

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Über den Einfluß des Salzgehaltes im Meerwasser auf den Grundumsatz des Seesternes *Asterias rubens* L.

Von Karl Jürgen BOCK und Carl SCHLIEPER

Der Seestern *Asterias rubens* L. ist in der boreo-lusitanischen Region, in den europäischen Küstengewässern des Atlantischen Ozeans, der Nordsee und der westlichen Ostsee, beheimatet. Er gehört zu den poikilosmotischen Meeresevertebraten, bei denen stets Isotonie zwischen Innen- und Außenmedium herrscht. Nach DAKIN (1912) beträgt die Gefrierpunktserniedrigung der Cöloflüssigkeit von *Asterias rubens* bei Helgoland 1,86° C und die des umgebenden Seewassers 1,90° C. Wurde der Salzgehalt des Außenmediums im Experiment plötzlich herabgesetzt, so sank auch die osmotische Konzentration des Innenmediums innerhalb kurzer Zeit.

Asterias rubens kommt in der Ostsee, die ein Brackwassermeer mit von Westen nach Osten abnehmendem Salzgehalt ist, bis etwa zu einer Salzkonzentration von 8 ‰ (Darsser Schwelle) vor. In der Kieler Förde erreichen die dort bei einem mittleren Salzgehalt von 17 ‰ lebenden Exemplare nicht mehr die Größe der in der Nordsee in 30–35 ‰ Salzgehalt aufgewachsenen Individuen. Nach H. MEYER (1935) stellt *Asterias rubens* im Ostseegebiet infolge einer durch das dortige Brackwasser bedingten Schädigung eine „Kümmerform“ dar. Die gleiche Autorin gibt außerdem an, daß *Asterias rubens* in der Kieler Bucht nicht mehr fortpflanzungsfähig sei und sich nur durch Eintritt der planktonischen Larven aus Seegebieten mit höherem Salzgehalt halte.

Es besteht aber die noch ungeklärte Frage, wodurch die Schädigung von *Asterias rubens* in verdünntem Meerwasser verursacht wird. Erste Versuche zur Lösung dieses Problems, das in gleicher Weise auch für zahlreiche andere marine Tiere in Brackwasser zutrifft, sind u. a. von SCHLIEPER (1929) und H. MEYER (1935) ausgeführt worden. Nach SCHLIEPER ist der Sauerstoffverbrauch von Seesternen in Brackwasser von 8 ‰ Salzgehalt nur etwa halb so groß wie der von Exemplaren in einem Medium von 16 ‰ Salzgehalt. H. MEYER fand ein Maximum der Atmungsintensität in Seewasser von 25 ‰ Salzgehalt. Der Sauerstoffverbrauch von Nordsee-Seesternen übertrifft nach ihren Angaben den der Ostseeformen. Sie meint, „daß die Atmungsgröße mit steigendem Salzgehalt zunimmt, solange die Konzentration nicht zu sehr erhöht wird“. Auch MALOEUF (1937), der mit *Asterias forbesii* experimentierte, beobachtete eine Abnahme des Sauerstoffverbrauches in halbverdünntem wie auch in doppeltkonzentriertem Seewasser. Alle diese Untersuchungen sind jedoch nicht einwandfrei, da es sich hierbei nur um kurzfristige Messungen an sich bewegenden Seesternen in kleinen abgeschlossenen Seewassermengen handelt. Schon einfache Beobachtung zeigt, daß ein frisch in einen anderen Behälter umgesetzter Seestern zunächst erregt ist und an der Wandung des Gefäßes mehr oder weniger schnell nach oben kriecht. Es könnte also bei diesen kurzfristigen Messungen, die beispielsweise bei den Versuchen von H. MEYER nur jeweils eine Stunde dauerten, allein durch eine unterschiedliche Muskelarbeit ein verschiedener Grundumsatz vorgetäuscht werden. Auch Versuche an narkotisierten Individuen liegen bisher nicht vor. Daher erscheint es notwendig, langfristige Grundumsatz-

messungen mit ruhigen, gut an die Versuchsbedingungen angepaßten Seesternen in strömendem Seewasser von verschiedenem Salzgehalt durchzuführen. Erwünscht sind außerdem ergänzende manometrische Messungen des Gewebestoffwechsels in Medien von verschiedenem Salzgehalt. Derartige Messungen wurden von uns im Winterhalbjahr 1952/1953 vorgenommen. Bei ihrer Ausführung half Fräulein E. KREY, der wir zu Dank verpflichtet sind. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützte die Arbeit durch Gewährung einer Sachbeihilfe an den zweitgenannten Autor.

Material und Methoden

Die für die Versuche benötigten Ostsee-Exemplare von *Asterias rubens* wurden aus der Kieler Außenförde von dem Forschungsschiff „Südfall“ eingebracht. Frischgefangene Nordsee-Seesterne, die bis zum Versand bei 6 bis 7° C in Seewasser von 30–31‰ Salzgehalt gehalten worden waren, lieferte die „Biologische Anstalt Helgoland“ aus List auf Sylt. Bei der jahreszeitlich bedingten niedrigen Außentemperatur (etwa 0–5° C) überstanden alle Tiere den Transport gut. Sämtliche Tiere wurden zunächst in gut belüfteten Aquarien in Fundortwasser 3–5 Tage lang an eine Raumtemperatur von etwa 8° C angepaßt. Der Salzgehalt des Fundortwassers betrug bei den Kieler Tieren etwa 17–18‰, bei den Nordseetieren etwa 30–31‰. Dann wurden die Ostseetiere in Seewasser von 15‰ und die Nordseetiere in solches von 30‰ Salzgehalt überführt. In keinem Falle ließen sich irgendwelche Schädigungen erkennen. — Ein Teil der Ostseetiere wurde im Verlaufe von mindestens 14 Tagen durch allmähliche Steigerung der Salzkonzentration in Meerwasser von 30‰ überführt. — In einer zweiten Anpassungsphase wurde dann die Wassertemperatur bei allen Individuen langsam auf 15° C erhöht. Bei dieser Temperatur wurden sämtliche Atmungsmessungen durchgeführt. Um eine vollständige Anpassung zu sichern, wurden die Seesterne stets mindestens 8 Tage in den eigentlichen Versuchsmedien bei 15° C und 15 bzw. 30‰ Salzgehalt gehalten, bevor anschließend die Atmungsmessungen ausgeführt wurden.

