den Wohnbau von *Arenicola* erfolgten in der Weise, daß wir über einen Kothaufen im Watt, unter dem sich ja die Öffnung des Wohnganges befindet, eine Glaskuppel stülpten, an die ein Einströmungsstutzen angesetzt war. Die Glaskuppel versenkten wir so tief in den Sand, daß das vom Wurm gepumpte Wasser seinen Weg durch den Stutzen in die Glaskuppel nehmen mußte. Die Wasserbewegung selbst wurde durch Zusatz von Farbstoff zu dem eingesaugten Wasser sichtbar gemacht. Bei diesen Versuchen zeigte sich, daß der eingeschlagene Weg zwar grundsätzlich gangbar war, aber noch einiger technischer Verbesserungen bedurfte.

Der Hauptfehler dieser einfachen Anordnung war der, daß der Wohnbau beim Einbohren der Glaskuppel in den Sand entweder sofort, sicher aber bei der Durchführung der Messungen beschädigt wurde. Die verwandten Glaskuppeln waren im Verhältnis zu ihrem Durchmesser zu dickwandig, so daß sie das Wohnrohr beim Einbohren zwangsweise zusammendrückten. Aus diesem Grunde war es auch nicht möglich, die Glaskuppeln hinreichend tief im Untergrund zu versenken, um eine sichere Abdichtung gegen das umgebende Wasser zu erreichen, da der relativ grobe Oberflächensand in den Wohngebieten von *Arenicola* außerordentlich wasserdurchlässig ist. Die nur oberflächlich versenkten Glaskuppeln verlagerten sich überdies sehr leicht bei der geringfügigsten mechanischen Beanspruchung. Es lag also die Aufgabe vor, eine besondere Verankerung für die Anbringung der Glasglocke über dem Kothaufen zu schaffen. Sie selbst sollte beibehalten werden, da sie keine chemische Veränderung des Seewassers befürchten läßt und außerdem die Kotabgabe des Wurmes zu kontrollieren gestattet.

Das Problem lösten wir in der Weise, daß wir die Glasglocke in den Deckel einer einseitig offenen Konservendose einsetzten, die als Verankerung diente. Der dünnwandige Blechzylinder von etwa 8 cm Durchmesser und der gleichen Höhe konnte leicht vollkommen in den Boden eingedrückt werden, ohne daß er den Wohngang durch seinen weiten Abstand beschädigte. Die ungestört – oft schon kurz nach dem Einsetzen des Zylinders – erfolgende Kotabgabe bewies, daß die Würmer durch das

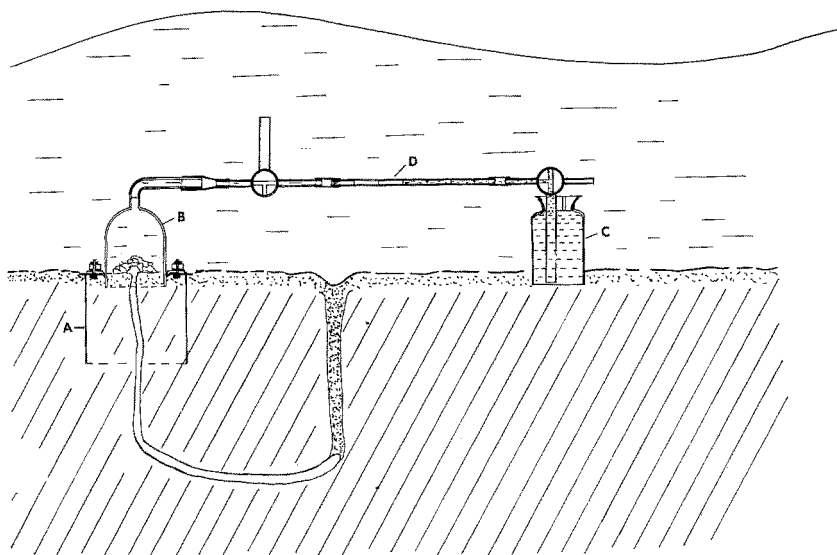


Abb. 2: Schematische Darstellung des Strömungsnachweises im *Arenicola*-Bau mit Hilfe von Farblösung. A: der um den Kothaufen im Boden versenkte Blechzylinder; B: die in die obere Öffnung des Blechzylinders eingesetzte Glasglocke mit Stützen; C: Flasche mit Fluorescein-Lösung; D: Meßrohr. Die ganze Anlage ist im Wasser versenkt

Einsetzen des Blechzylinders in keiner Weise beeinträchtigt waren. Der Blechzylinder garantierte nicht nur der Glasglocke einen sicheren Halt, sondern reichte auch so tief in den schllickhaltigen Untergrund, daß ein Durchsickern von Wasser weitestgehend verhindert war, da der Filtrationswiderstand des Schlicksandes wesentlich höher ist als der des gelben Oberflächensandes.

Der Zylinder darf nicht länger sein als 8 bis 10 cm, damit er nicht beim Eindrücken den gebogenen Teil des Wohnganges anschneidet. Der Blechzylinder trug oben einen aufgelöteten Blechring, dessen innerer Durchmesser etwa 2 cm größer war als der äußere Durchmesser der Glaskuppel. Auf diese Öffnung war mit Hilfe eines Kunststoffringes durch Schrauben ein Gummiring aufgepreßt, dessen innerer Durchmesser einige Millimeter enger war als der äußere Durchmesser der verwandten Glaskuppel. Der Gummiring legte sich beim Eindrücken so eng an die Glaskuppeln an, daß mühelos eine vollkommen dichte Verbindung zwischen dem Blechzylinder und der Glasglocke erzielt werden konnte. Ebenso leicht ließ sich die Glocke abnehmen, um die vom Wurm ausgeworfenen Kotstränge zu entfernen, was verständlicherweise bei länger dauernden Versuchen notwendig war. Der relativ tief im Boden verankerte Blechzylinder-

der bot den Glaslocken einen ausgezeichneten Halt und verlagerte sich in keinem Falle bei den während der Versuche notwendig werdenden Manipulationen. In der geschilderten Weise war das Problem eines einfachen und dichten Anschlusses der Meßgeräte an den Wohnbau von *Arenicola* gelöst. In einem Falle blieb der Anschluß eine ganze Woche erhalten, und der Wurm zeigte durch seine regelmäßige Kotablage und Pump-tätigkeit den ungestörten Ablauf seiner Lebensfunktionen.

Bei dem einfachen visuellen Strömungsnachweis schließt man nun an den Stutzen der Glaslocke ein kalibriertes Meßrohr von 1 bis 2 ml an, das in eine Flasche mit Farblösung taucht. Saugt der Wurm Wasser an, so wandert die Farblösung in dem Meßrohr vor, und man kann mit einer Stoppuhr die Zeit bestimmen, in der die Farblösung das Meßrohr durchlaufen hat. Eine einfache Berechnung ergibt die Pumpleistung je Zeiteinheit. Als Marke dient dabei die Grenze zwischen ungefärbtem und gefärbtem Wasser. Um diese Grenze beliebig oft herstellen zu können, schalteten wir zwischen Meßrohr und Farblösung einen Dreiwegehahn, der die Zufuhr der Farblösung zu unterbrechen und auf normales, ungefärbtes Seewasser umzustellen gestattet.

Es wandert bei diesem Verfahren die eingesaugte Farblösung in die Kuppel und von dort allmählich in den Wohngang des Wurmes. Hierbei besteht die Gefahr, daß der Farbstoff die Tätigkeit des Wurmes beeinflusst. Man kann auch diesen Fehler vermeiden, wenn man zwischen Meßrohr und Kuppel einen zweiten Dreiwegehahn einschaltet (Abb. 2), an den eine mit Seewasser gefüllte Spritze angeschlossen ist. Mit ihrer Hilfe kann man die aufgesaugte Farblösung aus dem Meßrohr in das umgebende Wasser spülen und verhindert so ihr Eindringen in den Wurmengang. Naturgemäß muß die ganze Apparatur unter Wasser aufgestellt und beobachtet werden. Um die Störung der Ablesung durch den Wellengang zu vermeiden, empfiehlt sich die Benutzung einer versenkbaren Sichtscheibe.

Eine schematische Darstellung dieser einfachen Versuchsanordnung gibt Abbildung 2. Zur praktischen Ausführung sei bemerkt, daß man Dreiwegehähne mit weiten Bohrungen verwenden sollte, die den gleichen Querschnitt haben wie das Meßrohr, damit nicht durch Wirbelbildung die Grenze zwischen gefärbtem und ungefärbtem Seewasser zu unscharf wird. Außerdem bieten Hähne mit zu geringem Bohrungsquerschnitt einen störend großen Widerstand für die Pumptätigkeit. Als Farbstoff benutzen wir eine gesättigte Lösung von Fluorescein in Seewasser, gegen die *Arenicola* relativ unempfindlich ist und die auch noch in hoher Verdünnung eine deutlich erkennbare Anfärbung des Wassers ergibt.

