

9. FRIEDRICH KRÜGER:

Zur Ernährungsphysiologie von *Arenicola marina* L.

(Mit 2 Abbildungen)

6159

Zu den auffälligsten Anzeichen tierischer Bewohner im Watt gehören die unzählbaren Kothäufen und Trichter des Sandwurms, die die Ebbe freilegt. *Arenicola* gehört zu den Erdfressern. Größere Organismen, die gelegentlich mit dem Sand aufgenommen werden, sind offensichtlich als zufällige Bestandteile zu werten. Es ist daher zu prüfen, welchen Sand der Wurm aus seiner Um-

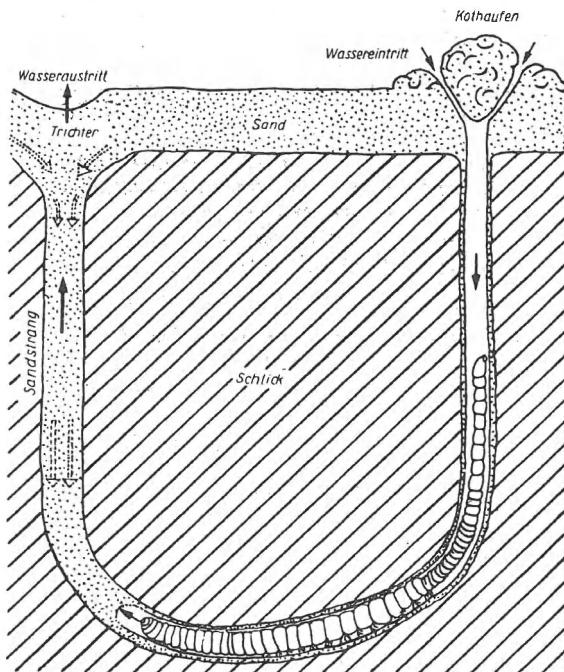


Abb. 1. Schema des Wohnhauses von *Arenicola marina*. Die schwarzen Pfeile geben die Richtung des Wasserstromes, die hellen Pfeile die Bewegungsrichtung des Sandes an.

gebung frisst und ob dieser Sand genügend organische Substanz enthält, um seine Ernährung zu sichern oder ob in irgendeiner Weise eine Anreicherung von Nährstoffen erfolgt.

Zur ersten Frage liegen die Untersuchungen von THAMDRUP (1935) und WELLS (1945) vor, die zeigten, daß der Sandwurm den Oberflächensand frisst, der in dem von THAMDRUP als „Saugstrang“ bezeichneten Teil seines Wohnbaues von der Oberfläche in die Tiefe sinkt. Die von THAMDRUP gewählte Bezeichnung ist irreführend, da der Wurm weder den Sand noch Wasser hier

ansaugt. Der Oberflächensand fließt vielmehr einfach durch die Schwerkraft in die durch die Freßtätigkeit des Wurmes entstehenden Hohlräume. Vom Wurm gefördert wird dieser Vorgang nur in der Weise, daß er durch den Sandstrang hindurch das in seinen Wohnbau angesaugte Wasser wieder an die Oberfläche preßt.

Daß *Arenicola* nicht, wie auch heute noch angenommen wird, den Schlick tritt, wird dadurch kenntlich, daß gelegentlich aufgenommener Schlick in den Kotsträngen als dunkle Einsprengsel zwischen dem hellen Oberflächensand erscheint.

Der Sandstrang — wie ich indifferent den „Saugstrang“ THAMDRUPs bezeichnen möchte — ist ein Bestandteil des Wohnbaues von *Arenicola*, der im einzelnen, in Anpassung an die Bodenverhältnisse, recht verschiedene Gestalt haben kann. Im charakteristischen Falle (Abb. 1) besteht der Wohnbau aus einem L-förmigen Rohr, das sich unter dem Kothaufen in die Tiefe erstreckt und dessen Wandung durch Sekrete des Wurmes verfestigt ist. An das blinde Ende des L-förmigen Ganges schließt sich der Sandstrang an, der bei Vorhandensein von dunkel gefärbtem Schlick durch seine helle Farbe deutlich auffällt und zur Oberfläche führt. Die Ausmündung des Sandstranges an der Oberfläche ist durch den Trichter gekennzeichnet. Das L-förmige Wohnrohr und der Sandstrang bilden zusammen den Wohnbau. In dem Wohnrohr liegt der Wurm. Sein Kopfende ist auf den Sandstrang gerichtet.

