

Bau und Leben des Wattwurmes *Arenicola marina*

F. KRÜGER

Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale); Hamburg 50, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: Morphology and life of the lugworm *Arenicola marina*. This paper summarizes our knowledge on morphology, physiology and experimental ecology of the polychaete *Arenicola marina* (L.). Morphological and ecological aspects are illustrated by schematic drawings. The nutrition of the lugworm is discussed, especially in regard to the role of filtration within the head shaft ("Sandstrang") of the burrow. The behaviour of *A. marina* in artificial burrows, as studied in the laboratory, receives detailed attention. The review reveals many gaps in our knowledge of this wide-spread and familiar inhabitant of the Atlantic coasts.

EINLEITUNG

Jedem Besucher unserer Nordseeküste fallen während der Ebbe die kleinen, aus Sandsträngen bestehenden Hügel auf, die oft in unübersehbarer Menge den Strand bedecken. Im typischen Falle gehört zu jedem dieser Sandhaufen in kurzem Abstand eine kleine Vertiefung im Sand, der Trichter (Abb. 1). Während der Flut sind diese Gebiete normalerweise mit Wasser bedeckt. Sandhaufen und Trichter rühren von der Tätigkeit des Wattwurmes *Arenicola marina* her (Abb. 2), der diese Uferzonen besiedelt. Der Wurm ist ein Sandfresser und die Sandhaufen sind sein Kot. Seine unterirdische Lebensweise – er verläßt nur ausnahmsweise den schützenden Boden – hat die Aufhellung seiner Biologie sehr erschwert, und auch jetzt noch warten viele Fragen auf ihre Aufklärung.

Für die Fischer bildet der Wattwurm einen sehr beliebten Köder für die Angel. Daher nennt man ihn auch „Köderwurm“. Daneben sind noch andere Bezeichnungen, wie Schlickwurm, Sandpfer usw. gebräuchlich.

LINNÉ stellte den Wattwurm zu den Regenwürmern, eine Auffassung, die noch in der französischen Bezeichnung "lombriciens de la mer" erhalten ist. Im Englischen heißt er "lugworm". Der lateinische Name geht auf LAMARCK (1818) zurück: arena bedeutet Strand, und colere heißt graben. *Arenicola marina* besagt also, daß der Wurm den Meeresstrand umgräbt. Diese Bezeichnung beschreibt eine Funktion des Wurmes, die in ihrem vollen Umfang noch nicht erforscht ist.

Will man sich den Wurm vor Augen führen, muß man ihn wie einen Regenwurm ausgraben. Mit einem nicht zu kleinen Spaten ist das leicht möglich. Trotz mancher äußerlicher Ähnlichkeiten ist der Wattwurm mit dem Regenwurm nur sehr entfernt verwandt. Der Regenwurm gehört nämlich zu den Oligochaeten, die eine Gruppe dar-

stellen, die fast ausschließlich im Süßwasser und auf dem Lande vorkommt, während der Wattwurm zu der großen Ordnung der Polychaeten gehört, die fast ausnahmslos Meeresbewohner sind.

Unser Wattwurm gehört zu einer kleinen Familie dieser Ordnung, die in weltweiter Verbreitung ähnliche Biotope bewohnt und als Arenicolidae bezeichnet wird. Sie umfaßt nach WELLS (1963) 24 Arten und Unterarten.

A. marina bewohnt fast die ganzen Küsten des nördlichen Atlantik, kommt also auch an der Ostküste von Amerika vor. In Grönland wird der Wurm ebenso gefunden wie auf Spitzbergen und in Norwegen. In das Mittelmeer ist er auch eingedrungen.

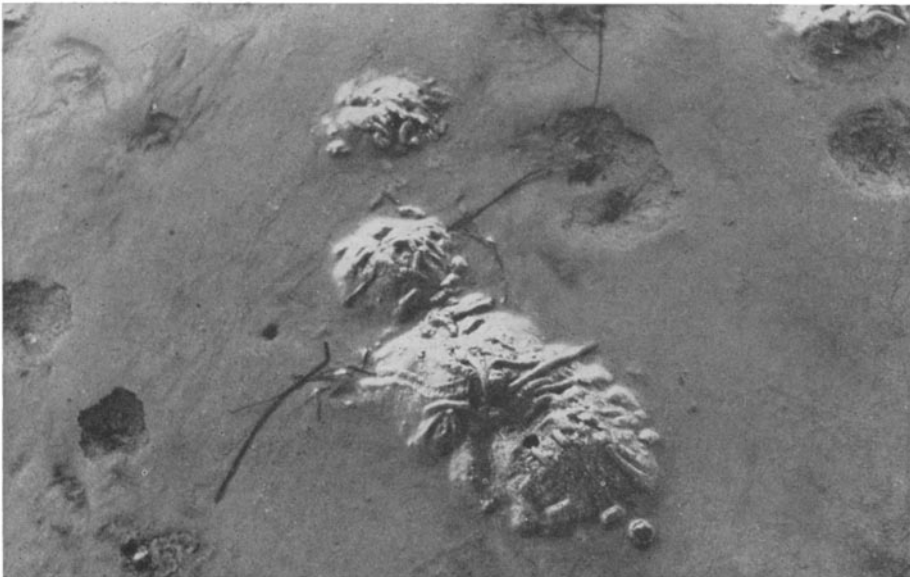


Abb. 1: Kothaufen und Trichter des Wohnbaus von *Arenicola marina*. (Photo: A. HOLTSMANN)

Desgleichen findet man ihn in der südlichen Ostsee. Er kann sich also an die geringeren Salinitäten, die er hier findet, anpassen. Durch das Fehlen einer stärkeren Tide sind hier die Standorte des Wurmes fast immer von Wasser bedeckt, so daß die Bauten weniger stark ins Auge fallen. Nach BRENNING (1965) kommt er in Wassertiefen von 20 cm bis zu mehreren Metern vor. In der Wismarer Bucht, in der dieser Autor seine Untersuchungen durchführte, liegt die Salzkonzentration bei etwa 12 ‰, sie beträgt also nur ein Drittel der des normalen Seewassers. Unter diesen Bedingungen wachsen die Wattwürmer nicht zu der Größe heran, wie ihre Artgenossen in der Nordsee. Leider fehlen exakt vergleichbare Angaben für Würmer, die aus verschiedenen Arealen stammen. Die nicht eindeutig zu messende Länge und die verschieden starke Füllung des Darmes mit Sand erschweren exakte Größenangaben.

An den deutschen Küsten ist *A. marina* der einzige Vertreter der Familie. In den wärmeren und heißen Gebieten der Erde treten andere Arten auf: z. B. *A. cristata*. Die Arten des Pazifischen Ozeans trennte WELLS (1959) in der Gattung *Abarenicola*

ab. Die Formen ohne Schwanzabschnitt faßt WELLS in der Gattung *Arenicolides* zusammen. Zu ihr gehört der an der Westküste Englands vorkommende *Arenicolides ecaudata*.

In ihrer Lebensweise scheinen sich die verschiedenen Gattungen und Arten nicht sehr zu unterscheiden. Die systematische Zuordnung kann sich nicht auf äußere Merkmale beschränken, sondern erfordert auch die Berücksichtigung der inneren Anatomie.

Trotz einer ganzen Reihe von Untersuchungen, die sich mit der Frage befassen, welche Bodenbeschaffenheit die Ansiedlung des Wattwurmes begünstigt (z. B. REID

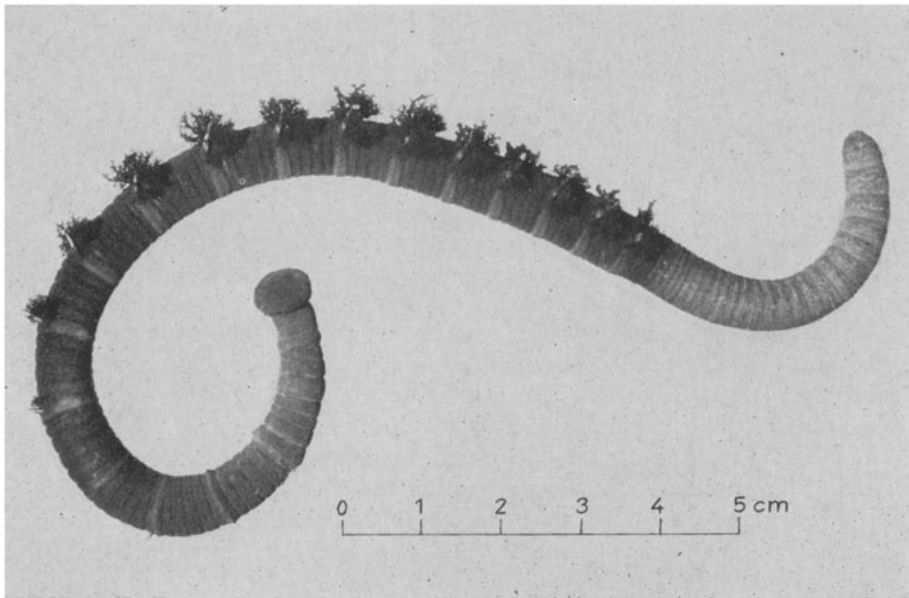


Abb. 2: Habitusbild von *Arenicola marina*. Der Rumpfabschnitt hebt sich durch seine dunklere Färbung vom helleren Schwanzabschnitt ab, der auch keine Kiemen und Borsten trägt. Am Vorderende ist der Rüssel aus der Mundöffnung ausgestülpt. (Photo: A. HOLTSMANN)

1929, CHAPMANN & NEWELL 1949), kann hierauf bis heute keine eindeutige Antwort gegeben werden. LONGBOTTOM (1970) stellte neuerdings im Gebiet der Themse-Mündung fest, daß Biotop mit sehr feinkörnigem Material ebenso gemieden werden wie sehr grobkörniger Sand. Bevorzugt werden Biotop mit einer mittleren Korngröße zwischen 0,1 bis 0,2 mm. Ferner beobachtet er eine enge Korrelation zwischen dem Gehalt des Bodens an organischer Substanz und der Besiedlungsdichte. Allerdings sind Böden mit sehr hohem Gehalt organischer Substanz weniger dicht besiedelt. Es bleibt experimentell zu klären, in welchem Umfang die organische Substanz des Bodens zur Deckung des Nahrungsbedarfes des Wurmes herangezogen wird.

Der Wattwurm erscheint darüber hinaus auch als Versuchstier für andere biologische Fragestellungen geeignet. Daher sei darauf aufmerksam gemacht, daß man ihn in gekühlten Behältern auch in das Binnenland verschicken kann. Gesunde, unverletzte Würmer lassen sich im Laboratorium in flachen Schalen mit Seewasser 2 bis

3 Wochen lang lebend erhalten. Es ist unnötig und sogar ungünstig, Sand in die Schalen zu geben. Geschädigte Würmer erkennt man an ihrem mangelnden Turgor; sie sind sofort aus den Schalen zu entfernen.

Eine mit umfangreichem Bildmaterial versehene ausführliche Beschreibung der Anatomie und Histologie von *Arenicola* findet sich in der Monographie von ASHWORTH (1904). Sie findet ihre Ergänzung in den zahlreichen Veröffentlichungen von WELLS (1944–1966) zur Morphologie, Systematik und Physiologie des Wattwurmes, die auch wichtige Korrekturen der Angaben von ASHWORTH einschließen.

HABITUS

Die Länge der ausgegrabenen Würmer bewegt sich im allgemeinen zwischen 10 und 20 cm, wenn man von den jüngeren Würmern absieht. ASHWORTH (1904) gibt als maximal beobachtete Länge 36 cm an. Die Farbe schwankt zwischen hellrot über braun bis tiefschwarz.

Die segmentale Anordnung der Kiemen und Borsten läßt die Zugehörigkeit des Wattwurmes zu den Anneliden erkennen. Allerdings ist die äußerlich sichtbare Ringelung der Körperoberfläche des Wurmes irreführend, denn die innere Anatomie zeigt, daß zu jedem anatomischen Segment mehrere – im allgemeinen 5 – äußere Ringe gehören. Von den typischen Anneliden unterscheidet sich *Arenicola* in einer Reihe von Punkten, die ihm eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Regenwurm verleihen: (1) Der Kopfabschnitt ist nicht durch den Besitz von Palpen und Augen deutlich abzugrenzen. (2) Die Borsten stehen nicht auf Parapodien, sondern sind direkt in die Körperhaut eingelagert. Es lassen sich zwei Reihen von Borstenbündeln, die dorsalen Notopodien und die ventralen Neuropodien, unterscheiden. (3) Ein deutlich abgegrenzter Schwanzabschnitt tritt hervor, dessen Glieder weder Borsten noch Kiemen tragen.

Die Mundöffnung liegt am – dickeren – Vorderende. Der lebende Wurm stülpt aus ihr mehr oder weniger rhythmisch den mit Papillen besetzten Rüssel aus. Auch bei konservierten Tieren ragt der Rüssel zumeist aus der Mundöffnung heraus. Der After liegt am Ende des Schwanzabschnittes.

Die Segmentierung wird am deutlichsten erkennbar an den Borsten. Sie liegen in den stärker entwickelten „borstentragenden“ Ringen. Die dorsalen Borstenbündel (Notopodien), die weit über die Körperoberflächen hinausragen, fallen beim lebenden Wurm durch ihre Bewegung sofort auf. Die ventrale Borstenreihe (Neuropodien) liegt eingebettet in Wülste, über die sie nur wenig hinausragen, so daß man schon genau hinsehen muß, um die Borsten zu erkennen. Da die Wülste aber sehr auffällig sind, ist es nicht schwer, die Neuropodien zu finden (Abb. 3).

Die Notopodien besitzen einen umfangreichen Muskelapparat (Abb. 4), der sie sehr beweglich macht, wie man am lebenden Wurm jederzeit beobachten kann. Demgegenüber ist die Tätigkeit der Neuropodien nur schwer zu erkennen.

Die ersten Segmente des Wurmes tragen keine Borstenbündel, so daß in diesem Bereich ihre Abgrenzung unklar ist. Nach WELLS (1950) trägt erst das 3. Segment Borsten. Die beiden vorderen borstenlosen Segmente sind nach seiner Ansicht miteinander verschmolzen und bilden zusammen mit dem Prostomium den Kopfabschnitt. Ins-

gesamt besitzt *A. marina* 19 Borstenpaare. Die kleinen Segmente des Schwanzabschnittes besitzen keine Borsten.

Neben den Borsten stellen die Kiemen die auffälligsten Körperanhänge dar. Es sind stark verästelte Ausstülpungen der Körperhaut, durch die das Blut fließt. Die Kiemenbäumchen sind stark beweglich und können fast vollkommen eingezogen wer-

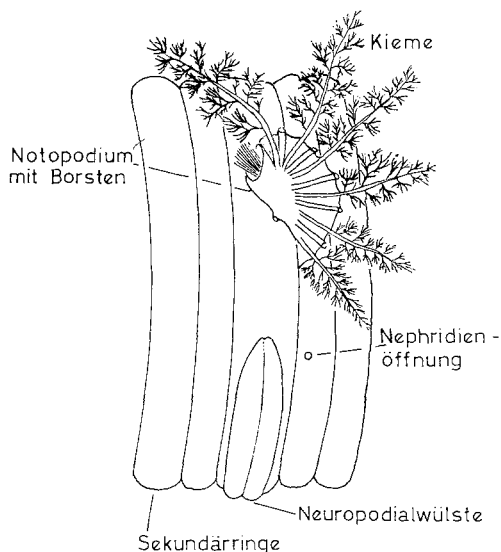


Abb. 3: Neuntes und zehntes borstentragendes Segment von *Arenicola marina*. Zwischen den Neuropodialwülste des 9. und 10. Segments sind 4 sekundäre Ringel eingeschoben. (Nach ASHWORTH 1904, verändert)

den. Sie liegen neben den Notopodien, aber nicht in allen Segmenten. Erst das 7. borstentragende Segment trägt Kiemenbüschel. Insgesamt besitzt der Wurm im typischen Fall 13 Kiemenpaare. Der Schwanzabschnitt trägt auch keine Kiemen; er stellt, wie wir sehen werden, eine Bildung besonderer Art dar.

Eine genauere Beobachtung der Körperoberfläche läßt in einigen borstentragenden Ringen, die sich durch Größe und Färbung von den anderen Ringen unterscheiden, am oberen hinteren Ende der Neuropodien kleine Poren erkennen. Diese sind die Öffnungen der Nephridien (Abb. 3). Nephridien finden sich aber nicht in allen Segmenten, sondern nur in den 6 borstentragenden Segmenten 4–9.

Die Farbe der Würmer ist recht wechselnd, wie schon erwähnt wurde. Vor allem alte Würmer sind sehr dunkel, oft tiefschwarz. Neben Melanin, das sich in dem Körperepithel befindet, sind dort nach ROCHE (1961) dunkle Abbauprodukte des Haemoglobins abgelagert. VAN DUIJN et al. (1951) wiesen in den Epithelzellen einen grünen Farbstoff nach, den sie als Arenicochrom bezeichneten. Dadurch, daß dieses Pigment schwefelhaltig, aber stickstofffrei ist, nimmt es unter den Pigmenten tierischer Herkunft eine Sonderstellung ein.

Die Körperwandung des Wurmes bildet ein Hautmuskelschlauch, der in üblicher

Weise aus einer äußeren Ringmuskelschicht und einer inneren Längsmuskelschicht besteht (Abb. 4). Eine dünne Bindegewebsschicht bildet die Verbindung mit dem die Oberfläche des Wurms bedeckenden Epithel.

WELLS (1950) bringt die Reduktion der Borsten im Vorderende des Wurmes in Zusammenhang mit der Funktion dieses Körperteils bei der Grabtätigkeit. Beobachtet

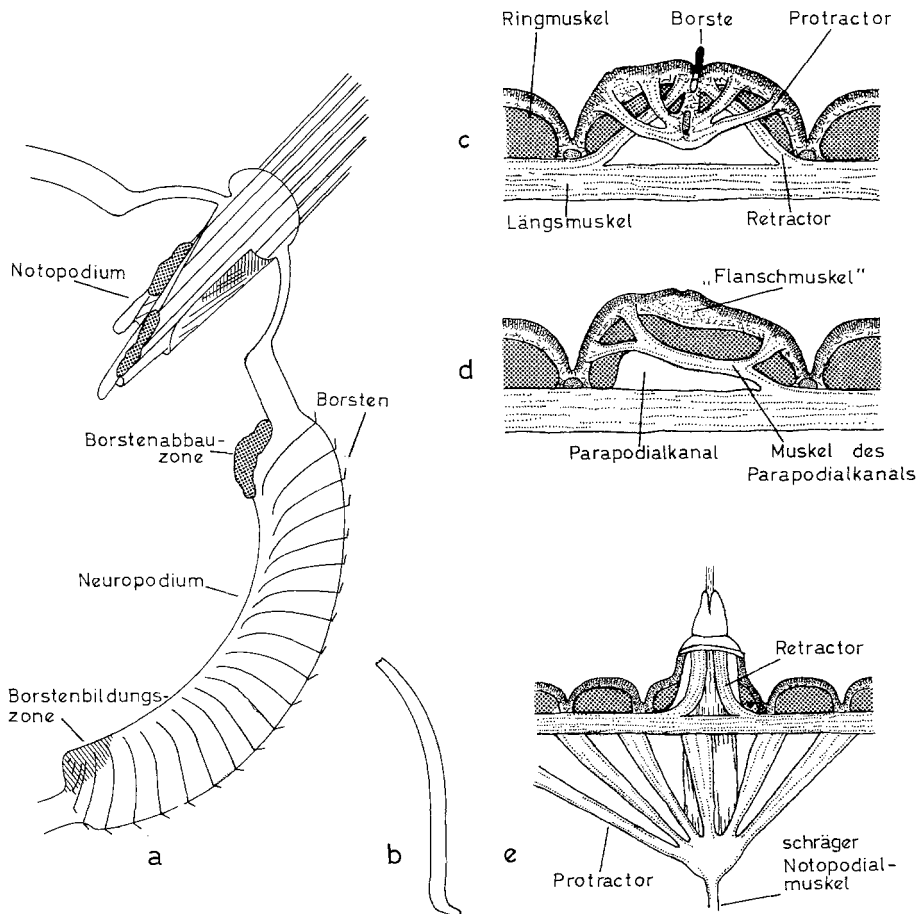


Abb. 4: Schematische Darstellung der Parapodien von *Arenicola marina*. a Querschnitt mit Notopodium und Neuropodium; b Borste des Neuropodiums; c Querschnitt durch ein Neuropodium; d Querschnitt durch einen borstentragenden Wulst aus der vorderen Rumpf-Region; e Muskulatur eines Notopodiums. (Nach WELLS 1950, verändert)

man Würmer in Glasrohren, so sieht man regelmäßig, wie sich am Vorderende, den Wurm ringsherum umgebende Wülste bilden, die bei Anwesenheit von Sand diesen ergreifen und verschieben. Beim Einbohren der Würmer in den mit Sand gefüllten Kunstbau kann man diesen Vorgang sehr regelmäßig beobachten. Die anatomische Grundlage für diese Ausstülpung der Wülste (Abb. 5) bilden Kanäle, die in den ersten

borstentragenden Ringen verlaufen. Diese sind wohl im Zusammenhang mit ihrer wichtigen Funktion bei der Grabtätigkeit stärker ausgebildet als die hinteren Wurmsegmente.

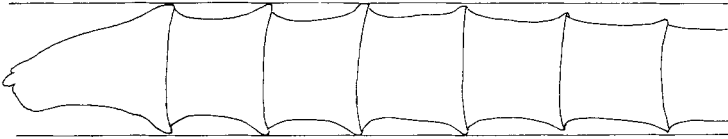


Abb. 5: Vorderende von *Arenicola marina* im Glasrohr mit ausgestülpten Ringwülsten. (Nach WELLS 1950, verändert)

BETÄUBUNG UND KONSERVIERUNG

Ein sehr gutes Verfahren, um Wattwürmer unter weitgehender Erhaltung der normalen Körpergestalt zu betäuben, gibt WELLS (1950) an. Er empfiehlt, dem Seewasser 75 g Magnesiumchlorid pro Liter zuzusetzen. Nach 4–5 Stunden reagieren die Würmer nicht mehr auf Reizung und können präpariert oder gegebenenfalls fixiert werden. Zur Fixierung benutzt WELLS die gleiche Magnesiumchlorid-Seewasserlösung mit Zusatz von 10 % Formalin.

Für physiologische Untersuchungen habe ich die Betäubung mit Chloreton vorgezogen. Eine gesättigte Lösung in Seewasser wird mit der gleichen oder doppelten Menge normalem Seewasser vermischt. Die Chloreton-Narkose hat den Vorzug, nach Übertragung in reines Seewasser schnell abzuklingen.

PRÄPARATION

Durch einen kleinen Querschnitt am Rücken des Wurmes im vorderen Drittel des Körpers öffnet man die Leibeshöhle. Es fließt dann die Leibeshöhlenflüssigkeit aus. Normalerweise ist sie farblos; manchmal ist sie aber dadurch mehr oder weniger rötlich gefärbt, daß beim Ausgraben eine so starke mechanische Beanspruchung der inneren Organe erfolgte, daß Blutgefäße zerrissen sind. Aus dem gleichen Grunde findet man daher häufig bei der Präparation den sehr dünnhäutigen Darm in beschädigtem Zustand vor.

Bei sehr sorgsam ausgegrabenen Würmern ist die Leibeshöhlenflüssigkeit farblos. Außerhalb der Laichzeit enthält sie nur farblose Lymphocyten. Zur Laichzeit – an unseren Küsten vom Sommer bis Herbst – ist die Leibeshöhlenflüssigkeit trübe durch die zahlreichen in ihr enthaltenen Geschlechtsprodukte. Die mikroskopische Untersuchung läßt leicht die Eier oder die an einer Nährzelle (Blastophor) sitzenden Spermazellen erkennen.