Einige mit der beschriebenen Versuchsanordnung durchgeführte Messungen ergaben größenordnungsmäßig die gleichen Werte, wie wir sie mit der thermoelektrischen Methode erhielten.

#### *Messung der Pumptätigkeit mit der Thermostromuhr*

Die Mängel der vorbeschriebenen Methode erforderten eine andere Lösung des gestellten Problems. Ein Verfahren, das allen Forderungen gerecht wurde, war mit der Thermostromuhr von REIN (1935) gegeben. REIN hat das Prinzip zur unblutigen Messung der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes entwickelt. Es beruht darauf, daß die

durch ein Rohr strömende Flüssigkeit an einer Stelle durch eine konstante Wärmezufuhr aufgeheizt wird; man mißt dann die durch Wärmezufuhr bedingte Wärmezunahme. Je langsamer die Flüssigkeit strömt, um so stärker wird sie erwärmt, je schneller sie fließt, um so geringer ist die Aufheizung, da ja eine größere Menge den Rohrquerschnitt passiert und erwärmt werden muß. Die durch die Heizung erzielte Temperaturzunahme ist umgekehrt proportional der Strömungsgeschwindigkeit. Nur bei sehr langsamer Geschwindigkeit ergeben sich durch thermische Konvektionsströme Abweichungen von dieser einfachen mathematischen Beziehung.

Zur Temperaturmessung benutzten wir Thermoelemente in der Kombination: KONSTANTAN – EISEN, die eine hohe thermoelektrische Spannung ergibt und daher ohne erheblichen apparativen Aufwand sehr geringe Temperaturdifferenzen zu messen gestattet. Für unsere Zwecke war nur die relative Temperaturerhöhung des durch den Strömungsmesser fließenden Wassers von Interesse. Als Bezugsэлеment diente daher ein vor der Heizung gelegenes Thermoelement. Die beiden Thermoelemente beiderseits der Heizung konnten daher als einfaches Differentialthermometer gegeneinandergeschaltet werden, von dem zwei Leitungen abgingen, die am Spiegelgalvanometer die jeweils herrschende Temperaturdifferenz anzeigten.

Diese symmetrische Anordnung der Thermoelemente bot zudem den Vorteil, daß sich bei Umkehr der Strömungsrichtung Potentiale mit umgekehrten Vorzeichen ergaben. Es konnte also die Strömungsgeschwindigkeit in beiden Richtungen voneinander unterschieden und gemessen werden. Diese Möglichkeit erwies sich als außerordentlich vorteilhaft; es zeigte sich nämlich, daß die Würmer zeitweilig auch ihre Pump-richtung umkehren und Wasser aus dem Wohnrohr ausstoßen. Eine solche Umkehr der Pump-richtung ist aus Versuchen in den Glasrohren schon lange bekannt. Da die Strömungsmessung auf der Temperaturdifferenz zwischen den beiden Temperaturfühlern beruht, ist sie unabhängig von der Temperatur des einströmenden Wassers. Diese Tatsache bestätigten Kontrollversuche. Schließlich erfordert das Verfahren keine ganz exakte Justierung der horizontalen Lage des Strömungsmessers. Nur bei sehr geringen Strömungsgeschwindigkeiten können die durch die Aufheizung entstehenden Konvektionsströmungen die Meßwerte beeinflussen, wenn sie stärker werden als die Durchflußgeschwindigkeit. Dieses schien aber nie der Fall zu sein. Ein weiterer Vorteil des Gerätes ist der geringe Strömungswiderstand. Der innere Querschnitt der Strömungsmesser betrug 4 mm. Die einzige nennenswerte Verengung bedingt nur der quer durch dieses Rohr verlaufende Heizer mit etwa 2 mm Durchmesser. Aber auch er bot noch auf beiden Seiten reichlich Durchlaß für das Wasser. Der Strömungswiderstand, der aus 0,2 mm starkem Draht gefertigten Thermoelemente kann vollkommen vernachlässigt werden.

Man kann auch nicht annehmen, daß das Seewasser durch die kurzfristige Erwärmung in seiner Beschaffenheit verändert wird. Auf dem Wege durch die Glaskuppel hatte es genügend Zeit, wieder die normale Umgebungstemperatur anzunehmen. Die im Strömungsgerät erfolgende Erwärmung läßt sich aus den Galvanometeraus-schlägen bestimmen. Sie betrug bei maximalen Ausschlägen etwa 10° C, normalerweise aber nur 2 bis 3° C, überschritt also in keinem Fall Temperaturen, denen das Seewasser auch unter normalen Bedingungen ausgesetzt ist. Die Strömungsmesser (Abb. 3) fertigten wir zunächst aus Trovidurrohr, später aus Plexiglas. Sie bestanden aus einem äußeren Rohr

von etwa 3,5 cm Durchmesser und 5 cm Länge, das auf beiden Seiten durch gut eingepaßte Deckel dicht verschlossen war. Durch die Mitte dieses Rohres führte das eigentliche Meßrohr, das ebenfalls aus dem gleichen Material bestand und einen inneren Durchmesser von 4 mm hatte. In seiner Mitte war durch zwei gegenüberliegende Bohrungen eine Glaskapillare von 2 mm Durchmesser gelegt, in deren Innerem die Heizspirale aus Heizdraht von 0,5 mm Querschnitt lag. Die Enden der Heizspirale waren an einen dickeren Kupferdraht angeschweißt. Ihr Widerstand betrug 15  $\Omega$ .

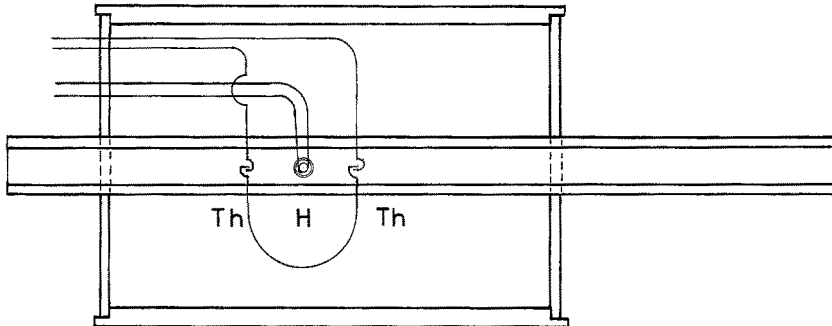


Abb. 3: Schematische Darstellung des thermischen Strömungsmessers. H: Heizspirale; Th: Thermoelemente. Das dünne Rohr wird an den Stutzen der Glasglocke angeschlossen. Das weite äußere Rohr dient als Isolierung und nimmt die elektrischen Leitungen und deren Ausführungen auf

Ebenfalls quer durch das Meßrohr – in etwa 5 mm Abstand von der Heizspirale – waren die beiden Thermoelemente gespannt, so daß die Lötstelle in der Mitte des Lumens lag. Die Brücke zwischen den beiden Thermoelementen bildete der Konstantandraht, um den inneren Widerstand des Differentialthermometers möglichst gering zu halten. Die Eisendrähte führten zu Ableitungsdrähten aus Kupfer. Da diese Übergangsstellen zu einem anderen Metall dicht nebeneinander in dem Luftmantel des Strömungsmessers lagen, konnten hier keine störenden Thermospannungen auftreten. Die vier für die Strömungsmessungen benötigten Leitungen – zwei für die Heizung und zwei für die Thermoelemente – waren dicht nebeneinander durch den Deckel des Gerätes geführt. Zum Schutz gegen Korrosion durch das Seewasser waren die Thermoelemente mit einem dünnen Überzug von Polyäthylen versehen. Gewisse Schwierigkeiten bereitete die Einkittung des Heizers. An ihm fanden sich erhebliche Temperaturdifferenzen, und der Ausdehnungskoeffizient des Glases weicht erheblich von dem des Kunststoffes ab. An dieser Stelle traten gelegentlich Undichtigkeiten auf. Die Zuleitung des Heizstromes und die Ableitung der Thermoströme erfolgte durch ein 150 m langes, gut isoliertes Kabel. Der Querschnitt der Adern betrug 0,8 mm. Der Übergang von den Anschlüssen des Strömungsmessers zu dem Kabel befand sich in einer wasserdicht abgeschlossenen Kapsel. An dieser konnte im Bedarfsfalle ein Austausch von Strömungsmessern erfolgen.