Es dürfte von vornherein unwahrscheinlich sein, daß der vom Wurm aufgenommene Oberflächensand ausreichende Mengen Nährstoffe enthält. Es herrscht daher heute die Anschaufung, daß sich in der trichterförmigen Vertiefung, die sich während der Ebbe über dem Sandstrang findet, organisches Material ansammelt, das mit dem Sandstrom nach unten wandert und hier von dem Wurm gefressen wird. Hierzu möchte ich bemerken, daß die Trichter, so lange das Siedlungsgebiet von *Arenicola* überflutet ist, nicht ausgebildet sind und erst erscheinen, wenn während der Ebbe der Sand im Sandstrang zusammenfällt. Der Trichter dürfte daher als Sammeleinrichtung für Nährstoffe keine nennenswerte Rolle spielen.

Zur eindeutigen Entscheidung dieser Fragen habe ich Bodenproben, Kotproben und Kropfproben von der gleichen Fundstelle auf ihren Gehalt an organischem Material untersucht. Es wurde mit der Mikro-Kjeldahl-Methode der Stickstoffgehalt bestimmt, der besser als etwa der Glühückstand geeignet erscheint, Aussagen über den Nährwert zu machen. Die Ergebnisse sind in Tab. 1 zusammengestellt.

Erwartungsgemäß war der Stickstoffgehalt in dem hellen Oberflächensand am geringsten. Etwas höher liegt der Gehalt an organischer Substanz in den Trichterproben und etwa ebenso hoch in dem dunkel gefärbten Tiefensand. Daß aber von einer nennenswerten Ausnutzung dieser Nährstoffe keine Rede sein kann, zeigt der Vergleich mit dem Stickstoffgehalt des Kotes, der in vielen Fällen wesentlich höher liegt und in den restlichen Fällen nicht niedriger als der Stickstoffgehalt in den Proben aus der Umgebung. Damit entfällt von vornherein die Möglichkeit einer Ausnutzung der organischen Substanzen des Sandes als Nahrung für den Wurm.

Dagegen ist der Stickstoffgehalt des frisch gefressenen Sandes, wie man ihn in dem vordersten Darmabschnitt findet, den ich als Kropf bezeichnet habe, 5—10mal so hoch und noch höher als in den Bodenproben aus der Umgebung.

Die Würmer wurden für diese Analysen während des Fressens, d. h. solange ihre Wohnbauten überflutet sind, ausgegraben und der Kropf der Tiere an Ort und Stelle entnommen.

Man könnte daran denken, daß der hohe Gehalt des Kropfinhaltes an organischem Material durch Verdauungssekrete bedingt ist. Aber erstens ist der als

Tabelle 1
Stickstoffgehalt in mg je 1 g Substanz

Oberflächen-sand	Tiefensand (Schlick)	Trichter-sand	Kothaufen	Kropfinhalt bei auflaufendem Wasser	Kropfinhalt bei ablaufendem Wasser
0,12	0,14	0,11	0,26	1,68	1,21
0,13	0,11	0,13	0,22	0,92	0,45
0,15	0,15	0,11	0,10	0,85	0,48
0,14	0,15	0,18	0,25	1,74	0,69
0,11	0,13	0,15	0,23	2,33	0,63
0,09	0,15	0,12	0,16	1,73	0,88
0,08	0,12	0,15	0,21	0,38	0,89
0,08	0,18	0,17	0,11	1,80	0,34
0,10	0,14	0,09	0,28	2,16	0,27
0,12	0,14	0,14	0,11	0,90	0,70
0,11	0,13		0,08	0,83	0,10
0,10			0,11	1,45	1,01
0,14				2,18	0,47
				0,93	1,01
				0,97	
				2,10	
$\varnothing = 0,113$		$\varnothing = 0,140$	$\varnothing = 0,135$	$\varnothing = 0,172$	$\varnothing = 1,434$
					$\varnothing = 0,652$

