

## Zur Ökologie von *Pomatoceros triqueter* (Serpulidae, Polychaeta)

### II. Einflüsse der Temperatur auf Toleranz, Tubusregeneration, Sauerstoffverbrauch und Filtrierleistung

K. KLÖCKNER

*Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale);  
Palmaille 9, D-2000 Hamburg 50, Federal Republic of Germany*

**ABSTRACT:** On the ecology of *Pomatoceros triqueter* (Serpulidae, Polychaeta). II. Influence of temperature on tolerance, regeneration of the tube, oxygen consumption and filtration activity. Based on previous studies (Klößner, 1976b) dealing with field investigations on breeding season, choice of substratum, growth and mortality of the sessile filter-feeding tube worm *Pomatoceros triqueter* in Helgoland waters (southern North Sea), data from laboratory experiments on the physiological potential of the polychaete in regard to temperature are presented. Adult worms tolerated temperatures from  $-3^{\circ}\text{C}$  (24 h LT 28) to  $30^{\circ}\text{C}$  (24 h LT 50) when heated or cooled in steps of  $1^{\circ}\text{C d}^{-1}$ ; a two-week period of acclimation within  $6^{\circ}$  to  $18^{\circ}\text{C}$  did not change their tolerance. Standard oxygen consumption and regeneration of the calcareous tube were found to be dependent on temperature, body weight and food supply; acclimation periods of two weeks had no significant influence. Highly increasing metabolic rates were noted between  $6^{\circ}$  and  $18^{\circ}\text{C}$  ( $Q_{10}$ -values up to 6) and a maximum was found between  $20^{\circ}$  and  $24^{\circ}\text{C}$  ( $0.32\ \mu\text{g O}_2\ \text{mg}^{-1}\text{h}^{-1}$  and  $10.2\ \mu\text{g CaCO}_3\ \text{mg}^{-1}\text{d}^{-1}$ ); tube regeneration followed a non-linear regression of  $y = ax^{-b}$  when compared to body weight and was reduced by starving animals to less than 50% within 15 days. Filtration activity of *P. triqueter*, however, was found to be highly independent of temperature from  $12^{\circ}$  to  $24^{\circ}\text{C}$ ; maximum activity was  $1\ \text{ml mg}^{-1}\ \text{h}^{-1}$  (all data refer to fresh weight). For comparisons with the results of previous field investigations on *P. triqueter* some intraspecific correlations of the different parameters employed (tube sizes, fresh and dry weight) are presented as exponential functions of  $y = ax^b$ .

### EINLEITUNG

Eine Analyse des ökologischen Faktorengefüges, welches das Verhalten einer Art bestimmt, kann durch Untersuchungen sowohl im Freiland als auch im Laboratorium erfolgen: Standort- und Lebensraumbesichtigungen bei gleichzeitiger Analyse exogener Bedingungen führen uns die ökologische Gesamtsituation vor Augen und vermitteln ein Bild von der ökologischen Existenz der Art. Demgegenüber gestatten gezielte Laborexperimente die quantitative Differenzierung einzelner Umweltfaktoren und vermitteln Einblicke in die physiologische Potenz einer Spezies. Sollen ursächliche ökologische Zusammenhänge aufgedeckt werden, so müssen kombinierte Untersuchungen im Biotop und Laboratorium durchgeführt werden (Kinne, 1956).

In diesem Sinne vermittelte der erste Beitrag zur Ökologie von *Pomatoceros triqueter* anhand von Freilanduntersuchungen Einblicke in Reproduktionsablauf, Substratwahl, Wachstum und Mortalität der Art bei Helgoland, mit welchem versucht wurde, Abhängigkeiten vom Jahresgang wichtiger Umweltfaktoren wie Salzgehalt, Licht, Temperatur und Nahrungsangebot darzustellen (Klöckner, 1976 b). Ausführlich wurde dabei auf zahlreiche In-situ-Untersuchungen anderer Autoren aus dem nordwestatlantisch-mediterranen Lebensraum der Art eingegangen.

Während über die ökologische Gesamtsituation einiger Serpulidenarten, darunter *Pomatoceros triqueter*, bereits umfangreiche Kenntnisse vorliegen, wissen wir über physiologische Reaktionen dieser Arten auf einzelne oder mehrere im Labor kontrollierte Umweltfaktoren nur sehr wenig. Bisher wurde lediglich die Filtrierleistung einiger Serpulimorpha, darunter *P. triqueter* (Dales, 1957), die Temperaturtoleranz von vier *Spirorbis* spp. (De Silva, 1967), die Tubusregeneration von *Hydroides brachyacantha* und *Eupomatus dianthus* in Abhängigkeit von Salinität und Körpergewicht (Neff, 1969), sowie die Gametogenese von *H. dianthus* unter dem Einfluß der Temperatur und anderer Faktoren (Leone, 1970) untersucht.

Der vorliegende zweite Beitrag zur Ökologie von *Pomatoceros triqueter* befaßt sich mit Laboruntersuchungen über die Einflüsse natürlicher Umweltfaktoren, insbesondere der Temperatur, auf Aspekte der Toleranz, des Stoffwechsels und der Aktivität sowie des Adaptationsvermögens und versucht damit, erstmals einen umfassenden Einblick in das physiologische Potential einer Serpulidenart gegenüber dem Faktor Temperatur zu vermitteln.

## MATERIAL UND METHODEN

### Herkunft und Hälterung der Versuchstiere

Alle Versuchstiere wurden im Gebiet der Helgoländer Nordreede aus 10 m Wassertiefe durch Schwimmtaucher erbeutet (vgl. Klöckner, 1976b; Abb. 1). *Pomatoceros triqueter* siedelt dort zahlreich auf Buntsandsteingeröll. Für Versuchszwecke wurden frisch eingesammelte, faustgroße Steine mit nicht zu dichten Aggregationen bis 300 Tieren ausgewählt, deren Fremdbewuchs entfernt wurde. Die Versuchstiere wurden in belüfteten, den natürlichen Lichtverhältnissen entsprechend abgedunkelten bis 10 l fassenden Glasgefäßen mit filtriertem Nordseewasser (Milliporefilter, 0,22  $\mu$ m Porenweite; 30 ‰ bis 33 ‰ S) gehältert und täglich mit ausreichenden Mengen der einzelligen Grünalge *Dunaliella* sp. gefüttert. Die Temperaturregelung erfolgte über Wasserbäder im Genauigkeitsbereich von  $\pm 0,1$  °C (Ultrakryostaten, Fa. Colora, Lorch). Entsprechend der Versuchstemperatur und der Anzahl Tiere im Gefäß wurde das Meerwasser häufig gewechselt.

### Ökologische Daten: Korrelationen von Körpergrößen

Aus In-situ-Experimenten des ersten Teils dieser Arbeit (Klöckner, 1976 b) liegen Daten über das jahreszeitliche Röhrenwachstum von *Pomatoceros triqueter* bei

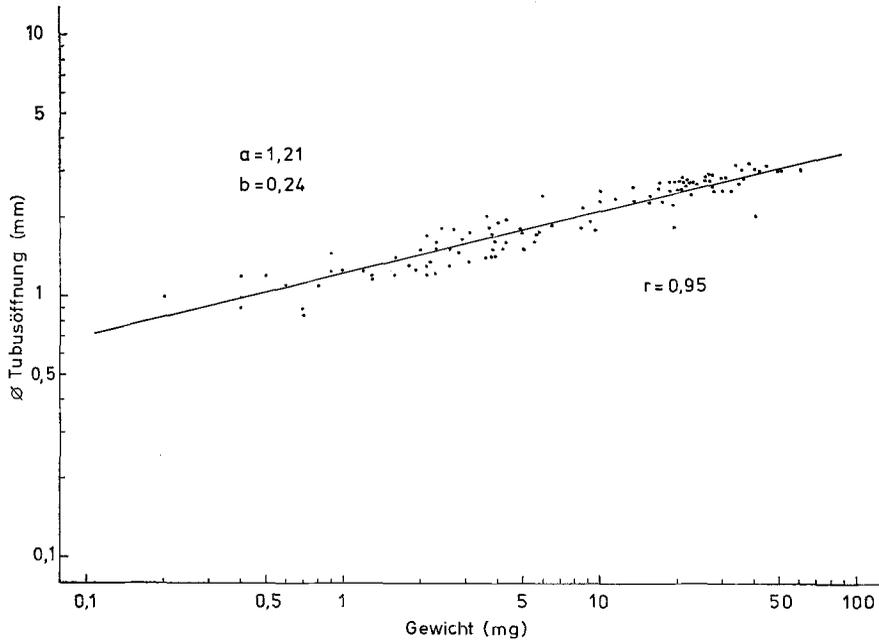


Abb. 1: *Pomatoceros triqueter*. Korrelation zwischen Körpernaßgewicht und Durchmesser der Tubusöffnung. Es gilt die Beziehung  $y = ax^b$ . a, b: allometrische Parameter, r = Korrelationskoeffizient. n = 123 Wertepaare. (Proben vom Juni 1974 aus der Helgoländer Reede)

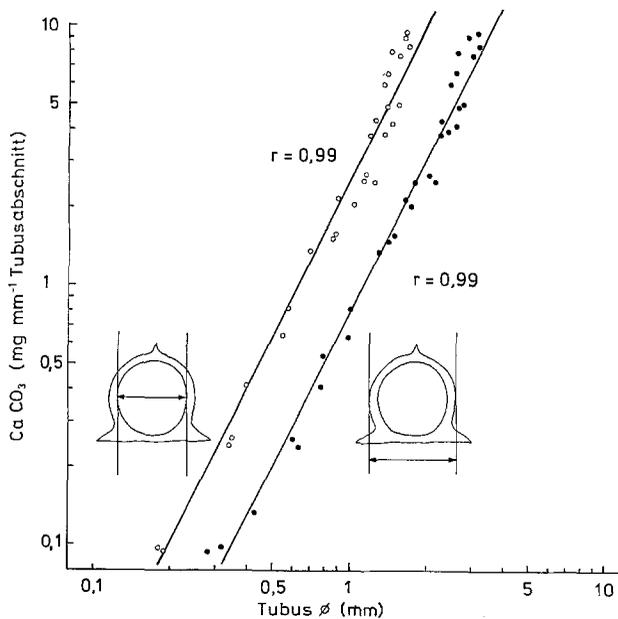


Abb. 2: *Pomatoceros triqueter*. Korrelation zwischen Tubusdurchmesser und Materialmenge. Es gilt die Beziehung  $y = ax^b$ . a, b: allometrische Parameter.  $\emptyset$  innen:  $y = 2,5x^{2,0}$ ;  $\emptyset$  außen:  $y = 0,8x^{2,0}$ . r = Korrelationskoeffizient. n = 30 Wertepaare. (Proben von Bewuchsplatten aus der Helgoländer Reede)

Helgoland vor. Um die Ergebnisse der vorliegenden Laboruntersuchungen, welche sich auf das Körpermaßgewicht der Tiere beziehen, mit den Verhältnissen im Habitat vergleichen zu können, wurden Bezugsgrößen zwischen den verschiedenartigen Körpergrößen aufgestellt:

- (1) Eine Korrelation zwischen Länge ( $x$ ) und äußerem Durchmesser der Tubusöffnung ( $y$ ) ließ sich nach  $y = 0,2 x^{0,7}$  aufstellen (Klöckner, 1976 b; Abb. 11). Entsprechende Werte ergaben sich auch für die Tubusgrößen der Serpulide *Hydroides norvegica* (Klöckner, 1976 a; Abb. 31).
- (2) Auch die Beziehung zwischen Körpermaßgewicht und äußerem Durchmesser der Tubusöffnung konnte nach  $y = ax^b$  beschrieben werden (Abb. 1).
- (3) Das Verhältnis von Tubusdurchmesser und zugehöriger Materialmenge folgte ebenfalls einer nichtlinearen Korrelation von  $y = ax^b$  (Abb. 2). Die Gewichtsbestimmung des  $\text{CaCO}_3$  in 3 bis 6 mm langen Röhrenabschnitten erfolgte komplexometrisch nach Schwarzenbach (1957).

### Bestimmung des Körpergewichts

Das Körpermaßgewicht einzelner Würmer wurde nach Abtropfen auf einer Fließpapierunterlage mit Hilfe einer Halbmikroanalysenwaage ermittelt. Als brauchbare Methode zur quantitativen Erfassung einer Aggregation vieler Tiere — ohne sie mechanisch aus den Röhren präparieren zu müssen — erwies sich die Zugabe einiger Tropfen Formol in das Experimentierwasser. Innerhalb etwa 30 min verließen alle Tiere ihre Röhren "von selbst" (vgl. die Einwirkung letaler Temperaturen).

