

Über die Winterwanderung von *Arenicola marina* L. (*Polychaeta sedentaria*)

Von Bernhard Werner

Aus der Biologischen Anstalt Helgoland, List auf Sylt,
in der Bundesforschungsanstalt für Fischerei
Mit 4 Abbildungen und 6 Tabellen im Text

Inhaltsübersicht

A. Einleitung — B. Fundchronik — C. Zustand, Verhalten und Größenzusammensetzung der angespülten Würmer — D. Bestandsuntersuchungen und Freilandexperimente — E. Auftreten der Würmer, Witterungsverhältnisse und Mondphasen — F. Ergebnis — G. Wie schwimmt *Arenicola*? — H. Zusammenfassung — I. Literaturverzeichnis.

A. Einleitung

In einer kurzen Mitteilung (WERNER 1954) wurde über eine Zufallsbeobachtung berichtet, bei der im Winter 1953/54 am Südstrand des Ellenbogens bei List auf Sylt in einem hochgelegenen Strandgürtel zahlreiche lebende *Arenicola* gefunden wurden. Der Zeitpunkt und die Begleitumstände des einmaligen Fundes erschienen so auffällig, daß versucht wurde, die Ursachenfrage zu klären. Die Prüfung der verschiedenen Möglichkeiten führte zu der Arbeitshypothese, daß *Arenicola* die Fähigkeit hat, auf absinkende Wasserstände und verringerte Temperaturen im Winter mit einer horizontalen Wanderung von den höher zu den tiefer gelegenen Wattflächen zu reagieren.

Diese Fähigkeit war allem Anschein nach bislang unbekannt, wenn auch bereits aus den vorliegenden Literaturangaben hervorging, daß *Arenicola* nicht so ortsfest ist, wie allgemein angenommen wurde. Mit Ausnahme der Wanderung der Nullgruppe im Frühjahr ins tiefere Wasser (NEWELL 1948) konnten jedoch die anderen, durch zufällige Funde ermittelten und nur in wenigen Fällen experimentell nachgewiesenen Wanderungen (NEWELL 1948, CHAPMAN & NEWELL 1949) nicht mit irgendwelchen inneren oder äußeren auslösenden Ursachen in Verbindung gebracht werden. Das zeigt auch die Diskussion des Problems der Bestandsschwankungen und Wanderungen von *Arenicola* durch SMIDT (1951), die von mir in der ersten Mitteilung noch nicht berücksichtigt war. Von den Beobachtungen und Angaben dieses Autors scheinen mir indes für unsere Frage zwei Hinweise bemerkenswert zu sein. Einmal hat SMIDT beobachtet, daß die Bestände an erwachsenen Tieren im Juni 1947 auf den untersuchten höheren Wattflächen gegenüber den Vorjahren nicht wesentlich verringert waren, obwohl hier der strenge Winter 1946/47 nach den Berichten der Wurmgräber, die

regelmäßig *Arenicola* für den Fischfang graben, große Verluste verursacht hatte. SMIDT schließt daraus, daß die höheren Wattflächen im Frühjahr von Tieren besiedelt wurden, die den Winter auf den tieferen Lagen überstanden hatten. Weiterhin berichtet er über die Erfahrung der Wurmgräber, daß *Arenicola* von den hochgelegenen Wattflächen abwandert, wenn der Wasserstand längere Zeit absinkt.

Die niedrigeren Wasserstände treten aber gerade zu Beginn des Winters im nordfriesischen Wattenmeer regelmäßig bei Ostwindwetterlagen auf, die dann ein schnelles Absinken der Luft- und Wassertemperaturen zur Folge haben. Und diese Erscheinungen, niedrigere Wasserstände und verringerte Temperaturen, waren die Begleitumstände des ersten Fundes, der der Ausgangspunkt für die Prüfung der Frage der Winterwanderung von *Arenicola* wurde.

Es lag nahe, diesem Problem auch in den folgenden Jahren nachzugehen. Zunächst wurde versucht, durch regelmäßige Strandgänge weiteres Beobachtungsmaterial zu finden. Tatsächlich konnten im Winter 1954/55 und 1955/56 jeweils unmittelbar nach plötzlichen Kälteeinbrüchen gleichartige Funde gemacht werden, die den ersten Fund vom 7. 1. 54 und die aus ihm abgeleiteten Schlußfolgerungen in jeder Hinsicht bestätigen. Außerdem wurden im letzten Winter erstmals auch quantitative Bestandsuntersuchungen und einige Freilandexperimente durchgeführt, deren Ergebnisse in voller Übereinstimmung mit den Fundbeobachtungen stehen. Über die neuen Beobachtungen und Untersuchungen, durch die der Nachweis der Winterwanderung von *Arenicola* im nordfriesischen Wattenmeer erbracht werden konnte, soll im folgenden berichtet werden.

Den Mitarbeitern der Wetterwarte List, Herrn Lange und Herrn Brockmann, Herrn Reg.-Bauinspektor Schmidt vom Marschenbauamt Westerland, sowie Herrn Baurat Sindern vom Wasser- und Schiffsamt Tönning möchte ich für ihre freundliche Unterstützung bei der Beschaffung der meteorologischen und hydrographischen Unterlagen meinen herzlichen Dank aussprechen. Ebenso möchte ich auch Herrn Kollegen Dr. Ziegelmeier, List, dafür danken, daß er die Mühe nicht scheute, am 16. 12. 55 selbst zum Ellenbogen zu kommen und das Massenaufreten von *Arenicola* am Strand zu photographieren.

B. Fundchronik

Die Strandbegehungen wurden regelmäßig vormittags durchgeführt, da sich herausgestellt hatte, daß die Tiere stets beim letzten vorangegangenen Nachhochwasser angespült waren. Dabei wurden in beiden Jahren im November bzw. Dezember und im Januar jeweils an mehreren Tagen am Südstrand des Ostellenbogens wiederum lebende *Arenicola* in größeren Mengen gefunden. Die Tiere lagen bemerkenswerterweise in demselben Strandabschnitt wie beim ersten Fund, nämlich zwischen der Strandverbreiterung unmittelbar südwestlich der Biologischen Anstalt und Kersten Rimling, der charakteristischen Einschnürungsstelle des Ellenbogens (Abb. 1, vergl. Abb. 4).

Daß die Würmer überwiegend in diesem Strandabschnitt, der durch die beschriebene Strandverbreiterung mit ihrem nach Westen gerichteten Haken die Form einer schwach ausgebildeten Bucht angenommen hat, und nicht genau so regelmäßig in den angrenzenden östlichen und westlichen Gebieten gefunden wurden, scheint nicht zufällig und auch nicht ausschließlich durch die jeweilige Windrichtung verursacht zu sein, sondern ist gleichzeitig wohl auch auf seine besondere Lage zurückzuführen. Einmal befinden sich hier auf den hochgelegenen Wattflächen dicht unter der Strandlinie ausgedehnte *Arenicola*-Bestände, so daß

die angespülten Tiere vermutlich von nahegelegenen Gebieten stammen. Außerdem spielen wahrscheinlich die Strömungsverhältnisse eine Rolle. Der gerade in den letzten Jahren in auffälliger Weise in westlicher Richtung wachsende, bei Tidenhochwasser noch größtenteils überspülte Strandhaken zeigt an, daß hier

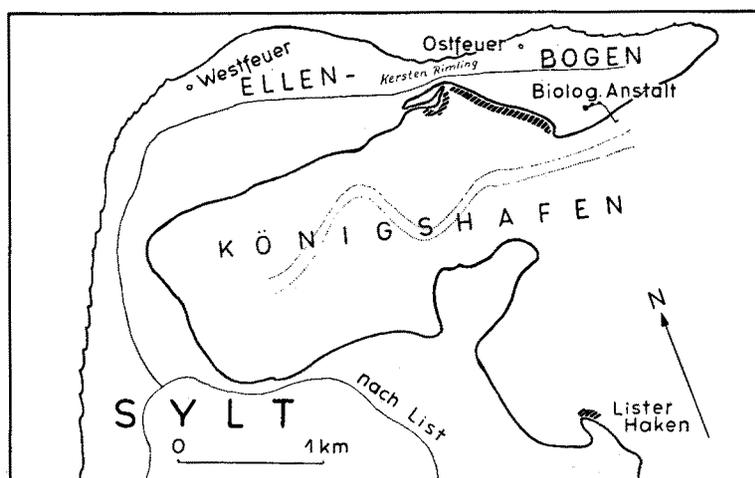


Abb. 1. Nordteil der Insel Sylt mit der Halbinsel Ellenbogen und dem Wattgebiet des Königshafens, Skizze (vgl. die genauere Karte Fig. 1, WERNER 1954). Am Südstrand des Ostellenbogens und am Lister Haken ist durch die Schraffierung der Strandgürtel bezeichnet, in dem die lebenden *Arenicola* gefunden wurden.

ein Gegen- bzw. Kreisstrom wirksam ist, der das Anspülen der Würmer in dieser Bucht offenbar begünstigt. Außerhalb dieses Strandabschnittes, der eine Länge von rd. 800 m hat, wurden Würmer nur noch mehrmals an der Südseite des Strandhakens bei Kersten Rimling, der hier nehrungsartig ausgebildet ist, und einmal am Lister Haken gefunden (Abb. 1).

Die Tiere lagen wiederum stets in einem 2—5 m breiten Strandgürtel, dessen obere Grenze, die jeweilige tatsächliche Hochwasserlinie, als solche durch den deutlich ausgebildeten Spülsaum einwandfrei erkennbar war. Bei der Lage dieses Strandgürtels oberhalb der Siedlungsgebiete von *Arenicola* kann es sich in allen Fällen nur um angespülte Würmer handeln. Wesentlich ist noch, daß die Tiere niemals im eigentlichen Spülsaum lagen, sondern über den ganzen Strandgürtel verteilt; tote Tiere und anderes unbewegliches Material, so vor allem abgestorbene Seegrasblätter und kleinere Algenbüschel, werden dagegen zum überwiegenden Teil in dem schmalen Spülsaum abgelagert.

Die Fundbeobachtungen sind in der Tabelle 1 zusammengestellt; dazu sind ergänzend noch einige Bemerkungen zu machen.

Im November 1954 wurden die regelmäßigen, aber nicht täglichen Strandgänge seit dem 23. 11. intensiviert und täglich durchgeführt, als seit etwa dem 18. 11. ein Kälteeinbruch eingesetzt hatte. An den Tagen vom 23.—25. 11. wurden keine lebenden *Arenicola* gefunden, wohl aber eine geringe Anzahl der typischen zarten, mit Sand bedeckten Schleimröhren, die von den an der Bodenoberfläche kriechenden Würmern herrühren (vergl. WERNER 1954, p. 97, 99).

Am 26. 11. fand Herr John HERZOG, Mitarbeiter der Biolog. Anstalt, vormittags am Südstrand des Ellenbogens zahlreiche lebende *Arenicola*; ihre Zahl schätzte er auf 200. Nach seiner Rückkehr wurde ich sofort benachrichtigt, fand

Tabelle 1
Fundliste 1954/55 und 1955/56

Datum	Ort	Anzahl und Größe der Würmer	Zahl d. gemessenen Tiere
26. 11. 1954	Südstrand Ostellenbogen und Strandhaken bei Kersten Rimling	ca. 200, mittelgroße und große	9
27. 11. 1954	Südstrand Ostellenbogen und Strandhaken bei Kersten Rimling	zahlreich	26
29. 11. 1954	Südstrand Ostellenbogen	zahlreich, mittelgroße und große, auf 225 m 203, auf 130 m 334	313
11. 1. 1955	Südstrand Ostellenbogen, östl. Drittel des Strandgürtels	wenige kleine, auf 80 m 31	31
12. 1. 1955	Lister Haken	wenige kleine	10
14. 1. 1955	Südstrand Ostellenbogen wie am 11. 1.	wenige kleine, auf 150 m 66	60
15. 12. 1955	Südstrand Ostellenbogen und Strandhaken bei Kersten Rimling	wenige	3
16. 12. 1955	Südstrand Ostellenbogen und Strandhaken bei Kersten Rimling	zahlreiche mittelgroße, wenige kleine und große, auf 50 m 450, auf je 10 m 215, 208, 155, 225	726
17. 12. 1955	Südstrand Ostellenbogen	wenige kleine	14
20. 12. 1955	" "	wenige kleine	11
12. 1. 1956	" "	wenige mittelgroße u. kleine	12
13. 1. 1956	" "	wenige kleine	2
14. 1. 1956	" "	wenige kleine	30
16. 1. 1956	" "	wenige kleine	2
20. 1. 1956	" "	wenige kleine	12
28. 1. 1956	Südstrand Ostellenbogen, östl. Drittel des Strandgürtels	Anzahl kleine	157

aber bei dem anschließenden Kontrollgang nur noch wenige Tiere vor. Die meisten Würmer waren inzwischen von den Möwen aufgefressen; ein kleiner Teil hatte sich vielleicht auch eingegraben, ohne Spuren zu hinterlassen.

