

# 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 die physiologischen Wirkungen des Brackwassers

(Nach Versuchen an der Miesmuschel *Mytilus edulis*)

Von Carl Schlieper

### 1. Einleitung

Die ursprünglichen Meerestiere (die stenohalinen marinen Evertebraten) sind an ein Meerwasser von etwa 30—40‰ Salzgehalt angepaßt, dessen osmotische Konzentration das 3—4fache derjenigen der menschlichen Körperflüssigkeiten beträgt. Da sie über keinerlei osmoregulatorische Fähigkeiten verfügen, sind bei ihnen Innen- und Außenmedium isotonisch. Werden sie in Brackwasser (d. h. verdünntes Meerwasser) überführt, so paßt sich die osmotische Konzentration ihres Innenmediums meist innerhalb weniger Stunden an die des veränderten Außenmediums an. Relativ wenige marine Arten vertragen aber eine stärkere Herabsetzung der osmotischen Konzentration des Innenmediums auf die Dauer. Nur ein kleiner Teil der ursprünglichen Meeresevertebraten ist dementsprechend in Brackwasser von beispielsweise 15‰ Salzgehalt lebensfähig, obgleich die meisten nicht im Meere beheimateten Tierarten keineswegs eine höhere osmotische Konzentration in ihren Körpersäften besitzen (vergl. Tafel 10).

Die Untersuchung der Tierwelt der Ostsee und anderer Brackwassergebiete hat uns gelehrt, in welchem Maße die Artenzahl der marinen Tiere in Brackwasser mit zunehmender Verdünnung abnimmt (Brandt 1897, Remane 1940, u. a.). So sind beispielsweise von 27 in der Nordsee lebenden Echinodermenarten in der westlichen Ostsee bei etwa 15—20‰ Salzgehalt nur noch 8 Arten lebensfähig. Außerdem zeigen manche dieser in das Brackwasser vorgedrungenen Arten eine deutliche Größenabnahme.

Wir können diese Erscheinungen im einzelnen nur erklären, wenn wir den Mechanismus der physiologischen Wirkung des Brackwassers auf die in ihm lebenden marinen Arten verstehen. Dazu ist es aber notwendig, den Einfluß der Salzkonzentration des Brackwassers auf die Zusammensetzung der Körpersäfte, den Stoffbestand und den Stoffwechsel der Gewebe der betreffenden Tiere zu kennen. Frühere Untersuchungen des Verfassers haben gezeigt, daß manche euryhalinen Arten in Brackwasser nur deshalb lebensfähig sind, weil sie hier — im Gegensatz zu ihrem Verhalten in unverdünntem Meerwasser — ein hypertonisches Innenmedium aufrechterhalten. Gleichzeitig zeigen diese Arten in Brackwasser eine beträchtliche Atmungssteigerung (Schlieper 1929). Der Gedanke liegt nahe, diese Zunahme der Atmungsintensität in Brackwasser zunächst einmal auf Grund einer „gegen den Wassereinstrom von außen wirkenden osmotischen Arbeitsleistung“ zu erklären, denn es ist ja sicher, daß mit dem Auftreten einer aktiven Osmoregulation in Brackwasser eine gewisse Erhöhung des Energieverbrauchs verbunden ist. Es ist aber fraglich, ob die beispielsweise bei der Strandkrabbe *Carcinus maenas* in Brackwasser von mir beobachtete außerordentliche Atmungssteigerung allein durch den osmoregulatorischen Energieverbrauch verursacht wird (Schlieper 1942, S. 241—242).

Aus diesen Gründen halte ich es für notwendig, die Frage nach den physiologischen Wirkungen des Brackwassers auf marine Organismen erneut zur Diskussion zu stellen und an einem euryhalinen marinen Evertebraten, der keine osmoregulatorischen Fähigkeiten besitzt, zu untersuchen. Als Versuchstier habe ich die euryhaline poikilosmotische Miesmuschel *Mytilus edulis* gewählt, die sowohl in reinem Meerwasser wie auch in Brackwasser lebensfähig ist.

## 2. Material und Methoden

Die für die Untersuchungen benutzten Miesmuscheln stammten aus der Nordsee (Sylt), aus der Ostsee (Kieler Förde) und aus dem Nord-Ostsee-Kanal. Die Nordsee-Muscheln lieferte die „Biologische Anstalt Helgoland“ aus List auf Sylt. Die Kieler Muscheln und die Kanal-Muscheln wurden von uns selbst bei Ausfahrten mit Forschungskutter, „Südfall“ beschafft. Sämtliche Muscheln wurden vor und während der Untersuchungen in Meer- bzw. Brackwasser gehalten, das jeweils etwa den gleichen Salzgehalt wie das Wasser der Fundstelle hatte. Die Nordsee-Muscheln wurden in Nordseewasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt oder in Ostseewasser gehalten, dessen Salzgehalt durch Zugabe der fehlenden Salz mengen (entsprechend den Angaben von Lyman und Fleming 1940) auf die gleiche Höhe gebracht worden war. Die Muscheln aus der Kieler Förde wurden in Ostseewasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt und die aus dem Kanal in solchem von 10<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt gehalten.

Die osmotischen Konzentrationen der Innen- und Außenmedien wurden durch Messung der Gefrierpunktserniedrigung mit dem Kryoskop für kleine Flüssigkeitsmengen von Burian und Drucker bestimmt (vergl. die Beschreibung der Methode bei Schlieper 1955, S. 86—87).

Auf die Bestimmung des Sauerstoffverbrauches ganzer Tiere wurde verzichtet, da frühere Untersuchungen ergeben haben, daß die Atmungsintensität der Miesmuschel außerordentlich von ihrem Ernährungszustand und der Gonadenentwicklung abhängig ist (vergl. Schlieper 1929, S. 496). Dagegen wurden zahlreiche Messungen der Gewebeatmung durchgeführt. Als besonders geeignet erwies sich die manometrische Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs isolierter Kiemenstücke mit Hilfe der Warburg-Apparatur. Es wurden einfache Atmungsgefäße von 15 ml Fassungsvermögen mit seitlichem Ansatzstutzen benutzt. In den Ansatzstutzen wurden zur Absorption der entstehenden Kohlensäure 0,2 ml 10%ige Kalilauge gefüllt. In jeden Atmungstrog wurden etwa 100-mg frisches Gewebe in 2 ml Seewasser bzw. Brackwasser gebracht. Bei dieser Methode war der Sauerstoffverbrauch des überlebenden Gewebes über drei bis vier Stunden hinreichend konstant. Es wurde jeweils drei Stunden mit halbstündigen Ablesungen gemessen (vergl. auch die Beschreibung der Methode bei Schlieper 1955, S. 74—75).

Die mechanische Aktivität des Cilienschlages der Kiemen wurde nach der Methode von Gray (1928) bestimmt. Hierbei wurde jeweils ein ganzes Kiemenblatt in einer mit Meerwasser bzw. Brackwasser gefüllten Wachsschale horizontal festgesteckt und die Geschwindigkeit gemessen, mit welcher ein auf die Kiemenfläche gelegtes leichtes Staniolplättchen von 1 mm<sup>2</sup> über eine Strecke von 10 mm fortbewegt wurde.