Von dem Einschnitt ausgehend durchschneidet man nun vorsichtig den Hautmuskelschlauch dorsal nach vorne bis zum Kopfende und nach hinten bis zum Beginn des dünnen Schwanzabschnittes. Nach erfolgter Präparation liegen die inneren Organe

sehr übersichtlich vor uns, wie sie Abbildung 6 in schematisierter Darstellung zeigt.

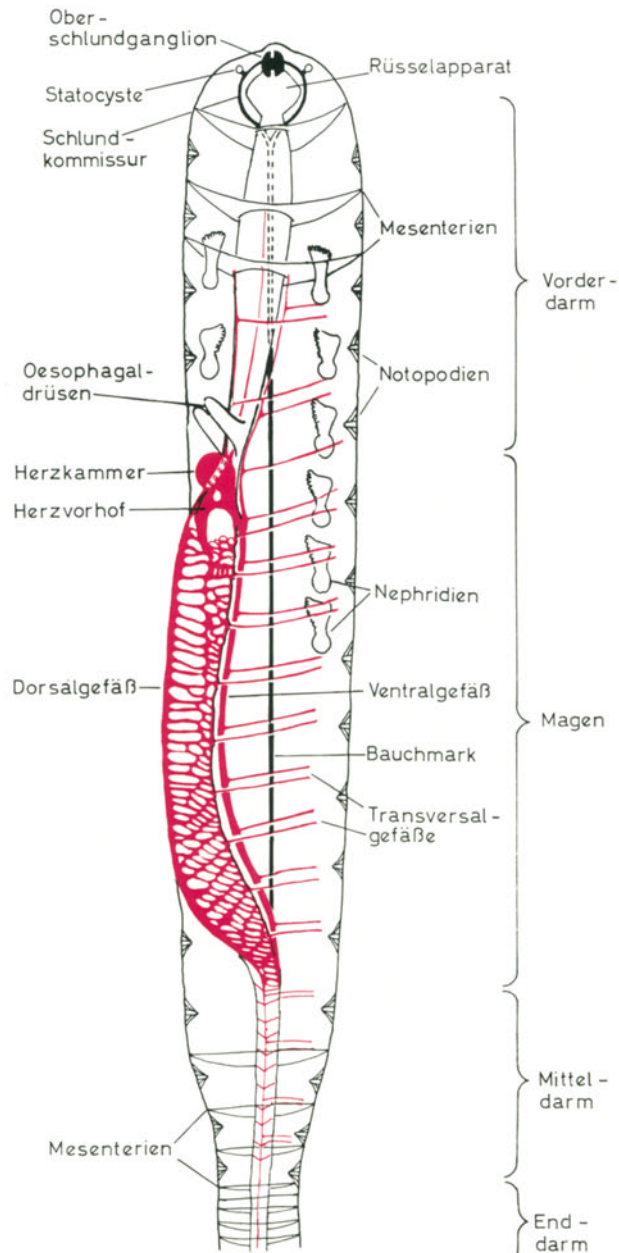


Abb. 6: Schematische Darstellung der inneren Anatomie des Rumpf-Abschnitts von *Arenicola marina*. (Die Kiemen sowie die Schicht der Transversalmuskeln, welche die Nephridien verdeckt, sind nicht eingezeichnet)

DIE LEIBESHÖHLE

Die Coelomflüssigkeit, die beim Anschneiden der Würmer in erheblicher Menge austritt, stellt eine Salzlösung dar, die nahezu isosmotisch mit dem äußeren Medium ist und auch in der ionalen Zusammensetzung fast genau dem umgebenden Meerwasser entspricht. Der Gehalt an organischen Substanzen ist – abgesehen von den zeitweise sehr reichlich darin enthaltenen Geschlechtszellen – sehr niedrig. Angaben, die eine leichte Hypertonie gegenüber dem Außenmedium beschreiben, gewinnen dadurch an Bedeutung, daß mit verfeinerten modernen Gefrierpunktsbestimmungen sich ein entsprechendes Verhalten auch bei Mollusken (REMMERT 1968) und anderen Meerestieren findet. Ebenso scheint – wie auch bei anderen marinen Evertebraten – der Gehalt an K-Ionen gegenüber dem Meerwasser erhöht zu sein. Vermindert ist der Gehalt an SO_4 -Ionen.

In den Geweben ist der Gehalt an anorganischen Ionen geringer als in den Körperflüssigkeiten. Das hierdurch bedingte osmotische Gefälle zwischen Körperflüssigkeit und Gewebesäften wird durch organische Substanzen – offensichtlich vor allem durch Aminosäuren – ausgeglichen. Der Gehalt an diesen in den Gewebesäften enthaltenen organischen Stoffen wird entsprechend dem Salzgehalt des Außenmediums reguliert. Er nimmt also mit zunehmender Salzkonzentration im Außenmedium zu und umgekehrt. In dieser zellulären Regulation scheint die Grenze für die osmotische Anpassung von *Arenicola marina* an Änderungen des Salzgehaltes im Außenmedium zu liegen. Für die sehr zerstreute Literatur zu diesem Problembereich sei auf die Darstellungen von FLORKIN (1969) und OGLESBY (1969) hingewiesen.

An dem aufgeschnittenen Präparat fällt am meisten der Darmkanal auf, der fast den ganzen Innenraum des Wurmkörpers ausfüllt. Abweichend vom typischen Schema der Anneliden-Organisation fehlen im größten Teil des Wurmkörpers Mesenterien und Dissepimente zur Aufhängung des Darmes. Die Leibeshöhle bildet vom 3. borstentragenden Segment bis wenige Sedimente vor Beginn des Schwanzabschnittes einen einheitlichen Raum, in dem der Darm frei liegt. Diesen Unterschied gegenüber der Anneliden-Organisation darf man wohl damit begründen, daß die Grab- und Bohrtätigkeit des Wurmes eine leichte und schnelle Verlagerung des hydrostatischen Druckes durch Verschiebung der Leibeshöhlenflüssigkeit erfordert. Hierbei würden Trennwände verständlicherweise störend wirken.

Nur die drei ersten Septen nach dem Kopfabschnitt sind erhalten. Von ihnen trägt nach der Auffassung von WELLS (1952) das erste Septum den Rüsselapparat. Es steht im Dienste der Ein- und Ausstülpung des Rüssels und ist stark modifiziert. Das zweite Septum ist eine durchlöchernte Trennwand. Erst das dritte Septum bildet eine scharfe Grenze gegen den großen Coelom-Raum im Mittelteil des Wurmes. Dann finden sich erst im Hinterende des Rumpfabchnittes wieder einige Septen, die die Verbindung zwischen Darm und Körperwandung herstellen.

Im Rumpf teilt eine Schicht von Transversalmuskeln, die seitlich vom Nervenstrang ansetzen und in der Höhe der dorsalen Borstenbündel enden, die Leibeshöhle in drei Abteilungen: eine mittlere, die den Darm enthält und zwei ventral gelegene Räume, in denen die Nephridien liegen. Diese transversal die Leibeshöhle durch-

ziehenden Muskeln stellen ein typisches Merkmal der Polychaetenorganisation dar (Abb. 10).

Erst im Schwanzabschnitt ist das Coelom durch zahlreiche Septen unterteilt, die sich zwischen Darm und Körperwand ausspannen. Diese Verbindung ist aber so eng, daß eine saubere Präparation des Enddarmes sehr schwierig ist. Trotz der Ähnlichkeit mit dem Annelidenschema muß man aber in dem Schwanzabschnitt des Wurmes eine Bildung besonderer Art sehen, die eine Anpassung für das durch Feinde stark gefährdete Körperende darstellt.

Vögel, Krebse und Fische versuchen den Wurm am Schwanz zu ergreifen, der dann autotomiert wird, um den Wurm zu retten. Er besitzt aus diesem Grund ein großes Regenerationsvermögen. Die Regeneration erfolgt aber nicht durch Neubildung

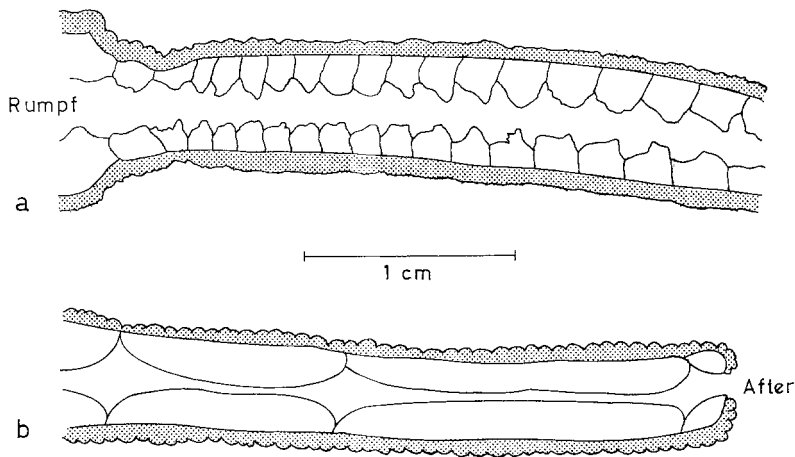


Abb. 7: Längsschnitt durch Schwanzbasis (a) und Schwanzende (b) von *Arenicola marina*. In der Schwanzbasis liegen zahlreiche kleine Reserve-Segmente, die sich bei Verlust von Schwanzteilen strecken und die normale Länge wiederherstellen. (Nach WELLS 1950, verändert)

von Segmenten, vielmehr bildet der Wurm im Verlauf seiner Entwicklung hinter den Segmenten des Stammes ca. 80 Schwanzsegmente. Von diesen strecken sich nur die hinten gelegenen bis zu einer Länge von 2 cm, bis die normale Schwanzlänge erreicht ist. Die Segmente an der Schwanzwurzel bleiben kurz (Abb. 7). Sie bilden eine Reserve für den Fall, daß ein Teil des Schwanzes verloren geht. Dann strecken sich wieder die am weitest hinten gelegenen Segmente so lange, bis der Schwanz wieder seine normale Länge erreicht hat. Die Neubildung verlorener Schwanzstücke erfolgt also nicht durch Neubildung von Segmenten, sondern durch Streckung vorgebildeter Segmente.

Eine Bestätigung dieser Deutung des Schwanzabschnittes liefert ein Vergleich mit der schwanzlosen Art *Arenicolides ecaudata*. Bei ihr werden im Verlauf der Ontogenese 60 Segmente angelegt, deren Zahl im Lauf des Lebens nicht vermehrt wird. Geht bei *A. ecaudata* ein Teil des Wurmendes verloren, so wird er nicht regeneriert. Bei älteren Würmern dieser Art fehlt daher oft ein Teil der zu erwartenden 60 Segmente, manchmal bis zu 25 %.

Der Darm

Der Darm durchzieht von der terminal gelegenen Mundöffnung bis zu der am Schwanzende gelegenen Afteröffnung als einfacher gerader Strang den Wurmkörper. Es lassen sich an ihm folgende Abschnitte unterscheiden: (1) der im Kopf gelegene Rüsselapparat, (2) der Vorderdarm, (3) der Magen, (4) der Dünndarm und (5) der im Schwanz gelegene Enddarm.

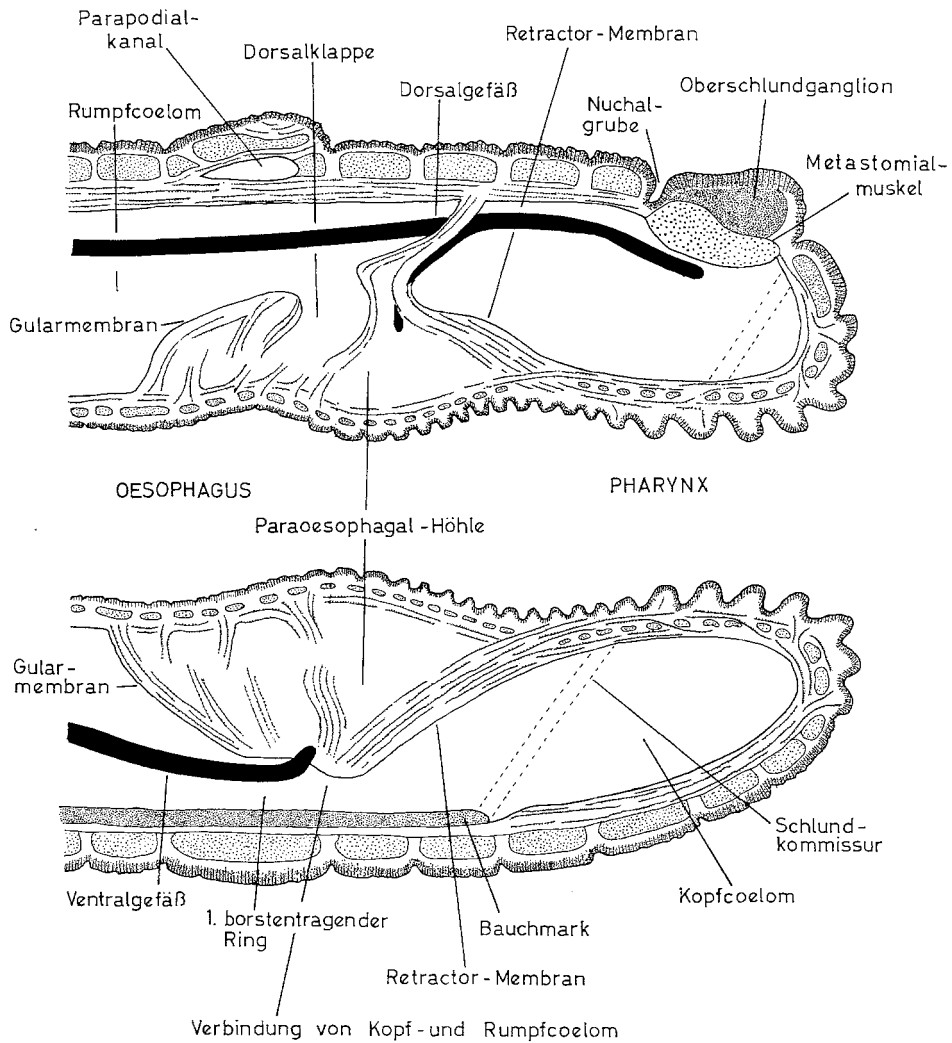


Abb. 8: Schematischer Längsschnitt durch das Vorderende mit dem Rüssel-Apparat von *Arenicola marina*. (Nach WELLS 1952, verändert)

Der Rüsselapparat

Den vorderen Teil des Darmes bildet der Rüssel (Abb. 8), der vom lebenden Wurm fast fortlaufend ausgestülpt und eingezogen wird. Die Einzelheiten des Ausstülpungsvorganges sollen hier nicht besprochen werden. Es sei auf die ausführliche Untersuchung von WELLS (1952) hingewiesen. Der Wurm streckt also durch einen Umstülpungsprozeß einen Teil des Vorderdarmes aus, an dem man die Buccalmasse und den Pharynx unterscheidet. Die Buccalmasse ist mit einer großen Zahl weicher zahnförmiger Papillen besetzt. An ihn schließt sich der mit kleineren Papillen besetzte Pharynx an. Der Rüssel scheint aber nicht – ähnlich wie ein Bagger – größerer Sandklumpen gleichzeitig zu ergreifen, sondern stets nur einzelne Sandkörner, wie Beobachtungen im Kunstbau zeigten.

Der Rüsselapparat ist an der Körperwandung des Wurmes mit Hilfe des ersten Septums verankert, das zugleich wichtige Aufgaben bei dem Ausstülpungsprozeß übernimmt und zu diesem Zweck speziell umgeformt ist. Vor diesem ersten Septum liegen – vermutlich – zwei Kopf-Segmente, die verschmolzen sind und das einheitliche Kopf-Coelom bilden, das dem Rüssel des Wurmes die notwendige Beweglichkeit verleiht. Folgt man der Auffassung von WELLS (1952), so ist bei dem ersten Dissepiment die dünne Bindegewebsschicht, die sich normalerweise zwischen die beiden Blätter des Coelomepithels der aneinanderstoßenden Segmente schiebt, in eine weite Höhle verwandelt, die von einem Netz von Muskelfasern und Blutgefäßen erfüllt ist. Außerdem ist dem vorderen – dem Kopfcoelom benachbarten – Blatt des Septums eine starke Muskelschicht angelagert, die von der Grenze zwischen der Buccalmasse und dem Pharynx zur Körperwand zieht und daher als Rückziehmuskel dient. Die hintere Wandung des Septums ist nur dünnwandig und besitzt bei *A. marina* zwei große Aussackungen.

Das Verständnis der Funktion des Rüsselapparates ist dadurch kompliziert, daß das Septum nicht ringsum an die Körperwandung anschließt, sondern an der Ventralseite eine Öffnung besteht, die das Kopfcoelom mit dem Rumpfcoelom verbindet. Außerdem führt ein Gang in die Zwischenschicht des ersten Septums, so daß der Inhalt der Leibeshöhle in den Hohlraum des ersten Segmentes übertreten kann und umgekehrt.

An dem Ausstülpungsvorgang des Rüssels ist schließlich auch die Leibeshöhlenflüssigkeit und der ganze Wurmkörper beteiligt. Durchschneidet man den Wurm im vorderen Drittel, wird die Ausstülpung des Rüssels stark beeinträchtigt. Verhindert man bei diesem Experiment durch eine Ligatur den Verlust der Körperflüssigkeit, so bleibt der Rüssel funktionsfähig. Die Ausstülpung des Rüssels ist also ein recht komplizierter Vorgang, dessen Ablauf im einzelnen eine reiche Variabilität erkennen läßt.

Die drei folgenden Septen zeigen keine besondere Umwandlung. Sie sind dünnhäutig und werden vom Ösophagus durchsetzt. Als Speiseröhre bezeichnet man den an den Rüsselapparat anschließenden Teil des Darmes, der nicht rund, sondern abgeflacht ist. Bei frisch gegrabenen Würmern findet man im hinteren Teil des Ösophagus größere oder geringere Mengen des gefressenen Sandes, der sich anschließend hier ansammelt, ehe er in den Magen weitergeleitet wird. Dieser Teil des Ösophagus übernimmt also eine kropffähnliche Funktion. Am hintersten Ende des Ösophagus münden

die paarigen Ösophagaldrüsen ein, die birnenförmig gestaltete Anhänge des Darmes darstellen.

Der Mitteldarm

Unmittelbar hinter der Einmündung der Ösophagaltaschen beginnt der weitlumige Magen, der ebenso wie der anschließende Dünndarm durch seine gelbe Färbung auffällt. Die gelbe Farbe verursacht das dem Darm aufgelagerte Chloragogewebe. Eingelagert in die Darmwand ist ein Netz von Blutgefäßen, die sich durch ihre rote Farbe abheben. In den Maschen dieses Netzes wölbt sich die Darmwandung etwas vor, so daß sich Taschen bilden, die bei leicht narkotisierten Würmern eine lebhaft pulsierende Bewegung erkennen lassen. Die Wandungen des Mitteldarmes sind sehr dünn und werden infolgedessen bei der Präparation leicht verletzt. Magen und Dünndarm unterscheiden sich nicht nur durch ihr Lumen, sondern auch dadurch, daß ihre Blutgefäße einen abweichenden Verlauf nehmen.

Der Enddarm

Den im Schwanzabschnitt gelegenen Darm bezeichnet man als Enddarm. Er ist durch die hier vorhandenen Dissepimente und Mesenterien sehr eng mit der Körperwandung verbunden. Da er außerdem sehr dünnwandig ist, bereitet seine saubere Präparation erhebliche Schwierigkeiten. Im Enddarm werden aus dem aufgenommenen Sand die bekannten Stränge der Kothäufchen geformt. Die hierfür benötigten mechanischen Kräfte dürften von der Körperwandung geliefert werden, da die eigene Muskulatur des Enddarmes nur schwach ausgebildet ist.

Physiologie der Verdauung

Verletzt man bei Operationen in der Leibeshöhle des Wurmes den Darm, so daß Darmflüssigkeit austreten kann, beobachtet man sehr bald eine sehr starke Mazeration der in der Nachbarschaft gelegenen Organe. Im Darmlumen finden sich offensichtlich Verdauungsfermente, die schon bei Zimmertemperatur sehr stark wirksam sind. Angesichts der hohen Geschwindigkeit, mit der nach KERMAC (1955) der Sand den Darm passiert, erscheint das verständlich.

KERMAC führte Verdauungsexperimente durch; LONGBOTTOM (1970a) bestätigte im wesentlichen die Ergebnisse dieser Autorin. Er arbeitete mit Extrakten aus Darm- und Drüsenwandungen und wies Lipase in sehr geringer Konzentration in allen untersuchten Darmteilen nach, während er Karbohydrasen dagegen nur in den Ösophagaldrüsen und im Magen fand. Dort werden auch Proteasen gebildet. Cellulase war in keinem Darmabschnitt nachzuweisen. Pflanzliche Gewebe dürften also höchstens von untergeordneter Bedeutung für die Ernährung des Wurmes sein. Das stimmt mit meiner Beobachtung überein, daß Diatomeen unbeschädigt den Darmkanal passieren können.

Die wesentliche Verdauungsarbeit wird demnach von den Ösophagaldrüsen und dem Magenabschnitt geleistet. In der Speiseröhre scheinen keine Verdauungsvorgänge abzulaufen, vielmehr ergießen die Ösophagaldrüsen ihr Sekret erst in dem Augenblick über den Sand, wenn dieser in den Magen übertritt. Der Mageninhalt ist flüssiger als der Inhalt anderer Darmabschnitte, worauf schon KERMACK hinwies. Die Zahlen dieser Autorin lassen eine Erhöhung des Wassergehaltes erkennen.

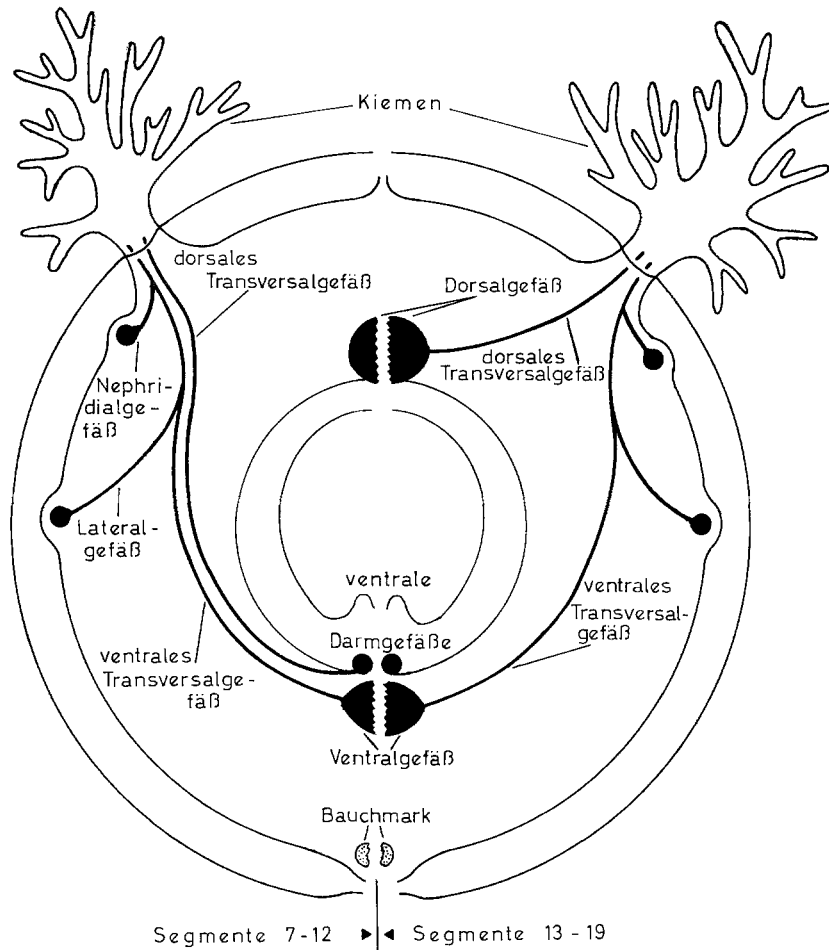


Abb. 9: Schematisierte Darstellung des Blutgefäßverlaufs in den mittleren (links) sowie vorderen und hinteren Segmenten (rechts) von *Arenicola marina*. (Nach WELLS 1966, verändert)

In bisher unveröffentlichten Versuchen stellte ich fest, daß im Zusammenhang mit der Sekretion der Verdauungssäfte der mit dem Kjeldahl-Verfahren ermittelte Stickstoffgehalt im Magenabschnitt etwa auf den vierfachen Wert des Kropfinhaltes erhöht ist. Im Dünndarm ist der Stickstoffgehalt schon sehr stark abgefallen, es erfolgt also

zusammen mit der von KERMACK beschriebenen Wasserresorption auch eine Rückresorption der Verdauungssekrete.