Der Salzgehalt von 15‰ wurde durch Verdünnen von Seewasser aus der Kieler Bucht mit Leitungswasser eingestellt. Meerwasser von 30‰ Salzgehalt wurde durch Zugabe der fehlenden Salzmenzen zu Ostseewasser entsprechend den Angaben von KALLE (1943, p. 39) hergestellt.

Die Bestimmung des Sauerstoffverbrauches ganzer Tiere erfolgte in fließendem Seewasser mit Hilfe der in Abb. 1 u. 2 (Tafel 15) wiedergegebenen Apparatur. Das Atmungsmedium strömte dabei aus dem Vorratsbehälter über ein Niveaugefäß durch ein längeres Spiralrohr (zur Temperaturangleichung) in den Tierbehälter. Spiralrohr und Tierbehälter befanden sich in einem wassergefüllten Thermostaten, dessen Temperatur durch einfließendes kaltes Leitungswasser und einen über ein Kontaktthermometer gesteuerten Tauchsieder genau auf 15° C einreguliert war. Für gute Durchmischung wurde durch ein Rührwerk oder durch Einpumpen von Luft in großen Blasen mit Hilfe einer kleinen Magnetpumpe gesorgt. Aus dem Tierbehälter strömte das Atmungsmedium durch einen Glashahn in eine WINKLERflasche. Die Strömungsgeschwindigkeit wurde ständig durch Messung des Überlaufes der WINKLERflasche kontrolliert und konstant gehalten. Bei jeder Grundumsatzmessung wurde 8–24 Stunden lang jede halbe Stunde der Sauerstoffgehalt des ein- und ausströmenden Atmungsmediums bestimmt. Sorgfältig wurde darauf geachtet, daß das einströmende Wasser stets annähernd mit Luft gesättigt war und daß die durch die Atmung der Versuchs-

tiere bewirkte Abnahme des Sauerstoffgehaltes im Wasser nie mehr als 10% betrug. Die Bestimmung des Sauerstoffgehaltes im Wasser erfolgte nach der Methode von WINKLER in 50 ml- bzw. 100 ml-Flasche mit n/50-Thiosulfatlösung. Die Strömungsgeschwindigkeit betrug etwa $1,2 \text{ l} \cdot \text{h}^{-1}$. In dem 200 ml großen Tierbehälter befand sich dabei jeweils ein im Mittel etwa 14—21 g schwerer Seestern. Durch Vorversuche mit gefärbten Lösungen war sichergestellt worden, daß der Tierbehälter (s. Abb. 2, Tafel 15) in allen seinen Teilen gleichmäßig durchströmt wurde. — Die Berechnung des Sauerstoffverbrauches erfolgte in ml pro Stunde und kg Lebendgewicht.

Zur Ergänzung der Atmungsmessungen an ganzen Tieren wurde der Sauerstoffverbrauch abgeschnittener Füßchen bestimmt. Die Füßchen von *Asterias rubens* bestehen im wesentlichen aus Muskulatur und Epithel. Sie haben die Form eines kleinen dünnwandigen Hohlzylinders mit einer Fußplatte. Die Bestimmung des Sauerstoffverbrauches der isolierten Füßchen erfolgte manometrisch mit Hilfe einer WARBURG-Apparatur der Firma B. BRAUN (Messungen) in dem unveränderten Außenmedium. Die Atmungsgefäße hatten die in Abb. 3 (Tafel 15) wiedergegebene Form. In den seitlichen Ansatzstutzen wurde die zur Absorption der entstehenden Kohlensäure erforderliche 10%ige Kalilauge gefüllt. In jeden Atmungstrog wurden etwa 100 mg frisches Gewebe in 2 ml Seewasser gebracht. Bei dieser Anordnung war der Sauerstoffverbrauch der isolierten Füßchen über 5—6 Stunden annähernd konstant. Die Berechnung des Sauerstoffverbrauches erfolgte in mm^3 pro Stunde und 1000 mg Trockengewicht. Die Schüttelfrequenz betrug 80—100 pro Minute; sie reichte vollständig aus, um unter den gegebenen Bedingungen ein Diffusionsgleichgewicht zwischen der Gewebesuspension und dem darüber befindlichen Luftraum zu erzielen.

Der Grundumsatz ganzer Seesterne in Meerwasser von 15 und 30‰ Salzgehalt.

Im folgenden sei zunächst eine Einzelmessung beschrieben: War der Seestern zu Versuchsbeginn in den Tierbehälter eingesetzt worden, so konnte zuerst fast regelmäßig ein Emporkriechen des Tieres an der Gefäßwand beobachtet werden, wie es auch H. MEYER (1935) beschreibt. Im oberen Teil des Atmungsgefäßes kam das Tier dann meistens zur Ruhe. Dementsprechend war zu Beginn der Versuche häufig ein verhältnismäßig hoher Sauerstoffverbrauch zu messen. Nach etwa einer halben Stunde stellte er sich dann aber fast stets auf einen mittleren Wert, den Ruhe- oder Grundumsatz, ein. Dieses mittlere Atmungsniveau wurde in der Regel während der ganzen Versuchsdauer über viele Stunden — von kleinen Schwankungen abgesehen — eingehalten (s. Abb. 1, Tafel 16). Es genügte jedoch eine kleine Änderung der Zusammensetzung des Atmungsmediums, um eine mehr oder weniger starke vorübergehende Unruhe der Versuchstiere auszulösen.

Insgesamt wurde der Grundumsatz von 17 Seesternen aus der Kieler Bucht einzeln in Meerwasser von 15‰ Salzgehalt untersucht. Bei jedem Einzelversuch wurden etwa 16 Atmungsmessungen ausgeführt. Die erhaltenen Werte sind in Tabelle 1 wiedergegeben. Als Gesamtmittelwert wurde dabei ein Sauerstoffverbrauch von $21 \pm 1,5 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ gefunden. Dieser Wert gilt für Seesterne von einem mittleren Lebendgewicht von etwa 22 g.