Die Herzfrequenz wurde an jungen 10—15 mm langen Exemplaren von gelblicher Schale bestimmt. Im durchfallenden Licht wurden die Herzkontraktionen direkt durch die hinreichend durchsichtigen Schalen beobachtet und mit der Stoppuhr gezählt. Bei allen Meßreihen wurde stets die Genauigkeit der erhaltenen Werte geprüft. Alle angegebenen Werte sind also ausgeglichene Mittelwerte, von denen jeweils unter Benützung der Methode der kleinsten Quadrate der mittlere Fehler (des Mittelwertes) berechnet wurde.

### 3. Die osmotische Konzentration des Innenmediums der Miesmuschel

Bei den geplanten Versuchen war es besonders wichtig, daß nur Muscheln untersucht wurden, bei denen keinerlei Unterschiede in den osmotischen Konzentrationen des Innen- und Außenmediums bestanden. Es sollte nämlich auf jeden Fall das Vorhandensein und die Mitwirkung von osmotischen Vorgängen und osmoregulatorischen Arbeitsleistungen ausgeschaltet werden. Aus diesem Grunde wurde bei einer Anzahl der Versuchstiere die Gefrierpunktserniedrigung im Innen- und Außenmedium

gemessen. Die in Tabelle 1 (vgl. Tafel 13a) wiedergegebenen Werte beweisen einwandfrei, daß sowohl bei langfristig wie auch bei kurzfristig angepaßten Miesmuscheln Isotonie zwischen Innen- und Außenmedium besteht. Bei direkter Überführung einer Miesmuschel aus Nordseewasser in Ostseewasser und umgekehrt ist spätestens nach 24 Stunden ein vollständiger osmotischer Konzentrationsausgleich eingetreten. Allerdings — darauf sei an dieser Stelle bereits hingewiesen — besagen diese Beobachtungen über den kurzfristigen osmotischen Ausgleich zwischen dem zirkulierenden Innenmedium und dem jeweiligen Außenmedium nichts über die Hydratation und die kolloidale Struktur des Protoplasmas der untersuchten Miesmuscheln.

Tabelle 1  
Die Beziehungen zwischen den osmotischen Konzentrationen  
des Außen- und Innenmediums bei *Mytilus edulis*

Herkunft der Tiere	Dauer der Anpassung	Außenmedium		Innen- medium $\Delta^{\circ} \text{C}$
		S <sup>0</sup> / <sub>100</sub>	$\Delta^{\circ} \text{C}$	
Nordsee	—	30,29	1,64	1,66
Nordsee	—	30,29	1,64	1,66
Ostsee	24 Std.	29,66	1,61	1,63
Ostsee	—	17,51	0,94	0,96
Ostsee	—	17,51	0,94	0,94
Ostsee	—	15,23	0,81	0,82
Nordsee	24 Std.	15,23	0,81	0,81
Ostsee	—	14,47	0,77	0,77
Ostsee	24 Std.	9,63	0,51	0,51
Ostsee	6 Tage	6,88	0,37	0,35

#### 4. Die Atmungsintensität des Gewebes lang angepaßter Miesmuscheln

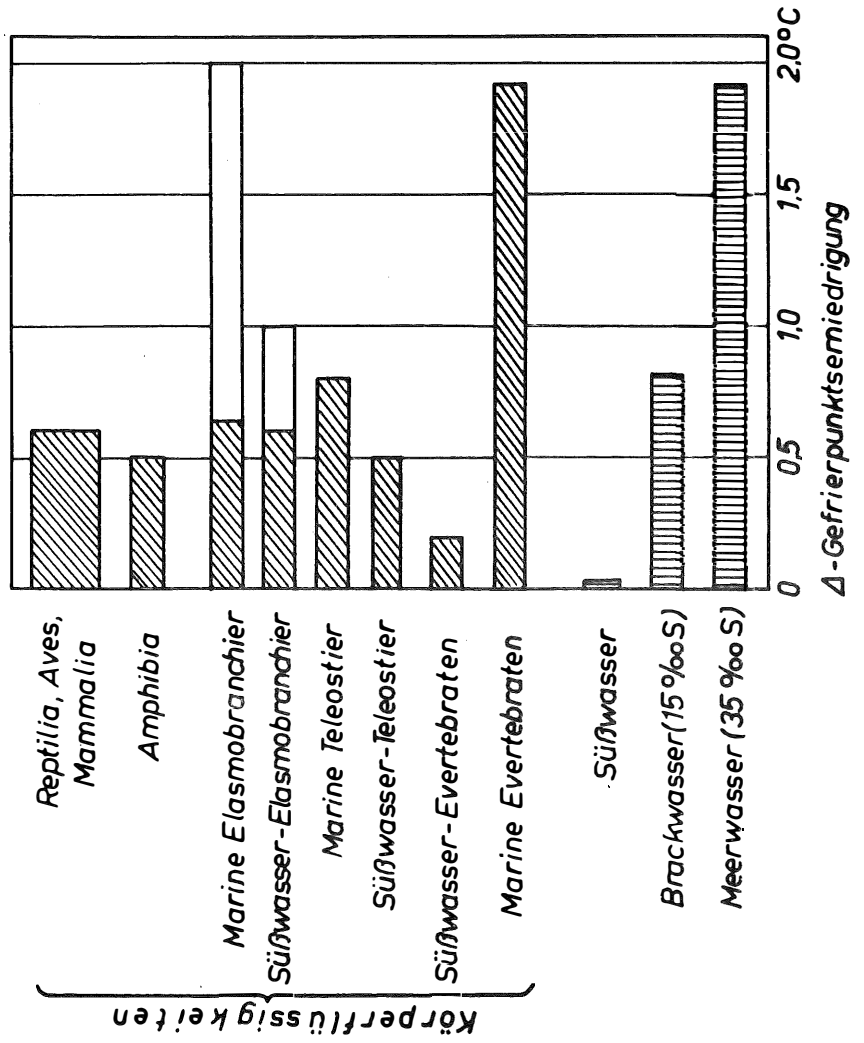
Die oben berichteten Gefrierpunktsbestimmungen haben gezeigt, daß bei unseren Versuchstieren Isotonie zwischen Innen- und Außenmedium besteht. Untersuchen wir also die Abhängigkeit des Gewebestoffwechsels von der Salzkonzentration des Außenmediums, so prüfen wir gleichzeitig auch seine Abhängigkeit von der osmotischen Konzentration des Innenmediums. Bei dem Vergleich des Gewebestoffwechsels der Miesmuschel mit dem anderer Tiere, insbesondere höherer landlebender Tiere, interessiert besonders letztere Beziehung.