Am folgenden Tage wurde die Strandbegehung morgens schon frühzeitig durchgeführt; aber auch diesmal hatten die Möwen den größten Teil der angespülten Würmer gefressen, so daß nur eine geringe Zahl gefunden wurde. Zahlreiche Kriechspuren und Schleimröhren, ferner vereinzelt Bruchstücke von Würmern ließen jedoch keinen Zweifel daran zu, daß ihre Zahl weit größer gewesen war.

Am 28. 11. fand keine Kontrolle statt. Am 29. 11. wurde der Strand ebenfalls so früh wie möglich begangen; gleichzeitig war trübes, nebliges Wetter. Beides war wohl die Ursache, daß die Möwen diesmal noch nicht dagewesen waren; denn es wurden zahlreiche lebende Würmer gefunden. Da nur die an der Oberfläche liegenden Tiere gezählt wurden und überdies von den eingegrabenen nur die mit deutlich sichtbarer Grabspur, übertrifft ihre tatsächliche Menge die in der Tabelle angegebenen Zahlen erheblich. In jedem Fall waren im Vergleich zu den vorangegangenen Tagen am 29. 11. die meisten Würmer angespült.

Die Kontrollgänge an den folgenden Tagen verliefen ergebnislos. Das gleiche gilt für den ganzen Monat Dezember. Erst am 11. und 14. 1. 1955 wurden in demselben Strandabschnitt wieder lebende *Arenicola* gefunden. An diesen beiden Tagen lagen die Würmer jedoch nur auf einer kurzen Strecke un-

mittelbar westlich von dem in Bildung begriffenen östlichen Strandhaken (Abb. 1, vergl. Abb. 4), und zwar in einer schmalen Zone von 2—3 m dicht unter der Hochwasserlinie. Unterhalb davon lag bereits ein 5—10 m breiter Gürtel von zusammengeschobenen Eisschollen. Daß die Tiere nur in diesem Abschnitt angespült waren, erklärt sich aus seiner schon erwähnten günstigen Lage, während die ziemlich starken Winde aus wechselnden Richtungen vermutlich das Anspülen an anderen Stellen verhindert hatten. Daß aber auch in diesem bevorzugten Abschnitt am 12. 1. keine Würmer angespült wurden, kann sich nur aus der Wirkung der vorangegangenen ablandigen Winde aus nordwestlichen Richtungen erklären. Das stellte sich heraus, als am Vormittag des gleichen Tages Herr A. HOLTSMANN, Mitarbeiter der Biologischen Anstalt, eine Strandbegehung am Nordstrand des Listlandes durchführte (Abb. 1), für den der Wind teilweise eine auflandige Richtung hatte. Hier fand er am Lister Haken tatsächlich eine wenn auch nur geringe Anzahl lebender *Arenicola* 2 m unterhalb des Spülsaumes.

Als wichtigstes Ergebnis der Beobachtungen des Winters 1954/55 ist festzuhalten, daß die meisten Würmer unmittelbar nach dem Kälteeinbruch im November gefunden wurden und daß sie erneut, allerdings in geringerer Zahl, im Januar nach dem zweiten Kälteeinbruch auftraten. In der Folgezeit wurden keine Würmer mehr gefunden; während der sich anschließenden Kälteperiode mit strengem Frost war das Watt bis zum März vollständig zugefroren.

Der Winteranfang 1955/56 zeichnete sich dadurch aus, daß bis in den Dezember hinein milde Witterung herrschte. Am 2. 12. wurde als Vorbereitung für die weiteren Beobachtungen im *Arenicola*-Watt unterhalb des Strandgürtels eine quantitative Bestandsaufnahme durchgeführt (s. u. S. 364). Mit begreiflicher Spannung wurde dann das Ende des ersten Kälteeinbruchs abgewartet, der etwa vom 8.—14. 12. andauerte. Die Strandgänge am 12. und 13. 12. ergaben ein negatives Resultat; dagegen zeigte sich an den folgenden Tagen wie im Vorjahr im November die gleiche Erscheinung des Massenauftretens, bei der das Maximum ebenfalls an einem einzigen Tage, dem 16. 12., beobachtet wurde.

Die Zahl der an diesem Tage angespülten Würmer stellt das Maximum für alle Beobachtungen der letzten beiden Jahre dar. Um einen Anhaltspunkt für das Ausmaß der daraus erschlossenen Wanderung zu gewinnen, erschien es von Interesse, näherungsweise die Gesamtmenge der am Strand liegenden Würmer zu ermitteln. Im östlichen Drittel des Strandgürtels wurden auf einer Strecke von 50 m Länge 450 Tiere gezählt. Da sich ein nicht unbeträchtlicher Teil der Tiere eingegraben hatte, der bei der Zählung nicht berücksichtigt wurde, muß ihre Menge bei dieser wie bei den folgenden Zählungen in Wirklichkeit erheblich größer gewesen sein. Im mittleren und westlichen Drittel war die Zahl der Würmer am größten; sie betrug hier auf je 10 m des Strandgürtels: 215, 155, 225, 208 Tiere. Wenn man aus diesen 5 Zählproben den Mittelwert pro m des etwa 5 m breiten Strandgürtels berechnet, so gelangt man zu einem Wert von 17,86, damit zu einem Durchschnittswert von rd. 3,6 pro qm. Für den ganzen, etwa 800 m langen Strandgürtel ergibt sich damit eine angenäherte Gesamtzahl von rd. 14 400 Würmern, wobei wieder zu berücksichtigen ist, daß die wirkliche Zahl weit höher gelegen haben muß.

Angesichts der ausgedehnten, von *Arenicola* besiedelten Wattflächen mag diese Zahl auf den ersten Blick nicht sehr groß erscheinen. Andererseits kann aber aus einer mittleren Besiedlungsdichte von 61/qm für das Wohngebiet der

mittelgroßen und großen Tiere (s. u. S. 364) geschätzt werden, daß die am 16. 12. 1955 am Strand angespülten Tiere die Gesamtbesiedlung einer Wattfläche von rd. 236 qm ausmachten! Es handelt sich danach doch um ganz erhebliche Mengen.

An den folgenden Tagen waren im Strandgürtel nur noch vereinzelte Tiere zu finden; immerhin zeigt der Fund vom 20. 12., daß das Auftreten einige Tage anhielt und, wie in den meisten Fällen, kein plötzliches, sondern ein allmählich abklingendes Ende nahm.

In der Zeit vom 20. 12. 1955 bis zum 11. 1. 1956 wurden keine Strandbegehungen durchgeführt. Die Beobachtungen der folgenden Tage bis zum 20. 1. ergaben dann ein erneutes Auftreten von *Arenicola* am Strand, allerdings in erheblich geringeren Zahlen als im Dezember. Die meisten müssen am 12. 1. angespült gewesen sein; an diesem Tage wurden allerdings nur wenige lebende Würmer gefunden, da die Mehrzahl den Möwen zur Beute gefallen war. Die zahlreichen Schleimröhren und Kriechspuren zeigten jedoch an, daß ihre Zahl weit höher gewesen sein muß.

Ein stärkeres Auftreten wurde dann noch einmal am 28. 1. 1956 festgestellt, das sich auf das östliche Drittel des Strandgürtels beschränkte. Wie im Januar 1954 und 1955 handelte es sich auch diesmal meist um kleinere Tiere. Am gleichen Tage wurde die Bestandsdichte im *Arenicola*-Watt in der Umgebung der Festpunkte kontrolliert, was zu interessanten Ergebnissen über die seit der 2. Kontrolle am 17. 12. 1955 gerade im Wohngebiet der jüngeren Tiere stattgefundenen Veränderungen der Bestände führte (s. u. S. 364 f.). An diesem Tage wurde die erste schwache Eisbildung im Watt beobachtet. Die darauffolgende Kälteperiode bei z. T. starken östlichen Winden ließ dann das Watt für längere Zeit vollständig zufrieren und vereisen.

Das Ergebnis der Fundbeobachtungen des Winters 1955/56 ist nach allem ganz das gleiche wie das des vorangehenden Jahres: im Anschluß an den ersten Kälteeinbruch im Dezember ein Massenaufreten, später im Januar ein erneutes Auftreten, aber von geringerem Umfang.

C. Zustand, Verhalten und Größenzusammensetzung der angespülten Würmer

Die Beobachtungen aus den beiden Jahren 1954/55 und 1955/56 lassen bereits eine gewisse Regelmäßigkeit im Auftreten der lebenden *Arenicola* am Strand erkennen; sie bestätigen damit von vornherein, daß der erste Fund vom Januar 1954 keine Zufallserscheinung sein kann. Vielmehr stimmt er im Zeitpunkt und im äußeren Erscheinungsbild mit den späteren Funden überein und muß daher auch auf die gleichen Ursachen zurückgehen. Wie sind die beschriebenen Funde zu erklären?

Wenn die am Strand gefundenen Tiere jeweils beim vorangegangenen Hochwasser angespült wurden, so müssen sie im freien Wasser vorhanden gewesen sein. Es können aber nur solche Tiere angespült werden, die entweder tot oder aus äußeren oder inneren Gründen bewegungsunfähig sind, oder auch Tiere, die keine guten Schwimmer sind und den durch Gezeiten und Winde erzeugten Strömungen nicht genügend lokomotorische Kraft entgegenstellen können. Ein Erklärungsversuch muß daher von den Beobachtungen über den Zustand und das Verhalten der angespülten Tiere ausgehen.

Hierzu ist zunächst zu bemerken, daß alle an den verschiedenen Tagen gefundenen Würmer lebend waren. Das geht schon daraus hervor, daß sie stets versuchten, an der Oberfläche des Bodens kriechend die Wasserlinie zu erreichen, wie die mit Sand verklebten Schleimröhren und die bis zu 1,0 m langen Kriechspuren eindeutig erkennen ließen, die in auffallender Weise meist auf die Wasserlinie hin ausgerichtet waren (Abb. 2). Die Fähigkeit von *Arenicola*, an der Oberfläche des trocken gefallen Bodens zu kriechen, ist aber beschränkt; daher gelang es der überwiegenden Mehrzahl der Tiere nicht, ihr Ziel zu errei-



Abb. 2. *Arenicola marina* L., lebende Tiere am Südstrand des Ellenbogens. Aufgenommen am 16. 12. 1955, dem Tage des Massenauftretens. Zu beachten sind die gleiche Kriechrichtung aller Würmer zur Wasserlinie hin (rechts vom Bild) und die Kriechspuren. Phot. Dr. Ziegelmeier.

chen. Sie blieben vielmehr ermattet mehr oder weniger regungslos in dem Strandgürtel liegen, sofern sie sich nicht eingruben. Dabei erreichten sie aber infolge der mangelnden Wassersättigung des Bodens stets nur die geringe Tiefe von 2—3 cm. Durch eine leichte Aufwölbung der Bodenoberfläche war ihre Lage von außen erkennbar, so daß sie mit einer Pinzette ohne jede Beschädigung herausgeholt werden konnten. Auch bei der Untersuchung im Laboratorium erwiesen sich die Tiere ausnahmslos als lebend. Sie bewegten sich lebhaft auf dem Boden der Behälter und ließen sich tagelang am Leben halten.