H. MEYER (1935) hat demgegenüber in ihren nur einstündigen Atmungsmessungen einen etwas höheren Sauerstoffverbrauch von $28 \pm 3,1 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ gefunden. Das Durchschnittsgewicht ihrer Versuchstiere betrug etwa 26 g. —

Tabelle 1
Der Sauerstoffverbrauch ganzer Ostsee-Seesterne in Meerwasser
von 15 ‰ Salzgehalt (bestimmt mit Hilfe der WINKLER-Methode)

Datum	Lebend- gewicht g	Radius cm	Anzahl der Werte	Sauerstoff- verbrauch ml h ⁻¹ kg ⁻¹	Abweichung ml h ⁻¹ kg ⁻¹
6. I.	6,0	2,8	16	17	2,92
2. XII.	9,0	3,0	17	27	3,42
2. XII.	9,1	3,0	17	27	1,52
6. I.	11,1	3,0	14	16	1,80
15. XII.	12,5	3,0	13	16	1,55
20. XI.	13,1	3,5	14	18	1,65
24. XI.	13,1	3,5	14	20	1,59
15. XII.	19,7	3,5	14	19	1,35
25. XI.	21,0	4,0	17	22	1,35
26. XI.	21,0	4,0	15	20	1,58
20. XI.	21,1	4,5	16	20	1,45
24. XI.	21,1	4,5	13	28	2,08
27. X.	23,2	4,0	15	30	2,80
28. X.	23,2	4,0	12	28	1,64
3. XI.	27,5	5,0	42	16	0,70
25. XI.	57,7	7,5	15	17	1,36
26. XI.	57,7	7,5	15	16	0,03
Summe			279		
Mittel	21,6	4,1		21	1,66

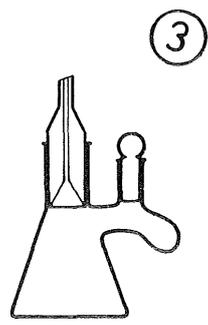
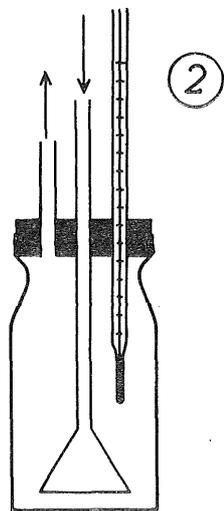
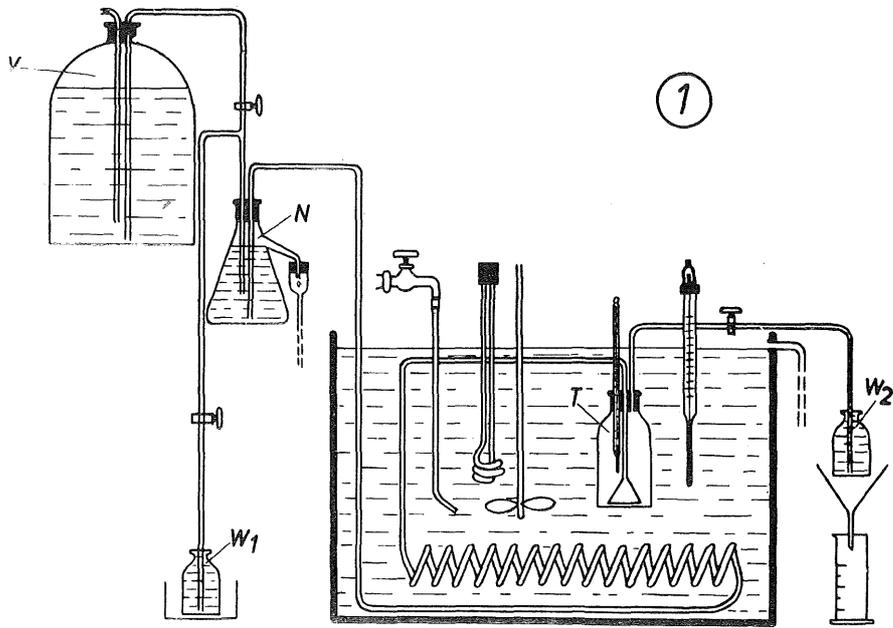
Mittelwert sämtlicher Messungen: $21 \pm 1,5$ ml O₂ h⁻¹ kg⁻¹

Leider fehlen in ihrer Arbeit Angaben über die Versuchstemperatur. Auf jeden Fall ist der von ihr gefundene höhere Sauerstoffverbrauch schon auf Grund der anfänglichen Bewegungen der Seesterne verständlich.