Zur Ablesung und Registrierung benutzten wir zwei parallel zueinander geschaltete Spiegelgalvanometer, von denen das Multiflexgalvanometer die photographische Registrierung übernahm, während ein RUHSTRAT-Galvanometer der subjektiven



Beobachtung diene. Es stand leider nur ein Multiflexgalvanometer mit einem inneren Widerstand von  $1300 \Omega$  für die Versuche zur Verfügung. Ein Gerät mit geringerem innerem Widerstand wäre besser geeignet gewesen. Es war aber möglich, die geringere Empfindlichkeit unseres Galvanometers durch eine stärkere Aufheizung auszugleichen. Es erwies sich als notwendig, die Apparate in einem Zelt am Strand aufzustellen (Abb. 4). Der Strom für die Heizung des Strömungsmessers und die Beleuchtung der Spiegel-

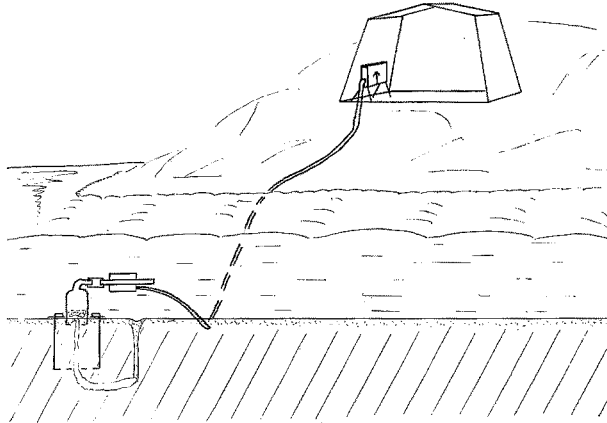


Abb. 4: Schematische Darstellung der Meßanordnung. Im Vordergrund (links) ist der Wohnbau eines Wurmes dargestellt mit dem um ihn versenkten Blechzylinder und der Glasglocke. Am Stutzen der Glasglocke ist der Strömungsmesser befestigt, der durch ein vergrabenes Kabel mit dem am Strand in einem Zelt stehenden Galvanometer und der Batterie verbunden ist

galvanometer wurde einem Akkumulator entnommen. Die für die Zuverlässigkeit der Messungen notwendige Konstanz der Heizung des Strömungsmessers wurde durch ein in die Heizleitung eingeschaltetes Ampèremeter fortlaufend überwacht. Mit einem in die Heizleitung eingebauten Widerstand regulierten wir den Heizstrom auf 200 Milliampère ein. Die Heizleistung in den Heizspiralen des Strömungsmessers berechnet sich hiernach zu etwa 0,6 Watt.

Die Strömungsmesser wurden im Laboratorium mit bekannten Durchflußgeschwindigkeiten empirisch geeicht. Da die Galvanometerausschläge umgekehrt proportional der Strömungsgeschwindigkeit sind, ergibt sich keine einfache Beziehung zwischen Galvanometerausschlag und Strömungsgeschwindigkeit. Hohe Durchflußgeschwindigkeiten ergeben kleine Ausschläge und umgekehrt entsprechen hohe Ausschläge geringeren Strömungsgeschwindigkeiten. Die Ablesegenauigkeit ist bei letzteren daher höher, und es zeigen sich hier stärkere Schwankungen.

Nicht ganz eindeutig ist die Wiedergabe des Strömungswertes Null. Bei exakt horizontal liegendem Strömungsmesser sollten beide Thermofühler gleich stark erwärmt werden, so daß das Galvanometer in der 0-Stellung verharrt. Bei Abweichungen von der Horizontallage oder auch Unsymmetrien im Strömungsmesser können aber sogar maximale Ausschläge entstehen. Praktisch wurde bei *Arenicola* keine nennenswerte Unterbrechung der Pumpfähigkeit beobachtet, so daß dieser Mangel des Verfahrens nicht störend in Erscheinung trat. Durch Vorgabe einer konstanten Durch-

strömung des Meßgerätes ließe sich auch dieser Mangel beheben. Nach einiger Erfahrung war es nicht schwierig, einen – künstlich hergestellten – Strömungsstillstand, ebenso wie andere Störungen durch die abweichende Form der Galvanometeraussschläge zu erkennen.

## VERSUCHSERGEBNISSE

Der Einsatz der Thermostromuhr von REIN (1935) für die Messung der Pumpleistung von *Arenicola* erfüllte in vollem Umfang die in die Methode gesetzte Erwartungen. Unabhängig von der Höhe des über dem Wurmbau stehenden Wassers und unabhängig von der Gunst des Wetters konnte fortlaufend am Strand die jeweilige Pumptätigkeit des Wurmes quantitativ bestimmt werden. Eine Unterbrechung ergab sich nur, wenn der Wurmbau durch die Ebbe trockengelegt war. Bei auflaufendem Wasser benötigte es nur der Kontrolle, ob Glaskuppel und Strömungsmesser keine Luftblasen enthielten, die durch Heben und Senken der Glaskuppel leicht entfernt werden konnten; dann wurde die Heizung wieder eingeschaltet und die Messung fortgesetzt. Eine photographische Registrierung der Galvanometeraussschläge machte auch während der Nacht keine Unterbrechung der Versuche notwendig. Am Ende der Versuchsperiode gelang es, von einem Wurm eine über vier Tage laufende kontinuierliche Registrierung aufzunehmen.

Es ist leider nicht möglich, alle einwandfrei aufgenommenen Kurven hier wiederzugeben; es sollen daher nur ein paar typische Beispiele herausgegriffen werden (Abb. 5–9). Für das Verständnis der erhaltenen Kurven sei noch einmal darauf hingewiesen, daß die Galvanometeraussschläge reziprok den Strömungsgeschwindigkeiten sind, letztere also in komplizierter Weise durch den Abstand von der 0-Linie wiedergegeben werden. Geringe Ausschläge zeigen hohe Geschwindigkeiten an und umgekehrt. Die Ausschlagswerte sind für die einzelnen Meßgeräte verschieden. Aus diesem Grund ist bei jeder Kurve die aus der Eichung erhaltene Strömungsgeschwindigkeit am unteren Rande eingetragen. Man erkennt, daß in der Nähe der in allen Kurven eingezeichneten 0-Linie die in ml je Minute angegebenen Werte sich drängen, während sie bei größerem Abstand von der 0-Linie weit auseinandergezogen sind. Ausschläge nach rechts bedeuten, daß der Wurm Wasser in sein Wohnrohr einsaugte. Ausschläge nach links geben das Ausstoßen von Wasser durch den Kothaufen hindurch an; in diesen Fällen wurde also Wasser durch den Sandstrang eingesaugt. Am Rand der Registrierungen ist die Uhrzeit eingetragen. Als Marken für die Zeiteinteilung dienten die bei jedem Versuch wenigstens zweimal erfolgenden 0-Punktkontrollen des Galvanometers.

Infolge der fast trägheitslosen Wiedergabe schon sehr geringer Unterschiede in der Strömungsgeschwindigkeit war die Lichtmarke des Spiegelgalvanometers praktisch in ständiger Bewegung. Das beruht darauf, daß die Ansaugung des Wassers durch die peristaltischen Wellen auf dem Wurmkörper nicht gleichmäßig erfolgt, sondern im Rhythmus der einzelnen Wellen. Sehr deutlich zeigt dieses Phänomen die in einem Kunstbau aufgenommene Registrierung in Abbildung 5. Jede einzelne Zacke der Kurve fällt mit dem Einsetzen einer neuen Kontraktionswelle zusammen. Die Pumpleistung,

die zum Ende der Kontraktionswelle hin im allgemeinen ziemlich steil abfällt, nimmt mit dem Einsatz einer neuen Welle zu, bleibt dann im typischen Fall eine Zeitlang auf

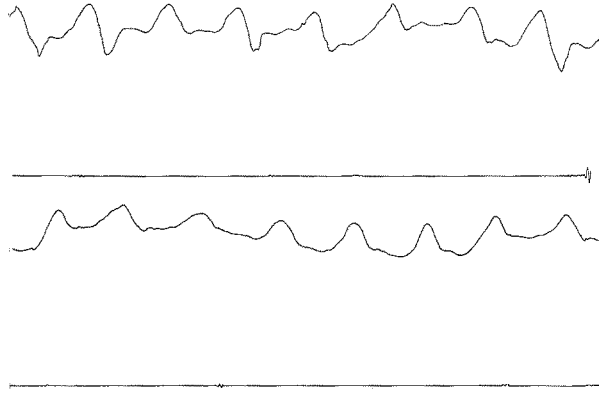


Abb. 5: Registrierung der Strömungsgeschwindigkeit im Verlauf einzelner Pumpwellen. Die nach oben gerichteten Zacken fallen mit dem Einsetzen einer neuen Pumpwelle zusammen. Transportgeschwindigkeit des Papieres: 4,8 cm/min