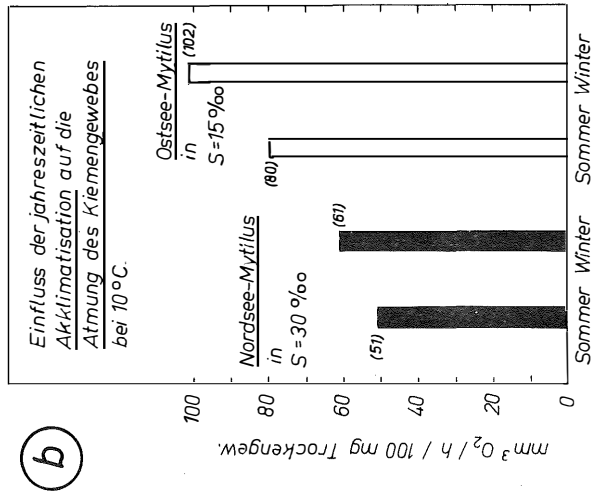
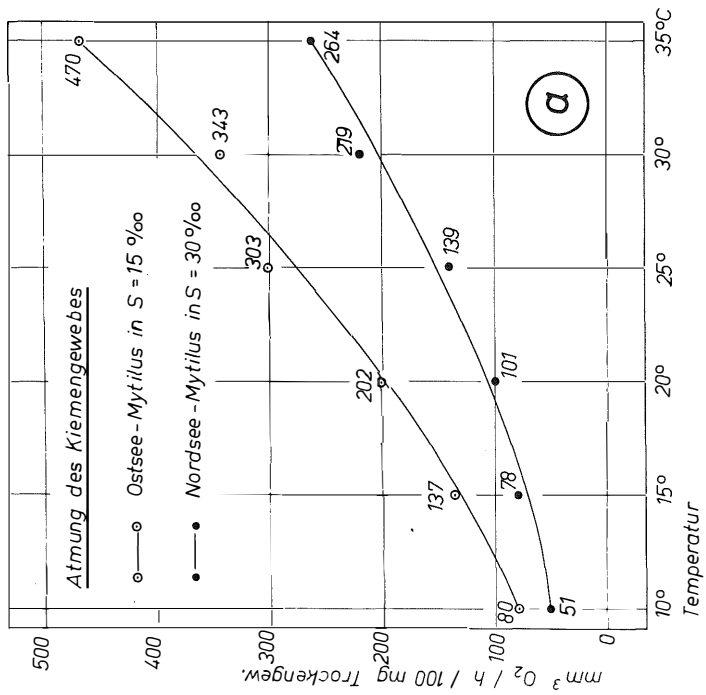
Wenn wir die isolierten Kiemen im Meerwasser des Fundortes bei 15° C atmen lassen, so beträgt der Sauerstoffverbrauch pro Stunde und 100 mg Trockengewicht bei der Nordsee-Miesmuschel in Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>100</sub> Salzgehalt 82 ± 2 mm<sup>3</sup> und bei der Ostsee-Miesmuschel in Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>100</sub> Salzgehalt 138 ± 2 mm<sup>3</sup> (Tab. 2). Aus diesen Werten geht also hervor, daß die Atmungsintensität der lang an Brackwasser angepaßten Miesmuscheln außerordentlich erhöht ist (um 68%), ohne daß irgendeine osmotische Arbeitsleistung zur Erklärung herangezogen werden kann. Um jeden nur möglichen Einwand gegen die Richtigkeit dieser Beobachtung ausschalten zu können, habe ich die gleichen Messungen in künstlichem Seewasser (in der von Lyman und Fleming angegebenen Zusammensetzung), in Seewasser mit einem Zusatz von 0,2%

#### Legende zu der nebenstehenden Tafel 10

Schematische Darstellung der osmotischen Konzentrationen (Gefrierpunktserniedrigungen) in den Körperflüssigkeiten und Außenmedien der Tiere. (Aus den Werten ist deutlich zu ersehen, daß die Konzentration eines Brackwassers von 15<sup>0</sup>/<sub>100</sub> Salzgehalt noch höher ist, als die des Innenmediums aller Tiere mit Ausnahme der marinen Evertebraten und Elasmobranchier. Weiße Teile der Balken bei Haien und Rochen = durch Harnstoff verursachte Anteile der Gesamtkonzentration.)

Gefrierpunktserniedrigungen der Körperflüssigkeiten  
und natürlichen Außenmedien der Tiere.





Tafel 11

Glucose und schließlich auch in „Blut“ wiederholt, das durch Anschneiden des Mantelrandes lang angepaßter Muscheln gewonnen worden war. In jedem Falle übertraf die Gewebeatmung der Brackwasser-Muscheln bei weitem die der „normalen Individuen“ (Tab. 3).

Tabelle 2

Der Sauerstoffverbrauch des Kiemengewebes lang angepaßter Miesmuscheln in Meerwasser von 30 bzw. 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt bei 15<sup>0</sup> C.  
(Länge der Muschel = 5,5—6,5 cm)

Herkunft der Tiere	Salzgehalt des Mediums	Atmung mm <sup>3</sup> O <sub>2</sub> /h/100 mg Trockengew.	
		Einzelwerte	Mittelwerte
Nordsee	30 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	66/79/87/78/90/85 78/73/82/72/69/81 71/84/93/82/87/92 87/89/91/81/94	82 ± 2
Ostsee	15 <sup>0</sup> / <sub>00</sub>	123/124/146/152/140 127/154/136/128/136 137/136/146/144/139 141/140/141/135/138	138 ± 2

Wurde allerdings der Salzgehalt des Außenmediums noch weiter herabgesetzt, so wurde die Intensität der Gewebeatmung nicht weiter gesteigert. Nach Überführung der Ostsee-Miesmuscheln aus Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt in solches von 10<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt war in den ersten Stunden der Sauerstoffverbrauch des Kiemengewebes kaum verändert, um dann allerdings im Laufe einer zehntägigen Anpassung auf im Mittel 109 mm<sup>3</sup>/h/100 mg Trockengewicht zu sinken. Miesmuscheln, die im Nord-Ostsee-Kanal langfristig an Brackwasser von etwa 10<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt angepaßt waren, zeigten etwa die gleiche Gewebeatmung, die aber immerhin die Gewebeatmung der an Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt lang angepaßten Nordsee-Miesmuscheln noch übertraf.

##### 5. Die Abhängigkeit der Atmungsintensität von der Temperatur

Die bisher mitgeteilten Messungen des Gewebestoffwechsels wurden sämtlich bei 15<sup>0</sup> C ausgeführt. Die Muscheln waren vorher im Aquarium jeweils mindestens eine Woche an diesen Temperaturbereich angepaßt worden. Da aber die Möglichkeit besteht, daß der Gewebestoffwechsel der Nordsee- und Ostsee-Miesmuscheln in verschiedener Weise von der Temperatur beeinflusst wird, habe ich während eines ganzen Jahres die Temperaturabhängigkeit des Gewebestoffwechsels beider Miesmuschelgruppen untersucht. Die Ergebnisse dieser zahlreichen Versuche zeigen eindeutig, daß die Atmungsintensität des Gewebes lang angepaßter Brackwasser-Muscheln in jedem Falle die der „normalen Muscheln“ beträchtlich übertrifft (Tafel 11a und b). Allerdings ist der Sauerstoffverbrauch des Gewebes einer Miesmuschel im Sommer (Juli und August) und im Winter (Januar und Februar) bei der gleichen Temperatur verschieden. Diese Erscheinung der jahreszeitlichen Temperaturakklimatisation, welche auch von anderen eurythermen Tiergruppen bekannt ist (vergl. Schlieper 1952), bewirkt ja, daß die

##### Legende zu der nebenstehenden Tafel 11

- a. Die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffverbrauch des Kiemengewebes und der Temperatur des Außenmediums bei langangepaßten Miesmuscheln aus Meer- und Brackwasser. (Die angegebenen Werte sind Mittelwerte aus einer großen Anzahl von Messungen.)  
b. Der Einfluß der jahreszeitlichen Temperaturakklimatisation auf die Atmung des Kiemengewebes von *Mytilus edulis*. (Die angegebenen Werte sind Mittelwerte aus zahlreichen Messungen.)

Tabelle 3  
Der Sauerstoffverbrauch des Kiemengewebes lang angepaßter  
Miesmuscheln in verschiedenen Medien bei 15° C.