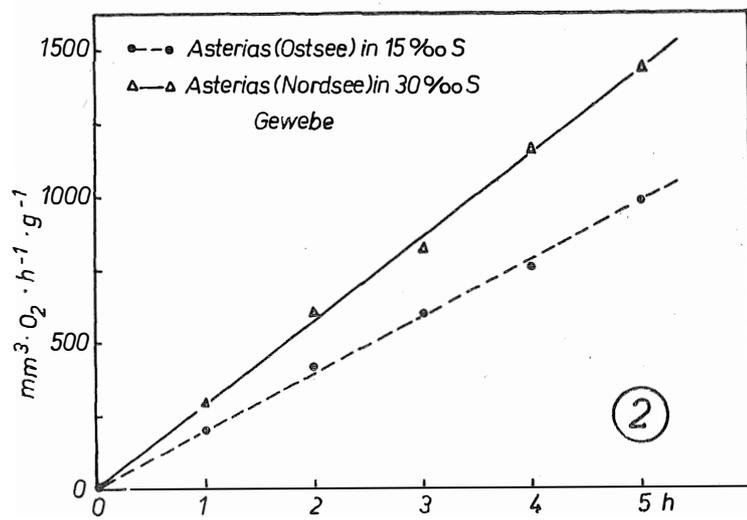
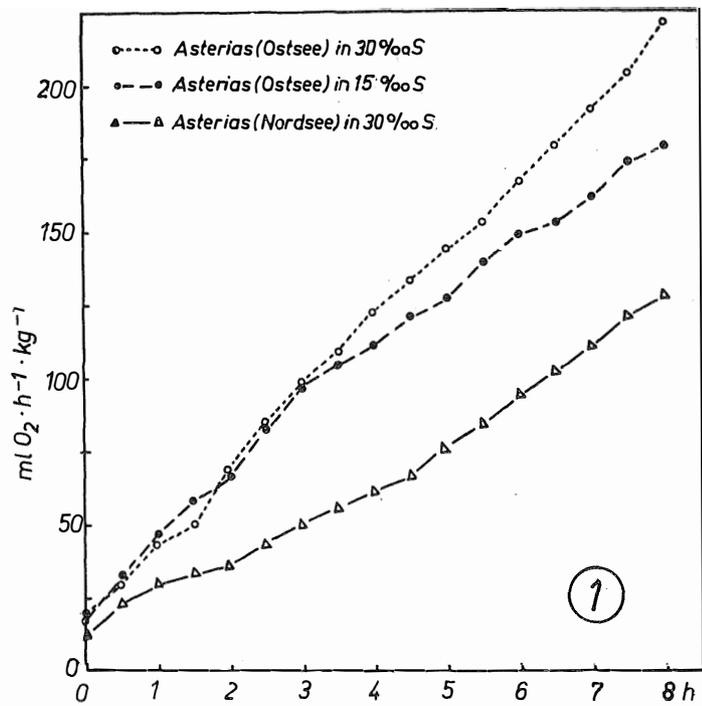
Anschließend wurde der Sauerstoffverbrauch von Kieler Seesternen bestimmt, die langsam in Seewasser von 30 ‰ Salzgehalt überführt worden waren. Sie drehten sich aus der Rückenlage innerhalb der für Ostseetiere gültigen Zeit um. Sie waren also normal beweglich. Sie waren aber im ganzen etwas weicher als normale Ostseetiere in Seewasser von 15 ‰ Salzgehalt. Die gründliche Untersuchung des Sauerstoffverbrauches von 14 Exemplaren in langfristigen Versuchen ergab auch keineswegs einen herabgesetzten Sauerstoffverbrauch, wie er etwa als Folge einer Schädigung durch die starke Änderung des ursprünglichen Salzgehaltes im Außenmedium erwartet werden könnte. Im Gegenteil war das mittlere Niveau des Sauerstoffverbrauches etwa 20 ‰ höher als bei den Ostseetieren in 15 ‰ Salzgehalt. Der Sauerstoffverbrauch der in 30 ‰ überführten Ostseetiere

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 15)

1. Apparatur zur Bestimmung des Grundumsatzes von *Asterias rubens* in strömendem Seewasser.
V = Vorratsbehälter N = Niveaubehälter
T = Tierbehälter W₁, W₂ = WINKLER-Flaschen
2. Vergrößerte Abbildung des Tierbehälters (Atmungsgefäßes) in Abb. 1.
3. Ansatzgefäß für Warburg-Manometer



Tafel 15



Tafel 16

2011

betrug im Mittel $25 \pm 1,5 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ bei einem durchschnittlichen Lebendgewicht der Versuchstiere von 18 g. Ein genauer Vergleich beider Versuchsreihen ergibt allerdings, daß der höhere Mittelwert der Atmungsintensität der in 30 ‰ überführten Ostseetiere nicht ganz gesichert ist. Wir können aber doch sagen, daß der Grundumsatz der Ostsee-Seesterne nach Überführung in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt wahrscheinlich etwas gestiegen ist.

Tabelle 2
Der Sauerstoffverbrauch ganzer Ostsee-Seesterne in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt (bestimmt mit Hilfe der WINKLER-Methode)

Datum	Lebendgewicht g	Radius cm	Anzahl der Werte	Sauerstoffverbrauch ml h ⁻¹ kg ⁻¹	Abweichung ml h ⁻¹ kg ⁻¹
26. I.	5,3	3,0	16	37	3,96
27. I.	5,3	3,0	12	30	3,76
26. I.	13,8	4,0	16	27	2,17
27. I.	13,8	4,0	17	31	2,66
7. I.	16,1	4,0	16	19	1,51
8. I.	16,1	4,0	17	24	2,42
7. I.	18,8	5,0	16	22	0,13
8. I.	18,9	5,0	17	29	1,51
30. I.	19,2	3,5	15	21	2,60
2. II.	19,2	3,5	16	23	2,31
12. I.	20,1	4,5	18	21	1,79
15. I.	21,1	4,5	18	26	1,20
12. I.	30,5	5,5	18	21	0,80
15. I.	30,5	5,5	19	17	1,09
Summe			231		
Mittel	17,7	4,2		25	1,99

Mittelwert sämtlicher Messungen: $25 \pm 1,5 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$

Da die Kieler Seesterne bei der Überführung in Seewasser von 30 ‰ Salzgehalt doch irgendwie geschädigt sein könnten, hielten wir es für richtig, noch vergleichende Messungen der Atmungsintensität von Nordsee-Seestern durchzuführen. Vor Beginn dieser Versuche wurden die betreffenden Tiere mindestens 8 Tage in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt bei 15° C gehalten. Diese Seesterne hatten eine wesentlich festere Konsistenz und waren bedeutend härter als gleichgroße Kieler Exemplare. Außerdem waren sie beweglicher als Kieler Tiere. Sowohl ihre Kriechgeschwindigkeit wie auch die Schnelligkeit der Umdrehreaktion waren größer. Wir hatten deshalb erwartet, daß der Grundumsatz dieser Nordseetiere

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 16)

1. Wiedergabe der Ergebnisse von zwei Atmungsmessungen an Ostsee-Seestern in Seewasser von 15 u. 30 ‰ Salzgehalt und an einem Nordsee-Seestern in Seewasser von 30 ‰ Salzgehalt.
2. Wiedergabe der Ergebnisse von zwei manometrischen Messungen: Sauerstoffverbrauch des Fußchengewebes eines Seesternes aus der Ostsee in Seewasser von 15 ‰ Salzgehalt und eines Seesternes aus der Nordsee in Seewasser von 30 ‰ Salzgehalt.