Um Vergleiche mit physiologischen Leistungen anderer Organismen zu ermöglichen, wurde zusätzlich das Trockengewicht der Würmer in Größenklassen zwischen 20 und 32 mg Feuchtgewicht ermittelt. Nach 54 h bei 70 °C ergab sich ein mittlerer Trockensubstanzanteil von 22,7 %; kleinere Tiere hatten dabei einen geringeren Trockenanteil als größere (Klöckner, 1976 a; Tab. 24).

### Präparation und Hälterung von röhrenlosen Würmern

*Pomatoceros triqueter* verläßt unter natürlichen Umweltverhältnissen seine Wohnröhre nicht und kann auch nicht ohne Zerstörung der Röhre aus ihr entfernt werden. Für einige Versuche (Temperaturtoleranz, Tubusregeneration und Sauerstoffverbrauch) war es erforderlich, röhrenlose Tiere heranzuziehen. Als zweckmäßig erwies es sich, die Würmer folgendermaßen aus ihrer Röhre zu entfernen: Zunächst wurde das Substrat (Buntsandstein) mitsamt der Röhre vom Hinterende her mit einem Skalpell stückchenweise abgebröckelt, bis die Bruchstelle den Durchtritt des ganzen Wurms gestattete. Daraufhin konnte der Wurm von vorn her mit einem kolbenförmig zugeschmolzenen Nylonfaden durchgestoßen werden. Das eingeschlagene Operkulum schützte dabei die empfindliche Tentakelkrone. Eine ähnliche Methode beschrieb Neff (1969) für die Präparation der Serpuliden *Eupomatus dianthus* und *Hydroides brachyacantha*. Für Versuchszwecke dienten nur vollkommen unversehrte Tiere.

Die empfindlichen röhrenlosen Würmer wurden, gefüttert mit *Dunaliella* sp., in "Siebkäfigen" gehältert, welche aus handelsüblichen Teesieben aus PVC ( $\phi$  70 mm, Tiefe 35 mm, Maschenweite 0,6 mm) angefertigt waren, deren Stiele entfernt worden waren. Diese Siebe konnten jeweils zahlreiche Tiere aufnehmen und schwammen, bis zum Rand eingetaucht, an der Oberfläche von abgedunkelten, zylindrischen Glasgefäßen mit 1 l filtriertem Meerwasser, das über Glaskapillaren belüftet wurde. Auf diese Weise wurde den Würmern ein ausreichender Wasserkörper geboten, in welchem sie jederzeit leicht verfügbar waren. Kot und andere Verunreinigungen sammelten sich am Boden der Gefäße und vermieden Verstopfungen der Tentakelkronen, welche bei röhrenlosen Tieren ständig zur Filtrierstellung entfaltet sind. Bei sorgsamer Hälterung hielten sich die Würmer gefüttert oder ungefüttert viele Wochen am Leben.

### Nahrung: *Dunaliella*-Kulturen

Während der Hälterungs- und Versuchszeit wurden die Würmer – mit und ohne Röhre – ausschließlich mit Suspensionen der einzelligen Grünalge *Dunaliella* sp. gefüttert. Die Fütterung erfolgte täglich und war so bemessen, daß den Tieren zur Zeit der Fütterung eine Algen-Konzentration von etwa  $20 \times 10^6$  Zellen  $l^{-1}$  zur Verfügung stand. Diese Konzentration erbrachte bei 12 °C maximale Filtrierleistungen (Klößner, unveröffentlicht).

Die Algen wurden nach einer modifizierten Methode von Thomas & Dumas (1970)\* bei Dauerbeleuchtung einer Tageslicht-Neonröhre und Zimmertemperatur (22 ° bis 25 °C) in Sterilisationsflaschen mit 5 l unbelüfteter Nährlösung kultiviert. Unter diesen Bedingungen wuchsen die Algen gewöhnlich innerhalb drei bis vier Wochen von anfänglich  $50 \times 10^6$  Zellen  $l^{-1}$  auf eine Dichte von 2000 bis  $3000 \times 10^6$  Zellen  $l^{-1}$ , also auf das 40- bis 60fache heran. Die Dichte der Kulturen und Futterlösungen wurde mit einem Coulter-Counter-Gerät bestimmt.

Bei der Verfütterung wurden Algenkulturen der "log"-Phase verwendet (mittlerer Zelldurchmesser etwa  $6 \mu m$ ). Für eine 3 Wochen alte Kultur ergab sich ein mittleres Trockengewicht von 0,12 mg  $10^6$  Zellen mit einem Kohlenstoffanteil von 21,7 % und einem Stickstoffgehalt von 3,0 % (gaschromatographische Analyse mit Hilfe eines C-N-Analyzers; vgl. Klößner, 1976 a).

### Mortalitätskriterien zur Bestimmung der Temperaturtoleranz

Als willkürliches Mortalitätskriterium für die Hitzetoleranz von röhrenlosen Würmern wurde die irreversible Einfaltung der Filamente angesehen, welche sich nach einigen Stunden meist vom Tentakelträger lösten. Der Hitzetod des Rumpfes stellte sich jedoch gewöhnlich erst in bis 4 C° höheren Temperaturen ein.

\* Zusammensetzung der Nährlösung ( $l^{-1}$  Meerwasser): 200 mg  $KNO_3$ , 20 mg  $K_2HPO_4$ , 5 mg  $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ , 0,5 mg  $MnSO_4 \cdot H_2O$ , 40 mg  $Na_2EDTA$ .

Zur Ermittlung der Toleranz von Würmern in ihren natürlichen Wohnröhren diente ein anderes Mortalitätskriterium: das "freiwillige" Verlassen der Röhre (vgl. die Einwirkung von Formol). Wie bei röhrenlosen Tieren war dieses Verhalten immer mit einer irreversiblen Schädigung der Tentakelkrone, jedoch nur selten mit dem Tod des Rumpfes verbunden. Da *Pomatoceros triqueter* seine Röhre zeitlebens weder selbständig erneut beziehen noch vollständig regenerieren kann, sobald das Tier daraus entfernt worden ist oder sie verlassen hat (Faouzi, 1931), bot sich hier ein biologisch sinnvolles Mortalitätskriterium an.

Zur Bestimmung der Temperaturtoleranz befanden sich die röhrenlosen Würmer in Gruppen zu 5 bis 25 Tieren in 900 ml filtriertem belüfteten Meerwasser in den erwähnten Siebkäfigen (s. o.), während die Toleranz von Würmern mit Tubus an Aggregationen von etwa 100 bis 300 Tieren auf natürlichem Buntsandsteinsubstrat in Gefäßen mit 5 l Meerwasser gemessen wurde.

Während des Versuchs wurden die Tiere stufenweise in Schritten von  $1\text{ }^{\circ}\text{C d}^{-1}$  an letale Temperaturbereiche herangeführt. In nichtletalen Temperaturen bis  $25\text{ }^{\circ}\text{C}$  erfolgte die Veränderung gelegentlich in Schritten bis  $5\text{ }^{\circ}\text{C d}^{-1}$ . Abweichend von diesem Schema wurde ferner die Toleranz bei rapider Erwärmung in Schritten von  $1\text{ }^{\circ}\text{C h}^{-1}$  untersucht. Jeweils nach Ablauf der temperaturkonstanten Phase wurde frisches Meerwasser verabreicht; während des Versuchs blieben die Tiere ungefüttert.

Als Toleranzkriterium diente die Temperatur einer Sterblichkeit von 50 % der untersuchten Individuen (24 h LT 50 bzw. 1 h LT 50 in  $^{\circ}\text{C}$ ). Dieser Wert wurde graphisch aus der relativen Summenhäufigkeit der Mortalität ermittelt.

### Analyse des Tubusregenerats

Unter den mineralischen Bestandteilen der Röhren verschiedener Serpulidenarten, darunter *Pomatoceros triqueter*, fanden Bornhold & Milliman (1973) in Abhängigkeit genetischer und umweltbedingter Faktoren überwiegend Aragonit ( $\text{CaCO}_3$ ) sowie magnesiumhaltigen Calcit ( $\text{CaCO}_3$  mit  $\text{MgCO}_3$ ). Im Tubusregenerat von *P. triqueter* (Hedley, 1956), *Eupomatus dianthus* und *Hydroides brachyacantha* (Neff, 1969) wurde jedoch ausschließlich Aragonit mit sehr seltenen Spuren Mg-haltigen Calcits nachgewiesen. Tubus und Regenerat wurden von diesen Autoren qualitativ histochemisch (Hedley) oder quantitativ spektrophotometrisch (Bornhold & Milliman; Neff) analysiert.

Die eigene Analyse des Röhrenregenerats von *Pomatoceros triqueter* erfolgte komplexometrisch nach Schwarzenbach (1957) mit 0,001 n EDTA in  $\text{Ca}^{2+}$ -Äquivalenten von  $\text{CaCO}_3$ . Etwa im Regenerat vorhandenes Magnesium wurde bei dieser Methode als Calcium erfaßt. Die organische Komponente im Regenerat blieb unberücksichtigt.

Die Regenerationsraten der Würmer wurden über Zeitspannen von 6 bis 19 Tagen an identischen Individuen täglich gemessen. Die Tiere befanden sich in Gruppen zu 5 bis 25 etwa gleichschweren Exemplaren in den erwähnten Siebkäfigen (s. o.) in 900 ml belüftetem filtriertem Meerwasser. Ein Analysenwert erfaßte jeweils das nach 24 h gemeinsam von einer Gruppe gebildete Regenerat, welches 2fach mit 0,01 n

Natronlauge gespült, in 1 n erhitzter Salzsäure gelöst und nach Vorschrift titriert wurde.

### Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs

Zur Messung des Sauerstoffverbrauchs dienten gasdichte, volumengeeichte zylindrische Plexiglaskammern, gefüllt mit etwa 200 ml filtriertem, luftgesättigten Meerwasser. In jede Kammer war ein PVC-Käfig mit 5 etwa gleichschweren röhrenlosen Würmern eingegeben. Dieser Käfig war aus einem kommerziellen Teesieb (s. o.) und einer transparenten Bodenplatte aus PVC gefertigt, welche das Sieb von unten abschloß. Ein Magnetrührstab am Boden der Kammer sorgte für gleichmäßige Turbulenz, ohne die Würmer im Käfig zu stören. In Temperaturen zwischen 10 ° und 18 °C betrug die Zeitspanne einer Messung jeweils 20 h, in Temperaturen bis 26 °C hingegen 15 h. Anfangs- und Endkonzentration des Sauerstoffs wurde nach Winkler in jeweils 2 Proben zu 50 ml bestimmt. Die Differenz der Mittelwerte wurde als der durchschnittliche Sauerstoffverbrauch der Individuen betrachtet.

Nach Möglichkeit wurden für die Messungen zwischen 10 ° und 26 °C identische Tiere verwendet. Versehrte Exemplare wurden jedoch durch bereitgestellte neue Tiere derselben Akklimatisationsstufe ersetzt. Außerhalb der Meßzeiten befanden sich die Würmer, entsprechend ihrer Akklimatisierungstemperatur, gefüttert mit *Dunaliella* sp., in den erwähnten Siebkäfigen (s. o.).

### Bestimmung der Filtrierleistung

Die Filtrierleistung von *Pomatoceros triqueter* wurde in 5 Temperaturstufen zwischen 10 ° und 27 °C anhand der Klärung von Algensuspensionen gemessen. Für die Untersuchung wurden Aggregationen bis zu 180 adulten Tieren auf natürlichem Buntsandsteinsubstrat verwendet. Während der Exposition von 0,5 (1) h stand jeder Gruppe konstant 800 ml Suspension der einzelligen Grünalge *Dunaliella* sp. in der Ausgangskonzentration von etwa  $20 \times 10^6$  Zellen  $l^{-1}$  zur Verfügung. Für die homogene Verteilung der Algen im zylindrischen Glasgefäß sorgte eine kräftige Belüftung über Glaskapillaren. Anfangs- und Endkonzentration der Zellen wurden mit einem Coulter-Counter-Gerät bestimmt; jeder Messung lag das Mittel von 3 Zählungen zu 0,5 ml Suspension zugrunde (Öffnungsdurchmesser der Meßkapillare: 100  $\mu$ m). Für alle Temperaturstufen lagen jeweils 3 aufeinander folgende Messungen einer Individuengruppe vor. In jeder Stufe war den Tieren Gelegenheit geboten, sich 24 h zuvor an die Temperaturerhöhung anzupassen. Im Anschluß an die Messungen in der höchsten Temperaturstufe (27 °C) wurden die Tiere gezählt und gewogen.