Kropf bezeichnete Teil des Vorderdarmes sehr dünnhäutig, so daß er keine leistungsfähigen Drüsen enthalten dürfte und zweitens ist vermutlich die Verweildauer des Sandes in diesem Darmabschnitt nicht sehr lange und schließlich wären auf diese Weise die zum Teil sehr erheblichen Unterschiede im Gehalt des Kropfes an organischer Substanz schwer zu deuten.

Da auch in den Trichterproben der Gehalt an organischer Substanz nicht mit dem des Kropfinhaltes vergleichbar ist, entfällt die von KÄSTNER (1954) geäußerte Vermutung: daß durch „sinnreiches“ Zusammenwirken mechanischer Umstände dauernd neue Sinkstoffe von der Sandoberfläche dem Wurm zugeführt werden.

Den erheblichen Gehalt an organischer Substanz, wie er sich in dem frisch gefressenen Sand im Kropf fand, glaube ich auf eine Filtration im Sandstrang zurückführen zu können (KRÜGER, 1957).

Arenicola saugt durch peristaltische Kontraktionen seines Hautmuskelschlauches (JUST, 1924) frisches Wasser von der Oberfläche in seine Wohnröhre und drückt es durch den Sandstrang wieder an die Oberfläche (Abb. 1). Die hierbei geleistete Pumparbeit erfordert sicherlich eine gewisse Energie und damit einen zusätzlichen Nahrungsverbrauch. Wenn eine solche energieverbrauchende Einrichtung besteht, ist anzunehmen, daß sie auch eine Funktion hat.

In dem Sandstrang kreuzen sich der nach oben gerichtete Wasserstrom und der nach unten fließende Sandstrom. Der Sand, durch den hindurch *Arenicola* das Wasser treibt, ist, wie aus mannigfachen Erfahrungen bekannt ist, ein sehr

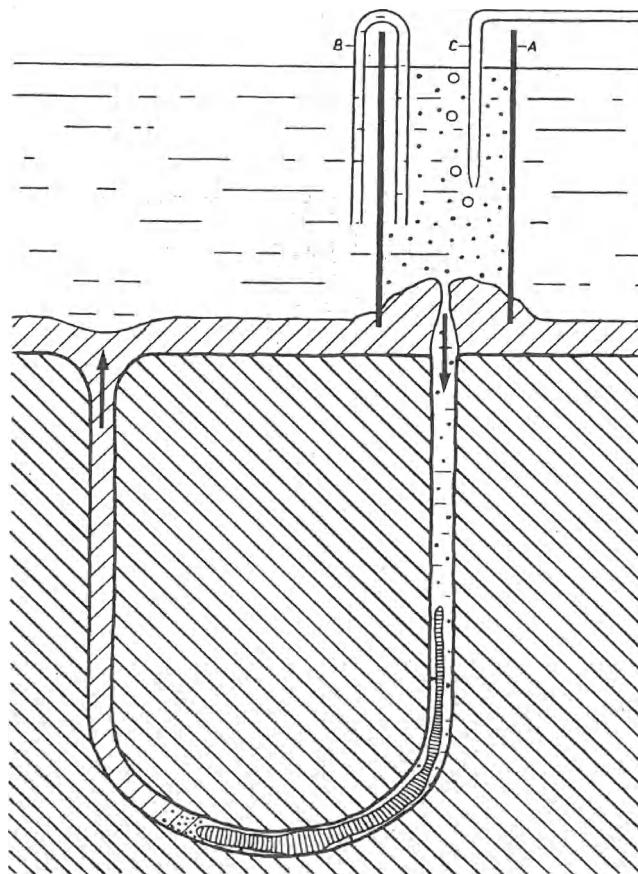


Abb. 2. Schema der Apparatur zum Nachweis der Filtertätigkeit von *Arenicola marina*. A. = Glaszyylinder, B. = Heberrohr zum Druckausgleich, C. = Luftzuführer. Die Punkte im Zylinder stellen die suspendierten Karminteilchen dar, die im Sandstrang abfiltriert werden. Der Wurm zeigt den Verdickungsring, der über seinem Körper nach vorne wandert und das Wasser im Sinne der Pfeile durch Wohnrohr und Sandstrang treibt.