Der Wasserentzug setzt sich im Enddarm fort. Die Faeces enthalten nach KERMACK (1955) etwa 32 % Wasser. Parallel zum Wassergehalt vermindert sich auch der Gehalt an organischer Substanz. Ausgedrückt in Stickstoffgehalt ergab er sich bei meinen Analysen ein Durchschnitt von 0,17 mg je Gramm. Den gleichen Wert erhielt auch JACOBSEN (1967). Vermutlich rührt dieser Stickstoffgehalt von Schleimsubstanzen her, die den vom Wurm ausgestoßenen Kotsträngen eine gewisse Formbeständigkeit verleihen.

LONGBOTTOM (1970a) bestimmte den pH-Wert des Mageninhaltes zu 6,2. KERMACK kam mit der kolorimetrischen Methode zu einem etwas geringeren Wert und gab für die übrigen Darmabschnitte eine neutrale Reaktion an.

Die Kotabgabe

KERMACK (1955) untersuchte quantitativ die Kotabgabe des Wattwurmes. Sie sammelte den von den Würmern abgegebenen Kot auf kleinen durchbohrten Platten, die mit dem Loch über dem Eingang zum Wohnbau lagen. Als mittleren Abstand zwischen zwei Kotentleerungen fand sie im Sommer 45 min. Das mittlere Trockengewicht jeder Kotentleerung betrug 1,27 g. Aus diesen Zahlen berechnete sie die Verweilzeit des Sandes im Darm des Wurmes zu 14 min. Die Menge des abgegebenen Kotes wird durch den Wassergehalt des Sandes stark beeinflusst. In Arealen, die während der Ebbe stark trocken liefen, kam die Kotabgabe zum Stillstand und setzte erst wieder ein, wenn der Wasserspiegel die Bauten überflutete.

DAVISON (1891) hat aus Beobachtungen über Zahl und Gewicht der Kothaufen berechnet, daß in dem von ihm untersuchten Gebiet jährlich etwa 4000 Tonnen Sand je Hektar von den Würmern bewegt werden, das bedeutet eine Schicht von 32 cm Sand.

DAS BLUTGEFÄSS-SYSTEM

Das Blutgefäßsystem von *Arenicola* folgt in der segmentalen Anordnung der Gefäße und Richtung der Blutströmung im Prinzip dem Anneliden-Schema (vgl. Abb. 6, 9 und 10). Im einzelnen zeigen sich aber eine Reihe von Besonderheiten.

Ein eindeutiges Annelidenkennzeichen bildet das große dorsale Längsgefäß, dessen Tätigkeit man bei schwach pigmentierten Würmern schon am intakten Wurm beobachten kann. Peristaltische Wellen, die von hinten nach vorne verlaufen, treiben das Blut aus den hinteren Körperabschnitten in das Vorderende. Das Dorsalgefäß liegt sehr eng der Darmwandung an und nimmt von beiden Seiten Äste aus dem reichen Gefäßnetz des Darmes auf. Ein Unterschied gegenüber der typischen Annelidenorganisation ergibt sich aber dadurch, daß eine direkte Verbindung durch Gefäßbögen mit dem ventralen Hauptgefäß nur im Bereich des Enddarmes gegeben ist. Von dem pulsierenden Dorsalgefäß gehen nur im Bereich des Ösophagus und dann wieder im Bereich des Dünndarmes die dorsalen Transversalgefäße aus, die zum Hautmuskel-

schlauch verlaufen. Die im Bereich des Ösophagus abzweigenden Transversalgefäße zeigen bei schwach narkotisierten Tieren eigene Peristaltik.

Auf der Unterseite des Darmes fällt das große Ventralgefäß auf. Es ist mit dem Darm nur locker verbunden und liegt daher ziemlich frei beweglich in der Leibeshöhle. Dieses Ventralgefäß besitzt sehr widerstandsfähige Wandungen, zeigt aber keinerlei

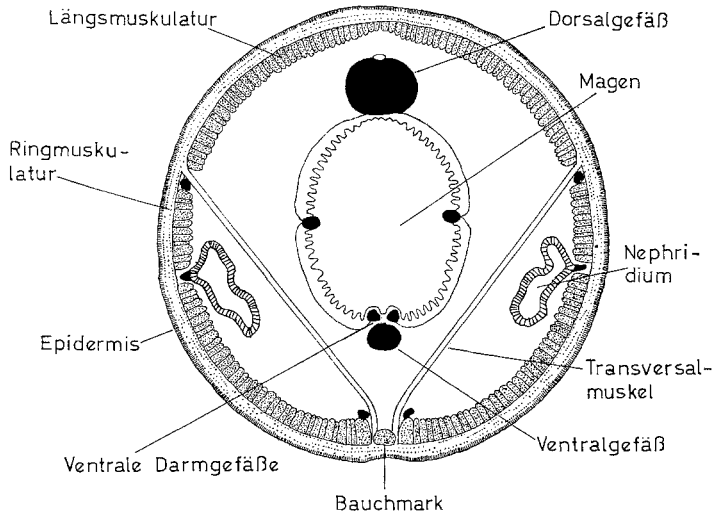


Abb. 10: Schematischer Querschnitt durch *Arenicola marina* in einem vorderen kiemenlosen Segment. (Nach WELLS 1950, verändert)

Pulsationen, so daß die Durchströmungsrichtung in ihm nicht direkt festgestellt werden kann, vermutlich ist sie vom Vorderende nach hinten gerichtet. Segmental angeordnet entspringen von dem großen Ventralgefäß Seitenäste, die zum Hautmuskelschlauch ziehen und ihn und seine Anhänge versorgen (ventrale Transversalgefäße). In den Segmenten 7 bis 13 gelangt das zurückströmende Blut über Gefäße, die dicht neben diesen Transversalgefäßen verlaufen, in zwei größere Gefäße, die nebeneinander in der Ventralwandung des Darmes liegen. Diese Gefäße in der ventralen Darmwandung stehen ihrerseits in Verbindung mit dem Gefäßnetz des Darmes (Abb. 9).

Das Herz

Im Bereich des Magenabschnittes bildet der Gefäßplexus in der Darmwandung zwei größere Seitengefäße aus (laterale Darmgefäße), die sich an der Grenze zwischen Ösophagus und Magen auf beiden Seiten zu den sogenannten Vorhöfen (Auriculae) erweitern. Die beiden Vorhöfe nehmen auch die Seitengefäße aus dem Bereich des Vorderdarmes auf. Sie besitzen eine eigene Kontraktilität. Aus beiden Vorhöfen tritt das Blut dann in die paarigen Ventrikel über, die das Blut durch kräftige Pumpbewegungen in das große Ventralgefäß drücken. Die beiden Herzen besitzen bei *Arenicola* also keine direkte Verbindung mit dem dorsalen Längsgefäß.

Das Blutgefäß-System von *Arenicola* steht in enger Beziehung zum Darmsystem. Aus diesem Grunde gab KERMAK (1955) auch eine sehr ausführliche Beschreibung des Blutgefäß-Systems, die einige Korrekturen an der Beschreibung von ASHWORTH (1904) einschließt.

Die Blutschläuche

Eine sehr eigenartige Bildung stellen die braungefärbten, blind endenden Blutschläuche dar, die in sehr großer Zahl wie Fäden eines Staubbesens dem ventralen Bauchgefäß im Bereich des Dünndarms aufsitzen. Sie finden sich aber auch an anderen Gefäßen und sind bei alten Würmern besonders reichlich entwickelt.

Der Nachweis von Hämoglobin und Ferritin in diesen Schläuchen spricht dafür, daß sie eine Rolle bei der Hämoglobinsynthese spielen (DALES 1957, 1963, KENNEDY & DALES 1958).

Das Hämoglobin

Die rote Farbe des Blutes des Wattwurmes rührt daher, daß es Hämoglobin enthält, den gleichen Farbstoff, der auch dem Wirbeltierblut seine Farbe verleiht. Allerdings ist beim Wattwurm der rote Blutfarbstoff nicht in Zellen eingeschlossen, sondern liegt gelöst in der Blutflüssigkeit vor, wie wir es bei den meisten Wirbellosen finden.

Hiermit scheint das sehr hohe Molekulargewicht von 3 Millionen zusammenzuhängen (FLORKIN 1969), das eine Permeation des Farbstoffes durch die Gefäßwände verhindert. Das hohe Molekulargewicht kommt dadurch zustande, daß sich eine große Zahl (180) einzelner Hämoglobin-Moleküle zu größeren Komplexen zusammenlagert (WEBER 1970).

Unter dem Elektronenmikroskop erscheint das *Arenicola*-Hämoglobin als ein 6-eckiges Scheibchen, aufgebaut aus 6 Segmenten mit einer zentralen Vertiefung. Wenn auch nicht identisch mit dem Hämoglobin der Säugetiere, ähnelt es diesem z. B. im Absorptionsspektrum (VLÈS 1923) und zeigt auch die gleichen chemischen Reaktionen, wie etwa die Farbreaktion mit Benzidin oder die Abspaltung der Haem-Gruppe beim Erhitzen mit Eisessig. Die eigentlich farbtragende Gruppe – das Haem – scheint mit dem der Wirbeltiere identisch zu sein. Die Unterschiede im Verhalten liegen in der verschiedenen Natur des Eiweißkörpers, an den das Haem gebunden ist.

Die Möglichkeit, das *Arenicola*-Blut relativ leicht auch in etwas größerer Menge gewinnen zu können, hat schon sehr früh zu physiologischen Untersuchungen über seine Eigenschaften geführt (BARCROFT & BARCROFT 1924). Hierbei zeigte sich, daß es durch eine sehr hohe Affinität zum Sauerstoff ausgezeichnet ist. Während das menschliche Hämoglobin bei einem Sauerstoffpartialdruck von etwa 27 Torr zur Hälfte seiner vollen Kapazität beladen ist (P_{50}), erreicht das *Arenicola*-Hämoglobin diesen Sättigungsgrad schon bei einer Sauerstoffspannung von 2 Torr (TOULMOND 1970a). Hiernach scheint also die Sauerstoffaffinität des *Arenicola*-Hämoglobins mehr als zehnmal so hoch zu sein wie die des menschlichen Hämoglobins.

Man deutet diese sehr starke Bindungsfähigkeit des *Arenicola*-Hämoglobins für Sauerstoff damit, daß der in einem sehr sauerstoffarmen Boden lebende Wurm einen

Atmungsfarbstoff nötig hat, der auch noch dieser Umgebung den Sauerstoff entnehmen kann, den er für seine Lebensfunktionen benötigt. Es spricht aber eine Reihe von Gesichtspunkten dagegen, daß hiermit die Funktion dieses respiratorischen Farbstoffes nicht in vollem Umfang erfaßt ist.

Volle Sättigung des *Arenicola*-Hämoglobins wäre nach den Kurven von TOULMOND (1970a, b) etwa bei einer Sauerstoffspannung von 15 Torr zu erwarten (der Partialdruck des Sauerstoffs in der atmosphärischen Luft beträgt 150–160 Torr). Diese Grenze fällt in der Größenordnung mit der Sauerstoffspannung zusammen, bis zu der der Wurm seine normale Atemgröße aufrecht erhalten kann (KRÜGER 1958b). Unterhalb 30 Torr fällt nämlich die Atmung stark ab. Der P_{50} -Wert für die Halbsättigung, die TOULMOND mit 2 Torr angibt, gestattet also keine exakte Aussage über die Grenzspannung, die noch eine normale Atmung ermöglicht.

Auf der anderen Seite ist darauf hinzuweisen, daß eine Steigerung der Sauerstoffspannung die Menge des an das Hämoglobin gebundenen Sauerstoffs nicht erhöht. Das Sauerstoffbindungsvermögen des Hämoglobins hat einen oberen Grenzwert, der nicht überschritten werden kann. Das Problem liegt in der Frage: In welcher Weise wird der an das Hämoglobin gebundene Sauerstoff im Gewebe an den Verbrauchsorten freigesetzt? Die herrschende Auffassung ist die, daß in den Geweben durch die Atmung die Sauerstoffspannung soweit absinkt, daß die Ladungsspannung des Hämoglobins (P_{100}) unterschritten und hierdurch rein physikalisch der Sauerstoff an das Gewebe abgegeben wird. Die Frage ist hierbei, ob bei hohem Sauerstoffdruck in der Umgebung tatsächlich die Sauerstoffspannung unterschritten wird. Der relativ geringe Sauerstoffverbrauch und die geringe Dicke des Hautmuskelschlauches, der in erster Linie als Sauerstoffkonsument in Frage kommt (KRÜGER 1968), sprechen nicht für diese Voraussetzung.

Wird aber in dem Wurmgewebe die Ladungsspannung nicht unterschritten, so schaltet nach dieser Auffassung der an das Hämoglobin gebundene Sauerstoff für die Versorgung der Gewebe aus, und der Bedarf müßte durch den in der Blutflüssigkeit physikalisch gelösten Sauerstoff gedeckt werden. Demnach würde bei hohen Sauerstoffspannungen in der Umgebung das Hämoglobin als Ballast in der Blutflüssigkeit kreisen. Dieser Fall ist aber normalerweise beim Wattwurm erfüllt.

Der Wurm pumpt nämlich durch seinen Wohnbau einen kontinuierlichen Strom von frischem Wasser (KRÜGER 1964b), der ihm den benötigten Sauerstoff zuführt. Wenn während der Ebbe die Wasserzufuhr aussetzt, treibt der Wurm Luftblasen über seine Kiemenregion (WELLS 1945) und kann auch unter diesen Umständen seine Atmung aufrechterhalten. Zu einer Unterbrechung der Sauerstoffversorgung kommt es nur, wenn der Wohnbau durch äußere Eingriffe, etwa durch die Brandung, zerstört wird.

In diesen Fällen dürfte die Sauerstoffspannung in der Umgebung des Wurmes sehr stark absinken, aber es handelt sich hierbei um Ausnahmefälle, die der Wurm sehr leicht übersteht, da er gegen Sauerstoffmangel sehr unempfindlich ist. Nach HECHT (1932) überlebte *A. marina* einen neuntägigen Sauerstoffabschluß. DALES (1958) untersuchte die bei Anaerobiose auftretenden Stoffwechselprozesse. Demnach ist der Wurm in der Lage, für längere Zeit seinen Energiebedarf aus der Spaltung von Glykogen zu gewinnen. Nach Beobachtungen im Kunstbau im Laboratorium unterbricht der Wattwurm bei nicht zusagenden Bedingungen gelegentlich für viele Stunden seine Pump-

tätigkeit, die ihm normalerweise frisches Wasser zuführt. Auch in diesen Fällen ist anzunehmen, daß es zu anaeroben Stoffwechselprozessen kommt. Die Speicherung von Sauerstoff im Hämoglobin, die BARCROFT & BARCROFT (1924) annahmen, dürfte für so lange Zeitspannen nicht ausreichen.

Die Notwendigkeit, einen so starken respiratorischen Farbstoff, wie ihn das Hämoglobin darstellt, zu entwickeln, der aber nur ausnahmsweise in Aktion tritt, erscheint daher kaum gegeben. Aus diesem Grunde lautet die Gegenfrage: Ist das Hämoglobin des Wurmes nicht etwa fortlaufend – bei hohen und niederen Sauerstoffkonzentrationen – in den Sauerstofftransport von den Kiemen zu den Organen eingeschaltet?

Durch Vergiftung mit Kohlenmonoxid können wir den Sauerstofftransport durch das Hämoglobin blockieren. Vergiften wir nun die Würmer mit diesem Gas, so sinkt der Sauerstoffverbrauch auch bei hohen Sauerstoffkonzentrationen etwa auf die Hälfte ab. Aus diesem Ergebnis muß man schließen, daß sich auch bei hohen Sauerstoffkonzentrationen das Hämoglobin am Sauerstofftransport beteiligt. Der Einwand, daß dieses Gift die Gewebsatmung beeinträchtigt, konnte widerlegt werden (KRÜGER 1960, 1969).

Das *Arenicola*-Hämoglobin dient also in gleicher Weise dem Sauerstofftransport, wie bei den Wirbeltieren. Durch seine höhere Sauerstoffaffinität kann es diese Funktion aber bis zu tieferen Sauerstoffspannungen aufrechterhalten, als es bei den Säugetieren der Fall ist.

Nachdem die Transportfunktion des *Arenicola*-Hämoglobins nachgewiesen ist, bleibt allerdings die Frage ungeklärt, in welcher Weise der an das Hämoglobin gebundene Sauerstoff an die Organe und Gewebe abgegeben wird.

Weshalb entwickelt nun *Arenicola* – wie viele Evertebraten – Hämoglobin als Atmungsmittel in seinem Blut? Eine endgültige Antwort läßt sich auf diese Frage nicht geben. Ich möchte vermuten, daß es sich beim Einsatz dieses respiratorischen Farbstoffes um eine Anpassung an stark wechselnde Atmungsbedingungen handelt, für die die Voraussetzungen im Leben des Wattwurmes gegeben sind. Das Hämoglobin wäre nach dieser Auffassung Teil eines Regelmechanismus, der auch unter stark wechselnden Bedingungen eine gleichmäßige Sauerstoffversorgung der Organe sichert.

Eine kritische Situation entsteht für den Organismus nach einem länger andauernden Sauerstoffentzug durch die Ansammlung von anaeroben Stoffwechselprodukten, die bei Zutritt von Sauerstoff sehr leicht oxydiert werden und zu einer überhöhten Atmung führen. Nach BORDEN (1931) zeigt *A. marina* nach solchen Perioden keine Anzeichen einer Sauerstoffschuld. Die Atmungsgröße ist normal. Es wäre denkbar, daß auch in diesem Fall das Hämoglobin als Regulator dient.

Das „braune Pigment“

Das Hämoglobin von *A. marina* übernimmt neben der Aufgabe als Sauerstoffträger nach den Untersuchungen von PATEL & SPENCER (1963) noch eine andere wichtige Funktion. Der Wurm errichtet seine Wohnbauten in einem Boden, der in geringeren oder größeren Konzentrationen Schwefelwasserstoff enthält. Auch wenn der Wurm

in seinem Wohnbau einen kontinuierlichen Strom von sauberem Oberflächenwasser erhält, dürften stets gewisse Mengen dieses Gases auch unter normalen Umständen zu ihm vordringen. Nun bildet Schwefelwasserstoff für Säugetiere ein schweres Gift. Unter den verschiedenen Angriffspunkten des Gases befindet sich auch das Blut. Bei den Säugetieren verbindet sich nämlich das Hämoglobin mit dem Schwefelwasserstoff zum sogenannten Sulphämoglobin, das zum Sauerstofftransport nicht mehr geeignet ist. Hierdurch wird die Sauerstoffversorgung der Organe beeinträchtigt.

Der Wattwurm wird im Gegensatz zu den Wirbeltieren auch durch erhebliche Konzentrationen von Schwefelwasserstoff nicht geschädigt, wie HECHT (1932) zeigte. Auch Beobachtungen im Kunstbau im Laboratorium ließen erkennen, daß der Zusatz von Natriumsulfid zu Meerwasser keine Abwehrreaktion des Wurmes auslöst.

PATEL & SPENCER zeigen nun, daß das Blut von *A. marina* die Fähigkeit besitzt, Schwefelwasserstoff zu oxydieren, wobei anscheinend zum Teil elementarer Schwefel abgeschieden wird. Die Leibeshöhlenflüssigkeit besitzt diese Fähigkeit nicht. Im Blut erscheint die Oxydation des Schwefelwasserstoffs an das Hämoglobin gebunden, das allerdings als solches diese Fähigkeit nur in geringem Ausmaß besitzt. Das *Arenicola*-Hämoglobin setzt sich aber – abweichend vom Säugetierhämoglobin – mit Schwefelwasserstoff zu einer Substanz um, die die Autoren als „braunes Pigment“ bezeichnen. Dieses Reaktionsprodukt findet sich in wechselnder Menge neben dem Hämoglobin im Blut des Wattwurms und stellt die Substanz dar, die die Oxydation des Schwefelwasserstoffs katalysiert. Es liegt hier ein sehr einfacher Regelprozeß vor. Je mehr Schwefelwasserstoff in den Wurmkrörper eindringt, um so mehr „braunes Pigment“ wird gebildet und um so schneller verläuft infolgedessen seine Oxydation.

DIE ATMUNG

Es ist im allgemeinen schwierig, eindeutige Zahlen für die Atmungsgröße eines Tieres anzugeben, da man bei Bezug auf die Gewichtseinheit – man würde im vorliegenden Falle 1 g wählen – bei großen und kleinen Tieren zu verschiedenen Werten kommt. Kleine Würmer haben vergleichsweise einen höheren Stoffwechsel als große Individuen. Mathematisch läßt sich die Atmungsgröße eines Tieres durch die sogenannte allometrische Funktion: $y = b \cdot x^a$ beschreiben (y = Atmungsgröße; x = Körpergewicht), in der der Exponent a die Änderung der Atmungsgröße im Verlauf des Wachstums darstellt. Nun hängt außerdem die Atmungsgröße bei poikilothermen Tieren noch stark von der Temperatur ab, und überdies ändert die Temperatur den Wert des Exponenten a . Schließlich finden sich bei *A. marina* auch noch in Anpassung an die Umgebungstemperatur jahreszeitliche Einflüsse (KRÜGER 1964a). Bei der Vielzahl von Faktoren, welche die Atmungsgröße bestimmen, ist verständlich, daß eindeutige Zahlen für den Sauerstoffverbrauch der Würmer nicht angegeben werden können.

Die Änderungen des Exponenten a in Abhängigkeit von der Jahreszeit bewirken Anpassungen an die jeweils herrschenden Temperaturen, so daß in gegebenen Grenzen sich die Atmungsgröße der Würmer während des ganzen Jahres auf näherungsweise gleicher Höhe erhält. Für diese Konstanz der Atmungsgröße dient außerdem ein Regelmechanismus, der zwischen 10° und 20° C den Anstieg des Sauerstoffverbrauchs ge-

ringer hält, als es im allgemeinen bei biologischen Prozessen der Fall ist. Die Temperaturen zwischen 10° und 20° C kann man als einen Temperaturbereich ansehen, der während eines großen Teiles des Jahres im Biotop vorherrscht. In der Mitte dieses Bereiches bei 15° C, liegt der Sauerstoffverbrauch eines Wurmes von 10 g Frischgewicht bei etwa 330 cmm/h. Hinsichtlich weiterer Einzelheiten sei auf die Originalarbeiten über die Atmungsphysiologie von *A. marina* verwiesen (vgl. ELIASSEN 1956, KRÜGER 1958b, 1964a).