Herkunft der Tiere	Medium	O <sub>2</sub> -Verbrauch mm <sup>3</sup> /h/100 mg Trockengew.
Nordsee	Meerwasser S = 30‰	82 ± 2
	künstliches Meerwasser S = 30‰	81 ± 3
	Meerwasser S = 30‰ + 0,2 g Glucose/l	107 ± 4
	Blut von Nordseemuscheln	79 ± 4
Ostsee	Brackwasser S = 15‰	138 ± 2
	künstliches Brackwasser S = 15‰	133 ± 3
	Brackwasser S = 15‰ + 0,2 g Glucose/l	142 ± 3
	Blut von Ostseemuscheln	139 ± 5

Stoffwechselintensität unabhängig von den jahreszeitlichen Temperaturunterschieden annähernd die gleiche Höhe beibehält oder daß doch zumindest die durch die verschiedene Temperatur an sich bedingten Unterschiede verringert werden. Der gleiche adaptive Prozeß hat zur Folge, daß die Atmungsintensität des Miesmuschelgewebes im Winter bei derselben mittleren Versuchstemperatur von 10° C höher ist als im Sommer. Dies trifft sowohl für die Nordsee- als auch für die Ostsee-Miesmuschel zu. Die hierdurch bewirkten Veränderungen der Atmungsintensität sind aber in keinem Falle so groß, daß der durch den Salzgehalt des Außenmediums bedingte Unterschied aufgehoben wird. (O<sub>2</sub>-Verbrauch in mm<sup>3</sup>/h/100 mg Trockengewicht: Ostsee-Mytilus im Winter = 102 ± 4 und im Sommer = 80 ± 2, Nordsee-Mytilus im Sommer = 51 ± 1 und im Winter = 61 ± 2). Wir können also endgültig sagen, daß die Intensität des Gewebestoffwechsels der Brackwasser-Miesmuschel bei gleicher Temperatur stets höher ist als der normalen Miesmuschel.

#### 6. Der Einfluß einer Veränderung des Salzgehaltes im Außenmedium auf die Atmungsintensität

Wenn ich den Salzgehalt des Außenmediums einer intakten Miesmuschel plötzlich stark verändere, so schließt die Muschel ihre Schalen für kürzere oder längere Zeit. Trotzdem besteht, wie oben gezeigt worden ist, in der Regel nach höchstens 24 Stunden wieder vollständige Isotonie zwischen Innen- und Außenmedium. Unsere in der Überschrift unseres Abschnittes enthaltene Fragestellung kann also auch so formuliert werden: Welchen Einfluß hat eine Veränderung der „normalen“ osmotischen Konzentration des Innenmediums auf die Atmungsintensität des Gewebes?

Überführt man im Experiment direkt Kiemengewebe von Nordsee-Miesmuscheln aus Meerwasser von 30‰ Salzgehalt in Brackwasser von 15‰ Salzgehalt und mißt nach nur einstündiger Anpassung die Atmung manometrisch, so erhält man einen Sauerstoffverbrauch von im Mittel 97 ± 4 mm<sup>3</sup>/h/100 mg Trockengewicht (gegenüber 82 ± 2 mm<sup>3</sup>/h/100 mg Trockengewicht vor der Überführung). Das bedeutet also, daß die Gewebeatmung trotz des bei der kurzfristigen Veränderung des Salzgehaltes im Außenmedium sofort einsetzenden osmotischen Ausgleiches keineswegs herabgesetzt, sondern im Gegenteil um etwa 18% gestiegen ist. Durch diese kurzfristige Zunahme hat



die Gewebeatmung der Muscheln allerdings noch nicht die Höhe der lang an ein Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt angepaßten Ostsee-Muscheln erreicht der mit  $138 \pm 2$  mm<sup>3</sup>/h/100 mg Trockengewicht um etwa 68% über dem der an 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt lang angepaßten Nordsee-Miesmuscheln liegt. Auch nach 24stündiger Anpassung ist die Atmungsintensität des Gewebes nicht weiter gestiegen, sondern im Mittel sogar etwas zurückgegangen, nämlich auf  $91 \pm 1$  mm<sup>3</sup>/h/100 mg Trockengewicht. Da nach 24 Stunden ganz sicher ein vollständiger osmotischer Ausgleich eingetreten ist, müssen wir schließen, daß die wesentlich höhere Atmungsintensität der Ostsee-Miesmuschel nicht eine direkte Folge der geringeren osmotischen Konzentration ihres Innenmediums ist.

Überführen wir umgekehrt das Kiemengewebe von Ostsee-Miesmuscheln aus Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt in Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt und messen nach nur einstündiger Anpassung die Atmung manometrisch, so erhalten wir einen Sauerstoffverbrauch von im Mittel  $102 \pm 6$  mm<sup>3</sup>/h/100 mg Trockengewicht. Die Gewebeatmung ist also unter diesen Bedingungen um etwa 26% herabgesetzt. Nach 24 Stunden finden wir fast den gleichen Wert, nur hat die Schwankungsbreite etwas abgenommen:  $102 \pm 4$  mm<sup>3</sup>/h/100 mg Trockengewicht. Trotz dieser relativ beträchtlichen Abnahme hat aber die Atmungsintensität noch keineswegs den wesentlich niedrigeren Wert normaler langfristig an Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt angepaßter Nordsee-Miesmuscheln erreicht. Da auch in diesem Falle, d. h. nach 24 Stunden, ein osmotischer Ausgleich vorhanden sein muß, muß wiederum gefolgert werden, daß der wesentlich größere Atmungsunterschied langfristig angepaßter Brackwasser-Muscheln nicht eine direkte Folge der verschiedenen osmotischen Konzentrationen der zirkulierenden Körperflüssigkeiten sein kann.

Es besteht also die Frage, ob der festgestellte große Unterschied der Gewebeatmung der Nordsee- und Ostsee-Miesmuscheln in ihren natürlichen Medien zu erklären ist als Folge 1. einer erblich verschiedenen Höhe des Gewebestoffwechsels von zwei physiologisch differenzierten Rassen oder 2. auf Grund eines langsamen individuellen Adaptationsprozesses noch unbekannter Natur. Diese Frage konnte nur durch langdauernde Anpassungsversuche gelöst werden. Ich habe deshalb sowohl im Sommer wie auch im Winter Nordsee-Miesmuscheln langfristig an Ostseewasser und Ostsee-Miesmuscheln an Nordseewasser im freien Meer und im Aquarium angepaßt. Da ich keine temperaturkonstanten Versuchskammern zur Verfügung hatte, sind beide Anpassungsserien bei verschiedener und bei durch die jahreszeitlichen Temperaturschwankungen wechselnder Temperatur abgelaufen. Jedoch habe ich die Gewebeatmung der im Sommer angepaßten Miesmuscheln einheitlich bei 15° C und der im Winter angepaßten Miesmuscheln bei 10° C kontrolliert. Die Ergebnisse beider Versuchsserien (Tafel 12a und b) lassen einwandfrei erkennen, daß die verschiedene Höhe der Atmungsintensität des Gewebes der Nordsee- und Ostsee-Miesmuscheln die Folge eines langsamen individuellen Anpassungsprozesses ist. Betrachten wir zunächst die Anpassung des Gewebes der aus Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt kommenden Nordsee-Miesmuschel an Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt. Die Muscheln wurden während der Monate Juni und Juli 1953 in einem Drahtkasten (Maschenweite 1 cm) in 2 m Tiefe in das Wasser der Kieler Förde eingehängt, das während dieser beiden Monate einen mittleren Salzgehalt von 12<sup>0</sup>/<sub>00</sub> (9,0 bis 17,6<sup>0</sup>/<sub>00</sub>) und eine mittlere Temperatur von 16,7° C (12,2—22,9° C) hatte. Der Kurvenverlauf zeigt, daß der Sauerstoffverbrauch des Kiemengewebes nach 8 Tagen von 78 auf 96 mm<sup>3</sup>/h/100 mg Trockengewicht gestiegen war. Das bedeutet eine Steigerung um etwa 23%. Die weitere Zunahme erfolgt nur langsam. Nach 22 Tagen beträgt der Sauerstoffverbrauch 102 mm<sup>3</sup>/h/100 mg Trockengewicht; d. h. er liegt etwa 31% über dem Anfangswert. Die letzte Phase der Anpassung ist bedeutend kürzer. Nach weiteren 9 Tagen entspricht nämlich die Intensität des Gewebestoffwechsels schon vollständig