Die Berechnung der Filtrierraten (Quayle, 1948; in: Coughlan, 1969) erfolgte nach:

$$m = \frac{M}{nt} \ln \frac{\text{conc}_0}{\text{conc}_t}$$

m = mittlere Filtrierrate (ml  $mg^{-1}h^{-1}$ ),

M = Suspensionsvolumen (ml),

n = Körpernaßgewicht (mg),

t = Exposition (h)

conc<sub>0</sub> bzw. conc<sub>t</sub> = Anfangs- bzw. Endkonzentration der Algen (Zellen  $ml^{-1}$ )

## TEMPERATURTOLERANZ

Bei physiologischen Reaktionen mariner Evertebraten gegenüber der Temperatur unterscheidet man gewöhnlich Aspekte der Toleranz von Aspekten des Stoffwechsels und der Aktivität innerhalb der Toleranzspanne. Hierbei umfaßt der Stoffwechsel den integrierten Umsatz von Energie und Substanz, und die Aktivität repräsentiert das Ergebnis dieser Koordination (Kinne, 1970). Um einen Einblick in die thermischen Reaktionen von *Pomatoceros triqueter* zu erhalten, wurden deshalb zunächst die Temperaturtoleranz und danach, innerhalb physiologischer Temperaturbereiche von 6 ° bis 27 °C drei Prozesse des Stoffwechsels und der Aktivität (Tubusregeneration, Sauerstoffverbrauch und Filtrierleistung) adulter Würmer untersucht. Gleichzeitig sollte geklärt werden, inwieweit langfristige Temperaturanpassungen zu veränderten Reaktionen führten, die als "nichtgenetische Adaptation" (Kinne, 1963) zu deuten wären.

### Hitzetoleranz und Adaptationsvermögen

Die obere Toleranzgrenze wurde zunächst an röhrenlosen Würmern bestimmt, die im März 1971 (Habitattemperatur: 3,4 °C) erbeutet worden waren. Um zu erkennen, ob sich in der Hitzetoleranz Adaptation einstellen würde, wurden 3 Gruppen von Tieren 12 bis 14 Tage bei *Dunaliella*-Fütterung an 6 °, 12 ° bzw. 18 °C akklimatisiert und dann einer stufenweisen Erwärmung von 1 C° d<sup>-1</sup> ausgesetzt (Abb. 3).

In zwei weiteren Untersuchungen wurde danach die Hitzetoleranz von Würmern getestet, die in ihren Röhren belassen worden waren. Nach der Erbeutung im Januar 1972 bzw. im Februar 1975 (Wassertemperatur: 3 ° bzw. 4 °C) wurden die Tiere bei Habitattemperatur wenige Tage an die Versuchsbedingungen angepaßt und unmittelbar darauf stufenweise erwärmt. Um die Bedeutung der Einwirkungszeit letaler Temperatur auf die Toleranz zu ermessen, erfolgte die Erwärmung hier in unterschiedlich schnellen Schritten von 1 C° d<sup>-1</sup> bzw. 1 C° h<sup>-1</sup> (Abb. 4).

Die durchschnittliche Hitzetoleranz der röhrenlosen Würmer betrug 29,9 °C (Abb. 3). Die geringe Variation der einzelnen 24 h LT 50-Werte hinsichtlich der Akklimatisation zeigte, daß die Toleranzgrenze nicht signifikant verändert worden war. Unter gleichen Bedingungen (Erwärmung in Stufen von 1 °C d<sup>-1</sup>) tolerierten die im Tubus belassenen Würmer etwa gleich hohe Temperaturen (24 h LT 50:30,2 °C; Abb. 4 a), wobei allerdings auf die unterschiedlichen Mortalitätskriterien verwiesen werden muß. Inwieweit die Toleranz von der Expositionsdauer letaler Temperaturen abhängig war, geht aus Abbildung 4 b hervor: Die vielfach schnellere Erwärmung in Schritten von 1 C° h<sup>-1</sup> erweitert die Hitzetoleranz signifikant um 1,5 C° auf 31,5 °C.

### Kältetoleranz

Ein vollständiges Bild über die Kältetoleranz adulter *Pomatoceros triqueter* konnte mit Hilfe einer der Hitzetoleranz entsprechend angewandten Methode (Ab-

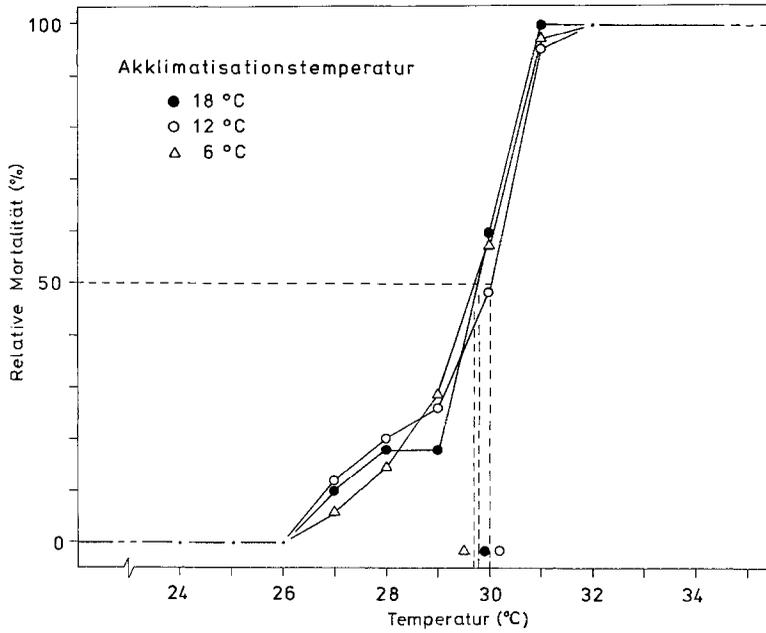


Abb. 3: *Pomatoceros triqueter*. Hitzetoleranz in Abhängigkeit von der Akklimationstemperatur bei Erwärmung um  $1\text{ }^{\circ}\text{C d}^{-1}$  (röhrenlose Würmer). Gestrichelt: 24 h LT 50-Werte in  $^{\circ}\text{C}$ .  $N = 170$  Individuen. (Belüftetes filtriertes Nordseewasser, 30 bis 33‰ S, wie bei allen folgenden Abb.)

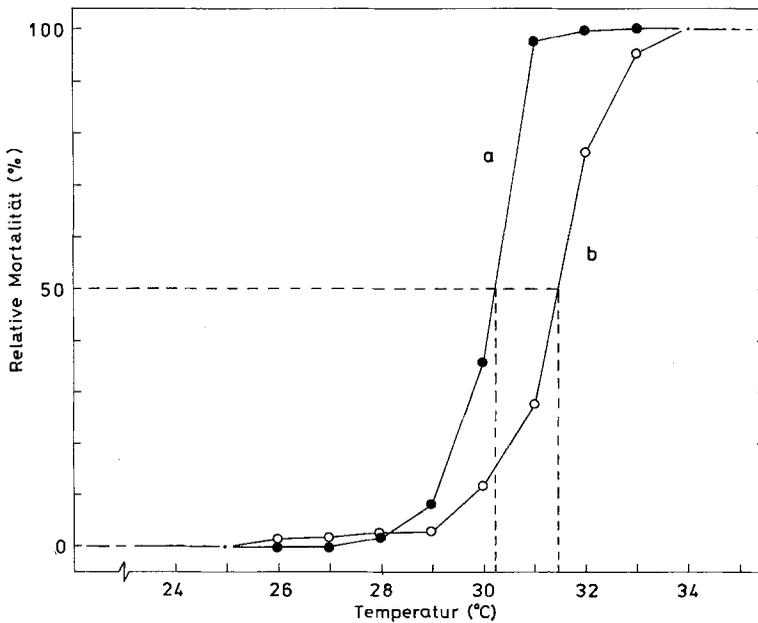


Abb. 4: *Pomatoceros triqueter*: Hitzetoleranz bei unterschiedlich schneller Erwärmung um (a)  $1\text{ }^{\circ}\text{C d}^{-1}$ ; (b)  $1\text{ }^{\circ}\text{C h}^{-1}$  (Würmer mit Röhre). Gestrichelt: LT 50 ( $^{\circ}\text{C}$ ).  $N = 504$  Individuen

kühlung in Schritten von  $1\text{ }^{\circ}\text{C d}^{-1}$ ) nicht vermittelt werden. Abbildung 5 zeigt die Mortalität von 2 Gruppen Versuchstieren (erbeutet im Juni 1974; Habitatterperatur:  $11,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) in gewöhnlichem und im Salzgehalt angereichernten Nordseewasser von 32,5 bzw. 37,8 ‰ S zwischen  $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$  und  $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ , wobei über die Salzanreicherung eine Gefrierpunktniedrigung bewirkt werden sollte. In beiden Salzgehaltsstufen ließ sich das Meerwasser über den zu erwartenden Gefrierpunkt hinaus ( $-1,8\text{ }^{\circ}\text{C}$  bei 32,5 ‰ S bzw.  $-2,1\text{ }^{\circ}\text{C}$  bei 37,8 ‰ S; Dietrich, 1957) lediglich bis  $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$  ohne Eisbildung über

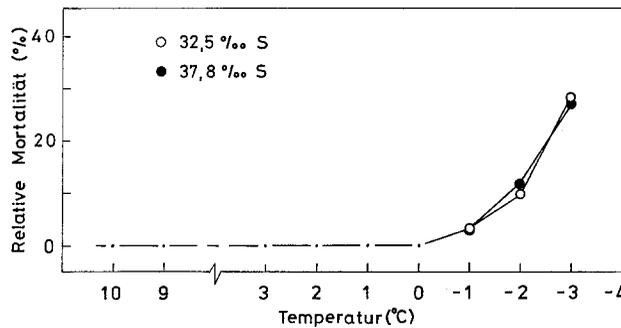


Abb. 5: *Pomatoceros triqueter*. Kältetoleranz bei Abkühlung um  $1\text{ }^{\circ}\text{C d}^{-1}$  (Würmer mit Röhre). N = 528 Individuen

eine Zeitspanne von 24 h unterkühlen. Bei dieser Temperatur wurde jedoch erst eine durchschnittliche Mortalität von 28,0 % der untersuchten Individuen festgestellt (Kriterium: Verlassen des Tubus). Die Salzanreicherung hatte dabei wahrscheinlich keinen Einfluß auf die Kältetoleranz.

#### EINFLÜSSE DER TEMPERATUR AUF DIE TUBUSREGENERATION

*Pomatoceros triqueter* verlängert seinen Kalktubus durch granuliertes Calciumkarbonat, ausgeschieden von paarigen tubuloracemösen Drüsen auf der Innenseite der Kragenfalte, und durch eine organische Matrix, sezerniert von einzelligen, um die Ausführungsgänge der Kalkdrüsen gruppierten Drüsen. Beide Komponenten zusammen ergeben das Tubusmaterial (Hedley, 1956). Nimmt man das Tier aus seiner Röhre, so wird der Ausscheidungsprozeß sichtbar. Der röhrenlose Wurm versucht offensichtlich, sich einen neuen Tubus zu bauen. Bei Zimmertemperatur beginnen sich nach wenigen Stunden lateral unter der Kragenfalte weiße Kalkwülste zu bilden. Diese fügen sich kontinuierlich zu einem meist jochbogenartigen Gebilde zusammen, welches dorsal geöffnet bleibt. Ein solcher Bogen kann im Verlauf einiger Tage auf günstigenfalls 2 bis 3 mm verbreitert werden. Durch spontane Zuckungen des Abdomens wirft der Wurm das Regenerat jedoch meist vorher ab und beginnt, ein zweites Regeneratstückchen zu formen. Der vollständige Aufbau einer neuen Wohnröhre wurde allerdings selbst nach Wochen nie beobachtet (Faouzi, 1931). Den Prozeß der Tubusregeneration veranschaulicht Abbildung 6.