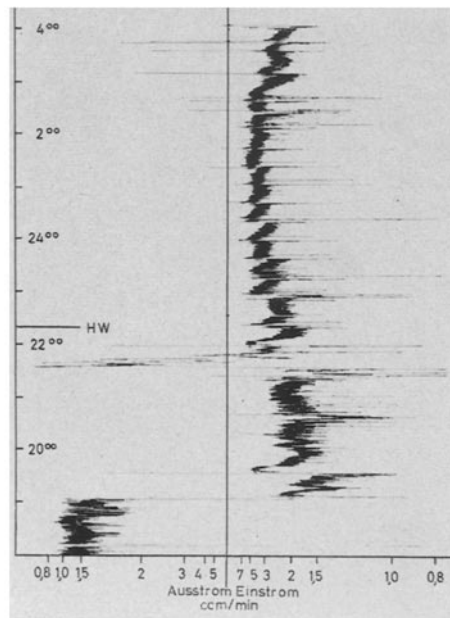


Abb. 6: Registrierung der Pumptätigkeit im Watt über 10 Stunden. Am unteren Rand sind Strömungsgeschwindigkeit und Strömungsrichtung angegeben, am linken Rand die Uhrzeiten (HW: Hochwasser). Diese Registrierung zeigt besonders deutlich die in Perioden von etwa 25 Minuten schwankende Rhythmik der Pumptätigkeit

einer bestimmten Höhe stehen und vermindert sich dann oft noch kurz vor dem Ende der Peristaltik zu einem Minimalwert. Vor dem Beginn der neuen Welle erfolgt normalerweise ein steiler Abfall der Pumpleistung (in der Registrierung durch den starken An-

stieg gekennzeichnet). Im einzelnen ist die Gestalt der Kurve sehr mannigfaltig. In manchen Fällen lassen sich die verschiedenen Phasen nicht voneinander trennen. Auch bei der Registrierung im Watt waren am Galvanometer deutlich die einzelnen Pumpwellen abzulesen, wie ich sie eben beschrieb, und hieraus erklärt sich zwanglos die stetige Unruhe der Lichtmarke. Bei den im allgemeinen über etwa 10 Stunden laufenden Registrierungen kamen die einzelnen Kontraktionswellen natürlich nicht zum Ausdruck. Sie überlagern sich bei derartig langfristigen Messungen durch ihre dichte Aufeinanderfolge. Ein besonders typisches Beispiel zeigt Abbildung 6. Zu Beginn der

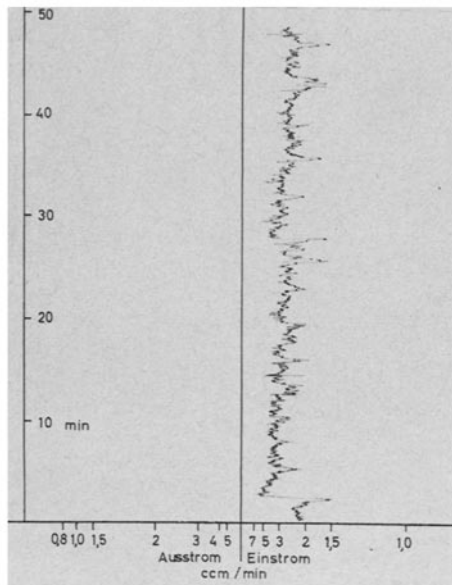


Abb. 7: Registrierung der Pumptätigkeit im Watt über 1 Stunde. Die Dehnung zeigt deutlich die ununterbrochenen Schwankungen der Pumpintensität. Es wurde eine über 25 Minuten laufende Periode erfaßt, die (unten) 2 Minuten nach Beginn der Registrierung anfängt und in der 28. Minute endet. Das Ende der folgenden Periode ist in der Registrierung nicht mehr erfaßt worden

Registrierung, zwischen 18 und 19 Uhr, bestand eine schwache inverse Pumptätigkeit, durch die also Wasser aus dem Kothaufen ausgestoßen wurde. Kurz nach 19 Uhr schlägt die inverse Pumptätigkeit unvermittelt um in die normale Pumprichtung, die zunächst noch schwach ist. Sie wird noch einmal kurz vor dem Hochwasser durch eine kurzfristige Phase inverser Pumptätigkeit unterbrochen. Mit ablaufendem Wasser setzt dann eine zeitweise sehr starke normale Pumptätigkeit ein, in der nur gelegentlich – vor allem zum Ende der Ebbe – einzelne ganz kurze inverse Pumpphasen auftreten.

Abbildung 6 zeigt besonders deutlich einen Rhythmus der Pumptätigkeit, der immer wieder zur Beobachtung kam, wenn auch seltener so deutlich wie in diesem Falle. Die Perioden setzen mit einer besonders starken Pumpaktivität ein und klingen im Verlauf von etwa 22 bis 27 Minuten auf eine minimale Leistung ab. Unvermittelt setzt dann wieder der Beginn einer neuen Periode mit einer starken Pumpleistung ein. An

der Grenze zwischen den einzelnen Perioden zeigen sich dann häufig invers gerichtete Wasserströme. Wir finden also auch im Freiland die von WELLS (1949) und WELLS & ALBRECHT (1951) beschriebenen Aktivitätsrhythmen. Die in einem Kunstbau im Verlauf einer Stunde gewonnene Registrierung in Abbildung 7 läßt ebenfalls diese Periode erkennen. Unten auf der Kurve findet sich das Abklingen einer Periode auf 1,5 ml

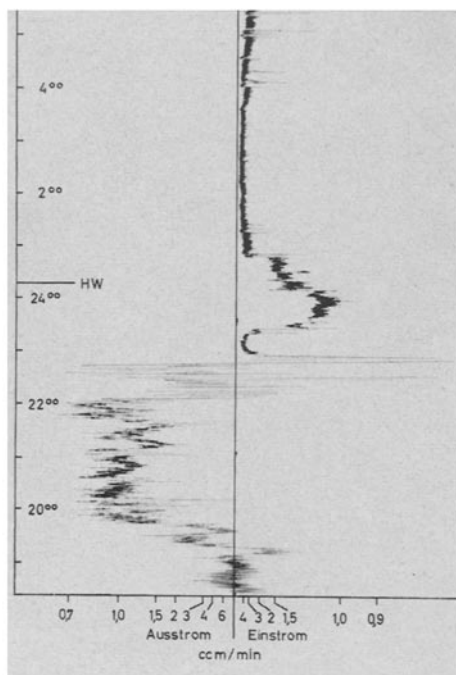


Abb. 8: Registrierung der Pumptätigkeit im Watt. Zu Beginn der Registrierung tritt eine sich über 4 Stunden erstreckende Periode auf mit inverser Pumprichtung. Während der Ebbe zeigt der untersuchte Wurm eine außerordentlich starke Pumpaktivität von mehr als 4 ml/h

Pumpleistung, der unvermittelt ein Anstieg auf etwa 6 ml folgt. Mit zahlreichen Schwankungen fällt die Kurve bis zur 26. Minute wieder auf etwa 1,5 ml ab, und eine neue Periode setzt hiernach mit etwa 5 ml Pumpleistung ein.

Ein etwas anderes Bild zeigt Abbildung 8: Eine etwa 4 Stunden dauernde Phase mit zum Teil recht schwacher Pumptätigkeit steigert sich mit Unterbrechungen und wird etwa eine Stunde nach Beginn der Ebbe außerordentlich stark. Die starke Pumpaktivität hält dann bis zum Ende der Registrierung mit nur wenig verminderter Intensität an. An diesem Beispiel läßt sich die Rhythmik der Pumptätigkeit nicht deutlich erkennen. Das dürfte zum Teil wenigstens mit dem bei diesem Versuch eingesetzten Strömungsmesser zusammenhängen, der stärkere Wasserströme nicht gut auflöst.

Zum Abschluß sei noch das Beispiel in Abbildung 9 gebracht. Auch in diesem Falle setzt die Registrierung, die ja erst nach Beginn der Flut in Tätigkeit gesetzt werden konnte, mit einer inversen Pumpphase ein, die allerdings zeitweise intensiver ist als bei den anderen Messungen. Die inverse Pumpphase geht dann nicht unver-

mittelt, sondern anscheinend mit Unterbrechungen über in die zunächst noch einmal abklingende normale Pumpphase. Auch in diesem Falle setzte die kontinuierlich intensive Aktivität des Wurmes etwa 1½ Stunden nach dem Hochwasser ein.