DIE NEPHRIDIIEN

Abweichend von der typischen Anneliden-Organisation sind Nephridien nur in einer begrenzten Anzahl von Segmenten vorhanden, und zwar im Normalfall sechs Paare vom 4. bis zum 9. borstentragenden Segment. Mit Ausnahme der Segmente 7, 8 und 9 besitzen sie entweder nur Kiemen oder nur Nephridien.

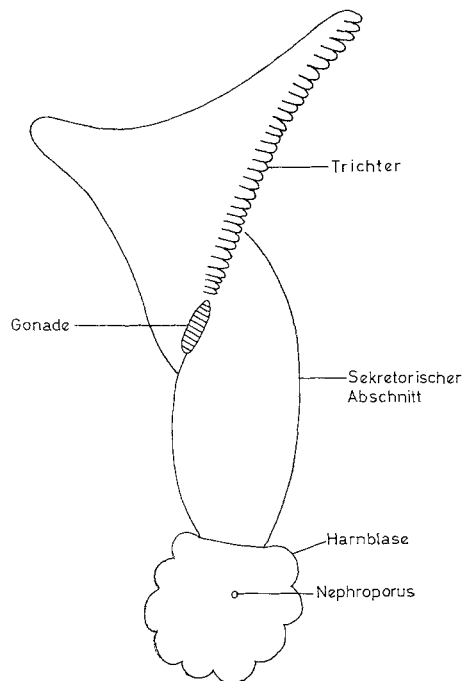


Abb. 11: Nephridium (schematisiert) von *Arenicola marina* mit Gonade. (Nach ASHWORTH 1904, verändert)

Die Nephridien sind durch Pigmenteinlagerungen dunkelbraun gefärbte Organe, die ventral auf beiden Seiten des Bauchmarkes in den beiden Räumen liegen (Abb. 10), die durch die Transversal-Muskeln von der Leibeshöhle abgetrennt sind. Um sie deutlich

sichtbar zu machen, ist es notwendig, die dichte Lage der darüberliegenden Transversalmuskeln zu entfernen. Das einzelne Nephridium läßt drei Teile unterscheiden: (1) den Trichter, der sich mit einer weiten Mündung in das Coelom öffnet, (2) den sekretorischen Abschnitt und (3) die Harnblase (Abb. 11).

Der Trichter ist durch eine reiche Blutversorgung rot gefärbt. Seine offenen Ränder sind mit einem starken Besatz von Wimpern versehen, wie die mikroskopische Beobachtung eines Nephridiums von einem frisch getöteten Wurm leicht zeigt. Der sekretorische Abschnitt bildet einen kurzen Kanal mit ziemlich weitem Lumen. Seine Wandungen sind durch Einlagerung von bräunlichen Exkretkugeln dunkel gefärbt. Die rosettenförmige Harnblase ist grau bis braun gefärbt. Auf die Öffnung der Nephridien am oberen hinteren Rand der Neuropodien-Wülste wurde schon oben hingewiesen. Die Nephridien-Poren öffnen sich nach STRUNK (1930) etwa jede Minute, um den angesammelten Harn zu entlassen.

STRUNK (1930, 1932, 1935) wies im sekretorischen Abschnitt Harnsäure nach. Diese ist auch in geringer Menge (0,0001 %) in der Coelomflüssigkeit enthalten. In ihr findet sich außerdem Harnstoff, dessen Konzentration in Abhängigkeit von der Jahreszeit erheblich schwankt (0,0015–0,01 %). Oberhalb dieser Grenzen wirkt Harnstoff tödlich für den Wurm. In seinen Geweben – besonders reichlich im Muskelgewebe – findet sich das Ferment Urease, das offensichtlich eine zu starke Anreicherung von Harnstoff verhindert. Die Anwesenheit der Urease läßt vermuten, daß Ammoniak das wichtigste Endprodukt des Stickstoffstoffwechsels darstellt. STRUNK macht hierüber keine Angaben.

DIE GONADEN

Außer beim ersten Nephridium, das in mancher Beziehung abweichende Verhältnisse bietet, liegen bei allen Nephridien am unteren Rande des Trichters die Gonaden (Abb. 11). Sie bilden sehr kleine Zellmassen von etwa 0,5–1 mm Durchmesser. Die Tiere sind getrenntgeschlechtlich. Die Geschlechtszellen fallen in frühen Entwicklungsstadien in die Leibeshöhle, wo sie ihr weiteres Wachstum durchmachen. Die Spermien entwickeln sich angeheftet an eine Nährzelle, die sie wie die Haare einer Bürste umgeben. Die Eizellen vollziehen ihre Reifung isoliert. Die Leibeshöhle verlassen die Geschlechtszellen durch die Nephridien. Während der Laichperiode sind die Harnblasen oft durch die in ihnen enthaltenen Geschlechtsprodukte stark aufgetrieben. Nur reife Ei- und Samenzellen werden von den Nephridien in das Außenwasser entlassen.

Die Zeit der Abgabe der Geschlechtsprodukte liegt im Bereich der deutschen Nord- und Ostseeküste Ende September bis Mitte Oktober. An der Westküste Englands wurde noch eine zweite Laichperiode im April–Mai beobachtet. Bei den Herbstlaichern scheint der erste starke Temperaturabfall die Ausstoßung der Geschlechtsprodukte auszulösen. Die Wirksamkeit lunarer Einflüsse ist fraglich (vgl. NEWELL 1948, HOWIE 1959, BRENNING 1965).

Die Reifung der Geschlechtszellen bleibt nach HOWIE (1966) bei decerebrierten Würmern aus und kann durch Injektion von Extrakten aus dem Prostomium ausgelöst werden. Ihre Reifung steht also unter dem Einfluß von Neurohormonen.

DAS NERVENSYSTEM

Will man das Oberschlundganglion und die Schlundkommissuren freilegen, ist es erforderlich, den Darm bis zum vordersten Ende herauszupräparieren.

Das Oberschlundganglion liegt unter dem Prostomium. Es ist sehr klein und besteht aus zwei Lappen, die durch eine Brücke miteinander verbunden sind. Es steht in nervöser Verbindung mit dem Prostomium; außerdem ziehen von ihm Nerven zu dem in der Wandung des Vorderdarms gelegenen stomatogastrischen Nervensystem (WITHEAR 1953). Vom Gehirn entspringen ferner beiderseits die Schlundkommissuren,

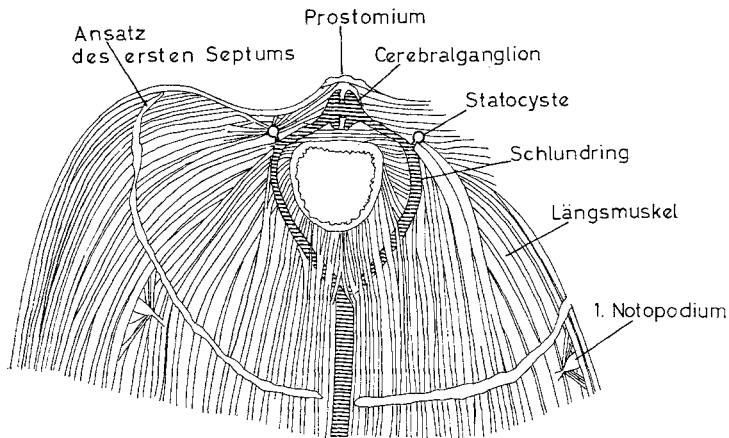


Abb. 12: Cerebralganglion von *Arenicola marina* mit Schlundring und ansitzender Statocyste; Abzweigungen der Längsmuskulatur ziehen zur Statocyste. (Nach ASHWORTH 1904, verändert)

die die Mundöffnung umschließen und sich auf der Ventralseite zum Bauchmark vereinigen. An diesen Schlundkommissuren sitzen – durch einen kurzen Nerv mit ihnen verbunden – auf beiden Seiten die Statozysten (Abb. 12). Sie stellen kleine Epithelbläschen dar, in deren Innerem man bei mikroskopischer Betrachtung Sandkörner usw. findet, die vor allem bei älteren Tieren von organischer Substanz umhüllt sind. Bei frisch präparierten Tieren zeigen diese Statolithen eine eigenartige zitternde Bewegung. Die Statozystenblase steht bei *A. marina* durch einen kurzen Gang mit der Umgebung in Verbindung. Auf diesem Wege gelangen die Sandkörner usw. in die Statozyste.

Wie VON BUDDENBROCK (1912, 1913) nachwies, dienen die Statozysten dem Wurm zur geotaktischen Orientierung bei seiner Grabtätigkeit. Bei manchen Arten der Gattung *Abarenicola* fehlen Statozysten, und es ist unbekannt, in welcher Weise diese Formen sich über die Richtung der Schwerkraft orientieren. Offensichtlich sind sie aber hierzu imstande.

Wie erwähnt, vereinigen sich die Schlundkommissuren zu dem Bauchmark, das den Wurm auf seiner ganzen Länge auf der Ventralseite durchzieht. Da es sehr dicht unter dem Körperepithel liegt, sieht man es auf der Ventralseite schon am intakten Tier als einen hellen Streifen. Das Bauchmark von *Arenicola* stellt einen einfachen glatten

Strang dar, der keine segmental angeordneten Ganglien erkennen läßt. Es treten zwar in jedem Segment Nerven aus, aber auch histologisch lassen sich keine segmentalen Anhäufungen von Nervenzellen nachweisen. Am hinteren Rand der einzelnen Segmente finden sich ein oder zwei Riesenzellen, von denen die beiden oder auch drei Riesenzellen ausgehen, die man auf Querschnitten durch das Bauchmark findet. Sie dienen der schnellen Leitung der Erregung entlang dem Wurmkörper beim Zuckreflex.

SINNESORGANE

Die Statozysten und ihre Funktion wurden schon im Zusammenhang mit dem Nervensystem besprochen. Im Prostomium liegen auf dem Cerebralganglion kleine Linsenaugen, die bei den Larven deutlich sichtbar sind, bei größeren Würmern aber

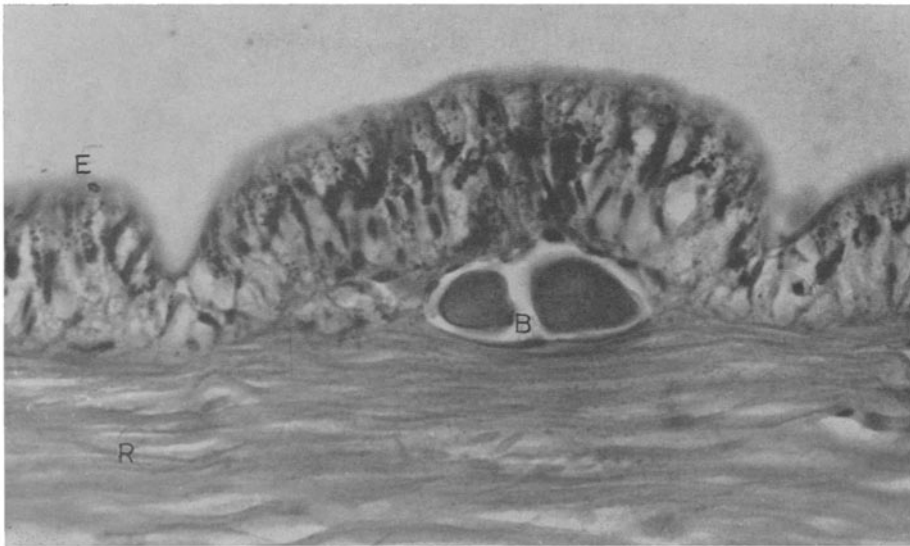


Abb. 13: Mikrotomschnitt durch eine Hautpapille von *Arenicola marina*. Auffällig sind die großen Blutgefäße (B) unter jeder Papille. Darüber Epidermis (E), darunter Ringmuskulatur (R)

nur in Mikrotomschnitten nachgewiesen werden können. Beobachtungen im Laboratorium lassen erkennen, daß den Würmern eine gewisse Lichtempfindlichkeit zukommt; es dürfte sich hierbei aber um einen diffusen Hautlichtsinn handeln, dessen Rezeptoren unbekannt sind.

Ebenfalls unbekannt sind die Rezeptoren für die anderen Sinnesqualitäten. Sicherlich finden sich solche in besonderer Dichte in der Umgebung der Mundöffnung also am Prostomium, in der Nuchalgrube sowie auf dem Rüssel und seinen Papillen. Wir wissen hierüber aber nichts Genaueres.

Daneben dürfte der Schwanzabschnitt reichlich mit Sinnesorganen ausgerüstet sein. Er kommt als erster mit dem in den Wohnbau eintretenden Wasser in Berührung und

kontrolliert dessen Beschaffenheit, wie die Beobachtungen im Kunstbau zeigen. Auf dem Schwanzabschnitt finden sich besonders dicht gedrängt Papillen, wie sie aber auch auf dem übrigen Körper vorkommen. Diese Papillen sind durch sehr starke Blutgefäße in ihrem Inneren ausgezeichnet (Abb. 13), die man schon bei Lupenvergrößerung am intakten Wurm sehen kann. Die Verteilung der Papillen auf der Körperoberfläche und ihre Struktur legen den Verdacht nahe, daß sie Träger von zur Zeit allerdings noch nicht nachgewiesenen Sinneszellen sind (KRÜGER 1968).

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

Wie erwähnt, laichen die Wattwürmer in der Nordsee vorwiegend im Oktober. Nach NEWELL (1948) ist nach Ablage der Geschlechtsprodukte die Zahl der Würmer in den Wohngebieten stark reduziert. Die Geschlechtsprodukte werden von beiden

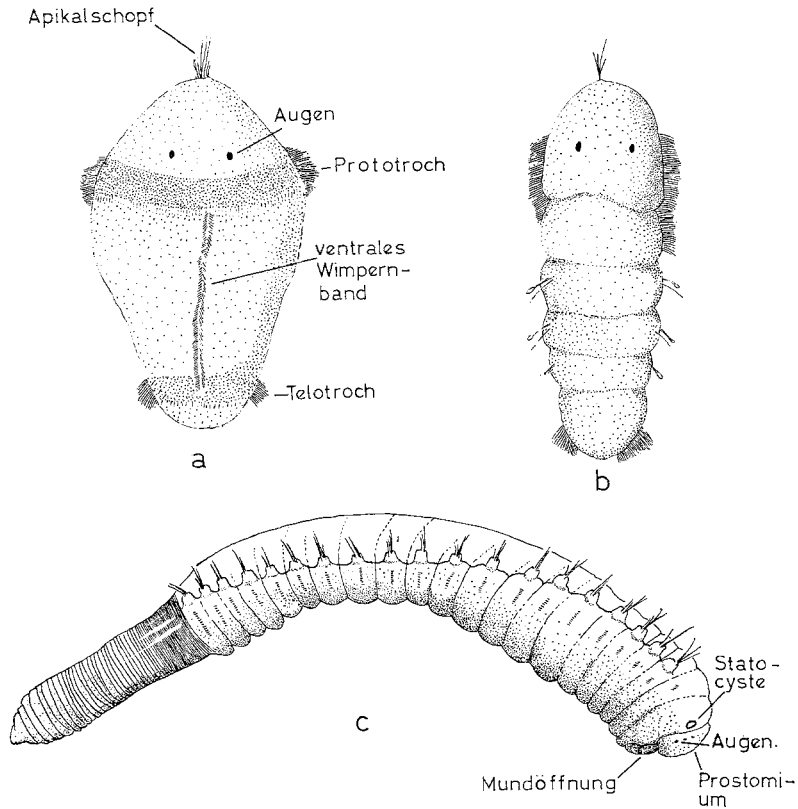


Abb. 14: Larvenstadien von *Arenicola marina*. a Frisch geschlüpfte Larve von 0,25 mm Länge ohne Segmentierung; b Larve mit drei Borstenpaaren von 0,33 mm Länge; c altes Larvenstadium von 2,8 mm Länge, das sich von dem fertigen Wurm nur noch durch das Fehlen der Kiemen unterscheidet. Die Larve lebt in einer nicht gezeichneten Schleimröhre. (Nach NEWELL 1948 und 1949, verändert)

Geschlechtern – im allgemeinen bei Niedrigwasser – in das Wasser entlassen. In welcher Weise die Synchronisation erfolgt, die für eine erfolgreiche Befruchtung Voraussetzung ist, ist nicht bekannt. DUNCAN (1950) beobachtete die Abgabe der Geschlechtsprodukte im Aquarium.

Im Oktober ist zwar eine Besamung der aus der Leibeshöhle entnommenen Eier möglich, die Entwicklung führt aber nicht über das Vier-Zellenstadium hinaus. Unter natürlichen Bedingungen sinken die befruchteten Eier auf den Sandboden und machen in diesem ihre Entwicklung durch. Hier entgingen die Larven von *A. marina* lange Zeit der Beobachtung. Erst NEWELL (1948, 1949), der in großem Maßstab den Sand in den Wohngebieten ausgewaschen hat, konnte die Entwicklung in den Grundzügen aufklären (Abb. 14). Aus den befruchteten Eiern entstehen nach seinen Beobachtungen im Verlauf von vier Tagen $\frac{1}{4}$ mm lange Trochophoralarven, die zwar frei schwimmen können, aber vorwiegend im Sand umherkriechen und sich dort festheften. Die folgende Larvenentwicklung läuft sehr langsam ab. Erst im November finden sich Larven mit zwei bis vier Borstenpaaren. Ihre Länge beträgt dann etwa $\frac{1}{3}$ mm. Die Larven überwintern in der *Fucus*-Zone. Im Februar fand NEWELL dort postlarvale Stadien von etwa 3 mm Länge. Sie zeigen schon die für die Erwachsenen charakteristische Unterteilung ihres Körpers in den Rumpf- und den Schwanz-Abschnitt. Neben den Statocysten besitzen die durchsichtigen Larven 6 Augen. Da die Darmabschnitte und ebenso das Blutgefäßsystem differenziert sind, ähneln diese kleinen Larven in allen wesentlichen Punkten dem ausgewachsenen Wurm. Es fehlt ihnen nur die sekundäre Ringelung der Segmente; Kiemen sind auch noch nicht entwickelt. Die kleinen Würmer leben noch nicht eingegraben im Sand, sondern in einer dicken Schleimröhre. Bei stürmischem Wetter kommen die kleinen Wattwürmer auf diesem Stadium gelegentlich in größerer Zahl im Plankton vor.

Die jüngsten Würmer, die man in Bauten gefunden hat, hatten eine Länge von 8 mm. Daneben fanden sich aber auch Würmer von 18 mm Länge, die im April noch in ihrer Schleimröhre leben. Im Mai erscheinen dann die Kothaufen der jüngsten Würmer am oberen Uferrand. Mit zunehmender Größe wandern die Würmer später in tieferes Wasser.

DER WOHNBAU

Ein tieferes Verständnis der Lebensweise des Wattwurms kann nicht an dem ausgegrabenen Tier gewonnen werden. Sie erfordert die Kenntnis seines Verhaltens unter der Sandoberfläche. Hier beginnt die Schwierigkeit. Die unterirdische Lebensweise entzieht die wichtigsten Lebensäußerungen einer direkten Beobachtung. Aus diesem Grunde fanden Spekulationen ein reiches Feld zur Betätigung – eine Übersicht gibt WELLS (1945) – und es hat lange gedauert, bis ein gesichertes Bild von der Lebensweise des Wurmes entworfen werden konnte. Die wichtigste Erkenntnis liegt darin, daß der Wurm sich im Wattboden einen sehr eigenartig gestalteten Wohnbau errichtet, der ihm für längere Zeit als Unterkunft dient. Diese Erkenntnis steht in schroffem Gegensatz zu der von manchen Autoren geäußerten Auffassung, daß der Wurm im Boden ein unstopfes Wanderleben führt. Ihr steht eine Reihe von übereinstimmenden Beobachtun-

gen gegenüber. Ich selbst stellte in einem Versuch fest, daß ein Wurm während einer 14tägigen Messung seinen Standort nicht wechselte (KRÜGER 1964b). THAMDRUP (1935) gibt an, daß ein Wurm während einer Beobachtungszeit von 3 Monaten den Wohnbau nicht änderte. Angesichts der recht komplizierten Struktur des Wohnbaues erscheint das Verharren des Wurms an seinem Standort nicht verwunderlich. Er besitzt aber

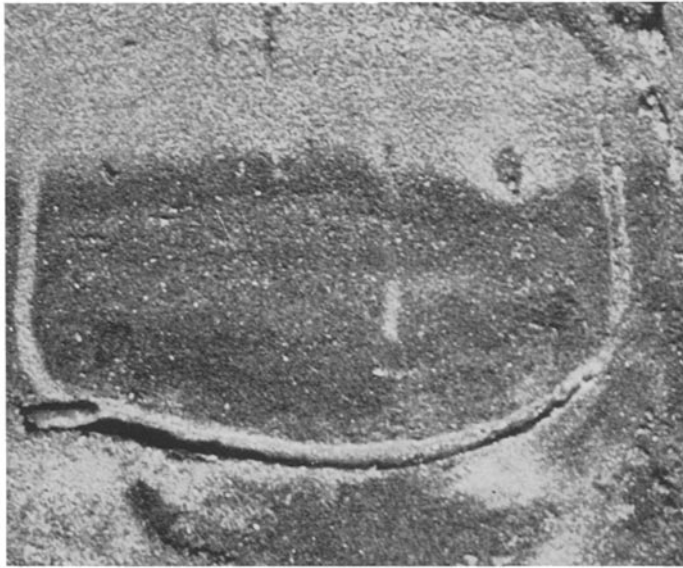


Abb. 15: Mit Hilfe des Steckkastens ausgehobener Wohnbau von *Arenicola marina*. Das Bild zeigt deutlich den hell gefärbten Oberflächensand und den darunter lagernden Schlicksand, durch den der scharf abgegrenzte Sandstrang (links) zieht. Rechts das ebenfalls durch seine hellere Färbung auffallende Wohnrohr. Im horizontalen Teil des Wohnrohrs ist der dunkel gefärbte Wurm zu sehen, der unter dem Sandstrang aus dem Wohnrohr während der Aufnahme herausgekrochen ist. (Nach KRÜGER 1964b)

trotzdem eine gewisse Beweglichkeit, denn ein leergegrabenes Areal wird nach Beobachtungen von NEWELL (1948) schon nach wenigen Tagen wieder in normaler Dichte besiedelt. Die Besiedlung erfolgt wahrscheinlich von der Umgebung her durch den Boden.

Es hat langer Zeit bedurft, bis man Klarheit über die Konstruktion des Wohnbaues von *A. marina* gewonnen hat. Der Wattboden, in dem dieser Polychät lebt, besteht aus einem mit Wasser übersättigten Sand oder Schlicksand, dessen Strukturen sofort in sich zusammenfallen, wenn man sie durch Grabung freilegt. Erst in neuester Zeit hat hier die von den Geologen übernommene Technik zur Entnahme von Bodenproben mit Hilfe eines Steckkastens Abhilfe geschaffen (ZIEGELMEIER 1964). Man grenzt mit einem kräftigen Blechrahmen, dessen Vorderseite als Schieber ausgebildet ist, einen Block im Wattboden ab, der den zu untersuchenden Wohnbau enthält. Dann gräbt man den Steckkasten frei und winkelt ihn aus dem Boden. Legt man den Kasten jetzt schräg, fließt soviel Wasser aus dem Sand ab, daß seine Strukturen stabil werden.