Das schließt nicht ohne weiteres aus, daß es sich bei den angespülten *Arenicola* nicht doch um geschädigte Tiere gehandelt haben könnte. Man kann bei marinen Bodenbewohnern beobachten, daß aus irgendwelchen Ursachen geschädigte oder auch sterbende Tiere an die Bodenoberfläche kommen. Daher ist zu prüfen, ob Schädigungen die Ursache für das Auftreten der Würmer am Strand sein können.

Zunächst kann mit großer Sicherheit ausgeschlossen werden, daß die Tiere kurz vorher abgelaicht hatten (vgl. WERNER 1954, p. 97). Nach NEWELL (1948) ist die Laichzeit an der englischen Küste etwa auf die zweite Oktoberhälfte be-

schränkt, während sie nach SMIDT (1951) in den dänischen Küstengewässern ihren Höhepunkt Ende September erreicht und im Oktober zu Ende geht. Daher lassen sich die im Januar und besonders gegen Ende dieses Monats (28. 1. 1956) angespülten Tiere in keinem Fall mit der Fortpflanzung in Zusammenhang bringen.

Ein weiterer naheliegender Gedanke ist, daß sie durch die mit dem jeweiligen Auftreten verbundenen Kälteperioden direkt oder indirekt geschädigt wurden (vgl. WERNER 1954, p. 99 f.). Machten schon die allgemeinen Beobachtungen über den lebenden Zustand und das Verhalten der Tiere am Strand und im Laboratorium diese Möglichkeit unwahrscheinlich, so bot das Massenaufreten des 16. 12. 1955 eine weitere günstige Gelegenheit, das Verhalten der Tiere im Freien eingehender daraufhin zu prüfen.

Daß sie durch die vergeblichen Kriechversuche ermattet, aber sonst ungeschädigt waren, zeigte sich, wenn sie bei kommender Flut auf das eben von Wasser bedeckte Watt gebracht wurden. Die Würmer gruben sich dann sofort und vollständig ein. Das Ergebnis war bei mehreren Versuchen mit jeweils einer größeren Menge von Tieren stets genau das gleiche.

Die Mehrzahl der Würmer lag jedoch in dem Strandgürtel so hoch, daß sie ohne menschliches Zutun erst kurz vor dem Nachmittagshochwasser des gleichen Tages wieder überflutet werden konnten. Die Prüfung des unbeeinflussten Verhaltens der Tiere erschien gleichzeitig auch deswegen bedeutungsvoll, weil denkbar war, daß sie sofort nach der Überflutung ins tiefere Wasser kriechen oder schwimmen würden. Durch ständiges Patrouillieren wurden die ewig hungrigen Möwen bis zum Nachmittagshochwasser (15.59) von dem Strandgürtel ferngehalten, so daß in der Zeit von 15.30 bis 16.30 das Verhalten der Tiere bei aufkommender Flut beobachtet werden konnte.

Das Resultat war das gleiche wie bei den oben beschriebenen Versuchen: sämtliche Tiere gruben sich sofort an Ort und Stelle ein, sobald sie vollständig vom Wasser bedeckt waren. Kurze Zeit nachdem die Flut den Strandgürtel überspült hatte, waren sämtliche Würmer von der Oberfläche des Bodens verschwunden. Von den vielen Hunderten und Tausenden versuchte nicht ein einziges Tier, schwimmend ins tiefere Wasser zu gelangen. Die einbrechende Dunkelheit machte weiteren Beobachtungen ein Ende. Die Untersuchung des folgenden Morgens ergab jedoch, daß die Würmer nicht in dem Strandgürtel geblieben waren. An der Oberfläche lagen nur noch wenige Tiere, die aber allem Anschein nach beim Morgenhochwasser des gleichen Tages angespült waren. Die zahlreichen Würmer, die sich am Vortage eingegraben hatten, waren restlos verschwunden, da beim sorgfältigen Umgraben und Aussuchen von mehreren größeren Flächen von insgesamt mindestens 50 qm nicht ein einziges Tier im Boden gefunden wurde. Die Würmer müssen also am vorhergehenden Abend oder, was am wahrscheinlichsten ist, in der Nacht während der Wasserbedeckungszeit bei THW (04.07) abgewandert sein. Zu dem gleichen Resultat führten auch einige Freilandexperimente, die später beschrieben werden (s. u. S. 365 f.).

Nach diesen Beobachtungen über den Zustand und das Verhalten ist unwahrscheinlich, daß die angespülten *Arenicola* kältegeschädigt waren. Eine Kälteschädigung kann als Ursache vor allem wohl auch für die Massenfunde vom November 1954 und Dezember 1955 ausgeschlossen werden, da die Wassertemperatur während der kurzen vorangegangenen ersten Kälteperiode nicht unter Null abgesunken war und die Lufttemperatur an den Beobachtungstagen

mehrere Grade über Null betrug. Auch das Absinken der Lufttemperatur an den vorhergehenden Tagen hatte nicht ausgereicht, auf dem flachen Watt Eisbildung hervorzurufen.

In diesem Zusammenhang muß erwähnt werden, daß im März 1955, kurz nachdem der Königshafen nach wochenlanger Eisbedeckung wieder frei war, in dem gleichen Strandgürtel am Südstrand des Ellenbogens eine geringe Anzahl *Arenicola* gefunden wurde, die Anzeichen einer wirklichen Kälteschädigung erkennen ließen, so völlige Bewegungslosigkeit, ausgestülpten Rüssel, geschrumpften Hinterleib. Ein Teil zeigte später im Laboratorium Lebenserscheinungen, während die anderen hartgefrorenen Tiere sich nach vorsichtigem Auftauen als tot erwiesen. An diesen Tagen wurden übrigens auch andere tote, also wohl kältegeschädigte Polychaeten-Arten am Strand gefunden, so vor allem *Scoloplos armiger*. Diese Art ist mit *Arenicola* zusammen im Sandwatt sehr häufig, wurde aber interessanterweise zu Beginn des Winters niemals gleichzeitig am Strand angespült.

Gegen die Möglichkeit einer Kälteschädigung spricht weiterhin, daß die im November/Dezember und im Januar gefundenen Tiere bemerkenswerte Unterschiede in ihrer Größenzusammensetzung aufwiesen. In der Tab. 2 sind

Tabelle 2

Größenzusammensetzung der 1954 bis 1956 am Strand gefundenen bzw. gemessenen *Arenicola*. Zahl der Tiere pro Größenklasse von je n cm (n, 0 — n, 9 cm)

Datum/Länge cm	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Gesamt- zahl
7. 1. 54	—	—	—	1	3	5	6	3	1	1	1	—	—	—	—	21
29. 11. 54	—	2	—	—	11	14	23	67	60	52	51	20	9	3	1	313
11.-14. 1. 55	1	3	13	22	29	19	7	3	3	—	1	—	—	—	—	101
16. 12. 55	—	12	68	128	166	154	101	51	21	14	7	4	—	2	—	728
12.-28. 1. 56	14	54	64	44	14	14	6	4	1	—	—	—	—	—	—	215

die absoluten Zahlen der gemessenen Tiere nach Größenklassen von je 1 cm aufgeteilt, während die Abb. 3 a, b die prozentualen Anteile der Größenklassen an den Gesamtzahlen für die zu vergleichenden Funde vom November 1954 und Januar 1955 (Abb. 3 a) und Dezember 1955 und Januar 1956 (Abb. 3 b) wiedergibt. Dabei wurden für den Januar jeweils alle Funde an den verschiedenen Tagen zusammengefaßt, um zu einigermaßen repräsentativen Zahlen zu kommen.

Zur Methodik der Messungen ist zu erwähnen, daß stets die ganzen Tiere kurz nach dem Fang lebend und trocken gemessen wurden, nachdem sie durch kurzes Abspülen vom Sand gereinigt waren. Bei der Beurteilung der Werte ist daher zu berücksichtigen, daß sich die Tiere bei der angewandten Methode ziemlich stark kontrahierten. Da aber alle Tiere vollkommen gleichmäßig behandelt wurden, sind die Werte vergleichbar.

Die Unterschiede in der Größenzusammensetzung erscheinen einigermaßen auffällig. Im November 1954 sind in erster Linie die größeren Tiere von 8 bis 13 cm Länge vertreten, im Januar 1955 dagegen die kleineren mit einer Länge von 4 bis 8 cm. Auch bei dem ersten Fund vom 7. Januar 1954 überwogen die kleineren Tiere. Zwar wurden damals nur wenige gemessen, doch gestatten die Aufzeichnungen die Aussage, daß die kleineren Würmer in der Überzahl waren. Ein ähnliches Bild ergibt sich bei einer Untersuchung der Größenzusammensetzung der im folgenden Winter angespülten Tiere. Wenn sie auch insgesamt etwas kleiner waren als im Vorjahr, so ist der Unterschied der Größe zwischen den Tieren vom Dezember 1955 und Januar 1956 doch deutlich genug. Der Fund vom 16. 12. 1955 setzt sich hauptsächlich aus den Größenklassen von 4—9 cm zusammen, der vom Januar von 2—7 cm.

Diese unterschiedliche Größenzusammensetzung läßt sich mit einer Kälte-

schädigung schwer erklären, da dann die größeren Würmer weniger kälteresistent sein müßten als die kleineren. Außerdem würden die ersteren bereits bei Temperaturen über Null ° geschädigt, was unwahrscheinlich ist. Das verschiedene Verhalten der beiden Größengruppen spricht vielmehr für Ursachen anderer Art.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Beobachtungen über den Zustand, das Verhalten und die Größenzusammensetzung der Würmer keine Hinweise dafür ergeben haben, daß Schädigungen irgendwelcher Art als Ursache für ihr regelmäßiges Auftreten am Strand anzunehmen sind.

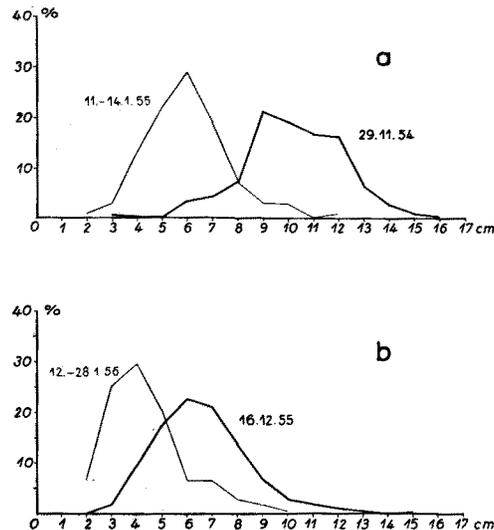


Abb. 3 a, b. Größenzusammensetzung der Funde vom November und Januar des Winters 1954/55 (a) und vom Dezember und Januar des Winters 1955/56 (b).

Wenn sie daher an den betreffenden Tagen in ihren Wohngebieten zur Zeit der Wasserbedeckung an die Bodenoberfläche kamen und ins freie Wasser aufstiegen, so kann die Ursache wohl nur darin liegen, daß sie versuchten, schwimmend ihre Wohnplätze zu verändern. Dabei gelang es wahrscheinlich dem weitaus größten Teil, sein Ziel zu erreichen, während die Strömungsverhältnisse (s. o. S. 354 f.) dies bei einem zeitweilig erheblichen Teil verhinderten.