den der Kieler Tiere übertreffen würde. Unsere Versuche ergaben jedoch, daß der Grundumsatz der Nordseetiere um etwa ein Drittel niedriger war als der der Kieler Seesterne in Meerwasser von 15 ‰ Salzgehalt unter im übrigen gleichen Bedingungen. Der Umsatz der Nordseetiere betrug im Mittel $14 \pm 0,6 \text{ ml O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ bei einem Durchschnittsgewicht von 13,5 g (vergl. Tab. 3). Dieser Wert steht im Widerspruch zu den Befunden von H. MEYER (1935), die ebenfalls Nordsee-Seesterne in Nordseewasser untersuchte. Sie fand bei einstündigen Messungen in Einzelbehältern einen mittleren Sauerstoffverbrauch von $49 \pm 2,6 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$. Dieser Wert liegt gegenüber dem von MEYER selbst an Ostseetieren in Seewasser von 15 ‰ Salzgehalt gefundenen Sauerstoffverbrauch um 43 ‰ höher. Es ist wohl ganz sicher, daß ein wesentlicher Teil dieser größeren Stoffwechselintensität auf die lebhafteren Bewegungen der Nordseetiere zurückzuführen ist. Möglicherweise spielen aber auch andere Faktoren eine Rolle. Aus der Arbeit von H. MEYER geht nicht eindeutig hervor, in welcher Jahreszeit die Messungen an den betreffenden Nordsee-Seesternen und bei welcher Temperatur sie ausgeführt worden sind. Es erscheint nicht einmal sicher, daß Nord- und Ostseetiere zur gleichen Jahreszeit und bei der gleichen Temperatur untersucht worden sind.

Tabelle 3
Der Sauerstoffverbrauch ganzer Nordsee-Seesterne in Meerwasser
von 30 ‰ Salzgehalt (bestimmt mit Hilfe der WINKLER-Methode)

Datum	Lebendgewicht g	Radius cm	Anzahl der Werte	Sauerstoffverbrauch $\text{ml h}^{-1} \text{kg}^{-1}$	Abweichung $\text{ml h}^{-1} \text{kg}^{-1}$
30. I.	9,3	3,5	8	16	3,60
2. II.	9,3	3,5	14	14	2,22
16. II.	9,7	4,0	17	16	2,11
17. II.	9,7	4,0	15	14	1,17
10. II.	11,2	3,5	19	18	2,24
18. II.	11,3	4,0	17	16	2,06
2. III.	11,8	4,0	14	15	3,32
24. II.	12,3	4,0	15	11	2,40
25. II.	12,5	4,0	14	9	1,21
25. II.	12,5	4,0	14	13	2,53
24. II.	12,7	4,0	16	12	2,24
5. II.	12,9	4,0	13	14	2,42
6. II.	12,9	4,0	19	16	2,88
5. II.	13,1	4,0	15	15	3,15
6. II.	13,1	4,0	17	17	3,94
18. II.	16,5	4,5	15	16	0,56
20. II.	16,6	4,0	11	9	1,36
16. II.	17,6	4,5	17	15	1,47
2. III.	17,6	4,5	11	8	1,72
17. II.	17,6	4,5	13	13	2,33
20. II.	18,1	4,5	13	11	1,04
10. II.	19,7	4,5	19	15	1,13
Summe			326		
Mittel	14	4,1		14	2,14

Mittelwert sämtlicher Messungen: $14 \pm 0,6 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$

Auch von einer Adaptation an die Versuchstemperatur wird nichts berichtet. Alle diese Einwände treffen aber für unsere Messungen nicht zu. Die von uns untersuchten Nordsee- und Ostsee-Seesterne wurden in der gleichen Jahreszeit, d. h. im Winter, und nach sorgfältiger Temperaturadaptation bei der gleichen Versuchstemperatur untersucht.

Wenn nun auch unsere Versuche mit ganzen Seesternen ergeben haben, daß Ostseetiere in etwa halbverdünntem Meerwasser einen höheren Grundumsatz als Nordseetiere in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt haben, so möchten wir doch nicht ohne weiteres aus dem Umsatz der ganzen Tiere auf den Stoffwechsel einzelner Gewebe schließen. Dazu ist, wie wir aus der Arbeit von H. MEYER wissen, der Stoffbestand von Nordsee- und Ostsee-Seesternen zu verschieden. Die bisherigen Ergebnisse lassen es also für wünschenswert erscheinen, daß der Gewebestoffwechsel der Seesterne vergleichend in Meerwasser von 15 und 30 ‰ Salzgehalt untersucht wird, bevor eine Entscheidung über die Frage gefällt wird, welchen Einfluß die Salzkonzentration des Meerwassers auf den wirklichen Grundumsatz und den Zellstoffwechsel der Seesterne hat.

Der Sauerstoffverbrauch von Seesterngeweben in Meerwasser von 15 und 30 ‰ Salzgehalt.

Als erstes wurde der Sauerstoffverbrauch isolierter Füßchen (vergl. Abschn. 2 S. 203) von langfristig an Meerwasser von 15 und 30 ‰ Salzgehalt adaptierten Ostseetieren untersucht. Obgleich die Schwankungsbreite der Einzelwerte verhältnismäßig groß ist, differieren die Mittelwerte beider Versuchsreihen nur wenig. Der Sauerstoffverbrauch der Seesternfüßchen beträgt in Meerwasser von 15 ‰ Salzgehalt etwa $229 \pm 13 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$, der in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt

Tabelle 4
Der Sauerstoffverbrauch des Füßchengewebes von Ostsee-Seesternen in Meerwasser von 15 ‰ Salzgehalt (manometrisch gemessen)

Datum	Lebendgewicht g	Radius cm	Anzahl der Werte	Sauerstoffverbrauch $\text{mm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$
7. I.	6,0	2,8	12	331
7. I.	11,1	3,0	12	124
11. III.	11,1	4,2	12	307
11. III.	14,6	4,3	12	237
30. I.	16,3	5,0	19	284
11. III.	19,5	5,0	12	198
27. I.	23,7	5,0	19	217
16. I.	27,1	5,0	7	183
16. I.	27,1	5,0	11	237
16. I.	29,9	5,3	11	211
16. I.	29,9	5,3	7	140
16. I.	30,5	5,3	11	304
16. I.	30,5	5,3	7	235
27. I.	32,1	5,0	18	194
Mittel	19,2	4,7		229

Mittelwert sämtlicher Messungen: $229 \pm 12,7 \text{ mm}^3 \text{ O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$

etwa $255 \pm 15 \text{ mm}^3 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$. Danach scheint es, als wäre der mittlere Sauerstoffverbrauch des Füßchengewebes in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt um etwa 11 ‰ höher. Ein rechnerischer Vergleich ergibt jedoch, daß dieser Unterschied statistisch nicht gesichert ist (s. Tab. 4, 5).