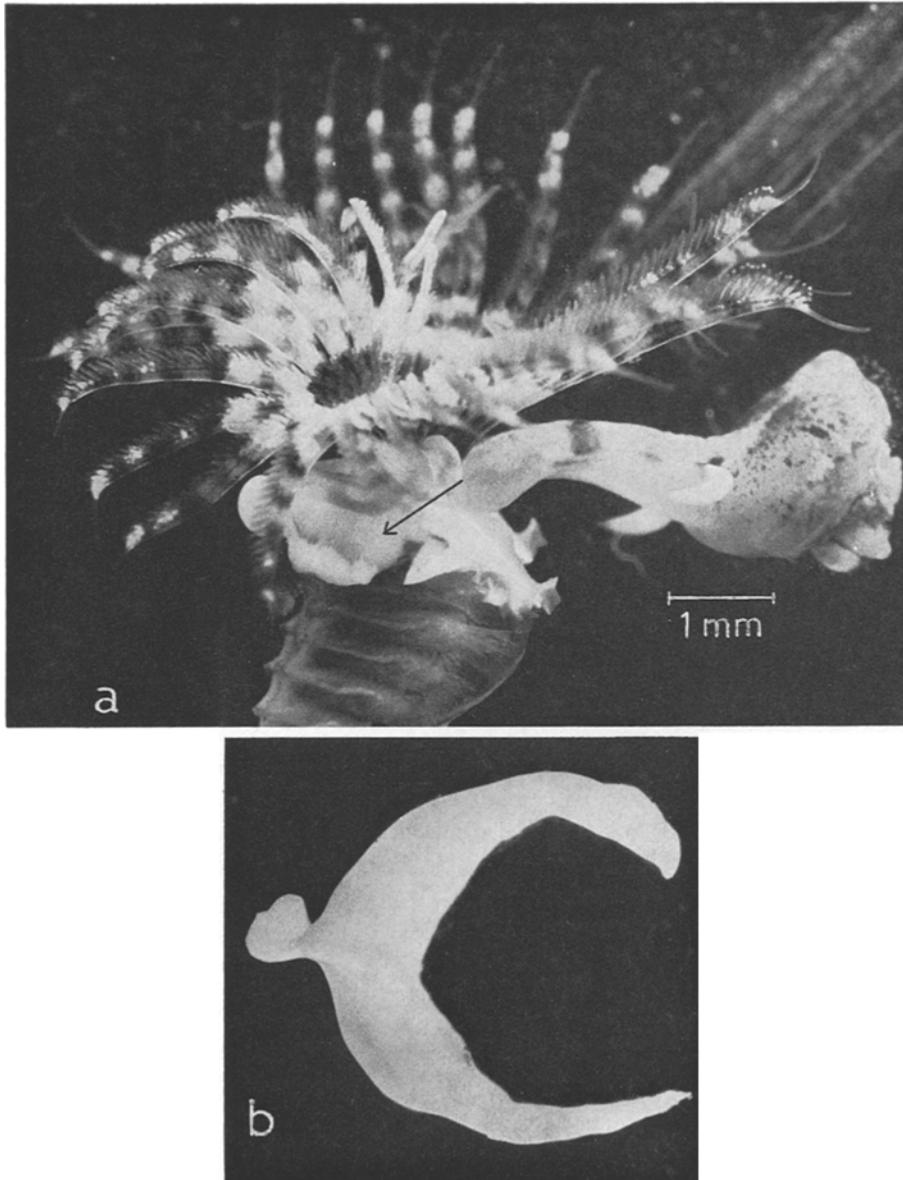


Abb. 6: *Pomatoceros triqueter*. Regeneration des Tubus. (a) Wurm mit Tubusregenerat unter der Kragenfalte (Pfeil), etwa 2 Tage nach Entfernung der Wohnröhre. (b) Isoliertes Regeneratstückchen aus  $\text{CaCO}_3$

Die Tubusregeneration der Serpuliden ist eine Stoffwechselleistung, die wahrscheinlich vor allem mit dem Körperwachstum korreliert ist und von vielen exogenen wie endogenen Faktoren modifiziert werden dürfte. Bereits Neff (1969) wies bei der Röhrenregeneration von *Hydroides brachyacantha* und *Eupomatus dianthus* Abhängigkeiten von der Salinität einerseits und dem Körpergewicht andererseits nach. Es war deshalb von Interesse, die Tubusregeneration von *Pomatoceros triqueter* als eine Funktion der Temperatur zu untersuchen. Die eigene Untersuchung befaßte sich ferner mit dem Einfluß des Körpergewichts und der Nahrung auf diesen Prozeß.

### Regenerationsleistung von hungernden Tieren

Eine erste Versuchsreihe bestand aus Würmern, die im März 1971 (Habitattemperatur: 3,4 °C) erbeutet worden waren (identisch mit den für die Temperaturtoleranz verwendeten Tieren; Abb. 3). Vor der Entfernung der Röhren wurden die Würmer für jeweils 6 Tage bei *Dunaliella*-Fütterung an Versuchstemperaturen von 6 °, 12 ° bzw. 18 °C akklimatisiert. Während der Regenerationsperiode wurde jedoch kein Futter verabreicht. Für jede Temperaturstufe liegt die Leistung von 3 bis 4 Gruppen Würmern über eine Zeitspanne von 6 bis 7 Tagen vor (Abb. 7). Diese Gruppen waren in Gewichtsklassen zwischen 14,4 und 36,9 mg (durchschnittliches Körpernaßgewicht) unterteilt. Zwischen den Temperaturstufen war das Gruppendurchschnittsgewicht annähernd gleich groß; in sich bestand jede Gruppe aus etwa gleichschweren Tieren. Aus dem Verlauf der Kurven in Abbildung 7 geht folgendes hervor:

(1) Alle Gruppen bildeten am ersten Tag weniger Regenerat als in den folgenden. Offensichtlich war nach der gewaltsamen Entfernung der Wohnröhre eine "Anlaufzeit" für die volle Leistungsentfaltung erforderlich. Auf diesen Anstieg sank dann die Leistung bis zum sechsten oder siebten Tag mit zunehmender Temperatur und abnehmendem Körpergewicht kontinuierlich. Es war zu vermuten, daß dieser Leistungsabfall vor allem auf den physiologischen Zustand der Versuchstiere (Hunger) zurückzuführen war. Spätere Untersuchungen über den Einfluß von Rotschlamm-Abwässern auf die Tubusregeneration von *Pomatoceros triqueter* bestätigten diese Deutung: Über eine Zeitspanne von 15 Tagen sank die Regeneration von hungernden Würmern in "partikelfreiem" Meerwasser gegenüber einer mit *Dunaliella* sp. gefütterten Kontrolle um durchschnittlich 52,2 %. Demgegenüber wurde die Regeneration in *Dunaliella*-Rotschlamm-Mischsuspensionen um 21,9 % und in reinen Rotschlamm-suspensionen nur um 29,9 % beeinträchtigt; wahrscheinlich dienten Bakterien auf den inerten mineralischen Rotschlammteilchen als Nahrungsquelle (Klöckner, 1976 a; Abb. 29).

(2) Die Regenerationsleistung war vom Körpernaßgewicht der Würmer abhängig. Leichtere Tiere produzierten vergleichsweise mehr Regenerat als schwerere. Signifikante Korrelationen zwischen Gewicht und Regenerationsleistung – formuliert nach Exponentialfunktionen des Typus  $y = ax^{-b}$  – ergaben sich allerdings nur für die Temperaturstufen 12 ° und 18 °C (Abb. 8). Aus dem parallelen Verlauf der Regressionsgeraden war ferner ersichtlich, daß die Leistungssteigerung innerhalb dieser Temperaturspanne gewichtsunabhängig war.

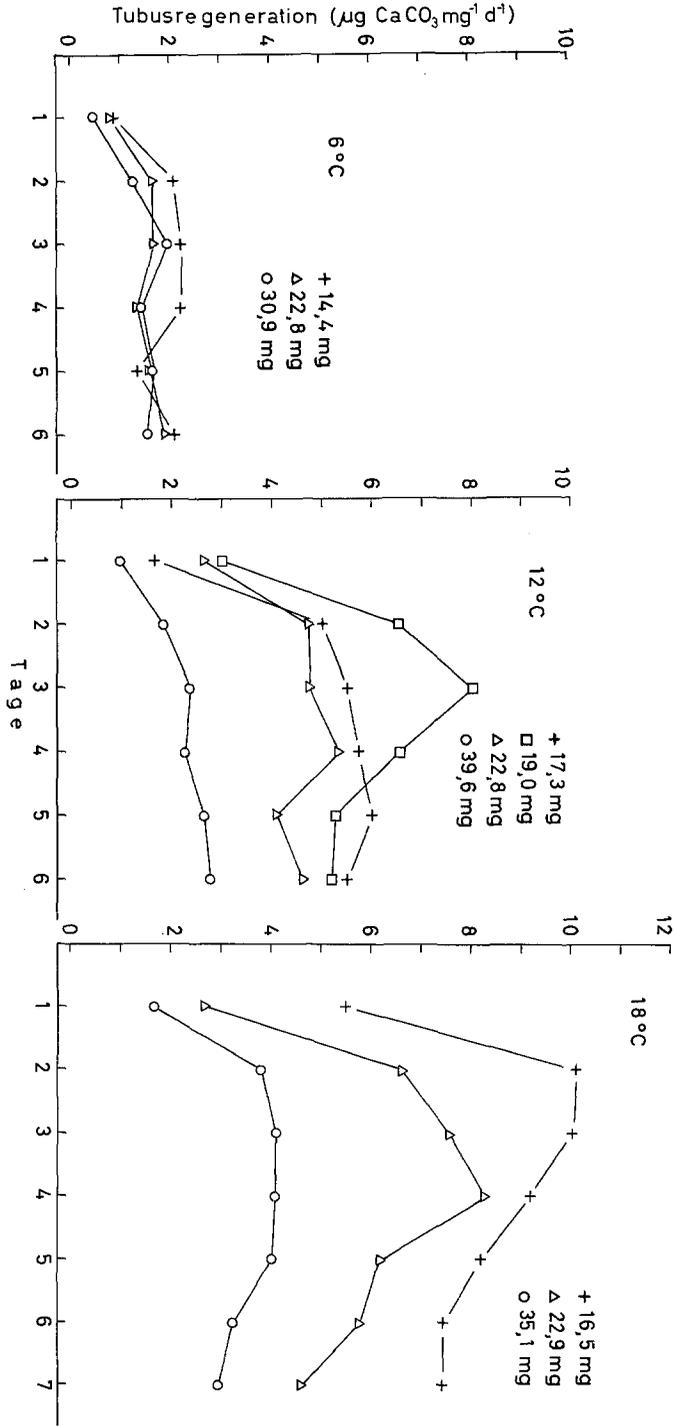


Abb. 7: *Pomatoceros triquetrum*: Verlauf der Tubusregeneration in Abhängigkeit von Temperatur und Körpermaßgewicht (hungernde Individuen). Jeder Punkt repräsentiert die Leistung einer Gruppe von 5 bis 25 etwa gleich schwerer Würmer; im Diagramm ist das mittlere Individuengewicht angegeben. t = Zeit in Tagen nach der Tubusentfernung. N = 170 Individuen

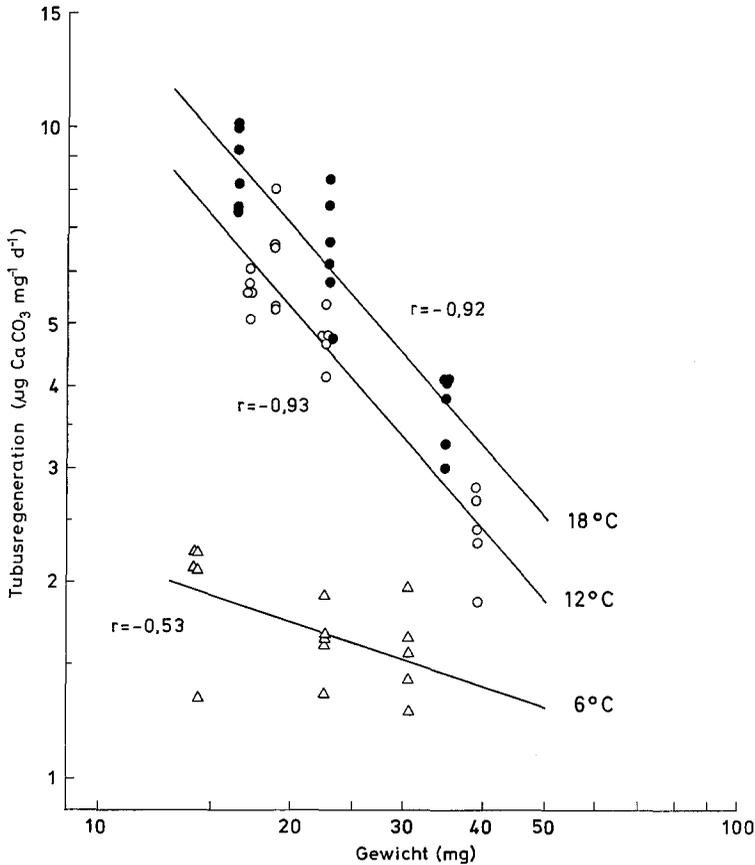


Abb. 8: *Pomatoceros triqueter*: Korrelation zwischen Körpernaßgewicht und relativer Tubusregenerationsrate in Abhängigkeit von der Temperatur. Es gilt die Beziehung  $y = ax^{-b}$ . 6 °C:  $y = 4,45x^{-0,31}$ ; 12 °C:  $y = 123,23x^{-1,14}$ ; 18 °C:  $y = 218,35x^{-1,14}$ . a, b: allometrische Parameter; r = Korrelationskoeffizient. Jeder Punkt repräsentiert die mittlere Leistung einer Individuengruppe des durchschnittlichen Körpergewichts x. (Daten aus Abb. 7)

(3) Die Regenerationsleistung war von der Versuchstemperatur abhängig. Ein Vergleich der durchschnittlichen Leistung zwischen Versuchstag 2 und 6 (7) annähernd gleichschwerer Individuen in Abbildung 7 zeigte, daß von 6 ° bis 18 °C jeweils signifikante Steigerungen erbracht worden waren (Tab. 1).