Die drei besprochenen Beispiele demonstrieren, daß sich die inverse Pumprichtung für längere Zeit ziemlich regelmäßig vor dem höchsten Wasserstand – also bei auf-

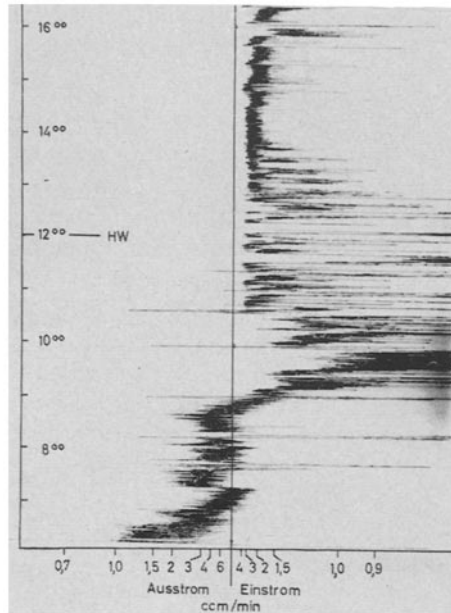


Abb. 9: Registrierung der Pumptätigkeit im Watt über 11 Stunden. Auch diese Kurve zeigt zu Anfang eine über etwa 3 Stunden sich erstreckende inverse Pumprichtung, die dann langsam in eine zunächst schwache, dann stärker werdende normale Pumptätigkeit übergeht. Die erst sehr schwache Wasserströmung verstärkt sich nach dem Hochwasser auf etwa 2 bis 3 ml/min. Besonders deutlich treten auf dieser Registrierung einzelne kurzfristige Umkehrungen der Strömung im Verlaufe der normalen Pumptätigkeit hervor

laufendem Wasser – fand, während die normale Pumptätigkeit charakteristisch ist für die Zeit des ablaufenden Wassers. Besondere Beachtung verdient, daß *Arenicola* seine Pumptätigkeit kontinuierlich ausübt, sei es in normaler, sei es in inverser Richtung. Dieser Befund steht in Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen im Kunstbau, in denen normale Würmer praktisch ununterbrochen arbeiteten. Die von WELLS beobachteten Pausen erweisen sich also auch durch die Freilandbeobachtungen als Kunstprodukt, verursacht durch die abnormen Bedingungen in Glasrohren ohne Sand. Dagegen fanden wir die von WELLS beschriebenen Rhythmen der Pumpintensität auch im Biotop.

Die Bemühungen, nach Beendigung der Messung die untersuchten Würmer auszugraben, hatten leider keinen Erfolg. Möglicherweise bekamen wir dabei den Wurm der Abbildung 8 in die Hand. Durch die dichte Besiedlung des Biotops mit *Arenicola* läßt sich jedoch keine sichere Aussage machen. Das Gewicht des Wurmes nach Entlee-

rung des Darmes nach 24 Stunden Aufenthalt in Seewasser betrug 18 g. Nach der Stärke der Kotstränge zu urteilen, dürften die anderen gemessenen Würmer gleicher Größenordnung gewesen sein.

Die Wassertemperaturen lagen während der Zeit der Messung zwischen 17 und 19° C.

#### DISKUSSION DER MESSERGEBNISSE

Die am Standort durchgeführten Registrierungen der Pumptätigkeit von *Arenicola marina* mit Hilfe der Thermostromuhr von REIN geben uns wohl erstmalig einen Einblick in die Aktivität dieses Wurmes in seinem Biotop. Alle bisherigen Angaben beruhten auf Versuchen im Laboratorium, bei denen immer die Frage offen bleibt, in welchem Umfang sie ein zutreffendes Bild von dem normalen Verhalten vermitteln.

Über die Pumpleistung von *Arenicola* liegen zunächst die Angaben von VAN DAM (1938) vor. In seiner Tabelle 53 gibt VAN DAM die durchschnittliche Pumpleistung eines Wurmes mit 177 ml/h an, was einer Pumpleistung von etwa 3 ml/min entsprechen würde. Ähnlicher Größenordnung ist die Pumpleistung der Würmer in dem in seiner Tabelle 56 wiedergegebenen Versuch; aus den Tabellen 57 und 58 ergibt sich aber nur eine durchschnittliche Pumpleistung von etwas mehr als 1 ml/min. Bei allen diesen Angaben ist jedoch zu berücksichtigen, daß die Pumptätigkeit der Würmer stündlich durch Pausen von etwa 40 Minuten Länge unterbrochen war. Unter Berücksichtigung der kurzen Aktivitätsperioden ergibt sich eine Pumpleistung von etwa 3 bis 9 ml/min. Zu ähnlichen Werten kommt auch WELLS (1949a), nämlich 4,5 bis 7 ml/min. Die beiden Autoren arbeiteten mit verschiedenen Methoden. VAN DAM fing das von den Würmern durch die Glasrohre gepumpte Wasser in einem Meßzylinder auf, wobei er durch eine Niveauregulation dafür sorgte, daß das von den Würmern gepumpte Wasser durch den Zulauf frischen Seewassers ergänzt wurde. Bei den Versuchen von WELLS dagegen zirkulierte das in den Rohren enthaltene Wasser ohne Ergänzung durch frischen Zufluß. Das von den Würmern geförderte Wasser floß durch eine kapillare Querverbindung wieder in das Rohr zurück. Die Kapillare bremste den Rückfluß des Wassers so weit, daß es sich während der Pumptätigkeit des Wurmes in dem einen Schenkel staute oder absank. Die Veränderungen des Wasserstandes in diesem Schenkel wurden mit Hilfe eines Schwimmers auf einem Kymographion registriert und erlaubten so eine kontinuierliche Verfolgung der Aktivität der Würmer über Stunden und Tage.

Bei den auf diese Weise gefundenen Werten ist zu berücksichtigen, daß in den einfachen Glasrohren der zwar geringe, aber trotzdem in Betracht zu ziehende Widerstand fehlt, den im normalen Wohnbau der Sandstrang bietet. WELLS hat 1953 mit seiner Apparatur Kurven von Tieren gewonnen, die zwischen zwei Glasplatten in Sand ihren Wohnbau errichtet hatten. Er macht bei diesen Versuchen aber keine quantitativen Angaben über die Pumpleistung. Bemerkenswert ist nur, daß WELLS unter diesen Bedingungen anscheinend häufig auch eine kontinuierliche Pumptätigkeit ohne längere Pausen beobachtete. Die zahlreichen Todesfälle, die während seiner Versuche auftraten, sprechen aber nicht für die Herstellung natürlicher Bedingungen. Die Kurven von

WELLS (1953) sind einmal dadurch interessant, daß sie in manchen Fällen eine länger dauernde Umkehr der normalen Pumprichtung in eine inverse wiedergeben. Diese Umkehr der Pumprichtung zeigen auch die Beobachtungen im Freiland. WELLS beobachtete des weiteren häufig, daß die Kotabgabe der Würmer, die er im Laboratorium ja leicht beobachten konnte, mit einer momentanen Ausstoßung von Wasser aus dem Wohnrohr verbunden ist. Auch in unseren Kurven finden sich – eingeschaltet zwischen Phasen einer intensiven normalen Pumpaktivität – einzelne Zacken mit inverser Strömungsrichtung. Es liegt daher der Gedanke nahe, daß zumindest in einem Teil der Fälle die Würmer Kot abgegeben haben. Die Umkehr der Strömungsrichtung bei der Kotabgabe erscheint leicht verständlich, denn die Würmer gleiten hierbei rückwärts im Wohnrohr hoch und halten sich mit Hilfe von Kontraktionswellen an der Rohrwandung fest. Es ist anzunehmen, daß der rückwärts gleitende Wurmkörper Wasser durch die Öffnung des Wohnganges ausstößt. Da man in den Kunstbauten gelegentlich ein Hochkriechen der Würmer in dem Wohngang beobachtet, ohne daß eine Kotabscheidung dabei stattfindet, erscheint die Identifizierung jedes derartigen Galvanometerausschlages mit einer Kotabgabe nicht unbedingt gesichert.

Im Vergleich zu der Pumpleistung in den Glasrohren, die nach VAN DAM und WELLS etwa 3 bis 9 ml/min beträgt, ergaben die Messungen im Biotop den wesentlich geringeren Wert von etwa 2 bis 4 ml/min. Leider kann von keinem der beobachteten Würmer die Größe zuverlässig angegeben werden. Die Mehrzahl der in dem Untersuchungsgebiet ausgegrabenen Würmer hatten nach Entleerung des Darmes ein Gewicht zwischen 12 und 18 g. Auch bei VAN DAM und WELLS fehlen leider Angaben über das Gewicht der untersuchten Würmer. Den weiteren Betrachtungen können wir den ziemlich gleichmäßig bei den verschiedenen Wurmern der untersuchten Größenordnung beobachteten Wasserdurchlauf von etwa 2 bis 4 ml/min zugrunde legen. Die Pumpleistung bei der inversen Pumptätigkeit war im allgemeinen wesentlich geringer und lag oft unter 1 ml/min. Die Länge der Perioden innerhalb der Pumptätigkeit gab WELLS (1949) zu etwa 40 Minuten an; 1953 korrigierte er diese Angabe, indem er nunmehr für kleinere Würmer von etwa 3 g Gewicht eine Periodenlänge von 15 bis 20 Minuten annahm und nur für große Würmer an dem 40-Minuten-Wert festhielt. Der Beginn jeder Periode wird durch eine besonders hohe Pumprate eingeleitet, in der man wohl die "outbursts" von WELLS sehen darf.