D. Bestandsuntersuchungen und Freilandexperimente

1. Ist diese Annahme, daß die Funde am Strand auf dem realen Sachverhalt einer aktiven Wanderung der Würmer beruhen, zutreffend, so muß zu Beginn des Winters in ihrem Wohngebiet notwendig ein Massenwechsel eintreten. Nach den Massenfunden am Strand muß dieser Wechsel der Bestandsdichte so erheblich sein, daß er auf den bei Ebbe regelmäßig trockenfallenden Siedlungsgebieten mit den üblichen Methoden quantitativ direkt erfaßt werden kann, und zwar muß dies in erster Linie für die hochgelegenen Wattflächen an der oberen Grenze der von *Arenicola* besiedelten Gebiete zutreffen. Denn da die mutmaßlichen Ursachen einer Winterwanderung von vornherein in der Änderung der Witterungsverhältnisse zu suchen sind, ist wahrscheinlich, daß die

Bewohner der hochgelegenen Wattflächen, die von den Veränderungen am stärksten betroffen werden, auch entsprechend stark reagieren.

Daher wurde im Winter 1955/56 damit begonnen, Bestandsuntersuchungen durchzuführen, und zwar wurde dafür das *Arenicola*-Watt am Südstrand des Ellenbogens gewählt, das unterhalb des Strandgürtels gelegen ist, in dem die Fundbeobachtungen gemacht wurden (Abb. 4). Dieses Wattgebiet liegt im Gezeitengürtel dicht unterhalb der Hochwasserlinie und fällt daher bei TNW mehrere Stunden trocken. Der Boden besteht durchweg aus mittelfeinem Sand, der nur zum Strand hin gröber wird. An einer Stelle stehen dicht unter der

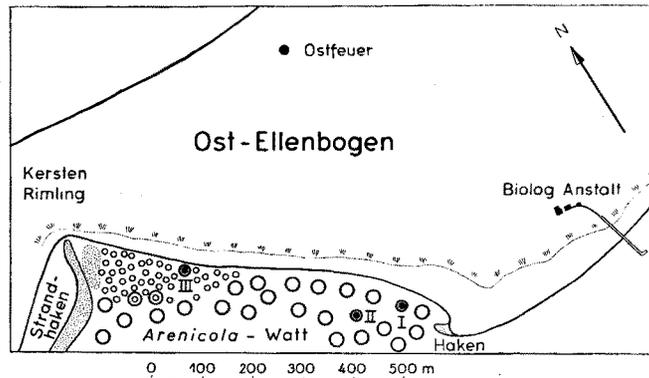


Abb. 4. Teilskizze von Abb. 1. Vor der mittleren Hochwasserlinie am Südstrand des Ostellenbogens das *Arenicola*-Watt.

Große Kreise: Wohngebiet der mittelgroßen und großen Tiere; kleine Kreise: Junggutwatt; I, II, III Kontrollpunkte für die Bestandsuntersuchungen.

Hochwasserlinie in einem schmalen Streifen grober Kies und Geröll an; dieser Streifen ist entsprechend in der Besiedlung von *Arenicola* ausgespart, während das ganze übrige Gebiet bis zu einer schwach erhöhten Bodenwelle bei Kersten Rimling eine geschlossene *Arenicola*-Siedlung darstellt.

Bei der Ermittlung der Bestandsdichte wurde der Einfachheit halber nach der auch von anderen Autoren (THAMDRUP 1935, LINKE 1939) speziell bei *Arenicola* angewandten Methode verfahren, die Anzahl der lebenden Tiere pro Flächeneinheit nicht durch Ausgraben, sondern durch Auszählen der Kothäufchen an der Bodenoberfläche zu bestimmen. Diese Methode setzt allerdings ruhiges Wetter voraus, da andernfalls die Kothäufchen durch Wellenschlag abgetragen werden können, was zu falschen Werten der Besiedlungsdichte führen muß. Auf diese Weise wurde im 5-m-Umkreis von den durch Pfähle festgelegten Punkten I, II, III (Abb. 4) mittels eines Bodenstechers die Besiedlung jeweils einer größeren Zahl von Oberflächenproben geprüft.

Nach der Zahl und Größe der Kothäufchen handelte es sich in der Umgebung der Punkte I und II um ein ziemlich einheitliches Besiedlungsgebiet von mittelgroßen und großen Tieren, während Punkt III in einem Junggutwatt dicht unter der mittleren Hochwasserlinie lag. Dieses Wohngebiet der Jungtiere setzte sich als geschlossene Siedlung nach Westen bis kurz vor Kersten Rimling fort und war durch die kleinen Kothäufchen und die wesentlich dichtere Besiedlung schon durch den Augenschein von den anderen, meist etwas tiefer gelegenen Wohngebieten der größeren Tiere abzugrenzen. Diesem dichtbesiedelten und hochgelegenen Junggutwatt wurde besondere Aufmerksamkeit gewidmet,

weil ein Massenwechsel hier besonders deutlich in Erscheinung treten mußte. Es wurde daher zusätzlich mit einer größeren Zahl von Zählproben belegt, die von Punkt III ausgehend in westlicher Richtung auf einem willkürlichen Zickzackkurs gewählt wurden, der von der Hochwasserlinie einen Abstand von etwa 15 bis 25 m hatte.

Die erste Bestandsaufnahme wurde am 2. 12. 1955 durchgeführt. Durch mehrere Begehungen vor diesem Termin und durch den allgemeinen Verlauf der Witterung ist sichergestellt, daß noch keine wesentliche Bestandsänderung eingetreten war, wie sie nach der Arbeitshypothese von der Winterwanderung mit den Funden am Strand zusammenhängen muß. Die ermittelten Bestandsdichten pro $\frac{1}{10}$ qm sind in der Tab. 3 angegeben. Für die Umgebung der Punkte I und II im Gebiet der mittelgroßen und großen Tiere wurde eine mittlere Bestandsdichte von 61/qm errechnet.

Überdies wurde an diesem Tage die Größenzusammensetzung des Bestandes im Junggutwatt durch Ausgraben und Messen einer Anzahl von Würmern bestimmt. Bei der Aufgliederung in Größenklassen von je 1 cm ergab sich folgendes Resultat:

cm	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	zus.
Zahl d. Tiere	1	5	13	10	7	1	2	1	—	—	—	1	41

Die zweite Bestandskontrolle wurde am 17. 12. unmittelbar nach dem Massenaufreten der Würmer am Vortage durchgeführt. Das Ergebnis (Tab. 3) zeigt, daß in der Zeit vom 2. bis zum 17. 12. tatsächlich eine Bestandsverringering eingetreten ist. Bei den Punkten I und II hat sich der Bestand von durchschnittlich 8,5 und 4,4 auf 2,6 und 2,2 Tiere pro $\frac{1}{10}$ qm, d. h. auf mindestens die Hälfte des ursprünglichen Bestandes verringert. Dieser Unterschied ist immerhin so erheblich, daß er nicht zufällig sein kann und auch nicht mit der angewandten Methode zu erklären ist, da bei beiden Terminen ruhiges Wetter herrschte. Bei Punkt III und auf dem Zickzackkurs im Junggutwatt war ebenfalls eine Bestandsverringering festzustellen, die hier rd. $\frac{1}{3}$ des ursprünglichen Wertes ausmacht. Da weder die Witterungsverhältnisse noch die allgemeinen hydrographischen Bedingungen während dieses Zeitraumes derart waren, daß auf eine Vernichtung eines Teiles der Tiere geschlossen werden könnte, muß angenommen werden, daß tatsächlich ein Teil der zu Anfang vorhandenen Bestände abgewandert ist.

Tabelle 3

Bestandsdichte im hochgelegenen *Arenicola*-Watt am Südstrand des Ostellenbogens. Mittlere Anzahl der Tiere pro $\frac{1}{10}$ qm; in Klammern: Zahl der Probenentnahmen; Fettdruck: mittelgroße und große Tiere; Kleindruck: kleine Tiere

Kontrollpunkt/Datum	2. 12. 1955	17. 12. 1955	28. 1. 1956
I	8,5 (10)	2,6 (22)	5,2 = 1,7 + 3,5 (23)
II	4,4 (14)	2,2 (23)	7,0 = 1,7 + 5,3 (30)
III	14,4 (21)	8,8 (27)	3,4 = 0,2 + 3,2 (32)
Junggutwatt	19,4 (30)	12,7 (35)	7,3 = 0,6 + 6,7 (32)

Ein Vergleich der Bestandsverringering im Wohngebiet der größeren Tiere mit der Veränderung im Junggutwatt läßt überdies erkennen, daß die ersteren von der Wanderbewegung im Dezember stärker erfaßt sein müssen als

die Jungtiere. Das steht in Übereinstimmung mit der Beobachtung, daß die im Dezember angespülten Tiere durchschnittlich größer waren als im Januar, eine Beobachtung, die auch bereits im vergangenen Jahr gemacht worden war (s. o. S. 361 f.). Danach müßte im letzteren Monat die Wanderung der Jungtiere stärker gewesen sein, was ebenfalls bei einer Kontrolle der Bestände nachweisbar sein müßte.

Tatsächlich ergab die im Anschluß an den Fund am Strand am 28. 1. 1956 durchgeführte dritte Bestandskontrolle, daß seit dem 17. 12. 1955 ein weiterer Wechsel der Wohndichte zu verzeichnen ist, der sich vor allem im Junggutwatt in einer starken Verringerung der Bestandsstärke äußerte. Bei Punkt I und II hatte sie allerdings merkwürdigerweise erheblich zugenommen. Die Erklärung für dieses unerwartete Resultat ergab sich daraus, daß sich in diesem Gebiet, das nach den Untersuchungen vom 2. und 17. 12. 1955 fast ausschließlich von mittelgroßen und großen Tieren bewohnt war, in der Zwischenzeit zahlreiche Jungtiere angesiedelt hatten, wie die sehr geringe Größe ihrer Kothäufchen erkennen ließ. Eine Aufgliederung der pro $1/10$ qm ermittelten Bestandszahlen in große und kleine Tiere ergab dann bei einer derart differenzierten Untersuchung das in Tab. 3 angegebene Resultat; die Zahl der großen Tiere hat sich gegenüber dem 17. 12. 1955 noch etwas verringert, während die Bestandszunahme ausschließlich auf die zugewanderten Jungtiere zurückzuführen ist.

In Übereinstimmung damit steht, daß im Junggutwatt bei Punkt III und westlich davon ein erneuter und diesmal wesentlich stärkerer Rückgang der Bestände eingetreten ist, die jetzt auf rd. $1/4$ bis $1/3$ der Ausgangswerte vom 2. 12. 1955 verringert sind.

Parallel zu dem erneuten Auftreten der Würmer am Strand im Januar 1956 konnte daher bei der Bestandskontrolle am Ende des Monats nachgewiesen werden, daß seit der letzten Kontrolle vom Dezember ein erheblicher Massenwechsel stattgefunden hat, der einmal durch die weitere Verringerung der Bestandsdichte im Junggutwatt und außerdem durch die Zuwanderung von Jungtieren in die Umgebung der Punkte I und II unmittelbar in Erscheinung trat.

Die bisherigen Bestandsuntersuchungen haben damit zu dem Ergebnis geführt, daß in der gleichen Zeit, in der das Auftreten der Würmer am Strand zu verzeichnen ist, eine Verringerung der Bestände auf den hochgelegenen Wattflächen stattfindet. Beide Erscheinungen müssen daher in ursächlichem Zusammenhang stehen.

2. Das Massenaufreten des 16. 12. 1955 bot die weitere Möglichkeit, im Anschluß an die Beobachtungen über das unbeeinflusste Verhalten der Würmer (s. o. S. 360) einige Freilandexperimente anzustellen, durch die die Wanderung der Tiere womöglich sofort belegt werden sollte. Dabei konnte der Vorteil ausgenutzt werden, daß die benötigten Tiere nur am Strand aufgesammelt zu werden brauchten.