### Regenerationsleistung bei Anhebung der Temperatur bis in den Letalbereich

Nach Ablauf einer 6- bis 8tägigen Phase konstanter Temperaturen von 6 °, 12 ° bzw. 18 °C wurde gleichzeitig die Hitzetoleranz dieser Individuen ermittelt (Abb. 3). Der Verlauf der Tubusregeneration während der Temperaturkonstanz und der Er-

Tabelle 1

*Pomatoceros triqueter*. Tubusregeneration in Abhängigkeit von Temperatur und Körpergewicht; Vergleich der Leistungssteigerung im t-Test nach Student. VT = Versuchstemperatur ( $^{\circ}\text{C}$ ); n = Anzahl der Messungen;  $\bar{x}$  = mittlere Regenerationsleistung von Tag 2 bis 6 (7) nach Entfernung des Tubus ( $\mu\text{g CaCO}_3 \text{ mg}^{-1}\text{d}^{-1}$ );  $s^2$  = Varianz

VT ( $^{\circ}\text{C}$ )	Anzahl Individuen	Mittleres Körpernaßgewicht (mg)	n	$\bar{x}$	$s^2$	t	p
6	9	30,9	5	1,56	0,07		
12	14	39,6	5	2,40	0,14	4,13	< 0,01
18	25	35,1	6	3,73	0,24	4,98	< 0,001
6	21	22,8	5	1,62	0,04		
12	25	22,8	5	4,73	0,19	14,35	< 0,001
18	25	22,9	6	6,52	1,73	2,89	< 0,02
6	5	14,4	5	1,98	0,14		
12	23	17,3	5	5,58	0,14	15,21	< 0,001
18	25	16,5	6	8,76	1,48	5,58	< 0,001

wärmungsphase bis einschließlich  $28^{\circ}\text{C}$  (mittlere Mortalität:  $18,2\%$ ) ist aus Abbildung 9 ersichtlich. Die Regenerationsleistung wurde deshalb hier aufgeführt, weil sie einen Einblick in das temperaturabhängige Reaktionsmaximum dieses Prozesses vermittelte. Bei der Interpretation war allerdings der durch Hunger verursachte Leistungsabfall zu berücksichtigen. Das Ausmaß dieser Erscheinung verdeutlichte die Leistung einer Kontrollgruppe bei konstant  $18^{\circ}\text{C}$ . Hier sank die Regenerationsrate innerhalb 17 Tagen vom Höchstwert 7,6 auf  $3,5 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ mg}^{-1}\text{d}^{-1}$  (Abb. 9 c).

Die bei  $6^{\circ}\text{C}$  gehaltenen Würmer hingegen verringerten ihre Produktion während der Temperaturkonstanz nur wenig (mittlere Leistung bei  $6^{\circ}\text{C}$ :  $1,7 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ mg}^{-1}\text{d}^{-1}$ ). Während der sich anschließenden schnellen Erwärmung in Schritten von 4 bis  $2^{\circ}\text{C d}^{-1}$  erfolgte dann bis  $20^{\circ}\text{C}$  ein rapider Anstieg der Regeneration (mittlere Leistung bei  $20^{\circ}\text{C}$ :  $6,3 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ mg}^{-1}\text{d}^{-1}$ ). Das durchschnittliche Maximum war bei  $24^{\circ}\text{C}$  ( $7,6 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ mg}^{-1}\text{d}^{-1}$ ) erreicht. Bei weiterer Anhebung der Temperatur sank die Regenerationsrate bis  $28^{\circ}\text{C}$  ( $1,1 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ mg}^{-1}\text{d}^{-1}$ ) schnell (Abb. 9 a).

Die an  $12^{\circ}$  und  $18^{\circ}\text{C}$  akklimatisierten Würmer verringerten ihre Leistung im Durchschnitt sowohl während der temperaturkonstanten Phase als auch während der Temperaturanhebung beständig. Zwischen  $20^{\circ}$  und  $25^{\circ}\text{C}$  fand jedoch ein verzögerter Leistungsabfall statt, der damit indirekt ein thermisches Reaktionsmaximum andeutete (Abb. 9 b, c).

### Regenerationsleistung von gefütterten Tieren

Die bisherigen Ergebnisse hatten gezeigt, daß die Tubusregeneration vor allem vom Ernährungszustand der Versuchstiere abhängig war und unter Hungerbedingungen bereits wenige Tage nach der Tubusentfernung zurückging. Um weitere Einblicke in die Temperaturabhängigkeit der Regenerationsleistung und insbesondere in das thermische Leistungsmaximum zu erlangen, wurden deshalb gefütterte Individuen

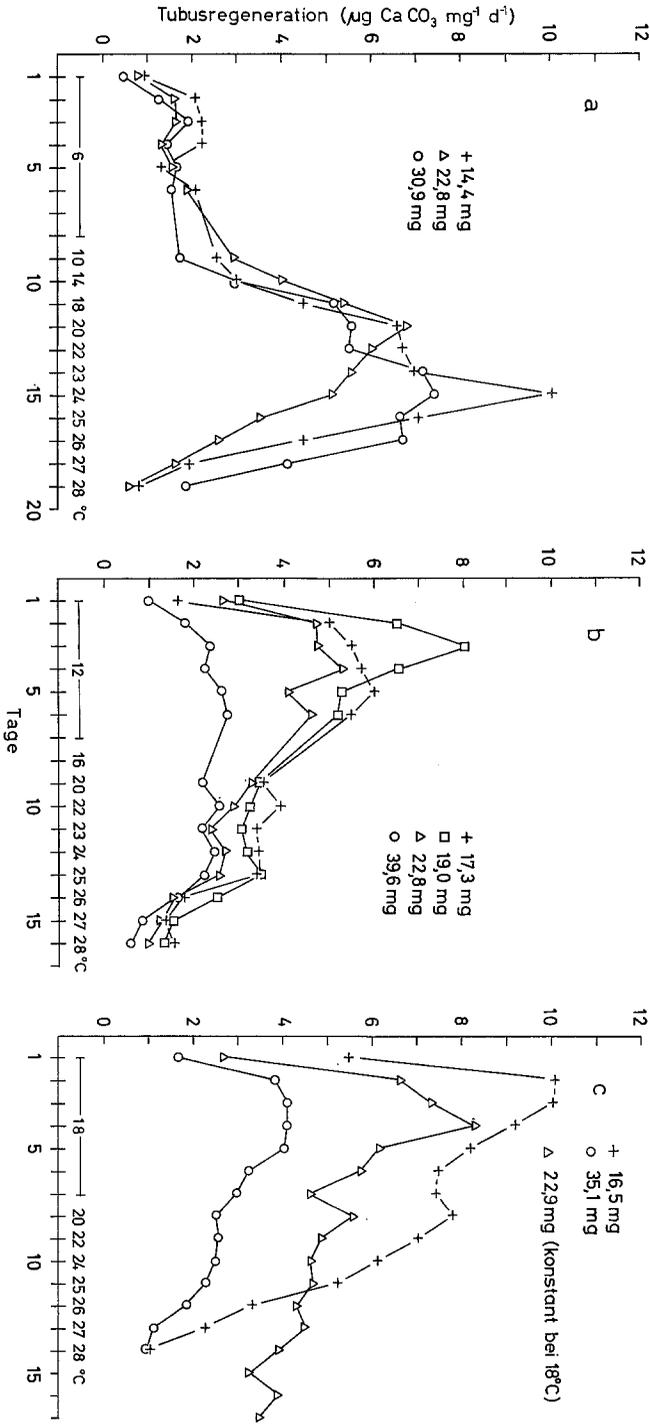


Abb. 9. *Pomatoceros triquetrum*: Verlauf der Tubusregeneration bei Anhebung der Temperatur bis in den Leralbereich (hungrende Individuen). (a), (b), (c): an 6°, 12° bzw. 18 °C akklimatisierte Tiere, identisch mit denen aus Abbildung 7

untersucht. Diese zweite Versuchsreihe bestand aus Tieren, die im Februar 1975 (Habitattemperatur: 4,1 °C) erbeutet worden waren. Nach Hälterung von wenigen Tagen bei 5 °C wurde die Tubusregeneration von Gruppen zu jeweils 25 etwa gleichschweren Individuen (mittleres Körpernaßgewicht: 20,0 mg) über eine Zeitspanne von 6 Tagen zwischen 16 ° und 26 °C bei Erwärmungsschritten von 2 C° d<sup>-1</sup> gemessen. Während der Hälterungs- und Versuchszeit wurde mit *Dunaliella* sp. (20 x 10<sup>6</sup> Zellen l<sup>-1</sup>d<sup>-1</sup>) gefüttert.

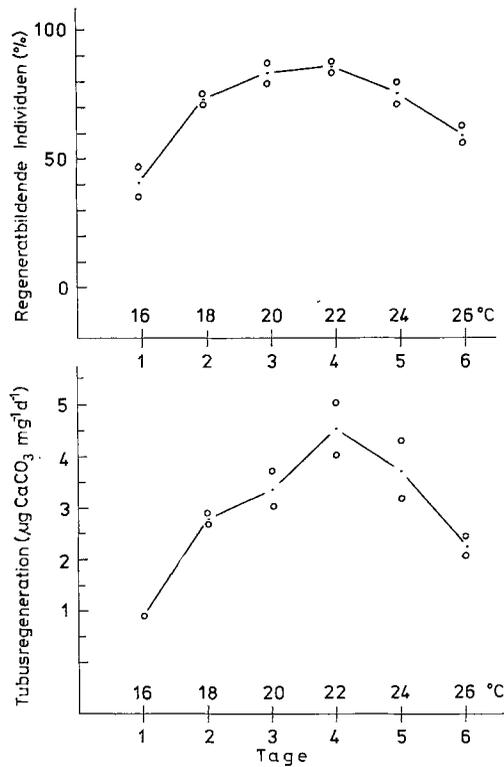


Abb. 10: *Pomatoceros triqueter*: Tubusregeneration in Abhängigkeit von der Temperatur (gefütterte Individuen). Oben: relativer Anteil regeneratbildender Individuen, unten: quantitative Regenerationsleistung. Jeder Punkt repräsentiert die Leistung einer Gruppe von 25 Individuen eines durchschnittlichen Körpernaßgewichts von 20,0 mg; die Kurven folgen dem Mittelwert aus 2 Messungen. Futter 20 × 10<sup>6</sup> Zellen l<sup>-1</sup>d<sup>-1</sup> *Dunaliella* sp. τ = Zeit in Tagen nach der Tubusentfernung. N = 50 Individuen

Abbildung 10 zeigt den relativen Individuenanteil, welcher im Verlauf der 6 Tage und 6 Temperaturstufen täglich erfaßbare Mengen Regenerat gebildet hatte. Darunter ist die Regenerationsleistung derselben Individuen quantitativ wiedergegeben. Trotz Fütterung war die Leistung dieser Tiere jedoch bedeutend geringer als diejenige der vorher unter Hungerbedingungen untersuchten. Ungeachtet der Regeneration des ersten Tages ("Anlaufzeit"), wurde die Leistung bei Anhebung der Temperatur von

18 ° bis 22 °C lediglich auf ein Maximum von durchschnittlich  $4,5 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ mg}^{-1}\text{d}^{-1}$  gesteigert. Bei 22 °C fand sich auch der größte Anteil regeneratbildender Tiere (94 %). Bis 26 °C verringerte sich dieser Anteil auf 67 % der Individuen bei einer durchschnittlichen Regenerationsrate von  $2,2 \mu\text{g CaCO}_3 \text{ mg}^{-1}\text{d}^{-1}$ .

### EINFLÜSSE DER TEMPERATUR AUF DEN SAUERSTOFFVERBRAUCH

Quantitative Aspekte der Atmung von Serpuliden blieben bisher unerforscht. Die folgende Untersuchung beschränkte sich darauf, den Standardsauerstoffverbrauch adulter *Pomatoceros triqueter* zwischen 10 ° und 26 °C zu erfassen. Um die Atmung von Fremdorganismen weitgehend auszuschalten, mußten röhrenlose Tiere herangezogen werden. Von Interesse war auch hier die Klärung, ob eine langfristige thermische Akklimatisation Veränderungen des Sauerstoffverbrauchs herbeiführen würden.

