

Zur Atmungsphysiologie von *Arenicola marina* L.

Von Friedrich Krüger

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland, Hamburg und List auf Sylt

(Mit 2 Abbildungen im Text)

Die Atmungsphysiologie von *Arenicola marina* hat zwar schon verschiedene Bearbeiter gefunden, ist aber bis heute noch nicht in dem Umfange bekannt, wie es ein so häufiges und verbreitetes Tier erfordert. An einer solchen Untersuchung sind Physiologie und Ökologie gleichermaßen interessiert.

Vor allem im Hinblick auf die Funktion des Hämoglobins haben BARCROFT (1924) und BORDEN (1931) und in neuester Zeit ELIASSEN (1956) den Sauerstoffverbrauch von *Arenicola marina* bestimmt. THAMDRUPS (1935) Messungen erfolgten vom Standpunkt des Ökologen. Trotzdem kann man nicht sagen, daß das vorliegende Zahlenmaterial endgültige Entscheidungen in irgendeiner Richtung gestattet. Bekannt ist bisher im wesentlichen nur der Sauerstoffverbrauch der Würmer bei normaler Sauerstoffsättigung des Seewassers mit Luft — abgesehen von einigen Versuchen von ELIASSEN. Unbekannt ist dagegen, bis zu welcher Grenzkonzentration die normale Atmungsgröße aufrechterhalten bleibt bzw. in welcher Form sie bei weiterer Verminderung abfällt und ferner die Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von der Größe der Tiere. Bei dem grundlegenden Charakter dieser beiden Fragestellungen wurden sie zunächst in der vorliegenden Arbeit angegriffen, um für weitere Untersuchungen über die Funktion des Hämoglobins die notwendigen Voraussetzungen zu schaffen.

Methodik

THAMDRUP und ELIASSEN bestimmten den Sauerstoffverbrauch der Tiere aus der Abnahme des Sauerstoffgehaltes von Seewasser in einem abgeschlossenen Behälter. BORDEN arbeitete mit einem HALDANE-Apparat, in dem die Tiere Luft atmeten.

In der vorliegenden Untersuchung versuchte ich die Atmung der Würmer unter möglichst normalen Bedingungen zu messen. Sie befanden sich während der Versuche in Anlehnung an ihre natürlichen Wohnbauten in U-förmigen Röhren — ähnlich den von WELLS (1949) benutzten —, in denen dieser Autor die Würmer mehrere Wochen halten konnte (Abb. 1). Aus einem durch das Kopfstück B an den Enden des U-Rohres vorbeifließenden Wasserstrom entnahmen die Würmer durch ihre normalen Pumpbewegungen das benötigte

Atemwasser. Aus der Sauerstoffabnahme in dem abfließenden Wasser berechnet sich der Sauerstoffverbrauch nach der Formel:

$$\text{O}_2\text{-Verbrauch} = \text{Differenz des O}_2\text{-Gehaltes von zu- und abströmendem Wasser} \times \text{Durchstrom je Zeiteinheit.}$$

Dieses Verfahren bietet den Vorteil, daß den Tieren ein kontinuierlicher Strom Wasser mit konstantem Sauerstoffgehalt zur Verfügung steht und dadurch beliebig viele aufeinanderfolgende Bestimmungen möglich sind, ohne daß die Versuchstiere beunruhigt werden.