Oberhalb des Punktes III wurde dicht unter der durch den Spülsaum gekennzeichneten Hochwasserlinie ein erster Punkt A durch einen Pfahl markiert. In einer Entfernung von 5 m wurden dann an der tiefer gelegenen Wattgrenze bei einem Niveau-Unterschied gegen Punkt A von 0,6 m zwei weitere dicht nebeneinander liegende Punkte B 1 und B 2 festgelegt. An diesen Punkten wurden am Nachmittag kurz vor THW mehrere größere Proben von Würmern auf kleine Versuchsflächen von jeweils etwa 20×30 cm gelegt. Bei den tiefer gelegenen Punkten B 1 und B 2 gruben sich die Würmer bei Wasserbedeckung

sofort ein, während sie dazu bei dem noch trockenen Punkt A nicht in der Lage waren. Sie wurden deswegen hier mit einer dünnen Schicht Sand bedeckt. Am folgenden Morgen wurde bei den gleichen Punkten nachgegraben und die Zahl der noch vorhandenen Würmer ermittelt. Das Ergebnis (Tab. 4) läßt erkennen,

Tabelle 4
Bestandsverringering im Freilandexperiment bei den Versuchspunkten A, B 1, B 2 in der Nacht vom 16. zum 17. 12. 1955, Erläuterungen im Text

Kontrollpunkt/Datum	Zahl der Tiere	
	16. 12. 1955	17. 12. 1955
A	120	24
B 1	208	34
B 2	225	45

daß der größte Teil der Tiere abgewandert sein muß. Da alle drei Punkte, auch die beiden tiefer gelegenen B 1 und B 2, noch außerhalb der *Arenicola*-Siedlung lagen, hätte man in ihrer Umgebung durch die Kothäufchen feststellen müssen, ob sich die fehlenden Tiere durch Graben im Boden verteilt hätten. Die Kothäufchen der bei B 1 und B 2 noch vorhandenen Tiere waren jedoch tatsächlich nur auf die kleinen Versuchsflächen beschränkt. Ferner lag der Punkt A so hoch, daß die Zeit seiner Wasserbedeckung nur sehr kurz gewesen sein kann. Die mangelnde Wassersättigung während der übrigen Zeit dürfte aber eine Verteilung durch Kriechen im Boden verhindert haben. Daher erscheint der Schluß, daß der größte Teil der Tiere von den Punkten A und B 1, B 2 in der Nacht durch Schwimmen abgewandert ist, durchaus folgerichtig.

Dieses Ergebnis wird noch durch einen weiteren gleichartigen Versuch bestätigt, bei dem am 17. 12. 1955 eine Probe von 50 mittelgroßen und großen Würmern wiederum auf einer kleinen Versuchsfläche von 20×30 cm im Junggutwatt dicht neben Punkt III dazu gebracht wurde, sich einzugraben. Bei der Kontrolle am folgenden Tage wie auch an den späteren Tagen waren an dieser Stelle keine Kothäufchen mehr zu finden, was ebenfalls mit einer vollständigen Abwanderung erklärt werden muß.

E. Auftreten der Würmer, Witterungsverhältnisse und Mondphasen

Bei der Erörterung des ersten Fundes vom Januar 1954 war die Frage nach den Ursachen des Auftretens der Würmer am Strand mitten im Winter dahin beantwortet, daß ein plötzlicher Wetterumschlag mit sinkenden Wasserständen und Temperaturen die Würmer auf den höheren Wattflächen veranlaßte, ins tiefere Wasser zu wandern, wofür sich bei der auf den Kälteeinbruch folgenden Erwärmung bei gleichzeitig höheren Wasserständen eine günstige Möglichkeit bot. Findet die Annahme, daß die Winterwanderung durch die Witterungsverhältnisse ausgelöst wird, durch die neuen Beobachtungen eine Stütze?

In der Tabelle 5 sind die meteorologischen und hydrographischen Daten für die Untersuchungsmonate der beiden Winter 1954/55 und 1955/56 zusammengestellt; zum Vergleich sind auch noch einmal die Daten vom Januar 1954 aufgeführt.

Tabelle 5

Meteorologische und hydrographische Daten für die Monate Januar 1954, November/Januar 1954/55 und Dezember/Januar 1955/56, List a. Sylt. Nach den Angaben und Aufzeichnungen des Schreibpegels List und der Wetterwarte List. Die Tage, an denen *Arenicola* am Strand gefunden wurde, sind durch Fettdruck hervorgehoben

Januar 1954

Tag	Wind Richtung und Stärke nach Beaufort-Skala Tagesmittel			Mondphase	Niedrigwasser Abw. v. Zeit MThw m		Hochwasser Abw. v. Zeit MTnw m		Temperaturen Tagesmittel °C Luft Wasser	
	1. 1.	SE 2				05.16 — 0,18 17.44 — 0,25	11.15 — 0,44 — —	— 0,2	2,7	
2.	W 5				06.22 — 0,07 18.23 + 0,13	00.10 — 0,37 12.30 — 0,19	6,2	3,4		
3.	N 6				07.46 + 0,43 19.34 + 0,27	00.45 + 0,30 13.21 + 0,09	2,4	3,2		
4.	NE 6				08.42 — 0,24 20.37 — 0,99	01.17 — 0,22 13.28 — 1,06	— 1,0	1,6		
5.	E 3			☉	09.00 — 0,91 21.17 — 0,71	02.39 — 0,77 14.51 — 0,56	— 1,0	0,7		
6.	SE 2				09.40 — 0,57 21.46 — 0,18	03.15 — 0,32 15.45 — 0,19	— 4,2	— 0,2		
7.	N 3				10.41 — 0,37 22.29 — 0,52	03.50 + 0,18 16.15 — 0,28	— 1,8	0,5		

November 1954

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Tag	Wind Richtung und Stärke nach Beaufort-Skala			Mondphase	Niedrigwasser Abw. v. Zeit MTnw m		Hochwasser Abw. v. Zeit MThw m		Temperaturen Tagesmittel °C Luft Wasser	
	07.30	14.30	21.30		Zeit	MTnw m	Zeit	MThw m	Luft	Wasser
15. 11.	N 3	NNE 4	N 3		11.54 + 0,09 — —	04.43 + 0,62 17.59 — 0,09	4,8	7,1		
16.	SSW 3	SSW 2	S 3		00.02 — 0,03 12.43 — 0,35	06.07 + 0,07 19.14 — 0,06	5,7	6,6		
17.	N 3	NW 3	NNW 4	☾	00.50 + 0,20 13.41 — 0,02	07.12 + 0,20 19.50 — 0,24	7,1	6,3		
18.	NE 2	SE 1	ESE 3		01.53 + 0,03 14.44 — 0,13	08.09 — 0,02 21.00 — 0,29	3,3	5,9		
19.	ESE 2	SE 2	ESE 2		02.55 ± 0,00 15.44 — 0,21	09.12 — 0,06 22.14 — 0,39	2,3	5,3		
20.	ESE 2	SE 3	SE 3		03.59 — 0,13 16.49 — 0,28	10.27 — 0,18 23.06 — 0,39	1,9	5,1		
21.	S 3	S 4	SE 5		05.01 — 0,18 17.43 — 0,25	11.24 — 0,17 23.45 — 0,44	— 0,7	4,6		
22.	SE 5	SE 5	SE 6		06.00 — 0,43 18.21 — 0,69	11.59 — 0,53 — —	— 0,3	3,7		
23.	SE 6	SE 6	SE 7		06.31 — 0,45 18.45 — 0,55	01.00 — 0,69 13.00 — 0,58	0,8	3,1		
24.	ESE 6	SE 7	SE 4		07.19 — 1,00 19.10 — 0,57	01.06 — 0,63 13.17 — 0,93	— 0,6	1,2		
25.	SSE 5	SE 6	SSE 5	☉	08.00 — 0,42 19.53 — 0,35	01.59 — 0,31 14.15 — 0,46	1,6	1,0		
26.	SSE 5	WSW 3	SE 4		08.22 + 0,03 20.54 + 0,35	02.50 — 0,12 15.32 + 0,27	4,1	2,1		
27.	SSW 5	S 5	S 4		08.59 — 0,15 21.45 + 0,36	02.52 — 0,04 16.01 + 0,31	5,2	2,4		

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Tag	Wind Richtung und Stärke nach Beaufort-Skala			Mondphase	Niedrigwasser Abw. v. Zeit MTnw m		Hochwasser Abw. v. Zeit MThw m		Temperaturen Tagesmittel °C Luft Wasser	
	07.30	14.30	21.30		Zeit	Abw. v. m	Zeit	Abw. v. m	Luft	Wasser
28.	SSE 6	S 3	S 2		09.36 — 0,27		03.31 — 0,28		5,1	3,3
					21.45 ± 0,00		16.14 — 0,11			
29.	S 3	SSW 4	SSE 4		10.06 + 0,05		04.14 + 0,09		5,0	3,3
					22.32 + 0,29		17.00 + 0,35			
30.	SE 5	S 4	S 4		10.50 — 0,11		04.22 + 0,01		5,7	3,9
					23.16 + 0,26		17.59 + 0,08			
Januar 1955										
1. 1.	E 4	NE 4	ENE 4	☾	00.33 — 0,53		06.32 — 0,17		0,2	3,0
					13.10 — 0,62		18.50 — 0,68			
2.	ENE 4	E 5	E 5		01.15 — 0,95		07.10 — 0,53		0,4	2,8
					14.01 — 0,79		19.30 — 0,91			
3.	ENE 6	ENE 4	E 5		02.09 — 1,02		08.03 — 0,78		1,0	2,1
					15.06 — 0,99		20.48 — 1,04			
4.	E 5	E 3	E 4		03.28 — 1,01		09.16 — 1,02		— 1,4	1,1
					16.04 — 1,07		22.12 — 0,11			
5.	E 4	ESE 3	SSE 4		04.22 — 0,87		10.44 — 0,64		— 1,0	1,0
					17.15 — 0,85		23.29 — 0,71			
6.	ESE 3	SE 5	SE 3		05.47 — 0,91		11.58 — 0,56		— 0,5	0,7
					18.05 — 0,80		— —			
7.	E 3	ESE 4	ESE 2		06.45 — 0,80		00.16 — 0,58		— 1,7	0,6
					19.21 — 0,41		13.06 — 0,30			
8.	ESE 2	SSE 2	SW 2	☉	07.56 — 0,49		01.31 — 0,14		— 2,7	0,5
					20.16 — 0,22		14.23 — 0,07			
9.	S 3	S 3	S 4		09.01 — 0,40		02.32 + 0,06		— 3,2	— 0,3
					21.07 — 0,16		15.25 — 0,05			
10.	SSW 5	SW 8	SW 6		09.29 + 0,12		03.30 + 0,24		1,1	— 0,2
					21.48 + 1,16		17.00 + 0,83			
11.	WNW 3	W 4	WNW 5		10.21 + 0,32		04.03 + 0,66		2,4	1,4
					22.31 + 0,65		16.59 + 0,64			
12.	NW 6	SW 3	SW 6		11.15 + 0,36		05.09 + 1,09		0,6	1,2
					23.09 + 0,35		17.45 + 0,29			
13.	WNW 9	NW 7	W 4		11.55 + 2,13		06.47 + 1,79		1,2	1,7
					— —		16.46 + 1,57			
14.	SW 2	NNE 4	NW 3		00.04 + 0,60		05.40 + 0,25		— 0,6	0,6
					12.25 — 0,35		18.58 + 0,15			
15.	W 5	SW 4	S 4	☾	00.25 + 0,25		06.24 + 0,53		0,7	0,5
					13.09 + 0,26		19.13 + 0,13			
Dezember 1955										
6. 12.	W 7	W 6	W 3	☾	00.35 + 0,63		07.12 + 0,90		9,0	6,4
					13.30 + 0,98		19.45 + 0,49			
7.	W 6	W 6	WNW 6		01.28 + 0,66		08.29 + 0,79		8,0	6,9
					14.57 + 0,86		22.09 + 0,43			
8.	NW 7	NW 7	NW 6		02.24 + 1,01		09.28 + 0,87		4,6	6,3
					15.28 + 0,99		21.47 + 0,31			
9.	NNW 4	NE 2	S 2		04.04 + 0,28		10.23 — 0,09		2,6	5,2
					16.49 — 0,18		23.00 — 0,17			
10.	ESE 6	NE 6	NNE 5		05.07 — 0,13		11.21 — 0,16		0,1	4,4
					17.10 + 0,55		23.44 + 0,05			
11.	NNE 2	NNE 4	ENE 2		05.47 + 0,40		— —		— 2,0	3,5
					18.35 + 0,05		12.05 + 0,17			