wirksames Filter. In ihm werden im Wasser feinst verteilte Partikel zurückgehalten und können dann von dem Wurm verwertet werden, wenn er den Sand frisbt. Auf diese Weise erklärt sich zwanglos die beobachtete Anreicherung des organischen Materials in dem vom Wurm gefressenen Sand.

Der Beweis für die Filtertätigkeit von *Arenicola* ließ sich auch experimentell erbringen (Abb. 2). Zu diesem Zweck setzte ich bei im Aquarium gehaltenen Würmern über den ausgeworfenen Kothaufen ein weites Glasrohr, das so tief in den Sand eingedrückt wurde, daß eine Kommunikation mit dem übrigen Aquarienwasser verhindert war. Der obere Rand des Zylinders ragte aus dem Wasser hervor. Über den Rand des Zylinders lag ein Heberrohr zum Ausgleich des Druckes zwischen Zylinderlumen und Aquarium. Außerdem befand sich in dem Zylinder eine Luftzuleitung, die dem Wurm den notwendigen Sauerstoff zuführte und überdies die in den Zylinder eingebrachte Karminuspension vor dem Absetzen bewahrte.

Nach kurzer Zeit entfärbte sich der Zylinderinhalt, ohne daß der Farbstoff im Aquarienwasser auftauchte. Entfernte ich jetzt den Zylinder, so erschienen bald Kothäufchen, die durch Karmin rot gefärbt waren. Damit dürfte die vermutete Filterwirkung des Wohnbaues von *Arenicola* und die Verwertung des abfiltrierten Materials durch den Wurm eindeutig nachgewiesen sein.

Durch Zusatz von Plankton oder einer Schlickuspension kann die Pump-tätigkeit angeregt werden. Der Versuch glückt nicht immer sofort, da das Karmin den Wurm leicht veranlaßt, seine Pumprichtung umzukehren, wie es auch WELLS beobachtete. Die einfache Vorrichtung gestattet auch die Bestimmung der Richtung und Geschwindigkeit der Wasserförderung durch den Wurm und kann unter günstigen Bedingungen sogar im Freilandversuch eingesetzt werden.

Der beschriebene Filtermechanismus macht auch den Befund in Tab. 1 verständlich, daß bei beginnender Flut mehr organische Substanz im Kropfinhalt gefunden wurde als bei Ebbe, denn die Flut bringt nährstoffreiches Wasser in das Watt, dem während seines Aufenthaltes im Watt seine Nährstoffe weitgehend entzogen werden. Der unterschiedliche Stickstoffgehalt im Kropfinhalt ist also nur ein Spiegelbild des Nährstoffangebotes.

Meine Erwartung, im Kropfinhalt der Würmer Wattenplankton wiederzufinden, erfüllte sich nicht. Wäre dieses der Fall, so wäre der Filtrationsmechanismus von *Arenicola* sicherlich schon früher erkannt worden. Beim Aufschwemmen des Kropfinhaltes in Seewasser erhält man zwar eine deutlich erkennbare Trübung durch feinste Partikel, aber typische Planktonorganismen konnte ich bislang noch nicht nachweisen. Hier scheint ein noch ungeklärter Sortierungsmechanismus die größeren Planktonen zurückzuhalten.

Wertvolle Hilfe bei allen diesen Untersuchungen bietet die Haltung der Würmer in den von WELLS (1937) beschriebenen U-förmigen Glasrohren. Füllt man einen Schenkel mit Sand, so kann man mit Karminuspensionen z. B. sehr schön die Filterwirkung des Sandes demonstrieren.