Tabelle 5
Der Sauerstoffverbrauch des Füßchengewebes von Ostsee-Seesternen
in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt (manometrisch gemessen)

Datum	Lebendgewicht g	Radius cm	Anzahl der Werte	Sauerstoffverbrauch $\text{mm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$
30. I.	13,8	4,0	18	316
16. I.	18,1	5,0	7	236
16. I.	18,1	5,0	11	292
16. I.	20,1	4,5	7	207
16. I.	20,1	4,5	11	265
27. I.	30,5	5,5	20	215
Mittel	20,1	4,8		255

Mittelwert sämtlicher Messungen: $255 \pm 15 \text{ mm}^3 \text{ O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$

Es wurde dann der Gewebestoffwechsel isolierter Füßchen von Nordsee-Seesternen in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt untersucht (s. Tab. 6). Der aus 15 Versuchsreihen errechnete Sauerstoffverbrauch beträgt in diesem Falle $295 \pm 15 \text{ mm}^3$

Tabelle 6
Der Sauerstoffverbrauch des Füßchengewebes von Nordsee-Seesternen
in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt (manometrisch gemessen)

Datum	Lebendgewicht g	Radius cm	Anzahl der Werte	Sauerstoffverbrauch $\text{mm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$
4. III	6,3	3,2	11	254
18. II.	8,3	4,0	20	377
10. II.	9,3	3,5	19	240
2. III.	9,8	3,8	11	326
18. II.	10,0	3,5	18	309
4. III.	10,1	4,0	9	442
2. III.	10,3	4,2	11	254
25. II.	10,6	4,1	20	288
2. III.	11,2	4,1	11	348
10. II.	13,0	4,0	20	258
10. II.	13,0	4,0	20	290
25. II.	13,3	4,5	17	246
25. II.	15,6	4,5	20	258
4. III.	17,4	5,0	11	274
18. II.	20,0	4,5	20	265
Mittel	11,9			295

Mittelwert sämtlicher Messungen: $295 \pm 15 \text{ mm}^3 \text{ O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$

$\cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$. Die Atmungsgröße des Gewebes der Nordseetiere in 30 ‰ übertrifft also die der Ostseetiere in 15 ‰ um 22 ‰. Die Durchrechnung beider Versuchsreihen ergibt, daß es sich hier um einen realen Unterschied handelt.

Anschließend wurde der Stoffwechsel isolierter Füßchen der gleichen Nordseetiere nach kurzfristiger Überführung in Seewasser von 15 ‰ Salzgehalt untersucht. Da es nicht möglich war, ganze Nordsee-Seesterne ohne Schädigung in verdünntes Seewasser von nur 15 ‰ Salzgehalt zu überführen, wurden für diese Versuche ausschließlich an Seewasser von 30 ‰ angepaßte Individuen benutzt. Dabei wurde jeweils ein Teil der abgeschnittenen Füßchen eines Seesternes in Seewasser von 30 ‰ Salzgehalt, ein zweiter Teil aber in Seewasser von 15 ‰ Salzgehalt eingelegt und nach einer kurzen, etwa einstündigen Anpassungszeit in dem erneuten Medium manometrisch untersucht. Hierbei ergab sich, daß der Gewebestoffwechsel derartig kurzfristig in Seewasser von 15 ‰ Salzgehalt überführter Füßchen von Nordseetieren im Mittel etwa $289 \pm 13 \text{ mm}^3 \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ beträgt (s. Tab. 7). Der Wert entspricht weitgehend dem Umsatz der Füßchen der gleichen Tiere in Seewasser von 30 ‰ Salzgehalt. Diese Beobachtung ist durchaus bemerkenswert. Sie beweist zunächst, daß das Gewebe durch die kurzfristige Herabsetzung des Salzgehaltes im Atmungsmedium wohl nicht geschädigt worden ist. Es läßt sich in diesem Fall aber auch kein irgendwie gearteter Einfluß des Salzgehaltes auf den Stoffwechsel erkennen. Es ist denkbar, daß ein eventuell doch vorhandener Einfluß des Salzgehaltes auf den Gewebestoffwechsel innerhalb der kurzen Versuchsdauer von insgesamt 5—6 Stunden nicht zur Auswirkung gekommen ist. In diesem Fall wäre die beobachtete Höhe des Umsatzes nach Herabsetzung der Salzkonzentration im Außenmedium auf die Hälfte ein Beweis für

Tabelle 7
Der Sauerstoffverbrauch des Füßchengewebes von Nordsee-Seesternen
nach kurzfristiger Überführung in Meerwasser von 15 ‰ Salzgehalt
(manometrisch gemessen)

Datum	Lebendgewicht g	Radius cm	Anzahl der Werte	Sauerstoffverbrauch $\text{mm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$
4. III.	6,3	3,2	11	287
18. II.	8,3	4,0	17	314
10. II.	9,3	3,5	19	327
2. III.	9,8	3,8	11	284
18. II.	10,0	3,5	17	296
4. III.	10,1	4,0	11	242
2. III.	10,3	4,2	11	307
25. II.	10,6	4,1	19	207
2. III.	11,2	4,1	11	296
10. II.	13,0	4,0	19	290
10. II.	13,0	4,0	19	287
25. II.	13,3	4,5	17	315
25. II.	15,6	4,5	20	228
4. III.	17,4	5,0	11	228
18. II.	20,0	4,5	19	421
Mittel	11,9			289

Mittelwert sämtlicher Messungen: $289 \pm 13 \text{ mm}^3 \text{ O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$

eine bemerkenswerte Stabilität des Gewebestoffwechsels unserer Versuchstiere. Daß aber doch ein Einfluß des Salzgehaltes vorhanden ist, zeigt der Unterschied des Gewebestoffwechsels der Ostsee- und Nordseetiere in Meerwasser von 15 bzw. 30 ‰ Salzgehalt.