Nach den von uns erhaltenen Registrierungen am gleichen Individuum, die kontinuierlich über 3 Tage liefen, ist der Rhythmus auch beim gleichen Wurm nicht unänderlich festgelegt, sondern schwankt zwischen 20 und 30 Minuten. Der Rhythmus trat auch an einzelnen Tagen deutlicher hervor als an anderen. Wenn man hiervon absieht, ergibt sich beste Übereinstimmung mit den Angaben von WELLS.

Während wir die normale Pumprichtung aus den Versuchen in Glasrohren als Wirkung der vom Schwanz zum Kopf laufenden Kontraktionswellen leicht deuten können, bereitet die Deutung der zum Teil recht lang andauernden Perioden mit inverser Pumprichtung gewisse Schwierigkeiten. Wir kennen zwar schon aus den Beschreibungen von BOHN (1903) die invers vom Kopf zum Schwanzende gleitenden Kontraktionswellen, die jedem bekannt sind, der *Arenicola* einmal längere Zeit in Glasrohren beobachtet hat. Wir können die inverse Pumprichtung aber auch in der Weise deuten, daß der Wurm sich in seinem Gang umwendet und durch normale vom



Schwanzbeginn zum Kopf laufende Kontraktionswellen die inverse Strömung erzeugt. Auch das Umdrehen der Würmer ist aus den Beobachtungen im Glasrohr bekannt (WELLS 1951). Die in den meisten Fällen unvermittelt auftretende Umkehr der Pump-richtung spricht jedoch dafür, daß *Arenicola* seine normale Lage im Wohngang beibehalten hat und nur den Verlauf der Kontraktionswellen invertiert. Die Wendung des Wurmes in seinem Wohngang benötigt eine gewisse Zeit, während der wenigstens vorübergehend eine Unterbrechung der Pumpaktivität zu erwarten wäre.

Die inversen Pumpphasen scheinen im typischen Fall mit einer stärkeren Pumpleistung einzusetzen, die dann langsam abklingt um wieder anzusteigen, bevor sie in die normale Pumprichtung umschlägt. Auch bei der inversen Pumpstätigkeit konnte eine gewisse Periodik von ähnlicher Frequenz, wie bei der normalen Pumprichtung beobachtet werden. Sie war jedoch in keinem Falle so deutlich, wie bei der normalen Pumpstätigkeit.

Der so auffallende regelmäßige Wechsel von Perioden normaler und inverser Pumprichtung scheint – wenn auch nicht ganz streng – in Beziehung zu den Gezeiten zu stehen. Die inverse Pumprichtung fand sich vorwiegend in der Zeit zwischen Ebbe und Flut, also bei auflaufendem Wasser. Die Perioden normaler Pumprichtung sind offenbar charakteristisch für die Zeit zwischen Hoch- und Niedrigwasser. Die inverse Pumpstätigkeit scheint einen nicht ganz strengen 13-Stunden-Rhythmus zu zeigen. Offen bleibt die Frage, ob es sich hierbei um einen primär endogenen Rhythmus handelt oder ob dieser durch äußere Faktoren ausgelöst wird, etwa durch die Höhe der Wasserbedeckung. Dann müßten die inversen Pumpperioden allerdings symmetrisch zur Hochwassermarke liegen.

Die Perioden mit inverser Pumpstätigkeit dauerten bei unseren Versuchen im allgemeinen 3 bis 5 Stunden. Sie zeigten sich meist am Anfang der Registrierungen, wenn nach dem Niedrigwasser der Strand wieder so weit vom Wasser bedeckt war, daß man den Strömungsmesser einschalten konnte. Es besteht natürlich die Möglichkeit, daß die während dieser Zeit notwendigen Hantierungen an dem Gerät auslösend wirkten. Während der Ebbe mußte zumeist der Kot aus der Glaskuppel entfernt und der Strömungsmesser von Luftblasen befreit werden. Da aber verschiedentlich die inverse Pumpstätigkeit auch dann auftrat, wenn die zu hohe Bedeckung des Wohnbaues mit Wasser eine Reinigung der Kuppel verhinderte (oder aber die inverse Pumpphase schon vor dem völligen Trockenlaufen des Wattes eintrat), dürfte eine Störung der Würmer als auslösender Faktor kaum in Betracht kommen.

Ich vermute, daß die Beschaffenheit des Wassers die Richtung des Wasserstromes bestimmt. Das bei Flut zuströmende Wasser aus dem offenen Meer ist vermutlich durch die Tätigkeit zahlreicher Konsumenten relativ arm an fein verteilter Nahrung, die zumindest eine wesentliche Futterquelle für *Arenicola* darstellt. Das ablaufende Wasser dürfte demgegenüber sehr viel reicher an organischen Partikeln sein; es nimmt den Detritus mit, der von organischer Substanz herrührt, die sich am Strand zersetzt. Hier besteht für *Arenicola* offenbar keine ernstliche Nahrungskonkurrenz. Der Sandstrand der Gezeitenzone ist – abgesehen von relativ wenigen Muscheln – nur wenigen Nahrungskonkurrenten zugänglich. Den Muscheln gegenüber besitzt *Arenicola* aber durch die Besonderheit seines Filtrationsapparates den Vorteil, daß seine Freßstätigkeit nicht mit dem Abfließen des Wassers aufhören muß, sondern daß er während der Ebbe

das im Sandstrang durch seine Pumptätigkeit während der Wasserbedeckung ange-reicherte organische Material fressen kann. Die Kotabgabe bezeugt, daß er auch wäh-rend der Ebbe frißt.

Was tun die Würmer während der langen inversen Pumpphase und welche Be-deutung hat sie? Wir können hier vorläufig nur Vermutungen äußern. Grundsätzlich wirkt auch bei inverser Pumprichtung der Sandstrang als Filter. In diesem Falle kommt aber nur die Filterwirkung vor allem am oberen Ende des Sandstranges zur Geltung. Durch die Wanderung des Sandes kommt aber auch das hier abfiltrierte Material in die Tiefe und kann dann vom Wurm verwertet werden. Die inverse Pumpphase bedeutet also keine Unterbrechung des Filtrationsvorganges. Trotzdem halte ich es für unwahr-scheinlich, daß die inverse Pumpphase lediglich einer Anreicherung von organischem Material im oberen Teil des Sandstranges dient. Ich möchte vielmehr in ihr den Aus-druck für eine besondere Aktivität der Würmer sehen. Man könnte zum Beispiel daran denken, daß der Wurm in dieser Zeit den Sand im Sandstrang auflockert oder seinen Bau instandsetzt oder auch einen neuen Sandstrang herstellt. Die mit Hilfe des Stech-kastens ausgegrabenen Wurmbauten zeigten eine so scharfe Abgrenzung des Sand-stranges gegen den umgebenden Schlicksand, daß seine Entstehung nur durch den vom Wurm erzeugten Wasserstrom unwahrscheinlich ist. Ich möchte vielmehr annehmen, daß der Wurm den Sandstrang aktiv erzeugt und seine Struktur erhält, etwa indem der Wurm in dem Sandstrang hochkriecht. Hierzu würde die Beobachtung von BLEG-VAD (1914) passen, daß der Kopf des Wurmes gelegentlich am Grunde des Trichters sichtbar wird. Bei dieser Aufarbeitung des Sandstranges dürften die von WELLS (1937) beschriebenen Wülste, die der Wurm an seinen vorderen Segmenten bilden kann, eine Rolle spielen. WELLS nahm an, daß sie zur Verlagerung von Sand benutzt werden. Diesen Vorgang der Sandverschiebung mit den Wülsten auf den vorderen Segmenten kam in den Kunstbauten immer wieder zur Beobachtung und bestätigt die Vermutung von WELLS. Bei dieser Aufarbeitung des Sandstranges wäre es denkbar, daß sich der Wurm durch inverse Wasserströmung seine Arbeit erleichtert.