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Tag	Wind Richtung und Stärke nach Beaufort-Skala			Mondphase	Niedrigwasser Abw. v. Zeit MTnw m		Hochwasser Abw. v. Zeit MThw m		Temperaturen Tagesmittel °C Luft Wasser	
	07.30	14.30	21.30		Zeit	MTnw m	Zeit	MThw m	Luft	Wasser
12.	S 3	W 4	N 3		06.59 — 0,18		00.57 — 0,12	1,0	2,6	
					19.22 — 0,05		13.24 — 0,04			
13.	E 2	NE 3	ESE 5		07.52 — 0,16		01.27 — 0,04	— 2,6	2,5	
					20.10 — 0,29		13.50 — 0,14			
14.	SE 5	ESE 5	SE 5	☉	08.18 — 0,63		01.53 — 0,45	— 2,2	0,2	
					20.17 — 0,55		14.21 — 0,41			
15.	SE 3	SW 4	SSW 2		08.27 + 0,14		02.58 — 0,17	3,3	1,0	
					20.51 + 0,01		15.04 + 0,07			
16.	SW 1	NNW 1	SW 3		09.03 + 0,09		03.23 + 0,08	3,9	1,3	
					21.17 + 0,25		15.59 + 0,11			
17.	NW 3	N 5	NNE 2		10.09 + 0,35		04.07 + 0,37	— 0,4	2,9	
					21.58 + 0,12		16.12 + 0,01			
18.	NW 5	NW 5	NNE 3		10.31 + 0,39		04.32 + 0,38	— 2,0	2,1	
					22.28 + 0,60		16.32 + 0,33			
19.	NW 5	NW 4	W 2		11.15 + 0,43		04.39 + 0,64	1,0	2,0	
					23.30 + 0,08		17.26 + 0,07			
20.	SE 3	S 3	SE 4		12.00 + 0,08		05.39 + 0,18	0,2	1,4	
					23.54 + 0,05		18.07 — 0,03			
21.	SE 4	E 4	N 4		— —		06.11 + 0,21	— 1,4	0,5	
					12.18 + 0,28		18.30 — 0,05			
22.	N 3	SW 3	S 3	☾	00.36 + 0,22		06.47 + 0,12	— 0,4	0,4	
					13.13 + 0,03		19.18 — 0,25			

Januar 1956

1. 1. 56	NNW 3	SSE 5	E 5		10.59 + 0,05		04.18 + 0,68	1,8	3,1
					23.01 — 0,11		16.55 + 0,11		
2.	NNE 5	NNE 5	NE 1		11.35 — 0,09		05.33 + 0,21	— 1,1	2,7
					— —		17.51 — 0,10		
3.	W 3	SW 4	WSW 5		00.07 — 0,24		06.06 — 0,04	4,5	2,7
					12.28 — 0,39		18.41 — 0,10		
4.	W 4	W 5	WNW 4	☽	00.31 — 0,10		06.47 + 0,19	5,7	3,0
					13.17 — 0,07		19.29 — 0,09		
5.	WNW 3	NW 1	W 1		01.20 — 0,04		07.30 + 0,06	5,5	3,2
					14.02 — 0,14		20.10 — 0,26		
6.	W 1	0	E 1		02.15 — 0,14		08.29 + 0,01	4,1	3,1
					14.53 — 0,02		21.03 — 0,22		
7.	S 2	SSW 2	S 4		03.19 — 0,08		09.26 — 0,19	1,5	3,1
					16.04 — 0,09		22.03 — 0,27		
8.	SSE 5	SSE 5	SE 5		04.21 — 0,02		10.49 — 0,09	— 0,5	2,7
					16.58 + 0,23		23.19 + 0,09		
9.	ESE 4	ESE 4	SE 5		05.30 + 0,30		11.47 — 0,02	— 1,0	2,0
					18.00 + 0,06		— —		
10.	SSE 4	SSE 5	SSE 6		06.25 + 0,10		00.17 — 0,09	0,6	1,0
					18.40 + 0,37		13.11 + 0,11		
11.	SE 5	S 5	S 4		07.00 + 0,14		00.40 — 0,17	2,4	1,0
					19.20 + 0,60		14.12 + 0,03		
12.	SSW 4	S 3	SE 2		07.39 + 0,37		02.00 + 0,14	3,2	1,7
					20.13 + 0,15		14.25 + 0,11		
13.	W 5	W 4	W 6	☉	08.04 + 0,70		03.07 + 0,36	4,1	2,2
					20.56 + 0,54		14.40 + 0,44		
14.	W 4	SW 4	S 4		09.26 + 0,19		03.12 + 0,55	2,4	2,2
					21.35 — 0,07		15.44 + 0,05		

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Tag	Wind			Mondphase	Niedrigwasser		Hochwasser		Temperaturen	
	Richtung und Stärke nach Beaufort-Skala				Abw. v. Zeit MTnw		Abw. v. Zeit MThw		Luft	Wasser
	07.30	14.30	21.30		m	m	m	m	°C	°C
15.	SW 3	WNW 4	WNW 3		09.46 + 0,13	03.44 + 0,12			3,4	2,3
					21.48 + 0,58	16.40 + 0,28				
16.	WNW 6	W 6	WNW 6		10.10 + 0,65	04.37 + 0,69			4,6	2,6
					22.33 + 0,71	16.42 + 0,55				
17.	WNW 6	W 6	WNW 6		11.17 + 1,11	05.19 + 1,12			5,2	3,0
					23.01 + 0,77	16.26 + 0,73				
18.	SW 6	WNW 6	NW 7		11.13 + 0,40	05.08 + 0,73			3,3	3,0
					23.07 + 1,34	18.42 + 0,74				
19.	WNW 7	WNW 6	W 5		— —	05.40 + 1,60			3,4	2,9
					12.33 + 1,15	17.40 + 0,61				
20.	SSW 2	SW 6	SW 8	☾	00.34 + 0,51	06.35 + 0,42			4,5	2,4
					12.38 + 0,32	19.41 + 0,45				
21.	W 10	WNW 7	W 4		00.10 + 1,19	10.30 + 2,21			4,2	3,0
					13.44 + 2,39	17.20 + 1,63				
22.	W 8	NW 5	NW 3		02.36 + 0,64	10.04 + 1,20			3,4	3,0
					13.55 + 1,13	18.01 + 0,12				
23.	SE 3	SE 6	E 7		03.01 + 0,56	08.52 + 0,02			0,8	2,2
					15.43 — 0,27	22.49 — 0,41				
24.	N 4	WSW 3	E 2		03.40 + 0,32	10.57 + 0,25			0,0	1,9
					16.52 + 0,58	23.05 + 0,24				
25.	W 3	W 3	NW 3		05.42 + 0,09	— —			1,3	1,8
					18.15 + 0,10	12.18 + 0,11				
26.	SW 3	S 4	SE 5		06.56 — 0,26	00.33 + 0,04			0,0	1,3
					19.25 — 0,16	13.33 + 0,06				
27.	NE 5	NE 4	NE 3	☉	07.48 — 0,75	01.18 — 0,30			— 2,0	0,8
					20.05 — 0,17	14.35 — 0,24				
28.	ENE 2	SE 4	SSE 4		09.00 — 0,66	02.17 + 0,04			— 3,1	0,4
					21.08 — 0,81	15.15 — 0,39				
29.	SE 5	SE 7	ESE 7		09.45 — 0,99	03.05 — 0,23			— 2,9	— 0,8
					21.49 — 1,48	15.37 — 0,69				
30.	ESE 6	SE 6	SE 6		10.15 — 1,77	03.34 — 0,92			— 5,6	— 1,1
					22.21 — 1,69	16.22 — 1,24				
31.	E 6	E 5	E 6		— — 2,10	04.24 — 1,08			— 10,4	— 1,5
					23.20 — 1,50	17.32 — 1,29				

Bis zum 17. 11. 1954 lagen bei Winden aus vorwiegend westlichen Richtungen, die meist überdurchschnittlich hohe Wasserstände verursachten, die Wassertemperaturen ständig über 6,0° C. Von diesem Tage ab sanken bei südlichen und südöstlichen Winden die Wasserstände, die in der Tabelle als Abweichungen vom mittleren Tide-Niedrig- und Tide-Hochwasser angegeben sind, unter den Durchschnittswert ab. Gleichzeitig fiel die Lufttemperatur schnell und erreichte am 22. 11. den niedrigsten Wert. Die Wassertemperatur folgte langsamer nach, ihre Änderungsgeschwindigkeit ist aber ebenfalls recht erheblich. Das niedrigste Tagesmittel fällt auf den 25. 11. Bei wechselnden südöstlichen, südlichen und südwestlichen Winden trat dann am 26. 11. mit erhöhten Wasserständen ein Witterungs-umschlag mit ebenso plötzlichem Anstieg der Luft- und Wassertemperaturen ein, und gerade in diesen Tagen, die in der Tabelle durch Fettdruck hervorgehoben sind, traten die Würmer am Strand auf!

Der Monat Dezember brachte kurzfristig schwankende Lufttempera-

turen nicht unter 0° C; das Monatsmittel liegt mit $4,8^{\circ}$ C fast doppelt so hoch wie das langjährige Mittel von $2,5^{\circ}$ C. Der Monat November dagegen hatte mit einem Monatsmittel von $5,4^{\circ}$ C bei einem langjährigen Mittel von $5,3^{\circ}$ C einen normalen Temperaturverlauf gezeigt. Die Wassertemperaturen schwanken im Dezember nur unerheblich zwischen $3,2$ und $5,2^{\circ}$ C, zeigen jedenfalls gegenüber dem Kälteeinbruch des November anhaltend höhere Werte. Gegen Ende Dezember und zu Beginn des Januar 1955 tritt bei östlichen Winden und verringerten Wasserständen ein erneutes schnelles Absinken der Lufttemperatur ein, die am 9. 1. mit $-3,2^{\circ}$ C den niedrigsten Wert erreicht. Bei südlichen und südwestlichen Winden steigt sie am 10. 1. und 11. 1. an, um dann erneut abzusinken. Die Wassertemperaturen folgen wieder langsamer nach, zeigen aber bei erhöhten Wasserständen vom 10. zum 11. 1. den erheblichen Anstieg von $1,6^{\circ}$ C und bis zum 13. 1. einen weiteren Anstieg, um in der Folgezeit für den Rest des Winters auf 0° C und darunter zu fallen. Auch im Januar 1955 folgt daher das Auftreten der Würmer am Strand einem plötzlichen Kälteeinbruch mit sinkenden Wasserständen, woran sich dann ein ebenso plötzlicher Temperaturanstieg und eine Erhöhung der Wasserstände anschließen.

Der Vergleich der Funddaten und Witterungsverhältnisse zeigt für den Dezember 1955 genau die gleichen Verhältnisse. Dem Auftreten der Würmer geht ein Kälteeinbruch mit sinkenden Wasserständen voraus; aber erst bei einer plötzlichen Erwärmung und steigenden Wasserständen werden Würmer am Strand gefunden. Von besonderem Interesse ist die zeitliche Verschiebung um drei Wochen, die für das Auftreten im November 1954 und Dezember 1955 zu beobachten ist.