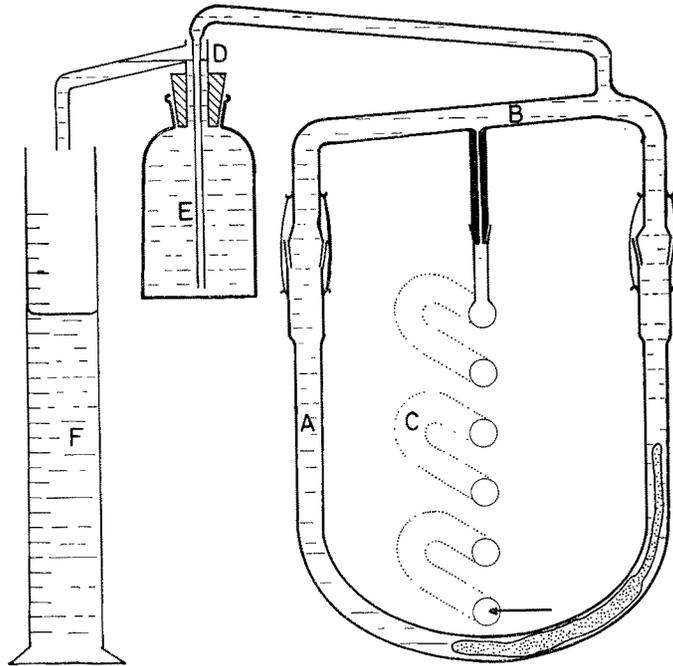


Abb. 1. Anordnung zur Atmungsmessung

A = U-Röhre für den Wurm. B = Kopfstück, an das die Wurmrohre mit Schläfen angeschlossen ist. C = Temperierschlange, die von unten nach oben durchströmt wird. D = Austauschbarer Überlauf auf den Winklerflaschen (E). F = Meßzylinder zur Bestimmung der durchfließenden Wassermenge

Auf dem oberen Schenkel der Temperierschlange sind mit Schläfen mehrere Wurmrohren und eine Kontrollableitung aufgesetzt. Das Wasser tritt durch einen Kapillarschliff in die Meßeinheiten ein und fließt durch die Ableitungsrohren in die Winklerflaschen. In die Ableitung sind zwei bewegliche Schlauchverbindungen eingeschaltet, um das Wechseln der Flaschen zu erleichtern

Im Prinzip wurde die für die Atmungsmessungen an Muscheln ausgearbeitete Apparatur (KRÜGER, 1958) verwandt, bei der nur an Stelle einfacher Objekt-Behälter die U-Röhre für die Würmer auf das Verteilerrohr aufgesetzt waren — in der Regel vier Einheiten je Versuch. Die U-Röhre hatten für die größeren Würmer einen Innendurchmesser von etwa 6 mm bei einer Länge von etwa 200 mm. Die Würmer erzeugten durch die peristaltischen Kontraktionen ihres Hautmuskelschlauches in den Rohren einen vom Hinterende zum Kopf gerichteten Wasserstrom. Da in den weiten Rohren den kleinsten untersuchten Würmern der notwendige Kontakt mit den Rohrwandungen nicht möglich war, kamen sie in ein engeres Rohr von etwa 4 mm Durchmesser. Die

U-Rohre mit den Würmern saßen mit Schliffen an einem Kopfstück, das die Zu- und Ableitungen für das Seewasser trug. Abgesehen von der den natürlichen Verhältnissen näherkommenden Unterbringung der Würmer während des Versuchs, hatte dieses Verfahren den Vorteil, daß der die Messungen beeinträchtigende tote Raum in den Versuchsgefäßen sehr klein gehalten werden