Die Pumpleistung von *Arenicola* von etwa 2 bis 4 ml/min ist recht gering; sie ent-spricht einer stündlichen Pumpleistung von 120 bis 250 ml. Für *Mytilus californianus* mit einem Gewicht von 9,4 g gibt JØRGENSEN (1952) eine Filtrationsleistung von 1,4 bis 2,1 l/h an. Ähnlicher Größenordnung sind die Zahlenangaben von THEEDE (1963) für *Mytilus edulis*. Die Pumpleistung von *Mytilus* übertrifft die von *Arenicola* also um etwa das Zehnfache. Aufschlußreich ist der von JØRGENSEN (1960) durchgeführte Ver-gleich zwischen Sauerstoffverbrauch und Filtrationsrate. Wattwürmer von 15 g Gewicht verbrauchen in einer Stunde etwa 0,5 ml Sauerstoff bei 15° C. Da ihr Sauerstoffver-brauch zwischen 15° und 20° C nur schwach ansteigt (KRÜGER 1964), kann man näherungsweise diesen Wert für die Wassertemperatur von 17° bis 18° C einsetzen, die bei den vorliegenden Messungen herrschte. Nach JØRGENSEN (1962) wird für die Verbrennung von 1 mg organischer Substanz etwa 1 ml Sauerstoff benötigt. Der durch die Ernährung stündlich zu ersetzende Substanzverlust des Wurmes beträgt also etwa 0,5 mg. Leider liegen über den Gehalt des Seewassers an organischer Substanz in den Wohngebieten von *Arenicola* keine Angaben vor. POSTMA (1954) gibt für ihn im Wattenmeer einen Wert von 1 bis 4 mg an. Er entnahm seine Proben aber in einigem Abstand von der Küste. Für den Bereich des Strandes, an dem sich ständig absterbende

und tote Organismen anhäufen, muß man daher mit einem wesentlich höheren Gehalt an Detritus rechnen. Setzt man den Wert von 4 mg/l ein, so greift man eher zu niedrig als zu hoch. In 125 ml Seewasser wären demnach 0,5 mg organische Substanz enthalten, was in etwa der Pumpleistung von *Arenicola* entspräche.

Bei dieser Überschlagsberechnung sind verschiedene Momente nicht berücksichtigt. Die Pumpfähigkeit von *Arenicola* erleidet durch die Ebbe, ebenso wie bei allen Wattentieren, eine Unterbrechnung, für deren Dauer kein allgemeiner Wert eingesetzt werden kann, da sie vom Standort abhängt. Die Würmer in der Nähe des Strandes liegen länger trocken als die Würmer in den tiefer gelegenen Biotopen. Dafür dürfte aber das Wasser in der Nähe des Spülsaumes mit seiner Ansammlung von verrottendem Material reicher an organischen Partikeln sein. Außerdem wurde für die Pumpfähigkeit nur ein mittlerer Wert eingesetzt. *Arenicola* kann seine Pumpaktivität um ein mehrfaches steigern, wie das zum Beispiel Abbildung 8 zeigt. Nach Laboratoriumsversuchen hat der Gehalt des Wassers an organischen Partikeln einen Einfluß auf die Pumpaktivität. Die Würmer reagieren sehr stark auf chemische Zusätze zum Seewasser. In einem beobachteten Fall steigerte der Zusatz von *Mytilus*-Eiern die Pumpfähigkeit sehr erheblich. Beobachtungen im Kunstbau machen wahrscheinlich, daß der Gehalt des Sandstranges an organischem Material die Freßfähigkeit steuert. Man kann die Freßfähigkeit von *Arenicola* durch Verfütterung geeigneter Substrate anregen.

Noch ein anderer Umstand wurde bei der durchgeführten Berechnung vernachlässigt. Man darf für die Konversion der aufgenommenen Nahrung in körpereigene Substanz nicht den Faktor 1 einsetzen. Nur ein Bruchteil der aufgenommenen Nährstoffe wird in Körpersubstanz umgewandelt. Bei Säugetieren beträgt dieser Bruchteil etwa  $\frac{1}{8}$  der Nahrungsaufnahme (BRODY 1961). Bei *Arenicola* dürfte der Konversionsfaktor wesentlich günstiger liegen, da der Aufwand für die Erhaltung einer erhöhten Körpertemperatur vollkommen entfällt und außerdem bei einem weitestgehend sessilen Tier auch der Energiebedarf für die Lokomotion fehlt. Trotzdem müssen wir auch bei *Arenicola* mit einem gewichtsmäßig wesentlich höheren Nahrungsbedarf rechnen, als er sich aus den Atmungsmessungen ergibt.

Es ist also nicht möglich, aus dem berechneten täglichen Substanzverlust der Würmer ohne weiteres auf den zu ihrem Ersatz erforderlichen Nahrungsbedarf zu schließen. Hier fehlen noch gesicherte Unterlagen. Immerhin erscheint die wenigstens in der Größenordnung aufgezeigte Übereinstimmung zwischen Nahrungsbedarf und Pumpleistung auffallend und es darf daraus wohl geschlossen werden, daß der Wurm zumindest einen sehr erheblichen Anteil seines Nahrungsbedarfs aus der Filtration gewinnt.

Man darf wohl vermuten, daß die Pumpleistung des Wattwurmes seinem Nahrungsbedarf weitestgehend angepaßt ist, auch wenn wir es heute noch nicht im einzelnen übersehen können. Eine über seinen Bedarf hinausgehende Filtration würde für den Wurm nicht nur einen wirkungslosen Energieaufwand bedeuten, sondern überdies zur Ablagerung von überschüssigen Mengen organischer und anorganischer Partikel in seinem Biotop führen, die auf die Dauer gesehen seine Existenz durch Fäulnis und Verschlickung des Wohnraumes gefährden. Die offensichtlich im Schlicksand der von *Arenicola* bewohnten Biotope ablaufenden Fäulnisprozesse sprechen dafür, daß hier

trotzdem ein gewisser Überschuß an organischer Substanz angereichert wird. Es bleibt zu klären, in welchem Umfang *Arenicola* an diesem Prozeß beteiligt ist.

Die gleiche Ökonomie, wie sie hinsichtlich der Nahrungsbeschaffung vermutet werden darf, zeigt sich auch bei der Sauerstoffversorgung der Würmer. Die Wohnbauten von *Arenicola* liegen zwar zum größten Teil in einem Substrat, dessen Sauerstoffgehalt durch die in ihm ablaufenden Fäulnisprozesse erheblich reduziert ist. Für die Atmung der Würmer ist das allerdings ohne Bedeutung, da sie sich durch ihre Pumpfähigkeit fortlaufend frisches Oberflächenwasser beschaffen. Auch wenn bei der inversen Pumprichtung das Wasser durch den Sandstrang eintritt, ändert sich hieran nichts, da der Sandstrang aus Oberflächensand besteht, in dem keine nennenswerte Sauerstoffzehrung erfolgt. Man kann den Sauerstoffgehalt mit näherungsweise 5000 cmm/l ansetzen. Nehmen wir zur Vereinfachung der Berechnung eine Pumprate von 200 ml je Stunde an, so beträgt die mit dem Wasserstrom in den Wohnbau eintretende Sauerstoffmenge etwa 1000 cmm. Da der Wurm hiervon etwa 500 cmm verbraucht, kommt man zu der sehr hohen Ausnützungquote von 50%. Werte von ähnlicher Größenordnung gibt auch VAN DAM (1938) an. Also auch hinsichtlich der Sauerstoffversorgung findet sich eine erstaunlich günstige Einstellung der Pumpleistung zu dem zu deckenden Bedarf.

Die Auswertung unserer Messungen offenbart also eine außerordentlich günstige Einpassung (v. UEXKÜLL 1929) der physiologischen Mechanismen von *Arenicola* in die ökologischen Gegebenheiten. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß wir dem gleichen Phänomen auch bei einem intensiveren Studium der Ökologie anderer Organismen begegnen werden. Wenn die durchgeführten Versuche zunächst auch nur eine Aussage über die Pumpaktivität von *Arenicola* in seinem normalen Biotop erlauben, so vermitteln sie doch in Verbindung mit Beobachtungen und Messungen an den Würmern im Laboratorium ein wesentlich klareres Bild von der Lebensweise dieses, durch sein massenhaftes Auftreten so bedeutungsvollen Wurmes. So wie WELLS (1945) vor 20 Jahren durch Kombination von Laboratoriumsversuchen und Freilandbeobachtungen erstmals richtig die Lebensweise von *Arenicola* darstellen konnte, so erwiesen sich auch jetzt die Laboratoriumsversuche als unerläßliche Voraussetzung für eine erfolgreiche Auswertung der Freilandmessungen. Indirekt bestätigen damit die Freilandmessungen die Zuverlässigkeit der Beobachtungen im Laboratorium. Es bleiben zwar auch jetzt noch zahlreiche Fragen aus der Biologie von *Arenicola* offen. Auch sie werden nicht durch einfache Beobachtungen geklärt werden können, sondern erfordern die Ergänzung durch das Experiment.