dem der lang angepaßten Ostsee-Miesmuscheln, d. h. er liegt mit  $144 \text{ mm}^3/\text{h}/100 \text{ mg}$  Trockengewicht fast um  $85\%$  über dem Ausgangswert.

Die Anpassung erfolgt im Winter (Januar und Februar) bei niedrigerer Wassertemperatur in ganz ähnlicher Weise, jedoch noch langsamer. Die beobachtete Zunahme der Gewebeatmung nach 24stündiger Anpassung ist etwa von der gleichen Größenordnung wie im Sommer. Auf diesem Niveau bleibt dann aber die Atmungsintensität über 30 Tage bestehen. Während der ganzen Zeit ist also, zumindest was die Gewebeatmung anbetrifft, keinerlei Fortschreiten des physiologischen Anpassungsprozesses zu erkennen. Die Ursache dieser Erscheinung ist vielleicht in den abnorm niedrigen Wassertemperaturen zu suchen. Während des größten Teiles dieser Zeit (Januar und Februar 1954) bedeckten nämlich Eisschollen die Wasseroberfläche und die Wassertemperatur war im Mittel  $+0,6^\circ \text{C}$  ( $-2,1$  bis  $+4,6^\circ$ ). Die Höhe des Salzgehaltes variierte von  $10,2\%$  bis  $17,6\%$ . Erst nach 36 Tagen (am 26. 2. 1954) fing die Atmungskurve wieder an zu steigen, sodaß nun nach weiteren zwei Wochen das Stoffwechsellniveau lang angepaßter Ostsee-Miesmuscheln erreicht war.

Betrachten wir jetzt den Verlauf der Anpassung von Ostsee-Miesmuscheln aus Brackwasser von  $15\%$  Salzgehalt in Meerwasser von  $30\%$  Salzgehalt. Es wurden wiederum zwei Versuchsreihen durchgeführt. Bei der einen Anpassungsserie wurden Ostsee-Miesmuscheln, die aus der Kieler Förde stammten, in den Aquarien der Biologischen Anstalt Helgoland in List auf Sylt 32 Tage während der Monate Juni und Juli in fließendem Nordseewasser gehalten. Die andere Versuchsreihe wurde im Winter (im Februar und März 1953) in Kiel durchgeführt. Die hierbei benutzten Ostsee-Miesmuscheln wurden im Kelleraquarium des Institutes an Meerwasser von  $30\%$  Salzgehalt bei Temperaturen von  $5-10^\circ \text{C}$  angepaßt. Der Verlauf der beiden Anpassungskurven läßt erkennen, daß auch in diesem Fall die Anpassung in Stufen abläuft. Ein stärkerer Abfall der Atmungsintensität von etwa  $30\%$  erfolgt in den ersten Tagen, im Sommer schneller als im Winter. Die zweite Anpassungsstufe setzt dann nach etwa zwei Wochen ein und führt im Verlaufe von weiteren 7—14 Tagen zu Gewebeatmungswerten, deren Höhe im Mittel etwa  $60\%$  unter dem Ausgangsniveau liegt und damit den Atmungswerten lang angepaßter Nordsee-Miesmuscheln in Meerwasser von  $30\%$  Salzgehalt entspricht.

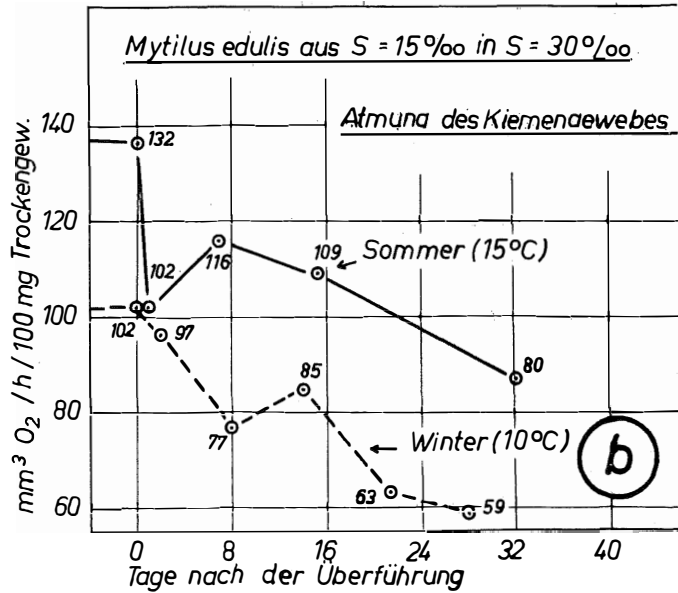
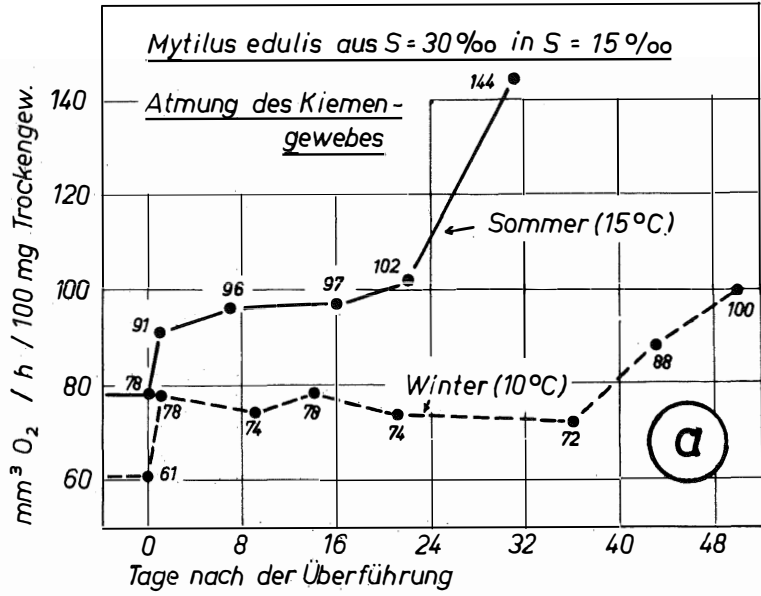
Hierdurch ist bewiesen, daß der höhere Sauerstoffverbrauch der an Brackwasser von  $15\%$  Salzgehalt angepaßten Ostsee-Miesmuscheln nicht erblich fixiert ist und auch nicht die direkte Folge der niedrigen osmotischen Konzentration ihres Innenmediums ist. Er kann m. E. vielmehr nur verstanden werden durch die Annahme eines langsamen protoplasmatischen Adaptationsprozesses. Es wird die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, die Richtigkeit dieser Arbeitshypothese im einzelnen zu beweisen. Insbesondere erscheint es notwendig, das Verhältnis von gebundenem und freiem Wasser, sowie das Hydratationsmuster und die kolloidale Struktur des Protoplasmas bei Meerwasser- und Brackwasser-Muscheln zu studieren. Schließlich möchte ich an dieser Stelle noch darauf hinweisen, daß die oben mitgeteilten Befunde uns zu einer kritischen Einstellung gegenüber allen bisherigen kurzfristigen Laboratoriumsversuchen über die Abhängigkeit des Stoffwechsels von der osmotischen Konzentration des Außen- und Innenmediums veranlassen.