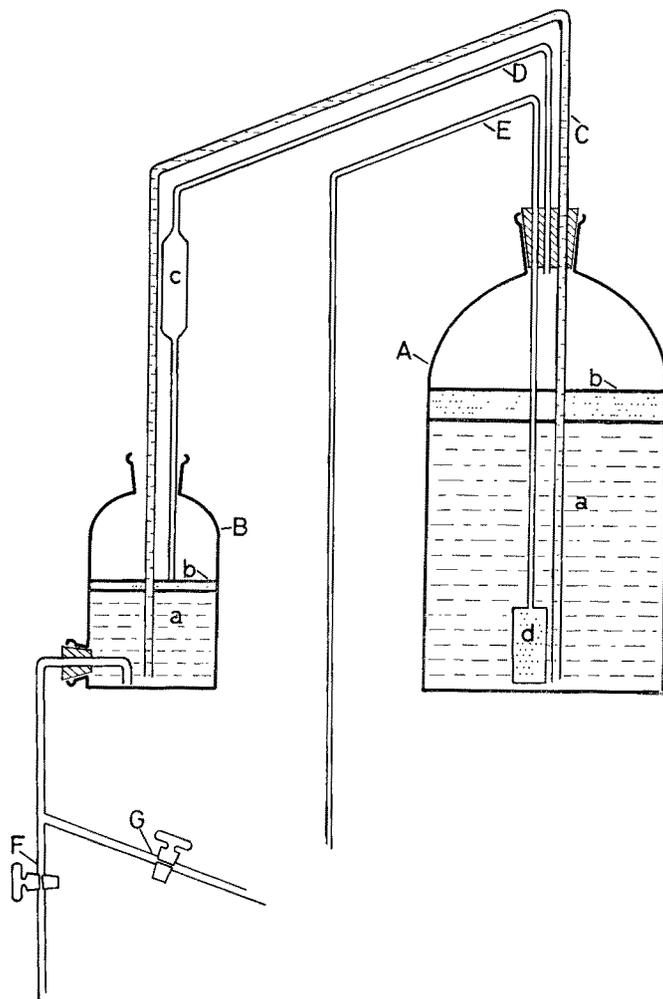


Abb. 2. Vorrichtung zur Erhaltung eines konstanten Seewasser-Niveaus

Die Anlage ist in geeigneter Höhe über der Apparatur der Abb. 1 angebracht. A = Vorratsbehälter für das Seewasser, a = Seewasser, b = Paraffinöl. B = Niveauflasche. C = Heberrohr. D = Rohr für Lufteinlaß, c = Erweiterung für den Rückfluß angesaugter Flüssigkeit. E = Gasleitung, d = Durchlüftungsstein. F = Hahn an der Ableitung zur Regulierung der Durchströmungsgeschwindigkeit in den Wasserröhren. G = Hahn zur Kontrollentnahme von Seewasser vor der Apparatur (bleibt während der Messungen geschlossen)

kann. Das den Meßeinheiten zufließende Wasser wurde in einer Glasschlange an die Temperatur im Thermostatenbad angepaßt und der Sauerstoffgehalt des zuströmenden Wassers durch eine gesonderte Entnahmestelle am Verteilerrohr während der Versuche kontrolliert. Die ganzen Einheiten einschließlich der Winklerflaschen für die Sauerstoffbestimmungen befanden sich in einem

Thermostatenbad, dessen Temperatur durch Kühlung mit Leitungswasser mit nur minimalen Abweichungen $16,1^{\circ}\text{C}$ betrug (KRÜGER 1957). Den für die Messungen erforderlichen konstanten Wasserstrom lieferte die in Abb. 2 dargestellte Vorrichtung, die etwa 1 m oberhalb des Thermostaten aufgestellt war und automatisch in dem Niveaubehälter einen weitgehend konstanten Flüssigkeitspegel aufrechterhielt, so daß das Seewasser unter konstantem Gefälle durch die Apparatur strömte. Die Wirkungsweise der Anlage ist bei KRÜGER (1958) beschrieben.

Die einzelnen Teile der Apparatur wurden regelmäßig mit 10%iger Salzsäure sterilisiert und die U-Rohre über Nacht zur Entfernung des von den Würmern abgeschiedenen Schleimes in verdünnter Natronlauge aufbewahrt. Das zu den Versuchen verwandte Seewasser wurde durch Filtration durch ein Bakterienfilter sterilisiert.