Im Januar 1956 sind die Verhältnisse weniger klar; insbesondere ist im Anfang des Monats das dem Auftreten der Würmer vorangehende Absinken der Wasserstände wenig ausgeprägt. Wenn auch bis zum 11. 1. einschließlich keine Strandgänge durchgeführt wurden, so läßt jedoch der Verlauf der Wassertemperatur mit dem Anstieg am 12. 1., ebenso wie auch das relativ langfristige Auftreten der Würmer bis zum 20. 1. vermuten, daß vor dem 12. 1. kaum Würmer angespült wurden. Das gleiche ist auch aufgrund der Mondphasen anzunehmen (s. u.).

Auch der Fund vom 28. 1. fügt sich insofern nicht ein, als er in die Periode der sinkenden Wasserstände und Temperaturen fällt. Die Würmer erschienen also am Strand, auch ohne daß ein erneuter Anstieg der Temperatur stattgefunden hätte. Es sah ganz so aus, als ob *Arenicola* die letzte Chance für eine Wanderung vor der jetzt einsetzenden Kälteperiode ausgenutzt hätte, während der das Watt vollständig zufror.

Die Tabelle 5 läßt weiterhin deutlich erkennen, daß sich das Auftreten von *Arenicola* am Strand ziemlich genau auf die Springzeiten nach Neu- und Vollmond beschränkt. Im Gebiet der Nordsee verspäten sich die Spring- und Nipp-tiden gegenüber den Mondphasen um etwa drei Tage. Die Springzeiten beginnen am 2. Tage und dauern bis zum 5. Tage nach Neu- oder Vollmond. Im einzelnen ergibt sich, daß der Beginn des Auftretens der Würmer bereits auf den 1. Tag nach Voll- oder Neumond fallen kann, daß aber die bisher beobachteten Massenauftritte (7. 1. 54, 29. 11. 54, 16. 12. 55) stets genau in die Springzeiten fallen. Entsprechend dem allmählichen Ausklingen kann sich das Auftreten noch etwas über die jeweilige Springzeit hinaus verlängern. Eine

Ausnahme macht bisher nur das erste Auftreten im Januar 1956, da bereits am Tage vor Neumond Würmer am Strand gefunden wurden.

Die Prüfung der Witterungsverhältnisse an den Tagen vor und beim Auftreten der Würmer am Strand hat deutlich gemacht, daß die Situation während der Beobachtungstermine in den beiden Berichtsjahren im wesentlichen die gleiche war wie zum Zeitpunkt des ersten Fundes im Januar 1954. Stets war das Auftreten der Würmer am Strand verbunden mit einem vorangegangenen Kälteeinbruch, an den sich in den meisten Fällen eine kurzfristige Erwärmung anschloß. Neu ist die ergänzende Feststellung, daß indirekt auch die Mondphasen eine Rolle spielen, da die Würmer jedesmal während der Springzeiten nach Voll- oder Neumond am Strand gefunden wurden. Geringe Abweichungen von dieser Regel betrafen immer nur den Beginn und das Ende der jeweiligen Fundperiode.

F. Ergebnis

Die Parallelität zwischen dem Erscheinen der Würmer und den Witterungsverhältnissen läßt sich wohl nur so erklären, daß ein kausaler Zusammenhang in dem Sinne besteht, daß *Arenicola* die Fähigkeit besitzt, den ungünstigen Witterungsverhältnissen im Winter auf den hochgelegenen Wattflächen durch eine horizontale Wanderung auf tiefer gelegene Wohngebiete auszuweichen. Diese Auffassung erscheint nach allem schon durch die Funde am Strand wohl begründet; sie wird darüber hinaus bestätigt durch die Ergebnisse der Untersuchungen über das Verhalten der angespülten Tiere und den Bestandswechsel auf den Wattflächen selbst.

Im einzelnen zeigt der Verlauf der Temperatur- und Wasserstandsänderungen, daß in den meisten Fällen ein langsamer Rückgang nicht ausreicht, daß es vielmehr eines ziemlich plötzlichen Schocks mit einem schnellen Abfall der Temperatur und eines anhaltenden Absinkens der Wasserstände bedarf, um die Tiere in die „Wanderstimmung“ zu versetzen, der sie jedoch in der Mehrzahl der Fälle erst bei einem erneuten Anstieg beider Bedingungen folgen. Diese letztere Erscheinung, daß die Tiere nicht schon während des Absinkens der Temperatur und der Wasserstände anfangen zu wandern, sondern erst bei dem folgenden Anstieg, wurde bis auf eine Ausnahme (28. 1. 56) stets beobachtet.

Bei einer eingehenderen Prüfung der Frage nach den Ursachen der Winterwanderung von *Arenicola* müssen Wassertemperatur und Wasserstand bzw. Wasserbedeckungszeit wohl zweifellos als die wichtigsten von allen Faktoren betrachtet werden, die für den Wurm als Bewohner der hochgelegenen Wattflächen von Bedeutung sein können. Nach den bisherigen Beobachtungen scheint es noch nicht möglich zu sein, mit Sicherheit zu entscheiden, welcher von ihnen der eigentlich auslösende ist. Die allgemeine Bedeutung der Temperatur beruht darauf, daß eine stärkere Verringerung den Ablauf der normalen Lebensvorgänge verlangsamt oder sogar unmöglich macht. Wohl vermag *Arenicola* sich bei einem Zufrieren der oberen Bodenschichten durch eine vertikale Wanderung der unmittelbaren Einwirkung der Kälte zu entziehen; doch dürfte die Lebenstätigkeit in diesem Falle auf ein Minimum eingeschränkt sein. Außerdem kann eine Eisdecke, die die Wattoberfläche für längere Zeit völlig abschließt, durch die Unterbindung der O₂-Zufuhr möglicherweise die Vernichtung des ganzen Bestandes zur Folge haben (vgl. KÖNIG 1943, p. 148).

liegt, also jedenfalls noch über Null °, weiterhin, daß die auslösenden Temperaturen im Januar niedriger sein können als im November/Dezember.

Der Versuch einer Erklärung der letzteren Erscheinung führt wieder auf die unterschiedliche Größenzusammensetzung der an diesen beiden Terminen gefundenen Tiere und damit zu der Vermutung, daß die jüngeren Tiere erst auf etwas geringere Temperaturen reagieren als die älteren, daß also der Temperaturreizschwellenwert bei den beiden Altersgruppen verschieden ist. Für diese Vermutung sprechen auch die Ergebnisse der bisherigen Bestandsuntersuchungen (s. o. S. 364 ff.). Wenn sich diese Frage experimentell bestätigen läßt, so würde dies für die Temperatur als den wichtigsten auslösenden Faktor sprechen.

Zugunsten dieser Auffassung läßt sich weiterhin auch die zeitliche Verschiebung anführen, die für das jeweils erste Auftreten im Jahr beobachtet wurde. Wie erwähnt, fand es 1954 im November, 1955 dagegen erst im Dezember statt, war also um rund 3 Wochen verschoben. Die Ursache ist mit aller Wahrscheinlichkeit darin zu suchen, daß die Wassertemperaturen im November 1955 mit einem Monatsmittel von 6,1° C und einer maximalen Schwankung von 7,5 bis 3,5° C nicht bis zu den oberen kritischen Grenzwerten absanken. Erst im Dezember verringerten sich die Wassertemperaturen soweit, daß die Würmer auf dieses Warnsignal ansprachen. Aus den Erfahrungen der letzten beiden Jahre gewinnt rückblickend die Vermutung (WERNER 1954, p. 100 f.) an Wahrscheinlichkeit, daß sich die Winterwanderung 1953/54 infolge der milden Witterung des November und Dezember bis zum Januar verschoben hat. Der niedrigste Wert der Wassertemperatur wurde in diesen beiden Monaten erstmals mit 3,3° C am 21. 12. 53 erreicht; anschließend erfolgte nochmals ein Anstieg bis auf 4,2° C, und erst am 30. 12. wurde bei 2,7° C die kritische Grenze unterschritten. Nach einem schnellen Abstieg auf - 0,2° C am 6. 1. 54 brachte dann der folgende Tag mit einem Temperaturanstieg auf + 0,5° C das Massenauftreten der Würmer am Strand.

Von den Witterungsverhältnissen hängt es damit offenbar auch ab, ob überhaupt eine Winterwanderung stattfindet und auf welchen Zeitraum sie sich ausdehnt. Es ist durchaus denkbar, daß in einem überdurchschnittlich milden Winter, in dem stärkere Kälteeinbrüche mit Temperaturen unterhalb der kritischen Grenze überhaupt ausbleiben, auch die Winterwanderung ausfällt. Daher besteht grundsätzlich auch die Möglichkeit, daß die hier für das nordfriesische Wattenmeer nachgewiesene Winterwanderung von *Arenicola* nur in Gebieten in Erscheinung tritt, in denen die winterlichen Wassertemperaturen auf 3,0 bis 1,0° C oder darunter absinken.

Treten andererseits die ungünstigen Wetterverhältnisse erst in der zweiten Winterhälfte ein, so wird sich die Winterwanderung auf eine kurze Periode zusammendrängen, vor allem dann, wenn jetzt der Temperatursturz erheblich ist und sofort bis unter Null ° reicht. Das muß dann auch in der Menge der an der Wanderung beteiligten bzw. der angespülten Würmer zum Ausdruck kommen. Tatsächlich brachte der Winter 1953/54 mit dem Fund vom 7. 1. 54 ein Massenauftreten, während in den beiden folgenden Jahren im Januar stets nur geringere Mengen gefunden wurden. Die Wetterentwicklung im nordfriesischen Wattenmeer verläuft jedoch erfahrungsgemäß am häufigsten in der Weise, daß sich bei Beginn des Winters mehrere Kälteeinbrüche mit kurzfristigen Perioden der Erwärmung ablösen. Dem entspricht, daß sich die Winterwanderung über einen längeren Zeitraum ausdehnt, meist wohl wie in den beiden letzten Jahren

vom November/Dezember bis zum Januar, und daß sie nicht einen kontinuierlichen, sondern einen wellenförmigen Verlauf nimmt.

Zum Schluß ist noch kurz darauf hinzuweisen, daß die räumliche Ausdehnung der Winterwanderung von *Arenicola* wahrscheinlich nur gering ist. Es wird vermutet, daß die Tiere nur eben die Flächen aufsuchen, die gerade so tief liegen, daß ein vollständiges und langdauerndes Einfrieren vermieden wird. Doch lassen sich zu dieser Frage keine Aussagen machen, da entsprechende Beobachtungen noch fehlen. Ebenso ist bislang noch ungeklärt, ob die zu Beginn des Winters aufgegebenen Wohngebiete im Frühjahr wieder besiedelt werden, ob also eine Rückwanderung stattfindet, wenn die veränderte Wetterlage dies gestattet. Auf eine diesbezügliche Bemerkung von SMIDT (1951) wurde bereits hingewiesen (s. o. S. 353 f.).

G. Wie schwimmt *Arenicola*?

Die Fähigkeit der Winterwanderung setzt voraus, daß *Arenicola* ins freie Wasser aufsteigen und schwimmen kann, da der Wurm durch Graben im Boden oder durch Kriechen an der Oberfläche sich den ungünstigen Witterungsverhältnissen nicht schnell genug entziehen kann. Das Schwimmvermögen ist vor allem deswegen wichtig, weil *Arenicola* erst bei recht niedrigen Temperaturen wenig über Null anfängt zu wandern, wenn die hochgelegenen Wohngebiete bei plötzlichen Kälteeinbrüchen innerhalb weniger Tage vollständig zufrieren können.

Daß erwachsene *Arenicola* schwimmen können, geht schon aus den älteren Literaturangaben hervor (EHLERS 1892 u. a., vgl. NEWELL 1948, SMIDT 1951, WERNER 1954). Wesentlich ist, daß nach diesen Berichten die Ortsänderung durch Schwimmen auch zu anderen Jahreszeiten vorkommen kann.

Bei allen eigenen Untersuchungen gelangen keine Freiland-Beobachtungen, die die Tiere beim Schwimmen selbst gezeigt hätten. Vielmehr mußte ihre Schwimmfähigkeit zunächst indirekt erschlossen werden. Es erschien daher von besonderem Interesse, den Schwimmvorgang selbst zu sehen, zumal *Arenicola* ja ein sedentärer Polychaet ist, bei dem diese Bewegungsweise nicht als die normale bezeichnet werden kann.