Die Würmer wurden im Januar 1974 (Habitattemperatur: 3,7 °C) erbeutet und bei ausreichender Fütterung mit *Dunaliella* sp. 11 bis 15 Tage an Temperaturen von 10 °, 18 °, 21 °, 24 ° bzw. 26 °C akklimatisiert. Nach anschließender Entfernung der Röhren war den Tieren Gelegenheit geboten, sich mindestens 24 h vor Beginn der Sauerstoffmessungen von diesem Eingriff zu erholen (vgl. die "Anlaufzeit" bei der Tubusregeneration). Im Verlauf von insgesamt 15 Tagen wurde danach der Sauerstoffverbrauch dieser Tiere in 5 Temperaturstufen zwischen 10 ° und 26 °C (identisch mit denen der Akklimatisation) wie beschrieben ermittelt.

Abbildung 11 a zeigt den Verlauf des durchschnittlichen Sauerstoffverbrauchs in allen Akklimatisationsstufen in Abhängigkeit von Versuchstemperatur. Zwischen 10 ° und 18 °C stieg der Verbrauch steil an und erreichte bei 21 °C mit  $0,26 \mu\text{g O}_2 \text{ mg}^{-1}\text{h}^{-1}$  seinen höchsten Wert. Bei einem weiteren Temperaturanstieg auf 24 ° und 26 °C wurde die Atmung mäßig reduziert.

In Abbildung 11 b ist der mittlere Sauerstoffverbrauch als Funktion der Akklimatisations- sowie der Versuchstemperatur wiedergegeben. Zur Klärung der Frage, ob sich in der Atmung eine Adaptation eingestellt hatte, wurden die Mittelwerte im Versuchstemperaturbereich zwischen 18 ° und 26 °C in t-Tests miteinander verglichen. Dieser Vergleich zeigte zwar, daß die an 10 °C akklimatisierten Tiere einen signifikant höheren Sauerstoffverbrauch hatten als die an 24 ° und 26 °C angepaßten Würmer ( $p < 0,002$ ). Innerhalb der einzelnen Akklimatisationsstufen zwischen 10 ° und 26 °C ergaben sich jedoch keine signifikanten Abstufungen in der Kompensation ( $p > 0,1$ ). Der Vergleich blieb jedoch unvollständig, weil für 18 °C nur wenige Meßwerte vorlagen.

### EINFLÜSSE DER TEMPERATUR AUF DIE FILTRIERLEISTUNG

Serpuliden zählen zu den Filtrierern (Jørgensen, 1955). Als Sammelorgan für Nahrungspartikel (Plankton, Detritus und Bakterien; Hunt, 1925) dient die Tentakelkrone. Der Mechanismus der Nahrungsaufnahme wurde bei *Mercierella enigmatica* von Hall (1954) und bei *Pomatoceros triqueter* von Johansson (1927) sowie

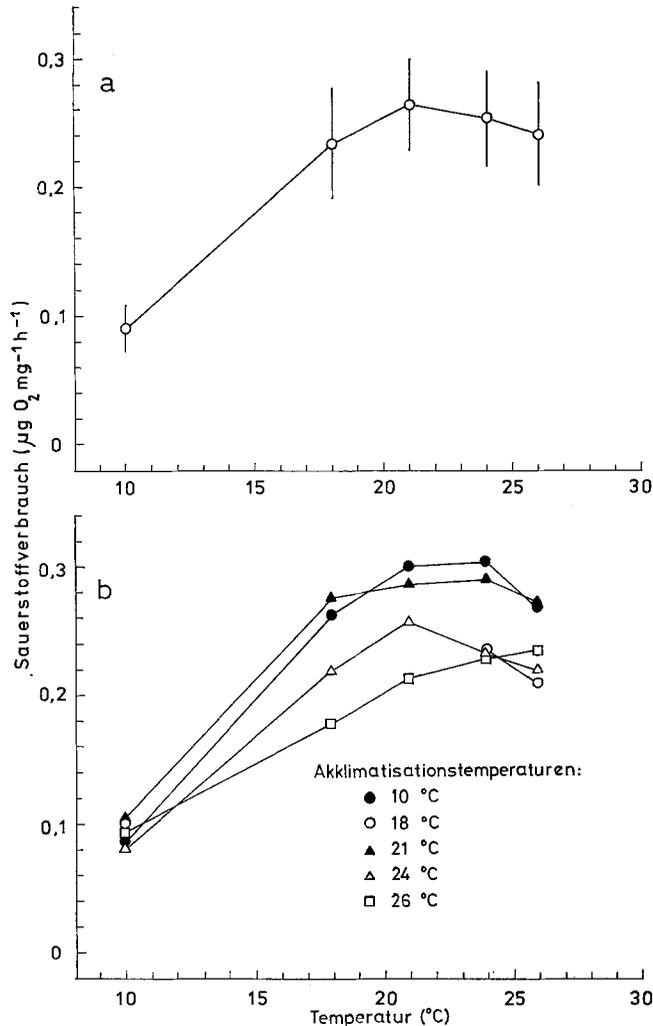


Abb. 11: *Pomatoceros triqueter*. Standardsauerstoffverbrauch in Abhängigkeit von der Versuchs- und Akklimatisationstemperatur (röhrenlose Tiere). (a) Akklimatisation unberücksichtigt, (b) in Abhängigkeit von der Akklimatisation. Jeder Punkt der Kurve a repräsentiert den mittleren Sauerstoffverbrauch von 5 etwa gleichschweren Individuen (durchschnittliches Körpernaßgewicht 20,2 mg) aus 8 bis 10 Messungen mit Standardabweichung; Kurve b gibt identische Werte für den Verbrauch aus 2 Messungen in jeder Akklimatisationsstufe wieder. N = 50 Individuen. (Filtriertes, luftgesättigtes Nordseewasser, 32,9 ‰ S)

Thomas (1940) beschrieben. Über die Filtrierleistung von Serpuliden ist jedoch wenig bekannt (Jørgensen, 1966). Die bisher einzigen Untersuchungen führte Dales (1957) anhand der Klärung kolloidaler Graphitsuspensionen durch einige Serpulimorpha, darunter *P. triqueter* durch; Abhängigkeiten der Filtrierleistung von der Temperatur blieben dabei unerforscht.

Die folgende Untersuchung gibt die Filtrierraten adulter *Pomatoceros triqueter* in 5 Temperaturstufen von 12 ° bis 27 °C anhand der Klärung von Futtersuspensionen der einzelligen Grünalge *Dunaliella* sp. wieder (mittlerer Zelldurchmesser 6  $\mu\text{m}$ ). Die Versuchstiere wurden im Mai 1973 (Habitattemperatur: 10,8 °C) erbeutet und 3 Wochen vor Versuchsbeginn, belüftet und gefüttert mit *Dunaliella* sp. ( $20 \times 10^6$  Zellen  $\text{l}^{-1}\text{d}^{-1}$ ), an 12 °C akklimatisiert.

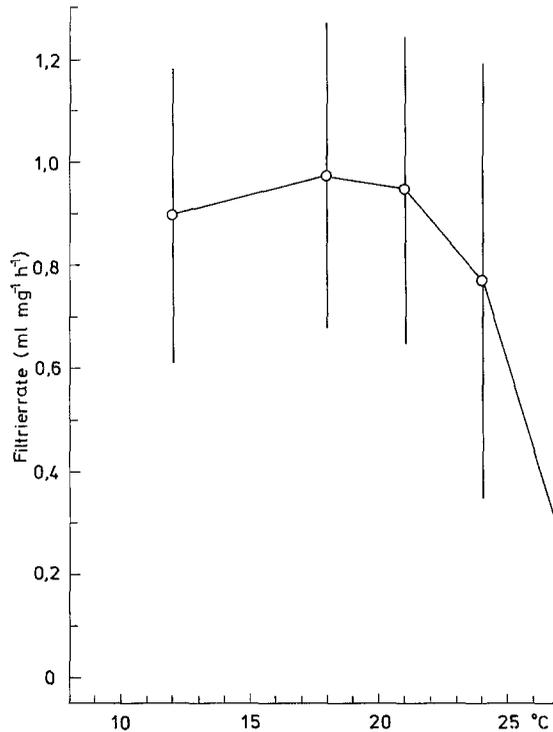


Abb. 12: *Pomatoceros triqueter*. Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Temperatur (Klärung von *Dunaliella*-Suspensionen). Jeder Punkt repräsentiert die mittlere Leistung von 4 Individuengruppen zu 53 bis 180 Tieren (durchschnittliches Körpernaßgewicht von 7,3 bis 14,7 mg) mit der Standardabweichung aus 11 (12) Meßwerten. N = 382 Individuen

Abbildung 12 gibt den Verlauf der durchschnittlichen Filtrierleistung der untersuchten Individuengruppen in Abhängigkeit von der Temperatur wieder. In allen Temperaturstufen und insbesondere in den beiden höchsten (24 ° und 27 °C) wurden erhebliche Schwankungen der Filtrierleistungen beobachtet. Stark unterschiedliche Leistungen traten nicht nur zwischen den Gruppen sondern auch innerhalb einer Gruppe auf, deren Leistung jeweils 3fach gemessen worden war. Oft waren dabei Filtrierleistungen einer Gruppe während der ersten Exposition in derselben Temperaturstufe höher als in den beiden folgenden. Die Durchschnittswerte zeigen ferner, daß die Leistung zwischen 12 ° und 18 °C nur unbedeutend gesteigert wurde (von 0,9 auf 0,97 ml

mg<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>). Bei 18 °C war die maximale Leistung bereits erreicht. Sie sank bis 21 °C (0,95 ml mg<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>) geringfügig und ging bis 24 °C (0,77 ml mg<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>) weiterhin zurück. Bei der bereits letalen Temperatur von 27 °C (vgl. Abb. 3, 4) wurden enorme Schwankungen der Filtrierraten von 0 bis 0,5 ml mg<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> gemessen, so daß die mittlere Leistung auf 0,28 ml mg<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> absank.

## DISKUSSION

Stoffwechsel und Aktivität eines Organismus sind aufeinander abgestimmte Prozesse, die sich gegenseitig modifizieren und allenfalls vorübergehend asynchrone Leistungen aufweisen. Innerhalb der tolerierten Temperaturspanne steigen die Leistungen gewöhnlich an und sinken dann nahe der oberen Letalgrenze bei einem "kritischen Temperaturmaximum" rapide ab; die thermische Regulation ist im einzelnen jedoch prozeßspezifisch (Kinne, 1963, 1970). Als Kriterien über den Einfluß der Temperatur auf Stoffwechsel und Aktivität von *Pomatoceros triqueter* werden im folgenden die vorliegenden Daten über Toleranz, Tubusregeneration, Atmung und Filtrierleistung diskutiert. Die wichtigsten Ergebnisse sind in Abbildung 13 zusammengestellt worden.

### Temperaturlötoleranz

Für adulte *Pomatoceros triqueter* wurde eine Toleranzspanne von -3 °C (24 h LT 28) bis etwa 30 °C (24 h LT 50) ermittelt (Abb. 3, 4, 5). Da die Definition letaler Temperaturen eine Funktion der Versuchsmethodik ist (Precht et al., 1973) und von willkürlich festgelegten Einwirkungszeiten letaler Temperaturen ausgeht, müssen die ermittelten Werte im Hinblick auf ihre physiologische und ökologische Bedeutung mit Vorsicht interpretiert werden:

Der letale Bereich umfaßte in Abhängigkeit von der Erwärmungsgeschwindigkeit Spannen von 7 C° (Abb. 3, 4 a) oder sogar 9 C° (Abb. 4 b). Da sich der Letalbereich mit der Erwärmungsgeschwindigkeit vergrößerte, trat - wahrscheinlich mit zunehmendem Streß - eine offensichtlich verzögerte Mortalität ("delayed death") auf. Daraus wird gefolgert, daß die ermittelten Werte eher zu hohe Toleranzgrenzen wiedergeben.

Als physiologisch sinnvollerer Kriterium der Temperaturlötoleranz werden deshalb statt der ermittelten LT 50-Werte die nichtletalen Schwellenwerte als kritisches Temperaturmaximum bzw. -minimum vorgeschlagen, in welchen während der Einwirkungszeit gerade noch keine Mortalität auftrat. Gemessen an diesem Kriterium lag die untere Toleranzgrenze bei 0 °C (Abb. 5) und die obere bei 25° bis 27 °C (Abb. 3, 4). Inwieweit die Letalgrenzen von anderen Faktoren (Versuchsbedingungen, Mortalitätskriterien, Jahreszeit) abhingen, konnte hierbei allerdings nicht geklärt werden. Die für das kritische Temperaturmaximum ermittelten Werte stehen immerhin im Einklang mit einigen Ergebnissen von Stoffwechsel- und Aktivitätsleistungen: So setzte oberhalb 25 ° bis 26 °C ein rapider Leistungsabfall der Tubusregeneration ein (Abb. 9, 10), und bei 27 °C waren die Filtrierraten auf weniger als 1/3 der Maximalleistung ge-

sunken (Abb. 12). Ferner tolerierten die Würmer langfristig 26 °C (Akklimatisation für die Ermittlung des Sauerstoffverbrauchs), während die Einwirkung von 27 °C in fast allen Untersuchungen bereits nach 24 h letal war.