Die Erkenntnis, daß *Arenicola* nur scheinbar ein Sandfresser, in Wirklichkeit aber ein Partikelfresser ist, verschiebt grundsätzlich unsere Vorstellungen über seine Rolle im Stoffhaushalt des Wattenmeeres. Bei seiner Größe und seiner großen Individuenzahl dürfte diese Rolle nicht unerheblich sein, bleibt im einzelnen aber noch zu klären.

Schrifttum

JUST, B.: Über die Muskel- und Nervenphysiologie von *Arenicola marina*. Z. verg. Physiol. 2, 155 (1924). — KAESTNER, A.: Lehrbuch der speziellen Zoologie. Tl. I. G. Fischer. Stuttgart 1954. — KERMACK, D. M.: The anatomy and physiology of the gut of the polychaete *Arenicola marina*. Proc. Zool. London 125, 347—381 (1955). — THAMDRUP, H. M.: Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. Medd. Komm. Havundersögg, Kbh., Fiskeri. 10, 2 (1937). — WELLS, G. P.: Studies on the physiology of *Arenicola marina* L. The pacemaker role of the oesophagus, and the action of adrenalin and acetylcholin. Journ. exp. Biol. 14, 117 (1937). — WELLS, G. P.: The mode of life *Arenicola marina* L. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth 26, 170—207 (1945).

Prof. Dr. F. Krüger, Biologische Anstalt Helgoland
Hamburg-Gr. Flottbek, Elbchaussee 199

10. PAUL RATHS und GUSTAV-ADOLF BIEWALD:

Die chronotrope Wirkung der Herzvagus-Reizung beim Feldhamster im Winterschlaf und während des Erwachens

(Mit 6 Abbildungen)

Zahlreiche Untersuchungen an winterschlafenden Säugetieren haben gezeigt, daß beim Eintritt des Winterschlafs und beim Vorgang des Erwachens deutliche Aktivitätsveränderungen endokriner Organe und gewisse Umstellungen in der vegetativen Tonuslage stattfinden (Zusammenfassend bei HERTER 1956, EISENTRAUT 1956, KAYSER 1957). Es ist zu vermuten, daß als indirekte Folge dieser Umstellungen über Veränderungen im Mineralhaushalt oder als direkte Folge hormonaler Einwirkungen oder beim Eintritt des WS auch als primärer Vorgang die Funktionstüchtigkeit oder die Erregbarkeit des vegetativen Nervensystems verändert wird. — Die vorliegenden Untersuchungen beim Hamster (*Cricetus cricetus* L.) sollten durch Prüfung der Wirksamkeit einer Herzvagusreizung im Winterschlaf, während des Erwachens und während der Unterkühlung winterwacher und eben erwachter Tiere Unterschiede im intracardialen vagalen Übertragungsmechanismus feststellen und damit einen Beitrag zur Klärung des eingangs erwähnten Problems liefern.

Methodik

Die Versuchstiere (*Cricetus cricetus* L.) wurden in drei Versuchssgruppen eingeteilt: I. 12 winterschlafende Tiere, die bei Körpertemperaturen zwischen 4 und 13° geweckt wurden, II. 7 Tiere, die nach völligem Erwachen aus dem Winterschlaf künstlich rückgekühlt wurden, III. 6 winterwache Kontrolltiere, deren Körpertemperatur durch Eiskühlung gesenkt wurde.

Die Versuche der Gruppe III wurden in leichter Evipan-Narkose (0,5 ccm/100 g einer 2%igen Lösung ip.) ausgeführt. Die Tiere der Gruppe I erhielten sofort nach Herausnahme aus dem Nest eine Urethaninjektion (0,3 ccm/100 g einer 25%igen Lösung ip.), deren Wirkung innerhalb von 10—15 min. eintrat und bis zum Anstieg der Körpertemperatur auf 31° anhielt. Bei dieser Temperatur