Fassen wir die in bezug auf die Ökologie von *Arenicola* gewonnenen Einsichten zusammen, so ergibt sich folgendes Bild: *Arenicola* pumpt mit Hilfe der ununterbrochen über seinen Körper gleitenden Kontraktionswellen einen kontinuierlichen Wasserstrom durch seinen Wohnbau, der normalerweise durch die unter dem Kothaufen liegende Öffnung in den Wohngang eintritt und ihn auf dem Weg durch den Sandstrang verläßt. Die Größenordnung dieses Wasserstromes lag bei Würmern von etwa 15 g Gewicht bei 150 bis 200 ml/h. Dieser als normal gerichtet bezeichnete Wasserstrom fand sich besonders ausgeprägt während des ablaufenden Wassers und hat vermutlich die Bedeutung, den reichen Nährstoffgehalt des vom Ufer mit seiner Detritusansammlung abfließenden Wassers auszunützen. Die Filtration erfolgt im Sandstrang.

Vor allem während der Flut, also bei auflaufendem Wasser, das nicht so reich an organischen Partikeln ist, dreht *Arenicola* – wahrscheinlich durch Umdrehung der Peristaltik – den Wasserstrom oft für längere Zeit um und saugt das Wasser durch den Sandstrang an und stößt es durch die Öffnung seines Wohnganges aus. Die Bedeutung dieses Verhaltens, durch das im übrigen die Filterwirkung des Sandstranges nicht ausgeschaltet wird, ist noch nicht eindeutig zu klären. Möglicherweise sind dieses die Perioden des „working up“, die WELLS (1945) annimmt und die zur Instandhaltung des Wohnbaues dienen. Die Intensität des inversen Wasserstromes ist geringer als die des normalen. Der Vergleich der gemessenen Pumprate mit dem Nahrungsbedarf spricht dafür, daß die Filtration des organischen Detritus im Sandstrang zumindest eine sehr wichtige Rolle für die Ernährung von *Arenicola* spielt. Der Wirkungsgrad der Filtration von *Arenicola* erscheint im Vergleich zu anderen Filterfressern erstaunlich hoch. Es betrifft dieses nicht nur die Nahrungsbeschaffung, sondern auch die Deckung des Sauerstoffbedarfs.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. Mit Hilfe eines konzentrisch um den Wohnbau in den Boden versenkten Blechzylinders, der eine dicht eingepaßte Glasglocke mit einem Tubus aufnimmt, war es möglich, den von *Arenicola marina* erzeugten Wasserstrom in dem Tubus zusammenzufassen und im Biotop quantitativ zu bestimmen.
2. Für Demonstrationszwecke und zur kurzfristigen Bestimmung der Pumprate wird ein einfaches Verfahren beschrieben, das mit gefärbtem Seewasser arbeitet.
3. Durch die Konstruktion eines auf dem Prinzip der Thermostromuhr von REIN (1935) basierendem Strömungsmessers war es möglich, die Pumpleistung von *Arenicola* fortlaufend am normalen Standort mit einem am Strand aufgestellten Galvanometer zu messen und zu registrieren.
4. Die Registrierungen ergaben für die Zeit des auflaufenden Wassers für Würmer von etwa 10 bis 15 g Gewicht einen Einstrom von durchschnittlich etwa 120 bis 200 ml Wasser/h durch die Öffnung des Wohnganges. Die Pumpleistung zeigte rhythmische Schwankungen von etwa 25 Minuten Dauer.
5. Bei auflaufendem Wasser zeigte sich neben dieser – als normal anzusehenden – Pumprichtung eine manchmal über Stunden anhaltende Strömung entgegengesetzter Richtung: also Ansaugung des Wassers durch den Sandstrang.
6. Die Pumpfähigkeit von *Arenicola* ist kontinuierlich und wird entgegen früheren Literaturangaben nicht durch längerdauernde Pausen unterbrochen.
7. Es wird versucht, die Ergebnisse unter Zuhilfenahme von Laboratoriumsbeobachtungen in Beziehung zur Ökologie des Wattwurmes zu setzen und insbesondere die Frage zu klären, in welchem Umfang *Arenicola* seinen Nahrungsbedarf durch Filtration zu decken vermag. Die Auswertung ergibt, daß zumindest ein erheblicher Teil des Nahrungsbedarfs durch Filtration gedeckt werden kann.

Mein technischer Assistent, Herr PETER PFLAUM, hat mich auf das in der Humanphysiologie angewandte Verfahren zur Messung des Blutstromes mit Hilfe der Thermostromuhr von REIN (1935) hingewiesen. Für diesen Hinweis und für seine tatkräftige Mitarbeit bei der Anfertigung der Apparate und bei der Durchführung der Experimente möchte ich ihm auch an dieser Stelle herzlich danken.

## ZITIERTE LITERATUR

- BLEGVAD, H., 1914. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. *Rep. Danish biol. Stat.* **22**, (T. 2), 41–88.
- BOHN, G., 1903. Observations biologiques sur les Arénicoles. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris* **9**, 62–73.
- DAM, L. VAN, 1938. On the utilisation of oxygen and the regulation of breathing in some aquatic animals. Groningen, Diss.
- JØRGENSEN, C. B., 1955. Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates. *Biol. Rev.* **30**, 391–454.
- 1960. Efficiency of particle retention and rate of water transport in undisturbed Lamelli-branches. *J. Cons.* **26**, 94–116.
- 1962. The food of filter feeding organisms. *Rapp. Cons. Explor. Mer.* **153**, 99–107.
- JUST, B., 1924. Über die Muskel- und Nervenphysiologie von *Arenicola marina*. *Z. vergl. Physiol.* **2**, 155–183.
- KLEIBER, M., 1961. The fire of life. An introduction to animal energetics. Wiley, New York & London, 455 pp.
- KRÜGER, F., 1958. Zur Atmungsphysiologie von *Arenicola marina*. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **6**, 193–201.
- 1959. Zur Ernährungsphysiologie von *Arenicola marina*. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **22**, 115–120.
- 1962. Experimentelle Untersuchungen zur ökologischen Physiologie von *Arenicola marina*. *Kieler Meeresforsch.* **18**, 93–96.
- & ZIEGELMEIER, E., 1963. Die Biologie von *Arenicola*. *Zool. Anz. (Suppl. Bd.)* **26**, 470–471.
- 1964. Versuche über die Abhängigkeit der Atmung von *Arenicola marina* von Größe und Temperatur. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* (im Druck).
- POSTMA, H., 1954. Hydrography of the Dutch waddensea. A study of the relations between water movement, the transport of suspended materials and the production of organic matter. *Archs néerl. Zool.* **10**, 405–511.
- REIN, H., 1935. Die Ausnützung der Wärmekonvektion zur Messung der Durchströmung uneröffneter Blutgefäße (Thermostromuhr). *Handb. biol. Arb. Meth.* Abt. **5** (T. 8), 694–716.
- RICHTER, R., 1924. Flachseebeobachtungen zu Paleontologie und Geologie, VII–XI. *Senckenbergiana biol.* **6**, 119–165.
- STRAATEN, L. M. J. U. VAN, 1952. Biogene textures and the formation of shell beds in the Dutch wadden sea. *Proc. K. ned. Akad. Wet. (B)* **55**, 500–516.
- THAMDRUP, H. M., 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. *Medd. Komm. Havundersøg. (Fiskeri)* **10** (No. 2), 1–125.
- THEEDE, H., 1963. Experimentelle Untersuchungen über die Filtrationsleistung der Miesmuschel, *Mytilus edulis*. *Kieler Meeresforsch.* **19**, 20–41.
- UEXKÜLL, J. v., 1929. Theoretische Biologie. 2. Aufl. Springer, Berlin, 253 pp.
- WELLS, G. P., 1937. Studies on the physiology of *Arenicola marina*. I The pacemaker role of the oesophagus, and the action of adrenaline and acetylcholine. *J. exp. Biol.* **14**, 117–157.
- 1945. The mode of life of *Arenicola marina* L. *J. Mar. biol. Assoc. U. K.* **26**, 170–207.
- 1949. Respiratory movements of *Arenicola marina*: Intermittent irrigation of the tube, and intermittent aerial respiration. *J. Mar. biol. Assoc. U. K.* **28**, 447–464.
- 1951. The anatomy of the body wall and the appendages in *Arenicola marina*, *A. clapedii*, and *A. ecaudata*. *J. Mar. biol. Assoc. U. K.* **28**, 465–478.
- 1953. Defaecation in relation to the spontaneous activity cycles of *Arenicola marina*. *J. Mar. biol. Assoc. U. K.* **32**, 51–63.
- 1963. Barriers and speciation in lugworms. *System. Assoc. Publ.* **5**, 79–98.
- & ALBRECHT, E. B., 1951. The integration of activity cycles in the behaviour of *Arenicola marina*. *J. exp. Biol.* **28**, 41–50.
- WESENBERG-LUND, C., 1905. Umformungen des Erdbodens. Beziehungen zwischen Dammerde, Marsch, Wiesenland und Schlamm. *Prometheus* **16**, 562–566 u. 577–582.