Anschließend entfernt man den Schieber des Stechkastens und schabt den Wohngang mit einem geeigneten Werkzeug mitsamt dem noch in ihm liegenden Wattwurm frei (Abb. 15). Das Stechkastenverfahren bestätigte das von WELLS (1945) gegebene Schema des Wohnbaus von *A. marina*.

Entgegen der immer wieder vertretenen Auffassung stellt der Wohnbau nicht einen vom Kothaufen zum Trichter durchgehenden U-förmigen Gang dar. Mit einem Lumen versehen ist nur der L-förmige Wohngang, der unter dem Kothaufen sich öffnet und sich von hier senkrecht in die Tiefe erstreckt, um dann in einer Tiefe von etwa 15 bis 20 cm – je nach der Größe des Wurmes – in einen horizontal verlaufenden Abschnitt überzugehen, der blind endet. An das blinde Ende schließt sich dann ein Abschnitt an, den ich als Sandstrang bezeichne und der in dunkel gefärbten Böden sich durch seine helle Färbung abhebt. Er läuft von dem blinden Ende des Wohnganges senkrecht nach oben zum Trichter (Abb. 16). Der Wurm liegt in dem horizontalen Teil des Wohnganges, wo er in der Tiefe vor dem Angriff von Feinden geschützt ist. Der Schwanzabschnitt des Wurmkörpers ragt in den senkrecht aufsteigenden Gang hinein. Die Sandkörner in der Wandung des L-förmigen Wohnganges sind durch Schleim, den der Wurm abscheidet, miteinander zu einer Membran verklebt. FRITSCH (1954) machte wahrscheinlich, daß die Zusammensetzung der Korngrößen des Sandes in der Wandung etwas von der in der Umgebung abweicht. Durch die Einlagerung des erhärtenden Schleimes gewinnt die Wand des Wohnganges eine gewisse Widerstandsfähigkeit, so daß man auch beim einfachen Ausgraben der Würmer immer wieder Teile der an ihrer gelblichen Färbung leicht zu erkennenden Wohngang-Wandung findet. Eine genauere Betrachtung läßt auf ihr eine feine Rippelung erkennen. Die gelbliche Färbung rührt daher, daß der Wurm einen kontinuierlichen Strom Wasser durch seine Wohnröhre pumpt und der in ihm enthaltene Sauerstoff oxydiert das im Untergrund abgelagerte schwarze Eisensulfid zu rotbraunem Eisen-III-Hydroxid. Das blinde Ende des L-förmigen Wohnganges findet seine Fortsetzung in der bemerkenswerten Bildung des Sandstranges, der sich bis zu dem ebenso gefärbten Oberflächensand erstreckt, der über dem dunklen Schlicksand lagert.

THAMDRUP (1935) hat durch ein einfaches Experiment nachgewiesen, daß der helle Sand des Sandstranges Oberflächensand darstellt, der an der Stelle des Trichters durch die Freßtätigkeit des Wurmes in die Tiefe sinkt. Er setzte nämlich dem Oberflächensand rotgefärbte Sandkörner zu und fand sie nach kurzer Zeit in dem Kothaufen der Würmer wieder. Die Würmer hatten also nicht den sie umgebenden Schlicksand gefressen, sondern Oberflächensand, der im Sandstrang in die Tiefe gewandert war und wo ihn der Wurm am blinden Ende seines Wohnganges gefressen hatte. Die in diesem Sand enthaltenen roten Sandkörner hatten den Darm des Wurmes passiert und waren mit dem Kot wieder an die Oberfläche zurückgekehrt.

WELLS (1945) konnte zeigen, daß der Wurm durch seinen Wohngang einen Wasserstrom treibt, der durch die Öffnung unter dem Kothaufen eintritt, am Wurmkörper entlangläuft und durch den Sandstrang wieder an die Oberfläche zurückkehrt. Er hat in Experimenten der Frage nachzugehen versucht, ob man die Bildung des Sandstranges durch diesen Wasserstrom erklären kann, der aus dem Schlicksand die dunkel gefärbten feinen Partikel entfernt. Er konnte auch bei genügendem Druck des Wasserstromes im Schlick Strukturen erzeugen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Sand-

strang besitzen, aber nicht die glatte Begrenzung des Sandstranges aufweisen. Außerdem ist zu bedenken, daß der Sandstrang eine durch die Zufuhr des Oberflächensandes sich stets erneuernde dynamische Struktur darstellt. Eine rein mechanische Deutung dürfte daher seine Bildung nicht erklären. Der Wurm ist aktiv an der Bildung des Sandstranges beteiligt, eine Auffassung, zu der auch schon WELLS kam.

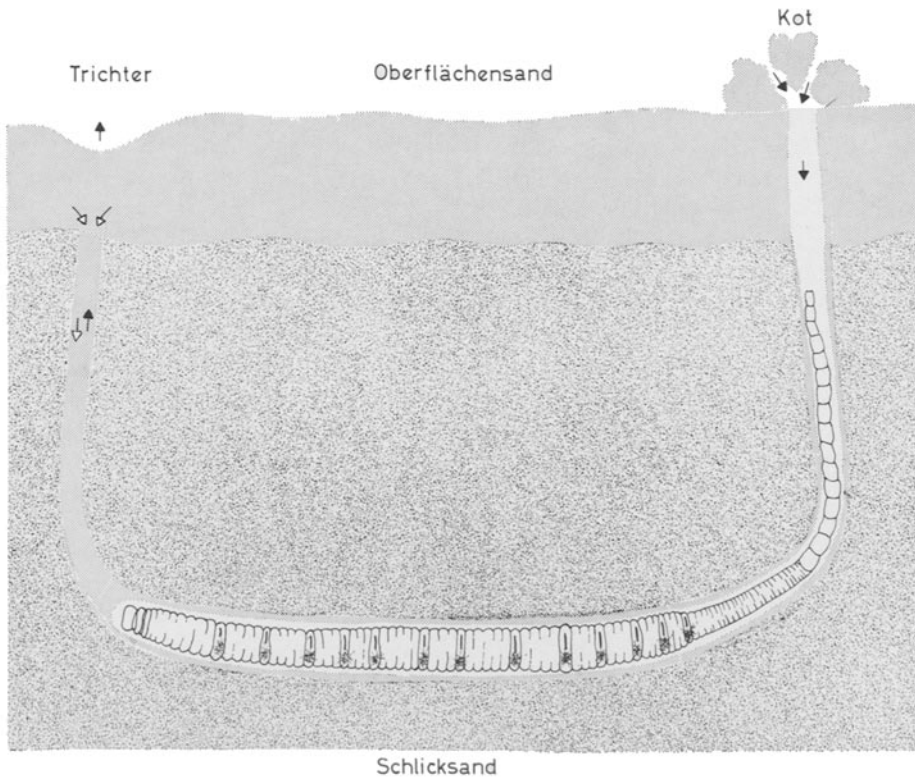


Abb. 16: Schematische Darstellung des Wohnbaus von *Arenicola marina*. Die Strömungsrichtung des Wassers ist durch schwarze Pfeile, die Wanderung des Sandes durch helle Pfeile angedeutet. Der Wurm liegt mit seinem Kopf am unteren Ende des Sandstranges. Der Wohnstrang ist mit einer Schleimschicht mit eingelagerten Sandkörnern ausgekleidet

Die Bildung des über dem Sandstrang liegenden Trichters muß man so erklären, daß durch die Freßtätigkeit des Wurmes in der Tiefe ein Hohlraum am unteren Ende des Sandstranges entsteht, und in diesen Hohlraum gleitet nun Oberflächensand von oben her in die Tiefe. Wenn dieser Sandverlust nicht durch Zufuhr aus der Nachbarschaft ausgeglichen wird, entsteht der an der Oberfläche sichtbare Trichter. In stärker bewegtem Wasser können daher Trichter bei den Wohnbauten fehlen.

Die von THAMDRUP (1935) nachgewiesene Wanderung des Oberflächensandes, wie sie im Sandstrang erfolgt, hat eine interessante Konsequenz. WELLS (1945) gibt eine Beschreibung von *Arenicola*-Bauten in Böden, die Mollusken-Schalen und deren Frag-

mente enthalten. Er weist darauf hin, daß mit dem Sandstrom auch größere Bestandteile des Bodens, die der Wurm nicht fressen kann, in die Tiefe wandern, dann hier abgelagert werden und dadurch sich in den Schichten unter den Wohnbauten anreichern. Unter geologischem Gesichtspunkt hat VAN STRAATEN (1952, 1956) die Bedeutung dieser Verlagerung grober Bestandteile in die Tiefe für die Struktur des Bodens der vom Wattwurm besiedelten Biotope untersucht.

DAS SCHWIMMEN

Angesichts der Gegebenheiten seines Wohnbaues erscheint das Beharren des Wurmes an einem Standort nicht verwunderlich. Trotzdem kann man ihn nicht als sessil bezeichnen. Er kann seinen Wohnbau verlassen und sogar im freien Wasser schwimmen, um einen Ortswechsel vorzunehmen. Er tut das allerdings offensichtlich nur ungerne, und zwar dann, wenn ungünstige Verhältnisse ihn dazu zwingen. WERNER (1954, 1956) beobachtete, daß in flachem Wasser lebende kleinere Würmer im Winter offensichtlich in Massen ihre Wohnbauten verlassen hatten und in großer Menge am Strand angespült wurden. Der Sinn dieses Verlassens der Wohnbauten war in diesem Falle, daß die Würmer aus der durch Frost gefährdeten Uferzone in tieferes Wasser schwimmen wollten, in dem die Gefahr des Einfrierens nicht gegeben war.

Aber nicht nur unter dieser speziellen Bedingung verlassen die Würmer ihre Wohnbauten und bewegen sich im freien Wasser. Man hat sie verschiedentlich im Mageninhalt frei schwimmender Fische gefunden, z. B. in Stinten (KÜHL 1965) und in Heringen (KORRINGA 1951). KORRINGA beobachtete auch auf einer Austerbank (bei Bergen op Zoon) einen frei im Watt schwimmenden Wurm. Ebenso wurden Wattwürmer verschiedentlich in Plankton-Netzen gefunden. Es handelt sich aber doch nur um vereinzelte Beobachtungen.

Kurzfristige Wanderungen scheinen häufiger vorzukommen, wie der Versuch von NEWELL (1948) beweist, der in einem *Arenicola*-Watt eine Blechwanne vergrub, die mit Sand gefüllt war, der keine Würmer enthielt. Der Rand der Blechwanne ragte etwa 10 cm über den umgebenden Sand hinaus, so daß keinerlei direkte Verbindung zwischen dem Sand innerhalb und außerhalb der Wanne gegeben war. Nach wenigen Wochen fanden sich die ersten Würmer in der Wanne; sie konnten sie nur schwimmend erreicht haben. Eine stärkere Besiedlung erfolgte aber erst im folgenden Frühjahr. Dieser Versuch ist der eindeutige Beweis dafür, daß einzelne Würmer immer wieder ihren Standort verlassen und frei schwimmend ein neues Siedlungsgebiet aufsuchen.

Betrachtet man die ungeschickten Schwimmbewegungen des Wattwurmes, wird verständlich, daß er sich nur sehr ungerne im freien Wasser bewegt. Bei frisch gefangenen, aktiven Würmern mit entleertem Darm kann man das Schwimmen häufig auch im Laboratorium beobachten. Die Schwimmbewegungen beschränken sich auf alternierende Kontraktionen der dorsalen und ventralen Längsmuskulatur, aus denen eine primitive Schlängelbewegung resultiert, die keine gerichtete Fortbewegung gestattet. Außerdem kommt hinzu, daß dem Wurm Augen fehlen, die ihm eine Orientierung bei der Flucht vor Feinden ermöglichen. So wird verständlich, daß der Wattwurm die Sicherheit im Boden den Gefahren im freien Wasser vorzieht und den Aufenthalt

im freien Wasser auf ein Minimum beschränkt. Wahrscheinlich führt er seine Wanderungen vorwiegend nachts durch, so daß sie sich einer Beobachtung entziehen.

Ein sehr merkwürdiges Phänomen tritt bei den Schwimmbewegungen des Wattwurmes auf, das VON BUDDENBROCK (1953) als erster beschrieb. Es erfolgt nämlich hierbei eine Umpolung seiner Körperachse. Er schwimmt in Richtung des Schwanzes, das zum Vorderende wird. Diese Umpolung betrifft nicht nur die Bewegungsrichtung, sondern auch das Aussehen des Wurmes. Der sonst dünne Schwanzabschnitt kontrahiert sich stark, so daß er verdickt und abgestumpft erscheint, wie das Kopfende des nichtschwimmenden Wurmes. Umgekehrt streckt sich das sonst verdickte Kopfende und nimmt vollkommen das gestreckte Aussehen des normalen Schwanzendes ein. Außerdem neigen sich beim Schwimmen auch die Borsten der Notopodien, die normalerweise zum Schwanzende gerichtet sind, nach vorne. Deuten kann man die Inversion der Körperachse damit, daß wahrscheinlich das Hinterende des Wattwurmes besonders reichlich mit Sinnesorganen versehen ist und daher besser als das Kopfende zur Wahrnehmung von Reizen geeignet ist.

DAS EINGRABEN

Wir sahen, daß der Wurm gelegentlich seinen Wohnbau freiwillig verläßt. Er kann ihn aber auch durch die Brandung oder Menschenhand verlieren. Dann ist er gezwungen, sich wieder einzugraben und einen neuen Wohnbau zu errichten. Man kann leicht nachweisen, daß der Wurm für diese Situation wohl vorbereitet ist. Legt man einen ausgegrabenen Wurm auf den Boden oder im Laboratorium in ein mit einer genügend hohen Sandschicht gefülltes Aquarium, so sieht man, wie er sehr schnell durch eine typische Krümmung seines Vorderendes seinen Kopf in den Boden eindrückt und unter alternierenden Streck- und Kontraktionsbewegungen seines Körpers in überraschend kurzer Zeit in den Sand eindringt und bald vollkommen in ihm verschwunden ist. WELLS (1944a) legte Würmer, die er einige Tage in einem Aquarium ohne Sand gehalten hatte und deren Darm daher leer war, auf den Sand und ließ sie sich eingraben. Nach dem Eingraben holte er sie wieder aus dem Sand heraus und schnitt sie auf. Im Darm fanden sich nur wenige Sandkörner. Damit ist festgestellt, daß der Wurm beim Eingraben sich nicht in den Boden hineinfrißt, und es fragt sich, in welcher Weise er diese Leistung vollzieht.

Man kann den Vorgang des Eingrabens etwas besser verfolgen, wenn man den Wurm veranlaßt, sich in eine Sandschicht einzugraben, die sich zwischen zwei Glasplatten befindet. Eine geeignete Kammer kann man sich auf einfachste Weise aus zwei quadratischen Glasplatten von etwa 20 cm Kantenlänge herstellen, wenn man zwischen sie einen U-förmig gebogenen Gummischlauch legt und die auf diese Weise hergestellte Küvette mit einigen Wäscheklammern zusammenhält. Anschließend füllt man den Raum über dem Gummischlauch mit Sand, wobei man noch genügend Raum für den Wurm übrigläßt und beschichtet den Sand mit Seewasser.

Legt man nun den Wurm auf den Sand, so beginnt er sofort, sich in der charakteristischen Haltung mit schräg zur Oberfläche geneigtem Kopf in den Sand einzubohren. Leider sorgt der Wurm immer dafür, daß sich zwischen ihm und der Glas-

scheibe so viel Sand befindet, daß eine direkte Beobachtung nicht möglich ist. Man sieht aber, daß in der Umgebung des Wurmes die Sandkörner sich lebhaft bewegen. Der Wurm verdrängt also beim Eindringen in den Boden den Sand, um sich genügend Raum zu verschaffen. Eine direkte Beobachtung ist aber – wie gesagt – auch unter der gewählten Versuchsbedingung nicht möglich. Man darf sich aber den Vorgang wohl so vorstellen, daß das in den Boden vorgepreßte Kopfende sich verdickt und auf diese Weise verankert und die anschließenden Wurmsegmente nachgezogen werden. Darauf verdicken sich die nachgezogenen Segmente und bilden ihrerseits die Verankerung für den weiter in den Sand eingepreßten Kopfabschnitt.

Eine wichtige Rolle spielt hierbei die Coelomflüssigkeit. Bei allen Tieren mit einem Hautmuskelschlauch, die kein Skelett besitzen, an dem antagonistisch wirkende Muskeln ansetzen können, übernimmt die Coelomflüssigkeit die Rolle des Kraftüberträgers zwischen den Muskeln. Kontrahiert sich der Hautmuskelschlauch an einer Stelle, müssen sich zwangsweise Muskeln an anderer Stelle dehnen. Bei *A. marina* liefert die Kontraktion der gesamten Körpermuskulatur den Druck, durch den der sich vorstreckende Kopf den vor ihm liegenden Sand beiseite drückt. Hierbei treten auch die Ringwülste am Vorderende des Wurmes in Aktion, die beim Vordringen des Kopfes den in der Nachbarschaft liegenden Sand nach hinten schieben und vermutlich auch als Gegenlager für den vordringenden Kopf dienen. Gerade beim Eindringen des Wurmes in den Sand kann man diese Ringwülste sehr gut beobachten. Wahrscheinlich spielt aber auch der komplizierte Rüsselapparat beim Eingraben eine Rolle.

Es wurde auf die wichtige Rolle der Leibeshöhlenflüssigkeit beim Eingraben des Wurmes hingewiesen, die die Aktivität der gesamten Körpermuskulatur auf die Stelle lenkt, an der ein großer Kraftaufwand nötig wird. Auch bei allen anderen Bewegungen des Wurmes ist die Coelomflüssigkeit beteiligt (CHAPMANN 1950). Beim ruhenden Wurm steht die Coelomflüssigkeit unter einem gewissen Druck, der zwischen 5 und 27 cm Wassersäule beträgt. Bei dem sich eingrabenden Wurm steigt dieser Druck bis zu 57 cm Wassersäule.

Kehren wir noch einmal zu dem Versuch zurück, in dem der Wurm in der Küvette sich in den Sand einbohrt. Wir stellen fest, daß der Wurm nicht lotrecht eindringt, sondern unter einem Winkel von etwa 60°. Dieser Winkel wird von *A. marina* ziemlich genau eingehalten, bei anderen *Arenicola*-Arten finden sich abweichende Winkel.

Wie von BUDDENBROCK (1912) zeigte, wird die Richtung des Eindringens in den Sand durch die Statozyten gesteuert. Entfernt man sie, so fehlt die geotaktische Orientierung. Dreht man während des Versuchs die Küvette mit dem sich eingrabenden Wurm, so reagiert er darauf mit einer Wendung zur gewohnten Richtung.

Der von der lotrechten Richtung abweichende Winkel des Einbohrungsganges zeigt, daß er nicht zu einem Teil des späteren Wohnbaues wird. Läßt man Würmer sich in einem Aquarium einbohren, und merkt sich die Stelle an der dieses erfolgte, so stellt man fest, daß die Kothaufen, die der Wurm am nächsten Tag auswirft, weit entfernt von der Stelle liegen, an der er sich eingegraben hat. Offensichtlich führt der Wurm nach dem Eingraben in der Tiefe des Sandes noch Wanderungen durch, ehe er mit der Konstruktion seines Wohnbaues beginnt. Wir können aber über das Verhalten des Wurmes während dieser Zeit, die etwa 12–24 Stunden dauert, keine Aussagen machen.

DAS PROBLEM DER ERNÄHRUNG

Die Tatsache, daß *A. marina* ein Sandfresser ist, hat zu der naheliegenden Auffassung geführt, daß der Wurm die in dem Sand enthaltenen Nahrungsstoffe ausnutzt. Die Vermutung, daß der Schlicksand, in den die Wohnbauten des Wurmes hineinreichen, erhebliche Mengen organischer Substanz enthalte, bestärkte diese Auffassung. Sie wurde in neuester Zeit von JACOBSEN (1967) wieder aufgegriffen. Er wies darauf hin, daß nach Angaben in der Literatur (z. B. SMIDT 1951) im Sand eine reiche Fauna vorkommt, die einen hohen Gehalt an Nährstoffen bedingt. An Bodenbewohnern werden z. B. Entomostraken und Nematoden genannt. Diese Formen mit resistenter Cuticula seien hier nur aufgeführt, da zu erwarten ist, daß sie sich in dem frisch gefressenen Sand, den man dem Vorderdarm des Wurmes leicht entnehmen kann, nachweisen lassen würden. JACOBSEN hat aber versäumt, diesen sehr einfachen Beweis für seine Anschauung zu erbringen. Ich selbst habe weit über 100 derartige Untersuchungen des Vorderdarminhaltes durchgeführt, aber außer Diatomeen und einmal auch tierischen Eizellen keine Vertreter größerer Sandbewohner gefunden.

Bei der kurzen Verweildauer des Sandes im Darm und der daher noch wesentlich kürzeren Verweildauer im Vorderdarm konnten die resistenten Cuticula-Gebilde unmöglich vollkommen aufgelöst sein.

Aus diesem Grunde entstanden beim Autor Zweifel an der hergebrachten Anschauung. Die gedankliche Analyse der Konstruktion des Wohnbaues und der in ihm vorliegenden Strömungsverhältnisse, die WELLS (1945) erstmals zutreffend beschrieb, führte zu einer anderen Auffassung. Die Tatsache, daß das durch den Wohngang vom Wurm eingepumpte Wasser seinen Weg zurück zur Oberfläche nur durch den Sandstrang hindurch nehmen kann, erscheint besonders auffallend. Das Pumpen des Wassers durch den Sandstrang erfordert sicherlich einen gewissen Energieaufwand, der nicht ohne Grund aufgebracht wird. Daher erschien es mir unwahrscheinlich, daß der Sandstrang einen belanglosen Bestandteil des Wohnbaues darstellt.

Meine Überlegungen führten zu der Vermutung, daß der Sand des Sandstranges für den Wasserstrom, der ihn durchsetzt, als Filter wirken muß, das in dem Wasserstrom enthaltene Partikel zurückhält (KRÜGER 1957). Meine Hoffnung, in dem frisch gefressenen Sand im Vorderdarm der Würmer mit dem Mikroskop irgendwelche Planktonorganismen zu finden, erfüllt sich nicht. So unternahm ich den Versuch, die Filtration in dem Sandstrang in üblicher Weise mit Farbstoffsuspensionen nachzuweisen.

Zu diesem Zweck wurden einige Würmer in einem Aquarium angesiedelt. Der Boden braucht übrigens keinen Schlick zu enthalten, es ist sogar empfehlenswerter, reinen Sand zu nehmen. Nachdem die Würmer Kothaufen ausgeworfen hatten, setzte ich über die Kothaufen beiderseits offene Glaszylinder von etwa 3 cm Durchmesser, die etwa 1–2 cm tief in den Sand eingedrückt waren und mit ihrem oberen Rand über die bedeckende Wasseroberfläche hinausragten (Abb. 17). Hierdurch wurde über dem Kotstrang, unter dem ja die Öffnung des Wohnganges liegt, ein Raum vom übrigen Wasser des Aquarium abgetrennt, in den ich eine Suspension von Karmin gab, die frisch mit Hilfe eines Mörsers angesetzt war. Über den Rand des Zylinderrohres legte ich noch ein kleines Heberrohr, das die Entnahme des Wassers aus dem Zylinder durch

den Wurm ausgleichen sollte und außerdem noch eine Lüftung in den Zylinder, um dem Wurm sauerstoffgesättigtes Wasser zur Verfügung zu stellen. Zudem sollte der Luftstrom ein zu schnelles Absinken der Farbstoffteilchen verhindern. Erwartungsgemäß wurde durch das Ansaugen der Farbsuspension und den Zustrom ungefärbten Wassers von außen her die anfangs dunkelrote Farbe des Zylinderinhaltes immer heller (KRÜGER 1958a, 1959).