Diskussion der Ergebnisse.

Betrachten wir allgemein die Beziehungen zwischen Stoffwechselintensität und Salzkonzentration des Außenmediums bei marinen Evertebraten, so lassen sich vielleicht folgende Gruppen unterscheiden:

- I. Der Grundumsatz sinkt bei Verringerung des Salzgehaltes im Außenmedium.
- II. Der Grundumsatz steigt bei Abnahme des Salzgehaltes im Außenmedium.
- III. Der Grundumsatz ist von der Salzkonzentration des Außenmediums mehr oder weniger unabhängig.

Es ist einleuchtend, daß es sich bei dieser Gruppierung um ein Schema handelt, das nicht ausschließt, daß bei den einzelnen Gruppen in der Natur auch Übergänge vorkommen. Ebenso gibt es Arten, die sich in einem gewissen Konzentrationsbereich etwa entsprechend einer Gruppe (z. B. III) und in einem anderen Konzentrationsbereich entsprechend einer anderen Gruppe (z. B. II) verhalten.

Wir möchten es für möglich halten, daß manche poikilosmotische stenohaline Meeresevertebraten, die wie viele Crustaceen, Echinodermen und Cephalopoden auf den hochmarinen Bereich beschränkt sind, in Gruppe I eingeordnet werden können (z. B. *Maja verrucosa* nach SCHWABE 1933).

Zu Gruppe II wären gewisse euryhaline Meeresevertebraten zu stellen, die wie *Carcinus maenas*, *Nereis diversicolor* und andere in verdünntem Meerwasser infolge einer auftretenden Veränderung der Protoplasmakolloide (Hydratation) oder einer einsetzenden Osmoregulation dauernd oder vorübergehend einen erhöhten Grundumsatz aufweisen (TARUSSOV 1927, SCHLIEPER 1929 u. a.; vergl. auch KINNE 1952). Manche Süßwasserevertebraten (wie z. B. *Astacus* nach SCHWABE 1933), die in isotonischem Brackwasser einen niedrigeren Sauerstoffverbrauch haben, sind auch zu dieser Gruppe zu rechnen. Ebenso gehören die von HOFFMANN (1929, 1943) untersuchten Meeresalgen *Fucus serratus*, *Laminaria digitata* und *Ceramium rubrum* zu Gruppe II. Einen Übergang zu Gruppe III stellt nach dem gleichen Autor das Seegrass *Zostera* dar, „das bei Aussüßung zwar auch eine Atmungssteigerung erfährt, die aber nicht mit weiterer Herabsetzung des Salzgehaltes zunimmt“.

Gruppe III umfaßt schließlich solche Arten, die wie z. B. die Wollhandkrabbe *Eriocheir sinensis* (SCHWABE 1933) auf Grund einer geringen Durchlässigkeit der Außenmembranen oder infolge anderer Einrichtungen weitgehend von dem Einfluß der Salzkonzentration im Außenmedium unabhängig sind. Auch die marinen Algen *Enteromorpha*, *Fucus vesiculosus* und *Porphyra* sind zu dieser Gruppe zu stellen (HOFFMANN 1929).

Überblicken wir nunmehr unsere eigenen Befunde über den Grundumsatz von *Asterias rubens* in Meerwasser von verschiedenem Salzgehalt und vergleichen wir sie mit den Ergebnissen früherer Autoren. Die älteren Angaben von SCHLIEPER (1929), H. MEYER (1935) und MALOEUF (1937) besagen, daß die Atmungsgröße von *Asterias* in verdünntem Meerwasser herabgesetzt ist. Hiermit stimmt überein, daß die von uns untersuchten Kieler Seesterne nach vorsichtiger Überführung aus Meerwasser von 15 ‰ in solches von 30 ‰ wahrscheinlich einen etwas erhöhten Grundumsatz hatten. Zu einem anderen Ergebnis kommen wir jedoch, wenn wir den Grundumsatz der von uns untersuchten Nordseetiere in

Meerwasser von 30 ‰ mit dem unserer Kieler Exemplare in Meerwasser von 15 ‰ vergleichen. Unsere Versuche ergeben eindeutig, daß der Grundumsatz der Nordsee-Seesterne etwa um ein Drittel niedriger war. Dieses Ergebnis steht scheinbar im Widerspruch zu unseren eigenen Befunden an Kieler Tieren in 15 und 30 ‰ Salzgehalt und insbesondere auch zu den Beobachtungen von H. MEYER an Nord- und Ostseetieren. Es erhebt sich deshalb die Frage, ob man überhaupt aus dem Vergleich der Atmungsintensität von ganzen Seesternen aus der Nordsee und der Ostsee einen Schluß auf den Einfluß des Salzgehaltes ziehen darf. MEYER weist bereits darauf hin, daß ein solcher Schluß leicht voreilig sein kann, weil es sich ja um Tiere aus zwei verschiedenen Populationen handelt, die unter ganz verschiedenen Bedingungen aufgewachsen sind. Schon der Habitus beider Formen stimmt nicht überein. Die Seesterne aus der Nordsee haben verhältnismäßig lange schlanke Arme und eine feste Konsistenz. Die Ostseetiere haben dagegen dickere Arme und eine weichere Konsistenz. Auf die Tatsache, daß die Nordseetiere viel beweglicher sind, wurde schon früher aufmerksam gemacht. Ebenso bestehen aber auch sicher Unterschiede bezüglich des Wasser- und Aschengehaltes und wohl auch des Anteiles an organischer Substanz. Da die Skelettelemente, welche den größten Teil des Aschengehaltes ausmachen, bei den Nordseetieren viel stärker entwickelt sind, ist es durchaus möglich, daß der prozentuale Anteil an organischer Substanz bei ihnen geringer ist als bei den Kieler Seesternen. Hierdurch wäre der relativ niedrigere Grundumsatz der von uns untersuchten Nordsee-Exemplare ohne weiteres verständlich. Aber auch andere Erklärungen für die divergierenden Befunde an Nord- und Ostsee-Exemplaren sind denkbar. Auf jeden Fall zeigen unsere Ergebnisse, daß es zumindest bei *Asterias* nicht möglich ist, aus der Untersuchung des Grundumsatzes ganzer Nord- und Ostseetiere auf die Abhängigkeit des Gewebestoffwechsels von der Salzkonzentration des Außenmediums zu schließen. Aus diesem Grunde bringen uns die Ergebnisse unserer manometrischen Messungen des Sauerstoffverbrauches der isolierten Füßchen von Nord- und Ostseetieren der Klärung des ganzen Problems näher. Das Gewebe der Seesternfüßchen besteht hauptsächlich aus Muskulatur und einer dünnen einschichtigen Epidermis. Skelettsubstanzen und Reservereports, die nicht am Stoffwechsel beteiligt sind, sind nicht vorhanden. Da unsere Manometerversuche ergeben haben, daß der Stoffwechsel des Füßchengewebes der Nordseetiere in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt den der Ostseetiere in 15 ‰ Salzgehalt übertrifft, möchten wir annehmen, daß *Asterias rubens* in Gruppe I unseres oben erwähnten Schemas einzuordnen ist.