Die Reduktion des Sauerstoffgehalts im Seewasser erfolgte durch Durchleiten von Bombenstickstoff mit einem Sauerstoffgehalt von etwa 2%. Das hierfür notwendige Rohr mit Ausströmstein konnte ohne Behinderung der Konstanthaltung des Wassergefälles fest eingebaut werden. Allerdings durfte während der Durchströmung das Heberrohr zum Niveaubehälter nicht gefüllt sein. Überschichtung des Seewassers im Vorratsbehälter und in der Niveauflasche mit einer mehrere Zentimeter dicken Schicht Paraffinöl verhinderte bei reduziertem Sauerstoffgehalt eine Sauerstoffaufnahme aus der Luft (Abb. 2).

Die einzelnen Tiere blieben normalerweise nur drei bis vier Tage im Versuch. In dieser Zeit zeigt sich keine merkliche Änderung des Sauerstoffverbrauchs. Die Versuchstiere wurden über Nacht aus der Apparatur herausgenommen und am Morgen mit den Messungen erst mehrere Stunden nach dem Einsetzen der Würmer in den Apparat begonnen.

Die für den Sauerstoffverbrauch angegebenen Zahlen sind durchweg Mittelwerte aus 3 und mehr Einzelmessungen, deren Schwankungsbereich im allgemeinen sehr eng war.

Da die Würmer wie in ihren natürlichen Wohnröhren das Atemwasser selbst pumpten, beeinflusste jede Änderung der Peristaltik die Höhe des gemessenen Sauerstoffverbrauchs. Hierauf ist vielleicht ein Teil der beobachteten Schwankungen zurückzuführen. Durch Berechnung der Durchschnittswerte glichen sich solche kurzfristigen Änderungen der Atmungsintensität aus. Daneben zeigten sich aber auch erhebliche Schwankungen der Atmungsgröße beim gleichen Wurm an aufeinanderfolgenden Tagen (Tab. 1). Hierbei kann man an Änderungen der Aktivität denken, deren Einfluß ELIASSEN beschreibt. In den vorliegenden Versuchen war es nicht möglich, die in dem dunklen Thermostatenbad befindlichen Würmer zu beobachten.

Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs

Als Grenzfälle der Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Tiergröße kennen wir erstens die einfache Gewichtsabhängigkeit, bei der also der Sauerstoffverbrauch je Gewichtseinheit gleich bleibt oder — als Exponentialfunktion — der 1. Potenz des Gewichts folgt, und zweitens die oberflächenproportionale Atmung, bei der er der $2/3$ -Potenz des Gewichtes parallel läuft. Daneben kommen auch andere Exponenten für die Beziehung zwischen Tiergröße und Stoffwechsel in Frage. Für eine genaue Festlegung der Form der mathemati-

schen Abhängigkeit ist die Untersuchung von möglichst stark im Gewicht differierenden Individuen erforderlich. Im vorliegenden Falle verhielt sich das Gewicht des kleinsten untersuchten Wurmes (0,45 g) zu dem des größten (10,46 g) wie 1 : 23,3. Es ist dieses eine Differenz, die auch bei der gegebenen Schwankungsbreite der Meßwerte die Entscheidung zwischen gewichts- und oberflächenproportionaler Atmung gestattet. Die kleinen Individuen stammten aus der Uferzone, die größeren Würmer fanden sich erst in einiger Entfernung vom Ufer (WERNER 1955).