Hinsichtlich der Temperaturtoleranz ergab sich ein allenfalls geringes Adaptationsvermögen: Die Hitzetoleranz betrug konstant etwa 30 °C (24 h LT 50) und war unabhängig davon, ob die Würmer während der Untersuchung schnell (bis 5 °C d<sup>-1</sup>) oder langsam (1 °C d<sup>-1</sup>) bzw. ob sie unmittelbar aus Habitatterperaturen (3 ° bis 4 °C) oder nach 2wöchiger Akklimatisation an 6 ° bis 18 °C an nichtletale Maximaltemperaturen (24 ° bis 25 °C) herangeführt worden waren. Ob eine möglicherweise dennoch erworbene Adaptation während der Temperaturerhöhung wieder verloren ging oder durch andere negative Einwirkungen (Hunger) überdeckt wurde, konnte nicht geklärt werden. Inwieweit die Temperaturtoleranz zudem von der Jahreszeit abhängig war, blieb ebenfalls ungewiß. Da sich die Hitzetoleranz von im Winter (Januar) oder im Frühjahr (März) erbeuteten Tieren nicht signifikant unterschied, vermute ich jedoch, daß auch jahreszeitliche Unterschiede hinsichtlich des Adaptationsvermögens von *Pomatoceros triqueter* gering sind.

Die aktive Lebensphase der meisten marinen Wirbellosen umfaßt einen Temperaturbereich zwischen 0 ° und 35 °C; die Spanne der einzelnen Arten ist in der Regel jedoch wesentlich enger umgrenzt (Kinne, 1963). Der für *Pomatoceros triqueter* ermittelte "physiologische" Temperaturbereich von unter 0 ° bis 26 °C ist daher relativ weit. Dieser Bereich schließt nicht nur die mittlere Jahresamplitude der Temperatur im Helgoländer Habitat (54 ° N) von 2,5 ° bis 16,8 °C ein, sondern umfaßt auch die mittleren Jahrestemperaturschwankungen von 0 ° bis 10 °C (70 ° N) und 16 ° bis 25 °C (30 ° N) im gesamten nordwestatlantisch-mediterranen Verbreitungsgebiet der Art (Oberflächentemperaturen im Februar/März bzw. August; Jahresberichte der Biologischen Anstalt Helgoland, 1970 bis 1972; Morskoj Atlas, 1953). Gemessen an der Toleranz adulter Individuen aus Helgoland ist *P. triqueter* als eurytherm anzusehen. Diese Eigenschaft ist eine wesentliche Voraussetzung für die weite horizontale und vertikale Verbreitung der Spezies (vgl. Klöckner, 1976 b).

### Tubusregeneration

Die Tubusregeneration von *Pomatoceros triqueter* ist zunächst eine Funktion der Versuchstemperatur. Zwischen 6 ° und 22 °C stieg die Leistung rapide (Q<sub>10</sub>-Werte bis 6,0); maximale Regenerationsraten wurden zwischen 20 ° und 24 °C erreicht, und oberhalb 25 ° bis 26 °C sank die Leistung schnell. Der Regenerationsprozeß dauerte jedoch in letalen Temperaturen noch an (Abb. 9, 13 a).

Die Tubusregeneration ist ferner eine Funktion des Körpergewichts. Leichtere Würmer produzierten relativ mehr Regenerat als schwerere. Diese Beziehung folgte dem Lauf einer Exponentialfunktion (Abb. 8) und unterstützt damit entsprechende Befunde an der Serpulide *Eupomatus dianthus* von Neff (1969), die jedoch mathematisch nicht formuliert worden sind.

Inwieweit auch die Steigerung der Regenerationsleistung gewichtsabhängig ist, blieb allerdings unklar (Abb. 13 a<sub>1-3</sub>). Zwischen 6 ° und 12 °C wurde zwar eine

vom Gewicht abhängige Steigerung errechnet (hohe  $Q_{10}$ -Werte für kleinere, niedriger  $Q_{10}$ -Wert für größere Tiere). Die Signifikanz dieser Werte blieb jedoch ungewiß, weil andererseits die Korrelationsanalyse zwischen Gewicht und relativer Leistung starke Divergenzen der Werte bei 6 °C ergab (Abb. 8). Zwischen 12 ° und 18 °C hingegen wurden für alle Gewichtsklassen geringere, annähernd gleich hohe Steigerungen errechnet. Hier bestätigte die Korrelationsanalyse durch die Parallelität signifikanter Bezugsgraden, daß innerhalb dieses Temperaturbereichs keine gewichtsabhängige Steigerung vorgelegen hatte.

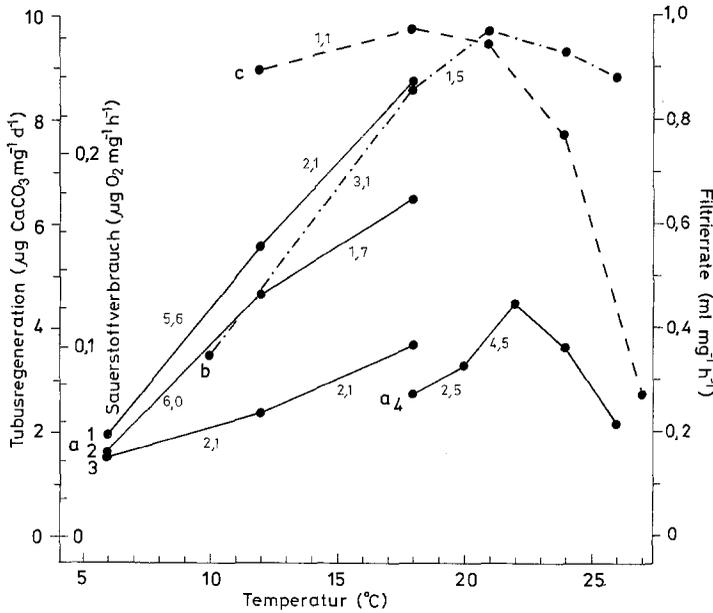


Abb. 13: *Pomatoceros triquetter*. Stoffwechsel- und Aktivitätsprozesse in Abhängigkeit von Temperatur, Körpergewicht und anderen Faktoren. (a) Tubusregeneration (mittleres Körpernaßgewicht a<sub>1</sub>: 16,1 mg; a<sub>2</sub>: 22,8 mg; a<sub>3</sub>: 35,2 mg; a<sub>4</sub>: 20,0 mg). (b) Sauerstoffverbrauch (mittleres Körpernaßgewicht 20,2 mg). (c) Filterleistung (mittleres Körpernaßgewicht 11,4 mg). Zahlen an den Kurvenästen geben die Leistungssteigerung in  $Q_{10}$ -Werten an. (Zusammengesetzte Daten aus Abb. 10, 11, 12 und Tab. 1; weitere Erklärung im Text)

Die Tubusregeneration wird ferner vom thermischen Akklimatisationsgrad, vom physiologischen Zustand der Versuchstiere und vielleicht von der Jahreszeit der Untersuchung beeinflusst: Kurvenschar a<sub>1-3</sub> in Abbildung 13 zeigt die Regeneration von im März erbeuteten Würmern, welche 6 Tage vor der Tubusentfernung bei Fütterung mit *Dunaliella* sp. an Temperaturen zwischen 6 ° und 18 °C akklimatisiert worden waren. Während der Regeneration (6 bis 7 Tage) blieben die Tiere jedoch ungefüttert. Kurve a<sub>4</sub> andererseits repräsentiert die Leistung von im Februar erbeuteten Exemplaren, welche bereits nach wenigen Tagen Habitattemperatur (5 °C) einer rapiden Erwärmung von 16 ° auf 26 °C in Schritten von 2 °C d<sup>-1</sup> ausgesetzt worden waren. Obwohl den Tieren währenddessen *Dunaliella* sp. verabreicht wurde, war ihre

Leistung im Vergleich zu den ungefütterten aber adaptierten Individuen deutlich geringer. Diese geringere Leistung war möglicherweise auf die rapide Temperaturanhebung zurückzuführen, die eine Akklimatisation verhinderte und/oder als starker Streß wirkte. Wie weit Akklimatisation und Futterrationen den physiologischen Zustand der Versuchstiere beeinflussen konnten zeigte eine bereits erwähnte andere Untersuchung (p. 268): Würmer, die bei  $20 \times 10^6$  Zellen  $l^{-1}d^{-1}$  *Dunaliella* sp. an  $18^\circ C$  adaptiert waren, produzierten bei fortgesetzter Fütterung im Verlauf von 15 Tagen etwa 50 % mehr Regenerat als ungefütterte Kontrollen. Inwieweit die Regeneration zudem jahreszeitlich abhängig war, konnte anhand der vorliegenden Daten nicht entschieden werden: Ein Vergleich der Regeneration von einerseits im März (Abb. 9 c) und andererseits im Juli (Klöckner, 1976 a; Abb. 29) gefangenen und jeweils gefüttert an  $18^\circ C$  akklimatisierten Tieren zeigte, daß im Frühjahr nicht signifikant geringere Leistungen erbracht wurden als im Sommer (Schätzung mit Hilfe der Korrelation in Abb. 8). Es war allerdings möglich, daß sich in der relativ geringen Leistung der im Februar erbeuteten Individuen (Abb. 10) eine physiologische Winterruhe manifestierte.

Um die Tubusregeneration von *Pomatoceros triqueter* im Labor mit dem Röhrenwachstum im Habitat vergleichen zu können, wurden Korrelationen zwischen dem Körpernaßgewicht und den Tubusdimensionen Länge, Durchmesser und Materialmenge aufgestellt (Abb. 1,2 der vorliegenden Arbeit sowie Abb. 11 in Klöckner, 1976 b). Schätzungen ergaben, daß die Regeneration stets erheblich niedriger war als der entsprechende natürliche Röhrenzuwachs. So entsprach die maximale Regenerationsleistung eines 16,5 mg schweren Wurms ( $10,2 \mu g$   $CaCO_3$   $mg^{-1}d^{-1}$ ; Abb. 7) bei  $18^\circ C$  einem Röhrenzuwachs von lediglich 1,2 mm  $Monat^{-1}$ . Demgegenüber verlängerten etwa gleich schwere Individuen auf Bewuchsplatten in der Nordreede ihre Tuben bei höchsten Zuwachsraten im Juli (Habitattemperatur:  $15,5^\circ C$ ) um 11,4 mm  $Monat^{-1}$  (Klöckner, 1976 b; Abb. 5 c). Es war unwahrscheinlich, daß dieser bedeutende Unterschied allein durch ungleich günstigere Bedingungen im Habitat verursacht werden konnte. Da auch die Filtrierleistung von *P. triqueter* nach Entfernung der Röhre stark reduziert war (Klöckner, 1976 a), wies der Befund an der Tubusregeneration vielmehr darauf hin, daß die Entfernung der Röhre an sich für den Wurm eine empfindliche Beeinträchtigung der physiologischen Aktivität mit sich brachte.

### Sauerstoffverbrauch

Für röhrenlose *Pomatoceros triqueter* wurde zwischen  $10^\circ$  und  $26^\circ C$  ein mittlerer Standardsauerstoffverbrauch von 0,07 bis  $0,32 \mu g$   $O_2$   $mg^{-1}h^{-1}$  ermittelt. Innerhalb dieses Temperaturbereichs stieg der Verbrauch zwischen  $10^\circ$  und  $18^\circ C$  steil an ( $Q_{10} = 3,1$ ), steigerte sich bis zum Maximum bei  $21^\circ C$  nur noch wenig ( $Q_{10} = 1,5$ ) und wurde dann bis  $26^\circ C$  mäßig reduziert (Abb. 11 a, 13 b).