Dem entspricht, daß der Schwimmvorgang dieses Tieres tatsächlich recht ungewöhnlich ist. M. W. ist v. BUDDENBROCK (1953, p. 164) der einzige, der das Schwimmen bei *Arenicola* beschrieben hat: „Beim Schwimmen ändert sich . . . der Antagonismus der Muskeln. Die Ringmuskeln befinden sich im Vorderkörper, die Längsmuskeln im Hinterkörper in stärkerer Kontraktion, was zur Folge hat, daß der Schwanz, der dabei merkwürdigerweise vorangetragen wird, sehr viel dicker als sonst erscheint. Die Bewegung wird nur durch die Längsmuskeln ausgeführt. In einem gegebenen Moment schwingen Vorder- und Hinterkörper nach entgegengesetzter Richtung, die Form des Wurmes ist daher S-förmig.“

Wie mir Herr Prof. v. BUDDENBROCK ergänzend brieflich mitteilte, geht diese Beschreibung auf eine einmalige Aquariumsbeobachtung zurück. Es erschien daher auch aus diesem Grunde von Wichtigkeit, die Schwimmbewegung von *Arenicola* erneut zu untersuchen. Tatsächlich gelang es im Winter 1955/56, die am Strand gefundenen Tiere jederzeit zum Schwimmen zu bringen, wenn sie in eine große Schale mit kaltem Seewasser gelegt wurden, die dann auf einen Arbeitstisch in die Nähe der Heizung gestellt wurde. Bei der langsamen Er-

wärmung des Wassers fingen die Tiere regelmäßig an zu schwimmen, und zwar genau in der von v. BUDDENBROCK beschriebenen Weise. Die Veränderung des Körpers ist dabei so auffällig, daß man glaubt, ein ganz anderes Tier vor sich zu haben. Die besondere Eigentümlichkeit, daß der Schwanz vorangetragen wird, konnte in jedem Fall bestätigt werden, d. h. *Arenicola* schwimmt rückwärts! Dabei ist der Hinterkörper so stark kontrahiert, daß er nur noch $\frac{1}{5}$ oder $\frac{1}{6}$ der Gesamtlänge des Körpers ausmacht, während er beim kriechenden Tier meist etwa die Länge von $\frac{1}{3}$ des Körpers hat. Gleichzeitig ist der Hinterkörper so stark verdickt, daß er im Gegensatz zu den normalen Proportionen der dickste Körperteil ist. Er unterscheidet sich dann auch durch seine dunklere, oft grünliche Färbung vom Vorderkörper, der rötlich durchscheinend und außerordentlich dünn und langgestreckt ist. Die besondere Färbung des Vorderkörpers beruht darauf, daß der Darm der schwimmenden Tiere vollständig sandfrei ist. Um schwimmen zu können, muß *Arenicola* zuerst den Darm entleeren. Um dieses nicht unwesentliche Merkmal ist daher die Beschreibung durch v. BUDDENBROCK noch zu ergänzen. Überdies ist auch die Haltung der Borsten von der normalen abweichend. Während die Borsten beim kriechenden Wurm nach hinten gerichtet sind, werden sie beim Rückwärtsschwimmen nach vorn umgelegt getragen, d. h. in bezug auf die Schwimmrichtung ebenfalls nach hinten!

Die Schwimmbewegung als solche ist ein langsames Schlängeln, wobei die Welle der Schlängelbewegung den ganzen Körper erfaßt, wie von v. BUDDENBROCK angegeben ist; im Gegensatz dazu steht etwa die schlängelnde Schwimmbewegung der *Nereis*-Arten, die von FRIEDRICH (1938) als Sinusoidalbewegung bezeichnet wird, bei der gleichzeitig mehrere Bewegungswellen über den Körper laufen.

Bei *Arenicola* war ein normales Schwimmen mit einer Ortsänderung nur Tieren möglich, deren Hinterende unbeschädigt war; Tiere mit defektem Hinterkörper führten zwar auch die typischen Schlängelbewegungen aus, vermochten sich aber nicht von der Stelle zu bewegen. Bei den Laboratoriumsbeobachtungen konnten ferner unbeweglich am Boden liegende Tiere zum Schwimmen veranlaßt werden, wenn das Wasser in Bewegung versetzt wurde, so daß möglicherweise allgemein ein rheotaktisches Verhalten für das Schwimmen und für die Bewegungsrichtung von Bedeutung ist. Ein ungelöstes Problem ist auch noch, ob *Arenicola* im Freien nur nachts, d. h. im Dunkeln, oder auch am hellen Tage schwimmt. Die Funde am Strand wurden immer nur an Tagen beobachtet, an denen das letzte vorangegangene Hochwasser in die Nacht oder doch mindestens in die frühen Morgenstunden, d. h. in die Zeit der Dunkelheit, fiel. Eine ähnliche Erscheinung ist von der Wanderung der Glasaale bekannt, die nach KÜHL (1955) im Unterlauf der Flüsse mit der Nachtflut aufsteigen.

Nach diesen vorläufigen Beobachtungen über das Schwimmen von *Arenicola*, das in seinen sinnes- und nervenphysiologischen Zusammenhängen noch näher zu untersuchen ist, kann der Wurm jedenfalls nicht als sehr guter Schwimmer bezeichnet werden. Der oben angeführte Erklärungsversuch, daß die am Strand angespülten Tiere nicht vermocht hatten, entgegen der Strömung das tiefere Wasser zu erreichen, scheint daher mit der beschränkten Schwimmfähigkeit des Wurmes in Einklang zu stehen.

H. Zusammenfassung

1. Die in der ersten Mitteilung (WERNER 1954) begründete Annahme der Winterwanderung von *Arenicola marina* L., die auf einem ungewöhnlichen Fund zahlreicher lebender Tiere in einem hochgelegenen Strandgürtel am 7. 1. 54 beruhte, konnte durch weitere Beobachtungen und Untersuchungen in den beiden Wintern 1954/55 und 1955/56 bestätigt werden.

2. In beiden Jahren wurden während der Monate November/Dezember und Januar erneut zahlreiche lebende *Arenicola* in dem gleichen Strandgürtel gefunden, die stets beim letzten vorangegangenen Nachthochwasser angespült waren. Dabei zeichnete sich in diesen Monaten jeweils eine Fundperiode von wenigen Tagen Dauer ab. Das Auftreten begann jedesmal mit wenigen Tieren, erreichte ein Maximum an einem Tage bzw. bei einer Tide und nahm mit wenigen Tieren wieder ein allmähliches Ende.

3. Wie bei allen anderen Funden waren auch die zahlreichen am Morgen des 16. 12. 55 angespülten Würmer lebend. Sie lagen tagsüber an der Bodenoberfläche und gruben sich bei der Überflutung durch das Nachmittagshochwasser an Ort und Stelle schnell und vollständig ein. Die Untersuchung des gleichen Strandgürtels am folgenden Vormittag ergab, daß alle Tiere in der Nacht abgewandert waren.

4. Das gleiche Ergebnis wurde bei einigen Freilandexperimenten erzielt, bei denen am 16. 12. an der oberen und unteren Grenze des Strandgürtels größere Mengen von lebenden Würmern dazu gebracht wurden, sich auf kleinen Flächen einzugraben. Die Nachprüfung am folgenden Morgen zeigte, daß der größte Teil der Würmer in der Nacht abgewandert war.

5. Bestandsuntersuchungen in dem hochgelegenen *Arenicola*-Watt unterhalb des Strandgürtels in der Zeit von Anfang Dezember 1955 bis Ende Januar 1956 ließen eine deutliche Verringerung der Bestände erkennen.

6. Da Kälteschädigungen ausgeschlossen werden können, sind das Auftreten der Würmer am Strand und die Verringerung der Bestände nur mit einer Abwanderung der Würmer von den höher zu den tiefer gelegenen Wattgebieten zu erklären.

7. Die Prüfung der meteorologischen und hydrographischen Verhältnisse ergab in allen Fällen, daß die Würmer im Anschluß an einen plötzlichen Kälteeinbruch mit schnell abnehmenden Luft- und Wassertemperaturen und meist anhaltend absinkenden Wasserständen erschienen, woran sich meist eine kurze Periode steigender Temperaturen und Wasserstände anschloß. Das Auftreten der Würmer fiel ziemlich genau mit den Springzeiten nach Voll- oder Neumond zusammen; das Maximum des Auftretens fiel stets genau in die Springzeit.

8. Die Prüfung der Ursachenfrage macht daher wahrscheinlich, daß die schnelle Verringerung der Wassertemperatur der eigentlich auslösende Faktor für die Winterwanderung von *Arenicola* ist, während der Beginn und die Dauer der einzelnen Wanderperiode durch die Springzeiten bestimmt werden. Für die Bedeutung der Wassertemperatur spricht u. a. auch die zeitliche Verschiebung des ersten Auftretens im Jahr, das 1954 in den November, 1955 in den Dezember fiel. Die „obere kritische Temperaturgrenze“, bei deren Unterschreiten die Wanderbereitschaft ausgelöst wird, dürfte bei etwa 3,0° C bis 1,0° C liegen.

9. Der Verlauf und die Dauer der Winterwanderung, die meist nicht kontinuierlich, sondern in mehreren getrennten Perioden, d. h. „wellenförmig“ erfolgt, hängen damit von den Witterungsverhältnissen ab. Daher besteht auch

die Möglichkeit, daß die *Arenicola*-Bestände klimatisch verschiedener Küstengebiete ein unterschiedliches Verhalten zeigen.

10. Die Beschreibung des Schwimmvorganges durch v. BUDDENBROCK (1953) wird bestätigt und ergänzt. *Arenicola* schwimmt mit dem Hinterende voran. Der Darm ist beim schwimmenden Tier vollständig sandfrei.

H. Literaturverzeichnis

- v. Buddenbrock, W., 1953: Vergleichende Physiologie. II. Nervenphysiologie. Birkhäuser, Basel.
- Chapman, G. & Newell, G. E., 1949: The distribution of lugworms (*Arenicola marina* L.) over the flats at Whitstable. J. Mar. Biol. Ass. Plymouth, **28**.
- Ehlers, E., 1892: Zur Kenntnis von *Arenicola marina* L. Nachr. K. Ges. Wissensch. Univ. Göttingen, **12**.
- Friedrich, H., 1938: Polychaeta. Grimpe-Wagler, Tierw. d. Nord- u. Ostsee, **VI b**.
- König, D., 1943: Vergleichende Bestandsaufnahmen an bodenbewohnenden Watt-Tieren im Gebiet des Sicherungsdammes vor dem Friedrichskoog (Süderdithmarschen) in den Jahren 1935—1939. Westküste, 1943.
- Kühl, H., 1955: Über die Wanderungen der Glasaale. Forsch.ergeb. a. d. Geb. d. Tierzucht u. Tierhaltung, 1955.
- Linke, O., 1939: Die Biota des Jadebusenwattes. Helgol. Wiss. Meeresunters. **1**.
- Newell, G. E., 1948: A contribution to our knowledge of the life history of *Arenicola marina* L. J. Mar. Biol. Ass. Plymouth, **27**.
- 1949: The later larval life of *Arenicola marina* L. Ibid. **28**.
- Smidt, E. L. B., 1951: Animal production in the Danish Waddensea. Medd. Komm. Danm. Fiskeri- og Havunders., Ser. Fisk., **11**.
- Thamdrup, H. M., 1935: Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. Ibid. **10**.
- Werner, B., 1954: Eine Beobachtung über die Wanderung von *Arenicola marina* L. (Polychaeta sedentaria). Helgol. Wiss. Meeresunters. **5**.
- Wohlenberg, E., 1937: Die Wattenmeer-Lebensgemeinschaften im Königshafen von Sylt. Ibid. **1**.