---

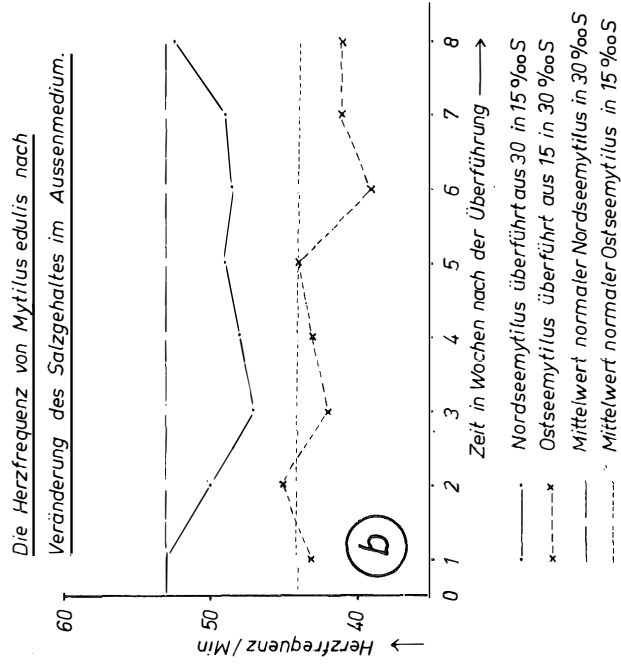
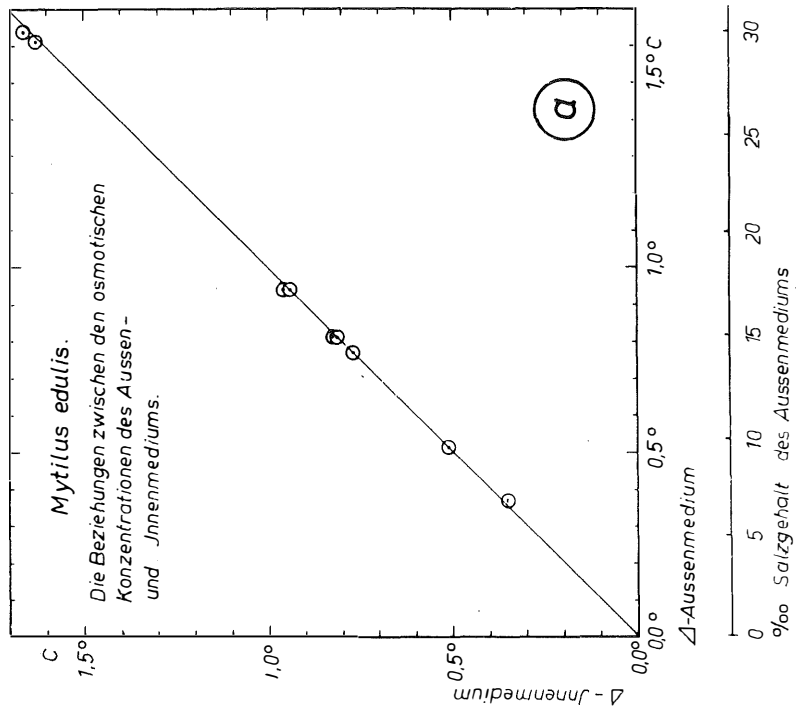
Legende zu der nebenstehenden Tafel 12

a. Die Veränderung des Sauerstoffverbrauches des Kiemengewebes von *Mytilus edulis* (Nordsee) nach Überführung der Muscheln aus Meerwasser von  $30\%$  Salzgehalt in Brackwasser von  $15\%$  Salzgehalt.

b. Die Veränderung des Sauerstoffverbrauches des Kiemengewebes von *Mytilus edulis* (Ostsee) nach Überführung der Muscheln aus Brackwasser von  $15\%$  Salzgehalt in Meerwasser von  $30\%$  Salzgehalt.



Tafel 12



Tafel 13

## 7. Die Aktivität des Cilienschlages

Es besteht noch eine Möglichkeit, die anomal erhöhte Atmungsintensität des Kiemengewebes der an Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt angepaßten Ostsee-Miesmuscheln zu erklären. Wenn nämlich die Aktivität des Cilienschlages der Brackwasser-Muscheln ebenso anomal erhöht wäre, dann könnte der erhöhte Sauerstoffverbrauch auch die Folge einer größeren mechanischen Arbeitsleistung des Wimperepithels der einzelnen Kiemenfäden sein. Es ist an sich nicht wahrscheinlich, daß diese Vermutung zutrifft, denn nach allen bisherigen Beobachtungen ist die Aktivität der an Brackwasser angepaßten Individuen einer marinen Art geringer oder doch zumindest nicht größer als die normaler Individuen. So hat beispielsweise Kowalski in meinem Laboratorium kürzlich beobachtet, daß die Aktivität der Ostsee-Exemplare von *Asterias rubens*, gemessen an der Latenzzeit und der Dauer ihrer Umkehrbewegung, wesentlich geringer ist, als die von Nordsee-Seesternen in normalem Meerwasser. Trotzdem wurde auch die Aktivität des Cilienschlages der Ostsee- und Nordsee-Miesmuscheln von uns vergleichend untersucht. Als Maß der Aktivität wurde, wie oben erwähnt, die Geschwindigkeit benutzt, mit der ein auf die horizontale Kiemenfläche gelegtes leichtes Staniolplättchen durch die Wimperbewegung über eine Strecke von 10 mm fortbewegt wurde. Zahlreiche derartige Messungen haben nun ergeben, daß die so gemessene Transportleistung (Aktivität) der Ostsee- und Nordsee-Miesmuschelkiemen außerordentlich variiert. Man muß besonders darauf achten, daß die für die Messung benutzten Staniolplättchen nicht durch ausgeschiedenen Schleim verklebt und durch Sekretfäden festgehalten werden. Wenn man dieses aber beachtet und nur saubere bzw. ständig gereinigte Staniolplättchen verwendet, kommt man zu durchaus brauchbaren Werten. Sie besagen, daß die Aktivität des Cilienschlages bei Nordsee-Miesmuscheln in Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt und 20° C im Mittel etwa 0,68 mm/sec. beträgt (Tab. 4). Demgegenüber ist die Aktivität der Kiemencilien der an Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt angepaßten Ostsee-Miesmuscheln deutlich geringer. Die Geschwindigkeit der von den Frontalcilien ihrer Kiemenfäden

Tabelle 4  
Aktivität des Cilienschlages  
von Nordsee-Miesmuscheln in Meerwasser von S = 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub>

Versuchsdatum	Schalenlänge in mm	Aktivität bei 20° C in mm/sec. (Mittelwerte aus je 20 Messung.)
21. 5. 54	67	0,83
22. 5. 54	70	0,75
26. 5. 54	59	0,69
26. 5. 54	65	0,83
26. 5. 54	65	0,80
26. 5. 54	72	0,55
31. 5. 54	59	0,72
31. 5. 54	61	0,57
31. 5. 54	71	0,71
31. 5. 54	71	0,56
15. 6. 54	63	0,61
15. 6. 54	68	0,57
		im Mittel: 0,68 ± 0,03

### Legende zu der nebenstehenden Tafel 13

- Die Beziehungen zwischen der osmotischen Konzentration des Innenmediums und der des Außenmediums bei *Mytilus edulis* (vergl. auch Tabelle 1).
- Die Beziehungen zwischen der Herzfrequenz von *Mytilus edulis* und der Höhe des Salzgehaltes im Außenmedium.