Tabelle 1
Durchschnittlicher Sauerstoffverbrauch je Gewichtseinheit und Stunde

Gewicht in g	Datum	O ₂ -Gehalt cmm/l	Durchschnitt cmm/h	Durchschnitt/g cmm/h
0,45	19. 8.	4961	24,7	54,8
0,52	10. 9.	4897	25,3	48,7
0,63	23. 8.	5151	23,7	37,6
0,68	15. 9.	4675	26,0	38,2
	15. 9.	5000	16,0	23,5
0,71	6. 9.	5586	23,0	32,4
	9. 9.	5644	32,0	45,1
	9. 9.	4655	37,3	52,5
0,87	17. 9.	4845	51,0	58,6
	18. 9.	4244	37,3	42,9
1,71	6. 9.	5586	98,0	57,3
1,82	12. 8.	4963	90,3	49,6
	13. 8.	4988	106,2	58,4
	15. 8.	4968	66,8	36,7
	16. 8.	4902	68,5	37,6
1,91	23. 8.	5151	47,0	24,6
2,34	15. 9.	4675	58,7	25,1
	15. 9.	5000	58,0	24,8
2,69	19. 8.	4961	69,5	25,8
2,73	12. 8.	4963	94,7	34,7
	13. 8.	4988	158,2	57,9
	14. 8.	5019	73,0	26,7
2,96	16. 8.	4902	121,5	41,0
3,14	5. 9.	5443	64,3	20,5
	6. 9.	5586	116,5	37,1
	7. 9.	5566	116,3	37,0
3,30	13. 9.	5234	62,3	18,9
3,53	23. 8.	5151	112,0	31,7
3,61	10. 9.	4897	65,3	18,1
3,99	12. 8.	4963	149,0	37,3
	13. 8.	4988	74,8	18,7
	14. 8.	5019	140,3	35,2
4,82	12. 9.	4600	233,0	48,3
4,87	4. 9.	4712	212,0	43,5
4,97	13. 9.	5234	81,0	16,3
	15. 9.	5000	175,5	35,3
	15. 9.	4675	149,0	30,0
	17. 9.	4814	128,3	25,8
	18. 9.	4244	170,2	34,2
5,10	23. 8.	5151	88,2	17,3
5,55	19. 9.	5836	133,7	24,1
	15. 9.	4675	196,0	35,1
5,58	13. 9.	5234	191,0	34,2
	15. 9.	5000	165,5	29,7

Gewicht in g	Datum	O ₂ -Gehalt cmm/l	Durchschnitt cmm/h	Durchschnitt/g cmm/h
6,17	19. 9.	5836	155,0	25,1
6,50	16. 8.	4908	356,7	54,9
	19. 8.	4961	275,8	42,4
6,79	30. 8.	5305	218,3	32,2
	2. 9.	5379	355,7	52,4
7,00	30. 8.	5305	178,0	25,4
	2. 9.	5379	133,0	19,0
7,09	30. 8.	5305	343,0	48,4
	2. 9.	5379	494,0	69,7
7,61	4. 9.	4712	469,5	61,7
7,85	30. 8.	5305	295,0	37,6
	2. 9.	5379	443,0	56,4
8,05	4. 9.	4712	507,8	63,1
8,64	19. 9.	5836	158,0	18,3
10,12	5. 9.	5443	360,6	35,6
	6. 9.	5586	668,8	66,1
	7. 9.	5566	730,3	72,2
10,46	19. 9.	5836	240,0	22,9

Am einfachsten erfolgt die Analyse der Gestalt der Größenabhängigkeit durch Eintragung der Werte für den Sauerstoffverbrauch von Einzeltieren gegen die dazugehörigen Tiergewichte in ein doppelt logarithmisch unterteiltes Koordinatensystem. Beim Zutreffen der allometrischen Wachstumsregel liegen dann die Punkte auf einer Geraden. Ist deren Steigungswinkel wie im vorliegenden Falle 45° , so liegt Gewichtsproportionalität vor. Auch die Berechnung der Sauerstoffverbrauchswerte je Gewichtseinheit, wie sie in Tab. 1 durchgeführt ist, führt zu dem gleichen Ergebnis. Im einzelnen schwanken die Werte zwar recht erheblich, wie die Tabelle erkennen läßt auch beim gleichen Tier, aber sie zeigen keine Tendenz, bei den großen Tieren abzusinken. Berechnet man dagegen den Sauerstoffverbrauch als eine $2/3$ -Potenz des Gewichts, so wird deutlich, daß schon bei den gegebenen Größenunterschieden sich sehr erhebliche Differenzen gegenüber den gefundenen Werten ergeben. Auch die von BORDEN angegebenen Zahlen — die allerdings eine wesentlich geringere Gewichtsspanne umfassen — lassen ebenfalls bei den großen Würmern keine Verminderung des Sauerstoffverbrauchs erkennen. Zumindestens bei den Würmern der untersuchten Größen können also alle Vergleiche auf der Basis des Sauerstoffverbrauchs je Gewichtseinheit durchgeführt werden.

Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von der Konzentration

Die Mehrzahl der Messungen geschah ebenso wie bei den Versuchen der früheren Autoren mit Seewasser, das annähernd mit der Spannung des Luft-sauerstoffs gesättigt war. Bei einem Salzgehalt von etwa 31‰ , wie es bei dem Seewasser in List vorlag, lösen sich nach TRUESDALE (1957) bei $16,1^\circ\text{C}$ 5465 cmm O_2 je Liter.

Außer einer Reihe von Bestimmungen, bei denen der Sauerstoffgehalt des benutzten Seewassers von vornherein wesentlich niedriger lag, wurde in weiteren Versuchen der Sauerstoffgehalt durch Durchströmung mit Bombenstick-

stoff noch weiter reduziert. Bestimmte Sauerstoffkonzentrationen waren unter diesen Umständen nicht einzustellen, sie konnten nur grob durch Veränderung der Durchströmungsintensität und -dauer variiert werden. Aus diesem Grund sind in Tab. 2 nur in weiter Staffelung die Sauerstoffverbrauchswerte zu den entsprechenden Gehalten eingetragen. Der relativ hohe Gehalt des zur Verfügung stehenden Bombenstickstoffs an Sauerstoff ließ keine Herabsetzung des O₂-Gehaltes unter etwa 600 cmm/l zu.

Tabelle 2
Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von der Konzentration

	Sauerstoffkonzentration							
	über 5000	5000— 4000	4000— 3000	3000— 2000	2000— 1000	1000— 800	800— 650	650— 600
Mittelwert des O ₂ -Verbr. je g und Stunde	37,2	41,8	31,2	39,5	30,2	35,6	20,9	10,9
s	± 15,85	± 12,78	± 5,8	± 12,16	± 13,1	± 15,7	± 5,7	± 5,3
Anzahl der Werte	28	29	15	15	13	3	4	6
Max. Wert	72,2	63,1	35,5	72,1	64,8	53,6	25,6	21,7
Min. Wert	16,3	18,1	20,9	24,1	9,8	24,9	12,7	6,1

Die Tab. 2 läßt erkennen, daß die Sauerstoffverbrauchswerte bis herab zu einem Gehalt von 800 cmm/l in den gegebenen Grenzen konstant bleiben. Eine eindeutige und sogar erhebliche Verminderung des Sauerstoffverbrauchs zeigt sich dann aber bei einem Sauerstoffgehalt von 600 cmm. Zwischen 600 und 800 cmm liegt also die kritische Spannung, bei der die normale Atmungsgröße nicht mehr aufrechterhalten werden kann. Die allerdings nicht sehr zahlreichen Werte bei 658 cmm O₂, die auch schon eine deutliche Reduktion aufweisen, sprechen dafür, daß die kritische Konzentration bei einem Sauerstoffgehalt von 700 cmm/l liegt, was einer Sauerstoffspannung von etwa 20 mm/Hg entspricht.