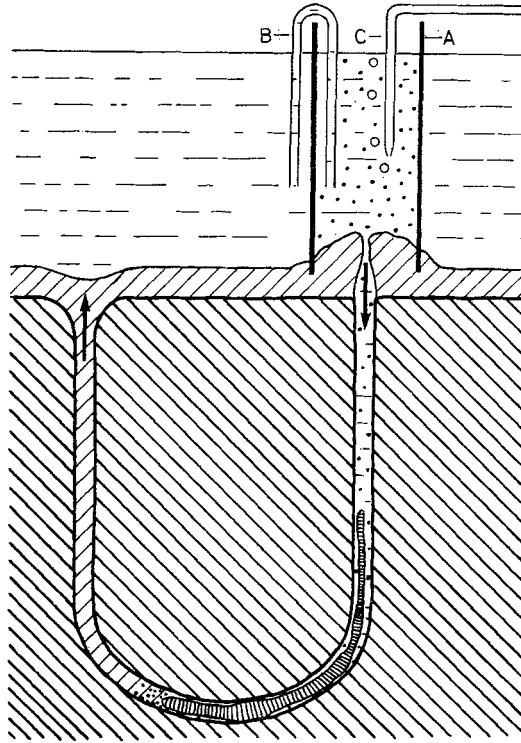


Abb. 17: Schematische Darstellung der Versuchsanordnung für den Nachweis der Filterwirkung des Sandstranges im Wohnbau von *Arenicola marina*, bestehend aus Glaszylinder von ca. 30 mm \varnothing (A), Heberrohr (B) und Belüftungsrohr (C). (Nach KRÜGER 1959, verändert)

Der Versuch beweist zunächst die von WELLS vermutete Richtung des Wasserstromes im *Arenicola*-Bau und ferner, da aus dem Trichter kein Austritt von Farbstoff zu beobachten ist, daß der Farbstoff im Boden zurückgehalten wird. Wenn nach einiger Zeit die Farbe im Zylinder nahezu vollkommen verschwunden ist, entfernt man ihn und reinigt die Oberfläche des Sandes in dem Aquarium von Farbstoffresten, die sich dort abgesetzt haben. Diese Reinigung ist zu empfehlen, damit man anschließend – wenn gefärbte Kotstränge ausgeworfen werden – mit Sicherheit sagen kann, daß der Farbstoff im Kot enthalten ist. Die ersten rotgefärbten Kotstränge treten schon nach wenigen Stunden auf. Genaue Zeiten lassen sich nicht angeben, doch läßt sich dieser grundlegende Versuch, der nur einfachste Hilfsmittel benötigt, im Verlauf eines Tages vorführen.

Störungen können dadurch auftreten, daß das Karmin Beimengungen enthält, die der Wurm ablehnt. In diesem Falle kehrt er seine Pumprichtung um und drückt Wasser in das Innere des Zylinders, daran erkenntlich, daß der Farbstoff durch das Heberrohr in das Aquarium übertritt. Um aus dem Karmin störende Beimengungen zu entfernen, empfiehlt es sich, das Karmin mehrere Male in reinem Seewasser aufzuschwemmen und anschließend mit Hilfe einer Zentrifuge zu sedimentieren. Zeitraubender ist es, den Farbstoff auf einem Filter auszuwaschen.

Die Störung durch unerwünschte Begleitstoffe entfällt, wenn man Kohlesuspensionen verwendet. Beste Erfahrungen sammelte ich mit der schwarzen Farbe aus Kindermalkästen. Die Kohlepartikel werden zwar auch im Boden abfiltriert, aber die Würmer fressen nicht immer den mit den Tuscheteilchen gefärbten Sand. Es scheinen bei der Aufnahme des Sandes Geschmacksreize eine Rolle zu spielen, die bei Verwendung von Karmin anscheinend gegeben sind. HOBSON (1967) konnte bei pazifischen *Abarenicola*-Arten ebenfalls die Filtration von Karmin und die Abgabe des Farbstoffes mit den Kotsträngen nachweisen.

Legt ein Wurm zufällig im Aquarium seinen Wohngang an einer Glaswandung an – was aber leider nur sehr selten der Fall ist – kann man mit der beschriebenen Anordnung den Filtrationsvorgang direkt beobachten. Sehr leicht und in wenigen Minuten läßt er sich in den unten besprochenen Kunstbauten nachweisen. In diesen sieht man, wie sich der Farbstoff an der Grenze zwischen Wohngang und Sandstrang absetzt und zwar dort, wo der Wurm den Sand frißt. Hiermit ist die logischerweise zu erwartende Filtrationswirkung des Sandstranges auch experimentell erhärtet und es bleibt nur die Frage zu klären, welche Rolle sie für den Nahrungshaushalt des Wurmes spielt.

Da der Wurm normalerweise Oberflächensand frißt, spielt der Gehalt des darunterliegenden Schlückes an organischem Material höchstens eine untergeordnete Rolle. In den von mir untersuchten Biotopen lag der Gehalt des Schlückandes an organischer Substanz in gleicher Größenordnung, wie der des Oberflächensandes. Im typischen Falle besteht der ausgeworfene Kot aus Oberflächensand, in den nur hier und dort einmal kleinere Schlückabschnitte eingelagert sind. Überwiegend frißt also der Wurm den sicherlich an eingelagerter organischer Substanz ärmeren Oberflächensand. Hier nehmen nun viele Autoren an, daß in dem Trichter des Wohnbaues sich organische Substanzen ansammeln, die dann mit der Wanderung des Sandes im Sandstrang, der ja an den Trichter ansetzt, in die Tiefe gelangen und dort vom Wurm gefressen werden. Ganz ausschließen kann man diese Möglichkeit nicht; daß sie eine erhebliche Rolle spielt, ist zweifelhaft. Größere Organismen, die gelegentlich im Darm von *A. marina* gefunden wurden, könnten auf diese Weise in den Sandstrang gekommen sein. Bei meinen eigenen sehr zahlreichen Darmuntersuchungen in List (Sylt) habe ich niemals größere Objekte im Darminhalt gefunden. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß es in stärker bewegtem Wasser nicht zur Bildung der typischen Trichter kommt, da sie alsbald von der Wasserbewegung ausgeglichen werden. JACOBSEN (1967) hat auch die Anschauung vertreten, daß der Trichter der Ansammlung organischen Materials dient. Er führte Analysen über den Gehalt des Sandstranges an organischer Substanz durch, um seine Anschauung zu beweisen. Merkwürdigerweise sinkt aber nach seinen Ergeb-

nissen der Gehalt an stickstoffhaltigen Substanzen in der Tiefe immer mehr ab, was mit seiner These nicht recht in Einklang zu bringen ist.

Es besteht natürlich durchaus die Möglichkeit, daß Sandlückenbewohner, die sich im Sandstrang befinden, vom Wurm mitgefressen und verdaut werden, wobei es nur fraglich erscheint, ob die Sandlückenfauna in stärkerem Umfang so tief in den Untergrund vordringt. Die von JACOBSEN beobachtete Abnahme der organischen Substanz im Sandstrang in größerer Tiefe spricht dafür, daß die Sandlückenfauna sich vorwiegend in den oberflächlichen Sandschichten aufhält. Vor JACOBSEN hatte ich zur Klärung der Frage, ob der Gehalt des Sandes und des Schlicks in den Wohngebieten von *A. marina* an organischer Substanz ausreicht, um den Nahrungsbedarf des Wurmes zu decken, in zahlreichen Proben den Stickstoffgehalt bestimmt (KRÜGER 1958a). Ich wählte zur quantitativen Bestimmung des Gehaltes an organischen Substanzen den Stickstoffgehalt, weil er mir zur Charakterisierung des Nährwertes günstiger erscheint als Bestimmungen der gesamten organischen Substanz, die auch unverdauliche Bestandteile umfaßt. Überdies verfügen wir in dem Kjeldahl-Verfahren über eine Methode, die auch noch im Mikrobereich zu zuverlässigen Ergebnissen führt.

In einer ersten Untersuchungsreihe vom Strand in List (Sylt) fand ich, daß der Gehalt des frisch gefressenen Sandes an Stickstoff, den ich dem Vorderdarm des Wurmes entnahm, um das Fünf- bis Zehnfache höher ist als der Stickstoffgehalt des Oberflächensandes oder des Trichtersandes bzw. auch des dunklen Schlicksandes, dessen

Tabelle 1

Durchschnittlicher Stickstoffgehalt in mg pro g Sand

Untersuchungs- gebiet	Oberflächen- sand	Tiefen- sand	Trichter- sand	Kot- haufen	Vorderdarm- Inhalt
Strand bei List (Sylt)	0,113	0,140	0,135	0,172	1,04
Strand am Ellenbogen (Sylt)	0,181	0,184	0,154	0,169	0,629

Stickstoffgehalt nicht wesentlich höher war als der des Oberflächensandes. Besonders auffallend war das Ergebnis, daß der Gehalt der Kotstränge an Stickstoff höher lag, als der des Oberflächensandes (Tab. 1).

Bei der grundsätzlichen Bedeutung dieses Befundes habe ich noch zwei weitere Untersuchungsserien durchgeführt, von denen die eine das gleiche Ergebnis erbrachte. In einer dritten Versuchsserie mit Material von einem anderen Fundort war der Gehalt des Trichtersandes an Stickstoff etwas höher als im Kothaufen. Über das gleiche Verhalten berichtet JACOBSEN (1967). Es ist aber ein grundsätzlicher Gedankenfehler dieses Autors anzunehmen, daß in dem Überschuß des Stickstoffgehaltes in den Kotsträngen über dem des Oberflächensandes der Angelpunkt (key point) der Filtrationshypothese zu sehen sei. Den Gehalt der Kotstränge fanden JACOBSEN und ich übereinstimmend zu durchschnittlich 0,17 mg/g, er ist also sehr konstant. Wenn der Gehalt des Oberflächen- bzw. Trichtersandes höher liegt als dieser Wert, liegt ein Verbrauch organischer Substanz aus dem Sand vor. Nach meinen Ergebnissen ist dieser Anteil aber sehr

gering. Bei den sehr stark divergierenden Zahlen, die JACOBSEN für den Stickstoffgehalt des Sandstranges in verschiedenen Tiefen angibt, kann man kein klares Bild erhalten, so daß seine Versuche kaum zur Klärung des Problems der Ernährung von *A. marina* beitragen.

Nicht bestätigen konnten meine neuen Messungen den Zusammenhang zwischen den Gezeiten und Stickstoffgehalt des Kropfinhaltes. Bestätigt wurde aber wieder dessen hoher Gehalt an organischer Substanz. JACOBSEN glaubt ihn auf eine Schleimbeimischung zurückführen zu können. Zunächst ist hier zu bemerken, daß nach KER-MACK (1955) das Vorderdarmepithel nur wenige Schleimzellen enthält, wovon ich mich selbst an Schnittpräparaten überzeugte. Gegen die Anwesenheit größerer Schleimmengen spricht aber folgende Beobachtung: Schüttelt man den Kropfinhalt in etwas Seewasser in einem Reagenzglas auf, so löst sich aus ihm eine auffällige Trübung, die unvergleichlich stärker ist, als man sie aus Oberflächensand unter identischen Bedingungen erhält. Außerdem erscheinen die Sandkörner in keiner Weise verklebt. Nun kann man sich schlecht vorstellen, daß ein in Seewasser suspensierter Schleim eine intensive Trübung erzeugt. Die Anwesenheit von nennenswerten Schleimmengen würde überhaupt die freie Verteilung der trüben Substanzen verhindern.

JACOBSEN findet ebenfalls in seiner Untersuchung im Vorderdarminhalt höhere Stickstoffmengen als in den Substraten der Umgebung des Wurmes. In einer Reihe von Fällen übertreffen die Stickstoffmengen, die er fand, um ein Vielfaches die Ergebnisse, die meine Analysen lieferten. Dieser Umstand legt den Verdacht nahe, daß die Differenz durch die verschiedene Entnahmetechnik der Sandproben verursacht ist. JACOBSEN hat den Vorderdarm zunächst durch Ligaturen am Vorder- und Hinterende abge schnürt und erst dann durch einen Längsschnitt in der Darmwandung den Sand entfernt. Ich selbst habe sofort an der Ausgrabungsstelle ohne Ligaturen den Sand direkt dem Kropf entnommen und sofort in Proberöhrchen eingefüllt. Ich habe aber nie den von JACOBSEN beobachteten Schleim an den Sandproben gefunden. Daher liegt der Verdacht sehr nahe, daß die Ergebnisse dieses Autors durch seine Manipulation am Wurm verfälscht sind.

Bei JACOBSEN und auch an anderen Stellen finde ich meine Versuche in dem Sinne interpretiert, daß *A. marina* im Sandstrang Plankton abfiltriert. Ich möchte betonen, daß ich diesen Ausdruck in keinem Falle gebraucht habe, da er zu irreführenden Vorstellungen Anlaß sein könnte. Als Auftakt zu meinen Untersuchungen hatte ich zahlreiche Sandproben aus dem Vorderdarm untersucht und daher sehr früh erkannt, daß als Nahrung für *A. marina* größere Planktonorganismen ebenso wenig in Frage kommen, wie größere Sandlückenbewohner. Erst das negative Ergebnis der mikroskopischen Untersuchungen machte die zeitraubenden chemischen Analysen erforderlich.

Ich stimme JACOBSEN zu, wenn er sagt, daß das Problem der Ernährung von *A. marina* noch viele Fragen aufwirft. Eine besonders wichtige Frage ist hierbei, ob die Filtration im Sandstrang wirkungsvoll genug ist, um den ganzen Nahrungsbedarf des Wurmes zu decken. Eine bislang noch nicht in Betracht gezogene Funktion des Sandstranges könnte auch noch die sein, daß der ihn durchsetzende Wasserstrom nach dem Passieren der Kiemen des Wurmes noch genügend Sauerstoff enthält, um Organismen aus der sehr sauerstoffarmen Umgebung anzulocken.

Die Darmuntersuchungen ergaben, daß größere Organismen keine nennenswerte

Rolle für die Ernährung des Wattwurmes spielen können; also bleibt nur die Annahme übrig, daß es Mikroorganismen sein müssen – Bakterien, Ciliaten, Flagellaten sowie Geschlechtszellen von anderen Organismen – von denen der Wurm sich ernährt. Es wäre denkbar, daß der Kothaufen als Filter wirkt, um den Eintritt größerer Organismen in den Wohngang des Wurmes zu verhindern.

BEOBACHTUNGEN IM KUNSTBAU

Das *Arenicola*-Rohr

Der aus seinem Biotop entfernte und auf dem Boden einer Schale liegende Wattwurm zeigt verzerrte Bewegungsmuster, die keinen Aufschluß über sein normales Verhalten bieten. Will man dieses untersuchen, so ist es erforderlich, ihm einen Ersatz für seinen Wohngang zu bieten. Die Beschreibung von BOHN (1902) läßt vermuten, daß er als erster Würmer beobachtete, die er in Glasrohre einkriechen ließ. Eine sehr ausführliche Beschreibung des Verhaltens der Würmer gab dann JUST (1924). VAN DAM (1938) benutzte erstmals in Anpassung an den normalen Wohnbau U-förmig gebogene Rohre, die von WELLS (1945) weiterentwickelt wurden.

In Fortführung dieser Versuche konstruierte ich einen Kunstbau für *A. marina*, der dem Wurm die Möglichkeit bietet, Sand zu fressen und dadurch eine bessere Nachbildung seines Wohnbaus darstellt als die einfachen Glasrohre (KRÜGER 1962). In diesem Kunstbau ist es jetzt möglich, die Würmer über Wochen und Monate im Laboratorium zu beachten und mit ihnen zu experimentieren.

Als Ausgangspunkt dienten einfache U-Rohre, wie sie WELLS benutzte, nur wurde der eine Schenkel der Rohre mit Sand gefüllt. Die in die Rohre eingesetzten Würmer begannen sofort den vorgelegten Sand zu fressen, verstopften sie dann aber bald mit den abgegebenen Kotsträngen, so daß die Beobachtungen schnell abgebrochen werden mußten. Die andere Schwierigkeit lag darin, daß der Filtrationswiderstand des Sandes in den engen Rohren zu hoch war, und als Reaktion hierauf versuchten die Würmer sehr bald aus den Rohren herauszukriechen.

Als eine brauchbare und zugleich einfache Lösung ergab sich die in Abbildung 18 gezeigte Konstruktion. Das Wohnrohr stellt ein gebogenes Rohr dar, das in den Boden des weiten Sandrohres einmündet. Das gebogene Wohnrohr hat einen inneren Durchmesser von etwa 8 mm. Das Sandrohr ist gerade und hat einen Durchmesser von etwa 30 mm. Das Wohnrohr trägt oben eine Erweiterung, die zur Ablage der von den Würmern abgegebenen Kotsträngen dient. Man kann in diese einen Einsatz zur Aufnahme der Kotstränge setzen. Die etwas vollkommeneren Rohrkonstruktion in Abbildung 19 zeigt den Einsatz im Schnitt, der in der Erweiterung liegt. Bei dem Einsatz fallen die Kotstränge in den Raum zwischen der äußeren Wandung und der inneren Fortsetzung des Wohnrohres. Er gestattet die quantitative Entnahme des Kotes, ohne daß der Wurm beunruhigt wird. Es hat sich aber gezeigt, daß man den Einsatz entbehren kann, wenn man die obere Öffnung des Wohnrohres etwas verengt. Die Würmer zeigen die Tendenz, an der Stelle, an der der Wohngang aufhört, die Kotstränge abzulegen. Auf Grund ihrer Konsistenz bleiben sie in der Erweiterung liegen, und es

bildet sich ein richtiger kleiner Kothaufen. Von Zeit zu Zeit kann man ihn absaugen, um auch in diesen einfachen Rohren länger dauernde Versuche durchführen zu können. Zuweilen kommt es vor, daß Kotstränge in das Wohnrohr zurückfallen. Auch sie entfernt man mit Hilfe eines dünnen Heberrohres.

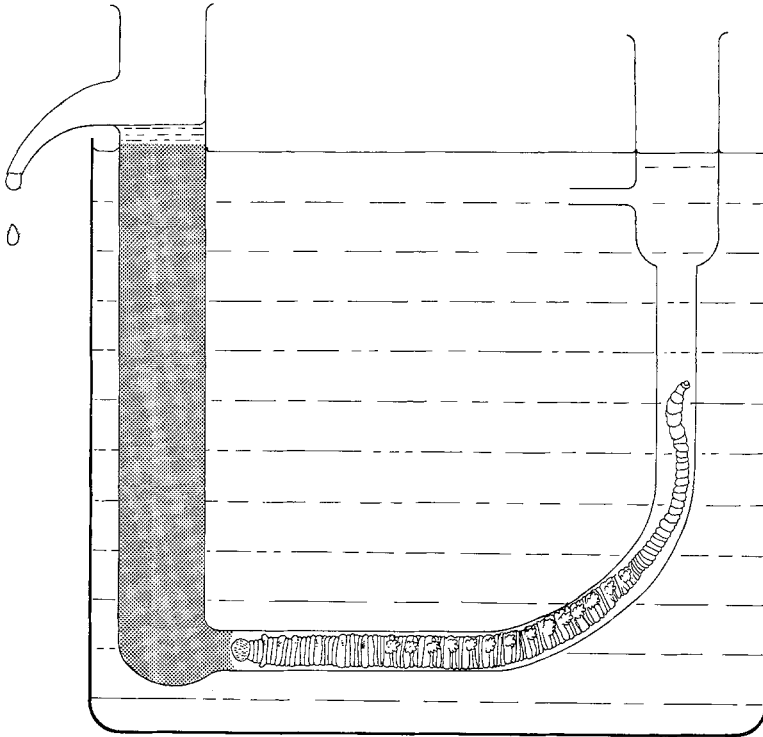


Abb. 18: Einfacher Kunstbau für *Arenicola marina* zum Einhängen in ein Aquarium. In den erweiterten Anfangsteil des Wohnrohrs kann auch ein Kotbehälter (wie in Abb. 19) eingesetzt werden. (Höhe des Kunstbaus ca. 20 cm; \varnothing des Sandrohrs ca. 3 cm; Innendurchmesser des Wohnrohrs ca. 8–10 mm)

Das in Abbildung 18 gezeigte Rohr ist als Demonstrationsmodell gedacht, das einfach in ein Aquarium eingehängt wird. Das von dem Wurm benötigte Wasser tritt am unteren Ende der Erweiterung durch ein dort angebrachtes dünnes Rohr ein und verläßt den Wohnbau durch den Stutzen am Sandrohr, der über den Rand des Aquariums hinausragt. Das vom Wurm gepumpte, hier austretende Wasser kann in einem Meßzylinder aufgefangen und gemessen werden.

Da zwangsweise bei dieser Ausführung der Austrittsstutzen höher liegen muß als der Wasserspiegel im Aquarium, erfordert es eine zusätzliche Arbeitsleistung von dem Wurm, um diesen Niveau-Unterschied zu überwinden. Für die Untersuchungen benutzte ich daher Rohre (vgl. Abb. 19), bei denen durch einen Niveau-Regler das Niveau des zuströmenden Wassers in gleicher Höhe mit dem Austrittsstutzen gehalten wurde.

Theoretisch ließen sich diese Rohre frei im Raum aufstellen. Da die Würmer aber sehr empfindlich gegen Temperaturen über 20° C sind und um auch die erwünschte Temperaturkonstanz bei den Experimenten einzuhalten, zog ich es vor, die ganzen Rohre in einem Aquarium zu versenken, dessen Füllung auf konstante Temperatur einreguliert wurde.

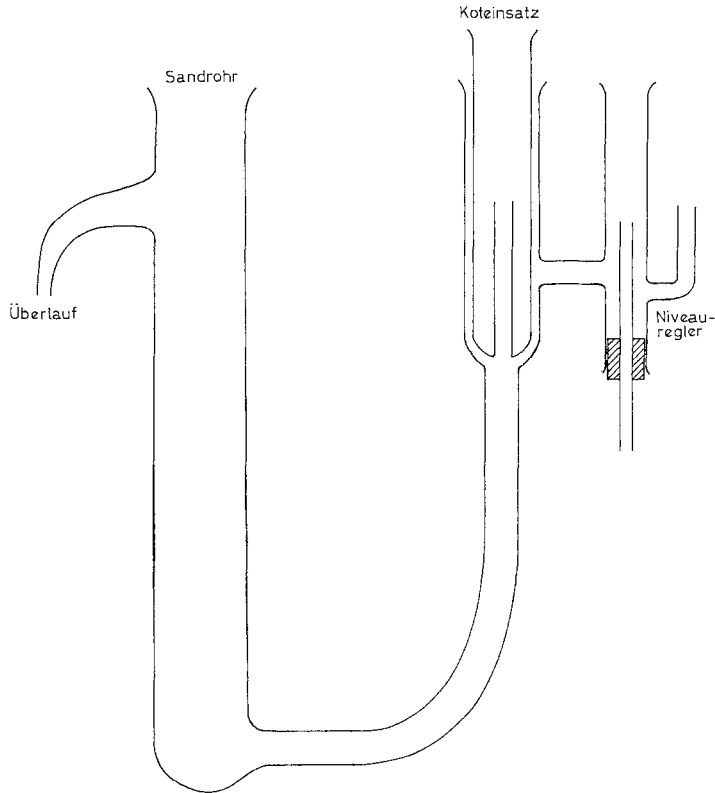


Abb. 19: Kunstbau für *Arenicola marina* mit angesetztem Niveauregler, der den Wasserstand in dem Rohr auf der Höhe des Überlaufs hält und dadurch keine zusätzliche Arbeitsleistung von dem Versuchstier erfordert. Die Versorgung des Wurms mit dem für die Pumpaktivität benötigten Wasser über den Niveauregler gestattet einen kontrollierten Zusatz von Testsubstanzen zum Seewasser

Eine sehr kritische Größe bildet bei den Versuchen die Beschaffenheit des vorgelegten Sandes. Er darf nicht zu feinkörnig sein oder einen zu hohen Prozentsatz an feinsten Bestandteilen enthalten. In diesen Fällen wird der Filtrationswiderstand des „Sandstranges“ zu hoch, die Würmer verhalten sich anormal und versuchen, das Wohnrohr zu verlassen.