Der bisher allgemein als „Schädigung“ bezeichnete Einfluß einer Herabsetzung der Salzkonzentration im Meerwasser bei *Asterias rubens* und anderen sich ähnlich verhaltenden Meeresevertebraten, die in Brackwasser sogenannte „Kümmerformen“ bilden, beruht also wohl auf einer direkten Beeinflussung des Gewebestoffwechsels im Sinne einer Hemmung. An diesem Punkt muß nunmehr die weitere Forschung einsetzen und eine in das einzelne gehende Analyse der Beziehungen zwischen Gewebestoffwechsel und Salzkonzentration des Atmungsmediums vornehmen.

Z u s a m m e n f a s s u n g.

Mit gut an die Versuchsbedingungen angepaßten Seesternen sind langfristige Grundumsatzmessungen in strömendem Seewasser von verschiedenem Salzgehalt durchgeführt worden. Außerdem ist der Gewebestoffwechsel isolierter Seesternfüßchen manometrisch untersucht worden.

Der Grundumsatz des Gewebes von Ostsee-Seesternen in Meerwasser von 15 ‰ Salzgehalt ist niedriger als der des Gewebes von Nordseeindividuen in Meerwasser von 30 ‰ Salzgehalt. Daraus läßt sich schließen, daß der bisher allgemein als „Schädigung“ bezeichnete Einfluß einer Herabsetzung der Salzkonzentration im Meerwasser bei *Asterias rubens* auf einer direkten Beeinflussung des Gewebestoffwechsels im Sinne einer Hemmung beruht.

Literaturverzeichnis.

- DAKIN, W. J.: Aquatic animals and their environment. The constitution of the external medium, and its effect upon the blood. — Intern. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. 5, 53—80, (1912).
- HOFFMANN, C.: Die Atmung der Meeresalgen und ihre Beziehung zum Salzgehalt. — Jahrb. wiss. Bot. 71, 214—268, (1929).
- HOFFMANN, C.: Der Salzgehalt des Seewassers als Lebensfaktor mariner Pflanzen. — Kieler Blätter 1943, 3. Heft, 160—176.
- HOPKINS, H. S.: Metabolic reactions of clams' tissues to change in salinity. I. Ciliary activity, narcotic and cyanide effects, and respiratory quotient. — Physiol. Zool. 22, 295—308, (1949).
- KALLE, K.: Der Stoffhaushalt des Meeres. 263 S. Leipzig, 1943, Akad. Verlagsges.
- KINNE, O.: Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ., V. Untersuchungen über Blutkonzentration, Herzfrequenz und Atmung. — Kieler Meeresf. 9, 134—150, (1952).
- LOOSANOFF, V. L.: Effects of sea water of reduced salinities upon starfish, *Asterias forbesi*, of Long Island Sound. — Trans. Connecticut Acad. Arts and Sci. 36, 813—833, (1945).
- MALOEUF, N. S. R.: Studies on the respiration (and osmoregulation) of animals. I. Aquatic animals without an oxygen transporter in their internal medium. — Z. vergl. Physiol. 25, 1—28, (1937).
- MEYER, H.: Die Atmung von *Asterias rubens* und ihre Abhängigkeit von verschiedenen Außenfaktoren. — Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol. 55, 349—398, (1935).
- MORTENSEN, Th. und I. LIEBERKIND: *Echinoderma*. In „Grimpe & Wagler, Tierwelt der Nord- u. Ostsee“, VII, 1, S. 1—128.
- SCHLIEPER, C.: Über die Einwirkung niedriger Salzkonzentrationen auf marine Organismen. — Z. vergl. Physiol. 9, 478—514, (1929).
- SCHLIEPER, C.: Die Brackwassertiere und ihre Lebensbedingungen vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet. — Verh. Intern. Ver. theor. u. angew. Limnologie 6, 113—146, (1932).
- SCHLIEPER, C.: Die Abhängigkeit der Atmungsintensität der Organismen vom Wassergehalt und dem kolloidalen Zustand des Protoplasmas. — Biol. Zbl. 56, 87—94, (1936).
- SCHLIEPER, C.: Die Osmotik des Tierkörpers. — Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss. 75, 223—242, (1942).
- SCHWABE, E.: Über die Osmoregulation verschiedener Krebse (Malacostracen). — Z. vergl. Physiol. 19, 183—236, (1933).
- SMITH, G. F. M.: Factors limiting distribution and size in the starfish. — Journ. Fish. Res. Bd. Canada 5, 84—103, (1940).
- TARUSSOV, B.: Über den Einfluß der osmotischen Bedingungen auf die Oxydationsgeschwindigkeit. — Z. eksper. Biol. i. Med. (russ.) 6, 229—240, (1927).