Besprechung der Versuchsergebnisse

Vergleichen wir den in der vorliegenden Untersuchung gefundenen Wert von durchschnittlich etwa 36—37 cmm/g/h bei 16,1° C mit den Zahlen früherer Autoren, so kommt er dem Wert von BORDEN am nächsten, die für eine Temperatur von 11—12° C einen Durchschnittsverbrauch von 31 cmm angibt. Der etwas niedrigere Wert erklärt sich einmal durch die tiefere Temperatur, und zweitens waren die Würmer in meinen Versuchen gezwungen, ihr Atemwasser zu pumpen, während sie bei den Versuchen von BORDEN wahrscheinlich ziemlich ruhig lagen. Die Werte von THAMDRUP von 14,9 cmm bei 10° C und von 34,0 bei 20° C sind etwas niedriger. Die Zahlen von ELIASSEN, der den Verbrauch bei 17,5° C zu 193—435 cmm angibt, stimmen mit den Befunden der anderen Autoren überein, wenn man annimmt, daß sie um eine Zehnerpotenz zu hoch berechnet sind. Sein Durchschnittswert von etwa 300 cmm je Stunde erscheint auch im Vergleich zu dem Sauerstoffverbrauch anderer Würmer bei gleicher Temperatur reichlich hoch. Der in meinen Versuchen gegebene Zwang zu normalen Atmungsbewegungen scheint also die Atmungsgröße nicht erheblich beeinflußt zu haben.

Wenn, wie oben ausgeführt, die Atmungsgröße dem Gewicht der Würmer proportional verläuft, ist dieser Befund aus dem Grunde von Interesse, weil wir bislang nur wenige Beispiele einer gewichts-proportionalen Atmung kennen (BERTALANFFY, 1957). Bei den Land und Süßwasser bewohnenden Oligochaeten und Hirudineen, die den Polychaeten nahestehen, finden wir eine oberflächen-proportionale Atmung. Da bislang fast nur Land- und Süßwassertiere zur Untersuchung der Größenabhängigkeit des Stoffwechsels der Tiere herangezogen wurden, verdient die Verfolgung dieses Fragenkomplexes bei Meerestieren besondere Beachtung, da hier abweichende Verhältnisse vorzuliegen scheinen.

Für die Klärung der Frage nach der Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von der Sauerstoffspannung bedeutet die Gewichtsproportionalität eine wesentliche Vereinfachung, da man nicht auf die Verwendung von Tieren möglichst gleicher Größe angewiesen ist. Erstaunlich war bei den hier erzielten Ergebnissen die außerordentlich weitgehende Unabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von der Sauerstoffkonzentration, der bis zu einer Konzentration von etwa 800 cmm/l konstant blieb, ein Wert, der etwa einer Luft-Sauerstoffkonzentration von 3 % entspricht. *Arenicola* dürfte damit alle bisher untersuchten Tiere übertreffen. Es steht (KRÜGER 1955) die Konstanz der Atmungsgröße wahrscheinlich in Beziehung zu dem Hämoglobin-Besitz, wobei aber noch der Zusammenhang zwischen dieser Eigenschaft und dem Hämoglobin dunkel bleibt.

Das Hämoglobin von *Arenicola* ist durch seine sehr hohe Sauerstoffaffinität ausgezeichnet; seine Ladungsspannung liegt nach BARCROFT (1924) bei 7 mm Hg und seine Entladungsspannung bei 2 mm Hg. ELIASSEN (1956) fand, daß die Sauerstoffspannung im Blut von *Arenicola* mindestens bis zu einem Gehalt von 1000 cmm/l in der Umgebung über der Sättigungsspannung liegt, und man darf wohl annehmen, daß dieses für den gesamten Bereich zutrifft, in dem die Atmung konstant bleibt. Wenn wir das Hämoglobin von *Arenicola* als ein Mittel zum Sauerstofftransport auffassen, würde es im allgemeinen funktionslos sein. Daher sah BORDEN (1931) auf Grund ihrer Versuche in dem Hämoglobin einen Sauerstoffspeicher, der während der Ebbe, wenn die regelmäßige Sauerstoffzufuhr unterbrochen ist, in Funktion tritt. Nach den Messungen von ELIASSEN (1956) scheint aber im allgemeinen auch während der Ebbe der Sauerstoffgehalt in der Umgebung der Wohnröhren noch so hoch zu bleiben, daß die normale Atmung aufrechterhalten werden kann, und überdies zeigte WELLS (1949), daß *Arenicola* in der Lage ist, während dieser Zeit den Luftsauerstoff auszunützen. Der von ELIASSEN auf Grund seiner Messungen erhobene Einwand, daß der Sauerstoffvorrat im Blut von *Arenicola* nur für wenige Minuten den Sauerstoffbedarf decken kann, ist dagegen nicht stichhaltig, da er den Berechnungen seinen offensichtlich zu hoch bestimmten Sauerstoffverbrauch zugrunde legt. Seiner Berechnung widersprechen auch die Beobachtungen von BORDEN über die Zeit, in der unter anaeroben Bedingungen die Reduktion des Hämoglobins in den lebenden Würmern erfolgt. Einen Zusammenhang zwischen den Eigenschaften des Hämoglobins und der Sauerstoffkonzentrations-Abhängigkeit der Atmung kann man vielleicht in dem Abfall des Sauerstoffverbrauchs unterhalb eines Gehaltes von 800 cmm/l vermuten. Der Wert entspricht etwa einer Sauerstoffspannung von 23,5 mm Hg. Die noch vorhandene Differenz zwischen diesem Wert und der Ladungsspannung von 7 mm Hg könnte darauf beruhen, daß