Schließlich muß man durch Erfahrung herausfinden, welche Größenstadien der Wattwürmer in die Kunstbauten einzusetzen sind. Bei den gewählten Dimensionen hatte ich die besten Erfolge mit Würmern von etwa 5 g Körpergewicht. Zu Beginn der Versuche legt man die Würmer mit dem Kopfende nach unten in den erweiterten Teil

des Wohnrohres. Zumeist finden sie nach kurzer Zeit den Eingang und kriechen nun vorsichtig – fortwährend die Wandungen des Rohres mit dem Rüssel abtastend – in die Tiefe. In dem Augenblick, in dem der Wurm auf den Sand stößt, ändert sich sein Verhalten. Aus dem Sandrohr rutscht immer etwas Sand in das Wohnrohr. Zunächst schiebt er sich über diesen vor; wenn er dann nicht mehr weiter vordringen kann, erheben sich die ringförmigen Wülste auf den vorderen Segmenten und schieben den zwischen ihnen liegenden Sand zurück. Dadurch gewinnt der Kopf die Möglichkeit, tiefer in den Sand einzudringen, bis praktisch das ganze Vorderende in ihm verschwunden ist. Das Vorderende bleibt auch während der ganzen Versuche im Sand eingegraben und ist unsichtbar.

Die Pumptätigkeit

Schon während des Einkriechens des Wurmes sehen wir, daß aus dem Überlauf des Sandbehälters Wasser austropft. Diese Wasserbewegung beruht aber nun nicht nur darauf, daß der Wurm beim Einkriechen in seine Behausung das vor ihm liegende Wasser vor sich herschiebt, sondern sie hält auch an, wenn der Wurm zur Ruhe gekommen ist. Fortwährend tropft Wasser aus dem Überlauf des *Arenicola*-Rohres, das über den Aquarienrand gehängt wird. Fangen wir diese Tropfen in einem Meßzylinder auf, können wir die Menge des vom Wurm gepumpten Wassers bestimmen. Die Pumpaktivität des Wurmes treibt also einen kontinuierlichen Wasserstrom durch das Wohnrohr und den Sandstrang. Hieraus ergibt sich auch die Empfehlung, den Sand relativ grob zu wählen, um seinen Filtrationswiderstand möglichst gering zu

Tabelle 2

Ungefähre Korngrößenzusammensetzung des für den Kunstbau benutzten Sandes in ‰

> 2 mm 0,7 ‰	1–2 mm 13 ‰	0,5–1 mm 68 ‰	0,25–0,5 mm 16 ‰	< 0,25 mm 2 ‰
-----------------	----------------	------------------	---------------------	------------------

halten. Unter den gewählten Bedingungen betrug der Filtrationswiderstand bei meinen Rohren weniger als 5 mm Wassersäule. Die Korngrößenzusammensetzung des von mir benutzten Sandes ist in Tabelle 2 angegeben.

In dem gläsernen Wohnrohr kann man nun leicht beobachten, in welcher Weise der Wurm diesen Wasserstrom erzeugt. Sein Körper liegt nicht ringsum der Glaswandung an, vielmehr ist er durch die Kontraktion der Transversalmuskeln, die die Leibeshöhle durchsetzen, etwas abgeflacht, so daß zwischen seiner Dorsalseite und der Rohrwandung ein Spalt bleibt, in dem die Kiemen Platz finden, sich auszubreiten. Hier ist ein Kanal gegeben, durch den Wasser entlang dem Wurmkörper durch den Wohnbau fließen kann. Die freie Passage für das Wasser wird allerdings unterbrochen durch einen Verdickungsring des Wurmkörpers, an dem er sich ringsherum der Wandung des Wohnanges anlegt. Diese Verdickungswelle bildet sich an der Grenze von Rumpf- und Schwanzabschnitt und wandert entlang dem Wurmkörper nach vorn. Sie schiebt das vor ihm liegende Wasser vor sich her und saugt das dahinterliegende Wasser an. Die

Verdickungswellen bilden sich normalerweise an der Grenze zwischen Schwanz und Rumpfabschnitt und wandern über den Rumpf in Richtung auf das Vorderende, das sie aber nicht ganz erreichen. Hier klingen sie aus, wobei sich jeweils schon wieder eine neue Verdickungswelle am Hinterende gebildet und ihre Wanderung nach vorn angetreten hat. Auf diese Weise erzeugt der Wurm einen fast kontinuierlichen Wasserstrom. Hinzuzufügen ist noch, daß kurz bevor die Verdickungswelle die einzelnen Kiemenbüschel erreicht, die dünnhäutigen Kiemen in die Körperwandung eingezogen werden, um zu verhindern, daß sie durch die Pressung gegen die Rohrwandung, die ja in der freien Natur aus Sandkörnern besteht, beschädigt werden. Sobald die Verdickungswelle weitergewandert ist, breiten sie sich in dem der Verdickungswelle folgenden Raum aus, der mit dem angesaugten sauerstoffreichen Seewasser angefüllt ist. Die Pumpbewegungen, die dem Prinzip einer Kolbenpumpe entsprechen, vermögen einen Wasserdruck bis zu etwa 10 cm Wassersäule zu erzeugen, ein Wert, der weit über dem liegt, der für die Durchströmung des Sandstranges erforderlich ist.

An dieser Stelle ist eine wichtige Korrektur an den in der Literatur vorliegenden Beschreibungen einzufügen. VAN DAM (1938) und WELLS (1945) beobachteten bei ihren Versuchen eine von regelmäßigen Pausen unterbrochene Pumpfähigkeit. Auch ich fand sie in einfachen U-Rohren, wie sie diese Autoren benutzten. In dem mit Sand gefüllten Rohr ergab sich dagegen eine fast kontinuierliche Pumpaktivität, die oft über Tage ohne Unterbrechung andauerte. Ein Einfluß der Tageszeit oder der Gezeiten konnte ich bei den Laboratoriumsversuchen nicht feststellen. Es wurde den Würmern aber auch eine kontinuierliche Wasserversorgung geboten.

Die hier beschriebene Wanderung der Verdickungswellen vom Rumpfende in Richtung auf das Vorderende stellt das normale Verhalten dar. Der Wurm ist aber auch in der Lage, die Verdickungswellen in entgegengesetzter Richtung verlaufen zu lassen, also am Vorderende beginnend und am Ende des Rumpfes auslaufend. In diesem Falle saugt der Wurm also das frische Wasser durch den Sandstrang ein und treibt es aus dem Wohnrohr heraus. Die Umdrehung der Strömungsrichtung kann aber auch dadurch zustande kommen, daß der Wurm sich in dem Rohr umdreht, so daß das Schwanzende auf das Sandrohr gerichtet ist und der Kopf zum Rohreingang. Bei dieser Drehung kriecht der Wurm mit dem Kopfende voran an seiner Bauchseite entlang, bis Kopf und Schwanz ihre Lage vertauscht haben. Sowohl die inverse Pumprichtung, wie auch die Wendung beobachtete ich häufiger, wenn dem Wurm irgendwelche Bedingungen nicht zusagten. Die Umkehr der Pumprichtung stellt aber kein reines Laboratoriumsprodukt dar, da sie auch bei den Messungen im Biotop beobachtet wurde.

Normalerweise liegt der Wattwurm in dem Kunstbau in dem horizontalen Abschnitt, wobei der Kopf in dem Sand vergraben ist. Der Schwanz ragt in den senkrechten Abschnitt, leicht gekrümmt an die Wandung angelehnt. Das wird anders, wenn der Wurm den Aufstieg zur Kotablage vorbereitet. Der Schwanz verlängert sich dann und streckt sich auffällig. Auf einmal verläßt dann der Wurm seine normale Lage und kriecht rückwärts in dem Rohr hoch, bis das Schwanzende den oberen Rand des Rohres erreicht hat. Unter lebhaft rotierender Bewegung des Schwanzendes schießt dann der Kotstrang aus dem After. Sobald die Kotablage erfolgt ist, verkürzt sich der Schwanz unter schlängelnden Bewegungen, und der Wurm kriecht wieder in seine normale Lage zurück. Der ganze Vorgang der Kotablage ist offensichtlich so abgestimmt,

daß die Berührung des Wurmes mit der Oberfläche, die für ihn gefährlich werden kann, möglichst kurze Zeit dauert.

Die Kotabgabe wird übrigens durch Licht gehemmt. Es ist nicht unbedingt erforderlich, die Kunstbauten mit den Würmern im Dunkeln zu halten, was ihre Beobachtung natürlich wesentlich erleichtert. Nur die Kotabgabe der Würmer ist im Dunkeln intensiver als im Hellen, wenn man sie auch immer wieder bei Tageslicht beobachten kann.

Luftatmung

Die Lage der Wohnbauten in der Uferzone bedingt im allgemeinen, daß sie durch die Gezeiten kürzere oder längere Zeit ohne Wasserbedeckung bleiben. Der Wurm ist in dieser Zeit nicht in der Lage, den normalen Wasserstrom in seinem Wohnbau aufrechtzuerhalten. Es taucht die Frage auf, wie die Würmer in dieser Lage ihren Sauerstoffbedarf decken. Das Verhalten unter diesen Bedingungen hat schon WELLS (1945) in Rohren beobachtet, die nur zur Hälfte mit Wasser gefüllt waren. In diesem Fall drücken die Würmer durch normale Verdickungswellen aus der über dem Wasser stehenden Luft einzelne Blasen in die Tiefe, die über die Kiemenregion gleiten und dann wieder durch ihren Auftrieb zurücksteigen. Auf diese Weise ist auch beim Trockenliegen der Bauten die Sauerstoffversorgung der Würmer gesichert.

Pumpleistung

Man kann – wie beschrieben – das aus dem Überlaufrohr des Wohnbaues tropfende Wasser in Meßgefäßen auffangen und so die Pumpleistung der Würmer bestimmen. Dieses Verfahren gestattet aber nur kurzfristige Beobachtungen. Um von einer kontinuierlichen Bindung an die Apparatur entbunden zu sein, wurde die Registrierung der Pumpleistung automatisch gestaltet, in dem die Tropfen mit Hilfe einer in der Humanphysiologie gebräuchlichen Methode gezählt wurden. Bei dieser fallen die einzelnen Tropfen zwischen zwei Elektroden, zwischen denen eine Potential-Differenz besteht. In dem Augenblick, in dem der Tropfen eine leitende Verbindung herstellt, fließt ein schwacher Strom, der elektronisch verstärkt wird. Der durch den Tropfen ausgelöste und verstärkte Stromstoß betätigt einmal ein Zählwerk, das die Tropfen zählt und außerdem einen Schreibhebel auf einem Kymographion. Die Registrierung auf dem Kymographion gestattet auch, über außerhalb der direkten Beobachtungszeiten liegende Perioden Aussagen zu machen und die zeitlichen Schwankungen der Aktivität des Wurmes zu erfassen. Eine Zeitmarkierung ermöglicht die zeitliche Zuordnung der Aktivität. Diese Anlage erwies sich bei den Untersuchungen im Kunstbau als ein außerordentlich wichtiges Hilfsmittel.

Aus der Zahl der Tropfen, deren Größe bestimmt wurde, ließ sich die Pumpleistung der Würmer leicht quantitativ ermitteln. Sie war bei frisch eingesetzten Würmern im allgemeinen sehr hoch, sank aber im Verlauf der ersten Tage erheblich ab. Aus einer größeren Zahl von Messungen ergibt sich die mittlere Pumpleistung eines

Wurmes von etwa 5 g Gewicht im Kunstbau bei 15° C zu etwa 30 ml/h. Hierbei ist allerdings zu bemerken, daß dieser Wert von einzelnen Würmern sehr stark über- oder unterschritten wurde.

Im Vergleich zu den Muscheln erscheint diese Pumprate außerordentlich niedrig. Daher war ich interessiert, die Pumprate von Würmern kennenzulernen, die im Watt in ihrem selbsterrichteten Wohnbau leben. Zu diesem Zweck wurde über den Kothaufen im Biotop, unter dem sich ja die Eintrittsöffnung zum Wohngang befindet, eine Glaskuppe angebracht, die einen Eingangsstutzen besaß; gehalten wurde die Glaskuppel in einer speziellen Verankerung. Das Wasser, das der Wurm pumpt, mußte durch den Stutzen an der Glaskuppel eintreten. An seinem Eingang war ein

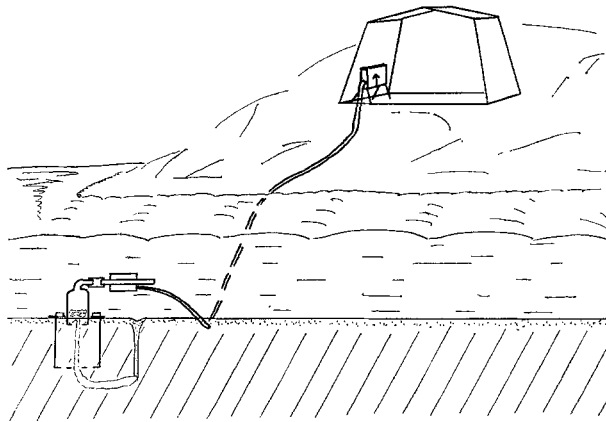


Abb. 20: Schematische Darstellung der Messung der Pumpleistung von *Arenicola marina* im Biotop. Links im Vordergrund der vom Wasser bedeckte Wohnbau. Um den Kothaufen ist ein Blechzylinder zur Verankerung der Glocke in den Boden gedrückt, die am oberen Ende einen Stutzen trägt, durch den das vom Wurm gepumpte Wasser eintritt. An dem Stutzen ist der Strömungsmesser befestigt, der die Strömungsgeschwindigkeit in elektrische Potentiale transformiert. Die Potentiale werden über ein Kabel dem am Strand in einem Zelt stehenden Spiegelgalvanometer zugeleitet. In dem Beobachtungszelt sind auch die Batterien für die Stromversorgung untergebracht. (Nach KRÜGER 1964b)

empfindlicher Strömungsmesser angebracht, der auf dem Prinzip einer Thermostromuhr beruht und die Wasserströmung in ein elektrisches Potential transformiert, das über ein Kabel einem am Ufer stehenden Spiegelgalvanometer zugeleitet und graphisch registriert wurde (Abb. 20). Die Galvanometer-Ausschläge lassen fortlaufend die jeweilige Pumpleistung und sogar die einzelnen Kontraktionswellen, die sie hervorbringen, erkennen. Die Pumpleistung von zirka 12 g schweren Würmern lag bei etwa 18° C zwischen 120 und 200 ml/h. Sie war also wesentlich höher als im Kunstbau. Hierbei ist aber einmal zu berücksichtigen, daß die Würmer im Watt mindestens doppelt so schwer waren wie die Versuchstiere im Laboratorium und daß ferner die Wassertemperatur bei den Laboratoriumsversuchen niedriger war (vgl. KRÜGER 1964b).

Trotzdem ist anzunehmen, daß die Pumpleistung in den Kunstbauten wirklich geringer ist als im Biotop. Die Ursache hierfür dürfte darin liegen, daß der Filtrationswiderstand des Sandes in dem Sandrohr zu hoch ist. Man muß bedenken, daß beim

Kunstabau der Querschnitt des Rohres die Höhe des Filtrationswiderstandes bestimmt. Beim Sandstrang des natürlichen Wohnbaues kann das Wasser nach allen Seiten aus dem Sandstrang entweichen, so daß sein Filtrationswiderstand nur sehr gering sein dürfte.

Der Freßvorgang

Die Verborgenheit des im Boden lebenden Wurmes bietet keine Gelegenheit, ihn beim Fressen zu beobachten. Es liegen daher auch über die Art und Weise, wie der Wurm den Sand in seine Mundöffnung befördert, in der Literatur keine Beobachtungen vor. Man nimmt an, daß der Wurm mit Hilfe seines Rüssels einfach den vor ihm liegenden Sand ergreift und verschlingt. Beobachtungen über den Freßvorgang können wir nur im Kunstbau im Laboratorium anstellen. Die Würmer haben regelmäßig in den Kunstbauten den angebotenen Sand gefressen, und es bot sich auch häufig Gelegenheit, sie bei der Freßtätigkeit zu beobachten. Hierbei wurde das Ergreifen einer größeren Sandportion durch den Wurm niemals beobachtet.

Gelegenheit zur Beobachtung des Fressens bietet sich zunächst bei den frisch in den Kunstbau eingesetzten Würmern, solange sie ihren Kopf noch nicht tiefer eingegraben haben. Unter wahrscheinlich natürlicheren Bedingungen kann man ihre Freßtätigkeit beobachten, wenn sie an die Glaswandung des Sandrohres stoßen. In diesem Falle sieht man den Kopf in einer kleinen Höhle, in der der Wurm durch pendelnde Kopfbewegungen, bei denen der Rüssel ein- und ausgestülpt wird, Sandkörner abreibt, die zwischen den Papillen des Rüssels hängenbleiben und bei dessen Einstülpung in den Schlund gelangen. Merkwürdigerweise gelangten in den beobachteten Fällen nicht alle vom Wurm ergriffenen Sandkörner in die Mundöffnung, sondern ein erheblicher Teil fiel wieder ab und wurde nicht gefressen.

Dieser Mechanismus des Sandfressens schließt die Möglichkeit ein, daß hierbei eine Selektion der Sandkörner nach Nährstoffanlagerung und Größe erfolgt. Die Schwierigkeit des Nachweises einer solchen Selektion liegt darin, daß beim Einfüllen des Sandes in die Kunstbauten eine Entmischung nach groben und feinen Bestandteilen kaum verhindert werden kann, so daß eine vorher homogene Mischung inhomogen wird. Abweichungen in der Korngrößenzusammensetzung des von den Würmern abgegebenen Kotes von dem vorgelegten Sand können durch solche Inhomogenitäten verursacht sein. Aus diesem Grunde lieferten meine Versuche zur Klärung dieses Problems kein eindeutiges Ergebnis. Sandkörner von mehr als 2 mm \varnothing scheinen durch die Papillen schlecht erfaßt werden zu können; sie traten nur in reduzierter Zahl in den Kotsträngen auf.

Die Ernährung im Kunstbau

Die bislang verbreitete Anschauung, daß der Wattwurm die im Sand seiner Umgebung enthaltenen Nährstoffe für seinen Bedarf ausnützt, ist bis jetzt noch nicht experimentell bestätigt worden, auch nicht durch die Untersuchung von JACOBSEN (1967). Sie wurde mit der Erkenntnis zweifelhaft, daß der den Sandstrang des Wohnhauses

durchziehende Wasserstrom durch die Filterwirkung des Sandes von den darin suspendierten Substanzen befreit wird. Es reichert sich also im Sandstrang organisches Material an, das der Wurm zusammen mit dem Sand frißt. Eine wichtige Rolle bei der Klärung dieses Problemkreises wird die Haltung der Würmer in Kunstbauten im Laboratorium spielen. Meine eigenen Bemühungen auf diesem Gebiet konnten leider nicht zum Abschluß gebracht werden, so daß ich keine endgültige Antwort auf die Frage geben kann, in welchem Umfang die Ernährung der Würmer durch Filtration möglich ist.

Den Filtrationsvorgang selbst kann man in den Kunstbauten sehr einfach demonstrieren, in dem man in den erweiterten Teil des Wohnrohres eine Suspension von Karmin oder Kohlepartikeln bringt. (Als Kohlensuspension bewährt sich sehr gut eine Aufreibung der schwarzen Farbe aus Malkästen für Kinder.) Bei einem aktiven Wurm, der intensiv pumpt, sieht man nach kurzer Zeit die Ablagerung des eingebrachten Farbstoffes am Eingang zum Sandrohr.

Mit Hilfe der Kunstbauten läßt sich noch eine weitere Tatsache beobachten. Läßt man nämlich eine Tuschesuspension durch ein Rohr laufen, das zwar mit Sand gefüllt ist, aber keinen Wurm enthält und regelt die Durchlaufgeschwindigkeit so ein, daß sie der Pumpleistung eines Wurmes entspricht, so zeigt sich, daß zwar der Hauptanteil der Kohlepartikel im Sandstrang zurückgehalten wird, die allerfeinsten Partikel aber durchlaufen, so daß das austropfende Wasser dunkel gefärbt ist. Pumpst aber ein Wurm die gleiche Kohlensuspension durch den Sand, so ist das austropfende Wasser vollkommen klar. Man darf dieses Ergebnis wohl so deuten, daß der Wurm durch die Abgabe von Schleim die Lücken in dem Sand so weit abdichtet, daß auch die feinsten kolloidalen Partikel zurückgehalten werden. Ob diese Verfeinerung der Poren des Sandfilters für die Ernährung des Wurmes von Bedeutung ist, wird man erst erkennen, wenn das Problem der Ernährung des Wurmes besser geklärt ist.

Da im Kunstbau den Würmern ein praktisch nährstofffreier Sand vorgelegt wird, besteht für sie bei der angewandten Versuchstechnik nur die Möglichkeit, aus dem zufließenden Seewasser ihren Nahrungsbedarf zu decken. Das der Seewasserleitung der Helgoländer Meeresstation entnommene Seewasser enthielt naturgemäß eine gewisse Menge Bakterien, die sich der Wurm nutzbar machen konnte. Aber bei der sehr geringen Pumpleistung der Würmer ist verständlich, daß die darin enthaltene geringe Menge organischer Substanz für den Nahrungsbedarf nicht ausreichte. Die Würmer nahmen stark an Gewicht ab, verlangsamten im Verlauf von drei Wochen ihre Pumpfähigkeit und schränkten das Sandfressen ein, wie die schließlich vollkommen aussetzende Kotabgabe bewies. Aus diesem Grunde versuchte ich, den Gehalt des Seewassers an Nährstoffen zu erhöhen.

Die Zufuhr der getesteten Stoffe erfolgte verständlicherweise mit dem Wasserstrom, der die Kunstbauten versorgte. Um ihn von Schwankungen des Drucks in der Leitung unabhängig zu machen, entnahm ich ihn aus einem mit Überlauf versehenen Niveau-Gefäß, aus dem er unter konstantem Druck ausfloß. In dieses Niveau-Gefäß tropfte die Testlösung aus einer Vorratsflasche. Registriert wurde ihr Einfluß auf die Pumpfähigkeit. Diese kann einmal verstärkt werden – ein Effekt, den ich über einen längeren Zeitraum in keinem Fall beobachtete. Die zweite Möglichkeit besteht darin, daß sich keine erhebliche Änderung der Pumprate ergab. Die dritte Möglichkeit besteht

in einer Hemmung der Pumpfähigkeit, die man wohl als Zeichen der Ablehnung eines angebotenen Substrates ansehen muß. Letzteres beobachtete ich am eindruckvollsten bei drei parallel zueinander im Versuch befindlichen Würmern, die über 18 Stunden mit vollkommenem Stillstand der Pumpfähigkeit reagierten. Es handelte sich hierbei um ein stark faulendes Detritusmaterial. Im allgemeinen aber unterbrechen die Würmer ihre Pause in der Pumpaktivität durch kurze Pumpperioden, von denen man den Eindruck hat, daß sie dem Wurm dazu dienen, sich von Zeit zu Zeit über die Beschaffenheit des zuströmenden Wassers zu orientieren.