Anhand der Ergebnisse konnte nicht geklärt werden, ob sich nach 11- bis 15tägiger Akklimatisation der Tiere an  $10^\circ$ ,  $18^\circ$ ,  $21^\circ$ ,  $24^\circ$  bzw.  $26^\circ C$  bereits eine signifikante Änderung des  $O_2$ -Verbrauchs eingestellt hatte. Ein Vergleich des durchschnittlichen Verbrauchs zwischen  $18^\circ$  und  $26^\circ C$  zeigte zwar, daß warm akklimatisierte

Tabelle 2

Stoffwechselraten (Standard- bzw. Routinesauerstoffverbrauch) einiger litoraler Anneliden in Abhängigkeit vom Körpergewicht

Arten	Temperatur (° C)	Salinität	Körpernaßgewicht (mg)	Sauerstoffverbrauch ( $\mu\text{g O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ )	Autoren
<i>Enchytraeus albidus</i>	20	Brackwasser (20 ‰ S)	5	0,45*	Siebers & Bulnheim (1977)
<i>Pomatoceros triqueter</i>	10	Meerwasser (33 ‰ S)	20	0,10	vorliegende Arbeit (Abb. 12)
	21			0,26	
<i>Schizobranchia insignis</i>	12–13	Meerwasser	500	0,26*	Dales (1961)
			2 100	0,12*	
<i>Arenicola marina</i>	15	Meerwasser	2 000	0,07*	Krüger (1964)
			10 000	0,06	
<i>Sabella pavonica</i>	15,6	Meerwasser	9 100	0,07*	Wells (1952)
<i>Myxicola infundibulum</i>			20 000	0,05*	

Würmer (AT 24 ° und AT 26 °C) signifikant etwa 20 % weniger Sauerstoff veratmen als kälter adaptierte (AT 10 ° und AT 21 °C). Da sich jedoch innerhalb der einzelnen Akklimatisationsstufen keine signifikanten Unterschiede ergaben, mußte es offen bleiben, inwieweit sich in dieser Kompensation bereits eine sinnvolle Hitzeadaptation manifestiert hatte (Precht, 1964).

Angaben Gerlachs (1971) zufolge haben Tiere des Meiobenthos in der Regel Stoffwechselraten von 0,28 bis 2,8  $\mu\text{g O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ \*, kleinere Tiere des Makrobenthos im Milligrammgewichtsbereich Raten von 0,28 bis 0,7  $\mu\text{g O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ \* und größere Tiere des Makrobenthos lediglich einen Sauerstoffverbrauch von 0,014 bis 0,14  $\mu\text{g O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ \*. Anhand der Größe der von mir untersuchten Tiere (Körpernaßgewicht etwa 20 mg) ergibt sich für *Pomatoceros triqueter* bei Standardraten zwischen 0,07 bis 0,32  $\mu\text{g O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ein Sauerstoffverbrauch, der dieser Regel etwa entspricht. Da über die Stoffwechselraten anderer Serpuliden nichts bekannt ist, werden an dieser Stelle die Standardraten einiger anderer litoraler Anneliden aufgeführt (Tab. 2). Auch diese Zusammenstellung zeigt, daß *P. triqueter* im Verhältnis zu seinem Körpergewicht eine der "Norm" entsprechende Stoffwechselaktivität besitzt.

## Filterleistung

Die Filterleistung verschiedener Serpulimorpha, darunter *Pomatoceros triqueter*, wurde erstmals von Dales (1957) anhand der Klärung von Graphitsuspensionen (Partikelgröße bis 10  $\mu\text{m}$ ) mittels photometrischer Dichtebestimmung gemessen. Dales

\* Die Umrechnung der Originaldaten von  $\mu\text{l O}_2$  in  $\mu\text{g O}_2$  erfolgte nach  $1 \mu\text{l O}_2 = 1,43 \mu\text{g O}_2 \text{ NTP}$  (in: Weast, 1971).

wies nach, daß die Klärungsraten vom Körpergewicht der einzelnen Sabelliden- und Serpulidenarten abhängig waren. Mit zunehmendem mittleren Körpergewicht von 0,1 mg (*Salmacina dysteri*) bis 2700 mg (*Myxicola infundibulum*) nahm die Filtrierleistung von durchschnittlich 2,1 auf 0,1 ml mg<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> ab. Für *P. triqueter* ermittelte Dales eine etwas höhere Filtrierrate als ich: 1,4 ml mg<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> (Einzelindividuen bei 16 ° bis 17 °C; Dales, Tab. 1) gegenüber 0,97 ml mg<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> (Individuengruppen bei 18 °C; vorliegende Arbeit, Abb. 12). Dieser Befund unterstützt Beobachtungen von mir, welche gezeigt hatten, daß Einzelindividuen signifikant höhere Filtrierleistungen erbringen als Individuengruppen (Klöckner, unveröffentlicht).

Zwischen 12 ° und 27 °C erfolgte die Klärung von *Dunaliella*-Suspensionen durch *Pomatoceros triqueter* in mittleren Raten von 0,97 bis 0,28 ml mg<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> (Abb. 12, 13). Eine Analyse der Filtrierleistung in Abhängigkeit von der Temperatur ergab jedoch keine signifikanten Unterschiede zwischen 12 ° bis 24 °C (p-Werte in t-Tests > 0,1). Erst mit Erreichen der Letalgrenze bei 27 °C (Abb. 3, 4) verringerte sich die Leistung signifikant. Temperaturen über 12 °C erbrachten also keine wesentliche Steigerung der Filtrierraten (Abb. 13 c). Es war zwar möglich, daß eine Steigerung deshalb ausblieb, weil die untersuchten Tiere langfristig an 12 °C akklimatisiert worden waren und aufgrund der raschen Temperaturerhöhung von 3 C° d<sup>-1</sup> ihre Leistung nicht sofort entfalten konnten. Dieser Möglichkeit widersprachen jedoch die Befunde über die Tubusregeneration, deren Leistung bei ähnlich schneller Erwärmung signifikant stieg (Abb. 13 a). Die Daten besagen deshalb, daß die Filtriertätigkeit – im Gegensatz zu den hier untersuchten Stoffwechselprozessen Tubusregeneration und Atmung – ihre volle Kapazität wahrscheinlich bereits in deutlich niedrigeren Temperaturen entfaltet und damit innerhalb einer weiten Spanne temperaturunabhängig ist. Dieses Ergebnis ist deshalb von besonderem ökologischen Interesse, da ein solches Verhalten auch von anderen filtrierenden Wirbellosen (Lamellibranchiern) bekannt geworden ist (Jørgensen, 1966; Winter, 1969).

Die Filtrierraten von Individuengruppen wiesen in aufeinander folgenden Messungen stets sehr hohe Schwankungen auf. Bereits frühere Untersuchungen von mir hatten gezeigt, daß auch die Filtrierleistung einzelner Tiere zeitlichen Schwankungen unterworfen war: oft wechselten im Verlauf von 24 h einige Phasen hoher mit Phasen sehr geringer Leistung ab (Klöckner, unveröffentlicht). Da zufällige Leistungsunterschiede einzelner Individuen sich zeitlich aufheben müßten, scheinen die hier beobachteten Schwankungen auf eine gruppensynchrone rhythmische Filtrationsaktivität hinzuweisen.

*Danksagungen.* Herrn Prof. Dr. O. Kinne, Leitender Direktor der Biologischen Anstalt Helgoland, danke ich herzlich für Arbeitsmöglichkeiten, Anregung und Unterstützung. Herzlicher Dank gilt Frau D. Martin für die liebevolle Anfertigung von Textabbildungen, sowie den Mitarbeitern der Biologischen Anstalt Helgoland, Frau A. Reiners (CN-Analyse), Herrn J. Marshall (Fotografien) und der Schwimmtauchergruppe (Materialversorgung).

## ZITIERTE LITERATUR

- Biologische Anstalt Helgoland, 1971. Jahresbericht **1970**, Ca 44–Ca 45.  
 — 1972. Jahresbericht **1971**, 40–41.  
 — 1973. Jahresbericht **1972**, 27–28.
- Bornhold, B. D. & Milliman, J. D., 1973. Generic and environmental control of carbonate mineralogy in serpulid (polychaete) tubes. *J. Geol.* **8**, 363–373.
- Coughlan, J., 1969. The estimation of filtering rates from the clearance of suspensions. *Mar. Biol.* **2**, 356–358.
- Dales, R. P., 1957. Some quantitative aspects of feeding in sabellid and serpulid fan worms. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **36**, 309–316.  
 — 1961. Observations on the respiration of the sabellid polychaete *Schizobranchia insignis*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **121**, 82–91.
- De Silva, P. H. D. H., 1967. Studies on the biology of Spirorbinae (Polychaeta). *J. Zool., Lond.* **152**, 269–279.
- Dietrich, G., 1957. Allgemeine Meereskunde. Borntraeger, Berlin, 492 pp.
- Faouzi, H., 1931. Tube formation in *Pomatoceros triqueter* L. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **17**, 379–384.
- Gerlach, S. A., 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia* **6**, 176–190.
- Hall, J. H., 1954. The feeding mechanism in *Mercierella enigmatica* FAUVEL (Polychaeta: Serpulidae). *Wasmann J. Biol.* **12**, 203–222.
- Hedley, R. H., 1956. Studies of serpulid tube formation. I. The secretion of the calcareous and organic components of the tube by *Pomatoceros triqueter*. II. The calcium-secreting glands in the peristomium of *Spirorbis*, *Hydroides*, and *Serpula*. *Q. Jl microsc. Sci.* **97** (3), 411–419; 421–427.
- Hunt, O. D., 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **13**, 560–599.
- Johannsson, K. E., 1927. Beiträge zur Kenntnis der Polychaeten-Familien Hermellidae, Sabelidae und Serpulidae. *Zool. Bidr. Uppsala* **11**, 1–184.
- Jørgensen, C. B., 1955. Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates. *Biol. Rev.* **30**, 391–454.  
 — 1966. The biology of suspension feeding. Pergamon Press, Oxford, 357 pp.
- Kinne, O., 1956. Über den Wert kombinierter Untersuchungen (im Biotop und im Zuchtversuch) für die ökologische Analyse. *Naturwissenschaften* **43**, 8–9.  
 — 1963. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. I. Temperature. *Oceanogr. mar. Biol.* **1**, 301–340.  
 — 1970. Temperature: Animals: Invertebrates. In: *Marine ecology*. Ed. by O. Kinne. Wiley-Interscience, London, **1** (1), 407–514.
- Klößner, K., 1976 a. Zur Ökologie von *Pomatoceros triqueter* (LINNE, 1758) (Serpulidae, Polychaeta). Diss., Tübingen, 168 pp.  
 — 1976 b. Zur Ökologie von *Pomatoceros triqueter* (Serpulidae, Polychaeta). I. Reproduktionsablauf, Substratwahl, Wachstum und Mortalität. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **28**, 352–400.
- Krüger, F., 1964. Versuche über die Abhängigkeit der Atmung von *Arenicola marina* (Annelides Polychaeta) von Größe und Temperatur. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **10**, 38–63.
- Leone, D. E., 1970. The maturation of *Hydroides dianthus*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **138**, 306–315.
- Morskoj Atlas, 1953. Sea charts of surface temperatures in the World Ocean: marine atlas. Morskoj General'nyj Stab, Moskau, **2**, 15–18.
- Neff, J. M., 1969. Mineral regeneration by serpulid polychaete worms. *Biol. Bull. mar biol. Lab., Woods Hole* **136**, 76–90.
- Precht, H., 1964. Über die Resistenzadaptation wechselwarmer Tiere an extreme Temperaturen und ihre Ursachen. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **9**, 392–411.

- Christophersen, J., Hensel, H. & Larcher, W., 1973. Temperature and Life. Springer, Heidelberg, 799 pp.
- Quayle, D. B., 1948. Biology of *Venerupis pullastra* (MONTAGU). Diss., Glasgow.
- Schwarzenbach, G., 1957. Die komplexometrische Titration. Enke, Stuttgart. 119 pp. (Die chemische Analyse. Bd 45.)
- Siebers, D. & Bulnheim, H.-P., 1977. Salinity dependence, uptake kinetics and specificity of amino-acid absorption across the body surface of the oligochaete annelid *Enchytraeus albidus*. Helgoländer wiss. Meeresunters. **29**, 473–492.
- Thomas, J. G., 1940. *Pomatoceros*, *Sabella*, and *Amphitrite*. University Press, Liverpool, 88 pp.
- Thomas, P. & Dumas, R., 1970. Contribution à l'étude de *Dunaliella salina* en cultures bactériennes. nutrition et composition. Téthys **2**, 19–28.
- Weast, R. C. (Ed.), 1971. Handbook of chemistry and physics. CRC Press, Cleveland, B-116.
- Wells, G. P., 1952. The respiratory significance of the crown in the polychaete worms *Sabella* and *Myxicola*. Proc. R. Soc. (B) **140**, 70–82.
- Winter, J. E. 1969. Über den Einfluß der Nahrungskonzentration und anderer Faktoren auf Filtrierleistung und Nahrungsausnutzung der Muscheln *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus*. Mar. Biol. **4**, 87–135.