trotz der gut entwickelten Kiemen und des intensiven Blutumlaufs die Sauerstoffspannung in den Geweben erheblich unter die Sauerstoffspannung in der Umgebung absinkt.

Zusammenfassung

1. Die Atmung von *Arenicola* wird in einer speziellen Apparatur gemessen, die den Würmern möglichst natürliche Verhältnisse in U-förmigen Röhren bietet.
2. Im Bereich zwischen 0,45 und 10,46 g wächst der Sauerstoffverbrauch der Würmer proportional dem Gewicht.
3. Zwischen einem Sauerstoffgehalt von 5500 cmm/l und 800 cmm/l ist der Sauerstoffverbrauch konstant. Unterhalb 800 cmm/l sinkt der Verbrauch ab.

Literaturverzeichnis

- Barcroft, J., u. H. Barcroft, 1924: The blood pigment of *Arenicola*. — Proc. Roy. Soc. B. Vol. **96**, 28—42.
- Bertalanffy, L. v., 1957: Quantitative laws in metabolism and growth. — Quart. Rev. Biol. **32**, 217—321.
- Borden, M. F., 1931: A study of the respiration and the function of haemoglobin in *Planorbis corneus* and *Arenicola marina*. — Journ. Mar. Biol. Assoc. NS **17**, 709—738.
- Eliassen, E., 1956: The oxygen supply during ebb of *Arenicola marina* in the Danish Waddensea. — Univ. Bergen Arbok 1955. Naturvit. rekke 12.
- Krüger, Fr., 1955: Hämoglobinvorkommen bei Wirbellosen. — Verh. Dtsch. Zool. Ges. Erlangen **1955**, 81—96.
- 1957: Temperatur-Regelung durch gesteuerte Kühlung. — Helgol. Wiss. Meeresunters. **6**, 71—75.
- 1958: Beiträge zur Physiologie des Hämoglobins wirbelloser Tiere. IV. — Zool. Jb. Physiol. **67**, 311—322.
- Thamdrup, H. M., 1935: Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. — Medd. Komm. Havundersøg. **10**, H. 2.
- Truesdale, G. A., u. A. L. H. Gameson, 1957: The solubility of oxygen in saline water. — J. Conseil. **22**, 163—166.
- Wells, G. P., 1949: The behaviour of *Arenicola marina* L. in sand, and the role of spontaneous activity cycles. — J. Mar. Biol. Ass. U. K. **28**, 447—464.
- Werner, B., 1954: Eine Beobachtung über die Wanderung von *Arenicola marina* L. — Helgol. Wiss. Meeresunters. **5**, 93—102.
- Über die Winterwanderung von *Arenicola marina*. *ibid.* 353—378.