Tabelle 5  
Aktivität des Cilienschlages  
von Ostsee-Miesmuscheln in Brackwasser von  $S = 15\text{‰}$

Versuchsdatum	Schalenslänge in mm	Aktivität bei 20° C in mm/sec. (Mittelwerte aus je 20 Messung.)
18. 5. 54	60	0,47
18. 5. 54	61	0,47
18. 5. 54	63	0,43
19. 5. 54	61	0,55
20. 5. 54	57	0,52
20. 5. 54	65	0,65
20. 5. 54	65	0,45
24. 5. 54	62	0,61
24. 5. 54	62	0,46
24. 5. 54	65	0,44
24. 5. 54	68	0,58
15. 6. 54	62	0,54
15. 6. 54	68	0,49
		im Mittel: $0,51 \pm 0,02$

transportierten Staniolplättchen beträgt bei gleicher Temperatur im Mittel 0,51 mm/sec. (Tab. 5). Ich glaube, daß diese beiden oben genannten Werte etwa den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen. Vielleicht ist der angegebene Wert der Ostsee-Miesmuschel geringer als der tatsächlich vorhandene, da anscheinend die Schleimsekretion bei den Ostsee-Miesmuscheln etwas größer ist als bei den Nordsee-Miesmuscheln. Durch eine derartige stärkere Schleimbildung könnte bewirkt werden, daß der Cilienschlag einen geringeren Effekt hat. Wie dem auch sei, fest steht jedenfalls, daß die Aktivität des Cilienschlages der Brackwasser-Miesmuscheln keinesfalls größer ist, als die normaler Individuen.

Überführt man Nordsee-Miesmuscheln aus Meerwasser von  $30\text{‰}$  Salzgehalt in Brackwasser von  $15\text{‰}$  Salzgehalt, und untersucht man nach mehrtägiger Anpassung die Aktivität der Kiemencilien in gleicher Weise, so findet man eine deutliche Abnahme derselben (vergl. Tab. 6). Die Kiemencilien der so an Brackwasser von  $15\text{‰}$  Salzgehalt angepaßten Nordsee-Miesmuscheln schlagen nun etwa mit der gleichen Aktivität wie die Kiemencilien lang an die gleiche Salzkonzentration angepaßter Ostsee-Miesmuscheln.

Tabelle 6  
Aktivität des Cilienschlages von Nordsee-Miesmuscheln  
aus Meerwasser von  $30\text{‰}$  Salzgehalt nach Überführung  
in Brackwasser von  $15\text{‰}$  Salzgehalt

Versuchsdatum	Anpassungs-dauer	Länge der Schalen in mm	Aktivität bei 20° C in mm/sec. (Mittelwerte)
23. 6. 54	5 Tage	70	0,41
23. 6. 54	5 Tage	67	0,66
24. 6. 54	6 Tage	74	0,61
24. 6. 54	6 Tage	76	0,51
30. 6. 54	6 Tage	64	0,57
30. 6. 54	6 Tage	69	0,44
30. 6. 54	6 Tage	66	0,44
30. 6. 54	6 Tage	67	0,52
30. 6. 54	6 Tage	63	0,46
			im Mittel: $0,51 \pm 0,03$

Umgekehrt gelang es allerdings nicht die Aktivität der Kiemencilien der Ostsee-Miesmuscheln durch Überführung dieser Muscheln in Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt zu steigern. Wenigstens war nach einer Anpassungsdauer von 2—10 Tagen keinerlei Erhöhung der Aktivität, sondern im Gegenteil sogar eine Abnahme zu beobachten. (Tab. 7). Es bleibt zu untersuchen, ob bei langfristiger Anpassung die Werte der Nordseetiere erreicht werden. Jedenfalls aber geht aus den mitgeteilten Beobachtungen wohl eindeutig hervor, daß der erhöhte Sauerstoffverbrauch der Ostsee-Miesmuscheln keinesfalls durch eine größere Aktivität dieser Muscheln erklärt werden kann.

Tabelle 7  
Aktivität des Cilienschlages von Ostsee-Miesmuscheln  
aus Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt nach Überführung  
in Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt

Versuchsdatum	Anpassungs- dauer	Länge der Schalen in mm	Aktivität bei 20° C in mm/sec. (Mittelwerte)
28. 6. 54	10 Tage	60	0,40
28. 6. 54	10 Tage	66	0,49
28. 6. 54	10 Tage	57	0,40
1. 7. 54	2 Tage	59	0,53
1. 7. 54	2 Tage	61	0,42
2. 7. 54	3 Tage	62	0,41
2. 7. 54	3 Tage	62	0,41
2. 7. 54	3 Tage	63	0,43
2. 7. 54	3 Tage	65	0,50
im Mittel: 0,44 ± 0,02			

### 8. Die Herzfrequenz

In vielen Fällen ist die Herzfrequenz eines Tieres auch ein Maß für das Stoffwechsell-niveau. So nimmt beispielsweise bei Kaltblütern mit steigender Temperatur nicht nur der Sauerstoffverbrauch der Gewebe, sondern in gleichem Maße auch die Herzfrequenz kontinuierlich bis zu einem Maximalwert zu. Ebenso steigt bei erhöhter Arbeitsleistung die Herzfrequenz. Schließt eine Muschel ihre Schalen, so daß eine Sauerstoffentnahme aus dem Außenmedium nicht mehr möglich ist und nur ein Bruchteil des bisherigen Stoffwechsell-niveaus aufrecht erhalten werden kann, so sinkt auch die Herzfrequenz der Muschel in kurzer Zeit bis auf außerordentlich niedrige Werte ab. Es lag auf der Hand, nach den überraschenden Ergebnissen der Atmungsmessungen nun auch vergleichend die Herztätigkeit von Miesmuscheln aus Meer- und Brackwasser zu untersuchen. Würde der erhöhte Sauerstoffverbrauch des Kiemengewebes der Brackwasser-Muscheln das Anzeichen einer vermehrten Energieproduktion etwa infolge einer geleisteten osmotischen Resistenz sein, dann müßte eigentlich auch die Herzfrequenz der Brackwasser-Muschel größer sein. Das ist aber nicht der Fall! Die Herzfrequenz der untersuchten Nordsee-Miesmuscheln betrug in Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt bei etwa 20° C im Mittel 53/Min. und die ebenso großen Miesmuscheln in Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt unter im übrigen gleichen Bedingungen 44/Min. (Tab. 8 und 9). Aus dem zuletzt genannten Wert geht klar hervor, daß die Herztätigkeit der Brackwasser-Muscheln ebenso wie die Leistung ihrer Kiemencilien reduziert ist. Es war allerdings nicht möglich, die Herzfrequenz beider Muschelgruppen durch Veränderung des Salzgehaltes im Außenmedium zu beeinflussen (Tafel 13b). In jedem Falle nahm die Herzfrequenz dieser Versuchstiere zumindest nach längerer Zeit deutlich ab. Vielleicht hängt dies damit zusammen, daß es uns nicht gelungen ist, die Muscheln während der Versuchsdauer richtig zu ernähren.