Die zunächst naheliegende Vermutung, die auch von verschiedenen Autoren im Anschluß an meine Untersuchungen geäußert wurde, daß die Würmer sich von Plankton ernähren, trifft in dieser allgemeinen Fassung nicht zu. Größere Planktonorganismen, die in das Wohnrohr des Wurmes gebracht wurden – die Wasserströmung ist in ihnen zu gering, als daß sie von ihr eingezogen werden könnten – lösten heftige Abwehrreaktionen der Würmer, wie Sistierung der Pumpfähigkeit und Antiperistaltik der Verdickungswellen, aus. Größere Planktonbewohner kommen also in Übereinstimmung mit den Untersuchungen des Darminhaltes als Nahrung für den Wattwurm nicht in Frage. Wahrscheinlich werden sie schon durch die Filterwirkung des Kotlaufens, der ja über dem Eingang zum Wohnrohr liegt, vor dem Eindringen in den Wurmbau abgehalten. Abgesehen davon ist auch die Strömungsgeschwindigkeit im Wohnrohr zu gering, um aktiv schwimmende Formen mitzuführen.

Substrate, auf die *A. marina* nicht mit einer Sistierung der Pumpfähigkeit, sondern oft sogar – wenigstens vorübergehend – mit einer Steigerung der Pumprate reagierten, waren Chlorellen aus einem Spritzwassertümpel, ferner das für Fütterungszwecke gefischte Mikroplankton und Geschlechtszellen von *Mytilus edulis*. Abgelehnt wurde dagegen eine *Dunaliella*-Kultur; bei dieser war sogar eine Giftwirkung nicht auszuschließen.

Ein Substrat, das ich gerne verwandte, war eine Aufschwemmung aus den am Strand verrottenden Algen, die allerdings frisch sein mußte. Den wesentlichen Bestandteil dieser Aufschwemmung dürften Bakterien bilden, die vermutlich überhaupt eine wichtige Rolle für die Ernährung des Wattwurmes spielen. Mit diesen Detritusaufschwemmungen konnte bei Würmern, die nach längerem Aufenthalt im Kunstbau ihre Aktivität eingestellt hatten, sowohl die Pumpfähigkeit als auch die Kotabgabe angeregt werden.

Trotzdem glückte es bislang noch in keinem Fall, den erheblichen Gewichtsverlust zu vermeiden, den die Würmer bei längerem Aufenthalt im Kunstbau erleiden und der nach 2–3 Wochen etwa 15–20 % des Anfangsgewichtes beträgt. Eine hinreichende Ernährung der Würmer im Kunstbau stellt noch ein offenes Problem dar, dessen Lösung sehr wünschenswert wäre. Ich möchte annehmen, daß es mit Hilfe geeigneter Protozoen- oder Bakterienstämme zu lösen ist.

In diesem Zusammenhang mag eine Beobachtung von Interesse sein. Wir hatten ein *Arenicola*-Rohr mit einem Wurm in ein Aquarium gesetzt, in dem wir junge *Nereis virens* beobachteten. Jedesmal, wenn diese Würmer mit feingehackten Stücken gekochter Miesmuschelleber gefüttert wurden, reagierte der Wurm mit einer Verstärkung seiner Pumpfähigkeit, um offensichtlich an der Fütterung dadurch teilzuhaben, daß sich feinste Partikel ablösten und von dem Wurm eingepumpt wurden. Nach einiger

Zeit hatte sich durch die monatelange Zufuhr organischer Substanz in dem Sand, der den Boden des Aquariums bedeckte, eine überaus reichliche Besiedelung mit einem kleinen Ciliaten entwickelt. Vermutlich haben diese Protozoen dadurch, daß ein Teil von ihnen durch die Belüftung des Aquariums aufgewirbelt und dann von dem Wurm angesaugt wurden, zu seiner Ernährung beigetragen. Der Sand in dem Sandbehälter des *Arenicola*-Rohres war dagegen vollkommen frei von Ciliaten. Offensichtlich hatte kein Ciliat in den Sand des Wohnbaues eindringen können. Dieser Wurm verbrachte – unter im übrigen recht ungünstigen Umständen – die Rekordzeit von 5 Monaten im Laboratorium und gab auch noch bis zuletzt Kotstränge ab. Der Wurm konnte sich nur von Substanzen ernährt haben, die ihm mit dem Wasserstrom zugeführt wurden, und es spricht alles dafür, daß er imstande war, sie auszunutzen.

BEOBACHTUNGEN ÜBER DEN CHEMISCHEN SINN

Im Zusammenhang mit den Versuchen über die Ernährung des Wattwurmes im Kunstbau stieß ich auf einen sehr interessanten Hinweis auf die unerwartet hohe Leistungsfähigkeit seiner chemischen Sinne. Der Wurm im Kunstbau erschien als ein geeignetes Versuchsobjekt zur Klärung der Frage, ob er imstande ist, im Meerwasser gelöste organische Substanzen seiner Ernährung nutzbar zu machen. STEPHENS (1968) konnte die Fähigkeit der Aufnahme gelöster organischer Stoffe in neuerer Zeit mit Hilfe von Radio-Isotopen bei verschiedenen Meeresbewohnern nachweisen. Meine Versuche ergaben das Resultat, daß die Würmer auf den Zusatz von organischen Substanzen zum Seewasser regelmäßig mit der Sistierung ihrer Pumpstätigkeit reagierten. Bei der Herabsetzung der Konzentration der organischen Substanzen zeigte sich, daß schon minimale Mengen wirksam sind. Die meisten Versuche wurden mit Zuckerlösungen durchgeführt. Mengen von 0,01 g Saccharose, gelöst in 1 l Seewasser, erwiesen sich als eindeutig wirksam (KRÜGER 1968). Etwas weniger deutlich und wechselnd war der Effekt bei 0,001 g Zucker. Glucose war in den gleichen starken Verdünnungen wirksam, ebenso auch Pepton. Auch eine Lösung von 0,01 g Natriumacetat wirkte in gleicher Weise. Die Sistierung der Pumpstätigkeit durch Substanzen, die physiologisch indifferent sind, ja sogar Nährstoffe darstellen, ist überraschend und läßt vorläufig keine befriedigende Deutung zu. Die Frage, ob diese Substanzen bei noch stärkerer Verdünnung eventuell aktivierend wirken, konnte nicht geklärt werden.

Im Gegensatz zu diesen organischen Substanzen hatten Ammoniumchlorid und Natriumsulfid in der Konzentration von 0,01 g je Liter keinen erkennbaren Effekt. Ebenfalls keine Wirkung zeigte Chinin, das allerdings nur in einer Verdünnung von 0,0001 g je Liter dem Seewasser zugesetzt wurde.

Diese Beobachtung über die unerwartet hohe Empfindlichkeit des chemischen Sinnes der Würmer macht deutlich, daß man bei den Ernährungsversuchen mit unerwarteten sekundären Störungen rechnen muß.

Interessant war es, die Reaktion der Würmer auf die Testlösungen zu beobachten. Sie streckten zunächst ihren Schwanzabschnitt in Richtung auf den Rohreingang und spreizten das letzte Schwanzsegment mit den zahlreich darauf vorhandenen Papillen. Bei Substanzen, die abgelehnt wurden, zogen die Würmer ihren Schwanzabschnitt

schnell ein und verharrten ruhend im horizontalen Teil des Wohnrohres, manchmal über viele Stunden. Von Zeit zu Zeit krochen die Würmer dann im Wohnrohr hoch und vollführten einige Pumpbewegungen. Wenn die abgelehnte Substanz noch vorhanden war, zogen sie sich wieder auf den Grund des Rohres zurück. Enthält das zuströmende Wasser keine Zusätze mehr, nehmen die Würmer sehr bald wieder ihre normale Pumpfähigkeit auf.

Wie schon oben erwähnt, möchte ich vermuten, daß die zahlreichen Papillen, die sich auf dem Schwanzabschnitt, aber auch – weniger dicht – auf dem übrigen Körper befinden, Sitz der chemischen Sinnesorgane und möglicherweise auch anderer Sinnesqualitäten sind.

SCHLUSSBEMERKUNG

Die vorliegende Übersicht über unser derzeitiges Wissen von der Biologie des Wattwurmes soll und kann für ein eingehendes Studium die Lektüre der Originalliteratur nicht ersetzen. Sie offenbart aber die vielen Lücken, die noch in unserer Kenntnis eines so verbreiteten und häufigen Meeresbewohners bestehen.

Es ist anzunehmen, daß die weitere Erforschung des Wattwurmes auch zur Klärung allgemein biologischer Fragen beitragen kann. Schon WELLS machte darauf aufmerksam, daß der Wattwurm ein sehr geeignetes Objekt für viele experimentelle Untersuchungen darstellt.

Ebenso bleibt noch die Rolle des Wattwurmes im Stoffhaushalt der von ihm bewohnten Strandgebiete zu klären. Angesichts seines massierten Auftretens ist anzunehmen, daß er im produktionsbiologischen Geschehen des Watts eine wichtige Rolle spielt.

Nicht alle die zahlreichen Probleme, die sich im Verlauf meiner experimentellen Untersuchungen am Wattwurm ergaben, konnten dargestellt und erschöpfend behandelt werden. Manche Fragen blieben unbeantwortet. Ich hoffe jedoch, daß die vorliegende Zusammenfassung unserer bisherigen Kenntnisse über den Wattwurm eine nützliche Hilfe für die weitere Forschung an diesem Objekt sein wird.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die vorliegende Darstellung bietet eine Zusammenfassung unserer Kenntnisse über die Morphologie, Physiologie und experimentelle Ökologie des Wattwurmes *Arenicola marina* (L.).
2. Morphologie und Lebensweise werden durch einige schematische Zeichnungen verdeutlicht. Ausführlich wird das Problem der Ernährung des Wattwurms behandelt, insbesondere die Frage, welche Rolle die Filtration im Sandstrang des Wohnbaus spielt. An Hand von Laborversuchen wird das Verhalten von *A. marina* in künstlichen Wohnbauten beschrieben.
3. Auf die zahlreichen Lücken, die noch hinsichtlich unserer Kenntnisse über diesen so häufigen und verbreiteten Bewohner der atlantischen Küsten bestehen, wird hingewiesen.

Danksagung. Allen jetzigen und ehemaligen Angehörigen der Biologischen Anstalt Helgoland, die zusammen mit mir gearbeitet haben und jenen, die unsere Arbeit unterstützten, möchte ich meinen herzlichsten Dank aussprechen. Ihre Zahl ist zu groß, um sie alle namentlich aufzuführen zu können. Nennen möchte ich nur meine Frau, die mir von den ersten Versuchen bis zur Niederschrift dieses Manuskriptes eine wichtige Hilfe war.

ZITIERTER LITERATUR

- ASHWORTH, J. H., 1904. *Arenicola*. (The lug-worm). L.M.B.C. Mem. typ. Br. mar. Pl. Anim. **11**, 1-118.
- BARCROFT, H. & BARCROFT, J., 1924. The blood pigment of *Arenicola*. Proc. R. Soc. (B) **96**, 28-42.
- BOHN, M. G., 1902. Des ondes musculaires respiratoires et locomotrices chez les annelides et les mollusques. Bull. Mus. Hist. nat., Paris **8**, 96-102.
- BORDEN, M. A., 1931. A study of the respiration and the function of haemoglobin in *Planorbis corneus* and *Arenicola marina*. J. mar. biol. Ass. U.K. **17**, 709-738.
- BRENNING, U., 1965. Beiträge zum Gonadenzyklus von *Arenicola marina* (Annelida, Polychaeta) im Raum der Wismar-Bucht. Wiss. Z. Univ. Rostock. (Naturw. R.) **14**, 633-643.
- BUDDENBROCK, W. VON, 1912. Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere. Biol. Zbl. **32**, 564-585.
- 1913. Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere. II. Zool. Jb. (Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere) **33**, 441-482.
- 1953. Vergleichende Physiologie: Nervenphysiologie. Birkhäuser, Basel, **2**, 1-396.
- CHAPMANN, G., 1950. On the movement of worms. J. exp. Biol. **27**, 29-39.
- & NEWELL, G. E., 1949. The distribution of lugworms (*Arenicola marina*) over the flats of Withable. J. mar. biol. Ass. U.K. **28**, 627-634.
- DALES, R. P., 1957. Preliminary observations on the role of the coelomic cells in food storage and transport in certain polychaetes. J. mar. biol. Ass. U.K. **36**, 91-110.
- 1958. Survival of anaerobic periods by two intertidal polychaetes, *Arenicola marina* and *Owenia fusiformis*. J. mar. biol. Ass. U.K. **37**, 521-530.
- 1963. Accumulation of haemoglobins by polychaetes. Nature, Lond. **197**, 1302.
- DAM, L. VAN, 1938. On the utilization of oxygen and the regulation of breathing in some aquatic animals. Diss. Groningen, 1-143.
- DAVISON, C., 1891. On the amount of sand brought up by lobworms to the surface. Geol. Mag. **8**, 489-493.
- DUIJN, P. VAN, HARINGA, E. & LIGNAC, G. O. E., 1951. Arenicochrome, a new pigment from *Arenicola*. Experientia **7**, 376-377.
- DUNCAN, N., 1950. Spawning of *Arenicola marina* in captivity. Rep. mar. biol. Stn Port Erin. **62**, 27-29.
- ELIASSEN, E., 1956. The oxygen supply during ebb of *Arenicola marina* in the Danish wadden-sea. Univ. Bergen Årb. (Naturw. R.) **1955** (12), 1-9.
- FLOORKIN, M. C., 1969. Respiratory proteins and oxygen transport. In: Chemical Zoology: Annelida, Echiura, and Sipuncula. Ed. by M. C. FLOORKIN & B. T. SCHEER. Academic Press, New York, **4**, 111-162.
- FRITSCH, R. H., 1954. Zur Struktur und Funktion der Tapete in den Gängen von *Arenicola marina*. Z. Morph. Ökol. Tiere **43**, 94-98.
- HECHT, F., 1932. Der Einfluß organischer Zersetzungstoffe auf das Benthos, dargelegt an Untersuchungen mit marinen Polychaeten, insbesondere *Arenicola marina*. Senckenbergiana **14**, 199-220.
- HOBSON, K. D., 1967. The feeding and ecology of two North Pacific *Abarenicola* species (Arenicolidae, Polychaeta). Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **133**, 343-354.
- HOWIE, D. J. D., 1959. The spawning of *Arenicola marina*. I. The breeding season. J. mar. biol. Ass. U.K. **38**, 395-406.
- 1966. Further data relating to the maturation hormone and its site of excretion in *Arenicola marina*. Gen. comp. Endocr. **6**, 347-361.

- JACOBSEN, V. H., 1967. The feeding of the lugworm, *Arenicola marina*. Quantitative studies. *Ophelia* **4**, 91–109.
- JUST, B., 1924. Über die Nerven- und Muskelphysiologie von *Arenicola marina*. *Z. vergl. Physiol.* **2**, 155–183.
- KENNEDY, G. Y. & DALES, PH. R., 1958. The function of the heart-body in polychaetes. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **37**, 15–31.
- KERMACK, D. M., 1955. The anatomy and physiology of the gut of the polychaete *Arenicola marina*. *Proc. zool. Soc. Lond.* **125**, 347–381.
- KORRINGA, P., 1951. The shell of *Ostrea edulis* as a habitat. *Archs. néerl. Zool.* **10**, 32–152.
- KRÜGER, F., 1957. Der Wohnbau von *Arenicola* als Filtereinrichtung. *Naturwissenschaften* **44**, 597.
- 1958a. Wovon lebt der Sandwurm? *Umschau* **58**, 492–494.
- 1958b. Zur Atmungsphysiologie von *Arenicola marina*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **6**, 193–201.
- 1959. Zur Ernährungsphysiologie von *Arenicola marina*. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **22**, 115–120.
- 1960. Zur Wirkungsweise des Hämoglobins. *Versuche an Arenicola*. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **23**, 348–351.
- 1962. Experimentelle Untersuchungen zur ökologischen Physiologie von *Arenicola marina*. *Kieler Meeresforsch.* **18**, 93–96.
- 1964a. Versuche über die Abhängigkeit der Atmung von *Arenicola marina* (Annelides Polychaeta) von Größe und Temperatur. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **10**, 38–63.
- 1964b. Messungen der Pumpfähigkeit von *Arenicola marina* im Watt. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **11**, 70–91.
- 1968. Zur Sinnesphysiologie von *Arenicola marina*. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **31**, 166–171.
- 1969. Über den Angriffspunkt der Kohlenoxyd-Vergiftung bei *Arenicola marina*. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **32**, 644–648.
- & ZIEGELMEIER, E., 1963. Die Biologie von *Arenicola*. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **26**, 470–471.
- KÜHL, H., 1965. Köderwürmer in den Mägen von Elb-Stinten. *Inf. Fischw.* **12**, 19.
- LAMARCK, J. B. DE, 1818. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Paris.
- LONGBOTTOM, M. R., 1970a. Distribution of the digestive enzymes in the gut of *Arenicola marina*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **50**, 554–580.
- 1970b. The distribution of *Arenicola marina* with particular reference to the effects of particle size and organic matter of the sediments. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **5**, 105–112.
- NEWELL, G. E., 1948. A contribution to our knowledge of the life history of *Arenicola marina*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **27**, 554–580.
- 1949. The later larval life of *Arenicola marina*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **28**, 635–639.
- OGLESBY, L. C., 1969. Inorganic components and metabolism; ionic and osmotic regulation: Annelida, Sipuncula, and Echiura. In: *Chemical Zoology: Annelida, Echiura, and Sipuncula*. Ed. by M. C. FLORKIN & B. T. SCHEER. Academic Press, New York, **4**, 211–310.
- PATEL, S. & SPENCER, C. P., 1963. The oxydation of sulphide by mean of haem compounds from the blood of *Arenicola marina*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **43**, 167–176.
- REID, M., 1929. On some factors limiting the habitat of *Arenicola marina*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **16**, 109–116.
- REMMERT, H., 1968. Über Poikilosmotie und Isosmotie. *Z. vergl. Physiol.* **65**, 424–427.
- ROCHE, J., 1961. Mise en évidence de molécules d'hémoglobine et de ferritine dans certaines cellules d'*Arenicola marina*. *C. r. heb. Séanc. Acad. Sci., Paris* **252**, 3886–3887.
- SMIDT, E. L. B., 1951. Animal production in the Danish Waddensea. *Meddr Kommn. Danm. Fisk.-og Havunders. (Ser. Fiskeri)* **11**, 1–147.
- STEPHENS, G. C., 1968. Dissolved organic matter as a potential source of nutrition for marine organisms. *Am. Zool.* **8**, 95–106.
- STRAATEN, L. M. J. U. VAN, 1952. Biogene texture and the formation of shell beds in the Dutch wadden sea. *Proc. K. ned. Akad. Wet. (B)* **55**, 500–516.
- 1956. Composition of shell beds formed in tidal flat environment in the Netherlands and in the Bay of Arcachon. *Geologie Mijnb.* **18**, 209–226.

- STRUNK, C., 1930. Beiträge zur Exkretionsphysiologie der Polychaeten *Arenicola marina* und *Stylaroides plumosus*. Zool. Jb. (Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere) **47**, 259–290.
- 1932. Über das Vorhandensein und die Aufgaben des Harnstoffs in der Leibeshöhlenflüssigkeit des Polychaeten *Arenicola marina*. Zool. Jb. (Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere) **52**, 216–222.
- 1935. Über das Vorkommen des Fermentes Urease in der Leibeshöhlenflüssigkeit und in den Geweben des Polychaeten *Arenicola marina*. Zool. Anz. **109**, 297–299.
- THAMDRUP, H. M., 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. Meddr Kommn. Havunders. (Ser. Fiskeri) **10** (2), 1–125.
- TOULMOND, A., 1970a. La fixation de l'oxygène par le sang chez l'Arénicole (*Arenicola marina*). C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris **270**, 1368–1371.
- 1970b. La fixation du dioxyde de carbone par le sang chez l'Arénicole (*Arenicola marina*). C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris **270**, 1487–1490.
- VLÈS, FR., 1923. Notes sur les propriétés spectrales de l'hémoglobine des annélides. Arch. Phys. biol. **2**, 1–24.
- WEBER, R. E., 1970. Relations between functional and molecular properties of annelid haemoglobin. Interaction between haems in the haemoglobin of *Arenicola marina*. Comp. Biochem. Physiol. **35**, 179–190.
- WELLS, G. P., 1944a. Mechanism of burrowing in *Arenicola marina*. Nature, Lond. **154**, 396.
- 1944b. The parapodia of *Arenicola marina*. Proc. zool. Soc. Lond. **141**, 100–116.
- 1945. The mode of life of *Arenicola marina*. J. mar. biol. Ass. U.K. **26**, 170–207.
- 1949. Respiratory movements of *Arenicola marina*: Intermittent irrigation of the tube, and intermittent aerial respiration. J. mar. biol. Ass. U.K. **28**, 447–464.
- 1950. The anatomy of the body wall and appendages in *Arenicola marina*, *A. claparedii* and *A. ecaudata*. J. mar. biol. Ass. U.K. **29**, 1–44.
- 1952. The proboscis apparatus of *Arenicola*. J. mar. biol. Ass. U.K. **31**, 1–28.
- 1954. The mechanisms of proboscis movement in *Arenicola*. Q. Jl microsc. Sci. **95**, 251–270.
- 1957. The sources of animal behaviour. Rep. Smithson. Instn **1956**, 415–429.
- 1959. The genera of Arenicolidae (Polychaeta) Proc. zool. Soc. Lond. **129**, 301–314.
- 1961. How lugworms move. In: The cell and the organism. Ed. by J. A. RAMSAY & V. B. WIGGLESWORTH. Univ. Press, Cambridge, 209–233.
- 1963. Barriers and speciation in lugworms. Publ. Syst. Ass. **5**, 79–98.
- 1964. Temperature, taxonomic technique and the zoogeography of lugworms (Arenicolidae, Polychaeta). Helgoländer wiss. Meeresunters. **10**, 404–410.
- 1966. The lugworm (*Arenicola*) – a study in adaptation. Neth. J. Sea Res. **3**, 294–313.
- , LEDINGHAM, I. C. & GRGORY, M., 1940. Physiological effects of a hypotonic environment. I. The action of hypotonic salines on isolated rhythmic preparations of polychaete worms. J. exp. Biol. **17**, 337–352.
- WERNER, B., 1954. Eine Beobachtung über die Winterwanderung von *Arenicola marina* (Polychaeta sedentaria). Helgoländer wiss. Meeresunters. **5**, 93–102.
- 1956. Über die Winterwanderung von *Arenicola marina* (Polychaeta sedentaria). Helgoländer wiss. Meeresunters. **5**, 353–378.
- WITHEAR, M., 1953. The stomatogastric nervous system of *Arenicola*. Q. Jl microsc. Sci. **94**, 293–302.
- ZIEGELMEIER, E., 1964. Über die Wohnbau-Form von *Arenicola marina* L. (Freilegung von Gängen in situ mit Hilfe eines Stechkastens). Helgoländer wiss. Meeresunters. **11**, 157–160.

Anschrift des Autors: Prof. Dr. F. KRÜGER
 Biologische Anstalt Helgoland
 (Zentrale)
 2 Hamburg 50
 Palmaille 9
 Bundesrepublik Deutschland