Tabelle 8  
Die Herzfrequenz von *Mytilus edulis* (Nordsee-Exemplare)  
in Meerwasser von 30‰ Salzgehalt bei etwa 20° C

Versuchsdatum	Schalenslänge in mm	Herzfrequenz Schläge/Min. (Mittelwerte aus je 20 Messung.)
21. I. 54	14,5	54
21. I. 54	14,0	54
21. I. 54	12,0	56
21. I. 54	12,0	51
21. I. 54	13,5	58
26. I. 54	13,0	52
26. I. 54	12,5	59
26. I. 54	11,0	52
26. I. 54	12,0	55
26. I. 54	13,0	53
24. 3. 54	12,5	40
24. 3. 54	14,0	56
24. 3. 54	13,0	50
24. 3. 54	15,0	53
24. 3. 54	14,0	53
		im Mittel: 53 % ± 1

Tabelle 9  
Die Herzfrequenz von *Mytilus edulis* (Ostsee-Exemplare)  
in Brackwasser von 15‰ Salzgehalt

Versuchsdatum	Schalenslänge in mm	Herzfrequenz Schläge/Min. (Mittelwerte aus je 20 Messung.)
26. I. 54	12,5	43
26. I. 54	10,0	46
26. I. 54	10,5	36
26. I. 54	13,0	39
26. I. 54	11,5	47
26. 3. 54	10,5	44
26. 3. 54	14,0	42
26. 3. 54	11,5	44
26. 3. 54	11,0	45
26. 3. 54	13,0	47
23. 6. 54	12,5	42
23. 6. 54	10,5	41
23. 6. 54	11,5	48
23. 6. 54	13,0	44
23. 6. 54	11,0	47
		im Mittel: 44 ± 1

### 9. Zusammenfassung

Relativ wenige marine Evertebraten sind in Brackwasser von 15‰ Salzgehalt normal lebensfähig, obgleich die meisten nicht im Meere beheimateten Tierarten keineswegs eine höhere osmotische Konzentration in ihren Körpersäften besitzen.

Die euryhaline Miesmuschel *Mytilus edulis* ist poikilosmotisch. Nach Überführung der Muschel aus Nordseewasser von 30‰ Salzgehalt in Ostseewasser von 15—10‰ Salzgehalt besteht bereits nach 24 Stunden vollständige Isotonie zwischen Innen- und Außenmedium.

Die Intensität des Gewebestoffwechsels, gemessen am Sauerstoffverbrauch des überlebenden Kiemengewebes, beträgt bei der Ostsee-Miesmuschel in Brackwasser von



15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt etwa 170% von dem entsprechenden Wert der Nordsee-Miesmuschel in Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt. Diese höhere Atmungsintensität der Brackwasser-Muscheln ist zu jeder Jahreszeit, unabhängig von der Temperatur des Außenmediums und dem Entwicklungszustand der Gonaden, nachweisbar.

Auf Grund einer individuellen aktiven Temperaturakklimatisation ist das Stoffwechselliveau der Muscheln im Winter bei 10° C um 20—30% höher als im Sommer bei der gleichen Temperatur.

Überführt man im Experiment Nordsee-Miesmuscheln aus Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> in Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt, so steigt der Sauerstoffverbrauch der Gewebe innerhalb weniger Stunden um etwa 20%. Die weitere Zunahme erfolgt nur langsam, so daß erst nach 4—7 Wochen das Stoffwechselliveau der Ostsee-Miesmuscheln erreicht wird. Dieselbe langsame, in zwei Stufen erfolgende Anpassung des Gewebestoffwechsels (in diesem Falle Abnahme der Atmungsintensität) kann bei Überführung von Ostsee-Miesmuscheln aus Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt in Meerwasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt beobachtet werden. Die Geschwindigkeit der Anpassung hängt in jedem Falle von der Temperatur des Außenmediums ab; sie ist deshalb im Sommer größer als im Winter.

Die Aktivität der Kiemencilien der Ostsee-Miesmuscheln in Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt ist um etwa 25% geringer als die der Nordsee-Miesmuscheln in Nordseewasser von 30<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt. Ebenso ist die Herzfrequenz der untersuchten Ostsee-Miesmuscheln unter den gleichen Bedingungen um etwa 17% geringer als die der Nordsee-Miesmuscheln.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen wird geschlossen, daß der intensivere Gewebestoffwechsel der an Brackwasser von 15<sup>0</sup>/<sub>00</sub> Salzgehalt angepaßten Ostsee-Miesmuscheln nicht erblich fixiert ist und auch nicht die direkte Folge der niedrigeren osmotischen Konzentration ihres Innenmediums ist. Er kann wohl nur durch die Annahme eines langsamen individuellen, protoplasmatischen Adaptationsprozesses erklärt werden.

Die Untersuchung wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt. Ich möchte ihr auch an dieser Stelle für ihre großzügige Hilfe danken.

Für ihre Mitarbeit bei den Versuchen danke ich Frau L. Kreutz und Fräulein E. Krey.

#### Literaturverzeichnis

Bock, K. J. u. Schlieper, C.: Über den Einfluß des Salzgehaltes im Meerwasser auf den Grundumsatz des Seesternes *Asterias rubens* L. Kieler Meeresforsch. 9, 201—212, 1953. — Friedrich, H.: Einige Beobachtungen über das Verhalten der *Alderia modesta* Lov. im Brackwasser. Biol. Zentralblatt 57, 101—104, 1937. — Gray, J.: Ciliary movement. Cambridge, University Press, 1928. — Kinne, O.: Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lilly. V. Untersuchungen über Blutkonzentration, Herzfrequenz und Atmung. Kieler Meeresforsch. 9, 134—150, 1952. — Kowalski, R.: Untersuchungen über die Biologie des Seesternes *Asterias rubens* L. in Brackwasser. Diss. Philosoph. Fakultät der Universität Kiel, 1954. — Lyman, J. u. Fleming, R.: Composition of seawater. J. Mar. Res. 3, 134, 1940. — Remane, A.: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. I a. 1—238, 1940. — Schlieper, C.: Über die Einwirkung niedriger Salzkonzentrationen auf marine Organismen. Z. vergl. Physiol. 9, 478—514, 1929. — Über das Eindringen mariner Tiere in das Süßwasser. Biol. Zentralbl. 51, 403—412, 1931. — Die Brackwassertiere und ihre Lebensbedingungen, vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet. Verh. Int. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie 6, 113—146, 1932. — Die Osmotik des Tierkörpers. Jenaische Ztschr. f. Med. u. Naturwiss. 75, 223—243, 1942. — Versuch einer physiologischen Analyse der besonderen Eigenschaften einiger eurythermer Wassertiere. Biol. Zentralbl. 71, 449—461, 1952. — Praktikum der Zoophysiology. 2. neubearb. u. erweit. Aufl., Gustav Fischer, Stuttgart, 1955. — Waede, M. Beobachtungen zur osmotischen, chemischen und thermischen Resistenz der Scholle (*Pleuronectes platessa*) und Flunder (*Pl. flesus*). Kieler Meeresforsch. 10, 58—67, 1954.